

Programme les sentinelles du climat – Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine

Fanny Mallard

▶ **To cite this version:**

Fanny Mallard. Programme les sentinelles du climat – Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine. C. Nature, 2019. hal-02495935

HAL Id: hal-02495935
https://hal.science/hal-02495935v1

Submitted on 9 Mar 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

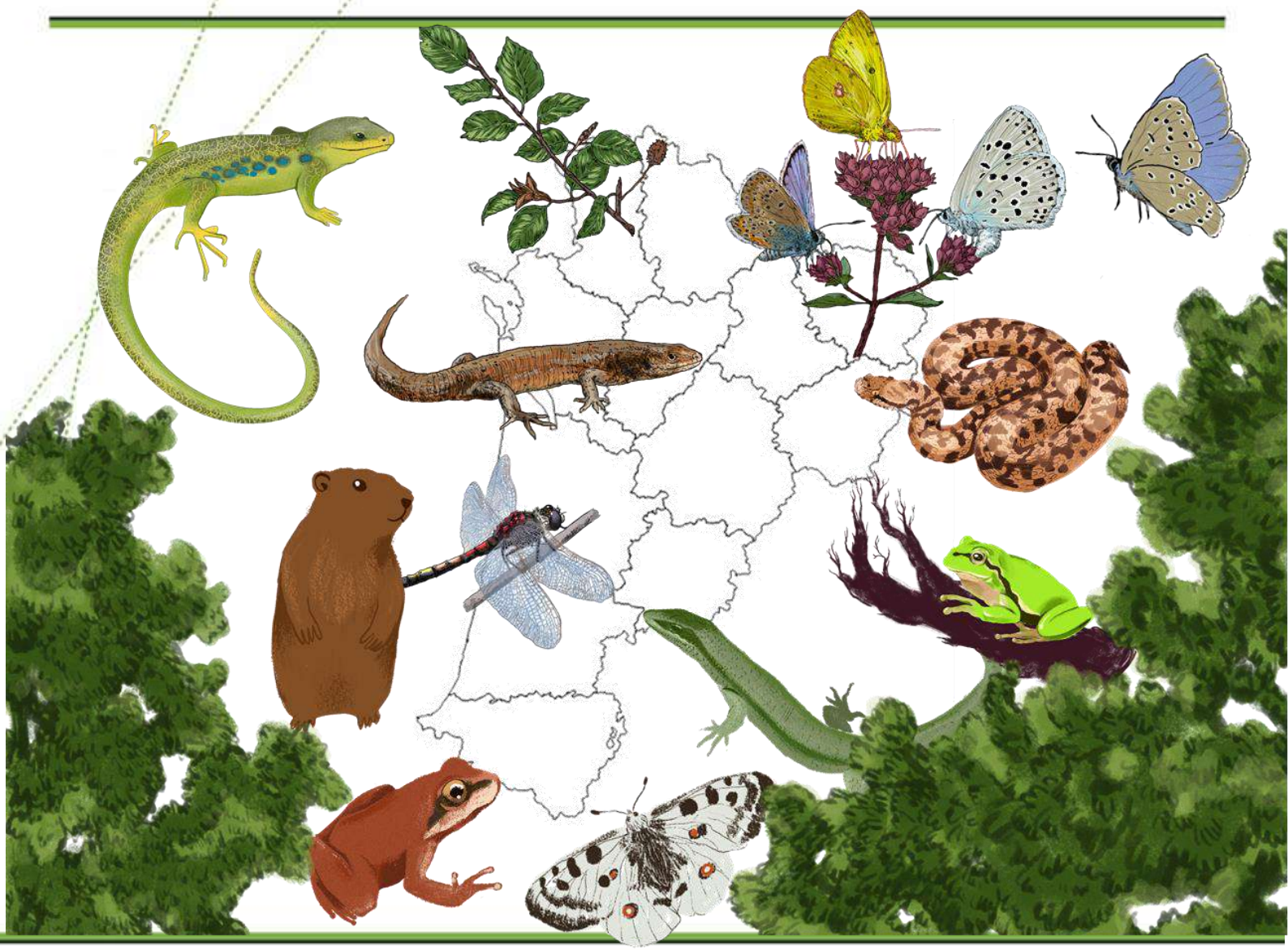
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

les sentinelles du climat

Décembre 2019

Programme « Les sentinelles du climat »

Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine



Fanny Mallard

Coordinatrice du programme de recherche les sentinelles du climat – Cistude Nature – fanny.mallard@cistude.org – 05.56.28.47.72

« *Il existe* [des] *défis,* [des] *questions fondamentales sur la planète auxquelles il faut répondre* [...]. *Comment allons-nous* [...] *ralentir le changement climatique mondial ? J'espère que la science et la technologie apporteront les réponses à ces questions, mais il faudra des personnes, des êtres humains ayant des connaissances et des compétences, pour mettre en œuvre ces solutions.* [...] *Nous sommes tous des voyageurs dans le temps, avançant ensemble dans le futur. Mais travaillons ensemble pour faire de cet avenir un endroit que nous voulons visiter. Soyez courageux, curieux, déterminés, surmontez les obstacles. On peut le faire.* »

Stephen Hawking, Brief answers to the big questions, Hodder & Stoughton (Hardcover), Bantam Books (Paperback), 2018 (Traduction en français par Fanny Mallard)

Référence bibliographique à utiliser :
Mallard F. (coord.), 2019. Programme les sentinelles du climat – Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine, C. Nature : Le Haillan, Gironde, 605 p.

Coordination :
Fanny Mallard[1,2]

Auteurs et contributeurs par ordre d'apparition dans le texte :
Fanny Mallard[1,2], Rémi David[3], Kévin Romeyer[3], Aurélien Belaud[3], Clément Clero[3], Anthony Le Fouler[3], Sylvain Bonifait[3], Adeline Aird[3], Laurent Chabrol[4], Isabelle Charissou[3], Théo Emeriau[3], Frédéric Fy[3], Mickaël Mady[4], Olivier Nawrot[4], Grégory Caze[3], Gilles Bailleux[5], Florent Beck[5], Amélie Bertolini[5], Sandy Bulté[1], Romain Chambord[6], Simon Caubet[5], Nicolas Déjean[5], Béatrice Ducout[7], Benoit Duhazé[5], Thomas Gachet[5], Dominique Galland[1], Pierre-Yves Gourvil[5], Florent Hervouet[5], David Lessieur[5], Mathieu Molières[1], David Soulet[5], Emma Valadas[1], Vincent Duprat[5], Christophe Fréchaut[8], , Gilles Granereau[8], Paul Haettel[8], Joan Hochet[8], Séverine Marichal[5], Justine Poujol[1], Mathilde Poussin[5], Paul Tourneur[8], Jean-Christophe Bartolucci[5], Laura Cazade[5], Stéphanie Darblade[9], Ludivine De Castro[10], Alice Denis[5], Elisabeth Mercader[7], Emilie Loutfi[1], Philippe Legay[1], Association Locusta, Olivier Lourdais[11], Michaël Guillon[11], Maud Berroneau[1], Matthieu Berroneau[1], Gaëlle Caublot[12], Julien Jemin[12], Frank D'Amico[13], Valentin Lasserre[13], Florèn Hugon[13], Chloé Dugast[1], Mégane Chapelet[1], Maximilien Lavagna[1], George Brusch[11], Rodrigo Gavira[11], Robin Viton[11], Jean-François le Galliard[14], Chloé Chabaud[14], Andréaz Dupoué[15], Jean Clobert[15], Claire Caldier[1], Loreyna Grégoire[1], Warren Porter[16], Shu-Ping Huang[17], Gabriel Blouin Demer[18], Frédéric Lagarde[19], Emmeline Lobry[1,2], Laurent Couderchet[2]

[1] Cistude Nature
[2] UMR 5319 PASSAGES Centre national de la recherche scientifique (CNRS)
[3] Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (CBNSA)
[4] Conservatoire botanique national du Massif central (CBNMC)
[5] Conservatoire d'espaces naturels d'Aquitaine (CEN Aquitaine)
[6] Société entomologique du Limousin (SEL)
[7] Centre permanent d'initiatives pour l'environnement Seignanx Adour (CPIE Seignanx Adour)
[8] Office national des forêts (ONF)
[9] Réserve Naturelle de l'Etang Noir
[10] Réserve Nationale d'Arjuzanx
[11] Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) – UMR 7372 CNRS
[12] Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL)
[13] Université de Pau et Pays de l'Adour (UPPA)
[14] iEES Paris, Sorbonne Université, CNRS, UMR 7618
[15] Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis, CNRS UMR 5321
[16] Department of zoology, University of Wisconsin, Madison, WI 53706, USA
[17] Department of Life Science, National Taiwan Normal University
[18] Université d'Ottawa
[19] Association « Le Champ des Possibles », Lachaud, France

Avant-propos

Ce document est réalisé dans le cadre du programme de recherche appliquée « Les sentinelles du climat » (2016-2021) sur l'étude des effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine.

Chiffres clés du programme 2016-2019 :

- Nombre de contributeurs du programme : 77
- Nombre de membres du conseil scientifique : 8
- Nombre de thèse : 2
- Nombre de structures financées : 12
- Nombre de partenaires (structure et propriétaires privés) : 68
- Nombre de conventions signées : 42
- Nombre d'indicateurs : 21
- Nombre de sites d'étude sur la région : 251
- Nombre de stations météorologiques : 160 à 1m10-1m50 du sol + 18 à 10-50cm du sol
- Productions de 2016 à 2019 :
    - 7 articles scientifiques à comité de lecture
    - 8 ouvrages scientifiques (rapports sentinelles)
    - 4 Communications à des congrès internationaux
    - 11 Communications à des colloques nationaux et régionaux
    - 16 conférences grand public

Productions du programme les sentinelles du climat 2016-2019

- Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine
- Tome II : Protocoles d'échantillonnage des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine
- Tome III : Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine
- Tome IV : Ajustement des protocoles d'échantillonnage et analyses exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine
- Tome V : Prise en compte des éléments paysagers dans la modélisation des répartitions des espèces sentinelles du climat
- Tome VI : Résultats exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine
- Tome VII : Vers la mise en place d'une base de données des suivis des espèces sentinelles du climat
- Tome VIII : Ecologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine

Pour plus d'informations :

Site internet du programme les sentinelles du climat : www.sentinelles-climat.org

Résumé

La compréhension des effets locaux du changement climatique sur la biodiversité est essentielle pour orienter les politiques environnementales et de gestion des espaces naturels. Le manque de connaissances au niveau régional a conduit au développement d'un programme de recherche « les sentinelles du climat » (2016–2021). En 2016, à partir du territoire de la région Nouvelle–Aquitaine, 21 indicateurs du changement climatique dits sentinelles du climat ont été développés dans différents écosystèmes. Étudier les effets du changement climatique sur ces sentinelles à l'échelle régionale nécessite de nombreuses observations sur le terrain afin d'obtenir des résultats qui s'inscrivent dans une démarche scientifique. Les observatoires régionaux sont des outils permettant d'accéder à une masse d'observations naturalistes, validées et diffusées sur tout le territoire. Depuis 2018, des premiers travaux ont permis de mettre en place une méthodologie de modélisation de répartition sur la présence des espèces sentinelles du climat dans l'objectif d'une combinaison entre les modélisations mécanistiques et statistiques. Cependant, les données des observatoires permettent d'accéder uniquement aux données de présence. La combinaison des données d'abondance avec celles des données de présence enrichit et valide les modèles. Ces données nécessitent, dans tous les cas, une mise en place de protocoles d'échantillonnage standardisés, évolutifs selon les données de terrain. Des plans d'échantillonnage des indicateurs biologiques ont été élaborés en 2016, testés et évalués en 2017 sur 251 sites. Ces protocoles de suivi des espèces sont complétés par des mesures de température et d'humidité de l'air sur 160 sites. En 2019, les premiers résultats exploratoires donnent accès à des analyses sur les variations interannuelles et les relations entre les données climatiques et les données d'observations des espèces sentinelles du climat. L'originalité du programme est également d'intégrer dans la modélisation de la répartition des espèces les données présence, abondance et d'autres facteurs qui peuvent impacter la répartition à travers les indices paysagers de l'écologie du paysage.

Mots clés : abondance, amphibiens, changement climatique, diversité, flore, impacts, indicateurs, indices paysagers, insectes, mammifères, modélisation, paysage, protocole d'échantillonnage, reptiles, richesse, SDM.

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Union Européenne (Fonds Européen de Développement Régional), la région Nouvelle-Aquitaine, le Département de la Gironde et le Département des Pyrénées Atlantiques pour leur soutien et le financement du programme « les sentinelles du climat ».

Nous remercions également les membres du conseil scientifique 2019 pour leurs avis, leurs analyses, et leurs conseils sur les méthodes, les protocoles, les modèles et les résultats de l'ensemble du programme : Hervé Le Treut, Président d'honneur du conseil scientifique, Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie ; Yohana Cabaret, docteur, chargée de mission à AcclimaTerra, comité scientifique régional sur le changement climatique en Nouvelle-Aquitaine ; Sylvain Delzon, chercheur à l'INRA / Université de Bordeaux, UMR Biodiversité Gènes et Écosystèmes ; Didier Grimal, responsable Études et Climatologie, DIRSO/EC/D, Météo France – Direction Interrégionale Sud-Ouest, Études et Climatologie ; Inge Van Halder, chercheur à l'INRA / Université de Bordeaux, UMR Biodiversité Gènes et Écosystèmes ; Oliver Lorvelec chercheur à l'INRA / Université de Rennes, UMR Écologie et Santé des Écosystèmes ; Claude Miaud, chercheur au CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive ; Benoît Sautour, Professeur – Université Bordeaux – UMR EPOC, Station Marine.

Enfin, l'association Cistude Nature (Directeur Christophe Coïc) remercie l'équipe de Cistude Nature et tous les partenaires du programme (par ordre alphabétique) : AcclimaTerra, comité scientifique régional sur le changement climatique en Nouvelle-Aquitaine, Association « Le Champ des Possibles » Lachaud France, Association La Rabouillère, Association Locusta, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE), Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) – UMR 7372 CNRS, Centre permanent d'initiatives pour l'environnement Seignanx Adour (CPIE Seignanx Adour), CNRS Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Communauté de Communes de Montesquieu, Communes (Bassens, Lanton,le Sen, Losse, Sabres, Saugnacq et Muret, Seignosse), Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées (CBNPMP), Conservatoire botanique national du Massif central (CBNMC), Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (CBNSA), Conservatoire d'espaces naturels d'Aquitaine (CEN Aquitaine), Conservatoire d'Espaces Naturels de Nouvelle-Aquitaine, Conservatoire du littoral, Département de la Gironde, Département des Landes, Department of Life Science National Taiwan Normal University, Department of zoology University of Wisconsin Madison WI 53706 USA, Fédération départementale des chasseurs des Landes, Ferme du Moulin de Rousset, GAEC Mas de Feix, GRAINE Aquitaine, Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL), Groupement forestier de la landu du Thus, iEES Paris Sorbonne Université CNRS UMR 7618, Institut national de la recherche agronomique (INRA), les Savanturiers, Météo France – Direction Interrégionale Sud-Ouest, Études et Climatologie, Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage (OAFS), Observatoire côte aquitaine, Office national des forêts (ONF), Parc National des Pyrénées, Parc naturel régional (PNR) des Landes de Gascogne, PNR Périgord-Limousin, Réserve Nationale d'Arjuzanx, Réserve Naturelle de l'Etang Noir, Réserve naturelle géologique de Saucats-La Brède, SCEA DULUCQ, Société entomologique du Limousin (SEL), Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis CNRS UMR 5321, Syndicat Intercommunal d'Aménagement des Eaux du Bassin Versant et Etangs du Littoral Girondin (SIAEBVELG), Syndicat Mixte d'Aménagement du Bassin de la Gartempe et Affluents (SMABGA), UMR 5319 PASSAGES Centre national de la recherche scientifique (CNRS), Université d'Ottawa, Université de Bordeaux, Université de Bordeaux Montaigne, Université de Pau et Pays de l'Adour (UPPA), Université de Rennes, Université Pierre et Marie Curie; ainsi que les particuliers qui nous donnent accès à leur propriété pour réaliser des suivis (De Chenerilles Isabelle, Farbos Philippe, Fillol Bernard, Hang Dao Jacqueline, Hermenault Dominique et Marie-Christine, Labarde Jean-Claude, Lacoste Joël, Lamothe Robert, Micon François, Montane de la Roque Philippe).

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

PARTIE I. LA FLORE 12

Chapitre 1. Communautés végétales de plaine et de montagne 13

PARTIE II. LES INSECTES 73

Chapitre 2. Populations de lépidoptères et d'ascalaphes des pelouses calcicoles, des landes humides et des pelouses de montagne 74

Chapitre 3. *Phengaris alcon* écotype « *alcon* » (Denis & Schiffermüller, 1775) – Azuré des mouillères 150

Chapitre 4. *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) – Apollon et lépidoptères de montagne 187

Chapitre 5. Leucorrhines et cortège d'odonates associé 204

Chapitre 6. *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1767) et le cortège des orthoptères associé 228

PARTIE III. LES AMPHIBIENS 250

Chapitre 7. *Hyla molleri* (Bedriaga, 1889) – Rainette ibérique et *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) – Rainette verte 251

Chapitre 8. *Rana pyrenaica* (Serra-Cobo, 1993) – Grenouille des Pyrénées 267

PARTIE IV. LES REPTILES 309

Chapitre 9. *Timon lepidus* (Daudin, 1802) – Lézard ocellé 310

Chapitre 10. *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) – Lézard vivipare 348

Chapitre 11. *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) – Lézard de Bonnal et *Podarcis liolepis* (Boulenger, 1905) – Lézard catalan 365

Chapitre 12. *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) – Vipère péliade et *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) – Vipère aspic 406

PARTIE V. LES MAMMIFERES 421

Chapitre 13. *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758) – Marmotte des Alpes 422

PARTIE VI. CHANGEMENT CLIMATIQUE ET PAYSAGE 444

Chapitre 14. Modéliser les effets spatio-temporels du changement climatique sur les espèces sentinelles du climat en intégrant la mosaïque paysagère 445

CONCLUSION 473

BIBLIOGRAPHIE 485

ANNEXES 519

INTRODUCTION

Auteur : *Fanny Mallard*

- Changement climatique et biodiversité

La biodiversité décline actuellement 100 à 1 000 fois plus rapidement que ce qui est considéré comme son rythme d'évolution « naturel » (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005 ; PIMM *et al.*, 2014). Selon les dernières estimations scientifiques, cette perte est exceptionnellement rapide et d'origine anthropique. Une sixième période d'extinction de masse est en cours (CEBALLOS *et al.*, 2015 ; CEBALLOS *et al.*, 2017). Parmi les principales causes du déclin de la biodiversité, par sa rapidité, le changement climatique est une préoccupation majeure à prendre en compte pour les écosystèmes, la flore et la faune sauvages (IPBES, 2019). L'augmentation de quelques degrés de la température atmosphérique a déjà un impact perceptible sur les populations animales et végétales (ROOT *et al.*, 2003). Le changement climatique a également la particularité d'alimenter et d'amplifier les autres impacts, tels que la modification ou le changement d'utilisation des terres, la fragmentation de l'habitat, la surexploitation, la pollution, l'appauvrissement des écosystèmes et la propagation des espèces exotiques envahissantes (IPCC, 2014a). De plus, les projections du changement climatique indiquent que certaines espèces végétales et animales seront sujettes à un risque accru d'extinction (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999 ; THOMAS *et al.*, 2004 ; FEEHAN *et al.*, 2009).

Cependant, les réponses adaptatives intrinsèques des espèces face au changement climatique sont peu étudiées (BERTEAUX *et al.*, 2010). Les effets liés spécifiquement au changement climatique sont difficiles à isoler des multiples facteurs de transformation des milieux qui se combinent dans le temps et l'espace. Le cas des écosystèmes terrestres illustre cette multiplicité des interactions. En effet, les impacts liés à l'aménagement du territoire et aux usages de l'espace brouillent la compréhension des effets du changement climatique (MASSU & LANDMANN, 2011 ; MALLARD, 2016a ; MALLARD & COUDERCHET, 2019). Ces incertitudes sont progressivement réduites grâce aux observations qui s'étalent sur le temps long, avec l'amélioration de la compréhension des processus écologiques, par des techniques de traitements des données, par des choix de modèles complémentaires et cohérents. De plus, comprendre la réponse de la biodiversité au changement climatique afin de mettre en place des stratégies de conservation nécessite : 1) de combiner les échelles régionales et locales (ROOT & SCHNEIDER, 2006), 2) de réunir des données fiables disponibles avec leurs incertitudes et d'effectuer des observations de terrain en lien avec les modèles évolutifs suivant des protocoles standardisés, 3) de communiquer enfin des informations agrégées aux différents acteurs.

- Démarche de recherche du programme

La compréhension des effets locaux du changement climatique sur la biodiversité est essentielle pour orienter les politiques environnementales et de gestion des espaces naturels. Le manque de connaissances au niveau régional a conduit au développement d'un programme de recherche « les sentinelles du climat » (2016–2021) (MALLARD & COUDERCHET, 2019). L'originalité du programme réside dans le suivi multi-écosystèmes, multi-espèces dans le temps et à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine. Il pose en liminaire la problématique suivante : Comment évaluer et prédire la réponse de la biodiversité régionale au changement climatique ? Le défi est de développer la connaissance de ces fonctionnements multi-échelles, de coupler les variables dans l'espace et dans le temps, de combiner

différents regards disciplinaires en facilitant la diffusion et la circulation multi-publics des connaissances.

Il s'agit d'identifier des indicateurs biologiques pertinents à l'échelle régionale pour à la fois évaluer l'état de la biodiversité et tenter de prédire sa réponse au changement climatique. Les indicateurs permettent une réduction du nombre de mesures, simplifiant ainsi l'approche de phénomènes complexes. Ils donnent une image de l'état de santé actuel de la biodiversité et leur dimension intrinsèque de prospective potentielle doit permettre aux gestionnaires de prendre des décisions et d'en évaluer les conséquences par le suivi objectif dans le temps.

Les indicateurs utilisés sont d'ordre « biologique » et concernent des espèces (ou groupes d'espèces) de flore et de faune étudiées dans leur milieu. L'état et l'évolution de ces indicateurs sont reliés à un ensemble de variables de pression climatique mesurées à des échelles de temps et d'espace différentes. Ces données journalières et annuelles concernent la température, l'hygrométrie, la pluviométrie, la radiation solaire, la vitesse du vent, afin de dégager des tendances de l'impact de leurs variations sur l'état de la biodiversité années après années. Trois types de réponses de la biodiversité face au changement climatique sont actuellement reconnus : (1) l'expansion, la persistance par adaptation génétique ou plasticité phénotypique, (2) le glissement, la migration vers des zones refuges plus appropriées ou (3) la contraction, l'extinction locale, l'effondrement, le déclin (DAVIS & SHAW, 2001). Le nombre d'extinctions locales dépendra fortement de la capacité des espèces à se déplacer ou à s'adapter (FODEN *et al.*, 2008).

A l'échelle régionale ou locale, les espèces « indicatrices » les plus menacées sont celles qui ont des restrictions spatiales latitudinales et altitudinales et des capacités physiques de dispersion limitées (FEEHAN *et al.*, 2009). Celles qui sont choisies doivent être facilement observables, autorisant pour leur étude des protocoles simples et peu coûteux. Nous posons ainsi les hypothèses suivantes :

- ces espèces doivent être parmi les premières à répondre aux variations climatiques locales et elles constituent alors les « sentinelles du climat », véritables modèles réduits dans l'espace et dans le temps de la réponse de la biodiversité au changement climatique ;

- il est possible d'isoler les facteurs climatiques de pression des autres facteurs dans leur dynamique d'évolution.

A partir de ces indicateurs, deux objectifs principaux sont alors distingués :

- Le premier est d'ordre écologique et vise à déterminer les impacts du changement climatique sur l'état de ces espèces sentinelles,

- Le deuxième est d'ordre biogéographique. À partir de ces données, il s'agit de prédire, aux échelles des sites et de la région, la réponse des espèces sentinelles du climat.

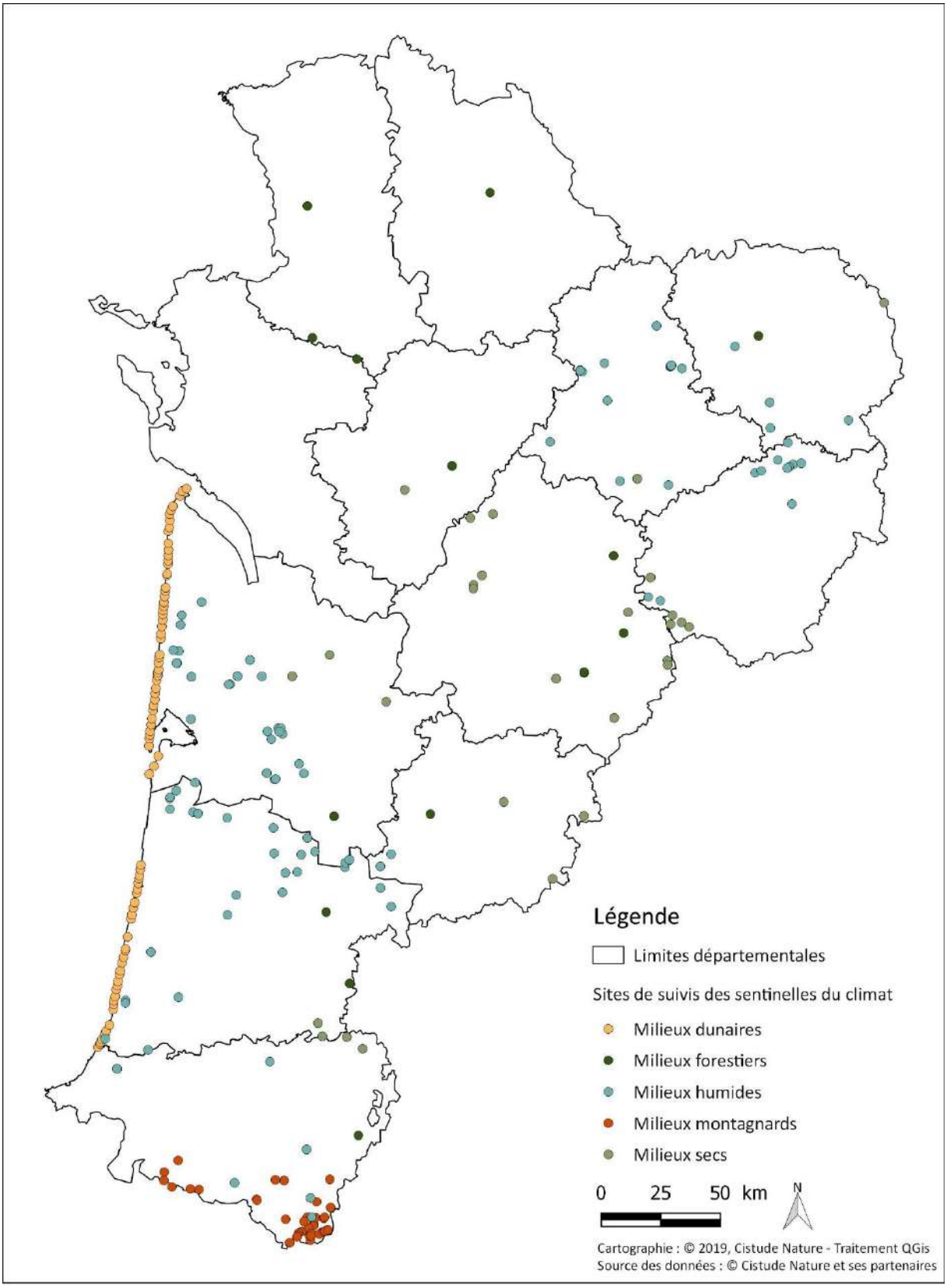
• Région Nouvelle-Aquitaine : un laboratoire d'étude à ciel ouvert

La région Nouvelle-Aquitaine est un terrain d'étude privilégié, doté de zones climatiques contrastées et d'une grande variété d'écosystèmes naturels particulièrement sensibles à l'évolution du climat. Les prévisions des scénarios indiquent qu'elle devra faire face à des sécheresses estivales récurrentes dans les décennies à venir, à un réchauffement général marqué par des vagues de chaleur plus nombreuses, plus précoces et à un accroissement d'épisodes de pluie intense en été. La Nouvelle-Aquitaine, avec sa très longue façade océanique, est également particulièrement sensible au relèvement moyen du niveau de la mer. Un relèvement de quelques dizaines de centimètres est

anticipé pour la fin de ce siècle. Les zones de moyenne et haute montagne seront également plus vulnérables à l'augmentation des températures (LE TREUT, 2013).

La Nouvelle–Aquitaine couvre 84 000 kilomètres carrés, elle s'étend des paysages pyrénéens de haute montagne au sud jusqu' aux marges ligériennes au nord ; de la façade atlantique à l'ouest aux plateaux cristallins du Massif Central à l'est. La diversité des milieux naturels se cale sur un triple gradient, altitudinal, latitudinal et de continentalité. Elle impose le suivi d'un nombre important de milieux naturels qui sont retenus pour leur représentativité d'un type d'écosystème régional : dunaire, sec, humide, forestier et montagnard, chacun ayant un climat local original. D'après Le Treut (2013), le changement climatique devrait augmenter la sécheresse et la température des milieux sec et dunaire, déficitaires en eau absorbable, ce dernier étant également soumis à l'érosion marine ; il devrait induire un déficit hydrique dans les milieux humides ; dégrader les conditions fraîches du milieu forestier spécifique de hêtraies relictuelles de plaine ; soumettre les milieux montagnards aux variations amorcées du régime des pluies, aux changements de températures estivales et aux modifications du manteau neigeux.

Dans ce territoire, 251 sites d'études ont été sélectionnés (Fig. 1, Annexe 1). Pour répondre à l'hypothèse que les effets du changement climatique peuvent être distingués des autres facteurs anthropiques, le bon état de conservation des conditions naturelles de présence des espèces est primordial dans cette sélection. Elle évacue autant que possible les espaces sur lesquels les aménagements de toutes sortes peuvent impacter fortement la biodiversité. Dans cette étude, la sélection des sites est ainsi basée sur une référence de l'état de conservation qualifié de « bon ». L'état de conservation d'un habitat naturel est considéré comme favorable suivant plusieurs critères : aire de répartition naturelle, surface importante (au minimum possibilité de positionner les unités d'échantillonnage liées aux protocoles), stable ou en extension (maîtrise foncière et gestion écologique constante), connexion potentielle à d'autres milieux naturels, composition homogène en espèces caractéristiques/typiques/rares, distants au moins de 50 m des activités anthropiques, etc. La répartition des sites est également spatialement équilibrée à travers la région Nouvelle–Aquitaine. En terme pratique, les sites ont un accès facile permettant la réalisation de campagnes de relevés standardisées. Une pré–sélection de sites par les conservatoires botaniques nationaux a permis, au préalable, d'identifier des sites considérés en bon état de conservation. Cette sélection s'est appuyée sur l'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels réalisés dans le cadre du schéma pluriannuel de suivi des habitats d'intérêts communautaires (HIC) (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2016b).



Sites de suivis des sentinelles du climat par type de milieu, en 2019.

Fig. 1. Sites de suivis des sentinelles du climat validés en 2019.

- Indicateurs « sentinelles du climat »

Un état de la connaissance des effets du changement climatique sur la biodiversité a permis de lister des groupes d'espèces indicateurs couramment utilisés pour caractériser l'état des milieux: mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes, insectes (bourdons, odonates, lépidoptères), amphibiens, reptiles (lézards) et petits mammifères (rongeurs, Marmotte des Alpes). 752 articles ont été recensés traitant du sujet du changement climatique et des différents taxons (flore, insecte, amphibien, reptile, oiseau, mammifère) (MALLARD, 2016a). Les mots clés de recherche ont été identifiés selon notre hypothèse de départ définissant les espèces sentinelles du climat : les changements d'aire de répartition, de phénologie et d'écophysiologie des espèces.

Les espèces et groupes d'espèces indicateurs ont été sélectionnés pour chacun des 5 types d'écosystèmes (Fig. 1) : dunaires, secs, humides, forestiers et montagnards. Ces espèces ont été sélectionnées sur les critères suivants : capacité de déplacement faible, inféodées aux écosystèmes sensibles, sensibilité au changement climatique, biologie et écologie connues, observations faciles et objectifs de conservation des espèces (MALLARD, 2016a ; MALLARD, 2018 ; MALLARD & COUDERCHET, 2019).

À partir du territoire de la Nouvelle-Aquitaine, 21 indicateurs du changement climatique dans différents écosystèmes ont été choisis. L'évolution des indicateurs de cortèges floristiques sera suivie pour chacun des écosystèmes étudiés : communautés végétales des dunes littorales non boisées ; des pelouses sèches calcicoles ; des landes humides ; des tourbières, des lagunes du plateau landais, des rives d'étangs arrière-littoraux et de forêts à hêtres de plaine. Les cortèges floristiques concernent les spermatophytes et ptéridophytes excluant les bryophytes et lichens (complexes à appréhender). Concernant le suivi des forêts à hêtres, le champ d'investigation taxonomique concerne les spermatophytes, ptéridophytes et bryophytes (MALLARD, 2017b). Les espèces et groupes d'espèces animales suivantes font également l'objet d'étude (Phase 1 développement des indicateurs, Fig. 2) : *Timon lepidus* (Daudin, 1802) (Lézard ocellé) ; populations de lépidoptères et ascalaphes de pelouses calcicoles ; populations de lépidoptères de landes humides ; *Phengaris alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Azuré des mouillères) ; *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) (Lézard vivipare) ; *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) (Vipère péliade) ; leucorrhines et cortège d'odonates associé ; *Hyla molleri* (Bedriaga, 1889) (Rainette ibérique) et *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) (Rainette verte) ; *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) (Apollon) ; cortège de lépidoptères de montagne associé ; *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1767) et cortège d'orthoptères de montagne associé ; *Rana pyrenaica* (Serra-Cobo, 1993) (Grenouille des Pyrénées) ; *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) (Lézard de Bonnal); *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758) (Marmotte des Alpes) (MALLARD, 2018).

Ces indicateurs choisis dans les écosystèmes de référence constituent la base du programme « les sentinelles du climat » pour un suivi multi-écosystèmes, multi-espèces à long-terme des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine (Phase 1 développement des indicateurs, Fig. 2).

- Démarche d'analyses et modélisation

L'objectif de cette modélisation est de projeter, à partir de l'exploitation des données existantes et des données spécifiques au programme, les réponses des espèces sentinelles au changement climatique.

La modélisation ne commence pas avec le modèle informatique, elle commence comme une schématisation. Un modèle est une représentation simplifiée d'une réalité (CHAMUSSY, 2014). Pour que

le modèle soit pertinent, il faut au préalable comprendre et justifier ses entrants et sortants. Ainsi, un modèle très flexible mais sans justification écologique donnera de mauvaises prédictions (ARAUJO & PETERSON, 2012 ; BELL & SCHLAEPFER, 2016). Afin de visualiser ce que nous devions prendre en compte comme facteurs, et les réponses que nous attendions du modèle, nous avons dans un premier temps réalisé un schéma de réflexion (Fig. 2) (MALLARD, 2017a ; MALLARD & COUDERCHET, 2019).

Trois échelles de données seront prises en compte (Phase 2 Base de données, Fig. 2):

- **Échelle macro-climatique/écologique** (Phase 2 Base de données, Fig. 2) – Afin de modéliser les effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle régionale, l'observation sur le terrain nécessite des données suffisantes pour obtenir des résultats pertinents. Les observatoires régionaux sont des outils permettant d'accéder à une masse d'observations naturalistes, validées et diffusées sur tout le territoire. Cependant, ces données permettent d'accéder principalement aux données de présence. Les données proviennent de protocoles d'observation naturalistes non encore standardisés. A cette échelle, les données de Météo France sont utilisées.

- **Échelle méso-climatique/écologique** (Phase 2 Base de données, Fig. 2) – Les données d'abondance des individus sont plus longues et plus difficiles à obtenir. Elles contiennent une mine d'analyses importante. La combinaison de ce deuxième type de données avec celle des données de présence enrichit et valide les modèles. Ces données nécessitent, dans tous les cas, une surveillance protocolisée des populations naturelles sur le terrain. 251 sites d'études ont été sélectionnés. Pour être liée au changement climatique, la surveillance des espèces sentinelles est complétée par une surveillance ponctuelle de la température et de l'humidité air sur 160 sites par le biais de stations météorologiques à 1m10–1m50 du sol et complétées sur 18 sites par des stations à 10–50 cm du sol (Annexe 2).

- **Échelle micro-climatique/écologique** (Phase 2 Base de données, Fig. 2)– L'écophysiologie peut contribuer à une vision globale des impacts du changement climatique sur les organismes, les écosystèmes et leurs réponses évolutives. Les espèces et leurs stades de développement ont des plages thermiques différentes reflétant une spécialisation dans les régimes de température, l'habitat et les caractéristiques de mode de vie. Leurs limites de température peuvent être modifiées par acclimatation ou adaptation évolutive à des limites spécifiques. Les sondes thermiques sont utilisées pour imiter les propriétés thermiques et hydriques des organismes.

Les données biologiques issues de sites d'étude sont à relier à un contexte paysager associé à des effets d'autres facteurs anthropiques. Une méthode est de s'appuyer sur des indices paysagers (Phase 2 Base de données, Fig. 2) permettant de replacer ces écosystèmes dans l'espace en étudiant leur taux de dégradation et les échanges entre les systèmes voisins dans le paysage (MALLARD, 2016a).

L'ensemble de ces données permettront d'analyser les trois effets spécifiques du changement climatique sur la répartition, la phénologie et l'écophysiologie des espèces sentinelles du climat. A partir de ces analyses complémentaires, avec des modèles climatiques et écologiques en interaction, une modélisation de la répartition des espèces face au changement climatique sera réalisée afin de déterminer l'adaptation ou l'extinction locale des espèces dans les années à venir (Phase 3 Analyses et Modélisation, Fig. 2).

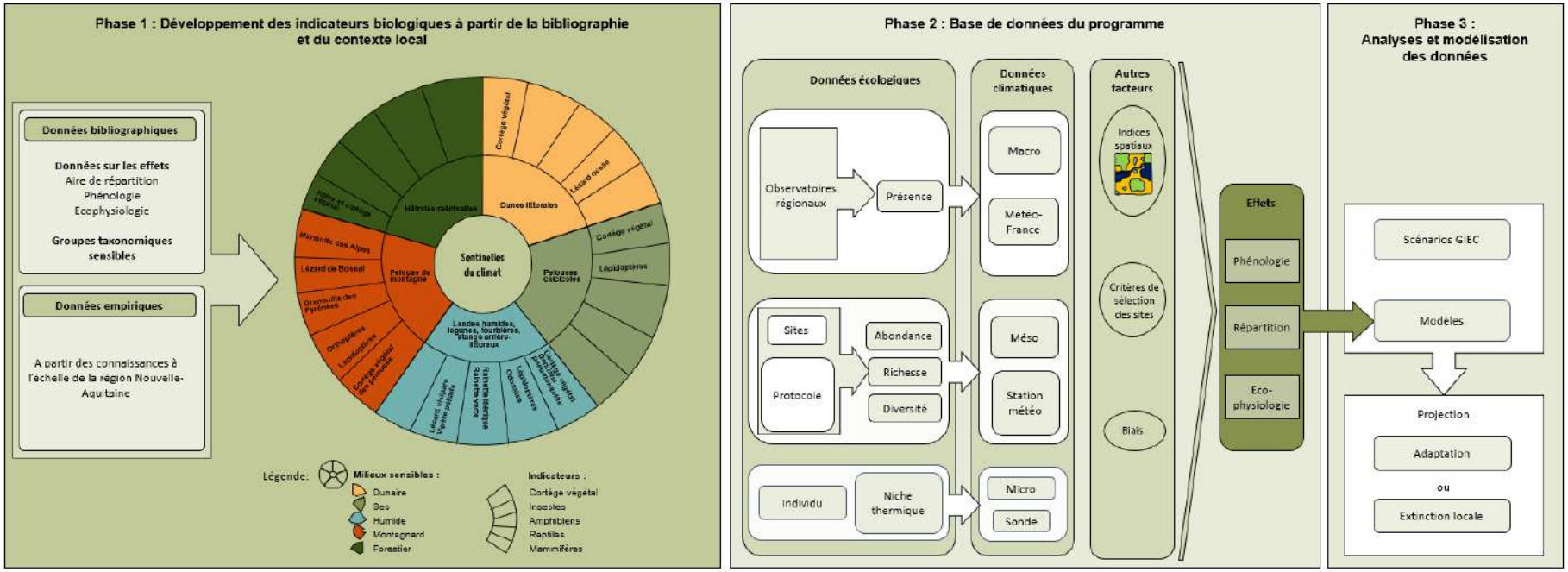


Fig. 2. Plan d'analyse global du programme les sentinelles du climat.

- Une démarche innovante : l'Ecologie du changement climatique

L'émergence de sous-branches de l'écologie liées aux activités anthropiques est relativement récente. Par exemple, sous l'impulsion de l'écologie du paysage et de la biologie de la conservation, la recherche sur les effets des routes sur les écosystèmes et les paysages progresse depuis ces dernières années (COFFIN, 2007 ; MALLARD, 2014). La publication du livre des américains Forman *et al.* (2003), a marqué la consolidation du nouveau concept d'« écologie de la route » par exemple. Les auteurs s'appuient sur les preuves existantes, croissantes qui démontrent que les routes ont des effets négatifs sur les composantes, les processus et les structures de l'écosystème, et que les causes sont autant liées à la pression de l'ingénierie, qu'à l'aménagement du territoire et à la politique des transports (forces motrices) (FORMAN *et al.*, 2003).

En comparaison avec l'écologie de la route, les connaissances sur les conséquences du changement climatique sur la biocénose sont encore plus récentes et datent des années 1990. Le concept d'écologie du changement climatique n'existe pas encore à notre connaissance.

L'écologie du changement climatique fait ainsi appel à plusieurs sciences biologiques interdépendantes, allant de la description des systèmes (botanique, zoologie, biologie des populations, démo-écologie, synécologie) jusqu'à l'étude des perturbations anthropiques (écotoxicologie, écologie du paysage, écologie urbaine, restauration écologique) (Fig. 3). Cela nécessite des efforts de cohérence pour mettre en place des méthodes, des référentiels partagés pour aborder ou poursuivre les recherches existantes.

La quantification des effets du changement climatique sur les écosystèmes terrestres est contrainte par de nombreuses incertitudes liées à la variabilité des pressions du climat sur le fonctionnement des écosystèmes d'une part, à l'irrégularité des facteurs anthropiques d'autre part. Les pressions exercées sur les écosystèmes peuvent être modifiées par des choix politiques au niveau local, régional ou national (MASSU & LANDMANN, 2011). Il est alors nécessaire de combiner, dans une approche hypothético-déductive, l'écologie du paysage et l'aménagement du territoire afin d'identifier les dynamiques écosystémiques pour donner des orientations de conservation du milieu. L'interdisciplinarité est un moyen de mieux poser la relation Homme/écosystèmes naturels pour établir des raisonnements partagés et mieux acceptés.

Dans le cadre de ce concept, l'identification des mécanismes biologiques associés à une réponse donnée au changement climatique est indispensable pour la réalisation de projections sur les futurs changements de la biodiversité (TAFANI *et al.*, 2013). Les recherches effectuées sur le terrain à propos du changement climatique sont essentielles pour alimenter des modèles physiologiques et fonctionnels (LI *et al.*, 2013).

La démarche dite hypothético-déductive relie les études de terrain, les modèles et les expériences afin de valider des relations causales entre le changement climatique et les dynamiques de la biodiversité (PRADERVAND *et al.*, 2014). Cette démarche devient un point de rencontre entre recherche et expertises, entre ceux qui observent et modélisent. Elle caractérise la recherche-action. En effet, les gestionnaires d'espaces naturels, les associations réalisent un travail important d'observations, d'actions de suivi, dont l'expérience pourtant enrichissante, reste peu valorisée par la science. Les moyens mis en place dans ce programme favorisent un tel travail coordonné qui lie les différentes disciplines. En pratique, « Cistude Nature », association loi 1901 agréée au titre de la protection de la nature, a un rôle de médiateur, atténuant à son niveau les obstacles institutionnels ou de langage entre universitaires et naturalistes, et tissant les liens entre le public et le politique en traversant les métiers.

La structure coordinatrice se place à l'interface entre science et société, elle recherche le lien privilégié entre les décideurs, les experts naturalistes et les chercheurs. L'association coordonne le programme sur la validation des méthodes, la production scientifique, propose des outils de communication et de médiation à destination de tous les publics, etc. Ce rôle de coordination est appuyé par un conseil scientifique, constitué de chercheurs extérieurs au programme, qui valide les méthodes, les analyses, les résultats et les productions scientifiques du programme (MALLARD, 2017a ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2016a ; MALLARD, 2016b).

Comme pour l'écologie de la route, l'écologie du changement climatique est ainsi ancrée dans une approche de recherche appliquée, fondamentale et d'action pluridisciplinaire à l'interface principalement entre l'écologie et la climatologie (Fig. 3).

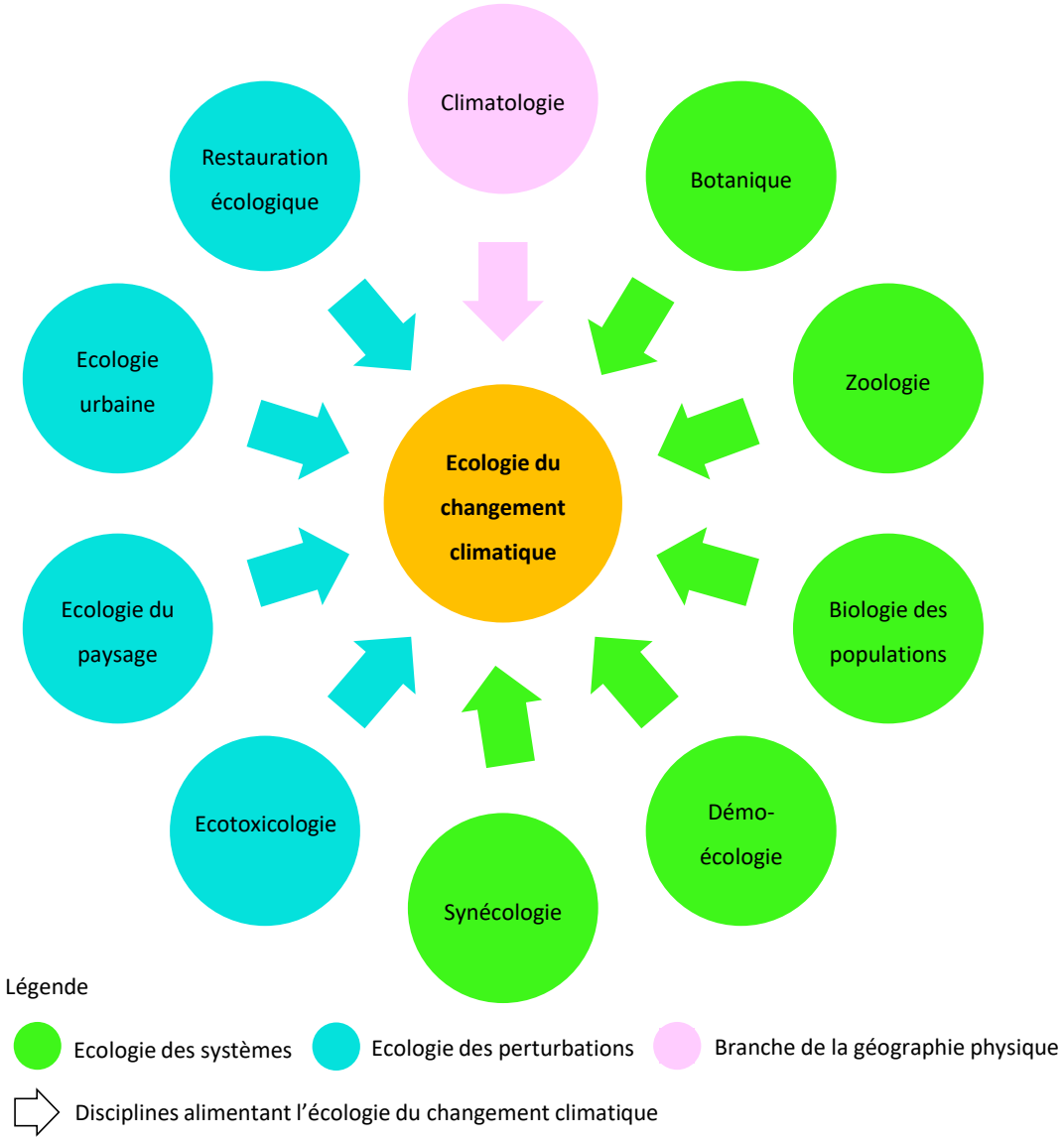


Fig. 3. L'écologie du changement climatique parmi les sciences de l'écologie et la climatologie.

- Structure du rapport

Dans le cadre de cette démarche de recherche en écologie du changement climatique, cet ouvrage scientifique présente par groupe taxonomique (Partie I. La flore, Partie II. Les insectes, Partie III. Les amphibiens, Partie IV. Les reptiles, Partie V. Les mammifères) qui sont les espèces et groupes d'espèces sentinelles du climat.

Chaque chapitre est associé à des indicateurs biologiques. Les chapitres sont constitués des parties suivantes :

– §.1) le contexte et la problématique liés aux espèces étudiées,

– §.2) le matériel et les méthodes mis en place dans le cadre des suivis naturalistes des espèces, des analyses statistiques et mécanistiques des données, de la modélisation de la répartition des espèces,

– §.3) les premiers résultats exploratoires de 2017 à 2019 sur les variations interannuelles des espèces en lien avec le climat,

– §.4) une discussion permettant d'aboutir sur des pistes d'hypothèses et de perspectives d'analyse.

Enfin la dernière partie (Partie VI. Changement climatique et paysage) présente l'originalité du programme, à savoir d'intégrer dans la modélisation de répartition des espèces sentinelles du climat d'autres facteurs à travers les indices paysagers, cela dans l'hypothèse de pouvoir dissocier la part du changement climatique des autres facteurs dans la réponse de ces espèces.

PARTIE I. LA FLORE

Chapitre 1. Communautés végétales de plaine et de montagne

Auteurs : *Rémi David, Kévin Romeyer,* ***Contributeurs :*** *Aurélien Belaud, Clément Clero, Anthony Le Fouler, Sylvain Bonifait, Adeline Aird, Laurent Chabrol, Isabelle Charissou, Théo Emeriau, Frédéric Fy, Mickaël Mady, Olivier Nawrot, Grégory Caze*

Résumé :

Le climat de Nouvelle-Aquitaine pourrait connaître des dérèglements importants dans les prochaines décennies avec une incidence sur la biodiversité végétale en termes de répartition d'espèces et donc de composition et structure des cortèges floristiques. Le programme « Les Sentinelles du climat » a pour objectif de préciser ces effets à différents horizons et selon des scénarios de changement climatique plus ou moins optimistes. Deux volets complémentaires sont ainsi engagés pour quantifier les modifications floristiques et tenter d'identifier leurs causes à différentes échelles. Le premier s'intéresse à la modélisation des aires de répartition actuelles et futures des espèces à l'échelle régionale à partir des données qualitatives (présence/absence) de l'Observatoire de la Biodiversité Végétale de Nouvelle-Aquitaine (OBV-NA). Le second volet cherche à évaluer l'évolution des cortèges floristiques de différents écosystèmes potentiellement sensibles aux changements climatiques en se basant sur des données quantitatives (fréquences d'espèces) issues d'un réseau de suivis protocolés. L'interaction entre les résultats tirés de ces 2 volets doit permettre d'établir les prédictions d'évolution de la biodiversité végétale les plus fiables et robustes possible.

Dans ce rapport, les étapes de préparation et de sélection des variables environnementales nécessaires à la modélisation spatiale sont explicitées. De premières cartes de la répartition potentielle actuelle, pour un lot d'espèces de pelouses calcicoles, sont réalisées en fonction de différents choix méthodologiques. La confrontation de ces cartes et des indices de validation associés permet de discuter des options qui seront à privilégier, en matière de types de modèles et de paramétrage de ces derniers, lors de la réalisation des cartes définitives. Par ailleurs, les données de suivis protocolés, issues du réseau de dispositifs mis en place sur les pelouses calcicoles, sont analysées à la suite d'une seconde lecture opérée en 2019. Ce travail permet notamment le développement d'une méthodologie de traitement diachronique de ces données. Les résultats exploratoires qui ressortent de ces analyses montrent une stabilité relative des cortèges sur le pas de temps étudié. Une tendance à la fermeture pour certains types de pelouses, associée à une légère eutrophisation, a pu être notée. Une relative thermophilisation des cortèges a également pu être décelée. Une séquence temporelle de suivis plus longue devra permettre de confirmer ces tendances.

Mots-clés : AFC, changement climatique, flore, modélisation, modifications de cortèges, Nouvelle-Aquitaine, OBV-NA, pelouses calcicoles, SDM, suivis, végétations.

1.1 Introduction

L'un des effets les mieux reconnus et documentés du changement climatique sur la flore concerne la modification des aires de répartition des espèces. Les réponses de ces dernières peuvent prendre

quatre formes au niveau spatial : migration, extension, contraction et extinction. En Nouvelle-Aquitaine, le dérèglement serait particulièrement important et rapide (LE TREUT, 2013 ; ACCLIMATERRA, 2018). Cela aurait des conséquences significatives sur la biodiversité végétale puisqu'un taux de substitution de près de 70% est attendu pour le sud-ouest de la France à l'horizon 2080 en suivant le scénario RCP 8.5 du GIEC (THUILLER *et al.*, 2005).

Dans ce contexte, un travail sur la sensibilité climatique des espèces végétales est engagé par le Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (MALLARD, 2018a ; DAVID, 2018) afin de modéliser, en fonction de différents scénarios climatiques et pour des horizons plus ou moins proches, ces modifications d'aires de répartition à l'échelle régionale. Ce travail permettra en outre une amélioration des connaissances sur l'autécologie des espèces à partir des résultats de modèles de distribution d'espèces, basés sur la corrélation entre présences avérées d'une espèce et conditions environnementales associées. Les évolutions spatiales des espèces et donc des cortèges floristiques seront obtenues en comparant les répartitions potentielles actuelles et futures ; ces dernières étant sous l'influence du changement climatique.

En amont de cette phase de comparaison « actuel-futur » qui concentrera l'attention pour la suite du programme « les Sentinelles du climat », la modélisation des répartitions d'espèces pertinentes forme un enjeu majeur par rapport à la qualité des prédictions d'évolution. C'est pourquoi la mise en forme des variables, leurs relations, leurs apports respectifs, ainsi que la comparaison des types de modèles sont discutés en priorité dans ce rapport. L'objectif étant d'apporter des éléments pour la sélection des variables à privilégier et du type de modèle à utiliser.

En parallèle, un réseau de suivis protocolés de la biodiversité végétale est développé pour permettre d'évaluer *in situ* les changements de cortèges spécifiques en lien avec des variables météorologiques (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2016b). Les indicateurs biologiques utilisés pour ces suivis concernent des communautés végétales et taxons potentiellement sensibles aux variations du climat : forêts à Hêtre de plaine, landes humides et tourbières, gazons amphibies des lagunes et étangs arrière-littoraux, végétations de dunes et pelouses calcicoles. Depuis 2017, 82 dispositifs de suivis de ces communautés végétales ont été mis en place dans le cadre du programme « les Sentinelles du climat ». Ils auront vocation à être relus régulièrement, sur le long terme, et pourront servir à valider ou ajuster les modèles prédictifs élaborés.

Ce réseau de suivis complète un réseau préexistant développé à différentes échelles et à travers divers programmes tels que RENECOFOR (ULRICH, 1995), le suivi d'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire d'Aquitaine étendu à la Nouvelle-Aquitaine en 2019 (LE FOULER & CLERO, à paraître ; LE FOULER & BLANCHARD, 2011 ; LE FOULER, 2012 ; FY & BISSOT, 2014 ; LAFON & LE FOULER, 2014 ; LAFON *et al.*, 2015 ; BEUDIN *et al.*, 2016), et le suivi du cordon dunaire de l'ONF (FAVENNEC, 2002). L'ensemble des données sont récoltées en suivant des méthodes protocolées et sur des zones précises matérialisées physiquement. Ceci permet une réplication dans le temps et dans l'espace qui autorise une comparaison des données en limitant les biais (fréquences estimées, richesse spécifique par unité de surface, constance de la zone échantillonnée).

Les enjeux des suivis temporels sur ces dispositifs sont d'une part de mesurer les modifications de cortège et de structure, et d'autre part de pouvoir relier ces modifications à des phénomènes explicatifs. Ces volets complémentaires passent par des phases d'analyses différenciées. La première étape de quantification et qualification des changements ne s'intéresse qu'aux données floristiques issues des suivis. La seconde étape de corrélation repose à la fois sur les résultats de la première étape et sur la disponibilité de variables additionnelles susceptibles d'expliquer les changements (SEIDLING *et*

al., 2008 ; ARCHAUX *et al.*, 2009 ; DUPRE *et al.*, 2010 ; GAUDNIK *et al.*, 2011 ; STEVENS *et al.*, 2011 ; VAN DEN BERG *et al.*, 2011 ; DIEKMANN *et al.*, 2014 ; BOUTIN *et al.*, 2017). Dans le cadre de ce rapport, la démarche appliquée permet d'assurer la première étape de mesure des changements entre plusieurs années de suivi.

Les travaux de modélisation et de suivis protocolés s'intéressent aux mêmes indicateurs biologiques, avec des résolutions et des approches différentes mais pour lesquels les résultats concernent des évolutions de cortèges floristiques prédites ou mesurées. *In fine*, ils ont vocation à s'enrichirent mutuellement en couplant et comparant ces évolutions déterminées aux échelles locale et régionale.

1.2 Matériel et Méthodes

1.2.1 Modélisation des répartitions potentielles des espèces

- **Objectifs de la modélisation**

Les modèles spatiaux nous permettent d'effectuer des comparaisons entre les répartitions potentielles des espèces obtenues compte-tenu des conditions actuelles des milieux et celles prédites pour des périodes situées dans un futur plus ou moins éloigné. De ces comparaisons, des conclusions peuvent être tirées quant à la dynamique démographique des plantes en fonction du changement climatique. Les espèces qui seront identifiées comme les plus sensibles à ces modifications de leur environnement pourront alors être considérées comme des espèces « sentinelles du climat ».

Pour ce chapitre, seules des répartitions potentielles pour la période actuelle seront produites car les données relatives aux projections du climat futur ne sont pas encore disponibles au format adéquat. Une emphase sera donc faite sur les différentes étapes de la modélisation, les contraintes inhérentes aux jeux de données qui ont pu être rassemblés, ainsi que les choix méthodologiques qui sont envisagés pour la suite des développements dans les rapports ultérieurs.

- **Rassembler et mettre en forme les données floristiques**

– Données sources

L'Observatoire de la biodiversité végétale (OBV) de Nouvelle-Aquitaine (CBNSA, 2019 ; OBV, 2019) est la source exclusive des données floristiques utilisées dans cette étude. Compte-tenu de l'état de la connaissance pour les différents groupes taxonomiques, seule la flore vasculaire (Trachéophytes) est analysée. Elle comprend les Spermatophytes d'une part (plantes à fleurs) et les Ptéridophytes d'autre part (fougères et plantes affines). Au total, près de 4,5 millions de données d'observation sont recensées pour ces taxons sur l'ensemble de la région Nouvelle-Aquitaine. Ces observations correspondent à des présences avérées de plantes, géographiquement localisées, précisément datées et associées à un observateur identifié.

– Résolution

La résolution des données sources dépend de la stratégie d'inventaire employée sur le terrain. En l'occurrence, les inventaires systématiques de la flore de Nouvelle-Aquitaine sont menés à l'échelle de la maille de 5 km², avec le souci de réaliser des prospections dans un maximum des mailles de 1 km² qu'elle contient. Ainsi, l'exhaustivité floristique est recherchée à la maille 5 km². A la maille 1 km², les botanistes ne relèvent parfois que les taxons qui n'ont pas déjà été observés précédemment, les taxons rares et patrimoniaux, ceux de milieux d'intérêt floristique particulier. De plus, les espèces rencontrées peuvent varier fortement selon la saison. Il n'est donc pas possible d'obtenir une image exacte de la répartition régionale de ces espèces à partir des cartes de répartition des taxons à la résolution d'1 km². Pour modéliser la répartition potentielle des taxons, c'est tout de même cette résolution qui a été retenue car un compromis a dû être trouvé entre données floristiques et données environnementales disponibles (Annexe 4). Parmi les nombreux jeux de données environnementales réunis pour cette étude, certaines des variables (45% du total) présentent des résolutions bien inférieures au kilomètre carré et ont fait l'objet d'un upscaling (dégradation de la résolution) pour redescendre à ce niveau de représentation. A l'inverse, les données climatiques (35% du total) issues

du modèle SAFRAN-ISBA de Météo France (SOUBEYROUX *et al.*, 2007 ; VIDAL *et al.*, 2010) ont subi un downscaling (augmentation de la résolution) pour arriver à l'échelle du kilomètre carré.

- Filtres appliqués

De nombreux filtres ont été appliqués pour mieux cibler les informations pertinentes au sein de ce jeu de données. Ceux-ci sont de 3 types principaux : temporels, géographiques et taxonomiques.

Tout d'abord, seules les données récentes, c'est-à-dire celles récoltées entre 1995 et 2019 ont été conservées. Ces bornes chronologiques ont été sélectionnées pour aboutir à un seuil d'ancienneté suffisamment englobant pour inclure les données de différentes ex-régions administratives, tout en excluant les données trop anciennes qui ne reflèteraient plus vraiment la réalité des répartitions actuelles des taxons. Historiquement, les inventaires floristiques ont été menés plus tôt dans certaines ex-régions, notamment en Limousin, que dans d'autres comme l'Aquitaine, ou encore le Poitou-Charentes où ceux-ci ne sont pas encore terminés.

Ensuite, seules les données localisées précisément et présentant une géométrie adéquate à l'échelle de travail (1km²) ont été conservées. Ainsi, les relevés floristiques associés à des géométries de superficie supérieure au kilomètre carré ont été exclus de l'analyse. Ceux intersectant plusieurs mailles de 1 km² ont été affectés à la maille avec le plus grand pourcentage de surface (ou linéaire) de chevauchement dès lors que ce pourcentage maximal de recouvrement atteignait au moins 30 % de la superficie du relevé. En-deçà de ce seuil, les relevés n'ont pas été conservés. Enfin, tous les relevés inclus dans des mailles 1km² qui intersectent le territoire de la Nouvelle-Aquitaine ont été utilisés. Ceci inclut donc notamment certains relevés réalisés à l'extérieur de la région mais à proximité immédiate de ses bordures, de telle façon qu'ils se retrouvent à l'intérieur d'une maille 1km² située en zone frontalière des deux régions. De cette façon, les potentiels effets de bords sont évités.

Tab. I. Espèces de pelouses calcicoles retenues pour la modélisation

Espèce	*Code*	*Nb de présences (Mailles de 1 km)*	*Type biologique*	*Chorologie*	*Xéricité*
Bromopsis erecta (Huds.) Fourr., 1869	Bro.ere	1790	Hémicrytophyte cespiteux	Eurasiatique	Mésoxérophile
Festuca marginata (Hack.) K.Richt., 1890	Fes.mar	571	Hémicrytophyte cespiteux	Européen	Mésoxéro à xérophile
Argyrolobium zanonii (Turra) P.W.Ball, 1968	Arg.zan	237	Chaméphyte suffrutescent	Méditerranéen	Xérophile
Sesleria caerulea (L.) Ard., 1763	Ses.cae	212	Hémicrytophyte cespiteux	Européen	Mésoxéro à xérophile
Teucrium pyrenaicum L., 1753	Teu.pyr	197	Chaméphyte suffrutescent	Franco-ibérique	Mésoxéro à xérophile
Rhaponticum coniferum (L.) Greuter, 2003	Rha.con	153	Hémicrytophyte à rosette	Méditerranéen	Xérophile
Helictochloa pratensis (L.) Romero Zarco, 2011	Ave.pra	73	Hémicrytophyte cespiteux	Européen	Mésophile à mésoxérophile
Lavandula latifolia Medik., 1784	Lav.lat	70	Chaméphyte frutescent	Méditerranéen	Xérophile
Pistacia terebinthus L., 1753	Pis.ter	36	Nano-phanérophyte	Méditerranéen	Xérophile
Trinia glauca (L.) Dumort., 1829	Tri.gla	21	Hémicryptophyte bisannuel	Européen	Mésoxéro à xérophile

Sur le plan taxonomique, le niveau retenu pour l'instant est celui de l'espèce, suivant la nomenclature TaxRef12 (GARGOMINY *et al.*, 2018). Les mentions de sous-espèces ou variétés ont donc été traitées au niveau spécifique de façon à simplifier le jeu de données et à travailler à un niveau taxonomique homogène. De plus, les analyses menées ici ne visant qu'à définir une méthodologie pour la modélisation de la répartition potentielle des plantes, seul un lot restreint d'espèces a été mis à contribution dans cette édition. Dix espèces de pelouses calcicoles ont ainsi été sélectionnées (Tab. I) en fonction de leur fréquence dans la région (rares ou plus communes), de leur aire de répartition supposée, du caractère plutôt diffus ou aggloméré de leur répartition, de leur type biologique (arbustes, chaméphytes, hémicryptophytes, etc.).

- Biais spatiaux

Les données floristiques rassemblées au sein de l'OBV proviennent de programmes d'inventaire différents, réalisés par trois Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN), à des périodes à des périodes plus ou moins distinctes, et parfois en utilisant des protocoles différents. De ces divergences résulte un état de la connaissance qui n'est pas homogène à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine. On remarquera tout particulièrement le déficit d'informations pour trois des départements de l'ex-région Poitou-Charentes (Fig. 4), à savoir la Charente (16), les Deux-Sèvres (79) et la Vienne (86). Ces départements n'ont pas encore fait l'objet d'un inventaire systématique. En revanche, l'inventaire systématique de l'Aquitaine étant presque terminé, cette ex-région est assez bien couverte et l'on remarque seulement quelques lots de mailles qui n'ont pas encore été parcourues, ou dont les données récoltées n'ont pas encore été intégrées à l'OBV. On peut également noter la répartition plus agglomérée des observations en Limousin, avec des zones lacunaires réparties tout autour de mailles qui, à l'inverse, sont très densément inventoriées. Ces variations dans la structuration de l'information floristique entre les anciennes régions administratives résultent de choix différents qui ont été effectués au cours des dernières décennies par chacun des CBN. Il peut en découler un effet notable sur les résultats des modèles de répartition potentielle des espèces (BECK *et al.*, 2014 ; FOURCADE *et al.*, 2014), même si certains auteurs relativisent au contraire l'influence de ce facteur (BARBET-MASSIN *et al.*, 2012).

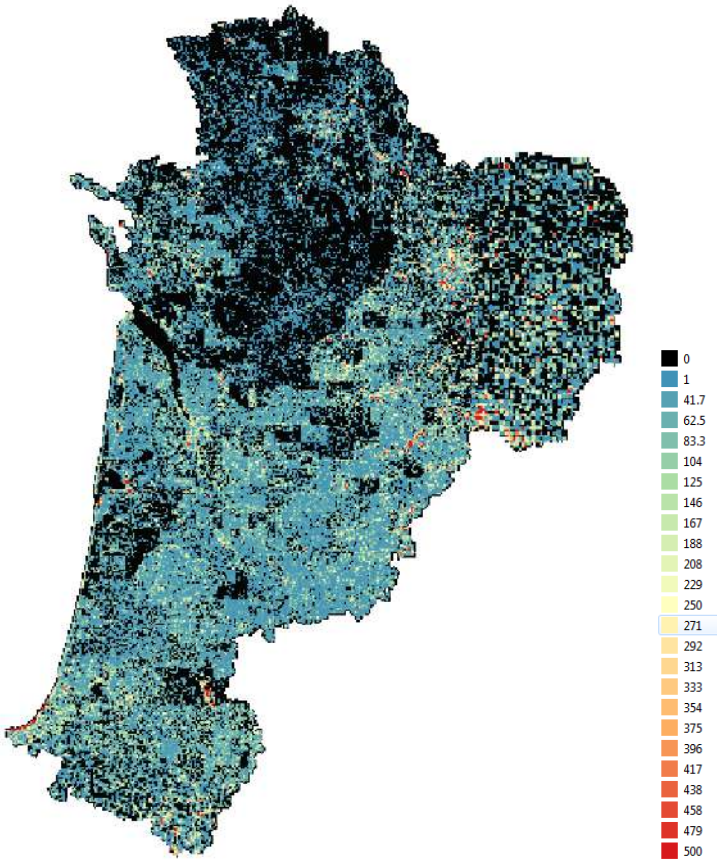


Fig. 4. Nombre d'observations floristiques par maille de 1km² (Source : OBV – septembre 2019)

Outre ces biais géographiques entre zones administratives, un autre biais ne dépendant pas de l'historique des prospections va également intervenir. Il résulte plutôt d'une propriété des données spatiales : l'autocorrélation spatiale. Celle-ci suppose que deux localités proches l'une de l'autres, en l'occurrence deux mailles de 1km², présentent généralement des valeurs similaires pour les variables étudiées, ou du moins des valeurs plus proches que celles obtenues en prenant n'importe quelle autre localité au hasard à une distance suffisante de la première. Ainsi, l'un des postulats de départ des analyses statistiques, à savoir que ces valeurs sont censées être réparties dans l'ensemble des mailles indépendamment de leurs positions relatives, n'est donc pas respecté (DORMANN *et al.*, 2007).

Dans le cas présent, il y a donc une probabilité supérieure de trouver une espèce dans une maille proche d'une autre où elle aurait déjà été observée que dans toute autre maille plus éloignée. Dans le cadre d'une modélisation de la répartition des espèces, ce phénomène en induit un autre, la distorsion des résultats par surreprésentation de certaines conditions environnementales dans le processus d'échantillonnage-apprentissage. Le risque est alors d'aboutir à une distorsion de la répartition générale des espèces qui ne sera pourtant pas relevée par les indices (BECK *et al.*, 2014), tel que l'AUC (Area Under the receiver operating Curve – HANLEY & MCNEIL, 1982), couramment utilisé pour juger de la précision et de la justesse des modèles.

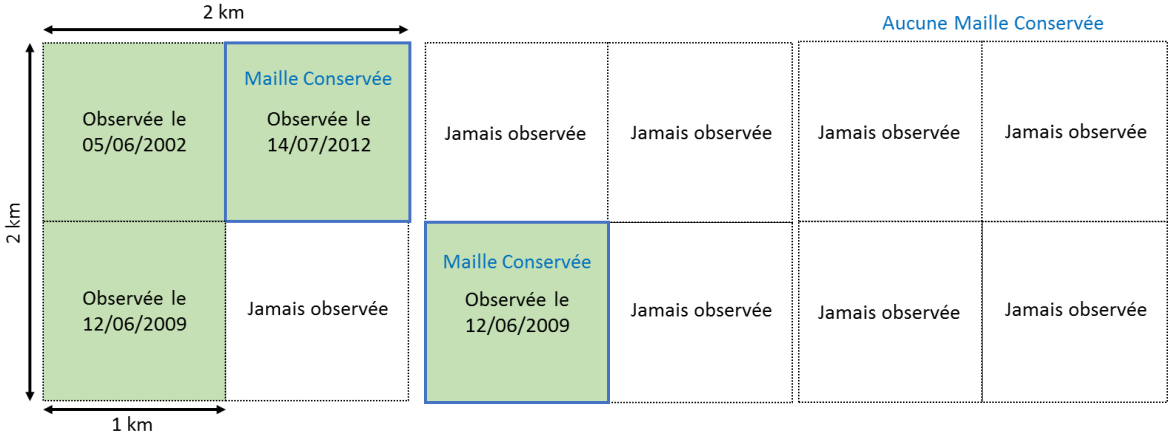


Fig. 5. Illustration de différents cas de figure lors du processus d'échantillonnage systématique au sein des données de présence des espèces

Pour remédier à ces sources de biais, certains auteurs recommandent d'utiliser une méthode d'échantillonnage systématique au sein des données sources qui conduit à n'en conserver qu'une partie (PHILLIPS *et al.*, 2009 ; BORIA *et al.*, 2014 ; FOURCADE *et al.*, 2014 ; HIJMANS & ELITH, 2019). On sélectionnera ainsi une quantité moindre de données de présence, de façon à la fois aléatoire et régulièrement répartie, en ne retenant qu'une seule des mailles de 1km² où la présence d'une espèce a été observée au sein d'un lot de 4. En pratique, on ne conserve que la maille de 1km² qui correspond à l'observation la plus récente de la plante dans une maille de 2km² l'englobant (Fig. 5). Si cette méthode n'élimine pas totalement les biais spatiaux, elle a néanmoins été évaluée comme étant la plus efficace pour les atténuer (FOURCADE *et al.*, 2014), et l'une des plus simples à mettre en place.

L'utilisation de cartes recensant les biais est une autre des options proposées par certains modèles, tel MaxEnt (DUDIK *et al.*, 2006 ; ELITH *et al.*, 2010). Cependant, une étude comparative des effets de différentes méthodes de gestion des biais spatiaux semble conclure qu'un échantillonnage aléatoire et régulier est souvent préférable à ces méthodes plus complexes et répond à un panel de situations plus large (FOURCADE *et al.*, 2014). Cette méthode présente aussi l'avantage de ne pas imposer une direction particulière au modèle, direction qui pourrait elle-même s'avérer biaisée par un manque de connaissance *a priori*.

- **Rassembler et mettre en forme les données environnementales**

  - Données sources

Parmi l'ensemble des variables environnementales disponibles (Annexe 4), un tri doit être effectué pour ne conserver que celles qui s'avèrent réellement pertinentes pour prédire la répartition des espèces végétales. Une classification de ces variables a été proposée (MOD *et al.*, 2016) qui regroupe 8 grands types, au sein desquels on compte 5 types jugés essentiels pour la modélisation (Tab. II).

Tab. II. Variables environnementales disponibles regroupées par grands types (selon MOD et al., 2016). Les types prioritaires pour la prédiction de la répartition des espèces végétales sont en noir, les autres en gris. Les 20 variables sélectionnées pour la modélisation sont en noir, les autres en gris. Les informations associées à chacune des variables sont disponibles en Annexe 4.

Température	*Eau*	*Substrat*	*Lumière*	*Interactions biotiques*	*Perturbations*	*Topographie*	*Occupation du sol*
MF_T_an	**ACO_ZH_pot**	BRGM_arg_calc	**IGN_MNT_ombr**		**MF_FF_an**	**IGN_MNT_alt**	BDTOPO_chemins
MF_TINF_an	**BDCART_lin_eau**	BRGM_arg	**MF_DLI_an**				BDTOPO_axes
MF_TSUP_an	BDCART_nb_eau	**BRGM_calc**	MF_SSI_an				**BDTOPO_routes**
	MF_DRAINC_an	BRGM_conglo					GFW_wood_biomass
	MF_ECOUL_an	BRGM_flysh					
	MF_ETP_an	BRGM_gres					
	MF_EVAP_an	BRGM_magma					
	MF_HNEIGE_an	BRGM_marne					
	MF_HNEIGE6_an	BRGM_metam					
	MF_HNEIGEX_an	BRGM_meteor					
	MF_HU_an	BRGM_pluto					
	MF_PE_an	BRGM_sable					
	MF_PRELIQ_an	**BRGM_schiste**					
	MF_PRENEI_an	ESDAC2015_AWC					
	MF_Q_an	ESDAC2015_bulk					
	MF_RNEIGE_an	**ESDAC2015_clay**					
	MF_RNEIGE6_an	**ESDAC2015_coarse_frag**					
	MF_RUNC_an	ESDAC2015_sand					
	MF_COUV_NEIGE_an	ESDAC2015_silt					
	MF_SWI_an	**ESDAC2019_CEC**					
	MF_RACINE_LIQ_an	**ESDAC2019_CN**					
	MF_RACINE_GEL_an	ESDAC2019_CaCO3					
		ESDAC2019_K					
		ESDAC2019_N					
		ESDAC2019_P					
		ESDAC2019_pH_CaCl					
		ESDAC2019_pH_H2O					
		ESDAC2019_pH_H2O_CaCl					

Les cartes géoréférencées de variables environnementales qui ont pu être rassemblées pour cette étude correspondent à 7 des 8 grands types, dont 4 des types jugés essentiels. En effet, nous ne disposons pas à l'heure actuelle de représentations cartographiques des interactions biotiques (compétition, facilitation, parasitisme, etc.) entre végétaux à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine et, à notre connaissance, celles-ci n'existent pas. Concernant les 4 autres types principaux, plusieurs sources de données ont pu être identifiées et collectées. De nombreux auteurs mettent en avant l'importance de rassembler des variables environnementales issues de chacun des différents grands types (FRANKLIN, 1995 ; BERTRAND *et al.*, 2012 ; DUBUIS *et al.*, 2013) afin de cerner au mieux l'ensemble des paramètres qui contribuent à définir la niche écologique des espèces et, par la suite, leur répartition géographique.

- Choix des variables

Le choix de ces variables va conditionner les résultats de la modélisation et revêt donc une grande importance. De nombreuses méthodes de tri ont été proposées et testées dans la littérature (DORMANN *et al.*, 2013 ; FOURNIER *et al.*, 2017). Au vu des résultats de ces études, nous opterons ici pour une méthode combinant l'analyse de la colinéarité des variables, l'évaluation via des indices de l'importance de chacune dans la modélisation, ainsi qu'un examen de la pertinence écologique de chacune pour prédire la répartition des espèces (§ 1.3.1). En effet, quand bien même une variable environnementale

présenterait tous les indices mathématiques d'une influence notable sur la répartition d'une espèce, il apparait primordial de pouvoir justifier de la signification biologique des interactions entre les plantes et les variables environnementales retenues (AUSTIN, 2002 ; ARAUJO & GUISAN, 2006 ; DORMANN *et al.*, 2013).

Dans le cadre d'une modélisation de la répartition future des espèces végétales, une autre condition *sine qua none* pour l'utilisation des variables environnementales est la disponibilité de cartes de ces mêmes variables pour les périodes qui feront plus tard l'objet d'une projection. Si l'on peut raisonnablement considérer que les cartes actuelles des principales caractéristiques géologiques, édaphiques et physico-chimiques en général sont relativement transposables à l'échelle de plusieurs décennies, qu'en est-il des autres ? En confrontant les cartes anciennes de l'IGN et les couches d'occupation du sol disponibles pour la période actuelle, on peut rapidement s'apercevoir des nombreux changements intervenus. Par ailleurs, il apparait difficile de préjuger de l'occupation du sol dans 50 à 80 ans, les pratiques agricoles et de gestion forestière pouvant évoluer dans le temps, tout comme les choix relatifs à l'urbanisation. Certains auteurs mettent même en doute le fait que ces informations soient réellement indispensables pour prédire la répartition des espèces à certaines échelles (THUILLER *et al.*, 2004). Ils soulignent toutefois que, parmi les types d'occupation du sol possibles, certains apportent tout de même une information qui n'est pas corrélée aux variables bioclimatiques déjà intégrées, et donc contribuent à l'amélioration des résultats des modèles. Dans ce cadre, un travail de prise en compte des éléments paysagers dans la modélisation a été initié au sein du programme « les Sentinelles du Climat » (LOBRY *et al.*, 2018) et fera prochainement l'objet d'une thèse (LOBRY, en cours). Ces résultats ne sont pas encore disponibles à l'heure actuelle mais auront vocation à intégrer le corpus des éléments pris en compte dans la modélisation de la répartition des espèces végétales.

Pour les essais de modélisation réalisés dans ce chapitre, le choix est donc fait d'exclure *a priori* les données d'occupation du sol et de se limiter aux variables ayant trait à ses conditions physico-chimiques, au climat, à l'hydrologie et à la topographie de la Nouvelle-Aquitaine. Le climat n'est bien entendu pas considéré comme un élément stable mais pourra justement s'avérer l'élément variable de l'équation grâce aux données de projection produites par le modèle ALADIN-Climat v5.2 de Météo France (SPIRIDONOV *et al.*, 2005). Là encore, une adéquation entre les variables utilisées pour modéliser les répartitions actuelles des plantes et celles disponibles pour le futur devra être recherchée pour permettre la comparaison des résultats.

- Homogénéisation des données

Les variables rassemblées sont disponibles à des résolutions très différentes les unes des autres, allant de pixels de 25m de coté à des mailles de 8 km². La couverture spatiale de ces couches est elle aussi très diverse, allant de l'ensemble du globe à la stricte Nouvelle-Aquitaine. Enfin, les systèmes de projection géographiques, tout comme les formats de données, sont également très différents d'une couche à l'autre. Ces données ont donc fait l'objet de nombreux traitements en vue d'homogénéiser l'emprise et la résolution des rasters qui sont par la suite utilisés pour la modélisation. La plupart de ces étapes sont réalisées via le logiciel FME (SAFE SOFTWARE, 2019) qui propose une interface permettant de générer des chaînes de transformations multiples pour aboutir au résultat désiré. Il permet également de visualiser sous forme de schémas l'ensemble des processus de traitement (Fig. 6 et Fig. 7).

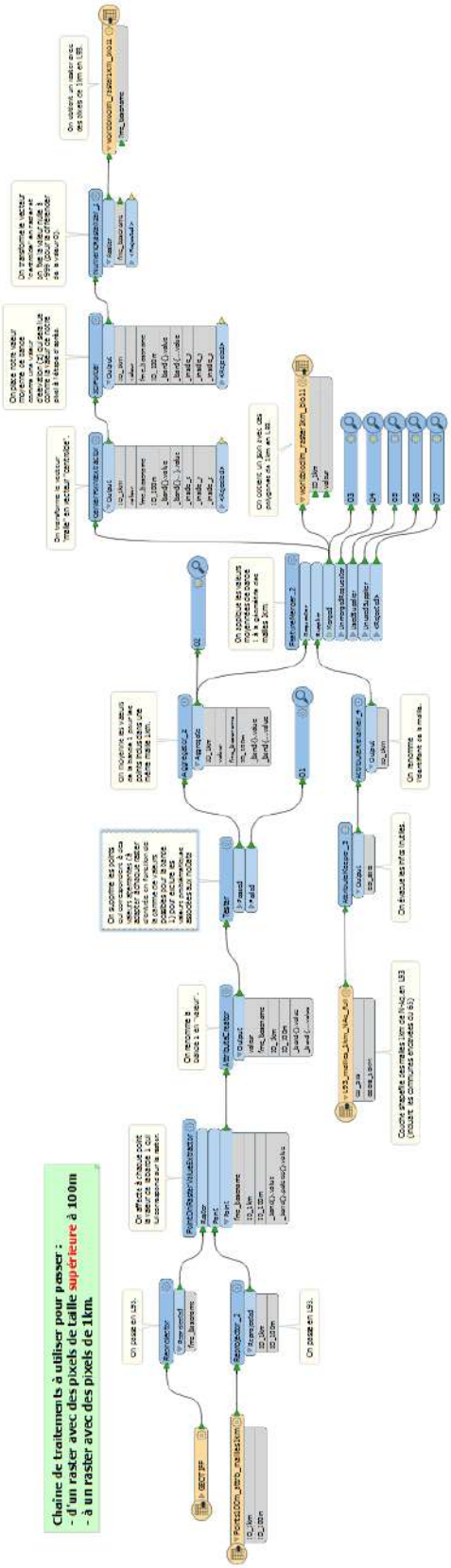


Fig. 6. Exemple d'une chaîne de traitements FME visant à passer d'un raster à la résolution comprise entre 100m et 1 km à un raster de résolution 1km

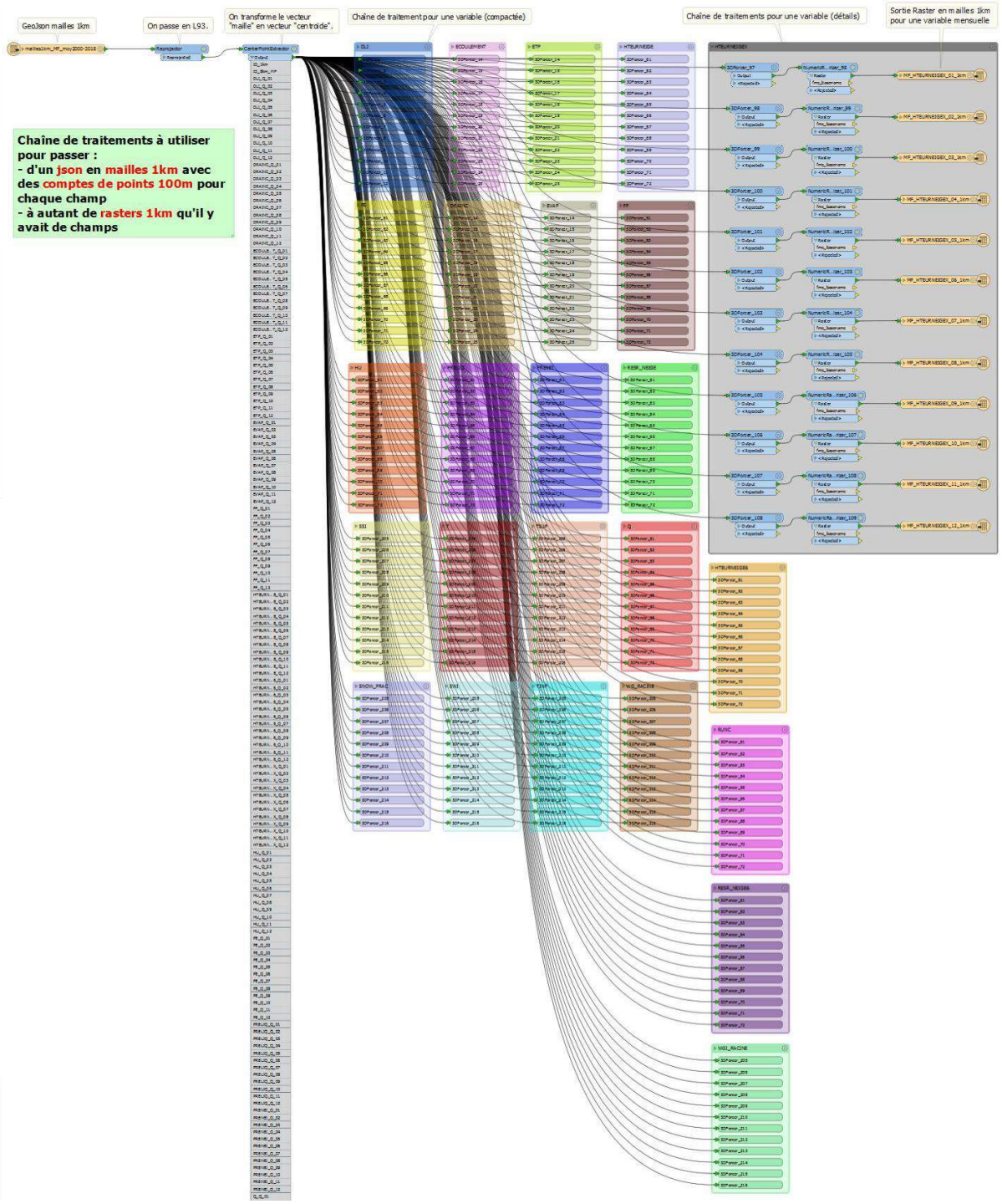


Fig. 7. Exemple d'une chaîne de traitements FME visant à passer d'un vecteur à un raster, de résolutions et projections différentes, via un tirage de points tous les 100m

Parmi les traitements réalisés, certains visent à éviter des effets indésirables qui surviennent lors du passage d'une emprise géographique et/ou d'une résolution à l'autre. Des choix ont donc dû être effectués quant à la gestion des données manquantes, des effets de bord, des gammes de valeurs pour les variables. Une moyenne des valeurs des mailles voisines est ainsi préférée dans certains cas pour éliminer les données manquantes, tandis que dans d'autres cas, c'est l'application d'une valeur nulle pour ces mailles qui a été effectuée. Sur les pourtours de la zone d'étude, des choix différents sont également intervenus pour gérer les effets de bord. En effet, la situation n'est pas la même entre une maille chevauchant à la fois une partie du territoire de Nouvelle-Aquitaine et celui d'une région voisine, et une maille située en zone côtière dont la surface est amputée par la partie correspondant à l'océan Atlantique.

A l'issue de l'ensemble de ces traitements, on aboutit à un lot relativement important de rasters renseignant des variables environnementales variées qui correspondent bien aux grands types de prédicteurs recommandés dans la littérature (MOD *et al.*, 2016).

- **Modèles de répartition potentielle des espèces**

  - Choix des modèles

Depuis une vingtaine d'années, de nombreux algorithmes d'apprentissage automatique ont été développés et leurs performances évaluées dans la littérature (BROTONS *et al.*, 2004 ; THUILLER *et al.*, 2004 ; BARBET-MASSIN *et al.*, 2012 ; AGUIRRE-GUTIERREZ *et al.*, 2013). Il ressort de ces études qu'aucun modèle en particulier ne fournit une réponse universelle à tous les cas de figure, ni ne dépasse clairement les performances de tous les autres (ELITH *et al.*, 2006a). Plutôt que d'élire un unique modèle, la communauté s'est donc majoritairement tournée vers des modèles dits d'ensemble, et c'est le logiciel BIOMOD2 (THUILLER *et al.*, 2009) qui est généralement utilisé pour assembler les résultats des modèles individuels.

Pour cette étude, les résultats obtenus sont donc testés via différents grands types d'algorithmes (arbres décisionnels, réseaux neuronaux, régressions, entropie maximale, splines, etc.). Le modèle MaxEnt (PHILLIPS *et al.*, 2006) a particulièrement été utilisé ici car il permet de produire automatiquement la plupart des indices nécessaires à l'évaluation de la qualité des résultats et autorise ainsi des comparaisons rapides entre les différents essais de paramétrage. L'assemblage des résultats des autres modèles a ensuite été effectué via BIOMOD2 pour produire un unique modèle d'ensemble en fonction des scores de validation de chacun.

  - Paramétrage des modèles

De même qu'il existe une grande variété d'algorithmes, de nombreux choix de paramétrages interviennent lors de la réalisation d'un modèle. Ces choix ont un impact significatif sur les résultats des prédictions de répartition, qu'il convient donc de prendre en compte.

L'un des paramètres qui semble jouer un rôle prépondérant dans le calcul est le choix des pseudo-absences générées lors de la phase d'apprentissage (CHEFAOUI & LOBO, 2008 ; WISZ & GUISAN, 2009 ; BARBET-MASSIN *et al.*, 2012 ; MEROW *et al.*, 2013 ; FOURCADE *et al.*, 2014). Leur nombre semble ainsi impacter fortement les résultats. Plus précisément, il s'agît du ratio entre le nombre total de mailles dans la région d'une part et le nombre des présences avérées de la plante d'autre part qui influence les prédictions.

Plus la zone étudiée est vaste, et/ou plus la résolution est importante, plus le nombre de pseudo-absences nécessaires doit être augmenté. Pour la Nouvelle-Aquitaine à la résolution d'1 km², il est ainsi recommandé d'utiliser un seuil de 20% du nombre total de mailles (86 332), soit environ 20 000 pseudo-absences (BARBET-MASSIN *et al.*, 2012).

De même, plus le nombre de mailles de présence avérée de la plante est grand, plus le nombre de pseudo-absences venant contrebalancer le poids de ces présences devra augmenter. L'objectif de cette démarche est de fournir suffisamment de pseudo-absences relevant de conditions proches de celles des présences, de manière à bien les discriminer les unes des autres lors de la phase d'apprentissage.

A l'inverse, si la plante est rare et présente donc un faible nombre de mailles de présence avérée, la grande différence d'effectifs (20 000 pseudo-absences face à quelques dizaines de présences) engendre des biais dans les résultats du modèle (BARBET-MASSIN *et al.*, 2012). Il est ainsi proposé de rééquilibrer en diminuant le nombre de pseudo-absences ou bien en pondérant leur influence via l'utilisation d'un facteur (W). Du fait de la gamme très étendue des possibilités en la matière concernant les plantes de la région, cet aspect n'a pour l'instant fait l'objet que de tests sommaires (10 000 ou 20 000 pseudo-absences) et sera développé ultérieurement. Le nombre de pseudo-absences utilisées par la suite sera donc généralement fixé à 20 000, sans adaptation vis-à-vis de la rareté ou non de la plante.

Parallèlement au nombre des pseudo-absences, leur stratégie d'implantation peut également faire l'objet d'un paramétrage (THUILLER *et al.*, 2009). En effet, celle-ci peut être aléatoire ou ciblée, suivant diverses règles. Il apparait, là encore, que la méthode de sélection aléatoire ressort comme la plus performante (CHEFAOUI & LOBO, 2008 ; WISZ & GUISAN, 2009 ; BARBET-MASSIN *et al.*, 2012). En effet, la sélection de pseudo-absences proches des présences avérées semble conduire à une sous-estimation de la répartition des plantes, tandis qu'une sélection excluant les mailles trop proches des présences avérées ne permettra pas de cerner précisément les limites de la niche écologique et induira donc une surestimation de la répartition du taxon. En cas de non-équilibre de l'aire de répartition, c'est-à-dire lorsque la niche réalisée diffère sensiblement de la niche potentielle de l'espèce (SOBERON & PETERSON, 2005), les auteurs de cette étude comparative avancent que la sélection aléatoire des pseudo-absences présente l'avantage d'échantillonner à la fois des mailles proches des présences avérées et d'autres plus éloignées, couvrant ainsi de façon plus homogène l'ensemble du spectre des conditions environnementales qui ne correspondent pas à la répartition constatée des espèces végétales (CHEFAOUI & LOBO, 2008).

1.2.2 Développement d'une méthodologie d'analyse des données de suivis – exemple des pelouses calcicoles

La méthodologie de traitement des suivis de communautés végétales sera testée et appliquée sur les données issues des dispositifs de pelouses calcicoles. Le choix de cet indicateur repose sur le fait que 1- le réseau de suivi est relativement important à l'échelle régionale (285 dispositifs au total), 2- de nombreux dispositifs bénéficient de 2 voire 3 lectures réalisées entre 2011 et 2019 et 3- les protocoles d'observations utilisés sont homogènes, évitant ainsi une étape de transformation des données. Il s'agit donc d'une base de données relativement opérationnelle tant sur le plan du développement méthodologique que sur le plan des résultats d'analyses diachroniques.

- Réseau et protocoles de suivis

Le réseau de suivi des communautés végétales de pelouses calcicoles est le plus étendu de Nouvelle-Aquitaine ; il se compose de 285 dispositifs permanents repartis sur toute la région, avec une plus forte concentration dans les départements de Charente et de Dordogne. Cela étant dû à la plus grande densité de pelouses au sein de ces derniers (Fig. 8).

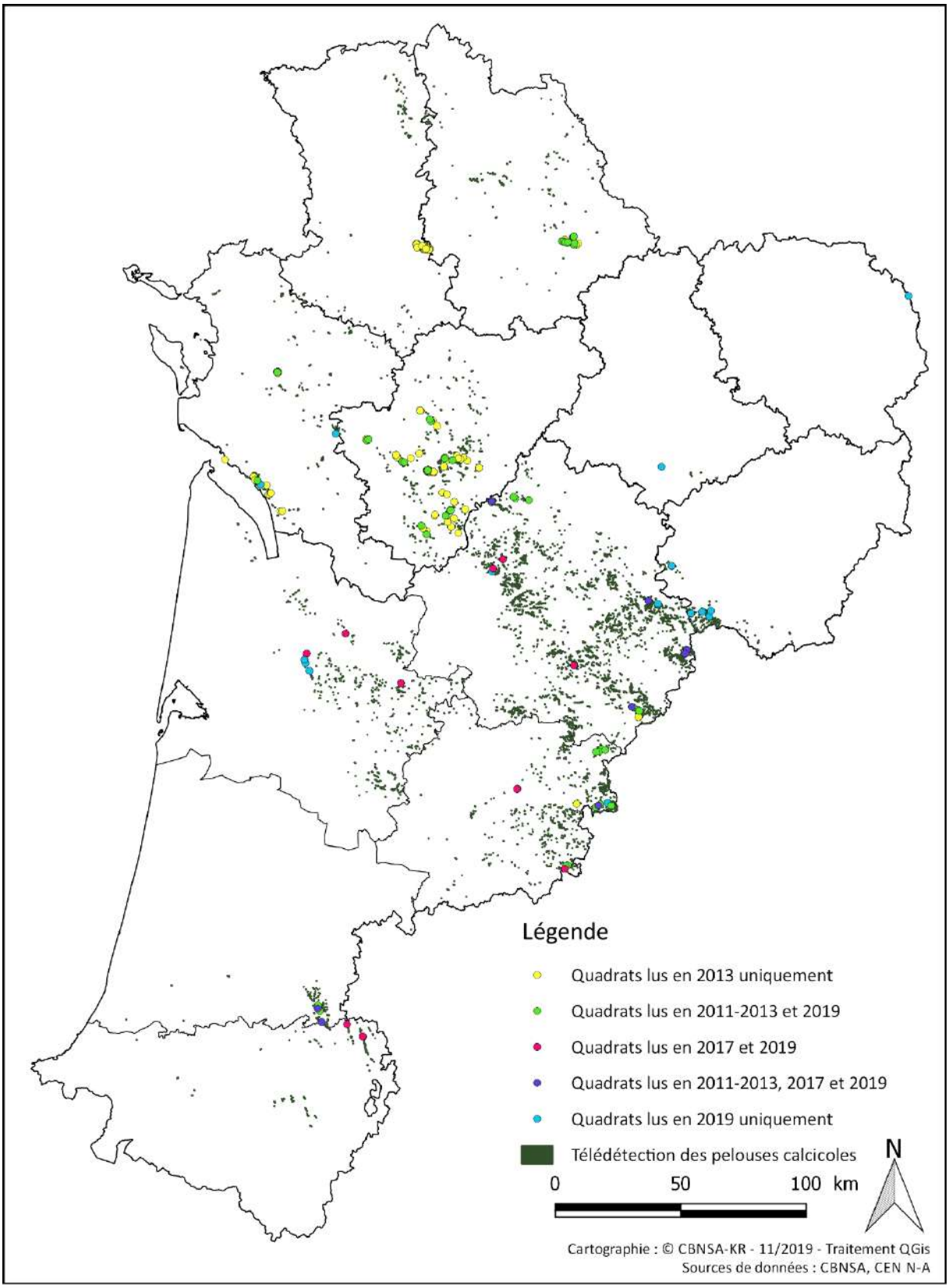
Ce large réseau a été développé dans un premier temps pour l'évaluation de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire du 6210, 6220, 5110, 5130 et 6110 liés aux coteaux calcaires (BENSETTITI *et al.*, 2005 ; LE FOULER, 2013 ; FY & BISSOT, 2014) avec des compléments en 2019 (LE FOULER & CLERO, à paraître). Les végétations échantillonnées dans ce cadre sont, en majeure partie, les pelouses calcicoles mésoxérophiles à xérophiles relevant du *Xerobromion erecti* (Braun-Blanquet & Moor 1938) Moravec 1967 et du *Mesobromion erecti* Braun-Blanquet & Moor 1938. Les végétations calcicoles annuelles ou semi-annuelles de tonsures ou de dalles souvent associées aux pelouses vivaces, relevant respectivement du *Trachynion distachyae* Rivas Mart. ex Rivas Mart., Fern.-Gonz. & Loidi 1999 et de l'*Alysso alyssoidis – Sedion albi* Oberd. & T. Müll. in T. Müll. 1961, sont concernées mais de façon marginale.

Le réseau a par ailleurs été renforcé en 2017 et 2019 grâce au programme « les Sentinelles du climat » par l'implantation de nouveaux dispositifs sur des pelouses du *Mesobromion erecti* et *Xerobromion erecti* en bon état de conservation (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2018b). Des pelouses sèches neutrophiles à acidiclines, relevant du *Koelerio macranthae – Phleion phleoidis* Korneck 1974, plus typiques du Limousin ont également été échantillonnées pour assurer une représentativité du territoire et des communautés végétales de pelouses calcicoles.

Les dispositifs de suivi mis en place sur les pelouses sont, en grande majorité (276 sur 285), des quadrats de fréquence dans lesquels la composition floristique, la structure et la fréquence de chaque espèce sont notées (LE FOULER & CLERO, à paraître ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b ; LE FOULER, 2013 ; FY & BISSOT, 2014). Ces quadrats de fréquence suivaient initialement 2 formats différents en fonction des ex-régions : 16 m² (avec fréquence estimée à partir de 16 quadrats élémentaires) en Aquitaine et 9 m² (avec fréquence estimée à partir de 9 quadrats élémentaires) en Poitou-Charentes. En amont des suivis effectués en 2019, une harmonisation méthodologique a été menée avec le CBN Massif Central et le CBN des Pyrénées et Midi-Pyrénées pour aboutir à un unique protocole tout en gardant des données comparables aux niveaux spatial et temporel ente l'ancien et le nouveau format de quadrat (LE FOULER & CLERO, à paraître). Ainsi, l'ensemble des données utilisées pour les analyses se base sur des quadrats de fréquence de 9 m².

- Données floristiques issues des suivis

La base de données générale des suivis de pelouses calcicoles comporte 357 lectures parmi 276 quadrats de fréquence, réalisées en 2011, 2012, 2013, 2017, 2018 et 2019. Le nombre total de taxons recensés, en tenant compte des plantes indéterminées, s'élève à 610.



Réseau des dispositifs de suivi de pelouses calcicoles en Nouvelle-Aquitaine avec distinction par années de lecture

Fig. 8. Carte du réseau de suivis des pelouses calcicoles en Nouvelle-Aquitaine

A partir des observations floristiques réalisées, la fréquence de chaque taxon est calculée pour chaque dispositif et exprimée en pourcentage selon la formule suivante :

$$\frac{Nb\ pres}{Nb\ tot} * 100$$

Où Nb pres = nombre de quadrats élémentaires où le taxon est présent (valeur de 1 à 9)

Nb tot = nombre total de quadrats élémentaires (9 par défaut)

Concernant les taxons considérés comme rares au sein du quadrat de fréquence car observés seulement en dehors des quadrats élémentaires, une valeur de 0,5 leur est attribuée de façon arbitraire (soit une fréquence de 6%).

Sur les 276 quadrats existants, 72 ont été lus 2 fois dont 9 lus 3 fois. Seuls ces dispositifs ayant bénéficié de plusieurs lectures seront utilisés pour la partie analytique (Annexe 1).

Afin d'harmoniser les données floristiques en vue des analyses, les biais possibles de détermination sont limités en agrégeant certains taxons complexes en groupes (ex : *Galium pumilum* et *Galium timeroyi* transformés en *Galium* gr. *pumilum*) (Annexe 5) et en utilisant le rang d'espèce comme rang taxonomique le plus fin (ex : *Poa pratensis* subsp. *pratensis* et *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* transformés en *Poa pratensis*). Par ailleurs, les individus non-identifiés ou déterminés seulement au rang « genre » ou « famille » sont écartés de la phase d'analyse, excepté pour des taxons complexes déterminés usuellement au genre (ex : *Rubus, Taraxacum*). Cela se justifie par les informations, peu interprétables écologiquement et négligeables par rapport à leur occurrence, qu'apportent ces données. Enfin, les taxons de faibles occurrences sont également écartés car ne pouvant être interprétés avec fiabilité. Les seuils étant établis arbitrairement en fonction de l'homogénéité des données (DUPRE *et al.*, 2010 ; GAUDNIK *et al.*, 2011 ; BOUTIN *et al.*, 2017), seuls sont retirés les taxons « accidentels » retrouvés au sein d'une unique lecture. Le but de ces étapes est d'obtenir un jeu de données floristiques fournissant des informations écologiques substantielles avec un minimum de variables (ici de taxons) pour garder la part de variance expliquée la plus élevée possible.

In fine, le jeu de données utilisé pour les traitements statistiques est constitué de 153 lectures de quadrats et de 257 taxons.

- Indices écologiques

En raison de l'indisponibilité des variables environnementales mesurées sur les sites de suivis (notamment des données de stations météo) dans le temps imparti, des indices écologiques synthétiques sont déterminés à partir des données floristiques et pourront servir à l'interprétation des dimensions d'analyses multivariées et de changements entre lectures.

Ce travail reprend les valeurs indicatrices des plantes vasculaires pour 9 paramètres (luminosité, température, continentalité, humidité atmosphérique et édaphique, acidité du sol, trophie du sol, texture du sol et richesse en matière organique) issus du catalogue Baseflor (JULVE, 2018). Des valeurs indicatrices n'étant pas renseignées pour certaines espèces, comprenant essentiellement des thérophytes méditerranéens, elles sont déterminées à dire d'expert en croisant diverses sources informatives sur leur autécologie et leur répartition (ELLENBERG *et al.*, 1992 ; TISON *et al.*, 2014 ; TISON & DE FOUCAULT, 2014 ; RAMEAU *et al.*, 2018 ; SI FLORE, 2019). Cette base de données intègre également différentes variables qualitatives d'intérêt telles que la chorologie et le type biologique des espèces.

Ces dernières ont fait l'objet d'une simplification par agrégation de catégories pour augmenter la part explicative de ces variables (Annexe 6 et Annexe 7).

Les valeurs moyennes des différents paramètres sont calculées pour chaque lecture de dispositif en pondérant par la fréquence de chaque espèce présente. De même, pour chaque lecture, le nombre d'espèces pour les différents types chorologiques et biologiques sont mentionnés (Annexe 6, Annexe 7 et Annexe 8). Les spectres chorologiques, des types biologiques et les divers indices ainsi déterminés peuvent alors être comparés entre dispositifs et entre plusieurs lectures d'un même dispositif ; informant sur la stabilité ou la dynamique de la communauté végétale suivie (BOUTIN *et al.*, 2017). Au total, 50 variables disponibles pour chaque lecture de quadrat sont incorporées au jeu de données (Annexe 6, Annexe 7 et Annexe 8).

- **Analyses statistiques**

L'ensemble des traitements statistiques détaillés ci-après sont effectués avec le logiciel R (R CORE TEAM, 2019, v3.6.1) et différents packages qui lui sont attachés. La première étape consiste en l'exploration des données aussi bien floristiques qu'écologiques, pour caractériser de façon synthétique le jeu de données. La typologie des dispositifs est directement en lien avec la démarche d'analyse diachronique qui suit, car permettant d'affiner l'interprétation des évolutions mises en évidence au sein d'entités plus cohérentes et homogènes écologiquement et floristiquement.

- Approche exploratoire

Tout d'abord, des tests de corrélation (test de Spearman) sur les indices écologiques issus de Baseflor sont réalisés, en utilisant les packages « corrplot » et « psych », pour identifier des liens particuliers entre ces variables explicatives. Cette démarche sert notamment à faciliter l'interprétation écologique et floristique des analyses mentionnées ci-après. Dans ce cadre, les variables de traits de vie des espèces (chorologie et types biologiques) ont fait l'objet d'un second niveau de simplification pour améliorer la lisibilité des relations existantes.

Une description synthétique du jeu de données, à partir des observations floristiques et des indices écologiques, est menée à travers des analyses multivariées. Celles-ci permettent notamment de relier des variables ou individus entre eux selon qu'ils sont considérés comme proches, opposés ou sans lien. Une propriété intéressante de ce type d'analyses est de réduire le nombre de dimensions nécessaires à la compréhension des relations entre les individus, sans pour autant altérer la richesse de l'information de départ.

Considérant la nature des données, une ordination effectuée par analyses en composantes principales (ACP) est privilégiée dans un premier temps. Ce type d'analyses est en effet adapté pour décrire et co-interpréter des données de nature quantitative, soit dans ce cas les fréquences d'espèces et les valeurs numériques d'indices (VAN DEN BERG *et al.*, 2011 ; LEGENDRE & LEGENDRE, 2012). Toutefois, l'hétérogénéité des sites d'étude et donc des observations floristiques entre dispositifs conduit à la présence de nombreux « zéros » dans le jeu de données liés à l'absence des espèces. Cette information de l'absence conjointe d'espèces au sein d'un lot de dispositifs est prise en compte pour regrouper ces dispositifs lors d'une ordination par ACP ; or cette proximité ne signifie pas forcément une affinité écologique ou une similarité de cortège floristique. Pour éviter ce problème et accorder davantage d'importance aux présences qu'aux absences d'espèces dans le traitement des données, une ordination par analyses factorielles des correspondances (AFC) est finalement retenue (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012 ; BORCARD *et al.*, 2018). L'interprétation écologique des dimensions de l'AFC est effectuée

en se basant sur les positions des espèces et groupes d'espèces sur la carte factorielle et sur la signification écologique des regroupements. L'analogie avec les résultats d'ACP permettant d'afficher des facteurs explicatifs (ici indices Baseflor et coordonnées géographiques des quadrats) sur ses dimensions (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012 ; BORCARD *et al.*, 2018) est également utilisée pour appuyer les interprétations. Ces analyses multivariées sont menées avec les packages « FactoMineR » et « ade4 ».

- Approche typologique

Une typologie des dispositifs de suivi permet de caractériser plus finement le jeu de données grâce à des unités plus cohérentes en termes de biotopes, de cortèges floristiques et de traits de vie des espèces (ARCHAUX *et al.*, 2009 ; GAUDNIK *et al.*, 2011). Cette étape doit également faciliter l'interprétation des changements observés à travers l'approche diachronique ; ceux-ci ayant potentiellement des causes différentes pour chaque sous-ensemble. L'ordination et le regroupement des dispositifs affines est réalisé en couplant une AFC et une classification ascendante hiérarchique (CAH) sur composantes principales, basée sur les distances euclidiennes calculées selon la méthode de Ward, que permet la fonction « HCPC » du package « FactoMineR ». Cette méthode est la plus couramment utilisée pour la typologie de communautés végétales, elle consiste à regrouper les objets de façon à minimiser l'inertie intra-classe tout en maximisant l'inertie inter-classes (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012 ; BORCARD *et al.*, 2018).

La classification automatique ainsi produite est affinée par un tri semi-automatique et manuel avec le logiciel JUICE (TICHÝ, 2002) et l'algorithme de classification TWINSPAN. L'objectif étant de définir des groupes ayant la plus grande cohérence écologique et floristique.

- Approche diachronique

La comparaison des résultats issus de différentes années de lecture peut s'effectuer de plusieurs manières, chacune apportant des informations complémentaires.

La première consiste à comparer les moyennes des indices écologiques obtenues entre 2 lectures de dispositifs à partir d'un test paramétrique de Student apparié (BOUTIN *et al.*, 2017). Ce test est réalisé dans le cas où les différences entre échantillons suivent une loi normale ; si ces conditions ne sont pas respectées, la comparaison s'opère via son équivalent non-paramétrique : le test de Wilcoxon apparié. Les résultats permettent de voir si les modifications floristiques sont significatives ainsi que d'interpréter les tendances d'évolution générale et leur importance.

La seconde se repose sur l'ordination des dispositifs de suivi générée par analyse multivariée. La comparaison des positions de chaque dispositif et des barycentres des groupes de dispositifs sur les axes factoriels entre 2 lectures s'effectue également à travers un test de Wilcoxon apparié (ARCHAUX *et al.*, 2009 ; BOUTIN *et al.*, 2017). Cela permet de quantifier le décalage éventuel, évaluer sa significativité et visualiser sa direction. Cela sert alors à tirer de premières conclusions sur les changements par rapport à l'interprétation des axes factoriels.

Enfin, une hiérarchisation des taxons en fonction de leur régression, progression, apparition ou disparition entre les lectures assure une mise en évidence plus factuelle des modifications de cortèges. Cette opération s'effectue en calculant la différence entre, d'une part, la fréquence moyenne du taxon lors de la première lecture et sa fréquence moyenne en seconde lecture ; et d'autre part de son occurrence entre les 2 lectures.

1.3 Résultats

1.3.1 Répartitions potentielles des espèces

- **Sélection des variables environnementales**

Pour effectuer le tri nécessaire entre les nombreuses variables environnementales disponibles (Annexe 4), trois critères ont été retenus : la colinéarité des variables, leur influence sur les résultats des modèles et leur pertinence écologique.

Le premier de ces critères, la colinéarité des variables, va induire des biais si l'on cherche à entrainer un modèle sur une région donnée et/ou une période donnée, puis que l'on désire prédire la répartition d'une espèce pour une région différente et/ou une période différente (DORMANN *et al.*, 2013), car la structure de colinéarité y est alors inconnue. Elle est évaluée via des tests statistiques de corrélation entre les valeurs obtenues pour chacune des mailles de 1km², par paires de variables environnementales. Les résultats de ces tests de corrélations peuvent en effet être considérés comme des approximations du degré de colinéarité entre variables (DORMANN *et al.*, 2013).

La matrice de corrélation entre paires de variables peut être calculée en utilisant le coefficient paramétrique de Pearson si les valeurs des variables suivent une distribution s'approchant de la loi normale. Dans le cas contraire, il faudra recourir au coefficient non paramétrique de Spearman, moins puissant mais qui ne nécessite pas de satisfaire à cette condition. Lorsque la forme des distributions des valeurs n'est pas préalablement connue, il est donc conseillé d'utiliser la version non paramétrique de Spearman (DORMANN *et al.*, 2013).

Pour visualiser l'ensemble de ces liens entre variables, la matrice des corrélations est transformée en carte de chaleur (Fig. 9) sous R via le package *heatmap.plus* (DAY, 2012). Afin, de mieux percevoir les groupes de variables positivement corrélées entre elles, celles-ci sont rassemblées selon une méthode de partitionnement appelée Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) via la fonction *hclust* du package *stats* (inclus dans R). Les coefficients de corrélation font alors office de distances entre les variables et la méthode d'agrégation la plus courante, et qui est préconisée dans la littérature (LEBART *et al.*, 1995 ; DORMANN *et al.*, 2013), est celle de Ward. Enfin, les branches du dendrogramme sont ordonnées selon la méthode de sériation OLO (Optimal Leaf Ordering) (SAKAI *et al.*, 2014 ; EARLE & HURLEY, 2015) du package *dendextend* (GALILI, 2015), dans le but de faire ressortir plus nettement les groupes de variables fortement corrélées.

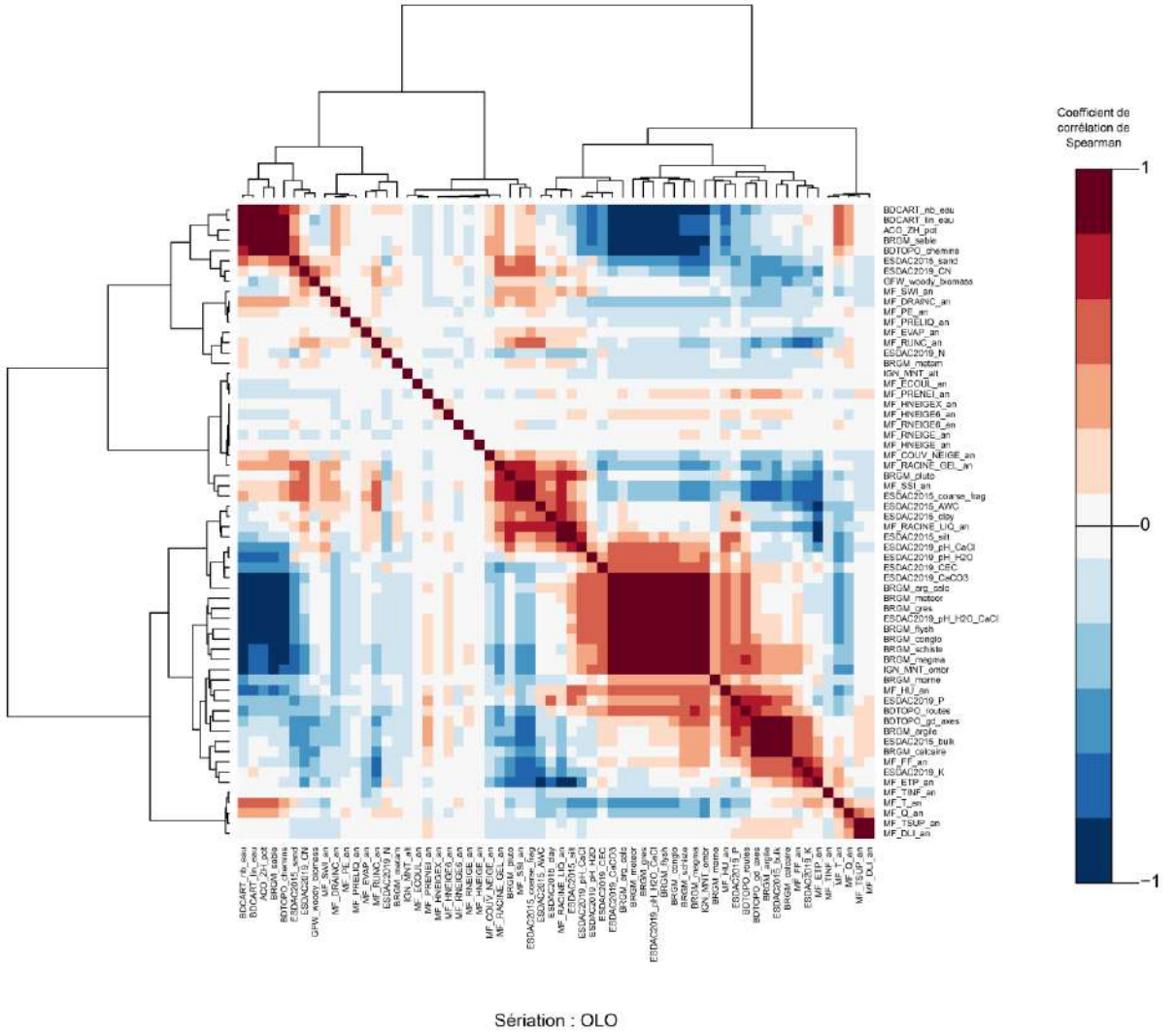


Fig. 9. Matrice des corrélations entre les 62 variables environnementales disponibles

Le second critère, l'influence de chacune des variables environnementales sur les résultats de la modélisation, peut être estimé via la méthode du Jackknife (QUENOUILLE, 1949 ; TUKEY, 1958), implémentée dans le logiciel MaxEnt (PHILLIPS *et al.*, 2006). Elle consiste à réaliser une 1ère projection de la répartition d'un taxon sur la base du lot complet des variables environnementales, puis à mettre de côté l'une de ces variables afin de réaliser une nouvelle projection sans celle-ci. On compare ensuite les résultats en mesurant le gain d'entrainement, c'est-à-dire la quantité d'informations apportée par cette variable qui n'est pas déjà incluse dans les autres (PHILLIPS, 2005).

Si ce gain est important, on considère que la variable en question a un impact notable sur les résultats et revêt donc un certain intérêt pour modéliser la répartition de cette plante. On procède de la même façon pour chacune des variables environnementales afin d'aboutir à un ensemble de valeurs de gains d'entrainement (Fig. 10). On peut ainsi identifier une à une les variables qui, pour chaque espèce, apportent l'information la plus pertinente au vu des modèles.

Ces valeurs de gain d'entrainement varient d'une espèce à l'autre et il apparait difficile de faire un choix idéal parmi les variables disponibles sur la base de ce seul critère. Plus le lot d'espèces à modéliser est vaste et divers, c'est-à-dire composé de plantes dont l'écologie est différente, plus la tâche de sélectionner les variables environnementales sera donc ardue. C'est donc en combinant les deux critères précédents avec une connaissance préalable des conditions favorables, ou à l'inverse défavorables, au développement d'un taxon que le tri pourra être effectué.

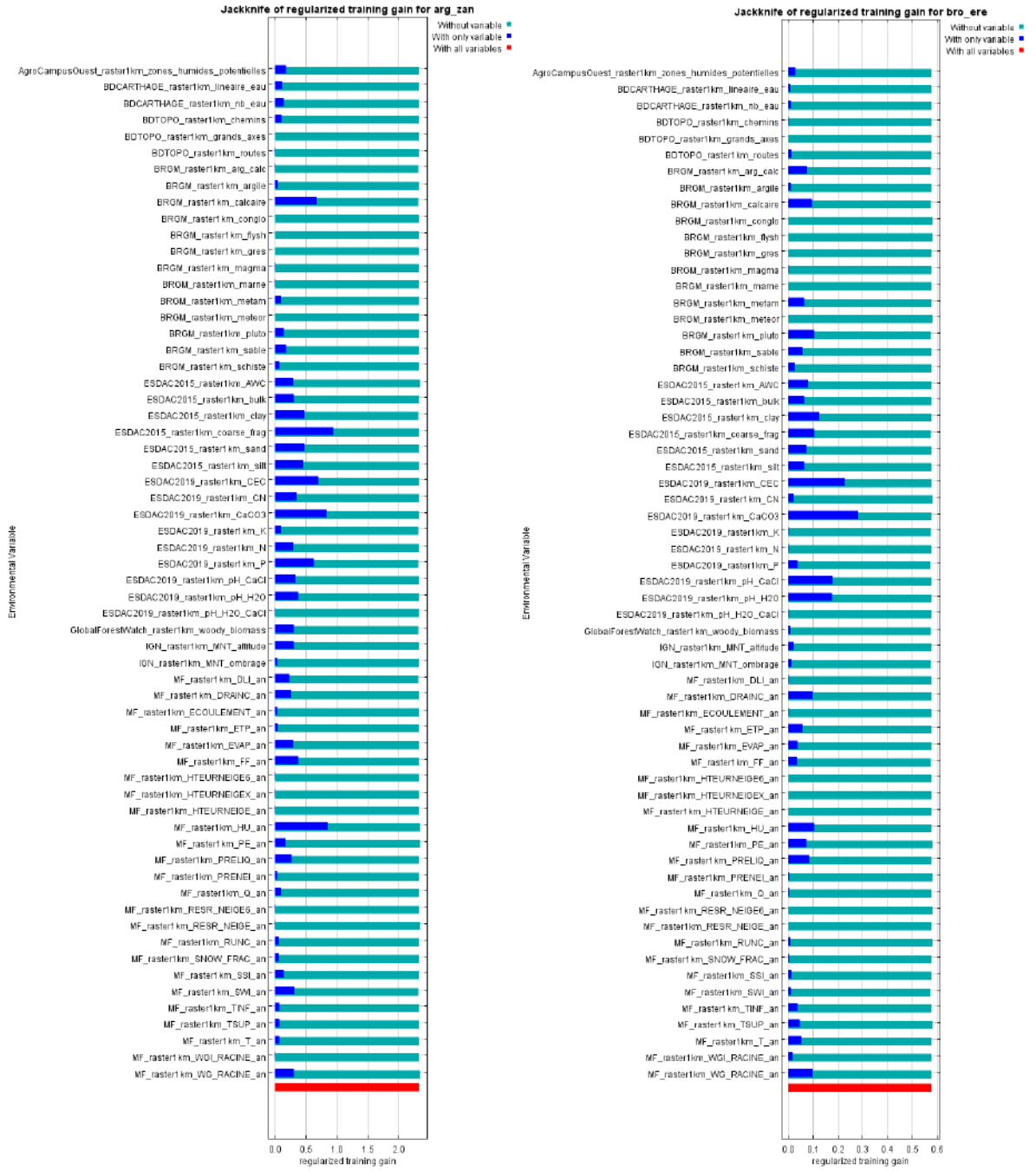


Fig. 10. Exemple pour deux taxons des gains d'entrainement obtenus selon la méthode du Jackknife

Ce troisième et dernier critère, l'affinité écologique des plantes, intervient donc au terme du processus de sélection pour trancher entre différentes combinaisons de variables plausibles au vu des critères mathématiques précédents. Concernant le lot d'espèces végétales retenu pour cette étude (Tab. I) un choix, cohérent pour l'ensemble d'entre elles, d'un nombre plus restreint de variables peut raisonnablement être effectué car celles-ci sont toutes associées aux pelouses calcicoles. Lorsque des projections seront effectuées pour des plantes provenant de milieux très différents, aux conditions écologiques diverses et variées, des lots spécifiques de variables devront très probablement être associés avec chaque grand type de milieu d'origine, pour s'assurer de la cohérence des modèles.

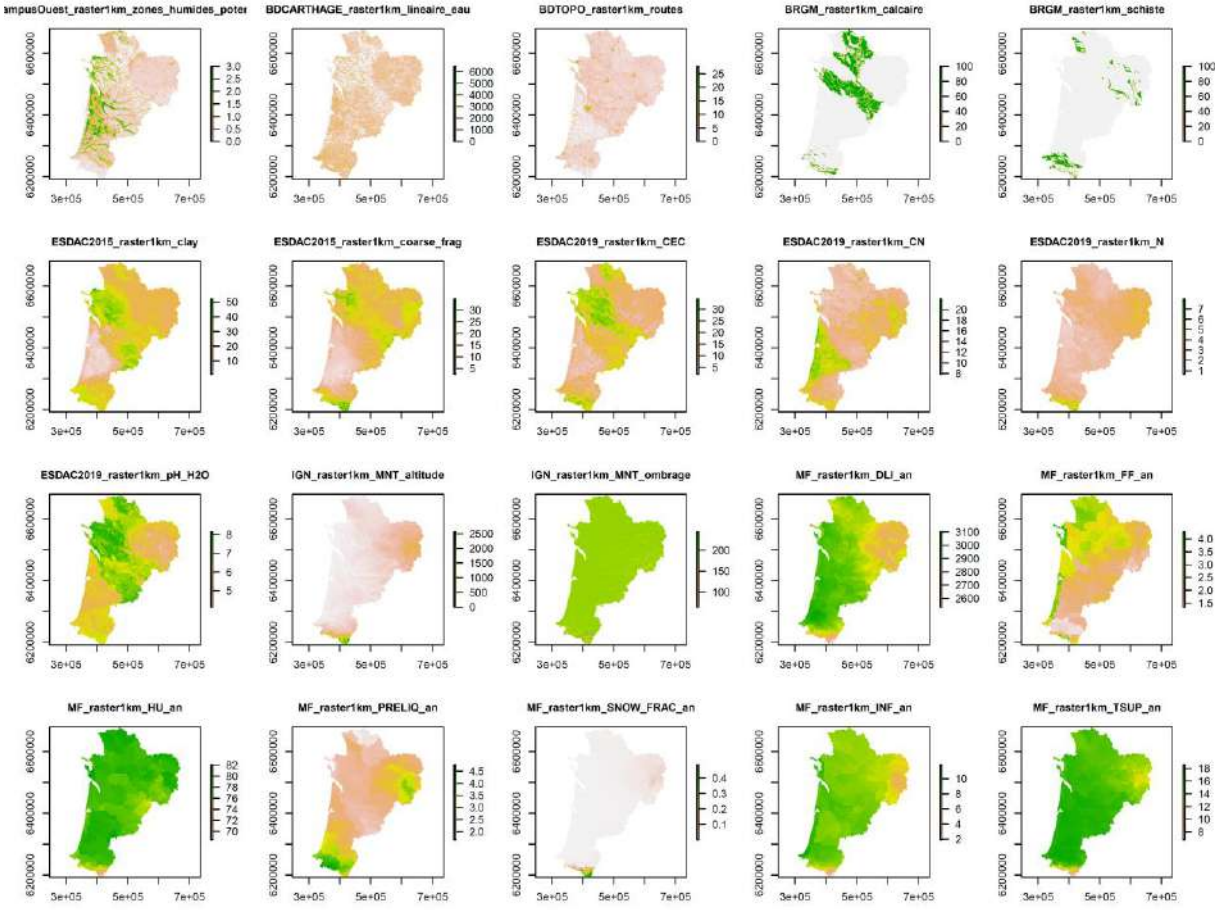


Fig. 11. Cartes des 20 variables environnementales sélectionnées (unités spécifiées en Annexe 4 pour chacune des variables).

En l'occurrence, pour les espèces de pelouses calcicoles, c'est un groupe de 20 variables environnementales qui a été retenu (Fig. 11). Parmi elles, on retrouve 7 variables climatiques, 4 variables liées aux conditions chimiques du sol, 2 aux conditions physiques du sol, 2 au substrat géologique, 2 à la topographie, 2 au réseau hydrographique et 1 au réseau routier.

Cette dernière variable, si elle correspond à la catégorie « occupation du sol » qui a pourtant été écartée en amont, a été jugée pertinente néanmoins car elle permet d'illustrer des voies de colonisation par certains taxons de pelouses calcicoles, notamment via les mises à nu du sol qui peuvent avoir lieu au bord des routes et qui peuvent favoriser l'implantation de ces taxons.

L'ombrage a été conservé car il permet de mettre en évidence les versants sud, plus ensoleillés, et l'altitude permet de distinguer ceux qui se situeraient trop haut pour certains taxons dans les Pyrénées.

Le linéaire de cours d'eau, tout comme les zones humides potentielles, agissent quant à eux plutôt en négatif car la plupart des espèces de pelouses calcicoles vont avoir tendance à être absentes des milieux humides.

Le substrat géologique calcaire apparait comme une évidence concernant ces espèces calcicoles. Les zones schisteuses peuvent également abriter certains de ces taxons, notamment dans les régions où les affleurements calcaires sont plus rares.

Le pH des sols, tout comme la Capacité d'Echange Cationique (CEC), le rapport du Carbone et de l'Azote (C/N) et l'azote lui-même, sont fortement liés à la nature du substrat géologique et permettent, grâce à la résolution plus fine de ces couches, d'en obtenir une image bien plus précise.

Les deux extrêmes de la gamme de texture des sols, l'argile et les éléments grossiers, ont été retenus et se répondent. Les taxons typiques de pelouses calcicoles se retrouvent plus généralement sur des textures grossières retenant peu l'eau. A l'inverse, les zones argileuses correspondent plutôt aux fonds de vallées et aux zones d'accumulation sédimentaires, qui sont plutôt associés à une humidité plus élevée, excluant ces taxons.

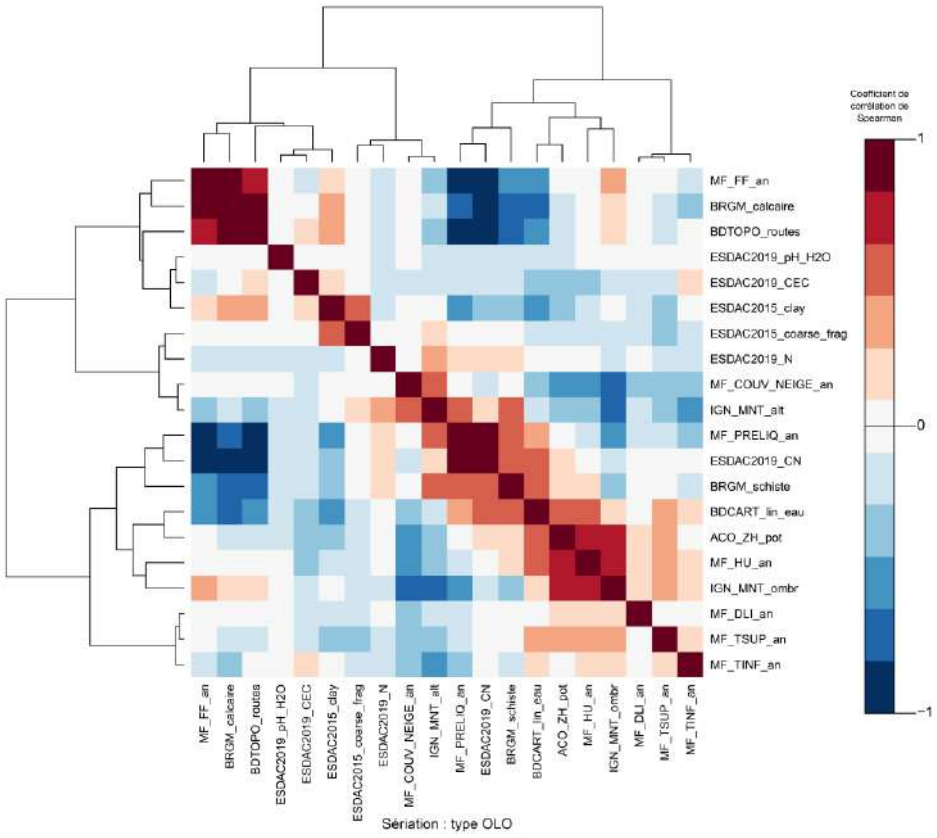


Fig. 12. Matrice des corrélations entre les 20 variables environnementales sélectionnées

Enfin, les variables climatiques retenues correspondent à celles qui sont également disponibles pour les projections climatiques futures de Météo France, à savoir les températures minimales et maximales, les précipitations liquides, le couvert neigeux, l'humidité de l'air, l'ensoleillement et le vent. Si ces variables ont toutes été retenues dans un souci de compatibilité avec les données futures, elles ont, autant que faire se peut, été sélectionnées au sein d'un groupe bien individualisé par l'étape préalable de partitionnement (Fig. 9). Cette remarque est par ailleurs valable également pour l'ensemble des variables retenues.

Si l'on réitère le calcul des corrélations entre chacune des 20 variables ainsi sélectionnées (Fig. 12), on note que des corrélations fortes peuvent subsister çà et là, mais le niveau général de colinéarité des variables semble tout de même avoir assez nettement diminué.

Le nombre de variables environnementales retenues, en l'occurrence 20, résulte de l'exploration et de la comparaison des résultats de répartitions potentielles obtenus pour les 10 espèces de pelouses calcicoles avec diverses combinaisons de variables et de nombres de variables. Ces résultats, nombreux, ne sont pas développés ici par souci de concision mais constituent néanmoins une étape nécessaire dans le choix des variables.

- Affinité écologique

De premiers résultats de modélisation ont été obtenus pour les 10 taxons de pelouses calcicoles étudiés. L'une de ces sorties de modèles correspond aux gammes de probabilité de présence pour chacune des 20 variables environnementales retenues (Fig. 13). Ces gammes sont estimées lors de la phase d'apprentissage du modèle qui consiste notamment à produire ces courbes d'affinité. En pratique, chaque présence avérée de la plante dans une maille va augmenter l'affinité estimée de l'espèce pour la valeur de chaque variable associée avec cette maille. In fine, se dessine un nuage de points correspondant à ces valeurs et au travers duquel une courbe de tendance, plus ou moins étroitement fidèle aux fines variations qui peuvent survenir d'un point à l'autre, va être tracée.

Par mesure de cohérence écologique, nous avons opté pour des courbes suivant les évolutions des variables de façon assez souple. En effet, il n'apparaitrait pas forcément pertinent de chercher à coller très précisément aux données, ce qui peut entrainer un phénomène de sur-apprentissage (RADOSAVLJEVIC & ANDERSON, 2014). Ceci entraine généralement la création de courbes très hachées qui ne correspondent pas réellement à des contrastes d'affinité de la plante pour certaines gammes de variables mais plutôt à un manque de données. De plus, par soucis de transposabilité des projections de la période actuelle vers des projections pour des périodes futures (RANDIN *et al.*, 2006 ; PETERSON *et al.*, 2007 ; ELITH *et al.*, 2010), il peut s'avérer judicieux de ne pas trop chercher à surinterpréter les infimes variations qui pourraient advenir à partir de nos jeux de données par définition incomplets.

Dans le cas de la Seslérie bleuâtre (*Sesleria caerulea*), parmi les variables qui participent de façon notable à la prédiction de la présence de cette plante (Fig. 13), on observe par exemple une affinité de la plante pour les mailles présentant de fortes valeurs de concentration en éléments grossiers (coarse frag), une humidité atmosphérique (HU) faible et des valeurs moyennes pour la capacité d'échange cationique (CEC), à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine.

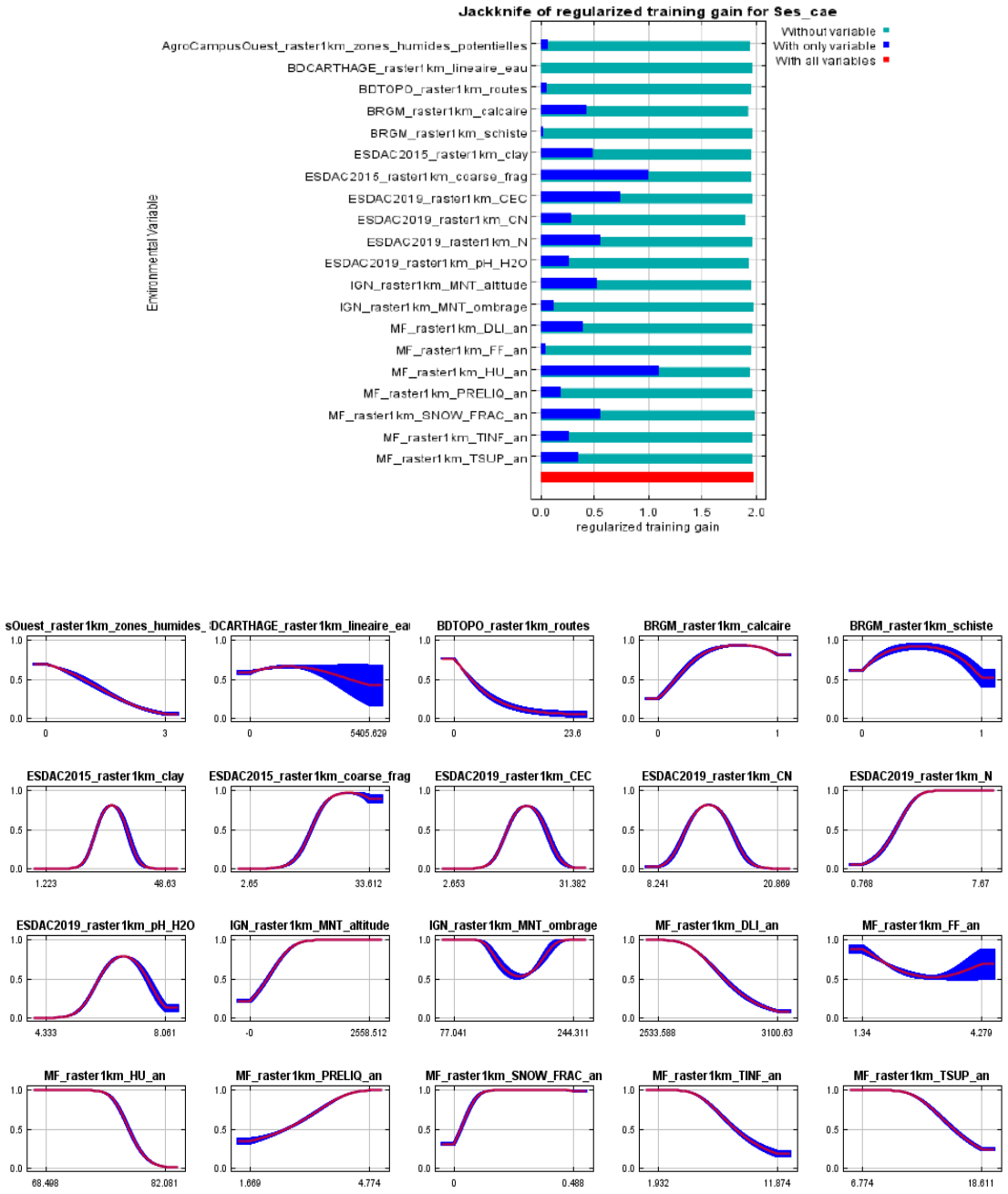


Fig. 13. Importances relatives (Jackknife) et gammes de présence potentielle de Sesleria caerulea pour chacune des 20 variables environnementales sélectionnées. Haut : Les barres bleues correspondent aux gains réalisés grâce à l'ajout de chaque variable dans le modèle et permettent donc d'en déduire la contribution de chacune vis-à-vis de la répartition potentielle de l'espèce. Bas : La courbe rouge correspond à l'affinité de l'espèce (en ordonnée) pour les valeurs de chaque variable environnementale (en abscisse). L'enveloppe en bleu est obtenue par la méthode du Bootstrap et permet d'estimer l'incertitude autour de ces valeurs.

- Potentialités de présence

A l'issue de ce cheminement méthodologique, des cartes de potentialité de présence de chaque espèce peuvent être produites (Fig. 15). On observe une assez bonne concordance entre l'enveloppe générale de la répartition avérée pour chaque plante et celle de leur répartition estimée.

Cette impression globale est confortée par les indices d'évaluation de performance de prédiction (Fig. 14) tel que le rapport entre sensibilité et spécificité de la projection. Respectivement, la première de ces deux notions correspond à la capacité du modèle à détecter l'ensemble des présences avérées de l'espèce et donc à minimiser le nombre de faux négatifs, c'est-à-dire le nombre de mailles où la présence de la plante est avérée mais qui ressort de la projection avec une probabilité de présence faible. A l'inverse, la spécificité va correspondre à la capacité à minimiser le nombre de faux positifs, c'est-à-dire le nombre de mailles où la présence n'est pas avérée mais qui sont associées à une forte probabilité de présence.

Du fait du manque de données d'absences réelles, remplacées par des pseudo-absences dans le calcul, on s'intéressera plutôt ici à la sensibilité qu'à la spécificité. En effet, la prédiction de présences dans des mailles où les conditions semblent favorables à une plante sans pour autant qu'elle ait déjà été établie sur le terrain est justement l'un des effets recherchés du modèle (Merow *et al.*, 2013).

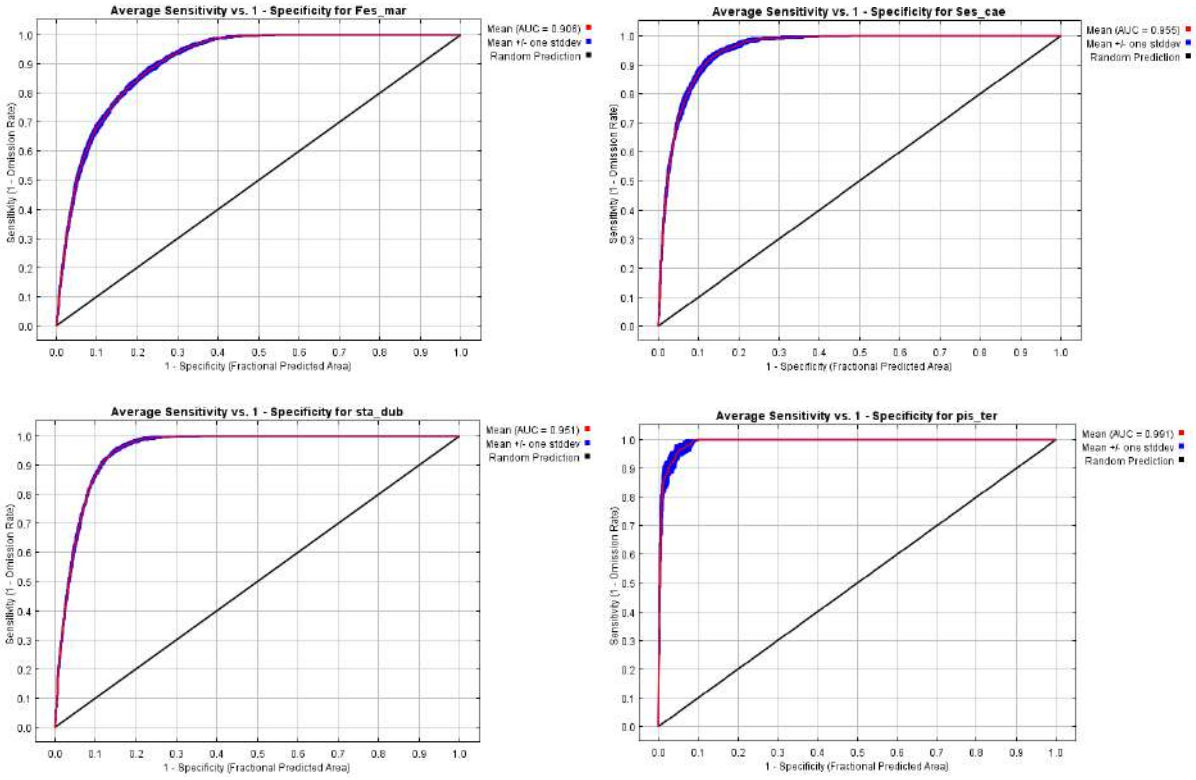


Fig. 14. Exemples d'évaluations de la performance prédictive (sensibilité/spécificité et AUC) des modèles pour 4 espèces de pelouses calcicoles

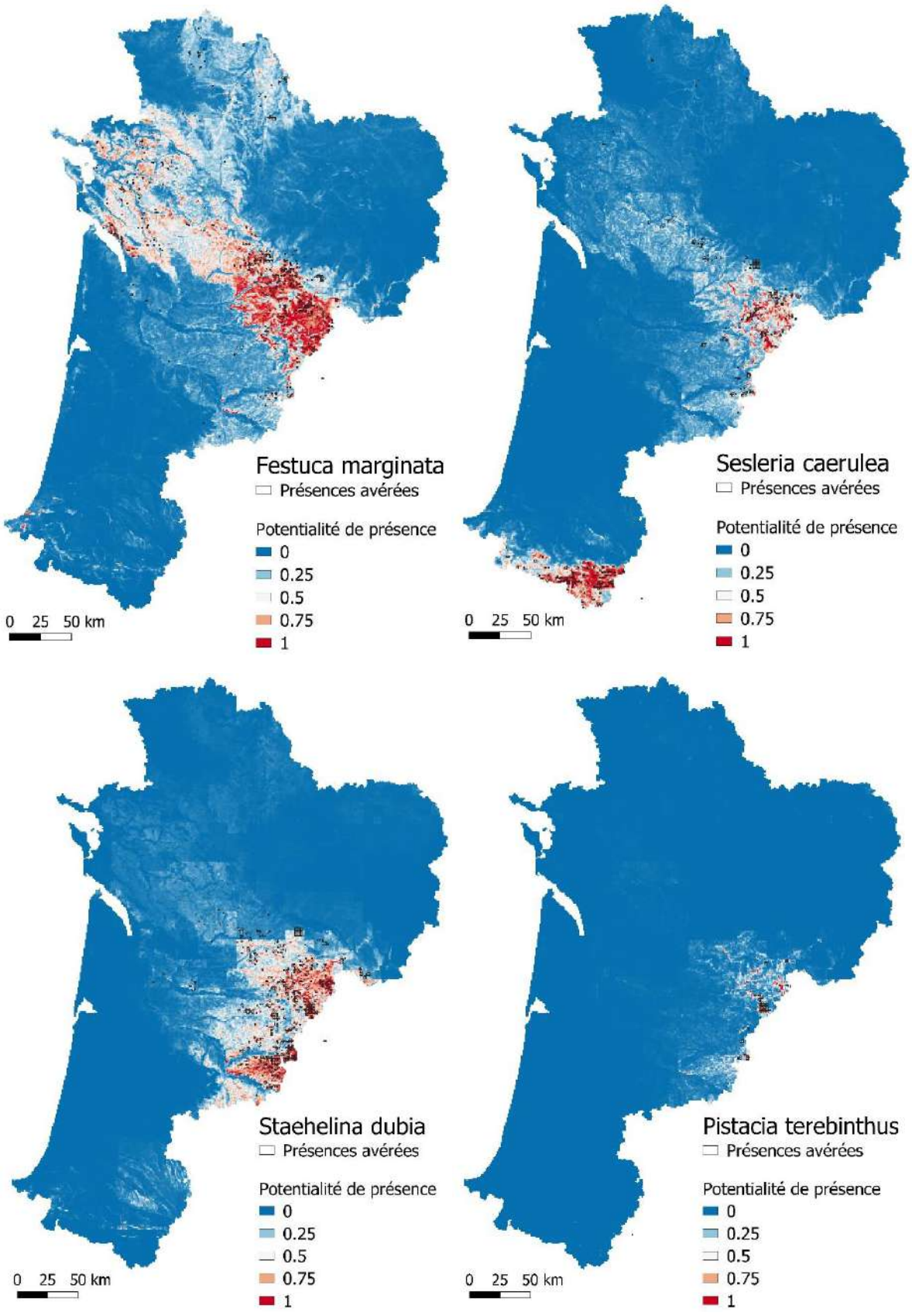


Fig. 15. Exemple de cartes de de répartition potentielles pour 4 espèces de pelouses calcicoles (MaxEnt)

L'AUC va quant à lui résumer en une unique valeur la qualité de la prédiction, comprise comme la capacité du modèle à fournir des probabilités de présence plus fortes pour les mailles de présence avérée que pour les mailles de pseudo-absences (MEROW *et al.*, 2013). Cet indice est l'un des plus couramment utilisés, même s'il présente certaines limitations et peut mener à des interprétations abusives (LOBO *et al.*, 2008 ; BAHN & MCGILL, 2013). Il est par exemple établi que l'AUC va pénaliser les prédictions qui débordent de l'emprise des présences avérées, même si ces prédictions peuvent faire sens écologiquement parlant. Pour cette raison, lors des tests de paramétrage des modèles, une baisse du score d'AUC ne doit pas forcément être interprétée comme une diminution de la qualité des prédictions (AGUIRRE-GUTIERREZ *et al.*, 2013).

Si l'on observe les cartes de probabilité de présence obtenues pour quelques espèces de pelouses calcicoles (Fig. 15), on peut voir que les prédictions de présences s'étendent approximativement sur les zones où des présences ont été attestées sur le terrain. On note quand même que pour certaines espèces, comme *Festuca marginata*, ces prédictions débordent parfois de l'emprise des présences connues. Cependant, il est difficile en l'état de conclure sur la plausibilité de ces résultats. Les multiples jeux de rétroactions entre les différents choix de paramétrages (nombre présences retenues, nombre de pseudo-absences échantillonnées, emplacement des pseudo-absences, niveau d'apprentissage plus ou moins souple, choix des variables, choix des modèles, etc.) mériteraient de plus amples phases de tests. De plus, ces cartes devront être soumises à l'évaluation de plusieurs experts naturalistes qui pourront juger de leur qualité en intégrant des notions non prises en compte dans les modèles (gestion anthropique, historique des populations, etc.).

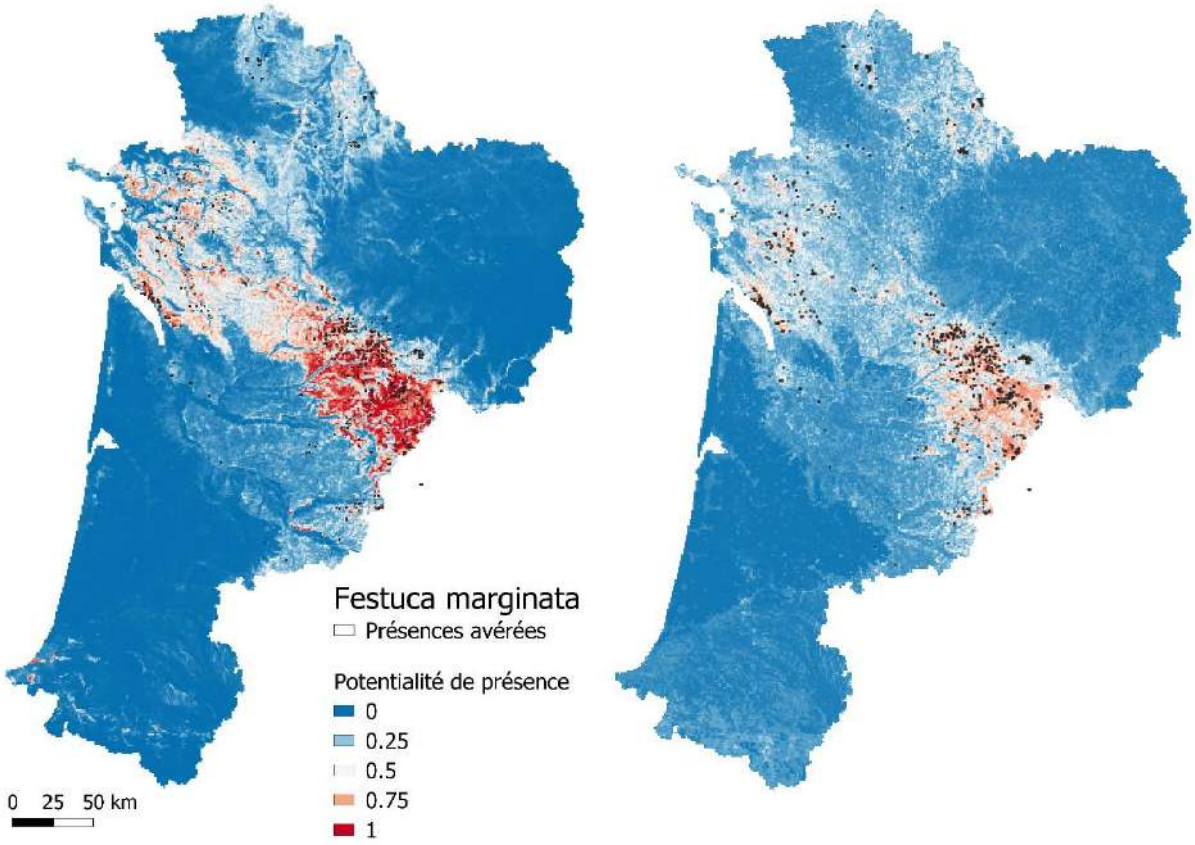
De la littérature, il ressort des grandes constantes dans le comportement des modèles, qui peuvent elles-aussi nous aider à mieux interpréter ces résultats. Ainsi, il semble récurrent que les espèces euryèces, aux exigences écologiques moins fortes, sont généralement celles qui posent le plus de problème pour les prédictions (BROTONS *et al.*, 2004). Ces espèces sont généralement assez largement répandues et donc associées à un grand nombre de présences avérées. Elles seront alors plus sensibles à la qualité et au nombre des pseudo-absences qui vont permettre de contraindre leur répartition potentielle.

Les espèces rares provoquent elles-aussi des difficultés pour la modélisation. C'est cette fois le nombre trop restreint des présences avérées qui va poser problème. En effet, le sur-apprentissage causé par l'inadéquation entre de trop nombreuses variables environnementales et de trop rares mailles de présence va nuire à la capacité du modèle à étendre les prédictions au-delà des présences connues (BREINER *et al.*, 2016), aboutissant sur une aire de répartition trop restrictive. Il existe cependant des solutions techniques pour pallier ce biais (BREINER *et al.*, 2016).

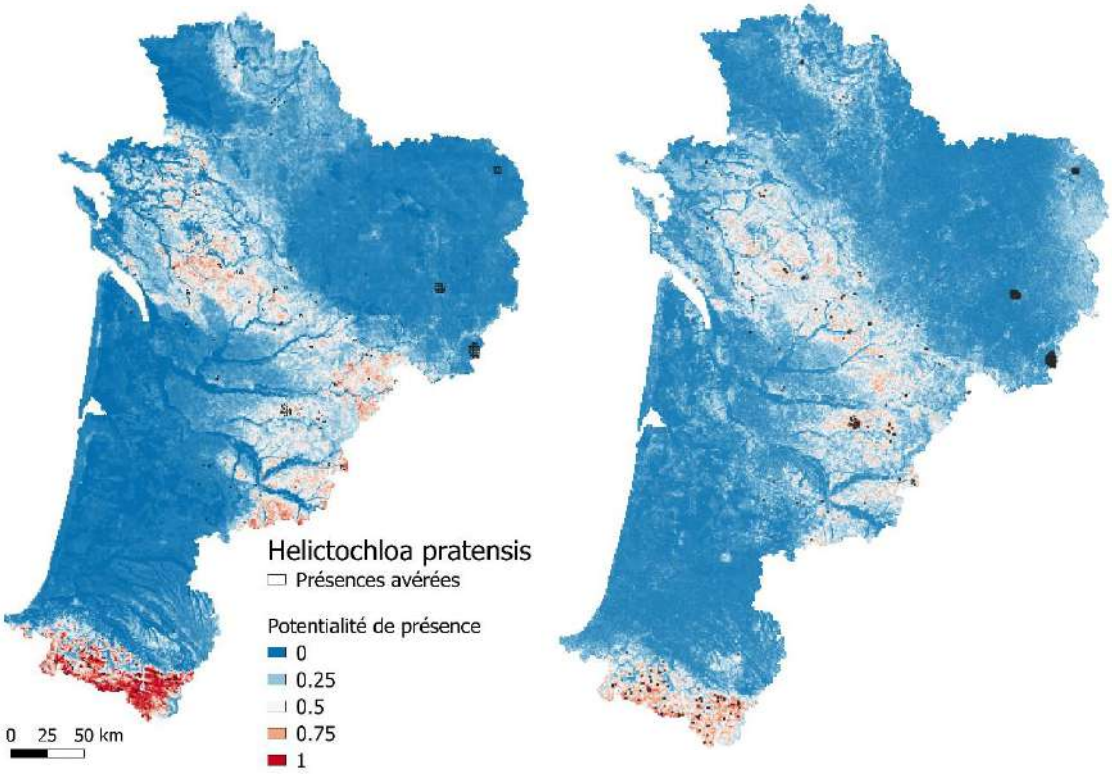
- Modèles d'ensemble

Croiser les résultats de différents modèles permet de pondérer les avantages et désavantages de chacun (THUILLER, 2003 ; THUILLER & MÜNKEMÜLLER, 2010), aucun d'entre eux n'ayant à ce jour démontré une nette supériorité sur les autres dans toutes les conditions possibles (ELITH *et al.*, 2006a). Dans l'objectif de déterminer les modifications de répartition des espèces pour des périodes futures sous l'effet du changement climatique, ce type d'approche est tout particulièrement conseillé (THUILLER *et al.*, 2004 ; ARAUJO *et al.*, 2005 ; ARAUJO *et al.*, 2006), car se pose le problème de la transposabilité des projections dans des environnements changeants.

MaxEnt ***BIOMOD2***



MaxEnt ***BIOMOD2***



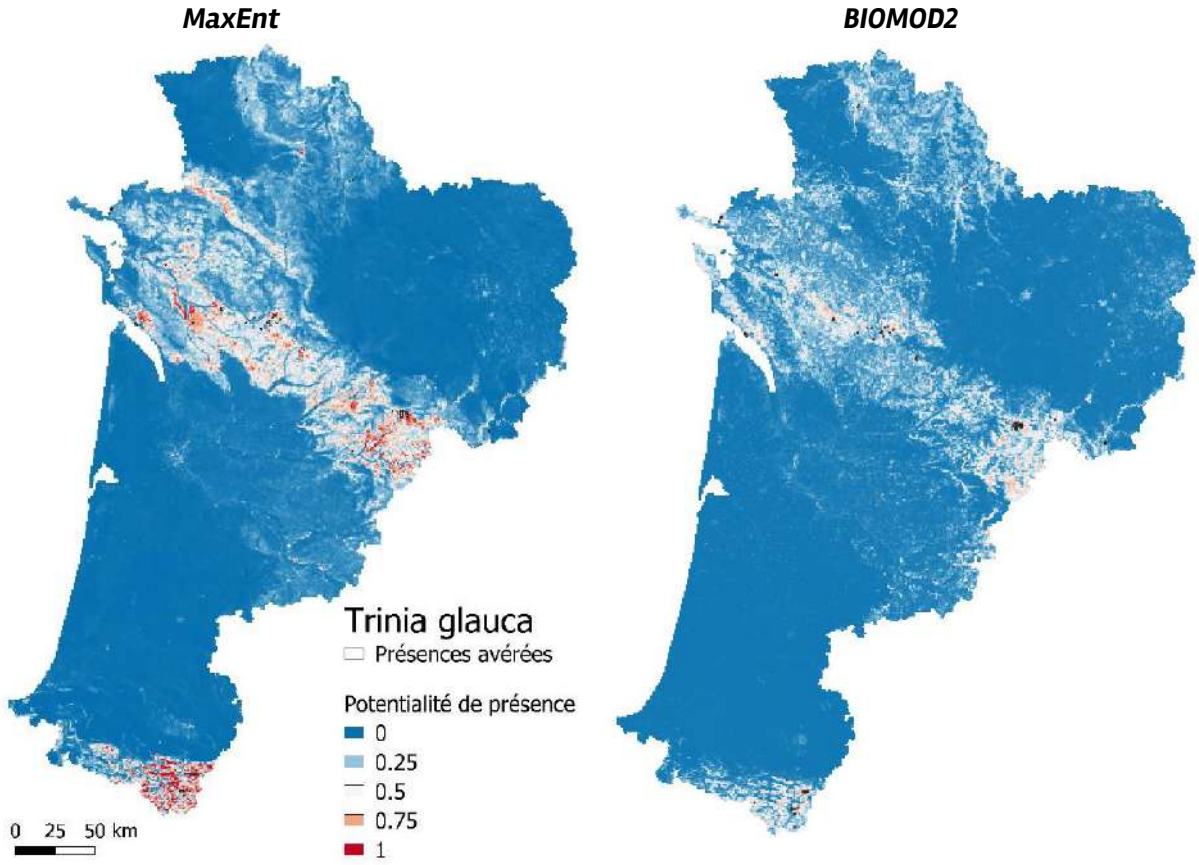


Fig. 16. Exemples de cartes de répartition potentielles obtenues via un modèle unique (MaxEnt, à gauche) ou via un modèle d'ensemble combinant plusieurs modèles (BIOMOD2, à droite)

Du fait du nombre de modèles entrant en jeu dans ces projections, chacun étant associé à autant d'itérations et de phases d'évaluations, les temps de calcul s'en trouvent fortement rallongés. En fonction des choix de paramétrages, ceux-ci peuvent varier de quelques heures à plusieurs jours, pour une zone d'étude de la taille et de la résolution de celle qui est la nôtre. Ne sont donc présentés ici que quelques exemples de répartitions d'espèces (Fig. 16) qui n'ont pas encore pu faire l'objet d'une évaluation rigoureuse, sur le plan des indices de qualité de prédiction, des comparaisons entre différents modèles, des choix de paramétrage, ou encore de la plausibilité des résultats selon les experts naturalistes.

En comparant les résultats de ces modèles d'ensemble (BIOMOD2) à ceux obtenus via un modèle unique (MaxEnt), on constate que ceux-ci sont généralement plus lissés. Ceci est dû aux différences de répartitions générées par chacun des modèles et compilés dans le modèle d'ensemble. L'image finale s'en trouve moyennée et les contrastes entre mailles proches sont souvent atténués.

1.3.2 Résultats exploratoires des données de suivis des pelouses calcicoles

- Exploration des données

La première phase d'exploration des données s'intéresse aux indicateurs issus de Baseflor (indices écologiques et variables de traits de vie), variables synthétisant les informations floristiques récoltées et plus faciles à interpréter. Des tests de corrélation sont appliqués afin d'identifier les relations, fortes ou négligeables, positives ou négatives, entre ces variables et d'en tenir compte lors de la description et la caractérisation des dimensions obtenues par analyses multivariées des données floristiques qui suivront.

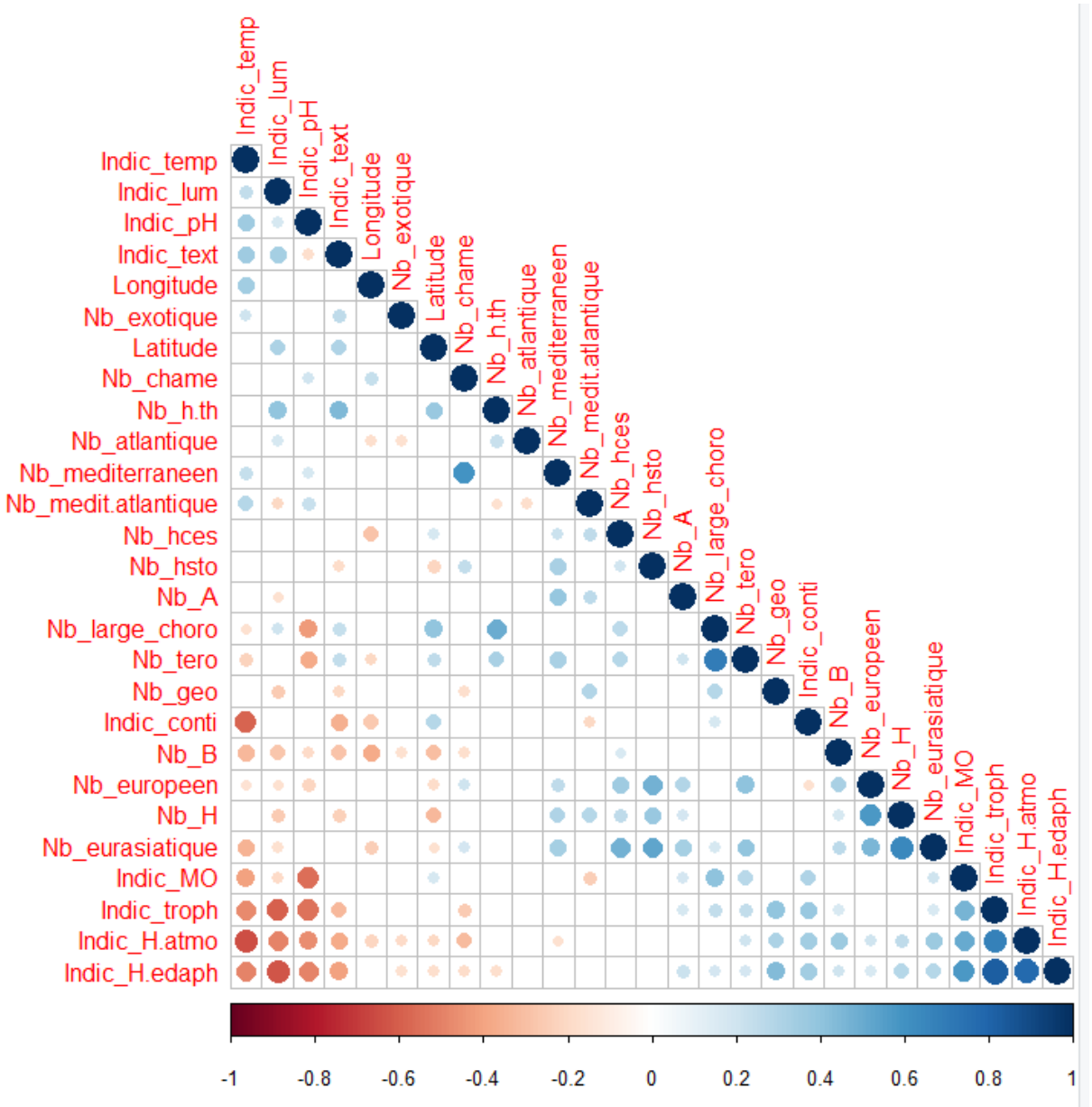


Fig. 17. Matrice de corrélation pour les 27 variables écologiques, chorologiques et biologiques issus de Baseflor et les coordonnées des dispositifs

La matrice de corrélation ci-dessous (Fig. 17) indique des liens globalement faibles pour les variables chorologiques et types biologiques, avec quelques relations plus ou moins logiques biologiquement (Nombre de taxons méditerranéens corrélé positivement avec le nombre de chaméphytes) et des artefacts (nombre de taxons à large chorologie corrélé positivement avec le nombre de thérophytes). La longitude est plutôt associée positivement à la température et négativement avec le nombre de taxons arbustifs. La latitude entretient quant à elle des relations faibles avec les autres variables ; seules des liens positifs avec le nombre de taxons à large chorologie et de taxons vivaces/annuels peuvent être notés. Les plus fortes relations sont visibles entre certains indices écologiques et sont mises en évidence sur la matrice de corrélation présentée ci-après (Fig. 18). Celle-ci montre notamment bien le lien positif entre humidité édaphique et trophie, ou le lien négatif entre température et humidité atmosphérique.

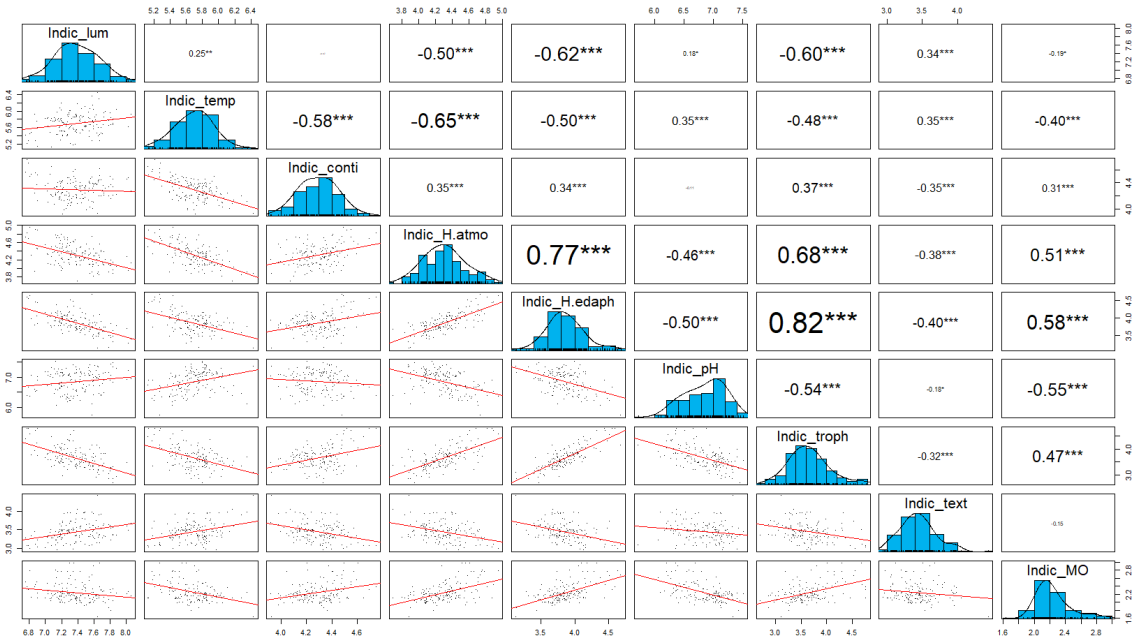


Fig. 18. Matrice de corrélation pour les 9 indices écologiques

Les analyses préliminaires permettant de caractériser les données de suivi sont menées par AFC et ACP. Le pourcentage de variance expliquée par les variables floristiques (ou inertie) est relativement faible ici (10,8% en AFC et 10,2% en ACP sur les 2 premières dimensions). Cela est sans doute lié à la diversité des relevés en termes de types de végétations échantillonnées (*Xerobromion erecti, Mesobromion erecti* et *Trachynion distachyae*) et d'état de conservation qui participent à l'hétérogénéité des cortèges floristiques.

D'après la Fig. 19 et la Fig. 20, l'ordination des dispositifs révèle une certaine cohérence géographique avec le regroupement des lectures issues des coteaux du sud de la région (Tursan, Castetpugon et Cadillon) dans la partie gauche du graphe ; à l'inverse dans la partie droite se retrouvent plutôt les lectures issues des coteaux picto-charentais (Lussac, Marsac, Sèchebec) ; enfin les lectures issues des vallées de l'Angoumois et du Périgord à l'Agenais se regroupent dans la partie basse et autour de l'origine.

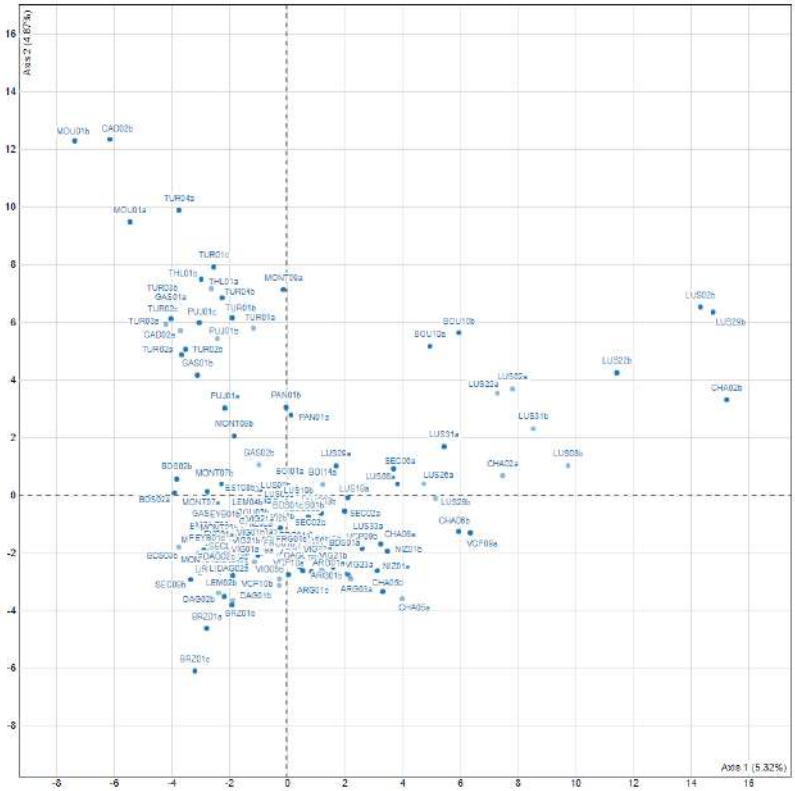


Fig. 19. Ordination des dispositifs par ACP sur les 2 premières dimensions

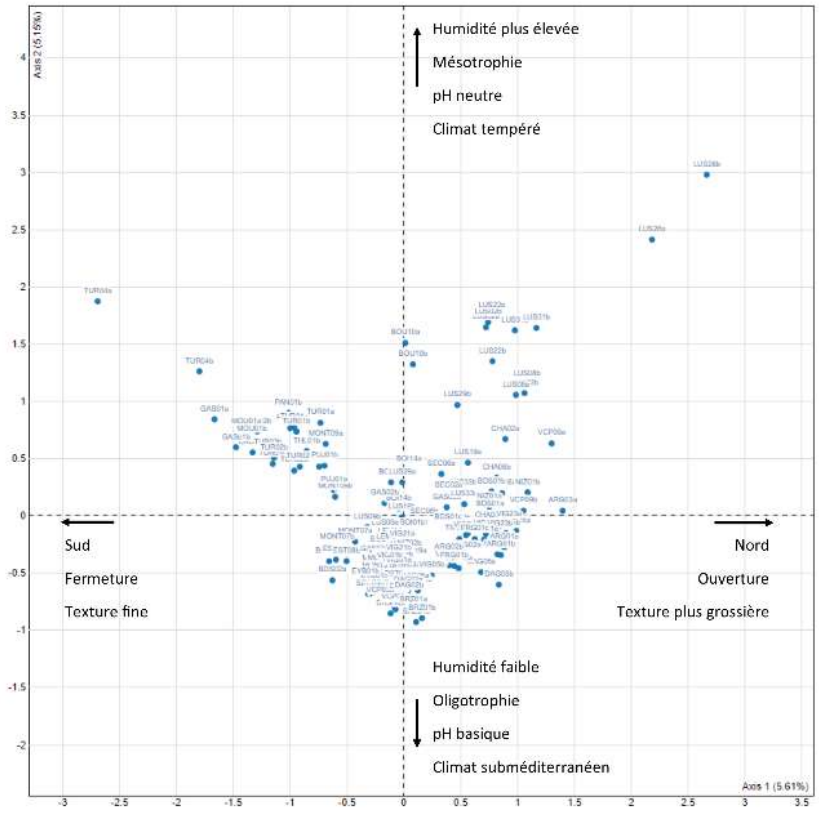


Fig. 20. Ordination des dispositifs par AFC sur les 2 premières dimensions

Les ordinations effectuées sur les taxons (Fig. 21 et Fig. 22) et les contributions des variables issues de Baseflor, associées aux coordonnées GPS des dispositifs, corroborent ces premières hypothèses et permettent d'affiner l'interprétation des dimensions de l'AFC.

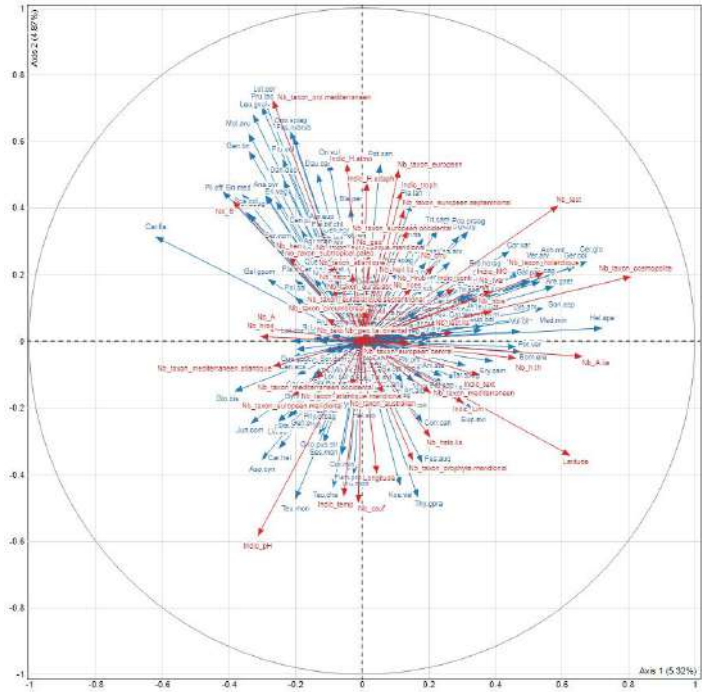


Fig. 21. Contribution des variables par ACP sur les 2 premières dimensions, avec distinction des variables actives (taxons – flèches bleues) et illustratives (indices, traits de vie, coordonnées GPS – flèches rouges)

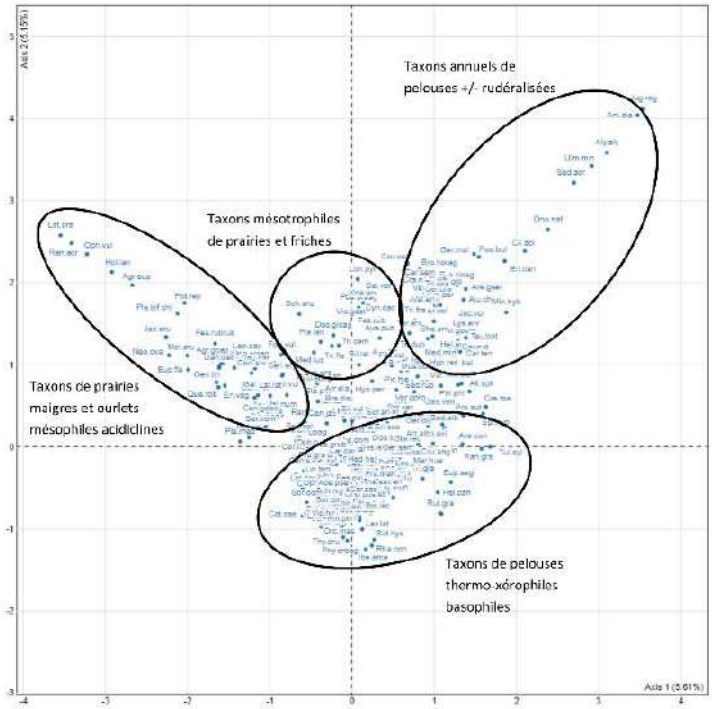


Fig. 22. Ordination des taxons par AFC sur les 2 premières dimensions

La dimension 1 semble relier à deux gradients principaux. Le premier qui transparaît nettement dans l'ordination des dispositifs est latitudinal, avec les quadrats du sud se trouvant en négatif et ceux du nord en positif. Le second, plus subtil, semble traduire l'ouverture du milieu car associé aux indices de luminosité et de texture et aux types biologiques thérophytiques (Nb_test et Nb_h.th) en positif, tandis que le pôle négatif est plutôt lié aux types biologiques arbustifs avec une contribution importante des taxons d'ourlet (*Brachypodium rupestre, Rubia peregrina, Carex flacca*). L'intégration d'une variable de gestion serait pertinente en complément pour mieux comprendre si ces gradients présentent un lien sous-jacent (ex : présence d'une gestion dans le nord et libre évolution dans le sud).

La dimension 2 traduit d'abord un gradient climatique tempéré/subméditerranéen car relié à la longitude, aux indices de température et d'humidité atmosphérique, et associé aux types biologiques chaméphytiques. On dénote ensuite un gradient édaphique avec une liaison aux indices d'humidité édaphique, de pH et de trophie. En somme, il est possible de distinguer plus ou moins nettement un pôle xérophile, basophile, thermophile et oligotrophile en négatif d'un pôle plus mésophile, neutrophile, mésotherme et mésotrophile en positif. La corrélation entre les indices édaphiques (pH, trophie et humidité), assez visible ici comme sur les matrices de corrélation (Fig. 17 et Fig. 18), résulte en partie d'un artefact lié à l'échantillonnage. En effet, les quadrats disposés dans des conditions très sèches sont systématiquement retrouvés sur des lithosols calcaires, à pH élevé et trophie faible par nature. A l'inverse, les quadrats disposés en conditions plus mésophiles se trouvent sur sols marneux ou molassiques plus épais et décalcifiés, à pH plus faible et à trophie plus élevée par nature.

Enfin la dimension 3 (non représenté ici, cf. Annexe 9 et Annexe 10) est plus difficilement interprétable. Elle apparaît plutôt associée à la trophie, et dans une moindre mesure à la luminosité et la texture du sol, opposant les types biologiques géophytes/hémicryptophytes cespiteux en positif contre les hémicryptophytes stolonifères en négatif. Cela traduit un pôle négatif plutôt caractérisé par une trophie faible et des textures grossières (dalles, éboulis, graviers) avec des taxons typiques de ces conditions (*Sedum ochroleucum, Potentilla verna*) ; et un pôle positif caractérisé par une trophie plus importante et des textures plus fines (limons, argiles) avec des taxons de sol plus épais (*Serapias vomeracea, Molinia arundinacea*).

En résumé, l'approche exploratoire par ACP montre un intérêt pour caractériser les données de par la possibilité de projeter des variables illustratives, en l'occurrence les indices Baseflor et les coordonnées GPS des dispositifs, et leur niveau de contribution pour faciliter l'interprétation des dimensions. Toutefois, la nature des données avec de nombreux zéros entraîne une certaine distorsion lors de leur ordination sur les principaux axes factoriels. A l'inverse, l'ordination par AFC apparaît plus adéquate pour estimer la similarité floristique, que ce soit entre dispositifs ou entre lectures. Pour ces raisons, c'est donc en utilisant l'AFC que seront conduites les approches typologiques et diachroniques, comme l'attestent les travaux sur des thématiques similaires (ARCHAUX *et al.*, 2009 ; DUPRE *et al.*, 2010 ; GAUDNIK *et al.*, 2011 ; DIEKMANN *et al.*, 2014 ; BOUTIN *et al.*, 2017).

- Typologie des dispositifs

Les traitements appliqués pour grouper les dispositifs au sein d'ensembles plus homogènes et cohérents écologiquement sont menés sur la première lecture de chaque dispositif uniquement, soit 72 dispositifs comportant 237 taxons. En effet, ces observations forment un état de référence et serviront de point de comparaison avec les lectures suivantes. Cela se justifie par le fait que les observations issues des secondes lectures sont par nature corrélées avec les premières, pouvant générer un léger bruit dans l'ordination et biaiser la classification.

Les premiers tests de classification automatique (Annexe 11) individualisent bien un premier groupe correspondant aux quadrats du sud de la région (Tursan, Cadillon et Castetpugon, Thouil et Gascons). Deux autres groupes se dégagent avec toutefois une imbrication non négligeable ; témoignant de leur plus grande proximité écologique et géographique mais rendant la différenciation complexe. Cela est probablement lié à la présence d'individus « extrêmes » (LUS26 et TUR04) qui contribuent de façon démesurée à l'explication des dimensions et qui ont tendance, par conséquent, à rapprocher les autres individus. La marginalité de ces quadrats dépend de la présence de taxons rares de fermeture ou prairiaux (*Juglans regia, Ulmus minor, Gaudinia fragilis, Pulicaria dysenterica, Ranunculus acris*…) et il apparaît nécessaire de relancer une classification en retirant ces quadrats (Fig. 23).

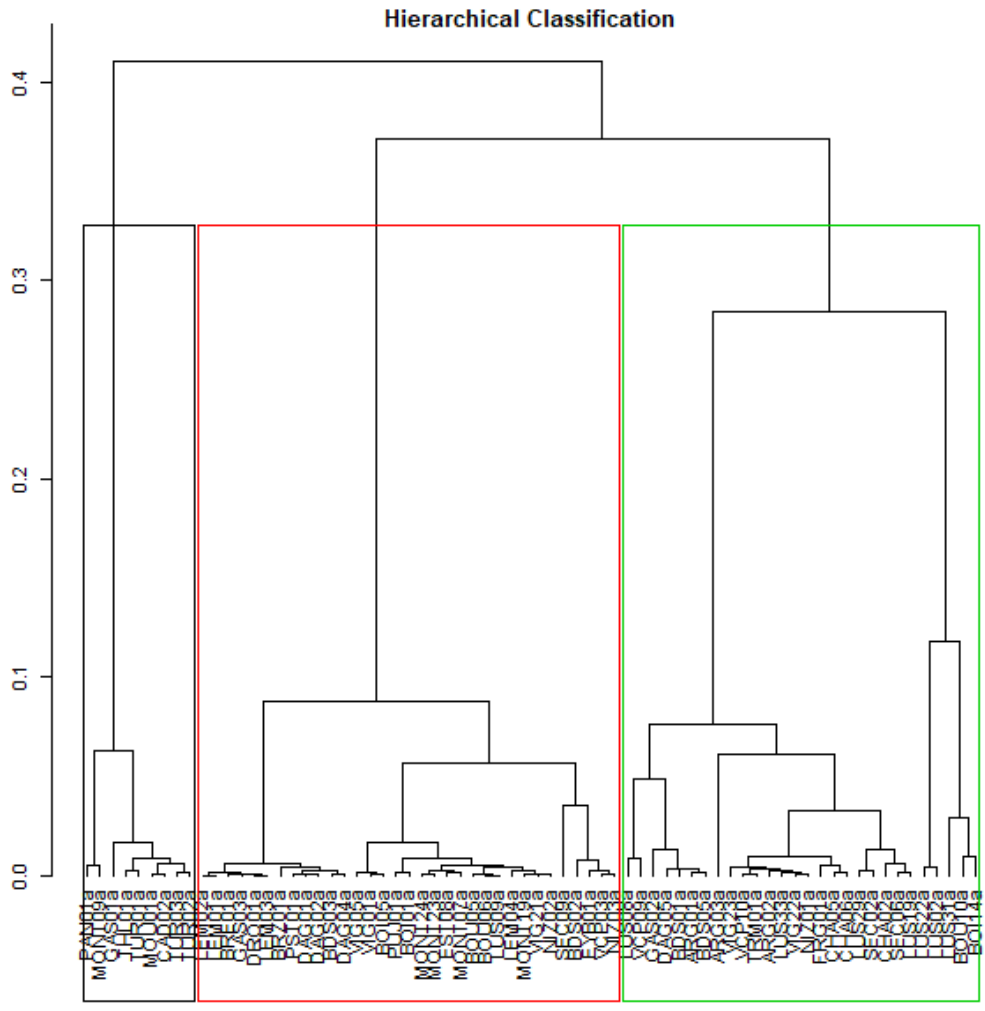


Fig. 23. Dendrogramme issu de la CAH, après ordination par AFC, avec encadrement des groupes retenus (Pelouses aquitaniennes « subhumides » en noir, Pelouses « subméditerranéennes » en rouge et Pelouses « picto-périgourdines » en vert)

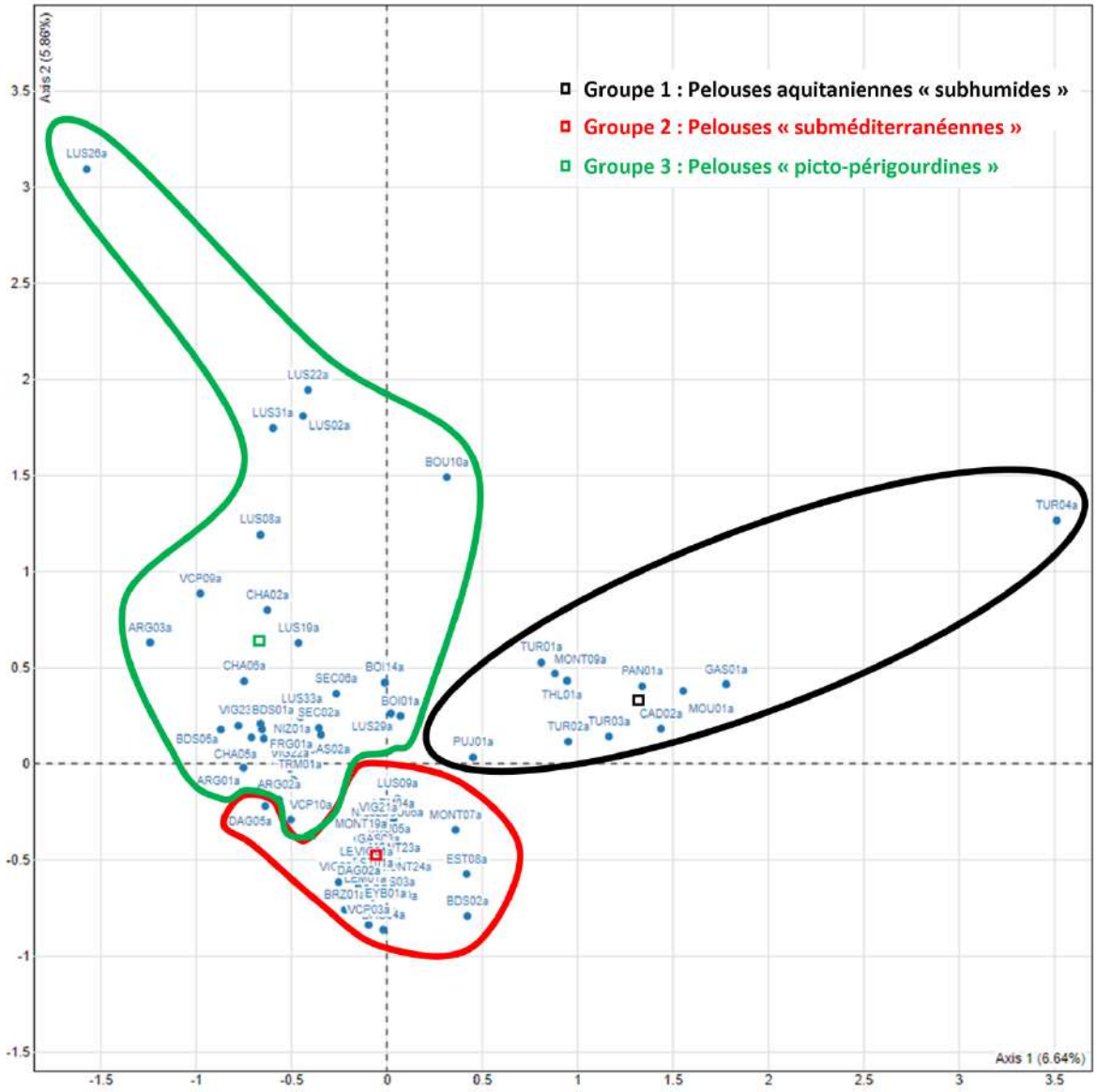


Fig. 24. Délimitation des groupes de quadrats sur la carte factorielle (dimensions 1 et 2) d'après la typologie effectuée

In fine, 2 groupes assez compacts et cohérents se dégagent tandis qu'un troisième groupe se montre plus large et dispersé sur la carte factorielle (Fig. 24). Le premier groupe (cluster 1) se compose de quadrats de la partie sud et ouest de la région allant du Tursan (40) au sud du Lot-et-Garonne et remontant jusqu'en Gironde. Il s'agit de quadrats rattachables à un *Mesobromion erecti* aquitanien de climat « subhumide » sur substrats décalcifiés, peu xériques et caractérisé par des taxons prairiaux et acidiclines (*Molinia arundinacea, Erica vagans, Danthonia decumbens, Leucanthemum* gr. *vulgare*).

Le second groupe (cluster 2) regroupe des quadrats de la trame thermophile et plutôt xérophile sur calcaires répartis de l'Agenais (47) à l'Estuaire de la Gironde (17) en passant par les causses périgourdins (24) et l'Angoumois (16). Les communautés échantillonnées relèveraient d'un *Xerobromion erecti* d'affinité méditerranéenne caractérisé par des chaméphytes et des taxons thermo-xérophiles (*Carex halleriana, Staehelina dubia, Lavandula latifolia, Rhamnus alaternus, Rhaponticum coniferum, Anthericum liliago*).

Enfin, un troisième groupe (cluster 3) rassemble des quadrats dispersés entre Agen (47) et Lussac (86) à Sèchebec (17), sur substrats divers (sables dolomitiques, calcaires et marnes) et sous climat plus tempéré ; un lien avec la texture grossière du sol est également dénoté. Il s'agirait ici d'un complexe de végétations plutôt sèches à l'interface entre le *Xerobromion erecti*, des variantes sèches de *Mesobromion erecti* et des communautés annuelles du *Trachynion distachyae*. L'ensemble est caractérisé par des taxons annuels et géophytes (*Cerastium div. sp., Arenaria div. sp., Bombycilaena erecta, Prospero automnale, Allium sphaerocephalum*) et quelques taxons de prairies et ourlets (*Coronilla varia, Linum usitatissimum, Salvia pratensis*). Un sous-groupe de quadrats sur sables dolomitiques, aux alentours de Lussac, mériterait d'être individualisé mais ne comporterait que 5-6 quadrats ; cette option envisageable aurait toutefois un poids statistique modéré à cause du faible nombre de réplicats.

Afin de consolider la cohérence écologique et floristique des différents groupes obtenue pour cette classification automatique, une étape de tri manuel est opérée à la marge pour basculer certains quadrats dans un groupe voisin. L'appartenance de chaque dispositif à un des 3 groupes est synthétisée en annexe (Annexe 12).

Les 3 groupes seront dénommés de la façon suivante par la suite : « Pelouses aquitaniennes subhumides (PAQUIT) » pour le premier groupe, « Pelouses subméditerranéennes (PMED) » pour le second et « Pelouses picto-périgourdines (PPICT) » pour le dernier groupe.

- Analyses diachroniques

L'ensemble des résultats des comparaisons statistiques entre les 2 lectures sont synthétisés dans le tableau bilan suivant (Tab. III). Ils sont groupés en fonction des types d'indicateurs utilisés.

Ce résultat relativement intéressant se montre en réalité difficilement interprétable en termes de facteurs explicatifs. En effet, la hausse observée peut être reliée à des modifications écologiques ; mais elle peut aussi être le fruit d'autres paramètres en interaction. Tout d'abord, la variabilité interannuelle de cortèges floristiques joue un rôle important dans ces différences de diversité (ARCHAUX *et al.*, 2009). La comparaison de 2 lectures, espacées de 2 à 8 ans selon le dispositif, néglige de fait cette variabilité interannuelle du cortège. Ensuite, la phénologie a un impact non-négligeable sur les cortèges observés ; des lectures trop précoces entraînant une baisse de l'exhaustivité (MALLARD, 2018a). Par ailleurs, le biais observateur sur les premières lectures d'un dispositif reste souvent important car nécessitant une inter-calibration (ARCHAUX *et al.*, 2009). A défaut de pouvoir être effectuée sur les observateurs en amont, cette inter-calibration peut se faire a posteriori sur les lectures d'un même dispositif. Dans ce cas, plusieurs lectures d'un dispositif sont nécessaires pour établir un état de référence consensuel sur la richesse spécifique.

Tab. III. Tableau récapitulatif des analyses statistiques diachroniques

Groupes d'indicateurs	Indices	Test de comparaison utilisé	Valeur de l'intensité du changement entre L1 et L2 (Moyenne de la différence)	Erreur standard	Significativité du changement (p-value)
Richesse spécifique	Richesse spécifique	Wilcoxon	2,013889	6,29142	0,01108 *
Indices écologiques (Baseflor)	Lumière	Wilcoxon	-0,09213672	0.2590441	0.0002196 ***
	Température	Student	-0,03368653	0.2617844	0.07085
	Continentalité	Student	0,004013376	0.164999	0.7853
	Humidité atmosphérique	Student	0,01971015	0.2236994	0.2805
	Humidité édaphique	Student	0,06568019	0.287402	0.002067 **
	Matière organique	Wilcoxon	0,04039901	0.2499873	0.08544
	Acidité	Wilcoxon	0,002176931	0.3635843	0.8028
	Texture	Wilcoxon	-0,09497259	0.2722114	0.0001311 ***
	Nutriment du sol	Student	0,1087152	0.3763573	0.003717 **
Types biologiques (fusionnés)	Arbres	Wilcoxon + permutations	0,09722222	1.185462	0.4702
	Arbustes	Wilcoxon + permutations	0,125	0.7780991	0.1467
	Chaméphytes	Wilcoxon + permutations	0,1527778	2.07602	0.7098
	Géophytes	Wilcoxon + permutations	0,1527778	1.158675	0.1918
	Hémicryptophytes-thérophytes	Wilcoxon + permutations	-0,3194444	1.156647	0.01758 *
	Hémicryptophytes cespiteux	Wilcoxon	0,08333333	1.791783	0.7368
	Hémicryptophytes stolonifères	Wilcoxon	0,6388889	2.52867	0.002733 **
	Hémicryptophytes autres	Student	0,9305556	1.686734	0.004668 **
	Thérophytes	Student	0,4722222	2.797516	0.1324
Chorologie (fusionnée)	Taxons atlantiques	Wilcoxon + permutations	0,05555556	0.8853485	0.4707
	Taxons à large chorologie	Wilcoxon	-0,1111111	1.996035	0.3228
	Taxons eurasiatiques	Student	0,5555556	3.443684	0.1253
	Taxons européens	Wilcoxon	1,013889	2.747278	0.00368 **
	Taxons exotiques	Wilcoxon + permutations	0,04166667	0.2983392	0.375
	Taxons méditerranéen-atlantiques	Wilcoxon + permutations	0,3194444	1.168091	0.01521 *
	Taxons méditerranéens	Wilcoxon	0,4444444	2.188273	0.07963
Décalages sur dimensions AFC	Dimension 1 AFC - réseau	Wilcoxon	0,001791287	0.7545301	0.2726
	Dimension 2 AFC - réseau	Wilcoxon	0,06742591	0.7535615	0.01829 *
	Dimension 3 AFC - réseau	Wilcoxon	-0,01968851	0.6535674	0.242
	Dimension 1 AFC - groupe "PAQUIT"	Wilcoxon	-0,1917285	0.8112314	0.2061
	Dimension 2 AFC - groupe "PAQUIT"	Wilcoxon	0,07639576	0.3319132	0.6377
	Dimension 3 AFC - groupe "PAQUIT"	Wilcoxon	0,09840127	0.7556636	0.8311
	Dimension 1 AFC - groupe "PMED"	Wilcoxon	0,005619561	0.196752	0.5814
	Dimension 2 AFC - groupe "PMED"	Wilcoxon	-0,003215582	0.1803441	0.9307
	Dimension 3 AFC - groupe "PMED"	Wilcoxon	-0,02453431	0.2661054	0.2556
	Dimension 1 AFC - groupe "PPICT"	Wilcoxon	0,06879266	0.3871043	0.03643 *
	Dimension 2 AFC - groupe "PPICT"	Wilcoxon	0,1371332	0.7711764	0.004338 **
	Dimension 3 AFC - groupe "PPICT"	Wilcoxon	-0,05798077	0.8577789	0.2894

- Evolution de la richesse spécifique

Le premier résultat d'intérêt concerne l'évolution de la richesse spécifique entre les 2 lectures. Dans ce cas, une hausse significative du nombre de taxons recensés apparaît (p = 0,01108) avec en moyenne 2 taxons observés en plus par quadrat (Fig. 25).

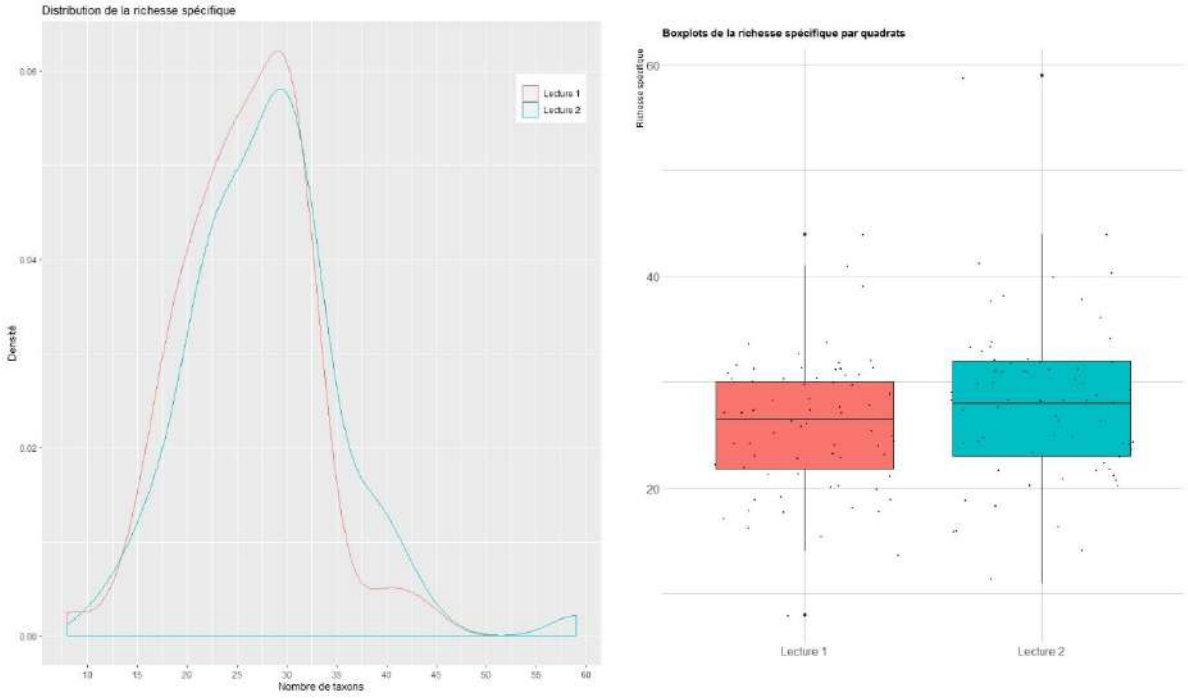


Fig. 25. Graphe de la distribution (à gauche) et boxplot de la richesse spécifique (à droite) entre les 2 années de lecture

- Evolution générale des dispositifs sur les dimensions d'AFC

La figure Fig. 26 permet de visualiser les décalages des quadrats sur les dimensions de l'AFC entre les 2 lectures. On note des migrations parfois assez nettes pour certains dispositifs (TUR04, ARG03, BOU10) et négligeables pour d'autres (TUR02, LUS08). L'intensité et le sens des décalages peuvent être examinés en fonction de l'interprétation des dimensions factorielles pour tirer des hypothèses sur les modifications de cortèges floristiques.

Ces décalages sont d'abord quantifiés à l'échelle du réseau de dispositifs relus pour identifier des tendances générales d'évolution. Une quantification par groupe de quadrats permet ensuite de distinguer des évolutions propres aux différents types de pelouses suivis. L'ensemble des résultats de comparaison est synthétisé dans le Tab. III.

A l'échelle du réseau, la différence moyenne observée sur la première dimension entre les 2 lectures est très faible (-0,001791287) et apparaît logiquement non-significative (p = 0,2726). Cela semble cohérent avec le fait que cette dimension traduit surtout la répartition latitudinale des quadrats. Elle est également liée en partie au gradient d'ouverture/fermeture ; l'absence de différence indique ici que les pelouses suivies sont globalement stables en termes de dynamique entre les 2 lectures.

En revanche, il existe une différence significative entre les 2 lectures pour la position des quadrats sur la dimension 2 (p = 0,01829), visible à travers le léger décalage de distribution (Fig. 27). Ce résultat est intéressant étant donné que cette dimension est plutôt associée aux indices de température et d'humidité. Le sens de la différence indique par ailleurs une tendance au réchauffement et à une relative sécheresse. Les interprétations sous-jacentes en termes floristique peuvent être que des taxons d'affinités méditerranéennes progressent (indice de température plus élevé et indices d'humidité plus faible) et/ou que des taxons plus tempérés et atlantiques régressent.

Enfin, aucune différence n'est constatée sur la dimension 3 (p = 0,242), semblant associée à la texture du sol. Ce résultat apparaît logique car cette variable, et les taxons adaptés à ses modalités, sont relativement stables à court et moyen termes.

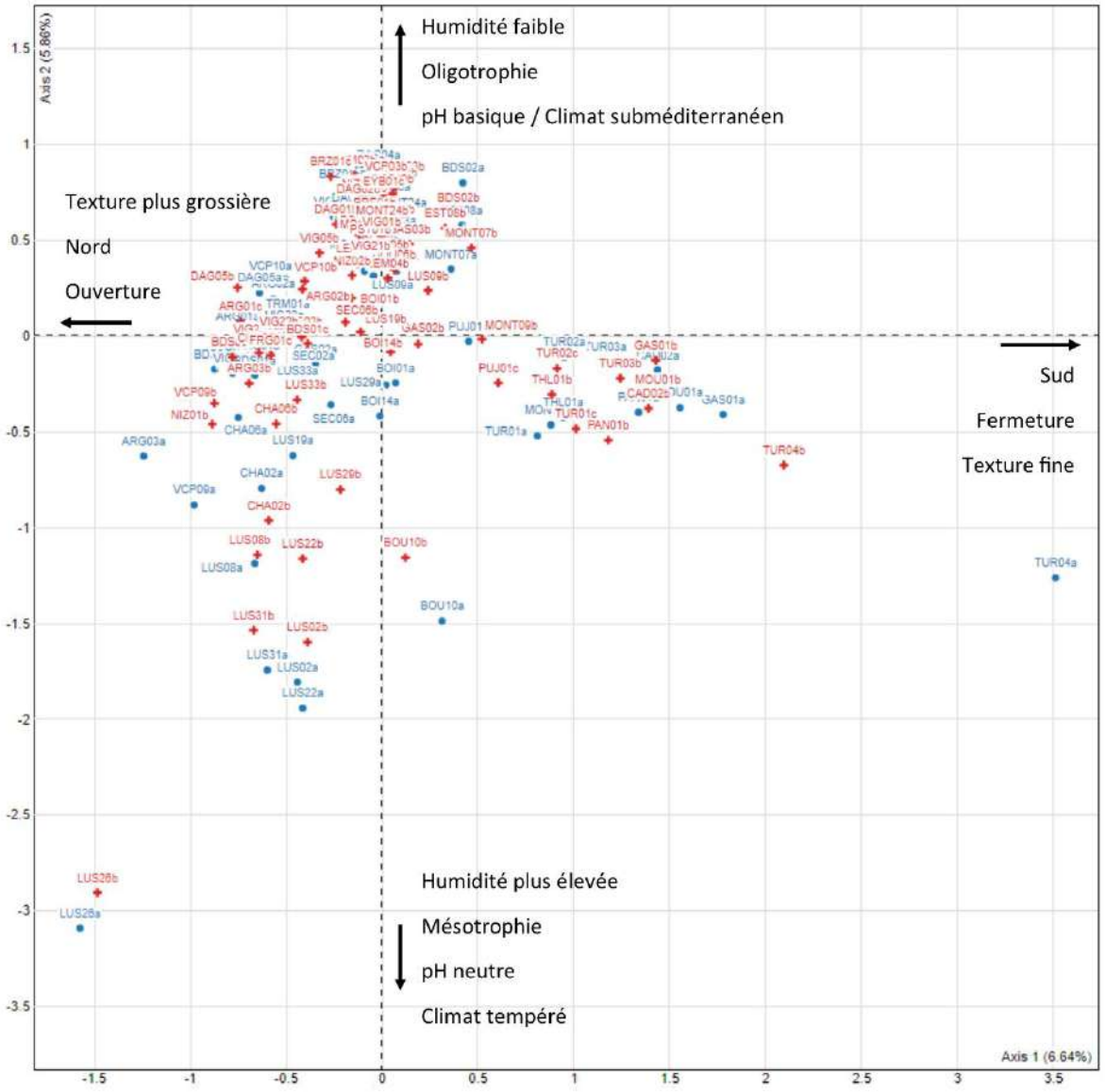


Fig. 26. Positions des 2 lectures de chaque quadrat sur la carte factorielle (dimensions 1 et 2). Ronds bleus : première lecture ; Croix rouges : seconde lecture.

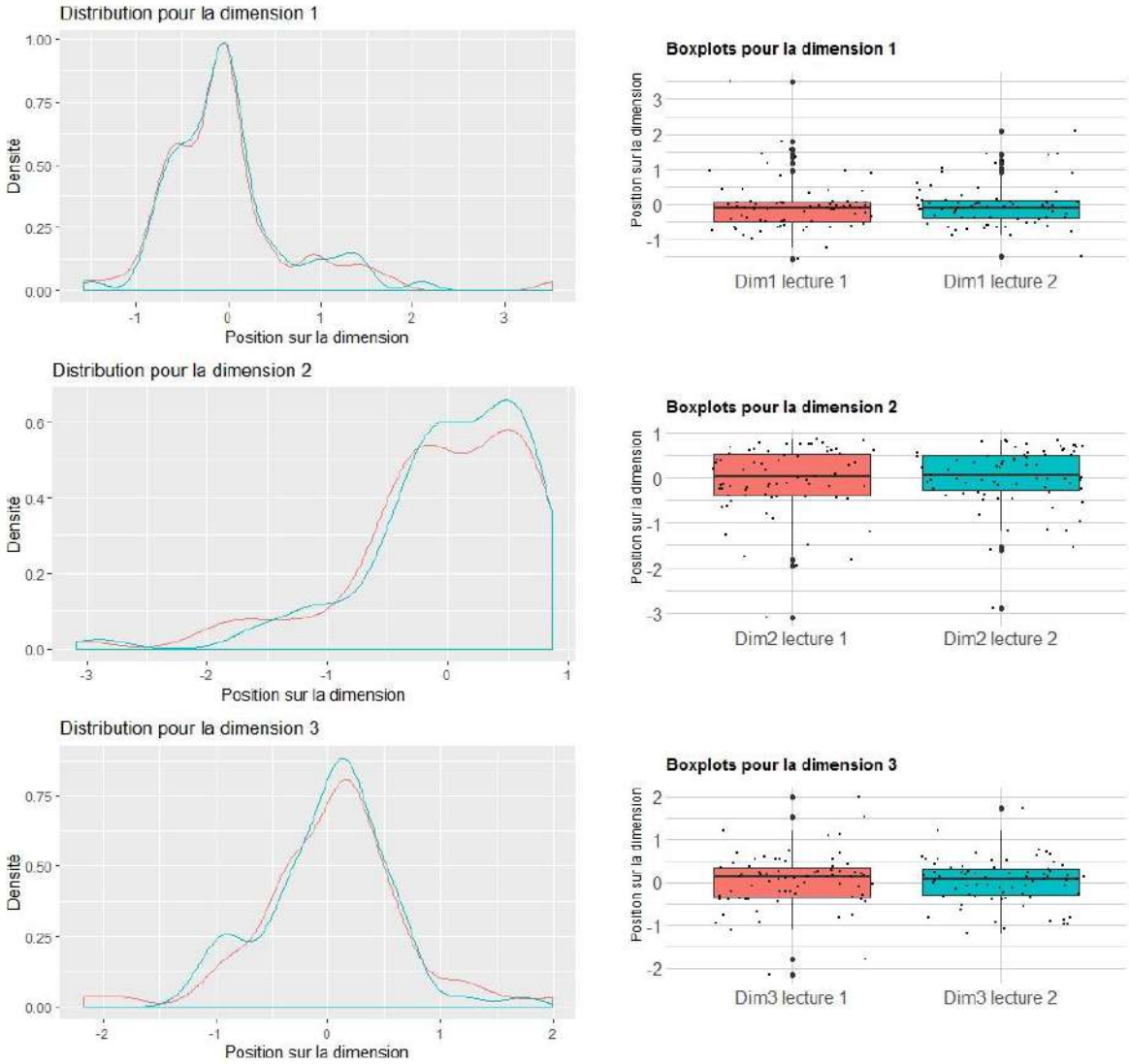


Fig. 27. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) sur les 3 premières dimensions de l'AFC

La figure Fig. 28 illustre l'évolution différenciée de chaque groupe de quadrats et donc des types de pelouses. Les groupes « PAQUIT » et « PPICT » montrent une certaine contraction de leur dispersion tandis qu'une légère dilatation apparaît pour le groupe « PMED ». Les comparaisons statistiques réalisées ci-après permettront de mettre en évidence si ces effets visuels sont significatifs ou s'il s'agit d'artefacts liés à des dispositifs particuliers (Fig. 28).

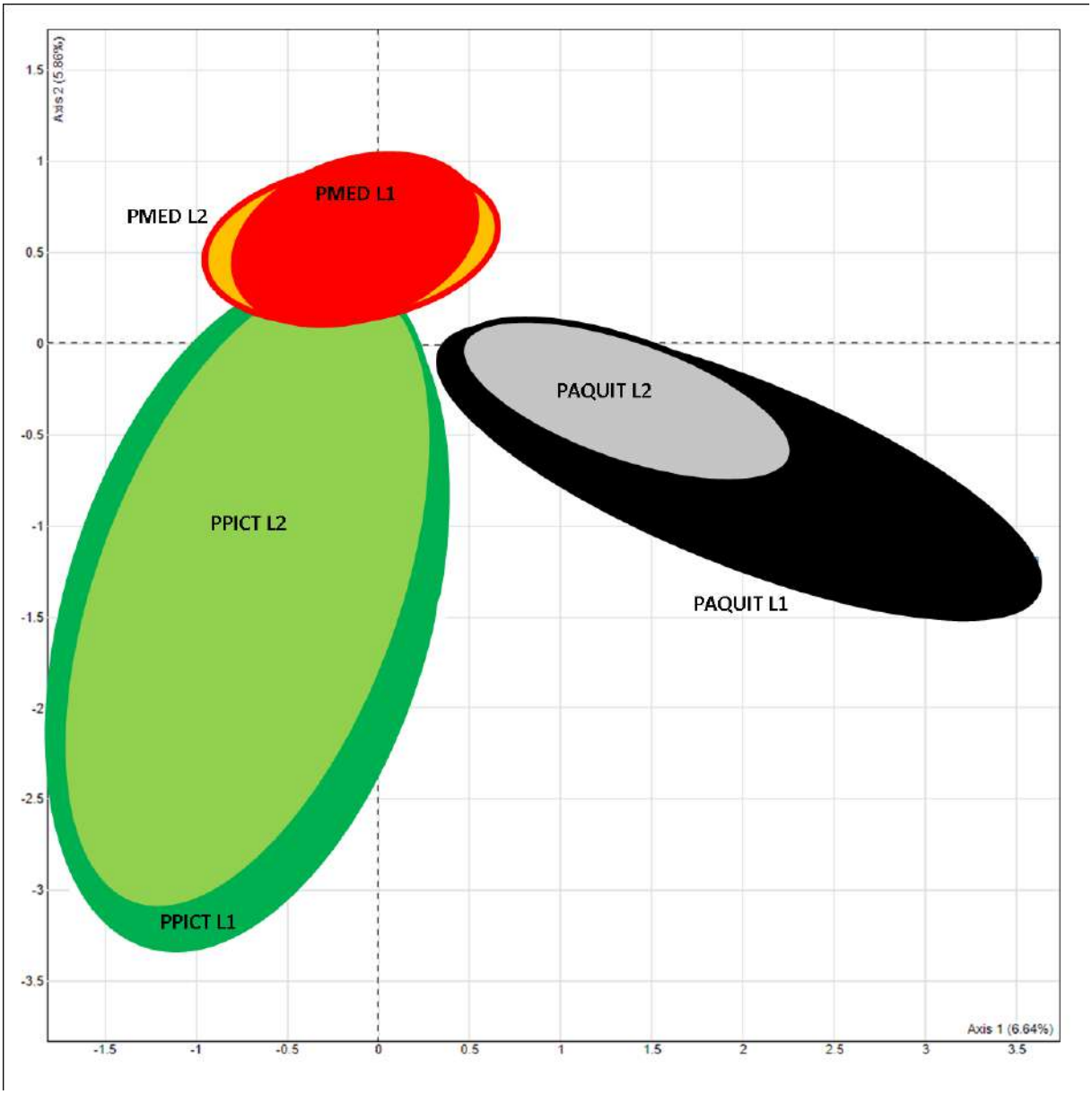


Fig. 28. Schéma de la dispersion des quadrats sur la carte factorielle (dimensions 1 et 2) entre 2 lectures en fonction des groupes de dispositifs

Au niveau du premier groupe de quadrats relatif aux pelouses aquitaniennes « subhumides », aucune différence significative n'est constatée sur les 3 premières dimensions d'AFC. Cela peut sembler étonnant au vu de la relative contraction des positions des quadrats sur la carte factorielle (Fig. 28) ; mais cela apparaît surtout lié à un individu extrême (TUR04). Le léger décalage entre les distributions des 2 lectures sur la dimension 2 (Fig. 29) n'est pas significatif, certainement dû au faible nombre de dispositifs dans ce groupe (11). En somme, ces pelouses sont d'une apparente stabilité malgré des décalages plus ou moins nets de distribution sur les dimensions étudiées. Leur évolution pourrait être mise en évidence statistiquement à travers un plus grand nombre de dispositifs sur ce type de pelouses.

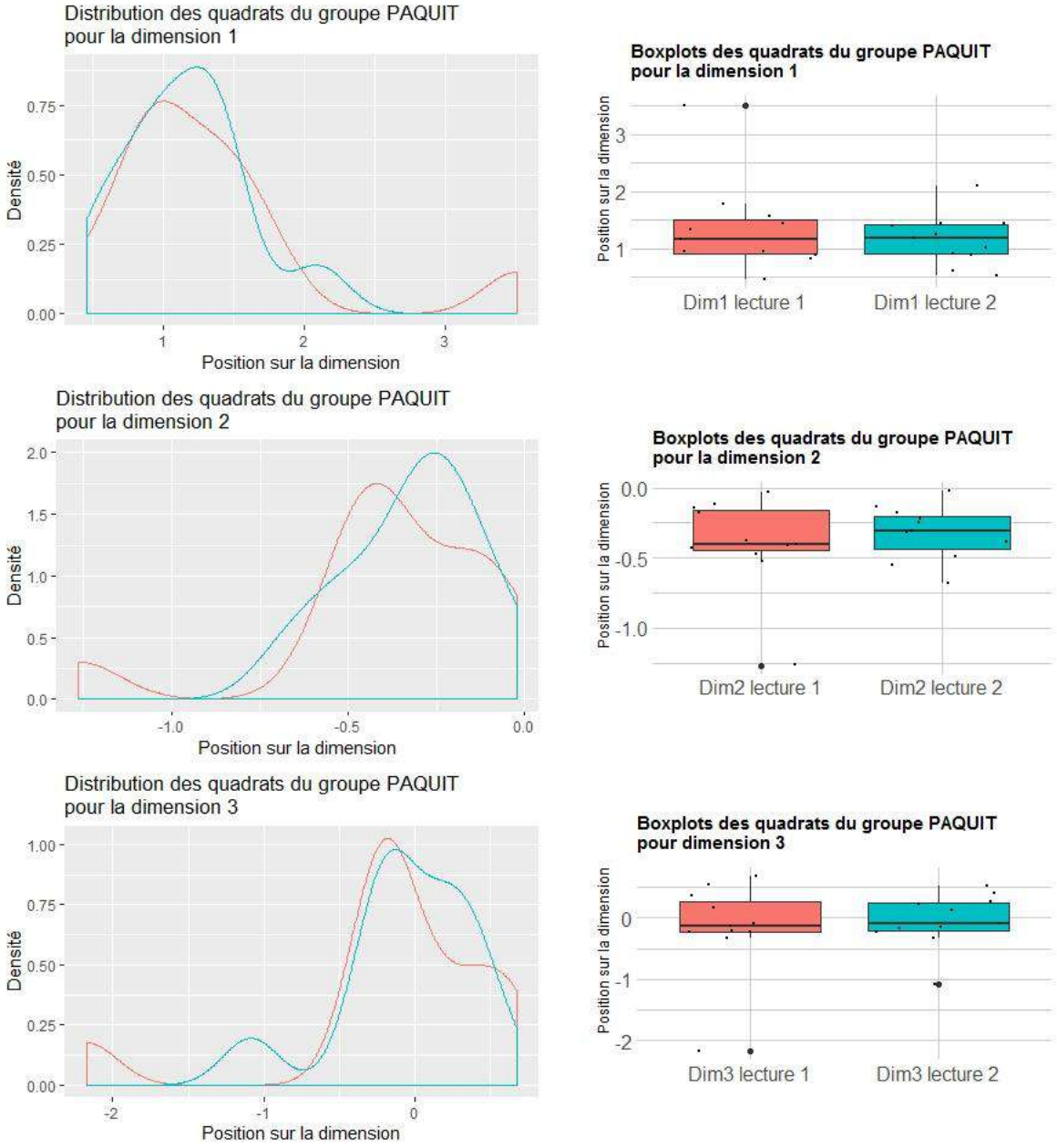


Fig. 29. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le groupe « PAQUIT » sur les 3 premières dimensions de l'AFC

Pour le second groupe de quadrats relatif aux pelouses subméditerranéennes, là encore aucune différence n'est constatée sur les 3 premières dimensions d'AFC. La légère dilatation des positions des quadrats sur la dimension 1 (Fig. 28), ainsi que le décalage de leur distribution (Fig. 30), peut sous-entendre une légère fermeture. Elle n'est pas significative car sans doute liée à une minorité d'individus. Ces résultats indiquent une certaine stabilité des cortèges sur le pas de temps étudié pour ce groupe, que ce soit en termes de fermeture, et de nombre et fréquence des taxons d'affinités méditerranéennes et des taxons plus tempérés.

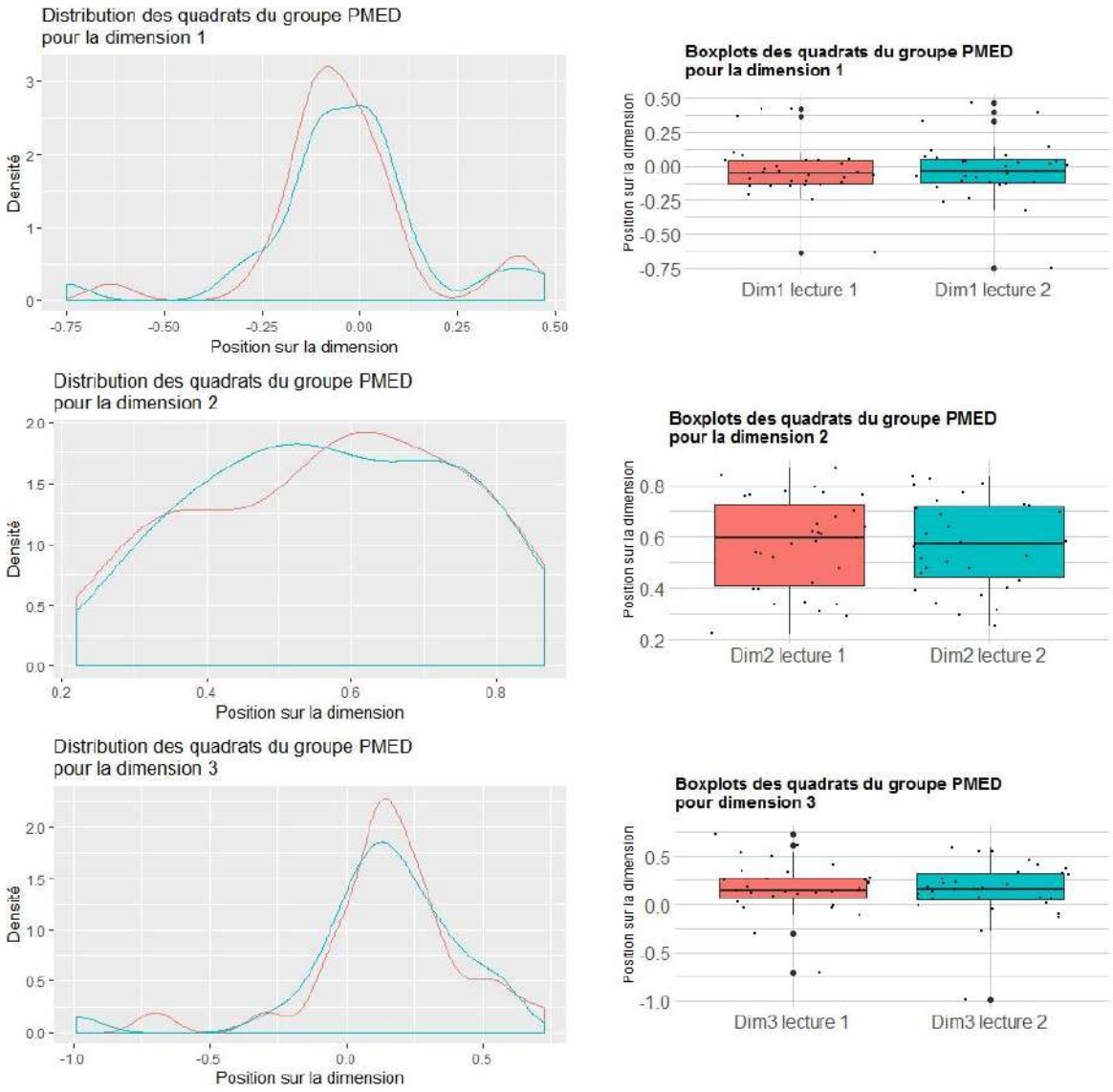


Fig. 30. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le groupe « PMED » sur les 3 premières dimensions de l'AFC

Enfin, le groupe 3 relatif aux pelouses xéroclines picto-périgourdines présente des modifications significatives de cortèges. Tout d'abord sur la dimension 1 (p = 0,03643), associée au gradient de fermeture, avec un sens de la différence soulignant une tendance à la fermeture pour ce groupe (Fig. 31). Les interprétations sous-jacentes en termes floristique peuvent être que des taxons d'ourlets et fourrés apparaissent ou augmentent en fréquence et/ou que des taxons annuels régressent. Ensuite, des différences sont constatées sur la dimension 2 (p = 0,004338), relativement liées aux indices de température et d'humidité. Un léger décalage de distribution (Fig. 31) indique ici une tendance au réchauffement et à un assèchement du sol. En termes de cortèges, cela peut signifier que des taxons d'affinités méditerranéennes progressent (indice de température plus élevé et indices d'humidité plus faible) et/ou que des taxons plus tempérés/atlantiques régressent. Aucune différence ni même de tendance ne sont visibles pour la dimension 3.

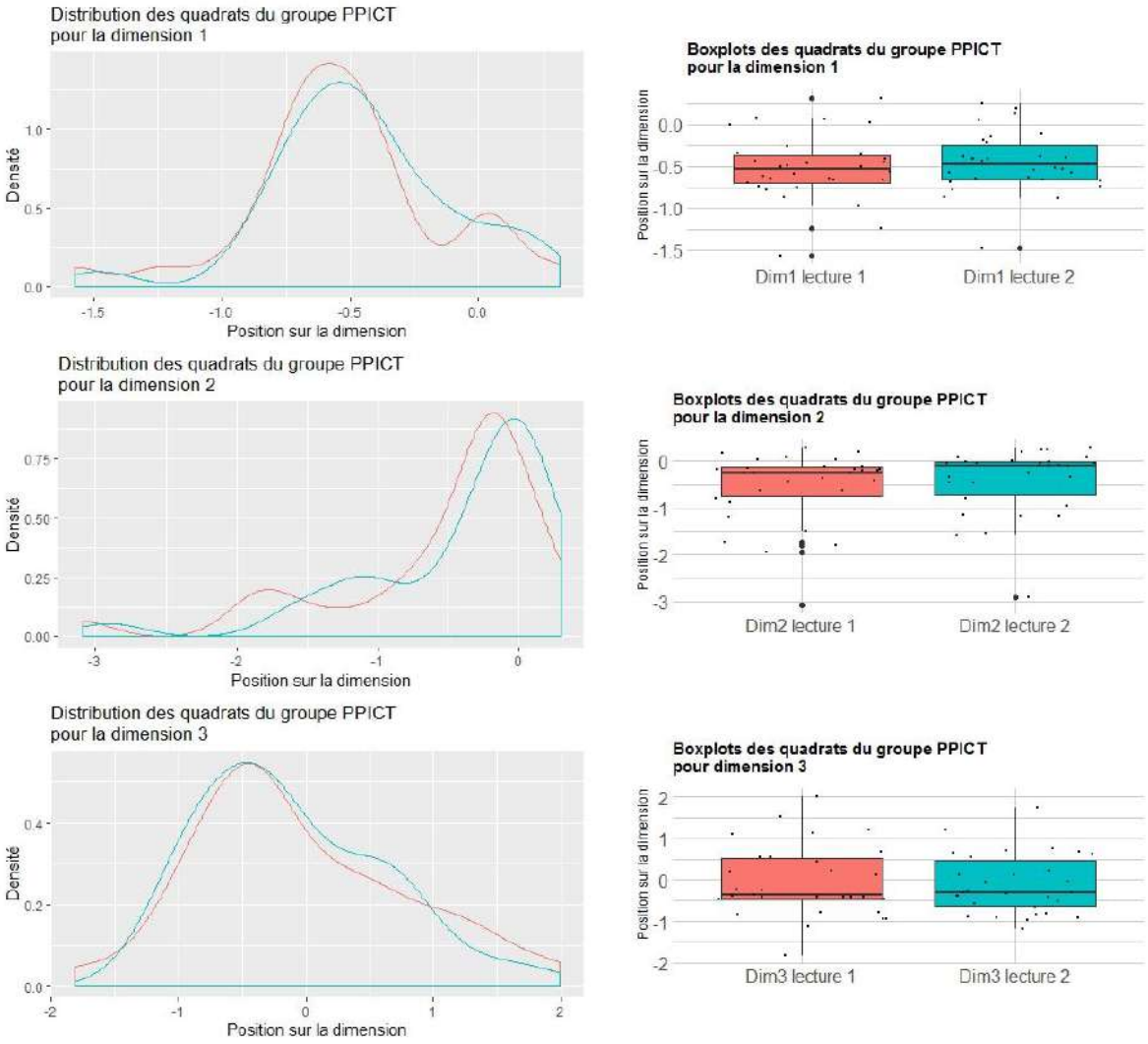


Fig. 31. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le groupe « PPICT » sur les 3 premières dimensions de l'AFC

- Evolution des indices écologiques Baseflor

Parmi les 9 indices écologiques calculés, 3 ne montrent aucune différence entre les 2 lectures. Il s'agit de l'humidité atmosphérique, de la continentalité et de l'acidité (Fig. 32). Ces résultats sont en accord avec le fait que ces indices semblent les plus stables à court et moyen termes ; leur changement résultant de processus longs (pédogénèse, déplacements de courant atmosphériques…).

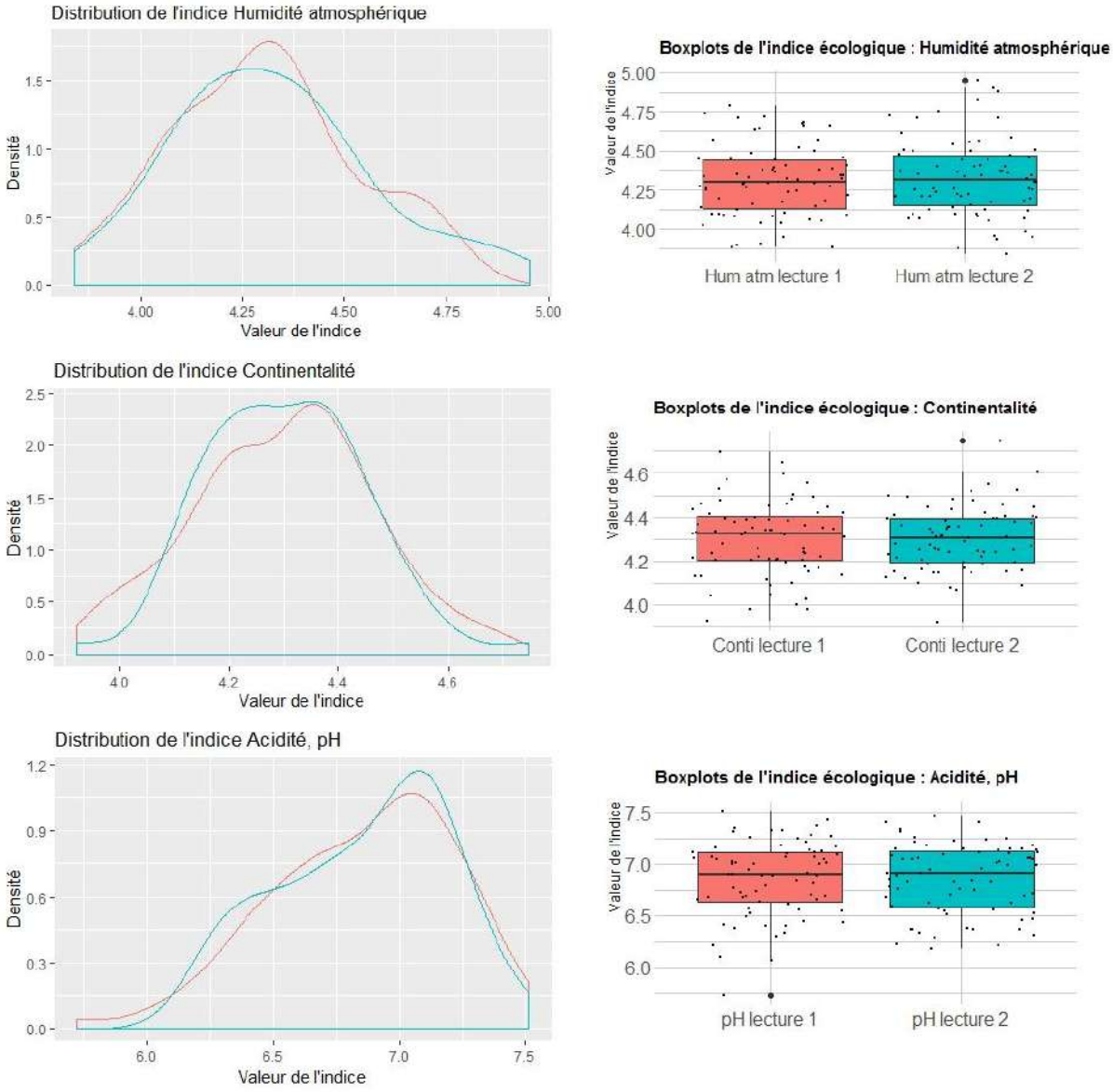


Fig. 32. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour les indices d'humidité atmosphérique, continentalité et acidité

Les indices de température et de matière organique montrent une tendance mais pas de différence significative ($0,05 < p < 0,1$). Le sens d'évolution tend vers des températures globalement plus faibles, mais avec des disparités entre quadrats (distribution pseudo-bimodale), et vers une quantité de matière organique plus importante (Fig. 33).

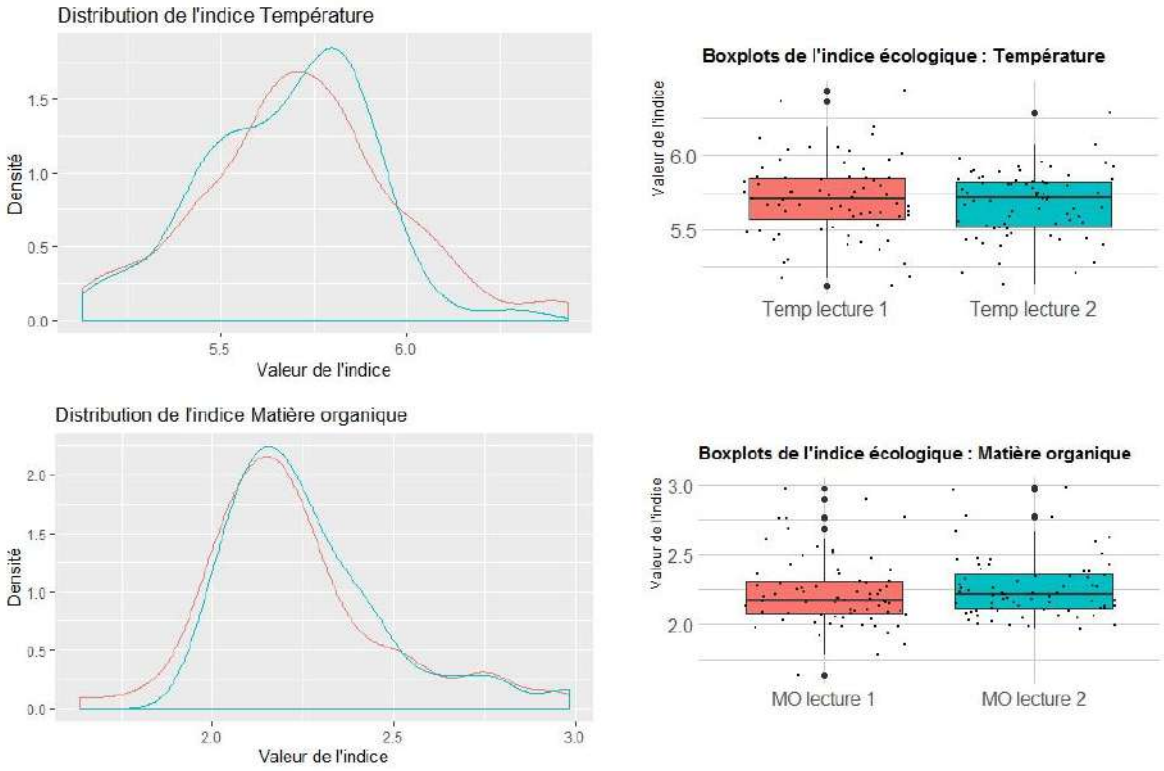


Fig. 33. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour les indices de température et de matière organique

Enfin, 4 indices attestent d'une différence nettement significative ($p < 0,01$) avec des décalages de distribution apparents (Fig. 34).

Tout d'abord, l'indice de luminosité est plus faible pour la seconde lecture, indiquant potentiellement une légère fermeture des pelouses. Cela peut être associé à une régression de taxons thérophytiques (valeur d'indice élevée) et/ou une progression de taxons arbustifs ou herbacés de fourrés et ourlets (valeur d'indice plus faible).

Ensuite, l'indice d'humidité édaphique montre une légère augmentation. Ce résultat suggère une progression des taxons plutôt mésophiles de pelouses ou ubiquistes (*Prunella laciniata, Brachypodium rupestre, Carex flacca*…), potentiellement en lien avec la fermeture, au détriment des taxons plus xérophiles (ex : *Teucrium chamaedrys, Carex halleriana*…).

L'indice de texture du sol est par ailleurs plus bas pour la seconde lecture, tendant vers des textures plus fines. Cela peut souligner une certaine régression des taxons typiques de textures grossières (dalles, graviers et cailloux).

Enfin, l'indice de trophie apparaît plus fort. Cette hausse entre les 2 lectures peut être en lien avec la progression de taxons plus mésotrophiles (ex : taxons d'ourlets et fourrés) et/ou la régression de taxons plus oligotrophiles (ex : taxons de pelouses annuelles ou semi-annuelles), associée à la fermeture et à la quantité de matière organique légèrement plus importante.

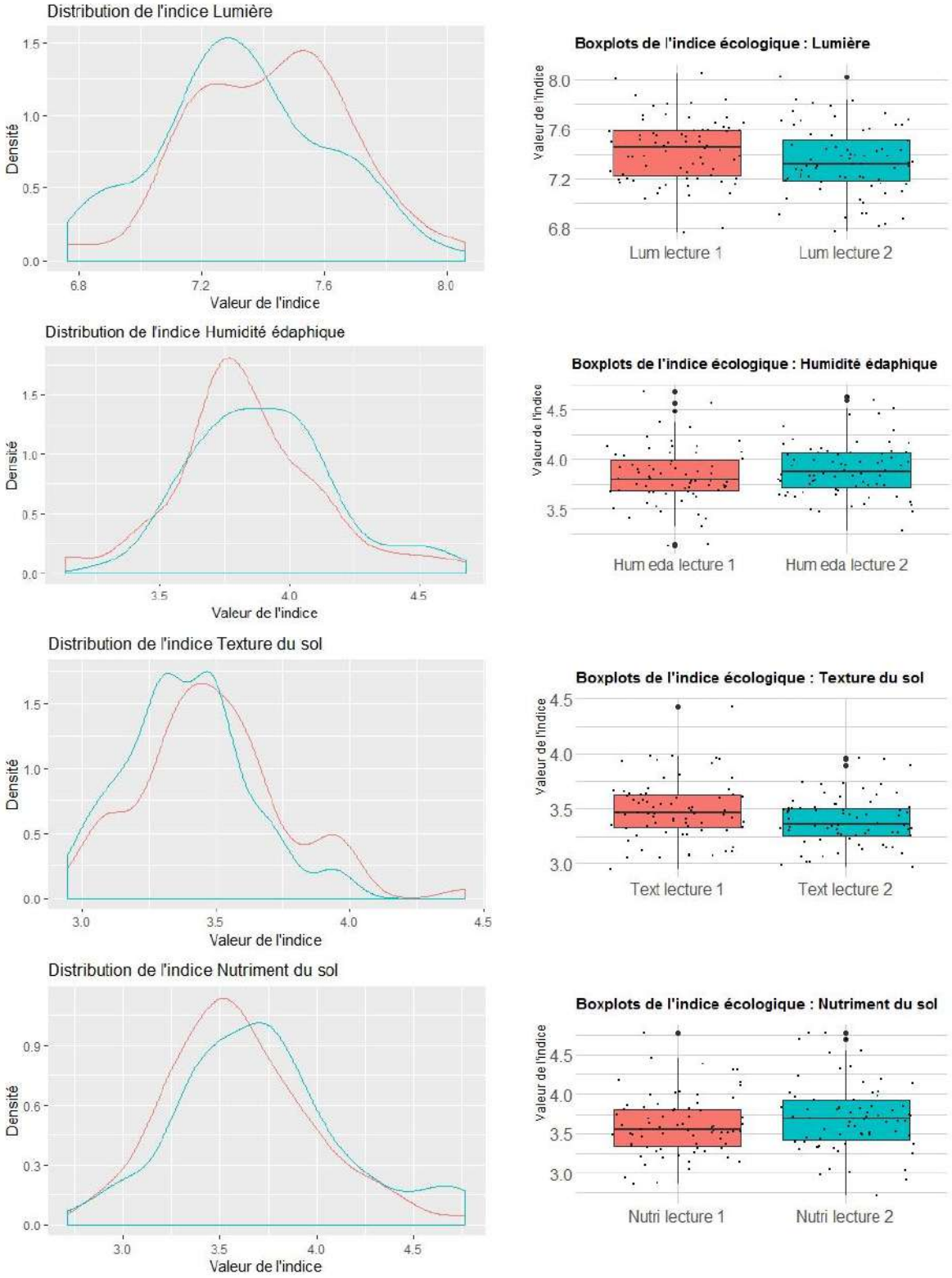


Fig. 34. Graphes de la distribution (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour les indices de lumière, humidité édaphique, texture et trophie

- Evolution du spectre chorologique

L'évolution du spectre chorologique concerne principalement 2 types de taxons : les taxons européens au sens large et les taxons méditerranéens-atlantiques (Fig. 35 et 0). De plus, les taxons méditerranéens montrent également une tendance à la progression, bien que non-significative (p = 0,07963). Les types chorologiques sans changements significatifs sont présentés en annexe (Annexe 13).

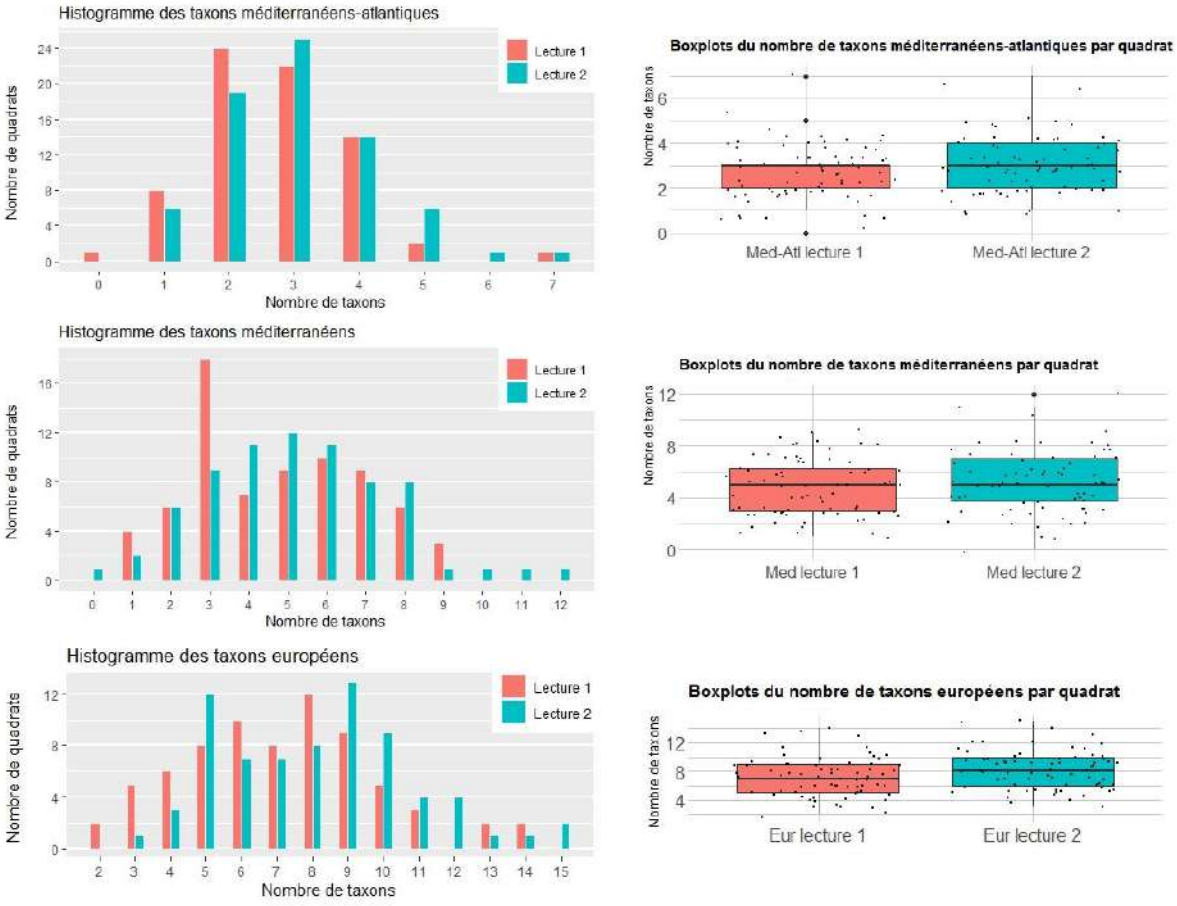


Fig. 35. Histogrammes (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le nombre de taxons européens, méditerranéens-atlantiques et méditerranéens

Ces 2 types chorologiques sont chacun en progression entre les 2 lectures ; or ils comptent parmi les mieux représentés sur les pelouses calcicoles. Ce résultat est à mettre en en lien avec la hausse de la richesse spécifique des pelouses observées.

- Evolution des types biologiques

En ce qui concerne les types biologiques de plantes, seuls 3 d'entre eux montrent des modifications significatives entre les 2 lectures (Fig. 36). Les types biologiques sans changements significatifs sont présentés en annexe (Annexe 14).

Le premier concerne les taxons vivaces (hémicryptophytes) à formes annuelles (thérophytes), ou inversement, qui ont été moins observés. Le développement de ce type biologique, comme le type biologique thérophytique, semble lié à des conditions climatiques saisonnières particulières (précipitations printanières notamment). La variabilité interannuelle de ces conditions peut être à l'origine de hausse ou baisse significative de fréquence pour ces taxons, que des suivis espacés de plusieurs années ne peuvent interpréter correctement en termes de tendances d'évolution.

D'autre part, une progression des taxons hémicryptophytiques, autres que cespiteux, est constatée. Ces taxons étant les plus représentés sur les pelouses calcicoles, leur augmentation est là encore à mettre en relation avec la hausse de richesse spécifique globale.

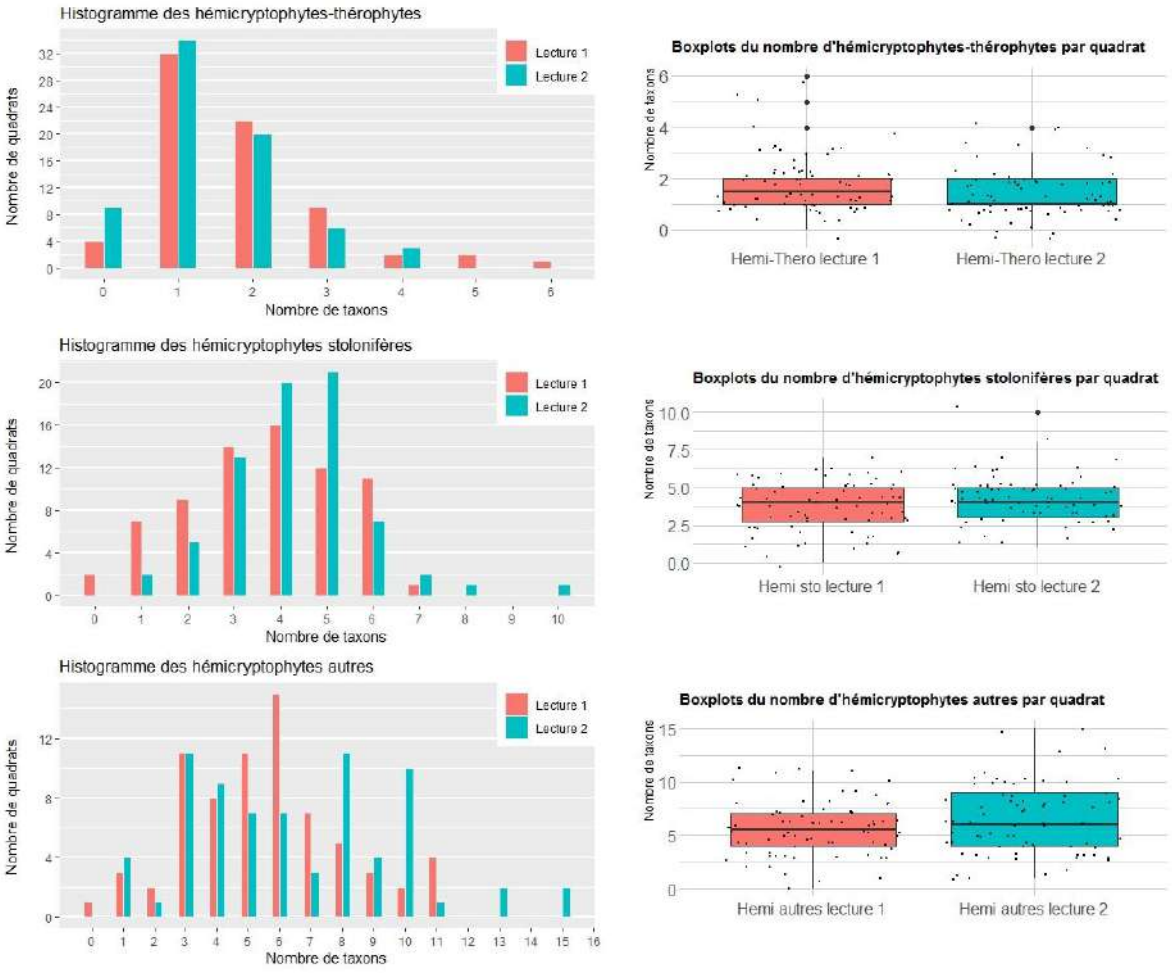


Fig. 36. Histogrammes (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le nombre de taxons vivaces à formes annuelles et hémicryptophytes stolonifères et autres (hors cespiteux)

- Evolution des cortèges floristiques

Les changements au sein des cortèges floristiques entre les 2 lectures sont synthétisés dans le tableau bilan suivant pour les taxons ayant subi les modifications les plus importantes (Tab. IV). Les résultats pour l'ensemble des taxons sont présentés en annexe (Annexe 15).

Tab. IV. Tableau d'évolution des taxons en termes d'occurrence et de fréquence moyenne au sein du réseau de suivis et dans les quadrats

Seuls les taxons ayant une occurrence moyenne supérieure à 5% et une variation de fréquence au sein du réseau supérieure à 2% sont considérés ici.

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
En régression				
Festuca auquieri	53	50	-7,38	-11,19
Carex humilis	19	18	-4,57	-20,75
Cerastium gr. pumilum	13	7	-4,46	-29,71
Hippocrepis comosa	61	61	-4,43	-7,25
Prospero autumnale	17	10	-2,92	-4,29
Globularia vulgaris	13	8	-2,86	-16,78
Eryngium campestre	49	49	-2,85	-5,86
Festuca marginata	8	3	-2,49	-7,83
En progression				
Centaurea scabiosa	6	26	11,89	36,17
Festuca lemanii	26	40	11,00	12,21
Globularia bisnagarica	42	46	8,24	14,32
Bromopsis erecta	58	69	6,81	-1,38
Blackstonia perfoliata	17	35	6,15	11,87
Anthyllis vulneraria	14	19	4,54	17,24
Brachypodium rupestre	69	65	4,19	10,08
Rubia peregrina	28	26	3,89	16,46
Medicago minima	11	17	3,86	16,71
Galium gr. pumilum	54	51	3,51	8,37
Fumana procumbens	31	35	3,03	1,14
Carex flacca	53	57	2,85	-0,60
Convolvulus cantabrica	14	18	2,81	-0,87
Carex halleriana	25	25	2,64	10,56
Euphorbia exigua	29	31	2,56	6,01
Linum suffruticosum	24	31	2,47	-1,95
Festuca rubra	8	14	2,46	-8,97
Prunella laciniata	13	17	2,17	3,47
Origanum vulgare	15	18	2,00	6,11

En termes de fréquence moyenne des 256 taxons au sein du réseau de quadrats relus, 121 ont progressé, 20 sont stables et 82 ont régressé. Par ailleurs, 19 nouveaux taxons ont été observés sur la seconde lecture tandis que 14 taxons n'ont pas été revus (Annexe 15).

Si l'intensité des variations de fréquence au sein du réseau de suivis reste relativement faible (inférieure à 2 %) pour une majorité de taxons, certains connaissent des modifications plus nettes (Tab. IV). C'est notamment le cas de *Centaurea scabiosa, Globularia bisnagarica, Bromopsis erecta* ou

Blackstonia perfoliata qui ont fortement progressé tandis que *Carex humilis, Cerastium* gr. *pumilum* et *Hippocrepis comosa* montre une régression. Il est intéressant de distinguer les changements d'occurrence en plus des variations de fréquence aux échelles du réseau et des quadrats car elles fournissent des informations complémentaires sur la dynamique des taxons (ex : hausse de fréquence et dispersion du taxon ; dispersion ou hausse de fréquence uniquement ; régression globale du taxon ou baisse de fréquence seulement…). Ainsi, on constate que *Bromopsis erecta* progresse au sein du réseau (hausse de l'occurrence et de la fréquence moyenne) alors que sa fréquence moyenne dans les quadrats diminue. Cela suggère une dynamique générale de colonisation pour l'espèce associée à une légère régression sur certains quadrats, peut être liée à une fermeture. A l'inverse, certains taxons ont régressé en termes d'occurrence mais ont conforté leur place sur les quadrats où ils sont restés (ex : *Brachypodium rupestre*, *Galium* gr. *pumilum*).

L'interprétation écologique de cette évolution de cortège va dans le sens des hypothèses issues des analyses sur les indicateurs Baseflor et les dimensions de d'AFC. En premier lieu, une tendance à la fermeture se dégage avec la progression en fréquence de *Brachypodium rupestre* et *Rubia peregrina* et la régression de *Carex humilis*, *Cerastium* gr. *pumilum* et *Festuca auquieri*. Ensuite, une légère hausse du niveau trophique et de matière organique peuvent être en lien avec la progression des mêmes taxons et *Centaurea scabiosa*. Enfin, la tendance au réchauffement et à l'assèchement est illustrée par la progression générale de *Fumana procumbens*, *Globularia bisnagarica, Convolvulus cantabrica* et *Linum suffruticosum*.

1.4 Discussion

1.4.1 Vers une modélisation des répartitions potentielles des espèces

Les impacts des différents choix de variables environnementales, de paramétrages des modèles, de modèles eux-mêmes, ont été discutés plus haut. Des préconisations et des illustrations de ces choix ont également été proposées. A l'issue de cet examen, il ressort que ces choix revêtent une importance capitale pour prédire la répartition des espèces végétales à l'horizon de plusieurs décennies. De nombreux tests devront donc être effectués et leurs résultats confrontés à la connaissance des experts naturalistes avant de pouvoir proposer des cartes suffisamment robustes pour pouvoir tirer des conclusions quant à la dynamique de chacune des espèces. Compte-tenu des très nombreuses combinaisons possibles et des temps de calcul potentiellement longs, des décisions pragmatiques devront être prises et, autant que possible, justifiées par des exemples trouvés dans la littérature.

Une fois ces étapes terminées, la prédiction de répartition future d'une espèce pourra être confrontée à celle de sa répartition actuelle. De nombreux enseignements pourront alors être tirés de cette comparaison quant à la dynamique spatiale et temporelle des plantes dans la région. Ainsi, des méthodes ont été développées pour déterminer un taux de chevauchement entre les aires de répartition relatives à plusieurs espèces, dites analyses de co-occurrence (D'AMEN *et al.*, 2017), qui pourraient être transposées à la comparaison des répartitions d'une même espèce à des périodes successives. Plus simplement, il est également possible d'estimer des taux de progression/régression pour chaque espèce à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine, en comparant d'une période à l'autre le nombre de mailles dépassant un seuil de probabilité de présence, seuil qui restera à définir. Parallèlement aux taux de chevauchement, des distances moyennes de migration pourront aussi être extraites de ces cartes (BAKKENES *et al.*, 2002 ; RESIDE *et al.*, 2013). Certains auteurs vont jusqu'à déduire de ces distances de migration des taux d'extinction potentiels (THOMAS *et al.*, 2004 ; LENOIR & SVENNING, 2015). En mettant en commun les résultats obtenus pour l'ensemble des espèces étudiées, des cartes de taux de remplacement des espèces (THUILLER *et al.*, 2007) pourraient être produites. Le package *ecospat* (COLA *et al.*, 2017) fournit de nombreuses fonctions qui permettent de répondre à la plupart de ces questions et pourra servir de support aux développements apportés dans les tomes ultérieurs.

Les données de terrain réunies dans le cadre de ce programme lors des campagnes de relevés sur les sites sentinelles pourront également être exploitées et croisées avec les résultats des modèles régionaux. L'un des apports majeurs pourrait s'avérer être la comparaison des tendances prédites par les modèles avec celles mesurées grâce aux relevés quantitatifs de la flore (§ 1.4.2 et 1.4.3). De la concordance, ou au contraire de la discordance, entre ces tendances pourra émerger toute une série de conclusions quant au devenir des espèces végétales de Nouvelle-Aquitaine. Notamment, l'adaptation et/ou la résilience de certaines plantes pourra éventuellement être déduite de ces évolutions. Certains auteurs proposent de quantifier ces évolutions de la niche climatique des espèces (LENOIR *et al.*, 2008 ; PEARMAN *et al.*, 2008 ; GUISAN *et al.*, 2014), d'autres d'interpréter ces divergences en termes de dette climatique (JACKSON & SAX, 2010 ; BERTRAND *et al.*, 2011 ; DULLINGER *et al.*, 2012 ; DULLINGER *et al.*, 2013).

1.4.2 Vers le développement d'une méthodologie d'analyse des données de suivis – cas d'étude des pelouses calcicoles

- Synthèse méthodologique

Un des objets de ce chapitre était de développer une démarche globale d'analyses des données de suivis qui sont récoltées dans le cadre du programme « les Sentinelles du climat ».

La méthodologie utilisée ici, combinant résultats d'analyses multivariées et comparaisons d'indicateurs écologiques ou de traits de vie d'espèces, s'avère particulièrement intéressante pour explorer les données et constituer une approche diachronique (ARCHAUX *et al.*, 2009 ; GAUDNIK *et al.*, 2011 ; VAN DEN BERG *et al.*, 2011 ; BOUTIN *et al.*, 2017).

Le choix du type d'analyses multivariées à utiliser se justifie en fonction de l'importance des gradients environnementaux en jeu (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012 ; BORCARD *et al.*, 2018). Dans notre cas, ces gradients peuvent être assez larges (ex : pelouses très ouvertes à fermées, mésophiles à xérophiles…) et les données de suivis qui en découlent sont relativement hétérogènes avec de nombreux zéros liés à l'absence de taxons dans certaines gammes des gradients. Ces éléments justifient le choix de traiter les données par AFC plutôt que par ACP.

L'interprétation des dimensions, permettant de dégager des hypothèses sur l'évolution des cortèges, pourrait être réalisée de façon plus directe et plus robuste. En effet, le couplage de tableaux « données floristiques–variables explicatives » via des traitements par analyses de redondances (RDA) ou analyses canoniques des correspondances (ACC) serait à privilégier pour relier des variables réponses (ici quadrats de suivi et espèces) à des facteurs d'ordination (ici indices Baseflor et coordonnées géographiques des quadrats) (LEBART *et al.*, 1995 ; LEGENDRE & LEGENDRE, 2012 ; BOUTIN *et al.*, 2017 ; BORCARD *et al.*, 2018).

Par ailleurs, l'étendue des gradients observés justifie le partitionnement des dispositifs au sein de groupes plus homogènes floristiquement et écologiquement (DUPRE *et al.*, 2010 ; GAUDNIK *et al.*, 2011) au travers d'une étude typologique. Cette étape permet en effet de détecter des tendances d'évolutions différenciées et significatives, qui sont masquées en travaillant sur l'ensemble des dispositifs. Cependant, la méthode de classification exposée ici mériterait des compléments et une harmonisation avec les méthodes utilisées en phytosociologie ; cela permettrait notamment d'établir un rattachement de chaque groupe à des typologies existantes (BARDAT *et al.*, 2004 ; BENSETTITI *et al.*, 2005 ; LOUVEL & GAUDILLAT, 2013).

- Représentativité des suivis et tendances d'évolution

En ce qui concerne le réseau de suivis des pelouses calcicoles de Nouvelle-Aquitaine, il apparaît que certains types de pelouses sont moins représentés que d'autres. Cela est directement en lien avec l'occurrence de chaque type de pelouses au sein de la région ; les plus fréquents étant davantage échantillonnés, et inversement. Si ceci a peu d'incidence sur les analyses réalisées pour l'ensemble des pelouses calcicoles et leur tendance d'évolution générale, il y a en revanche des conséquences sur les traitements réalisés par types de pelouses. En effet, un nombre insuffisant de dispositifs sur un type de pelouse ne permet pas de mettre en évidence des modifications jugées statistiquement significatives, et ce même si leur intensité semble forte. Les conclusions peuvent alors apparaitre biaisées par ce manque de données.

Le renforcement des dispositifs sur la quasi-totalité des sites de pelouses du programme « les Sentinelles du climat » effectué en 2019 devrait permettre de pallier en partie ce biais en apportant plus de robustesse au réseau de suivis. Ainsi, ce réseau comportera pour les lectures suivantes plus d'une centaine de dispositifs relus contre 72 actuellement, dont 40 à travers le programme « les Sentinelles du climat ».

L'approche diachronique menée sur le réseau de pelouses calcicoles a permis de quantifier les modifications générales de cortèges floristiques et de qualifier les tendances d'évolution pour un intervalle de temps allant de 2 à 8 ans.

En résumé, une tendance significative vers une thermophilisation des cortèges est mise en évidence à l'échelle du réseau. Elle concerne plus particulièrement le groupe des pelouses « picto-périgourdines ». Les pelouses aquitaniennes « subhumides » semblent elles aussi évoluer dans ce sens mais de façon statistiquement non significative. Cette tendance s'illustre par la progression en nombre et en fréquence de certains taxons d'affinités méditerranéennes tels que *Fumana procumbens*, *Globularia bisnagarica, Convolvulus cantabrica, Carex halleriana* et *Linum suffruticosum*. Toutefois, le résultat apparaît plus mitigé pour l'évolution de l'indice de température.

Par ailleurs, une évolution non-significative vers une fermeture des pelouses peut être notée à l'échelle du réseau. Cette tendance devient significative pour les pelouses « picto-périgourdines ». Elle s'illustre par la progression de taxons d'ourlets ou ubiquistes (*Brachypodium rupestre, Rubia peregrina, Origanum vulgare* et *Carex flacca*), accompagnée par la régression de taxons plus typiques de pelouses comme *Carex humilis*, *Cerastium* gr. *pumilum* et *Festuca auquieri*. De plus, des changements significatifs des indices de lumière (diminution) et de trophie (hausse) vont dans le sens de cette tendance à la fermeture.

- Approche corrélative

Ces évolutions, en termes de cortèges floristiques, d'indices écologiques et de traits de vie d'espèces, doivent désormais pouvoir être reliées à des phénomènes explicatifs. Cet objectif complémentaire passe par une approche corrélative de traitement des données de suivi. Elle repose sur la disponibilité de variables indépendantes susceptibles d'expliquer les changements. Les sites de pelouses calcicoles, mais aussi des autres indicateurs floristiques suivis dans le cadre du programme les Sentinelles du climat, sont équipés de stations météorologiques enregistrant les variables de température et d'humidité atmosphérique. En effet, la mise en relation des dynamiques climatiques locales avec les tendances d'évolution de la flore sur sites constitue l'un des objectifs majeurs du programme.

Ces relations peuvent être mises en évidence via des tests des corrélations de Spearman (Gaudnik *et al.*, 2011 ; Boutin *et al.*, 2017). Dans le cas où elles se montrent significatives, elles peuvent alors être analysées grâce à des modèles linéaires de divers types (Dupre *et al.*, 2010 ; Stevens *et al.*, 2011 ; Van den Berg *et al.*, 2011 ; Diekmann *et al.*, 2014 ; Boutin *et al.*, 2017). Des projections de l'évolution des cortèges floristiques en fonction de la modification des variables explicatives, ici température et/ou humidité atmosphérique, pourraient ainsi être proposées à l'échelle des sites suivis.

Ces prédictions peuvent être effectuées pour chaque indicateur biologique suivi (ex : pelouses calcicoles), ou bien déclinées par sous-groupes de cet indicateur (ex : type de pelouse précis). Elles pourront ensuite être comparées avec les prédictions issues de la modélisation des répartitions

d'espèces ou de groupes taxonomiques à l'échelle régionale. Cette perspective sera discutée plus loin (§ 1.4.3).

- Liens faune-flore

Enfin, la mise en place d'analyses mêlant des indicateurs faunistiques et floristiques apparaît comme un axe de travail pertinent et enrichissant du programme « les Sentinelles du climat ». En effet, la disponibilité de données de suivis protocolés sur un ensemble de sites identiques pour ces 2 groupes d'indicateurs, associée à des données météorologiques, permettrait la détection d'évolutions plus globales à l'échelle d'écosystèmes. Par ailleurs, cela offrirait la possibilité d'utiliser les données floristiques en tant que variables explicatives des modifications de cortèges faunistiques. Ces perspectives seraient à développer principalement dans le cadre d'indicateurs multi-espèces type « cortèges » (ex : communautés végétales et cortèges de lépidoptères de pelouses calcicoles, landes humides et tourbières).

1.4.3 Discussion générale

- Constitution de bases de données et variables opérationnelles

En amont du travail d'analyse et de production de premiers modèles de répartition d'espèces, la phase de préparation des données floristiques et environnementales reste une partie fondamentale mais relativement chronophage. Le rassemblement des différentes couches de variables environnementales d'intérêt et disponibles, suivi de leur harmonisation sous forme de rasters a représenté la portion la plus conséquente du travail pour cette année. Ce n'est qu'une fois celui-ci achevé que les étapes de sélection du type de modèle, des paramétrages, ainsi que des variables pertinentes ont pu être entreprises.

Concernant les suivis, l'harmonisation des formats de données puis l'harmonisation taxonomique ont concentré un temps conséquent à l'issue de la période de terrain. L'exploration des données et les analyses préliminaires ont également servis pour la rétro-validation de la base de données brute des suivis. La production d'indicateurs synthétiques, à partir de Baseflor, pour chaque dispositif a été une étape essentielle en vue de l'interprétation des résultats.

- Relations entre approche locale et approche régionale

Les analyses au niveau local et les prédictions à l'échelle régionale forment des volets relativement distincts à l'heure actuelle (résolutions, types de données, méthodes et objectifs différents). Cela se justifie par le fait que les données floristiques issues des suivis ne bénéficient pas encore d'un recul suffisant pour pouvoir déterminer des tendances d'évolution et des corrélations nettes avec des variables explicatives, notamment climatiques. En effet, une connaissance de la variabilité et de la résilience de l'indicateur, à court et moyen termes, est nécessaire pour prédire des modifications à plus long terme, notamment en contexte de plaine (BERTRAND *et al.*, 2011). Ainsi, bien que des liens robustes entre les changements de compositions floristiques et l'évolution temporelle des conditions bioclimatiques aient pu être avancés, il n'est pour l'instant pas possible de faire la part entre une tendance générale liée au changement climatique et la variabilité interne aux écosystèmes.

Les modèles spatiaux quant à eux accèdent à une part nettement plus importante de cette variabilité, non pas dans le temps mais dans l'espace. Ils permettent ainsi d'identifier des corrélations robustes entre les présences/absences des espèces et les conditions environnementales des milieux.

L'hypothèse d'un lien de causalité est ensuite avancée, appuyée par la connaissance *a priori* des facteurs écologiques influençant la répartition des espèces végétales. Les évolutions de ces paramètres environnementaux sont ensuite considérées comme des vecteurs potentiels de modifications floristiques. Ces modifications peuvent enfin être prédites, en fonction de l'intensité et de la spatialisation des changements environnementaux.

Des liens existent néanmoins entre ces deux volets, et nombreux sont ceux qui restent à développer. Notamment, l'aspect prédictif des résultats issus des modèles régionaux, pour différents scénarios climatiques et à différents horizons, peut informer sur les évolutions futures potentielles des cortèges à l'échelle des sites. Ainsi, des hypothèses sur les taux de substitution et les vitesses des changements des cortèges par site pourraient être formulées et testées au fil du temps.

Dans une perspective inverse, les prédictions issues des modèles spatiaux pourront être confrontées aux évolutions réelles, mises en évidence à travers l'analyse des données de suivis. Trois cas de figure sont alors possibles : 1– les évolutions prédites et les évolutions réelles suivent des tendances similaires en termes de progression/régression d'espèces permettant une validation des modèles prédictifs ; 2– les évolutions prédites montrent une modification de composition floristique alors qu'aucune différence n'est constatée réellement, illustrant alors la résilience ou la dette climatique des cortèges ; 3– les évolutions prédites et réelles montrent des tendances divergentes ; pouvant signifier que le changement climatique n'est pas le facteur primordial des modifications observées ou que des conditions microclimatiques particulières, et qui ne suivent pas les tendances macroclimatiques, sont prépondérantes à l'échelle locale (De Frenne *et al.*, 2013).

Les modèles spatiaux, s'ils permettent de cerner efficacement les gammes de présence potentielle des espèces pour chaque variable climatique, ne prennent cependant pas en compte leurs capacités de résilience et donc la dette climatique potentielle des cortèges. L'un des apports spécifiques des suivis au processus de prédiction pourrait donc être l'estimation de cette dette. Divers travaux attestent de ce décalage entre changement climatique et modifications effectives des compositions floristiques (Jackson & Sax, 2010 ; Bertrand *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012 ; Bertrand *et al.*, 2016). L'un des axes de travail à explorer pourrait donc être de quantifier l'écart entre des variables climatiques simulées à travers les observations floristiques (ex : indices Baseflor de température et d'humidité) et des variables climatiques réellement mesurées (Bertrand *et al.*, 2011).

C'est via des suivis *in situ* plutôt qu'avec des prédictions de modèles régionaux qu'une compréhension des processus d'évolution engendrés par le changement climatique peut être approchée avec le plus de précision, et potentiellement aussi plus de nuances, à fine échelle (micro à mésoclimatique). Des modèles linéaires réalisés à partir des données de suivis (§ 0) devraient ainsi permettre de prédire les évolutions des cortèges à cette échelle, en complément de l'approche régionale. Toutefois, des séquences de suivis plus longues sont nécessaires pour établir des liens de façon robuste. Archaux *et al.* (2009) indiquent qu'une séquence de 10 ans ne permettait pas de déceler de tendance globale au sein de suivis forestiers car le signal est masqué par la variabilité du système.

Les travaux déjà réalisés au sein du programme montrent en effet que la variabilité interannuelle des conditions microclimatiques se révèle assez importante sur les sites de suivis (Mallard, 2018a). Dans le laps de temps de ce programme (2016–2021), l'étude de cette variabilité pourra être mise à profit pour illustrer les effets du changement climatique. Les évolutions de cortèges mises en évidence entre deux années contrastées pourraient ainsi permettre d'identifier des modifications floristiques « types ».

Une fois mis en lien avec les prédictions des modèles régionaux, ces résultats permettront de proposer de premières hypothèses sur les trajectoires des communautés végétales. En somme, les résultats des suivis *in situ* pourront être utilisés à plus long terme en interaction avec les modèles prédictifs pour les valider et/ou les affiner.

1.5 Conclusion

La sensibilité climatique des plantes et milieux naturels de Nouvelle-Aquitaine peut être évaluée selon différents aspects, méthodes, échelles géographiques et/ou temporelles. Dans ce rapport, celle des cortèges floristiques de pelouses calcicoles est abordée à l'échelle de quelques années pour les sites de suivis « Sentinelles du Climat », via plusieurs étapes de traitements par analyses multivariées. Il ressort de cette étude une tendance significative vers une thermophilisation des pelouses calcicoles de la région. Cette dynamique est plus nettement marquée dans la partie picto-périgourdine du territoire. De manière plus équivoque, elle s'observe aussi mais de façon statistiquement non significative dans les pelouses subhumides d'ex-Aquitaine. La progression, en nombre et en fréquence, des taxons d'affinités méditerranéennes illustre cette tendance.

Parallèlement, ces milieux semblent évoluer naturellement vers une fermeture, provoquée par le développement de taxons d'ourlets ou ubiquistes. A l'inverse, les espèces plus typiques des stades de pelouses subissent une régression. Ces tendances n'apparaissent statistiquement significatives que pour la frange picto-périgourdine, et pas encore dans le reste de la région. La fermeture de ces milieux s'accompagne d'une diminution de l'indice de lumière associée à une augmentation de celui de trophie.

Au cours de développements ultérieurs, des liens entre les évolutions de la flore déjà constatées et des mesures indépendantes de variables environnementales, et plus particulièrement climatiques, pourront être recherchés. Des modèles linéaires, ou bien suivants d'autres types de lois de distribution, permettront alors de dégager des relations quantitatives entre les variations climatiques et les dynamiques des cortèges floristiques. En se basant sur les projections climatiques de Météo France, des prédictions de changements de la composition floristique des sites de suivis pourront alors être proposées à différents horizons temporels et selon divers scénarios de réchauffement.

Selon une approche plus spatiale, des liens entre les conditions bioclimatiques des milieux et les potentialités de développement des plantes peuvent également être établis. C'est l'objet de la modélisation des répartitions régionales d'un lot d'espèces végétales pour la période actuelle. Dans ce rapport, les choix méthodologiques nécessaires à la réalisation de ces cartes sont présentés et argumentés, au vu des premiers résultats obtenus pour quelques espèces de pelouses calcicoles.

Les suites à apporter à ces travaux concernent donc la déclinaison de ces méthodes pour un ensemble beaucoup plus vaste d'espèces et de milieux différents, en vue d'obtenir un catalogue de cartes de répartition potentielle des plantes pour l'actuel. Une fois celui-ci suffisamment étayé et les méthodes pour y parvenir définitivement fixées, le même travail pourra alors être réitéré, en prenant cette fois en compte les conditions climatiques prédites pour les décennies à venir par les modèles de Météo France. La confrontation de ces résultats relatifs à des époques successives devrait *in fine* permettre de mettre en évidence les espèces les plus sensibles aux impacts des changements climatiques.

PARTIE II. LES INSECTES

Chapitre 2. Populations de lépidoptères et d'ascalaphes des pelouses calcicoles, des landes humides et des pelouses de montagne

Auteur : *Fanny Mallard,* ***Contributeurs :*** *Gilles Bailleux, Florent Beck, Amélie Bertolini, Sandy Bulté, Romain Chambord, Simon Caubet, Nicolas Déjean, Béatrice Ducout, Benoit Duhazé, Thomas Gachet, Dominique Galland, Pierre-Yves Gourvil, Florent Hervouet, David Lessieur, Mathieu Molières, David Soulet, Emma Valadas*

Résumé : Les lépidoptères sont reconnus comme l'un des groupes indicateurs du changement climatique. La mise en place de protocoles de suivis biologiques standardisés à long terme est nécessaire pour mesurer et pour modéliser les impacts du changement climatique. Dans le cadre du programme les sentinelles du climat, des suivis de comptage des lépidoptères et également d'ascalaphes ont été mis en place sur 47 sites de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne de la région Nouvelle-Aquitaine. Ces suivis sont complétés par des mesures de stations météorologiques (température et humidité de l'air). Dans ce chapitre, nous présentons l'évaluation de l'effort d'échantillonnage de ces suivis par un taux de couverture calculé à partir du profil de diversité. Ce profil est déduit du cumul des dénombrements des lépidoptères de mai à août de 2017 à 2019. Pour certains sites, le taux de couverture est inférieur au seuil statistique fixé à 85%. Afin d'améliorer l'échantillonnage, le nombre de suivis a été augmenté entre mai et août. Au niveau régional, le cumul des observations est statistiquement significatif et le cortège observé représente bien les trois types d'habitats. En parallèle, les données météorologiques sont analysées conduisant à un profil des températures, du point de rosée, des degrés-jours sur l'année et des températures de journée. Tous ces profils biologiques et climatiques sont résumés par des paramètres de lissage qui peuvent être comparés pour un même site, un milieu, la région, dans le temps et l'espace. Des premiers résultats exploratoires montrent une fragilité des lépidoptères des landes humides face à un printemps sec et chaud diminuant la diversité. Par la suite, ces paramètres pourront être projetés dans le cadre de scénarios futurs proposés par le GIEC.

Mots-clés : abondance, degrés jours, effort d'échantillonnage, extrapolation, humidité, interpolation, lépidoptères, nombres de Hill, point de rosée, profils de diversité, taux de couverture, température.

2.1 Introduction

Les lépidoptères se démarquent comme l'un des groupes indicateurs du changement climatique. La littérature scientifique indique que, parmi les espèces, les espèces de lépidoptères sont celles qui ont répondu le plus aux changements climatiques, notamment en modifiant leurs aires de répartition vers le nord ou vers de plus hautes altitudes (WILSON & MACLEAN, 2011). Elles présentent un cycle de vie très court et largement influencé par les conditions climatiques. Elles sont également dépendantes de la température locale pour leur activité (KLECKOVA & KLECKA, 2016). Leur optimum de développement, comme les autres insectes, sera influencé par l'élévation du niveau de température. Plusieurs études menées sur ces marqueurs ont mis en évidence des impacts directs du changement climatique. Dans la Sierra Nevada en Californie du Nord, sur 35 années de données et 159 espèces de papillons, la richesse spécifique a diminué de moitié, avec des variations plus sévères aux altitudes les plus basses, où la destruction de l'habitat est aussi la plus importante. À long terme, l'interaction du changement climatique et la destruction de l'habitat induit des effets négatifs sur ces espèces (FORISTER *et al.*, 2010 ; SEIBOLD *et al.*, 2019).

Certaines espèces de lépidoptères sont spécifiquement liées à des végétations inféodées aux milieux naturels sensibles étudiés dans le programme les sentinelles du climat (MALLARD, 2016b). Les espèces de lépidoptères associées aux landes humides sont susceptibles d'être sujet à des extinctions locales, par exemple le Fadet des laîches (*Coenonympha oedippus*) espèce classée vulnérable sur la liste rouge des rhopalocères d'Aquitaine (2019). En comparaison, le cortège des lépidoptères des pelouses calcicoles (Azuré du serpolet *Phengaris arion*, Argus bleu céleste *Polyommatus bellargus*, Flambé *Iphiclides podalirius*, Fluoré *Colias alfacariensis*, Soufré *Colias hyale*, etc.) peut évoluer suivant le réchauffement climatique par l'apparition ou le développement des espèces à affinité méditerranéenne, telles que le Citron de Provence (*Gonepteryx cleopatra*), et suivant la modification des espèces végétales hôtes par des extinctions locales. En montagne, il est probable qu'à plus ou moins long terme une modification des cortèges avec notamment une raréfaction des espèces montagnardes et une augmentation des espèces de plaine soit observée. Pour l'Apollon (*Parnassius apollo)* espèce protégée et emblématique des milieux ouverts montagnards arides, la diminution de ses effectifs voire la disparition des populations isolées de basses altitudes, est en partie due au changement climatique. Elle est visible depuis les années 70 dans différents massifs européens (DESCIMON, 1994).

La mise en place de protocoles standardisés à long terme est nécessaire pour vérifier et modéliser ces hypothèses. Pour étudier la réponse spatio-temporelle des lépidoptères d'ascalaphes, 47 sites ont été choisis selon une répartition spatialement équilibrée à travers la Nouvelle-Aquitaine, pour les latitudes 43° à 45° et aussi selon leur bon état de conservation qui sera maintenu dans le temps. L'hypothèse est qu'un bon état de conservation stable dans le temps permettra de dissocier les effets du changement climatique des autres facteurs anthropiques sur les réponses de la biodiversité (MALLARD, 2017b ; MALLARD & COUDERCHET, 2019). Une première campagne partielle de terrain en 2016 et un premier suivi complet en 2017 ont permis la mise en place et le test des protocoles de suivis (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2016b ; MALLARD & BULTE, 2018). Ce chapitre présente dans la partie 2.2 le suivi des lépidoptères (et d'ascalaphes) en pelouses calcicoles, en landes humides et en pelouses de montagne ainsi que le protocole de mesure du mésoclimat caractéristique des sites et milieux étudiés secs, humides et montagnards.

En partie 2.3, les analyses statistiques et mécanistiques des données d'abondance des sites, des milieux, de la région concernent à la fois le profil de diversité des lépidoptères ainsi que les degrés-

jours et point de rosée dans les trois milieux de 2017 à 2019. Un lissage de toutes les données biologiques et climatiques est proposé pour alimenter les possibilités d'analyse croisée climat–biodiversité dans le temps et l'espace.

En partie 2.3.1, la qualité de l'échantillonnage des dénombrements d'abondance pour l'année 2019 est évaluée et comparée avec les suivis de 2017 à 2018. En pratique l'observation exhaustive des espèces de lépidoptères ne peut pas être réalisée. Elle est remplacée par des échantillonnages d'observations d'individus associés à des identifications d'espèces. L'effort d'observation de terrain est estimé par un taux de couverture calculé à partir du profil de diversité spécifique, c'est–à–dire à partir des proportions d'abondances relatives des espèces rares. L'ajustement de l'effort d'échantillonnage permet par la suite, de comparer les sites entre eux au même taux en privilégiant l'interpolation. L'analyse des indices de similarités des sites évalue ensuite les échanges, les recouvrements, l'hétérogénéité par milieu. Elle vérifie que le cortège des lépidoptères est bien représentatif dans les sites pour les trois types d'habitats différenciés dans le protocole.

Techniquement les graphiques continus des profils de diversité en « nombre de Hill » sont tracés en fonction de la variable q (paramètre d'indifférence aux espèces rares de M.O. Hill lié au concept d'entropie généralisé de Renyi). Ils sont résumés par quelques paramètres par des fonctions de lissage. Ils remplacent alors, sans les exclure, une liste d'indices (Shannon, Simpson, Berger–Parker, etc.).

En partie 2.3.2, les suivis des espèces sont complétés par des suivis météorologiques locaux sur chaque site (à 1m10–1m50 du sol). Les deux facteurs température et humidité de l'air sont de façon générale les plus représentatifs et les plus facilement mesurables des conditions climatiques de pression sur les populations à cette échelle très locale. Comme pour les données des espèces, la démarche de l'analyse de ces données météorologiques consiste à les aborder statistiquement puis de les résumer par des paramètres de fonctions caractérisant l'année et la journée qui sont mis en lien avec les réponses de la faune.

Analysées dans le temps, dans l'espace, ces analyses par des profils sont des clés potentielles pour observer, comprendre les impacts de la dérive dans le temps du climat. Les degrés–jours de croissance sont une mesure couramment utilisée de l'accumulation thermique, le lien mécanique entre la pression du changement climatique et la réponse des espèces (Cayton *et al.*, 2015). Les degrés–jours approximent simplement la croissance, le taux de développement potentiel de la biodiversité. Ils représentent en pratique l'accumulation de chaleur au–dessus du seuil de 10°C et en dessous de 35°C. Ils estiment la variation de la durée d'un développement biologique tel que la croissance des individus. Plus spécifiquement, le cumul degrés–jours de l'année est calculé à partir des températures mesurées. Il est aussi lissé et résumé par quelques paramètres déductibles des lissages sur l'année des températures minimales, maximales des journées et du profil type des températures journalières.

L'humidité est une donnée complémentaire qui interagit sur les températures. Elle se retrouve dans la température moyenne du niveau de la journée liée au couvert nuageux, dans les températures minimales de la nuit, dans l'écart entre le maximum et le minimum de la journée. L'indice du point de rosée permet la prise en compte de l'interaction température et humidité. Les profils de point de rosée sont également résumables en paramètres de lissage de la courbe. Ces paramètres de lissage décrivent ainsi l'année, en respectant au mieux son contenu en température (moyenne, asymétrie, aplatissement, etc.).

En partie 2.3.3, sur un plan climatique les 4 paramètres des températures minimales annuelles des journées avec les 4 paramètres des températures maximales, les 4 paramètres de la température du

point de rosée résument la pression sur les espèces. Ils sont mis en partie en corrélation avec les 6 paramètres qui résument le profil de diversité pour chaque site, pour chaque milieu, pour la région. Ces 6 paramètres représentent la richesse avec le nombre d'espèces, sa fragilité par l'allure du profil d'abondance (nombre d'individus par espèce).

En partie discussion 2.4, des perspectives de suivis de terrain et de complément d'analyses sont discutées. Par la suite, les paramètres climat-diversité pourront être projetés dans le cadre de scénarios futurs proposés par le GIEC.

2.2 Matériel et Méthodes

2.2.1 Méthode de relevé des espèces de lépidoptères et d'ascalaphes

La méthodologie de comptage des lépidoptères est basée sur le programme national du suivi temporel des Rhopalocères de France (STERF) du programme d'observatoires de la biodiversité Vigie-Nature (MANIL & HENRY, 2007). Elle a été standardisée et adaptée afin de correspondre à la problématique du changement climatique et de la biodiversité (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2016b ; MALLARD & BULTE, 2018).

47 sites de milieux humides (appelés « MH »), secs (appelés « MS ») et de montagne (appelés « MM ») (Fig. 37, Tab. V) ont été sélectionnés selon des critères liés à la problématique du changement climatique et validés en 2018. Les milieux humides correspondent aux habitats de landes humides, les milieux secs aux pelouses calcicoles et les milieux montagnards aux pelouses de montagne. 6 sites ont été prospectés de 2016 à 2017 puis ont été abandonnés ou remplacés car ils ne répondaient plus aux critères de sélection notamment le bon état de conservation constant dans le temps (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2016b). Ces données sont toutefois conservées pour alimenter l'analyse par type de milieu.

Les unités d'échantillonnage, les transects des 47 sites, sont parcourus sur une durée identique (10 ± 1 min.). Ce sont des parcours linéaires au nombre de 1 à 8 adoptant la forme de l'habitat (MALLARD, 2018b). La distance minimale entre eux et avec les limites de l'habitat alentour est d'environ 50 m, distance de référence d'après le protocole de suivi des lépidoptères des Réserves Naturelles de France (LANGLOIS & GILG, 2007). La longueur du transect définie en landes humides est de 200 m, de 150 m en pelouses de montagne et de 100 m en pelouses calcicoles. Ces longueurs ont été déterminées par les données exploratoires de 2016 (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2016b). Tous les imagos de lépidoptères observés dans une boîte virtuelle de 5 m de côté sont comptés et identifiés. La vitesse de déplacement est faible, moins de 2 km/h. Les jours d'observations sont réalisés lors de bonnes conditions météorologiques (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2016b).

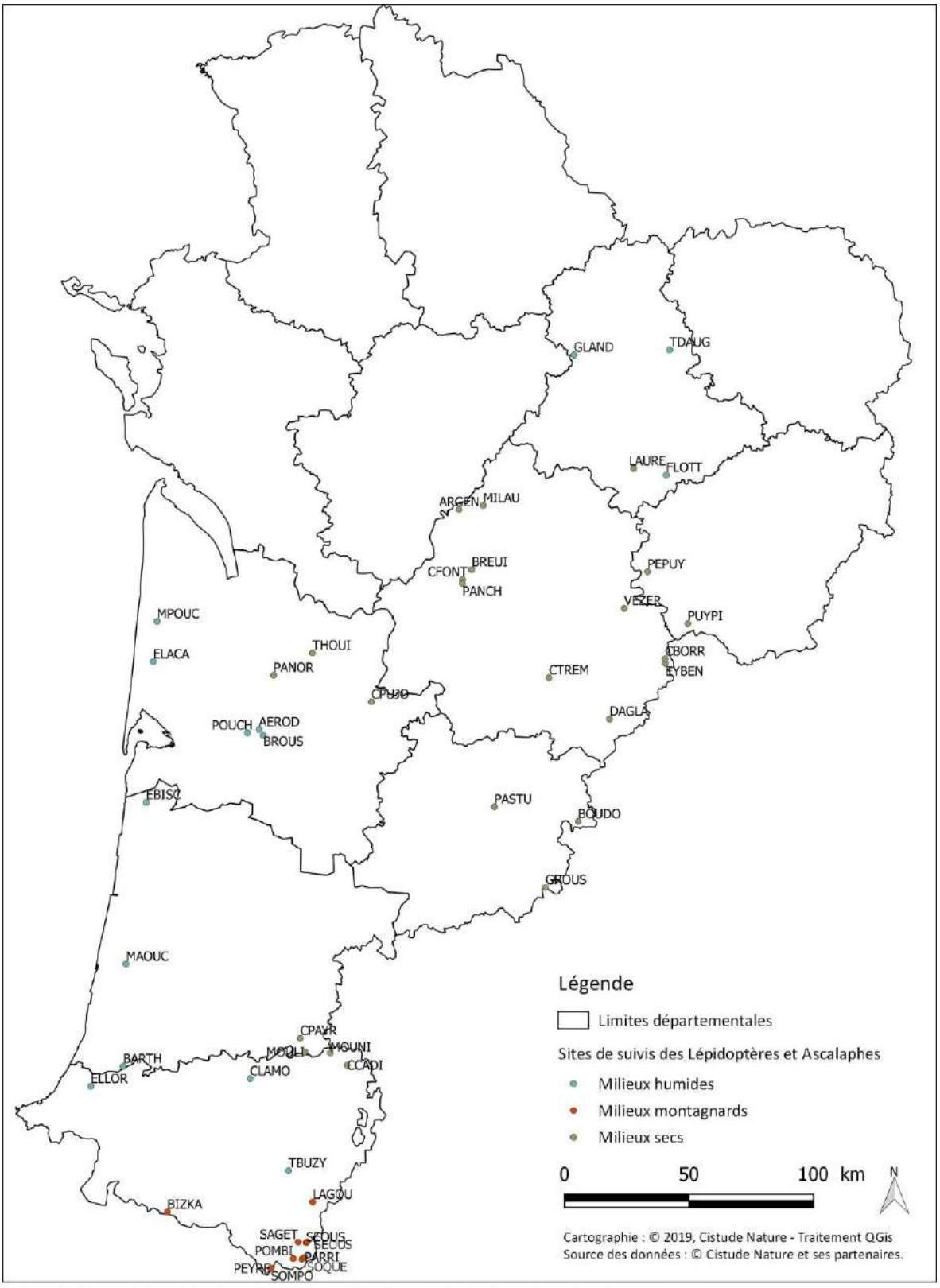
La détermination en espèce est recherchée. Elle se fait principalement à vue et si nécessaire, avec capture au filet pour les espèces non directement identifiables. Une liste de 193 espèces dites probables à identifier (Annexe 16) permet de standardiser les observations entre les différents observateurs des suivis de lépidoptères dans le programme (MALLARD, 2017b). À chacune de ces espèces sont associés des traits biologiques de taille, couleur, valence, capacité de vol, alimentation, période de vol, nombre de générations, risque de disparition, classement liste rouge des espèces (Annexe 17).

Les comptages sur le terrain des individus avec des identifications à l'espèce sont réalisés sur les 4 années à 82 %. Pour les 18 % restants d'individus non identifiables ou non identifiés, ils sont d'abord associés à des genres ou des groupes d'espèces « possibles » selon des traits significatifs (couleur, taille, etc.) ou à des espèces « probables » compte tenu des résultats obtenus sur l'année (Annexe 17). Si l'observation ne permet pas d'identifier toujours l'espèce de l'individu et de le prélever, le classement dans des groupes d'espèces est de son côté standardisé entre les observateurs. Tout cela a pour but d'avoir une analyse finale à l'espèce des suivis de lépidoptères de pelouses calcicoles, des landes humides, des pelouses de montagne, respectant l'effort d'échantillonnage et dans tous les cas avec une incertitude associée répertoriée. L'ensemble des individus dans des groupes d'indétermination introduit un biais ajustable par un paramètre permettant d'éliminer totalement les individus des groupes, de les répartir sur les espèces « possibles » ou « probables ». Le report des individus indéterminés dans les espèces conserve leur nombre total. L'influence du report est d'autant

plus faible que l'individu est difficile à classer puisqu'il est « réparti » sur plusieurs espèces. Pour illustrer le propos, pour le classement de 2 individus mis par défaut (« paramètre Report alpha=0 ») dans le groupe avec 2 espèces « possibles » avec« *Colias hyale*, *Colias alfacariensis* », la quantité de « 1 » individu sera associée à *Colias hyale* et « 1 » individu à *Colias alfacariensis*. Avec le paramètre « Report alpha mis à 1 », si ces espèces ont été observées dans le milieu, pas de changement, sinon si « *Colias alfacariensis* » n'a pas été rencontrée dans l'année, les 2 individus sont mis dans l'espèce « probable » *Colias Hyale*. Le paramètre cité « Report Alpha » permet aussi de passer entre les 2 possibilités de report sur des espèces possibles ou probales de façon continue. Pour 3 individus, la répartition serait de 3/2 et 3/2, entraînant un nombre d'individus non entier dans les espèces. Une approximation ponctuelle est ajoutée dans ce cas, une espèce « existe » si le nombre d'individus cumulé qui la compose est supérieur à 0,5. Cette valeur par défaut de 0,5 est utilisée dans le cas des extrapolations, des ré–échantillonnages de bootstrappings qui génèrent aussi des individus « non entiers ». Enfin pour le groupe des lépidoptères complètement indéterminés, les individus non identifiables sont répartis dans toutes les espèces déjà observées dans le milieu rejoignant la notion d'espèces sombres qui prend naissance dans la littérature récente (CARMONA *et al.*, 2019). Les identifications incertaines ne perturbent pas significativement les résultats.

Quatre à huit passages pour les 47 sites sont effectués par an (de 2016 à 2019) et sont répartis entre mai et août (avec la possibilité d'avoir quelques passages fin avril à début septembre), soit 1 à 2 passages par mois. Les suivis sont espacés d'au moins 15 jours. Ils sont réalisés d'une année sur l'autre aux mêmes semaines (MALLARD, 2017b).

Les lépidoptères des landes humides dites « MH » (pour milieu humide) ont été suivis en 2019 sur 14 sites, contenant 36 transects parcourus de mai à août. La longueur du parcours d'un transect est réalisée en 10 minutes sur les 200 m. Les transects sont parcourus lors de 73 journées dans l'année. Cela conduit à une longueur de 36 km parcouru. La largeur d'observation est de 5 m soit 18 ha de surface observée sur 4 mois (Tab. VI–Tab. VII, Fig. 38). Les lépidoptères de pelouses calcicoles dites « MS » (pour milieu sec) ont été suivis en 2019 sur 23 sites contenant 59 transects parcourus de mai à fin août. La longueur de parcours réalisée en 10 minutes dans un transect est de 100 m. Les transects sont parcourus lors de 114 dates dans l'année soit au total 27,1 km parcouru ou 13 ha de surface dénombrée dans les pelouses calcicoles (Tab. VI–Tab. VII, Fig. 38). Les lépidoptères de pelouses de montagne dites « MM » (pour milieu de montagne) ont été suivis sur 10 sites contenant 12 transects de 150 m soit 6 km parcouru ou 3 ha de surface échantillonnée (Tab. VI–Tab. VII, Fig. 38).



Sites validés pour les suivis de cortèges de papillons (et Ascalaphes) par type de milieu, en 2019.

Fig. 37. Situation géographique des sites validés pour les suivis de lépidoptères et d'ascalaphes de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne.

Tab. V. Code des sites de suivis des lépidoptères de landes humides, pelouses calcicoles et de pelouses de montagne.

Nom court	Nom du site	Commune	Dépt.	Latitude	Altitude
MH	Milieux humides				
TBUZY	Tourbière de Buzy	Buzy	64	43.1502	393
ELLOR	Ellorimendi	Mouguerre	64	43.4508	51
CLAMO	Vallon de Clamondé	Arthez-de-Béarn	64	43.4777	150
BARTH	Barthes de l'Adour	Saint-Laurent-de-Gosse	40	43.5211	15
MAOUC	Tourbière de Maoucout (Tourbière de Pont Neuf)	Saint-Michel-Escalus	40	43.8840	25
EBISC	Étang de Biscarosse (Lande de Craste Neuve)	Biscarrosse	40	44.4508	29
BROUS	Lande de Brousteyrot	La Brède	33	44.6846	40
POUCH	Lande de Pouchau	Saucats	33	44.6934	62
AEROD	Aérodrome de Bordeaux-Saucats	Léognan	33	44.7049	49
ELACA	Étang de Lacanau	Lacanau	33	44.9413	20
MPOUC	Marais du Pouch	Carcans	33	45.0805	21
FLOTT	Lande de la Flotte et du Cluzeau	Meuzac	87	45.5843	404
GLAND	Grandes Landes	Montrol-Sénard	87	45.9941	369
TDAUG	Tourbière des Dauges	Saint-Léger-la-Montagne	87	46.0113	576
MS	Milieux secs				
CCADI	Coteau de Cadillon	Cadillon	64	43.5254	199
MOUNI	Coteau de Mounicou	Garlin	64	43.5691	177
MOULI	Coteau du Moulin	Pimbo	40	43.5723	144
CPAYR	Coteau de Payros-Cazautet	Payros-Cazautets	40	43.6208	116
GROUS	Coteau de Grousset	Saint-Urcisse	47	44.1535	134
BOUDO	Vallée du Boudouyssou	Tournon-d'Agenais	47	44.3841	172
PASTU	Pech de Pastur	Pinel-Hauterive	47	44.4357	111
DAGLA	Causses de Daglan	Saint-Pompont	24	44.7423	227
CPUJO	Coteau de Pujols	Pujols	33	44.8015	47
CTREM	Coteau de Trémolat	Trémolat	24	44.8850	84
PANOR	Parc Panoramis	Carbon-Blanc	33	44.8937	29
EYBEN	Coteau d'Eybènes	Borrèze	24	44.9349	262
CBORR	Coteau de Borrèze	Borrèze	24	44.9507	262
THOUI	Tertre de Thouil	Villegouge	33	44.9712	46
PUYPI	Pelouse du Puy Pialat	Nespouls	19	45.0728	303
VEZER	Vallée de la Vézère (Coteau des Farges)	Les Farges	24	45.1256	180
PANCH	Coteau de la Panche	Saint-Sulpice-de-Roumagnac	24	45.2115	155
CFONT	Coteau des Fontenelles	Saint-Pardoux-de-Drône	24	45.2247	139
PEPUY	Pelouse du Puy d'Ayen	Ayen	19	45.2507	235
BREUI	Coteau du Breuilh	Saint-Victor	24	45.2591	96
ARGEN	Plateau d'Argentine	La Rochebeaucourt-et-Argentine	24	45.4657	130
MILAU	Coteau de Milauvieux	Rudeau-Ladosse	24	45.4797	158
LAURE	Lande de Saint-Laurent	La Roche-l'Abeille	87	45.6064	403
MM	Milieux de montagne				
SOMPO	Somport	Urdos	64	42.8007	1596
PEYRE	ASP2-Peyranère	Urdos	64	42.7997	1596
SOQUE	Soques	Laruns	64	42.8330	1738
POMBI	Pombie	Laruns	64	42.8349	1738
ARRI1	Arrious	Laruns	64	42.8457	1738
SEOUS	Séous	Laruns	64	42.8923	1738
SAGET	Sagette	Laruns	64	42.8947	1738
SOUSS	Soussouéou	Laruns	64	42.8960	1738
BIZKA	Bizkarzé	Larrau	64	43.0022	1078
LAGOU	Lagouare	Louvie-Juzon	64	43.0382	853

Tab. VI. Nombre de transects, de dates de suivis, de km parcourus et de surface échantillonnée de 2017 à 2019 sur l'ensemble des sites d'étude de suivis des lépidoptères et des ascalaphes.

Tr : nombre de transects, Dat : nombre de journées de visite dans le milieu: L km : longueur parcourue, Surface observée en hectares

MH milieu humide ; MS milieu sec, MM milieu de montagne

	2019, ha=hectare				2018, ha=hectare				2017, ha=hectare			
	Tr	Dat	L km	S ha	Tr	Nb_D	L km	S ha	Tr	Nb_D	L km	S ha
MH	36	73	36.0	18	37	72	35.4	18	23	39	18.2	9.1
MS	59	114.5	27.1	13	60	98.5	25.1	13	51	73	18.9	9.4
MM	12	50	6.0	3	12	40	4.8	2.4	12	25	3.1	1.6

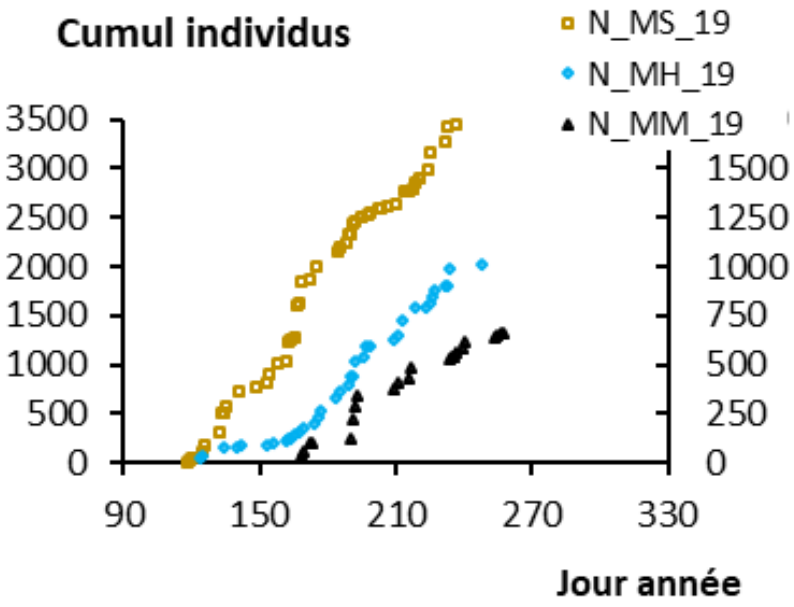


Fig. 38. Cumuls du nombre d'individus dénombrés en fonction du temps, avril à septembre, ordonnées à gauche pour MS et à droite pour MH et MM.

Tab. VII. Nombre de transects et de dates de visites par année des sites et des milieux

Nb_T : nombre de transects par site* figé par année,
Nb_D : nombre de visites du site, 10 minutes d'observations par transect,
L km : longueur parcourue en km sur le site ou le milieu, sites MH, MS, MM de 200, 100, 150m
S ha : surface observée correspondante en hectares
*exception année 2016 (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2016b)

2019	Nb_T	Nb_D	L km	S ha	2018	Nb_T	Nb_D	L km	S ha	2017	Nb_T	Nb_D	L km	S ha	2016	Nb_T	Nb_D	L km	S ha
MH 19	36	73	36.0	18.00	MH 18	37	72	35.4	17.70	MH 17	23	39	18.2	9.10	MH 16	14	13.7	4.6	2.31
TBUZY	1	4	0.8	0.40	TBUZY	1	4	0.8	0.40	TBUZY	1	4	0.8	0.40	TBUZY	1	3	0.6	0.30
ELLOR	1	3	0.6	0.30	ELLOR	1	4	0.8	0.40	ELLOR	1	4	0.8	0.40	ELLOR	0	0	0.0	0.00
CLAMO	1	6	1.2	0.60	CLAMO	1	7	1.4	0.70	CLAMO	1	4	0.8	0.40	CLAMO	0	0	0.0	0.00
BARTH	2	4	1.6	0.80	BARTH	2	4	1.6	0.80	BARTH	0	0	0.0	0.00	BARTH	1	2	0.4	0.20
ESTIR	0	0	0.0	0.00	ESTIR	1	5	1.0	0.50	ESTIR	1	4	0.8	0.40	ESTIR	0	0	0.0	0.00
MAOUC	3	6	3.6	1.80	MAOUC	3	6	3.6	1.80	MAOUC	3	4	2.4	1.20	MAOUC	3	1.7	1.0	0.51
EBISC	4	5	4.0	2.00	EBISC	4	4	3.2	1.60	EBISC	4	4	3.2	1.60	EBISC	1	5	1.0	0.50
BROUS	4	6	4.8	2.40	BROUS	4	7	5.6	2.80	BROUS	4	4	3.2	1.60	BROUS	4	1	0.8	0.40
POUCH	1	8	1.6	0.80	POUCH	1	7	1.4	0.70	POUCH	1	3	0.6	0.30	POUCH	0	0	0.0	0.00
AEROD	3	6	3.6	1.80	AEROD	3	7	4.2	2.10	AEROD	3	4	2.4	1.20	AEROD	4	1	0.8	0.40
ELACA	4	4	3.2	1.60	ELACA	4	4	3.2	1.60	ELACA	4	4	3.2	1.60	ELACA	0	0	0.0	0.00
MPOUC	7	4	5.6	2.80	MPOUC	7	4	5.6	2.80	MPOUC	0	0	0.0	0.00	MPOUC	0	0	0.0	0.00
FLOTT	2	6	2.4	1.20	FLOTT	2	3	1.2	0.60	FLOTT	0	0	0.0	0.00	FLOTT	0	0	0.0	0.00
GLAND	2	4	1.6	0.80	GLAND	2	3	1.2	0.60	GLAND	0	0	0.0	0.00	GLAND	0	0	0.0	0.00
TDAUG	1	7	1.4	0.70	TDAUG	1	3	0.6	0.30	TDAUG	0	0	0.0	0.00	TDAUG	0	0	0.0	0.00
MS 19	59	114.5	27.1	13.55	MS 18	60	98.5	25.1	12.55	MS17	51	73	18.9	9.45	MS 16	40	35	13.8	6.90
CCADI	1	5	0.5	0.25	CCADI	2	2	0.4	0.20	CCADI	1	4	0.4	0.20	CCADI	3	3	0.9	0.45
MOUNI	2	6	1.2	0.60	MOUNI	2	4	0.8	0.40	MOUNI	2	4	0.8	0.40	MOUNI	2	2	0.4	0.20
MOULI	2	4	0.8	0.40	MOULI	2	4	0.8	0.40	MOULI	2	4	0.8	0.40	MOULI	1	1	0.1	0.05
CPAYR	2	4	0.8	0.40	CPAYR	2	4	0.8	0.40	CPAYR	2	4	0.8	0.40	CPAYR	2	2	0.4	0.20
GROUS	1	5	0.5	0.25	GROUS	1	6	0.6	0.30	GROUS	1	4	0.4	0.20	GROUS	0	0	0.0	0.00
BOUDO	4	4	1.6	0.80	BOUDO	4	4	1.6	0.80	BOUDO	4	4	1.6	0.80	BOUDO	4	4	1.6	0.80
PASTU	1	4	0.4	0.20	PASTU	1	4	0.4	0.20	PASTU	1	4	0.4	0.20	PASTU	3	3	0.9	0.45
DAGLA	8	4	3.2	1.60	DAGLA	8	4	3.2	1.60	DAGLA	8	4	3.2	1.60	DAGLA	8	8	6.4	3.20
CPUJO	1	4	0.4	0.20	CPUJO	1	4	0.4	0.20	CPUJO	1	3	0.3	0.15	CPUJO	3	3	0.9	0.45
CTREM	3	6	1.8	0.90	CTREM	3	6	1.8	0.90	CTREM	3	4	1.2	0.60	CTREM	3	3	0.9	0.45
PANOR	1	8	0.8	0.40	PANOR	1	6	0.6	0.30	PANOR	1	4	0.4	0.20	PANOR	1	1	0.1	0.05

2019	Nb_T	Nb_D	L km	S ha	2018	Nb_T	Nb_D	L km	S ha	2017	Nb_T	Nb_D	L km	S ha	2016	Nb_T	Nb_D	L km	S ha
EYBEN	2	4.5	0.9	0.45	EYBEN	2	6	1.2	0.60	EYBEN	2	3	0.6	0.30	EYBEN	1	1	0.1	0.05
CBORR	3	5	1.5	0.75	CBORR	3	6	1.8	0.90	CBORR	3	3	0.9	0.45	CBORR	1	1	0.1	0.05
THOUI	1	4	0.4	0.20	THOUI	1	4	0.4	0.20	THOUI	1	4	0.4	0.20	THOUI	0	0	0.0	0.00
PUYPI	1	8	0.8	0.40	PUYPI	1	3	0.3	0.15	PUYPI	0	0	0.0	0.00	PUYPI	0	0	0.0	0.00
VEZER	2	6	1.2	0.60	VEZER	2	6	1.2	0.60	VEZER	2	4	0.8	0.40	VEZER	2	2	0.4	0.20
PANCH	4	4	1.6	0.80	PANCH	4	2.5	1.0	0.50	PANCH	2	4	0.8	0.40	PANCH	0	0	0.0	0.00
CFONT	4	4	1.6	0.80	CFONT	4	4	1.6	0.80	CFONT	4	4	1.6	0.80	CFONT	0	0	0.0	0.00
PEPUY	1	8	0.8	0.40	PEPUY	1	3	0.3	0.15	PEPUY	0	0	0.0	0.00	PEPUY	0	0	0.0	0.00
BREUI	3	5	1.5	0.75	BREUI	3	5	1.5	0.75	BREUI	3	3	0.9	0.45	BREUI	0	0	0.0	0.00
ARGEN	6	4	2.4	1.20	ARGEN	6	4	2.4	1.20	ARGEN	6	4	2.4	1.20	ARGEN	6	1	0.6	0.30
MILAU	2	4	0.8	0.40	MILAU	2	4	0.8	0.40	MILAU	2	1	0.2	0.10	MILAU	0	0	0.0	0.00
LAURE	4	4	1.6	0.80	LAURE	4	3	1.2	0.60	LAURE	0	0	0.0	0.00	LAURE	0	0	0.0	0.00
MM 19	12	50	6	3	MM 18	12	40	4.8	2.4	MM 17	12	25	3.1	1.55	MM 16 : Pas de données 2016				
SOMPO	1	5	0.8	0.38	SOMPO	1	4	0.6	0.30	SOMPO	1	3	0.5	0.23					
PEYRE	1	5	0.8	0.38	PEYRE	1	4	0.6	0.30	PEYRE	1	2	0.3	0.15					
SOQUE	1	5	0.8	0.38	SOQUE	1	4	0.6	0.30	SOQUE	1	3	0.5	0.23					
POMBI	1	5	0.8	0.38	POMBI	1	4	0.6	0.30	POMBI	1	3	0.5	0.23					
ARRI1	2	5	1.5	0.75	ARRI1	2	4	1.2	0.60	ARRI1	2	3	0.9	0.45					
SEOUS	1	5	0.8	0.38	SEOUS	1	4	0.6	0.30	SEOUS	1	2	0.3	0.15					
SAGET	1	5	0.8	0.38	SAGET	1	4	0.6	0.30	SAGET	1	2	0.3	0.15					
SOUSS	1	5	0.8	0.38	SOUSS	1	4	0.6	0.30	SOUSS	1	2	0.3	0.15					
BIZKA	1	5	0.8	0.38	BIZKA	1	4	0.6	0.30	BIZKA	1	2	0.3	0.15					
LAGOU	2	5	1.5	0.75	LAGOU	2	4	1.2	0.60	LAGOU	2	3	0.9	0.45					

2.2.2 Analyses du profil de diversité des espèces

- **Analyses statistiques sur les conditions d'observation de terrain**

L'objectif des analyses statistiques préalables suivantes est de vérifier que les conditions d'observation de terrain ont été similaires entre les différents suivis afin d'étudier spécifiquement les effets du changement climatique sur les abondances des espèces.

L'analyse de Redondance (RDA) a été utilisée pour déterminer le pourcentage d'explication des variables de réponse des abondances par espèces de lépidoptères et d'ascalaphes par type de milieu par rapport aux variables explicatives suivantes : codeObs (nom de l'observateur), site_Ref_Courte (dénomination du site), dateDebut (date de début de l'observation), horaireDeb (horaire de début de l'observation), latitudeY1, longitudeX1 (localisation géographique du début des transects), temperatur (température de l'air en °C), humidite (humidité relative de l'air en %), ventBeaufo (échelle de Beaufort de 0 à 12), couvNuage (couverture nuageuse en %). Cette analyse a permis de déterminer les variables les plus explicatives par type de milieu, les variables climatiques et les espèces qui semblent être influencées par ces variables. L'association entre les variables climatiques et les abondances de ces espèces a été ensuite évaluée par le test de Spearman (p=0.05).

Pour chaque site, les dispersions des données climatiques via le coefficient de dispersion ont été comparées entre les différents types de milieux par mois d'observation de mai à août (Test de Kruskall et Wallis p=0.05) et entre les différents mois de suivis par année (Test de Friedman p=0.05). Les conditions climatiques sont présentées en moyenne plus ou moins l'écart type. Sur l'ensemble des sites, les conditions climatiques ont été comparées sur les années 2017–2018 pendant la période de mai à août pour chaque type de milieu (Test de Wilcoxon p=0.05).

- **Analyses mécanistiques et statistiques sur les dénombrements**

Les dénombrements et identifications des lépidoptères en espèces sont la base des données. Les individus N_i observés sont répartis dans des espèces i. Pour un nombre d'individus suffisant (> 20 individus), ces valeurs sont résumables par des proportions d'abondance relative $p_i = N_i/N$, N nombre total d'individus. Elles sont rapportées à différentes échelles, par transect, par site, par milieu humide, sec et montagne pour la région.

À partir de cette base de données, l'utilisation des « nombres de Hill » (HILL, 1973) permet de généraliser les indices de diversité classiquement utilisés en écologie (diversité de Shannon–Wiener, indice de Simpson, Berger–Parker, etc.) et de les inclure. Le tracé du profil de diversité (proportions relatives des espèces rares, communes, abondantes) est une conséquence de ce choix d'analyse. L'utilisation des nombres de Hill s'impose peu à peu en méthode dans la littérature depuis quelques années (CHIU *et al.*, 2014a). Le profil est décrit par une courbe décroissante contenant un paramètre « q », dit « d'indifférence aux espèces rares » (MAGURRAN, 2004 ; CHAO *et al.*, 2012 ; CHAO & CHIU, 2016). Plus « q » est grand et moins les espèces rares sont prises en compte. Le profil caractérise ainsi en résumé l'hétérogénéité des abondances des espèces entre elles sans les différencier. Il est une des images de la fragilité du milieu (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2016b).

En fonction des résultats des campagnes de dénombrements, ceux des espèces rares principalement observées sur le terrain, la notion de couverture de l'échantillonnage en mesure en conséquence la qualité. Elle est liée à la probabilité qu'un individu d'une espèce donnée lors d'une campagne d'observation qui serait totale, exhaustive, se retrouve effectivement dans une des espèces

identifiées dans l'échantillonnage partiel obtenu. Elle est estimée en particulier à partir des singletons de l'échantillon (espèce représentée par un seul individu) et des doubletons (espèce représentée par deux individus). L'utilisation de l'indice dit de Chao 2 est largement admis et utilisé, il est complété en calcul par la prise en compte des singletons jusqu'aux quadrupletons. Le Jackknique 2 et les travaux de J. Béguinot y sont aussi abordés pour estimer le nombre d'espèces manquantes (BEGUINOT, 2016).

Les profils de la diversité de l'abondance relative des espèces peuvent être générés à partir des données brutes de terrain même pour un nombre d'individus plutôt faible. Dans le cas d'un nombre d'individus grand, ils sont calculés avec les proportions relatives. Ils peuvent être estimés sur des données corrigées par une extrapolation à, par exemple, 2 fois la valeur du nombre d'individus ou par interpolation à 0,8 fois du nombre d'individus. Si les profils des sites sont observés à taux de couverture constant, ils sont alors comparables directement entre eux sans corrections mais si les profils se retrouvent à différents taux exemple à 75 % et 98 %, les formules d'interpolation ou d'extrapolation sont à combiner pour déterminer le nombre d'espèces manquantes et leurs proportions à un niveau de couverture constant, par exemple 95 %. Cette normalisation des données des profils des sites, leurs combinaisons, donnent aussi accès à des indices d'agrégation des sites au niveau de la région pour mesurer leurs profils relatifs (SqN) et leurs profils dans la région (CqN). Ce sont alors des mesures de recouvrements, de similarités, d'échanges d'espèces inter-sites qui peuvent être injectées dans des analyses statistiques plus générales.

Enfin, une méthode de ré-échantillonnage peut s'appliquer pour aborder le niveau d'incertitude des paramètres identifiés ou des tracés (méthode dite de bootstraps par exemple) simulant des échantillons en nombres plus importants. Les formules d'interpolation et d'extrapolation par le taux de couverture sont basées sur les travaux d'Alan Turing et présentés par Good I.J. (1953). Les tracés de profils de diversité et les figures d'interpolation et extrapolation avec une incertitude à 95 % de confiance estimée à partir de 50 bootstrappings sont obtenus avec le logiciel iNEXT Online : « software for interpolation and extrapolation of species diversity » (CHAO *et al.*, 2016) ou avec des modules écrits en VBA pour le projet.

Les profils de diversité sont résumés avec des paramètres de lissage du graphique. L'analyse en composantes principales (ACP) avec corrélation de Spearman (p=0.05) a été utilisée pour traiter les différences des paramètres des courbes entre les années 2017, 2018, 2019 pour chaque milieu sec, humide et montagnard.

L'homogénéité de la biodiversité des sites mesurée c'est-à-dire leur appartenance à un même milieu est explicitée sur l'année 2019 par un nombre équivalent de sites et par une méthode largement discutée depuis une cinquantaine d'année en lien avec les dits nombres de Hill (JOST *et al.*, 2011). La diversité γ est constituée des données des N sites mis dans un seul assemblage. La diversité moyenne α des sites combine leurs abondances et les pondèrent entre eux pour se retrouver avec leur valeur moyenne. La diversité β définie par Whittaker en 1972 est le rapport entre la diversité γ des N sites assemblés divisée par la diversité moyenne de ces N sites. Il mesure la différenciation des sites. Si la diversité béta=N, cela signifie que les sites sont tous différents, si la diversité béta=1, cela implique que tous les sites sont identiques.

2.2.3 Protocole de mesure de la température et de l'humidité de l'air des sites

Le matériel de base choisi pour mesurer ces paramètres est l'enregistreur de température/humidité relative externe avec interface USB optique HOBO datalogger U23 Pro V2 (HOBO U23 Pro v2, Hobo®, Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) et l'abri météorologique

HOBO0039 RS1. La station météorologique est une station autonome à faible consommation disposant d'une mémoire suffisante pour enregistrer au minimum une année de suivi. Ce matériel a déjà été utilisé, testé et validé dans le cadre d'une étude des effets du changement climatique sur la phénologie des essences d'arbres en zone tempérée européenne (VITASSE *et al.*, 2011). Une navette de transport de données 4 Mo – U-DTW-1 – Hobo permet de récupérer les données de manière pratique dans les conditions difficiles sur le terrain comme par exemple en milieu montagnard.

Dans chaque site, les capteurs sont installés à 1,10 m-1,30 m au-dessus du sol (Fig. 39) à proximité des points d'échantillonnage des populations, en conditions représentatives des suivis flore et faune (milieu ouvert, lisière, etc.), à l'abri des regards pour éviter les éventuelles dégradations, à une distance maximum de 100 m des transects, à la même altitude. Cette hauteur est choisie pour représenter en moyenne les conditions environnementales de vie de l'ensemble des populations des espèces suivies.

Pour éviter toute exposition à la pluie et à la lumière directe du soleil, les capteurs sont protégés par un abri constitué de couches de plastique blanc, espacées les unes des autres pour permettre une bonne circulation de l'air. Les supports de fixation sont des poteaux en acacia pour les sols meubles et épais, l'utilisation d'arbre isolé à étêter sur des sols durs et des piquets en acier encastrés entre de gros rochers pour les milieux montagnards. La face de la station météorologique est positionnée de la même manière sur chaque site, orientée sud permettant d'éviter des variations liées à l'ombre du piquet de fixation.

Les données sont enregistrées toutes les heures toute l'année soit 17 520 données (24h x 365 jours x 2 mesures de température et humidité) par station météorologique. Tous les capteurs sont inter-calibrés avant l'installation sur le terrain. Sur l'ensemble du programme, 60 enregistreurs ont été calibrés le 07/05/2016 à 1:00 AM (1 enregistreur recalibré 11/10/2016 1:00 AM) et 150 enregistreurs le 14/04/2017 à 1 :00 AM. Des macros dans Excel ® Visual Basic ont été développées afin d'automatiser la fusion et la gestion des classeurs. Le suivi du réseau des stations météorologiques est basé sur les normes de l'Organisation météorologique mondiale appliquée par Météo France.



Fig. 39. Station météorologique sur un site d'étude du programme les sentinelles du climat en pelouse calcicole.

2.2.4 Analyses de la relation entre les données mésoclimatiques et les profils de diversité

Les analyses des stations météorologiques sont réalisées sur l'année entre le 1er janvier jusqu'au 31 décembre 2017 et 2018 sur les données de trois sites de milieux humides BROUS, AEROD, MAOUC et quatre sites de milieux secs CBORR, PASTU, VEZER et ARGEN (Tab. V).

L'année civile correspond à un cycle thermique de source d'énergie de croissance des lépidoptères. Le cumul de températures dans le temps permet de renouveler les individus et de passer du stade latence de début d'année aux différents stades de développement de leur cycle biologique (œuf, chenille, chrysalide, imago) avec reproduction des individus au cours de l'année jusqu'à retrouver une nouvelle plage de latence en décembre. La sortie de léthargie est calculée lors du premier trimestre et l'entrée en léthargie correspond à la fin décembre correspondant à 99% des degrés-jours de l'année. La relation entre humidité relative et point de rosée est utilisée.

La données horaires d'une sonde de terrain représentent 24 données de température, d'humidité relative de l'air et du point de rosée sur 365 jours soit 24x3x365=26380 données annuelles.

La démarche de l'analyse de ces données météorologiques consiste à traiter statistiquement les données de température, d'humidité relative de l'air et du point de rosée sur l'année (Température maximale, Température minimale de l'année, Jour du maximum, Jour du minimum, Tendances centrales : moyenne, médiane, Dispersion : écart-type autour de cette moyenne, asymétrie de répartition autour de la moyenne, aplatissement (kurtosis) autour du point maximum, quintiles <20% et >80%). Il s'agit ensuite de les résumer dans des formulations simplifiées explicites et analytiques par lissage pour identifier des paramètres, avec leurs incertitudes qui décrivent l'année et qui pourront être projetés dans le cadre de scénarios futurs. En complément les analyses des profils de température des journées sont abordées principalement pendant les mois de développement ou d'apparition des espèces afin d'identifier des paramètres qui vont influencer l'alternance nuit-jour, les temps de repos, etc.

Traitées dans le temps, ces analyses sont des clés potentielles pour comprendre la dérive du climat en niveau et en durée en lien avec la réponse des espèces. En pratique les lissages annuels retenus s'appliquent sur les températures maximales et minimales des journées qui dissocient le nuage de données en deux sous-ensembles. 8 paramètres sont identifiés pour chacun des nuages des températures maximales et minimales.

Nous nous concentrons ensuite sur les degrés-jours de croissance, une mesure couramment utilisée de l'accumulation thermique, c'est le lien thermo-physico-chimique entre le changement climatique et la phénologie des espèces (CAYTON *et al.*, 2015). Les degrés-jours de croissance représentent l'accumulation de chaleur au-dessus et en dessous des seuils de 10°C et de 35°C qui sert à estimer la durée d'un développement biologique tel que la croissance des individus de lépidoptères. Les degrés-jours approximent simplement la croissance, le seuil de la température maximale correspond à une zone de létalité potentielle si elle est subie pendant plusieurs heures et celui de la température minimale est une diapause, un repos nécessaire aux espèces flore et faune. Les seuils et les degrés-jours sont les indices de pression sur la biodiversité.

Les cumuls des degrés-jours de l'année calculés à partir des températures mesurées sont aussi déductibles des lissages des températures minimales, maximales des journées sur l'année et du profil des températures de ces journées. La courbe de leur cumul est résumée par 4 paramètres principaux (t_0, m, t_m, DJC_{max}): t_0 est le déclenchement de l'évolution de l'état de la biodiversité en avril par exemple ; la composante m est liée à la vitesse de montée en température de la période chaude (forme) ; t_m le jour de la vitesse de montée maximale (échelle) ; DJC_{max} est la valeur asymptotique. Ces 4 paramètres résument la pression en température sur le développement des espèces, ils sont déductibles et expliqués par les paramètres de lissage qui constituent une analyse « mécanique ».

Les profils de température sont ainsi résumés en paramètres de lissage de la courbe. L'ACP et la classification ascendante hiérarchique (CAH) avec corrélation de Spearman (p=0.05) a été utilisée pour analyser les différences des paramètres des courbes entre les années 2017 et 2018 pour chaque milieu sec et humide.

L'humidité est couplée aux températures. 4 paramètres sont retenus aussi pour la caractériser sur l'année. Le point de rosée est souvent déduit de l'humidité relative et de la mesure de température de l'air. Le profil moyen des journées en point de rosée et température est situé entre les températures maximales et minimales de la journée.

Les 8 paramètres climatiques sur l'année sont ensuite mis en corrélation (corrélation de Spearman p=0.05) avec les 6 paramètres qui résument le profil de diversité sur l'année pour chaque site ou chaque milieu. Ces derniers représentent sa richesse avec le nombre d'espèces, sa fragilité par le profil d'abondance (nombre d'individus par espèce) (Fig. 40). Les différences entre les valeurs des paramètres sont également comparées par année par le test de Wilcoxon sur données appariées (p=0.05). La mise en place du réseau de stations météorologiques à partir de l'année 2016 permet en exercice pour cette année 2019 d'analyser 7 sites de suivis en landes humides et en pelouses calcicoles sur les années 2017 et 2018. A la fin du programme en 2021, 10 sites pourront être analysés sur 4 années, 26 sites sur 3 années et 8 sites sur 2 années.

L'ensemble des tests statistiques de ce chapitre sont réalisés avec le logiciel R (version 3.6.0) et XLSTAT (version 19.02).

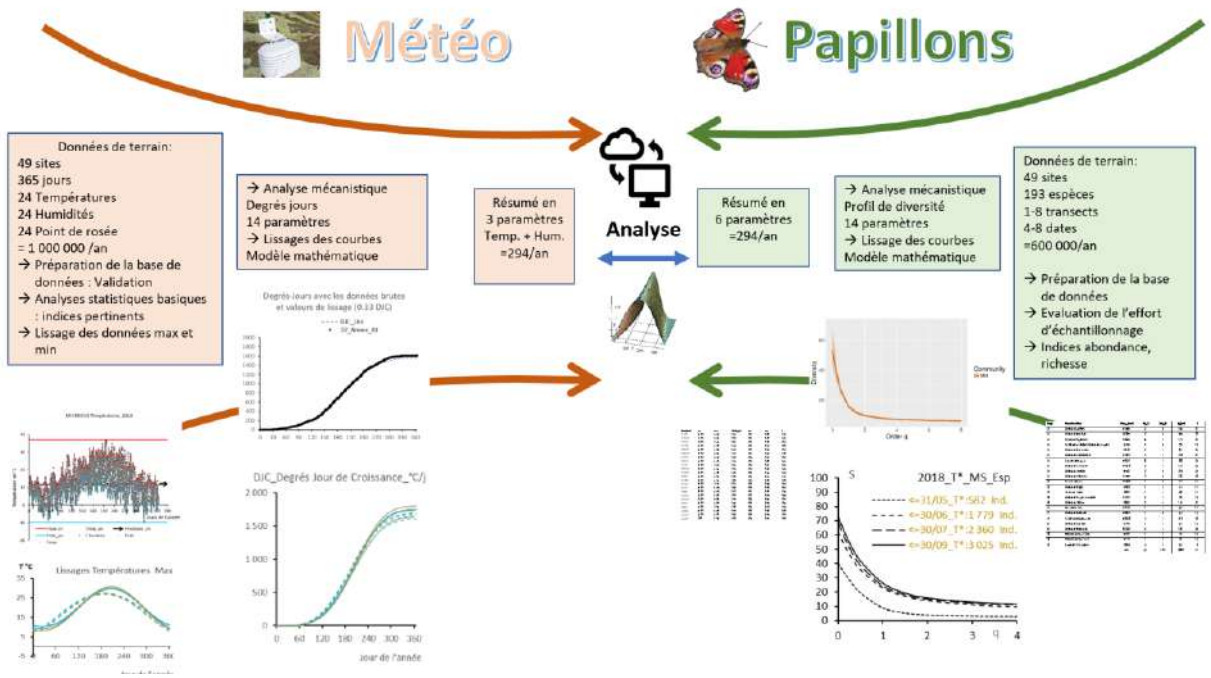


Fig. 40. Relations schématisées entre les analyses écologiques et météorologiques.

2.3 Résultats

2.3.1 Diversité des lépidoptères et ascalaphes de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne

- Richesse et abondance

Au total de 2017 à 2019, 13 893 individus et 109 espèces ont été observés. En 2019, le nombre d'individus observés est de 1009 pour MH, 3454 pour MS et 666 pour MM. Ils sont répartis dans 50, 75, 53 espèces respectivement. Il est supérieur à l'année 2018 (972 individus pour MH, 3025 pour MS, 474 pour MM répartis dans 47, 72, 44 espèces respectivement) et 2017 (835 individus pour MH, 2796 pour MS, 188 pour MM répartis dans 35, 68, 30 espèces respectivement) (MALLARD, 2017b). Ces résultats en individus sont aussi liés à l'importance de la surface d'échantillonnage (pour les MH 18 ha en 2019, 17.7 ha en 2018 et 10.4 ha en 2017 ; pour les MS 13.5 ha en 2019, 12.5 ha en 2018 et 9.6 ha en 2017 ; pour les MM 4.5 ha en 2019, 3.6 ha en 2018 et 2.3 ha en 2017).

En 2019, 4 319 individus ont été identifiés à l'espèce 810 sont répartis dans des groupes, en 2018 3 598 à l'espèce et 873 dans des groupes, et en 2017 3 384 à l'espèce et 435 dans des groupes. En moyenne, l'incertitude des déterminations des individus est de moins de 20% par année. En milieu humide MH, la détermination des individus à l'espèce est la plus facile (en 2019 sur un total de 1009 individus 69 sont indéterminés, en 2018 sur un total de 972 individus 116 indéterminés, en 2017 sur un total de 835 individus 35 indéterminés), pour le milieu de MS plus riches,(en 2019 sur un total de 3454 individus 601 sont indéterminés, en 2018 sur un total de 3025 individus 689 indéterminés, en 2017 sur un total de 2796 individus 384 indéterminés) et milieu montagnard (en 2019 sur un total de 666 individus 140 sont indéterminés, en 2018 sur un total de 474 individus 68 indéterminés, en 2017 sur un total de 188 individus 16 indéterminés).

Après intégration des individus indéterminés dans les groupes, les espèces les plus abondantes sont les suivantes (nombre d'individus mis entre parenthèses/nombre total d'individus observés) :

- MH 2019 : *Minois dryas* (182/1009), *Cupido argiades* (165/1009), *Pyronia tithonus* (136/1009), *Coenonympha pamphilus* (61/1009), *Coenonympha oedippus* (60/1009),
- MH 2018 : *Cupido argiades* (191/972), *Minois dryas* (179/972), *Pieris brassicae* (94/972), *Pyronia tithonus* (88/972), *Heteropterus morpheus* (56/972),
- MH 2017 : *Minois dryas* (188/835), *Coenonympha pamphilus* (88/835), *Pyronia tithonus* (68/835), *Coenonympha oedippus* (66/835), *Cupido argiades* (62/835),
- MS 2019 : *Lysandra bellargus* (1 009/3454), *Melanargia galathea* (303/3454), *Zygaena fausta* (237/3454), *Libelloides coccajus* (197/3454), *Maniola jurtina* (188/3454),
- MS 2018 : *Lysandra bellargus* (403/3025), *Libelloides coccajus* (307/3025), *Melanargia galathea* (291/3025), *Polyommatus icarus* (288/3025), *Zygaena fausta* (209/3025),
- MS 2017 : *Maniola jurtina* (415/2796), *Melanargia galathea* (353/2796*), Polyommatus icarus* (209/2796), *Colias alfacariensis* (163/2796), *Lysandra bellargus* (161/2796),
- MM 2019 : *Lysandra coridon* (72/666), *Coenonympha pamphilus* (67/666), *Erebia meolans* (42/666), *Speyeria aglaja* (33/666), *Melitaea nevadensis* (30/666),
- MM 2018 : *Erebia meolans* (48/474), *Coenonympha pamphilus* (48/474), *Parnassius mnemosyne* (28/474), *Melitaea nevadensis* (26/474), *Aglais urticae* (24/474),
- MM2017 : *Lysandra coridon* (38/188), *Coenonympha pamphilus* (24/188), *Erebia arvernensis* (21/188), *Polyommatus icarus* (18/188), *Hesperia comma* (13/188).

Le rapport entre le nombre d'individus et la longueur ou la surface observée est un élément d'analyse (CHAO & JOST, 2015). Lors des visites de terrain, en effectuant le rapport du cumul des individus jusqu'à un jour j, puis en divisant par la longueur de transect parcourue jusqu'à ce jour j, cela de mai à août principalement, ce rapport va croître, passer par un maximum puis diminuer car à partir du mois d'août le nombre d'individus devient de plus en plus faible par km observé. Les graphes ci-dessous (Fig. 41) visualisent le cumul du nombre d'individus au temps t de l'année divisé par la distance parcourue à cette date-là. La valeur maximale se dégage ainsi des points accumulés.

L'abondance des individus par km pour les milieux secs est à son maximum en juin et en retard en juillet pour la montagne (points en noir) et en août pour les milieux humides. L'abondance des milieux humides (en bleu) est supérieure pour l'année 2017 comparée à celle de l'année 2018. Pour les milieux secs (en orange), l'abondance de l'année 2017 atteint un plateau en fin de saison d'observation supérieur à celui de l'année 2018 (Fig. 41).

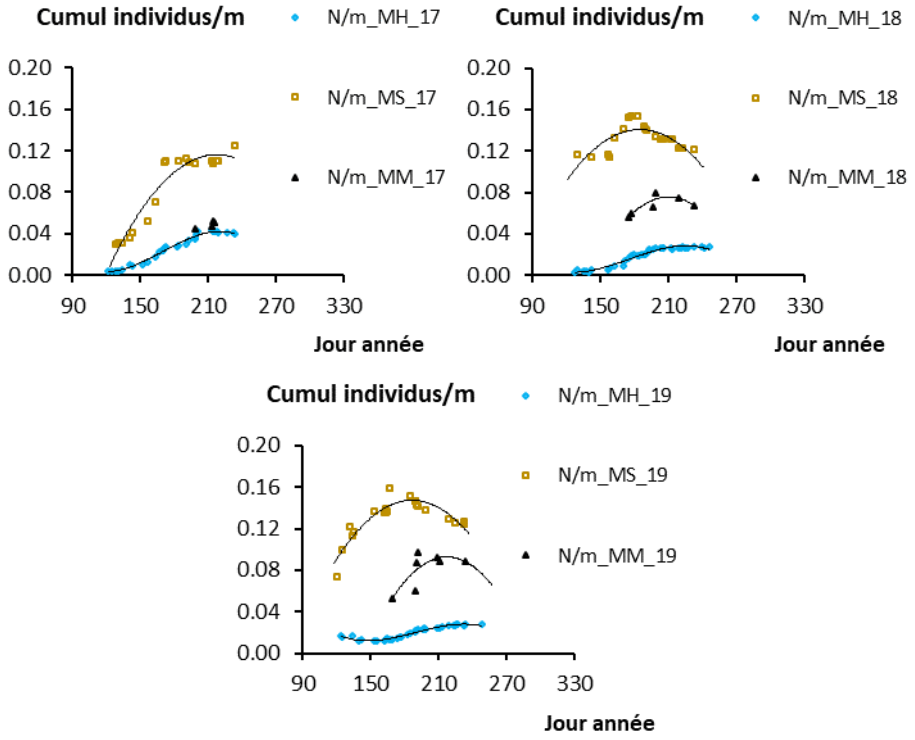


Fig. 41. Nombre d'individus N par mètre parcouru pour MS, MH, MM.

Le cumul des espèces identifiées « S_{obs} » est lié au nombre d'individus observé « n » ou « N ». Il tend vers une valeur limite en septembre. La valeur absolue d'espèces observable « S » de caractérisation de la biodiversité en espèces des sites, du milieu, de la région pour l'année peut être estimée par les singletons f_1 et les doubletons f_2. Ils donnent un ordre de grandeur du nombre d'espèces manquantes f_0. Le nombre d'individus nécessaire en plus « m » qui doit s'ajouter à « n » pour obtenir l'exhaustivité des espèces croît de façon exponentielle pour rapprocher « Sobs » de « S ». En fin 2018, le cumul des espèces est plus important pour les milieux humides et de montagne qu'en 2017. Un décalage des espèces est également constaté avec une apparition plus tardive en 2017 (Fig. 42).

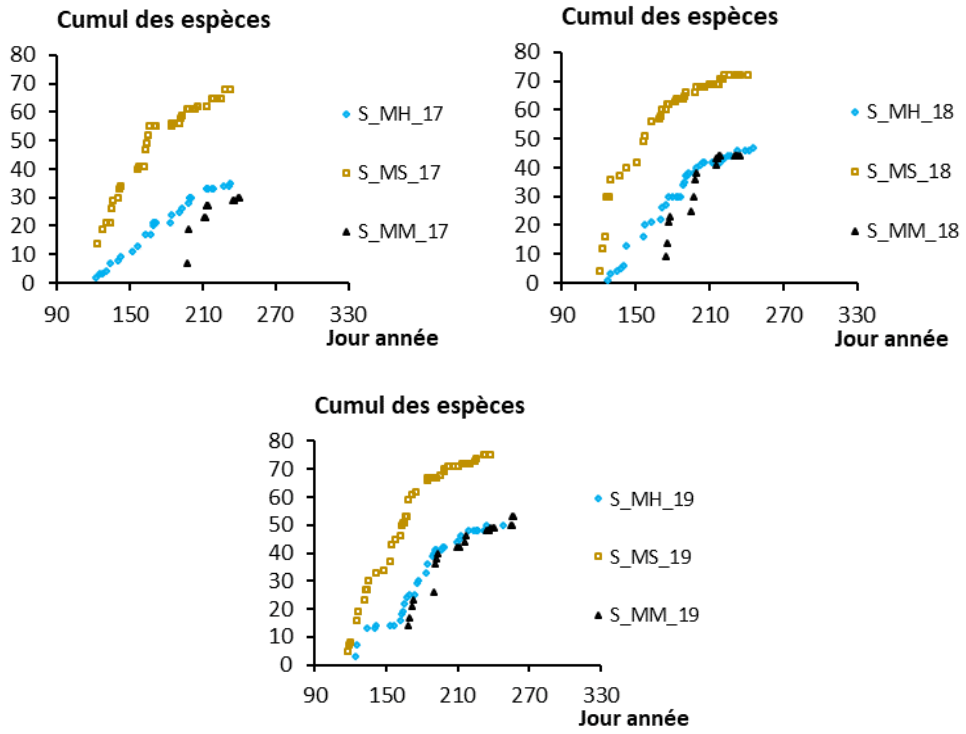


Fig. 42. Cumul du nombre d'espèces au cours de l'année

- **Influence des variables des conditions d'observation des espèces**

  - Variables observateurs, temporelles, spatiales, environnementales

Sur l'ensemble des milieux naturels étudiés secs, humides et montagnards, les variables des conditions d'observation de terrain expliquent 11.2% des données d'abondance des espèces de lépidoptères et d'ascalaphes. Plus particulièrement, ces variables sont de 18.2% en landes humides, 9.9% en pelouses calcicoles, 15.4% en pelouse de montagne de la variabilité des observations des espèces peuvent être expliqués par les variables de conditions d'observation (Test de permutation : Pseudo F=0.89, 0.84, 1.1, p<0.002). Les conditions d'observation sur le terrain dans les différents milieux ne semblent donc pas avoir d'influence sur respectivement 81.8%, 90.1%, 84.6% des données d'abondance de l'ensemble des espèces.

  - Variables climatiques

En landes humides, les observations de *Minois dryas* et de *Cupido argiades* ont un indice d'abondance élevé lorsque la température de l'air est plus chaude (Test de Spearman : rho=0.134, 0.322, p=0.044, p<0.001). Les abondances de *Pyronia tithonus* importantes sont liées à un taux d'humidité d'air faible (Test de Sperman : rho=−0.156, p=0.019). En pelouses calcicoles, une observation d'abondance importante de *Maniola jurtina* est liée aux humidités plus importantes (Test de Sperman : rho=0.202, p<0.001), celle de *Libelloides coccajus* aux températures et humidité plus faibles (Test de Sperman : rho=−0.135,−0.130, p=0.008, p=0.010). En pelouse de montagne, une faible couverture nuageuse permet l'observation d'une abondance plus importante de *Aglais urticae* (Test de Sperman : *rho*=−3.10, p<0.006).

Les variables climatiques de température et de vent des observations en montagne effectuées sur une période plus courte (coefficient de dispersion = 0.094 ± 0.13) sont moins dispersées que pour les milieux de landes humides et de pelouses calcicoles (coefficient de dispersion : 0.108±0.031, 0.125±0.022) (Kruskall et Wallis : K=8.608, K=12.006 ; p=0.014, p=0.002). Les données climatiques ont une dispersion semblable entre les différentes années et les différents mois de suivis sur l'ensemble des milieux (Test de Friedman, p<0.05).

Le taux de couverture nuageuse des observations est en moyenne en montagne de 22± 12.%, en pelouses calcicoles de 19.±8.%, en landes humides de 28.±13%. Pour la vitesse du vent (sur l'échelle de Beaufort) en pelouses calcicoles elle est de 1.03±0.24, en montagne de 2.78±0.56 et en landes humides de 1.53±0.16. Pour le taux d'humidité, en pelouses calcicoles le pourcentage est de 51.36±4.56%, en landes humides 54.05 ± 2.93% et pour les températures en pelouses calcicoles de 26.62 ±1.20°C, en milieu montagnard 24.03 ±0.84°C, en landes humides de 25.92±1.68°C.

Les conditions climatiques d'observation en landes humides sont significativement différentes entre les années 2017 et 2018 sur la période de mai à août (Test de Wilcoxon : V=6.000–211.500, p<0.001–0.23). Celles des pelouses calcicoles sont différentes sur les paramètres d'humidité, de température, de vitesse du vent et de couverture nuageuse sur les mois de mai et juillet entre 2017 et 2018 (Test de Wilcoxon : V=37.000–760.000, p <0.001–0.049). Les conditions climatiques sont semblables pour le milieu montagnard entre les deux années (Test de Wilcoxon, p>0.05).

- Profils de diversité spécifique estimés et lissage

La comparaison visuelle entre les profils de diversité spécifique avec leurs incertitudes, profils tracés en fonction du paramètre « q » d'indifférence aux espèces rares, pour chaque milieu, montre des niveaux de plus en plus importants chaque année pour les espèces rares pour MH et MM. La comparaison des profils entre les milieux sépare les pelouses calcicoles des landes humides et des pelouses de montagne. Les courbes sont significativement différentes avec les incertitudes déterminées par des « bootstrappings ».

Visuellement sur les profils suivants avec leurs incertitudes, le milieu sec MS est le plus riche, il renferme environ 75 espèces. Le profil de diversité estimé par extrapolation selon le milieu naturel permet ainsi de visualiser l'effet du nombre d'individus des espèces rares sur les résultats. La fragilité visuelle du milieu humide est constatée par un profil de diversité globalement plus faible par rapport au milieu sec. Les profils du milieu de montagne se rapprochent des profils des landes humides. Les landes humides MH ou de montagne MM se situe à 50 et 53 espèces, ils sont en effet relativement proches (Fig. 43).

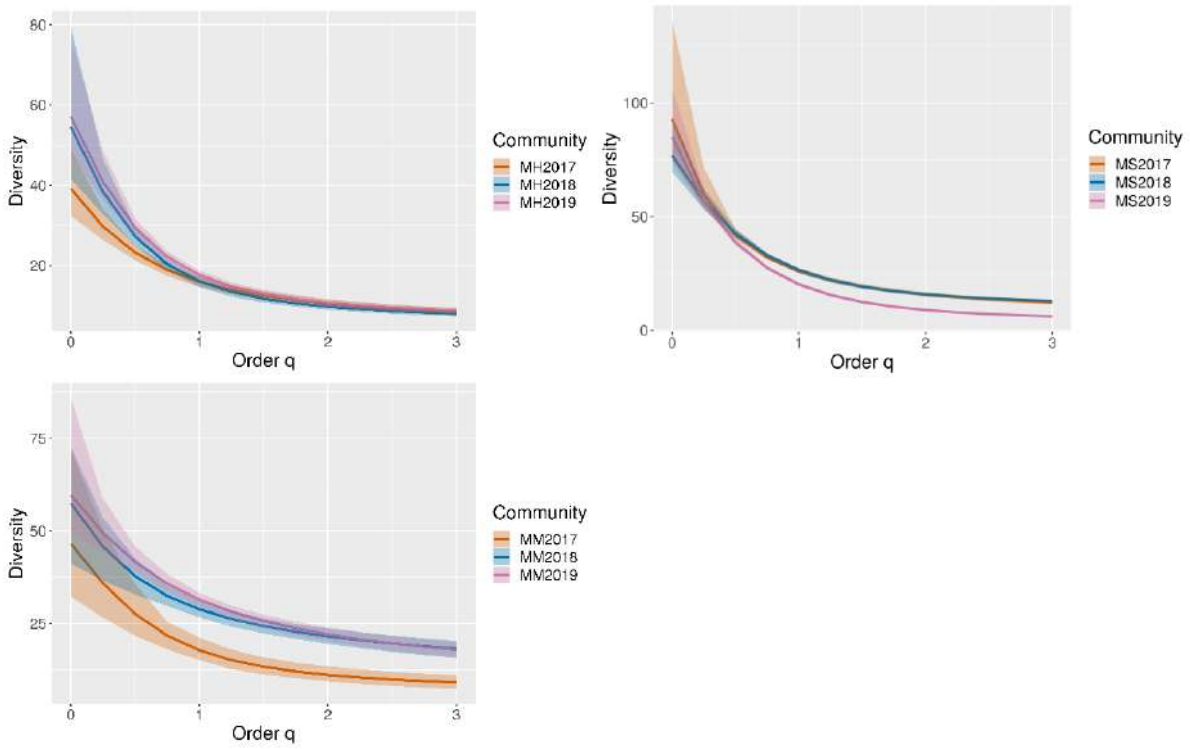


Fig. 43. Profils de diversité spécifique de l'ensemble des sites de landes humides (MH), de pelouses calcicoles (MS) et de montagne (MM) et incertitudes à 95% de confiance.

Les profils de diversité estimés avec leurs incertitudes par site montrent certains profils avec des des marges hautes et basses plus importantes pour les landes humides que pour les pelouses calcicoles. Les courbes des milieux secs sont supérieures aux autres milieux et plus concaves par rapport aux landes humides et aux pelouses de montagne. Les milieux de pelouses calcicoles sont caractérisés par un nombre plus important d'espèces à un et deux individus. La proportion des individus des espèces rares de pelouses de montagne est plus équilibrée (Fig. 44–Fig. 47).

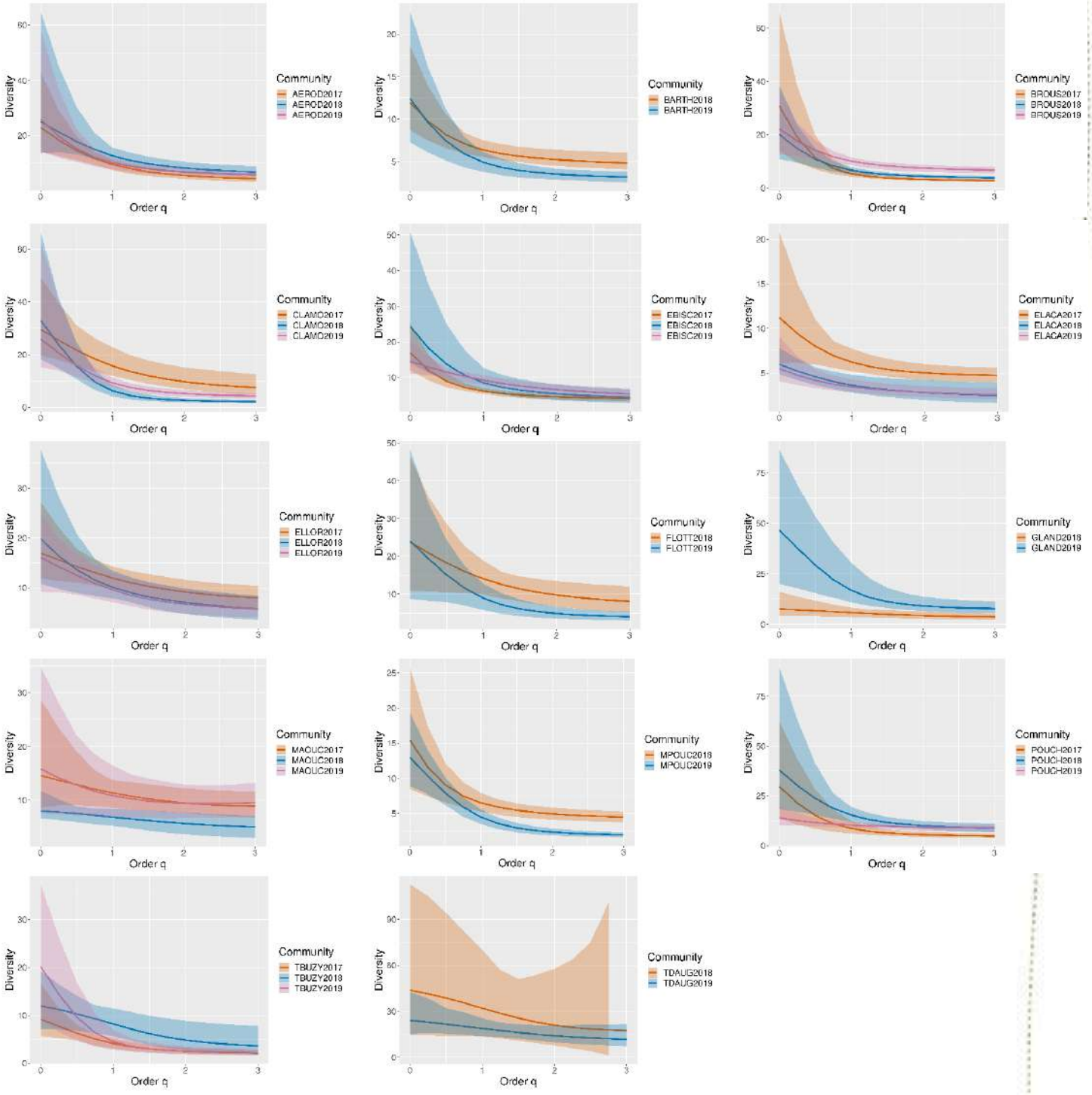


Fig. 44. Profils de diversité spécifique des sites de landes humides et incertitudes estimées.

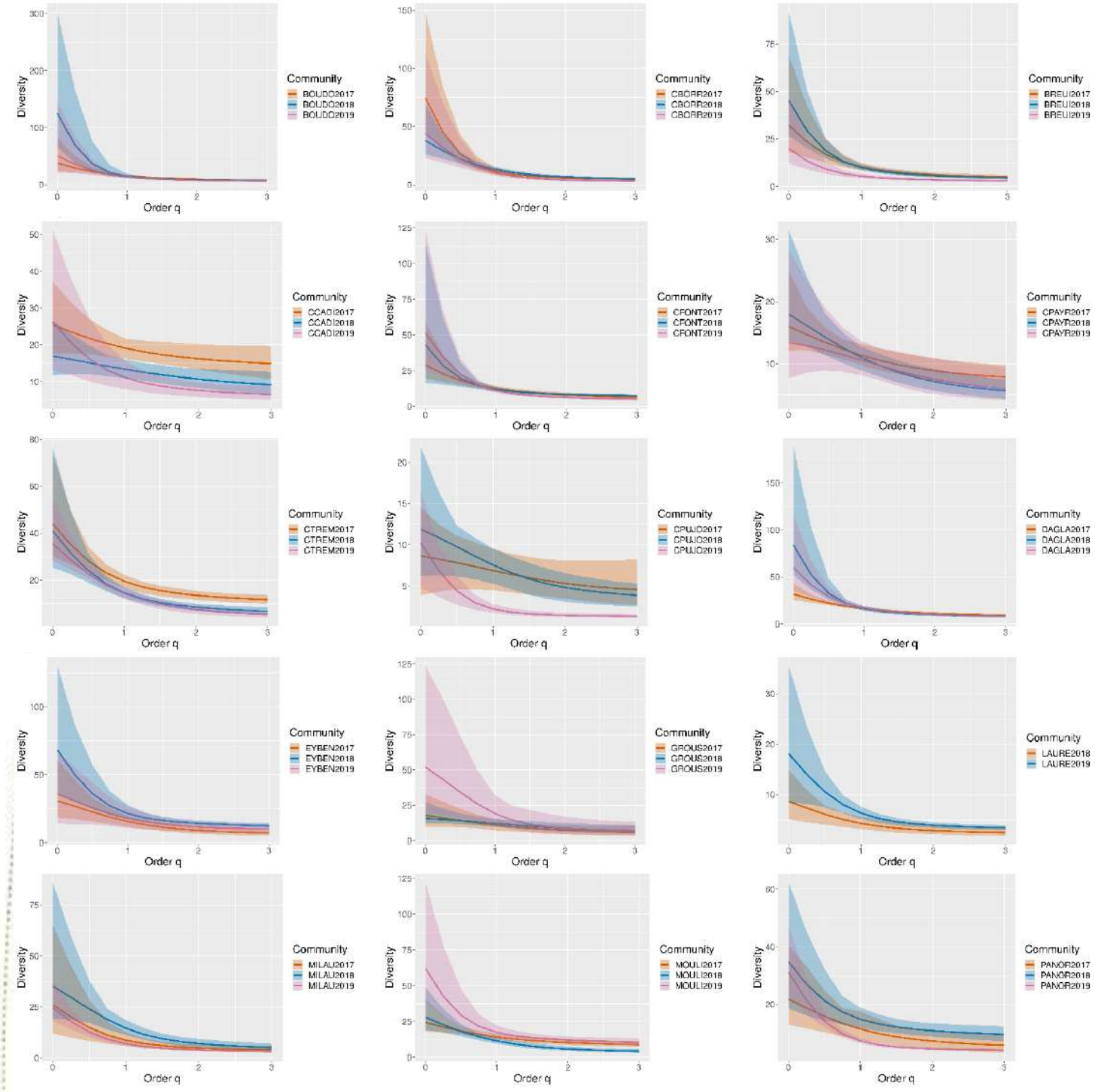


Fig. 45. Profils de diversité spécifique des sites de pelouses calcicoles et incertitudes estimées.

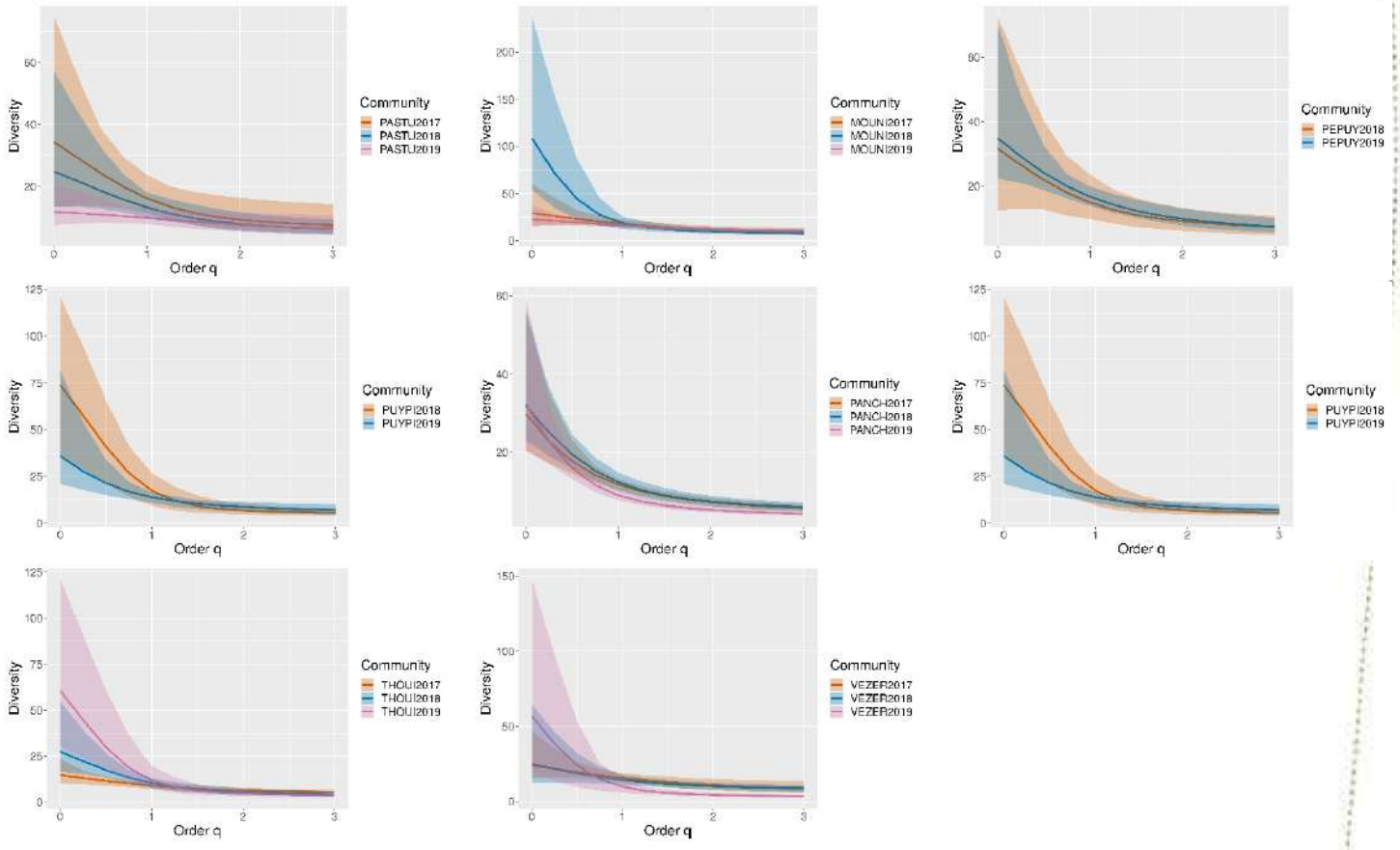


Fig. 46. Profils de diversité spécifique des sites de pelouses calcicoles et incertitudes estimées (suite).

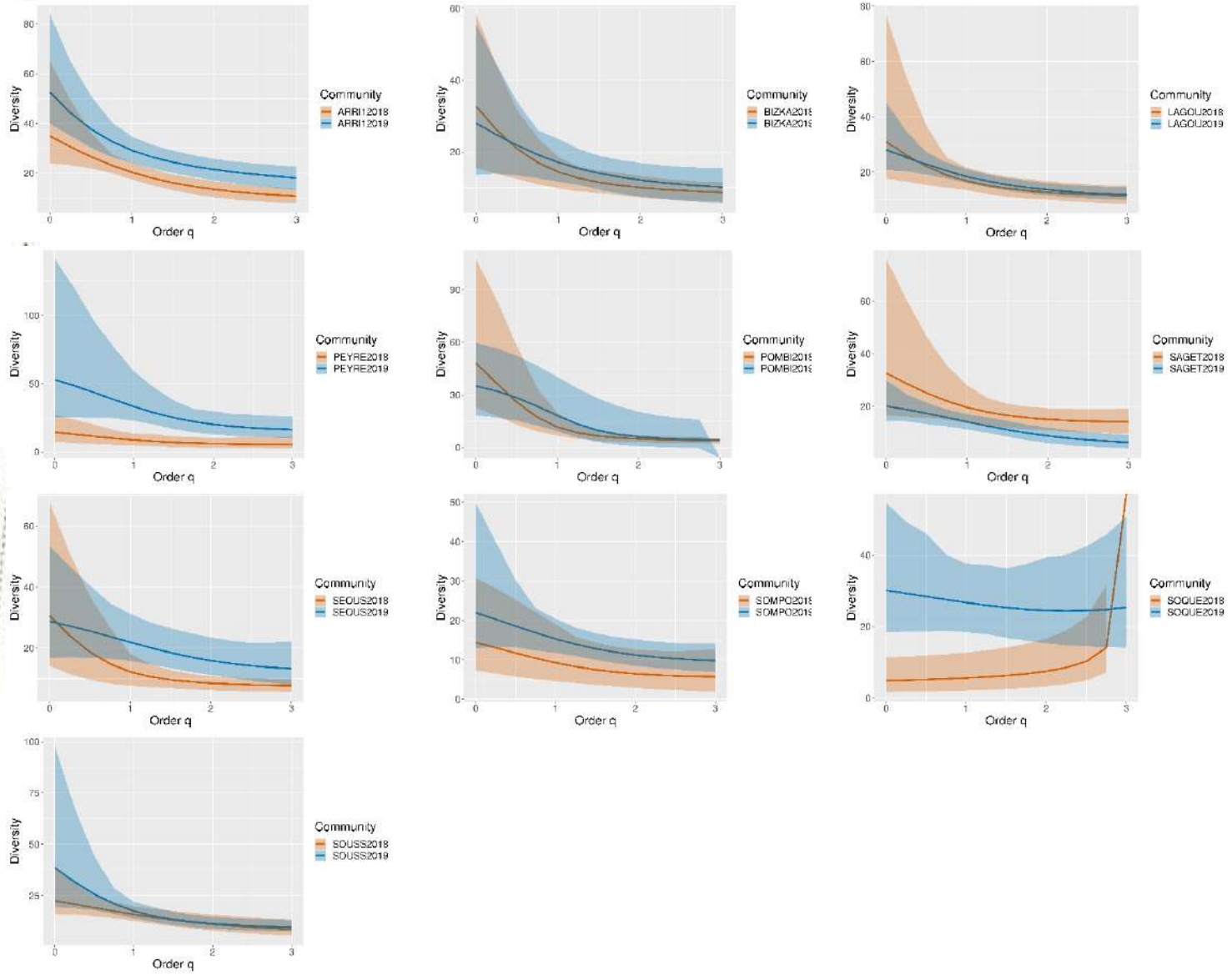


Fig. 47. Profils de diversité spécifique des sites de pelouses de montagne et incertitudes estimées.

Le profil de diversité est un tracé calculé à partir des données des proportions relatives des espèces. Les profils lissés renferment des paramètres permettant une analyse statistique. Ces profils agrègent visuellement les données discontinues des espèces. L'analyse classique sur les valeurs particulières d'indices de biodiversité (Shannon, Simpson, etc.) reste sommaire, liée à l'observateur et ne permet pas de comparer toutes les informations contenues dans le profil. Pour compléter l'analyse, il s'agit de résumer chacune de ces courbes non plus par des points mais par une fonction appropriée avec un minimum de paramètres permettant de prendre en compte au mieux leur forme continue, et cela en particulier pour des valeurs de « q » faible (< 2) et des valeurs de « q » importantes (>2). Ces paramètres d'une fonction adaptée représentent alors plus fortement l'ensemble de la courbe et chacun d'eux la décrit de façon approchée et hiérarchique. Un choix de fonction a été fait pour cela : les deux premiers paramètres résument la courbe du profil d'abord par une borne haute et une borne basse soit le nombre d'espèces total, et la proportion en nombre de l'espèce la plus nombreuse ; le troisième lisse la forme générale au niveau des espèces rares, le quatrième affine la courbe pour les espèces

communes, le cinquième par les espèces nombreuses. La queue de distribution est alors obtenue en pratique sans problème jusqu'à q = 8. Dans la littérature la queue de distribution s'arrête à q = 4 où elle rejoint quasiment la borne basse. Une méthode analytique est associée au choix de la fonction générale pour simplifier les calculs et pour éviter les problèmes de stabilité d'un solveur en non linéaire. La fonction choisie conduit à identifier les paramètres d'une fonction de base de forme Weibull modifiée, à partir des 2 points des indices classiques (q = 1, 2) complétés dans l'intervalle 0 < q < 2 par 4 points (q = 0,05, 0,25, 0,5, 1,5) et pour q > 2 par 3 points (soit q = 3, 4, 8). Cela conduit aux paramètres : D0, nombre d'espèces ; Dinf : proportion de l'espèce la plus abondante en nombre d'espèces (Indice Berger–Parker) ; ou q0, paramètre lié principalement aux espèces rares (q = 1 est l'indice de Shannon) ; m0 : paramètre lié principalement aux espèces communes (q = 2 est indice de Simpson) ; enfin m∞ et b : liés aux espèces abondantes et à l'espèce la plus nombreuse, b peut être posé = 1, il a peu d'influence en pratique (Tab. VIII–Tab. IX). Dans tous les cas numériques, cette fonction donne un lissage compatible avec un écart négligeable par rapport aux données brutes (R^2 = 0,999), écart de l'ordre d'une espèce (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2016b).

Tab. VIII. Paramètres des profils de diversité des lépidoptères et ascalaphes par milieu naturel.

D_0 : nombre d'espèces et proportion de l'espèce la plus abondante D_{inf}, ou beta_q1 : lié principalement aux espèces rares q=1, m_0 : lié principalement aux espèces communes q=2, m_{inf} : lié aux espèces abondantes et à l'espèce la plus nombreuse soit q=4, b : q=infini.

Années	Param.	MH	MS	MM
2017	Nind	835	2796	188
	D0	35	68	30
	Dinf	4.4	6.7	5
	beta	1.005	1.169	0.835
	m0	0.976	0.989	1.034
	minf	0.581	0.53	0.612
	b	0.843	0.667	0.47
2018	Nind	972	3025	474
	D0	47	72	44
	Dinf	5.1	7.5	9.8
	beta	1.377	1.242	0.666
	m0	1.019	1.011	0.975
	minf	0.491	0.482	0.656
	b	0.722	0.527	0.779
2019	Nind	1009	3454	666
	D0	50	75	53
	Dinf	5.5	3.4	9.2
	beta	1.344	1.462	0.732
	m0	1.017	1.009	0.982
	minf	0.485	0.559	0.644
	b	0.663	0.368	0.601

L'analyse en composantes principales (ACP) basé sur les données précédentes permet de mettre en évidence des similarités ou des oppositions entre ces valeurs de paramètres pour chaque site et les corrélations les plus fortes entre ces sites. Les calculs de l'ACP choisie sont basés sur une matrice composée des coefficients de corrélation de Pearson. L'analyse des valeurs propres des axes factoriels décrit la qualité de la projection des 7 dimensions ou variables et permet de choisir à partir de la méthode de critère du coude le nombre d'axes, ici les deux premiers axes F1, F2. Sur les graphiques de l'ACP, les variables sont projetées sur un plan factoriel vers le bord du cercle de rayon unité, elles sont bien représentées.

L'étude des 3 ACP montre des différences entre les profils des trois années par milieu naturel. L'année 2019 est caractérisée par un D_0 et N_{ind} plus importants ce qui signifie la présence de plus d'espèces et d'individus pour cette année. L'année 2018 est une année avec un dinf plus important donc une influence des espèces les plus abondantes (Fig. 48).

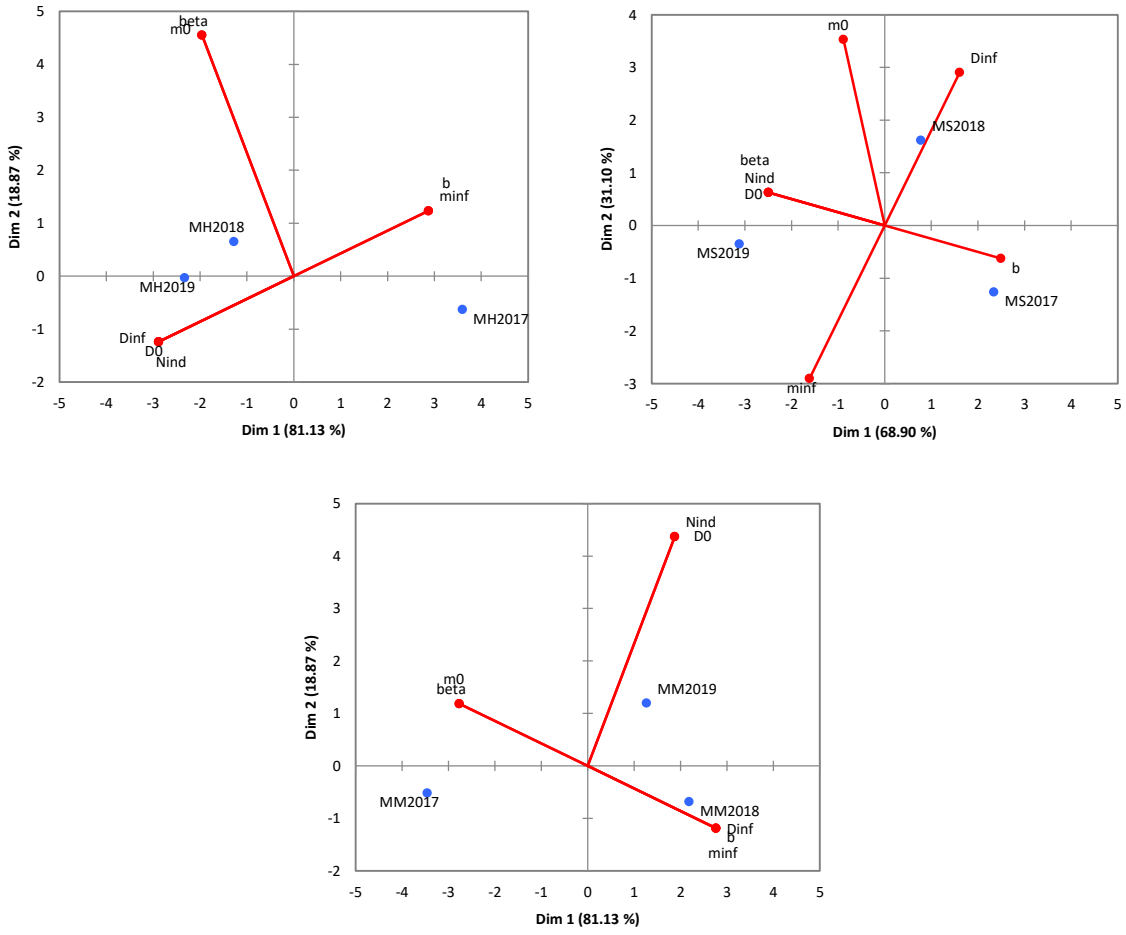


Fig. 48. Projection des variables des paramètres q sur le cercle de corrélation de l'ACP en axe F1 et F2 et représentation des milieux humides (MH), secs (MS), montagnards (MM).

Ces profils de diversité en fonction des types de milieux et des années sont résumés par des paramètres de courbes (Tab. IX–Tab. X).

Tab. IX. Paramètres des profils de diversité spécifique des sites.

Nind : nombre d'individus, D_0 : nombre d'espèces et proportion de l'espèce la plus abondante D_{inf}, : part relative de l'espèce la plus nombreuse dans le nombre d'espèces, ou beta_q1 : lié principalement aux espèces rares q=1, m_0 : lié principalement aux espèces communes q=2, m_{inf} : lié aux espèces abondantes et à l'espèce la plus nombreuse soit q=4, b : q=infini.

Années	2019	2018	2017	2019	2018	2017	2019	2018	2017
Param	Nind	Nind	Nind	D0	D0	D0	Dinf	Dinf	Dinf
MH	1009	972	835.0	50.0	47.0	35.0	5.5	5.1	4.4
TBUZY	38.0	27.0	79.0	8.0	10.0	9.0	1.7	2.3	1.6
ELLOR	43.0	51.0	65.0	12.0	12.0	15.0	3.6	3.2	4.6
CLAMO	90.0	128.0	66.0	18.0	21.0	19.0	2.9	1.6	3.8
BARTH	55.0	78.0	_	8.0	9.0	_	2.5	3.5	_
ESTIR	_	9.0	19.0	_	4.0	7.0	_	2.0	2.5
MAOUC	29.0	36.0	38.0	10.0	8.0	12.0	4.8	3.0	4.9
EBISC	116.0	61.0	150.0	14.0	12.0	11.0	3.1	2.7	3.1
BROUS	111.0	180.0	118.0	16.0	16.0	13.0	4.6	2.8	2.0
POUCH	84.0	66.0	59.0	12.0	18.0	12.0	6.0	4.6	3.1
AEROD	120.0	92.0	106.0	17.0	19.0	17.0	3.7	4.2	2.7
ELACA	53.0	29.0	61.0	5.0	5.0	9.0	1.9	1.8	3.6
MPOUC	110.0	124.0	_	12.0	11.0	_	1.6	3.4	_
FLOTT	71.0	46.0	_	16.0	15.0	_	2.8	4.2	_
GLAND	46.0	23.0	_	17.0	7.0	_	4.6	2.3	_
TDAUG	43.0	22.0	_	18.0	15.0	_	5.4	5.5	_
MS	3454	3025	2796.0	75.0	72.0	68.0	3.4	7.5	6.7
CCADI	63.0	55.0	76.0	14.0	15.0	20.0	3.9	4.5	6.3
MOUNI	112.0	109.0	96.0	22.0	25.0	23.0	6.2	4.7	4.1
MOULI	115.0	144.0	182.0	22.0	22.0	22.0	5.8	2.6	5.7
CPAYR	47.0	79.0	90.0	13.0	16.0	15.0	3.4	3.2	4.7
GROUS	40.0	56.0	30.0	17.0	15.0	11.0	3.9	3.8	2.7
BOUDO	183.0	224.0	229.9	27.0	28.0	27.0	3.8	4.9	4.8
PASTU	33.0	54.0	50.0	11.0	17.0	17.0	3.6	4.1	4.0
DAGLA	345.0	311.0	282.9	36.0	35.0	29.0	4.9	5.7	5.1
CPUJO	101.0	44.0	27.0	8.0	11.0	8.0	1.2	2.4	2.7
CTREM	269.0	196.0	159.0	31.0	29.0	28.0	3.2	3.8	6.6
PANOR	202.0	77.0	41.0	21.0	17.0	13.0	3.2	5.2	3.1
EYBEN	40.0	162.0	70.0	16.0	31.0	21.0	4.9	7.0	3.9

Années	2019	2018	2017	2019	2018	2017	2019	2018	2017
Param	Nind	Nind	Nind	D0	D0	D0	Dinf	Dinf	Dinf
CBORR	133.0	255.0	181.0	24.0	30.0	25.0	2.2	3.0	3.4
THOUI	67.0	71.0	81.0	19.0	17.0	13.0	2.3	2.6	3.5
PUYPI	102.0	37.0	_	20.0	15.0	_	3.9	3.4	_
VEZER	77.0	81.0	83.0	17.0	19.0	20.0	2.3	5.7	4.6
PANCH	367.0	177.0	215.9	26.0	24.0	21.0	2.8	3.8	3.5
CFONT	250.0	244.0	210.8	29.0	23.0	22.0	3.2	5.0	3.4
PEPUY	151.0	47.0	_	27.0	16.0	_	4.0	3.9	_
BREUI	134.0	276.0	159.0	12.0	25.0	20.0	2.2	2.9	3.1
ARGEN	260.0	177.0	313.9	32.0	33.0	38.0	3.5	5.2	5.3
MILAU	263.0	97.0	65.0	21.0	25.0	14.0	2.4	3.0	2.5
LAURE	100.0	52.0	_	14.0	8.0	_	2.7	1.9	_
MM	666	474	188.0	53.0	44.0	30.0	9.2	9.8	5.0
SOMPO	45.0	15.0	_	16.0	7.0	_	5.3	2.9	_
PEYRE	37.0	17.0		21.0	7.0		6.0	3.4	
SOQUE	32.0	8.0		18.0	4.0		7.5	3.0	
POMBI	15.0	37.0		9.0	13.0		2.3	2.3	
ARRI1	178.0	121.0		36.0	27.0		8.3	5.9	
SEOUS	39.0	45.0		19.0	13.0		5.8	5.1	
SAGET	91.0	44.0		19.0	17.0		3.3	5.9	
SOUSS	84.0	59.0		22.0	18.0		5.5	4.2	
BIZKA	42.0	51.0		16.0	15.0		4.3	4.5	
LAGOU	103.0	77.0		24.0	19.0		6.9	6.2	

Tab. X. Paramètres des profils de diversité spécifique des sites (suite).

Nind : nombre d'individus, D_0 : nombre d'espèces et proportion de l'espèce la plus abondante D_{inf}, : part relative de l'espèce la plus nombreuse dans le nombre d'espèces, ou beta_q1 : lié principalement aux espèces rares q=1, m_0 : lié principalement aux espèces communes q=2, m_{inf} : lié aux espèces abondantes et à l'espèce la plus nombreuse soit q=4, b : q=infini.

Années	2019	2018	2017	2019	2018	2017	2019	2018	2017	2019	2018	2017
Param	beta	beta	beta	m0	m0	m0	minf	minf	minf	b	b	b
MH	1.344	1.377	1.005	1.017	1.019	0.976	0.485	0.491	0.581	0.663	0.722	0.843
TBUZY	1.210	0.613	1.176	1.066	1.089	1.072	0.567	0.667	0.608	0.450	0.031	0.249
ELLOR	0.687	0.534	0.588	1.036	1.007	1.016	0.650	0.782	0.678	0.233	0.114	0.305
CLAMO	1.115	1.638	0.563	1.068	1.125	1.041	0.555	0.541	0.757	0.370	0.353	0.031
BARTH	1.010	0.813	_	1.032	0.975	_	0.534	0.562	_	0.393	0.714	_
ESTIR	_	0.368	0.680	_	1.031	1.012	_	0.813	0.643	_	0.031	0.494
MAOUC	0.398	0.453	0.476	0.997	1.036	1.012	0.687	0.767	0.675	0.444	0.031	0.269
EBISC	0.675	0.749	1.104	0.996	1.020	0.963	0.712	0.681	0.515	0.342	0.330	0.712
BROUS	0.979	1.304	1.373	1.001	1.033	1.051	0.496	0.477	0.503	0.624	0.662	0.653
POUCH	0.554	0.698	0.888	0.967	1.018	1.023	0.576	0.620	0.565	0.654	0.541	0.518
AEROD	0.931	0.774	0.925	1.009	1.034	1.030	0.548	0.638	0.647	0.609	0.279	0.299
ELACA	0.805	0.772	1.048	0.966	0.994	0.991	0.607	0.650	0.492	0.887	0.534	0.810
MPOUC	1.365	1.057	_	1.099	0.987	_	0.583	0.509	_	0.252	0.653	_
FLOTT	1.047	0.495	_	1.082	1.029	_	0.584	0.763	_	0.201	0.031	_
GLAND	0.715	0.565	_	1.058	1.040	_	0.644	0.748	_	0.149	0.031	_
TDAUG	0.408	0.240	_	1.040	1.061	_	0.766	0.826	_	0.031	0.031	_
MS	1.462	1.242	1.169	1.009	1.011	0.989	0.559	0.482	0.53	0.368	0.527	0.667
CCADI	0.675	0.441	0.438	1.018	1.006	0.990	0.652	0.790	0.734	0.309	0.273	0.747
MOUNI	0.652	0.846	0.637	1.034	1.041	1.020	0.657	0.625	0.747	0.211	0.296	0.170
MOULI	0.653	0.941	0.825	0.994	1.041	1.011	0.628	0.681	0.565	0.686	0.031	0.474
CPAYR	0.507	0.672	0.597	1.062	1.029	1.016	0.708	0.732	0.650	0.031	0.082	0.290
GROUS	0.667	0.547	0.534	1.073	1.028	1.060	0.678	0.737	0.726	0.031	0.031	0.031
BOUDO	1.013	1.141	0.931	1.034	1.014	1.000	0.582	0.515	0.627	0.449	0.696	0.398
PASTU	0.484	0.750	0.693	1.038	1.054	1.042	0.739	0.713	0.665	0.031	0.031	0.206
DAGLA	1.060	1.203	0.776	1.025	1.029	0.998	0.549	0.504	0.629	0.533	0.533	0.795
CPUJO	2.021	0.733	0.516	1.087	1.057	1.033	0.467	0.716	0.757	0.572	0.045	0.031
CTREM	1.028	1.043	0.803	1.026	1.032	1.009	0.641	0.579	0.556	0.262	0.573	0.573

Années	2019	2018	2017	2019	2018	2017	2019	2018	2017	2019	2018	2017
Param	beta	beta	beta	m0	m0	m0	minf	minf	minf	b	b	b
PANOR	1.613	0.584	0.620	1.072	0.995	1.023	0.418	0.655	0.743	0.626	0.470	0.127
EYBEN	0.550	0.819	0.715	1.031	1.015	1.058	0.683	0.546	0.694	0.222	0.616	0.148
CBORR	1.215	1.087	1.206	1.093	1.044	1.066	0.622	0.619	0.554	0.136	0.288	0.321
THOUI	1.097	0.926	0.795	1.092	1.071	1.029	0.623	0.654	0.588	0.245	0.161	0.470
PUYPI	0.736	0.759	_	1.020	1.078	_	0.670	0.670	_	0.314	0.031	_
VEZER	1.092	0.729	0.646	1.072	1.026	1.037	0.608	0.649	0.687	0.275	0.255	0.190
PANCH	1.404	1.008	0.867	1.032	1.032	1.033	0.496	0.576	0.639	0.701	0.399	0.271
CFONT	1.333	1.143	0.916	1.040	0.990	0.994	0.505	0.451	0.621	0.739	0.838	0.673
PEPUY	0.753	0.573	_	1.035	1.040	_	0.707	0.744	_	0.135	0.053	_
BREUI	1.239	1.281	1.011	1.024	1.035	1.029	0.521	0.524	0.593	0.714	0.645	0.457
ARGEN	1.143	0.770	1.069	1.031	1.018	1.036	0.567	0.652	0.557	0.635	0.587	0.498
MILAU	1.474	0.939	0.932	1.060	1.078	1.039	0.494	0.664	0.635	0.575	0.142	0.354
LAURE	1.312	1.079	_	1.069	1.053	_	0.519	0.576	_	0.368	0.448	_
MM	0.732	0.666	0.835	0.982	0.975	1.034	0.644	0.656	0.612	0.601	0.779	0.47
SOMPO	0.546	0.393	_	1.033	1.031	_	0.730	0.801	_	0.037	0.031	_
PEYRE	0.428	0.451	_	1.034	1.030	_	0.768	0.748	_	0.031	0.031	_
SOQUE	0.273	0.230	_	1.013	1.016	_	0.833	0.888	_	0.031	0.031	_
POMBI	0.507	0.887	_	1.105	1.063	_	0.662	0.672	_	0.031	0.170	_
ARRI1	0.471	0.583	_	1.005	1.038	_	0.755	0.710	_	0.399	0.031	_
SEOUS	0.419	0.712	_	1.041	1.011	_	0.746	0.640	_	0.031	0.391	_
SAGET	0.550	0.451	_	1.052	1.004	_	0.679	0.697	_	0.031	0.477	_
SOUSS	0.706	0.469	_	1.025	1.035	_	0.649	0.781	_	0.324	0.031	_
BIZKA	0.448	0.544	_	1.022	1.012	_	0.793	0.719	_	0.031	0.196	_
LAGOU	0.635	0.524	_	1.021	1.006	_	0.653	0.668	_	0.284	0.406	_

- Taux de couverture

Le taux de couverture de l'ensemble des sites suivis en 2017, 2018 et 2019 dans la région est de 99 % pour les milieux humides, de 100% pour les milieux secs et de 95 à 99% pour les pelouses de montagne au-dessus d'un seuil statistique minimum de 85 % retenu (Fig. 49-Fig. 50). Le nombre d'individus observés à cette échelle de la région est ainsi suffisant. Le taux de couverture n'indique pas directement le nombre d'espèces manquantes. Il mesure la probabilité d'avoir en ce lieu un individu des espèces présentes dans l'échantillon, pourvu que l'effort de dénombrement reste suffisant pour détecter les espèces très rares.

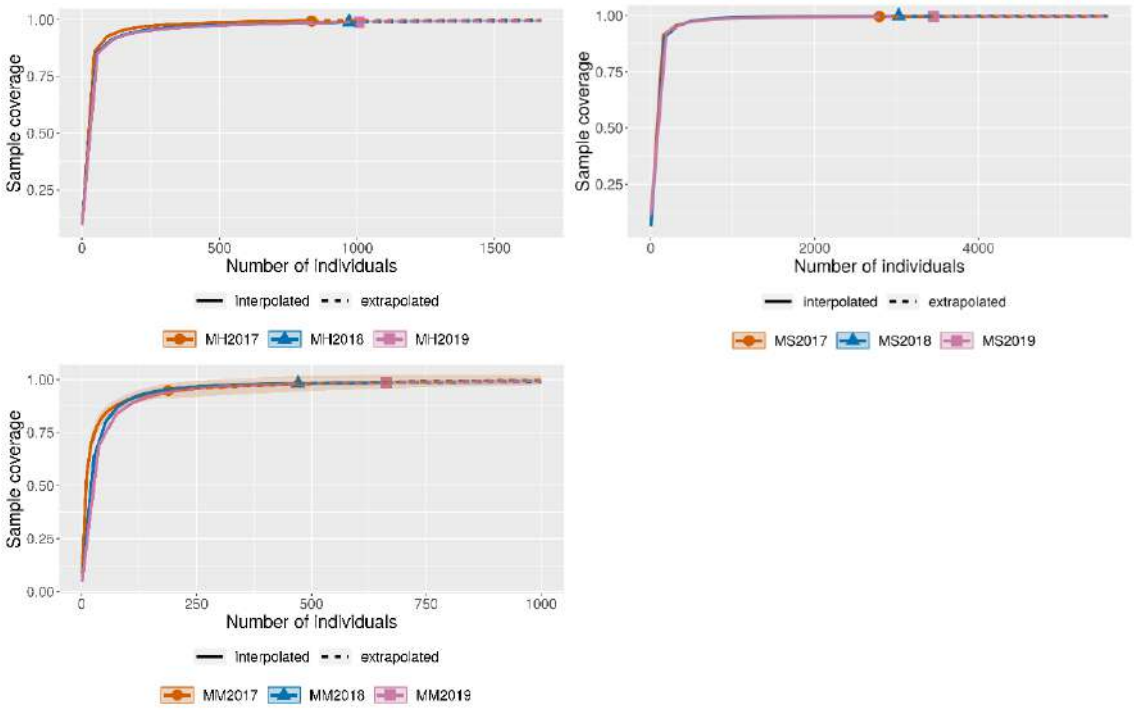


Fig. 49. Taux de couverture des sites de landes humides (MH), des pelouses calcicoles (MS) et des pelouses de montagne (MM) en fonction du nombre d'individus observés (q=0).

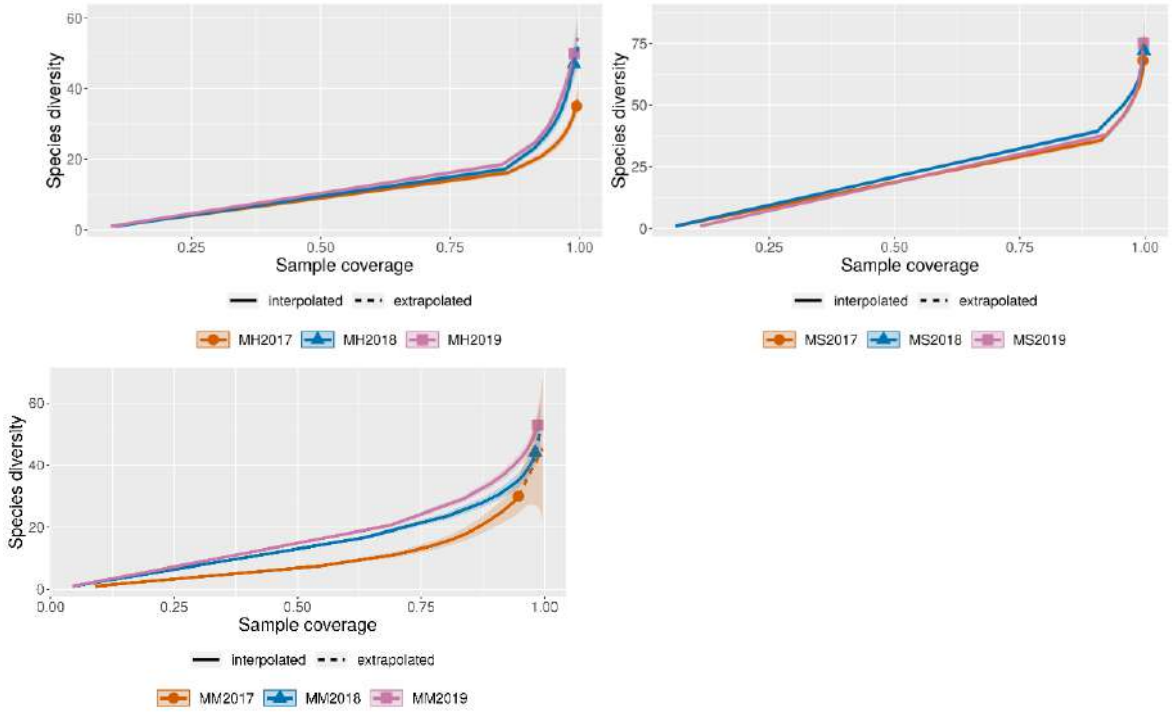


Fig. 50. Diversité spécifique des sites de landes humides (MH), des pelouses calcicoles (MS), et de montagne (MM) en fonction du taux de couverture (q=0).

Environ la moitié des sites en 2019 ont un taux de couverture inférieur au seuil de 85% en majorité des sites de montagne puis du milieu humide. 10 sites sont alors concernés par un taux de couverture inférieur à ce seuil. L'extrapolation reste fiable si on double le nombre d'individus. Il reste donc 4 sites dont le taux de couverture n'est pas suffisant : POMBI 61%, GROUS 79%, PEYRE 81%, GLAND 84% (Tab. XI).

Le nombre d'espèces manquantes, non observées sur les sites est d'après le modèle de Chao et de Béguinot de 15 – 19 espèces pour POMBI (9 espèces observées), 26 – 27 espèces pour GROUS (17 espèces observées), de 30 – 34 espèces pour PEYRE (21 espèces observées), 25 – 27 espèces pour GLAND (17 espèces observées) (Tab. XI).

Tab. XI. Nombre d'individus, nombre d'espèces observées, manquantes, taux de couverture par site et par type de milieu.

Nind = nombre d'individus observés, f0 = nombre d'espèces non repérées estimé, D0 = nombre d'espèces identifiées, C_n = taux de couverture, C_nm = taux de couverture pour un nombre d'individus doublé 2n, Ch = nombre d'espèces théorique selon le modèle de A.Chao et Beg selon Béguinot.

Année>	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17
param>	Nind	Nind	Nind	f0	f0	f0	D0	D0	D0	C_n	C_n	C_n	C_nm	C_nm	C_nm	Ch	Ch	Ch	Beg	Beg	Beg
MH	1009	972	835	7	8	4	50	47	35	99%	99%	99%	100%	100%	100%	57	55	39	62	60	41
TBUZY	38	27	79	12	2	0	8	10	9	87%	86%	99%	91%	98%	100%	12	13	11	13	14	8
ELLOR	43	51	65	4	8	2	12	12	15	89%	92%	94%	97%	95%	99%	16	15	18	18	16	19
CLAMO	90	128	66	8	12	11	18	21	19	91%	91%	88%	97%	97%	94%	24	29	25	28	35	29
BARTH	55	78	_	4	3	_	8	9	_	94%	96%	_	97%	99%	_	10	11	_	12	13	_
MAOUC	29	36	38	6	0	3	10	8	12	87%	100%	90%	93%	100%	98%	13	8	15	15	8	17
EBISC	116	61	150	0	12	6	14	12	11	98%	92%	97%	100%	95%	99%	14	16	14	14	17	16
BROUS	111	180	118	2	4	18	16	16	13	97%	97%	95%	99%	99%	96%	18	20	18	20	22	18
POUCH	84	66	59	2	20	18	12	18	12	98%	86%	90%	99%	91%	93%	14	25	17	15	27	17
AEROD	120	92	106	6	6	6	17	19	17	96%	92%	94%	98%	98%	98%	21	24	21	23	28	25
ELACA	53	29	61	0	1	2	5	5	9	98%	94%	95%	100%	99%	99%	6	7	11	6	8	13
MPOUC	110	124	_	1	4	_	12	11	_	98%	98%	_	100%	99%	_	13	13	_	14	15	_
FLOTT	71	46	_	8	9	_	16	15	_	90%	87%	_	96%	94%	_	21	20	_	25	22	_
GLAND	46	23	_	30	1	_	17	7	_	76%	92%	_	84%	100%	_	25	8	_	27	8	_
TDAUG	43	22	_	6	29	_	18	15	_	82%	51%	_	95%	66%	_	24	23	_	28	25	_
MS	3454	3025	2796	10	5	25	75	72	68	100%	100%	100%	100%	100%	100%	83	77	76	89	81	78
CCADI	63	55	76	12	2	4	14	15	20	92%	93%	92%	95%	99%	98%	18	18	24	19	19	27
MOUNI	112	109	96	0	84	5	22	25	23	98%	88%	92%	100%	90%	98%	27	35	29	19	32	32
MOULI	115	144	182	40	6	2	22	22	22	92%	95%	98%	94%	99%	100%	29	27	24	28	31	25
CPAYR	47	79	90	0	2	1	13	16	15	96%	95%	98%	100%	99%	100%	22	19	16	12	20	17
GROUS	40	56	30	35	1	6	17	15	11	69%	95%	84%	79%	100%	93%	26	15	15	27	15	17
BOUDO	183	224	230	24	98	10	27	28	27	93%	94%	96%	96%	95%	98%	36	39	34	40	35	39
PASTU	33	54	50	1	6	24	11	17	17	92%	87%	79%	100%	96%	87%	12	22	25	12	26	27
DAGLA	345	311	283	24	49	2	36	35	29	97%	96%	98%	98%	97%	100%	45	46	31	49	46	32
CPUJO	101	44	27	2	1	1	8	11	8	97%	94%	93%	99%	100%	100%	10	12	9	12	12	9
CTREM	269	196	159	5	12	15	31	29	28	97%	94%	93%	100%	98%	97%	36	37	36	40	43	42
PANOR	202	77	41	10	18	9	21	17	13	96%	92%	85%	98%	95%	93%	28	22	18	33	22	20
EYBEN	40	162	70	20	37	10	16	31	21	77%	91%	86%	86%	94%	95%	23	43	28	25	46	34

Année>	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17	19	18	17
param>	Nind	Nind	Nind	f0	f0	f0	D0	D0	D0	C_n	C_n	C_n	C_nm	C_nm	C_nm	Ch	Ch	Ch	Beg	Beg	Beg
CBORR	133	255	181	20	8	50	24	30	25	92%	97%	95%	95%	99%	96%	32	37	33	37	42	31
THOUI	67	71	81	42	11	0	19	17	13	80%	89%	98%	86%	95%	100%	29	23	17	30	27	11
PUYPI	102	37	_	16	59	_	20	15	_	92%	70%	_	95%	76%	_	26	23	_	29	21	_
VEZER	77	81	83	40	6	3	17	19	20	88%	91%	93%	91%	97%	99%	24	24	24	23	28	26
PANCH	367	177	216	6	8	4	26	24	21	98%	95%	99%	99%	98%	99%	32	30	23	36	34	25
CFONT	250	244	211	22	20	6	29	23	22	94%	96%	97%	97%	98%	99%	40	30	27	47	32	31
PEPUY	151	47	_	8	16	_	27	16	_	95%	83%	_	98%	90%	_	33	22	_	37	25	_
BREUI	134	276	159	8	20	12	12	25	20	97%	97%	96%	98%	98%	98%	15	32	25	16	34	28
ARGEN	260	177	314	37	17	9	32	33	38	94%	93%	97%	96%	97%	99%	44	43	46	47	49	52
MILAU	263	97	65	4	10	12	21	25	14	98%	87%	89%	100%	96%	94%	25	34	19	28	40	22
LAURE	100	52	_	4	1	_	14	8	_	95%	96%	_	99%	100%	_	18	9	_	20	9	_
MM	666	474	188	7	13	17	53	44	30	99%	98%	95%	100%	99%	97%	59	51	38	64	55	42
SOMPO	45	15	_	6	7	_	16	7	_	84%	73%	_	95%	85%	_	21	10	_	25	11	_
PEYRE	37	17	_	23	8	_	21	7	_	67%	76%	_	81%	87%	_	30	10	_	34	11	_
SOQUE	32	8	_	10	1	_	18	4	_	72%	76%	_	89%	97%	_	25	5	_	29	6	_
POMBI	15	37	_	26	35	_	9	13	_	44%	76%	_	61%	81%	_	15	20	_	19	24	_
ARRI1	178	121	_	17	8	_	36	27	_	94%	93%	_	97%	98%	_	44	33	_	48	37	_
SEOUS	39	45	_	15	18	_	19	13	_	72%	87%	_	87%	91%	_	27	18	_	32	18	_
SAGET	91	44	_	1	16	_	19	17	_	97%	82%	_	100%	89%	_	21	23	_	21	26	_
SOUSS	84	59	_	16	4	_	22	18	_	88%	90%	_	94%	97%	_	30	22	_	34	25	_
BIZKA	42	51	_	9	6	_	16	15	_	86%	90%	_	93%	96%	_	21	19	_	23	21	_
LAGOU	103	77	_	4	12	_	24	19	_	93%	91%	_	99%	95%	_	29	24	_	32	27	_

- Interpolation et extrapolation

La courbe de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus (Fig. 51–Fig. 56) est tracée pour illustration pour q = 0, il s'agit du nombre total d'espèces. Des tracés identiques en nombre d'espèces sont possibles pour des valeurs de q, comprises entre 0 et 4 en pratique, grâce au choix de la méthode de calcul en nombres de Hill.

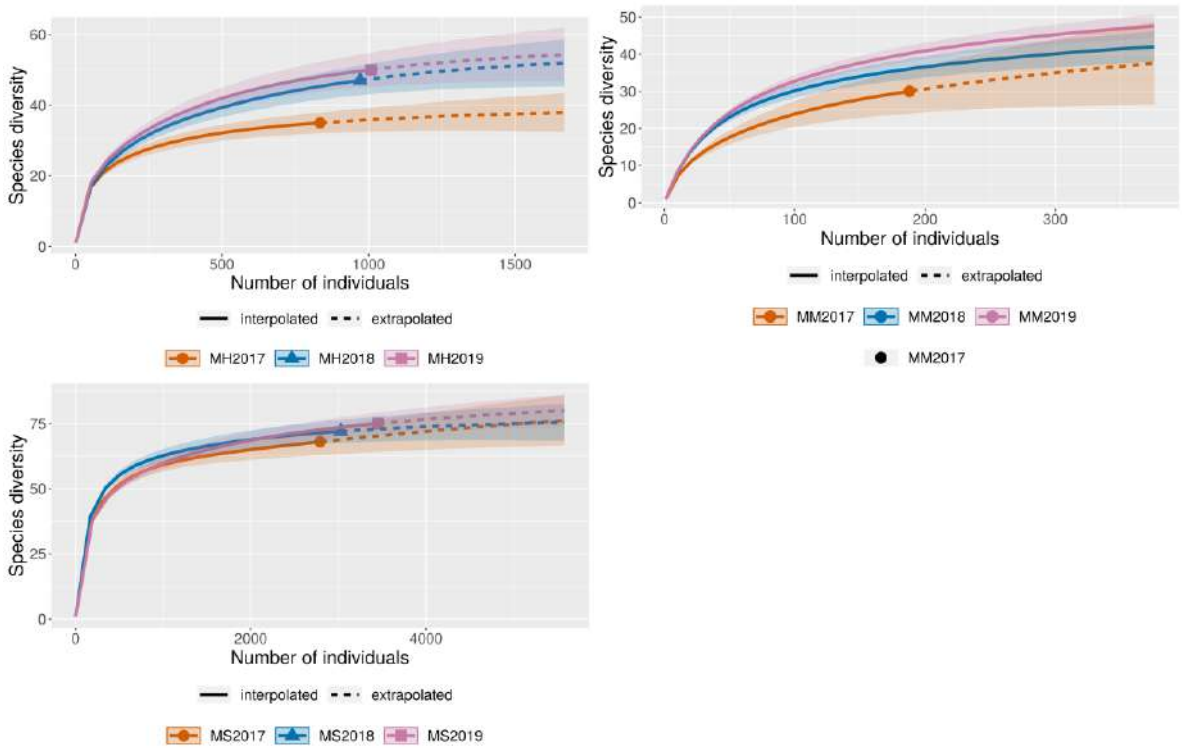


Fig. 51. Interpolation et extrapolation de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus (jusqu'à 6000) des landes humides (MH) et des pelouses calcicoles (MS) et des pelouses de montagne (MM).

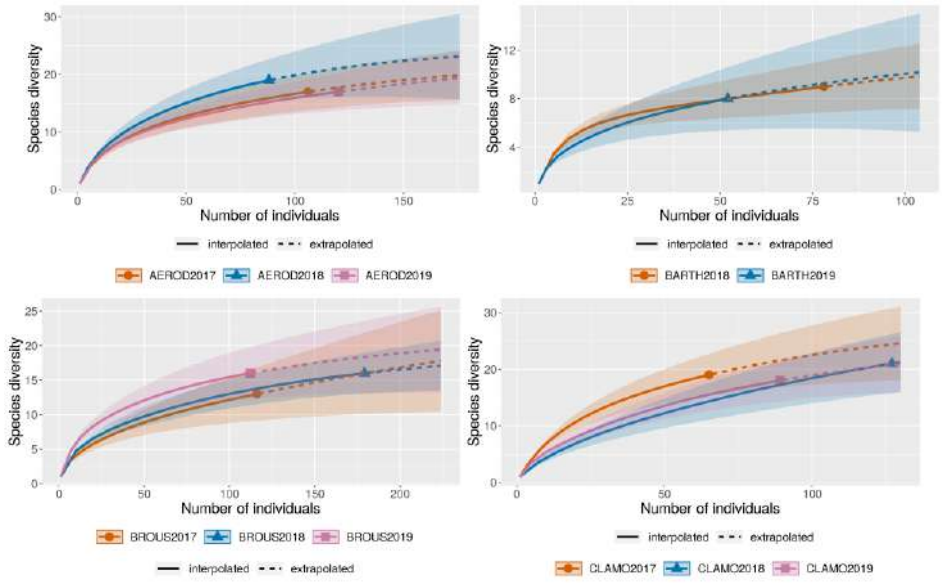


Fig. 52. Interpolation et extrapolation de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus des landes humides.

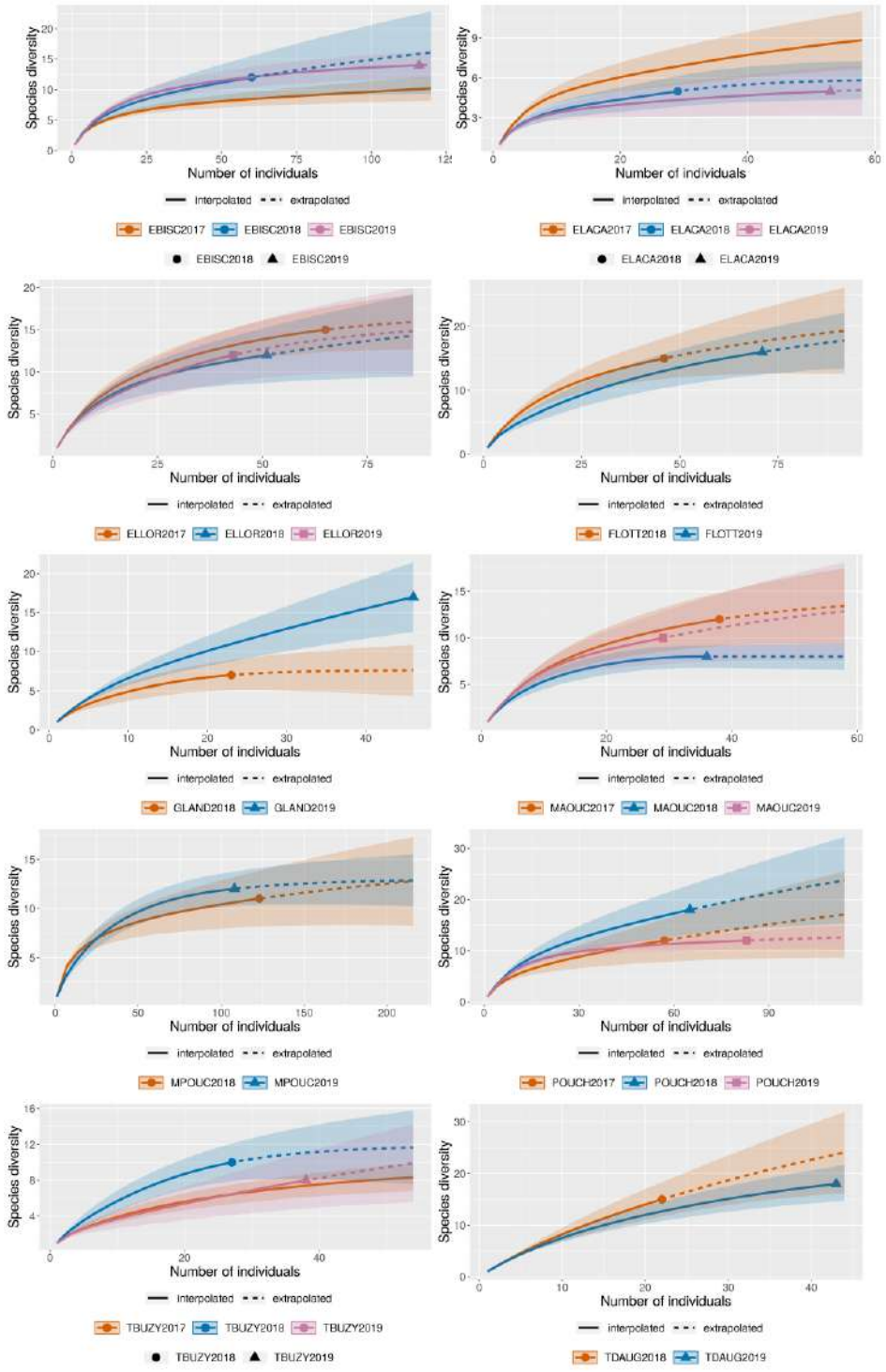


Fig. 53. Interpolation et extrapolation de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus des landes humides (suite).

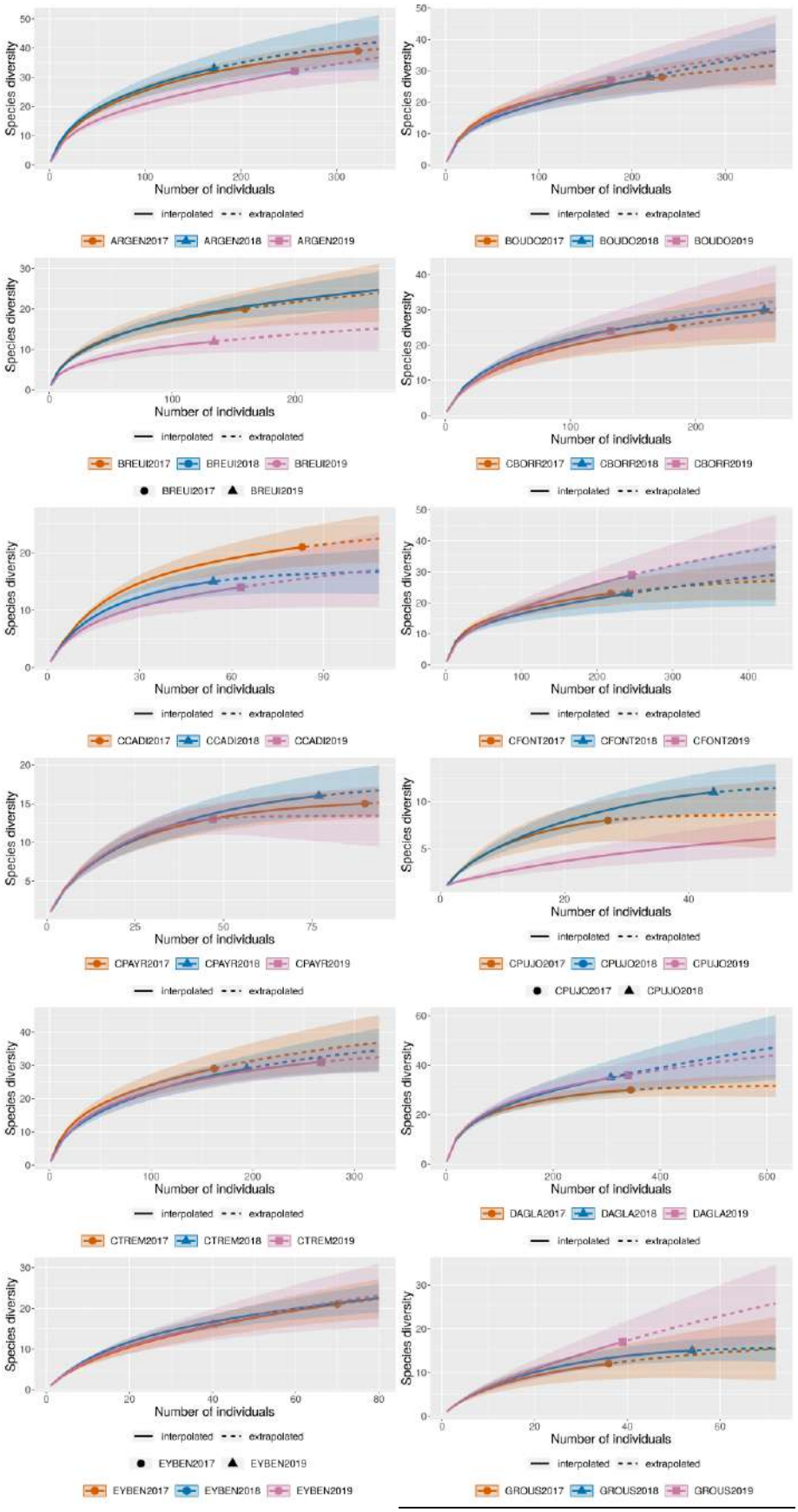


Fig. 54. Interpolation et extrapolation de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus des pelouses calcicoles.

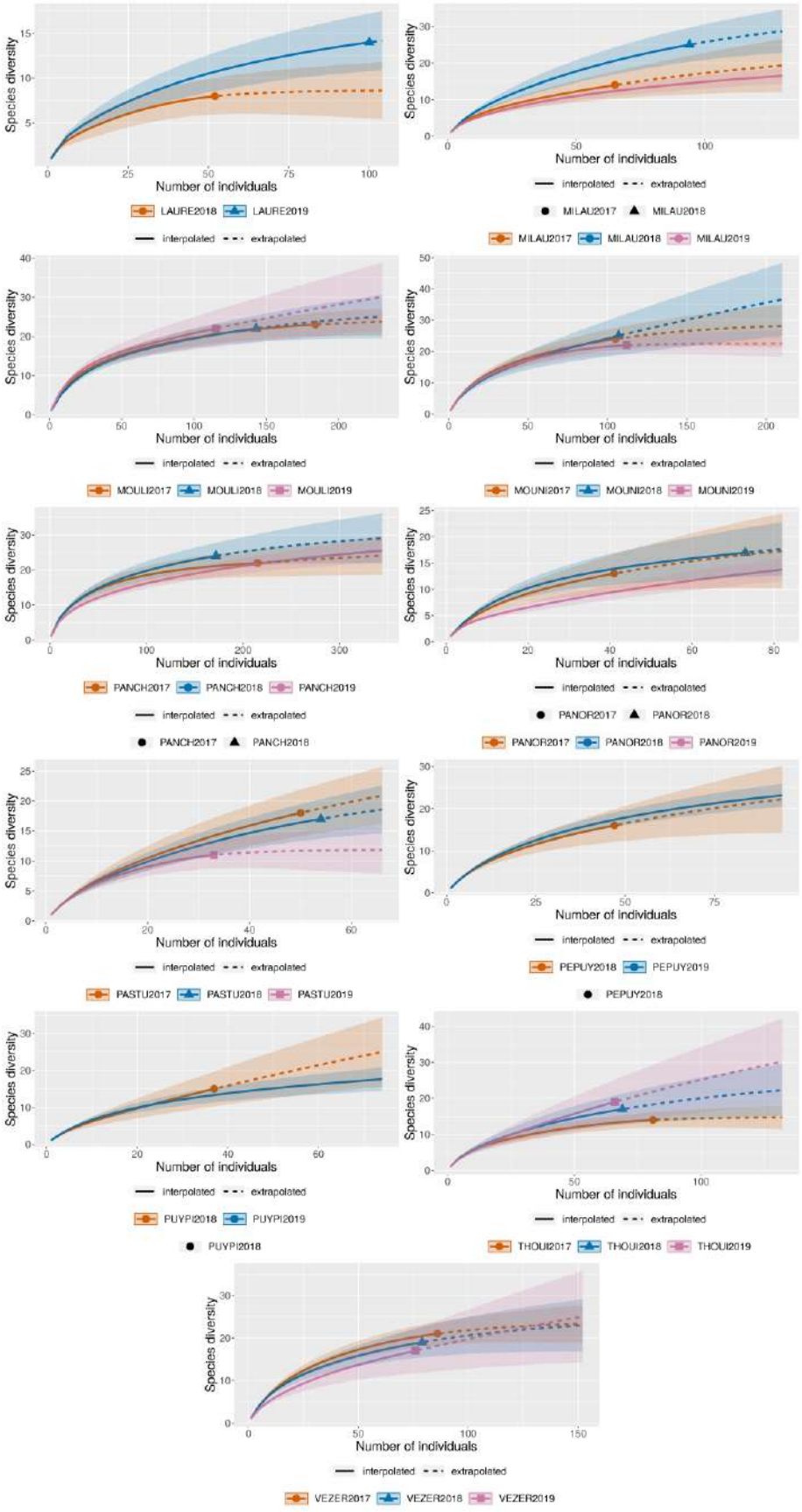


Fig. 55. Interpolation et extrapolation de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus des pelouses calcicoles (suite).

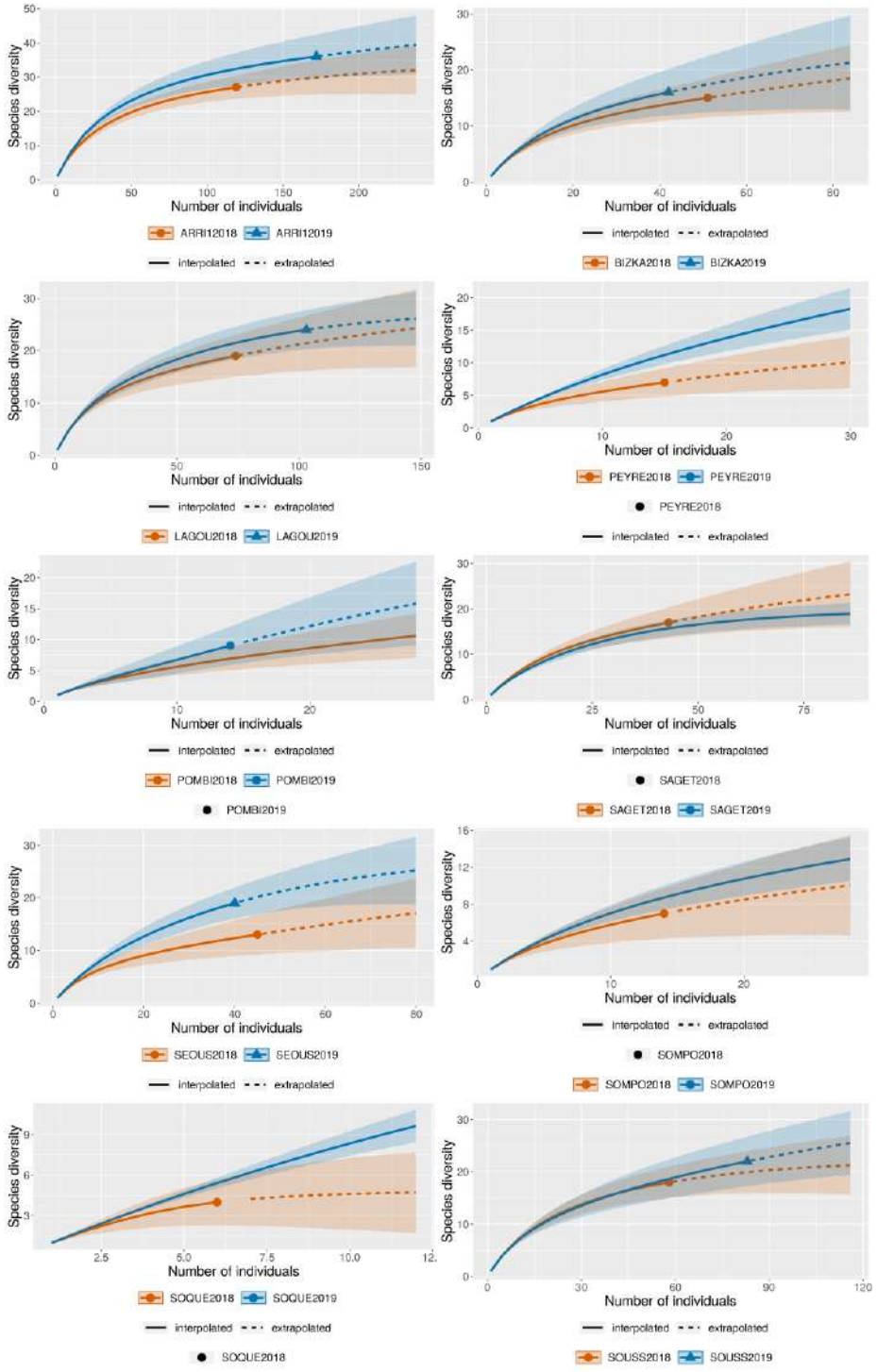


Fig. 56. Interpolation et extrapolation de la diversité spécifique en fonction du nombre d'individus des pelouses de montagne.

- Similarités des sites

La valeur Dγ du nombre d'espèces est la diversité spécifique de l'ensemble des N sites agglomérés de la région en fonction du nombre de Hill q (Tab. XII–Tab. XIV). Dα présente la diversité moyenne d'un site dans la région (Tab. XII–Tab. XIV).

Dβ est défini comme le rapport Dγ/Dα grâce à la méthode des nombres de Hill, et donne accès au nombre de sites effectivement différents constituant la région en fonction de « q ». La diversité mesure la différenciation des sites entre eux. Si = 1, ils sont équivalents, homogènes. Les sites des milieux peuvent être regroupés de 1.4 à 3.6 groupes maximum. Les sites des pelouses de montagne sont les plus similaires pour q=0 (Dβ de 1.4). La différence entre certains de ces sites est liée aux espèces abondantes (Dβ de 3.5) (Tab. XII–Tab. XIV). 2 groupes de sites se distinguent entre les pelouses calcicoles et 3 groupes en landes humides. Le suivi de la région au cours du temps sur plusieurs sites peut conduire à une dérive mesurable globalement par cette hétérogénéité. Si les espèces migrent, si les proportions relatives changent, cet indice composite Dβ va évoluer.

Les indices de similarité nommés CqN dans la littérature reprennent les valeurs de Dβ et sont rapportés à une valeur comprise entre 0 et 1, ils s'affranchissent de la valeur absolue du nombre de sites. Ces indices locaux, sont destinés à comparer des régions entre elles, des milieux entre eux. Pour q = infini ou 8, CqN = 0 %, l'espèce la plus abondante d'un site ne se retrouve pas dans les autres sites des milieux. Les espèces rares sont globalement les mêmes entre les sites environ à 90% (Tab. XII–Tab. XIV).

L'indice UqN est un indice de similarité des sites à l'échelle de la région. Pour q = infini, UqN = 100 %, l'espèce la plus abondante de la région se retrouve dans tous les sites du même milieu (Tab. XII–Tab. XIV). Ceci nous permet donc de considérer que les espèces abondantes listées en partie « richesse et abondance » représentent les types de milieu.

Les indices SqN et VqN sont des cas particuliers d'analyse, ils concernent la moyenne de similarité entre deux sites. VqN est un indice mesurant l'échange d'espèce moyen entre 2 sites. En moyenne, deux sites partagent plus d'espèces qu'avec l'ensemble des sites (Tab. XII–Tab. XIV).

Tab. XII. Résultats des paramètres de similarités des sites de landes humides en 2019.

q	Dg	Da	Db	CqN	UqN	SqN	VqN
0.0	50.0	23.5	2.1	91%	43%	43%	91%
0.1	47.1	20.5	2.3	89%	40%	39%	90%
0.3	36.9	13.3	2.8	82%	38%	31%	86%
0.5	27.0	9.3	2.9	74%	43%	29%	85%
1.0	16.7	5.3	3.1	64%	64%	27%	84%
1.5	17.9	6.5	2.7	46%	76%	32%	87%
2.0	14.0	5.0	2.8	31%	86%	31%	86%
3.0	11.0	3.7	3.0	11%	96%	29%	85%
4.0	9.8	3.1	3.1	3%	99%	27%	84%
6.0	8.6	2.5	3.4	0%	100%	24%	82%
8.0	8.1	2.3	3.6	0%	100%	22%	80%

Tab. XIII. Résultats des paramètres de similarités des sites de pelouses calcicoles en 2019.

q	Dg	Da	Db	CqN	UqN	SqN	VqN
0.0	75.0	39.6	1.9	96%	51%	51%	96%
0.1	70.2	34.5	2.0	95%	48%	47%	95%
0.3	54.0	22.2	2.4	90%	46%	38%	93%
0.5	39.3	15.3	2.6	84%	53%	36%	93%
1.0	22.0	9.4	2.3	73%	73%	40%	94%
1.5	13.7	6.8	2.0	62%	89%	47%	95%
2.0	9.8	5.3	1.8	52%	96%	52%	96%
3.0	6.7	3.8	1.8	32%	100%	55%	97%
4.0	5.6	3.0	1.8	16%	100%	53%	96%
6.0	4.7	2.3	2.1	3%	100%	46%	95%
8.0	4.4	1.9	2.3	0%	100%	41%	94%

Tab. XIV. Résultats des paramètres de similarités des sites de pelouses de montagne en 2019.

q	Dg	Da	Db	CqN	UqN	SqN	VqN
0.0	53.0	37.2	1.4	95%	67%	67%	95%
0.1	51.2	34.3	1.5	94%	64%	63%	95%
0.3	44.8	26.1	1.7	89%	60%	54%	92%
0.5	38.5	20.6	1.9	83%	61%	48%	90%
1.0	30.0	15.2	2.0	70%	70%	45%	89%
1.5	25.1	12.2	2.1	56%	80%	43%	88%
2.0	22.0	10.2	2.2	40%	87%	40%	87%
3.0	18.4	7.5	2.4	16%	95%	34%	84%
4.0	16.5	6.0	2.7	5%	98%	29%	81%
6.0	14.5	4.5	3.2	0%	100%	24%	76%
8.0	13.4	3.9	3.5	0%	100%	21%	73%

- Analyse exploratoire des traits des espèces

Selon l'analyse de l'AFM, les trois milieux sont caractérisés par des traits caractéristiques de taille et de période de vol (Fig. 57).

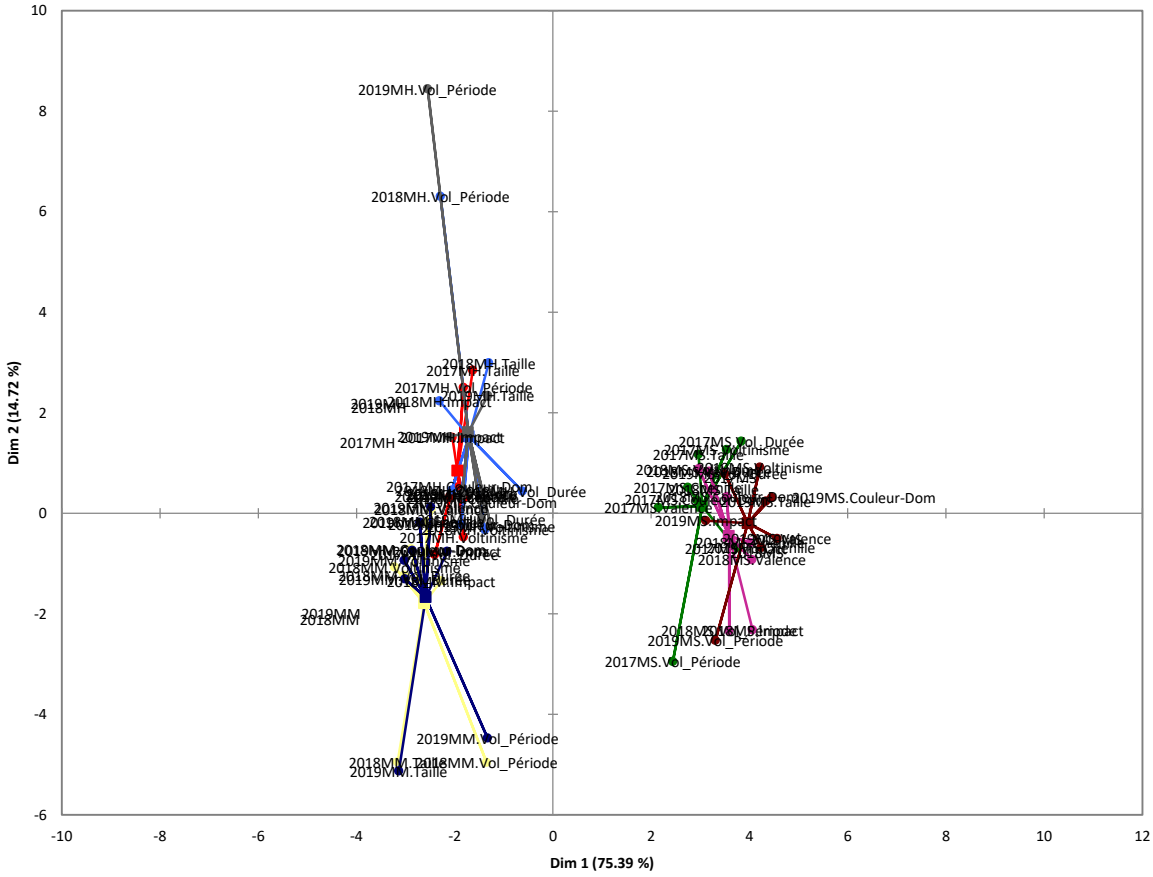


Fig. 57. AFM des variables des traits en fonction des types de milieux par année.

Sur les trois années de suivis, la tendance du nombre d'individus de petite taille augmente linéairement (R^2=0.9) passant au double du nombre d'individus pour les landes humides et les pelouses calcicoles (Fig. 58–Fig. 60).

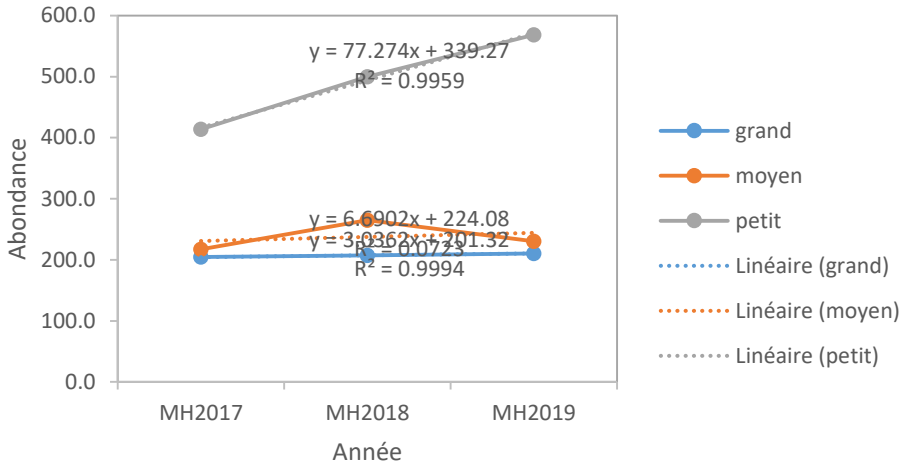


Fig. 58. Abondance des catégories de taille des individus en fonction du temps pour les milieux humides (MH).

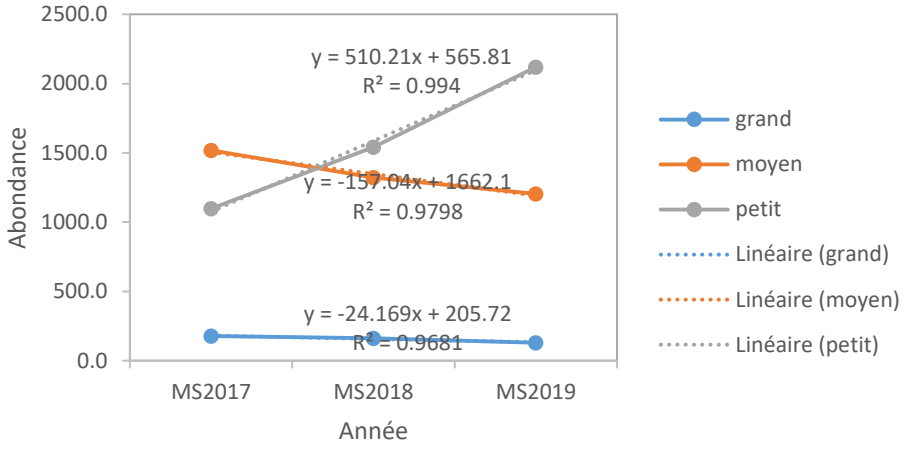


Fig. 59. Abondance des catégories de taille des individus en fonction du temps pour les milieux secs (MS).

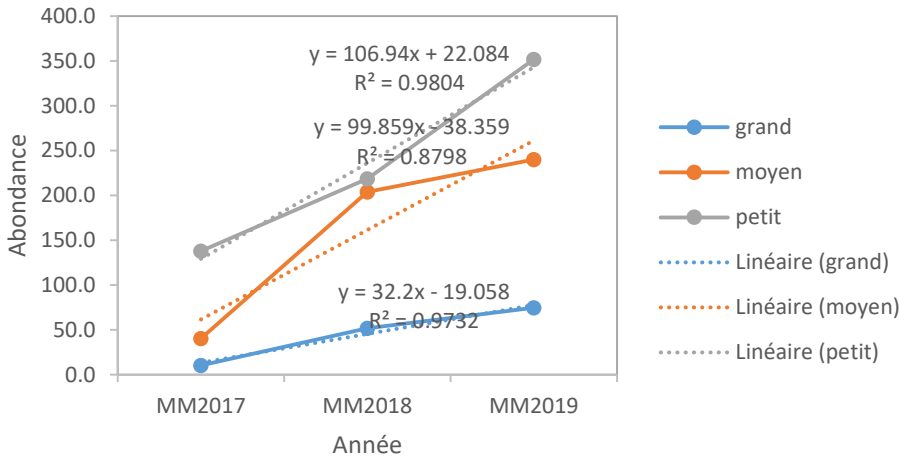


Fig. 60. Abondance des catégories de taille des individus en fonction du temps pour les milieux de montagne (MM).

Les lépidoptères petits et rares sont plus abondants pour les milieux secs. Pour les milieux de montagne, les profils de diversité des espèces de petite taille sont de plus en plus importants au cours du temps. Pour les milieux de plaine, les espèces de petite taille ont une proportion plus équilibrée en 2017. Les profils des espèces de moyenne taille avec la prise en compte de leur incertitude sont similaires entre les années. Les profils des espèces de grande taille sont inférieurs en 2017. L'année 2019 semble une année avec des proportions équilibrées entre les espèces de grande taille (Fig. 61–Fig. 63).

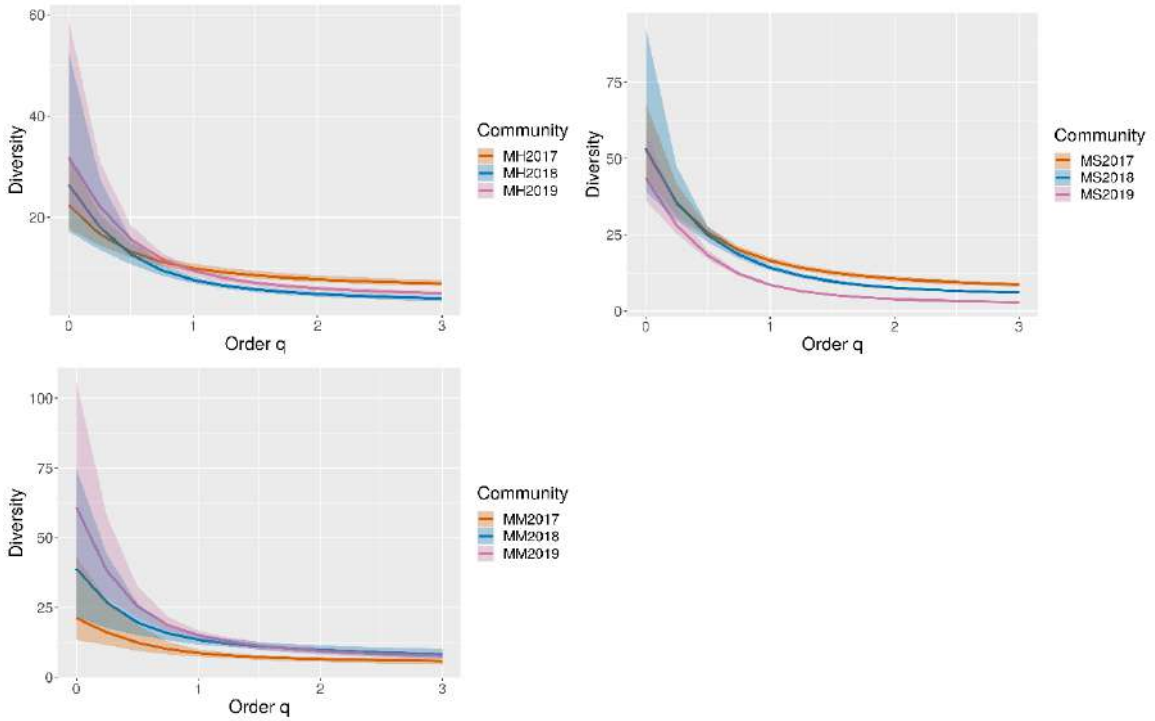


Fig. 61. Profils de diversité des espèces de petite taille pour les milieux humides (MH), milieux secs (MS) et des milieux de montagne (MM) et incertitudes.

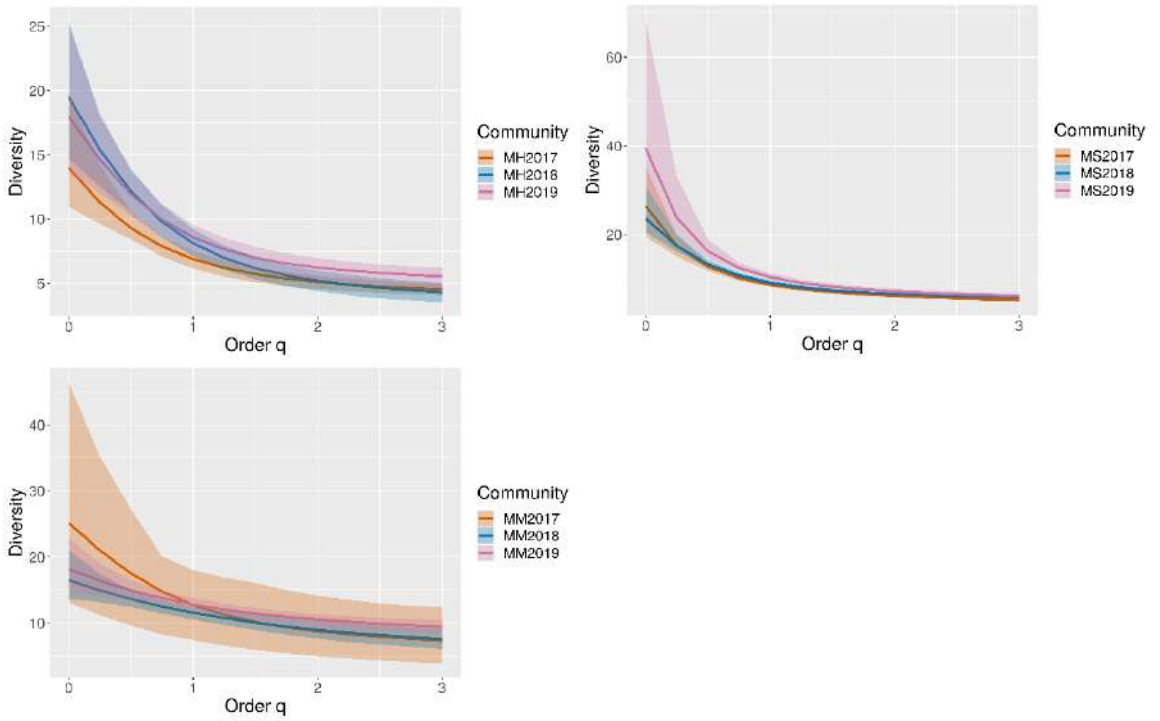


Fig. 62. Profils de diversité des espèces de moyenne taille pour les milieux humides (MH), milieux secs (MS) et des milieux de montagne (MM) et incertitudes.

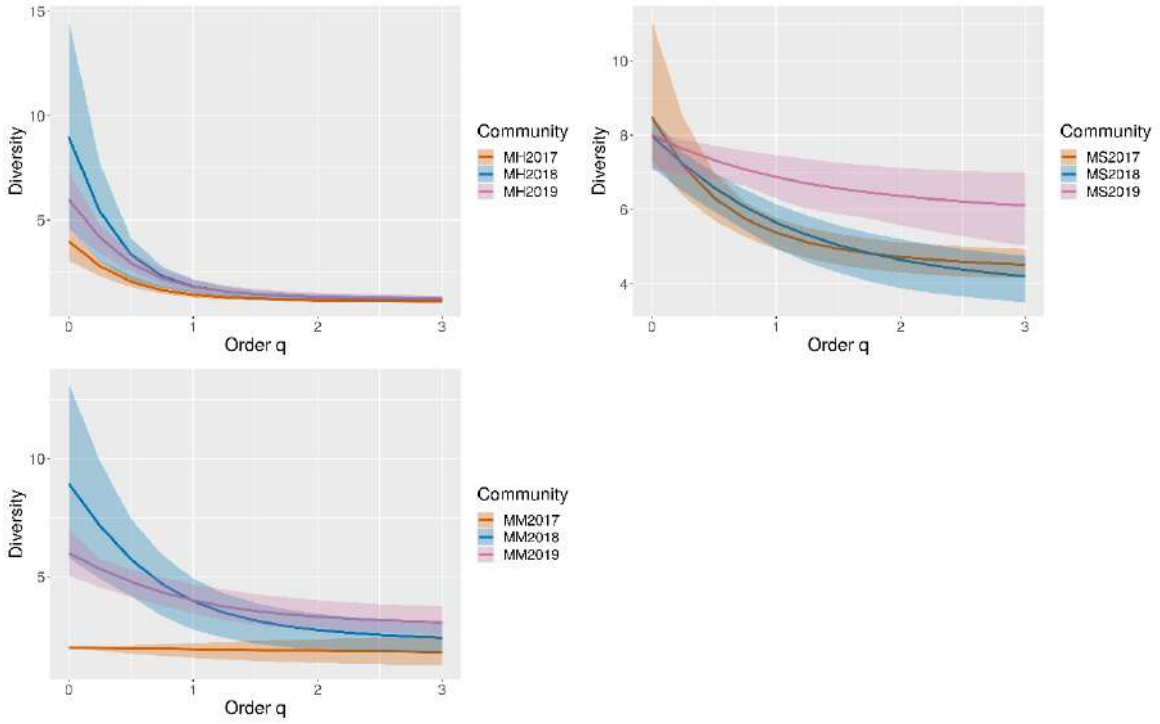


Fig. 63. Profils de diversité des espèces de grande taille pour les milieux humides (MH), milieux secs (MS) et des milieux de montagne (MM) et incertitudes.

La proportion entre les papillons de couleur claire et sombre semble montrer une tendance à l'augmentation d'espèces de couleur claire de 2017 à 2019 pour tous les milieux. La tendance est plus forte pour les pelouses calcicoles (2017MS=205%, 2018MS=369%, 2019MS=432%) comparées aux landes humides puis au milieu montagnard (2017MH=82%, 2018MH=157%, 2019MH=154% ; 2017MM=188%, 2018MM=145%, 2019MM=217%) (Fig. 64–Fig. 66).

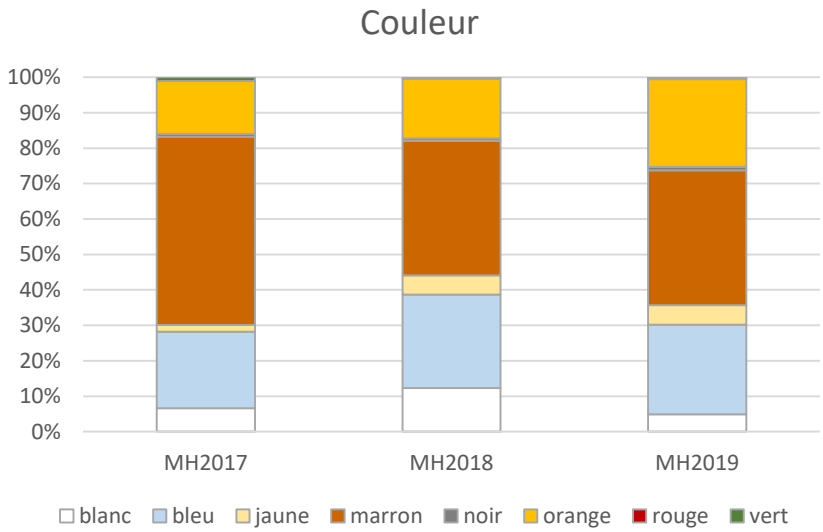


Fig. 64. Pourcentage d'abondance des individus suivant les catégories de couleur en fonction du temps pour les milieux humides (MH).

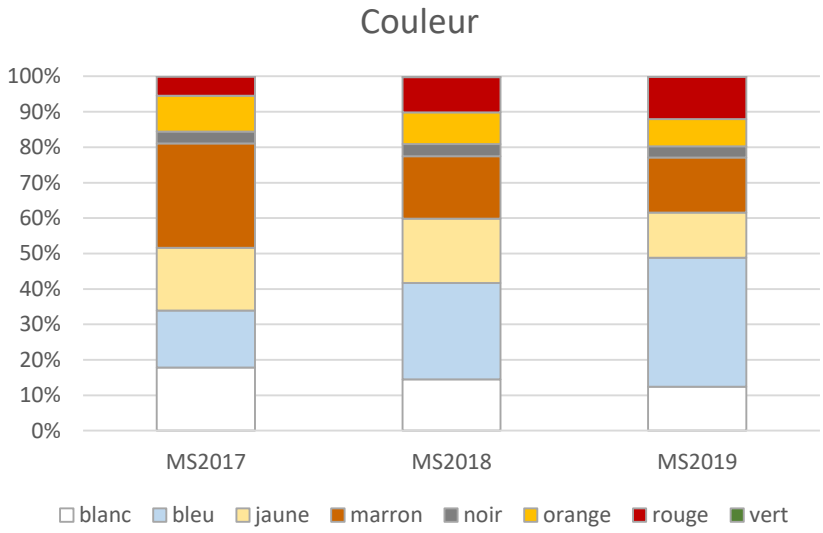


Fig. 65. Pourcentage d'abondance des individus suivant les catégories de couleur en fonction du temps pour les milieux secs (MS).

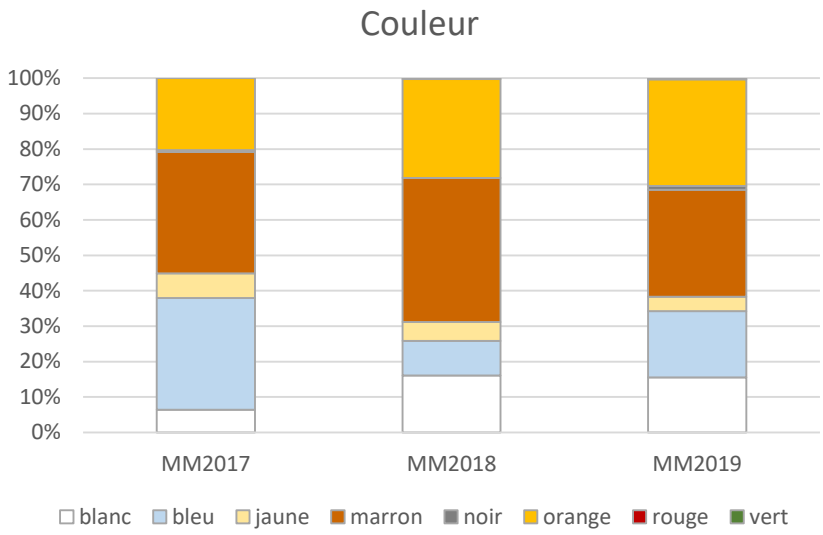


Fig. 66. Pourcentage d'abondance des individus suivant les catégories de couleur en fonction du temps pour les milieux de montagne (MM).

Les profils des espèces de couleur claire ont une proportion d'espèces abondantes plus importante en 2017 pour les milieux de plaine. L'inverse est observé pour les milieux de montagne. Les profils des espèces de couleur sombre sont inférieurs en 2017 (Fig. 67–Fig. 68).

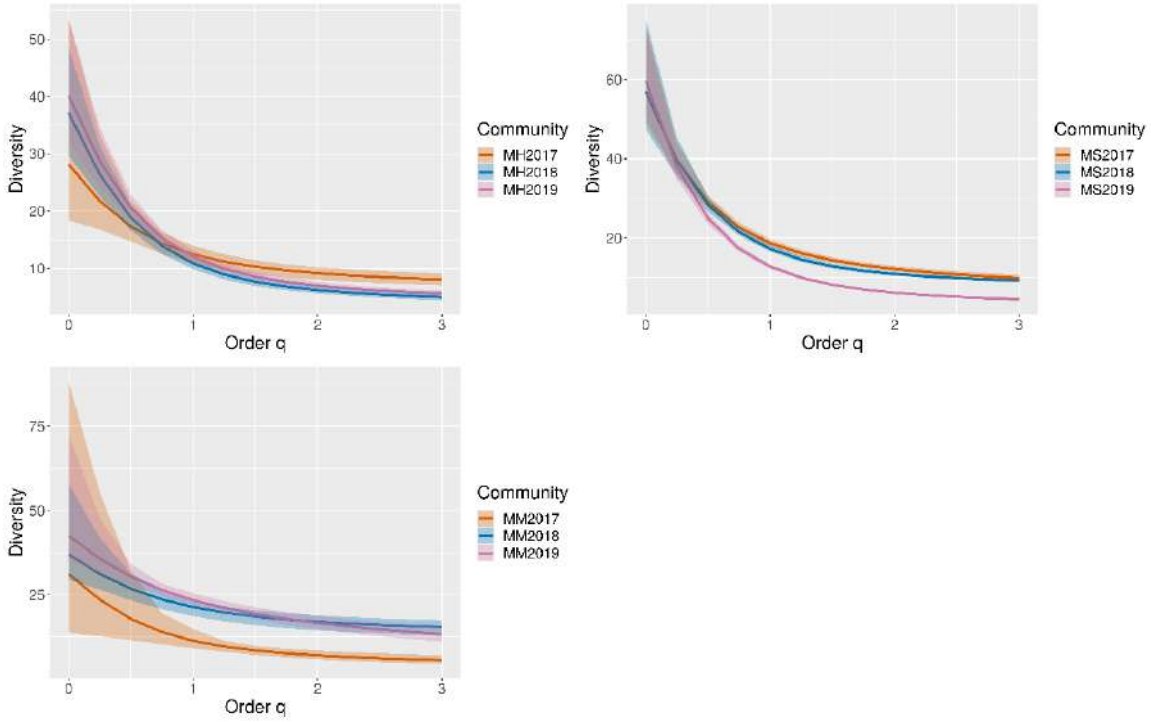


Fig. 67. Profils de diversité des espèces de couleur claire pour les milieux humides (MH), milieux secs (MS) et des milieux de montagne (MM) et incertitudes.

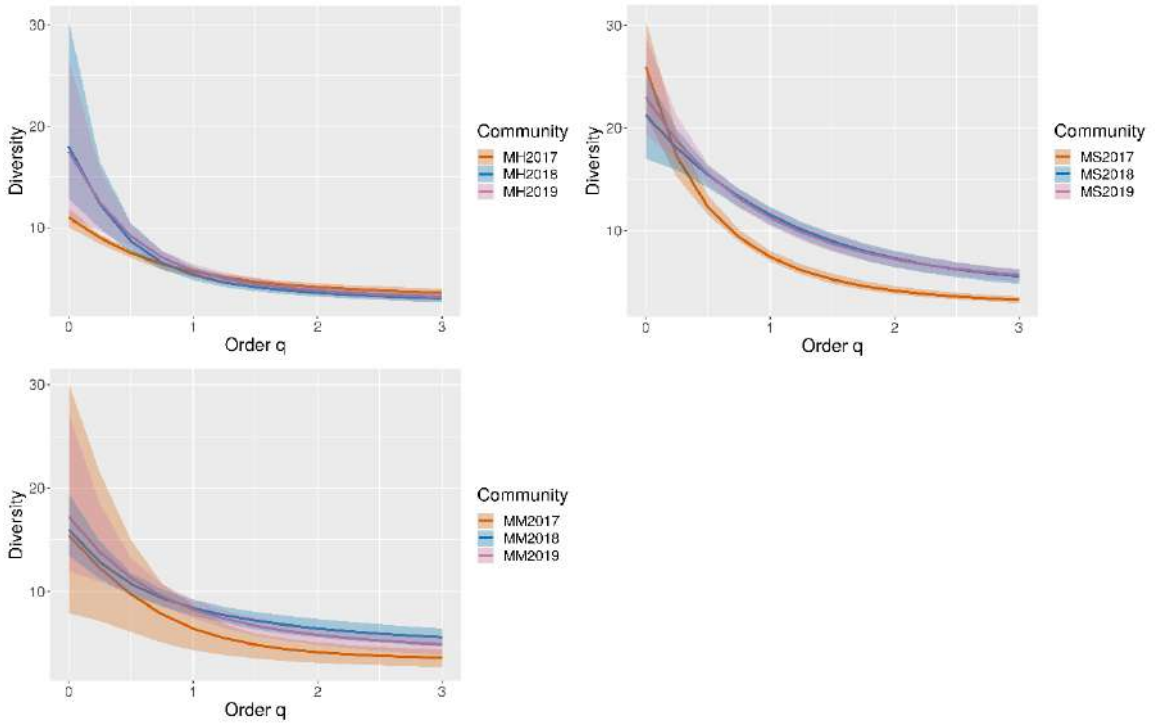


Fig. 68. Profils de diversité des espèces de couleur sombre pour les milieux humides (MH), milieux secs (MS) et des milieux de montagne (MM) et incertitudes.

Les trois milieux renferment des espèces ayant des traits caractéristiques de taille et de période de vol.

2.3.2 Mésoclimat des landes humides et des pelouses calcicoles

- Analyse statistique de l'année

- Moyenne, écart-type

Sur l'échantillon analysé, l'année 2018 est caractérisée par une moyenne annuelle non significativement plus élevée comparée à la température moyenne annuelle de 2017 : MHBROUS17 = 11.66±8.85°C; MHBROUS18 = 12.40±8.29°C; MHAEROD17 = 12.35±8.51°C; MHAEROD18 = 13.10±7.97°C; MHMAOUC17 = 12.61±8.25°C; MHMAOUC18 = 13.17±7.55°C; MSCBORR17 = 12.33±8.39°C; MSCBORR18 = 13.25±8.25°C; MSARGEN17 = 12.44±7.97°C; MSARGEN18 = 13.16±8.02°C; MSVEZER18 = 13.33±8.34°C; MSPASTU17 = 13.81±7.74°C; MSPASTU18 = 14.49±7.70°C.

Les médianes sont plutôt en dessous de la moyenne mesurant une asymétrie autour du maximum, et un étalement des températures basses en début d'année civile : MHBROUS17 = 11.47(−0.19°C); MHBROUS18 = 11.71(−0.69°C); MHAEROD17 = 12.10(−0.25°C); MHAEROD18 = 12.20(−0.90°C); MHMAOUC17 = 12.63(0.02°C); MHMAOUC18 = 12.53(−0.64°C); MSCBORR17 = 12.00(−0.33°C); MSCBORR18 = 12.24(−1.00°C); MSARGEN17 = 12.15(−0.29°C); MSARGEN18 = 12.12(−1.03°C); MSVEZER18 = 12.24(−1.09°C); MSPASTU17 = 13.47(−0.34°C); MSPASTU18 = 13.83(−0.65°C).

En 2018, la température minimale de l'année est plus basse par rapport à 2017 et la température maximale plus chaude : MHBROUS17 (−13.97 ; 36.61) ; MHBROUS18 (−9.82 ; 37.02) ; MHAEROD17 (−12.12 ; 36.58) ; MHAEROD18 (−8.13 ; 36.50) ; MHMAOUC17 (−9.47 ; 38.37) ; MHMAOUC18 (−7.64 ; 36.74) ; MSCBORR17 (−12.01 ; 36.72) ; MSCBORR18 (−9.00 ; 37.81) ; MSARGEN17 (−10.13 ; 35.61) ; MSARGEN18 (−9.30 ; 37.59) ; MSVEZER18 (−9.95 ; 38.73) ; MSPASTU17 (−7.54 ; 36.99) ; MSPASTU18 (−8.26 ; 36.44).

- Quintiles inférieur et supérieur

Les quintiles, ou valeurs en-dessous ou au-dessus desquelles se retrouvent les 20% les plus froides ou les plus chaudes températures sont utilisés en climatologie pour caractériser l'année. Ils complètent les données ponctuelles des valeurs des températures minimales et maximales d'un jour dans l'année. Les valeurs des quintiles $\leq$20% et $\geq$_80% sont plus importants en 2018 qu'en 2017 : MHBROUS17 (3.88 ; 19.46); MHBROUS18 (5.51 ; 19.53); MHAEROD17 (5.02 ; 19.75); MHAEROD18 (6.54 ; 19.98); MHMAOUC17 (5.36 ; 19.79); MHMAOUC18 (6.97 ; 19.60); MSCBORR17 (5.15 ; 19.57); MSCBORR18 (6.26 ; 20.27); MSARGEN17 (5.67 ; 19.20); MSARGEN18 (6.66 ; 19.91); MSVEZER18 (6.31 ; 20.39); MSPASTU17 (6.89 ; 20.55); MSPASTU18 (7.69 ; 21.22).

- Répartition dans l'année

Les coefficients d'asymétrie (soit asymétrie>0, étalement sur la droite ; <0 étalement sur la gauche) des courbes de température entre les années donnent un glissement positif plus important en 2018 qu'en 2017 avec des températures qui augmentent en conséquence plus rapidement en début d'année jusqu'aux valeurs maximales et une diminution des températures plus lente en fin d'année (MHBROUS17 = 0.03; MHBROUS18 = 0.25; MHAEROD17 = 0.02; MHAEROD18 = 0.30; MHMAOUC17 = 0.02; MHMAOUC18 = 0.21; MSCBORR17 = 0.18; MSCBORR18 = 0.37; MSARGEN17 = 0.18; MSARGEN18 = 0.33; MSVEZER18 = 0.40; MSPASTU17 = 0.16; MSPASTU18 = 0.25).

- Durée de la période chaude

D'après le coefficient de Kurtosis, la durée de la période chaude est un peu plus aplatie (valeur <0) en 2017 qu'en 2018 : MHBROUS17:−0.36; MHBROUS18:−0.29; MHAEROD17:−0.29; MHAEROD18:−0.28;

MHMAOUC17:-0.30; MHMAOUC18:-0.25; MSCBORR17:-0.32; MSCBORR18:-0.24; MSARGEN17:-0.24; MSARGEN18:-0.16; MSVEZER18:-0.22; MSPASTU17:-0.39; MSPASTU18:-0.44.

L'année 2018 est donc caractérisée par des valeurs de températures plus extrêmes que l'année 2017, et ce, pour tous les types de milieu sec et humide (Fig. 69).

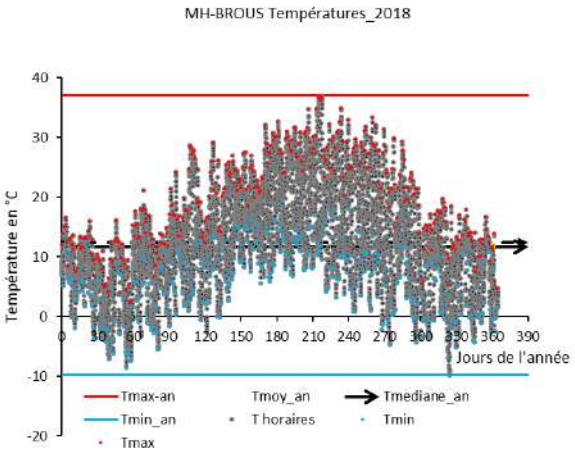


Fig. 69. Mesures horaires (gris), température min (bleu), température max (rouge) du site BROUS pour l'année 2018.

- Analyse de l'année par lissage

L'analyse statistique initiale indique que les températures présentent une répartition dissymétrique et une période entre mai et août plus chaude en 2017 comparée à 2018, période favorable à l'activité des espèces. Le résumé recherché pour ces données doit respecter au mieux les moyennes, les écarts-types, dissymétrie, aplatissement et les deux échelles temporelles à savoir la journée et l'année. Le nuage de points renferme intrinsèquement des valeurs maximales dues à l'ensoleillement du jour et des valeurs minimales de refroidissement du milieu de la nuit avec une humidité absolue qui intervient. La figure suivante ne retient que les températures minimales en bleu et les températures maximales en rouge de chaque journée permettant de réduire le « bruit » des mesures (Fig. 70).

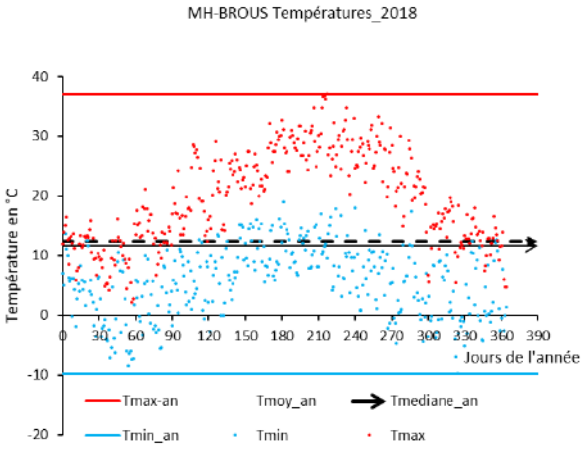


Fig. 70. Températures max (rouge) et min des journées (bleu) du site BROUS pour l'année 2018.

Pour chaque ensemble de points des températures maximales et des températures minimales, une fonction sinusoïdale de la littérature est utilisée (EWING *et al.*, 2016) (Annexe 18). Pour chaque journée un profil de température se met en place entre ces valeurs.

L'analyse par lissage des courbes des températures minimales et maximales conduit à identifier des paramètres qui sont des clés pour caractériser l'année thermique à laquelle on peut associer l'année hygrométrique avec la température du point de rosée liée à la température maximale, minimales et moyenne (HUBBARD *et al.*, 2003). Les courbes de températures minimales sont assez semblables entre les deux années (Fig. 71). Les températures minimales des milieux humides sont toujours inférieures aux températures minimales des milieux secs. L'eau contenue dans les milieux humides joue un rôle tampon par sa capacité calorique C, et sa masse volumique ρ ayant la caractéristique de stocker les calories, d'amortir et de retarder l'élévation de température en lien avec sa conductivité thermique λ. Les variations transitoires de journée sont plutôt liées à sa diffusivité=$\lambda/(C\,\rho)$. Les températures maximales des journées sont décalées vers la fin d'année en 2018 comparées à 2017 (Fig. 72). La saison printemps/été de l'année 2017 est donc caractérisée par des températures maximales plus importantes que l'année 2018 et l'inverse se produit en saison automne/hiver sur un temps long amenant ainsi l'année 2018 à des températures moyennes plus chaudes.

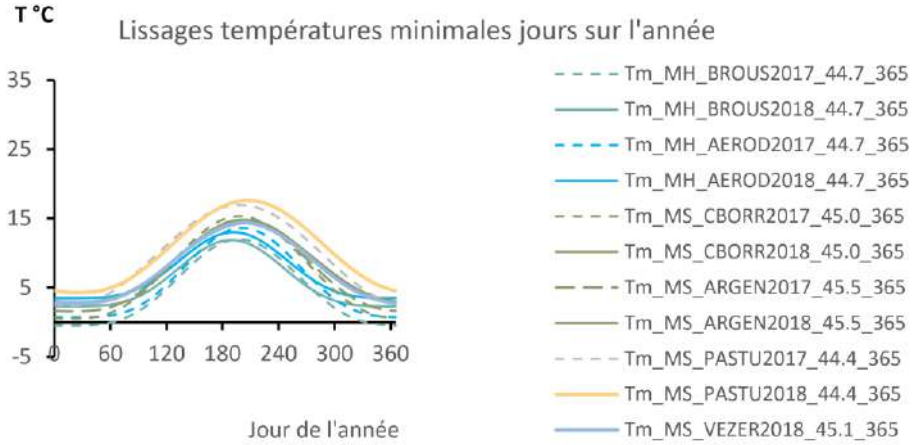


Fig. 71. Lissage des températures minimales jours sur l'année.

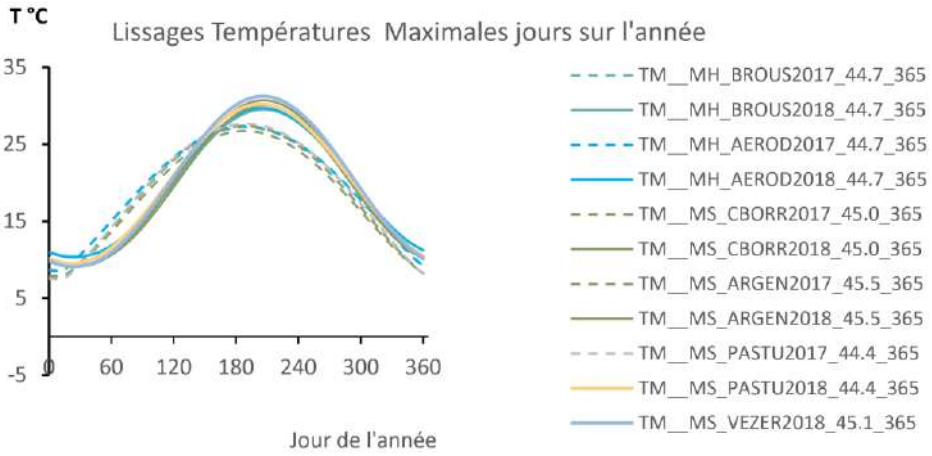


Fig. 72. Lissage des températures maximales jours sur l'année.

Les courbes des températures minimales et maximales sont résumées par des paramètres de lissages suivants :

μ_{min} : température moyenne des températures minimales

λ_{min} : amplitude des températures minimales

γ_{min} : période "chaude" des températures minimales

ϕ_{min} : jour du maximum des températures minimales des journées

μ_{max} : température moyenne des températures maximales

λ_{max} : amplitude des températures maximales

γ_{max} : période « chaude » des températures maximales

ϕ_{max} : jour du maximum des températures maximales

Les paramètres de lissage des températures minimales et maximales sont calculés pour 7 sites de 2017 à 2018 (Tab. XV).

Tab. XV. Paramètres de lissage des températures minimales et maximales pour 7 sites de 2017 à 2018.

	An	Site	μ_{min} : moyenne	λ_{min} : amplitude	γ_{min} : période chaude	ϕ_{min} : jour du max	μ_{max} : moyenne	λ_{max} : amplitude	γ_{max} : période chaude	ϕ_{max} : jour du max
Milieux humides										
	17	BROUS	5.79	6.24	1.77	197.68	17.70	9.53	0.63	189.34
	18	BROUS	7.11	4.79	2.27	189.36	19.97	9.56	1.13	206.73
	17	AEROD	7.19	6.47	1.91	200.96	17.68	9.68	0.62	188.87
	18	AEROD	8.25	4.74	2.18	191.71	20.01	9.69	1.09	205.65
	17	MAOUC	7.62	7.01	1.46	200.41	17.59	9.24	0.55	189.69
	18	MAOUC	7.10	4.79	2.27	189.36	19.91	8.55	1.12	206.41
Milieux secs										
	17	CBORR	7.94	7.39	1.46	198.10	17.39	10.00	0.68	188.60
	18	CBORR	8.76	6.04	1.44	203.32	19.87	10.84	1.09	206.47
	17	ARGEN	8.21	6.63	1.48	200.76	17.14	9.59	0.71	188.75
	18	ARGEN	8.58	5.68	1.36	204.49	19.68	10.36	1.16	206.54
	18	VEZER	8.53	5.82	1.42	202.68	20.18	11.05	1.06	205.77
	17	PASTU	9.67	7.29	1.03	198.24	17.33	10.36	0.64	189.53
	18	PASTU	10.94	6.66	1.23	207.23	19.86	10.35	1.03	203.79

D'après les analyses de l'ACP et la CAH, les paramètres de lissage des températures minimales et maximales sont similaires par année entre les sites (Fig. 73). Ce constat permet de justifier d'une analyse de l'ensemble des sites par année.

La température moyenne des minimales de 2018 est supérieure à celle de 2017 : 0.73°C. L'amplitude des minimales de 2018 est inférieure à celle de 2017 : −1.33°C. L'étroitesse du maximum 2018 est supérieure à 2017 : 0.22. Le décalage ϕ_{min} 2018 est inférieur à 2017 : −1.05 jours (Tab. XV).

La température moyenne des maximales de 2018 est supérieure à celle de 2017 : 2.41°C. L'amplitude des maximales de 2018 est supérieure à celle de 2017 : 0.16°C. L'étroitesse du max 2018 est supérieure à celui de 2017 : 0.47. Le décalage ϕ_{max} 2018 est supérieur à celui de 2017 : 16.80 jours (Tab. XV).

L'année 2018 est donc caractérisée par des températures maximales plus extrêmes que l'année 2017 et qui arrivent plus tard dans l'année.

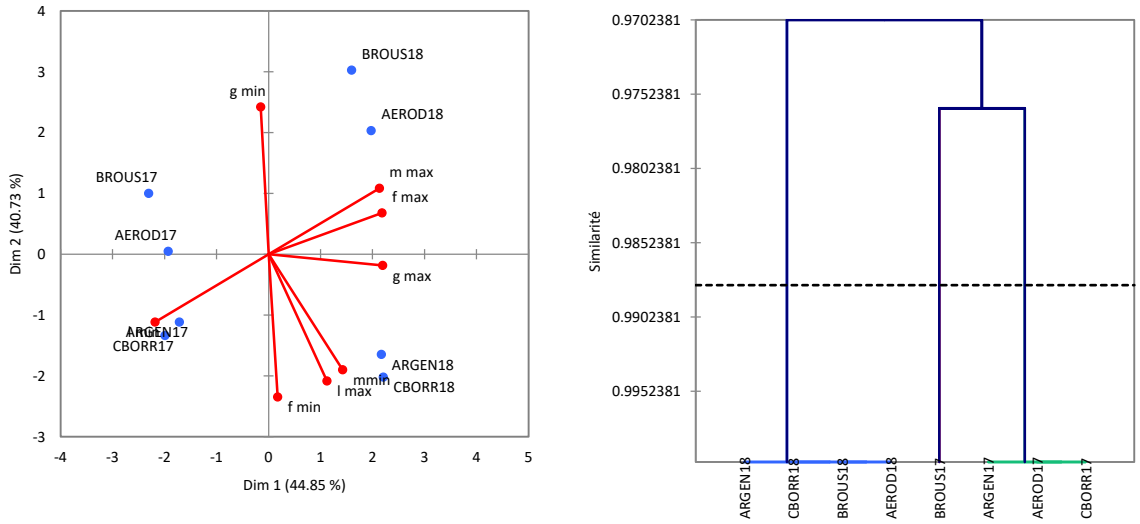


Fig. 73. ACP (à gauche) et CAH (à droite) de corrélation de Spearman entre les paramètres des courbes des sites.

- Lissage du profil de température de la journée

Disposant des valeurs minimale Tmin et maximale Tmax journalières lissées sur l'année, il s'agit de disposer du profil des températures moyen de chaque journée entre Tmin et Tmax. Cette donnée est la réponse thermique transitoire, pour la journée du milieu avec sa capacité thermique, sa conductivité, son rayonnement, étant soumise à l'ensoleillement et au mouvement de l'atmosphère et de l'humidité. Hormis les jours particuliers avec vent et pluie, les températures évoluent continuellement d'une valeur Tmin en début de journée proche de l'heure du lever du soleil, passent par un maximum au zénith, diminuent peu à peu jusqu'au coucher et se refroidissent avant de retrouver le jour suivant. Ce profil est recherché entre le 1 avril et le 30 octobre avec sa dispersion qui est la période de développement et d'activité des espèces.

Le profil est tracé avec comme heure 0 l'heure de la température minimale. Le lissage par une seule fonction de densité de Weibull prend en compte les dissymétries, aplatissement (Annexe 19).

Les milieux secs montrent une réponse différenciée « amortissant » moins l'ensoleillement comparée aux milieux humides (Fig. 74).

Le tableau suivant donne en 2017 et 2018 (avril à octobre) les valeurs des moyennes des paramètres de lissage du profil des journées au-delà d'heure « tmin » de la température minimale « Tmin » de cette journée. « m » est indépendant de la référence « tmin » soit « tm GMT+x» = « tmin GMT+tm». Le coefficient de corrélation lissage-donnée R^2 est indiqué. Ces valeurs sont complétées par l'écart-type (Tab. XVI).

Une valeur de « m » de l'ordre de 2.8 donnerait une courbe symétrique. Les courbes sont étirées sur la droite (Tab. XVI, Fig. 74), le refroidissement de la journée est plus long que le réchauffement. Le rayonnement direct du sol apporte de l'énergie sur sa surface qui la diffuse en profondeur par conduction, qui l'emmagasine par sa capacité calorifique et ce dernier la restitue la nuit par rayonnement et par convection en fonction de la température extérieure de l'air.

Tab. XVI. Valeurs des moyennes des paramètres de lissage du profil des journées

Milieu	Période lissage	m	tm	R^2
MHBROUS	2017 avril-octobre	2.19±0.42	12.34±2.92	0.972
MHBROUS	2018 avril-octobre	2.18±0.35	11.76±2.45	0.974
MHAEROD	2017 avril-octobre	2.22±0.44	12.31±2.94	0.972
MHAEROD	2018 avril-octobre	2.16±0.34	12.12±2.63	0.972
MH MAOUC	2017 avril-octobre	2.20±0.40	11.68±2.72	0.972
MH MAOUC	2018 avril-octobre	2.26±0.42	11.65±2.42	0.974
MSCBORR	2017 avril-octobre	2.35±0.33	11.72±2.45	0.980
MSCBORR	2018 avril-octobre	2.38±0.41	11.68±2.58	0.980
MSARGEN	2017 avril-octobre	2.34±0.44	11.90±2.54	0.976
MSARGEN	2018 avril-octobre	2.31±0.36	11.58±2.21	0.981
MSVEZER	2017 avril-octobre	2.32 ± 0.35	11.98 ± 2.5	0.978
MSVEZER	2018 avril-octobre	2.30±0.38	11.52±2.50	0.980
MS PASTU	2018 avril-octobre	2.40±0.36	11.65±2.41	0.982
MS PASTU	2018 avril-octobre	2.41±0.38	11.86±2.80	0.981

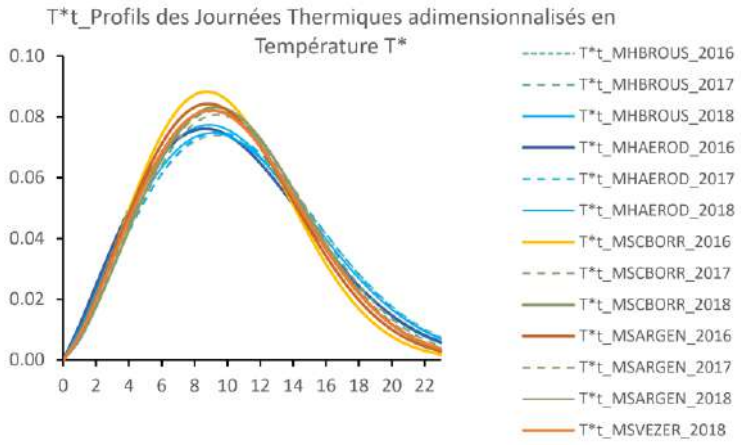


Fig. 74. Profils des journées thermiques adimensionnalisés en température.

- Degrés-jours mesurés et déduits des lissages

Le changement climatique peut être analysé à partir des paramètres de lissage en quantitatif soit en niveau, en dissymétrie et durée (Annexe 20). La qualité des lissages pourra être mesurée par leur pertinence à pouvoir régénérer les mêmes données d'énergie en niveau et dans le temps qui induisent le développement de la biodiversité par le nombre d'individus et le nombre d'espèces. Le développement des individus peut s'effectuer entre 10°C et 35°C. Les individus subissent un état létal direct entre 35 et 40°C si ce niveau survient sur plusieurs heures. De plus, in faut prendre en compte que le vol des insectes accroît leur température interne de l'ordre de 2 ou 3°C (KLECKOVA & KLECKA, 2016).

Le lissage non linéaire de la courbe de cumul des degrés jours sur l'année donne un coefficient de corrélation R^2 de 0.9. La forme utilisée pour le cumul des degrés-jours est celle de Weibull : Degrés-jours=$DJC_{max}(1-\exp(-((J-t_0)/(t_m-t_0))^m)$ (MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2016b). Les valeurs de m pour les 7 sites en 2017 et 2018 sont : MHBROUS17 = 3.20; MHBROUS18 = 3.62; MHAEROD17 = 3.22; MHAEROD18 = 3.67; MHMAOUC17 = 3.12; MHMAOUC18 = 3.62; MSCBORR17 = 3.20; MSCBORR18 = 3.87; MSARGEN17 = 3.10; MSARGEN18 = 3.87; MSVEZER18 = 3.78; MSPASTU17 = 3.07; MSPASTU18 = 3.79.

Une valeur de m inférieure à 2.6 a une queue de distribution à droite, une valeur supérieure à 3.7 donne une queue de distribution à gauche. La valeur moyenne obtenue est de l'ordre de 3.5 et indique que les degrés-jours suivent quasiment une loi normale à parti de t_0 avec peu d'asymétrie. L'année 2017 a un cumul de degrés-jours plus rapide que celle de l'année 2018 sur la période printemps/été et donc durant la période d'observation des lépidoptères de mai à août correspondant à la période de 150 à 240 sur l'axe des abscisses. Vers le mois de septembre, cette tendance s'inverse avec un cumul des degrés-jours plus important en 2018 qu'en 2017 (Fig. 75-Fig. 77). Nous pouvons remarquer que le milieu humide cumule moins de degrés jours que les milieux secs. L'hypothèse précédente sur le rôle tampon de l'eau peut expliquer cette différence entre les deux types de milieux.

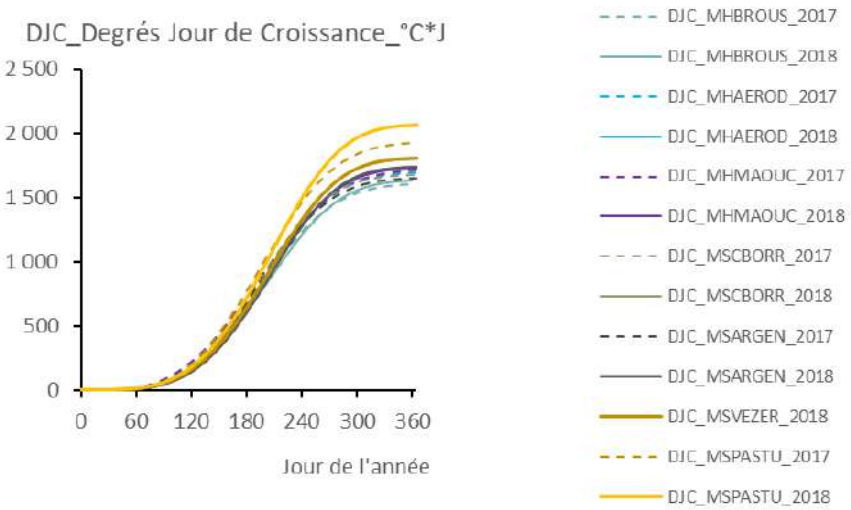


Fig. 75. Degrés jour de croissance du cumul sur l'année.

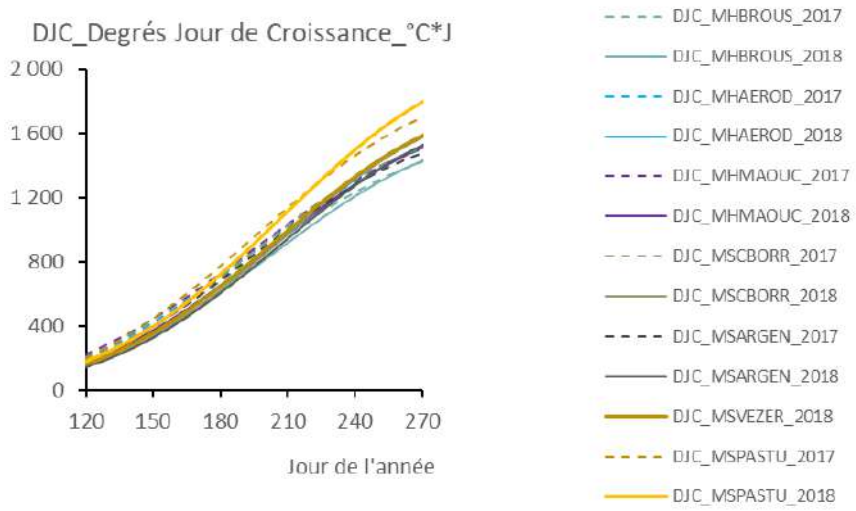


Fig. 76. Degrés jour de croissance de la période d'observation sur le terrain de mai à août.

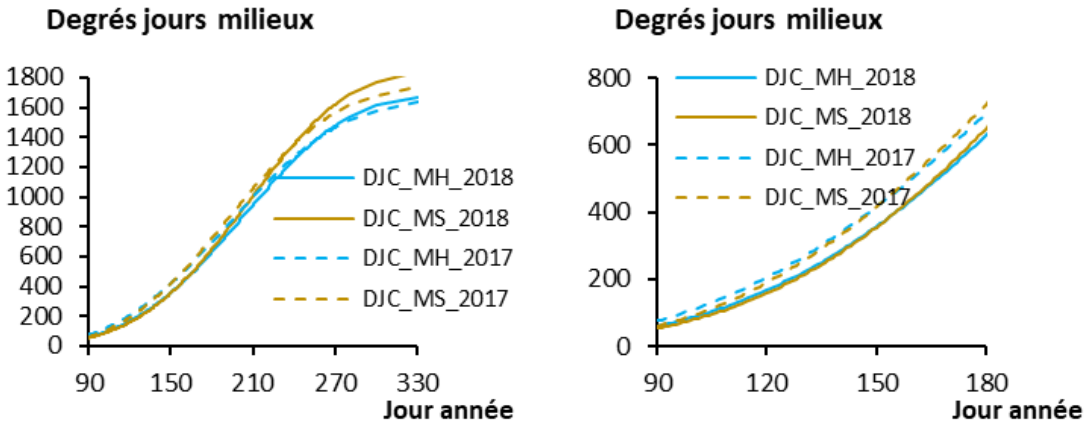


Fig. 77. Degrés jour de croissance par milieu.

Les degrés-jours des 2 sites MH et des 4 sites MS des années 2017 et 2018 sont résumés par une valeur maximale sur l'année Djmax environ 8% plus grande pour les milieux secs que les milieux humides (Tab. XVII). Le paramètre « t_0 » donne le début d'acquisition des degrés>10°C en jours depuis la 1er janvier. « m » est le paramètre de forme, une valeur de 3.5 indique quasiment une courbe proche d'une courbe normale. Le paramètre d'échelle « tm » caractérise l'acquisition de 63% du maximum de l'année. Le mode « tmax » s'en déduit, c'est le jour de l'année du maximum de la vitesse d'évolution de la pression en température sur le taux de développement. Dans le tableau suivant sont rajoutés la symétrie, l'aplatissement, la médiane et le mode, soit le jour de l'année où 50% des degrés jours sont acquis et le jour de la moyenne de température.

Tab. XVII. Paramètres de lissage des courbes des degrés jours en fonction des sites.

Sites	Djmax	t0	m	tm	Tmax+t0
MH BROUS 2017	1613	11.71	3.20	215.02	23/07/2017
MH BROUS 2018	1640	1.71	3.62	221.72	24/07/2018
MH AEROD 2017	1702	11.71	3.22	215.52	23/07/2017
MH AEROD 2018	1749	1.71	3.67	222.13	25/07/2018
MH MAOUC 2017	1726	10.83	3.12	215.97	25/07/2017
MH MAOUC 2018	1734	0.79	3.62	221.13	25/07/2018
MS CBORR 2017	1679	22.63	3.20	213.25	01/08/2017
MS CBORR 2018	1802	2.21	3.87	224.10	29/07/2018
MS ARGEN 2017	1653	26.54	3.10	214.17	04/08/2017
MS ARGEN 2018	1748	2.04	3.87	223.87	29/07/2018
MS VEZER 2018	1814	2.17	3.78	223.10	27/07/2018
MS PASTU 2017	1933	26.58	3.07	217.43	06/08/2017
MS PASTU 2018	2071	1.92	3.79	224.91	29/07/2018

- Compléments degrés-jours, diapause, létalité, phénologie

Le cumul de la valeur moyenne des degrés-jours DJC de l'année 2018 est atteint environ une semaine après celui de l'année 2017 (MHBROUS = 763_08/07/17; MHBROUS = 747_13/07/18; MHAEROD = 802_08/07/17; MHAEROD = 793_14/07/18; MHMAOUC = 814_08/07/17; MHMAOUC = 795_14/07/18; MSCBORR = 796_08/07/17; MSCBORR = 804_15/07/18; MSARGEN = 778_08/07/17; MSARGEN = 780_15/07/18; MSVEZER = 815_14/07/18; MSPASTU = 898_10/07/17; MSPASTU = 922_15/07/18).

La date appelée biofix correspond aux degrés-jours nécessaires pour que les lépidoptères s'activent pour être dénombrables, valeur fixée à 190 degrés-jours. Un retard de plusieurs jours est constaté pour l'année 2018 notamment plus important pour BROUS et CBORR comparé à ARGEN : MHBROUS : 24/04/17; MHBROUS : 05/05/18; MHAEROD : 23/04/17; MHAEROD : 03/05/18; MHMAOUC : 20/04/17; MHMAOUC : 24/04/18; MSCBORR : 23/04/17; MSCBORR : 06/05/18; MSARGEN : 02/05/17; MSARGEN : 07/05/18; MSVEZER : 05/05/18; MSPASTU : 21/04/17; MSPASTU : 25/04/18.

Le retard de l'année est constaté avec les dates d'apparition des générations nommées 0, 1 et 2 pour les espèces voltinistes (MHBROUS : 06/06/17; 22/07/17; 13/09/17; MHBROUS : 13/06/17; 27/07/17; 16/09/18; MHAEROD : 02/06/17; 17/07/17; 03/09/17; MHAEROD : 10/06/17; 23/07/17; 05/09/18; MHMAOUC : 31/05/17; 17/07/17; 02/09/17; MHMAOUC : 10/06/17; 23/07/17; 06/09/18; MSCBORR : 08/06/17; 18/07/17; 30/08/17; MSCBORR : 14/06/17; 23/07/17; 02/09/18; MSARGEN : 08/06/17; 18/07/17; 05/09/17; MSARGEN : 15/06/17; 25/07/17; 06/09/18; MSVEZER : 11/06/17; 21/07/17; 31/08/18; MSPASTU : 31/05/17; 10/07/17; 20/08/17; MSPASTU : 05/06/17; 13/07/17; 17/08/18).

Les degrés-jours de voltinisme sont fixés à 450 en moyenne pour l'apparition de la génération présente sur le lieu, fixés à 900 pour la génération 1, puis 1350 pour la génération 2. L'entrée en diapause est fixée à la date où 99% des degrés-jours max sont obtenus. Le retard de début d'année 2018 par rapport à 2017 est rattrapé puis 2018 dépasse en degrés-jours 2017 (degrés jours maximum atteint en décembre en 2018 et date pour obtenir 99% de cette valeur : MHBROUS = 1 613_99% le = 22/07; MHBROUS = 1 640_99% le = 27/07; MHAEROD = 1 702_99% le = 17/07; MHAEROD = 1 749_99% le = 23/07; MHMAOUC = 1 726_99% le = 17/07; MHMAOUC = 1 734_99% le = 23/07; MSCBORR = 1 679_99% le = 18/07; MSCBORR = 1 802_99% le = 23/07; MSARGEN = 1 653_99% le = 18/07; MSARGEN = 1 748_99% le = 25/07; MSVEZER = 1 814_99% le = 21/07; MSPASTU = 1 933_99% le = 10/07; MSPASTU = 2 071_99% le = 13/07).

Le lissage des degrés-jours DJC renferme 4 paramètres avec des informations que l'on obtient sous une autre forme par l'analyse de dates dites « jalons » de l'année (Tab. XVIII) :

Tab. XVIII. Jalons de l'année du lissage des degrés-jours DJC.

Sites	DJCmoy	biofix	Voltinisme0	Voltinisme1	Voltinisme2	WDj-99%
BROUS 17	08/07/2017	24/04/2017	06/06/2017	22/07/2017	13/09/2017	23/11/2017
BROUS 18	13/07/2018	05/05/2018	13/06/2018	27/07/2018	16/09/2018	09/12/2018
AEROD 17	08/07/2017	23/04/2017	02/06/2017	17/07/2017	03/09/2017	23/11/2017
AEROD 18	14/07/2018	03/05/2018	10/06/2018	23/07/2018	05/09/2018	07/12/2018
MAOUC 17	08/07/2017	20/04/2017	31/05/2017	17/07/2017	02/09/2017	25/11/2017
MAOUC 18	14/07/2018	24/04/2018	10/06/2018	23/07/2018	06/09/2018	07/12/2018
CBORR 17	08/07/2017	23/04/2017	08/06/2017	18/07/2017	30/08/2017	18/11/2017
CBORR 18	15/07/2018	06/05/2018	14/06/2018	23/07/2018	02/09/2018	02/12/2018
ARGEN 17	08/07/2017	02/05/2017	08/06/2017	18/07/2017	05/09/2017	17/11/2017
ARGEN 18	15/07/2018	07/05/2018	15/06/2018	25/07/2018	06/09/2018	04/12/2018
VEZER 18	14/07/2018	05/05/2018	11/06/2018	21/07/2018	31/08/2018	02/12/2018
PASTU 17	10/07/2017	21/04/2017	31/05/2017	10/07/2017	20/08/2017	17/11/2017
PASTU 18	15/07/2018	25/04/2018	05/06/2018	13/07/2018	17/08/2018	04/12/2018

Sur l'année, le nombre de jours de la période de diapause des lépidoptères est supérieur en 2017 à celui de 2018. La vie latente des espèces était donc importante en 2017 (MHBROUS17 = 158.1; MHBROUS18 = 144.4; MHAEROD17 = 145.6; MHAEROD18 = 134.0; MHMAOUC17 = 135.0; MHMAOUC18 = 125.9; MSCBORR17 = 152.5; MSCBORR18 = 137.6; MSARGEN17 = 146.0; MSARGEN18 = 134.1; MSVEZER18 = 136.0; MSPASTU17 = 121.5; MSPASTU18 = 113.5).

Le nombre de jours léthaux (température supérieure à 35°C) pour les espèces est inférieur en 2017 par rapport à 2018 et supérieur pour les milieux secs : MHBROUS17 = 15.0; MHBROUS18 = 22.0; MHAEROD17 = 19.0; MHAEROD18 = 21.0; MHMAOUC17 = 23.0; MHMAOUC18 = 5.0; MSCBORR17 = 18.0; MSCBORR18 = 38.0; MSARGEN17 = 5.0; MSARGEN18 = 34.0; MSVEZER18 = 52.0; MSPASTU17 = 18.0; MSPASTU18 = 21.0 (Tab. XIX).

Tab. XIX. Nombres d'heures dans l'année en fonction des plages de températures.

°C	<5°	5-10°	10-15°	15-20°	20-25°	25-30°	30-35°
BROUS 17	2044	1751	1830	1530	1033	404	153
BROUS 18	1633	1833	2334	1311	883	598	146
AEROD 17	1752	1742	1925	1656	1079	429	158
AEROD 18	1324	1891	2356	1438	918	656	156
MAOUC17	1671	1568	2124	1714	1148	379	133
MAOUC18	1177	1845	2517	1588	914	614	100
CBORR 17	1705	1956	1851	1614	989	454	173
CBORR 18	1317	1985	2121	1530	935	569	265
ARGEN 17	1554	1950	2026	1721	941	396	167
ARGEN 18	1232	1987	2292	1520	895	595	205
VEZER 18	1332	1931	2164	1491	914	614	262
PASTU 17	1154	1763	2059	1873	1187	546	160
PASTU 18	858	1865	2094	1828	1199	678	217

Sur l'année, le nombre de jours de la période de diapause des lépidoptères est supérieur en 2017 à celui de 2018. La vie latente des espèces était donc importante en 2017. Le nombre de jours léthaux (température supérieure à 35°C) pour les espèces est inférieur en 2017 par rapport à 2018 et supérieur pour les milieux secs (Tab. XX).

Parmi ces plages, en complément aux degrés-jours de croissance, les jours de repos, diapause, ou les jours où la température dépasse 35°C, létalité, caractérisent les années.

Tab. XX. Létalité, nombre de jours où la température dépasse 35°C et jour de repos, diapause.

Site année	Létalité en jours	Diapause en jours
BROUS 2017	15	158
BROUS 2018	22	144
AEROD 2017	19	146
AEROD 2018	21	134
MAOUC 2017	23	135
MAOUC 2018	5	126
CBORR 2017	18	153
CBORR 2018	38	138
ARGEN 2017	5	146
ARGEN 2018	34	134
VEZER 2018	52	136
PASTU 2017	18	122
PASTU 2018	21	113

- **Humidité et Point de rosée**

Les effets de la température sur les espèces sont liés à l'humidité relative de l'air. Si l'humidité relative est très utilisée, elle n'est pas forcément la variable déterminante pour le développement des espèces.

L'humidité relative de l'air moyenne en pourcentage est semblable entre les deux années. Cependant, l'humidité relative minimale moyenne de l'année montre que l'année 2017 est une année plus sèche que l'année 2018 (BROUS 2017 = 14,45, BROUS 2018 = 23,53 ; CBORR 2017 = 12,51, CBORR 2018 = 24,03 ; ARGEN 2017 = 13,44, ARGEN 2018 = 23,34) (Fig. 78, Tab. XXI).

Tab. XXI. Moyennes, minimales et écart type de l'humidité relative de l'air et du point de rosée.

	HumiditeRelative%			PointRosée Td °C			
	min	moy	écartype	min	moy	max	écartype
BROUS 17	14.4	85.0	18.7	-15.2	8.5	24.4	6.9
BROUS 18	23.5	86.2	18.1	-12.7	9.4	23.6	6.3
AEROD 17	15.5	83.8	18.7	-13.3	9.0	23.7	6.7
AEROD 18	23.8	84.8	18.4	-12.5	9.9	23.1	5.9
MAOUC 17	14.9	86.5	17.9	-10.4	9.7	24.6	6.6
MAOUC 18	25.9	88.4	15.9	-12.4	10.7	25.3	6.1
CBORR 17	12.5	81.2	19.6	-13.3	8.4	23.1	6.5
CBORR 18	24.0	80.6	20.2	-15.3	9.1	21.8	5.8
ARGEN 17	13.4	82.6	18.6	-11.2	8.9	22.6	6.2
ARGEN 18	23.3	82.7	19.1	-13.2	9.5	22.3	5.8
VEZER 18	20.6	79.8	20.2	-15.1	9.1	22.4	5.8
PASTU 17	18.1	79.2	18.1	-8.4	9.6	23.6	5.9
PASTU 18	25.5	78.3	18.4	-14.9	10.1	22.9	5.7

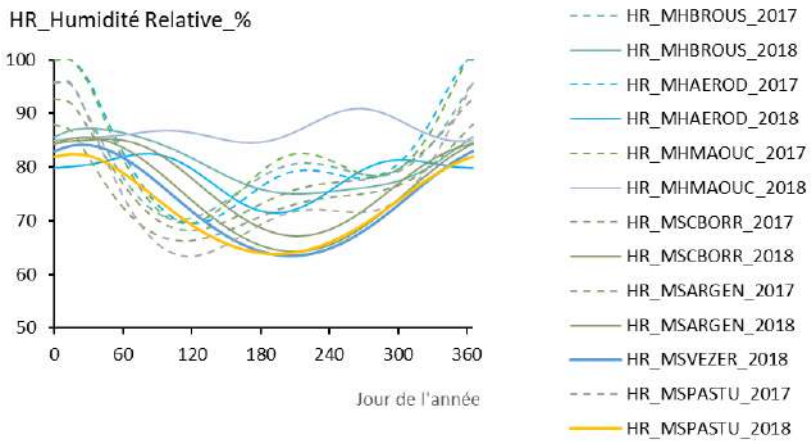


Fig. 78. Humidité relative de l'air en % en fonction du temps.

Le point de rosée est la température à laquelle la vapeur d'eau contenue dans l'air se condense. Il s'agit de la température à laquelle il faut refroidir un volume d'air, à pression et humidité constantes, pour qu'il devienne saturé. Elle dépend peu de la pression dans l'environnement extérieur. Une différence de 5°C entre la température de l'air et de rosée est un ordre de grandeur pour la mise en danger de la biodiversité en particulier des espèces ectothermes.

En moyenne, le point de rosée est similaire entre les deux années (Fig. 79–Fig. 85) hormis le site MAOUC plus proche de la mer. Pour le milieu humide, il fallait une température minimale un peu plus froide en 2017 pour refroidir l'air comparée à 2018 et l'inverse pour les milieux secs avec une température plus froide en 2018 pour refroidir l'air comparée à 2017. Autrement dit, la météorologie de 2017 a eu un impact plus grand sur l'humidité des milieux humides en comparaison aux milieux secs.

La température du point de rosée est une donnée qui peut être lissée au même niveau que les températures (Tab. XXII). Les lissages des températures sèches et du point de rosée donnent accès à l'humidité relative de l'air sur l'année dans le cas de scénarios climatiques afin de rajouter la composante d'humidité pour la biodiversité qui évolue favorablement dans la plage 50% et 80% d'humidité relative.

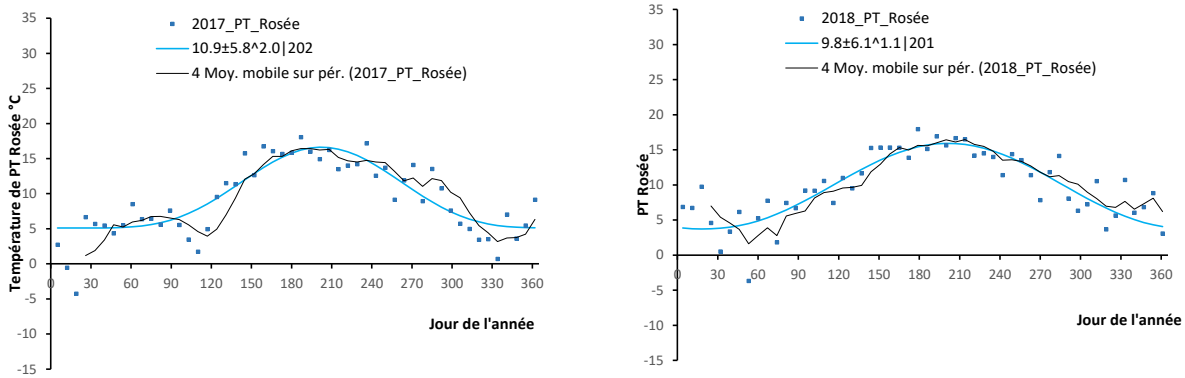


Fig. 79. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site AEROD.

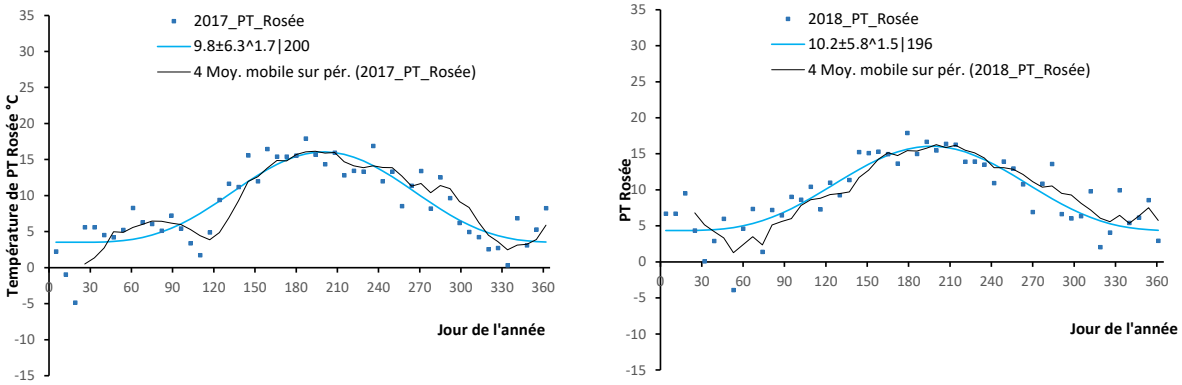


Fig. 80. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site BROUS.

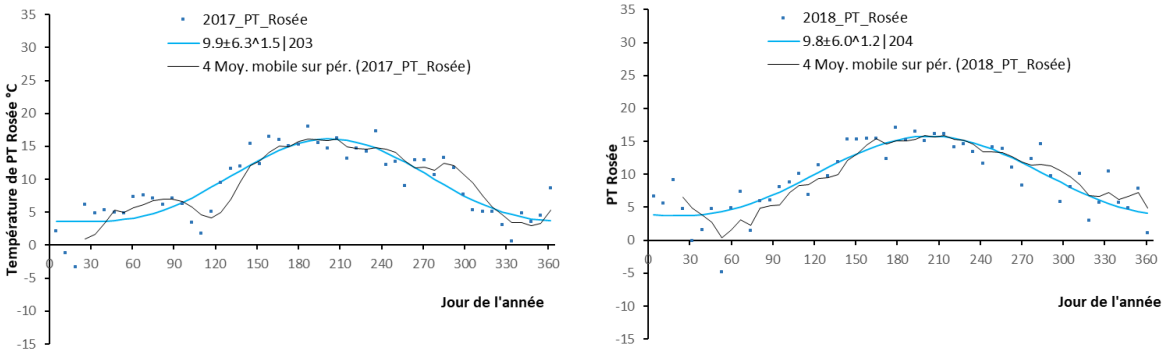


Fig. 81. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site ARGEN.

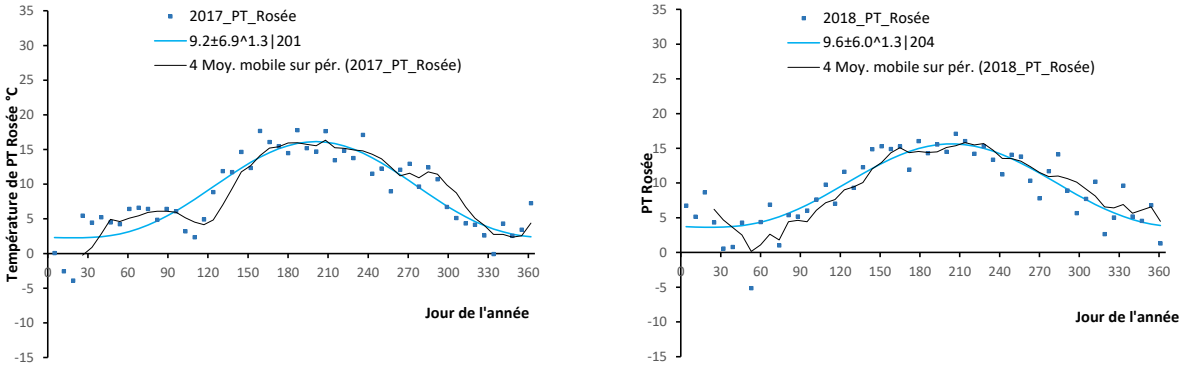


Fig. 82. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site CBORR.

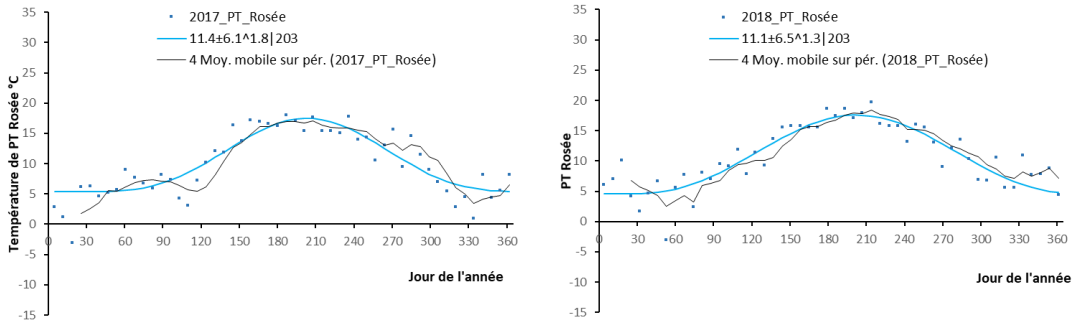


Fig. 83. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site MAOUC.

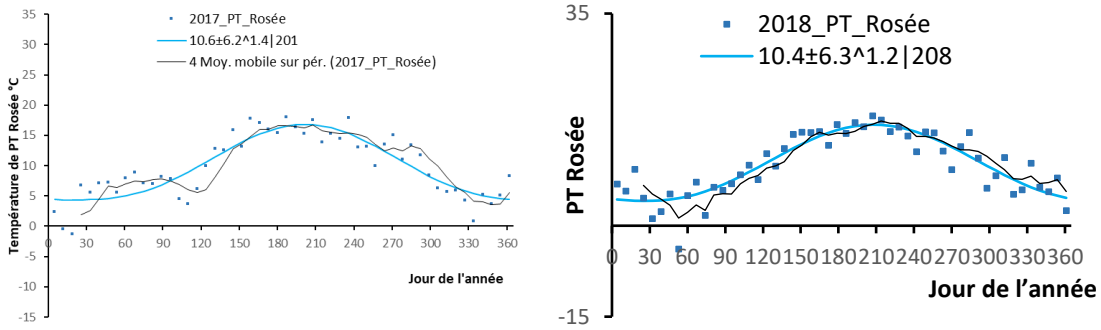


Fig. 84. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site PASTU.

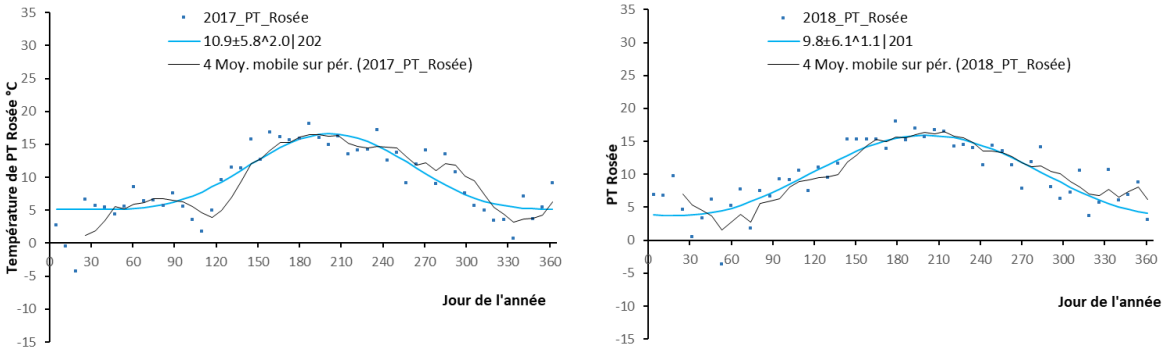


Fig. 85. Données mesurées, moyennes mobiles, lissage du point de rosée en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite) en fonction des jours de l'année pour le site AEROD.

Tab. XXII. Paramètres de lissage des courbes de point de rosée

Site	Mu	Lambda	Gamma	Phi
MH AEROD 2017	9.79	6.27	1.69	200.13
MH AEROD 2018	10.20	5.84	1.53	196.30
MH BROUS 2017	10.87	5.75	2.04	202.37
MH BROUS 2018	9.83	6.10	1.12	201.49
MH MAOUC 2017	11.44	6.05	1.84	203.16
MH MAOUC 2018	11.07	6.51	1.28	202.76
MS ARGEN 2017	9.20	6.94	1.34	200.63
MS ARGEN 2018	9.63	6.01	1.26	203.84
MS CBORR 2017	9.86	6.27	1.47	202.75
MS CBORR 2018	9.78	6.01	1.16	203.58
MS VEZER 2018	9.46	6.01	1.23	204.08
MS PASTU 2017	10.57	6.21	1.43	201.42
MS PASTU 2018	10.38	6.28	1.16	208.13

2.3.3 Relation entre les paramètres de profil de diversité des lépidoptères – ascalaphes et les profils météorologiques

Les paramètres des courbes de lissage montrent qu'en début d'année 2017, l'année se réchauffe plus vite que 2018. En fin d'année, la tendance s'inverse avec une année plus chaude en 2018. La moyenne maximale est plus importante en 2018 qu'en 2017 (V=0 ; p=0.03). Plus la moyenne maximale est importante plus la richesse est importante (rho=0.615 ; p=0.03). Le jour du maximum de température arrive plus tard en 2018 (V=0 ; p=0.03). L'année 2018 a une courbe de température minimale plus pointue qu'en 2017 (V=21 ; p< 0.0001). Concernant les degrés jours, nous avons constaté dans les parties précédentes que le cumul des degrés jours arrive 1 semaine de retard en 2018 et devient plus important en fin d'année 2018 comparé à 2017. Le lissage du point de rosée de l'année 2018 est toujours au-dessus du lissage de 2017. Le maximum du point de rosée est en retard de 17 jours en 2017 par rapport à 2018 (V=21; p< 0.0001). (Tab. XXIII).

Tab. XXIII. Paramètres de lissage des courbes de point de rosé, températures minimales et maximales et des profils de diversité des lépidoptères.

	Variables explicatives												Variables de réponse					
	Paramètres de lissage du point de rosée des jours				Paramètres de lissage des températures min, max des jours								Paramètres de lissage des courbes de profils de diversité					
code	Mu	Lambda	Gamma	Phi	μ_{min}	λ_{min}	γ_{min}	ϕ_{min}	μ_{max}	λ_{max}	γ_{max}	ϕ_{max}	D0	Dinf	beta	m0	minf	b
MH AEROD 2017	9.79	6.27	1.69	200.13	5.79	6.24	1.77	197.68	17.70	9.53	0.63	189.34	17.0	2.688	0.925	1.030	0.647	0.299
MH AEROD 2018	10.20	5.84	1.53	196.30	7.10	4.79	2.27	189.36	19.97	9.56	1.13	206.73	19.0	4.194	0.774	1.034	0.638	0.279
MH BROUS 2017	10.87	5.75	2.04	202.37	7.19	6.47	1.91	200.96	17.68	9.68	0.62	188.87	13.0	2.044	1.373	1.051	0.503	0.653
MH BROUS 2018	9.83	6.10	1.12	201.49	8.25	4.74	2.18	191.71	20.01	9.69	1.09	205.65	16.0	2.771	1.304	1.033	0.477	0.662
MH MAOUC 2017	11.44	6.05	1.84	203.16	7.62	7.01	1.46	200.41	17.59	9.24	0.55	189.69	12.0	4.9	0.476	1.012	0.675	0.269
MH MAOUC 2018	11.07	6.51	1.28	202.76	7.10	4.79	2.27	189.36	19.91	8.55	1.12	206.41	8.0	3.0	0.453	1.036	0.767	0.031
MS ARGEN 2017	9.20	6.94	1.34	200.63	7.94	7.39	1.46	198.10	17.39	10.00	0.68	188.60	39.0	5.432	1.038	1.033	0.568	0.467
MS ARGEN 2018	9.63	6.01	1.26	203.84	8.76	6.04	1.44	203.32	19.87	10.84	1.09	206.47	33.0	5.231	0.770	1.018	0.652	0.587
MS CBORR 2017	9.86	6.27	1.47	202.75	8.21	6.63	1.48	200.76	17.14	9.59	0.71	188.75	25.0	3.415	1.206	1.066	0.554	0.321
MS CBORR 2018	9.78	6.01	1.16	203.58	8.58	5.68	1.36	204.49	19.68	10.36	1.16	206.54	30.0	3.036	1.087	1.044	0.619	0.288
MS VEZER 2018	9.46	6.01	1.23	204.08	8.53	5.82	1.42	202.68	20.18	11.05	1.06	205.77	19.0	5.7	0.729	1.026	0.649	0.255
MS PASTU 2017	10.57	6.21	1.43	201.42	9.67	7.29	1.03	198.23	17.33	10.36	0.64	189.53	18.0	4.121	0.660	1.043	0.686	0.142
MS PASTU 2018	10.38	6.28	1.16	208.13	10.94	6.66	1.23	207.23	19.86	10.35	1.03	203.79	17.0	4.137	0.750	1.054	0.713	0.031

2.4 Discussion

2.4.1 Profil de diversité des lépidoptères et ascalaphes

- Diversité spécifique et similarité des sites

Les profils de diversité sont des graphiques calculés à partir des abondances relatives de chaque espèce. La littérature indique fortement que leur examen est une donnée importante d'analyse (CHIU *et al.*, 2014a). Les graphiques des profils sont des représentations visuelles exprimés en nombre d'espèces en fonction du paramètre d'indifférence aux espèces rares appelé « q ». Le cumul du nombre d'espèces abondantes s'obtient avec le paramètre q supérieur à 2, par exemple q = 4 (valeur proche de la part de l'espèce la plus abondante obtenue strictement avec q = infini). Puis le cumul du nombre d'espèces communes et abondantes est donné avec q = 2 (indice de Simpson) et le cumul du nombre d'espèces rares, communes, abondantes revient à utiliser q = 1 (indice de Shannon). Enfin, le nombre total d'espèces correspond à q = 0 (MAGURRAN, 2004 ; CHAO *et al.*, 2012 ; MALLARD, 2016b ; CHAO & CHIU, 2016). Dans le programme « les sentinelles du climat », l'ajout d'un lissage des profils par une fonction résume en 4 paramètres les profils et sont pertinents pour les décrire quantitativement. Ces paramètres de lissage proposés sont des éléments qui peuvent être comparés pour un même site, dans le temps par rapport aux variations climatiques, examinés entre plusieurs sites de même nature, entre plusieurs milieux (landes humides, pelouses calcicoles et de montagne). Ils incluent les valeurs des indices classiques Shannon, Simpson, Berger–Parker.

Les analyses statistiques sur ces paramètres montrent en 2019 comme en 2017 et 2018 pour les sites de landes humides (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a) que celui du Vallon de Clamondé a une diversité spécifique en lépidoptères plus importante se dégageant des autres sites. Il est occupé par des végétations plus hygrophiles où les taxons strictement mésophiles sont rares ou absents (MALLARD, 2017b). L'espèce la plus abondante *Minois dryas* est une espèce de milieux plutôt frais et humides (LAFRANCHIS, 2000). Concernant les pelouses calcicoles, en 2019 le site Coteau de Pujols est le moins riche en espèces de lépidoptères. Comme en 2017 et 2018 (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a). La végétation sur ce site est du type de pelouses mésoxérophiles calcicoles subatlantiques à atlantiques. D'après les relevés floristiques, la tendance à la fermeture du milieu pourrait aussi expliquer cette plus faible diversité spécifique en lépidoptères. Le plateau d'Argentine, pelouse xérophile calcicole plus ou moins ouverte, de caractère subméditerranéen, est le site ayant la diversité spécifique en lépidoptères la plus forte comme pour les années précédentes (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a). Les espèces les plus abondantes sont *Lysandra bellargus* et *Melanargia galathea* caractéristiques des pelouses calcicoles (MALLARD, 2016a). En montagne, le site d'Arrious est le plus riche et le site de Pombie le moins riche en espèces. Parmi les espèces abondantes en montagne le genre *Erebia* regroupe plusieurs espèces associées aux milieux froids (LAFRANCHIS, 2000).

Malgré ces spécificités à l'échelle des sites, la composition spécifique est globalement similaire pour l'ensemble des sites par type de milieux. Les sites de pelouses de montagne sont les plus similaires. 2 groupes de sites se distinguent entre les pelouses calcicoles pouvant correspondre aux types de végétation de pelouses xérobromion et mésobromion. 3 groupes en landes humides peuvent également correspondre aux différents types d'association de landes hygrophiles à mésohygrophiles et bas marais acidiphiles. Ces résultats confirment la validation méthodologique de sélection des sites typiques de landes humides et de pelouses calcicoles permettant d'étudier les réponses spatio–temporelles des populations de lépidoptères en milieu humide et en milieu sec face au changement climatique. Cet élément nous permet d'appuyer une analyse par type de milieu, humide, sec et

montagnard, rassemblant le cumul des espèces et des abondances des lépidoptères de l'ensemble des sites. Une analyse en lien avec les relevés floristiques permettra d'affiner les sous-groupes du cortège d'analyse.

La comparaison des profils de diversité spécifique de lépidoptères entre les landes humides, les pelouses calcicoles et les pelouses de montagne permet d'avoir une « image » de la communauté de ces trois types de milieu naturel qui évoluent dans l'espace et le temps. La fragilité visuelle du milieu humide est constatée par un profil de diversité globalement plus faible par rapport au milieu sec.

Le nombre total d'espèces D_0 est la mesure de la richesse du milieu. Il mesure sa capacité potentielle d'évolution par migration, spéciation, extinction, compétition, prédation, etc. Le milieu sec MS est le plus riche, il renferme environ 75 espèces. Les landes humides MH ou de montagne MM se situe à 50 et 53 espèces, ils sont donc proches en terme de richesse. Ces deux milieux ayant moins d'espèces sont plus vulnérables à la perte d'espèces que les milieux secs.

Entre la richesse intrinsèque D_0 et sa fragilité à l'espèce abondante mesurée par D_{inf}, la forme du profil des espèces « rares » est un autre indice de fragilité du milieu. La forme est donnée par F qui dépend de q, $F=(D_q - D_{inf})(D_0 - D_{inf})$ pour $q>0$ et $q<$ infini (très rares $0<q<1$, rares $1<q<2$, courantes $2<q<4$. L'intérêt du lissage est de résumer tout cet intervalle par 3 valeurs principales au lieu de le résumer par 3 indices ponctuels (q=1 Shannon, q=2 Simpson, q=4). Des profils très concaves avec beaucoup d'espèces très rares ont une fragilité intrinsèque car une espèce peu nombreuse a plus de chance de disparaitre statistiquement simplement par son nombre. Un premier paramètre β résume le profil, plus il est important et plus le profil est concave et plus les espèces rares y sont fragilisables. Le milieu sec se situe à 0.76, le milieu de montage 0.52 et le milieu humide 0.11. La fragilité du milieu sec se situe ainsi pour ses espèces « rares ». Après β, l'examen des paramètres m_0 et m_{inf} caractérise où se trouve le point spécifique à surveiller. Plus m_0 est grand et plus les espèces très rares parmi les espèces « rares » sont concernées. En complément d'analyse, plus m_{inf} est proche de m_0 et plus toutes les espèces « rares » sont concernées. Ces valeurs m_0 et m_{inf} sont proches pour les 3 milieux, ils sont ainsi sensibles de la même façon et le paramètre β suffit pour les différencier dans ce cas.

L'hypothèse posée avec le changement climatique est que les profils de diversité devraient changer en richesse et en fragilité. Les pelouses de montagne ont une diversité spécifique plus faible que les pelouses sèches, avec une fragilité dépendant de l'espèce la plus nombreuse. Les landes humides sont aussi riches que les pelouses de montagne et moins fragiles par leurs homogénéités de répartition des espèces. Les profils peuvent devenir plus concaves et fragiles avec le changement climatique. Dans un milieu fragilisé, les espèces du cortège de lépidoptères sont susceptibles d'être alors sujettes à des extinctions locales par des évènements extérieurs, par exemple le Fadet des laîches (*Coenonympha oedippus*) et l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*) pour les landes humides (MALLARD, 2016a).

- Évaluation de l'effort d'échantillonnage et ajustement de la méthode de suivi

La qualité de la représentativité de l'échantillon est quantifiée par le taux de couverture qui mesure l'effort d'échantillonnage. Celui-ci est calculable grâce aux travaux A. TURING et I.J. GOOD (GOOD, 1953). Si les comparaisons entre sites, dans l'espace, dans le temps, doivent être abordées plutôt à taux de couverture constant, il est en pratique retenu d'extrapoler les données des sites moins bien échantillonnés avec leurs incertitudes et si nécessaire d'interpoler les sites les mieux échantillonnés. L'extrapolation des données des sites est un moyen à privilégier pour conserver les données, mais dans le cas d'indices globaux, agrégeant les sites dans une région, elle ajoute une incertitude aux résultats. Il convient d'équilibrer dans la mesure du possible les efforts d'échantillonnage des sites pour

examiner ensuite les similarités et leurs évolutions relatives. L'interpolation systématique au niveau du site serait plus fiable, entraînerait peu d'incertitudes, mais les valeurs sont rapportées à un taux de couverture moyen plus faible (MALLARD, 2016b). Dans la mesure où il est possible d'estimer les données pour augmenter le taux de couverture, d'associer des incertitudes par des calculs de ré-échantillonnages, pour des niveaux d'observations d'individus suffisants, la comparaison des données des sites à taux de couverture constant est une information retenue comme beaucoup plus fiable que celle obtenue à nombre d'individus comptés identique (CHAO & JOST, 2012).

Une découverte des espèces à quasi 100 % de tous les sites n'est pas un objectif. Pour comparer les sites, au lieu de rechercher une telle asymptote, il est possible d'interpoler les données existantes à des taux plus bas, par exemple un site couvert à 99 % peut être dégradé à 85 % (BLOWES *et al.*, 2018). Le taux de couverture supérieur ou égal à 85 % des sites signifie que les transects des sites échantillonnés renferment 85 % des espèces présentes dans le site. Les sites avec un taux plus faible par exemple 70 % peuvent être à leur tour extrapolés comme s'ils avaient été échantillonnés à 85 %. Ainsi, les sites ne sont pas comparés en prenant la valeur du site le moins bien échantillonné mais avec un compromis par interpolation et extrapolation. La littérature conseille de ne pas dépasser une extrapolation d'un facteur de 2 pour le nombre d'individus. Par conséquent, pour améliorer l'effort d'échantillonnage, il existe deux possibilités, soit augmenter le nombre de transect ou augmenter la fréquence des suivis dans le temps. Le nombre et le positionnement des transects ont été élaborés pour couvrir la surface de l'habitat homogène mais également pour éviter le biais du double comptage d'individus (MALLARD, 2016b). Il a ainsi été décidé d'augmenter en 2016–2019 le nombre de suivis dans l'intervalle de 15 jours entre les suivis de mai et août pour les sites insuffisamment échantillonnés.

Les résultats montrent que l'augmentation des suivis a permis d'obtenir un effort d'échantillonnage suffisant sur l'ensemble des sites. De plus, les conditions d'observation sont réalisées dans de bonnes conditions météorologiques similaires entre les suivis à 90%. Les sites suivis en 2019 sont validés jusqu'à la fin du programme en 2021. L'analyse de l'effort d'échantillonnage pour l'année 2019 montre que seulement 4 sites qui n'ont pas un effort suffisant pour obtenir une extrapolation fiable. Les sites de pelouses de montagne de Pombie et de Peyranère sont au maximum des possibilités de fréquence de suivis soit 5 relevés par an. Le site de pelouse calcicole Grousset pourrait passer de 5 suivis par an à 6–8 suivis par an. Enfin, le site de landes humides de Grande lande de 4 suivis par an à 5–6 par an.

En 2017 – 2019, les taux de couverture pour caractériser les milieux à partir des diversités des sites secs, humides et de montagne de la région sont de l'ordre de 99 % donc le nombre de sites est suffisant pour obtenir des résultats significatifs par type de milieu justifiant le protocole déjà en place pour caractériser la région située entre les latitudes 43°, 44° et 45°. Pour couvrir la région Nouvelle-Aquitaine des sites pourront être ajoutés en latitude 46°.

- L'interpolation et l'extrapolation

L'interpolation et l'extrapolation ont pour but d'estimer le nombre réel d'espèces d'un milieu à partir d'un échantillonnage. À partir des espèces observées, en particulier celles avec 1 et 2 individus (singletons et doubletons), il est possible d'estimer le profil de diversité exhaustif dit asymptotique pour un effort de couverture qui serait proche de 100 %. Deux méthodes combinées coexistent. D'un côté, les estimateurs non paramétriques, comme ceux dits de « Chao » ou les estimateurs « Jackknife » (CHIU *et al.*, 2014b ; MARCON, 2015b). Ils donnent une valeur du nombre d'espèces manquantes à partir des résultats obtenus. D'un autre côté, il s'agit d'extrapoler les courbes d'accumulation des espèces pour s'approcher des valeurs d'un dénombrement exhaustif. Disposant de 3 années de suivis, il s'agit

d'utiliser et d'appliquer ces travaux. La formulation de l'extrapolation récente de J. BEGUINOT est donnée en parallèle à celle d'A. Chao largement utilisée. L'extrapolation de Chao est moins générale que celle de J. BÉGUINOT qui combine au mieux 2 résultats (BEGUINOT, 2015).

Au total sur tous les sites de 2017 à 2019, 13 893 individus ont été observés. L'extrapolation a permis d'estimer pour chaque site le nombre d'espèces limite théorique existant sur 1 année. Les sites qui ont théoriquement une richesse plus forte avec une quarantaine d'espèces sont ceux de Daglan, du Plateau d'Argentine, Coteau de Fontenelles et du site de pelouse de montagne Arrious. Le site le moins riche est un site de landes humides le site de l'étang de Lacanau.

- Traits biologiques et changement climatique

Le cumul des dénombrements s'inscrit dans une démarche de traitement de caractérisation du milieu par année. Ces données d'abondance sont complétées peu à peu avec leurs traits pour caractériser l'évolution de la biodiversité. Les individus sont alors associés à des catégories de taille, de couleur, etc. qui sont autant de traits de regroupement. Cela conduit à définir de façon générale des distances entre les espèces, avec des composantes mesurées soit les proportions relatives, la taille de l'envergure, la distance phylogénétique ou des composantes d'informations comme le classement en liste rouge.

Selon des analyses sur les traits caractérisant les espèces, la taille et la couleur sont les deux variables explicatives les plus importantes. De 2017 à 2019, le nombre d'individus de petite taille et de couleur claire semble être privilégié au détriment du nombre de lépidoptères d'espèces sombres de couleur marron et des espèces de grande taille. En lien avec le constat sur l'abondance, la diversité des espèces de couleur claire semble augmenter au cours du temps avec une tendance plus forte pour les pelouses calcicoles. Cette tendance devra être confirmée par la suite sur plusieurs années afin d'obtenir une tendance statistiquement fiable. Ce constat rejoint la bibliographie qui montre cette tendance en lien avec le changement climatique (ZEUSS *et al.*, 2014).

Des individus plus nombreux avec une taille plus faible peut être une adaptation. La combinaison des traits eux-mêmes est prise en compte (FONTANA *et al.*, 2016). Le traitement croisé des abondances associées aux traits et des profils de diversité (STEWART *et al.*, 2019) sont une piste d'analyse (MARCON, 2015a ; BEGUINOT, 2018 ; PAVOINE & RICOTTA, 2019) des effets du changement climatique sur le cortège des lépidoptères.

- Perspectives d'analyse mécanistique et statistique

Les observations sur le terrain dans le temps conduisent à des dénombrements d'individus qui sont répertoriés dans des espèces ou des groupes d'espèces. Les graphiques des profils de diversité sont résumés par des paramètres pour éviter des analyses complexes à plusieurs centaines de variables. Les analyses statistiques utilisées sur ces paramètres pourront être complétée par des analyses de modèle Linéaire Généralisé (GLM) avec la prise en compte de facteurs environnementaux et les types de végétations. Les paramètres du climat, température, humidité, et les paramètres biologiques couplés seront peu à peu introduits dans les prochaines analyses pour aborder plus finement les premiers résultats. Ce travail demandera en pratique une collaboration avec le Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (CBNSA) en charge des suivis floristiques sur ces mêmes sites.

Dans ce chapitre, les espèces ne sont différenciées que par leurs dénombrements ou par quelques traits. Il est possible de coupler les proportions relatives de dénombrements aux traits des espèces par une pondération, une distance entre les espèces (DALY *et al.*, 2018), distance liée à la notion de diversité

fonctionnelle. Cela peut être une distance dans un espace avec des traits généraux de fonctionnalité des lépidoptères (HANSPACH *et al.*, 2015). L'ensemble des axes des traits forme un hyper volume où sont placées les espèces, chaque espèce i est distante de l'espèce j de d_{ij}. Les espèces existent ainsi par leurs quantités et leurs caractéristiques. Les traits principaux sont par exemple le sexe, la longueur de l'aile, la surface de l'aile, la performance de vol, la colorisation, la masse du corps, la longueur du corps. Ces traits peuvent être en pratique adimensionalisés par la moyenne et l'écart-type et reliés entre eux, diminuant d'autant le nombre d'axes d'analyse. La longueur des ailes et la performance de vol sont deux clés de réponse au changement climatique. La taille des ailes peut devenir un frein à la performance de vol (LEGRAND *et al.*, 2016). En effet, le métabolisme s'accélère avec la température et la taille des individus diminue (CHEN & FENG, 2016). Ce trait est abordé par exemple par la relation entre l'abondance N_ind d'une espèce et sa taille moyenne « W ». Damuth (1981). La diminution de la taille est également un indice d'extinction des espèces (CHICHORRO *et al.*, 2019).

En complément aux traits, ces espèces peuvent être plus ou moins dissociées selon leurs histoires évolutives (MALLARD, 2016b). La théorie de l'évolution est reconnue comme la référence pour décrire la transformation des plantes et des animaux dans le temps. La discipline associée est la phylogénétique pour décrire la genèse des différentes classes où les individus peuvent être regroupés. La méthode représentant le processus d'évolution dans le temps est généralement un arbre, bien que les nouveaux développements le transforment en un réseau, en un anneau. Les « feuilles » de cet arbre sont les espèces étudiées. Le développement de la biologie moléculaire a permis l'utilisation de séquences de macromolécules biologiques pour obtenir des informations sur cette histoire évolutive. Celles qui présentent des séquences identiques ou similaires sont posées comme provenant d'un ancêtre commun construisant ainsi peu à peu cet arbre de façon statistique. Les branches de l'arbre, définies sur un plan topologique, présentent des longueurs associées qui pondèrent les espèces entre elles, comme les distances précédentes liées au trait de taille (MARCON, 2015a ; PAVOINE *et al.*, 2017). L'analyse des profils de diversité pourra ainsi être complétée par l'intégration de traits biologiques et de la diversité phylogénétique (WIEMERS *et al.*, 2019) toujours dans le cadre généralisé des « nombres de Hill » utilisé dans ce chapitre pour les abondances.

2.4.2 Degrés jours et point de rosée

- **Comparaison entre les résultats des stations météorologiques et les bilans de Météo France**

Une démarche mécanistique pour définir des paramètres climatologiques en lien avec la biodiversité et statistique a été initiée sur la relation mésoclimat (température / humidité)-lépidoptères et ascalpahes. Les températures maximales ou minimales des journées sur l'année, la courbe du cumul des degrés-jours, l'analyse des profils des journées sur un plan thermique, les courbes de point de rosée sur l'année sont autant de paramètres à mettre en lien avec les abondances des individus, les taux d'évolution des espèces, etc. En 2017, un premier plan d'analyse mécanistique a été proposé (MALLARD, 2017b). Cette méthodologie d'analyse a été approfondie cette année et appliquée en exercice sur l'étude de la relation entre les suivis lépidoptères et les mesures des stations météorologiques sur sept sites d'étude en milieu sec et humide.

L'année 2018 est en moyenne plus chaude que l'année 2017 d'après les analyses des stations météorologiques. Ce constat rejoint l'analyse de Météo France qui indique que l'année 2018 est l'année la plus chaude depuis le début du XXe siècle (METEO FRANCE, 2018). Les deux années se classent parmi les plus chaudes de la décennie.

L'année 2017 a été marquée par une grande douceur et très peu de précipitations (METEO FRANCE, 2018). D'après nos analyses, l'arrivée des températures chaudes lors de l'année 2017 a été plus précoce. Le bilan de Météo France indique que les mois de février, mars et juin ont été particulièrement chauds, bénéficiant de températures en moyenne plus de 2 °C au-dessus des normales. Le printemps et l'été 2017 ont même été les 2èmes plus chauds jamais observés depuis 1900 (METEO FRANCE, 2017). Les mesures d'humidité sur les sites sentinelles montrent également que l'année 2017 était plus sèche que l'année 2018.

Les mesures de l'année 2018 montrent des températures plus élevées qu'en 2017 mais une humidité de l'air plus importante. En 2018, les températures en France sont restées en moyenne plus élevées que la normale depuis le mois d'avril. L'été 2018 s'est classé au 2e rang des étés les plus chauds derrière 2003. Le premier semestre, de janvier à juin, a bénéficié d'une pluviométrie abondante, avec un excédent supérieur à 60 % en janvier et mars. La France a ensuite connu, jusqu'à fin novembre, un déficit pluviométrique persistant (METEO FRANCE, 2018).

Le début d'année 2017 est donc plus chaud plus rapidement en début d'année et plus sec et le début d'année 2018 est plus humide et plus chaud en été. Ces résultats sont confirmés par les données des stations de Météo France et valident le protocole de mesure mis en place.

- Relation entre les résultats météorologiques et les profils de diversité des lépidoptères

Le cumul des degrés-jours sur l'année montre une différence en fin d'année avec l'année 2018 au global plus chaude que 2017. L'année 2018 a débuté par un retard de degrés-jours par rapport à 2017, ce retard a été rattrapé puis dépassé après l'été. L'ordre de grandeur du retard est d'une 1 semaine pour atteindre le même niveau entre 2017 et 2018. La différence est de 100 degrés-jours début juillet, cela correspond à l'ordre de grandeur de l'énergie nécessaire pour passer pour un insecte d'un stade à un autre. Le milieu sec est plus chaud que le milieu humide et la différence entre les années est plus faible pour le milieu humide.

Pour le milieu sec, l'année 2018 profite des individus créés en fin d'année 2017 et se trouve à un niveau plus haut début mai. Il évolue moins rapidement qu'en 2017 en début d'année puis reprend une progression plus rapide pour terminer un peu plus haut qu'en 2017.

Dans le milieu humide, les dénombrements d'individus de lépidoptères dans la période de mai jusqu'à la fin août sont équivalents en 2017 et en 2018. L'effet tampon des milieux humides pourrait expliquer que l'effet d'un temps sec s'y fait moins ressentir. Cependant, la diversité spécifique y est un peu inférieure et en retard.

Le milieu de montagne 2018 est au-dessus de 2017. Un biais de dénombrement est en partie lié à ces résultats (4.6 km parcouru en 2017 pour 188 individus contre 7.2 km en 2018 avec 474 individus, rapport de 1.56 en nombre de km et nombre d'espèces augmenté de 1.25).

Les données climatiques 2019 ne sont pas recueillies à la date de rédaction de ce rapport. Cette année sera donc étudié dans le prochain rapport.

- Lien entre les résultats météorologiques et les traits biologiques de couleur et de taille

L'analyse des traits biologiques permet ensuite de comprendre quels sont les assemblages modifiés. Sur ces premières analyses exploratoires, la taille et la couleur sont utilisées car ce sont des variables les plus caractéristiques en réponse au climat. Globalement, de 2017 à 2019 les années sont

de plus en plus chaudes. La littérature indique qu'en conséquence les ectothermes, les lépidoptères de petites tailles (SHERIDAN & BICKFORD, 2011) et de couleur claire (ZEUSS *et al.*, 2014) seront privilégiés face au changement climatique. De plus d'après la bibliographie, le métabolisme les larves de papillons, dont la température corporelle dépend de l'environnement, augmente à des températures plus élevées car les processus biochimiques sont plus rapides. Par conséquent, les larves consomment plus d'énergie qu'elles ne peuvent en tirer en se nourrissant. Ce changement est si important que le taux de croissance larvaire diminue. Et lorsque les larves seront plus petites, les papillons adultes seront également plus petits (BOWDEN *et al.*, 2015). En parallèle avec des données de terrain regroupées, les études en laboratoire peuvent permettre de mieux comprendre la relation entre les traits biologiques tels que la taille et les variables climatiques de certaines espèces. Par exemple, un projet expérimental ExplorEcoLab développé par l'association scientifique Exploratory Ecology étudie en condition de laboratoire les effets du changement climatique sur la relation papillons–plantes hôtes–fourmis. Les cycles biologiques des espèces de *Polyommatus icarus*, de ses plantes hôtes *Lotus corniculatus* et *Trifolium repens* ainsi que leur relation avec la fourmi de *Lasius niger* sont recréés en milieu clos. Les facteurs climatiques et environnementaux sont ensuite contrôlés pour étudier les facteurs déterminants de ces espèces et simuler différents scénarios climatiques pour mieux comprendre les impacts futurs sur ces espèces (EXPLORATORY ECOLOGY, 2019).

La petite taille est un impact au niveau de la croissance, la couleur claire permet quant à elle de moins absorber les rayons du soleil, c'est une réponse de sélection statistique. En milieu de plaine, nos résultats exploratoires indiquent que la diversité des espèces de petite taille augmente, c'est-à-dire qu'il y a plus d'espèces de petites tailles en 2017 qu'en 2018. En milieu montagnard, l'effet inverse est constaté avec plus d'espèces de petite taille et moins de grande taille en 2017. L'hypothèse posée est que les espèces de grandes tailles pourraient migrer en altitude. Les espèces de grande taille sont également moins importantes en 2017 pour les milieux humides. En conséquence, ces premiers résultats exploratoires nous permettent d'émettre l'hypothèse d'une modification des assemblages d'espèces avec des réponses différentes en traits en fonction des types de milieux naturels et des capacités de déplacement des espèces. Les suivis sur plus long terme de 10 à 20 ans permettront de confirmer cette tendance et d'être plus robuste au niveau statistique.

Ces premiers résultats exploratoires sont des hypothèses à confirmer sur l'ensemble des sites de suivis, sur plusieurs années avec l'évolution des similarités mesurant les échanges, les migrations dans la région (valeurs de CqN, SqN). Elles seront complétées peu à peu dans les années suivantes par des méthodes de régression les plus utilisées (GLM, GAM, etc.) (CARVALHO *et al.*, 2010). Le Modèle linéaire généralisé, GLM, permet l'évaluation de la relation entre le changement climatique et la présence/absence ainsi que l'abondance des populations (faune et flore), par exemple, l'étude de Rafferty (2011) sur la relation entre la floraison–pollinisateurs et le climat.

- Vers la modélisation et projection de l'année climatique

A partir des modèles empiriques des degrés jours, il est possible de simuler ces indices dans des scénarios futurs comme cela été proposé par des auteurs sur l'espèce *Chaetodactylus krombeini* (AHN *et al.*, 2016). En théorie, l'augmentation des degrés-jours par le changement climatique pourrait entrainer le développement d'individus de plus en plus vite, en plus grand nombre, plus petits avec des capacités de déplacement plus limitées, des inerties thermiques plus faibles. Le dépassement des températures limites agira également sur la perte d'individus.

Pour générer des années virtuelles à partir des scénarios de climat et leurs valeurs moyennes, les valeurs de T_{min} et des T_{max} pour chaque jour de l'année peuvent être calculées pour différentes valeurs

de 4 paramètres mentionnés. Les équations ci-dessous les explicitent avec μ moyenne, λ amplitude, ϕ déphasage, γ étendue, courbure autour de la valeur max annuelle. A partir de ces valeurs de Tmin et Tmax d'une journée, les températures horaires sont générées avec le profil moyen des évolutions journalières durant la période d'avril à octobre. Connaissant les températures horaires des années virtuelles, les degrés-jours s'en déduisent ensuite. A partir des degrés-jours, les taux de croissance potentiels des individus sont obtenus et le nombre d'espèces peut en être déduit. Une plage de dispersion est associée à chaque paramètre et avec la méthode de Monte-Carlo, les incertitudes en sont déductibles.

Par exemple, les lissages de l'année et de la journée, une fois combinés donnent le profil moyen des températures journalières pour tous les jours à toute heure h. Au jour n° j, j≥0 et ≤365 et à l'heure h du jour, 0≤h≤23, soit un nombre décimal en jour t=j+h/24. Pour l'année, chaque jour est défini par:

$$TMin(j) = (\mu_{min} - \lambda_{min}) + 2\,\lambda_{min}\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\,\pi\,\frac{(j-\emptyset_{min})}{365}\right)\right)^{\gamma}$$ 4 paramètres

$$TMax(j) = (\mu_{max} - \lambda_{max}) + 2\,\lambda_{max}\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\,\pi\,\frac{(j-\emptyset_{max})}{365}\right)\right)^{\gamma}$$ 4 paramètres

La température durant chacune des journées, soit le jour « j » de l'année à « h » heure entre 0 et 23, soit au temps décimal « t » avec j=int(t) et h=(t-j)24 est donné par exemple j=1205=120ème jour de l'année à l'heure h=11h :

$$fT = (TMax(j) - TMin(j))\left(\frac{\left(\frac{m}{t_m}\right)\left(\frac{h}{t_m}\right)^{m-1} e^{-\left(\frac{h}{t_m}\right)^{m}}}{A\,Coeff}\right) + TMin(j)$$, 2 paramètres m, t_m pour la journée

Un Coefficient est rajouté a priori, il permet d'avoir un paramètre d'ajustement de lissage-données. Si la valeur maximale en degrés-jour est connue, il est de l'ordre de 1.03 pour les données du site BROUS, et ce coefficient de 1.03, pour un Tmax -Tmin de 20°C, il correspond à 0.6 °C en valeur absolue de température.[1]

Le tracé suivant de l'année 2017 du site BROUS présente les données horaires des mesures de température par la station météorologique (cercles noirs), le lissage des températures minimales des journées en bleu et des températures maximales en rouge sur l'année, les tracés des températures horaires en jaune qui remplacent statistiquement en moyenne les données mesurées (Fig. 86).

[1] Fonction VBA : T_jour = Tmini + (Tmaxi – Tmini) * Tj(((jour – Int(jour)) * 24), m, tm) / (Coeff * MaxT).

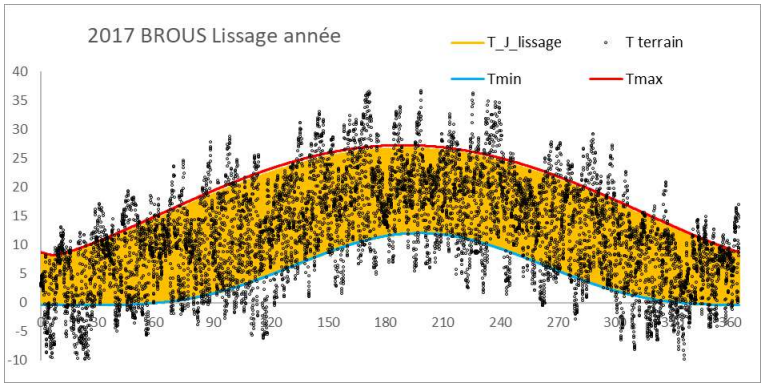


Fig. 86. Simulation d'une année de données thermiques horaires (10 paramètres), données horaires des mesures sur le terrain des températures (cercles noirs), lissage des températures minimales des journées en bleu(4) et des températures maximales en rouge(4)de l'année 2017, données horaires en jaunes(2) pour le site BROUS.

Les tracés suivants extraits de la figure précédente montre sur 1 mois les températures horaires journalières mesurées en cercles noirs et les variations journalières retenues en moyenne. Il s'agit de conserver le bilan énergétique dans l'année en degrés-jours et en qualité des alternances jour-nuit. Toutes les données horaires sont générées par 10 paramètres, 4 pour les températures basse, 4 pour les températures hautes, 2 pour les profils des journées (Fig. 87).

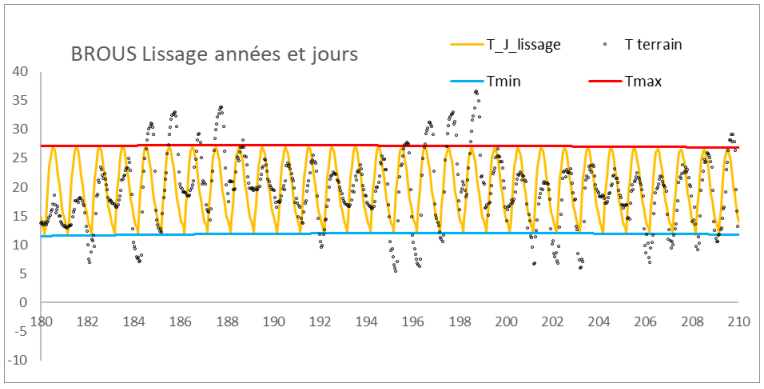


Fig. 87. Températures horaires journalières mesurées (cercles noirs) et variations journalières en moyenne sur un mois de l'année 2017 pour le site BROUS.

Une perspective d'analyse pour les années suivantes serait d'intégrer les degrés jours et l'humidité dans une seule équation. Des auteurs ont proposé un modèle qui utilise les degrés jours (GDD) et le temps hydrothermal (HTT). Une fonction de Weibull a été adaptée à la GDD et à la HTT par les auteurs (MARTINSON *et al.*, 2007).

2.5 Conclusion

Les lépidoptères sont reconnus comme l'un des groupes indicateurs du changement climatique. La mise en place de protocoles de suivis biologiques standardisés à long terme est nécessaire pour modéliser les impacts du changement climatique sur ces espèces. Dans le cadre du programme les sentinelles du climat, une année de mise en place en 2016 et trois années de suivis de 2017–2019 ont permis d'avoir une méthode de suivis des lépidoptères évaluée, ajustée, et traitée avec des propositions d'analyse sur un plan mécanistique de compréhension des phénomènes et statistique d'extraction des paramètres.

Le comptage des lépidoptères est standardisé et basé sur le protocole STERF reconnu au niveau national. 47 sites de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne ont été sélectionnés selon des critères spécifiques à la question du changement climatique. À partir des données d'observation d'individus répartis en espèces ou groupes d'espèces un fichier de données au niveau des espèces est généré permettant des analyses au niveau de l'espèce.

L'analyse choisie par les « nombres de Hill » permet de généraliser les indices de diversité classiques utilisés en écologie et de les inclure dans un profil de diversité. Ces profils au niveau des sites, des milieux, de la Région sont résumés par 6 paramètres. À partir des données d'abondance sur l'année en lien avec les profils, la qualité de l'effort d'échantillonnage est estimée en particulier à partir des singletons de l'échantillon et des doubletons. À l'échelle régionale de la Nouvelle-Aquitaine, l'effort d'échantillonnage défini dans le programme est suffisant dans les latitudes 43 à 45. L'effort d'échantillonnage sera augmenté en 2020 sur quelques sites pour conserver une analyse à ce niveau. Ces données paramétrées permettront de comparer les sites, les milieux, dans l'espace, dans le temps à taux de couverture constant en privilégiant la méthode d'interpolation. Les indices de similarité des sites entre eux ont montré également que les populations de lépidoptères et ascalaphes suivies représentent bien les types d'habitat permettant une analyse dissociée des landes humides, pelouses calcicoles et des pelouses de montagne.

Les données climatiques des stations météorologiques sont résumées par des paramètres et analysées en lien avec les profils de diversité. L'année thermique des données horaires des températures est définie avec 10 paramètres correspondant aux profils des alternances jour-nuit, aux indices de degrés-jours et aux points de rosée. Suite aux analyses des mesures de stations météorologiques, l'année 2017 est caractérisée par un printemps-été plus chaud et sec, et 2018 un printemps-été moins chaud et plus humide que l'année 2017. Le cumul des degrés sur l'année montre une différence de l'ordre de 1 semaine pour atteindre le même niveau entre 2017 et 2018 et la différence est de 100 degrés-jours début juillet, cela correspond à l'ordre de grandeur de l'énergie nécessaire pour l'évolution d'un insecte d'un stade à un autre. La diversité spécifique n'est pas modifiée pour le milieu sec. Au contraire, les espèces de lépidoptères de landes humides et de montagne sont impactées par un réchauffement du mésoclimat. Globalement, la comparaison entre les résultats des milieux montre une fragilité des espèces de lépidoptères de landes humides et de montagne lors d'un printemps-été chaud et sec suggérant une sensibilité dans le futur plus importante au changement climatique que pour les milieux secs. Concernant l'assemblage des espèces, les traits biologiques de couleur et de taille ont montré une tendance à l'augmentation des espèces de petites tailles et de couleur claire en fonction des années. Ces premiers résultats exploratoires sur ces quelques sites sont des hypothèses à confirmer sur l'ensemble des sites de suivis et sur plusieurs années. Les résultats des paramètres des profils biologiques et climatiques seront la base de la modélisation et de projection dans des scénarios futurs du GIEC.

Les évolutions du projet concernent l'intégration des traits des espèces avec les profils de diversité. En effet, les espèces ne sont différenciées que par leurs dénombrements, il sera également possible d'ajouter une pondération, une distance entre les espèces issues de différents traits biologiques (par exemple la taille, couleur, etc.). L'analyse des profils de diversité pourra ainsi être complétée au cours du programme en fonction des ressources disponibles. Pour l'aspect climatique, l'analyse est abordée avec le paramètre principal la température conduisant aux degrés–jours, l'évolution consisterait à y ajouter de façon couplée l'humidité avec une relation entre les degrés jours et le point de rosée qui est mesuré par l'humidité relative.

En parallèle des données de terrain, un travail d'écologie exploratoire en laboratoire pourrait être associé pour étudier en milieu contrôlé la relation taille, température, humidité pour certaines espèces.

Chapitre 3. Phengaris alcon écotype « alcon » (Denis & Schiffermüller, 1775) - Azuré des mouillères

Auteurs : *Sandy Bulté, Pierre-Yves Gourvil,* ***Contributeurs :*** *Nicolas Dejean, Vincent Duprat, Christophe Fréchaut, Dominique Galand, Gilles Granereau, Paul Haettel, Joan Hochet, Fanny Mallard, Séverine Marichal, Justine Poujol, Mathilde Poussin, Paul Tourneur, David Soulet*

Résumé : *Phengaris alcon* écotype « *alcon* », papillon rare et menacé inféodé aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, voire mésophiles dans certains secteurs du Pays Basque et des Pyrénées, possède un cycle de vie qui dépend de deux hôtes : une fourmi du genre *Myrmica* et d'une plante, *Gentiana pneumonanthe*. La phénologie de la plante (stades bourgeons et floraison) est un paramètre important pour les chenilles de *P. alcon*, la présence de bourgeons et de fleurs sur les pieds de *G. pneumonanthe* étant primordiale pour leurs premiers stades larvaires. La survie de ce papillon dépend alors d'un fragile équilibre entre l'évolution de la végétation (influant sur la présence des hôtes) et l'évolution phénologique de *P. alcon* et G*. pneumonanthe*. Face au changement climatique, ce fragile équilibre pourrait être impacté du fait de la raréfaction de son habitat et d'un changement de phénologie de sa plante hôte. Pour étudier les effets du changement climatique sur les populations de *P. alcon*, des suivis de la phénologie de *G. pneumonanthe* et des pontes du papillon ont été initiés en 2017 sur 5 sites répartis en Nouvelle-Aquitaine. La méthode utilisée est celle des quadrats permanents. Des ajustements méthodologiques sont proposés au regard des résultats obtenus en 2018 et 2019. Les résultats restent encore préliminaires mais des variations annuelles et inter-sites sont constatées et analysées en fonction des connaissances bibliographiques connues sur *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon*.

Mots-clés : changement climatique, floraison, *Gentiana pneumonanthe*, quadrat, landes humides, *Phengaris alcon*, phénologie, positionnement œufs.

3.1 Introduction

De répartition eurasitatique, l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon écotype « alcon »*, Denis & Schiffermüller, 1775) est une espèce de papillon inféodée aux landes et prairies humides, tourbeuses ou paratourbeuses, voire mésophiles dans certains secteurs du Pays Basque et des Pyrénées. Considéré comme vulnérable en Aquitaine (OAFS, 2019a) et en danger critique d'extinction en Poitou-Charentes (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019), son statut en Limousin étant également précaire avec des populations en déclin et très localisées, les populations de *P. alcon* en Nouvelle-Aquitaine apparaissent très fragmentées et semblent déconnectées les unes des autres du fait principalement de la dégradation, la disparition et le morcellement de son habitat. Sa période de vol s'étale de la mi-juillet à fin août et occasionnellement jusqu'à mi-septembre et varie selon la latitude et l'altitude. C'est une espèce de papillon spécialiste du fait de son cycle de vie complexe qui dépend à la fois de la présence de fourmis-hôtes (principalement *Myrmica scabrinodis, M. ruginodis* ou *M. rubra*) et d'une plante-hôte, la Gentiane des marais (*Gentiana pneumonanthe* Linné, 1753), qui sont nécessaires au développement de la chenille.

Espèce assez rare en Nouvelle-Aquitaine (LEBLOND *et al.*, 2019), *Gentiana pneumonanthe* est une plante hémicryptophyte, vivace, que l'on retrouve de façon localisée en Nouvelle-Aquitaine, dans des landes mésophiles à hygrophiles ou zones tourbeuses à paratourbeuses. Sa floraison est tardive : elle s'étale de juillet à octobre et dépend de sa répartition. Elle constitue l'unique plante hôte de *P. alcon* écotype « *alcon* » : dès leur émergence, les femelles vont pondre des œufs préférentiellement au niveau des bourgeons et des fleurs et parfois sur la tige et les feuilles, et de préférence sur les hampes de *G. pneumomanthe* les plus grandes et les plus visibles parmi la végétation (BONELLI *et al.*, 2005 ; NOWICKI *et al.*, 2005). Ce comportement de pontes est ainsi supposé optimiser les chances de survie des larves puisque les trois premiers stades larvaires s'effectuent dans les fleurs de *G. pneumonanthe* (DUPONT, 2010a). La survie de *P. alcon* dépend donc d'un fragile équilibre entre l'évolution de la végétation et la présence de ses deux hôtes.

Face au changement climatique, ce fragile équilibre pourrait être impacté, non seulement du fait de la raréfaction, voire disparition, des landes humides à tourbeuses, au profit d'autres végétations plus sèches (MALLARD, 2017b), impactant ainsi directement la flore inféodée à ce type de végétation telle que *G. pneumonanthe* ; mais aussi du fait des modifications de températures et d'humidités qui influencent la phénologie de *Gentiana pneumonanthe* et donc indirectement la survie des populations de *P. alcon*. En effet, étant donné que la survie des chenilles est dépendant de la présence de bourgeons et de fleurs, une désynchronisation entre la période de vol des imagos et la période de floraison de *G. pneumonanthe* pourrait entrainer des effets négatifs sur les populations de *P. alcon* (MALLARD, 2016a).

Peu de données existent sur la phénologie de *G. pneumonanthe* en lien avec des gradients de latitude, d'altitude et d'humidité. A travers la modélisation de différents scénarios, CORMONT *et al*, (2013) ont notamment étudié les effets du changement climatique sur les populations de *G. pneumonanthe* et leurs répercussions sur les populations de *P. alcon*. Les auteurs ont montré que des températures plus élevées, entrainant des modifications de la répartition des populations de *G. pneumonanthe*, affectaient négativement les populations de *P. alcon*. En plus d'une modification d'aire de répartition, il est possible que le changement climatique impacte également la date de floraison de *G. pneumonanthe*. Ainsi, se pose la question de l'adaptation des populations de *P. alcon* en Nouvelle-Aquitaine si un décalage de la floraison survenait avec le changement climatique. L'hypothèse émise est qu'avec des températures plus élevées au printemps et des sécheresses plus précoces, la floraison de *G. pneumonanthe* pourrait être plus tardive avec un décalage variable selon la zone géographique

et le contexte (montagne/plaine). Plusieurs hypothèses peuvent être émises quant à la réponse de *P. alcon* face au décalage de phénologie sa plante hôte. Une première hypothèse se base sur un possible décalage de la période de vol de *P. alcon* dû à l'influence des températures et de l'humidité au sol sur l'émergence des imagos et qui pourrait correspondre à la nouvelle période de floraison de *G. pneumonanthe*. Une seconde hypothèse serait que le vol du papillon ne soit plus adapté à la phénologie de sa plante hôte, entrainant ainsi des impacts qualitatifs (date de ponte, positionnement des œufs sur la plante hôte), et quantitatifs (nombre d'œufs pondus) sur les populations de *Phengaris alcon*.

Deux objectifs ont donc été définis pour cette étude :

1. déterminer les impacts du changement climatique sur la phénologie de *Gentiana pneumonanthe* ;
2. évaluer les conséquences des modifications phénologiques de *Gentiana pneumonanthe* sur les populations de *Phengaris alcon*, notamment sur le comportement de ponte.

3.2 Matériel et Méthodes

3.2.1 Sites d'étude

Les sites d'étude ont été sélectionnés en fonction de la répartition de *Phengaris alcon* en Nouvelle-Aquitaine, de la présence de populations importantes de *G. pneumonanthe* et d'une répartition spatialement équilibrée en Nouvelle-Aquitaine. La maitrise foncière est également un élément fondamental à prendre en compte afin d'assurer la pérennité des suivis dans le temps (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a).

Au total, cinq sites sont validés pour les suivis *P. alcon* et *G. pneumonanthe* (2 en Gironde, 1 à la limite de la Gironde et des Landes, 2 dans les Pyrénées-Atlantiques) (Fig. 88).



Sites validés pour les suivis de Phengaris alcon alcon et Gentiana pneumonanthe.

Fig. 88. Situation géographique des sites d'études validés pour les suivis de P. alcon et G. pneumonanthe.

3.2.2 Méthode d'échantillonnage des individus et identification des espèces

- Recensement de G. pneumonanthe sur l'ensemble de la surface des sites

Afin de sélectionner les unités d'échantillonnage, un recensement de l'ensemble des pieds de *G. pneumonanthe* a été réalisé au début de l'étude. La méthode de dénombrement consiste à parcourir l'ensemble de la zone favorable à *G. pneumonanthe* par bande d'environ deux mètres, à faible allure et de pointer au GPS (précision maximale de 3m) tous les pieds détectables (à l'état végétatif, en bourgeons, en fleurs, etc.).

Ce dénombrement est reconduit tous les deux ans sur chaque site afin d'évaluer l'évolution de la répartition spatiale des populations de *Gentiana pneumonanthe*, sachant qu'une répartition régulière des pieds de *G. pneumonanthe* favorisera une meilleure répartition des chenilles et limitera donc la compétition intra-spécifique dans les nids de fourmis hôtes (HABEL *et al.*, 2007).

- Suivis de Gentiana pneumonanthe et des pontes de Phengaris alcon

La méthode des quadrats pour l'étude des populations de *G. pneumonanthe* semble se dégager dans la littérature (KESEL & URBAN, 1999 ; VAN DYCK & REGNIERS, 2010). Cette méthode consiste à déterminer une surface dans laquelle les individus sont comptés et différents paramètres relevés. En ce qui concerne l'étude des populations de *P. alcon*, il existe depuis 2017 un protocole standardisé permettant d'évaluer l'état de conservation des populations de ce papillon (BELENGUIER *et al.*, 2017). Ce protocole consiste, entre autre, à compter de manière exhaustive les pieds de *G. pneumonanthe* et les œufs de *P. alcon* sur un site donné. Cette méthode présentant une méthodologie assez lourde en termes d'investigation sur le terrain, un échantillonnage sous forme de quadrats a donc été préféré.

Afin de définir l'effort d'échantillonnage minimal requis, un test entre deux méthodes d'échantillonnage par quadrats (transects vs quadrats permanents 10x10m) a été réalisé en 2017 (MALLARD, 2017b). A l'issu de ce test, c'est la méthode des quadrats permanents qui a été sélectionnée. Ainsi, pour chaque site, deux quadrats permanents, d'une surface de 100m² (10x10m), ont été sélectionnés parmi les zones à plus forte densité en *G. pneumonanthe* sur SIG (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b) puis repérés sur le terrain à l'aide de coordonnées GPS. Quand cela a été possible, ils ont été matérialisés par des tiges métalliques enfoncées dans le sol (excepté sur le site du camp militaire de Captieux et Ellorimendi) et lors des suivis, les quadrats peuvent être repérés à l'aide de piquets et de cordes.

La méthodologie de comptage consiste à recouper chaque quadrat de 100m² en 25 quadrats de 4m² afin de faciliter le comptage des pieds de *G. pneumonanthe* et éviter les doubles comptages (Fig. 89). Pour chaque quadrat de 4m², une recherche minutieuse des pieds de *G. pneumonanthe* est effectuée au sein de la végétation. Chaque pied et chaque hampe associée sont numérotés. Pour chaque hampe, les éléments suivants sont notés sur une fiche de relevés :

- le nombre de bourgeons ;
- le nombre de fleurs épanouies ;
- le nombre de fruits ;
- le nombre d'œufs pondus sur les fleurs et/ou bourgeons ;
- le nombre d'œufs pondus sur les tiges ;
- le nombre d'œufs pondus sur les feuilles.

L'observateur cherche également à signaler la présence de fourmilières de *Myrmica* au sein des quadrats. De plus, il peut annoter toute remarque jugée pertinente sur la phénologie de *G. pneumonanthe* ou tout autre élément.



Fig. 89. Illustration de la méthode de relevé pour les suivis de P. alcon et de G. pneumonanthe. © Justine Poujol.

Chaque quadrat de 100m² est suivi une année sur deux (Fig. 90) afin d'éviter les impacts du sur-piétinement sur le milieu et les espèces, excepté pour le site du camp militaire de Captieux pour lequel les zones d'accès sont très limitées. La fréquence des suivis est d'un passage par semaine, en privilégiant les mêmes dates d'une année sur l'autre (1 à 3 jours de décalages maximum), sauf cas particulier du camp militaire de Captieux où l'accès est strictement réglementé et la fréquence des suivis conditionnée par l'activité militaire et la disponibilité des accompagnants. Les suivis débutent une semaine avant la date de première floraison de *G. pneumonanthe* connue sur le site et se terminent à la fin du vol de *P. alcon*. Les suivis peuvent ainsi s'arrêter dès lors que plus aucun individu n'est observé (dans des conditions météorologiques favorables d'observations).

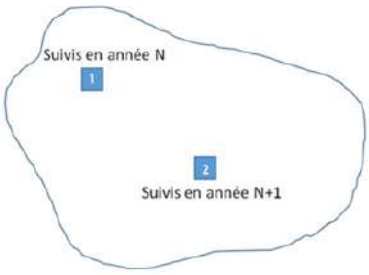


Fig. 90. Illustration du système rotatoire pour les suivis de P. alcon et de G. pneumonanthe.

3.2.3 Analyses mécanistiques, statistiques et modèles de répartition des espèces

- Phénologie de Gentiana pneumonanthe

A partir des données récoltées sur le terrain (nombre de bourgeons, fleurs épanouies et fruits par hampe florale), chaque pied de *G. pneumonanthe* s'est vu attribué un « stade phénologique » (CBNSA, 2017). Cinq stades ont été définis :

- le stade végétatif : aucun bourgeon ni fleur ;
- le stade bourgeons : au moins un bourgeon et aucune fleur épanouie ;
- le stade début de floraison : une minorité de fleurs épanouies par rapport aux bourgeons ;
- le stade pleine floraison : plus de 50% de fleurs épanouies ;
- le stade fructification : présence d'au moins un fruit développé sur une tige.

Pour chaque site et chaque date de suivis, la proportion de pieds de *G. pneumonanthe* a été calculée pour chaque « stade phénologique » et leur évolution au cours du temps a été analysée. De plus, les deux dates suivantes ont également été relevées à l'échelle du quadrat, puis comparées entre années et entre sites :

- date à laquelle la première fleur épanouie est observée (apparition du stade début de floraison) ;
- date à laquelle le nombre de bourgeons est maximal.

Pour les sites où des hampes sèches ont été observées, la proportion de hampes concernées a été calculée.

- Structure et dynamique de la population de Gentiana pneumonanthe

Cinq paramètres ont été analysés sur les sites d'études :

- l'évolution du nombre de pieds de *G. pneumonanthe* et du nombre de hampes au cours du temps ;
- la densité maximale de pieds de *G. pneumonanthe* au sein de chaque quadrat (nombre de pieds max/m²) ;
- le nombre maximal et le nombre moyen de hampes afin d'étudier la sénescence des pieds de *G. pneumonanthe*.

L'âge des pieds de *G. pneumonanthe* ne pouvant être déterminé, l'analyse de la structure des populations se base sur les deux paramètres suivants qui sont en lien avec l'âge (OOSTERMEIJER *et al.*, 1992 ; BELENGUIER *et al.*, 2017). Ces deux paramètres ont été évalués sur les données du dernier suivi de chaque site.

- Le nombre de hampes par pied : un pied jeune comporte généralement une seule hampe (rarement plus) et présente un aspect grêle avec moins d'une dizaine de fleurs ou boutons floraux alors qu'un pied sénescent comporte de nombreuses hampes formant de « gros massifs » avec de nombreuses fleurs et nombreux bourgeons. Les pieds mâtures sont tous les autres pieds ne présentant pas ces caractéristiques. Ce paramètre permet de donner une indication sur l'âge des populations (jeunes, mâtures ou sénescentes).
- Le nombre de pieds aux différents stades de développement : OOSTERMEIJER et *al.* (1994) ont défini 6 stades de développement (Fig. 91). Ici seuls trois stades sont pris en compte. Les stades « seedling » et « juvenile » regroupés dans un même stade « immatures » et qui correspond

aux pieds à une seule hampe sans bourgeon ni fleur en fin de suivi. Le stade adulte reproducteur (« adult generativ ») correspond aux pieds à plusieurs hampes avec bourgeons et fleurs. De plus, le nombre moyen de fleurs par pied a été calculés. Ces paramètres donnent une indication sur la production de fleurs et sur la structure de la population.

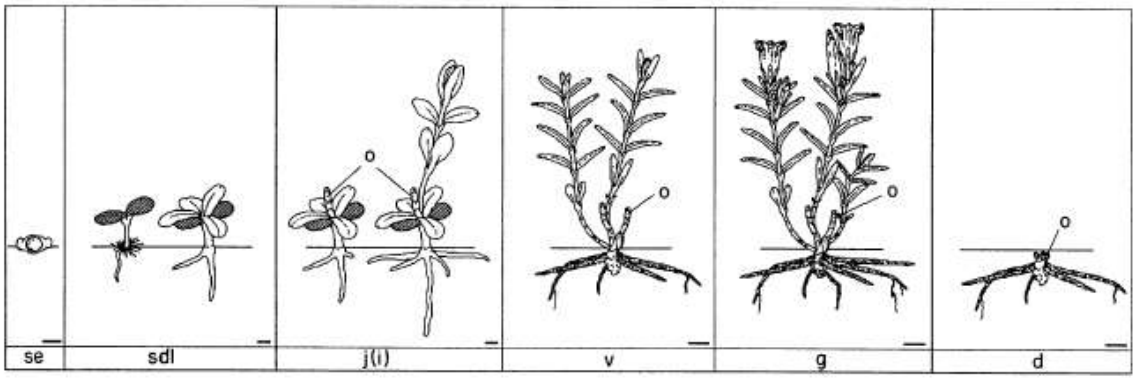


Fig. 1. Schematic drawing of different age states of *Gentiana pneumonanthe*: se, seed; sdl, seedling; j(i), juvenile (and immature); v, adult vegetative; g, adult generative; d, dormant. Note the overwintering shoots (o) and cotyledons (shaded). Scale bars indicate 1 mm for the se, sdl and j(i) classes, and 1 cm for the v, g and d age states.

Fig. 91. Schémas des différents stades de développement de Gentiana pneumonanthe décrits par Oostermeijer et al. (1994).

- **Dynamique et phénologie des populations de Phengaris alcon**

Afin de voir les tendances d'évolution des populations de *P. alcon* sur chaque site, plusieurs paramètres ont été analysés :

- l'évolution du nombre d'œufs pondus au cours du temps ;
- les proportions de hampes avec pontes d'Azuré des mouillères et de hampes sans pontes ;
- le nombre maximal d'œufs (pic d'œufs) et la date correspondante ;
- dates de derniers suivis et de premières pontes observées afin de percevoir une évolution de la phénologie du papillon (début de vol, fin de vol), considérant que les suivis s'arrêtent lorsque plus aucun imago n'est observé sur le site et que les femelles sont capables de pondre seulement 2h après leur émergence (VAN DYCK & REGNIERS, 2010).

- **Relation entre Gentiana pneumonanthe et Phengaris alcon**

Afin d'étudier le comportement de pontes des femelles de *P. alcon* et son évolution au cours du temps, plusieurs paramètres ont été calculés et analysés à l'échelle de chaque quadrat de 100m² :

- les proportions des hampes avec pontes aux différents stades phénologiques : présence ou non de bourgeons et/ou de fleurs ;
- les proportions d'œufs pondus sur les différentes parties des hampes de G. *pneumonanthe* (bourgeons/fleurs, tiges, feuilles) afin de juger de la qualité des pontes.

Ces données ont été comparées entre les différentes années de suivis : selon les sites, entre deux quadrats différents (comparaison annuelle) et/ou au sein d'un même quadrat (comparaison bisannuelle).

- Nids de Myrmica

A partir des données récoltées sur le terrain (pointage des nids de *Myrmica*), une densité de nids (nombre de nids/100m²) a été relevée. Plus cette densité sera importante et plus les potentialités d'accueil de *P. alcon* dans les nids de *Myrmica* seront grandes.

3.3 Résultats

Pour l'ensemble des sites (sauf Camp de Captieux), il est rappelé que les données 2018 et les données 2017 et 2019 correspondent à deux unités d'échantillonnages différentes : les données 2018 correspondent à un échantillonnage dans un premier quadrat et les données 2017 et 2019 à un échantillonnage dans un deuxième quadrat. Pour le camp de Captieux, les données 2018 et 2019 correspondent à un échantillonnage dans un unique quadrat. Pour chacun des sites, les périodes de suivis ont été résumées dans le tableau ci-dessous, ainsi que le nombre de passages qui diffère selon les sites et les années (Tab. XXIV).

Tab. XXIV. Périodes de suivis et nombre de passages par site.

Années de suivis	Ellorimendi	Plateau d'Anzé	Camp de Captieux	Aérodrome Bordeaux-Saucats	Pouchau
2017	23/06 au 23/08 (Q1)	-/- (quadrat différent)	-/-	11/08 au 08/09 (Q1 & Q2)	-/-
NB de passages	10	-/-	-/-	4	-/-
2018	19/06 au 06/09 (Q2)	18/07 au 30/08 (Q1)	17/07 au 30/08 (Q1) *	30/07 au 10/09 (Q1)	30/07 au 10/09 (Q1)
NB de passages	11	6	4	7	7
2019	26/06 au 02/09 (Q1)	18/07 au 14/08 (Q2)	17/07 au 07/08 (Q1)	30/07 au 18/09 (Q2)	30/07 au 18/09 (Q2)
NB de passages	10	4	4	8	8

***à noter que le premier passage réalisé en 2018 sur le camp de Captieux correspond à un quadrat différent des autres passages réalisés la même année.**

- Dynamique et phénologie des populations de Gentiana pneumonanthe

En comparant les densités maximales de pieds de *G. pneumonanthe* (nombre de pieds max/m²), des différences inter-sites sont observables (Tab. XXV). Les sites Ellorimendi et Plateau d'Anzé sont les deux sites qui présentent les plus fortes densités et Captieux et Pouchau sont les sites à la plus faible densité. Par contre, les données provenant de deux quadrats et années différents (2018 et 2019), elles ne peuvent donc être comparées à l'échelle du site. En ce qui concerne le nombre moyen de hampes par pied, il est compris entre 1 et 3 hampes selon les sites (Tab. XXV) pour les deux années. Enfin, à l'exception du site de Pouchau, pour l'ensemble des autres sites, le nombre maximal de hampes et le nombre maximal de pieds de gentiane observés au sein des quadrats sont atteints plus précocement en 2019 qu'en 2018 au cours des suivis (Tab. XXV).

Tab. XXV. Caractéristiques des populations de G. pneumonanthe pour l'ensemble des sites et pour les deux années 2018 et 2019.

Sites	NB max hampes + date		NB max de pieds + date		Nb moyen de hampes par pieds		Nb max de hampes par pied		Densité max de gentianes (nb pieds/m²)		% de jeunes pieds (1 hampe et — de 10 bourgeons ou fleurs)		% de pieds immatures (végétatifs à 1 hampe)		% de pieds adultes reproducteurs		Nb moyen de fleurs/pied	
	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019	2018	2019
Ellorimendi	1502 au 06/09	961 au 14/08	441 au 06/09	469 au 14/08	2,7	2,2	24	18	4.69	4.41	31%	54%	0%	24%	98%	72%	2,4	1 ,5
Plateau d'Anzé	1753 au 30/08	755 au 09/08	822 au 30/08	270 au 09/08	2,2	2,7	21	15	8.22	2.70	39%	26%	5%	12%	87%	76%	1,9	1,2
Captieux	300 au 31/07	87 au 07/08	154 au 17/08	39 au 07/08	2,5	2,4	9	10	1,54	0,39	39%	38%	24%	37%	66%	43%	1,7	0
Aérodrome de Bordeaux-Saucats	370 au 10/09	357 au 27/08	241 au 10/09	206 au 27/08	1,6	1,7	9	6	2.41	2.06	62%	32%	41%	13%	47%	66%	1,2	1,4
Pouchau	135 au 13/08	292 au 11/09	77 au 03/09	125 au 11/09	1,1	2,3	9	15	0.77	1.25	62%	57%	24%	37%	66%	43%	1	1,7

<u>Remarque</u> : l'ensemble des résultats et analyses présentés dans la partie suivante relative à la structure et la dynamique des populations de G. pneumonanthe est à relativiser car ils se fondent sur des données récoltées avant la fin de floraison des populations, mais permettent cependant d'apporter des indications sur l'état des populations de G. pneumonanthe.

- Ellorimendi :

<u>Quadrat n°1 (2019)</u> : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors des 5 premiers passages (Fig. 92). En fin de suivis, le 2 septembre, 72% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 92). Parmi l'ensemble des pieds relevés, 32% sont fleuris avec en moyenne 2,4 fleurs par pied. De plus, 54% du total des pieds possèdent qu'une seule hampe et ont moins d'une dizaine de bourgeons et/ou fleurs et sont donc considérés comme des jeunes pieds et 24% seraient des pieds jeunes immatures (1 hampe, sans bourgeon ni fleur). Des pieds sénescents ont également été observés (pied à 24 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 2,7 hampes par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat est plutôt mâture avec un renouvellement de la population effectif.

<u>Quadrat n°2 (2018)</u> : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du 2ème et 3ème passage, les 100% de pieds au stade bourgeons lors du 1er passage correspondant à un unique pied (Fig. 92). En fin de suivis, le 6 septembre, 98% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 92). Parmi l'ensemble des pieds relevés, 58% sont fleuris avec en moyenne 1,5 fleurs par pied. De plus, 32% du total des pieds sont considérés comme des jeunes pieds et aucun n'est à l'état végétatif. Des pieds sénescents ont également été observés (pied à 18 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 2,2 hampes par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat est plutôt mâture avec un renouvellement de la population effectif.

En ce qui concerne le stade début de floraison, il apparait à partir du 13 juillet en 2018 (semaine 28) alors qu'en 2019, il n'apparait qu'à partir du 2 août (semaine 31), soit presque trois semaines de décalage.

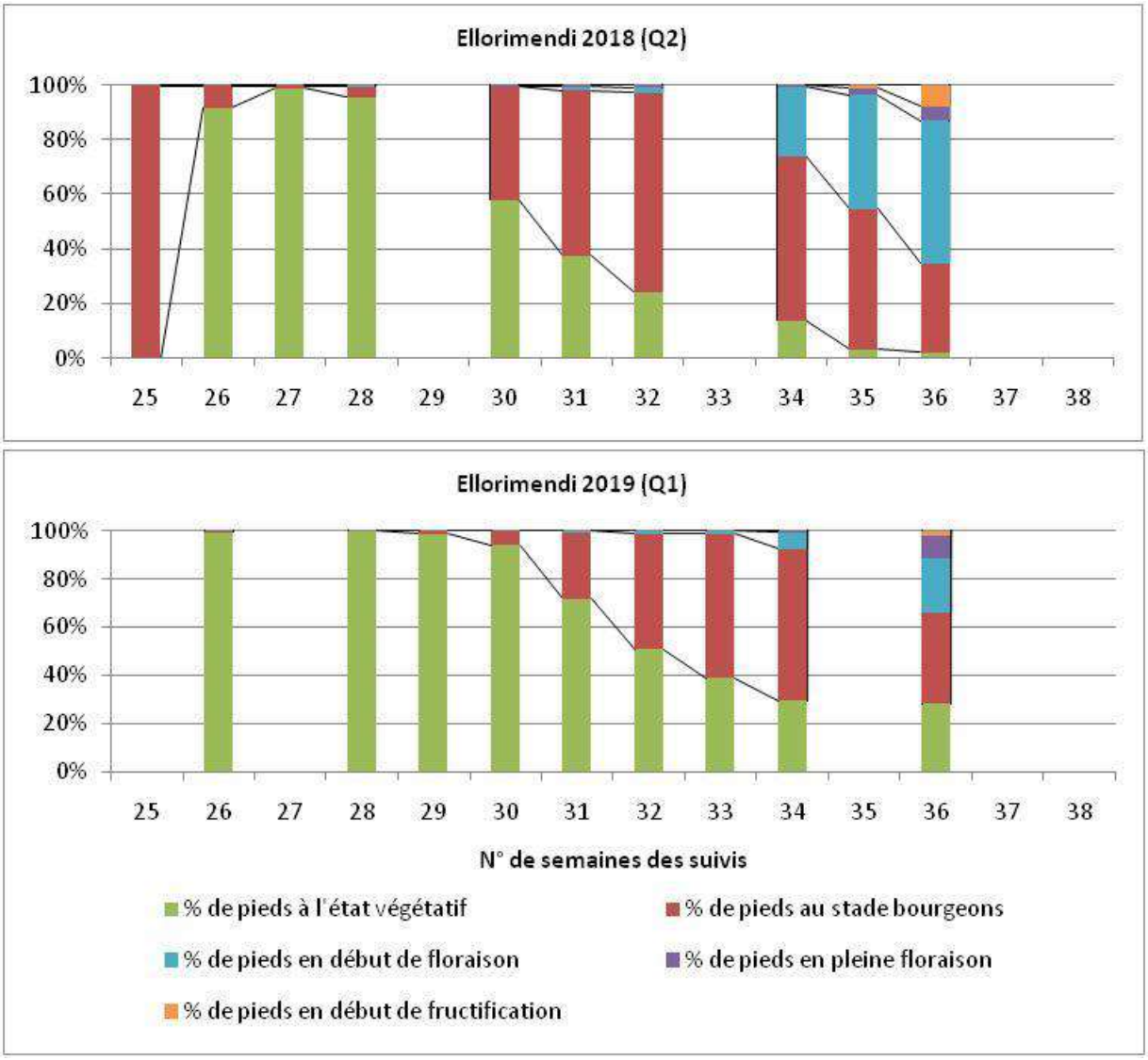


Fig. 92. Evolution et comparaison entre 2018 et 2019 des proportions de pieds aux différents stades phénologiques pour le site Ellorimendi.

- Plateau d'Anzé :

Quadrat n°1 (2018) : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du premier passage (Fig. 93). En fin de suivis, le 30 août, 87% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 93). Parmi l'ensemble des pieds relevés, 62% sont fleuris avec en moyenne 1,9 fleurs par pied. De plus, 39% du total des pieds sont considérés comme des jeunes pieds et 5% seraient immatures. Des pieds sénescents ont également été observés (pied à 21 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 2,2 hampes par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat est plutôt mâture avec un renouvellement de la population effectif.

Quadrat n°2 (2019) : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du premier passage (Fig. 93). En fin de suivis, le 14 août, 76% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 93). Parmi l'ensemble des pieds relevés, seulement 5% sont fleuris avec en moyenne 1,2 fleurs par pied. De plus, 26% du total des pieds sont

considérés comme des jeunes pieds et 12% seraient immatures. Ces données sont cependant à relativiser car elles ont été récoltées mi-août. Des pieds sénescents ont également été observés (pied à 15 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 2,7 hampes par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat est plutôt mâture avec un renouvellement de la population effectif.

En ce qui concerne la floraison, en 2018, le stade début de floraison apparait dès le 26 juillet (semaine 30) avec des pieds déjà en pleine floraison alors qu'en 2019 il n'apparait qu'à partir du 9 août (semaine 32), soit deux semaines plus tard (Fig. 93).

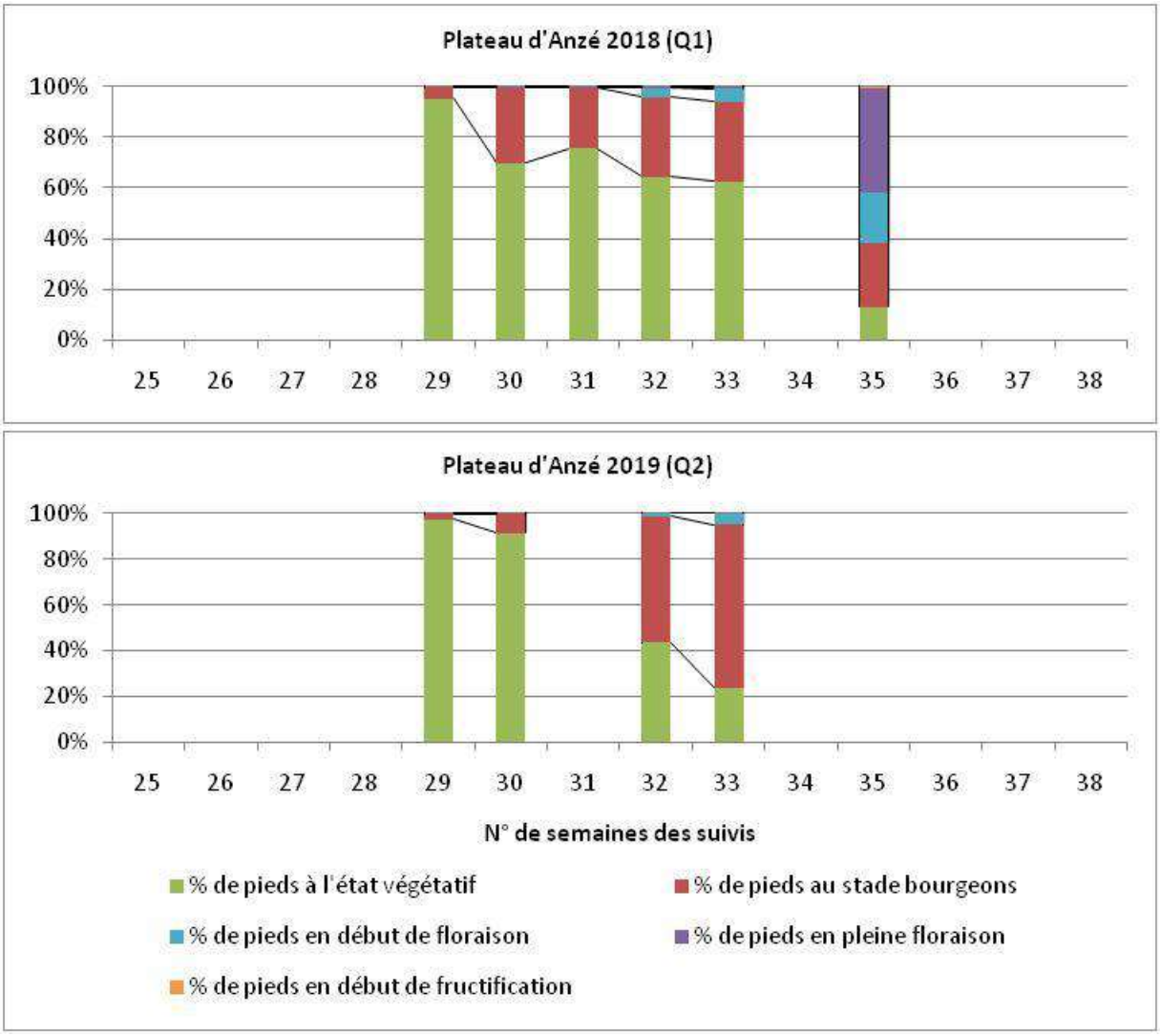


Fig. 93. Evolution et comparaison entre 2018 et 2019 des proportions de pieds aux différents stades phénologiques pour le site plateau d'Anzé.

- Camp de Captieux :

La disparité des données pour ce site rend difficile l'analyse des résultats. Au début des suivis, soit le 17 juillet, la proportion de pieds à l'état végétatif est nettement plus élevée en 2019 qu'en 2018 (Fig. 94). Cette proportion reste d'ailleurs assez similaire jusqu'au 7 août alors qu'en 2018 38% des pieds sont déjà au stade bourgeons au 31 juillet. Quant au stade début de floraison, il est observé dès le 31 juillet en 2018 alors qu'en 2019, il n'est pas du tout observé pendant la période des suivis qui s'arrêtent au 7 août (Fig. 94). Cependant, il est à noter que certains pieds de *G. pneumonanthe* ont été observés en fleurs sur le site en dehors du quadrat de suivis lors des deux derniers suivis (24 et 31 juillet).

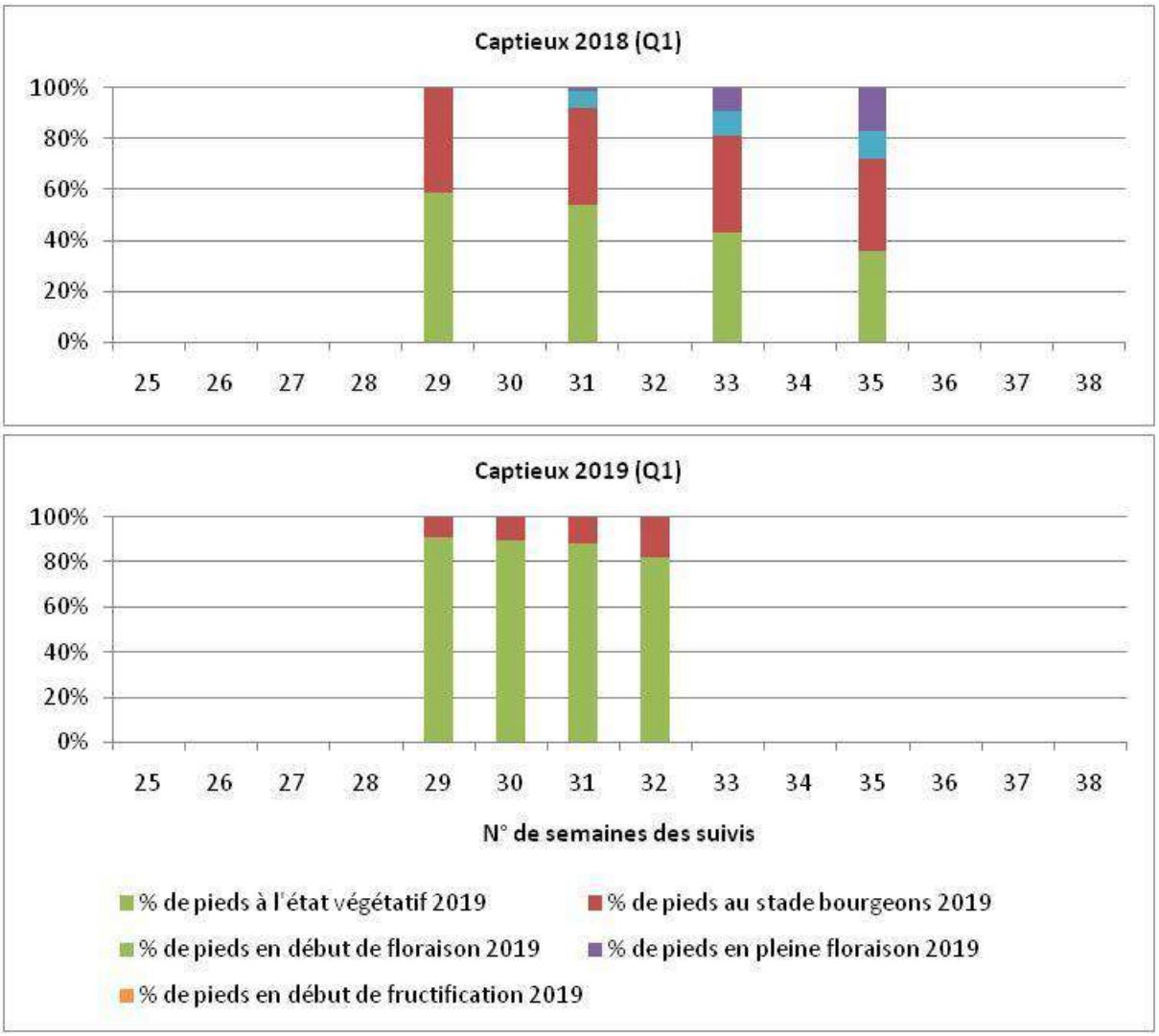


Fig. 94. Evolution et comparaison entre 2018 et 2019 des proportions de pieds aux différents stades phénologiques pour le site de Captieux.

- Aérodrome Bordeaux-Saucats :

Quadrat n°1 (2018) : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du premier passage (Fig. 95). En fin de suivis, le 10 septembre, 66% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 96). Parmi l'ensemble des pieds relevés, seulement 16% sont fleuris avec en moyenne 1,2 fleurs par pied. De plus, 59% du total des pieds sont considérés comme des jeunes pieds et 41% seraient immatures. Des pieds mâtures à sénescents ont également été observés (pied à 9 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 1,6 hampe par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat serait plutôt jeune avec un fort renouvellement de la population.

Quadrat n°2 (2019) : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du premier passage (Fig. 95) durant lequel des hampes sèches ont été observées (26% des hampes concernées en début de suivis et 12% en fin de suivis, Fig. 95). En fin de suivis, le 18 septembre, 43% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 96). Parmi l'ensemble des pieds relevés, seulement 8% sont fleuris avec en moyenne 1,4 fleurs par pied. De plus, 32% du total des pieds sont considérés comme des jeunes pieds et 13% seraient immatures. Des pieds mâtures à sénescents ont également été observés (pied à 6 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 1,7 hampe par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat serait plutôt jeune avec un renouvellement effectif de la population.



Fig. 95. Pied de G. pneumonanthe avec des hampes sèches et des jeunes hampes, observé en août sur le site de l'aérodrome de Bordeaux-saucats.

En ce qui concerne la floraison, le stade début de floraison, qui ne concerne que très peu d'individus pour les deux années, est observé le 20 août en 2018 (semaine 34), alors qu'en 2019, il n'est observé qu'à partir du 25 août (semaine 35), soit une semaine plus tard (Fig. 96). A noter qu'en 2017, la première fleur avait également été observée la semaine 35 (le 27 août) dans le quadrat n°2. Le même phénomène est observé pour le stade pleine floraison pour les deux années : en 2018, les premiers pieds de *G. pneumonanthe* en pleine floraison apparaissent à partir du 8 septembre (semaine 37) alors qu'en 2019, ils n'apparaissent qu'à partir du 18 septembre (semaine 38) (Fig. 96).

Enfin, à noter qu'en 2019, des cas de hampes de *G. pneumonanthe* parasités par *Cuscuta sp.* ont été observés dans le quadrat n°2 (Fig. 97).

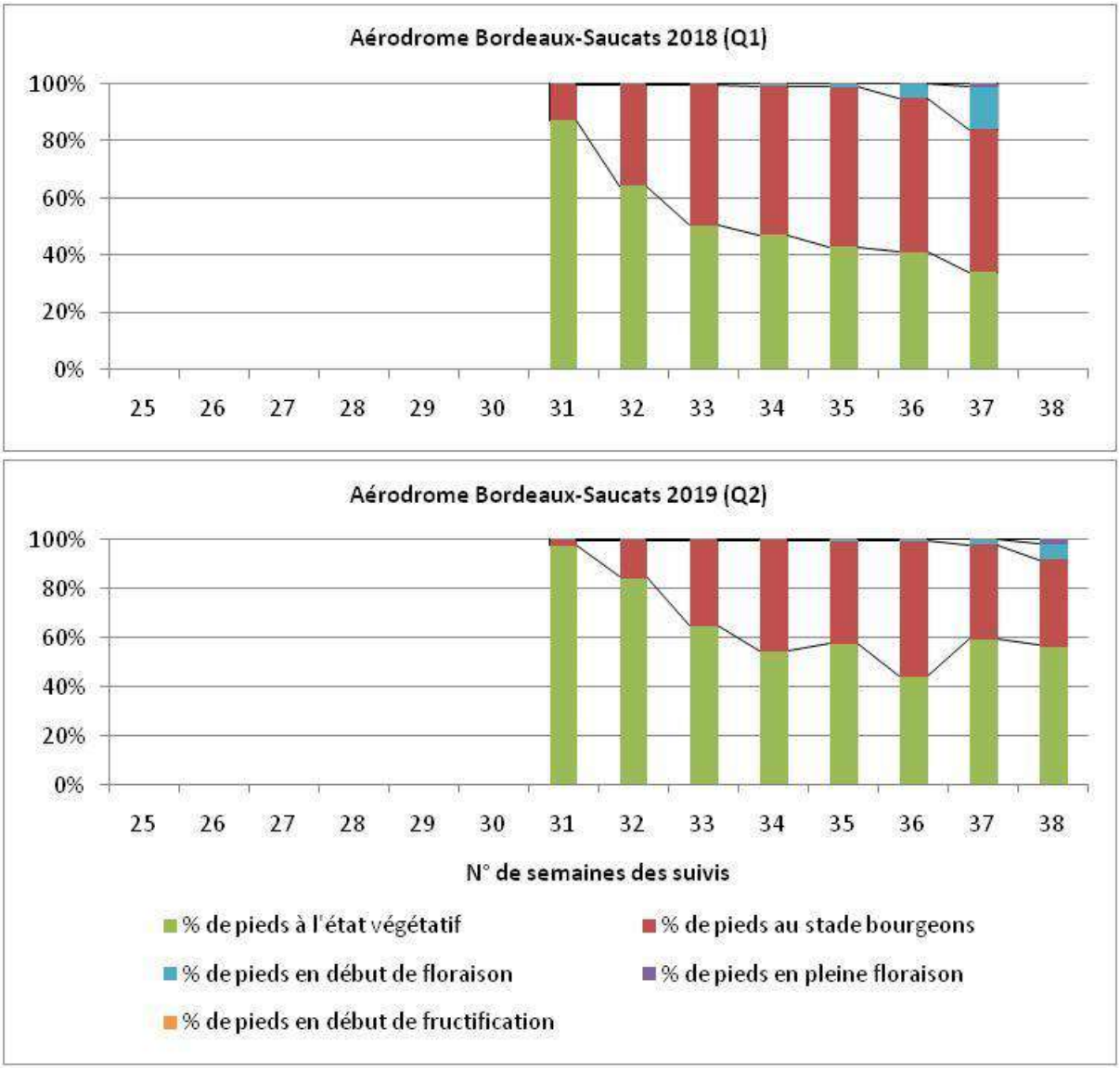


Fig. 96. Evolution et comparaison entre 2018 et 2019 des proportions de pieds aux différents stades phénologiques pour le site de l'aérodrome Bordeaux-Saucats.





Fig. 97. Cas de hampes de G. pneumonanthe parasitée par Cuscuata sp. sur le site de l'aérodrome de Bordeaux-Saucats.

- Pouchau :

Quadrat n°1 (2018) : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du premier passage (Fig. 98). En fin de suivis, le 10 septembre, 47% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 98). Parmi l'ensemble des pieds relevés, seulement 6% sont fleuris avec en moyenne 1 fleur par pied. De plus, 62% du total des pieds sont considérés comme des jeunes pieds et 24% seraient immatures. Des pieds mâtures à sénescents ont également été observés (pied à 9 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 1,1 hampe par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat serait plutôt jeune avec un renouvellement effectif de la population.

Quadrat n°2 (2019) : la majorité des pieds sont au stade végétatif lors du premier passage (Fig. 98). En fin de suivis, le 18 septembre, 66% des pieds portent des bourgeons et/ou fleurs et/ou fruits et sont donc considérés comme des pieds adultes reproducteurs (Fig. 98). Parmi l'ensemble des pieds relevés, seulement 15% sont fleuris avec en moyenne 1,7 fleurs par pied. De plus, 57% du total des pieds sont considérés comme des jeunes pieds et 37% seraient immatures. Des pieds sénescents ont également été observés (pied à 15 hampes). Ces résultats ainsi que la moyenne de 2,3 hampes par pied semblent indiquer que la population échantillonnée dans ce quadrat serait plutôt mâture avec un renouvellement effectif de la population.

En ce qui concerne la floraison, le stade début de floraison, qui concerne que très peu d'individus dans les deux quadrats, est observé à la même date pour les deux années, soit le 27 août (semaine 35) (Fig. 98).

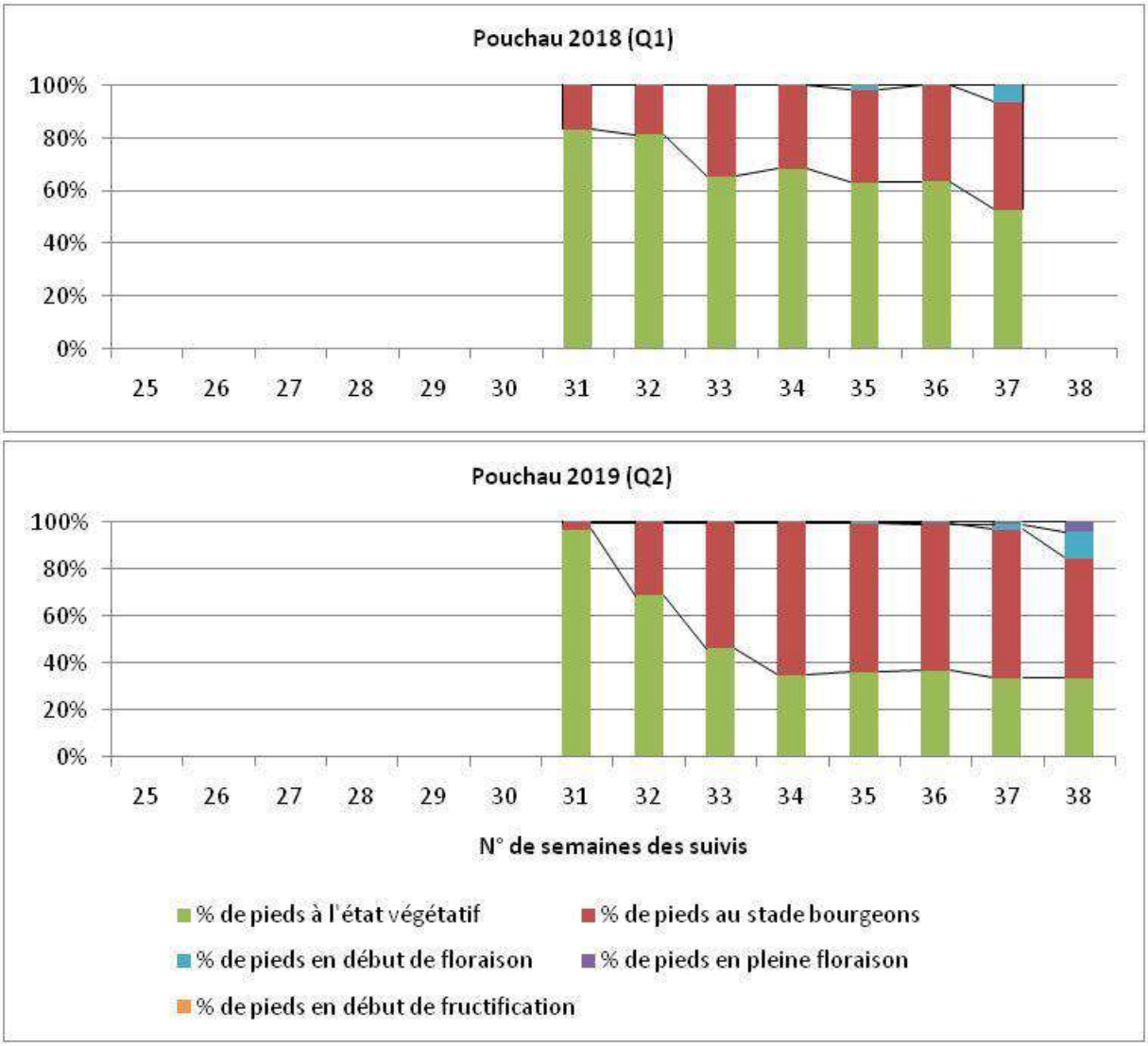


Fig. 98. Evolution et comparaison entre 2018 et 2019 des proportions de pieds aux différents stades phénologiques pour le site de Pouchau.

- Comparaison entre site :

Le Tab. XXVI récapitule les dates de début de floraison qui correspondent à l'apparition de la première fleur au sein des deux quadrats de suivis pour les cinq sites. En considérant que les deux quadrats sur chaque site présentent les mêmes caractéristiques écologiques (même structure de végétation, même type de structure de population de *G. pneumonanthe*, même type de sol, même hydrologie, etc.), la comparaison des données de 2019 avec celles de 2018, montre un retard de floraison de *G. pneumonanthe* pour quasiment tous les sites, plus marqué notamment sur le site Ellorimendi situé au Pays Basque où il y a 3 semaines de décalage. Sur le site du plateau d'Anzé, situé en montagne, un retard de floraison de presque deux semaines a été observé. Pour les sites situés en Gironde, il y a un décalage d'une semaine pour la floraison par rapport à 2018 mais seulement pour le site de l'aérodrome, le site de Pouchau présentant une période de début de floraison identique entre 2018 et 2019. Pour le site de Captieux, il est difficile de statuer sur la phénologie de la floraison étant donné le faible nombre de pieds de *G. pneumonanthe* échantillonnés en 2019, d'autant que des individus ont été observés en fleurs juste à côté du quadrat.

Tab. XXVI. Dates de début de floraison observé dans les quadrats pour les cinq sites de suivis.

Sites	Dates de début de floraison de G. pneumonanthe	
	2018	2019
Ellorimendi	13-juil – Semaine 28	02-août – Semaine 31
Plateau d'Anzé	26-juil – Semaine 30	09-août – Semaine 32
Captieux	31-juil – Semaine 31	?
Aérodrome de Bordeaux-Saucats	20-août – Semaine 34	27-août – Semaine 35
Pouchau	27-août – Semaine 35	27-août – Semaine 35

- Dynamique et phénologie des populations de Phengaris alcon

– Ellorimendi :

Pour les deux années de suivis (2017 et 2019), les premières pontes ont été observées à la même période contrairement au pic du nombre d'œufs qui a été observé avec deux semaines de décalage entre les deux années (Tab. XXVII). A noter toutefois que le nombre d'œufs relevés dans ce quadrat est très faible, aussi bien pour l'année 2017 que pour l'année 2019 et qu'une comparaison avec les données 2018 est donc délicate. En ce qui concerne le pourcentage de hampes avec pontes au pic de pontes, il est très faible pour les deux années (2017 et 2019, Tab. XXVII, Annexe 21) alors que le nombre de hampes avec des bourgeons et/ou des fleurs disponible est élevé à cette même date (466 hampes avec bourgeons et/ou fleurs en 2019, Annexe 22).

Tab. XXVII. Paramètres d'analyses des populations de Phengaris alcon du site Ellorimendi.

	Quadrat n°2	Quadrat n°1	
Années de suivis	2018	2017	2019
Premières pontes	26-juil Semaine 30	11- août Semaine 32	8-août Semaine 32
Nombre maximal d'œufs	147 le 22-août Semaine 34	5 le 11-août Semaine 32	16 le 22-août Semaine 34
% de hampes avec pontes au pic de pontes	/	0,2%	1%

– Plateau d'Anzé :

Le nombre d'œufs relevés dans le quadrat n°1 en 2018 est nettement supérieur à celui relevé dans le quadrat n°2 en 2019 (Tab. XXVIII). Le nombre maximal d'œufs est atteint une semaine plus tôt en 2019 par rapport à 2018 (Tab. XXVIII). De plus, en 2019, les derniers individus ont été observés le 14 août, soit deux semaines plus tôt qu'en 2018 (derniers individus observés le 30 août). En ce qui concerne le pourcentage de hampes avec pontes au pic de pontes, en 2019, il est très faible (0, Annexe 21) alors que le nombre de hampes avec des bourgeons et/ou des fleurs disponible est élevé à cette même date (297 hampes avec bourgeons et/ou fleurs en 2019, Annexe 22).

Tab. XXVIII. Paramètres d'analyses des populations de Phengaris alcon du site Plateau d'Anzé.

	Quadrat n°1	Quadrat n°2
Années de suivis	**2018**	**2019**
Premières pontes	18-juil Semaine 29	18 -juil Semaine 29
Nombre maximal d'œufs	1680 le 14-août Semaine 33	217 le 9-août Semaine 32
% de hampes avec pontes au pic de pontes	/	8%

- Camp de Captieux :

En 2019, les premières pontes ont été observées avec trois semaines de décalage par rapport à 2018 (Tab. XXIX). Il est cependant à noter que des imagos ont été observés dès le 24 juillet. Il est ainsi difficile de conclure sur un potentiel retard de phénologie, d'autant que le nombre d'œufs observés est très faible et que les données sont disparates d'une année à l'autre (périodes de suivis différentes). En ce qui concerne le pourcentage de hampes avec pontes au pic de pontes, il est beaucoup plus élevé en 2018 qu'en 2019 (Tab. XXIX, Annexe 21) en lien avec le nombre d'œufs observés qui est très faible en 2019 et avec la phénologie de sa plante hôte (13 hampes avec bourgeons et/ou fleurs en 2019, Annexe 22).

Tab. XXIX. Paramètres d'analyses des populations de Phengaris alcon du site du camp de Captieux.

	Quadrat n°1	
Années de suivis	**2018**	**2019**
Premières pontes	17-juil Semaine 29	7- août Semaine 32
Nombre maximal d'œufs	330 le 17-août Semaine 32	7 le 7-août Semaine 32
% de hampes avec pontes au pic de pontes	21%	1%

- Aérodrome Bordeaux-Saucats :

Quadrat n°1 : en 2018, le nombre d'œufs observés est légèrement plus élevé et le pic d'œufs est atteint deux semaines plus tard par rapport à 2017 (Tab. XXX).

Quadrat n°2 : en 2019, le nombre d'œufs observés est plus faible et le pic d'œufs est atteint une semaine plus tôt par rapport à 2017 (Tab. XXX).

Tab. XXX. Paramètres d'analyses des populations de Phengaris alcon du site de l'aérodrome de Bordeaux-Saucats.

	Quadrat n°1		Quadrat n°2	
Années de suivis	**2017**	**2018**	**2017**	**2019**
Premières pontes	11-août Semaine 33	31-juil Semaine 31	11-août Semaine 33	06-août Semaine 32
Nombre maximal d'œufs	359 le 8-sept Semaine 37	385 le 27-août Semaine 35	211 le 08-sept Semaine 37	164 le 03-sept Semaine 36
% de hampes avec pontes au pic de pontes	23%	17%	25%	13%

Pour les deux quadrats, les dates d'observation des premières pontes sont difficilement comparables avec 2017 car cette année-là les suivis ont débuté tardivement (le 11 août) ne permettant pas d'observer vraiment les premières pontes. Par contre, en comparant les données 2018 et 2019 (Tab. XXX), un décalage d'une semaine dans les dates d'observations des premières pontes a été observé en 2019 par rapport à 2018, laissant penser à un retard d'une semaine dans l'émergence des imagos en 2019. En ce qui concerne la fin de vol, les derniers individus ont été observés entre le 3 et 10 septembre pour les deux années. Quant au pourcentage de hampes avec pontes au pic de pontes, il est du même ordre de grandeur pour les deux quadrats en 2017 (Tab. XXX, Annexe 21). Ce pourcentage diminue les années suivantes également pour les deux quadrats.

- Pouchau :

En comparant les données des deux quadrats échantillonnés à deux années différentes, un décalage de 4 semaines dans les dates d'observations des premières pontes a été observé en 2019 par rapport à 2018 ainsi qu'un décalage de 3 semaines au niveau du pic d'œufs (Tab. XXXI). De plus, en 2019, des imagos ont été observés jusqu'au 18 septembre alors qu'en 2018 les derniers individus ont été observés entre le 3 et le 10 septembre. Ainsi, un décalage de la période de vol de *P. alcon* a été observé en 2019 par rapport à 2018, avec un retard de début de vol de quatre semaines et une fin de vol retardée d'au moins une semaine. En ce qui concerne le pourcentage de hampes avec pontes, il est sensiblement le même pour les deux quadrats (Tab. XXXI, Annexe 21).

Tab. XXXI. Paramètres d'analyses des populations de Phengaris alcon du site de Pouchau.

	Quadrat n°1	Quadrat n°2
Années de suivis	2018	2019
Premières pontes	31-juil Semaine 31	27-août Semaine 35
Nombre maximal d'œufs	555 le 27-août Semaine 35	618 le 18-sept Semaine 38
% de hampes avec pontes au pic de pontes	21%	22%

- Comparaison entre sites

La comparaison, en 2018, des dates d'observations des premières pontes des différents sites (Tab. XXXII) montrent que *P. alcon* est plus précoce sur le site en montage (Plateau d'Anzé) où il y a une semaine de décalage avec le site situé au Pays Basque (Ellorimendi). Quant aux sites de Gironde, *P. alcon* émerge plus tardivement avec deux semaines de décalage avec le site le plus précoce (Plateau d'Anzé). En 2019, la comparaison des dates d'observations des premières pontes montrent encore que le Plateau d'Anzé est le site qui présente une émergence de *P. alcon* la plus précoce et Pouchau la plus tardive. Par contre Ellorimendi et Aérodrome Bordeaux-Saucats présentent un début de pontes à la même période, contrairement à 2018. En ce qui concerne les dates de pic d'œufs, des différences sont également observables entre les sites, avec aussi un pic d'œufs atteint plus précocement sur le site Plateau d'Anzé et plus tardif sur Pouchau, ce qui est cohérent avec la période de vol observée. Par contre une différence est observable entre Ellorimendi et Aérodrome de Bordeaux-Saucats avec un pic d'œufs atteint une semaine plus tôt sur le site du Pays Basque.

Les sites diffèrent également au niveau des proportions de hampes avec pontes au moment du pic d'œufs (Tab. XXXII). En effet, les sites Ellorimendi et Plateau d'Anzé présentent des proportions très

faibles en comparaison avec les sites de l'aérodrome de Bordeaux-Saucats et de Pouchau qui présentent tous les deux des proportions du même ordre de grandeur.

Tab. XXXII. Comparaisons inter-sites des dates de début de pontes et de nombre maximal de pontes.

Sites	Date de début d'observation de pontes (dans quadrat)			Date pic d'œufs		
	2017	2018	2019	2017	2018	2019
Ellorimendi	11-août Semaine 32	26-juil Semaine 30	08-août Semaine 32	11-août Semaine 32	20-août Semaine 34	22-août Semaine 34
Plateau d'Anzé	22-juil Semaine 29	18-juil Semaine 29	18-juil Semaine 29	03-août Semaine 31	14-août Semaine 33	09-août Semaine 32
Captieux	-/-	17-juil Semaine 29	07-août Semaine 32	-/-	17-août Semaine 33	07-août Semaine 32
Aérodrome de Bordeaux-Saucats	11-août Semaine 33	31-juil Semaine 31	06-août Semaine 32	08-sept Semaine 37	27-août Semaine 35	03-sept Semaine 36
Pouchau	-/-	31-juil Semaine 31	27-août Semaine 35	-/-	27-août Semaine 35	18-sept Semaine 38.

- **Relation péhnologique Gentiana pneumonanthe et Phengaris alcon :**

  - Ellorimendi :

Quadrat n°1 (2017 et 2019) : sur le faible nombre d'œufs observés, 100% des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et des fleurs pour les deux années (Fig. 99). De plus, en 2019, le pic d'œufs est atteint en semaine 34 en même temps que le pic de bourgeons (Fig. 100).

Quadrat n°2 (2018) : lors du premier suivi 2018, un seul œuf est observé au niveau d'une feuille ce qui conduit à 100% des œufs pondus à ce niveau de la plante. Par contre lors des autres suivis, les œufs sont majoritairement pondus au niveau des bourgeons et des fleurs (plus de 95%) (Fig. 99). De plus, le nombre de bourgeons est maximal en fin de suivis, semaine 36, soit deux semaines après le pic d'œufs, qui est atteint en semaine 34 (Fig. 100)

.

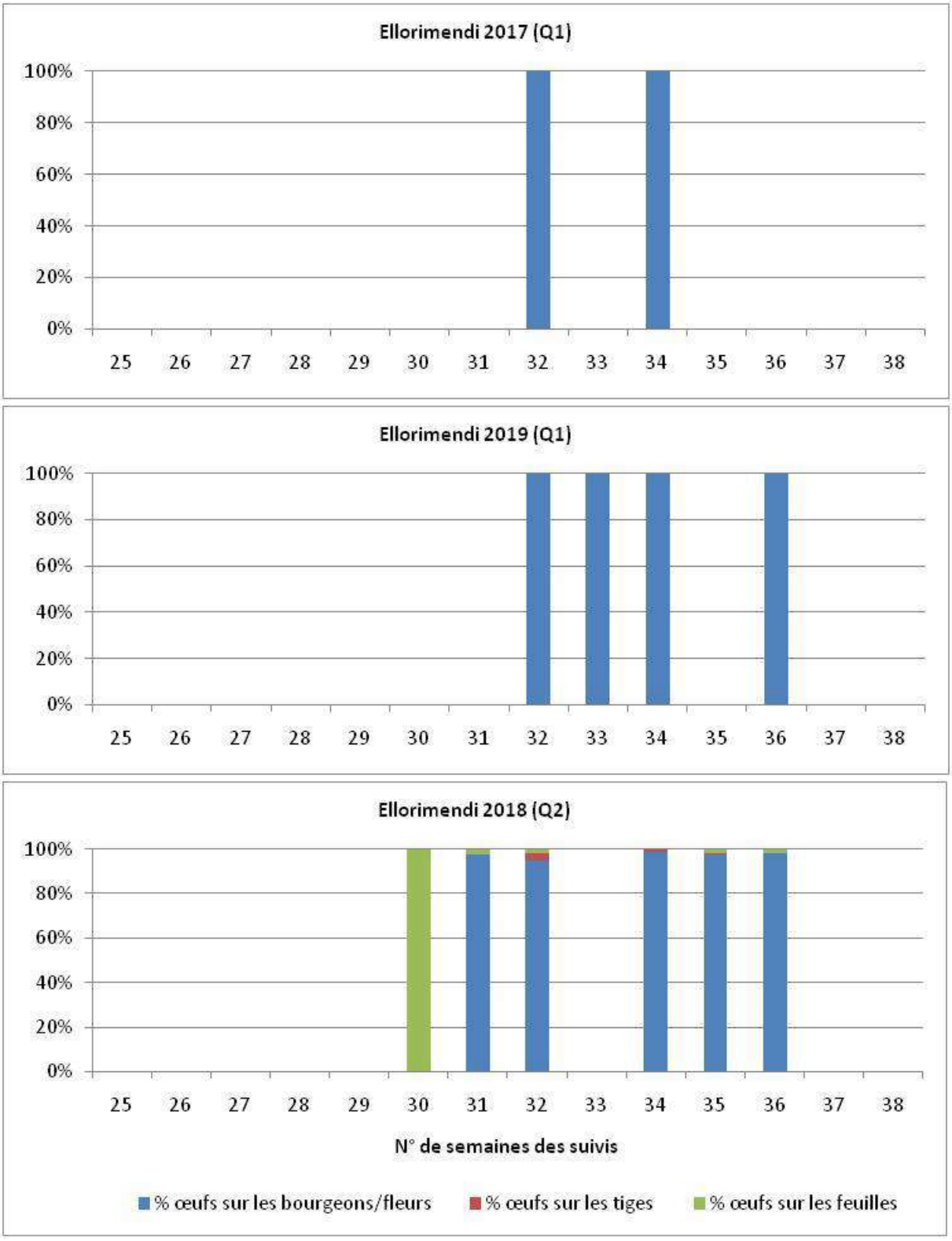


Fig. 99. Evolution et comparaison, entre 2017, 2018 et 2019, des proportions d'œufs pondus selon leur positionnement sur les hampes de G. pneumonanthe au cours du temps, pour le site Ellorimendi.

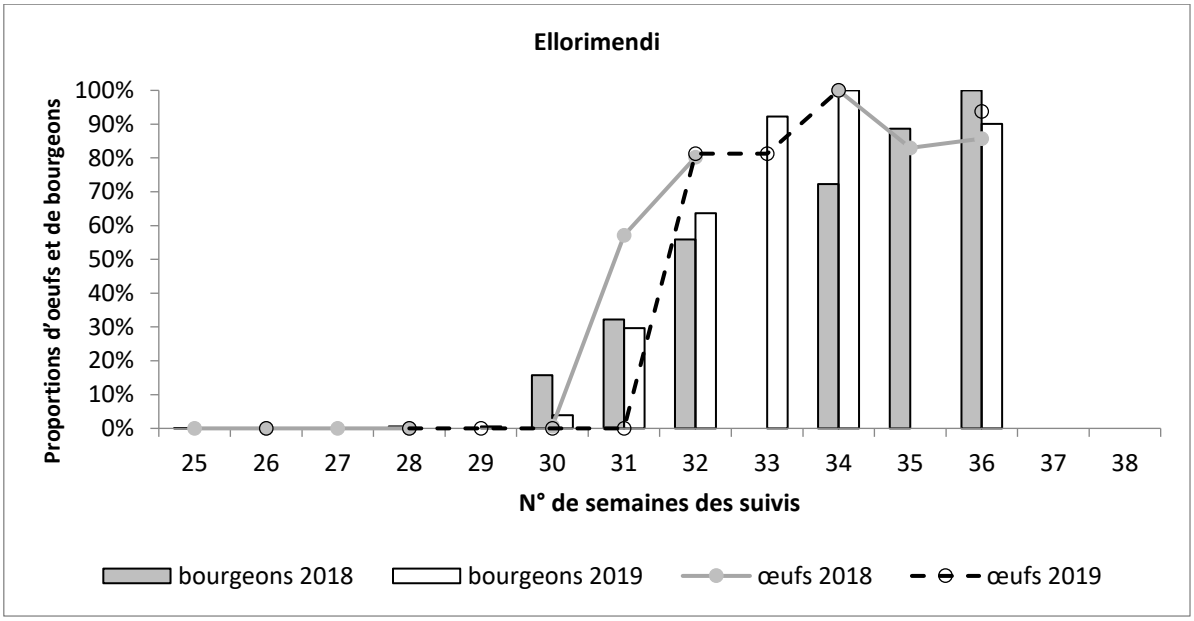


Fig. 100. Fig. 1. Evolution des proportions d'œufs et de bourgeons au cours des suivis sur le site Ellorimendi.

- Plateau d'Anzé :

Quadrat n°1 (2018) : la majorité des œufs sont pondus sur les bourgeons et/ou fleurs tout au long des suivis (du premier au dernier passage). De plus, le nombre de bourgeons est maximal en fin de suivis, semaine 35, soit deux semaines après le pic d'œufs, qui est semaine 33 (Fig. 101).

Quadrat n°2 (2019) : la globalité des œufs sont pondus au niveau des feuilles et des tiges lors des premiers suivis (Fig. 101) durant lesquels une grande majorité des pieds de *G. pneumonanthe* sont à l'état végétatif. De plus, parmi les hampes avec pontes, 100% sont à l'état végétatif lors des deux premiers suivis ce qui signifie que les femelles ont pondu sur des hampes sans bourgeon malgré la présence de pieds en bourgeon à proximité (Annexe 22). C'est à partir du 9 août que la majorité des hampes avec pontes sont à l'état de bourgeons (89%) et que la majorité des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et/ou fleurs (Fig. 102). De plus, le nombre de bourgeons est maximal en fin de suivis, semaine 33, soit une semaine après le pic d'œufs qui est semaine 32 (Fig. 101).

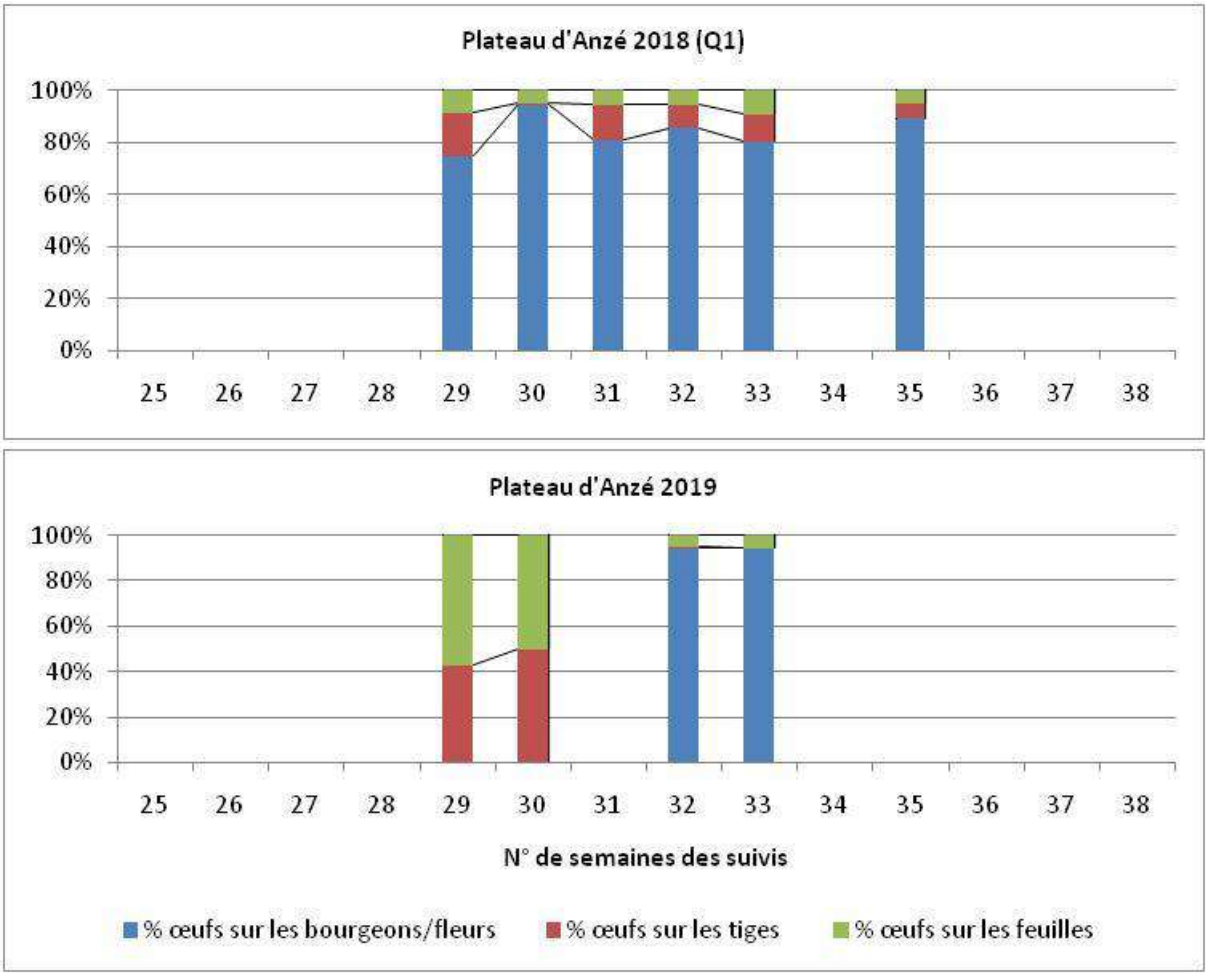


Fig. 101. Evolution et comparaison, entre 2018 et 2019, des proportions d'œufs pondus selon leur positionnement sur les hampes de G. pneumonanthe au cours du temps, pour le site Plateau d'Anzé.

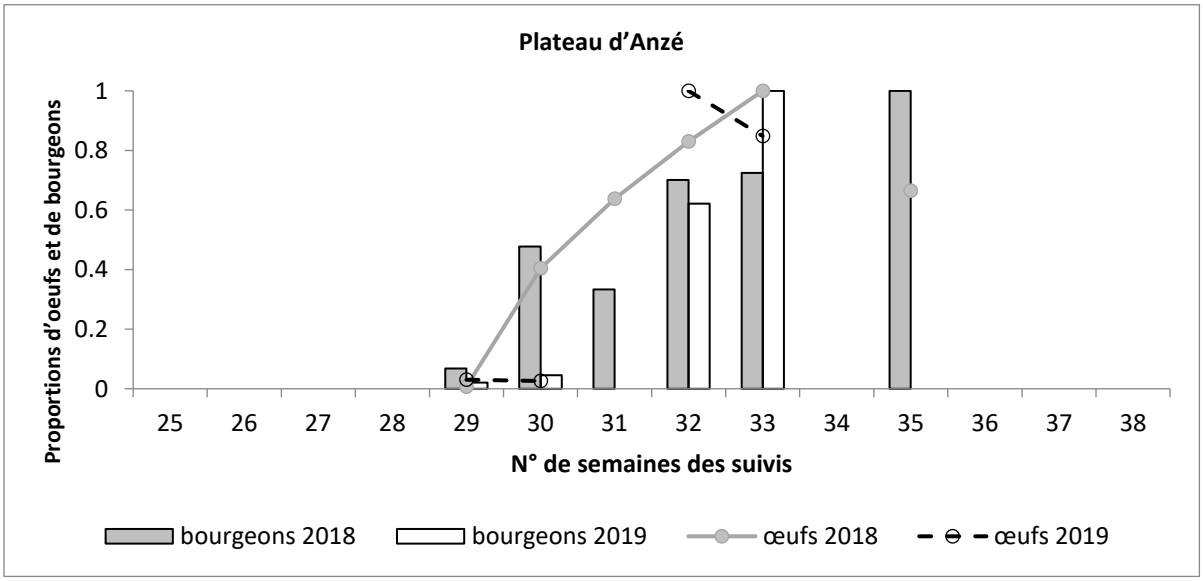


Fig. 102. Evolution des proportions d'œufs et de bourgeons au cours des suivis sur le site Plateau d'Anzé.

- Camp de Captieux :

En 2018, comme en 2019, la majorité des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et/ou fleurs (Fig. 103) et toutes les hampes avec pontes possèdent des bourgeons et/ou des fleurs. Cela signifie que malgré la présence de bourgeons et de fleurs, certains œufs sont quand même pondus au niveau des tiges et des feuilles. Il est à noter qu'en 2019, seulement 7 œufs ont été observés sur une seule hampe ce qui est peu représentatif.

De plus, en 2018, le pic d'œufs est atteint en semaine 33 en même temps que le pic de bourgeons (Fig. 104). En 2019, les suivis ont été arrêtés trop précocement pour pouvoir estimer un pic d'œufs et un pic de bourgeons.

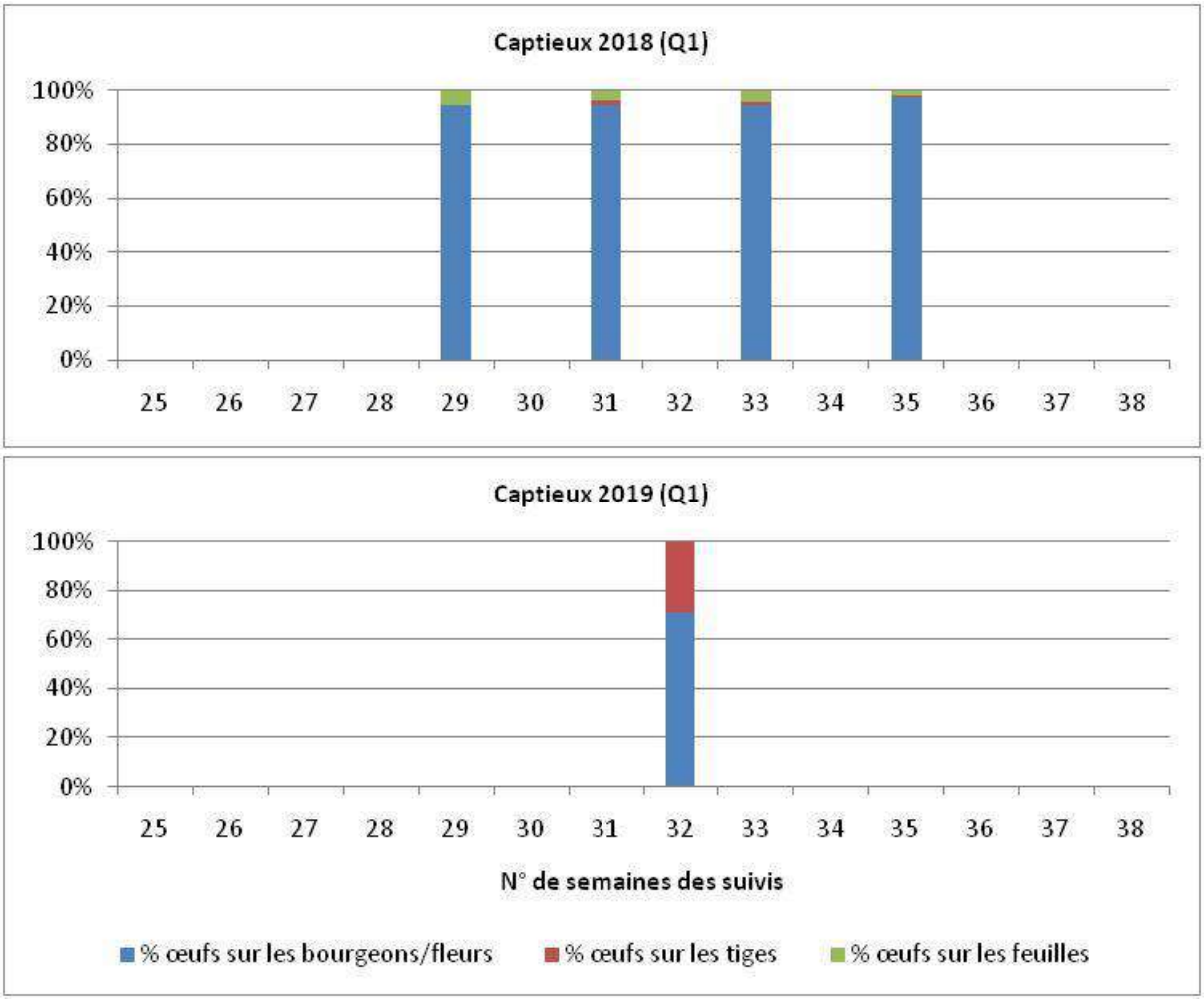


Fig. 103. Evolution et comparaison, entre 2018 et 2019, des proportions d'œufs pondus selon leur positionnement sur les hampes de G. pneumonanthe au cours du temps, pour le site du camp de Captieux.

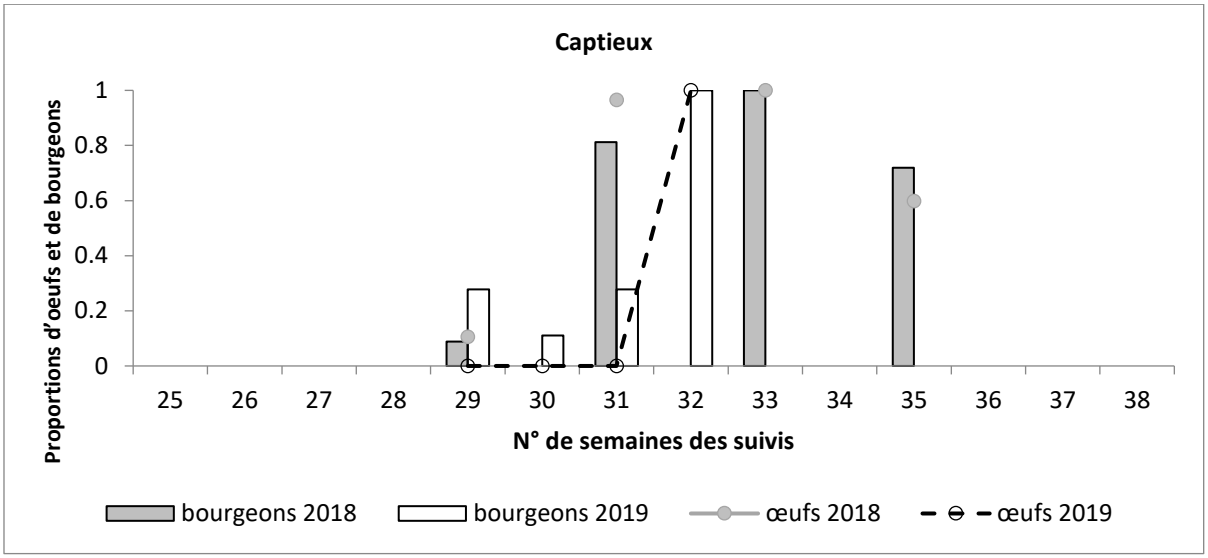


Fig. 104. Evolution des proportions d'œufs et de bourgeons au cours des suivis sur le site du camp de Captieux.

- Aérodrome Bordeaux-Saucats :

Quadrat n°1 (2017 et 2019) : pour les deux années, la majorité des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et/ou des fleurs (de 78% à 91% en 2017 ; de 66% à 86% en 2019 ; Fig. 105). En 2017, toutes les hampes avec pontes possèdent des bourgeons et fleurs ce qui signifie que les femelles pondent parfois au niveau des tiges et des feuilles malgré la présence de bourgeons et de fleurs sur les hampes (22% à 9% des œufs). Par contre, en 2019, certaines hampes avec pontes n'ont aucun bourgeon et fleur. De plus, en 2019, le pic d'œufs est atteint en semaine 36 en même temps que le pic de bourgeons (Fig. 106).

Quadrat n°2 (2017 et 2018) : en 2017, la majorité des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et/ou des fleurs tout au long des suivis contrairement à 2018, où 70% des œufs sont pondus sur les feuilles ou la tige lors du premier suivi (Fig. 105). Pour les deux années de suivis, quelques hampes avec pontes ne possèdent ni bourgeon ni fleur (2% en 2017 et 5% en 2019 au pic d'œufs) et quelques œufs ont également été observés au niveau des feuilles et des tiges sur des hampes avec bourgeons et fleurs. De plus, en 2018, le nombre de bourgeons est maximal en fin de suivis, semaine 37, soit deux semaines après le pic d'œufs qui est semaine 35 (Fig. 106).

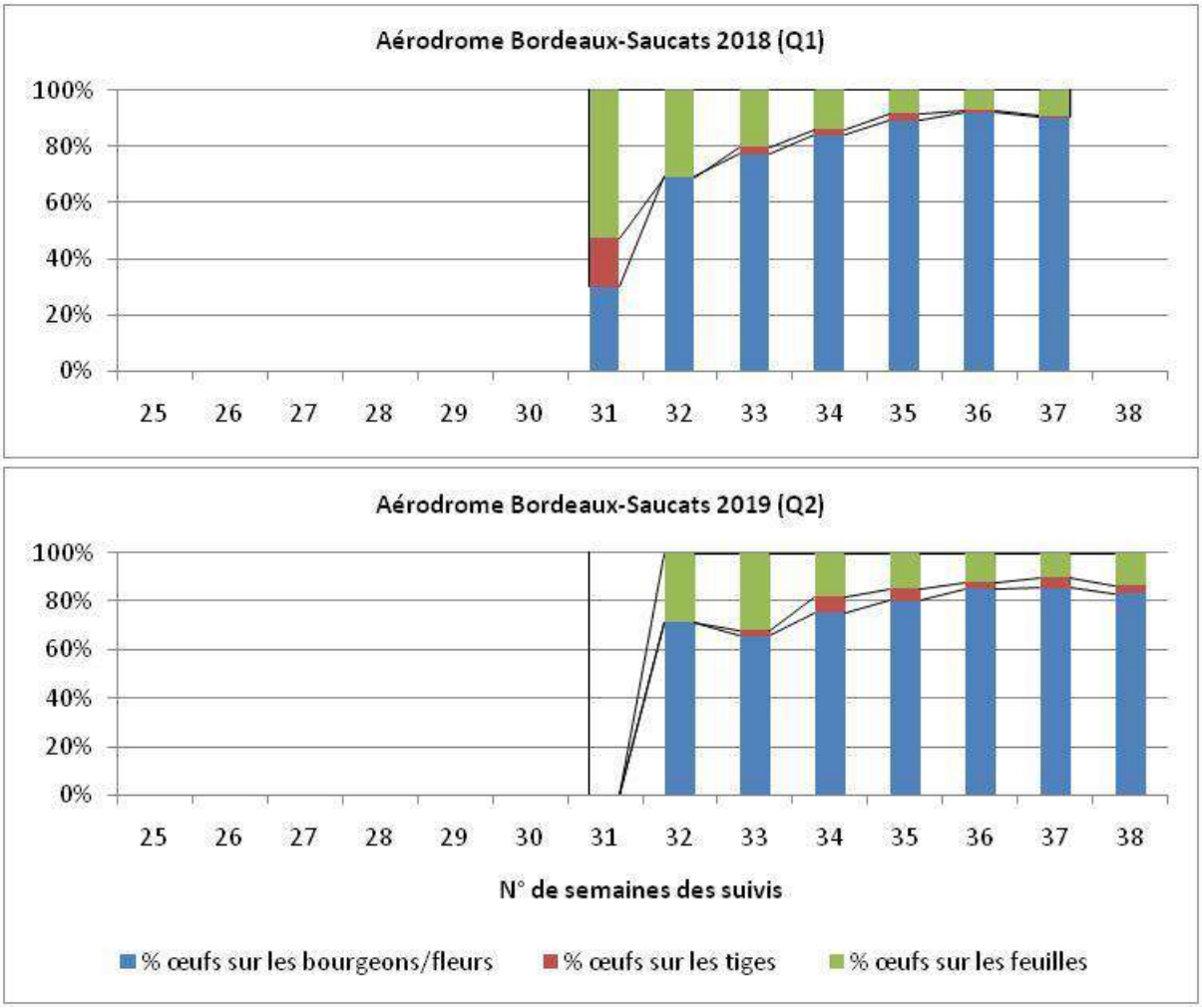


Fig. 105. Evolution et comparaison, entre 2018 et 2019, des proportions d'œufs pondus selon leur positionnement sur les hampes de G. pneumonanthe au cours du temps, pour le site Aérodrome Bordeaux-Saucats.

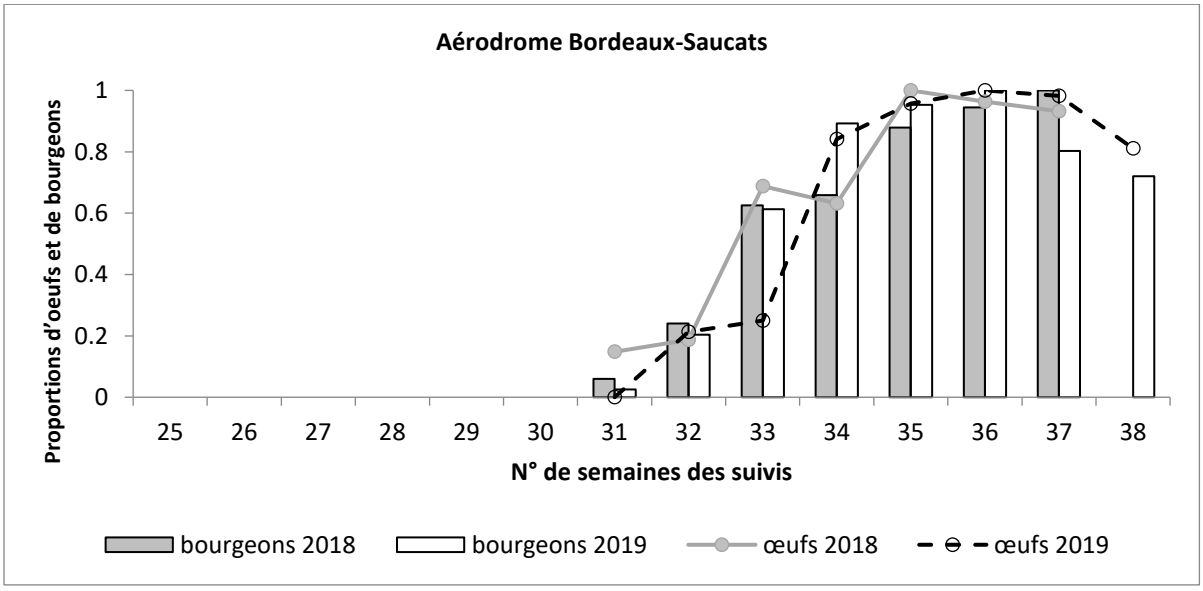


Fig. 106. Evolution des proportions d'œufs et de bourgeons au cours des suivis sur le site de l'aérodrome de Bordeaux-Saucats.

- Pouchau :

Quadrat n°1 (2018) : la majorité des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et/ou des fleurs (de 69% à 91% des œufs ; Fig. 107) et toutes les hampes avec pontes possèdent des bourgeons et/ou des fleurs. Cela signifie que les femelles pondent parfois au niveau des tiges et des feuilles malgré la présence de bourgeons et de fleurs sur les hampes (31% à 9% des œufs). De plus, le nombre de bourgeons est maximal en fin de suivis, semaine 37, soit deux semaines après le pic d'œufs qui est semaine 35 (Fig. 108).

Quadrat n°2 (2019) : la majorité des œufs sont pondus au niveau des bourgeons et/ou des fleurs (de 88 à 91% ; Fig. 107). A la différence de 2018, certaines hampes avec pontes (2% au pic d'œufs) sont sans bourgeon ni fleur. De plus, le pic d'œufs est atteint semaine 38 (fin des suivis), soit une semaine après le pic de bourgeons qui est semaine 37 (Fig. 108).

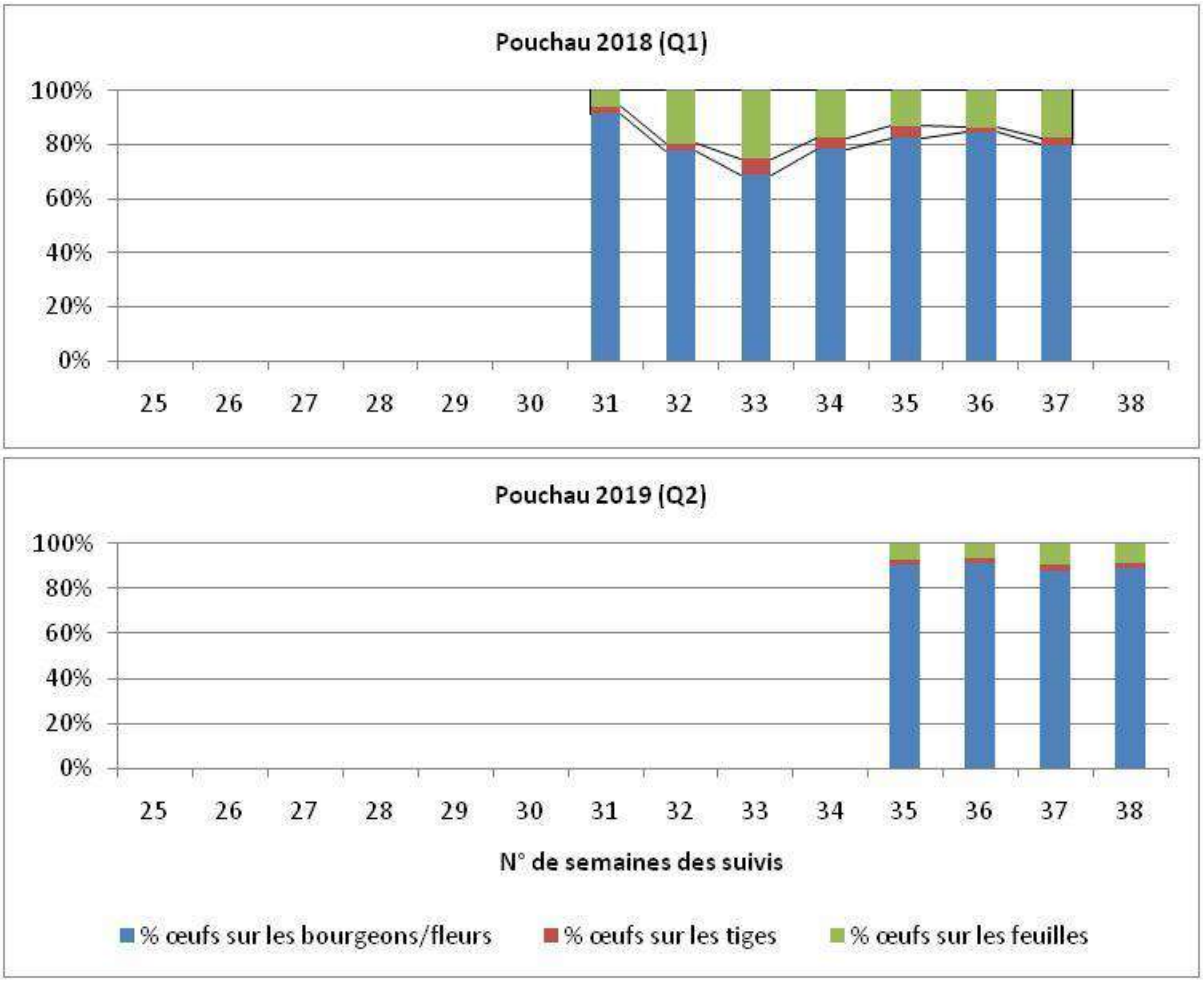


Fig. 107. Evolution et comparaison, entre 2018 et 2019, des proportions d'œufs pondus selon leur positionnement sur les hampes de G. pneumonanthe au cours du temps, pour le site Pouchau.

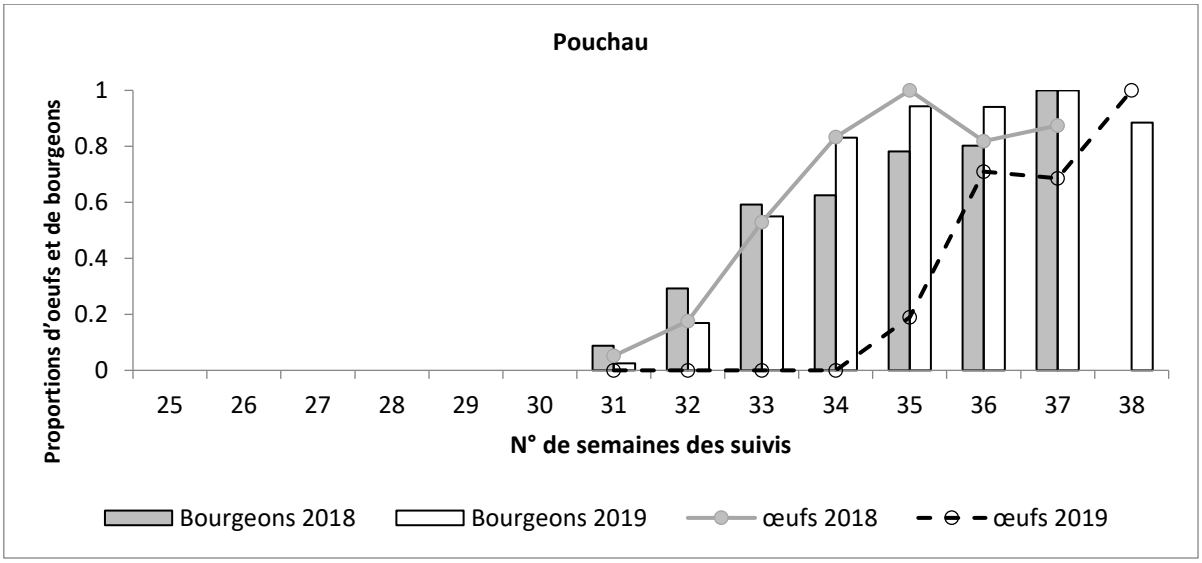


Fig. 108. Evolution des proportions d'œufs et de bourgeons au cours des suivis sur le site de Pouchau.

- Comparaison entre sites

De manière générale, les femelles utilisent moins d'un tiers des hampes disponibles pour pondre leurs œufs (de 0.1% à 25% selon les sites et les années de suivis). La majorité de ces hampes avec pontes portent des bourgeons et/ou fleurs au moment de la ponte et les œufs sont majoritairement pondus sur ces parties de la plante.

En ce qui concerne la comparaison inter-sites des dates de pic d'œufs et de pic de bourgeons, un décalage de deux semaines a été observé en 2018 pour tous les sites (excepté Captieux), avec un pic de bourgeons postérieur au pic d'œufs, alors qu'en 2019 ce décalage est variable selon les sites (Tab. XXXIII). De plus, d'après le 0, en 2018 les premières pontes ont été observées 6 semaines avant le pic de bourgeons pour tous les sites (excepté Captieux) alors qu'en 2019 cela est variable entre les sites (de 2 à 4 semaines).

Tab. XXXIII. Nombre de semaines de décalage entre l'observation du pic d'œufs et le pic de bourgeons. Le signe «+« indique que le pic d'œufs est antéireur au pic de bourgeons et le signe « - » indique que le pic d'œufs est postérieur au pic de bourgeons.

	2018	2019
Ellorimendi	+ 2 semaines	0 semaine
Plateau d'Anzé	+ 2 semaines	+ 1 semaine
Captieux	0 semaine	/
Aérodrome Bordeaux-Saucats	+ 2 semaines	0 semaine
Pouchau	+ 2 semaines	-1 semaine

Tab. XXXIV. Nombre de semaines de décalage entre l'observation des premières pontes et le pic de bourgeons. Le signe «+ » indique que les premières pontes sont antérieures au pic de bourgeons et le signe « – » indique qu'elles sont postérieures au pic de bourgeons.

	2018	2019
Ellorimendi	+ 6 semaines	+ 2 semaines
Plateau d'Anzé	+ 6 semaines	+ 4 semaines
Captieux	+ 4 semaines	/
Aérodrome Bordeaux-Saucats	+ 6 semaines	+ 4 semaines
Pouchau	+ 6 semaines	+2 semaines

- Fourmilières de Myrmica

En 2019, une recherche des nids de *Myrmica* a été effectuée au niveau des quadrats. Le Tab. XXXV donne le nombre de nids observé sur le quadrat de 100m². A noter que la recherche sur le site de Pouchau a été compliquée du fait du recouvrement et de la hauteur de végétation importante.

Tab. XXXV. Nombre de nids de Myrmica par quadrat en 2019.

	Nombre de nids de Myrmica dans quadrat en 2019
Ellorimendi	3 nids/100m²
Plateau d'Anzé	8 nids/100m²
Captieux	1 nid/100m²
Aérodrome Bordeaux-Saucats	/
Pouchau	/

3.4 Discussion

- Sur le protocole

L'année 2019 constitue la deuxième année d'application du protocole de suivi de la phénologie de *Gentiana pneumonanthe* et des pontes de *Phengaris alcon* sur les 5 sites situés en Nouvelle-Aquitaine. Les résultats des deux années (2018 et 2019) ont permis d'établir un état des lieux des populations de *G. pneumonanthe* et de *P. alcon* pour les deux quadrats de suivis qui ont été sélectionnés pour chacun des sites et aussi d'apprécier l'effort d'échantillonnage qui doit être suffisant pour tester statistiquement les hypothèses.

- Nombre de pieds de Gentiana pneumonanthe

Concernant le nombre de pieds de *G. pneumonanthe* échantillonnés, il est suffisant pour l'ensemble des quadrats de suivis. Il semble donc que le pointage des pieds de *G. pneumonanthe* ait permis de localiser les zones de forte densité.

- Nombre d'œufs échantillonnés

Si le nombre de pieds de *G. pneumonanthe* par quadrat semble suffisant, ce n'est pas toujours le cas pour le nombre d'œufs observés. En effet, le quadrat n°1 du site Ellorimendi et le quadrat de Captieux ont eu moins de 20 œufs comptabilisés en 2019 au cours des suivis (idem en 2017 pour Ellorimendi). L'objectif de l'étude étant d'étudier la réponse du comportement de pontes des femelles de *P. alcon* face au potentiel décalage de phénologie de *Gentiana pneumonanthe* avec le changement climatique, un nombre de données élevé sur les pontes est donc nécessaire pour pouvoir analyser statistiquement le positionnement des œufs sur les pieds de *G. pneumonanthe*. De plus, une analyse par Capture-Marquage-Recapture réalisée par le CEN Aquitaine en 2019 a permis d'estimer la taille de la population du site d'Ellorimendi, avec 187 imagos capturés (CEN Aquitaine, comm. pers.). Il apparait donc que le nombre d'œufs comptabilisés dans le quadrat n°1 n'est pas du tout représentatif de la population. Se pose ainsi la question d'un changement d'emplacement des quadrats où un trop faible nombre d'œufs a été observé. Cela concernerait le quadrat n°1 du site Ellorimendi et le quadrat du site de Captieux. La présence d'un camp militaire sur ce dernier implique des contraintes concernant le marquage du quadrat et sa relocalisation au fil des ans, puisqu'il est difficile de repérer sur le terrain par manque de repères ou d'enfoncer des tiges métalliques dans le sol. De plus, des contraintes d'accès au site ne permettent pas de réaliser les suivis dans les conditions prévues dans le protocole, ni de réaliser le même nombre de passages aux mêmes dates, d'années en années (exemple entre 2018 et 2019). Toutes ces contraintes limitent les analyses et donc l'intégration de ce site au programme. Si les problématiques d'accès au site et de localisation du quadrat ne s'améliorent pas, le site de Captieux ne pourra plus être suivi dans le cadre de ce programme.

- Date de début des suivis

Un autre élément de discussion du protocole concerne le début des suivis. Jusqu'à maintenant, les suivis débutaient une semaine avant la date de début de floraison connue de *Gentiana pneumonanthe* sur chaque site. Le début des suivis étant fonction de cette date, cela signifie que d'une année sur l'autre, les suivis peuvent commencer plus tôt ou plus tard. Or, il serait préférable de garder une date de début des suivis constante ou au moins jamais postérieure afin de comparer au fil des années des

changements de phénologie. De plus, pour la plupart des sites, des pontes sont déjà présentes lors du premier suivis ce qui ne permet pas de déterminer la date d'émergence des femelles de *P. alcon*. Or, cette donnée serait intéressante à connaitre afin de voir si le papillon modifie sa durée de vol en fonction des conditions météorologiques à mettre en lien également avec l'évolution de la phénologie de sa plante hôte. Ainsi, il serait intéressant de débuter les suivis plutôt une semaine avant la première date d'émergence connue de *P. alcon*. Par conséquent, les dates de début de suivis 2020 pour les sites seront les suivantes :

- Ellorimendi : semaine 25
- Plateau d'Anzé : semaine 28
- Aérodrome de Bordeaux-Saucats : semaine 30
- Pouchau : semaine 30

• Structure et phénologie des populations de Gentiana pneumonanthe

– Influence des paramètres météorologiques

D'après la littérature, plusieurs paramètres influent sur la floraison de *Gentiana pneumonanthe* et concernent notamment les conditions météorologiques telles que les températures, l'humidité atmosphérique ainsi que les précipitations. CERRATO *et al.* (2016), en étudiant la phénologie de cette plante sur deux sites aux conditions stationnelles différentes, ont observé une floraison plus précoce sur le site aux conditions plus humides et plus fraiches. Les observations de début de floraison réalisées sur les 5 sites étudiés au cours des trois années de suivis (2017 à 2019) viennent corroborer ces résultats. En effet, des différences inter-sites sont observables avec une floraison plus précoce sur les sites qui présentent un degré d'hygrométrie plus élevé et des précipitations plus abondantes. C'est le cas pour les sites d'Ellorimendi situé au Pays Basque (début de floraison fin juin-début août) et du plateau d'Anzé (début de floraison fin juillet-début août) situé à 800m d'altitude. Au contraire, les sites situés en Gironde ont une floraison plus tardive (mi-août-fin août) et un degré d'hygrométrie plus faible.

De plus, ROSE *et al.* (1998) ont montré que les conditions climatiques influent sur la densité et la vitalité des populations de *G. pneumonanthe* en influençant notamment le nombre de gentianes fleuries et le nombre de fleurs par gentiane. D'une part, les auteurs ont montré que la mortalité des jeunes pieds et des pieds matures était favorisée par des précipitations abondantes durant la période de dormance de *Gentiana pneumonanthe*, cela étant probablement dû à des inondations prolongées durant les mois d'hiver. La mortalité des jeunes pieds est également favorisée par des sècheresses durant le printemps et l'été, périodes de croissance et de floraison de *G. pneumonanthe* (ROSE *et al.*, 1998). C'est ce qui a notamment été observé, en 2019, sur le site de l'aérodrome de Bordeaux-Saucats où un nombre important de hampes sèches ont été observées durant les suivis, probablement dû aux deux canicules du mois de juin (METEO FRANCE, 2019a). D'autre part, ROSE *et al.* (1998) ont montré que les précipitations et les températures avaient une influence sur le nombre de pieds fleuris et le nombre de fleurs par pied. Un hiver très pluvieux est défavorable à la floraison alors qu'une année chaude et sèche favorisera la floraison pour les deux années suivantes. Quatre des cinq sites étudiés en Nouvelle-Aquitaine (exception de Captieux) ont été équipés d'une station météorologique qui enregistre toutes les heures la température et l'humidité relative atmosphérique. L'étude de ces données permettra, par la suite, d'analyser l'influence de ces paramètres sur le nombre de pieds et la floraison de *G. pneumonanthe* en Nouvelle-Aquitaine ainsi que leur évolution au cours du temps.

– Influence des paramètres stationnels

D'autres paramètres, tels que la structure de la végétation, influent sur la structure et la densité des populations de *Gentiana pneumonanthe*, dont le nombre de pieds en quantité suffisante est essentielle au bon maintien des populations de *P. alcon* (DUPONT, 2010a). Selon OOSTERMEIJER *et al.* (1994), trois paramètres essentiels influent sur la structure des populations de *Gentiana pneumonanthe* : le pourcentage de sol nu, le pourcentage en byrophytes et le pourcentage de litière recouvrant le sol. La présence de sol nu, substrat adéquat pour la germination et le développement des plantules, permet le renouvellement des pieds de *G. pneumonanthe* et la dynamisation d'une population sénescente. La survie des graines dans le sol étant courte (OOSTERMEIJER *et al.*, 1992), des zones de sol nu doivent donc être régulièrement créées. Le site de l'aérodrome de Bordeaux–Saucats est caractérisé par une végétation ouverte composée d'une prairie humide du *Juncion acutiflori* en mosaïque avec une lande de *l'Ulici–Ericenion* (MALLARD, 2017b) avec des zones de sol nu assez importantes par endroit (Sandy Bulté comm. pers.). Ces caractérisques pourraient expliquer les pourcentages assez élevés de jeunes pieds dont certains immatures. La population de *G. pneumonanthe* de ce site pourrait s'apparentée au type « invasive » décrit par OOSTERMEIJER *et al.* (1994) et qui correspond à une population dans laquelle les jeunes plantules et les individus juvéniles sont prédominants sur les autres stades. Le site du plateau d'Anzé ne présente pas de grandes surfaces de sol nu, mais la surface occupée par les bryophytes est importante. La présence de bryophytes est souvent reliée aux populations de *G. pneumonanthe* de type « regressive », caractérisé par l'absence de plantules et de juvéniles, ou au type « normal », stade optimal pour *P. alcon* (OOSTERMEIJER *et al.*, 1994). D'après le nombre moyen de hampes par pied, la population du site semblerait plutôt de type « normal » avec la présence des trois classes d'âges (jeunes, *mâtures et sénescents).*

Les populations de *G. pneumonanthe* sont aussi sensibles à la fermeture du milieu : une forte densité de litière et la présence de ligneux sont des paramètres négatifs pour la dynamique des populations de *G. pneumonanthe* qui serait alors plutôt de type « regressive » dans un contexte de végétation fermée (ELMES & THOMAS, 1987 ; OOSTERMEIJER *et al.*, 1994). Le site de Pouchau est caractérisé par un recouvrement en litière assez important par endroit combiné à une hauteur de végétation assez élevée, dominée par *Molinia caerulea*, et à la présence de ligneux d'au moins 50 cm de hauteur (Sandy Bulté comm. pers.). Ces conditions peuvent ainsi expliquer la faible densité de pieds de *G. pneumonanthe* rencontrée sur ce site. Cependant, le nombre moyen de hampes par pied ainsi que la présence de jeunes pieds semblent tout de même indiquer une population de type « normal ». De plus, une végétation dense et élevée ne sera pas favorable aux pontes de *P. alcon* si les hampes florales de *G. pneumonanthe* ne sont pas visibles au sein de la végétation (WALLISDEVRIES, 2004 ; NOWICKI *et al.*, 2007) ce qui ne semble, par contre, pas le cas sur le site de Pouchau puisqu'un nombre assez élevé d'œufs a été observés en 2018 et 2019.

En ce qui concerne le site Ellorimendi, l'habitat accueillant la population de *G. pneumonanthe* est assez atypique par rapport à la bibliographie connue, puisque que le site est constitué d'une mosaïque de végétation composée d'une lande mésohygrophile relevant de *l'Ulici–Ericenion*, d'une pelouse acidiphile thermo–atlantique relevant de *l'Agrostion curtisii* et d'une lande à fougère aigle relevant du *Conopodio–Teucrion* (MALLARD, 2017b). Cet habitat, caractéristique des stations à *Phengaris alcon* du Pays Basque et des Pyrénées, a été peu étudié et les conditions abiotiques favorisant *G. pneumonanthe* sont encore mal connues. D'après les observations de terrain, il semble toutefois que la densité en fougère, le sol nu et les bryophytes jouent un rôle important. Les secteurs les plus denses en pieds de *G. pneumonanhte* sont caractérisés par une plus faible densité en fougère et un recouvrement en bryophytes relativement important. Les secteurs de sol nu en lisière arborée ou à proximité de

fougères, permettant le maintien d'une certaine humidité atmosphérique, favorisent la germination et le développement de plantules.

L'analyse des résultats de 2018 et 2019 a donc permis de dresser un état des lieux des populations de *G. pneumonanthe* pour chacun des quadrats qui vont être suivis pendant plusieurs années. Il est toutefois important de garder à l'esprit que ces résultats ont été analysés à partir des données récoltées lors du dernier suivi qui ne correspond pas à la période de fin de floraison de *G. pneumonanthe*, période plus optimale pour étudier la structure des populations. Mais ces résultats permettent tout de même d'apporter des indications sur l'état des populations de *G. pneumonanthe*. De plus, au regard de ces éléments, il serait intéressant de quantifier le pourcentage des quatre paramètres discutés précédemment, à savoir le pourcentage de recouvrement de ligneux (hauteur à définir) et de fougère dans le cas du site Ellorimendi, de recouvrement en sol nu, en litière et en bryophytes afin de pouvoir évaluer l'évolution de la structure de la végétation au cours du temps. Cette structure de végétation aura une influence sur la structure des populations de *G. pneumonanthe* mais aussi sur la présence de nids de *Myrmica* et donc indirectement sur les populations de *Phengaris alcon*. Le relevé de ces paramètres pourra se faire lors du dernier passage du suivi chaque année.

- Dynamique et phénologie de vol de Phengaris alcon

Des variations interannuelles dans les dates d'émergences de *P. alcon*, intra et inter sites, ont déjà été mises en évidences sur des sites en ex-Aquitaine, à travers des suivis phénologiques réalisés dans le cadre du programme sur les papillons menacés des zones humides mené par le CEN Aquitaine, notamment entre des sites situés au nord de l'ex-Aquitaine et des sites situés dans le piémont pyrénéen (Gourvil *et al.*, 2017). Les résultats des suivis de 2018 et 2019 viennent corroborer ces observations puisque des décalages d'émergence mais aussi de fin de vol ont été observés entre les sites pour les deux années avec une émergence et une fin de vol plus précoce sur les deux sites situés dans les Pyrénées-Atlantiques (Ellorimendi au Pays Basque et plateau d'Anzé en Béarn) comparativement aux sites de Gironde. Des variations interannuelles des dates d'émergences et de fin de vol ont également été observées sur tous les sites entre 2018 et 2019, allant d'une semaine jusqu'à trois semaines de retard dans l'émergence selon les sites. Peu de données existent sur les conditions nécessaires à l'émergence des imagos de *P. alcon* mais celles-ci sont probablement à mettre en lien avec la température et l'humidité. La comparaison d'émergence entre les deux sites de Gironde, distant de 5km, montre une différence de date d'émergence de 3 semaines, avec une émergence plus tardive sur le site de Pouchau. La distance entre ces sites ne permet pas d'avoir des conditions météorologiques différentes permettant d'expliquer ce décalage d'émergence. En revanche, la structure végétale est très différente et celle-ci influe sur les conditions micro-climatiques du sol. La végétation plus dense du site de Pouchau tamponne l'effet des températures, ce qui pourrait expliquer une émergence plus tardive sur ce site. L'analyse des données météorologiques collectées sur les sites ainsi que les paramètres stationnels permettraient éventuellement d'établir un lien entre le décalage d'émergence intra et inter sites.

- Le comportement de pontes des femelles de Phengaris alcon : synchronisation de la période de vol avec la floraison de Gentiana pneumonanthe

L'objectif est d'étudier le comportement de pontes des femelles, en termes de qualité (positionnement des œufs) et de quantité des pontes, face à un éventuel décalage de phénologie de sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe,* en lien avec le changement climatique. La présence de bourgeons et de fleurs étant primordiale pour les premiers stades larvaires de *P. alcon*, une synchronisation entre le moment de la ponte et l'évolution de la phénologie de *G. pneumonanthe* est essentielle. Or, un décalage entre le pic de bourgeons et l'émergence de *P. alcon* semble déjà exister, avec une floraison plus tardive qui débute en moyenne une semaine après l'émergence du papillon et un pic de floraison à la fin du vol (GOURVIL *et al.*, 2017). C'est également le cas sur l'ensemble des sites étudiés où, par exemple en 2018, le pic de bourgeons arrive six semaines après l'observation des premières pontes et deux semaines après le pic d'œufs. Ce décalage est plus variable en 2019 selon les sites (de deux à quatre semaines) et un décalage d'une à trois semaines a été observé entre l'observation des premières pontes et l'apparition de la première fleur de *G. pneumonanthe*. Cette désynchronisation entre la phénologie du papillon et celle de sa plante hôte pourrait alors expliquer l'observation de proportions plus élevées d'œufs pondus au niveau des tiges et des feuilles, notamment lors de l'émergence du papillon. C'est le cas par exemple en 2019, pour le site du plateau d'Anzé, pour lequel des œufs ont été observés uniquement sur les tiges et les feuilles de hampes sans bourgeon ni fleur lors des deux premiers suivis durant lesquels très peu de pieds de *G. pneumonanthe* possédaient des bourgeons. C'est également le cas pour le premier suivi réalisé en 2018 sur le site de l'aérodrome de Bordeaux–Saucats lorsque seulement 13% des pieds possédaient des bourgeons et durant lequel deux tiers des œufs ont été observés au niveau des feuilles et des tiges sur une majorité de hampes avec au moins un bourgeon et une minorité de hampes végétatives. Cependant, le reste du temps, la majorité des œufs sont tout de même pondus au niveau des bourgeons et des fleurs. De plus, pour l'ensemble des sites, le papillon finit de voler au moment du pic de bourgeons et donc avant le pic de floraison de *G. pneumonanthe*. Ainsi, il sera intéressant, par la suite, de voir si le décalage entre le début de floraison ou le pic de bourgeons et l'émergence s'intensifie avec le changement climatique ou bien si un décalage de la période de vol de *P. alcon* s'opère dans le même sens que la phénologie de sa plante hôte et voir si, en conséquence, les proportions d'œufs sur les différentes parties des gentianes tendent à évoluer.

La phénologie de *G. pneumonanthe* n'est cependant pas le seul paramètre à prendre en compte dans l'étude du comportement de pontes des femelles. En effet, en étudiant les proportions de pieds et de hampes avec pontes, il ressort que, selon les sites, les femelles utilisent moins d'un tiers des hampes pour pondre leurs œufs. NOWICKI *et al.* (2009) et d'autres études (FIGURNY & WOYCIECHOWSKI, 1998 ; WYNHOFF, 2001 ; NOWICKI *et al.*, 2005 ; NOWICKI *et al.*, 2007 ; ÁRNYAS *et al.*, 2009 ; NOWICKI *et al.*, 2009) avaient obtenu des résultats similaires ou plus élevés puisqu'ils avaient observé que 30 à 60% des pieds étaient utilisés par les femelles. Toutefois la confrontation de ces résultats laisse bien supposer que les femelles pondent préférentiellement sur certaines gentianes. Cette préférence serait liée à la localisation des pieds (en zone ouverte ou non), leur apparence (hauteur des tiges) ou bien encore à leur différence de stade phénologique (BONELLI *et al.*, 2005 ; NOWICKI *et al.*, 2005). D'après NOWICKI *et al.* (2009), il semblerait que la taille et le nombre de fleurs de G. *pneumonanthe* influencent la stratégie de ponte. En effet, dans leur étude, ils ont montré que les gentianes avec pontes étaient significativement plus hautes et avaient plus de fleurs. Les résultats obtenus sur les cinq sites montrent que la majorité des hampes avec pontes ont des bourgeons et une minorité sont à l'état végétatif mais le nombre de bourgeons par hampe ne semble pas être un élément influençant la ponte.

3.5 Conclusion

L'analyse des différentes données collectées en 2018 et 2019 ont permis d'établir un état de référence pour les populations de *G. pneumonanthe* et de *P. alcon* pour les deux quadrats de chaque site, qui seront suivis tous les deux ans. Les résultats restent encore préliminaires mais des variations annuelles et inter-sites ont été constatées au niveau de la phénologie des deux espèces étudiées. De plus, au regard des résultats obtenus et de la bibliographie, des ajustements méthodologiques ont été proposés, concernant notamment la prise en compte de la structure de végétation au sein des quadrats et des fourmis hôtes de *P. alcon*. Ainsi, l'étude des différents paramètres sur le long terme, en lien avec les données météorologiques et les données de structure de la végétation, permettra d'apporter des éléments pour tenter de répondre aux hypothèses émises quant à la réponse des populations de *G. pneumonanthe* et de *P. alcon* face au changement climatique.

Chapitre 4. Parnassius apollo (Linnaeus, 1758) – Apollon et lépidoptères de montagne

Auteurs : *Mathieu Molières,* ***Contributeurs :*** *Emma Valadas, Fanny Mallard*

Résumé : Dans le cadre du programme régional Les sentinelles du climat, dont l'objectif principal est d'étudier l'effet du changement climatique sur la biodiversité de Nouvelle-Aquitaine, une étude spécifique est menée sur les lépidoptères rhopalocères de montagne dans les Pyrénées-Occidentales. A la fois ciblée sur le cortège lépidoptérique et une espèce protégée emblématique des milieux montagnards, l'Apollon (*Parnassius apollo*), cette étude se base sur des suivis de terrain réguliers. Deux protocoles sont appliqués et devraient à terme permettre de suivre l'évolution du cortège lépidoptérique (abondance et richesse spécifique, rapport espèces strictement montagnardes/espèces ubiquistes) et celle des populations de *P. apollo.* Sur chacun des dix sites faisant l'objet de ce suivi une station de relevés météorologiques a été positionnée ce qui permet de comparer les évolutions de cortège ou de population en fonction des conditions météorologiques locales. Les résultats pourront permettre de mieux anticiper l'impact du changement climatique sur ce groupe et de proposer d'éventuelles mesures de conservation.

Mots-clés : changement climatique, cortège, données météorologiques, habitats naturels, Lépidoptères rhopalocères de montagne, *Parnassius apollo*, points d'observation, protocoles, Pyrénées-Atlantiques, sites, suivis, transects.

4.1 Introduction

La littérature scientifique indique que, parmi les espèces, les papillons sont celles qui ont répondu le plus aux changements climatiques, notamment en modifiant leurs aires de répartition vers le nord ou vers de plus hautes altitudes (WILSON & MACLEAN, 2011).

Les lépidoptères des montagnes basques et béarnaises ne devraient pas échapper à cette tendance et il probable que nous observions à plus ou moins long terme une modification des cortèges avec notamment une raréfaction des espèces montagnardes et une augmentation des espèces « planitiaires ». Wilson *et al*. (2007) ont étudié le changement de cortège d'espèces dans la Sierra du Guadarrama (centre Espagne) entre 1967 et 2005. Leurs résultats suggèrent par exemple que le changement climatique, combiné avec la perte d'habitat et d'autres facteurs de changements biologiques, entrainent des pertes significatives dans la richesse spécifique en milieu de montagne et dans certaines régions où se rencontrent des espèces à leurs marges latitudinales les plus basses. 90% du territoire étudié par ces auteurs a été sujet à un déclin de la richesse spécifique, avec une domination d'espèces à large aire de répartition, la colonisation des espèces de plaine plus en altitude ne compensant pas la diminution de la richesse spécifique des espèces de montagne (WILSON *et al.*, 2007).

Pour l'Apollon (*Parnassius apollo,* Lepidoptera – Papilionidae*)* espèce protégée et emblématique des milieux ouverts montagnards thermophiles, la diminution de ses effectifs voire la disparition des populations isolées de basses altitudes, en partie due au changement climatique, est visible depuis les années 70 dans différents massifs européens (DESCIMON, 1994 ; LAFRANCHIS *et al.*, 2015). Ashton *et al.* (2009) ont également montré une évolution de sa phénologie (sortie plus précoce) et de son écologie (changement de plante-hôte) sur certaines populations de la Sierra de Guadarrama.

Pour étudier *P. apollo* face au changement climatique, plusieurs facteurs sont donc à prendre en compte. La dynamique de population dépend notamment de la topographie au niveau local, qui aura des effets sur la disponibilité des ressources et la présence de microclimats potentiellement plus favorables aux conditions ambiantes (WILSON *et al.*, 2015).

Dans le cadre du programme les sentinelles du climat, 10 sites localisés dans les montagnes basques et béarnaises des Pyrénées-Atlantiques font l'objet d'un suivi. Une double méthodologie est appliquée afin de tenter d'apporter des éléments de réponse sur la réponse du cortège lépidoptérique montagnard et de *P. apollo* face au changement climatique. Troisième année du programme mais seulement deuxième année de suivi après une première année de tests protocolaires, l'année 2019 a permis de mettre en œuvre l'intégralité du protocole, validé définitivement en 2018. Les données ne sont pas encore suffisantes pour faire ressortir des tendances claires. Mais le travail déjà réalisé a d'ores et déjà permis d'établir un état des lieux de la richesse spécifique sur chaque site, d'identifier les cortèges montagnards typiques et d'apporter des connaissances supplémentaires sur l'écologie de *P. apollo* en Pyrénées occidentales.

Les paragraphes suivants présentent les principaux éléments méthodologiques du suivi ainsi que les résultats exploratoires naturalistes obtenus en 2019.

4.2 Matériel et Méthodes

4.2.1 Matériel biologique – Identification des espèces « montagnardes »

Sur l'ensemble des espèces contactées en 2019, 10 espèces sont définies comme des espèces inféodées au milieu montagnard (LAFRANCHIS, 2000 ; GOURVIL *et al.*, 2016) (Tab. XXXVI). Les autres espèces recensées sont donc définies comme ubiquistes au regard de cette étude.

Tab. XXXVI. Espèces « montagnardes » du cortège lépidoptérique étudié.

Nom latin	Nom vernaculaire	Habitat
Erebia cassioides	Moiré lustré	Pelouses rases, à partir de 1400m
Erebia epiphron	Moiré de la Canche	Pelouses mésophiles ou humides, de 550 à 2000m
Erebia meolans	Moiré des Fétuques	Pentes rocheuses, landes et pelouses écorchées, clairières. De 400 à 2600m
Erebia pronoe	Moiré fontinal	Prairies et landes rocheuses, clairières, de 800 à 2100 m
Erebia triarius	Moiré printanier	Pelouses sèches, clairières et pentes rocheuses, de 430 à 2500m
Lycaena hippothoe	Cuivré écarlate	Prairies, clairières humides et tourbières, de 1100 à 2200m
Lycaena virgaureae	Cuivré de la verge-d'Or	Prairies, pelouses, lisières et clairières des bois, à partir de 1000m
Parnassius apollo	Apollon	Pelouses et clairières sèches et rocheuses, éboulis, talus rocheux, de 1300 à 2000m
Parnassius mnemosyne	Semi-Apollon	Clairières, lisières des bois ensoleillés, prairies herbeuses plutôt humides, en général de 900 à 2400 m
Polyommatus amandus	Azuré de la Jarosse	Lisières et clairières fleuries en altitude

4.2.2 Sélection des sites

Un total de 10 sites a été sélectionné selon les caractéristiques suivantes (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a):

- présence d'une population de *Parnassius apollo* (observations directes ou données bibliographiques issues de la plate-forme associative faune-aquitaine.org et de données ponctuelles de naturalistes) ;

- site présentant une superficie minimale d'habitats favorables (pelouses caillouteuses thermophiles avec présence de plantes hôtes (*Sedum spp., Sempervirum spp.*) et plantes nectarifères (*Cirsium spp., Scabiosa columbaria, Carduus spp.,* etc.), l'objectif étant de placer un ou deux transects ;

- accessibilité de la zone (moins d'une heure de marche pour accéder au site) ;

- obtenir un échantillonnage de sites variés en altitude, exposition et en contexte géographique (piémont, cœur de chaîne, fond de vallée, etc.) ;

- dans la mesure du possible les sites faisant déjà l'objet d'un suivi dans le cadre du programme (marmottes, bourdons, lézards) ont été privilégiés.

4.2.3 Description des sites choisis

Les dix sites sont ainsi répartis géographiquement :

- sept sites en vallée d'Ossau (Lagouare, Sagette, Séous, Soussouéou, Sagette, Soques, Pombie)
- deux en vallée d'Aspe (Peyrenère, Somport)
- un dans la province Basque de la Soule (Bizkarzé) (Fig. 109).

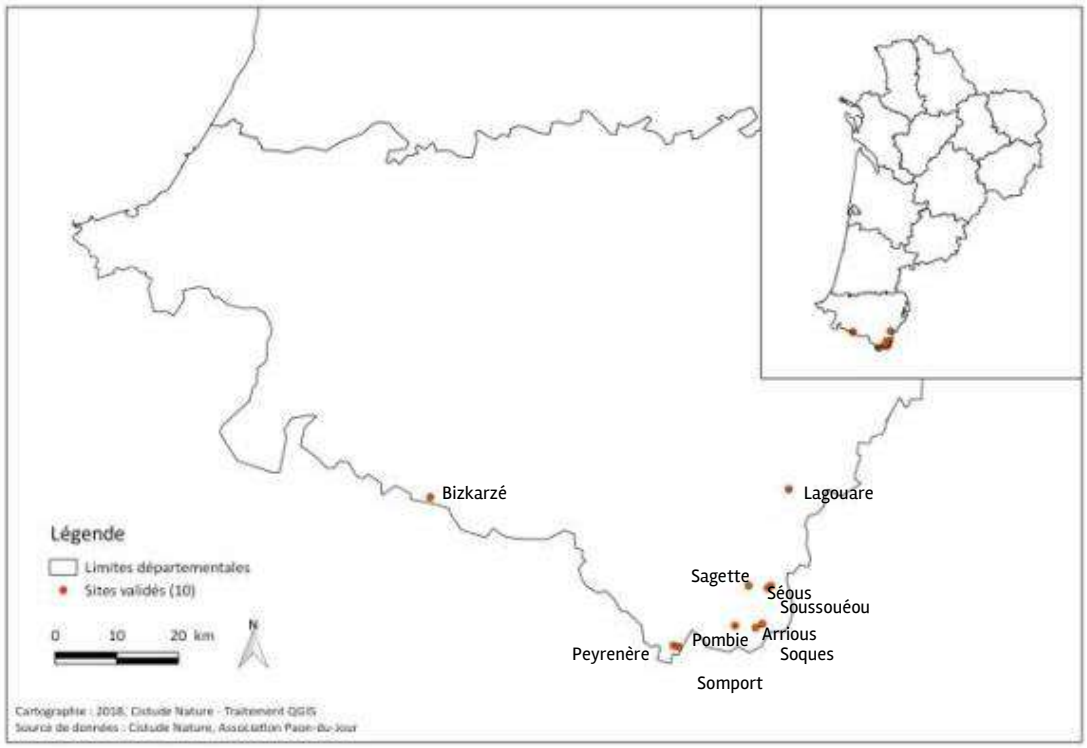


Fig. 109. Situation géographique des sites d'études validés pour le suivi Apollon et cortège lépidoptérique associé.

Leurs caractéristiques sont rappelées dans le tableau qui suit (Tab. XXXVII).

Tab. XXXVII. Caractéristiques des sites et transects de suivis Apollon et cortège lépidoptérique associé.

Vallée	Commune	Nom du site	Numéro transect	Départ (wgs84)		Arrivée (wgs84)		Longueur (m)	Altitude (m)		Exposition dominante
				N	W	N	W		Départ	Arrivée	
Ossau	Louvie-Juzon	Lagouare	1	43,03818	0,33053	43,038911	0,3292	150	1433	1428	Sud
			2	43,03779	0,33029	43,03833	0,32875	150	1420	1414	Sud
	Laruns	Séous	1	42,89231	0,36246	42,89266	0,36417	150	1783	1778	Nord-est
		Soussouéou	1	42,89598	0,3581	42,89585	0,35645	150	1445	1444	Nord-est
		Pombie	1	42,8349	0,42576	42,83612	0,42518	150	1979	1991	Est
		Arrious	1	42,84016	0,37134	42,8403	0,36973	150	1686	1691	Sud
			2	42,83975	0,37072	42,83946	0,37183	150	1649	1640	Sud
		Soques	1	42,83299	0,38434	42,83425	0,38393	150	1408	1405	Ouest
		Sagette	1	42,89466	0,40232	42,89526	0,40079	150	1827	1816	Sud-ouest
Aspe	Urdos	Peyrenère	1	42,80288	0,54595	42,8021	0,54462	150	1444	1451	Sud-ouest
		Somport	1	42,8007	0,53537	42,80122	0,53694	150	1567	1562	Sud-ouest
Soule	Larrau	Bizkarzé	1	43,00222	1,04459	43,00199	1,0428	150	1549	1542	Sud

4.2.4 Définition et positionnement des points d'échantillonnage

Deux techniques sont utilisées (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a). Le cortège lépidoptérique de chaque site est étudié par le biais de transects, tandis que l'abondance de *P. apollo* est estimée par point fixe d'observation. Les méthodes d'échantillonnage sont détaillées ci-dessous.

Etude du cortège lépidoptérique

Pour l'étude du cortège lépidoptérique, l'échantillonnage par transect a été privilégié. La méthode s'inspire du protocole STERF (Suivi temporel des rhopalocères de France) (POLLARD & YATES, 1993). Elle a été adaptée au contexte montagnard (terrain escarpé et densité importante de lépidoptères) en réduisant la longueur du transect à 150 m (MALLARD, 2017b), contre 200 m dans la méthode standardisée.

Un transect a été positionné sur chaque site en fonction de la présence d'habitats favorables à *P. apollo* (MALLARD, 2018b). Lorsque la superficie d'habitats jugés favorables le permettait, un deuxième transect a été positionné comme à Lagouare et Arrious (Tab. XXXVIII). Les transects ont été positionnés en suivant au mieux les courbes de niveau (MALLARD, 2017b).

Estimation de l'abondance de *P. apollo*

Pour estimer l'abondance de *P. apollo*, des points fixes d'observation ont été positionnés aléatoirement sur chaque site. Cette méthode a été privilégiée car elle s'adapte particulièrement à l'espèce (facilement détectable, population à faible effectif) et à son habitat (terrain escarpé, pelouse rase).

Deux points d'observation sont présents sur chaque site. Leur positionnement a été défini lors d'une l'étude spécifique (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b).

Les caractéristiques de ces 20 points sont présentées dans le tableau suivant (Tab. XXXVIII).

Tab. XXXVIII. Caractéristiques des points d'échantillonnage pour le suivi Apollon.

Vallée	Commune	Nom du site	Nom définitif du point	Nom initial du point (suivi 2017)	Coordonnées GPS (WGS84)		Axe d'orientation	Altitude (m)
					N	W		
Ossau	Louvie-Juzon	Lagouare	**LAG1**	LAG4	43.0381	0.33006	N-O	1429
			LAG2	LAG5	43.03819	0.32898	N	1409
	Laruns	Séous	**SEO1**	/	42.893	0.36483	S-O	1795
			SEO2	SEO3	42.89214	0.36358	O	1786
		Soussouéou	**SOU1**	/	42.89602	0.35735	S	1434
			SOU2	SOU3	42.89553	0.35529	S-O	1438
		Pombie	**POM1**	POM3	42.83505	0.42581	O	1996
			POM2	POM5	42.83604	0.42488	N-O	1995
		Arrious	**ARR1**	/	42.83927	0.37329	E	1610
			ARR2	/	42.83932	0.37145	N	1626
		Soques	**SOQ1**	/	42.8344	0.38483	N-E	1383
			SOQ2	SOQ5	42.83353	0.38418	E	1397
		Sagette	**SAG1**	SAG4	42.8956	0.40008	N	1825
			SAG2	SAG5	42.89469	0.40141	N	1820
Aspe	Urdos	Peyrenère	**PEY1**	/	42.80279	0.54609	E	1436
			PEY2	/	42.80216	0.54512	N-E	1441
		Somport	**SOM1**	/	42.80106	0.53721	N-E	1534
			SOM2	/	42.80051	0.53554	N-E	1542
Soule	Larrau	Bizkarzé	**BIZ1**	/	43.00194	1.04307	N-E	1517
			BIZ2	/	43.00225	1.04504	E	1553

4.2.5 Méthode de relevés et détermination des espèces

Pour le point fixe, l'ensemble des imagos observés dans un demi-cercle de 50 m de rayon est comptabilisé pendant 5 minutes (MALLARD, 2017b).

Le transect est quant à lui parcouru en 10 min (± 1 min) en identifiant et comptabilisant l'ensemble des imagos présents au sein d'une boite imaginaire de $5m^3$ (MALLARD, 2017b).

Lorsqu'il n'est pas possible de déterminer un individu à l'espèce (non identifiable en vol et non capturé), celui-ci est noté avec le taxon le plus précis possible (genre < morphotype < famille) (Annexe 16).

4.2.6 Conditions météorologiques requises

Les conditions météorologiques requises pour réaliser le suivi sont celles définies dans le protocole STERF (MALLARD, 2017b ; POLLARD & YATES, 1993).

4.2.7 Nombre de campagne de relevés

Le protocole initial prévoyait quatre relevés annuels (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a). Deux principales raisons ont justifiées une augmentation du nombre de relevés qui est passé de 4 à 5 en 2019:

1- augmenter le nombre de données, insuffisantes pour certains sites, pour un traitement statistique optimal,

2- couvrir au mieux la période de vol de l'Apollon (en 2018, la sortie tardive de l'espèce avait entraîné, pour certains sites, l'observation du pic de vol lors du dernier relevé, fin août).

Idéalement les relevés doivent débuter à partir de la mi-juin, sous réserve d'absence de neige, pour se terminer mi-septembre avec un intervalle idéal de 2 semaines entre chaque relevé (Tab. XXXIX).

Tab. XXXIX. Phasage des différentes sessions (en vert périodes idéales, en jaune période possible, en fonction de la hauteur de neige).

Juin				Juillet				Août				Septembre			
Sem. 1	Sem.2	Sem.3	Sem.4	Sem. 1	Sem.2	Sem.3	Sem.4	Sem. 1	Sem.2	Sem.3	Sem.4	Sem. 1	Sem.2	Sem.3	Sem.4

4.2.8 Fiche de relevés

Des fiches de relevé spécifiques ont été créées pour les deux protocoles (transect et point d'observation). Elles comportent l'ensemble des éléments nécessaires au relevé : nom du site, météo, observateur, date, heure du relevé, etc. (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a).

4.2.9 Suivi habitats

Un inventaire des habitats a été réalisé sur deux années par le Conservatoire Botanique National Pyrénées et Midi-Pyrénées. L'objectif est d'obtenir un état des lieux de la composition des habitats sur chaque site selon une approche phytosociologique. Ces données, qui seront mises à jour tous les 6 ans, devraient permettre d'étudier les dynamiques végétales et d'évaluer les modifications de milieu, qui pourraient entraîner des changements au sein des cortèges de Lépidoptères (MALLARD, 2017b).

4.2.10 Analyses mécanistiques et statistiques

Afin d'être comparé aux résultats obtenus en 2018, l'indice d'abondance (IA) de *P. apollo* correspond à la moyenne des comptages sur les points d'observation lors des trois relevés effectués durant la période de vol de l'espèce (soit une moyenne de six relevés/an/site).

4.3 Résultats

4.3.1 Protocole d'échantillonnage

- **Relevés des espèces de lépidoptères**

Le premier relevé s'est déroulé du 18 au 23 juin, le second du 10 au 15 juillet, le troisième du 29 juillet au 6 août, le quatrième du 23 au 29 août et le dernier passage a été effectué entre le 11 et le 15 septembre.

Le tableau suivant présente les dates de relevés pour chaque site ainsi que les observations de *P. apollo* (Tab. XL).

Tab. XL. Date des relevés 2019 par passage et observations de P. apollo (dates en gras).

Nom du site	1er passage	2ème passage	3ème passage	4ème passage	5ème passage	Observateur
Lagouare	22/06/2019	**15/07/2019**	29/07/22019	23/08/2019	11/09/2019	MM
Arrious	18/06/2019	**11/07/2019**	**31/07/2019**	**28/08/2019**	12/09/2019	MM
Séous	19/06/2019	**12/07/2019**	**06/08/2019**	29/08/2019	13/09/2019	MM
Soussouéou	19/06/2019	**12/07/2019**	**06/08/2019**	29/08/2019	13/09/2019	MM
Pombie	18/06/2019	11/07/2019	05/08/2019	25/08/2019	12/09/2019	MM
Soques	18/06/2019	**11/07/2019**	**05/08/2019**	**26/08/2019**	12/09/2019	MM
Sagette	19/06/2019	**12/07/2019**	**06/08/2019**	**28/08/2019**	13/09/2019	MM
Peyrenère	23/06/2019	13/07/2019	31/07/2019	23/08/2019	14/09/2019	MM
Somport	**23/06/2019***	13/07/2019	**31/07/2019**	23/08/2019	14/09/2019	MM
Bizkarzé	22/06/2019	10/07/2019	**29/07/2019**	24/08/2019	15/09/2019	MM

En gras : dates de relevé faisant l'objet d'une observation de P. apollo (* observation hors protocoles)
Observateur : MM / Mathieu Molières

- **Méthode de suivi de P. apollo**

La méthode par transect a permis de détecter l'espèce sur 7 sites, avec un maximum cumulé de 11 observations sur le site d'Arrious. La méthode par point fixe a également permis d'observer l'espèce sur 7 sites, avec un maximum de 17 individus observés sur le site de Soussouéou, (Fig. 110).

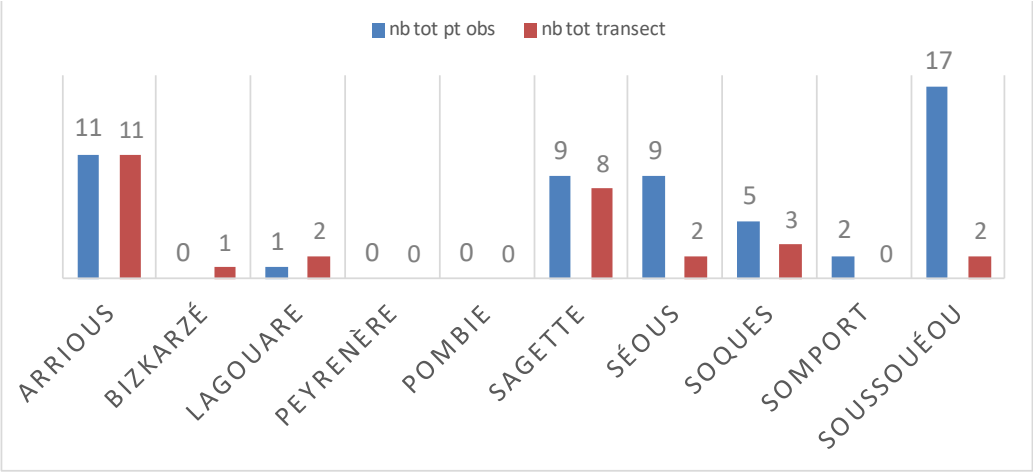


Fig. 110. Nombre d'observations d'Apollon (cumul des relevés) par site, en fonction de la méthode (barre bleue : point d'observation, barre orange : transect).

A l'issu des cinq passages, et toute méthode confondue, *P. apollo* n'a pas été contacté sur les sites de Peyrenère et de Pombie. Si pour ce dernier il s'agit de la première année sans observation, le site de Peyrenère ne semble pas abriter de population d'Apollon puisque l'espèce n'a jamais été contactée depuis la mise en place du suivi. La seule donnée de présence est issue d'une observation ponctuelle en 2017 (D. Genoud comm. pers.).

4.3.2 Suivis du cortège des lépidoptères de montagne

- Indice de richesse spécifique

A l'instar des deux années précédentes, c'est sur le site d'Arrious que l'on observe la plus grande richesse spécifique sur les transects avec 33 espèces contactées. Le site présentant la plus faible richesse spécifique est, pour la première année, Pombie avec seulement 5 espèces observées.

Les 3 sites mis en avant pour leur faible richesse spécifique en 2018 ont connu cette année une nette augmentation du nombre d'espèces contactées avec 7 espèces supplémentaires pour Peyrenère, 9 pour Somport et 11 pour Soques (Tab. XLI). On observe pour la première année une baisse de la richesse spécifique sur plusieurs sites : Pombie (–5), Bizkarzé et Soussouéou (–2) et Séous (–1).

Tab. XLI. Bilan de la richesse spécifique (RS) et pourcentage d'espèces strictement montagnardes observés par site.

Site	Richesse spécifique			Taux d'espèces montagnardes			Evolution 2017–2018		Evolution 2018–2019	
	2017	2018	2019	2017	2018	2019	Espèces	Taux d'espèces montagnardes	Espèces	Taux d'espèces montagnardes
Arrious	22	28	**33**	14%	21%	**27%**	+6	+7%	**+5**	**+6%**
Bizkarzé	8	15	**13**	25%	20%	**38%**	+9	–5%	**–2**	**+18%**
Lagouare	13	20	**21**	15%	25%	**24%**	+7	+10%	**+1**	**–1%**
Peyrenère	2	7	**14**	0%	29%	**7%**	+5	+29%	**+7**	**–22%**
Pombie	9	10	**5**	56%	40%	**40%**	+1	–16%	**–5**	**0%**
Sagette	9	16	**16**	22%	38%	**19%**	+8	+16%	**0**	**–19%**
Séous	9	12	**11**	56%	42%	**36%**	+3	–14%	**–1**	**–6%**
Somport	3	7	**16**	0%	14%	**13%**	+4	+14%	**+9**	**–2%**
Soques	5	6	**17**	20%	17%	**18%**	+1	–3%	**+11**	**+1%**
Soussouéou	7	19	**17**	29%	26%	**29%**	+12	–3%	**–2**	**+3%**

54 espèces ont été comptées au total, sur l'ensemble des transects, soit 9 de plus qu'en 2018 (45) (Annexe 23).

Le cortège lépidoptérique se compose en moyenne de 25% d'espèces strictement inféodées au milieu montagnard (contre 28% en 2018), sur l'ensemble des sites étudiés. Le taux le plus élevé se retrouve sur le site le plus altitudinal, Pombie (1985m) avec 40% d'espèces montagnardes. Le site qui présente le plus faible taux d'espèces montagnardes est Peyrenère (1448m) avec 7%.

L'évolution du cortège montagnard entre 2018 et 2019 est différente en fonction des sites. Elle varie de –22% sur le site de Peyrenère (contre +29% entre 2017 et 2018) à +18% sur Bizkarzé (contre –5%

entre 2017 et 2018) (Tab. XLI). Enfin, le nombre d'espèces montagnardes varie de 1 espèce sur Peyrenère à 9 espèces sur Arrious (Fig. 111).

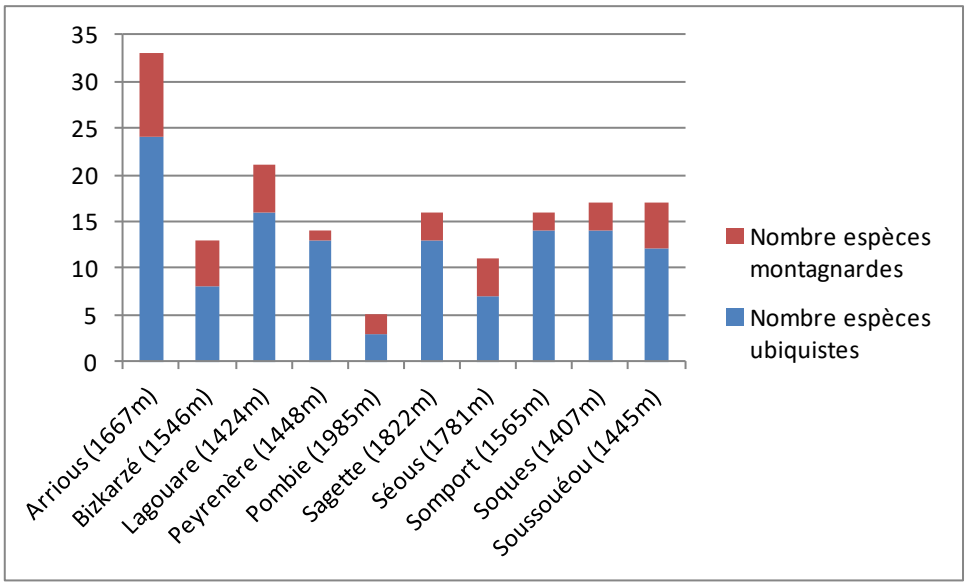


Fig. 111. Cortège lépidoptérique observé par site en 2019.

- Indice d'abondance de P. apollo

L'indice d'abondance a été calculé à partir de trois relevés (du 10/07 au 29/08, Tab. XLII). Il faut noter que ces résultats proviennent exclusivement de l'échantillonnage par point fixe.

Tab. XLII. Bilan des observations 2019 de P. apollo (en orange, date des relevés pris en compte pour le calcul de l'IA).

Site	Nom	1ère relevé	2ème relevé	3ème relevé	4ème relevé	5ème relevé
Arrious	ARR1	0	**2**	0	**1**	0
	ARR2	0	**7**	**1**	0	0
Bizkarzé	BIZ1	0	0	0	0	0
	BIZ2	0	0	0	0	0
Lagouare	LAG4	0	**1**	0	0	0
	LAG5	0	0	0	0	0
Peyrenère	PEY1	0	0	0	0	0
	PEY2	0	0	0	0	0
Pombie	POM3	0	0	0	0	0
	POM5	0	0	0	0	0
Sagette	SAG4	0	0	**3**	0	0
	SAG5	0	**3**	**3**	0	0
Séous	SEO1	0	**1**	**4**	0	0
	SEO3	0	0	**4**	0	0
Soques	SOQ1	0	0	**1**	0	0
	SOQ5	0	**2**	**2**	0	0
Somport	SOM1	0	0	0	0	0
	SOM2	0	0	**1**	0	0
Soussouéou	SOU1	0	**4**	**3**	0	0
	SOU3	0	**8**	**2**	0	0

L'indice d'abondance varie de 0 à 5,7 individus par site (1,8 individus en moyenne contre 2,15 en 2018). Les populations les plus abondantes se situent sur les sites de Soussouéou, d'Arrious, de Séous et de Sagette. En 2019 aucun Apollon n'a été observé sur les points d'observation des sites de Bizkarzé, Pombie et Peyrenère (Tab. XLIII).

On observe une certaine stabilité des populations sur la majeure partie des sites avec cependant des augmentations importantes sur les sites de Soussouéou et Soques en 2019. Le site de Pombie présente une chute régulière depuis la mise en place du suivi.

Tab. XLIII. Indice d'abondance de P. apollo par site et évolution entre 2017 et 2019.

Site	Indice d'abondance (IA)			Evolution IA	Evolution IA
	2017	2018	2019	2017–2018	2018–2019
Arrious	1,8	3,7	**3,7**	+1,9	**0**
Bizkarzé	/	0,3	**0**	/	**–0,3**
Lagouare	0,2	0	**0,3**	–0,2	**+0,3**
Peyrenère	/	0	**0**	/	**0**
Pombie	2,5	0,7	**0**	–1,8	**–0,7**
Sagette	3,7	3	**3**	–0,7	**0**
Séous	4,3	3	**3**	–1,3	**0**
Soques	0,5	0,3	**1,7**	–0,2	**+1,4**
Somport	/	0,7	**0,3**	/	**–0,4**
Soussouéou	3,5	2,7	**5,7**	–0,8	**+3**

4.4 Discussion

4.4.1 Evaluation du protocole de suivi des lépidoptères

- Points d'échantillonnage

Validé définitivement en 2018, ce protocole ciblé sur *P. apollo* a été réalisé dans son intégralité pour la première fois cette année. Sur chaque site, les deux points d'échantillonnage ont été relevés au cours de chaque passage.

Afin d'augmenter le nombre de données, un test a été réalisé fin juin lors du premier passage. Deux points d'observations supplémentaires ont été positionnés au départ et à l'arrivée de chaque transect afin de doubler l'effort d'échantillonnage tout en limitant les déplacements de l'observateur (gain de temps). Ils ont été relevés selon le protocole initial. Ce test, effectué hors période de vol de l'Apollon, ne s'est pas révélé concluant pour diverses raisons. En premier lieu des visibilités réduites dues principalement à la topographie (fortes pentes et proximité de falaises) sur plusieurs sites (Bizkarzé, Lagouare, Arrious et Peyrenère). De plus de nombreux chevauchements ont été constatés entre ces nouveaux points et les points « initiaux » notamment sur les sites de la vallée d'Aspe où les points initiaux avaient été positionnés à proximité des transects.

Ce test n'a donc pas été reconduit lors des passages suivants.

- Validation et état de référence des sites de suivis

Déjà testé dans son intégralité en 2018, le protocole a été reconduit en 2019. Bien que le site de Peyrenère n'ait toujours pas fait l'objet d'observation d'Apollon il reste intégré dans les sites suivis. Une remise en cause de sa pertinence devra être réalisée à la fin de cette première phase de suivi en 2021.

- Validation de la méthode d'échantillonnage

Cette année a une fois de plus démontré la complémentarité des deux méthodes de relevé (transects et points d'observation) pour le suivi de *P. apollo*.

Les relevés par transects offrent des résultats intéressants car ils permettent d'obtenir un échantillonnage représentatif du cortège lépidoptérique mais la difficulté de capture des espèces les plus mobiles en zone montagnarde demeure problématique. Le pourcentage moyen d'individus indéterminés sur chaque transect en 2019 est de 16% (Tab. XXXVI). Si pour les sites les plus « plats » les taux d'individus indéterminés ne dépassent pas les 10% (Lagouare T2 et Somport), pour les sites les plus escarpés, comme Pombie ou dans une moindre mesure Séous, les taux atteignent respectivement 29% et 26%. Il paraît compliqué d'améliorer le taux de capture sur ces sites sans avoir recours à un deuxième observateur. Pour minimiser la perte de donnée des groupes d'espèces ont été créées afin d'affiner au mieux la détermination (Annexe 16).

Néanmoins la méthode des transects semble permettre d'obtenir une vision assez réaliste de la richesse spécifique puisqu'en moyenne 74% des espèces connues sur chaque site sont contactées lors des relevés (Tab. XLIV).

Tab. XLIV. Taux d'identification et représentativité des transects.

	Arrious		Bizkarzé	Lagouare		Peyrenère	Pombie	Sagette	Séous	Somport	Soques	Soussouéou	Moyenne
	T1	T2	T1	T1	T2	T1	T1	T1	T1	T1	T1	T1	
Taux d'individus indéterminés1	17%	19%	13%	17%	3%	17%	29%	15%	26%	8%	12%	18%	***16%***
Taux d'espèces contactées sur transect	80%		68%	88%		58%	56%	84%	73%	84%	74%	77%	***74%***
Nombre total espèces (2017-2019)3	52		25	30		26	23	27	30	19	28	30	***29***

[1]Nombre d'individu indéterminés/nombre d'individus contactés sur le transect.

[2] Nombre d'espèces contactées/nombre total d'espèces observées sur le site depuis la mise en place du programme (hors données bibliographiques).

[3]Nombre d'espèces observées depuis 2017 toutes méthodes confondues (transect et prospections aléatoires). Pour certains sites, des données de 2016 (phase de prospection) ont été intégrées.

4.4.2 Complément et ajustement de la méthode de suivi

- Fiche de relevé

Afin d'optimiser le relevé il avait été proposé dans le rapport 2018 de réaliser une fiche type comportant la liste des espèces les plus communes. Testées cette année, ces fiches pré-remplies permettent un gain de temps mais il paraît plus pertinent d'établir des fiches « saisonnières ». En effet une grande partie des espèces n'ont qu'une génération et ne volent donc, même abondamment, que sur de courtes périodes (4 à 6 semaines). Ainsi il est inutile d'avoir des espèces « tardives » mais communes comme *Lysandra coridon* lors des premiers relevés. A l'inverse, *Parnassius mnemosyme,* relativement fréquent, ne vole que jusqu'à mi-juillet et sa présence sur les fiches est donc inutile pour les 3 derniers relevés.

- Fréquence des relevés

L'augmentation de la fréquence des relevés (de 4 en 2017 et 2018 à 5 en 2019) a permis cette année d'obtenir une vision assez précise de la phénologie de *P. apollo*, absent du premier et du dernier relevés. En dehors d'une observation au Somport le 23 juin, hors protocoles, les premières observations de *P. apollo* ont eu lieu le 11 juillet sur les sites d'Arrious et de Soques et les dernières le 28 août sur les sites d'Arrious et de Sagette (TAB IV), soit environ 7 semaines de vol.

L'Apollon a émergé beaucoup plus tôt qu'en 2018 où les pics de vol de l'espèce avaient été observés fin août sur les sites de Sagette et de Soques. En 2019 les pics de vol ont été observés mi-juillet et début août en fonction des sites (TAB VI). Il semble donc que cette fréquence de relevé soit optimale pour suivre au mieux les décalages phénologiques annuels de l'espèce.

Le dernier relevé, réalisé début septembre, a également permis d'observer de nouvelles espèces sur plusieurs sites, notamment *Lycanea phlaeas* et *Lysandra bellargus* qui semblent émerger tardivement.

Il conviendra donc de maintenir cette fréquence de relevé en respectant au mieux les dates prédéfinies (Tab. XXXIX) et les écarts entre sessions.

4.4.3 Résultats exploratoires des suivis

- Evolution du cortège lépidoptérique

De fortes fluctuations ont été notées sur la majeure partie des sites tant d'un point de vue de la richesse spécifique que du taux d'espèces montagnardes entre 2018 et 2019.

La richesse spécifique a chuté pour la première fois sur 4 sites, avec notamment un effondrement sur le site de Pombie avec seulement 5 espèces observées en 2019, soit la moitié des espèces observées en 2018. Cette baisse qualitative a également été perçue au niveau quantitatif puisque très peu d'individus ont été contactés sur le transects au cours des différents relevés. Aucune modification majeure du site ni aucun phénomène météorologique « exceptionnel » n'ont pourtant été noté sur ce site. Malgré tout il présente toujours le taux le plus élevé d'espèces montagnardes avec 40% du cortège observé en 2019.

Le deuxième site le plus élevé, Sagette, a connu une forte baisse du taux d'espèces montagnardes (–19%) sans baisse de la richesse spécifique.

A l'inverse, sur le site de Bizkarzé, le taux d'espèces montagnardes a augmenté de 18%, plaçant ce site d'altitude moyenne parmi les sites présentant les taux les plus élevés d'espèces montagnardes (38%). Cette évolution pourrait être liée à la baisse de la richesse spécifique observée en 2019 sur ce site. Avec seulement 13 espèces observées, les moindres variations peuvent entrainer des modifications importantes dans la composition du cortège sans pour autant être représentatives d'une réelle évolution.

Avec respectivement 7, 9 et 11 espèces supplémentaires observées en 2019 les sites de Peyrenère, Somport et Soques, trois sites mis en avant en 2018 pour leur faible richesse spécifique, présentent maintenant un cortège comparable aux autres sites. En dehors du passage supplémentaire, les raisons d'une telle évolution ne sont pas évidentes et il semble prudent d'attendre la fin du programme avant de statuer sur la richesse spécifique réelle de chaque site.

Le site d'Arrious reste cependant à part avec une richesse très élevée (33 espèces observées en 2019). Depuis le début du programme, les prospections réalisées dans le cadre du protocole et lors de prospections aléatoires ont permis d'inventorier 53 espèces sur ce site. En comparaison, on trouve en deuxième position les sites de Lagouare, Séous et Soussouéou sur lesquels 30 espèces ont été observées depuis le début du programme. La diversité d'habitats (prairies sèches et humides, mégaphorbiaies, dalles rocheuses, lisières forestières…) et l'altitude « modérée » (1667 m) du site d'Arrious offrent en effet une multitude de niches écologiques aussi bien pour les espèces planitiaires que montagnardes.

- Etat et évolution des populations d'Apollon

Le suivi 2019 a donné des résultats très inégaux sur l'ensemble des sites. Le site de Soussouéou a connu un pic record d'observation de P. apollo le 12 juillet avec 12 individus comptabilisés en 5 minutes sur un point d'observation alors que pour la première fois depuis la mise en place du suivi aucun individu n'a été observé sur le site de Pombie et que la population semble s'écrouler depuis le début du suivi.

Les sites d'Arrious, de Sagette, de Séous et de Soussouéou présentent toujours des populations stables et des effectifs importants.

L'espèce est toujours observée sur les sites de Bizkarzé, du Somport et de Soques mais les populations semblent faibles. Le suivi 2019 a cependant mis en évidence une nette augmentation des observations sur le site de Soques.

Si sur le site de Peyrenère la présence d'une population semble peu probable, l'absence d'observation de *P. apollo* sur le site de Pombie pour la première année et les faibles effectifs de Lagouare sont préoccupants. Différentes hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces chutes d'effectifs : variations interannuelles (communes chez certaines espèces), fonctionnement en méta-populations (colonisation ponctuelle de nouveaux milieux avant disparition) ou utilisation variable de l'espace en fonction des conditions météorologiques (recherche de fraîcheur lors des épisodes de fortes chaleurs comme ceux de juin et juillet 2019) (LAFRANCHIS *et al.*, 2015 , D. Soulet et P.Y Gourvil comm pers.). L'étude précise des données météorologiques issues des stations de Lagouare et Pombie pourraient peut-être apporter d'autres éléments de réponse.

- Habitats naturels des sites d'étude

Sur l'ensemble des sites, aucune modification majeure des habitats naturels n'est à signaler. La montée dans les estives « hautes » a été repoussée cette année d'une quinzaine de jours par rapport à la normale en raison de la présence de neige en haute altitude qui a retardé le développement végétatif. Ce décalage a pu entraîner un surpâturage ponctuel sur les estives « basses » comme Lagouare où plusieurs troupeaux de brebis et de vaches sont restés une quinzaine de jours de plus sur le secteur qu'en 2018.

4.4.4 Perspectives de suivis

Le double protocole répond aux attentes et permet un suivi efficace de l'évolution du cortège et des populations de *P. apollo*. Il devra donc être poursuivi selon les mêmes modalités qu'en 2019.

Une étude spécifique pourrait être menée en 2020 sur les 2 sites les plus « problématiques » vis-à-vis de *P. apollo* : Lagouare et Pombie. L'objectif serait d'évaluer l'isolement de ces populations en recherchant dans un périmètre défini en fonction des capacités volières de l'espèce la présence d'éventuelles populations sources. Des informations recueillies auprès d'acteurs locaux indiquent l'observation d'individus au col d'Arriste (1533 m) par le Parc National des Pyrénées (C. Plisson comm. pers.) en 2015 à trois kilomètres de la population de Lagouare et sous les crêtes de Moustardé en 2019 par un berger situées à environ un kilomètre au sud-est du site de Pombie.

L'objectif serait donc d'aller prospecter ces deux sites lors de la période de vol optimal de l'espèce en 2020 afin de confirmer la présence de populations et d'évaluer les connexions possibles avec les populations suivies.

4.5 Conclusion

L'intégralité du protocole a pu être menée à bien pour la deuxième année consécutive et semble apporter les éléments nécessaires pour évaluer l'évolution du cortège lépidoptérique et celle de *P. apollo*. L'augmentation du nombre de relevés a été pertinente puisqu'elle a permis d'apporter des informations supplémentaires sur la phénologie de *P. apollo* et sur la composition des cortèges.

Certaines tendances peuvent se dégager sur l'état des populations de *P. apollo* sur la majeure partie des sites avec :

- la présence de populations importantes et stables sur 4 sites : Arrious, Sagette, Séous et Soussouéou,
- la présence de petites populations fluctuantes sur 3 sites : Bizkarzé, Soques et Somport,
- la chute des effectifs sur 2 sites : Lagouare et Pombie,
- et l'absence de l'espèce sur le site de Peyrenère.

Au vu des fortes fluctuations interannuelles observées sur une grande partie des sites en 2019, il paraît pour l'heure difficile d'analyser de façon pertinente les données relatives à la composition et l'évolution du cortège.

Les deux années supplémentaires de suivi devraient cependant permettre d'obtenir une connaissance suffisante pour réaliser ces analyses.

Chapitre 5. Leucorrhines et cortège d'odonates associé

Auteurs : *Jean-Christophe Bartolucci,* ***Contributeurs :*** *Gilles Bailleux, Laura Cazade, Stéphanie Darblade, Ludivine De Castro, Alice Denis, Béatrice Ducout, Vincent Duprat, Elisabeth Mercader, Mathilde Poussin*

Résumé : Afin d'aider à mesurer l'impact des évolutions climatiques en cours sur la biodiversité, les odonates ont été sélectionnés pour servir de bio-indicateurs. Les leucorrhines sont particulièrement visées par cette étude puisque celles-ci, d'affinités boréo-montagnardes, sont pressenties comme sensibles aux variations climatiques. Au vu de ces éléments, les odonatologues s'accordent à dire que les populations de leucorrhnines dans les Landes de Gascogne risquent de se raréfier, voire de disparaître, si les températures moyennes augmentent. Des suivis du type transects STELI ont été mis en place pour les imagos (9 passages par site) comme pour les exuvies (trois passages par site). Ainsi, 16 sites sont suivis depuis 2018 dans les Landes et en Gironde. L'été 2018 et 2019 se sont avérés très chauds, voire caniculaires par période. Le nombre d'espèces total et le nombre d'espèces moyen par transect sont égaux, mais il y a quelques nouvelles espèces en 2019 (*Aeschna mixta*, *Cordulegaster boltonii*, *Erythromma najas* et *Platycnemis acutipennis*) et d'autres qui n'ont pas été revue (*Brachytron pratense* et *Libellula fulva*). *Leucorrhinia albifrons* n'a pas été trouvée au niveau de quatre lagunes et les effectifs observés ont fortement diminué (-39% pour les imagos et -33% pour les exuvies). *Leucorrhinia* pectoralis n'a pas été observé qu'une seule fois (trois adultes) au niveau de la Lagune de la Gaudole. Les résultats permettent aussi de dresser les listes d'espèces qui appartiennent aux cortèges des leucorrhines et des lagunes. Une vigilance particulière sera portée en 2020 sur les lagunes où aucune leucorrhine n'a été vue en 2019. À terme, l'ensemble des données sera analysé avec les données météorologiques relevées par les stations automatiques qui équipent chaque site.

Mots-clés : abondance, cortège odonatologique, exuvie, imago, lagunes, Landes de Gascogne, *Leucorrhinia albifrons*, *Leucorrhinia pectoralis*, répartition, richesse, steli.

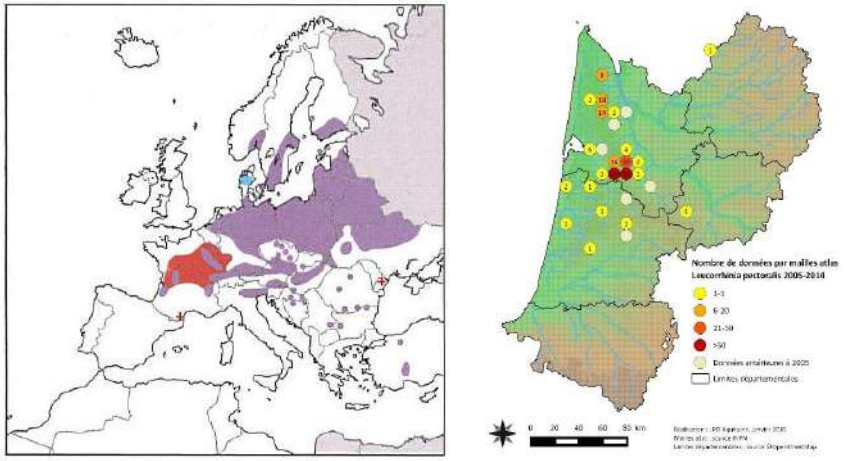
5.1 Introduction

Les lagunes des Landes de Gascogne ont une répartition très limitée avec des cortèges d'espèces animales et végétales patrimoniales associés. Ce sont des habitats remarquables des points de vue écologiques, géologiques et paysagers/culturels, bien que leur origine fasse encore débat. Deux hypothèses principales sont émises : (1) effondrement de buttes cryogènes de l'ère glaciaire suite à la fonte de lentilles de glace souterraines ; (2) origine karstique avec dissolution des calcaires superficiels, provoquant un affaissement circulaire du sol (TEXIER, 2011), à l'instar des dolines. Cette seconde hypothèse se base sur l'étude d'une lagune dont la datation ; 2230 ±30 ans avant notre ère, ne peut s'expliquer par la première supposition car beaucoup trop récente. Cette typicité a engendré des conditions stationnelles (oligotrophie, herbiers aquatiques, pentes douces…) favorables à des cortèges odonatologiques incluant des espèces rares et patrimoniales comme (BARNEIX *et al.*, 2016) :

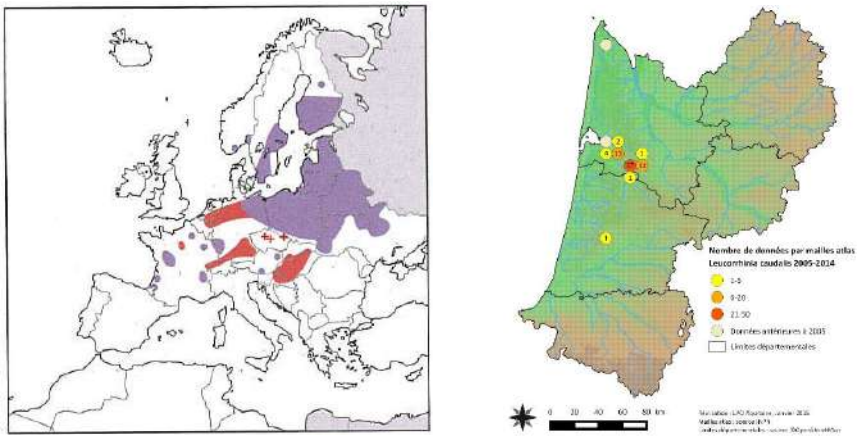
- *Leucorrhinia caudalis* (Charpentier, 1840) : en danger critique d'extinction en ex-Aquitaine ;
- *Leucorrhinia pectoralis* (CHARPENTIER, 1825) : vulnérable en ex-Aquitaine *;*
- *Leucorrhinia albifrons* (BURMEISTER, 1839) : quasi-menacée d'extinction en ex-Aquitaine.

Ce sont des espèces d'affinités boréo-montagnardes en limite sud-ouest de leurs aires de répartition européenne (Fig. 112). Elles ont des exigences écologiques assez précises, parfois en lien avec le climat auquel elles sont considérées sensibles (JAESCHKE *et al.*, 2013), telles que la température de l'eau, la teneur en oxygène, la disponibilité en eau douce, etc. (JAESCHKE *et al.*, 2013). La stratégie de reproduction des odonates de type r, c'est-à-dire à croissance rapide avec des pontes importantes, en fait de bons bio-indicateurs (HICKLING *et al.*, 2005 ; HASSALL *et al.*, 2007 ; FLENNER & SAHLEN, 2008 ; HASSALL & THOMPSON, 2008 ; HILL *et al.*, 2011). Les changements climatiques peuvent impacter les odonates des deux façons : (1) régression d'espèces comme cela risque de se produire pour les Leucorrhines ou au contraire (2) progression d'espèces plus thermophiles comme le Trithémis annelé (*Trithemis annulata*), originaire d'Afrique du Nord (GRAND & BOUDOT, 2006), désormais bien implanté en France et notamment en Aquitaine (BAILLEUX *et al.*, 2017).

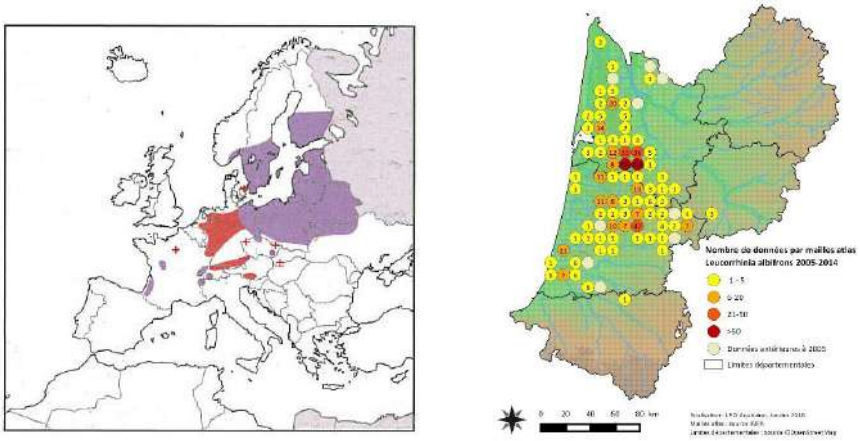
L'étape préalable à l'étude des variations des cortèges d'odonates des Landes de Gascogne est de définir lesdits cortèges. Les résultats de cette étude permettent d'en définir trois : des lagunes, de *L. pectoralis* et de *L. albifrons* (Annexe 24). Des analyses comparatives dans le temps sur les cortèges permettront de mieux comprendre et mesurer l'impact du changement climatique sur les leucorrhines et plus largement sur les odonates qui peuplent les lagunes. Au vu des étés de plus en plus chauds et de plus en plus secs, il est envisageable que les espèces thermophiles comme *Trithemis annulata*. Étudier uniquement les leucorrhines ne permettrais pas d'avoir autant d'informations que la prise en compte de l'ensemble des espèces du site.



Leucorrhinia pectoralis



Leucorrhinia caudalis



Leucorrhinia albifrons

Sources : DIJKSTRA, 2007 ; BAILLEUX et al., 2017

Fig. 112. Répartition de Leucorrhinia pectoralis, Leucorrhinia caudalis et Leucorrhinia albifrons en Europe et en Aquitaine

5.2 Matériel et Méthodes

5.2.1 Sites d'étude

Au total, 16 sites sont prospectés, soit 19 transects (Tab. XLV et Fig. 113) (MALLARD, 2018b). Le suivi de la Lagune des Troupins n'est plus réalisé et la RNN d'Arjuzanx a fait l'objet de sa première année de suivi, conformément à ce qui avait été décidé en 2018 (MALLARD, 2018a). Pour rappel, la sélection des sites a été conditionnée par la présence connue de leucorrhines, l'accessibilité et l'accord du propriétaire pour y réaliser les suivis (conventions).

Tab. XLV. Récapitulatif des sites étudiés pour le suivi des odonates.

Département	Site	Commune	Transect	Structure
GIRONDE	Lac des Troupins	**Guillos (33)**	Lac des Troupins - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune d'Argues	**Hourtin (33)**	Lagune d'Argues - Transect 1	CEN Aquitaine
	Landes de Mouchon	**Lanton (33)**	Landes de Mouchon - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune des Layats	**Louchats (33)**	Lagune des Layats - Transect 1	CEN Aquitaine
LANDES	RNN d'Arjuzanx	**Arjuzanx (40)**	Bassine SB01	RNCFS Arjuzanx
			Digue vasière	RNCFS Arjuzanx
	Lagune de la Gaudole	**Bourriot-Bergonce (40)**	Lagune de la Gaudole - Transect 1	CEN Aquitaine
	Marais du Parias	**Callens (40)**	Marais du Parias - Transect 1	CPIE Seignanx-Adour
	Lagune de la Tapy	**Labrit (40)**	Lagune de la Tapy - Transect 1	CPIE Seignanx-Adour
		Vert (40)	Lagune de la Tapy - Transect 2	CPIE Seignanx-Adour
	Lagune de Moutan	**Le Sen (40)**	Lagune de Moutan - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune centrale photovoltaïque	**Losse (40)**	Centrale photovoltaïque - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune de la Matte	**Luxey (40)**	Lagune de la Matte - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune de Put Boué	**Sabres (40)**	Lagune de Put Boué - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune de Garrans	**Saugnacq-et-Muret (40)**	Lagune de Garrans - Transect 1	CEN Aquitaine
	Lagune de Castet-Bieilh	**Seignosse (40)**	Lagunes de Castet Bieilh - Transect 1	RNN de l'Etang Noir
	Lagune de la Joureyre	**Sore (40)**	Lagune de la Joureyre - Transect 1	CEN Aquitaine
	Marais du Plata		Marais du Plata - Transect 1	CPIE Seignanx-Adour
			Marais du Plata - Transect 2	CPIE Seignanx-Adour

Une étude du Plan régional d'actions en faveur des odonates d'Aquitaine en cours vise à actualiser la répartition des Leucorrhines dans les lagunes des Landes de Gascogne en Gironde, Landes et Lot-et-Garonne. De nouvelles localisations découvertes ont été découvertes en 2019 dans les Landes et en Lot-et-Garonne. Elle se poursuivra en 2020. Cette étude permettra de proposer de nouveaux sites à suivre dans le cadre du programme Les Sentinelles du climat afin de couvrir un troisième département.

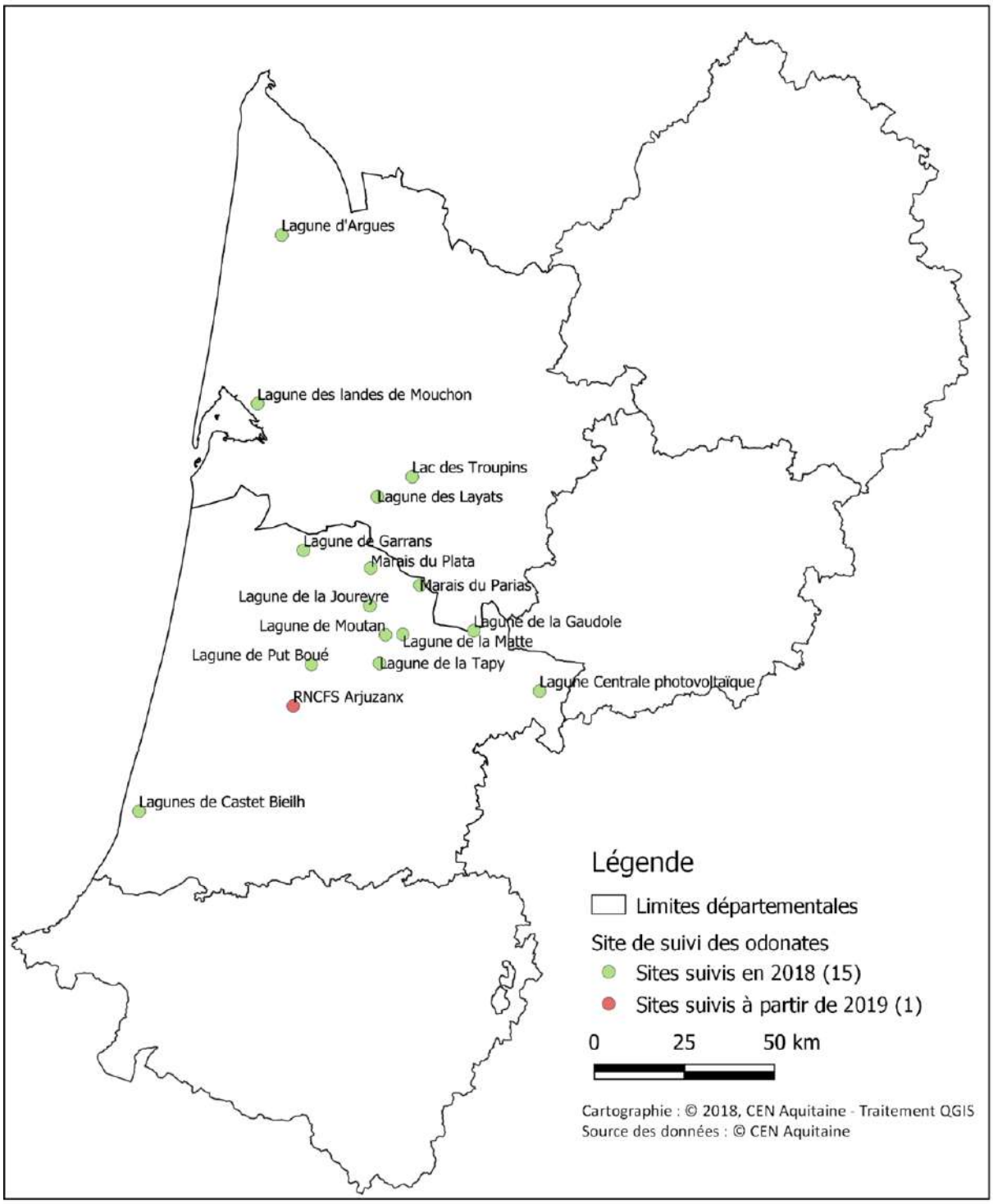


Fig. 113. Sites étudiés pour le suivi des odonates.

5.2.2 Méthode d'échantillonnage des individus et identification des espèces

Le protocole utilisé est une adaptation du protocole STELI (OPIE, 2011), basé sur des transects de 50 mètres de longueur à l'interface eau/berge (MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b).

L'ensemble des imagos observés ont fait l'objet, dans la mesure du possible, d'une identification à l'espèce. Si du temps d'identification est nécessaire *in situ*, il est déduit des 30 minutes à consacrer au

transect (arrêt du chronomètre). Si une identification à l'espèce est impossible, des groupes ont été constitués permettant d'être, malgré tout, plus précis qu'uniquement un nom de genre. Conformément au STELI, neuf passages par site ont été effectués, répartis équitablement entre le printemps et l'été avec un temps minimal de latence de sept jours entre chaque session (Tab. XLVI).

La recherche d'exuvies se fait sur les transects utilisés pour les imagos. Une heure doit y être consacrée. Si les suivis imagos et exuvies sont faits le même jour, le suivi des imagos est à faire en premier. Trois périodes sont présélectionnées pour mettre ce suivi en œuvre (Tab. XLVI). Il est essentiellement basé sur la recherche d'exuvies d'anisoptères mais il est aussi possible de collecter celles de zygoptères. Leur collecte est facultative car elles sont souvent beaucoup plus complexes à identifier, voire impossible au rang spécifique. De plus, les zygoptères restent la plupart du temps à proximité des points d'eau qui les ont vus émerger, ce qui permet de les détecter par le transect imagos. À l'inverse, parfois seules les exuvies de certains anisoptères, dont les adultes quittent les sites rapidement après l'émergence, sont retrouvées sur le site sans qu'aucun imago n'ait été observé.

Tab. XLVI. Périodes devant faire l'objet d'un passage

Saison	Période	Stade	Temps (h)
Printemps	SI1 - 1 mai - 15 mai	Adultes	00:30
	SI2 - 16 mai - 31 mai	Adultes	00:30
	SE1 - 16 mai - 31 mai	Exuvies	01:00
	SI3 - 01 juin - 15 juin	Adultes	00:30
Été	SI4 - 16 juin - 30 juin	Adultes	00:30
	SE2 - 16 juin - 30 juin	Exuvies	01:00
	SI5 - 01 juillet - 15 juillet	Adultes	00:30
	SI6 - 16 juillet - 31 juillet	Adultes	00:30
Automne	SI7 - 01 août - 15 août	Adultes	00:30
	SE3 - 01 août - 15 août	Exuvies	01:00
	SI8 - 16 août - 31 août	Adultes	00:30
	SI9 - 01 septembre - 15 septembre	Adultes	00:30

Les éléments des différents protocoles, exposés dans le rapport 2018 (MALLARD, 2018a), sont à nouveau présentés ci-dessous.

Transects « imagos » :

- longueur du transect : 50 mètres ;
- suivi réalisé à l'interface eau/berge (mobile et suivant le niveau de l'eau au cours de l'année) ;
- durée du suivi : 30 minutes ;
- comptabiliser les individus sur une bande de 3 mètres : 1,5 mètres à droite et à gauche ;
- détermination à vue, aux jumelles et par capture au filet à papillons ;
- dénombrement précis des individus ou utilisation des classes d'abondance suivantes : 2 à 10, 11 à 50, de 50 à 100, de 100 à 200, plus de 200 ;

- pas de possibilité d'arrêter le chronomètre : en cas de difficultés d'identification, les individus sont conservés pour identification à la fin du suivi puis relâchés sur place ;
- identification au niveau spécifique dans la mesure du possible (niveau 3), le cas échéant, se référer aux niveaux 1 (groupes d'espèces basés principalement sur les couleurs) et niveau 2 (genres ou groupes de deux espèces) (MALLARD, 2018a) ;
- renseigner le comportement (ponte, tandem, cœur copulatoire, comportement d'appétence sexuelle…) et le sexe des individus ;
- lors des passages simultanés adultes / exuvies, réaliser le suivi sur les adultes en premier ;
- respecter un minimum de 7 jours ouvrés entre chaque passage et un maximum de 21 jours ;
- respecter le calendrier saisonnier prévisionnel ;
- respecter les conditions météorologiques et horaires préconisées.

Transects « exuvies :

- longueur du transect : 50 mètres, suivre le transect du protocole « imagos » ;
- suivi réalisé à l'interface eau / berge ;
- durée du suivi : 1 heure ;
- comptabiliser les individus sur une bande de 1 mètre côté berge ;
- ne collecter que les Anisoptères ;
- détermination réalisée en laboratoire à l'aide d'une loupe binoculaire;
- identification à l'espèce dans la mesure du possible (niveau 3), le cas échéant, se référer aux niveaux 1 et 2 définis en 2018 (MALLARD, 2018a) ;
- renseigner, si possible, le sexe des individus ;
- lors des passages simultanés adultes/exuvies, réaliser le suivi sur les exuvies en dernier ;
- respecter le calendrier saisonnier prévisionnel ;
- respecter les conditions météorologiques et horaires préconisées ;
- renseigner la pluviométrie cumulée des trois jours précédents l'échantillonnage.

Hors transect :

- identification des odonates observés en dehors du transect pendant la réalisation de l'un des protocoles ;
- pour éviter les risques de double comptage, seules les espèces non aperçues lors de la réalisation du transect peuvent être prises en compte ;
- renseigner le comportement (ponte, tandem, cœur copulatoire, comportement d'appétence sexuelle…) et le sexe des individus.

Ces informations « hors transect » pourront apporter des compléments utiles quant à la caractérisation des cortèges d'odonates qui accompagnent les Leucorrhines, notamment dans le cas d'espèces présentes sur le site mais non-détectées lors des transects.

5.2.3 Détermination des cortèges d'espèces

Un système de notation attribue à chaque espèce 1 point par an lorsqu'elle est détectée à l'état d'imago sur un site (soit 2 points maximum par espèce en 2019). Les individus observés sur les sites en dehors des transects sont pris en compte à cette étape. En 2018 et 2019, 17 sites ont été prospectés dont 2 qui n'ont qu'une année de suivi (Lagune des Troupins – 2018 et RNN d'Arjuzanx – 2019). Une espèce vue en 2018 et 2019 sur l'ensemble des sites cumule donc 32 points, soit une présence de 100%. Les espèces ayant une de présence comprise entre 75 et 100% sont considérées comme constitutives du cortège odonatologique.

Trois cortèges sont ainsi définis :

- Le cortège des lagunes, calculé sur l'ensemble des sites étudiés (17 sites = 32 points maximum par espèce) ;
- Le cortège de *Leucorrhinia albifrons*, calculé sur les sites où l'espèce a été vue en 2018 ou 2019 (10 sites = 19 points maximum par espèce) ;
- Le cortège de *Leucorrhinia pectoralis*, calculé sur les sites où l'espèce a été vue en 2018 ou 2019 (3 sites = 6 points maximum par espèce).

5.3 Résultats

5.3.1 Suivi du calendrier prévisionnel

L'ensemble des 228 prospections a pu être réalisé en 2019 (Annexe 25), dont seulement six passages sans aucun odonate observé :

- Lac des Troupins – Transect 1 : 14/05/2019, 26/08/2019, 13/09/2019 ;
- Lagune de la Gaudole – Transect 1 : 02/05/2019 ;
- Lagune des Layats – Transect 1 : 13/06/2019, 26/08/2019.

La recherche d'exuvies est plus aléatoire avec beaucoup plus de passages infructueux (Annexe 25). Un grand nombre de passages sans observation n'ont pas été renseignés dans la base de données (en gris dans le tableau en Annexe 25). Ils seront impérativement à saisir en 2020 en renseignant « Odonata », « aucun imago observé » afin de connaitre les dates de passages et de pouvoir récupérer la pluviométrie des trois jours précédents (une forte pluviométrie pourra, par exemple, expliquer l'absence d'exuvie).

5.3.2 Abondance

- ***Effectifs totaux***

1673 données ont été collectées en 2019 grâce aux trois types d'acquisition : hors transect, transects exuvies et transects imagos (Fig. 114). 6237 individus, 616 exuvies et 5621 imagos, ont été comptabilisés en 2019. 88% des effectifs d'imagos sont issus du protocole « transect imagos ». Les 112 imagos recensés hors transect, ont surtout pour but de prendre en compte, à l'échelle du site, des espèces non-observées lors du transect.

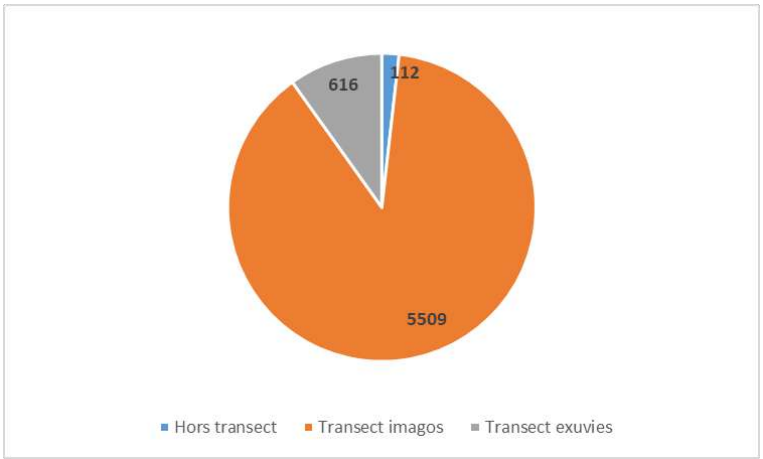


Fig. 114. Distribution des effectifs observés en 2019 par type d'acquisition

- ***Abondance globale par site***

L'abondance par site renseigne sur le nombre de libellules recensées au total. Attention car certains sites ont deux transects, ce qui double potentiellement le nombre d'individus observés. Ici, le site où l'abondance est la plus grande, tant pour les imagos que pour les exuvies, est la RNN d'Arjuzanx avec 2053 individus (Tab. XLVII). Une analyse plus fine par transect sera faite car certains sites en comportent deux. Les analyses par site étant surtout utiles pour la définition des cortèges d'espèces.

Vient ensuite la Lagune de la Matte, où 160 exuvies ont été collectées, puis la Lagune de Put Boué avec 484 imagos observés.

Les prospections du Lac des Troupins n'ont généré que peu de données avec seulement 29 imagos observés et aucune exuvie.

Tab. XLVII. Abondance par site et par type d'acquisition des odonates identifiés en 2019

		Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Total
Centrale photovoltaïque	Centrale photovoltaïque - Transect 1	10	4	123	**137**
Lac des Troupins	Lac des Troupins - Transect 1			29	**29**
Lagune d'Argues	Lagune d'Argues - Transect 1		19	294	**313**
Lagune de Garrans	Lagune de Garrans - Transect 1		24	231	**255**
Lagune de la Gaudole	Lagune de la Gaudole - Transect 1	11	3	350	**364**
Lagune de la Joureyre	Lagune de la Joureyre - Transect 1		126	230	**356**
Lagune de la Matte	Lagune de la Matte - Transect 1		160	443	**603**
Lagune de la Tapy	Lagune de la Tapy - Transect 1	5		146	**151**
	Lagune de la Tapy - Transect 2		1	174	**175**
Lagune de Moutan	Lagune de Moutan - Transect 1	30	8	100	**138**
Lagune de Put Boué	Lagune de Put Boué - Transect 1	31	27	484	**542**
Lagune des Layats	Lagune des Layats - Transect 1		12	65	**77**
Lagunes de Castet Bieilh	Lagunes de Castet Bieilh - Transect 1	7	7	204	**218**
Landes de Mouchon	Landes de Mouchon - Transect 1			139	**139**
Marais du Parias	Marais du Parias - Transect 1	4	4	243	**251**
Marais du Plata	Marais du Plata - Transect 1	14	1	206	**221**
	Marais du Plata - Transect 2		7	208	**215**
RNN d'Arjuzanx	Bassine SB01		36	913	**949**
	Digue vasière		177	927	**1104**
	Total	**112**	**616**	**5509**	**6237**

- ***Abondance obtenue par les transects imagos***

Les deux transects de la RNN d'Arjuzanx sont les plus riches en abondance d'odonates, ce qui explique pourquoi elle occupe la première place lors des analyses d'abondance par site (Tab. XLVIII). Le Lac des Troupins reste le lieu où le moins d'odonates ont été observés.

Tab. XLVIII. Effectifs totaux obtenus par les transects imagos

		Effectif total
Centrale photovoltaïque	**Centrale photovoltaïque - Transect 1**	123
Lac des Troupins	**Lac des Troupins - Transect 1**	29
Lagune d'Argues	**Lagune d'Argues - Transect 1**	294
Lagune de Garrans	**Lagune de Garrans - Transect 1**	231
Lagune de la Gaudole	**Lagune de la Gaudole - Transect 1**	350
Lagune de la Joureyre	**Lagune de la Joureyre - Transect 1**	230
Lagune de la Matte	**Lagune de la Matte - Transect 1**	443
Lagune de la Tapy	**Lagune de la Tapy - Transect 1**	146
	Lagune de la Tapy - Transect 2	174
Lagune de Moutan	**Lagune de Moutan - Transect 1**	100
Lagune de Put Boué	**Lagune de Put Boué - Transect 1**	484
Lagune des Layats	**Lagune des Layats - Transect 1**	65
Lagunes de Castet Bieilh	**Lagunes de Castet Bieilh - Transect 1**	204
Landes de Mouchon	**Landes de Mouchon - Transect 1**	139
Marais du Parias	**Marais du Parias - Transect 1**	243
Marais du Plata	**Marais du Plata - Transect 1**	206
	Marais du Plata - Transect 2	208
RNN d'Arjuzanx	**Bassine SB01**	913
	Digue vasière	927

Abondance la plus forte

Abondance la plus faible

- ***Abondance obtenue par les transects exuvies***

Avec 177 individus, le transect « Bassine SB01 » de la RNN d'Arjuzanx est celui où le plus d'exuvies ont été collectées (Tab. XLIX). Le transect de la Lagune de la Matte est le deuxième site le plus riche avec 160 exuvies. Aucune exuvie n'a été vue lors des trois passages pour trois transects (Lac des Troupins – Transect 1 ; Lagune de la Tapy – Transect 2 ; Landes de Mouchon – Transect 1).

Tab. XLIX. Effectifs totaux obtenus avec les transects exuvies

		Effectif total
Centrale photovoltaïque	**Centrale photovoltaïque - Transect 1**	4
Lac des Troupins	**Lac des Troupins - Transect 1**	
Lagune d'Argues	**Lagune d'Argues - Transect 1**	19
Lagune de Garrans	**Lagune de Garrans - Transect 1**	24
Lagune de la Gaudole	**Lagune de la Gaudole - Transect 1**	3
Lagune de la Joureyre	**Lagune de la Joureyre - Transect 1**	126
Lagune de la Matte	**Lagune de la Matte - Transect 1**	160
Lagune de la Tapy	**Lagune de la Tapy - Transect 1**	1
	Lagune de la Tapy - Transect 2	
Lagune de Moutan	**Lagune de Moutan - Transect 1**	8
Lagune de Put Boué	**Lagune de Put Boué - Transect 1**	27
Lagune des Layats	**Lagune des Layats - Transect 1**	12
Lagunes de Castet Bieilh	**Lagunes de Castet Bieilh - Transect 1**	7
Landes de Mouchon	**Landes de Mouchon - Transect 1**	
Marais du Parias	**Marais du Parias - Transect 1**	4
Marais du Plata	**Marais du Plata - Transect 1**	1
	Marais du Plata - Transect 2	7
RNN d'Arjuzanx	**Bassine SB01**	177
	Digue vasière	36

Abondance la plus forte Abondance la plus faible

- ***Abondance par mois***

La plus forte activité en odonates a été observée au cours des mois de juin (1868 individus) et juillet (1749 individus) avec 1868 individus recensés (Tab. XLIX). L'activité au mois de mai (1008 individus) était légèrement plus faible qu'au moins d'août (1128 individus). Les exuvies trouvées sont beaucoup plus nombreuses aux mois de mai (204 exuvies) et juin (331 exuvies). Ces résultats sont cohérents puisqu'il y a beaucoup moins d'espèces qui émergent à la fin de l'été ou au début de l'automne (*Sympetrum striolatum*) qu'au printemps ou au début de l'été (*Leucorrhinia albifrons*). De plus, les émergences printanières sont souvent synchronisées tandis ce que les émergences estivales sont étalées dans le temps (JOURDE, 2010).

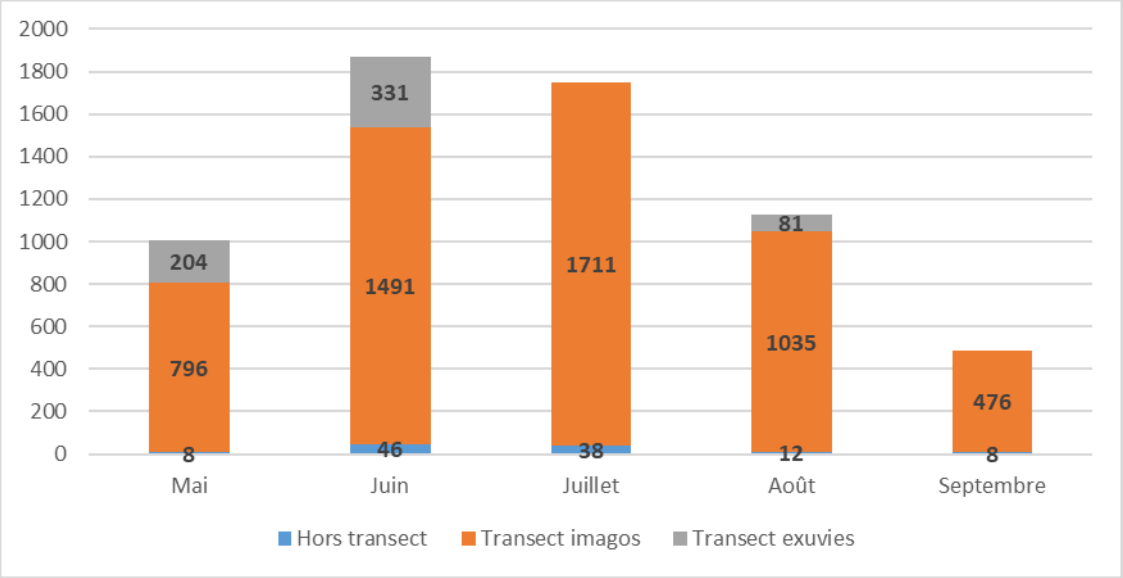


Fig. 115. Abondance par mois des odonates recensés en 2019

5.3.3 Indice de richesse spécifique

- ***Richesse spécifique globale***

Tout type d'acquisition confondu, 55 taxons ont été recensés en 2019, dont 41 identifiés à l'espèce. Comme en 2018, 43 % de la faune odonatologique française et 57% de celle de l'ex-Aquitaine ont pu être observés en 2019 en prospectant les lagunes des Landes de Gascogne. Cette grande richesse démontre l'intérêt de cet habitat naturel et des sites retenus pour les odonates.

La présence de *Leucorrhinia albifrons* a été détectée sur 6 lagunes, toutes localisées dans le département des Landes (l'espèce n'a pas été observée sur les sites en Gironde en 2019) :

- Lagune de Garrans : 6 adultes observés ;
- Lagune de la Joureyre : 27 exuvies et 5 adultes ;
- Lagune de la Matte : 81 exuvies et 17 adultes ;
- Lagune de Put Boué : 3 exuvies ;
- Marais du Plata : 1 adulte ;
- RNN d'Arjuzanx : 30 exuvies et 23 adultes.

Leucorrhinia pectoralis n'a été observée qu'une seule fois, trois mâles, au niveau de la Lagune de la Gaudole (Fig. 119). L'espèce n'a pas été contactée au Lac des Troupins et à la Lagune de Layats en 2019.

- ***Richesse spécifique des transects imagos***

Ce suivi a permis d'observer l'ensemble des 41 espèces recensées par l'ensemble des protocoles.

Les données sont réparties en cinq classes (MALLARD, 2018a ; PASCO *et al.*, 2008 ; MAUTRET, 2014) (Tab. L) qui les regroupent selon leur abondance (Fig. 119). Attention, ici, ces groupes permettent de répartir les données obtenues par le protocole transect imagos en 2019. Ne prenant en compte que les effectifs globaux, ils ne tiennent pas compte de la pression d'échantillonnage (nombre de sites et nombre de transects par site, nombre global d'individus…), ces classes ne sont donc pas directement comparables avec celles de 2018 (MALLARD, 2018a).

Tab. L. Classes d'abondance

Classe	Abondance	Nombre total moyen d'individus
I	Très faible	Nb = 1
II	Faible	1 < Nb ≤10
III	Moyenne	10 < Nb ≤ 50
IV	Élevée	50 < Nb ≤ 100
V	Très élevée	Nb > 100

Le groupe V comporte les 15 espèces ayant les abondances les plus élevées avec en première position *Ceriagrion tenellum* (Fig. 116) qui représente 18% des effectifs totaux. Les deux autres espèces qui dominent largement sont *Ischnura elegans* et *Lestes virens*, soit une espèce ubiquiste et une espèce liée aux lagunes. *Lestes dryas*, qui partage aussi cette affinité pour les lagunes, bien que dans des effectifs moindres, appartient aussi à ce groupe.



Fig. 116. Cœur copulatoire de Ceriagrion tenellum – Lagune de la Gaudole – 13/09/2019

Leucorrhinia albifrons et *Sympetrum fonscolombii* ont une abondance élevée, groupe IV. En effet, bien que la Leucorrhine à front blanc n'ait été observée que sur six sites, elle capitalise 52 imagos au total.

Les espèces à abondance moyenne, groupe III, sont celles à faibles effectifs, liées au moins partiellement aux lagunes comme *Lestes barbarus* et *Lestes sponsa*, et d'autres plus généralistes comme *Orthetrum cancellatum* et *Sympetrum striolatum*.

Les groupes I et II correspondent aux espèces, ou groupes d'espèces, avec un maximum de 10 individus observés sur l'ensemble des passages de tous les sites. Ces espèces à très faibles effectifs peuvent être de plusieurs catégories :

- des individus erratiques éloignés de leur habitat préférentiel (cours d'eau par exemple pour les caloptéryx), *Calopteryx xanthostoma* ; *Calopteryx virgo ;*
- des individus à forte capacité de dispersion en quête de nouvelles zones de chasse ou à coloniser, *Libellula depressa* et *Aeschna affinis* ;
- des espèces associées au moins partiellement aux milieux lagunaires à détectabilité faible : *Somatochlora flavomaculata* ; *Leucorrhinia pectoralis* (Fig. 117) ; *Ischnura pumilio* (Fig. 118) ;
- des groupes d'espèces d'individus qui n'ont pu être identifiés plus précisément (le fait de retrouver ces taxons dans les groupes I et II montre que la plupart des individus ont pu être identifiés à l'espèce).



Fig. 117. Leucorrhinia pectoralis ♂– Lagune de la Gaudole – 03/06/2019

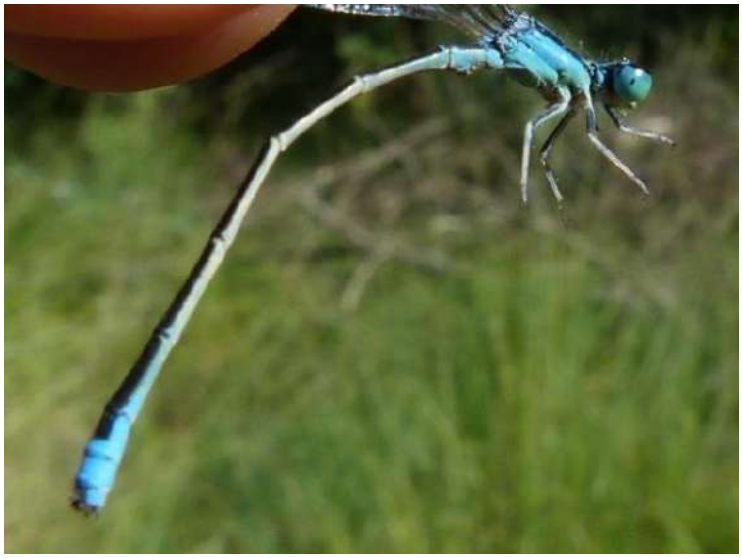


Fig. 118. Ischnura pumilio ♂ – Lagune de la Gaudole – 13/09/2019

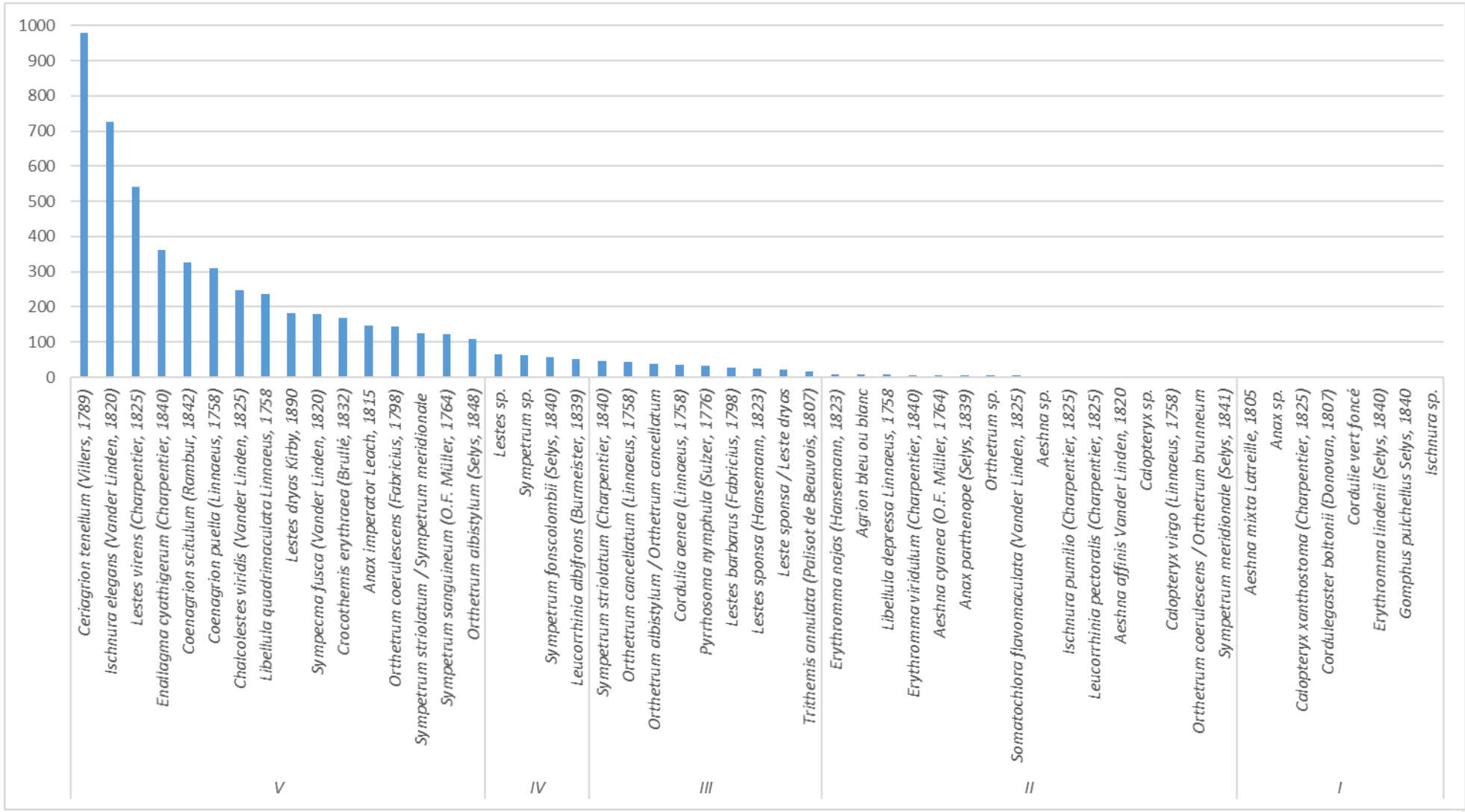


Fig. 119. Richesse spécifique et classe d'abondance obtenues par les transects imagos

- ***Richesse spécifique des transects exuvies***

616 exuvies ont été récoltées et identifiées via ce protocole (Fig. 120). Elles se répartissent en 19 taxons dont 14 au rang spécifique. Pour ces espèces, leur autochtonie est avérée dans la mesure où l'exuvie apporte la preuve d'un stade larvaire mené à terme. Avec 141 exuvies, *Leucorrhinia albifrons* est l'espèce la plus abondante. Elle est suivie de près par *Libellula quadrimaculata* qui en compte 132.

La Lagune de la Matte, celle de la Joureyre et la RNN d'Arjuzanx représentent respectivement 57%, 19% et 22% des effectifs totaux d'exuvies collectées (pour toutes les espèces), soit 98%.

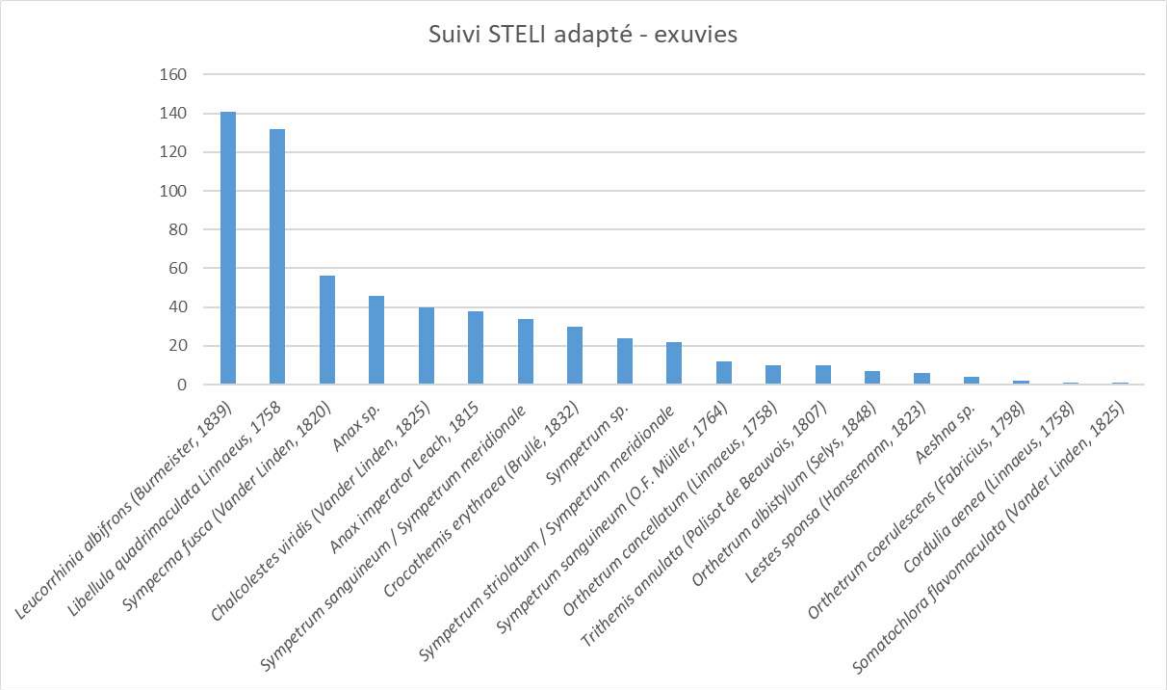


Fig. 120. Effectifs par taxon des exuvies collectées en 2019

- ***Richesse spécifique par site***

Le Marais du Plata est le site le plus diversifié avec 26 espèces (Tab. LI ; Annexe 26). La RNN d'Arjuzanx, la Lagune de la Tapy et la Lagune de la Gaudole ont 20 espèces chacune. Comme pour l'abondance, la richesse spécifique est la plus faible au Lac des Troupins avec seulement 9 espèces.

Tab. LI. Richesse spécifique totale par site en 2018 et 2019

		2018	2019	Variation (%)
Centrale photovoltaïque	Centrale photovoltaïque - T1	12	11	-8
Lac des Troupins	Lac des Troupins - T1	19	9	-53
Lagune d'Argues	Lagune d'Argues - T1	18	14	-22
Lagune de Garrans	Lagune de Garrans - T1	14	17	21
Lagune de la Gaudole	Lagune de la Gaudole - T1	17	20	18
Lagune de la Joureyre	Lagune de la Joureyre - T1	15	12	-20
Lagune de la Matte	Lagune de la Matte - T1	17	18	6
Lagune de la Tapy	Lagune de la Tapy - T1	16	14	-13
	Lagune de la Tapy - T2	16	17	6
Lagune de Moutan	Lagune de Moutan - T1	9	12	33
Lagune de Put Boué	Lagune de Put Boué - T1	15	18	20
Lagune des Layats	Lagune des Layats - T1	15	11	-27
Lagune des Troupins	Lagune des Troupins - T1	6	-	-
Lagunes de Castet Bieilh	Lagunes de Castet Bieilh - T1	26	17	-35
Landes de Mouchon	Landes de Mouchon - T1	12	15	25
Marais du Parias	Marais du Parias - T1	14	16	14
Marais du Plata	Marais du Plata - T1	16	21	31
	Marais du Plata - T2	12	18	50
RNN d'Arjuzanx	RNN d'Arjuzanx - Bassine SB01	-	16	-
	RNN d'Arjuzanx - Digue vasière	-	17	-
	Nombre d'espèces moyen par transect	15	15	

5.4 Discussion

5.4.1 Richesse spécifique globale

L'année 2019 a été particulièrement chaude avec des épisodes caniculaires répétitifs (ABALO, 2019). Les lagunes ont connu une évaporation importante avec des niveaux parfois très bas en fin d'été. L'abondance globale en odonates obtenue en 2019 (6237 individus) est plus importante qu'en 2018 (3435 individus minimum). L'ensemble des sessions n'avait pas pu être réalisé en 2018 sur quelques sites et la RNN d'Arjuzanx qui n'était pas encore suivie. Il est donc normal d'obtenir des effectifs plus importants liés à un effort d'échantillonnage plus important (Tab. LI). Le nombre d'espèces moyen (15 espèces) reste quant à lui identique mais avec des variations à l'échelle des sites (–53% pour le Lac des Troupins) et des transects (+50% pour le transect 2 du marais du Plata).

- ***Analyse des imagos***

L'abondance interspécifique diffère avec des cortèges dominés par le trio *Ceriagrion tenellum*, *Ischnura elegans* et *Libellula quadrimaculata* en 2018 et par *Ceriagrion tenellum*, *Ischnura elegans* et *Lestes virens* en 2019. Les conditions climatiques singulières de l'été 2019 ne semblent pas avoir affecté *Ceriagrion tenellum* qui se retrouve dans des proportions similaires (environ 20%). *Chalcolestes viridis* (effectifs multipliés par 8), *Enallagma cyathigerum* (effectifs multipliés par 9) et *Lestes virens* (effectifs multipliés par 5) ont été beaucoup plus observées en 2019. Les espèces moins observées ont des petits effectifs (*Aeschna affinis*, *Calopteryx virgo*, *Somatochlora flavomaculata*). 1,5 fois de moins d'imagos de *Leucorrhinia albifrons* ont été observés en 2019 (86 en 2018 et 52 en 2019).

Le nombre global d'espèces en 2019 est égal à 41 comme en 2018 (auquel s'ajoutent les taxons non-identifiés au rang spécifique). En revanche, les espèces sont différentes avec certaines qui n'ont pas été revues en 2019 ou non-observées en 2018 (Tab. LII). Ces espèces sont souvent des odonates peu observés en Aquitaine : *Aeschna mixta*, *Erythromma najas* et *Brachytron pratense*.

Malgré le plus grand nombre de site suivis, *Leucorrhinia albifrons* a été moins observée à l'état d'imago (Tab. LII). Elle n'a pas été revue sur la Lagune de la Gaudole, la lagune de la Centrale Photovoltaïque, la Lagune d'Argues et les Lagunes de Castet Bieilh. Plusieurs explications, possiblement en interaction, peuvent expliquer ce phénomène (SIMON, 2016) :

- lors de fortes chaleurs les imagos restent immobiles, ce qui les rend moins détectables ;
- variation interannuelle ;
- l'espèce a été affectée par les conditions climatiques.

Leucorrhinia pectoralis n'a été observée qu'une seule fois, trois individus mâles, au niveau de la Lagune de la Gaudole (Tab. LII). L'espèce n'a pas été revue au Lac des Troupins et à la Lagune de Layats en 2019.

Tab. LII. Comparaison des espèces obtenues par le transect imagos en 2018 et 2019

Espèces	2018	2019
Aeshna affinis Vander Linden, 1820	4	2
Aeshna cyanea (O.F. Müller, 1764)	7	5
Aeshna mixta Latreille, 1805	-	1
Anax imperator Leach, 1815	161	146
Anax parthenope (Selys, 1839)	3	5
Brachytron pratense (O.F. Müller, 1764)	3	-
Calopteryx virgo (Linnaeus, 1758)	3	2
Calopteryx xanthostoma (Charpentier, 1825)	1	1
Ceriagrion tenellum (Villers, 1789)	348	978
Chalcolestes viridis (Vander Linden, 1825)	31	248
Coenagrion puella (Linnaeus, 1758)	100	311
Coenagrion scitulum (Rambur, 1842)	92	326
Cordulegaster boltonii (Donovan, 1807)	-	1
Cordulia aenea (Linnaeus, 1758)	41	36
Crocothemis erythraea (Brullé, 1832)	133	168
Enallagma cyathigerum (Charpentier, 1840)	38	362
Erythromma lindenii (Selys, 1840)	3	1
Erythromma najas (Hansemann, 1823)	-	9
Erythromma viridulum (Charpentier, 1840)	21	6
Gomphus pulchellus Selys, 1840	2	1
Ischnura elegans (Vander Linden, 1820)	333	726
Ischnura pumilio (Charpentier, 1825)	1	3
Lestes barbarus (Fabricius, 1798)	32	26
Lestes dryas Kirby, 1890	111	182
Lestes sponsa (Hansemann, 1823)	27	24
Lestes virens (Charpentier, 1825)	107	542
Leucorrhinia albifrons (Burmeister, 1839)	86	52
Leucorrhinia pectoralis (Charpentier, 1825)	4	3
Libellula depressa Linnaeus, 1758	1	7
Libellula fulva O.F. Müller, 1764	1	-
Libellula quadrimaculata Linnaeus, 1758	261	238
Orthetrum albistylum (Selys, 1848)	78	108
Orthetrum cancellatum (Linnaeus, 1758)	25	43
Orthetrum coerulescens (Fabricius, 1798)	128	144
Platycnemis acutipennis Selys, 1841	-	1
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer, 1776)	17	34
Somatochlora flavomaculata (Vander Linden, 1825)	7	5
Sympecma fusca (Vander Linden, 1820)	29	179
Sympetrum fonscolombii (Selys, 1840)	10	58
Sympetrum meridionale (Selys, 1841)	5	2
Sympetrum sanguineum (O.F. Müller, 1764)	198	123
Sympetrum striolatum (Charpentier, 1840)	14	47
Trithemis annulata (Palisot de Beauvois, 1807)	12	17

2018 | 2019 | 2018 et 2019

- ***Analyse des exuvies***

Pour *Leucorrhinia albifrons* (–71 exuvies), *Orthetrum cancellatum* (–34 exuvies) et *Anax imperator* (–92 exuvies) beaucoup moins d'exuvies ont été trouvées en 2019 (Tab. LIII). Aucune exuvie de *Sympetrum fonscolombii* n'a été observée contre 17 en 2018. D'autres espèces comme *Libellula quadrimaculata*, *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum sanguineum* et *Trithemis annulata* ont été plus abondantes.

L'autochtonie de 20 espèces a été mise en évidence entre 2018 et 2019 (Tab. LIII). Elles utilisent donc les lagunes des Landes de Gascogne comme habitat larvaire. Mis en relief avec les 41 espèces d'imagos identifiées, il ressort clairement que ces lagunes ont un rôle fondamental à jouer pour la faune odonatologique.

Tab. LIII. Comparaison des espèces obtenues par transect exuvies en 2018 et 2019

Espèces	2018	2019
Aeshna affinis Vander Linden, 1820	2	-
Anax imperator Leach, 1815	130	38
Chalcolestes viridis (Vander Linden, 1825)	1	40
Cordulia aenea (Linnaeus, 1758)	3	1
Crocothemis erythraea (Brullé, 1832)	10	30
Gomphus pulchellus Selys, 1840	4	-
Lestes sponsa (Hansemann, 1823)	-	6
Leucorrhinia albifrons (Burmeister, 1839)	212	141
Libellula quadrimaculata Linnaeus, 1758	26	132
Orthetrum albistylum (Selys, 1848)	16	7
Orthetrum brunneum (Boyer de Fonscolombe, 1837)	3	-
Orthetrum cancellatum (Linnaeus, 1758)	44	10
Orthetrum coerulescens (Fabricius, 1798)	13	2
Somatochlora flavomaculata (Vander Linden, 1825)	-	1
Somatochlora metallica (Vander Linden, 1825)	1	-
Sympecma fusca (Vander Linden, 1820)	1	56
Sympetrum fonscolombii (Selys, 1840)	17	-
Sympetrum meridionale (Selys, 1841)	1	-
Sympetrum sanguineum (O.F. Müller, 1764)	-	12
Trithemis annulata (Palisot de Beauvois, 1807)	-	10

2018 | 2019 | 2018 et 2019

5.4.2 Le cortège odonatologique des lagunes

Leucorrhinia pectoralis et *Leucorrhinia albifrons*, sont des espèces qui dépendent de milieux oligo–mésotrophes à eutrophes avec une mosaïque d'hydrophytes et des zones d'eau libre (ASKEW, 1988 ; COURANT, 2010 ; CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DE FRANCHE–COMTE & OBSERVATOIRE REGIONAL DES INVERTEBRES, 2016). Les cortèges d'espèces définis ci–dessous comprennent des odonates appartenant aux catégories « généralistes opportunistes » et « généralistes orientées » de milieux lentiques et/ou oligotrophes (DOMMANGET, 1989).

Six espèces ont une présence supérieure à 75% sur l'ensemble des lagunes étudiées en 2018 et 2019 selon la méthode présentée en partie 5.2.3 (Annexe 24) :

- **généralistes opportunistes** : *Anax imperator*, *Ischnura elegans*, *Sympetrum sanguineum* ;

- **généralistes orientées vers les milieux oligotrophes** : *Ceriagrion tenellum* ;
- **généralistes orientées vers les milieux lentiques** : *Crocothemis erythraea*, *Libellula quadrimaculata*.

5.4.3 Le cortège de Leucorrhinia albifrons

Les exigences de cette espèce sont les plus restrictives au stade larvaire. Étant très sensible à la prédation, du fait de capacités natatoires faibles, notamment en cas de fuite, la présence de poissons dans une lagune lui est très préjudiciable voire discriminante. Cette préférence pour des milieux à faible pression de prédation est aussi partagée par d'autres odonates (Lestidae). Le site doit avoir des herbiers aquatiques développés, des massifs immergés et des végétaux flottants (nénuphars, potamots) en eau claire et légèrement acide (STERNBERG & BUCHWALD, 2000 ; DE BOER, 2007). L'espèce peut aussi être présente dans des sites anthropiques : lagunes d'extraction de la tourbe, gravières ou points d'eau DFCI..., dès lors qu'ils répondent aux critères qui viennent d'être énoncés (BAILLEUX *et al.*, 2017).

Bien que certains mâles territoriaux soient mobiles, avec une distance de dispersion courante de 18km, l'essentiel de la population reste sur le site (BEUTLER, 1987 ; JAESCHKE *et al.*, 2013). La détectabilité de l'imago est donc assez élevée aux abords des lagunes aux bonnes périodes (mai à juin). En effet, l'apparition est simultanée et limitée dans le temps, de mai à juin. La période d'occurrence est souvent courte, 4 à 8 semaines, avec plus de la moitié des individus émergés en 15 jours (GRAND & BOUDOT, 2006 ; DUPONT, 2010b).

En appliquant la méthode présentée en partie 5.2.3, le cortège de *Leucorrhinia albifrons* a été défini (Annexe 24). Il regroupe huit espèces classées selon leurs exigences écologiques (DOMMANGET, 1989).

- **généralistes opportunistes** : *Anax imperator*, *Coenagrion puella*, *Ischnura elegans, Sympetrum sanguineum* ;
- **généralistes orientées vers les milieux oligotrophes** : *Ceriagrion tenellum* ;
- **généralistes orientées vers les macros ou micros milieux, souvent à tendance lotique** : *Coenagrion scitulum* ;
- **généralistes orientées vers les milieux lentiques** : *Lestes virens*, *Libellula quadrimaculata*.

Quelques espèces ont un pourcentage de présence égal à 74% et peuvent être, à 1% près, considérées comme appartenant au cortège : *Cordulia aenea*, *Crocothemis erythraea* et *Lestes dryas*.

Ce cortège correspond à celui défini en 2018 (MALLARD, 2018a) et à la bibliographie (MAUERSBERGER & HEINRICH, 1993 ; COURANT, 2010 ; DUPONT, 2010b).

5.4.4 Le cortège de Leucorrhinia pectoralis

Cette espèce est trouvée dans les lagunes acides et les plans d'eau de type « étangs » (GREFF, 2000a ; GREFF, 2000b ; BROYER *et al.*, 2009). En termes d'habitat, elle a une préférence marquée pour les stades évolutifs intermédiaires (stades 4 et 5), délaissant les stades pionniers (stade 1) ou terminaux (stade 5) (Fig. 121). Pour être favorables, les plans d'eau d'origine anthropique doivent avoir retrouvé une certaine naturalité, avec une ceinture d'hélophytes et des boisements proches (WILDERMUTH, 1992 ;

WILDERMUTH, 1994 ; HEIDEMANN & SEIDENBUSCH, 2002 ; WILDERMUTH, 2002 ; BROYER *et al.*, 2009). Ceci est notamment le cas pour la Lagune de la Gaudole où l'espèce a été observée en 2019.

À l'instar de *Leucorrhinia albifrons*, bien que dotée de fortes capacités de déplacement, jusqu'à 100km (BÖNSEL, 2006), la majorité des individus se déplacent uniquement au sein du site (GREFF, 2000a).

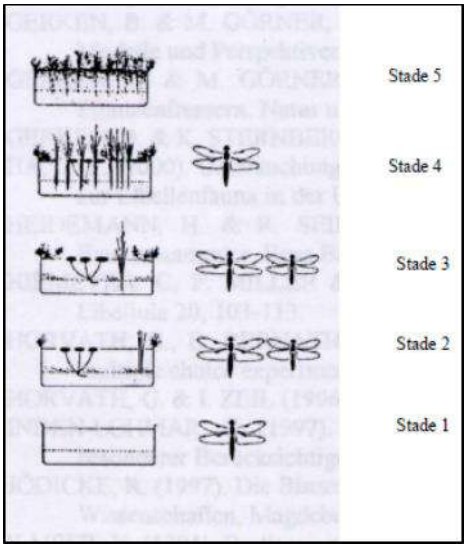


Fig. 121. Affinité de Leucorrhinia pectoralis en fonction du stade évolutif d'un plan d'eau

Le cortège qui a pu être établi en exploitant les résultats comporte cinq espèces (Annexe 24) :

- **généralistes opportunistes** : *Anax imperator*, *Ischnura elegans*, *Sympetrum sanguineum* ;
- **généralistes orientées vers les milieux lentiques** : *Crocothemis erythraea*, *Libellula quadrimaculata*.

Brachytron pratense et *Cordulia aenea* pressenties en 2018 comme appartenant au cortège de *Leucorrhinia pectoralis* n'y apparaissent pas cette année. *Brachytron pratense* n'a pas été contactée en 2019 et *Cordulia aenea*, bien que présente sur les trois sites, n'y a jamais été observée en 2018 et 2019.

5.4.5 Synthèse des cortèges

Afin de rendre la lecture des cortèges plus simple et plus rapide, ils sont synthétisés dans le tableau ci-dessous (Tab. LIV).

Tab. LIV. Cortèges d'espèces définis d'après les résultats de 2018 et 2019

Espèces	Lagunes	*L. albifrons*	*L. pectoralis*
Anax imperator Leach, 1815	X	X	X
Ceriagrion tenellum (Villers, 1789)	X	X	
Coenagrion puella (Linnaeus, 1758)		X	
Coenagrion scitulum (Rambur, 1842)		X	
Crocothemis erythraea (Brullé, 1832)	X	X	X
Ischnura elegans (Vander Linden, 1820)	X	X	X
Lestes virens (Charpentier, 1825)		X	
Cordulia aenea (Linnaeus, 1758)		X	
Lestes dryas Kirby, 1890		X	
Libellula quadrimaculata Linnaeus, 1758	X	X	X
Sympetrum sanguineum (O.F. Müller, 1764)	X	X	X

5.5 Conclusion

L'année 2019 a été globalement favorable pour beaucoup d'espèces, avec une abondance odonatologique élevée. Ce n'est pas le cas de *Leucorrhinia albifrons* pour laquelle moins d'imagos ont été observés et moins d'exuvies collectées. Dans la mesure où chaque site a été sélectionné en 2017 du fait de la présence connue de populations de leucorrhines, la non-détection de l'espèce sur certains sites est à surveiller. Il ne peut s'agir que de variations interannuelles des conditions microclimatiques sur certains sites en fonction des années. Mais les populations de leucorrhines ne peuvent-elles pas aussi être déstabilisées par des évolutions climatiques rapides et brutales, à l'image de l'épisode caniculaire historique et le déficit hydrique de 2019 ? Les réplicats annuels ont pour objectif de nous apporter des éléments pour tenter d'y répondre. Une attention particulière sera portée sur les sites où aucune Leucorrhine n'a été vue en 2019 où pour certain, comme la lagune de la Gaudole par exemple, des populations assez importantes étaient bien installées. À noter aussi qu'aucune leucorrhine a été observée sur les lagunes suivies en Gironde en 2019.

Une étude parallèle dans le cadre du Plan régional d'actions sur les odonates vise à préciser la répartition des populations de leucorrhines au niveau des lagunes des Landes de Gascogne (Gironde, Landes et Lot-et-Garonne) en actualisant les anciennes données de présence et prospectant de nouveau sites potentiellement favorables. Certains sites pourront alors être proposés pour compléter la couverture géographique de l'étude sur le volet odonates.

Les cortèges établis en 2019 sur la base des deux années d'étude sont quasiment identiques à ceux pressentis en 2018. Ils comportent des espèces ubiquistes mais aussi des espèces plus spécialisées. Ils seront réévalués et préciser en 2020 en tenant compte des trois années de suivi.

À terme, les données issues des suivis odonates et les données enregistrées par les stations météorologiques seront confrontées. Ces analyses statistiques vont permettre de déterminer la part de responsabilité des changements climatiques dans l'évolution des effectifs de leucorrhines et plus globalement des odonates qui partagent son habitat (les cortèges).

Chapitre 6. Gomphocerus sibiricus (Linnaeus, 1767) et le cortège des orthoptères associé

Auteur : *Emilie Loutfi,* ***contributeurs*** *: Association Locusta Philippe Legay, Fanny Mallard*

Résumé : Parmi les insectes, les orthoptères sont très sensibles à la température et les espèces caractéristiques des milieux froids sont particulièrement sensibles au changement climatique. De ce fait, travailler sur les communautés d'orthoptères de pelouses de montagne permet de suivre des espèces susceptibles d'apparaitre ou de disparaitre sous les effets des modifications climatiques.

L'objectif de cette étude est de mettre en place un protocole permettant d'obtenir des éléments de réponses pour les hypothèses émises concernant les effets du changement climatiques sur ces peuplements d'orthoptères de montagne, à savoir : les espèces vont-elles chercher à se maintenir dans des conditions équivalentes en remontant à des altitudes plus élevées ou vont-elles profiter des nouvelles conditions climatiques à une altitude donnée ?

En 2018, une première phase d'exploration de protocole d'échantillonnage a été engagée. La méthode de l'indice linéaire d'abondance par transect de 10 mètres a été testée. La détermination des orthoptères de montagne pouvant s'avérer délicate, il a été envisagé de travailler sur *Gomphocerus sibiricus* – espèce exclusivement montagnarde qu'on ne retrouve en Nouvelle-Aquitaine que dans les Pyrénées – parce qu'il possède une stridulation facilement reconnaissable.

Des prospections ciblées sur cette espèce ont été engagées en vallée d'Ossau, sur des secteurs choisis pour leur accessibilité. La plage d'altitude prospectée était favorable aux espèces d'altitude (1800-2500m d'altitude). L'association LOCUSTA, référente en Aquitaine sur les orthoptères, a été contactée afin de compléter la liste des secteurs pouvant accueillir *Gomphocerus sibiricus*. 4 sites parmi les 5 trouvés en 2018 ont été retenus pour les études de 2019 permettant de couvrir les plages d'altitude de 2000 à 2300 mètres. Un cinquième secteur a été choisi, sans savoir si *Gomphocerus sibiricus* y est présent, en vallée d'Aspe pour couvrir les altitudes plus basses.

En 2019, 4 méthodes complémentaires ont été testées afin d'essayer de dégager une méthode permettant d'acquérir des éléments du cortège d'orthoptères, de dénombrer les individus, d'assurer une replicabilité des relevés d'une session à l'autre, d'une année à l'autre et d'obtenir suffisamment de données pour pouvoir faire un suivi de tendance éventuelle :

- le transect par fauche a permis de détecter 80% des espèces et 11% des individus ;
- le transect acoustique a permis de dénombrer 88% des individus contactés et 2/3 des espèces observées au cours de l'étude ;
- le quadrat n'a apporté que peu d'éléments ;
- le transect voiture a été mis en œuvre mais des contraintes techniques restent à résoudre.

La couverture nuageuse et, dans une moindre mesure, la force du vent semblent impacter les résultats des transects acoustiques. Les résultats des transects fauchés semblent moins sensibles aux modifications de conditions d'étude.

La mise en place d'un protocole permettant de répondre à toutes les hypothèses autres que le changement climatique permettra d'étudier l'adaptation et la suirvie des espèces ou des peuplements. La combinaison de plusieurs protocoles complémentaires semble donc être une solution pertinente.

Mots-clés : acoustique, communautés de pelouses de montagne, fauche, *Gomphocerus sibiricus,* quadrat, orthoptère.

6.1 Introduction

Les insectes réagissent au changement climatique par des changements dans la phénologie, la physiologie et dans leur aire de répartition. Leur réponse est également plus forte que les autres groupes d'organismes généralement considérés comme indicateurs, tels que les plantes, les oiseaux et les mammifères. Ils peuvent parfaitement révéler, illustrer, mesurer la façon dont la biodiversité et la structure des communautés sont touchées par le changement climatique (MENENDEZ, 2007).

Parmi les insectes, les orthoptères sont très sensibles à la température. Le nombre et la diversité d'espèces décroissent avec la latitude, et seules quelques espèces se rencontrent au nord dans des zones subarctiques ou à haute altitude dans les régions alpines (BURTON, 2001). A l'inverse, plusieurs études ont montré un élargissement des aires de répartition de certaines espèces, comme par exemple une réponse presque certaine au réchauffement du climat dans le nord-ouest de l'Europe depuis 1975 par *Conocephalus discolor*. Cette espèce a considérablement étendu son aire au nord de l'Europe occidentale (KLEUKERS *et al.*, 1996).

Les espèces caractéristiques des milieux froids sont particulièrement sensibles au changement climatique (MALLARD, 2016a) et peuvent par conséquent constituer des indicateurs pertinents du changement climatique. Dans ce fait, le choix a été fait de concentrer sur les communautés de pelouses de montagne ; ces habitats abritant des espèces susceptibles d'apparaitre ou de disparaitre sous les effets des modifications climatiques.

Gomphocerus sibiricus est une espèce exclusivement montagnarde qu'on retrouve en Nouvelle-Aquitaine uniquement dans les Pyrénées. Sa répartition connue aujourd'hui dans les Pyrénées-Atlantiques est essentiellement centrée sur la vallée d'Ossau (Faune-Aquitaine (LPO AQUITAINE, 2019), SIFaune (OAFS, 2019b)), même si quelques données sont également rapportées un peu plus à l'ouest (vallée de Barétous, INPN (MNHN, 2019a)). Clemente *et al.* (1990) citent l'espèce dans les Pyrénées espagnoles dès 1400 m dans la Vallée de Benasque alors que 19 ans plus tard, Poniatowski *et al*. (2012) annoncent qu'elle n'est présente qu'à partir de 1800 mètres. Cette espèce, à l'instar des autres espèces strictement montagnardes, va devoir s'adapter au changement climatique en cours et l'hypothèse émise, au vu des données bibliographiques parcellaires recueillies, est sa remontée progressive vers des altitudes plus élevées afin de se maintenir dans son optimum thermique. En parallèle, des espèces plutôt collinéennes pourraient profiter de ce changement climatique pour occuper des altitudes plus élevées.

Il a été vu par le passé que *Gomphocerus sibiricus* pouvait pulluler en fonction des conditions climatiques (VOISIN, 1986a) puisqu'il s'agit d'un orthoptère qui profite des années de sécheresse (Uvarov 1977, *In* Voisin 1986b). D'un autre côté, Carron (1996), qui a étudié les phases post-embryonnaires chez 4 espèces montagnardes, dont *Gomphocerus sibiricus*, a monté que malgré les

hautes altitudes, le nombre de stade larvaire et la durée de développement larvaire ne sont pas modifiés par rapport à des espèces de plus faible altitude. En revanche, ces espèces se sont adaptées à une plus courte durée d'activité annuelle par une éclosion précoce, quelques jours après la fonte des neiges (une vingtaine de jours pour *G. sibiricus*). De ce fait, si la fonte des neiges est tardive, une certaine proportion de larves n'auront pas le temps d'atteindre le stade imaginal et mourront sans s'être reproduites. Ainsi, la taille de ses populations semble être favorisée par la sécheresse et défavorisée par un printemps tardif. Le changement climatique pourrait donc se révéler favorable, avec des étés plus secs et plus chauds et des printemps plus précoces.

L'objectif de cette étude est donc de mettre en place un protocole permettant d'obtenir des éléments de réponses sur ces hypothèses de réponses d'adaptation.

6.2 Matériel et Méthodes

6.2.1 Sélection des espèces

En 2018, une première phase d'exploration de protocole d'échantillonnage a été engagée pour étudier les communautés d'orthoptères des pelouses de montagne et des pelouses calcicoles (MALLARD, 2018a). La méthode de l'indice linéaire d'abondance (ILA) (VOISIN, 1980) par transect de 10 mètres a été testée sur un site d'altitude – le Cirque d'Anéou en vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) – et sur un site en pelouse calcicole – la Vallée de Boudouyssou (Lot-et-Garonne).

Sur les pelouses sèches du Lot-et-Garonne, le protocole a été mis en œuvre facilement. Les données récoltées ont permis de calculer des profils de diversité, qui ont montré que le taux de couverture c'est-à-dire un effort d'échantillonnage était suffisant, avec la prise en compte des suivis transects et points d'écoute (MALLARD, 2018a).

En montagne, la problématique était très différente. La richesse spécifique et les effectifs observés étaient très importants. Et du fait de la difficulté que représente l'identification de nombreuses espèces montagnardes, une application rigoureuse du protocole semblait délicate.

En parallèle, les prospections en pelouses sèches n'ont pas permis de détecter des espèces dont la répartition géographique pourrait *a priori* se voir influencer (apparition ou disparition) par les modifications climatiques. Ainsi, en 2019 sur les bases de l'année précédente, une seconde phase d'exploration de protocole d'échantillonnage a été engagée portant uniquement sur les communautés d'orthoptères de montagne.

Toutefois les prospections en montagne étant délicates, il a été envisagé de travailler sur des espèces en particulier. Ainsi, en 2018, le parti pris pour assurer un suivi sur les orthoptères des pelouses d'altitude a été de se focaliser sur des espèces caractéristiques des pelouses d'altitude potentiellement sensibles aux modifications climatiques, suffisamment abondantes et faciles à reconnaitre : le Gomphocère des alpages (*Gomphocerus sibiricus*) et la Miramelle pyrénéenne (*Cophopodisma pyrenaea*) ont donc été retenus.

Gomphocerus sibiricus est un criquet qui possède une stridulation audible à plus de 6 mètres (PABLO VALVERDE, 2017) et facilement reconnaissable. Au cours des prospections de 2018, il a donc été facile de dénombrer les mâles stridulant en suivant un itinéraire. Il semblait envisageable de positionner des transects régulièrement sur toute l'amplitude où l'espèce est présente – soit à partir de 1800 m (PONIATOWSKI *et al.*, 2012) – pour suivre aisément le nombre de mâles stridulant.

A contrario, Cophopodisma pyrenaea est une espèce qui ne stridule pas. Sur les stations où l'espèce a été détectée en 2018, les densités constatées étaient très faibles. De ce fait, les chances de découvertes en suivant un itinéraire sur un sentier marqué semblaient aléatoires. Par ailleurs, la taille des populations étant peut-être faible, il aurait été compliqué de tenter un suivi statistiquement exploitable. Finalement cette espèce n'a pas été retenue comme espèce sentinelle du climat.

En revanche, en 2019 le suivi uniquement d'une espèce cible en mettant de côté l'ensemble du cortège d'espèces peut s'avérer limitant pour la compréhension des réponses des orthoptères face au changement climatique. Ainsi, plusieurs protocoles ont été testés en 2019 afin de tenter d'intégrer le cortège des orthoptères d'altitude sur les zones de présence de *Gomphocerus sibiricus*.

Gomphocerus sibiricus est un petit orthoptère vert et brun à l'abdomen strié et présentant des massues aplaties à l'extrémité des antennes, également appelé criquet de Sibérie ou criquet Popeye en référence aux tibias antérieurs du mâle très renflés (Fig. 122). Les adultes s'observent assez communément de juillet à septembre dans les pelouses d'altitude (Fig. 123–Fig. 124).



Fig. 122. Gomphocerus sibiricus mâle adulte

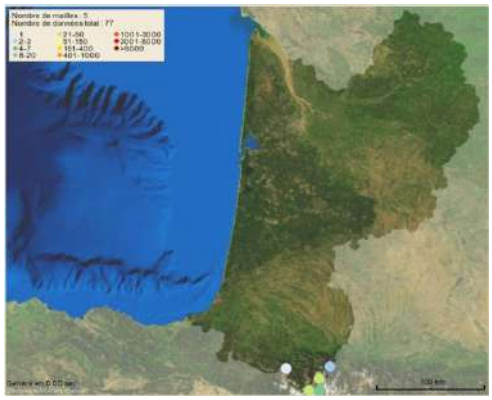


Fig. 123. Répartition de G. sibiricus en Aquitaine (Source : Faune Aquitaine — 2015-2019)

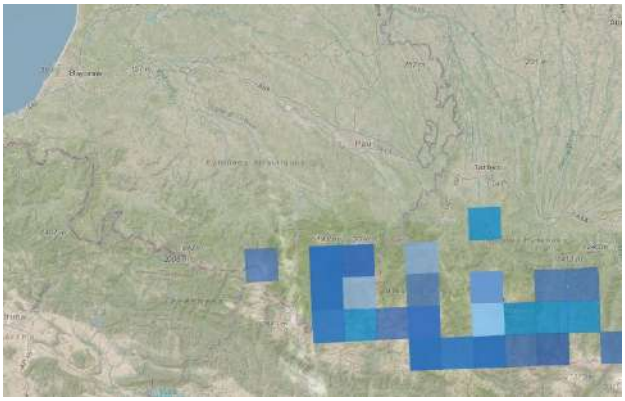


Fig. 124. Répartition de G. sibiricus dans les Pyrénées-Atlantiques (Source : INPN)

6.2.2 Description des sites

En 2018, des prospections ciblées sur *Gomphocerus sibiricus* ont été engagées en vallée d'Ossau sur cinq secteurs différents de la frontière avec les Hautes-Pyrénées à la limite entre l'Espagne et la Vallée d'Aspe (MALLARD, 2018a). Ces secteurs ont été choisis pour leur accessibilité et la plage d'altitude prospectée favorable aux espèces d'altitude (1800-2500m d'altitude). Les secteurs qui bénéficient déjà d'observations ciblées sur d'autres groupes taxonomiques ont été choisis en priorité, permettant ainsi de profiter de données météorologiques de stations déjà installées.

Afin de compléter la liste des sites, l'association LOCUSTA, référente en Aquitaine sur les orthoptères, a été contactée afin de recueillir des données sur d'autres secteurs pouvant accueillir de manière avérée ou potentielle *Gomphocerus sibiricus*.

Au final, 4 sites parmi les 5 trouvés en 2018 ont été retenus pour les études de 2019 (Fig. 125). Ils permettent de couvrir les plages d'altitude allant de 2000 mètres à 2300 mètres (Tab. LV). Un cinquième secteur a été choisi en vallée d'Aspe. Aucune donnée de *Gomphocerus sibiricus* n'y est connue mais ce site possède plusieurs avantages. En premier lieu, il s'agit d'un ancien site de suivi des bourdons de montagne (MALLARD, 2018a) ; les stations météorologiques ont donc été récupérées pour ce nouveau taxon. Par ailleurs, ce site a été choisi au regard des conclusions de 2018 qui précisaient que la Miramelle pyrénéenne et le Gomphocère des alpages sont présents au moins jusqu'au massif du pic d'Anie, qui est l'un des derniers hauts massifs dans la partie occidentale de la chaîne pyrénéenne. Le rapport de 2018 précisait qu'il était considéré intéressant d'étudier les évolutions de ces deux espèces sur l'ensemble de leur aire de répartition à l'échelle départementale. Ainsi, le choix de ce dernier site s'intègre dans ce dernier objectif d'un suivi qui ne se cantonne pas à la vallée d'Ossau.

Au sein des sites choisis (Tab. LV), aucun échantillonnage entre 1900 et 2000 mètres d'altitude n'a pu être mis en œuvre, alors que 4 le sont entre 2100 et 2200 mètres. En effet, même si la littérature annonce *Gomphorecus sibiricus* dès 1800 mètres, il a surtout été pour le moment détecté à des altitudes supérieures à 2000 mètres, et essentiellement au-delà de 2100 mètres, ce qui explique cette répartition des zones d'échantillonnage.

Toutefois, deux prospections complémentaires ont été menées afin de trouver des milieux favorables à des altitudes comprises entre 1700 et 2000 m d'altitude :

Le 7 août 2019 au pic de Chérue, 6 mâles de *G. sibiricus* a été entendus entre 1860 m et 1980 m d'altitude (représentant une distance au sol d'environ 400 m). Aucun individu n'a été repéré entre 1980 et 2040 mètres (soit environ 200 m de distance au sol), altitude à partir de laquelle la population est devenue dense avec une soixantaine d'individus recensés jusqu'à l'altitude maximale du Pic de Chérue (2190 m).

Le 23 septembre 2019 au niveau du pic d'Arlas, un trajet de plusieurs kilomètres permettant de couvrir un dénivelé de 1700 m à 2040 m a été effectué. *Gomphocerus sibiricus* n'a certes pas été retrouvé mais la date, avancée dans la saison, peut éventuellement expliquer à elle seule cette absence.

Tab. LV. Situation des secteurs prospectés par classe d'altitude.

		Classes d'altitude par tranche de 100m de dénivelé						Latitude	Longitude
Site	Point d'échantillonnage	1700–1800	1800–1900	1900–2000	2000–2100	2100–2200	2200–2300		
Col des moines	COL DES MOINES_T5					X		42.827919	-0.495558
Col des moines	COL DES MOINES					X	X	42.824323	-0.499126
Cabane du Plaa de Baitch	AZUNS_01	X						42.960639	-0.703477
Pas d'Azuns	AZUNS_02		X					42.963927	-0.706335
Soum de Pombie	POMBIE				X	X		42.827158	-0.426529
Anglas	ANGLAS					X		42.931364	-0.327022
Col d'Arrious	ARRIOUS						X	42.849783	-0.341735
Total général		1	1	0	1	4	2		



Sites validés pour les suivis Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé.

Fig. 125. Localisation des sites de suivis pour les orthoptères de montagne.

6.2.3 Méthode de relevés

En 2018, suite à un état de l'art des différentes méthodes d'échantillonnage des orthoptères (MALLARD, 2018a), la méthode dite de l'indice linéaire d'abondance (ILA) (VOISIN, 1986b) a été choisie. L'ILA consiste à effectuer différents transects de 10 m établis de façon à ne pas se rapprocher trop près les uns des autres. Ces transects ne se recoupent pas et sont positionnés parallèlement dans le site. Le nombre de spécimens fuyant devant les pas du prospecteur est compté sur une bande d'une largeur environ égale à un mètre. Les orthoptères sont recensés à l'aide d'un filet fauchoir lorsque cela est nécessaire et déterminés *in situ* si possible à l'aide d'une clé de détermination et d'une loupe.

Les conclusions de 2018 préconisaient la réalisation de transects acoustiques étant donné que *Gomphocerus sibiricus* émet une stridulation audible à plusieurs mètres et facilement reconnaissable. En complément, il était également envisager de réaliser des quadrats pour les espèces qui ne stridulent pas et qui se déplacent peu, comme c'est le cas de la *Cophopodisma pyrenaea*.

Finalement en 2019, plusieurs méthodes ont été testées afin d'essayer de dégager une méthode permettant d'acquérir des éléments du cortège d'orthoptères, de dénombrer les individus, d'assurer une replicabilité des relevés d'une session à l'autre, d'une année à l'autre et d'obtenir suffisamment de données pour pouvoir faire un suivi de tendance éventuelle.

Ainsi 4 méthodes ont été mises en œuvre :

- Le transect par fauche (Fig. 126): des transects de 100 mètres ont été dessinés. Ces tracés ont été parcourus sans limite de temps, selon la technique suivante : un nombre de pas déterminé au hasard par le jet d'un dé à 20 faces précédant une section de 25 coups de filet fauchoir donné en avançant de manière régulière. Cette séquence a été répétée 5 fois, de sorte à pouvoir couvrir l'ensemble des 100 mètres. Ces transects ont été faits préférentiellement depuis leur point le plus bas vers leur point le plus haut pour que la fauche soit plus aisée. Dans le cadre de ce transect par fauche, les individus récoltés dans le filet ont été déterminés et comptabilisés après chaque série de 25 coups de filet.

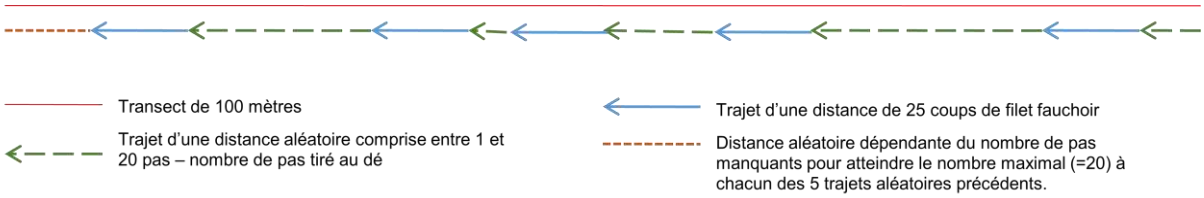
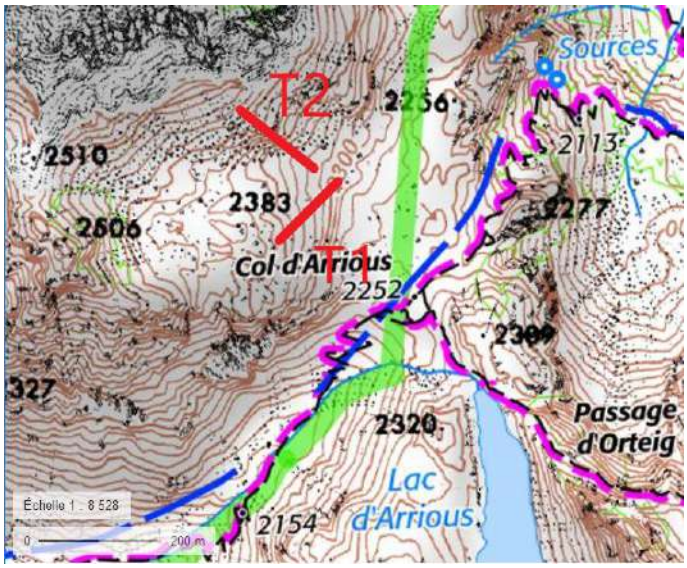


Fig. 126. Schéma de la méthode utilisée : le transect de 100 m est découpé en 5 tronçons. Chaque tronçon est constitué d'un trajet d'une distance aléatoire correspondant à un nombre de pas déterminé au hasard à l'aide d'un dé à 20 faces (flèches en pointillés vertes) puis d'un trajet au cours duquel 25 coups de filet sont donné (flèches pleines bleues). Il reste alors à la fin du transect de 100 m une distance (pointillés orange) correspondant au nombre de pas manquants lors des trajets de distance aléatoire.

- Le transect acoustique (Fig. 127) : les même transects de 100 mètres que les transects par fauche ont été parcourus en sens inverse, après une pause de minimum 5 minutes (généralement 10 minutes). Ces tracés ont été parcourus en 5 minutes (+/- 1min) à pas lent afin d'écouter les orthoptères et de noter les espèces et le nombre de mâles stridulant. Ces transects ont été parcourus depuis leur point le plus haut vers leur point le plus bas afin de pouvoir localiser plus facilement les mâles et de ne pas les compter deux fois. Etant donnés la distance de détection acoustique et la faible durée de l'impact du dérangement sur les comportements de stridulation des mâles, il a été considéré que l'impact de la mise en œuvre du transect par fauche sur le nombre de mâles stridulant détectés au cours du transect acoustique serait négligeable.

Un exemple de transect est donné ci-dessous, au niveau du site d'étude au niveau du col d'Arrious.





Ci-dessus : localisation cartographique des transects tracés sur le site d'Arrious.
Ci-contre : le début du transect T2 est repéré par un élément stable du paysage (ici un rocher) et un autre élément du paysage (un col, un pic, un rocher…) permet de suivre la trajectoire. A l'aller, le transect est fauché selon la méthode décrite ci-dessus et au retour le décompte concerne les mâles stridulants.

Fig. 127. Exemple de mise en place d'un transect de suivi.

- Le quadrat : un filet carré d'un mètre de côté (Fig. 128) a été construit, escamotable de manière à pouvoir être transporté facilement en randonnée, et solidifié par une structure élastique interne pour pouvoir être déposé au sol grâce à des perches ou jeté. Il constitue alors une surface échantillonnée d'un mètre carré. Il possède une fermeture zippée sur la partie supérieure du filet de sorte à pouvoir attraper les orthoptères en limitant leur fuite. Les orthoptères sont ensuite soit déterminés immédiatement, soit s'ils sont trop nombreux, mis dans des tubes pour être identifiés les uns après les autres sans risque de fuite. Tous les individus pris dans le quadrat sont déterminés et comptabilisés.



Fig. 128. Filet carré d'un mètre de côté.

- Le transect voiture (Fig. 129): il s'agit de mettre en œuvre le protocole de Vigie-SON, mis en place par le MNHN Paris (MNHN, 2019b). Il s'agit donc de réaliser un transect en voiture en roulant à 30 Km/h, avec un microphone, relié à un enregistreur passif d'ultrasons, sorti par la fenêtre. Dans le cadre de cette étude, l'enregistreur passif est un SM4BAT et le transect vise un gradient altitudinal.

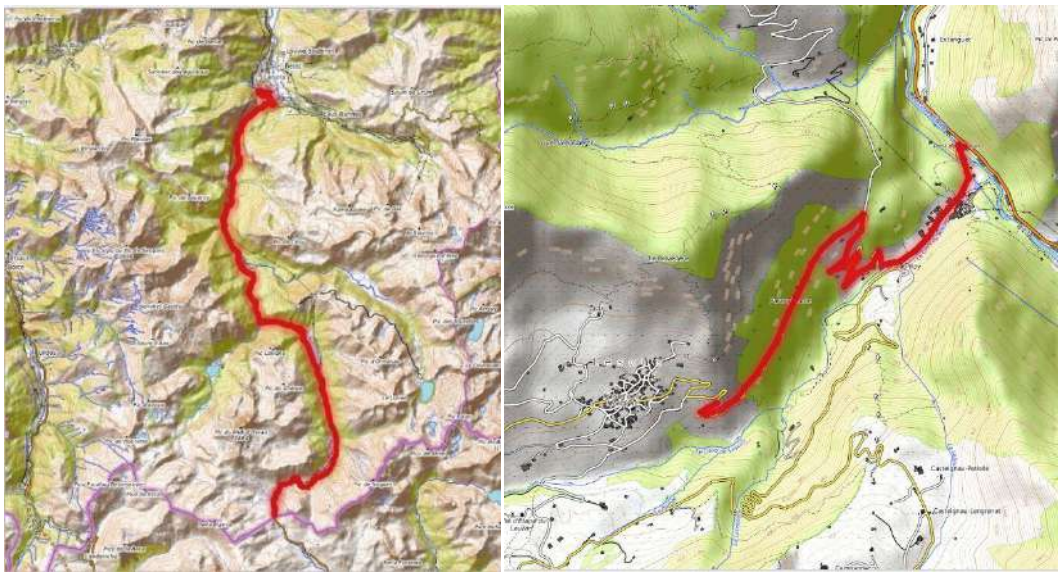


Fig. 129. 2 exemples de transect voiture.

6.2.4 Détermination des espèces

Les espèces sont déterminées à l'acoustique ou à vue, après capture. Les orthoptères sont mis dans des tubes à échantillon à la fin de chaque série de fauchage, de sorte qu'ils ne s'échappent pas par inadvertance. Ils sont par la suite déterminés à l'aide d'une loupe de botaniste de grossissement 10. En cas de difficulté de détermination, des photographies sont prises de l'animal et celles-ci sont soumises à avis extérieur – en particulier aux membres de l'association LOCUSTA. Les orthoptères peuvent également être prélevés pour une détermination ultérieure sous loupe binoculaire.

Les références consultées pour l'identification et la biologie des espèces sont les suivantes :

BELLMAN H. & LUQUET G., 1995. – Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale. Editions Delachaux & Niestlé. 383 p.

COSTES A & ROBIN J., 2016. – Carnet d'identification des Orthoptères de Midi-Pyrénées. OPIE Midi-Pyrénées.

DREUX P., 1962. – Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. Annales des Sciences naturelles et de Zoologie, 12ème série (3) : 323-766.

PONIATOWSKI D., DEFAUT B., LLUCIA-POMARES D. & FARTMANN T., 2012. – The Orthoptera fauna of the Pyrenean region – a field guide. Articulata Beiheft. N°14 (2009), seconde édition, 143 p.

SARDET E., ROESTI C. & BRAUD Y., 2015. – Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope, Mèze, (collection Cahier d'identification), 304 p.

SARDET E. & DEFAUT B. (coord.), 2004. – Les Orthoptères menacés en France. Liste rouge nationale et listes rouges par domaines biogéographiques. Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques, 9 :125–137.

6.2.5 Conditions météorologiques requises

Les prospections doivent être effectuées aux périodes de la journée les plus propices aux inventaires c'est-à-dire lorsque les insectes sont les plus actifs, à savoir entre 9 heures et 21 heures. Il est nécessaire de réaliser les suivis avec un ciel dégagé, un vent faible et des températures supérieures à 20°C. Il est déconseillé de faire les prospections par temps trop frais (températures inférieures à 20°C) ou trop chaud (températures supérieures à 35°C) (com. pers. P. Legay) (VOISIN, 1986b).

Dans le cadre du transect en voiture, les espèces visées sont les sauterelles, qui émettent au moins partiellement en ultrasons. Les sauterelles stridulent essentiellement en soirée pour des températures supérieures à 12°C. Les chutes de températures en fonction de l'heure et de l'altitude étant parfois difficiles à prévoir, le transect est commencé par son point le plus haut vers son point le plus bas.

6.2.6 Nombre de campagne de relevés

Les suivis doivent être effectués de mi-juillet – quand les imagos commencent à striduler de manière importante – et jusqu'à mi-septembre. Idéalement les suivis devraient être faits la troisième semaine de juillet, première quinzaine d'août et fin-août à début septembre, période où les individus adultes rencontrés sont les plus nombreux, toutes espèces confondues et où les nuits ne sont pas encore trop froides.

En 2019, les premières observations effectuées de *Gomphocerus sibiricus* adulte datent du 15 juillet. Pour des questions de plan de charges, les premières prospections protocolées ont débuté le 31 juillet. Dans la mesure du possible, l'objectif était de réaliser 3 passages sur chaque site étudié, toutefois, seuls 2 sites ont pu être échantillonnés 3 fois (Tab. LVI). La saison étant trop avancée pour réaliser les suivis sur les autres sites.

Tab. LVI. Dates des suivis 2019.

Site	Date de la 1ère session	Date de la 2ème session	Date de la 3ème session
Col des moines	14 août	04 septembre	–
Azuns 1-Cabane du Plaa de Baitch	29 juillet	26 août	12 septembre
Azuns 2-Pas d'Azuns	29 juillet	26 août	12 septembre
Soum de Pombie	31 juillet	28 août	–
Anglas	05 août	03 septembre	–
Arrious	22 août	11 septembre	–
TRANSECT VOITURE Laruns – le col du Pourtalet	15 juillet	29 juillet	–
TRANSECT VOITURE Plateau du bénou	07 août	–	–
TRANSECT VOITURE D239 (de Lescun à la RN134)	28 août	–	–

6.3 Résultats

La présentation des résultats concerne essentiellement les méthodes diurnes, le transect voiture étant discuté à part.

6.3.1 Résultats selon les méthodes utilisées

Les quadrats ont apportés peu d'éléments. En effet, les individus échantillonnés par cette méthode ont été particulièrement peu nombreux (N=5). Les raisons de ce manque d'efficacité ne sont pas connues. La littérature (VOISIN, 1986b ; GUEGUEN, 1990) estime pourtant qu'il s'agit là d'une technique fournissant des résultats pertinents même en montagne. Toutefois, peu d'échantillons par rapport à ce qui semble nécessaire dans la littérature ont été réalisés, puisque cette année l'idée était d'évaluer plusieurs méthodes et donc de limiter le temps passé sur chacune d'elles.

A l'inverse, les transects acoustiques fournissent, quant à eux, un important nombre d'individus (88% des individus contactés lors de l'étude) et un nombre d'espèces pertinent (2/3 des espèces observées au cours de l'étude) (Tab. LVII).

Les transects fauchés, pour leur part, permettent de détecter 80% des espèces mais en quantité moindre que les transects acoustiques (seulement 11% des individus) (Tab. LVII).

Tab. LVII. Comparaison des méthodes

Méthodes	Nombre de points d'échantillonnage	Nombre d'espèces	Nombre d'individus
Transect acoustique	27	10	660
Transect fauché	28	12	82
Quadrats	25	2	5
TOTAL	80	15	747

Le nombre de points d'échantillonnage est certes à peu près homogène selon les différentes méthodes, mais les surfaces qu'elles représentent ne sont pas comparables : les 25 quadrats constituent un équivalent de 25 m², alors que pour les transects fauchés, la longueur prospectée est de 2800 m soit, en évaluant la bande de fauche de 0,5 m, un équivalent de 1 400 m². En considérant la puissance d'émission de *G. sibiricus* (6 mètres selon Pablo Valverde (2017)), cette surface s'élève à 33 600 m² pour les transects acoustiques.

Hormis pour le transect acoustique dont la durée est délimitée à 5 minutes, la durée de mise en œuvre des autres méthodes sont dépendantes du nombre d'individus. En effet, la détermination des espèces montagnardes peut être délicate et peut s'avérer chronophage. Ainsi, l'évaluation du temps de mise en œuvre de chaque méthodologie et leur comparaison paraît impossible. Tandis que le transect acoustique est très rapide, le transect de fauche doit être d'une durée approximativement équivalente à la réalisation de 5 quadrats (puisque dans un transect de fauche 5 séries de 25 coups de filet sont données).

6.3.2 Résultats par sites

Les efforts de prospections sur les différents sites ne sont pas équivalents, ce qui rend les résultats par site délicats à analyser.

Malgré tout, il est à noter que, hormis pour Anglas qui ne totalise que 4 espèces, les autres secteurs présentent un nombre d'espèces compris entre 7 (Arrious) et 9 (Pombie). Anglas a pourtant subi une pression d'observation *a priori* comparable avec celle d'Arrious ou du Soum et de Pombie (Fig. 130).

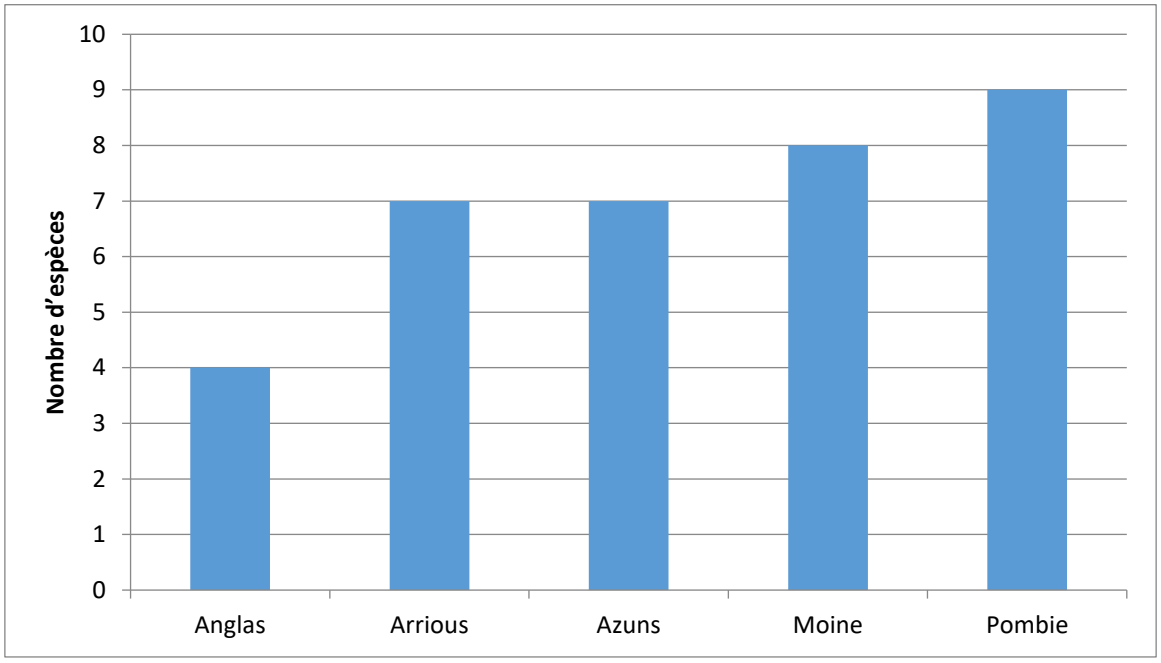


Fig. 130. Nombre d'espèces trouvées, toutes techniques confondues, sur chaque secteur d'études (Azuns pour le cumul des deux sites Azuns 1 et Azuns 2, Moine pour le Col des Moines et Pombie pour le Soum de Pombie).

La pression d'observation n'étant pas la même d'un site à l'autre, les comparaisons restent hasardeuses, cette différence observée sur le nombre d'espèces n'apparaît plus quand on travaille sur le nombre d'individus (toutes techniques confondues) (Fig. 131).

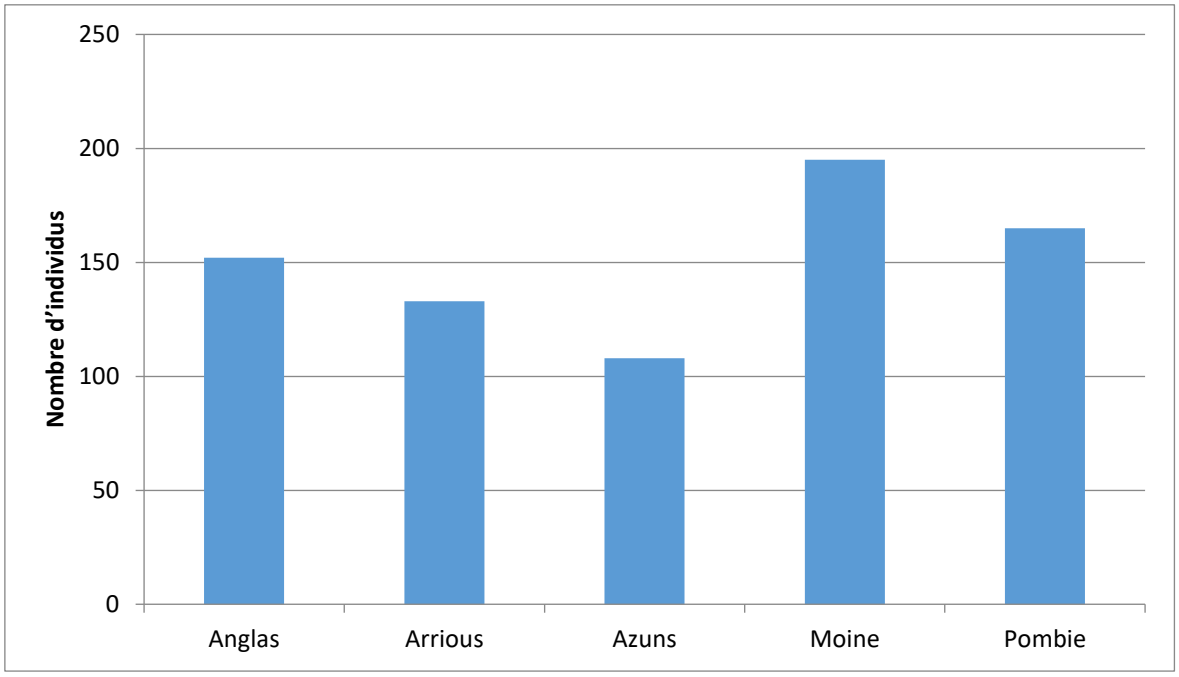


Fig. 131. Individus dénombrés, toutes techniques confondues, sur chaque secteur d'études (Azuns pour le cumul des deux sites Azuns 1 et Azuns 2, Moine pour le Col des Moines et Pombie pour le Soum de Pombie)

3 espèces dominent largement le peuplement observé : *Chorthippus biguttulus* (27% des observations), *Stenobothrus nigromaculatus* (22%) et *Gomphocerus sibiricus* (19%). 3 autres espèces sont observées régulièrement (*Stenobothrus lineatus, Decticus verrucivorus, Pseudochorthippus parallelus*), les 9 autres espèces recensées n'ont été notées qu'en quelques exemplaires.

Globalement, les cortèges d'espèces sont très équivalents d'un site à l'autre. Toutefois des différences un peu plus marquées sont notables pour les sites d'Azuns. En effet, 4 espèces n'ont été observées que sur ce secteur. En particulier, *Tetrix undulata* a été noté à Azuns 1. Il s'agit d'une espèce dont les altitudes maximales annoncées dans la bibliographie restent modérées (1650 m selon Sardet *et al.* (2015); et jusqu'à 2100 m dans les Pyrénées mais à la faveur d'une configuration particulière de la vallée d'Aure selon Defaut & Morichon (2015)). Cette espèce semble donc être en limite altitudinale haute de son aire de répartition, ce qui en fait une donnée intéressante à suivre. A l'inverse, *Cophopodysma pyrenaea*, également recensée à Azuns (Azuns 2) est quant à elle connue à partir de 1500 à 1600 m dans les Pyrénées Atlantiques (PONIATOWSKI *et al.*, 2012 ; DEFAUT & MORICHON, 2015) et se situe donc dans la partie altitudinale basse de son aire de répartition.

Sur le site d'Arrious, situé à 2200 m, *Omocestus rufipes* a été observé. Cette espèce n'est généralement citée que jusqu'à une altitude de 2000 m (SARDET *et al.*, 2015). Il peut s'agir d'un individu isolé ou profitant d'une opportunité temporaire. Il peut aussi s'agir d'une espèce qui est en cours d'expansion vers des altitudes plus élevées. Un suivi sur plusieurs années permettra de contrôler la récurrence de l'événement.

6.3.3 Résultats selon la date

Les prospections ont commencées fin juillet, alors que les premiers *Gomphocerus sibiricus* ont été repérés dès le 15 juillet sur Arrious et sur le Soum de Pombie. L'idée était d'attendre d'avoir une taille de population adulte suffisamment importante pour pouvoir faire des relevés représentatifs.

En regardant l'évolution du nombre d'individus contactés, toutes méthodes confondues au cours du temps (Fig. 132), l'augmentation de la taille de la population est constante tout au long de la saison. Deux éléments peuvent expliquer ce phénomène. La première est qu'au-delà du 20 août l'augmentation nette est liée au moins pour partie à l'ajout de transects acoustiques qui n'étaient pas effectués jusque-là. Ce protocole fournissant beaucoup de données, l'augmentation du nombre d'individus détectés ne reflète donc pas nécessairement une augmentation de la taille de la population entre le début de la période d'étude et la fin.

En revanche, l'augmentation observée au-delà de cette date semble bien liée à l'accroissement de la taille de la population. Le maximum de la population (ou de sa détection) semble ainsi se situer fin août-début septembre.

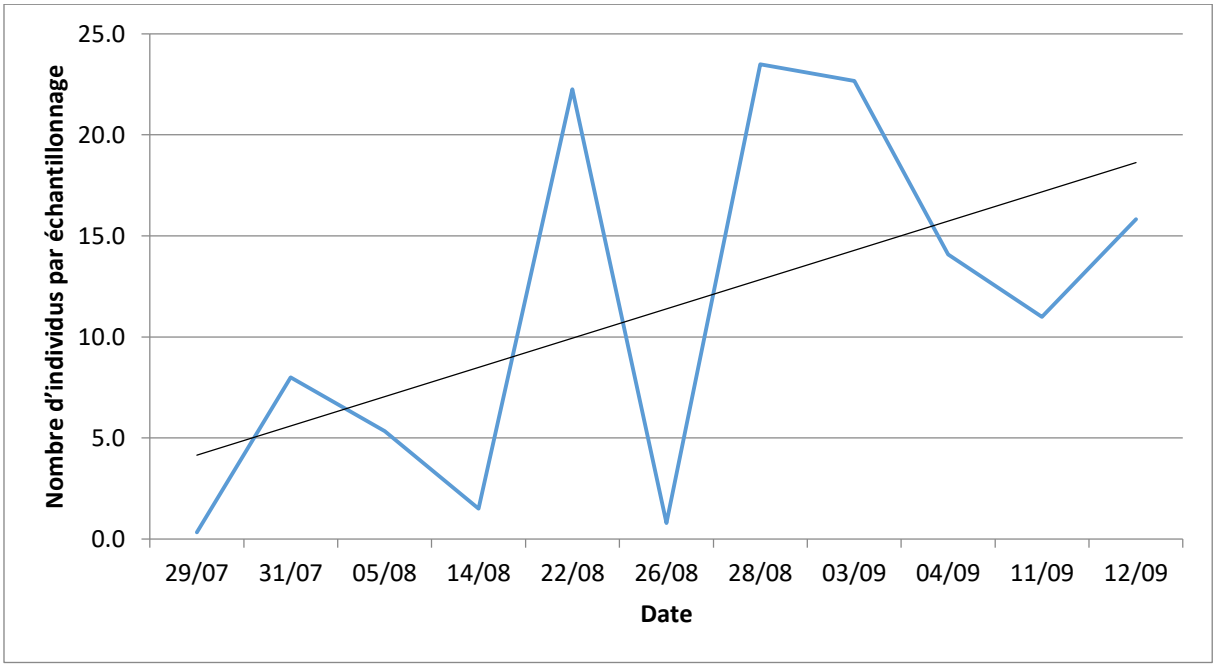


Fig. 132. Nombre d'individus dénombrés, toutes techniques confondues, suivant la date de relevé. En noir, la droite de tendance associée.

6.3.4 Résultats selon les conditions météorologiques

Les études de terrain ont été, dans la mesure du possible, réalisées dans des conditions favorables : à savoir entre 9 heures et 21 heures, heures où les insectes sont actifs, par conditions météorologiques propices soit avec un ciel dégagé, un vent faible et des températures supérieures à 20°C et inférieures à 35°C.

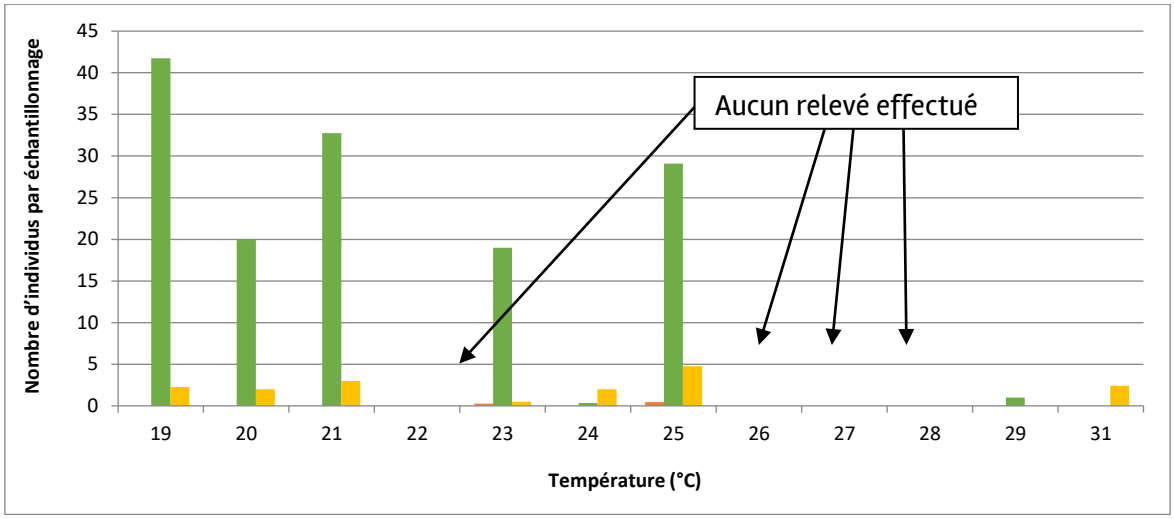
Une rapide observation de la répartition des données selon les conditions météorologiques (rapportées à la pression d'observation faite pour chaque variable) confirme la nécessité de faire attention à certains paramètres. En particulier, la couverture nuageuse semble impacter fortement les résultats des transects acoustiques. La chute d'activité semble moins marquée pour les résultats des transects fauchés. De la même manière mais dans une moindre mesure, la force du vent influe sur les résultats. Même si les écoutes peuvent être réalisées avec un vent de 2 Beaufort, le nombre d'individus par échantillonnage semble moins important que lors de prospections faites sans vent (Fig. 133).

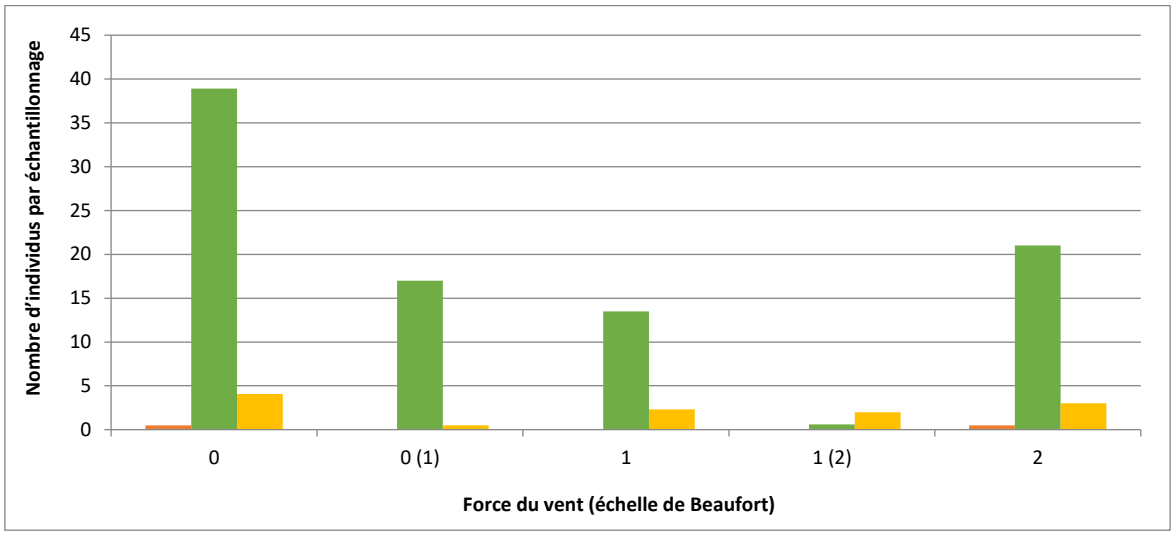
Concernant la température, les résultats sont plus difficiles à interpréter. En effet, seuls quelques relevés ont été effectués en dehors de la tranche 19–25°C. On peut simplement noter que les orthoptères sont actifs dès 19°C (Fig. 133).

6.3.5 Le transect voiture

La mise en œuvre de ce protocole a été testée sur différents sites montrant un gradient altitudinal pertinent (plusieurs centaines de mètres). Certaines routes ont été évitées pour des questions de sécurité et la limite altitudinale est dépendante des routes empruntées. Par ailleurs, certaines contraintes techniques sont encore à gérer (effet du matériel de détection choisi, mode de traitement des données obtenues, etc.).

Pour l'heure aucun résultat n'est à présenter, même s'il a bien été noté des différences intéressantes à suivre quant à la répartition altitudinale de différentes espèces. En particulier *Ruspolia nitidula* n'a été notée qu'à des altitudes basses (autour de Laruns – 500 mètres d'altitude, à Bielle en dessous du Plateau du Bénou – soit à moins de 800 mètres). Une séparation plus ou moins nette de la répartition de *Tettigonia viridissima* et *Tettigonia cantans* a été notée avec *T. viridissima* située globalement dans les zones plus basses que *T. cantans*. D'autres espèces ont été entendues, certaines sont présentes sur l'ensemble du transect et donc peu utilisables comme indicateurs, d'autres espèces semblent plus anecdotiques ou plus délicates à percevoir en voiture.





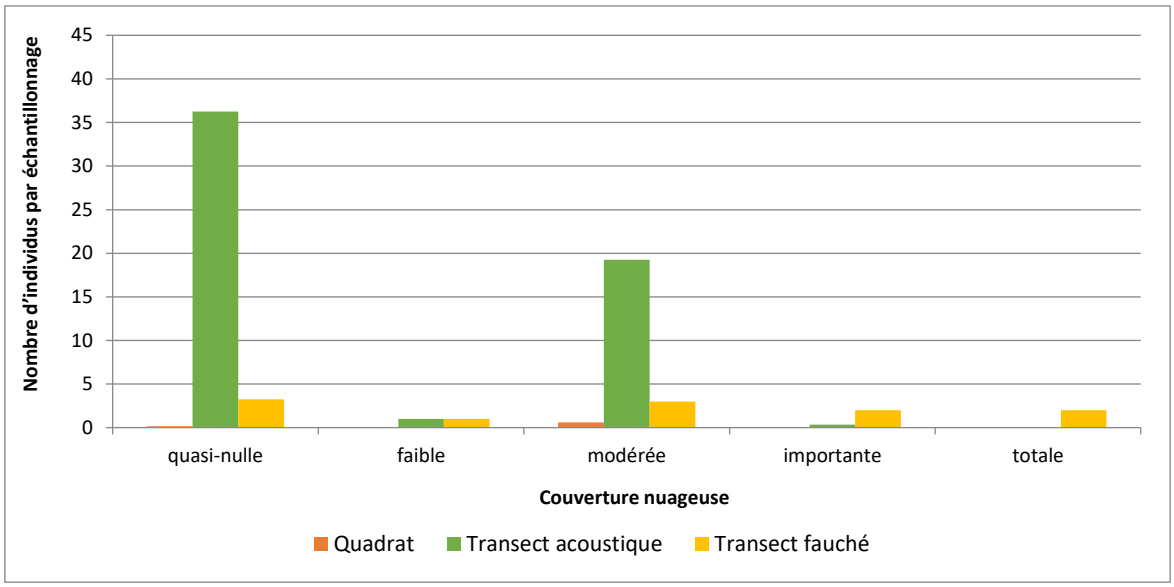


Fig. 133. Nombre d'individus dénombrés, toutes techniques confondues, suivant les conditions météorologiques des relevés (la température, la force du vent et la couverture nuageuse).

6.4 Discussion

6.4.1 Le choix des espèces

Gomphocerus sibiricus est une espèce facilement audible à une distance d'environ 6 mètres. Sa stridulation est caractéristique et permet une reconnaissance sans le moindre doute. La mise en œuvre du transect acoustique a donc été assez aisée, tant sur l'identification que sur le décompte des mâles stridulant. La puissance d'émission permet de localiser sans doute les individus et éviter une double comptabilisation lors du déplacement le long du transect.

G. sibiricus a été noté en très grande majorité du temps au-delà de 2000 m, alors que les recherches bibliographiques précisent qu'il est présent dès 1800 m dans les Pyrénées. Les observations faites en montant au Pic de Chérue montrent que certaines stations basses de cette espèce existent. Ces stations en particulier, parce qu'extrêmes, sont susceptibles de faire état plus rapidement des modifications éventuelles de populations liées au changement climatiques. Elles sont donc à rechercher et si possible à intégrer dans l'étude.

Au cours des transects acoustiques, d'autres espèces ont été entendues. Elles sont généralement assez facilement identifiables si les conditions d'études sont optimales, toutefois en cas de vent ou si la température est un peu fraîche, le rythme des stridulations change (puisqu'il est dépendant de la température de l'animal) et parfois certaines stridulations peuvent devenir difficiles à identifier. Dans le cadre de ces écoutes, les conditions météorologiques d'études sont donc importantes à respecter afin de limiter les biais liés à une éventuelle mauvaise identification.

En travaillant sur l'ensemble du cortège, 15 espèces ont été notées sur l'ensemble des sites suivis. Il a d'ailleurs été vu que parmi ces espèces, certaines se situent en limite altitudinale haute ou basse de leur aire de répartition. Le suivi de ces espèces pourrait apporter des éléments pertinents quant aux modifications au sein des peuplements à une altitude donnée ou quant à la taille des populations en place.

D'un autre côté, travailler sur l'ensemble du cortège induit des difficultés de détermination pour certaines espèces. En effet, la clé de détermination des orthoptères est parfois délicate et l'identification n'est pas toujours possible pour 100 % des individus. L'expérience de l'observateur est donc à prendre en compte et le soutien par des personnes compétentes afin de croiser les avis peuvent être très important. Ainsi, la participation de l'association LOCUSTA a été très appréciée et les échanges avec ce partenaire doivent, autant que possible, se maintenir.

6.4.2 Le choix des sites

Le site d'Anglas présente une diversité moins importante que sur les autres sites. En revanche, la densité d'orthoptères ne semble pas particulièrement plus faible que dans d'autres secteurs. Ce site a la particularité de subir un pâturage équin constant (les animaux sont restés tout l'été 2019), ce qui pourrait éventuellement expliquer une plus faible diversité. Toutefois l'impact du pâturage est très marqué partout dans les Pyrénées et l'ensemble des sites y est plus ou moins assujetti.

Le secteur d'Azuns (sites Azuns 1 et 2), même si *G. sibiricus* n'a pas été trouvé, constitue un secteur pertinent de part le chevauchement de deux cortèges d'espèces qui s'y retrouvent. D'un côté des espèces des étages collinéens (*T. undulata*) et d'autre part des espèces boréo-alpines (*C. pyrenaea*). De la même manière, le site d'Arrious peut abriter des espèces des altitudes plus basses (*O. rufipes*) qu'il pourrait être intéressant de suivre.

Les sites de Soum de Pombie et du Col des Moines fournissent des résultats concernant *G. sibiricus* en termes de nombre de données qui pourront par la suite permettre de pratiquer des analyses statistiques plus robustes.

Il a été vu qu'il manquait dans la tranche altitudinale d'études (1700–2300 m) la tranche 1900–2000 m et que les tranches 2100–2300 étaient plus représentées que les autres. Dans cette optique des prospections complémentaires ont été menées en 2019. En effet, il serait intéressant d'avoir *a minima* la tranche 1900–2000 m représentée au moins une fois. Dans l'idéal, la liste des sites devrait être un peu plus équilibrée, mais ceci représente une contrainte de temps très importante.

6.4.3 Le choix des protocoles

Aucune des méthodes testées ne permet d'obtenir l'ensemble des 15 espèces recensées au cours de l'ensemble de l'étude.

Le fauchage fournit toutefois la plus grande richesse avec notamment la détection d'espèces non stridulantes (*Myrmeleotettix maculatus, Tetrix undulata, Cophopodisma pyrenaea*). Ces espèces apportent des éléments complémentaires qui pourraient s'avérer très intéressants par la suite. En particulier, certains sites accueillent des espèces en limite altitudinale haute et basse de leur aire de répartition. Ces espèces pourraient donc devenir à terme des indicateurs pertinents, même si aujourd'hui leur détection reste marginale.

Les transects fournissent un nombre de données qui paraît exploitable en termes d'études statistiques et de suivis à long terme. Ce n'est pas le cas des quadrats. Toutefois, ces derniers prospectant une plus faible surface, ils pourraient probablement fournir un jeu de données plus important au prix d'un effort de prospection beaucoup plus intense. Malgré tout, constituer un échantillon permettant d'obtenir des données statistiquement exploitables serait très chronophage et semble peu compatible avec d'autres contraintes que sont : un seul observateur, des conditions météorologiques favorables, un nombre de sites suffisant, par exemple.

Les transects acoustiques permettent de recueillir un grand nombre de données espèces (espèces et nombre d'individus) dans un espace sonore. La particularité de l'espace sonore est de ne pas être fixe mais variable en fonction de la puissance d'émission des orthoptères. Dans le cas de *G. sibiricus*, il s'agit d'un espace de 6 mètres de part et d'autres du transect mais pour d'autres espèces, cet espace sera plus faible (notamment *Stenobothrus lineatus* ne s'entend *a priori* qu'à 2 ou 3 mètres). Ceci étant, cet espace reste reproductible : les espèces n'émettent généralement pas plus fort d'un site à l'autre ou d'une année à l'autre. Cette méthode semble la plus complète, pourtant elle ne permet de comptabiliser que les mâles et uniquement les espèces stridulantes. Ainsi, la structure de la population (sex-ratio par exemple) et les espèces silencieuses sont des données totalement occultées par cette technique. Les modifications liées au changement climatique peuvent pourtant concernées ces paramètres.

6.4.4 Choix des conditions d'études

Les études de cette année 2019 ont montré que la taille de la population avait atteint un pic fin août–début septembre. Ainsi, réaliser des relevés entre début août et mi-septembre semble pertinent. D'ailleurs mi-septembre est encore une date pouvant permettre de poursuivre l'étude, la taille de la population étant encore conséquente en 2019, toutefois les conditions climatiques au-delà de cette date paraissent plus aléatoires d'une année à l'autre. Les nuits peuvent se rafraîchir fortement à haute

altitude, comme l'a montré la neige observée au col d'Arrious à 2300 m le 12/09/2019. Même si les orthoptères peuvent supporter quelques nuits fraîches, les résultats de comptage seront probablement plus fortement soumis à la météorologie qu'à la climatologie au-delà de mi-septembre au moins à haute altitude.

Concernant les conditions climatiques, les données de cette année, obtenues dans les conditions considérées favorables (entre 9 heures et 21 heures, ciel dégagé, vent faible et des températures comprises entre 20 et 35°C), montrent que la couverture nuageuse peut avoir un impact important sur l'activité des orthoptères, en particulier sur l'activité stridulatoire. Ainsi le protocole acoustique apparaît un peu plus sensible aux conditions météorologiques lors des relevés que le protocole de fauche. Concernant les quadrats, il est difficile d'évaluer ces paramètres du fait du faible nombre de données recueillies. Toutefois, il semble envisageable de penser que les résultats des quadrats présentent une sensibilité équivalente à ceux des transects fauchés.

6.4.5 Cas du transect voiture

Au vu des difficultés rencontrées lors de la mise en œuvre du transect voiture et de l'analyse des données recueillies, il peut être pensé de ne travailler que sur un couple d'espèces (par exemple *Tettigonia viridissima/Tettigonia cantans*) et d'évaluer l'évolution de leur répartition le long du gradient altitudinale. Ce travail pourrait également être réalisé avec *Ruspolia nitidula* qui est une espèce qui n'est pour le moment notée qu'à faible altitude.

De nouveaux tests devront être menés l'année prochaine afin d'affiner la mise en œuvre du protocole, de se pencher sur le traitement des données et ainsi d'évaluer sa pertinence en fonction des résultats qu'il aura fourni.

6.5 Conclusion

La mise en place d'un protocole permettant de répondre à toutes les hypothèses en plus du changement climatique permettra d'étudier l'adaptation et la survie des espèces ou des peuplements. En effet, aucun des protocoles testés en 2019 ne semble permettre d'avoir une vision suffisamment large du peuplement en place et de récolter une quantité de données suffisamment importante pour être statistiquement pertinent.

Malgré tout, la combinaison de plusieurs protocoles complémentaires pourrait être une solution pertinente :

- D'un côté, il a été vu que *G. sibiricus* est une espèce sensible aux conditions climatiques qui pouvait profiter des périodes sèches et d'une fonte des neiges précoce. Suivre cette espèce, facilement audible et comptabilisable, peut donc apporter des éléments importants pour répondre à la question : « les orthoptères sont-ils capables de profiter des nouvelles conditions climatiques, à savoir hiver plus court et été plus chaud, pour augmenter la taille de leur population ? ».
- D'un autre côté, suivre un cortège d'espèces, avec des espèces qui atteignent leur limite altitudinale de répartition, permet d'apporter des éléments de réponse à l'hypothèse concernant leur éventuelle remontée progressive vers des altitudes plus élevées afin de se maintenir dans des conditions climatiques équivalentes.

D'autres prospections doivent être réalisées afin de trouver des sites situés sur les portions les plus basses et venir combler la tranche altitudinale manquante (1900–2000 m). En particulier, le secteur du col d'Aubisque est connu pour abriter *G. sibiricus* et une nouvelle prospection sur Arlas en plein saison de stridulation de l'espèce pourrait être tentée. Le pic de Chérue a montré une très faible densité de *G. sibiricus* à faible altitude et pourrait être intégré au protocole lors de sa mise en œuvre en 2020. Enfin, même si *G. sibiricus* n'est pas noté, il peut être pertinent de suivre des sites à plus basses altitudes, à l'instar des sites d'Azuns, afin de récolter des données sur d'autres espèces.

Enfin, le transect voiture nécessite encore quelques ajustements afin de s'assurer que les données puissent être traitées. Ces ajustements pourront être réalisés l'année prochaine. Ce protocole a l'intérêt de pouvoir suivre les sauterelles des bords de route, dont les écologies sont différentes. De part leur localisation en milieu souvent perturbé, il est fort probable que les modifications à l'œuvre dans les milieux plus stables que sont les pelouses d'altitude y soient plus rapidement observables.

Partie III. Les amphibiens

Chapitre 7. Hyla molleri (Bedriaga, 1889) - Rainette ibérique et Hyla arborea (Linnaeus, 1758) - Rainette verte

Auteurs : *Olivier Lourdais, Michaël Guillon, Maud Berroneau,* ***Contributeur :*** *Gaëlle Caublot*

Résumé :

La capacité à élaborer des prédictions robustes sur la réponse des espèces aux changements globaux est un élément essentiel pour comprendre la dynamique de la biodiversité. Afin de prédire les effets à large échelle (répartition), il est nécessaire d'étudier les capacités de réponses des individus et des populations. La présence en Nouvelle-Aquitaine de trois espèces proches à affinités climatiques contrastées (*Hyla molleri, H. arborea, H. meridionalis*) est une opportunité rare d'étudier la réponse différenciée de ces espèces au changement climatique. Nos travaux de recherches vont permettre d'aborder :

- les adaptations écophysiologiques des trois espèces liées à leur affinité climatique et leurs effets dans un contexte de changement climatique.
- les effets du changement climatique sur la répartition de ces espèces en identifiant les déterminants de la présence reliés aux facteurs proximaux.

Les études préliminaires menées en 2018 et 2019 permettent d'affiner les variables climatiques qui semblent définir la niche de ces espèces ainsi que les moyens d'y parvenir tout en faisant l'acquisition en parallèle de données de présence cruciales pour valider ces premiers résultats.

Mots-clés : adaptations, climat, écophysiologie, *Hyla arborea, Hyla meridionalis*, *Hyla molleri,* perte hydrique, répartition.

7.1 Introduction

L'un des enjeux majeurs en écologie est de comprendre la répartition et l'abondance des organismes dans l'espace et dans le temps (ANDREWARTHA & BIRCH, 1954 ; KREBS, 1972 ; MACARTHUR, 1984). Cette problématique est au cœur des préoccupations actuelles de nos sociétés faisant face au changement climatique (IPCC, 2007 ; IPCC, 2014b) et à l'érosion de la biodiversité (THOMAS *et al.*, 2006). Afin d'évaluer l'impact des perturbations du climat sur la biodiversité, il est nécessaire de connaitre les réponses des espèces tout en prenant en compte leur sensibilité propre. La répartition peut donc se définir comme étant le résultat d'une réponse dynamique d'une espèce face à un environnement donné (BROENNIMANN *et al.*, 2007).

En Nouvelle-Aquitaine, 3 espèces à affinités climatiques et répartition contrastées sont présentes au sein du genre *Hyla* (REINO *et al.*, 2017) : deux espèces de climat tempéré, *Hyla arborea* (répartition médio européenne) et *Hyla molleri* (répartition ibérique) et une espèce de climat méditerranéen *Hyla meridionalis*. Nos travaux de recherches sont menés sur les trois espèces où la Rainette méridionale (*H. meridionalis*) nous permet de développer une approche intégrée à différents niveaux d'affinités climatiques.

Une première phase du programme consiste en l'étude sur le terrain de l'activité biologique, de la phénologie et de l'interaction possible, en fonction du secteur étudié, des 3 rainettes (*Hyla meridionalis vs Hyla molleri* dans le Massif landais et *Hyla meridionalis vs Hyla arborea* en plateau limousin). En effet, la Rainette ibérique est une espèce qui se reproduit dans les milieux humides frais du massif landais, type lagune. En France, elle se cantonne au bassin aquitain. Ses habitats préférentiels sont sujets aux perturbations climatiques comme l'assèchement brutal et la modification de la flore représentative des zones humides du massif landais. La Rainette verte possède une répartition septentrionale étendue dont la limite sud atteint le Massif central. La Rainette méridionale est une espèce d'affinité méditerranéenne, et donc plus thermophile, qui pénètre toutefois sur certaines lagunes où deux des trois espèces citées s'observent alors en syntopie. Le rapport de force avec la Rainette méridionale est très certainement lié aux conditions climatiques locales et pourrait évoluer en fonction du changement climatique.

L'autre hypothèse de l'impact du changement climatique sur la Rainette ibérique est la disparition ou le mouvement de stations remarquables :

- Hypothèse 1 : extinction locale possible de populations suite à la disparition de stations remarquables
- Hypothèse 2 : rapport de force en faveur de la Rainette méridionale

Les objectifs des suivis naturalistes sont de visualiser les tendances évolutives de la répartition et abondance de la Rainette ibérique en massif landais et de la Rainette verte en Limousin, en lien avec d'éventuelles variations climatiques, mais aussi d'observer l'évolution du rapport de force face à la Rainette méridionale.

En parallèle, l'objectif de nos travaux de recherches est de comprendre les déterminants de la répartition de ces trois espèces. La répartition de ces espèces en France et en Région Nouvelle-Aquitaine est parapatrique (contiguë). Notre hypothèse principale est qu'un contraste des niches thermique/hydrique et physiologique permet d'expliquer cette répartition (« Physiological parapatry Hypothesis »).

Dans ce contexte, il est important : i) d'identifier les paramètres physiologiques et comportementaux proximaux qui sous-tendent les adaptations climatiques propres aux espèces, et ii) d'explorer les déterminants climatiques de la répartition et de l'importance des gradients environnementaux.

2 axes de recherches sont en cours de développant sur les trois espèces du genre *Hyla* :

(1) Clarification des adaptations écophysiologiques des trois espèces de rainettes de Nouvelle-Aquitaine :

a) Mesures écophysiologiques entre espèces en conditions contrôlées : Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques et mesures des taux métaboliques entre les espèces.

b) Etudes comportementales sur les trois espèces en conditions contrôlées : Etudes expérimentales des conditions thermiques et hydriques de la thermorégulation.

c) Comparaisons écophysiologiques entre espèces en conditions naturelles : Etude comportementale comparative longitudinale.

(2) Déterminants de la répartition des trois espèces et effets des changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine :

– Modélisation corrélative de la répartition actuelle et future en Nouvelle-Aquitaine en s'appuyant sur les éléments de l'écophysiologie des espèces.

Les travaux de recherche ont débuté en septembre 2018. Le premier axe de recherche qui a été rapidement mis en œuvre s'est concentré sur les aspects de modélisations spatiales. Afin de prédire le plus robustement possible les effets du changement climatique sur la répartition des espèces, l'objectif de ces premiers travaux a été d'identifier l'ensemble des variables climatiques qui définissent les niches climatiques de chacune des espèces. En s'appuyant d'une part sur la connaissance de l'écologie, de la biologie et de la physiologie des espèces, et d'autre part sur les hypothèses des effets mécaniques des changements climatiques sur ces différents niveaux et leurs effets supposés sur la répartition observée de chaque espèce, un ensemble de variables a été identifié comme pertinent pour tester leur capacité à prédire la répartition actuelle des espèces.

Cette étape préliminaire se concentre donc sur les aspects de modélisations corrélatives. Le principal but est ici d'identifier les variables climatiques essentielles à prendre en considération pour prédire de manière robuste la répartition actuelle des espèces et leur répartition future sous les effets des scénarios de changements climatiques mises à disposition. Une fois les variables climatiques identifiées, l'objectif suivant sera de modéliser au plus près la répartition actuelle des espèces en injectant les variables topographiques et d'habitats.

7.2 Matériel et Méthodes

- Sites d'étude pour les suivis naturalistes et méthodologies de suivi

La sélection s'est portée sur des sites présents dans l'aire de répartition de la Rainette ibérique et de la Rainette verte (présence avérée ou non de ces dernières), facilitant la mise en évidence d'éventuels mouvements populationnels au cœur du Massif landais notamment pour la Rainette ibérique. Ces sites sont parfois occupés par la Rainette méridionale ou non, espèce potentiellement compétitrice. Ces sites coïncident autant que possible avec ceux d'autres suivis en milieu humide, notamment avec les sites de suivi du Lézard vivipare.

En 2019, l'ensemble des sites suivis en 2018 a pu être visité (Tab. LVIII et Tab. LIX).

Niveau terminologie, pour la Rainette ibérique, un « site » de suivi correspond à une « lagune ».

12 sites ont ainsi été sélectionnés (7 en Gironde, 4 dans les Landes, et 1 en Lot-et-Garonne) à partir de la répartition connue de la Rainette ibérique et avec une homogénéité de répartition selon un gradient nord-sud, est-ouest.

4 sites ont été sélectionnés en Limousin sur la même commune (Brignac-la-Plaine) pour le suivi de la Rainette verte et de la Rainette méridionale (Tab. LIX).

Tab. LVIII. Localisation des sites du triangle landais suivis en 2017 et 2019

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi Hm 2017	Suivi Hm 2018	Suivi Hm 2019
Captieux - Lucmaysouau	44,22372	-0,23059	o	o	o
Hostens - Gat Mort	44,51779	-0,61312	o	o	o
Houeillès	44,19964	-0,07166	o	o	o
Le Pian Médoc	44,95297	-0,73967	o	o	o
Lubiosse-Ychoux - Capdejus	44,39832	-1,03054	o	o	o
Lubiosse-Ychoux - Taron	44,39343	-1,00545	o	o	o
Martillac	44,69270	-0,58963	o	o	o
Saint-Magne - Lagune du Cam	44,54098	-0,65374	o	o	o
Saint Médard - Pilliole	44,89429	-0,80347	o	o	o
Le Porge - Saumos	44,89185	-1,03937	o	o	o
Tarnos	43,56339	-1,48089	o	o	o
Pindères	*44,24436*	*-0,017334*	o	X	X
Saint Médard - Lagunasse	44,89429	-0,80347	-	o	o

Tab. LIX. Localisation et description des sites du Limousin suivis entre 2017 et 2019

Département	Dénomination	Type d'habitat	Propriétaire/gestionnaire	Accord	Structure de suivi et nom de l'observateur	Latitude	Longitude
Corrèze (19)	Lescure	lagune	Jean-Claude Labarde	Oui	GMHL – Gaëlle Caublot	45,167494	1,361559
Haute-Vienne (87)	les Paleines	lagune	SMABGA (Etienne Boury)	Oui	GMHL – Gaëlle Caublot	46,151809	1,34252
Haute-Vienne (87)	Château Gaillard	lagune	Gaëlle Caublot	Oui	GMHL – Gaëlle Caublot	45,597845	1,155438
Corrèze (19)	Bussac haut	lagune	Pas de station		GMHL – Gaëlle Caublot	1,300467064	45,18114711

Cette étude se base sur un suivi annuel de présence des deux rainettes sur 12 sites pour le massif landais (MALLARD, 2018b) et 4 sites pour le Limousin, couplés à des stations météorologiques. L'application du protocole type POP Amphibien (protocole national standardisé – SHF) permettra une estimation fine de la présence ou de l'abondance de chaque espèce Rainette ibérique et de la Rainette verte. Cette abondance peut être mise en relation avec des facteurs extérieurs (évolution des températures, régime pluviométrique, etc.) et peut être comparée d'une année sur l'autre.

Chaque site est visité 3 fois par an durant la période d'activité des rainettes (passages de préférence entre mars et mai). Les points d'écoutes des mâles chanteurs sont assurés pendant 20 min sur chaque lagune. A la suite des points d'écoutes, différents relevés sont effectués sur les propriétés de la lagune (habitats aquatiques et rivulaires), les autres espèces observées, afin de mettre en évidence à terme des corrélations entre modification de l'habitat due au changement climatique, colonisation des sites par d'autres espèces aux biotopes différents des espèces cibles et présence/abondance de Rainette ibérique ou Rainette verte selon le site en question.

L'écoute des mâles chanteurs de Rainette ibérique s'effectue avec des conditions climatiques particulières :

- Visite nocturne (19h30 – 00h30)
- Eviter les nuits trop fraiches (gelées) en début de saison (Mars-Avril)
- Eviter les phases de pleine lune et nuits venteuses

L'étude sur la détermination des conditions optimales de suivis en lien avec les observations de 2016-2021 va être initiée en 2020 au cours des projets de recherche.

La récolte de données est réalisée à l'aide de la fiche de relevé standardisée. Trois fiches de renseignements doivent être remplies pour chaque site et chaque passage. La première fiche « Relevé » renseigne par lagune les observations de l'espèce, les indices de présence pour les trois passages. La deuxième fiche « Descriptif site » permet un descriptif précis de la lagune et de ses alentours pour les trois passages. Enfin, la fiche « Récapitulatif site » liste l'ensemble des lagunes à prospecter (MALLARD, 2017b).

- Ecophysiologie comparés des espèces

Aucun travail concernant l'écophysiologie des rainettes n'a pu être mis en œuvre en 2019. Les travaux écophysiologiques en conditions contrôlées vont pouvoir démarrer dès 2020. Il s'agit ici i) de réaliser des mesures du métabolisme, des pertes hydriques cutanées et respiratoires des trois espèces, ii) en conditions contrôlées, de mesurer les effets d'environnements thermiques et hydriques contrastés sur le comportement et la thermorégulation des trois espèces. Les suivis populationnels à long terme menés en parallèle dans le cadre du programme pourront être mis à profit pour étudier les liens entre les conditions météorologiques annuelles et les différents paramètres liés à l'activité des espèces suivies tels que la phénologie de la reproduction ou les niveaux d'activité (abondance, chants).

- Acquisition complémentaire de données de présence

En 2018, les analyses exploratoires de modélisation spatiales des trois espèces de rainettes se sont basées sur les bases de données restreintes aux anciennes régions Aquitaine et Limousin (MALLARD, 2018a). Pour les rainettes, le nombre d'observation correspondait à 310 pour *H. arborea*, 215 pour *H. molleri* et 1475 pour *H. meridionalis*. Le programme « Les Sentinelles du Climat » a permis en 2019 le conventionnement d'un partenariat entre les associations naturalistes du Poitou-Charentes (Vienne Nature, Nature Environnement 17, Deux-Sèvres Nature Environnement et Charente Nature) et le CEBC dans le cadre spécifique des travaux menés pour le programme. Ces partenariats ont pour objectif de compléter la base de données de présence des trois espèces à l'échelle de l'ensemble de la région Nouvelle-Aquitaine et plus particulièrement de bénéficier d'un maximum de données de présence en Poitou-Charentes.

- Modélisation spatiale

Les analyses préliminaires sur les déterminants climatiques de la répartition menées en 2018 ont été mises à jour grâce à l'acquisition de nouvelles de données de répartition des trois espèces en Poitou-Charentes (en fonction des nouvelles données disponibles). Le principe de cette mise à jour a été de reprendre les niches climatiques prédites par les modèles et définies à l'échelle des anciennes régions Aquitaine et Limousin pour la projeter dans l'ancienne région Poitou-Charentes. Les nouvelles données permettent de faire une validation indépendante des prédictions pour vérifier si les variables sélectionnées permettent de bien cerner la niche des espèces mais également de vérifier la capacité des modèles à projeter cette niche.

L'ensemble des variables climatiques utilisées en 2018 issues de différentes sources (Météo France AURELHY, WorldClim V2.0, www.cmsaf.eu, PVGIS) ont été reprises. L'ensemble représente initialement 6 variables possédant une résolution spatiale de 7 km à 100 m (Annexe 1). Les 6 variables ont été transformées afin de bénéficier d'une résolution spatiale de travail la plus importante (100m) et la corrélation deux à deux a été quantifié. Ces variables sont délimitées à deux niveaux de définition spatiales : un jeu à l'échelle Aquitaine/Limousin et un jeu identique mais à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine:

- Variables d'insolation : irradiation effective du mois de juin ;
- Variables de température : température maximum estivale et température minimum hivernale ;
- Variables d'humidité : index d'humidité estival, potentiel évapotranspiration de juin;

- Variables de précipitations : cumul hivernal.

Ce travail préliminaire de modélisation de niche écologique a été réalisé par l'intermédiaire du logiciel MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modeling, Version 3.4.1) (Steven J. Phillips, 2017).

De par l'objectif exploratoire de cette étude, l'utilisation du logiciel s'est basée sur des répétitions d'analyses. Cette méthode utilise les répétitions d'une même analyse mais en sélectionnant au hasard à chaque fois parmi les observations de présence un nouveau jeu de données équivalent en nombre nommé « Bootstrap ». Cette méthode permet de conserver l'ensemble du jeu de données d'observations par l'accumulation des répétitions mais également de juger de l'incertitude des prédictions liées notamment aux variables environnementales. Cette approche peut calculer les probabilités de présence calculées à partir de toutes les répétitions (min, médiane, moyenne, max, écart type) sans pouvoir déterminer un seuil sur des prédictions binaires (présence/absence). Ainsi, dans le souci de compromis entre le temps de calcul et la qualité des prédictions, 10 réplicas ont été réalisés par la méthode de « Bootstrap ». Les prédictions des 10 modèles sont exprimées en probabilités de présence. La répartition potentielle de l'espèce a été assimilée aux valeurs maximums des probabilités de présence obtenues sur les 10 prédictions.

Les modèles ont été calibrés et évalués à l'échelle spatiale de l'Aquitaine et du Limousin sur les données de présence de la même zone géographique. Une fois le modèle construit, il a été projeté à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine dans son ensemble et les prédictions pour les trois espèces de rainettes ont été enregistrées.

7.3 Résultats

- **Résultats exploratoires à partir des suivis naturalistes**

En Limousin, 2019 consiste en la deuxième année de comptage effective sur 4 sites. Les données brutes (Tab. LX et Tab. LXI) très faibles et aléatoires seront exploitables plus probablement à partir de l'année prochaine.

Tab. LX. Nombre d'observations par année et par site de suivi pour les trois espèces de rainettes

Nb obs : nombre d'observation ; Ri : Rainette ibérique; Rm : Rainette méridionale; Rv : Rainette verte

Site	Nb obs Ri 2017	Nb obsRm 2017	Nb obsRv 2017	Nb obs Ri 2018	Nb obsRm 2018	Nb obsRv 2018	Nb obs Ri 2019	Nb obsRm 2019	Nb obsRv 2019
Bussac haut	-	-	-	0	0	3	0	0	4
Lescure	-	-	-	0	3	2	0	2	7
Château Gaillard	-	-	-	-	-	-	0	0	6
Les Paleines	-	-	-	-	-	-	0	0	6

Tab. LXI. Nombre d'observations par année et par mois pour chaque espèce

Nb obs : nombre d'observation ; Ri : Rainette ibérique; Rm : Rainette méridionale; Rv : Rainette verte

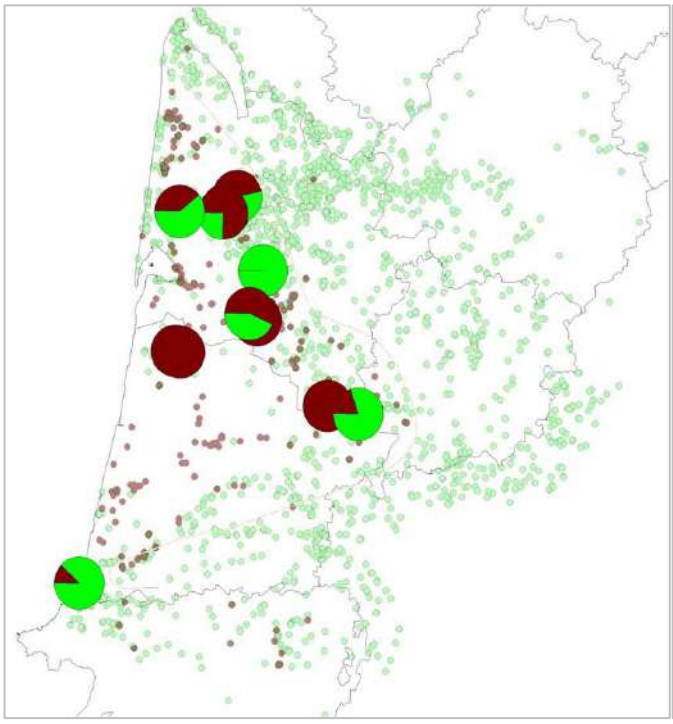
mois	Nb obs Ri 2017	Nb obsRm 2017	Nb obsRv 2017	Nb obs Ri 2018	Nb obsRm 2018	Nb obsRv 2018	Nb obs Ri 2019	Nb obsRm 2019	Nb obsRv 2019
Avril	-	-	-	0	0	0	0	1	7
Mai	-	-	-	0	1	3	0	1	9
Juin	-	-	-	-	2	2	0	0	7

Dans le Massif landais (Gironde, Landes et Lot-et-Garonne), les trois premières années d'observation 2017, 2018 et 2019 permettent d'apporter un état de référence de la situation de la Rainette ibérique. Il ne s'agit pour l'heure que d'analyses descriptives des données d'observation sur les 12 sites suivis.

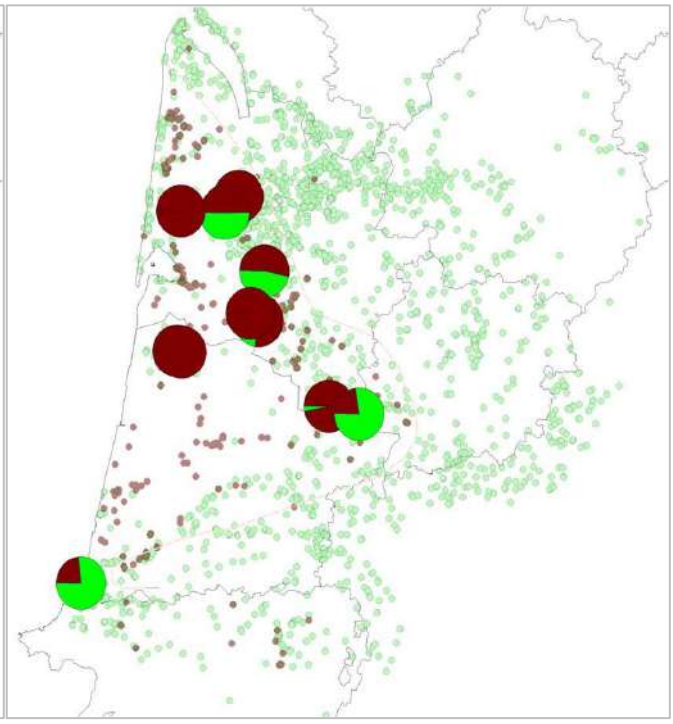
Des cartographies représentant le rapport Rainette ibérique / Rainette méridionale observé sur les sites d'études (à partir des indices d'abondance de chaque espèce) sont proposées avec l'idée que les prochaines années permettraient d'avoir une image instantanée du rapport de force entre la Rainette ibérique et la Rainette méridionale sur les sites d'études. Lorsque la balance penchera en faveur de la Rainette méridionale, cela indiquera que l'habitat et les conditions micro-climatiques (température, hygrométrie) auront été modifiés. Les études écophysiologiques permettront également de mettre en avant les seuils de tolérance des fluctuations hygrométriques des rainettes ibériques. Suite aux trois premières années de suivis, l'étude des indices d'abondance (ou indices d'observation = io) entre les populations de Rainette ibérique et de Rainette méridionale est possible. Une représentation cartographique des indices d'observation de 2017 et 2018 (Fig. 134) permet d'avoir une vision rapide des secteurs avec les plus grandes observations ainsi que la variation interannuelle.

Indices d'observation de la Rainette ibérique (bordeaux) vs Rainette méridionale (vert) dans le massif landais sur fond de données historiques de présence de Rainette ibérique (points bordeaux clairs) et de la Rainette méridionale (points verts clairs)

Suivi 2017



Suivi 2018



Suivi 2019

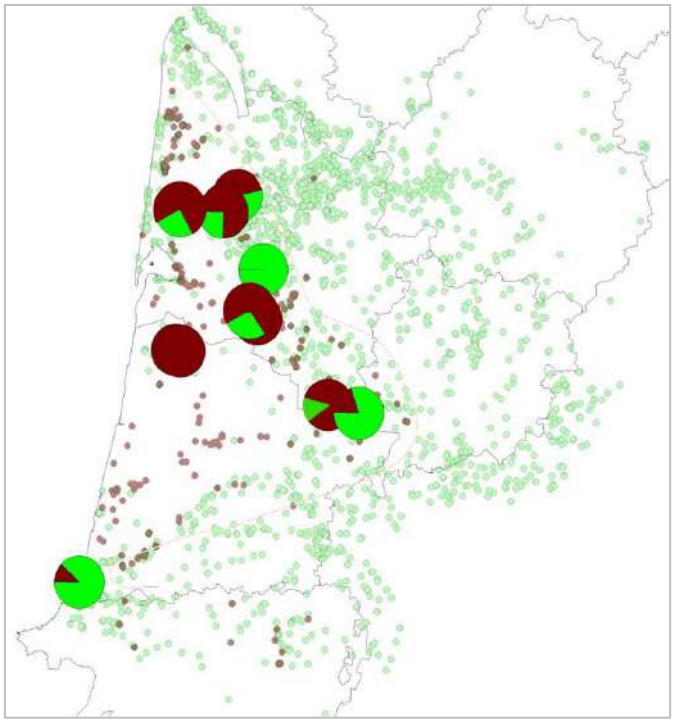


Fig. 134. Comparaison interannuelle des indices d'observation de la Rainette ibérique (bordeaux) et de la Rainette méridionale (vert) entre 2017 et 2019

Il est ainsi possible de voir l'évolution interannuelle des « io » des rainettes ibériques et des rainettes méridionales. En comparant les indices d'observation (io) des sites en 2017, en 2018 et 2019, il est intéressant de regarder la progression interannuelle qui nous amène à chercher les évènements ou modification qui justifieraient notamment une progression négative sur un site (progression négative = diminution des observations). Tout site confondu, le ratio en faveur de la Rainette ibérique était de 60% en 2017, de 71% en 2018 et de 65% en 2019.

- Acquisition complémentaire de données de présence

Le volume de données concernant le Poitou-Charentes représente un volume important d'informations complémentaires sur la répartition des espèces (Tab. LXII). Malgré l'absence de données en Charente-Maritime (en cours d'acquisition), les cartes de répartition des espèces mises à jour montrent l'importance de prendre en compte l'ancienne région Poitou-Charentes. Les fonds des cartes correspondent aux variables qui avaient été identifiées parmi les variables déterminants la répartition des trois espèces de rainettes en 2018 (Fig. 135). L'ajout des données de présence *a posteriori* sur ces cartes permet de prendre du recul sur les résultats préliminaires de 2018 qui montraient déjà une certaine faiblesse notamment pour l'index d'humidité.

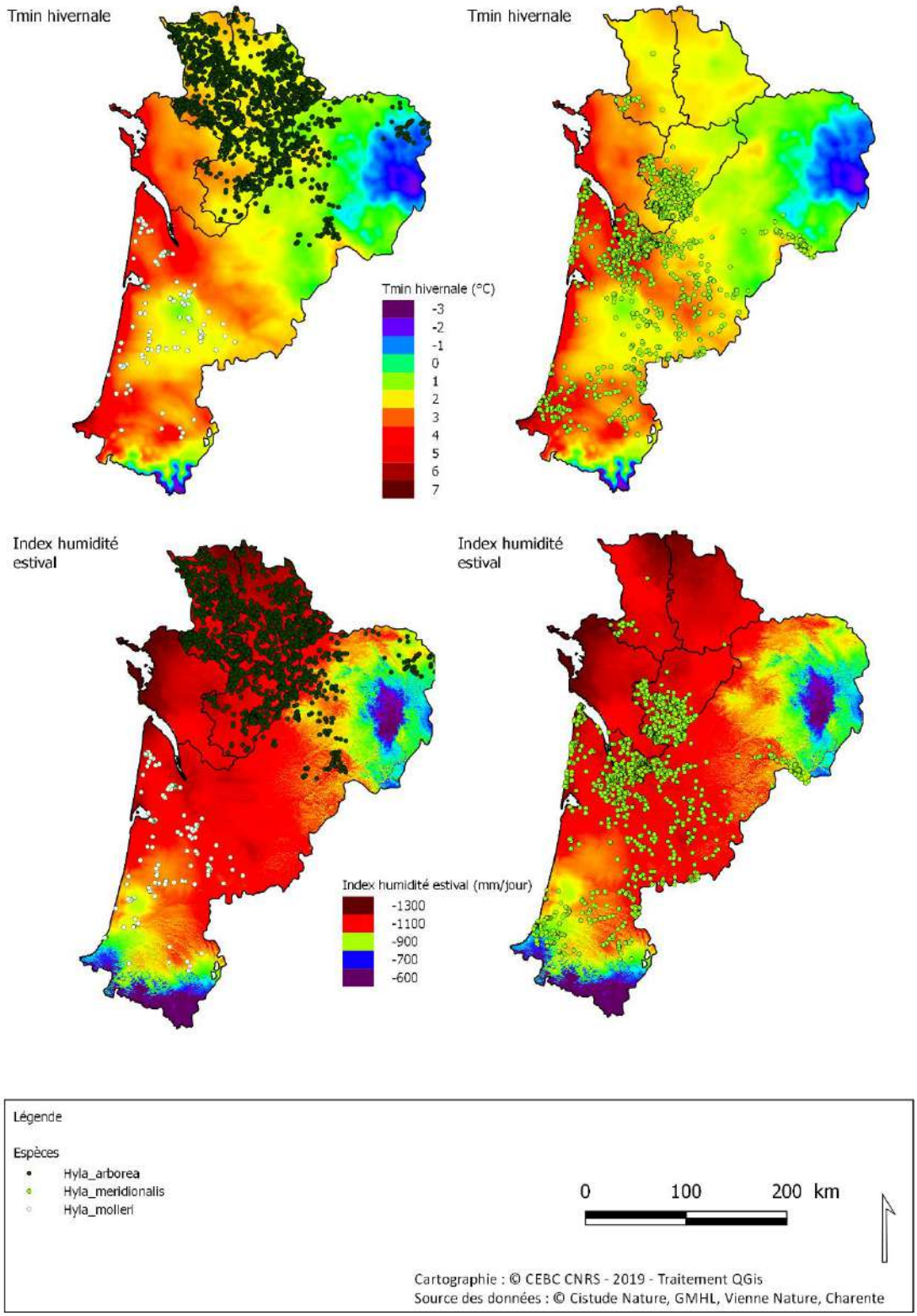


Fig. 135. Mise à jour des données de répartition pour les trois espèces de rainettes en Nouvelle-Aquitaine

Tab. LXII. Bilan du volume total de données recueillies dans le cadre du programme « Les Sentinelles du Climat »et notamment par le conventionnement des partenariats avec les associations naturalistes du Poitou-Charentes

Nombre de données	Rainette arboricole	Rainette ibérique	Rainette méridionale	Total
Limousin et Aquitaine[1]	310	215	1475	2000
Vienne Nature	1522	0	1	1523
Nature Environnement 17	Acquisition en cours	Acquisition en cours	Acquisition en cours	
Deux-Sèvres Nature Environnement	2626	0	23	2649
Charente Nature	690	0	918	1608
LPO (pour le 17 seulement)	Pas de convention	Pas de convention	Pas de convention	/
Total	**5148**	**215**	**2417**	**7780**

1 : données précises seulement

- **Modélisation spatiale à l'échelle Nouvelle-Aquitaine**

Les nouvelles données en Poitou-Charentes permettent de confronter ces données de présence indépendantes avec les prédictions des modèles dans cette nouvelle zone géographique alors qu'ils ont été calibrés à partir des anciennes régions Aquitaine et Limousin (Fig. 136).

Pour la Rainette arboricole, le modèle n'arrive pas à prédire l'espèce en Poitou-Charentes alors qu'elle est présente dans les 4 départements et que l'évaluation du modèle peut être qualifiée de très bonne (AUC = 0.908). Pour la Rainette ibérique, à l'opposé, les modèles prédisent l'espèce en Poitou-Charentes alors que c'est l'espèce sœur, la Rainette arboricole qui y est présente. L'évaluation du modèle peut être qualifiée là encore de très bonne (AUC = 0.884).

Pour la Rainette méridionale, les prédictions sont assez encourageantes avec l'évaluation du modèle qui peut être qualifiée là encore de bonne (AUC = 0.831). Les modèles sont capables de prédire sa présence en sud Charente et Deux-Sèvres mais l'absence de données en Charente-Maritime limite encore l'analyse et la validation des variables climatiques déterminantes. Les prédictions de l'espèce en nord Deux-Sèvres devront être expliquées pour améliorer la robustesse du modèle.

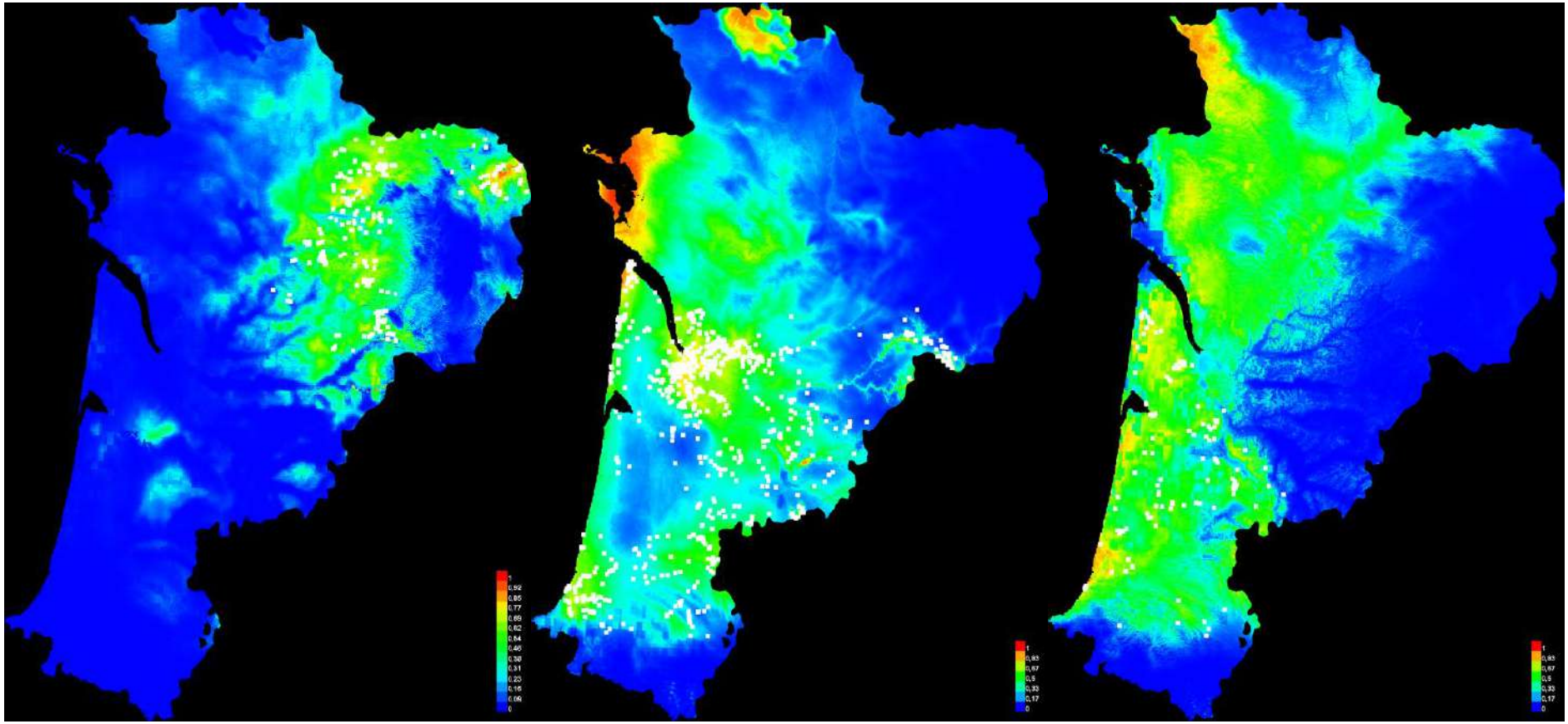


Fig. 136. Prédictions à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine des probabilités de présence pour la Rainette arboricole, la Rainette méridionale et la Rainette ibérique (de gauche à droite). Les prédictions en Poitou-Charentes correspondent à des projections des modèles calibrés sur les anciennes régions Aquitaine et Limousin. En blanc les données de présence utilisées pour construire les modèles.

7.4 Discussion

En ce qui concerne l'analyse des suivis naturalistes, la représentation cartographique des indices d'observation entre 2017 et 2018 permet de voir que certains secteurs comme Saint-Magne et Le Pian-Médoc en Gironde concentrent le plus grand nombre d'observations annuelles et que cela est récurrent pour l'heure sur les différentes années de suivis.

De manière plus globale, l'ensemble des sites connait une plus forte proportion d'observation de la Rainette ibérique que de la Rainette méridionale en 2018. Ne pouvant s'agir d'apparition spontanée ou uniquement d'un boom de reproduction en 2018, cela signifie que ces populations étaient déjà présentes en 2017 sur ces secteurs mais qu'elles sont passées inaperçues ou en abondance moindre. En s'affranchissant d'un effet observateur interannuel (suivi protocolé), cela sous-entend que 2017 avait été une année particulière au niveau climatique. L'étude des optimums thermiques des différentes rainettes pourra justement abonder ou non dans ce sens. La mise en parallèle de ces résultats et des courbes de températures et de pluviométries seront également intéressantes à étudier ces prochaines années.

L'indice d'observation moyen annuel sur l'intégralité des sites suivis était en forte augmentation pour la Rainette ibérique en 2018, puis baisse de nouveau en 2019. Les préférences thermiques et hydriques de la Rainette ibérique et de la Rainette méridionale semblant être différentes (plus humide et fraiche pour la Rainette ibérique), l'année 2018 correspondrait à une année avec des conditions abiotiques plus optimales à l'activité des rainettes ibériques, et a contrario, 2017 était une année défavorable à l'activité de la Rainette ibérique. 2019 se positionne comme une année intermédiaire, suffisamment pluvieuse et fraîche en début de saison printanière pour assurer la reprise d'activité des rainettes ibériques et la mise en place de leur reproduction. La fin de saison s'est par contre arrêtée plus précocement qu'en 2018 avec un fort assèchement des zones humides dès la fin Mai.

Un autre phénomène pouvant impacter fortement l'activité des rainettes et la réussite de leur reproduction est l'amplitude thermique jour/nuit au cours de la saison d'activité. Les rainettes mâles ayant leur comportement reproduction de chant essentiellement la nuit contrairement aux rainettes méridionales qui peuvent chanter même en journée, une très forte chute de température en fin de journée peut impacter l'activité reproductrice. Il sera bon d'étudier plus en détails ce phénomène observé lors des premiers comptages 2019.

L'analyse des indices d'observations par site et par session de comptage apportera également ces prochaines années la notion de phénologie et de préférences abiotiques propre à chacune des espèces, les conditions bioclimatiques évoluant au cours de la saison (hausse température, perte hydrique du milieu, augmentation de l'ensoleillement, etc.) : cela bénéficie à l'une ou l'autre des espèces.

Pour ce qui est du volet recherche sur les 3 rainettes, les données complémentaires de présence des espèces à l'échelle du Poitou-Charentes démontrent leur intérêt fort pour bien cerner la niche des espèces, élément essentiel pour réaliser des projections robustes. Elles vont nous permettre de tester cette première sélection de variables issue de l'analyse préliminaire réalisée à l'échelle des données disponibles en 2018, c'est-à-dire, au niveau des anciennes régions Aquitaine et Limousin.

Le programme « Les Sentinelles du Climat » a également permis le conventionnement d'un partenariat entre les associations naturalistes du Poitou-Charentes (Vienne Nature, Nature Environnement 17, Deux-Sèvres Nature Environnement et Charente Nature) et le CEBC dans le cadre

spécifique des travaux menés pour le programme pour constituer à terme la plus complète et précise base de données naturaliste pour ces espèces en région Nouvelle-Aquitaine.

Pour les rainettes arboricoles et ibériques, le fait de prédire la répartition de l'une avec l'autre et inversement se pose la question de devoir regrouper les deux espèces afin de pouvoir modéliser la niche climatique de ces espèces sœurs et ainsi avoir les prédictions les plus robustes. Seules les données écophysiologiques vont nous permettent de vérifier les traits des deux espèces et de valider cette approche de modélisation si aucune différence n'est trouvée entre elles.

Pour la Rainette méridionale, l'acquisition des données en Charente-Maritime est une étape cruciale pour sélectionner les variables climatiques déterminantes de la répartition de l'espèce.

Ces exemples montrent bien la difficulté de projeter correctement la niche d'une espèce que ce soit dans l'espace (ici le Poitou-Charentes) ou dans le temps (objectif ultime de prédire l'évolution de la répartition des espèces en fonction des différents scénarios du GIEC) et l'intérêt d'avoir le jeu de données le plus complet possible.

Par ailleurs, la situation du Poitou-Charentes pour les rainettes est particulièrement importante pour l'aspect modélisation de la répartition, car elle correspond en partie à la limite climatique des espèces, zone cruciale pour bien définir les contours de la niche des espèces et ainsi bien modéliser leur évolution spatiale dans le cadre des scénarios des changements climatiques de la région Nouvelle-Aquitaine. Pour la Rainette arboricole, une partie de la limite sud (dite « chaude ») de sa répartition se situe en Poitou-Charentes. De même, vérifier la présence/absence de la Rainette ibérique en Poitou-Charentes permet de bien cerner sa limite « chaude » notamment dans l'extrême sud des deux Charentes. Enfin, la répartition de la Rainette méridionale sera bien plus complète notamment dans ses franges où elle est en contact avec les deux autres espèces.

7.5 Conclusion

L'acquisition de données complémentaires en 2019 sur le Poitou-Charentes est un élément primordial pour atteindre l'objectif de projeter les effets du changement climatique chez les espèces sentinelles de la Région Nouvelle-Aquitaine.

Nous avons ainsi pu récolter au total 5780 données de présence supplémentaires (toutes résolutions confondues) qui s'ajoutent aux 2000 données précises déjà acquises à l'échelle des régions Aquitaine/Limousin.

Ces données ont permis de tester la sélection des variables réalisées en 2018 basées sur des modélisations calibrées sur les régions Aquitaine/Limousin. La difficulté de prédire les répartitions des rainettes arboricoles et ibériques séparément pose la question de les réunir dans le cadre des modélisations. Des données complémentaires sont nécessaires pour la Rainette méridionale.

Une fois l'ensemble du jeu de données compilées le plus important possible, une nouvelle étape de sélection de variables (en cohérences avec les résultats des études sur les adaptations et sensibilités propres aux espèces) et de modélisation pourra se mettre en place.

Les études écophysiologiques qui seront menées en 2020 vont permettre d'aider aux différentes étapes de modélisations de ce groupe d'espèce.

Chapitre 8. Rana pyrenaica (Serra-Cobo, 1993) - Grenouille des Pyrénées

Auteurs : *Frank D'Amico, Matthieu Berroneau, Valentin Lasserre*

Résumé :

Au cours de son cycle biologique (œuf-têtard-adulte), Rana pyrenaica exploite différents milieux et affronte des changements importants liés de façon directe ou indirecte aux changements climatiques.

L'étude du stade "œuf", véritable défi au plan méthodologique et déontologique, difficile et délicat, est écartée. Pour les têtards, la compréhension des effets directs et indirects relève d'observations comportementales et de comptages directs sur le terrain. Les populations locales sont suivies depuis 2002 sur 5 torrents du pays basque et de la vallée d'Aspe situés entre 400 et 1000 m d'altitude. Les estimations d'effectifs, réalisées à partir d'une modélisation des données de comptage par modèle à N-mélange, en tenant compte de l'imperfection de la détection, mettent en évidence de fortes variations dans la réussite de reproduction annuelle: au pays basque, les effectifs sont en forte baisse récente tandis qu'en vallée d'Aspe, ceux-ci sont en hausse sur les trois sites suivis. Les analyses réalisées suggèrent un impact des crues sur la survie et la dispersion des têtards vers l'aval d'une part et une influence possible des événements extrêmes chauds précoces (printemps et hivers plus chauds) : les résultats exploratoires font apparaître que l'abondance estimée sur les sites de la forêt d'Iraty apparaît corrélée positivement aux froids hivernaux et printaniers tandis que sur les stations de la vallée d'Aspe elle semble principalement corrélée négativement aux crues printanières. Les variations de température des cours d'eau sur les sites de présence de Rana pyrenaica au cours d'un cycle annuel conforme à celui attendu sous climat atlantique, avec des températures minimales pendant l'hiver inférieures à 2°C (1.94 °C sur le site d'Aspe ouest ; 1.51 °C sur le site d'Estérençuby) et des températures maximales au cours de l'été toujours très inférieures à 20 °C (18.13 °C sur le site d'Aspe ouest ; 13.64 °C sur le site d'Estérençuby). De façon étonnante et non encore comprise, sur la période de développement 2019 des œufs et des têtards, les caractéristiques thermiques de la rivière correspondant au site de reproduction le plus haut (Tmin = 1.69°C et Tmax = 12.41°C) s'avèrent être en deçà de la température optimale estimée pour les têtards de l'espèce (Topt = 13.1°C à 14.2°C).

Pour les adultes, face au changement climatique, la thermorégulation comportementale est une stratégie qui devrait conduire tout individu à fuir les habitats très exposés à la chaleur extrême et limiter leur activité en passant plus de temps dans un micro-habitat refuge. Pour modéliser sur le terrain l'intérêt d'une telle stratégie, le choix a été fait pour des raisons méthodologiques et déontologiques, de s'appuyer sur le comportement d'avatars, autrement dit de modèles biophysiques imitant les propriétés thermo- et hydro-régulatrices des amphibiens adultes. Pour la première fois, des expérimentations in situ permettent d'illustrer de façon indirecte les taux de déshydratation, et donc la vulnérabilité, de grenouilles adultes lors d'épisodes chauds qui surviennent de façon précoce en fin d'hiver. L'année 2019, avec ses trois vagues de chaleur exceptionnelles, a été mise à profit pour mettre en place un dispositif expérimental complémentaire pour comprendre l'effet de vagues de chaleur précoces : si les épisodes extrêmes chauds type "canicule hivernale" semblent, de façon absolue, avoir des effets sur les taux de perte hydrique moins marqués que pendant ceux de type "canicule estivale", de façon relative, ils ne doivent pas être sous-estimés car ils ont des effets plus forts que les journées "normales" d'été. Par ailleurs, les épisodes caniculaires, qu'elle que soit la saison,

augmenteraient la déshydratation de façon proportionnellement plus importante chez des individus inactifs, cachés sous un abri sommaire tel que l'est une branche. En hiver comme en été, pour les avatars imitant des grenouilles actives, les pertes hydriques sont plus importantes pour les petits modèles que pour les modèles de grande taille, confirmant une plus grande vulnérabilité théorique des petites espèces, comme c'est le cas de Rana pyrenaica.

Ces conclusions restent préliminaires et partielles: les suivis par comptages directs de têtards et par modélisation indirecte au moyen de modèles bio-mimétiques doivent être poursuivis afin de gagner en robustesse et généricité. En effet, pour les deux aspects de cette recherche, les écart-types sont parfois du même ordre de grandeur que la moyenne du phénomène mesuré et témoignent de l'importance de la variabilité des résultats, tout en incitant à une certaine prudence sur l'interprétation de certains résultats. Comme perspective nouvelle, il est prévu d'explorer l'existence chez les têtards d'une stratégie de sélection de micro-habitats marginaux et peu profonds de bord de vasque comme stratégie de thermorégulation active permettant d'exploiter des températures plus proches de l'optimalité.

Mots-clés : avatar, canicule, crue, estimation d'abondance, hydro-régulation, modèle à N-mélange, perte hydrique, refuge, thermorégulation.

8.1 Introduction

Endémique de l'ouest des Pyrénées, la Grenouille des Pyrénées *Rana pyrenaica* Serra-Cobo 1993 est la seule grenouille strictement torrenticole de France métropolitaine. Durant leur période de croissance, les têtards se réfugient dans les vasques des ruisseaux où ils tentent de résister à la force du courant (BERRONEAU *et al.*, 2015). C'est aussi l'un des amphibiens les plus rares de France. Dans l'état actuel des connaissances, l'espèce ne se reproduit que dans cinq torrents frais et oxygénés du département des Pyrénées-Atlantiques (DUCHATEAU *et al.*, 2012 ; BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU, 2014b).

De par sa biologie et son écologie, la Grenouille des Pyrénées est, comme de nombreux amphibiens (CAREY&ALEXANDER, 2003 ; CORN, 2005), naturellement exposée au changement climatique. C'est d'autant plus vrai chez cette espèce qui présente une répartition réduite et fragmentée et une écologie spécialisée.

Au vu des faibles capacités de déplacement de l'espèce et du faible nombre de torrents colonisés, les différentes populations sont probablement déconnectées et isolées les unes des autres. Un effet durable du changement climatique risque d'entraîner à moyen terme la disparition d'une ou plusieurs populations de Grenouille des Pyrénées.

Les impacts directs ou indirects du changement climatique touchant directement l'espèce sont potentiellement les suivants :

- modification des températures de l'eau et altération du développement larvaire,
- augmentation des fréquences de variations hydriques dites « exceptionnelles » (crues printanières) ayant un impact sur la réussite de la reproduction (BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU *et al.*, 2015),
- baisse des hauteurs de neige et des niveaux d'eau dans les torrents (et donc détérioration des habitats de reproduction),
- facilitation de l'émergence des maladies infectieuses (POUNDS&CRUMP, 1994 ; LAMPO *et al.*, 2006 ; MARTIN *et al.*, 2010),
- modification de la phénologie et des conditions physiologiques des individus (BEEBEE, 2002 ; CORN & MUTHS, 2002 ; READING, 2007 ; YANG & RUDOLF, 2010 ; LOWE, 2012 ; LI *et al.*, 2013).

Depuis 2012, l'association Cistude Nature effectue un suivi de la réussite de la reproduction annuelle de l'espèce, sur l'ensemble des sites français (BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU *et al.*, 2015). Ce suivi permet de répondre à certaines questions liées au changement climatique, plus précisément à la réussite de reproduction de l'espèce vis-à-vis de ces changements, et il se poursuit logiquement dans le cadre du programme les sentinelles du climat. Ces estimations sur la taille des populations sont couplées aux études de modélisation, sur la base des connaissances établies en parallèle sur la niche thermique de l'espèce, le but étant de comprendre quels procédés biologiques et physiologiques influent sur les résultats des comptages et d'améliorer, au final, la qualité des modélisations. Les données de comptage et les estimations qui en découlent sont utilisées comme proxy permettant de calculer le taux d'activité des têtards (Hugon *et al.*, en préparation) qui sert à modéliser, en particulier, les heures de restriction d'activité utiles à la modélisation. Par ailleurs, les informations géo-référencées issues du suivi de la réussite de la reproduction annuelle seront utilisées pour la modélisation de l'occupation de l'habitat par l'espèce aux différents stades de vie.

Les amphibiens (comme tous les ectothermes) sont dépendants de leur environnement vis-à-vis de la température et de l'hygrométrie ; ils sélectionnent donc vraisemblablement des habitats qui

fournissent les valeurs les plus appropriées de celles-ci. Étant donné que les températures corporelles (notées T_b) sélectionnées affectent leur développement, leur physiologie et leur comportement, il est essentiel de suivre les variations de cette température corporelle pour comprendre leur écologie (ROZNIK & ALFORD, 2014).

Préalable indispensable à la modélisation du risque d'extinction, et à la compréhension des facteurs qui y sont liés, une connaissance approfondie de l'écophysiologie de l'espèce est nécessaire. Cette connaissance fait cruellement défaut pour la grenouille des Pyrénées, une espèce découverte tout récemment. Qui plus est, les réponses des grenouilles (et des amphibiens en général) sont plus complexes et plus subtiles que celles des lézards : le risque de disparition est élevé quand des températures élevées de l'air (T_{air}) restreignent l'activité pendant les périodes de reproduction, mais il dépend aussi des conditions thermiques (T_{sol}) et hydriques (Ψ_{sol}) du sol (les deux pouvant être liées aux impacts des sécheresses sur les plantes par exemple) et d'autres facteurs indépendants du changement climatique. Un autre défi lié à l'étude des amphibiens réside dans la réalisation d'un cycle vital qui intègre des stades aussi différents que le stade juvénile (têtards aquatiques) et que le stade adulte (en milieu terrestre) : à la différence des têtards, les adultes de cette espèce sont rares (effectifs faibles) et rarement observés du mois durant la journée. Qui plus est, leur inscription dans la liste rouge régionale au sein de la catégorie "en danger" confère à cette espèce un niveau particulier de soins apportés lors de toute étude, a fortiori si celle-ci implique une capture des individus. Pour ces raisons, les réponses des adultes sont étudiées de façon indirecte, non invasive et encore moins destructives au moyen de dispositifs expérimentaux transportables sur le terrain qui permettent, en répétant les observations sous différentes conditions climatiques de caractériser sous forme d'équations généralisables certains aspects de l'écophysiologie des individus et leur réponse face au réchauffement.

Comme indiqué dans le rapport 2018 du programme les Sentinelles du climat (MALLARD, 2018a), le travail est réalisé dans ce cadre conceptuel structurant où la vulnérabilité des individus au stade adulte dépend des températures de l'air (T_{air}) et des conditions thermiques (T_{sol}) et hydriques (Ψ_{sol}) du sol – sachant que les adultes peuvent être *actifs* au-dessus du sol (par exemple lorsqu'ils se déplacent pour rechercher des proies ou un partenaire pour la reproduction) ou être *inactifs*, dans le sol ou sous un abri (souche, branche d'arbre tombée au sol, pierre etc…). Une hypothèse forte est qu'une hausse de la température de l'air (T_{air}) augmente les risques de déshydratation, qui peuvent être mesurés de façon directe ou indirecte. Cette hypothèse avait été déclinée en trois sous-hypothèses [notées H2a, H2b et H2c page 42 dans le rapport 2018 (MALLARD, 2018a)], testées au moyen du dispositif expérimental utilisant les modèles biomimétiques (avatars) en agarose :

(H2a) – la hausse de température de l'air a des effets plus marqués en journée que pendant la période nocturne d'activité des adultes,

(H2b) – le risque de déshydratation, et donc la vulnérabilité au changement climatique, des adultes dépend de l'habitat utilisé : il est plus fort en habitat "ouvert" qu'en habitat "fermé",

(H2c) – le risque de déshydratation, et donc la vulnérabilité au changement climatique, est accru pour les espèces de petite taille.

Pour mémoire, les premiers résultats obtenus en 2018 dans ce cadre de recherche étaient présentés sous forme de trois leçons exploratoires:

1/ *si* le taux de déshydratation observé est toujours plus fort chez les modèles en agarose de petite taille, cela traduirait une plus grande vulnérabilité des grenouilles de petite taille (par rapport à une

grenouille d'une espèce de grande taille (RIQUELME *et al.*, 2016). Ramené à notre contexte, cela pourrait signifier que la Grenouille des Pyrénées, compte tenu de sa petite taille, serait plus sensible à la déshydratation (dont le risque est accru avec une élévation des températures) qu'un amphibien de plus grande taille comme le sont la grenouille rousse et le crapaud commun (dont les têtards se trouvent également dans les cours d'eau utilisés par la grenouille des Pyrénées);

2/ *si* le taux de déshydratation observé varie au cours du cycle nycthéméral, en étant le plus prononcé l'après-midi, et le moins prononcé le matin, alors la vulnérabilité de la grenouille des Pyrénées face à un environnement qui deviendrait en moyenne plus chaud (et donc plus contraignant en terme de risque de déshydratation, en gardant à l'esprit toutefois que l'évaporation engendre un effet refroidissant!) pourrait dépendre de son cycle d'activités au cours du nycthémère. Contre toute attente, mais cela reste à confirmer, une activité nocturne ne garantirait pas forcément la meilleure protection; par contre, et de façon logique, le choix d'une activité aux heures chaudes de la journée (après-midi) serait la stratégie la pire face au risque de déshydratation, sauf si l'individu dispose de refuges faciles à utiliser ou modifie son comportement comme expliqué en discussion.

3/ *si*, à température ambiante comparable, le taux de déshydratation observé diffère selon l'habitat, (il pourrait être plus élevé en habitat ouvert), alors la vulnérabilité de la grenouille des Pyrénées face au réchauffement climatique pourrait être exacerbé par une modification de l'habitat (déforestation par exemple). L'habitat de prédilection observé de la grenouille des Pyrénées, à savoir des ruisseaux de montagne sous couvert forestier, conférerait dans ce cas les meilleures conditions de résilience de l'espèce face au changement climatique.

Parmi les perspectives et recommandations formulées dans le précédent rapport du programme (MALLARD, 2018a), il était indiqué : 1/ de poursuivre ces expériences en les réalisant dans différents types d'habitats ouverts et fermés, sous différentes conditions thermiques, en privilégiant les journées caniculaires qui imitent d'ores et déjà les conditions qui prévaudront, en moyenne, à l'horizon 2050 et 2/ d'envisager des déploiements dans des habitats similaires mais plus proches que ceux de présence avérée de l'espèce et de procéder à des déploiements plus courts, sur les périodes critiques du cycle nycthéméral (en l'occurrence l'après-midi), de façon à rendre les expérimentations moins sujettes aux aléas météorologiques (orages, précipitations, changement dans le régime de vent) et moins contraignantes de par le temps nécessaire à leur déploiement sur le terrain sur un cycle de 24 heures.

8.2 Matériel et méthodes

8.2.1 Suivi de la reproduction de Rana pyrenaica

- **Sélection des sites**

La Grenouille des Pyrénées présente une répartition extrêmement réduite en Pyrénées-Atlantiques. Le suivi englobe l'ensemble des sites de présence connus de l'espèce (BERRONEAU, 2014a ; BERRONEAU *et al.*, 2015).

La zone d'étude correspond à 5 torrents situés entre 400 et 1000 m d'altitude : trois au Pays basque, respectivement sur les communes d'Esterençuby, de Lecumberry et de Larrau, et deux en vallée d'Aspe (Fig. 137). Pour des questions de vulnérabilité des populations, les localités ne sont pas davantage détaillées. Pour rappel, ces secteurs sont suivis depuis 2012 dans le cadre d'un programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées. L'analyse des premiers résultats avait d'ailleurs fait l'objet d'une publication (BERRONEAU *et al.*, 2015). Certains secteurs, ont été légèrement étendus, dans le but de confirmer d'éventuelles extensions d'aire de présence (MALLARD, 2017b). 7 sites (5 jusqu'à 2006) sont suivis au total.

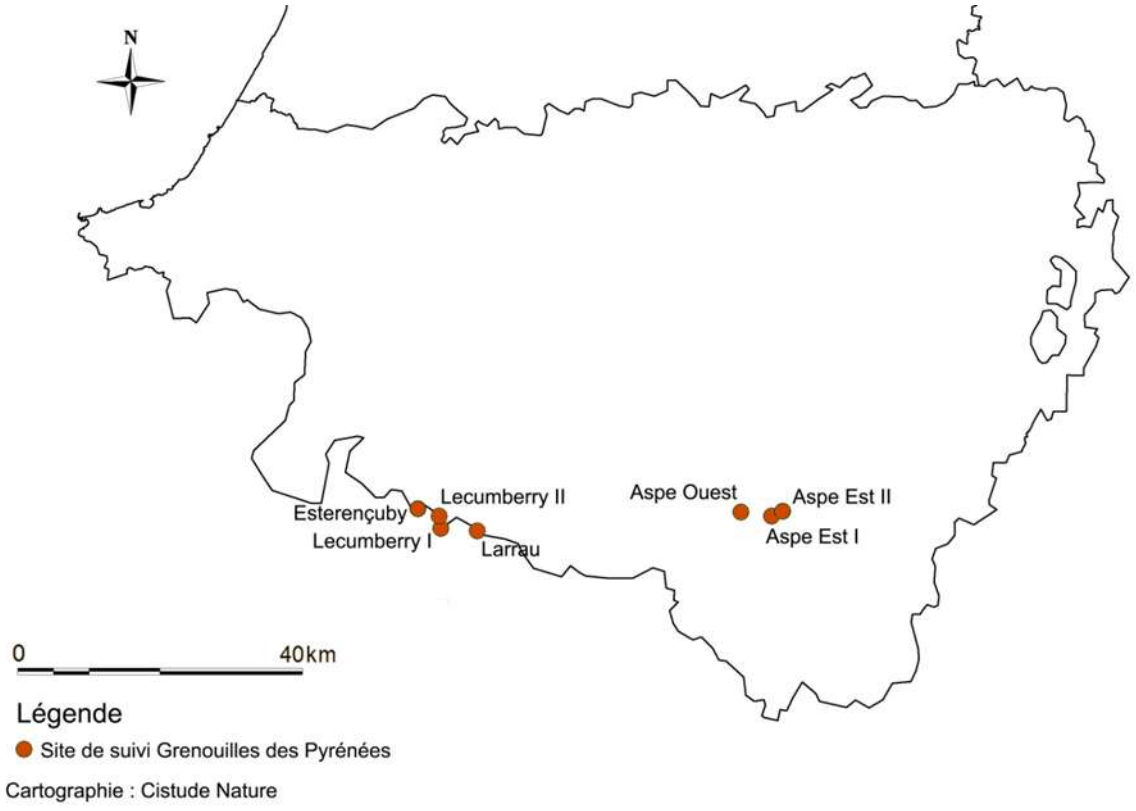


Fig. 137. Situation géographique des sites d'études validés dans le cadre du suivi de la Grenouille des Pyrénées.

- Définition et positionnement des points d'échantillonnage

Le protocole de suivi est basé sur un comptage répété des têtards de Grenouille des Pyrénées au sein des différents sites, c'est-à-dire sur des tronçons des différents torrents utilisés pour la reproduction de l'espèce. Sur chaque site, des placettes de 5 x 5 m sont réparties aléatoirement (MALLARD, 2018b). Le nombre de placettes dépend de la longueur du tronçon de torrent concerné par le suivi (Tab. LXIII, Fig. 138). Les différentes placettes sont géoréférencées et photographiées, afin de les délimiter facilement à chaque session de comptage (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b ; MALLARD, 2016b).

Tab. LXIII. Caractéristiques des transects étudiés dans le cadre du suivi Grenouille des Pyrénées

Dénomination du site	Longueur (en m)	Altitude (en m)	Nbre placettes
Esterençuby	700	838-922	20
Lecumberry I	250	835-853	11
Lecumberry II	1200	830-843	9
Larrau	130	1017-1038	4
Aspe Ouest	700	388-440	28
Aspe Est I	180	538-613	16
Aspe Est II	500	580-610	9

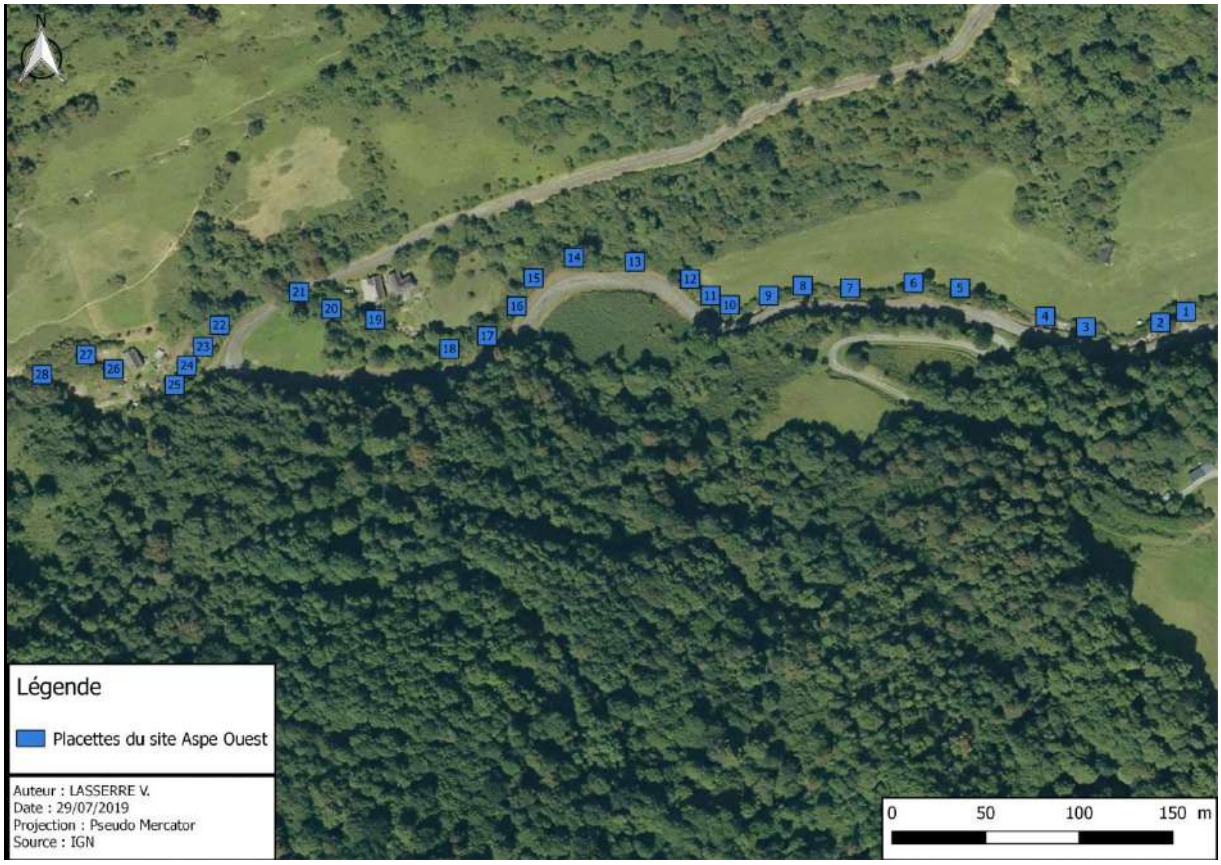


Fig. 138. Emplacements des placettes du site "AO" en vallée d'Aspe.

- Méthode de relevés et détermination des espèces

La méthode s'appuie sur le protocole développé dans le programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées (BERRONEAU, 2015). Ce programme de trois ans (2012–2014) avait pour objectif de proposer des mesures efficaces pour la conservation de l'espèce. Ce protocole a pour but de caractériser de manière fiable et reproductible les populations de Grenouille des Pyrénées.

Les objectifs du protocole sont les suivants :

- Obtenir des données fiables d'abondance sur les différents sites identifiés,
- Mettre en relation les données d'abondance avec les caractéristiques du site d'accueil,
- Proposer une méthode reproductible dans le temps afin de mettre en place une veille écologique des sites de présence de l'espèce.

Ce protocole propose une méthode de prospection rigoureuse et systématique de sites de présence de la Grenouille des Pyrénées.

La recherche de la Grenouille des Pyrénées est basée sur le contact visuel des têtards. Ces derniers sont très caractéristiques de l'espèce, et sont aisément visibles dans les eaux claires des vasques des torrents (Fig. 139). C'est la méthode la plus aisée et la plus efficace pour conclure sur la présence de l'espèce sur un site.



Fig. 139. Têtards de Grenouille de Pyrénées.

Les torrents sont les uniques milieux de reproduction de la Grenouille des Pyrénées.

D'aval en amont, les têtards sont précisément dénombrés pour chaque placette, ainsi que différents relevés complémentaires (profondeur, débit, présence d'autres espèces, etc.).

Le protocole est une émanation du protocole PopAmphibien (BARRIOZ & MIAUD, 2016), proposé par la Société Herpétologique de France. Il a été adapté aux caractéristiques écologiques et biologiques de l'espèce (adultes rares et peu détectables, têtards peu discrets et aisément identifiables). Une clé de détermination est proposée dans le protocole (BERRONEAU, 2015).

Les têtards de Grenouille des Pyrénées doivent être recherchés en arpentant les berges des ruisseaux favorables. Les adultes et les pontes ne doivent pas être recherchés spécifiquement, mais

seront notés en cas d'observation. Dans la mesure du possible, il est préférable de limiter le piétinement au sein même du ruisseau, et de prospecter en remontant d'aval en amont.

Chaque placette doit être parcourue trois fois au cours de la période définie comme favorable. A chaque passage, la placette est prospectée avec attention afin d'y dénombrer précisément les têtards. Les observations sont notées et quantifiées pour chaque placette et chaque passage. Diverses variables associées (température de l'eau, profondeur des vasques, turbidité, etc.) potentiellement en lien avec la détection (variables « d'échantillonnage ») et la probabilité de présence (variables « de site ») sont également relevées (MALLARD, 2017b).

Détermination du têtard de *Rana pyrenaica :*

Très caractéristiques, les têtards de Grenouille des Pyrénées sont noirs pailletés de points blancs ou dorés. La nageoire caudale est largement développée et terminée en pointe (Fig. 140). Ils atteignent jusqu'à 30 mm.

Les risques de confusion sont faibles : les têtards de Crapaud commun sont gris sombre ou noirs (parfois légèrement tachetés de blanc pâle), mais de dimensions réduites (< 25 mm), et avec une nageoire caudale peu développée et arrondie.

Les têtards d'Alyte accoucheur sont gris ou beige, généralement clairs, avec des taches foncées sur la nageoire caudale, et une face ventrale très claire. Ils atteignent parfois des dimensions importantes (> 70 mm).

Dans l'aire de répartition de la Grenouille des Pyrénées, les autres espèces d'Anoures n'utilisent pas les torrents comme sites de reproduction.



Fig. 140. Un têtard de Grenouille de Pyrénées.

- Conditions météorologiques requises

Le comptage des têtards ne nécessite pas de conditions météorologiques particulières. Il faut toutefois éviter les jours de pluie qui brouillent la surface de l'eau et compliquent le comptage, et les jours suivants les épisodes pluvieux importants qui peuvent entraîner une mise en suspension de particules trop importantes, là aussi défavorable à un comptage optimal.

- Nombre de campagne de relevés

Chaque année, les placettes sont prospectées trois fois durant la saison de reproduction de l'espèce (Tab. LXIV). L'optimum de détection des têtards court depuis avril pour les secteurs de basse altitude jusqu'à juillet pour les secteurs les plus hauts. L'idéal est donc de réaliser le 1er comptage fin avril / début mai, le 2ème entre mi-mai et début juin, le 3ème entre mi-juin et début juillet.

Les comptages des têtards se sont étalés entre fin avril et fin juin sur l'ensemble des sites. Pour rappel, trois passages sont nécessaires pour l'ensemble des sites.

Tab. LXIV. Dates de comptage sur l'ensemble des sites « Grenouille des Pyrénées » en 2019 (MB : Matthieu Berroneau, VL : Valentin Lasserre).

	Passage 1	Passage 2	Passage 3
Esterençuby	17/06/2019 VL + MB	17/07/2019 VL	03/08/2019 VL
Lecumberry I	17/06/2019 VL + MB	18/07/2019 VL	03/08/2019 VL
Lecumberry II	17/06/2019 VL + MB	18/07/2019 VL	04/08/2019 VL
Larrau	18/06/2019 VL + MB	18/07/2019 VL	04/08/2019 VL
Aspe Ouest	02/05/2019 VL + MB	03/06/2019 VL	01/07/2019 VL
Aspe Est I	29/04/2019 VL + MB	04/06/2018 VL	05/07/2018 VL
Aspe Est II	01/05/2019 VL + MB	04/06/2019 VL	05/07/2018 VL

- Analyses et statistiques

Les données seront analysées par modèle N-mélange, à l'aide du logiciel R et du package unmarked. Cette méthode, sur la base d'un échantillonnage répété dans le temps (nombre de passages) et dans l'espace (nombre de placettes), propose une estimation du nombre de têtards par site, en fournissant une abondance estimée et une probabilité de détection. Le détail des analyses est rapporté dans Berroneau *et al.* (2015).

8.2.2 Etude écophysiologique de Rana pyrenaica et caractérisation de sa niche thermique au cours de son cycle vital

- **Complément au matériel et méthodes caractérisation du microclimat et de la variabilité spatio-temporelle du milieu des différents habitats utilisés lors du cycle vital**

Cette caractérisation se fait dans une logique dynamique, à la fois sur les sites fréquentés par les populations locales existantes mais aussi sur des sites où l'espèce est absente mais qui correspondent aux conditions qui seront vraisemblablement prévalentes dans le futur. A cet effet, outre l'instrumentation des quatre sites de présence actuelle connue, deux autres sites ont été équipés de sondes enregistreuses et correspondent d'une part à un ruisseau en milieu ouvert et, d'autre part, à un ruisseau en milieu fermé, les deux étant exposés à des températures plus élevées que sur les sites de présence connue et susceptibles de connaitre un étiage estival prononcé voire un assèchement saisonnier. Pour rappel (revoir les figure 18 à 20 pages 39–41 du rapport 2018 les sentinelles du climat, (MALLARD, 2018a), deux types de sondes de marque OnsetTM ont été utilisés ; il s'agit des modèles étanches HOBO Water Temp Pro v2 (U22–001) et Tidbit v2 (UTBI–001) dont l'installation a été illustrée aux Fig. 18 à 20 (pages 39 & 40) du rapport 2018 (MALLARD, 2018a). L'enregistrement à haute fréquence fournit des séries temporelles avec un pas de temps de 15 minutes.

- **Caractérisation du microclimat et de la variabilité spatio-temporelle du milieu des différents habitats utilisés lors du cycle vital**

– Température dans l'eau sur les sites fréquentés par les populations locales existantes :

Sur les quatre sites équipés en 2017, seules les sondes étanches installées sur les sites d'Estérençuby et d'Aspe ouest ont livré des résultats, avec des imperfections. En effet, les autres sondes installées, que ce soient des Hobo Water Temp Pro v2 Logger (OnsetTM), sur les sites de Lecumberry I et de Aspe Est I et Aspe Est II ont été perdues, emportées par les crues importantes de l'année hydrologique 2018 ou enfouies sous plusieurs m^3 de sédiments mobilisés par ces crues.

Les relevés effectués en 2017 et 2018 étaient émaillés de nombreux artefacts de mesure (matérialisées par les variations importantes (pointillés rouges notamment sur la courbe des températures de la Figure 22.2. page 44 du rapport 2018 (MALLARD, 2018a)) en raison d'exondations passagères de la sonde thermique. Compte tenu des leçons du passé, une meilleure sécurisation et une amélioration de l'installation des sondes dans le lit mineur ont permis d'éviter tout phénomène parasite d'exondation passagère des sondes et donc d'obtenir des séries chronologiques dénuées d'erreurs. Les résultats sont présentés à la Fig. 141).

- Estérençuby (en bordure nord–ouest du massif forestier d'Iraty au pays basque): au moment de la rédaction du rapport, la série chronologique couvre la période du 23/8/2017 au 18/6/2019 (avec comme indiqué plus haut, des artefacts de mesure jusqu'au 26/9/2018). Sur la période du 26/9/2018 au 18/6/2019 (n= 12746 mesures), les statistiques des températures sont les suivantes : T_{max} = 13.64 °C, T_{min} = 1.51 °C et T_{moy} = 7.23 °C.
- Aspe ouest: pour cette rivière béarnaise, la série chronologique couvre la période du 16/8/2017 au 22/3/2019 (avec comme indiqué plus haut, des artefacts de mesure jusqu'au 26/8/2018). Sur la période du 17/4/2018 au 22/3/2019 (n= 16167 mesures), les statistiques des températures sont les suivantes : T_{max} = 18.13 °C, T_{min} = 1.94 °C et T_{moy} = 10.54 °C.

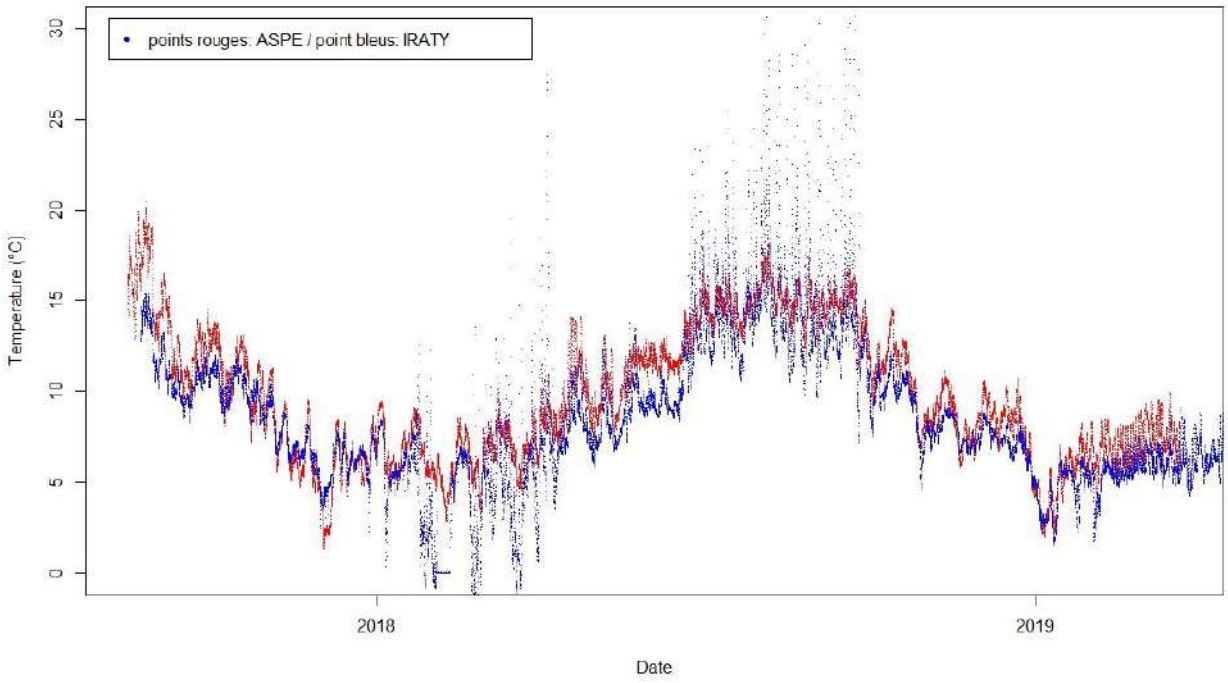


Fig. 141. Séries chronologiques de température enregistrée dans le lit mineur de deux sites de présence connue de Rana pyrenaica : en rouge site Aspe ouest pour la période du 16/8/2017 au 22/3/2019; en bleu site d'Estérençuby (massif d'Iraty au pays basque) pour la période du 23/8/2017 au 18/6/2019. Les artefacts de mesure jusqu'au 26/9/2018 sont particulièrement visibles.

Comme pour le cycle hydrologique précédent (2017–2018), dont la métrologie était entachée de valeurs artefactuelles liées à des exondations, le suivi réalisé sur le cycle 2018–2019 confirme que la température moyenne de l'eau est plus élevée sur le site de la vallée d'Aspe en Béarn (T_{moy} = 10.54 °C) par rapport au site d'Estérençuby au pays basque (T_{moy} = 7.23 °C), ce qui est un résultat attendu compte tenu de l'altitude différente de ces sites (Aspe : 750 m versus Pays basque = 900 mètres).

Comparativement au suivi du cycle précédent, la température moyenne sur le site d'Aspe en Béarn est comparable d'une année sur l'autre (T_{moy} = 10.54 °C vs T_{moy} = 10,1 °C) et plus variable sur le site d'Estérençuby au pays basque (T_{moy} = 7.23 °C vs T_{moy} = 9.1°C) mais ses différences sont à relier aussi à des périodes d'analyse différentes et doivent être tempérées par l'existence d'artefacts sur le cycle précédent.

Les variations de température des cours d'eau sur les sites de présence de *Rana pyrenaica* au cours d'un cycle annuel suivent la variation saisonnière attendue sous ce type de climat atlantique, comme l'illustre la Fig. 141, avec des températures minimales pendant l'hiver inférieures à 2°C (1.94 °C sur le site d'Aspe ouest ; 1.51 °C sur le site d'Estérençuby) et des températures maximales au cours de l'été toujours très inférieures à 20 °C (18.13 °C sur le site d'Aspe ouest ; 13.64 °C sur le site d'Estérençuby).

Présentée sous forme de boite à moustache (Fig. 142, l'analyse descriptive mensuelle limitée à la saison hivernale au sens météorologique (c'est-à-dire Décembre/Janvier/Février) permet de saisir les conditions thermiques qui prévalent dans le lit mineur à trois moment-clés du cycle de vie des individus adultes. En décembre 2018, période d'hivernage pour les adultes, l'amplitude (mini-maxi) est

de 4.64–8.74 pour la population basque et 4.14–10.66 pour la population béarnaise). En janvier 2019, période de pré-reproduction pour les adultes, l'amplitude (mini-maxi) est de 1.54–6.38 pour la population basque et 1.94–8.32 pour la population béarnaise). En février 2019, période de reproduction pour les adultes, l'amplitude (mini-maxi) est de 1.69–5.87 pour la population basque et 4.14–7.47 pour la population béarnaise).

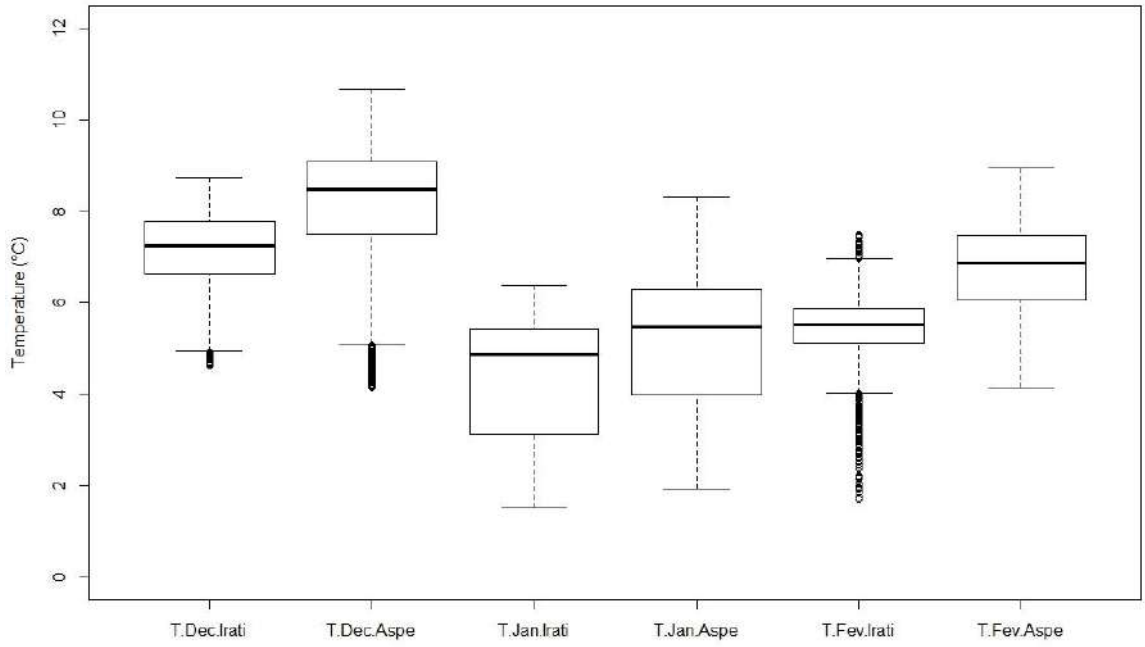


Fig. 142. Boites à moustaches des températures enregistrées dans le lit mineur de deux sites de présence connue de Rana pyrenaica. Abréviations : T.Dec. pour la série de températures en décembre 2018; T.Jan. pour la série de températures en janvier 2019; T.Fev. pour la série de températures en février 2019; Aspe et Irati indiquent le nom des sites de présence de Rana pyrenaica.

– Température dans l'eau sur des sites où l'espèce est absente mais qui correspondent aux conditions qui seront vraisemblablement prévalentes dans le futur :

Pour mémoire, ces ruisseaux situés en vallée d'Ossau, juste à l'Est de la distribution connue sur le versant français et au Nord de l'Aragon, ont été choisis de manière empirique pour être susceptibles de connaitre un étiage estival prononcé et un assèchement saisonnier.

- Ruisseau en milieu ouvert : Ossau 1

Ce ruisseau en milieu ouvert, à 1100 m d'altitude est caractérisé par une profondeur très faible (< 10 cm) en milieu prairial. Il est soumis à des températures plus élevées en été que sur les sites de présence connue de *Rana pyrenaica*, tandis qu'en hiver elles sont plus basses, avec des périodes de gel (Fig. 143). Les statistiques des températures dans le lit mineur sur le cycle hydrologique 2018–2019 sont: T_{max} = 25.02 °C, T_{min} = −0.87 °C et T_{moy} = 7.31 °C. L'amplitude circadienne en été est très importante. La période durant laquelle la température se maintient à 0 °C correspond à la période d'enneigement.

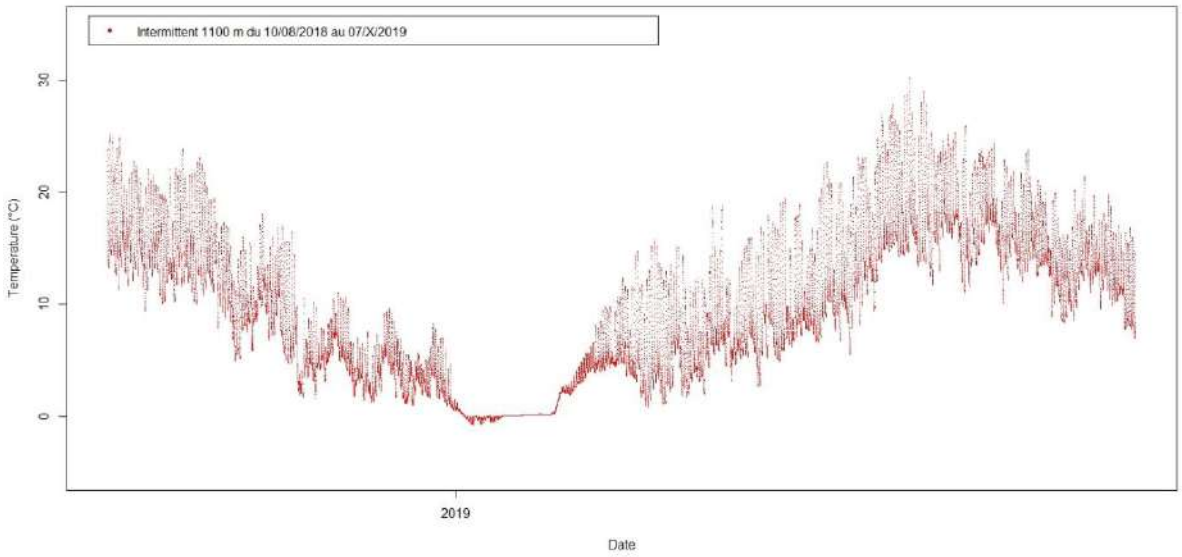


Fig. 143. Séries chronologiques de température enregistrée dans le lit mineur d'un cours d'eau intermittent en milieu ouvert, à 1100 m d'altitude, en vallée d'Ossau.

- Ruisseau en milieu fermé : Ossau 2 (Fig. 144)

Situé en milieu forestier à 700 m, il correspond à un ruisseau (en terminologie locale : 'arrec') majoritairement asséché. Alimenté en eau lors des épisodes pluvieux et de fonte des neiges, les statistiques des températures dans le lit mineur sur le cycle hydrologique 2018-2019 sont: T_{max} = 18.72 °C, T_{min} = 1.75 °C et T_{moy} = 9.73 °C.

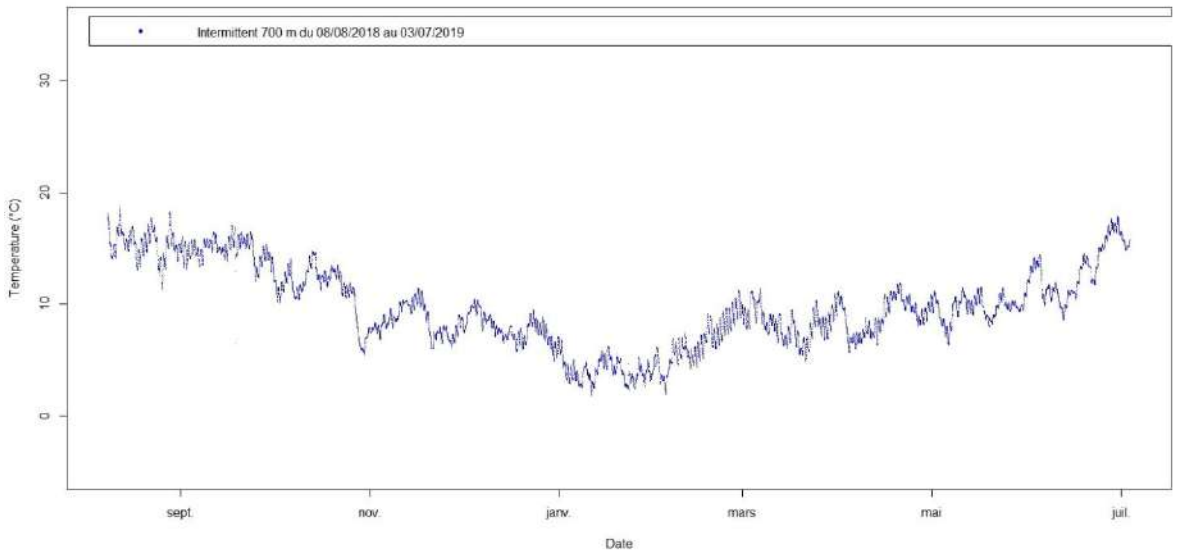


Fig. 144. Séries chronologiques de température enregistrée dans le lit mineur d'un cours d'eau intermittent en milieu fermé, sous couvert forestier, à 700 m d'altitude, en vallée d'Ossau.

La superposition des graphes de variation de température pour les 4 ruisseaux rehausse le patron très différent (représenté en gris – Fig. 145) du ruisseau en milieu ouvert, à 1100 m d'altitude est exposé à des températures plus élevées en été que sur les sites de présence connue, tandis qu'en hiver elles sont plus basses, avec des périodes de gel. L'amplitude circadienne en été y est très importante.

Bien qu'intermittent car alimenté en eau lors des épisodes pluvieux et de fonte des neiges uniquement, le ruisseau en milieu forestier à 700 présente des statistiques de températures dans le lit mineur sur le cycle hydrologique 2018–2019 comparables, bien que plus légèrement plus hautes en valeur absolue, à celles des ruisseaux où se développent les grenouilles des Pyrénées. Sans élément d'analyse complémentaire à ce stade de l'étude, l'intérêt de ces suivis pourrait suggérer l'**importance du couvert forestier** dans les cours d'eau dans le maintien d'une gamme de température compatible avec le développement.

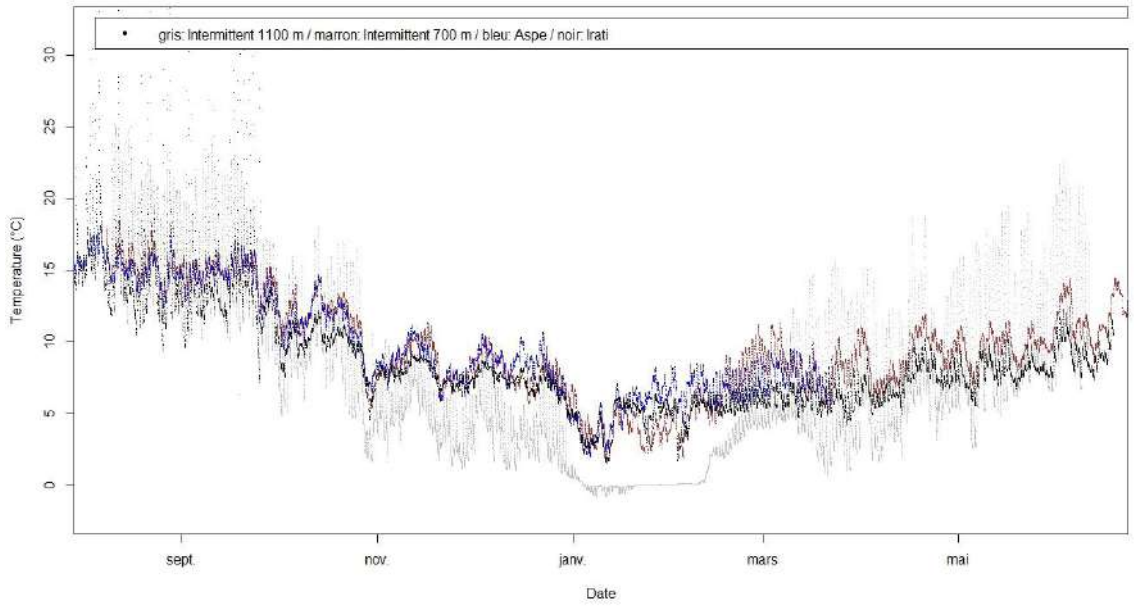


Fig. 145. Superposition des séries chronologiques pour la période du 23/8/2017 au 18/6/2019 des températures enregistrées dans le lit mineur de deux sites de présence connue de Rana pyrenaica et des deux sites supplémentaires correspondant à des ruisseaux intermittents dont les conditions pourraient préfigurer les conditions futures, à l'horizon 2100, où les étiages et les assecs seraient plus fréquents et plus intenses).

Légende: trait marron = cours d'eau intermittent en milieu fermé, sous couvert forestier, à 700 m d'altitude, en vallée d'Ossau; trait gris = cours d'eau intermittent en milieu ouvert, à 1100 m d'altitude, en vallée d'Ossau; trait bleu = cours d'eau permanent Aspe ouest; trait noir = cours d'eau permanent d'Estérençuby (massif d'Iraty au pays basque).

- L'année 2019 : un contexte météorologique exceptionnel pour modéliser l'effet des vagues de chaleur sur la réponse des amphibiens

L'année météorologique 2019 a été marquée par des épisodes de chaleur exceptionnels, non seulement en été (avec deux canicules) mais aussi, et c'est une première dans les registres de mesure de Météo France, en hiver avec une fin février la plus chaude de l'histoire (METEO FRANCE, 2019b). La première vague de chaleur estivale, remarquablement précoce, s'est mise en place du 25 au 30 juin 2019 tandis que la deuxième est survenue du 21 au 26 juillet2019. La première vague de chaleur fin juin a été d'une telle intensité qu'elle a conduit au déclenchement d'une vigilance rouge canicule, utilisée pour la première fois depuis sa création en 2004 (METEO FRANCE, 2019b). Ces deux canicules estivales se caractérisent par leur durée relativement courte (6 jours) et une intensité exceptionnelle : le 25/07/2019 a été ainsi la journée la plus chaude que la France ait jamais connue, avec un indicateur thermique national de 29,4 °C (METEO FRANCE, 2019b).

Selon Aurélien Ribes, le changement climatique a exacerbé l'intensité des épisodes extrêmes hivernaux de + 1°C et estivaux de + 2°C. En 2040, un événement extrême chaud hivernal sera deux fois plus probable que celui de fin février 2019 et aura une intensité augmentée de 0,6°C. En 2040, un événement extrême chaud estival sera cinq fois plus probable que celui de fin février 2019 et aura une intensité augmentée de 1,2°C (METEO FRANCE, 2019b).

- Rappel sur la construction des modèles biomimétiques (avatars) d'amphibiens en agarose

Comme pour les lézards, des modèles physiques biomimétiques ont également été utilisés pour étudier la biologie thermique des amphibiens. Toutefois, tant la conception que l'utilisation de tels modèles biophysiques pour les amphibiens sont compliquées par l'effet de refroidissement que procure l'évaporation à la surface du corps, avec pour conséquence une baisse de la température corporelle (Tb); pour cette raison, les modèles biophysiques d'amphibiens doivent rester humides. Divers objets ont été utilisés pour imiter les propriétés thermiques des amphibiens, notamment des amphibiens morts (SEEBACHER & ALFORD, 2002), des avatars en agarose (NAVAS & ARAUJO, 2000 ; ROZNIK & ALFORD, 2014) et en plâtre (TRACY *et al.*, 2007), des éponges (HASEGAWA *et al.*, 2005) et aussi des moulages ou des tubes en cuivre recouverts de coton ou de tissu humide (BARTELT & PETERSON, 2005).

Avec plus ou moins d'efficacité selon les cas, de tels modèles biophysiques simulent les propriétés thermiques d'un animal à l'état d'équilibre (SHINE & KEARNEY, 2001). En intégrant un certain nombre de variables environnementales et d'attributs physiques de l'animal, ils produisent une mesure significative appelée température ambiante opérante (T_e), qui est –comme pour les lézards – une approximation de la température corporelle de l'animal. De façon plus précise, la température opérante (T_e) est définie comme étant la température du corps d'un animal s'il était en équilibre thermique avec le milieu, en l'absence d'élévation de température métabolique ou de refroidissement par évaporation (ANGILLETTA *et al.*, 2002 ; DZIALOWSKI, 2005). Elle est mesurée avec des modèles physiques disposés dans l'environnement ou avec des équations mathématiques décrivant le transfert de chaleur en condition d'équilibre, entre l'animal et l'environnement (DZIALOWSKI, 2005). Dans le cadre de cette étude, des modèles biophysiques (appelés aussi biomimétiques) sont choisis. Parce que les mesures de T_e caractérisent les températures d'équilibre disponibles pour un animal dans son environnement, les modèles biophysiques sont réellement utiles pour en apprendre davantage sur la thermorégulation, sur les conséquences de la sélection d'un microhabitat fonctionnel par exemple (HUEY, 1991), comme l'est un gîte (gîte nocturne ou diurne pour échapper à une insolation trop forte). La fabrication des grenouilles en agarose peut se réaliser de différentes façons. Au micro-ondes,

préparer dans une bouteille en pyrex adaptée une solution moules en latex préformés sur grenouilles réelles. Pour notre étude, après discussion avec Barry Sinervo (Université de Californie à santa Cruz – USA) et Donald Miles (Université de l'Ohio – USA), et dans un souci d'harmonisation des protocoles d'autres études réalisées à l'échelle mondiale, les modèles biomimétiques choisis dans le cadre du programme Sentinelles du climat sont des avatars en agarose. Le protocole pour la construction de ceux-ci est conforme aux descriptions originales (NAVAS & ARAUJO, 2000) : les avatars en agarose (agar Sigma-Aldrich réf A1296-5000) sont coulés dans des moules en latex fournis à F. D'Amico par B. Sinervo comme illustré à la figure 21 (page 43) du rapport 2018 les sentinelles du climat (MALLARD, 2018a). Leur pesée s'effectue au moyen d'une balance de précision (modèle Kern EMB-202, précision 0.01 g).

Les deux hypothèses sous-jacentes à ces expériences sont les suivantes: i/ le comportement face à la déshydratation des modèles en agarose est comparable à celui des vraies grenouilles (vérifié par (SCHWARZKOPF & ALFORD, 1996 ; SEEBACHER & ALFORD, 2002 ; ROZNIK & ALFORD, 2014) et ii/ le taux de déshydratation (autrement dit le taux de perte hydrique) est corrélé à la perte de masse est directement lié au réchauffement climatique (la perte de masse est accrue avec une élévation des températures).

- Dispositif expérimental déployé en 2019 sur le terrain pour comprendre l'effet des vagues de chaleur

Comme expliquée en introduction, l'hypothèse générale de travail est qu'un changement de comportement, en rapport avec un usage d'habitat privilégié, est plus souvent choisi comme réponse aux épisodes de chaleur extrêmes. Cette réponse liée à la thermorégulation comportementale devrait conduire tout individu, ici des adultes de *Rana pyrenaica*, à fuir les habitats très exposés à la chaleur extrême et utiliser des habitats plus favorables dans leur dimension thermique (dans le sens où ils permettent d'éviter une exposition à des températures > T_e). Prosaïquement, l'individu choisirait d'utiliser un habitat plus frais et plus humide (par exemple sous couvert forestier fermé plutôt qu'en prairie ouverte). Toutefois, la sélection orientée d'habitat n'est pas la seule dimension de la réponse comportementale et il importe de prendre en compte le type d'activité. En effet, même au sein de ce type d'habitat plus favorable en matière de thermoregulation et d'hydrorégulation, il est probable que les températures extrêmes (telles que celles rencontrées pendant les trois épisodes caniculaires exceptionnels de 2019) conduisent les amphibiens à limiter leur activité et les contraignent à passer plus de temps dans un micro-habitat refuge. Toutefois, comme mis en exergue plus hait, l'intérêt d'une telle stratégie peut être contrecarré par le fait qu'elle entraîne une réduction du temps d'activité et confine les individus dans des habitats sub-optimaux avec pour corollaire un déclin dans la taille de population ou une extinction. Rappelons qu'un tel déclin est observé pour les populations du secteur de la forêt d'Iraty (où la reproduction est en forte baisse sur les sites historiques de Larrau et de Leccumberry) et de celle du site d'Esterençuby qui manifeste une baisse d'effectifs assez importante, même si les densités restent élevées comparativement aux autres sites. La situation paraît moins préoccupante pour les populations de *Rana pyrenaica* de la vallée d'Aspe (où les effectifs estimés sont en progression récente sur les trois sites suivis) mais il faut rester prudent sur ces estimations en raison d'une hétérogénéité environnementale et d'une dérive d'individus biaisant les estimations, auxquels s'ajoute le fait que la modélisation des données de comptage indique de fortes variations interannuelles dans la réussite de reproduction annuelle.

De façon générale, pour ces expériences conçues sur un design pluri-factoriel 2x2x2 et déployées sur le terrain, des modèles (avatars) (Fig. 146) en agarose de deux tailles (petite vs grande) sont exposés à deux conditions environnementales (plus fraiche et humide versus moins fraiche et moins humide;

un habitat fermé, forestier et un habitat ouvert, prairial), et à deux conditions d'exposition traduisant le niveau d'activité (individu actif en surface vs inactive en refuge) de façon à estimer *in fine* des restrictions environnementales liées aux variations de températures et d'humidité relative. Ces restrictions peuvent être vues comme des proxys des conséquences écophysiologiques des stratégies comportementales de thermorégulation et d'hydrorégulation.

De façon plus détaillée:

– le facteur "taille" (petit avatar versus grand avatar) permet de modéliser la réponse de *Rana pyrenaica* par rapport à des espèces plus grosses comme *Rana temporaria* ou *Bufo spinosus*. Comme exprimé dans le rapport précédent (revoir par exemple la figure 23 page 45) du rapport 2018 les sentinelles du climat (MALLARD, 2018a)), les expériences de terrain et la bibliographie indiquent que les espèces de petite taille sont plus vulnérables au changement climatique que les espèces de grande taille.

– le facteur "condition environnementale" (plus frais et humide versus plus chaud et plus sec) est considéré avec un habitat fermé, forestier et un habitat ouvert, prairial. Sa prise en compte dans les modèles permet d'envisager la réponse comportementale et de comprendre l'intérêt de sélectionner un type d'habitat qui réduise l'exposition à des températures > T_e.

– le facteur "exposition" (individu actif en surface vs individu inactif en refuge) permet de capturer dans les modèles l'effet supposé contre-adaptatif généré par une réduction forcée de l'activité en surface (correspondant par exemple à celle d'un individu adulte se déplaçant à la recherche de proies) et une augmentation du temps passé inactif dans un micro-habitat refuge qui limite les risques de déshydratation (EWL_{crit}). Pour reconstruire expérimentalement les conditions créées par un micro-habitat refuge, un gros morceau de bois mort est choisi dans l'environnement immédiat de l'expérience. Etant superficiel, il représente non pas les conditions d'un refuge utilisé de façon saisonnière mais plutôt les conditions d'un refuge provisoire utilisé au cours d'un cycle nycthéméral, tel que l'est un microhabitat fonctionnel par exemple (HUEY & KINGSOLVER, 2017), typiquement un gîte nocturne ou diurne pour échapper à une insolation trop forte.

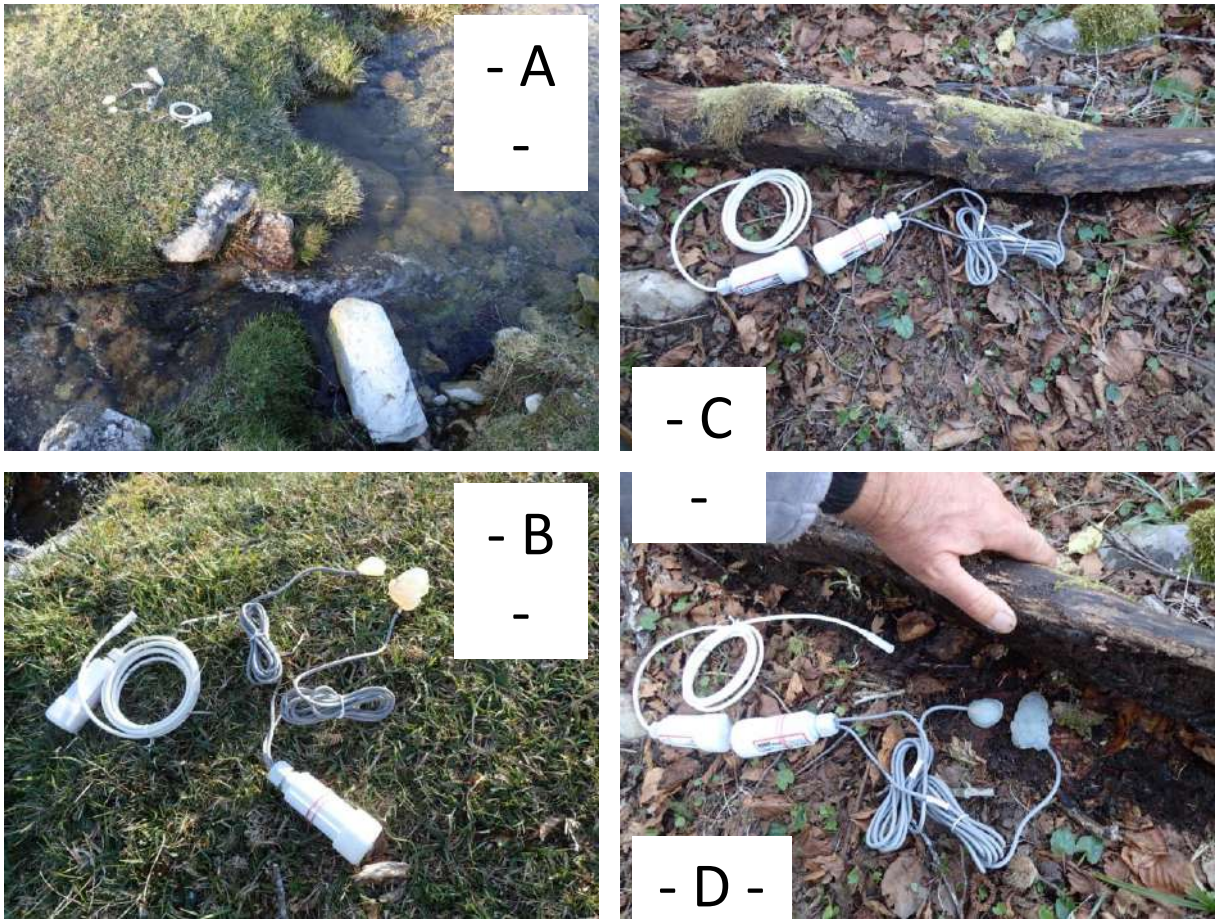


Fig. 146. Illustration des modèles (avatars) en agarose de deux tailles (petite vs grande) exposés sur le terrain à deux des conditions environnementales étudiées: à gauche (A et B) avatars exposés imitant des grenouilles actives, en habitat ouvert, prairial et à droite (C et D) avatars cachés sous du bois mort imitant des grenouilles inactives dans leur refuge, en habitat fermé, forestier.

Ces modèles biomimétiques en agarose utilisés pour les expérimentations de déshydratation sont couplés sur le terrain à une sonde Onset HOBO prov2 TT. L'humidité relative (%) au sol est mesurée au moyen d'une sonde HOBO Pro v2 Ext T/RH (U23-002) avec un pas de temps de 1 minute.

Ces données obtenues *in situ* sont intégrées dans des modèles statistiques de façon à identifier, dans le cadre du paradigme de modélisation inférentiel en vigueur, les prédicteurs environnementaux les plus pertinents de température des organismes (température opérante T_e) et de taux de déshydratation (EWL_{crit}).

Les expériences ont été réalisées lors de chacun des épisodes de chaleur extrêmes et aussi lors de journées conformes aux normes saisonnières de la fin de l'hiver/début du printemps (période d'activité reproductrice des adultes) et de l'été.

Pour supprimer, ou limiter très fortement, les risques de propagation d'une éventuelle virose, des précautions élémentaires sont appliquées comme le nettoyage et la désinfection au moyen d'un viricide (Virkon ®) du matériel (bottes, etc) conformément aux préconisations usuelles, et explicitement mentionnées dans l'autorisation de capture de *Rana pyrenaica* 2016.

Les facteurs microclimatiques enregistrés pendant la durée des expériences sont l'humidité relative (%) de l'air à 1 m de hauteur (datalogger HOBO Pro v2 Ext T/RH (U23-002) mesurée avec un pas de temps de 1 minute et l'humidité relative (%) au sol (datalogger HOBO Pro v2 Ext T/RH (U23-002) mesurée avec un pas de temps de 1 minute. En même temps, la température opérante (T_e) est mesurée comme approximation de la température corporelle (T_b) des individus, pour les différents facteurs (fermé vs ouvert, actif vs inactive) et pour les deux tailles d'avatars (petite vs grande); des datalogger HOBO Pro v2 Ext T/T (U23-001) sont installés à cet effet dans les modèles.

Dans ce rapport, priorité est donnée à l'étude des changements de masse des avatars, qui doivent être corrélés (c'est une condition forte d'application de la méthode) au taux de déshydratation, appelé aussi taux de perte hydrique. Exprimé comme un taux relatif de perte hydrique ramené à une unité de temps horaire, il est noté *EWL* (pour *evaporative water loss*). La pesée des avatars s'effectue au moyen d'une balance de précision (modèle Kern EMB-202, précision 0.01 g). *EWL* est simplement la différence de masse pendant un pas de temps donné, divisée par la masse initiale, et ramenée à l'unité de temps horaire (1 heure).

Pour modéliser de façon plus détaillée le processus de déshydratation, les expériences ont été conduites aux heures les plus chaudes de la journée (entre 14h et 17h) avec un pas de temps horaire. Il s'agit d'expériences réalisées de façon répliquée, dans l'espace (en doublant le nombre d'avatars en agarose) et dans le temps (en répétant les mesures 3 fois). *Une première session d'expériences* a été réalisée à la fin de l'hiver et au début du printemps pour capturer les processus liés aux effets d'un épisode de chaleur extrême *hivernal*, organisée selon l'échéancier organisée selon l'échéancier du tableau VI. *Une deuxième session d'expériences* a été réalisée à la fin du printemps et durant l'été pour capturer les processus liés aux effets d'un épisode de chaleur extrême *estival*, organisée selon l'échéancier du Tab. LXV et Tab. LXVI.

Tab. LXV. dates de la première session d'expériences réalisée pour capturer les processus liés aux effets d'un épisode de chaleur extrême hivernal.

Date	Site	Conditions météorologiques particulières
16/2/2019	Aspe	
26/2/2019	Aspe	chaleur extrême hivernale
28/2/2019	Aspe	
16/3/2019	Aspe	

Tab. LXVI. dates de la deuxième session d'expériences réalisée pour capturer les processus liés aux effets d'un épisode de chaleur extrême estival.

Date	Site	Conditions météorologiques particulières
18/6/2019	Irati	chaleur précoce estivale (hors canicule)
26/6/2019	Irati	chaleur extrême estivale (1er épisode caniculaire été 2019)
22/7/2019	Aspe	chaleur extrême estivale (2ème épisode caniculaire été 2019)
13/8/2019	Aspe	
14/8/2019	Aspe	
24/8/2019	Aspe	

8.3 Résultats

8.3.1 Suivi de la reproduction de Rana pyrenaica : Variation d'abondance des têtards

Depuis 2012, un indice d'abondance des têtards et son écart-type associé sont calculés pour chaque saison de reproduction. Celui-ci est alors comparable d'année en année pour chaque site. La Fig. 147 restitue ces estimations, par année et par site.

Les effectifs estimés (nombre de têtards au m²) varient fortement d'un site à l'autre et d'une année à l'autre. Les sites d'Esterençuby à l'ouest, et d'Aspe Est à l'est, sont les sites où les ruisseaux sont les plus densément peuplés par les têtards de l'espèce (de 2 à 12 têtards au m²). A l'inverse, les le nombre de têtards est faible à nul sur Leccumberry et Larrau notamment. D'une année sur l'autre, les densités estimées peuvent varier d'un simple au triple (exemple d'Esterençuby, années 2015 et 2016).

A noter : les sites « Lecumberry II » et le site « Aspe Est II » ne sont suivis que depuis 2017. Comme en 2017 et en 2018, aucune reproduction n'a été observée sur le site Lecumberry II.

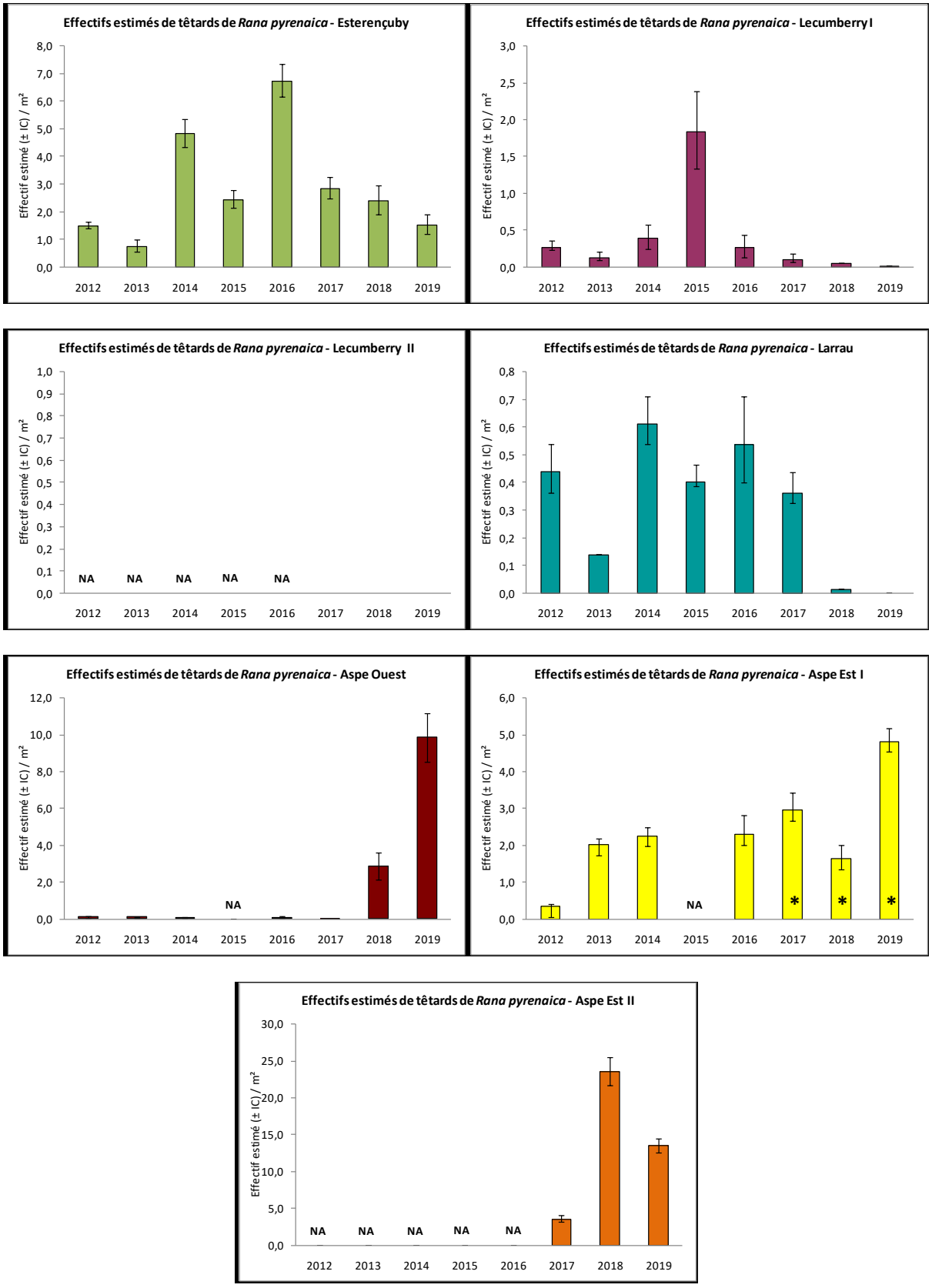


Fig. 147. Evolution des estimations de l'abondance des têtards sur les sept sites suivis, années 2012 à 2019.

- ***Influence des phénomènes des paramètres climatiques sur la reproduction***

Les données de reproduction ont été mises en lien avec les variables climatiques. Voici les variables retenues, sur la base desquelles une série d'analyse type Analyse par Composantes Principales (ACP) ont été réalisées (Tab. LXVII, Fig. 148).

Tab. LXVII. Tableau récapitulatif des valeurs météorologiques annuelles.

Année		2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Densités de têtards au m²	Esterençuby	26	7	47	32	68	27	15	10
	Lecumberry I	4	1	3	4	2	1	1	0
	Larrau	7	3	10	8	6	6	0	0
	Aspe Ouest	1	0	0	NA	1	0	2	5
	Aspe Est I	5	24	34	NA	16	18	13	50
	Aspe Est II	NA	NA	NA	NA	NA	38	88	159
Crues printanières (Précipitation Max entre Avril et Juin à Pau - mm)		28	49	36	45	23	32	91	23
Chute de neige (total précipitation entre nov. Et février - mm)		345	625	671	556	448	289	531	349
Douceur printanière (moyenne des T° max entre mars et juillet)		21	20	21	22	20	22	21	21
Ensoleillement printanier (durée d'ensoleillement entre mars et juillet - h)		970	886	948	935	837	1022	837	1036
Froid hivernal (moyenne des T° mini entre novembre et février)		3	3	4	4	5	3	3	4
Froid au printemps (moyenne des T° mini entre mars et juillet)		10	10	11	11	11	11	11	10
Température minimale au printemps (T°mini enregistrée entre mars et juillet)		-1	-2	1	-1	0	1	-3	0

Les différents sites colonisés semblent réagir de façon différente aux variations climatiques annuelles. Les sites de la forêt d'Iraty semblent ainsi fortement corrélés **positivement aux froids hivernaux et printaniers** (hauteur de neige hivernale, etc...). A l'inverse, les stations de la vallée d'Aspe semblent principalement corrélées **négativement par les crues printanières**.

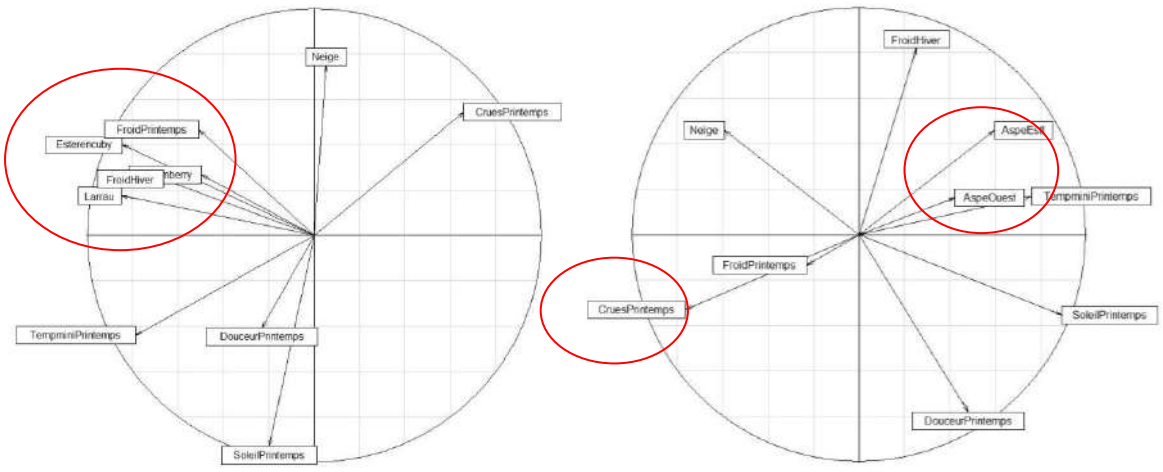


Fig. 148. Analyse par Composantes Principales pour les sites de la forêt d'Iraty (à gauche) et la vallée d'Aspe (à droite) sur la base des résultats des années 2012 à 2019.

8.3.2 Position de la température optimale de Rana pyrenaica dans la distribution des températures des cours d'eau étudiés

Les séries chronologiques de température des cours d'eau n'étant pas exploitables jusqu'en 2018 (en raison de données manquantes et/ou entachées d'erreurs liées aux exondations), l'analyse est faite à partir des séries de 2019, en limitant la saison de développement des têtards à la période du 1er février 2019 au 18 juin 2019.

La série temporelle de données pour le site d'Aspe ouest (population béarnaise) n'étant pas disponible au moment de la rédaction du rapport, la série obtenue sur le site d'Estérençuby sert de cadre structurant pour la population basque. La distribution des températures est présentée sous forme : i/ d'un résumé des statistiques majeures (Tab. LXVIII), ii/ d'histogrammes des fréquences et iii/ de courbe de densité (Fig. 149 et Fig. 150).

Tab. LXVIII. Statistiques descriptives des séries temporelles de températures des cours d'eau étudiés pour la saison de développement des têtards (période du 1er février 2019 au 18 juin 2019; n = 6599 mesures).

Cours d'eau (altitude en mètres)	T_{min} – Température minimale (°C)	T_{25} – Q1 (°C) des températures	T_{med} – Température médiane (°C)	T_{moy} – Température moyenne (°C)	T_{75} – Q3 (°C) des températures	T_{max} – Température maximale (°C)
Estérençuby (900 m)	1.69	5.77	6.94	7.06	8.19	12.41
Ossau 1 (1100 m/ milieu ouvert)	0.08	3.98	6.58	7.22	9.96	22.99
Ossau 2 (700 m/ milieu ouvert)	1.85	7.32	8.89	8.73	10.19	14.41

Contre toute attente, avec une température moyenne (T_{moy}) de 7.06 °C, une T_{min} de 1.69°C et une T_{max} de 12.41°C (amplitude $T_{max} - T_{min}$ = 10.72°C), **la température du chenal dans le cours d'eau permanent d'Estérençuby abritant une population de *Rana pyrenaica* n'atteint jamais la température optimale estimée pour les têtards de l'espèce** (T_{opt} = 13.1°C ou 14.2°C selon la méthode d'investigation, à savoir TPC vs EAVC, la première étant moins restrictive des deux) des têtards (Fig. 149 et Fig. 150). En outre, seulement 21% des températures sont situées dans la fenêtre thermique d'activité estimée, au-dessus de la limite inférieure (LAT = 8.4 °C). L'écart entre la température optimale et la température moyenne du cours d'eau et ($T_{opt} - T_{moy}$) est compris entre 6.04°C et 7.14°C selon la méthode d'estimation de T_{opt} , i.e. TPC vs EAVC). Il convient de rappeler ici que la fenêtre thermique d'activité construite à partir des courbes de vigueur d'activité (EAVCs) est plus étroite que la gamme de tolérance thermique établie au moyen des courbes de performance thermique (TPCs), seule la première approche correspondant à une mesure de l'activité volontaire, donc en principe plus révélatrice de la réalité biologique *in situ*.

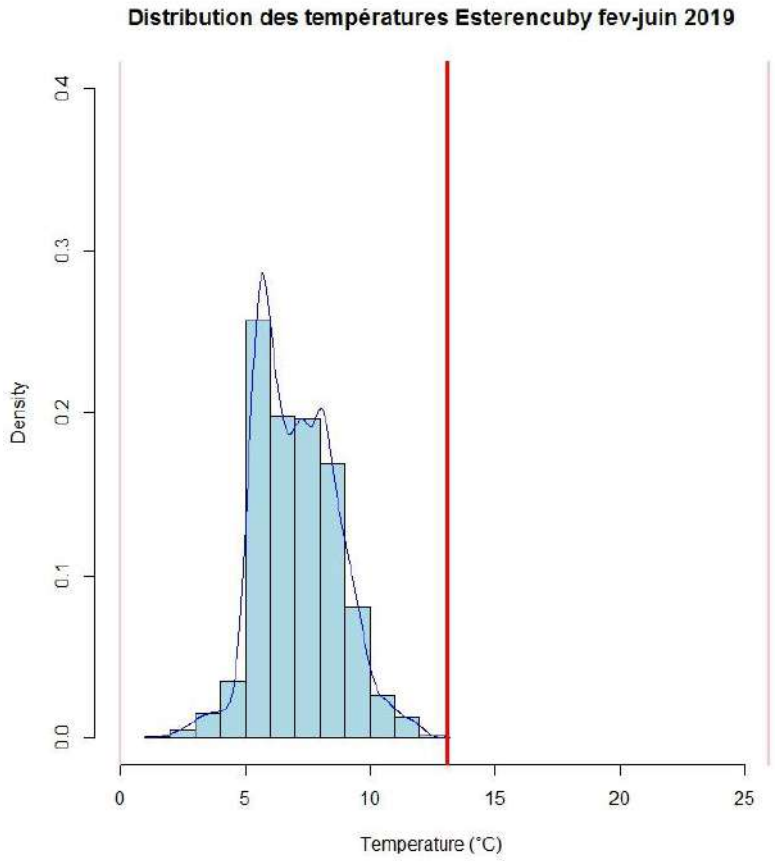


Fig. 149. Superposition de la température optimale obtenue par l'approche TPC (T_{opt} = 13.1 °C , trait rouge épais) et de la gamme de tolérance (CT_{min} = – 0.1°C à CT_{max} = 26.3°C, entre les deux traits rouges fins) de Rana pyrenaica sur la courbe de densité (trait continu bleu) et l'histogramme des températures du cours d'eau d'Estérençuby pour la saison de développement des têtards (période du 1er février 2019 au 18 juin 2019).

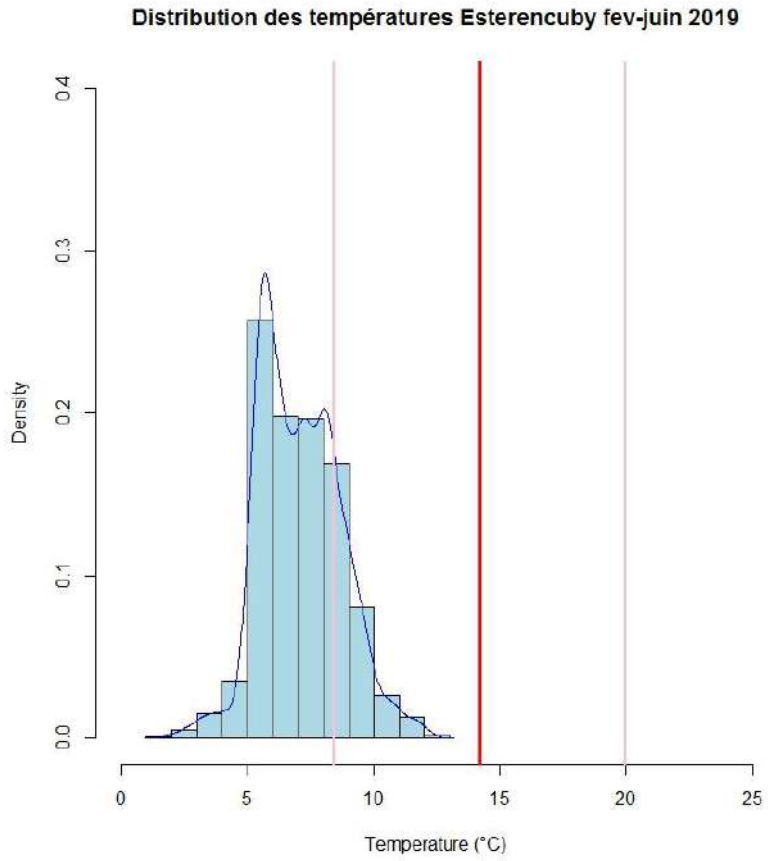


Fig. 150. Superposition de la température optimale obtenue par l'approche EAVC (T_{opt} = 14.2 °C , trait rouge épais) et de la fenêtre thermique d'activité de 11,6 ° (LAT = 8.4°C à UAT = 20.0°C, entre les deux traits rouges fins) de Rana pyrenaica sur la courbe de densité (trait continu bleu) et l'histogramme des températures du cours d'eau d'Estérençuby pour la saison de développement des têtards (période du 1er février 2019 au 18 juin 2019).

Les cours d'eau à fonctionnement intermittent, en milieu prairial (Ossau 1) et milieu forestier (Ossau 2), qui n'hébergent pourtant aucune population de *Rana pyrenaica* sont caractérisés par des écarts entre la température optimale et la température moyenne du cours d'eau et (T_{opt} –T_{moy}) plus faibles, compris pour Ossau 1 entre 5.88°C et 6.98°C selon la méthode d'estimation de T_{opt} , i.e. TPC vs EAVC) et pour Ossau 2 entre 4.37°C et 5.47°C selon la méthode d'estimation de T_{opt} , i.e. TPC et EAVC respectivement). Pour ces deux cours d'eau, 35% et 59% respectivement des températures sont situées dans la fenêtre thermique d'activité, au-dessus de la limite inférieure (LAT = 8.4 °C). Pour Ossau 1, les températures optimales estimées $T_{opt-TPC}$ = 13.1°C et $T_{opt-EAVC}$ = 14.2°C sont atteintes dans 12% et 9% des cas respectivement. Pour Ossau 2, les températures optimales estimées $T_{opt-TPC}$ = 13.1°C et $T_{opt-EAVC}$ = 14.2°C sont atteintes dans 2% et 0.1% des cas respectivement (Fig. 151).

Sans tenir compte de l'hétérogénéité des micro-habitats d'un cours d'eau, les informations statistiques sommaires indiquent, qu'en théorie, des petits ruisseaux aux régimes hydrologiques naturels différents et plus chauds possèdent des caractéristiques thermiques en apparence plus favorables, car plus proches de la température optimale estimée pour les têtards de *Rana pyrenaica*.

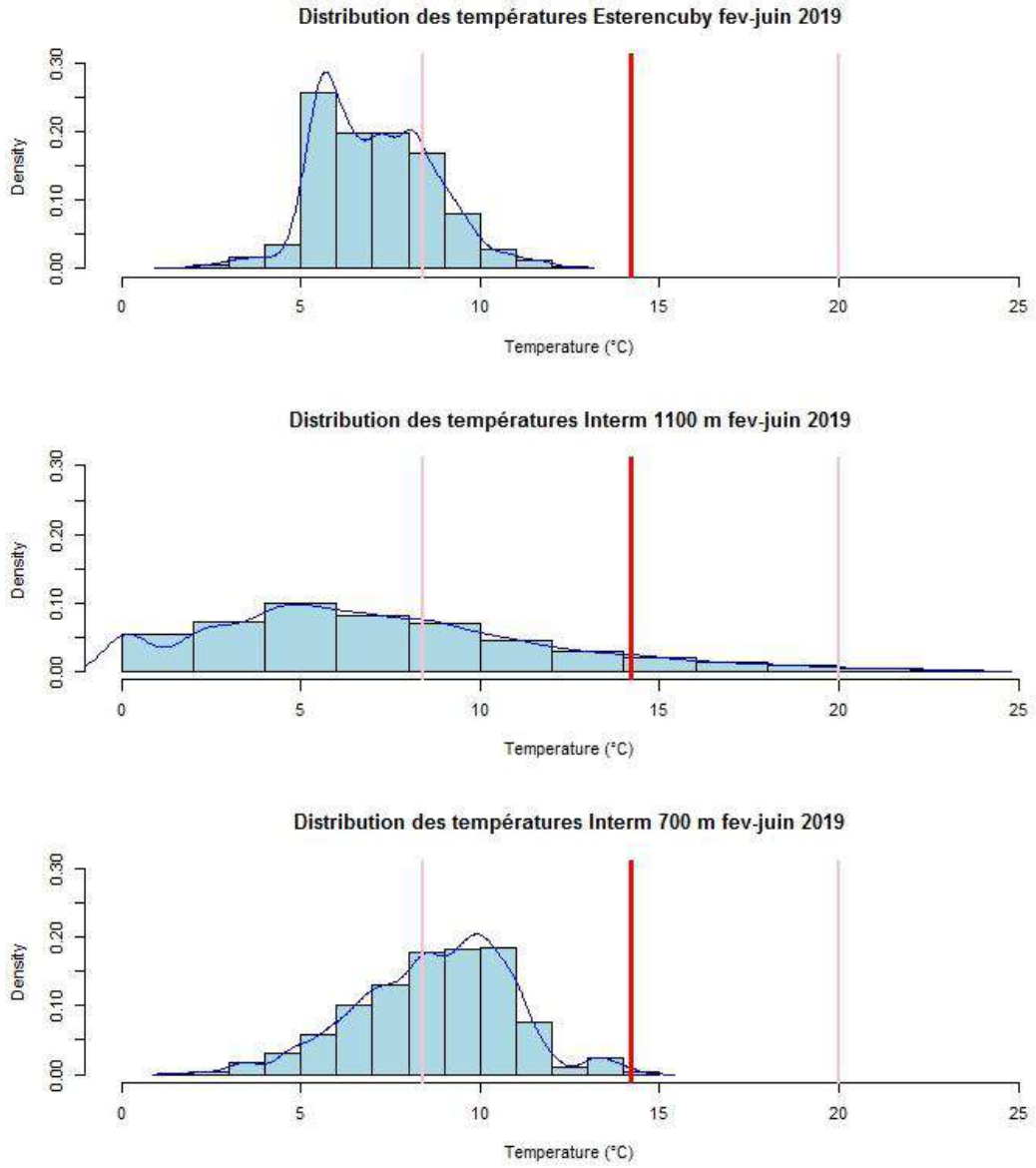


Fig. 151. Superposition de la température optimale obtenue par l'approche EAVC (T_{opt} = 14.2 °C , trait rouge épais) et de la fenêtre thermique d'activité de 11,6 ° (LAT = 8.4°C à UAT = 20.0°C, entre les deux traits rouges fins) de Rana pyrenaica sur la courbe de densité (trait continu bleu) et l'histogramme des températures pour 3 cours d'eau pendant la saison de développement des têtards (période du 1er février 2019 au 18 juin 2019): (en haut) ruisseau permanent d'Estérençuby, (au milieu) ruisseau temporaire en milieu ouvert Ossau 1 et (en bas) ruisseau temporaire en milieu fermé Ossau 2.

Au final, il transparaît que le développement des têtards de *Rana pyrenaica* s'effectue dans des eaux bien plus froides que les analyses écophysiologiques et comportementales l'indiqueraient *a priori*. Dans ce cas, comment expliquer que des têtards se développent dans une eau qui n'atteint jamais la température optimale d'activité mesurée sur le terrain, par deux approches complémentaires différentes ? Comme l'indiquent les suivis naturalistes faits (suivis de réussite annuelle de la reproduction cf § 8.3.1), les têtards exploitent des vasques isolées ou des micro-habitats marginaux plus chauds que le chenal, et la réponse est donc à chercher en fait dans l'hétérogénéité des micro-habitats d'un cours d'eau et les stratégies d'utilisation de l'habitat par l'espèce au cours de son cycle vital (HUEY, 1991).

8.3.3 Etude expérimentale in situ de la déshydratation et de l'influence possible du comportement au moyen des avatars en agarose

- **Résultats des expériences hivernales et caractérisation des effets de l'événement extrême chaud du 27/02/2019**

Les taux horaires d'évaporation (*EWL*) obtenus lors des 5 expériences hivernales de terrain (3/1/2019; 2/27/2019; 2/17/2019; 2/22/2019; 3/16/2019) sont présentés et comparés facteur par facteur: taille (petit modèle en agarose versus grand modèle) et comportement imité (modèle en agarose exposé à l'air, avatar d'un individu adulte actif versus modèle en agarose caché sous du bois, avatar d'un individu adulte inactif). A l'exception de la dernière (3/16/2019), ces expériences réalisées en hiver ne bénéficiaient pas de réplication spatiale. Compte tenu du nombre limité d'expériences, les analyses statistiques par GLM seront envisagées à l'issue du programme.

Les statistiques simples pour les deux modalités des deux facteurs sont exprimées par les valeurs moyennes et l'écart-type (Tab. LXIX) comparées deux-à-deux en terme d'écart (*ΔEWL = EWLact-EWLinactif*) et de ratio (*EWLact/EWLinactif*). Les écart-types parfois du même ordre de grandeur que la moyenne (notamment pour le ratio EWLact/EWLinactif et pour les EWLinactif) témoignent de l'importance de la variabilité des résultats et incitent d'une part à une certaine prudence sur l'interprétation de certains résultats et d'autre part à la poursuite de ces expériences jusqu'à la fin du programme.

Pour la première fois, des expérimentations in situ permettent d'illustrer de façon indirecte les taux de déshydratation, et donc la vulnérabilité, de grenouilles adultes lors d'épisodes chauds qui surviennent de façon précoce en fin d'hiver. Celles-ci indiquent que comparé à un avatar en situation de refuge (individu sensé être inactif), le taux de déshydratation est en moyenne 13.50 fois plus élevé chez un avatar exposé (individu supposé actif); ce ratio est deux fois plus élevé (*EWLact/EWLinactif* = 26.022) chez des avatars en agarose de grande taille.

Pour les avatars imitant des grenouilles actives, les pertes hydriques sont en moyenne 1.30 fois plus importantes pour les petits modèles (mimant *Rana pyrenaica*) que pour les modèles de grande taille, traduisant une plus grande vulnérabilité des petites espèces. Ce constat prévaut aussi pour les avatars protégés par du bois (imitant des grenouilles supposées inactives, en refuge), de façon exacerbée (le ratio s'élève à 1.90).

A: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les petits avatars inactifs (*sEWLinactif*) versus pour les petits avatars actifs (*sEWLactif*) ; A: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les grands avatars inactifs (*lEWLinactif*) versus pour les grands avatars actifs (*lEWLactif*) ; C: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les petits avatars inactifs (*sEWLinactif*) versus pour les grands avatars inactifs (*lEWLinactif*) ; D: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les petits avatars actifs (*sEWLactif*) versus pour les grands avatars actifs (*lEWLactif*) (Tab. LXIX).

Tab. LXIX. Statistiques simples (valeur moyenne ± écart-type) décrivant les taux relatifs horaires de perte hydrique (EWL pour evaporative water loss) obtenus en hiver pour les deux modalités des deux facteurs et comparaison deux-à-deux en terme d'écart (ΔEWL = EWLact-EWLinactif) et de ratio (EWLact/EWLinactif).

A	sEWLinactif	sEWLactif	ΔEWL = EWLactif-EWLinactif (Ecart)	EWLactif/EWLinactif (Ratio)
Petit modèle	0.009 ± 0.010	0.038 ± 0.011	0.029 ± 0.015	13.503 ± 14.047

B	lEWLinactif	lEWLactif	ΔEWL = EWLactif-EWLinactif (Ecart)	EWLactif/EWLinactif (Ratio)
Grand modèle	0.005 ± 0.007	0.031 ± 0.014	0.026 ± 0.015	26.028 ± 28.107

C	sEWLinactif	lEWLinactif	ΔEWL = lEWLinactif-sEWLinactif (Ecart)	sEWLinact/lEWLinactif (Ratio)
Modèle inactif (refuge)	0.009 ± 0.010	0.005 ± 0.007	-0.004 ± 0.004	1.901 ± 0.884

D	sEWLactif	lEWLactif	ΔEWL = lEWLactif-sEWLactif (Ecart)	sEWLactif/lEWLactif (Ratio)
Modèle actif (exposé)	0.038 ± 0.011	0.031 ± 0.014	-0.007 ± 0.010	1.302 ± 0.293

L'analyse graphique (Fig. 152) permet de dégager quelques tendances, qui seront à confirmer statistiquement ultérieurement. Sur cette figure, tous les points (avatar petite taille, c'est-à-dire avatar type *Rana pyrenaica*) et les triangles (avatar grande taille) sont situés au-dessus de la ligne pointillée, qui représente la ligne d'égalité des EWL (au plan mathématique, il s'agit de la bissectrice définie par $EWL_{actif} = EWL_{inactif}$); dans la mesure où tous les points sont dans le plan supérieur, ceci indique que les taux horaires d'évaporation (EWL_{actif}) sont supérieurs dans les avatars exposés à l'air, sans dépasser des valeurs de 0.06. Pour autant, les taux horaires d'évaporation des avatars protégés ($EWL_{inactif}$), à l'abri dans un refuge sous du bois, ne sont pas forcément nuls et varient fortement sans dépasser des valeurs de 0.035.

L'épisode extrême chaud (type "canicule hivernale") du 27 février 2019 se démarque nettement : indiqué par un point rouge (avatar petite taille, c'est-à-dire avatar type *Rana pyrenaica*) et un triangle rouge (avatar grande taille) sur la Fig. 152 ne se traduit pas par une hausse des EWL_{actif} , mais par une augmentation des $EWL_{inactif}$. Comparée à la moyenne calculée pour les autres expériences hivernales en excluant la valeur du 27/2/2019, la valeur d' $EWL_{inactif}$ pour la journée exceptionnellement chaude du 27/02/2019 (0.005 ± 0.006 pour les petits avatars vs 0.003 ± 0.004 pour les grands avatars) est multipliée par 5.18 pour les modèles en agarose de petite taille et par 5.41 pour les modèles en agarose de petite taille. Par contraste, la valeur d' EWL_{actif} pour cette journée exceptionnellement chaude n'est pas affectée et reste du même ordre de grandeur (x 1.1 pour les modèles en agarose de petite taille et x 0.76 pour les modèles en agarose de petite taille).

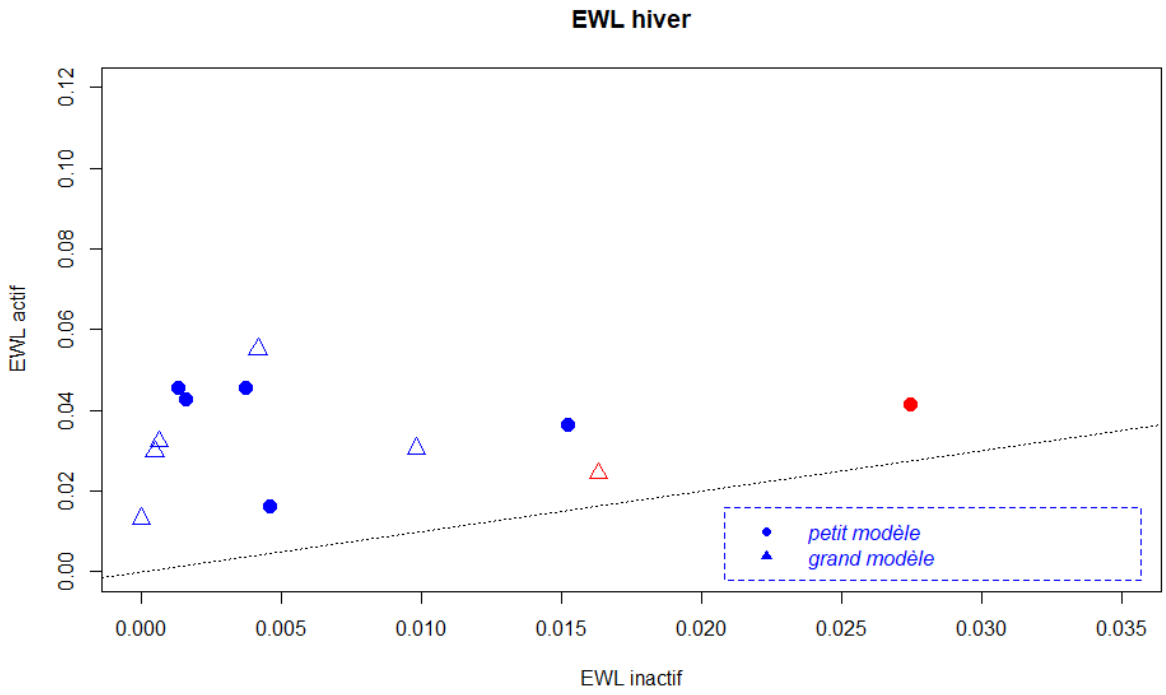


Fig. 152. Caractérisation des taux horaires d'évaporation (EWL) obtenus lors des 5 expériences de terrain hivernales (3/1/2019; 2/27/2019; 2/17/2019; 2/22/2019; 3/16/2019).

Les points représentent les valeurs *d'EWL* pour les petits modèles en agarose et les triangles représentent les valeurs d'EWL pour les grands modèles en agarose. En ordonnée, les valeurs *d'EWL* des modèles en agarose exposés à l'air (avatar d'un individu adulte actif) et en abscisse les valeurs *d'EWL* des avatars inactifs, typiquement cachés sous du bois. L'épisode extrême chaud du 27 février 2019 est indiqué par un point rouge (avatar petite taille, c'est-à-dire de type *Rana pyrenaica*) et un triangle rouge (avatar grande taille).

- Résultats des expériences estivales et caractérisation des effets des deux canicules (fin juin et fin juillet 2019)

Comme précédemment, les taux horaires d'évaporation (*EWL*) obtenus lors des 4 expériences de terrain (6/18/2019 ; 7/22/2019 ; 8/14/2019; 8/24/2019) sont présentés et comparés facteur par facteur: taille (petit modèle en agarose versus grand modèle) et comportement imité (modèle en agarose exposé à l'air, avatar d'un individu adulte actif versus modèle en agarose caché sous du bois, avatar d'un individu adulte inactif). Contrairement aux expériences réalisées en hiver, cette série estivale bénéficiait d'une réplication spatiale (2 modèles de chaque taille) et temporelle (3 mesures pendant l'après-midi); il en résulte un plus grand nombre de mesures, sans pour autant atteindre l'effectif critique permettant des analyses statistiques robustes par GLM, qui seront envisagées à l'issue du programme.

Les statistiques simples pour les deux modalités des deux facteurs sont exprimées par les valeurs moyennes et l'écart-type (tableaux xx) comparées deux-à-deux en termes d'écart (*ΔEWL = EWLact-EWLinactif*) et de ratio (*EWLact/EWLinactif*). Les écart-types parfois du même ordre de grandeur que la moyenne (notamment pour le ratio EWLact/EWLinactif et pour les EWLinactif) témoignent de l'importance de la variabilité des résultats et incitent d'une part à une certaine prudence sur l'interprétation de certains résultats et d'autre part à la poursuite de ces expériences jusqu'à la fin du programme.

L'analyse graphique (Fig. 153) permet de dégager quelques tendances, qui seront à confirmer statistiquement ultérieurement. Sur cette figure, tous les points (avatar petite taille, c'est-à-dire avatar type *Rana pyrenaica*) et les triangles (avatar grande taille) sont situés au-dessus de la ligne pointillée, qui représente la ligne d'égalité des EWL (au plan mathématique, il s'agit de la bissectrice définie par $EWL_{actif} = EWL_{inactif}$); dans la mesure où tous les points sont dans le plan supérieur, ceci indique que les taux horaires d'évaporation (EWL_{actif}) sont supérieurs dans les avatars exposés à l'air, sans dépasser des valeurs de 0.12. Pour autant, les taux horaires d'évaporation des avatars protégés ($EWL_{inactif}$), à l'abri dans un refuge sous du bois, ne sont pas forcément nuls et varient fortement sans dépasser des valeurs de 0.035.

Les mesures de déshydratation effectuées lors des deux épisodes extrêmes chauds caniculaires des 6/18/2019 puis 7/22/2019 forment le nuage de point le plus à droite; comparativement aux mesures mesures effectuées lors de journées estivales sans excès de chaleur, elles se manifestent non pas par une hausse des EWL_{actif} , mais par une augmentation des $EWL_{inactif}$.

Dans le rapport précédent (MALLARD, 2018a), il était avéré que les avatars en agarose indiquaient certainement une vulnérabilité plus forte des grenouilles de petite taille, compte tenu de taux de déshydratation supérieurs, notamment durant les heures chaudes de la journée. Les expérimentations réalisées en 2019 affinent cette conclusion, en indiquant en plus que comparé à un avatar en situation de refuge (individu sensé être inactif), ce taux est en moyenne 15.77 fois plus élevé chez un avatar exposé (individu supposé actif); ce ratio est deux fois moindre (*EWLact/EWLinactif* = 8.66) chez des avatars en agarose de grande taille.

Pour les avatars imitant des grenouilles actives, les pertes hydriques sont en moyenne 1.39 fois plus importantes pour les petits modèles (mimant *Rana pyrenaica*) que pour les modèles de grande taille, confirmant une plus grande vulnérabilité théorique des petites espèces. Ce constat prévaut aussi pour les avatars protégés par du bois, quoique dans une moindre mesure (le ratio n'est que de 1.12).

A: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les petits avatars inactifs (*sEWLinactif*) versus pour les petits avatars actifs (*sEWLactif*) ; A: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les grands avatars inactifs (lEWLinactif) versus pour les grands avatars actifs (*lEWLactif*) ; C: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les petits avatars inactifs (*sEWLinactif*) versus pour les grands avatars inactifs (*lEWLinactif*) ; D: taux relatifs horaires de perte hydrique pour les petits avatars actifs (*sEWLactif*) versus pour les grands avatars actifs (*lEWLactif*) (Tab. LXX).

Tab. LXX. Statistiques simples (valeur moyenne ± écart-type) décrivant les taux relatifs horaires de perte hydrique (EWL pour evaporative water loss) obtenus en été pour les deux modalités des deux facteurs et comparaison deux-à-deux en terme d'écart (ΔEWL = EWLact-EWLinactif) et de ratio (EWLact/EWLinactif).

A	sEWLinactif	sEWLactif	ΔEWL = EWLactif-EWLinactif (Ecart)	EWLactif/EWLinactif (Ratio)
Petit modèle	0.010 ± 0.010	0.067 ± 0.026	0.058 ± 0.020	15.775 ± 12.712

B	lEWLinactif	lEWLactif	ΔEWL = EWLactif-EWLinactif (Ecart)	EWLactif/EWLinactif (Ratio)
Grand modèle	0.008 ± 0.007	0.050 ± 0.019	0.042 ± 0.014	8.662 ± 3.722

C	sEWLinactif	lEWLinactif	ΔEWL = lEWLinactif-sEWLinactif (Ecart)	sEWLinact/lEWLinactif (Ratio)
Avatar inactif (refuge)	0.010 ± 0.010	0.008 ± 0.006	-0.002 ± 0.006	1.120 ± 0.908

D	sEWLact	lEWLact	ΔEWL = lEWLactif-sEWLactif (Ecart)	sEWLactif/lEWLactif (Ratio)
Avatar actif (exposé)	0.067 ± 0.026	0.050 ± 0.019	-0.017 ± 0.018	1.396 ± 0.456

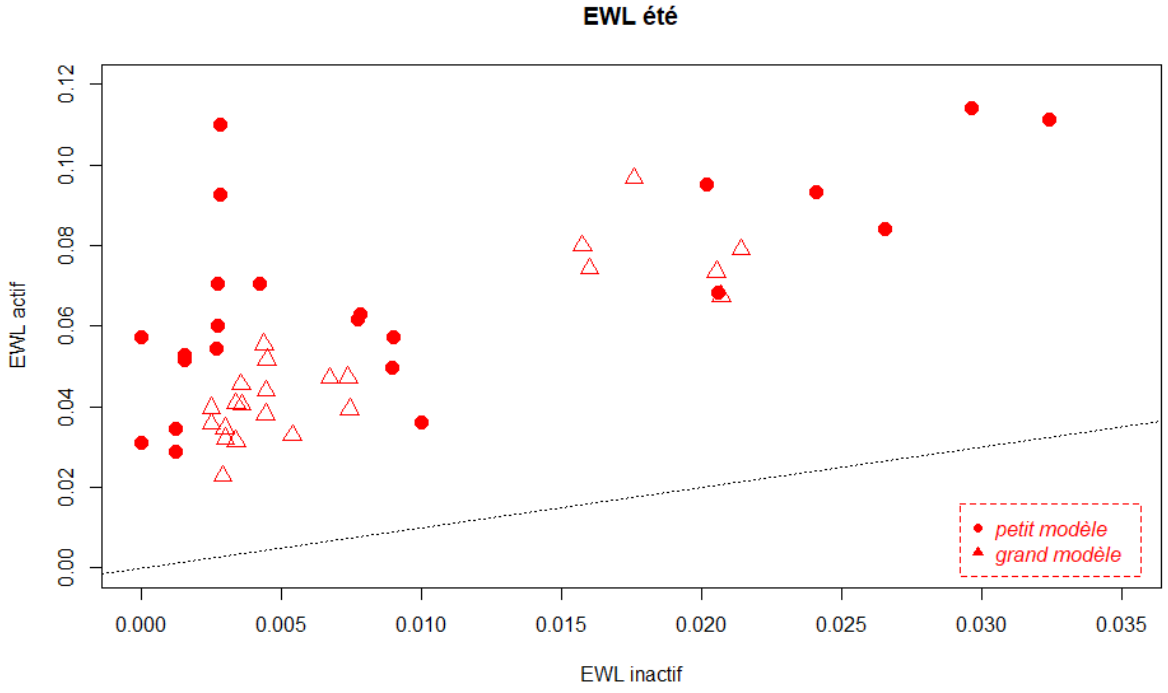


Fig. 153. Caractérisation des taux horaires d'évaporation (EWL) obtenus lors des 4 expériences répliquées de terrain estivales (6/18/2019 ; 7/22/2019 ; 8/14/2019; 8/24/2019).

Les points représentent les valeurs *d'EWL* pour les petits modèles en agarose et les triangles représentent les valeurs *d'EWL* pour les grands modèles en agarose. En ordonnée, les valeurs *d'EWL* des modèles en agarose exposés à l'air (avatar d'un individu adulte actif) et en abscisse les valeurs *d'EWL* des avatars inactifs, typiquement cachés sous du bois.

- Les évènements extrêmes chauds hivernaux ont-ils des effets différents de ceux survenant lors des canicules estivales ?

En hiver comme en été, le taux de déshydratation chez un avatar exposé (individu supposé actif) est en moyenne plus élevé comparé à un avatar en situation de refuge (individu sensé être inactif). En été comme en hiver, ce taux est du même ordre de grandeur chez les avatars de petite taille (x 13.50 en hiver vs x 15.77 en été); chez les modèles de grande taille, ce ratio est quatre fois plus élevé en hiver (*EWLact/EWLinactif* = 26.02) qu'en été (*EWLact/EWLinactif* = 8.66) ce qui pourrait indiquer une vulnérabilité plus marquée des grenouilles de grosse taille si des individus étaient contraints de sortir de leur refuge ou d'être actives pendant la journée lors d'épisodes hivernaux de forte chaleur.

En hiver comme en été, pour les avatars imitant des grenouilles actives, les pertes hydriques sont plus importantes pour les petits modèles (mimant *Rana pyrenaica*) que pour les modèles de grande taille, confirmant une plus grande vulnérabilité théorique des petites espèces (en hiver, ce rapport est en moyenne de 1.30 et en été de 1.39). Pour les avatars protégés par du bois (imitant des grenouilles inactives, en situation de refuge), les pertes hydriques sont également plus importantes pour les petits modèles, l'intensité variant du simple au double selon la saison (en hiver le ratio est de 1.90 alors qu'il n'est que de 1.12 en été).

En été comme en hiver, il ressort (Fig. 154) que les épisodes extrêmes chauds (type "canicule hivernale" ou "canicule estivale") se caractérisent nettement non pas par une hausse des $EWL_{actifif}$ mais par une augmentation des $EWL_{inactif}$: autrement dit, les épisodes caniculaires, qu'elle que soit la saison, augmenteraient la déshydratation de façon proportionnellement plus importante chez des individus inactifs, cachés sous un abri sommaire tel que l'est une branche. Ce phénomène semble encore plus prégnant chez les avatars de petite taille.

Enfin, autre leçon importante : les épisodes extrêmes chauds type "canicule hivernale" semblent, de façon absolue, avoir des effets sur les taux de perte hydrique moins marqués que pendant ceux de type "canicule estivale". De façon relative, les épisodes extrêmes chauds type "canicule hivernale" peuvent toutefois avoir des effets plus forts que les journées "normales" d'été.

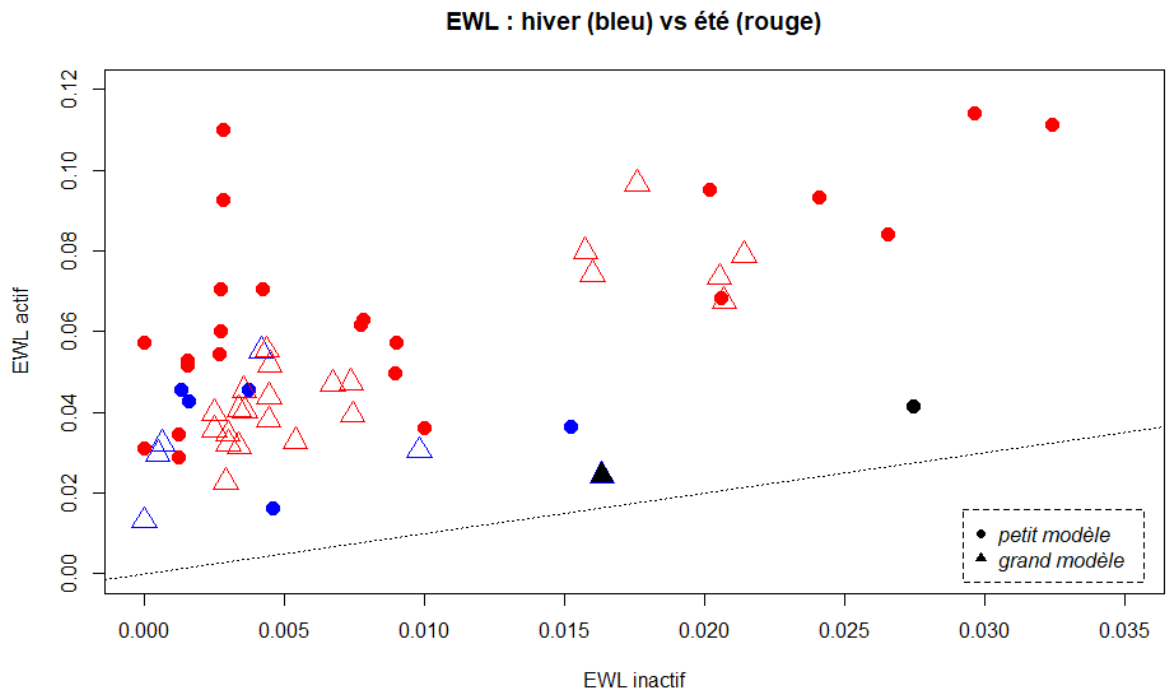


Fig. 154. Caractérisation combinée des taux horaires d'évaporation (EWL) obtenus lors des 5 expériences de terrain hivernales (couleur bleue) et 4 estivales (couleur rouge).

Les points représentent les valeurs *d'EWL* pour les petits modèles en agarose et les triangles représentent les valeurs *d'EWL* pour les grands modèles en agarose. En ordonnée, les valeurs *d'EWL* des modèles en agarose exposés à l'air (avatar d'un individu adulte actif) et en abscisse les valeurs *d'EWL* des avatars inactifs, typiquement cachés sous du bois. L'épisode extrême chaud du 27 février 2019 est indiqué par un point noir (avatar petite taille, c'est-à-dire de type *Rana pyrenaica*) et un triangle noir (avatar grande taille).

8.4 Discussion

8.4.1 Changement climatique et réussite de la reproduction chez Rana pyrenaica

Les résultats sont corrélés en fonction des sites à diverses variables climatiques. Les sites de la forêt d'Iraty semblent donc fortement corrélés **positivement aux froids hivernaux et printaniers** (hauteur de neige hivernale, etc.). Quand les stations de la vallée d'Aspe semblent principalement corrélées **négativement par les crues printanières**.

Les résultats de comptage mettent en évidence de fortes variations dans la réussite de reproduction annuelle. Le constat est assez inquiétant dans le secteur de la forêt d'Iraty : la reproduction est en forte baisse sur les sites historiques de Larrau et de Leccumberry. De même, le site d'Esterençuby montre une baisse d'effectifs assez important, même si les densités restent élevées comparativement aux autres sites. Il conviendra donc de surveiller les résultats des années à venir.

En vallée d'Aspe, le constat semble meilleur, avec des effectifs en hausse sur les trois sites suivis. Attention toutefois à l'analyse aux résultats obtenus sur « Aspe Ouest », probablement biaisé. Les phénomènes de crues impactent en effet.de façon différente les comptages en fonction des sites, ce qui s'explique aisément par leurs dispositions respectives :

– Aspe Ouest correspond en effet à un transect situé en marge d'une population plus importante **en amont**. Des phénomènes de crues printaniers entraînent donc des phénomènes de lessivage et de dévalaison probablement défavorable à l'échelle de la population. Mais à l'échelle du site et d'un point strictement comptable, ce phénomène entraîne une corrélation positive entre crues et nombres de têtards, puisque le transect « reçoit » alors des individus venant de l'amont, qui, s'ils survivent, finissent leur croissance plus en aval (Fig. 155).

– C'est exactement l'inverse qui se produit en Aspe Est, où les sites suivis sont situés en tête de bassin. Les phénomènes de lessivage font donc baisser mécaniquement le nombre de têtards sur le site suivi, sans recrutement possible en aval.

Ce phénomène a par exemple été observé cette année sur le site de Aspe Ouest : 92 têtards ont été comptabilisés lors du premier passage sur une seule placette (probablement issus d'une même ponte), 61 têtards répartis sur 19 des 30 placettes lors du deuxième passage (soit 20 jours après un épisode pluvieux de grande importance, avec notamment 21 mm de précipitation le 16 mai), puis 129 têtards répartis sur 19 nouvelles placettes lors du troisième passage. De toute évidence, ces têtards proviennent de l'amont (Fig. 155).

Sur Aspe Ouest, 59 % des têtards ont disparu entre le passage 1 (01/05/2019) et le passage 2 (04/06/2019). Cette disparition est probablement imputable aux phénomènes de crues. La baisse est encore de 63 % entre le passage 2 et 3 (05/07/2019), mais ce deuxième chiffre doit être pondéré par le fait qu'une partie des têtards a pu, à cette date, se métamorphoser et quitter le milieu aquatique.

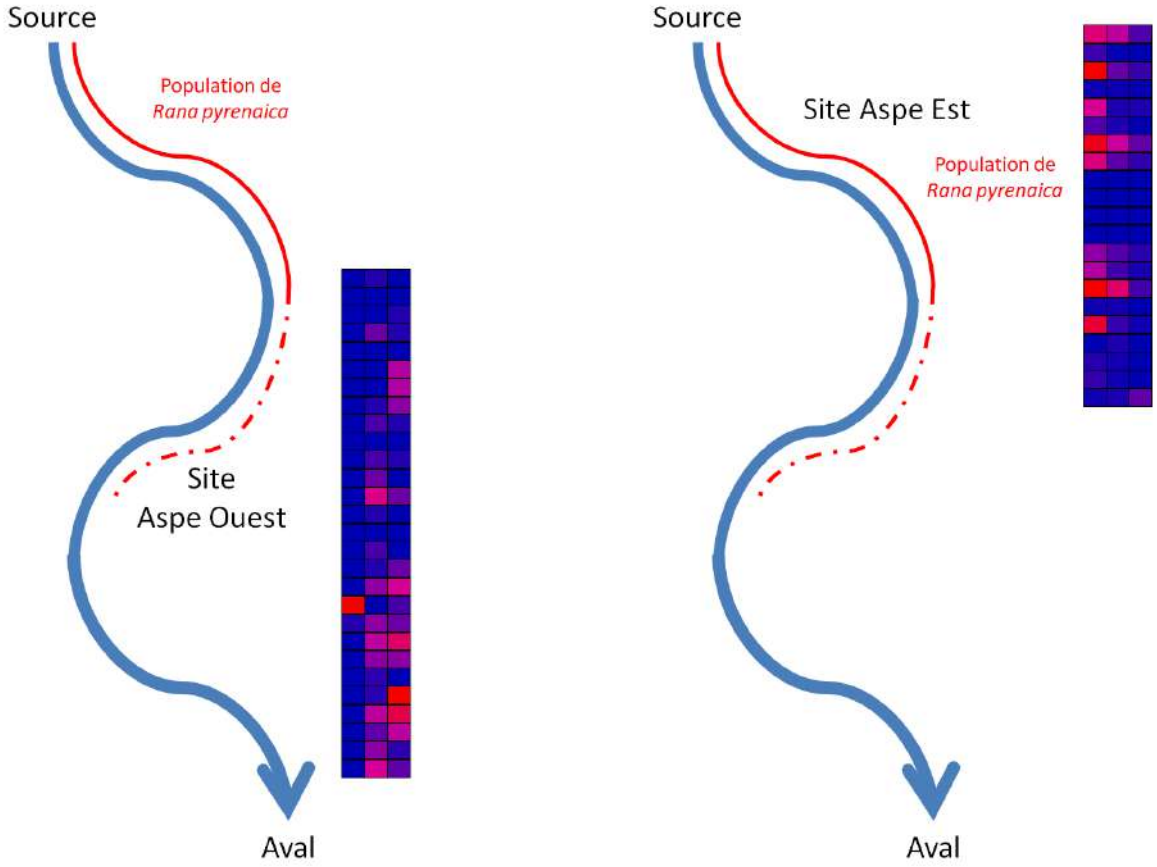


Fig. 155. Représentation schématique des placettes de suivi sur les sites Aspe Ouest et Aspe Est.

Les couleurs indiquent l'abondance des têtards (bleu = absence, rouge = présence) sur les différentes placettes de suivis et les trois colonnes indiquent les trois passages de l'année 2019. L'apport depuis l'amont de têtards est très visible aux passages 2 et 3 sur Aspe Ouest. La disparition progressive des têtards au cours des passages est visible sur Aspe Est.

Les conséquences de cette dérive vers l'aval peuvent être importantes sur les estimations d'abondance au moyen des modèles à N-mélanges, déjà assorties d'une incertitude non négligeable (traduite par un grand intervalle de confiance). Ces aspects ont été discutés en détail par Berroneau et al. (2015). Rappelons que ces modèles à N-mélanges (décrits initialement par (ROYLE, 2004) requièrent un certain nombre de conditions d'application, qui, lorsqu'elles ne sont pas respectées, peuvent conduire à des biais importants (COUTURIER *et al.*, 2013) évoquent des sous-estimations possibles d'un facteur x 2.19 comparées aux estimations par CMR pour une population de tortue d'Hermann). Cela ne remet pas en question l'intérêt des modèles à N-mélanges (BERRONEAU *et al.*, 2015), qui restent incontournables pour l'étude d'espèces aussi menacées que *Rana pyrenaica* et ne peuvent être remplacées par des méthodes alternatives comme les méthodes de CMR (COUTURIER *et al.*, 2013). Ces modèles fournissent des éléments solides sur la dynamique à moyen et long terme permettant une analyse de tendances; toutefois, l'existence de crues plus ou moins importantes selon les années, et selon les sites (vallée d'Aspe versus forêt d'Iraty), pourrait donc amener un biais dont l'ampleur reste à apprécier avant la fin du programme.

8.4.2 Etude écophysiologique de Rana pyrenaica et caractérisation de sa niche thermique au cours de son cycle vital

- Saisonnalité, utilisation de l'habitat par Rana pyrenaica et épisodes de chaleur extrême.

Des deux réponses majeures face au changement climatique (adaptation génétique vs changement de comportement), la réponse génétique rapide est rarement adoptée. Un changement de comportement, en rapport avec un usage d'habitat privilégié, est plus souvent choisi; autrement dit, la thermorégulation comportementale qui conduit un individu à se déplacer vers un habitat favorable dans sa dimension thermique (dans le sens où il permet d'éviter une exposition à des températures > T_e). Prosaïquement, l'individu choisit d'utiliser un habitat plus frais. Toutefois, l'intérêt d'une telle stratégie peut être contrecarré par le fait qu'elle entraîne une réduction du temps d'activité et confine les individus dans des habitats sub-optimaux avec pour corollaire un déclin dans la taille de population ou une extinction. Chez les amphibiens, en fait, la déshydratation représente un risque, une contrainte physiologique, plus restrictive que la température (BARTELT *et al.*, 2010). Les amphibiens, sous l'effet combiné des conditions environnementales (ex rayonnement solaire, vent…), subissent continuellement des pertes hydriques (EWL) par la peau (SNYDER & HAMMERSON, 1993) et doivent se maintenir en-deçà d'un taux de déshydration critique (EWL_{crit}). Les amphibiens peuvent retarder les effets adverses de la déshydration par des voies physiologique (réponses anti-diurétiques par exemple) ou comportementales (postures ou déplacements dirigés); ils cherchent ainsi à trouver un équilibre entre température corporelle et taux de déshydration optimaux. Le problème est qu'ils ne peuvent pas optimiser les deux (TRACY *et al.*, 2010 ; MITCHELL & BERGMANN, 2016). Ainsi, des individus déshydratés sont plus sensibles à des variations de température (performance et T_{opt} réduites) et des températures élevées diminuent la tolérance à la déshydratation (performance et EWL_{crit}) (ANDERSON & ANDRADE, 2017). Des suivis de terrain, corroborés par des expériences en laboratoire, indiquent que les amphibiens cherchent des environnements (habitats) qui leur permettent de maintenir une hydratation correcte au prix de subir des températures environnementales sous-optimales (i.e. $T_e < T_{opt}$).

De ce fait, toute investigation sérieuse sur les effets potentiels du changement climatique sur les populations d'amphibiens doit intégrer à la fois les forçages thermique et hydrique, sous peine de sévèrement sous-estimer les risques.

Localement, pour *Rana pyrenaica*, les résultats exploratoires font apparaître (cf § 8.3.3) que les différentes populations locales connues semblent réagir de façon différente aux variations climatiques annuelles. Ainsi, la réponse numérique (en l'occurrence l'abondance estimée) sur les sites de la forêt d'Iraty apparaît corrélée **positivement aux froids hivernaux et printaniers** (hauteur de neige hivernale, etc…) tandis que sur les stations de la vallée d'Aspe elle semble principalement corrélée **négativement aux crues printanières**. Comme expliqué au paragraphe 8.1.3, ces résultats appellent donc de nouvelles investigations pour : 1) comprendre pourquoi et comment des printemps et hivers plus chauds impactent le milieu et les populations et 2) mesurer plus précisément l'impact des crues sur la dispersion et la survie des têtards vers l'aval.

Les expériences effectuées cette année confirment les résultats obtenus l'année précédente notamment pour :

- le facteur "taille" (petit avatar versus grand avatar) qui permet de modéliser la réponse de *Rana pyrenaica* par rapport à des espèces plus grosses comme *Rana temporaria* ou *Bufo spinosus*. Comme exprimé dans le rapport précédent (MALLARD, 2018a), les expériences de terrain et la

bibliographie indiquent que les espèces de petite taille sont plus vulnérables au changement climatique que les espèces de grande taille.

- le facteur “exposition” (individu actif en surface vs individu inactif en refuge) qui permet de capturer dans les modèles l’effet supposé contre-adaptatif généré par une réduction forcée de l’activité en surface (correspondant par exemple à celle d’un individu adulte se déplaçant à la recherche de proies) et une augmentation du temps passé inactif dans un micro-habitat refuge qui limite les risques de déshydratation (EWL_{crit}). Pour reconstruire expérimentalement les conditions créées par un micro-habitat refuge, un gros morceau de bois mort est choisi dans l’environnement immédiat de l’expérience. Etant superficiel, il représente non pas les conditions d’un refuge utilisé de façon saisonnière mais plutôt les conditions d’un refuge provisoire utilisé au cours d’un cycle nycthéméral, tel que l’est un microhabitat fonctionnel par exemple (HUEY, 1991), typiquement un gîte nocturne ou diurne pour échapper à une insolation trop forte.

Le facteur “condition environnementale” (considéré avec un habitat fermé, forestier et un habitat ouvert, prairial) n’est pas traité dans ce rapport. Sa prise en compte dans les modèles statistiques permettra d’envisager la réponse comportementale et de comprendre l’intérêt de sélectionner un type d’habitat qui réduise l’exposition à des températures > T_e. Les écart-types parfois du même ordre de grandeur que la moyenne (notamment pour le ratio EWLact/EWLinactif et pour les EWLinactif) témoignent de l’importance de la variabilité des résultats et incitent d’une part à une certaine prudence sur l’interprétation de certains résultats et d’autre part à la poursuite de ces expériences jusqu’à la fin du programme.

L’année 2019, avec ses trois vagues de chaleur exceptionnelles, a été mise à profit pour mettre en place un dispositif expérimental complémentaire pour comprendre le premier point relatif à l’effet de vagues de chaleur précoces (cf § 8.3.3) : si les épisodes extrêmes chauds type "canicule hivernale" semblent, de façon absolue, avoir des effets sur les taux de perte hydrique moins marqués que pendant ceux de type "canicule estivale", de façon relative, ils ne doivent pas être sous-estimés car ils ont des effets plus forts que les journées "normales" d’été. Par ailleurs, les épisodes caniculaires, qu’elle que soit la saison, augmenteraient la déshydratation de façon proportionnellement plus importante chez des individus inactifs, cachés sous un abri sommaire tel que l’est une branche. Ce phénomène semble encore plus prégnant chez les avatars de petite taille.

De façon très nette, en hiver comme en été, le taux de déshydratation chez un avatar exposé (individu supposé actif) est en moyenne 13 à 16 fois plus élevé (x 13.50 en hiver vs x 15.77 en été) comparé à un avatar en situation de refuge (individu sensé être inactif). En hiver comme en été, pour les avatars imitant des grenouilles actives, les pertes hydriques sont plus importantes pour les petits modèles (mimant *Rana pyrenaica*) que pour les modèles de grande taille, confirmant une plus grande vulnérabilité théorique des petites espèces (en hiver, ce rapport est en moyenne de 1.30 et en été de 1.39). Pour les avatars protégés par du bois (imitant des grenouilles inactives, en situation de refuge), les pertes hydriques sont également plus importantes pour les petits modèles, l’intensité variant du simple au double selon la saison (en hiver le ratio est de 1.90 alors qu’il n’est que de 1.12 en été).

- Rana pyrenaica …. une grenouille en eaux froides

Il est temps de mettre en regard l’information acquise sur les températures de l’eau (notamment la distribution des valeurs de celles-ci) et sur les préférences thermiques de cette espèce, autrement dit d’examiner s’il y a cohérence avec ce que l’on sait de la température optimale pour *Rana pyrenaica*. A ce jour, aucune information n’existe sur la niche thermique des adultes (voir le volet 2 de l’étude plus loin) mais on en sait un peu plus pour les larves. Les études écophysiologiques et comportementales

réalisées sur les têtards de l'espèce durant l'année 2017 (MALLARD, 2017b) étaient bâties autour de deux approches complémentaires : la première approche (Fig. 156) reposait sur la construction de courbes de performance thermique (abrégées en TPC) tandis que la deuxième (Fig. 157) se basait sur la mesure de l'activité et de la vigueur d'activité (abrégées en EAVC), comme alternative à la performance.

L'établissement des TPCs se fait à partir de la température corporelle (classiquement notée T_b) et non de la température du milieu ambiant, ici l'eau (température notée T_w). Il n'est cependant pas possible de mesurer la température corporelle des têtards qui se fait habituellement au niveau du cloaque chez les grands amphibiens. Compte tenu de la taille des têtards de *Rana pyrenaica*, et surtout de leur très grande vulnérabilité, nous avions utilisé T_w comme proxy de T_b des têtards ce qui est une approximation réaliste étant donné que les têtards n'ont que peu –ou pas– de capacité de thermorégulation physiologique.

La caractérisation des EAVCs (ce que l'on appelle une vigueur d'activité) repose sur une mesure de budget temporel d'activité, défini lui-même comme la durée passée en dehors d'un refuge pendant un laps de temps donné. Cependant, les têtards de Grenouille des Pyrénées ne font pas partie de cette catégorie puisqu'ils ne disposent a priori pas de refuge au sens strict du terme. Ainsi pour cette étude, nous avions défini le budget temporel alloué à l'activité comme la durée pendant laquelle l'individu s'implique dans un effort physique visible pendant un laps de temps donné. D'après nos observations, les têtards ont très peu de types d'activité différents ; ils se résument au déplacement et à l'alimentation, qui tiennent une place prépondérante dans la survie des têtards.

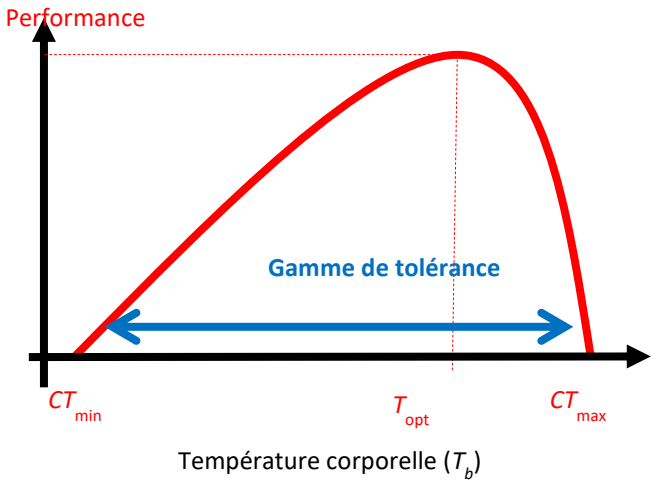


Fig. 156. Allure générale d'une courbe de performance thermique illustrant les paramètres d'intérêt : CTmin, CTmax et Topt (d'après Huey et al. 2012).

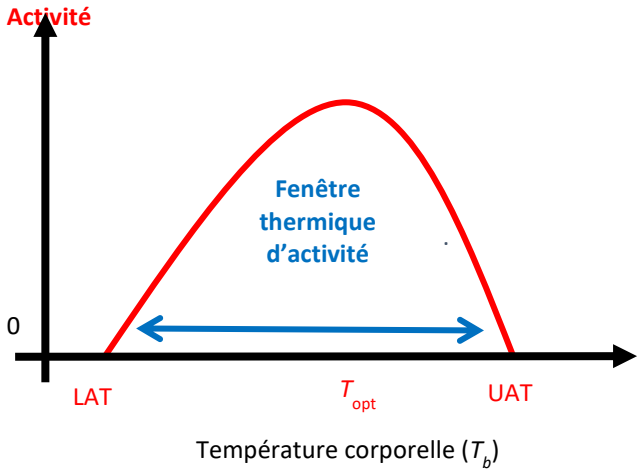


Fig. 157. Allure générale d'une courbe d'activité illustrant les paramètres d'intérêt : LAT, UAT, Topt (d'après Gunderson & Leal 2016).

La première approche (basée sur les TPCs) conduisait à une T_{opt} estimée de 13,1 °C et une gamme de tolérance de 26,4 à 37,4°C (selon la performance testée) tandis que la deuxième approche (construite autour des EAVCs) fournissait une T_{opt} estimée supérieure de 1,1 °C (à savoir 14,2 °C) et une fenêtre thermique d'activité de 11,6 °C. La plus petite fenêtre thermique obtenue à partir de l'EAVC contraste avec la plus grande gamme de tolérance thermique révélée par les TPCs. Les différences s'expliquent simplement par le fait que les organismes ne se livrent pas à des activités sur toute la gamme de température qu'ils peuvent tolérer (HUEY *et al.*, 2012) et que les deux approches ne mesurent pas exactement les mêmes phénomènes. De nos deux approches, seule la deuxième correspond à une mesure de l'activité volontaire, et elle devrait être plus révélatrice de la réalité biologique de terrain.

- Rana pyrenaica : une espèce généraliste d'un point de vue thermique?

Dans le paradigme actuel, une espèce spécialiste d'un point de vue thermique est sensée présenter de meilleures performances sur une largeur de performance faible par rapport à une espèce généraliste qui va montrer des performances moyennes dans une gamme de performance plus importante (ANGILLETTA *et al.*, 2002)**. Les recherches menées en 2017 indiquaient que les têtards sont des généralistes avec une largeur de performance très importante au vue de la gamme de température du milieu**. Ces résultats sont cohérents, puisque ces organismes semblent se rapprocher de la thermoconformité (peu de possibilité de thermorégulation comportementale) et que leur habitat thermique est très variable. **Il leur est donc indispensable d'avoir un niveau de performance important sur une large gamme de température, la sélection pour une sensibilité thermique de type généraliste est donc probable**. Cette conclusion ne repose que sur l'analyse des TPCs, et n'est qu'une hypothèse à ce stade qui doit être étayée et confrontée avec les informations tirées des EAVCs, dans un corpus théorique encore manquant.

A moins que les températures d'activité optimale, de gamme de tolérance ou de fenêtre thermique d'activité soient surestimées (ce qui serait étonnant car elles ont été établies par deux approches congruentes), ces observations amènent de nouvelles questions importantes:

– en limite nord de répartition, *Rana pyrenaica* réalise-t-elle son cycle biologique dans des conditions très éloignées de l'optimalité?

– l'écart important avec l'optimalité correspond-il à une "marge de sécurité", comme le suggèrent certains travaux théoriques (MARTIN & HUEY, 2008) ?

– l'écart observé n'est-il qu'apparent, la sélection de microhabitats marginaux et peu profonds de bord de vasque (de thermorégulation active) permettant d'exploiter des températures plus proches de l'optimalité?

Une hypothèse pourrait être que les populations nord-pyrénéennes sont actuellement confinées pour des raisons particulières (fragmentation d'habitat par exemple) à des cours d'eau trop froids pour l'espèce, où leur développement serait apparemment éloigné de l'optimalité celle-ci étant en fait compensée par l'exploitation de micro-habitats plus chauds. Dans le cas contraire, il existerait une sorte de "marge de sécurité écophysiologique" (en tout cas à l'état larvaire), dont l'existence reste à démontrer et qui en tout cas, invite à comprendre si elle pourrait conférer à l'espèce un avantage adaptatif vis-à-vis du changement climatique.

Une partie des réponses est certainement à chercher plus au sud, côté aragonais et navarrais, où se développent des populations de *Rana pyrenaica* peut-être plus proches des conditions écologiques optimales de l'espèce. Ce challenge passe indubitablement par la mise en place de collaborations internationales fortes.

8.5 Conclusion

Au cours de son cycle biologique*, Rana pyrenaica* exploite différents milieux et affronte des changements importants liés de façon directe ou indirecte aux changements climatiques. L'eau de la rivière est l'unique environnement pour les œufs et les têtards, mais cet environnement connait d'importantes modifications dont on commence seulement à envisager l'importance: impact des crues sur la dispersion et la survie des têtards vers l'aval d'une part, et importance des événements extrêmes chauds précoces (printemps et hivers plus chauds) d'autre part semblent déterminants. Les informations sont lacunaires encore pour le premier élément, mais la connaissance progresse pour le second aspect. L'étude du stade "œuf", véritable défi au plan méthodologique et déontologique, difficile et délicate, est écartée. Pour les têtards, la compréhension des effets directs et indirects relève d'observations comportementales et de comptages directs sur le terrain tandis que pour les adultes, le choix a été fait pour des raisons méthodologiques et déontologiques surtout, d'envisager une approche indirecte basée sur le comportement d'avatars, autrement dit de modèles biophysiques imitant les propriétés thermo- et hydro-régulatrices des amphibiens adultes. La thermorégulation comportementale devrait conduire tout individu adulte, d'une part à fuir les habitats très exposés à la chaleur extrême et d'autre part, à limiter leur activité en passant plus de temps dans un micro-habitat refuge.

Dans la première partie de ce chapitre, il est avancé que les facteurs corrélés négativement à l'abondance des têtards (printemps et hivers chauds, crues printanières), semblent confirmer un impact négatif d'un changement du climat sur les populations de Grenouille des Pyrénées, illustré par la **baisse des effectifs observés sur certains sites**. Dans la deuxième partie, il est indiqué que **le développement des têtards de *Rana pyrenaica* s'effectue dans des eaux bien plus froides que les analyses écophysiologiques et comportementales l'indiqueraient *a priori***, en soulevant une question cruciale: comment expliquer que des têtards se développent dans une eau qui n'atteint jamais la température optimale d'activité mesurée sur le terrain? Dans la troisième partie, basée sur l'approche expérimentale indirecte il est confirmé un peu plus que *Rana pyrenaica* (comme toutes les espèces de petite taille) est plus vulnérable au changement climatique que les espèces de grande taille. De façon

inédite, le design expérimental nouveau mis en place cette année permet de comprendre d'une part la réponse hydrique théorique d'individus adultes dans des habitats très exposés à la chaleur extrême et, d'autre part, de la comparer à celle d'individus privilégiant l'inactivité dans un micro-habitat refuge. Il est avéré **qu'en hiver comme en été, le taux de déshydratation chez un avatar exposé (individu supposé actif) est en moyenne 13 à 16 fois plus élevé** (x 13.50 en hiver vs x 15.77 en été) **comparé à un avatar en situation de refuge** (individu sensé être inactif). Enfin, l'année 2019, avec ses trois vagues de chaleur exceptionnelles, a été mise à profit pour mettre en place un dispositif expérimental complémentaire pour comprendre l'effet de vagues de chaleur précoces : si les épisodes extrêmes chauds type "canicule hivernale" semblent, de façon absolue, avoir des effets sur les taux de perte hydrique moins marqués que pendant ceux de type "canicule estivale", de façon relative, ils ne doivent pas être sous-estimés car ils ont des effets plus forts que les journées "normales" d'été. Par ailleurs, **les épisodes caniculaires, qu'elle que soit la saison, augmenteraient la déshydratation de façon proportionnellement plus importante chez des individus inactifs, réfugiés sous un abri sommaire**.

Ces conclusions ne sont pas définitives et les suivis (comptages directs de têtards) doivent être continués tout comme les expériences sur les modèles bio-mimétiques. Pour les deux aspects de la recherche, les écart-types parfois du même ordre de grandeur que la moyenne témoignent de l'importance de la variabilité des résultats et incitent d'une part à une certaine prudence sur l'interprétation de certains résultats et d'autre part à la poursuite de ces expériences jusqu'à la fin du programme.

Volet innovant de la recherche, il est prévu en 2020 d'explorer au moyen d'imagerie thermique *in situ*, **l'existence chez les têtards d'une stratégie de sélection de microhabitats marginaux et peu profonds de bord de vasque comme stratégie de thermorégulation active permettant d'exploiter des températures plus proches de l'optimalité**. Ceci permettra peut-être de comprendre pourquoi les têtards se développent dans une eau qui n'atteint jamais la température optimale d'activité mesurée sur le terrain.

PARTIE IV. LES REPTILES

Chapitre 9. Timon lepidus (Daudin, 1802) – Lézard ocellé

Auteurs : *Florèn Hugon****,*** *Maud Berroneau, Chloé Dugast,* ***Contributeurs :*** *Frank D'Amico, Mégane Chapelet, Michaël Guillon, Maximilien Lavagna.*

Résumé : Le maintien de l'activité biologique du Lézard ocellé, espèce ectotherme indicatrice du changement climatique en milieu dunaire littoral, dépend de facteurs climatiques. De plus, ces lézards sont des reptiles à faible capacité de dispersion et représentent donc de bons modèles quant au seuil d'acceptation de modifications abiotiques. Le suivi 2019 des populations de Lézard ocellé est à mi-programme, avec 2 années précédemment analysées. Ce chapitre 9 répertorie les différents constats perçus au cours des trois premières années de suivis, de 2017 à 2019 et apporte des pré-analyses des observations face aux conditions abiotiques. Des cartes de répartition de l'espèce sont comparées afin d'observer les déplacements potentiels de noyaux de populations. Afin de connaître la probabilité d'occupation, des modèles d'occupation à une saison et à multi saisons ont été réalisés par la méthode Mackenzie. Également, un travail sur les optimums de détection est proposé suite aux analyses statistiques visant à corréler les observations effectuées avec les facteurs climatiques prélevés sur le terrain. Ces analyses permettent de faire ressortir des tendances sur les préférences thermiques de l'espèce dans différents contextes météorologiques.

Mots-clés : activité biologique, écophysiologie, facteurs climatiques, Lézard ocellé, modèle corrélatif, modèle d'occupation, optimum de détection, préférences thermiques, seuil d'acceptation.

9.1 Introduction

Le Lézard ocellé a été sélectionné comme reptile indicateur du changement climatique dans le cadre du programme Sentinelles du Climat car il s'agit d'une espèce thermophile qui colonise la quasi-totalité du milieu dunaire entre l'embouchure de l'Adour et la pointe du Verdon-sur-Mer. Cela en fait un bon modèle pour étudier les capacités d'adaptation ou non face aux modifications des conditions abiotiques de l'habitat d'accueil (RUGIERO *et al.*, 2013 ; KENNETH DODD JR, 2016).

Hors, les habitats préférentiels du Lézard ocellé en dune grise sont fragiles et soumis à différents risques et perturbations dus au changement climatique (érosion, submersion marine, etc.) (LE TREUT, 2013). Les hypothèses de l'impact du changement climatique sur le Lézard ocellé sont donc :

- Mouvement de noyaux et extinction locale possible de populations suite à la disparition de stations remarquables
- Adaptation éco-physiologique jusqu'à un certain seuil

L'objectif du suivi de cet indicateur est la mise en évidence d'une tendance évolutive de la répartition et de l'abondance du Lézard ocellé en lien avec d'éventuelles variations climatiques.

Dans cet objectif, des suivis d'occurrence sont mis en place depuis 2016 pour évaluer l'occupation des sites suivis et la qualité de l'habitat disponible. Le Lézard ocellé est l'une des espèces qui devrait

répondre le plus rapidement au réchauffement climatique local du fait notamment de son caractère ectotherme. Cette particularité force les individus à vivre sur des milieux bien spécifiques qui leur permettent de réaliser leur cycle de vie dans les meilleures conditions. Des tests en captivité ont été réalisés sur le Lézard ocellé : il s'est avéré qu'il maintenait une activité lorsque la température de son corps se trouvait entre 21.2 et 34.5 °C. En dessous de cette température plusieurs fonctions vitales sont ralenties et au-dessus il risquerait un choc thermique (BUSASK & VISNAW, 1989). De plus, il a de faibles capacités de dispersion en raison de son exigence écologique ce qui ne lui permet pas de pouvoir coloniser facilement d'autres milieux et l'astreint donc à un secteur de quelques kilomètres sur le cordon dunaire (ARAUJO *et al.*, 2006 ; HUEY *et al.*, 2012).

Chaque suivi protocolé est accompagné de prises de mesures climatiques : température, humidité relative, vitesse du vent, précipitations et radiation solaire. Ces informations seront mises en relation à terme avec les modifications phénologiques, écophysiologiques ou de comportements observés. Pour obtenir le climat local, un réseau de stations météorologiques à 1,50m du sol est implanté le long du littoral girondin et landais. Des stations au ras du sol permettront quant à elles d'apporter la température locale à hauteur de lézard.

En ce qui concerne l'expectative des optimums thermiques et de l'utilisation des niches thermiques par ces lézards, des sondes sont installées dans des gîtes et à l'extérieur de ceux-ci pour mimer un Lézard ocellé au cours de son activité d'ectotherme. Cette démarche tendra à améliorer les connaissances sur les préférences thermiques de l'espèce mais aussi la caractérisation des niches thermiques réalisées et fondamentales afin de répondre à la deuxième hypothèse de l'impact du changement climatique sur le Lézard ocellé, à savoir le seuil d'adaptation éco-physiologique de l'animal face aux modèles de changements climatiques.

9.1.1 L'espèce étudiée face au contexte climatique dunaire

Le Lézard ocellé, *Timon lepidus*, est le plus grand lézard d'Europe. En Gironde, l'individu le plus imposant capturé mesurait 46 cm et pesait 164 grammes (BERRONEAU, 2012). Cette corpulence pour un reptile de zone tempérée à méditerranéenne fait qu'il occupe principalement des milieux ouverts qui présentent un recouvrement végétal faible ou nul.

Sur le reste de son aire de répartition française, il est également présent sur des pelouses calcaires, landes sèches, bois clairs, affleurements rocheux, etc. Il apprécie particulièrement les milieux complexes lui procurant des abris et zones d'insolation comme du branchage, des buissons, des cailloux. Pour que le Lézard ocellé colonise un milieu, il faut que l'habitat lui soit favorable, cela est principalement dû aux nombres d'abris disponibles (DORE *et al.*, 2011). Le Lézard ocellé ne fabrique pas son abri, il a tendance à utiliser les cavités existantes comme par exemple des souches d'arbres ou des terriers de lapin. Une étude sur l'île d'Oléron a montré que la présence du Lézard ocellé était corrélée à celle du Lapin de garenne (DORE *et al.*, 2014). Au plus jeune âge, le Lézard ocellé peut se servir de trous de criquets, de rongeurs, ou encore de débris anthropiques telles que les reliques de pistes allemandes en béton présentes sur une grande partie du littoral girondin et landais.

Sur la côte atlantique, son habitat de prédilection est la dune grise, entre dune blanche non stabilisée et frange forestière. Comme énoncé précédemment pour les juvéniles, le Lézard ocellé adulte est aussi opportuniste en profitant des vestiges de la seconde guerre mondiale : les blockhaus et pistes allemandes abandonnés sont très souvent colonisés. Plus étonnant, ces sites sont parfois colonisés par plusieurs mâles, alors que ceux-ci sont territoriaux pendant la période de reproduction.

Ces aménagements leurs procureraient un substrat parfait pour thermoréguler dès les premiers rayons de soleil ainsi qu'une multitude de cachettes pérennes.

La première menace auquel fait face le Lézard ocellé est la perte de son habitat. Sur l'ensemble de son aire de répartition, les quatre principales raisons sont la fermeture du milieu suite à la déprise agricole, l'extension des zones urbaines et périurbaines, l'extension des cultures intensives (sylviculture) et la fragmentation par densification du réseau routier (BERRONEAU, 2012). D'importantes menaces proviennent également de l'utilisation de pesticides, la présence de gibier et de prédateurs domestiques (chiens et chats) ou encore les prélèvements illégaux pour la terrariophilie. En ce qui concerne le secteur dunaire, les phénomènes climatiques telles que l'érosion éolienne et la submersion marine menacent dangereusement l'habitat du Lézard ocellé : la submersion marine peut effectivement modifier brutalement le trait de côte en quelques heures, rognant le littoral jusqu'à sa dune grise et emportant ainsi des populations de Lézard ocellé lors des périodes d'hivernation.

Le climat en littoral aquitain est plutôt méditerranéen, chaud et sec mais la succession dune blanche – dune grise – massif forestier offre une diversité de niches écologiques et thermiques permettant aux reptiles tels que les lézards ocellés de trouver sur quelques mètres la température et l'humidité ambiante optimales à leur activité biologique saisonnière. La modification de quelques degrés du climat global ou la perte de diversité d'habitats et de gammes de températures au sein d'un domaine vital peuvent donc affecter l'activité individuelle et plus largement la dynamique des populations. Il s'agit alors d'évaluer l'échelle d'adaptabilité de l'espèce face au gradient des modifications climatiques et d'habitats sur ce secteur littoral.

9.1.2 Suivi de l'occupation le long du littoral aquitain

Depuis 2017, des suivis naturalistes ont été mis en place afin d'étudier l'occupation du littoral aquitain par le Lézard ocellé et d'éventuels changements de répartition au cours du temps (MALLARD, 2017b). Ces suivis sont effectués par 3 passages au cours de la saison d'activité sur 79 placettes entre la pointe médocaine (Gironde) et l'embouchure de l'Adour (Landes) : ils permettent d'identifier les noyaux de population, leur expansion et/ou leur réduction, mais aussi d'avoir une vision fine de l'effet concret de phénomènes climatiques pouvant être très localisés (érosion, mouvement de dunes, submersion, modification floristique drastique, etc.).

Les données récoltées sont ensuite analysées à l'aide de modèles d'occupation. Les modèles d'occupation dits uni-saison permettent, à partir d'un jeu de données récoltés sur une saison, d'estimer l'occupation et la probabilité de détection en tenant compte de l'imperfection de la détection (MACKENZIE *et al.*, 2002). Les modèles dits multi-saison sont construits à partir de plusieurs saisons de suivis ce qui permet d'estimer en plus les probabilités de colonisation et d'extinction (MACKENZIE *et al.*, 2003). Ceci permet de suivre l'évolution de l'occupation des sites au cours du temps (ASTRUC *et al.*, 2017 ; ASTRUC *et al.*, 2018). Enfin, *via* l'utilisation de covariables de sites telles que la température de l'air ou la nébulosité et d'échantillonnage telles que la caractérisation de l'habitat, ces modèles intègrent facilement les effets spatio-temporels (ZIPKIN *et al.*, 2017).

9.1.3 Niche thermique

Toutes les espèces sont inféodées à une niche thermique. La niche thermique correspond à la gamme de température permettant un taux de croissance positif de la population (GVOZDIK, 2018). Deux autres publications la définissent comme un hyper-volume à n-dimensions, chacune correspondant à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment

(JORCIN & CHEYLAN, 2017 ; SOBERON & ARROYO-PEÑA, 2017). Nous distinguons ensuite la niche écologique fondamentale et la niche écologique réalisée. La niche fondamentale est l'ensemble des conditions permettant à l'espèce de vivre en absence d'interactions. La niche réalisée correspond à la niche fondamentale réduite par les interactions compétitrices, prédatrices et les facteurs limitants ou agrandie par les interactions bénéfiques telles que la symbiose ou le mutualisme (SOBERON & ARROYO-PEÑA, 2017 ; GVOZDIK, 2018). Ainsi, la niche réalisée est souvent incluse dans la niche fondamentale (SOBERON & ARROYO-PEÑA, 2017). Lors de la modélisation corrélative de la répartition, les données d'occurrence offrent un aperçu de la niche réalisée et le modèle utilisé tente de l'expliciter. Il est intéressant de prospecter l'ensemble de la zone d'étude et de décrire ainsi proprement l'ensemble de la niche réalisée sur cette zone (FELDMEIER *et al.*, 2018).

9.1.4 Modélisation de la répartition

Pour modéliser la répartition d'une espèce, deux approches sont communément utilisées, la modélisation corrélative – très répandue et la modélisation mécanistique – plus difficile à mettre en œuvre mais plus informative. Les modèles corrélatifs établissent un lien statistique entre des données de présence-absence et des variables environnementales. Faciles d'utilisation, ils permettent d'identifier les variables environnementales qui explicitent la répartition (DORMANN *et al.*, 2012). Il existe aussi des modèles mécanistiques qui expliquent la répartition de l'espèce en incluant des paramètres propres à celles-ci (KEARNEY & PORTER, 2009 ; SINERVO *et al.*, 2010). Parmi ces modèles, le modèle mécanistique de Sinervo permet de modéliser l'extinction d'une population selon le temps d'inactivité journalier moyen au cours de la saison de reproduction (SINERVO *et al.*, 2010).

Dans le cadre du programme, la thèse de Florèn HUGON a commencé en octobre 2018, elle s'intitule « Intégration de la variabilité thermique dans un modèle écophysiologique d'extinction ». Ce travail a pour objectif de réaliser la modélisation de la répartition de quatre espèces en Nouvelle-Aquitaine dont le Lézard ocellé *via* une approche mécanistique. Cette approche mécanistique sera développée à partir du modèle de Sinervo et *al.* (2010) qui présente de nombreuses possibilités d'amélioration. Le modèle mécanistique sera mise en relation avec la modélisation corrélative des espèces. La confrontation des deux méthodes permettra de discuter des projections des deux modèles, de leurs similitudes et de leurs différences afin de proposer une modélisation tenant compte des deux approches (CEIA-HASSE *et al.*, 2014a).

9.1.5 Modélisation corrélative

Les modèles corrélatifs de répartition permettent de construire des liens entre des données de présence-absence et des variables environnementales. Ils favorisent l'identification des variables qui orientent la répartition (DORMANN *et al.*, 2012). Les processus qui définissent les limites d'aires sont fixes dans le temps et l'espace, les modèles effectuent des projections statiques (EVANS *et al.*, 2015) et décrivent plutôt un habitat, soit une niche réalisée, plutôt que la niche fondamentale (KEARNEY & PORTER, 2009). La définition de l'espace spatio-temporel sur lequel la niche réalisée est modélisée n'est pas triviale puisque l'environnement change au cours du temps et que les données d'occurrence collectées sur différentes années ne sont donc pas soumises aux mêmes conditions. Dans cette situation, il convient de se demander quel jeu de variables environnementales doit-on considérer et sur quelles résolutions spatiales et temporelles (GUISAN *et al.*, 2017).

Ce type de modélisation a permis d'obtenir un atlas de la répartition européenne des amphibiens et des reptiles qui a été actualisé en 2014 (SILLERO *et al.*, 2014). Cet atlas est sans cesse en évolution avec l'acquisition de nouvelles données. Un atlas a également été réalisé sur la Nouvelle-Aquitaine par Cistude Nature (BERRONEAU, 2014b). La modélisation de la répartition du Lézard ocellé en France a été

réalisée en 2017 sur les régions PACA et Languedoc-Roussillon dans le cadre du plan inter-régional d'actions Lézard ocellé de 2013 à 2017 (ASTRUC *et al.*, 2017). Les auteurs disposaient d'un jeu de données de présence seulement. Ils ont effectué une modélisation à la résolution un hectare et n'ont retenu qu'une seule donnée par pixel de cette maille pour réduire l'effet des biais d'échantillonnage (ASTRUC *et al.*, 2017). La modélisation a été réalisée *via* l'utilisation de modèles additifs généralisés (GAM). Des variables autres qu'environnementales peuvent être intégrées, telle que la dispersion, la couverture végétale ou les degrés jours (HEIKKINEN *et al.*, 2006). Le lien habitat – paysage – démographie peut également permettre une amélioration des projections réalisées (KEITH *et al.*, 2008).

9.1.6 Modélisation mécanistique

L'objectif de l'étude écophysiologique est de projeter des cartes de répartition les plus fiables possibles en utilisant une méthodologie originale qui prendra en compte la variabilité des événements climatiques ; notamment les variations de température. Pour répondre à cet objectif, un modèle mécanistique écophysiologique inspiré du modèle de Sinervo et *al.* (2010) est utilisé. Les modèles mécanistiques permettent d'obtenir des cartes de répartition en explicitant les processus qui définissent les limites des aires de répartition des espèces (KEARNEY & PORTER, 2009 ; EVANS *et al.*, 2015). Les données écophysiologiques sont des variables propres à l'espèce et sous dépendance de l'environnement ; par exemple une gamme de température sur laquelle l'individu peut se reproduire. Chez les ectothermes, le temps d'activité, en particulier pendant le printemps est déterminant pour la fitness de l'organisme (SINERVO *et al.*, 2010). Lors de périodes d'inactivité, l'individu est contraint de rester dans son refuge, ne peut pas rechercher de l'énergie *via* le foraging ou un partenaire sexuel (Fig. 158). Cette réduction du temps d'activité résultant de l'augmentation des températures entraîne une réduction de l'énergie acquise en vue de la reproduction qui conduit à une baisse du succès reproducteur et enfin participe à l'augmentation de la probabilité d'extinction de la population (SINERVO *et al.*, 2010). Le modèle initial est modifié afin de prendre en compte les variations spatiales et temporelles dans le calcul du temps de restriction d'activité.

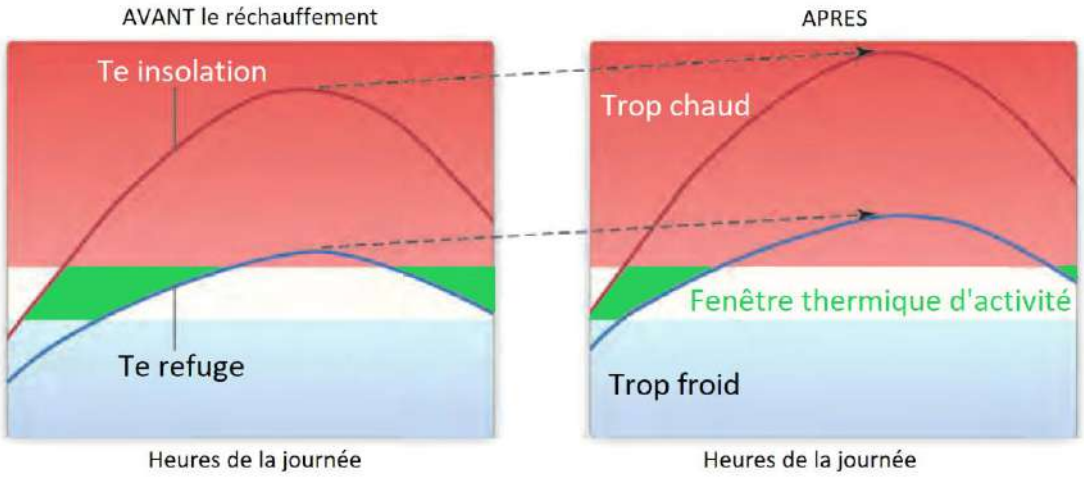


Fig. 158. Fenêtre d'activité thermique en fonction des températures opérantes d'insolation (courbe rouge) et de refuge (courbe bleue), modifié de Huey et al. 2010.

Sinervo et *al.* (2010) ont proposé en 2010 un modèle mécanistique fondé sur le calcul des temps de restriction d'activité. Ce modèle calcule sur la période de reproduction le temps pendant lequel les températures extérieures ressenties par un lézard en insolation (TeSup) sont trop élevées –

supérieures au seuil de la température préférée (Tpref) – pour lui permettre d'être actif. Par comparaison des temps calculés sur les sites étudiés avec le seuil limite de temps de restriction conduisant à l'extinction (Hr–limit), Sinervo et *al.* peuvent définir la persistance ou l'extinction de l'espèce sur le site étudié (HUEY *et al.*, 2010 ; SINERVO *et al.*, 2010). Pour projeter le calcul des heures de restriction dans le futur et donc établir l'extinction ou la persistance des populations, l'équation Hr=a*(Tmax–Tpref)+b est proposée. Les coefficients a et b sont déterminés selon l'espèce étudiée. Tmax correspond à la température maximale de l'air et Tpref correspond à la température préférée de l'espèce étudiée. Tmax peut être obtenu *via* les projections du modèle Microclim (KEARNEY *et al.*, 2014). Cependant, le seuil Hr–limit, obtenu suite à l'observation de l'extinction de certaines populations, n'est pas connu pour toutes les espèces. Ainsi, nous projetterons dans un premier temps Hr sur l'aire de répartition étudiée puis dans un second temps, nous tenterons de déterminer une relation entre Hr et la probabilité d'extinction.

9.1.7 Améliorations du modèle de Sinervo et al. (2010)

Le modèle de Sinervo et *al.* (2010) reste très simpliste et a été de nombreuses fois critiqué. Il ne prend pas en compte divers éléments tels que la capacité d'adaptation des espèces (CAMPBELL–STATON *et al.*, 2017 ; SINERVO *et al.*, 2018) ou la structure des microhabitats (CLUSELLA–TRULLAS & CHOWN, 2011). Ainsi, il y a de nombreuses améliorations à proposer dont la compréhension des **variabilités temporelles et spatiales** des données et de leurs rôles sur les prédictions (KEARNEY *et al.*, 2012 ; FELDMEIER *et al.*, 2018). Les suivis de températures opérantes, proxy de la température corporelle, depuis 2017 permettent l'étude de la variabilité temporelle sur les années 2017 et 2018 pour le moment, et à terme sur les années 2017 à 2021. La disposition des sondes mesurant ces températures permet l'étude de la variabilité spatiale à l'échelle de différents sites d'étude et de différentes localités d'étude sur un site ; les localités sont situées à différentes altitudes et/ou différentes expositions. Il sera également intéressant de caractériser l'amplitude et de la fréquence des événements extrêmes.

De plus, les notions d'activité et d'inactivité sont réduites à un processus on–off alors que c'est un processus continu (GUNDERSON & LEAL, 2015). Gunderson et ses collaborateurs considèrent l'activité comme un processus qui a lieu sur une certaine gamme de température et qui peut varier en intensité. Ils définissent ainsi un cadre conceptuel pour comprendre les contraintes thermiques sur l'activité à l'aide de quatre composantes ; des seuils pour définir la fenêtre d'activité thermique ; le type d'activité; une distribution de probabilité d'activité selon la température et une vigueur d'activité qui définit l'intensité de l'activité et qui varie également selon la température (GUNDERSON & LEAL, 2015 ; GUNDERSON & LEAL, 2016). Selon le type d'activité, les seuils, la distribution de probabilité et la vigueur d'activité sont susceptibles d'être modifiés. Ce modèle permet ainsi d'être plus précis sur les définitions des temps d'activité et d'inactivité et semblerait plus approprié pour projeter les extinctions liées à cette réduction du temps d'activité. Cependant, les définitions des distributions de probabilité et des vigueurs d'activité nécessitent des données issues de nombreux suivis comportementaux et sont donc difficiles à obtenir. Ainsi, il est envisagé de modéliser un proxy du **taux d'activité en fonction de la température** de l'air à l'aide des données de la bibliographie et des mesures de température corporelle.

Enfin, Sinervo et *al.* proposent une amélioration de leur modèle en 2018. Ils décident de travailler à une résolution plus fine, celle du kilomètre, ce qui leur permet d'observer que les sites les plus frais pourraient devenir des refuges thermiques. Ils affinent aussi le lien entre Hr, Tmax et Tpref à l'aide d'une **fonction sinusoïdale** et définissent Hr–limit comme le 95ème percentile des valeurs de Hr. Enfin, ils quantifient les erreurs de prédiction (SINERVO *et al.*, 2018).

9.1.8 Problématiques

Ce rapport tente de répondre aux questions suivantes : Quels sont les variations d'occupation le long du littoral ? Quelle est la niche thermique du Lézard ocellé ? Quelle est la répartition actuelle du Lézard ocellé selon la modélisation corrélative ? Quelle est la variabilité entre les différentes séries d'heures de restriction ?

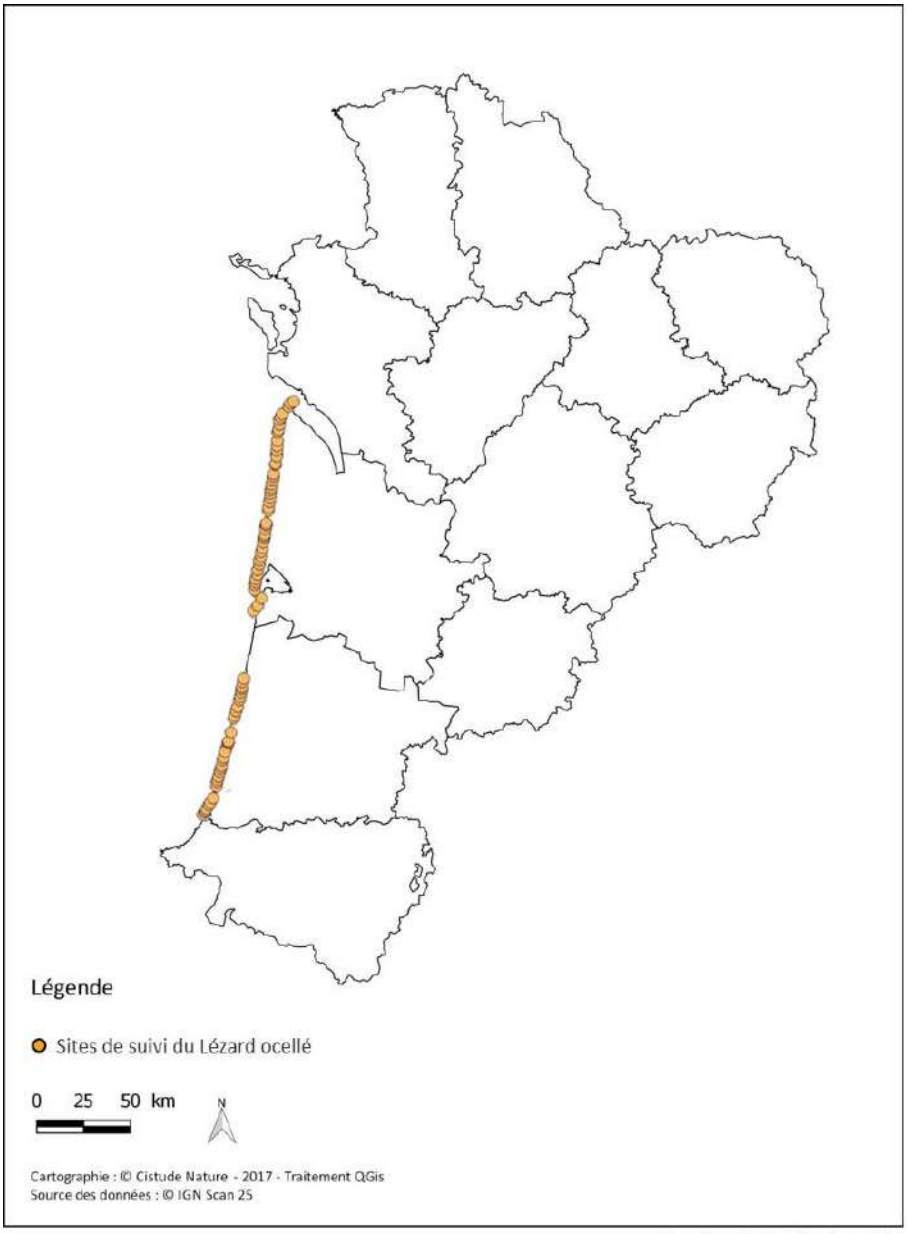
Il s'articule d'abord sur les suivis naturalistes et leurs analyses puis sur la modélisation corrélative de la répartition. Tout d'abord, il présente les sites d'étude et les méthodes mise en place pour analyser l'occupation le long du littoral. Puis, il aborde la caractérisation de la niche thermique puis présente une ébauche de la modélisation corrélative. Ensuite, il présente le calcul des heures de restriction à partir des températures opérantes mesurées. Enfin, il discute des résultats obtenus et propose de nouvelles perspectives pour les deux dernières années du programme 2020-2021.

9.2 Matériel et Méthodes

9.2.1 Sites d'étude pour les suivis naturalistes

Les sites sont répartis selon la distribution connue du Lézard ocellé entre les départements de la Gironde et des Landes : 79 placettes sur l'ensemble du cordon dunaire (depuis la dune blanche jusqu'à la frange forestière) (MALLARD, 2018b). Niveau terminologie, pour ce suivi Lézard ocellé et dans la suite du rapport, un « site » équivaut à une « placette ».

Une partie du littoral en nord Landes ne comporte pas de placette car il s'agit d'une zone militaire dont l'accès est restreint voire interdit pour essai de munitions, malgré les populations connues de lézard ocellés sur ce secteur. Ne permettant pas le respect du protocole (nombre et fréquence des passages d'observation), ce secteur n'a pu être retenu pour l'étude. Une absence d'information est donc visible cartographiquement pour cette zone, bien que les populations de Lézard ocellé y soient importantes (Fig. 159).



Sites de suivi du Lézard ocellé :
Situation géographique des sites d'étude en Nouvelle-Aquitaine

Fig. 159. Situation géographique des sites d'études validés pour le suivi Lézard ocellé en milieu littoral dunaire.

Les visites de terrain du début de saison printanière sont l'occasion de faire état de la situation de chacune des placettes et de leur qualité d'accueil pour le Lézard ocellé, suite aux potentiels événements climatiques hivernaux : modification drastique de la placette par mouvement de la dune blanche sur la végétation de la dune grise, disparition de l'habitat par érosion ou submersion marine, etc. Si suite à ces intempéries, la placette se trouve profondément modifiée au niveau de ses habitats et de sa disponibilité en gîtes, un décalage de quelques mètres jusqu'à la zone jouxtant la plus propice à l'accueil du Lézard ocellé est effectuée. Dans les tableaux ci-après sont synthétisées les placettes concernées par une modification des coordonnées GPS en 2018 (17 placettes dont 5 identifiés à la fin de la saison 2017) et en 2019 (2 placettes) (Tab. LXXI, Tab. LXXII).

Tab. LXXI. Localisation des placettes repositionnées en début de saison 2018

Placettes	Coord NO Lat	Coord NO Long	Coord NE Lat	Coord NE Long	Coord SO Lat	Coord SO Long	Coord SE Lat	Coord SE Long
LO_33_47	45,56316	-1,08817	45,5631	-1,08753	45,56273	-1,08839	45,56268	-1,08776
LO_33_42	45,46024	-1,15092	45,46019	-1,15032	45,45978	-1,15104	45,45977	-1,15039
LO_33_40	45,41784	-1,15773	45,41788	-1,15709	45,4174	-1,15768	45,41743	-1,15703
LO_33_38	45,35088	-1,15717	45,35087	-1,15651	45,35128	-1,15711	45,35131	-1,15648
LO_33_23	45,04677	-1,19564	45,04667	-1,195	45,04633	-1,19566	45,04625	-1,19508
LO_33_22	45,03053	-1,1969	45,03049	-1,19634	45,03009	-1,19698	45,03006	-1,19641
LO_33_19	44,94278	-1,20809	44,94278	-1,2075	44,9423	-1,20813	44,94231	-1,2075
LO_40_32	44,20478	-1,29836	44,20476	-1,29778	44,20432	-1,29833	44,20433	-1,29776
LO_40_30	44,16604	-1,3062	44,16597	-1,30556	44,16561	-1,30635	44,16545	-1,30576
LO_40_29	44,15475	-1,15475	44,15479	-1,3067	44,15432	-1,3073	44,15434	-1,30667
LO_40_28	44,13713	-1,31161	44,13704	-1,31099	44,13672	-1,31181	44,13662	-1,3112
LO_40_26	44,10085	-1,32032	44,10071	-1,31969	44,10041	-1,32036	44,10027	-1,31974
LO_40_22	44,00604	-1,34763	44,00604	-1,34701	44,00562	-1,34787	44,00562	-1,34743
LO_40_09	43,68977	-1,43805	43,6897	-1,43742	43,68932	-1,43814	43,68926	-1,43753
LO_40_08	43,6702	-1,44022	43,67028	-1,43955	43,66973	-1,44017	43,66973	-1,43955
LO_40_07	43,61438	-1,46027	43,6143	-1,45965	43,61395	-1,46044	43,61387	-1,45983
LO_40_06	43,59125	-1,4759	43,59102	-1,47538	43,59087	-1,47623	43,59063	-1,47569

Tab. LXXII. Localisation des placettes repositionnées en début de saison 2019

Placettes	Coord NO Lat	Coord NO Long	Coord NE Lat	Coord NE Long	Coord SO Lat	Coord SO Long	Coord SE Lat	Coord SE Long
LO_33_16	44,897479	-1,214332	44,897961	-1,213623	44,897479	-1,214332	44,897479	-1,214332
LO_33_04	44,639852	-1,259694	44,639835	-1,259059	44,639506	-1,259887	44,639379	-1,259157

9.2.2 Prospection des placettes et comptages des individus

Le Lézard ocellé est une espèce dont le principal comportement observable est l'activité d'insolation. Cette espèce ectotherme a besoin de se chauffer au soleil afin de réguler sa température interne. La prospection du Lézard ocellé consiste en l'observation directe de l'espèce, mais également en la recherche de ses indices de présence (traces de pattes dans le sable et fèces caractéristiques), et de ses abris potentiels.

L'application du protocole type « POP Reptile » (élaboré au niveau national par un collège scientifique : SHF, MNHN, EPHE Montpellier, ONF, Lourdais et Miaud 2016) (LOURDAIS & MIAUD, 2016) permet une estimation fine de la présence ou de l'abondance du Lézard ocellé. Cette abondance peut être mise en relation avec des facteurs extérieurs (évolution des températures, etc.) et peut être comparée d'une année sur l'autre.

Il est préconisé d'attendre 10 minutes après l'arrivée de l'observateur sur la placette pour commencer l'observation effective et les relevés en cas de perturbations et/ou fuite des lézards présents à l'arrivée de l'observateur.

Les placettes ont une dimension de 50X50 mètres, elles sont visitées 3 fois entre avril et juin ce qui correspond à la période d'activité la plus importante de l'espèce, avec au minimum deux semaines d'intervalles entre chaque visite successive. Chaque observation doit se dérouler dans les meilleures conditions possibles pour maximiser la probabilité de détection, c'est-à-dire, une faible densité nuageuse, une température de l'air comprise entre 15 et 27 °C et un vent faible.

En début de saison, et en fonction de la météorologie, les relevés peuvent être réalisés toute la journée. Les horaires optimaux préconisés se situent généralement après 10h du matin en début de saison (mars à mai), et entre 9h30 et 11h ou entre 16h30 et 19h en fin de saison (juin à septembre).

La prospection se déroule en deux temps sur une période de 20 min (MALLARD, 2017b):

- Observation aux jumelles, durant les dix premières minutes, l'observateur recherche la présence d'un individu (observation directe). L'observateur ne rentre pas à l'intérieur de la placette il se contente d'en faire le tour afin d'obtenir différents angles d'observation.
- Recherche d'indices de présence (observation indirecte), durant les dix minutes restantes l'observateur entre dans la placette et recherche de manière aléatoire des traces, fèces ou mues laissées par un lézard ocellé (Fig. 160).



Fig. 160. Féces (à gauche) et trace caractéristique d'adulte de Lézard ocellé dans le sable (à droite)

Ensuite, l'observateur remplit deux fiches de terrain. Sur la première qui indique les caractéristiques de la placette, l'observateur relève le nom de la placette, le faciès, le taux de recouvrement, le nombre d'abris et zones de thermorégulation potentiels (MALLARD, 2017b). Cette fiche permet d'expliquer les raisons de l'occupation de l'espèce, ce sont « les covariables de site » ajoutées dans les modèles d'occupation, celles-ci ne se modifient pas sur la saison de prospection. La seconde fiche terrain indique la période de prospection (date, horaire), présence ou l'absence de l'espèce, le nombre d'individu contactés, les observations indirectes ainsi que les conditions climatiques (nébulosité, température, humidité, vent). Sur cette fiche sont intégrées aussi les autres espèces de reptiles à titre d'information (MALLARD, 2017b). Ces variables permettent d'affiner la probabilité de détection de l'espèce, ce sont « les covariables d'échantillonnage » ajoutées dans les modèles d'occupation permettant d'expliquer la probabilité de détection. Celles-ci sont différentes à chaque passage pour chaque visite.

9.2.3 Noyaux de population et occupation le long du trait de côte

Les noyaux de population sont identifiés en calculant l'indice d'observation qui correspond à la somme des contacts directs et indirects divisés par le nombre de passages. Cet indice est calculé pour chaque placette.

Les données d'observation pour les modèles d'occupation se présentent sous forme d'un tableau avec une placette par ligne et une colonne par visite. A l'intérieur du tableau, le système binaire est utilisé, 1 indique la détection de l'espèce et 0 indique sa non-détection. Il est important de bien nuancer les termes détection-non détection et présence-absence. En effet, ce n'est pas parce que l'espèce n'est pas détectée qu'elle est absente car la probabilité de détection est imparfaite, d'où la préférence de l'utilisation des termes « détection » et « non-détection ».

L'occupation est analysée en premier lieu pour les données de 2019 en uni-saison puis sur les données de 2017-2018-2019 en multi-saison. Les modèles sont construits à partir de jeu de données binaires qui prennent en compte les observations directes et indirectes, telles que des traces, des crottes ou des mues qui indiquent la présence de l'espèce. Toutes les analyses sont réalisées avec le package *unmarked* sous R.

Le modèle sur les données de 2019 est réalisé en prenant en compte trois covariables d'échantillonnage, le vent, la nébulosité et la température de l'air ; et deux covariables de sites, le nombre de terriers de lapins et le nombre de structure en pierre ou en béton (blockhaus y compris). Ces covariables de site sont étudiées car les terriers offrent des cachettes au Lézard ocellé et les structures en pierre ou béton peuvent être des sites d'insolation et/ou des cachettes. Afin de simplifier la modélisation, seuls les effets additifs entre les covariables sont étudiés. Pas à pas, les différents modèles sont construits et comparés. Après la sélection des meilleurs modèles dont le delta AIC est inférieur ou égal à 4, un test d'ajustement est réalisé avec 500 simulations. Une p-value non significative indique que le modèle est ajusté et un c-hat proche de 1 indique qu'il n'y a pas de sur-dispersion des données et que le modèle est bel et bien ajusté. Si plusieurs modèles sont ajustés, il est possible de faire de la modélisation d'ensemble avec le package *AICmodavg* mais cette méthode n'a pas encore été mise en œuvre. Ainsi, le meilleur modèle sélectionné sur AIC et sur les tests d'ajustement sera utilisé pour quantifier la probabilité d'occupation et la probabilité de détection.

Pour la modélisation multi-saison, seules les covariables d'échantillonnage nébulosité et visite sont homogènes sur les trois années de suivi. Concernant les covariables de site, elles sont considérées fixes entre les saisons, celles obtenues en 2019 sont retenues pour cette analyse. De la même façon que pour l'analyse uni-saison, les modèles sont construits au fur et à mesure afin de limiter le nombre de modèles à construire. Dans cette même logique, seuls les effets additifs des variables sont testés. Un test d'ajustement est également réalisé pour définir le modèle le plus ajusté parmi les meilleurs modèles sélectionnés. Enfin, les paramètres sont estimés, les probabilités de détection, d'occupation, de colonisation et d'extinction.

9.2.4 Détermination des niches thermiques réalisée et fondamentale

Les niches thermiques réalisées et fondamentales sont mesurées par un protocole mis en place en 2018 par Frank D'AMICO et réalisé par les différents observateurs qui effectuent les suivis de l'espèce (D'AMICO, 2018).

Dès lors qu'un individu est observé, qu'il soit sur une placette ou hors placette, l'observateur tente de s'approcher au maximum pour prendre 5 mesures de température sur le corps du lézard. S'il a fui, il prend ces 5 mesures sur la zone où le lézard se chauffait, très rapidement après son départ afin de faire l'hypothèse que la température mesurée soit la température corporelle de l'individu (D'AMICO, 2018). Ensuite, il décrit un cercle de 50 centimètres de rayon autour de l'individu et prend 5 mesures de températures, ces mesures correspondent à la niche réalisée. Enfin, il décrit un cercle de 5 mètres de rayon et prend 10 mesures de température, ces mesures correspondent à la niche fondamentale (D'AMICO, 2018). Toutes les mesures de température sont réalisées avec un thermomètre infrarouge. Cette méthode présente l'avantage d'être non invasive et plutôt fiable (BARROSO *et al.*, 2016).

Ces données permettront de comparer les niches réalisées et les niches fondamentales par un test de comparaison de moyenne. Pour que la puissance soit assez élevée, il est nécessaire de réaliser ce protocole sur 64 individus au minimum (D'AMICO, 2018). Les jeux de données comparés sont les moyennes des 5 mesures de niche réalisée et les moyennes des 10 mesures de niche fondamentale

pour chaque individu. Pour le moment, seulement 33 individus ont fait l'objet de ce protocole. Les températures des niches sont également comparées aux moyennes des températures corporelles.

9.2.5 Préférences thermiques du Lézard ocellé

Les températures corporelles permettent de définir quelles sont les préférences thermiques du Lézard ocellé. En effet, la représentation en fréquence des températures corporelles mesurées pourrait permettre de définir une gamme de température corporelle préférée. La température préférée est la température à laquelle les coûts de thermorégulation sont minimaux (HERTZ *et al.*, 1993). Pour l'estimer, les individus sont placés dans un vivarium avec un gradient de température et leurs températures corporelles sont mesurées au cloaque à intervalle de temps régulier, en général toutes les heures sur une journée complète. En définissant Tpref comme la médiane de la distribution des températures corporelle mesurée (BAUWENS *et al.*, 1995), il est possible de la déterminer pour la population de Lézard ocellé du littoral aquitain. De cette façon, il est également possible d'estimer la fenêtre de température préférée (PTR) avec les quantiles 25% et 75% pour obtenir le PTR50 et les quantiles 10% et 90% pour obtenir le PTR80 (BAUWENS *et al.*, 1995 ; GVOZDIK, 2002). La moyenne des cinq températures par individu sera également mise en relation avec la température de l'air mesurée au moment de l'observation.

9.2.6 Prise en main des outils de modélisation corrélative

La modélisation corrélative se réalise selon plusieurs étapes : (i) l'identification des prédicteurs, (ii) le choix de l'échelle spatio-temporelle, (iii) le choix de la méthode, (iv) la calibration du modèle, (v) l'évaluation du modèle et enfin (vi) la projection spatiale (GUISAN *et al.*, 2017). Récemment développé, le package biomod2 permet de toutes les réaliser. Anciennement, le package biomod était utilisé (THUILLER *et al.*, 2009). Toutes les étapes sont décrites ci-après.

(i) Identification des prédicteurs

Lister l'ensemble des variables environnementales qui nous semblent pertinentes pour expliquer la répartition de notre espèce d'étude.

(ii) Choix de l'échelle spatio-temporelle

Il s'agit de réfléchir à la disponibilité des variables environnementales, aux échelles auxquelles elles sont disponibles en se référant aux data-bases existantes et à nos propres données. Dans un second, il faut se questionner sur le choix de l'échelle des données environnementales mais aussi naturalistes (FELDMEIER *et al.*, 2018). L'échelle spatiale de ces données doit être en accord avec les caractéristiques de l'espèce, notamment avec ses capacités de dispersion. Également, la variabilité des données environnementales et des extrêmes est importante à considérer d'où le choix d'une échelle adaptée (HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; KRITICOS & LERICHE, 2010 ; FELDMEIER *et al.*, 2018). Ensuite, il s'agit de réfléchir au plan d'échantillonnage mise en place pour la collecte des données d'occurrence et à son accord avec le modèle que l'on souhaite produire. Enfin, il est intéressant de se questionner sur l'auto-corrélation spatiale, la pseudo-réplication, les biais d'échantillonnage et la précision des données naturalistes. Il est primordial de choisir une résolution écologique et statistique adaptée.

(iii) Choix de la méthode

Seules les méthodes d'enveloppe climatique n'utilisent que des données de présence, BIOCLIM par exemple (FELDMEIER *et al.*, 2018). Les autres méthodes ont besoin de données de présence et d'absence et génèrent des données de pseudo-absence si ce n'est pas le cas. Il existe des méthodes de régressions

qui font des liens entre la variable réponse et les prédicteurs : GLM, GAM, MARS et des méthodes de classification et machine learning qui font de la classification : MDA et ANN. Mais aussi, des méthodes dites "boosting and bagging" qui font de la classification selon un optimum local par ré-échantillonnage et qui réduisent ainsi l'over-fitting et améliorent la qualité des prédictions : RF, GBM et CTA. Enfin, la méthode MaxEnt estime la distribution de probabilité qui représente au mieux les données ; cette méthode a tendance à over-fitter les projections.

Ces différentes méthodes sont régulièrement comparées entre elles (ELITH *et al.*, 2006b ; HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; HAO *et al.*, 2019). Les papiers comparatifs indiquent l'importance de tester plusieurs fois le modèle et ses erreurs de projection (ELITH *et al.*, 2006b). Il est également souvent proposé de combiner plusieurs modèles corrélatifs entre eux pour obtenir un modèle d'ensemble et diminuer ainsi les incertitudes de chacun (HEIKKINEN *et al.*, 2006). Dans la méthode cross-validation, l'AUC est calculé sur l'étape d'évaluation, réalisée sur le jeu de données restants après l'utilisation d'une première partie pour calibrer le modèle. Dans la méthode model-averaging, les prédictions et les incertitudes des modèles peuvent être agrégées dans un modèle moyen. Ce modèle est construit soit par une moyenne simple soit par une moyenne pondérée par le poids des modèles et l'AUC est calculé. En comparant les AUC, il est possible de déterminer quelle méthode semble la plus adaptée à notre jeux de données. Dans la littérature, les GAM sont largement utilisés (ASTRUC *et al.*, 2018 ; DAY *et al.*, 2018 ; FELDMEIER *et al.*, 2018), mais aussi les GLM (FELDMEIER *et al.*, 2018), le random forest (DAY *et al.*, 2018) et MaxEnt (FELDMEIER *et al.*, 2018 ; BYEON *et al.*, 2018).

(iv) Calibration du modèle

En premier lieu, nous effectuons la sélection des variables environnementales *via* le tableau d'importance des variables, les courbes de réponses et leurs corrélations entre elles, tout en gardant en tête leur pertinence avec l'écologie de l'espèce. Nous choisissons les variables les plus importantes, les plus explicatives et les moins corrélées entre elles pour réaliser le modèle avec celles-ci seulement. Différents jeux de variables environnementales pourront conduire à des résultats différents qu'il peut être pertinent de discuter ensemble (FELDMEIER *et al.*, 2018). Puis, nous réalisons les modèles avec différents jeux de paramètres et identifions ceux qui permettent le meilleur pouvoir explicatif.

(v) Évaluation du modèle

L'évaluation du modèle commence par le rappel des objectifs du modèle, puis vient le choix de la mesure d'accord entre l'observé et le prédit puis celui de la méthode de validation du modèle final utilisé. Pour effectuer la comparaison « observé – prédit », il est préférable de lancer le modèle obtenu sur des données indépendantes ou semi-indépendantes de celles utilisées pour calibrer le modèle. Nous réalisons alors une évaluation interne si elles sont une part du jeu de données initial ou une évaluation externe si elles résultent d'un échantillonnage sur une autre partie de la niche. Différentes métriques existent pour évaluer les modèles, l'AUC, la TSS et le Kappa de Cohen. L'AUC représente l'aire sous la courbe de réponse, il varie entre 0,5 et 1 et est considéré bon lorsqu'il est au-dessus de 0,7. La TSS permet de grouper la sensibilité et la spécificité du modèle, elle est comprise entre 0 et 1, considérée bonne à partir de 0,4 (GUILLON, 2012). Le kappa de Cohen est un test d'accord non paramétrique qui mesure le degré de concordance entre deux propositions par rapport au hasard. Cette troisième métrique est plus rarement utilisée. D'autres métriques sont disponibles mais sont encore moins utilisées, le coefficient de corrélation biséries ou les métriques AVI, MPA, CVI et Index de Boyce pour les données de présence uniquement.

(vi) Projection spatiale

Enfin, après avoir établi le modèle d'ensemble à partir des modèles sélectionnés, nous pouvons effectuer les projections de la répartition. L'interprétation des sorties des modèles corrélatifs doit toujours se faire avec prudence car il y a de nombreuses sources d'incertitude sur les variables climatiques, les techniques de modélisation, les seuils qui permettent de définir le passage de la probabilité de présence calculée par les modèles à la binarité présence-absence sur les cartes (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009).

En collaboration étroite avec Michaël GUILLON, Florèn HUGON a débuté la modélisation corrélative du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine. A l'aide du livre de Guisan et *al*. 2017, en lançant les scripts proposés, les différentes fonctions de biomod2 ont été comprises petit à petit. Dans un objectif de compréhension, la répartition du Lézard ocellé en France a été modélisée à partir des données d'observation disponibles sur GBIF et des données environnementales disponibles sous WorldClim à la résolution de 10 minutes. Les projections ont été réalisées sous le modèle BCC CSM1-1 RCP 4.5. La modélisation d'ensemble a été effectuée à partir de quatre algorithmes, un GAM, un GLM, un GBM et un RF.

9.2.7 Mesure des températures opérantes et statistiques descriptives associées

Les températures opérantes sont mesurées par une sonde placée dans un tube en PVC imitant le lézard afin de mesurer un proxy de la température corporelle du lézard. Un tube est placé sur un site d'insolation, un autre en refuge, enfoui sous une quinzaine de centimètres de sable. Le dispositif est installé depuis 2017 sur quatre placettes, la placette n° 04 à Tarnos (LO4004), celle de Contis (LO4026), celle de Carcans (LO3324) et celle de Montalivet (LO3338). Ces quatre placettes s'étendent le long du littoral aquitain ce qui permet l'étude de l'effet du gradient nord-sud. Selon les placettes et les années, les sondes effectuent des mesures toutes les 10 à 30 minutes.

Sur chacune de ces placettes, sauf à Tarnos où la station est sur la placette LO4002, une station météorologique mesure la température de l'air et l'humidité relative toutes les heures à 1 m10-1m50 et à 20-50 centimètres du sol. Les stations météorologiques à 1m50 ont été installées en avril 2017 et les stations météorologiques à 20 centimètres ont été installées en juin 2018. Le déploiement des sondes plus proches du sol a été réalisé afin de mesurer les conditions météorologiques que pourraient ressentir les espèces vivant au sol comme le Lézard ocellé. Les différences de température et d'humidité relatives des sondes à 20 centimètres et à 1 mètre seront étudiées en utilisant des tests de comparaison de moyenne sur la période du 24 juillet au 24 septembre pour les sites de Contis, Carcans et Montalivet. Le déploiement des sondes est détaillé dans le Tab. LXXIII.

Tab. LXXIII. Déploiement des sondes biomimétiques et des stations météorologiques enregistreuses de la température et de l'humidité relative pour l'étude écophysiologique du Lézard ocellé

(HR-T = humidité relative et température de l'air à 1 mètre, HR-T-bas = idem HR-T à 20 centimètres, TeSup et TeInf = températures opérantes en insolation et en refuge)

	Data, Localité, Id sonde	Mise en place, pas de temps
Tarnos	TeSup et TeInf, L04004, 43,560874 ; -1,497497	Annuelle depuis 2015, 15 min // 30 min à partir du 16 octobre 2019
	HR-T, L04002, 10957016	Novembre 2016, 1 heure
	HR-T-bas, L04002, 20323826	Juin 2018, 1 heure
Contis	TeSup et TeInf, L04026, 44,10067 ; -1,31969	2018, 10 min // 2019, 15 min // Annuelle à partir du 16 octobre 2019, 30 min
	HR-T, L04026, 20106507	Avril 2017, 1 heure
	HR-T-bas, L04026, 20323820	Juin 2018, 1 heure
Carcans	TeSup et TeInf, L03324, 45,07447 ; -1,19126	2018, 10 minutes // 2019, 15 min // Annuelle à partir de 2020, 30 min
	HR-T, L03324, 10953474 puis 10957022	Novembre 2016, 1 heure
	HR-T-bas, L03324, 20323834	Avril 2018, 1 heure
Montalivet	TeSup et TeInf, L03338, 45,35106 ; -1,15682	2018, 10 minutes // 2019, 15 min // Annuelle à partir de 2020, 30 min
	HR-T, L03338, 20114878	Avril 2017, 1 heure
	HR-T-bas, L0338, 20323807	Avril 2018, 1 heure

En 2018, les températures opérantes sont mesurées toutes les dix minutes par deux sondes biomimétiques sur chaque site d'étude, Tarnos, Contis, Carcans et Montalivet. Les sondes de Montalivet et Carcans sont posées le 07 juin et la sonde de Contis est retirée le 01 octobre. Ainsi, la période d'étude commune des séries des températures opérantes s'étend du 08 juin au 30 septembre 2018. La représentation des séries de températures opérantes et le calcul de statistiques descriptives permet l'étude de la variabilité spatiale. Les statistiques calculées sont l'étendue, les quartiles, les quantiles 0,025 et 0,975, l'écart type et la moyenne.

9.2.8 Calcul des temps de restriction, relation Hr=f(Tmax-Tpref)

Le modèle de Sinervo permet de calculer les temps de restriction journaliers. Cette année, il a été utilisé dans sa version initiale de 2010, dénommée méthode un seuil par Gunderson et *al.* (2015). Ainsi, le temps de restriction est défini dès que la température corporelle des individus est au-dessus de Tpref. Concrètement, pour chaque intervalle de temps de 10 ou 15 minutes, la température opérante d'insolation, notée TeSup est comparée à Tpref. Dès lors que TeSup est supérieure à Tpref, les 10 ou 15 minutes sont définies en tant que temps de restriction. Ces comparaisons sont effectuées pour chaque journée afin d'obtenir par somme le temps de restriction journalier Hr.

Pour effectuer ce calcul, il faut d'abord définir Tpref. Une recherche bibliographique sur Google Scholar avec les termes « preferred temperature », «CTmin », « CTmax », « PTR », « Tsel », « Tpref », « preferred thermal range » a permis d'obtenir cinq articles qui ont été étudiés les préférences thermiques de cette espèce (BUSASK & VISNAW, 1989 ; FERRI-YAÑEZ, 2007 ; FEI *et al.*, 2008 ; MATEO, 2011 ; CHABANIER, 2013). Seulement deux de ces articles quantifient Tpref comme la température moyenne à laquelle les individus sont actifs, elle serait égale à 30,4°C d'après l'étude de Mateo et *al.* (2011) et à 31,6°C d'après l'étude de Ferri-Yanez (2007). Cette grandeur est encore peu étudiée dans la littérature pour le Lézard ocellé et semble varier entre les études. Au cours du protocole de caractérisation de la

niche thermique, les températures corporelles des individus sont mesurées. La médiane de ces températures sera utilisée en tant que température préférée.

Les résultats des différents sites d'étude pourraient suggérer l'importance de la prise en compte de la variabilité spatiale à fine échelle, c'est pourquoi quatre sites sont suivis. Initialement, le modèle de Sinervo et *al.* (2010) ne permet pas d'inclure la variabilité des TeSup. En effet, il considère une valeur moyenne mensuelle sur un site étudié pour calculer une valeur de temps de restriction et établir la persistance ou l'extinction. Or, la variabilité des températures joue un rôle clé dans la réponse des organismes au changement climatique et sur leurs performances (VASSEUR *et al.*, 2014 ; BUCKLEY & HUEY, 2016 ; HERRANDO-PEREZ *et al.*, 2019).

Les valeurs de temps de restriction journaliers ont été calculées sur la période du 24 juillet au 30 septembre 2018. Ces temps sont calculés sur la durée de la journée seulement puisque le Lézard ocellé est strictement diurne. Les relations linéaires Hr=f(Tmax-Tpref) ont été modélisées pour chaque site, Tmax étant la température de l'air maximale journalière mesurée à 20 centimètres du sol. Cette température était disponible sur tous les sites seulement à partir du 24 juillet d'où l'étude des temps de restriction à partir de cette date-là. Initialement, il était prévu de travailler avec les températures de l'air mesurées à 1 mètre mais les données pour le site de Tarnos n'étaient disponibles que jusqu'au 30 juillet et les données de Contis étaient manquantes du 18 juin au 24 juillet.

9.3 Résultats

9.3.1 Observations directes des modifications d'habitats et de structure des placettes

En premier résultat de suivi, il convient de faire état des déplacements de placettes de comptage survenus au cours des 3 années de suivis (2017-2019).

Les déplacements de placettes se justifient par le fait que l'objectif de l'étude est d'étudier les réponses de l'espèce face aux pressions météorologiques : il est donc important que l'habitat reste favorable chaque année. Cependant, comme le milieu dunaire est peu stable face aux aléas climatiques, il a été décidé de déplacer les placettes de quelques mètres lorsque celles-ci se trouvaient modifiées morphologiquement d'une année à l'autre. La disparition d'une placette est aussi envisageable si l'habitat original a disparu sur une distance importante autour du centroïde de la placette. Les données historiques de toutes les placettes d'une saison à une autre sont prises en compte.

Ainsi pour la première année de suivi (2017), les placettes venaient du réseau élaboré lors du programme 2008-2012. Très peu d'entre elles avaient été déplacées par manque de connaissances du contexte local et des mouvements des habitats qu'il y avait pu avoir durant ce laps de temps de 5 ans.

Lors de la deuxième année (2018), un réajustement non négligeable s'est imposé d'une part suite à la connaissance acquise du terrain en 2017 et d'autre part suite à des intempéries violentes survenues durant l'hiver 2017-2018, induisant de fortes modifications d'habitats sur 17 placettes (Fig. 161).



Fig. 161. Photographies du recul de la dune blanche dans l'hiver 2017-2018 sur placette L0_33_24 en Gironde (à gauche) et sur placette L0_40_11 dans les Landes (à droite)

En 2019, pour la 3ème année de suivi, peu d'incidents hivernaux ont été rapportés, seulement 2 placettes ont été décalées légèrement de leur coordonnées d'origine afin de retrouver un contexte favorable à l'observation du Lézard ocellé (Tab. LXXII).

9.3.2 Répartition des noyaux de population

Les trois années d'observation (2017, 2018 et 2019) permettent d'apporter un état de référence de la situation du Lézard ocellé sur le littoral aquitain.

La variation de l'indice d'abondance ou indice d'observation (indice observation = nombre observations / nombre de passages) apporte une information sur les tendances évolutives des populations suivies sur plusieurs années et pointe du doigt les événements annuels qui justifieraient une baisse d'observations certaines années puis une hausse d'observations l'année suivante. A ce jour, il est possible de comparer les indices d'observations obtenus sur les 79 placettes de suivi du Lézard ocellé en milieu dunaire entre 2017 et 2019. Il est ainsi possible de visualiser la dynamique des noyaux d'abondance depuis 2017 sur les deux départements aquitains (Fig. 162-Fig. 163). Cela permet d'avoir une vision rapide des secteurs avec les plus grandes observations ainsi que la variation interannuelle.

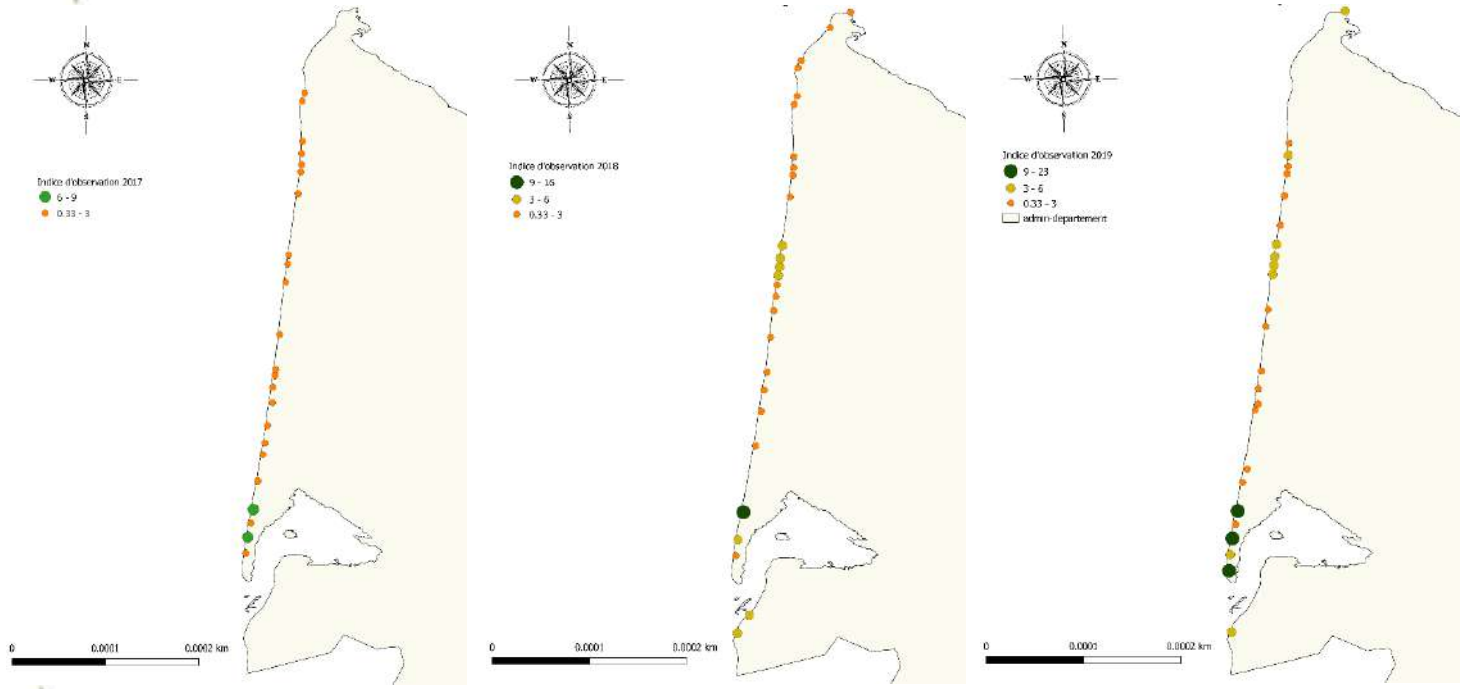


Fig. 162. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard ocellé en milieu dunaire, partie girondine, entre 2017 et 2019

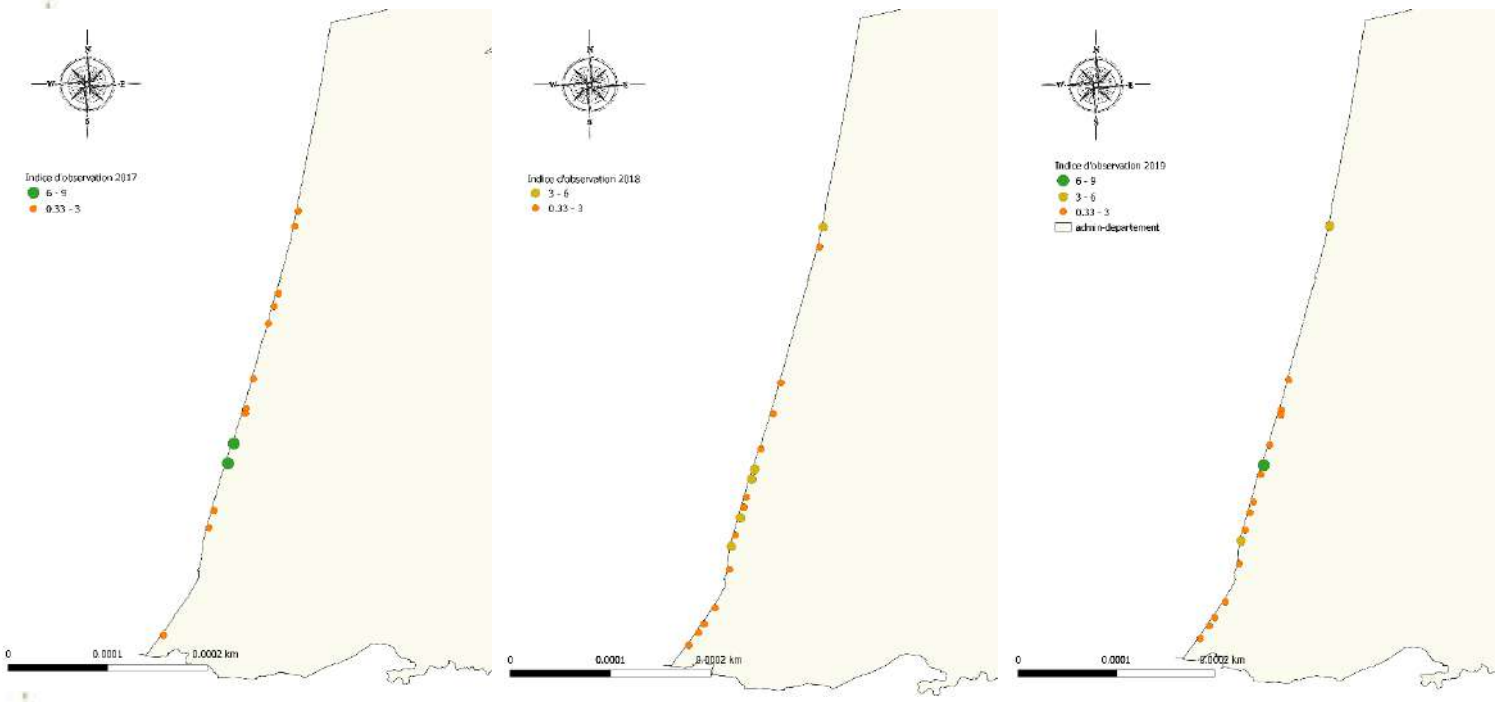


Fig. 163. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard ocellé en milieu dunaire, partie landaise, entre 2017 et 2019

En Gironde, on constate que les noyaux phares, détectés en 2017, ne se sont pas déplacés au cours des 3 années mais les indices d'observations ont nettement augmenté. De plus, depuis 2018, il est constaté une progression de l'indice d'observation situé au nord du département (Fig. 162).

Dans les Landes, on constate une augmentation des zones de présence au sud du département. En 2018, le nombre de contacts avec l'espèce était plus conséquent sur la zone de Soustons qu'en 2019. Aucun phénomène climatique direct n'explique pour autant cette diminution. Il est possible que les conditions de détection fussent plus favorables lors des passages d'observation en 2018. Cependant la découverte de nouveaux sites de présence est réalisée en 2019, ces observations pourraient être dues à une expansion de la population. Par contre, l'absence d'observation au nord des Landes est inquiétante depuis 2017. Aucune observation n'a été réalisée sur les communes de Lit-et-Mix et Contis-les-bains, ce qui pourrait sous-entendre une discontinuité des populations nord et sud. En local sur Mimizan, une augmentation de l'indice d'observation est observée en 2019 (Fig. 163). Pour résumer, les noyaux essentiels le long du littoral aquitain sont ceux situés au Cap ferret (33), à Carcans (33) et à Soustons (40), ils ne semblent pas s'être déplacés depuis 2017.

Les moyennes d'indices d'observations (Fig. 164) montrent que sur les 3 années les indices d'observations ont augmenté. L'écart observé entre 2018 et 2017 ne peut pas provenir d'une colonisation ou d'une augmentation de l'abondance soudaine, la période est trop courte. Cette progression est donc en partie due à de meilleures conditions de détection de l'espèce en 2018 et en 2019. De plus, le nombre d'observations a augmenté en 2019 sur des zones déjà connues en 2018, cette information est donc un bon présage pour l'abondance de l'espèce sur les secteurs comportant semble-t-il de bonnes populations stables.

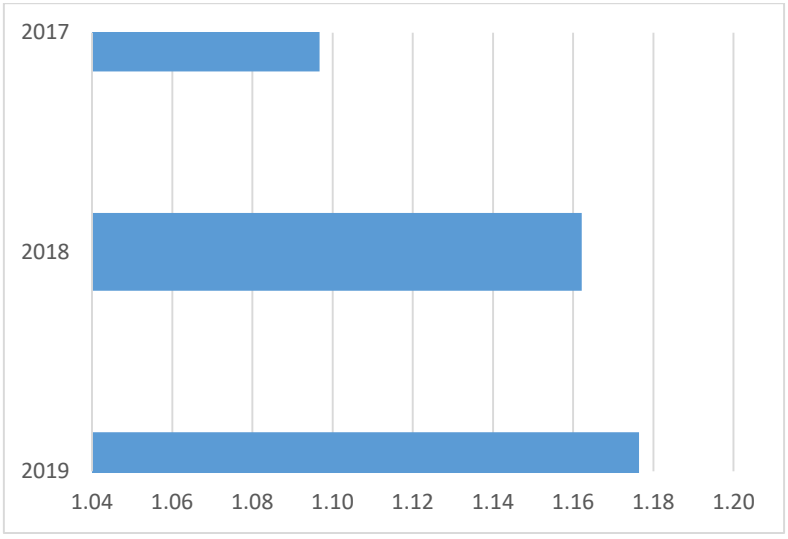


Fig. 164. Comparaison des moyennes d'indices d'observations entre 2017, 2018 et 2019

En parallèle, si l'on se fie aux observations directes de lézards ocellés, il semble que quelles que soient les années, les contacts établis (directs ou indirects) soient faibles (Fig. 165). C'est pourquoi il est important de prendre en compte les indices d'observations afin de ne pas sous-estimer la répartition de l'espèce.

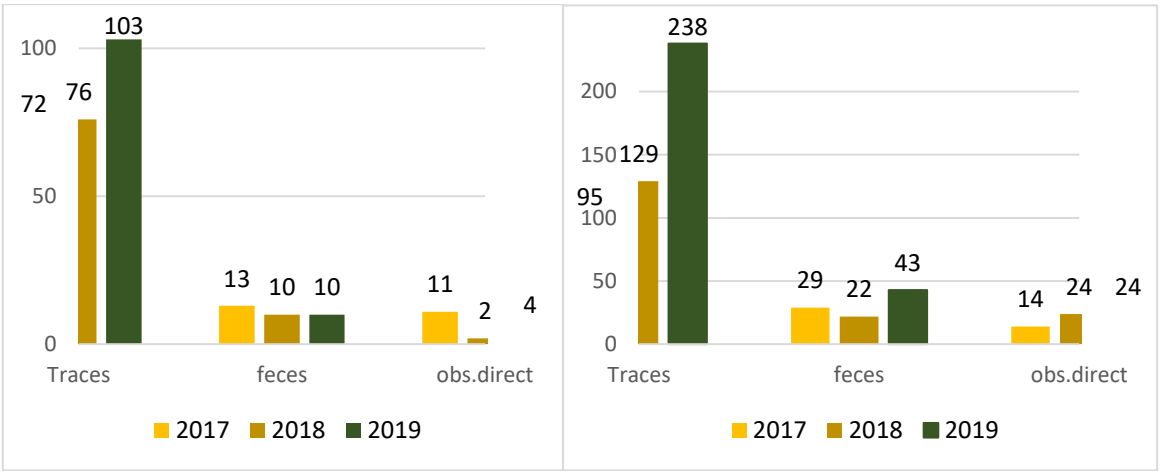


Fig. 165. Comparaison du nombre d'observations directes et indirectes cumulées entre 2017, 2018 et 2019, en Gironde (à gauche) et dans les Landes (à droite)

Les graphiques ci-dessus montrent qu'il existe une progression positive en Gironde : il y a eu plus d'indices de présence effectués depuis 2018, ce qui pourrait montrer une augmentation de la population ou une amélioration de la détectabilité de l'espèce. Cela peut être également engendré par le réajustement des placettes par déplacements légers vers les zones les plus favorables en 2018.

Le nombre d'observations directes a presque doublé entre 2017 et 2019. Il est important de préciser que sur les 24 individus observés en 2018, 12 ont été vus le même jour sur un même site. En 2019, le nombre maximal d'observations réalisé sur un même site est de 3 ; les 24 individus contactés en 2019 sont donc plus représentatifs de la distribution des populations sur le littoral.

A l'inverse, dans les Landes, on observe une nette diminution des observations directes depuis 2017. Bien que le nombre d'observations indirectes ait augmenté en 2018 et 2019. Il semblerait que les lézards ocellés soient plus difficiles à observer lors de cette dernière année et sur ces secteurs landais.

Au vu des indices d'observations réalisés sur les 3 années, il semblerait que la Gironde soit plus attractive pour le Lézard ocellé ou bien la détection y est plus aisée. Dans les Landes certaines placettes sont plus près des villes et des routes, moins sauvages que celles positionnées en Gironde, les corridors en sont diminués. Il est possible que l'artificialisation de la côte et le dérangement des activités touristiques soient des obstacles à l'expansion de l'espèce. En revanche, les événements climatiques hivernaux semblent toucher plus fortement les côtes girondines. Les amplitudes thermiques jour-nuit sont également à étudier afin d'apporter des pistes d'explication sur l'activité biologique des individus sur certains spots d'observations et par conséquent sur leur détectabilité mais aussi sur leur résilience face à ces perturbations climatiques.

9.3.3 Modélisation de l'occupation

Pour la modélisation de 2019, les premiers modèles testés sont ceux qui considèrent l'occupation constante. Pour la probabilité de détection, les effets des différentes covariables sont testés et c'est le modèle prenant en compte les effets visites et nébulosité qui semble le meilleur avec un AIC de 257,08. Ensuite, les modèles avec la probabilité de détection constante sont testés, le modèle prenant en compte les deux covariables de sites semble être le meilleur avec un AIC de 260,29. Puis, les meilleurs modèles de la première étape sont construits avec les meilleurs de la seconde étape. Au total, 24 modèles sont construits, les meilleurs, dont le delta AIC est inférieur à 4 sont indiqués dans le Tab. LXXIV Les tests d'ajustement sont menés sur les meilleurs modèles sélectionnés et semblent indiquer

que le modèle p(visite+nuage) psi(terriers) serait le plus ajusté car c'est celui dont le c-hat est le plus proche de 1. Ainsi, selon les sites, la probabilité d'occupation varie de 0,405 à 1,000 avec respectivement un intervalle de confiance de 0,272 à 0,553 et de 0,186 à 1,000. La probabilité de détection est estimée pour chaque visite et pour chaque site et varie de 0,231 à 0,819 avec respectivement un intervalle de confiance de 0,103 à 0,440 et de 0,653 à 0,916.

Tab. LXXIV. Modèles d'occupation uni-saison pour 2019

Modèle	*AIC*	*Δ AIC*	*p-value*	*c-hat*
p(visite+nuage) psi(terriers+piebetblo)	246,15	0,00	0,646	0,63
p(visite) psi(terriers+piebetblo)	246,83	0,68	0,740	0,53
p(visite+vent+nuage) psi(terriers+piebetblo)	248,00	1,85	0,632	0,61
p(visite+vent) psi(terriers+piebetblo)	248,83	2,68	0,730	0,48
p(visite+nuage) psi(terriers)	249,94	3,79	0,582	0,70

Pour la modélisation multi-saison, les premiers modèles testés sont ceux avec une colonisation et une extinction constante au cours du temps. Le meilleur modèle retenu est celui qui prend en compte les covariables visite et nuage sur la probabilité de détection avec un AIC de 795,59. Le second lot de modèle permet l'étude des covariables de site sur les probabilités de colonisation. Le meilleur modèle est toujours celui qui considère seulement des covariables pour la probabilité de détection. Il est suivi par celui qui considère un effet des éléments en pierre et en béton sur la probabilité de colonisation. Le troisième lot de modèles permet l'étude des covariables de site sur les probabilités d'extinction. Le meilleur modèle est celui qui considère que la probabilité d'extinction est liée aux éléments en pierre et en béton ainsi qu'à la présence de terriers. Enfin, les derniers modèles testés permettent l'étude des effets des covariables sur les probabilités de colonisation et d'extinction. Au total, 22 modèles ont été construits. Les meilleurs ont fait l'objet de tests d'ajustement, les résultats sont reportés dans le Tab. LXXV. Les deux meilleurs modèles sont très proches, nous conserverons le premier, p(visite+nuage) psi(.) gam(.) eps(terriers+piebetblo) pour les estimations. Ainsi, la probabilité d'occupation est de 0,644 avec un intervalle de confiance de 0,468 à 0,788. La probabilité de détection diffère selon les sites, selon les visites et selon les saisons et varie de 0,190 à 0,850 avec respectivement un intervalle de confiance de 0,093 à 0,350 et de 0,711 à 0,929. La probabilité de colonisation est de 0,259 avec un intervalle de confiance de 0,133 à 0,443. Enfin, la probabilité d'extinction varie selon les sites entre 0et 0,407 avec un intervalle de confiance de 0,267 et 0,564.

Tab. LXXV. Modèles d'occupation multi-saison pour 2017-18-19 V=vent, N=nuage, terriers=terriers de lapin, piebetblo=éléments en pierre, béton et blockhaus

Modèle	*AIC*	*Δ AIC*	*p-value*	*c-hat*
p(V+N) psi(.) gam(.) eps(terriers+piebetblo)	780,98	0,00	0,64	0,8
p(V+N) psi(.) gam(.) eps(terriers)	781,13	0,15	0,674	0,78
p(V+N) psi(.) gam(terriers+piebetblo) eps(terriers)	783,92	2,94	0,68	0,78
p(V+N) psi(.) gam(terriers) eps(terriers+piebetblo)	784,10	3,12	0,612	0,82
p(V+N) psi(.) gam(terriers) eps(terriers)	784,18	3,20	0,648	0,81

9.3.4 Définition de la niche thermique du Lézard ocellé

La normalité des moyennes des niches réalisées et des niches fondamentales a été vérifiée avec les graphiques quantiles. Le test d'égalité des variances renseigne une p-value de 0,6583 qui permet de ne pas rejeter l'hypothèse de l'égalité des variances. Ainsi, le test de Student peut être réalisé. Ce test

est réalisé sur des données dites appariées puisque les températures sont associées à chaque individu, cela est indiqué avec l'argument paired = TRUE. La p-value de 0,2472 indique qu'il n'y aurait pas de différence significative entre la niche réalisée et la niche fondamentale. La moyenne des différences est de -1,02 degrés avec un intervalle de confiance de -2,77 à 0,74. Les moyennes des températures corporelles ont été également comparées aux niches réalisée et fondamentale avec un test de Student. Les données respectaient l'hypothèse de la normalité et les tests d'égalité des variances ne réfutaient pas l'hypothèse nulle. Les tests ont également été réalisés avec l'argument paired = TRUE. Le premier test qui évalue l'égalité des températures entre la niche réalisée et la température corporelle indique une p-value significative de 0,0216. La moyenne des différences est de -1,95 degrés avec un intervalle de confiance de -3,59 à -0,31. Le second test, vis à vis de la niche fondamentale indique une p-value non significative de 0,4225. La moyenne des différences est de -0,97 degrés et l'intervalle de confiance de -3,41 à 1.47 (Fig. 166).

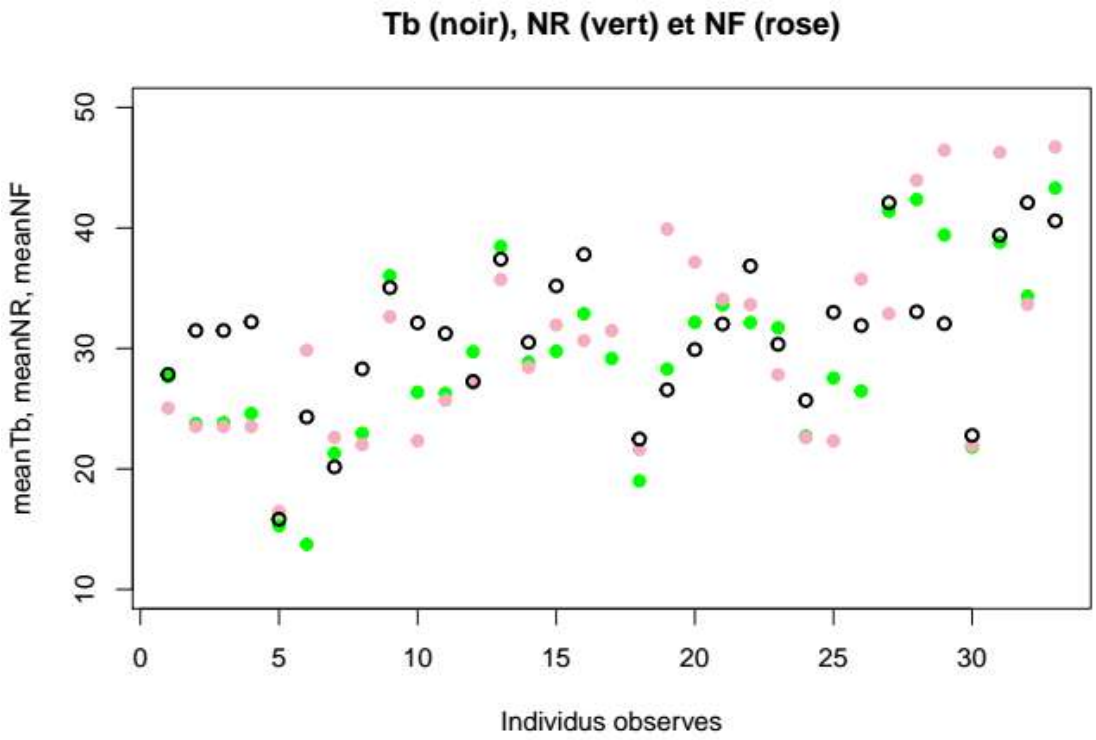


Fig. 166. Moyennes de la température corporelle Tb (noir), de la niche réalisée NR (vert) et de la niche fondamentale NF (rose) pour chacun des 33 individus observés

9.3.5 Préférences thermiques du Lézard ocellé

Le pic d'observation de Lézard ocellé est obtenu lorsque la température corporelle est comprise entre 29 et 33 degrés (Fig. 1). La moyenne est de 30,22°C, la médiane est de 30,90°C. Le PTR50 définit par les quartiles 25% et 75% est [25,85 ; 33,95°C] et le PTR80 définit par les quantiles 10% et 90% est [21,10 ; 38,86]. La relation entre la température corporelle moyenne de chaque individu et la température de l'air mesurée à 20 centimètres du sol peut être modélisée de manière linéaire par l'équation Tb(moyenne) = 0.9077 * Tair + 8.4168 (Fig. 167). Cette relation indique que la température corporelle des individus est toujours supérieure à celle de l'air, au moins sur la gamme de température de l'air de 15 à 35 degrés.

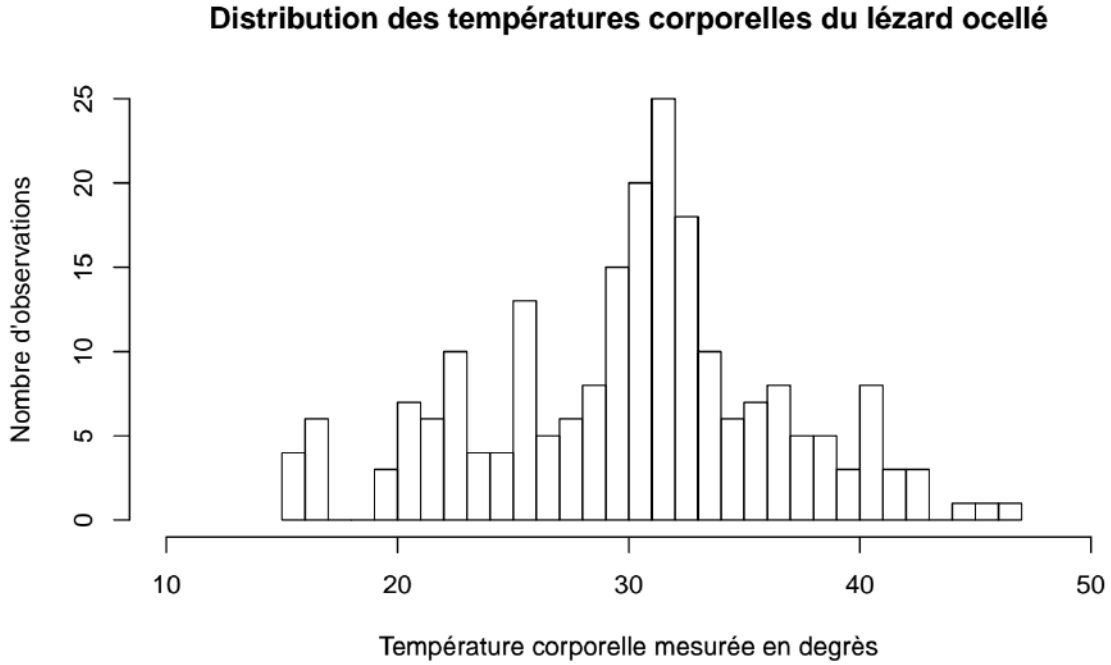


Fig. 1. Températures corporelles des lézards ocellés observés

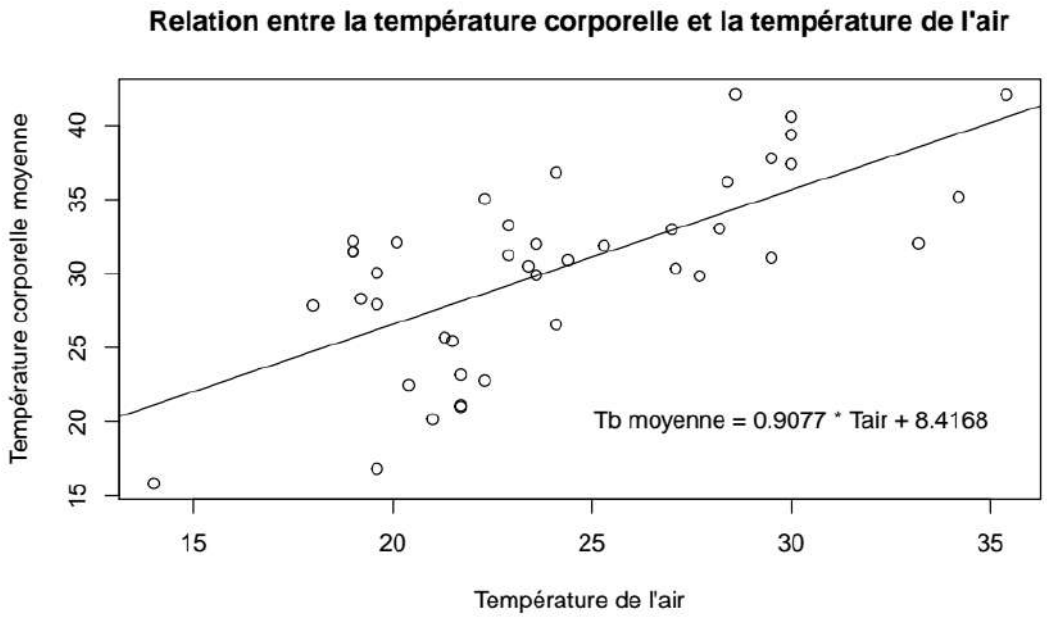


Fig. 167. Relation linéaire entre la température corporelle moyenne et la température de l'air

9.3.6 Ébauche de la modélisation corrélative de la répartition

Lors de cette modélisation, nous avons suivi les indications du livre de Guisan et *al*. (2017), en particulier celle du chapitre 19.1. Premièrement, les données GBIF pour la France ont été extraites. Au 05 juillet 2019, 3064 observations étaient enregistrées sur cette base de données. Pour les données environnementales, les données des 19 variables disponibles sous Worldclim (WORDCLIM, 2019) sont téléchargées pour le temps actuel et futur puis extraites uniquement pour la France. Les corrélations entre les variables environnementales sont déterminées par une analyse en composante principale. Celles qui semblent les plus explicatives et les moins corrélées entre elles sont retenues. Ainsi, les variables suivantes ont été sélectionnées, bio1 = moyenne annuelle des températures, bio4 = l'écart type des températures saisonnières, bio18 = les précipitations au cours du trimestre le plus chaud, bio9 = les températures du trimestre le plus sec et bio16 = les températures du trimestre le plus humide.

Ensuite, les données sont formatées à l'aide de la fonction *BIOMOD_FormatingData*. Dans cette fonction, il est indiqué entre autres, les données d'occurrence, les variables environnementales et les coordonnées XY des occurrences. Elle permet aussi de générer des jeux de données de pseudo-absence lorsque les jeux de données n'ont que des données de présence. Les pseudo-absences sont réparties aléatoirement sur l'aire étudiée. Puis, les différents modèles sont réalisés en utilisant la fonction *BIOMOD_Modeling*. Cette fonction permet d'indiquer quels modèles sont construits, quel pourcentage du jeu de données est utilisé pour calibrer le modèle (l'autre partie étant utilisée pour l'évaluation du modèle) et combien de réplicas sont réalisés pour construire le modèle. Dans cet exemple de modélisation, les modèles GAM (modèle additif généralisé), GLM (modèle linéaire généralisé), RF (forêt aléatoire) et GBM (modèle par boosting) ont été utilisés, quatre cross validation ont été menés à partir de trois jeux de pseudo-absence ce qui a conduit à la construction de 48 modèles au total.

Vient ensuite l'étape d'évaluation des modèles à l'aide de la fonction *get_evaluations* qui calcule les scores Kappa de Cohen, TSS et ROC pour chaque modèle. La fonction *models_scores_graph* permet ensuite de sélectionner les meilleurs modèles sur ces critères. Dans ce cas d'étude, le meilleur modèle est celui obtenu par la méthode des forêts aléatoires, il n'y a de différences ni selon les réplicats, ni selon les jeux de pseudo-absence. L'importance des variables peut être évaluée avec la fonction *get_variables_importance* mais les courbes de réponse sont également de très bons outils, on les obtient avec la fonction *biomod2::response.plot2* (Fig. 168). Sur chaque graphique, 12 courbes de réponses sont représentées, pour les 4 réplicats et les 3 jeux de données de pseudo-absence. Ces courbes représentent la probabilité de présence en fonction du gradient de la variable étudiée. Ainsi, par exemple, une courbe horizontale montre que la variable n'est pas explicative de la présence de l'espèce. La variable bio4 qui représente la saisonnalité des températures semble très explicative quelles que soient les méthodes. En revanche, les autres variables ne semblent pas permettre d'expliquer la présence ou l'absence de l'espèce.

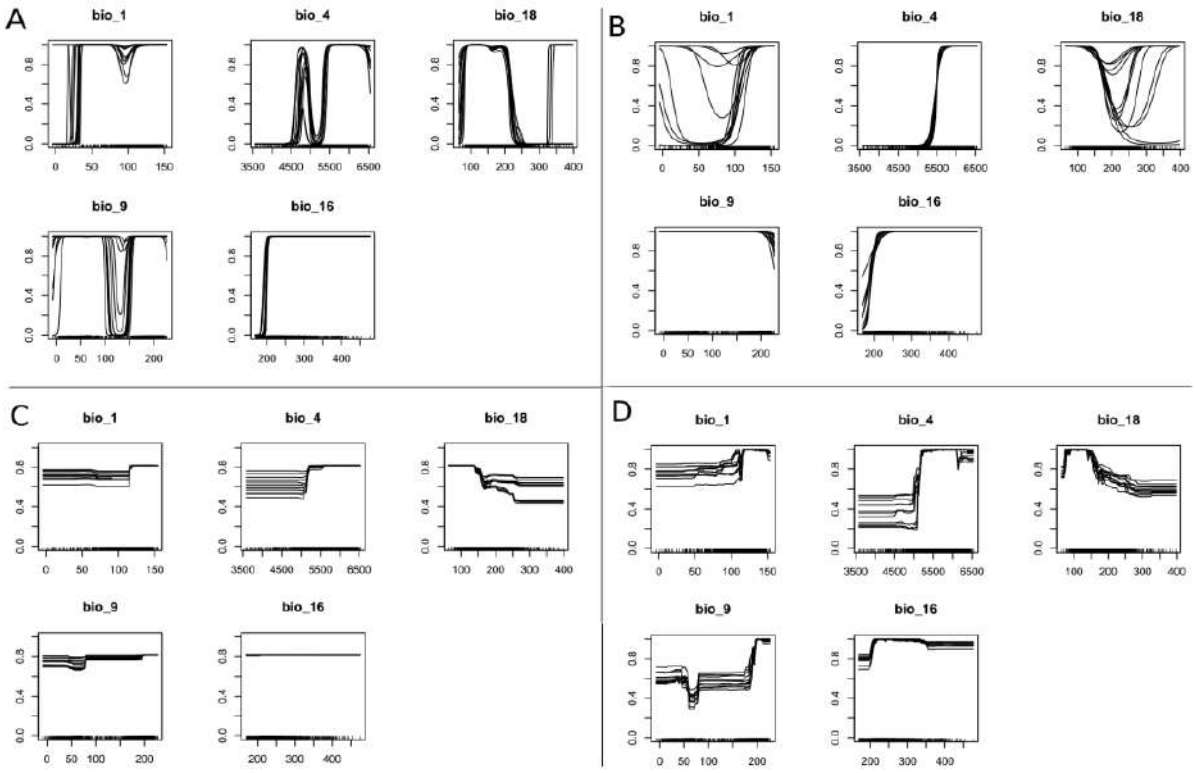


Fig. 168. Courbes de réponses des cinq variables sélectionnées pour les quatre algorithmes utilisés, probabilité de présence en fonction du gradient de chaque variable étudiée, pour les quatre modélisations GAM (A), GLM (B), GBM (C) et RF (D)

La modélisation d'ensemble est réalisée à partir de tous les modèles ayant une TSS supérieure ou égale à 0,8 avec la fonction *BIOMOD_EnsembleModeling*. La méthode moyenne pondérée semble être la meilleure, c'est donc celle qui est sélectionnée pour réaliser les projections. Le cadre de la projection dans le présent et le futur est réalisé avec la fonction *BIOMOD_Projection* dans laquelle il est indiqué les modèles, les données environnementales et le nom du projet. Ensuite, les projections d'ensemble dans le présent et le futur sont réalisées avec la fonction *BIOMOD_EnsembleForecasting*.

Enfin, la fonction *get_predictions* permet d'obtenir des projections de la répartition que l'on peut présenter sous forme graphique (Fig. 169). La probabilité de présence est représentée sur l'échelle 0–1000, les zones vertes indiquent une colonisation prochaine dans les terres de Nouvelle-Aquitaine et en Midi Pyrénées Languedoc-Roussillon à l'horizon 2050 sous le scénario BCC CSM1, RCP 4.5.

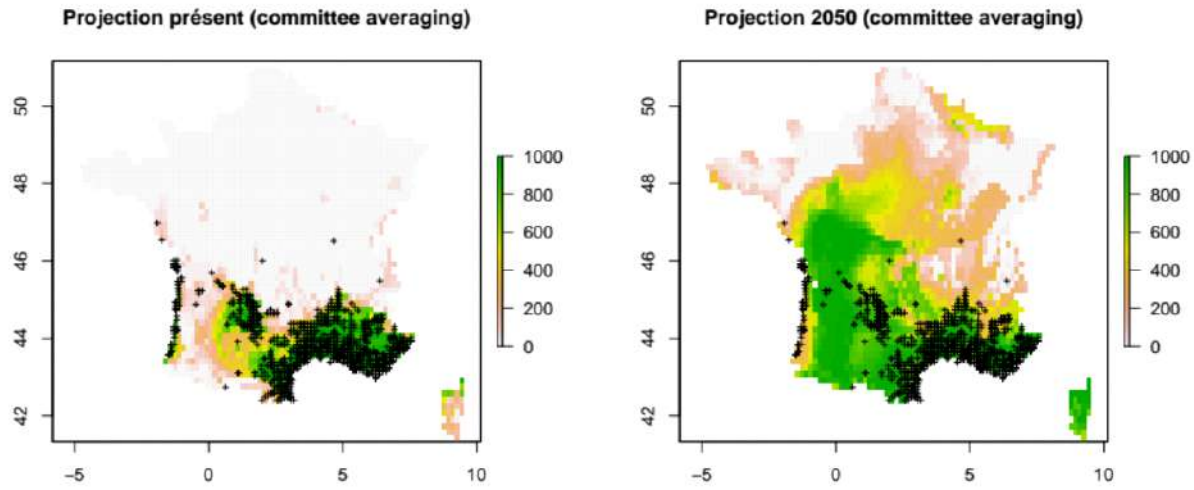


Fig. 169. Projections présent et future à l'horizon 2050 de la répartition du Lézard ocellé en France. Les croix noires représentent les points d'observation.

9.3.7 Variabilité spatiale des températures opérantes

Quels que soient les sites, nous observons l'alternance jour nuit qui définit une saisonnalité sur 24h (Fig. 170). Les températures mesurées au refuge présentent une variabilité très inférieure à celle mesurée en insolation. Jusqu'à mi-juillet, les températures semblent particulièrement élevées sur le site de Contis.

Le calcul des étendues montre que quel que soit le site d'étude, les températures mesurées en refuge sont dans la gamme des températures mesurées en insolation. Les maximums et les minimums des séries TeSup pour Contis et Montalivet sont très différents de ceux des séries TeInf. Les moyennes et les médianes sont similaires sur les TeInf mais ce n'est pas le cas pour les TeSup où la moyenne est supérieure à la médiane, notamment pour Contis et Montalivet. Carcans semble être le site avec les températures opérantes les plus faibles alors que les moyennes des températures des trois autres sites semblent similaires et un peu plus élevées (Fig. 171).

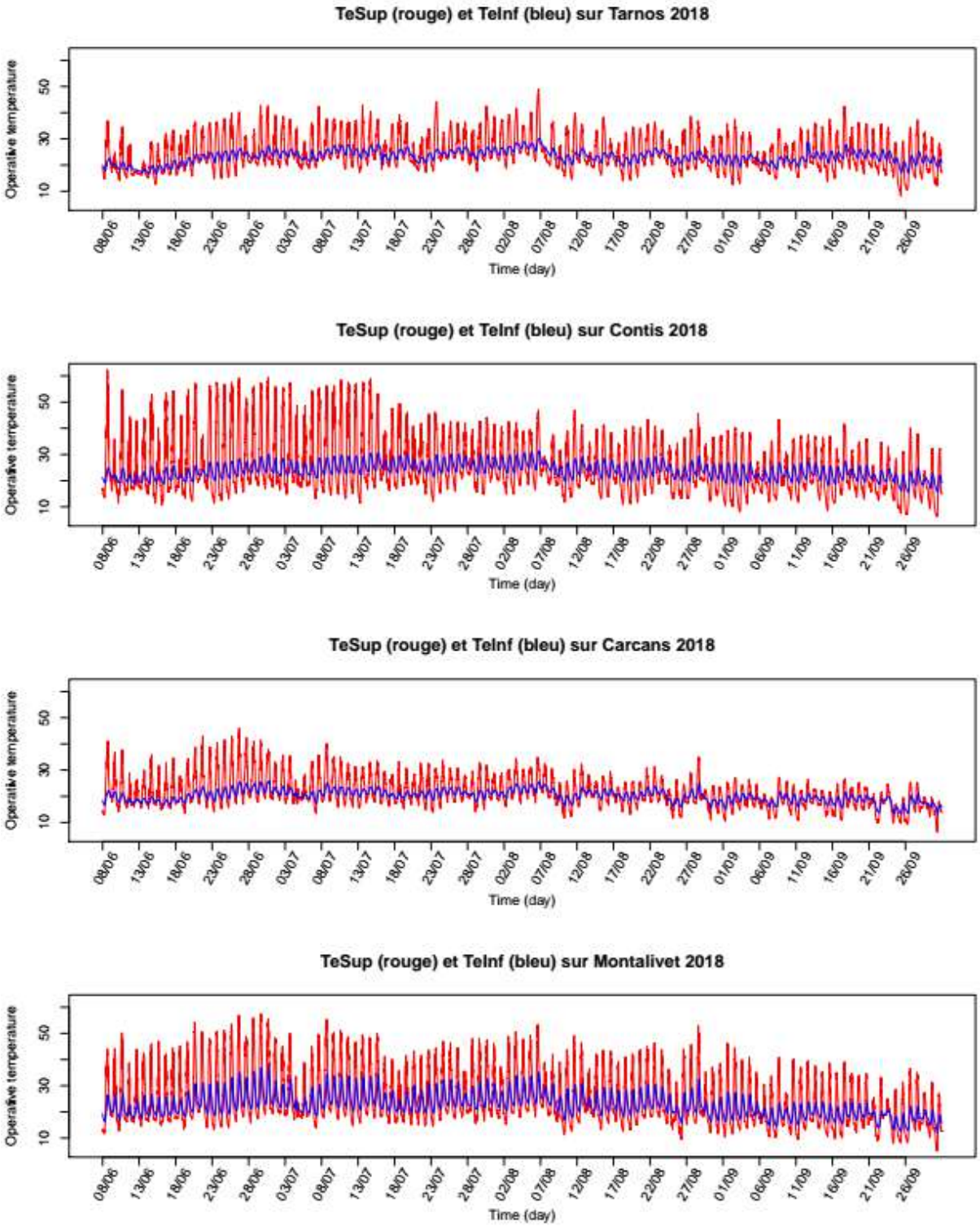


Fig. 170. Températures opérantes mesurées en 2018 sur les sites de Tarnos, Contis, Carcans et Montalivet

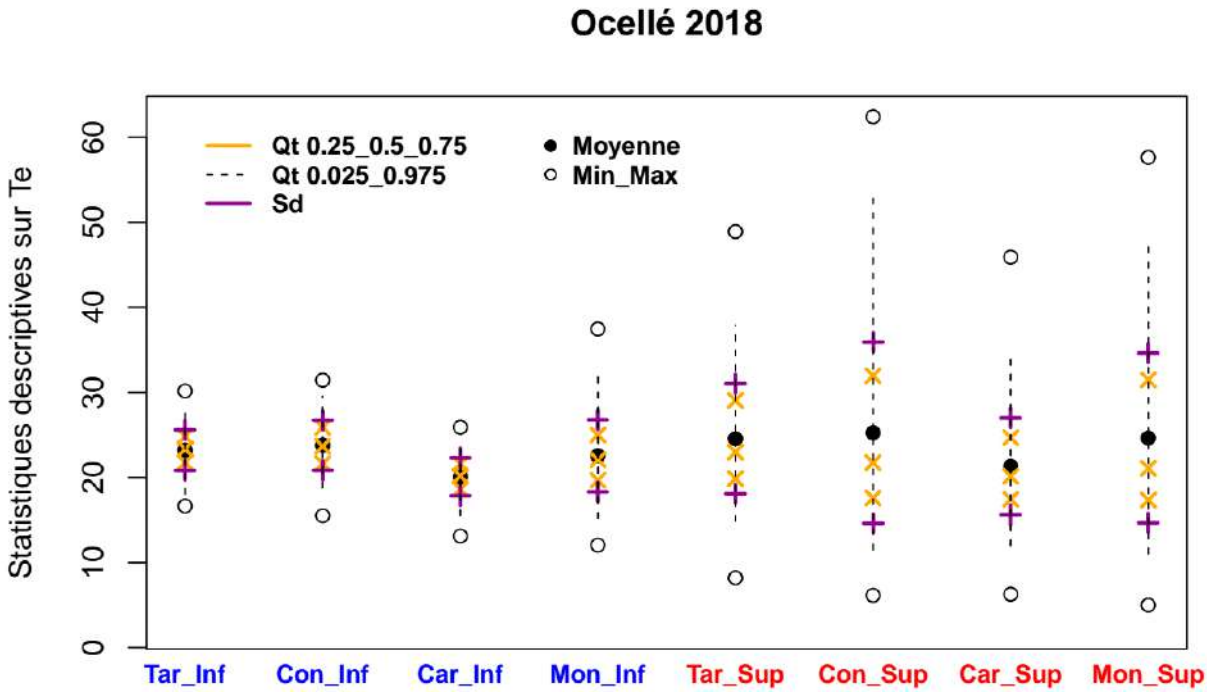


Fig. 171. Statistiques descriptives des températures opérantes mesurées en 2018

9.3.8 Temps de restriction en fonction de la température maximale de l'air mesurée à 20 centimètres du sol

Le lien linéaire Hr=a(Tmax–Tpref)+b montre que les équations obtenues diffèrent selon le site d'étude (Fig. 172).

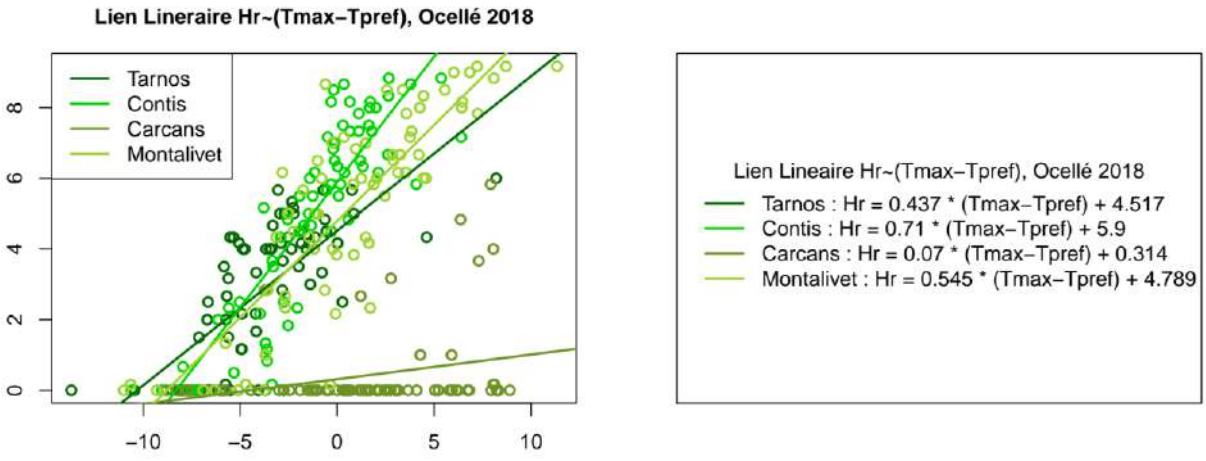


Fig. 172. Lien linéaire entre le temps de restriction et la température maximum de l'air mesurée à 20 centimètres du sol

La représentation des temps de restriction journaliers calculés pour chaque site, du 24 juillet au 30 septembre met une nouvelle fois en lumière les différences importantes qu'il existe entre les différents sites (Fig. 173). Les temps de restriction les plus courts sont ceux du site de Carcans où sur la grande majorité des journées, le temps de restriction est nul. Le site de Tarnos présente en moyenne 3,5 heures de restriction. Les sites avec les plus longs temps de restriction sont ceux de Contis et Montalivet avec une moyenne de 6 heures de restriction journalières.

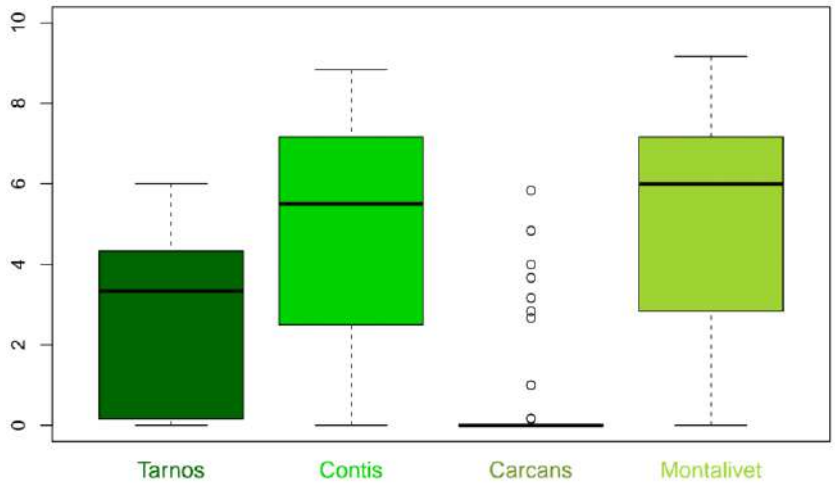


Fig. 173. Heures de restriction en fonction des sites d'étude

9.3.9 Conditions météorologiques à vingt centimètres et à un mètre du sol

Pour les températures, les tests statistiques uni-latéraux de Student, sous l'hypothèse alternative que les températures mesurées à 20 centimètres seraient plus chaudes sont tous les trois significatifs avec une p-value de $2{,}2*10^{-16}$. Pour Contis, la moyenne des différences est de 0,31°C, pour Carcans de 6,65°C et pour Montalivet de 1,52°C (Fig. 174).

Pour l'humidité relative, les tests statistiques uni-latéraux de Student, sous l'hypothèse alternative que l'humidité relative serait plus élevée à 20 centimètres qu'à 1 mètre sont tous les trois non significatifs. Pour Contis, la moyenne des différences est de -1,94%, pour Carcans de -18,59% et pour Montalivet de -4,87%. Ces résultats signifient que l'humidité relative à 20 centimètres du sol n'est pas plus importante que celle à 1 mètre.

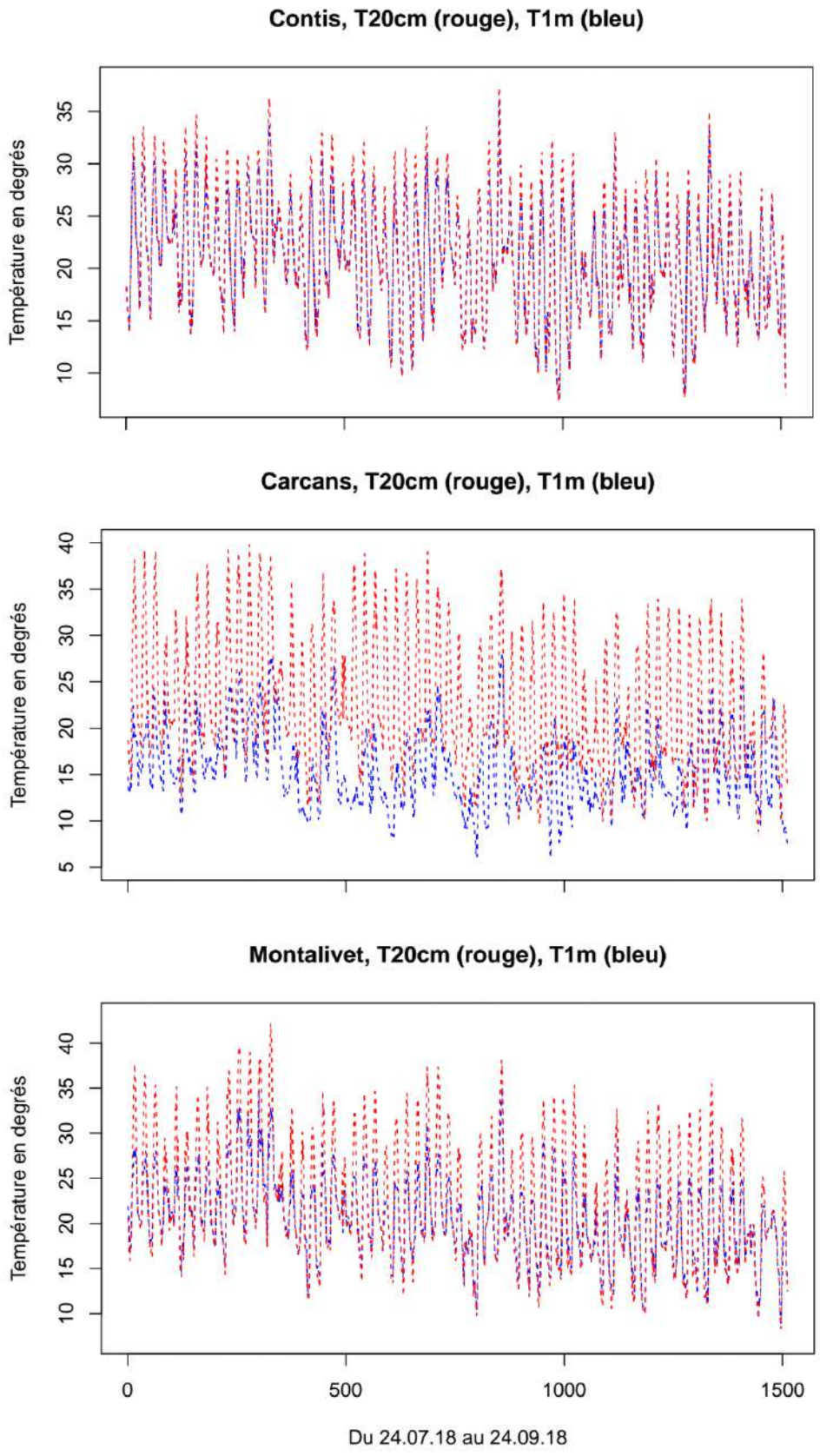


Fig. 174. Séries temporelles horaires des températures de l'air mesurées à 1 mètre et à 20 centimètres du sol

9.4 Discussion

9.4.1 Méthodologie d'observation et déplacements de placettes

Avoir positionné les placettes sur l'intégralité des faciès du cordon dunaire était primordial pour obtenir une gamme d'habitats dunaires potentiellement accueillants ou non pour le Lézard ocellé. Cette diversité permettra au fil du temps de valider des hypothèses portant sur l'écologie de l'espèce. De plus, la dune grise est un habitat vulnérable, sa disparition impose à l'espèce de s'adapter et d'utiliser d'autres habitats pour survivre. L'apparition du Lézard ocellé sur un habitat qui est dit défavorable permettrait de conclure à un changement écophysiologique lié à une modification importante des paramètres climatiques comme la hausse des températures. Le fait de déplacer les placettes lorsque celles-ci ont été modifiées au niveau de leur structure végétale par les aléas climatiques implique une connaissance morphologique des différentes placettes originelles afin de replacer la placette sur le faciès similaire et de ne pas biaiser le protocole. Un premier passage « P0 » en amont de la saison d'activité et post saison hivernale (en mars par exemple), effectué par une seule et même personne au travers des années, permettra de vérifier l'état des placettes et de les déplacer si cela est nécessaire avant le suivi en tant que tel. Cette démarche permettrait d'étudier l'évolution des faciès et ainsi de pouvoir conclure à un lien de cause à effet de la chute d'observation avec la perte d'habitats favorables directement liée aux aléas climatiques.

L'autre réflexion étant la prise en compte du déplacement de ces placettes dans les traitements et analyses statistiques. Pour l'heure, une placette déplacée change de coordonnées GPS mais garde la même dénomination. Elle est censée contenir le même type d'habitat qu'à son origine au départ du programme. Mais les modélisations des aléas climatiques à venir amènent l'hypothèse d'une disparition totale de la dune blanche et de la dune grise par secteur littoral. Jusqu'à quand le déplacement raisonnable des placettes sera-t-il envisageable ? Ne pourrions-nous pas tester l'analyse de répartition de l'espèce en gardant en mémoire les placettes historiques et les déplacements annuels afin d'obtenir une cartographie dynamique de l'évolution du trait de côte et des populations de Lézard ocellé contiguës ? Voici deux des questions que nous allons traiter dans les prochaines années du programme.

9.4.2 Evolution des noyaux de populations de Lézard ocellé face aux changements climatiques annuels

Les résultats d'observation sur certains secteurs ne sont pas du tout représentatifs de la répartition de l'espèce. Par exemple depuis le début du suivi, aucun Lézard ocellé n'a été contacté sur les placettes de Tarnos alors qu'une population importante est présente dans le secteur. De nombreux individus sont contactés sur le chemin entre les placettes dunaires (présence d'abris type pierre, blockauss, etc. sur ce chemin). Ainsi, les lézards ocellés sont concentrés sur le chemin et moins présents sur la dune en elle-même, bien que l'habitat des placettes soit favorable. Pareillement, la pointe du Médoc en nord Gironde semble être une zone avec quasi aucune présence alors que des traces et individus ont été observés juste aux abords des placettes. Cela nous fait comprendre que dans le cadre d'une recherche sur la répartition de l'espèce, un échantillonnage strictement aléatoire n'est pas adapté étant donné que la présence de l'espèce elle-même n'est pas aléatoire. L'objectif premier du programme les Sentinelles du Climat n'est pas l'obtention d'une répartition de l'espèce la plus juste possible, mais plutôt l'étude de la dynamique des noyaux de population ; en cela l'échantillonnage et le protocole coïncident avec les objectifs. Cependant, dans l'idée de prendre en compte le maximum de stations de Lézard ocellé connues sur le littoral, Il serait envisageable d'intégrer le noyau de

population présent à Tarnos et d'ajuster les placettes en pointe médocaine pour intégrer ces populations aux suivis et être plus proche de la réalité de présence.

Les trois premières années du programme sont significativement différentes niveau météorologie sur le milieu dunaire. Notamment, l'année 2017 ressort comme plus sèche que 2018 et 2019. Au vu des moyennes d'indices d'observations (io) qui prouvent une différence significative entre 2017 et les deux autres années, il semblerait que des conditions de sécheresse trop importantes nuiraient à l'observation de l'espèce. Il semblerait qu'en 2017 les individus étaient moins actifs et donc ont laissé moins de traces sur leurs passages. L'étude réalisée au Mexique par Sinervo et collaborateurs (SINERVO *et al.*, 2010) a montré que lors de fortes chaleurs les lézards étudiés ne pouvaient pas réaliser leurs activités journalières de risque d'atteindre la surchauffe et qu'ils se retiraient dans des abris frais pour éviter une exposition extérieure dangereuse. Il est possible qu'en 2017 les Lézards ocellés aient adopté ce comportement, contrairement à 2018, année plus fraîche et pluvieuse, et 2019, année intermédiaire, relativement sèche mais pas caniculaire au moment des suivis.

Malgré ces fluctuations d'indices d'observations interannuels, les noyaux de populations identifiés dès la première année de suivi persistent les années suivantes. Les 3 années de suivi ne permettent pas pour l'heure d'apporter de conclusion quant à la colonisation ou à l'inverse à la disparition de populations. Les intempéries de l'hiver 2017–2018 ayant modifié drastiquement plus d'une dizaine de placettes de suivi, n'ont pas pour autant coupé la continuité des habitats sur la dune, permettant probablement un glissement des populations de Lézard ocellé sur les habitats favorables en proximité directe. C'est sur ce phénomène de discontinuité écologique liée aux intempéries et aléas climatiques qu'une attention particulière sera portée ces prochaines années afin de suivre l'évolution des noyaux de populations de Lézard ocellé.

9.4.3 Répartition du Lézard ocellé face aux prédictions du BRGM – horizons 2050

Bien qu'il soit encore tôt pour démontrer l'existence d'une pression climatique sur le Lézard ocellé par les suivis naturalistes seuls, la menace du réchauffement climatique est bien présente. La prédiction de la montée du niveau des océans et l'augmentation des tempêtes accentuent le risque de la destruction d'habitat sur le relief littoral. La dernière actualisation du rapport de l'Observatoire Aquitain conclut à une hausse globale de ces valeurs et fait état de reculs moyens du trait de côte de 2,5 m/an en Gironde et de 1,7 m/an dans les Landes. Sur la côte sableuse (de la Pointe du Médoc à l'embouchure de l'Adour), l'érosion chronique ainsi estimée est de l'ordre en moyenne de 20 et 50 mètres respectivement pour les horizons 2025 et 2050 à laquelle s'ajoute un recul lié à un événement majeur en général de l'ordre de 20 mètres (BRGM, 2016). En comparant la carte des prédictions des zones d'érosion d'ici 2050 publiée par le BRGM avec celles des noyaux de population de Lézard ocellé identifiés lors des suivis Sentinelles du Climat, deux noyaux de population ressortent particulièrement et se trouvent alors situés sur une zone à fort risque d'érosion (Fig. 175).

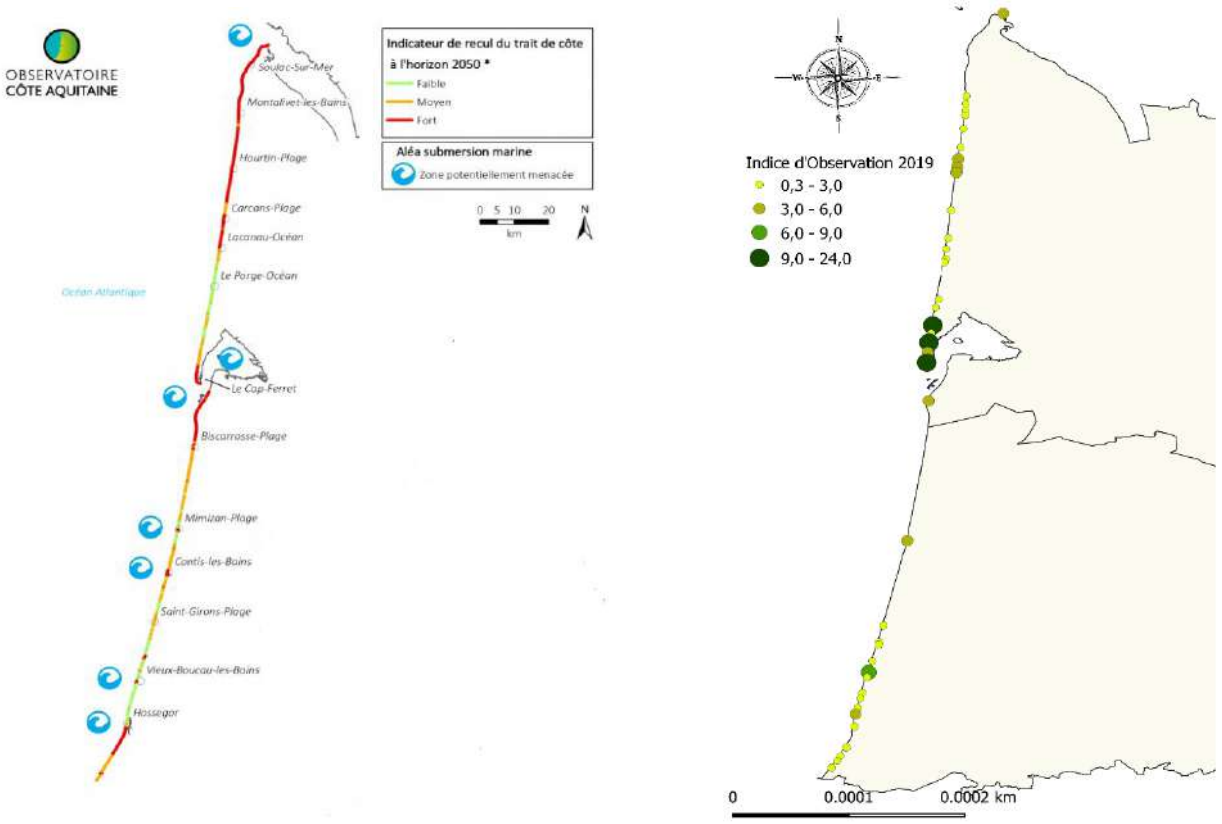


Fig. 175. Modélisation 2019 du risque d'érosion dunaire d'ici 2025-2050 par l'Observatoire du Littoral Aquitain (à gauche) et Distribution des noyaux de populations de Lézard ocellé en 2019 par les suivis Sentinelles du Climat (à droite)

Bien qu'il soit encore tôt pour démontrer l'existence d'une pression climatique sur le Lézard ocellé par les suivis naturalistes seuls, la menace du réchauffement climatique est belle et bien présente. Le site de Biscarosse, au sud des Landes, ne rentre pas dans la zone d'étude mais le programme réalisé par Cistude Nature en 2011 avait mis en avant l'existence d'une forte population. Ce secteur est fortement concerné par les prédictions d'érosion à l'horizon 2050. De la même manière, le secteur de Lacanau en Gironde est aussi une zone à haut risque d'érosion : bien que les indices d'abondance ne soit pas excessifs en 2019, de nombreuses observations indirectes ont été relevées aux abords des placettes sur la dune ainsi qu'en frange forestière.

9.4.4 Perspectives de colonisation dans les terres – vers un suivi intra-côtier

Suite aux observations réalisées de Lézard ocellé en frange forestière depuis plusieurs années, il est envisagé de travailler en collaboration avec l'ONF et avec les gestionnaires de réserves naturelles en arrière-dune dans le but de réaliser un plan stratégique de protection de l'espèce, englobant des secteurs dans les terres à la potentialité d'accueil forte et après identification d'entrées et corridors possibles entre dune et terre.

Un premier travail serait d'accompagner les gestionnaires forestiers de l'ONF en mettant en place des coupes rases en arrière dune dans des secteurs identifiés à forte potentialité pour la colonisation de l'espèce.

Un second travail consiste en la recherche spécifique de l'espèce dans les terres sur des anciens reliquats dunaires tels que présents sur les abords des grands lacs médocains. Ce travail a été engagé dès cette année 2019 sur la Réserve naturelle nationale de Cousseau, suite à quelques observations ponctuelles mais régulières de lézards ocellés depuis 2017. Une placette de suivi ainsi qu'une station météorologique ont été mis en place en début de saison 2019. De nouvelles données d'observations se sont ajoutées aux abords de la Réserve, ouvrant vers la recherche des continuités écologiques et la compréhension du fonctionnement de ces populations sur des habitats similaires aux milieux dunaires mais non soumis aux aléas climatiques côtiers.

9.4.5 Modélisation de l'occupation

Le modèle sélectionné définit une probabilité d'occupation propre à chaque site qui varie de 0,405 à 1,000 et une probabilité de détection qui varie de 0,231 à 0,819. Ces premiers résultats montrent que la probabilité de détection est très imparfaite ce qui soulève l'importance de l'estimer pour ensuite modéliser correctement l'occupation sur les sites d'étude. Les analyses pour les données 2017 et 2018 ont été partiellement menées mais elles ne permettent pas en l'état d'effectuer des comparaisons. Il faudrait les ré-effectuer en utilisant la même méthodologie suivie pour les données de 2019. Cependant, les covariables de site et d'échantillonnage n'ont pas été relevées de la même façon. En 2017, le vent n'est pas mesuré, toutes les autres covariables sont mesurées. En 2018, les covariables d'échantillonnage sont mesurées mais la caractérisation des placettes n'est pas réalisée, nous n'avons donc pas de données concernant le nombre de terriers et les éléments en pierre et en béton.

Pour la modélisation multi-saison, le meilleur modèle considère une probabilité d'occupation de 0,644 et une probabilité de colonisation de 0,259 constantes. La probabilité d'extinction varie entre 0 et 0,407 ce qui suggère que certains sites se sont éteints et que d'autres ont été colonisés. La probabilité de détection varie beaucoup entre les sites, de 0,190 à 0,850 ce qui montre qu'il est important d'expliquer une part de sa variation *via* la prise en compte de covariables d'échantillonnage. Prochainement, cette modélisation devra être menée sur les placettes qui n'ont pas été déplacées depuis 2017 afin de mieux rendre compte de la dynamique d'occupation. Ceci permettra aussi de mieux valider l'hypothèse de l'habitat constant au cours des saisons.

Pour les deux types de modélisation, il faudra standardiser les covariables (FISKE & CHANDLER, 2019). Enfin, afin d'homogénéiser l'ensemble des analyses d'occupation et de proposer une modélisation cohérente avec les années précédentes, il serait intéressant que les observateurs qui effectueront les suivis et les analyses en 2020 et 2021 soient co-encadrés par Florèn HUGON.

9.4.6 Niche thermique du Lézard ocellé

Les résultats indiquent qu'il y a une différence significative de température entre la niche réalisée et la température corporelle du lézard, ceci pourrait indiquer que l'individu choisirait un endroit bien précis de la niche réalisée pour se chauffer. Il n'y a pas de différence significative entre la niche réalisée et la niche fondamentale, la niche réalisée serait donc un échantillon de la niche fondamentale. Enfin, il n'y a pas non plus de différence significative entre la température corporelle et la niche fondamentale ce qui indiquerait qu'il y aurait d'autres aires disponibles pour se chauffer dans la niche fondamentale. Ces résultats sont exploratoires et d'autres mesures seront nécessaires pour les valider. En effet, pour détecter un effet moyen d=0,5°C de différences de température, avec une puissance de 80% et un niveau de signification de 0,05, il faut effectuer ces mesures sur au moins 64 individus (D'AMICO, 2018). Dans cette première analyse, seuls 33 individus ont fait l'objet de mesures.

9.4.7 Préférences thermiques

Nos résultats indiquent que la température préférée des individus serait 30,90°C. Les travaux de Fei et *al*. 2008 montrent que la température préférée d'un individu mâle est de 31,6°C en faisant la moyenne des températures corporelles mesurées pendant cinq jours toutes les deux secondes. Également, l'article de Ferri-Yanez et *al*. publié en 2007 indique une température corporelle d'activité de 29,8°C. Ces références sont proches des résultats obtenus sur notre population d'étude (FERRI-YAÑEZ, 2007). Pour la population du Lézard ocellé du littoral aquitain, nos résultats indiquent que le PTR50 serait [25,85 ; 33,95] et le PTR80 serait [21,10 ; 38,86]. Une étude a déterminé des températures corporelles pour les individus actifs comprises entre 21,2 et 34,5°C, ce qui est proche des températures que nous avons mesurées. De plus, elle quantifie 98 % d'activité à 24°C et 85 % d'activité à 32°C (MATEO, 2011). La relation obtenue entre la température de l'air et la température corporelle permet de calculer la température corporelle associée à la température de l'air de 24°C qui semble permettre un taux d'activité des plus importants. La température corporelle correspondante est 30,20°C, elle est très similaire à la température préférée obtenue sur notre population d'étude. Cette étude indique aussi une température critique à 41,5°C. Pour la population du littoral aquitain, la plus importante température corporelle mesurée est 46,3°C. Une autre étude menée sur des populations espagnoles et françaises indique des températures corporelles comprises entre 15,6 et 42,0°C (BUSASK & VISNAW, 1989) ce qui est aussi en accord avec nos mesures. Enfin, une étude montre que la température de l'air et la température corporelle sont corrélées avec le coefficient 0,64 (FERRI-YAÑEZ, 2007). Dans notre étude, nous obtenons un coefficient similaire de 0,687 avec l'intervalle de confiance à 95% [0,485 ; 0,820]. Ces mesures, propres à la population du littoral aquitain, pourront permettre de définir une courbe de préférence thermique afin de moduler le calcul du temps d'activité et d'inactivité dans le modèle de Sinervo et *al*. (2010).

9.4.8 Modélisation corrélative de la répartition

La modélisation corrélative proposée ici est une approche pour mieux comprendre l'utilisation du package biomod 2, elle est donc grandement critiquable. Les courbes de réponses montrent que les variables environnementales choisies sont pour la plupart non-explicatives. Pour la prochaine modélisation, il faudra représenter les courbes de réponse et effectuer la sélection à partir de celles-ci. Cependant, malgré ce choix a priori inadéquat, la modélisation d'ensemble semble proposer des projections plutôt réalistes. Il faut rester très prudent quant à l'utilisation de ces cartes car elles ne sont pas encore abouties et de nombreuses possibilités d'amélioration existent.

D'autres jeux de données pourront être utilisés, les données de présence recueillies pour la Nouvelle-Aquitaine fournies par Matthieu BERRONEAU de Cistude Nature ou les données de suivis des placettes. Sur ce deuxième jeu de données, il faudra être prudent quant à la définition des absences qui pourraient être des pseudo-absences liées à une détection faible de cette espèce très farouche. La sélection des variables environnementales sera aussi plus réfléchie en lien avec les caractéristiques de l'espèce et selon leurs disponibilités. Il s'agit de déterminer quelles variables environnementales sont pertinentes pour expliquer la répartition du Lézard ocellé et à quelle résolution spatiale et temporelle elles peuvent être explicatives. Différents jeux de données de variables environnementales sont disponibles, les données Safran de Météo France à la résolution spatiale 8km et à la résolution temporelle mensuelle, les données mensuelles Worldclim à la résolution 1km, ou encore les données Aurhely également mensuelles à la résolution 1km. Les données issues de Météo France, Safran ou Aurhely sont disponibles à l'échelle de la France alors que les autres sont disponibles à l'échelle mondiale. Ainsi, la plus grande part du travail pour réaliser la modélisation corrélative consiste à sélectionner des variables pertinentes, tant au niveau de leur résolution spatiale que de leur résolution

temporelle. Ceci sera mis en œuvre dès le début de l'année 2020 au cours de la thèse de Florèn HUGON en collaboration avec Michaël GUILLON.

9.4.9 Variabilité des températures opérantes

Les données de températures opérantes sont communes aux quatre sites du 08 juin au 30 septembre ce qui correspond à la période de reproduction et de post-reproduction. Les représentations des séries temporelles et le calcul des statistiques descriptives permettent tout d'abord de montrer la grande variabilité spatiale qu'il existe entre les sites d'étude. Elles mettent aussi en évidence le rôle tampon des refuges, les températures mesurées en refuge ont une variance très inférieure à celles mesurées en insolation. De plus, les différences entre les médianes et les moyennes sur les mesures en insolation traduisent une fréquence plus haute des températures chaudes en situation d'insolation, voire des extrêmes de températures chaudes. Ces analyses sont à approfondir et à compléter par d'autres méthodes pour quantifier les différences entre les séries et étudier leur significativité.

9.4.10 Variabilité du calcul des temps de restriction

Les analyses du lien Hr=f(Tmax-Tpref) ont pu être réalisées seulement à partir du 24 juillet jusqu'au 30 septembre ce qui correspond à la période de post-reproduction uniquement. Le modèle de Sinervo (2011) étudie les temps de restriction d'activité sur la période de reproduction ainsi il faudra réfléchir à la pertinence de cette fonction vis à vis de la modélisation de la persistance de la population. Les relations linéaires obtenues pour chacun des sites sont très différentes. La pente des relations varie de 0,07 à 0,71 ce qui montre que le temps de restriction n'est pas forcément lié à la température maximum de l'air pour Carcans alors qu'il semble l'être fortement pour Contis, voire pour Tarnos et Montalivet où les coefficients sont respectivement de 0,437 et 0,545.

Si un gradient nord-sud des températures était présent et agissait sur le calcul des heures de restriction, il serait attendu que le temps de restriction augmente avec la latitude des sites, c'est à dire qu'il serait plus fort à Tarnos qu'à Contis qu'à Carcans et enfin qu'à Montalivet. Cette hypothèse ne semble pas être vérifiée puisque les temps de restriction les plus faibles sont à Carcans. Les heures de restriction journalières sont anecdotiques sur ce site, seuls 9 jours sur les 69 jours d'étude présentent des temps de restriction.

9.4.11 Mesures des conditions météorologiques

Les analyses des séries de température de l'air et d'humidité relative mesurées à 1 mètre et à 20 centimètres du sol permettent de montrer que les conditions météorologiques sont différentes. La température est plus importante à 20 centimètres qu'à 1 mètre ce qui pourrait s'expliquer par un vent plus faible proche du sol. L'humidité relative est plus importante à 1 mètre qu'à 20 centimètres. Pour l'étude d'espèce qui vit au niveau du sol comme le Lézard ocellé, les prises de mesure à 1 mètre ou à hauteur d'homme ne sont donc pas adaptées. Ceci suggère que les mesures de la vitesse du vent et de la température de l'air réalisées lors des suivis des placettes soient désormais faites à une hauteur au sol de 20 centimètres maximum et non plus à hauteur d'homme comme jusqu'à présent.

9.5 Conclusion

Les 3 premières années de suivi Sentinelles du Climat sur le Lézard ocellé en milieu dunaire apportent des informations concrètes sur l'existence de phénomènes climatiques intenses et assez localisés. Les modèles de prédictions corroborent les analyses et estimations faites à partir des suivis de terrain. Bien que pour l'heure les indices d'observations de l'espèce soient relativement stables mais faibles, l'impact de ces événements climatiques – érosion et submersion marine en hiver, températures excessives et sécheresse en été – se visualise directement par le changement de faciès de certaines placettes et par conséquent agit sur la dynamique des populations de Lézard ocellé inféodées. La modélisation de l'occupation en multi-saisons pour l'ensemble des années de suivis permettra également d'étayer les phénomènes de colonisation et d'extinction au cours du temps en les expliquant *via* l'intégration de covariables dans les modèles.

La poursuite du suivi et le développement d'axes de travail tels que sur les zones forestières en arrières dunes ou encore les reliquats dunaires autour des grands lacs médocains vont élargir la vision actuelle de la situation du Lézard ocellé à l'échelle de l'Aquitaine mais aussi sur des secteurs focus, mis en lumière par la présence d'un fort noyau de population ou au contraire par une faible densité voire absence d'observation directe.

Les premières analyses écophysiologiques montrent que le Lézard ocellé choisit au sein de la niche réalisée un endroit précis pour se chauffer. Ce comportement permet aux individus d'atteindre des températures leur permettant d'être performants métaboliquement. La température préférée de la population du littoral aquitain serait de 30,90°C et la gamme de température préférée de 21,10 à 38,86°C. Ces données permettent d'établir les préférences thermiques de l'espèce et seront prochainement intégrées dans la modélisation mécanistique de la répartition. En particulier, elles permettront de moduler le calcul du temps d'activité afin de définir l'extinction ou la persistance des populations sur les zones d'étude. Également, nous réfléchirons comment inclure la variabilité spatiale, détectée à présent sur les 4 sites d'étude et qui serait probablement dépendante de l'exposition et du vent.

Chapitre 10. Zootoca vivipara (Lichtenstein, 1823) – Lézard vivipare

Auteurs : *Olivier Lourdais, Michaël Guillon, Maud Berroneau, Matthieu Berroneau,* ***Contributeurs :*** *George Brusch, Rodrigo Gavira, Robin Viton, Jean-François le Galliard, Chloé Chabaud, Andréaz Dupoué, Jean Clobert*

Résumé :

Le Lézard vivipare est une espèce d'affinité climatique fraîche. Abondante en altitude, l'espèce est beaucoup plus rare en plaine où elle se cantonne à des milieux de landes humides. Le changement climatique pourrait impacter fortement l'espèce sur ce dernier type d'habitat, et notamment la réussite de sa reproduction. Afin d'étudier les relations entre changement climatique, modification de niche écologique et dynamique de population de lézards vivipares, des suivis naturalistes sont mis en place en premier lieu.

Les relations fonctionnelles entre la physiologie des espèces et leurs traits de vie apportent des éléments de compréhension sur les réponses des organismes face aux variations spatiales et temporelles de leur environnement. C'est l'intérêt des approches mécanistes qui permettent de tester l'impact de facteurs proximaux sur la persistance locale des organismes ou la répartition d'une espèce. Parallèlement, il est essentiel de comprendre les facteurs historiques qui ont façonné la répartition actuelle des espèces. Les lézards vivipares de forme ovipare (*Z. vivipara louislantzi)* et vivipare (*Z. vivipara)* sont des espèces à affinités climatiques froides. Elles sont particulièrement vulnérables au changement climatique. Les travaux de recherche réalisés sur les lézards vivipares dans le cadre du programme les sentinelles du climat s'inscrivent dans une démarche collaborative avec plusieurs partenaires : le CNRS de Chizé (Olivier Lourdais, Michaël Guillon), le CEREEP Ecotron (Jean François Le Galliard, ANR Aquatherm), le SETE Moulis (Andréaz Dupoué, programme Ectopyr) et Cistude Nature.

Nous avons combiné des approches complémentaires. Tout d'abord, en 2018, nous avons étudié la structure génétique des populations (42) le long d'un gradient climatique chez la forme ovipare depuis Bordeaux jusqu'aux Pyrénées. En 2019, nous avons comparé l'écophysiologie des populations (pertes hydriques, métabolisme, thermorégulation) le long de ce gradient. Enfin, nous avons étudié la reproduction chez la forme vivipare en manipulant les conditions thermiques et hydriques de gestation. Nos résultats soulignent une forte structuration génétique avec les populations de marges arrières plus diversifiées car plus proches du refuge climatique glacière. Les données physiologiques montrent des pertes hydriques très élevées chez les deux formes de lézards vivipares en comparaison avec le Lézard des murailles. Enfin, les données expérimentales sur la forme vivipare soulignent l'importance de l'accès à l'eau pendant la gestation.

Mots-clés : adaptations, affinité climatique, climat, dynamique de populations, perte hydrique, physiologie, relique glaciaire, *Zootoca vivipara*

10.1 Introduction

Depuis 2017 (MALLARD, 2017b), des suivis naturalistes sont menés sur les reliques de landes humides du Massif landais afin de vérifier deux hypothèses de l'impact du changement climatique sur le Lézard vivipare de plaine :

- Hypothèse 1 : extinction locale possible des populations suite à la disparition de stations remarquables en plaine
- Hypothèse 2 : une entrée progressive du Lézard des murailles indiquant une modification micro-climatique des sites et un remplacement possible entre « lézards gris »

L'objectif des suivis naturalistes est par conséquent d'obtenir des tendances évolutives de l'occurrence du Lézard vivipare en lien avec d'éventuelles variations climatiques sur différents sites témoins du massif landais mais également des zones humides de basse altitude et des tourbières des plateaux limousins.

L'un des enjeux majeurs en écologie est de comprendre la répartition et l'abondance des organismes dans l'espace et dans le temps (MACARTHUR, 1984). Cette problématique est au cœur des préoccupations actuelles de nos sociétés faisant face au changement climatique (IPCC, 2014b) et à l'érosion de la biodiversité (THOMAS *et al.*, 2006). Afin d'évaluer l'impact des perturbations du climat sur la biodiversité, il est nécessaire de connaitre les réponses des espèces tout en prenant en compte leur sensibilité propre. La répartition peut donc se définir comme étant le résultat d'une réponse dynamique d'une espèce face à un environnement donné (BROENNIMANN *et al.*, 2007).

Dans ce contexte il est important :i) d'identifier les paramètres physiologiques proximaux qui sous-tendent les adaptations climatiques, ii) d'examiner les aspects historiques qui peuvent expliquer les répartitions actuelles, iii) d'explorer les déterminants climatiques de la répartition et de l'importance des gradients environnementaux. Le lézard vivipare est une espèce à affinité climatique froide et particulièrement vulnérable face au réchauffement climatique (DUPOUE *et al.*, 2017). L'existence de deux modes de reproduction (populations ovipares et vivipares) est aussi une composante unique à considérer pour tester la sensibilité aux changements climatiques (FOUCART *et al.*, 2014). Trois axes de recherches complémentaires ont été développés sur les deux formes (ovipares et vivipares) de *Zootoca* :

(1) Etude de la forme ovipare (*Z. vivipara louislantzi*):
- Etude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude
- Etude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude

(2) Etude de la forme vivipare (*Z. vivipara vivipara*):
- Etude expérimentale des conditions thermiques et hydriques de la gestation

(3) Comparaisons entre espèces :
- Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèce et en comparaison avec le Lézard des murailles, moins vulnérable
- Modélisation corrélative de la répartition en Nouvelle-Aquitaine

Le programme les sentinelles du climat a eu un rôle clé en permettant de regrouper plusieurs équipes avec une importante expertise sur le Lézard vivipare. Une attention particulière a été portée sur les populations reliques de Nouvelle-Aquitaine.

10.2 Matériel et Méthodes

10.2.1 Forme ovipare (Z. vivipara louislantzi)

- Sites d'étude pour les suivis naturalistes et méthodologies de suivi

La forme ovipare du Lézard vivipare a été suivie sur les secteurs de plaines, au biotope et aux réponses écologiques des populations montagnardes différentes face aux changements climatiques. Les populations enclavées dans le Massif landais sont d'autant plus intéressantes à suivre du fait de leur caractère isolé et réfugié dans les derniers secteurs de lagunes fraiches de Gironde et des Landes.

En 2019, aucun ajout ou suppression de site du Massif Landais n'a été opéré, ainsi 12 sites ont fait l'objet des suivis naturalistes durant cette 3ème année du programme (Tab. LXXVI).

Tab. LXXVI. Localisation des sites du triangle landais suivis de 2017 à 2019

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi Lv 2017	Suivi Lv 2018	Suivi Lv 2019
Captieux - Lucmaysouau	44,22372	-0,23059	oui	oui	oui
Hostens - Gât Mort	44,51779	-0,61312	oui	oui	oui
Houeillès	44,19964	-0,07166	oui	oui	oui
Le Pian Médoc	44,95297	-0,73967	oui	oui	oui
Lubiosse-Ychoux - Capdejus	44,39832	-1,03054	oui	oui	oui
Martillac	44,69270	-0,58963	oui	oui	oui
Saint-Magne - Lagune du Cam	44,54098	-0,65374	oui	oui	oui
Le Porge - Saumos	44,89185	-1,03937	oui	oui	oui
Pindères	44,24436	-0,017334	oui	oui	oui
Saint Médard - Lagunasse	44,89429	-0,80347	oui	oui	oui
Illats	*44,601894*	*-0,425097*	oui	X	X
Brocas	*44.044383*	*-0,5418166*	oui	X	X
Landiras	44,540264	-0,464071	-	oui	oui
Luxey - Gaouchey	44,242632	-0,478874	-	oui	oui

Pour le suivi du Lézard vivipare, chaque « site » de suivi correspond à une « lagune » et ses environs immédiats ou à un milieu de landes humides à molinies. Les sites sont matérialisés par des carrés de 100 mètres sur 100 mètres et contiennent chacun 5 placettes d'échantillonnage de 10m*10m positionnées aléatoirement sur un habitat favorable et avec une exposition raisonnable (MALLARD, 2018b): le Lézard vivipare doit pouvoir trouver au sein de la placette des zones d'ombre ou de fraicheur dans l'habitat composant cette placette ou au cours de la journée par le simple déplacement du soleil.

L'application du protocole type POP Reptile (SHF, 2014) permet une estimation fine de la présence et de l'abondance de l'espèce. Le protocole peut se résumer ainsi : 3 passages par site et donc par placette par an, de préférence entre avril et juin. L'observateur passe 20 min par placette à noter la présence et le nombre de Lézard vivipare ainsi que d'autres données propres aux placettes et aux autres espèces observées. Les conditions météorologiques ne sont pas particulièrement difficiles à respecter. Il convient d'éviter les jours à couverture nuageuse importante (>80%) et les jours pluvieux. Aussi à l'inverse, il convient d'éviter les jours trop ensoleillés et/ou à température trop élevée. Trois campagnes de relevés sont requises pour chaque site au cours de la saison (mars à juin), avec un espace-temps d'au moins 2 semaines entre deux passages de prospection (MALLARD, 2017b).

- Etude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude

Ce travail a été piloté par Andréaz Dupoué en post-doctorat à SETE Moulis (Ecotpyr). Un total de 42 populations a été échantillonné sur un gradient d'altitude en considérant quatre grandes unités. Les populations de plaine situées en Nouvelle-Aquitaine sont considérées comme la marge arrière (en rétractation) alors que celles d'altitude sont en marge avant (expansion) (BERRONEAU, 2014b). Ces populations ont été échantillonnées avec l'aide de Maud Berroneau et Matthieu Berroneau ainsi qu'Olivier Lourdais. Un nombre total de 632 individus a été échantillonné (prélèvement salivaires par écouvillon, Fig. 176). L'extraction et l'analyse de l'ADN a été réalisée au SETE Moulis.



Fig. 176. Prélèvement salivaire pour analyse génétique réalisé par écouvillonnage

- Etude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude

Ce travail a été piloté par Jean-François le Galliard en collaboration avec le CEBC-CNRS (O. Lourdais et M. Guillon). Une étudiante (Chloé Chabaud) a été recrutée en Master 2 en 2019 par le CEREEP sur le projet. Un total de 12 populations a été échantillonné sur un gradient de 0 à 1500m (capture de 140 mâles adultes). Le choix des populations a été guidé par l'exploration préalable des conditions climatiques au sein de la répartition de l'espèce dans la région. Cette analyse de la température et pluviométrie a été menée par Michaël Guillon. L'habitat a été classé selon le degré d'ouverture du milieu et l'accès permanent à l'eau libre. Les individus ont été capturés et ramenés au CEBC pour des mesures de morphologie et de physiologie (consommation d'oxygène, pertes hydriques totales et cutanées, Fig. 177).



Mesure du rythme cardiaque



Mesure du métabolisme et pertes hydriques au repos en enceinte climatique



Mesure des préférences thermiques



Mesure des pertes hydriques cutanées

Fig. 177. illustrations des différentes approches écophysiologiques mobilisées

10.2.2 Forme vivipare (Z.vivipara vivipara)

- Etude expérimentale des conditions thermiques et hydriques de la gestation

Ces travaux ont été pilotés par George Brusch en post-doctorat au CEBC-CNRS (ANR Aquatherm). Un total de 136 femelles gestantes a été capturé en Limousin (plateau de Millevaches) au printemps 2019. Les femelles ont ensuite été allouées dans 4 traitements thermiques expérimentaux croisés avec 2 traitements hydriques. Cette approche permet de tester les effets des conditions climatiques chaudes et des contraintes d'accès à l'eau. Les femelles ont été suivies pendant la gestation jusqu'à la mise-bas. Les nouveaux nés ont été mesurés et leurs performances locomotrices ont été décrites.

10.2.3 Comparaisons entre espèces

- **Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèces**

A titre exploratoire, nous avons comparé les pertes hydriques des lézards vivipares ovipares avec la forme vivipare et le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*). Ces données permettent de comparer la sensibilité entre espèces.

- **Modélisation corrélative de la répartition en Nouvelle-Aquitaine**

En parallèle avec les axes précédents, la modélisation préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine a été développée en 2018 et mise à jour en 2019 sur l'ensemble de la Nouvelle-Aquitaine. De forts gradients climatiques ont été mis en évidence à l'échelle de la Région. Une modélisation plus globale est en cours de développement (premiers résultats attendus en 2020) à l'échelle des populations ovipares (modélisation de l'ensemble de la répartition de la sous-espèce *Z. vivipara louislantzi* : Nouvelle-Aquitaine, Occitanie, Auvergne-Rhône-Alpes et Espagne) et du groupe de Lézard vivipare à forme vivipare isolé au niveau du massif central (régions Nouvelle-Aquitaine, Occitanie et Auvergne-Rhône-Alpes).

Ce travail préliminaire de modélisation de niche écologique a été réalisé par l'intermédiaire du logiciel MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modeling, Version 3.4.1) (PHILLIPS *et al.*, 2017). De part l'objectif exploratoire de cette étude, l'utilisation du logiciel s'est basée sur des répétitions d'analyses. Cette méthode utilise les répétitions d'une même analyse mais en sélectionnant au hasard à chaque fois parmi les observations de présence un nouveau jeu de données équivalent en nombre nommé « Bootstrap ». Cette méthode permet de conserver l'ensemble du jeu de données d'observations par l'accumulation des répétitions mais également de juger de l'incertitude des prédictions liée notamment aux variables environnementales. Cette approche peut calculer les probabilités de présence calculée à partir de toutes les répétitions (min, médiane, moyenne, max, écart type) sans pouvoir déterminer un seuil sur des prédictions binaires (présence/absence). Ainsi, dans le souci de compris entre le temps de calcul et la qualité des prédictions, 10 réplicas ont été réalisés par la méthode de « Bootstrap ». Les prédictions des 10 modèles sont exprimées en probabilités de présence. La répartition potentielle de l'espèce a été assimilée aux valeurs maximums des probabilités de présence obtenues sur les 10 prédictions.

10.3 Résultats

10.3.1 Forme ovipare (Z.vivipara louislantzi)

- Observations directes des modifications d'habitats des placettes

En premier lieu, il convient de faire état des observations concrètes effectuées au cours des saisons de suivi sur le faciès des placettes de suivis entre 2017 et 2019, et par conséquent la probabilité de détection de l'espèce dans son habitat. Les systèmes lagunaires du Massif landais sont des reliques de zones humides maintenant discontinues, alimentées par la nappe phréatique qui affleure et par la pluviométrie annuelle. Le déficit en eau et l'augmentation des amplitudes thermiques saisonnières modifient drastiquement les habitats, voir rendent durant certaines saisons, l'habitat défavorable au cycle d'activité du Lézard vivipare ou du moins impacte fortement sur son comportement d'insolation et de déplacement, induisant un biais sur sa détectabilité lors des comptages.

Ainsi, pour la première saison de suivi (2017), les placettes ont connu en quasi-totalité un assèchement important réduisant les micro-habitats disponibles pour le Lézard vivipare. L'hiver 2016-2017 avait effectivement été particulièrement sec, suivi d'un printemps sec et aux températures au-dessus des normales de saison. Le Lézard vivipare a dû alors adapter son comportement par des déplacements restreints sous le couvert végétal encore quelque peu humide et ne pas s'exposer directement au soleil en journée. Les effectifs des comptages protocolés en ressortent donc très faibles.

En 2018, la pluviométrie a été très abondante de l'hiver à l'automne, un effet inverse a été observé sur l'activité de surface des lézards vivipares. Il est à noter cependant que concernant l'habitat type des placettes comme la lande à molinies, celui-ci a nécessité près d'une année pour se restaurer après ce fort assèchement de 2017.

En cette 3ème année de suivi 2019, les observations des lézards vivipares ont été plus caractéristiques de l'activité attendue sur une année de réchauffement en cours de saison. L'étude des amplitudes thermiques saisonnières mais également jour/nuit reste à faire en lien avec le dénombrement des lézards vivipares effectué.

Ces modifications d'habitats et taux d'hygrométrie ont été annotées et feront l'objet d'une étude plus précise dans les prochaines années du programme, mais le constat visuel est assez aisé (Fig. 178).



Fig. 178. Photographies de la placette « Saint-Médard – Lagunasse » en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite)

- Comparaison interannuelle des indices d'abondance

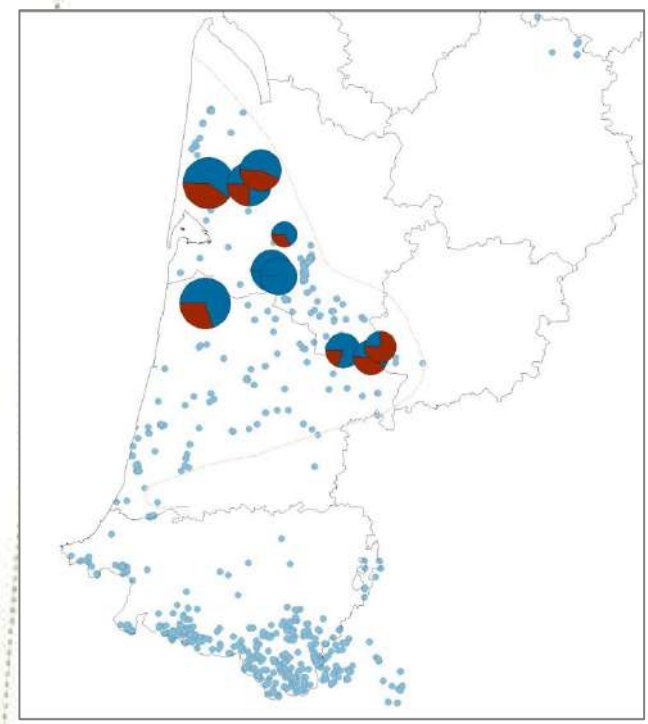
En 2017, une cartographie représentant le rapport Lézard vivipare / Lézard des murailles observés sur les sites d'études avait été proposée avec l'idée que les prochaines années permettraient d'avoir une image instantanée du rapport de force entre le Lézard vivipare et le Lézard des murailles sur les sites d'études. Lorsque la balance penchera en faveur du Lézard des murailles, cela indiquera que l'habitat et les conditions micro-climatiques (température, hygrométrie) auront été modifiés. Les études écophysiologiques permettront également de mettre en avant les seuils de tolérance des fluctuations hygrométriques des lézards vivipares.

Suite aux trois premières années de suivis (2017 à 2019), l'étude des indices d'abondance (ou indices d'observation = io) entre les populations de Lézard vivipare et de Lézard des murailles est possible.

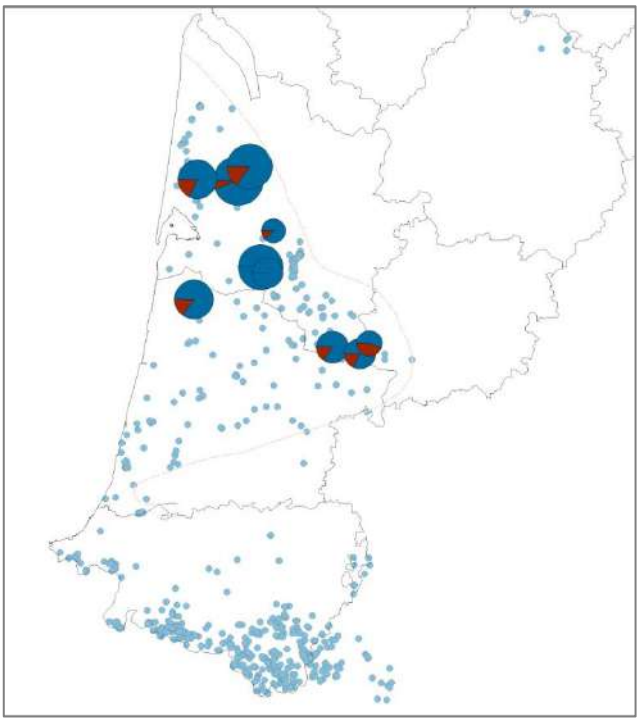
Une représentation cartographique des indices d'observation de 2017, 2018 et 2019 (Fig. 179) permet d'avoir une vision rapide des secteurs avec les plus grandes observations ainsi que la variation interannuelle.

Indices d'observation Lézard vivipare (bleu) vs Lézard des murailles (rouge) dans le Triangle landais sur fond de données historiques de présence du Lézard vivipare (points bleu ciel)

Suivi 2017



Suivi 2018



Suivi 2019

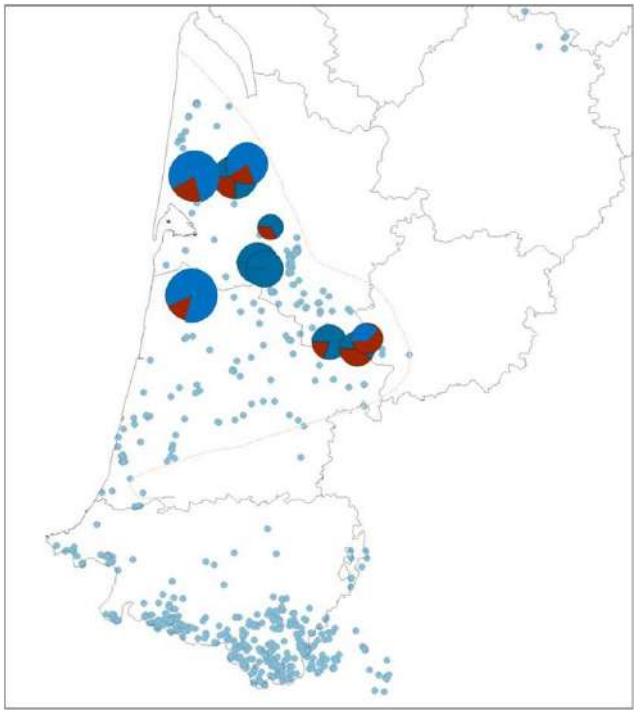


Fig. 179. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard vivipare (bleu) et du Lézard des murailles (rouge) en plaine entre 2017 et 2019

En comparant les indices d'observation (io) des sites entre 2017 et 2019, il sera intéressant de regarder l'évolution interannuelle qui nous amène à chercher les évènements ou modifications qui justifieraient notamment une progression négative sur un site ces prochaines saisons de suivis (progression négative des io = diminution des observations).

- Etude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude

Cette étude a apporté des informations pertinentes sur les variations génétiques à l'échelle considérée. Les marqueurs génétiques examinés sont fortement corrélés aux conditions climatiques. Les populations de plaine en Aquitaine présentent la plus grande diversité génétique. Cette observation est en accord avec nos prédictions et suggère que ces populations sont les plus proches du refuge glaciaire de la forme ovipare (Fig. 180a). En parallèle ces populations présentent un fort taux de consanguinité avec des conditions climatiques défavorables et une fragmentation des populations en marge arrière (Fig. 180b). A l'opposé les populations en marge avant (altitude) sont fortement différenciées et avec une faible diversité génétique ce qui souligne des évènements de colonisation récent (effet fondateur). Les données d'abondance (comptage à vue des animaux) montrent une relation inverse avec la température et l'aridité. Les populations les plus abondantes sont rencontrées dans les habitats les moins chauds et les plus humides.

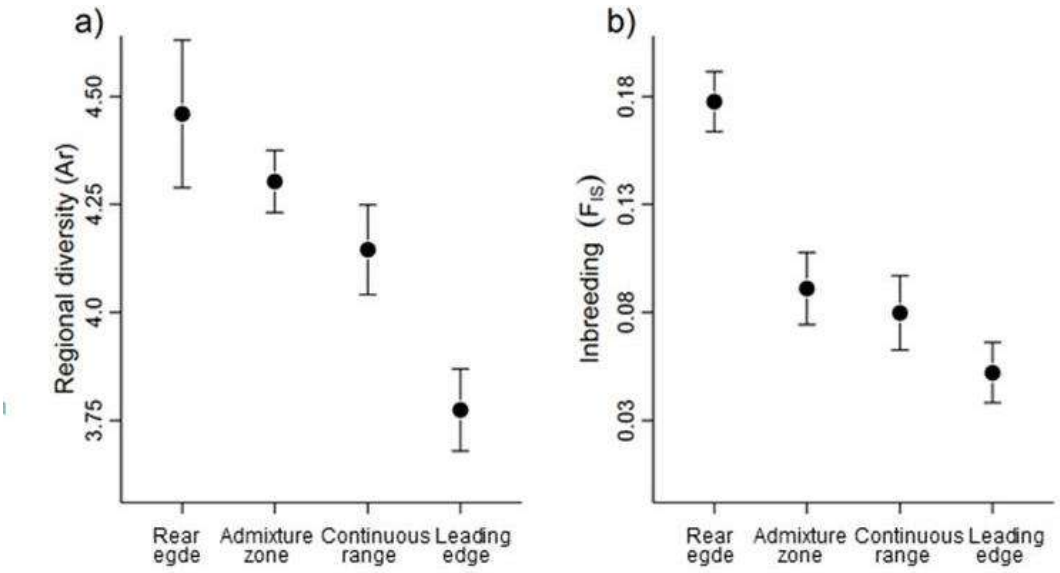


Fig. 180. Variation de diversité génétique et de consanguinité selon les 4 groupes populationnels situés le long du gradient d'altitude

Nous avons utilisé des simulations bayésiennes (ABC) pour tester différents scénarios de colonisation pyrénéenne à l'aide de DIYABC 2.1.0 (CORNUET *et al.*, 2010). Trois scénarios ont été proposés (Fig. 181) : une scission simultanée entre les quatre contextes écologiques (scénario 1), une colonisation progressive altitudinale (scénario 2); scission simultanée dans les régions pyrénéennes et différent de la marge arrière (scénario 3). Les résultats indiquent que le scénario 2 est le plus probable.

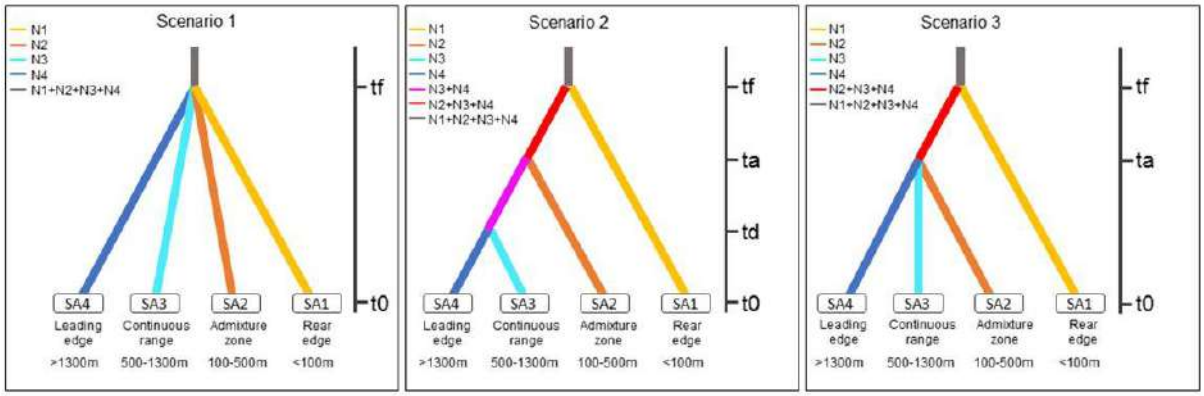


Fig. 181. Illustration des 3 scenarios possible pour la colonisation des Pyrénées par Z viviparalouislantzi (DUPOUE et al., in prep.).

- Etude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude

Ce travail a été piloté par Jean-François le Galliard en collaboration avec le CEBC-CNRS (O. Lourdais et M. Guillon). Les données obtenues ont permis de mettre en évidence des gradients climatiques (pluviométrie et température) qui expliquent les variations morphologiques. La masse corporelle des individus est corrélée au coefficient de pluviométrie (Fig. 182). La taille corporelle est, quant à elle, inversement corrélée à la température. Ces résultats soulignent l'importance de la ressource en eau et des basses températures pour l'espèce.

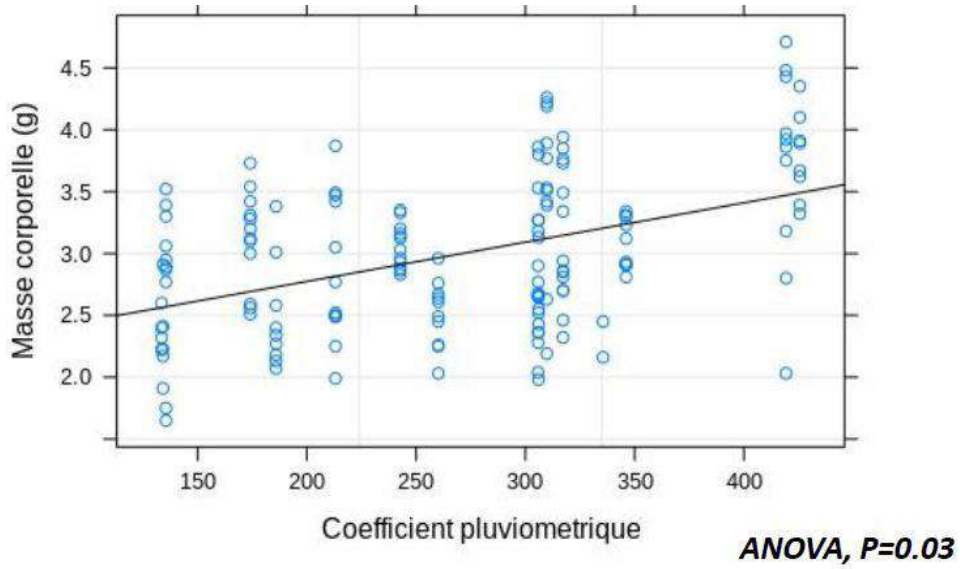


Fig. 182. Relation entre coefficient pluviométrique et masse corporelle des individus.

Concernant les pertes hydriques, nous n'avons pas trouvé de lien avec les conditions climatiques des populations. En revanche l'habitat semble jouer un rôle clé. Ainsi, les individus issus de populations avec un accès à l'eau permanent ont des pertes hydriques plus importantes (Fig. 183). Les analyses sont en cours de finalisation (CHABAUD *et al.*, In prep.).

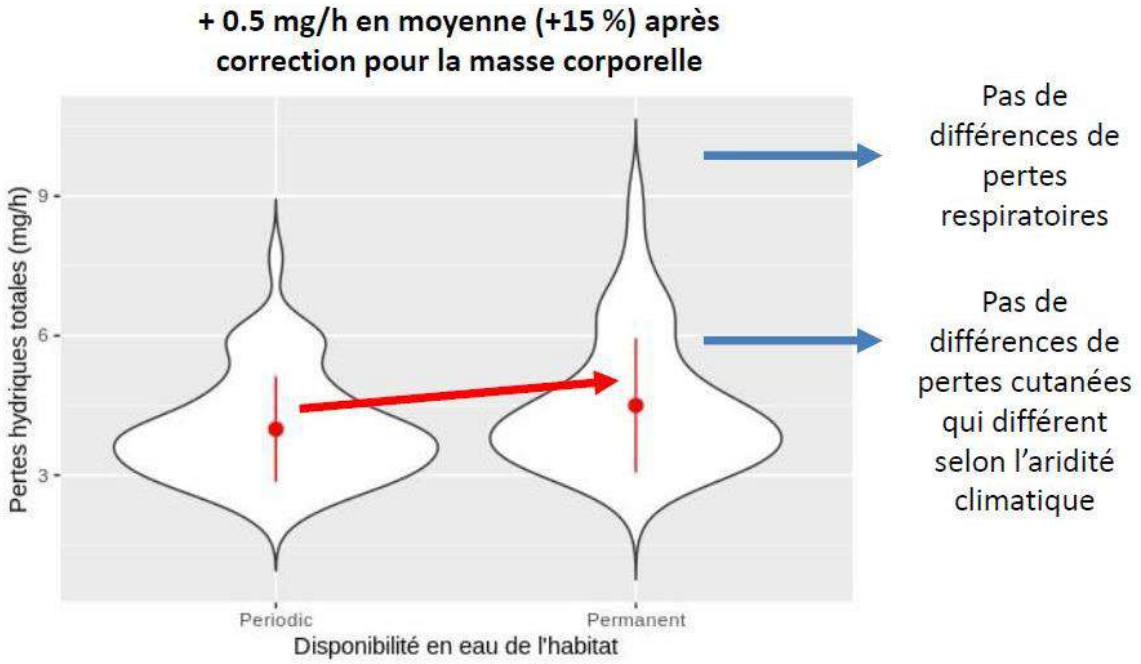


Fig. 183. Influence de la disponibilité en eau dans l'habitat sur les pertes hydriques.

10.3.2 Forme vivipare (Z. vivipara vivipara)

- **Suivi de terrain et indices d'abondance interannuels**

En ce qui concerne les suivis en Limousin, on ne constate pas d'observations du Lézard des murailles dans les sites suivis pour le Lézard vivipare bien que le Lézard des murailles soit observé en bordure des quadrats sur certains sites (Tourbière de Dauges notamment).

Les suivis 2019 ont été réalisés tardivement sur certains sites d'altitude en 2019, ce qui ne semble pas avoir eu d'impact négatif sur les suivis de lézards : les observations ont été plus nombreuses en 2019 qu'en 2018 (Tab. LXXVII).

Tab. LXXVII. Nombre d'observations de Lézard vivipare par site et par année de suivi

Site	Nb observations en 2017	Nb observations en 2018	Nb observations en 2019
Moulin de Rousset	-	3	1
Tourbière desDauges	-	0	6
Etang de Chabannes bas	-	0	2
Sources de la Vienne	-	0	2

Le suivi devra être assuré dans le temps pour produire des indices annuels d'abondance et de répartition pour comparaison sur le long terme. Trois sites ont été équipés de sondes basses (30 cm du sol) pour tenter de connaître les variations climatiques au niveau des micro-habitats fréquentés par les animaux.

- Etude expérimentale des conditions thermique et hydriques de la gestation

Ces travaux ont été pilotés par George Brusch en post-doctorat au CEBC-CNRS (ANR Aquatherm). A l'aide d'enceintes climatiques, il a été possible d'imposer des conditions thermiques et hydriques contrastées (journée chaude ou froide/ accès à l'eau ou non). Les données obtenues montrent un fort effet des conditions expérimentales sur la physiologie et la morphologie des femelles. Ainsi, les conditions hydriques contraintes (HD) sont associées à une déshydratation significative (augmentation de l'osmolalité plasmatique) et gain de masse moindre (Fig.7). On observe également une plus grande mobilisation des réserves corporelles caudales (Fig. 184). Les données sur les performances locomotrices des jeunes sont en cours d'analyse.

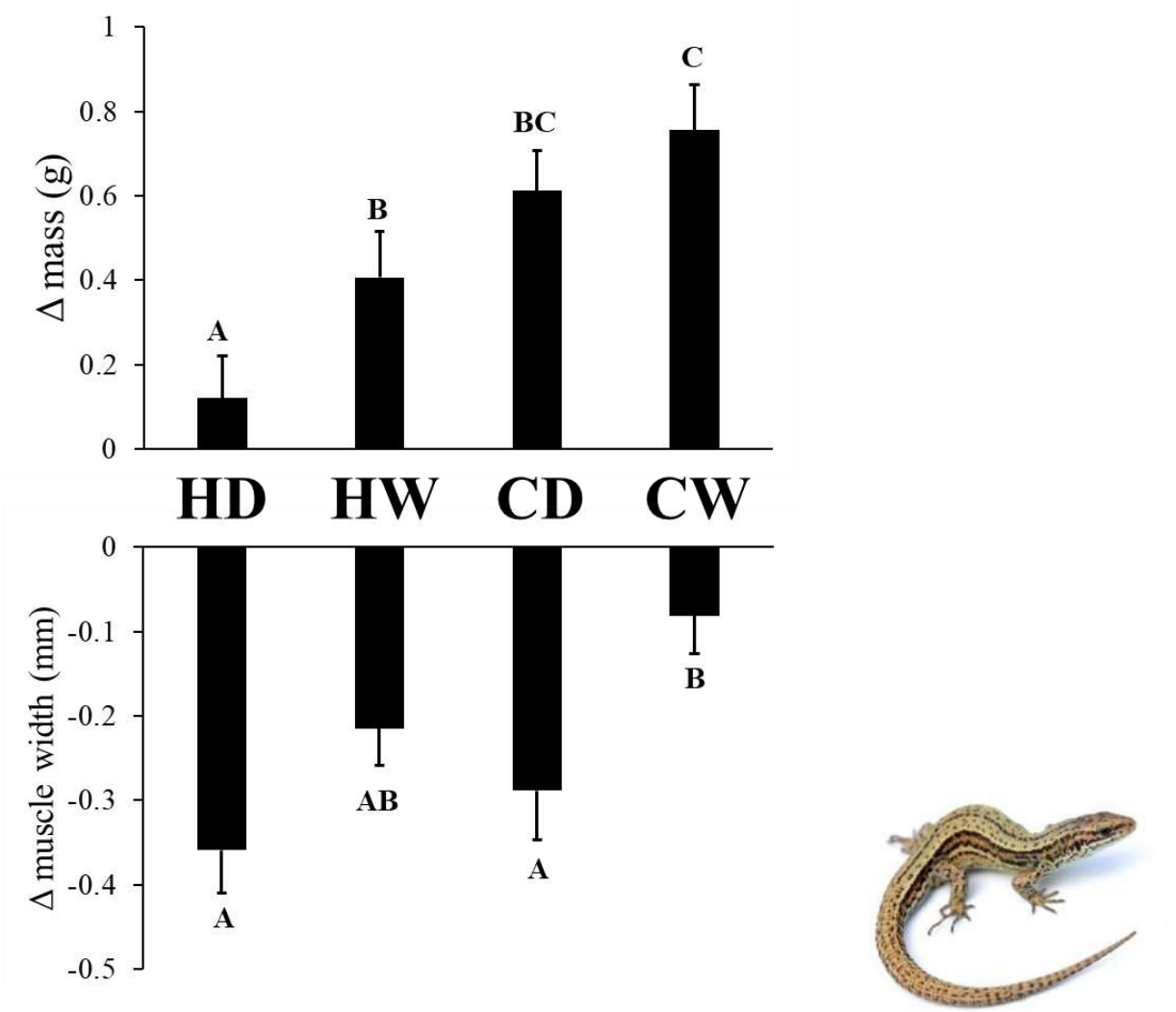


Fig. 184. Influence du traitement expérimental sur les variations de masse et de musculatures des femelles en cours de gestations. H : Hot / C : Cold / W : Wet / D : Dry HD : chaud et privation d'eau. HD Chaud et accès à l'eau. CD : froid et privation d'eau CW : froid et accès à l'eau.

10.3.3 Comparaisons entre espèces

- Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques

A titre exploratoire, nous avons comparé les pertes hydriques entre les formes ovipare et vivipare du Lézard vivipare et le Lézard des murailles. Ces données mettent clairement en évidence des variations entres espèces. En particulier les lézards vivipares des deux formes ont des pertes hydriques cutanées significativement plus fortes (+70%) que le Lézard des murailles (Fig. 185). Cette vulnérabilité aux pertes hydriques est probablement une composante importante de la sélection de l'habitat chez les lézards vivipares.



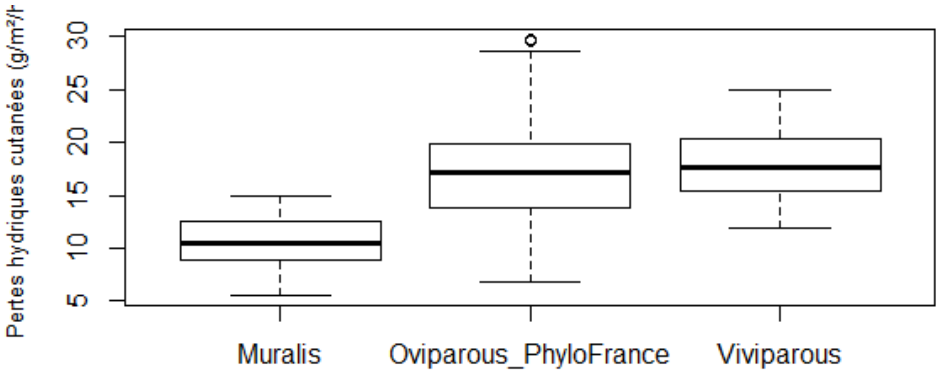


Fig. 185. Comparaison des pertes hydrique cutanées chez le Lézard des murailles (Podarcis muralis), la forme ovipare (Oviparous) et vivipare (Viviparous) du Lézard vivipare.

- Modélisation corrélative de la répartition en Nouvelle-Aquitaine

En parallèle avec les axes précédents, l'analyse préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine réalisée en 2018 a été mise à jour en 2019 (Fig. 186). De forts gradients climatiques ont été mis en évidence à l'échelle de la Région et confirmés par cette mise à jour au niveau de l'ensemble de la Région Nouvelle-Aquitaine. En particulier les paramètres de pluviométrie, thermique et de nébulosité sont largement explicatifs de la répartition des deux formes dans la région Nouvelle-Aquitaine. Par ailleurs, les populations de la forme ovipare en Gironde sont étroitement associées à des conditions climatiques spécifiques (pluviométrie plus élevée). Les spécificités climatiques du triangle landais ont probablement une importance majeure dans le maintien de cette forme dans un secteur de basse altitude exposé à des températures élevées.

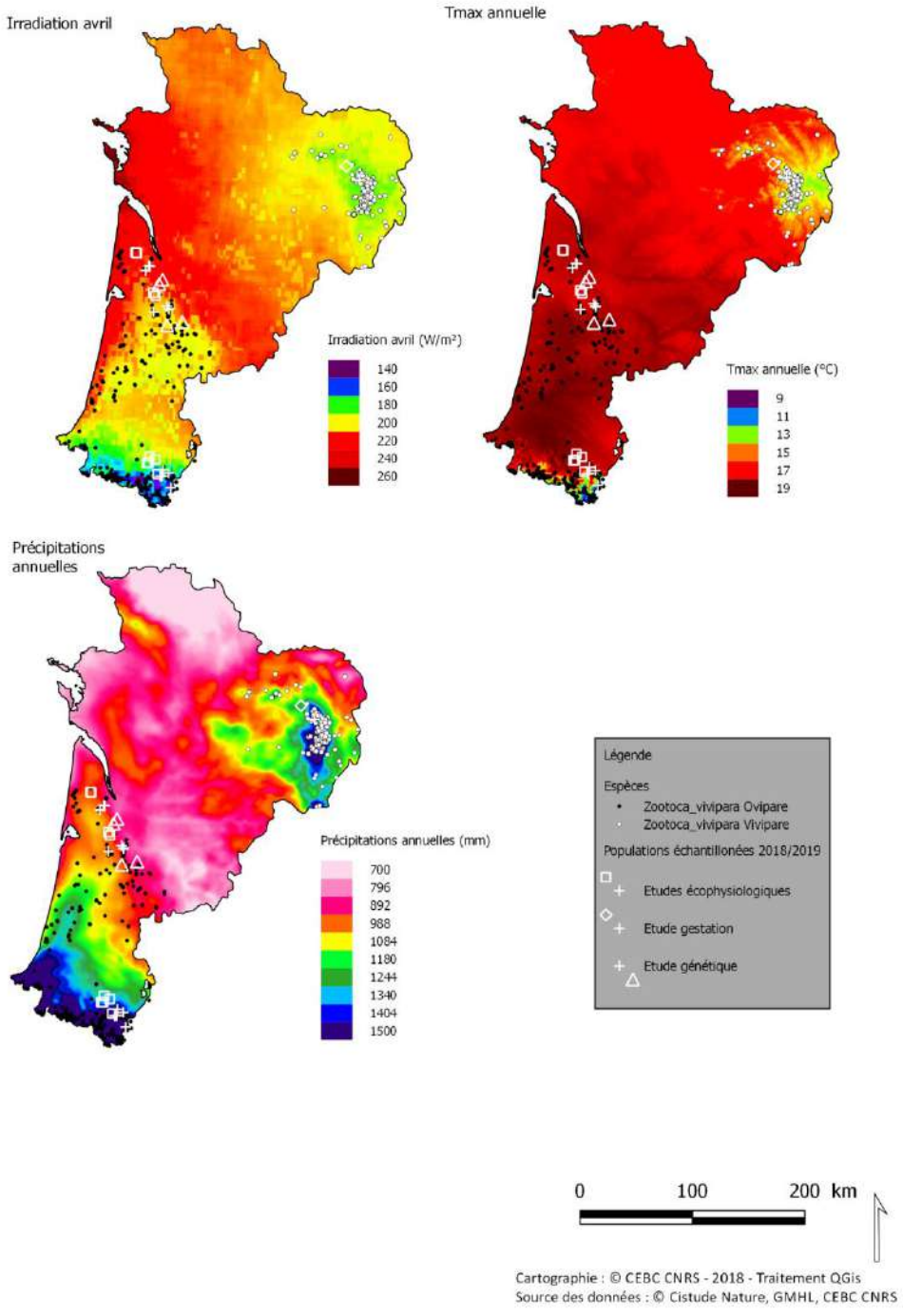


Fig. 186. Répartition de la forme vivipare (cercle noire) et ovipare (cercle blanc) en Nouvelle-Aquitaine selon différent paramètres climatiques (radiation solaire en avril, température maximale annuelle, précipitation annuelle.

10.4 Discussion

Au vue des indices d'abondances observés au cours des 3 années de suivis (2017 à 2019), la détectabilité des lézards vivipares et donc leur activité biologique saisonnière ressortent comme très variables selon les conditions climatiques et l'état de l'habitat des sites suivis. La mise en corrélation des données hydriques et micro-climatiques des placettes sera intéressante pour obtenir une gamme de comportement et d'adaptations potentielles face aux modifications température/hygrométrie.

Les résultats d'observations de terrain tendent à montrer que 2017 était une année représentative d'un changement climatique en défaveur du Lézard vivipare (forte sécheresse sur 3 saisons, hausse des températures printanières et estivales, etc.), qu'à l'inverse, 2018 est représentative d'une année plutôt faste pour l'activité des populations de Lézard vivipare, et que 2019 s'inscrit comme une année intermédiaire (proche de 2017 niveau températures, humide en début de printemps mais assèchement progressif vers l'été). L'hypothèse est que la répétitivité d'évènements climatiques extrêmes comme en 2017 et 2019 affaiblisse les organismes et impacte la dynamique des populations en modifiant drastiquement les habitats d'accueil.

En parallèle de ces suivis naturalistes, trois axes de recherches ont été réalisés sur les deux formes (ovipares et vivipares) de *Zootoca*. Ces travaux ont mobilisés trois équipes de recherches du CNRS (CEBC, CEREEP, SETE Moulis) avec des expertises complémentaires.

– Les résultats sur la forme ovipare soulignent l'importance des populations de plaine qui présentent une plus grande diversité génétique mais qui font également face à aux contraintes climatiques les plus fortes. Elles sont particulièrement exposées aux risques d'extinction locale (Wiens, 2016) notamment en cas de dégradation de l'habitat. Ces données génétiques apportent des informations sur la position des refuges climatiques passés (Hampe & Petit, 2005). En outre, elles pourront contribuer à l'optimisation des modélisations de répartitions et de réponses au réchauffement (Ikeda *et al.*, 2017).

– L'étude écophysiologique a permis de mettre en évidence des liens entre la morphologie et le climat avec une taille et une masse plus élevées dans les populations exposées à des conditions fraiches et humides. L'accès à l'eau dans le milieu semble être un facteur important qui façonne le niveau de pertes hydriques.

– Les résultats des travaux expérimentaux menés sur la forme vivipare montrent également une forte sensibilité thermique et hydrique pendant la phase de gestation (Dupoue *et al.*, 2018). Les femelles exposées à des conditions chaudes et desséchantes prennent moins de masse pendant la gestation et mobilisent leurs protéines musculaires pour compenser les manques d'eau (Brusch *et al.*, 2018).

– La comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèce souligne la vulnérabilité des *Zootoca vivipara* aux pertes hydriques. Ces données sont associées à des répartitions très fortement dépendantes des conditions climatiques et notamment de la pluviométrie.

– Le travail de modélisation soulève la problématique des niches climatiques entre la forme ovipare et vivipare. Notamment la forme ovipare semble capable d'exploiter des environnements thermiques plus chauds notamment en plaine. Il est possible que la reproduction vivipare soit plus contraignante avec des besoins en eau plus élevés. Dans ce contexte, nous allons comparer les niches climatiques des deux formes à des échelles complémentaires. Nous allons travailler à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine mais également en incluant les massifs montagneux associés (Massif Central pour la forme vivipare et Pyrénées/Cantabrique pour la forme ovipare). Pour cela, une modélisation plus globale est

en cours de développement à l'échelle des populations ovipares (modélisation de l'ensemble de la répartition de la sous espèce *Z. vivipara louislantzi* : Nouvelle-Aquitaine, Occitanie, Auvergne-Rhône-Alpes et Espagne) et du groupe de Lézard vivipare à forme vivipare isolé au niveau du massif central (régions Nouvelle-Aquitaine, Occitanie et Auvergne-Rhône-Alpes).

La prise en compte de l'ensemble de la répartition actuelle de ces deux groupes présents en Nouvelle-Aquitaine est un élément primordial afin de i) bien définir la niche de chacune des deux formes aussi bien d'un point de vue climatique que méso/microclimatique (habitats) en ii) intégrant l'ensemble des configurations environnementales que ces formes sont capables d'exploiter dans ces deux situations géographiques isolées. De cette manière, il sera possible de comparer les enveloppes climatiques à des échelles biogéographiques pertinentes. Cette étape de définition de la niche actuelle de ces deux formes de Lézard vivipare permettra de réaliser une analyse descriptive et comparative que nous pourrons mettre en lien avec les études écophysiologiques menées en parallèles. La modélisation de la niche de ces deux groupes permettra également de réaliser des prédictions de changement de répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine grâce aux scénarios régionalisés fournis par Météo France (SAFRAN) mais aussi en intégrant s'ils sont disponibles des éléments d'évolution de l'occupation du sol pour la Nouvelle-Aquitaine.

10.5 Conclusion

Nos travaux ont permis d'apporter un éclairage majeur sur les lézards du genre *Zootoca* et l'importance des populations de Nouvelle-Aquitaine. Chez la forme ovipare, les populations de plaine présentent une grande diversité génétique car elles sont les plus proches du refuge climatique glaciaire. Ces populations ont offert un support pour la colonisation des Pyrénées. En parallèle, elles subsistent dans des milieux reliques et sont particulièrement exposées à des conditions climatiques défavorables. Elles sont isolées les unes des autres et avec des individus moins nombreux qu'en altitude. L'accès à l'eau dans l'habitat semble un élément important qui façonne les pertes hydriques. Les habitats de type lagunes et tourbières sont essentiels au maintien de l'espèce en plaine et à la préservation des populations reliques avec un fort intérêt génétique. La forme vivipare est également très sensible et le mode de reproduction vivipare impose probablement des contraintes physiologiques additionnelles avec de forts besoins en eau. Les prochaines étapes vont désormais êtres :

1) la modélisation corrélative de la répartition des deux espèces d'une part à l'échelle Régionale et d'autre part à l'échelle des ilots climatiques respectifs (Pyrénées/Cantabrique versus Massif central)
2) La clarification des microhabitats et notamment du rôle tampon et d'accès à l'eau des zones humides
3) L'étude de l'influence des conditions météorologiques sur l'activité de surface (sites sentinelles suivis par Maud Berroneau)

Les travaux réalisés résultent d'une démarche partenariale (CEBC-CNRS, CEREEP Ecotron, SETE Moulis, Cistude Nature) qui a été facilitée par le programme les sentinelles du climat.

Chapitre 11. Iberolacerta bonnali (Lantz, 1927) – Lézard de Bonnal et Podarcis liolepis (Boulenger, 1905) – Lézard catalan

Auteurs : *Florèn Hugon, Matthieu Berroneau,* ***Contributeurs :*** *Valentin Lasserre, Frank D'Amico, Claire Caldier, Loreyna Grégoire*

Résumé :

Le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*) et le Lézard catalan (*Podarcis liolepis*) sont des espèces probablement sensibles au changement climatique, notamment à l'augmentation des températures. Leur étude dans les Pyrénées a pour objectif de quantifier l'évolution des effectifs et de leur répartition au cours du temps. Les suivis des deux espèces sont répliqués dans le temps et dans l'espace ce qui permet de comparer les différents sites. Les outils utilisés sont les cartes de chaleur et la modélisation de l'abondance. Pour le Lézard de Bonnal, les aires de répartition semblent fixes de 2017 à 2019, de même pour le Lézard catalan. En revanche, le Lézard des murailles, qui vit en syntopie avec les deux espèces, semblent s'étendre en altitude sur un des sites d'étude du Lézard de Bonnal. Ces suivis sont complétés par une étude écophysiologique qui permet de construire un modèle mécanistique pour expliquer la répartition des espèces en se basant sur leurs caractéristiques écophysiologiques. Le modèle de Sinervo et *al*. 2010 qui calculent le temps de restriction corrélé à la probabilité d'extinction est en cours d'amélioration afin d'intégrer les variabilités spatiales et temporelles. En effet, les études sur les différents sites d'étude démontrent l'importance de la micro-topographie sur le calcul du temps de restriction et donc sur la probabilité d'extinction. En considérant cette variabilité, il devient possible d'affiner la modélisation de la répartition et d'identifier des zones de refuge thermiques.

Mots-clés : abondance, carte de chaleur, changement climatique, écophysiologie, *Iberolacerta bonnali*, mouvements altitudinaux de population, modèle de répartition, N-mélange, *Podarcis liolepis*, *Podarcis muralis*, variabilité spatiale et temporelle.

11.1 Introduction

11.1.1 Espèces étudiées et changement climatique

Le Lézard de Bonnal et le Lézard catalan sont deux espèces pyrénéennes étudiées dans le cadre du programme les Sentinelles du Climat porté par l'association Cistude Nature. Le Lézard de Bonnal, *Iberolacerta bonnali* est endémique des Pyrénées. Le Lézard catalan, *Podarcis liolepis* est principalement présent en Espagne mais pénètre dans les Pyrénées-Atlantiques par le Pays basque et le Béarn (BERRONEAU, 2014b). Ces deux espèces sont probablement sensibles au changement climatique et semblent être des sujets d'étude pertinents. Ectothermes, leur température corporelle dépend grandement des conditions climatiques extérieures, de la température de l'air mais aussi de l'humidité relative.

Avec l'augmentation des températures, des changements d'aires de répartition des espèces sont observés, notamment des migrations vers des altitudes plus hautes ou vers des latitudes plus élevées (WINGFIELD, 2003). Cependant, l'étendue de ces migrations est sous dépendance directe des capacités de dispersion des espèces. Les deux espèces de lézards gris étudiés ici ont de faibles capacités de dispersion, ainsi, il est possible qu'une migration vers des altitudes plus élevées soit difficile à réaliser. En réponse au changement climatique, les espèces peuvent également s'adapter (ROHR *et al.*, 2018). Par exemple, elles peuvent mettre en place des stratégies de thermorégulation adaptées à l'augmentation des températures. Enfin, si les individus peuvent ni s'adapter, ni changer d'aire de répartition, l'espèce finira par s'éteindre. L'extinction est parfois engendrée par la rapidité des changements, ce qui ne permet pas de laisser assez de temps aux espèces pour répondre à ceux-ci (SANCHEZ-FERNANDEZ *et al.*, 2016).

Le Lézard de Bonnal vit dans les pierriers de haute altitude. Sa limite ouest de répartition se situe au pic de Peyreget, où nous observons encore quelques individus au-dessus de 2300 mètres. Sa répartition est très limitée, il est présent sur des altitudes allant de 1991 à 2863 mètres en France et de 1560 à 3173 mètres sur la totalité de son aire (POTTIER *et al.*, 2008 ; BERRONEAU, 2014b). Dans l'éventualité où l'espèce pourrait se déplacer vers des altitudes plus hautes, les sommets ne sont pas infinis et l'altitude maximale constituerait la limite de leur changement d'aire de répartition. Le Lézard catalan, strictement rupicole, vit à des altitudes plus basses, allant de 0 à 2600 mètres sur son aire de répartition totale, mais ne dépassant pas 950 mètres dans les Pyrénées-Atlantiques (BERRONEAU, 2014b). Si ses capacités de dispersion le permettent, le Lézard catalan pourrait être bénéficiaire du changement climatique en colonisant de nouveaux territoires plus en altitude. Ces deux espèces de lézards vivent parfois en syntopie avec le Lézard des murailles, *Podarcis muralis*. Il sera intéressant d'étudier d'éventuels phénomènes de compétition qui pourraient exister entre ces binômes d'espèces, notamment avec la probable colonisation de nouveaux milieux en réponse au changement climatique.

11.1.2 Suivi de la répartition pyrénéenne de ces deux espèces

Depuis 2017, des suivis naturalistes protocolés sont mis en place afin d'étudier les éventuels mouvements altitudinaux des trois différentes espèces. L'objectif est de mesurer l'évolution du rapport de force entre les différentes espèces de lézards sur les sites d'étude. Ce protocole doit permettre, sur le long terme, de mettre en évidence l'évolution des répartitions altitudinales de ces trois lézards gris. Les suivis, effectués sur des sites avec du dénivelé permettront de réaliser des cartes de chaleur représentant les noyaux de population selon l'altitude ainsi que les éventuels mouvements

de population. Le Lézard des murailles fait également l'objet de relevés. Ces suivis permettront aussi d'estimer l'abondance des espèces sur les sites et de comparer d'année en année.

11.1.3 Estimation d'abondance sur transect

Pour réaliser les estimations d'abondance, l'approche de Royle (2004) qui propose une méthode de modélisation hiérarchique, modèle N-mélange, est utilisée. Cette approche est dite hiérarchique car elle aborde deux processus. Un processus d'état qui décrit l'abondance réelle de la population et un processus d'observation qui décrit la probabilité de détecter l'espèce. Ce modèle permet ainsi de prendre en compte l'imperfection de la détection dans les estimations d'abondance (ROYLE, 2004). En effet, ce n'est pas parce que l'espèce est présente que l'observateur la verra, la probabilité de détection n'est pas égale à 1 et cela crée des « faux négatifs ». Si l'espèce n'est pas détectée, c'est soit parce qu'elle est réellement absente, soit parce que l'observateur ne l'a pas vu. Si l'imperfection de la détection n'est pas prise en compte et que les estimations ne reposent que sur les observations d'un suivi ponctuel, l'abondance dite naïve sera probablement sous-estimée. Cette méthodologie requière un échantillonnage répliqué spatialement et temporellement, c'est à dire plusieurs placettes de suivis sur un site et plusieurs visites des sites sur la saison d'étude. Sur les sites suivis sous forme de transect, une méthode de découpage des transects en tronçon est en cours de développement. Cette méthode, nouvellement proposée est testée sur le site d'Etsaut pour réaliser les estimations d'abondance du Lézard catalan.

11.1.4 Modélisation de la répartition

Pour modéliser la répartition d'une espèce, deux approches sont communément utilisées, la modélisation corrélative – très répandue et la modélisation mécanistique – plus difficile à mettre en œuvre mais plus informative.

Les modèles corrélatifs établissent un lien statistique entre des données de présence-absence et des variables environnementales. Faciles d'utilisation, ils permettent d'identifier les variables environnementales qui explicitent la répartition (DORMANN *et al.*, 2012). Il existe aussi des modèles mécanistiques qui expliquent la répartition de l'espèce en incluant des paramètres propres à celle-ci (KEARNEY & PORTER, 2009 ; SINERVO *et al.*, 2010). Parmi ces modèles, le modèle mécanistique de Sinervo permet de modéliser l'extinction d'une population selon le temps d'inactivité journalier moyen au cours de la saison de reproduction.

Dans le cadre du programme, la thèse de Florèn HUGON a été lancée en Octobre 2018, elle s'intitule « Intégration de la variabilité thermique dans un modèle écophysiologique d'extinction ». Ce travail a pour objectif de réaliser la modélisation de la répartition de quatre espèces en Nouvelle-Aquitaine dont le Lézard de Bonnal et le Lézard catalan *via* une approche mécanistique. Cette approche mécanistique sera développée à partir du modèle de Sinervo et *al*. 2010 qui présentent de nombreuses possibilités d'améliorations. Le modèle mécanistique sera mise en relation avec la modélisation corrélative des espèces. La confrontation des deux méthodes permettra de discuter des projections des deux modèles, de leurs similitudes et de leurs différences afin de proposer une modélisation tenant compte des deux approches (CEIA-HASSE *et al.*, 2014b).

11.1.5 Modèle mécanistique de Sinervo et al. (2010)

L'objectif de l'étude écophysiologique est de projeter des cartes de répartition les plus fiables possibles en utilisant une méthodologie originale qui prendra en compte la variabilité des événements climatiques ; notamment les variations de température et de couverture neigeuse. Pour répondre à cet objectif, un modèle mécanistique écophysiologique inspiré du modèle de Sinervo et *al*. 2010 est utilisé. Les modèles mécanistiques permettent d'obtenir des cartes de répartition en explicitant les processus qui définissent les limites des aires de répartition des espèces (KEARNEY & PORTER, 2009 ; EVANS *et al.*, 2015). Les données écophysiologiques sont des variables propres à l'espèce et sous dépendance de l'environnement ; par exemple une gamme de température sur laquelle l'individu peut se reproduire. Chez les ectothermes, le temps d'activité, en particulier pendant le printemps est déterminant pour la fitness de l'organisme (SINERVO *et al.*, 2010). Lors de périodes d'inactivité, l'individu est contraint de rester dans son refuge, ne peut pas rechercher de l'énergie *via* le foraging ou un partenaire sexuel (Fig. 187). Cette réduction du temps d'activité résultant de l'augmentation des températures entraîne une réduction de l'énergie acquise en vue de la reproduction qui conduit à une baisse du succès reproducteur et enfin participe à l'augmentation de la probabilité d'extinction de la population.

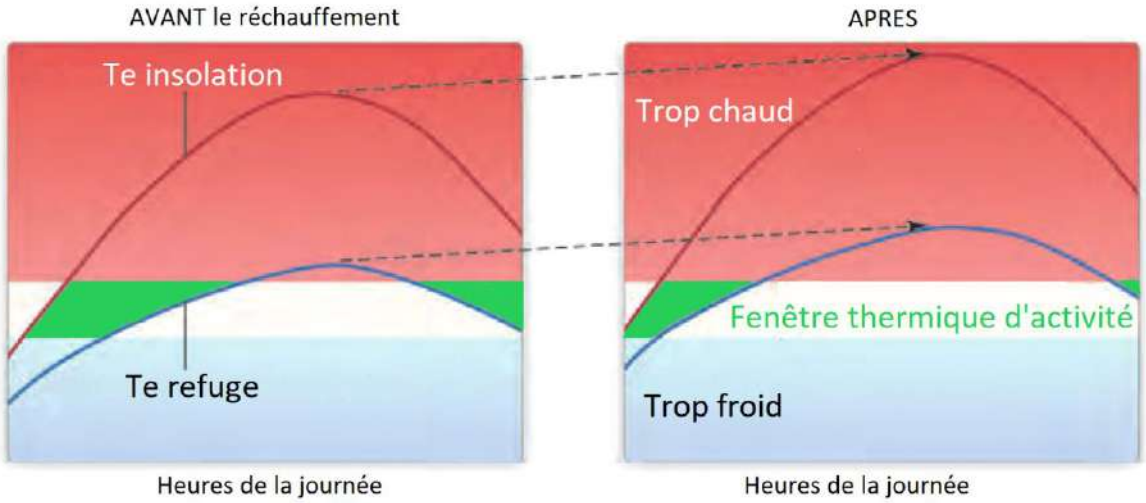


Fig. 187. Fenêtre d'activité thermique en fonction des températures opérantes d'insolation (courbe rouge) et de refuge (courbe bleue), modifié de Huey et al. 2010.

Sinervo et *al*. ont proposé en 2010 un modèle mécanistique fondé sur le calcul des temps de restriction d'activité. Ce modèle calcule sur la période de reproduction le temps pendant lequel les températures extérieures ressenties par un lézard en insolation (TeSup) sont trop élevées – supérieures au seuil de la température préférée (Tpref) – pour lui permettre d'être actif. Par comparaison des temps calculés sur les sites étudiés avec le seuil limite de temps de restriction conduisant à l'extinction (Hr-limit), Sinervo et *al*. peuvent définir la persistance ou l'extinction de l'espèce sur le site étudié (HUEY *et al.*, 2010 ; SINERVO *et al.*, 2010). Pour projeter le calcul des heures de restriction dans le futur et donc établir l'extinction ou la persistance des populations, l'équation Hr=a*(Tmax-Tpref)+b est proposée. Les coefficients a et b sont déterminés selon l'espèce étudiée. Tmax correspond à la température maximale de l'air et Tpref correspond à la température préférée de l'espèce étudiée. Tmax peut être obtenu *via* les projections du modèle Microclim (KEARNEY *et al.*, 2014). Cependant, le seuil Hr-limit, obtenu suite à l'observation de l'extinction de certaines populations, n'est pas connu pour toutes les espèces. Ainsi, nous projetterons dans un premier temps

Hr sur l'aire de répartition étudiée puis dans un second temps, nous tenterons de déterminer une relation entre Hr et la probabilité d'extinction.

11.1.6 Améliorations du modèle mécanistique

Le modèle de Sinervo et *al.* reste très simpliste et a été de nombreuses fois critiqué. Il ne prend pas en compte divers éléments tels que la capacité d'adaptation des espèces (CAMPBELL–STATON *et al.*, 2017 ; SINERVO *et al.*, 2018) ou la structure des microhabitats (CLUSELLA–TRULLAS & CHOWN, 2011). Ainsi, il y a de nombreuses améliorations à proposer dont la compréhension des **variabilités temporelles et spatiales** des données et de leurs rôles sur les prédictions (KEARNEY *et al.*, 2012 ; FELDMEIER *et al.*, 2018). Les suivis de températures opérantes, proxy de la température corporelle, depuis 2017 permettent l'étude de la variabilité temporelle sur les années 2017 et 2018 pour le moment, et à terme sur les années 2017 à 2021. La disposition des sondes mesurant ces températures permet l'étude de la variabilité spatiale à l'échelle de différents sites d'étude et de différentes localités d'étude sur un site ; les localités sont situées à différentes altitudes et/ou différentes expositions. Il sera également intéressant de caractériser l'amplitude et de la fréquence des événements extrêmes.

De plus, les notions d'activité et d'inactivité sont réduites à un processus on–off alors que c'est un processus continu (GUNDERSON & LEAL, 2015). Gunderson et ses collaborateurs considèrent l'activité comme un processus qui a lieu sur une certaine gamme de température et qui peut varier en intensité. Ils définissent ainsi un cadre conceptuel pour comprendre les contraintes thermiques sur l'activité à l'aide de quatre composantes ; des seuils pour définir la fenêtre d'activité thermique ; le type d'activité ; une distribution de probabilité d'activité selon la température et une vigueur d'activité qui définit l'intensité de l'activité et qui varie également selon la température (GUNDERSON & LEAL, 2016). Selon le type d'activité, les seuils, la distribution de probabilité et la vigueur d'activité sont susceptibles d'être modifiés. Ce modèle permet ainsi d'être plus précis sur les définitions des temps d'activité et d'inactivité et semblerait plus approprié pour projeter les extinctions liées à cette réduction du temps d'activité. Cependant, les définitions des distributions de probabilité et des vigueurs d'activité nécessitent des données issues de nombreux suivis comportementaux et sont donc difficiles à obtenir. Ainsi, il est envisagé de quantifier un proxy du **taux d'activité en fonction de la température** de l'air à l'aide des estimations d'abondance.

Enfin, Sinervo et *al.* proposent une amélioration de leur modèle en 2018. Ils décident de travailler à une résolution plus fine, celle du kilomètre, ce qui leur permet d'observer que les sites les plus frais pourraient devenir des refuges thermiques. Ils affinent aussi le lien entre Hr, Tmax et Tpref à l'aide d'une **fonction sigmoïde** et définissent Hr–limit comme le 95ème percentile des valeurs de Hr. Enfin, Ils quantifient les erreurs de prédiction (SINERVO *et al.*, 2018).

11.1.7 Problématiques

Le principal facteur d'influence qui semble peser sur ces deux espèces de lézards est l'augmentation des températures. Des températures trop élevées pourraient entraîner une réduction des performances de la reproduction liée à des temps d'activité réduits. Ainsi, le Lézard de Bonnal pourrait disparaître au profit du Lézard des murailles dont l'élévation des températures permettrait la remontée. Le Lézard catalan, espèce thermophile présente principalement en Espagne, pourrait à l'inverse profiter de l'élévation des températures pour coloniser des sites où seul le Lézard des murailles est présent aujourd'hui. Le protocole de suivi permet de mesurer l'évolution du rapport de force entre les différentes espèces sur les sites d'étude. Sur le long terme, ce protocole permettra de

mettre en évidence l'évolution des répartitions altitudinales des trois lézards gris. Afin de caractériser la probabilité d'extinction d'*I. Bonnali* et de *P. liolepis*, le modèle de Sinervo et *al*. 2010 est utilisé. Nous étudierons comment la prise en compte de la variabilité spatiale et temporelle permet de nuancer le calcul des temps de restriction sur l'aire du Lézard de Bonnal. Pour les localités en haute altitude et exposées au nord, il est attendu des temps de restriction plus faibles qu'au sud et à basse altitude. Pour moduler le calcul du temps de restriction selon la température corporelle, nous quantifierons le taux d'activité à partir des estimations d'abondance ; ce travail sera mené à partir des suivis 2019 du Lézard catalan. Conformément à Gunderson at *al*. (2015), il est attendu une courbe en cloche avec pour maximum la température préférée de l'espèce. Pour réaliser ce calcul du proxy d'activité, l'abondance sera estimée sur les deux sites suivis en placettes et sur le troisième site suivi par transect en effectuant un découpage par placette. Nous aborderons les différentes questions associées à cette méthode de découpage et à sa pertinence.

Ainsi, ce chapitre s'articule d'abord sur les suivis naturalistes des espèces puis sur la modélisation écophysiologique mise en œuvre. Tout d'abord, il présente les sites d'étude, les clés de détermination des espèces et les méthodes mise en place pour analyser les mouvements altitudinaux des espèces suivies. Ensuite, il aborde les protocoles mise en œuvre pour la modélisation mécanistique et les approches utilisées pour la réaliser, notamment le développement d'une nouvelle méthode d'estimation d'abondance à partir des suivis sur transects. Il présente ensuite les résultats des études menées depuis 2017 puis discute de ceux-ci tout en proposant de nouvelles perspectives pour les deux dernières années du programme.

11.2 Matériel et Méthodes

11.2.1 Sites d'étude pour les suivis naturalistes

Les sites d'étude sélectionnés présentent des caractéristiques distinctes en terme de densité d'individus et de syntopie et une variation altitudinale permettant d'étudier les mouvements d'aires de répartition en altitude. Les sites ont été déterminés en 2017 et ont été strictement reconduits en 2018 et 2019. Dans un souci d'optimisation des déplacements et sur la base de la disponibilité en habitat favorable, il a été choisi trois sites pour le Lézard catalan et quatre pour le Lézard de Bonnal. Deux sites sont situés au Pays Basque, sur les communes d'Esterençuby et de Mendive et concernent le Lézard catalan. Les autres sont situés en vallée d'Aspe et vallée d'Ossau, sur les communes d'Etsaut, de Laruns et d'Eaux-Bonnes Fig. 188, Tab. LXXVIII)

– Site d'**Esterençuby** : densité moyenne de Lézard **catalan** sur la partie aval, densité moyenne de Lézard des murailles sur la partie amont, pas ou peu de chevauchement des deux espèces ;

– Site de **Mendive** : densité faible à moyenne de Lézard des murailles en aval et en amont, densité moyenne de Lézard **catalan** en zone intermédiaire, peu de chevauchement des deux espèces ;

– Site d'**Etsaut** : densité forte de Lézard des murailles en aval et en amont, densité forte de Lézard **catalan** en zone intermédiaire, chevauchement des deux espèces ;

– Site d'**Ossau Nord** : densité faible en aval du Lézard des murailles, densité faible en amont du Lézard de **Bonnal**, chevauchement des deux espèces ;

– Site d'**Arrious** : densité forte en aval du Lézard des murailles, densité forte en amont du Lézard de **Bonnal**, chevauchement des deux espèces ;

– Site d'**Anglas** : pas de Lézard des murailles en aval, densité forte de Lézard de **Bonnal** en amont ;

– Site de **Peyreget** : Lézard des murailles a minima en aval, densité très faible de Lézard de **Bonnal** en amont.

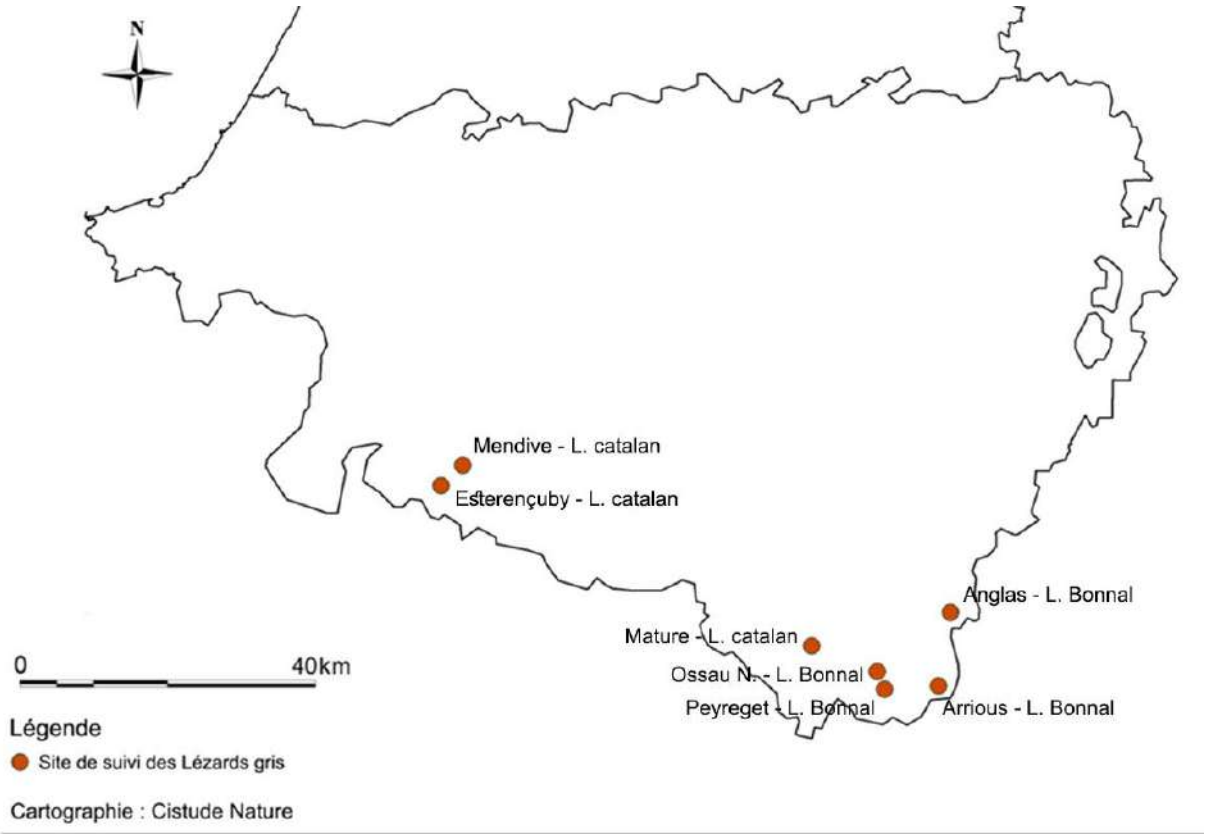


Fig. 188. Situation géographique des sites d'études validés dans le cadre du suivi des "lézards gris"

Tab. LXXVIII. Caractéristiques des sites étudiés dans le cadre des suivis "lézards gris"

Département Commune	Dénomination	Type d'habitat	Longueur du tronçon	Statut	Structure de suivi et nom de l'observateur
Pyrénées-Atlantiques - Esterençuby	Esterençuby	Série d'Affleurements rocheux	1800 m	N2000, ZNIEFF2	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Mendive	Mendive	Série d'Affleurements rocheux	2200 m	N2000	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Etsaut	Chemin de la Mâture	Falaise	1550 m	N2000,PNP	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Eaux-Bonnes	Ossau Nord	Pelouses alpines et éboulis	1250 m	N2000, PNP, ZNIEFF1	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Eaux-Bonnes	Anglas	Pelouses alpines et éboulis	1500 m	N2000, PNP	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Laruns	Arrious	Pelouses alpines et éboulis	2300 m	N2000, PNP, ZNIEFF1	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Laruns	Peyreget	Pelouses alpines et éboulis	1220 m	N2000, PNP, ZNIEFF1	Cistude Nature -Matthieu Berroneau

11.2.2 Échantillonnage par pointage des individus

Le protocole de suivi des individus s'inspire du protocole POP reptiles reconnu au niveau national (LOURDAIS & MIAUD, 2016). Il consiste en un dénombrement systématique des différentes espèces, par prise de contact visuel des individus au sein des différentes placettes ou transect des sites d'étude. Les pointages sont effectués pour le Lézard de Bonnal, le Lézard catalan et le Lézard des murailles. Trois visites sont effectuées pendant lesquelles les individus vus sont pointés à l'aide d'un GPS. Ces visites sont espacées d'au moins une semaine. Les passages sur les sites à Lézard catalan sont effectués aux mois de mai (deux ou troisième semaine), juin (première ou deuxième semaine) et juillet (première semaine) (Tab. LXXIX). Les passages sur les sites à Lézard de Bonnal sont réalisés aux mois de juin (dernière semaine), juillet et août. L'objectif du protocole est de mesurer l'évolution du rapport de force entre les différentes espèces de lézards sur les sites d'étude. Ce protocole doit permettre, sur le long terme, de mettre en évidence l'évolution des répartitions altitudinales de ces trois lézards gris. Les données d'observations seront également utilisées pour faire des estimations de l'abondance du Lézard catalan et du Lézard de Bonnal ainsi que la modélisation corrélative de la répartition.

Tab. LXXIX. Dates de comptage sur l'ensemble des sites « lézards gris » en 2019 (MB : Matthieu Berroneau, VL : Valentin Lasserre, CC : Claire Caldier, LG : Loreyna Gregoire)

		Passage 1	Passage 2	Passage 3
Sites L. catalan	Esterençuby	18/06/2019 MB, VL	17/07/2019 VL	03/08/2019 VL
	Mendive	18/06/2019 MB, VL	18/07/2019 VL	06/08/2019 VL
	Etsaut	12/06/2019 MB, VL	10/07/2019 MB, VL	31/07/2019 MB, VL
Sites L. de Bonnal	Anglas	15/07/2019 VL	24/07/2019 VL	29/08/2019 MB
	Arrious	11/07/2019 MB, VL	22/07/2018 VL	28/08/2018 MB
	Ossau Nord	16/07/2019 MB, VL	23/07/2019 VL	30/08/2019 MB
	Peyreget	12/07/2019 VL	25/07/2018 VL	14/08/2018 MB, VL

Le choix de placettes ou de transect est justifié par les différentes configurations des sites, habitat favorable en patch (suivi placette) *versus* habitat favorable sur transect linéaire (suivi transect) (MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2018b ; MALLARD, 2017b). Ainsi, pour le Lézard catalan, deux sites d'étude ont été suivis par placettes, Esterençuby et Mendive et le troisième, Etsaut, par transect. Pour le Lézard de Bonnal, tous les sites ont été suivis par transect. Chaque site d'étude est caractérisé par la longueur du transect et les altitudes de départ et d'arrivée. Les sites étudiés en placettes sont aussi caractérisés ainsi puisque les placettes ont été disposées le long d'un transect fictif (Tab. LXXX, Fig. 189 et Fig. 190).

Tab. LXXX. Caractéristiques des transects étudiés

Dénomination du site	Longueur (en m)	Altitude (en m)	Coordonnées du point de départ	Coordonnées du point d'arrivée
Esterençuby	1800 m, 8 placettes	580-950	43,066622 ;-1,186156	43,059340 ;-1,162932
Mendive	2200 m, 8 placettes	640-890	43,110751 ;-1,109872	43,100705 ;-1,086815
Etsaut	1500 m, transect	765-1225	42,889828 ; -0,561778	42,888755 ; -0,547230
Ossau Nord	1250 m, transect	1850-2250	42,856213 ;-0,437084	42,847778 ;-0,441382
Anglas	1500 m, transect	1965-2400	42,936967 ;-0,320407	42,929141 ;-0,331722
Arrious	2300 m, transect	1800-2260	42,842209 ; -0,363153	42,848724 ;-0,342115
Peyreget	1220 m, transect	2030-2320	42,836458 ;-0,427902	42,834201 ; -0,439479

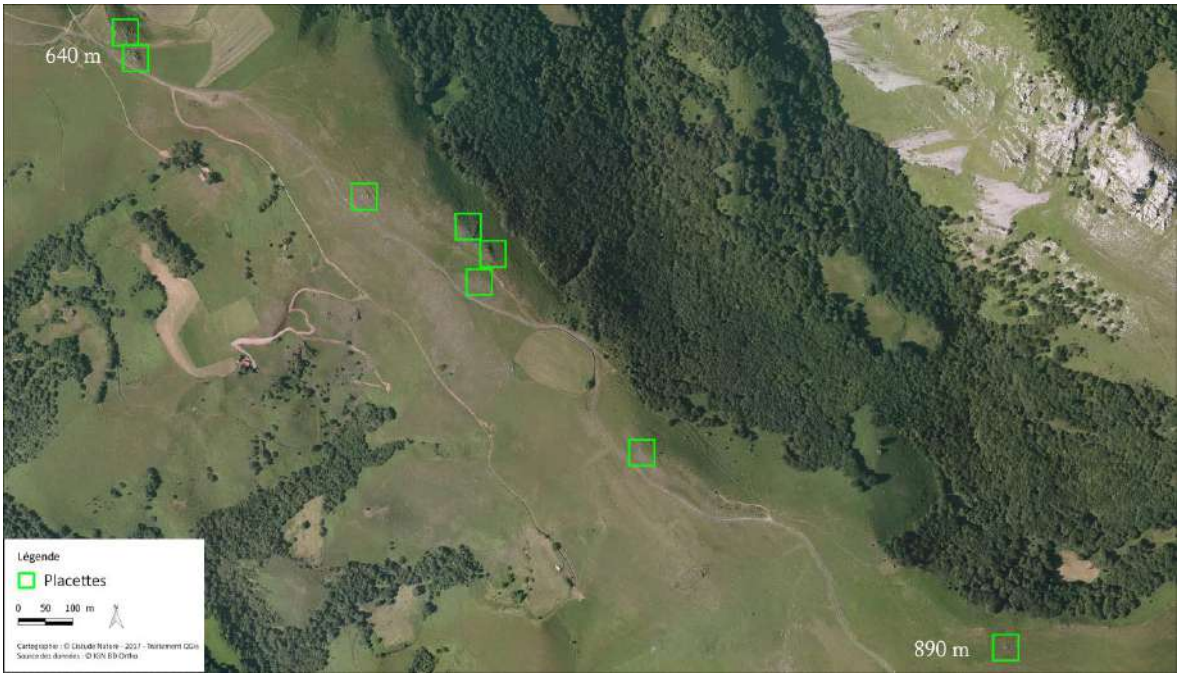


Fig. 189. Disposition des placettes du site « Mendive » (Lézard catalan)

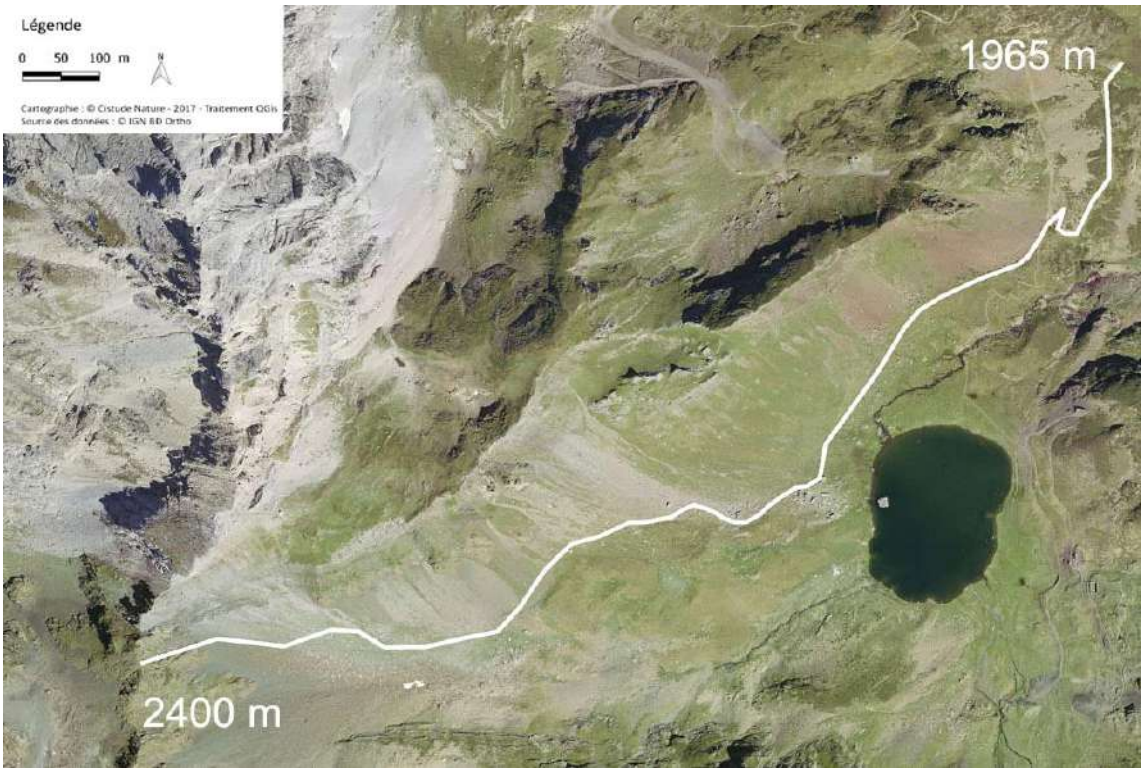


Fig. 190. Disposition du transect du site « Anglas » (Lézard de Bonnal)

La prospection se résume de la façon suivante :

– Sur placette, observation et dénombrement des lézards avec une prospection lente et aléatoire. 10 minutes par placettes maximum. 3 passages par placettes espacés d'une semaine minimum.

– Sur transect, déplacement lent avec observation des lézards. Dénombrement et géolocalisation systématique des différents individus. Durée de prospection chronométrée et équivalente à chaque passage. 3 passages espacés d'une semaine minimum.

Le matériel nécessaire à l'observateur est le suivant : paire de jumelles, GPS, anémomètre, thermomètre, appareil photographique, carte du site et des placettes ou du transect et les fiches de relevés. Deux fiches sont complétées pour chaque site, une fiche covariables de site et une autre concernant les observations et les covariables d'échantillonnage. Les covariables de sites correspondent aux variables dépendant de la configuration du site (exposition, description de l'habitat, etc). Les covariables d'échantillonnage correspondent aux variables relevées à chaque passage : données météorologiques, comptage, etc. (MALLARD, 2017b).

Pour chaque site, sont notés : l'heure du début et de fin, la durée de la prospection doit globalement être la même pour un même site ; la température, valeur maximale indiquée par le thermomètre/anémomètre (en degré Celsius) prise à hauteur d'homme ; le vent, valeur maximale indiquée par l'anémomètre (en m/s) sur une minute, à hauteur d'homme et face au vent ; la couverture nuageuse indiquée selon 5 coefficients ($1 \leq 20\%$; $20\ \% < 2 \leq 40\ \%$; $40\ \% < 3 \leq 60\ \%$; $60\ \% < 4 \leq 80\ \%$; $5 > 80\ \%$) ; et enfin le nom de l'observateur.

Pour chaque observation, sont notés : nom de l'espèce ; sexe (mâle, femelle, indéterminé) ; stade (adulte, juvénile) si le type d'observation le permet ; abondance naïve soit le nombre d'individus ; les coordonnées GPS, les champs renseignés sont de gauche à droite la latitude et la longitude (projection : WGS 84) ; l'altitude ; les photos si réalisées et d'éventuels commentaires.

La prospection est réalisée lors de conditions météorologiques permettant l'activité des lézards et donc leur détection. Les lézards gris d'Aquitaine sont tous relativement actifs et visibles en journée, en dehors des jours de fort vent, froid, ou des jours de pluie. Les conditions météorologiques optimales sont un ciel dégagé, une température de l'air comprise entre 15° et 25° et un vent faible voire nul. Les lézards sont invisibles par temps trop froid ou trop chaud.

11.2.3 Détermination des espèces

Le département des Pyrénées-Atlantiques présente la particularité d'abriter quatre espèces de lézards gris décrites ci-après.

– Le Lézard des murailles, *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768). Ce lézard est largement réparti en Nouvelle-Aquitaine et dans les Pyrénées-Atlantiques. Ubiquiste, il colonise tout type de milieu, avec une préférence pour les milieux rocailleux. Il atteint au moins 2360 m dans le département.

– Le Lézard catalan, *Podarcis liolepis* (Boulenger, 1905). Ce lézard ibérique traverse de part en part les Pyrénées et gagne notamment le Pays basque à l'ouest. Une unique station a également été découverte dans le Béarn. Cette espèce est strictement rupestre. Thermophile, elle ne dépasse pas 950 m d'altitude en Pyrénées-Atlantiques.

– Le Lézard de Bonnal, *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927). Endémique de l'ouest des Pyrénées, cette espèce est inféodée aux éboulis et autres structures rocheuses plus ou moins végétalisées d'altitude. Dans les Pyrénées–Atlantiques, sa répartition altitudinale s'étend entre 1991 et 2683 m.

– Le Lézard vivipare, *Zootoca vivipara* (Lichtentein, 1823). Le Lézard vivipare est une espèce adaptée aux milieux frais et humides. Rare et localisée en plaine, cette espèce devient relativement abondante en montagne. Le Lézard vivipare présente une nette préférence pour les habitats de landes et de tourbières, mais devient moins exigeant en altitude, où il atteint 2310 m.

La détermination du Lézard de Bonnal et du Lézard vivipare est relativement aisée. Le Lézard des murailles et le Lézard catalan présentent en revanche des similitudes morphologiques importantes nécessitant une certaine expérience. Une clé de détermination est proposée dans le protocole de Berroneau 2015 (Fig. 191, Tab. LXXXI).



Fig. 191. De gauche à droite, Lézard vivipare, Lézard des murailles, Lézard catalan, Lézard de Bonnal

Tab. LXXXI. Différents critères de détermination des quatre espèces de lézards gris d'Aquitaine

	Lézard des murailles	Lézard catalan	Lézard de Bonnal	Lézard vivipare
Forme générale	Lézard aplati horizontalement et robuste	Lézard aplati horizontalement, petit et peu robuste	Lézard aplati horizontalement	Lézard aplati verticalement, généralement petit et trapu
Forme de tête	Museau grand, long et droit	Museau court, fin et pointu	Museau grand et long, arcade sourcilière marquée (profil "crocodilien")	Museau très court et arrondi, tête haute
Ecaillure	Fine	Fine	Fine	Grossière, possibilité de compter les écailles dorsales
Motifs dorsaux	Mâle généralement marbré, ligne vertébrale et aspect ligné fréquents chez les femelles	Mâle généralement marbré, aspect ligné très marqué chez les femelles	Dos uni et flanc sombre, pas de ligne vertébrale sombre	Robe rarement marbré, ligne vertébrale sombre fréquente
Face ventrale	Parfois orangé, écailles latérales bleues fréquentes	Souvent orangé, écailles latérales bleues possibles	Jamais orangé, pas d'écailles latérales bleues	Parfois orangé, pas d'écailles latérales bleues
Ecaille internasale	Ne touche pas la rostrale	Ne touche pas la rostrale	Touche largement la rostrale	Ne touche pas la rostrale
Présence d'un ocelle blanc entourée de noir au-dessus de l'épaule	Oui	Non	Non	Non

11.2.4 Analyses des mouvements d'aire de répartition à l'échelle du site, cartes de chaleur et répartition altitudinale

Les observations sont reportées sur fond cartographique. La carte de chaleur ou carte de densité est un outil sous QGIS 2.18.14 qui simule la densité d'individus observés dans un périmètre donné. Plus le nombre d'observations est important, plus la couleur est intense. Cet outil permet donc de visualiser les zones de concentration au sein de chaque « population ». Les cartes de chaleur sont établies sur l'ensemble de chaque site, selon la somme des observations annuelles de chaque espèce. Les altitudes et coordonnées moyennes par espèce sont également calculées.

11.2.5 Estimation d'abondance sur transect

L'estimation d'abondance par la méthode N-mélange requière tout d'abord le découpage du transect en sous-unités spatiales indépendantes. Pour obtenir l'indépendance spatiale des sites, il est nécessaire d'obtenir des placettes faisant au moins la taille du home-range d'un individu. Le home range est l'aire traversée par un animal pendant sa recherche de nourriture, son activité de reproduction et toutes ses autres activités routinières (PERRY & GARLAND, 2002). Celle du Lézard catalan serait d'au moins 400m², 20m * 20m (Berroneau, communication personnelle). Les recherches bibliographiques n'ont pas abouti à la connaissance du home range de *P. liolepis* mais à celle de *P. hispanica*, une espèce phylogénétiquement proche partageant des besoins énergétiques similaires, ce qui permet une comparaison des home ranges des deux espèces (PERRY & GARLAND, 2002). Pour *P. hispanica*, les mâles ont un home range moyen de 890m² et le maximum est de 1810m², celui des femelles est inférieur (DIEGO-RASILLA & PEREZ-MELLADO, 2003). Ainsi, nous faisons l'hypothèse que *P. liolepis* pourrait avoir des home ranges jusqu'à 1800m². Nous définissons donc des découpages de 20 mètres (20*20=400m²), 30 mètres (30*30=900m²), 40 mètres (40*40=1600m²), 50 mètres (50*50=2500m²) et enfin 60 mètres (60*60=3600m²).

La première étape consiste à réaliser ces découpages sous QGIS puis de calculer le nombre d'occurrence de l'espèce pour chaque visite pour chaque placette obtenue afin d'obtenir un jeu de données avec en ligne les numéros de placettes et en colonne les trois visites.

La seconde étape permet de sélectionner le modèle à utiliser pour réaliser l'estimation d'abondance. Il existe différentes lois de distribution pour calibrer les modèles d'abondance, la loi de poisson (P), la loi négative binomiale (NB) – qui permet de gérer la sur-dispersion des données et la loi de poisson avec inflation de zéro (ZIP) – qui permet de gérer un nombre important de zéro dans le jeu de données (TU, 2006). De plus, le modèle est calibré à l'aide d'un paramètre K qui doit être choisi suffisamment grand pour que son choix n'influence pas les estimations d'abondance (ROYLE, 2004 ; DENNIS *et al.*, 2015). Cette étape de calibration est effectuée sur la totalité du jeu de données. Si le modèle est ajusté aux données complètes alors il pourra l'être aux données restreintes. En revanche, s'il n'est pas ajusté aux données complètes, il ne le sera très probablement pas sur les données restreintes.

En troisième étape, pour les découpages qui permettent l'ajustement d'un modèle d'abondance, l'échantillonnage est effectué par une méthode aléatoire simple sans remise (SRSwr), une méthode systématique (SSS) et une méthode spatialement équilibrée (GRTS). Les trois méthodes d'échantillonnage permettent de sélectionner 1000 fois Np placettes pour chaque découpage. Np varie de 2 à Np-max, le nombre de placettes maximum associé au découpage en question.

La quatrième étape consiste, pour chaque découpage, chaque méthode d'échantillonnage, chaque taille d'échantillon, au calcul des 1000 modèles associés aux 1000 tirages de placettes. Les modèles, les estimateurs de l'abondance et les écarts types associés sont stockés dans un tableau bilan.

En cinquième étape, toujours pour chaque découpage, chaque méthode d'échantillonnage et chaque taille d'échantillon, la moyenne des 1000 estimateurs d'abondance est calculée ainsi que la moyenne des 1000 écarts types de ces estimateurs. Le rapport de l'écart type moyen et de la moyenne permet de rendre compte de la variabilité autour de la moyenne et donc de comparer ces rapports pour les différents découpages pour lesquels les modèles d'abondance diffèrent. L'écart type des 1000 estimateurs d'abondance est aussi calculé pour rendre compte de l'effet de la fluctuation d'échantillonnage sur les estimateurs d'abondance. Ces différentes représentations graphiques permettent de définir quel découpage et quelle méthode d'échantillonnage retenir. Elles permettent également de définir à partir de quelle taille d'échantillon l'estimateur de l'abondance devient constant et donc de définir la taille minimale d'échantillon nécessaire à l'estimation « correcte » de l'estimateur d'abondance.

La sixième étape permet de tester l'ajustement de 100 modèles parmi les 1000 sur les tailles d'échantillonnages retenues en cinquième étape. Seulement 100 modèles sont testés afin de réduire les temps de calcul. La fluctuation d'échantillonnage étant réduite pour les tailles d'échantillon sélectionnées, nous faisons l'hypothèse que les tests d'ajustement de 100 modèles reflètent bien ce qu'il se passerait pour 1000 modèles. La taille d'échantillon la plus faible pour laquelle tous les modèles sont ajustés est sélectionnée.

Enfin, la septième étape permet d'estimer l'abondance totale sur le site étudié à partir des 100 modèles sélectionnés à la sixième étape. L'abondance totale est obtenue en faisant la moyenne des abondances estimées par chacun des 100 modèles. L'écart type et l'intervalle de confiance associés sont également obtenus en calculant la moyenne sur les 100 modèles.

11.2.6 Quantification d'un proxy d'activité température dépendant

Afin d'intégrer une notion continue de l'activité, il est nécessaire d'estimer un proxy du taux d'activité. Pour obtenir une relation entre l'activité et la température, nous proposons d'utiliser les estimations d'abondance. Lors des suivis réalisés sur chaque transect ou placette, la température est notée. Le calcul du ratio du nombre d'individus observés corrigé par la probabilité de détection sur l'abondance totale serait l'équivalent d'un proxy d'activité car il représente une proportion d'individus actifs. Il est attendu une courbe en cloche avec un pic d'activité sur la gamme de température préférée (Fig. 192).L'activité serait maximale sur la fenêtre de température préférée (PTR) et diminuerait lorsqu'on s'en éloignerait jusqu'à devenir nulle lorsque VTmin et VTmax seraient atteintes (GUNDERSON & LEAL, 2015). VTmin et VTmax sont les limites volontaires de tolérances thermiques, elles bornent la fenêtre d'activité de l'espèce. VTmin est la température qui signale à l'organisme qu'il faut rechercher des températures plus chaudes ou aller en refuge et VTmax est celle qui permet d'éviter le comportement de surchauffe (CAMACHO & RUSCH, 2017). La fenêtre d'activité thermique est plus petite que la fenêtre de tolérance thermique définie par CTmin et CTmax (GUNDERSON & LEAL, 2016). Les estimations d'abondance répondent ainsi à deux questions, y a t'il une variation des effectifs au cours du temps et quelle est la relation entre le taux d'activité et la température.

La méthode N-mélange sera utilisée (ROYLE, 2004). Pour le moment, les analyses ont été réalisées seulement pour les données 2019 du Lézard catalan. Les estimations d'abondance sont obtenues pour

chaque placette sur les sites d'Esterençuby et de Mendive et pour le transect du site d'Etsaut. Pour calculer le nombre d'individus actifs, le nombre d'individus vus est divisé par la probabilité de détection. Ensuite, ce nombre est divisé par le nombre d'individu réel pour obtenir les proxys d'activité. Enfin, les proxys d'activité sont représentés en fonction de la température de l'air.

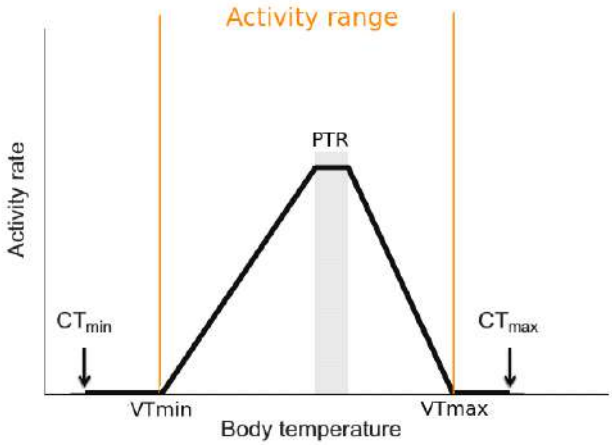


Fig. 192. Taux d'activité selon la température corporelle, modifié de Gunderson et Leal (2015).

11.2.7 Protocole de mesure des températures opérantes

Les températures opérantes sont mesurées par une sonde placée dans un tube en PVC imitant le lézard afin de mesurer un proxy de la température corporelle du lézard. Un tube est placé en situation d'insolation, un autre en situation de refuge. Pour certains sites, des sondes sont installées au sol pour mesurer la température et l'humidité relative au sol. Pour le Lézard de Bonnal, les sites d'Anglas, d'Arrious et de Peyreget sont équipés. Pour le Lézard catalan, deux sites sont équipés, celui de Mendive et celui d'Etsaut. Toutes les sondes sont mises en place en début de saison de reproduction et récupérées en fin de saison. Cette saison s'étend de début avril pour le Lézard catalan, fin juin pour le Lézard de Bonnal à la mi-octobre. Elle est principalement définie par la fonte des neiges printanières et les premières chutes d'automne. Les sondes effectuent des mesures toutes les 10 à 15 minutes selon les sites d'étude. Ce déploiement est détaillé dans le Tab. LXXXII.

Tab. LXXXII. Déploiement des sondes biomimétiques et enregistreuses de la température et de l'humidité relative pour l'étude écophysiologique du Lézard de Bonnal et du Lézard catalan

(N et S pour Nord et Sud, B et H pour Bas et Haut, HR = humidité relative, Tsol = température du sol, TeSup et TeInf = températures opérantes en insolation et en refuge, R1 et R2 = réplicats 1 et 2)

	Data, Localité	Coordonnées, Altitude	Déploiement
Peryreget	TeSup et TeInf, NB	N42°50,0706', W000°26,2848', 2280m	2017-2021
	TeSup et TeInf, NH	N42°49,9008', W000°26,4960', 2420m	2017-2021
	TeSup et TeInf, SB	N42°49,7952', W000°26,8164', 2285m	2017-2021
	TeSup et TeInf, SH	N42°49,8312', W000°26,5194', 2440m	2017-2021
	Tsol et HR, NH	N42°49,9008', W000°26,4960', 2420m	2017-2021
	Tsol et HR, SH	N42°49,8312', W000°26,5194', 2440m	2017-2021
Anglas	TeSup et TeInf, R1		2017-2021
	TeSup et TeInf, R2		2017-2021
	Tsol et HR		2017-2021
	TeInf – Hiver		2018-2021
Arrious	TeSup et TeInf, R1		2019-2021
	TeSup et TeInf, R2		2019-2021
	Tsol et HR		2019-2021
Etsaut	TeSup et TeInf, R1		2017-2021
	TeSup et TeInf, R2		2017-2021
Mendive	TeSup et TeInf, R1, H		2017-2021
	TeSup et TeInf, R2, H		2017-2021
	Tsol et HR, H		2017-2021
	TeSup et TeInf, R1, B		2017-2021
	TeSup et TeInf, R2, B		2017-2021
	Tsol et HR, B		2017-2021

11.2.8 Étude de la variabilité spatio-temporelle des sériesde températures opérantes en 2017 et 2018 sur le site de Peyreget via le calcul de quelques statistiques et des heures de restriction

Le site de Peyreget, de par son accès sur le versant nord et le versant sud permet d'étudier l'effet versant et l'effet altitude. En 2017 et 2018, les températures opérantes sont mesurées toutes les dix minutes par deux sondes biomimétiques sur chaque site d'étude, d'une part en situation d'insolation, d'autre part en situation de refuge. Sur le pic de Peyreget, constituant le site, quatre localités d'étude aux expositions et altitudes différentes ont été définies. La représentation des séries de températures opérantes et le calcul de statistiques descriptives permet l'étude des variabilités spatiales et temporelles. Les statistiques calculées sont l'étendue, les quartiles, les quantiles 0,025 et 0,975, l'écart type et la moyenne.

Le modèle de Sinervo permet de calculer les temps de restriction journaliers. Il a été utilisé dans sa version initiale de 2010, dénommée méthode un seuil par Gunderson et *al.* (2015). Ainsi, le temps de

restriction est défini dès que la température corporelle des individus est au-dessus de Tpref. Concrètement, pour chaque intervalle de temps de 10 minutes, la température opérante d'insolation, notée TeSup est comparée à Tpref. Dès lors que TeSup est supérieure à Tpref, les dix minutes sont définies en tant que temps de restriction. Ces comparaisons sont effectuées pour chaque journée afin d'obtenir par somme le temps de restriction journalier Hr.

Pour effectuer ce calcul, il faut d'abord définir Tpref. Une recherche bibliographique sur Google Scholar avec les termes « preferred temperature », «CTmin », « CTmax », « PTR », « Tsel », « Tpref », « preferred thermal range » a permis d'obtenir une petite dizaine d'articles pour chacune des deux espèces. Cependant, tous les articles n'étudient pas la valeur de Tpref. Pour le Lézard de Bonnal, seuls Ortega et *al*. (2016) et Bauwens (1995) renseignent des valeurs de Tpref, 31,26°C pour les mâles et 31,02°C pour les femelles (ORTEGA *et al.*, 2016) et 33,70°C pour les mâles (BAUWENS *et al.*, 1995).

Le modèle de Sinervo a été exploré cette année en utilisant une valeur moyenne de ces trois températures préférées, soit Tpref=31,99°C. Les premières analyses ont été réalisés sur le site de Peyreget présentant la particularité d'être étudié sur quatre localités, deux exposées au nord, deux au sud, dont à chaque fois une à environ 2200 mètres et l'autre à 2400 mètres. De plus, la population de Peyreget présente l'intérêt d'être en limite d'aire de répartition ouest, seulement quelques individus sont contactés de temps en temps. Les résultats des différentes localités d'étude pourraient suggérer l'importance de la prise en compte de la variabilité spatiale à fine échelle, c'est pourquoi elles ont été définies ainsi. Initialement, le modèle de Sinervo et *al*. ne permet pas d'inclure la variabilité des températures d'insolation, qu'elle soit spatiale ou temporelle. En effet, il considère une valeur moyenne mensuelle sur un site étudié pour calculer une valeur de temps de restriction et établir la persistance ou l'extinction. Or, la variabilité des températures joue un rôle clé dans la réponse des organismes au changement climatique et sur leurs performances (VASSEUR *et al.*, 2014 ; BUCKLEY & HUEY, 2016 ; HERRANDO-PEREZ *et al.*, 2019).

Les valeurs de temps de restriction journaliers ont été calculées pour les données de 2017 et 2018 sur la période de reproduction définie du 15 juillet au 2 septembre. Ces temps sont calculés sur la durée de la journée seulement puisque les deux espèces sont strictement diurnes. Nous avons exploré les différences de temps de restriction selon les localités du site. Les relations Hr=f(Tmax-Tpref) ont été modélisées pour chaque localité. Tmax est la température de l'air maximale journalière. Cette température n'étant pas disponible au moment de la modélisation exploratoire, c'est la température de l'air au sol, mesurée en haute altitude sur les versants nord et sud qui a été utilisée. Pour les localités du bas, l'hypothèse de perte de 0,5°C par 100 mètres d'altitude a été posée, les séries Tmax pour les localités NB et SB sont donc égales aux séries Tmax des localités NH et SH ajoutées d'un coefficient positif, Tmax(NB)=Tmax(NH)+0,84 et Tmax(SB)=Tmax(SH)+0,93.

11.3 Résultats

11.3.1 Étude de la répartition altitudinale du lézard de Bonnal

Le tableau et les cartes de chaleur suivants récapitulent les données relevées chaque année sur l'ensemble des sites à lézards de Bonnal (Tab. LXXXIII, Fig. 193à Fig. 195)

Sur le site Ossau Nord, aucune tendance ne semble ressortir pour l'instant. La rareté des lézards des murailles et lézards de Bonnal confondus sur ce site rend délicat toute extrapolation.

Sur le site de Peyreget, le Lézard de Bonnal n'a toujours pas été contacté sur le transect en 2019. Il a cependant été confirmé hors transect, plus haut encore, au-dessus du col de Peyreget, en direction du pic homonyme. Les lézards des murailles sont présents sur la quasi-totalité du transect.

Sur le site d'Anglas, la population de Lézard de Bonnal est importante. Il y semble relativement stable et ne montre pas de migration altitudinale marquée. La moyenne altitudinale a été mesurée à 2 174m en 2017, 2 156m en 2018 et 2 149m en 2019. Les hauteurs minimales évoluent peu : 1 998m en 2017, 1 996m en 2018, 2 011m en 2019. Le Lézard des murailles est absent du secteur, même à plus basse altitude, étrangement absent dès 1400 m.

Sur le site d'Arrious, les deux espèces sont présentent en forte densité. Depuis le début du suivi (un passage test en 2016, trois passages depuis 2017), la population de Lézard de Bonnal semble relativement stable et ne montre pas de phénomène de migration altitudinale : la moyenne était de 2 103m en 2017, 2 104m en 2018 et 2 111m en 2019. De même, l'altitude minimale évolue peu ; 2 046m en 2011, puis 2 025m en 2016, 2 030m en 2017, 2 047m en 2018 et 2 028m en 2019. En revanche, nous observons des déplacements d'aire chez le Lézard des murailles, avec une forte colonisation de l'espèce en altitude, sur des sites où seul le Lézard de Bonnal était historiquement connu. Entre 2011 et 2017, l'altitude maximale du Lézard des murailles est passée de 2 045m à 2 082m. Entre 2017 et 2019, cette hauteur maximale est passée de 2 082m à 2 167m. La hauteur moyenne augmente de façon moins flagrante entre 2017 et 2019, 1 899m en 2017, 1 924m en 2018, 1 910m en 2019. Le Lézard des murailles est donc toujours présent à basse altitude mais étend sa répartition en hauteur. Ainsi, le Lézard des murailles a progressé de 28 m par an en trois ans et de 15 m en 8 ans sur la base des données historiques. Au-delà de 2065 m d'altitude, seuls trois individus de l'espèce avaient été vus en 2017, contre 9 en 2018, et 23 en 2019.

Tab. LXXXIII. Tableau synthétique des relevés du Lézard de Bonnal

			2011*	2016**	2017	2018	2019
Arrious	Podarcis muralis	Nombre total lors des 3 passages	-	-	60	77	127
		Altitude moyenne	1915	1898	1899	1924	1910
		Nombre max. lors d'un passage	28	28	23	58	56
		Altitude Ecart-type	79	78	89	86	102
		Altitude maximale	2045	2087	2082	2096	2167
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	59	50	104	214	235
		Altitude moyenne	2147	2119	2103	2104	2111
		Nombre max. lors d'un passage	59	50	64	113	116
		Altitude Ecart-type	56	68	54	49	55
		Altitude minimale	2046	2025	2030	2047	2028
Anglas	Podarcis muralis	Nombre total comptabilisé	-	-	-	-	-
		Altitude moyenne	-	-	-	-	-
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	-	-	-
		Altitude Ecart-type	-	-	-	-	-
		Altitude maximale	-	-	-	-	-
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	-	-	78	70	94
		Altitude moyenne	-	-	2174	2156	2149
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	44	42	47
		Altitude Ecart-type	-	-	101	92,9	104
		Altitude minimale	-	-	1998	1996	2011
Ossau Nord	Podarcis muralis	Nombre total lors des 3 passages	-	-	6	4	16
		Altitude moyenne	-	-	1893	1889	1882
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	3	3	8
		Altitude Ecart-type	-	-	69	29	41
		Altitude maximale	-	-	2034	1918	2017
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	-	-	11	7	9
		Altitude moyenne	-	-	2053	2004	2110
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	6	4	4
		Altitude Ecart-type	-	-	124	118	82
		Altitude minimale	-	-	1998	1871	1979
Peyreget	Podarcis muralis	Nombre total lors des 3 passages	-	-	-	15	
		Altitude moyenne	-	-	-	2051	2108
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	-	13	
		Altitude Ecart-type	-	-	-	35	75
		Altitude maximale	-	-	-	2128	2264
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	-	-	-	-	-
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	-	-	-
		Altitude moyenne	-	-	-	-	-
		Altitude Ecart-type	-	-	-	-	-
		Altitude minimale	-	-	-	-	-

* Selon Thirion *et al.* 2018

** Seulement 1 passage (année test)

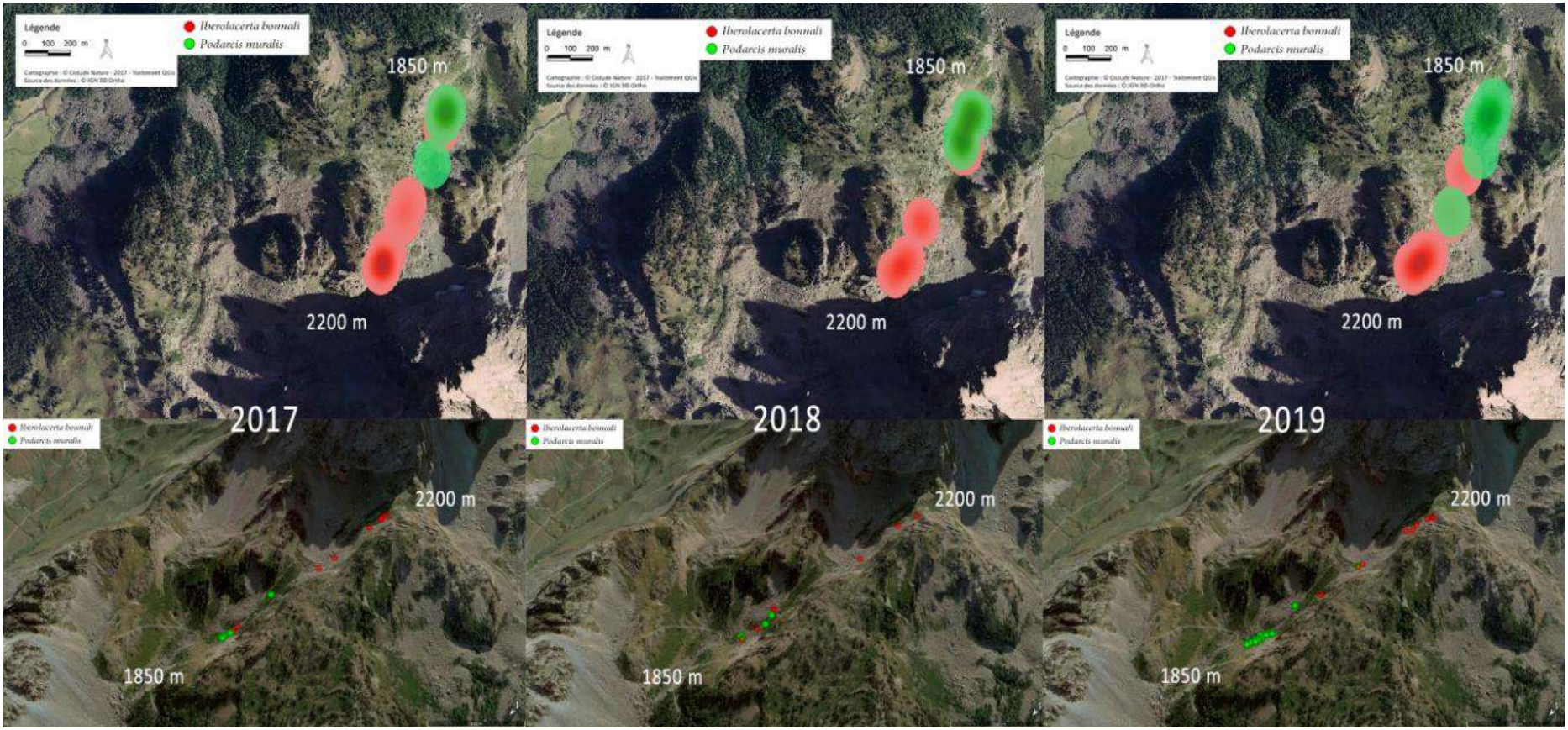


Fig. 193. Site d'Ossau Nord — répartition des observations et cartes de chaleur

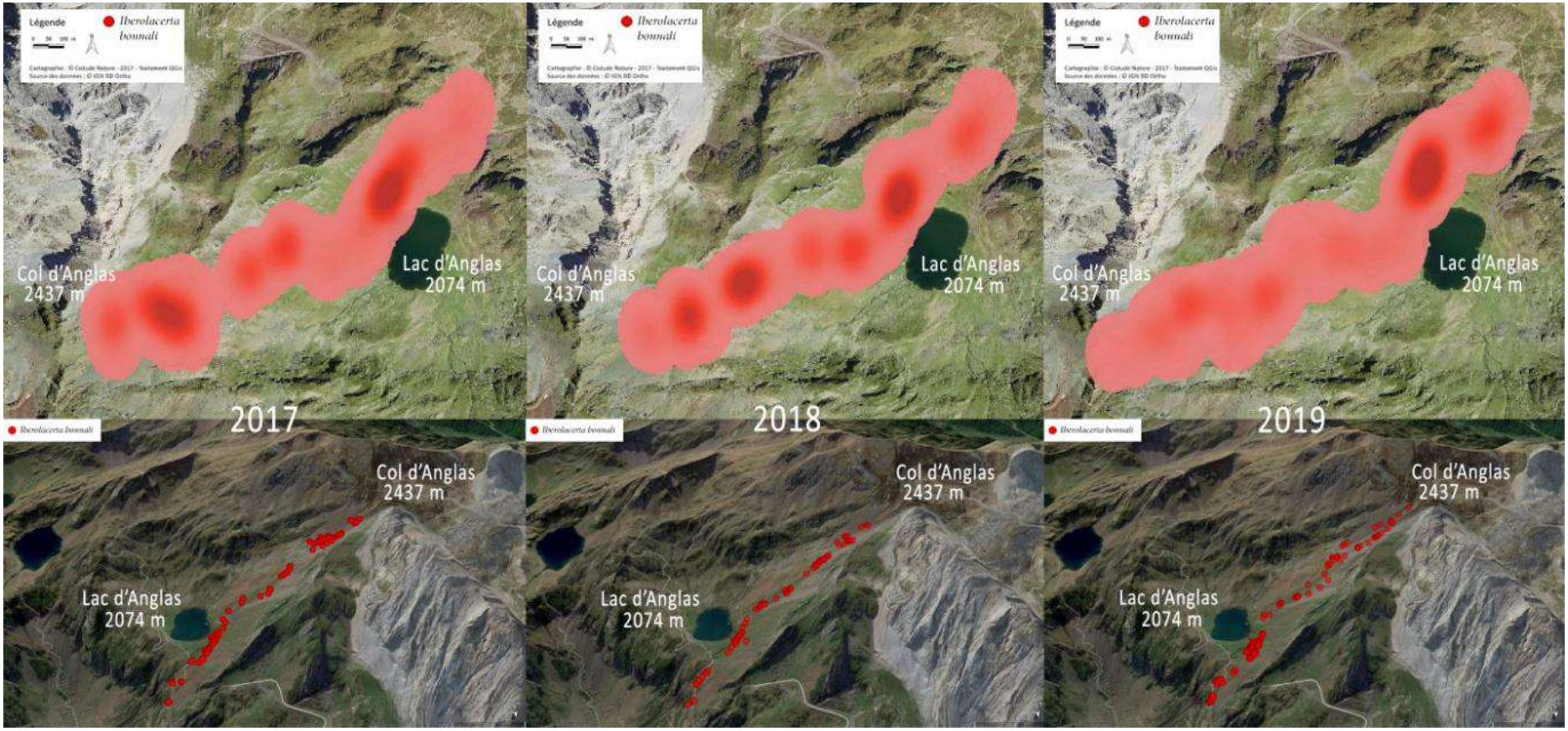


Fig. 194. Site d'Anglas — répartition des observations et cartes de chaleur

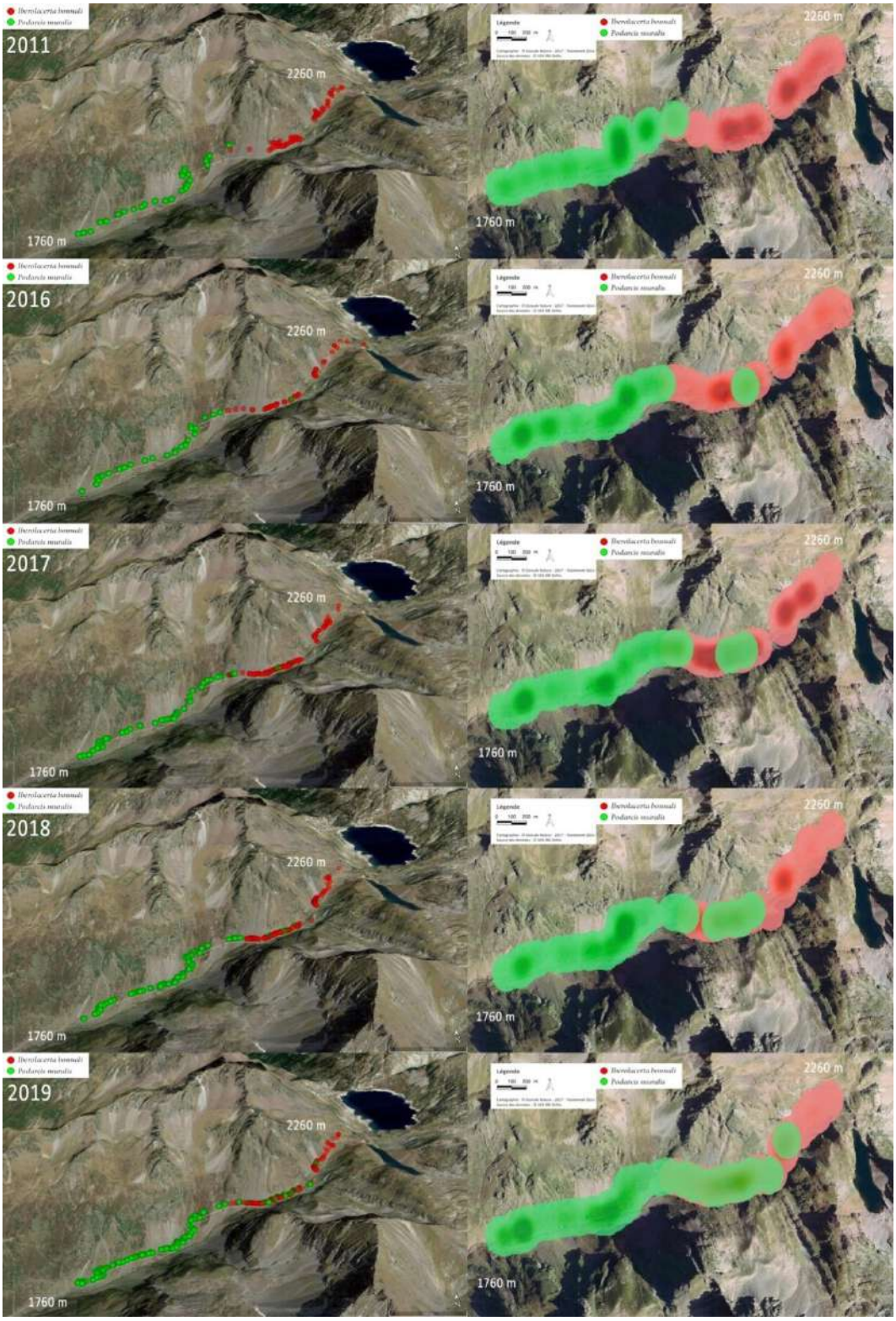


Fig. 195. Site d'Arrious — répartition des observations et cartes de chaleur

11.3.2 Étude de la répartition altitudinale du Lézard catalan

Les tableaux suivants rapportent les pourcentages d'observations de Lézard catalan (PL) et Lézard des murailles (PM) sur chacune des placettes de Mendive et d'Esterençuby. Ces résultats sont également reportés sur les deux cartes suivantes (Tab. LXXXIV, Fig. 196 et Fig. 197). Pour le transect d'Etsaut, les résultats sont présentés sur la carte de chaleur uniquement (Fig. 198).

Les suivis sur les sites de Mendive et d'Esterençuby ne mettent pas en évidence, à l'heure actuelle, une modification des répartitions des deux espèces de lézards sur ces trois années de suivi. Sur Mendive, le rapport de force est passé de 72% en 2017 à 65% en 2018 puis 79% en 2019, toujours en faveur du Lézard catalan. Sur Esterençuby, ce rapport est passé de 54% en 2017 à 72% en 2018 et 51% en 2019, toujours en faveur du Lézard des murailles.

Sur le site d'Etsaut, nous observons possiblement une désaffection progressive de la partie centrale du transect par le Lézard des murailles. En effet, bien que principalement cantonné aux parties basses et hautes du site, le Lézard des murailles est également présent au cœur du transect, sur le versant sud le plus termophile. Cependant, les observations semblent se raréfier entre 2017 et 2019 : 3 *P. muralis* ont été observés en 2017 en zone centrale, puis 8 en 2018 et seulement 1 en 2019.

Tab. LXXXIV. Tableaux synthétiques des relevés du Lézard catalan

Mendive	Placette 1		Placette 2		Placette 3		Placette 4		Placette 5		Placette 6		Placette 7		Placette 8		Total	
Altitude	630 m		640 m		715 m		730 m		730 m		730 m		770 m		890 m			
	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM
2017	0	100	0	100	80	20	100	0	100	0	93	7	75	25	0	100	72	28
2018	0	100	0	100	50	50	100	0	67	33	95	5	88	12	0	100	65	35
2019	0	100	100	0	100	0	90	10	0	100	100	0	100	0	0	100	79	21
Esterençuby	Placette 1		Placette 2		Placette 3		Placette 4		Placette 5		Placette 6		Placette 7		Placette 8		Total	
Altitude	590 m		650 m		670 m		730 m		740 m		745 m		822 m		955 m			
Espèce	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM	PL	PM
2017	100	0	100	0	71	29	0	100	0	100	0	100	0	100	0	100	46	54
2018	50	50	44	56	100	0	0	100	0	100	0	100	0	100	0	100	28	72
2019	100	0	100	0	88	12	0	100	0	100	0	100	0	100	0	0	49	51

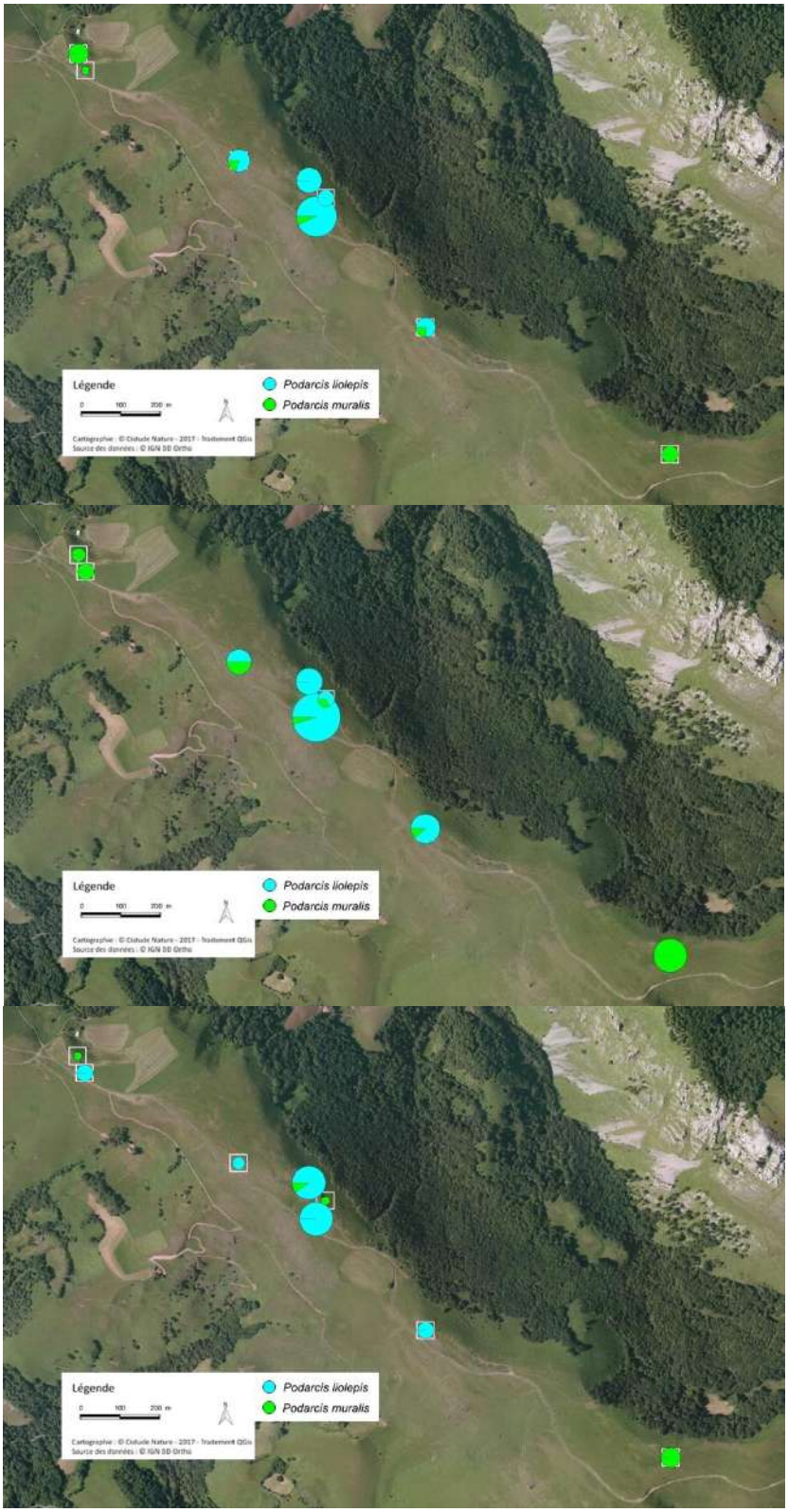


Fig. 196. Mendive, années 2017 puis 2018 puis 2019, proportion d'observation du Lézard catalan et du Lézard des murailles.

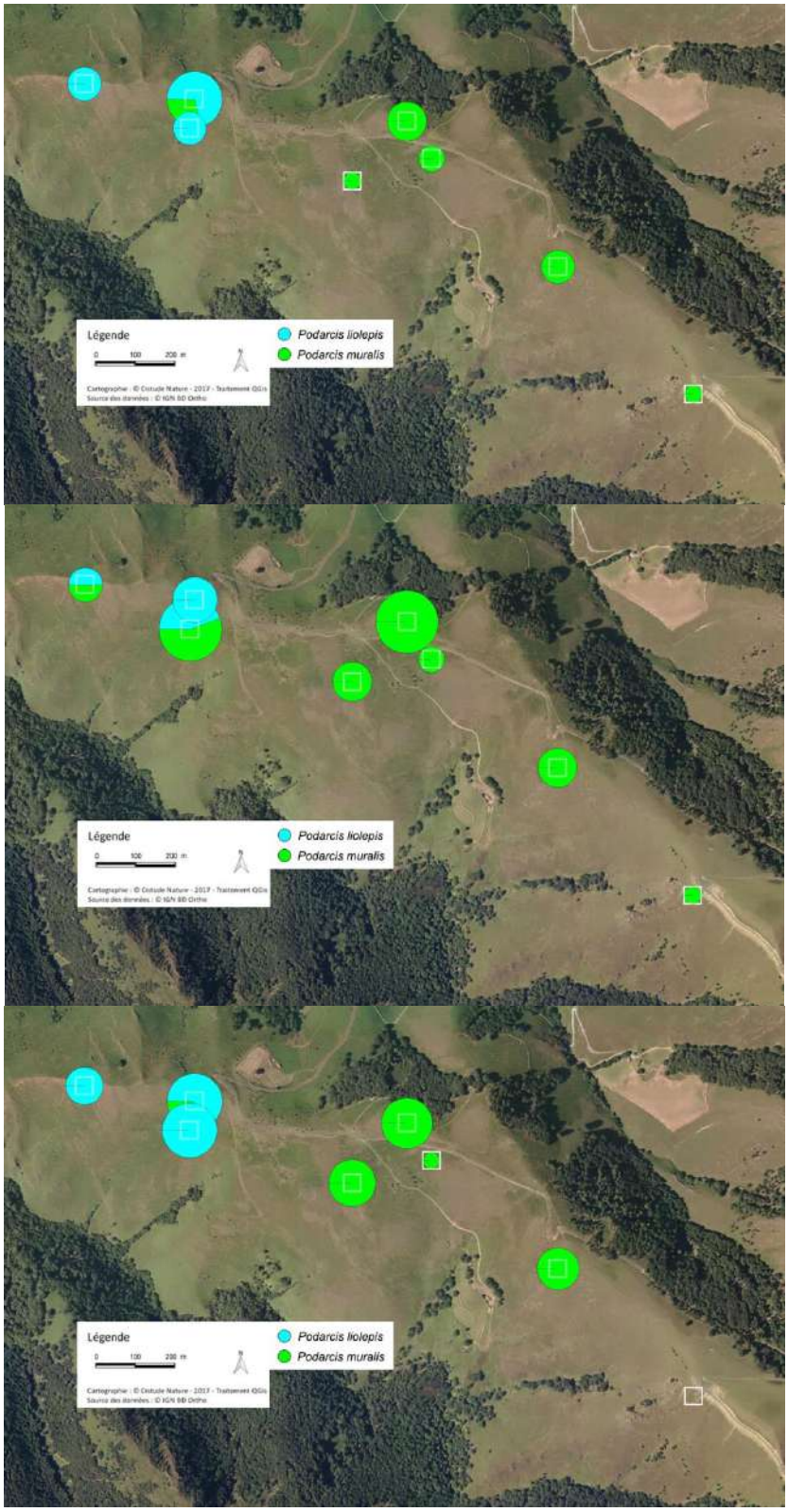


Fig. 197. Esterençuby, années 2017 puis 2018 puis 2019, proportion d'observation du Lézard catalan et du Lézard des murailles.



Fig. 198. Etsaut, années 2017 puis 2018 puis 2019, proportion d'observation du Lézard catalan et du Lézard des murailles.

11.3.3 Estimation d'abondance

Pour le site d'Etsaut, le découpage 20 mètres conduit à 60 placettes, le découpage 30 mètres à 40 placettes, le découpage 40m à 30 placettes, le découpage 50 mètres à 24 placettes et le découpage 60 mètres à 20 placettes. Les comptages par visite sont effectués pour chaque placette obtenue.

Pour les découpages 20 mètres, 30 mètres et 40 mètres, aucun modèle ne permet de réaliser les estimations d'abondance. Respectivement, les meilleurs modèles sélectionnés sous critères AIC sont des modèles négatifs binomials pour ces trois découpages. Pour le découpage 20 mètres, K=600 permet de stabiliser l'estimateur de l'abondance mais les estimations d'abondance semblent peu réalistes, 2500 individus sur le site d'étude. Pour le découpage 30 mètres, le même problème est rencontré pour K=90 avec une estimation de 350 individus sur le site. Pour le découpage 40 mètres, aucune valeur de K entre 10 et 1000 ne permet d'obtenir une stabilisation de l'estimateur d'abondance. Pour le découpage 50 mètres, le modèle de poisson avec inflation de zéro avec K=30 permet d'obtenir une stabilisation de l'estimateur d'abondance et une estimation cohérente de l'abondance de 95 individus. Pour le découpage 60 mètres, c'est le modèle négatif binomial avec K=50 qui permet d'obtenir également une estimation cohérente de l'abondance de 120 individus. L'ajustement de ces deux modèles a été testé, le test pour le modèle mZIP-K30 pour le découpage 50 mètres donne une p-value de 0,09 et un c-hat de 1,25. Le test pour le modèle mNB-K50 pour le découpage 60 mètres donne une p-value de 0,633 et un c-hat de 0,81. Ainsi, l'échantillonnage est réalisé sur les découpages 50 mètres et 60 mètres seulement.

Le calcul des moyennes, des moyennes des variances des 1000 estimateurs ainsi que du rapport de la variance moyenne et de la moyenne et de l'écart type associé aux 1000 estimateurs permet de sélectionner la méthode qui sera utilisée pour réaliser les estimations d'abondance (Fig. 199). En effet, nous observons que pour le découpage 50 mètres, le rapport est plus faible que pour le découpage 60 mètres, la précision autour de l'estimateur moyen de l'abondance est donc plus importante pour les modèles issus du découpage 50 mètres. La méthode SSS permet d'obtenir une plus faible fluctuation d'échantillonnage mais elle est inappropriée pour des espèces territoriales. Enfin, la méthode SRSwr présente des fluctuations d'échantillonnage toujours légèrement supérieures à celles obtenues par la méthode GRTS. Ainsi, c'est la méthode 50 mètres GRTS qui est retenue pour la suite des analyses. Les tests d'ajustement seront menés pour les tailles d'échantillon de n=16 à n=23.

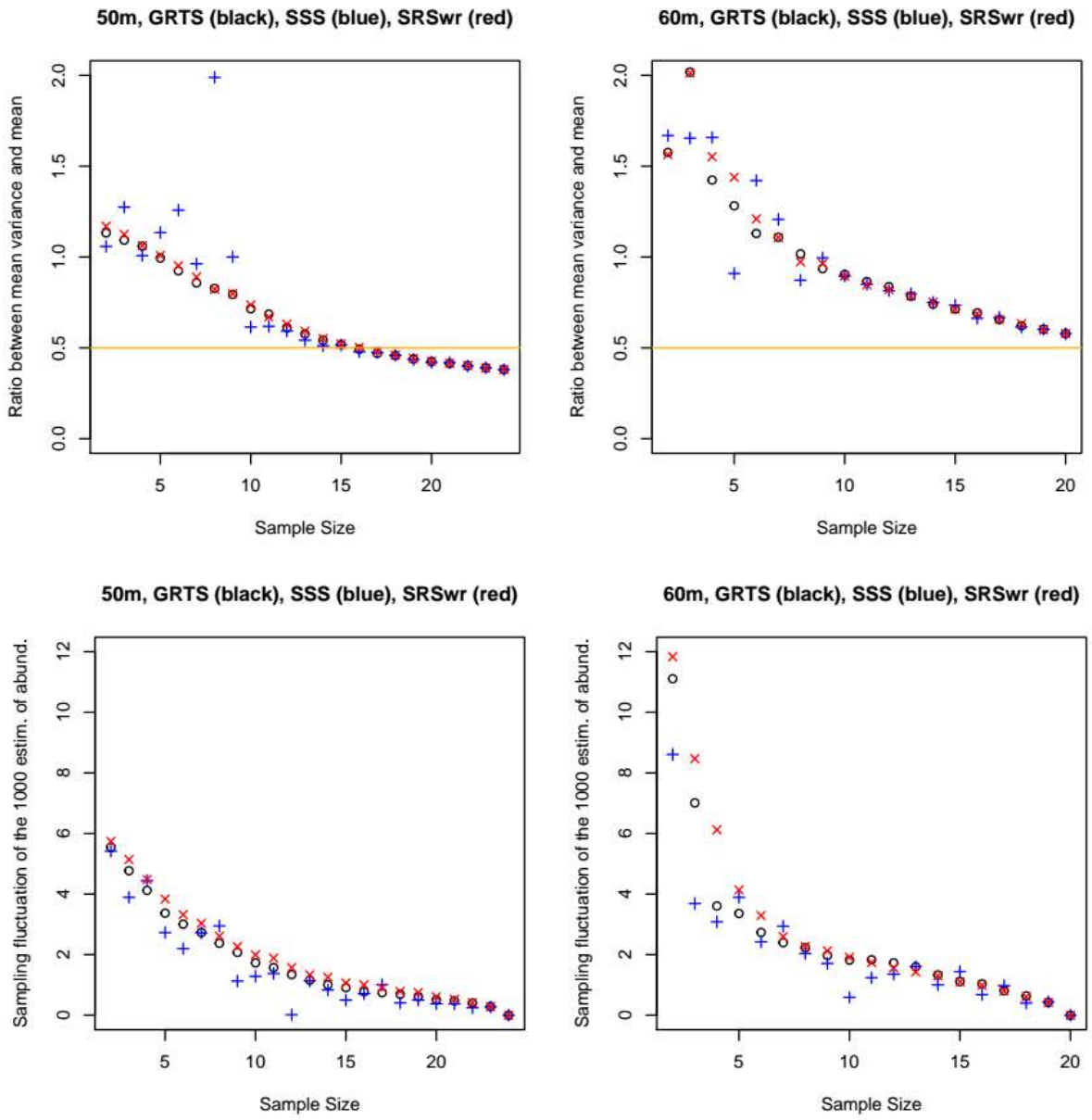


Fig. 199. Rapport de la variance moyenne et de la moyenne des 1000 estimateurs d'abondance (graphes du haut) et fluctuation d'échantillonnage (graphes du bas), pour chaque taille d'échantillon pour les trois méthodes d'échantillonnages (GRTS, SSS, SRSwr) et pour les découpages 50m et 60m.

Les 100 tests d'ajustement réalisés pour les tailles d'échantillon sélectionnées précédemment indiquent que presque la totalité des modèles sont ajustés. Au plus, 12 modèles sur 100 ne sont pas ajustés pour n=16. Au mieux, à partir de n=22, tous les modèles sont ajustés. Ainsi, l'abondance est estimée à partir de la moyenne des 100 estimations d'abondance obtenues pour le modèle avec n=22. Nous obtenons pour le site d'Etsaut 2019, une abondance égale à 87,85 individus ± 7,99 [IC : 54,5 – 144,17].

11.3.4 Proxy d'activité température dépendant

Pour le site de Mendive, les 8 placettes sont prises en compte dans la modélisation d'abondance. Le meilleur modèle, également ajusté, est le modèle de poisson avec inflation de zéro avec K=30. Le modèle négatif binomial avec K=70 était également un bon modèle ajusté mais les estimations d'abondance semblent sur-estimées. Pour le site d'Esterençuby, considérer les 8 placettes ne permet pas d'effectuer la modélisation de l'abondance. Les modèles sont non ajustés ou les estimations ne se stabilisent pas avec l'augmentation du paramètre K. Nous remarquons sur les placettes 4 à 8 qu'il n'y a aucune observation de lézard, cela explique certainement pourquoi la modélisation d'abondance n'est pas possible. Ainsi, elle a été réalisée à partir des données des placettes 1 à 5. Le modèle sélectionné est le modèle de poisson avec inflation de zéro avec K=25 pour lequel la probabilité de détection varie selon les visites. Les abondances obtenues pour les 8 placettes de Mendive et celles pour les 5 premières placettes d'Esterençuby sont indiquées dans le Tab. LXXXV.

Tab. LXXXV. Abondance et IC associé pour les placettes 1 à 8 (Mendive) et1 à 5 (Esterençuby)

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
Mendive	0,294 [0 ; 4]	5,567 [3 ; 9]	4,718 [2 ; 9]	10,037 [7 ; 14]	0,294 [0 ; 4]	9,914 [6 ; 14]	5,567 [3 ; 9]	0,294 [0 ; 4]
Esterençuby	3,199 [2 ; 5]	5,448 [4 ; 8]	5,194 [4 ; 8]	0,074 [0 ; 1]	0,074 [0 ; 1]			

Pour le site de Mendive, il est possible de calculer pour chaque placette et chaque passage les proxys d'activité, 24 proxys sont obtenus. Pour Esterençuby, 5 placettes sont considérées dans le modèle ce qui permet de calculer 15 proxys. Pour le site d'Etsaut, la température de l'air n'est prise qu'au début du transect, nous pouvons considérer qu'elle est uniforme sur le transect et nous obtenons donc 1 proxy par visite. Le lien proxy d'activité en fonction de la température de l'air est représenté en Fig. 200.

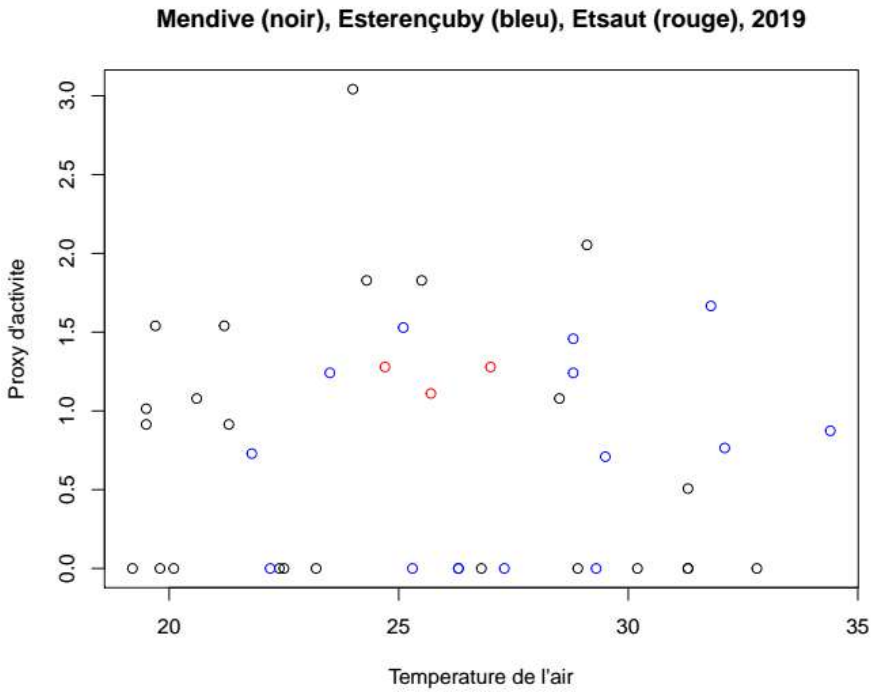


Fig. 200. Proxy du taux d'activité en fonction de la température de l'air obtenus à partir des suivis 2019 du Lézard catalan

11.3.5 Variabilité spatiale et temporelle des températures opérantes, cas du site de Peyreget en 2017 et 2018

Quelle que soit l'année, nous observons l'alternance jour nuit qui définit une saisonnalité sur 24h. La sonde nord haut de 2017 a été détériorée, les données sont disponibles seulement jusqu'au 3 septembre. Les températures opérantes mesurées en 2017 et 2018 sont très différentes. En 2017, nous observons un phénomène cyclique sur la première partie de la courbe, une augmentation des températures est toujours suivie d'une diminution de celles-ci. Il y a cinq périodes de froid, aux alentours du 23 juillet, du 11 août, du 8 septembre, du 29 septembre et du 19 octobre. En 2018, nous observons une baisse des températures début août puis début octobre. Enfin, la variabilité des séries est différente selon l'année et les localités. De plus, en 2017 et en 2018, les séries temporelles TeSup ont une plus grande amplitude que les séries temporelles TeInf, cela indique le rôle tampon des zones de refuge thermique (Fig. 201).

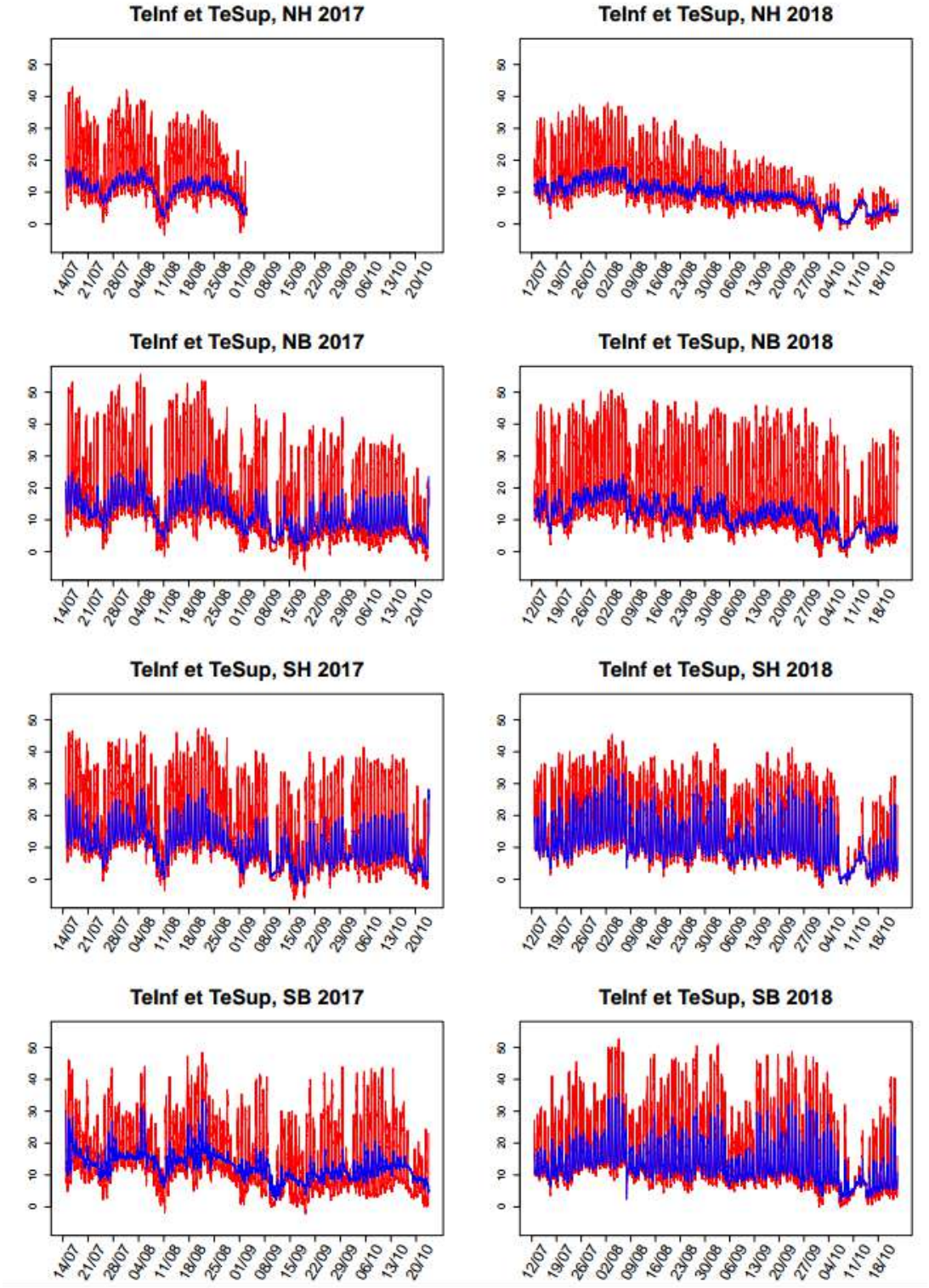


Fig. 201. Températures opérantes de refuge (TeInf) et d'insolation (TeSup) mesurées sur le pic de Peyreget en 2017 et 2018.

11.3.6 Statistiques descriptives, cas du site de Peyreget en 2017 et 2018

Pour le calcul des statistiques descriptives, seule la première partie des séries temporelles a été utilisée puisque les données de la sonde NH 2017 sont tronquées. Ainsi, pour comparer les données, les analyses ont été menées sur les premières parties des séries uniquement, du temps 1 au temps 7249, ce qui correspond aux dates du 14.07.17 18h00 au 03.09.2017 02h00 et du 12.07.2018 18h00au 01.09.2018 02h00.

Les moyennes et les médianes des séries d'une année sur l'autre sont similaires, les écarts types et les quantiles se recoupent aussi. La moyenne et la variance des séries sur la première partie semblent comparables. Par exemple, les moyennes des sondes nord haut refuge en 2017 et 2018 sont respectivement 11,34°C et 12,12°C. Ainsi, il n'y aurait pas d'effet année (Fig. 202).

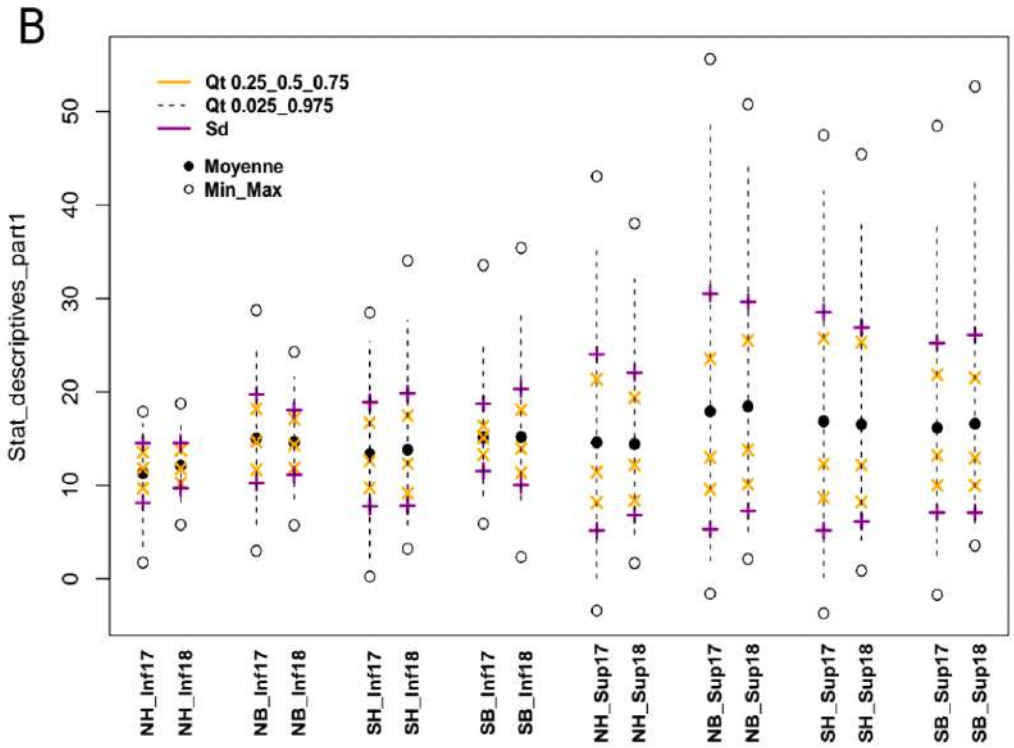


Fig. 202. Statistiques descriptives pour l'étude de l'effet année.

Concernant l'effet altitude, il est plus marqué sur les sondes du versant nord, en particulier celles qui mesurent la température d'insolation. Sur le versant sud, l'effet altitude est seulement présent sur les températures mesurées en refuge. En effet, les températures mesurées en basse altitude ont une moyenne plus haute que celles mesurées en haute altitude, ceci se remarque davantage sur les TeInf et sur le versant nord (Fig. 203).

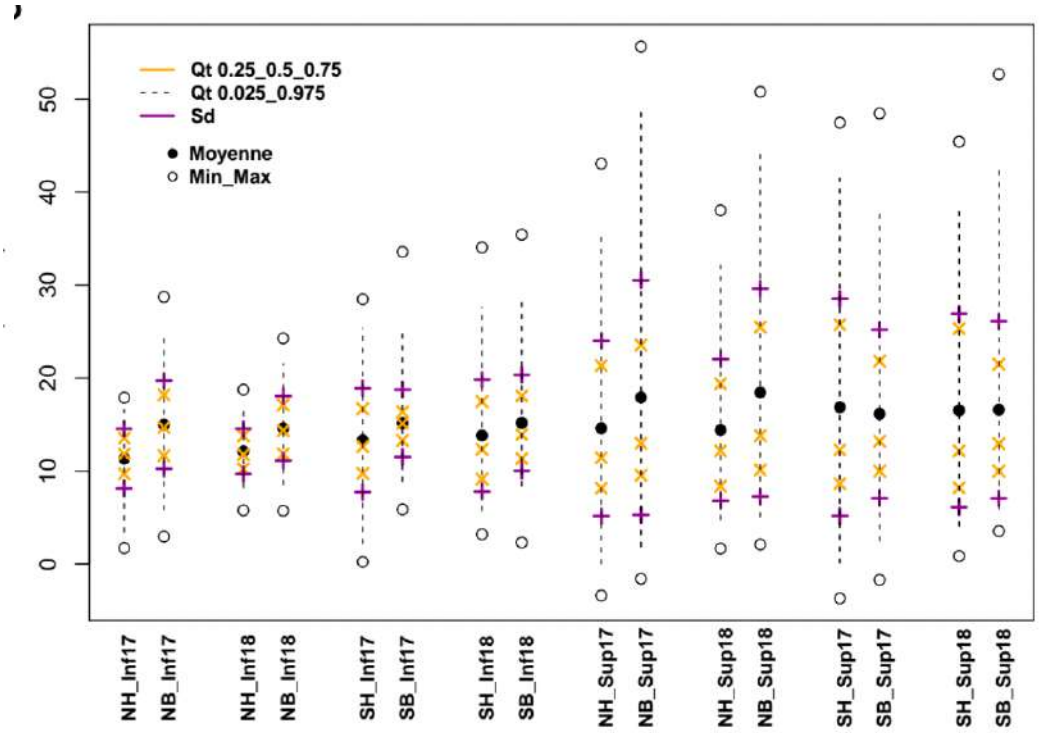


Fig. 203. Statistiques descriptives pour l'étude de l'effet altitude.

Si nous nous intéressons à l'effet exposition, il est présent en haute altitude, beaucoup moins en basse altitude où les températures mesurées au sud sont plus basses que celles mesurées au nord en situation d'insolation. Cet effet semble moins important que l'effet altitude (Fig. 204).

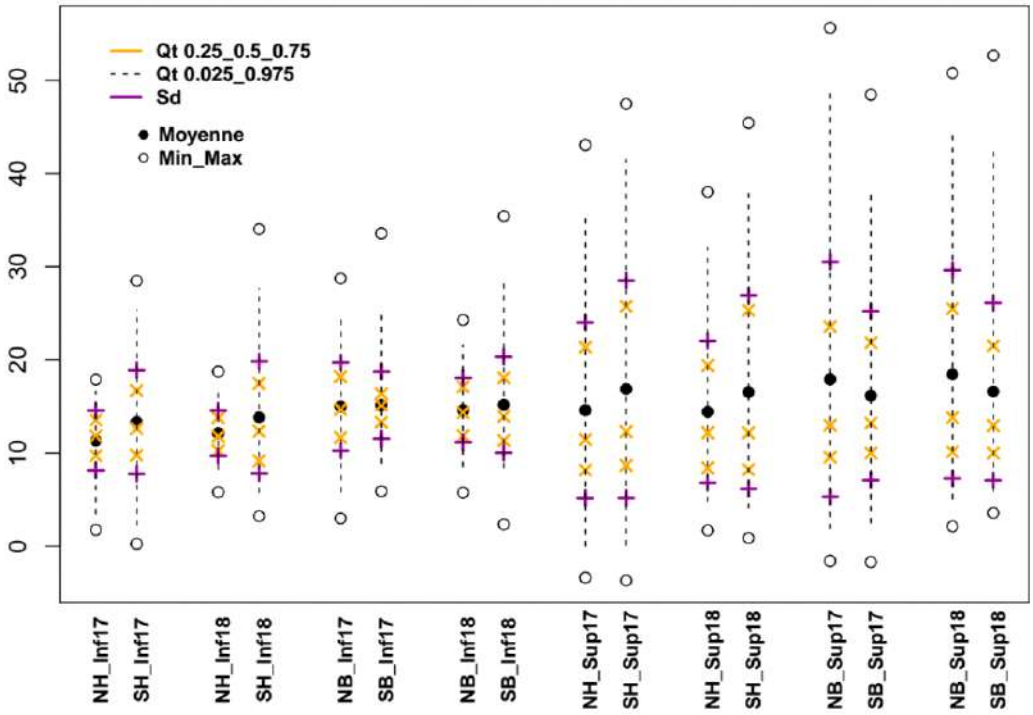


Fig. 204. Statistiques descriptives pour l'étude de l'effet exposition.

Quel que soit l'effet étudié, la variabilité des températures d'insolation est beaucoup plus importante que celle des températures de refuge. En effet, la plage des températures d'insolation est en moyenne de 47,96°C alors que celle des températures de refuge est en moyenne de 24,15°C. Cette observation nous ramène à la conclusion du rôle tampon des refuges utilisés par le Lézard de Bonnal lorsque la température extérieure est trop basse ou trop élevée. De plus, la médiane est similaire à la moyenne sur les séries mesurées en refuge alors qu'elle est très différente de celle-ci sur les mesures en insolation.

11.3.7 Temps de restriction en fonction de la température maximale de l'air mesurée au sol

Le lien linéaire Hr=a(Tmax-Tpref)+b montre que les équations obtenues diffèrent selon l'année et la localité étudiée. Par exemple, pour une même température de l'air maximale au cours de la journée, le temps de restriction est le plus important sur la localité nord haut que sur les autres que ce soit en 2017 ou en 2018. La droite d'équation construite à partir des temps de restriction calculés pour la moyenne des températures opérantes montre qu'il est important de considérer la variabilité spatiale puisque ses coefficients diffèrent des quatre autres relations (Fig. 205).

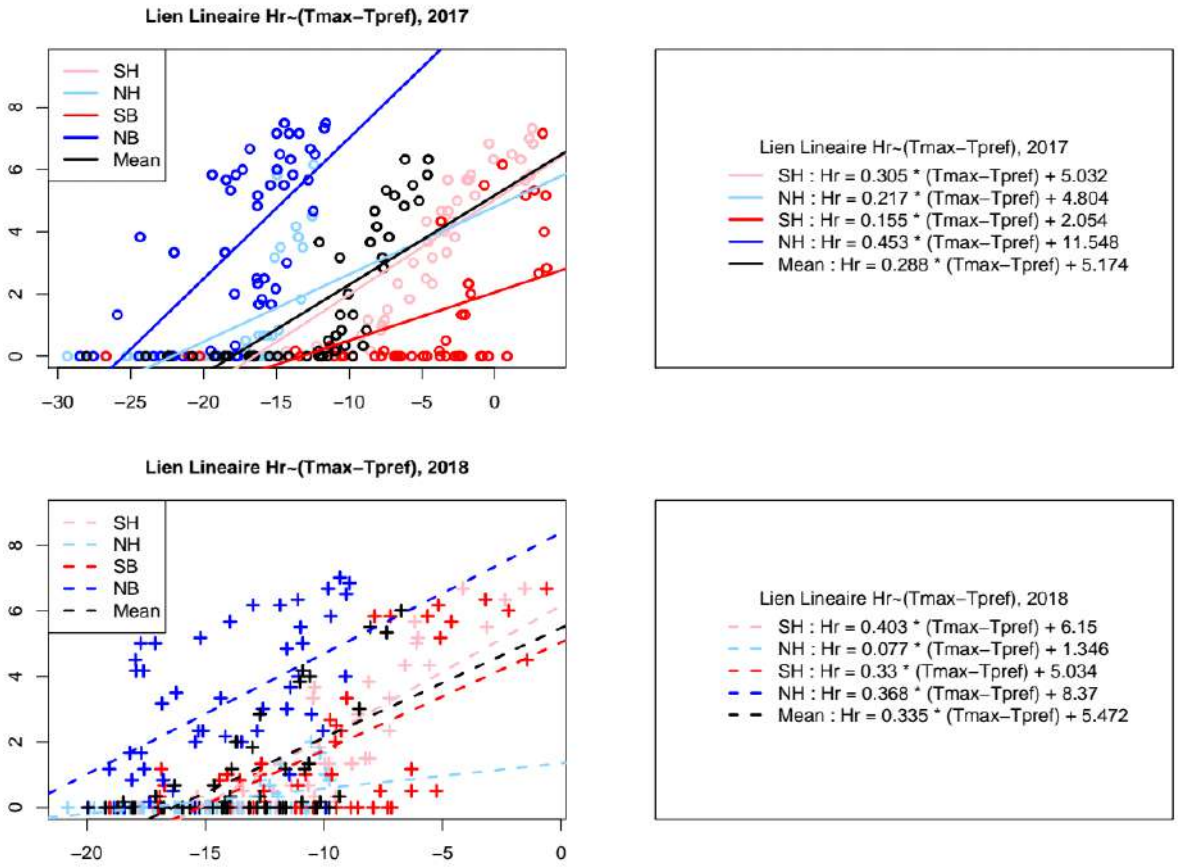


Fig. 205. Lien linéaire entre le temps de restriction et la température maximum de l'air mesurée au sol.

Il est également possible de représenter les temps de restriction journaliers calculés sur les saisons de reproduction pour chaque localité et chaque année. Cette représentation met une nouvelle fois en lumière les différences importantes qu'il existe entre les localités. En terme de variabilité annuelle, les résultats sont comparables, la localité nord haut est celle qui présente les temps de restriction les plus faibles, 0 heure en moyenne et la localité nord bas les plus importants, proche de 4 heures en moyenne ; contrairement à ce qui était attendu. La localité sud bas présente des temps de restriction courts de 0 heure en moyenne en 2017 et à peine d'1 heure en moyenne en 2018 alors qu'il était attendu les temps les plus longs (Fig. 206).

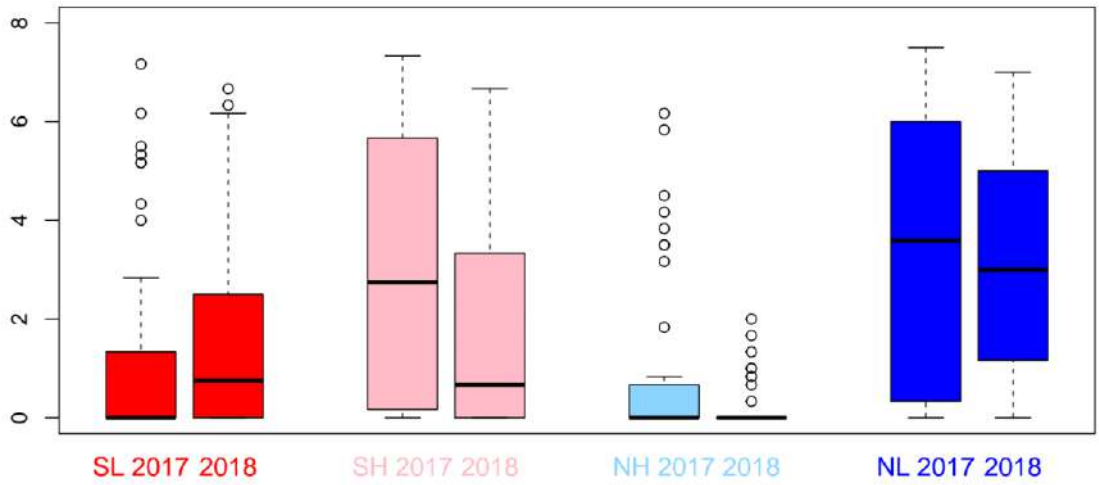


Fig. 206. Heures de restriction en fonction des localités et des années sur le site du pic de Peyreget.

11.4 Discussion

11.4.1 Répartition altitudinale du Lézard de Bonnal

Les résultats présentés montrent que l'aire de répartition du Lézard de Bonnal est stable sur les sites d'étude et que celle du Lézard des murailles s'étend vers de plus hautes altitudes sur le site d'Arrious. Ceci semble mettre en évidence une plasticité forte chez le Lézard des murailles qui colonise des sites de plus en plus hauts. A ce rythme, il atteindra le col dès 2021 ou 2022. Ces résultats soulèvent deux questions. Faut-il s'attendre à un impact du Lézard des murailles sur le Lézard de Bonnal par éventuelle compétition ? Le maintien de l'aire de répartition du Lézard de Bonnal va t'il impacter les conditions de vie de l'espèce en terme d'état physiologique et sanitaire ? L'étude écophysiologique pourra proposer des réponses, permettra peut-être d'expliquer pourquoi la migration vers des altitudes plus hautes n'est pas observée chez le Lézard de Bonnal. Outre la température, l'hypoxie est aussi un facteur environnemental important. En haute altitude, la faible disponibilité en oxygène réduirait les performances des individus (GANGLOFF *et al.*, 2019).

11.4.2 Répartition altitudinale du Lézard catalan

Les résultats présentés pour les sites de Mendive et d'Esterençuby ne mettent pas en évidence une modification de l'aire de répartition des deux espèces, *P. liolepis* et *P. muralis*. Sur le site d'Etsaut, le Lézard des murailles, présent au début et à la fin du transect semble se raréfier dans la partie centrale, exposé plein sud et plus thermophile. Nous pouvons faire l'hypothèse que le milieu lui serait défavorable ou que l'éventuelle compétition avec le Lézard catalan présent en densité importante dans cette zone expliquerait son absence. Les suivis sur les prochaines années permettront de confirmer ou d'infirmer ces hypothèses. De plus, les modélisations corrélatives et mécanistique conduiront à la détermination des variables environnementales explicatives de la répartition et des processus écophysiologiques sous-jacents.

11.4.3 Hypothèses sous-jacentes des modèles d'abondance

L'estimation de l'abondance par modélisation N-mixture requière différentes hypothèses d'application qui doivent être vérifiées. Ces hypothèses sont l'indépendance spatiale des placettes suivies (H1), la fermeture de la population (H2), l'indépendance des observations d'une placette à l'autre (H3), l'absence d'hétérogénéité non modélisée (H4) et l'absence de faux-positifs (H5) – détection de l'espèce alors qu'elle n'est pas présente par problème d'identification (ROYLE, 2004).

Concernant les sites d'Esterençuby et de Mendive, la taille des placettes de 50m*50m permet de couvrir le home range d'au moins un individu s'il est présent sur la placette et donc d'évaluer si la placette est occupée ou non. Les placettes sont suffisamment éloignées les unes des autres pour considérer qu'un individu vu à la placette 1 ne sera pas revu à la placette 2, ces arguments permettent de valider H1 et H3. Les trois visites sont effectuées sur la période de reproduction du Lézard catalan qui correspond à un temps court de deux mois sur lequel nous pouvons considérer qu'il y a ni d'arrivée d'individus ni de départ, nous validons ainsi H2. Les observateurs changent chaque année, ils sont formés à la reconnaissance exacte des espèces ce qui permet de valider H5. En terme d'hétérogénéité de l'habitat, les placettes sont similaires puisqu'elles ont été déterminées selon leurs caractéristiques d'habitat. Toutes sont principalement composées de roche nue et de la strate herbacée en proportions variables, propres à chacune des placettes. Afin de valider au mieux H4, il serait bien d'effectuer les modèles d'abondance en prenant en compte les covariables de site et d'échantillonnage, autre que la covariable visite déjà prise en compte.

Pour le site d'Etsaut, H2, H3, et H5 sont validées pour les mêmes raisons. Quant à H4, l'hétérogénéité de l'habitat ne peut pas être modélisée puisque les placettes n'étaient pas définies avant les suivis et donc la caractérisation de l'habitat de chaque placette n'a pas été réalisée. Concernant H1, les placettes sont toutes contiguës, il peut donc y avoir de l'auto-corrélation spatiale. Par exemple, un noyau de population sur la placette 1 pourrait certainement être également présent sur la placette 2. Également, le territoire d'un individu pourrait être en chevauchement sur les deux placettes. Ainsi, les placettes 1 et 2 ne seraient pas indépendantes. Enfin, le suivi étant linéaire, il faut rester prudent quant aux double-comptages. Cependant, les lézards gris ont une faible capacité de dispersion ce qui tend au respect de l'hypothèse de l'absence de double-comptage, ce qui est en faveur du respect partiel de H1

Les estimations d'abondance présentent toutes des intervalles de confiance très importants. Afin de les réduire, dans l'idéal, il faudrait suivre plus de sites et/ou plus de visites. Également, prendre des sites plus grands ou les prospecter plus longtemps permettrait d'obtenir des données de comptages plus souvent supérieures ou au moins égales à 2 plutôt qu'une récurrence de 0 et de 1. Ceci ne peut être mis en place pour des raisons budgétaires et temporelles. Ainsi, pour le moment, ces données se prêteraient davantage à une modélisation de l'occupation que de l'abondance. Cependant, dans le cadre de l'estimation des proxys d'activité, il est simplement recherché des estimations relativement par rapport aux autres. Ainsi, si les mêmes méthodes sont utilisées avec les mêmes sources d'erreur, les résultats restent comparables relativement les uns par rapport aux autres. L'estimation d'abondance en elle-même n'est pas importante en soi. Ces diverses raisons expliquent pourquoi les estimations d'abondance obtenues dans ce présent rapport ne prétendent pas être vraies en soi. Il faudrait construire d'autres modèles, prenant en compte d'autres covariables de site et d'échantillonnage, mieux respecter les hypothèses sous-jacentes pour tenter de réduire l'intervalle de confiance prédit.

11.4.4 Estimation d'abondance sur transect

Lors de la méthodologie appliquée pour obtenir les estimations d'abondance sur transect, la sélection d'une méthode par rapport à une autre n'a pas de sens puisque presque la totalité des placettes est prise en compte. Pour les prochaines analyses sur transect, il serait peut-être plus pertinent d'effectuer les différents découpages, calibrer les méthodes pour chaque découpage, sélectionner les découpages permettant la modélisation comme déjà mis en œuvre puis ; pour chaque modèle effectué sur la totalité des placettes, obtenir les estimateurs d'abondance ainsi que leurs erreurs associées pour les comparer. Le modèle ayant le rapport variance sur estimateur le plus faible sera retenu car c'est celui qui permettra d'obtenir une estimation de l'abondance la plus précise. Enfin, l'abondance sera estimée pour chaque placette et pour la totalité du site.

En parallèle de cette idée, il serait pertinent de réaliser des mesures de la température de l'air sur les points centroïdes des placettes obtenues par découpage. Pour le site d'Etsaut suivi en 2019, c'est le découpage 50 mètres qui a été retenu. Il faudrait étudier les découpages sélectionnés sur les suivis de 2017 et de 2018. Si c'est également 50 mètres, il est possible de faire l'hypothèse que ce soit également le cas pour 2020 et 2021. Ainsi, les températures sur les points centroïdes définis à l'avance pourront être mesurées.

11.4.5 Proxy d'activité, lien avec le calcul du temps de restriction

Le lien proxy d'activité en fonction de la température de l'air n'est pas encore très clair, d'autres calculs, sur les années précédentes et/ou prochaines, seront utiles pour éclaircir l'équation de la fonction polynomiale associée à ces points. Pour le site Mendive, une tendance de courbe en cloche semble néanmoins se dégager. Cette hypothèse sera à vérifier avec d'autres jeux de données.

Pour le Lézard catalan, la bibliographie renseigne différentes gammes de température d'activité, [26,0°C ; 37,3°C] (Carretero & Verissimo, 2009), [26,5°C ; 41°C], [25,4°C ; 38,4°C] (Arnold, 1987) et les températures préférées, 31,69°C (Carneiro, 2012), 33,97°C (Carretero & Verissimo, 2009). Les prospections naturalistes sont effectuées lorsque les conditions météorologiques permettent aux lézards d'être actifs et donc d'avoir une température corporelle dans ces gammes de température. Prochainement, il faudra établir un lien entre la température de l'air mesurée à hauteur d'homme et la température corporelle des individus. Ceci permettra de retrouver à partir des courbes de proxy d'activité, les températures de la gamme d'activité pour nos populations d'étude ainsi que la température préférée ou la fenêtre thermique préférée.

Pour le moment, les temps de restriction ont été calculés par la méthode d'un seuil, c'est à dire que dès que la température opérante en insolation est au-dessus de la température préférée, l'individu est considéré inactif. Or, pour des températures très faibles, les individus ne peuvent physiologiquement pas être actifs. Une méthode deux seuils serait donc meilleure. Mieux encore, ce qu'il est proposé de réaliser avec les courbes de proxy d'activité, ce serait de définir une fenêtre thermique d'activité puis une fonction qui lierait le proxy d'activité à la température corporelle. Cette méthode permet de considérer l'activité comme un processus continu (Gunderson & Leal, 2015). S'il est trop compliqué de définir une fonction dépendante de la température de l'air, il est tout à fait envisageable de simplifier l'équation polynomiale par deux équations linéaires comme représenté en figure 6. Ainsi, si TeSup est à l'extérieur de la fenêtre de température tolérée, au deçà de VTmin ou au-delà de VTmax – les températures qui bornent la fenêtre d'activité – le taux d'activité est nul et le lézard se réfugie pour éviter les températures trop élevées. Si TeSup est comprise dans la fenêtre de température préférée

(PTR), l'individu est actif, le taux d'activité est égal à 1. Si TeSup est comprise entre VTmin et la borne inférieure du PTR, une fonction linéaire peut être définie (f1). De la même façon, une autre fonction (f2), avec une pente négative, plus importante en valeur absolue que f1 sera définie pour modéliser le taux d'activité entre la borne supérieure du PTR et VTmax.

11.4.6 Variabilité des séries temporelles et statistiques descriptives

Pour le calcul des statistiques descriptives, il y a une différence dans les dates de 2 jours entre 2017 et 2018, il aurait été préférable de comparer aux mêmes dates. Les analyses pourront être refaites mais nous ne pensons pas que cette différence entraîne des changements dans les résultats de l'analyse. Elles n'ont été réalisées que sur la première partie de l'enregistrement car c'est la période de reproduction du Lézard de Bonnal et que nous disposions des données pour toutes les localités sur ces dates.

Les statistiques présentées permettent tout d'abord de montrer la grande variabilité spatio-temporelle qu'il existe au sein même d'un seul site d'étude. Elles mettent aussi en évidence le rôle tampon des refuges, les températures mesurées en refuge ont une variance très inférieure à celles mesurées en insolation. De plus, les différences entre les médianes et les moyennes sur les mesures en insolation traduisent une fréquence plus haute des températures chaudes en situation d'insolation, voire des extrêmes de températures chaudes. Enfin, d'après ces premières statistiques descriptives, l'effet année serait négligeable, l'effet exposition serait exacerbé en haute altitude et l'effet altitude serait plus marqué sur le versant nord.

Ces analyses sont à approfondir et à compléter par d'autres méthodes pour quantifier les effets, étudier leur significativité. Entre autre, des analyses de variabilité des résidus issus d'une décomposition des séries temporelles à l'aide des modèles ARCH et GARCH pourront être réalisées (Cryer & Chan, 2008 ; Cowpertwait & Metcalfe, 2009 ; Shumway & Stoffer, 2011). Ces analyses permettent de modéliser la part résiduelle des modèles de décomposition et ainsi d'expliquer la variabilité résiduelle. Nous pouvons aussi envisager de réaliser des tests de comparaison de séries temporelles, des ANOVA adaptées aux données appariées et non-indépendantes, des mesures de distance. Également, les méthodes par analyses en composantes principales pourront être mises en œuvre, telles que les MAF ou l'ACP fonctionnelle afin d'identifier un signal commun au sein des séries temporelles (Febrero-Bande & Fuente, 2012 ; Haugen *et al.*, 2015). Enfin, des tests de Granger permettront de tester l'indépendance entre séries temporelles deux à deux (Granger, 1969 ; ElemUche *et al.*, 2018). Il est également envisager d'étudier les séries TeSup – TeInf qui correspondent aux différences de température ressenties par le lézard au cours de son processus de thermorégulation entre le refuge et l'extérieur.

11.4.7 Variabilité du calcul des temps de restriction

Sinervo et ses collaborateurs utilisent un modèle à seuil pour définir le temps de restriction en comparant les températures opérantes et la température préférée. Ensuite, le temps de restriction journalier est mis en relation avec la température maximale de l'air journalière pour obtenir une équation permettant d'effectuer des projections. Les relations établies pour les données de 2017 et 2018 pour les quatre localités sont différentes. Ces différences traduisent les variabilités spatiales et temporelles des données. Ces observations remettent en question la pertinence de certaines analyses qui auraient été effectuées sur seulement une localité d'un site ou sur la moyenne de plusieurs localités d'étude, ce qu'a réalisé Sinervo *et al.* (2010). La Fig. 205 montre aussi que le lien entre les

temps de restriction et les températures de l'air est plutôt sigmoïde que linéaire comme proposé dans l'article de Sinervo *et al.* (2018). Une modélisation de la courbe sous forme sigmoïde sera proposée prochainement.

Contrairement à l'attendu, les temps de restrictions les plus importants sont ceux de la localité nord bas puis ceux de la localité sud haut puis ceux de la localité sud bas en enfin ceux de la localité nord haut. Ces observations peuvent s'expliquer par la micro-topographie du site. En effet, la localité nord bas, exposée plus précisément au nord-est est située au pied du pic d'Ossau qui culmine à 2884 mètres. Ainsi, nous pouvons faire l'hypothèse que cette petite vallée entre les deux pics permet de maintenir un micro-climat chaud, comme une « cuvette » d'air chaud conservée entre les deux pics. Pour la localité sud bas, elle est exposée au sud-ouest, le soleil est donc très peu présent sur cette localité ce qui pourrait expliquer les faibles heures de restriction calculées. Ces diverses observations montrent que la micro-topographie joue un rôle important sur les températures perçues par les individus et que des refuges climatiques sont susceptibles d'exister au sein d'une aire restreinte.

Pour intégrer la variabilité spatiale dans la modélisation de la répartition, les paramètres altitude et exposition pourraient être présents dans l'équation liant les temps de restriction et les températures de l'air. Ceci permettrait de définir une seule relation entre ces grandeurs plutôt qu'une relation par site d'étude et d'inclure explicitement la variabilité liée à la micro-topographie de l'habitat.

11.5 Conclusion

Les aires de répartition du Lézard catalan et du Lézard de Bonnal semblent stables depuis 2017. En revanche, le Lézard des murailles monte en altitude sur un des sites d'étude du Lézard de Bonnal. Il sera intéressant de continuer les suivis de ces deux espèces et d'observer leurs éventuelles interactions en lien avec les données climatiques. La variabilité spatiale s'observe aisément entre les localités et les sites d'étude alors que la variabilité temporelle semble moins importante. Quantifier la variabilité d'une série temporelle reste une question encore difficile à aborder. Certaines méthodes existent mais elles sont complexes et demandent une réelle appropriation pour les utiliser, c'est un travail à poursuivre pour 2020. La méthode développée pour estimer l'abondance sur transect semble fonctionner, les résultats sont cohérents. Cependant, certaines hypothèses ne sont pas tout à fait respectées, il convient donc d'être prudent sur les estimations d'abondances obtenues.

Pour les années 2020 et 2021, les suivis naturalistes seront poursuivis ainsi que les protocoles associés à l'étude écophysiologique. Nous travaillerons davantage sur la quantification de la variabilité spatiale liée à la micro-topographie des sites et tenterons de l'intégrer dans le modèle mécanistique. En parallèle, nous développerons le calcul des temps de restriction d'activité à partir des courbes de proxy d'activité en fonction de la température. Ce travail permettra à terme d'obtenir un modèle mécanistique pour chacune des deux espèces *I. bonnali* et *P. liolepis* afin de modéliser la répartition future à l'horizon 2100. Ce modèle sera mis en relation avec un modèle corrélatif, obtenu à l'aide des données d'observations et de diverses variables environnementales, afin d'obtenir une modélisation hybride plus précise.

Chapitre 12. Vipera berus (Linnaeus, 1758) – Vipère péliade et Vipera aspis (Linnaeus, 1758) – Vipère aspic

Auteurs : *Olivier Lourdais, Michaël Guillon,* ***Contributeurs :*** *Olivier Lourdais, Michaël Guillon, Warren Porter, Shu-Ping Huang, Gabriel Blouin Demer, Frédéric Lagarde*

Résumé :

La capacité à élaborer des prédictions robustes sur la réponse des espèces aux changements globaux est un élément essentiel pour comprendre la dynamique de la biodiversité. Afin de prédire les effets sur la répartition, il est nécessaire d'étudier les capacités de réponses des individus et des populations. Chez les ectothermes les effets du réchauffement sur la thermorégulation font l'objet d'un intérêt important mais il existe un déficit en donnée de thermorégulation et d'écophysiologie. Par ailleurs, l'étude des réponses à long terme au niveau des populations est également nécessaire pour prédire les effets des modifications climatiques à venir.

Les vipères constituent d'excellents modèles d'études avec des niches climatiques contrastées. La Vipère péliade, espèce à affinité boréale, est particulièrement vulnérable au Sud de sa répartition. La Vipère aspic est également exposée aux épisodes climatiques extrêmes. Nos travaux de recherche sur les vipères permettent d'aborder ces différents aspects :

- Modélisation corrélative et mécaniste de la répartition
- L'étude de la thermorégulation dans des épisodes caniculaires
- L'étude à long terme à l'échelle populationnelle

Les données obtenues soulignent la forte dépendance climatique de la répartition des deux espèces de vipères étudiées. L'espèce adaptée au froid semble particulièrement vulnérable du fait d'un taux métabolique élevé. L'étude expérimentale de la sensibilité thermique permet de démontrer l'importance des conditions thermiques journalières sur thermorégulation et la gestation. Enfin les données obtenues sur le long terme permettent de souligner les influences conjointes des conditions thermiques nocturnes et diurnes.

Mots-clés : climat, écophysiologie, population, *Vipera aspis*, reproduction, *Vipera berus*

12.1 Introduction

12.1.1 Climat et répartition des espèces ectothermes

Le climat a un rôle fondamental sur la dynamique des populations et la répartition des organismes. Cette influence du climat est particulièrement marquée chez les ectothermes (PARMESAN, 2006). Des travaux récents montrent une réponse claire de l'ensemble des espèces animales et végétales au changement climatique déjà en cours. En effet, une progression des limites nord de répartition ainsi qu'une régression des limites sud ont été obervées (PARMESAN & YOHE, 2003 ; FRANCO *et al.*, 2006). De plus, les aléas climatiques extrêmes semblent également avoir des effets importants sur la répartition des espèces (PARMESAN *et al.*, 2000). Même si les conditions globales (climat) conditionnent l'environnement microclimatique exploité par les organismes, l'habitat (végétation), de par sa structure, permet de diversifier et de tamponner ces contraintes générales. La sélection de l'habitat par les ectothermes est d'ailleurs essentiellement déterminée par la thermorégulation (BLOUIN-DEMERS & WEATHERHEAD, 2002) et détermine l'occupation spatiale des organismes à une plus fine échelle. Ainsi, la disponibilité et la structure des habitats peuvent avoir un impact à large échelle sur la répartition des espèces (KEARNEY *et al.*, 2009a ; KEARNEY *et al.*, 2009b). Identifier les facteurs limitants de la répartition n'implique pas la compréhension des mécanismes qui affectent directement les organismes. En effet, du fait des particularités intrinsèques aux espèces (morphologie, physiologie, comportement, histoire de vie), un même environnement peut avoir des conséquences très différentes sur les performances individuelles ou sur les paramètres démographiques. Il est donc important de prendre en compte les caractéristiques propres à chaque espèce afin de formuler des inférences robustes sur les facteurs environnementaux limitants et notamment leur pertinence fonctionnelle (O'CONNOR *et al.*, 2006).

12.1.2 Combiner les modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Du fait du lien fort qui lie les performances des ectothermes terrestres et les facteurs abiotiques, les modèles mécanistes permettent de prédire spatialement l'évolution de traits écophysiologiques le long de gradients climatiques (KEARNEY & PORTER, 2009). Ainsi, en cumulant les prédictions sur un ensemble de performances, il est possible de visualiser dans un domaine géographique (topographie et végétation) les limites physiologiques et comportementales des organismes (niche fondamentale) qui peuvent expliquer les limites de répartition de l'espèce (KEARNEY *et al.*, 2009a). Il est également possible de prédire ces réponses dans le temps pour voir l'impact des changements climatiques (KEARNEY *et al.*, 2009b ; KEARNEY *et al.*, 2010). En se basant sur les modèles de transferts de masse et de chaleur (PORTER, 1989), il est possible de prédire la température corporelle et les pertes en eau des organismes dans le temps et l'espace, tandis que le taux métabolique permet quant à lui d'adresser la balance énergétique. L'ensemble permet de visualiser les coûts de maintenance associés aux gradients climatiques (DILLON *et al.*, 2010).

L'intérêt majeur d'une approche combinée permet de tester de manière indépendante la réponse des espèces dans leur environnement. La comparaison des résultats des approches corrélatives et mécanistes confère un pouvoir prédictif plus fort lorsqu'elles convergent ou au contraire, si les résultats divergent, cela permet de poser de nouvelles hypothèses (KEARNEY *et al.*, 2010 ; BUCKLEY, 2010). Cette approche combinée fournit par exemple, des éléments de comparaison entre la niche fondamentale et la niche réalisée. En théorie, la différence entre les deux provient essentiellement de la prise en compte ou non des interactions biotiques. Ainsi, comparer ces deux approches, devrait aider

à faire des inférences solides sur la contribution respective des facteurs abiotiques et biotiques sur la répartition d'une espèce.

Nos travaux sur la Vipère péliade (*Vipera berus*) et comparativement sur la Vipère aspic (*Vipera aspis*) permettent précisément de mettre en place cette approche combinée et de comprendre les déterminants de la répartition de ces deux espèces particulièrement sensibles aux conditions thermiques (LOURDAIS *et al.*, 2013). La répartition de ces deux espèces en France et en Région Nouvelle-Aquitaine est parapatrique (contiguë). Notre hypothèse principale est qu'un contraste de niche thermique et physiologique permet d'expliquer cette répartition (« Physiological parapatry Hypothesis »). Ces travaux ont été initiés dans le cadre de la thèse de Michaël Guillon (GUILLON, 2012) en collaboration avec Warren Porter (Université Wisconsin). La maitrise des modèles corrélatifs et mécanistes est une approche innovante mais qui réclame un temps considérable avec des données physiologiques précises (KEARNEY *et al.*, 2010). Le programme les sentinelles du climat permet précisément de finaliser ces travaux et mettre en avant l'intérêt d'une approche combinée, corrélative et mécaniste de la répartition.

12.1.3 Comprendre l'impact des variations climatiques sur les individus et les populations

Les variations observées à une échelle macro-écologique (répartition) sont le produit des réponses aux niveaux des individus et des populations. Il est donc important d'assurer un lien entre ces composantes. La fréquence des épisodes climatiques extrêmes est actuellement en augmentation tant à l'échelle mondiale que régionale (IPCC, 2014b ; LE TREUT, 2018). En pratique, la compréhension de l'effet des changements climatiques sur les populations requière une approche intégrée :

- Comprendre la nature des modifications climatiques actuelles
- Clarifier les capacités de réponse des individus notamment lors des épisodes extrêmes
- Faire un lien entre les contraintes climatiques et la dynamique des populations.

En effet, cette approche permet de faire de formuler des hypothèses et prédictions plus précises et robustes sur la réponse des espèces (BERNARDO & SPOTILA, 2006 ; RIDDELL *et al.*, 2017 ; RIDDELL *et al.*, 2018). Alors que le cadre théorique actuel se concentre sur les risques associés aux températures extrêmes (DEUTSCH *et al.*, 2008) il est également important de considérer les effets chroniques de l'augmentation des températures.

Notre cadre de travail est ici de clarifier les capacités des individus à tamponner les variations thermiques environnementales. Les capacités de thermorégulation sont donc aux cœurs de nos préoccupations et plus particulièrement pendant la reproduction (gestation) qui est une phase particulièrement sensible du cycle de vie.

Nos travaux menés sur la Vipère aspic (*Vipera aspis)* une espèce proche de la Vipère péliade (*Vipera berus)* nous permettent de développer cette approche intégrée encore rare en biologie évolutive.

Pour répondre à ces questions nous avons analysé nos données précédemment collectées en laboratoire (mésocosme au CEBC) et sur le terrain (suivi long terme dans l'ouest de la France). Cette approche permet d'aborder de façon quantifiée les réponses thermiques (individus) aux conditions estivales diurnes et nocturnes. Par ailleurs, nous avons constitué au CEBC une base de données unique en France (28 ans de suivi de la reproduction de la Vipère aspic) qui permet de tester les liens entre climat et reproduction en conditions naturelles et pendant des périodes d'extrêmes climatiques.

Concernant les changements climatiques, des travaux récents (Sun *et al.*, 2019) (Fig. 207) soulignent l'existence d'un découplage entre les conditions thermiques diurnes (maxima) et nocturnes (minima). Ce cadre général encore sous considéré nous semble particulièrement important à examiner.

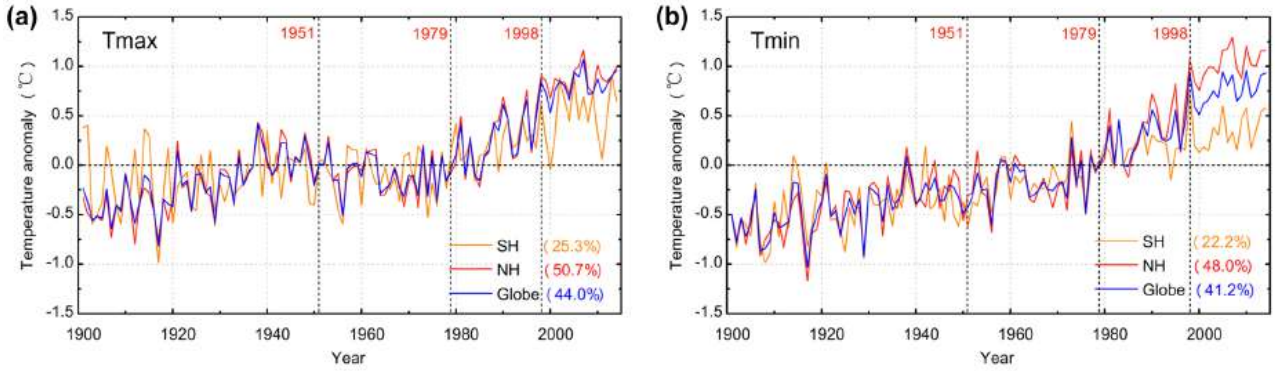


Fig. 207. Evolution des températures maximales (a) et minimales (b) à l'échelle du globe, de l'hémisphère Nord (NH) et de l'hémisphère sud (SH), d'après Sun et al. (2019).

A l'échelle de la France, une élévation des températures est clairement identifiée à la fois pour les maxima et les minima (Fig. 208, données climatiques Chelsa). Cependant, les conditions thermiques nocturnes progressent plus rapidement. Les modèles prévoient une accélération de l'augmentation des températures à la fois diurnes et nocturnes.

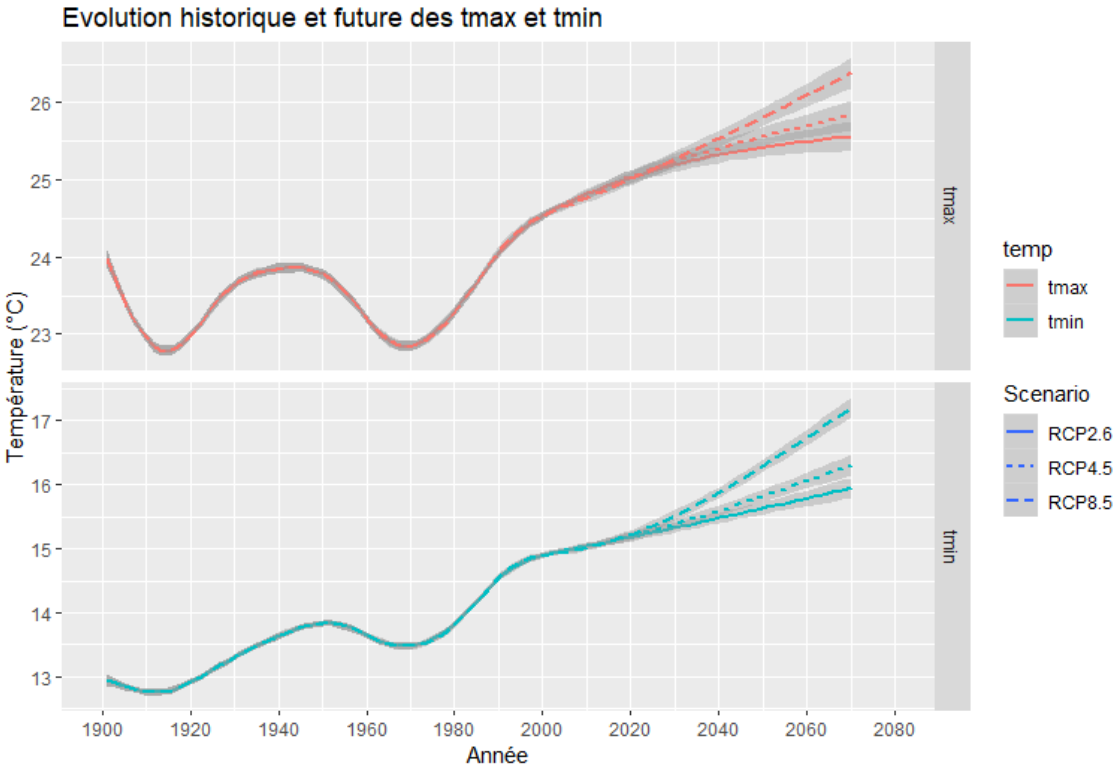


Fig. 208. Evolution des températures maximales (a) et minimales (b) à l'échelle de la France. Extraction à partir de la base de données CHELSA (données passées : 1901 à 2013, scénarios futurs 2040 et 2070) (Lourdais et al., In prep.)

12.2 Matériel et Méthodes

12.2.1 Modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Nous avons développé des approches complémentaires de la répartition des deux espèces de vipères (Fig. 209). Dans un premier temps (Axe 1) des données écophysiologiques ont été collectées. Les travaux de modélisation corrélative (BIOMOD) et mécanistes (Niche Mapper) ont ensuite été déployés (axe 2). Enfin (axe 3), ces données offrent un support pour des modélisations du passé (paléoniches) et futures Nous nous sommes basés sur des échelles nationale et régionale de la répartition (Fig. 210 et Fig. 211).

- Base de données de répartition

Nous avons pu additionner à cette base nationale toutes les données recueillies à plus fine échelle. L'ensemble des données au moins égales à une résolution communale a été converti à une échelle communale correspondant à une superficie moyenne de 15.0 ± 15.0 km² L'ensemble du jeu de données obtenu à l'échelle nationale représente un total de 943 communes où *V. berus* a été observée et 3504 communes pour *V. aspis* (Fig. 210).

- Base de données climatiques

Quatre types de variables climatiques ont été mobilisés à l'échelle de la France. La température et les précipitations ont été dérivées du modèle climatique AUREHLY développé par METEO-FRANCE correspondant aux moyennes climatiques sur une période de 30 ans allant de 1971 à 2000 issues de stations météorologiques. Nous avons à disposition les précipitations mensuelles, la température maximum mensuelle et la température minimale mensuelle. Les données de radiations solaires interpolées (PVGIS © European Communities, 2001–2008) ont également été utilisées en se basant sur des données moyennes collectées par des stations météorologiques durant la période 1981–1990 (SURI *et al.*, 2007).

- Méthode corrélative

Nous avons utilisé une méthode se basant sur un ensemble de différentes méthodes statistiques se basant sur un consensus de prédictions prenant en compte les incertitudes liées au choix des méthodes (MARMION *et al.*, 2009). BIOMOD est une plateforme de calcul donnant un ensemble de prédictions et d'incertitudes de la répartition des espèces (THUILLER *et al.*, 2009). Cette méthode est implémentée dans R (R Development Core Team 2011) dans le pack "BIOMOD". Nous avons utilisé 8 techniques de modélisation différentes : 1) les modèles linéaires généralisés ou GLM, 2) les modèles généralisés additifs ou GAM, 3) les régressions adaptatives multivariées de spline ou MARS, 4) l'analyse d'arbre de classification ou CTA, 5) l'analyse discriminante en mélange ou MDA, 6) les réseaux de neurones artificiels ou ANN, 7) les modèles généralisés fortifiés ou GBM et 8) les « random forests » ou RF.

- Méthode mécaniste

Nous avons utilisé Niche Mapper TM constitué de modèles brevetés aux Etats Unis (PORTER & MITCHELL, 2006) afin d'étudier l'expression spatiale de traits physiologiques et comportementaux. Niche Mapper est composé de 2 exécutables, le « Micro2011b » et le « Ecto2011a ». Le modèle « Micro » permet de générer la gamme des conditions microclimatiques susceptibles d'être exploitées par un individu. Pour cela, il se base sur les conditions topographiques (latitude, longitude, altitude, exposition, pente), les conditions d'habitat (% d'ombrage au sol) et les conditions générales climatiques ou météorologiques pour prédire les profils thermiques journaliers de l'environnement. Le modèle « Ecto » exploite ces gradients thermiques prédits pour déterminer, heure par heure, la température corporelle de l'individu en utilisant les principes physiques des transferts de chaleur et en intégrant les propriétés morphologiques et les décisions comportementales de l'espèce.

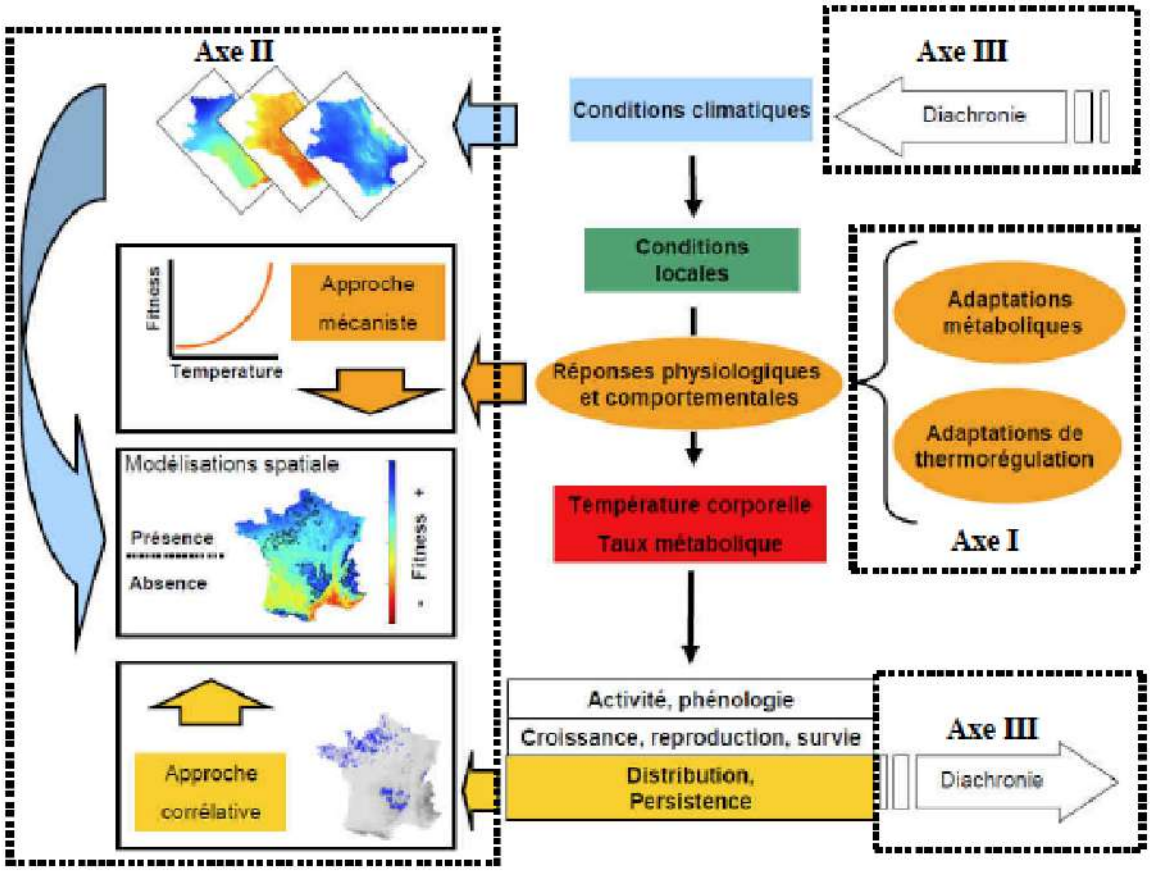


Fig. 209. Approche déployée dans le cadre des travaux de modélisation de la répartition de la Vipère péliade (Vipera berus) et aspic (Vipera aspis)

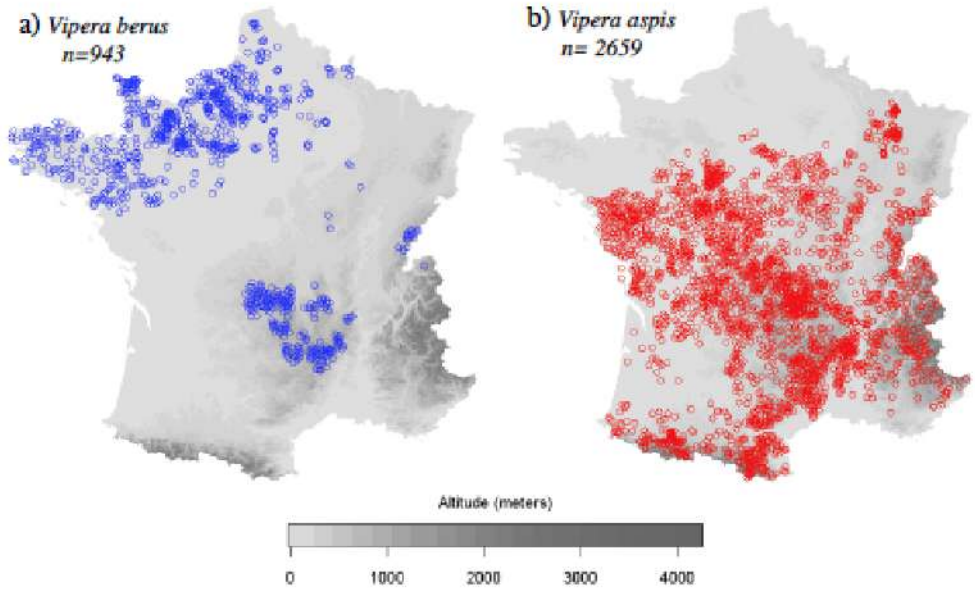


Fig. 210. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères à l'échelle nationale. Cette échelle d'analyse est requise pour examiner la répartition au niveau régional (Nouvelle-Aquitaine) (GUILLON, 2012).

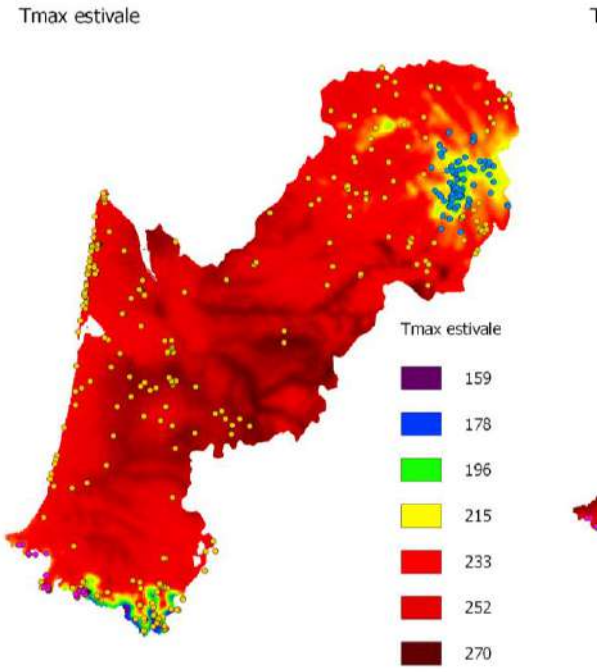


Fig. 211. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères péliade et aspic à l'échelle régionale (Nouvelle-Aquitaine) (GUILLON et al., In prep.).

12.2.2 Comprendre les effets des variations climatiques sur les individus et des populations

Cette approche repose sur la valorisation de données préalablement collectées au CEBC sur la vipère aspic (*Vipera aspis*). Le programme les sentinelles du climat offre ici une opportunité unique pour leur exploitation et contribuer de façon pertinente à la compréhension de l'effet des variations climatiques.

- **Données de thermorégulation en mésocosme**

Nous avons analysé des données de températures collectées sur des femelles gestantes en enclos extérieurs pendant la période de gestation (juin, juillet, août). Chaque femelle était équipée d'un enregistreur de température miniaturisé (LOURDAIS *et al.*, 2013). Les conditions thermiques du milieu ont également été suivies. Cette approche a été menée pendant trois années contrastées (2003, 2005, 2007) et permet de mesurer l'impact des conditions climatiques contrastées sur la thermorégulation des femelles.

- **Manipulation des conditions thermiques de développement**

A l'aide d'enceintes climatiques, nous avons manipulé les conditions thermiques de développement et imposé des conditions contrastées reproduisant les variations environnementales (Fig. 212). Les caractéristiques de la reproduction (durée de gestation) et des nouveau-nés ont été collectés (voir méthodologie dans Lorioux *et al.* (2013)). Cette approche permet de tester expérimentalement les effets des cycles thermiques journaliers.

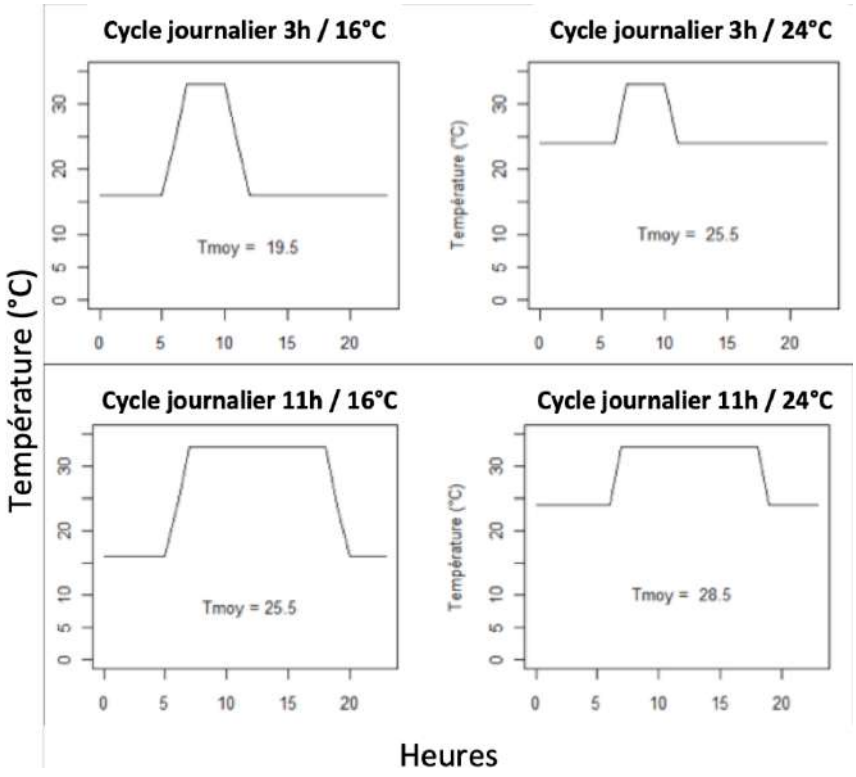


Fig. 212. La manipulation expérimentale des conditions de gestation montre les influences des conditions thermiques journalières. La durée de gestation est influencée à la fois par le temps d'accès à la température préférée en journée (3h ou 11h) mais aussi des régimes thermiques (16 ou 24°C).

- Suivi à long terme de la reproduction

Nous menons depuis 1992 un suivi de population de Vipère aspic dans l'Ouest de la France avec la collecte de données sur les mise-bas. Un total de 255 mises-bas a ainsi été analysé sur une période de 28 ans (1992-2019). Il s'agit d'une base de données unique qui sera valorisée dans le cadre du programme les sentinelles du climat. Nous avons collecté les données météorologiques (température, radiation, pluviométrie) de la station Météo France la plus proche au pas de temps mensuelles. Les données de températures maximales et minimales étant liées nous avons extrait les résidus de la relation linéaire entre les minimales et les maximales. Cette approche permet de tester l'effet de combiner de ces variables dans les modèles examinés.

12.3 Résultats

12.3.1 Modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Nos analyses de modèle corrélatif mettent en évidence un fort contraste entre espèce. Les courbes de réponse (Fig. 213) montrent que la répartition de la Vipère aspic est associée aux radiations solaires ajustées élevées. En revanche la présence de la Vipère péliade est étroitement dépendante des basses températures (<20°C). Chez cette dernière, ce sont les conditions thermiques estivales qui expliquent le mieux la présence de l'espèce (GUILLON *et al.*, In prep.).

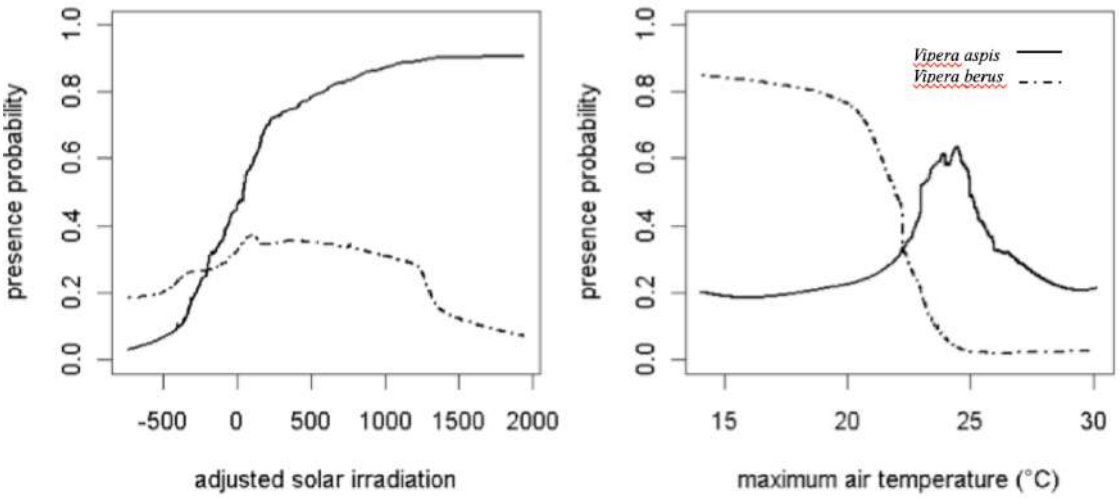


Fig. 213. Courbes de réponses issues des modélisations corrélatives réalisées sur BIOMOD.

Nous avons examiné les effets des radiations solaires (à gauche) et de la température maximale de l'air (à droite). La probabilité de présence des espèces répond de façon très différente aux conditions radiatives et thermiques. Nos analyses mécanistes soulignent clairement les différences physiologiques entre espèces (Fig. 214). La Vipère péliade a un métabolisme de base environ deux fois plus élevé que la Vipère aspic (GUILLON *et al.*, In prep. ; LORIOUX *et al.*, 2013). Cette différence peut être avantageuse sous climat froid pour optimiser les performances à basse température. En revanche un métabolisme élevé devient très couteux dans un contexte thermique chaud. Les adaptations physiologiques au froid doivent donc être intégrées pour comprendre la répartition de cette espèce. En Nouvelle-Aquitaine, les conditions fraîches et humides de la région ex-Limousin permettent donc à l'espèce de se maintenir depuis le dernier maximum glaciaire.

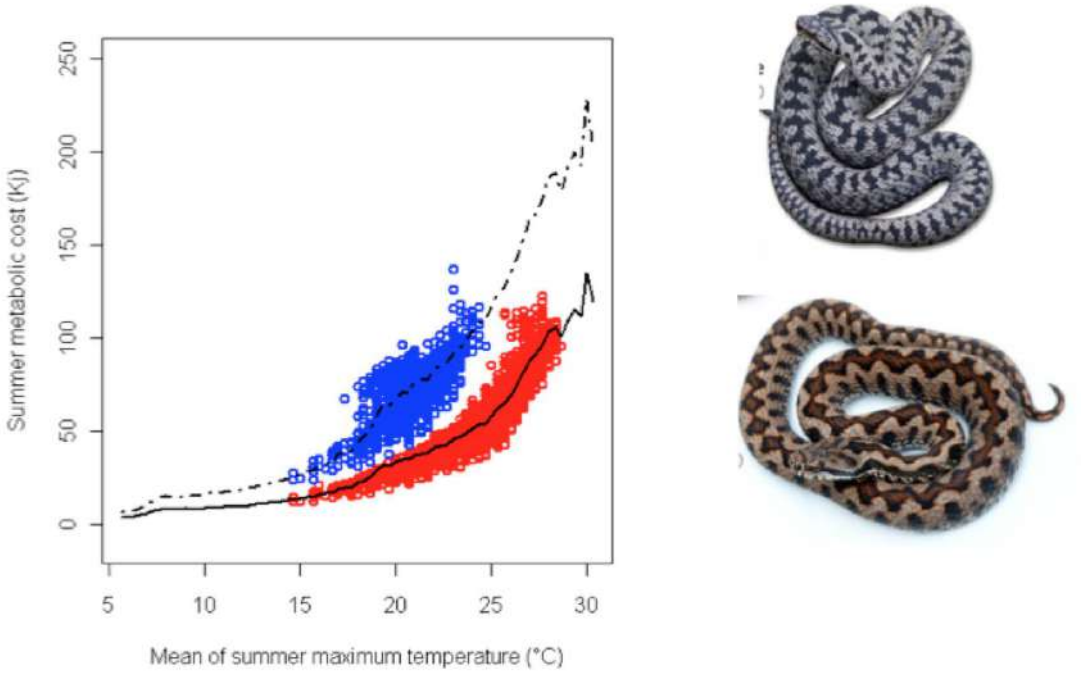


Fig. 214. Evaluation des dépenses métaboliques estivales chez la Vipère aspic (points rouges, ligne continue) et la Vipère péliade (points bleus, ligne pointillée) selon les gradients de température de la niche fondamentale (lignes) ou réalisées (cercles de couleurs). Le fort contraste métabolique entre espèce apparaît nettement. La Vipère péliade, adaptée au froid, présente un taux métabolique nettement plus élevé.

12.3.2 Comprendre l'impact des changements climatiques sur les individus et les populations (Vipère aspic)

L'analyse des données de thermorégulation en mésocosme souligne le très fort impact des conditions caniculaires (Fig. 215a) sur les profils thermiques. La température corporelle augmente à la fois en journée et en phase nocturne. En journée, les femelles gestantes parviennent à maintenir une température stable et sans atteindre leur limite critique (36°C). La thermorégulation comportementale permet donc d'éviter les extrêmes. En revanche lors de la phase d'inactivité nocturne la température des animaux est directement dépendante de celle des refuges nocturnes. Les individus sont donc contraints par les conditions des refuges qui vont déterminer la température corporelle en phase de repos (Fig. 216).

Les anomalies thermiques ont des répercussions sur la thermorégulation des individus (Fig. 215b), mais ces effets sont contrastés entre le jour et la nuit. En journée les individus vont atteindre et maintenir un plateau thermique (en rouge) malgré les anomalies de température journalière. La nuit (en bleu), les températures corporelles moyennes vont augmenter de façon proportionnelle aux conditions thermiques nocturnes. Ce contraste s'explique par une capacité de thermorégulation comportementale en journée (activité) mais pas la nuit.

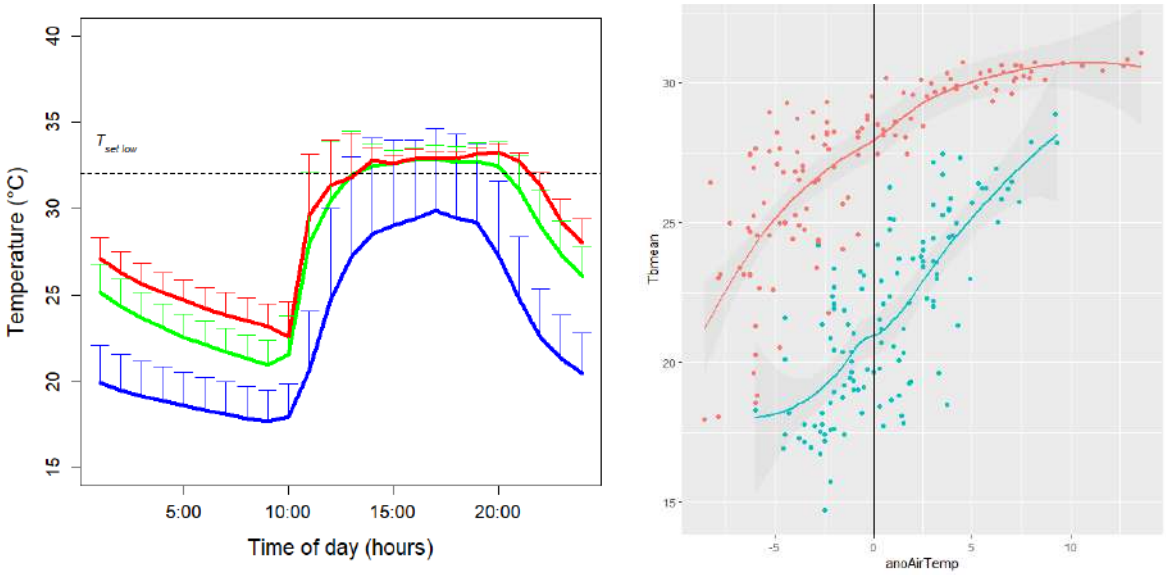


Fig. 215. Figure 9a. Cycle de températures corporelles enregistrées sur des femelles gestantes de Vipère aspic en conditions normales (ligne bleu), période de chaleur diurne (ligne verte) et canicule (ligne rouge). Figure 9b. Relation entre les anomalies thermiques et les températures corporelles. Le graphique représente les conditions nocturnes (bleu) et diurnes (rouge).

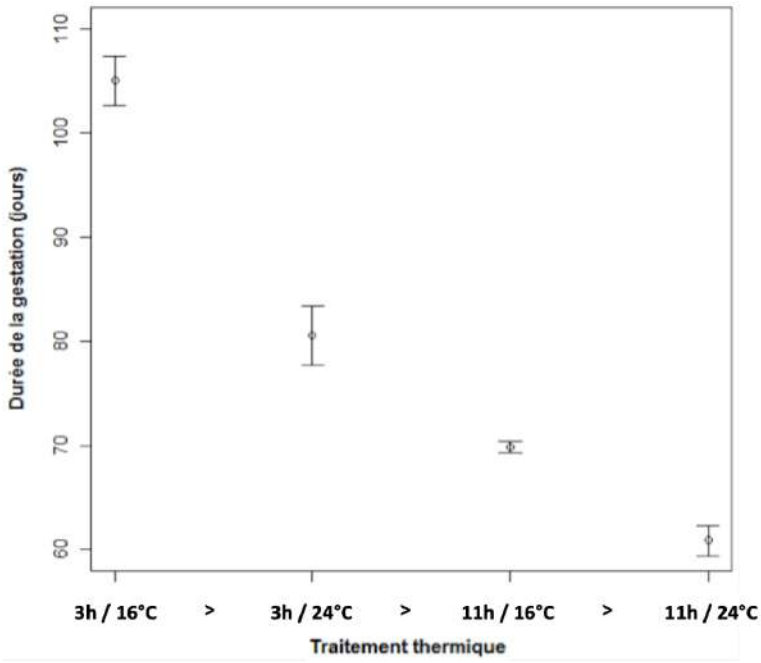


Fig. 216. La manipulation expérimentale des conditions de gestation montre les influences des conditions thermiques journalières. La durée de gestation est influencée à la fois par le temps d'accès à la température préférée en journée (3h ou 11h) mais aussi des régimes thermiques nocturnes (16 ou 24°C).

Notre suivi thermique à long terme (28 ans) démontre l'existence de fortes variations dans les périodes de mise bas. Les étés caniculaires (2003, 2015, 2017, 2018, 2019) sont associés à des mises-bas nettement plus précoces (-30 jours, Fig. 217). L'analyse des données montre que la date de mise bas est étroitement liée aux conditions thermiques avec un effet principal des maximums diurnes (Fig. 218) et dans une moindre mesure des conditions nocturnes.

L'état des femelles après la mise bas est également affecté par les conditions thermiques. Les vipères sont plus amaigries les années les plus chaudes ce qui suggère un effet négatif sur la mobilisation des réserves. Un article est actuellement en cours de finalisation (LOURDAIS *et al.*, In prep.).

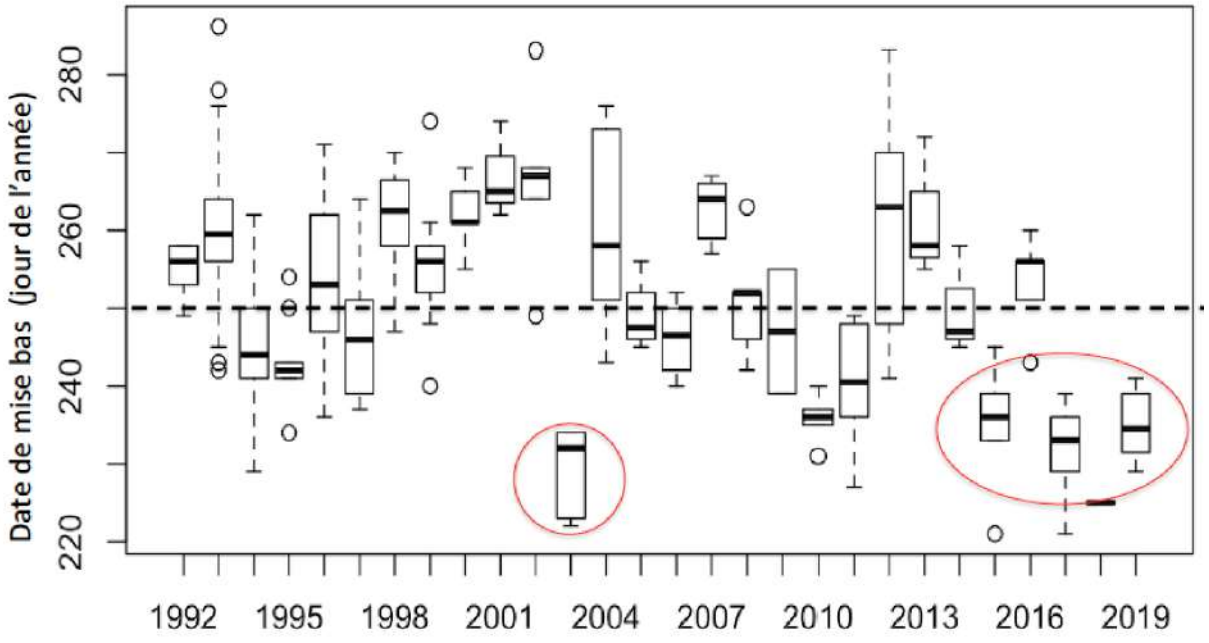


Fig. 217. Variations des dates de mise-bas sur une période de 28 ans chez la Vipère aspic dans l'Ouest de la France. Les étés caniculaires sont identifiés par des cercles rouges.

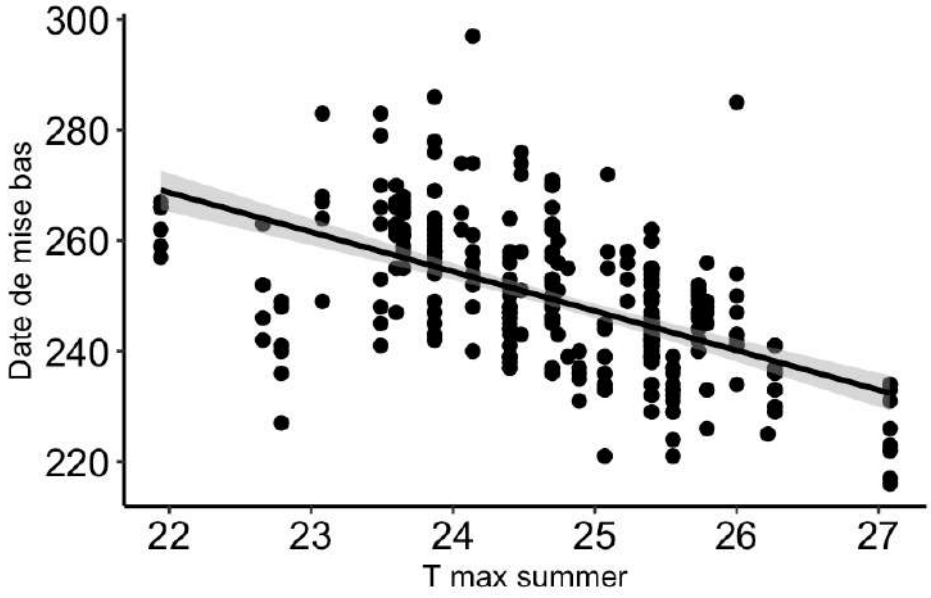


Fig. 218. Influence des conditions thermiques sur les dates de mise bas chez la Vipère aspic en conditions naturelles (28 ans de suivi et 255 mises bas collectées).

12.4 Discussion

En marge de répartition, les espèces à affinités climatiques froides sont particulièrement dépendantes de conditions climatiques et microclimatiques spécifiques (LELIEVRE *et al.*, 2010). Dans ce contexte les vipères devraient être particulièrement vulnérables aux problématiques de changements climatiques globaux (LORIOUX *et al.*, 2013 ; GUILLON *et al.*, 2014). Notre approche intégrée permet d'aborder la sensibilité climatique à différentes échelles.

Nous avons mis en évidence l'importance des conditions estivales qui correspondent à la période de gestation (Juin à Août), probablement la plus contraignante du fait du développement (LORIOUX *et al.*, 2013 ; LOURDAIS *et al.*, 2013). En combinant l'approche corrélative et mécaniste nous avons démontré des différences marquées entre les deux espèces de vipères. La Vipère péliade est particulièrement vulnérable du fait d'un taux métabolique élevé qui permet d'exploiter des zones froides mais devient très défavorable dans un contexte climatique de réchauffement diurne et nocturne. Les courbes de réponses obtenues par l'approche corrélative soulignent le caractère discriminant des conditions estivales.

Nos travaux à l'échelle des réponses des individus (*Vipera aspis*) permettent de clarifier pour la première fois les effets des épisodes caniculaires. Les anomalies climatiques ont des répercussions sur les températures corporelles des individus. En journée, les femelles évitent les températures critiques maximum en sélectionnant des microhabitats appropriés (VASCONCELOS *et al.*, 2012). En revanche, nous avons mis en évidence pour la première fois un effet de réchauffement passif la nuit qui peut avoir des conséquences délétères (mobilisations des réserves). L'influence des cycles thermiques a également été mise en évidence de façon expérimentale à l'aide d'enceintes climatiques. Ces résultats obtenus chez la Vipère aspic (*Vipera aspis*) offre une base de compréhension mécaniste pour la Vipère péliade (*Vipera berus*). Cette espèce présentant un taux métabolique plus élevé, les contraintes énergétiques devraient être encore plus marquées.

Enfin, notre approche au niveau populationnel met clairement en évidence les répercussions des fluctuations climatiques enregistrées sur un temps long (28 ans). Les épisodes caniculaires entrainent une avance importante des dates de mises bas mais génèrent aussi un amaigrissement plus important sur les femelles après la mise bas. Dans ce contexte, la répétition d'évènements extrêmes pourrait avoir des répercussions en affectant la dynamique de population (SMITH *et al.*, 2019). Dans ce contexte il devrait être possible de modéliser l'évolution des coûts métabolique de maintenance chez la Vipère péliade avec le réchauffement notamment à l'échelle de la Région Nouvelle–Aquitaine. En parallèle, il va être essentiel de considérer les contraintes hydriques qui interagissent avec la thermorégulation (GUILLON *et al.*, 2014 ; DUPOUE *et al.*, 2019). Nous avons récemment proposé le concept de thermo–hydroregulation (ROZEN- RECHELS *et al.*, 2019).

12.5 Conclusion

Une meilleure connaissance des mécanismes régissant la répartition d'une espèce devrait permettre de mieux comprendre la répartition actuelle mais également de prédire au plus juste son évolution dans l'espace et dans le temps, notamment dans un contexte de changement climatique. Nos travaux sur les vipères contribuent de façon significative au programme les sentinelles du climat en combinant de façon pertinente les modélisations corrélatives et mécanistes. Cette analyse est rendue possible du fait de la collaboration avec Warren Porter (Université Wisconsin) pour l'utilisation de NicheMappeR.

Nos travaux à l'échelle des individus et des populations apportent également un éclairage sur les effets du changement climatique. Plus spécifiquement, nous avons montré un effet des anomalies de températures nocturnes et diurnes sur les profils de thermorégulation et également sur la durée de gestation. Il apparaît donc nécessaire de considérer ces effets dans le futur considérant l'évolution attendue des températures. Il sera notamment possible d'évaluer l'évolution des coûts énergétiques de maintenance avec les projections climatiques précises à une échelle régionale (données Météo France).

PARTIE V. LES MAMMIFERES

Chapitre 13. Marmota marmota (Linnaeus, 1758) – Marmotte des Alpes

Auteur : *Emilie Loutfi,* **Contributeurs :** *Philippe Legay, Thomas Ruys*

Résumé : Afin de suivre la population de *Marmota marmota* dans les Pyrénées, un protocole de suivi a été mis en œuvre depuis 2016. 15 familles sont suivies en Vallée d'Ossau réparties en 8 classes d'altitude (entre 1300 et 2300m d'altitude).

Les données ont été traitées suivant 2 angles : la taille de la population suivie et l'activité des marmottes. 2 paramètres influençant ont été testés : le type de milieu dans lequel vit la famille et l'altitude du terrier.

La population générale a baissé de 15% en 4 années de suivi. Ces dernières années, une diminution du nombre d'adultes apparaît. Elle pourrait faire suite d'une part au faible nombre de jeunes et d'autre part d'un départ des adultes subordonnés.

Les familles dont la diminution d'effectifs est la plus forte sont celles qui habitent dans des territoires dominés par les pierriers. Elles pourraient souffrir plus intensément des conditions climatiques. Cette hypothèse est appuyée par le fait que le nombre de marmottons dans ces familles a chuté plus drastiquement et qu'il remonte moins rapidement lors des années où le succès reproducteur au sein de la population étudiée est meilleur.

En effet, les terriers à moyenne et haute altitudes (au-delà de 1700 mètres d'altitude) ont des effectifs globalement plus stables au cours du temps, alors qu'à faible altitude une chute importante est notée entre 2016 et 2019. A haute altitude, les effectifs des familles semblent directement induits par la reproduction de l'année précédente. Il semble que les adultes subordonnés restent d'une année à l'autre, alors que le nombre d'adultes/subadultes baisse plus fortement à basse altitude permettant de penser que les adultes subordonnés quittent la famille.

L'activité des marmottes a été divisée par deux entre 2016 et 2019. Les adultes ont montré une activité plus régulière au cours des trois premières années de l'étude mais a diminué de plus de 40% en 2019. A l'inverse, les juvéniles ont montré une chute importante jusqu'en 2018 et une légère remontée en 2019. On peut penser qu'avec l'augmentation de la chaleur, les marmottes se cachent aux heures les plus chaudes et passent donc moins de temps hors de leur terrier à s'alimenter.

Les marmottes vivant dans des pierriers montrent une chute moins importante de la détectabilité au cours de l'étude. Il est possible qu'en pierrier les ressources alimentaires étant plus disparates, les marmottes soient contraintes à une plus grande activité en dehors du terrier liée à une plus longue activité de recherche alimentaire.

L'activité des familles situées en dessous de 2000 mètres a baissé d'un peu plus de 50%, 35%pour les familles à haute altitude A basse altitude (en dessous de 1700 mètres), l'activité des juvéniles diminue nettement moins que celle des adultes et subadultes. Alors qu'à moyenne et haute altitude, c'est l'activité des juvéniles qui a le plus fortement chuté (plus de 50%). L'hypothèse proposée est qu'avec l'altitude les modifications climatiques sont plus intensément ressenties par les marmottes. A moyenne et haute altitudes, les jeunes restent plus longtemps dans le terrier afin de s'extraire des conditions climatiques. A basse altitude, les adultes et subadultes profitent peut-être d'une saison

d'alimentation plus longue et n'ont pas besoin d'une activité aussi soutenue au quotidien pour assurer un engraissage satisfaisant pour l'hiver.

Mots-clés : activité, suivi altitudinal, suivi de population, *Marmota marmota*, Vallée d'Ossau.

13.1 Introduction

La Marmotte des Alpes (*Marmota marmota*) est un mammifère de la famille des Sciuridés qui a la particularité d'hiberner. Les marmottes passent leur saison active à accumuler assez de graisse à la fois pour survivre à l'hibernation pendant l'hiver et pour commencer la reproduction au printemps suivant (KÖRTNER & HELDMAIER, 1995). La taille des portées chez les mammifères augmente avec la masse corporelle de la mère. Ainsi, à l'émergence du printemps, cette masse est un facteur déterminant sur le nombre de marmottons (TAFANI *et al.*, 2013). La taille de la portée est un trait d'histoire de vie clé chez les rongeurs qui influe fortement sur le taux de croissance de la population (OZGUL *et al.*, 2007).

Dans la réserve naturelle de la Grande Sassière – un secteur du massif alpin, des recherches sont menées depuis près de 25 ans sur une population de marmottes. Ces recherches ont montré que le changement climatique pouvait avoir différents impacts.

Le suivi hivernal depuis 1990 a montré que la diminution de la couverture neigeuse pendant l'hiver dans les Alpes, liée au changement climatique, est corrélée à la diminution de la taille des portées (BENISTON *et al.*, 2003). Une couverture de neige plus mince pendant l'hiver réduit la couche d'isolation. Ceci induit alors une zone gelée plus profonde sous terre impliquant une consommation de graisse jusqu'à épuisement. Les marmottes doivent donc dépenser plus d'énergie pour maintenir la température du corps au-dessus de 5°C (ARNOLD *et al.*, 1991). La baisse de la masse corporelle de la mère au cours de la même période suggère que ce soit un facteur de la diminution de la taille de la portée (TAFANI *et al.*, 2013). Cette baisse du nombre de jeunes a des conséquences sur du moyen terme. En effet, elle se ressent également 2 années plus tard par une chute du nombre d'adultes subordonnés (REZOUKI, 2018).

Or, les mâles subordonnés sont considérés comme des « *helpers* » parce qu'ils fournissent de la chaleur aux jeunes de l'année au cours de l'hiver, permettant ainsi d'assurer une meilleure survie des juvéniles (ALLAINE & THEURIAU, 2004). Rézouki (2018) a observé une diminution du nombre de groupes avec des mâles subordonnés. Elle a montré qu'au fil des 23 années d'études les juvéniles hibernant avec des *helpers* survivent mieux mais que ce taux de survie diminue plus vite au fil du temps que le taux de survie des juvéniles hibernant sans *helpers*. De ce fait, ces dernières années le taux de survie des juvéniles à leur premier hiver dans les groupes avec et sans *helpers* est équivalent. Il s'en suit une diminution du nombre de groupes avec des *helpers.* En effet, le coût énergétique payé par les mâles subordonnés pour aider à réchauffer les plus jeunes au cours de l'hiver devient plus important que le coût d'un dispersement. Les mâles subordonnés ont donc de plus en plus tendance à quitter leur famille.

En contrepartie, ces mâles qui se dispersent accèdent alors au statut de dominant plus rapidement que par le passé et se reproduisent donc plus tôt. Cette reproduction plus précoce permet, dans la population étudiée à la réserve naturelle de la Grande Sassière, de contrebalancer pour moitié l'augmentation de la mortalité juvénile.

Ainsi, le changement climatique remet en cause l'ensemble des stratégies de survie de la Marmottes des Alpes, avec une entrée dans un cercle vicieux qui tend à faire baisser la taille de la population de la Réserve de la Grande Sassière (REZOUKI, 2018). L'espèce tend à limiter son comportement d'élevage coopératif. Pourtant une étude sur une autre espèce de marmotte vivant en Amérique du Nord, la marmotte à ventre jaune (*Marmota flaviventris*), a démontré que par ajustement de sa période d'hibernation et de reproduction, cette espèce profite d'une saison d'activité et donc d'engraissement plus longue. Ceci favorise à la fois la survie et la reproduction de ces marmottes, entraînant un accroissement de la population (OZGUL *et al.*, 2010 ; TAFANI *et al.*, 2013).

Dans les Pyrénées, la Marmotte des Alpes a disparue à la fin de la dernière période glaciaire (15 000 ans environ), et y a été réintroduite en 1948. Elle est actuellement présente jusqu'en Espagne et s'est bien adaptée au milieu pyrénéen (RUYS & COUZI, 2015). Les observations faites sur la population de la Grande Sassière posent la question de savoir si la population pyrénéenne est touchée par le même phénomène, à savoir une baisse de la taille des portées de marmottes qui fréquentent la vallée d'Ossau, une diminution du nombre d'*helpers* entraînant une diminution de la survie des jeunes au cours de l'hiver et une globale diminution de la taille de la population. Cette vallée a été choisie comme secteur d'étude du programme les sentinelles du climat en raison de sa population de marmottes représentative à l'échelle du département des Pyrénées-Atlantiques. Bien que les études ne puissent être aussi poussées que celles menées dans la réserve de la Grande Sassière, un protocole a été mis en place en 2016 pour suivre la taille des familles et leur succès reproducteur.

Après avoir détaillé la méthodologie mise en œuvre sur les sites suivis, les résultats des comptages sont présentés et comparés sur la période 2016-2019. Enfin, nous discutons ces résultats.

13.2 Matériel et Méthodes

13.2.1 Méthode de relevés

En 2016, 14 sites ont été sélectionnés pour un suivi annuel (MALLARD, 2018b). Ils ont été sélectionnés en fonction de leur disposition géographique (gradient altitudinal), de leur accès et de leur position dans la zone cœur du Parc National des Pyrénées (PNP), hors secteur de chasse (MALLARD, 2016b). La possibilité de compter les marmottons dans de bonnes conditions et en limitant le dérangement a également été prise en compte. Après discussion avec le conseil scientifique fin 2016, il a été décidé de sélectionner des sites complémentaires situés en basse altitude afin de compléter le protocole en élargissement la zone altitudinale prise en compte. Au final, 15 sites sont donc suivis depuis 2017 (MALLARD, 2017b). Ils ont été maintenus et reconduits en 2018 (MALLARD, 2018a) et en 2019.

La méthodologie a été rigoureusement la même depuis 2017 (MALLARD, 2017b). Le suivi est basé sur le comptage du nombre maximum de marmottons entre la sortie du terrier au début juillet et la mi-août, période à partir de laquelle la distinction certaine jeune/subadulte devient plus délicate. De plus, les risques de prédation augmentent avec le temps et pourraient biaisés les comptages.

Chaque famille est observée à l'aide d'une longue-vue (KITE SP-60 x28) pour éviter toute perturbation, pendant 40 minutes (60 minutes en 2016). En effet, après analyse des résultats de 2016, le nombre maximum de marmottons observés était détecté dans les premières 40 minutes (perte de 6,3% de probabilité d'avoir vu un nombre "maximal" d'individus par rapport à un temps de 60 minutes). Le comptage commence dès l'observation d'un marmotton ou au bout de 15 minutes si aucun marmotton n'est observé.

Le nombre maximum de marmottons observés est ensuite noté par tranche de 10 minutes. Au bout de 40 minutes, le chiffre le plus haut est retenu. L'idéal est de pouvoir réaliser deux passages par famille en juillet au matin (7h45–13h00), période pendant laquelle les marmottons sont les plus actifs. Le premier passage pour chaque famille doit être réalisé le plus rapidement possible pour éviter des cas éventuels de prédation sur les marmottons qui fausseraient les comptages et les suivis.

Le comptage en fin de journée (18h00–20h00), réalisé en 2016, a été abandonné depuis 2017 du fait d'observations trop aléatoires sur les heures de sortie des marmottes et marmottons.

Au total, 2 comptages avec détection de marmottons sont recherchés, avec un maximum de 3 passages pour chacune des familles. Ainsi si aucun marmotton n'a été noté lors de l'un des deux premiers passages, un troisième passage est effectué.

13.2.2 Conditions d'observation

Avant chaque comptage, la température de l'air, la vitesse du vent ainsi que la nébulosité sont relevées (Tab. LXXXVI). En cas de pluie ou de vent fort, le comptage est annulé. Les dérangements sont également notés car ils obligent les marmottes à regagner leur terrier. Ils sont classés en trois catégories : pas de dérangement, dérangement naturel (prédateur,...), dérangement d'origine anthropique (randonneurs, passages de troupeaux,...).

Tab. LXXXVI. Conditions météorologiques requises pour les suivis.

Température	12 à 25 °C
Nébulosité	-
Pluie	Pas de pluie
Vitesse du vent	< 5 sur l'échelle de Beaufort
Horaire	7h45-13h

13.2.3 Sites suivis

Le suivi de *Marmota marmota* en vallée d'Ossau se fait sur la base des 15 sites validés (Fig. 219) depuis 2017. Ils sont répartis en 8 classes d'altitude qui couvrent des plages de 100 m de dénivelé entre 1300 et 2300m d'altitude (Tab. LXXXVII).

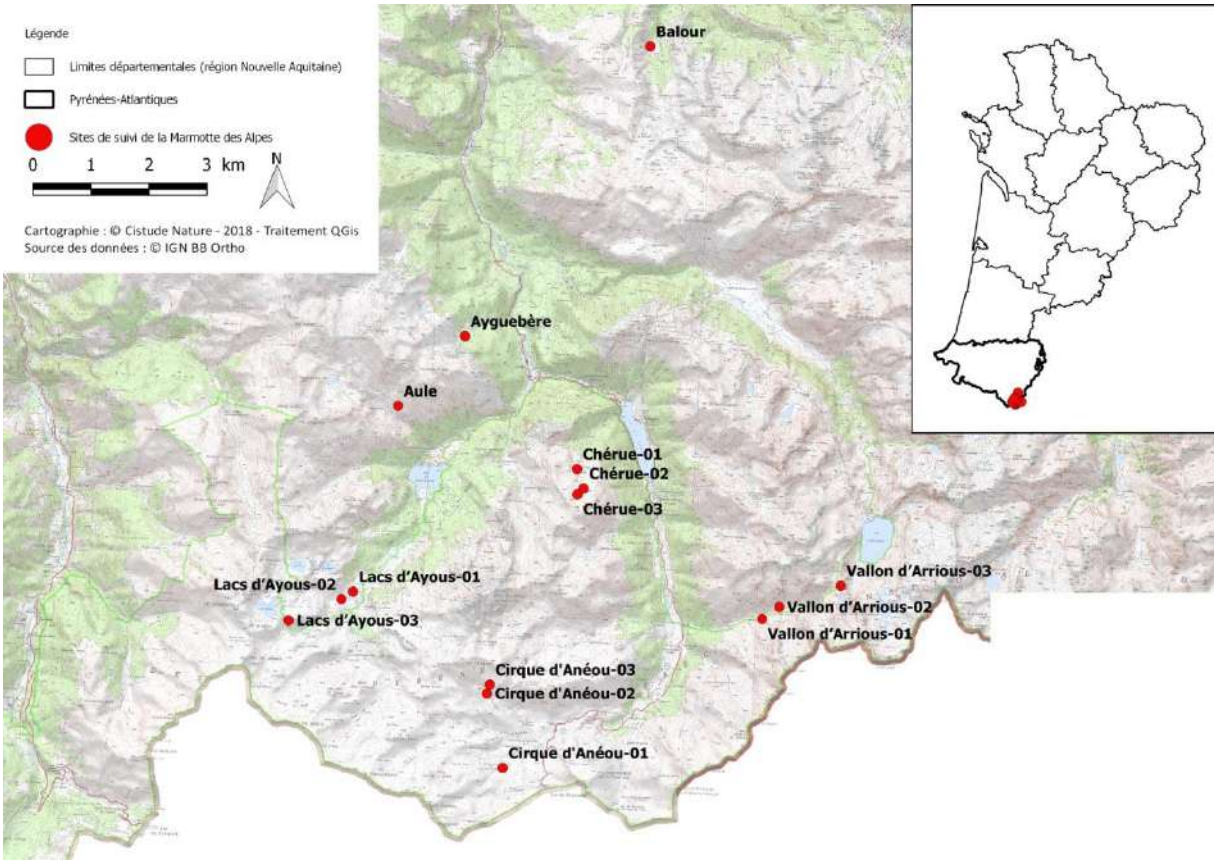


Fig. 219. Situation géographique des sites d'études validés pour le suivi Marmotte des Alpes Marmota marmota.

Tab. LXXXVII. Liste des 15 sites échantillonnés chaque année depuis 2017.

		Classes d'altitude par tranche de 100m de dénivelé								Latitude	Longitude
Site	Point d'échantillonnage	1300-1400	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000	2000-2100	2200-2300		
Aule	Aule				1					42.880673017717	-0.462381467478
Ayguebère	Ayguebère		1							42.896966074101	-0.444973464385
Balour	Balour	1								42.954170413467	-0.398535953010
Chérue	Chérue-01					1				42.870491632297	-0.4132103919982
	Chérue-02						1			42.867346314967	-0.412609577178
	Chérue-03							1		42.864672669219	-0.412995815277
Anéou	Cirque d'Anéou-01					1				42.810073537488	-0.429228544235
	Cirque d'Anéou-02						1			42.824380970660	-0.435065031051
	Cirque d'Anéou-03							1		42.824947533527	-0.432919263839
Ayous	Lacs d'Ayous-01			1						42.843460265151	-0.472320914268
	Lacs d'Ayous-02				1					42.841839737519	-0.475367903709
	Lacs d'Ayous-03							1		42.837237521965	-0.490372180938
Arrious	Vallon d'Arrious-01				1					42.841281196303	-0.361422300338
	Vallon d'Arrious-02						1			42.844191848649	-0.356637239456
	Vallon d'Arrious-03								1	42.848455313442	-0.340501070022
Total général		1	1	1	3	2	3	3	1		

13.3 Résultats

13.3.1 Détails des campagnes de relevés

Le Tab. LXXXVIII présente le détail des campagnes de relevés des 4 années d'études.

Le nombre de jours de comptage est plus important en 2019 que les années précédentes parce que les prospections ont toutes été faites par une seule personne alors que les années précédentes, elles étaient pour tout ou partie réalisées à 2 personnes.

Le nombre de comptages effectués en 2016 est élevé puisqu'il s'agissait de mettre en place le protocole. En 2017, ce chiffre baisse par amélioration des connaissances et affinage du protocole. 2018 a été une année où peu de marmottons ont été vus, imposant un troisième passage sur un plus grand nombre de familles. En 2019, la reproduction ayant été meilleure qu'en 2018, le troisième passage a été nécessaire sur peu de terriers.

Le dérangement par tranche de 10 minutes d'observation reste *a priori* équivalent d'une année à l'autre tant en termes de représentativité qu'en termes d'origine.

Tab. LXXXVIII. Comparatif des résultats globaux de 2016 à 2019.

	2016	2017	2018	2019
Début comptages	09/07/2016	03/07/2017	02/07/2018	08/07/2019
Fin comptages	09/08/2016	03/08/2017	23/08/2018	27/08/2019
Nombre de jours	20	14	19	22
Nombre de comptages	48	38	43	38
Date de première observation de marmottons	09/07/2019	03/07/2019	03/07/2019	10/07/2019
Dérangements :				
Non	87 %	87 %	91 %	86 %
Origine naturelle	5 %	7 %	2 %	5 %
Origine anthropique	8 %	6 %	7 %	9 %

13.3.2 Résultats des comptages

Les résultats des comptages sont présentés dans le Tab. LXXXIX pour les années 2016 à 2019.

Quelques observations générales concernant les résultats de ces comptages peuvent être formulées :

- Courant 2017, les comptages de marmottons sur le secteur d'Aule avaient été abandonnés du fait d'une rupture de sentier en 2016. Malgré tout, des données de suivi avaient pu être recueillies.
- Sur le point d'échantillonnage Cirque d'Anéou-02, 2019 est la première année où des marmottons ont été dénombrés depuis le début du suivi. Ces observations sont peut-être un peu surprenantes étant donné qu'en plus de la présence de 4 marmottons, un nombre plus important d'adultes a été noté (5 contre 3 en 2017 et 2018). Cette famille a-t-elle accueilli un ou plusieurs nouveaux individus ? Les animaux sont-ils restés très discrets les années précédentes, leur activité ayant probablement été limitée du fait de l'absence de jeunes.

- Au site de Balour seul un adulte a été observé cette année 2019 à l'instar de l'année précédente. Le terrier occupé est situé loin de l'observateur, limitant peut être la détection des marmottes. Toutefois, de nombreuses entrées de terrier sont visiblement restées inutilisées toute la saison, laissant penser que l'activité sur le site n'est pas celle d'une famille importante. Le site est assez isolé de par la situation enclavée de la prairie au sein d'un massif forestier. Il paraît difficile de penser que, dans les années à venir, une marmotte puisse venir s'installer ou qu'à l'inverse la marmotte présente (si elle est effectivement seule) puisse quitter son terrier à la recherche de partenaires. D'autres sites à faible altitude peuvent être à rechercher si cet individu venait à disparaître.

Tab. LXXXIX. Comparatif des résultats des comptages entre 2016 et 2019

	2016		2017		2018		2019	
	Nb jeunes	Nb SA/Adultes	**Nb jeunes**	Nb SA/Adultes	**Nb jeunes**	Nb SA/Adultes	**Nb jeunes**	Nb SA/Adultes
Ayguebère	**–**	–	**4**	5	**3**	2	**2**	2
Balour	**–**	–	**2**	2	**0**	1	**0**	1
Cirque d'Anéou-01	**2**	5	**1**	5	**0**	3	**2**	3
Cirque d'Anéou-02	**0**	4	**0**	3	**0**	3	**4**	5
Cirque d'Anéou-03	**0**	2	**3**	1	**0**	2	**0**	1
Lacs d'Ayous-01	**4**	6	**0**	4	**3**	2	**4**	3
Lacs d'Ayous-02	**4**	5	**3**	4	**0**	2	**3**	1
Lacs d'Ayous-03	**3**	4	**5**	3	**0**	2	**4**	3
Vallon d'Arrious-01	**3**	2	**3**	4	**0**	3	**2**	1
Vallon d'Arrious-02	**5**	4	**2**	4	**0**	4	**1**	3
Vallon d'Arrious-03	**4**	3	**3**	3	**1**	4	**2**	1
Chérue-01	**4**	2	**0**	3	**6**	3	**1**	4
Chérue-02	**6**	1	**1**	2	**0**	6	**5**	3
Chérue-03	**2**	2	**4**	4	**1**	11	**3**	2
Aule	**4**	2	**3**	4	**3**	6	**0**	5
TOTAL	**41**	**42**	**34**	**51**	**17**	**54**	**33**	**38**

13.3.3 Taille de la population à l'échelle des 15 terriers

La figure Fig. 220 illustre la baisse globale du nombre maximal d'individus (population totale, jeunes marmottes et adultes/sub-adultes) par terrier suivi, passant de 3,2 jeunes en 2016 à 1,1 en 2018 (soit 60% de moins au total). L'année 2019 a vu un meilleur succès reproducteur, sans qu'il n'induise une augmentation de la population globale.

En effet, même si la population totale s'est stabilisée entre 2018 et 2019 (après une chute de près de 15% entre 2016 et 2018), le nombre d'adultes et de subadultes par terrier a, quant à lui, diminué entre 2018 et 2019 alors que, jusque-là il avait une légère tendance à la hausse. Cette chute est compensée par la hausse du nombre de jeunes, ce qui explique l'apparente stabilité de la taille de la population en 2019.

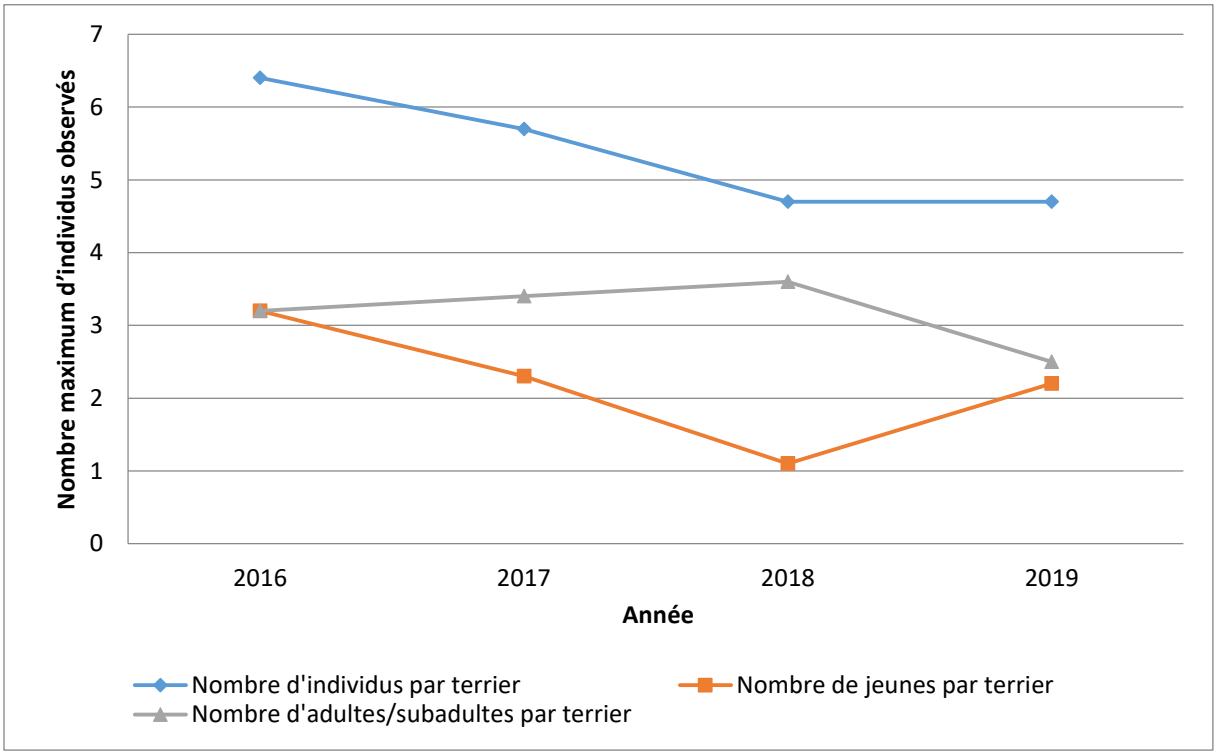


Fig. 220. Evolution de la population de Marmota marmota au sein des 15 terriers suivis

Pour chacun des 15 sites d'observation, un rapide relevé du pourcentage de pierrier au sein du territoire présumé de la famille a été réalisé. Trois grandes classes ont été constituées : les familles dont le territoire est très largement occupé par un pierrier (noté 100% pierrier même s'il ne s'agit pas nécessairement de 100% de leur territoire), les familles ayant environ 50% de leur territoire occupé par un pierrier et les familles situées en milieu à dominante prairiale, où la quantité de pierres ne dépasse pas les 25% du territoire.

Le graphique Fig. 221 présente l'évolution de la population observée par terrier répartie par type de milieu. Il apparaît qu'au fil du temps la population de marmottes ne semble pas évoluer de la même manière selon le milieu abritant la famille : celles habitant en milieu plus pierreux semblent diminuer plus fortement que celles habitant en milieu prairial. Ce phénomène pourrait être lié à l'abondance en ressources alimentaires différente près du pierrier (supposée moins importante en pierrier qu'en milieu prairial) qui serait plus influant que la protection face aux prédateurs. Il s'agira de voir si cette tendance se confirme au fil des années.

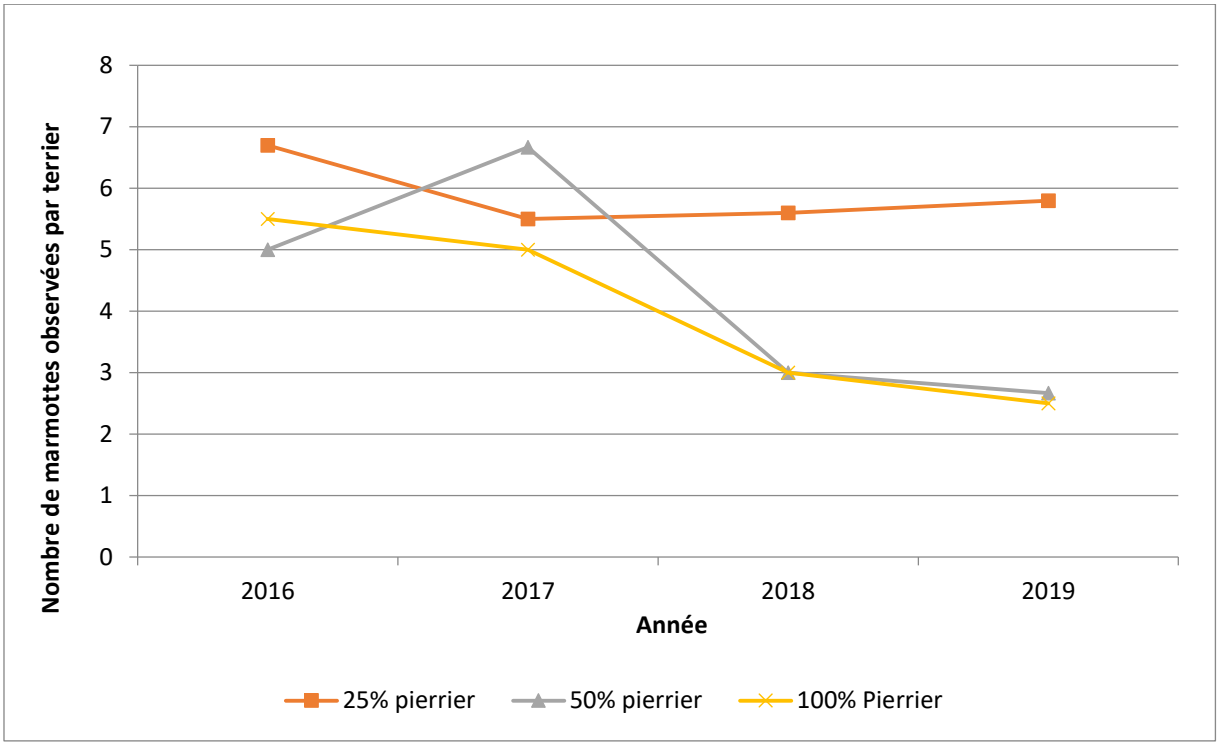


Fig. 221. Evolution de la population de Marmota marmota observée par terrier selon les types de milieu

En séparant les juvéniles des adultes/subadultes (Fig. 222), on s'aperçoit que l'évolution est assez différente. En effet, la population adulte et subadulte est relativement stable alors que l'effectif des juvéniles par terrier s'effondre, et ce d'autant plus que le pourcentage de pierrier au sein du territoire augmente. Ainsi, alors que pour les adultes et subadultes les baisses d'effectifs entre 2016 et 2019 sont de 10% quand le milieu est à dominante prairiale, et atteignent 30% dans les milieux plus pierreux, pour les juvéniles, les diminutions sont de, respectivement, 20%, 60% et 80% pour les territoires couverts par 25%, 50% et 100% de pierriers.

Par ailleurs, alors que la reproduction de 2019, qui a permis d'obtenir quasiment autant de jeunes qu'en 2017, leur répartition au sein des habitats n'est pas équivalente. En effet, les diminutions d'effectifs sont très importantes entre 2017 et 2019 au sein des territoires plus couverts par des pierriers (notés 50 et 100% Pierrier) – 60 et 80% respectivement – d'autant qu'entre 2016 et 2017 le nombre de juvéniles par terrier avait été stable. En revanche pour les familles habitant dans des territoires à dominante prairiale, le nombre de jeunes par terrier a augmenté de 40% (passant de 2,0 à 2,8 juvéniles par terrier).

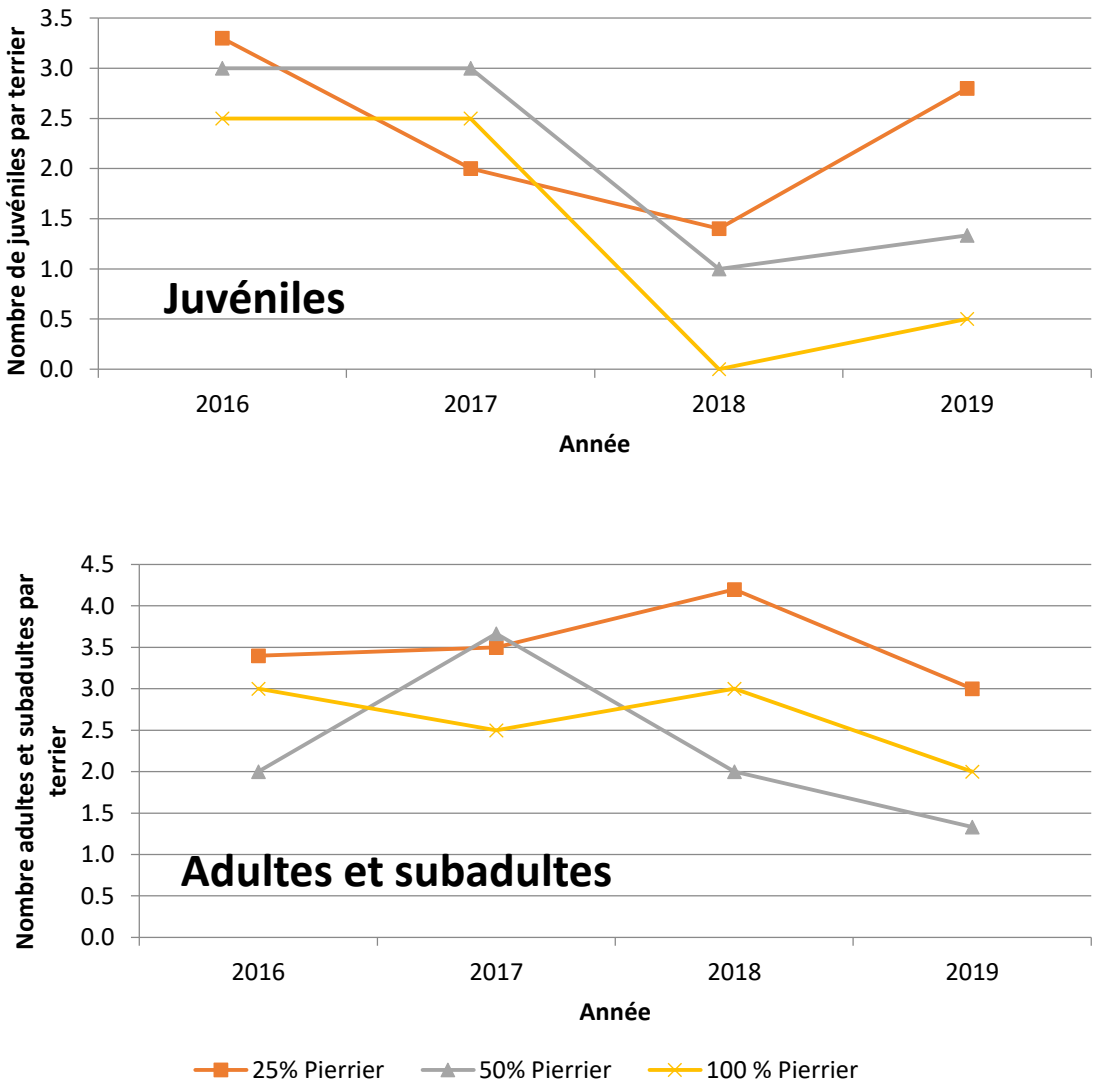


Fig. 222. Evolution par classe d'âge de la population de Marmota marmota observée par terrier selon les types de milieu

On note également que l'altitude des terriers peut jouer sur l'évolution de la population (Fig. 223). En effet, les terriers situés à basse altitude (plage de 1300-1700 mètres d'altitude) font état d'une baisse de la population totale observée plus importante qu'à des altitudes plus élevées, avec entre 2016 et 2019 une chute de près de 60% des effectifs alors qu'au-delà de 1700 m la chute n'est que de 20%.

Toutefois, l'évolution d'une année à l'autre reste très irrégulière avec certaines années des chutes de 30 ou 40% à basse altitude et à l'inverse à haute altitude (plage de 2000 à 2300 mètres d'altitude) une chute de 40% entre 2017 et 2019.

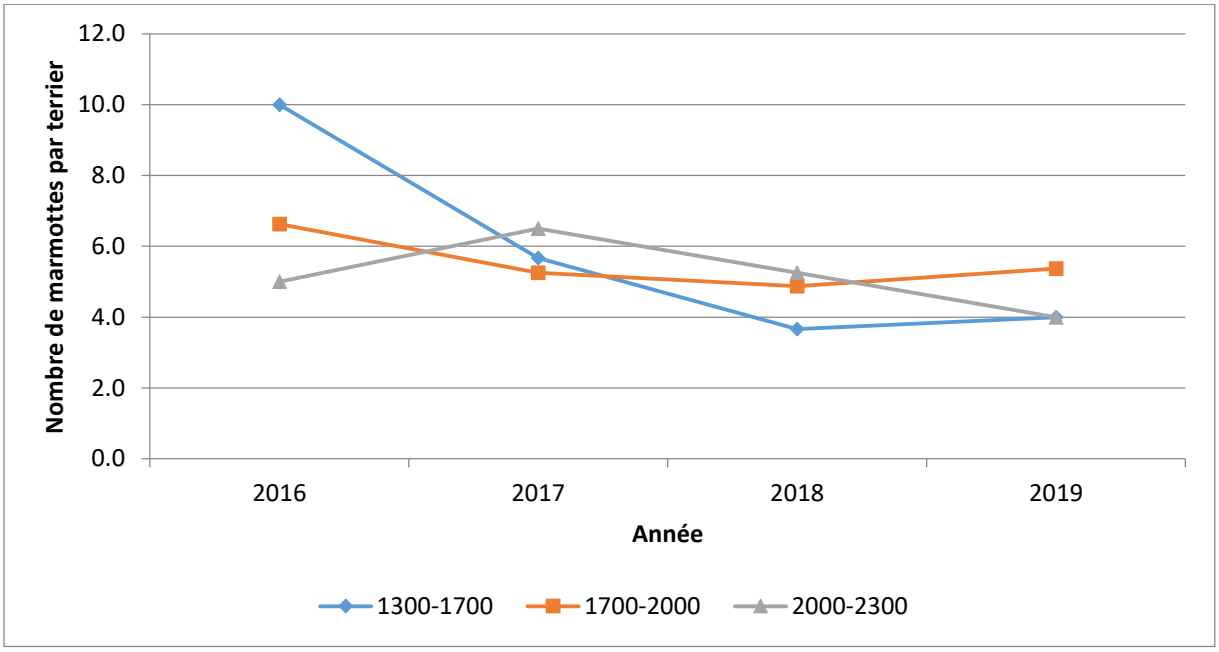


Fig. 223. Evolution de la population de Marmota marmota observée par terrier selon leur tranche altitudinale

En détaillant l'évolution de la population des juvéniles et adultes/subadultes (Fig. 224), l'évolution est assez différente.

Le nombre de jeunes à faible altitude est assez stable au cours des années. La forte diminution observée entre 2016 et 2017 peut être imputable à la prise en compte en 2017 de 2 nouveaux terriers, tous deux situés dans cette tranche altitudinale, puisqu'entre 2017 et 2019, le nombre de jeunes par terrier est très stable. A l'inverse, à des altitudes plus élevées, les variations annuelles chez les juvéniles sont plus marquées, en particulier à haute altitude (supérieure à 2000 m), avec des variations pouvant atteindre +70% (entre 2016 et 2017, par exemple) ou –90% (comme c'est le cas entre 2017 et 2018).

Chez les adultes, la taille de la population est assez stable à moyenne altitude (variation de l'ordre de 20%). A moyenne et haute altitudes, on retrouve la diminution du nombre d'adultes observée dans la population totale en 2019, alors qu'elle n'apparaît pas à faible altitude. En revanche, la population adulte à faible altitude chute fortement entre 2016 et 2018 (respectivement 40% et 50%). C'est elle qui est responsable de la baisse de la population globale à faible altitude observée dans le graphique précédent.

A haute altitude, la courbe des effectifs de juvéniles montre un pic en 2017 qui est retrouvée en 2018 chez les adultes et subadultes. De la même manière, en 2018 la chute des effectifs de juvéniles se traduit l'année suivante chez les adultes et subadultes par une diminution importante de leurs effectifs. Ce phénomène n'est pas visible de manière aussi évidente aux autres altitudes.

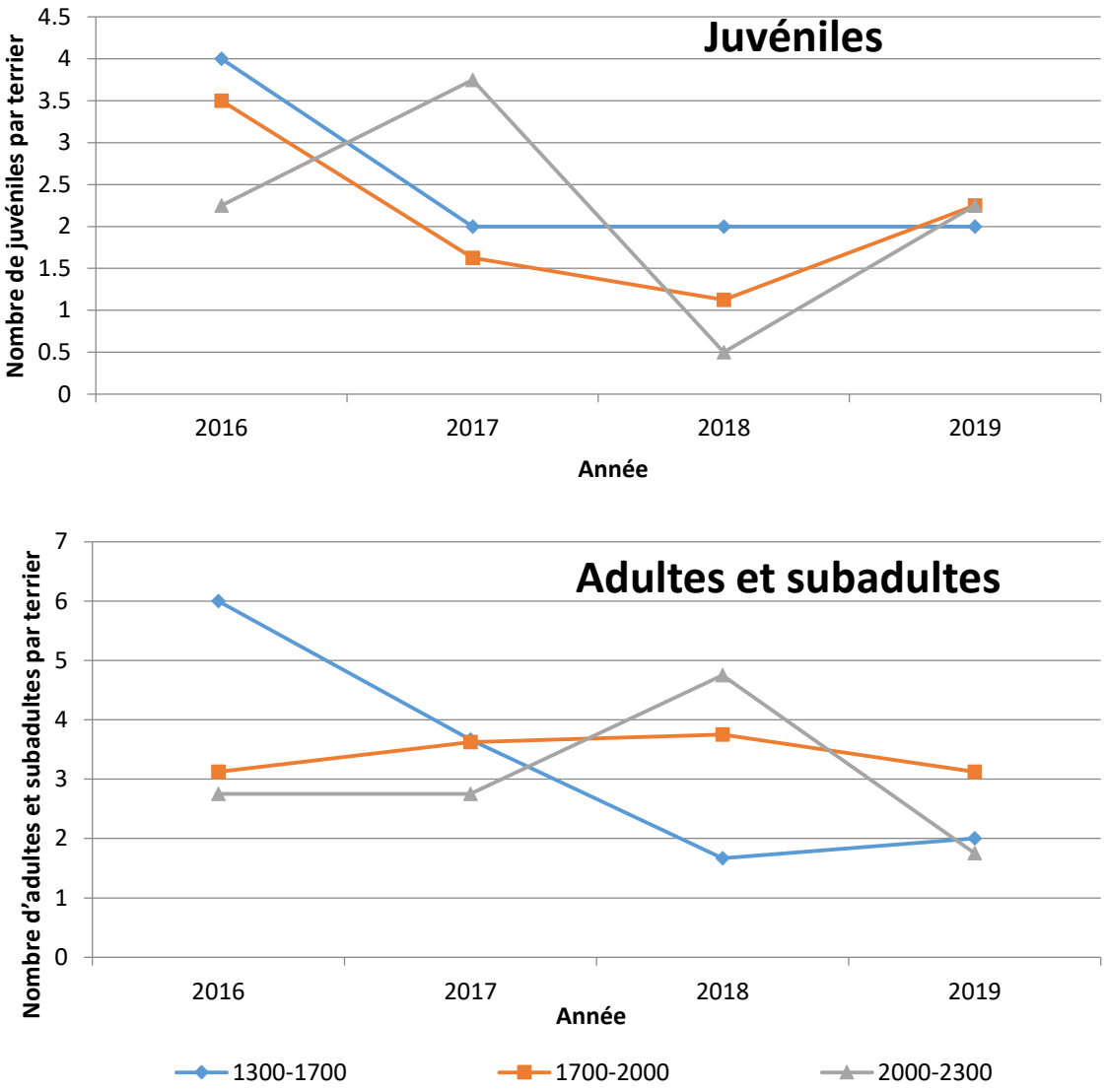


Fig. 224. Evolution par classe d'âge de la population de Marmota marmota observée par terrier selon leur tranche altitudinale

13.3.4 Etude de l'activité des marmottes

En travaillant sur l'ensemble des données recueillies par tranche de 10 minutes, une évolution de la fréquence d'observation des marmottes au cours du temps a été recherchée. Les graphiques suivants ont donc été réalisés en prenant en compte le nombre de marmottes relevées (n=1924) par tranche de 10 minutes sur le nombre de session de 10 minutes d'observation (n=741).

Les résultats présentés dans le graphique suivant (Fig. 225) indiquent clairement une chute des observations de marmottes (tout âge confondu) : entre 2016 et 2019, la population a diminué de 15% sur les 15 terriers suivis (*cf.* paragraphe ci-dessus) mais la détectabilité des marmottes, quant à elle, a été divisée par 2.

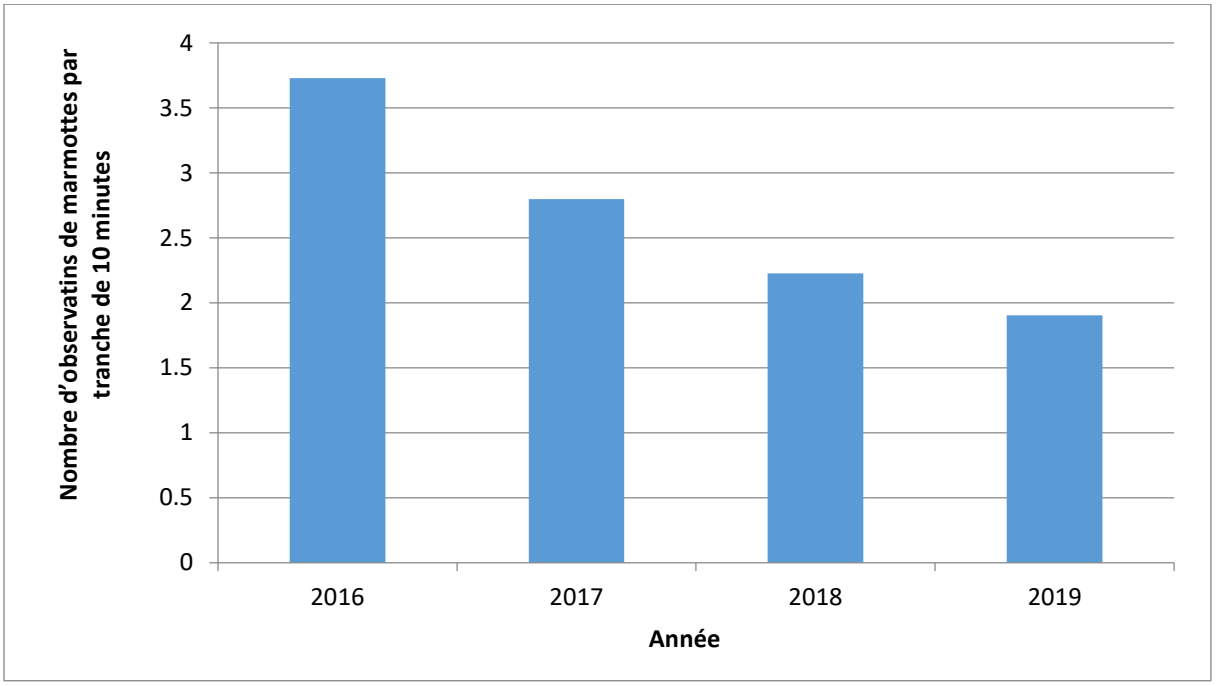


Fig. 225. Evolution de la détection de Marmota marmota au cours du suivi

L'hypothèse qui peut être émise suite à ce constat est que les marmottes ont une activité en dehors du terrier de moins en moins importante au cours des années de suivis. Le graphique Fig. 226 présente les réponses selon la classe d'âge. Les adultes sont plus constants que les juvéniles qui ont montré une diminution très importante de leur activité au cours des 3 premières années de suivi. A l'inverse, les adultes et les subadultes ont montré une certaine régularité dans leur taux de détection les trois premières années de suivi, en revanche celui-ci a baissé de près de 40% entre 2018 et 2019 pendant que pour les juvéniles une légère hausse de 20% apparaît.

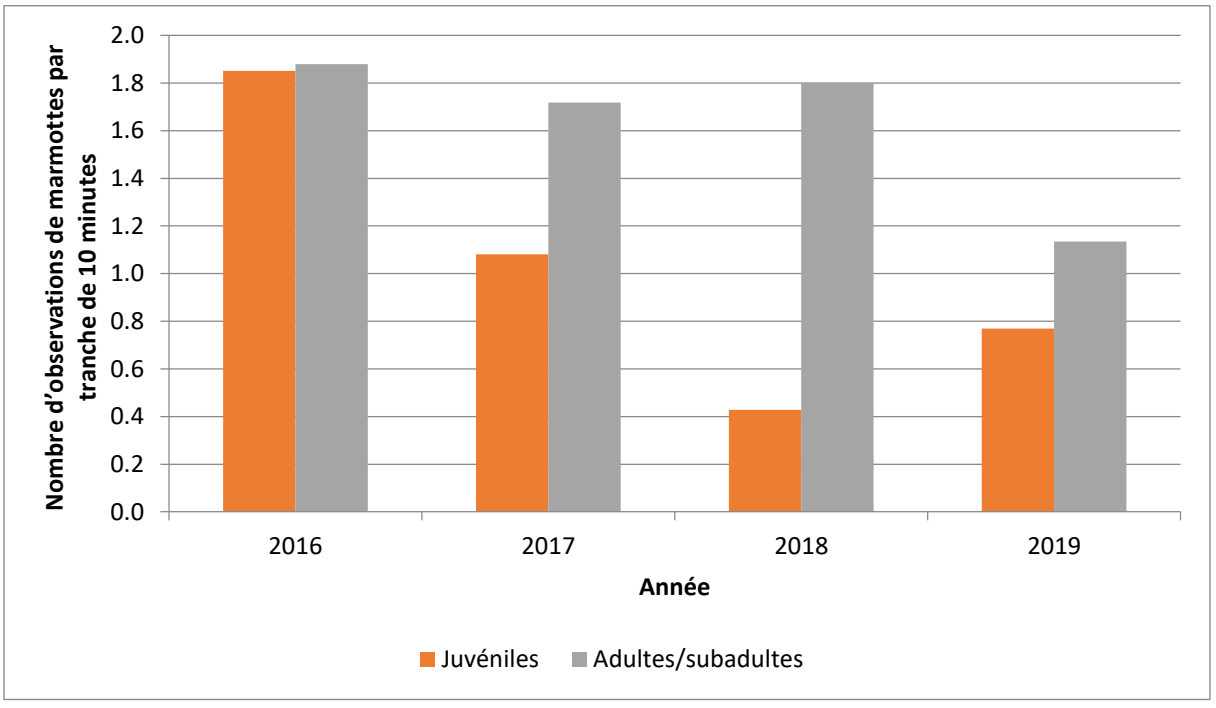


Fig. 226. Evolution par classe d'âge de la détection de Marmota marmota au cours du suivi

En contrôlant si cette évolution a un impact différent selon le milieu (Fig. 227) il apparaît que les marmottes en milieux prairiaux et en milieu contenant environ 50% de pierrier sont globalement plus impactées – avec des chutes entre 2016 et 2019 de 50 et 65% – que les marmottes en pierrier qui n'accusent une baisse de la détectabilité que de l'ordre de 25% en 4 années d'étude.

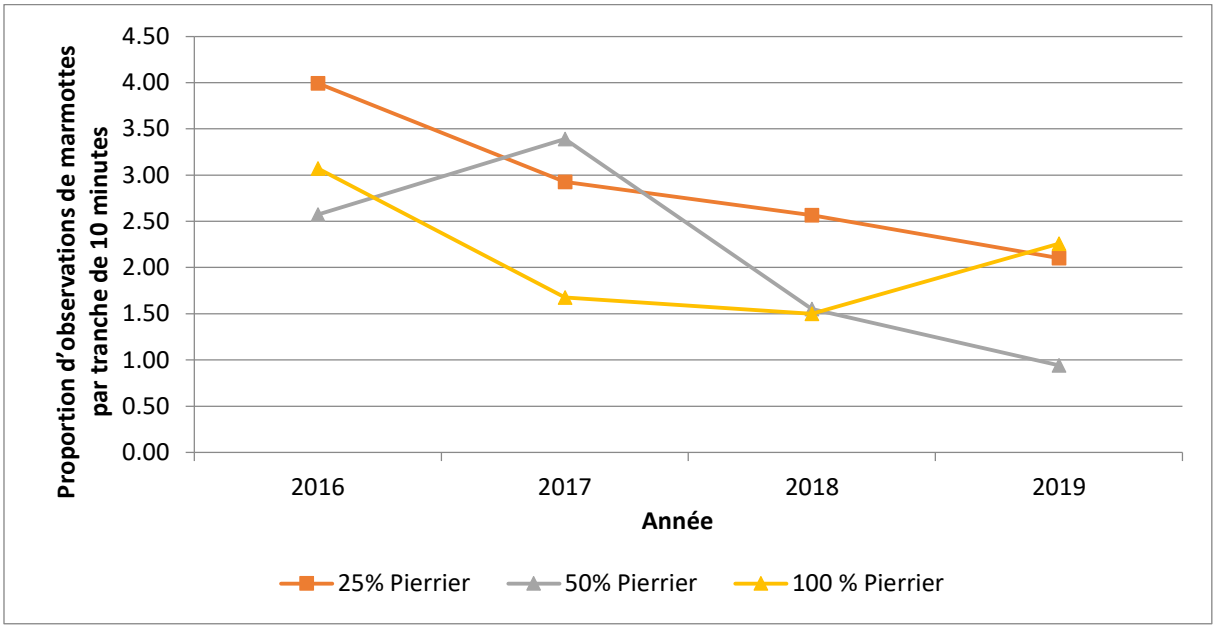


Fig. 227. Evolution de la détectabilité de Marmota marmota selon les milieux abritant les terriers

En s'attachant à la différence entre les classes d'âge (Fig. 228), on s'aperçoit que la diminution de la détectabilité est valable aussi bien pour les juvéniles que pour les adultes/subadultes. Elle est toutefois plus importante pour les jeunes que pour les adultes : elle est d'environ 50% dans les territoires à fort recouvrement de pierrier (notés 100%), de 55% pour les milieux prairiaux (notés 25% de pierrier) et de 75% pour les territoires à empierrement modéré (notés 50% de pierrier). Cette même hiérarchie est retrouvée chez les adultes avec des baisses plus faibles (respectivement 11%, 40% et 48%).

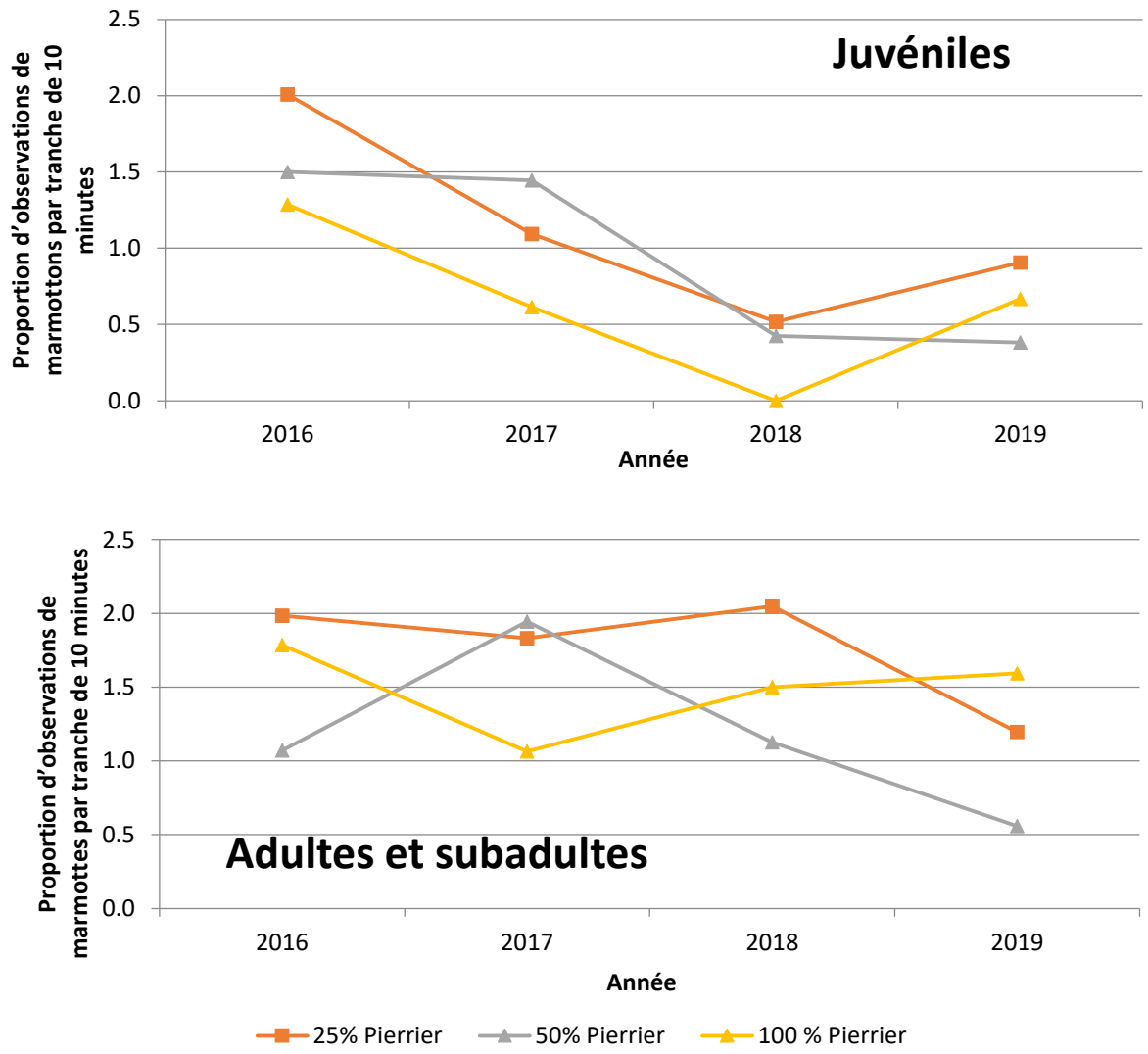


Fig. 228. Evolution par classe d'âge de la détectabilité de Marmota marmota selon les milieux abritant les terriers

L'évolution de la détectabilité au cours de l'étude suivant l'altitude des terriers (Fig. 229) montre une baisse importante pour les terriers situés à basse altitude et à moyenne altitude (un peu plus de 50% pour les deux), légèrement moins à haute altitude (35%). Toutefois les variations interannuelles sont fortes avec des chutes pouvant atteindre 30% certaines années et d'autres années avoir une relative stabilité (plus ou moins 8% de variations).

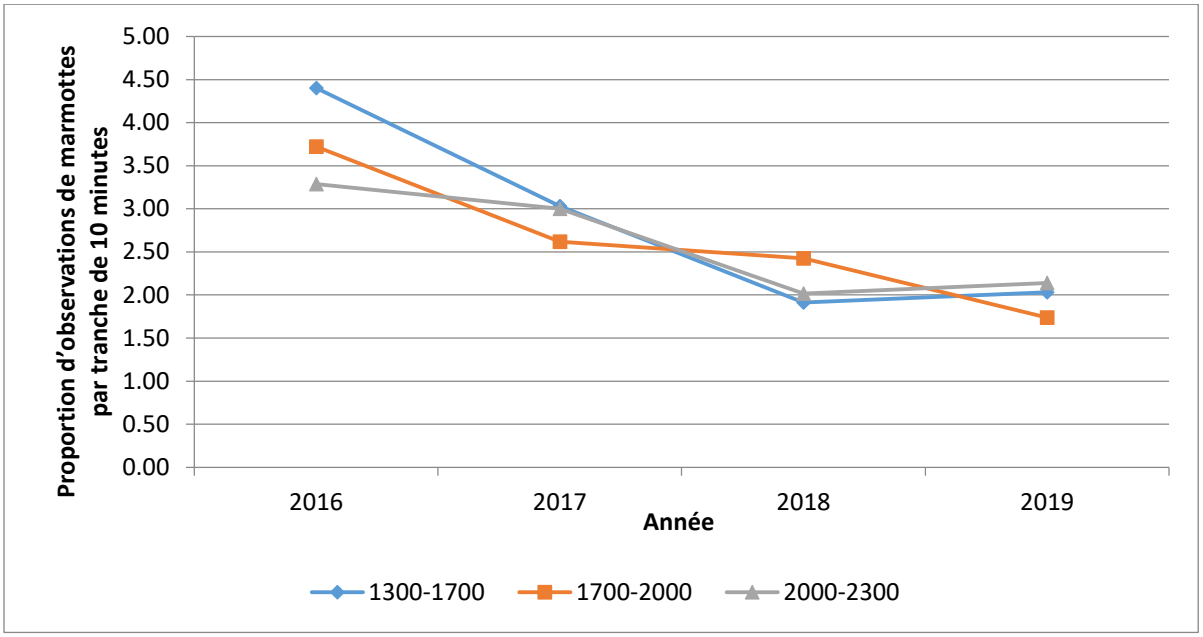


Fig. 229. Evolution de la détectabilité de Marmota marmota selon l'altitude des terriers

La différence de réponse des juvéniles et des adultes/subadultes (Fig. 230) est assez marquée :

- A basse altitude (en dessous de 1700 mètres), la détectabilité des juvéniles varie de 25% au cours des années de suivi, avec une grande variation interannuelle. Par ailleurs, cette baisse de détectabilité n'est due qu'aux variations entre 2016 et 2017 ; entre 2017 et 2019, la détectabilité étant à l'inverse légèrement à la hausse (+6%). Rappelons qu'entre 2016 et 2017, 2 terriers ont été ajoutés à cette classe (basse altitude), influant probablement sur ce résultat. A l'inverse, la détectabilité des adultes et subadultes chute de plus de 65% au cours des 4 années de suivis.
- A moyenne et haute altitude (au-dessus de 1700 mètres), la détectabilité des juvéniles a fortement chuté (respectivement de 68% et 50%) alors que celle des adultes/subadultes fait état d'une diminution plus modérée (respectivement 38% et 15%). Les variations interannuelles sont là encore très importantes mais sont toujours plus fortes chez les juvéniles que chez les adultes/subadultes.

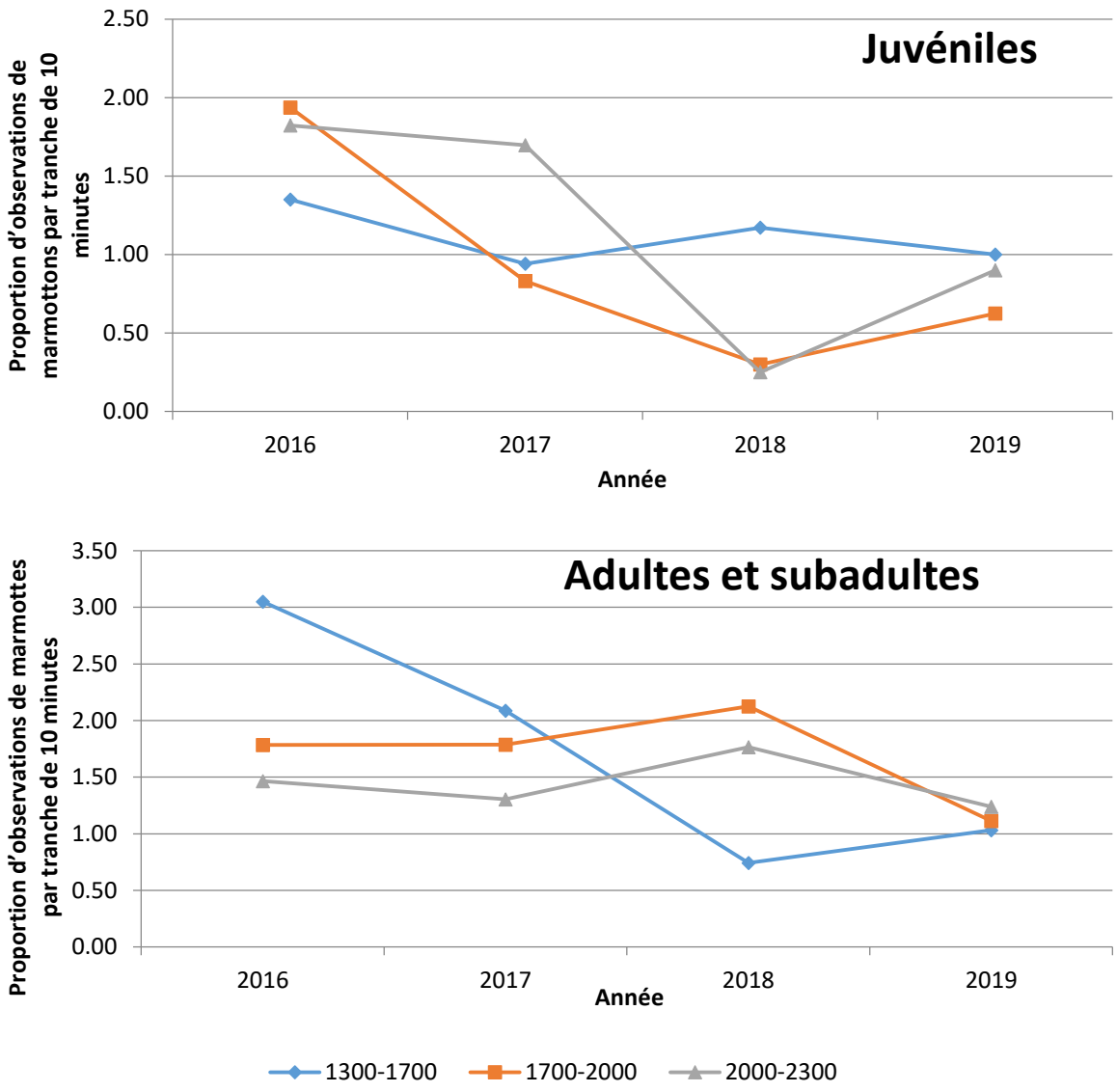


Fig. 230. Evolution par classe d'âge de la détectabilité de Marmota marmota selon l'altitude des terriers

13.4 Discussion

13.4.1 Taille de la population à l'échelle des 15 terriers suivis

La taille de la population générale a baissé de 15% en 4 années de suivi. Pour comparaison, la diminution observée dans les Alpes à l'échelle de la population de la Grande Sassière est nettement plus faible avec seulement 4% de baisse observée entre 2001 et 2013 (REZOUKI, 2018). Toutefois certaines années marquent une diminution de la population plus importante que d'autres et une étude sur 4 ans n'est pas comparable à une étude sur 23 ans. Avec une plus grande plage d'étude, il se lissera probablement au fil des années de suivi.

L'apparente stabilité des effectifs entre 2018 et 2019 est liée à une compensation de la diminution du nombre d'adultes par une augmentation du nombre de jeunes entre ces 2 années. En effet, 2018 a été une année avec une très faible reproduction (2/3 des terriers sans jeunes), alors que 2019 a montré un nombre de jeunes total équivalent à celui de 2017. La diminution du nombre d'adultes et de subadultes pourrait être le reflet du phénomène expliqué par Rézouki (2018). D'une part un faible recrutement en 2018 lié au faible nombre de jeunes implique qu'en 2019 les familles ont peu de subadultes. D'autre part, cette mauvaise reproduction en 2018 peut être le reflet d'un hiver difficile où le coût énergétique d'aide apportée par les *helpers* devient plus important, les incitant alors à quitter plus rapidement leur famille pour accéder au statut de dominants. Ainsi, en 2019 le nombre d'adultes et de subadultes est moins important.

Par ailleurs, la taille de la population semble varier différemment selon le milieu et l'altitude des terriers. En effet, les familles qui subissent le plus fortement la diminution de leur effectif au cours du temps sont celles qui habitent dans des territoires dominés par les pierriers. Deux hypothèses pour répondre à cette observation : la première est que les marmottes sont moins visibles dans les pierriers, la seconde que la taille de la population diminue effectivement de façon plus importante dans ces milieux. Dans le cas de la première hypothèse : les marmottes peuvent avoir une activité de surface moins importante. Ceci a été testée par la suite (*cf.*paragraphes suivants). Dans le cas de la seconde hypothèse, les familles situées en pierrier pourraient souffrir plus intensément des conditions climatiques. Cette hypothèse est appuyée par le fait que le nombre de marmottons dans ces familles a chuté plus drastiquement et qu'il remonte moins rapidement lors des années où le succès reproducteur au sein de la population étudiée est meilleur. Or TAFANI *et al.* (2013) a montré que la masse de la mère à l'émergence du printemps est un facteur déterminant sur le nombre de marmottons. Ainsi, si le milieu ne permet pas un engraissage suffisant ou induit un hiver plus difficile à supporter pour les marmottes, le nombre de jeunes diminue et à terme la population.

D'un autre côté, un deuxième paramètre influant sur la taille des populations a été noté : l'altitude du terrier. En effet, les terriers à moyenne et haute altitudes (au-delà de 1700 mètres d'altitude) ont des effectifs globalement plus stables au cours du temps, alors qu'à faible altitude une chute importante est notée entre 2016 et 2019 (60%).

A haute altitude, les effectifs des adultes et subadultes d'une année sont en lien direct avec les effectifs des juvéniles l'année précédente ; ce phénomène n'étant pas visible de manière aussi évidente aux autres altitudes. Ainsi, une hypothèse peut être avancée : à basse altitude les adultes cherchent plus à se disperser qu'à haute altitude. Si on se réfère au travail de Rézouki (2018), on peut imaginer que les conditions climatiques à hautes altitudes, avec une couche neigeuse suffisante, rend les *helpers* plus efficients et leur apport en termes de coût énergétique moins important que le coût que représenterait leur départ. A basse altitude, le manteau neigeux étant plus faible, le coût que

représente l'aide apportée au réchauffement des juvéniles au cours de l'hiver devient trop important et les adultes subordonnés préfèrent quitter leur famille.

13.4.2 Activité de Marmota marmota

Quantifier l'activité des marmottes au cours du temps est approchée par la notion de détectabilité des marmottes. En effet, il est considéré qu'un animal visible est actif, même s'il est en insolation, *a contrario* il est considéré comme inactif s'il n'est pas visible. Il se situe donc normalement dans le terrier, supposément au repos.

La détectabilité des marmottes montre une diminution régulière d'année en année. Entre 2016 et 2019, cet indice d'activité a été divisé par deux. Ainsi, globalement l'activité des marmottes a été réduite de moitié. Bien que le protocole de suivi ait légèrement changé entre 2016 et 2017 avec notamment des observations en soirée qui ont été abandonnées dès la seconde année du suivi, les horaires et les temps d'observation sont équivalents pour les 3 autres années. La baisse étant constante d'année en année, la modification marginale de protocole ne peut, à elle seule, expliquer ce résultat. Par ailleurs, la taille globale de la population observée est équivalente en 2016 et 2017 puis entre 2018 et 2019 et la diminution de la population entre 2016 et 2019 est de 15%. De ce fait, la diminution de la détectabilité semble être effectivement le reflet d'une baisse de l'activité par les marmottes.

Les adultes ont montré une activité plus régulière au cours des trois premières années de l'étude mais a diminué de plus de 40% en 2019. A l'inverse, les juvéniles ont montré une chute importante jusqu'en 2018 et une légère remontée en 2019. Les marmottes sont des animaux diurnes pour lesquels la période estivale constitue normalement une période d'engraissage avec une faible inactivité (Bonesi *et al.*, 1996). Une activité réduite peut limiter l'engraissage des animaux les rendant plus fragiles face aux conditions hivernales. On peut penser qu'avec l'augmentation de la chaleur, les marmottes passent moins de temps hors de leur terrier, ceux-ci se cachant aux heures les plus chaudes (Türk & Arnold, 1988 *In* Rézouki, 2018).

La détectabilité des marmottes a baissé dans tous les milieux mais le taux de cette diminution variait selon les milieux occupés par les familles. Les observations des marmottes vivant dans des pierriers montrent une chute moins importante de la détectabilité au cours de l'étude (même si les variations interannuelles peuvent être assez importantes). Si on estime qu'avec l'augmentation de la chaleur, les marmottes passent moins de temps hors de leur terrier. Il est possible qu'en pierrier les ressources alimentaires étant plus disparates, les marmottes soient contraintes à une plus grande activité en dehors du terrier liée à une plus longue activité de recherche alimentaire.

La détectabilité varie également en fonction de l'altitude. En effet, dans les familles situées à faible et moyenne altitude (inférieure à 2000 mètres) une baisse d'activité d'un peu plus de 50% est détectée, légèrement moins à haute altitude (35%). L'activité des juvéniles à basse altitude (en dessous de 1700 mètres) diminue nettement moins que celle des adultes et subadultes (65% depuis 2016). A l'inverse, à moyenne et haute altitude (soit au-dessus de 1700 mètres), c'est l'activité des juvéniles qui a le plus fortement chuté (plus de 50%). Une hypothèse pourrait être qu'avec l'altitude les modifications climatiques sont plus intensément ressenties par les animaux. Ainsi, à moyenne et haute altitudes, les jeunes, plus sensibles que les adultes, s'extraient plus des conditions climatiques en restant plus longtemps dans le terrier. Les adultes, quant à eux, maintiennent leur activité. A basse altitude, les jeunes ne cherchent pas autant à se cacher qu'à plus haute altitude et maintiennent leur taux de détectabilité. En revanche, les adultes et subadultes, qui voient leur activité décroître

drastiquement à faible altitude, peuvent peut-être profiter d'une saison d'alimentation plus longue et n'ont pas besoin d'une activité aussi soutenue au quotidien pour assurer un engraissage satisfaisant.

13.4.3 Evaluation du protocole

Le dérangement au cours du temps ne varie pas de manière importante. Le protocole est simple à reproduire d'une année à l'autre et permet d'obtenir des résultats comparables entre eux. L'ajout en 2017 de 2 sites d'études complémentaires en basse altitude permet de réaliser des analyses sur plusieurs classes altitudinales. 15 terriers constituent un échantillon tenable en termes de temps d'étude dans de bonnes conditions et en termes de représentativité à l'échelle de la vallée d'Ossau.

Les deux paramètres étudiés ici sur les variations de population et de l'activité que sont l'altitude du terrier et la couverture de pierrier sur le territoire ne sont pas indépendants l'un de l'autre. En particulier, les terriers situés à faible altitude (moins de 1700 mètres) ne sont jamais en milieu totalement empierré (classe 100% pierrier) et inversement à haute altitude (au-delà de 2000 mètres) aucun terrier n'est en milieu prairial (classe 25% pierrier).

Par ailleurs, une part de la variation de l'activité (et donc de la détectabilité) des animaux est liée à la variation de la taille de la population (15% en 4 ans d'étude) et lorsque les données sont détaillées entre les juvéniles et les adultes, la sensibilité de ce paramètre à la taille de la population est encore plus grande étant donné les diminutions différentielles d'effectifs (20% pour les juvéniles et 10% pour les adultes).

Enfin, seuls 2 paramètres ont été testés sur l'évolution de la population et de l'activité (le milieu et l'altitude). Il serait pertinent d'en tester d'autres :

- Les études menées sur les marmottes dans les Alpes à la Grande Sassière font des liens entre le succès reproducteur et les conditions climatiques à certaines périodes clés du cycle de vie des marmottes (en été de l'année précédente, au cours de l'hiver et au printemps).
- Les conditions météorologiques en phase d'activité (été) pourraient peut-être expliquer la baisse de l'activité de surface notée ici, par exemple en prenant en compte les conditions météorologiques des jours précédents comme Salharang (2001) le suggère.
- Sala *et al*. (1996) ont observé une différence de temps alloué au repos et à l'alimentation en fonction de la pente. Ce paramètre pourrait être testé en 2020 afin d'expliquer nos résultats.

Des paramètres météorologiques ont été recueillis par Météo France et par des stations météorologiques positionnées au plus près des terriers. Il s'agira donc en 2020 de tenter de relier ces données météorologiques et climatiques à l'évolution de la population de marmottes. Par ailleurs, la donnée « pente du territoire » pourra être calculé à partir des cartes IGN.

Enfin, un suivi sur une plus longue durée permettra d'obtenir plus de données et constituer des analyses statistiques permettant de confirmer ou d'infirmer les observations de terrain présentées dans ce rapport.

13.5 Conclusion

Ces quatre années d'études ont permis de constituer un protocole de suivi de 15 familles de marmottes et d'obtenir des résultats exploitables quant à l'évolution de leur effectif et de leur reproduction.

La taille de la population générale a chuté de manière assez importante (15%) en 4 années de suivi. Avec une plus grande plage d'étude, le taux de diminution se lissera probablement au fil des années de suivi. La baisse des adultes/subadultes à basse altitude – indice possible de leur dispersion selon le principe exposé par Rézouki (2018) – sera particulièrement à suivre.

Les familles situées en pierrier pourraient souffrir plus intensément des conditions climatiques. Cette hypothèse est appuyée par le fait que le nombre de marmottons dans ces familles a chuté plus drastiquement et qu'il remonte moins rapidement lors des années où le succès reproducteur au sein de la population étudiée est meilleur. Or TAFANI *et al.* (2013) a montré que la masse de la mère à l'émergence du printemps est un facteur déterminant sur le nombre de marmottons. Ainsi, si le milieu ne permet pas un engraissage suffisant ou induit un hiver plus difficile à supporter pour les animaux, le nombre de jeunes diminue.

Pour les animaux en milieu prairiaux, c'est la population adulte qui baisse alors que la diminution d'effectifs est moins importante chez les juvéniles. Or Rézouki (2018) explique que les conditions climatiques avec une couche neigeuse suffisante, rend les *helpers* plus efficients ou, leur apport en termes de coût énergétique moins important que le coût que représenterait leur départ. De ce fait, on peut penser qu'à basse altitude le manteau neigeux devenant de plus en plus fin au fil du temps, le coût que représente l'aide apportée au réchauffement des juvéniles au cours de l'hiver devient trop important et les adultes subordonnés préfèrent quitter leur famille. On peut penser qu'à haute altitude le manteau neigeux reste encore suffisamment important pour que ce phénomène ne soit pas apparu.

Globalement l'activité des marmottes a été réduite de moitié en 4 ans. Le taux d'activité des adultes a été maintenu au cours des trois premières années de l'étude avant qu'il ne baisse de plus de 40% en 2019. A l'inverse l'activité des juvéniles ont montré une chute importante jusqu'en 2018 et une légère remontée en 2019. On peut penser qu'avec l'augmentation de la chaleur, les marmottes réduisent leur activité ce qui peut limiter l'engraissage des marmottes les rendant alors plus fragiles face aux conditions hivernales.

Les marmottes vivant dans des pierriers montrent une chute moins importante de la détectabilité au cours de l'étude. L'hypothèse émise est que, malgré l'augmentation de la chaleur, il est possible qu'en pierrier les ressources alimentaires étant plus disparates, les marmottes soient contraintes à une plus grande activité en dehors du terrier liée à une plus longue activité de recherche alimentaire.

A moyenne et haute altitudes, les jeunes restent plus longtemps dans le terrier. Les adultes, quant à eux, maintiennent leur activité. A basse altitude, les jeunes ne cherchent pas pour autant à se cacher qu'à plus haute altitude et maintiennent leur taux de détectabilité. En revanche, les adultes et subadultes, qui voient leur activité décroître drastiquement à faible altitude. Une hypothèse pourrait être qu'avec l'altitude les modifications climatiques sont plus intensément ressenties par les marmottes. A moyenne et haute altitudes les juvéniles, plus sensibles que les adultes, évitent les périodes chaudes qui sont de plus en plus longues. Alors qu'à faible altitude, les adultes peuvent peut–

être profiter d'une saison d'alimentation plus longue et n'ont pas besoin d'une activité aussi soutenue au quotidien pour assurer un engraissage satisfaisant.

D'autres études sont à mener et, en 2020 l'objectif sera de tenter de relier les évolutions observées de la population avec les conditions climatiques et météorologiques. Une nouvelle année d'étude permettra peut-être de confirmer ou d'infirmer les tendances actuelles. Dans ce sens, des études statistiques seront menées pour appuyer ou non certaines hypothèses. Par ailleurs, d'autres sites à faible altitude peuvent être à rechercher. En effet, il a été vu que le site de Balour est fragile, avec le risque que le seul individu vu ces 2 dernières années vienne à disparaître.

Enfin, une autre approche pourrait venir compléter les données de suivi des familles. En effet, le Parc National du Mercantour propose une étude permettant d'actualiser la répartition de la marmotte mais aussi de suivre l'évolution des zones colonisées ou délaissées au sein du Parc. Suivre cette évolution permettrait de suivre indirectement la dispersion des adultes subordonnés qui quittent leur famille afin d'accéder au statut de dominant. Pour cela, le Parc du Mercantour s'est équipé d'un outil d'inventaire participatif dédié aux marmottes (Obs'Mercantour). Cistude Nature pourrait peut-être envisager d'intégrer la marmotte à l'observatoire du climat et tenter de faire des prospections systématiques à l'instar de Salharang (2001).

PARTIE VI. CHANGEMENT CLIMATIQUE ET PAYSAGE

Chapitre 14. Modéliser les effets spatio-temporels du changement climatique sur les espèces sentinelles du climat en intégrant la mosaïque paysagère

Auteurs : *Emmeline Lobry,* ***Contributeurs :*** *Laurent Couderchet, Fanny Mallard*

Résumé : La compréhension des effets du changement climatique sur la biodiversité au niveau local est nécessaire pour la mise en place d'actions de conservation des espèces. Les modèles corrélatifs visant à étudier le lien entre l'occurrence d'une espèce et des variables environnementales et climatiques, doivent prendre en compte la mosaïque paysagère. Or, l'intégration de variables paysagères dans ce type de modèle impose des contraintes techniques : elles doivent être spatialisées, selon une projection et une emprise géographique similaires à celles des autres variables explicatives utilisées dans le modèle. La conformité des résolutions spatiales et temporelles pose des questions à la fois théoriques et méthodologiques. En effet, les données paysagères sont fréquemment créées avec des bases de données d'occupation du sol, à des résolutions spatiales bien plus fines que celle des données climatiques. Ce chapitre discute ce paradoxe en montrant l'effet de la résolution spatiale sur la caractérisation du paysage, en comparant les résultats obtenus avec deux bases de données construites à des résolutions différentes, CORINE Land Cover et le Référentiel aquitain d'occupation du sol à grande échelle. L'inadéquation de la résolution spatiale des données climatiques pour cet objectif est démontrée. Toutefois, une articulation des résolutions est possible, en créant des indices, plus complexes, capables de transcrire les données d'occupation du sol, et donc du paysage, incluses dans une maille plus large. La méthode testée permettra d'intégrer des variables paysagères dans le SDM.

Mots-clés : données, *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis*, *Hyla molleri*, modèle basé sur la niche *Niche-Based Model (NBM)*, modèle d'habitat adapté *Habitat Suitability Model (HSM)*, modèle de niche écologique *Ecological Niche Model (ENM)*, modèle de répartition d'espèces *Species Distribution Model (SDM)*, occupation du sol, paysage, présence, résolution.

14.1 Introduction

La compréhension des effets du changement climatique sur la biodiversité au niveau local est nécessaire pour la mise en place d'actions de conservation des espèces. Pour étudier l'impact du changement climatique sur les espèces faunistiques et floristiques, la modélisation informatique est fréquemment utilisée (MALLARD, 2017a). Ces modèles visent à étudier la corrélation entre l'occurrence d'une ou plusieurs espèces (variable dite réponse) et des variables environnementales (dites explicatives ou prédictives), notamment climatiques. Nommés *Species Distribution Models* (SDM), *Ecological Niche Models* (ENM) ou *Habitat Suitability Models* (HSM), ils visent à projeter cartographiquement la répartition des espèces. En y intégrant les données climatiques futures, issues des scénarios proposés par le GIEC, ces modèles permettent de confronter les répartitions actuelles et possibles à l'avenir, pour comprendre les dynamiques d'évolution de l'espèce (ELITH & LEATHWICK, 2009).

Ainsi, les modèles se focalisent généralement sur la corrélation entre le climat et la présence de l'espèce. Si ce choix apparait pertinent pour la compréhension à des échelons continentaux ou mondiaux, d'autres variables explicatives sont indispensables à l'étude de la répartition des espèces à des échelons plus fins. En effet, il est alors nécessaire d'intégrer des variables qualifiant l'habitat, le paysage, la végétation ou les interactions biotiques (FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). En négligeant ces variables, notamment la connectivité paysagère, la plupart des projections basées sur des modèles de niche écologique sont limitées (MESTRE *et al.*, 2017) et ne permettent pas de lier la théorie de l'écologie et les recherches en modélisation. Bien qu'ils apparaissent fondamentaux et devraient donc être explicitement inclus dans les modèles de répartition d'espèce visant à prédire la réponse des espèces face aux changements environnementaux (VALLECILLO *et al.*, 2009), la prise en compte des processus écologiques liés à la connectivité et la dispersion est assez récente dans ces recherches (BARVE *et al.*, 2011).

Pourtant, ces processus sont étudiés, notamment en écologie du paysage. La composition et la structure du paysage peuvent être caractérisées par des indices mathématiques, les métriques paysagères, qui sont mises en lien avec les processus écologiques à l'œuvre dans cet espace. Les indices calculés permettent d'exprimer certaines dynamiques, par exemple en renseignant sur la connectivité entre différents patchs d'habitat, ou sur leur fragmentation (MCGARIGAL & MARKS, 1995). Ces données sont importantes pour comprendre la capacité des espèces à se déplacer et à survivre, en lien avec le déplacement possible de leur aire de répartition sous l'effet du changement climatique (VALLECILLO *et al.*, 2009 ; MESTRE *et al.*, 2017). Ce type de modélisation ne vise pas la projection cartographique de la niche de l'espèce étudiée, mais en fournit toutefois elle aussi une caractérisation.

Ces deux approches peuvent être réunies : la caractérisation des habitats, souvent utilisée comme un indicateur de biodiversité, peut être utilisée comme variable(s) explicative(s) dans un SDM (BRADLEY & FLEISHMAN, 2008 ; VALLECILLO *et al.*, 2009 ; TATTONI *et al.*, 2012 ; WILSON *et al.*, 2013). Tenir compte de ces facteurs permettrait d'approcher les interrelations entre nature et société, et ainsi de dissocier les effets liés à l'anthropisation, de ceux liés au changement climatique. Cette hypothèse de recherche a été initiée en 2016 par F. Mallard (Cistude Nature) dans la mise en place de la démarche de recherche du programme les sentinelles du climat (MALLARD, 2016a). Une méthode alors proposée est de s'appuyer sur des indices paysagers permettant de replacer les milieux étudiés dans l'espace en étudiant leur taux de dégradation et les échanges entre les systèmes voisins dans le paysage (MALLARD & COUDERCHET, 2019). Ensuite, la rencontre en 2017 entre Cistude Nature et l'UMR PASSAGES – CNRS (L. Couderchet) a permis de développer un projet de travaux de recherche exploratoire sur la prise en compte des éléments paysagers dans la modélisation des répartitions des espèces sentinelles du

climat mené par E. Lobry (LOBRY *et al.*, 2018). Puis ses travaux ont amené en 2018 au projet de thèse intitulé « Modéliser les effets spatio-temporels du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine : pistes et enjeux méthodologiques » (co-encadrement : L. Couderchet UMR PASSAGES-CNRS et F. Mallard, Cistude Nature/UMR PASSAGES-CNRS).

Dans ce chapitre, l'intérêt et les enjeux méthodologiques inhérents à l'utilisation des métriques paysagères, calculées avec les méthodes de l'écologie du paysage, en tant que variables explicatives dans un SDM seront explicités. Les métriques paysagères sont fréquemment calculées à partir de cartes d'occupation du sol. Or, ces cartes sont souvent produites pour répondre à plusieurs enjeux en matière d'aménagement du territoire. Ainsi, elles ne sont souvent pas assez précises et négligent les caractéristiques écologiques, qui sont fondamentales pour la faune et la flore (TATTONI *et al.*, 2012 ; FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). Elles sont généralement réalisées au format vectoriel et proposent dès lors une visualisation discrète : les espaces sont délimités et définis par des catégories, par opposition à des cartes au format raster, réalisées par télédétection, où la donnée peut être continue, la seule limite visible étant le périmètre de la cellule (COUDERCHET, 2008). Cette discrétisation en types d'occupation du sol peut sembler inadaptée à l'objectif poursuivi. Cependant, cette problématique peut être nuancée dans le cas où l'étude porte sur une espèce spécialiste d'un habitat ainsi catégorisé (FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). De plus, ces bases de données sont généralement disponibles en France, ce qui permet une certaine reproductibilité de la méthode proposée, et la compréhension des changements d'occupation du sol semble primordiale dans la mesure où ils agissent sur l'état de la biodiversité et *a fortiori* dans le contexte du changement climatique (VALLECILLO *et al.*, 2009).

La prise en compte de la connectivité paysagère, en lien avec les capacités de dispersion des espèces étudiées, permettrait d'affiner les prédictions des SDM sur le déplacement de l'aire de répartition d'une espèce sous les effets combinés du changement climatique et du paysage. Cependant, l'intégration de ces facteurs nécessite une compréhension, pas encore établie dans la littérature, des liens entre les processus opérant à l'échelle du paysage et ceux constituant l'aire de répartition à des échelles plus larges (MESTRE *et al.*, 2017).

A cette question s'ajoutent les problèmes, théoriques et méthodologiques, de l'utilisation des métriques paysagères ou de l'occupation du sol en tant que variables explicatives dans un SDM. En effet, la programmation du SDM, avec le package BIOMOD2 développé en langage R, impose l'emploi d'un lot de variables explicatives spatialisées, construites au format raster selon une projection, une emprise géographique et des résolutions spatiale et temporelle similaires (GEORGES & THUILLER, 2013). Cette contrainte interroge la pertinence d'utiliser, pour construire les données paysagères, les résolutions spatiale et temporelle des données climatiques, alors que les phénomènes ne se déroulent pas nécessairement dans les mêmes échelles d'espace et de temps. Ainsi, pour correspondre à la résolution spatiale des variables climatiques, les métriques paysagères doivent être dégradées ou reconfigurées. D'une certaine façon, des résolutions spatiales différentes peuvent ainsi être mobilisées, toutefois leur concordance et leur articulation doivent être explicitées.

Souvent, les données paysagères, dérivées de cartes d'occupation du sol, sont retravaillées soit en calculant la classe dominante au sein d'une maille, soit en mesurant la part de chaque type d'occupation du sol au sein de cette maille (FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). Pour calculer des indices paysagers, différents logiciels ont été développés, le plus utilisé étant FRAGSTATS (MCGARIGAL & MARKS, 1995). Il permet de mesurer des indices a-spatiaux, qui définissent le paysage, ou une classe d'occupation du sol, dans son ensemble, mais il peut aussi, par le principe d'une fenêtre coulissante, calculer des indices spatialisés : à chaque maille de l'espace étudié correspondent ainsi des valeurs

caractérisant la taille, la forme, la connectivité, etc. des mailles qui l'environnent et qui sont contenues dans la fenêtre d'étude. Avec un principe similaire, le logiciel GuidosToolBox mobilise la morphologie mathématique pour catégoriser l'espace : espace-cœur, lisière, corridor, etc. (VOGT & RIITTERS, 2017).

Des variables de structure et de composition de la végétation peuvent aussi être obtenues par le traitement d'images, notamment la télédétection : images satellite multi-capteurs, LiDAR, drone, apportent des données sur la présence de la végétation (par exemple, indice de végétation par différence normalisé NDVI) ou sa structure verticale (hauteurs de végétation) et plusieurs auteurs ont ainsi testé l'utilisation de ces données dans des SDM (BRADLEY & FLEISHMAN, 2008 ; VALLECILLO *et al.*, 2009 ; WILSON *et al.*, 2013 ; FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014).

Ainsi, des variables paysagères peuvent être créées de multiples façons. Toutefois, la pertinence du modèle de répartition d'espèce et des prédictions qu'il permet dépend de la qualité des données utilisées pour le construire (TATTONI *et al.*, 2012). De plus, la quantité de variables-prédicteurs doit être limitée et dépend du nombre d'observations de l'espèce étudiée (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000 ; FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). L'identification des variables appropriées et leur nombre doit constituer un préalable à la modélisation. Un grand nombre de variables peut améliorer la précision du modèle mais en réduire la force prédictive (FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). Enfin, la performance du modèle est améliorée lorsque les variables sont de nature différente : ainsi, il apparait pertinent de choisir des données décrivant les structures horizontales et verticales du paysage et les caractéristiques du terrain (WILSON *et al.*, 2013).

L'objectif de ce chapitre est donc d'interroger la possibilité d'intégrer des variables paysagères dans le modèle de répartition de trois espèces de rainettes suivies dans le cadre du programme : *Hyla arborea*, *Hyla molleri* et *Hyla meridionalis*. Il s'agira d'étudier la pertinence d'utiliser des variables construites avec les méthodes d'écologie du paysage et des données d'occupation du sol disponibles dans la région en tant que prédicteurs pour le modèle de répartition régional. Cela semblerait intéressant puisque, par leur correspondance avec les échelons d'action politique, les modèles créés à l'échelon du paysage sont les plus pertinents pour jouer leur rôle d'aide à la décision en matière d'environnement (FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014).

14.2 Matériel et Méthodes

14.2.1 Données utilisées

Les données d'occurrence des trois espèces étudiées sont issues de la base de données répertoriées par l'association Cistude Nature depuis 2004 dans le cadre notamment des Atlas des Amphibiens d'Aquitaine. Ainsi, l'aire de cette étude est l'ancienne région Aquitaine et sera étendue à l'ensemble de la Nouvelle-Aquitaine lors de l'acquisition des données pour les anciennes régions Limousin et Poitou-Charentes. Ces données prennent la forme d'un fichier vectoriel de points utilisable dans un logiciel SIG. Elles ont été exportées vers un tableur afin de correspondre au format attendu par le package BIOMOD2 (GEORGES & THUILLER, 2013).

Les données d'occupation du sol sont issues du référentiel aquitain d'occupation du sol à grande échelle (OCS-GE). Fabriquées par photo-interprétation, elles sont disponibles au format vectoriel, pour les années 2000, 2009 et 2015 pour les départements de l'ancienne région Aquitaine (en 2020, des cartes seront disponibles pour la région Nouvelle-Aquitaine pour les années 2009 et 2015). L'unité minimale cartographiée est de 10 000 m² (soit une maille de 100 m de côté) pour les territoires agricoles, forêts et milieux semi-naturels, zones humides et surfaces en eau et de 1 000 m² pour les territoires artificialisés. La résolution thématique disponible correspond au niveau 4 de la base de données CORINE Land Cover, et dont les classes sont adaptées aux types d'occupation du sol présents dans la région.

Les résultats obtenus avec cette base de données seront confrontés à ceux construits avec les données CORINE Land Cover, d'une résolution spatiale moindre (unité minimale cartographiée 25 000 m², soit une maille de 500 m de côté).

Afin d'être utilisables par la suite avec le package BIOMOD2, qui impose une même projection cartographique pour toutes les variables explicatives, toutes les données utilisées sont reprojetées selon le système Lambert II étendu (EPSG : 27572) afin de correspondre à celui des données climatiques qu'il s'agit de ne pas transformer spatialement.

14.2.2 Méthode de préparation des variables paysagères

Les variables paysagères explorées dans ce chapitre correspondent au type d'occupation du sol présent dans des mailles de tailles diverses. Les mailles de 8 kilomètres de côté, qui correspondent au maillage des données Météo France, ont été subdivisées selon la résolution spatiale de création des données d'occupation du sol : des mailles de 500 mètres de côté pour CORINE Land Cover (CLC) et des mailles de 100 mètres de côté pour le Référentiel aquitain d'occupation du sol à grande échelle (OCS-GE). Le schéma suivant présente une comparaison des résolutions spatiales des différents jeux de données (Fig. 231).

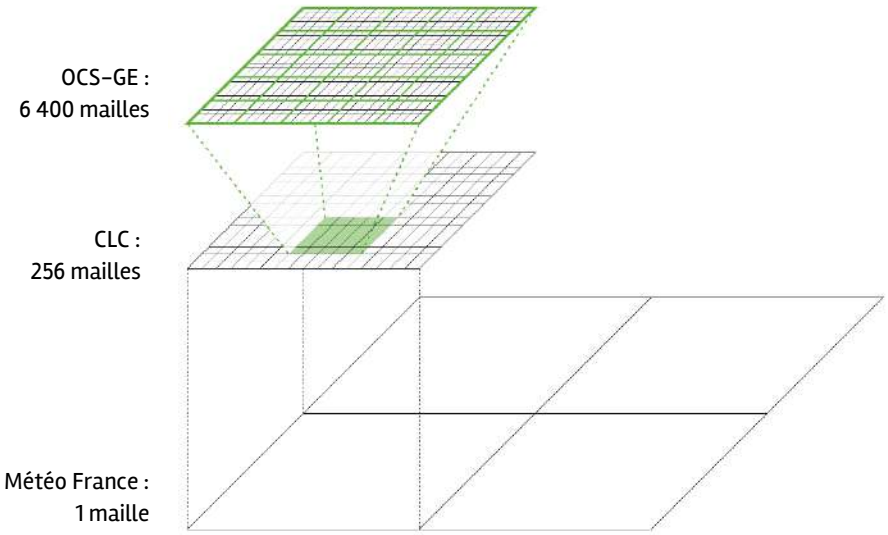


Fig. 231. L'enjeu de l'articulation des mailles de différentes résolutions spatiales : une maille Météo France contient 256 mailles de CORINE Land Cover et 6 400 mailles du Référentiel aquitain

L'objectif étant de constituer un jeu de données paysagères et de tester les possibilités d'articuler des données de plusieurs résolutions, un même protocole de préparation et d'analyses a été effectué sur les deux sources de données (CLC et OCS-GE). Il est décrit dans la figure suivante (Fig. 232). Par un principe de jointure spatiale, les informations sur les types d'occupation du sol sont associées aux mailles. Cela permet d'obtenir d'une part l'information du type dominant, c'est-à-dire celui dont la surface est majoritaire au sein de chaque maille ; d'autre part la composition de chaque maille, c'est-à-dire le détail de la surface de chaque type d'occupation du sol présent. Ces informations peuvent être projetées cartographiquement, permettant une première analyse visuelle, et leurs tables attributaires analysées statistiquement. Pour que les jeux de données soient comparables, la même résolution thématique est utilisée : le niveau 3 de la nomenclature CLC.

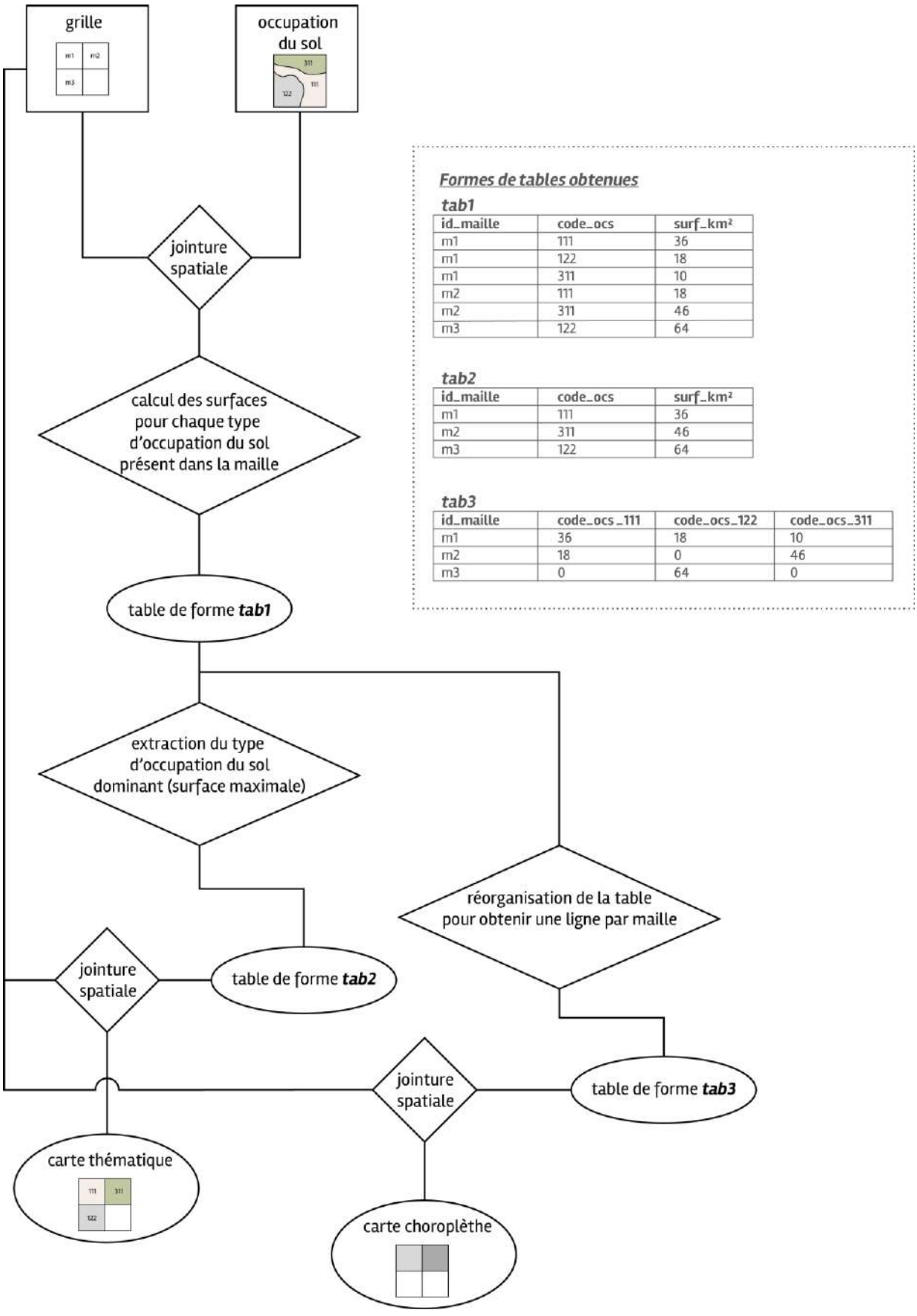


Fig. 232. Protocole de préparation et d'analyse des données

Les jointures spatiales et calculs permettant d'obtenir les tables de forme 1 et 2 et les cartes thématiques ont été effectués avec les couches d'occupation du sol au format vectoriel par des requêtes SQL (Fig. 233).

```
   -- Pour avoir une table avec pour chaque case de la grille la surface de chacun
des postes d'occupation du sol
   create table jointure_24_ocsge_grille8000 as
   select g.id_maille, o.code15niv3, sum(st_area(st_intersection(o.geom,
g.geom)))/1000000 as surf_km2
   from mailles_meteofrance_nouvelleaquitaine as g, pigma_ocs_15_d24 as o
   where st_intersects(o.geom, g.geom)
   group by g.id_maille, o.code15niv3
   order by g.id_maille;

   -- pour calculer à partir de la couche créée précédemment pour chaque case de la
grille le poste majoritaire et sa surface
   create table jointure_24_ocsge_grille8000max as
   select j.id_maille, j.code15niv3, j.surf_km2
   from (
       select id_maille, max(surf_km2) as max_surf_km2
       from jointure_mf_ocs24
       group by id_maille
   ) s join jointure_24_ocsge_grille8000 as j
   on s.id_maille = j.id_maille and s.max_surf_km2 = surf_km2
   order by j.id_maille;

   -- avec la géométrie
   create table jointure_24_ocsge_grille8000max_geom as
   select j.id_maille, j.code15niv3, j.surf_km2, g.geom
   from jointure_24_ocsge_grille8000max as j, mailles_meteofrance_nouvelleaquitaine
as g
   where j.id_maille = g.id_maille;
```

Fig. 233. Script modèle de requête SQL pour l'extraction des données d'occupation du sol au sein des mailles

Le tableau suivant présente les différentes requêtes lancées selon ce modèle, en fonction des données utilisées (Tab. XC).

Tab. XC. Lancements des requêtes

Requête	Fichier grille	Fichier occupation du sol	Résolution recherchée
1	mailles_meteofrance	CLC_Aquitaine	8 000 mètres
2	mailles_meteofrance	OCS-GE_24	8 000 mètres
3	mailles_meteofrance	OCS-GE_33	8 000 mètres
4	mailles_meteofrance	OCS-GE_40	8 000 mètres
5	mailles_meteofrance	OCS-GE_47	8 000 mètres
6	mailles_meteofrance	OCS-GE_64	8 000 mètres
7	mailles_meteofrance	OCS-GE_limit	8 000 mètres
8	grille_500m	CLC_Aquitaine	500 mètres
9	grille_100m	OCS-GE_33	100 mètres

Les données CLC étant disponibles pour l'ensemble de la région, le calcul est réalisé directement à cet échelon. En revanche, les données OCS-GE sont disponibles à l'échelon départemental. Une fusion des fichiers aurait abouti à un fichier lourd et des temps de traitements suivants plus longs, les calculs ont donc été effectués à l'échelon des départements et assemblés *a posteriori*. Les mailles correspondant aux limites des départements ont en revanche nécessité au préalable une fusion des

données OCS-GE afin de prendre en compte l'ensemble de la maille et pas uniquement la partie située dans un département en particulier. Ainsi, pour ces mailles en limites de département, les résultats de la couche fusionnée viennent remplacer ceux des calculs par département.

Pour l'occupation du sol renseignée avec le Référentiel aquitain, certaines mailles de 8 km de côté ont une information incomplète : ainsi, lorsque les superficies des différents types d'occupation du sol au sein des mailles sont additionnées, 160 mailles ont des superficies inférieures à 63 km². Elles correspondent aux mailles en limites régionales : c'est l'effet de bord lié à la construction de la base de données. Ce nombre pourrait être réduit, pour les mailles situées à l'Ouest et correspondant à l'Océan Atlantique, en augmentant la taille des entités correspondant au type « Mers et océans » de telle sorte que la maille soit pleinement renseignée. Cela concerne une trentaine de mailles. En utilisant la base de données CORINE Land Cover, il suffit d'aller rechercher l'information avec les données concernant les régions limitrophes.

Enfin, la couche du Référentiel aquitain pour l'année 2015 possède quelques entités dont le type d'occupation du sol est inconnu et noté 99. Pour ces mailles, un travail peut être effectué en récupérant le type d'occupation du sol de l'année 2009, à condition d'observer une régularité de la présence de ce type dans les millésimes précédents. Ces mailles sont principalement situées en zone montagneuse où l'occupation du sol est plutôt stable dans le temps.

Les tables de forme 3 et les cartes choroplèthes sont issues d'un traitement « Pivot table » effectué dans le logiciel SIG (le champ « pivot » étant le code d'occupation du sol et le champ « valeur » étant la surface). Ce traitement permet d'obtenir l'information de composition interne, en regroupant les informations en une ligne par maille. Ces tables ont fait l'objet de quelques analyses statistiques, permettant d'une part d'explorer et de qualifier le jeu de données. D'autre part, elles seront reprises pour la création d'indices paysagers renseignant la composition des mailles.

14.2.3 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été menées sur les tables de forme tab3 (Fig. 232), pour les mailles de 8 km de côté avec les bases de données CLC et OCS-GE, et pour les mailles de 500 m de côté avec la base de données CLC. Les analyses pour les mailles de 100 m de côté avec la base de données OCS-GE portent sur des jeux de données de taille plus conséquente et sont donc encore en cours.

L'objectif des analyses statistiques est dans un premier temps de caractériser les jeux de données, et plus particulièrement de renseigner la manière dont la composition interne des mailles est retranscrite par chaque jeu de données.

Tout d'abord, le nombre de types d'occupation du sol différents au sein d'une maille est calculé. Cela permet de rechercher ensuite le nombre, et la fréquence, des mailles en fonction de cette composition. Il faut rappeler que pour pouvoir comparer les jeux de données, la nomenclature de niveau 3 est utilisée. Le nombre possible de types d'occupation du sol au sein d'une maille varie de 1 à 30 pour les mailles de 8 km de côté. Un histogramme de fréquence est réalisé afin de déterminer la méthode de discrétisation adaptée à la distribution des données. L'amplitude étant relativement importante, le nombre de types d'occupation du sol est regroupé de 5 en 5.

Tab. XCI. Matrice permettant de calculer la fréquence des mailles en fonction de leur composition pour la réalisation de l'histogramme de fréquence

Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille	Nombre de mailles concernées	Fréquence (en %)
De 0 à 5		
De 6 à 10		
De 11 à 15		
De 16 à 20		
De 21 à 25		
Plus de 25		
Total		

Les histogrammes de fréquence montrent des distributions dissymétriques (Fig. 234). Il y a 761 mailles de 8 km de résolution. D'après la méthode de Huntsberger, 10 classes sont donc nécessaires et d'après le coefficient de Brooks-Carruthers, le nombre de classes ne doit pas dépasser 14. Pour la discrétisation, la méthode des moyennes emboitées sera donc utilisée. Les bornes correspondront à la moyenne et aux moyennes de second et de troisième ordre, puisqu'un quatrième ordre aboutirait à un nombre trop élevé de classes (16).

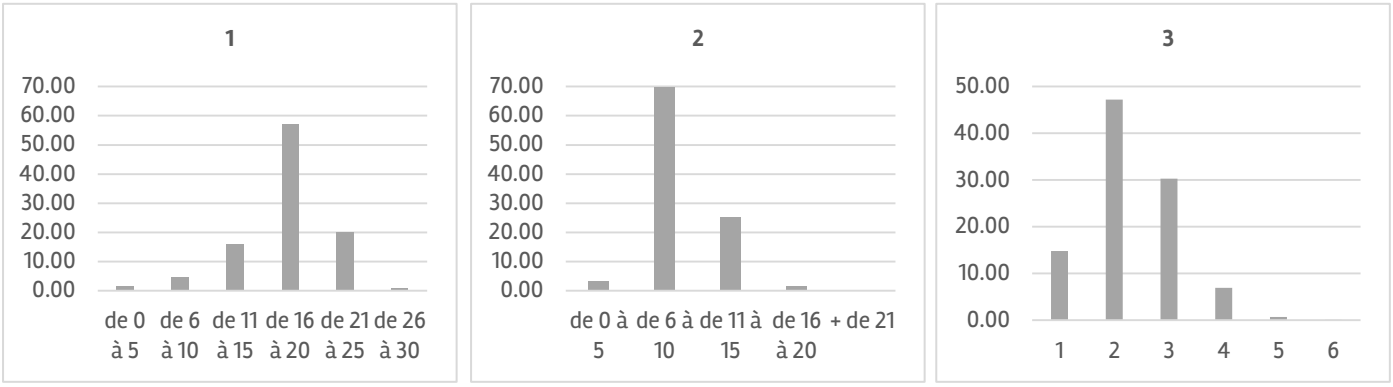


Fig. 234. Histogrammes de fréquence du nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille. 1- Référentiel aquitain (maille 8 km) ; 2- CORINE Land Cover (maille 8 km) ; 3- CORINE Land Cover (maille 500 m)

Ces calculs sont répétés en prenant en compte le type d'occupation du sol dominant de la maille. Celui-ci est rapporté à son appartenance au niveau 1 de la nomenclature (1 : territoires artificialisés, 2 : territoires agricoles, 3 : forêts et milieux semi-naturels, 4 : zones humides, 5 : surfaces en eau). Ainsi, plusieurs colonnes sont ajoutées au modèle du tableau des fréquences décrit précédemment (Tab. XCII). L'objectif est d'observer si les mailles les plus hétérogènes sont liées à un type d'occupation du sol dominant.

Tab. XCII. Exemple du tableau permettant de calculer la fréquence des mailles en fonction de leur composition et du type d'occupation dominant

Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille	Nombre de mailles concernées dont la surface dominante est de type 1	Fréquence (en %)	Nombre de mailles concernées dont la surface dominante est de type 2	Fréquence (en %)	...	Fréquence (en %)	Nombre de mailles concernées dont la surface dominante est de type 5	Fréquence (en %)
De 0 à 5								
De 6 à 10								
De 11 à 15								
De 16 à 20								
De 21 à 25								
Plus de 25								
Total								

Enfin, la proportion occupée par le poste dominant au sein de la maille est calculée. L'histogramme de fréquence montre une distribution dissymétrique avec deux modes pour les mailles OCS-GE et une simple distribution dissymétrique pour les mailles CLC (Fig. 235). Afin de correspondre au premier cas, et pour permettre la comparaison des deux sources de données, cette variable est discrétisée selon la méthode des déciles.

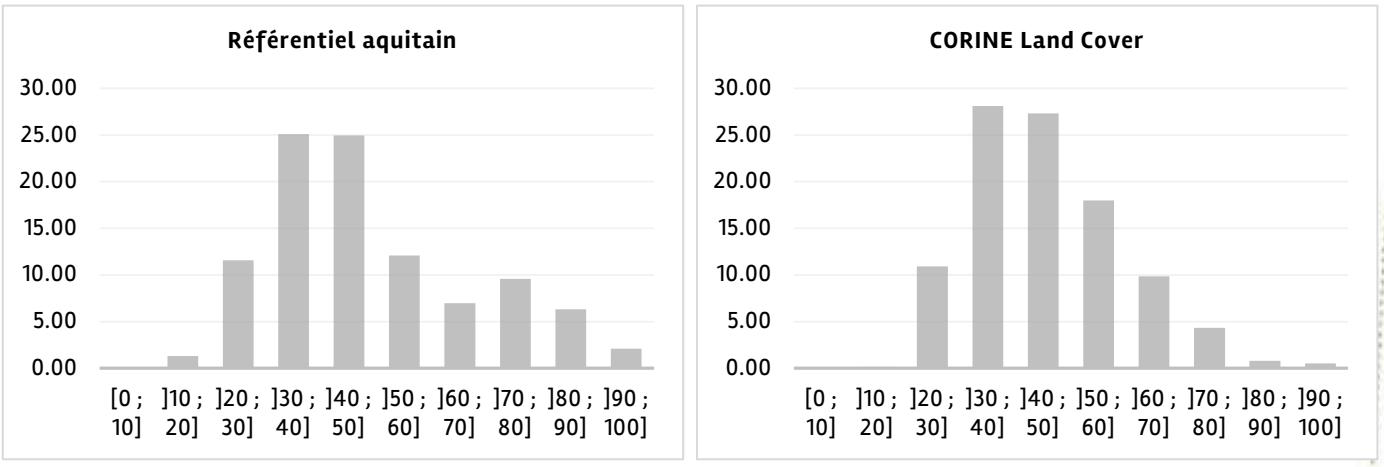


Fig. 235. Histogrammes de fréquence de la proportion occupée par le poste dominant au sein de la maille

Les résultats de ces analyses statistiques servent ensuite à une projection cartographique, qui permet d'autres analyses et notamment une mise en relation avec les points de présence des espèces étudiées.

14.2.4 Analyses cartographiques

Plusieurs séries de cartes ont été réalisées : des cartes thématiques, qui décrivent le type d'occupation du sol dominant, et des cartes choroplèthes, qui décrivent la composition interne de la maille (Fig. 232). Ces cartes permettent la visualisation et la spatialisation des informations analysées statistiquement.

- Cartes thématiques

Les cartes thématiques renseignent sur le type d'occupation dominant, c'est-à-dire celui dont la superficie est la plus élevée. Pour la résolution spatiale de 8 km, les deux bases de données, CLC et OCS-GE, sont comparées. La résolution spatiale correspondant à la construction des bases de données (500 m pour CLC, 100 m pour OCS-GE) permet d'affiner la visualisation et d'observer immédiatement les « manques » de la résolution 8 km pour renseigner sur le paysage.

Pour être facilement comparables, le niveau 3 de la nomenclature est utilisé pour tous les jeux de données et les couleurs utilisées sont les mêmes (codes définis par CLC).

- Cartes choroplèthes

Les cartes choroplèthes permettent de décrire la composition interne des mailles de 8 km de côté. Ainsi, elles complètent et apportent un contrepoint aux cartes précédentes en précisant notamment la part de la superficie occupée par le type d'occupation dominant, ou le nombre de types d'occupation du sol différents présents dans les mailles.

- Mise en lien avec les données d'occurrence des espèces étudiées

Pour une première approche de la corrélation entre la présence des espèces étudiées et les informations analysées statistiquement et cartographiquement, une jointure spatiale est réalisée entre le fichier de points de présence et les cartes précédentes. Il s'agit de mettre en regard la présence des espèces avec les caractéristiques de leur habitat telles qu'elles ont été définies par les analyses précédentes.

14.3 Résultats

Les résultats présentés dans ce chapitre sont organisés en deux parties. D'abord, les effets de la résolution spatiale sur la caractérisation de l'occupation du sol et son lien avec la présence des espèces étudiées sont exposés (1). Ensuite, la composition des mailles et la configuration des patrons paysagers sont décrites et mises en relation avec la présence des espèces étudiées (2).

14.3.1 Comparaison des deux bases de données

Les cartes thématiques présentées dans la figure suivante rendent compte du type d'occupation du sol dominant, au sein de mailles de différentes résolutions spatiales (Fig. 236). Ainsi, en Dordogne, l'habitat de type forêt de feuillus, reconnu par le Référentiel aquitain, apparait comme systèmes culturaux et parcellaires complexes dans CORINE Land Cover. En Gironde et dans les Landes, l'hétérogénéité au sein de la forêt de conifères, reconnue par le Référentiel aquitain, est classée comme des espaces forestiers et de végétation arbustive en mutation selon CORINE Land Cover.

Sur la carte construite avec le Référentiel aquitain, de grandes unités se dessinent : forêt de conifères du triangle landais, territoires agricoles dans le Lot-et-Garonne et dans la zone limitrophe des Landes et des Pyrénées-Atlantiques, forêt de feuillus en Dordogne et en Pyrénées-Atlantiques, vignobles principalement dans l'Entre-Deux-Mers girondin. Dans la carte de CORINE Land Cover, ces unités semblent « dérangées » par une hétérogénéité interne.

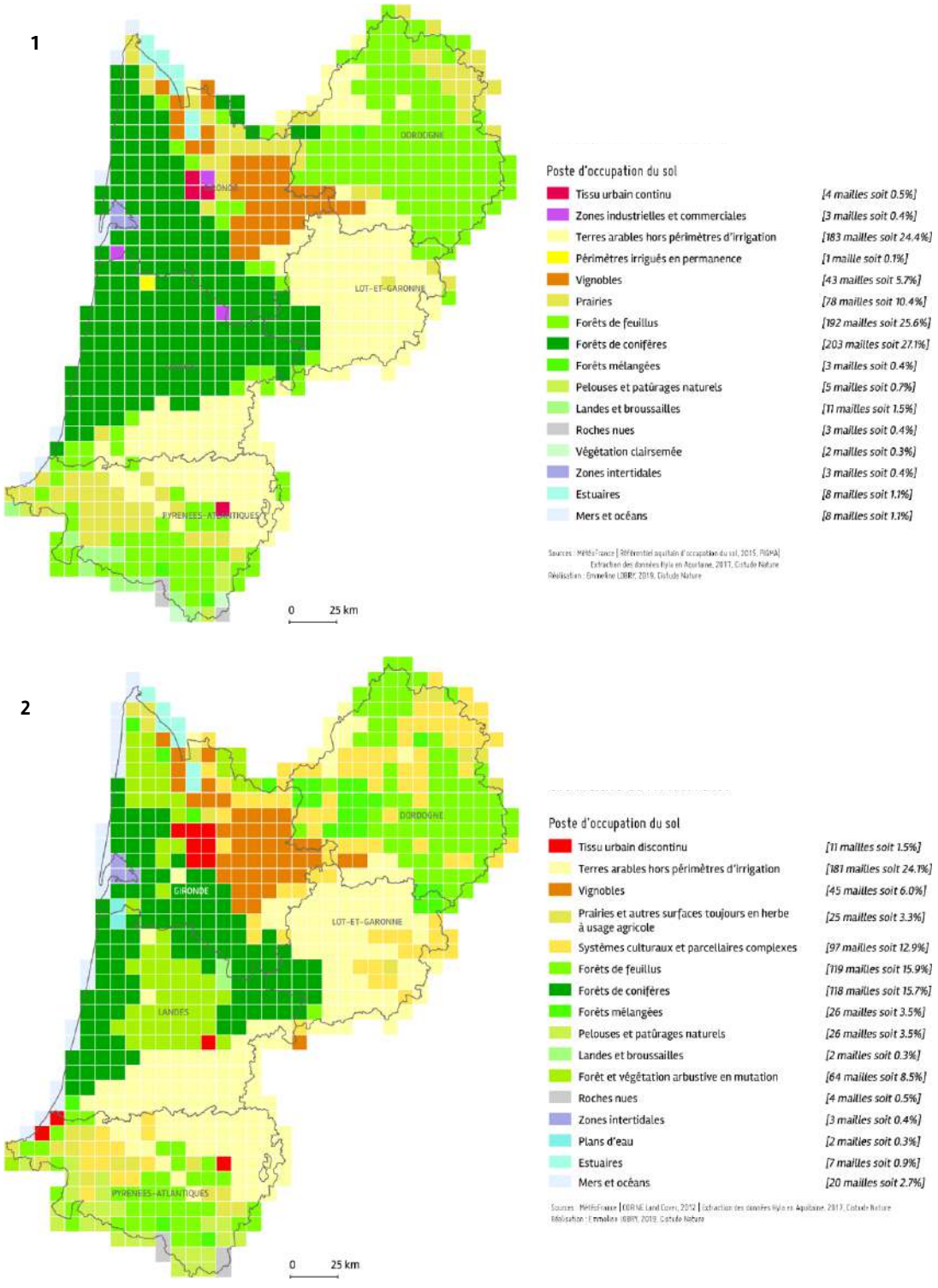


Fig. 236. L'occupation du sol dominante en Aquitaine au sein des mailles de 8 km de résolution selon le Référentiel aquitain (1) et CORINE Land Cover (2)

Par une jointure spatiale, l'information sur le type d'occupation du sol dominant dans la maille est attribuée aux points de présence des rainettes qui se trouvent dans la maille. Les cartes suivantes montrent le résultat de cette opération en fonction des bases de données utilisées (Fig. 237).

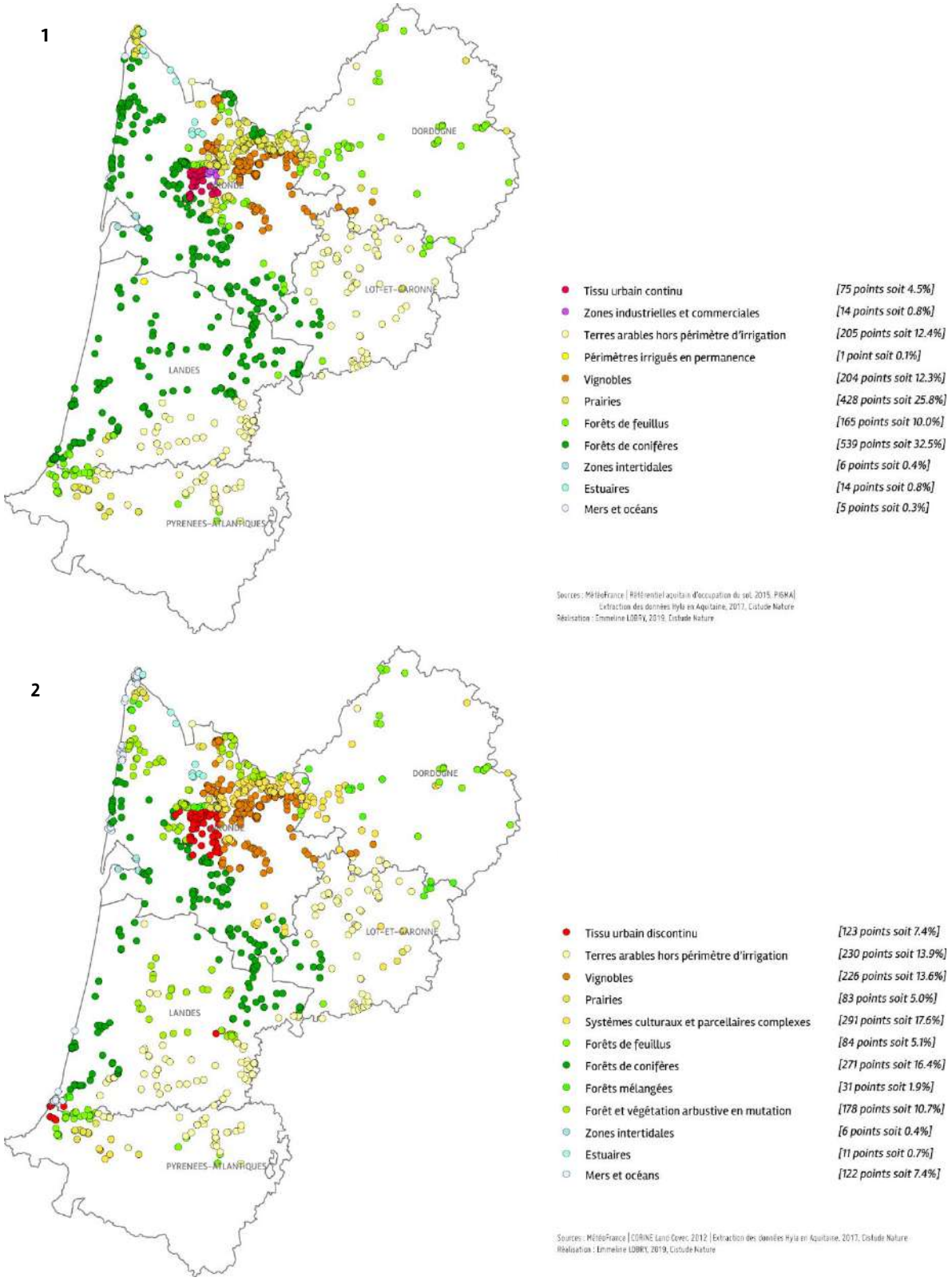


Fig. 237. Correspondance entre présence des espèces et types d'occupation du sol dominants selon le Référentiel aquitain (1) et CORINE Land Cover (2)

Le tableau suivant compare le rattachement des points de présence aux postes dominants des mailles de 8 km de résolution (Tab. XCIII). En effet, avec le Référentiel aquitain, la présence de ces espèces se trouve dans les forêts de conifères, dans les prairies et dans le tissu urbain continu, alors qu'elle est située dans la forêt de conifères dans une moindre mesure, dans les systèmes culturaux, dans les espaces forestiers en cours de mutation et dans le tissu urbain discontinu avec CORINE Land Cover.

Tab. XCIII. Comparaison de la part des points de présence d'au moins une espèce Hyla rattaché à un type d'occupation du sol dominant, selon le Référentiel aquitain et CORINE Land Cover

	Référentiel aquitain	***CORINE Land Cover***
Forêts de conifères	32.5 %	16.4 %
Prairies	25.8 %	5.0 %
Systèmes culturaux et parcellaires complexes	–	17.6 %
Terres arables hors périmètre d'irrigation	12.4 %	13.9 %
Vignobles	12.3 %	13.6 %
Forêt et végétation arbustive en cours de mutation	–	10.7 %
Forêts de feuillus	10.0 %	5.1 %
Tissu urbain discontinu	–	7.4 %
Mers et océans	0.3 %	7.4 %
Tissu urbain continu	4.5 %	–
Forêts mélangées	0.0 %	1.9 %
Estuaires	0.8 %	0.7 %
Zones industrielles et commerciales	0.8 %	–
Zones intertidales	0.4 %	0.4 %
Périmètres irrigués en permanence	0.1 %	–
Pelouses et pâturages naturels	0.0 %	0.0 %
Landes et broussailles	0.0 %	0.0 %
Roches nues	0.0 %	0.0 %
Végétation clairsemée	0.0 %	–
Plans d'eau	–	0.0 %

NB. 0.0% : pas de présence de Hyla *mais poste présent sur le territoire / – : poste absent du territoire*

Des cartes montrant le type d'occupation dominant au sein des mailles dont la résolution spatiale de rendu correspond à celle de sa construction ont été réalisées pour le département de la Gironde (sur la Fig. 238, avec (1) la donnée CORINE Land Cover à 500 m de résolution et (2) le Référentiel aquitain à 100 m de résolution). La quantité d'information contenue dans ces cartes est bien plus importante : alors qu'il est constitué de 203 mailles de 8 km de résolution, le département girondin est caractérisé par 1 299 200 mailles de 100 m de résolution.

Ainsi, l'hétérogénéité qui apparaissait à la résolution 8 km dans les données CORINE Land Cover se retrouve dans la carte à 500 m de résolution : les espaces classés en forêt de conifères et ceux classés en forêt et végétation arbustive en mutation s'entremêlent.

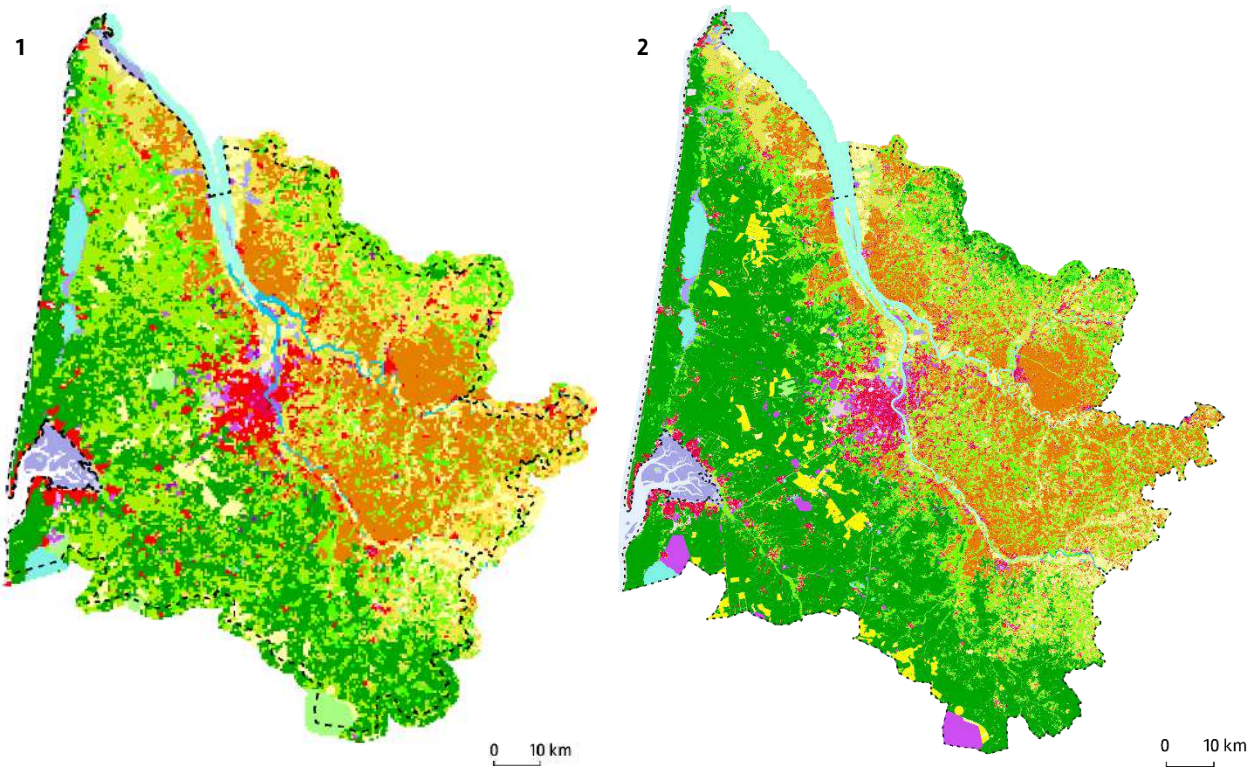


Fig. 238. L'occupation du sol dominante en Gironde au sein des mailles de 500 m de résolution selon CORINE Land Cover 2012 (1) et des mailles de 100 m de résolution selon le Référentiel aquitain 2015 (2)

Les tableaux suivants comparent les résultats de l'attribution du type d'occupation du sol dominant aux points de présence situés dans la maille, en fonction de la base de données et de la résolution utilisée.

Le premier présente les résultats pour les cartes créées avec CORINE Land Cover, aux résolutions 8 km et 500 m (Tab. XCIV). D'après cette base de données, à 8 km de résolution, les points de présence des rainettes seraient situés dans les systèmes culturaux et parcellaires complexes et les vignobles (44.45 % des points de présence), les forêts de conifères et espaces forestiers en mutation (28.68 %) et le tissu urbain discontinu (10.35 %). Lorsque les données sont retravaillées à 500 m de résolution, la part des points de présence dans les territoires agricoles cités diminue (23.85 %), au profit d'un autre type d'occupation du sol agricole : les prairies et surfaces en herbe à usage agricole (15.84 %). La présence des rainettes dans les forêts de conifères et les espaces forestiers en mutation est confirmée (30.89 %) et complétée par une présence dans des forêts de feuillus et des forêts mélangées (8.51 %). Enfin, il faut remarquer l'apparition du poste marais intérieurs (4.30 %).

Tab. XCIV. Comparaison de la part des points de présence d'au moins une espèce Hyla rattachés à un type d'occupation du sol dominant, d'après CORINE Land Cover, selon deux résolutions spatiales

	500 m	8 km
Systèmes culturaux et parcellaires complexes	18.77 %	23.65 %
Vignobles	5.08 %	20.80 %
Prairies et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole	15.84 %	6.08 %
Forêt et végétation arbustive en mutation	15.05 %	13.68 %
Forêts de conifères	9.09 %	15.00 %
Tissu urbain discontinu	9.19 %	10.35 %
Mers et océans	0.10 %	7.03 %
Forêts de feuillus	4.40 %	0.28 %
Marais intérieurs	4.30 %	–
Forêts mélangées	4.11 %	1.23 %

NB. Seules les valeurs > 3.00% sont représentées dans ce tableau / – : poste absent sur le territoire

Le second tableau présente les résultats pour les cartes créées avec le Référentiel aquitain, aux résolutions 8 km et 100 m (Tab. XCV). D'après cette base de données, les points de présence des rainettes sont situés principalement dans les prairies et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole et dans les forêts de conifères (66.31% pour la résolution 8 km, 42.89 % pour la résolution 100 m). La diminution de la proportion des points attribués à ces deux postes d'occupation du sol entre les deux résolutions est notable. La présence des rainettes dans les territoires artificialisés varie : la carte de 8 km de résolution n'identifie que des espaces urbains continus comme poste dominant, alors que celle à 100 m de résolution différencie des espaces urbains continus, discontinus et des zones industrielles et commerciales. Au total, la présence est plus importante dans les espaces artificialisés dans la carte de 100 m de résolution que dans celle de 8 km de résolution (respectivement 18.67 % et 8.62 %).

Tab. XCV. Comparaison de la part des points de présence d'au moins une espèce Hyla rattachés à un type d'occupation du sol dominant, d'après le Référentiel aquitain, selon deux résolutions spatiales

	100 m	8 km
Prairies et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole	25.89 %	37.66 %
Forêts de conifères	17.00 %	28.65 %
Vignobles	3.16 %	19.07 %
Forêts de feuillus	10.97 %	3.19 %
Tissu urbain discontinu	9.58 %	–
Tissu urbain continu	6.03 %	7.26 %
Marais intérieurs	5.34 %	–
Landes et broussailles	4.94 %	–
Plans d'eau	3.26 %	–
Zones industrielles et commerciales	3.06 %	1.36 %

NB. Seules les valeurs > 3.00% sont représentées dans ce tableau / – : poste absent sur le territoire

Les figures suivantes comparent la proportion des points de présence dans l'habitat (tons foncés) et la proportion de la présence de cet habitat dans le département (tons clairs) dans les cartes réalisées avec le Référentiel aquitain. Le tableau permet de mettre en parallèle les résultats obtenus en fonction des résolutions spatiales utilisées (Tab. XCVI). Le graphique permet de synthétiser ces résultats (Fig. 239).

La proportion des points de présence des rainettes dans un type d'occupation ne correspond pas à celle de la superficie totale de ce type d'occupation du sol dans le département. Les résultats avec la

carte de 100 m de résolution montrent que les prairies, marais intérieurs, landes et broussailles et plans d'eau concentrent près de 40 % des points de présence de rainettes alors que ces types d'occupation du sol représentent 13.5 % du territoire girondin. A l'inverse, les forêts de conifères et vignobles constituent presque la moitié du territoire et rassemblent un cinquième des points de présence. A la résolution de 8 km, le constat pour les prairies et les forêts de conifères restent valables. En revanche, un équilibre est visible entre la proportion de présence des rainettes et la part de la superficie du département classée en vignobles.

Tab. XCVI. Disponibilité des types d'occupation du sol rattachés à la présence des rainettes

	100 m		8 km	
	Part des points de présence Hyla	**Part de la superficie du département**	**Part des points de présence Hyla**	**Part de la superficie du département**
Prairies	25.89 %	10.85 %	37.66 %	10.34 %
Forêts de conifères	17.00 %	34.40 %	28.65 %	47.78 %
Vignobles	3.16 %	12.48 %	19.07 %	20.20 %
Forêts de feuillus	10.97 %	11.76 %	3.19 %	5.91 %
Tissu urbain discontinu	9.58 %	4.03 %	–	–
Tissu urbain continu	6.03 %	2.35 %	7.26 %	1.48 %
Marais intérieurs	5.34 %	0.37 %	–	–
Landes et broussailles	4.94 %	1.09 %	–	–
Plans d'eau	3.26 %	1.25 %	–	–
Zones industrielles et commerciales	3.06 %	2.23 %	1.36 %	1.48 %

NB. Seules les valeurs > 3.00% sont représentées dans ce tableau / – : poste absent sur le territoire

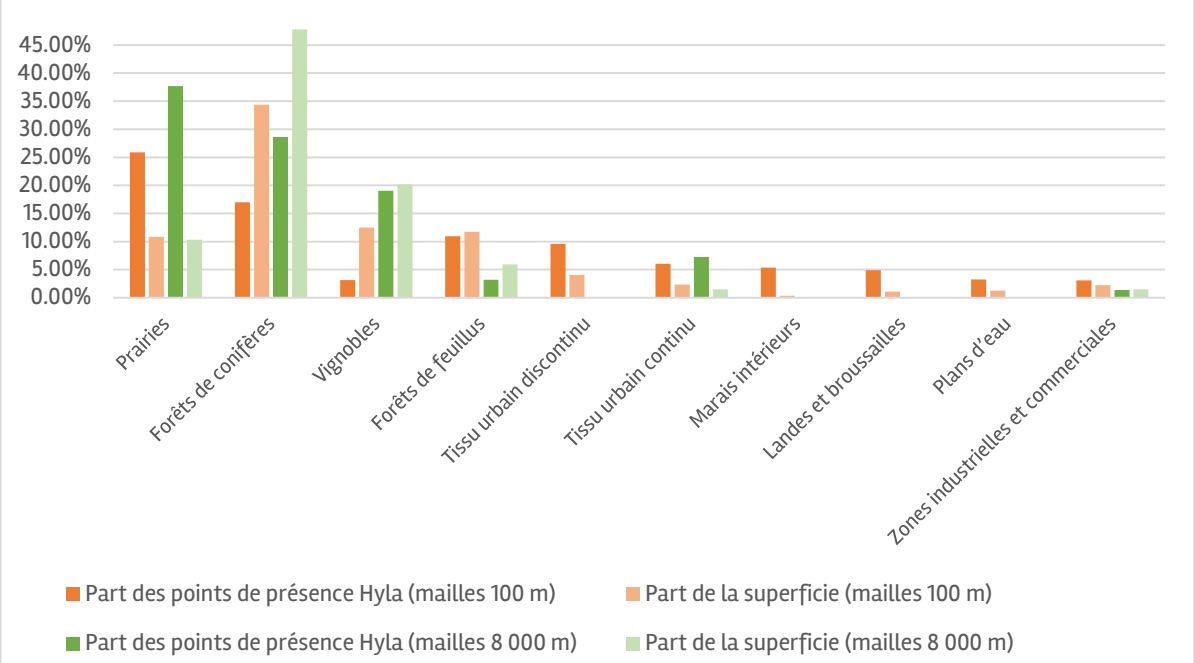


Fig. 239. Proportion des points de présence des rainettes et des types d'occupation du sol associés, en Gironde, d'après le Référentiel aquitain

Après avoir comparé les effets des résolutions spatiales sur l'identification des types d'occupation du sol et sur leur relation avec les points de présence des rainettes, la seconde partie des résultats présente une première approche de l'utilisation d'indices paysagers.

14.3.2 Composition et configuration internes des mailles de 8 km de résolution

Les résultats présentés ici constituent une première approche pour le développement d'une méthode visant à intégrer les informations internes aux mailles de 8 km de résolution. Ces informations sont disponibles lorsque les données sont travaillées à une résolution plus fine. L'étude est effectuée à l'échelon régional et mobilise en parallèle les deux bases de données d'occupation du sol.

Le tableau suivant présente la fréquence du nombre de types d'occupation du sol différents au sein des mailles de 8 km de résolution (Tab. XCVII). La donnée « nombre de postes différents » a été discrétisée selon la méthode des moyennes emboitées (cf. 14.2.3, Fig. 234). Les mailles construites avec le Référentiel aquitain (OCS-GE) apparaissent plus hétérogènes que celles construites avec CORINE Land Cover (CLC) : l'amplitude du nombre de types d'occupation du sol est plus élevée (respectivement 29 et 20) et la moyenne est bien supérieure (respectivement 17.6 et 9.3). La valeur la plus proche de la moyenne du nombre de types d'occupation du sol présents dans une maille CLC est la borne de la première classe, soit la moyenne de troisième ordre inférieur, pour OCS-GE (9.3 types).

Tab. XCVII. Un indice de composition : les multiples types d'occupation du sol présents dans les mailles de 8 km de résolution

Référentiel aquitain			**CORINE Land Cover**		
Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille	**Nombre de mailles concernées**	**Fréquence (en %)**	*Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille*	**Nombre de mailles concernées**	**Fréquence (en %)**
[1.0 ; 9.9[	34	4.47 %	[2.0 ; 6.3[	77	10.12 %
[9.9 ; 13.7[	66	8.67 %	[6.3 ; 7.7[	85	11.17 %
[13.7 ; 15.8[	69	9.07 %	[7.7 ; 8.5[	126	16.56 %
[15.8 ; 17.6[	121	15.90 %	[8.5 ; 9.3[	146	19.19 %
[17.6 ; 18.5[	105	13.80 %	[9.3 ; 10.4[	122	16.03 %
[18.5 ; 20.0[	208	27.33 %	[10.4 ; 11.4[	94	12.35 %
[20.0 ; 21.3[	71	9.33 %	[11.4 ; 13.2[	81	10.64 %
[21.3 ; 30.0]	87	11.43 %	[13.2 ; 22.0]	30	3.94 %
Total	*761*	*100.00 %*	*Total*	*761*	*100.00 %*

Les figures suivantes présentent une analyse complémentaire en tenant compte du lien avec le grand type d'occupation du sol dominant dans la maille (Tab. XCVIII et Fig. 240). Pour rappel, ce qui est nommé « grand type » correspond à l'appartenance au niveau 1 de la nomenclature (1 : territoires artificialisés, 2 : territoires agricoles, 3 : forêts et milieux semi-naturels, 4 : zones humides, 5 : surfaces en eau).

Les mailles dont la surface dominante est classée en territoires artificialisés apparaissent très hétérogènes : près de 9 dixièmes de ces mailles appartiennent aux trois classes les plus élevées pour les deux bases de données, c'est-à-dire entre 19 et 30 types d'occupation différents pour les mailles construites avec le Référentiel aquitain, et entre 11 et 22 postes pour les mailles CORINE Land Cover. Les mailles dont les zones humides constituent le poste dominant sont également très hétérogènes : entre 20 et 30 types d'occupation du sol pour les mailles OCS-GE et entre 10 et 13 types d'occupation du sol pour les mailles CLC. Les mailles dont les types dominants sont des territoires agricoles, des forêts et milieux semi-naturels ou des surfaces en eau apparaissent hétérogènes mais les tendances sont moins prononcées que pour les deux grands types cités précédemment.

Tab. XCVIII. Un indice de configuration : homogénéité ou hétérogénéité mise en lien avec le type d'occupation du sol dominant dans les mailles de 8 km de résolution

Référentiel aquitain						CORINE Land Cover					
Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille	**Territoires artificialisés dominants**	**Territoires agricoles dominants**	**Forêts et milieux semi-naturels dominants**	**Zones humides dominantes**	**Surfaces en eau dominantes**	*Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille*	**Territoires artificialisés dominants**	**Territoires agricoles dominants**	**Forêts et milieux semi-naturels dominants**	**Zones humides dominantes**	**Surfaces en eau dominantes**
[1.0 ; 9.9[	0.00	2.26	4.27	0.00	45.00	[2.0 ; 6.3[	0.00	5.65	13.77	0.00	23.33
[9.9 ; 13.7[	16.67	2.90	13.03	0.00	5.00	[6.3 ; 7.7[	0.00	8.76	13.22	0.00	20.00
[13.7 ; 15.8[	0.00	4.19	12.80	0.00	10.00	[7.7 ; 8.5[	9.09	15.82	18.18	0.00	10.00
[15.8 ; 17.6[	0.00	9.35	21.80	0.00	0.00	[8.5 ; 9.3[	0.00	19.49	20.39	0.00	10.00
[17.6 ; 18.5[	0.00	14.84	13.74	0.00	5.00	[9.3 ; 10.4[	0.00	17.23	15.15	33.33	16.67
[18.5 ; 20.0[	50.00	34.52	22.75	0.00	10.00	[10.4 ; 11.4[	9.09	14.97	10.47	0.00	6.67
[20.0 ; 21.3[	16.67	13.23	6.16	33.33	10.00	[11.4 ; 13.2[	36.36	12.15	8.54	66.67	3.33
[21.3 ; 30.0]	16.67	18.71	5.45	66.67	15.00	[13.2 ; 22.0]	45.45	5.93	0.28	0.00	10.00

La figure suivante représente graphiquement ces résultats (Fig. 240). Les fréquences sont compilées et la ligne rouge représente la borne de classe correspondant à la moyenne. Ce graphique permet de visualiser rapidement le résultat énoncé précédemment : les mailles dont la surface dominante est occupée par un grand type d'occupation du sol « territoires artificialisés » ou « zones humides » sont les plus hétérogènes, avec un nombre de types d'occupation du sol différents supérieur à la moyenne. En reliant visuellement les classes, une différence apparait principalement, entre les deux bases de données, pour les mailles dont le grand type dominant est constitué de territoires agricoles. En effet, alors que la majorité des mailles OCS-GE apparaissent plus hétérogènes que la moyenne, il y a autant de mailles CLC dont l'hétérogénéité est supérieure à la moyenne que de mailles dont elle lui est inférieure.

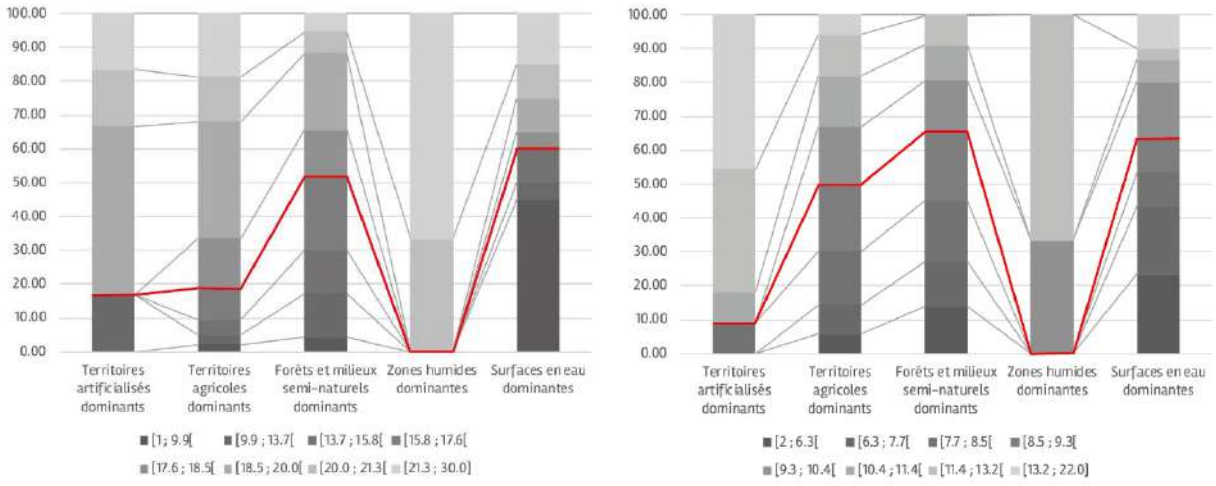


Fig. 240. Configuration des mailles : nombre de postes d'occupation du sol différents au sein de la maille en fonction du grand type dominant.

Les informations présentées statistiquement ont été projetées sous forme de cartes choroplèthes. Les cartes suivantes (Fig. 241 et Fig. 242) visent à exprimer respectivement la composition et la configuration de l'occupation du sol au sein des mailles de 8 km de résolution.

La carte du Référentiel aquitain montre un effet de bord lié au manque de données pour l'ensemble des mailles en limites de région (Fig. 241–1). Les mailles composées du plus petit nombre de types d'occupation du sol différents sont situés dans les unités relativement homogènes : le triangle landais et les Pyrénées.

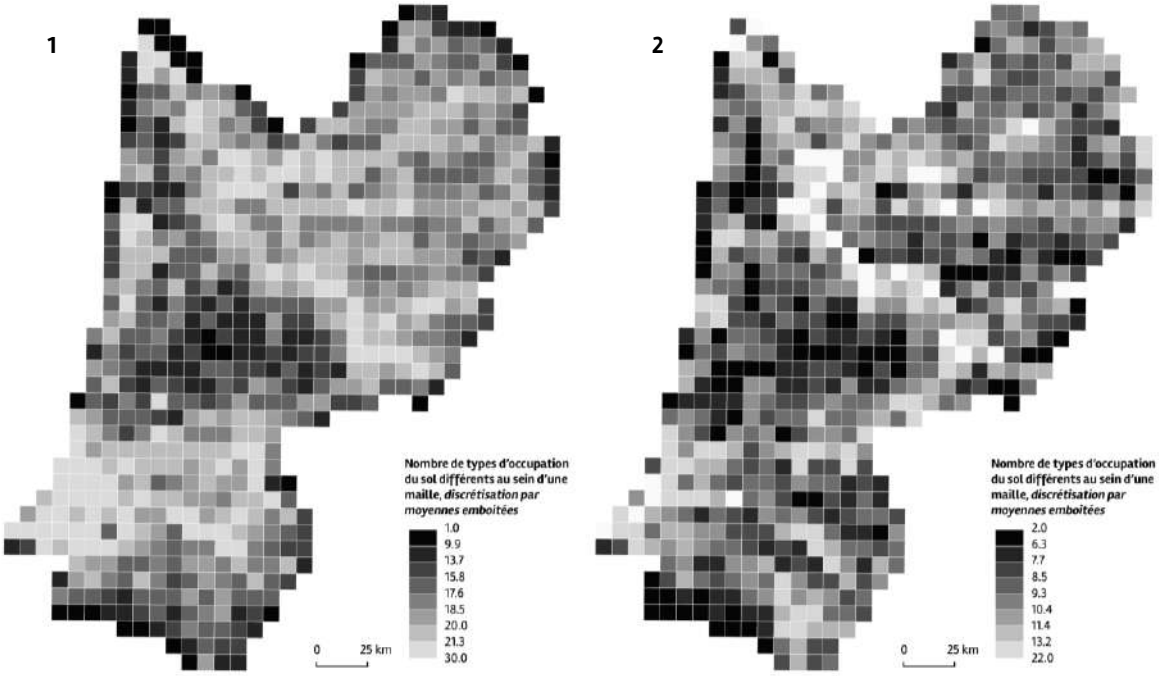


Fig. 241. Le nombre de types d'occupation présents par maille comme indice de composition (1– Référentiel aquitain ; 2– CORINE Land Cover)

Ces cartes permettent de constater que les mailles les plus homogènes se trouvent globalement dans les mêmes espaces, proportion gardée du nombre différent entre les deux bases de données. La carte du Référentiel aquitain (Fig. 242–1) tend à montrer les espaces de transition, plus hétérogènes, entre les unités homogènes. Ce contraste est moins visible sur la carte de CORINE Land Cover (Fig. 242–2).

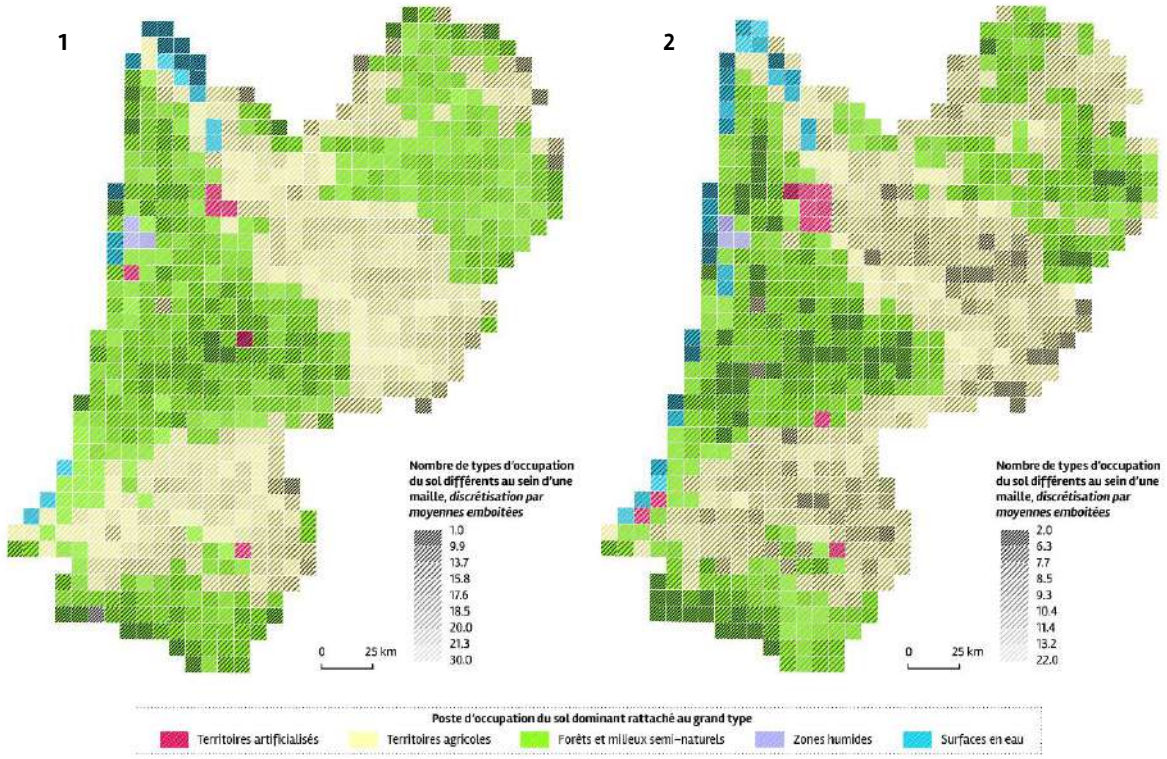


Fig. 242. La composition rattachée au grand type dominant comme indice de configuration (1- Référentiel aquitain ; 2- CORINE Land Cover)

L'objectif de ces analyses est de caractériser les espaces dans lesquels les rainettes sont présentes. Comme précédemment, les variables créées sont donc mises en lien avec les points de présence des trois espèces par le principe d'une jointure spatiale effectuée avec le logiciel de SIG. Le tableau suivant présente la part des points de présence en fonction de la classe renseignant le nombre de types d'occupation du sol différents présents dans la maille (Tab. XCIX). La majorité des points de présence se situent dans des mailles composées de nombreux types d'occupation du sol : respectivement 86.29% et 73.29% des points de présence sont constitués d'un nombre supérieur à la moyenne (de 18 à 30 pour OCS-GE et de 10 à 22 pour CLC).

Tab. XCIX. Composition des mailles dans lesquelles les rainettes sont présentes

Référentiel aquitain			CORINE Land Cover		
Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille	**Nombre de points de présence**	**Fréquence (en %)**	*Nombre de types d'occupation du sol différents présents dans une maille*	**Nombre de points de présence**	**Fréquence (en %)**
[1.0 ; 9.9[	22	1.33 %	[2.0 ; 6.3[	66	3.99 %
[9.9 ; 13.7[	49	2.96 %	[6.3 ; 7.7[	93	5.62 %
[13.7 ; 15.8[	52	3.14 %	[7.7 ; 8.5[	90	5.44 %
[15.8 ; 17.6[	104	6.29 %	[8.5 ; 9.3[	193	11.67 %
[17.6 ; 18.5[	209	12.64 %	[9.3 ; 10.4[	320	19.35 %
[18.5 ; 20.0[	256	15.48 %	[10.4 ; 11.4[	235	14.21 %
[20.0 ; 21.3[	469	28.36 %	[11.4 ; 13.2[	425	25.70 %
[21.3 ; 30.0]	493	29.81 %	[13.2 ; 22.0]	232	14.03 %
Total	*1654*	*100.00 %*	*Total*	*1654*	*100.00 %*

La configuration peut être exprimée par la proportion de surface occupée par le type d'occupation du sol dominant. Cela permet d'observer si le poste dominant est susceptible de « partager » la maille avec d'autres types d'occupation du sol. Les cartes suivantes (Fig. 243) permettent d'observer la proportion de la surface de la maille occupée par le poste dominant. La carte du Référentiel aquitain (1) montre la présence de structures spatiales, plus que la carte de CORINE Land Cover (2). Cela permet de voir que les mailles classées en forêt de conifères sont homogènes alors que d'autres types comme les vignobles et prairies apparaissent dans des mailles plus hétérogènes.

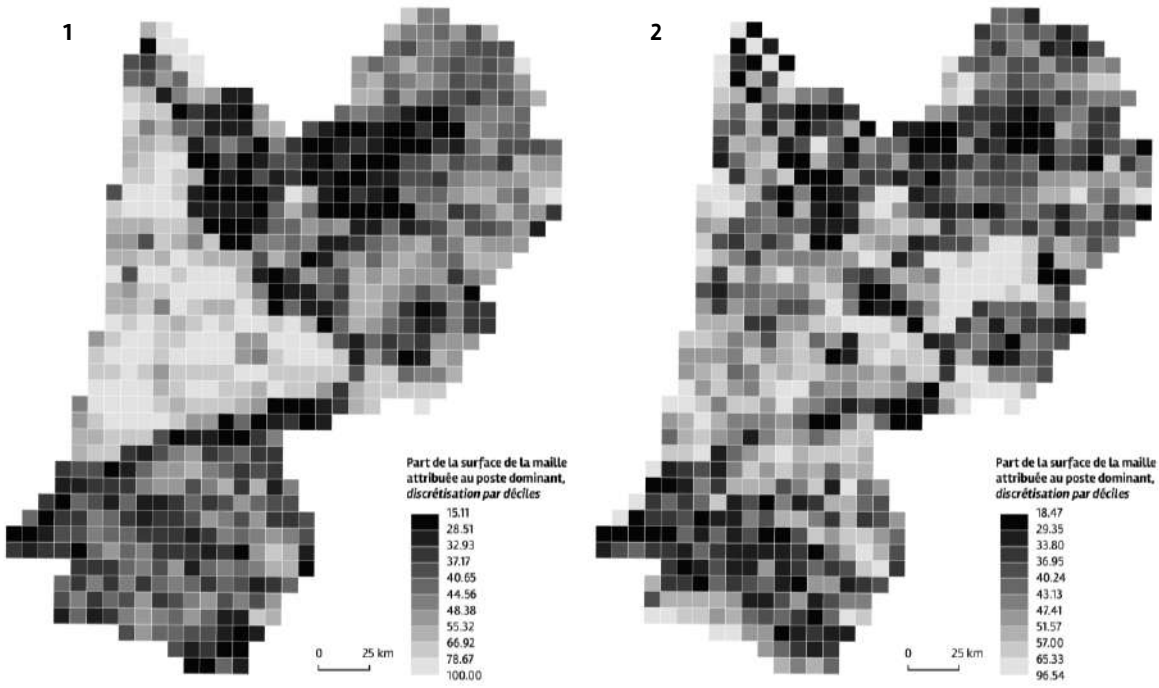


Fig. 243. La proportion occupée par le poste dominant comme indice de l'homogénéité ou de l'hétérogénéité interne de la maille (1– Référentiel aquitain ; 2– CORINE Land Cover)

Le tableau suivant présente la mise en lien de cette variable avec la présence des rainettes (Tab. C). Dans les deux bases de données, la majorité des points de présence se trouve dans les 1er et 2ème déciles, le 4ème décile et les 8 et 9ème déciles. Les 1er et 2ème déciles concentrent un tiers des points de présence.

Tab. C. Importance de la représentativité du poste dominant pour expliquer la présence des rainettes

Référentiel aquitain			**CORINE Land Cover**		
Part de la superficie de la maille occupée par le poste dominant	**Nombre de points de présence**	**Fréquence (en %)**	*Part de la superficie de la maille occupée par le poste dominant*	**Nombre de points de présence**	**Fréquence (en %)**
[15.11 ; 28.51]	308	18.62 %	[18.47 ; 29.35]	293	17.71 %
]28.51 ; 32.93]	249	15.05 %	]29.35 ; 33.80]	203	12.27 %
]32.93 ; 37.17]	134	8.10 %	]33.80 ; 36.95]	117	7.07 %
]37.17 ; 40.65]	324	19.59 %	]36.95 ; 40.24]	160	9.67 %
]40.65 ; 44.56]	103	6.23 %	]40.24 ; 43.13]	253	15.30 %
]44.56 ; 48.38]	69	4.17 %	]43.13 ; 47.41]	158	9.55 %
]48.38 ; 55.32]	61	3.69 %	]47.41 ; 51.57]	78	4.72 %
]55.32 ; 66.92]	172	10.40 %	]51.57 ; 57.00]	109	6.59 %
]66.92 ; 78.67]	142	8.59 %	]57.00 ; 65.33]	187	11.31 %
]78.67 ; 100.00]	92	5.56 %	]65.33 ; 96.54]	96	5.80 %
Total	*1654*	*100.00 %*	*Total*	*1654*	*100.00 %*

14.4 Discussion

Les modèles de répartition d'espèces analysent la corrélation entre l'occurrence d'une ou plusieurs espèces et des variables climatiques. Si cette corrélation apparait pertinente aux échelons globaux ou continentaux, le climat seul ne suffit pas à expliquer la répartition des espèces aux échelons régionaux ou locaux (Francesco Ficetola *et al.*, 2014). A ces échelons, d'autres variables explicatives sont indispensables : des informations sur l'habitat, le paysage, la végétation ou les interactions biotiques (*ibid.*). L'utilisation et/ou la création de ces variables nécessite au préalable des questions et choix méthodologiques, dans la mesure où l'ensemble des variables explicatives utilisées dans un SDM doivent être spatialisées, au format raster, avec une emprise géographique et des résolutions spatiales et temporelles similaires (Georges & Thuiller, 2013).

L'enjeu principal du travail présenté dans ce chapitre réside dans l'exploration des effets des différentes résolutions des données : celle des données d'occupation du sol, qui servent à créer des variables paysagères, avec celle des données climatiques et la possibilité de les articuler. Les premières analyses exposées montrent la possibilité d'exprimer des données paysagères créées à plus fine résolution dans des mailles de 8 km de résolution. Cette inclusion d'une résolution élevée est rendue nécessaire par le choix des espèces étudiées dans le cadre du programme de recherche : avec des capacités de déplacement limitées, leur niche écologique est réduite. Les espèces suivies sont spécialistes de certains types d'habitat, souvent de petite taille (les lagunes au sein des forêts de conifères dans les Landes par exemple).

Une réflexion sur le choix des variables paysagères constitue le second enjeu de ce travail. De nombreuses variables permettant de caractériser le paysage peuvent être calculées, notamment grâce à des méthodes et outils issus de la recherche en écologie du paysage (McGarigal & Marks, 1995 ; Vogt & Riitters, 2017). Toutefois, le nombre limité de variables explicatives à implémenter dans le SDM oblige à la parcimonie (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Francesco Ficetola *et al.*, 2014). Comme toutes les variables explicatives, la corrélation entre la donnée d'occurrence de l'espèce étudiée et les variables

doit être validée statistiquement. Par ailleurs, il est nécessaire d'être prudent dans l'utilisation de données d'occupation du sol actuelles vis-à-vis de l'objectif prédictif de la modélisation (BRADLEY *et al.*, 2012).

14.4.1 Sur les enjeux liés à l'articulation des résolutions

La comparaison entre les deux bases de données d'occupation du sol disponibles en Nouvelle-Aquitaine, CORINE Land Cover (CLC) et le Référentiel aquitain d'occupation du sol à grande échelle (OCS-GE), met en exergue les différences de résultats et d'interprétations possibles, qui sont liées à la résolution spatiale de fabrication de ces données (cf. Fig. 236).

Avec CLC, les espaces hétérogènes sont généralement classés dans des postes plus génériques, flous et/ou hétérogènes par définition : « forêt et végétation arbustive en mutation », « systèmes culturaux parcellaires complexes », « forêts mélangées ». Cela s'explique par la taille de l'unité minimale cartographiée (25 hectares). Ainsi, des espaces de petite taille sont agglomérés en une entité nécessairement qualifiée par un titre de thème reflétant l'hétérogénéité interne de l'entité constituée.

Paradoxalement, avec OCS-GE, dont la surface d'unité minimale cartographiée est de 10 hectares, se dessinent sur la carte de grandes unités qui ressemblent notamment aux unités écopaysagères dessinées par l'Union Régionale des Conseils d'Architecture, d'Urbanisme et de l'Environnement de Nouvelle-Aquitaine (URCAUE) dans le cadre de leur dispositif Assistance Continuités Ecologiques (URCAUE NOUVELLE-AQUITAINE, 2018). En effet, l'identification d'entités de plus petite superficie conduit à leur « invisibilisation ». Lors de la création de la carte de 8 km de résolution, les superficies des entités sont additionnées et regroupées par classe afin de ne conserver que la classe dominante, c'est-à-dire ayant la superficie la plus élevée au sein de la maille. Ainsi, les petites entités liées aux espaces de transition disparaissent de la carte.

Le schéma suivant illustre l'effet de la résolution spatiale utilisée pour la création de la donnée « occupation du sol » (Fig. 244). Dans cette maille, trois espaces sont différenciés par OCS-GE : l'un classé en « forêt de conifères », un autre en « landes et broussailles » et un troisième classé « forêt et végétation arbustive en mutation », qui forme la transition entre les deux premiers types identifiés. La superficie des espaces en « landes et broussailles » et en « forêt et végétation arbustive en mutation » étant faible pour eux-mêmes, la base de données CLC dessine une entité de taille plus importante et l'attribue à une classe, hétérogène par définition, « forêt et végétation arbustive en mutation ». Lorsque les superficies sont calculées afin d'attribuer le type dominant à une maille de 8 km, la superficie la plus importante pour OCS-GE est celle de la classe « forêt de conifères », mais pour CLC, c'est la classe « forêt et végétation arbustive en mutation » qui occupe le plus de surface.

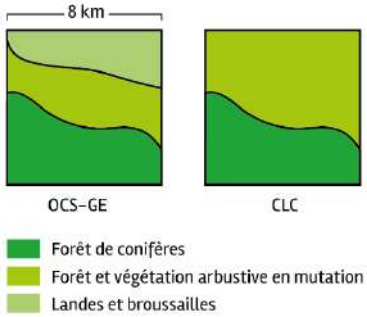


Fig. 244. Effet de la résolution spatiale lors de l'étape de création de la donnée « occupation du sol »

Pour aller plus loin, ces effets ont été explorés à la résolution spatiale en sortie qui correspond à celle utilisée en entrée, lors de la création de la donnée « occupation du sol », plutôt qu'en recherchant immédiatement la résolution de 8 km. Ainsi, les bases de données vectorielles OCS-GE et CLC ont été comme rastérisées selon la résolution correspondant à la taille de l'unité minimale cartographiée : respectivement 100 m (√10 ha) et 500 m (√25 ha). Les cartes ainsi créées permettent d'observer les informations contenues dans les bases de données et qui « disparaissent » lorsqu'elles sont utilisées à la même résolution spatiale que les données climatiques.

Lorsque les données d'occupation du sol sont mises en lien avec la présence des espèces étudiées, les effets de la résolution spatiale utilisée pour la création de ces données ont des conséquences sur la perception de ce qui sera nommé « habitats » des espèces (cf. Fig. 237). Dans cette première étude, les trois espèces *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis* et *Hyla molleri* ont été étudiées indifféremment, tout en sachant qu'elles n'ont pas toutes le même habitat. Les analyses sont restées générales, c'est-à-dire que les points de présence n'ont pas été différenciés en fonction des espèces, pour tester la méthode et seront effectuées pour chaque espèce par la suite.

Les résultats montrent des différences dans la perception des habitats des espèces en fonction de la base de données utilisée : aux forêts de conifères (OCS-GE) s'ajoutent des espaces forestiers en cours de mutation (CLC) ; aux prairies (OCS-GE) se substituent les systèmes culturaux complexes (CLC). Ces changements sont directement liés aux effets décrits précédemment (cf. Fig. 244). L'utilisation des données construites à la résolution d'entrée rendent visibles de nouveaux habitats tels que les « marais intérieurs » et « landes et broussailles », qui correspondent notamment à un habitat attendu pour certaines espèces qui préfèrent les milieux frais de type lagune ou lande humide. Ces types d'occupation du sol, nommés ici secondaires (par opposition au type dit dominant), et reconnus aux résolutions permises par les bases de données étudiées, semblent ainsi plus pertinents pour décrire les habitats des rainettes.

Ces premiers résultats démontrent l'importance de la question de la résolution spatiale comme un préalable. D'une part, parce que la résolution spatiale de création des données d'occupation du sol, et donc du paysage, a des conséquences sur la manière dont sont reconnues les entités qui les composent. Les métadonnées informent sur cette résolution et donc la validité de l'utilisation de la base de données. D'autre part, la résolution de travail permet, ou non, d'obtenir des informations pertinentes pour l'objectif de l'étude. En effet, la résolution spatiale peut constituer un facteur de compréhension : l'étude du degré de corrélation entre les données paysagères de diverses résolutions spatiales et l'occurrence des espèces pourra indiquer la résolution spatiale permettant de reconnaitre certains arrangements spatiaux, notamment la connectivité paysagère. Il s'agit de questionner la compatibilité entre la résolution spatiale et la question de recherche : le lien entre l'espèce étudiée et son habitat.

Dans leurs propositions pour l'étude des changements basée sur des données d'occupation du sol, Bousquet *et al.* (2013) mettent en œuvre une étude des transitions des types d'occupation du sol à différentes dates. En l'adaptant à l'étude des changements entre résolutions, une telle matrice de transition pourrait se révéler importante pour la compréhension des mécanismes présidant les variations observées par les analyses menées, et permettrait d'en tirer des conclusions sur les possibilités d'articulation des résolutions spatiales, voire thématiques. En effet, si dans ce chapitre, les variations entre les deux bases ont été explorées en fonction de la résolution spatiale, l'effet de la résolution thématique nécessiterait d'être étudié (un niveau supplémentaire est disponible pour le OCS-GE).

Les résolutions plus fines permettent d'obtenir l'information « perdue » lorsque seul le type d'occupation dominant dans la maille est conservé. Si cette information peut être visible à des résolutions spatiales supérieures, la possibilité d'articuler les résolutions en décrivant la composition interne et en associant cette information aux mailles de 8 km de résolution a donc été explorée.

Ces nouvelles cartes montrent que les points de présence s'expliquent non pas par le poste dominant mais par les autres types d'occupation du sol présents dans ces mailles. La présence des espèces étudiées dans des mailles de 8 km de résolution composées de nombreux types d'occupation du sol. Cela amène à identifier des habitats plutôt de petite taille, qui coexistent avec de nombreux autres habitats. Ce résultat confirme l'importance de tenir compte des informations disponibles à des résolutions spatiales fines, qui apparaissent plus pertinentes pour décrire l'habitat de ces espèces.

14.4.2 Perspectives : l'utilisation des données paysagères dans les SDM

Grâce à une augmentation de la disponibilité des données paysagères, plusieurs études utilisent ce type de données dans les SDM. En général, ces variables caractérisent la structure et la composition de la végétation : l'indice de végétation par différence normalisé NDVI renseigne sur sa structure horizontale, les hauteurs de végétation obtenues par LiDAR sur sa structure verticale (BRADLEY & FLEISHMAN, 2008 ; VALLECILLO *et al.*, 2009 ; WILSON *et al.*, 2013 ; FRANCESCO FICETOLA *et al.*, 2014). L'acquisition par télédétection amène à des données continues, comme peuvent l'être les données climatiques utilisées comme variables explicatives dans les SDM.

La donnée d'occupation du sol, discrète par définition, peut être utilisée pour définir de nouvelles variables continues : un degré d'adaptation de l'habitat à l'espèce étudiée (FOURNIER *et al.*, 2017) ou servir à calculer des graphes paysagers, permettant de décrire la connectivité paysagère, qui seront intégrés comme variables explicatives dans le SDM (FOLTETE *et al.*, 2012).

Toutefois, certains auteurs mettent en garde contre une utilisation excessive des variables paysagères. Par leur tendance à améliorer la précision de la projection de la répartition actuelle de l'espèce étudiée, l'utilisation d'un grand nombre de variables paysagères peut réduire la généralité du modèle et sa reproductibilité. Ainsi, les variables paysagères doivent être utilisées parcimonieusement et surtout, l'objectif de leur intégration dans un SDM doit être explicité, afin de ne pas confondre la modélisation de l'aire de répartition actuelle et l'aire de répartition potentielle (BRADLEY *et al.*, 2012).

Dans le cadre du programme de recherche, il s'agit de proposer non pas une modélisation de l'aire de répartition actuelle mais d'envisager ses possibles variations en fonction du changement climatique. Ainsi, les variables paysagères devront décrire non pas les habitats actuels, mais des processus susceptibles d'influer sur la répartition aujourd'hui et à l'avenir : la connectivité, la fragmentation des milieux. La notion de paysage doit être envisagée plus largement. D'abord, parce que cette notion permet de penser les interrelations entre la société et la nature. Ensuite, parce qu'elle correspond à une échelle qui permet d'envisager une modélisation par écosystème.

14.5 Conclusion

Les analyses présentées dans ce chapitre constituent une première étape vers la constitution d'un jeu de données paysagères intégrables en tant que variables explicatives dans les SDM. L'étude a été focalisée sur les enjeux liés à la résolution spatiale des données et une première exploration des possibilités d'articuler des informations disponibles à différentes résolutions.

Dans un premier temps, il s'agissait de comparer deux bases de données d'occupation du sol construites à des résolutions spatiales différentes et d'observer la manière dont l'interprétation des habitats des espèces étudiées varie en fonction de ces résolutions.

Dans un second temps, les informations contenues dans les bases de données ont été utilisées pour préciser la composition et la configuration interne des mailles de 8 km de résolution. Cette méthode permet d'articuler les différentes résolutions : conserver les données d'occupation du sol tout en les exploitant à la même résolution que les données climatiques.

Dans ce chapitre, les données d'occupation du sol ont été simplement mises en lien avec les données d'occurrence des espèces par une jointure spatiale. Les corrélations statistiques entre la présence de l'espèce et les variables paysagères devront être testées, d'une part, pour identifier la ou les résolutions qui permettent de reconnaitre au mieux le lien entre l'espèce et son habitat, et d'autre part, pour vérifier la possibilité de leur utilisation en tant que variable explicative dans le SDM.

Si leur intégration en tant que variables explicatives dans un SDM parait complexe, les données d'occupation du sol et les indices paysagers doivent permettre d'introduire, d'une part, le rôle joué par l'espace, et d'autre part, les interactions entre la société et la Nature et les dynamiques inhérentes au socio–écosystème.

Enfin, l'enjeu de la résolution spatiale n'est pas lié uniquement à la question des données d'occupation du sol et du paysage. Dans le cadre du programme de recherche, il est également essentiel d'étudier l'articulation des données climatiques fournies par Météo France avec les données météorologiques collectées sur les sites de suivi, qui définissent l'enveloppe climatique du site (sondes à 1.10–1.30 m du sol) mais aussi le microclimat (sondes à 20 cm du sol).

CONCLUSION

Auteur : *Fanny Mallard*

- Démarche de recherche du programme

Ce programme vise à étudier les effets du changement climatique sur la biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine à partir du suivi de l'état d'espèces ou des groupes d'espèces. À partir de ce territoire, 21 indicateurs dits sentinelles du climat ont été développés en 2016. Ces espèces ont été sélectionnées selon les critères : capacité de déplacement faible, inféodées aux écosystèmes sensibles, sensibilité au changement climatique, biologie et écologie connues, observations faciles et objectifs de conservation. Ces indicateurs flore et faune constituent ainsi la base de la modélisation des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine. L'objectif est prédire les réponses des espèces sentinelles au changement climatique. Cette démarche repose sur la base de trois échelles spatiales d'étude (échelle macro-écologique/climatique, méso-écologique/climatique, micro-écologique/climatique) et deux échelles de temps (les journées et les années).

A l'échelle macro-écologique, les observatoires régionaux OAFS et OBV constituent une base de données importante de présence des espèces. La donnée présence permet une modélisation corrélative c'est-à-dire d'identifier l'ensemble des variables climatiques (base de données de Météo France) qui caractérisent la répartition actuelle et future des espèces suivantes : rainettes, Lézard vivipare, vipères (travaux de recherche du CEBC), lépidoptères (thèse d'E. Lobry UMR PASSAGES/Cistude Nature), Lézard ocellé, lézards de montagne, Grenouille des Pyrénées (thèse de F. Hugon UPPA).

Cependant, les données présence ne sont pas suffisantes pour réaliser une modélisation de l'évolution fine de la répartition. La combinaison des données locales d'abondances d'individus des espèces avec celles des données générales de présence valide les modèles plus généraux et réduit l'incertitude de l'analyse. Les données d'abondance nécessitent des suivis protocolés des populations à l'échelle méso-écologique.

Dans le programme, une première campagne de terrain en 2016 a permis la mise en place des protocoles de suivis des espèces, validés par le Conseil scientifique du programme sur 251 sites. Les protocoles se basent sur des méthodes reconnues au niveau national adaptées à la problématique du changement climatique. De 2016 à 2021, les suivis flore par le CBNSA, le CBNPMP, le CBNMC, sont réalisés une fois par année de suivi par site et reconduits sur 3 à 6 ans. Les indicateurs faune sont mesurés annuellement par les structures suivantes Cistude Nature, CEN Aquitaine, SEL, GMHL, pendant la durée du programme avec 2 à 9 suivis par an et par site. Les protocoles des suivis des espèces sentinelles sont complétés par des mesures horaires en continu de la température et de l'humidité de l'air avec un réseau de 178 stations météorologiques (160 stations à 1m10-1m50 du sol et 18 stations à 10-50cm du sol).

A l'échelle micro-écologique, les espèces et leurs stades de vie ont des plages thermiques différentes reflétant la spécialisation à des régimes de température. Ces réponses écophysiologiques des individus sont étudiées au moyen de dispositifs expérimentaux sur le terrain (thèse F. Hugon UPPA) en utilisant des thermocouples placés dans des modèles biomimétiques permettant d'imiter les propriétés thermiques des organismes. Certaines espèces seront également étudiées en conditions

contrôlées afin de clarifier les réponses physiologiques et comportementales aux contraintes thermiques et hydriques (étude en laboratoire du CEBC).

Le changement climatique n'est pas le seul facteur impactant les espèces étudiées. Les données biologiques sont à relier à un contexte paysager associé à des effets d'autres facteurs anthropiques. Une méthode est de s'appuyer sur des indices paysagers permettant de replacer ces écosystèmes dans l'espace en étudiant leur taux de dégradation et les échanges entre les systèmes voisins dans le paysage. Les indices sont calculés à partir de données d'occupation du sol. Des premières cartographies d'occupation ont été élaborées en 2018. Le travail sur les indices paysagers a été poursuivi cette année (thèse d'E. Lobry).

L'ensemble de ces données biologiques, climatiques et paysagères permettront ainsi une modélisation fine du suivi de la répartition des espèces face au changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine.

Le programme « les sentinelles du climat » propose ainsi une démarche globale innovante en écologie du changement climatique pour comprendre les interactions entre les variations climatiques et la réponse de la biodiversité.

Cet ouvrage présente ainsi les premiers résultats exploratoires de terrain et d'analyses 2017-2019 des espèces sentinelles du climat. Ils ont été présentés au conseil scientifique du programme constitué de chercheurs spécialistes de différentes disciplines en écologie et en climatologie. Les éléments principaux des parties du rapport pour chaque indicateur biologique, incluant les remarques des membres du conseil scientifique, sont présentés dans les paragraphes ci-dessous.

- Communautés végétales

Les axes de l'évaluation et du suivi des conséquences du changement climatique sur la biodiversité végétale sont les suivants : 1) approche chorologique (répartition géographique des espèces végétales), 2) approche phénologique (phases de développement des espèces végétales), 3) approche phytocœnotique /écologique (écologie des communautés végétales).

Les communautés végétales identifiées comme potentiellement sensibles au changement climatique sont les suivantes : dunes littorales, pelouses sèches calcicoles, landes humides, tourbières, lagunes, étangs arrière-littoraux, hêtraies de plaine, pelouses montagnardes. Elles présentent une sensibilité potentielle au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine. Elles hébergent : des espèces d'affinités boréo-montagnardes en limite d'aire sud-occidentale et en potentielle régression ; des communautés xéro-thermophiles renfermant des espèces d'affinités méditerranéennes en limite d'aire nord-occidentale et en potentielle extension ; des communautés amphibies et aquatiques d'eaux peu profondes liées aux temps d'immersion et en potentielle régression.

La sensibilité climatique des plantes peut être évaluée selon différentes méthodes et échelles spatiales et temporelles. Des premiers travaux exploratoires par analyses multivariées ont été effectués à partir des données des suivis des cortèges floristiques de pelouses calcicoles. Les pelouses calcicoles étudiées ont une tendance significative vers une thermophilisation plus nettement marquée dans le Périgord. Cette tendance est liée à la progression des taxons d'affinités méditerranéennes. Ces milieux semblent également évoluer vers une fermeture indiquée par le développement de taxons d'ourlets ou ubiquistes. Par la suite, l'étude des relations entre les dynamiques végétales et les mesures météorologiques permettra d'alimenter les prédictions de répartition des espèces par les changements de la composition floristique des sites.

Le travail de modélisation sur la répartition actuelle et future des espèces végétales s'est préalablement concentré sur les liens entre les conditions bioclimatiques des milieux et les potentialités de développement des plantes sur la période actuelle. Ces liens ont été étudiés sur la base d'une liste d'espèces des pelouses calcicoles sélectionnées. Les choix méthodologiques nécessaires à la réalisation des cartes de répartition potentielle actuelle de ces espèces ont été présentés. Ces méthodes seront ensuite déclinées pour un ensemble d'espèces de différents milieux naturels. L'objectif sera de déterminer la sensibilité climatique des espèces. Ces travaux ont pour objectif de produire des modèles de projection de la répartition future des espèces végétales selon différents scénarios climatiques.

- **Insectes**

– *Lépidoptères de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne*

Les lépidoptères sont reconnus comme l'un des groupes indicateurs du changement climatique. Le comptage des individus répartis en espèces est standardisé et basé sur le protocole STERF reconnu au niveau national. Les espèces observées sont les lépidoptères et également les ascalaphes pour les pelouses calcicoles. 47 sites de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne ont été sélectionnés selon des critères spécifiques à la question du changement climatique.

L'analyse choisie par les « nombres de Hill » permet de généraliser les indices de diversité classiques utilisés en écologie et de les inclure dans un profil de diversité. Ces profils au niveau des sites, des milieux, de la Région sont résumés par 6 paramètres. À partir des données d'abondance sur l'année en lien avec les profils, la qualité de l'effort d'échantillonnage est estimée. À l'échelle régionale de la Nouvelle-Aquitaine, l'effort d'échantillonnage défini dans le programme est statistiquement validé dans les latitudes 43 à 45 permettant de valider la méthode dans l'objectif de suivi robuste sur le long terme. Les indices de similarité des sites entre eux ont montré également que les populations de lépidoptères et ascalaphes suivies représentent bien les types d'habitat permettant une analyse dissociée des landes humides, pelouses calcicoles et des pelouses de montagne.

Les données des stations météorologiques des sites sont résumées par des paramètres et analysées en lien avec les profils de diversité. L'année thermique de développement des espèces est obtenue à partir des données horaires des températures. Elle est caractérisée par des paramètres correspondant aux profils des températures d'alternance jour-nuit et par le cumul de degrés-jours et aux points de rosée. Suite aux analyses des mesures de stations météorologiques sur les sites étudiés, l'année 2017 est caractérisée par un printemps-été plus chaud et sec, et 2018 un printemps-été moins chaud et plus humide que l'année 2017. Le cumul des degrés jours sur l'année, c'est-à-dire l'énergie nécessaire pour l'évolution d'un papillon passant d'un stade à un autre (œuf, chenille, chrysalide, imago), montre une différence de l'ordre de 1 semaine pour atteindre le même niveau entre 2017 et 2018. Un développement plus rapide est constaté pour l'année 2018 suggérant un décalage des cycles biologiques. La comparaison entre les résultats des papillons de milieu sec, humide et de montagne montre une diminution de la diversité spécifique et donc une fragilité des espèces de papillons de landes humides et de montagne au réchauffement de température sur la période printemps-été suggérant une sensibilité de ces milieux dans le futur par la disparition de certaines espèces caractéristiques. Les analyses sur les traits biologiques, c'est-à-dire la couleur et la taille des espèces, semblent montrer une tendance à l'augmentation des espèces de petites tailles et de couleur claire avec l'augmentation moyenne des températures des dernières années. La littérature scientifique indique que les petites espèces de couleur claire seront privilégiées par le réchauffement climatique.

Ces premiers résultats exploratoires sont des hypothèses à confirmer sur l'ensemble des sites de suivis et sur plusieurs années. Les résultats des paramètres des profils biologiques et climatiques seront la base de la modélisation et de projection dans des scénarios futurs du GIEC.

Les évolutions de l'étude concernent l'intégration des traits des espèces avec les profils de diversité. Les espèces ne sont différenciées que par leurs dénombrements, il sera également possible d'ajouter une pondération, une distance entre les espèces issues de différents traits biologiques. L'analyse des profils de diversité pourra ainsi être complétée au cours du programme en fonction des ressources disponibles. Pour l'aspect climatique, l'analyse est abordée avec le paramètre température conduisant aux degrés-jours. L'évolution consisterait à y ajouter de façon couplée l'humidité avec une relation entre les degrés jours et le point de rosée qui est mesuré par l'humidité relative.

- Azuré des mouillères (Phengaris alcon)

Phengaris alcon possède un cycle de vie complexe qui dépend de la présence d'une plante-hôte *Gentiana pneumonanthe* et des espèces de fourmis-hôtes. Le changement climatique entrainerait une désynchronisation entre la période de vol des imagos et la période de floraison de *G. pneumonanthe*. Le décalage de la période de floraison de *G. pneumonanthe* peut avoir un impact qualitatif (date de ponte, positionnement des œufs sur des parties « non viables » de la plante) et quantitatif (nombre d'œufs) sur les pontes de *P. alcon*.

La méthode de suivi mise en place pour cette espèce est celle des quadrats permanents. La zone de présence de *G. pneumonanthe* est quadrillée (en maille 10x10 m). Les quadrats présentant des densités moyennes à fortes de *G. pneumonanthe* et de pontes sont sélectionnés. Afin d'éviter le piétinement de la zone, deux quadrats par site seront suivis par alternance chaque année.

Les analyses descriptives de 2018 et 2019 ont permis de caractériser les populations de *Gentiana pneumonanthe* et de *Phengaris alcon* étudiées et d'émettre des hypothèses sur les réponses de ces espèces face au changement climatique. Les résultats montrent des variations annuelles et inter-sites de la phénologie des espèces étudiées. Le stade de floraison est plus précoce au Pays basques comparé à la Gironde. La date d'émergence de *P. alcon* est plus tardive en Gironde. Il est à noter que ces analyses ont été réalisées en comparant des quadrats différents. La poursuite des suivis dans le temps permettra de conforter cette hypothèse en éliminant le biais de l'échantillonnage. Les analyses en relation avec les données des stations météorologiques permettront également de caractériser le mésoclimat (température et humidité de l'air) des sites et d'indiquer si ces différentes phénologies sont liées au climat spécifique des sites. Les suivis à long terme devraient ainsi permettre de répondre aux hypothèses émises. De plus, la comparaison des résultats entre les différents sites permettra éventuellement de voir l'effet de la latitude et de l'altitude.

- Apollon (Parnassius apollo) et cortège de lépidoptères de montagne associé

Parnassius apollo est une espèce de lépidoptère sensible au changement climatique. Une étude dans la Sierra de Guadarrama, située au centre de l'Espagne, suggère un déclin général pour cette espèce. Il a été également observé la disparition de certaines populations de basses altitudes dans le Massif central. Les hypothèses de l'étude de cette espèce et du cortège de lépidoptères associé de montagne face au changement climatique sont les suivantes : 1) la raréfaction des espèces montagnardes et l'augmentation des espèces de plaine au sein des cortèges étudiés, 2) la diminution des effectifs de *P. apollo*, disparition des populations isolées de basses altitudes.

Deux méthodes sont présentées pour étudier le cortège de lépidoptères et l'espèce *P. apollo*. Une première méthode est de réaliser un transect STERF. Un à deux transects de 150 m sont positionnés par site en fonction de la superficie d'habitats favorables à *P. apollo* (pelouses montagnardes oligo-mésotrophes à méso-eutrophes, végétation de pelouses pionnières sur dalles rocheuses, landes à Myrtilles ou Rhododendrons, etc.). Une deuxième méthode est de réaliser des points fixes d'observation type STOC pour le comptage *de P. apollo*. Dans chaque quadrat le point d'observation est situé en bas de pente et l'observation est réalisée dans un rayon de 50 m pendant 5 min.

Ces premiers suivis permettent de dégager certaines tendances sur l'état des populations de *P. apollo*. Sur 4 sites (Arrious, Sagette, Séous et Soussouéou) la présence de populations est importante et stable. Sur 3 sites (Bizkarzé, Soques et Somport) de petites populations sont fluctuantes. Sur 2 sites (Lagouare et Pombie), les effectifs de cette espèce sont en baisse. L'espèce n'a pas été observée sur le site de Peyranère pourtant favorable. De fortes fluctuations interannuelles ont été observées sur une grande partie des sites en 2019. Les deux années supplémentaires de suivi permettront de conforter ces analyses ainsi que les analyses en relation avec les stations météorologiques.

- Leucorrhines et cortège d'odonates associé

Les lagunes constituent un habitat remarquable en Nouvelle-Aquitaine. Elles abritent un cortège odonatologique particulier incluant des espèces rares et patrimoniales, dont trois espèces de leucorrhines : *Leucorrhinia albifrons*, *L. caudalis, L. pectoralis*. Ces espèces aux affinités boréo-montagnardes sont en limite sud-ouest de leurs aires de répartition dans les Landes de Gascogne. Le changement climatique devrait modifier la répartition spatio-temporelle du cortège odonatologique des lagunes. Le programme a pour objectifs de déterminer ces impacts potentiels et d'identifier différents scénarios de répartition des espèces.

Le protocole de suivi est basé sur le protocole national STELI. Il a été adapté à la question du changement climatique. Les imagos et les exuvies sont observés et dénombrés par espèces. Des premiers résultats exploratoires montrent que l'année 2019 est caractérisée par une abondance odonatologique élevée excepté pour l'espèce *Leucorrhinia albifrons*. Aucune leucorrhine n'a été observée sur les lagunes suivies en Gironde en 2019, même sur la lagune de la Gaudole où des populations assez importantes étaient installées. Ces populations de leucorrhines ont pu être impactées par l'épisode caniculaire et le déficit hydrique de 2019. Les prochains suivis permettront de mieux comprendre les variations interannuelles.

À terme, les données issues des suivis odonates et les données des stations météorologiques seront liées. Ces analyses statistiques permettront de déterminer la part de l'effet du changement climatique dans l'évolution des effectifs de leucorrhines et plus globalement ceux des espèces d'odonates.

- Gomphocerus sibiricus et cortège des orthoptères associé

Parmi les insectes, les orthoptères sont des espèces très sensibles à la température. *Gomphocerus sibiricus* est une espèce caractéristique des pelouses d'altitude. Ses populations pourraient décliner avec le réchauffement climatique. D'autres espèces d'orthoptères de plaine pourraient au contraire remonter progressivement vers de plus hautes altitudes.

Cette étude est en phase de mise en place de protocoles d'échantillonnage. Des prospections ciblées sur *Gomphocerus sibiricus* ont ainsi été initiées. Elles ont permis de localiser des sites

favorables pour la mise en place de suivis notamment sur des secteurs qui bénéficient déjà d'observations ciblées sur d'autres groupes taxonomiques dans le programme. Cette année, différents types de protocoles ont été testés : le transect par fauche, le transect acoustique, le quadrat, le transect voiture. La comparaison entre les méthodes montre que le quadrat est une méthode chronophage et moins efficace en terme de nombre d'observations comparée aux autres méthodes. La combinaison des autres méthodes permettraient d'étudier à la fois les espèces de criquets et de sauterelles. D'autres prospections devront être réalisées afin de trouver des sites situés sur la tranche altitudinale manquante (1900-2000 m). Enfin, le transect voiture nécessite encore quelques ajustements.

- **Amphibiens**

  - Rainette ibérique (Hyla molleri) et Rainette verte (Hyla arborea)

Hyla molleri est une espèce qui se reproduit dans les milieux humides frais du massif landais de type lagune. *Hyla arborea* possède une répartition septentrionale étendue dont la limite sud atteint le Massif central. Leurs habitats préférentiels sont sujets aux perturbations climatiques comme l'assèchement brutal et la modification de la flore spécifique des zones humides. Le changement climatique peut en conséquence induire des extinctions locales de ces deux espèces. *Hyla meridionalis* est une espèce d'affinité méditerranéenne thermophile qui pénètre sur l'aire de répartition de ces deux espèces. Les objectifs de suivis de ces 3 espèces sont d'étudier la tendance évolutive de la répartition et de l'abondance de ces espèces en lien avec d'éventuelles variations climatiques.

Le protocole de point d'écoute des chants des rainettes est basé sur le protocole reconnu au niveau national le POP Amphibien. Les premières analyses exploratoires montrent que les préférences thermiques et hydriques de *Hyla molleri* sont plus humides et fraiches comparées à *H. meridionalis*. Une année très sèche avec moins 50 mm/mois au printemps en 2017 semble défavorable aux populations de *H. molleri* comparée à une année très humide avec 82 mm/mois au printemps en 2018 (lagunes en eau jusqu'à fin juillet). La baisse constante des niveaux d'eau dans le massif landais depuis un siècle et la disparition des lagunes sont donc des perspectives défavorables pour *H. molleri* si ces phénomènes se poursuivent. 2019 se positionne comme une année intermédiaire, suffisamment pluvieuse et fraiche en début de saison printanière pour assurer la reprise d'activité de reproduction de *H. molleri*. Un autre phénomène pouvant impacter la réussite de leur reproduction est l'amplitude thermique jour/nuit au cours de la saison d'activité de reproduction. Les mâles de *H. molleri* ayant leur comportement reproduction de chant essentiellement la nuit contrairement à *H. molleri*, une très forte chute de température en fin de journée peut impacter l'activité reproductrice. Cette hypothèse sera étudiée par la suite.

En parallèle, l'objectif est de comprendre les déterminants de la répartition de ces trois espèces. L'hypothèse principale est qu'un contraste des niches thermique/hydrique et physiologique permet d'expliquer cette répartition. Les données complémentaires de présence des espèces à l'échelle du Poitou-Charentes sont indispensables pour cette compréhension car elles correspondent à la limite climatique des espèces. Une analyse préliminaire permettra avec l'ensemble des données de la Nouvelle-Aquitaine de sélectionner les variables déterminantes de la niche des espèces. Une première sélection avait été réalisée sur les données des ex-régions Aquitaine et Limousin. La variable de température minimale hivernale (fortement corrélée aux températures annuelles ou moyennes mensuelles) fait partie des données les plus explicatives. L'indice d'humidité associé est un facteur qui semble également très pertinent notamment pour identifier les différences de niche climatique entre

H. meridionalis et les deux autres espèces. Les espèces de milieux frais seraient donc plus sensibles à la déshydratation que les espèces méridionales. Pour affiner la détermination des niches des espèces de *Hyla molleri* et *Hyla arborea,* une méthode pourrait être de regrouper les deux espèces. Pour valider cette hypothèse, des données écophysiologiques seront récoltées pour vérifier que les traits biologiques de ces deux espèces sont similaires. Ces ajustements permettront de projeter la niche des espèces selon différents scénarios du GIEC.

- Grenouille des Pyrénées (Rana pyrenaica)

Endémique de l'ouest des Pyrénées, la Grenouille des Pyrénées *Rana pyrenaica* est la seule grenouille strictement torrenticole de France métropolitaine, localisée dans des sites de torrents frais et oxygénés en moyenne montagne. Au vu des faibles capacités de déplacement de l'espèce et du faible nombre de sites de présence, les différentes populations sont probablement déconnectées et isolées les unes des autres. Le changement climatique risquerait ainsi d'entraîner à moyen terme la disparition d'une ou plusieurs populations de *Rana pyrenaica*.

Depuis 2012, un suivi sur la réussite de la reproduction annuelle de l'espèce a été mis en place. Le protocole est basé sur le comptage de têtards qui est le stade le plus facilement observable et fiable. Le protocole de suivi est basé sur des tronçons discontinus des différents torrents utilisés pour la reproduction de l'espèce. Chaque année, les placettes sont prospectées d'aval vers l'amont, trois fois durant la saison de reproduction de l'espèce lors de conditions optimales. Les premières analyses exploratoires montrent que les facteurs corrélés négativement à l'abondance des têtards sont liés aux printemps et hivers chauds et aux crues printanières. Les têtards sont probablement résistants aux crues tardives, mais sensibles aux crues de début de saison. Les analyses devront être complétées par l'étude de la relation de ces variabilités avec les données météorologiques.

Ces estimations de taille des populations seront couplées aux études de modélisations sur la base des connaissances établies en parallèle sur la niche thermique de l'espèce. En 2017, l'objectif était d'estimer pour la première fois quelques paramètres descripteurs spécifiques de la niche thermique des têtards de *Rana pyrenaica*. La première approche de Courbe de Performance Thermique « TPC » indique une Température corporelle optimale de 13 °C et une gamme de tolérance de 26 à 37°C (selon la performance testée) tandis que la deuxième approche de Courbe de vigueur d'activité réelle contraste EVAC fournit une Température corporelle optimale Topt de 14 °C et une gamme de tolérance de 13 à 15°C. D'après les résultats exploratoires, le développement des têtards s'effectue dans des eaux plus froides que celles indiquées par les analyses écophysiologiques et comportementales. Une étude au moyen d'imagerie thermique *in situ* permettrait de mettre en évidence d'une stratégie de sélection de microhabitats de bord de vasque par les têtards comme stratégie de thermorégulation active. Ceci permettra peut-être de comprendre pourquoi les têtards se développent dans une eau qui n'atteint jamais la température optimale d'activité mesurée sur le terrain. Concernant les adultes, l'approche expérimentale indirecte montre que *Rana pyrenaica* est plus vulnérable au changement climatique que les espèces de grande taille. Il est avéré qu'en hiver comme en été, le taux de déshydratation chez un avatar exposé (individu supposé actif) est en moyenne 13 à 16 fois plus élevé comparé à un avatar en situation de refuge (individu sensé être inactif). Les épisodes extrêmes chauds type canicule semblent augmenter la déshydratation de façon proportionnellement plus importante chez des individus inactifs, réfugiés sous un abri sommaire.

Ces premières observations doivent être confirmées avec les suivis sur le long terme et des expériences complémentaires. Les écart-types parfois du même ordre de grandeur que la moyenne

témoignent de l'importance de la variabilité des résultats et incitent à une certaine prudence sur l'interprétation de certains résultats et à la poursuite de ces expériences jusqu'à la fin du programme.

L'objectif du travail sera de projeter des cartes de répartition en prenant en compte la variabilité des évènements climatiques notamment les variations de température de l'eau et d'humidité relative. Pour répondre à cet objectif, un modèle mécanistique écophysiologique inspiré du modèle de Sinervo et de ses collaborateurs sera utilisé. Ces modèles mécanistiques seront combinés à des modèles corrélatifs.

- **Reptiles**

– Lézard ocellé (Timon lepidus)

Timon lepidus est une espèce thermophile qui colonise en Aquitaine la quasi-totalité du milieu dunaire entre l'embouchure de l'Adour et la pointe du Verdon-sur-Mer. Les habitats préférentiels de *T. lepidus* se trouvent en dune grise. Ces milieux fragiles sont soumis à différents risques et perturbations dus au changement climatique (érosion, submersion marine, etc.). Les hypothèses de l'impact du changement climatique sur *T. lepidus* sont 1) mouvement et extinction locale possible des populations suite à la disparition de l'habitat 2) adaptation écophysiologique jusqu'à un certain seuil.

L'objectif du suivi de cet indicateur est la mise en évidence d'une tendance évolutive de la répartition et de l'abondance du *T. lepidus* en lien avec d'éventuelles variations climatiques. Le protocole est basé sur le POP Reptile. Des placettes d'étude ont été choisies selon les suivis précédents du programme Lézard ocellé de 2008-2012. Le nombre de placettes est adapté au décalage et au changement de la dune année après année.

Les analyses descriptives permettent de poser l'hypothèse que la répétitivité d'évènements climatiques extrêmes peut affaiblir les organismes, impacter la dynamique des populations et modifier leurs habitats. Les suivis répétés sur le long terme pourront apporter des tendances sur l'évolution des populations. L'impact des événements climatiques (érosion et submersion marine en hiver, températures excessives et sécheresse en été) sont déjà observables directement par la dégradation de l'habitat sur certaines placettes et par conséquent agit sur les populations de *T. lepidus*. La modélisation de l'occupation en multi-saisons sur l'ensemble des années de suivis permettra d'étudier les phénomènes de colonisation et d'extinction au cours du temps. Des observations opportunistes de *T. lepidus* ont été constatées en zones forestières. Le rajout de suivis en zones forestières permettrait d'étudier la possibilité de capacité de *T. lepidus* à pénétrer dans les terres.

Les premières analyses écophysiologiques montrent que *T. lepidus* choisit au sein de la niche réalisée un endroit précis pour se chauffer. Ce comportement permet aux individus d'atteindre des températures leur permettant d'être performants métaboliquement. La température préférée de la population du littoral aquitain serait de 30,90°C et la gamme de température préférée de 21,10 à 38,86°C. Ces données exploratoires permettent de définir les préférences thermiques de l'espèce et seront prochainement intégrées dans la modélisation mécanistique de la répartition. En particulier, elles permettront de moduler le calcul du temps d'activité afin de définir l'extinction ou la persistance des populations sur les zones d'étude.

- Lézard vivipare (Zootoca vivipara)

Le Lézard vivipare est une espèce d'affinité climatique fraîche. Abondante en altitude, l'espèce est beaucoup plus rare en plaine où elle se cantonne à des milieux de landes humides. Le changement climatique pourrait impacter fortement l'espèce par extinction locale des populations suite à la disparition de ses habitats en plaine et par l'entrée progressive de *Podarcis muralis*. L'objectif de ce suivi est par conséquent d'obtenir des tendances évolutives de l'occurrence de *Zootoca vivipara* en lien avec d'éventuelles variations climatiques sur différents sites du triangle landais mais également des zones humides de basse altitude et des tourbières des plateaux limousins.

Le suivi est basé sur le protocole POPReptile. Les analyses descriptives tendent à montrer que l'année 2017 était une année caractérisée par une hausse des températures printanières et estivales en défaveur de *Zootoca vivipara*. A l'inverse, l'année 2018 est représentative d'une année favorable aux populations de *Zootoca vivipara* avec une saison humide en début de printemps. 2019 est une année intermédiaire. Ces résultats permettent de poser l'hypothèse comme pour le Lézard ocellé que la répétitivité d'évènements climatiques extrêmes peut affaiblir les organismes, impacter la dynamique des populations et modifier leurs habitats. Les suivis répétés sur le long terme pourront apporter des tendances sur l'évolution des populations. Par la suite, ces observations seront confortées par les analyses des stations météorologiques en lien avec les indices d'abondance annuels.

Des études génétiques sur cette espèce ont montré que la forme ovipare subsiste dans des milieux reliques et est particulièrement exposée à des conditions climatiques défavorables. Les populations sont isolées les unes des autres avec moins d'individus comparées aux populations d'altitude. La présence d'eau dans l'habitat semble un élément important qui influence les pertes hydriques des lézards. Les habitats de type lagunes et tourbières sont ainsi essentiels au maintien de l'espèce en plaine et à la préservation des populations reliques. Le mode de reproduction vivipare est également très sensible à la présence de l'eau dans l'habitat et impose probablement des contraintes physiologiques additionnelles. Basé sur ces résultats une modélisation corrélative de la répartition actuelle et future de l'espèce sera réalisée ainsi que l'étude du rôle tampon et d'accès à l'eau des zones humides.

- Lézard de Bonnal (Iberolacerta bonnali) et lézards de montagne

Les espèces de lézards d'altitude endémiques des Pyrénées du genre *Iberolacerta* semblent particulièrement menacées par l'élévation des températures. Le Lézard de Bonnal *Iberolacerta bonnali* vit principalement entre 1800 m et 2200 m d'altitude. A terme, le réchauffement climatique permettrait la remontée d'espèces compétitrices par exemple le Lézard des murailles *Podarcis muralis* et prédatrices par exemple la Coronelle lisse *Coronella austriaca* entraînant à terme la disparition des espèces d'iberolézards.

Le protocole de suivi est basé sur un comptage des espèces de Lézard catalan, Lézard de Bonnal, et du Lézard des murailles sur les sites d'études. Deux méthodes de suivis, placettes ou transects, sont mises en place selon le contexte du site (topographie, superficie, répartition des populations, etc.). Les résultats de cartes de chaleur et graphiques de répartition altitudinale montrent un début de tendance à la remontée en altitude du Lézard des murailles sur le site d'Arrious (plus de 28 m par an entre 2017 et 2019 et plus de 122 m depuis 2011 ainsi qu'une installation d'une population au-dessus de 2065 m d'altitude) et du Lézard catalan sur le site de la Mature. Les premiers résultats issus des comptages réalisés pendant l'étude indiquent que les populations de Lézard de Bonnal paraissent stationnaires

en termes de répartition altitudinale. Il sera intéressant de continuer les suivis de ces espèces et d'observer leurs éventuelles interactions en lien avec les données climatiques.

Pour les années 2020 et 2021, les suivis protocoles associés à l'étude écophysiologique seront poursuivis notamment sur la quantification de la variabilité spatiale liée à la micro-topographie des sites. Ces données seront ensuite intégrées dans un modèle mécanistique afin de modéliser la répartition future des espèces. Ce modèle sera mis en relation avec un modèle corrélatif obtenu à l'aide des données d'observations et de diverses variables environnementales afin d'obtenir une modélisation hybride plus précise.

- Vipère péliade (Vipera berus)

La Vipère péliade est une espèce boréale présentant des adaptations spécifiques au froid qui la rend vulnérable au changement climatique. La limite sud de répartition de cette espèce se trouve dans le Massif central. Le changement climatique pourrait impacter cette espèce en influant sur la qualité de ses habitats et en perturbant directement la physiologie et la phénologie de la reproduction de l'espèce.

Le protocole de suivi se base sur celui développé par l'Observatoire des Reptiles d'Auvergne (ORA) Olivier Lourdais et Michaël Guillon (CEBC) dans le cadre d'un suivi à long terme de l'espèce dans le Massif central (lui-même basé sur le protocole POPReptile 2 : suivis temporels). L'espèce principalement observée est la Vipère péliade mais la présence d'autres espèces de reptiles sera également observée notamment la Vipère aspic. L'année 2018 et 2019 ont permis de tester le protocole d'échantillonnage. L'effectif de Vipère péliade observé est très faible. Les années suivantes de suivis permettront de valider le protocole et d'évaluer l'effort d'échantillonnage.

En parallèle, des études en écophysiologie montrent un effet des anomalies de température nocturnes et diurnes sur les profils de thermorégulation et également sur la durée de gestation. Une meilleure connaissance de ces mécanismes régissant la répartition d'une espèce devrait permettre de mieux comprendre la répartition actuelle mais également de prédire son évolution dans l'espace et dans le temps, notamment dans un contexte de changement climatique en combinant de façon pertinente les modélisations corrélatives et mécanistes.

• Mammifères

- Marmotte des Alpes (Marmota marmota)

Vingt années d'étude dans les Alpes ont montré que le réchauffement climatique impactait le succès reproducteur des femelles de la Marmotte des Alpes. En effet, ce suivi *M. marmota* a montré que la diminution de la couverture neigeuse pendant l'hiver est liée au changement climatique et corrélée à la diminution de la taille des portées. La baisse de la masse corporelle des femelles gestantes au cours de la même période suggère que ce soit un facteur de la diminution de la taille de la portée. Une couverture de neige plus mince pendant l'hiver réduit la couche d'isolation et implique la consommation de graisse jusqu'à épuisement de la femelle. La population pyrénéenne de marmotte pourrait subir la même réponse face au changement climatique.

L'objectif est de réaliser un suivi de la reproduction de *M. marmota* dans les Pyrénées en adaptant le protocole alpin. Les terriers principaux étudiés sont ceux rassemblant une famille composée du couple reproducteur, des jeunes subadultes et des marmottons. Les terriers sont répartis entre 1300

et 2300 m d'altitude. Le gradient d'altitude est ainsi suffisant pour étudier l'effet de la température sur les limites d'aires physiologiques de la marmotte.

D'après les premières analyses descriptives, l'abondance des populations suivies a chuté de manière assez importante (15%) sur les 4 années de suivi. Le nombre de marmottons des familles situées en pierrier a chuté plus drastiquement. Ces familles pourraient souffrir plus intensément des périodes de réchauffement. En effet, le milieu ne permettant pas un engraissage suffisant le nombre de marmottons pourrait diminuer. En milieu prairial, la population adulte diminue fortement comparé aux juvéniles. Une hypothèse possible est qu'à basse altitude le manteau neigeux diminuant au fil du temps, la dépense d'énergie pour le réchauffement des juvéniles au cours de l'hiver devient important et les adultes subordonnés préféraient quitter la famille.

Les variations interannuelles chez cette espèce étant connues, il sera intéressant par la suite d'étudier si les effectifs remontent de façon cyclique ou si cette tendance à la baisse se confirme sur le moyen et long terme. Ces premières analyses naturalistes sont des pistes de réflexion pour orienter les analyses de corrélation entre les comptages et les paramètres météorologiques mesurés.

BIBLIOGRAPHIE

ABALO H., 2019. – Il fait chaud en Nouvelle-Aquitaine : vague de chaleur ou canicule, quelle différence ?, France 3. .

ACCLIMATERRA., 2018. – *Anticiper les changements climatiques pour agir dans les territoires*. Editions Région Nouvelle-Aquitaine., 488 p.

AGUIRRE-GUTIERREZ J., CARVALHEIRO L. G., POLCE C., VAN LOON E. E., RAES N., REEMER M. & BIESMEIJER J. C., 2013. – Fit-for-Purpose: Species Distribution Model Performance Depends on Evaluation Criteria – Dutch Hoverflies as a Case Study. *PLOS ONE*, **8** (5) : 1-11 doi : 10.1371/journal.pone.0063708.

AHN J. J., SON Y., HE Y., LEE E. & PARK Y.-L., 2016. – Effects of Temperature on Development and Voltinism of Chaetodactylus krombeini (Acari: Chaetodactylidae): Implications for Climate Change Impacts. *PLOS ONE*, **11** (8) : e0161319 doi : 10.1371/journal.pone.0161319.

ALLAINE D. & THEURIAU F., 2004. – Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups? *Behavioral Ecology*, **15** (6) : 916-924 doi : 10.1093/beheco/arh096.

ANDERSON R. C. O. & ANDRADE D. V., 2017. – Trading heat and hops for water: Dehydration effects on locomotor performance, thermal limits, and thermoregulatory behavior of a terrestrial toad. *Ecology and Evolution*, **7** (21) : 9066-9075 doi : 10.1002/ece3.3219.

ANDREWARTHA H. G. & BIRCH L. C., 1954. – *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.

ANGILLETTA M. J., NIEWIAROWSKI P. H. & NAVAS C. A., 2002. – The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27** (4) : 249-268 doi : https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8.

ARAUJO M. B. & GUISAN A., 2006. – Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33** (10) : 1677-1688 doi : 10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x.

ARAUJO M. B., PEARSON R. G., THUILLER W. & ERHARD M., 2005. – Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11** (9) : 1504-1513 doi : 10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x.

ARAUJO M. B. & PETERSON A. T., 2012. – Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, **93** (7) : 1527-1539 doi : 10.1890/11-1930.1.

ARAUJO M. B., THUILLER W. & PEARSON R. G., 2006. – Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33** (10) : 1712-1728 doi : 10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x.

ARCHAUX F., BOULANGER V., CAMARET S., CORCKET E., DUPOUEY J. L., FORGEARD F., HEUZE P., LEBRET-GALLET M., MARELL A., PAYET K., ULRICH E., BEHR P., BOURJOT L., BRETHES A., CHEVALIER R. ET AL., 2009. – *RENECOFOR. Dix ans de suivi de la végétation forestière : aspects méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/1995-2005)*. Office National des Forêts, 474 p. p.

ARNOLD E. N., 1987. – Resource partition among Lacertid lizards in southern europe. *Resource partition among Lacertid lizards in southern europe*, .

ARNOLD W., HELDMAIER G., ORTMANN S., POHL H., RUF T. & STEINLECHNER S., 1991. – Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots Marmota marmota. *Journal of Thermal Biology*, **16** (4) : 223-226 doi : 10.1016/0306-4565(91)90029-2.

ÁRNYAS E., BERECZKI J., TOTH A., VARGA K., PECSENYE K., TARTALLY A., KÖVICS G., KARSA D. & VARGA Z., 2009. – Oviposition preferences of Maculinea alcon as influenced by aphid (Aphis gentianae) and fungal (Puccinia gentianae) infestation of larval host plants. *Ecological Entomology*, **34** (1) : 90-97 doi : 10.1111/j.1365–2311.2008.01048.x.

ASHTON S., GUTIERREZ D. & WILSON R. J., 2009. – Effects of temperature and elevation on habitat use by a rare mountain butterfly: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, (4) : 437 doi : 10.1111/j.1365–2311.2008.01068.x.

ASKEW R. R., 1988. – The dragonflies of Europe. *The dragonflies of Europe.*, .

ASTRUC G., GUILLON M., LOURDAIS O., MARC–ANTOINE MARCHAND. & BESNARD A., 2018. – Modélisation spatiale de la probabilité de présence relative du Lézard ocellé dans les régions Provence–Alpes–Côte d'Azur et ex–Languedoc–Roussillon. *Modélisation spatiale de la probabilité de présence relative du Lézard ocellé dans les régions Provence–Alpes–Côte d'Azur et ex–Languedoc–Roussillon*, doi : 10.13140/rg.2.2.18107.05923.

ASTRUC G., GUILLON M., LOURDAIS O., MARCHAND M.–A. & BESNARD A., 2017. – Apport de la modélisation de la distribution du LO dans la région PACA et Languedoc Roussillon pour les politiques publiques de conservation. .

AUSTIN M. P., 2002. – Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157** (2) : 101-118 doi : 10.1016/S0304–3800(02)00205–3.

BAHN V. & MCGILL B. J., 2013. – Testing the predictive performance of distribution models. *Oikos*, **122** (3) : 321-331 doi : 10.1111/j.1600–0706.2012.00299.x.

BAILLEUX G., COUANON V., GOURVIL P.–Y. & SOULET D., 2017. – *Pré–atlas des odonates d'Aquitaine – Synthèse des connaissances 1972–2014*. CEN Aquitaine, LPO Aquitaine, 117 p.

BAKKENES M., ALKEMADE J. R. M., IHLE F., LEEMANS R. & LATOUR J. B., 2002. – Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, **8** (4) : 390-407 doi : 10.1046/j.1354–1013.2001.00467.x.

BARBET-MASSIN M., JIGUET F., ALBERT C. H. & THUILLER W., 2012. – Selecting pseudo–absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, **3** (2) : 327-338 doi : 10.1111/j.2041–210X.2011.00172.x.

BARDAT J., BIORET F., BOULLET V., DELPECH R., GEHU J.–M., BOTINEAU M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.–C. & ROYER J.–M., 2004. – *Prodrome des végétations de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle, 171 p.

BARNEIX M., BAILLEUX G. & SOULET D., 2016. – *Liste rouge régionale des odonates d'Aquitaine*. Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage, 40 p.

BARRIOZ M. & MIAUD C., 2016. – *Protocoles de suivi des populations d'amphibiens de France, POPAmphibien.* Société Herpétologique de France, 14 p.

BARROSO F. M., CARRETERO M. A., SILVA F. & SANNOLO M., 2016. – Assessing the reliability of thermography to infer internal body temperatures of lizards. *Journal of Thermal Biology*, **62** : 90-96 doi : 10.1016/j.jtherbio.2016.10.004.

BARTELT P. E., KLAVER R. W. & PORTER W. P., 2010. – Modeling amphibian energetics, habitat suitability, and movements of western toads, Anaxyrus (=Bufo) boreas, across present and future landscapes. *Ecological Modelling*, **221** (22) : 2675-2686 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2010.07.009.

BARTELT P. E. & PETERSON C. R., 2005. – Physically modeling operative temperatures and evaporation rates in amphibians. *Journal of Thermal Biology*, **30** (2) : 93-102 doi : 10.1016/j.jtherbio.2004.07.007.

BARVE N., BARVE V., JIMENEZ–VALVERDE A., LIRA–NORIEGA A., MAHER S. P., PETERSON A. T., SOBERON J. & VILLALOBOS F., 2011. – The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222** (11) : 1810-1819 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011.

BAUWENS D., GARLAND T., CASTILLA A. M. & VAN DAMME R., 1995. – Evolution of spint speed in Lacertif lizards : morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution of spint speed in Lacertif lizards : morphological, physiological and behavioral covariation.*, .

BECK J., BÖLLER M., ERHARDT A. & SCHWANGHART W., 2014. – Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics*, **19** : 10-15 doi : 10.1016/j.ecoinf.2013.11.002.

BEEBEE T. J. C., 2002. – Amphibian phenology and climate changes. *Conservation Biology*, **16** (6) : 1454-1454 doi : 10.1046/j.1523–1739.2002.02102.x.

BEGUINOT J., 2015. – Extrapolation of the Species Accumulation Curve for Incomplete Species Samplings: A New Nonparametric Approach to Estimate the Degree of Sample Completeness and Decide when to Stop Sampling. *Annual Research & Review in Biology*, **8** (5) : 1-9.

BEGUINOT J., 2016. – Basic Theoretical Arguments Advocating Jackknife–2 as Usually being the Most Appropriate Nonparametric Estimator of Total Species Richness. *Annual Research & Review in Biology*, **10** (1) : 1-12.

BEGUINOT J., 2018. – Inferring Total Species Richness and the Exhaustive Hierarchical Structuring of Species Abundances in Tropical Sea–stars Communities (Asteroidea), Using Numerical Extrapolation of Partial Inventories. *Asian Journal of Environment & Ecology*, : 1-25 doi : 10.9734/AJEE/2018/46272.

BELENGUIER L., KREDER M. & PONT L., 2017. – *Évaluation de l'état de conservation des stations de l'Azuré des mouillères (Maculinea alcon alcon). Volume 1 : Proposition d'une méthode. Rapport d'étude Syndicat mixte du parc naturel régional des Volcans d'Auvergne*., 32 p + fiches terrain et précision cartographiques p.

BELL D. M. & SCHLAEPFER D. R., 2016. – On the dangers of model complexity without ecological justification in species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **330** : 50-59 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2016.03.012.

BENISTON M., KELLER F., KOFFI B. & GOYETTE S., 2003. – Estimates of snow accumulation and volume in the Swiss Alps under changing climatic conditions. *Theoretical and Applied Climatology*, **76** (3-4) : 125-140 doi : 10.1007/s00704–003–0016–5.

BENSETTITI F., BOULLET V., CHAVAUDRET–LABORIE C. & DENIAUD J., 2005. – Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 4–Habitats agropastoraux. *La documentation Française*, **2** : 227–229.

BERNARDO J. & SPOTILA J. R., 2006. – Physiological constraints on organismal response to global warming: mechanistic insights from clinally varying populations and implications for assessing endangerment. *Biology Letters*, **2** (1) : 135-139 doi : 10.1098/rsbl.2005.0417.

BERRONEAU M., 2012. – *Guide technique de conservation du Lézard ocellé en Aquitaine*. Association Cistude Nature., Le Haillan, Gironde, France, 118 p.

BERRONEAU M., 2014a. – *La Grenouille des Pyrénées, une endémique de l'ouest pyrénéen*. Association Cistude Nature., Le Haillan, Gironde, France : C. Nature, 40 p.

BERRONEAU M., 2014b. – *Atlas des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine*. Association Cistude Nature., Le Haillan, Gironde, France : C. Nature, 256 p.

BERRONEAU M., 2015. – *Guide des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine*. C. Nature., Le Haillan, Gironde, France : Association Cistude Nature, 180 p.

BERRONEAU M., D'AMICO F., FOURNIER A., DEVAUX B. & CHAZAL R., 2015. – Trois années de suivi des populations françaises de Rana pyrenaica Serra-Cobo, 1993 (Amphibia : Ranidae) : premières données d'abondance des têtards. *Bulletin société herpétologique de France*, **156** (4e trimestre 2015) : 31-44.

BERTEAUX D., BLOIS S. DE., ANGERS J.-F., BONIN J., CASAJUS N., DARVEAU M., FOURNIER F., HUMPHRIES M. M., MCGILL B., LARIVEE J., LOGAN T., NANTEL P., PERIE C., POISSON F., RODRIGUE D. ET AL., 2010. – The CC-Bio Project: Studying the Effects of Climate Change on Quebec Biodiversity. *Diversity*, **2** (11) : 1181-1204 doi : 10.3390/d2111181.

BERTRAND R., LENOIR J., PIEDALLU C., RIOFRIO-DILLON G., DE RUFFRAY P., VIDAL C., PIERRAT J.-C. & GEGOUT J.-C., 2011. – Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479** (7374) : 517.

BERTRAND R., PEREZ V. & GEGOUT J.-C., 2012. – Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of Quercus pubescens in France. *Global Change Biology*, **18** (8) : 2648-2660 doi : 10.1111/j.1365-2486.2012.02679.x.

BERTRAND R., RIOFRIO-DILLON G., LENOIR J., DRAPIER J., DE RUFFRAY P., GEGOUT J.-C. & LOREAU M., 2016. – Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature communications*, **7** : 12643.

BEUDIN T., LAFON P. & LE FOULER A., 2016. – *Évaluation et suivi de l'état de conservation des prairies alluviales d'Aquitaine.* Audenge : Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 23 p.

BEUTLER H., 1987. – Das neue Naturschutzgebiet « Milaseen » – ein wichtiger Beitrag zur Erhaltung nährstoffarmer Heideseen. *Beeskower Naturwissenschaftliche Abhandlungen*, **1** : 85-86.

BLOUIN-DEMERS G. & WEATHERHEAD P. J., 2002. – Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (Elaphe obsoleta obsoleta). *Oikos*, **97** (1) : 59-68 doi : 10.1034/j.1600-0706.2002.970106.x.

BLOWES S., SUPP S., ANTÃO L., BATES A., BRUELHEIDE H., CHASE J., MOYES F., MAGURRAN A., MCGILL B., MYERS-SMITH I., WINTER M., BJORKMAN A., BOWLER D., BYRNES J. E. K., GONZALEZ A. ET AL., 2018. – Biodiversity trends are stronger in marine than terrestrial assemblages. *bioRxiv*, : 457424 doi : 10.1101/457424.

BONELLI S., CROCETTA A., BARBERO F. & BALLETTO E., 2005. – *Ovoposition behaviour in the myrmecophilous butterfly Maculinea alcon (Lepidoptera: Lycaenidae). In : Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe, Vol. 2: Species Ecology along a European Gradient: Maculinea butterflies as a Model. J. K. Settele, E. & Thomas, J. A., Pensoft, Sofia/Moscow: 65–68 pp*.

BONESI L., LAPINI L. & GREGORI G., 1996. – *Analyse temporelle des activités chez la Marmotte alpine (Marmota marmota L.). Actes du colloque Biodiversité chez les Marmottes. Le Berre M., Ramousse R. & L. Le Guelte eds. International Network on Marmots. 149–156*.

BÖNSEL A., 2006. – Schnelle und individuenreiche Besiedlung eines revitalisierten Walfdmoores durch Leucorrhinia pectoralis (Odonata: Libellilidae). *Libellula*, **25** (3-4) : 151-157.

BORCARD D., GILLET F. & LEGENDRE P., 2018. – *Numerical ecology with R*. Springer.

BORIA R. A., OLSON L. E., GOODMAN S. M. & ANDERSON R. P., 2014. – Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, **275** : 73-77 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012.

BOUSQUET A., COUDERCHET L., GASSIAT A. & HAUTDIDIER B., 2013. – Les résolutions des bases de données « occupation du sol » et la mesure du changement: Articuler l'espace, le temps et le thème. *Espace géographique*, **42** (1) : 61 doi : 10.3917/eg.421.0061.

BOUTIN M., CORCKET E., ALARD D., VILLAR L., JIMENEZ J.-J., BLAIX C., LEMAIRE C., CORRIOL G., LAMAZE T. & PORNON A., 2017. – Nitrogen deposition and climate change have increased vascular plant species richness and altered the composition of grazed subalpine grasslands. *Journal of Ecology*, **105** (5) : 1199–1209.

BOWDEN J. J., ESKILDSEN A., HANSEN R. R., OLSEN K., KURLE C. M. & HØYE T. T., 2015. – High-Arctic butterflies become smaller with rising temperatures. *Biology Letters*, **11** (10) : 20150574 doi : 10.1098/rsbl.2015.0574.

BRADLEY B. A. & FLEISHMAN E., 2008. – Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling? *Journal of Biogeography*, **35** (7) : 1158-1159 doi : 10.1111/j.1365–2699.2008.01928.x.

BRADLEY B. A., OLSSON A. D., WANG O., DICKSON B. G., PELECH L., SESNIE S. E. & ZACHMANN L. J., 2012. – Species detection vs. habitat suitability: Are we biasing habitat suitability models with remotely sensed data? *Ecological Modelling*, **244** : 57-64 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2012.06.019.

BREINER F. T., GUISAN A., BERGAMINI A. & NOBIS M. P., 2016. – Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. *Journal of Animal Ecology*, : 1210-1218 doi : 10.1111/2041–210X.12403@10.1111/(ISSN)1365–2656.EndangeredSpecies.

BRGM., 2016. – Littoral aquitain : de nouvelles projections de l'érosion jusqu'en 2050 | BRGM. https://www.brgm.fr/actualite/littoral-aquitain-nouvelles-projections-erosion-jusqu-2050 Consulté le 4/12/2019.

BROENNIMANN O., TREIER U. A., MULLER-SCHARER H., THUILLER W., PETERSON A. T. & GUISAN A., 2007. – Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, **10** (8) : 701-709 doi : 10.1111/j.1461–0248.2007.01060.x.

BROTONS L., THUILLER W., ARAUJO M. B. & HIRZEL A. H., 2004. – Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, **27** (4) : 437-448 doi : 10.1111/j.0906–7590.2004.03764.x.

BROYER J., CURTET L., BOUNIOL J. & VEILLE J., 2009. – L'habitat de Leucorrhinia pectoralis Charpentier, 1825 (Odonata, Libellulidae) dans les étangs piscicoles de la Dombes (Ain). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, **78** (3-4) : 77-84.

BRUSCH G. A., LOURDAIS O., KAMINSKY B. & DENARDO D. F., 2018. – Muscles provide an internal water reserve for reproduction. *Proceedings. Biological Sciences*, **285** (1881) doi : 10.1098/rspb.2018.0752.

BUCKLEY L. B., 2010. – The range implications of lizard traits in changing environments. *Global Ecology and Biogeography*, **19** (4) : 452-464 doi : 10.1111/j.1466–8238.2010.00538.x.

BUCKLEY L. B. & HUEY R. B., 2016. – How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integrative and Comparative Biology*, **56** (1) : 98-109 doi : 10.1093/icb/icw004.

BURTON J. B., 2001. – *The apparent influence of climatic change on recent changes of range by European insects (Lepidoptera, Orthoptera)*. Dans : *Proceedings 13th international colloquium European Invertebrate Survey*. Leiden, p. 13-21.

BUSASK S. D. & VISNAW J. A., 1989. – Observations on the natural history of Lacerta lepida in Cádiz Province, Spain. *Amphibia–Reptilia*, **10** (3) : 201-213.

BYEON D., JUNG S. & LEE W.–H., 2018. – Review of CLIMEX and MaxEnt for studying species distribution in South Korea. *Journal of Asia–Pacific Biodiversity*, **11** (3) : 325-333 doi : 10.1016/j.japb.2018.06.002.

CAMACHO A. & RUSCH T. W., 2017. – Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards. *SI:Ectotherms: Performance*, **68** (Part A) : 63-72 doi : 10.1016/j.jtherbio.2017.03.010.

CAMPBELL–STATON S. C., CHEVIRON Z. A., ROCHETTE N., CATCHEN J., LOSOS J. B. & EDWARDS S. V., 2017. – Winter storms drive rapid phenotypic, regulatory, and genomic shifts in the green anole lizard. *Science*, **357** (6350) : 495-498 doi : 10.1126/science.aam5512.

CAREY C. & ALEXANDER M. A., 2003. – Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and distributions*, **9** (2) : 111–121.

CARMONA C. P., SZAVA–KOVATS R. & PÄRTEL M., 2019. – Estimating probabilistic dark diversity based on the hypergeometric distribution. *bioRxiv*, : 636753 doi : 10.1101/636753.

CARNEIRO D., 2012. – *Assessing Ecophysiological Traits and Distribution Patterns of Two Podarcis Species in NE Iberia*.

CARRETERO M. & VERISSIMO C., 2009. – Preferred temperatures of Podarcis vaucheri from Morocco: intraspecific variation and interspecific comparisons. *Amphibia–Reptilia*, **30** (1) : 17-23 doi : 10.1163/156853809787392748.

CARRON G., 1996. – Do alpine Acridids have a shortened post–embryonic development ? *Articulata*, **11** (1) : 49-72.

CARVALHO S. B., BRITO J. C., CRESPO E. J. & POSSINGHAM H. P., 2010. – From climate change predictions to actions – conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale: FROM CLIMATE CHANGE PREDICTIONS TO ACTIONS. *Global Change Biology*, **16** (12) : 3257-3270 doi : 10.1111/j.1365–2486.2010.02212.x.

CAYTON H. L., HADDAD N. M., GROSS K., DIAMOND S. E. & RIES L., 2015. – Do growing degree days predict phenology across butterfly species? *Ecology*, **96** (6) : 1473-1479 doi : 10.1890/15–0131.1.

CBNSA., 2017. – *Notice méthodologique : protocole suivi phénologique de la flore, version 0.4. Document de travail.*, 4 p.

CBNSA., 2019. – Conservatoire Botanique National Sud–Atlantique. http://www.cbnsa.fr/ Consulté le 26/11/2019.

CEBALLOS G., EHRLICH P. R., BARNOSKY A. D., GARCIA A., PRINGLE R. M. & PALMER T. M., 2015. – Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, **1** (5) : e1400253 doi : 10.1126/sciadv.1400253.

CEBALLOS G., EHRLICH P. R. & DIRZO R., 2017. – Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114** (30) : E6089-E6096 doi : 10.1073/pnas.1704949114.

CEIA–HASSE A., SINERVO B., VICENTE L. & PEREIRA H. M., 2014a. – Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, (7) : 679 doi : 10.1111/j.1600–0587.2013.00600.x.

CEIA–HASSE A., SINERVO B., VICENTE L. & PEREIRA H. M., 2014b. – Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, **37** (7) : 679-688 doi : 10.1111/j.1600–0587.2013.00600.x.

CERRATO C., LAI V., BALLETTO E. & BONELLI S., 2016. – Direct and indirect effects of weather variability in a specialist butterfly. *Ecological Entomology*, **41** (3) : 263-275 doi : 10.1111/een.12296.

CHABANIER O., 2013. – Suivi des tendances de populations de Lézards ocellés dans la steppe de Crau : estimation de la probabilité de détection par radio–télémétrie. *Revue Scientifique Bourgogne Nature*, **17** : 221-226.

CHABAUD C., GAVIRA R., DUPOUE A., BERRONEAU M., BERRONEAU M., CLOBERT J., GUILLON M., VITRON R., LOURDAIS O. & LE GAILLARD J. F., In prep. – Spatial variation in thermohydroregulation : a comparative approach from Bordeaux to the Pyrenees. .

CHAMUSSY H., 2014. – Modèle - Hypergéo. http://www.hypergeo.eu/spip.php?article9 Consulté le 26/7/2017.

CHAO A. & CHIU C.–H., 2016. – Bridging the variance and diversity decomposition approaches to beta diversity via similarity and differentiation measures. *Methods in Ecology and Evolution*, **7** (8) : 919-928 doi : 10.1111/2041–210X.12551.

CHAO A., CHIU C.–H. & HSIEH T. C., 2012. – Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology*, **93** (9) : 2037-2051 doi : 10.1890/11–1817.1.

CHAO A. & JOST L., 2012. – Coverage–based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, **93** (12) : 2533-2547 doi : 10.1890/11–1952.1.

CHAO A. & JOST L., 2015. – Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, **6** (8) : 873-882 doi : 10.1111/2041–210X.12349.

CHAO A., MA K. H. & HSIEH T. C., 2016. – *iNEXT online: interpolation and extrapolation*.

CHEFAOUI R. M. & LOBO J. M., 2008. – Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*, **210** (4) : 478-486 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2007.08.010.

CHEN X. & FENG T., 2016. – Patterns of Butterfly distribution in Alabama, USA (Lepidop-tera). *Biodiversity Journal*, **7** (1) : 25-32.

CHICHORRO F., JUSLEN A. & CARDOSO P., 2019. – A review of the relation between species traits and extinction risk. *Biological Conservation*, **237** : 220-229 doi : 10.1016/j.biocon.2019.07.001.

CHIU C.-H., JOST L. & CHAO A., 2014a. – Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. *Ecological Monographs*, **84** (1) : 21-44 doi : 10.1890/12-0960.1.

CHIU C.-H., WANG Y.-T., WALTHER B. A. & CHAO A., 2014b. – An improved nonparametric lower bound of species richness via a modified good-turing frequency formula. *Biometrics*, **70** (3) : 671-682 doi : 10.1111/biom.12200.

CLEMENTE M. E., GARCIA M. D. & PRESA J. J., 1990. – Nuevos datos sobre los acridoidea (Insecta: Orthoptera) del Pirineo y Prepirineo catalano-aragones. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, : 37-44.

CLUSELLA-TRULLAS S. & CHOWN S. L., 2011. – Comment on « Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches ». *Science (New York, N.Y.)*, **332** (6029) : 537 doi : 10.1126/science.1195193.

COFFIN A. W., 2007. – From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography*, **15** (5) : 396-406 doi : 10.1016/j.jtrangeo.2006.11.006.

COLA V. D., BROENNIMANN O., PETITPIERRE B., BREINER F. T., D'AMEN M., RANDIN C., ENGLER R., POTTIER J., PIO D., DUBUIS A., PELLISSIER L., MATEO R. G., HORDIJK W., SALAMIN N. & GUISAN A., 2017. – ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, **40** (6) : 774-787 doi : 10.1111/ecog.02671.

CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DE FRANCHE-COMTE. & OBSERVATOIRE REGIONAL DES INVERTEBRES., 2016. – *Présentation des biotopes de leucorrhines, orientations de gestion et d'entretien, et clé de détermination – Fiche technique*., 5 p.

CORN P. S., 2005. – Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28** (1) : 59-67.

CORN P. S. & MUTHS E., 2002. – Variable Breeding Phenology Affects the Exposure of Amphibian Embryos to Ultraviolet Radiation. *Ecology*, **83** (11) : 2958-2963 doi : 10.2307/3071830.

CORNUET J.-M., RAVIGNE V. & ESTOUP A., 2010. – Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v1.0). *BMC Bioinformatics*, **11** (1) : 401 doi : 10.1186/1471-2105-11-401.

COUDERCHET L., 2008. – *Entre le pixel et l'espace de la gestion : le continuum géographique. Réflexions sur les continuités et discontinuités spatiales dans le cadre des programmes écologiques*. Dans : *Continu et discontinu dans l'espace géographique*. Tours : Presses universitaires François-Rabelais, p. 247-261.

COURANT S., 2010. – *Ecologie et gestion des populations de Leucorrhines d'un étang du Saumurois*. LPO Anjou, PNR Loire–Anjou–Touraine, 46 p. + annexes p.

COUTURIER T., CHEYLAN M., BERTOLERO A., ASTRUC G. & BESNARD A., 2013. – Estimating abundance and population trends when detection is low and highly variable: A comparison of three methods for the Hermann's tortoise. *The Journal of Wildlife Management*, **77** (3) : 454-462 doi : 10.1002/jwmg.499.

COWPERTWAIT P. S. P. & METCALFE A. V., 2009. – *Introductory time series with R*. Dordrecht ; New York : Springer, 254 p.

CRYER J. D. & CHAN K., 2008. – *Time series analysis: with applications in R*. 2nd ed., New York : Springer, 491 p.

DALY A., BAETENS J. & DE BAETS B., 2018. – Ecological diversity : measuring the unmeasurable. *MATHEMATICS*, **6** (7) doi : http://dx.doi.org/10.3390/math6070119.

D'AMEN M., RAHBEK C., ZIMMERMANN N. E. & GUISAN A., 2017. – Spatial predictions at the community level: from current approaches to future frameworks. *Biological Reviews*, **92** (1) : 169-187 doi : 10.1111/brv.12222.

D'AMICO F., 2018. – Protocole simplifié de mesure thermique à distance et rapide (flash IR sampling) pour les lézards. .

DAMUTH J., 1981. – Population density and body size in mammals. *Nature*, **290** (5808) : 699-700 doi : 10.1038/290699a0.

DAVID R., 2018. – *Développement d'indicateurs de la sensibilité climatique des espèces végétales en Nouvelle–Aquitaine*. Audenge : Conservatoire Botanique National Sud–Atlantique, 91 p.

DAVIS M. B. & SHAW R. G., 2001. – Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, **292** (5517) : 673-679 doi : 10.1126/science.292.5517.673.

DAY A., 2012. – *heatmap.plus: Heatmap with more sensible behavior*.

DAY P. B., STUART–SMITH R. D., EDGAR G. J. & BATES A. E., 2018. – Species' thermal ranges predict changes in reef fish community structure during 8 years of extreme temperature variation. *Diversity and Distributions*, **24** (8) : 1036-1046 doi : 10.1111/ddi.12753.

DE BOER E. P., 2007. – *De Oostlijke witsnuitlibel in Friesland 2005–2006.* Landschapsbeheer Friesland, Beetsterzwaag, 47 p.

DE FRENNE P., RODRIGUEZ–SANCHEZ F., COOMES D. A., BAETEN L., VERSTRAETEN G., VELLEND M., BERNHARDT–RÖMERMANN M., BROWN C. D., BRUNET J. & CORNELIS J., 2013. – Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110** (46) : 18561–18565.

DEFAUT B. & MORICHON D., 2015. – *Criquets de France (Orthoptera, Caelifera). Volume 1a et 1b. Collection Faune de France 97*. Edition Fédération française des sociétés de sciences naturelles., 695 p.

DENNIS E. B., MORGAN B. J. T. & RIDOUT M. S., 2015. – Computational aspects of N–mixture models. *Biometrics*, **71** (1) : 237-246 doi : 10.1111/biom.12246.

DESCIMON H., 1994. – Les parnassius français: écologie, génétique, perspectives pour leur conservation. *Insectes*, **93** : 2-6.

DEUTSCH C. A., TEWKSBURY J. J., HUEY R. B., SHELDON K. S., GHALAMBOR C. K., HAAK D. C. & MARTIN P. R., 2008. – Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105** (18) : 6668-6672 doi : 10.1073/pnas.0709472105.

DIEGO–RASILLA F. J. & PEREZ–MELLADO V., 2003. – Home range and habitat selection by Podarcis hispanica (Squamata, Lacertidae) in Western Spain. *Folia Zoologica*, **52** (1) : 87-98.

DIEKMANN M., JANDT U., ALARD D., BLEEKER A., CORCKET E., GOWING D. J., STEVENS C. J. & DUPRE C., 2014. – Long–term changes in calcareous grassland vegetation in North–western Germany–No decline in species richness, but a shift in species composition. *Biological conservation*, **172** : 170–179.

DILLON M. E., WANG G. & HUEY R. B., 2010. – Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, **467** (7316) : 704-706 doi : 10.1038/nature09407.

DOMMANGET J. L., 1989. – Utilisation des odonates dans le cadre de la gestion des zones humides. In : Utilisation des inventaires d'invertébrés pour l'identification et la surveillance d'espaces naturels de grand intérêt faunistique. *Inventaire de faune et de flore Secrétariat de la faune et de la faune*, **53** (93-110) .

DORE F., CHEYLAN M. & GRILLET P., 2014. – *Le Lézard ocellé : Un géant sur le continent européen*. Biotope Editions.,.

DORE F., GRILLET P., THIRION J. M., BESNARD A. & CHEYLAN M., 2011. – Premiers Résultats d'un Suivi à Long Terme Sur Une Population de Lézard Ocellé Timon Lepidus Sur l'Île d'Oléron. *Revue d'écologie (Terre et vie)*, **66** : 205-214.

DORMANN C. F., ELITH J., BACHER S., BUCHMANN C., CARL G., CARRE G., MARQUEZ J. R. G., GRUBER B., LAFOURCADE B., LEITÃO P. J., MÜNKEMÜLLER T., MCCLEAN C., OSBORNE P. E., REINEKING B., SCHRÖDER B., SKIDMORE A. K., ZURELL D. & LAUTENBACH S., 2013. – Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36** (1) : 27-46 doi : 10.1111/j.1600–0587.2012.07348.x.

DORMANN C. F., MCPHERSON J. M., ARAUJO M. B., BIVAND R., BOLLIGER J., CARL G., DAVIES R. G., HIRZEL A., JETZ W., KISSLING W. D., KÜHN I., OHLEMÜLLER R., PERES-NETO P. R., REINEKING B., SCHRÖDER B., SCHURR F. M. & WILSON R., 2007. – Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30** (5) : 609-628 doi : 10.1111/j.2007.0906–7590.05171.x.

DORMANN C. F., SCHYMANSKI S. J., CABRAL J., CHUINE I., GRAHAM C., HARTIG F., KEARNEY M., MORIN X., RÖMERMANN C., SCHRÖDER B. & SINGER A., 2012. – Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy: Bridging the correlation–process dichotomy. *Journal of Biogeography*, **39** (12) : 2119-2131 doi : 10.1111/j.1365–2699.2011.02659.x.

DUBUIS A., GIOVANETTINA S., PELLISSIER L., POTTIER J., VITTOZ P. & GUISAN A., 2013. – Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo–climatic variables. *Journal of Vegetation Science*, **24** (4) : 593-606 doi : 10.1111/jvs.12002.

DUCHATEAU S., BERRONEAU M., CANTEGREL L., GOYENECHE L., DE REINACH HIRTZBACH J. & TILLO S., 2012. – Découverte de Rana pyrenaica Serra–Cobo, 1993 (Anura : Ranidae) sur le versant nord des Pyrénées. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **142-143** : 51-63.

DUDIK M., PHILLIPS S. J. & SCHAPIRE R. E., 2006. – Correcting sample selection bias in maximum entropy density estimation. *Advances in neural information processing systems*, .

DULLINGER S., ESSL F., RABITSCH W., ERB K.–H., GINGRICH S., HABERL H., HÜLBER K., JAROSIK V., KRAUSMANN F., KÜHN I., PERGL J., PYSEK P. & HULME P. E., 2013. – Europe's other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110** (18) : 7342-7347 doi : 10.1073/pnas.1216303110.

DULLINGER S., GATTRINGER A., THUILLER W., MOSER D., ZIMMERMANN N. E., GUISAN A., WILLNER W., PLUTZAR C., LEITNER M., MANG T., CACCIANIGA M., DIRNBÖCK T., ERTL S., FISCHER A., LENOIR J. ET AL., 2012. – Extinction debt of high–mountain plants under twenty–first–century climate change. *Nature Climate Change*, **2** (8) : 619-622 doi : 10.1038/nclimate1514.

DUPONT P., 2010a. – *Plan national d'actions en faveur des Maculinea. Office pour les insectes et leur environnement*. Ministère de l'Ecologie, du Développement durable, des Transports et du Logement, 138 p.

DUPONT P., 2010b. – *Plan national d'actions en faveur des Odonates*. Office pour les insectes et leur environnement / Société Française d'Odonatologie – Ministère de Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer, 170 p.

DUPOUE A., GALLIARD J.–F. L., JOSSERAND R., DENARDO D. F., DECENCIERE B., AGOSTINI S., HAUSSY C. & MEYLAN S., 2018. – Water restriction causes an intergenerational trade–off and delayed mother–offspring conflict in a viviparous lizard. *Functional Ecology*, **32** (3) : 676-686 doi : 10.1111/1365–2435.13009.

DUPOUE A., LOURDAIS O., MEYLAN S., BRISCHOUX F., ANGELIER F., ROZEN–RECHELS D., MARCANGELI Y., DECENCIERE B., AGOSTINI S. & LE GALLIARD J.–F., 2019. – Data from: Some like it dry: water restriction overrides heterogametic sex determination in two reptiles. doi : 10.5061/dryad.mv06pv1.

DUPOUE A., RUTSCHMANN A., LE GALLIARD J. F., CLOBERT J., ANGELIER F., MARCIAU C., RUAULT S., MILES D. & MEYLAN S., 2017. – Shorter telomeres precede population extinction in wild lizards. *Scientific Reports*, **7** (1) : 1-8 doi : 10.1038/s41598–017–17323–z.

DUPOUE A., TROCHET A., RICHARD M., SORLIN M., TEULIERE QUILLET J., VALLE C., RAULT C., BERRONEAU M., BERRONEAU M., LOURDAIS O., BLAIMONT P., BERTRAND R., GUILLON M., POTTIER G., CALVEZ O. ET AL., in prep. – Both range margins matter: genetic and demographic variation over an altitude gradient in a cold–adapted specialist lizard (Zootoca vivipara louislantzi). .

DUPRE C., STEVENS C. J., RANKE T., BLEEKER A., PEPPLER–LISBACH C., GOWING D. J., DISE N. B., DORLAND E. D. U., BOBBINK R. & DIEKMANN M., 2010. – Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology*, **16** (1) : 344–357.

DZIALOWSKI E. M., 2005. – Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology*, **30** (4) : 317-334 doi : 10.1016/j.jtherbio.2005.01.005.

EARLE D. & HURLEY C. B., 2015. – Advances in Dendrogram Seriation for Application to Visualization. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, **24** (1) : 1-25 doi : 10.1080/10618600.2013.874295.

ELEMUCHE O., OMEKARA O. & NSUDE F. I., 2018. – Application of Granger Causality Test in Forecasting Monetray Policy Transmision Channels for Nigeria. *Application of Granger Causality Test in Forecasting Monetray Policy Transmision Channels for Nigeria*, .

ELITH J., GRAHAM C. H., ANDERSON R. P., DUDIK M., FERRIER S., GUISAN A., HIJMANS R. J., HUETTMANN F., LEATHWICK J. R., LEHMANN A., LI J., LOHMANN L. G., LOISELLE B. A., MANION G., MORITZ C. ET AL., 2006a. – Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29** (2) : 129-151 doi : 10.1111/j.2006.0906–7590.04596.x.

ELITH J., GRAHAM C. H., ANDERSON R. P., DUDIK M., FERRIER S., GUISAN A., HIJMANS R. J., HUETTMANN F., LEATHWICK J. R., LEHMANN A., LI J., LOHMANN L. G., LOISELLE B. A., MANION G., MORITZ C. ET AL., 2006b. – Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29** (2) : 129-151 doi : 10.1111/j.2006.0906–7590.04596.x.

ELITH J., KEARNEY M. & PHILLIPS S., 2010. – The art of modelling range–shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **1** (4) : 330-342 doi : 10.1111/j.2041–210X.2010.00036.x.

ELITH J. & LEATHWICK J. R., 2009. – Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40** (1) : 677-697 doi : 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.

ELLENBERG H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULIßEN D., 1992. – Zeigerwerte von pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, (18) : 1-248.

ELMES G. W. & THOMAS J. A., 1987. – *Biologie et écologie des fourmis du genre Myrmica. In Les papillons de jours et leurs biotopes. L.S.P.N., Bâle. pp. 404–410*.

EVANS T. G., DIAMOND S. E. & KELLY M. W., 2015. – Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation Physiology*, **3** (1) : cov056 doi : 10.1093/conphys/cov056.

EWING D. A., COBBOLD C. A., PURSE B. V., NUNN M. A. & WHITE S. M., 2016. – Modelling the effect of temperature on the seasonal population dynamics of temperate mosquitoes. *Journal of Theoretical Biology*, **400** : 65-79 doi : 10.1016/j.jtbi.2016.04.008.

EXPLORATORY ECOLOGY., 2019. – Accueil. *Exploratory Ecology – Association de recherche scientifique et de conservation de la biodiversité*, http://www.explorecology.com/ Consulté le 18/11/2019.

FAVENNEC J., 2002. – *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte Atlantique*. Paris : Office national des forêts, 394 p.

FEBRERO–BANDE M. & FUENTE M. O. DE LA., 2012. – Statistical Computing in Functional Data Analysis: The *R* Package **fda.usc**. *Journal of Statistical Software*, **51** (4) doi : 10.18637/jss.v051.i04.

FEEHAN J., HARLEY M. & VAN MINNEN J., 2009. – Climate change in Europe. 1. Impact on terrestrial ecosystems and biodiversity. A review. *Agronomy for Sustainable Development (EDP Sciences)*, **29** (3) : 409-421 doi : 10.1051/agro:2008066.

FEI T., VENUS V., TOXOPEUS B., SKIDMORE A. K., SCHLERF M., LIU Y., VAN OVERDIJK S. & BIAN M., 2008. – *Understanding lizard's microhabitat use based on a mechanistic model of behavioral thermoregulation*. Dans : Li D, Gong J, Wu H. . Wuhan, China, p. 728508. doi : 10.1117/12.815981.

FELDMEIER S., SCHEFCZYK L., HOCHKIRCH A., LÖTTERS S., PFEIFER M. A., HEINEMANN G. & VEITH M., 2018. – Climate versus weather extremes: Temporal predictor resolution matters for future rather than current regional species distribution models. *Diversity and Distributions*, **24** (8) : 1047-1060 doi : 10.1111/ddi.12746.

FERRI-YAÑEZ F., 2007. – *Thermoregulation and use of Microhabitat by Timon lepidus*.

FIGURNY E. & WOYCIECHOWSKI M., 1998. – Flowerhead Selection for Oviposition by Females of the Sympatric Butterfly Species Maculinea teleius and M nausithous (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologia Generalis*, : 215-222 doi : 10.1127/entom.gen/23/1998/215.

FISKE I. & CHANDLER R., 2019. – *Overview of unmarked, an R package for the analysis of data from unmarked animals*.

FLENNER I. & SAHLEN G., 2008. – Dragonfly community re-organisation in boreal forest lakes: rapid species turnover driven by climate change? *Insect Conservation & Diversity*, **1** (3) : 169-179 doi : 10.1111/j.1752-4598.2008.00020.x.

FODEN W., VIE J. C., ANGULO A., BUTCHART S., DEVANTIER L., DUBLIN H., GUTSCHE A., STUART S. & TURAK E., 2008. – *Species susceptibility to climate change impact*. Dans : *J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor and S.N. Stuart (eds). The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species*. Switzerland : IUCN Gland.

FOLTETE J.-C., CLAUZEL C., VUIDEL G. & TOURNANT P., 2012. – Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology*, **27** (4) : 557-569 doi : 10.1007/s10980-012-9709-4.

FONTANA S., PETCHEY O. L. & POMATI F., 2016. – Individual-level trait diversity concepts and indices to comprehensively describe community change in multidimensional trait space. *Functional Ecology*, **30** (5) : 808-818 doi : 10.1111/1365-2435.12551.

FORISTER M. L., MCCALL A. C., SANDERS N. J., FORDYCE J. A., THORNE J. H., O'BRIEN J., WAETJEN D. P. & SHAPIRO A. M., 2010. – Compounded effects of climate change and habitat alteration shift patterns of butterfly diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, (5) : 2088-2092.

FORMAN R. T. T., SPERLING D., BISONNETTE J. A., CLEVENGER A. P., CUSTHALL C. D., DALE V. H., FAHRIG L., FRANCE R., GOLDMAN C. R., HEANUE K., JONES J. A., SWANSON F. J., TURRENTINE T. & WINTER T. C., 2003. – *Road ecology: science and solutions*. Island Press, 508 p.

FOUCART T., LOURDAIS O., DENARDO D. & HEULIN B., 2014. – Influence of reproductive mode on metabolic costs of reproduction: Insight from the bimodal lizard Zootoca vivipara. *Journal of Experimental Biology*, **217** (22) : 4049-4056 doi : 10.1242/jeb.104315.

FOURCADE Y., ENGLER J. O., RÖDDER D. & SECONDI J., 2014. – Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias. *PLOS ONE*, **9** (5) : e97122 doi : 10.1371/journal.pone.0097122.

FOURNIER A., BARBET-MASSIN M., ROME Q. & COURCHAMP F., 2017. – Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Global Ecology and Conservation*, **12** : 215-226 doi : 10.1016/j.gecco.2017.11.002.

FRANCESCO FICETOLA G., BONARDI A., MÜCHER C. A., GILISSEN N. L. M. & PADOA-SCHIOPPA E., 2014. – How many predictors in species distribution models at the landscape scale? Land use versus LiDAR-derived canopy height. *International Journal of Geographical Information Science*, **28** (8) : 1723-1739 doi : 10.1080/13658816.2014.891222.

FRANCO A. M. A., HILL J. K., KITSCHKE C., COLLINGHAM Y. C., ROY D. B., FOX R., HUNTLEY B. & THOMAS C. D., 2006. – Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, **12** (8) : 1545-1553 doi : 10.1111/j.1365-2486.2006.01180.x.

FRANKLIN J., 1995. – Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, **19** (4) : 474-499 doi : 10.1177/030913339501900403.

FY F. & BISSOT R., 2014. – *Mise en place et évaluation de l'état de conservation des végétations des pelouses calcicoles sur les sites Natura 2000 de Poitou-Charentes*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique, 44 p.

GALILI T., 2015. – dendextend: an R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*, **31** (22) : 3718-3720 doi : 10.1093/bioinformatics/btv428.

GANGLOFF E. J., SORLIN M., CORDERO G. A., SOUCHET J. & AUBRET F., 2019. – Lizards at the Peak: Physiological Plasticity Does Not Maintain Performance in Lizards Transplanted to High Altitude. *Physiological and biochemical zoology: PBZ*, **92** (2) : 189-200 doi : 10.1086/701793.

GARGOMINY O., TERCERIE S., REGNIER C., RAMAGE T., DUPONT P., DASZKIEWICZ P. & PONCET L., 2018. – *TAXREF v12, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion*. Paris : MNHN, 117 p.

GAUDNIK C., CORCKET E., CLEMENT B., DELMAS C. E., GOMBERT-COURVOISIER S., MULLER S., STEVENS C. J. & ALARD D., 2011. – Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Global Change Biology*, **17** (11) : 3351–3365.

GEORGES D. & THUILLER W., 2013. – *An example of species distribution modeling with biomod2*., 21 p.

GOOD I. J., 1953. – The Population Frequencies of Species and the Estimation of Population. Parameters. *Biometrika*, **40** (3-4) : 237-264 doi : 10.1093/biomet/40.3-4.237.

GOURVIL P.-Y., SOULET D., COUANON V., SANNIER M., DROUET E., SIMPSON D. & VAN HALDER I., 2016. – *Pré-Atlas des rhopalocères et zygènes d'Aquitaine. Synthèse des connaissances 1995 – 2015*. France : CEN Aquitaine, LPO Aquitaine, 217 p.

GOURVIL P.-Y., SOULET D. & DUHAZE B., 2017. – *Plan régional d'actions en faveur des lépidoptères patrimoniaux – Déclinaison régionale du plan national d'actions en faveur des Maculinea – Aquitaine – 2017-2021*. CEN Aquitaine / DREAL Nouvelle Aquitaine., 76 p.

GRAND D. & BOUDOT J. P., 2006. – *Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope., Mèze, 480 p.

GRANGER C. W. J., 1969. – Investigating Causal Relations by Econometric Models and Cross-spectral Methods. *Econometrica*, **37** (3) : 424 doi : 10.2307/1912791.

GREFF N., 2000a. – *Suivi de la population de Leucorrhinia pectoralis sur l'étang de But, commune de Saint-Etienne-du-Bois (01) et recherches de nouvelles stations sur les sites périphériques. Prospection 1999*. Hermine. GRPLS, 110 p.

GREFF N., 2000b. – *Suivis des peuplements d'Odonates comme indicateur de la gestion des étangs de la Dombes et recherche de Leucorrhinia pectoralis (Charpentier, 1825), espèce à forte valeur patrimoniale*. Rapport ONC, 122 p.

GUEGUEN A., 1990. – *Impact du pâturage ovin sur la faune sauvage : exemple des orthoptères. Rapport SRETIE – EGPN Ministère de l'environnement*., 106 p.

GUILLON M., 2012. – *De la physiologie à la répartition : Adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire*. Université de Poitiers, 244 p.

GUILLON M., GUILLER G., DENARDO D. F. & LOURDAIS O., 2014. – Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. *Canadian Journal of Zoology*, **92** (1) : 81-86 doi : 10.1139/cjz–2013–0189.

GUILLON M., LAGARDE F., THUILLER W., HUANG S. P., PORTER W. P., CUBIZOLLE H. & LOURDAIS O., In prep. – Insight from correlative and mechanistic modeling in parapatric vipers. .

GUISAN A., PETITPIERRE B., BROENNIMANN O., DAEHLER C. & KUEFFER C., 2014. – Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **29** (5) : 260-269 doi : 10.1016/j.tree.2014.02.009.

GUISAN A., THUILLER W. & ZIMMERMANN N. E., 2017. – *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge : Cambridge University Press doi : 10.1017/9781139028271.

GUISAN A. & ZIMMERMANN N. E., 2000. – Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135** (2-3) : 147-186 doi : 10.1016/S0304–3800(00)00354–9.

GUNDERSON A. R. & LEAL M., 2015. – Patterns of Thermal Constraint on Ectotherm Activity. *The American Naturalist*, **185** (5) : 653-664 doi : 10.1086/680849.

GUNDERSON A. R. & LEAL M., 2016. – A conceptual framework for understanding thermal constraints on ectotherm activity with implications for predicting responses to global change. *Ecology Letters*, **19** (2) : 111–120 doi : 10.1111/ele.12552.

GVOZDIK L., 2002. – To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard Zootoca vivipara (Squamata : Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology–Revue Canadienne De Zoologie*, **80** (3) : 479-492 doi : 10.1139/sz02–015.

GVOZDIK L., 2018. – Just what is the thermal niche? *Oikos*, **127** (12) : 1701-1710 doi : 10.1111/oik.05563.

HABEL J. C., SCHMITT T., HÄRDTLE W., LÜTKEPOHL M. & ASSMANN T., 2007. – Dynamics in a butterfly–plant–ant system: influence of habitat characteristics on turnover rates of the endangered lycaenid Maculinea alcon. *Ecological Entomology*, **32** (5) : 536-543 doi : 10.1111/j.1365–2311.2007.00903.x.

HAMPE A. & PETIT R. J., 2005. – Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8** (5) : 461-467 doi : 10.1111/j.1461–0248.2005.00739.x.

HANLEY J. A. & MCNEIL B. J., 1982. – The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, **143** (1) : 29-36 doi : 10.1148/radiology.143.1.7063747.

HANSPACH J., LOOS J., DORRESTEIJN I., VON WEHRDEN H., MOGA C. I. & DAVID A., 2015. – Functional diversity and trait composition of butterfly and bird communities in farmlands of Central Romania. *Ecosystem Health and Sustainability*, **1** (10) : 1-8 doi : 10.1890/EHS15-0027.1.

HAO T., ELITH J., GUILLERA-ARROITA G. & LAHOZ-MONFORT J. J., 2019. – A review of evidence about use and performance of species distribution modelling ensembles like BIOMOD. *Diversity and Distributions*, **25** (5) : 839-852 doi : 10.1111/ddi.12892.

HASEGAWA M., SUZUKI Y. & WADA S., 2005. – Design and Performance of a Wet Sponge Model for Amphibian Thermal Biology. *Current Herpetology*, **24** (1) : 27-32 doi : 10.3105/1345-5834(2005)24[27:DAPOAW]2.0.CO;2.

HASSALL C. & THOMPSON D. J., 2008. – The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, **11** (2) : 131-153 doi : 10.1080/13887890.2008.9748319.

HASSALL C., THOMPSON D. J., FRENCH G. C. & HARVEY I. F., 2007. – Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, **13** (5) : 933-941 doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01318.x.

HAUGEN M. A., RAJARATNAM B. & SWITZER P., 2015. – Extracting Common Time Trends from Concurrent Time Series: Maximum Autocorrelation Factors with Application to Tree Ring Time Series Data. *arXiv:1502.01073 [stat]*, .

HEIDEMANN H. & SEIDENBUSCH R., 2002. – *Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne (sauf de Corse)*. Bois-d'Arcy : Société française d'Odonatologie, 416 p.

HEIKKINEN R. K., LUOTO M., ARAUJO M. B., VIRKKALA R., THUILLER W. & SYKES M. T., 2006. – Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, **30** (6) : 751-777 doi : 10.1177/0309133306071957.

HERRANDO-PEREZ S., FERRI-YAÑEZ F., MONASTERIO C., BEUKEMA W., GOMES V., BELLIURE J., CHOWN S. L., VIEITES D. R. & ARAUJO M. B., 2019. – Intraspecific variation in lizard heat tolerance alters estimates of climate impact. *Journal of Animal Ecology*, **88** (2) : 247-257 doi : 10.1111/1365-2656.12914.

HERTZ P. E., HUEY R. B. & STEVENSON R. D., 1993. – Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms – The fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*, **142** (5) : 796-818 doi : 10.1086/285573.

HICKLING R., ROY D. B., HILL J. K. & THOMAS C. D., 2005. – A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, **11** (3) : 502-506 doi : 10.1111/j.1365-2486.2005.00904.x.

HIJMANS R. J. & ELITH J., 2019. – *Spatial Distribution Models*. rspatial.

HILL J. K., GRIFFITHS H. M. & THOMAS C. D., 2011. – Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. *Annual Review of Entomology*, **56** : 143-159 doi : 10.1146/annurev-ento-120709-144746.

HILL M. O., 1973. – Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, **54** (2) : 427-432 doi : 10.2307/1934352.

HUBBARD K. G., MAHMOOD R. & CARLSON C., 2003. – Estimating Daily Dew Point Temperature for the Northern Great Plains Using Maximum and Minimum Temperature. .

HUEY R. B., 1991. – Physiological Consequences of Habitat Selection. *The American Naturalist*, **137** : S91-S115 doi : 10.1086/285141.

HUEY R. B., KEARNEY M. R., KROCKENBERGER A., HOLTUM J. A. M., JESS M. & WILLIAMS S. E., 2012. – Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367** (1596) : 1665-1679 doi : 10.1098/rstb.2012.0005.

HUEY R. B. & KINGSOLVER J. G., 2017. – Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution*, **4** (5) : 131–135 doi : 10.1016/0169–5347(89)90211–5.

HUEY R. B., LOSOS J. B. & MORITZ C., 2010. – Are Lizards Toast? *Science*, **328** (5980) : 832-833 doi : 10.1126/science.1190374.

IKEDA D. H., MAX T. L., ALLAN G. J., LAU M. K., SHUSTER S. M. & WHITHAM T. G., 2017. – Genetically informed ecological niche models improve climate change predictions. *Global Change Biology*, **23** (1) : 164-176 doi : 10.1111/gcb.13470.

IPBES., 2019. – Assessment Reports | IPBES. https://ipbes.net/assessment–reports Consulté le 6/12/2019.

IPCC., 2007. – *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland : Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.), 104 p.

IPCC., 2014a. – *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Working Group II Contribution to the IPCC 5th Assessment Report. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.*

IPCC., 2014b. – *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, Switzerland, 151 p.

JACKSON S. T. & SAX D. F., 2010. – Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in ecology & evolution*, **25** (3) : 153–160.

JAESCHKE A., BITTNER T., REINEKING B. & BEIERKUHNLEIN C., 2013. – Can they keep up with climate change? – Integrating specific dispersal abilities of protected Odonata in species distribution modelling. *Insect Conservation and Diversity*, **6** (1) : 93-103 doi : 10.1111/j.1752–4598.2012.00194.x.

JORCIN P. & CHEYLAN M., 2017. – Modélisation de la distribution française du LO. .

JOST L., CHAO A. & CHAZDON R. L., 2011. – *Compositional similarity and β (beta) diversity*. Dans : *Biological Diversity. Frontiers in measurement and assessment*. , p. 66-84.

JOURDE P., 2010. – Les Odonates biologie et écologie. *Insectes*, **3** (157) : 3-8.

JULVE P., 2018. – Baseflor. Base de données pour la flore de France. *catminat*, http://philippe.julve.pagesperso–orange.fr/catminat.htm Consulté le 26/11/2019.

KEARNEY M. & PORTER W., 2009. – Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12** (4) : 334–350 doi : 10.1111/j.1461–0248.2008.01277.x.

KEARNEY M., PORTER W. P., WILLIAMS C., RITCHIE S. & HOFFMANN A. A., 2009a. – Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species ranges: the dengue mosquito Aedes aegypti in Australia. *Functional Ecology*, **23** (3) : 528-538.

KEARNEY M. R., ISAAC A. P. & PORTER W. P., 2014. – microclim: Global estimates of hourly microclimate based on long–term monthly climate averages. *Scientific Data*, **1** (1) : 140006 doi : 10.1038/sdata.2014.6.

KEARNEY M. R., MATZELLE A. & HELMUTH B., 2012. – Biomechanics meets the ecological niche: the importance of temporal data resolution. *Journal of Experimental Biology*, **215** (6) : 922-933 doi : 10.1242/jeb.059634.

KEARNEY M. R., WINTLE B. A. & PORTER W. P., 2010. – Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, **3** (3) : 203-213 doi : 10.1111/j.1755–263X.2010.00097.x.

KEARNEY M., SHINE R. & PORTER W. P., 2009b. – The potential for behavioral thermoregulation to buffer « cold–blooded » animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106** (10) : 3835-3840 doi : 10.1073/pnas.0808913106.

KEITH D. A., AKÇAKAYA H. R., THUILLER W., MIDGLEY G. F., PEARSON R. G., PHILLIPS S. J., REGAN H. M., ARAUJO M. B. & REBELO T. G., 2008. – Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters*, **4** (5) : 560-563 doi : 10.1098/rsbl.2008.0049.

KENNETH DODD JR C., 2016. – *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. xford University Press., Oxford, New York, 496 p.

KESEL R. & URBAN K., 1999. – Population Dynamics of Gentiana pneumonanthe and Rhynchospora fusca during Wet Heathland Restoration. *Applied Vegetation Science*, **2** (1) : 149-156 doi : 10.2307/1478892.

KLECKOVA I. & KLECKA J., 2016. – Facing the Heat: Thermoregulation and Behaviour of Lowland Species of a Cold–Dwelling Butterfly Genus, Erebia. *PloS One*, **11** (3) : e0150393 doi : 10.1371/journal.pone.0150393.

KLEUKERS R. M. J. C., DECLEER K., HAES E. C. M., KOLSHORN P. & THOMAS B., 1996. – The recent expansion of Conocephalus discolor (Thunberg)(Orthoptera: Tettigoniidae) in western Europe. *Entomologist's Gazette*, (42) : 37-39.

KÖRTNER G. & HELDMAIER G., 1995. – Body Weight Cycles and Energy Balance in the Alpine Marmot (Marmota marmota). *Physiological Zoology*, **68** (1) : 149-163.

KREBS C. J., 1972. – *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings; 5 edition, 816 p.

KRITICOS D. J. & LERICHE A., 2010. – The effects of climate data precision on fitting and projecting species niche models. *Ecography*, **33** (1) : 115-127 doi : 10.1111/j.1600–0587.2009.06042.x.

LAFON P. & LE FOULER A., 2014. – *Suivi des végétations de landes et tourbières acidiphiles d'Aquitaine – Méthode et mise en place*. Conservatoire Botanique National Sud–Atlantique/DREAL Aquitaine, 19 (+ annexes) p.

LAFON P., LE FOULER A. & MASSART P., 2015. – *Suivi des végétations des dunes non boisées d'Aquitaine. Propositions d'adaptations méthodologiques*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine.

LAFRANCHIS T., 2000. – *Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope, 448 p.

LAFRANCHIS T. A., JUTZELER D., GUILLOSSON J. Y., KAN P. & KAN B., 2015. – *La vie des papillons : écologie, biologie et comportement des Rhopalocères de France*. Paris : Diatheo, 752 p.

LAMPO M., RODRIGUEZ-CONTRERAS A., LA MARCA E. & DASZAK P., 2006. – A chytridiomycosis epidemic and a severe dry season precede the disappearance of Atelopus species from the Venezuelan Andes. *The Herpetological Journal*, **16** (4) : 395-402.

LANGLOIS D. & GILG O., 2007. – *Méthode de suivi des milieux ouverts par les Rhopalocères dans les Réserves Naturelles de France*. Réserves Naturelles de France, 34 p.

LE FOULER A., 2012. – *Le suivi des végétations des rives des étangs arrière-littoraux d'Aquitaine – Méthode et premiers éléments.* Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 79 p.

LE FOULER A., 2013. – *Le suivi des pelouses calcicoles d'Aquitaine – Méthodes et première lecture.* Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 104 p.

LE FOULER A. & BLANCHARD F., 2011. – *Méthodologie d'évaluation et de suivi de l'état de conservation des lagunes du plateau landais et première lecture d'un échantillon de 86 lagunes. Vol. 1 : méthodologie et premiers résultats*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 38 p.

LE FOULER A. & CLERO C., à paraître. – *Suivi et évaluation de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire des pelouses calcicoles de Nouvelle-Aquiaine – Méthodologie, grille d'évaluation et analyse diachronique 2013-2019*. Audenge : Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique.

LE TREUT H., 2013. – *Les impacts du changement climatique en Aquitaine: un état des lieux scientifique*. Pessac, France : Presses universitaires de Bordeaux : LGPA-Editions, 360 p.

LE TREUT H., 2018. – *Anticiper les changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine. Pour agir dans les territoires*. Editions Région Nouvelle-Aquitaine, 488 p.

LEBART L., MORINEAU A. & PIRON M., 1995. – *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod., Paris, 439 p.

LEBLOND N., CAZE G., NAWROT O. & VIALT T., 2019. – *Liste des espèces sensibles de la flore vasculaire en Nouvelle-Aquitaine dans le cadre du Système d'Information sur la Nature et les Paysages (SINP)*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique., Gironde.

LEGENDRE P. & LEGENDRE L. F. J., 2012. – *Numerical Ecology*. Elsevier, 1007 p.

LEGRAND D., LARRANAGA N., BERTRAND R., DUCATEZ S., CALVEZ O., STEVENS V. M. & BAGUETTE M., 2016. – Evolution of a butterfly dispersal syndrome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **283** (1839) doi : 10.1098/rspb.2016.1533.

LELIEVRE H., LE HENANFF M., BLOUIN-DEMERS G., NAULLEAU G. & LOURDAIS O., 2010. – Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, **180** (3) : 415-425 doi : 10.1007/s00360-009-0423-8.

LENOIR J., GEGOUT J.-C., MARQUET P. A., DE RUFFRAY P. & BRISSE H., 2008. – A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *science*, **320** (5884) : 1768-1771.

LENOIR J. & SVENNING J.-C., 2015. – Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, **38** (1) : 15-28 doi : 10.1111/ecog.00967.

LI Y., COHEN J. M. & ROHR J. R., 2013. – Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. *Integrative Zoology*, **8** (2) : 145-161 doi : 10.1111/1749-4877.12001.

LOBO J. M., JIMENEZ-VALVERDE A. & REAL R., 2008. – AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, **17** (2) : 145-151 doi : 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x.

LOBRY E., en cours. – *Modéliser les effets spatio-temporels du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine : pistes et enjeux méthodologiques*. Cistude Nature, UMR Passages, Montaigne Humanités : Université Bordeaux 3.

LOBRY E., MALLARD F. & COUDERCHET L., 2018. – *Programme les sentinelles du climat. Tome V : Prise en compte des éléments paysagers dans la modélisation des répartitions des espèces sentinelles du climat*. C. Nature, 92 p.

LORIOUX S., VAUGOYEAU M., DENARDO D. F., CLOBERT J., GUILLON M. & LOURDAIS O., 2013. – Stage dependence of phenotypical and phenological maternal effects: insight into squamate reptile reproductive strategies. *The American Naturalist*, **182** (2) : 223-233.

LOURDAIS O., GUILLON M., DENARDO D. & BLOUIN-DEMERS G., 2013. – Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & behavior*, **119** : 149-155.

LOURDAIS O., GUILLON M., GUILLER G., BONNET X., NAULLEAU G. & BLOUIN-DEMERS G., In prep. – Impact of heatwaves on thermoregulation and reproduction in a temperate ectotherm. .

LOURDAIS O. & MIAUD C., 2016. – *Protocoles de suivi des populations de reptiles de France, POPReptiles*. Société Herpétologique de France, 26 p.

LOUVEL J. & GAUDILLAT V., 2013. – *EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature : classification des habitats : traduction française : habitats terrestres et d'eau douce*. Muséum National d'Histoire Naturelle.

LOWE W. H., 2012. – Climate change is linked to long-term decline in a stream salamander. *Biological Conservation*, **145** (1) : 48-53 doi : 10.1016/j.biocon.2011.10.004.

LPO AQUITAINE., 2019. – Cartes dynamiques de la faune d'Aquitaine. https://www.faune-aquitaine.org/index.php?m_id=620&frmSpecies=29960&sp_tg=11&tframe=0&maptype=max&action=sp&y=-20152019&y_start=2015&y_stop=2019 Consulté le 28/11/2019.

MACARTHUR R. H., 1984. – *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.

MACKENZIE D. I., NICHOLS J. D., HINES J. E., KNUTSON M. G. & FRANKLIN A. B., 2003. – Estimating Site Occupancy, Colonization, and Local Extinction When a Species Is Detected Imperfectly. *Ecology*, **84** (8) : 2200-2207 doi : 10.1890/02–3090.

MACKENZIE D. I., NICHOLS J. D., LACHMAN G. B., DROEGE S., ANDREW ROYLE J. & LANGTIMM C. A., 2002. – Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, **83** (8) : 2248-2255 doi : 10.1890/0012–9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2.

MAGURRAN A. E., 2004. – *Measuring biological diversity*. Blackwel Science Ltd.: Oxford., 256 p.

MALLARD F., 2014. – *Développement d'une méthode d'évaluation quantitative des effets des projets d'infrastructures de transport terrestre sur les milieux naturels*. Nantes, France : Ecole Centrale de Nantes (ECN), Université Nantes Angers le Mans, 472 p.

MALLARD F., 2016a. – *Programme les sentinelles du climat. Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle–Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 86 p.

MALLARD F., 2018. – Présentation des indicateurs biologiques des effets du changement climatique sur la biodiversité en région Nouvelle–Aquitaine : les espèces sentinelles du climat. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **Tome 153** (nouv. série n° 46 (2–4)) : 341-358.

MALLARD F. & BULTE S., 2018. – Programme « les sentinelles du climat » : protocole de suivis des effets du changement climatique sur la biodiversité en région Nouvelle–Aquitaine – cas d'étude : les lépidoptères de la lande humide de Brousteyrot (Réserve Naturelle Géologique de Saucats–La Brède, France). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **Tome 153** (nouv. série n° 46 (2–4)) : 359-368.

MALLARD F. (COORD.))., 2017b. – *Programme les sentinelles du climat. Tome IV : Ajustement des protocoles d'échantillonnage et analyses exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle–Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 966 p.

MALLARD F. (COORD.))., 2017a. – *Programme les sentinelles du climat. Tome III : Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle–Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 90 p.

MALLARD F. (COORD.))., 2018a. – *Programme les sentinelles du climat. Tome VI : Résultats exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle–Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 805 p.

MALLARD F. (COORD.))., 2018b. – *Programme les sentinelles du climat. Tome VII : Vers la mise en place d'une base de données des suivis des espèces sentinelles du climat*. Le Haillan, France : C. Nature, 619 p.

MALLARD F. (COORD.))., 2016b. – *Programme les sentinelles du climat. Tome II : Protocoles d'échantillonnage des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 453 p.

MALLARD F. & COUDERCHET L., 2019. – *Climate Sentinels Research Program: Developing Indicators of the Effects of Climate Change on Biodiversity in the Region of New Aquitaine (South West, France)*. Dans : Leal Filho W, Barbir J, Preziosi R. *Handbook of Climate Change and Biodiversity*. Cham : Springer International Publishing, p. 223-241. doi : 10.1007/978–3–319–98681–4_14.

MANIL L. & HENRY P.–Y., 2007. – *Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) – Suivi Temporel des Insectes Communs (STIC) – Protocole national.*, 10 p.

MARCON E., 2015a. – *Mesures de la Biodiversité*. AgroParisTech, 256 p.

MARCON E., 2015b. – Practical Estimation of Diversity from Abundance Data. .

MARMION M., LUOTO M., HEIKKINEN R. K. & THUILLER W., 2009. – The performance of state–of–the–art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Ecological Modelling*, **220** (24) : 3512-3520 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2008.10.019.

MARTIN L. B., HOPKINS W. A., MYDLARZ L. D. & ROHR J. R., 2010. – The effects of anthropogenic global changes on immune functions and disease resistance. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1195** : 129-148 doi : 10.1111/j.1749–6632.2010.05454.x.

MARTIN T. L. & HUEY R. B., 2008. – Why "Suboptimal" Is Optimal: Jensen's Inequality and Ectotherm Thermal Preferences. *The American Naturalist*, **171** (3) : E102-E118 doi : 10.1086/527502.

MARTINSON K., DURGAN B., FORCELLA F., WIERSMA J., SPOKAS K. & ARCHER D., 2007. – An Emergence Model for Wild Oat (Avena fatua). *Weed Science*, **55** (6) : 584-591 doi : 10.1614/WS–07–059.1.

MASSU N. & LANDMANN G., 2011. – *Connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité en France métropolitaine – Synthèse bibliographique*. Ecofor, 180 p.

MATEO J. A., 2011. – *Lagarto ocelado – Timon lepidus (Daudin, 1802)*. Dans : *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales,.

MAUERSBERGER R. & HEINRICH D., 1993. – Zur Habitatpräferenz von Leucorrhinia caudalis (Charpentier) (Anisoptera: Libellulidae). *Libellula*, **12** : 63-82.

MAUTRET E., 2014. – *Mise à jour des données d'inventaire de l'Agrion de Mercure (Coenagrion mercuriale), diagnostic de l'état de conservation des habitats et réalisation de préconisations de gestion sur le site Natura 2000 « vallée de l'Epte francilienne et ses affluents »*. Parc naturel régional du Vexin français. Office pour les insectes et leur environnement. Université Paris Sud 11 – UFR Science d'Orsay., 59 p.

MCGARIGAL K. & MARKS B. J., 1995. – *FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure.* Portland, OR : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station doi : 10.2737/PNW–GTR–351.

MCKINNEY M. L. & LOCKWOOD J. L., 1999. – Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (11) : 450-453 doi : 10.1016/S0169–5347(99)01679–1.

MENENDEZ R., 2007. – How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie*, **150** : 355-365.

MEROW C., SMITH M. J. & SILANDER J. A., 2013. – A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, **36** (10) : 1058-1069 doi : 10.1111/j.1600–0587.2013.07872.x.

MESTRE F., RISK B. B., MIRA A., BEJA P. & PITA R., 2017. – A metapopulation approach to predict species range shifts under different climate change and landscape connectivity scenarios. *Ecological Modelling*, **359** : 406-414 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2017.06.013.

METEO FRANCE., 2017. – METEO FRANCE – Bilans climatiques. http://www.meteofrance.fr/climat-passe–et–futur/bilans–climatiques/bilan–2017/bilan–climatique–de–l–annee–2017 Consulté le 16/1/2019.

METEO FRANCE., 2018. – METEO FRANCE – Bilans climatiques. http://www.meteofrance.fr/climat-passe–et–futur/bilans–climatiques/bilan–2018/bilan–climatique–de–l–annee–2018 Consulté le 16/1/2019.

METEO FRANCE., 2019a. – Bilans climatiques–2019. http://www.meteofrance.fr/climat–passe–et–futur/bilans–climatiques/bilan–2019 Consulté le 28/11/2019.

METEO FRANCE., 2019b. – Actualités météo et climat. http://www.meteofrance.fr/actualites/ Consulté le 25/11/2019.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT., 2005. – *Ecosystems and human well–being*. Island Press, 86 p.

MITCHELL A. & BERGMANN P. J., 2016. – Thermal and moisture habitat preferences do not maximize jumping performance in frogs. *Functional Ecology*, **30** (5) : 733-742 doi : 10.1111/1365–2435.12535.

MNHN., 2019a. – Visualisateur Cartographique. https://inpn.mnhn.fr/viewer–carto/especes/66111 Consulté le 28/11/2019.

MNHN., 2019b. – Suivi des Orthoptères Nocturnes (SON) | Vigie–Nature. http://www.vigienature.fr/fr/suivi–des–orthopteres–nocturnes Consulté le 28/11/2019.

MOD H. K., SCHERRER D., LUOTO M. & GUISAN A., 2016. – What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science*, **27** (6) : 1308-1322 doi : 10.1111/jvs.12444.

NAVAS C. A. & ARAUJO C., 2000. – The Use of Agar Models to Study Amphibian Thermal Ecology. *Journal of Herpetology*, **34** (2) : 330-334 doi : 10.2307/1565438.

NOWICKI P., BONELLI S., BARBERO F. & BALLETTO E., 2009. – Relative importance of density–dependent regulation and environmental stochasticity for butterfly population dynamics. *Oecologia*, **161** (2) : 227-239 doi : 10.1007/s00442–009–1373–2.

NOWICKI P., PEPKOWSKA A., KUDLEK J., SKORKA P., WITEK M., SETTELE J. & WOYCIECHOWSKI M., 2007. – From metapopulation theory to conservation recommendations: Lessons from spatial occurrence and abundance patterns of Maculinea butterflies. *Biological Conservation*, **140** (1) : 119-129 doi : 10.1016/j.biocon.2007.08.001.

NOWICKI P., WITEK M., SKORKA P. & WOYCIECHOWSKI M., 2005. – Oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly Maculinea alcon denis & schiffermüller (Lepidoptera: Lycaenidae) in relation to

characteristics of foodplants and presence of ant hosts. *Polish Journal of Ecology*, **Vol. 53** (nr 3) : 409-417.

OAFS., 2019a. – *La Liste rouge des Papillons de jour d'Aquitaine. Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage*. Talence, 16 p.

OAFS., 2019b. – SI Faune. http://si-faune.oafs.fr/diffusion-carto/ Consulté le 28/11/2019.

OBV., 2019. – Observatoire de la biodiversité végétale de Nouvelle-Aquitaine, Inventaire du Patrimoine Naturel (IPN), Flore-Fonge-Habitats. https://obv-na.fr/ Consulté le 26/11/2019.

O'CONNOR M. P., SIEG A. E. & DUNHAM A. E., 2006. – Linking physiological effects on activity and resource use to population level phenomena. *Integrative and Comparative Biology*, **46** (6) : 1093-1109 doi : 10.1093/icb/icl031.

OOSTERMEIJER J. G. B., NIJS J. C. M. D., RAIJMANN L. E. L. & MENKEN S. B. J., 1992. – Population biology and management of the marsh gentian (Gentiana pneumonanthe L.), a rare species in The Netherlands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **108** (2) : 117-130 doi : 10.1111/j.1095-8339.1992.tb01636.x.

OOSTERMEIJER J. G. B., VAN 'T VEER R. & DEN NIJS J. C. M., 1994. – Population structure of the rare, long-lived perennial Gentiana pneumonanthe in relation to vegetation and management in The Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, **31** doi : https://doi.org/10.2307/2404440.

OPIE., 2011. – STELI | Plan National d'Actions Odonates. .

ORTEGA Z., MENCIA A. & PEREZ-MELLADO V., 2016. – The peak of thermoregulation effectiveness: Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, Iberolacerta bonnali (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, **56** : 77–83 doi : 10.1016/j.jtherbio.2016.01.005.

OZGUL A., CHILDS D. Z., OLI M. K., ARMITAGE K. B., BLUMSTEIN D. T., OLSON L. E., TULJAPURKAR S. & COULSON T., 2010. – Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature*, **466** (7305) : 482-485 doi : 10.1038/nature09210.

OZGUL A., OLI M. K., OLSON L. E., BLUMSTEIN D. T. & ARMITAGE K. B., 2007. – Spatiotemporal variation in reproductive parameters of yellow-bellied marmots. *Oecologia*, **154** (1) : 95-106 doi : 10.1007/s00442-007-0817-9.

PABLO VALVERDE J., 2017. – *Phenotypic plasticity and condition-dependent trait expression in sexual ornaments and body colour in the alpine grasshopper Gomphocerus sibiricus. Dissertation to obtzain a doctoral degreee from the Faculty of Biology at the Univesity of Bielefeld*., 97 p.

PARMESAN C., 2006. – Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37** (1) : 637-669 doi : 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.

PARMESAN C., ROOT T. L. & WILLIG M. R., 2000. – Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **81** (3) : 443-450 doi : 10.1175/1520-0477(2000)081<0443:ioewac>2.3.co;2.

PARMESAN C. & YOHE G., 2003. – A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421** (6918) : 37-42 doi : 10.1038/nature01286.

PASCO P. Y., LEVEQUE N. & MOREL R., 2008. – Marais de Gannedel et de Timouy – Premier inventaire des odonates. : 36-43.

PAVOINE S., BONSALL M. B., DUPAIX A., JACOB U. & RICOTTA C., 2017. – From phylogenetic to functional originality: Guide through indices and new developments. *Ecological Indicators*, **82** (Supplement C) : 196-205 doi : 10.1016/j.ecolind.2017.06.056.

PAVOINE S. & RICOTTA C., 2019. – A simple translation from indices of species diversity to indices of phylogenetic diversity. *Ecological Indicators*, **101** : 552-561 doi : 10.1016/j.ecolind.2019.01.052.

PEARMAN P. B., GUISAN A., BROENNIMANN O. & RANDIN C. F., 2008. – Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23** (3) : 149-158 doi : 10.1016/j.tree.2007.11.005.

PERRY G. & GARLAND T., 2002. – Lizard home ranges revisited effects of sex, body size, diet, habitat and phylogeny. *Ecology*, **83** (7) : 1870-1885 doi : 10.1890/0012–9658(2002)083[1870:LHRREO]2.0.CO;2.

PETERSON A. T., PAPES M. & EATON M., 2007. – Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, **30** (4) : 550-560 doi : 10.1111/j.0906–7590.2007.05102.x.

PHILLIPS S., 2005. – *A brief tutorial on Maxent*. AT&T Research.

PHILLIPS S. J., ANDERSON R. P., DUDIK M., SCHAPIRE R. E. & BLAIR M. E., 2017. – Opening the black box: an open–source release of Maxent. *Ecography*, : n/a–n/a doi : 10.1111/ecog.03049.

PHILLIPS S. J., ANDERSON R. P. & SCHAPIRE R. E., 2006. – Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190** (3) : 231-259 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.

PHILLIPS S. J., DUDIK M., ELITH J., GRAHAM C. H., LEHMANN A., LEATHWICK J. & FERRIER S., 2009. – Sample selection bias and presence–only distribution models: implications for background and pseudo–absence data. *Ecological Applications*, **19** (1) : 181-197 doi : 10.1890/07–2153.1.

PIMM S. L., JENKINS C. N., ABELL R., BROOKS T. M., GITTLEMAN J. L., JOPPA L. N., RAVEN P. H., ROBERTS C. M. & SEXTON J. O., 2014. – The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, **344** (6187) : 1246752 doi : 10.1126/science.1246752.

POITOU–CHARENTES NATURE., 2019. – *Liste rouge du Poitou–Charentes : chapitre Rhopalocères. Fontaine–le–Comte*.

POLLARD E. & YATES T. J., 1993. – *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation: The British Butterfly Monitoring Scheme*. Springer Netherlands.

PONIATOWSKI D., DEFAUT B., LLUCIA–POMARES D. & FARTMANN T., 2012. – *The Orthoptera Fauna of Pyrenean Region: A Field Guide*. Articulata Beiheft. N°14 (2009), seconde édition., 143 p.

PORTER W. P., 1989. – New animal models and experiments for calculating growth potential at different elevations. *Physiological Zoology*, **62** (2) : 286-313.

PORTER W. P. & MITCHELL J. W., 2006. – Method and system for calculating the spatial–temporal effects of climate and other environmental conditions on animals. .

POTTIER G., PAUMIER J. M., TESSIER M., BARASCUD Y., TALHOËT S., LIOZON R., D'ANDURAIN P., VACHER J. P., BARTHE L., HEAULME V., ESSLINGER M., ARTHUR C. P., CALVET A., MAUREL C. & REDON H., 2008. – *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*.

POUNDS J. A. & CRUMP M. L., 1994. – Amphibian Declines and Climate Disturbance: The Case of the Golden Toad and the Harlequin Frog. *Conservation Biology*, **8** (1) : 72-85.

PRADERVAND J.-N., PELLISSIER L., RANDIN C. F. & GUISAN A., 2014. – Functional homogenization of bumblebee communities in alpine landscapes under projected climate change. *Climate Change Responses*, **1** (1) : 1-10 doi : 10.1186/s40665-014-0001-5.

QUENOUILLE M. H., 1949. – Approximate tests of correlation in time-series 3. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, **45** (3) : 483-484 doi : 10.1017/S0305004100025123.

R CORE TEAM., 2019. – R: The R Project for Statistical Computing. https://www.r-project.org/ Consulté le 26/11/2019.

RADOSAVLJEVIC A. & ANDERSON R. P., 2014. – Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, **41** (4) : 629-643 doi : 10.1111/jbi.12227.

RAFFERTY N. E. & IVES A. R., 2011. – Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions: Experimental shifts in flowering phenology. *Ecology Letters*, **14** (1) : 69-74 doi : 10.1111/j.1461-0248.2010.01557.x.

RAMEAU J.-C., MANSION D., DUME G. & GAUBERVILLE C., 2018. – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 - Plaines et collines - Nouvelle édition*. Institut pour le Développement Forestier., 2 464 p.

RANDIN C. F., DIRNBÖCK T., DULLINGER S., ZIMMERMANN N. E., ZAPPA M. & GUISAN A., 2006. – Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, **33** (10) : 1689-1703 doi : 10.1111/j.1365-2699.2006.01466.x.

READING C. J., 2007. – Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia*, **151** (1) : 125-131 doi : 10.1007/s00442-006-0558-1.

REINO L., FERREIRA M., MARTINEZ-SOLANO Í., SEGURADO P., XU C. & BARBOSA A. M., 2017. – Favourable areas for co-occurrence of parapatric species: niche conservatism and niche divergence in Iberian tree frogs and midwife toads. *Journal of Biogeography*, **44** (1) : 88-98 doi : 10.1111/jbi.12850.

RESIDE A. E., VANDERWAL J., PHILLIPS B. L., SHOO L. P., ROSAUER D. F., ANDERSON B. J., WELBERGEN J. A., MORITZ C., FERRIER S., HARDWOOD T. D., WILLIAMS K. J., MACKEY B., HUGH S. & WILLIAMS S. E., 2013. – *Climate change refugia for terrestrial biodiversity*. Gold Coast, Queensland : National Climate Change Adaptation Research Facility.

REZOUKI C., 2018. – *The influence of lifestyle on demographic responses to climate change : the Alpine marmot as a case study. Thèse de doctorat de l'université de Lyon.*, 265 p + annexes p.

RIDDELL E. A., CARLO M. A., APANOVITCH E. K. & SEARS M. W., 2017. – *Potential responses to climate change are improved by physiological acclimation of water loss*. Dans : *INTEGRATIVE AND COMPARATIVE BIOLOGY*. OXFORD UNIV PRESS INC JOURNALS DEPT, 2001 EVANS RD, CARY, NC 27513 USA, p. E386-E386.

RIDDELL E. A., MCPHAIL J., DAMM J. D. & SEARS M. W., 2018. – Trade-offs between water loss and gas exchange influence habitat suitability of a woodland salamander. *Functional ecology*, **32** (4) : 916-925.

RIQUELME N. A., DIAZ–PAEZ H. & ORTIZ J. C., 2016. – Thermal tolerance in the Andean toad Rhinella spinulosa (Anura: Bufonidae) at three sites located along a latitudinal gradient in Chile. *Journal of Thermal Biology*, **60** : 237-245 doi : 10.1016/j.jtherbio.2016.07.019.

ROHR J. R., CIVITELLO D. J., COHEN J. M., ROZNIK E. A., SINERVO B. & DELL A. I., 2018. – The complex drivers of thermal acclimation and breadth in ectotherms. *Ecology Letters*, **21** (9) : 1425-1439 doi : 10.1111/ele.13107.

ROOT T. L., PRICE J. T., HALL K. R., SCHNEIDER S. H., ROSENZWEIG C. & POUNDS J. A., 2003. – Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421** (6918) : 57-60 doi : 10.1038/nature01333.

ROOT T. L. & SCHNEIDER S. H., 2006. – Conservation and Climate Change: the Challenges Ahead. *Conservation Biology*, **20** (3) : 706-708 doi : 10.1111/j.1523–1739.2006.00465.x.

ROSE R. J., CLARKE R. T. & CHAPMAN S. B., 1998. – Individual variation and the effects of weather, age and Zlowering history on survival and flowering of the longlived perennial Gentiana pneumonanthe. *Ecography*, **21** : 317-326.

ROYLE J. A., 2004. – N–Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, **60** (1) : 108-115 doi : 10.1111/j.0006–341X.2004.00142.x.

ROZEN-RECHELS D., DUPOUE A., LOURDAIS O., CHAMAILLE-JAMMES S., MEYLAN S., CLOBERT J. & LE GALLIARD J.–F., 2019. – When water interacts with temperature: Ecological and evolutionary implications of thermo-hydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and evolution*, .

ROZNIK E. A. & ALFORD R. A., 2014. – Using pairs of physiological models to estimate temporal variation in amphibian body temperature. *Journal of Thermal Biology*, **45** : 22-29 doi : 10.1016/j.jtherbio.2014.07.005.

RUGIERO L., MILANA G., PETROZZI F., CAPULA M. & LUISELLI L., 2013. – Climate–change–related shifts in annual phenology of a temperate snake during the last 20 years. *Acta Oecologica*, **51** : 42-48 doi : 10.1016/j.actao.2013.05.005.

RUYS T. & COUZI L., 2015. – *Atlas des Mammifères sauvages d'Aquitaine. Tome 6 : Les rongeurs, les érinacéomorphes et les soricomorphes. Cistude Nature et LPO Aquitaine*. France : C. Nature, 228 p.

SAFE SOFTWARE., 2019. – Safe Software | FME | Data Integration Platform. *Safe Software*, https://www.safe.com/ Consulté le 27/11/2019.

SAKAI R., WINAND R., VERBEIREN T., MOERE A. V. & AERTS J., 2014. – dendsort: modular leaf ordering methods for dendrogram representations in R. *F1000Research*, **3** doi : 10.12688/f1000research.4784.1.

SALAS L., SOLA C., SPAMPANATO A., MAGNANINI M. & TONGIORGI P., 1996. – *Usage de l'espace et du temps dans une population de Marmota marmota de l'Apennin septentrional. Actes du colloque Biodiversité chez les Marmottes. Le Berre M., Ramousse R. & L. Le Guelte eds. International Network on Marmots. 209–206*.

SALHARANG B., 2001. – *Répartition et abondance de la marmotte alpine (Marmota marmota) en vallée de Luz. Rapport de stage maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes. Université de Pau et des Pays de l'Adour*.

SANCHEZ-FERNANDEZ D., RIZZO V., CIESLAK A., FAILLE A., FRESNEDA J. & RIBERA I., 2016. – Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. *Scientific Reports*, **6** (1) : 23381 doi : 10.1038/srep23381.

SARDET E., ROESTI C. & BRAUD Y., 2015. – *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze, (collection Cahier d'identification)., 304 p.

SCHWARZKOPF L. & ALFORD R. A., 1996. – Desiccation and Shelter-Site Use in a Tropical Amphibian: Comparing Toads with Physical Models. *Functional Ecology*, **10** (2) : 193-200 doi : 10.2307/2389843.

SEEBACHER F. & ALFORD R. A., 2002. – Shelter Microhabitats Determine Body Temperature and Dehydration Rates of a Terrestrial Amphibian (Bufo marinus). *Journal of Herpetology*, **36** (1) : 69-75 doi : 10.1670/0022-1511(2002)036[0069:SMDBTA]2.0.CO;2.

SEIBOLD S., GOSSNER M. M., SIMONS N. K., BLÜTHGEN N., MÜLLER J., AMBARLI D., AMMER C., BAUHUS J., FISCHER M., HABEL J. C., LINSENMAIR K. E., NAUSS T., PENONE C., PRATI D., SCHALL P. ET AL., 2019. – Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, **574** (7780) : 671-674 doi : 10.1038/s41586-019-1684-3.

SEIDLING W., FISCHER R. & GRANKE O., 2008. – Relationships between forest floor vegetation on ICP Forests monitoring plots in Europe and basic variables in soil and nitrogen deposition. *International journal of environmental studies*, **65** (3) : 311–322.

SHERIDAN J. A. & BICKFORD D., 2011. – Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, **1** (8) : 401-406 doi : 10.1038/nclimate1259.

SHINE R. & KEARNEY M., 2001. – Field studies of reptile thermoregulation: how well do physical models predict operative temperatures? *Functional Ecology*, **15** (2) : 282-288 doi : 10.1046/j.1365-2435.2001.00510.x.

SHUMWAY R. H. & STOFFER D. S., 2011. – *Time Series Analysis and Its Applications*. New York, NY : Springer New York doi : 10.1007/978-1-4419-7865-3.

SI FLORE., 2019. – SI Observation Flore. http://siflore.fcbn.fr/?cd_ref=&r=metro Consulté le 26/11/2019.

SILLERO N., CAMPOS J., BONARDI A., CORTI C., CREEMERS R., CROCHET P.-A., CRNOBRNJA ISAILOVIC J., DENOËL M., FICETOLA G. F., GONÇALVES J., KUZMIN S., LYMBERAKIS P., DE POUS P., RODRIGUEZ A., SINDACO R. ET AL., 2014. – Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, **35** (1) : 1-31 doi : 10.1163/15685381-00002935.

SIMON A., 2016. – *Suivi des libellules (Odonates) de Haute-Normandie – 2015 (3ème année de suivi). Indicateur n°30.2*. Observatoire de la Biodiversité de Haute-Normandie.,.

SINERVO B., MENDEZ-DE-LA-CRUZ F., MILES D. B., HEULIN B., BASTIAANS E., VILLAGRAN-SANTA CRUZ M., LARA-RESENDIZ R., MARTINEZ-MENDEZ N., CALDERON-ESPINOSA M. L., MEZA-LAZARO R. N., GADSDEN H., AVILA L. J., MORANDO M., DE LA RIVA I. J., VICTORIANO SEPULVEDA P. ET AL., 2010. – Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, **328** (5980) : 894-899 doi : 10.1126/science.1184695.

SINERVO B., MILES D. B., WU Y., MENDEZ-DE LA CRUZ F. R., KIRCHHOF S. & QI Y., 2018. – Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus* , in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Integrative Zoology*, **13** (4) : 450-470 doi : 10.1111/1749-4877.12315.

SMITH C. F., SCHUETT G. W., REISERER R. S., DANA C. E., COLLYER M. L. & DAVIS M. A., 2019. – Drought-induced Suppression of Female Fecundity in a Capital Breeder. *Scientific Reports*, **9** (1) doi : 10.1038/s41598-019-51810-9.

SNYDER G. K. & HAMMERSON G. A., 1993. – Interrelationships between water economy and thermo-regulation in the Canyon tree-frog Hyla arenicolor. *Journal of Arid Environments*, **25** (3) : 321-329 doi : 10.1006/jare.1993.1065.

SOBERON J. & ARROYO-PEÑA B., 2017. – Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLOS ONE*, **12** (4) : e0175138 doi : 10.1371/journal.pone.0175138.

SOBERON J. & PETERSON A. T., 2005. – Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. doi : 10.17161/bi.v2i0.4.

SOUBEYROUX J.-M., MARTIN E., FRANCHISTEGUY L., HABETS F., NOILHAN J., BAILLON M., REGIMBEAU F., VIDAL J.-P., MOIGNE P. L. & MOREL S., 2007. – Safran-Isba-Modcou (SIM) : Un outil pour le suivi hydrométéorologique opérationnel et les études. *La Météorologie*, (63) : 40-45.

SPIRIDONOV V., DEQUE M. & SOMOT S., 2005. – ALADIN-CLIMATE: from the origins to present date. *ALADIN Newsletter*, (29) : 89-92.

STERNBERG K. & BUCHWALD R., 2000. – *Libellen Baden-Württembergs, Bd.2, Großlibellen (Anisoptera), Literatur*. Stuttgart : Ulmer, E, 712 p.

STEVENS C. J., DUPRE C., DORLAND E., GAUDNIK C., GOWING D. J., BLEEKER A., DIEKMANN M., ALARD D., BOBBINK R. & FOWLER D., 2011. – The impact of nitrogen deposition on acid grasslands in the Atlantic region of Europe. *Environmental pollution*, **159** (10) : 2243-2250.

STEWART J. E., GUTIERREZ ILLAN J., RICHARDS S. A., GUTIERREZ D. & WILSON R. J., 2019. – Linking interannual variation in environment, phenology, and abundance for a montane butterfly community. *Ecology*, doi : 10.1002/ecy.2906.

SUN X., REN G., YOU Q., REN Y., XU W., XUE X., ZHAN Y., ZHANG S. & ZHANG P., 2019. – Global diurnal temperature range (DTR) changes since 1901. *Climate Dynamics*, **52** (5-6) : 3343-3356 doi : 10.1007/s00382-018-4329-6.

SURI M., HULD T. A., DUNLOP E. D. & OSSENBRINK H. A., 2007. – Potential of solar electricity generation in the European Union member states and candidate countries. *Solar energy*, **81** (10) : 1295-1305.

TAFANI M., COHAS A., BONENFANT C., GAILLARD J.-M. & ALLAINE D., 2013. – Decreasing litter size of marmots over time: a life history response to climate change? *Ecology*, **94** (3) : 580-586 doi : 10.1890/12-0833.1.

TATTONI C., RIZZOLLI F. & PEDRINI P., 2012. – Can LiDAR data improve bird habitat suitability models? *Ecological Modelling*, **245** : 103-110 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2012.03.020.

TEXIER J. P., 2011. – *Genèse des lagunes landaises : un point sur la question in De la lagune à l'airial*. Travaux et colloques scientifiques du PNRLG, 20 p.

THOMAS C. D., CAMERON A., GREEN R. E., BAKKENES M., BEAUMONT L. J., COLLINGHAM Y. C., ERASMUS B. F. N., SIQUEIRA M. F. DE., GRAINGER A., HANNAH L., HUGHES L., HUNTLEY B., JAARSVELD A. S. VAN., MIDGLEY G. F., MILES L. ET AL., 2004. – Extinction risk from climate change. *Nature*, **427** (6970) : 145-148 doi : 10.1038/nature02121.

THOMAS C. D., FRANCO A. M. A. & HILL J. K., 2006. – Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (8) : 415-416 doi : 10.1016/j.tree.2006.05.012.

THUILLER W., 2003. – BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, **9** (10) : 1353-1362 doi : 10.1046/j.1365–2486.2003.00666.x.

THUILLER W., ARAUJO M. B. & LAVOREL S., 2004. – Do we need land–cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography*, **31** (3) : 353-361 doi : 10.1046/j.0305–0270.2003.00991.x.

THUILLER W., LAFOURCADE B., ENGLER R. & ARAUJO M. B., 2009. – BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32** (3) : 369-373 doi : 10.1111/j.1600–0587.2008.05742.x.

THUILLER W., LAVOREL S., ARAUJO M. B., SYKES M. T. & PRENTICE I. C., 2005. – Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102** (23) : 8245-8250 doi : 10.1073/pnas.0409902102.

THUILLER W. & MÜNKEMÜLLER T., 2010. – *Habitat Suitability modeling*. Dans : *Effects of Climate Change on Birds*. New York : Møller Anders Pape, Fiedler Wolfgang, p. 77-85.

THUILLER W., SLINGSBY J. A., PRIVETT S. D. J. & COWLING R. M., 2007. – Stochastic Species Turnover and Stable Coexistence in a Species–Rich, Fire–Prone Plant Community. *PLOS ONE*, **2** (9) : e938 doi : 10.1371/journal.pone.0000938.

TICHÝ L., 2002. – JUICE, software for vegetation classification. *Journal of vegetation science*, **13** (3) : 451–453.

TISON J.–M. & DE FOUCAULT B., 2014. – *Flora gallica: flore de France*. Biotope éditions., Mèze, 1196 p.

TISON J.–M., JAUZEIN P. & MICHAUD H., 2014. – *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia publications., Turriers, 2078 p.

TRACY C. R., BETTS G., RICHARD TRACY C. & CHRISTIAN K. A., 2007. – Plaster Models to Measure Operative Temperature and Evaporative Water Loss of Amphibians. *Journal of Herpetology*, **41** (4) : 597-603 doi : 10.1670/07–006.1.

TRACY C. R., CHRISTIAN K. A. & TRACY C. R., 2010. – Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. *Ecology*, **91** (5) : 1477-1484 doi : 10.1890/09–0839.1.

TU W., 2006. – *Zero-Inflated Data*. Dans : El-Shaarawi AH, Piegorsch WW. *Encyclopedia of Environmetrics*. Chichester, UK : John Wiley & Sons, Ltd, p. vaz000g. doi : 10.1002/9780470057339.vaz000g.

TUKEY J. W., 1958. – Bias and confidence in not quite large samples. *Annals of Mathematical Statistics*, **29** : 614.

TÜRK A. & ARNOLD W., 1988. – Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (Marmota marmota). *Oecologia*, **76** (4) : 544-548 doi : 10.1007/BF00397867.

ULRICH E., 1995. – Le réseau RENECOFOR : Objectifs et réalisation. *Revue Forestière Française*, **XLVII** (2) : 107-124.

URCAUE NOUVELLE-AQUITAINE., 2018. – *L'approche écopaysagère. Mise en évidence des Trames Vertes des territoires ruraux*., 76 p.

VALLECILLO S., BROTONS L. & THUILLER W., 2009. – Dangers of predicting bird species distributions in response to land-cover changes. *Ecological Applications*, **19** (2) : 538-549 doi : 10.1890/08-0348.1.

VAN DEN BERG L. J., VERGEER P., RICH T. C., SMART S. M., GUEST D. A. N. & ASHMORE M. R., 2011. – Direct and indirect effects of nitrogen deposition on species composition change in calcareous grasslands. *Global Change Biology*, **17** (5) : 1871–1883.

VAN DYCK H. & REGNIERS S., 2010. – Egg spreading in the ant-parasitic butterfly, Maculinea alcon: from individual behaviour to egg distribution pattern. *Animal Behaviour*, **80** (4) : 621-627 doi : 10.1016/j.anbehav.2010.06.021.

VASCONCELOS R., SANTOS X. & CARRETERO M. A., 2012. – High temperatures constrain microhabitat selection and activity patterns of the insular Cape Verde wall gecko. *Journal of Arid Environments*, **81** : 18-25 doi : 10.1016/j.jaridenv.2012.01.013.

VASSEUR D. A., DELONG J. P., GILBERT B., GREIG H. S., HARLEY C. D. G., MCCANN K. S., SAVAGE V., TUNNEY T. D. & O'CONNOR M. I., 2014. – Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281** (1779) : 20132612-20132612 doi : 10.1098/rspb.2013.2612.

VIDAL J.-P., MARTIN E., FRANCHISTEGUY L., BAILLON M. & SOUBEYROUX J.-M., 2010. – A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, **30** (11) : 1627-1644 doi : 10.1002/joc.2003.

VITASSE Y., FRANÇOIS C., DELPIERRE N., DUFRENE E., KREMER A., CHUINE I. & DELZON S., 2011. – Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151** (7) : 969–980.

VOGT P. & RIITTERS K., 2017. – GuidosToolbox: universal digital image object analysis. *European Journal of Remote Sensing*, **50** (1) : 352-361 doi : 10.1080/22797254.2017.1330650.

VOISIN J. F., 1980. – Réflexion à propos d'une méthode simple d'échantillonnage des peuplements d'Orthoptères en milieu ouvert. *Acrida*, **9** : 159-170.

VOISIN J. F., 1986a. – Observations sur une pullulation d'Aeropus sibiricus en Grande-Sassière (Savoie) [Orth.]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **91** (7) : 213-218.

VOISIN J. F., 1986b. – Une méthode simple pour caractériser l'abondance des orthoptères en milieu ouvert. *L'entomologiste*, **42** (2) : 113-119.

WALLISDEVRIES M. F., 2004. – A Quantitative Conservation Approach for the Endangered Butterfly Maculinea alcon. *Conservation Biology*, **18** (2) : 489-499.

WIEMERS M., CHAZOT N., WHEAT C. W., SCHWEIGER O. & WAHLBERG N., 2019. – A complete time–calibrated multi–gene phylogeny of the European butterflies. *bioRxiv*, : 844175 doi : 10.1101/844175.

WIENS J. J., 2016. – Climate–Related Local Extinctions Are Already Widespread among Plant and Animal Species. *PLOS Biology*, **14** (12) : e2001104 doi : 10.1371/journal.pbio.2001104.

WILDERMUTH H., 1992. – *Habitate und Habitatwalh der Grossen Moosjungfer (Leucorrhiniapectoralis) Charp.1825 (Odonata, Libellulidae)*. Zeitschrift für Ökologie und naturschutz.1, 18 p.

WILDERMUTH H., 1994. – *Populationsdynamik der Grossen Moosjungfer (Leucorrhinia pectoralis) Charp.1825 (Odonata, Libellulidae)*. Zeitschrift für Ökologie und naturschutz. 3, 14 p.

WILDERMUTH H., 2002. – *Artenschutz im Spannungsfeld zwischen Forschung und Umsetzung – Beispiel Libellen (Odonata) Artenschutzreport, Heft 12 : 5–10. La protection des espèces confrontée aux exigences différentes de la recherche et de la gestion des habitats, l'exemple des libellules*. Société française d'odonatologie, 11 p.

WILSON J. W., SEXTON J. O., TODD JOBE R. & HADDAD N. M., 2013. – The relative contribution of terrain, land cover, and vegetation structure indices to species distribution models. *Biological Conservation*, **164** : 170-176 doi : 10.1016/j.biocon.2013.04.021.

WILSON R. J., BENNIE J., LAWSON C. R., PEARSON D., ORTUZAR–UGARTE G. & GUTIERREZ D., 2015. – Population turnover, habitat use and microclimate at the contracting range margin of a butterfly. *Journal of Insect Conservation*, **19** (2) : 205-216 doi : 10.1007/s10841–014–9710–0.

WILSON R. J., GUTIERREZ D., GUTIERREZ J. & MONSERRAT V. J., 2007. – An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, (9) : 1873.

WILSON R. J. & MACLEAN I. M. D., 2011. – Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects. *Journal of Insect Conservation*, **15** (1-2) : 259-268 doi : 10.1007/s10841–010–9342–y.

WINGFIELD J. C., 2003. – Control of behavioural strategies for capricious environments. *Animal Behaviour*, **66** (5) : 807-816 doi : 10.1006/anbe.2003.2298.

WISZ M. S. & GUISAN A., 2009. – Do pseudo–absence selection strategies influence species distribution models and their predictions? An information–theoretic approach based on simulated data. *BMC Ecology*, **9** (1) : 8 doi : 10.1186/1472–6785–9–8.

WORDCLIM., 2019. – Bioclimatic variables | WorldClim – Global Climate Data. https://www.worldclim.org/bioclim Consulté le 4/12/2019.

WYNHOFF I., 2001. – *At home on foreign meadows: the reintroduction of two Maculineae butterfly species*. S.l. : S.n.

YANG L. H. & RUDOLF V. H. W., 2010. – Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters*, **13** (1) : 1-10 doi : 10.1111/j.1461–0248.2009.01402.x.

ZEUSS D., BRANDL R., BRÄNDLE M., RAHBEK C. & BRUNZEL S., 2014. – Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature Communications*, **5** doi : 10.1038/ncomms4874.

ZIPKIN E. F., ROSSMAN S., YACKULIC C. B., WIENS J. D., THORSON J. T., DAVIS R. J. & GRANT E. H. C., 2017. – Integrating count and detection–nondetection data to model population dynamics. *Ecology*, **98** (6) : 1640-1650 doi : 10.1002/ecy.1831.

ANNEXES

ANNEXE 1. CARTE DE LOCALISATION DES SITES SENTINELLES ET CODES ASSOCIES 522

ANNEXE 2. CARTE DE LOCALISATION DES STATIONS METEOROLOGIQUES 538

ANNEXE 3. DESIGNATION DES DISPOSITIFS DE SUIVIS DES PELOUSES CALCICOLES 542

ANNEXE 4. TABLEAU DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES DISPONIBLES POUR LA MODELISATION FLORE 548

ANNEXE 5. GROUPES RETENUS POUR TAXONS COMPLEXES DE FLORE 551

ANNEXE 6. TYPES BIOLOGIQUES DE LA FLORE D'APRES BASEFLOR ET SIMPLIFICATIONS 553

ANNEXE 7. TYPES CHOROLOGIQUES DE LA FLORE D'APRES BASEFLOR ET SIMPLIFICATIONS 554

ANNEXE 8. LIBELLES DES INDICES GENERES D'APRES BASEFLOR 555

ANNEXE 9. ORDINATION DES DISPOSITIFS SUR LES DIMENSIONS 1 ET 3 PAR ACP (EN HAUT) ET PAR AFC (EN BAS) 556

ANNEXE 10. ORDINATION DES TAXONS SUR LES DIMENSIONS 1 ET 3 PAR ACP (EN HAUT) ET PAR AFC (EN BAS) . 557

ANNEXE 11. CARTE FACTORIELLE ET DENDROGRAMME ISSUS DE LA PREMIERE CLASSIFICATION AVEC LES 72 PREMIERES LECTURES DE DISPOSITIFS 558

ANNEXE 12. APPARTENANCE DES DISPOSITIFS AUX DIFFERENTS GROUPES 559

ANNEXE 13. HISTOGRAMMES (A GAUCHE) ET BOXPLOTS DES QUADRATS (A DROITE) POUR LE NOMBRE DE TAXONS EURASIATIQUES, EXOTIQUES, ATLANTIQUES ET A LARGE CHOROLOGIE 560

ANNEXE 14. HISTOGRAMMES (A GAUCHE) ET BOXPLOTS DES QUADRATS (A DROITE) POUR LE NOMBRE DE TAXONS ARBORES, ARBUSTIFS, CHAMEPHYTES, THEROPHYTES, GEOPHYTES ET HEMICRYPTOPHYTES CESPITEUX 561

ANNEXE 15. TABLEAU D'EVOLUTION DES TAXONS FLORISTIQUES EN TERMES D'OCCURRENCE ET DE FREQUENCE MOYENNE AU SEIN DU RESEAU DE SUIVIS ET DANS LES QUADRATS 563

ANNEXE 16. GROUPES D'INDETERMINATION DES INDIVIDUS DE LEPIDOPTERES ET ASCALAPHES OBSERVES 570

ANNEXE 17. TRAITS BIOLOGIQUES DES ESPECES DE LEPIDOPTERES ET D'ASCALAPHES 581

ANNEXE 18. FONCTION DE LISSAGE DES MESURES METEOROLOGIQUES DE L'ANNEE 588

ANNEXE 19. FONCTION DE LISSAGE DU PROFIL DE TEMPERATURE DE LA JOURNEE 591

ANNEXE 20. FONCTION DE LISSAGE DES DEGRES–JOURS MESURES 593

ANNEXE 21. EVOLUTION ET COMPARAISON DES PROPORTIONS DE HAMPES AVEC PONTES D'AZURE DES MOUILLERES ET SANS PONTES AU COURS DU TEMPS 595

ANNEXE 22. EVOLUTION ET COMPARAISON DES PROPORTIONS DES STADES PHENOLOGIQUES DES HAMPES AVEC PONTES D'AZURE DES MOUILLERES AU COURS DU TEMPS 597

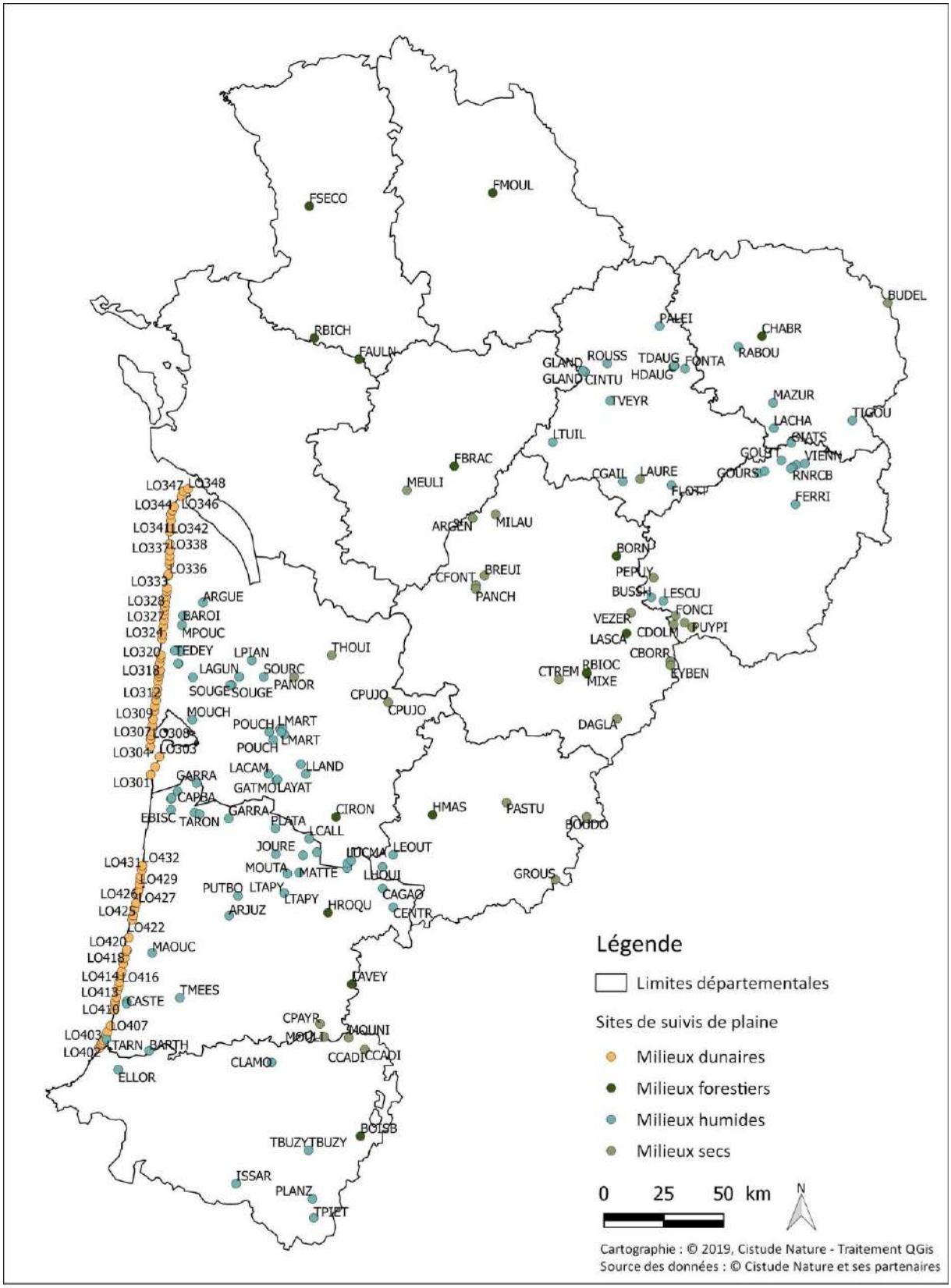
ANNEXE 23. LISTE DES ESPECES DE LEPIDOPTERES DE MONTAGNE OBSERVEES SUR LES TRANSECTS EN 2019 599

ANNEXE 24. NOTATION DES ESPECES D'ODONATES PAR SITE POUR DEFINIR LES CORTEGES 601

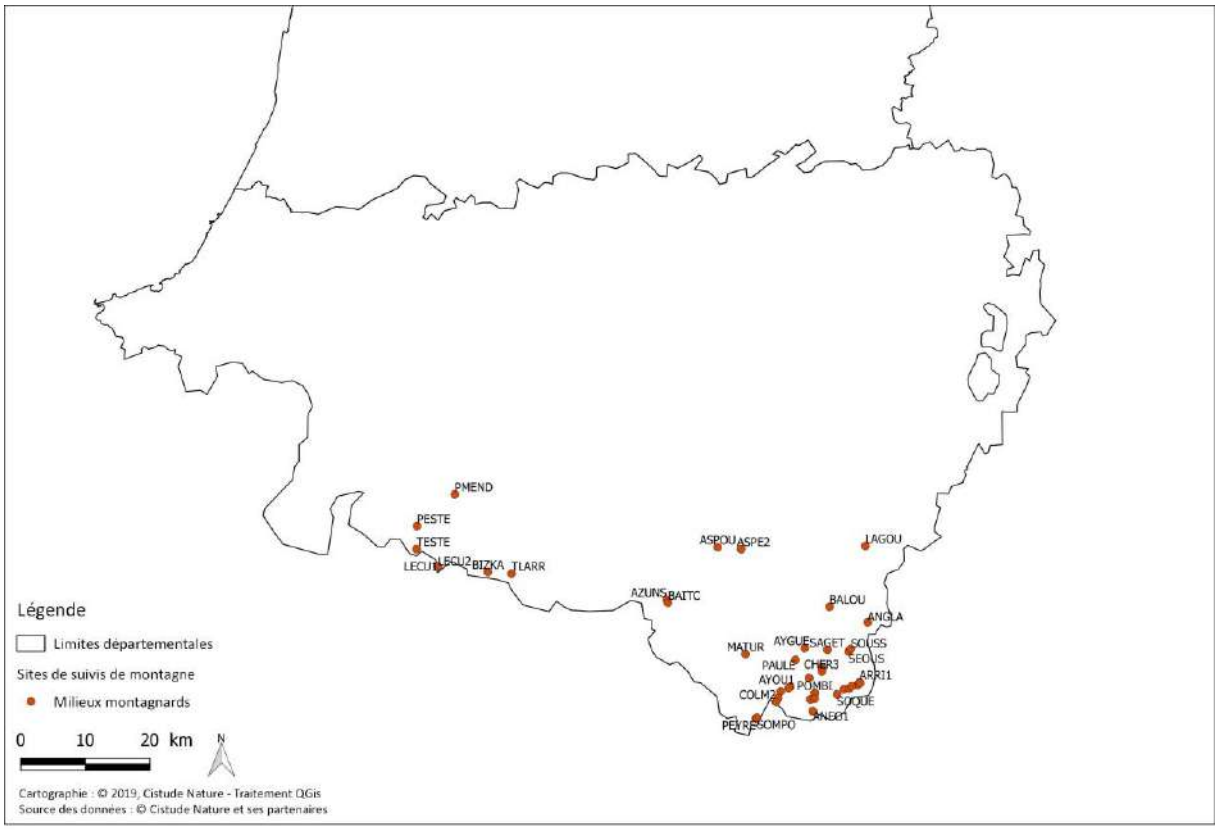
ANNEXE 25. DATES DE PASSAGES DES SUIVIS D'ODONATES 602

ANNEXE 26. RESULTATS DES SESSIONS ODONATES REALISEES EN 2019 PAR TYPE D'ACQUISITION 603

Annexe 1. Carte de localisation des sites sentinelles et codes associés



Sites validés de suivis des sentinelles du climat en milieux dunaires, forestiers, humides et secs, en 2019.



Sites validés de suivis des sentinelles du climat en milieux montagnards, en 2019.

Tab. CI. Codes des sites sentinelles par ordre alphabétique associés aux milieux, indicateurs étudiés et aux communes

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Azuré des mouillères	Léognan et Martillac	33850	AEROD	Aérodrome de Bordeaux Saucats
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Léognan et Martillac	33850	AEROD	Aérodrome de Bordeaux Saucats
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Léognan et Martillac	33850	AEROD	Aérodrome de Bordeaux Saucats
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	ANE01	Cirque d'Anéou-01
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	ANE02	Cirque d'Anéou-02
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	ANE03	Cirque d'Anéou-03
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard de Bonnal	Eaux-Bonnes	64440	ANGLA	Anglas
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Eaux-Bonnes	64440	ANGLA	Anglas
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	La Rochebeaucourt-et-Argentine	24340	ARGEN	Plateau d'Argentine
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	La Rochebeaucourt-et-Argentine	24340	ARGEN	Plateau d'Argentine
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Hourtin	33990	ARGUE	Lagune d'Argues
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Hourtin	33990	ARGUE	Lagune d'Argues
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Arjuzanx	40110	ARJUZ	RNN d'Arjuzanx
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard de Bonnal	Laruns	64440	ARRI1	Arrious
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	ARRI1	Arrious
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Sarrance	64490	ASPE1	Aspe Est 1
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Sarrance	64490	ASPE2	Aspe Est 2
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Sarrance	64490	ASPOU	Aspe Ouest
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	AYGUE	Ayguebère
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	AYOU1	Lacs d'Ayous-01
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	AYOU2	Lacs d'Ayous-02
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	AYOU3	Lacs d'Ayous-03
Montagnard	Pelouse de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Lées-Athas	64490	AZUNS	Pas d'Azuns
Montagnard	Pelouse de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Lées-Athas	64490	BAITC	Plaa de Baitch
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Eaux-Bonnes	64440	BALOU	Balour
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Hourtin	33990	BAROI	Rive de Baroins

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Saint-Laurent-de-Gosse	40390	BARTH	Barthes de l'Adour
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Saint-Laurent-de-Gosse	40390	BARTH	Barthes de l'Adour
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Larrau	64560	BIZKA	Bizkarzé
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Bénéjacq	64800	BOISB	Bois de Bénéjacq
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Saint-Mesmin	24270	BORN	Born
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Tournon-d'Agenais	47370	BOUDO	Vallée du Boudouyssou
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Tournon-d'Agenais	47370	BOUDO	Vallée du Boudouyssou
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Victor	24350	BREUI	Coteau du Breuilh
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Saint-Victor	24350	BREUI	Coteau du Breuilh
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	La Brède	33650	BROUS	Lande de Brousteyrot
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	La Brède	33650	BROUS	Lande de Brousteyrot
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Budelière	#VALEUR!	BUDEL	Budelière
Humide	Lagunes	Rainette verte	Brignac-la-plaine	19310	BUSSH	Bussac haut
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Losse	40240	CAGAO	Lagune de Cagaouille
Humide	Landes humides	Azuré des mouillères	Captieux	33840	CAMPC	Camp de Captieux
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Captieux	33840	CAMPC	Camp de Captieux
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Sanguinet	40460	CAPBA	Rive de Capbat
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Ychoux	40160	CAPDE	Lubiosse-Lagune de Capdejus
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Seignosse	40510	CASTE	Lagune de Castet-Bieilh
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Borrèze	24590	CBORR	Coteau de Borrèze
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Borrèze	24590	CBORR	Coteau de Borrèze
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Cadillon	64330	CCADI	Coteau de Cadillon
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Cadillon	64330	CCADI	Coteau de Cadillon
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Saint-Cernin-de-Larche	#VALEUR!	CDOLM	Causse du dolmen
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Losse	40240	CENTR	Lagune centrale photovoltaïque
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Pardoux-de-Drône	24600	CFONT	Coteau des Fontenelles
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Saint-Pardoux-de-Drône	24600	CFONT	Coteau des Fontenelles
Humide	Lagunes	Rainette verte	La Meyze	19310	CGAIL	Château Gaillard
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Guêret	23000	CHABR	Hêtraie de Chabrières

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	CHER1	Chérue-01
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	CHER2	Chérue-02
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	CHER3	Chérue-03
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Cieux	87520	CINTU	Cinturat
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Bernos-Beaulac	33430	CIRON	Hêtraie du ciron
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Arthez-de-Béarn	64370	CLAMO	Vallon de Clamondé
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Arthez-de-Béarn	64370	CLAMO	Vallon de Clamondé
Montagnard	Pelouse de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	COLM1	Col des Moines_T5
Montagnard	Pelouse de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	COLM2	Col des Moines
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Payros-Cazautets	40320	CPAYR	Coteau de Payros-Cazautet
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Payros-Cazautets	40320	CPAYR	Coteau de Payros-Cazautet
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Chasteaux	#VALEUR!	CPELE	Côte pelée
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Pujols	33350	CPUJO	Coteau de Pujols
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Pujols	33350	CPUJO	Coteau de Pujols
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Trémolat	24510	CTREM	Coteau de Trémolat
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Trémolat	24510	CTREM	Coteau de Trémolat
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Pompont	24170	DAGLA	Causses de Daglan
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Saint-Pompont	24170	DAGLA	Causses de Daglan
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Biscarrosse	40600	EBISC	Etang de Biscarosse (Lande de Craste Neuve)
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Biscarrosse	40600	EBISC	Etang de Biscarosse (Lande de Craste Neuve)
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Lacanau	33680	ELACA	Etang de Lacanau
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Lacanau	33680	ELACA	Etang de Lacanau
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Lacanau	33680	ELACV	Rive de Lacanau-ville
Humide	Landes humides	Azuré des mouillères	Mouguerre	64990	ELLOR	Ellorimendi
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Mouguerre	64990	ELLOR	Ellorimendi
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Mouguerre	64990	ELLOR	Ellorimendi
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Borrèze	24590	EYBEN	Coteau d'Eybènes
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Borrèze	24590	EYBEN	Coteau d'Eybènes
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Vinax	17510	FAULN	Forêt d'Aulnay

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Touvre	16600	FBRAC	Forêt de la Braconne
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Davignac	19250	FERRI	Tourbière de la Ferrière
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Meuzac	87380	FLOTT	Lande de la Flotte et du Cluzeau
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Bignoux	86028	FMOUL	Forêt de Moulière
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Terrasson-Lavilledieu	#VALEUR!	FONCI	Coteau des Foncillières
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	La Jonchère-Saint-Maurice	87340	FONTA	la Fontaine
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Secondigny	79130	FSECO	Forêt de Secondigny
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Saugnacq-et-Muret	40410	GARRA	Lagune de Garrans
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Saugnacq-et-Muret	40410	GARRA	Lagune de Garrans
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Hostens	33125	GATMO	Hostens – Lagune du Gat Mort
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Hostens	33125	GATMO	Hostens – Lagune du Gat Mort
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Bourriot-Bergonce	40120	GAUDO	Lagune de la Gaudole
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Peyrelevade	19290	GIATS	Landes et tourbières de Giat—St-Fourchat
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Montrol-Sénard	87330	GLAND	Grandes Landes
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Montrol-Sénard	87330	GLAND	Grandes Landes
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Lacelle	19170	GOURS	Prairies du Moulin de Goursolles
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Tarnac	19170	GOUTT	Tourbière de Gouttenègre
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Urcisse	47270	GROUS	Coteau de Grousset
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Saint-Urcisse	47270	GROUS	Coteau de Grousset
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Saint-Léger-la-Montagne	87340	HDAUG	Hêtraie des Dauges
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Le Mas-d'Agenais	47430	HMAS	Hêtraie du Mas d'Agenais
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Roquefort	40120	HROQU	Hêtraie Roquefort
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Lanne-en-Baretous	64570	ISSAR	Tourbière d'Issarbe
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Sore	40430	JOURE	Lagune de la Joureyre
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Saint-Magne	33125	LACAM	Saint-Magne – Lagune du Cam
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Saint-Magne	33125	LACAM	Saint-Magne – Lagune du Cam
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Gentioux-Pigerolles	23340	LACHA	Ferme de Lachaud
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Louvie-Juzon	64260	LAGOU	Lagouare

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Saint-Médard-en-Jalles	33160	LAGUN	Saint-Médard-en-Jalles - Lagunasse
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Saint-Médard-en-Jalles	33160	LAGUN	Saint-Médard-en-Jalles - Lagunasse
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Montignac	24290	LASCA	Hêtraie de Lascaux
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	La Roche l'Abeille	87800	LAURE	Lande de Saint-Laurent
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	La Roche l'Abeille	87800	LAURE	Lande de Saint-Laurent
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Lussagnet	40270	LAVEY	Forêt Laveyron
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Louchats	33125	LAYAT	Lagune des Layats
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Callen	40430	LCALL	Callen
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Callen	40430	LCALL	Callen
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Lécumberry	64220	LECU1	Lecumberry 1
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Lécumberry	64220	LECU2	Lecumberry 2
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Pindères	47700	LEOUT	Pindères - Léoutre
Humide	Lagunes	Rainette verte	Brignac-la-Plaine	19310	LESCU	Lescure
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Luxey	40430	LGAOU	Lagune de Gaouchey
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Luxey	40430	LGAOU	Lagune de Gaouchey
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Houillès	47420	LHOUI	Houeillès - Grand Lagu
Humide	Landes humides	Rainette ibérique	Houillès	47420	LHOUI	Houeillès - Grand Lagu
Humide	Lagunes	Lézard vivipare	Landiras	33720	LLAND	Landiras-Suscouse
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Martillac	33650	LMART	Martillac
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Martillac	33650	LMART	Martillac
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	La Teste-de-Buch	33260	LO301	LO_33_01
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	La Teste-de-Buch	33260	LO301	LO_33_1
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	La Teste-de-Buch	33260	LO302	LO_33_02
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	La Teste-de-Buch	33260	LO302	LO_33_2
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	La Teste-de-Buch	33260	LO303	LO_33_03
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	La Teste-de-Buch	33260	LO303	LO_33_3
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO304	LO_33_04
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO304	LO_33_4
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO305	LO_33_05
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO305	LO_33_5
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO306	LO_33_06

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	L0306	L0_33_6
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	L0307	L0_33_07
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	L0307	L0_33_7
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	L0308	L0_33_08
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	L0308	L0_33_8
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	L0309	L0_33_09
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	L0309	L0_33_9
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	L0310	L0_33_10
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	L0310	L0_33_10
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	L0311	L0_33_11
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	L0311	L0_33_11
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0312	L0_33_12
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0312	L0_33_12
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0313	L0_33_13
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0313	L0_33_13
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0314	L0_33_14
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0314	L0_33_14
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0315	L0_33_15
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0315	L0_33_15
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0316	L0_33_16
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0316	L0_33_16
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0317	L0_33_17
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0317	L0_33_17
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	L0318	L0_33_18
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	L0318	L0_33_18
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	L0319	L0_33_19
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	L0319	L0_33_19
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	L0320	L0_33_20
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	L0320	L0_33_20
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	L0321	L0_33_21

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	L0321	L0_33_21
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	L0322	L0_33_22
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	L0322	L0_33_22
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	L0323	L0_33_23
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	L0323	L0_33_23
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	L0324	L0_33_24
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	L0324	L0_33_24
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Carcans	33121	L0325	L0_33_25
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Carcans	33121	L0325	L0_33_25
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Carcans	33121	L0326	L0_33_26
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Carcans	33121	L0326	L0_33_26
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	L0327	L0_33_27
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	L0327	L0_33_27
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	L0328	L0_33_28
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	L0328	L0_33_28
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	L0329	L0_33_29
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	L0329	L0_33_29
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	L0330	L0_33_30
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	L0330	L0_33_30
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	L0331	L0_33_31
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	L0331	L0_33_31
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	L0332	L0_33_32
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	L0332	L0_33_32
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Naujac-sur-Mer	33990	L0333	L0_33_33
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Naujac-sur-Mer	33990	L0333	L0_33_33
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Naujac-sur-Mer	33990	L0334	L0_33_34
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Naujac-sur-Mer	33990	L0334	L0_33_34
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	L0335	L0_33_35
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	L0335	L0_33_35
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	L0336	L0_33_36

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	L0336	L0_33_36
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	L0337	L0_33_37
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	L0337	L0_33_37
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	L0338	L0_33_38
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	L0338	L0_33_38
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	L0339	L0_33_39
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	L0339	L0_33_39
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Grayan-et-l'Hopital	33590	L0340	L0_33_40
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Grayan-et-l'Hopital	33590	L0340	L0_33_40
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Grayan-et-l'Hopital	33590	L0341	L0_33_41
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Grayan-et-l'Hopital	33590	L0341	L0_33_41
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Grayan-et-l'Hopital	33590	L0342	L0_33_42
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Grayan-et-l'Hopital	33590	L0342	L0_33_42
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soulac-sur-Mer	33780	L0343	L0_33_43
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soulac-sur-Mer	33780	L0343	L0_33_43
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soulac-sur-Mer	33780	L0344	L0_33_44
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soulac-sur-Mer	33780	L0344	L0_33_44
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soulac-sur-Mer	33780	L0345	L0_33_45
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soulac-sur-Mer	33780	L0345	L0_33_45
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Verdon-sur-Mer	33123	L0346	L0_33_46
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Verdon-sur-Mer	33123	L0346	L0_33_46
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Verdon-sur-Mer	33123	L0347	L0_33_47
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Verdon-sur-Mer	33123	L0347	L0_33_47
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Verdon-sur-Mer	33123	L0348	L0_33_48
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Verdon-sur-Mer	33123	L0348	L0_33_48
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	L0401	L0_40_01
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	L0401	L0_40_1
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	L0402	L0_40_02
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	L0402	L0_40_2
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	L0403	L0_40_03

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	L0403	L0_40_3
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	L0404	L0_40_04
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	L0404	L0_40_4
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Ondres	40440	L0405	L0_40_05
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Ondres	40440	L0405	L0_40_5
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Labenne	40530	L0406	L0_40_06
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Labenne	40530	L0406	L0_40_6
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Capbreton	40130	L0407	L0_40_07
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Capbreton	40130	L0407	L0_40_7
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soorts-Hossegor	40150	L0408	L0_40_08
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soorts-Hossegor	40150	L0408	L0_40_8
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Seignosse	40510	L0409	L0_40_09
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Seignosse	40510	L0409	L0_40_9
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Seignosse	40510	L0410	L0_40_10
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Seignosse	40510	L0410	L0_40_10
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Seignosse	40510	L0411	L0_40_11
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Seignosse	40510	L0411	L0_40_11
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soustons	40140	L0412	L0_40_12
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soustons	40140	L0412	L0_40_12
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soustons	40140	L0413	L0_40_13
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soustons	40140	L0413	L0_40_13
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soustons	40140	L0414	L0_40_14
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soustons	40140	L0414	L0_40_14
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Messanges	40660	L0415	L0_40_15
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Messanges	40660	L0415	L0_40_15
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Messanges	40660	L0416	L0_40_16
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Messanges	40660	L0416	L0_40_16
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Moliets-et-Maa	40660	L0417	L0_40_17
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Moliets-et-Maa	40660	L0417	L0_40_17
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Moliets-et-Maa	40660	L0418	L0_40_18

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Moliets-et-Maa	40660	L0418	L0_40_18
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vielle-Saint-Girons	40560	L0419	L0_40_19
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vielle-Saint-Girons	40560	L0419	L0_40_19
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vielle-Saint-Girons	40560	L0420	L0_40_20
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vielle-Saint-Girons	40560	L0420	L0_40_20
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vielle-Saint-Girons	40560	L0421	L0_40_21
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vielle-Saint-Girons	40560	L0421	L0_40_21
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	L0422	L0_40_22
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	L0422	L0_40_22
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	L0423	L0_40_23
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	L0423	L0_40_23
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	L0424	L0_40_24
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	L0424	L0_40_24
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	L0425	L0_40_25
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	L0425	L0_40_25
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Saint-Julien-en-Born	40170	L0426	L0_40_26
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Saint-Julien-en-Born	40170	L0426	L0_40_26
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Saint-Julien-en-Born	40170	L0427	L0_40_27
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Saint-Julien-en-Born	40170	L0427	L0_40_27
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	L0428	L0_40_28
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	L0428	L0_40_28
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	L0429	L0_40_29
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	L0429	L0_40_29
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	L0430	L0_40_30
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	L0430	L0_40_30
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	L0431	L0_40_31
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	L0431	L0_40_31
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	L0432	L0_40_32
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	L0432	L0_40_32
Humide	Lagunes	Lézard vivipare	Le Pian-Médoc	33290	LPIAN	Le Pian Médoc

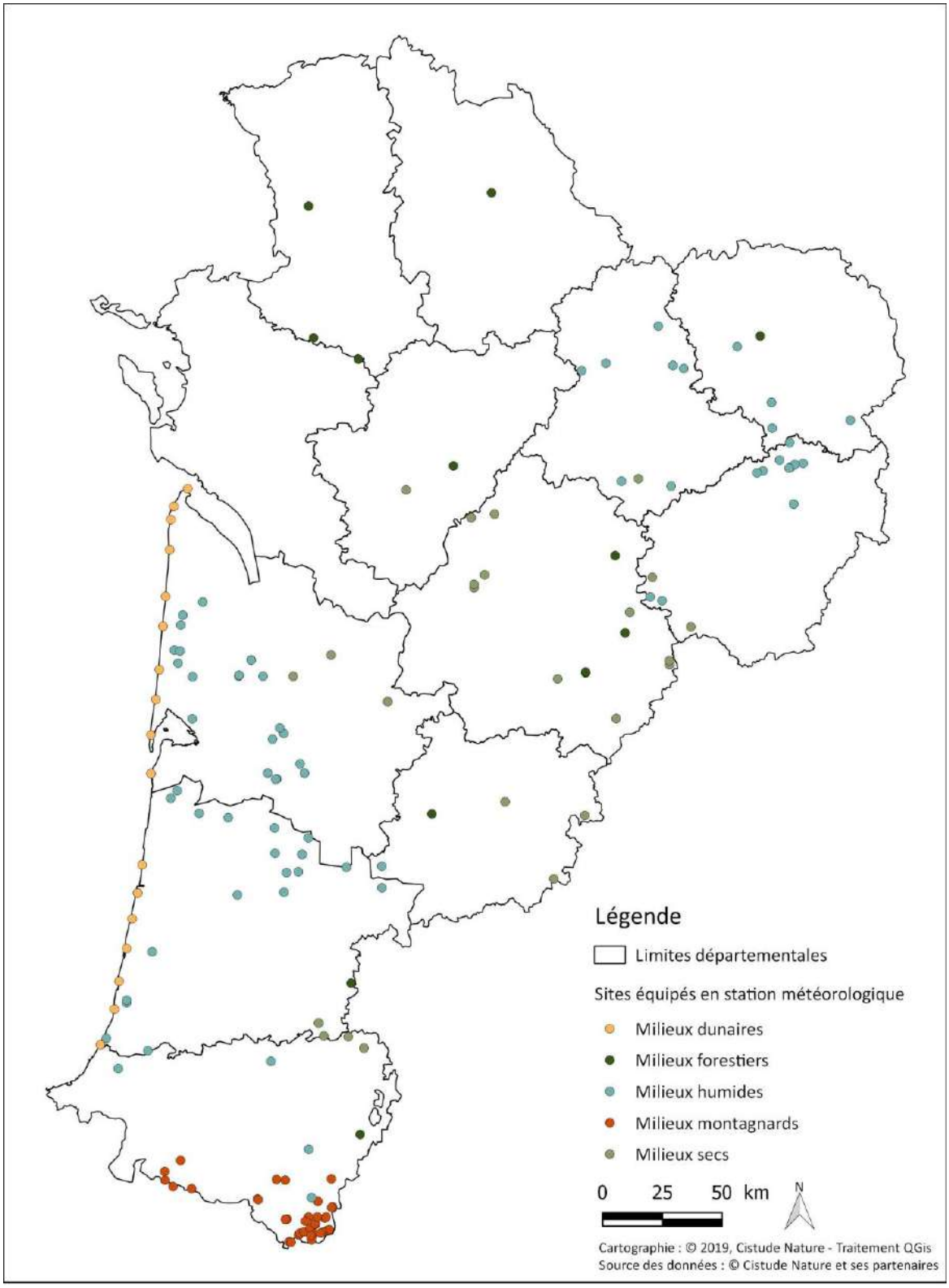
milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Le Pian-Médoc	33290	LPIAN	Le Pian Médoc
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Saumos et Le Porge	33680	LPORG	Saumos - Lagune de Moulugat
Humide	Landes humides	Rainette ibérique	Saumos et Le Porge	33680	LPORG	Saumos - Lagune de Moulugat
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Vert	40420	LTAPY	Lagune de la Tapy
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Vert	40420	LTAPY	Lagune de la Tapy
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Tarnos	40220	LTARN	Tarnos
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Saint-Bazile	87150	LTUIL	Landes des Tuileries de Forgeas
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Captieux	33840	LUCMA	Captieux - Lagune de Lucmaysouau
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Captieux	33840	LUCMA	Captieux - Lagune de Lucmaysouau
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Saint-Michel-Escalus	40550	MAOUC	Tourbière de Maoucout
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Saint-Michel-Escalus	40550	MAOUC	Tourbière de Maoucout (Tourbière de Pont Neuf)
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Tarnac	19170	MARCY	Landes de Marcy
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Luxey	40430	MATTE	Lagune de la Matte
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard catalan	Etsaut	64490	MATUR	Chemin de la Mâture
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Royère-de-Vassivière	23460	MAZUR	Landes et tourbières de la Mazure
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Royère-de-Vassivière	23460	MAZUR	Landes et tourbières de la Mazure
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Roullet-Saint Estèphe	16440	MEULI	Meulières
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Rudeau-Ladosse	24340	MILAU	Coteau de Milauvieux
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Rudeau-Ladosse	24340	MILAU	Coteau de Milauvieux
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Orègue	64120	MIXE	Mixe
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Lanton	33138	MOUCH	Landes de Mouchon
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Lanton	33138	MOUCH	Landes de Mouchon
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Pimbo	40320	MOULI	Coteau du Moulin
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Pimbo	40320	MOULI	Coteau du Moulin
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Garlin	64330	MOUNI	Coteau de Mounicou
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Garlin	64330	MOUNI	Coteau de Mounicou
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Le Sen	40420	MOUTA	Lagune de Moutan
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Le Sen	40420	MOUTA	Lagune de Moutan
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Carcans	33121	MPOUC	Marais du Pouch

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Carcans	33121	MPOUC	Marais du Pouch
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard de Bonnal	Laruns	64440	OSSAU	Ossau Nord
Humide	Lagunes	Rainette verte	Bessines-sur-Gartempe	19310	PALEI	les Paleines
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Sulpice-de-Roumagnac	24600	PANCH	Coteau de la Panche
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Saint-Sulpice-de-Roumagnac	24600	PANCH	Coteau de la Panche
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Carbon-Blanc	33560	PANOR	Parc Panoramis
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Carbon-Blanc	33560	PANOR	Parc Panoramis
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	PARRI	Arrious
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Pinel-Hauterive	47380	PASTU	Pech de Pastur
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Pinel-Hauterive	47380	PASTU	Pech de Pastur
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	PAULE	Aule
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Ayen	19310	PEPUY	Pelouse du Puy d'Ayen
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Ayen	19310	PEPUY	Pelouse du Puy d'Ayen
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard catalan	Estérençuby	64220	PESTE	Pelouse Esterençuby
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Biscarrosse	40600	PETAN	Petit étang de Biscarosse
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Urdos	64490	PEYRE	ASP2-Peyrenère
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Saint-Médard-en-Jalles	33160	PILLI	Saint-Médard-en-Jalles - Pilliole
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Carcans	33121	PIPEY	Rive de Pipeyrous
Humide	Landes humides	Azuré des mouillères	Laruns	64440	PLANZ	Plateau d'Anzé
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Laruns	64440	PLANZ	Plateau d'Anzé
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Sore	40430	PLATA	Marais du Plata
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard catalan	Mendive	64220	PMEND	Mendive
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	POMBI	Pombie
Montagnard	Pelouse de montagne	Lézard de Bonnal	Laruns	64440	POMBI	Pombie
Montagnard	Pelouse de montagne	Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	POMBI	Pombie
Humide	Landes humides	Azuré des mouillères	Saucats	33650	POUCH	Pouchau

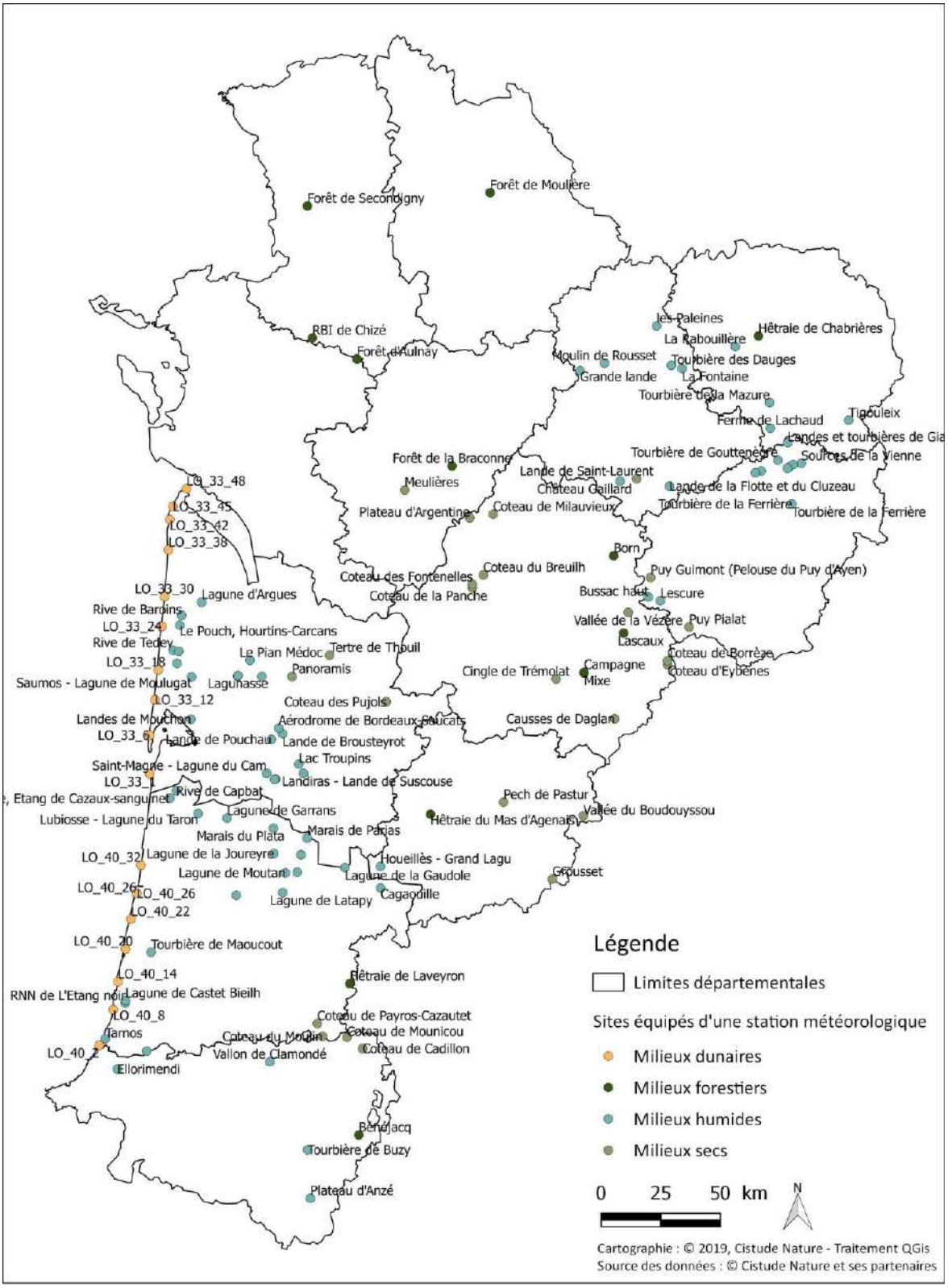
milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Saucats	33650	POUCH	Pouchau
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Saucats	33650	POUCH	Pouchau
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Sabres	40630	PUTBO	Lagune de Put Boué
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Nespouls	19600	PUYPI	Pelouse du Puy Pialat
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Nespouls	19600	PUYPI	Pelouse du Puy Pialat
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Augères	23210	RABOU	la Rabouillère
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Le Vert	79170	RBICH	RBI de Chizé
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Campagne	24260	RBIOC	Réserve biologique mixte de Campagne
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Biscarosse	40600	RCRAS	Rive de Crastot Mieuy
Humide	Zone humide	Lézard vivipare	Seignosse	40510	RNNET	RNN de L'Etang noir
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Tarnac	19170	RNRCB	RNR de la Tourbière de Chabanne bas
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Tarnac	19170	RNRCH	RNR Tourbière de Chabanne haut
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Vaulry	87140	ROUSS	Moulin de Rousset
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Lacanau	33680	RVIGN	Rive de Vignotte
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	SAGET	Sagette
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	SEOUS	Séous
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Urdos	64490	SOMPO	Somport
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	SOQUE	Soques
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Saint-Médard-en-Jalles	33160	SOUGE	Champ de tir de Souge
Humide	Zone humide	Station Référence	Le Haillan	33185	SOURC	Site des sources
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	SOUSS	Soussouéou
Humide	Lagunes	Lézard vivipare	Ychoux	40160	TARON	Lubiosse-Lagune du Taron
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Ychoux	40160	TARON	Lubiosse-Lagune du Taron
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Buzy	64260	TBUZY	Tourbière de Buzy
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Buzy	64260	TBUZY	Tourbière de Buzy
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Saint-Léger-la-Montagne	87340	TDAUG	Tourbière des Dauges
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Saint-Léger-la-Montagne	87340	TDAUG	Tourbière des Dauges
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Saint-Léger-la-Montagne	87340	TDAUG	Tourbière des Dauges

milieu	typeHabSDC	indicateursSDC	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Lacanau	33680	TEDEY	Rive de Tedey
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Estérençuby	64220	TESTE	Torrent Esterençuby
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Villegouge	33141	THOUI	Tertre de Thouil
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Villegouge	33141	THOUI	Tertre de Thouil
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Saint-Agnant-Près-Crocq	23260	TIGOU	Tigouleix
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Larrau	64560	TLARR	Larrau
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Mées	40990	TMEES	Tourbière de Mées
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Laruns	64440	TPIET	Tourbière du Piet
Humide	Landes humides	Vipère péliade	Viam	19170	TRONC	Tourbière de Tronchet
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Guillos	33720	TROUP	Lac Troupins
Humide	Lagunes	Végétations de lagunes	Cabanac-et-Villagrains	33650	TROUP	Lac Troupins
Humide	Tourbières	Végétations de tourbières	Veyrac	87520	TVEYR	Tourbiere du Petit Moulin
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	VARR1	Vallon d'Arrious-01
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	VARR2	Vallon d'Arrious-02
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	VARR3	Vallon d'Arrious-03
Sec	Pelouses calcicoles	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Les Farges	24290	VEZER	Vallée de la Vézère (Coteau des Farges)
Sec	Pelouses calcicoles	Végétations de pelouses calcicoles	Les Farges	24290	VEZER	Vallée de la Vézère (Coteau des Farges)
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Millevaches	19290	VIENN	Sources de la Vienne
Humide	Landes humides	Végétations de landes humides	Saint-Merd-les-Oussines	19170	ECHAB	Etang de Chabannes

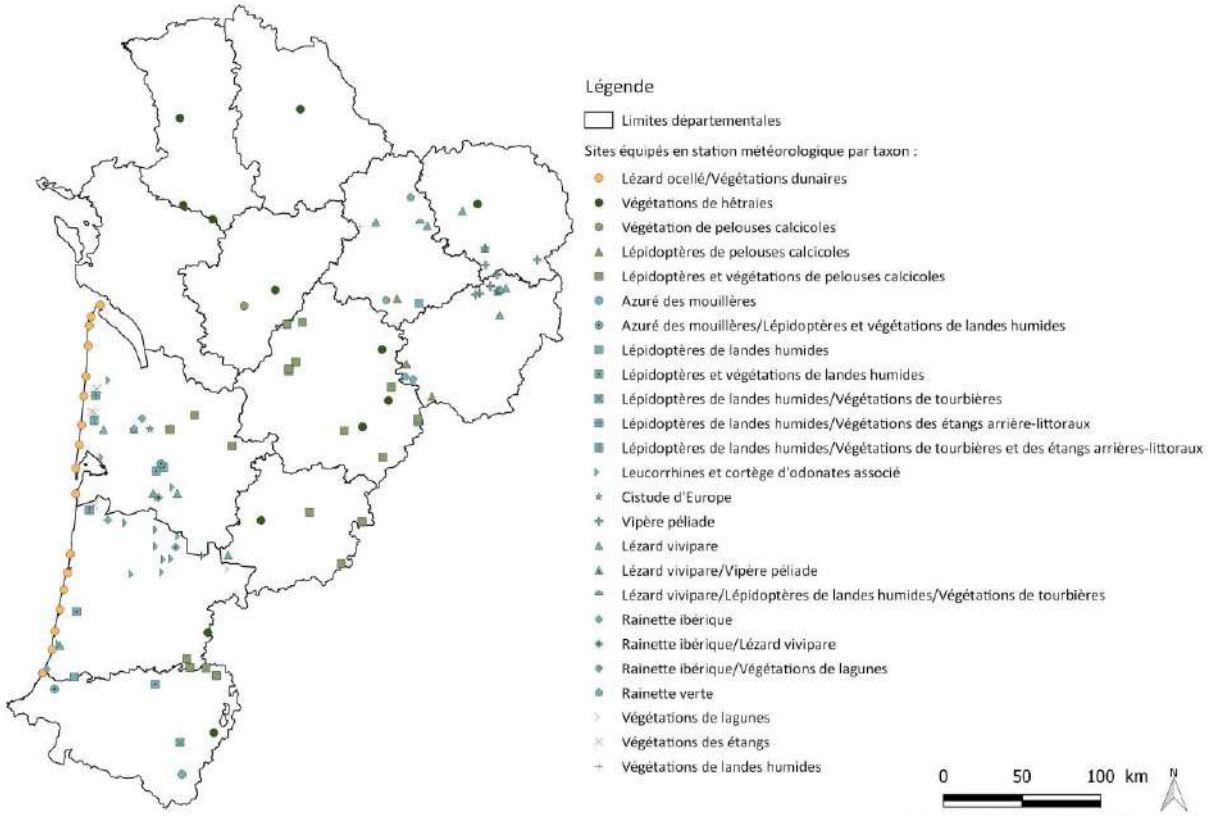
Annexe 2. Carte de localisation des stations météorologiques



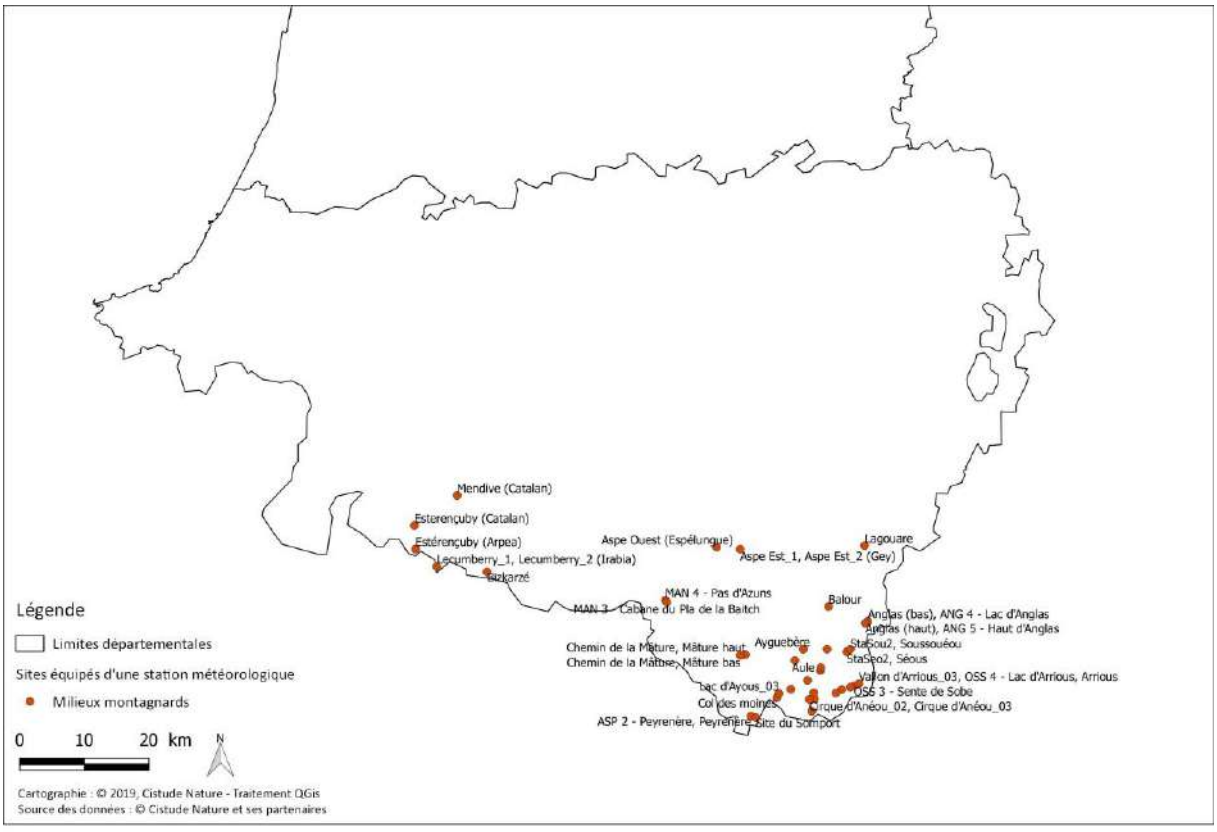
Sites équipés en station météorologique en 2019 par type de milieu.



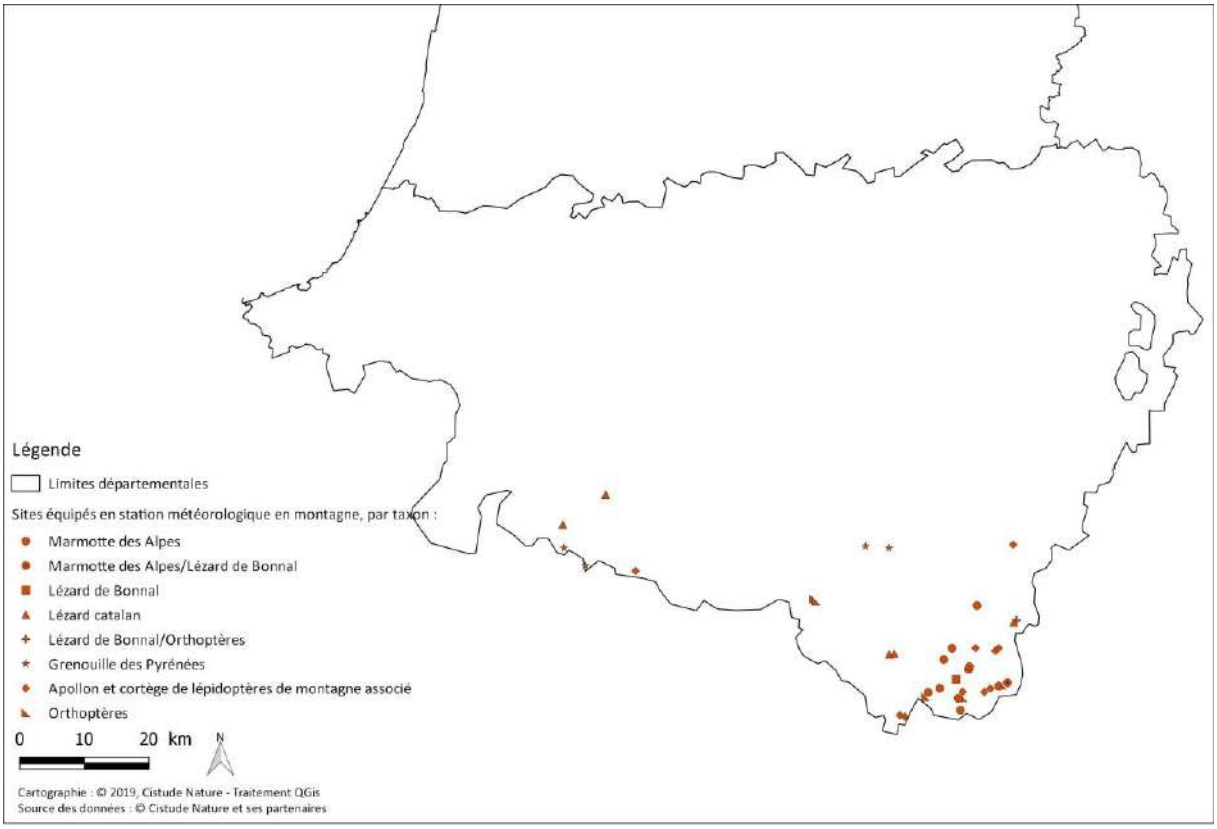
Sites équipés en station météorologique en 2019 en milieux dunaires, forestiers, humides et secs.



Sites équipés en station météorologique en 2019, par taxon, en milieux dunaires, forestiers, humides et secs.



Sites équipés en station météorologique en 2019 en milieux montagnards.



Sites équipés en station météorologique en 2019, par taxon, en milieux montagnards.

Annexe 3. Désignation des dispositifs de suivis des pelouses calcicoles

Code site et lecture	Nom du site	Code du dispositif	Années de lecture	Numéro de lecture	Longitude	Latitude
ARG01a	Plateau_Argentine	20130530-ALF01Q	2013	L1	0,385414	45,4666346
ARG01b	Plateau_Argentine	20130530-ALF01Q	2017	L2	0,385414	45,4666346
ARG01c	Plateau_Argentine	20130530-ALF01Q	2019	L3	0,385414	45,4666346
ARG02a	Plateau_Argentine	20130531-ALF01Q	2013	L1	0,3889033	45,4662349
ARG02b	Plateau_Argentine	20130531-ALF01Q	2019	L2	0,3889033	45,4662349
ARG03a	Plateau_Argentine	20130531-ALF02Q	2013	L1	0,3842407	45,4633902
ARG03b	Plateau_Argentine	20130531-ALF02Q	2019	L2	0,3842407	45,4633902
BDS01a	Boudouyssou	20130611-ALF01Q	2013	L1	0,9702916	44,3844296
BDS01b	Boudouyssou	20130611-ALF01Q	2017	L2	0,9702916	44,3844296
BDS01c	Boudouyssou	20130611-ALF01Q	2019	L3	0,9702916	44,3844296
BDS02a	Boudouyssou_Cassines	20130612-ALF02Q	2013	L1	0,9792334	44,3892008
BDS02b	Boudouyssou	20130612-ALF02Q	2019	L2	0,9792334	44,3892008
BDS03a	Boudouyssou_Nadal	20130610-ALF01Q	2013	L1	0,9577894	44,3791007
BDS03b	Boudouyssou	20130610-ALF01Q	2019	L2	0,9577894	44,3791007
BDS05a	Boudouyssou_Vidalot	20130606-ALF01Q	2013	L1	1,0343284	44,3853309
BDS05b	Coteaux de Casserouge et Vidalot	20130606-ALF01Q	2019	L2	1,0343284	44,3853309
BOI01a	Les Chaumes Boissières et Coteaux de Châteauneuf-sur-Charente	20120514-FFQ1	2011-2013	L1	-0,079537	45,597588
BOI01b	Chaumes_Boissieres	20120514-FFQ1	2019	L2	-0,079537	45,597588
BOI05a	Les Chaumes Boissières et Coteaux de Châteauneuf-sur-Charente	20120514-RBQ5	2011-2013	L1	-0,080251	45,597929
BOI05b	Chaumes_Boissieres	20120514-RBQ5	2019	L2	-0,080251	45,597929
BOI14a	Les Chaumes Boissières et Coteaux de Châteauneuf-sur-Charente	20120615-RBQ1	2011-2013	L1	-0,068483	45,595179
BOI14b	Chaumes_Boissieres	20120615-RBQ1	2019	L2	-0,068483	45,595179
BOU05a	Coteaux calcaires entre les Bouchauds et Marsac	20120619-FFQ1	2011-2013	L1	0,060997	45,746478
BOU05b	Coteaux_calcaires_Marsac	20120619-FFQ1	2019	L2	0,060997	45,746478
BOU06a	Coteaux calcaires entre les Bouchauds et Marsac	20120619-FFQ2	2011-2013	L1	0,059594	45,745929

Code site et lecture	Nom du site	Code du dispositif	Années de lecture	Numéro de lecture	Longitude	Latitude
BOU06b	Coteaux_calcaires_Marsac	20120619-FFQ2	2019	L2	0,059594	45,745929
BOU10a	Coteaux calcaires entre les Bouchauds et Marsac	20120619-RBQ3	2011-2013	L1	0,052764	45,753414
BOU10b	Coteaux_calcaires_Marsac	20120619-RBQ3	2019	L2	0,052764	45,753414
BRE01a	Breuilh	20170704-KR01Q	2017	L1	0,45122478	45,2596951
BRE01b	Dronne_Breuilh	20170704-KR01Q	2019	L2	0,45122478	45,2596951
BRZ01a	Borreze	20130626-ALF01Q	2013	L1	1,3982338	44,9507337
BRZ01b	Borreze	20130626-ALF01Q	2017	L2	1,3982338	44,9507337
BRZ01c	Coteaux de Borrèze	20130626-ALF01Q	2019	L3	1,3982338	44,9507337
CAD02a	Cadillon	20170621-KR01Q	2017	L1	-0,1633213	43,5270701
CAD02b	Cadillon	20170621-KR01Q	2019	L2	-0,1633213	43,5270701
CHA02a	Vallée de la Charente entre Angoulème et Cognac et ses principaux affluents (SOLOIRE, BOEME, ECHELLE)	20120627-FFQ2	2011-2013	L1	-0,26332	45,671048
CHA02b	Coteaux_Angouleme-Cognac	20120627-FFQ2	2019	L2	-0,26332	45,671048
CHA05a	Vallée de la Charente entre Angoulème et Cognac et ses principaux affluents (SOLOIRE, BOEME, ECHELLE)	20120627-RBQ2	2011-2013	L1	-0,265297	45,6692
CHA05b	Coteaux_Angouleme-Cognac	20120627-RBQ2	2019	L2	-0,265297	45,6692
CHA06a	Vallée de la Charente entre Angoulème et Cognac et ses principaux affluents (SOLOIRE, BOEME, ECHELLE)	20120627-RBQ3	2011-2013	L1	-0,256265	45,672591
CHA06b	Coteaux_Angouleme-Cognac	20120627-RBQ3	2019	L2	-0,256265	45,672591
DAG01a	Daglan	20130627-ALF02Q	2013	L1	1,1345384	44,7399463
DAG01b	Causse_Daglan	20130627-ALF02Q	2019	L2	1,1345384	44,7399463
DAG02a	Causse_Daglan	20130625-ALF01Q	2013	L1	1,1250168	44,7422108
DAG02b	Causse_Daglan	20130625-ALF01Q	2017	L2	1,1250168	44,7422108
DAG02c	Causse_Daglan	20130625-ALF01Q	2019	L3	1,1250168	44,7422108
DAG04a	Daglan	20130625-ALF02Q	2013	L1	1,1587998	44,7311739
DAG04b	Causse_Daglan	20130625-ALF02Q	2019	L2	1,1587998	44,7311739

Code site et lecture	Nom du site	Code du dispositif	Années de lecture	Numéro de lecture	Longitude	Latitude
DAG05a	Daglan	20130624-ALF01Q	2013	L1	1,1637398	44,7275647
DAG05b	Causse_Daglan	20130624-ALF01Q	2019	L2	1,1637398	44,7275647
DRO01a	Fontenelles	20170523-KR01Q	2017	L1	0,40437515	45,2249798
DRO01b	Dronne_Fontenelles	20170523-KR01Q	2019	L2	0,40437515	45,2249798
EST08a	Marais et falaises des Coteaux de Gironde	20130904-RBQ2	2011-2013	L1	-0,815229	45,506852
EST08b	Coteaux_Gironde	20130904-RBQ2	2019	L2	-0,815229	45,506852
EYB01a	Eybenes	20130626-ALF02Q	2013	L1	1,3891937	44,9368858
EYB01b	Eybenes	20130626-ALF02Q	2017	L2	1,3891937	44,9368858
EYB01c	Coteaux de Borrèze	20130626-ALF02Q	2019	L3	1,3891937	44,9368858
FRG01a	Farges	20170522-KR01Q	2017	L1	1,19727398	45,1251306
FRG01b	Farges	20170522-KR01Q	2018	L2	1,19727398	45,1251306
FRG01c	Farges	20170522-KR01Q	2019	L3	1,19727398	45,1251306
GAS01a	Gascons_Parisien	20130613-ALF01Q	2013	L1	0,8232913	44,1672604
GAS01b	Gascons	20130613-ALF01Q	2019	L2	0,8232913	44,1672604
GAS02a	Gascons_Nogueres	20130613-ALF02Q	2013	L1	0,8147016	44,1641524
GAS02b	Gascons	20130613-ALF02Q	2019	L2	0,8147016	44,1641524
GAS03a	Grousset	20170601-EV01Q	2017	L1	0,81023325	44,15381547
GAS03b	Gascons_Grousset	20170601-EV01Q	2019	L2	0,81023325	44,15381547
LEM01a	Lemance_Scierie	20130603-ALF01Q	2013	L1	0,9764127	44,5874327
LEM01b	Lemance	20130603-ALF01Q	2019	L2	0,9764127	44,5874327
LEM02a	Lemance_Latoueille	20130604-ALF01Q	2013	L1	0,9669081	44,578845
LEM02b	Lemance	20130604-ALF01Q	2019	L2	0,9669081	44,578845
LEM03a	Lemance_Labirade	20130604-ALF02Q	2013	L1	0,9516304	44,5768032
LEM03b	Lemance	20130604-ALF02Q	2019	L2	0,9516304	44,5768032
LEM04a	Lemance_Fillols	20130605-ALF01Q	2013	L1	0,9971739	44,5844992
LEM04b	Lemance	20130605-ALF01Q	2019	L2	0,9971739	44,5844992
LUS02a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20110506-FFQ2	2011-2013	L1	0,765413	46,427526
LUS02b	Coteaux_Lussac	20110506-FFQ2	2019	L2	0,765413	46,427526

Code site et lecture	Nom du site	Code du dispositif	Années de lecture	Numéro de lecture	Longitude	Latitude
LUS08a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20110517-FFQ1	2011-2013	L1	0,707381	46,408492
LUS08b	Coteaux_Lussac	20110517-FFQ1	2019	L2	0,707381	46,408492
LUS09a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20110517-FFQ2	2011-2013	L1	0,707039	46,40844
LUS09b	Coteaux_Lussac	20110517-FFQ2	2019	L2	0,707039	46,40844
LUS19a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20110523-FFQ2	2011-2013	L1	0,704883	46,409982
LUS19b	Coteaux_Lussac	20110523-FFQ2	2019	L2	0,704883	46,409982
LUS22a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20110527-FFQ3	2011-2013	L1	0,7124	46,409552
LUS22b	Coteaux_Lussac	20110527-FFQ3	2019	L2	0,7124	46,409552
LUS26a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20120522-DAQ1	2011-2013	L1	0,7218	46,406022
LUS26b	Coteaux_Lussac	20120522-DAQ1	2019	L2	0,7218	46,406022
LUS29a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20120523-DAQ1	2011-2013	L1	0,736114	46,406525
LUS29b	Coteaux_Lussac	20120523-DAQ1	2019	L2	0,736114	46,406525
LUS31a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20120523-DAQ3	2011-2013	L1	0,770632	46,402312
LUS31b	Coteaux_Lussac	20120523-DAQ3	2019	L2	0,770632	46,402312
LUS33a	Forêt et pelouses de Lussac-les-Châteaux	20120523-DAQ5	2011-2013	L1	0,767601	46,396796
LUS33b	Coteaux_Lussac	20120523-DAQ5	2019	L2	0,767601	46,396796
MONT07a	Coteaux du Montmorélien	20130611-DAQ2	2011-2013	L1	0,058816	45,339693
MONT07b	Coteaux_Montmorelien	20130611-DAQ2	2019	L2	0,058816	45,339693
MONT09a	Coteaux du Montmorélien	20130611-DAQ5	2011-2013	L1	0,0306209	45,370036
MONT09b	Coteaux_Montmorelien	20130611-DAQ5	2019	L2	0,0306209	45,370036
MONT19a	Coteaux du Montmorélien	20110615-FFQ3	2011-2013	L1	0,152078	45,409032
MONT19b	Coteaux_Montmorelien	20110615-FFQ3	2019	L2	0,152078	45,409032
MONT23a	Coteaux du Montmorélien	20110623-FFQ1	2011-2013	L1	0,177411	45,428701
MONT23b	Coteaux_Montmorelien	20110623-FFQ1	2019	L2	0,177411	45,428701
MONT24a	Coteaux du Montmorélien	20110623-FFQ2	2011-2013	L1	0,175523	45,429796
MONT24b	Coteaux_Montmorelien	20110623-FFQ2	2019	L2	0,175523	45,429796

Code site et lecture	Nom du site	Code du dispositif	Années de lecture	Numéro de lecture	Longitude	Latitude
MOU01a	Mounicou	20170621-KR02Q	2017	L1	-0,2433094	43,5688185
MOU01b	Mounicou	20170621-KR02Q	2019	L2	-0,2433094	43,5688185
NIZ01a	Nizonne_Communal	20130528-ALF01Q	2013	L1	0,4955292	45,4846735
NIZ01b	Nizonne	20130528-ALF01Q	2019	L2	0,4955292	45,4846735
NIZ02a	Nizonne_Millauvieux	20130529-ALF01Q	2013	L1	0,505115	45,4798573
NIZ02b	Nizonne_Milauvieux	20130529-ALF01Q	2019	L2	0,505115	45,4798573
NIZ03a	Nizonne_Bernardiere	20130529-ALF02Q	2013	L1	0,57422	45,47517
NIZ03b	Nizonne	20130529-ALF02Q	2019	L2	0,57422	45,47517
PAN01a	Panoramis	20170615-KR01Q	2017	L1	-0,5239695	44,8933882
PAN01b	Panoramis	20170615-KR01Q	2019	L2	-0,5239695	44,8933882
PST01a	Pastur	20170531-KR01Q	2017	L1	0,56011485	44,4355603
PST01b	Pech_Pastur	20170531-KR01Q	2019	L2	0,56011485	44,4355603
PUJ01a	Pujols	20170512-KR01Q	2017	L1	-0,0417834	44,8012639
PUJ01b	Pujols	20170512-KR01Q	2018	L2	-0,0417834	44,8012639
PUJ01c	Pujols	20170512-KR01Q	2019	L3	-0,0417834	44,8012639
SEC02a	Chaumes de Sechebec	20130624-FFQ2	2011-2013	L1	-0,7398275	45,8989851
SEC02b	Chaumes_Sechebec	20130624-FFQ2	2019	L2	-0,7398275	45,8989851
SEC06a	Chaumes de Sechebec	20130624-RBQ2	2011-2013	L1	-0,741122	45,900784
SEC06b	Chaumes_Sechebec	20130624-RBQ2	2019	L2	-0,741122	45,900784
SEC09a	Chaumes de Sechebec	20130625-RBQ2	2011-2013	L1	-0,738559	45,899687
SEC09b	Chaumes_Sechebec	20130625-RBQ2	2019	L2	-0,738559	45,899687
THL01a	Thouil	20170616-KR01Q	2017	L1	-0,3323353	44,9713242
THL01b	Thouil	20170616-KR01Q	2019	L2	-0,3323353	44,9713242
TRM01a	Tremolat	20170616-JCA01Q	2017	L1	0,82702183	44,885963
TRM01b	Tremolat	20170616-JCA01Q	2019	L2	0,82702183	44,885963
TUR01a	Coteau_Moulin	20130621-ALF01Q	2013	L1	-0,3689137	43,5722441
TUR01b	Coteau_Moulin	20130621-ALF01Q	2017	L2	-0,3689137	43,5722441
TUR01c	Tursan_Pimbo	20130621-ALF01Q	2019	L3	-0,3689137	43,5722441

Code site et lecture	Nom du site	Code du dispositif	Années de lecture	Numéro de lecture	Longitude	Latitude
TUR02a	Payros	20130620-ALF01Q	2013	L1	-0,3914723	43,6208275
TUR02b	Payros	20130620-ALF01Q	2017	L2	-0,3914723	43,6208275
TUR02c	Tursan_Payros	20130620-ALF01Q	2019	L3	-0,3914723	43,6208275
TUR03a	Tursan_Fougere	20130620-ALF02Q	2013	L1	-0,3805616	43,6125759
TUR03b	Tursan_Cledes	20130620-ALF02Q	2019	L2	-0,3805616	43,6125759
TUR04a	Tursan_Lahourique	20130617-ALF01Q	2013	L1	-0,3906605	43,6317196
TUR04b	Tursan_Payros	20130617-ALF01Q	2019	L2	-0,3906605	43,6317196
VCP03a	Vallées calcaires péri-angoumoisines	20130514-FFQ3	2011-2013	L1	0,17800321	45,6089871
VCP03b	Coteaux_peri-angoumois	20130514-FFQ3	2019	L2	0,17800321	45,6089871
VCP09a	Vallées calcaires péri-angoumoisines	20130515-RBQ2	2011-2013	L1	0,137602	45,614296
VCP09b	Coteaux_peri-angoumois	20130515-RBQ2	2019	L2	0,137602	45,614296
VCP10a	Vallées calcaires péri-angoumoisines	20130515-RBQ3	2011-2013	L1	0,135959	45,616153
VCP10b	Coteaux_peri-angoumois	20130515-RBQ3	2019	L2	0,135959	45,616153
VIG01a	Chaumes du Vignac et de Clérignac	20120523-FFQ1	2011-2013	L1	0,051886	45,570033
VIG01b	Chaumes_Vignac	20120523-FFQ1	2019	L2	0,051886	45,570033
VIG05a	Chaumes du Vignac et de Clérignac	20120523-RBQ1	2011-2013	L1	0,053749	45,571601
VIG05b	Chaumes_Vignac	20120523-RBQ1	2019	L2	0,053749	45,571601
VIG21a	Chaumes du Vignac et de Clérignac	20120531-FFQ1	2011-2013	L1	0,051506	45,56998
VIG21b	Chaumes_Vignac	20120531-FFQ1	2019	L2	0,051506	45,56998
VIG22a	Chaumes du Vignac et de Clérignac	20120531-FFQ2	2011-2013	L1	0,052793	45,567372
VIG22b	Plateau_Meulieres	20120531-FFQ2	2019	L2	0,052793	45,567372
VIG23a	Chaumes du Vignac et de Clérignac	20120531-RBQ1	2011-2013	L1	0,05268562	45,5668899
VIG23b	Chaumes du Vignac et de Clérignac	20120531-RBQ1	2018	L2	0,05268562	45,5668899

Annexe 4. Tableau des variables environnementales disponibles pour la modélisation flore

Acronyme	*Description*	*Unité*	*Résolution*	*Source*	*Organisme*	*Références*	*Lien*
ACO_ZH_pot	**Zones Humides Potentielles**	**3 niveaux**	**50 m**	**GéoSAS**	**Agrocampus Ouest**	**Berthier et al. 2014**	***http://geowww.agrocampus-ouest.fr/web/?p=1538***
BDCART_lin_eau	**Linéaire de cours d'eau**	**m**	**Couche vectorisée**	**BD CARTHAGE**	**Institut National de l'information Géographique et Forestière**	**...**	***http://professionnels.ign.fr/bdcarthage***
BDCART_nb_eau	Nombre de cours d'eau	Sans unité	Couche vectorisée	BD CARTHAGE	Institut National de l'information Géographique et Forestière	...	*http://professionnels.ign.fr/bdcarthage*
BDTOPO_chemins	Linéaire de chemins et sentiers	km	Couche vectorisée	BD TOPO	Institut National de l'information Géographique et Forestière	...	*http://professionnels.ign.fr/bdtopo*
BDTOPO_axes	Linéaire d'axes routiers majeurs	km	Couche vectorisée	BD TOPO	Institut National de l'information Géographique et Forestière	...	*http://professionnels.ign.fr/bdtopo*
BDTOPO_routes	**Linéaire de routes**	**km**	**Couche vectorisée**	**BD TOPO**	**Institut National de l'information Géographique et Forestière**	**...**	***http://professionnels.ign.fr/bdtopo***
BRGM_arg_calc	Argilo-Calcaire	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_arg	Argiles	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_calc	**Calcaires**	**%**	**Couche vectorisée**	**BD SGF**	**Bureau des Recherches Géologiques et Minières**	**...**	***http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques***
BRGM_conglo	Conglomérats	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_flysh	Flyshs	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_gres	Grès	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_magma	Roches magmatiques	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_marne	Marnes	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_metam	Roches métamorphiques	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_meteor	Roches météoritiques	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_pluto	Roches plutoniques	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_sable	Sables	%	Couche vectorisée	BD SGF	Bureau des Recherches Géologiques et Minières	...	*http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques*
BRGM_schiste	**Schistes**	**%**	**Couche vectorisée**	**BD SGF**	**Bureau des Recherches Géologiques et Minières**	**...**	***http://infoterre.brgm.fr/page/telechargement-cartes-geologiques***
ESDAC2015_AWC	Teneur en eau disponible dans la couche 0-20 cm	Sans unité	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Baillabio et al. 2016	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/topsoil-physical-properties-europe-based-lucas-topsoil-data*

Acronyme	*Description*	*Unité*	*Résolution*	*Source*	*Organisme*	*Références*	*Lien*
ESDAC2015_bulk	Masse volumique du sol dans la couche 0-20 cm	Tonnes/m3	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2016	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/topsoil-physical-properties-europe-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2015_clay	**Argile (<0,02 mm) dans la couche 0-20 cm**	**%**	**500 m**	**ESDAC**	**European Soil Data Centre**	**Ballabio et al. 2016**	***https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/topsoil-physical-properties-europe-based-lucas-topsoil-data***
ESDAC2015_silt	Limon (0,02 à 0,05 mm) dans la couche 0-20 cm	%	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2016	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/topsoil-physical-properties-europe-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2015_sand	Sable (0,05 à 2 mm) dans la couche 0-20 cm	%	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2016	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/topsoil-physical-properties-europe-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2015_coarse_frag	**Eléments grossiers (>2 mm) dans la couche 0-20 cm**	**% du volume**	**500 m**	**ESDAC**	**European Soil Data Centre**	**Ballabio et al. 2016**	***https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/topsoil-physical-properties-europe-based-lucas-topsoil-data***
ESDAC2019_CEC	**Capacité d'échange Cationique**	**cmol/kg**	**500 m**	**ESDAC**	**European Soil Data Centre**	**Ballabio et al. 2019**	***https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data***
ESDAC2019_CN	**Rapport Carbone /Azote**	**Sans unité**	**500 m**	**ESDAC**	**European Soil Data Centre**	**Ballabio et al. 2019**	***https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data***
ESDAC2019_CaCO3	Carbonate de calcium	g/kg	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2019	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2019_K	Potassium	mg/kg	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2019	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2019_N	**Azote**	**g/kg**	**500 m**	**ESDAC**	**European Soil Data Centre**	**Ballabio et al. 2019**	***https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data***
ESDAC2019_P	Phosphore	mg/kg	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2019	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2019_pH_CaCl	pH mesuré dans une solution de CaCl2	Sans unité	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2019	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data*
ESDAC2019_pH_H2O	**pH mesuré dans l'eau**	**Sans unité**	**500 m**	**ESDAC**	**European Soil Data Centre**	**Ballabio et al. 2019**	***https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data***
ESDAC2019_pH_H2O_CaCl	Différence entre le pH mesuré dans l'eau et celui mesuré dans une solution de CaCl2	Sans unité	500 m	ESDAC	European Soil Data Centre	Ballabio et al. 2019	*https://esdac.jrc.ec.europa.eu/content/chemical-properties-european-scale-based-lucas-topsoil-data*
GFW_wood_biomass	Densité de biomasse ligneuse au-dessus du sol	Tonnes/hectare	30 m	GFW	Global Forest Watch	Baccini et al. 2012	*https://data.globalforestwatch.org/datasets/aboveground-live-woody-biomass-density*
IGN_MNT_alt	**Altitude**	**m**	**25 m**	**BD ALTI**	**Institut National de l'information Géographique et Forestière**	**...**	***http://professionnels.ign.fr/bdalti***
IGN_MNT_ombr	**Exposition (soleil au sud, hauteur 45°)**	**Degrés d'azimut**	**25 m**	**BD ALTI**	**Institut National de l'information Géographique et Forestière**	**...**	***http://professionnels.ign.fr/bdalti***
MF_DLI_an	**Rayonnement atmosphérique (cumul quotidien)**	**Joules/cm2**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	**...**	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_DRAINC_an	Drainage (cumul quotidien 06-06 UTC)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_ECOUL_an	Ecoulement à la base du manteau neigeux	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_ETP_an	Evapotranspiration potentielle (formule de Penman-Monteith)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*

Acronyme	*Description*	*Unité*	*Résolution*	*Source*	*Organisme*	*Références*	*Lien*
MF_EVAP_an	Evapotranspiration réelle (cumul quotidien 06-06 UTC)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_FF_an	**Vent (moyenne quotidienne)**	**m/sec**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_HNEIGE_an	Epaisseur du manteau neigeux (moyenne quotidienne 06-06 UTC)	m	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_HNEIGE6_an	Epaisseur du manteau à 06 UTC	m	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_HNEIGEX_an	Epaisseur du manteau neigeux maximum au cours de la journée	m	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_HU_an	**Humidité relative (moyenne quotidienne)**	**%**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_PE_an	Pluies efficaces (cumul quotidien)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_PRELIQ_an	**Précipitations liquides (cumul quotidien 06-06 UTC)**	**mm**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_PRENEI_an	Précipitations solides (cumul quotidien 06-06 UTC)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_COUV_NEIGE_an	**Fraction de maille recouverte par la neige (moyenne quotidienne 06-06 UTC)**	**%**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_Q_an	Humidité spécifique (moyenne quotidienne)	kg/kg	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_RNEIGE_an	Equivalent en eau du manteau neigeux (moyenne quotidienne 06-06 UTC)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_RNEIGE6_an	Equivalent en eau du manteau neigeux à 06 UTC	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_RUNC_an	Ruissellement (cumul quotidien 06-06 UTC)	mm	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_SSI_an	Rayonnement visible (cumul quotidien)	Joules/cm2	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_SWI_an	Indice d'humidité des sols (moyenne quotidienne 06-06 UTC)	%	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_T_an	Température (moyenne quotidienne)	Degrés Celsius	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_TINF_an	**Température minimale des 24 températures horaires**	**Degrés Celsius**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_TSUP_an	**Température maximale des 24 températures horaires**	**Degrés Celsius**	**8 km**	**SAFRAN-ISBA**	**Météo France**	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	***https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp***
MF_RACINE_LIQ_an	Contenu en eau liquide dans la couche racinaire à 06 UTC	m3/m3	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*
MF_RACINE_GEL_an	Contenu en eau gelée dans la couche de racinaire à 06 UTC	m3/m3	8 km	SAFRAN-ISBA	Météo France	Soubeyroux et al. 2007, Vidal et al. 2010	*https://publitheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebPubli/index.jsp*

Annexe 5. Groupes retenus pour taxons complexes de flore

Taxon / groupe retenu	**Taxon cité**
Arenaria gr. serpyllifolia	Arenaria leptoclados (Rchb.) Guss., 1844
	Arenaria serpyllifolia L., 1753
Brachypodium rupestre (Host) Roem. & Schult., 1817	Brachypodium pinnatum (L.) P.Beauv., 1812
	Brachypodium rupestre (Host) Roem. & Schult., 1817
Centaurea gr. jacea	Centaurea jacea L., 1753
	Centaurea jacea subsp. jacea L., 1753
	Centaurea jacea subsp. timbalii (Martrin-Donos) Braun-Blanq., 1952
Centaurea gr. decipiens	Centaurea decipiens Thuill., 1799
	Centaurea nemoralis
	Centaurea jacea subsp. grandiflora
	Centaurea debeauxii
	Centaurea microptilon
Cerastium gr. pumilum	Cerastium pumilum Curtis, 1777
	Cerastium glutinosum
Dactylis glomerata L., 1753	Dactylis glomerata subsp. glomerata L., 1753
	Dactylis glomerata subsp. hispanica (Roth) Nyman, 1882
Euphrasia gr. stricta	Euphrasia pectinata Ten., 1815
	Euphrasia stricta D.Wolff ex J.F.Lehm., 1809
Galium gr. album	Galium album Mill., 1768
	Galium mollugo L., 1753
	Galium x pomeranicum Retz., 1795
Galium gr. pumilum	Galium pumilum Murray, 1770
	Galium timeroyi Jord., 1846
Gymnadenia gr. conopsea	Gymnadenia conopsea (L.) R.Br., 1813
	Gymnadenia pyrenaica (Philippe) Giraudias, 1892
Leucanthemum gr. vulgare	Leucanthemum ircutianum DC., 1838
	Leucanthemum vulgare Lam., 1779
Myosotis gr. discolor	Myosotis discolor Pers., 1797
	Myosotis dubia
Ononis gr. pusilla / striata	Ononis pusilla L., 1759
	Ononis striata Gouan, 1773
Platanthera bifolia / chlorantha	Platanthera bifolia (L.) Rich., 1817
	Platanthera chlorantha (Custer) Rchb., 1828
	Platanthera Rich., 1817
Quercus gr. pubescens	Quercus pubescens Willd., 1805
	Quercus x kerneri Simkovics, 1883
	Quercus x streimeri Heuff. ex Freyn, 1878
	Quercus x subalbescens A.Camus, 1939
Rosa gr. rubiginosa	Rosa agrestis Savi, 1798
	Rosa micrantha Borrer ex Sm., 1812

Taxon / groupe retenu	Taxon cité
Rosa gr. arvensis	Rosa arvensis Huds., 1762
	Rosa sempervirens L., 1753
Rubus L., 1753	Rubus caesius L., 1753
	Rubus fruticosus L., 1753
	Rubus L., 1753
	Rubus Sect. rubus
Taraxacum F.H.Wigg., 1780	Taraxacum erythrospermum Andrz. ex Besser, 1821
	Taraxacum tortilobum Florstr., 1914
	Taraxacum F.H.Wigg., 1780
Thymus gr. praecox	Thymus gr. praecox
	Thymus longicaulis auct.
	Thymus praecox Opiz, 1824
Veronica gr. prostrata	Veronica scheererii
	Veronica orsiniana Ten., 1830
	Veronica prostrata L., 1762
Vicia gr. cracca	Vicia cracca L., 1753
	Vicia tenuifolia Roth, 1788
	Vicia villosa
Vicia gr. sativa	Vicia sativa L., 1753
	Vicia sativa subsp. sativa L., 1753
	Vicia segetalis Thuill., 1799
	Vicia angustifolia L., 1759

Annexe 6. Types biologiques de la flore d'après Baseflor et simplifications

Types biologiques			Signification (selon niv.1)
Version Baseflor	Version simplifiée niv.1	Version simplifiée niv.2	
a-cad	A	A	Arbre
A-lia-cad	A-lia	A	Liane arborescente
A-lia-semp	A-lia	A	Liane arborescente
a-semp	A	A	Arbre
B-cad	B	B	Arbuste
B-cad-lia	B-lia	B	Liane arbustive
B-semp	B	B	Arbuste
cfru	cfru	chame	Chaméphyte frutescent (tige entièrement lignifiée)
Cfru-semp	cfru	chame	Chaméphyte frutescent
csuf	csuf	chame	Chaméphyte suffrutescent (tige lignifiée à la base)
csuf-suc	csuf	chame	Chaméphyte suffrutescent (tige lignifiée à la base)
gbul	geo	geo	Géophyte
Gbul-lia	geo-lia	geo	Géophyte lianescent
gbul-par	geo	geo	Géophyte
grhi	geo	geo	Géophyte
gtub	geo	geo	Géophyte
hbis	hbis	H	Hémicryptophyte bisannuel
hbis(test)	h-th	h-th	Hémicryptophyte / Thérophytes
hces	hces	hces	Hémicryptophyte cespiteux
hces(test)	h-th	h-th	Hémicryptophyte / Thérophytes
heri	heri	H	Hémicryptophyte érigé
heri(test)	h-th	h-th	Hémicryptophyte / Thérophytes
Heri-lia	heri-lia	H	Hémicryptophyte érigé lianescent
hros	hros	H	Hémicryptophyte à rosette
hros(test)	h-th	h-th	Hémicryptophyte / Thérophytes
Hrub	Hrub	H	Hémicryptophyte ruboïdes
Hrub(b)	Hrub	H	Hémicryptophyte ruboïdes
hsto	hsto	hsto	Hémicryptophyte stolonifère
hsto-hpar	hsto	hsto	Hémicryptophyte stolonifère
Hsto-lia	hsto-lia	hsto	Hémicryptophyte stolonifère lianescent
Hsto-lia(Grhi-lia)	hsto-lia	hsto	Hémicryptophyte stolonifère lianescent
test	test	tero	Thérophyte estival
test(hbis)	h-th	h-th	Hémicryptophyte / Thérophytes
test-hpar	test	tero	Thérophyte estival
Test-lia	test-lia	tero	Thérophyte estival lianescent
test-lia-par	test-lia	tero	Thérophyte estival lianescent
tver	tver	tero	Thérophyte vernal
tver(hbis)	h-th	h-th	Hémicryptophyte / Thérophytes

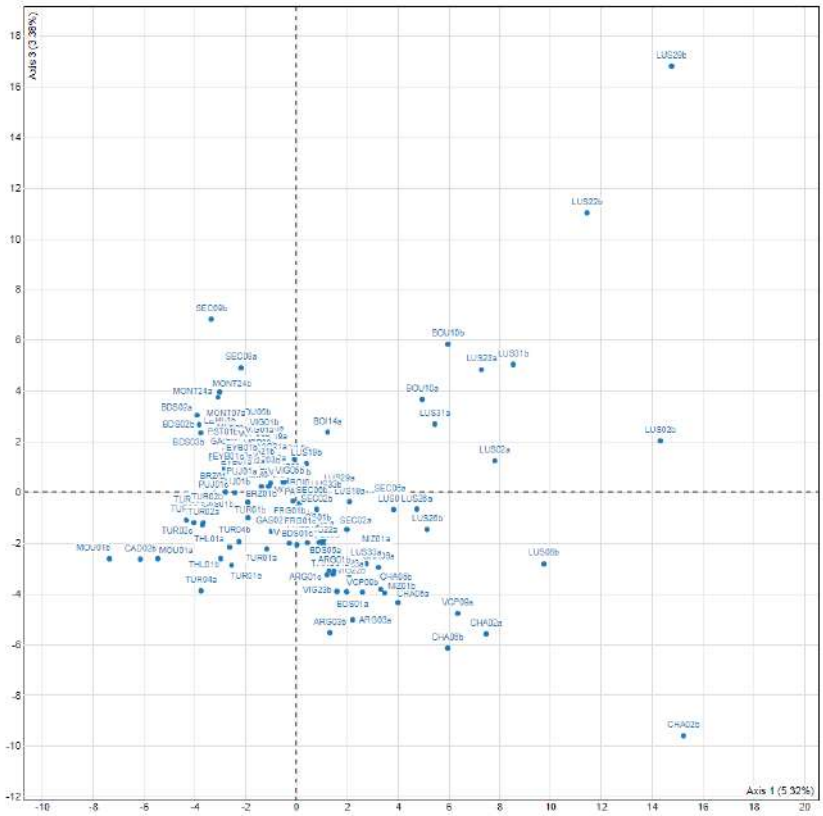
Annexe 7. Types chorologiques de la flore d'après Baseflor et simplifications

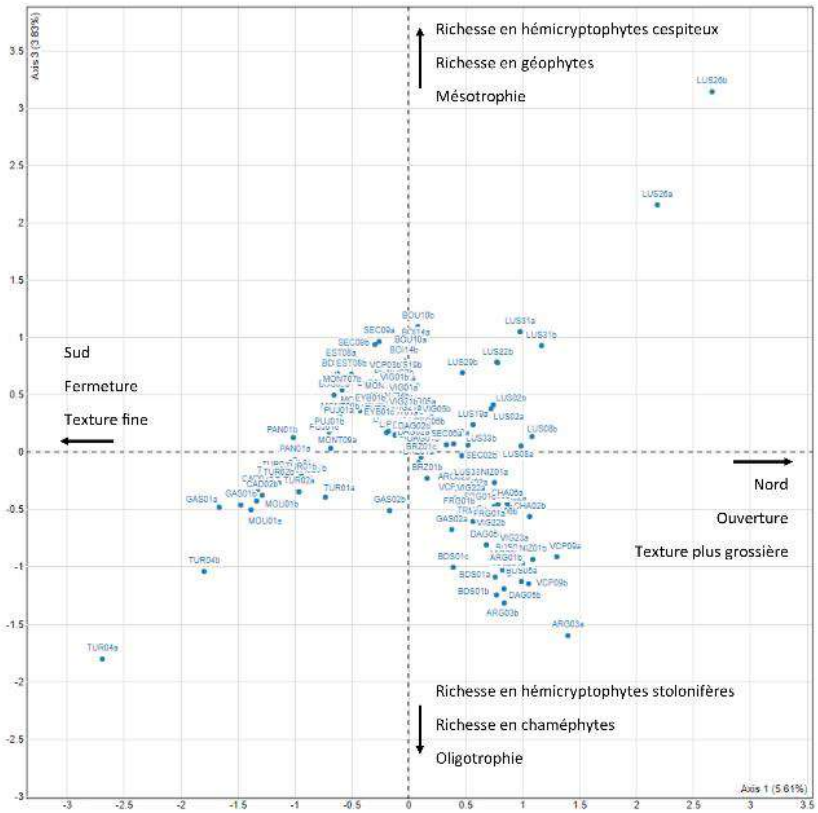
Chorologie		
Version Baseflor	**Version simplifiée niv.1**	**Version simplifiée niv.2**
atlantique	atlantique	atlantique
atlantique méridional	atlantique méridional	atlantique
atlantique(eury)	atlantique	atlantique
circumboréal	circumboréal	large chorologie
cosmopolite	cosmopolite	large chorologie
cosmopolite(thermo)	cosmopolite	large chorologie
eurasiatique	eurasiatique	eurasiatique
eurasiatique méridional	eurasiatique méridional	eurasiatique
eurasiatique septentrional	eurasiatique septentrional	eurasiatique
eurasiatique tempéré	eurasiatique	eurasiatique
européen	européen	européen
européen central	européen central	européen
européen méridional	européen méridional	européen
européen occidental	européen occidental	européen
européen septentrional	européen septentrional	européen
européen tempéré	européen	européen
holarctique	holarctique	large chorologie
introduit (Asie or.)	asiatique oriental	exotique
introduit (Asie orient.)	asiatique oriental	exotique
introduit (Australie)	australien	exotique
méditerranéen	méditerranéen	méditerranéen
méditerranéen occidental	méditerranéen occidental	méditerranéen
méditerranéen(eury)	méditerranéen	méditerranéen
méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	méditerranéen-atlantique	méditerranéen-atlantique
méditerranéen-atlantique	méditerranéen-atlantique	méditerranéen-atlantique
orophyte alpien mérid.	orophyte méridional	méditerranéen
orophyte méridional	orophyte méridional	méditerranéen
orophyte supraméditerranéen	oro-méditerranéen	méditerranéen
orophyte supraméditerranéen occ.	oro-méditerranéen	méditerranéen
subtropical(paléo)	subtropical(paléo)	méditerranéen

Annexe 8. Libellés des indices générés d'après Baseflor

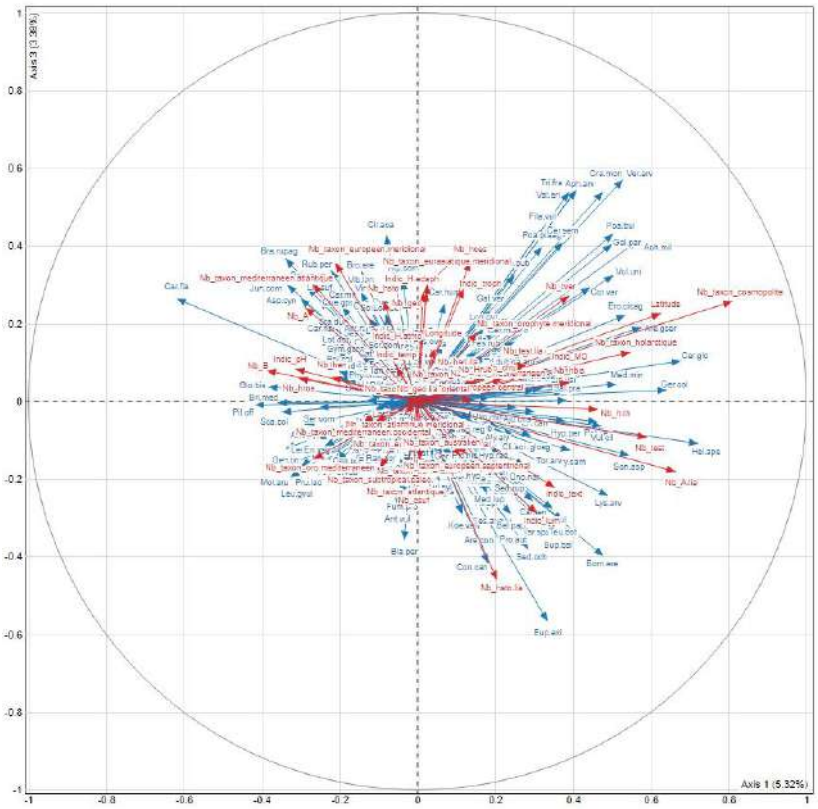
Libellé des indices	Signification (selon Baseflor)
Indic_lum	Luminosité
Indic_temp	Température
Indic_conti	Continentalité
Indic_H-atmo	Humidité atmosphérique
Indic_H-edaph	Humidité édaphique
Indic_pH	Acidité du sol
Indic_troph	Nutriments du sol (trophie du sol)
Indic_text	Texture du sol
Indic_MO	Richesse en matière organique

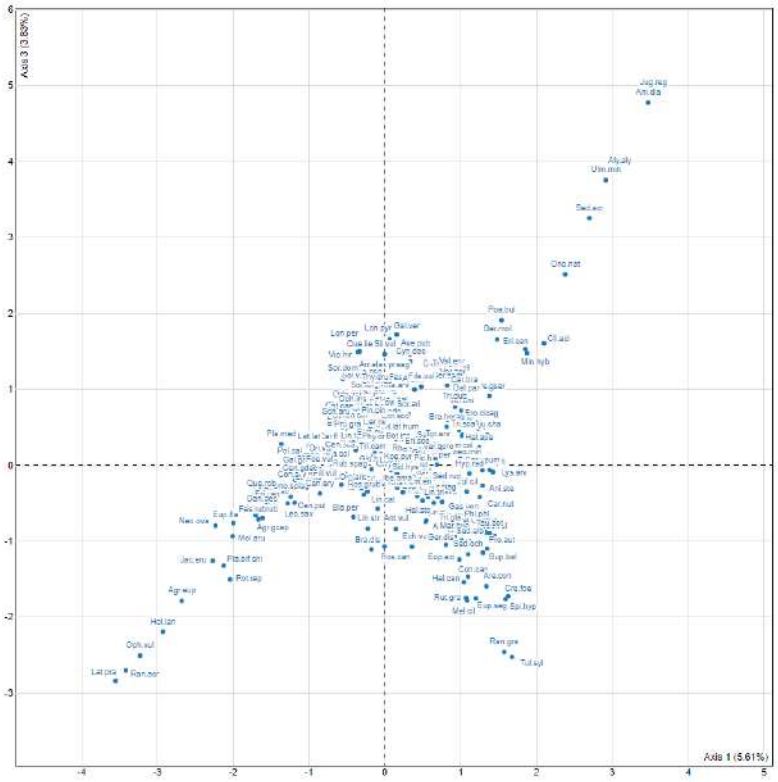
Annexe 9. Ordination des dispositifs sur les dimensions 1 et 3 par ACP (en haut) et par AFC (en bas)



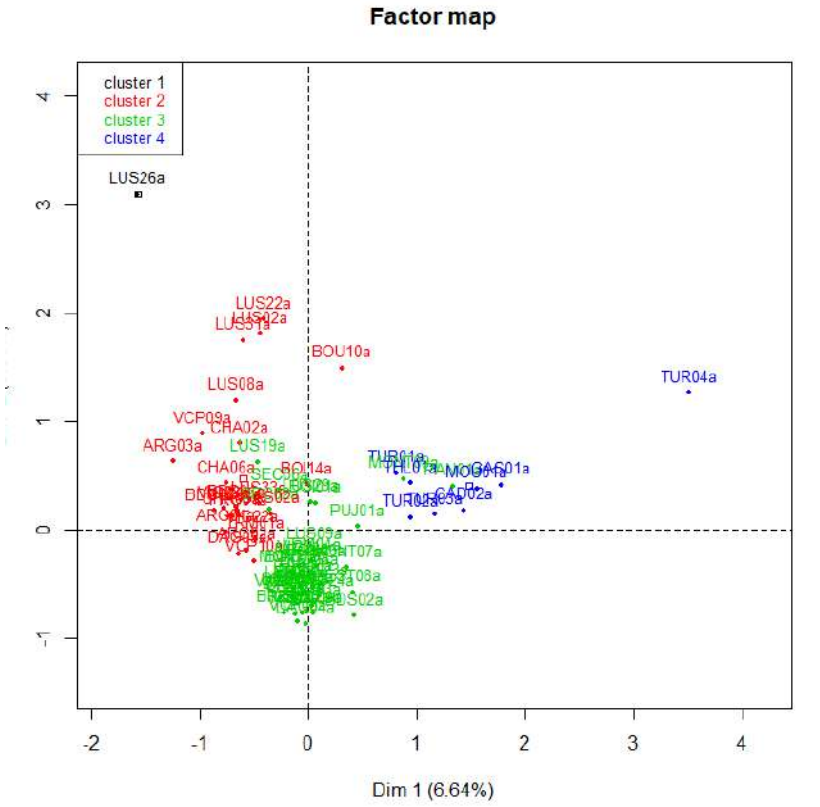


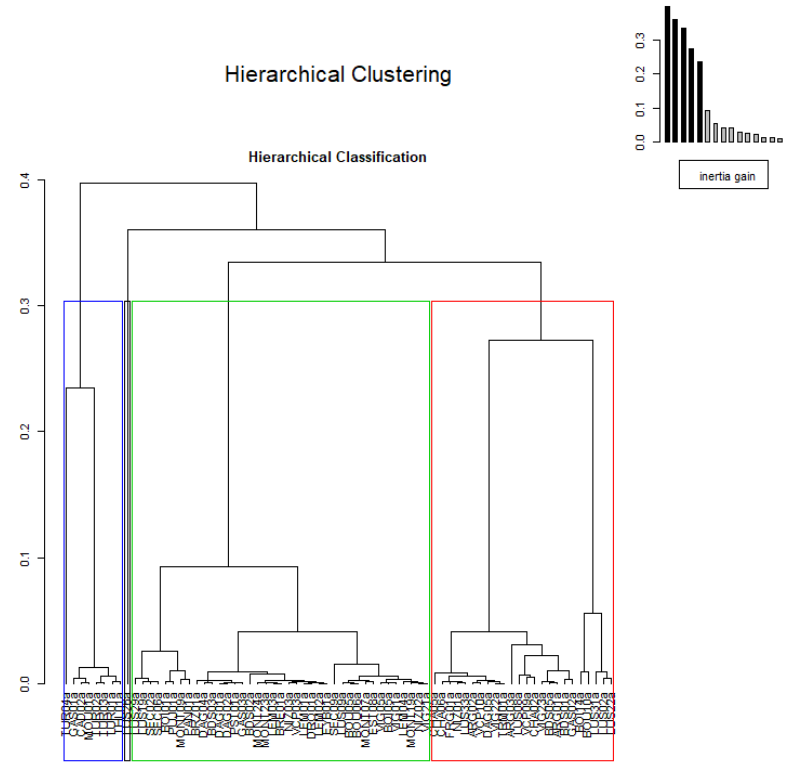
Annexe 10. Ordination des taxons sur les dimensions 1 et 3 par ACP (en haut) et par AFC (en bas)





Annexe 11. Carte factorielle et dendrogramme issus de la première classification avec les 72 premières lectures de dispositifs

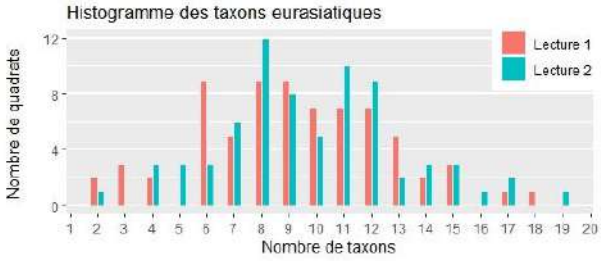


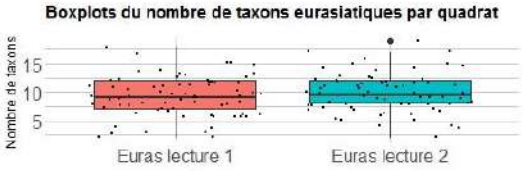


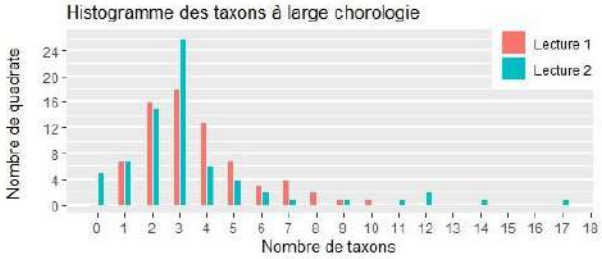
Annexe 12. Appartenance des dispositifs aux différents groupes

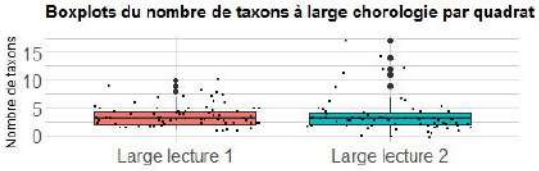
Code de lecture	Numéro de groupe	Code de lecture	Numéro de groupe
ARG01a	3	LUS09a	3
ARG02a	3	LUS19a	3
ARG03a	3	LUS22a	3
BDS01a	3	LUS26a	3
BDS02a	2	LUS29a	3
BDS03a	2	LUS31a	3
BDS05a	3	LUS33a	3
BOI01a	3	MONT07a	2
BOI05a	2	MONT09a	1
BOI14a	3	MONT19a	2
BOU05a	2	MONT23a	2
BOU06a	2	MONT24a	2
BOU10a	3	MOU01a	1
BRE01a	2	NIZ01a	3
BRZ01a	2	NIZ02a	2
CAD02a	1	NIZ03a	2
CHA02a	3	PAN01a	1
CHA05a	3	PST01a	2
CHA06a	3	PUJ01a	1
DAG01a	2	SEC02a	3
DAG02a	2	SEC06a	3
DAG04a	2	SEC09a	2
DAG05a	2	THL01a	1
DRO01a	2	TRM01a	3
EST08a	2	TUR01a	1
EYB01a	2	TUR02a	1
FRG01a	3	TUR03a	1
GAS01a	1	TUR04a	1
GAS02a	3	VCP03a	2
GAS03a	2	VCP09a	3
LEM01a	2	VCP10a	3
LEM02a	2	VIG01a	2
LEM03a	2	VIG05a	2
LEM04a	2	VIG21a	2
LUS02a	3	VIG22a	3
LUS08a	3	VIG23a	3

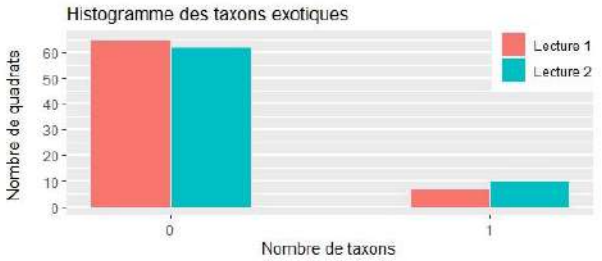
Annexe 13. Histogrammes (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le nombre de taxons eurasiatiques, exotiques, atlantiques et à large chorologie

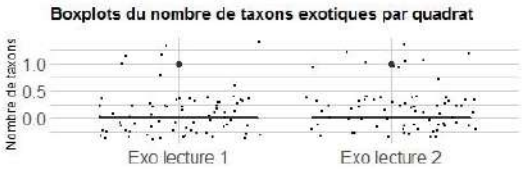


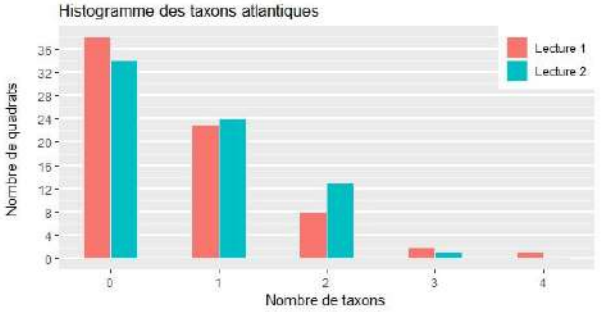


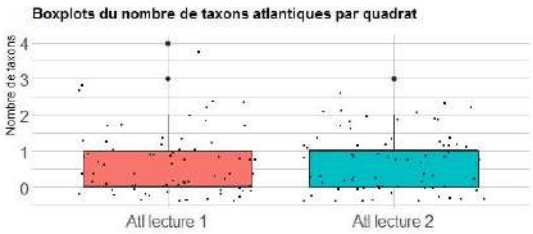




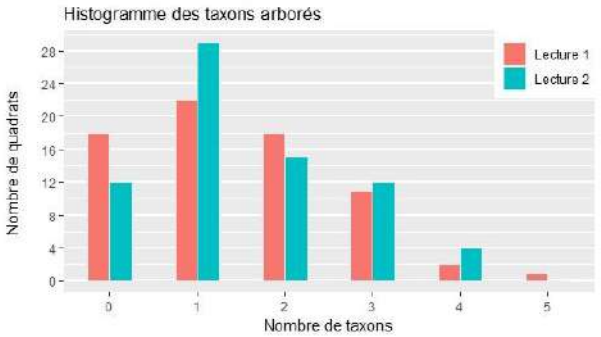


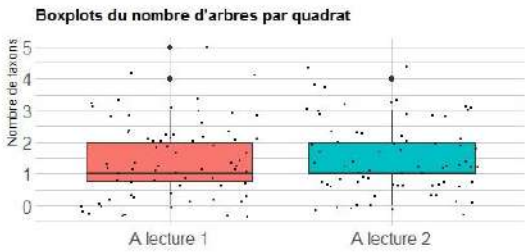


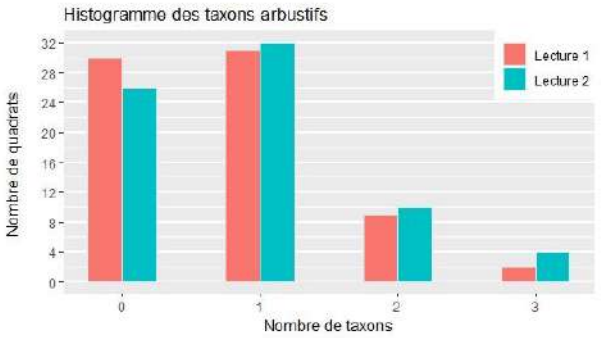


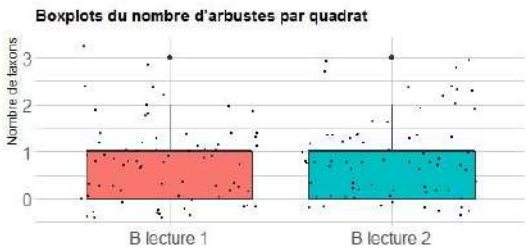


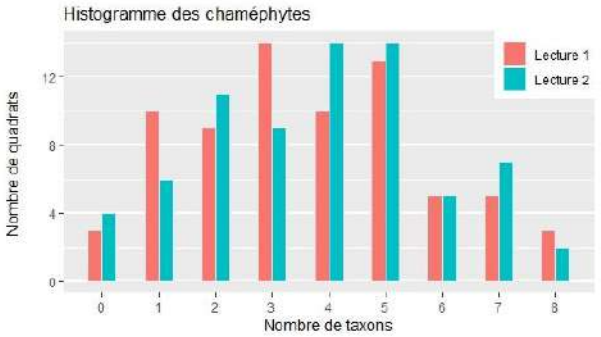
Annexe 14. Histogrammes (à gauche) et boxplots des quadrats (à droite) pour le nombre de taxons arborés, arbustifs, chaméphytes, thérophytes, géophytes et hémicryptophytes cespiteux

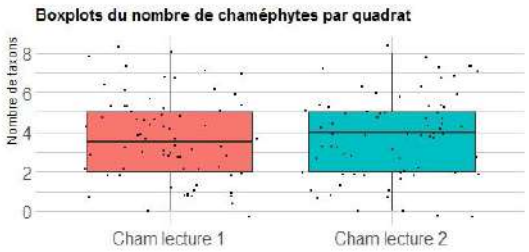


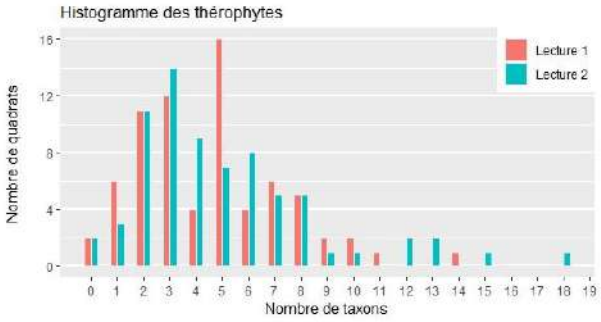


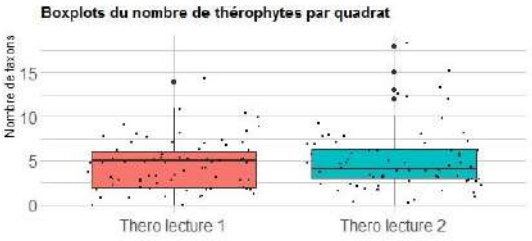


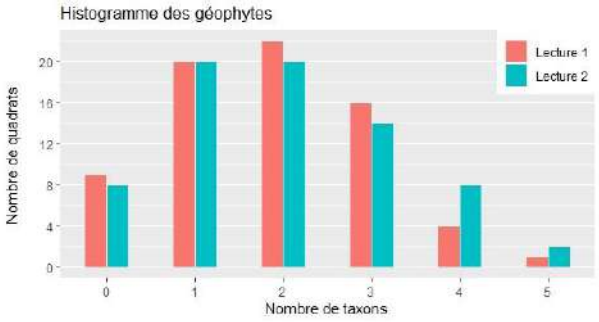


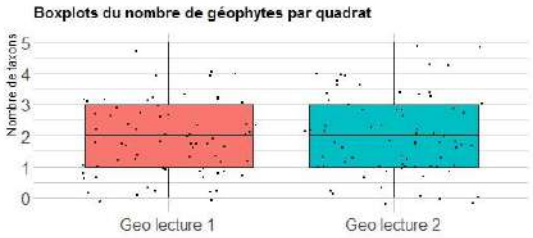


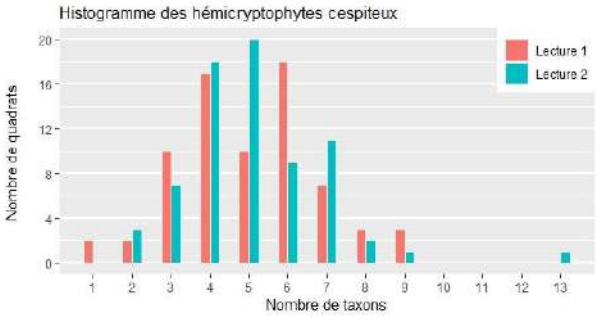


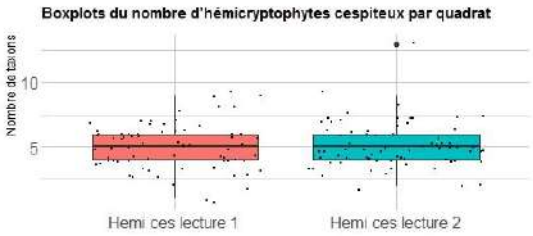





Histogramme des géophytes
Lecture 1
Lecture 2
Nombre de quadrats
Nombre de taxons


Boxplots du nombre de géophytes par quadrat
Nombre de taxons
Geo lecture 1
Geo lecture 2


Histogramme des hémicryptophytes cespiteux
Lecture 1
Lecture 2
Nombre de quadrats
Nombre de taxons


Boxplots du nombre d'hémicryptophytes cespiteux par quadrat
Nombre de taxons
Hemi ces lecture 1
Hemi ces lecture 2

Annexe 15. Tableau d'évolution des taxons floristiques en termes d'occurrence et de fréquence moyenne au sein du réseau de suivis et dans les quadrats

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Disparus				
Festuca rubra	7	0	-3,56	-51,20
Prunus mahaleb	7	0	-0,76	-11,00
Koeleria pyramidata	3	0	-0,61	-22,00
Ophrys insectifera	6	0	-0,54	-9,75
Carduus nutans	3	0	-0,54	-19,50
Viola hirta	3	0	-0,54	-19,50
Solidago virgaurea	1	0	-0,46	-33,00
Rosa canina	3	0	-0,39	-14,00
Arabis hirsuta	4	0	-0,32	-7,67
Phleum phleoides	3	0	-0,24	-8,50
Agrostis gr. capillaris	3	0	-0,24	-8,50
Picris hieracioides	3	0	-0,17	-6,00
Schedonorus arundinaceus	3	0	-0,17	-6,00
Bothriochloa ischaemum	1	0	-0,08	-6,00
En régression				
Festuca auquieri	53	50	-7,38	-11,19
Carex humilis	19	18	-4,57	-20,75
Cerastium gr. pumilum	13	7	-4,46	-29,71
Hippocrepis comosa	61	61	-4,43	-7,25
Prospero autumnale	17	10	-2,92	-4,29
Globularia vulgaris	13	8	-2,86	-16,78
Eryngium campestre	49	49	-2,85	-5,86
Festuca marginata	8	3	-2,49	-7,83
Centaurea gr. jacea	13	4	-1,64	-0,89
Koeleria vallesiana	44	49	-1,54	-7,64
Sedum ochroleucum	15	17	-1,40	-10,70
Genista pilosa	10	8	-1,39	-5,93
Erodium cicutarium	7	7	-1,26	-18,20
Filipendula vulgaris	6	3	-1,24	0,00
Salvia pratensis	21	19	-1,22	-4,67
Centaurium erythraea	7	6	-1,17	-12,35
Leucanthemum gr. vulgare	14	14	-1,14	-8,20
Festuca ovina	3	1	-1,08	-33,50
Ononis spinosa	14	11	-1,07	0,90
Muscari comosum	6	6	-1,06	-19,00
Allium sphaerocephalon	13	15	-1,01	-12,37
Potentilla reptans	3	4	-0,92	-36,83

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Sedum acre	4	3	−0,86	−13,33
Poterium sanguisorba	44	39	−0,85	2,02
Odontites luteus	13	11	−0,85	−3,54
Taraxacum	14	13	−0,83	−4,77
Lathyrus pratensis	1	1	−0,78	−56,00
Anthericum ramosum	6	7	−0,78	−30,10
Anacamptis morio	4	4	−0,76	−18,33
Carthamus mitissimus	15	19	−0,67	−9,68
Lavandula latifolia	6	6	−0,64	−11,50
Euphorbia seguieriana	1	1	−0,63	−45,00
Rhaponticum coniferum	3	4	−0,63	−27,17
Prunella grandiflora	3	3	−0,61	−22,00
Lotus corniculatus	21	19	−0,61	0,45
Erigeron canadensis	6	1	−0,54	−1,50
Linum catharticum	7	7	−0,54	−7,80
Scabiosa columbaria	42	39	−0,51	1,08
Tulipa sylvestris	1	1	−0,47	−34,00
Neottia ovata	1	1	−0,47	−34,00
Carex caryophyllea	3	4	−0,47	−35,50
Coronilla varia	4	6	−0,47	−21,50
Tanacetum corymbosum	1	1	−0,46	−33,00
Ophioglossum vulgatum	1	1	−0,46	−33,00
Agrimonia eupatoria	4	3	−0,46	−0,67
Cuscuta epithymum	6	7	−0,46	−13,80
Brachypodium distachyon	6	6	−0,46	−8,25
Catapodium rigidum	13	10	−0,44	3,17
Linum tenuifolium	10	6	−0,39	9,07
Trinia glauca	4	3	−0,38	5,00
Bombycilaena erecta	15	13	−0,38	5,08
Helianthemum apenninum	29	25	−0,35	6,83
Carlina vulgaris	11	7	−0,33	6,08
Leontodon hispidus	17	10	−0,33	11,15
Molinia caerulea	8	8	−0,32	−3,83
Trifolium dubium	4	1	−0,31	0,00
Anthoxanthum odoratum	3	1	−0,31	−5,50
Aira caryophyllea	3	1	−0,31	−5,50
Ranunculus acris	1	1	−0,31	−22,00
Helianthemum canum	3	1	−0,31	17,00
Avenula pubescens	6	4	−0,29	−2,42
Coronilla minima	36	33	−0,28	3,25
Daucus carota	7	7	−0,24	−3,40

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Dactylis glomerata	8	10	−0,24	−6,00
Rhamnus saxatilis	4	1	−0,24	1,67
Echium vulgare	1	1	−0,22	−16,00
Orchis anthropophora	1	1	−0,22	−16,00
Plantago media	4	4	−0,22	−5,33
Ulmus minor	3	4	−0,17	−16,17
Cerastium brachypetalum	3	1	−0,15	0,00
Carduus tenuiflorus	1	1	−0,15	−11,00
Erica scoparia	1	1	−0,15	−11,00
Ranunculus gramineus	1	1	−0,15	−11,00
Cirsium acaulon	17	18	−0,13	−1,65
Centaurea gr. decipiens	3	1	−0,08	0,00
Ajuga chamaepitys	3	1	−0,08	2,50
Biscutella guillonii	3	3	−0,07	−2,50
Minuartia hybrida	1	3	−0,07	−13,50
Lonicera periclymenum	1	1	−0,07	−5,00
Sorbus aria	1	1	−0,07	−5,00
Convolvulus arvensis	3	3	−0,07	−2,50
Cervaria rivini	3	3	−0,07	−2,50
Stables				
Helictochloa pratensis	6	7	0,00	−8,30
Ligustrum vulgare	6	6	0,00	0,00
Sedum rupestre	3	4	0,00	−8,33
Knautia arvensis	3	3	0,00	0,00
Orchis mascula	1	1	0,00	0,00
Geranium molle	1	1	0,00	0,00
Lactuca perennis	1	1	0,00	0,00
Cynodon dactylon	1	1	0,00	0,00
Acer pseudoplatanus	1	1	0,00	0,00
Anisantha sterilis	1	1	0,00	0,00
Geranium dissectum	1	1	0,00	0,00
Hypochaeris radicata	1	1	0,00	0,00
Mercurialis huetii	1	1	0,00	0,00
Quercus robur	1	1	0,00	0,00
Silene vulgaris	1	1	0,00	0,00
Sorbus domestica	1	1	0,00	0,00
Platanthera bifolia	1	1	0,00	0,00
Crepis foetida	1	1	0,00	0,00
Loncomelos pyrenaicus	1	1	0,00	0,00
Sedum album	1	1	0,00	0,00
En progression				

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Centaurea scabiosa	6	26	11,89	36,17
Festuca lemanii	26	40	11,00	12,21
Globularia bisnagarica	42	46	8,24	14,32
Bromopsis erecta	58	69	6,81	−1,38
Blackstonia perfoliata	17	35	6,15	11,87
Anthyllis vulneraria	14	19	4,54	17,24
Brachypodium rupestre	69	65	4,19	10,08
Rubia peregrina	28	26	3,89	16,46
Medicago minima	11	17	3,86	16,71
Galium gr. pumilum	54	51	3,51	8,37
Fumana procumbens	31	35	3,03	1,14
Carex flacca	53	57	2,85	−0,60
Convolvulus cantabrica	14	18	2,81	−0,87
Carex halleriana	25	25	2,64	10,56
Euphorbia exigua	29	31	2,56	6,01
Linum suffruticosum	24	31	2,47	−1,95
Festuca rubra	8	14	2,46	−8,97
Bupleurum baldense	1	4	2,32	48,33
Arrhenatherum elatius	4	6	2,22	36,75
Prunella laciniata	13	17	2,17	3,47
Origanum vulgare	15	18	2,00	6,11
Euphrasia gr. stricta	6	14	1,93	5,50
Geranium columbinum	8	10	1,83	14,86
Genista tinctoria	8	11	1,83	6,08
Pilosella officinarum	54	53	1,79	4,44
Juniperus communis	31	40	1,79	−3,86
Staehelina dubia	13	13	1,79	14,33
Lysimachia arvensis	7	13	1,78	6,84
Sesleria caerulea	8	11	1,68	−3,42
Fumana ericifolia	1	4	1,56	8,00
Pimpinella saxifraga	17	28	1,49	−6,85
Linum strictum	7	10	1,47	7,54
Inula montana	33	33	1,46	4,38
Teucrium chamaedrys	71	75	1,43	−1,83
Helichrysum stoechas	15	13	1,43	13,30
Briza media	28	22	1,39	10,85
Centaurium pulchellum	3	8	1,39	−1,67
Poa pratensis	10	7	1,38	28,66
Thymus gr. praecox	68	72	1,36	−1,10
Plantago lanceolata	11	14	1,25	3,73
Erica vagans	4	6	1,25	8,67

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Campanula rotundifolia	7	14	1,24	-4,30
Prunus spinosa	4	8	1,24	1,00
Prunella vulgaris	6	8	1,24	7,00
Clinopodium acinos	1	3	1,15	38,50
Rhamnus alaternus	6	8	1,10	4,33
Filago vulgaris	1	3	1,08	33,50
Veronica arvensis	4	6	1,07	16,50
Artemisia alba	6	7	1,01	6,85
Polygala vulgaris	7	8	1,00	9,77
Asperula cynanchica	36	47	0,97	-5,65
Vulpia unilateralis	6	6	0,93	16,75
Jacobaea vulgaris	1	1	0,85	61,00
Ononis natrix	1	4	0,83	16,00
Euphorbia cyparissias	3	4	0,79	8,00
Euphorbia flavicoma	1	6	0,79	-18,75
Potentilla verna	40	40	0,79	1,97
Sherardia arvensis	4	4	0,78	18,67
Cerastium glomeratum	3	7	0,76	4,40
Sideritis hyssopifolia	3	3	0,71	25,50
Linum usitatissimum	6	3	0,69	37,50
Crataegus monogyna	4	6	0,68	10,33
Anacamptis pyramidalis	10	14	0,68	2,67
Poa bulbosa	4	7	0,68	1,67
Stachys recta	10	14	0,63	0,90
Lotus dorycnium	8	10	0,63	-3,64
Anthericum liliago	6	6	0,63	11,25
Phyteuma orbiculare	4	4	0,63	15,00
Linum trigynum	4	3	0,63	29,83
Bituminaria bituminosa	1	7	0,63	0,20
Bromus hordeaceus	1	6	0,61	-47,50
Galium verum	1	3	0,61	19,00
Sonchus asper	13	14	0,60	3,42
Vulpia ciliata	1	8	0,56	-2,50
Ononis pusilla	21	17	0,56	8,32
Danthonia decumbens	4	6	0,54	7,00
Polygala calcarea	13	6	0,54	30,58
Gastridium ventricosum	6	4	0,53	16,42
Silene nutans	3	6	0,53	5,25
Seseli montanum	64	64	0,51	0,80
Vicia gr. sativa	7	8	0,47	1,80
Gymnadenia gr. conopsea	6	7	0,47	4,30

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Teucrium montanum	46	50	0,47	-2,35
Ruta graveolens	1	1	0,46	33,00
Hedera helix	3	4	0,39	6,50
Vincetoxicum hirundinaria	7	6	0,39	10,35
Arenaria controversa	10	8	0,38	11,40
Serapias vomeracea	6	6	0,38	6,75
Bellis pappulosa	4	4	0,38	9,00
Viburnum lantana	6	6	0,36	6,50
Helianthemum nummularium	6	4	0,32	12,75
Teucrium botrys	1	1	0,32	23,00
Cornus sanguinea	3	7	0,32	-2,00
Alyssum alyssoides	1	3	0,31	0,00
Leontodon saxatilis	1	1	0,31	22,00
Trifolium scabrum	1	1	0,31	22,00
Veronica gr. prostrata	3	1	0,29	27,00
Odontites vernus	3	4	0,25	-3,17
Quercus gr. pubescens	15	19	0,24	-2,41
Ranunculus bulbosus	11	13	0,24	-1,28
Trisetum flavescens	4	7	0,24	-3,27
Acer campestre	3	6	0,24	-4,00
Hypericum perforatum	14	18	0,22	-1,49
Juglans regia	1	1	0,22	16,00
Arenaria gr. serpyllifolia	13	13	0,21	1,67
Medicago lupulina	7	11	0,19	-11,53
Rubus	6	13	0,17	-11,17
Silene latifolia	3	6	0,17	-1,25
Thesium humifusum	11	13	0,15	-2,32
Lotus hirsutus	1	3	0,15	2,50
Melica ciliata	1	1	0,15	11,00
Spiraea hypericifolia	1	1	0,15	11,00
Achillea millefolium	10	11	0,10	-4,27
Galium gr. album	1	4	0,08	-12,67
Sorbus torminalis	1	3	0,08	-2,50
Trifolium campestre	7	10	0,08	-4,51
Schoenus nigricans	3	1	0,07	13,50
Ophrys scolopax	1	1	0,07	5,00
Holcus lanatus	1	1	0,07	5,00
Quercus ilex	3	1	0,07	41,50
Argyrolobium zanonii	6	7	0,01	-4,25
Apparus				
Galium parisiense	0	6	1,99	35,75

Taxons	Occurrence des taxons au sein du réseau (%)		Variation de fréquence au sein du réseau de suivis (%)	Variation de fréquence dans les quadrats (%)
	L1	L2		
Cerastium semidecandrum	0	6	1,38	24,75
Crucianella angustifolia	0	3	1,22	44,00
Thymus drucei	0	3	0,93	33,50
Campanula glomerata	0	6	0,92	16,50
Torilis arvensis	0	4	0,92	22,00
Anisantha diandra	0	3	0,86	31,00
Geranium sanguineum	0	3	0,61	22,00
Leontodon crispus	0	6	0,54	9,75
Foeniculum vulgare	0	3	0,39	14,00
Trifolium fragiferum	0	3	0,32	11,50
Aphanes arvensis	0	3	0,31	11,00
Coronilla scorpioides	0	3	0,31	11,00
Jacobaea erucifolia	0	3	0,31	11,00
Valerianella eriocarpa	0	3	0,31	11,00
Catananche caerulea	0	3	0,24	8,50
Pinus pinaster	0	3	0,24	8,50
Rosa gr. rubiginosa	0	3	0,24	8,50
Lathyrus latifolius	0	1	0,08	6,00

Annexe 16. Groupes d'indétermination des individus de lépidoptères et ascalaphes observés

Sur le terrain ou après prélèvements, les individus sont répartis dans des espèces. Dans le cas d'observations trop fugaces, indéterminables les individus sont répartis dans des groupes d'espèces. Ces groupes peuvent être des genres, des groupes basés sur des traits, ils sont définis en début d'année entre les experts naturalistes. Leurs compositions sont listées ci-dessous.

La liste ci-dessous des 193 espèces (Tab. CII) est rangée par ordre alphabétique du nom latin, avec le n° d'ordre de saisie de la fiche de terrain, une clé de regroupements par genre, le nom latin compatible avec TaxRef, le nom vernaculaire. Ces espèces font partie des familles suivantes : *Lepidoptera : Hesperiidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae, Riodinida, Sphingidae, Zygaenidae, Neuroptera : Ascalaphidae*. La liste des genres liée aux espèces est présentée en Tab. CIII. Les espèces sont ensuite classées dans des groupes d'indétermination en Tab. CIV.

Tab. CII. Liste des 193 espèces potentiellement observables en MH, MS et MM.

N°-alpha	N° -Saisie	Clé_Genre	Nom latin	Nom vernaculaire
1	164	701	Adscita geryon	Procris de l'Hélianthème
2	165	702	Adscita mannii	Procris vert brillant
3	166	703	Adscita statices	Procris de l'Oseille
4	95	226	Aglais io	Paon-du-jour
5	96	227	Aglais urticae	Petite Tortue
6	163	700	Aglaope infausta	Aglaopé des haies
7	28	106	Agriades glandon	Azuré des Soldanelles
8	29	107	Agriades pyrenaica	Azuré de l'Androsace
9	150	408	Anthocharis cardamines	Aurore
10	151	418	Anthocharis euphenoides	Aurore de Provence
11	69	200	Apatura ilia	Petit Mars changeant
12	70	201	Apatura iris	Grand Mars changeant
13	103	234	Aphantopus hyperantus	Tristan
14	154	411	Aporia crataegi	Gazé
15	97	228	Araschnia levana	Carte géographique
16	104	235	Arethusana arethusa	Mercure
17	105	236	Arethusana boabdil	Petit Agreste
18	71	202	Argynnis pandora	Cardinal
19	72	203	Argynnis paphia	Tabac d'Espagne
20	30	108	Aricia agestis	Argus brun
21	31	109	Aricia montensis	Argus andalou
22	73	204	Boloria dia	Petite Violette
23	74	205	Boloria euphrosyne	Grand collier argenté
24	75	206	Boloria pales	Nacré subalpin
25	76	207	Boloria selene	Petit collier argenté
26	77	208	Brenthis daphne	Nacré de la Ronce
27	78	209	Brenthis hecate	Nacré de la Filipendule
28	79	210	Brenthis ino	Nacré de la Sanguisorbe
29	106	237	Brintesia circe	Silène
30	32	110	Cacyreus marshalli	Brun des Pélargoniums
31	61	138	Callophrys rubi	Thécla de la Ronce
32	8	8	Carcharodus alceae	Hespérie de l'Alcée
33	9	9	Carcharodus floccifer	Hespérie du Marrube
34	10	10	Carcharodus lavatherae	Hespérie de l'Epiaire
35	6	6	Carterocephalus palaemon	Hespérie du Brome
36	33	111	Celastrina argiolus	Azuré des Nerpruns
37	107	238	Chazara briseis	Hermite
38	108	239	Coenonympha arcania	Céphale

N°-alpha	N° -Saisie	Clé_Genre	Nom latin	Nom vernaculaire
39	109	240	Coenonympha oedippus	Fadet des Laîches
40	110	241	Coenonympha pamphilus	Fadet commun
41	142	400	Colias alfacariensis	Fluoré
42	143	401	Colias crocea	Souci
43	144	402	Colias hyale	Souffré
44	145	403	Colias phicomone	Candide
45	34	112	Cupido alcetas	Azuré de la faucille
46	35	113	Cupido argiades	Azuré du Trêfle
47	36	114	Cupido minimus	Argus frêle
48	37	115	Cyaniris semiargus	Demi-Argus
49	111	242	Erebia arvernensis	Moiré lustré
50	112	243	Erebia epiphron	Moiré de la Canche
51	113	244	Erebia euryale	Moiré frange-pie
52	114	245	Erebia gorge	Moiré chamoisé
53	115	246	Erebia gorgone	Moiré pyrénéen
54	116	247	Erebia lefebvrei	Moiré cantabrique
55	117	248	Erebia manto	Moiré variable
56	118	249	Erebia meolans	Moiré des fétuques
57	119	250	Erebia oeme	Moiré des luzules
58	120	251	Erebia pronoe	Moiré fontinal
59	121	252	Erebia rondoui	Moiré de Rondou
60	122	253	Erebia sthennyo	Moiré andorran
61	123	254	Erebia triarius	Moiré printannier
62	12	12	Erynnis tages	Point de Hongrie
63	152	409	Euchloe crameri	Piéride des Biscutelles
64	153	410	Euchloe simplonia	Piéride du Simplon
65	38	116	Eumedonia eumedon	Argus de la Sanguinaire
66	86	217	Euphydryas aurinia	Damier de la Succise
67	80	211	Fabriciana adippe	Moyen Nacré
68	81	212	Fabriciana niobe	Chiffre
69	39	117	Glaucopsyche alexis	Azuré des Cytises
70	40	118	Glaucopsyche melanops	Azuré de la Badasse
71	146	404	Gonepteryx cleopatra	Citron de Provence
72	147	405	Gonepteryx rhamni	Citron
73	161	500	Hamearis lucina	Lucine
74	1	1	Hesperia comma	Virgule
75	7	7	Heteropterus morpheus	Miroir
76	124	255	Hipparchia alcyone	Petit Sylvandre
77	125	256	Hipparchia fagi	Sylvandre
78	126	257	Hipparchia semele	Agreste
79	127	258	Hipparchia statilinus	Faune
80	137	300	Iphiclides feisthamelii	Voilier blanc
81	138	301	Iphiclides podalirius	Flambé
82	82	213	Issoria lathonia	Petit Nacré
83	167	704	Jordanita budensis	Procris de Hongrie
84	168	705	Jordanita globulariae	Procris des centaurées
85	169	706	Jordanita notata	Procris de la Jacée
86	170	707	Jordanita subsolana	Procris des cirses
87	41	119	Lampides boeticus	Azuré porte-queue
88	128	259	Lasiommata maera	Némusien / Arianne
89	129	260	Lasiommata megera	Satyre / Mégère
90	130	261	Lasiommata petropolitana	Gorgone
91	148	406	Leptidea reali	Piéride de Réal
92	149	407	Leptidea sinapis	Piéride de la Moutarde
93	42	120	Leptotes pirithous	Azuré de la Luzerne
94	192	750	Libelloides coccajus	Ascalaphe soufré
95	193	751	Libelloides longicornis	Ascalaphe ambré
96	84	215	Limenitis camilla	Petit Sylvain
97	85	216	Limenitis reducta	Sylvain azuré

N°-alpha	N° -Saisie	Clé_Genre	Nom latin	Nom vernaculaire
98	22	100	Lycaena alciphron	Cuivré mauvin
99	23	101	Lycaena dispar	Cuivré des marais
100	24	102	Lycaena hippothoe	Cuivré écarlate
101	25	103	Lycaena phlaeas	Cuivré commun
102	26	104	Lycaena tityrus	Cuivré fuligineux
103	27	105	Lycaena virgaureae	Cuivré de la Verge-d'or
104	43	121	Lysandra bellargus	Bel-Argus
105	44	122	Lysandra coridon	Argus bleu-nacré
106	45	146	Lysandra hispana	Bleu-nacré d'Espagne
107	162	600	Macroglossum stellatarum	Moro-Sphinx
108	131	262	Maniola jurtina	Myrtil
109	132	263	Melanargia galathea	Demi-Deuil
110	87	218	Melitaea athalia	Mélitée du Mélampyre
111	88	219	Melitaea cinxia	Mélitée du Plantain
112	89	220	Melitaea deione	Mélitée des Linaires
113	90	221	Melitaea diamina	Mélitée noirâtre
114	91	222	Melitaea didyma	Mélitée orangée
115	92	223	Melitaea nevadensis	Mélitée de Fruhstorfer
116	93	224	Melitaea parthenoides	Mélitée des Scabieuses
117	94	225	Melitaea phoebe	Mélitée des Centaurées
118	133	264	Minois dryas	Grand Nègre des bois
119	98	229	Nymphalis antiopa	Morio
120	99	230	Nymphalis polychloros	Grand Tortue
121	2	2	Ochlodes sylvanus	Sylvaine
122	139	302	Papilio machaon	Machaon
123	134	265	Pararge aegeria	Tircis
124	140	303	Parnassius apollo	Apollon
125	141	304	Parnassius mnemosyne	Semi-Apollon
126	46	123	Phengaris alcon	Azuré de la Pulmonaire
127	47	124	Phengaris arion	Azuré du Serpolet
128	48	125	Phengaris teleius	Azuré de la Sanguisorbe
129	155	412	Pieris brassicae	Piéride du Chou
130	156	413	Pieris mannii	Piéride de l'Ibéride
131	157	414	Pieris napi	Piéride du Navet
132	158	415	Pieris rapae	Piéride de la Rave
133	49	126	Plebejus argus	Azuré de l'Ajonc
134	50	127	Plebejus argyrognomon	Azuré des Coronilles
135	51	128	Plebejus idas	Azuré du Genêt
136	100	231	Polygonia c-album	Robert-le-Diable
137	52	129	Polyommatus amandus	Azuré de la Jarosse
138	53	130	Polyommatus damon	Sablé du Sainfoin
139	54	131	Polyommatus dorylas	Azuré du Mélilot
140	55	132	Polyommatus eros	Azuré d'Eros
141	56	133	Polyommatus escheri	Azuré d'Escher
142	57	134	Polyommatus icarus	Azuré de la Bugrane
143	58	135	Polyommatus thersites	Azuré de l'Esparcette
144	159	416	Pontia callidice	Piéride du Vélar
145	160	417	Pontia daplidice	Marbré de vert
146	59	136	Pseudophilotes baton	Azuré du Thym
147	13	13	Pyrgus alveus	Hespérie du faux-buis
148	14	14	Pyrgus andromedae	Hespérie de Wallengren
149	15	15	Pyrgus armoricanus	Hespérie des Potentilles
150	16	16	Pyrgus carthami	Hespérie du Carthame
151	17	17	Pyrgus cirsii	Hespérie des Cirses
152	18	18	Pyrgus malvae	Hespérie de l'Ormière
153	19	19	Pyrgus malvoides	Tacheté austral
154	20	20	Pyrgus onopordi	Hespérie de la Malope
155	21	21	Pyrgus serratulae	Hespérie de l'Alchémille
156	135	266	Pyronia tithonus	Amaryllis

N°-alpha	N° -Saisie	Clé_Genre	Nom latin	Nom vernaculaire
157	67	144	Quercusia quercus	Thécla du Chêne
158	171	708	Rhagades pruni	Procris du Prunellier
159	62	139	Satyrium acaciae	Thécla de l'Amarel
160	63	140	Satyrium ilicis	Thécla de l'Yeuse
161	64	141	Satyrium pruni	Thécla du Prunier
162	65	142	Satyrium spini	Thécla des Nerpruns
163	66	143	Satyrium w-album	Thécla de l'Orme
164	136	267	Satyrus ferula	Grande Coronide
165	60	137	Scolitantides orion	Azuré des Orpins
166	83	214	Speyeria aglaja	Grand Nacré
167	11	11	Spialia sertorius	Hespérie des Sanguisorbes
168	68	145	Thecla betulae	Thécla du Bouleau
169	3	3	Thymelicus acteon	Actéon
170	4	4	Thymelicus lineola	Hespérie du Dactyle
171	5	5	Thymelicus sylvestris	Hespérie de la Houque
172	101	232	Vanessa atalanta	Vulcain
173	102	233	Vanessa cardui	Belle-Dame
174	172	709	Zygaena anthyllidis	Zygène des Pyrénées
175	173	710	Zygaena carniolica	Zygène du Sainfoin
176	174	711	Zygaena contaminei	Zygène du Panicaut bleu
177	175	712	Zygaena ephialtes	Zygène de la Coronille variée
178	176	713	Zygaena exulans	Zygène des sommets
179	177	714	Zygaena fausta	Zygène de la petite Coronille
180	178	715	Zygaena filipendulae	Zygène du Pied-de-Poule
181	179	716	Zygaena hippocrepidis	Zygène de l'Hippocrépide
182	180	717	Zygaena lavandulae	Zygène de la Badasse
183	181	718	Zygaena lonicerae	Zygène des bois
184	182	719	Zygaena loti	Zygène du Lotier
185	183	720	Zygaena occitanica	Zygène occitane
186	184	721	Zygaena osterodensis	Zygène de la Jarosse
187	185	722	Zygaena purpuralis	Zygène pourpre
188	186	723	Zygaena rhadamanthus	Zygène de la Dorycnie
189	187	724	Zygaena romeo	Zygène de la Gesse
190	188	725	Zygaena sarpedon	Zygène du Panicaut
191	189	726	Zygaena transalpina	Zygène transalpine
192	190	727	Zygaena trifolii	Zygène des prés
193	191	728	Zygaena viciae	Zygène des Thérésiens

La liste des 78 genres est déduite de la liste des espèces précédentes (Tab. CIII).

Tab. CIII. Liste des genres correspondant aux espèces listées précédemment.

Liste 1 à 39 Genres	Genres	Liste 40 à 78 Genres	Genres
1	Adscita	40	Lampides
2	Aglais	41	Lasiommata
3	Aglaope	42	Leptidea
4	Agriades	43	Leptotes
5	Anthocharis	44	Libelloides
6	Apatura	45	Euchloe
7	Aphantopus	46	Limenitis
8	Aporia	47	Lycaena
9	Araschnia	48	Lysandra
10	Arethusana	49	Macroglossum
11	Argynnis	50	Maniola
12	Aricia	51	Melanargia
13	Boloria	52	Melitaea
14	Brenthis	53	Minois
15	Brintesia	54	Nymphalis
16	Cacyreus	55	Ochlodes
17	Callophrys	56	Papilio
18	Carcharodus	57	Pararge
19	Carterocephalus	58	Parnassius
20	Celastrina	59	Phengaris
21	Chazara	60	Pieris
22	Coenonympha	61	Plebejus
23	Colias	62	Polygonia
24	Cupido	63	Polyommatus
25	Cyaniris	64	Pontia
26	Erebia	65	Pseudophilotes
27	Erynnis	66	Pyrgus
28	Eumedonia	67	Pyronia
29	Euphydryas	68	Quercusia
30	Fabriciana	69	Rhagades
31	Glaucopsyche	70	Satyrium
32	Gonepteryx	71	Satyrus
33	Hamearis	72	Scolitantides
34	Hesperia	73	Speyeria
35	Heteropterus	74	Spialia
36	Hipparchia	75	Thecla
37	Iphiclides	76	Thymelicus
38	Issoria	77	Vanessa
39	Jordanita	78	Zygaena

Le tableau suivant (Tab. CIV) liste les 91 groupes d'espèces où sont insérables les individus indéterminés sur le terrain à l'espèce ou après prélèvements. Ces groupes sont définis en début d'année par les observateurs et ils sont résumés par des mots clés. Chaque groupe renferme une liste d'espèces auxquelles les individus peuvent être assimilés « possiblement », a priori. Si l'espèce n'a pas été trouvée sur l'année dans le milieu, le report des individus s'effectue plutôt sur les espèces dites « probables » de la liste, celles pour lesquelles un individu a été reconnu. Un coefficient α permet de passer du report sur toutes les espèces « possibles » aux espèces probables pour analyser l'incertitude du report.

Le calcul du report des espèces est effectué par l'algorithme suivant : « n » enregistrement sont effectués sur le terrain pendant l'année. Pour les 193 espèces cela correspond à un tableau de 193 colonnes par « n » lignes nommé « Esp_0 » et pour les groupes un tableau « Gr_0 » qui est un tableau de 91 colonnes de groupes par n lignes, et cela est mis en place pour pour chaque milieu MH, MS, MM.

Pour chaque milieu, un tableau de report est ensuite défini par une matrice générale « Report » reprenant le tableau suivant. En ligne les 91 groupes reportent les individus dans les 193 espèces mises en colonnes par une valeur 0 ou 1, soit report possible non ou oui. A ce niveau le report pourrait être défini plus finement avec une probabilité ou une note d'importance relative des espèces entre elles au lieu de 1 ou 0.

Le cumul des individus dans l'année détermine une probabilité de présence de l'espèce dans un milieu. Il s'agit d'une ligne du nombre d'individus par espèce trouvé dans le milieu mise dans un tableau « Cumul » de 1 ligne par 193 colonnes. Dans la mesure où sont entrées des données de terrain et afin pondérer les espèces entre elles tout en conservant le même nombre d'individus, une matrice colonne de 91 lignes et de 1 colonne dite « Taux » est construite. Le calcul du tableau final appelé« Esp_1 » du nombre d'individus dans chaque espèce construit à partir de Esp_0 et Gr_0 s'écrit :

Esp_1 = Esp _0+PRODUITMAT(Gr_0;Report*Cumul/Taux). Il est constitué du produit de matrice courant et des produits ou divisions cellule à cellule.

Tab. CIV. Liste des groupes pour associer les individus à des espèces probables.

N°	STERF CENAq Mot clé	Gr_ListeEsp_Latin	Gr_ListeEsp_Vernaculaire	Gr->EspNum
1	Adscita	Adscita statices, Adscita mannii, Adscita geryon	Procris de l'Oseille, Procris vert brillant, Procris de l'Hélianthème	703, 702, 701
2	Agriades glandon / pyrenaica	Agriades pyrenaica, Agriades glandon	Azuré de l'Androsace, Azuré des Soldanelles	107, 106
3	Apatura	Apatura iris, Apatura ilia	Grand Mars changeant, Petit Mars changeant	201, 200
4	Aphantopus hyperantus / Coenonympha oedippus	Coenonympha oedippus, Aphantopus hyperantus	Fadet des Laîches, Tristan	240, 234
5	Argus	Aricia montensis, Eumedonia eumedon, Aricia agestis	Argus andalou, Argus de la Sanguinaire, Argus brun	109, 116, 108
6	Aricia agestis / montensis	Aricia montensis, Aricia agestis	Argus andalou, Argus brun	109, 108
7	Azuré bleu électrique	Polyommatus eros, Polyommatus dorylas, Polyommatus amandus	Azuré d'Eros, Azuré du Mélilot, Azuré de la Jarosse	132, 131, 129
8	Carcharodus	Carcharodus lavatherae, Carcharodus floccifer, Carcharodus alceae	Hespérie de l'Epiaire, Hespérie du Marrube, Hespérie de l'Alcée	10, 9, 8
9	Chazara / Brintesia / Hipparchia	Hipparchia statilinus, Hipparchia semele, Hipparchia fagi, Hipparchia alcyone, Chazara briseis, Brintesia circe	Faune, Agreste, Sylvandre, Petit Sylvandre, Hermite, Silène	258, 257, 256, 255, 238, 237
10	Colias alfacariensis / Colias crocea forme helice	Colias crocea, Colias alfacariensis	Souci, Fluoré	401, 400
11	Colias alfacariensis / Colias crocea forme helice / Colias hyale	Colias hyale, Colias crocea, Colias alfacariensis	Souffré, Souci, Fluoré	402, 401, 400
12	Cupido	Cupido minimus, Cupido argiades, Cupido alcetas	Argus frêle, Azuré du Trêfle, Azuré de la faucille	114, 113, 112
13	Erebia arvernensis / E. rondoui	Erebia rondoui, Erebia arvernensis	Moiré de Rondou, Moiré lustré	252, 242
14	Euchloe	Euchloe simplonia, Euchloe crameri	Piéride du Simplon, Piéride des Biscutelles	410, 409
15	Glaucopsyche	Glaucopsyche melanops, Glaucopsyche alexis	Azuré de la Badasse, Azuré des Cytises	118, 117
16	Grande hespérie orange	Ochlodes sylvanus, Hesperia comma	Sylvaine, Virgule	2, 1
17	Hipparchia alcyone / fagi	Hipparchia fagi, Hipparchia alcyone	Sylvandre, Petit Sylvandre	256, 255
18	Hipparchia semele / Arethusana	Hipparchia semele, Arethusana arethusa	Agreste, Mercure	257, 235
19	Arethusana arethusa / boabdil	Arethusana boabdil, Arethusana arethusa	Boabdil, Mercure	236, 235
20	Jordanita	Jordanita subsolana, Jordanita notata, Jordanita globulariae, Jordanita budensis	Procris des cirses, Procris de la Jacée, Procris des centaurées, Procris de Hongrie	707, 706, 705, 704
21	Lasiommata	Lasiommata petropolitana, Lasiommata megera, Lasiommata maera	Gorgone, Satyre / Mégère, Némusien / Arianne	261, 260, 259
22	Leptidea	Leptidea sinapis, Leptidea reali	Piéride de la Moutarde, Piéride de Réal	407, 406
23	Leptotes / Lampides	Leptotes pirithous, Lampides boeticus	Azuré de la Luzerne, Azuré porte-queue	120, 119
24	Lysandra bellargus / coridon	Lysandra coridon, Lysandra bellargus	Argus bleu-nacré, Bel-Argus	122, 121
25	Lysandra bellargus / coridon / Polyommatus	Polyommatus thersites, Polyommatus icarus, Polyommatus escheri, Lysandra coridon, Lysandra bellargus	Azuré de l'Esparcette, Azuré de la Bugrane, Azuré d'Escher, Argus bleu-nacré, Bel-Argus	135, 134, 133, 122, 121

N°	STERF CENAq Mot clé	Gr_ListeEsp_Latin	Gr_ListeEsp_Vernaculaire	Gr->EspNum
26	Lysandra bellargus / Polyommatus	Polyommatus thersites, Polyommatus escheri, Polyommatus icarus, Lysandra bellargus	Azuré de l'Esparcette, Azuré d'Escher, Azuré de la Bugrane, Bel-Argus	135, 133, 134, 121
27	Polyommatus	Polyommatus thersites, Polyommatus escheri, Polyommatus icarus	Azuré de l'Esparcette, Azuré d'Escher, Azuré de la Bugrane	135, 133, 134
28	Melitaea athalia / nevadensis / parthenoides	Melitaea parthenoides, Melitaea nevadensis, Melitaea athalia	Mélitée des Scabieuses, Mélitée de Fruhstorfer, Mélitée du Mélampyre	224, 223, 218
29	Melitaea deione / phoebe	Melitaea phoebe, Melitaea deione	Mélitée des Centaurées, Mélitée des Linaires	225, 220
30	Melitaea parthenoides / deione / phoebe	Melitaea phoebe, Melitaea parthenoides, Melitaea deione	Mélitée des Centaurées, Mélitée des Scabieuses, Mélitée des Linaires	225, 224, 220
31	Moiré très sombre	Erebia oeme, Erebia manto, Erebia lefebvrei, Erebia epiphron	Moiré des luzules, Moiré variable, Moiré cantabrique, Moiré de la Canche	250, 248, 247, 243
32	Montagne : Lycaena alciphron / hippothoe	Lycaena hippothoe, Lycaena alciphron	Cuivré écarlate, Cuivré mauvin	102, 100
33	Montagne : Zygaena romeo / osterodensis	Zygaena romeo, Zygaena osterodensis	Zygène de la Gesse, Zygène de la Jarosse	724, 721
34	Montagne : Zygaena trifolii / filipendulae / lonicerae	Zygaena trifolii, Zygaena lonicerae, Zygaena filipendulae	Zygène des prés, Zygène des bois, Zygène du Pied-de-Poule	727, 718, 715
35	Montagne : Zygaena trifolii / filipendulae / lonicerae / viciae	Zygaena viciae, Zygaena trifolii, Zygaena lonicerae, Zygaena filipendulae	Zygène des Thérésiens, Zygène des prés, Zygène des bois, Zygène du Pied-de-Poule	728, 727, 718, 715
36	Moyen / Grand Nacré / Chiffre	Speyeria aglaja, Fabriciana niobe, Fabriciana adippe	Grand Nacré, Chiffre, Moyen Nacré	214, 212, 211
37	Paon-du-jour / Vulcain	Vanessa atalanta, Aglais io	Vulcain, Paon-du-jour	232, 226
38	Petit nacré	Issoria lathonia, Brenthis ino, Brenthis hecate, Brenthis daphne, Boloria selene, Boloria pales, Boloria euphrosyne, Boloria dia	Petit Nacré, Nacré de la Sanguisorbe, Nacré de la Filipendule, Nacré de la Ronce, Petit collier argenté, Nacré subalpin, Grand collier argenté, Petite Violette	213, 210, 209, 208, 207, 206, 205, 204
39	Petite hespérie orange	Thymelicus sylvestris, Thymelicus lineola, Thymelicus acteon	Hespérie de la Houque, Hespérie du Dactyle, Actéon	5, 4, 3
40	Plebejus	Plebejus idas, Plebejus argyrognomon, Plebejus argus	Azuré du Genêt, Azuré des Coronilles, Azuré de l'Ajonc	128, 127, 126
41	Pyrgus alveus / armoricanus / onopordi / serratulae	Pyrgus serratulae, Pyrgus onopordi, Pyrgus armoricanus, Pyrgus alveus	Hespérie de l'Alchémille, Hespérie de la Malope, Hespérie des Potentilles, Hespérie du faux-buis	21, 20, 15, 13
42	Pyrgus malvae/malvoides / Spialia sertorius	Spialia sertorius, Pyrgus malvoides, Pyrgus malvae	Hespérie des Sanguisorbes, Tacheté austral, Hespérie de l'Ormière	11, 19, 18
43	Pyrgus malvae / malvoides	Pyrgus malvoides, Pyrgus malvae	Tacheté austral, Hespérie de l'Ormière	19, 18
44	Satyrium acaciae / ilicis	Satyrium ilicis, Satyrium acaciae	thecla de l'Yeuse, thecla de l'Amarel	140, 139
45	Satyrus / Minois	Satyrus ferula, Minois dryas	Grande Coronide, Grand Nègre des bois	267, 264
46	Tabac d'Espagne / Cardinal	Argynnis paphia, Argynnis pandora	Tabac d'Espagne, Cardinal	203, 202
47	Tortue	Nymphalis polychloros, Aglais urticae	Grand Tortue, Petite Tortue	230, 227
48	Zygaena filipendulae / transalpina	Zygaena transalpina, Zygaena filipendulae	Zygène transalpine, Zygène du Pied-de-Poule	726, 715

N°	STERF CENAq Mot clé	Gr_ListeEsp_Latin	Gr_ListeEsp_Vernaculaire	Gr->EspNum
49	Zygaena transalpina / hippocrepidis	Zygaena transalpina	Zygène transalpine	726
50	Libelloides coccajus / longicornis	Libelloides longicornis, Libelloides coccajus	Ascalaphe ambré, Ascalaphe soufré	751, 750
51	Citron indéterminé	Gonepteryx rhamni, Gonepteryx cleopatra	Citron, Citron de Provence	405, 404
52	Colias blanc	Colias crocea, Colias hyale, Colias alfacariensis, Colias phicomone	Souci, Souffré, Fluoré, Candide	401, 402, 400, 403
53	Grand azuré bleu	Polyommatus thersites, Polyommatus icarus, Polyommatus escheri, Polyommatus eros, Polyommatus dorylas, Polyommatus damon, Lysandra coridon, Lysandra bellargus, Polyommatus amandus, Phengaris teleius, Phengaris arion, Phengaris alcon, Cyaniris semiargus, Glaucopsyche melanops, Glaucopsyche alexis, Celastrina argiolus	Azuré de l'Esparcette, Azuré de la Bugrane, Azuré d'Escher, Azuré d'Eros, Azuré du Mélilot, Sablé du Sainfoin, Argus bleu-nacré, Bel-Argus, Azuré de la Jarosse, Azuré de la Sanguisorbe, Azuré du Serpolet, Azuré de la Pulmonaire, Demi-Argus, Azuré de la Badasse, Azuré des Cytises, Azuré des Nerpruns	135, 134, 133, 132, 131, 130, 122, 121, 129, 125, 124, 123, 115, 118, 117, 111
54	Grand cuivré	Lycaena virgaureae, Lycaena hippothoe, Lycaena dispar, Lycaena alciphron	Cuivré de la Verge-d'or, Cuivré écarlate, Cuivré des marais, Cuivré mauvin	105, 102, 101, 100
55	Grand moiré	Erebia triarius, Erebia sthennyo, Erebia pronoe, Erebia oeme, Erebia meolans, Erebia manto, Erebia lefebvrei, Erebia gorgone, Erebia euryale	Moiré printannier, Moiré andorran, Moiré fontinal, Moiré des luzules, Moiré des fétuques, Moiré variable, Moiré cantabrique, Moiré pyrénéen, Moiré frange-pie	254, 253, 251, 250, 249, 248, 247, 246, 244
56	Grand nymphalidé noir et blanc	Brintesia circe, Chazara briseis, Hipparchia semele, Hipparchia fagi, Hipparchia alcyone, Apatura ilia, Apatura iris	Silène, Hermite, Agreste, Sylvandre, Petit Sylvandre, Petit Mars changeant, Grand Mars changeant	237, 238, 257, 256, 255, 200, 201
57	Grand nymphalidé orange	Polygonia c-album, Vanessa cardui, Aglais urticae, Nymphalis polychloros, Argynnis paphia, Argynnis pandora, Fabriciana niobe, Speyeria aglaja, Fabriciana adippe	Robert-le-Diable, Belle-Dame, Petite Tortue, Grand Tortue, Tabac d'Espagne, Cardinal, Chiffre, Grand Nacré, Moyen Nacré	231, 233, 227, 230, 203, 202, 212, 214, 211
58	Grand nymphalidé sombre	Minois dryas, Satyrus ferula, Hipparchia statilinus, Aphantopus hyperantus, Maniola jurtina, Coenonympha oedippus, Vanessa atalanta, Aglais io	Grand Nègre des bois, Grande Coronide, Faune, Tristan, Myrtil, Fadet des Laîches, Vulcain, Paon-du-jour	264, 267, 258, 234, 262, 240, 232, 226
59	Grande hespérie noire	Pyrgus andromedae, Pyrgus carthami, Pyrgus serratulae, Pyrgus onopordi, Pyrgus armoricanus, Pyrgus alveus	Hespérie de Wallengren, Hespérie du Carthame, Hespérie de l'Alchémille, Hespérie de la Malope, Hespérie des Potentilles, Hespérie du faux-buis	14, 16, 21, 20, 15, 13
60	Grande piéride blanche	Aporia crataegi, Pieris rapae, Pieris napi, Pieris mannii, Pieris brassicae, Pontia daplidice, Pontia callidice	Gazé, Piéride de la Rave, Piéride du Navet, Piéride de l'Ibéride, Piéride du Chou, Marbré de vert, Piéride du Vélar	411, 415, 414, 413, 412, 417, 416
61	Grande zygène rouge	Zygaena lonicerae, Zygaena trifolii, Zygaena filipendulae, Zygaena transalpina transalpina, Zygaena transalpina hippocrepidis, Zygaena ephialtes, Zygaena lavandulae, Zygaena loti, Zygaena anthyllidis, Zygaena exulans, Zygaena osterodensis, Zygaena romeo, Zygaena purpuralis	Zygène des bois, Zygène des prés, Zygène du Pied-de-Poule, Zygène transalpine, Zygène de la Coronille variée, Zygène de la Badasse, Zygène du Lotier, Zygène des Pyrénées, Zygène des sommets, Zygène de la Jarosse, Zygène de la Gesse, Zygène pourpre	718, 727, 715, 748, 726, 712, 717, 719, 709, 713, 721, 724, 722
62	Hespérie marron tachetée	Carcharodus lavatherae, Carcharodus floccifer, Carcharodus alceae	Hespérie de l'Epiaire, Hespérie du Marrube, Hespérie de l'Alcée	10, 9, 8

N°	STERF CENAq Mot clé	Gr_ListeEsp_Latin	Gr_ListeEsp_Vernaculaire	Gr->EspNum
63	Hespérie orange	Thymelicus sylvestris, Thymelicus lineola, Thymelicus acteon, Hesperia comma, Ochlodes sylvanus	Hespérie de la Houque, Hespérie du Dactyle, Actéon, Virgule, Sylvaine	5, 4, 3, 1, 2
64	Mégères et voisins	Arethusana boabdil, Arethusana arethusa, Pararge aegeria, Lasiommata petropolitana, Lasiommata megera, Lasiommata maera	Boabdil, Mercure, Tircis, Gorgone, Satyre / Mégère, Némusien / Arianne	236, 235, 265, 261, 260, 259
65	Pays Basque = Flambé/Voilier blanc	Iphiclides feisthamelii, Iphiclides podalirius	Voilier blanc, Flambé	300, 301
66	Petit azuré bleu	Agriades pyrenaica, Agriades glandon, Eumedonia eumedon, Scolitantides orion, Pseudophilotes baton, Plebejus argyrognomon, Plebejus idas, Plebejus argus, Cupido minimus, Cupido argiades, Cupido alcetas	Azuré de l'Androsace, Azuré des Soldanelles, Argus de la Sanguinaire, Azuré des Orpins, Azuré du Thym, Azuré des Coronilles, Azuré du Genêt, Azuré de l'Ajonc, Argus frêle, Azuré du Trêfle, Azuré de la faucille	107, 106, 116, 137, 136, 127, 128, 126, 114, 113, 112
67	Petit azuré marron	Aricia montensis, Aricia agestis, Cacyreus marshalli	Argus andalou, Argus brun, Brun des pelargoniums	109, 108, 110
68	Petit coenonympha	Coenonympha pamphilus, Coenonympha arcania	Fadet commun, Céphale	241, 239
69	Petit cuivré	Lycaena tityrus, Lycaena phlaeas	Cuivré fuligineux, Cuivré commun	104, 103
70	Petit moiré	Erebia gorge, Erebia epiphron, Erebia rondoui, Erebia arvernensis	Moiré chamoisé, Moiré de la Canche, Moiré de Rondou, Moiré lustré	245, 243, 252, 242
71	Petit nymphalidé noir et blanc	Araschnia levana, Limenitis reducta, Limenitis camilla	Carte géographique, Sylvain azuré, Petit Sylvain	228, 216, 215
72	Petit nymphalidé orange	Araschnia levana, Melitaea phoebe, Melitaea didyma, Melitaea diamina, Melitaea parthenoides, Melitaea deione, Melitaea nevadensis, Melitaea athalia, Melitaea cinxia, Euphydryas aurinia, Brenthis ino, Brenthis hecate, Brenthis daphne, Issoria lathonia, Boloria pales, Boloria selene, Boloria euphrosyne, Boloria dia, Hamearis lucina	Carte géographique, Mélitée des Centaurées, Mélitée orangée, Mélitée noirâtre, Mélitée des Scabieuses, Mélitée des Linaires, Mélitée de Fruhstorfer, Mélitée du Mélampyre, Mélitée du Plantain, Damier de la Succise, Nacré de la Sanguisorbe, Nacré de la Filipendule, Nacré de la Ronce, Petit Nacré, Nacré subalpin, Petit collier argenté, Grand collier argenté, Petite Violette, Lucine	228, 225, 222, 221, 224, 220, 223, 218, 219, 217, 210, 209, 208, 213, 206, 207, 205, 204, 500
73	Petite hespérie noire	Spialia sertorius, Pyrgus cirsii, Pyrgus malvoides, Pyrgus malvae	Hespérie des Sanguisorbes, Hespérie des Cirses, Tacheté austral, Hespérie de l'Ormière	11, 17, 19, 18
74	Petite piéride blanche	Euchloe simplonia, Euchloe crameri, Anthocharis cardamines, Leptidea reali, Leptidea sinapis	Piéride du Simplon, Piéride des Biscutelles, Aurore, Piéride de Réal, Piéride de la Moutarde	410, 409, 408, 406, 407
75	Petite zygène rouge	Zygaena fausta, Zygaena occitanica, Zygaena carniolica, Zygaena contaminei, Zygaena sarpedon, Zygaena viciae, Zygaena rhadamanthus	Zygène de la petite Coronille, Zygène occitane, Zygène du Sainfoin, Zygène du Panicaut bleu, Zygène du Panicaut, Zygène des Thérésiens, Zygène de la Dorycnie	714, 720, 710, 711, 725, 728, 723
76	thecla marron	Satyrium w-album, Satyrium spini, Satyrium pruni, Satyrium ilicis, Satyrium acaciae	thecla de l'Orme, thecla des Nerpruns, thecla du Prunier, thecla de l'Yeuse, thecla de l'Amarel	143, 142, 141, 140, 139
77	Zygène verte	Adscita statices, Adscita mannii, Adscita geryon, Jordanita budensis, Jordanita notata, Jordanita globulariae, Jordanita subsolana, Rhagades pruni	Procris de l'Oseille, Procris vert brillant, Procris de l'Hélianthème, Procris de Hongrie, Procris de la Jacée, Procris des centaurées, Procris des cirses, Procris du Prunellier	703, 702, 701, 704, 706, 705, 707, 708
78	17-Azuré	Agriades pyrenaica, Agriades glandon, Eumedonia eumedon, Aricia montensis, Aricia agestis, Scolitantides orion, Pseudophilotes baton, Plebejus argyrognomon, Plebejus idas, Plebejus argus, Cupido minimus, Cupido argiades, Cupido alcetas		107, 106, 116, 109, 108, 137, 136, 127, 128, 126, 114, 113, 112

N°	STERF CENAq Mot clé	Gr_ListeEsp_Latin	Gr_ListeEsp_Vernaculaire	Gr->EspNum
79	17-Pyrgus malvae/malvoides	Pyrgus malvoides, Pyrgus malvae		19, 18
80	17-Hesperia	Hesperia comma		1
81	17-Leptidea	Leptidea reali, Leptidea sinapis		406, 407
82	17-Melitaea athalia/M helvetica	Melitaea athalia, Melitaea nevadensis		218, 223
83	17-Melitaea	Melitaea parthenoides, Melitaea nevadensis, Melitaea athalia, Melitaea phoebe, Melitaea deione	Mélitée des Scabieuses, Mélitée de Fruhstorfer, Mélitée du Mélampyre, Mélitée des Centaurées, Mélitée des Linaires, Mélitée des Linaires	224, 223, 218, 225, 220
84	17-Nymphalidae	Nymphalidae		1103
85	17-Pyrgus	Pyrgus alveus, Pyrgus andromedae, Pyrgus armoricanus, Pyrgus carthami, Pyrgus cirsii, Pyrgus malvae, Pyrgus malvoides, Pyrgus onopordi, Pyrgus serratulae	Pyrgus andromedae, Pyrgus carthami, Pyrgus serratulae, Pyrgus onopordi, Pyrgus armoricanus, Pyrgus alveus	13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21
86	17-Colias hyale / C. alfacariensis	Colias hyale, Colias alfacariensis		402, 400
87	17-Limenitis	Limenitis camilla, Limenitis reducta	"Limenitis camilla, Limenitis reducta"	215, 216
88	17-Theclinae	Heteropterus morpheus, Macroglossum stellatarum, Maniola jurtina, Brenthis daphne, Inachis io, Issoria lathonia, Aglais urticae, Boloria dia		7, 600, 262, 208, 226, 213, 227, 204
89	17-Zygaena	Zygaena anthyllidis, Zygaena carniolica, Zygaena contaminei, Zygaena ephialtes, Zygaena exulans, Zygaena fausta, Zygaena filipendulae, Zygaena hippocrepidis, Zygaena lavandulae, Zygaena lonicerae, Zygaena loti, Zygaena occitanica, Zygaena osterodensis, Zygaena purpuralis, Zygaena rhadamanthus, Zygaena romeo, Zygaena sarpedon, Zygaena transalpina, Zygaena trifolii, Zygaena viciae	Zygaena fausta, Zygaena occitanica, Zygaena carniolica, Zygaena purpuralis, Zygaena contaminei, Zygaena sarpedon	709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722 , 723, 724, 725, 726, 727, 728
90	17-Pieris	Pieris brassicae, Pieris mannii, Pieris napi, Pieris rapae		412, 413, 414, 415
91	Indéterminé	Indéterminé		1100

Annexe 17. Traits biologiques des espèces de lépidoptères et d'ascalaphes

La différenciation au niveau des espèces par leurs abondances relatives peut être combinée avec des traits biologiques. Les trois milieux sont caractérisés ou renferment des espèces ayant des traits caractéristiques. A chaque espèce est associé un trait général parmi des différentes classes suivantes (Tab. CV) :

- Habitat principal : MH, MS, MM, MSMH, MSMM, MSMHMM, MHMM,
- Taille : très_grand, grand, moyen, petit, très_petit,
- Couleur : blanc, bleu, jaune, marron, noir, orange, rouge, vert,
- Valence : euryece, stenoece,
- Durée de vol : casanier, erratique, migrateur,
- Chenille : larves_prédatrices_insectes, monophage, oligophage, polyphage,
- Période de vol : annuelle, estivale, pluri-mensuelle, printanière,
- Voltinisme : monovoltin, polyvoltin,
- Impact du climat : HHHR(diminution_sup95%), HHR(diminution85-95%), HR(diminution70-85%), R(diminution50-70%), LR(diminution_inf50%), PR(Pas_de_changement), ,
- Liste rouge, EN, LC, NT, VU, NC.

Les dénominations petit, moyen, grand correspondent à environ 30, 50, 80mm.

Tab. CV. Traits biologiques associées aux espèces.

Espèces	Habitat	Taille	Couleur	Valence	Capacité de vol	Alimentation	Périodes de vol	Nombre de générations	Risque de disparition	Liste rouge Fr
Adscita geryon	MM	petit	vert	stenoece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	NC	NC
Adscita mannii	MSMM	petit	vert	euryece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	NC	NC
Adscita statices	MSMHMM	petit	vert	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	NC	NC
Aglais io	MSMHMM	moyen	orange	euryece	migrateur	monophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Aglais urticae	MSMHMM	moyen	orange	euryece	migrateur	monophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Aglaope infausta	MS	petit	noir	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	NC	NC
Agriades glandon	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Agriades pyrenaica	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	NC	LC
Anthocharis cardamines	MHMM	moyen	blanc	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Anthocharis euphenoides	MS	moyen	blanc	stenoece	casanier	monophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HHHR(diminution_sup95%)	LC
Apatura ilia	MHMM	grand	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Apatura iris	MSMHMM	grand	noir	euryece	casanier	oligophage	estivale	polyvoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Aphantopus hyperantus	MH	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Aporia crataegi	MSMHMM	grand	blanc	euryece	erratique	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Araschnia levana	MSMHMM	petit	noir	euryece	erratique	monophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Arethusana arethusa	MS	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	HHHR(diminution_sup95%)	LC
Arethusana boabdil	MSMM	moyen	marron	euryece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	NC	NC
Argynnis pandora	MM	grand	orange	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Argynnis paphia	MSMM	grand	orange	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Aricia agestis	MSMHMM	petit	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Aricia montensis	MM	petit	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	PR(Pas_de_changement)	LC
Boloria dia	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Boloria euphrosyne	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Boloria pales	MM	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Boloria selene	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	NT
Brenthis daphne	MSMHMM	moyen	orange	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Brenthis hecate	MS	moyen	orange	stenoece	casanier	monophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Brenthis ino	MHMM	petit	orange	stenoece	erratique	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Brintesia circe	MS	grand	noir	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Cacyreus marshalli	MSMHMM	petit	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHHR(diminution_sup95%)	NA
Callophrys rubi	MSMHMM	petit	vert	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Carcharodus alceae	MSMHMM	petit	marron	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Carcharodus floccifer	MSMM	petit	marron	euryece	casanier	monophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Carcharodus lavatherae	MSMM	petit	marron	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	NT
Carterocephalus palaemon	MHMM	petit	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	LR(diminution_inf50%)	LC

Espèces	Habitat	Taille	Couleur	Valence	Capacité de vol	Alimentation	Périodes de vol	Nombre de générations	Risque de disparition	Liste rouge Fr
Celastrina argiolus	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Chazara briseis	MS	moyen	noir	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	VU
Coenonympha arcania	MSMM	petit	marron	euryece	casanier	polyphage	estivale	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Coenonympha oedippus	MH	moyen	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	NT
Coenonympha pamphilus	MSMHMM	petit	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Colias alfacariensis	MSMM	moyen	jaune	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Colias crocea	MSMHMM	moyen	jaune	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	LR(diminution_inf50%)	LC
Colias hyale	MH	moyen	jaune	stenoece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Colias phicomone	MM	moyen	blanc	stenoece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Cupido alcetas	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Cupido argiades	MSMHMM	petit	bleu	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Cupido minimus	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Cyaniris semiargus	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	LR(diminution_inf50%)	LC
Erebia arvernensis	MM	petit	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	polyvoltin	R(diminution50-70%)	NC
Erebia epiphron	MM	petit	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Erebia euryale	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Erebia gorge	MM	petit	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Erebia gorgone	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	NC	LC
Erebia lefebvrei	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	NC	NT
Erebia manto	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Erebia meolans	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Erebia oeme	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Erebia pronoe	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Erebia rondoui	MM	petit	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	NC	R(diminution50-70%)	LC
Erebia sthennyo	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	NC	LC
Erebia triarius	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Erynnis tages	MSMHMM	petit	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Euchloe crameri	MSMHMM	petit	blanc	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Euchloe simplonia	MM	moyen	blanc	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Eumedonia eumedon	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Euphydryas aurinia	MSMHMM	moyen	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Fabriciana adippe	MSMHMM	moyen	orange	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Fabriciana niobe	MSMM	moyen	orange	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	NT
Glaucopsyche alexis	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Glaucopsyche melanops	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	monophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HHHR(diminution_sup95%)	LC
Gonepteryx cleopatra	MSMM	moyen	jaune	euryece	erratique	monophage	printaniere	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Gonepteryx rhamni	MSMHMM	moyen	jaune	euryece	casanier	oligophage	annuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Hamearis lucina	MHMM	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Hesperia comma	MSMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC

Espèces	Habitat	Taille	Couleur	Valence	Capacité de vol	Alimentation	Périodes de vol	Nombre de générations	Risque de disparition	Liste rouge Fr
Heteropterus morpheus	MH	petit	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Hipparchia alcyone	MM	moyen	noir	stenoece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Hipparchia fagi	MSMM	grand	noir	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Hipparchia semele	MS	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Hipparchia statilinus	MS	moyen	marron	stenoece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Iphiclides feisthamelii	MM	grand	blanc	stenoece	erratique	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	NC	LC
Iphiclides podalirius	MSMM	grand	blanc	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	LR(diminution_inf50%)	LC
Issoria lathonia	MSMHMM	moyen	orange	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Jordanita budensis	MS	petit	vert	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Jordanita globulariae	MS	petit	vert	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Jordanita notata	MS	petit	vert	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Jordanita subsolana	MSMM	petit	vert	euryece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Lampides boeticus	MSMHMM	petit	bleu	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Lasiommata maera	MSMM	moyen	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Lasiommata megera	MSMHMM	moyen	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Lasiommata petropolitana	MM	moyen	marron	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Leptidea reali	MSMHMM	petit	blanc	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	NC	LC
Leptidea sinapis	MSMHMM	petit	blanc	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Leptotes pirithous	MSMHMM	petit	bleu	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Libelloides coccajus	MS	moyen	jaune	stenoece	casanier	Larves predatrices insectes	printaniere	NC	NC	NC
Libelloides longicornis	MS	moyen	jaune	stenoece	casanier	Larves predatrices insectes	estivale	NC	NC	NC
Limenitis camilla	MSMHMM	moyen	noir	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Limenitis reducta	MSMHMM	moyen	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Lycaena alciphron	MHMM	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HR(diminution70-85%)	NT
Lycaena dispar	MH	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Lycaena hippothoe	MM	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Lycaena phlaeas	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Lycaena tityrus	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Lycaena virgaureae	MM	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Lysandra bellargus	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Lysandra coridon	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Lysandra hispana	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	estivale	polyvoltin	HHHR(diminution_sup95%)	NC
Macroglossum stellatarum	MSMHMM	moyen	marron	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	NC	NC
Maniola jurtina	MSMH	moyen	marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Melanargia galathea	MSMHMM	moyen	blanc	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Melitaea athalia	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	printaniere	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Melitaea cinxia	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	printaniere	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC

Espèces	Habitat	Taille	Couleur	Valence	Capacité de vol	Alimentation	Périodes de vol	Nombre de générations	Risque de disparition	Liste rouge Fr
Melitaea deione	MSMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Melitaea diamina	MHMM	petit	orange	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Melitaea didyma	MSMHMM	moyen	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Melitaea nevadensis	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	NC	NC
Melitaea parthenoides	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Melitaea phoebe	MSMHMM	moyen	orange	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Minois dryas	MSMHMM	grand	marron	euryece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Nymphalis antiopa	MSMHMM	grand	marron	euryece	migrateur	oligophage	estivale	monovoltin	LR(diminution_inf50%)	LC
Nymphalis polychloros	MSMM	moyen	orange	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Ochlodes sylvanus	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Papilio machaon	MSMHMM	grand	jaune	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pararge aegeria	MSMHMM	moyen	Marron	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Parnassius apollo	MM	grand	blanc	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	EN
Parnassius mnemosyne	MM	grand	blanc	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	HR(diminution70-85%)	EN
Phengaris alcon	MH	petit	bleu	stenoece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	NT
Phengaris arion	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Phengaris teleius	MH	petit	bleu	stenoece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	VU
Pieris brassicae	MSMHMM	moyen	blanc	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pieris mannii	MSMM	moyen	blanc	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Pieris napi	MSMHMM	moyen	blanc	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pieris rapae	MSMHMM	moyen	blanc	euryece	migrateur	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Plebejus argus	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Plebejus argyrognomon	MSMH	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Plebejus idas	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Polygonia c-album	MSMHMM	moyen	orange	euryece	erratique	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	LR(diminution_inf50%)	LC
Polyommatus amandus	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Polyommatus damon	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Polyommatus dorylas	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	NT
Polyommatus eros	MM	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Polyommatus escheri	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HHHR(diminution_sup95%)	LC
Polyommatus icarus	MSMHMM	petit	bleu	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Polyommatus thersites	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pontia callidice	MM	moyen	blanc	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Pontia daplidice	MSMHMM	moyen	blanc	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pseudophilotes baton	MSMM	petit	bleu	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Pyrgus alveus	MSMHMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pyrgus andromedae	MM	petit	noir	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	LR(diminution_inf50%)	LC
Pyrgus armoricanus	MSMHMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	estivale	polyvoltin	HR(diminution70-85%)	LC

Espèces	Habitat	Taille	Couleur	Valence	Capacité de vol	Alimentation	Périodes de vol	Nombre de générations	Risque de disparition	Liste rouge Fr
Pyrgus carthami	MSMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Pyrgus cirsii	MSMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHR(diminution85-95%)	NT
Pyrgus malvae	MSMH	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pyrgus malvoides	MSMHMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Pyrgus onopordi	MSMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	HHHR(diminution_sup95%)	LC
Pyrgus serratulae	MSMHMM	petit	noir	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Pyronia tithonus	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	polyphage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Quercusia quercus	MS	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Rhagades pruni	MS	petit	vert	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	LC
Satyrium acaciae	MS	petit	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Satyrium ilicis	MSMM	petit	marron	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Satyrium pruni	MSMHMM	petit	marron	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Satyrium spini	MS	petit	marron	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Satyrium w-album	MSMM	petit	marron	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Satyrus ferula	MSMHMM	moyen	marron	euryece	casanier	monophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Scolitantides orion	MS	petit	bleu	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HHR(diminution85-95%)	LC
Speyeria aglaja	MS	moyen	orange	stenoece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Spialia sertorius	MSMHMM	petit	noir	euryece	casanier	monophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	R(diminution50-70%)	LC
Thecla betulae	MSMM	petit	marron	euryece	casanier	oligophage	estivale	monovoltin	HR(diminution70-85%)	LC
Thymelicus acteon	MSMH	petit	orange	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	R(diminution50-70%)	LC
Thymelicus lineola	MSMM	petit	orange	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Thymelicus sylvestris	MSMHMM	petit	orange	euryece	casanier	polyphage	pluri-mensuelle	monovoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Vanessa atalanta	MSMHMM	moyen	marron	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Vanessa cardui	MSMHMM	grand	orange	euryece	migrateur	oligophage	pluri-mensuelle	polyvoltin	PR(Pas_de_changement)	LC
Zygaena anthyllidis	MSMHMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena carniolica	MM	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena contaminei	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	monophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena ephialtes	MM	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena exulans	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	polyphage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena fausta	MM	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena filipendulae	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena lavandulae	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena loniceraе	MM	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena loti	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena occitanica	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena osterodensis	MM	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena purpuralis	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena rhadamanthus	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena romeo	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC
Zygaena sarpedon	MS	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC

Espèces	Habitat	Taille	Couleur	Valence	Capacité de vol	Alimentation	Périodes de vol	Nombre de générations	Risque de disparition	Liste rouge Fr
Zygaena transalpina hippocrepidis	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena hippocrepidis	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena transalpina transalpina	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena transalpina	MSMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena trifolii	MSMHMM	petit	rouge	euryece	casanier	oligophage	pluri-mensuelle	NC	NC	NC
Zygaena viciae	MM	petit	rouge	stenoece	casanier	oligophage	estivale	NC	NC	NC

Annexe 18. Fonction de lissage des mesures météorologiques de l'année

Pour chaque ensemble des points de températures maximales et de températures minimales sur l'année, la fonction suivante de la littérature est utilisée (EWING *et al.*, 2016). Cette fonction conserve la forme sinusoïdale (Fig. 245). La fonction est ensuite modifiée en particulier avec l'exposant γ qui correspondant à la durée de la période la plus chaude de l'année, période agissant principalement sur les espèces. 4 paramètres pour chacune des courbes des températures maximales et minimales sont finalement retenus et l'écriture de la fonction en fonction du numéro du jour de l'année (0 à 364) devient:

$$Température = (\mu - \lambda) + 2\lambda\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\pi\frac{(t-\emptyset)}{365}\right)\right)^{\gamma}$$

Fonction VBA associée : f18_Liss_Tannuelle = (Tmu – Tlambda) + 2 * Tlambda * (((1 / 2) + (1 / 2) * cos((2 * pi) * (jour – Tphi) / 365)) ^ Tgamma)

- μ : Température moyenne de l'année obtenue par le lissage donc associée au modèle choisi et en conséquence un peu différente de la moyenne sur l'année, appelée aussi mu dans le rapport,
- λ: Amplitude lissée de la fluctuation de la température dans l'année autour de cette moyenne, appelée aussi lambda
- γ : Finesse du pic de la plage des températures maximales de l'année, de l'ordre de 1.2, plus la valeur est grande, plus la courbure est importante, plus le pic est étroit. Il caractérise la durée de la période chaude, appelée aussi gamma,
- ϕ : Jour de la température maximale de l'ordre de 190–210, phi, en décalage autour du milieu de l'année et cela à cause du calendrier indépendant des solstices, appelée aussi phi
- …Notes : s'en déduisent des valeurs particulières de la fonction : pour t=ϕ, le maximum de température annuelle est T=$\mu + \lambda$; pour t=$365/2 + \phi$ ou bien pour t=$-365/2 + \phi$: T=$\mu - \lambda$, c'est le minimum de la température de l'année lissée, la valeur de γ=1 retrouve une fonction sinusoïdale en forme.

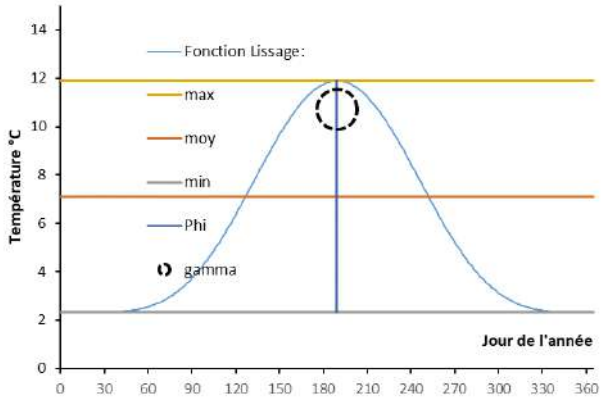


Fig. 245. Tracé de la fonction

Disposant du tableau des données horaires annuelles des températures maximales ou minimales, l'identification des 4 paramètres de la fonction de lissage ci–dessus est réalisée année par année avec le solveur non linéaire d'Excel.

L'objectif du lissage est de minimiser l'écart des carrés des températures horaires mesurées et de celles calculées par la fonction (Fig. 246).

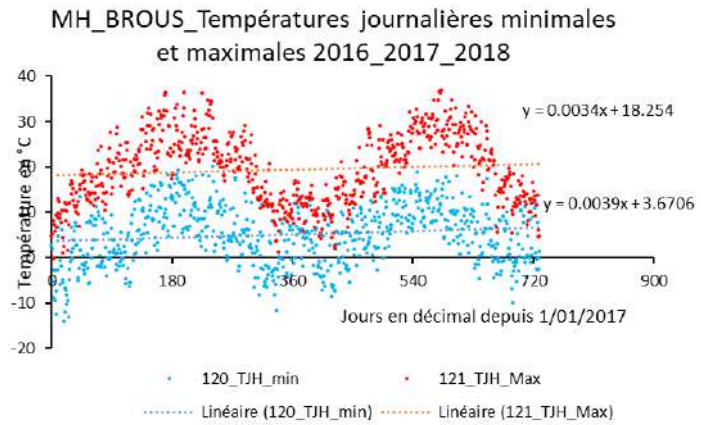


Fig. 246. Températures maximales et minimales des journées du site BROUS.

Les figures suivantes présentent des exemples pour chacune des années 2017 et 2018 du site BROUS, les points des températures max en rouge et min journalières en bleu et le tracé de la fonction de lissage y est superposé. Une moyenne mobile sur 7 jours est ajoutée en illustration en trait continu noir (Fig. 247).

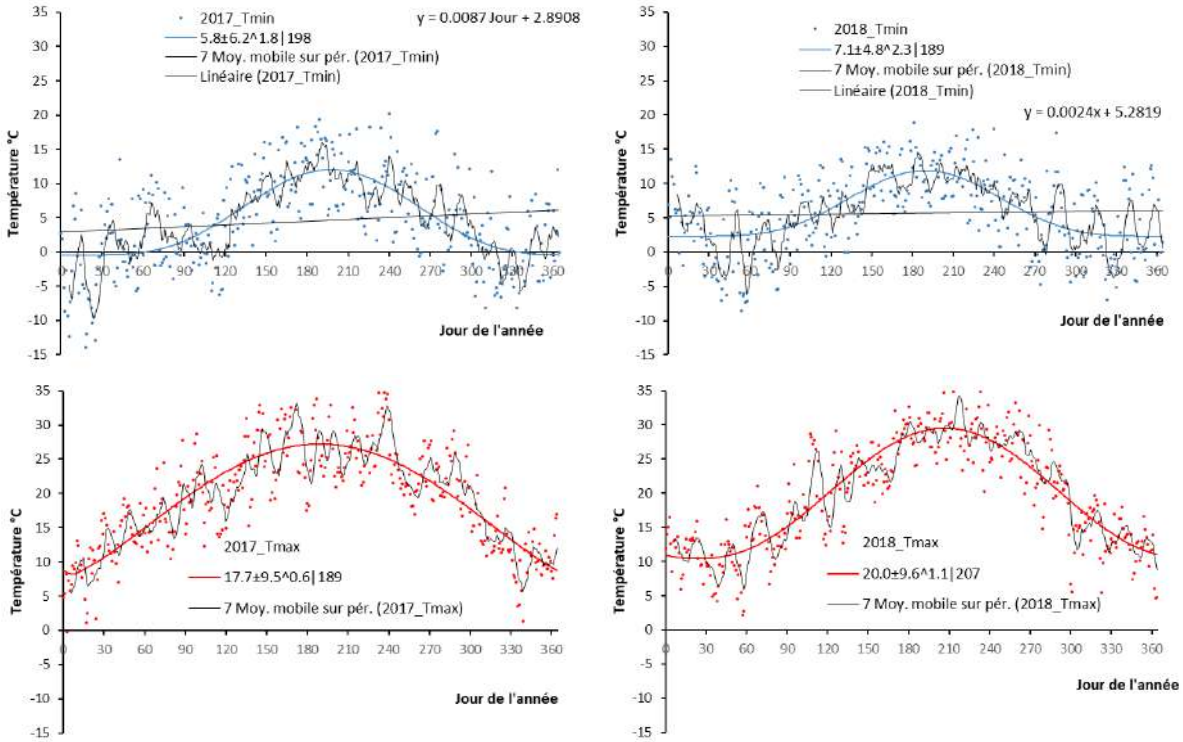


Fig. 247. Données brutes des minimas et maximas horaires des journées.

Sur 2 années, la température minimale a dérivé de 0.0034*365=1.4°C par année, la température maximale a dérivé de son côté 0.0039*365=1.2°C par année. La température moyenne horaire a évolué de 0.7°C.

Les résultats des valeurs de lissages des températures minimales et maximales horaires journalières pour les années 2017 et 2018 pour BROUS s'écrivent en conséquence:

- 2017 :

$$Tmin\ 2017 = (5.8 - 6.2) + 2\,6.2\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\,\pi\frac{(t-198)}{365}\right)\right)^{1.8} :$$

La température minimale Tmin des jours de l'année 2017 est lissée par une sinusoïde modifiée avec une température moyenne de 5.8°C ± une amplitude de 6.2°C. La valeur max de l'année, soit 12.0 °C se retrouve avec ce modèle au 198ème jour, le 17/07/2017 16:20, avec une courbure caractérisée par l'exposant : ^1.8 (Valeur 1 pour un sinus). Ces données permettent de générer les degrés-jours de l'année à environ 2% près, degrés jours caractérisant la potentialité de croissance de la faune et la flore.

$$Tmax\ 2017 = (17.7 - 9.5) + 2\,9.5\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\,\pi\frac{(t-189)}{365}\right)\right)^{0.6} :$$

La température maximale Tmax des jours de l'année 2017 est lissée par une sinusoïde modifiée avec une température moyenne de 17.7°C ± une amplitude de 9.5°C. La valeur max de l'année, soit 27.2 °C se retrouve avec ce modèle au 189ème jour, le 09/07/2017 08:04, avec une courbure caractérisée par l'exposant : ^0.6 (Valeur 1 pour un sinus).

- 2018 :

$$Tmin\ 2018 = (7.1 - 4.8) + 2\,4.8\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\,\pi\frac{(t-189)}{365}\right)\right)^{2.3} :$$

La température minimale Tmin des jours de l'année 2018 est lissée par une sinusoïde modifiée avec une température moyenne de 7.1°C ± une amplitude de 4.8°C. La valeur max de l'année, soit 11.9 °C se retrouve avec ce modèle au 189ème jour, le 09/07/2018 08:36, avec une courbure caractérisée par l'exposant : ^2.3 (Valeur 1 pour un sinus).

$$Tmax\ 2018 = (20 - 9.6) + 2\,9.6\left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}cos\left(2\,\pi\frac{(t-207)}{365}\right)\right)^{1.1} :$$

La température maximale Tmax des jours de l'année 2018 est lissée par une sinusoïde modifiée avec une température moyenne de 20.0°C ± une amplitude de 9.6°C. La valeur max de l'année, soit 29.5 °C se retrouve avec ce modèle au 207ème jour, le 26/07/2018 17:32, avec une courbure caractérisée par l'exposant : ^1.1 (Valeur 1 pour un sinus).

Annexe 19. Fonction de lissage du profil de température de la journée

Le profil du cumul des températures est tracé avec comme départ 0, l'heure de la température minimale de la journée. Le lissage par une seule fonction de densité de Weibull prend en compte les dissymétries, aplatissement, etc. La littérature utilise plutôt des fonctions par morceaux, des droites, des sinus, etc. demandant plus de paramètres. 2 paramètres m et t_m résument en moyenne la journée dans le modèle suivant qui a été choisi.

Le profil du cumul des températures « FT » de la journée thermique à partir de l'heure de la température minimale T_{min} est d'abord normalisé par la valeur maximale de atteinte sur une durée maximale de 24h « FT* ». Il est donné par la fonction de Weibull à 2 paramètres écrite ci-dessous:

$$FT^* = \left(1 - e^{-\left(\frac{t}{t_m}\right)^m}\right)$$

Rappel : t=0 correspond ici à l'heure de la journée de la température minimale. Cette fonction de répartition, de cumul est plus facile à lisser que la fonction dérivée qui s'en déduit.

Le profil des températures de la journée, ou températures qui varient de la valeur minimale T_{min} du début de journée jusqu'à la valeur T_{max} au zénith puis redescend vers T_{min} est déduit par la dérivée du cumul ci-dessus soit par la formule « fT »:

$$fT = (Tmax - Tmin)\left(\frac{\left(\frac{m}{t_m}\right)\left(\frac{t}{t_m}\right)^{m-1} e^{-\left(\frac{t}{t_m}\right)^m}}{A}\right) + Tmin$$

- m est le paramètre de forme de la fonction de Weibull de l'ordre de 2.2 d'avril à octobre pour BROUS ± 0.4, allure de la montée en température de la journée,
- t_m est le paramètre d'échelle, valeur en heure de la journée. Rappel : l'échelle est définie à partir de l'heure de la température minimale de la journée en cours,
- Note sur A : le mode ou l'heure du maximum de température est donné à partir de t_m et m par $x = t_m\left(\frac{m-1}{m}\right)^{\frac{1}{m}}$ puis la valeur maximale de la fonction est déduite avec la formulation en température $\left(\frac{m}{t_m}\right)\left(\frac{t}{t_m}\right)^{m-1} e^{-\left(\frac{t}{t_m}\right)^m}$ et à cette heure x, 0<x<23: $A = \left(\frac{m}{t_m}\right)\left(\frac{x}{t_m}\right)^{m-1} e^{-\left(\frac{x}{t_m}\right)^m}$ A normalise ainsi la fonction à une valeur 1 :

Les graphiques si dessous montrent le profil type du cumul des températures et des températures sur la journée pour les années 2017 et 2018 pour le site BROUS (Fig. 248) et pour le site PASTU (Fig. 249). Ces profils caractérisent les journées.

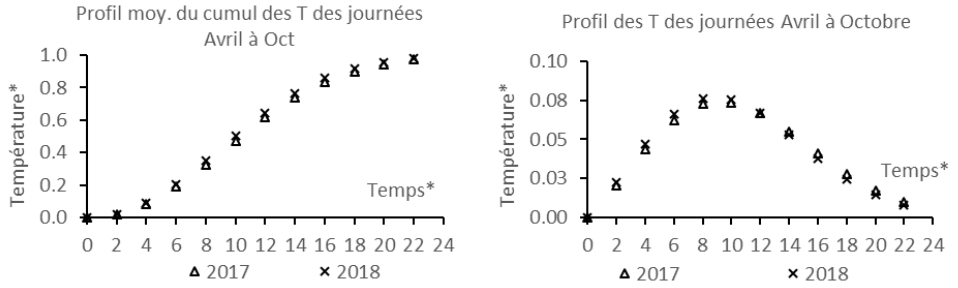


Fig. 248. Exemple pour BROUS du profil du cumul des températures du profil et des températures sur la journée pour les années 2017 et 2018.

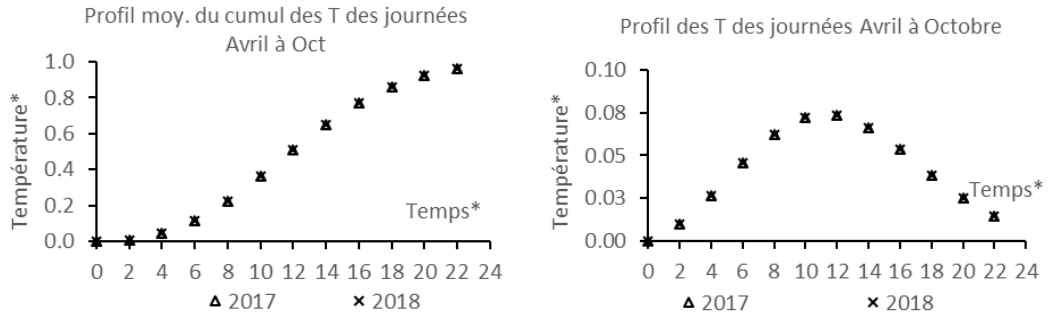


Fig. 249. Exemple pour PASTU du profil du cumul des températures du profil et des températures sur la journée pour les années 2017 et 2018.

Annexe 20. Fonction de lissage des Degrés-jours mesurés

La croissance des individus des espèces est principalement liée à l'énergie thermique reçue qui active les propriétés catalytiques des enzymes accélérant les processus métaboliques des cellules. Les degrés jours de croissance sont une approximation pertinente de corrélation d'évolution avec le taux de croissance. Les degrés-jours de croissance DJC s'accumulent à partir d'un seuil inférieur fixé par défaut dans les traitements des données à 10°C. Le seuil est dépassé après l'hiver au jour t_0 de l'année puis puis un seuil supérieur de létalité intervient en limite, il est fixé à 35°C. Ces seuils présentent une universalité parce qu'ils résument de façon satisfaisante la croissance des insectes et de la flore associée. De toute façon, compte tenu de l'interdépendance des espèces, si ces seuils peuvent être dépassés en température haute ou réduits en température basse, ces valeurs types garderont leur caractère pertinent pour la chaine biologique entière.

Le jour décimal de l'année varie de 0 à 365. « t_0 » est le premier jour de l'année d'accumulation de température >10°C. Au cours de l'année, pour $t<t_0$, le nombre de degrés-jours de croissance DJC=0. Pour $t \geq t_0$, au-dessus du seuil de 10°C et en dessous de 35°C, la formule de lissage du cumul des températures, des degrés-jours de l'année est approximée par :

$$DJC = DJC_{max}\left(1 - e^{-\left(\frac{t-t_0}{t_m-t_0}\right)^m}\right), t \geq t_0$$

DJCmax est le maximum de degrés-jours acquis dans l'année, t_0 est déductible des mesures en température de la fin de l'hiver, le lissage des degrés-jours rapportés au maximum, soit $DJC^*=DJC/DJC_{max}$, est effectué avec la fonction suivante pour identifier « m » paramètre de forme et « t_m » paramètre d'échelle:

$$DJC^* = \left(1 - e^{-\left(\frac{t-t_0}{t_m-t_0}\right)^m}\right)$$

À partir du cumul des degrés-jours, la formule donnant les degrés jours acquis chaque jour de l'année s'en déduit :

$$fDJ^* = DJC_{max}\left(\frac{m}{t_m-t_0}\right)\left(\frac{t-t_0}{t_m-t_0}\right)^{m-1} e^{-\left(\frac{t-t_0}{t_m-t_0}\right)^m}$$

Ces degrés-jours sont déduits des mesures de températures. Ils sont l'image, une mesure indirecte de l'évolution potentielle de la masse biologique. Visuellement, le pic du cumul des degrés jours par journée est plus décalé vers la fin d'année en 2018 qu'en 2017 (Fig. 250). 4 paramètres liés au lissage résument les courbes, DJC_{max}, t_0, m , t_m (exemple de calcul pour BROUS du cumul des degrés-jours et comparaison avec la courbe de lissage en pointillés (Fig. 251).

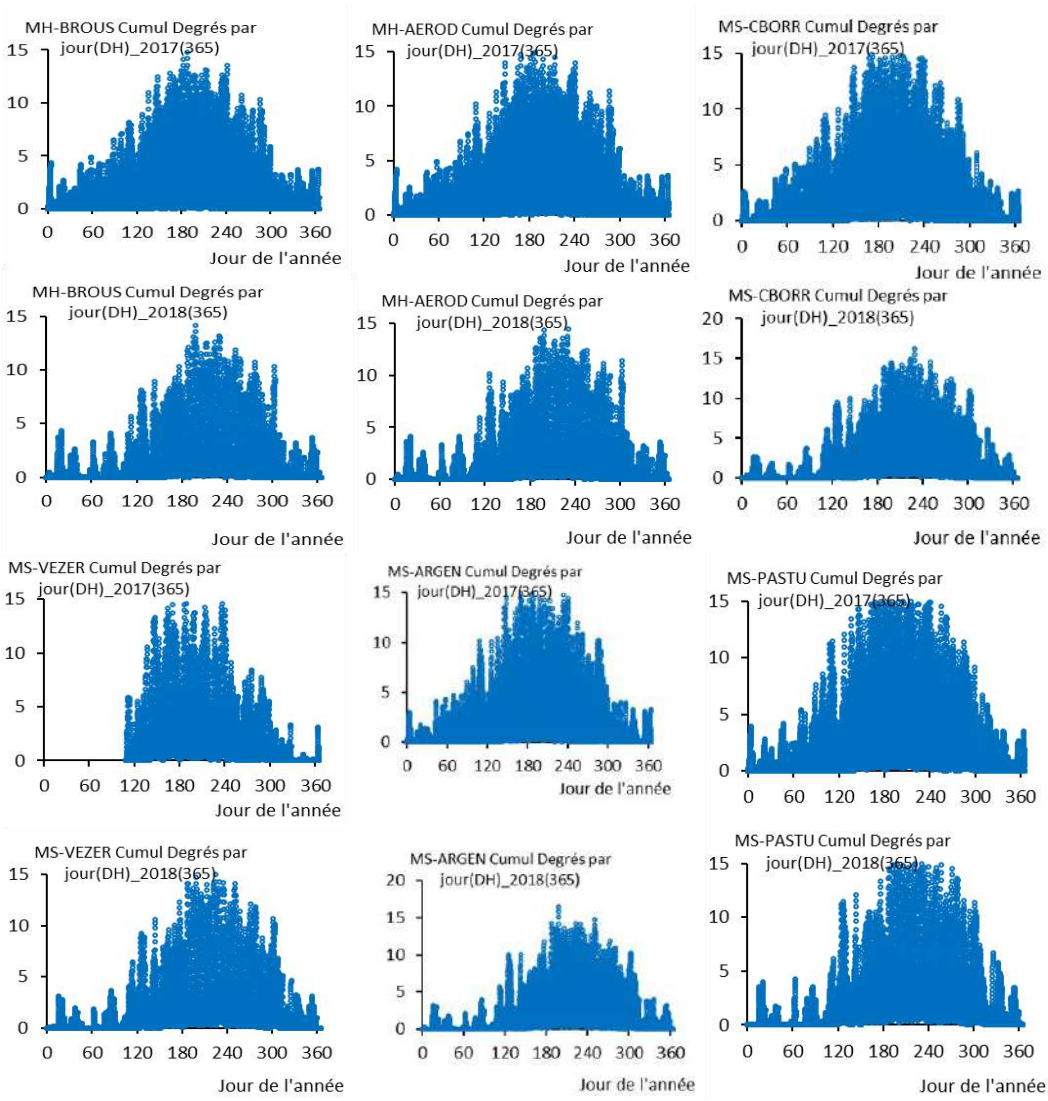


Fig. 250. Exemples des données de cumul des degrés-jour par journée en 2017 et 2018.

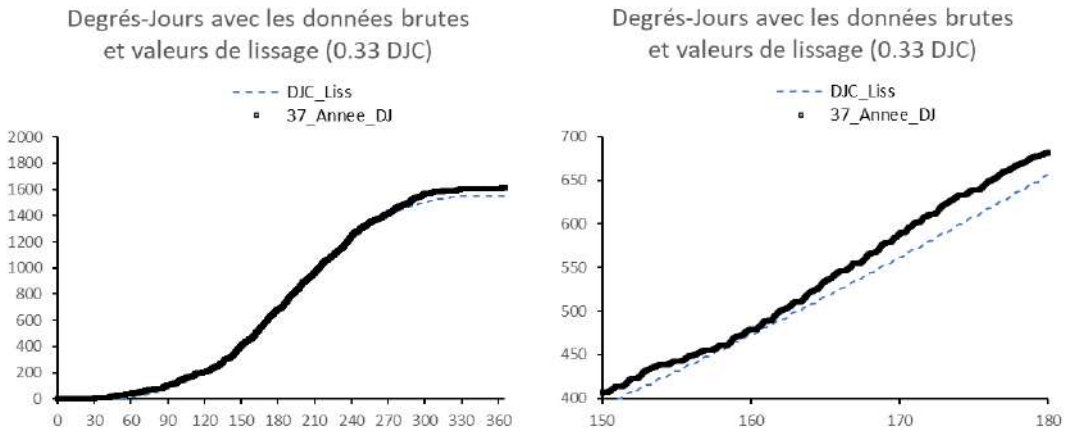
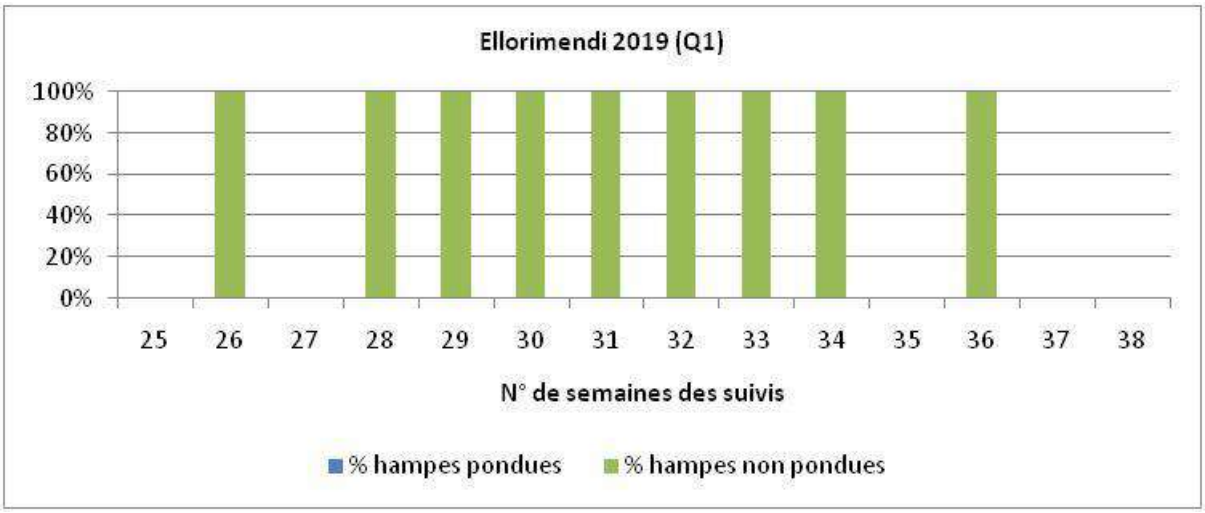
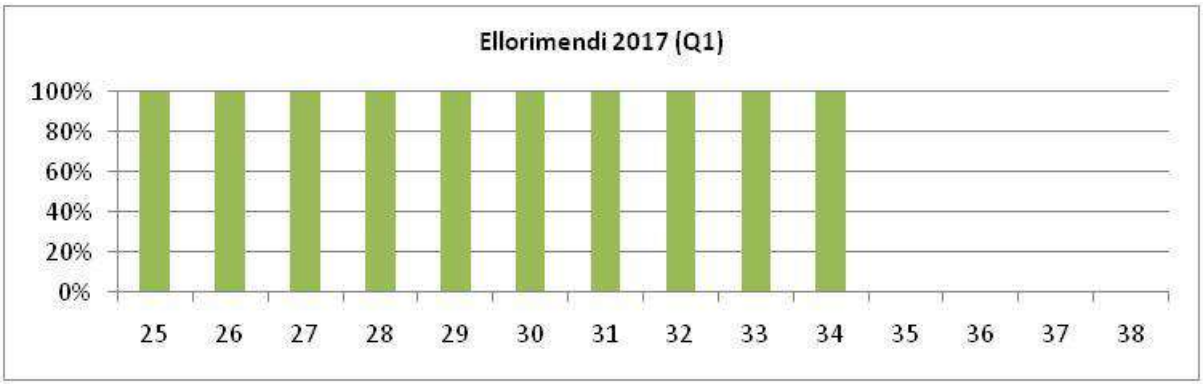
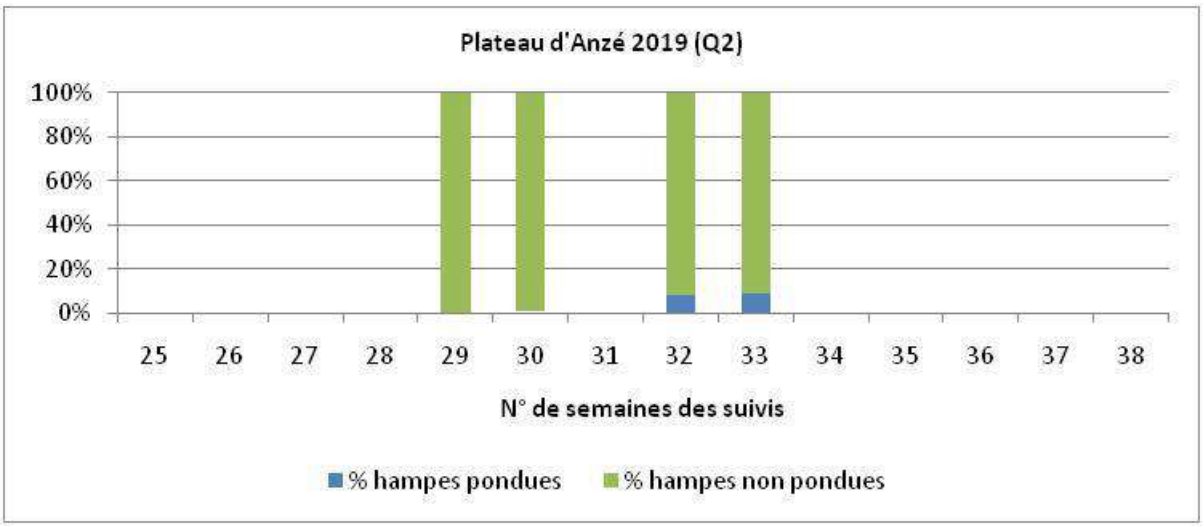


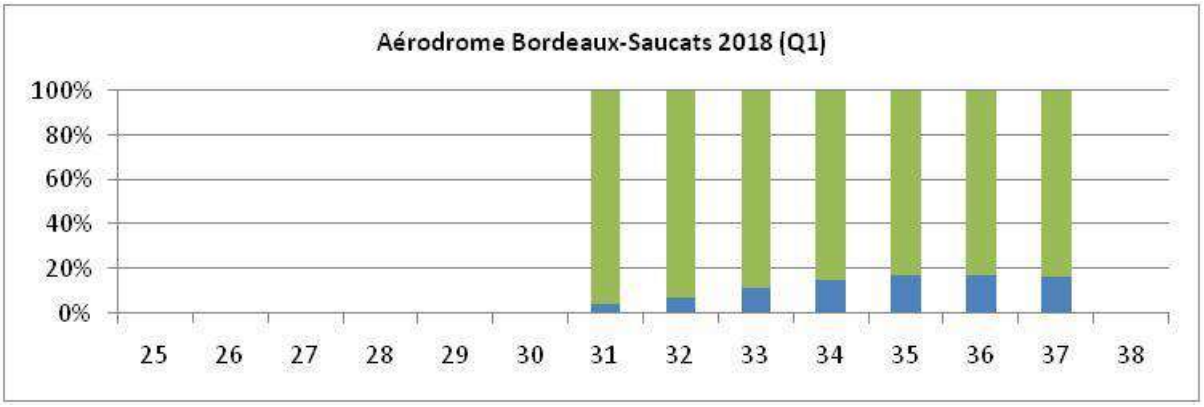
Fig. 251. Exemple de calcul pour BROUS du cumul des degrés-jours et comparaison avec la courbe de lissage en pointillés.

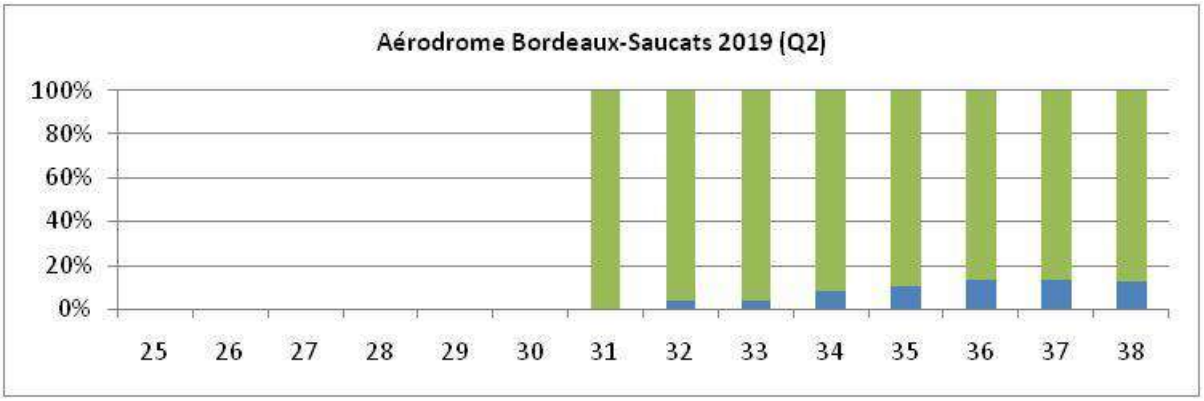
Annexe 21. Evolution et comparaison des proportions de hampes avec pontes d'Azuré des mouillères et sans pontes au cours du temps

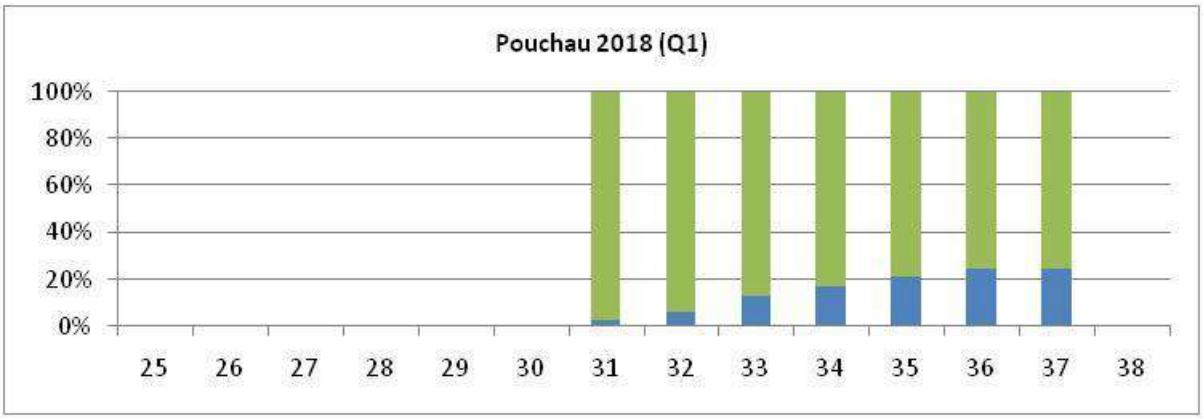


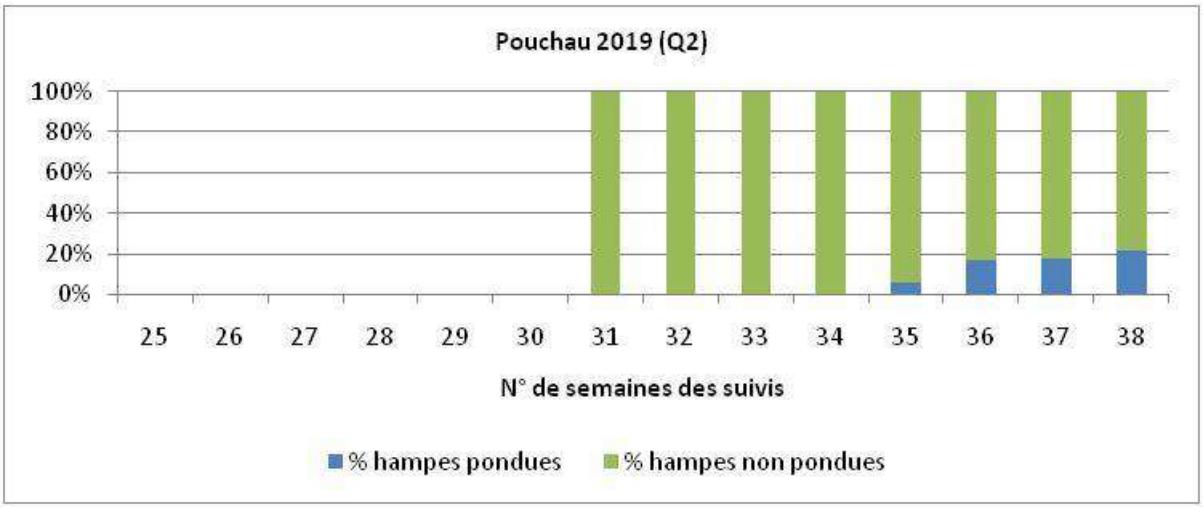




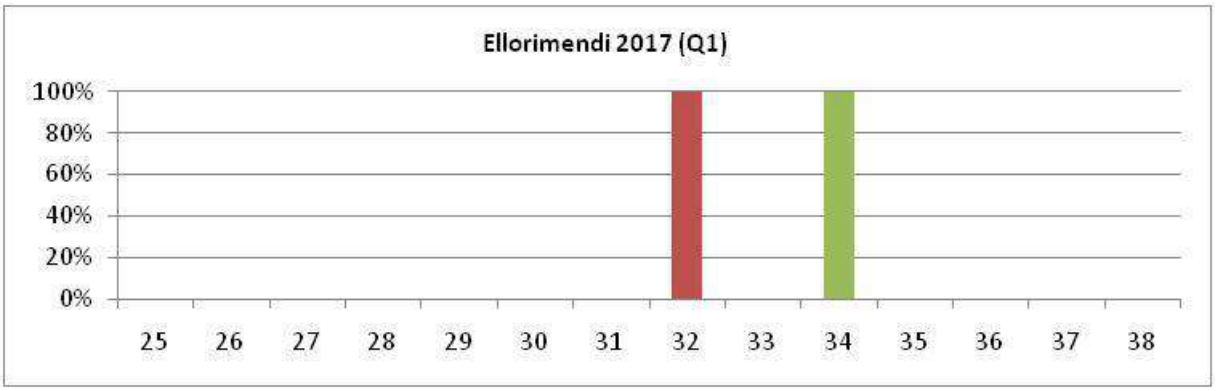

Aérodrome Bordeaux-Saucats 2018 (Q1)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38

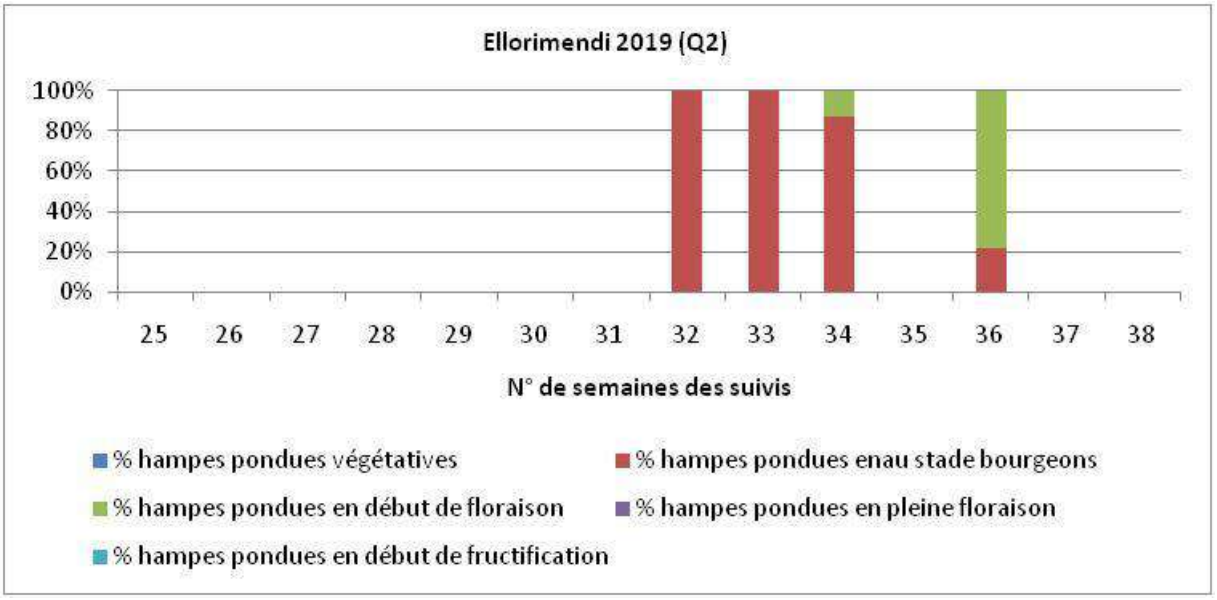

Aérodrome Bordeaux-Saucats 2019 (Q2)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38

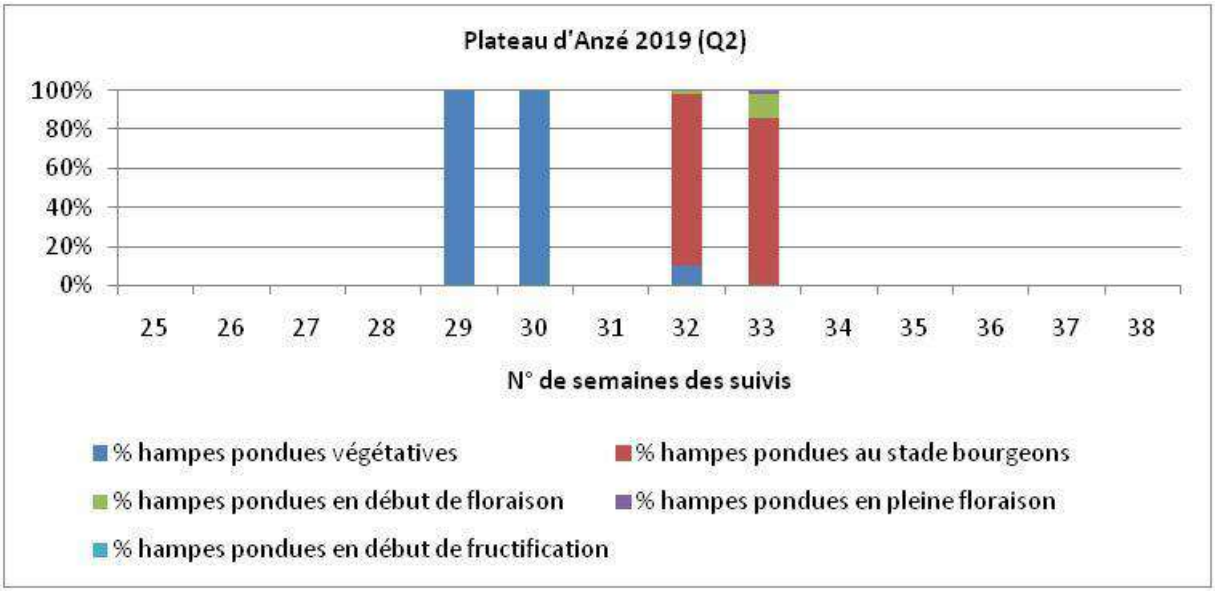

Pouchau 2018 (Q1)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38

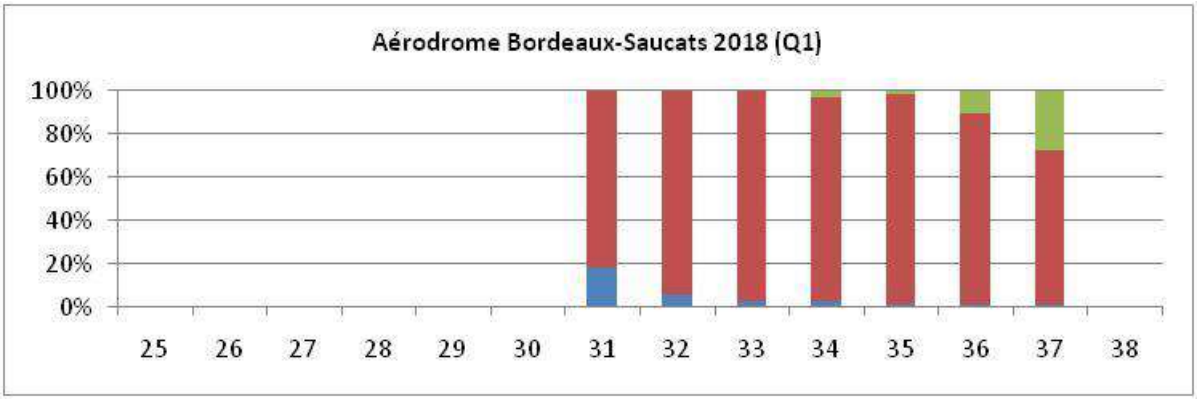

Pouchau 2019 (Q2)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38
N° de semaines des suivis
% hampes pondues
% hampes non pondues

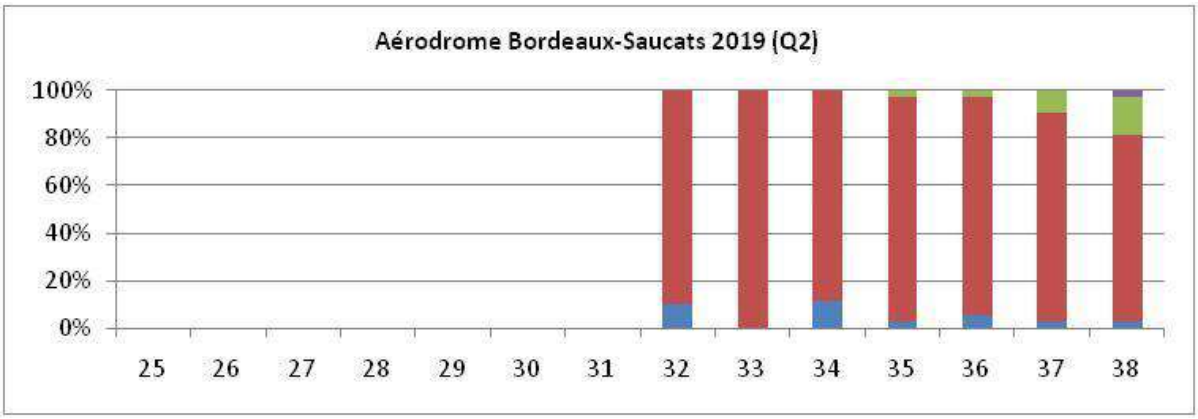
Annexe 22. Evolution et comparaison des proportions des stades phénologiques des hampes avec pontes d'Azuré des mouillères au cours du temps

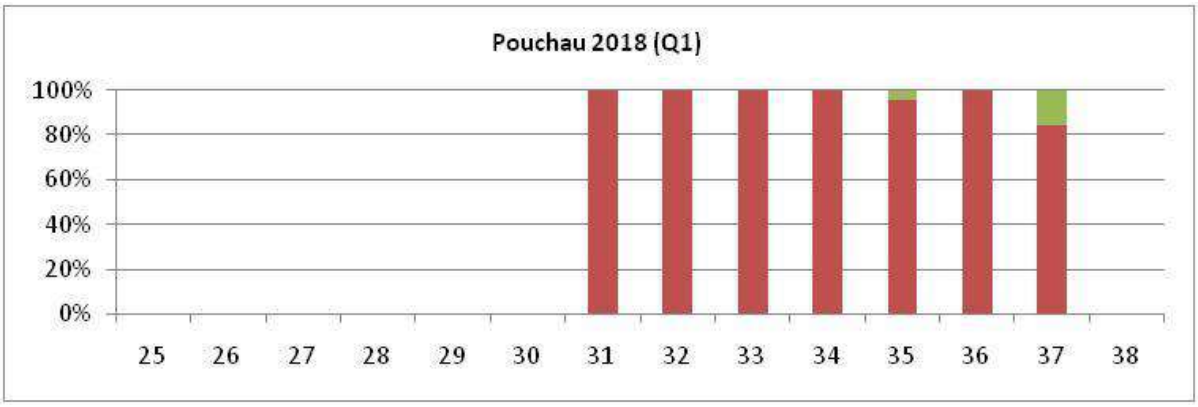


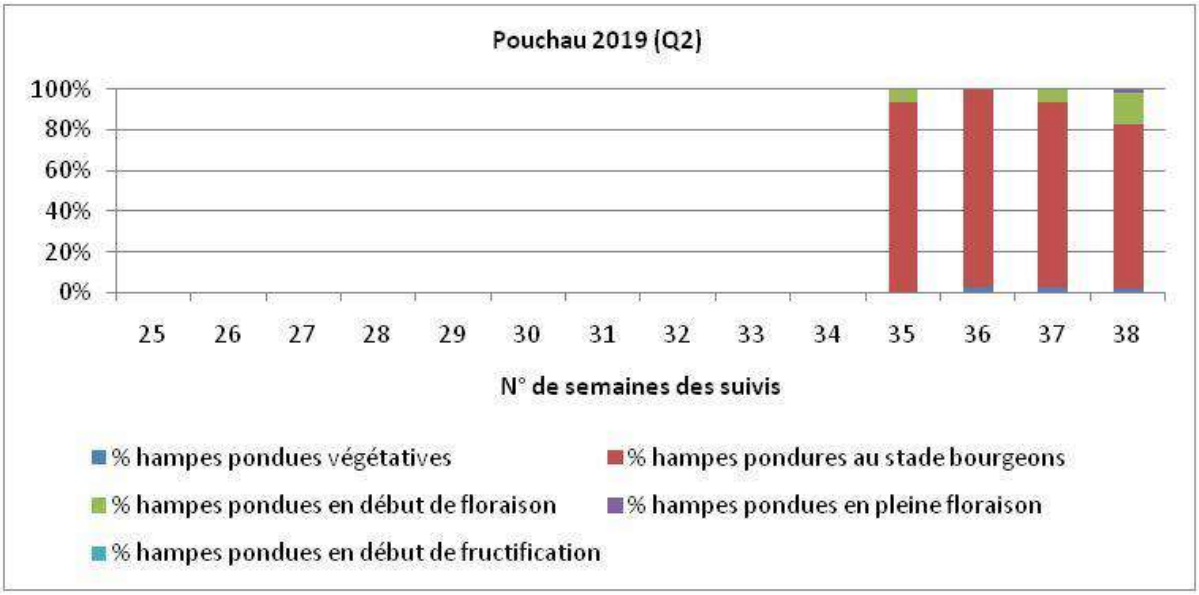





Aérodrome Bordeaux-Saucats 2018 (Q1)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38


Aérodrome Bordeaux-Saucats 2019 (Q2)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38


Pouchau 2018 (Q1)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38


Pouchau 2019 (Q2)
100%
80%
60%
40%
20%
0%
25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38
N° de semaines des suivis
% hampes pondues végétatives
% hampes pondures au stade bourgeons
% hampes pondues en début de floraison
% hampes pondues en pleine floraison
% hampes pondues en début de fructification

Annexe 23. Liste des espèces de lépidoptères de montagne observées sur les transects en 2019

Nom latin	Nom vernaculaire	2017	2018	2019
Parnassius apollo	**Apollon**	**X**	**X**	**X**
Anthocharis cardamines	Aurore			X
Polyommatus icarus	Argus bleu / Azuré de la Bugrane	X	X	X
Lysandra coridon	Argus bleu-nacré	X	X	X
Cupido minimus	Argus frêle	X	X	
Callophrys rubi	Argus vert /Técla de la ronce		X	X
Polyommatus amandus	Azuré de la Jarosse			X
Polyommatus dorylas	Azuré du Mélilot	X		X
Phengaris arion	**Azuré du Serpolet**		**X**	X
Lampides boeticus	Azuré porte-queue	X	X	X
Polyommatus bellargus	Bel-argus/Argus bleu céleste			X
Vanessa cardui	Belle-Dame		X	X
Coenonympha arcania	Céphale	X	X	X
Gonepteryx rhamni	Citron		X	
Hesperia comma	Comma	X	X	X
Aricia agestis	Collier de corail			X
Lycaena phlaeas	Cuivré commun			X
Lycaena virgaureae	Cuivré de la verge d'or	X	X	X
Lycaena hippothoe	Cuivré écarlate		X	X
Lycaena tityrus	Cuivré fuligineux	X		X
Lycaena alciphron	Cuivré mauvin/flamboyant		X	
Cyaniris semiargus	Demi-argus			X
Melanargia galathea	Demi-deuil	X		X
Aporia crataegi	Gazé		X	X
Boloria euphrosyne	Grand collier argenté		X	X
Argynnis aglaja	Grand nacré	X	X	X
Carcharodus alceae	Hespérie de l'alcée			X
Pyrgus malvoides	Hespérie faux-tacheté			X
Thymelicus lineolus	Hespérie du Dactyle	X	X	X
Carcharodus floccifer	Hespérie du Marrube	X		
Papilio machaon	Machaon	X	X	X
Lasiommata megera	Mégère			X
Melitaea helvetica	Mélitée de Fruhstorfer		X	X
Melitaea deione	Mélitée des Linaires		X	
Melitaea athalia	Mélitée des mélampyres			X
Melitaea parthenoides	Mélitée des scabieuses			X
Melitaea didyma	Mélitée orangée	X	X	X
Erebia epiphron	Moiré de la Canche	X	X	X
Erebia meolans	Moiré des Fétuques	X	X	X
Erebia pronoe	Moiré fontinal	X	X	X
Erebia euryale	Moiré frange-pie		X	

Nom latin	Nom vernaculaire	2017	2018	2019
Erebia cassioides	Moiré lustré	X	X	X
Erebia triarius	Moiré printanier		X	X
Nymphalis antiopa	Morio		X	
Argynnis adippe	Moyen nacré		X	
Lasiommata maera	Némusien	X	X	X
Plebejus argus	Petit argus		X	X
Issoria lathonia	Petit nacré	X	X	X
Hipparchia alcyone	Petit sylvandre	X		X
Aglais urticae	Petite tortue		X	X
Leptidea sinapis / L. Reali	Piéride de la moutarde/de réal		X	X
Pieris rapae	Piéride de la rave		X	X
Pieris brassicae	Piéride du chou	X	X	X
Pieris napi	Piéride du navet	X	X	X
Erynnis tages	Point-de-Hongrie		X	
Coenonympha pamphilus	Procris	X	X	X
Polygonia c-album	Robert le diable			X
Parnassius mnemosyne	**Semi-Apollon**		**X**	X
Colias crocea	Souci	X	X	X
Ochlodes sylvanus	Sylvaine	X	X	X
Argynnis paphia	Tabac d'Espagne		X	X
Pararge aegeria	Tircis			X
Vanessa atalanta	Vulcain	X	X	X

En vert : espèces montagnarde
En gras : espèce protégée
En grisé : espèce non observée en 2019

Annexe 24. Notation des espèces d'odonates par site pour définir les cortèges

Espèces ou groupes d'espèces	Centrale photovoltaïque	Lac des Troupins	Lagune d'Argues	Lagune de Garrans	Lagune de la Gaudole	Lagune de la Joureyre	Lagune de la Matte	Lagune de la Tapy	Lagune de Moutan	Lagune de Put Boué	Lagune des Layats	Lagune des Troupins	Lagunes de Castet Biellh	Landes de Mouchon	Marais du Parias	Marais du Plata	RNN d'Arjuzanx	% présence lagunes	% présence *L. albifrons*	% présence *L. pectoralis*
Aeshna affinis Vander Linden, 1820								1		1	2							13	5	33
Aeshna cyanea (O.F. Müller, 1764)	2				1		1	1		2								22	32	17
Aeshna mixta Latreille, 1805														1				3	0	0
Aeshna sp.								1		1	1							9	5	17
Agrion bleu ou blanc								2		1				1		1		16	11	0
Anax imperator Leach, 1815	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1	97	100	83
Anax parthenope (Selys, 1839)		1						1					2				1	16	16	17
Anax sp.	1			1	1			1				1						16	16	17
Brachytron pratense (O.F. Müller, 1764)		1									1							6	0	33
Calopteryx sp.								1						2	1			13	5	0
Calopteryx virgo (Linnaeus, 1758)					1		1	1						1	1			16	16	17
Calopteryx xanthostoma (Charpentier, 1825)					1									1				6	5	17
Ceriagrion tenellum (Villers, 1789)	2			2	2	2	2	2	2	2	1		2	2	2	2		78	84	50
Chalcolestes viridis (Vander Linden, 1825)	2		2		1	1	1	2		1	2		1	2	1	1	1	56	58	50
Chalcolestes viridiss viridis / Lestes virens															1			3	0	0
Coenagrion puella (Linnaeus, 1758)	2		1	2	2	2	2		2	2			2	2	1	2	1	72	95	33
Coenagrion scitulum (Rambur, 1842)		1	2	2	2	2	2			2			2	1		1	1	56	84	50
Cordulegaster boltonii (Donovan, 1807)													1			1		6	11	0
Cordulia aenea (Linnaeus, 1758)	2	1	1	2	1	2	2	1		2	1	1		1	1	1	1	63	74	50
Cordulie vert foncé						1												3	5	0
Crocothemis erythraea (Brullé, 1832)		2	2	2	2	2	1	2	1		1		2	2	2	2	1	75	74	83
Enallagma cyathigerum (Charpentier, 1840)		2	1	2	1	1	1	2		1		1	1		1	1	1	50	53	50
Enallagma cyathigerum / Erythromma lindenii													1			1		6	11	0
Erythromma lindenii (Selys, 1840)		1											1			1		9	11	17
Erythromma najas (Hansemann, 1823)				1										1				6	5	0
Erythromma viridulum (Charpentier, 1840)								1					1	2				13	5	0
Gomphus pulchellus Selys, 1840												1	2					9	11	0
Ischnura elegans (Vander Linden, 1820)	2	2	2	2	2	1	2	2		1	1		2	2	2	2	1	81	89	83
Ischnura pumilio (Charpentier, 1825)					1			1			1					1		13	11	33
Ischnura sp.								1										3	0	0
Lestes barbarus (Fabricius, 1798)			2				1		2		1							19	16	17
Lestes dryas Kirby, 1890			2	1	2	2	2		2	2	2		2			1		56	74	67
Lestes sp.			1			2	1	1	2	1		1			1	1	1	38	37	0
Lestes sponsa (Hansemann, 1823)								2			2					1		16	5	33
Lestes sponsa / Lestes dryas						1		2	1	1	1							19	11	17
Lestes virens (Charpentier, 1825)	2		1		2	2	2	2	2	2	1		1	1	1	2	1	69	79	50
Leucorrhinia albifrons (Burmeister, 1839)	1		1	2	1	2	2			1			1			1	1	41	68	17
Leucorrhinia pectoralis (Charpentier, 1825)		1			1						1							9	5	50
Libellula depressa Linnaeus, 1758								1			1					1		9	5	17
Libellula fulva O.F. Müller, 1764													1					3	5	0
Libellula quadrimaculata Linnaeus, 1758	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1	100	100	100
Orthetrum albistylum (Selys, 1848)		1	2					2	1				2		2	2	1	41	37	17
Orthetrum albistylum / Orthetrum cancellatum								2							2	2		19	11	0
Orthetrum brunneum (Boyer de Fonscolombe, 1837)				1														3	5	0
Orthetrum cancellatum (Linnaeus, 1758)		2	2	1				2				1	2		2	2	1	47	42	33
Orthetrum coerulescens (Fabricius, 1798)		1		2	1	1	2	2	1	2	1		2		2	2		59	63	50
Orthetrum coerulescens / Orthetrum brunneum	1													1				6	5	0
Orthetrum sp.										1				1	2		1	16	11	0
Platycnemis acutipennis Selys, 1841																1		3	5	0
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer, 1776)	1	1		1		1	1			1				1		1		25	32	17
Somatochlora flavomaculata (Vander Linden, 1825)	1			1	1		2			2	1		1		1	1		34	47	33
Somatochlora metallica (Vander Linden, 1825)																1		3	5	0
Sympecma fusca (Vander Linden, 1820)		1	1	1	2			2					2		1	2	1	41	47	50
Sympetrum fonscolombii (Selys, 1840)		2						2					1			1	1	22	16	33
Sympetrum meridionale (Selys, 1841)			2	2	2			1		1								25	37	33
Sympetrum sanguineum (O.F. Müller, 1764)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		1	2	2	2	1	94	95	100
Sympetrum sanguineum / Sympetrum meridionale			2	1		1	1	1	1	1	1		1			1		34	42	17
Sympetrum sp.	1	1	2	1	1		2	2	2	1	2		2	1	1	2	1	69	68	67
Sympetrum striolatum (Charpentier, 1840)			2	1	2		2		1	1	1		2	1	2	2		53	63	50
Sympetrum striolatum / Sympetrum meridionale	1		1	1				1					1		1	1		22	26	0
Trithemis annulata (Palisot de Beauvois, 1807)		2						2					1	1			1	22	11	33

Annexe 25. Dates de passages des suivis d'odonates

Nom du tansect	Passage "imagos" 1	Passage "imagos" 2	Passage "imagos" 3	Passage "imagos" 4	Passage "imagos" 5	Passage "imagos" 6	Passage "imagos" 7	Passage "imagos" 8	Passage "imagos" 9
Lac des Troupins - Transect 1	14/05/2019	31/05/2019	13/06/2019	26/06/2019	11/07/2019	25/07/2019	05/08/2019	26/08/2019	13/09/2019
Lagune d'Argues - Transect 1	22/05/2019	29/05/2019	14/06/2019	20/06/2019	11/07/2019	22/07/2019	09/08/2019	23/08/2019	05/09/2019
Landes de Mouchon - Transect 1	14/05/2019	31/05/2019	13/06/2019	27/06/2019	11/07/2019	23/07/2019	09/08/2019	26/08/2019	13/09/2019
Lagune des Layats - Transect 1	14/05/2019	31/05/2019	13/06/2019	26/06/2019	11/07/2019	25/07/2019	05/08/2019	26/08/2019	13/09/2019
Bassine SB01	14/05/2019	31/05/2019	12/06/2019	26/06/2019	10/07/2019	30/07/2019	08/08/2019	27/08/2019	11/09/2019
Digue vasière	14/05/2019	31/05/2019	12/06/2019	26/06/2019	10/07/2019	31/07/2019	08/08/2019	27/08/2019	10/09/2019
Lagune de la Gaudole - Transect 1	02/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	10/07/2019	23/07/2019	02/08/2019	30/08/2019	13/09/2019
Marais du Parias - Transect 1	06/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	04/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	22/08/2019	02/09/2019
Lagune de la Tapy - Transect 1	06/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	04/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	22/08/2019	02/09/2019
Lagune de la Tapy - Transect 2	06/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	04/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	22/08/2019	02/09/2019
Lagune de Moutan - Transect 1	02/05/2019	15/05/2019	06/06/2019	19/06/2019	02/07/2019	22/07/2019	13/08/2019	23/08/2019	04/09/2019
Centrale photovoltaïque - Transect 1	02/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	10/07/2019	23/07/2019	02/08/2019	30/08/2019	13/09/2019
Lagune de la Matte - Transect 1	02/05/2019	15/05/2019	06/06/2019	19/06/2019	02/07/2019	22/07/2019	13/08/2019	23/08/2019	04/09/2019
Lagune de Put Boué - Transect 1	22/05/2019	22/05/2019	07/06/2019	20/06/2019	09/07/2019	30/07/2019	07/08/2019	27/08/2019	03/09/2019
Lagune de Garrans - Transect 1	14/05/2019	31/05/2019	13/06/2019	27/06/2019	11/07/2019	23/07/2019	05/08/2019	26/08/2019	13/09/2019
Lagunes de Castet Bieilh - Transect 1	02/05/2019	16/05/2019	13/06/2019	26/06/2019	11/07/2019	18/07/2019	02/08/2019	16/08/2019	06/09/2019
Lagune de la Joureyre - Transect 1	13/05/2019	22/05/2019	07/06/2019	20/06/2019	09/07/2019	30/07/2019	07/08/2019	27/08/2019	03/09/2019
Marais du Plata - Transect 1	06/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	04/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	22/08/2019	02/09/2019
Marais du Plata - Transect 2	06/05/2019	22/05/2019	03/06/2019	17/06/2019	04/07/2019	19/07/2019	02/08/2019	22/08/2019	02/09/2019

Nom du tansect	Passage "exuvies" 1	Passage "exuvies" 2	Passage "exuvies" 3
Lac des Troupins - Transect 1			
Lagune d'Argues - Transect 1		20/06/2019	
Landes de Mouchon - Transect 1			
Lagune des Layats - Transect 1		26/06/2019	05/08/2019
Bassine SB01		26/06/2019	09/08/2019
Digue vasière	31/05/2019	26/06/2019	08/08/2019
Lagune de la Gaudole - Transect 1	22/05/2019	17/06/2019	02/08/2019
Marais du Parias - Transect 1	22/05/2019		
Lagune de la Tapy - Transect 1	15/05/2019	19/06/2019	13/08/2019
Lagune de la Tapy - Transect 2	22/05/2019		
Lagune de Moutan - Transect 1	15/05/2019	19/06/2019	13/08/2019
Centrale photovoltaïque - Transect 1	22/05/2019	17/06/2019	02/08/2019
Lagune de la Matte - Transect 1	15/05/2019	19/06/2019	13/08/2019
Lagune de Put Boué - Transect 1	22/05/2019	20/06/2019	07/08/2019
Lagune de Garrans - Transect 1		27/06/2019	
Lagunes de Castet Bieilh - Transect 1		26/06/2019	02/08/2019
Lagune de la Joureyre - Transect 1	22/05/2019	20/06/2019	07/08/2019
Marais du Plata - Transect 1	17/06/2019		
Marais du Plata - Transect 2	22/05/2019		

Annexe 26. Résultats des sessions odonates réalisées en 2019 par type d'acquisition

Espèces ou groupes d'espèces	Centrale photovoltaïque			Lac des Troupins	Lagune d'Argues		Lagune de Garrans		Lagune de la Gaudole			Lagune de la Joureyre		Lagune de la Matte		Lagune de la Tapy			Lagune de Moutan			Lagune de Put Boué			Lagune des Layats		Lagunes de Castet Bieilh			Landes de Mouchon	Marais du Parias			Marais du Plata			RNN d'Arjuzanx	
	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - imagos	Hors transect	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos	Suivi STELI adapté - exuvies	Suivi STELI adapté - imagos
Aeshna affinis Vander Linden, 1820																								1		1											
Aeshna cyanea (O.F. Müller, 1764)			2															1						2													
Aeshna mixta Latreille, 1805																													1								
Aeshna sp.																		1						2												4	
Agrion bleu ou blanc																		5												1		3					
Anax imperator Leach, 1815	1		4	3		5		6			8	5	3	26	11	1		13	3		12		1	2				8	8	1		13			19	6	31
Anax parthenope (Selys, 1839)																		2										1								2
Anax sp.												4		33				1					2				1								6	
Calopteryx sp.																		1												1					1	
Calopteryx virgo (Linnaeus, 1758)											1																					5		1		
Calopteryx xanthostoma (Charpentier, 1825)																															1					
Ceriagrion tenellum (Villers, 1789)	1		2					102			57		108		73			10			18			197		1			64	4			47			12		283
Chalcolestes viridis (Vander Linden, 1825)			2			11							2		19			13						10		17				1					3	40	170
Coenagrion puella (Linnaeus, 1758)	5		5					23			4		4		16				2					16					7	34					67		135
Coenagrion scitulum (Rambur, 1842)						2		7	1				27		245							8		20					21	2							2
Cordulegaster boltonii (Donovan, 1807)																													1				1				
Cordulia aenea (Linnaeus, 1758)			10					3	3				9	1	1									2					4			1			5		1
Cordulie vert foncé													1																								
Crocothemis erythraea (Brullé, 1832)				5		8	5	15			3		1		1			2			2						2	5	35	36			11			1	20	48
Enallagma cyathigerum (Charpentier, 1840)				5				8			1				3			18															1				326
Erythromma lindenii (Selys, 1840)																																			1		
Erythromma najas (Hansemann, 1823)								1																					8								
Erythromma viridulum (Charpentier, 1840)																												5	1								
Gomphus pulchellus Selys, 1840																												1									
Ischnura elegans (Vander Linden, 1820)			1	1		7		10			17				3			51									1		39	10			52			21		514
Ischnura pumilio (Charpentier, 1825)											1							1																		1		
Ischnura sp.																		1																				
Leste sponsa / Leste dryas																		4								18												
Lestes barbarus (Fabricius, 1798)						19															6					1												
Lestes dryas Kirby, 1890						33			2		34		24		9				2		5			38		12			1						26		
Lestes sp.													1					2	12		1			1											1		60
Lestes sponsa (Hansemann, 1823)																1		21								3									1	5	
Lestes virens (Charpentier, 1825)			69			10			1		189		32		2			3			14	1		153		2				1			2			10		55
Leucorrhinia albifrons (Burmeister, 1839)								6				27	5	81	17								3												1	30	23
Leucorrhinia pectoralis (Charpentier, 1825)											3																										
Libellula depressa Linnaeus, 1758																		6																	1		
Libellula quadrimaculata Linnaeus, 1758	2	3	14	2	5	2	2	25	1		14	89	7	14	7			12	5		17		17	9		5		1	8	18			31			50	1	17
Orthetrum albistylum (Selys, 1848)						1												24	6		1								4			2	3			55	5	20
Orthetrum albistylum / Orthetrum cancellatum																		18															10	2		9		
Orthetrum cancellatum (Linnaeus, 1758)				7		2												6									1		2			2	12		1	1	7	13
Orthetrum coerulescens (Fabricius, 1798)								4			9				16			14			1	3	2	5			2		4				41			50		
Orthetrum coerulescens / Orthetrum brunneum			1																											1							
Orthetrum sp.																																	1				4
Platycnemis acutipennis Selys, 1841																																			1		
Pyrrhosoma nymphula (Sulzer, 1776)								4							2									12					4						12		
Somatochlora flavomaculata (Vander Linden, 1825)		1	2								1				1							4				1				1			1				
Sympecma fusca (Vander Linden, 1820)								9			2							11											1				3			54	56	99
Sympetrum fonscolombii (Selys, 1840)				4														47																2		3		4
Sympetrum meridionale (Selys, 1841)						1		1	1													8																
Sympetrum sanguineum (O.F. Müller, 1764)	1		10	1		32		5	2		4		6		12			16		5	8	7		6		2				3			8			3	7	7
Sympetrum sanguineum / Sympetrum meridionale					6		1			3		1		5						3			2		12										1		
Sympetrum sp.			1		8	20									1	1		16			12			1		1			1					2		1	16	10
Sympetrum striolatum (Charpentier, 1840)						17		2			2				4						3			7		1	1		1	3			3			4		
Sympetrum striolatum / Sympetrum meridionale						124	16									2																		1	6			
Trithemis annulata (Palisot de Beauvois, 1807)				1												1																				10	16
Nombre d'espèce total	11			9	14		17		20			12		18		20			12			18			11		17			15	16			26			20		

Richesse la plus faible **Richesse la plus forte**

Avec le soutien de :







