Décembre 2021

les sentinelles du climat

Programme « Les sentinelles du climat » (2016-2021)

TOME X

Réponses des espèces animales et végétales face au changement climatique et pistes d'actions de conservation de la biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine

Fanny Mallard

Coordinatrice responsable du programme de recherche les sentinelles du climat

Cistude Nature - fanny.mallard@cistude.org - 05.56.28.47.72

« Nous faisons partie du vivant et nous sommes complètement dépendants. La biodiversité, c'est la matrice dans laquelle nous vivons. Or certains dommages sont irréversibles : une fois qu'une espèce a disparu, elle a disparu. [...] La difficulté est d'appréhender [cette] évolution globale, qui précisément imbrique les enjeux climatiques et de biodiversité. [Le programme les sentinelles du climat] recherche des indicateurs fiables en travaillant à partir d'espèces de faune et de flore emblématiques. [...] Au-delà de leur propre destin, [ces sentinelles] nous apportent de précieux enseignements sur ce qui peut advenir. C'est d'autant plus important que le dérèglement climatique, troisième facteur de changement chez les espèces selon l'IPBES, pourrait bientôt devenir le premier. [...] ».

Hervé Le Treut,
Climatologue à l'Institut Pierre-Simon Laplace, membre de l'Académie des sciences,
Président d'honneur du Conseil scientifique du programme les sentinelles du climat.
Sciences et éthique, La Croix, mardi 1er juin 2021.

Référence bibliographique à utiliser :

Mallard F. (coord.), 2021. Programme les sentinelles du climat – Tome X : Réponses des espèces animales et végétales face au changement climatique et pistes d'actions de conservation de la biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine, C. Nature : Le Haillan, Gironde, 724p.

Coordination :

Fanny Mallard[1,2]

Auteurs* et contributeurs* par ordre d'apparition dans le texte :

Fanny Mallard[1,2], Rémi David[3], Sylvain Bonifait[3], Kévin Romeyer[3], Aurélien Caillon[3], Nicolas Leblond[3], Grégory Caze[3], Anthony Le Fouler[3], Marta Infante-Sanchez[21], Jean-Claude Abadie[3], Aurélien Belaud[3], Laurent Chabrol[4], Isabelle Charissou[3], Clément Clero[3], Théo Emeriau[3], Frédéric Fy[3], Anna Hover[3], Pierre Lafon[3], Sophie Laugareil[11], Mickaël Mady[4], Olivier Nawrot[4], Ludovic Olicard[21], Jérémie Pioch[3], Emilie Vallez[3], Anouk Glad[1], Pierre-Yves Gourvil[5], Mathieu Molière[1], Sandy Bulté[1], Romain Chambord[6], Simon Caubet[5], Benoit Duhazé[5], Thomas Gachet[5], Dominique Galland[1], Florent Hervouet[5], David Lessieur[5], David Soulet[5], Jérémy Rostand[1], Gilles Bailleux[5], Florent Beck[5], Amélie Bertolini[5], Bertrand Couillens[5], Nicolas Déjean[5], Béatrice Ducout[7], Sébastien Labatut[22], Justine Poujol[1], Yann Sellier[9], Emma Valadas[1], Imanol Amestoy[5], Carine Bidegaray[5], Lola Boile[5], Nicolas Bonnin[5], Florian Doré[5], Anaïs Dufau[5], Vincent Duprat[5], Andoni Ercinlbengoa[5], Christophe Fréchaut[8], Emilie Fumey[5], Akaren Goudiaby[1], Gilles Granereau[8], Paul Haettel[8], Joan Hochet[8], Xenia Jost[5], Eric Lesparpe[5], Séverine Marichal[5], Ennaloël Mateo-Espada[5], Martine Percelay[5], Mathilde Poussin[5], Audrey Ratié[5], Lisa Richard[5], Christal Robert[1], Paul Tourneur[8], Laura Cazade[5], Stéphanie Darblade[10], Ludivine De Castro[11], Elisabeth Mercader[7], Emilie Loutfi[1], Philippe Legay[1], Association Locusta, Olivier Lourdais[12], Michaël Guillon[12], Maud Berroneau[1], Gaëlle Caublot[13], Gaëlle Micheli[13], Mariana Miranda[13], Frank D'amico[14], Matthieu Berroneau[1], Florèn Hugon[14], Théo Constant[14], Maxime Quetin[1], Dylan Fournier[1], Valentin Lasserre[1], Anthony Prevost[1], Claire Caldier[1], Loreyna Gregoire[1], Xavier Gautron[1], Oscar Hadj-Bachir[1], Chloé Dugast[1], Mégane Chapelet[1], Maximilien Lavagna[1], George Brusch[12], Rodrigo Gavira[12], Robin Viton[12], Jean-François le Galliard[15], Chloé Chabaud[15], Andréaz Dupoué[16], Jean Clobert[16], Gabriel Blouin Demer[19], Frédéric Lagarde[20], Luc Clément[1], Thomas Ruys[1], 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 du Pinail
[10] Réserve naturelle nationale de l'Étang Noir
[11] Réserve Nationale d'Arjuzanx
[12] Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC) – UMR 7372 CNRS
[13] Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (GMHL)
[14] Université de Pau et Pays de l'Adour (UPPA)
[15] iEES Paris, Sorbonne Université, CNRS, UMR 7618
[16] Station d'Écologie Théorique et Expérimentale de Moulis, CNRS UMR 5321
[17] Department of zoology, University of Wisconsin, Madison, WI 53706, USA
[18] Department of Life Science, National Taiwan Normal University
[19] Université d'Ottawa
[20] Association « Le Champ des Possibles », Lachaud, France
[21] Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées (CBNPMP)
[22] Réserve naturelle nationale de l'étang de Cousseau

---

* Les auteurs sont les personnes qui ont rédigé le chapitre et sont positionnées par ordre de contribution. Les contributeurs correspondent à toutes les personnes qui ont participé à la récolte des données, à la gestion des données, les analyses, etc. Par définition, les auteurs sont aussi des contributeurs.

Avant-propos

Ce document est réalisé dans le cadre du programme de recherche « 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. Ce programme de recherche action et sa démarche ont été fondés et développés par l'association Cistude Nature coordinatrice du programme en collaboration avec ses partenaires de la Région Nouvelle-Aquitaine.

Productions du programme les sentinelles du climat 2016-2021

- 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 : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine
- Tome IX : Connaitre et comprendre pour protéger les espèces animales et végétales face au changement climatique
- Tome X : Réponses des espèces animales et végétales face au changement climatique et pistes d'actions de conservation de la biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine
- Tome X Annexes : Cartes de répartition actuelle et future des espèces sentinelles du climat en région Nouvelle-Aquitaine
- Tome XI : Protocoles naturalistes standardisés de suivis des espèces sentinelles du climat en région Nouvelle-Aquitaine
- Tome XI Annexes : Fiches de description des unités d'échantillonnage des sites de suivis sentinelles 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. L'échelle régionale se trouve à un niveau de décision politique pertinent pour la mise en place d'actions de lutte contre le changement climatique et pour la préservation de la biodiversité. Le manque de connaissances au niveau régional a conduit au développement d'un programme de recherche « les sentinelles du climat » en région Nouvelle-Aquitaine (au sud-ouest de la France). Ce programme a été développé selon une démarche innovante de recherche action en écologie du changement climatique et en biologie de la conservation suivant 3 étapes clés.

La première étape appelée « Connaitre » est basée sur un réseau de suivi des effets sur la biodiversité locale à partir d'indicateurs. L'hypothèse de recherche est que les effets locaux peuvent être étudiés à partir d'indicateurs d'espèces de flore et de faune à capacité de déplacement limitée, appelées « sentinelles du climat ». Chaque indicateur est associé à un protocole de suivi scientifique standardisé à l'échelle locale. L'évolution des indicateurs est suivie pour chacun des écosystèmes et habitats étudiés suivants :

1) la flore : Communautés végétales des dunes littorales non boisées, des pelouses sèches calcicoles, des tourbières, landes tourbeuses et bas-marais acidiphiles, des lagunes du plateau landais, des rives d'étangs arrière-littoraux, de forêts à Hêtre de plaines;
2) les insectes : 1- les lépidoptères des pelouses sèches, de landes humides et des pelouses de montagne, avec deux études spécifiques pour les espèces *Phengaris alcon* et *Parnassius apollo* ; 2- les Leucorrhines et cortège d'odonates associé des lagunes des Landes de Gascogne ; 3- *Gomphocerus sibiricus* et le cortège des orthoptères associé des prairies et pelouses de montagne des Pyrénées-Atlantiques ;
3) les amphibiens : *Hyla molleri* des lagunes du triangle landais ; *Hyla arborea* des mares des landes et du bocage picto-limousin ; *Rana pyrenaica* des torrents de montagne ;
4) les reptiles : *Timon lepidus* des dunes grises du littoral aquitain ; *Zootoca vivipara* des landes humides et tourbières de Nouvelle-Aquitaine ; *Iberolacerta bonnali* et les lézards gris des affleurements et éboulis rocheux de montagne ; *Vipera berus* et les vipères des landes humides d'altitude ;
5) les mammifères : *Marmota marmota* des pelouses et rocailles pyrénéennes.

La deuxième étape « Comprendre » est la phase d'analyses de données pour relier le changement climatique aux données biologiques de ces espèces sentinelles du climat selon trois échelles d'étude :

1) macro-écologique : les données régionales des observatoires régionaux permettent d'accéder aux données de présence des espèces qui sont mises en corrélation avec les données climatiques du présent et du futur pour créer des cartes de pertes et de gains potentiels ;
2) méso-écologique : sur des sites d'étude, la mise en œuvre de protocoles de dénombrements complète en données d'abondance et permet de suivre l'évolution des populations locales selon les variations climatiques sur le long terme ;
3) micro-écologique : les données de sondes biomimétiques et études en laboratoire permettent d'identifier finement la niche thermique et hydrique des espèces.

Le changement climatique n'est pas le seul facteur. D'autres facteurs anthropiques sont également pris en compte via l'analyse du paysage selon des indices paysagers. Toutes ces données sont utilisées pour modéliser les réponses des espèces selon les différents scénarios climatiques du GIEC jusqu'en 2100. Cet ouvrage présente les résultats exploratoires développés durant ce programme de 2016 à 2021.

En troisième étape « Agir », ces connaissances développées permettent de proposer une première réflexion d'actions pour protéger et prévenir l'extinction des espèces et promouvoir la conservation de la biodiversité à l'échelle régionale. L'objectif à terme est de développer un programme de surveillance décennal en Nouvelle-Aquitaine similaire à ce que font les climatologues utilisant des pas de temps de 30 ans. Ce programme pourrait servir de système d'alerte, prédisant quelles zones seront les plus à risque et quand elles le deviendront, ce qui pourrait aider à cibler les efforts de conservation et de gestion des espaces naturels.

Mots clés : abondance, amphibiens, biodiversité, biologie de la conservation, dérèglement climatique, diversité, écophysiologie, flore, impacts, indicateurs, indices paysagers, insectes, mammifères, modélisation, paysage, phénologie, présence, protocole d'échantillonnage, répartition, reptiles, richesse, species distribution model (SDM).

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Union Européenne (FEDER – 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 du programme pour leurs avis, leurs analyses, et leurs conseils sur les méthodes, les protocoles, les modèles et les résultats :

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 ; Gautier Cécile, Responsable du Service Climatologie du Sud-Ouest, Météo France ; 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 lande du Thus, iEES Paris Sorbonne Université CNRS UMR 7618, Institut national de la recherche agronomique (INRA), 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 nationale de l'étang de Cousseau, Réserve naturelle nationale de l'Étang Noir, Réserve Naturelle du Pinail, Réserve naturelle géologique de Saucats-La Brède, SCEA DULUCQ, Société entomologique du Limousin (SEL), Station d'Écologie Théorique et Expérimentale de Moulis CNRS UMR 5321, Syndicat Intercommunal d'Aménagement des Eaux du Bassin Versant et Étangs 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 19

Chapitre 1. Sensibilité de la flore de Nouvelle-Aquitaine au changement climatique 21

Chapitre 2. Suivi et évolution de communautés végétales sensibles au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine 53

PARTIE II. LES INSECTES 111

Chapitre 3. Évolution de la diversité des lépidoptères en réponse au changement climatique et pistes d'actions de conservation à l'échelle régionale 113

Chapitre 4. Évolution phénologique de *Phengaris alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) *écotype* « *alcon* » et de sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe* (Linnaeus, 1753), en landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses 157

Chapitre 5. Évolution spatiale des leucorrhines et du cortège d'odonates associé des lagunes des Landes de Gascogne 191

Chapitre 6. Mise en place d'un protocole de suivi des réponses de *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1767) et du cortège des orthoptères associé face au changement climatique dans les prairies et pelouses de montagne des Pyrénées-Atlantiques 221

PARTIE III. LES AMPHIBIENS 247

Chapitre 7. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de *Hyla molleri* (Bedriaga, 1889) – Rainette ibérique des lagunes du triangle landais et *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) – Rainette verte des mares, des landes et du bocage Picto-Limousin 249

Chapitre 8. *Rana pyrenaica* (Serra-Cobo, 1993) – Grenouille des Pyrénées : une espèce fragile sous menaces multiples 275

PARTIE IV. LES REPTILES 313

Chapitre 9. Importance des micro-habitats climatiques pour le maintien des espèces : Exemple de *Timon lepidus* (Daudin, 1802) – Lézard ocellé en milieu arrière dunaire 315

Chapitre 10. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) – Lézard vivipare des landes humides et tourbières de Nouvelle-Aquitaine 347

Chapitre 11. Lézards de montagne, la course au sommet : *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) – Lézard de Bonnal, *Podarcis liolepis* (Boulenger, 1905) – Lézard catalan et *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) – Lézard des murailles 385

Chapitre 12. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) et autres vipères dans les landes humides d'altitude 417

PARTIE V. LES MAMMIFÈRES 443

Chapitre 13. La Marmotte des Alpes – *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758) un mammifère des pelouses et rocailles pyrénéennes : un habitat en réduction et une dynamique familiale complexe 445

PARTIE VI. LE PAYSAGE 501

Chapitre 14. Modéliser des données paysagères pour les intégrer la mosaïque paysagère dans les modèles de répartition des espèces sentinelles du climat 503

CONCLUSION 523

BIBLIOGRAPHIE 539

ANNEXES 579

Introduction



Auteur : *Fanny Mallard*

• Changement climatique et biodiversité

La biodiversité est essentielle comme solution pour contribuer à l'adaptation au changement climatique (UICN, 2017), mais elle est impactée par cette pression. La biodiversité décline actuellement 100 à 1 000 fois plus rapidement que ce qui est considéré comme son rythme d'évolution « naturelle » (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 son ampleur et sa rapidité, le changement climatique est une préoccupation majeure à prendre en compte pour les écosystèmes, pour la flore et la faune sauvages (IPBES, 2019). 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).

La combinaison du changement climatique et d'autres facteurs de pression anthropique réduira la capacité d'adaptation et de résilience de nombreuses espèces. Elle modifiera les écosystèmes et les paysages des régions tempérées comme en Europe, où elle conduira à des extinctions locales et régionales (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999 ; THOMAS *et al.*, 2004 ; FEEHAN *et al.*, 2009). L'ampleur, la vitesse et la direction de ces changements varient selon les régions. Les niveaux actuellement atteints restent faibles, mais les études sur l'évolution de la biodiversité montrent déjà que ces changements ont un impact sur les espèces des communautés végétales et animales (CAMERON & SCHEEL, 2001). Les projections indiquent qu'environ 20 à 30% de la biodiversité pourrait courir un risque accru d'extinction si les températures moyennes mondiales augmentent de plus de 2 à 3 °C au-dessus du niveau préindustriel (IPCC, 2014a ; BOZINOVIC & PÖRTNER, 2015 ; ALLEN *et al.*, 2018), sachant que le réchauffement climatique actuel est estimé à 1,07°C de 1850–1900 à 2010–2019 (IPCC, 2021). Pour relever le défi d'un avenir durable par la conservation de la biodiversité, cela nécessite davantage de données locales, de connaissances, d'actions et de suivis des interactions entre le changement climatique et la biodiversité.

Les effets directs sur la biodiversité liés au changement climatique sont difficiles à isoler des multiples facteurs de modifications des environnements, des facteurs qui se combinent dans le temps et dans l'espace. Le cas des écosystèmes terrestres illustre cette multiplicité d'interactions avec les impacts liés à l'aménagement du territoire brouillant notre compréhension (MALLARD, 2016a ; MALLARD & COUDERCHET, 2019). Ces incertitudes sont progressivement réduites grâce à des observations étalées sur le long terme, grâce à une meilleure compréhension des processus écologiques, par des techniques de traitements de données, par des choix de modèles complémentaires. Comprendre la réponse de la biodiversité au changement climatique pour mettre en place des stratégies de conservation nécessite: 1) de combiner les échelles régionale et locale (ROOT & SCHNEIDER, 2006), 2) de rassembler les données fiabilisées disponibles en réalisant des observations de terrain avec des protocoles standardisés, 3) enfin communiquer des informations agrégées aux différents acteurs du territoire.

La compréhension et le suivi des effets locaux du changement climatique sur la biodiversité deviennent alors essentielle pour orienter les politiques environnementales et celles 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). 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 les moyens, les méthodes pour la connaissance de ces fonctionnements multi-échelles, de coupler les variables intensives dans l'espace et dans le temps, de combiner en discussion différents regards disciplinaires, tout cela en facilitant la diffusion et la circulation multi-publics des connaissances.

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

L'échelle régionale est un niveau de décision politique intermédiaire pertinent pour la mise en œuvre d'actions de lutte contre le changement climatique (LE TREUT, 2013), de préservation de la biodiversité et de médiation (MALLARD & COUDERCHET, 2019). À cette échelle, il est possible de mobiliser une communauté d'acteurs entre science et société et de la placer dans le cadre d'un processus de recherche. Cette « recherche-action » doit reposer sur une méthodologie scientifique indépendante de l'observateur. L'objectif est d'observer, de mesurer, d'analyser et de modéliser l'impact du changement climatique sur l'état de la biodiversité, de proposer des solutions pour la conservation des espèces et d'en assurer le suivi dans le temps. Suite aux travaux du Comité Scientifique Régional sur le Changement Climatique en région Nouvelle-Aquitaine (LE TREUT, 2013) constatant le manque de connaissances couplées climat-biodiversité au niveau régional, le programme de recherche « sentinelles du climat » dans la région Nouvelle-Aquitaine a été mis en place (MALLARD, 2016a). Cette région est un laboratoire à ciel ouvert pertinent pour son contexte géographique océanique, montagnard et planitiaire. Elle est exposée au changement climatique et présente une grande variété d'écosystèmes naturels.

La Nouvelle-Aquitaine est une région administrative française créée par la réforme territoriale de 2015. Elle compte douze départements au total. Elle forme la plus vaste région de France (84 000 km²) et la 3ème la plus peuplée de l'hexagone avec 6 millions d'habitants (Chiffre INED au 1er janvier 2021). Elle s'étend au sud-ouest de la France, en latitude des paysages pyrénéens de montagne jusqu'aux marges ligériennes au nord ; à l'ouest de la façade atlantique aux plateaux limousins du Massif central à l'est. La partie la plus septentrionale du secteur Poitou-Charentes s'étend sur des plateaux à vocation agricole et viticole. Dans le quart sud-ouest se situent les landes de Gascogne avec une forêt principalement constituée de pins de près d'un million d'hectares (Fig. 1).

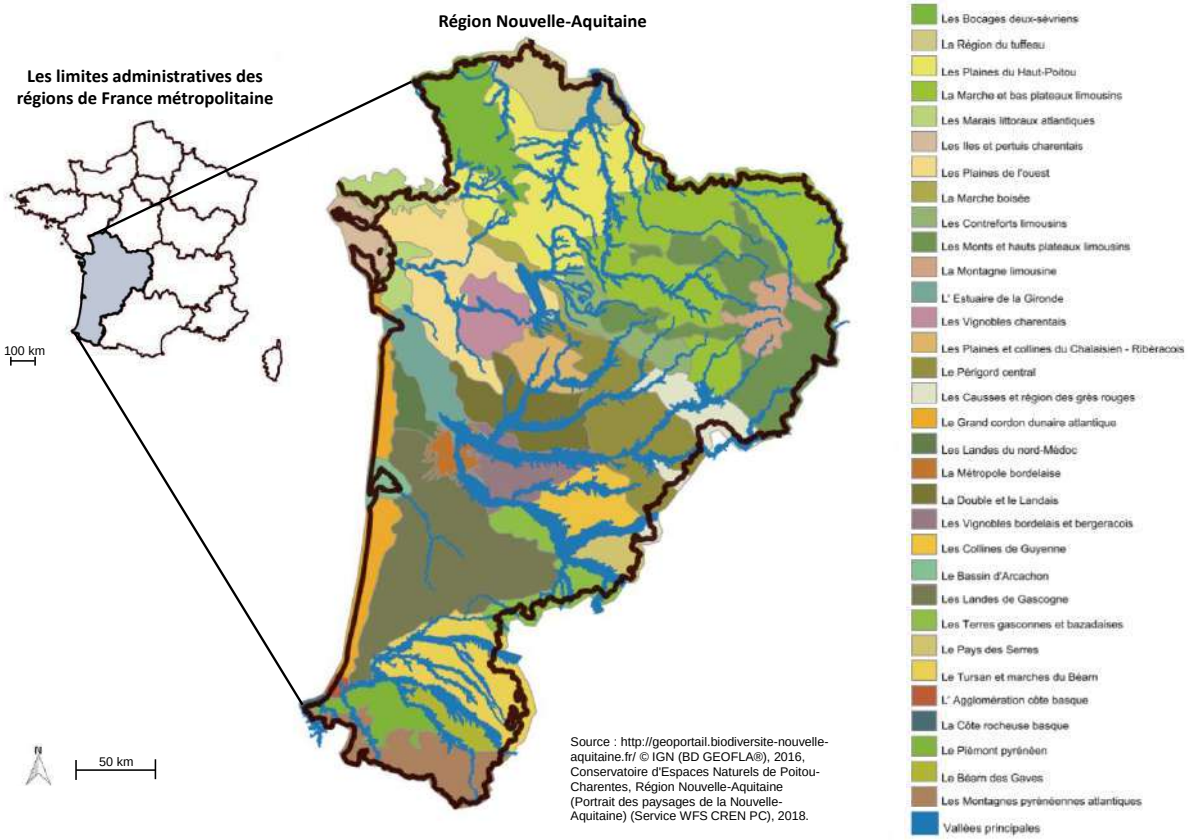


Fig. 1. Carte des secteurs paysagers de la région Nouvelle-Aquitaine (sud-ouest de la France).

La diversité des milieux naturels se cale ainsi sur un triple gradient, altitudinal de plaine à haute montagne, longitudinal de côte océanique à continent, latitudinal. Elle permet l'étude de plusieurs 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 spécifique.

D'après Le Treut (2013), le changement climatique devrait augmenter la sécheresse et la température des milieux secs et dunaires, déficitaires en eau absorbable. Les dunes sont également soumises à l'érosion marine. L'élévation des températures 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 du régime des pluies, aux changements de températures estivales et aux modifications du manteau neigeux.

- **Sélection des indicateurs « sentinelles du climat »**

Pour mesurer l'état de la biodiversité, les indicateurs biologiques clés choisis pour le suivi permettent une réduction du nombre de mesures. Ils simplifient l'approche de phénomènes complexes et donnent une image de l'état de santé actuel de la biodiversité et une prospective potentielle. Cette « image » doit permettre aux gestionnaires de prendre des décisions d'anticipation et d'en évaluer les conséquences. Il s'agit donc 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 à la pression du changement climatique.

Les indicateurs utilisés sont d'ordre « biologique » et concernent des 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. Les données horaires, journalières et annuelles concernent la température, l'hygrométrie, la pluviométrie, la radiation solaire, la vitesse du vent, etc. afin de dégager des tendances de l'impact de leurs variations sur l'état de la biodiversité année après année.

Trois types de réponses de la biodiversité face au changement climatique sont actuellement reconnus : (1) l'expansion, la persistance dans l'habitat 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).

À l'échelle régionale ou locale, les espèces « indicatrices » les plus directement menacées 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 sensibles, 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.

Un premier état de la connaissance des effets du changement climatique sur la biodiversité a permis de lister des groupes d'espèces couramment utilisés pour caractériser l'état des milieux naturels : mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes, insectes, amphibiens, reptiles et mammifères. En 2016, 752 articles ont été ainsi 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.

À partir d'un état de l'art des connaissances (MALLARD, 2016a ; MALLARD, 2017a), de critères définis et d'une importante base de données empiriques des productions d'atlas de la flore (ofsa.fr) et de la faune en région Aquitaine (BERRONEAU, 2015 ; RUYS & COUZI, 2015 ; GOURVIL *et al.*, 2016), les espèces et les groupes d'espèces « indicateurs » ont été développés pour les 5 types de milieux naturels sensibles : dunaires, secs, humides, forestiers et montagnards (Fig. 1).

Les variables des phénomènes liés au changement climatique analysés en lien avec les conséquences sur la biodiversité de ces milieux sont l'augmentation des températures maximales, minimales, des moyennes et des niveaux des chaleurs estivales, la diminution des précipitations moyennes, l'hygrométrie de l'air (LE TREUT, 2013).

En Nouvelle-Aquitaine, le milieu dunaire et la côte sableuse subissent plus directement l'influence des vents, du niveau de la mer et des amplitudes des marées. Les conditions du milieu sont liées à la salinité. L'augmentation d'épisodes ponctuels forts tels que les tempêtes rend le milieu vulnérable à l'érosion et au recul du trait de côte (LE TREUT, 2013).

Les pelouses calcicoles sont assimilées à un milieu sec. Elles sont réparties majoritairement en Dordogne, dans le Lot-et-Garonne et, dans une moindre mesure, en Gironde et en Pyrénées-Atlantiques. Ces habitats se développent sur des substrats calcaires et hébergent une flore particulière

avec des espèces adaptées à des sols pauvres en nutriments et supportant un déficit hydrique important en période estivale. Le changement climatique pourrait modifier le cortège existant avec l'apparition et la propagation d'espèces thermophiles d'affinités méditerranéennes (MALLARD, 2016b).

Dans les milieux humides, les effets du changement climatique sont déjà constatés. À cause d'un réchauffement global et de périodes de sècheresse prolongées (LE TREUT, 2013), les espèces d'affinités boréales et humides risquent de disparaître au profit d'espèces à affinités plus chaudes et sèches. Les milieux les plus frais sont : les lagunes du plateau landais, les landes humides, les tourbières, les étangs arrière-littoraux et les marais côtiers.

Le milieu forestier, particulièrement les hêtraies relictuelles de plaine et leur cortège de flore d'affinité montagnarde, avec de nombreuses espèces rares au niveau régional (*Carex digitata*, *Euphorbia hyberna*), semble en voie de régression du fait de variations du climat. Les forêts à hêtres de plaine sont particulièrement sensibles à des épisodes de sécheresse et de canicule plus intenses. Elles sont très localisées et se développent à la faveur de conditions atmosphériques très fraîches sur des versants exposés au nord ou en fond de vallon. Ce sont des reliques des époques glaciaires en plaine. À l'avenir, elles peuvent disparaître ou se raréfier au profit de végétations forestières plus sèches et plus thermophiles (MALLARD, 2016b).

Le milieu montagnard est constitué de zones de forts gradients climatiques. Les différences de saisons y sont plus marquées (LE TREUT, 2013) impactant directement la phénologie et le gradient de répartition altitudinale des espèces des montagnes des Pyrénées. Les espèces des régions de montagne devraient être particulièrement touchées et susceptibles d'un risque d'extinction locale rapide (THOMAS *et al.*, 2004). La diminution du manteau neigeux et l'augmentation des températures du sol (LE TREUT, 2013) contribueront à l'évolution du milieu qui pourra alors être occupé par d'autres espèces moins spécialistes et plus opportunistes.

À partir des milieux sensibles du territoire de la Nouvelle-Aquitaine, une vingtaine d'indicateurs ont été choisis (Fig. 2). Ces espèces ont été sélectionnées sur les critères suivants : capacité de déplacement limitée, inféodées aux écosystèmes sensibles, sensibilité au changement climatique, biologie et écologie connues, observations faciles et espèces à enjeu de conservation (MALLARD, 2016a ; MALLARD, 2018 ; MALLARD & COUDERCHET, 2019).

Les indicateurs pour chacun des écosystèmes et habitats sont les suivants :

- la flore et les végétations des milieux dunaire, sec, humide, montagnard et forestier : 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 lépidoptères des pelouses sèches, des landes humides et des pelouses thermophiles montagnardes, avec deux études spécifiques sur les espèces : 1) *Phengaris alcon* écotype « *alcon* » (Denis &Schiffermüller, 1775) – Azuré des mouillères des landes et prairies humides tourbeuses à paratourbeuses ; 2) *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) – Apollon et cortège lépidoptérique associé aux pelouses thermophiles montagnardes ;

- Leucorrhines et cortège d'odonates associés des lagunes des Landes de Gascogne ;

- *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1767) et le cortège des orthoptères associés des prairies et pelouses de montagne des Pyrénées-Atlantiques ;
- *Hyla molleri* (Bedriaga, 1889) – Rainette ibérique des lagunes du triangle landais et *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) – Rainette verte des mares des landes et du bocage Picto-limousin ;
- *Rana pyrenaica* (Serra-Cobo, 1993) – Grenouille des Pyrénées des torrents de montagne ;
- *Timon lepidus* (Daudin, 1802) – Lézard ocellé des dunes grises du littoral aquitain ;
- *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) – Lézard vivipare des landes humides et tourbières de Nouvelle-Aquitaine ;
- *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) – Lézard de Bonnal et les lézards gris des affleurements et éboulis rocheux de montagne ;
- *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) – Vipère péliade et les vipères des landes humides d'altitude ;
- *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758) –Marmotte des Alpes des pelouses et rocailles pyrénéennes.

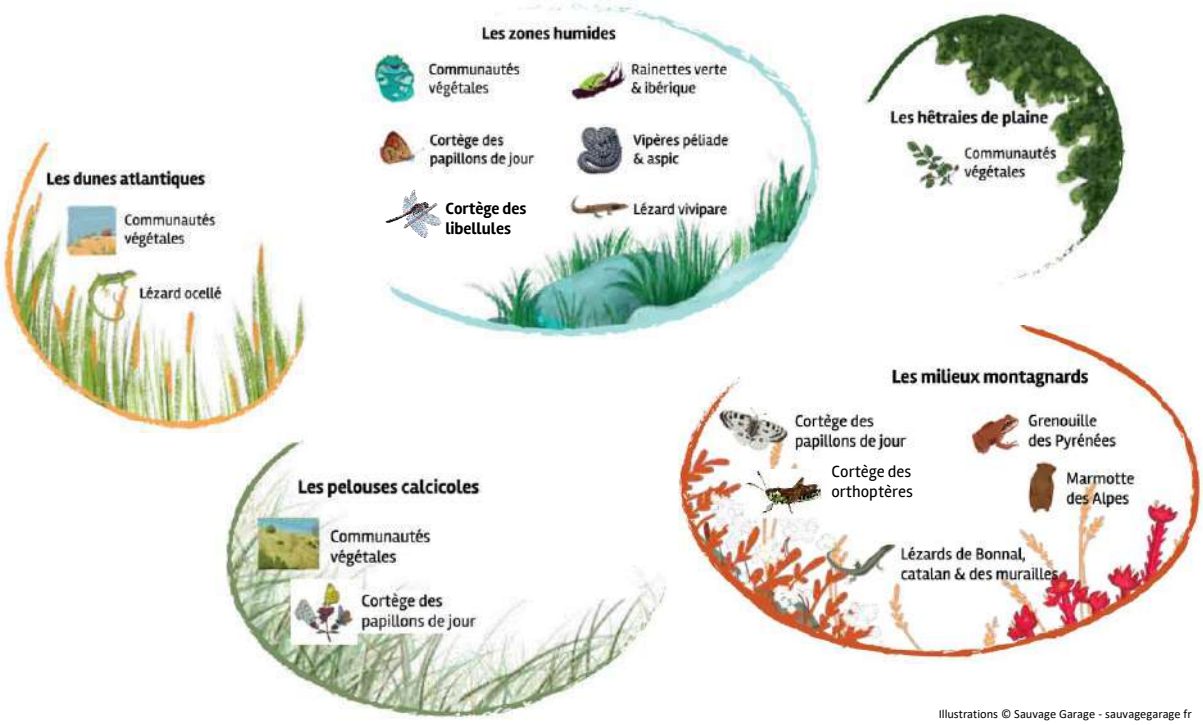


Fig. 2. Indicateurs biologiques espèces ou groupes d'espèces sentinelles du climat en fonction des milieux naturels sensibles au changement climatique.

- **Mise en place pratique d'une démarche scientifique d'action**

Ces indicateurs choisis dans les écosystèmes de référence constituent la base du programme « les sentinelles du climat » pour définir des suivis d'état multi-écosystèmes, multi-espèces à long-terme des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine. L'objectif est de projeter les réponses de ces espèces sentinelles à différentes échelles spatio-temporelles pour

proposer des actions de conservation des espèces selon une démarche de recherche en 3 étapes clés (Fig. 3).

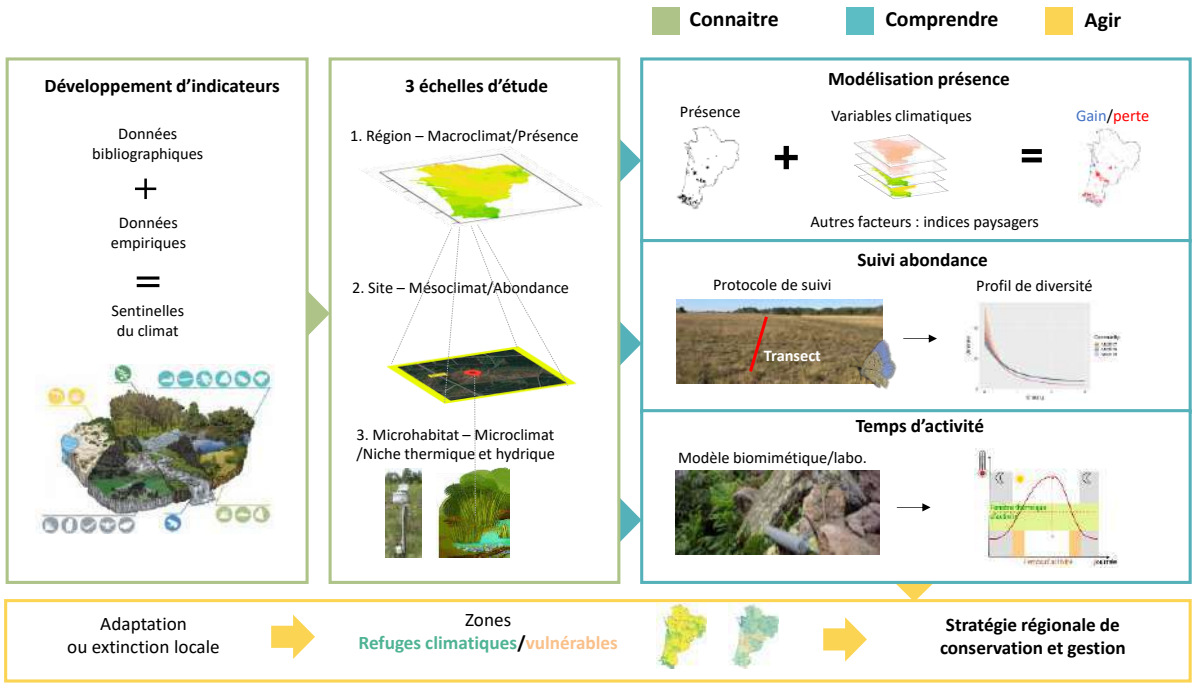


Fig. 3. Démarche de recherche pour la proposition de mesures d'actions de conservation des espèces.

1- La première étape appelée « Connaitre » définit des indicateurs biologiques pour mettre en place un réseau de suivi des effets sur la biodiversité locale (Indicateurs, Fig. 3). L'hypothèse de recherche est que les effets locaux peuvent être étudiés à partir de l'état d'indicateurs d'espèces de flore et de faune à capacité de déplacement limitée, « sentinelles du climat ». Chaque indicateur est associé à un protocole de suivi scientifique normalisé à l'échelle locale.

2- La deuxième étape « Comprendre » est la standardisation des analyses des données d'état pour relier les variables du changement climatique aux données biologiques à l'échelle locale.

Trois réponses spécifiques au changement climatique sont ainsi suivies selon des échelles spatio-temporelles différentes : déplacement des aires de répartition ; changements phénologiques ; modifications d'écophysiologie. Trois échelles d'études sont identifiées (Données, Fig. 3) :

- **Échelle macro-climatique/écologique** (Données, Fig. 3)

À l'échelle régionale, l'observation sur le terrain nécessite des données en quantité suffisante pour obtenir des résultats pertinents. Les observatoires régionaux donnent accès à une masse d'observations naturalistes, validées et diffusées sur tout le territoire. En Nouvelle-Aquitaine, deux dispositifs complémentaires sont la référence et visent à rassembler, gérer, valider et diffuser les informations sur la biodiversité : le Système d'Information sur la Faune sauvage de Nouvelle-Aquitaine (https://observatoire-fauna.fr/) et l'Observatoire de la Biodiversité Végétale de Nouvelle-Aquitaine (https://obv-na.fr/observatoire). Les données naturalistes ont été principalement récoltées à partir de 1990.

À cette échelle, les données climatiques de Météo France sont utilisées. En France, elles sont disponibles sur la plateforme www.drias.fr. Le modèle choisi est le CNRM 2014 (Aladin 52) qui permet d'accéder aux données climatiques projetées des variables températures, précipitations, humidité, chutes de neige, rayonnement, vent. Les projections retenues sont celles des scénarios : RCP 2.6 (réduction des émissions de gaz à effet de serre (GES)) ; RCP 4.5 (stabilisation des GES), scénario intermédiaire ; RCP 8.5 (fortes émissions des GES). Trois périodes se retrouvent dans ces projections : « Référence ou Présent » (1991 à 2020) ; « Horizon proche » (H1 = 2021–2050) ; « Horizon moyen » (H2 = 2040–2070) ; « Horizon lointain » (H3 = 2071–2100). Ces données sont liées à une résolution de maille de 8kmx8km qui sont redécoupées en mailles de 1kmx1km.

La corrélation entre des données de points de présence observés par pointage GPS et les variables climatiques du même secteur permet d'identifier une probabilité de répartition potentielle de référence au présent et dans le futur des espèces sentinelles du climat. À partir d'un seuil statistique défini de probabilités potentielles de présence, des cartes de gains et pertes sont ensuite créées et permettent d'identifier les secteurs potentiels de zones de refuges climatiques où les espèces pourraient potentiellement trouver des conditions climatiques favorables à leur présence des espèces suivantes (MALLARD, 2021b) : flore et végétations (travaux de recherche du CBNSA), rainettes, Lézard vivipare, vipères (travaux de recherche du CEBC), lépidoptères, odonates, Marmottes des Alpes (travaux de recherche de Cistude Nature), Lézard ocellé, Lézard de Bonnal et Lézard catalan, Grenouille des Pyrénées (thèse de F. Hugon UPPA).

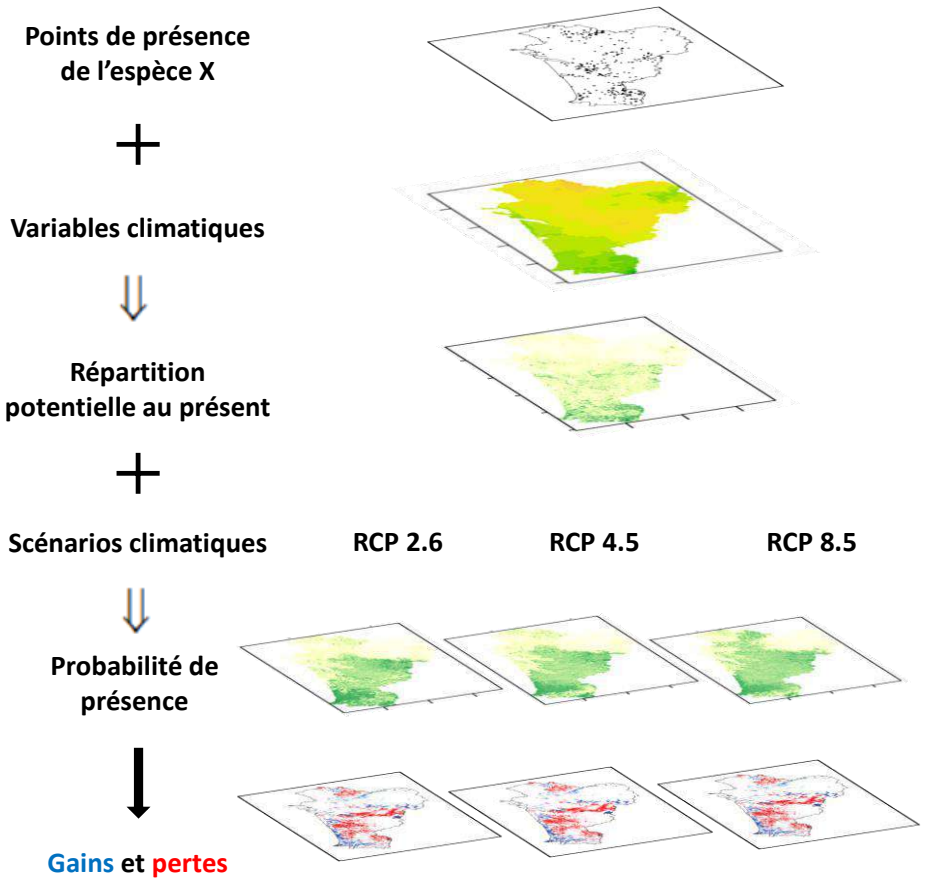


Fig. 4. Étapes de création de cartes de gains/pertes de zones climatiques favorables à la présence des espèces sentinelles du climat.

- **Échelle méso-climatique/écologique** (Données, Fig. 3)

Les données de présences ponctuelles sont accumulables sur une grande surface, à l'échelle de la région. Elles ne sont pas suffisantes pour atteindre une modélisation de l'évolution fine de la réponse des espèces face au changement climatique. Les données d'abondance, de dénombrements des individus plus locales sont plus difficiles à obtenir. La combinaison de de ces deux types de données indépendantes enrichit les observations. Cette analyse d'abondance dite « mécanistique » consiste en une démarche sous-jacente de compréhension des processus. Elle nécessite des suivis protocolés des populations à l'échelle méso-écologique sur le long terme.

251 sites ont été choisis selon une répartition spatialement équilibrée à travers la Nouvelle-Aquitaine et selon leur bon état de conservation qui sera maintenu dans le temps (Fig. 5, Annexe 1). 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, 2016b ; MALLARD, 2017b). Dans le programme, une première campagne de terrain en 2016 a permis ensuite la mise en place des protocoles de suivis des espèces. Ils ont été validés par le Conseil scientifique du programme. Les protocoles se basent sur des méthodes reconnues au niveau national et adaptées à la problématique du changement climatique (MALLARD, 2021c ; MALLARD, 2021d). De 2016 à 2021, les suivis flore par le CBNSA, le CBNPMP, le CBNMC, sont réalisés une fois dans l'année par site et reconduits sur 3 à 6 ans selon les indicateurs. Les indicateurs faune sont mesurés annuellement par les structures suivantes : Cistude Nature, CEN Nouvelle-Aquitaine, SEL, GMHL, avec selon les indicateurs 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 182 stations météorologiques (165 stations à 1m10-1m50 du sol et 17 stations à 10-50cm du sol) (MALLARD, 2019) (Annexe 2).

- **Échelle micro-climatique/écologique** (Données, Fig. 3)

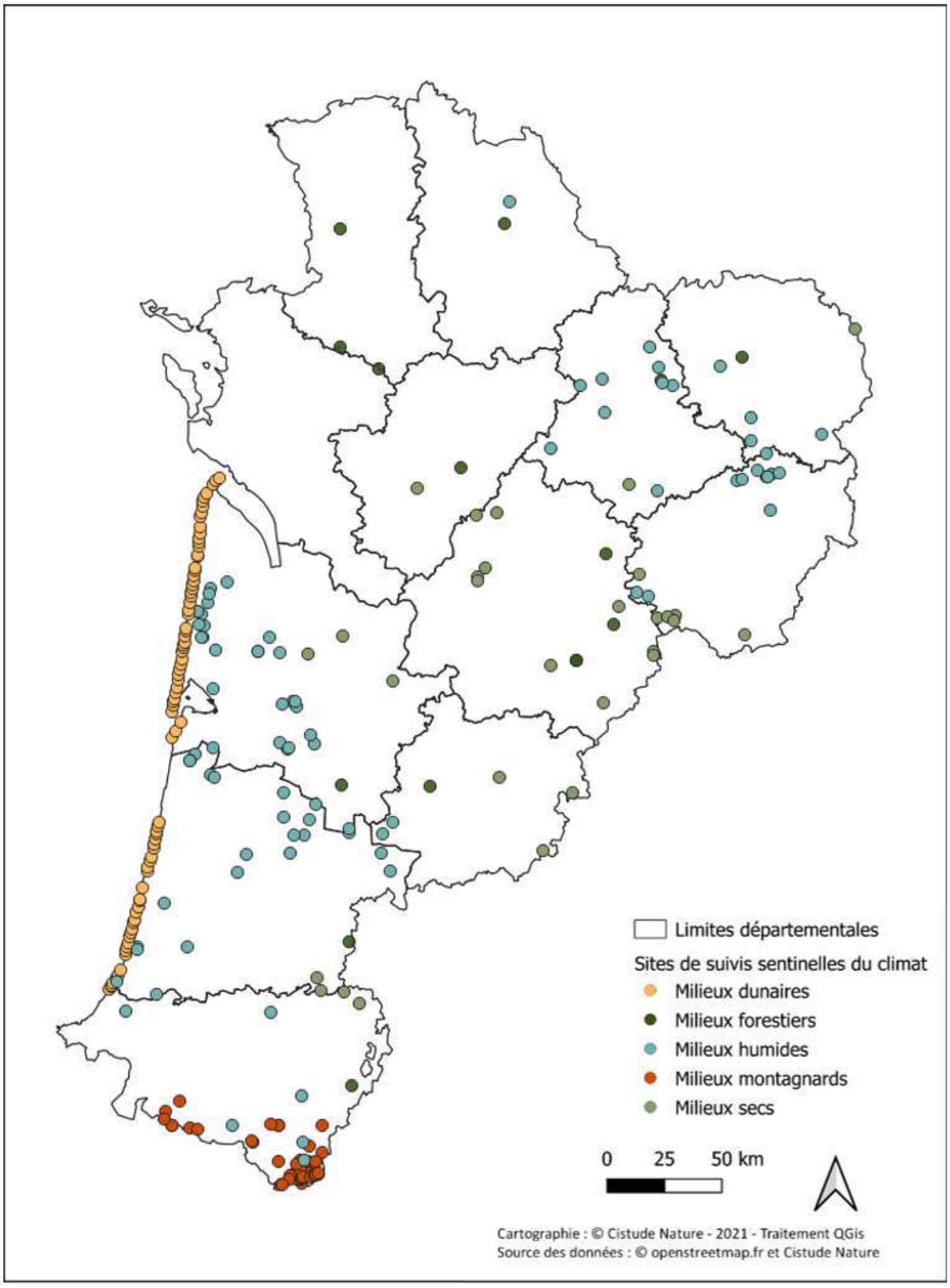
L'écophysiologie contribue à une vision globale des impacts du changement climatique sur les organismes et leurs réponses évolutives. Les stades de développement des espèces ont des plages d'accumulation d'énergie de croissance différentes reflétant une spécialisation en fonction des régimes dynamiques subis de niveaux de température, de l'évolution de l'habitat de protection et les caractéristiques de mode de vie. Leurs limites apparentes de température peuvent être modifiées quelque peu par acclimatation ou plutôt par adaptation évolutive. Les réponses thermocinétiques 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 de la Grenouille des Pyrénées, du Lézard de Bonnal et du Lézard catalan (MALLARD, 2019). Certaines espèces sont également étudiées en conditions contrôlées (rainettes, lézards et vipères) 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 issues des 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 (Données, Fig. 3) permettant de replacer ces écosystèmes observés dans l'espace alentour en étudiant le taux de dégradation environnant et les échanges avec les écosystèmes voisins (MALLARD, 2016a). En effet, dans

une zone donnée les conditions climatiques peuvent être favorables, mais si l'habitat de l'espèce est absent, elle n'y est théoriquement pas présente. En Nouvelle-Aquitaine, les données d'occupation du sol utilisées dans le projet permettant de calculer des indices paysagers proviennent de Corine Land Cover et du Référentiel aquitain d'OCcupation du Sol (thèse d'E. Lobry UMR PASSAGES/Cistude Nature).

L'ensemble de ces données permet d'analyser les trois effets spécifiques du changement climatique à savoir la répartition en abondance, la phénologie et l'écophysiologie des espèces sentinelles du climat. À partir de modèles climatiques et écologiques dans le temps et dans l'espace, une modélisation de la répartition des espèces face au changement climatique est réalisée afin de comprendre l'adaptation ou l'extinction locale des espèces dans les années à venir (Modélisation, Fig. 3).

3- Troisième étape « Agir » : les connaissances développées depuis 2016 dans le programme permettent de proposer des premières réflexions de stratégies de conservation dans l'objectif de protéger et prévenir l'extinction locale des espèces et en promouvoir la conservation ou la restauration (Fig. 3).



Sites de suivis sentinelles du climat par type de milieu en 2021

Fig. 5. Sites de suivis des sentinelles du climat validés en 2021.

- **Mobiliser une communauté d'acteurs autour de la donnée et de la modélisation**

La mobilisation d'une communauté rassemble différentes forces motrices intervenant dans la conservation de la biodiversité, ce sont les naturalistes, chercheurs, citoyens et décideurs (Fig. 6).

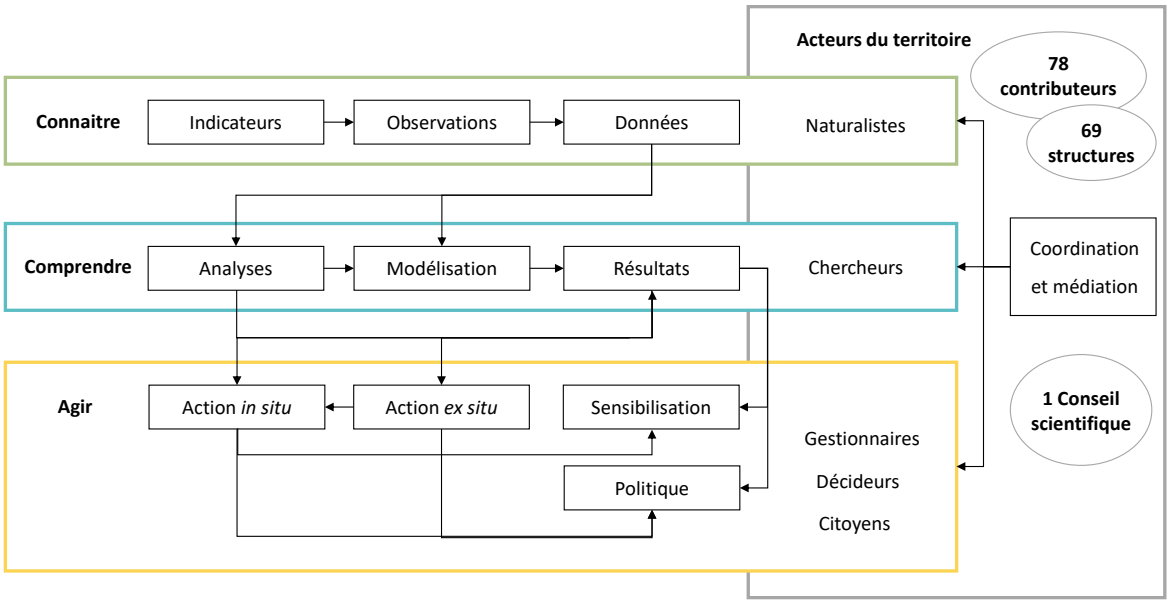


Fig. 6. Mobilisation des acteurs autour d'une démarche de recherche action selon le triptyque « connaitre-comprendre-agir ».

Connaitre : Les naturalistes font des observations sur des espèces biologiques et relèvent des données météorologiques locales. Comprendre : Ces données d'observation sont analysées par les chercheurs dans des modèles paramétrés pour corréler les variables biologiques de réponse des espèces aux variables caractérisant le changement climatique. Agir : Sur la base de ces connaissances, des actions *in situ* et *ex situ*, peuvent être développées appuyées par des démarches de sensibilisation des citoyens à la protection de la biodiversité et intégrées dans les stratégies de politiques locales.

Des obstacles immédiats sont rencontrés lors de l'acquisition et à la centralisation de données brutes pour la mise au format de la modélisation. Selon les espèces, les données recherchées peuvent être partielles, existantes mais hétérogènes. Elles peuvent être centralisées dans différentes bases de données avec différents attributs demandant une harmonisation des champs pour les rassembler. Les données peuvent être récupérées à partir d'observations tierces, non indexées, éparpillées entre différentes organisations. Ces données sont reliées à des métadonnées qui peuvent être à leur tour bien renseignées, hétérogènes ou manquantes. Selon l'échelle d'étude, les données peuvent être précises ou devenir floutées, soumises à des droits.

Les données opportunistes permettent de générer une masse de données importante répartie sur le territoire mais elles sont soumises à de nombreux biais qui ne sont pas repérés lors de l'observation. Ces données sont récoltées par des experts mais aussi par des amateurs liés à des sciences participatives. La validation des données est indispensable avant leur utilisation.

La pression d'observations peut être hétérogène selon le territoire et les espèces. Elle dépend des missions assignées aux structures naturalistes financées, des intérêts naturalistes (les espèces rares sont plus étudiées que les communes) et de la localisation des observateurs avancés et amateurs (observations plus importantes autour des grandes villes et dans les réserves et parcs protégés). Les pistes possibles de corrections sont la mise en place de sciences participatives ciblées pour acquérir

une masse de données importante de présence pour les espèces communes facilement identifiables et des données réparties sur un territoire plus vaste.

Une autre voie est de mettre en place un réseau de suivi scientifique réalisé par des experts pour récolter des données et obtenir une base de données structurée. En France, les naturalistes sont ceux qui récoltent le plus de données sur les espèces et qui ont des compétences de détermination avancées (Fig. 6). Cependant, ces données ne sont pas toujours liées à un protocole scientifique associé et à une analyse mathématique et statistique. L'enjeu est de créer ce lien entre les chercheurs qui réalisent les analyses et les naturalistes (Fig. 6). Dans le programme, des organisations naturalistes (conservatoires et associations) ainsi que des laboratoires de recherche (des Universités et laboratoires de recherche) ont été mobilisés pour la mise en place de protocoles scientifiques (Fig. 6). Leur travail concerne dès le départ la sélection du modèle biologique, les critères de choix des sites, la définition et la localisation des unités d'échantillonnage, les méthodes de comptages, les conditions météorologiques d'observations et autre variables environnementales (exemples caractéristiques du milieu). Une unité d'échantillonnage correspond à une unité de suivi, d'observations, de relevés sur un site, soit en pratique un transect, une placette, un quadrat, un point d'écoute, etc. Cette démarche devient un point de rencontre entre recherche et expertise, entre recherche fondamentale et appliquée, entre ceux qui modélisent et ceux qui expérimentent. La mise en pratique de cette mobilisation doit être associée à un compromis indispensable entre le contexte de terrain et les exigences scientifiques d'un protocole de suivi des espèces à long terme pour obtenir une base de données de qualité. Les consensus dans le programme ont été les suivants : des protocoles simples d'application s'intégrant dans les missions professionnelles des naturalistes, en phase avec la réalité de terrain que connaissent bien les naturalistes, des exigences de rigueur de réalisation du protocole. Des sorties sur le terrain avec les observateurs des mêmes taxons suivis ont été réalisées pour définir les mêmes conditions d'observation.

La base de données est ensuite un élément clé à l'exploitation des données en vue de leurs analyses et de la modélisation. La création d'un gabarit unique est un outil d'homogénéisation de la centralisation des données. En 2018, une forme standard de description des métadonnées et des données brutes a été développée à partir de l'analyse des besoins, du dictionnaire de données et d'un modèle conceptuel de données (MALLARD, 2018b). Cette réflexion de gabarit est basée sur le Système d'Information sur la Nature et les Paysages (SINP) déclinée au niveau régional par l'Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage (OAFS) et sur le référentiel taxonomique national pour la faune, la flore et la fonge de France métropolitaine et d'outre-mer (TaxRef). Depuis 2021, des modules de saisie des données protocolées du programme sont en cours de développement sur Geonature un outil open source développé par les parcs nationaux français. L'objectif à terme est de centraliser et informatiser toutes les données des suivis sentinelles du climat. Une base de métadonnées via des fiches de terrain complète le dispositif et permet de localiser précisément les unités d'échantillonnage (MALLARD, 2021c ; MALLARD, 2018b).

Les données environnementales sont également indispensables à acquérir pour étudier les effets des pressions dont celui du changement climatique sur les espèces sentinelles du climat, c'est-à-dire des données climatiques, géophysiques, physico-chimiques et les données d'occupation du sol. Ces différentes sources sont liées à des résolutions différentes et peuvent être adaptées pour modéliser l'ensemble des données à la même résolution.

La diffusion des informations induit la prise de conscience des acteurs qui sera d'autant plus importante que les travaux de recherche seront diffusés à différents niveaux qui s'imbriquent. Le programme propose des outils à destination de tous les publics. Ces outils permettent de montrer la science en construction et de faire comprendre l'idée que les résultats de la modélisation ne sont pas

une vérité. Ils sont tributaires du niveau des connaissances actuelles, des hypothèses posées, des données partielles existantes, des modèles choisis, des outils utilisés avec leur limites et renferment leurs incertitudes.

Les forces motrices, les décideurs, sont des acteurs de la mise en place des actions de conservation des espèces (Fig. 6). En France, la décentralisation consiste en un transfert de pouvoirs de décision de l'État à différentes entités liées à une échelle infranationale comme la région. Elle est ainsi une échelle pertinente pour l'action. Les financeurs du présent programme sont des acteurs dans la conservation à plusieurs échelles : l'Union Européenne, la Région Nouvelle-Aquitaine, le Département de la Gironde et le Département des Pyrénées-Atlantiques. L'objectif du programme est d'apporter les connaissances via des outils d'aide à la décision. Dans le programme, des réunions annuelles avec les décideurs présentent l'avancée du travail. L'efficacité, la diffusion de l'information réside dans la présentation d'exemples concrets de résultats sur le territoire. La science éclaire, accompagne et montre le chemin mais n'est pas décisionnelle. Les décideurs sont les garants du bien commun et de l'intérêt général. Avec cette connaissance, ces forces motrices peuvent impulser une démarche politique d'initiatives et d'expérimentations d'adaptation au changement climatique dans une démarche de transversalité du territoire.

Enfin, l'acteur central est le coordinateur (Fig. 6). Il se situe à l'interface entre la science et la société, reliant les décideurs, les citoyens, les experts naturalistes et les chercheurs. Le coordinateur guide les missions et affiche les priorités scientifiques et naturalistes. Il permet le développement d'un langage commun entre les acteurs. Il garantit la démarche scientifique et l'avancée technique du programme en mobilisant la communauté. Une démarche hypothético-déductive (combinaison de l'approche empirico-inductive « bottom-up » et déductive « top-down ») 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. L'objectif principal est de garantir l'intérêt général qui est l'objectif de la conservation de la biodiversité. Dans le programme, le coordinateur est « Cistude Nature » une association selon la loi 1901 agréée protection de la nature. Cet objectif correspond directement à l'essence même d'une association de protection de la nature.

• Structure de l'ouvrage

Dans le cadre de cette démarche de recherche en écologie et biologie de la conservation, 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, Fig. 7) les espèces sentinelles du climat sensibles au changement climatique.

Chaque chapitre est associé à des indicateurs biologiques de milieux et habitats spécifiques :

- Communautés végétales des dunes littorales non boisées, des pelouses sèches calcicoles, des tourbières, landes tourbeuses et bas-marais acidiphiles, des lagunes du plateau landais, des rives d'étangs arrière-littoraux, de forêts à Hêtre de plaines (Chapitre 1 et 2)

- les lépidoptères des pelouses sèches, de landes humides et des pelouses de montagne (Chapitre 3), une étude spécifique sur la phénologie de *Phengaris alcon* écotype « *alcon* » (Denis &Schiffermüller, 1775) – Azuré des mouillères des landes et prairies humides tourbeuses à paratourbeuses (Chapitre 4)

- Leucorrhines et cortège d'odonates associé des lagunes des Landes de Gascogne (Chapitre 5)

– *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1767) et le cortège des orthoptères associé des prairies et pelouses de montagne (Chapitre 6)

– *Hyla molleri* (Bedriaga, 1889) – Rainette ibérique des lagunes du triangle landais et *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) – Rainette verte des mares des landes et du bocage Picto–limousin (Chapitre 7)

– *Rana pyrenaica* (Serra–Cobo, 1993) – Grenouille des Pyrénées des torrents de montagne (Chapitre 8)

– *Timon lepidus* (Daudin, 1802) – Lézard ocellé des dunes grises du littoral aquitain (Chapitre 9)

– *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) – Lézard vivipare des landes humides et tourbières de Nouvelle–Aquitaine (Chapitre 10)

– *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) – Lézard de Bonnal et les lézards gris des affleurements et éboulis rocheux de montagne (Chapitre 11)

– *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) – Vipère péliade et les vipères des landes humides d'altitude (Chapitre 12)

– *Marmota marmota* (Linnaeus, 1758) –Marmotte des Alpes des pelouses et rocailles pyrénéennes (Chapitre 13)

Les chapitres sont constitués des parties suivantes :

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

– §.2) le matériel et les méthodes mis en place dans le cadre de la modélisation corrélative de la répartition des espèces (échelle macroclimatique et écologique) concernant les suivis naturalistes des espèces et du réseau de stations météorologiques sur des sites d'études (échelle mésoclimatique et écologique), l'identification des niches thermiques et/ou hydriques des espèces (échelle microclimatique et écologique),

– §.3) les résultats de 2017 à 2021 sur les cartes de répartition des espèces face au changement climatique et les variations interannuelles des espèces en lien avec le climat,

– §.4) une discussion permettant d'aboutir à des pistes d'hypothèses pour les trois effets spécifiques du changement climatique sur la répartition, la phénologie et l'écophysiologie des espèces sentinelles du climat.

À travers le développement de connaissances de 2016 à 2021, des premières pistes de réflexions d'actions sont proposées suivant le concept de la Biologie de conservation appliquée.

Enfin la dernière partie (Partie VI. Le 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.

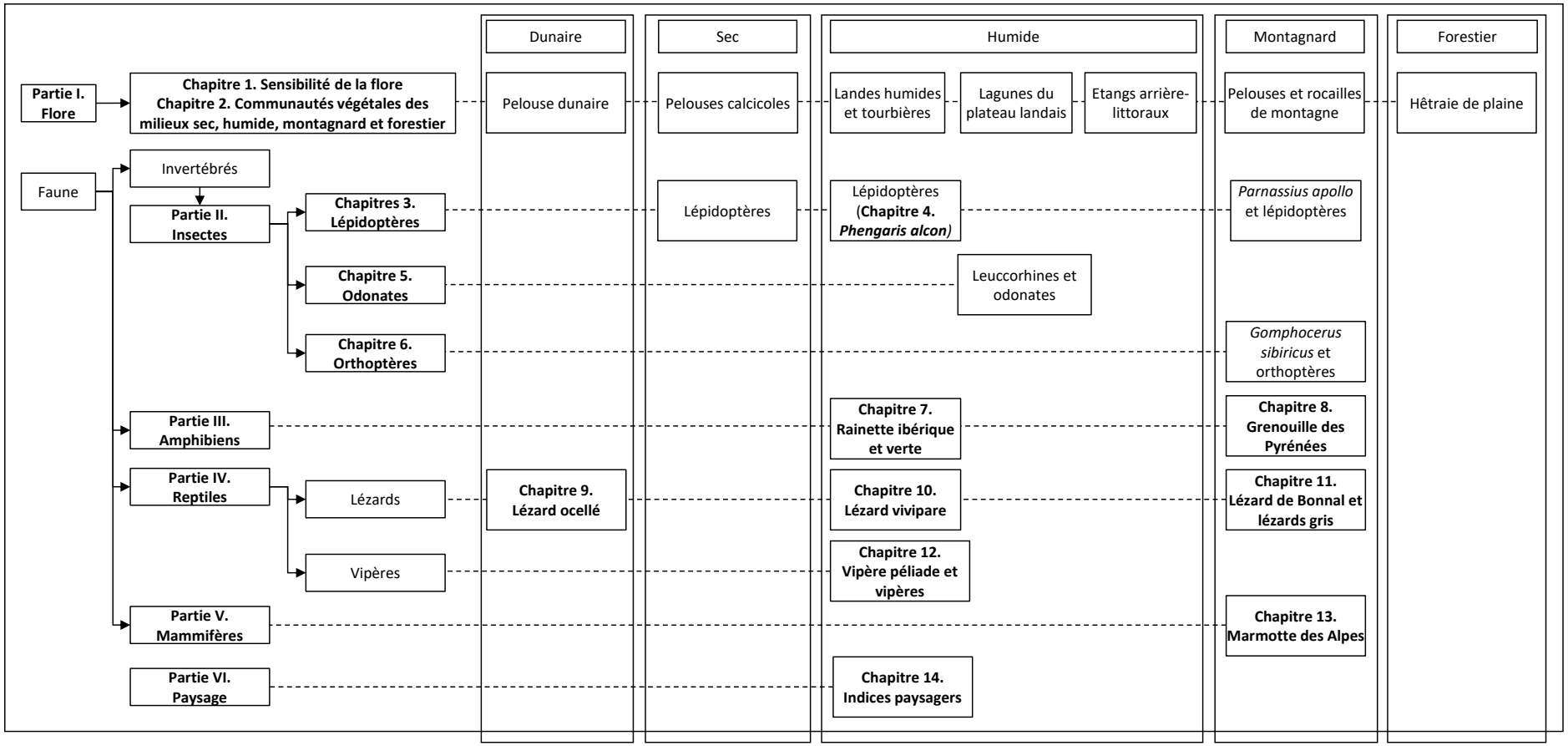


Fig. 7. Plan de l'ouvrage Tome X : Réponses des espèces face au changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine.

Partie I. La Flore



Chapitre 1. Sensibilité de la flore de Nouvelle-Aquitaine au changement climatique

Auteurs : *Rémi David, Kévin Romeyer,* ***Contributeurs :*** *Sylvain Bonifait, Aurélien Caillon, Nicolas Leblond, Grégory Caze*

Résumé

L'un des objectifs définis pour la flore depuis le commencement du programme des « Sentinelles du Climat » était de parvenir à déterminer des indices de sensibilité climatique relatifs à chacune des espèces végétales de la région Nouvelle-Aquitaine. Ces indices ont pu être produits à l'issue d'une phase de projection de la répartition spatiale de 2181 espèces végétales. Ces résultats ont ensuite été réemployés pour générer des cartes d'évolution de plusieurs indicateurs et ainsi permettre de proposer des hypothèses quant à l'évolution de la flore régionale, en fonction des différents scénarios envisagés pour les changements climatiques futurs. Il ressort de ces résultats quelques enseignements principaux.

Concernant l'évolution des aires de répartition des espèces, les projections pour l'horizon lointain (2070-2100) aboutissent en fonction des trois scénarios d'émission de GES retenus à des taux d'extinction (perte de plus de 99% de l'aire de répartition potentielle par rapport à l'actuel) des espèces végétales allant de 0,1% du cortège floristique pour le RCP2.6 à 3,2% pour le RCP8.5. Si l'on s'intéresse à la proportion d'espèces atteignant des niveaux de répartition critiques (perte de plus de 90% de l'aire de répartition potentielle par rapport à l'actuel), se sont alors 0,6% des espèces qui seraient concernés pour le RCP2.6 et jusqu'à 10,7% du cortège initial pour le RCP8.5.

À l'opposé, toute une autre partie des plantes de Nouvelle-Aquitaine connaîtraient de leur côté plutôt une extension de leur aire de répartition spatiale potentielle. Ce cas de figure correspondrait même à la majorité des espèces, avec 58,6% des plantes concernées pour le RCP2.6 et 55,2% pour le RCP8.5.

Pour les territoires de Nouvelle-Aquitaine, le bilan global qui résulterait de ces évolutions serait celui d'une augmentation de la richesse spécifique dans la plupart des mailles 1x1 km de la région, avec toutefois des tendances locales qui pourraient s'opposer. Ainsi, la richesse spécifique devrait globalement augmenter pour les zones situées sur l'axe sud-est/nord-ouest de la région, entre les parties orientales de la Dordogne et du Lot-et-Garonne et la plupart des zones comprises entre Poitou-Charentes et Gironde. Elle devrait en revanche décroitre sur la majeure partie du Limousin et aux altitudes moyennes des vallées d'Aspe et d'Ossau.

Les zones de plus grande stabilité des cortèges floristiques vis-à-vis de la période actuelle se concentrent autour du plateau de Millevaches, dans les hautes vallées pyrénéennes, le Périgord noir entre Vézère et Dordogne, le piémont basque, le littoral charentais et le Pays de Serres entre les vallées du Lot et de la Garonne. À l'échelle de l'ensemble de la région Nouvelle-Aquitaine et à l'horizon de la fin du XXI^{ème} siècle cela correspondrait, pour le scénario le moins émissif, à des cortèges floristiques dans lesquels les espèces déjà présentes au cours de la période actuelle représenteraient près du double de celles nouvellement installées au sein des mailles. Pour le scénario intermédiaire, on obtiendrait des cortèges pour moitié composés d'espèces nouvellement arrivées dans les mailles et,

pour le scénario le plus émissif, des cortèges composés de près de deux fois plus de nouvelles espèces que d'espèces déjà en place actuellement.

Pour interpréter ces résultats, il ne faut néanmoins pas perdre de vue les diverses limites associées à cette étude. En premier lieu, il faut rappeler que ni les capacités de migration des espèces végétales, ni les continuités ou discontinuités écologiques tout au long de leur parcours théorique de migration ne sont pris en compte dans ces modèles. De même, les multiples interactions biotiques qui surviendraient, non seulement au cours de la migration mais aussi au sein des zones d'arrivée, ne sont pas intégrées aux différentes étapes du processus de production de ces cartes d'indicateurs.

Enfin, les tendances mises en lumière par ces résultats devraient nous permettre d'approfondir les réflexions sur les différentes approches de la conservation et de la gestion du patrimoine naturel. Dans cette optique, il est proposé ici de cibler en premier lieu les zones de plus grande stabilité des cortèges floristiques, pour favoriser le maintien d'écosystèmes fonctionnels déjà connus qui seraient à même de perdurer malgré les importants changements climatiques qui surviendraient au cours du XXI^{ème} siècle.

Mots-clés : changement climatique, évolution, flore, modélisation, OBV-NA, projections, répartition, SDM, sensibilité, végétations.

1.1 Introduction

L'un des objectifs définis pour la flore depuis le commencement du programme des « Sentinelles du Climat » était de parvenir à déterminer des indices de sensibilité climatique relatifs à chacune des espèces végétales de la région Nouvelle-Aquitaine. Au fil des chapitres concernant la flore dans les précédents tomes du programme (DAVID, 2018) ; DAVID & ROMEYER, 2019 in Mallard (2019) ; ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)), une méthodologie visant *in fine* à produire ces indices a progressivement été établie.

La méthode ainsi développée requiert de multiples étapes dont l'une des principales correspond à la création de modèles de répartition potentielle des espèces végétales en Nouvelle-Aquitaine. Différents choix techniques ont été testés et discutés, dans l'objectif de rendre ces reconstructions le plus robustes et réalistes possible. Les paramètres évalués concernaient notamment les variables environnementales qui sont à la base de la détermination statistique de la niche écologique de chaque espèce. Le niveau de la corrélation spatiale entre elles a par exemple mené à un choix plus restreint parmi ces variables, tout en veillant toutefois à conserver des données pour chacun des grands types de facteurs influant sur le développement des plantes (DAVID & ROMEYER, 2019 in Mallard (2019)).

Les données d'occurrence des espèces ont bien sûr retenu particulièrement notre attention. Les différents biais inhérents à la production et au rassemblement de grandes quantités de données naturalistes (4,5 millions de données flore, issues de la base de données obv-na.fr) ont été détaillés et des solutions ont été proposées pour tenter de restreindre au maximum leur impact sur la qualité des modèles de répartition spatiale des espèces. De nouvelles méthodes visant à pallier ces difficultés sont d'ailleurs développées dans la présente étude, en complément de celles déjà mises en place dans les tomes précédents (DAVID & ROMEYER, 2019 in Mallard (2019)).

Le choix du type de modèle utilisé (Maxent, (PHILLIPS *et al.*, 2006), ainsi que ceux relatifs à ses multiples options de paramétrage, ont également fait l'objet de diverses phases d'essais et de validation pour aboutir à la méthode retenue ici. Cette méthode avait déjà permis de produire des exemples de cartes de répartition potentielle pour un lot de cinquante plantes caractéristiques de

milieux jugés sensibles *a priori* aux changements climatiques futurs (DAVID & ROMEYER, 2019 in Mallard (2019)).

Ces cartes, générées à la fois pour la période actuelle et pour les trois horizons temporels retenus dans les projections climatiques du GIEC (Groupe Intergouvernemental pour l'Etude du Climat), avaient ensuite été comparées entre elles dans le but de mettre en évidence des dynamiques spatiales d'évolution pour chacune des espèces sélectionnées (ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)). La synthèse régionale de ces évolutions avait alors servi de base à la création d'un indice de sensibilité climatique pour chaque plante, relatif à l'horizon de temps et au scénario d'émission de gaz à effet de serre concerné. Un seul de ces scénarios avait jusqu'à présent été étudié, le scénario RCP4.5 qui correspond à un niveau d'émissions « intermédiaire ».

Dans la présente étude, nous développerons les résultats obtenus pour trois scénarios d'émissions (RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5, soit des niveaux d'émissions respectivement « faibles », « intermédiaires » et « forts ») et trois horizons de temps (H1, H2 et H3, correspondant respectivement aux périodes 2021–2050, 2041–2070 et 2071–2100). De plus, les analyses ne porteront plus cette fois sur un lot d'espèces sélectionnées à titre d'exemple mais sur l'ensemble du cortège floristique de Nouvelle-Aquitaine, à l'exclusion de certaines plantes mises de côté pour ne pas biaiser l'analyse des tendances d'évolution pour la flore en général. La combinaison des résultats obtenus pour 2181 espèces végétales en fonction de ces scénarios et horizons mène donc à neuf futurs possibles pour la flore régionale.

1.2 Matériel

1.2.1 Filtres sur les espèces :

La flore de Nouvelle-Aquitaine comporte 3740 taxons recensés au rang spécifique en 2020 (OBV-NA, 2021). Cependant, les niveaux de connaissance ne sont pas équivalents entre chacune de ces espèces. Cette connaissance combine à la fois le nombre de données d'occurrences relevées pour chaque plante sur le terrain et la représentativité de la répartition de ces données par rapport à l'extension réelle ou supposée de l'espèce. La qualité des modèles de niche repose en premier lieu sur le nombre, la représentativité et la fiabilité des données d'observation. Pour cette raison, un certain nombre d'espèces ont dû être écartées en amont de l'étape d'élaboration des cartes et indices de synthèse.

Le premier filtre appliqué est logiquement celui du nombre de mailles de 1x1km associées à au moins une observation de l'espèce. Ainsi, toutes les espèces présentant moins de 10 mailles d'occurrence pour l'ensemble de la région ont été retirées d'office, car la qualité des projections de répartition, actuelles comme futures, est jugée insuffisante. Pour les espèces présentant entre 10 et 20 mailles d'occurrence, seules celles associées à des données affichant une répartition supposée cohérente et représentative de la réalité de leur extension géographique régionale ont été maintenues, en général des espèces à la répartition assez agglomérée et caractéristiques de milieux assez particuliers pour la région (ex : espèces subalpines présentes uniquement dans les hautes vallées pyrénéennes). Ce sont ainsi 1240 espèces qui sont directement écartées.

Un second filtre est ensuite appliqué, celui de la naturalisation des populations. Les espèces principalement ou exclusivement plantées ou cultivées, n'étant pas capables de se maintenir naturellement dans les milieux (ex : Maïs, Pavot de Californie, Laurier rose, etc.) et dont les mentions sont hétérogènes, ont également été écartées. En revanche, les espèces exotiques naturalisées, observées en conditions spontanées, ont été conservées.

Autre facteur d'exclusion possible, des soucis d'ordre taxinomique peuvent exister pour certains taxons, c'est-à-dire des problèmes de nomenclature ou de validation d'observations (confusions récurrentes entre espèces, sous-espèces, etc.). Dans ces cas, les données de présence ont une fiabilité trop limitée, que ce soit en termes de représentativité géographique ou écologique. On aboutit alors généralement à des incohérences notables lors de la phase de modélisation de la niche écologique pour ces taxons et donc à des projections d'aires de répartition potentielle biaisées, qui plus est pour les projections d'évolutions futures. De ce fait, les espèces concernées ont elles-aussi été mises de côté.

Enfin, la reconstruction de la niche écologique d'un groupe d'espèces a particulièrement posé problème et mené à des projections aberrantes. Il s'agit des espèces strictement littorales associées à des écosystèmes de dunes ouvertes, de prés salés ou d'estuaires. La piètre qualité des reconstructions s'explique généralement par le manque de variables environnementales spécifiques à ces milieux, notamment des variables liées à la salinité des sols, des embruns et du milieu en général ; ainsi qu'à certains paramètres édaphiques qui peuvent également exercer de fortes contraintes sur le développement des plantes caractéristiques de ces environnements. Malgré l'intérêt patrimonial de la flore de ces milieux à l'échelle régionale, il n'a donc pas toujours été possible de prendre en compte ces espèces dans cette étude. Des modèles spécifiques pourront être développés pour les systèmes littoraux afin d'évaluer de façon cohérente l'évolution potentielle des espèces qui y sont inféodées.

Une fois tous ces différents types de filtres mis bouts à bouts, parmi les espèces totalisant plus de 20 mailles de présence avérée sur le terrain, ce sont donc 319 espèces qui ont aussi été écartées du jeu de données de départ. L'élaboration des cartes et indices de synthèse, visant à décrire l'évolution de la flore régionale au cours du siècle à venir, a donc finalement été réalisée sur la base de 2181 espèces végétales. Cette diminution du nombre d'espèces prises en compte, passant de 3740 à 2181, apparaît assez drastique. Toutefois, dans l'optique de procéder à des analyses de synthèse croisant des milliers d'espèces et dont l'objectif affiché était de déterminer des tendances à l'échelle de l'ensemble de la flore régionale, il semble préférable de procéder à un tri plutôt approfondi des données en amont, pour ne pas aboutir à des conclusions potentiellement erronées du fait de biais pourtant identifiés et techniquement évitables. De plus, le nombre toujours très conséquent d'espèces prises en compte reste suffisant pour attester de la robustesse des conclusions qui pourraient ressortir de l'analyse des tendances prédites pour les différents scénarios d'émissions et horizons temporels étudiés ici.

1.2.2 Variables environnementales

Les modèles corrélatifs tel que celui utilisé pour cette étude nécessitent de disposer d'un certain nombre de couches d'information géographique relatives aux principaux paramètres (édaphiques, climatiques, hydrologiques, etc.) qui permettent de reconstruire statistiquement la niche écologique de chaque espèce. Un total de 35 variables environnementales (dont 14 climatiques) avait été sélectionnées (ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)). Pour cette dernière mouture, une nouvelle variable, décrivant le couvert dunaire de la région, a été ajoutée aux précédentes pour tenter de mieux contraindre la répartition potentielle prédite pour les espèces strictement associées à ce type de milieux. Comme décrit précédemment (cf. §2.1 filtres espèces), malgré l'adjonction de cette nouvelle variable environnementale, les projections pour ces plantes n'ont pas toujours abouti à des résultats satisfaisants et un certain nombre d'entre-elles ont tout de même dû être écartées de l'analyse des tendances générales d'évolution de la flore.

1.3 Méthodes

1.3.1 Produire des projections de la répartition potentielle future des espèces végétales

Les projections de répartition potentielle des espèces, pour la période actuelle comme pour les différents horizons temporels définis pour l'étude, ont été réalisées grâce au modèle MaxEnt (PHILLIPS *et al.*, 2006). La plupart des choix de paramétrages nécessaires à son bon fonctionnement, et particulièrement à son adaptation au jeu de données rassemblé ici, ont déjà évalués, discutés et sélectionnés dans les chapitres « Flore » des précédents tomes du programme des « Sentinelles du Climat » (DAVID, 2018 ; DAVID & ROMEYER, 2019 in Mallard (2019) ; ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)).

Dans cette étude, deux nouveaux types de paramètres ont tout de même été étudiés. Le premier vise à tenter de réduire au maximum les impacts des biais de prospection à l'échelle de la région. Le second quant à lui est relatif à la transformation des résultats du modèle, fournis par le calcul sous la forme d'un gradient complet de probabilités de présence pour chaque maille de 1x1km allant de 0 à 100%, en une information binaire de présence/absence potentielle.

Concernant le premier point, c'est-à-dire la diminution du biais de prospection, deux solutions, différentes mais complémentaires, sont proposées. La première consiste en une désagrégation des données d'occurrence (PHILLIPS *et al.*, 2009 ; BORIA *et al.*, 2014 ; FOURCADE *et al.*, 2014 ; HIJMANS & ELITH, 2019). On effectue pour cela une sélection des données de présence par mailles de 1x1 km. Certaines seront conservées et serviront de base pour la modélisation de la niche écologique de l'espèce puis la projection spatiale de ses probabilités de présence. D'autres seront mises de côté pour tenter de diminuer l'impact des zones les mieux prospectées dans le calcul. En pratique, on ne conserve que la maille de 1x1km qui correspond à l'observation la plus récente de la plante dans une maille de 2x2km l'englobant. Compte-tenu du nombre très conséquent de données au départ, la perte d'information potentielle qui résulte de ce tri est sensée être largement compensée par les gains obtenus en termes de rééquilibrage spatial des données de présence à l'échelle de la région.

La seconde option proposée pour réduire le biais de prospection consiste à opérer un débiaisement par une carte de cette pression d'observation elle-même. Une telle carte n'existant pas à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine avec une résolution d'un kilomètre carré, c'est la carte de répartition potentielle de *Plantago lanceolata*, elle-même issue d'une première modélisation, qui a été utilisée. En effet, lorsque la donnée de pression d'observation fait défaut, ou du moins ne correspond pas aux besoins de l'étude (résolution, couverture spatiale complète de la zone d'étude), il est recommandé d'utiliser la projection spatiale obtenue pour l'une des espèces les plus communes et ubiquistes comme proxy de cette pression (DUDÍK & SCHAPIRE, 2006 ; ELITH *et al.*, 2010). L'espèce en question étant supposée présente sur l'intégralité du territoire, sa niche écologique devrait logiquement recouvrir l'ensemble de la gamme des valeurs possibles dans la région pour toutes les variables environnementales disponibles. Une faible affinité pour les conditions rencontrées dans certaines parties du territoire reflètera donc bien plus un déficit de prospection dans ces zones qu'une réelle diminution de probabilité de présence de la plante. Le résultat de sa projection pourra donc être utilisé comme un indice de la complétude de l'inventaire floristique. Cet indice est ensuite utilisé lors des modélisations de l'ensemble des autres espèces végétales, de façon à opérer une pondération spatiale des résultats sensée diminuer le biais de prospection initial.

L'autre point original abordé dans cette étude par rapport aux éditions précédentes est celui de la méthode employée pour transformer les probabilités de présence pour chaque espèce au sein des

mailles en une information binaire de présence/absence potentielle. En effet, pour déterminer l'évolution de l'aire de répartition d'une plante entre deux périodes, une première étape indispensable consiste à fixer les limites géographiques de cette aire. Pour cela, il est nécessaire de choisir une valeur au sein du gradient de probabilité. Cette valeur sera utilisée comme un seuil au-dessus duquel la présence potentielle de l'espèce est supposée. A l'inverse, les mailles associées à des valeurs situées en deçà de ce seuil seront associées à une absence potentielle de cette plante. Ce choix d'un seuil s'avère être un des facteurs les plus déterminants vis-à-vis des résultats obtenus pour l'étude des évolutions de la couverture spatiale des espèces (NENZÉN & ARAÚJO, 2011 ; NORRIS, 2014). L'utilisation d'une valeur unique pour différentes espèces est souvent utilisée du fait de la grande commodité de ce choix, ce qui fut d'ailleurs le cas lors de notre précédente étude (ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)). Elle devrait cependant être évitée lorsqu'un seuil basé sur les critères de spécificité et de sensibilité peut être obtenu (MEROW *et al.*, 2013). De nombreuses méthodes ont été testées et comparées dans la littérature (JIMÉNEZ-VALVERDE & LOBO, 2007 ; LIU *et al.*, 2016). Il ressort de ces évaluations que la méthode visant à maximiser la somme des indices de sensibilité (bonne détection des présences avérées attestée par un faible nombre de faux négatifs) et de spécificité (faible nombre de faux positifs qui traduit une limitation efficace de l'aire prédite) lors de la phase de test semble généralement obtenir de meilleurs scores lors des tests que les autres méthodes disponibles dans le modèle MaxEnt. C'est donc le seuil MTSS (Maximum Test Sensitivity plus Specificity) relatif à chaque espèce qui a été appliqué ici aux probabilités de présence pour évaluer la dynamique de leurs aires de répartition potentielles entre l'actuel et les différentes combinaisons de scénarios d'émissions de GES et d'horizons temporels.

1.3.2 Analyser l'évolution des répartitions potentielles futures des espèces végétales

• Générer des cartes d'évolution pour chacune des plantes

Les cartes de probabilité de présence de chacune des espèces une fois seuillées, et donc transformées en cartes binaires de présence/absence potentielles, il devient possible de comparer les aires de répartition potentielle prédites pour les différents futurs possibles avec celle obtenue pour la période actuelle. On génère ainsi neuf nouvelles cartes pour chaque espèce, dites cartes d'évolution régionale, et relatives aux combinaisons possibles des différents scénarios et horizons (ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)).

• Déduire des tendances générales pour l'ensemble des plantes

À partir de l'ensemble des cartes d'évolution régionale obtenues pour chacune des 2181 plantes étudiées, il est possible de dresser un bilan statistique descriptif des gains et des pertes de superficie des aires de répartition pour l'ensemble du cortège floristique de Nouvelle-Aquitaine, ou du moins pour l'ensemble des espèces retenues dans ce cortège (cf. § 2.1). Les quantiles et la médiane donnent ainsi une image des tendances d'évolution prédites pour les espèces.

1.3.3 Analyser l'évolution des cortèges floristiques sur les territoires de Nouvelle-Aquitaine

- **Générer des cartes d'évolution pour chacun des indicateurs**

Une fois les cartes d'évolution régionale de la répartition potentielle obtenues pour l'ensemble des espèces, il est possible de générer de nouvelles cartes synthétisant ces résultats en quelques indicateurs pour l'ensemble du cortège. Les indicateurs retenus permettent dans un premier temps de décrire la somme des espèces nouvellement présentes sur chaque maille (gains), la somme des espèces qui ne seraient plus présentes sur chaque maille (pertes), ainsi que la somme des espèces qui maintiendraient leur présence sur chaque maille (maintien).

A partir de ces trois premiers indicateurs, on peut en déduire de nouveaux qui reflètent les tendances des territoires en matière de turnover (somme des gains et des pertes pour chacune des mailles), de bilan pour la richesse spécifique (comparaison des gains et des pertes pour chacune des mailles) et de stabilité des cortèges (ratio entre maintien et turnover, c'est-à-dire entre le nombre d'espèces qui se maintiennent et le nombre d'espèces qui changent par rapport à l'actuel).

Les formules pour calculer les valeurs pour ces indicateurs pour chacune des mailles sont décrites ci-dessous :

Tab. I. ***Gains*** *= nombre d'espèces potentiellement présentes dans le futur qui ne sont pas encore présentes pour l'actuel*
Tab. II. ***Pertes*** *= nombre d'espèces potentiellement présentes pour l'actuel qui ne seront plus présentes dans le futur*
Tab. III. ***Maintien*** *= nombre d'espèces potentiellement présentes à la fois pour l'actuel et pour le futur*
Tab. IV. ***Turnover*** *= Gains + Pertes*
Tab. V. ***Bilan Richesse Spécifique*** *= Gains - Pertes*
Tab. VI. ***Stabilité*** *= Maintien / Turnover*

- **Déduire des tendances générales pour l'ensemble de la région**

De la même façon que pour l'évolution des répartitions spatiales potentielles des espèces, il est possible de tirer un bilan statistique descriptif des évolutions pour les différents types d'indicateurs. Les quantiles et la médiane permettent alors de décrire les principales tendances observées pour les territoires de Nouvelle-Aquitaine.

1.4 Résultats

1.4.1 Évolution des répartitions potentielles futures des espèces végétales

- **Cartes d'évolution des répartitions potentielles futures par espèce en fonction des scénarios et horizons**

Les cartes d'évolution de la répartition spatiale potentielle de chacune des 2181 espèces sélectionnées pour cette étude sont un résultat intermédiaire et ne sont pas présentées ici (Annexe 34). Des exemples sont fournis pour 50 espèces caractéristiques des différents milieux qui peuvent être rencontrés dans la région dans le tome précédent des Sentinelles du climat (ROMEYER & DAVID, 2020 in Mallard (2020)).

- **Tendances générales pour l'ensemble des plantes en fonction des scénarios et horizons**

Des cartes d'évolution de la répartition spatiale potentielle de chaque espèce, on déduit des tendances générales d'évolution de la répartition spatiale pour l'ensemble de la flore de Nouvelle-Aquitaine, du moins pour les 2181 espèces sélectionnées pour cette étude. Il ressort de ce bilan qu'une majorité d'espèces voient leurs aires de répartition potentielle s'étendre sur le territoire, puisque toutes les valeurs médianes (Q2) des boîtes à moustaches pour l'ensemble des 9 combinaisons scénario/horizon, sans exception, présentent des valeurs positives, de l'ordre de +7% à +18% environ (Tab. VII).

En termes d'effectifs, sur les 2181 espèces étudiées ce sont entre 55 et 65 % des espèces végétales qui présenteraient une dynamique en progression en Nouvelle-Aquitaine, dont 9 à 31 % selon les futurs envisagés verraient même leur aire de répartition connaître un doublement ou plus (Tab. IX).

Cette dynamique générale en progression ne doit cependant pas masquer de fortes régressions pour toute une autre partie des espèces. On observe en effet qu'un nombre non négligeable de plantes pâtiraient fortement de modifications climatiques de l'ampleur de celles prédites pour les horizons moyen et lointain des scénarios 4.5 et 8.5. Les aires de répartition potentielle de ces espèces atteignent des seuils critiques (moins d'un dixième de leur aire actuelle qui demeurerait favorable à leur maintien) pour près de 10% des plantes étudiées pour l'horizon lointain du RCP8.5, le plus pessimiste. Cette proportion est ramenée à un peu plus de 4% pour le RCP4.5. Cela représente respectivement 234 et 94 espèces végétales qui verraient leur avenir très clairement compromis dans la région (Tab. VIII). Une extinction totale ou quasi-totale (0 à 1% de l'aire de répartition actuelle) serait même à envisager pour 37 plantes (1,7% du cortège) à l'horizon lointain du RCP4.5 et 69 plantes (3,2% du cortège) au même horizon du RCP8.5.

Tab. VII. Quantiles, minimums et maximums pour les pourcentages d'évolution de l'aire de répartition potentielle des espèces (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Aire %	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	-100%	-100%	-100%	-100%	-100%	-100%	-100%	-100%	-100%
Q1	-9,07%	-20,48%	-16,97%	-14,83%	-12,33%	-43,99%	-16,09%	-35,27%	-66,03%
Q2	15,57%	11,9%	7,66%	8,89%	11,33%	20,26%	7,88%	16,39%	18,26%
Q3	49,94%	55,38%	45,11%	36,9%	43,76%	107,36%	38,06%	91,53%	135,82%
max	12094%	17939%	10500%	7728%	9890%	47622%	7149%	39705%	153572%

Tab. VIII. Nombres d'espèces en fonction de différents seuils d'évolution de leur aire de répartition potentielle

Espèces	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
Extinction	2	4	2	2	2	37	4	26	69
Critique	9	25	13	10	9	94	9	88	234
régression	749	886	902	863	827	928	909	937	978
progression	1432	1295	1279	1318	1354	1253	1272	1244	1203
doublement	219	336	274	200	251	576	205	508	676

Tab. IX. Pourcentages d'espèces en fonction de différents seuils d'évolution de leur aire de répartition potentielle

Espèces %	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
extinction	0,1%	0,2%	0,1%	0,1%	0,1%	1,7%	0,2%	1,2%	3,2%
critique	0,4%	1,1%	0,6%	0,5%	0,4%	4,3%	0,4%	4,0%	10,7%
régression	34,4%	40,6%	41,4%	39,6%	37,9%	42,5%	41,7%	42,9%	44,8%
progression	65,6%	59,4%	58,6%	60,4%	62,1%	57,5%	58,3%	57,1%	55,2%
doublement	10,0%	15,4%	12,6%	9,2%	11,5%	26,4%	9,4%	23,3%	31,0%

Enfin, il faut souligner que l'ensemble des plantes les plus rares de Nouvelle-Aquitaine (espèces dont la présence avérée sur le terrain concerne moins de 10 mailles de 1x1 km) ont été exclues de cette étude car il n'était pas possible techniquement de produire des cartes de répartition potentielle jugées suffisamment fiables et robustes. Cet ensemble de plantes représente 1240 espèces, auxquelles il faut ajouter les 319 autres plantes, relativement rares pour certaines et exclues du fait de la difficulté à reconstruire statistiquement leur niche écologique. On aboutit donc à un total de 1559 espèces pour lesquelles aucune tendance ne peut être proposée en l'état. Néanmoins, l'extrême rareté de la plupart

d'entre-elles provient généralement de leur spécialisation vis-à-vis de types de milieux et de conditions écologiques et climatiques bien particulières (espèces souvent sténoèces), ce qui laisse augurer de grandes difficultés pour elles à s'adapter aux changements de grande ampleur qui sont attendus dans le futur. Les informations sur les dynamiques de populations (tendances passées et perspectives futures) détaillées dans les listes rouges régionales pourraient indiquer la proportion de ces espèces potentiellement contraintes,

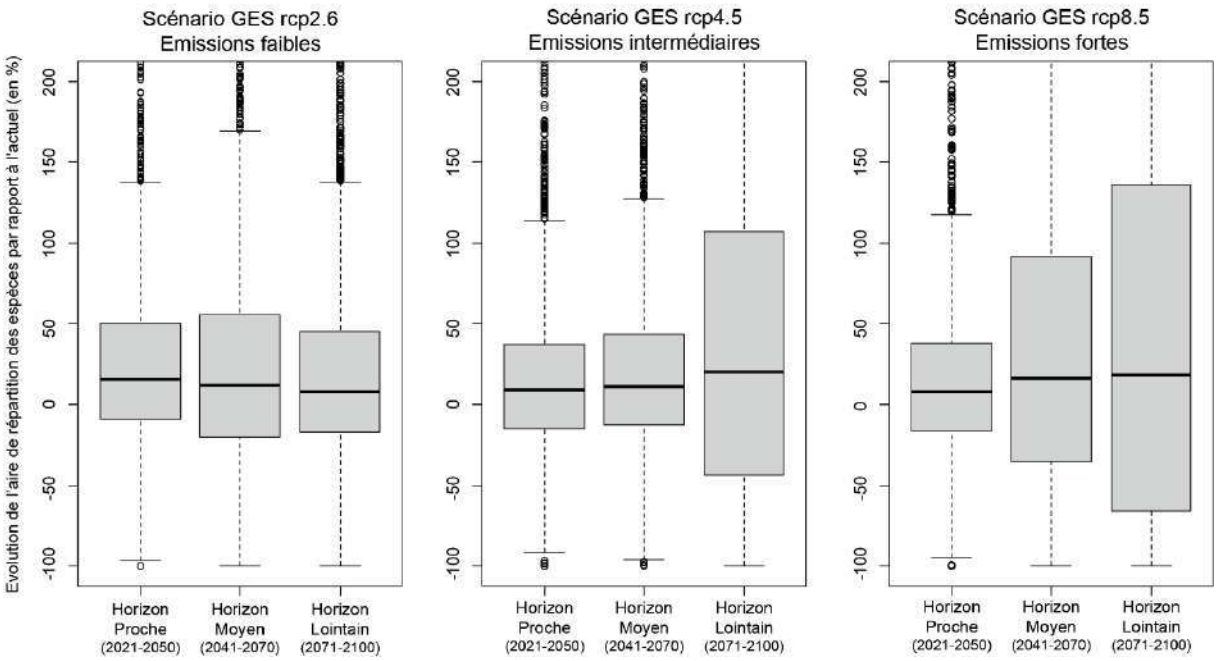


Fig. 8. Boites à moustaches des pourcentages d'évolution de l'aire de répartition potentielle des espèces pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Si l'on s'en tient donc aux 2181 espèces retenues dans cette étude et que l'on compare les tendances générales en fonction des différents scénarios d'émissions de GES, on peut dire que le RCP2.6 qui correspond aux émissions les plus faibles présente une dynamique sensiblement différente de celles des deux autres RCP. En effet, il est le seul pour lequel la tendance s'inverse au fil du temps. Si l'ensemble des horizons affiche une majorité d'espèces en progression pour ce scénario, on constate une sorte de retour à la normale qui s'amorce dès l'horizon moyen si l'on se réfère à la valeur médiane (Fig. 8) et se confirme à l'horizon lointain avec un resserrement des écarts, entre espèces qui progressent et espèces qui régressent. Ce resserrement vers des taux d'évolution faibles, d'un côté comme de l'autre, peut s'interpréter comme un retour progressif à des superficies d'aires de répartitions plus proches de celles estimées pour la période actuelle. Néanmoins, cela n'élimine pas la possibilité d'assister à un déplacement géographique des zones cœur de populations par rapport à l'actuel, ni même à des modifications des effectifs de ces populations à l'intérieur des mailles. Les résultats présentés ici ne concernent que la présence/absence potentielle dans des mailles de 1x1 km et ne nous informent en rien sur d'éventuels effectifs en leur sein, ni sur des taux de recouvrement.

Les tendances prédites pour les scénarios correspondant aux RCP4.5 et RCP8.5 sont plus univoques. En effet, la dynamique en progression observée dès le premier horizon s'accentue au second et se confirme au troisième. On note toutefois une sorte de palier entre le deuxième et le troisième horizon en ce qui concerne le RCP4.5, avec notamment une explosion des écarts pour l'horizon lointain entre espèces qui progressent et espèces qui régressent. Ces écarts étaient restés contenus pour l'horizon

moyen, ce qui constitue la principale différence avec les résultats obtenus pour ce même horizon avec le RCP8.5.

Ce dernier scénario, le plus émissif, voit les aires de répartition potentielle des plantes connaître des variations majeures dès l'horizon moyen et la divergence entre espèces en progression et espèces en régression s'accentue encore davantage au cours de l'horizon lointain.

• Indice de sensibilité climatique pour chacune des espèces végétales de Nouvelle-Aquitaine

L'indice de sensibilité climatique en Nouvelle-Aquitaine de chacune des 2181 espèces étudiées peut être calculé à partir des résultats obtenus pour l'évolution de l'aire de répartition potentielle pour l'ensemble des neuf combinaisons scénarios/horizons.

Les valeurs obtenues pour les espèces en progression ne sont pas structurellement limitées à +100% puisque l'aire de répartition d'une espèce peut plus que doubler par rapport à l'actuel. En revanche, celles obtenues pour les espèces en régression sont logiquement bloquées à -100% puisqu'une fois ce seuil atteint, l'espèce aura théoriquement disparu de la région. De cette asymétrie, il découle que l'utilisation de la moyenne des valeurs des différents scénarios/horizons pour créer un indice unique pour chaque plante mènerait à des valeurs souvent surestimées dans le cas des espèces qui connaîtraient une forte progression dans le futur. C'est donc la médiane de ces valeurs qui a été choisie, même si cette solution ne règle pas non plus totalement le problème de l'asymétrie des valeurs positives et négatives de l'indice de sensibilité climatique (Fig. 9). La liste des indices produits pour chacune des 2181 espèces étudiées peut être consultée en annexe (Annexe 3).

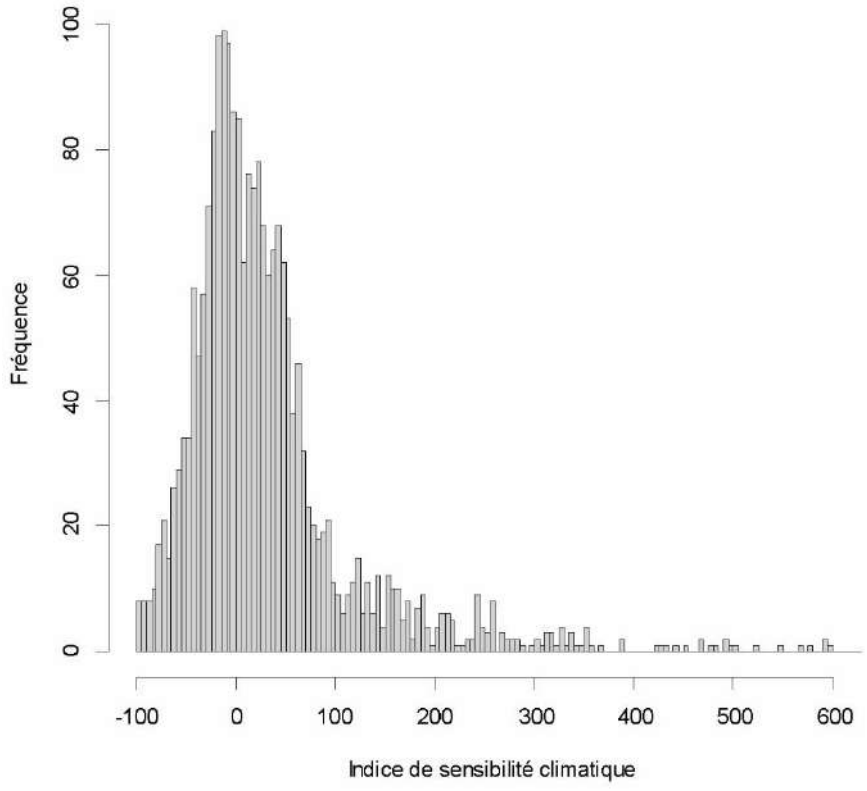


Fig. 9. Histogramme des fréquences (en nombre d'espèces) par valeur d'indice de sensibilité climatique

1.4.2 Évolution des cortèges floristiques sur les territoires de Nouvelle-Aquitaine

- **Cartes d'évolution en fonction des scénarios et horizons pour chaque type d'indicateur**

Pour tirer des tendances pour les territoires de Nouvelle-Aquitaine, à partir des cartes d'évolution de la répartition spatiale potentielle de chacune des 2181 espèces sélectionnées pour cette étude, on produit des cartes synthétiques qui résument les impacts locaux des changements climatiques sur la flore régionale. On utilise pour cela plusieurs indicateurs qui permettent de mettre en lumière différents aspects des modifications qui pourraient survenir au sein des cortèges floristiques.

Le premier indicateur concerne les gains, en nombre d'espèces potentiellement présentes dans chacune des mailles 1x1 km, qui adviendraient en fonction des différents scénarios/horizons (Fig. 10). On fait pour cela la somme, pour chacune des mailles, des plantes qui n'étaient pas considérées comme potentiellement présentes pour la période actuelle mais qui le seraient pour l'un des futurs envisagés. On obtient alors des cartes où l'on voit ressortir un large corridor allant du sud-est au nord-ouest de la région, depuis les parties les plus orientales du Lot-et-Garonne et de la Dordogne jusqu'au Poitou-Charentes. Pour l'horizon lointain du RCP8.5, correspondant aux changements climatiques les plus importants par rapport à l'actuel, l'ensemble du Limousin hormis le plateau de Millevaches serait lui aussi concerné par une arrivée massive de nouvelles espèces.

Le second indicateur concerne les pertes, en nombre d'espèces potentiellement disparues dans chacune des mailles 1x1 km, qui adviendraient en fonction des différents scénarios/horizons (Fig. 11). On fait pour cela la somme, pour chacune des mailles, des plantes qui étaient considérées comme potentiellement présentes pour la période actuelle mais qui ne le seraient plus pour l'un des futurs envisagés. Les zones les plus fortement affectées par des disparitions d'espèces seraient donc l'ensemble du Limousin hormis le plateau de Millevaches, le piémont pyrénéen, la côte basque et la basse vallée de l'Adour, et dans une moindre mesure les vallées de la Vienne et de ses affluents, la partie périgourdine des vallées de la Dordogne et de la Vézère.

De ces deux premiers indicateurs, on peut en tirer un troisième qui correspond au bilan en termes de richesse spécifique au sein de chacune des mailles de 1x1 km, en soustrayant les pertes aux gains en nombre d'espèces. Sur cette nouvelle carte (Fig. 12), on voit nettement ressortir l'opposition entre zones déficitaires du Limousin et du piémont pyrénéen et zones bénéficiaires de l'axe sud-est/nord-ouest de la région. La zone du plateau landais et d'une façon générale la plupart des grandes vallées alluviales semblent présenter des bilans équilibrés en termes de nombre d'espèces. On note également que les scénarios/horizons correspondant aux changements climatiques les plus marqués (RCP4.5H3, RCP8.5H2 et RCP8.5H3) verraient les zones déficitaires se réduire de plus en plus, et à l'inverse les zones bénéficiaires s'étendre progressivement.

Il est également possible de combiner les deux premiers indicateurs de la façon inverse, c'est-à-dire en ajoutant cette fois les gains aux pertes, pour obtenir un nouvel indicateur dit de « turnover ». Les cartes ainsi obtenues mettent en avant les territoires qui connaîtraient les modifications de cortège les plus importantes en nombre d'espèces (Fig. 13). On voit ainsi ressortir la plupart des zones qui étaient déjà concernées par de forts gains potentiels d'espèces, ainsi que des zones qui cumulent à la fois de nombreux gains et de nombreuses pertes d'espèces.

En miroir de l'indicateur de turnover, une autre façon d'illustrer les impacts des changements climatiques sur la flore régionale consiste à cartographier le nombre d'espèces qui se maintiendraient localement entre la période actuelle et les différents futurs possibles. Sur ces cartes (Fig. 14), on

constate que la distribution spatiale des zones qui conserveraient un maximum d'espèces identiques au fil du temps reste *a priori* très stable, même si le nombre de ces espèces diminuerait de façon assez homogène sur l'ensemble des territoires en fonction de l'intensité des changements climatiques attendus. Les territoires qui permettraient le maintien du plus grand nombre d'espèces correspondraient aux bassins versants de la Garonne et de la Dordogne, à la vallée de l'Adour et de ses affluents, d'une façon générale à la plupart des vallées alluviales, à toute une partie du littoral charentais, ainsi qu'aux zones d'altitude moyenne dans les vallées d'Aspe et d'Ossau. Il faut toutefois noter que ces résultats semblent, assez logiquement, corrélés avec la richesse spécifique de ces zones. En effet, un préalable nécessaire mais pas suffisant pour qu'un nombre important d'espèces se maintiennent dans le futur est qu'il y ait d'ores et déjà un nombre assez conséquent d'espèces potentiellement présentes sur place.

Enfin, une dernière proposition d'indicateur consiste à faire la division de l'indicateur de maintien par celui du turnover dans chacune des mailles de 1x1 km. Nous avons choisi de nommer le résultat de ce croisement indicateur de « stabilité » car il reflète le ratio entre le nombre d'espèces qui se maintiendraient dans chaque maille et le nombre d'espèces qui seraient modifiées par rapport à l'actuel. Plus cet indicateur est grand, plus la liste des espèces potentiellement présentes dans le futur est proche de celle déjà obtenue pour la période actuelle. Sur les cartes correspondantes (Fig. 15), on remarque que les zones de plus grande stabilité peuvent parfois correspondre à des territoires qui pour lesquels un certain nombre d'espèces seraient potentiellement amenées à disparaître. C'est le cas notamment d'une bonne partie du Limousin, du piémont pyrénéen, des vallées alluviales de l'Adour et de la Vienne, de la partie périgourdine de la vallée de la Dordogne. Néanmoins, l'image générale est tout de même assez différente des indicateurs précédents car on retrouve aussi et surtout la plupart des zones de faible turnover, comme le plateau de Millevaches, les cours avals de la Garonne et de la Dordogne, ainsi qu'une bonne partie du littoral charentais. Pour finir, on voit également ressortir certaines zones qui concentrent un grand nombre de maintiens d'espèces, comme le littoral basque et la basse vallée de l'Adour, la vallée de la Vézère, les bords de l'estuaire de la Gironde, et les zones d'altitude moyenne à relativement élevée dans les vallées d'Aspe et d'Ossau.

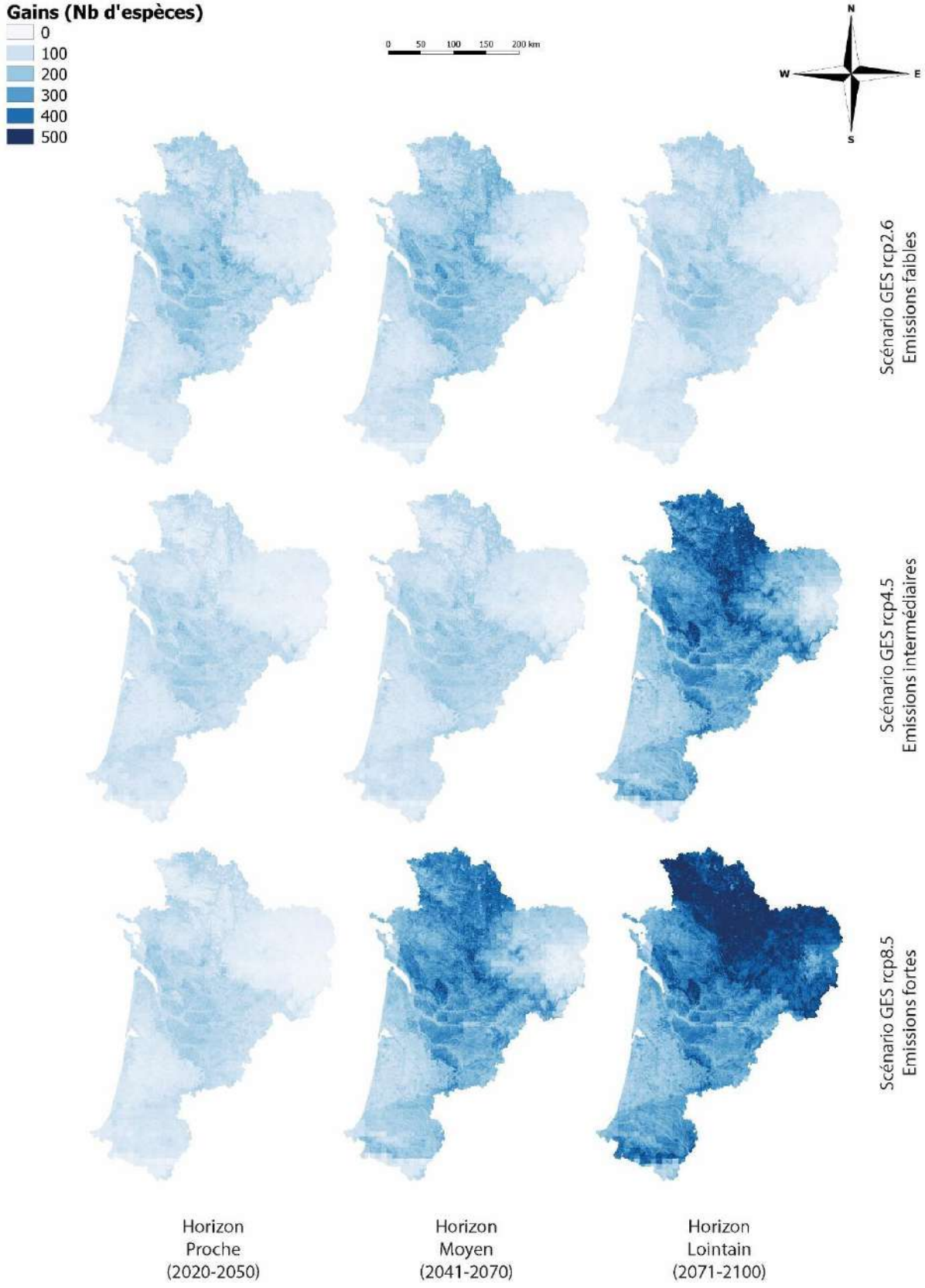


Fig. 10. Cartes des gains (en nombre d'espèces) pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

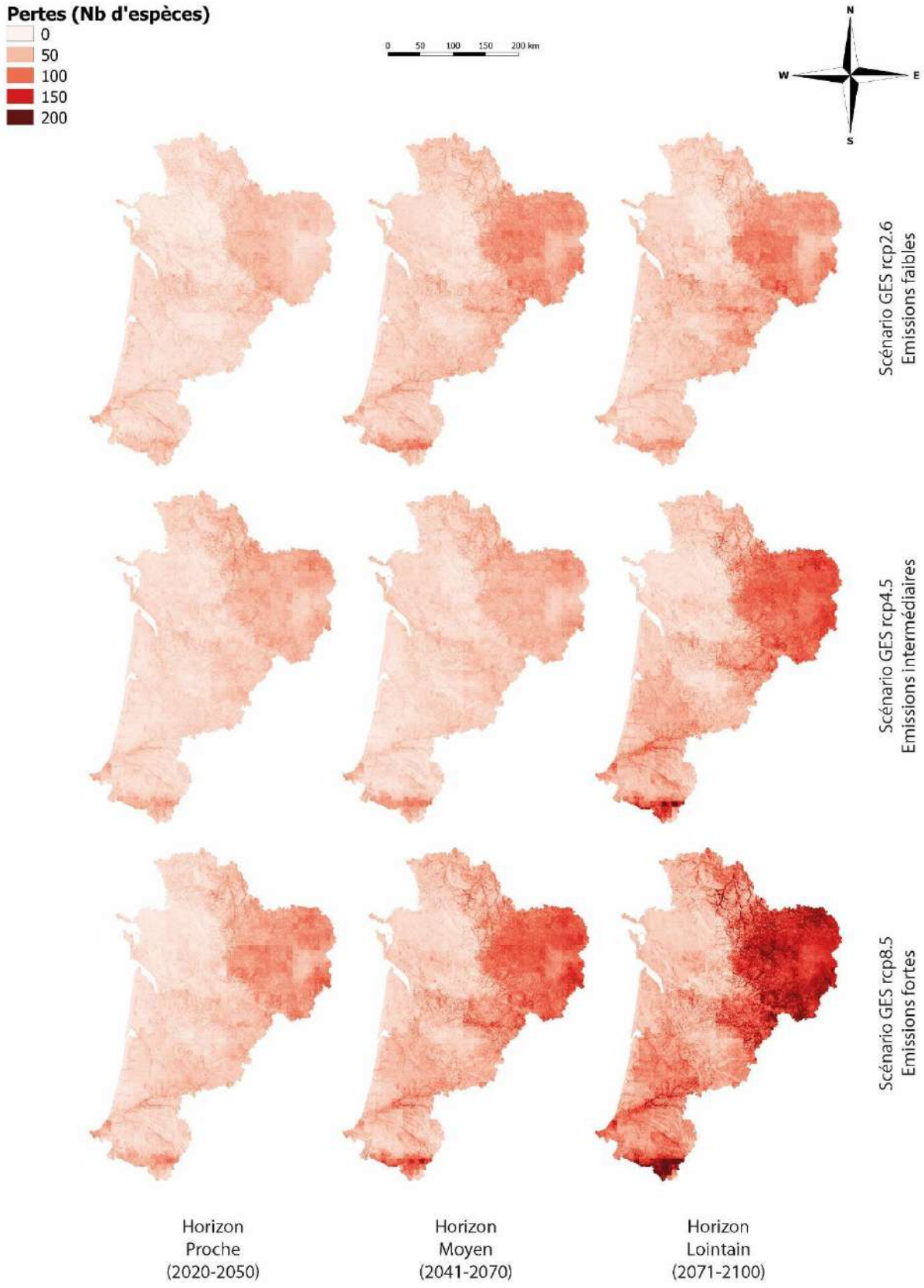


Fig. 11. Cartes des pertes (en nombre d'espèces) pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

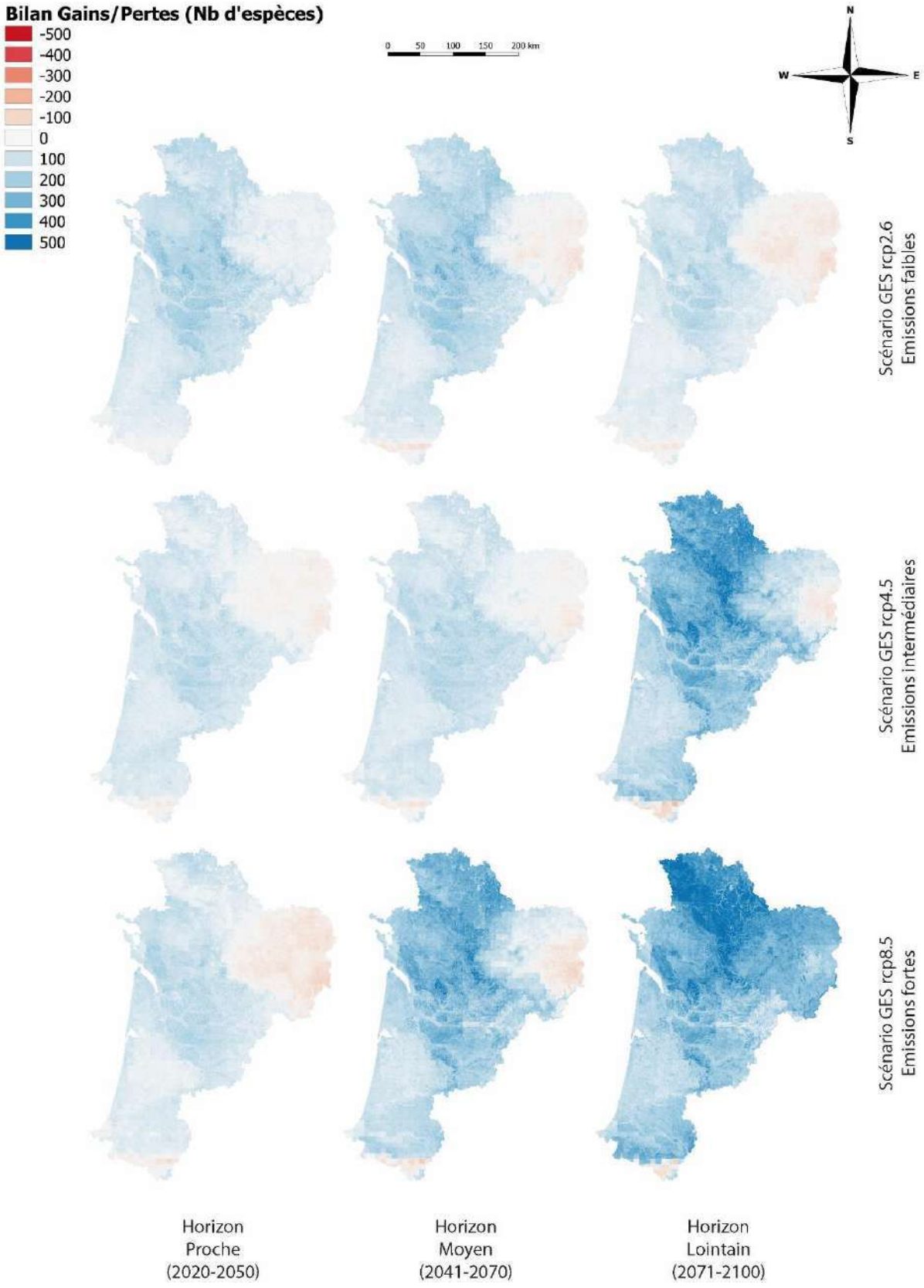


Fig. 12. Cartes des bilans des gains et des pertes (en nombre d'espèces) pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

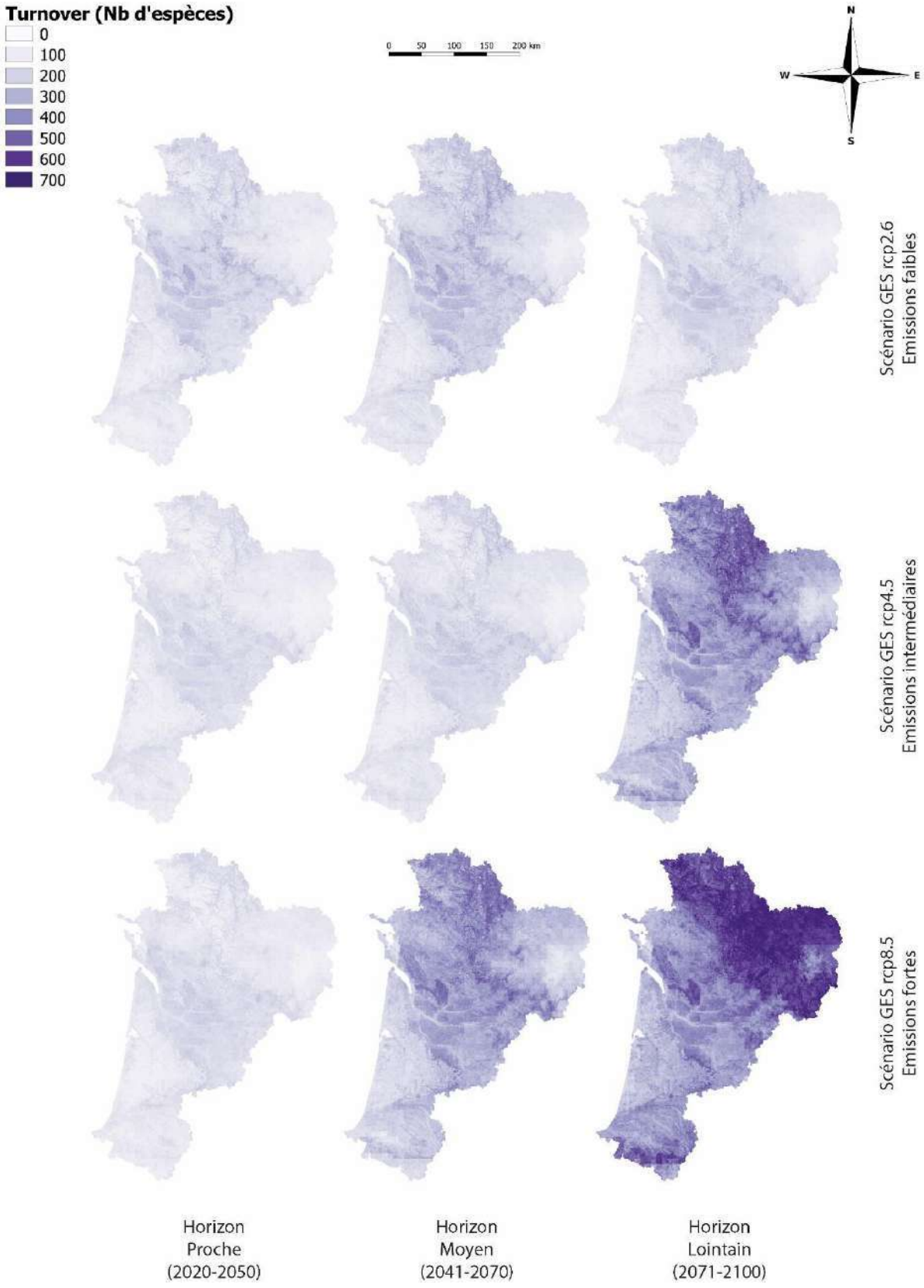


Fig. 13. Cartes du turnover (en nombre d'espèces) pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

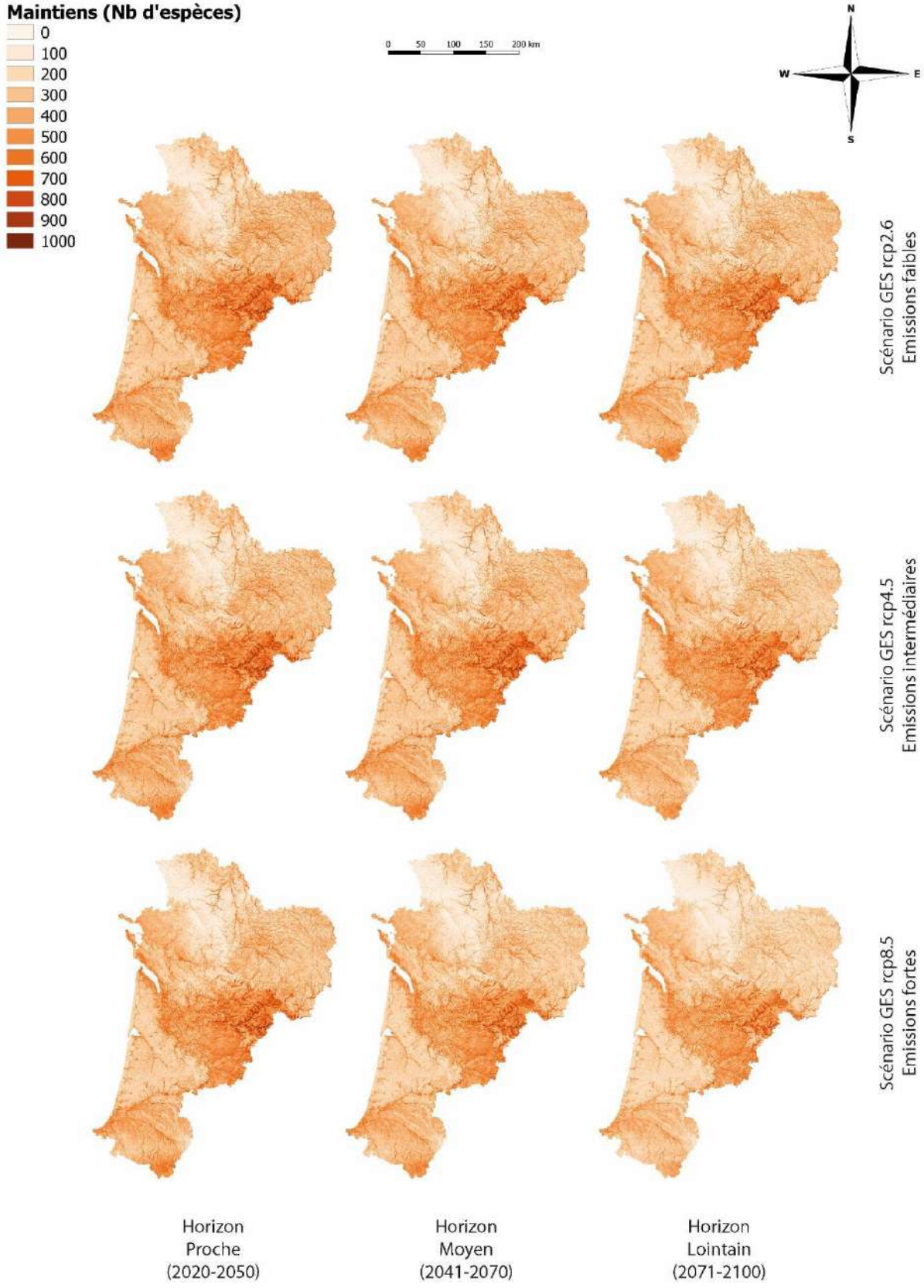


Fig. 14. Cartes des espèces maintenues (en nombre d'espèces) pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

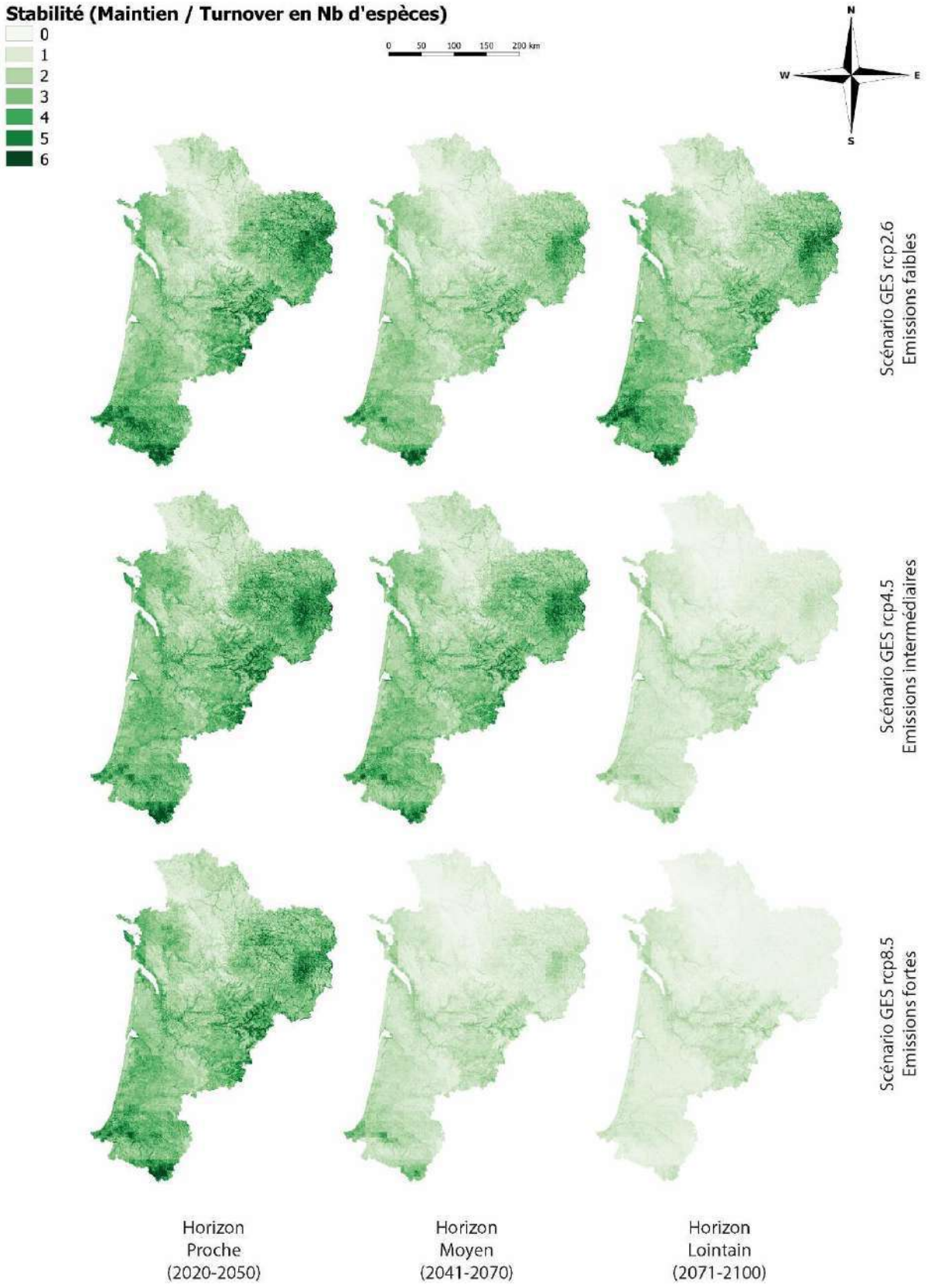


Fig. 15. Cartes de la stabilité des cortèges floristiques (ratio du nombre d'espèces maintenues sur le nombre de nouvelles espèces dans chaque maille) **pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons**

- **Tendances générales pour les territoires en fonction des scénarios et horizons par type d'indicateur**

Des tendances générales peuvent être mises en évidence à partir des cartes des différents indicateurs. Concernant les gains potentiels d'espèces dans le futur pour les territoires de Nouvelle-Aquitaine (Fig. 16), les médianes des résultats (Tab. X) envisageraient l'arrivée d'un nombre de nouvelles plantes par maille de 1x1 km allant de 90 à 349 espèces selon les scénarios/horizons considérés. Les extrêmes proposés iraient d'une seule à 702 espèces, le maximum correspondant sans surprise à l'horizon lointain du scénario le plus émissif (RCP8.5). Des différences importantes ressortent une nouvelle fois en fonction des scénarios d'émission de GES, avec un RCP2.6 pour lequel le nombre médian de gains d'espèces par maille croîtrait jusqu'à 136 puis redescendrait à 100 taxons. Pour le RCP4.5, les médianes pour les horizons proche et moyen sont proches de celles du RCP précédent mais elle grimperait fortement au cours de l'horizon lointain pour atteindre 264 nouvelles espèces par maille. Enfin pour le RCP8.5, la progression serait forte dès le premier horizon et régulière jusqu'à la fin du siècle, avec des valeurs passant de 90 à 349 nouvelles espèces par maille.

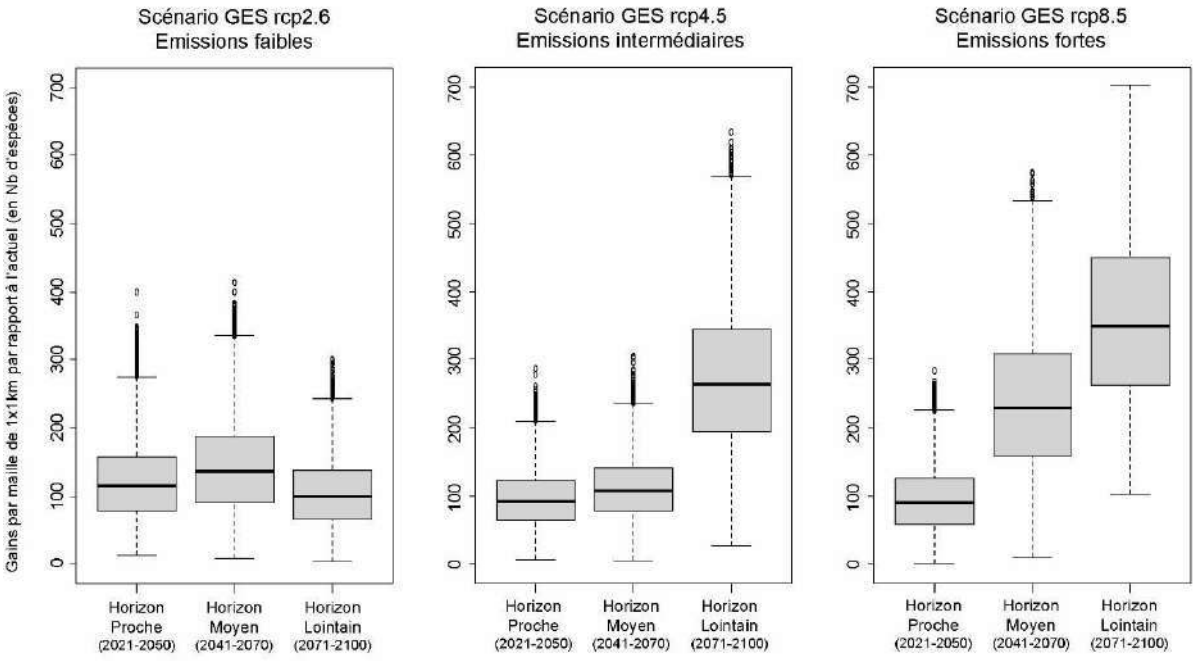


Fig. 16. Boites à moustaches des gains (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Tab. X. Quantiles, minimums et maximums pour les gains (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Gains	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	12	8	3	6	5	26	1	10	102
Q1	78	90	66	64	78	193	58	158	262
Q2	115	136	100	92	107	264	90	229	349
Q3	157	188	137	122	141	344	125	308	449
max	399	413	300	287	305	634	283	575	702

Concernant les pertes potentielles d'espèces (Fig. 17), les médianes des résultats (Tab. XI) indiquent entre 26 et 78 espèces par maille de 1x1 km qui disparaîtraient selon les scénarios/horizons considérés. Les minimums pour les différents futurs envisagés sont tous proches de 0 pertes d'espèces, tandis que les maximums proposés iraient de 110 espèces pour l'horizon lointain du scénario le moins émissif (RCP2.6) à 333 espèces pour l'horizon lointain du scénario le plus émissif (RCP8.5). Si l'on compare les dynamiques entre scénarios, on retrouve globalement celle décrite pour les gains d'espèces avec une stabilisation à partir de l'horizon moyen pour le RCP2.6, un pallier entre horizons moyen et lointain pour le RCP4.5 et une augmentation forte et régulière des pertes pour le RCP8.5.

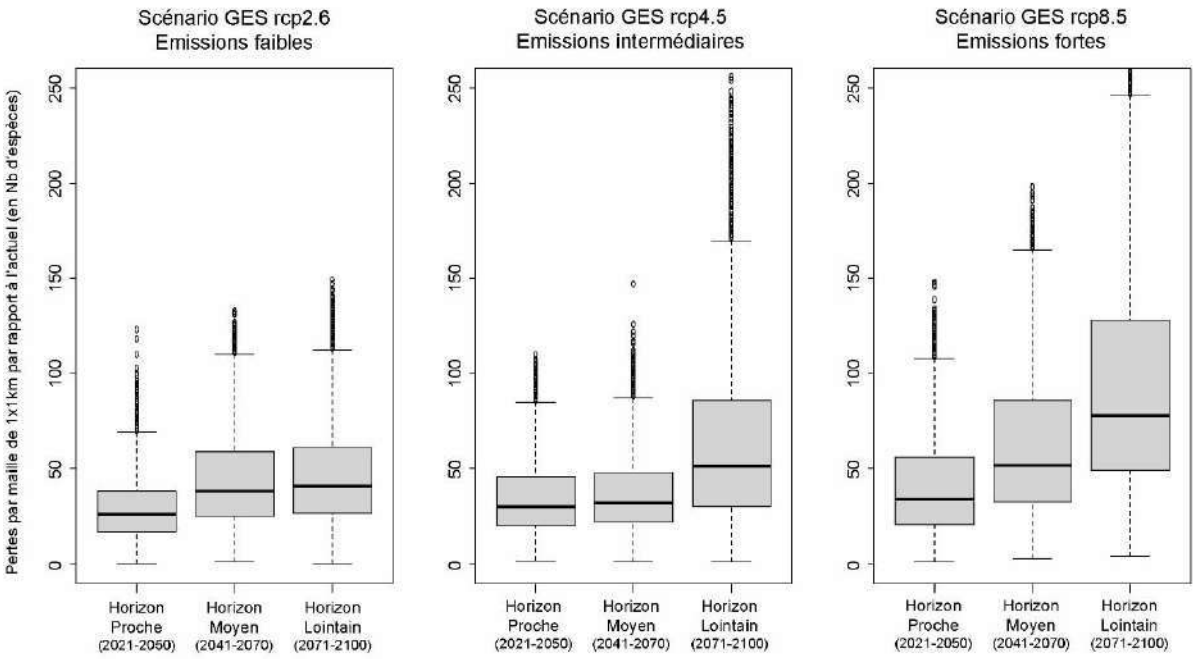


Fig. 17. Boites à moustaches des pertes (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Tab. XI. Quantiles, minimums et maximums pour les pertes (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Pertes	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	0	1	0	2	1	1	1	3	4
Q1	17	25	27	20	22	30	21	33	49
Q2	26	38	41	30	32	51	34	52	78
Q3	38	59	61	46	48	86	56	86	128
max	123	133	149	110	147	263	148	198	333

Les bilans des résultats précédents nous amènent aux tendances suivantes en termes d'évolution de la richesse spécifique par maille de 1x1 km (Fig. 18). En valeurs médianes (Tab. XII), on retrouve logiquement les différences entre scénarios déjà décrites pour les gains et les pertes d'espèces. Ces bilans décrivent tous des gains supérieurs aux pertes, avec des valeurs allant de +57 à +261 espèces par maille. Les maximums s'étendent entre +278 et +621 espèces, tandis que les minimums illustrent le fait que les bilans peuvent également s'avérer négatifs pour certains territoires, avec des valeurs allant de −50 à −207 espèces par maille.

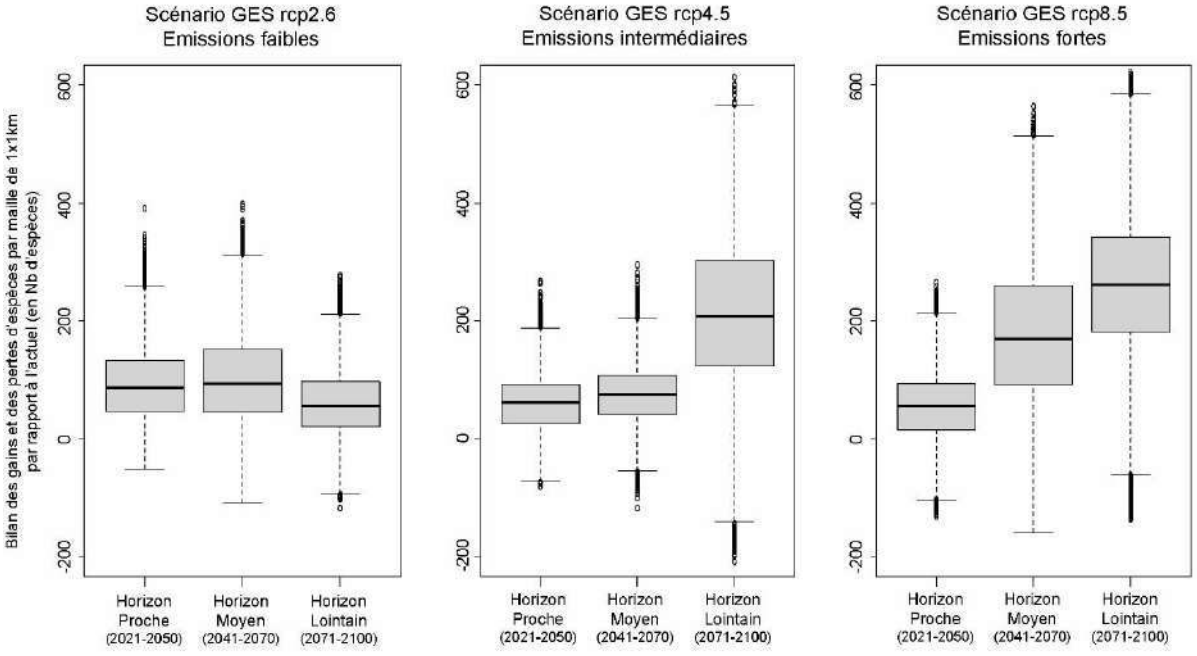


Fig. 18. Boites à moustaches du bilan des gains et des pertes (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Tab. XII. Quantiles, minimums et maximums pour le bilan des gains et des pertes (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Bilan	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	−50	−108	−116	−79	−116	−207	−130	−158	−135
Q1	+48	+45	+22	+27	+43	+124	+16	+92	+181
Q2	+88	+95	+57	+64	+76	+207	+57	+170	+261
Q3	+132	+152	+98	+92	+108	+301	+95	+260	+342
max	+390	+397	+278	+266	+295	+612	+265	+562	+621

Le turnover en nombre d'espèces (Fig. 19) indique des valeurs médianes (Tab. XIII) allant de 142 à 427 espèces qui seraient modifiées au sein des cortèges floristiques de chacune des mailles, en fonction des différents scénarios/horizons. On constate là encore de grandes disparités entre les résultats obtenus pour le scénario le moins émissif (RCP2.6) et ceux prédits pour le scénario le plus émissif (RCP8.5), avec respectivement 345 et 840 espèces concernées à l'horizon lointain, soit plus du double. Les minimums correspondent aux territoires qui seraient potentiellement les moins impactés par les effets des changements climatiques sur la flore. Même dans ces territoires, on assisterait selon ces résultats à des modifications de cortèges floristiques allant de 35 à 123 espèces à l'horizon de la fin du XXI^{ème} siècle.

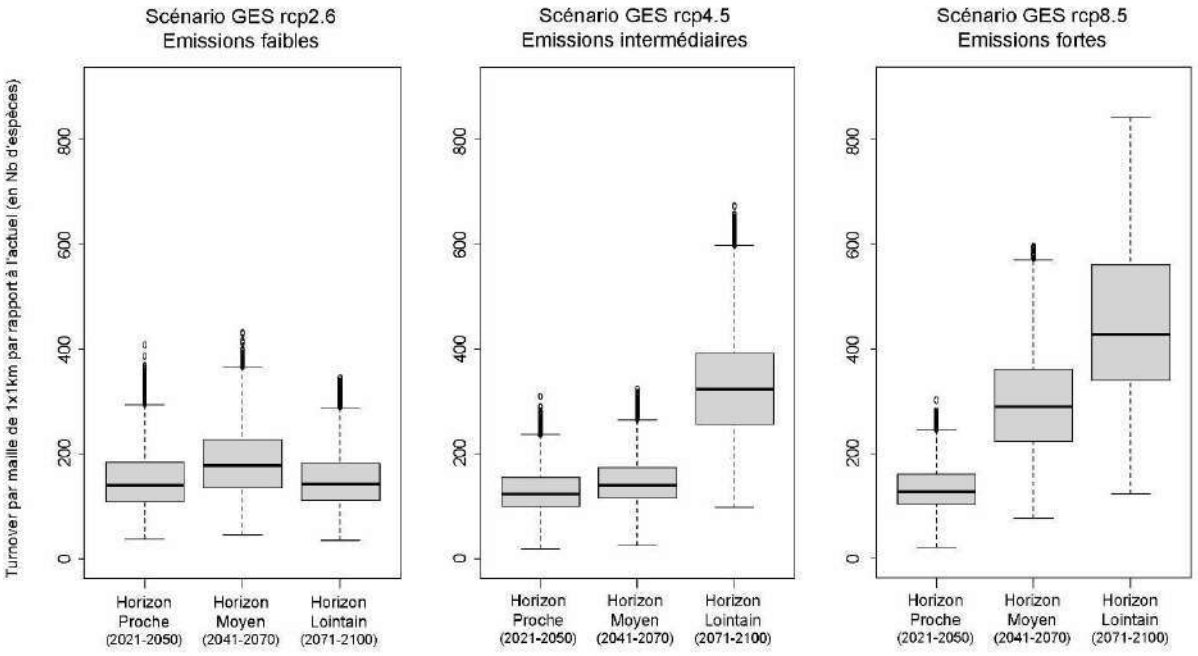


Fig. 19. Boites à moustaches du turnover (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Tab. XIII. Quantiles, minimums et maximums pour le turnover (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Turnover	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	37	45	35	19	26	99	21	77	123
Q1	110	136	112	100	115	257	104	223	339
Q2	142	179	143	124	141	324	127	291	427
Q3	184	228	183	155	175	393	161	361	560
max	408	432	345	310	324	673	301	596	840

Les tendances obtenues pour le maintien des espèces dans les mailles présentent des dynamiques moins marquées que celles des précédents indicateurs (Fig. 20). L'autre différence importante est que les tendances semblent toutes aller dans le même sens, à savoir vers une diminution du nombre d'espèces maintenues au fil du temps, et ce quel que soit le scénario d'émission retenu. De même, les valeurs médianes obtenues pour les 9 combinaisons scénarios/horizons (Tab. XIV) sont assez proches et vont de 281 à 345 espèces végétales qui perdureraient dans chacune des mailles. Les différences territoriales, entre les zones qui verraient se maintenir le plus grand nombre d'espèces potentielles et celles qui verraient la plupart des espèces représentées actuellement disparaître de la maille 1x1 km, sont en revanche très importantes. On prédit ainsi au maximum entre 976 et 1047 espèces maintenues et au minimum entre 5 et 12 espèces.

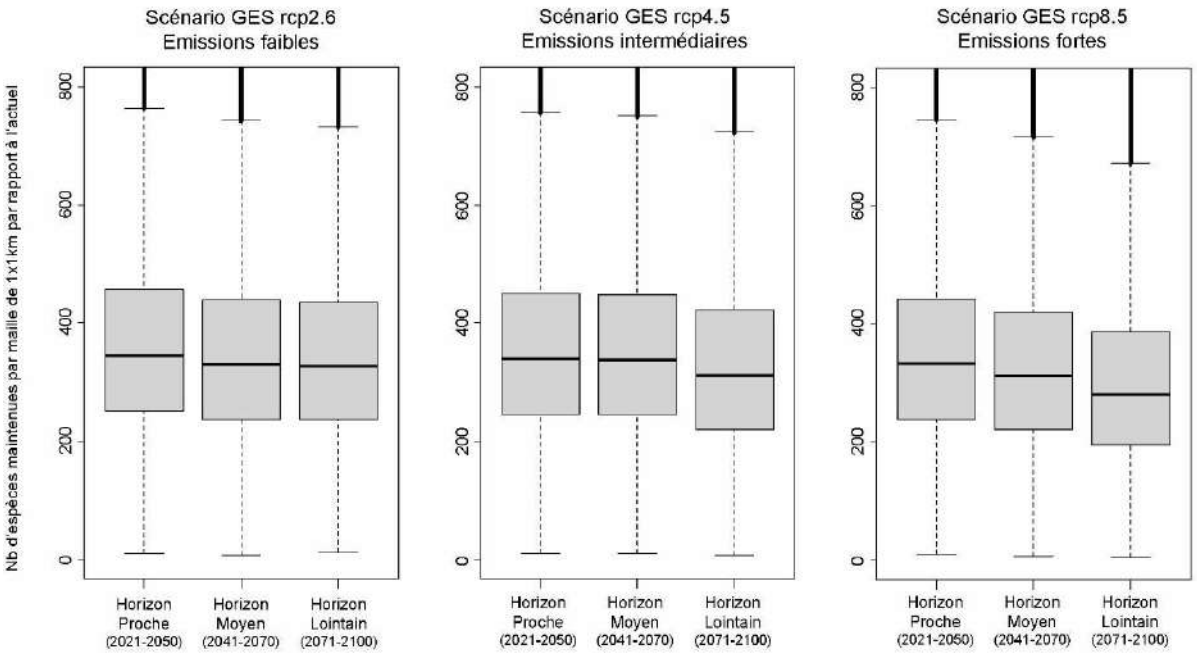


Fig. 20. Boîtes à moustaches des espèces maintenues (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Tab. XIV. Quantiles, minimums et maximums pour les espèces maintenues (en nombre d'espèces) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Maintien	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	10	8	12	10	10	8	10	7	5
Q1	251	237	237	246	245	220	239	221	195
Q2	345	330	327	340	338	312	333	312	281
Q3	456	439	435	450	447	421	442	419	386
max	1046	1024	1026	1047	1045	995	1037	997	976

Le dernier indicateur, dit de « stabilité », montre logiquement des tendances inverses à celui de turnover (Fig. 21). On observe ainsi une diminution progressive de cet indicateur au fil du temps, passant en valeurs médianes (Tab. XV) de chiffres situés autour de 2 pour l'horizon proche à des chiffres allant de 1 à 0,7 environ pour l'horizon lointain des RCP4.5 et RCP8.5, respectivement. Seul le RCP2.6 est associé à une remontée de la valeur médiane de cet indicateur pour l'horizon lointain, jusqu'à revenir quasiment à la valeur obtenue pour l'horizon proche.

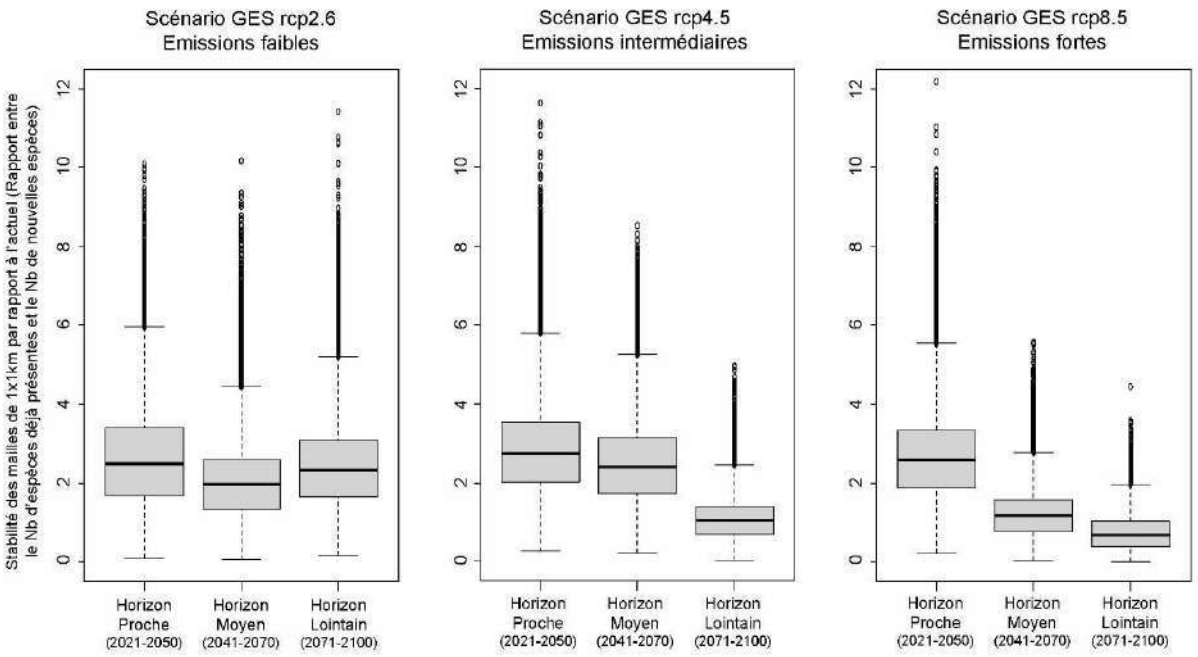


Fig. 21. Boîtes à moustaches de la stabilité des cortèges floristiques (ratio du nombre d'espèces maintenues sur le nombre de nouvelles espèces dans chaque maille) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons

Tab. XV. Quantiles, minimums et maximums pour la stabilité des cortèges floristiques (ratio du nombre d'espèces maintenues sur le nombre de nouvelles espèces dans chaque maille) par maille 1x1 km pour les 9 combinaisons de scénarios/horizons (Q1 : 25% ; Q2/médiane : 50% ; Q3 : 75%)

Stabilité	rcp26H1	rcp26H2	rcp26H3	rcp45H1	rcp45H2	rcp45H3	rcp85H1	rcp85H2	rcp85H3
min	0,08	0,07	0,17	0,26	0,21	0,02	0,21	0,03	0,01
Q1	1,69	1,35	1,65	2,01	1,74	0,69	1,87	0,77	0,40
Q2	2,48	1,96	2,34	2,75	2,42	1,04	2,58	1,18	0,69
Q3	3,39	2,58	3,08	3,52	3,14	1,40	3,34	1,57	1,02
max	10,08	10,15	11,42	11,62	8,52	4,96	12,19	5,58	4,44

En pratique, ces chiffres indiqueraient donc pour le RCP8.5 le passage, d'une situation initiale où le nombre d'espèces potentiellement présentes dans les mailles 1x1 km au milieu du XXI^{ème} siècle et déjà présentes actuellement en leur sein serait près de deux fois plus important que le nombre d'espèces nouvellement arrivées ou disparues dans la maille, à une situation inverse à la fin du siècle où moins de la moitié des espèces du cortège floristique de chaque maille serait déjà présentes actuellement. Pour le RCP4.5, ce ratio serait théoriquement de 1 pour 1.

1.5 Discussion

- **Interpréter les évolutions territoriales des indicateurs en termes de modifications des cortèges floristiques**

De fortes disparités géographiques entre scénarios peuvent être observées au niveau des apparitions potentielles d'espèces. Pour le RCP2.6 et plus généralement pour l'ensemble des horizons proches, les gains de nouvelles espèces se concentrent dans les mailles situées dans la moitié nord du Bassin aquitain (Charente, Charente-Maritime, Double, Périgord vert, Entre-Deux-Mers) et donc principalement à basse altitude. En termes floristiques, cela pourrait supposer la progression d'espèces thermophiles tolérant une certaine aridité, présentes actuellement plutôt en Lot-et-Garonne et sud-Dordogne ou isolées dans des conditions chaudes et sèches. Parmi ces espèces, on peut nommer *Quercus ilex*, *Laurus nobilis* ou *Helichrysum stoechas*. Pour l'horizon lointain du RCP4.5 et l'horizon moyen du RCP8.5, les apparitions sont recensées surtout dans les mailles situées sur les bordures sud et ouest du Massif Central, ainsi qu'en Poitou. Cela pourrait suggérer cette fois l'extension d'un cortège d'espèces thermophiles assez typiques du Bassin aquitain et largement répandues comme *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Dioscorea communis* ou *Asphodelus albus*. Ce constat devient valable pour la quasi-totalité du Limousin et une bonne partie du piémont pyrénéen pour l'horizon lointain du RCP8.5. En revanche, concernant les nombreuses apparitions potentielles de nouvelles espèces dans les mailles de la moitié nord du Poitou-Charentes, il est difficile de faire la part entre les gains qui résultent plutôt du déficit de données d'occurrence dans ces zones et la part qui correspondrait à des gains réels, ou du moins potentiels mais liés à une réelle augmentation de l'affinité écologique dans les mailles pour ces plantes. En effet, les départements de Charente, Vienne et Deux-Sèvres n'ont pour l'instant pas fait l'objet d'inventaires systématiques et ce déficit de

données provoque un biais de prospection notable qui continue d'influer sur les résultats des modèles de répartition potentielle des plantes, et ce malgré les efforts méthodologiques déployés pour tenter de pallier ce biais.

Les plus grands nombres de pertes d'espèces végétales concernent les mailles 1x1 km de moyenne altitude en Limousin et sur le piémont pyrénéen. Ces territoires correspondent aux marges des aires de répartition d'un certain nombre de plantes d'affinité montagnarde (*Fagus sylvatica*, *Tractema lilio-hyacinthus*, *Nardus stricta*, *Gentiana lutea*, *Vaccinium myrtillus,* etc.) qui sont *a priori* vulnérables aux évolutions futures du climat et pourraient donc être directement associées aux pertes d'espèces dans ces mailles. Pour les horizons moyen et lointain des scénarios RCP4.5 et RCP8.5, c'est au niveau de la haute montagne pyrénéenne que l'on verrait alors se traduire les effets des changements climatiques, par des disparitions potentielles d'un certain nombre d'espèces dans les mailles correspondantes. La sensibilité de tout un cortège strictement montagnard à alpin (*Dryas octopetala*, *Abies alba*, *Luzula sudetica*, *Epikeros pyrenaeus*, *Salix pyrenaica*, etc.) aux nouvelles conditions des milieux se ferait alors ressentir. Les vallées alluviales seraient elles aussi assez sévèrement touchées par des pertes d'espèces, ce qui pourrait cette fois être le résultat indirect des changements futurs. En effet, la disparition de certains effets de compensation climatique pour des espèces déjà actuellement situées en périphérie d'aire de répartition et trouvant refuge dans ces vallées alluviales (situations abyssales) pourrait conduire à leur disparition dans ces zones devenues trop inhospitalières.

Les secteurs présentant un bilan déficitaire en nombre d'espèces sont ceux qui, à la fois, subiraient le plus de pertes d'espèces et qui ne verraient que peu de nouvelles espèces s'y implanter. Il s'agit, pour l'ensemble des horizons du scénario RCP2.6 et pour l'horizon proche des deux autres scénarios, des collines limousines et du piémont pyrénéen. Dans ces zones, la régression d'espèces d'affinités montagnardes ne serait alors pas compensée par l'arrivée d'un nombre équivalent de nouvelles espèces, plus adaptées aux conditions nouvelles elles-aussi pour ces territoires. Cette tendance devrait se décaler en altitude, vers le plateau de Millevaches et les hautes vallées pyrénéennes notamment, à partir des horizons plus lointains et pour les scénarios les plus pessimistes. A l'inverse, les zones à bilan excédentaire concerneraient en premier lieu des territoires d'altitudes plus basses, comme le centre du Bassin aquitain, en lien avec l'extension d'espèces thermo-xérophiles pour l'instant isolées dans certaines zones plus limitées en termes de superficie. La tendance gagnerait les secteurs collinéens à sub-montagnards au cours des horizons moyen et lointain des scénarios RCP4.5 et RCP8.5, probablement du fait de la colonisation par des espèces thermophiles et tolérantes à l'aridité, actuellement communes en plaines.

Les territoires les plus sujets à des substitutions d'espèces au sein des cortèges floristiques correspondraient en premier lieu aux bordures du Massif central. Cette évolution semble cohérente avec le fait qu'il s'agit actuellement de marges de répartition pour des espèces de climat tempéré humide à frais (*Melica uniflora*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Sorbus aucuparia*, *Digitalis purpurea*, etc.). Les conditions favorables à ces espèces devraient régresser ou disparaître de ces zones et donc y entraîner leur déclin. En parallèle, le changement climatique pourrait favoriser l'extension d'espèces thermophiles ou tolérantes à l'aridité, telles que *Ruscus aculeatus*, *Rubia peregrina*, *Sorbus torminalis*, *Asphodelus albus* ou *Erica scoparia*, qui sont pour l'instant en limite d'aire dans ces secteurs. Le piémont pyrénéen expérimenterait une évolution similaire pour les horizons lointains des scénarios RCP4.5 et RCP8.5. Pour l'ensemble des horizons du scénario RCP2.6 et pour l'horizon proche des deux autres scénarios, la moitié nord du Bassin aquitain (Charente, Charente-Maritime, Double, Périgord vert, Entre-Deux-Mers) apparaitrait comme l'une des zones plus concernées par le turnover. Cela serait lié aux nombreux gains d'espèces dans ces secteurs via la dispersion d'espèces thermophiles et tolérant une certaine aridité, espèces que l'on retrouve actuellement plutôt en Lot-et-Garonne et

sud-Dordogne, ou bien isolées très localement dans d'autres territoires dans des zones disposant de conditions suffisamment chaudes et sèches.

Les zones de maintien important en nombre d'espèces sont logiquement corrélées à la richesse spécifique actuelle dans les mailles. Les territoires affichant un grand nombre d'espèces qui se maintiendraient, tous scénarios et tous horizons confondus, sont le littoral basque, les hautes vallées pyrénéennes, les vallées alluviales et le bassin de la Garonne à la Dordogne, en remontant l'estuaire de la Gironde jusqu'au littoral charentais. Cela pourrait donc en grande partie s'expliquer par le fait qu'il s'agit de zones hébergeant une grande richesse spécifique. Toutefois, certains paramètres environnementaux pourraient aussi contribuer à la genèse de cette distribution spatiale des zones favorables au maintien d'un nombre conséquent d'espèces végétales. Le bassin de la Garonne à la Dordogne correspond au couloir de migration des espèces d'origine méditerranéenne (Rey, 1957 et 1960) et cette zone est déjà soumise à une aridité importante. Ainsi, les espèces qui y sont présentes sont pour partie déjà adaptées à cette contrainte qui devrait s'accentuer jusqu'à la fin du XXIème siècle au moins dans le cas des RCP4.5 et 8.5. On peut donc supposer qu'elles seraient potentiellement plus résilientes aux modifications futures des conditions climatiques, et donc plus à même de se maintenir localement, que d'autres plantes qui se développent actuellement dans des milieux pour l'instant moins contraignants dans ce domaine. Concernant le littoral basque, il se compose déjà d'une flore thermophile (*Smilax aspera*, *Ruscus aculeatus*, *Rosa sempervirens*, *Laurus nobilis*, etc.). Les espèces présentes actuellement y sont donc généralement peu vulnérables au réchauffement envisagé pour la suite. Enfin, les vallées alluviales semblent elles-aussi ressortir nettement, sans doute du fait de la flore commune que l'on retrouve dans ces milieux. Celle-ci est bien souvent associée à une répartition azonale dont le déterminisme n'est pas climatique mais plutôt lié au substrat et aux conditions hydrologiques, or ces variables environnementales constituent des invariants entre l'actuel et les différents futurs envisagés dans les modèles de répartition potentielle des espèces. Les facteurs prépondérants dans la détermination de la répartition de ces plantes ne connaissant aucun changement, il paraît relativement logique que l'on observe le maintien d'un grand nombre d'entre-elles dans les zones qu'elles occupent déjà.

Sur l'ensemble du territoire de la Nouvelle-Aquitaine, la stabilité des cortèges floristiques pourrait fortement décroître, de façon proportionnelle au niveau d'émission de GES. Ainsi, pour l'ensemble des horizons du scénario RCP2.6 et pour l'horizon proche des deux autres scénarios, les zones associées à des mailles 1x1 km présentant la plus grande similarité dans leurs cortèges floristiques vis-à-vis de la période actuelle sont le plateau de Millevaches, les hautes vallées pyrénéennes, le Périgord noir entre Vézère et Dordogne, le piémont basque et le Pays de Serres entre le Lot et la Garonne. Dans les cas de ces deux derniers territoires, l'indice pourrait cependant s'avérer surestimé. En effet, l'impossibilité technique de prendre en compte dans cette étude les apparitions potentielles d'espèces thermo-xérophiles, depuis le Pays basque espagnol ou l'Occitanie, entraîne mécaniquement une sous-estimation des gains d'espèces et donc du turnover dans ces zones. On aboutit donc, à l'inverse, à une surestimation de la stabilité des cortèges. Malgré cette remarque, l'hypothèse d'une relative stabilité des cortèges dans ces espaces pourrait tout de même se vérifier dans le futur, du fait de la présence actuelle dans ces secteurs d'une flore déjà plutôt thermophile, à laquelle s'ajoute la faible représentation des espèces d'affinité montagnarde. Ces deux facteurs pourraient concourir au maintien d'une certaine stabilité de la flore dans ces territoires. Pour les territoires de montagne, l'origine de la stabilité affichée par ces résultats serait probablement à rechercher dans la présence d'une flore particulièrement adaptée à des contraintes climatiques fortes (gelées, enneigement…) qui continueraient malgré tout de perdurer dans ces milieux dans le futur. Ces contraintes favorisent le maintien d'espèces spécialistes et limitent l'arrivée de nouvelles espèces qui ne peuvent s'y adapter.

Il en découle un niveau plus faible de turnover que dans la plupart des autres territoires et donc une plus grande stabilité des cortèges. Dans le Périgord noir, cette stabilité serait potentiellement à mettre en relation avec la forte richesse spécifique rencontrée dans cette zone. On y trouve donc un nombre relativement important d'espèces qui se maintiendraient dans le futur. D'autre part, il semblerait que le turnover demeure faible dans les vallées de la Dordogne et de la Vézère pour les différents horizons futurs. Comme relevé plus haut, ce dernier point pourrait être à relativiser, du fait de la non-prise en compte des apparitions potentielles d'espèces thermo-xérophiles depuis l'Occitanie. La stabilité affichée dans les résultats pourrait éventuellement s'expliquer aussi par la topographie particulière du secteur, générant de forts effets de versant qui sont à l'origine d'une grande diversité de conditions climatiques à l'échelle locale. Cette diversité permet de faire se côtoyer localement des espèces méditerranéennes (*Lavandula latifolia*, *Rhamnus alaternus*, *Quercus ilex*, etc.) et des espèces plutôt tempérées à montagnardes (*Fagus sylvatica*, *Galium odoratum*, *Sesleria caerulea*, *Valeriana tripteris*, *Lilium martagon*, etc.). Sur le long terme et avec les scénarios les plus pessimistes, les zones stables finiraient néanmoins par se retrouver cantonnées aux vallées alluviales de la Garonne et de la Dordogne, à végétations en grande partie azonales, ainsi qu'au piémont basque et à la haute montagne pyrénéenne.

- **Limites de l'étude**

Comme déjà évoqué plus haut, l'une des limites principales de cette étude réside dans le déficit de données d'occurrence pour les plantes des trois départements de l'ex-région Poitou-Charentes, à savoir les Deux-Sèvres, la Vienne et la Charente. Ce déficit n'est qu'imparfaitement comblé par les méthodes statistiques mises en œuvre ici et génère des biais spatiaux dans les résultats, à la fois au niveau de l'évolution de la répartition des espèces végétales prises sur un plan individuel et également au niveau des cartes produites à l'échelle de la région entière pour les différents indicateurs proposés.

Une autre limite importante correspond à l'impossibilité dans le cadre de cette étude de prendre en compte les espèces qui ne sont pas déjà présentes sur le territoire de la Nouvelle-Aquitaine, et qui pourtant pourraient très probablement être amenées à s'y installer dans le futur. Ce manque conduit à une sous-estimation, difficilement quantifiable en l'état, du nombre d'espèces potentiellement présentes au sein de chacune des mailles en fonction des différentes combinaisons de scénarios et d'horizons. La sous-estimation est supposée d'autant plus importante que les territoires concernés sont à la fois proches des limites géographiques de la région et qu'ils se situent sur des couloirs de migration potentiels pour certaines espèces qui suivront vraisemblablement le déplacement de leurs aires d'affinité climatique.

De même, la niche climatique, et même environnementale au sens plus large, ne peut parfois être que partiellement appréhendée, notamment pour les espèces dont l'aire de répartition dépasse des limites géographiques de la Nouvelle-Aquitaine. Ainsi, les milieux extérieurs à la région, et qui connaissent des conditions écologiques différentes de celles que l'on peut y retrouver, ne pourront pas être considérés dans le calcul comme favorables au développement de l'ensemble des plantes qui pourtant s'y trouvent peut-être. Cela induit potentiellement des sous-estimations de l'affinité pour certaines plantes dans certaines conditions futures et donc une sous-estimation de l'aire de répartition potentielle proposée pour ces espèces en fonction des différents futurs envisagés.

Par ailleurs, les cartes de répartition spatiale potentielle des espèces qui servent ici de base au calcul des différents indicateurs correspondent à des probabilités de présence pour ces plantes dans chacune des mailles. Pour le futur, ces probabilités sont établies en considérant uniquement la

possibilité pour les plantes de se développer dans des mailles qui présentent une forte affinité écologique et climatique avec la niche calculée. Cependant, le calcul ne prend absolument pas en compte la capacité, ou non, des plantes à migrer depuis les mailles qui correspondent à leur aire de répartition actuelle jusqu'aux mailles qui seront supposément favorables à leur développement dans quelques décennies. La capacité de migration, tout comme le niveau de continuité écologique qui permettra ou non cette migration, demeurent assez largement inconnus pour la plupart des espèces végétales et ne sont pas considérés ici. Ceci va avoir comme principal effet de surestimer l'aire de répartition proposée pour bon nombre d'espèces, potentiellement de façon tout à fait significative si les distances à parcourir sont importantes.

Enfin, les chiffres obtenus pour chacun des indicateurs proposés ici apparaissent comme des accumulations virtuelles d'espèces en un même lieu. La question de leur compatibilité, au travers de l'ensemble de la gamme des interactions biotiques possibles, n'est pas abordée dans cette étude. Il résulte de ce manque des questions d'ordre stratégique quant aux politiques de conservation et/ou de gestion qui pourraient être mises en place au regard des résultats présentés plus haut. L'une des principales questions consiste à se demander, comme l'ont déjà fait certains auteurs (RESIDE *et al.*, 2013), s'il sera plus judicieux dans un contexte de changements climatiques majeurs et rapides de concentrer les efforts sur des zones de biodiversité maximale supposée dans le futur, ou bien sur des zones de plus grande stabilité des cortèges floristiques. En effet, les zones de biodiversité importante projetée à l'horizon de la fin du XXI^{ème} siècle correspondent généralement aussi aux territoires qui connaîtront le plus grand turnover en termes de nombre d'espèces. Ce sont donc des zones qui devraient connaître des arrivées massives mais théoriques de nouvelles plantes, qui pourraient en réalité s'avérer tout à fait incompatibles entre-elles. C'est déjà parfois le cas actuellement lorsque certaines espèces, considérées alors comme des EEE (Espèces Exotiques Envahissantes), gagnent rapidement tout l'espace disponible dans certains milieux et réduisent de fait la biodiversité qui s'y trouve. L'approche privilégiant les territoires qui expérimenteraient des changements climatiques, et donc souvent floristiques, plus tamponnés pourrait s'avérer plus prudente car la fonctionnalité des écosystèmes qui s'y trouvent est d'ores et déjà connue, effective, et pourrait n'être que partiellement altérée dans le futur. On pourra néanmoins reprocher à cette option son côté plus conservateur et sa philosophie plus défensive, axée sur certains milieux particuliers, bien identifiés et souvent assez circonscrits.

- **Perspectives**

Pour aller plus loin dans l'analyse de ces résultats, il serait probablement intéressant de faire appel à des méthodes qui ont été développées pour déterminer des taux de chevauchement entre les aires de répartition relatives à plusieurs espèces. Ces méthodes sont dites « analyses de co-occurrence » (D'AMEN *et al.*, 2017). Elles pourraient être transposées à la comparaison des répartitions d'une même espèce à des périodes successives dans le but d'enrichir l'indice d'évolution de l'aire de répartition potentielle de chacune des espèces. Parallèlement à ces taux de chevauchement, des distances moyennes de migration pourraient aussi être extraites de ces cartes (BAKKENES *et al.*, 2002 ; RESIDE *et al.*, 2013). Ces distances pourraient ensuite être croisées avec d'éventuelles mesures ou données de capacité de migration pour certaines espèces. Certains auteurs vont jusqu'à déduire de ces distances de migration des taux d'extinction potentiels (THOMAS *et al.*, 2004 ; LENOIR & SVENNING, 2015).

Des réflexions sur les stratégies de préservation des milieux à plus ou moins long terme pourraient également être menées, notamment en passant d'une approche mettant sur un même niveau d'enjeu

l'ensemble des espèces, comme ce fut le cas dans la présente étude, à une approche permettant de hiérarchiser les enjeux associés à chacune des plantes présentes sur les différents territoires.

Parallèlement à ces développements qui concernent les espèces prises individuellement, une étape suivante pourrait aussi être de regrouper certaines espèces, afin de développer des approches synthétiques ciblées sur des milieux ou habitats d'intérêt, comme ceux qui ont déjà fait l'objet de travaux cartographiques de synthèse à l'échelle régionale (forêts, pelouses calcicoles, dunes non boisées, landes et tourbières, zones humides, etc.).

Enfin, l'extension de la zone d'étude, en intégrant l'Occitanie afin de prendre en considération l'entièreté de l'unité biogéographique que constitue le Bassin aquitain, permettrait de répondre à un certain nombre des limites exposées plus haut, et par là-même de proposer des reconstructions plus robustes des aires de répartition spatiale potentielle pour chacune des espèces, pour l'actuel et pour le futur.

1.6 Conclusion

Des indices de sensibilité climatique relatifs à chacune des espèces végétales de la région Nouvelle-Aquitaine ont été produits. Ces résultats ont ensuite été réemployés pour générer des cartes d'évolution de plusieurs indicateurs et ainsi permettre de proposer des hypothèses quant à l'évolution de la flore régionale, en fonction des différents scénarios envisagés pour les changements climatiques futurs. Il ressort de ces résultats quelques chiffres principaux.

Concernant l'évolution des aires de répartition des espèces, les projections pour l'horizon lointain (2070-2100) aboutissent en fonction des trois scénarios d'émission de GES retenus à des taux d'extinction (perte de plus de 99% de l'aire de répartition potentielle par rapport à l'actuel) des espèces végétales allant de 0,1% du cortège floristique pour le RCP2.6 à 3,2% pour le RCP8.5. Si l'on s'intéresse à la proportion d'espèces atteignant des niveaux de répartition critiques (perte de plus de 90% de l'aire de répartition potentielle par rapport à l'actuel), se sont alors 0,6% des espèces qui seraient concernés pour le RCP2.6 et jusqu'à 10,7% du cortège initial pour le RCP8.5.

À l'opposé, toute une autre partie des plantes de Nouvelle-Aquitaine connaîtraient de leur côté une extension de leur aire de répartition spatiale potentielle. Ce cas de figure correspondrait même à la majorité des espèces, avec 58,6% des plantes concernées pour le RCP2.6 et 55,2% pour le RCP8.5.

Pour les territoires de Nouvelle-Aquitaine, le bilan global qui résulterait de ces évolutions serait celui d'une augmentation de la richesse spécifique dans la plupart des mailles 1x1 km de la région, avec toutefois des tendances locales qui pourraient s'opposer. Ainsi, la richesse spécifique devrait globalement augmenter pour les zones situées sur l'axe sud-est/nord-ouest de la région, entre les parties orientales de la Dordogne et du Lot-et-Garonne et la plupart des zones comprises entre Poitou-Charentes et Gironde. Elle devrait en revanche décroitre sur la majeure partie du Limousin et aux altitudes moyennes des vallées d'Aspe et d'Ossau. En valeurs médianes, on observerait une augmentation de 57 espèces par maille 1x1 km pour le RCP2.6, de 207 espèces pour le RCP4.5 et de 261 espèces pour le RCP8.5.

En termes de turnover, on retrouve les bordures du Massif central, le Périgord vert, la Double, le cognaçais en Charente-Maritime, l'entre-deux-mers et une bonne partie de la Vienne et des Deux-Sèvres parmi les territoires les plus sujets à des substitutions d'espèces, quel que soit le scénario retenu. Le piémont pyrénéen expérimenterait une évolution assez similaire pour les horizons lointains

des scénarios RCP4.5 et RCP8.5, tout comme la bordure orientale du plateau landais et dans une moindre mesure la basse vallée de l'Adour dans les Landes.

À l'inverse, on devrait retrouver une plus grande similarité dans leurs cortèges floristiques vis-à-vis de la période actuelle dans des zones comme le plateau de Millevaches, les hautes vallées pyrénéennes, le Périgord noir entre Vézère et Dordogne, le piémont basque, le littoral charentais et le Pays de Serres entre les vallées du Lot et de la Garonne. En fonction des scénarios considérés, on devrait donc, en valeurs médianes pour l'ensemble de la Nouvelle-Aquitaine, aboutir pour les horizons lointains à un ratio de 2,34 pour le RCP2.6, de 1,04 pour le RCP4.5 et de 0,69 pour le RCP8.5. En pratique, cela correspondrait pour le scénario le moins émissif à des cortèges floristiques dans lesquels près de deux fois plus d'espèces au sein des mailles seraient déjà présentes au cours de la période actuelle, pour le scénario intermédiaire à des cortèges pour moitié composés d'espèces nouvellement arrivées dans les mailles, et pour le scénario le plus émissif à des cortèges composés de près de deux fois plus de nouvelles espèces que d'espèces déjà en place actuellement.

Pour interpréter ces résultats, il ne faut néanmoins pas perdre de vue les diverses limites associées à cette étude. En premier lieu, il faut rappeler que ni les capacités de migration des espèces végétales, ni les continuités ou discontinuités écologiques tout au long de leur parcours théorique de migration ne sont pris en compte dans ces modèles. De même, les multiples interactions biotiques qui surviendraient, non seulement au cours de la migration mais aussi au sein des zones d'arrivée, ne sont absolument pas intégrées aux différentes étapes du processus de production de ces cartes d'indicateurs.

Enfin, les tendances mises en lumière par ces résultats devraient nous permettre d'approfondir les réflexions sur les différentes approches de la conservation et de la gestion du patrimoine naturel. En effet, dans la perspective de bouleversements majeurs des cortèges floristiques tels que décrits dans cette étude, on pourrait notamment être amenés à se poser la question de l'efficacité et du bienfondé de tel ou tel type de mesures qui seraient prises sans se soucier du devenir probable des espèces, et au-delà des écosystèmes. Ceux-ci seront tôt ou tard fortement contraints dans leur évolution par la pression des changements climatiques futurs et ne pas intégrer cette information pourrait mener à des décisions et des actions qui pourraient parfois s'avérer contre-productives, *a minima* inopérantes.

Dans cette optique, il est proposé ici de cibler en premier lieu les zones de plus grande stabilité des cortèges floristiques, selon une démarche inspirée par la prudence. Elle consiste à favoriser le maintien d'écosystèmes fonctionnels déjà connus qui seraient à même de perdurer malgré les importants changements climatiques qui surviendraient au cours du XXI^{ème} siècle.

Chapitre 2. Suivi et évolution de communautés végétales sensibles au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine

Auteur : *Kévin Romeyer,* ***Contributeurs :*** *Rémi David, Anthony Le Fouler, Marta Infante-Sanchez, Jean-Claude Abadie, Aurélien Belaud, Laurent Chabrol, Isabelle Charissou, Clément Clero, Théo Emerio, Frédéric Fy, Anna Hover, Pierre Lafon, Sophie Laugareil, Mickaël Mady, Olivier Nawrot, Ludovic Olicard, Jérémie Pioch, Emilie Vallez, Grégory Caze*

Résumé : La flore et les communautés végétales de Nouvelle-Aquitaine pourraient subir d'importants bouleversements dans le futur en lien avec le changement climatique. Des modifications phénologiques et des difficultés de développement pour un certain nombre d'espèces, des substitutions de cortèges et enfin des modifications d'aire de répartition sont des réponses déjà en partie attestées ou attendues. Afin de mesurer rigoureusement les conséquences du changement climatique sur la flore régionale, en termes de vitesse et d'intensité de changement, un réseau de surveillance a été déployé sur un nombre important de sites hébergeant des communautés végétales sensibles. Les pelouses calcicoles, les végétations de dunes littorales, les hêtraies de plaines, les tourbières et les gazons amphibies des Landes de Gascogne ont donc vocation à être suivies sur le long terme à travers ce réseau. Des protocoles et méthodes standardisés sont repris ou développés spécifiquement pour répondre aux problématiques d'évolution des cortèges floristiques et de facteurs explicatifs. Des premières analyses diachroniques, menées sur des pas de temps de 2 à 8 ans entre lectures de dispositifs, permettent de pointer des changements significatifs pour certains indicateurs. Ainsi, une ourlification et des prémices de méditerranéisation des cortèges sont décelées en pelouses calcicoles. Pour les tourbières, on constate une certaine stabilité de la flore mais le développement de ligneux est à signaler. Dans le cas des lagunes du plateau landais, les gazons amphibies souffrent déjà avec une nette diminution de biomasse et une colonisation par la Molinie, indicatrice d'un relatif assèchement. En parallèle, une approche de modélisation et de projection des aires de répartition potentielle futures des espèces et végétations permet d'estimer leur sensibilité climatique et apporte des informations complémentaires sur des substitutions potentielles de cortèges. Les hêtraies de plaines, avec en premier lieu le Hêtre et plusieurs de ses espèces compagnes, affichent une régression nette des conditions favorables à leur développement. A l'inverse, certaines espèces thermophiles indigènes ou exotiques pourraient s'étendre largement, en particulier sur les dunes et les coteaux calcaires. Afin d'assurer la résistance des espèces et communautés sensibles et/ou permettre leur migration naturelle dans des zones refuges ou vers de nouveaux secteurs favorables, les continuités écologiques et le maintien des conditions microclimatiques constituent des enjeux primordiaux de conservation et de résilience.

Mots clés : dunes, forêts, Hêtre, indices écologiques, lagunes, microclimat, modélisation, pelouses calcicoles, placettes, projections, quadrats, réseau, SDM, sensibilité climatique, surveillance, tourbières, transect, végétations

2.1 Introduction

Le changement climatique se traduirait en Nouvelle-Aquitaine notamment par une hausse de l'aridité (combinaison de températures élevées et de précipitations faibles) et une plus grande variabilité de la quantité et de la répartition temporelle des précipitations, avec des périodes de sécheresse plus longues et plus intenses (ACCLIMATERRA, 2018). Ces évènements impacteront la flore régionale, et particulièrement celle des milieux sensibles, à différentes échelles. D'abord au niveau local, où des modifications phénologiques, des dépérissements accrus d'individus et des difficultés de régénération pourraient survenir. Ensuite, à l'échelle des communautés végétales, où des pertes et substitutions d'espèces seraient plus récurrentes ; cela entraînant potentiellement la disparition de certains habitats. Enfin, au niveau régional à travers des modifications d'aire favorable au développement des espèces dans le futur, avec des phénomènes de contraction, fragmentation, migration ou extension des populations (THUILLER *et al.*, 2005 ; Romeyer & David, 2020 *in* Mallard (2020).

Dans le cadre du programme « les Sentinelles du climat », les Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN) de la région ont cherché à voir comment réagit la flore de certains milieux sensibles. Les pelouses calcicoles, les végétations de dunes littorales, les hêtraies de plaines, les tourbières et les gazons amphibies des Landes de Gascogne sont donc étudiés pour répondre aux problématiques de vitesse d'évolution et de capacité de résistance des cortèges mais également pour mieux percevoir les facteurs explicatifs de ces modifications.

En l'absence de recul et de données standardisées sur l'évolution récente des végétations pour la majorité de ces milieux, un réseau de sites et de dispositifs de suivi à long terme a été déployé, permettant d'enrichir et de compléter un réseau par ailleurs en cours de structuration (LE FOULER & CAZE, 2012). Des protocoles et méthodes reproductibles sont repris ou développés spécifiquement pour répondre aux problématiques de l'évolution des cortèges floristiques sous l'effet du changement climatique. La réalisation de plusieurs lectures des dispositifs mis en place ou préexistants, dans un laps de temps assez court, permet en premier lieu de définir des états de référence robustes pour des comparaisons ultérieures et un suivi à long terme. Par ailleurs, cela permet d'évaluer la variabilité des cortèges à court terme, en lien avec les variations de conditions saisonnières ou interannuelles. Des analyses diachroniques sur ces données de suivi témoignent de plusieurs modifications floristiques et de premières tendances d'intérêt sur l'évolution potentielle des communautés végétales. La poursuite et la pérennisation des suivis dans le temps est une nécessité pour bien distinguer les trajectoires de fond et les relier à des phénomènes explicatifs ; un renforcement du réseau serait malgré tout judicieux pour combler certaines lacunes (représentativité géographique, nombre d'échantillons etc.).

En parallèle de la constitution d'un réseau de surveillance *in situ*, des travaux de modélisation visant à prédire l'évolution de l'aire de répartition des espèces et de certaines végétations (hêtraies de plaines) ont été menés (*ibid* ; Chapitre 1). Ils permettent d'évaluer les réponses potentielles de la flore au niveau régional, de définir les espèces les plus vulnérables au changement climatique ainsi que les secteurs à enjeux. Ils apportent également une vision complémentaire au réseau de surveillance avec des indications sur le devenir des communautés végétales en Nouvelle-Aquitaine en termes de substitutions potentielles.

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Communautés végétales étudiées et sites de suivi

Le programme « les Sentinelles du climat » a notamment pour objectif de suivre et prédire l'évolution des cortèges floristiques au sein de plusieurs communautés végétales potentiellement sensibles au changement climatique. En Nouvelle-Aquitaine, sont particulièrement concernées les forêts à Hêtre de plaine, les pelouses sèches calcicoles, les tourbières, les lagunes du plateau landais et les dunes littorales (MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2017b). Ainsi, le programme a contribué à la mise en place et à la relecture de dispositifs de suivi de ces communautés sur plusieurs sites, dans le but de visualiser les modifications potentielles de cortèges à court terme. Parmi elles, certaines bénéficiaient de l'implantation de dispositifs pérennes dans d'autres cadres tel que le suivi de l'état de conservation des habitats à travers la politique Natura 2000 notamment (LE FOULER & BLANCHARD, 2011 ; LE FOULER, 2013 ; FY & BISSOT, 2014 ; LAFON & LE FOULER, 2014 ; LAFON *et al.*, 2015). La structuration d'un réseau de surveillance des habitats et la synergie entre programmes de suivi des communautés végétales a permis de mutualiser les données récoltées et d'organiser un cadre d'analyses commun.

Les sites de suivi pour chacune des communautés végétales étudiées sont récapitulés sur la carte ci-après (Fig. 22). Ceux qui ont bénéficié d'un ou plusieurs passages (= relectures de dispositifs) et ayant servi pour la réalisation d'analyses diachroniques sont différenciés sur cette même carte.

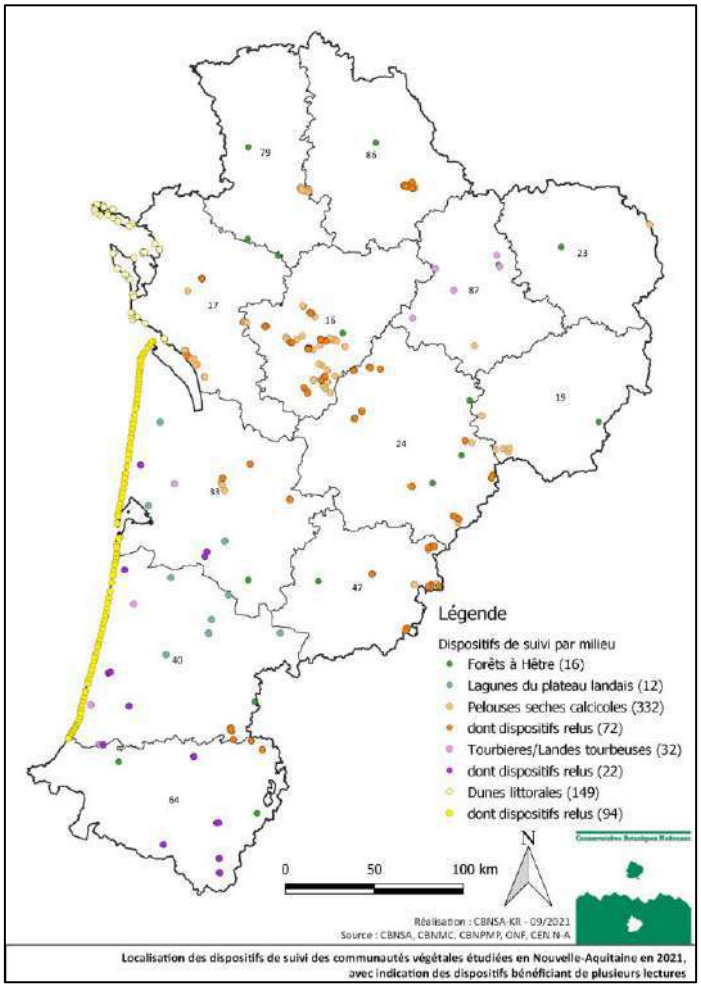


Fig. 22. Carte des dispositifs de suivi des communautés végétales étudiées.

2.2.2 Protocoles de suivi et données collectées

Les protocoles de suivis sont détaillés dans les ouvrages du programme « Les Sentinelles du climat » et notamment la synthèse dédiée intégrant les mises à jour récentes (MALLARD, 2021d). Les dispositifs de suivi sont des placettes, généralement permanentes et matérialisées, de forme et de taille variées en fonction du type de communauté végétale pour répondre aux critères d'homogénéité (ROYER, 2009) ; ces placettes sont disposées le long d'un transect lorsqu'un gradient écologique principal détermine l'agencement des végétations dans l'espace (ex : végétations de lagunes liées au gradient d'inondation, végétations de dunes liées au gradient de mobilité du sable). De façon générale, les données végétales collectées sur les sites de suivi, et sur lesquelles sont basées les analyses statistiques, sont relatives à la composition des cortèges et à l'estimation de l'abondance de chaque espèce observée ; la stratification de la végétation est aussi notée. Le champ d'investigation taxonomique intègre systématiquement les plantes à fleurs (Spermatophytes) et fougères (Ptéridophytes) ; les bryophytes sont également prises en compte sur certains milieux (forêts, tourbières). Le mode de quantification des espèces peut varier selon les végétations suivies. Il s'opère la plupart du temps par l'estimation des fréquences d'espèces à travers un échantillonnage en présence/absence au sein des placettes de suivi ; mais d'autres indices tels que les coefficients d'abondance–dominance et des comptages d'individus exhaustifs ou par classe d'effectifs sont utilisés. Cette hétérogénéité de notation est liée à la nécessité de compatibilité avec des protocoles développés dans d'autres cadres, permettant ainsi une mutualisation ultérieure de données à plus large échelle.

Les informations génériques (nombre et type de dispositif, données collectées, campagnes de lectures) sur les suivis de chacune des communautés végétales étudiées sont récapitulées dans le tableau ci–dessous (Tab. XVI).

Tab. XVI. Tableau récapitulatif des informations de suivi par communauté végétale

Milieu / Communauté végétale	Nb et type de dispositif (dont relus)	Type de placette de suivi	Données végétales collectées	Campagnes de lectures
Pelouses calcicoles	332 placettes (72 relues)	Quadrat de fréquence (9 m²)	- Diversité spécifique - Abondance des espèces (fréquence sous-quadrats) - Stratification de la végétation (recouvrement et hauteur des strates)	L1 : 2011-2013, 2017 L2 : 2019-2020
Tourbières	15 transects sur haut et bas-marais (8 relus)	Quadrats de fréquence (1 m²) en transect	- Diversité spécifique - Abondance des espèces (fréquence sous-quadrats) - Stratification de la végétation (recouvrement et hauteur des strates)	L1 : 2014, 2017-2018 L2 : 2020
	17 placettes sur landes tourbeuses (14 relues)	Quadrat de fréquence (49 m²)		
Lagunes	12 transects (11 relus)	Quadrats de fréquence (1 m²) en transect	- Diversité spécifique - Abondance des espèces (fréquence sous-quadrats) - Stratification de la végétation (recouvrement et hauteur des strates)	L1 : 2018-2019 L2 : 2020
Dunes littorales	149 transects (94 relus)	Placettes circulaires mobiles (100 m²) en transect	- Diversité spécifique - Abondance des espèces (coeff d'A-D) - Stratification de la végétation (recouvrement et hauteur des strates)	L1 : 1997 L2 : 2003 L3 : 2009 L4 : 2015 L5 : 2021

Dunes grises	56 placettes	Quadrat de fréquence (9 m²)	- Diversité spécifique - Abondance des espèces (fréquence sous-quadrats) - Stratification de la végétation (recouvrement et hauteur des strates)	L1 : 2021
Forêts à Hêtre	16 parcelles forestières (13 relues)	Bande RENECOFOR (100 m²) x 4	- Diversité spécifique - Abondance des espèces (fréquence point-contacts + coeff d'A-D) - Stratification de la végétation (recouvrement et hauteur des strates) - Effectifs de régénération forestière	L1 : 2018-2019 L2 : 2020(-2021)

Les campagnes de lectures de dispositifs dans le cadre du programme « les Sentinelles du climat » se sont organisées en tenant compte de deux considérations majeures : le besoin de relectures rapprochées dans le temps pour visualiser les modifications potentielles de cortèges à court terme ; et la nécessité de synergie avec le schéma pluriannuel de suivi des habitats d'intérêts communautaires (HIC) Natura 2000, basé sur une périodicité de 6 ans pour les besoins du rapportage national (Le Fouler & Caze, 2012). La réalisation des états de référence pour chaque dispositif (= première lecture) s'est opérée de façon progressive et complémentaire à travers ces deux projets. Il en résulte des périodes de référence plus ou moins larges en fonction des milieux (ex : 4 à 6 ans pour les pelouses calcicoles, 2 ans pour les lagunes). Des campagnes de relectures synchrones ont ensuite permis de mutualiser les moyens techniques et les données collectées pour les communautés végétales étudiées conjointement. Les intervalles entre campagnes de lectures sont donc variables selon les milieux et surtout selon les dispositifs. Il n'en reste pas moins possible de qualifier et quantifier l'évolution des cortèges dans ce laps de temps.

2.2.3 Indicateurs d'évolution des cortèges in situ

À partir des données collectées *in situ* sur la diversité spécifique et sur l'abondance des espèces, il est possible d'utiliser la capacité de bioindication de la flore sur des paramètres et processus écologiques (ex : humidité du sol, pH, dynamique de végétation etc.) pour construire des indicateurs synthétiques d'évolution entre deux ou plusieurs périodes définies. Pour cela, le recours à des bases de traits de vie des espèces est particulièrement approprié car elles recensent une multitude d'attributs pour chaque espèce tels que le type biologique, la chorologie, les indices écologiques d'Ellenberg, le mode de pollinisation et de dispersion, etc. Dans notre cas, le catalogue Baseflor (Julve, 2018) a été utilisé pour la flore vasculaire ; le catalogue Bryoatt (Hill *et al.*, 2007) et les travaux de Simmel *et al.* (2021) ont servis pour les bryophytes.

Certains indicateurs sont élaborés en se basant sur des analyses multivariées des données de suivi. L'ordination des relevés, issus des dispositifs, sur des dimensions factorielles permet en effet de regrouper ceux qui se ressemblent du point de vue des cortèges floristiques et de déduire les principaux gradients environnementaux en jeu (Bouzillé, 2007 ; Meddour, 2011). Cette propriété peut servir aussi bien dans une étude synchronique pour trier et classer des relevés, que dans une étude diachronique pour comparer visuellement la position de relevés entre deux dates, et illustrer des décalages éventuels liés à des modifications de cortèges. L'interprétation des dimensions en termes de gradients environnementaux permet alors de comprendre ou émettre des hypothèses sur les processus d'évolution en cours. Pour ces travaux, l'analyse multivariée privilégiée est l'analyse factorielle des correspondances (AFC). Cela se justifie par le fait que les données d'entrée sont semi-

quantitatives, que les gradients environnementaux sont souvent relativement importants (générant de très nombreuses « espèces rares »), et que le calcul des distances entre relevés sur la base essentiellement des co-occurrences d'espèces entre relevés est préférable plutôt qu'en tenant compte à part égale des absences conjointes d'espèces entre relevés, comme réalisé en ACP (analyses en composantes principales) (BOUTIN *et al.*, 2017 ; BORCARD *et al.*, 2018). En pratique, les dimensions factorielles sont construites à partir de l'état de référence (= première lecture des dispositifs) et les relectures sont projetées *a posteriori* (ARCHAUX *et al.*, 2009). Les positions des différentes lectures sur les dimensions factorielles (limité aux 3 premières) sont récupérées et utilisées comme indicateurs comparables statistiquement.

Les indicateurs d'intérêt, construits à partir des bases de traits de vie ou basés directement sur les données de suivi (ex : positions des dispositifs sur des dimensions factorielles, présence et abondance de certaines espèces), sont listés dans le tableau ci-dessous (Tab. XVII) pour chaque communauté végétale ayant fait l'objet d'analyses diachroniques des données de suivi.

Tab. XVII. Indicateurs d'intérêt pour suivre l'évolution des cortèges pour les communautés végétales analysées

Communauté végétale	Type d'indicateur	Indicateurs
Pelouses calcicoles	Indices écologiques d'Ellenberg	- Humidité édaphique - Humidité atmosphérique - Trophie - Niveau de matière organique - Lumière - Température - Texture du sol
	Types biologiques et fonctionnels	- Nombre d'espèces arborescentes - Nombre d'espèces arbustives - Nombre de chaméphytes - Nombre de géophytes - Nombre d'hémicryptophytes cespiteux - Nombre d'hémicryptophytes stolonifères - Nombre de thérophytes
	Processus écologiques	- Fermeture du milieu - Dérive trophique
	Ordination statistique	- Position des placettes sur dimensions factorielles
	Diversité végétale	- Richesse spécifique
	Chorologie	- Nombre d'espèces atlantiques - Nombre d'espèces exotiques - Nombre d'espèces européennes - Nombre d'espèces à large chorologie - Nombre d'espèces méditerranéo-atlantiques - Nombre d'espèces méditerranéennes
Tourbières	Indices écologiques d'Ellenberg	- Humidité édaphique - Trophie - Niveau de matière organique - Lumière
	Types biologiques et fonctionnels	- Proportion des phanérophytes - Proportion des chaméphytes - Proportion des herbacées - Proportion des sphaignes - Proportion des sphaignes minérotrophiles - Proportion des sphaignes minéro-ombrotrophiles - Proportion des sphaignes ombrotrophiles
	Ordination statistique	- Position des placettes sur dimensions factorielles
	Espèces typiques des HIC de tourbières	- Représentation des espèces typiques de l'HIC 7110 - Représentation des espèces typiques de l'HIC 7120 - Représentation des espèces typiques de l'HIC 7140 - Représentation des espèces typiques de l'HIC 7150

Communauté végétale	Type d'indicateur	Indicateurs
		- Représentation des espèces typiques de l'HIC 7230
	Diversité végétale	- Richesse spécifique
Lagunes	Indices écologiques d'Ellenberg	- Humidité édaphique - Trophie - Niveau de matière organique
	Types biologiques et fonctionnels	- Proportion des thérophytes - Biomasse des thérophytes de haut-niveaux - Biomasse des thérophytes de bas-niveaux - Proportion des espèces amphibies - Biomasse des espèces amphibies
	Ordination statistique	- Position des placettes sur dimensions factorielles
	Espèces structurantes	- Fréquence de la Molinie - Fréquence d'Eleocharis multicaulis - Fréquence de Juncus bulbosus
	Diversité végétale	- Richesse spécifique
	Structure de végétation	- Recouvrement de sol nu

La qualification des espèces typiques de certaines conditions (ex : bon état de conservation des HIC, espèces amphibies, thérophytes de bas ou haut-niveaux, type de sphaignes) pour les tourbières et lagunes, réalisée à dire d'expert pour générer des indicateurs, est précisée en annexe (Annexe 4).

2.2.4 Analyses diachroniques des données de suivis

Dans le cadre des « Sentinelles du climat », et en synergie avec le programme de suivi des HIC Natura 2000, les analyses diachroniques des données de suivi ont porté sur les communautés végétales de pelouses calcicoles, tourbières et lagunes du plateau landais.

Chaque indicateur retenu (voir Tab. XVII) a fait l'objet d'une comparaison statistique entre la valeur moyenne établie à partir de l'état de référence des dispositifs (= première lecture) et la valeur moyenne obtenue lors de la relecture des dispositifs. Des tests paramétriques de Student sur échantillons appariés ont été appliqués pour évaluer la significativité des changements entre les relectures. Dans le cas où les différences entre échantillons ne suivent pas une loi normale, c'est l'équivalent non-paramétrique (test de Wilcoxon sur échantillons appariés) qui est utilisé.

La démarche et méthodologie d'analyses sont détaillées dans les rapports et contributions du CBNSA dédiés aux suivis des habitats (Cléro *et al.*, 2020 ; Le Fouler *et al.*, in prep. ; David & Romeyer, in Mallard (2019)).

2.2.5 Projections d'évolution de la répartition des espèces et des végétations

En parallèle d'analyses diachroniques sur les données de suivi, ou en l'absence de celles-ci pour certains milieux (forêts, dunes), il est possible d'anticiper les modifications potentielles de cortèges *in situ* à travers les projections d'évolution de l'aire de répartition des espèces et des végétations à l'échelle régionale.

Ce travail de modélisation est largement développé dans le chapitre 1 du présent ouvrage ainsi que dans les rapports précédents du programme « les Sentinelles du climat » (David, 2018 ; David et Romeyer, 2019 *in* Mallard (2019) ; Romeyer & David, 2020 *in* Mallard (2020). Le principe consiste dans un premier temps à modéliser la niche écologique des espèces et des végétations pour la période actuelle, et à la projeter spatialement pour définir l'aire de répartition potentielle, en croisant les

données de présence de celles-ci avec un lot de variables environnementales sélectionnées à travers du *Species Distribution Modelling* (SDM). La seconde étape consiste à projeter cette niche écologique dans un horizon futur, plus ou moins proche, où seules les variables climatiques sont différentes et définies par le modèle ALADIN de Météo-France (CNRM, 2014) à partir des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre du GIEC. Il est alors possible de définir des tendances d'évolution sur la répartition des espèces et végétations en comparant leur aire potentielle actuelle et les aires potentielles futures en fonction des scénarios et horizons.

Au total, 2181 espèces sont modélisées et un indice de sensibilité climatique, basé sur l'évolution chorologique, est déterminé pour chacune d'elles pour les différents scénarios et horizons. L'évolution potentielle d'aire de répartition pour quelques espèces typiques des différents habitats étudiés peut faire écho aux premières tendances mises en évidence par les suivis. La prise en compte de ces résultats de prospective doit servir pour l'adaptation et la conservation des milieux face au changement climatique.

Par ailleurs, les forêts à Hêtre constituent des milieux à forte inertie où les changements floristiques sont lents et peu détectables à court terme (ARCHAUX *et al.*, 2009 ; BERTRAND *et al.*, 2011), sauf évènements extrêmes. L'apport des SDMs et des projections futures permet de caractériser leur vulnérabilité au changement climatique. Pour cela, un focus sur l'évolution du Hêtre et des grands types de forêts à Hêtre de plaines est réalisé, basé en grande partie sur les éléments développés dans les travaux antérieurs (*ibid* ; ROMEYER *et al.*, 2021).

2.3 Résultats

2.3.1 Évolution des pelouses calcicoles

Les pelouses calcicoles de Nouvelle-Aquitaine hébergent une flore particulièrement diversifiée avec près de 500 taxons répertoriés à travers le réseau de suivis. La combinaison des influences atlantique (climat doux et assez humide en hiver) et méditerranéenne (climat chaud et sec en été), associée à des paramètres édaphiques variés tant sur la profondeur du sol (et donc sa capacité de rétention de l'eau) que sur sa richesse en éléments carbonatés notamment, expliquent cette diversité. On retrouvera ainsi des communautés herbacées à dominance d'hémicryptophytes, souvent riches en orchidées, sur des sols relativement profonds à tendance mésophile ; et des communautés riches en chaméphytes bas (dont nano-chaméphytes ou chaméphytes suffrutescents) sur des sols très superficiels sous influence méditerranéenne.

Ces pelouses sont adaptées pour tolérer une certaine sécheresse climatique et édaphique en période estivale. Toutefois, une hausse de l'aridité liée à des précipitations plus aléatoires au printemps et en été couplée à une augmentation des températures dans le futur (ACCLIMATERRA, 2018) induiront de nouvelles contraintes susceptibles de modifier les cortèges et le fonctionnement des pelouses. La perte des espèces les moins tolérantes à une sécheresse accrue, la progression d'espèces méditerranéennes (GRILLET *et al.*, 2006 ; VENNETIER & RIPERT, 2010) et le développement d'un cortège d'espèces annuelles au profit des vivaces (LAVOREL & GARNIER, 2002 ; ZWICKE, 2013) constituent des réponses potentielles au changement climatique. Par ailleurs, ces milieux sont impactés par la déprise pastorale qui engendre une fermeture plus ou moins rapide des coteaux. Cette dynamique naturelle pourrait nuancer voire annihiler en partie les effets du changement climatique attendus, mais induirait une perte d'habitats. Le suivi de l'évolution des cortèges permettra de conclure si la déprise diminue sur le long terme et d'évaluer sa vitesse.

Les 72 placettes de suivi de pelouses (= quadrats de 9 m²) bénéficiant d'au moins 2 lectures entre 2011 et 2019 ont ainsi fait l'objet d'analyses diachroniques pour évaluer leur variabilité à court terme, et détecter en particulier des tendances de fermeture et/ou de substitution de cortèges. Les placettes sont comparées entre lectures à travers les indicateurs d'évolution détaillés précédemment (Tab. XVII).

L'ensemble des résultats d'analyses diachroniques est détaillé dans les travaux menés par le CBNSA sur les pelouses (CLÉRO *et al.*, 2020 ; David et Romeyer, 2019 *in* Mallard (2019) et synthétisé dans le Tab. XVIII. Nous nous focaliserons ici sur les principales tendances qui ont pu être dégagées.

- **Les prémices d'une méditerranéisation des pelouses ?**

Tout d'abord, une tendance globale apparaît à l'échelle du réseau vers un assèchement des pelouses et une apparente thermophilisation des cortèges. Cela est déduit de l'interprétation des dimensions factorielles de l'AFC (Fig. 23) et du décalage significatif de la position des placettes entre les 2 lectures constaté sur la dimension 2 (Fig. 24). En effet, cette seconde dimension semble notamment corrélée dans sa partie supérieure à un indice d'humidité du sol plutôt faible, à un indice de température plutôt élevé et à une plus grande représentation de taxons chaméphytiques bas et méditerranéens.

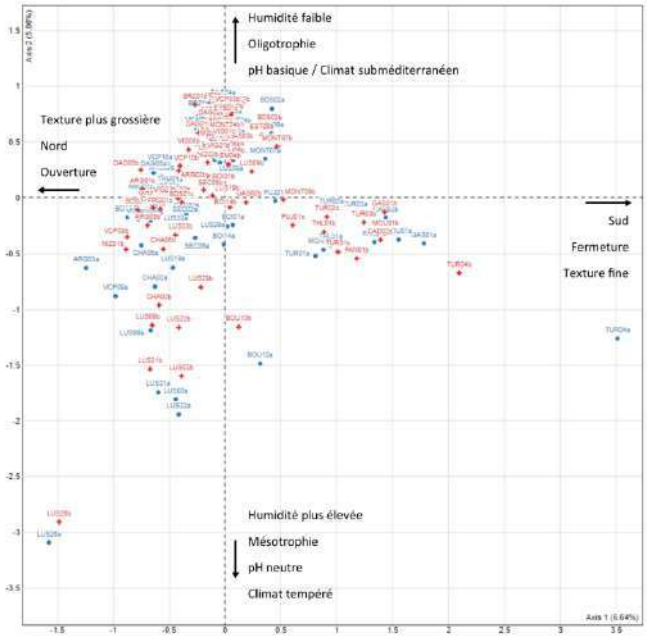


Fig. 23. Ordination des placettes de pelouses par AFC, avec interprétations des dimensions et distinction des 2 lectures.

Ronds bleus : état de référence (=1ère lecture) ; croix rouges : seconde lecture.

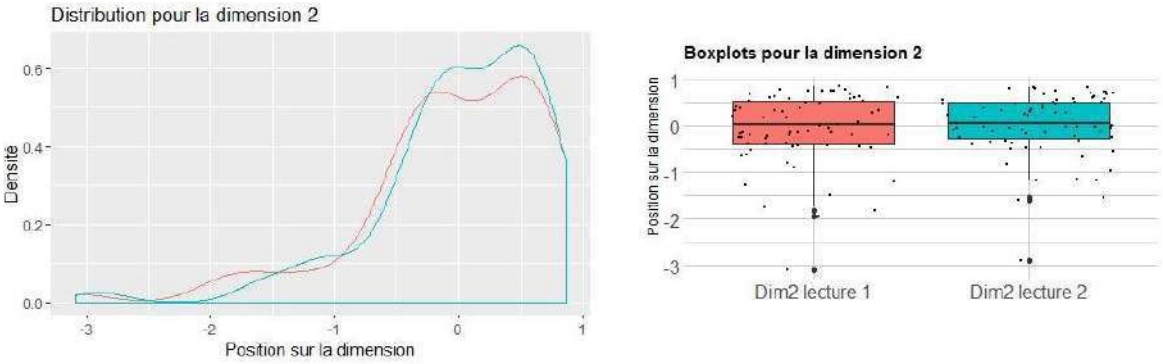


Fig. 24. **Diagramme de la distribution et boxplot de la position des placettes de pelouses sur la dimension 2 de l'AFC en fonction des lectures.**

En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Cependant, ces éléments sont nuancés par des tendances *a priori* contradictoires sur l'évolution de certains indices écologiques d'Ellenberg. On constate ainsi une hausse significative de l'humidité édaphique par rapport à l'état de référence tandis que l'indice de température tend plutôt à la baisse (Tab. XVIII). Ces divergences de résultats sont complexes à expliquer et pourraient témoigner de processus en interaction voire en opposition. Il faut garder à l'esprit que la niche écologique des espèces peut varier légèrement d'un territoire à un autre et que les indices Ellenberg, définis pour l'Europe centrale et la moitié nord de la France, sont moins fiables pour la Nouvelle-Aquitaine et certaines tendances peuvent être exagérées. L'analyse globale des cortèges par AFC reste donc tout à fait pertinente car plus objective. Les deux approches apportent des points de vue complémentaires.

Par ailleurs, ces prémices de méditerranéisation sont soutenues par la hausse du nombre de taxons méditerranéo-atlantiques et méditerranéens (non-significatif pour ces derniers) (Fig. 25). Cela semble associé à une plus grande fréquence pour plusieurs de ces taxons dans les placettes où ils étaient déjà

notés (ex: *Linum suffruticosum*, *Convolvulus cantabrica*, *Argyrolobium zanonii, Fumana procumbens* etc.) et traduit donc une augmentation à la fois en termes d'abondance et de dispersion.

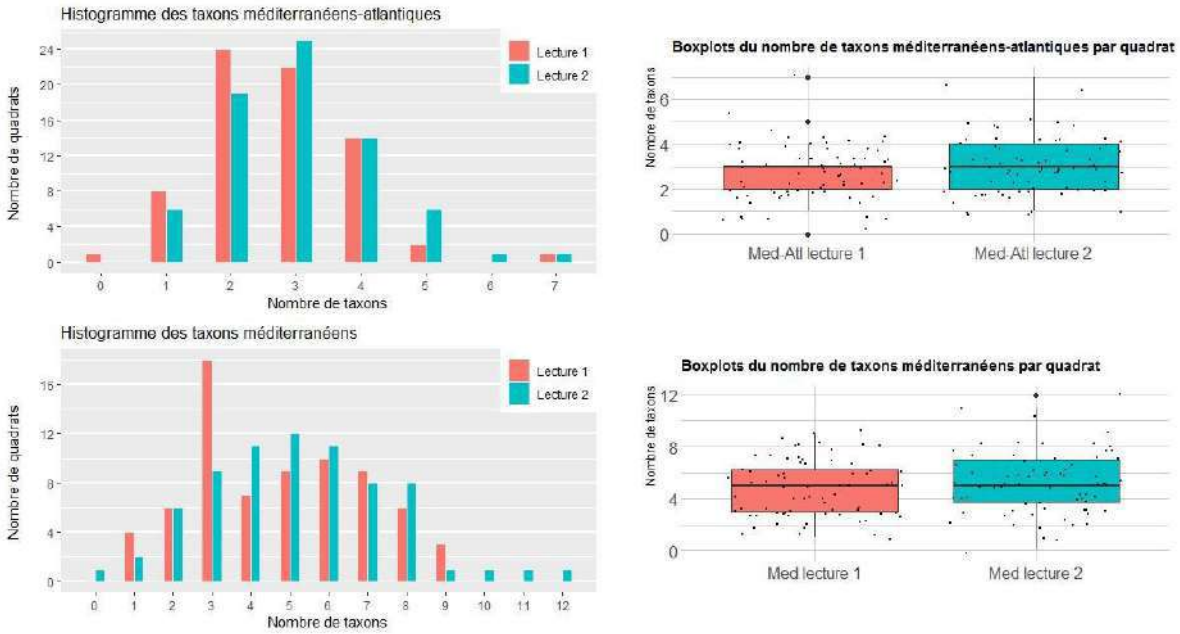


Fig. 25. Histogrammes et boxplots du nombre de taxons méditerranéens (sl) recensés en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

• Une dynamique de fermeture en cours

Plusieurs indicateurs évoquent une dynamique de fermeture, qui est un processus naturel en l'absence de gestion et plus ou moins lent en fonction du type de pelouses. En premier lieu, l'indice de fermeture du milieu lui-même présente une hausse significative par rapport à l'état de référence (Fig. 26). Cela signifie que des taxons indicateurs de fermeture (ex : arbres et arbustes, taxons d'ourlets) ont progressé d'une lecture à l'autre.

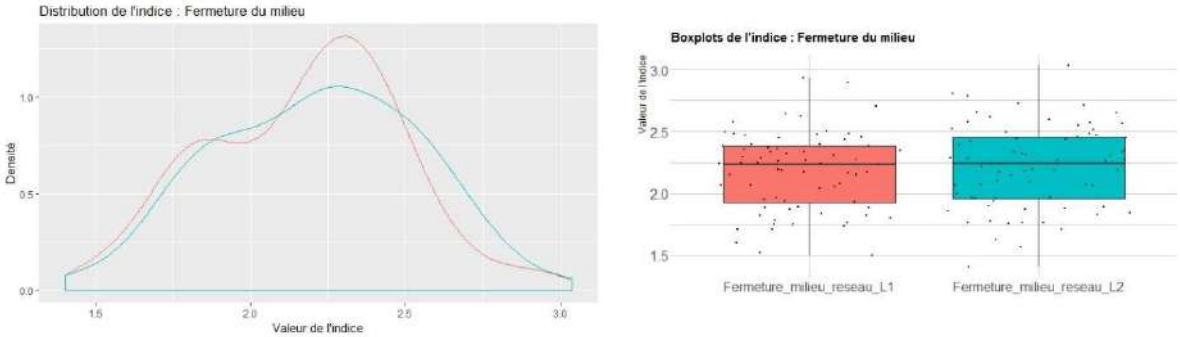


Fig. 26. Diagramme de la distribution et boxplot de l'indice de fermeture du milieu en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Ensuite, l'indice de lumière apparaît en nette baisse lors de la seconde lecture (Fig. 27). Cela indique une moindre fréquence des espèces héliophiles et/ou un développement d'espèces plus tolérantes à l'ombrage.

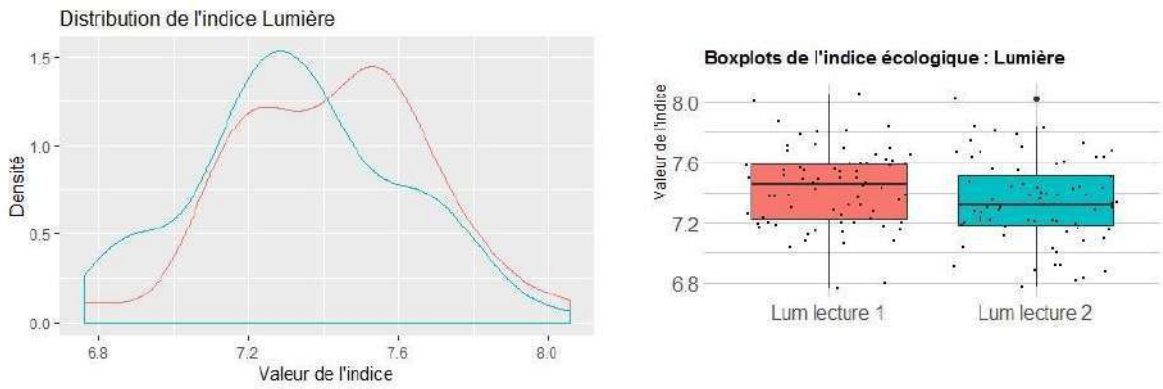


Fig. 27. Diagramme de la distribution et boxplot de l'indice de lumière en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Concernant le type de fermeture, il s'agirait davantage d'un processus d'ourlification que d'embroussaillement des pelouses car les espèces d'arbres et arbustes n'apparaissent pas en hausse entre les 2 lectures dans les placettes. Au contraire, des espèces d'ourlets sont en progression significatives (ex : *Brachypodium rupestre, Rubia peregrina, Origanum vulgare*).

Ce processus de fermeture s'accompagne classiquement d'un léger enrichissement du sol comme l'atteste l'indice de trophie affichant une augmentation significative par rapport à l'état de référence (Fig. 28). Cela est cohérent avec le fait que les espèces d'ourlets, qui requièrent une richesse en nutriments plus importante (et donc associé à un indice de trophie plus élevé) que celles typiques des pelouses, ont une tendance positive. Le développement d'espèces prairiales ou de friches (ex : *Dactylis glomerata, Plantago lanceolata, Arrhenatherum elatius, Centaurea scabiosa, Daucus carotta* etc.) pourrait également attester de cet enrichissement mais il semble actuellement trop marginal pour évoquer une véritable dérive trophique.

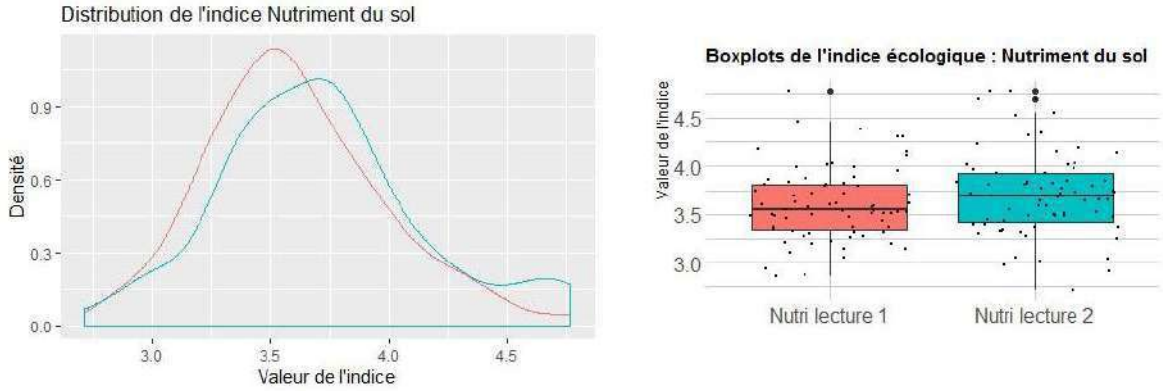


Fig. 28. Diagramme de la distribution et boxplot de l'indice de trophie en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Tab. XVIII. Résultats des tests de comparaisons des indicateurs pour les pelouses calcicoles

Indicateur	Test de comparaison utilisé	Intensité du changement entre L1 et L2 (Moyenne de la différence L2-L1)	Erreur standard	Significativité du changement (p-value)	Interprétation
Richesse spécifique	Wilcoxon apparié	2,013889	6,29142	0,01108	Différence significative dans le sens d'une plus grande diversité
Position sur dimension 1 AFC	Wilcoxon apparié	0,001791287	0.7545301	0.2726	Pas de différence significative
Position sur dimension 2 AFC	Wilcoxon apparié	0,06742591	0.7535615	0.01829	Différence significative indiquant un décalage vers le pôle « xérophile / subméditerranéen »
Humidité édaphique	Student apparié	0,06568019	0.287402	0.002067	Différence significative dans le sens d'une hausse de l'humidité du sol
Trophie	Student apparié	0,1087152	0.3763573	0.003717	Différence significative dans le sens d'une hausse de la trophie
Luminosité	Wilcoxon apparié	-0,09213672	0.2590441	0.0002196	Différence significative dans le sens d'une baisse de la luminosité
Matière organique	Wilcoxon apparié	0,04039901	0.2499873	0.08544	Pas de différence significative
Humidité atmosphérique	Student apparié	0,01971015	0.2236994	0.2805	Pas de différence significative
Température	Student apparié	-0,03368653	0.2617844	0.07085	Pas de différence significative
Texture du sol	Wilcoxon apparié	-0,09497259	0.2722114	0.0001311	Différence significative dans le sens d'une texture plus fine
Nombre d'espèces arborées	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,09722222	1.185462	0.4702	Pas de différence significative
Nombre d'espèces arbustives	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,125	0.7780991	0.1467	Pas de différence significative
Nombre de chaméphytes	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,1527778	2.07602	0.7098	Pas de différence significative
Nombre de géophytes	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,1527778	1.158675	0.1918	Pas de différence significative
Nombre d'hémicryptophytes cespiteux	Wilcoxon apparié	0,08333333	1.791783	0.7368	Pas de différence significative
Nombre d'hémicryptophytes stolonifères	Wilcoxon apparié	0,6388889	2.52867	0.002733	Différence significative dans le sens d'une hausse de ce type biologique
Nombre de thérophytes	Student apparié	0,4722222	2.797516	0.1324	Pas de différence significative
Nombre d'espèces atlantiques	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,05555556	0.8853485	0.4707	Pas de différence significative
Nombre d'espèces exotiques	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,04166667	0.2983392	0.375	Pas de différence significative

Indicateur	Test de comparaison utilisé	Intensité du changement entre L1 et L2 (Moyenne de la différence L2-L1)	Erreur standard	Significativité du changement (p-value)	Interprétation
Nombre d'espèces européennes	Wilcoxon apparié	1,013889	2.747278	0.00368	Différence significative dans le sens d'une hausse des espèces européennes
Nombre d'espèces à large chorologie	Wilcoxon apparié	-0,1111111	1.996035	0.3228	Pas de différence significative
Nombre d'espèces méditerranéo-atlantiques	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,3194444	1.168091	0.01521	Différence significative dans le sens d'une hausse de ce type d'espèces
Nombre d'espèces méditerranéennes	Wilcoxon apparié	0,4444444	2.188273	0.07963	Pas de différence significative
Fermeture du milieu	Student apparié	0,043	0,312	0,0469	Différence significative dans le sens d'une fermeture plus importante
Dérive trophique	Wilcoxon apparié	0,006	0,279	0,2763	Pas de différence significative

Comme évoqué précédemment, les divergences de résultats entre les approches par les indices Ellenberg d'une part, et par analyses multivariées d'autre part pourraient être liées à des processus en interaction. Une fermeture du milieu, traduite par l'augmentation de taxons de sols plus profonds, moins xériques et plus riches en nutriments et à amplitude thermique plus large (et donc moins thermophile), peut expliquer certaines tendances sur les indices Ellenberg. En parallèle, un meilleur développement des taxons méditerranéens et/ou thermo-xérophiles, adaptés à une chaleur et une sécheresse plus importante, offre une hypothèse conciliant l'ensemble des résultats.

Malgré tout, bien que ces tendances soient significatives au niveau statistique, elles sont d'intensité relativement faible. La variabilité interannuelle des cortèges de pelouses semble par ailleurs non négligeable (Romeyer & David, 2018 *in* Mallard (2018a) et incite donc à prendre ces premiers résultats avec prudence. De nouvelles lectures dans les prochaines années sont nécessaires pour définir plus clairement les trajectoires d'évolution, que ce soit en termes de substitution de cortèges vers une flore d'affinité méditerranéenne plus marquée, de fermeture du milieu et/ou de dérive trophique.

- **Évolution potentielle de la flore des pelouses**

Les prémices d'une méditerranéisation des cortèges de pelouses sont confirmées par la progression potentielle de plusieurs espèces thermophiles d'origine méditerranéenne telles que *Lavandula latifolia*, espèce de garrigue (Fig. 29), ou *Brachypodium distachyon*, espèce annuelle des tonsures et dalles calcaires (Fig. 30).

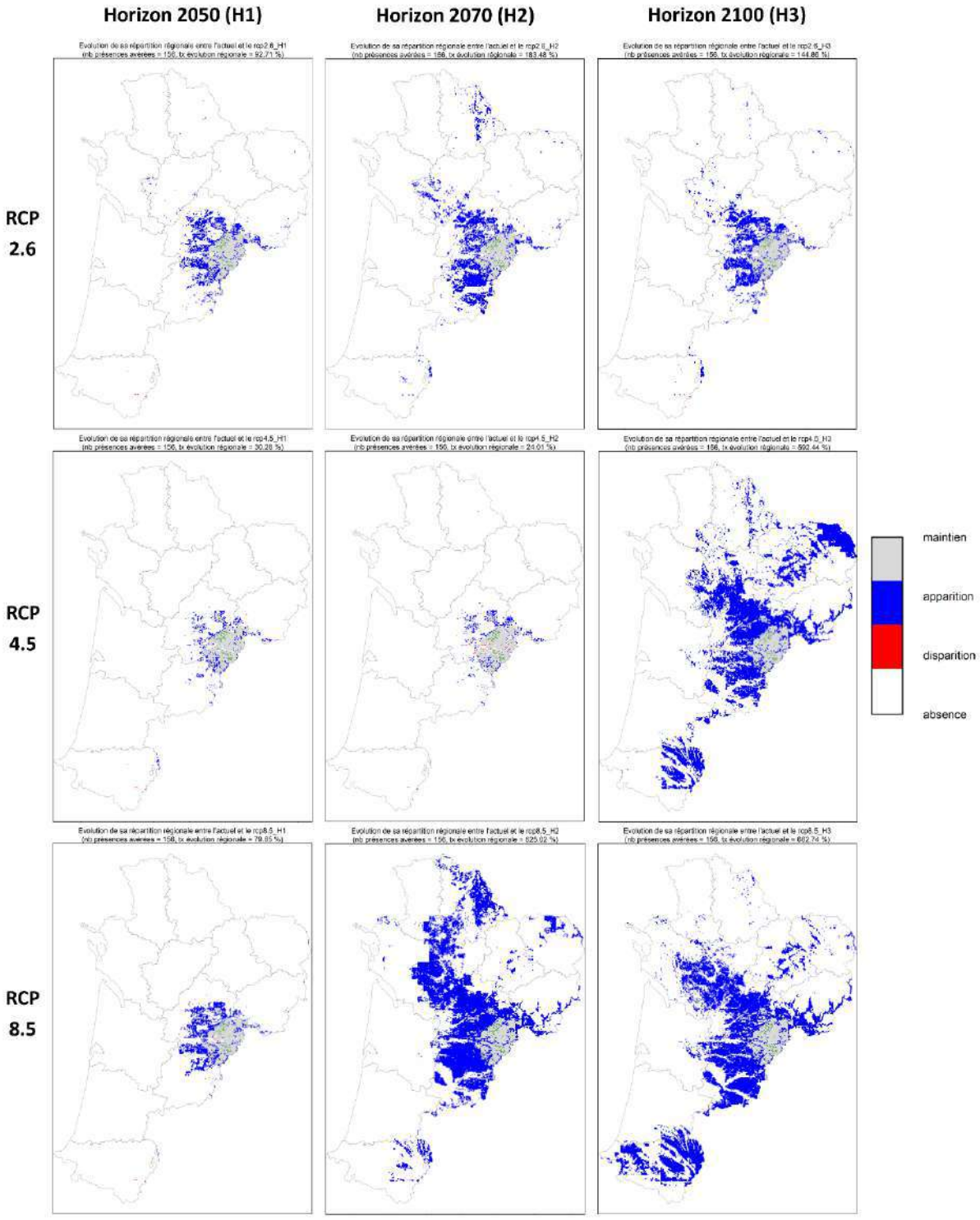


Fig. 29. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Lavandula latifolia, en fonction des scénarios et horizons.

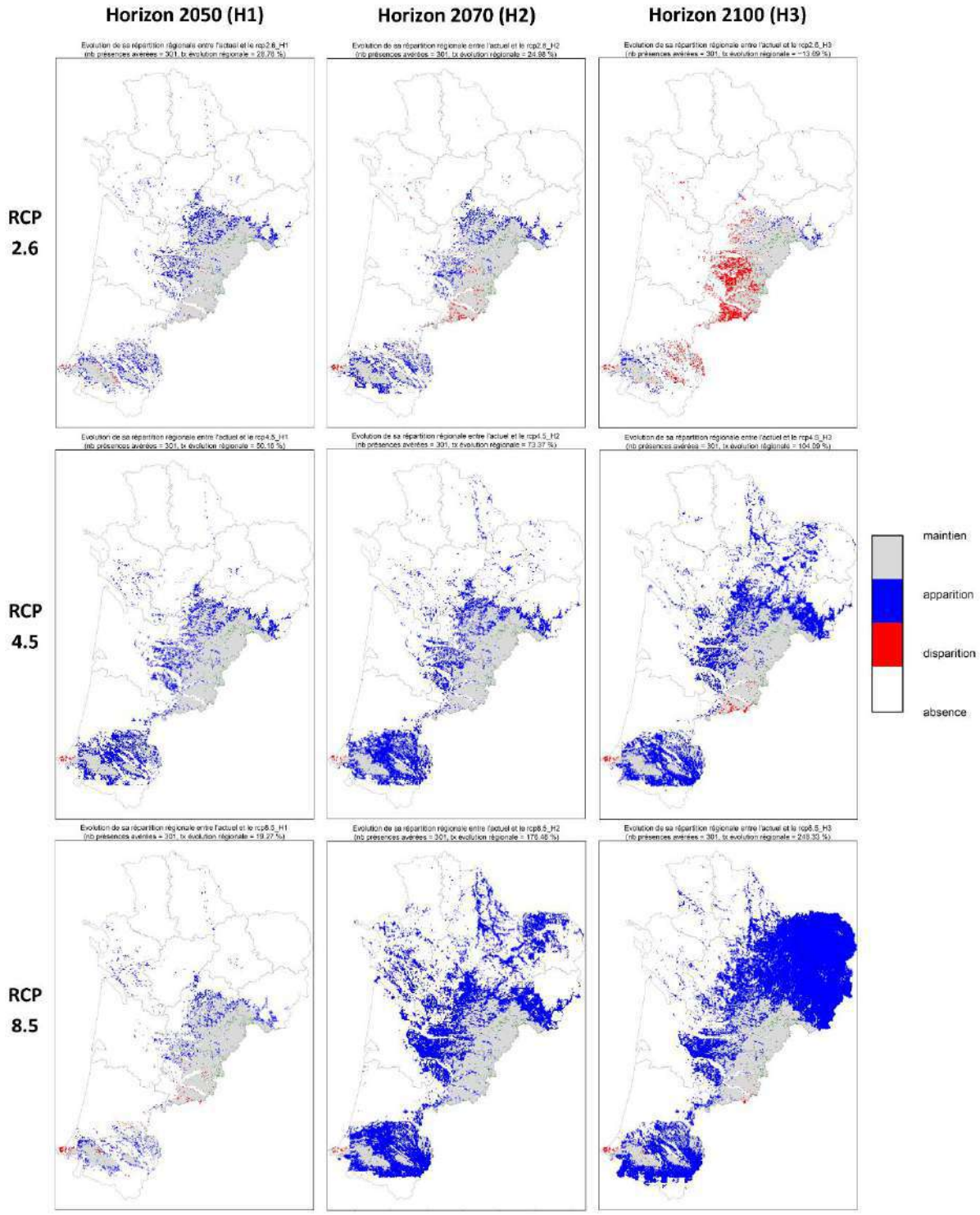


Fig. 30. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Brachypodium distachyon, en fonction des scénarios et horizons.

À l'inverse, certaines espèces de pelouses de climat tempéré à montagnard risquent de régresser, à l'instar de *Sesleria caerulea* (Fig. 31), particulièrement à basse altitude.

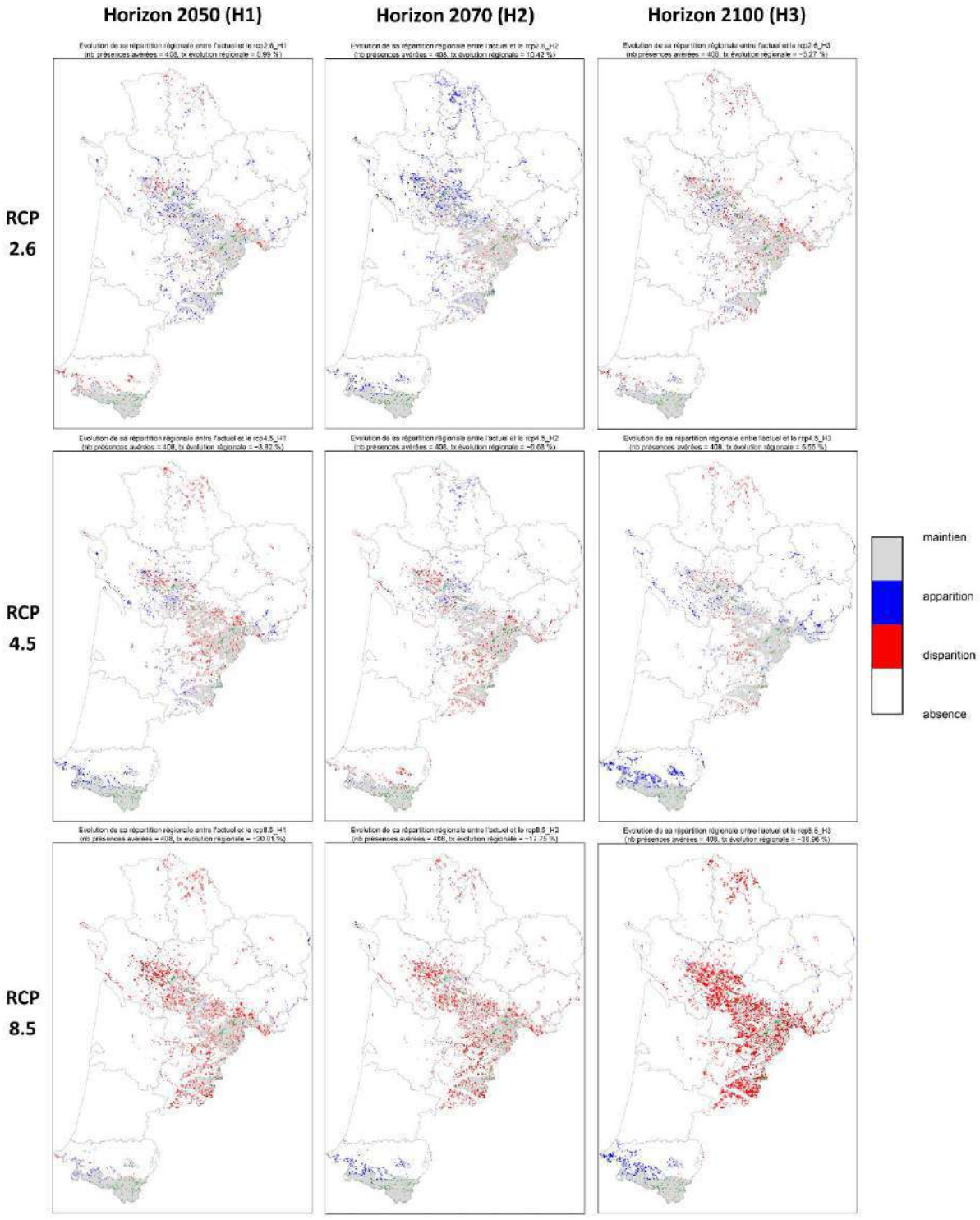


Fig. 31. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Sesleria caerulea, en fonction des scénarios et horizons.

Une aridité accrue, notamment durant la période de végétation, et étendue à un plus large territoire constitue un facteur déterminant de l'extension potentielle des espèces thermo-xérophiles, et de la sensibilité et de la régression potentielle d'un cortège d'espèces tempérées ou de sols à bilan hydrique peu déficitaire.

2.3.2 Évolution des tourbières

Les écosystèmes de tourbières sont parmi les plus vulnérables au changement climatique car particulièrement adaptés à des climats froids et/ou humides limitant la dégradation de matière organique (MANNEVILLE, 2006), d'où une faible richesse du sol en nutriments et des espèces végétales hautement spécialisées à ces contraintes. Il s'agit de milieux en équilibre avec les conditions climatiques et stationnelles et donc relativement stables en théorie à l'échelle interannuelle et à court terme, sans dégradations ou modifications hydrologiques. Le suivi de ces systèmes permet de surveiller la rupture éventuelle de cet équilibre et la transition végétale due au changement climatique. L'impact de celui-ci, et notamment de l'augmentation des températures, se résume à une baisse du niveau d'engorgement par abaissement des nappes qui induit une meilleure décomposition de la matière organique, une hausse du niveau trophique et une moindre capacité de rétention en eau des tourbières (BARBER *et al.*, 1994 ; ISE *et al.*, 2008 ; GOGO *et al.*, 2011). Cela pourrait conduire *in fine* à une perte des espèces boréo-montagnardes, déjà rares sur le territoire.

Les 22 dispositifs de suivi bénéficiant d'au moins 2 lectures entre 2014 et 2020 ont ainsi fait l'objet d'analyses diachroniques pour mesurer l'inertie des systèmes de tourbières de Nouvelle-Aquitaine, et leur variabilité à court terme. Les 82 placettes composant ces dispositifs (16 quadrats de 49 m² + 66 quadrats de 1 m²) sont comparées entre lectures à travers les indicateurs d'évolution détaillés précédemment (Tab. XVII) (LE FOULER *et al.*, in prep.).

La majorité des indicateurs ne présentent pas de différences significatives entre les 2 lectures (Tab. XIX). La figure suivante (Fig. 32) illustre bien l'absence de modifications globales des cortèges par le fait que l'enveloppe et le barycentre des 2 lectures sont très fortement superposés sur les dimensions de l'analyse factorielle.

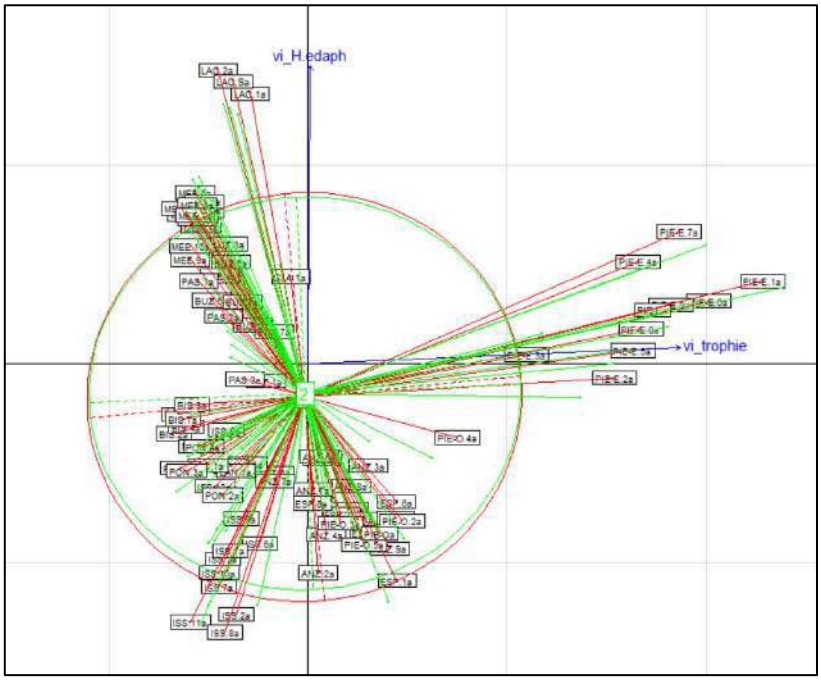


Fig. 32. Ordination des placettes de suivi de tourbières par AFC, avec projections des enveloppes et barycentres des 2 lectures et des variables explicatives des dimensions.

Enveloppe et barycentre de l'état de référence (en rouge) et de la relecture (en vert) ; variables explicatives (en bleu) : indices d'humidité du sol (vi_H.edaph) et de trophie (vi_trophie).

La première et la seconde dimension sont corrélées respectivement à l'humidité du sol et à la trophie ; l'absence apparente de décalage entre les enveloppes et barycentres des 2 lectures indiquerait donc une stabilité des systèmes de tourbières pour ces gradients écologiques structurants *a minima*. Cela est d'ailleurs corroboré par les tests effectués directement sur ces indices (Tab. XIX). Néanmoins, il existe quelques indicateurs pour lesquels un changement peut être mis en évidence, détaillés ci-après.

• Évolution de la diversité végétale

Une diversité végétale plus importante a pu être décelée par rapport à l'état de référence, avec en moyenne près d'une espèce en plus (+ 0,79) contactée par placette (Fig. 33). Cette augmentation pourrait n'être qu'artificielle, apparaissant comme un phénomène classique lié au biais observateur sur les premières lectures d'un dispositif et à la variabilité interannuelle des cortèges d'une part (ARCHAUX *et al.*, 2009) et à la variabilité phénologique d'autre part (Romeyer & David, 2018 *in* Mallard (2018a). Dans le cas de ces suivis, la différence pourrait en partie s'expliquer par une plus grande exhaustivité de notation des bryophytes, notamment en plaine. Cet effet pourra être corrigé lors des lectures ultérieures.

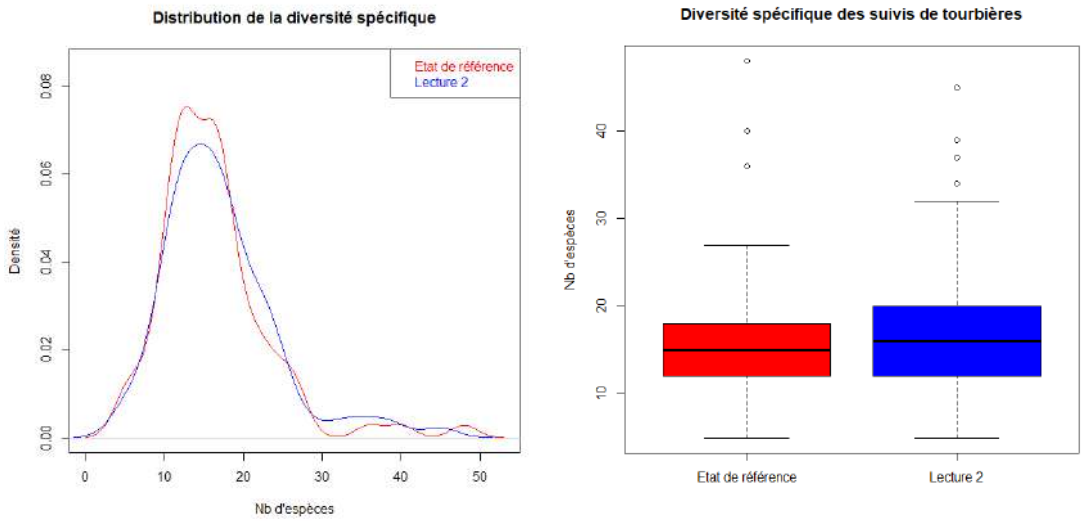


Fig. 33. Diagramme de la distribution et boxplot de la richesse spécifique dans les placettes en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

• Évolution en termes de types biologiques

Deux éléments importants peuvent être notés concernant les types biologiques rencontrés au sein des tourbières suivies : la hausse de la proportion des phanérophytes dans les placettes par rapport à l'état de référence ; et la baisse de la proportion des espèces herbacées en parallèle.

Tout d'abord, il existe une différence significative entre les 2 lectures pour la proportion des phanérophytes (arbres et arbustes) au sein des placettes, dans le sens d'une augmentation (+ 0,94 pts) (Fig. 34). Cela souligne une dynamique de colonisation des systèmes tourbeux par les ligneux (principalement *Betula* sp, *Quercus robur*, *Frangula alnus, Salix atrocinerea*) à l'échelle du réseau dans le laps de temps étudié. Toutefois, la notation de ces espèces n'est effectuée actuellement qu'aux

stades de plantule et juvénile et uniquement en strate herbacée. La capacité des individus à se maintenir et à croître formera un indicateur plus fiable de fermeture réelle.

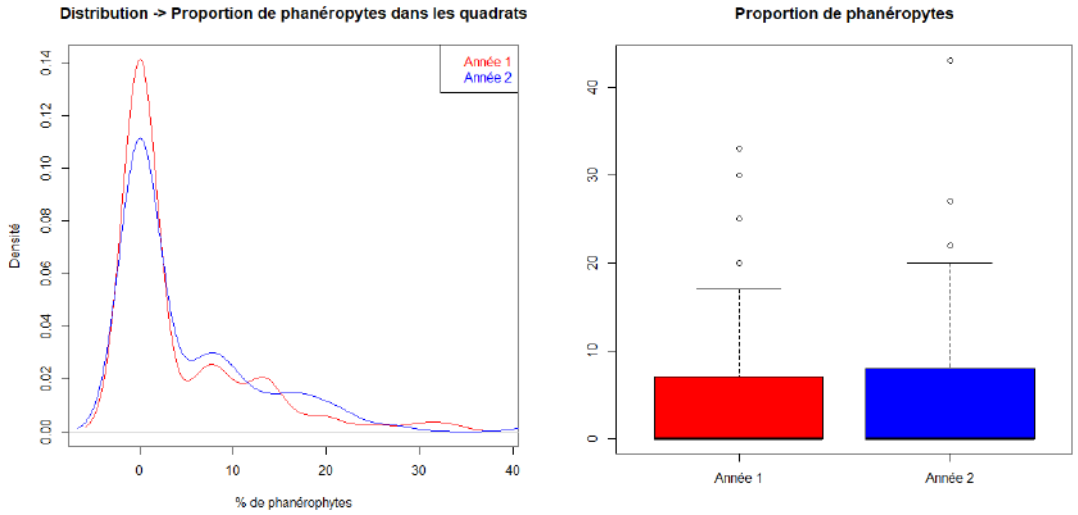


Fig. 34. Diagramme de distribution et boxplot de la proportion d'espèces phanérophytiques dans les placettes entre lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Ensuite, une différence significative a également pu être mise en évidence pour la proportion des espèces herbacées, dans le sens d'une diminution (– 1,94 pts) (Fig. 35). Cela peut suggérer là encore une tendance à la fermeture des systèmes tourbeux, en lien avec la progression des arbres et arbustes. Il pourrait aussi s'agir d'une banalisation de cortège avec la perte d'espèces herbacées ponctuelles. Toutefois, la richesse spécifique étant par ailleurs plus importante en seconde lecture, cette hypothèse ne colle pas avec ce constat et serait donc à écarter. Ces tendances pourraient aussi être influencées par un abandon de pâturage, potentiellement antérieur à la mise en place des suivis, sur certains sites (Infante, comm.pers.).

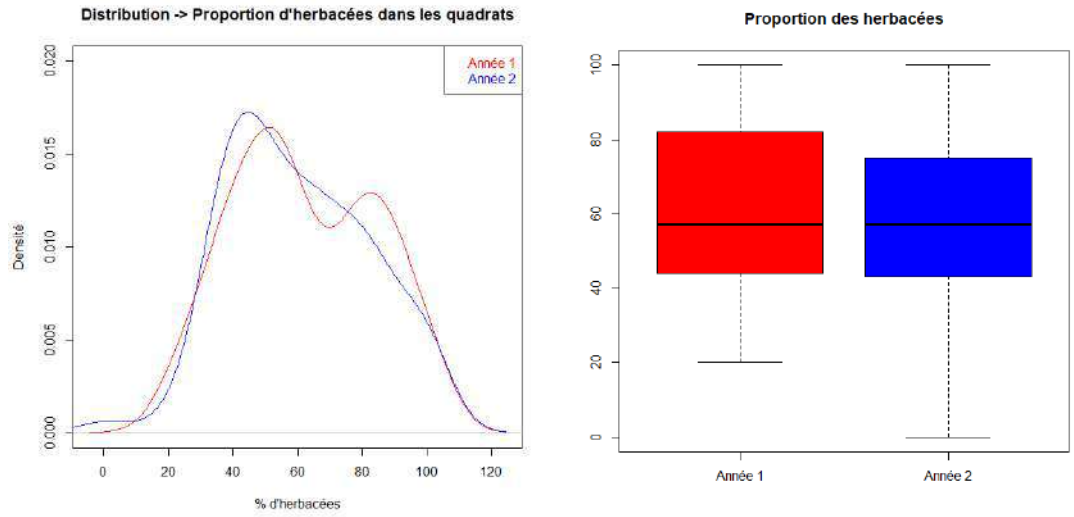


Fig. 35. Diagramme de distribution et boxplot de la proportion d'espèces herbacées dans les placettes entre lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

- **Évolution en termes de typicité des habitats de tourbières**

Les espèces typiques de bon état de conservation d'un habitat d'intérêt communautaire (HIC) de tourbières sont concernées par une modification significative, en termes de représentation au sein des cortèges (= part du nombre d'espèces typiques recensées dans les placettes sur le nombre total d'espèces typiques). Il s'agit des espèces typiques du HIC 7150 (Dépressions sur substrats tourbeux du *Rhynchosporion*) qui connaissent une baisse significative de leur représentation au sein des placettes (Fig. 36). S'agissant d'espèces pionnières retrouvées sur tourbes décapées et gouilles ouvertes (Annexe 4), leur régression indique une perte de ces conditions par colonisation d'espèces plus compétitives (ex : *Molinia caerulea, Agrostis canina* etc.) engendrant une fermeture du couvert végétal. Là encore, cela pourrait également être l'effet d'un abandon de pâturage.

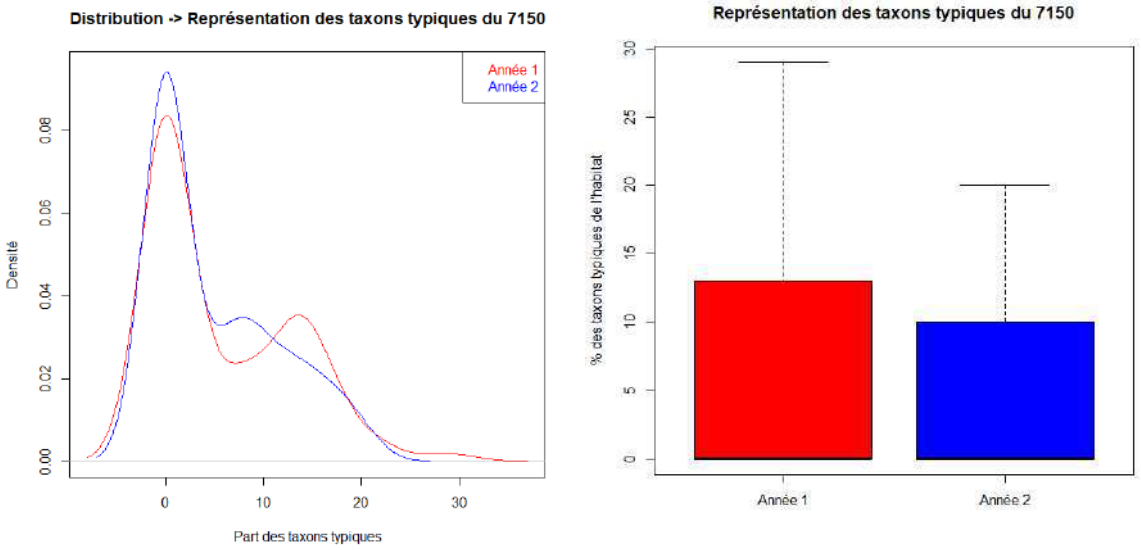


Fig. 36. Diagramme de distribution et boxplot de la représentation des espèces typiques du HIC 7150 dans les placettes de suivi en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

L'ensemble des résultats des tests de comparaison statistiques des indicateurs sont récapitulés dans le tableau ci-dessous (Tab. XIX).

Tab. XIX. Résultats des tests de comparaisons des indicateurs pour les tourbières

Indicateur	Test de comparaison utilisé	Intensité du changement entre L1 et L2 (Moyenne de la différence)	Erreur standard	Significativité du changement (p-value)	Interprétation
Richesse spécifique	Wilcoxon apparié	-0,7882353	7,013892	0,04303	Différence significative dans le sens d'une plus grande diversité
Position sur dimension 1 AFC	Wilcoxon apparié	-0,002386184	0,7327267	0,4406	Pas de différence significative
Position sur dimension 2 AFC	Wilcoxon apparié	-0,01797443	0,6892337	0,4076	Pas de différence significative
Humidité édaphique	Wilcoxon apparié	0,01474118	0,5571395	0,9563	Pas de différence significative
Trophie	Wilcoxon apparié	0,000858824	0,4121414	0,7497	Pas de différence significative

Indicateur	Test de comparaison utilisé	Intensité du changement entre L1 et L2 (Moyenne de la différence)	Erreur standard	Significativité du changement (p-value)	Interprétation
Luminosité	Wilcoxon apparié	0,01734118	0,5264907	0,3083	Pas de différence significative
Matière organique	Wilcoxon apparié	0,02276471	0,6312097	0,8786	Pas de différence significative
Proportion des phanérophytes	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-0,9411765	7,283418	0,0198	Différence significative dans le sens d'une progression des phanérophytes
Proportion des chaméphytes	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,2235294	12,67295	0,1858	Pas de différence significative
Proportion des herbacées	Wilcoxon apparié (avec permutations)	1,941176	21,8887	0,02504	Différence significative dans le sens d'une régression des taxons herbacés
Proportion des sphaignes	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-1,164706	14,36979	0,4765	Pas de différence significative
Proportion des sphaignes minérotrophiles	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,08235294	31,13197	0,6235	Pas de différence significative
Proportion des sphaignes minéro-ombrotrophiles	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-1,6	35,99649	0,2247	Pas de différence significative
Proportion des sphaignes ombrotrophiles	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-0,8823529	32,22156	0,2393	Pas de différence significative
Représentation des taxons typiques du 7110	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-0,2235294	12,28773	0,6053	Pas de différence significative
Représentation des taxons typiques du 7120	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,7882353	13,8963	0,06612	Pas de différence significative mais tendance vers une régression des taxons du 7120
Représentation des taxons typiques du 7140	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,1176471	6,675449	0,2753	Pas de différence significative
Représentation des taxons typiques du 7150	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,6941176	7,194828	0,01729	Différence significative dans le sens d'une régression des taxons du 7150
Représentation des taxons typiques du 7230	Wilcoxon apparié (avec permutations)	0,3176471	7,844301	0,5617	Pas de différence significative

En résumé, les systèmes de tourbières suivis sont d'une apparente stabilité pour bon nombre d'indicateurs dans le laps de temps étudié (2 à 6 ans entre lectures). Il est toutefois possible de déceler une tendance à la fermeture, que ce soit par les ligneux qui progressent, ou par la régression des espèces pionnières de tourbières. Le changement climatique ayant des effets sur le régime de précipitations et le bilan hydrique, l'alimentation en eau des tourbières pourrait être insuffisante et conduire à un assèchement progressif mais potentiellement rapide. Le développement des phanérophytes, et notamment leur capacité de croissance, relativement limités par la combinaison

d'un engorgement permanent et d'une très faible richesse en nutriments, propres aux tourbières, constituerait un témoin précurseur de ce phénomène d'assèchement et serait donc à surveiller. Cette dynamique naturelle d'évolution des tourbières ouvertes vers des tourbières boisées, réalisée sur une échelle de temps de plusieurs centaines d'années (pole-tourbieres.org) en théorie pourrait ainsi être accélérer par le changement climatique.

- **Évolution potentielle de la flore des tourbières**

À l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine, la flore typique des tourbières, d'affinités boréales, trouve ses conditions les plus optimales de développement dans les Pyrénées et en Limousin et de façon relictuelle à plus basse altitude sur le plateau landais. Ainsi, la plupart des espèces affichent logiquement une tendance générale à la régression comme l'illustrent l'évolution potentielle de *Carex echinata* (Fig. 37), et dans une moindre mesure de *Drosera rotundifolia* (Fig. 38).

Cette perte des conditions favorables devrait accentuer l'appauvrissement en espèces à basse altitude *a minima*. À moyen et long terme, ce phénomène pourrait aussi toucher les écosystèmes de tourbières plus alticoles. La hausse des températures, associée à des précipitations plus aléatoires en termes de quantité et de répartition temporelle, génèreront un stress hydrique défavorable au développement de ces espèces. Les milieux tourbeux, relictuels dans certains secteurs de Nouvelle-Aquitaine, pourraient connaître une substitution de cortège avec la perte des espèces les plus hygrophiles, notamment des sphaignes, et une banalisation avec des espèces plus ubiquistes. Par ailleurs, ces tendances d'évolution ne prennent pas en compte l'enrichissement du sol et la moindre capacité de rétention en eau liés à une meilleure décomposition de matière organique, qui viendraient s'ajouter aux contraintes climatiques directes. Ces processus contribueront à la transition de végétations.

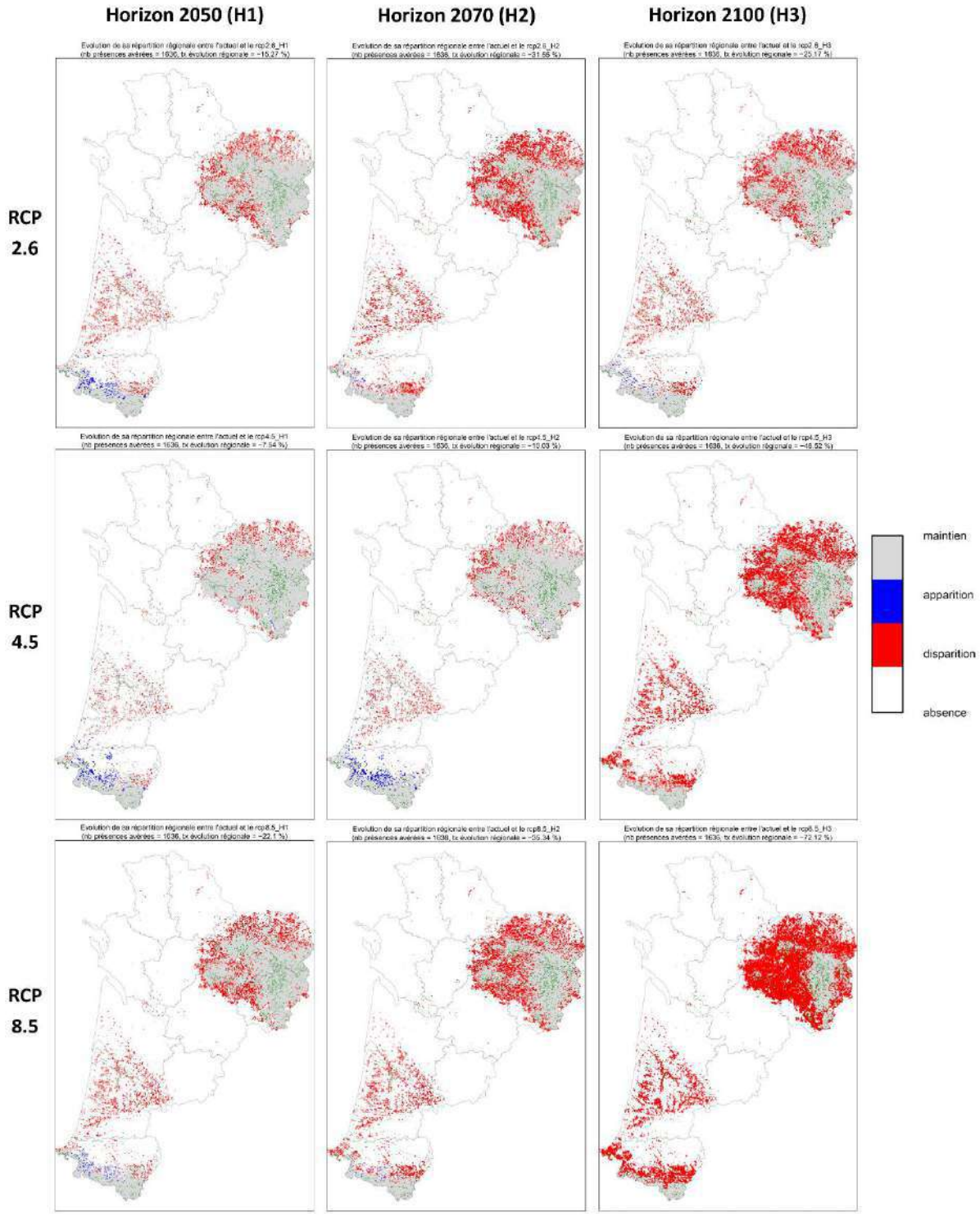


Fig. 37. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Carex echinata, en fonction des scénarios et horizons.

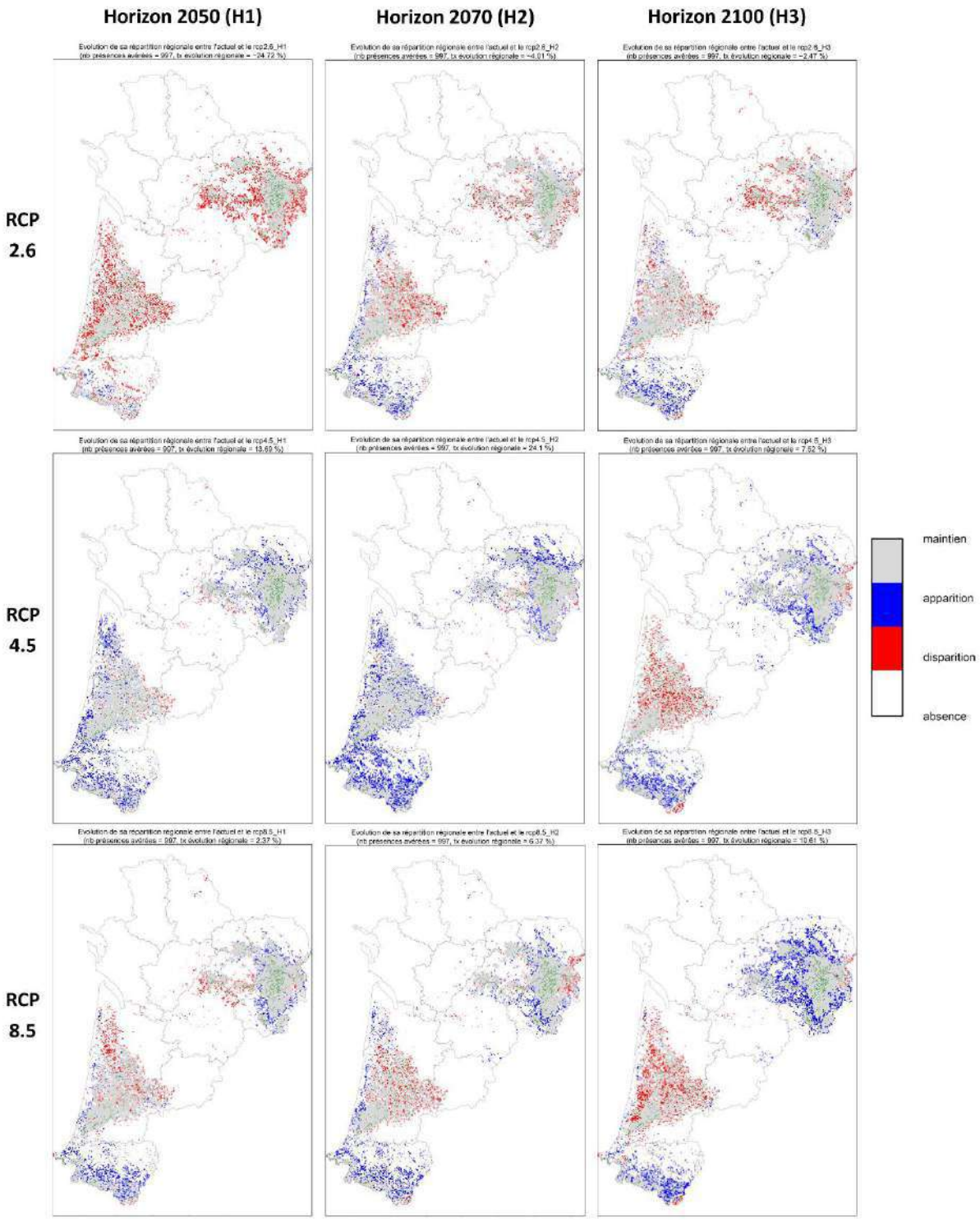


Fig. 38. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Drosera rotundifolia, en fonction des scénarios et horizons.

2.3.3 Évolution des végétations de lagunes du plateau landais

Les lagunes d'eau douce du plateau landais constituent des systèmes originaux liés à la fluctuation du niveau des eaux au cours de l'année : inondation en hiver et au printemps et exondation plus ou moins importante en été. À cela s'ajoute le développement sur un substrat sableux, une eau acide et une faible richesse du sol en nutriments par blocage ou ralentissement de la décomposition de la matière organique. Ces contraintes ont généré une flore et des végétations hautement spécialisées et patrimoniales pour la région. La forte variabilité interannuelle des précipitations, couplée à une hausse des températures et de l'aridité, causées par le changement climatique sont quelques-unes des menaces au fonctionnement et à la résilience de ces systèmes.

Les 11 dispositifs de suivi de lagunes bénéficiant d'au moins 2 lectures entre 2018 et 2020 ont ainsi fait l'objet d'analyses diachroniques pour évaluer leur variabilité à court terme. Les 148 placettes (= quadrats de 1 m²) composant ces dispositifs sont comparées entre lectures à travers les indicateurs d'évolution détaillés précédemment (Tab. XVII).

La plupart des indicateurs retenus présentent déjà des différences significatives entre les 2 lectures (Tab. XX). Le décalage visuel assez net du barycentre de chaque lecture sur les dimensions de l'analyse factorielle (Fig. 39) témoigne en effet d'une modification potentielle des cortèges de lagunes.

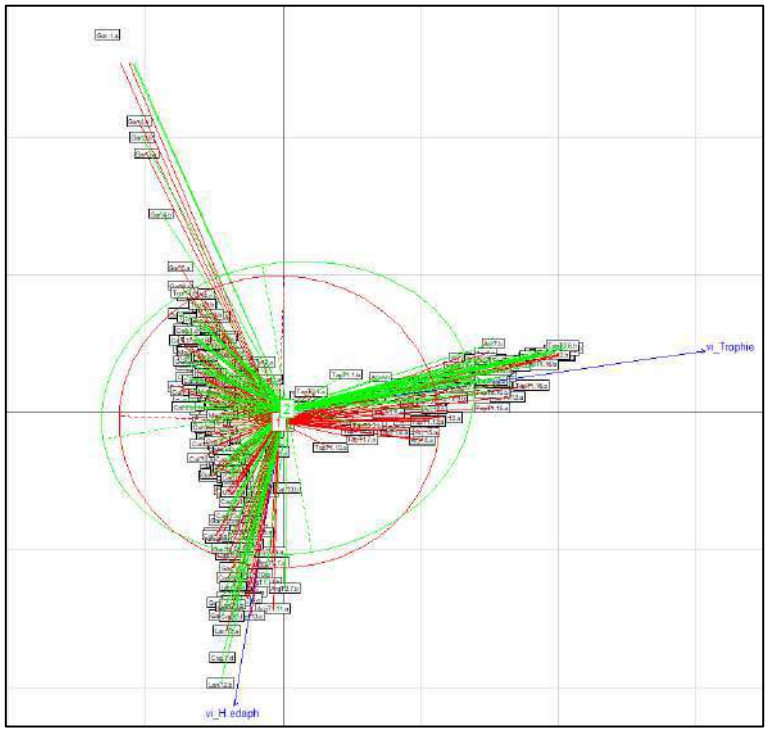


Fig. 39. Ordination des placettes de suivi de lagune par AFC, avec projections des enveloppes et barycentres des 2 lectures et des variables explicatives des dimensions.

Enveloppe et barycentre de l'état de référence (en rouge) et de la relecture (en vert) ; variables explicatives (en bleu) : indices d'humidité du sol (vi_H.edaph) et de trophie (vi_trophie).

La première et la seconde dimension étant corrélées respectivement aux indices de trophie et d'humidité du sol, l'évolution constatée irait dans le sens d'une eutrophisation et d'un assèchement. Toutefois, le décalage est moins perceptible sur les enveloppes des lectures ; la seconde apparaît même plus large que la première indiquant une plus grande variabilité lors de la relecture. Cela

explique certainement pourquoi le décalage observé sur chacune des dimensions factorielles n'est pas statistiquement significatif.

Les comparaisons effectuées sur les autres indicateurs permettent de mettre en évidence 2 principaux processus en cours, liés aux paramètres structurants de la flore des lagunes : l'assèchement et l'eutrophisation.

- **Vers un assèchement des lagunes ?**

Plusieurs indicateurs peuvent témoigner d'une tendance à l'assèchement des systèmes de lagunes. Le plus caractéristique est l'indice d'humidité du sol (Fig. 40) dont la baisse est hautement significative (–0,299 soit près de 2,5%).

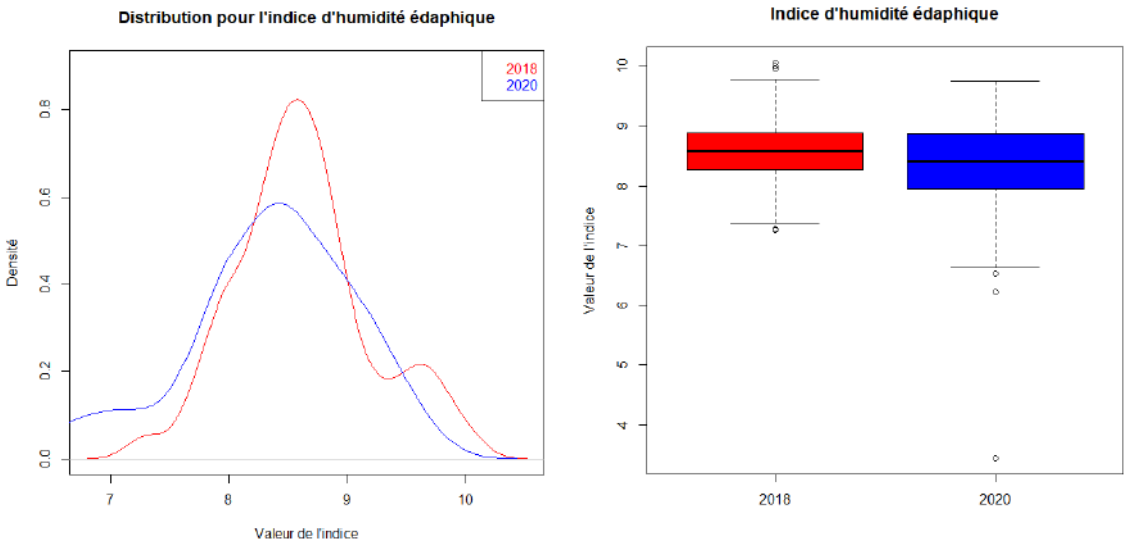


Fig. 40. Diagramme de distribution et boxplot pour l'indice d'humidité du sol dans les placettes de lagunes en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Ensuite, l'évolution de 2 espèces structurantes des lagunes corrobore assez bien ce phénomène. Il s'agit d'une part de la Molinie (*Molinia caerulea*), typique des ceintures de végétations externes et adaptée à une inondation de courte durée (quelques semaines), pour laquelle on observe une nette progression (+ 2% en moyenne) au sein des placettes (Fig. 41). D'autre part, le Jonc bulbeux (*Juncus bulbosus*), qui est lié aux ceintures de bas-niveaux et adapté à une longue inondation et une courte exondation, apparaît en nette régression, tant en termes de présence que de fréquence dans les placettes. Ainsi, pour 90 mentions lors de l'état de référence, seulement 74 sont recensées à la relecture ; cela est associé à une diminution de près de 12% de sa fréquence au sein du réseau de suivi (Fig. 41).

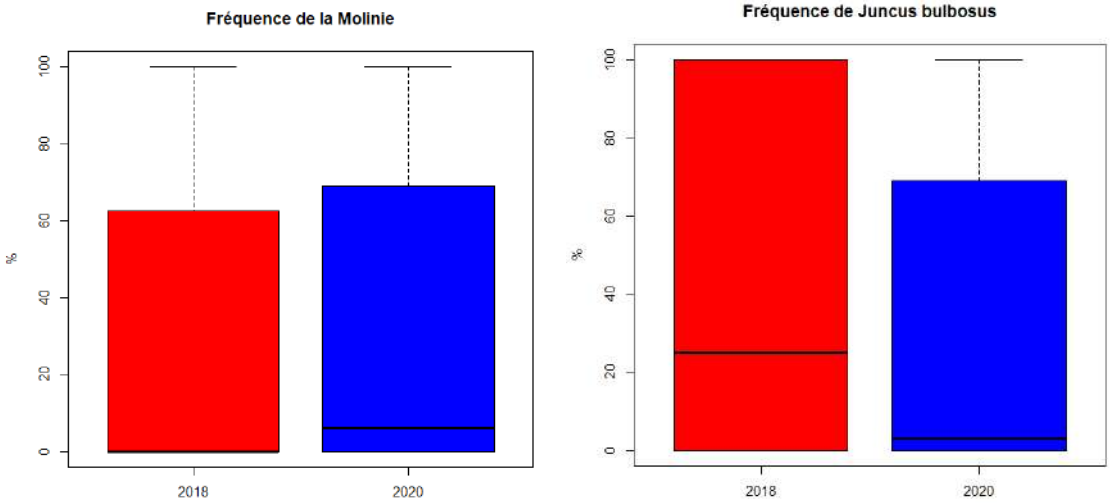


Fig. 41. Boxplots pour la fréquence de la Molinie et du Jonc bulbeux au sein du réseau de lagunes en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

- **Eutrophisation et rudéralisation des végétations**

Ces processus sont mis en évidence tout d'abord à travers l'indice de trophie qui apparaît en hausse significative (+ 0,27 soit 3%), potentiellement liée à l'apparition d'espèces mésotrophes à eutrophes (Fig. 42).

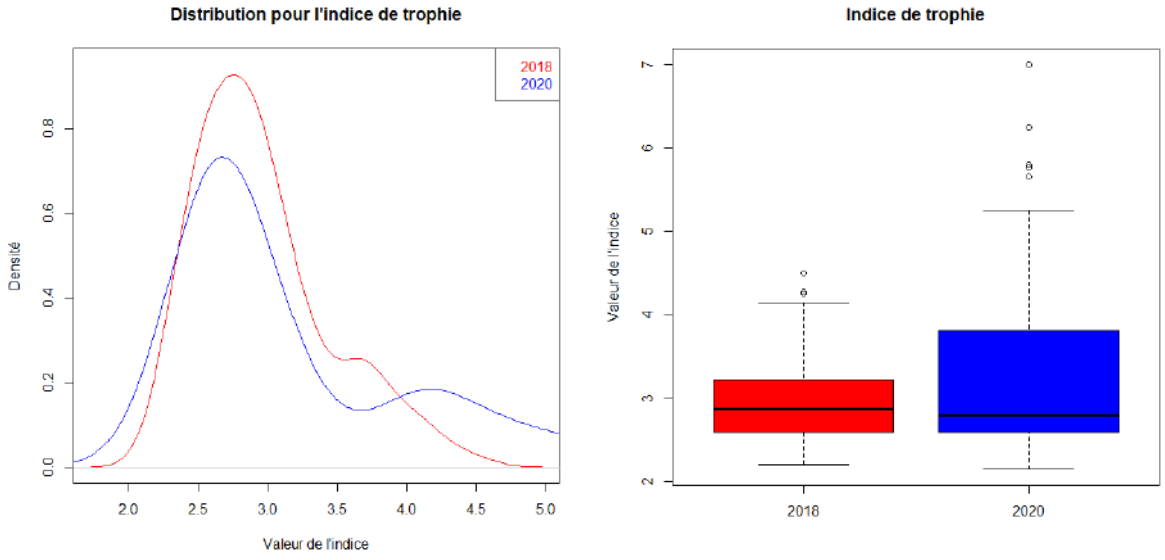


Fig. 42. Diagramme de distribution et boxplot pour l'indice de trophie dans les placettes de lagunes en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

L'augmentation de la biomasse des thérophytes de haut-niveaux, espèces pionnières adaptés à une inondation courte et favorisés par les perturbations du sol, témoigne du processus de rudéralisation des lagunes (Fig. 43).

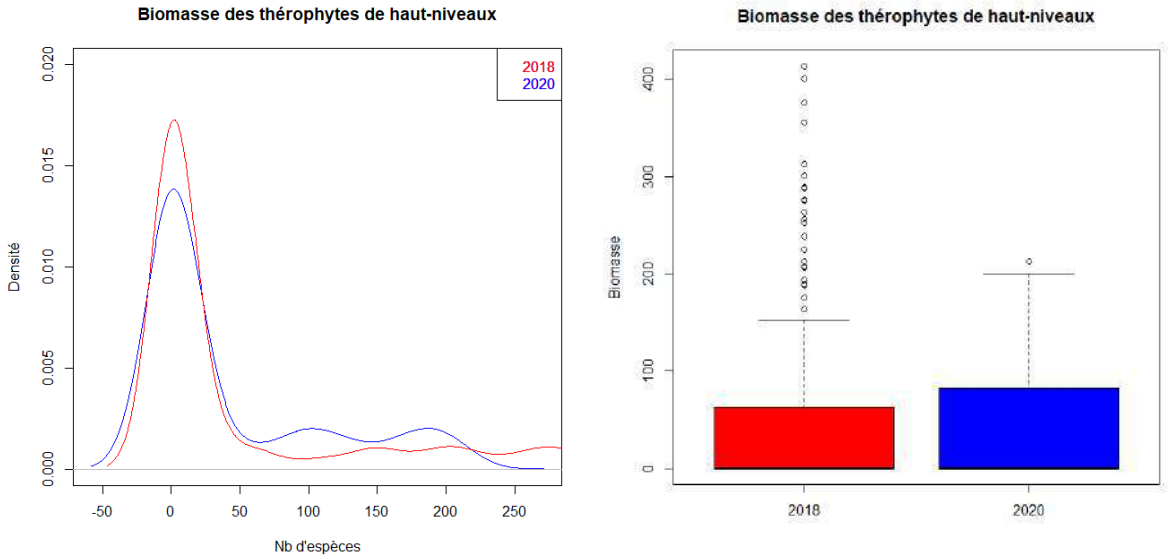


Fig. 43. Diagramme de la distribution et boxplot pour la biomasse des thérophytes de haut-niveaux dans les placettes de lagunes en fonction des lectures.
En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

Des fluctuations importantes de niveau d'eau entre années, une durée d'exondation plus longue et/ou une vitesse d'exondation rapide peuvent favoriser des espèces ubiquistes (adaptées à un large panel de conditions stationnelles) et pionnières, tout en facilitant la décomposition de matière organique et l'enrichissement du sol, ce qui favorise alors les espèces rudérales.

- **Vulnérabilité des espèces et végétations amphibies**

En lien avec la tendance à l'assèchement décelée, les gazons amphibies se retrouvent davantage contraints spatialement. Les ceintures amphibies les plus externes des lagunes (tolérant une exondation assez longue) sont colonisées par des espèces de niveaux supérieurs et peuvent être appauvries en espèces. D'un autre côté, les gazons amphibies des plus bas niveaux ne peuvent pas toujours se développer en l'absence de conditions longuement inondables ou aquatiques vers le centre de certaines lagunes.

Il en résulte que la part des espèces amphibies (en nombre d'espèces) dans les placettes apparaît en baisse (–3,5 %) par rapport à l'état de référence (Fig. 44). De même, la biomasse (= cumul de fréquence) de ces espèces, est également en nette régression (Fig. 45). Cela rejoint la diminution importante observée sur la présence et la fréquence du Jonc bulbeux (*Juncus bulbosus*) (Fig. 41).

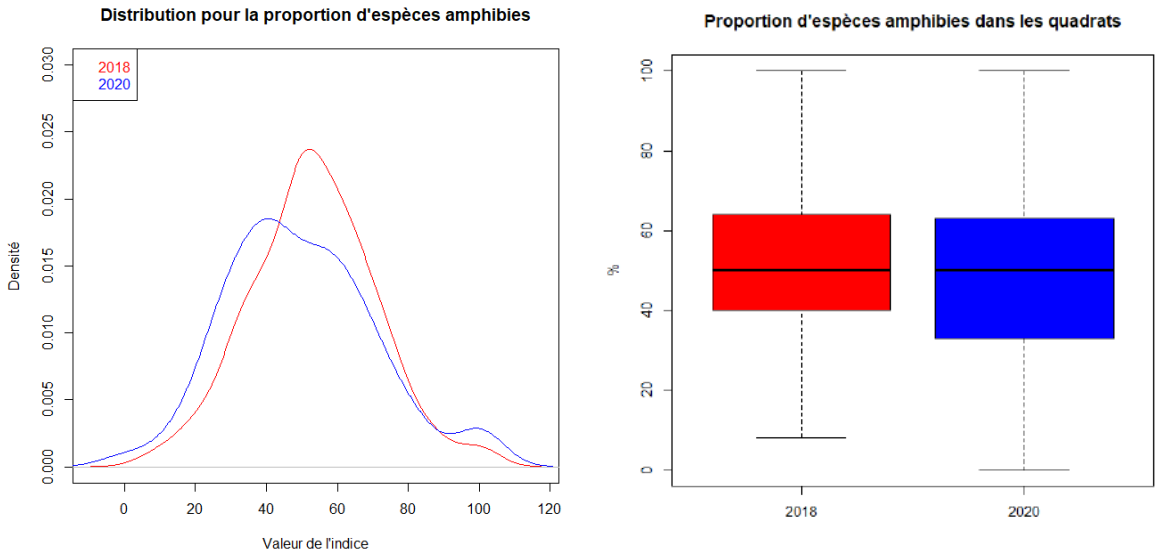


Fig. 44. Diagramme de distribution et boxplot pour la proportion des espèces amphibies dans les placettes de lagunes en fonction des lectures.

En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

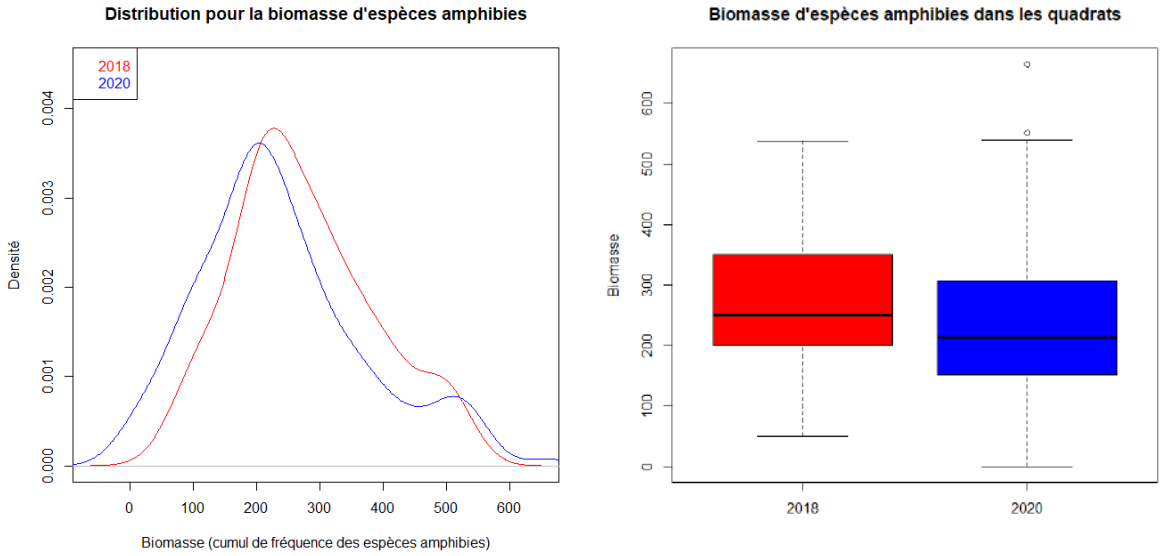


Fig. 45. Diagramme de distribution et boxplot pour la biomasse des espèces amphibies dans les placettes de lagunes en fonction des lectures.

En rouge : état de référence (première lecture) ; en bleue : seconde lecture

L'ensemble des résultats des tests de comparaison statistiques des indicateurs sont récapitulés dans le tableau ci-dessous (Tab. XX).

Tab. XX. Résultats des tests de comparaisons des indicateurs pour les lagunes

Indicateur	Test de comparaison utilisé	Intensité du changement entre L1 et L2 (Moyenne de la différence)	Erreur standard	Significativité du changement (p-value)	Interprétation
Richesse spécifique	Wilcoxon apparié	-0,222973	2,426972	0,2223	Pas de modification significative de la richesse spécifique au sein des quadrats
Position sur dimension 1 AFC	Wilcoxon apparié	-0,01386811	0,8083276	0,4962	Pas de décalage significatif sur la dimension 1
Position sur dimension 2 AFC	Wilcoxon apparié	0,0688313	0,7007147	0,1591	Pas de décalage significatif sur la dimension 2
Humidité édaphique	Wilcoxon apparié	0,2988514	0,5721783	0,000004561	Modification significative dans le sens d'un assèchement
Trophie	Wilcoxon apparié	-0,2655243	0,4878352	0,002916	Modification significative dans le sens d'une eutrophisation
Matière organique	Wilcoxon apparié	0,2601764	0,6987567	0,07477	Tendance non significative dans le sens d'une minéralisation
Proportion des thérophytes	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-2,155405	18,62732	0,7645	Pas de changement significatif dans la proportion des thérophytes dans les quadrats
Biomasse des thérophytes de haut-niveaux	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-14,70946	67,09355	0,003006	Hausse significative de la biomasse des thérophytes de haut-niveaux, témoignant d'une rudéralisation
Biomasse des thérophytes de bas-niveaux	Wilcoxon apparié (avec permutations)	8,47973	64,85844	0,03341	Baisse significative de la biomasse des thérophytes de bas-niveaux
Proportion des espèces amphibies	Wilcoxon apparié	3,513514	17,48105	0,003525	Baisse significative de la proportion des espèces amphibies dans les quadrats
Biomasse des espèces amphibies	Wilcoxon apparié	35,86486	111,5741	0,001148	Baisse significative de la biomasse des espèces amphibies dans les quadrats
Fréquence de la Molinie	Wilcoxon apparié (avec permutations)	-1,925676	39,64645	0,04395	Hausse significative de la fréquence de la Molinie dans les quadrats, témoignant d'un décalage de ceintures de végétations
Fréquence d'Eleocharis multicaulis	Wilcoxon apparié (avec permutations)	3,858108	42,57943	0,5938	Pas de changement dans la fréquence d'E. multicaulis dans les quadrats
Fréquence de Juncus bulbosus	Wilcoxon apparié (avec permutations)	11,91216	43,36019	0,000003867	Baisse significative de la fréquence de J. bulbosus dans les quadrats, témoignant d'une régression des gazons de bas-niveaux
Recouvrement de sol nu	Wilcoxon apparié (avec permutations)	6,547297	27,70274	0,003928	Baisse significative de la couverture de sol nu dans les quadrats

L'analyse des conditions microclimatiques et stationnelles des lagunes entre l'automne 2017 et l'hiver 2021 atteste d'une période relativement sèche (humidité relative significativement plus faible pour la plupart des saisons) entre l'automne 2018 et l'hiver 2020 (Glad, comm. pers., Chapitre 5 sur l'étude des odonates). Cela est en adéquation avec les relevés piézométriques du Département des Landes sur une dizaine de lagunes, indiquant des niveaux d'eau particulièrement bas sur cette période (Cazalis et Guéguen, comm. pers.). Le changement climatique impacterait de façon accrue l'alimentation en eau des lagunes lors des saisons hivernales à printanières mais aussi la vitesse et le niveau d'exondation en été, autant de facteurs de vulnérabilité pour la flore typique de ces écosystèmes.

Les modifications importantes de cortèges à court terme peuvent être liées en premier lieu à ces conditions stationnelles et climatiques saisonnières assez changeantes, générant une forte variabilité interannuelle de la flore. Par ailleurs, elles pourraient être dues à une dynamique rapide d'évolution des milieux sous l'effet du changement climatique et d'autres facteurs (drainage, abaissement des nappes) faisant que les conditions favorables au développement des ceintures de végétations amphibies et aquatiques notamment ne se retrouvent plus. La première hypothèse invoque une capacité de résilience élevée des espèces et végétations pour répondre à la variabilité des conditions stationnelles au fil du temps ; tandis que la seconde implique un processus plus linéaire de fermeture des lagunes et donc de perte d'espèces et d'habitats à court ou moyen terme. L'occurrence d'aléas extrêmes (une période de sécheresse intense et prolongée dans ce cas) pourrait aussi agir comme un "pulse climatique" entraînant des changements rapides et plus ou moins réversibles de la flore.

Des campagnes de suivis répétées dans les prochaines années permettront de mieux visualiser les trajectoires d'évolution et de préciser leur vitesse afin de déterminer où se place le curseur entre ces 2 hypothèses.

- **Évolution potentielle de la flore des lagunes**

La flore typique des lagunes du plateau landais, et plus largement des gazons amphibies sur sols acides, montre une nette tendance à la régression comme l'illustrent les évolutions potentielles de *Caropsis verticillato-inundata* (Fig. 46), *Littorella uniflora* (Fig. 47) ou *Baldellia repens* (Fig. 48).

Les facteurs climatiques expliquant ces résultats semblent être une durée de sécheresse plus longue, une baisse d'humidité relative et une hausse des températures (moyennes minimale et maximale). Ces évolutions climatiques pourraient toutefois être tamponnées par des conditions stationnelles et micro-climatiques qui ne sont pas ou mal prises en compte à travers ces travaux de modélisation. La résistance de la flore pourrait donc être sous-estimée ici, sous condition de la préservation de ces paramètres locaux favorables.

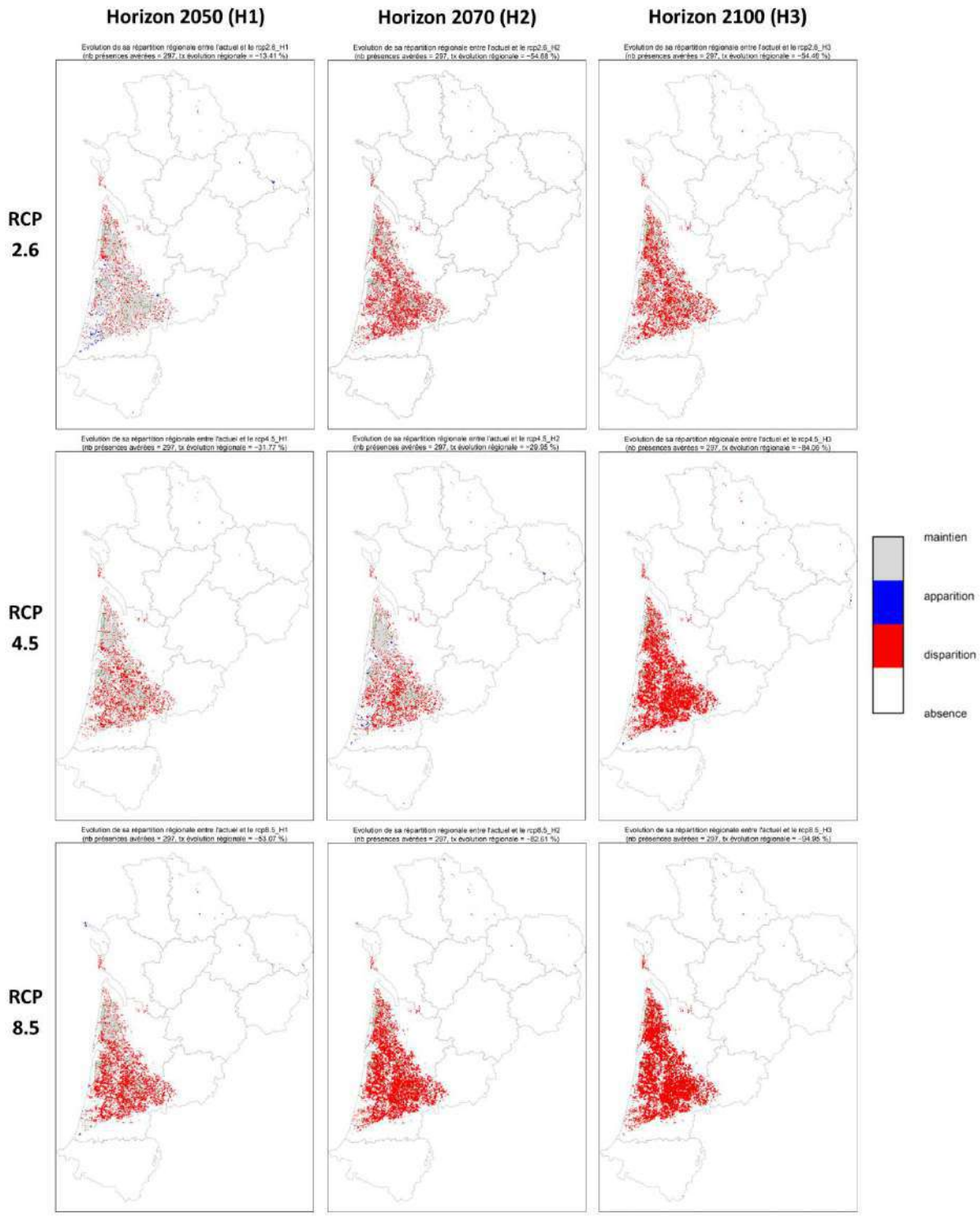


Fig. 46. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Caropsis verticillato-inundata, en fonction des scénarios et horizons.

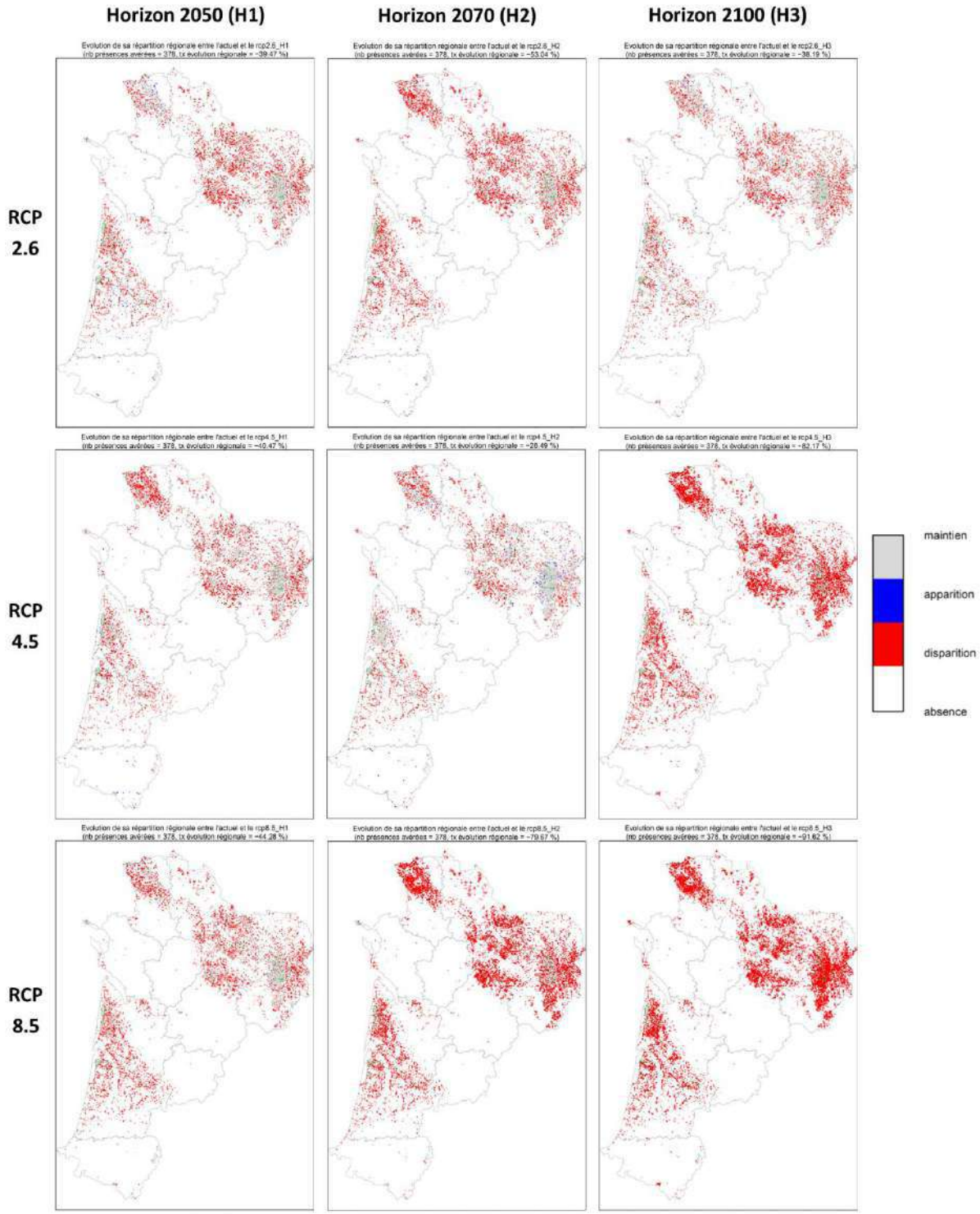


Fig. 47. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Littorella uniflora, en fonction des scénarios et horizons.

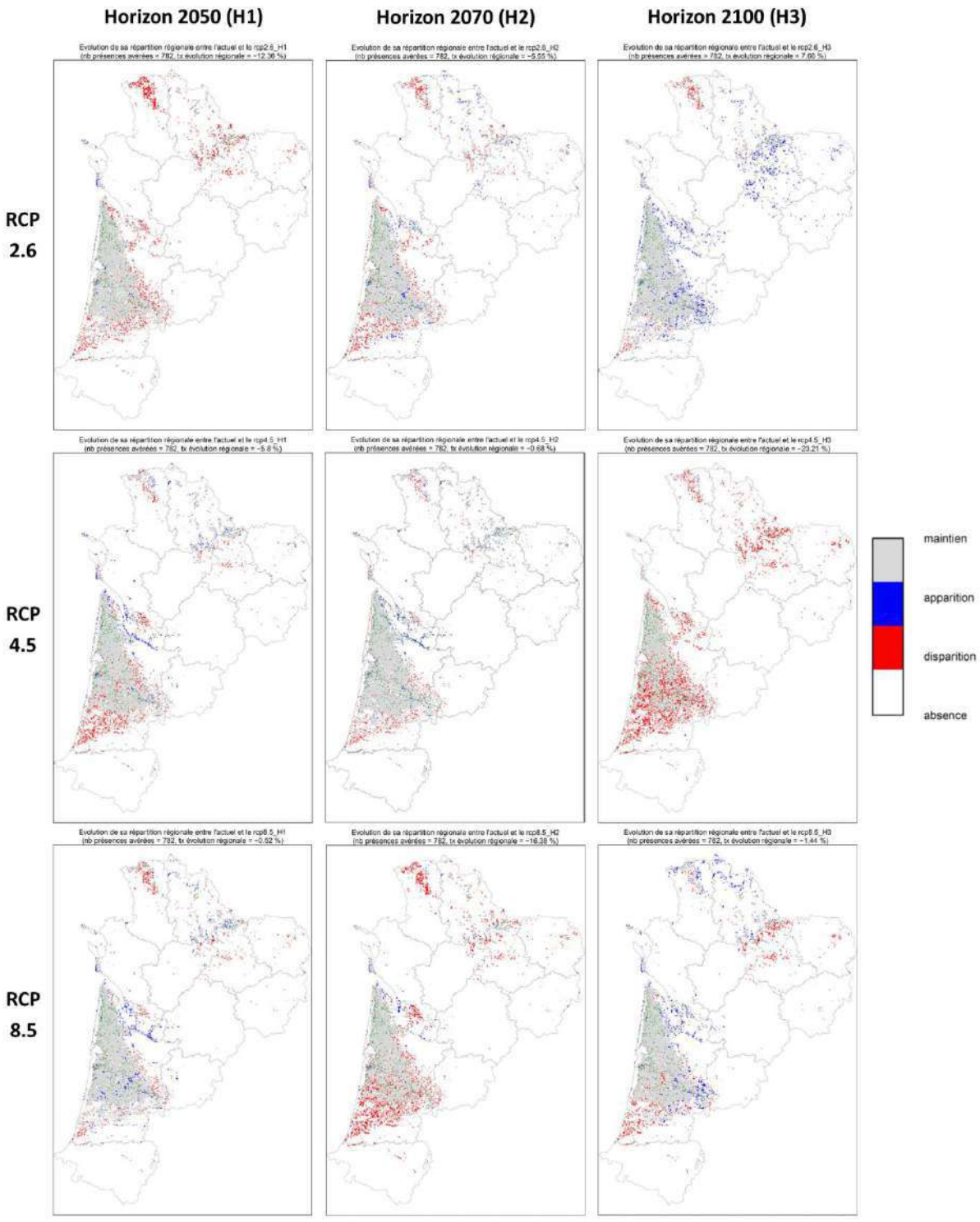


Fig. 48. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Baldellia repens, en fonction des scénarios et horizons.

2.3.4 Évolution des végétations de dunes littorales

Les dunes littorales ouvertes comportent une flore singulière et particulièrement adaptée aux contraintes extrêmes imposées par la mobilité du substrat et les conditions environnementales propre au littoral (vent, embrun, sécheresse, pauvreté du sol en nutriments etc.). Ainsi, il y a un fort endémisme (TORDONI *et al.*, 2019) et bon nombre d'espèces ne sont présentent en France, voire en Europe, que sur un étroit cordon de quelques centaines de mètres entre forêt dunaire et océan en Nouvelle-Aquitaine. Malgré cette hyper-adaptation aux contraintes du milieu, le changement climatique menace directement les espèces et végétations dunaires à travers des épisodes de sécheresse et de canicule accrus (COMPAGNONI *et al.*, 2021). De façon indirecte, des phénomènes d'érosion marine et éolienne, de submersion et des mouvements importants de sable (ex : ensablement des dunes grises et arrière-dunes) pourraient devenir plus récurrents engendrant des impacts aussi bien écologiques qu'économiques (JONES *et al.*, 2013). Enfin, l'accumulation des dépôts d'azote atmosphérique participeront à eutrophiser les sols (PAKEMAN *et al.*, 2016). Ces effets pourraient notamment induire des substitutions ou appauvrissement de cortèges, allant jusqu'à la perte de certains habitats et l'altération de certaines fonctions écologiques et services écosystémiques telles que la fixation des sables (*ibid* ; PRISCO *et al.*, 2013 ; SEABLOOM *et al.*, 2013).

Afin de suivre l'évolution de la flore et des végétations dunaires, à la fois en lien avec l'évolution du trait de côte et le changement climatique, l'Office National des Forêts (ONF) a déployé dès 1997 un réseau de suivis comportant 94 transects sur le littoral aquitain (FAVENNEC, 2002). Ceux-ci sont disposés systématiquement tous les 2 kilomètres environ, entre la pointe de Grave au nord et l'estuaire de l'Adour au sud, pour avoir une vision représentative de cet écosystème particulier. Des campagnes de relevés ont lieu tous les 6 ans et ce réseau compte désormais 5 lectures (1997, 2003, 2009, 2015 et 2021). Des analyses diachroniques sur les données récoltées, bénéficiant d'un recul de près de 25 ans, seront engagées prochainement. Cet important jeu de données permettra d'établir des tendances d'évolution spatio-temporelle à l'échelle des espèces et des habitats (présence, abondance, typicité, répartition). À partir de ces éléments, l'identification de secteurs subissant le plus de modifications/dégradations pourra servir à cibler des actions de conservation ou de restauration.

• Adaptations méthodologiques et compléments d'échantillonnage pour le suivi des dunes

En amont de la campagne de suivi 2021, une révision du protocole initial et des adaptations ont été formulées (PIOCH *et al.*, in prep.). Cela avait pour objectif la meilleure prise en compte ou la standardisation de certains paramètres tels que l'identification de la végétation relevée (information non renseignée malgré son intérêt majeur) ou les bornes et l'emprise de chaque végétation. Afin d'épurer le protocole, les éléments ne pouvant être analysés objectivement ou considérés comme superflus (ex : schéma éco-dynamique, faciès géomorphologiques) ont été retirés. Cette révision s'appuie en grande partie sur les propositions émises par le CBNSA pour mieux évaluer l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire (HIC) à travers ce réseau de surveillance (LAFON *et al.*, 2015). Elle est par ailleurs le fruit d'une concertation avec l'ONF, opérateur principal du suivi, et l'université de Bordeaux qui a réalisé un important travail sur les bases de données et de pré-analyses (HERMY, 2018 ; FAURE, 2020).

En parallèle de ces adaptations méthodologiques, la campagne de suivi 2021 offrait l'occasion d'étendre le réseau au littoral dunaire charentais pour permettre une surveillance des habitats et espèces sur l'intégralité du littoral de Nouvelle-Aquitaine. 55 nouveaux transects sont ainsi mis en place et un état de référence est réalisé. Ce travail a été effectué en majeure partie dans le cadre de

Natura 2000 pour le suivi et l'évaluation de l'état de conservation des HIC de dunes ouvertes, en synergie avec le programme « les Sentinelles du climat ». Au total, le réseau de suivi de la flore et des végétations dunaires comporte 149 transects en 2021 (Fig. 49) ; des compléments sont envisageables sur certains secteurs charentais potentiellement déficitaires en 2022.

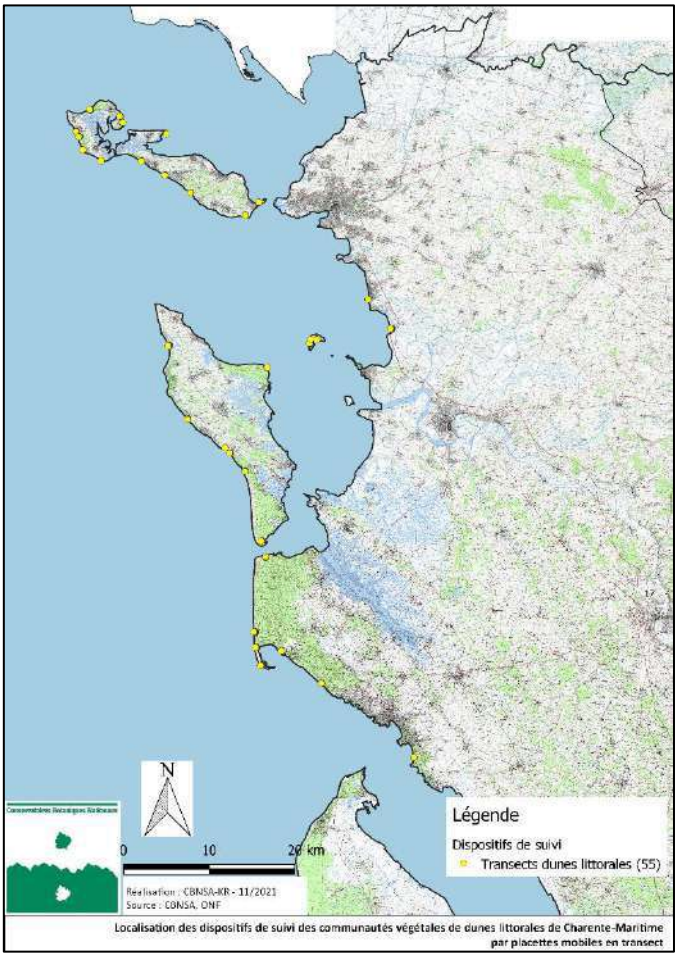


Fig. 49. Localisation des transects complémentaires mis en place sur le littoral dunaire de Charente-Maritime.

Par ailleurs, pour pallier certaines limites de ce suivi par placettes mobiles en transect, un réseau complémentaire de placettes permanentes est développé. Ces limites concernent notamment la compréhension de processus fins de modifications de cortèges, qui peuvent difficilement être appréhendés à travers des placettes mobiles entre lectures. De même, l'estimation de l'abondance des espèces par coefficients d'abondance-dominance s'avère trop imprécise et subjective pour détecter des changements pour ce paramètre. Ce dispositif complémentaire n'est pour l'instant déployé que sur l'habitat à plus fort enjeu de conservation et le plus vulnérable, à savoir les dunes côtières fixées à végétation herbacée (dunes grises, code 2130*), et plus particulièrement sur les végétations vivaces relevant de l'*Euphorbio portlandicae-Helichrysion stoechadis*.

Comme pour le réseau de transects, l'échantillonnage des placettes permanentes de dunes grises est établi de façon systématique par mailles d'un kilomètre, avec une stratification en fonction de la répartition des différentes associations végétales pour ne pas sous-échantillonner certaines communautés (Pioch *et al.*, in prep.). Ainsi, au moins une placette (parfois deux lorsque deux associations différentes de dunes grises sont présentes sur la zone échantillonnée) sont disposées tous les 4 à 8 kilomètres (Fig. 50). Les végétations sont suivies à travers un quadrat de 3 mètres de côté (9 m²) et l'abondance des espèces est estimée en présence-absence au sein de 9 sous-quadrats de 25 cm

de côté (*ibid*). La périodicité de lecture est *a priori* calée sur celle des transects, à savoir tous les 6 ans environ.

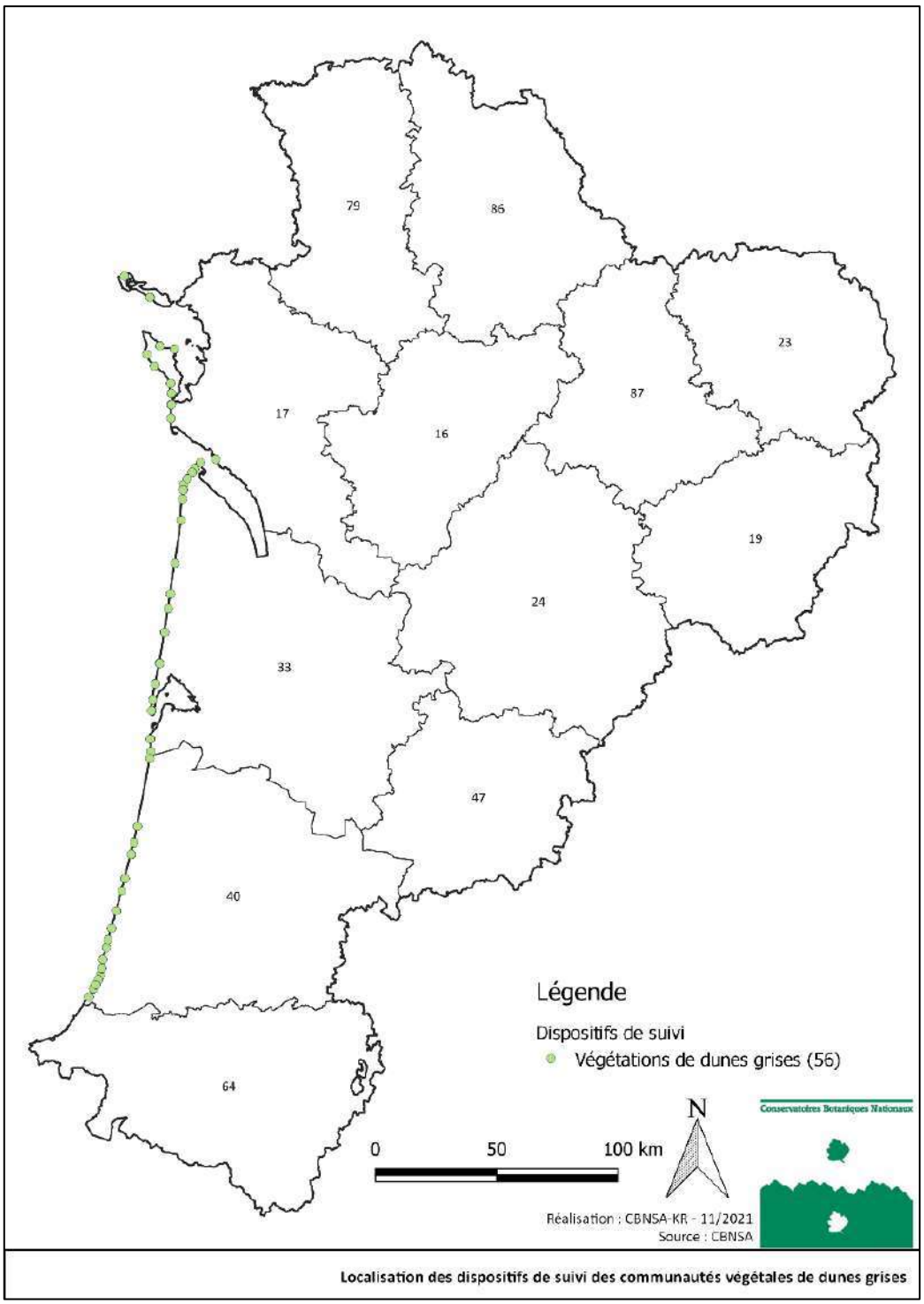


Fig. 50. Localisation des placettes permanentes mises en place sur les végétations de dunes grises de Nouvelle-Aquitaine.

En plus de permettre un suivi fin de l'état de conservation des dunes grises et des processus de modifications floristiques en lien avec le changement climatique, ce réseau pourra servir dans l'élaboration d'états de référence sur ces végétations mobilisables pour des suivis de gestion ou de restauration.

- Évolution potentielle de la flore des dunes

Les projections d'évolution issues des travaux de modélisation sont peu satisfaisantes pour les espèces strictement dunaires (ex : *Ammophila arenaria, Hieracium eriophorum, Ephedra distachya* etc.). La principale raison relèverait de la résolution des modèles, trop grossière pour bien évaluer les variables environnementales structurantes et les contraintes associées, qui sont déterminantes pour le développement ou non des espèces (Chapitre 1). L'absence de simulations d'évolution du trait de côte dans les modèles constitue également un manque pour appréhender l'évolution de la flore spécifique des dunes littorales. En conséquence, il n'est pas possible de tirer des conclusions fiables pour ces espèces à partir de ces travaux. En revanche, l'estimation de l'évolution potentielle reste digne d'intérêt pour certaines espèces thermophiles et/ou exotiques naturalisées, et potentiellement envahissantes, qui se cantonnent principalement en certains points du littoral et des dunes à l'heure actuelle.

Ainsi, plusieurs espèces thermophiles d'origine méditerranéenne, présentent dans la région majoritairement ou uniquement sur le littoral à la faveur de la douceur du climat (obv-na.fr), montrent une extension potentielle de leur aire de répartition en premier lieu sur les dunes. Ces espèces telles que *Smilax aspera* (Fig. 51), *Osyris alba*, *Daphne gnidium* ou encore *Clematis flammula* (Fig. 52) qui se retrouvent actuellement isolées et plus ou moins disparates aux extrémités nord et sud du littoral en arrière-dunes et lisières forestières pourraient amorcer ou poursuivre leur progression vers le centre du littoral et l'intérieur des terres. Le cordon dunaire, qui présente une continuité assez importante en termes d'habitats sur l'ensemble de la côte, offrirait un couloir de migration de choix pour ces espèces.

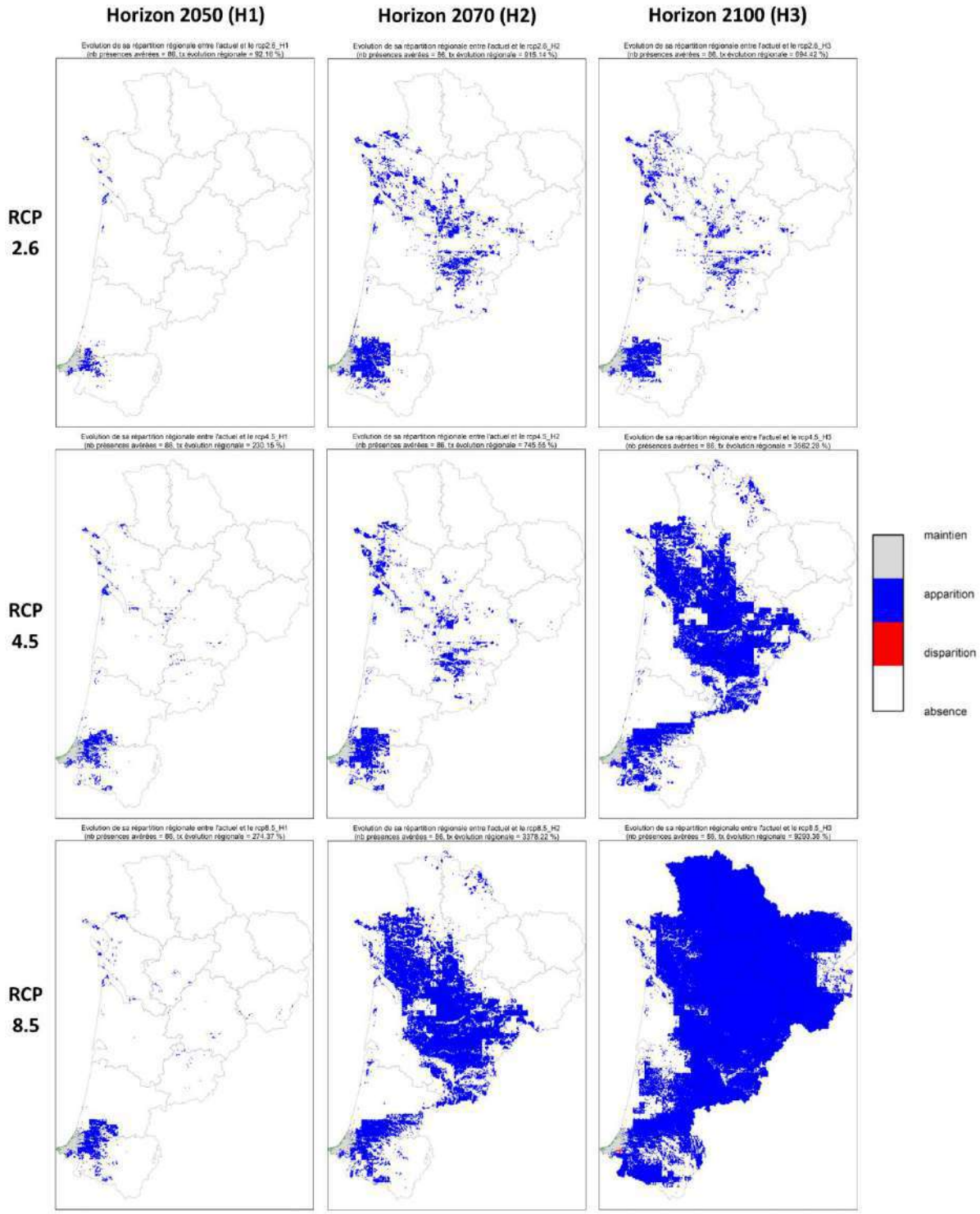


Fig. 51. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Smilax aspera, en fonction des scénarios et horizons.

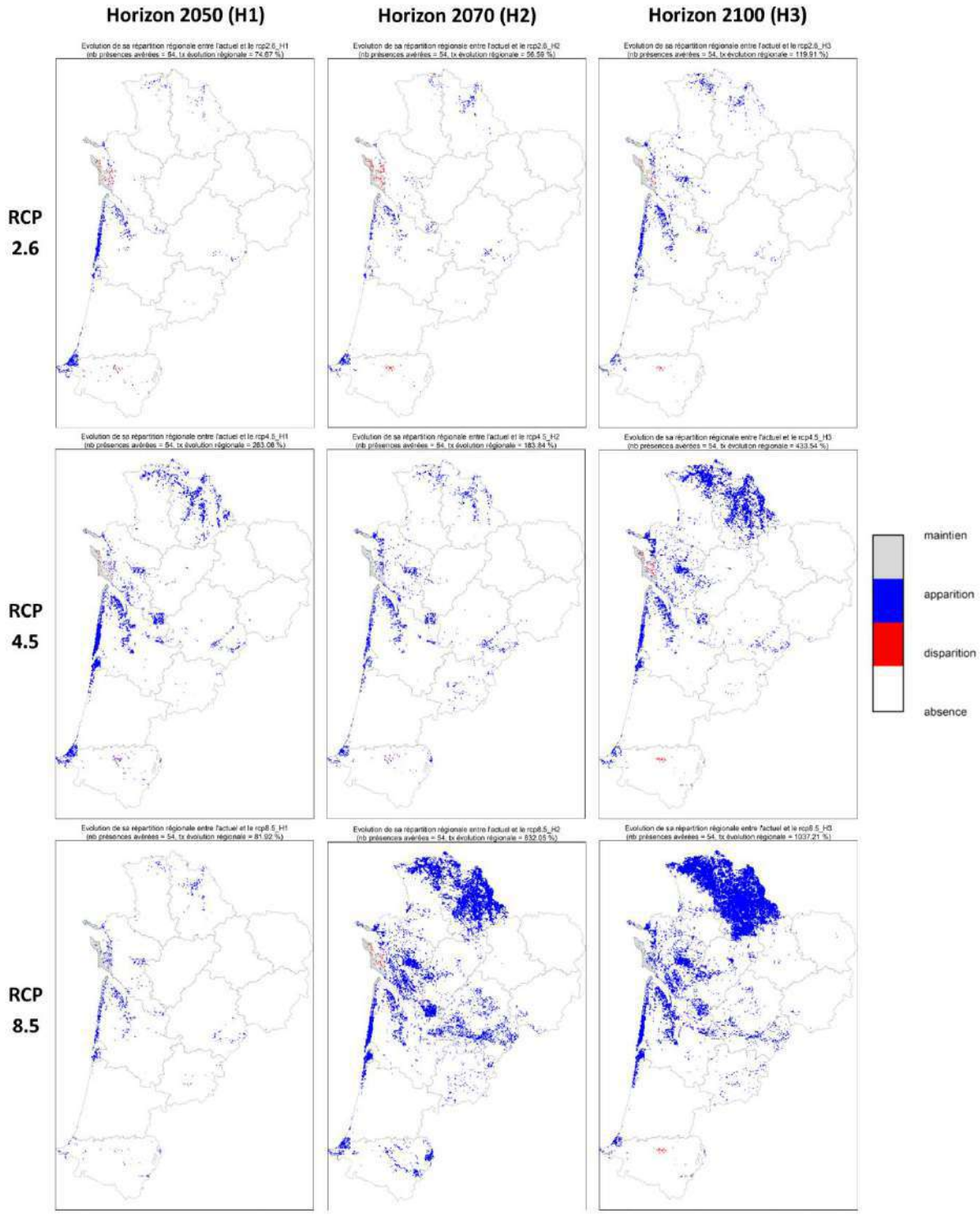


Fig. 52. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Clematis flammula, en fonction des scénarios et horizons.

De la même façon, certaines espèces exotiques naturalisées dans des secteurs pour l'instant assez restreints du littoral, et envahissantes avérées ou potentielles, affichent une progression nette des zones favorables potentielles, en particulier le long du cordon dunaire. Des plantes comme *Pittosporum tobira* (Fig. 53), *Yucca gloriosa* ou *Cortaderia selloana* (herbe de la Pampa) forment de bons exemples d'espèces capables d'étendre leur aire mais aussi de devenir plus abondantes localement.

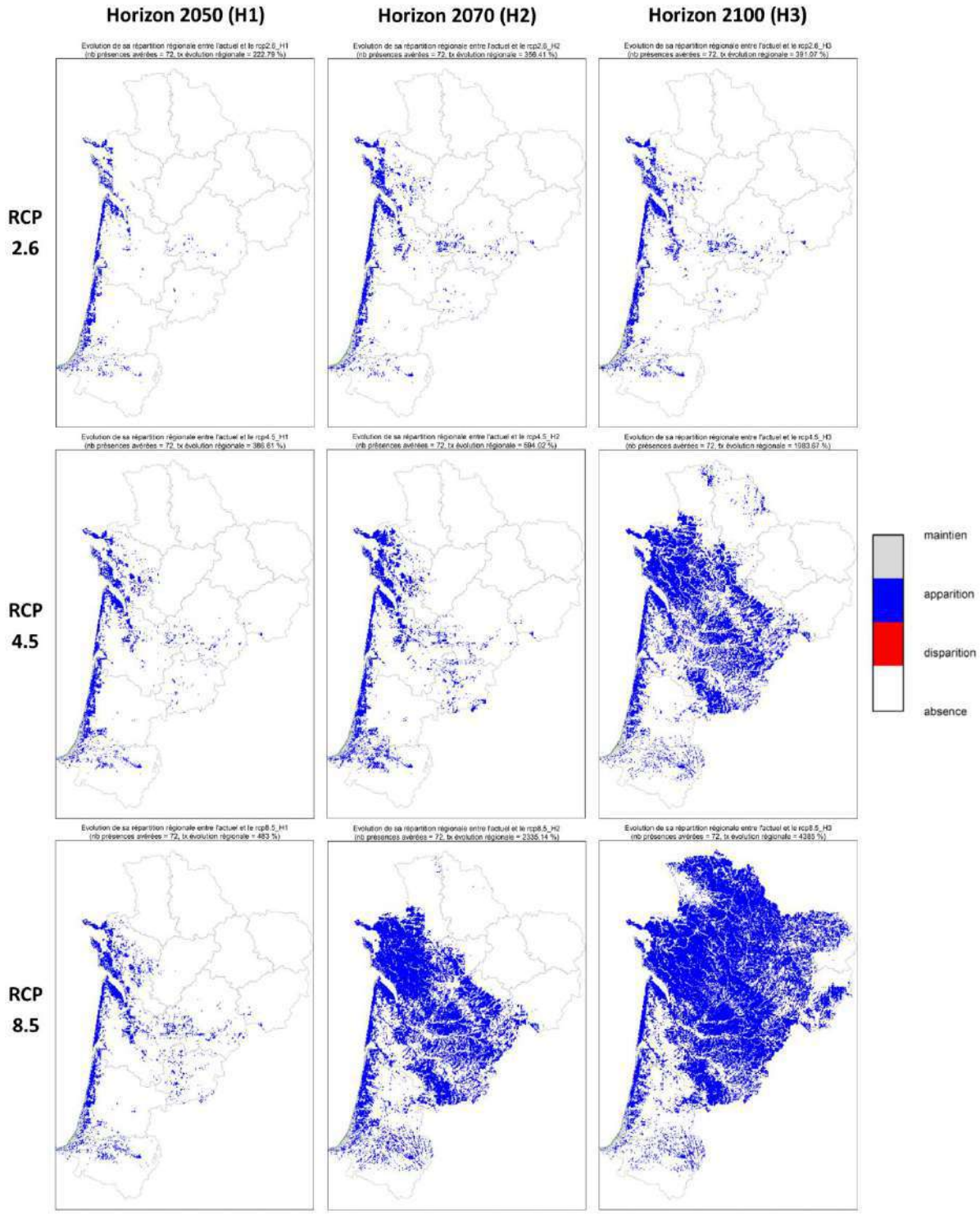


Fig. 53. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Pittosporum tobira, en fonction des scénarios et horizons.

Les écosystèmes dunaires atlantiques sont d'ores et déjà fortement soumis au processus de colonisation par des espèces exotiques (GIULIO *et al.*, 2020). Il s'agit par ailleurs de l'une des principales causes de modifications des cortèges floristiques (PROVOOST *et al.*, 2011). Un développement important de ce type d'espèces pourrait altérer la structure et la diversité spécifique des végétations dunaires, avec des conséquences néfastes sur la fonctionnalité et les services écosystémiques (SEABLOOM *et al.*, 2013 ; TORDONI *et al.*, 2019).

- **Des dunes grises sous pression**

Les végétations des dunes grises, relevant de l'*Euphorbio portandicae–Helichrysion stoechadis*, constituent l'un des habitats les plus vulnérables des dunes littorales (Prisco *et al.*, 2013). En effet, elles seront particulièrement soumises à la perte de surface favorable (*ibid*). Cela est en grande partie lié au phénomène de compression côtière qui, sous l'effet de l'érosion et de l'élévation du niveau marin, tant à réduire la distance entre système dunaire mobile et système dunaire stable (= dune boisée) (Jones *et al.*, 2013). L'impossibilité de décalage des séquences de dunes ouvertes vers l'intérieur des terres mène à des troncatures de la dune grise (Fig. 54).

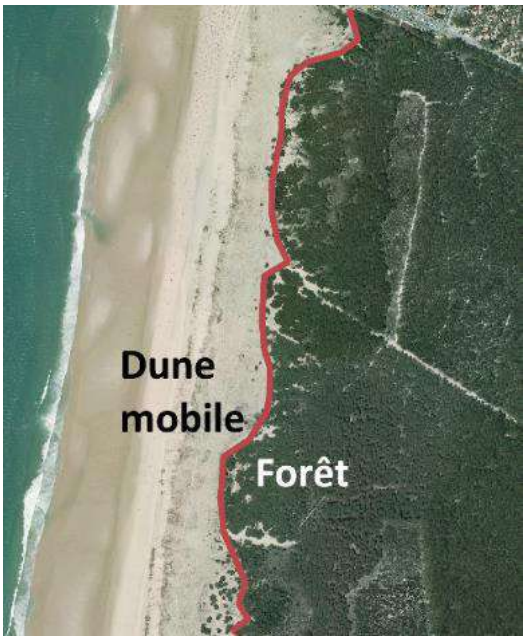


Fig. 54. Carte illustrant la troncature de dune grise sur le littoral dunaire aquitain (secteur de Carcans).

La dune grise est une zone tampon entre dune mobile et dune boisée. Son existence et son maintien sont le résultat d'un fragile équilibre entre des mouvements de sable limités et une colonisation par les ligneux freinée par les contraintes stationnelles (vent, embruns, pauvreté et sécheresse du sol). La tendance à la fermeture des dunes fixées est un processus naturel. Cependant, le changement climatique pourrait accélérer la succession végétale en lien avec l'allongement de la saison de végétation et la hausse de la concentration en CO_2 (Provoost *et al.*, 2011). Dans ce contexte, la biodiversité spécifique et hautement patrimoniale des dunes grises est menacée et des mesures de préservation ou de restauration apparaissent nécessaires.

2.3.5 Évolution potentielle des forêts à Hêtre de plaines

Le Hêtre (*Fagus sylvatica*) et son cortège d'espèces associé affectionnent les ambiances fraîches à tempérées, où les températures (notamment minimales) sont peu élevées et où les précipitations, l'humidité atmosphérique et la nébulosité sont assez importantes (BADEAU *et al.*, 2004 ; DUMÉ *et al.*, 2018 ; ROMEYER *et al.*, 2021). De ce fait, les forêts qu'il constitue sont relictuelles dans le Bassin aquitain car fortement contraintes par l'aridité du climat, liée à la combinaison de températures élevées et de précipitations faibles à modérées, et un bilan hydrique négatif en période estivale (*ibid* ; SILVA, 2010). Le changement climatique en cours devrait amplifier ces contraintes dans le futur (ACCLIMATERRA, 2018) et cela impacterait les forêts à Hêtre à différents niveaux (LANDMANN *et al.*, 2007). D'abord, à l'échelle des individus et peuplements forestiers où s'observeraient des modifications phénologiques, des dépérissements et des difficultés de régénération. Ensuite, à l'échelle des communautés végétales où se produiraient des substitutions de cortèges (BERTRAND, 2012). Et enfin à une échelle biogéographique, l'évolution se traduirait par des modifications d'aires de répartition et notamment une régression et une fragmentation accrue des zones favorables (*ibid* ; DUPOUEY, 1992).

Par ailleurs, les forêts à Hêtre de plaines de Nouvelle-Aquitaine sont relativement diversifiées avec pas moins de 4 grands types forestiers (= alliances phytosociologiques) et 15 associations végétales recensées (*ibid*). Cela illustre bien l'amplitude écologique du Hêtre et sa capacité à se développer dans des stations assez différentes du point du vue édaphique ou climatique. Les effets du changement climatique ne seront pas les mêmes en tout point du territoire et il est intéressant de tenir compte de la variabilité écologique de ces forêts et de leur répartition pour mieux évaluer leurs réponses.

Ainsi, un réseau de surveillance comportant actuellement 16 sites, répartis au sein des 4 grands types de hêtraies de plaines, a été déployé. Un état de référence sur la diversité floristique et bryophytique, l'abondance des espèces et la régénération forestière de chaque site est dressé ; des relectures rapprochées entre 2018 et 2021 sur plusieurs sites devraient permettre de quantifier la variabilité interannuelle des cortèges ultérieurement. L'inertie des écosystèmes forestiers étant importante (ARCHAUX *et al.*, 2009), des modifications substantielles de la flore ne sont pas attendues à court terme. L'évolution potentielle des aires de répartition du Hêtre, de certaines espèces typiques, ainsi que l'approche à l'échelle des communautés végétales permet cependant d'apporter des éléments sur l'avenir de ces forêts.

Les résultats présentés ci-après font la synthèse des travaux de modélisation menés ces dernières années sur ce milieu (*ibid* ; Romeyer & David, 2020 *in* Mallard (2020)).

• Avenir du Hêtre et de quelques espèces typiques de hêtraies

La flore typique des hêtraies de plaines, à commencer par le Hêtre lui-même, connaîtrait une régression importante des zones favorables à son développement. Ainsi, le Hêtre perdrait *a minima* 30% de son aire potentielle par rapport à l'actuel, correspondant à tous les secteurs de basse altitude jusqu'aux marges du Massif central et au piémont pyrénéen). Avec les scénarios les plus pessimistes, les conditions favorables à cette essence disparaitraient dans la quasi-totalité du territoire ; seules les hautes vallées pyrénéennes et quelques secteurs sur les hauteurs du Limousin resteraient favorables (Fig. 55) ; tandis que la diminution serait tamponnée autour de 30% en suivant le scénario RCP 2.6.

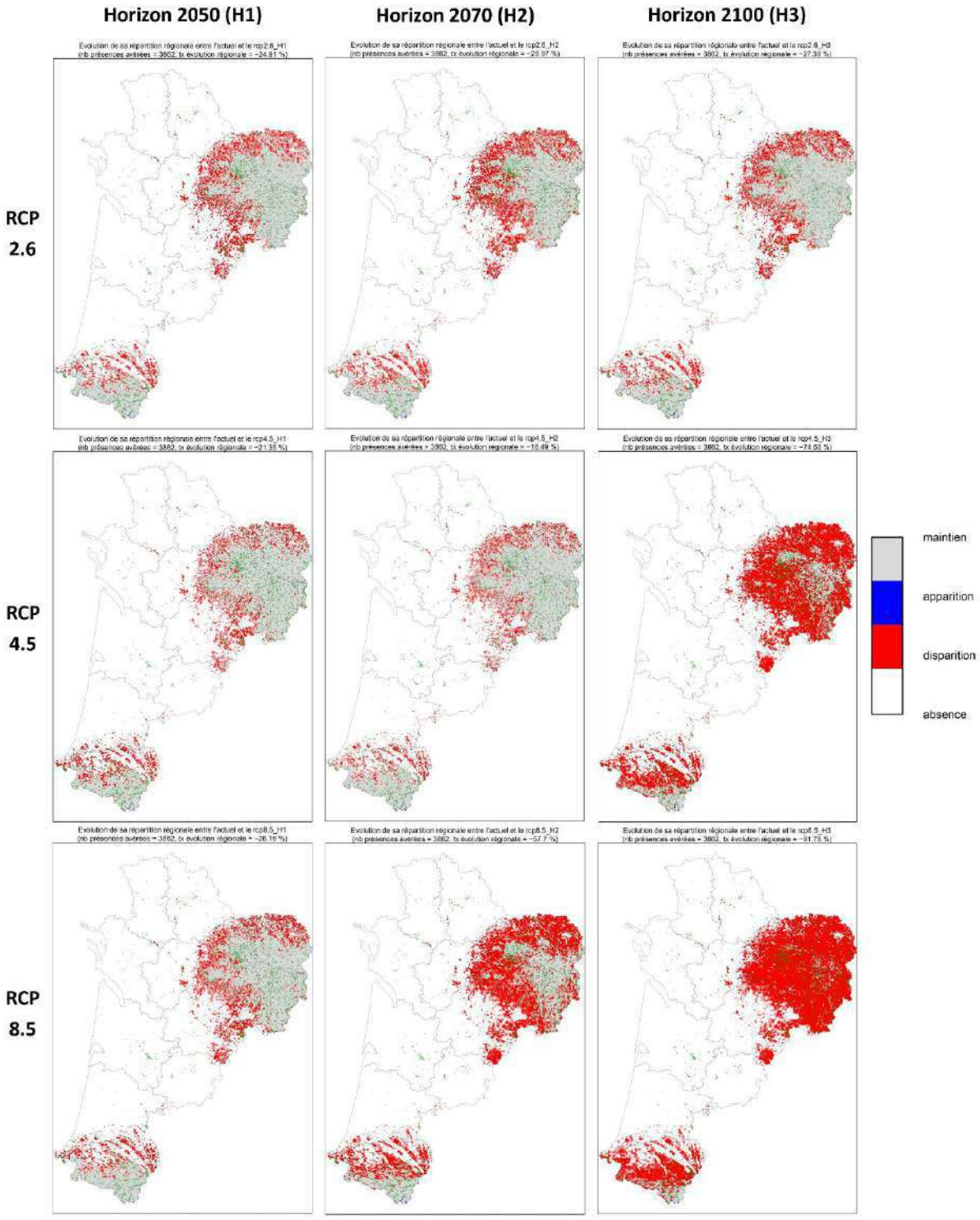


Fig. 55. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour le Hêtre (Fagus sylvatica), en fonction des scénarios et horizons.

Une tendance similaire est notée pour tout un cortège d'espèces associées au Hêtre, dont 2 espèces diagnostiques des hêtraies de plaines : *Melica uniflora* pour les forêts sur substrats neutres à basiques (Fig. 56) et *Luzula sylvatica* pour les forêts sur sols acides à lessivés (Fig. 57).

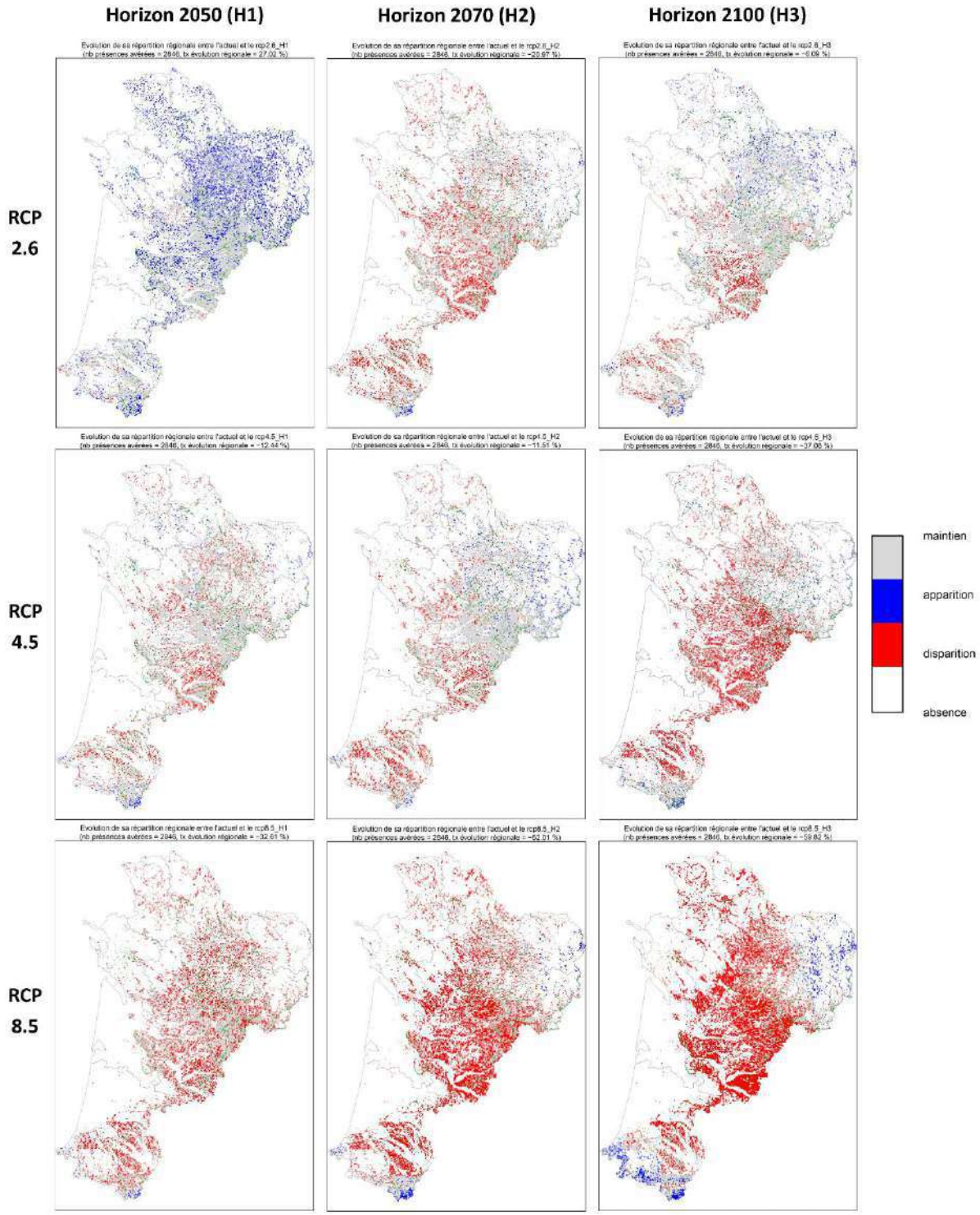


Fig. 56. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Melica uniflora, en fonction des scénarios et horizons.

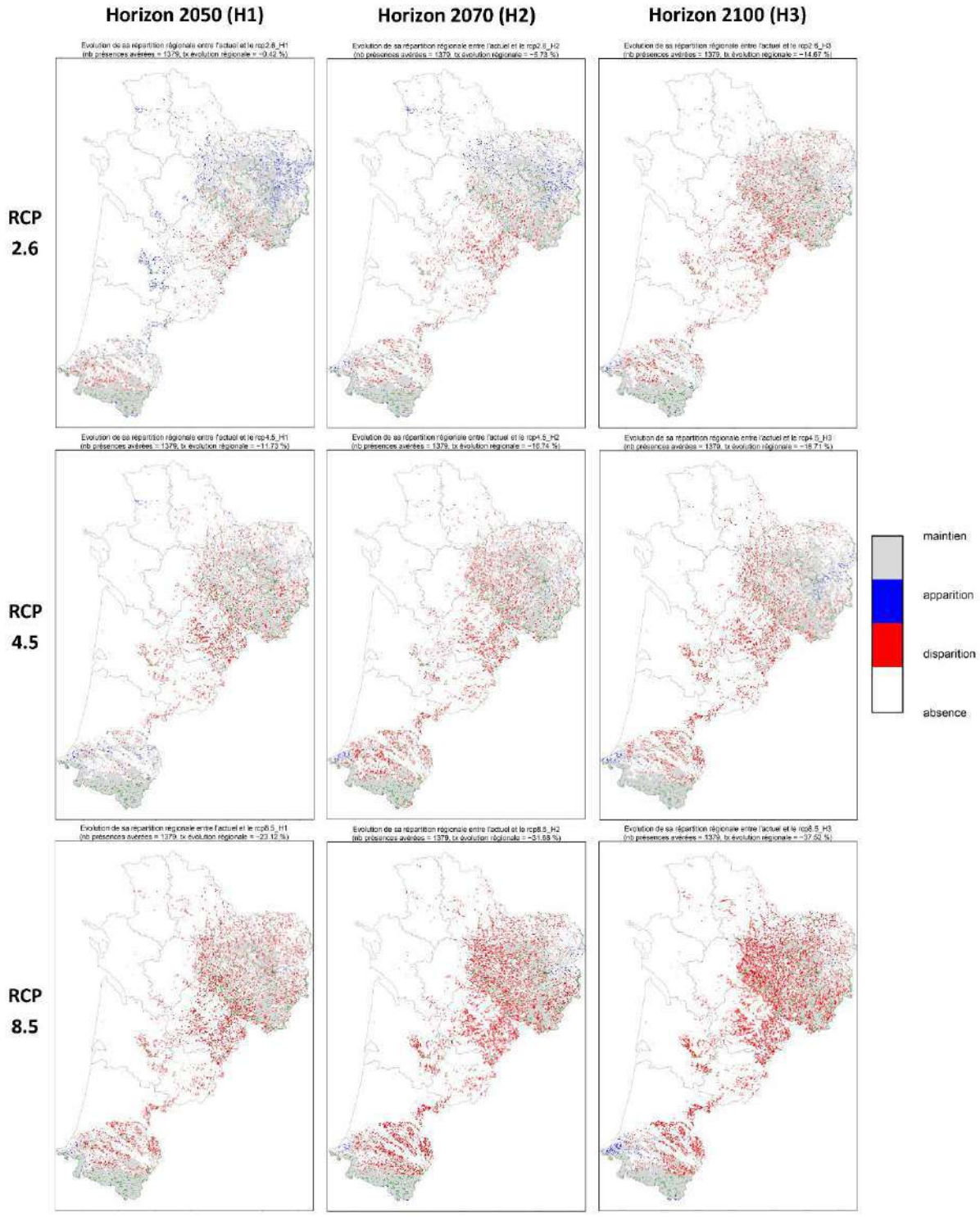


Fig. 57. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour Luzula sylvatica, en fonction des scénarios et horizons.

• Réponses à l'échelle des communautés végétales

Les végétations ont une capacité d'intégration des paramètres environnementaux particulièrement intéressante à exploiter pour évaluer les effets du changement climatique, en complément de l'approche « espèce ». La modélisation de biotopes dans lesquels tout un cortège d'espèces pourrait se développer offre une vision synthétique et pertinente par rapport à la biologie de la conservation.

Les projections d'évolution pour trois des grands types de forêts à Hêtre de plaines montrent une tendance nette à la régression. Le 4e grand type forestier (= hêtraies sèches du *Cephalanthero damasonii–Fagion sylvaticae*) n'est pas détaillé ici car les résultats sont incohérents, en lien avec une résolution trop faible du travail de modélisation (Romeyer & David, 2020 *in* Mallard (2020); Romeyer *et al.*, 2021).

En premier lieu, les hêtraies–chênaies neutrophiles (= *Carpino betuli–Fagion sylvaticae*), qui sont les plus diversifiées en termes d'associations végétales, affichent une perte de zones favorables dans l'ensemble de l'aire potentielle actuelle (Fig. 58). Une perte minimum de 50% de ces zones par rapport à l'actuel est attendue, touchant principalement les plus basses altitudes mais également le Limousin ; le piémont pyrénéen apparaît davantage préservé à court et moyen termes. Cette évolution serait tamponnée avec le scénario RCP 2.6. En revanche, pour les horizons lointains et scénarios pessimistes (RCP 4.5 et 8.5), une régression des conditions favorables jusqu'à 97% est affichée.

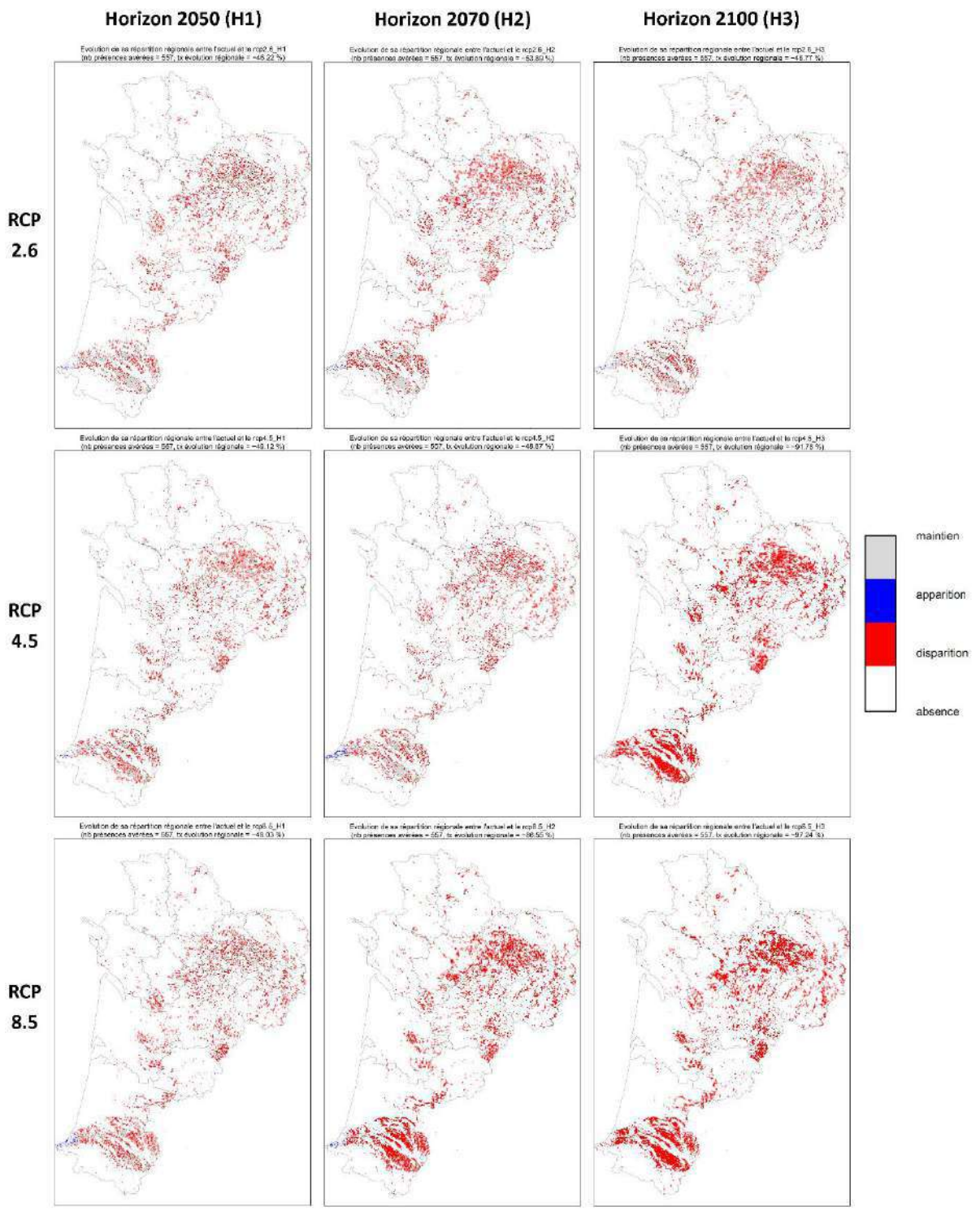


Fig. 58. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour les hêtraies-chênaies neutrophiles (Carpino-Fagion), en fonction des scénarios et horizons.

Ensuite, les hêtraies-chênaies acidiphiles (= *Quercion roboris*), typiques des collines du Massif central et de ses bordures, montrent une tendance générale à la diminution des secteurs favorables, avec cependant une certaine divergence dans l'intensité (Fig. 59). Ainsi, on observe une régression de 10% au minimum et jusqu' à 92% à court et moyen termes. Cette hétérogénéité peut être due à des disparités d'évolution entre scénarios pour certains paramètres climatiques déterminants tels que

l'humidité relative ou le niveau de précipitations. A long terme cependant, une perte nette de surface de 72% à près de 99% est attendue.

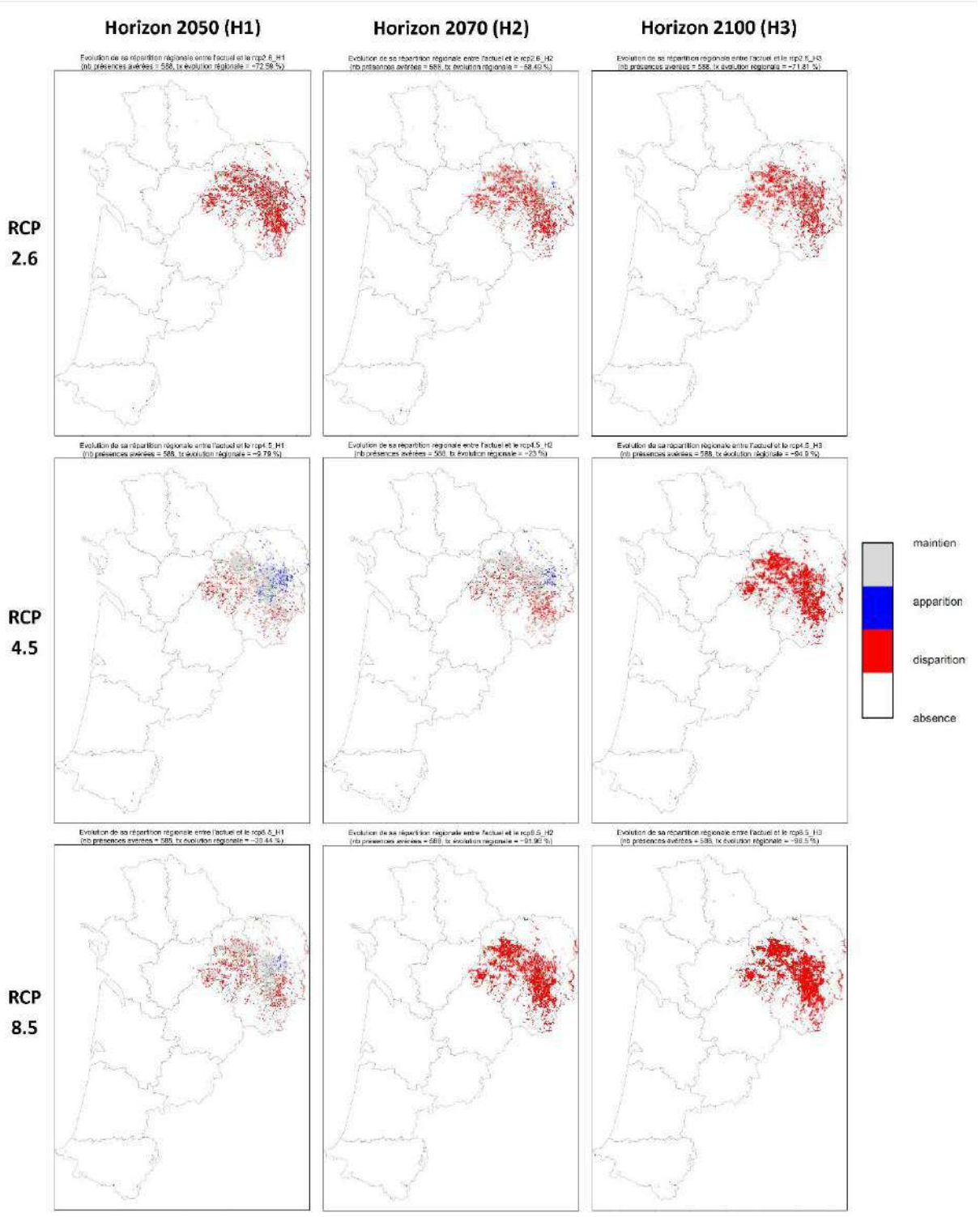


Fig. 59. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour les hêtraies-chênaies acidiphiles (Quercion roboris), en fonction des scénarios et horizons.

Enfin, les forêts à Hêtre thermo-acidiphiles (= *Quercion pyrenaicae* à Hêtre) affichent également une tendance générale à la diminution des zones favorables, avec une forte divergence d'intensité (Fig.

60). Tandis que pour le scénario RCP 2.6 où une légère progression en Limousin est pointée à long terme, une régression de 58% à 95% est donnée à cet horizon avec les scénarios pessimistes.

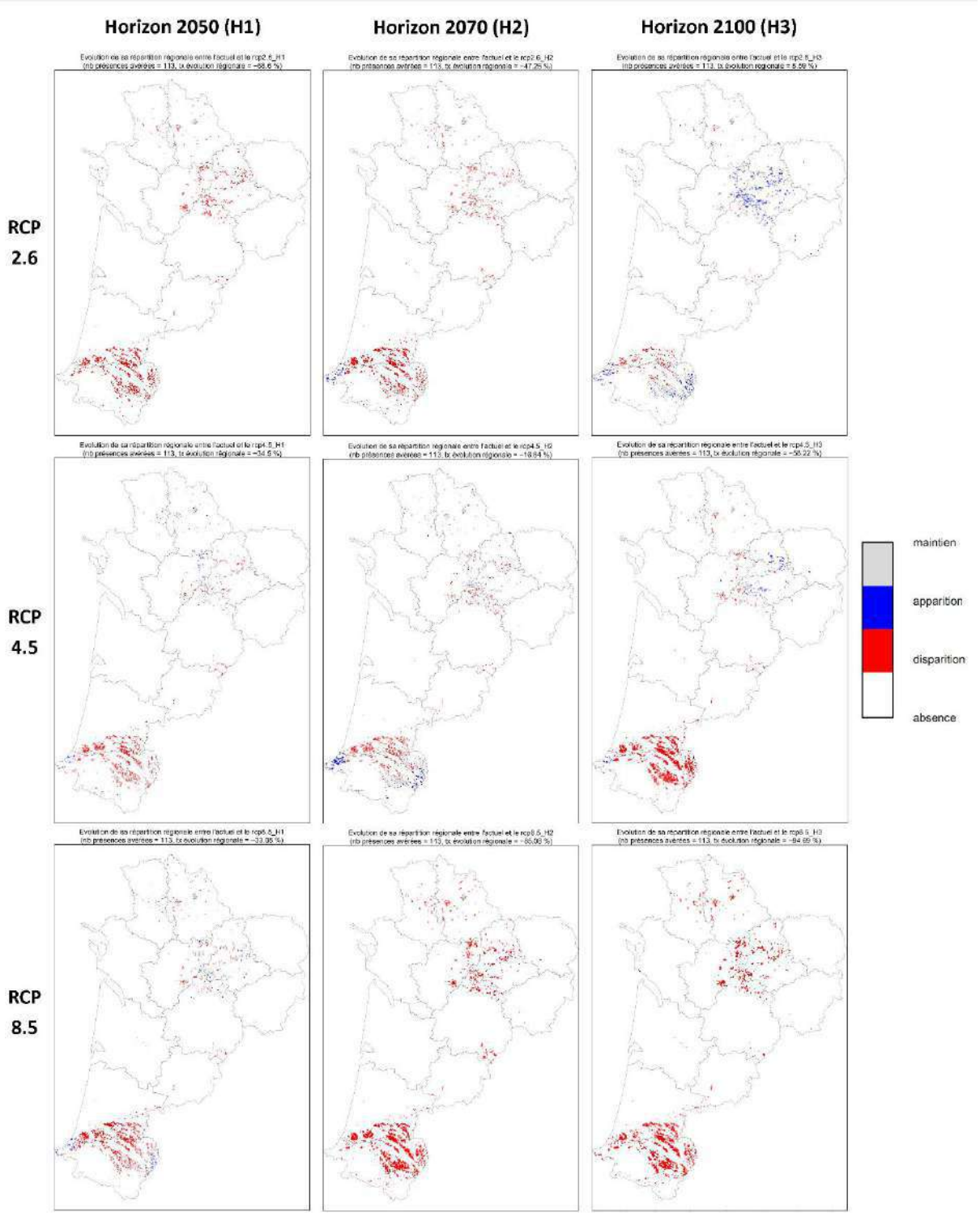


Fig. 60. Cartes d'évolution de la répartition potentielle pour les forêts à Hêtre thermo-acidiphiles (Quercion pyrenaicae à Hêtre), en fonction des scénarios et horizons.

Ces réponses au changement climatique étaient attendues pour ces espèces et végétations en marges voire en périphérie d'aire de répartition en plaines (BADEAU *et al.*, 2004 ; MARAGE & GÉGOUT, 2010 ; BERTRAND, 2012). D'ailleurs bon nombre d'observations se situent en dehors des zones de présence

potentielle car associées à une probabilité trop faible compte-tenu du mésoclimat (échelle de la dizaine de kilomètres). Leur présence et leur persistance dans ces contextes plutôt défavorables, et antérieur au changement climatique en cours, sont liées à des conditions microclimatiques et stationnelles tamponnant les effets du climat à plus large échelle (De Frenne *et al.*, 2013 ; Walbott, 2018). L'enjeu pour ces stations périphériques est donc de savoir à quel niveau et à quelle vitesse ces conditions seront altérées par le changement climatique. De ce point de vue, le réseau de surveillance mis en place revêt un intérêt majeur.

2.4 Discussion

2.4.1 Bilan et comparaison des résultats d'analyses diachroniques avec la bibliographie

Le programme « les Sentinelles du climat » a contribué à la mise en place et au renforcement d'un réseau de surveillance des communautés végétales potentiellement sensibles au changement climatique. Des états de référence sont constitués pour un grand nombre de sites à travers la Nouvelle-Aquitaine, et des relectures rapprochées de dispositifs permettent d'évaluer la variabilité à court terme des cortèges floristiques. Si les liens avec le changement climatique sont pour l'heure compliqués à attester, faute de séries temporelles assez longues, certaines tendances observées restent informatives sur les réponses potentielles de la flore à plus long terme.

Tout d'abord, concernant les pelouses calcicoles, les résultats des premières analyses diachroniques montrent de façon plus ou moins significative une tendance à la fermeture du milieu par un processus d'ourlification. Cela traduit la dynamique naturelle, parfois très lente, pour des systèmes en déprise d'usage et de gestion (COHEN & HOTYAT, 1995 ; HOUET *et al.*, 2012). En parallèle, plusieurs éléments indiquent un développement légèrement plus important d'espèces méditerranéennes thermophiles, tant en nombre d'espèces qu'en abondance au sein du réseau de surveillance. Ces tendances, à nuancer compte-tenu de la variabilité interannuelle sur ces milieux, sont en adéquation avec plusieurs travaux prévoyant une méditerranéisation des cortèges floristiques (GARREC, 2008 ; RIGOLOT, 2008 ; DÉQUÉ, 2015). L'interaction entre ces 2 processus, de modifications d'habitats d'une part, et de substitution d'espèces sous l'action du changement climatique d'autre part, peut induire des évolutions inattendues (GRILLET *et al.*, 2006 ; CLAVERO *et al.*, 2011 ; DIEKMANN *et al.*, 2014). Ainsi, l'évolution de la flore des pelouses calcicoles apparaît complexe à déterminer. Une série temporelle de suivis plus longue reste nécessaire pour définir plus clairement les trajectoires d'évolution, que ce soit en termes de substitution de cortèges vers une flore d'affinité méditerranéenne plus marquée, de fermeture du milieu et/ou de dérive trophique. Des modèles intégrant à la fois des éléments sur la dynamique végétale, sur les modifications d'aires de répartition liées au changement climatique et sur les perturbations des habitats (feux, tempêtes, fragmentation etc.) peuvent répondre aux enjeux d'adaptation (YOSPIN *et al.*, 2015) mais s'avèrent complexes à mettre en œuvre, faute de variables et informations disponibles à large échelle et de résolution suffisamment fine.

Sur l'évolution des tourbières, une certaine stabilité des cortèges se dégage entre la relecture et l'état de référence, espacés de 2 à 6 ans, à l'échelle du réseau de suivis. Seules une tendance à l'augmentation de la proportion des arbres et arbustes dans les placettes et une légère régression des espèces et habitats pionniers peuvent être décelées. Cette stabilité est intrinsèquement liée à la dynamique végétale bloquée ou très lente induite par les conditions stationnelles contraignantes (engorgement permanent, extrême pauvreté en nutriments) ; en l'absence de perturbations anthropiques directes (drainage, surpâturage, exploitation de tourbe etc.), ces systèmes semblent montrer une certaine résilience, même dans le contexte du changement climatique (GRÉGOIRE, 2006). La capacité de la tourbe à retenir l'eau et à séquestrer le carbone reste cependant à évaluer pour attester de cette stabilité. Par ailleurs, le développement des arbres et arbustes en tourbières dû au réchauffement apparaît comme un phénomène reconnu et assez général (PELLERIN & LAVOIE, 2003 ; CUBIZOLLE *et al.*, 2009 ; GOGO *et al.*, 2011). Si ce processus naturel ne peut être considéré comme une altération en soi, il peut néanmoins signaler des prémices de dérive trophique et d'assèchement combinées, liées à une meilleure dégradation de matière organique et une capacité de rétention en eau diminuée (*ibid*, BARBER *et al.*, 1994 ; ISE *et al.*, 2008 ; LAGGOUN-DÉFARGE, 2011). Cela pourrait conduire à

des modifications de cortèges et à des atteintes au fonctionnement des tourbières et donc aux services écosystémiques sous-jacents (séquestration du carbone, régulation thermique locale, stockage d'eau et restitution progressive en période sèche etc.). Ces premiers résultats et tendances issus du réseau de suivis, bien que significatives, sont de faible intensité et méritent d'être confortés par des campagnes répétées et à plus long terme. Étant donné l'importance des paramètres édaphiques (richesse en nutriments et engorgement) dans le fonctionnement de ces milieux, leur prise en compte sous différents aspects (ex : analyses de tourbe, mesures piézométriques) serait pertinente. Cela permettrait de mieux comprendre les multiples facteurs d'évolution de la flore et d'en estimer la vitesse sous l'effet du changement climatique.

Ensuite, concernant les lagunes, de réelles différences sont constatées après seulement 2 années d'intervalle (2018 et 2020). Cela concerne en premier lieu la nette progression de la Molinie et la diminution significative de biomasse pour les espèces amphibies, témoignant d'un assèchement potentiel. D'autre part, la hausse de l'indice de trophie et le meilleur développement d'espèces indicatrices de dérive trophique attestent d'une rudéralisation et d'une eutrophisation des lagunes dans ce laps de temps. La variabilité interannuelle de la flore semble assez importante pour ces systèmes liés à des conditions stationnelles et climatiques saisonnières assez variables entre années (obs. CBNSA). Cela pourrait expliquer ces tendances tout en témoignant du caractère réversible de ces modifications. Malgré tout, ces signaux pourraient indiquer une trajectoire de fond. Ainsi, une évolution similaire des gazons amphibies (forte régression en mètre linéaire pour le HIC 3110) est constatée sur les rives des étangs arrière-littoraux (Caillaud & Le Fouler, 2018), systèmes affines des lagunes du plateau landais. Par ailleurs, ces lagunes subissent une forte pression et des altérations liées aux activités anthropiques en bordure ; ainsi le nombre de systèmes présentant des espèces et végétations typiques, notamment amphibies, apparaît en forte régression depuis une trentaine d'années (Conseil Général des Landes, 2011 ; Le Fouler & Blanchard, 2011). Les pressions du changement climatique se rajouteront à ces atteintes, et pourraient amplifier les modifications floristiques sur les lagunes. Enfin, il est intéressant de noter que les tendances mises en évidence à travers le réseau de surveillance font suite à un épisode de sécheresse climatique et édaphique important centré sur l'année 2019 (Glad, comm. pers. ; Chapitre 5 sur l'étude des odonates ; Cazalis et Guéguen, comm. pers.). Là encore, des campagnes de suivis répétées dans les prochaines années permettront de dissocier les effets interannuels et mieux visualiser les trajectoires d'évolution de fond, de préciser leur vitesse et d'établir les liens avec des épisodes climatiques particuliers de façon plus directe.

2.4.2 Résistance et dette climatique des espèces et communautés végétales

Les effets du changement climatique sur la biodiversité végétale sont complexes à appréhender. L'une des raisons principales à cela réside dans les capacités de résistance et de résilience, non négligeables et souvent sous-estimées, des espèces végétales. Ainsi, les changements de conditions climatiques et les modifications floristiques qui leur sont dues apparaissent parfois décorrélés au niveau temporel. Ce laps de temps entre les 2 types de variations, climatiques et floristiques, définit la dette climatique des cortèges. En forêts, il est démontré que ce phénomène serait plus important en plaines qu'en montagne, lié à la fragmentation des habitats, une possibilité d'évasion réduite et une plus grande tolérance des espèces au réchauffement (Lenoir *et al.*, 2008 ; Bertrand *et al.*, 2011). Pour d'autres milieux à forte inertie tels que les tourbières, la dette climatique serait également importante sans perturbations hydrologiques directes (Grégoire, 2006). Une meilleure compréhension des facteurs sous-jacents à ce phénomène forme un enjeu important dans le contexte d'une accélération du changement climatique au 21e siècle (Bertrand *et al.*, 2016).

Les divergences entre les conditions microclimatiques ou stationnelles et le macroclimat semblent être un facteur déterminant de la dette climatique. En effet, certains paramètres topographiques (ex : cuvette, vallon encaissé) ou biologiques (ex : présence et fermeture de canopée forestière) génèrent un effet tampon vis-à-vis des conditions climatiques à plus large échelle. Des espèces typiques de climats frais et/ou humide sont ainsi capables de se maintenir dans des secteurs géographiques où le méso et macroclimat sont défavorables (De Frenne *et al.*, 2013 ; Walbott, 2018). Ce phénomène induit d'ailleurs des biais dans la modélisation de niches climatiques des espèces et communautés végétales, car ces facteurs microclimatiques sont sous-estimés voire non pris en compte (Romeyer *et al.*, 2021). Ainsi, la persistance de ces effets locaux face au changement climatique apparaît comme une clé importante pour la conservation des espèces, notamment celles en marge ou en périphérie d'aire de répartition.

Malgré tout, le maintien des espèces sur des surfaces très réduites et la fragmentation des habitats posent des problèmes au niveau génétique et de pérennité de ces populations à long terme car le confinement réduit la capacité d'adaptation et augmente donc la vulnérabilité (Grégoire, 2006).

2.4.3 Limites des travaux

Concernant les résultats d'analyses diachroniques menées sur les données de suivis, la principale limite demeure l'absence de longues séries de suivi avec de nombreuses relectures pour chaque dispositif (Archaux *et al.*, 2009). Ainsi, les premières tendances décrites doivent être interprétées avec prudence car la distinction entre trajectoires de fond sur l'évolution des cortèges et variabilité interannuelle de ces cortèges n'est pas clairement établie. Ces considérations sont particulièrement valables pour des systèmes soumis à des conditions écologiques variées entre années ou au sein d'une même année tels que les lagunes ou dans une moindre mesure les pelouses. Cependant, la mise en évidence de différences floristiques, qu'elles soient majoritairement dues à la variabilité interannuelle ou non, et la possibilité de les relier à évènements climatiques particuliers restent intéressantes pour identifier les indicateurs sensibles et anticiper les modifications potentielles dans le cas de contraintes climatiques plus fortes.

La représentativité des résultats est une problématique majeure en écologie et passe par une stratégie d'échantillonnage adaptée (Dauffy-Richard *et al.*, 2009 ; Besnard & Salles, 2010). Le réseau de surveillance des communautés végétales développé, et utilisé pour la réalisation d'analyses diachroniques, comporte de nombreux écueils dont il faut rester conscient. En premier lieu, l'échantillonnage peut s'avérer lacunaire car ne prenant pas bien en compte la variabilité d'un indicateur étudié ; c'est notamment le cas pour certains types de pelouses calcicoles (Cléro *et al.*, 2020). Ensuite, il peut exister des biais géographiques avec certains secteurs sous-échantillonnés ou au contraire sur-représentés ; ce cas de figure se présente pour les tourbières où le nombre de dispositifs en Limousin notamment est assez limité compte-tenu des sites favorables (Olicard et Mady, comm. orale). Enfin, il y a la problématique du nombre d'échantillons qui peut être limitant pour la robustesse des analyses car il est d'autant plus difficile d'attester d'une différence floristique significative entre lectures que l'échantillon sera petit. Cela pourrait se présenter pour le suivi des forêts à Hêtre, indicateur présentant une grande variabilité floristique du fait de la diversité des types forestiers, mais ne comportant actuellement que 16 sites (Romeyer *et al.*, 2021). A l'inverse, un sur-échantillonnage permet de détecter des différences significatives de très faible intensité, et donc parfois d'un intérêt biologique limité. Ces différents facteurs limitent la représentativité et l'extrapolation des résultats à plus large échelle que les seuls sites étudiés. À cela s'ajoute la stratégie d'échantillonnage et la subjectivité de localisation des dispositifs. Sur ce dernier point, la

méconnaissance fine de la répartition d'un indicateur, de son état de conservation et les contraintes foncières obligent souvent à procéder à un échantillonnage orienté plutôt qu'aléatoire, pourtant nettement plus efficient du point de vue de la robustesse statistique et de la représentativité.

Par ailleurs, la capacité à prendre en compte les pressions s'exerçant sur la biodiversité végétale ne doit pas être négligée. En plus des données végétales collectées sur des placettes de suivi, des mesures de paramètres et processus environnementaux, pré-identifiés comme déterminants à la présence et à la structuration des communautés, méritent d'être réfléchies et intégrées dans une logique de suivi « état-pressions-réponses » (Touroult *et al.*, 2017 ; Lévêque, 2021). Ces éléments peuvent alors servir de covariables dans les analyses diachroniques et indiquer des facteurs explicatifs des modifications floristiques. Le programme « les Sentinelles du climat » intègre cet aspect important du travail de suivi à travers la mise en place de stations météorologiques sur la quasi-totalité des sites étudiés. En forêts à Hêtre, un suivi des paramètres physico-chimiques du sol est également réalisé (*ibid*). Toutefois, des mesures et suivis complémentaires semblent judicieux et nécessaires sur certains milieux tels que les tourbières ou lagunes, concernant l'évolution du niveau d'eau ou de certains paramètres édaphiques.

Le réseau de surveillance des habitats et communautés végétales de Nouvelle-Aquitaine reste en cours de structuration et en constante évolution. Ses diverses lacunes pourront être comblées au fil du temps par des compléments d'échantillonnage et une meilleure prise en compte des pressions. Bien qu'imparfait et présentant certaines limites, l'existence de ce réseau demeure un atout indispensable pour évaluer les effets du changement climatique sur certaines végétations sensibles.

2.4.4 Perspectives et apports pour la conservation des milieux

La détection de trajectoires d'évolution des communautés végétales, qu'elles soient liées au changement climatique ou non, doit reposer sur des suivis répétés selon des méthodes standardisées et sur un pas de temps suffisamment long pour gommer les effets de la variabilité interannuelle. Le programme « les Sentinelles du climat » a contribué au développement de protocoles de suivi et d'un réseau de sites permettant d'évaluer les effets du changement climatique sur la biodiversité à long terme. Il a permis la constitution d'états de référence sur des communautés végétales sensibles et même des estimations de la variabilité interannuelle pour certaines d'entre elles (Romeyer & David, 2018 *in* Mallard (2018a).

Dans les prochaines années, le suivi des végétations étudiées doit être poursuivi et planifié selon un schéma méthodologique et temporel clair. La synergie avec d'autres programmes de surveillance, notamment l'évaluation d'état de conservation des habitats à travers Natura 2000, mérite d'être approfondie. Cela permettra une mutualisation de moyens et de données à ne pas négliger pour améliorer à la fois la qualité de l'échantillonnage et la robustesse statistique. Ensuite, une démarche d'analyses diachroniques et d'identification des facteurs explicatifs de changements sera posée, permettant de mesurer l'évolution d'indicateurs synthétiques après chaque campagne de lectures des dispositifs. La mise à disposition et la vulgarisation des résultats auprès des gestionnaires d'espaces naturels devraient être réalisées avec plus de fluidité et d'interactions pour une prise en compte plus rapide.

Malgré un manque de recul encore important des effets du changement climatique sur la biodiversité végétale et les modalités d'atténuation, des éléments sur la vulnérabilité et la résistance relative des cortèges à ces contraintes sont désormais mieux perçus. Ainsi, plusieurs résultats et travaux témoignent de l'importante des conditions locales (microclimat, microtopographie, alimentation hydrologique, types d'habitats etc.) pour la présence et la subsistance de certaines

espèces et communautés (De Frenne *et al.*, 2013 ; Walbott, 2018 ; Romeyer *et al.*, 2021), et donc la garantie des fonctionnalités des écosystèmes. Le maintien ou la restauration de ces conditions forme un levier de conservation fort. Ainsi, la limitation du drainage pour les systèmes de lagunes et tourbières, des coupes rases et à courte révolution en forêts ou de l'eutrophisation et de la fermeture sur les pelouses constituent autant de mesures favorables à la persistance de ces conditions et donc des espèces qui y sont inféodées.

Enfin, les continuités écologiques sont d'un intérêt majeur pour la conservation à long terme. En effet, la fragmentation et l'artificialisation des habitats ont rendu un grand nombre d'espèces vulnérables car incapables de migrer et se développer si les conditions changent brutalement dans une zone jusque-là favorable (ex : tempête, incendie, perturbations anthropiques etc.). Le changement climatique devrait exacerber la vulnérabilité des populations isolées (Bertrand *et al.*, 2011). Dans ce contexte, les trames et continuités écologiques permettraient aux espèces de disposer de conditions favorables et de migrer localement, non seulement pour se maintenir dans un secteur mais également pour garantir un meilleur brassage génétique et une capacité d'adaptation. Cela devrait par ailleurs assister les espèces pour une migration naturelle vers le nord et en altitude. L'identification des trames et ruptures de continuités est un travail complexe, notamment à fine échelle, mais les travaux se multiplient dans ce domaine (Allag-Dhuisme *et al.*, 2010 ; Hubert-Moy *et al.*, 2012 ; Dehouck & Amsallem, 2017 ; Sahraoui *et al.*, 2017 ; Herve *et al.*, 2020). L'apport du programme de cartographie nationale des biotopes et habitats (CarHab) sur ces aspects sera particulièrement important (Millet *et al.*, 2017 ; Delbosc *et al.*, 2018 ; Catteau, 2021).

2.5 Conclusion

La Nouvelle-Aquitaine, territoire vaste et d'une grande diversité de paysages, soumis à de multiples influences climatiques, héberge de nombreuses communautés végétales sensibles aux évolutions du climat. Les atteintes sont prévisibles aux échelles biogéographiques avec des modifications d'aire de répartition des espèces, phytocœnotique avec des substitutions de cortèges, ou encore individuelle ou populationnelle à travers des modifications phénologiques et des dépérissements accrus.

Le programme « les Sentinelles du climat » contribue fortement à la structuration d'un réseau de surveillance de plusieurs communautés végétales sensibles au changement climatique : forêts à Hêtre de plaines, pelouses calcicoles, tourbières, gazons amphibies et végétations de dunes littorales ouvertes. Depuis 2011, ce sont près de 650 points d'échantillonnage ou dispositifs qui sont mis en place au niveau régional pour suivre ces milieux, en complément ou en synergie avec le programme Natura 2000 de suivi et d'évaluation de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaires (HIC). Parmi eux, près de 230 ont bénéficié de relectures entre 2017 et 2021, espacées de 2 à 8 ans selon les milieux et les sites. Ces relectures permettent la réalisation d'analyses diachroniques et la détection de modifications floristiques qui peuvent alors être reliées à des facteurs particuliers, notamment climatiques. Ainsi, une ourlification et des prémices de méditerranéisation des cortèges sont décelées en pelouses calcicoles. Pour les tourbières, on constate une certaine stabilité de la flore mais le développement de ligneux est à signaler. Dans le cas des lagunes du plateau landais, les gazons amphibies souffrent déjà avec une nette diminution de biomasse et une colonisation par la Molinie, indicatrice d'un relatif assèchement.

L'approche de modélisation des aires de répartition potentielle future des espèces et communautés végétales apporte des indications sur leur sensibilité climatique mais aussi sur les substitutions de cortèges qui pourraient subvenir. La fragmentation, le repli voire la disparition de zones favorables sont des phénomènes envisagés pour les espèces de climats tempérés, froids et/ou humides. A l'inverse, des espèces adaptées à des températures élevées et à une aridité importante (cas de nombreuses espèces méditerranéennes) pourraient voir une extension de leurs zones favorables de développement.

L'évaluation des modifications de cortèges floristiques sous l'action du changement climatique est particulièrement complexe à appréhender. Les limites sont encore nombreuses concernant les approches employées. Sur le réseau de surveillance, des lacunes subsistent en termes de représentativité de l'échantillonnage mais également vis-à-vis de la prise en compte des pressions, directes ou indirectes du changement climatique. Des améliorations peuvent être apportées à travers des compléments sur de nouveaux sites mais aussi en mesurant d'autres paramètres *in situ*, tels que l'engorgement et des paramètres physico-chimiques du sol, variables déterminantes pour les milieux humides en particulier. L'existence de ce réseau demeure malgré tout un atout indispensable pour suivre l'évolution de certaines végétations sensibles et la poursuite des campagnes de suivis dans les prochaines années est une nécessité.

En termes de conservation, il ressort deux éléments primordiaux à prendre en compte pour atténuer les effets des contraintes climatiques futures : les continuités écologiques et le maintien des conditions microclimatiques. La résistance des espèces et communautés sensibles et/ou leur migration naturelle dans des zones refuges ou vers de nouveaux secteurs favorables seront en grande partie liées à ces paramètres. Ces aspects mériteraient des études spécifiques pour une meilleure connaissance et compréhension, et des mesures de gestion et de préservation efficientes.

Partie II. Les Insectes



Chapitre 3. Évolution de la diversité des lépidoptères en réponse au changement climatique et pistes d'actions de conservation à l'échelle régionale

Auteurs : *Fanny Mallard, Anouk Glad, Pierre-Yves Gourvil, Mathieu Molières,*
Contributeurs : *Sandy Bulté, Romain Chambord, Simon Caubet, Benoit Duhazé, Thomas Gachet, Dominique Galland, Florent Hervouet, David Lessieur, David Soulet, Jérémy Rostand, Gilles Bailleux, Florent Beck, Amélie Bertolini, Bertrand Couillens, Nicolas Déjean, Béatrice Ducout, Thomas Gachet, Sébastien Labatut, Justine Poujol, Yann Sellier, Emma Valadas*

Résumé : La littérature scientifique indique que les Lépidoptères répondent fortement à la pression du changement climatique, notamment en modifiant leurs aires de répartition vers le nord, l'est ou des altitudes plus élevées. Dans notre démarche d'étude, la répartition actuelle et future de 100 espèces de lépidoptères (*Rhopalocera* et *Zygaenidae*) des habitats de landes humides, de pelouses calcicoles et de de montagne a été modélisée à une résolution de 1 km² en région Nouvelle-Aquitaine. Les résultats exploratoires montrent que la diversité spécifique de la région pourrait diminuer avec le temps, quels que soient les scénarios climatiques. Elle se traduirait par la réduction de la répartition pour un grand nombre d'espèces (69%) avec la disparition d'espèces menacées (par exemple *Phengaris alcon, Parnassius apollo, Coenonympha oedippus*). La mise en place de protocoles de suivis de réponses des espèces à long terme est nécessaire pour valider ces résultats et anticiper les impacts locaux du changement climatique. Des suivis de comptages des lépidoptères ont été mis en place depuis 2016 sur 47 sites de pelouses calcicoles, de landes humides et de pelouses de montagne. Ils sont équipés de stations météorologiques de mesures de température et d'humidité de l'air. Pour comprendre les processus mécanistiques à partir de ces données, une méthodologie de lissage des profils biologiques et climatiques a été développée et résumée par des paramètres qui peuvent être comparés dans le temps et l'espace. L'analyse de ces paramètres a permis de montrer l'importance de la prise en compte des signatures climatiques spécifiques des milieux. Les similarités climatiques entre les sites montrent des axes de dispersion correspondant aux axes des coteaux de la vallée de l'Adour et de la vallée de la Garonne. Les premiers résultats exploratoires indiquent : 1) un décalage de croissance des lépidoptères d'une semaine entre 2017-2018 ; 2) une diminution de la diversité spécifique des lépidoptères de landes humides et de montagne suite au réchauffement de température et sécheresse sur la période printemps-été de 2017. Depuis 2017, les populations des espèces montagnardes de hautes altitudes ont tendance à diminuer. Ces constats suggèrent une sensibilité de ces milieux dans le futur par la disparition potentielle de certaines populations d'espèces telles que *Erebia epiphron, E. arvernensis, E. pronoe, Coenonympha oedippus, Phengaris alcon*. Ces zones répertoriées pourraient être protégées de toute dégradation ou destruction ou ciblées pour la restauration des habitats naturels à l'échelle de l'action régionale. Malgré les limites et incertitudes de ces premiers résultats exploratoires, cette étude montre ainsi comment ces informations pourraient aider les décideurs et les gestionnaires à prendre en compte la pression du changement climatique dans la gestion des habitats naturels.

Mots clés : abondance, conservation, gestion, lépidoptères, modélisation, profil de diversité, réchauffement climatique, répartition des espèces.



3.1 Introduction

Les lépidoptères se démarquent comme groupe indicateur du changement climatique. La littérature scientifique indique que, parmi les espèces dénombrées, ils ont répondu le plus au changement climatique, notamment en modifiant leurs aires de répartition vers le nord ou vers de plus hautes altitudes (WILSON & MACLEAN, 2011). Les espèces présentent un cycle de vie très court et largement influencé par les conditions climatiques. Elles sont dépendantes du niveau de la température ambiante locale pour leurs activités journalières (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 déjà mis en évidence des impacts directs du changement climatique (MALLARD, 2016a ; MALLARD & COUDERCHET, 2019). Dans la Sierra Nevada en Californie du Nord, sur 35 années de données et 159 espèces de lépidoptères, 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 une composante. À long terme, l'interaction du changement climatique amplifiée par la destruction de l'habitat induit des effets négatifs sur ces espèces (FORISTER *et al.*, 2010 ; SEIBOLD *et al.*, 2019).

Les Lépidoptères sont l'un des premiers maillons de la chaîne alimentaire et l'un des plus importants par leur quantité. Un impact négatif sur la biodiversité de ce maillon se répercute sur les niveaux trophiques supérieurs (NOWICKI *et al.*, 2007). Le suivi et la compréhension des effets sur ces espèces deviennent des indicateurs clés essentiels pour orienter les actions de conservation de ces espèces, via des politiques environnementales éclairées et de gestion des espaces naturels (Jactel et al., 2020).

L'échelle régionale est un niveau de décision politique intermédiaire pertinent pour la mise en œuvre d'actions (LE TREUT, 2013). À cette dimension, il est possible de mobiliser une communauté d'acteurs entre science et société et de la placer dans le cadre d'un processus de recherche scientifique (MALLARD & COUDERCHET, 2019). Les travaux du Comité Scientifique Régional sur le Changement Climatique en région Nouvelle-Aquitaine (LE TREUT, 2013) montrent qu'en France cette région est un laboratoire d'étude à ciel ouvert grâce à son contexte géographique varié. Elle est exposée à la pression du changement climatique et présente une grande variété d'écosystèmes naturels. Cependant, les connaissances sur l'état de la biodiversité au niveau régional sont insuffisantes par rapport au niveau de celles engrangées avec les données climatiques sur un temps long.

Certaines espèces de lépidoptères sont liées à des végétations inféodées aux milieux naturels sensibles au changement climatique de ce territoire (MALLARD & COUDERCHET, 2019). Le cortège de landes humides pourra être impacté par des extinctions locales de populations inféodées par ce type d'habitat comme par exemple le Fadet des laîches (*Coenonympha oedippus*) classé vulnérable sur la liste rouge des rhopalocères d'Aquitaine (2019). En comparaison, le cortège de lépidoptères des pelouses calcicoles (*Phengaris arion*, *Lysandra bellargus*, *Iphiclides podalirius*, *Colias alfacariensis*, etc.) pourrait évoluer, suivant le réchauffement climatique, par l'apparition ou le développement d'espèces à affinité méditerranéenne, telles que *Leptotes pirithous*. En montagne, il est probable d'observer à plus ou moins long terme une modification des cortèges, avec notamment une raréfaction des espèces montagnardes et une augmentation des espèces de plaine. Pour l'espèce protégée et emblématique des milieux ouverts montagnards arides *Parnassius apollo*, visible dans différents massifs européens (DESCIMON, 1994), sa répartition s'est réduite notamment dans les secteurs d'altitudes plus faibles un peu partout en Europe et en France, comme dans le sud des Alpes, le Puy-de-Dôme ou le Limousin (LAFRANCHIS & al., 2015). La diminution de ses effectifs, voire la disparition des populations isolées, est en partie due au changement climatique.

L'objectif de cette étude est ainsi de répertorier, analyser, modéliser les changements des répartitions potentielles actuelles (1991–2020) et futures suivant les différentes pressions des scénarios climatiques allant du plus optimiste au plus pessimiste sur la période de 2021 à 2100. D'après les données du GIEC de 2021, la probabilité de suivre le scénario souhaité le plus « optimiste » de contrôle du changement climatique devient de plus en plus faible. Le scénario le plus probable serait l' « intermédiaire », renforçant en conséquence le scénario le plus « pessimiste » (IPCC, 2021).

La modélisation corrélative est un outil qui permet d'établir un lien statistique entre des données de présence des espèces et celles des variables climatiques et environnementales. Elle explicite ainsi l'état de la répartition actuelle qui peut-être alors extrapolée selon les niveaux des scénarios climatiques (§3.2.1). Nous définissons en conséquence la répartition actuelle et future d'une espèce comme les zones dont la qualité des habitats et les conditions climatiques sont favorables ou non à la persistance de l'espèce. À partir de ces modélisations de présences d'espèces, des indices à l'échelle régionale sont calculés pour identifier l'évolution de la diversité dans l'espace au cours du temps et pour les différents scénarios climatiques (§3.3.1). Dans une dernière partie, ces résultats sur ce territoire d'étude permettent de montrer comment la modélisation peut conduire à des pistes de stratégies de conservation de la biodiversité à l'échelle régionale (§3.4).

Les données d'incidence ou de présence-absence des espèces utilisées sont plus faciles à obtenir que les données d'abondance (Howard *et al.*, 2014). Les données de dénombrements d'individus des espèces renferment une richesse d'analyse plus importante (Waller *et al.*, 2016). Elles permettent d'étudier de manière mécanistique localement la fragilité de leur assemblage, l'évolution des populations, en y intégrant des processus, c'est-à-dire le lien entre les traits fonctionnels des organismes et leur environnement. Le même niveau d'informations est plus difficile à extraire des données seules de présence-absence. Les données de terrain d'observation interviennent dans la compréhension de la relation entre les variations climatiques et la réponse de la biodiversité. Les recherches sur les effets du changement climatique, d'abord effectuées sur le terrain, alimentent, affinent ensuite les « modèles » physiques de suivi des évolutions des espèces, et orientent les modèles mathématiques qui agrègent leurs réponses physiologiques et fonctionnelles (Li *et al.*, 2013). De plus, dans une zone géographique d'une région, le climat n'est pas le même en tout lieu. Les climats locaux sont variables suivant le type de milieu naturel. La mise en place de protocoles standardisés à long terme sur un pas de temps de 10, 20 voire 30 ans est nécessaire pour modéliser ces impacts locaux.

Pour étudier les réponses locales des espèces de lépidoptères, 47 sites ont été choisis selon une répartition spatialement équilibrée à travers la Nouvelle-Aquitaine, pour les latitudes 43° à 46° 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 & Couderchet, 2019 ; Mallard, 2017b) (§3.2.2). 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, 2016b ; Mallard & Bulté, 2018 ; Mallard, 2017b). Les suivis des espèces sont complétés par des suivis météorologiques locaux sur chaque site (à 1m10-1m50 du sol) (Mallard, 2016b ; Mallard, 2017b).

Les analyses des données d'abondance obtenues sur le terrain concernent à la fois les profils d'état de la diversité par les proportions relatives des espèces de lépidoptères ainsi que les profils climatiques de pression dans les trois milieux depuis 2017. Une méthodologie systématique d'analyse mécanistique est développée avec des lissages des données identifiant des paramètres. Sur un plan climatique, pour chaque année, les indices de températures minimales des journées, maximales et l'humidité relative résument la pression sur les espèces. Ils sont mis en corrélation avec les abondances observées des espèces et avec les profils de diversité (§3.2.2). L'allure des profils sont ensuite résumée par des indices.

Analysés dans le temps et l'espace, ces indices sont des clés potentielles d'agrégation pour comprendre les impacts de la dérive dans le temps du climat (§3.3.2, §3.4).

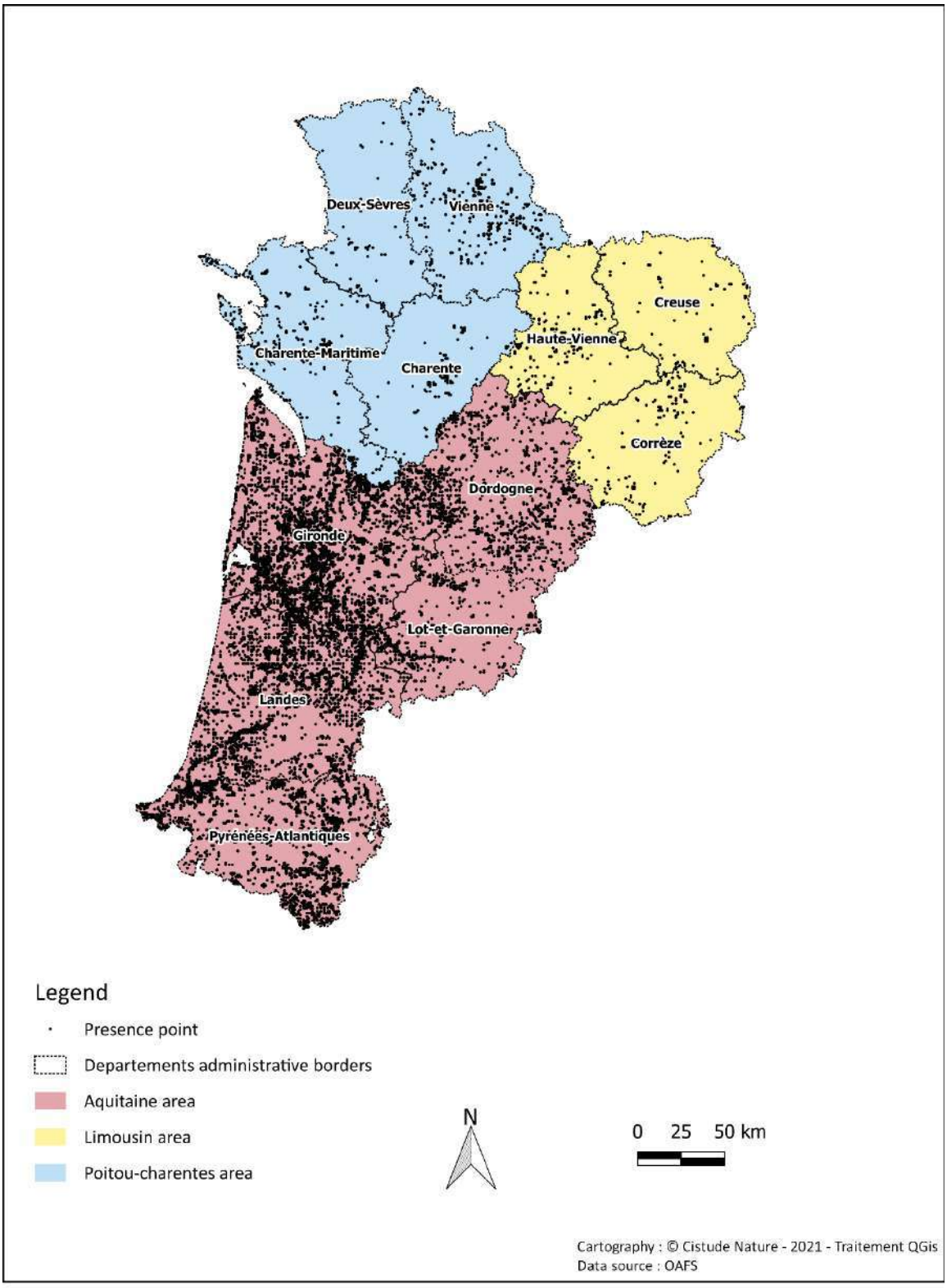
3.2 Matériel et Méthodes

3.2.1 Modélisation corrélative de la répartition des espèces

• Données de présence des lépidoptères

Les données de présence des espèces en Nouvelle-Aquitaine proviennent de l'Observatoire de la Faune Sauvage de Nouvelle-Aquitaine (FAUNA, 2020). Elles répertorient un total de 1413 espèces de lépidoptères, sous-espèces ou genres répertoriés. 52.1% des données ont été collectés par des observateurs affiliés à des organismes (associations, universités, parcs, réserves, départements), 4.6% par des experts indépendants, 2.2% par des personnes dont l'affiliation est inconnue, et 40.1% des données n'ont pas d'observateurs renseignés. 1188 espèces ne comportent pas assez d'observations (nombre de mailles de présence < 20) pour permettre de réaliser un modèle corrélatif. Il s'agit majoritairement d'espèces de lépidoptères nocturnes souvent peu inventoriées dans la région. Un premier tri de la base de données a été effectué afin d'éliminer les observations dupliquées ainsi que les observations imprécises, qui s'arrêtent au genre par exemple. Les observations de *Parnassius apollo* ont été fusionnées avec les observations de la sous-*espèce Parnassius apollo pyrenaicus* car toutes les données sont localisées en montagnes pyrénéennes atlantiques. Une première analyse des résultats des modélisations futures a ensuite été réalisée pour écarter les espèces dont les résultats ne correspondaient pas aux travaux des risques climatiques des lépidoptères à l'échelle européenne (SETTELE *et al.*, 2008) et aux connaissances de terrain des naturalistes de la région (GOURVIL & SANNIER, in press.).

Parmi les espèces restantes, 100 espèces (Annexe 5) ont été sélectionnées car elles font partie des cortèges d'espèces des milieux sensibles étudiés. Afin de limiter les effets du biais d'échantillonnage et de l'autocorrélation spatiale, les données de présence ont été agrégées par maille de 1km². La carte de leur localisation montre le biais spatial entre le territoire aquitain et le reste de la région. En effet, sur le territoire Limousin et de Poitou-Charentes la plupart des données de lépidoptères ne sont pas encore disponibles et intégrées à la plateforme FAUNA (Fig. 61).



Presence observations for the selected 100 lepidoptera's species in the New-Aquitaine (France).

Fig. 61. Localisation des données de présences des lépidoptères de FAUNA (2020)

- **Variables environnementales**

La sélection des variables environnementales est une étape cruciale, car la pertinence des modèles en dépend. Ainsi, le choix a été fait de combiner les données climatiques avec des données d'occupation du sol (végétation) et de topographie, la répartition des espèces n'étant pas influencée uniquement par le climat.

Les valeurs des variables climatiques acquises ou projetées proviennent des traitements et simulations Aladin 52 CNRM 2014 téléchargées via le site de Météo France DRIAS (DRIAS, 2020) à partir desquelles des indices ont été calculés. Les données brutes sont relatives à une résolution de 8 km², redécoupée en mailles de 1km². Les valeurs temporelles sont des moyennes mensuelles calculées à partir de prédictions journalières.

La référence des données acquises dites du « présent » est définie par les années allant de 1991 à 2020 et les périodes ou « horizons futurs » sont définis comme suit : Horizon 1 (H1) = 2021–2050 ; Horizon 2 (H2) : 2051–2070 ; Horizon 3 (H3) : 2071–2100. Ces « horizons » ont été déterminés d'après les recommandations de Météo-France qui préconise une durée de l'ordre de 30 ans afin de lisser les « bruits » inclus dans les valeurs des simulations climatiques annuelles (OUZEAU *et al.*, 2014). Les simulations dans la période dite du « présent » 1991 à 2020 proviennent de deux sources : 1- pour les années 2006–2020 ce sont les données du scénario de simulation RCP 8.5 quasiment confondues aux données historiques ; 2- pour les données précédentes, celles de 1991 à 2005, ce sont les données historiques acquises. Trois scénarios climatiques de référence de l'évolution du forçage radiatif sont retenus. Le plus « optimiste » RCP 2.6 correspond à une stabilisation avant 2100 du taux de CO_2 puis un retour au niveau actuel. Le scénario intermédiaire RCP 4.5 est une augmentation continue du forçage au niveau de 4.5W/m² et le RCP 8.5 une évolution de ce forçage jusqu'à 8.5W/m².

Une première sélection des variables intensives pour la biodiversité est basée sur les connaissances de biologie et d'écologie des espèces. Afin d'éviter d'utiliser des variables non indépendantes entres elles, un test de corrélation de Spearman (p=0.05) est effectué. Cinq variables sont conservées : 1- la Moyenne de l'Humidité Relative en été (MoyHR_ete) ; 2- le nombre de jour de neige dans l'année (NjN_annee) ; 3- le nombre de jour de pluie au printemps et en été (NjP_print_ete) ; 4- la somme des degrés-jours de croissance entre 10°C et 35°C du 1er janvier à la fin de l'année (TotDJ1035_print). Les degrés-jours caractérisent l'énergie nécessaire pour la croissance des individus, par exemple pour un lépidoptère le passage d'un stade à un autre (œuf, chenille, chrysalide, imago) ; 5- la somme des degrés-jours supérieurs à 30°C de l'année (TotDJ30_annee) indiquant des températures extrêmes pouvant entrainer la létalité. Ces degrés-jours sont calculés à partir des formules mathématiques décrites par F. Mallard (2018a ; 2017b ; 2019) approximant linéairement l'évolution en température du taux de croissance.

En plus des variables climatiques, celles décrivant l'occupation du sol ont été utilisées. Elles sont exprimées en pourcentage de couverture sur un pixel de résolution de 1 km² : 1- le pourcentage de forêt ; 2- le pourcentage de culture ;3- le pourcentage de prairies ; 4- le pourcentage de landes ligneuse et de pelouses ; 5- le pourcentage de surface d'eau. Les variables d'occupation du sol sont calculées à partir du « CES Occupation des sols (OSO) » et générées à partir d'images satellites (2019) d'une résolution de 25m. Les 23 nomenclatures sont fusionnées en 11 classes. La variable topographique sélectionnée est l'altitude (données IGN).

- **Modélisation avec le package Biomod2**

Les analyses sont réalisées à partir du logiciel R (version 3.6.3, R CORE TEAM, 2020). Les modèles ont été effectués avec le package BIOMOD2 (version 3.4.6, (THUILLER *et al.*, 2009) qui permet de créer ces modèles d'ensemble sur la base de différents algorithmes créant des simulations de projection. Pour cette étude, les algorithmes GLM, RandomForest et Maxent (PHILLIPS *et al.*, 2006) ont été sélectionnés. Pour chaque algorithme, trois répétitions ont été effectuées afin d'évaluer sa performance (80 % des données pour l'entraînement du modèle et 20% pour l'évaluation). Les points de fond ont été générés aléatoirement sur la zone d'étude Nouvelle-Aquitaine (n=10 000). Le seuil pour la création des modèles d'ensemble a été choisi comme le quantile 0,5 des valeurs TSS des 24 modèles individuels créés. Si tous les modèles ont une valeur TSS inférieure à 0,4 alors aucun modèle d'ensemble n'est créé. Les modèles d'ensemble représentent la moyenne des prédictions des modèles individuels pondérée par la performance de chacun d'eux. Les prédictions sont exprimées en probabilité relative comprise entre 0 (plus mauvais habitat de la zone d'étude) et 1 (meilleur habitat de la zone d'étude). Des cartes de présence/absence sont créées avec le seuil TSS (fonction rangesize du package BIOMOD2). Ces cartes sont utilisées pour connaître le nombre de mailles passant de « présent » à « absent » (perte), d'« absent » à « présent » (gain) (Annexe 5). Les détails des paramètres de la modélisation sont disponibles via le formulaire ODMAP (ZURELL *et al.*, 2020) dans l'article en cours de soumission Mallard *et al.* (in prep.).

Pour toutes les espèces sélectionnées, des modèles d'ensemble ont été réalisés, avec un minimum de deux modèles. Ils ont montré des performances (AUC et TSS) allant de bonnes à excellentes et ont donc été utilisés pour le calcul d'indice régionaux.

- **Les indices régionaux**

Le nombre de mailles de présence potentielle N_i est réparti dans des espèces à l'échelle de la région. Ces valeurs sont résumables par des proportions relatives $p_i = N_i/N$, N nombre total de maille à l'échelle de l'analyse. 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 dite de Shannon, indice de Simpson, Berger-Parker, etc.) et de les inclure. L'utilisation des nombres de Hill s'impose peu à peu comme une méthode pertinente dans la littérature depuis quelques années (CHIU *et al.*, 2014). Le tracé du profil de diversité est déductible des proportions relatives des espèces, proportions en abondances d'individus entre elles, ou déductibles des nombres de points de présence. Le tracé généralise de façon continue les classes d'espèces rares, communes, abondantes en abondance ou en présence.

Le profil de diversité est décrit en pratique par une courbe décroissante contenant un paramètre « q » variant de 0 à l'infini. C'est le paramètre dit « d'indifférence aux espèces rares » (MAGURRAN, 2004 ; CHAO *et al.*, 2012 ; MALLARD, 2016b ; CHAO & CHIU, 2016). Parmi les espèces, celles qui sont rares c'est-à-dire avec peu de mailles de présence, avec une densité faible, avec une abondance faible, sont potentiellement les plus fragiles. Ces profils sont donc des représentations graphiques exprimés en nombre d'espèces, fonction nommée S(q). Le nombre total d'espèces observées est S(0) soit q=0. Puis, plus la valeur de « q » est grande et moins les espèces rares y sont prises en compte. Le paramètre q supérieur à 2 (par exemple q = 4) est proche de l'équivalent tend au nombre d'espèces de la part en individus de l'espèce la plus abondante qui est obtenue avec S(q=infini). Avec q = 2, S(2) (équivalent à l'indice dit de Simpson), il s'agit, en nombre équivalent, de la part des espèces communes et abondantes. Pour q = 1 (soit l'indice de Shannon), le nombre d'espèces équivalent renferme les espèces

rares, communes et abondantes (MAGURRAN, 2004 ; CHAO *et al.*, 2012 ; MALLARD, 2016b ; CHAO & CHIU, 2016).

Pour expliquer l'évolution des profils de diversité, des indices régionaux ont été définis en collaboration avec les gestionnaires des espaces naturels du territoire du CEN Nouvelle-Aquitaine. Ces indices prennent en compte les enjeux de gestion en se basant sur les espèces : 1- avec une « protection réglementaire » (indice IPi) ;2- les espèces « patrimoniales » (indice IAi) comprenant les espèces protégées, menacées (liste rouge), rares, ayant un intérêt naturaliste ; 3-Les indices de « diversité spécifique »(IDi) caractérisant le nombre d'espèces dans chaque maille afin d'identifier les zones à enjeux à préserver qui ont une diversité importante. Enfin, l'indice (IRi) combine ensuite les trois indices. Il permet d'identifier les « zones à enjeux de conservation » contenant à la fois des espèces protégées, patrimoniales et une diversité importante. Ces zones seraient à protéger en priorité des destructions et dégradations des habitats naturels ou bien elles indiqueraient des habitats naturels pouvant être restaurés dans des zones climatiques favorables actuelles ou bien futures. Ces indices, rapportés à une valeur entre 0 et 1, des « zones à enjeux de conservation » ont été calculés en application dans le rapport avec les formules suivantes (MALLARD *et al.*, in prep.) :

1-IPi indice de « protection » dans la maille i :

- npi nombre d'espèces protégées dans la maille i,
- NPi nombre d'espèces protégées au total = 8

$$[1]\quad \mathrm{IPi} = \left(\frac{npi}{NPi}\right) x100 \qquad [1]$$

2-IAi indice de « patrimonialité » dans la maille i :

- nai nombre d'espèces patrimoniales dans la maille i
- NAi nombre d'espèces patrimoniales au total = 21

$$[2]\quad \mathrm{IAi} = \left(\frac{nai}{NAi}\right) x100 \qquad [2]$$

3-IDi indice de « diversité » dans la maille i :

- ndi nombre d'espèces dans la maille i
- NDi nombre d'espèces au total = 100

$$[3]\quad \mathrm{IDi} = \left(\frac{ndi}{NDi}\right) x100 \qquad [3]$$

… 1+2+3-IRi indice de « refuges climatiques » dans la maille i :

- IPi indice de protection dans la maille i
- IAi indice de patrimonialité dans la maille i
- IDi indice de diversité dans la maille i

$$[4]\quad \mathrm{IRi} = \left(\frac{IPi+IAi+IDi}{3}\right) \qquad [4]$$

Après le calcul des zones d'enjeux de gestion de la conservation, la « similarité » dans le temps (ISi) est un indice de comparaison des espèces existantes dans le « présent » et potentiellement dans les « scénarios climatiques ». ISi permet d'anticiper les possibles « changements des cortèges ».

ISi indice de « similarité » dans la maille i :

- nsi nombre d'espèces communes avec le présent dans la maille i
- NSi nombre d'espèces au total dans la maille

$$[5] \quad \text{ISi} = \left(\frac{nsi}{NSi}\right) x100 \qquad [5]$$

3.2.2 Suivi des lépidoptères sur des sites d'études

• Méthodologie de comptage d'abondance des lépidoptères

La méthodologie de *comptage des lépidoptères* est basée sur le protocole 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, 2016b ; MALLARD & BULTÉ, 2018 ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a).

47 sites de milieux humides, landes humides (appelés « MH »), secs, pelouses calcicoles (appelés « MS ») et de montagne pelouses thermophiles (appelés « MM ») (Fig. 63, Tab. XXI) ont été sélectionnés et validés en 2018.

Les unités d'échantillonnage sont des transects parcourus sur une durée identique (10 ± 1 min.). Les parcours au nombre de 1 à 8 adoptent 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. La longueur du transect définie en landes humides est de 200 m, en pelouses de montagne de 150 m et en pelouses calcicoles de 100 m. Les longueurs de parcours ont été déterminées par les données exploratoires de 2016 (MALLARD, 2016b ; MALLARD, 2017b). Tous les imagos de lépidoptères observés dans une boîte virtuelle de 5 m de côté sont comptés et identifiés (sauf pour les zygènes en montagne). La vitesse de déplacement est faible, moins de 2 km/h. Les jours d'observations sont réalisés lors de bonnes conditions météorologiques (MALLARD, 2016b ; MALLARD, 2017b).

La détermination au niveau de l'espèce est réalisée principalement à vue et si nécessaire, avec capture au filet pour les espèces non directement identifiables. Une liste de 191 espèces dites probables à identifier 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.

Les comptages des individus à l'espèce sont obtenus 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.), puis à des espèces « probables » compte tenu des résultats obtenus sur l'année (MALLARD, 2016b ; MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2017b). Pour illustrer

le propos, pour le classement de 2 individus mis par défaut dans le groupe avec 2 espèces « possibles » soit « *Colias hyale*, *Colias alfacariensis* », la quantité de 1 individu sera associée à *Colias hyale* et 1 individu à *Colias alfacariensis*. Si ces espèces ont été observées dans le milieu, pas de changement, sinon si l'espèce *Colias alfacariensis* n'a pas été rencontrée dans l'année, les 2 individus sont alors classés dans l'espèce dite probable *Colias hyale*. Enfin pour le groupe de lépidoptères complètement indéterminés, les individus non identifiables sont répartis dans toutes les espèces déjà observées dans le milieu, avec une pondération conservant le nombre d'individus.

Quatre à huit passages pour les 47 sites sont effectués par an (de 2016 à 2021) 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 lors des mêmes numéros de semaines (MALLARD, 2017b). Plus précisément en 2020 par exemple les lépidoptères des landes humides dites « MH » (pour milieu humide) ont été suivis sur 14 sites, contenant 36 transects parcourus de mai à août. Les transects ont été parcourus lors de 73 journées dans l'année. Cela conduit à parcourir une longueur de 36 km. La largeur d'observation est de 5 m, soit 18 ha de surface observée sur 4 mois. Les lépidoptères de pelouses calcicoles dites « MS » (pour milieu sec) ont été suivis sur 23 sites contenant 59 transects parcourus de mai à fin août. Les transects ont été parcourus lors de 114 dates dans l'année soit au total 27,1 km parcourus ou 13 ha de surface dénombrée dans les pelouses calcicoles. 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 parcourus ou 3 ha de surface échantillonnée.

À partir de ces données, le nombre d'individus observés N_i est réparti dans des espèces à l'échelle du site, du milieu, de la région. Ces valeurs sont résumables par des proportions relatives $p_i = N_i/N$, N nombre total de maille à l'échelle de l'analyse. Le tracé du profil de diversité (proportions relatives des espèces rares, communes, abondantes) est une conséquence de ce choix d'analyse. Le profil de diversité permet d'évaluer l'effort d'échantillonnage par le taux de couverture aux différentes échelles. 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. De plus, les conditions d'observation sont réalisées dans des conditions météorologiques similaires entre les suivis à environ 90% (Test de permutation : Pseudo F=0.89, 0.84, 1.1, p<0.002) (MALLARD, 2019).

Entre la richesse intrinsèque en nombre d'espèces observées S(0) = D_0 et la part en nombre d'espèces équivalentes induite par l'espèce la plus abondante mesurée par D(infini)= D_{inf} (indice de Berger–Parker), la forme du profil allant des espèces très « rares » à l'espèce la plus nombreuse est assimilable à un indice d'état de la fragilité du milieu. La forme générale retenue est donnée par une fonction F générale qui dépend de q (MALLARD, 2016b ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a):

$$F(q) = \frac{(Dq - Dinf)}{(D0 - Dinf)}, pour\ 0 <= q < infini, F(q) = e^{-\beta q^{(m_0 - m_\infty)e^{-bq^\mu}} + m_\infty}$$

Trois paramètres principaux du profil sont définies : 1–nombre d'espèces observées « D_0 »; 2–part de l'espèce la plus abondante « D_{inf} »; 3–« β » répartition des abondances relatives des espèces entre D_0 et D_{inf}. Les autres paramètres m_0, m_∞, b, μ affinent potentiellement la courbure du profil. L'intérêt du lissage de cette courbe est de la résumer alors dans l'intervalle principal 0<q<4 par au minimum 3 paramètres dont une courbure au lieu de 3 indices ponctuels (par exemple D_0, q=1 Shannon, q=2 Simpson). Les profils évoluant vers des formes très concaves près de q=0, donc avec beaucoup d'espèces très rares, ont une fragilité intrinsèque : une espèce peu nombreuse a plus de chance de

disparaitre statistiquement simplement par son nombre d'individus dans les températures extrêmes (DAMOS & SOULOPOULOU, 2015). Plus le paramètre β est important et plus le profil est concave et plus les espèces rares y sont relativement peu nombreuses donc vulnérables, par exemple pour les températures >35°C ou inférieures à −4°C. Le milieu sec se situe à $\beta = 0.76$, le milieu de montage $\beta = 0.52$ et le milieu humide $\beta = 0.11$. Ensuite, les paramètres m_0 et m_{inf} corrigent et caractérisent encore plus finement l'évolution de la courbure pour détecter où se trouve le point spécifique de fragilité à surveiller. Plus m_0 est grand et plus les espèces très rares parmi les espèces « rares » sont concernées. Ces valeurs m_0 et m_{inf} sont proches pour les 3 milieux. Les milieux sont ainsi caractérisés par des paramètres principaux et d'autres secondaires qui s'emboitent.

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 dans ce texte avec le logiciel iNEXT Online : « software for interpolation and extrapolation of species diversity » (CHAO *et al.*, 2016).

Enfin, pour estimer l'abondance de l'espèce *Parnassius 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 de montagne). Deux points d'observation sont présents sur chaque site (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b). Les imagos sont observés dans un demi-cercle de 50 m de rayon pendant 5 minutes (MALLARD, 2017b) (Fig. 62). Ces données d'abondance sont analysées à part du cortège et complètent l'analyse de suivi des lépidoptères de montagne.

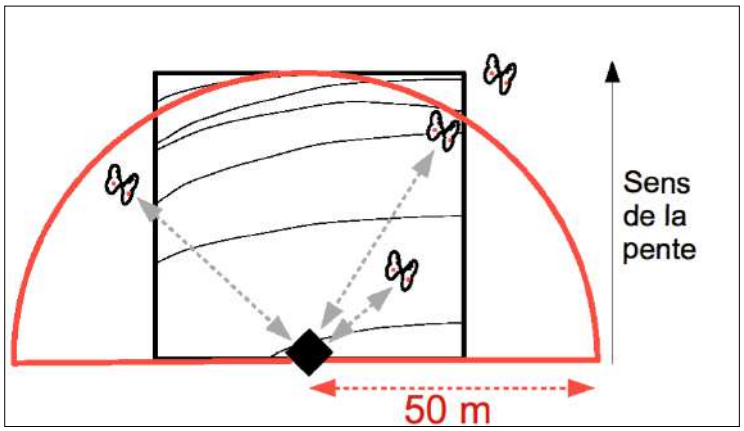


Fig. 62. Méthode de comptage de Parnassius apollo par point fixe.

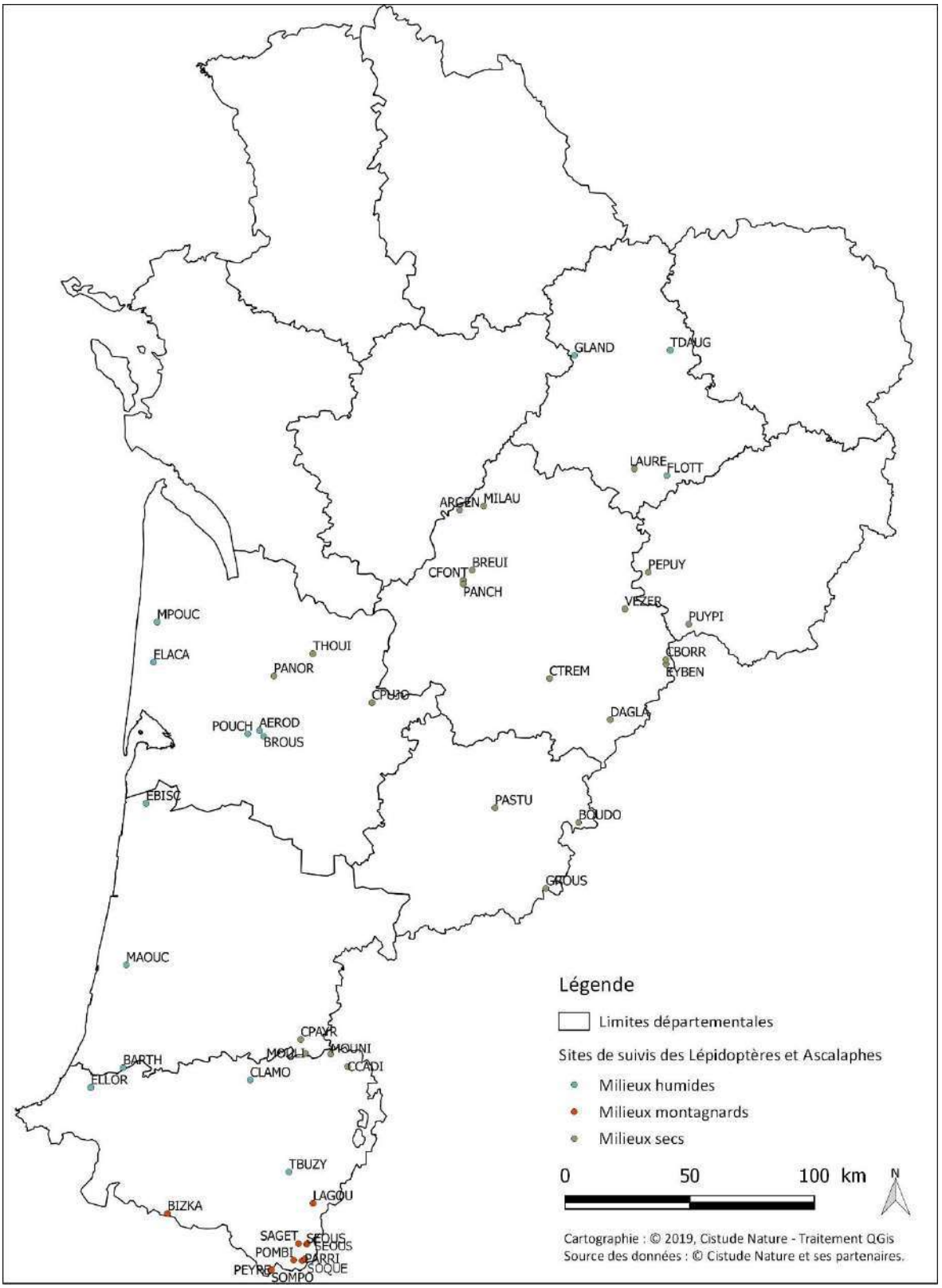


Fig. 63. Situation géographique des sites validés pour les suivis de lépidoptères des pelouses calcicoles, landes humides et pelouses de montagne.

Tab. XXI. 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
PARRI	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

- **Réseau de stations météorologiques**

Sur chaque site, des stations météorologiques ont été installées. Les analyses des données sont illustrées dans ce texte sur les années 2017 à 2019 entre le 1er janvier jusqu'au 31 décembre pour les sites de milieux humides, de milieux secs et de montagne.

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 mesurée et le calcul du point de rosée est utilisée.Les données horaires d'une sonde de terrain représentent 24 données de température, d'humidité relative de l'air et donc du point de rosée sur 365 jours soit 24x3x365=26280 données annuelles.

La démarche de l'analyse de ces données consiste à les traiter statistiquement. Afin de comparer les signatures climatiques entre les différents types de milieux naturels, les données manquantes sont complétées par la méthode d'imputation multiple de Markov Chain Monte Carlo (MCMC) aléatoirement par année et par site : pour l'année 2017 milieu MS 3 MCMC, MM 4 MCMC ; pour l'année 2018 MH 9 MCMC, MM 13 MCMC ; et l'année 2019 MH 9 MCMC, MM 13 MCMC. Le test de normalité Test de Shapiro-Wilk montre que les données météorologiques températures, humidité relative et point de rosée ne suivent pas une loi normale ($p<0.0001$). Les tests statistiques appliqués par la suite sont des tests non paramétriques. L'ensemble des tests statistiques sont réalisés sur Excel, avec le logiciel R (version 3.6.0) et XLSTAT (version 19.02).

Nous nous concentrons ensuite sur un plan biologique sur une analyse à partir des degrés-jours de croissance. C'est une mesure couramment utilisée de l'accumulation thermique, c'est le lien thermo-physico-chimique entre le changement climatique et la phénologie des espèces liée aux réactions enzymatiques (Cayton *et al.*, 2015). Les degrés-jours favorables dits « DJC » approximent simplement la croissance, le taux de développement potentiel de la biodiversité. Dans l'étude en Ohio (Cayton *et al.*, 2015 ; Lang *et al.*, 2020), les auteurs donnent des arguments pour privilégier les degrés-jours de croissance DJC comme une variable intensive du suivi de la phénologie.

Les degrés-jours caractérisent l'énergie nécessaire pour l'évolution des espèces par exemple pour un papillon passant d'un stade à un autre (œuf, chenille, chrysalide, imago). D'après la littérature scientifique, ce développement se met en place principalement dans la plage de 10 à 35°C (Dennis *et al.*, 1986 ; Wagner *et al.*, 1991 ; Gu & Novak, 2006 ; Jarosík *et al.*, 2011 ; Bonnefoy, 2013 ; Lyons *et al.*, 2013 ; Schmucki *et al.*, 2016). Les différentes classes de température agissant sur la faune et la flore se résument alors à :

- En dessous des températures moyennes des jours inférieures à 5°, le froid met les réactions biologiques en latence,
- 5 à 10°C est la plage d'initiation des réactions biologiques,
- 10°C à 30°C correspond au développement de la faune et la flore avec une vitesse d'évolution exponentielle peu prononcée assimilable à une droite justifiant l'approximation par le cumul de degrés-jours,
- 30°C à 35°C entraine un déclin du développement et une probabilité de létalité,

- >35°C correspond à la plage létale. La létalité d'un organisme est amorcée vers 30°C et est quasi-complète à 40°C.

En résumé, le taux de développement (nombre d'individus générés) par unité de temps des insectes soumis à la température obéit à des règles générales quasiment indépendantes des types d'espèces. L'ensemble des composantes d'un taxon réagit quasiment comme un système. Les vitesses de développement s'activent à partir de 5°C, croissent en fonction de la température entre 10°C et 30°C et décroissent ensuite (DENNIS *et al.*, 1986). Les températures en dessous de 10°C ont en marge un rôle particulier nécessaire de « repos ».

Les températures minimales et maximales des journées sont lissées sur l'année. Les cumuls des degrés-jours de l'année sont calculés à partir des températures horaires. Ils sont aussi déductibles des lissages de ces températures minimales, maximales des journées sur l'année auxquelles il faut ajouter un profil moyen des températures de ces journées. 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 (MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2017b) :

$$DJC(t) = DJCmax\left(1 - e^{-\left(\frac{t-t_0}{t_m}\right)^m}\right), DJC = 0\ pour\ t < t_0$$

J jour de l'année, t_0 jour de début d'activité, t_m jour d'apport maximal d'énergie.

La courbe du cumul des degrés-jours est ainsi résumée par 4 paramètres principaux (t_0, m, t_m, DJC_{max}):

- t_0 est le déclenchement du développement des individus; en pratique t_0=0, soit janvier 1,
- 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 de fin d'année.

Les variables quotidiennes d'analyse retenues sont notées : température minimale Tmin (Tn), température maximale Tmax(Tx), température du point de rosée (Td), température moyenne de journée Tmoy(Tm), et Degrés-jours DJ, dont « DJC » les degrés-jours de croissance entre 10 et 35°C, « DJ30 » les degrés-jours au-delà de 30°C, létalité statistique des individus et « DJ0 » les degrés-jours en deçà de 0°C avec une létalité principale en dessous de -4°C (WADSWORTH *et al.*, 2020).

L'analyse « mécanistique » consiste ainsi à agréger les données météorologiques en suivant une démarche sous-jacente de compréhension des phénomènes. Il s'agit de se rapprocher de variables intensives de la pression climatique, en lien premier avec la croissance potentielle des individus (DJC) donc à leur abondance observée sur le terrain dans le temps et l'espace, puis avec le nombre d'espèces identifiées, leurs proportions relatives en individus, soit une variable de la richesse du milieu et leur fragilité dans le milieu. Ces proportions quantitatives caractérisent aussi le niveau de l'effort de terrain. Les degrés-jours >30°C et < à 0° interviennent en complément comme une pression de mortalité stochastique modifiant le résultat de la croissance. La démarche d'analyse propose systématiquement le développement de lissage des données pour alimenter l'analyse mécanistique.



3.3 Résultats

3.3.1 Évolution spatiale du cortège des lépidoptères en réponse au changement climatique

- **Profils de diversité régionaux du présent et des scénarios climatiques**

Le profil de diversité de référence, dit du présent sans courbure importante caractérise une équitabilité spatiale plus importante entre les espèces. Les profils de diversité selon les scénarios climatiques deviennent quant-à-eux de plus en plus concave au cours du temps (Fig. 64) (MALLARD *et al.*, in prep.).

D'après cette analyse, la majorité des espèces se retrouvent de plus en plus localisées spatialement et une vingtaine ou trentaine d'espèces colonisent toute la région (Pour q=3 : Présent 75.14±0.07 ; rcp26_H3 34.25±0.04 ; rcp45_H3 24.49±0.02 ; rcp85_H3 22.30±0.01) (Annexe 34). 69% des espèces sont en diminution et 31% sont en augmentation/stabilisation. Parmi les espèces en régression, du scénario le plus optimiste au plus pessimiste, à l'échéance de 2100, 36%, 57%, 76% des espèces ont une diminution de plus de 70% de leur habitat (MALLARD *et al.*, in prep.).

Le scénario climatique intermédiaire RCP4.5 sur la période 2071-2100 et le plus pessimiste RCP 8.5 présentent en plus une tendance de diminution du nombre d'espèces sur le territoire (de 100 espèces au présent à 93 espèces en 2100 pour le RCP8.5) (Fig. 64) (MALLARD *et al.*, in prep.).

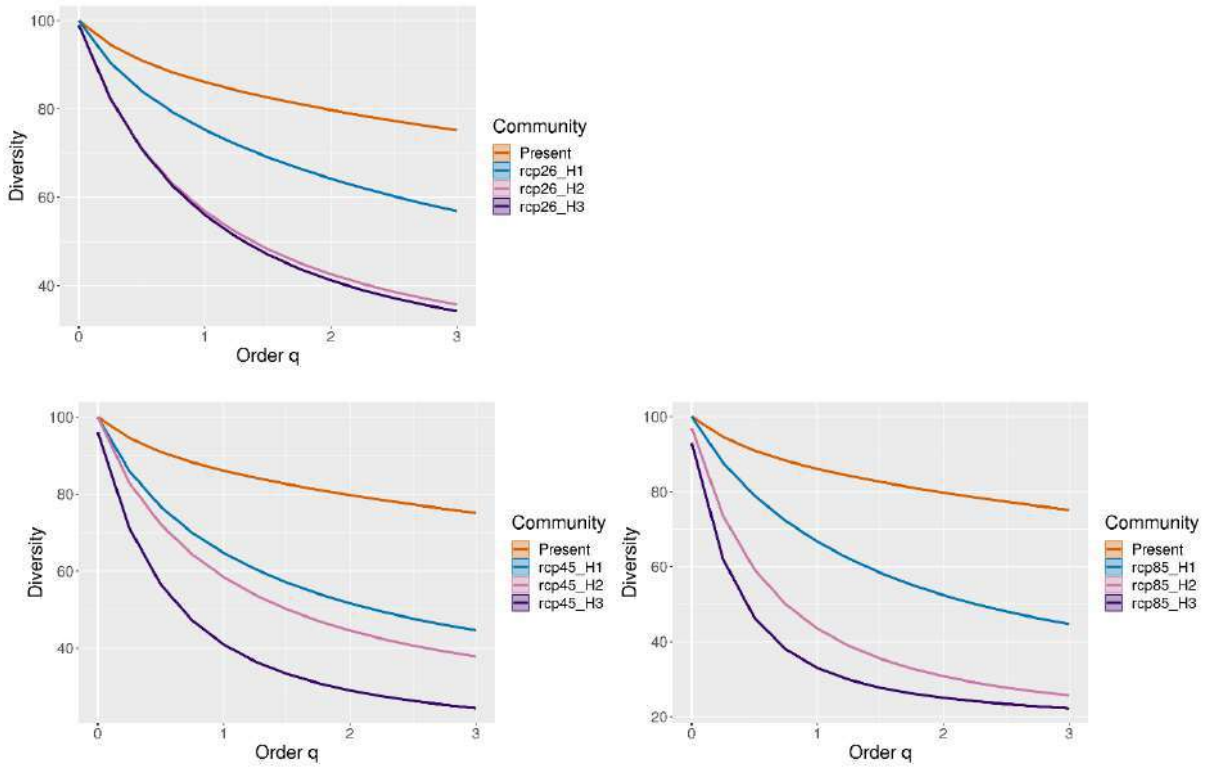


Fig. 64. Profil de diversité en fonction du présent et des scénarios climatiques au cours du temps sur le territoire de la région Nouvelle-Aquitaine (MALLARD *et al.*, in prep.).

- Indices de protection

Le nombre d'espèces protégées au présent est plus important dans les landes de Gascogne et les montagnes pyrénéennes atlantiques. Quels que soient les scénarios climatiques les modélisations indiquent une diminution spatiale de la présence potentielle des espèces, plus particulièrement dans les landes et montagnes pyrénéennes atlantiques. Une quasi-disparition totale est observée pour le scénario climatique le plus pessimiste RCP 8.5 en 2100 dont la distribution des indices de protection par maille est significativement différente des autres scénarios (Friedman Q =39406.43 p <0.0001 ; Comparaisons par paires de Nemenyi : p <0.0001) (Fig. 65). Ces diminutions sont reliées en moyenne à une augmentation supérieure à 60 degrés jours supérieurs à 30°C et 500 degrés jours entre 10-30°C en plaine, de plus de 200 degrés jours en montagne ainsi qu'une baisse du nombre de jours de neige inférieurs à 20 en montagne, d'une humidité relative plus faible de 65%. Certaines espèces pourraient disparaitre totalement comme *Coenonympha oedippus* et *Phengaris teleius*. Les montagnes pyrénéennes atlantiques semblent être le dernier refuge pour quelques populations de *Phengaris arion.* La vallée d'Ossau serait le dernier secteur le plus favorable en 2100 pour le scénario le plus pessimiste avec en moyenne des degrés jours supérieurs à 35°C inférieurs à 10, 40 jours de neige, plus de 200 jours de pluie, une humidité de 85%. Les espèces *Euphydryas aurinia, Parnassius apollo, Parnassius mnemosyne* ont moins de 110 km² de zones d'habitat potentielles (MALLARD *et al.*, in prep.).

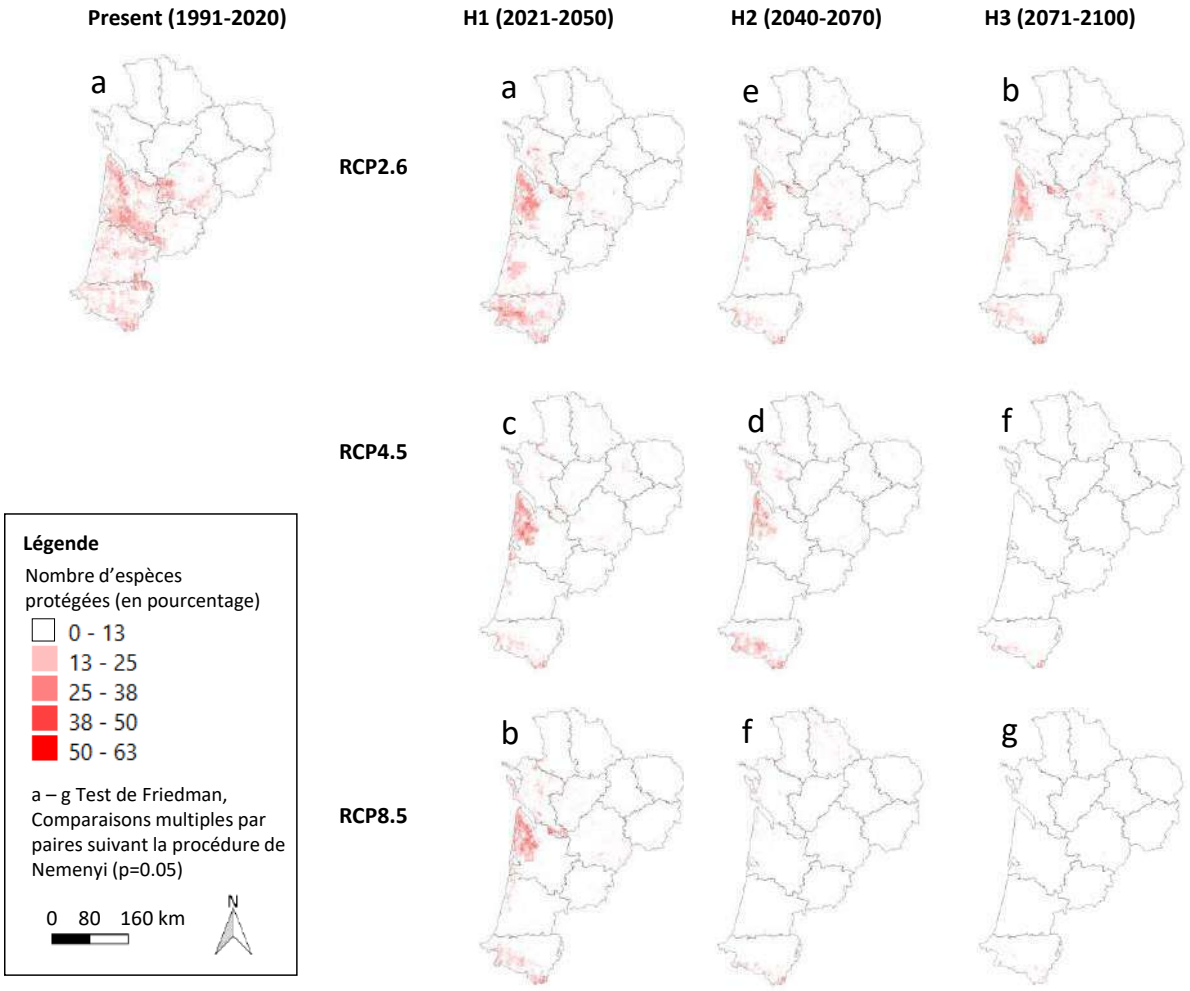


Fig. 65. Nombre d'espèces protégées (en pourcentage) en fonction du présent et des scénarios climatiques au cours du temps sur le territoire de la région Nouvelle-Aquitaine (MALLARD *et al.*, in prep.).

- Indices de patrimonialité

De nos jours, les espèces patrimoniales sont réparties majoritairement dans les landes de Gascogne, le Périgord et les montagnes pyrénéennes atlantiques. Cette distribution des indices par maille est significativement différente des scénarios climatiques (Friedman Q =36433.89 p <0.0001 ; Comparaisons par paires de Nemenyi : p <0.0001). Avec le changement climatique, les espèces patrimoniales seront de moins en moins présentes sur le territoire et se retrouveront dans les refuges de massifs montagneux (plateaux et montagne du limousin et montagnes pyrénéennes atlantiques) (Fig. 66). D'après les projections, les espèces *Coenonympha oedippus, Hipparchia semele, Phengaris teleius, Plebejus argyrognomon* pourraient disparaitre totalement en 2100 pour le scénario climatique le plus pessimiste (Friedman Q =36433.89 p <0.0001 ; Comparaisons par paires de Nemenyi : p <0.0001). Quatre des espèces pourraient être en stabilisation/augmentation *Boloria selene, Glaucopsyche alexis, Lasiommata maera, Lycaena dispar.* En 2100 pour le scénario climatique le plus pessimiste, les autres espèces patrimoniales ont un habitat favorable en diminution de 66% pour *Carterocephalus palaemon* à 99% pour *Euphydryas aurinia* et de 15% pour *Polyommatus dorylas*. Les secteurs des landes de Gascogne et le Périgord seraient les derniers refuges climatiques en plaine et les montagnes pyrénéennes atlantiques. Ces secteurs subissent une plus faible augmentation des degrés jours comparés aux autres secteurs du territoire (MALLARD *et al.*, in prep.).

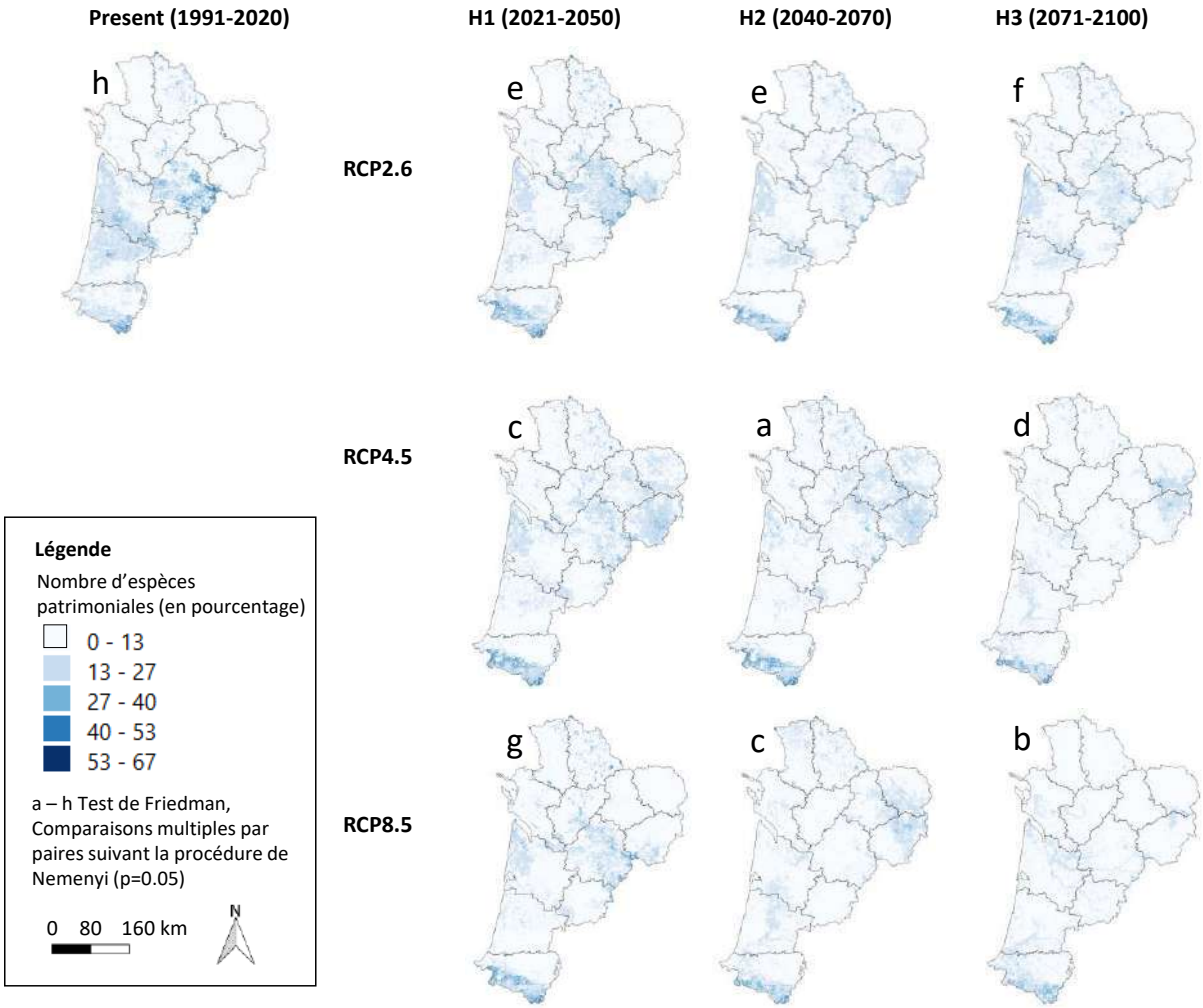


Fig. 66. Nombre d'espèces patrimoniales (en pourcentage) en fonction du présent et des scénarios climatiques au cours du temps sur le territoire de la région Nouvelle-Aquitaine (MALLARD *et al.*, in prep.).

- **Indices de diversité**

La distribution des indices de diversité par maille est significativement différente entre tous les scénarios (Friedman Q =36433.89 p <0.0001 ; Comparaisons par paires de Nemenyi : p <0.0001). Le nombre d'espèces dans les mailles diminue au cours du temps et par rapport à la trajectoire des scénarios climatiques : pour le « présent » 85% du nombre maximum d'espèces par maille ; en 2100 pour le RCP2.6 78%, pour le RCP4.5 63% et pour le RCP8.5 65% (Fig. 67). Pour le scénario le plus pessimiste en 2100, les espèces les mieux réparties sur le territoire seraient les suivantes avec 95% de répartition régionale : *Zygaena filipendulae ; Melitaea didyma ; Pyronia tithonus ; Glaucopsyche alexis ; Lycaena phlaeas ; Erynnis tages*. La diversité spécifique resterait la plus importante dans les landes de Gascogne et les montagnes pyrénéennes atlantiques en relation avec une humidité plus importante supérieure à 70% ainsi qu'un nombre de jour de pluie plus important de 150 (MALLARD *et al.*, in prep.).

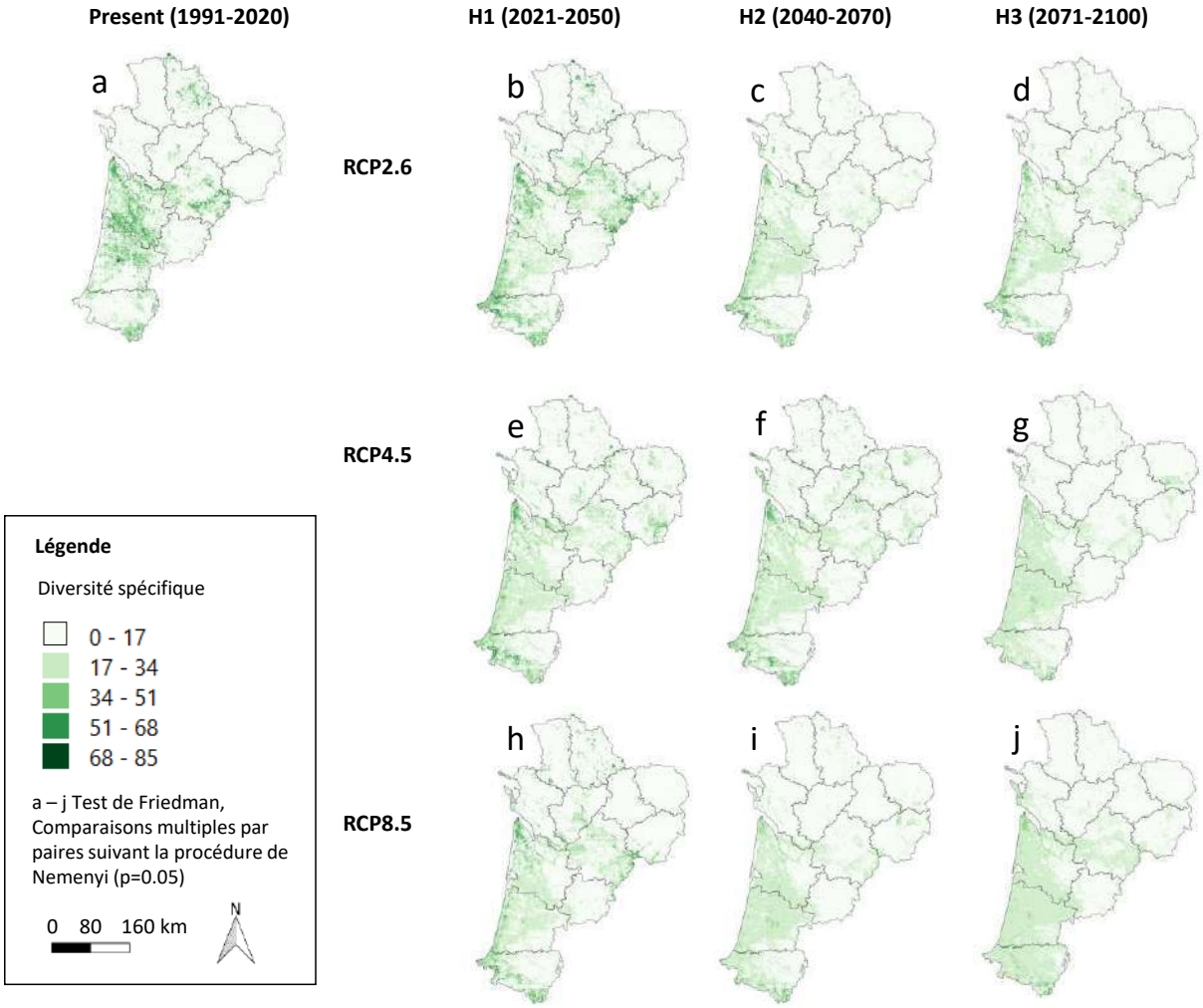


Fig. 67. Indices de diversité en fonction du présent et des scénarios climatiques au cours du temps sur le territoire de la région Nouvelle-Aquitaine (MALLARD *et al.*, in prep.).

- Indices de similarité

Les indices de similarité diminuent avec le temps et du scénario le plus optimiste au plus pessimiste (Friedman Q =81851.25 p <0.0001 ; Comparaisons par paires de Nemenyi : p <0.0001). Du scénario le plus optimiste au plus pessimiste, le pourcentage du nombre de mailles passe de H1 :22.83% à H3 : 12.80% et de H1 : 16.68% à H3 : 2.25% respectivement. L'assemblage des espèces dans les montagnes pyrénéennes atlantiques et les plateaux et montagne du limousin seraient les secteurs les plus similaires au cours du temps et dans les scénarios (>80%) (Fig. 68) (MALLARD *et al.*, in prep.).

L'assemblage d'espèces similaire au présent comparé aux scénarios climatiques est composé de *Boloria selene, Callophrys rubi, Celastrina argiolus, Coenonympha pamphilus, Colias crocea, Gonepteryx rhamni, Limenitis reducta, Lycaena phlaeas, Pieris brassicae, Plebejus argus, Pyronia tithonus, Vanessa atalanta*, *Vanessa cardui* (Analyse en Composantes Principales de Spearman F1 13.50% F2 9.33% contribution des variables 2.05% à 4.14%) (MALLARD *et al.*, in prep.).

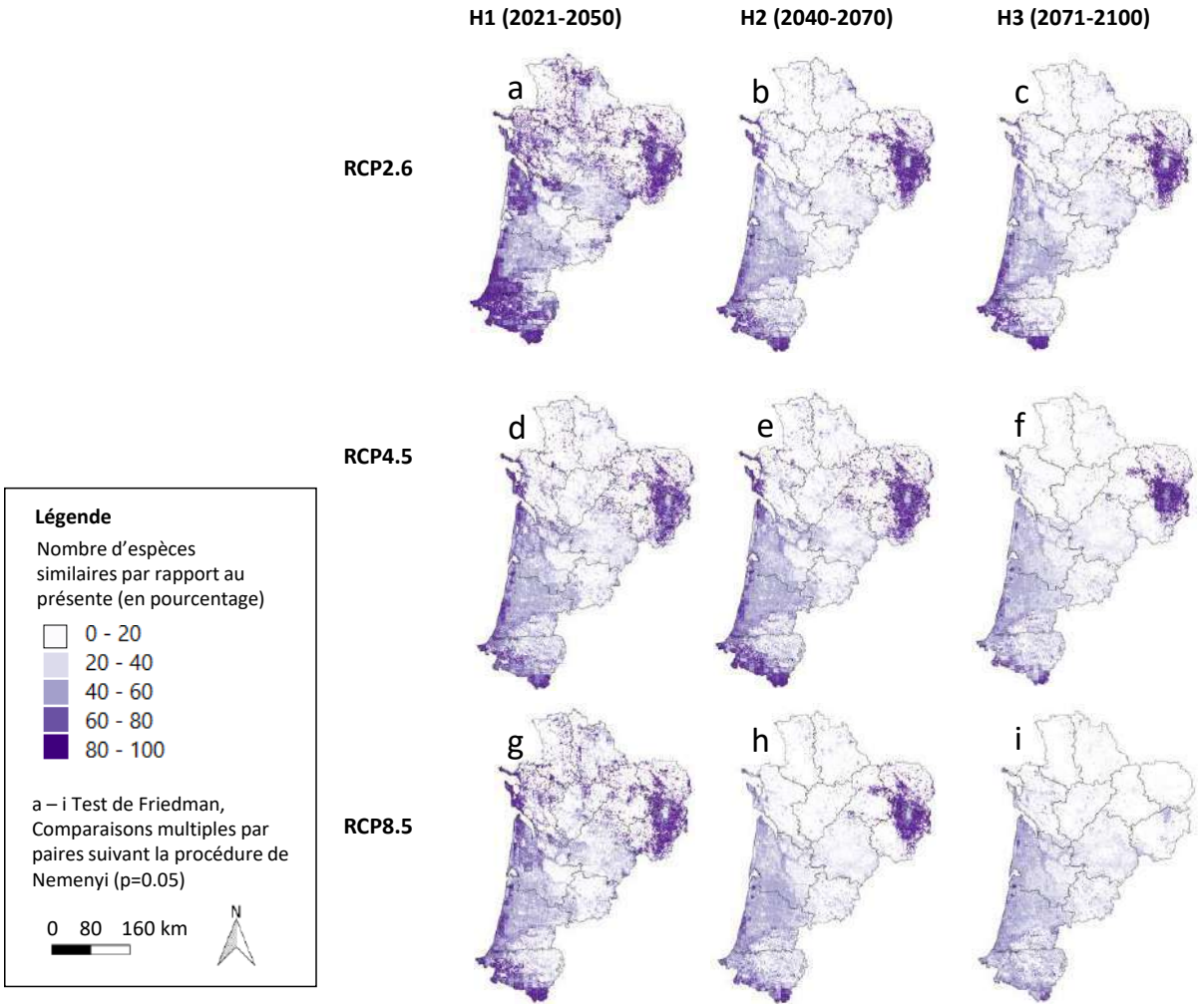


Fig. 68. Indices de similarité en fonction du présent et des scénarios climatiques au cours du temps sur le territoire de la région Nouvelle-Aquitaine (MALLARD *et al.*, in prep.).

- **Indices de refuges climatiques**

Les zones de refuges climatiques diminuent avec le temps et du scénario le plus optimiste au plus pessimiste (Friedman Q =67191.64 p <0.0001 ; Comparaisons par paires de Nemenyi : p <0.0001). Cette diminution est liée à la diminution des indices de protection, patrimonialité et de diversité. La répartition des zones de refuges évolue également selon les scénarios climatiques (MALLARD *et al.*, in prep.) (Fig. 69).

Les zones refuges climatiques restantes correspondraient à l'unité paysagère les landes du Nord-Médoc, à la bande ouest des landes de Gascogne et aux montagnes pyrénéennes atlantiques (MALLARD *et al.*, in prep.).

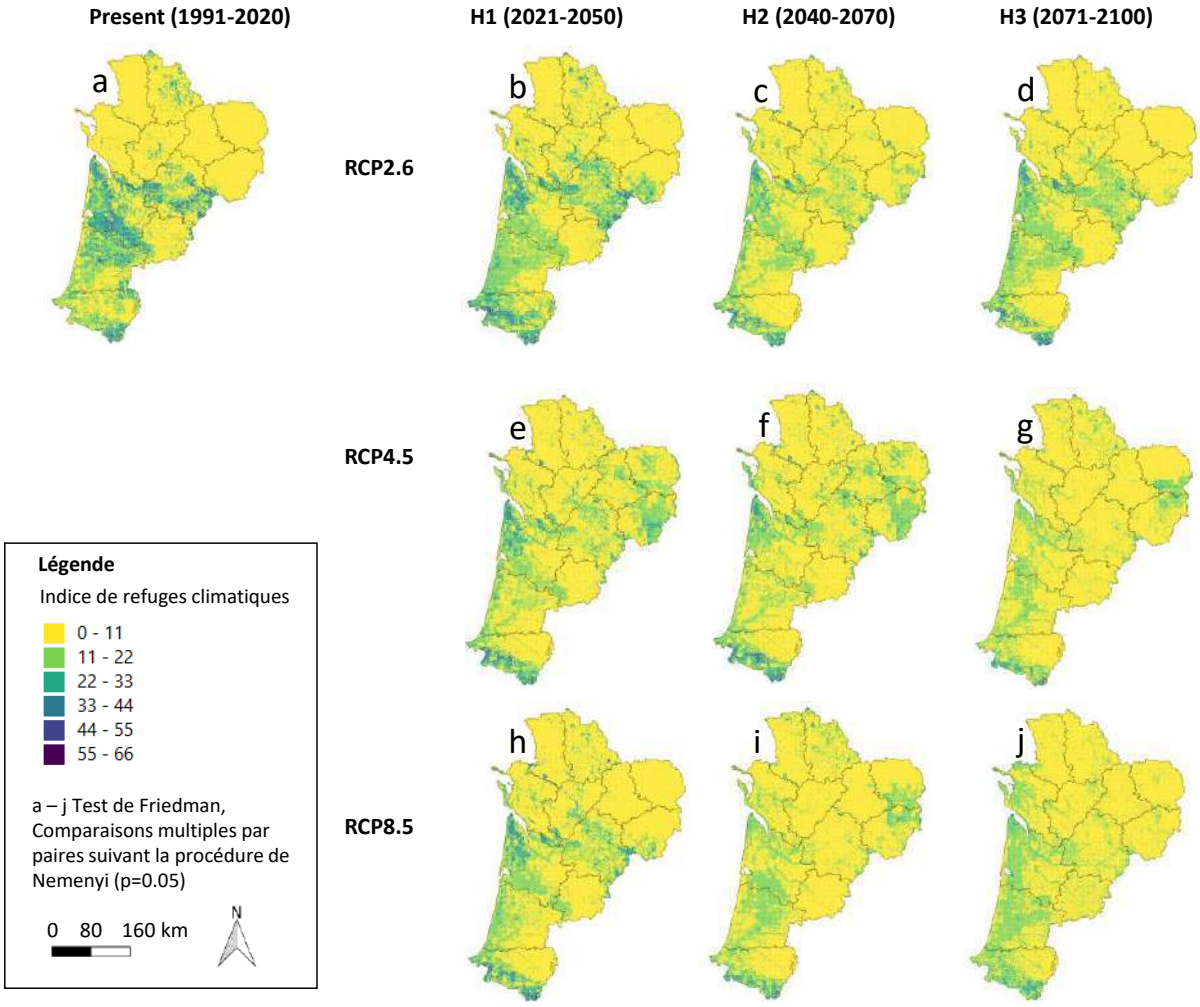


Fig. 69. Indices de refuges climatiques en fonction du présent et des scénarios climatiques au cours du temps sur le territoire de la région Nouvelle-Aquitaine (MALLARD *et al.*, in prep.).

3.3.2 Évolution des espèces de lépidoptères des milieux sensibles en réponse au changement climatique

- **Les espèces de lépidoptères de pelouses calcicoles**

Les résultats exploratoires de la modélisation corrélative montrent que les espèces typiques des pelouses calcicoles pourtant adaptées à des conditions de milieu chaud et sec ont une tendance à la diminution en lien avec l'augmentation des températures extrêmes. Ceci est illustré ici par le Nacré de la filipendule (*Brenthis hecate*) dont la diminution est présentée par des zones de pertes en rouge pour l'ensemble des scénarios : RCP2.6 de –50 à –85% ; RCP4.5 de –68% à –90% ; RCP8.5 de –57% à –97% (Fig. 70).

Les secteurs de gain potentiel de cette espèce en Poitou–Charentes et frange limousine pourraient potentiellement être favorables d'un point de vue du climat mais également du fait de la présence de sa plante hôte *Filipendula vulgaris* d'après la mise en parallèle des résultats de modélisations sur les espèces végétales (Chapitre 1).

D'autres espèces présentes dans les pelouses calcicoles seront dans le cas d'une stabilisation puis diminution comme l'Azuré du serpolet (*Phengaris arion*) (pour le RC2.6 de –6% à –78% ; pour le RCP4.5 de –6% à –66 % ; pour le RCP8.5 de –55% à –90%) avec des noyaux de refuges potentiels dans les massifs montagneux du Limousin et des Pyrénées (Fig. 71). Cette tendance se retrouve également pour Bel argus (*Lysandra bellargus*) considéré comme commun sur cet habitat, mais qui pourrait donc devenir rare. Cependant, ces zones de refuge climatique seront limitées en Limousin par la présence des plantes hôtes très localisées dans des patchs calcaires pour l'Origan et au sud pour le Thym (Chapitre 1).

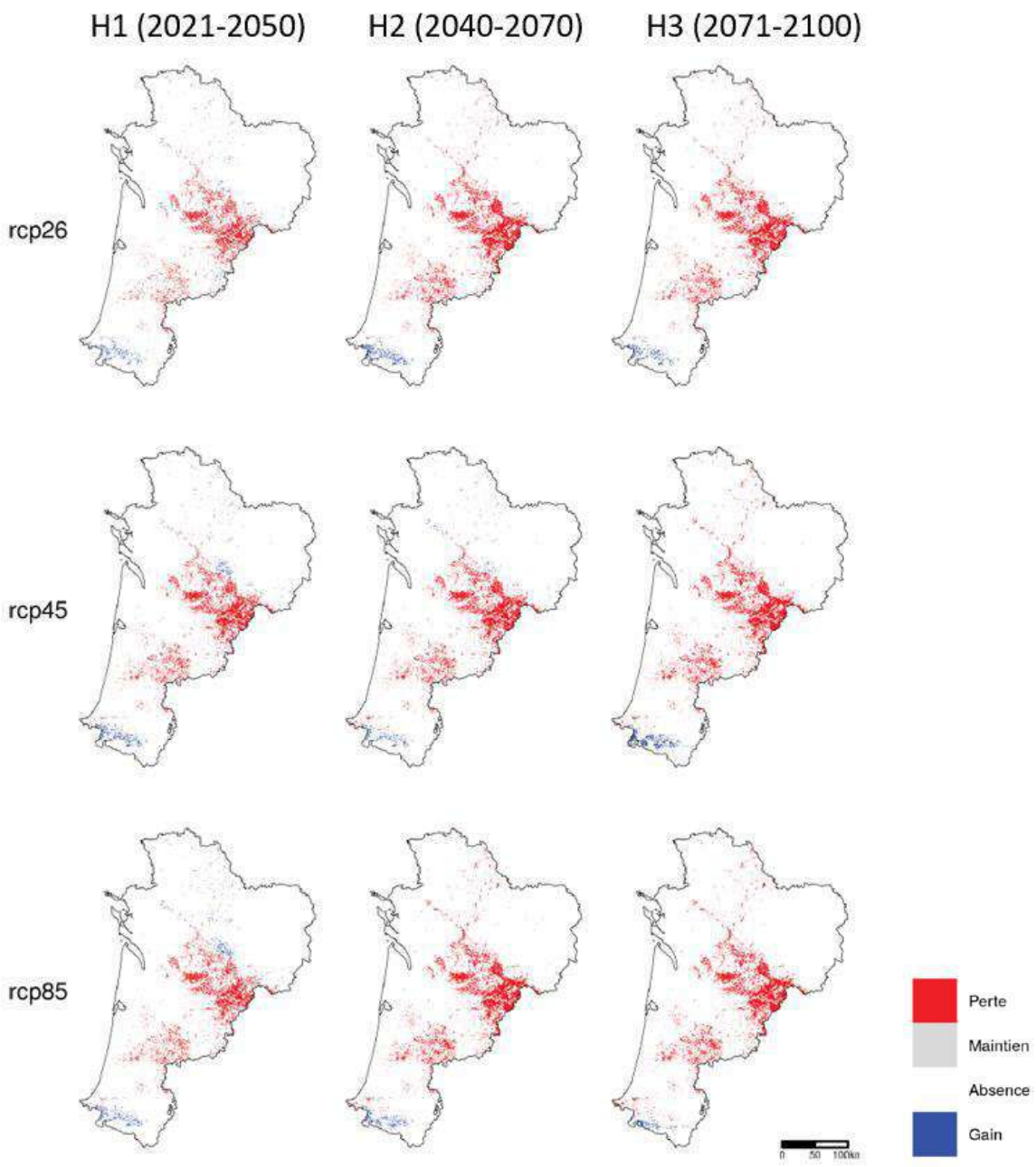


Fig. 70. Vers une diminution des espèces typiques de pelouse calcicole ? Exemple de l'évolution des zones de perte (en rouge), de gain (en bleu), de stabilisation (en gris) par rapport à la répartition potentielle actuelle des populations du Nacré de la Filipendule Brenthis hecate

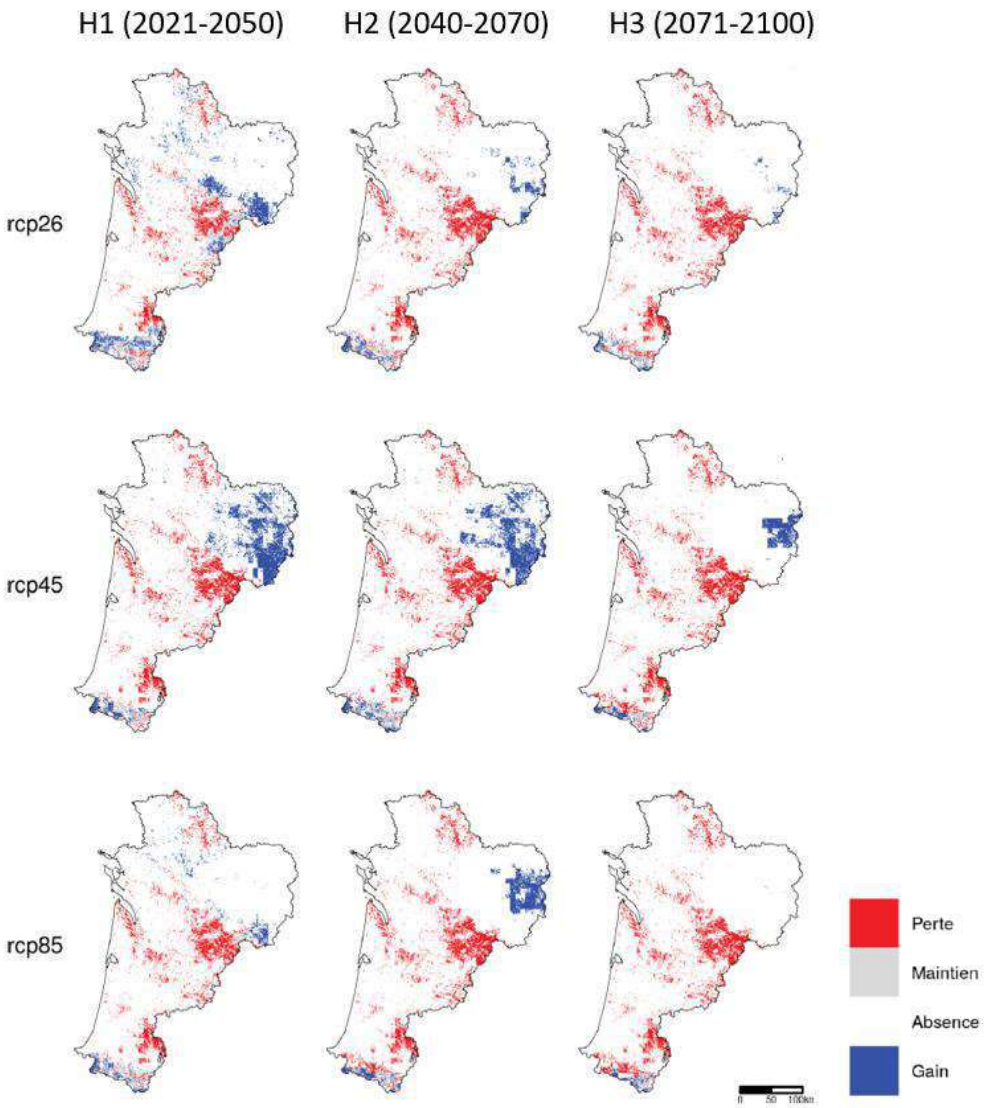


Fig. 71. Cas d'une espèce protégée en stabilisation/diminution : évolution des zones de perte (en rouge), de gain (en bleu), de stabilisation (en gris) par rapport à la répartition potentielle actuelle des populations de l'Azuré du serpolet (Phengaris arion).

À une échelle plus fine la comparaison des signatures climatiques des sites étudiés montre des regroupements climatiques en vert des pelouses calcicoles en moyenne plus chaudes (Similarité de Sperman, G3=14°C, p<0.05,) correspondant à l'axe de déplacement privilégié des lépidoptères d'affinité méditerranéenne (Fig. 72).

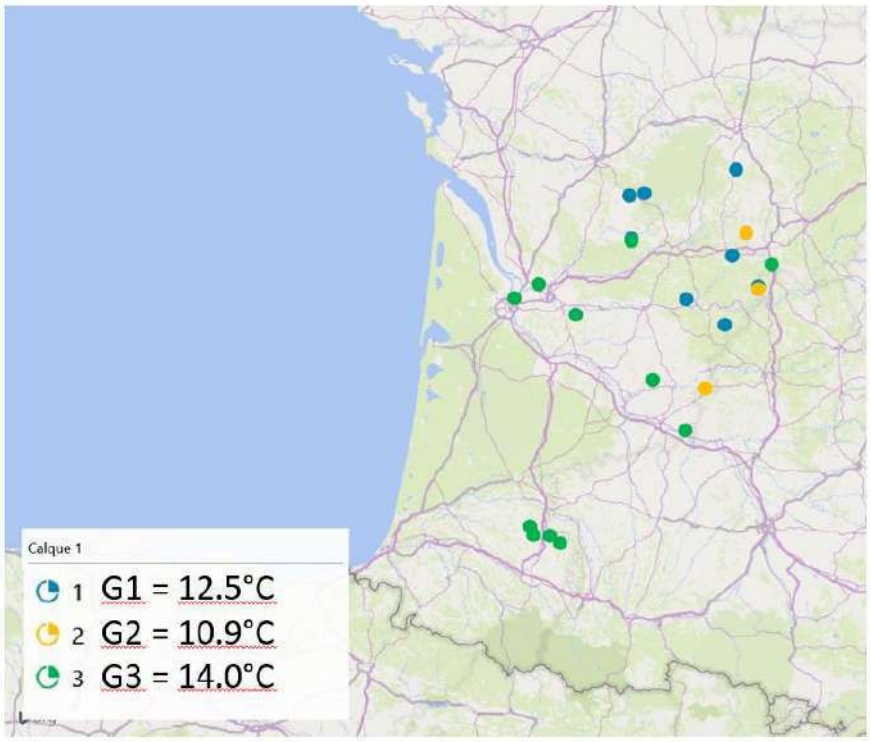


Fig. 72. Regroupements de similarité des signatures climatiques des sites d'étude des lépidoptères de pelouses calcicoles (test de Classification ascendante hiérarchique (Similarité de Sperman, p=0.05)) (MALLARD, 2020).

L'étude de l'évolution des populations des lépidoptères sur les sites d'études au cours des dernières années montre que l'année 2019 a été défavorable à l'observation des espèces abondantes (Fig. 73) comme l'Azuré commun (*Polyommatus icarus*). Ce constat est corrélé à des températures maximales pour cette année en moyenne de 40°C±2°C (Fig. 74). Cela conforterait les hypothèses de modélisation sur les conséquences des températures extrêmes sur ces espèces.

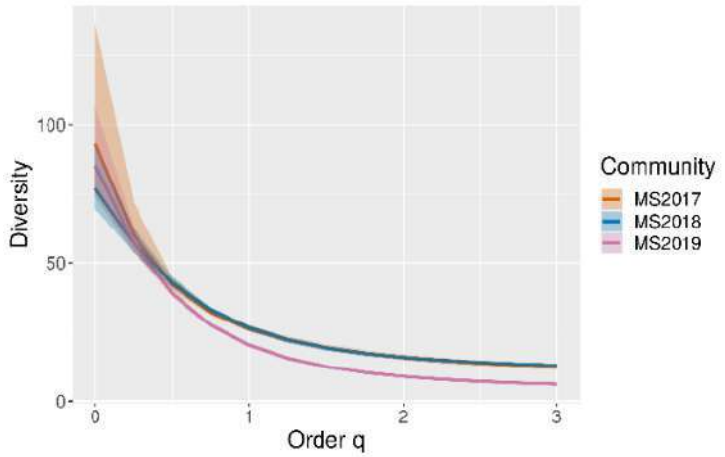


Fig. 73. Profil de diversité des lépidoptères de pelouses calcicoles de 2017 à 2019 (MALLARD, 2020).

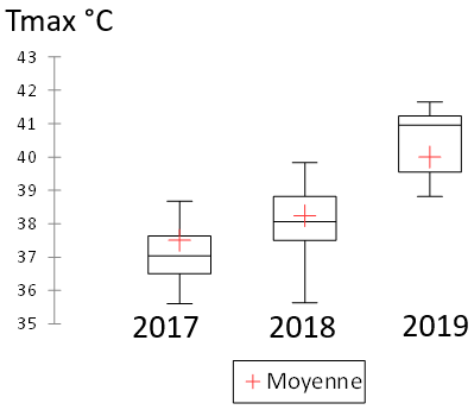


Fig. 74. Températures maximales moyennes des sites de suivis des lépidoptères de pelouse calcicole.

- **Les espèces de rhopalocères de landes humides**

La modélisation corrélative montre une sensibilité de l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*) aux températures >30°C. Il est notamment constaté un fort risque de disparition pour les populations girondines (Fig. 75). Les derniers refuges climatiques sur les secteurs du Limousin, des Pyrénées et de la pointe girondine correspondent aux gains potentiels de la plante hôte *Gentiana Pneumonanthe* (Chapitre 1). Ces gains sont cependant à relativiser, car l'état actuel des populations et les capacités de dispersion sont assez faibles et vont limiter le développement des populations surtout dans la moitié nord de la Nouvelle-Aquitaine (Gironde, Dordogne, Limousin) (GOURVIL & SANNIER, in press.).

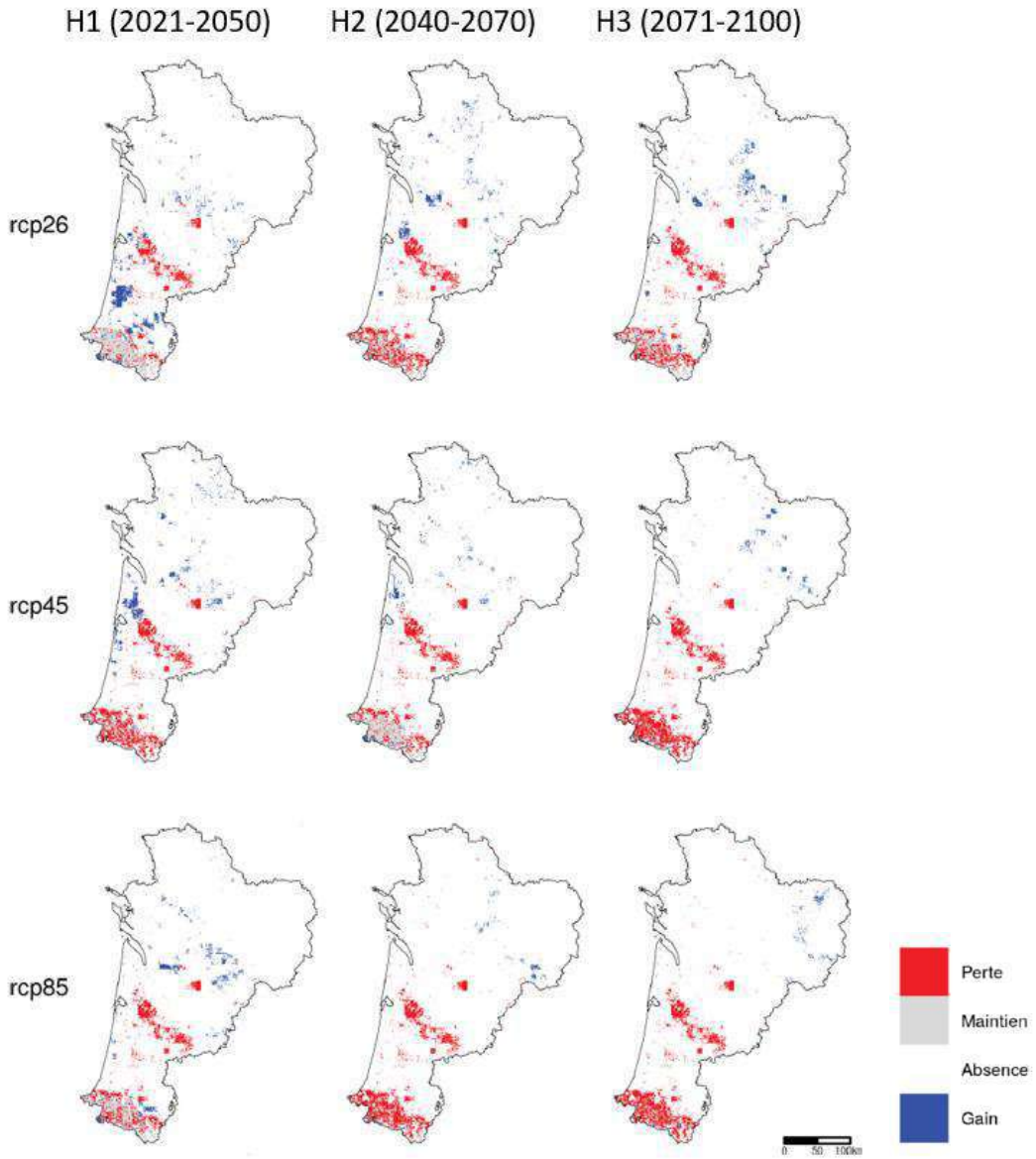


Fig. 75. Vers une disparition de l'Azuré des mouillères (Phengaris alcon) : évolution des zones de perte (en rouge), de gain (en bleu), de stabilisation (en gris) par rapport à la répartition potentielle actuelle des populations.

Le Damier de la succise (*Euphydryas aurinia*) pourrait trouver des refuges climatiques sur la bande littorale girondine/charentaise correspondant aux zones plus fraiches avec une humidité de 90% et des températures maximales supérieures plus faibles. Que ce soit pour l'écotype des milieux humides mais également l'écotype sec l'espèce a une tendance à la disparition en 2040–2100 (Fig. 76).

Cependant, cette zone refuge pose question, l'espèce est actuellement à environ 3 km du littoral dans le Médoc, 5 km environ plus au sud (GOURVIL & SANNIER, in press.). Cela signifie qu'actuellement les conditions ne sont potentiellement pas favorables. En comparaison avec la carte de sa plante hôte cette zone ne sera potentiellement pas colonisée par celle-ci (Chapitre 1). Les zones de refuge probables se situent donc à l'est de la Dordogne et en Charente-Maritime.

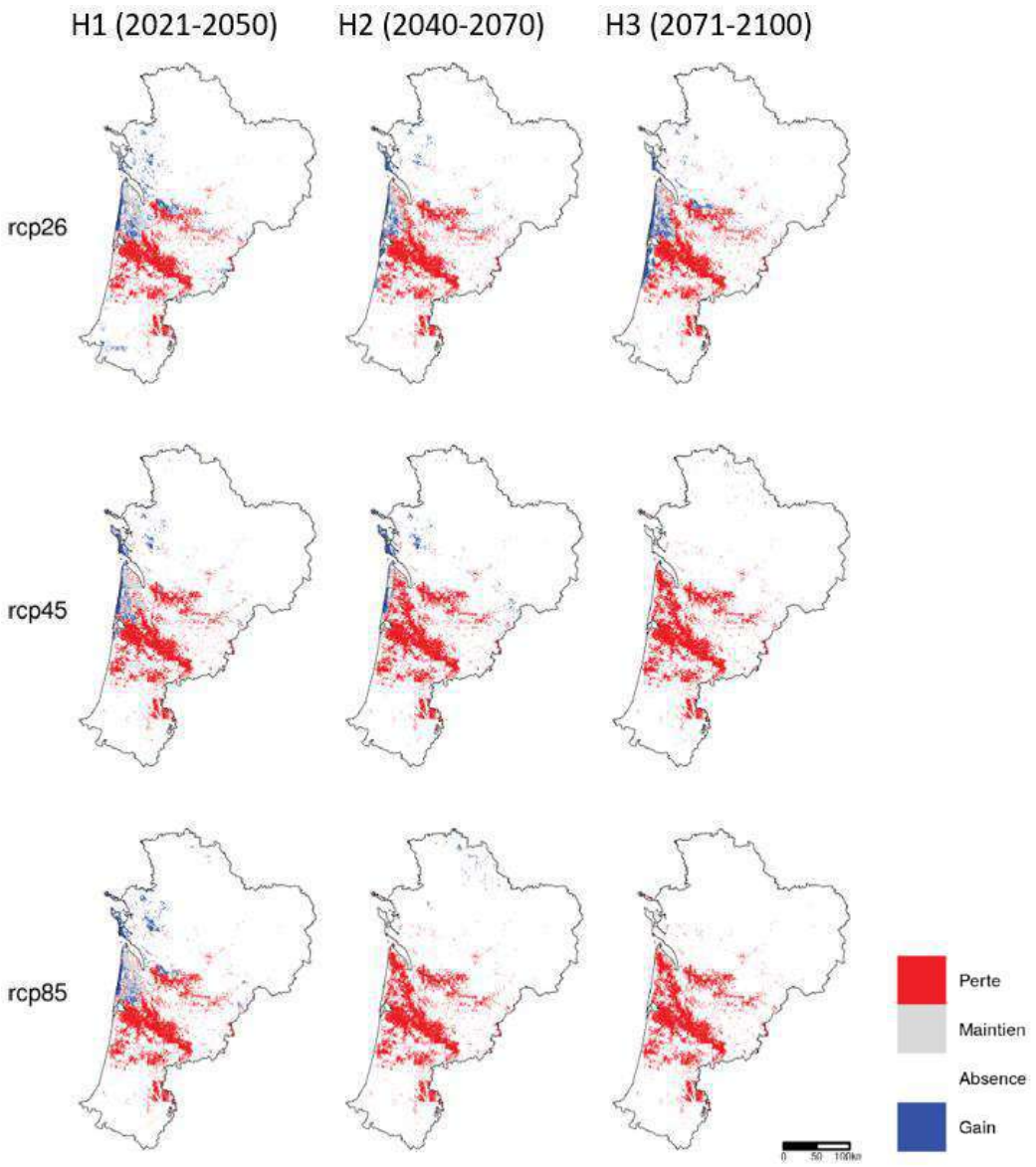


Fig. 76. Vers une disparition Damier de la succise (Euphydryas aurinia) : évolution des zones de perte (en rouge), de gain (en bleu), de stabilisation (en gris) par rapport à la répartition potentielle actuelle des populations.

À l'échelle plus fine la comparaison des signatures climatiques des sites montre des regroupements climatiques de site liés à l'effet océanique (Similarité de Sperman, $p<0.05$, G2=13.3°C). L'hypothèse est que le mésoclimat et donc le cortège de ce groupe évolue de la même manière face au changement climatique (Fig. 77).

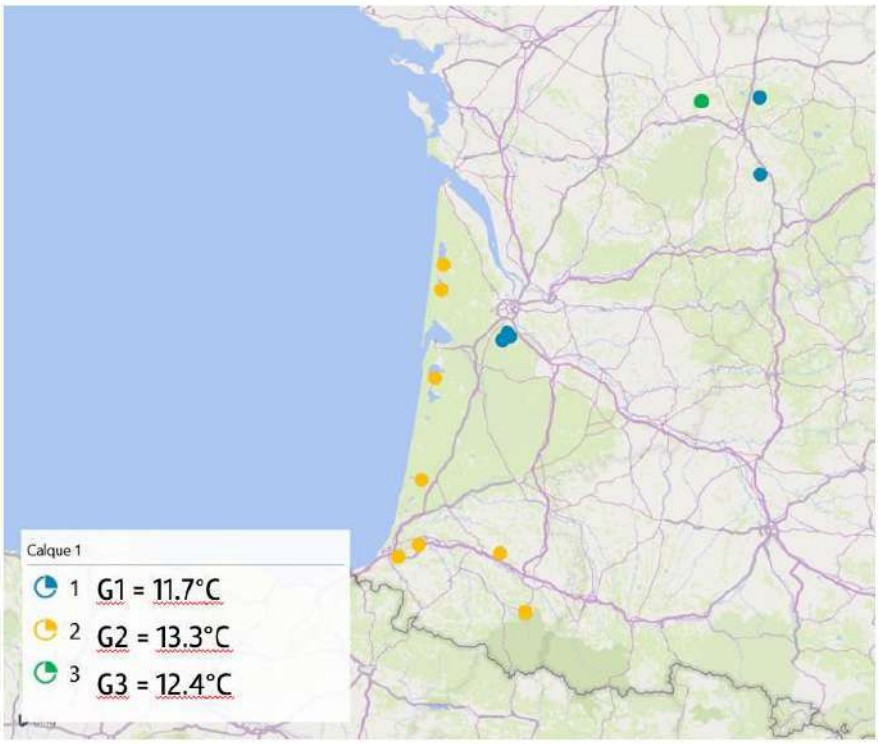


Fig. 77. Regroupement des signatures climatiques similaires entre les sites de landes humides (test de Classification ascendante hiérarchique (Similarité de Sperman, p=0.05)) (MALLARD, 2020).

Les observations sur le terrain ont montré une corrélation entre la diminution de la diversité (Fig. 78) – diminution des espèces observées dites « rares » à un ou deux individus – et les températures plus chaudes correspondant à des températures maximales supérieures en 2017 (Fig. 79) et sèches au printemps humidité relative inférieure en 2017 (Fig. 80).

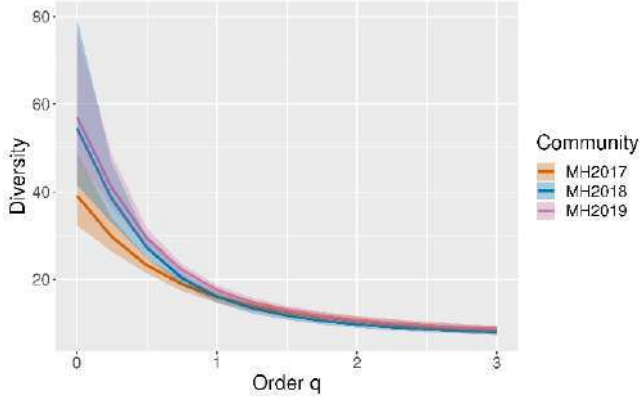


Fig. 78. Profil de diversité des lépidoptères des sites d'étude de landes humides de 2017 à 2019 (MALLARD, 2020).

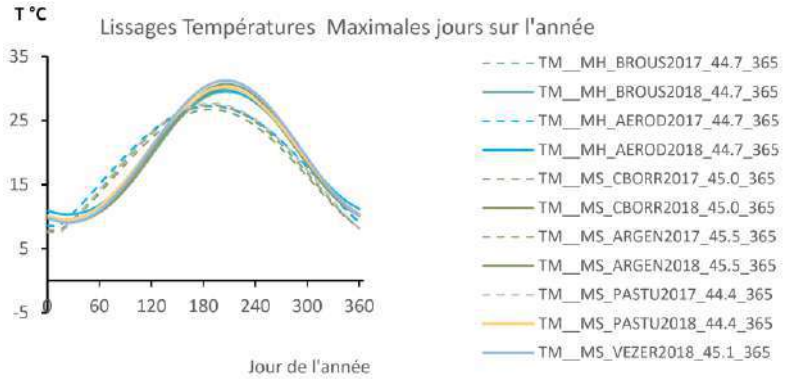


Fig. 79. Lissages des températures maximales des jours sur l'année (en 2017 et 2018) pour les milieux secs (MS), et milieux humides (MH) (MALLARD, 2020).

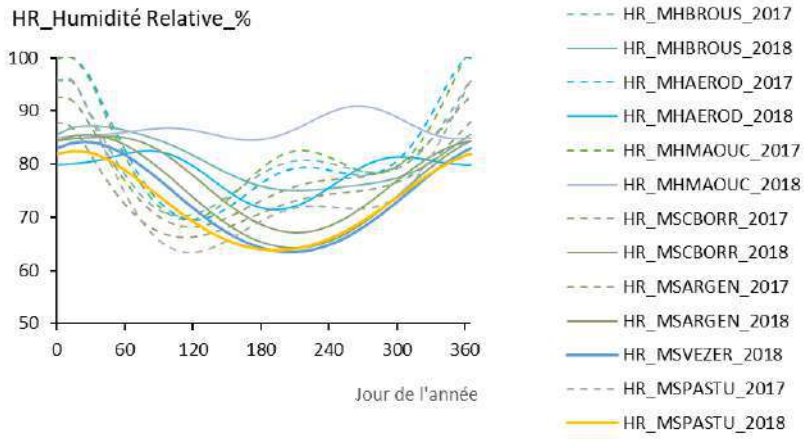


Fig. 80. Lissages des humidités relatives (en %) sur l'année (en 2017 et 2018) pour les milieux secs (MS), et milieux humides (MH) (MALLARD, 2020).

Pour rappel, les degrés jours correspondent au cumul d'énergie pour passer d'un stade à l'autre œuf chenille chrysalide et imago. Un décalage d'une semaine plus précoce de croissance des lépidoptères est mesuré en 2017 comparé à 2018 (Fig. 81). Un printemps-été plus chaud pourrait ainsi induire un décalage phénologique de développement des individus.

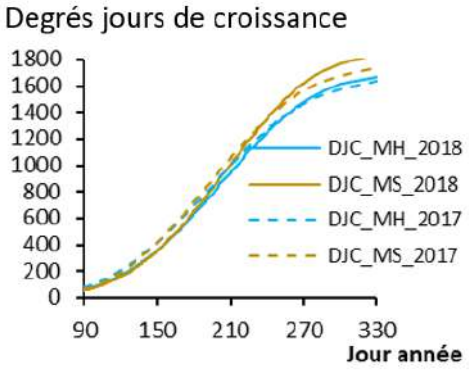


Fig. 81. Degrés jours de croissance sur l'année (2017 et 2018) pour les milieux secs (MS) et les milieux humides (MH) (MALLARD, 2020).

- Les espèces de rhopalocères de pelouses montagnardes

L'Apollon (*Parnassius apollo*) est une espèce de haute altitude dont la répartition est liée au nombre de jour de neige. Le nombre de jours de neige inférieur à 50 jours ne sera plus favorable à la présence de l'espèce. Les cartes gains et pertes montrent cette évolution qui est liée à cette diminution du nombre de jours de neige : pour RCP2.6 de –20% à 30%, pour le RCP4.5 de –10% à –73%, pour e RCP8.5 de –37% à –97% (Fig. 82).

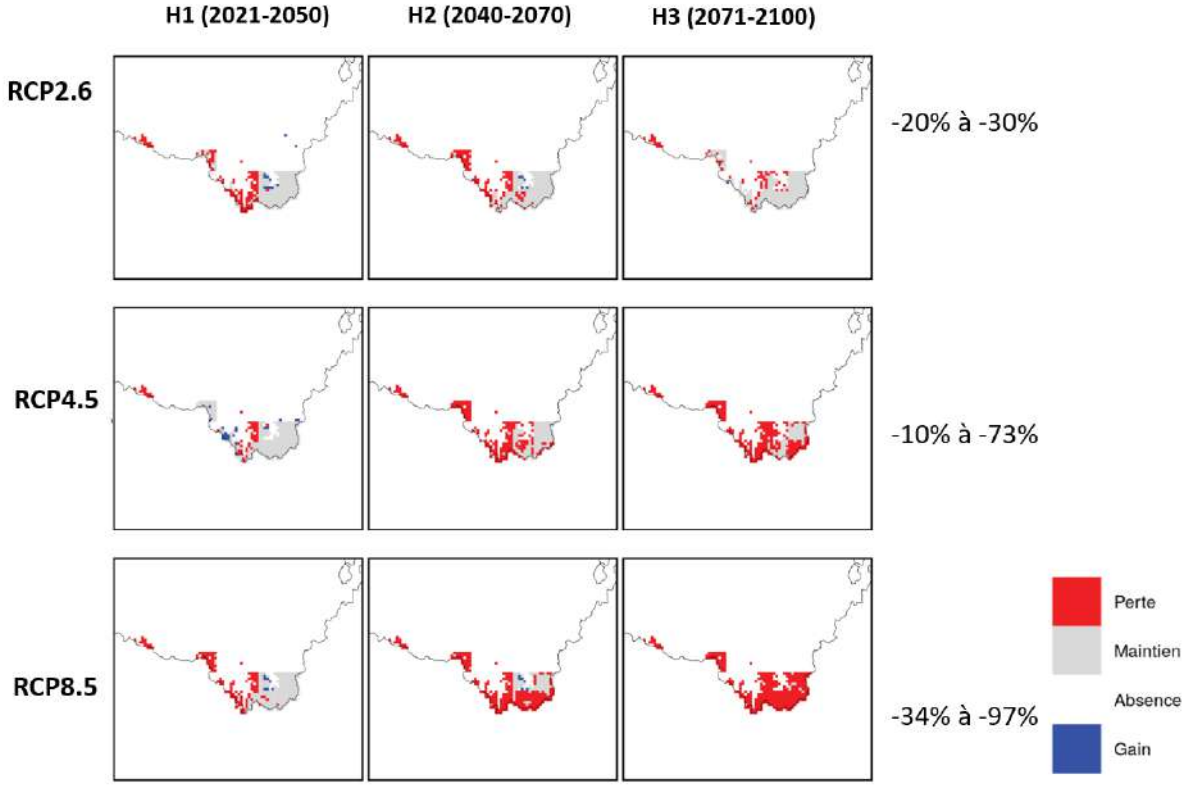


Fig. 82. Vers une disparition de l'Apollon (Parnassius apollo) : évolution des zones de perte (en rouge), de gain (en bleu), de stabilisation (en gris) par rapport à la répartition potentielle actuelle des populations.

Les observations sur le terrain montrent une corrélation entre des effectifs en moyenne deux fois plus importants en 2017 (Fig. 83) corrélés à des températures maximales plus basses que les autres années (Corrélation de Spearman –0.89, p=0.012 Fig. 84)

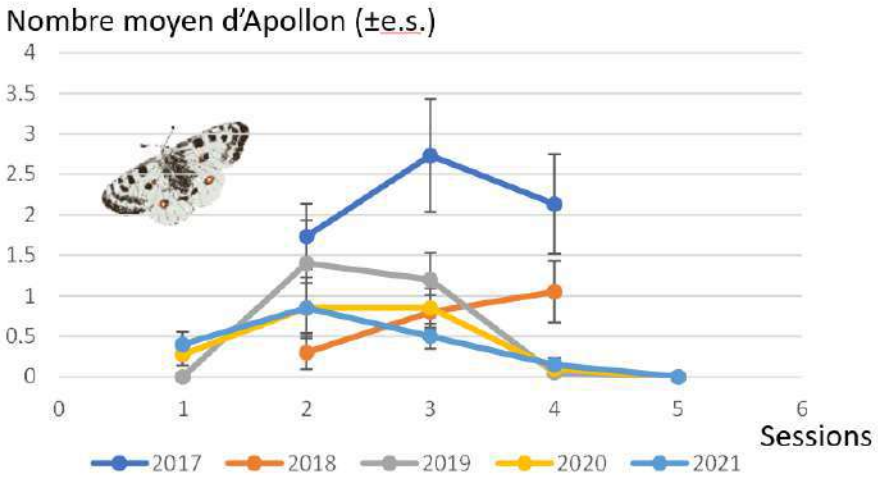


Fig. 83. Nombre moyen d'Apollon sur l'ensemble des sites par sessions d'observation en fonction des années de suivis de 2017 à 2021.

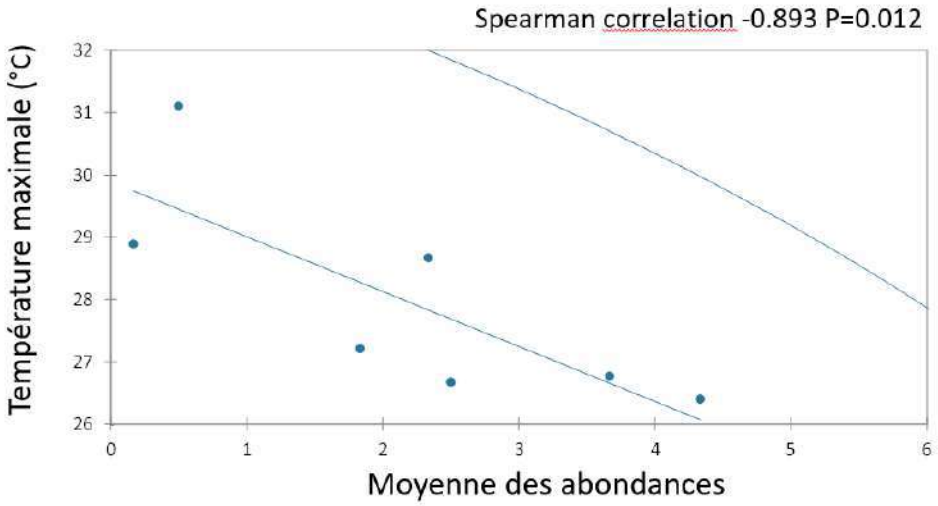


Fig. 84. Corrélation de Spearman entre les températures maximales et les moyennes des abondances d'Apollon.

Sur le site Arrious, il est remarqué une baisse des effectifs depuis 2017 qui devra être confirmée par les suivis des années suivantes mais qui montre un constat inquiétant sur ce site (R^2=0.794, Fig. 85).

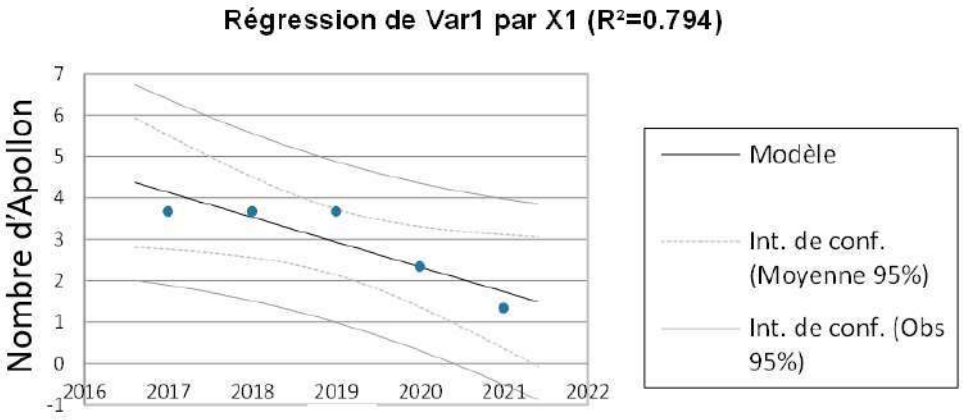


Fig. 85. Évolution du nombre moyen d'Apollon en fonction des années de 2016 à 2021 sur le site d'Arrious.

La moyenne du nombre d'espèces strictement inféodées au milieu montagnard sur l'ensemble des sites est en moyenne continuellement en baisse depuis 2018 (Fig. 86). Ce constat est d'autant plus flagrant sur le site de Pombie qui comptait le pourcentage le plus élevé d'espèces montagnardes depuis la mise en place du suivi en 2017. L'hypothèse est que ces premières observations seraient reliées à l'augmentation moyenne des températures sur les sites étudiés (Fig. 87).

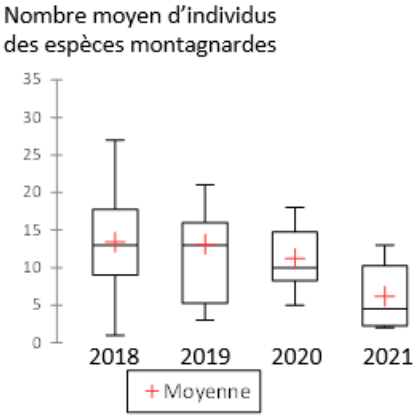


Fig. 86. Nombre moyen d'individus des espèces montagnardes en fonction des années d'observation.

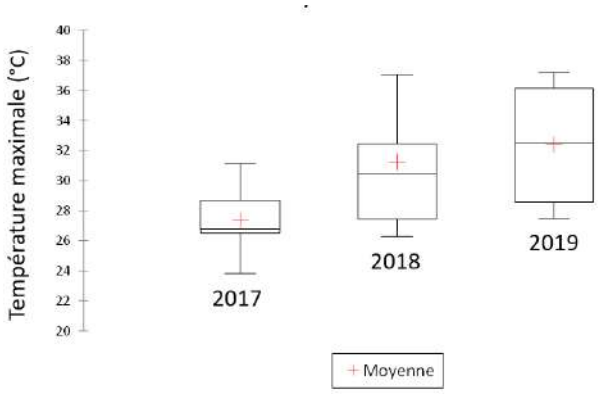


Fig. 87. Températures maximales moyennes des sites d'étude en fonction des années.

Les suivis sur l'évolution des espèces de plaine ont montré de plus en plus d'observations de Demi-Deuil (*Melanargia galathea*) (Fig. 88). Pour l'ensemble des espèces de plaine, les résultats montrent des

observations plus importantes en 2019 de ces espèces correspondant à l'année avec des températures maximales supérieures (en moyenne de 32.5±3.8°C en 2020 comparée à 27.4±1.9°C en 2017) (Fig. 89) donc potentiellement plus favorables pour ces espèces.

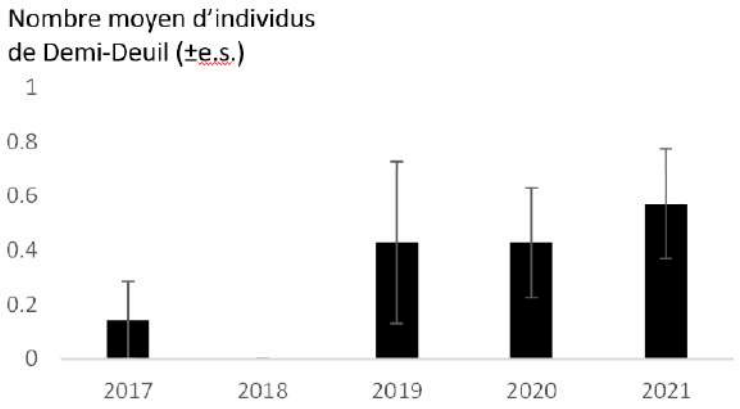


Fig. 88. Évolution du nombre moyen d'individus de Demi-Deuil (Melanargia galathea) en fonction des années.

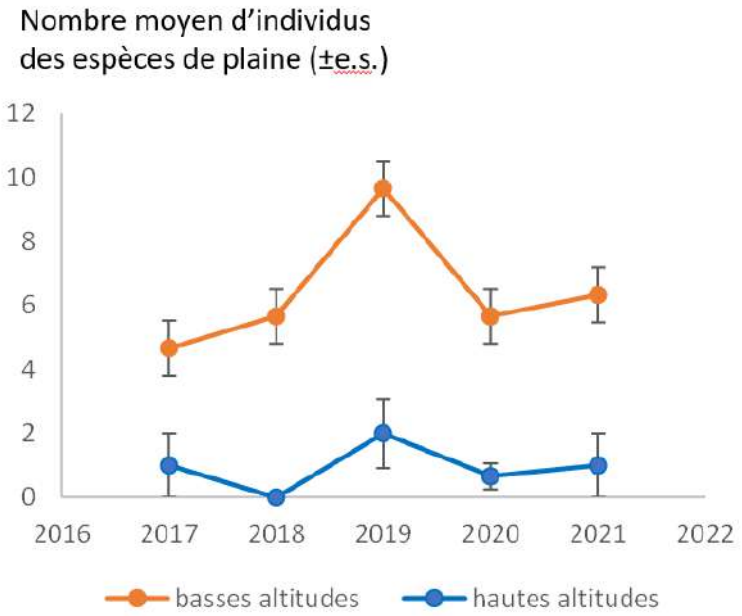


Fig. 89. Évolution du nombre d'individus des espèces de plaine pour les sites de basses et de hautes altitudes en fonction des années.

3.4 Discussion

3.4.1 Comparaison des résultats avec la bibliographie et l'expertise naturaliste

Les résultats des modélisations peuvent être comparées à ceux de l'atlas européen sur la zone européenne, sur la zone région (SETTELE *et al.*, 2008) et à dire d'experts naturalistes. Cette comparaison est réalisée entre les scénarios les plus pessimistes des modélisations : pour la modélisation de cette étude de la période 2071–2100 pour le RCP 8.5 (réchauffement compris entre 2.6°C–4.8°C) ; et pour l'atlas européen de la période 2051–2080 pour GRAS (GRowth Applied Strategy) se rapprochant du scénario A1FI (augmentation moyenne attendue de la température de 4,1 °C) (SETTELE *et al.*, 2008). Ces résultats sont également comparés aux résultats à dire d'experts réalisés à partir de l'estimation de la répartition des espèces dans la région pour le scénario le plus pessimiste en 2100 d'après les connaissances de terrain acquises dans le cadre de la déclinaison Nouvelle–Aquitaine du Plan National d'Actions en faveur des lépidoptères de jour et des démarches d'atlas menées en région (POITOU-CHARENTES NATURE, 2017 ; SEL, 2021 ; GOURVIL & SANNIER, in press.).

68% des prédictions sont similaires entre le modèle européen et celles du programme sur la région Nouvelle–Aquitaine. 60% des prédictions sont similaires entre le modèle à dire d'experts comparé au modèle de cette étude. Le modèle à dire d'experts est le plus optimiste des modèles avec malgré tout une diminution de la moitié des espèces qui peut s'expliquer par la prise en compte d'un ensemble de facteurs à la fois des interactions entre les espèces et les habitats et leur évolution par le passé. Pour consolider cette évaluation, il serait nécessaire de réunir un panel d'experts lépidoptéristes afin de prendre en compte plusieurs points de vue. Le plus pessimiste est ainsi le modèle européen réinterprété sur la zone régionale avec une quasi–disparition de toutes les espèces étudiées dans l'atlas (SETTELE *et al.*, 2008).

Tous les modèles s'accordent sur une diminution de la répartition des espèces menacées sur la liste rouge régionale de l'ex–région Aquitaine : *Coenonympha oedippus, Cupido minimus, Parnassius apollo, Parnassius mnemosyne, Phengaris alcon, Phengaris teleius*. Les modèles corrélatifs régionaux et le modèle à dire d'experts prédisent une diminution de la répartition des espèces régionales menacées *Carterocephalus palaemon, Limenitis reducta, Plebejus argus*. D'après l'ensemble des modèles, deux espèces *Carcharodus alceae* et *Papilio machaon* se stabiliseraient sur la région. Selon les modélisations du programme, les espèces qui profitent du changement climatique sont à 74% des espèces euryèces, à 64% avec une période de vol plurimensuelle, 50% se retrouvant dans les habitats secs, humides et montagnards.

Malgré des différences constatées, l'étude confirme que le changement climatique est un risque supplémentaire pour les lépidoptères. Ce risque varie selon les espèces et les scénarios. Le scénario le plus pessimiste RCP 8.5 serait le plus destructeur. Pour les deux modèles de l'atlas européen (SETTELE *et al.*, 2008) et du programme, plus de la moitié des espèces semble liée à un risque de diminution de leur répartition et 35% d'entre elles à une stabilisation ou augmentation. La moitié des espèces pourront voir leur répartition diminuer de plus de 50%. Concernant l'augmentation, cela concernerait des espèces adaptées en réponse à de plus fortes chaleurs, des espèces euryèces, plurimensuelles, et qui se retrouvent à la fois dans des habitats secs, humides et montagnards. Elles pourraient augmenter leur répartition d'après les modèles, jusqu'à un certain seuil entrainant par la suite une diminution.

Pour l'ensemble des scénarios, du plus optimiste au plus pessimiste, après 2040, la moitié des espèces pourrait avoir une diminution de leur répartition de plus de 50%. En 2100, pour les scénarios RCP 4.5 ou 8.5, 61% et 78% des espèces auront une diminution de répartition de 70%.

3.4.2 Limites de la modélisation corrélative

Ces modélisations corrélatives de la répartition de 100 espèces de lépidoptères face au changement climatique sont exploratoires et doivent être interprétées à la lumière des postulats sous-jacents à ce type d'analyse (GUISAN *et al.*, 2017a): (1) L'espèce est à l'équilibre avec son environnement (pas de processus d'adaptation); (2) le choix de la méthode statistique est appropriée, (3) il n'existe pas de biais spatial ou temporel dans les données de présence et l'entièreté de la zone de répartition de l'espèce est échantillonnée, (4) toutes les variables environnementales pouvant influencer la présence de l'espèce sont disponibles à une résolution pertinente et ne contiennent pas d'incertitudes. Parmi ces quatre points, deux sont identifiés comme pouvant particulièrement influencer les résultats de cette étude mais pourraient être améliorés dans le futur : le biais spatial des données et l'incertitude présente dans les variables environnementales sélectionnées.

Le biais d'échantillonnage est l'une des limitations les plus courantes en particulier avec l'utilisation de données de présence-uniquement. Dans le cas des données utilisées dans cette étude et d'après les connaissances actuelles (comm. pers. P.Y Gourvil), 33% des espèces ont un échantillonnage suffisant couvrant la totalité de la zone de présence connue de l'espèce dans la zone d'étude. Le manque de données concerne en particulier 19% des espèces sur l'ensemble de la zone Nouvelle-Aquitaine, 25% en Poitou-Charentes et 14% en Limousin en raison d'une difficulté d'accès aux données des anciennes régions administratives, et 3% en Aquitaine. Pour 3% des espèces l'effort d'échantillonnage semble insuffisant (peu d'observations lié aux difficultés de détermination et de prospection et de nombreuses mailles sans remontée d'observations au sein de leur aire de répartition connue) et des études doivent être menées pour affiner leur répartition (*Carcharodus alceae, Hamearis Lucina, Thymelicus action, Zygaena fausta, Zygaena filipendulae, Zygaena loti, Zygaena transalpine, Zygaena trifolii*). Enfin, les difficultés de détermination des espèces (3%) peuvent entraîner des biais dans la modélisation, avec des localisations répertoriées correspondant en réalité à la présence d'une autre espèce (*Arethusana arethusa, Pyrgus malvae, Pyrgus malvoides*). A contrario, l'effort d'échantillonnage peut être important dans certaines zones surestimant la présence des espèces dans ces secteurs. C'est le cas par exemple pour l'espèce *Anthocharis cardamines* sur-échantillonnée autour des grandes villes. Le choix d'une zone d'étude régionale implique que pour la plupart des espèces, la totalité de leur aire de répartition n'est pas échantillonnée. L'impact peut-être particulièrement important pour certaines espèces en limite de leur aire de répartition ou ne comprenant qu'une partie non-représentative de son aire de répartition. Par exemple, il sera nécessaire pour certaines espèces d'affinité méditerranéenne d'étendre la zone d'étude à la région Occitanie pour améliorer les résultats (*Coenonympha arcania, Glaucopsyche alexis, Gonepteryx cleopatraSatyrium spini, Zygaena fausta, Zygaena transalpine)*. Cela explique aussi certaine différences obtenus entre les modèles à l'échelle européenne (SETTELE *et al.*, 2008) et à l'échelle régionale, l'estimation de la niche écologique est plus robuste notamment pour les espèces qui sont en limite d'aire de répartition pour les modèles européens.

Les variables environnementales utilisées pour la modélisation contiennent des incertitudes. En particulier, les variables d'occupation du sol utilisées ne sont disponibles que pour la période actuelle sur le territoire, or l'occupation du sol va évoluer au cours du temps du fait du changement climatique mais aussi de la pression anthropique (urbanisation, cultures). Elles apportent cependant des informations pertinentes supplémentaires par rapport aux modèles européens (SETTELE *et al.*, 2008). Concernant les variables climatiques les incertitudes sont liées principalement aux différents scénarios climatiques et à leur modélisation. La résolution des données peut aussi ne pas refléter précisément les conditions environnementales existantes pour l'espèce. En effet, les conditions climatiques moyennes prises sur une grande superficie peuvent ne pas refléter les conditions

climatiques locales rencontrées dans le microhabitat d'une espèce (50km² pour les modèles européen et 1 km² pour cette étude). Ainsi, la résolution de 1km² des variables d'occupation du sol peut ne pas refléter l'habitat réel de l'espèce : par exemple *Lycaena alciphron, Hipparchia semele, Brintesia circe* qui sont présentes dans les Landes de Gascogne, ne le sont pas pour les milieux humides majoritaires de cette zone mais pour les trouées plus sèches de zones sableuses. L'utilisation d'une échelle plus fine à la fois pour les variables climatiques et d'occupation du sol pourrait permettre pour certaines espèces une forte amélioration de la pertinence des modèles ainsi que des prédictions « présentes » et « futures ».

Le cas particulier de l'utilisation de ces modèles pour la prédiction d'aires potentielles de répartition futures a des limites particulières car la capacité de déplacement des espèces n'est pas prise en compte, ce qui peut générer des répartitions futures optimistes. En effet, une zone qui offre des conditions favorables dans le futur alors qu'elles étaient défavorables dans le présent pourrait par exemple ne jamais être occupée par l'espèce si cette zone est au-delà de sa capacité de dispersion ou si sa plante-hôte ne pourra pas s'y installer (pour des raisons pédologiques par exemple). Les modèles d'experts permettent de tenir compte de tels facteurs qui ne sont pas inclus dans les modèles ajoutant un niveau supplémentaire d'information. Ces limitations montrent l'importance de comparer différents modèles et méthodes. Les résultats de cette étude étant cohérents avec des modèles créés à plus large échelle mais aussi avec des modèles régionaux experts, ils ont été utilisés pour estimer l'impact du changement climatique sur la diversité des lépidoptères dans la région Nouvelle-Aquitaine.

3.4.3 Évolution de la diversité régionale

La diversité des lépidoptères est en diminution pour tous les scénarios dès 2021, avec un déséquilibre de la biodiversité sur le territoire. Des espèces pourraient se maintenir voire se développer localement : *Carcharodus alceae* et *Papilio machaon.* Des espèces seraient en quasi-disparition voire en disparition face au changement climatique : *Plebejus argyrognomon, Brenthis hecate, Minois dryas, Cupido alcetas, Lycaena dispar, Aphantopus hyperantus, Cupido minimus ;* certaines d'entre-elles sont classées en risque d'extinction élevé sur la liste rouge d'Aquitaine et Poitou-Charentes (Poitou-Charentes Nature, 2017 ; OAFS, 2019a) : *Phengaris alcon, Parnassius apollo, Coenonympha oedippus.* Une baisse de la répartition des espèces régionales menacées est également notée pour *Brintesia circe, Parnassius mnemosyne, Phengaris teleius, Plebejus argus* ou encore *Carterocephalus palaemon* qui pourrait perdre plus de la moitié de sa répartition régionale.

D'après les dernières études, le scénario le plus optimiste RCP 2.6 semble probablement peu atteignable (IPCC, 2021). Le scenario intermédiaire plus plausible avec une mise en place d'actions serait le RC P4.5. Le scénario le plus pessimiste RCP8.5 reste toutefois une projection toujours d'actualité de l'évolution du changement climatique sans volonté d'actions effectives (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2018 ; Kim *et al.*, 2020). Avec le scénario le plus optimiste la diversité serait tout de même impactée sur le territoire. L'ensemble des résultats sur les indices montrerait l'importance de ne plus se diriger vers le scénario le plus pessimiste. Les lépidoptères étant en début de chaine alimentaire, la biodiversité des habitats de landes humides, de pelouses de montagne et des pelouses calcicoles serait fortement impactée. L'objectif pour la mise en place de stratégie de conservation est de garder une diversité d'espèces la plus importante possible. S'il est difficile à l'échelle d'une région de travailler sur ce phénomène global, des actions peuvent être envisagées en lien avec d'autres régions pour accompagner l'adaptation de la biodiversité locale en s'appuyant sur les conclusions de cette étude. Par exemple cela peut être réalisé en ciblant des zones prédites comme des refuges de

diversité dans le présent et/ou le futur ou en protégeant les zones les plus vulnérables (MALLARD *et al.*, in prep.).

Les analyses sont basées sur 100 espèces présentes dans les milieux cibles étudiés. Cependant, de nombreuses espèces n'ont pas pu être prises en compte par manque de données ou à cause de biais importants. De plus, la diversité étudiée ne prend pas en compte l'arrivée de nouvelles espèces du sud de l'Espagne et du continent africain. Cependant, d'après l'atlas européen, 4 espèces pourraient remonter des autres pays du sud et de l'est et coloniser la plaine et 15 espèces la montagne (SETTELE *et al.*, 2008) confirmant le schéma de diversité montré dans cette étude pour les climats futurs. La diversité sera ainsi répartie de manière différente sur le territoire même avec l'arrivée de nouvelles espèces : plus faible en plaine avec l'arrivée de peu d'espèces comparée aux disparitions, et plus forte dans les massifs montagneux qui seront les derniers refuges face au changement climatique.

D'après l'atlas européen et les connaissances actuelles sur l'écologie et les dynamiques de populations, certaines espèces pourraient étendre leur aire de répartition du sud-est de la France et/ou de l'Espagne : *Zizeeria knysna*, *Zerynthia polyxena*. Certaines espèces coloniseraient les montagnes pyrénéennes atlantiques venant du sud de l'Espagne et de l'est : *Lycaena thersamon*, *Polyommatus daphnis*, *Melitaea trivia*, *Hyponephele lycaon* (SETTELE *et al.*, 2008).

Cependant, l'arrivée de nouvelles espèces sur le territoire, favorisées par le changement climatique, est dépendant de nombreux autres facteurs, et notamment :

- le bon état des populations d'origine de ces espèces, avec une dynamique positive favorisant la dispersion des individus ;
- le développement et l'implantation des plantes-hôtes qui parfois ne sont pas présentes ou très minoritaires sur le territoire ;
- la présence d'habitats favorables à la dispersion entre les noyaux de population et les nouveaux territoires.

Par conséquent, si de nombreuses espèces méditerranéennes trouveront des conditions climatiques favorables en Nouvelle-Aquitaine dans le futur d'après l'atlas européen (SETTELE *et al.*, 2008), il n'est pas certain que celles-ci pourront coloniser ces nouveaux territoires. Ces évolutions supposées de cortèges prouvent également la nécessité de disposer d'outils de suivis qualitatifs et pas uniquement quantitatif, afin d'avoir une évaluation la plus précise possible des modifications apportées par le changement de climat (MALLARD *et al.*, in prep.).

En conséquence de ces analyses qui montrent une diminution de la diversité en plaine, l'objectif de la stratégie de conservation est de mettre en place des conditions permettant au maximum d'espèces locales de survivre face à un climat régional défavorable.

3.4.4 Protection juridique

Les espaces naturels protégés et leurs corridors sont considérés comme la base essentielle à la conservation *in situ* (MALLARD, 2021a). La surface contenant les espèces protégées avec l'ensemble des scénarios climatique varie de 31 571 à 14 585 km² (soit de 37% à 17% de la surface régionale). À l'intérieur de ces zones de refuge climatique, les habitats pourraient être mis sous protection juridique stricte. En France, une quarantaine d'outils juridiques de protection de la biodiversité existent avec une effectivité juridique plus ou moins forte contre des projets anthropiques destructeurs tels que des projets routiers. Parmi les instruments les plus effectifs ayant pour objectif la protection stricte des espèces et des espaces naturels, un dispositif envisagé est l'arrêté préfectoral de protection de biotope

pour protéger un habitat naturel, ou biotope, abritant une ou plusieurs espèces animales et/ou végétales sauvages et protégées. Un tel arrêté peut révéler l'existence d'une espèce protégée[1] et empêcher la réalisation des travaux[2]. Cependant, l'arrêté est généralement édicté par le préfet, c'est une compétence de principe, selon sa propre appréciation (MALLARD & FRANÇOIS, 2013). De plus, cet arrêté est basé sur la présence actuelle des espèces protégées. 30% des mailles n'ont actuellement pas cette présence des espèces mais seront potentiellement favorables dans le futur. En France, il n'existe pas pour l'instant d'outils juridiques qui protègeraient des lieux dont l'espèce protégée n'est pas actuellement présente mais envisagée dans le futur (modélisations, avis d'experts, etc.). Des recherches dans ce domaine devraient être mises en place en droit de l'environnement afin de constituer des instruments juridiques mobilisables pour ces cas particuliers de réponse sur le long terme.

L'indice de refuges climatiques proposé dans cet article permettrait d'identifier ces zones à enjeux pour la biodiversité et donc des zones vulnérables à protéger en priorité pour le présent et pour le futur. Ces résultats permettent de mettre en évidence des secteurs potentiels de refuges climatiques pour de nombreuses espèces patrimoniales comme le secteur des landes du Nord–Médoc, la bande ouest des landes de Gascogne et les montagnes pyrénéennes atlantiques. Ces zones devraient être protégées de toutes les autres activités anthropiques qui pourraient dégrader le milieu. D'après les premiers résultats exploratoires, les milieux les plus vulnérables contenant des enjeux de conservation sont les landes de Gascognes, le Périgord et le milieu montagnard. Les habitats de ces secteurs doivent être maintenus sur des surfaces suffisamment grandes pour permettre une taille de population suffisante avec une diversité génétique nécessaire à la survie des populations actuelles.

Au sein du refuge climatique frais et humide que sont les montagnes pyrénéennes atlantiques la vallée d'Ossau est particulièrement importante pour de nombreuses espèces. Cette partie occidentale des montagnes pyrénéennes atlantiques est classée en Parc National. L'interdiction générale d'altérer le caractère des Parcs nationaux, conformément à l'objectif de l'art. L. 331–1 C. Env. constitue la disposition fondamentale de leur statut général. La zone cœur du Parc National est celle où s'applique les réglementations les plus strictes. Une proposition pourrait être posée d'étendre la protection sur toute la partie de l'étage alpin et des étages de basses altitudes ainsi qu'une réglementation plus stricte pour réguler les activités humaines et améliorer la qualité des habitats.

En plaine, certaines zones des landes de Gascogne et le secteur des landes du Nord–Médoc sont des refuges climatiques pour les espèces. Le secteur des Landes de Gascogne est une zone dominée par de la pinède cultivée par l'Homme et des patchs d'agriculture. Sous les pins ou sur de petites parcelles isolées, on retrouve différents milieux, secs à humides morcelés telles que les landes et notamment les landes humides constituées de *Molinia caerulea* et de diverses plantes de sols humides de la famille des *Poaceae* et des Bruyères notamment *Erica tetralix*. Les lagunes, témoins de l'époque glacière, sont des plans d'eau de formes circulaires fréquentes dans les zones interfluviales de la lande humide. Ces milieux vulnérables sont à protéger juridiquement en priorité. Certaines zones sont classées en réserves naturelles. Un certain nombre d'activités y sont interdites ou réglementées. Cette protection en réserve naturelle est la plus coercitive pour ces types d'habitats fragiles. Cependant, les surfaces d'habitats peu ou pas impactés directement par les activités humaines sont rares et localisées. La région Nouvelle–Aquitaine s'est engagée à la création de 25 nouvelles réserves naturelles régionales

[1] TA Rouen, 14 mai 1996, Assoc, n°941296.

[2] TA Grenoble, 12 mars 1993, Brunel *et al.*, n°912195.

d'ici 2030 (NÉO TERRA, 2021). Il pourrait être intéressant que la région prenne en compte les zones refuges climatiques mises en évidence dans cette étude. Pour les Landes de Gascogne, il est nécessaire d'avoir une approche plus large intégrant la production sylvicole de Pin maritime. Cette activité économique qui s'est développée depuis le milieu du 19ème siècle a participé par le drainage des parelles à assécher des surfaces de zones humides présentes initialement sur le territoire (SARGOS, 2004 ; DE LARY, 2020). Cependant, certaines espèces se sont adaptées aux cycles sylvicoles pour se maintenir et constituent actuellement des populations avec des effectifs d'importance nationale ou européenne (cas de *Coenonypha oedippus*). Des adaptations de pratiques, même limitées, peuvent avoir un impact important sur les populations des espèces liées aux landes grâce à la surface importante que représente le massif forestier des Landes de Gascogne.

Depuis 2011, une nouvelle approche de la conservation est en cours de développement en Europe (REWILDING EUROPE, 2020). Cette approche a pour objectif la création de grandes réserves naturelles protégées sans intervention humaine s'inspirant des grands parcs tel que celui du Parc national de Yellowstone aux Etats-Unis, ou du concept de rewilding développé au nord de l'Amérique (DONLAN, 2005). De grands espaces permettent à la nature de trouver un équilibre de fonctionnement sans avoir besoin d'une intervention de gestion humaine (MALLARD, 2021a). L'idée est d'y réintroduire des grands herbivores qui stimulent la biodiversité en créant des paysages en mosaïque. Ils vont avoir un rôle de gestionnaire avec leur déplacement et broutage de la végétation. Basée sur cette approche, une stratégie de création de grandes réserves pourrait être mise en place.

3.4.5 Gestion écologique des sites et du paysage

Puisqu'il est actuellement difficile par rapport à la pression socio-économique de protéger tous les habitats naturels et les zones de montagne, une proposition en complément est l'achat de ces zones (protection par maitrise foncière) et la mise en œuvre d'une gestion favorisant la biodiversité et d'activités humaines intégrant ces enjeux. Les départements, dans le cadre de leur politiques ENS (Espaces Naturels Sensibles), pourraient intégrer les enjeux climatiques dans leur priorité d'achat ou de préemption. Le Conservatoire d'espaces naturels de Nouvelle-Aquitaine est un autre partenaire privilégié de la Région Nouvelle-Aquitaine pour la préservation et la gestion des espaces naturels du territoire (MALLARD, 2021a). À ce titre, l'association développe une politique de maîtrise foncière avec un doublement des surfaces en maitrise foncière sur les zones prioritaires (NÉO TERRA, 2021).

La réussite de la gestion nécessite d'avoir une approche holistique à différentes échelles du site, au paysage, à la région (MCCOMB, 2015). Les résultats ont montré un changement dans l'assemblage des espèces particulièrement sur l'ensemble de la plaine. Le maillage en 1km² permet d'envisager l'évolution des populations sur des sites et de se questionner sur la gestion mise en place. Par exemple pour le site d'Arrious (42.84016 ; -0.37134) situé dans les montagnes pyrénéennes atlantiques, en 2100, seulement une part allant de 44% (RCP 8.5) à 60% (RCP 2.6) des espèces seront similaires avec le « présent » et 10 espèces se rajouteront au cortège. *Euphydryas aurinia* une espèce protégée devrait disparaitre de cette vallée quels que soient les scénarios. Il peut y être envisagé de mettre en place une gestion favorisant des micro-refuges climatiques pour cette espèce.

Les courbes de réponses obtenues par la modélisation permettent d'apporter des informations sur les conditions climatiques favorables aux espèces et de tester des modes de gestion permettant d'atteindre des conditions microclimatiques favorables, notamment aux espèces protégées les plus vulnérables. Par exemple, *Phengaris alcon* a une probabilité de présence qui augmente avec le pourcentage d'occupation des landes (importance des variables 0.18). Une probabilité de 0.4-0.5 de présence est reliée à 75-100% de landes. Sur une plage de 0 à 700 Degrés-jour à l'échelle régionale,

360 Degrés-jours entre 10-35°C sur la saison printemps (importance des variables 0.11) est favorable à une probabilité de présence de 0.5. Une moyenne d'humidité relative supérieure à 85% en saison estivale (importance des variables 0.09) permet une probabilité de présence la plus forte à 0.55. Ces résultats confirment que l'espèce est inféodée à des climats humides. L'intégration d'éléments paysagers favorisant des microclimats frais (haies et îlots boisés par exemple) ou le maintien d'arbres et d'arbustes de manière ponctuelle dans les landes humides pourraient être des potentiels refuges lors de fortes chaleurs. Pour caractériser les besoins en îlots de fraicheur des cortèges, il serait intéressant de mesurer la surface, la densité, les essences nécessaires à l'échelle du site géré et du paysage aux alentours. Cependant l'un des paramètres le plus important pour la conservation de *Phengaris alcon* reste le maintien de niveaux d'eau suffisants pour favoriser ses espèces hôtes.

Malgré les limites et incertitudes de la modélisation/des suivis, une tendance globale se dégage une diminution des populations avec l'augmentation des températures extrêmes. Il pourrait être intéressant de créer des ilots de fraicheur sur les pelouses accompagnés du maintien et la création d'un réseau de pelouses ouvertes. Les espèces aujourd'hui communes des pelouses identifiées comme potentiellement sensibles par le changement climatique pourraient être prises en compte dans la gestion actuelle comme Bel Argus (*Lysandra bellargus*). D'après la bibliographie, des espèces venues des pays du sud et de l'est pourraient trouver un climat favorable (Settele *et al.*, 2008). Ceci amène à réfléchir à une gestion adaptée pour certaines espèces comme par exemple la Diane (*Zerynthia polyxena*) en favorisant les aristoloches (genre *Aristolochia*). Cependant ces perspectives sont limitées par les faibles capacités de dispersion de l'espèce.

Les résultats plus fins sur les sites ont montré une forte vulnérabilité des landes humides à la hausse de température et sécheresse de l'air. Il est nécessaire de renforcer les actions actuelles sur ces habitats dans le futur qui sont les clés d'un bon état : maintien d'un régime hydrologique suffisant ; restauration et augmentation de la surface ; création de connexions ; renforcement des actions sur les espèces protégées en forte diminution. Nos résultats montrent l'importance du paramètre humidité. Il est ainsi important de gérer de manière à créer des zones ombres et des refuges microclimatiques pour créer une mosaïque d'habitat. Des expérimentations sur des sites pilotes permettraient ensuite de les déployer sur l'ensemble des sites du territoire. Dans les lagunes et les landes humides en bon état, cela consisterait à améliorer leur système hydraulique en supprimant ou diminuant l'effet des fossés de drainage limitrophes et en enlevant les essences arborées près des berges pour éviter le pompage de l'eau. Pour les landes les plus dégradées, la remise en place de fauche ou d'un pâturage extensif peut être intéressant pour limiter la fermeture de ces habitats humides. Pour les landes humides et les lagunes, le développement d'un partenariat avec les agriculteurs et sylviculteurs du territoire permettrait d'améliorer la circulation hydraulique en gérant le réseau des fossés et la mise en place de haies bocagères.

En montagne, sur le site d'Arrious une baisse régulière des effectifs de *P. apollo* depuis 2019 a été démontrée. Cette baisse pourrait être imputée aux changements de modalités d'usage observées sur le site. La qualité des habitats semble se dégrader sur le site d'Arrious en raison d'un surpâturage. Les effets directs sont le développement d'une végétation nitrophile caractérisée par les orties (*Urtica spp.*) et les chardons (*Caardus spp.)* et l'apparition de zones de tonsures. Parallèlement les refus de pâturage, halliers de ronces (*Rubus spp.)* et bosquets de genévriers (*Juniperus spp.*) s'étendent (Fig. 90). Ces phénomènes conduisent à réduire la superficie et la qualité des habitats favorables à *P. apollo.* Une mise à jour des relevés phytosociologiques réalisés en 2018 permettrait de mieux évaluer l'évolution des habitats naturels sur ce site. Dans l'étage alpin, le surpâturage et l'écobuage régulier doivent être évités pour protéger les populations végétales de sedums et joubarbes, les plantes hôtes de *Parnassius apollo*, qui sont très sensibles à la structuration végétale. Globalement, la lutte contre les espèces

envahissantes et indésirables pour l'écosystème doit être réalisée sur l'ensemble des milieux (MALLARD, 2021a).

Les modifications phénologiques observées montrent également l'importance des suivis phénologiques pour l'observation des espèces à la bonne période d'observation pour ne pas manquer l'observation des espèces. Il serait intéressant de réfléchir à la mise en place d'un système de surveillance régionale permettant d'alerter et d'anticiper des éventuels décalages.



Fig. 90. Point d'observation ARR2 en 2017 (en haut) et 2020 (en bas)

3.4.6 Conservation ex situ

Lorsque la conservation *in situ* est difficile parce que l'état des populations est trop dégradé alors la conservation peut s'appuyer sur l'approche *ex situ* qui consiste à réaliser des élevages des populations, hors de leur habitat originel, dans des jardins, parcs, aquariums, laboratoires et de placer les populations dans un autre milieu sauvage (EWEN *et al.*, 2011). La conservation consisterait ainsi à la mise en place de protection des habitats de l'espèce (conservation *in situ*), couplées à des élevages en parc afin de renforcer les populations naturelles par l'adjonction de spécimens (conservation *ex situ*).

Les espèces concernées par cette approche d'élevage sont identifiées ici par l'indice de protection qui indique que toutes les populations des espèces actuellement protégées sont en danger de disparition. D'après les résultats de l'étude, les renforcements de populations seraient potentiellement à réaliser sur les espèces suivantes : *Coenonympha oedippus, Euphydryas aurinia,*

Lycaena dispar, Parnassius apollo, Parnassius mnemosyne, Phengaris alcon, Phengaris arion, Phengaris teleius.

Des spécimens pourraient être introduits pour renforcer les populations actuelles avec peu d'effectifs pour faire face au changement climatique comme par exemple pour l'espèce *Phengaris teleius* qui est localisée dans 5 stations en Nouvelle-Aquitaine (GOURVIL, in press.).

Le genre *Phengaris* (*P. alcon* et *P. arion*) a un cycle biologique complexe et l'étude spécifique sur la phénologie de ce genre est difficile en milieu naturel. L'élevage en laboratoire peut également permettre de mieux comprendre les relations complexes entre les espèces et l'effet du changement climatique (EXPLORATORY ECOLOGY, 2020).

Ces élevages comportent cependant des limites qui sont les suivantes : difficulté d'établir des populations captives autosuffisantes, coûts élevés des programmes d'élevage en captivité, faible succès des tentatives de réintroduction et effets génétiques négatifs de la domestication sur les taux de reproduction, viabilité génétique entre des populations isolées depuis longtemps, difficulté pour des espèces au cycle de vie complexe, de repérer le paramètre expliquant l'absence naturelle de l'espèce et pouvant faire échouer l'implantation. Certaines espèces sont cependant plus sensibles aux programmes d'élevage en captivité que d'autres.

Ces élevages peuvent également être une sauvegarde de collection de la diversité spécifique et génétique assurant la survie des espèces menacées et le maintien de la diversité génétique associée. Des méthodes en laboratoire en complément permettent un sauvetage et une préservation de matériel génétique et reproductif des espèces actuelles menacées : culture *in vitro* ou conservation d'embryons congelés, stockage des graines, banque de graines ou de gènes, reproduction en captivité, stockage d'embryons, de sperme, ovule, ADN.

3.5 Conclusion

Les lépidoptères sont reconnus comme indicateurs pertinents des effets du changement climatique. Des modélisations corrélatives exploratoires ont été réalisées sur 100 espèces de lépidoptères sur la répartition potentielle actuelle et future dans un maillage régional de 1km² de la région Nouvelle-Aquitaine. Plusieurs limites ont été relevées : effort d'échantillonnage hétérogène spatialement et selon les espèces, caractéristiques des données environnementales disponibles et non prise en compte de la capacité de dispersion des espèces.

Malgré ces limites, cette modélisation montre des résultats cohérents avec une autre modélisation à l'échelle européenne et à dire d'expert naturaliste. La diversité spécifique générale de la région diminue quels que soient les scénarios climatiques. Des espèces classées vulnérables seront en quasi-disparition voire disparition *Phengaris alcon, Parnassius apollo, Coenonympha oedippus, Carterocephalus palaemon* ; *Plebejus argyrognomon, Brenthis hecate, Minois dryas, Cupido alcetas, Lycaena dispar Aphantopus hyperantus, Cupido minimus*. La diversité sera répartie de manière différente sur le territoire : plus faible en plaine avec l'arrivée de peu d'espèces et plus forte dans les massifs montagneux qui seront les derniers refuges des espèces face au changement climatique.

La mise en place de protocoles de suivis biologiques standardisés à long terme est nécessaire pour valider ces hypothèses et suivre l'évolution de l'état des populations mais aussi de la pression du climat en Nouvelle-Aquitaine. Dans le cadre du programme les sentinelles du climat, 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 et

dénombrements d'individus répartis en espèces ou groupes d'espèces, un fichier de données au niveau des espèces est généré.

Des tendances évolutives semblent se dégager. L'année 2017 par exemple 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. Pour le milieu de montagne, une proportion en baisse des espèces strictement montagnardes au sein des cortèges est observée. Pour l'heure cette tendance qui parait être d'avantage liée à une remontée des espèces planitiaires qu'à une diminution des espèces montagnardes. 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 du projet concernent l'intégration des traits des espèces avec les profils de diversité. En effet, les espèces ne sont différenciées actuellement par défaut 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 d'analyse 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, le déficit de pression de vapeur, la photopériode annuelle. 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.

Les actions de conservation proposées à l'échelle du territoire de la Nouvelle-Aquitaine sont basées sur les résultats de l'étude en cours et sur d'autres pistes possibles d'actions. Cette approche permet de dégager et d'argumenter de nouveaux axes de recherche dans la conservation. Le travail de terrain est basé sur la diversité des lépidoptères, il doit être complété et croisé avec l'étude d'autres espèces spécifiques d'autres habitats pour identifier les zones climatiques refuges et des actions de conservation. Enfin, le succès de la conservation nécessite non seulement des compétences scientifiques et techniques, mais également des compétences dans les domaines politique, social et culturel. L'enjeu est de travailler avec les décideurs du territoire de la région et des départements pour proposer des zones prioritaires dans les politiques de protection environnementales.

Chapitre 4. Évolution phénologique de Phengaris alcon (Denis & Schiffermüller, 1775) écotype « alcon » et de sa plante hôte, Gentiana pneumonanthe (Linnaeus, 1753), en landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses

Auteurs : *Sandy Bulté, Jérémy Rostan, Pierre-Yves Gourvil,* ***Contributeurs :*** *Imanol Amestoy, Carine Bidegaray, Lola Boile, Nicolas Bonnin, Bertrand Couillens, Nicolas Dejean, Florian Doré, Anaïs Dufau, Vincent Duprat, Andoni Ercinlbengoa, Christophe Fréchaut, Emilie Fumey, Dominique Galand, Akaren Goudiaby, Gilles Granereau, Paul Haettel, Joan Hochet, Xenia Jost, Eric Lesparpe, Fanny Mallard, Séverine Marichal, Ennaloël Mateo-Espada, Martine Percelay, Justine Poujol, Mathilde Poussin, Audrey Ratié, Lisa Richard, Christal Robert, Kévin Romeyer, Yann Sellier, David Soulet, Paul Tourneur*

Résumé : Face aux changements climatiques, les réponses des êtres vivants pour s'adapter aux nouvelles conditions peuvent être assez variées. L'une de ces réponses, et surement la plus documentée, concerne la modification de la phénologie des organismes. La question posée ici concerne l'adaptation des populations de *Phengaris alcon* faces aux possibles changements de répartition et phénologiques de son unique plante hôte en Nouvelle-Aquitaine, *Gentiana pneumonanthe*, en termes de répartition et de dynamique de ses populations et de maintien de la synchronie phénologique avec sa plante hôte. Ces deux espèces étant inféodées aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, la surface en habitat favorable à leur développement risque de diminuer dans le futur avec le changement climatique. Les résultats des modélisations corrélatives de répartition mettent en avant la possibilité de zones refuges climatiques pour les deux espèces, principalement dans les massifs pyrénéen et limousin. Mais des limites résident dans ces modèles qui nécessitent d'être ajustés afin de modéliser avec plus de précision leur potentielle répartition future. De plus, les insectes montrant des réponses plus importantes et plus rapides aux changements climatiques que d'autres groupes taxonomiques comme par exemple les plantes, la synchronie phénologique existante entre *Phengaris alcon* et sa plante hôte pourrait alors ne plus être maintenue avec le changement climatique, avec une période de vol du papillon devenant de plus en plus précoce et une floraison de sa plante hôte de plus en plus tardive, entrainant ainsi des impacts qualitatifs (positionnement des œufs sur la plante hôte), et quantitatifs (nombre d'œufs pondus) sur les populations de *Phengaris alcon*. Pour répondre à cette question, un protocole de suivis de la dynamique et de la phénologie des deux espèces a été mis en place sur 4 sites en Nouvelle-Aquitaine depuis 2018, avec l'ajout d'un cinquième site en 2021. Ces suivis reposent sur un comptage des pieds et des hampes de *Gentiana pneumonanthe* et des œufs du papillon dans des quadrats de 100m². Les résultats des quatre années de suivis sur quatre sites en Nouvelle-Aquitaine ont montré des phénologies des deux espèces variables en fonction des sites, les sites girondins présentant une entrée au stade bourgeon de *Gentiana pneumonanthe* et un début de vol de *Phengaris alcon* plus tardifs par rapport aux sites des Pyrénées-Atlantiques. La synchronie phénologique des deux espèces sur ces derniers semble d'ailleurs moins bonne que sur les sites girondins, avec un début de vol souvent plus précoce que le début de bourgeonnement. Toutefois, le protocole présente certaines limites, notamment en ce qui concerne les métriques utilisées pour mesurer la synchronie phénologique des deux espèces. Sur la base du retour d'expérience des quatre années de suivis, des résultats et de la littérature, des ajustements du protocole sont proposés afin de



répondre plus spécifiquement à la problématique de synchronisation phénologique entre les deux espèces.

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

4.1 Introduction

De nombreux êtres vivants, végétaux ou animaux, montrent une schématisation saisonnière plus ou moins marquée de leur activité (VISSER & BOTH, 2005) qui relève de la phénologie. Celle-ci correspond à l'étude de l'évolution dans le temps des évènements biologiques et périodiques qui caractérisent le cycle de vie d'un organisme (stades de développement, émergence, reproduction, entrée en dormance, etc.) et qui sont influencés par des paramètres climatiques variant au cours des saisons. Ces paramètres peuvent être nombreux et spécifiques, mais la photopériode reste le signal principal, qui, couplée à la température, détermine la phénologie chez notamment les insectes (BALE *et al.*, 2002). Dans un contexte de changement climatique, les phénophases des organismes, qui correspondent aux stades de développement et qui dépendent des variations climatiques, pourraient se voir perturbées, engendrant l'apparition de décalages phénologiques dans le temps chez les espèces (INOUYE *et al.*, 2000). Ces décalages correspondent à des changements dans le temps de l'apparition des phénomènes du cycle de vie d'un organisme. De nouveaux jeux de données, provenant d'études menées sur le long terme apportent des preuves de l'existence d'un décalage général (mais non systématique) des phénologies printanières des insectes vers des dates plus précoces, au niveau des régions tempérées et polaires, à cause des hausses thermiques (FORREST, 2016). Les conséquences directes de ces décalages phénologiques, dus aux changements climatiques, sont nombreuses et peuvent aller jusqu'à la disparition de certaines espèces (COHEN *et al.*, 2018). En effet, puisque ces décalages ne se font pas aux mêmes rythmes selon les taxons ou le niveau trophique, les espèces s'en retrouvent affectées différemment (DAMIEN & TOUGERON, 2019). Cette affectation est tributaire de la nature de l'interaction qu'il existe entre les deux espèces. Ce phénomène s'illustre très bien pour les relations couple proie-prédateur chez les espèces, dont le cycle de développement d'une espèce va dépendre de l'autre espèce. Si la phénologie de l'espèce prédatrice vient à se décaler à un rythme différent de celle de sa proie, les conséquences pour les deux espèces en seront tout aussi différentes. On parle alors d'asynchronie phénologique entre les deux espèces qui correspond à un non-appariement dans le temps d'une partie de leur cycle de développement (VISSER & GIENAPP, 2019 ; MAGLIANESI *et al.*, 2020). Ce phénomène est notamment observable chez les lépidoptères, pour lesquels la phénologie avance jusqu'à trois fois plus rapidement que celle des plantes (PARMESAN, 2007), en raison de mécanismes respectivement différents (VISSER & BOTH, 2005). DONOSO *et al.* (2016), ont montré que chez des lépidoptères bivoltins méditerranéens, des conditions plus arides en hiver entraînaient une diminution de la synchronie lépidoptères-fleurs au printemps, tout comme des conditions plus arides au printemps avec la génération estivale, dans une relation mutualiste plante-pollinisateur.

Ces asynchronies phénologiques ne sont pas sans conséquence sur les espèces. Elles peuvent s'exprimer le long d'un continuum, allant d'espèces fortement impactées où aucune des phénologies ne se chevauchent dans le temps, à très faiblement touchées, où ce chevauchement dans le temps reste important (MILLER-RUSHING *et al.*, 2010). Les conséquences seront d'autant plus fortes pour les espèces qui possèdent déjà un chevauchement étroit de leurs phénologies (HALBRITTER *et al.*, 2015 in POSLEDOVICH *et al.*, 2015). De telles asynchronies sont donc susceptibles d'impacter non seulement l'interaction existante entre les organismes, mais aussi la communauté, voire les écosystèmes à plus large échelle (KHAROUBA *et al.*, 2018). L'importance de l'impact des asynchronies phénologiques semble dépendre du niveau de spécialisation entre les espèces (MAGLIANESI *et al.*, 2020). La spécialisation

écologique est le degré de tolérance des espèces face à une gamme de conditions environnementales donnée (l'habitat, le climat, la nature des ressources alimentaires), celle-ci étant étroite chez les espèces spécialistes (CHMURA *et al.*, 2019). Cette spécialisation peut également se décliner au niveau phénologique, comme c'est le cas chez certains insectes qui vont se nourrir exclusivement d'un stade phénologique spécifique d'une plante (tels que les bourgeons, les fruits, les jeunes feuilles ; (POSLEDOVICH *et al.*, 2015). Contrairement aux espèces généralistes, les espèces spécialistes impliquées dans une interaction, telle qu'une relation symbiotique ou parasitaire, seront davantage impactées par l'apparition d'une asynchronie phénologique, ne possédant pas la capacité de changer aisément de ressources alimentaires (MAGLIANESI *et al.*, 2020), constituant en ce sens un bon exemple d'étude des impacts du changement climatique (FILZ & SCHMITT, 2015). Ici est présenté le cas de l'Azuré des mouillères, *Phengaris alcon* écotype « *alcon* », Denis &Schiffermüller, 1775, espèce de rhopalocère considérée vulnérable en Aquitaine (OAFS, 2019a), en danger critique d'extinction en Poitou-Charentes (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019) et avec un statut précaire en Limousin, du fait de populations en déclin et localisées. En plus de la dégradation, la disparition et du morcellement de ses habitats, causes principales du déclin de ses populations, le changement climatique pourrait avoir un impact non négligeable sur les populations de *Phengaris alcon*.

Inféodé aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, voire mésophiles dans certains secteurs du Pays basque et des Pyrénées, ce papillon présente un cycle de vie complexe, puisqu'il dépend à la fois de la présence de fourmis hôtes du genre *Myrmica* et d'une plante hôte, *Gentiana pneumonanthe* L., 1753, qui sont toutes les deux nécessaires au développement de la chenille. Cette spécificité fait de ce papillon une espèce particulièrement exigeante, à la fois d'un point de vue écologique et phénologique, puisque les larves, monophages, se nourrissent exclusivement des bourgeons/fleurs de *G. pneumonanthe*, qui dépend donc en partie du développement de sa plante hôte. Espèce assez rare en Nouvelle-Aquitaine (LEBLOND *et al.*, 2019), *Gentiana pneumonanthe* est une plante hémicryptophyte, vivace, caractéristique des formations herbacées sur sols humides plus ou moins acides (prairies et landes humides, tourbières…) que l'on retrouve de façon localisée. Sa floraison est tardive : elle s'étale de juillet à octobre. Peu de données existent sur la phénologie de *G. pneumonanthe* en lien avec des gradients de latitude, d'altitude et d'humidité. À 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 dans l'aire de la répartition des populations de *G. pneumonanthe*, affectaient négativement les populations de *Phengaris alcon*. Le changement climatique pourrait également avoir des conséquences sur la phénologie de cette plante dont la floraison dépendrait de l'humidité atmosphérique, des précipitations et des températures (CERRATO *et al.*, 2016). Par conséquent, en réponse au changement climatique (températures plus élevées au printemps et des sécheresses de plus en plus précoces), l'aire de répartition de *G. pneumonanthe* pourrait s'en trouver modifiée en Nouvelle-Aquitaine et sa floraison pourrait également devenir de plus en plus tardive. Ainsi, se pose la question de l'adaptation des populations de *P. alcon* face aux possibles changements de répartition et phénologiques de son unique plante hôte en Nouvelle-Aquitaine, en termes de répartition des populations et de maintien de la synchronie phénologique avec sa plante hôte. Un protocole a donc été mise en place depuis 2017 pour suivre les populations de *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon* sur 4 sites en Nouvelle-Aquitaine (1 site ajouté en 2021). Le suivi de ces populations a pour objectif de connaitre l'évolution de la phénologie des deux espèces et leurs dynamiques et de connaitre quels sont les paramètres notamment climatiques qui influencent leurs différentes phases de développement.

Dans la première partie de ce chapitre, les effets du changement climatique sur la répartition de *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon* en Nouvelle-Aquitaine sont évalués pour les différents

scénarios climatiques du GIEC, à court, moyen et long terme à l'aide de modèles corrélatifs de répartition. Pour les deux espèces, une diminution de la proportion d'habitats favorables est attendue à moyen et long terme avec un effet négatif plus important pour le scénario le plus pessimiste et avec une occupation dans le futur de zones refuges telles que les massifs montagnards (dans les Pyrénées, en Limousin). *Phengaris alcon* étant une espèce dépendante de deux hôtes, il est supposé que ses populations en seront d'autant plus impactées. Dans une seconde partie, les effets climatiques sur la phénologie des deux espèces, à l'échelle locale et sur les quatre dernières années, sont étudiés. Les insectes montrant des réponses plus importantes et plus rapides aux changements climatiques que d'autres groupes taxonomiques (PARMESAN, 2007 ; STOECKLI *et al.*, 2012), l'hypothèse émise est l'apparition d'une asynchronie phénologique des populations de *Phengaris alcon* avec celle de sa plante hôte, d'intensité variable selon les régions, avec une période de vol du papillon devenant de plus en plus précoce et une floraison de sa plante hôte de plus en plus tardive, entrainant ainsi des impacts qualitatifs (positionnement des œufs sur la plante hôte), et quantitatifs (nombre d'œufs pondus) sur les populations de *Phengaris alcon*.

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 Zone 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 plus ou moins importantes de *G. pneumonanthe* et d'une répartition spatialement équilibrée dans la région. 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). Peu de sites réunissaient l'ensemble de ces critères.

En 2021, ce sont au total cinq sites qui sont étudiés pour les suivis de *P. alcon* et *G. pneumonanthe* en Nouvelle-Aquitaine (Fig. 91, Tab. XXII).

- 2 sites en Gironde : ces deux sites sont constitués tous les deux d'une végétation de type lande humide relevant de *l'Ulici minoris – Ericenion ciliaris* mais à la physionomie différente du fait d'une gestion différente et encadrée par des aspects réglementaires (nécessité d'avoir une végétation ne dépassant pas une certaine hauteur). L'un, situé sur un terrain d'un aérodrome, présente une végétation plutôt rase alors que l'autre, situé sous une ligne haute-tension, présente une végétation plus haute et plus fermée dominée par *Molinia caerulea*. Ces deux sites sont intégrés depuis 2016 et 2018 respectivement.
- 2 sites dans les Pyrénées-Atlantiques : l'un est situé à 840 m d'altitude et présente une végétation de type tourbière en mosaïque avec une lande humide ; l'autre site d'étude se situe au Pays basque, à 146m d'altitude et est constitué d'une végétation de landes humides relevant de *l'Ulici minoris – Ericenion ciliaris* en mosaïque avec une pelouse acidiphile thermo-atlantiques. Ces deux sites sont intégrés au programme depuis 2016.
- 1 site dans la Vienne, intégré au programme en 2021. Il se situe au sein de la réserve naturelle du Pinail et est soumis à une gestion constante depuis plusieurs années (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019).



Tab. XXII. Caractéristiques des sites étudiés dans le cadre du suivi de P. alcon.

Code site	AEROD	POUCH	PLANZ	ELLOR	PINAIL
Dénomination	Aérodrome de Bordeaux-Léognan-Saucats	Lande de Pouchau	Plateau d'Anzé	Ellorimendi	RNN du Pinail
Dép.	33	33	64	64	86
Commune	Léognan/Martillac	Saucats	Laruns	Mouguerre	Vouneuil-sur-Vienne
Superficie	15 ha	1.67 ha	1 ha	0.8 ha	20 ha
Statut	/	/	/	Site CEN	RNN
Propriétaire/Gestionnaire	Département de la Gironde/Aérodrome/Communauté de communes de Montesquieu	Privé/RTE - CEN Nouvelle-Aquitaine	Commune de Laruns	Privé géré par le CEN Nouvelle-Aquitaine	Etat
Station météo	Oui	Oui	2017-2020	Oui	Oui
Structure	Cistude Nature	Cistude Nature	CEN Nouvelle-Aquitaine	CEN Nouvelle-Aquitaine	RNN du Pinail
Type de gestion	Fauche/broyage	Fauche/broyage	Brûlis ponctuel/pâturage ponctuel	Fauche	Fauche/Pâturage/Brûli
Altitude	54	61	840	146	137
Type de végétation	Lande mésohygrophiles de l'Ulici minoris – Ericenion ciliaris	Lande mésohygrophile de l'Ulici minoris – Ericenion ciliaris	Lande mésohygrophile et végétations de tourbière	Lande mésohygrophile de l'Ulici minoris – Ericenion ciliaris/ Pelouse acidiphile thermo-atlantique	Lande mésohygrophile
Physionomie végétation	Végétation rase, ouverte (présence de sol nu)	Végétation haute, fermée (présence de litière importante)	Végétation ouverte	Végétation rase, ouverte	Végétation rase à haute selon les quadrats
Densité de gentianes (nb pieds/m²)	0.15 pieds.m^{-2} (en 2018)	0.02 pieds.m^{-2} (en 2017)	0.14 pieds.m^{-2} (en 2018)	0.09 pieds.m^{-2} (en 2018)	NC





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

Fig. 91. Situation géographique des sites d'études validés pour les suivis de P. alcon et G. pneumonanthe.

4.2.2 Matériel biologique

De répartition eurasiatique, l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon écotype « alcon »*, Denis & Schiffermüller, 1775) est une espèce de papillon inféodée aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, voire mésophiles dans certains secteurs du Pays basque et des Pyrénées. Considéré comme vulnérable en Aquitaine (OAFS, 2019a), en danger critique d'extinction en Poitou-Charentes (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019), avec un statut précaire en Limousin du fait de populations en déclin et très localisées, celles-ci apparaissent très fragmentées en Nouvelle-Aquitaine et semblent déconnectées les unes des autres du fait principalement de la dégradation, de la disparition et du 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. Il dépend à la fois de la présence de fourmis hôtes (principalement *Myrmica scabrinodis, M. ruginodis* ou *M. rubra*) et d'une seule plante-hôte connue en Nouvelle-Aquitaine, la Gentiane des marais (*Gentiana pneumonanthe* Linné, 1753), qui sont nécessaires au développement de la chenille.

Espèce présente dans une grande partie de la France, en plaine comme en montagne, les populations de *Gentiana pneumonanthe* restent localisées et tendent à devenir de plus en plus rares. Elle est considérée comme assez rare en Nouvelle-Aquitaine (LEBLOND *et al.*, 2019). C'est une plante hémicryptophyte, vivace, que l'on retrouve de façon localisée, dans des landes mésophiles à hygrophiles ou zones tourbeuses à paratourbeuses. Inféodée à des milieux humides de plus en plus menacés ou détruits (assèchement, apport d'engrais, fermeture du milieu, etc.) l'avenir de sa répartition pose donc question. Chaque pied de *G. pneumonanthe* se compose de une à une dizaine de tiges dressées, pouvant atteindre jusqu'à 60 cm de haut. Chaque tige peut comporter des fleurs bleues (1 à 20 fleurs) ou rester à l'état végétatif. Sa floraison est tardive : elle s'étale de juillet à octobre avec un pic de floraison généralement d'août à fin septembre et peut être qualifiée de presque automnale. Comme la majorité des autres espèces de gentianes bleues, *G. pneumonanthe* présente des mouvements marqués de ses corolles en réponses à des stimuli externes comme la luminosité, la température, la couverture nuageuses, l'humidité relative de l'air, la radiation solaire ainsi que la fécondation des fleurs (KOZUHAROVA & ANCHEV, 2006). Sa pollinisation est principalement entomophile et dans de rares cas se produit une autopollinisation (PETANIDOU *et al.*, 1995 ; PETANIDOU *et al.*, 2001). Sa dispersion est principalement barochore.

En Nouvelle-Aquitaine, *G. pneumonanthe* constitue l'unique plante hôte de *P. alcon* écotype « *alcon* ». Dès leur émergence, les femelles de *P. alcon* vont pondre des œufs préférentiellement au niveau des bourgeons et des fleurs, 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 supposé optimiser les chances de survie des larves puisque les trois premiers stades larvaires s'effectuent dans les fleurs de *G. pneumonanthe* (DUPONT, 2010). Au bout de la troisième mue, la chenille se laisse tomber au sol et est récupérée et adoptée par des fourmis du genre *Myrmica*. Les chenilles passent l'hiver dans la fourmilière où elles vont en partie s'attaquer aux larves, aux œufs ou aux nymphes de ses hôtes. Une fourmilière peut héberger jusqu'à 10 chenilles (LAFRANCHIS *et al.*, 2015) : une partie d'entre elles se développeront en 10 mois, et les autres y resteront près de deux ans. La nymphose se déroule tôt le matin avant que les fourmis ne soient trop actives (Fig. 92, Fig. 93).



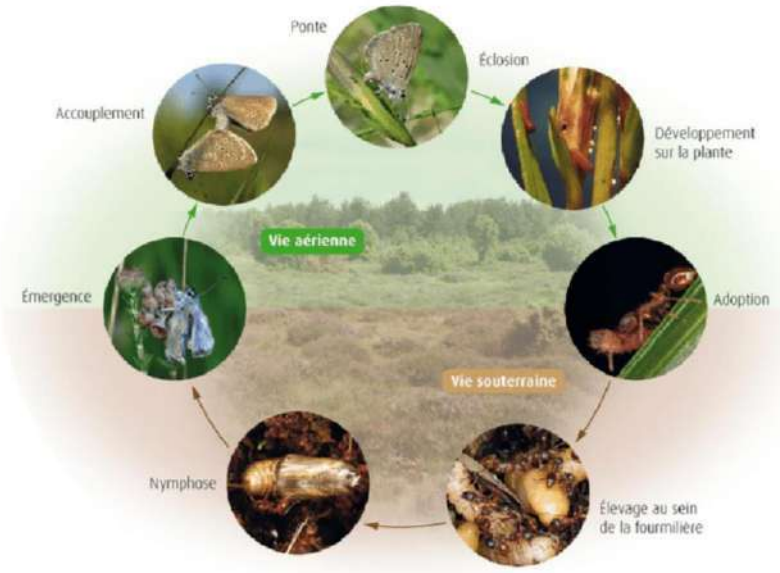


Fig. 92. Cycle de vie de l'Azuré des mouillères (Phengaris alcon alcon) (OFFICE POUR LES INSECTES ET LEUR ENVIRONNEMENT, 2013).



Fig. 93. De gauche à droite, Gentiana pneumonanthe, imago de Phengaris alcon, chenille de Phengaris alcon.

4.2.3 Données de présence

Les données de présence utilisées pour produire les cartes de modélisation de *Phengaris alcon* proviennent de l'observatoire de la Faune Sauvage de Nouvelle-Aquitaine (observatoire-fauna.fr). La description et le traitement préalable de ces données sont décrits dans le chapitre 3. En ce qui concerne les données de présence de *Gentiana pneumonanthe*, les données utilisées sont celles provenant de l'Observatoire de la Biodiversité Végétale en Nouvelle-Aquitaine (obv-na.fr). La description et le traitement de ces données sont eux décris dans le chapitre 1 et les tomes précédents du programme les sentinelles du climat (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a).

4.2.4 Variables environnementales

- **Cartes de modélisation**

Les variables environnementales utilisées pour l'établissement des cartes de modélisation de *Phengaris alcon* et leur traitement sont décrits dans le chapitre 3 et pour celles utilisées pour l'établissement des cartes de modélisation de *Gentiana pneumonanthe*, se reporter au chapitre 1 et aux tomes précédents de Sentinelles du climat (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a).

- **Caractérisation du macroclimat des sites d'études**

L'ensemble des traitements statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio version 4.0.4 (R Core Team 2021) et basés sur un seuil d'erreur α=0.05.

Afin de caractériser la signature climatique des sites d'études (excepté le site dans la Vienne) et les comparer, les données météorologiques provenant du modèle ALADIN 52 (CNRM, 2014) ont été utilisées. Ces données présentent l'avantage d'être totalement disponibles depuis 1950 jusqu'à 2006, et prédites jusqu'à 2100 à une résolution de 8x8 km. Ces données ont été étudiées sur la période 1991-2021. Il est en effet recommandé par Météo-France, pour ce type de données climatiques, d'étudier les moyennes sur des périodes de 30 ans pour « lisser » la forte variabilité interannuelle aléatoire et naturelle, qui peut masquer les signaux des changements climatiques (OUZEAU *et al.*, 2014).

Les quatre sites sont localisés au sein de trois mailles différentes, POUCH et AEROD étant disposés dans une même maille en raison de leur proximité géographique. Une classification hiérarchique basée sur une métrique euclidienne a été réalisée sur les données mésoclimatiques (données provenant des stations météorologiques) de chaque site et chaque année. Le package 'Factoshiny' a été utilisé pour réaliser cette classification (VAISSIE *et al.*, 2021).

Une sélection préalable des différentes variables climatiques disponibles a été réalisée à l'aide de corrélations de Spearman, basées sur un seuil de coefficient de Spearman rs=0.80 et rs=-0.80 dans le but d'éliminer les variables fortement autocorrélées. Trois variables ont ainsi été sélectionnées, comprenant la température moyenne, l'humidité relative moyenne et la pluviométrie totale. Toutefois, les variables de températures minimales et maximales ont été conservées en raison de l'importance du facteur température pour l'étude phénologique chez les insectes, ou chez *G. pneumonanthe* d'après la littérature.

Les médianes de ces cinq variables climatiques de 1991 à 2020 ont été testées entre les trois mailles par des tests de comparaison de médiane, non paramétrique, de Kruskal-Wallis, après vérification de la non-normalité des données par des tests de Shapiro-Wilk. Des tests *a posteriori* de Nemenyi ont été réalisés pour différencier les groupes significativement différents.

- **Mises en relation des données climatiques et phénologiques**

L'ensemble des traitements statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio version 4.0.4 (R Core Team 2021) et basé sur un seuil d'erreur α=0.05.

Afin de tester s'il existe un lien entre les dates de début de bourgeonnement ou de début de floraison de *G. pneumonanthe* et le climat, les données mésoclimatiques issues des stations météo ont été utilisées, ces données permettant une étude plus fine que les données macroclimatiques.

Chaque site étudié dispose de sa propre station météorologique (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a) qui enregistre température, humidité relative et point de rosée toutes les heures. Les stations météorologiques ont été posées le 11/07/2016 sur le site AEROD, le 18/07/2016 sur ELLOR, le 18/08/2017 sur PLANZ et le 01/06/20218 sur POUCH.

Suite à des pannes de matériel, de vol ou de conditions extrêmes, il peut arriver que des données soient manquantes. C'est notamment le cas pour PLANZ en 2018 et en 2020. Si des stations proches appartenant au réseau météorologique du programme les sentinelles du climat ne présentent pas de différence significative dans les données qui précèdent les données manquantes, celles-ci peuvent être reconstituées en utilisant les données par heure de la station similaire. Ceci n'étant pas le cas pour PLANZ et POUCH, les données n'ont donc pas été remplacées.

Différentes variables climatiques ont été calculées à partir des paramètres climatiques bruts par heure : la moyenne quotidienne, le minimum et maximum quotidien pour la température, le point de rosée et l'humidité relative.

Les degrés-heure de croissance (DHC, entre 10°C et 35°C) ont été calculés en utilisant la formule suivante :

$$DHC = \frac{(T - T_{baseMin})}{24}$$

$DHC=0$ si $T<T_{baseMin}$ ou $T>T_{baseMax}$

Avec T, la température horaire en °C ; $T_{baseMin}$, la température de base minimale à 10°C pour le calcul des DHC ; $T_{baseMax}$, la température de base maximale égale à 35°C pour le calcul des DHC.

Les degrés-jour de croissance (DJC) ont ainsi été calculés en sommant les DHC par jour. Les DJC sont une mesure de l'accumulation de la chaleur dans le temps, pour des températures comprises entre des seuils (i.e $T_{baseMin}$ et $T_{baseMax}$; CAYTON *et al.*, 2015). Cette métrique a d'ailleurs été utilisée comme lien entre la phénologie chez les espèces et les changements climatiques (NUFIO *et al.*, 2010) puisqu'elle caractérise l'accumulation d'énergie nécessaire au développement des organismes, comme pour la transition d'un stade œuf à un stade chenille pour les lépidoptères par exemple. Pour les DJC, les températures de base minimale et maximale ont été fixées respectivement à 10°C et 35°C car il s'agit de la plage thermique principale permettant le développement de la faune et de la flore. Les températures au-delà de 35°C correspondent à la plage thermique létale pour les organismes.

Les variables climatiques associées aux températures, points de rosées et humidités relatives ont été moyennées et les DJC ont été sommés par saison (automne : septembre à novembre de l'année N-1 ; hiver : décembre de l'année N-1 à février de l'année N ; printemps : mars à mai de l'année N ; été : juin à août de l'année N) pour les mettre en relation avec les données de phénologie.



Ainsi, des données sont manquantes pour les saisons des sites suivants : PLANZ, toutes les saisons en 2018, printemps et été 2020, automne et hiver 2018 pour POUCH, ces données, incomplètes sur certaines saisons n'ont donc pas été prises en compte dans les analyses.

4.2.5 Modélisation avec le package Biomod2

Les analyses réalisées pour la modélisation *concernant Phengaris* alcon sont décrites dans le chapitre 3 et celles réalisées pour la modélisation concernant *Gentiana pneumonanthe* sont décrites dans le chapitre 1 et les tomes précédents du programme les sentinelles du climat (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a).

4.2.6 Suivi sur le long terme des effets du changement climatique sur les populations

Tous les deux ans, un recensement des pieds de *G. pneumonanthe* est réalisé sur tous les sites afin d'actualiser et d'évaluer l'évolution de leur répartition. 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.).

La phénologie de *G. pneumonanthe* et le nombre de ponte de *P. alcon* sont suivis au niveau de deux quadrats permanents de 100 m² qui ont été préalablement sélectionnés et positionnés sur chaque site (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b). La méthodologie de suivis consiste à recouper ces quadrats en 25 sous-quadrats de 4m² afin de faciliter le comptage des pieds de *G. pneumonanthe* et d'éviter les doubles comptages (Fig. 94). 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 et pour chaque hampe, le nombre de bourgeons, de fleurs et de fruits sont notés ainsi que le nombre d'œufs de *Phengaris alcon* en fonction de leur position sur la plante (feuilles, tiges ou fleurs/bourgeons).

L'observateur peut annoter toute remarque jugée pertinente sur la phénologie de *G. pneumonanthe* ou tout autre élément (observation de hampes sèches par exemple).

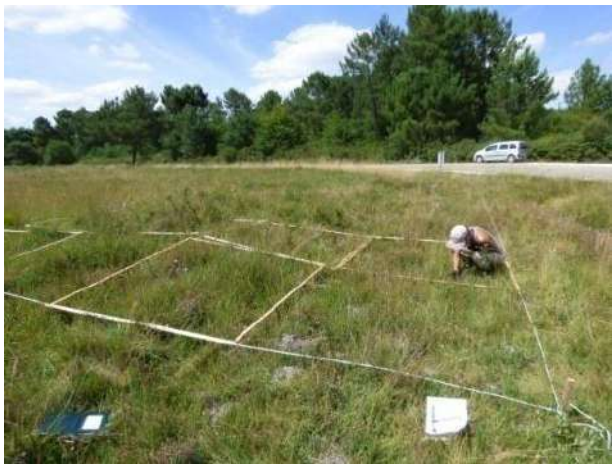


Fig. 94. Illustration de la méthode de relevé pour les suivis de P. alcon et de G. pneumonanthe. © Justine Poujol.

Chaque quadrat de 100m² est suivi une année sur deux (Fig. 95) afin d'éviter les impacts du sur-piétinement sur le milieu et les espèces. La fréquence des suivis est un passage par semaine, en

privilégiant les mêmes dates d'une année sur l'autre (1 à 3 jours de décalage maximum). Les suivis débutent une semaine avant la date de première floraison de *G. pneumonanthe* connue sur le site ou avant la date de première émergence de *P. alcon* si celle-ci est antérieure à la date de première floraison. Les suivis se terminent à la fin du vol de *P. alcon*, c'est-à-dire dès lors que plus aucun individu n'est observé (dans des conditions météorologiques favorables d'observations).

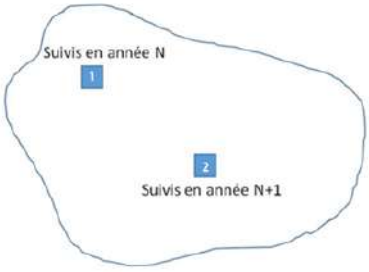


Fig. 95. Illustration du système rotatoire pour les suivis de P. alcon et de G. pneumonanthe.

Afin de s'assurer de la viabilité des pontes de *P. alcon*, un suivi de la présence de nids de *Myrmica* à l'intérieur ou à proximité immédiate des quadrats de 100m² est réalisé. La méthodologie de suivis reprend en partie le protocole issu du Plan National d'Actions en faveur des *Maculinea*, (KAUFMANN *et al.*, 2014). Cela consiste à déposer au centre de chaque sous-quadrat, un appât composé de miel et de rillettes de saumon au centre d'un carré bristol (Fig. 96), soit un total de 25 appâts, et à vérifier la présence de *Myrmica* pour chaque appât, la détermination jusqu'à l'espèce n'étant pas nécessaire dans le cadre de ce suivi. Une première vérification est donc effectuée 30min après la pose du premier appât et un second relevé est effectué 1h après le premier relevé du premier appât. Les relevés des différents appâts se réalisent dans l'ordre de pose des appâts. Les appâts positifs à la présence de *Myrmica* sont alors renseignés. Ces relevés doivent être effectués à une température comprise entre 17 et 22°C qui semble être la gamme de températures idéale pour l'ensemble des espèces de fourmis du territoire français (KAUFMANN *et al.*, 2014). Une mesure de la température au sol et à l'ombre est donc réalisée avant la pose du premier appât afin de s'assurer des bonnes conditions d'application du protocole. Si les nids de *Myrmica* sont facilement observables sur l'ensemble du quadrat, il est possible de remplacer le suivi par appât par la notation de l'emplacement des nids au sein des sous-quadrats.



Fig. 96. Myrmica sabuleti sur un des appâts utilisés lors de l'inventaire des espèces de fourmis. © Christal Robert.

4.2.7 Estimation des phénophases et relation avec les données mésoclimatiques

L'ensemble des traitements statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio version 4.0.4 (R CORE TEAM 2021) et basé sur un seuil d'erreur α=0.05.

À chaque passage, la phénologie de chaque pied de *G. pneumonanthe* est mesurée à partir du nombre de bourgeons, de fleurs et de fruits permettant d'attribuer un stade phénologique à chaque pied. Cinq stades phénologiques peuvent être définis (Tab. XXIII) (CBNSA, 2017) :

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

Les stades « début de bourgeon » et « début de floraison » étant les stades préférentiels des femelles de *P. alcon* pour pondre, seuls ces stades sont considérés pour les analyses suivantes. À partir de ces données, des estimations des dates de début de ces phénophases ont été réalisées à partir d'un estimateur statistique développé par PEARSE *et al.* (2017) qui utilise une distribution de Weibull pour estimer le début d'une phénophase et qui semble être le meilleur modèle pour estimer le début de floraison (TAYLOR, 2019). Cette méthode a été utilisée à travers le package 'Phenesse', qui permet de générer une estimation précise du jour de début de phénophase (BELITZ *et al.*, 2020). L'estimation a été calculée au 5ème centile, correspondant à 5% de la population ayant atteint le stade phénologique considéré, car il s'agit du centile qui offre l'estimation la plus précise pour ce modèle (LI *et al.*, 2021).

En ce qui concerne la phénologie de *P. alcon*, elle est mesurée à partir des observations des imagos réalisées sur le site lors des passages pour le suivi des œufs et de *Gentiana pneumonanthe*. Le début de vol du papillon correspond à la date de première observation d'imago sur le site et la fin de vol est déterminée comme étant la date à laquelle le dernier imago a été observé. Cette méthode de mesure de la phénologie est très couramment utilisée (BELITZ *et al.*, 2020), elle présente notamment l'avantage d'une investigation plus ou moins rapide sur le terrain. La durée de vol a été calculée à partir des dates de début et fin de vol et correspond à la période comprise entre ces deux dates (exprimée en nombre de jours). La synchronie phénologique entre les deux espèces est étudiée à travers la différence, en nombre de jours, qu'il existe entre le début de vol du papillon et le début de bourgeonnement de se plante hôte.

Tab. XXIII. Liste des phénophases étudiées associés à leur méthode d'estimation/mesure, unité d'expression.

Espèce	Phénophases	Méthode(s) d'estimation/mesure	Unité	Précision de la mesure
Gentiana pneumonanthe	Début de bourgeonnement	Date des 5% des individus en bourgeon estimée par une distribution de Weibull.	Jour calendaire	Jour
Gentiana pneumonanthe	Début de floraison	Date des 5% des individus en début de floraison estimée par une distribution de Weibull	Jour calendaire	Jour
Phengaris alcon	Début de vol	Date de première observation d'imagos	Jour calendaire	Jour
Phengaris alcon	Fin de vol	Date de dernière observation d'imagos	Jour calendaire	Jour

Phengaris alcon	Durée de vol	Durée entre la première observation et la dernière observation d'imagos	Nombre de jours	Jour
Phengaris alcon	Synchronie	Différence entre le début de vol et le début de bourgeons	Nombre de jours	Jour

Afin d'étudier les paramètres qui agissent sur l'apparition des phénophases chez *G. pneumonanthe*, une mise en relation avec les données mésoclimatiques a été effectuée. Les données climatiques utilisées sont celles issues des stations météorologiques installées sur les sites d'étude, permettant une étude plus fine du climat que les données macroclimatiques (données modèle ALADIN 52).

Afin d'exclure les variables les plus autocorrélées entre elles, une première sélection des variables a été réalisée à l'aide de corrélations de Spearman, basées sur un seuil de coefficient de Spearman rs=0.80 et rs=−0.80. Cela a conduit à la sélection des variables suivantes : températures minimales, températures maximales, humidités relatives moyenne et maximales. Bien que la température moyenne soit fortement corrélée à d'autres variables, celle-ci a été tout de même conservée en raison de l'importance du facteur température pour l'étude phénologique chez les insectes ou chez *G. pneumonanthe* d'après la littérature. L'association entre les dates de début de bourgeonnement et début de floraison chez *G. pneumonanthe* avec les variables climatiques moyennées par saison, a été testée à l'aide de corrélations de Spearman.



4.3 Résultats

4.3.1 Répartitions futures de Phengaris alcon et de Gentiana pneumonanthe

À partir de données environnementales préalablement sélectionnées, les répartitions futures de *Phengaris alcon* et de *Gentiana pneumonanthe* ont été modélisées et représentées selon les trois scénarios du GIEC (rcp2.6, rcp4.5 et rcp8.5) et à trois horizons différents (H1, H2 et H3) (Fig. 97, Fig. 98, Fig. 99).

Selon le scénario le moins pessimiste RCP2.6, les modèles prédisent un maintien des conditions climatiques favorables à *P. alcon* dans le massif Pyrénéen et des gains majoritairement dans le nord de la région Nouvelle-Aquitaine (Limousin, Poitou-Charentes) pour les trois horizons, ainsi que des gains au niveau du triangle landais à l'horizon H1 (Fig. 97.a). Cette même observation est réalisée pour sa plante hôte *Gentiana pneumonanthe* dont les modèles prédisent un maintien des conditions climatiques favorables à cette espèce, voire des gains au niveau du triangle landais, des Pyrénées et du Limousin mais seulement pour l'horizon H1 (taux d'évolution régional de 4.84%). En effet, pour les horizons H2 et H3, une régression des zones favorables pour *G. pneumonanthe* semble se dessiner (taux d'évolution régional : −36.15% et −19.5%, pour H2 et H3, respectivement) avec tout de même un maintien dans les zones de présence (Fig. 97.b).

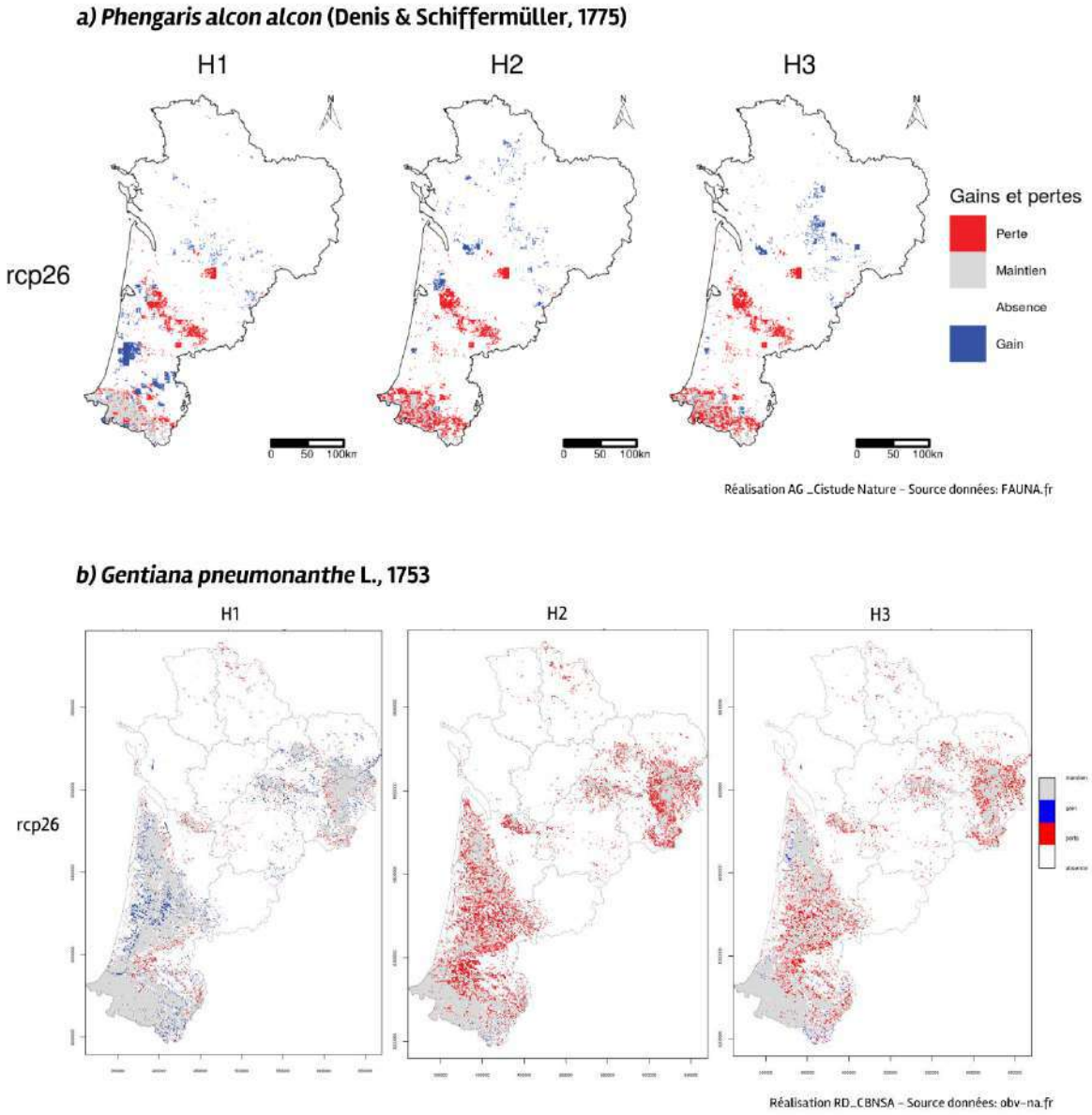
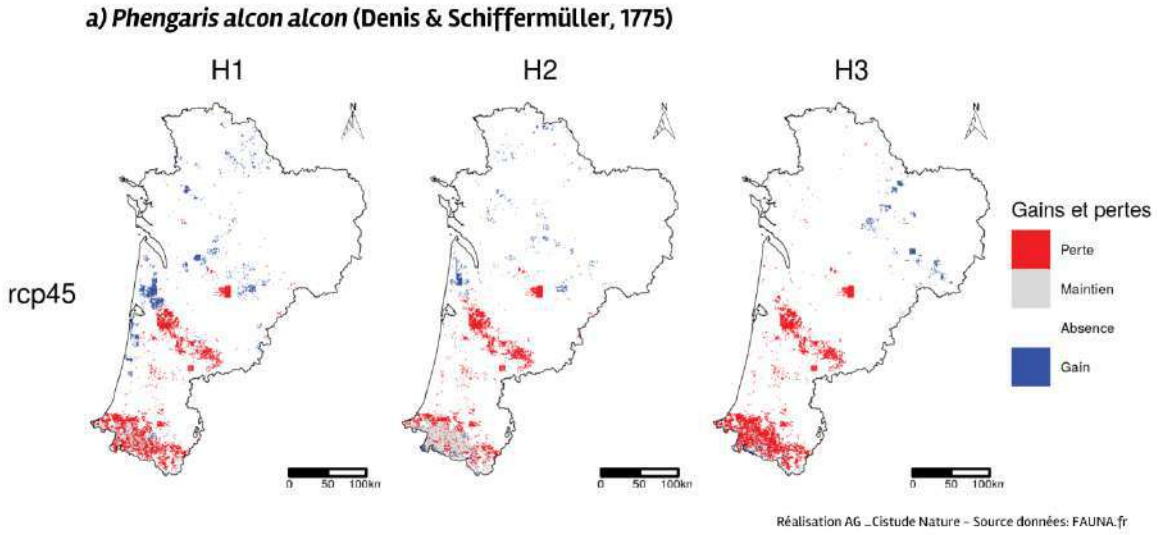


Fig. 97. Évolution de la répartition régionale entre l'actuel et le scénario RCP2.6 du GIEC pour a) Phengaris alcon alcon (© Cistude Nature – Chapitre 3) et b) Gentiana pneumonanthe (© CBNSA - Chapitre 1) pour l'horizon H1 : 2020-2050, l'horizon H2 : 2050-2070 et l'horizon H3 : 2070-2100.

D'après le scénario intermédiaire RCP4.5, pour l'ensemble des trois horizons, les modèles prédisent majoritairement une perte de zones aux conditions climatiques favorables pour les populations de *P. alcon* au niveau du massif pyrénéen, du triangle landais et en Dordogne mais des gains au nord de la région, principalement en Poitou-Charentes et au nord-ouest du triangle landais pour les horizons H1 et H2 et en Limousin pour l'horizon H3 (Fig. 98.a). Les prédictions rejoignent donc celles faites selon le scénario RCP2.6 mais de manière plus intense. Quant à la répartition de *G. pneumonanthe* sous le scénario RCP4.5, le maintien de zones favorables à ses populations à l'horizon H1, voire l'augmentation à l'horizon H2 au niveau du Limousin et du massif pyrénéen, semblent prédominés (Fig. 98.b). À contrario à l'horizon H3, les modèles prédisent majoritairement une perte de zones favorables aux populations de *Gentiana pneumonanthe* avec toutefois un gain à l'est du massif pyrénéen.



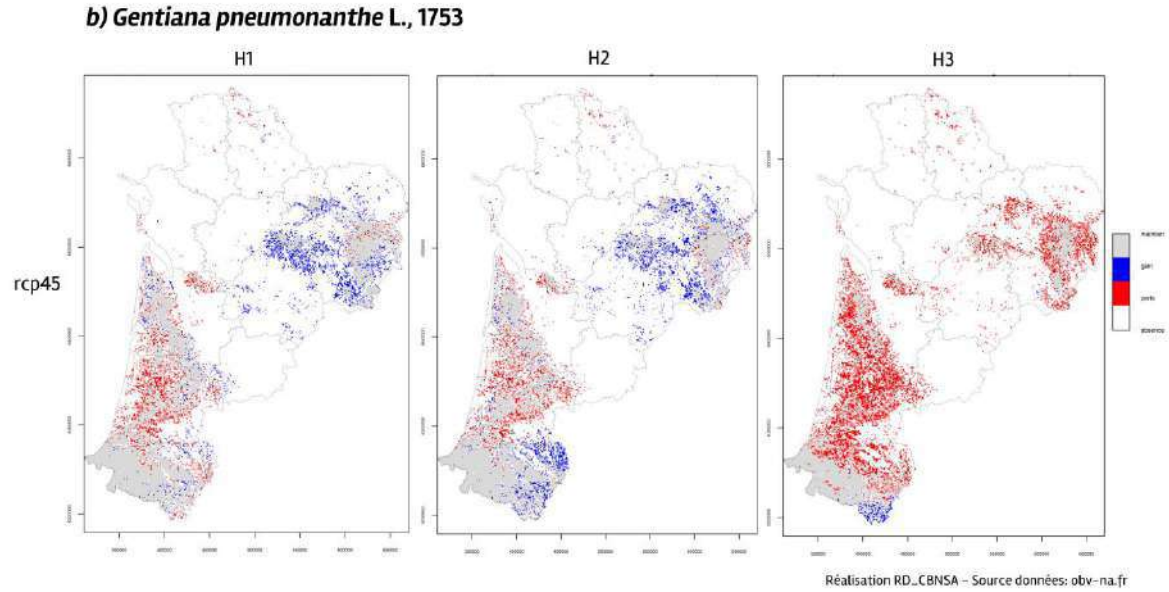


Fig. 98. Évolution de la répartition régionale entre l'actuel et le scénario RCP4.5 du GIEC pour a) Phengaris alcon alcon (© Cistude Nature – Chapitre 3) et b) Gentiana pneumonanthe (© CBNSA - Chapitre 1) pour l'horizon H1 : 2020-2050, l'horizon H2 : 2050-2070 et l'horizon H3 : 2070-2100.

Le même schéma se trouve sous le scénario RCP8.5 pour *P. alcon* avec une perte prédominante sur le maintien des conditions climatiques favorables aux populations à l'échelle régionale et un gain minoré au niveau Limousin et Poitou-Charentes par rapport aux deux autres scénarios (Fig. 99.a). En ce qui concerne la répartition de *G. pneumonanthe* sous ce scénario, il est prédit majoritairement une perte et ce pour tous les horizons (taux d'évolution : -11.9%, -14.84%, -62.34% pour H1, H2 et H3 respectivement). Il est toutefois prédit un gain dans la zone est du massif pyrénéen aux horizons H2 et H3 (Fig. 99.b).

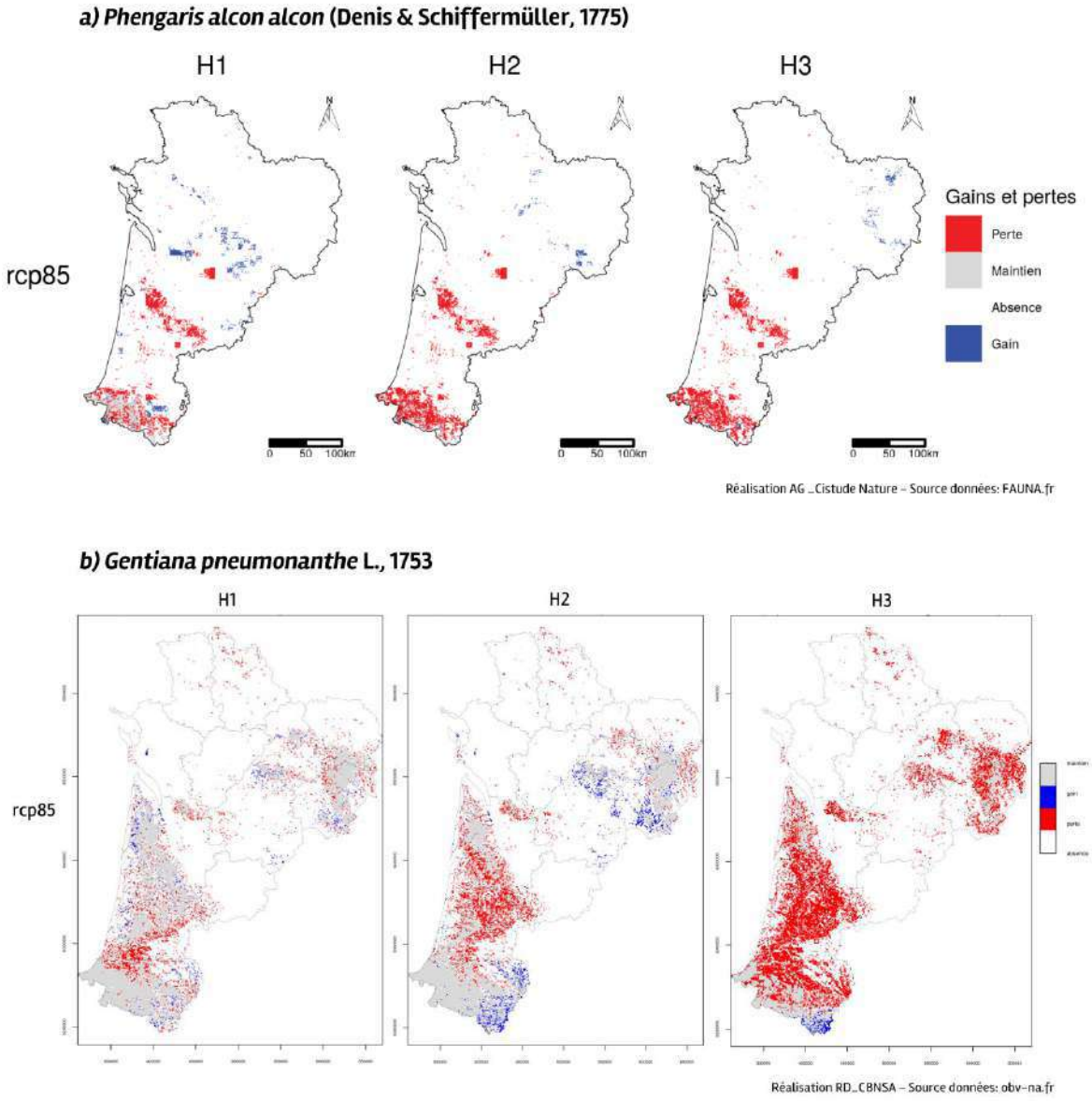


Fig. 99. Évolution de la répartition régionale entre l'actuel et le scénario RCP8.5 du GIEC pour a) Phengaris alcon alcon (© Cistude Nature – Chapitre 3) et b) Gentiana pneumonanthe (© CBNSA - Chapitre 1) pour l'horizon H1 : 2020-2050, l'horizon H2 : 2050-2070 et l'horizon H3 : 2070-2100.

4.3.1 Caractérisation et comparaison du macroclimat des sites d'études

L'analyse des données mésoclimatiques a permis de distinguer quatre groupes avec des valeurs de dissimilarité allant de 20 à 45%. Les paramètres responsables de cette dissimilarité sont principalement les températures maximales et minimales en été ainsi que l'humidité relative minimale et moyenne en été. Les sites POUCH et AEROD sont inclus dans un même groupe alors que les deux autres sites, PLANZ et ELLOR, sont suffisamment différents pour appartenir à des groupes distincts. Les données mésoclimatiques saisonnières des sites POUCH et AEROD de chaque année sont les plus similaires entre elles (dissimilarité < 5%), étant toutes comprises dans un même groupe. Seule l'année 2019 du site PLANZ n'est pas regroupée avec les autres années, formant deux groupes distincts (Fig. 100).

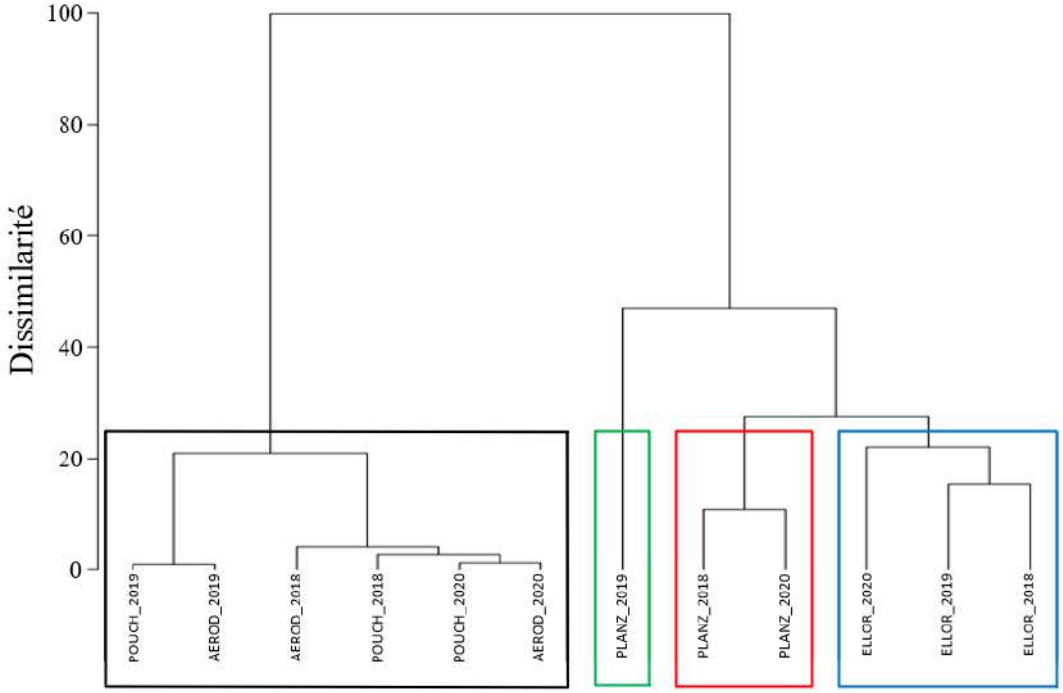


Fig. 100. Classification hiérarchique basée sur une métrique euclidienne, donnant la dissimilarité (en %) entre chacun des quatre sites (POUCH, AEROD, PLANZ, ELLOR) pour les trois années de suivi de 2018 à 2020, selon les données mésoclimatiques moyennées par saison, en excluant les données saisonnières incomplètes.

Une analyse du climat des secteurs où se situent les sites (excepté PINAIL), utilisant les données du modèle ALADIN 52 (CNRM, 2014) (données macro-climatiques), a permis de mettre en évidence une distinction des sites entre eux en termes de températures et d'humidité relative (Fig. 101). Les trois mailles se distinguent donc à l'échelle macroclimatique selon plusieurs variables. La moyenne des températures mensuelles est différente entre chaque maille. Elle est la plus faible pour PLANZ et la plus forte pour ELLOR (respectivement 8.48 ± 5.48°C et 14.21 ± 4.57°C, Test de Kruskal-Wallis, χ^2_2=180.84, p<0.0001, Fig. 101.A). Les températures mensuelles minimales répondent de la même manière, avec une valeur moyenne de 5.59 ± 5.13°C pour PLANZ et 10.77 ± 4.32°C pour ELLOR (Test de Kruskal-Wallis, χ^2_2=165.46, p<0.0001). La moyenne des humidités relatives mensuelles suit la tendance inverse pour les trois mailles. Elle est la plus faible pour ELLOR avec 77.89 ± 5.63%, et la plus forte pour PLANZ (83.72 ± 5.13, Test de Kruskal-Wallis, χ^2_2=164.29, p<0.0001, Fig. 101.C.).

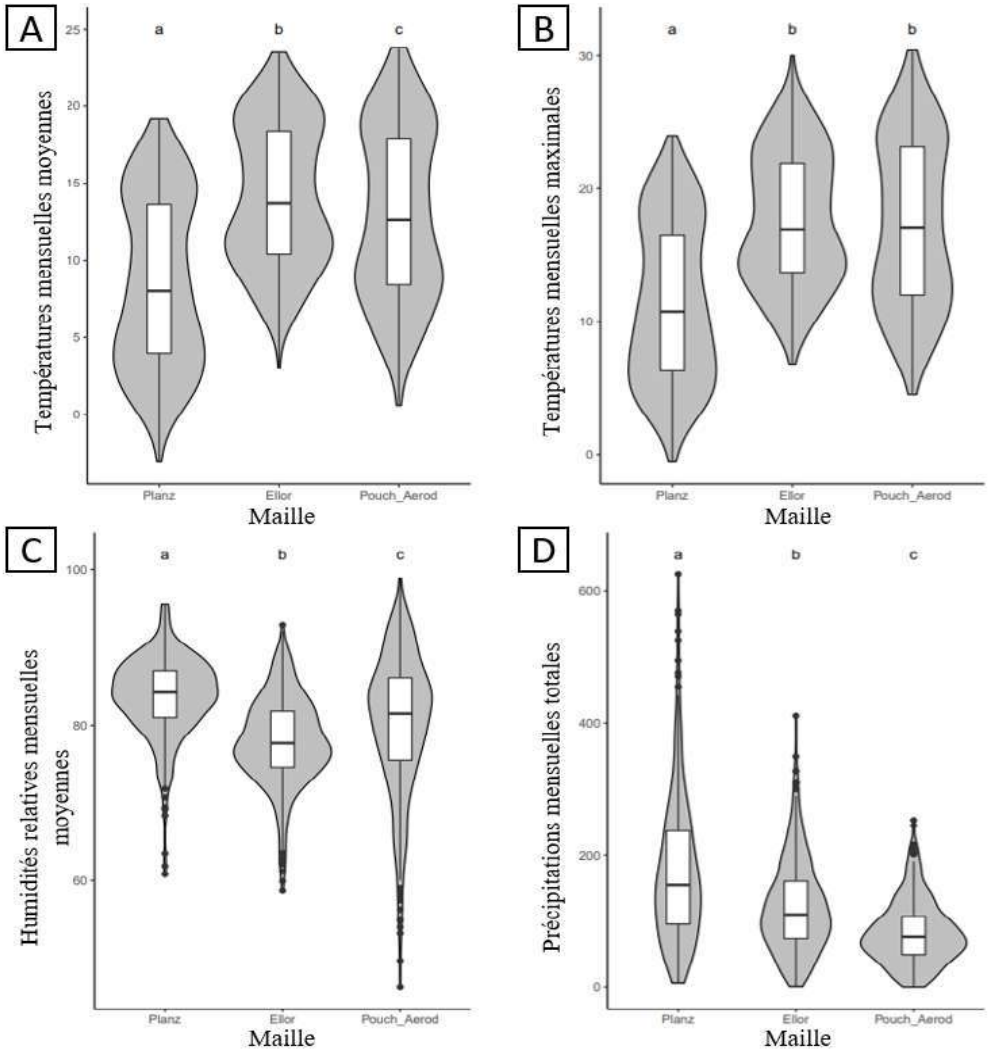


Fig. 101. Boxplots avec diagramme en violon des variables macroclimatiques mensuelles entre 1991 et 2020, comprenant les températures mensuelles moyennes en °C (A), les températures mensuelles maximales en °C (B), les humidités relatives mensuelles moyennes en % (C) et les précipitations mensuelles totales en mm (D) selon les trois mailles PLANZ, ELLOR et POUCH-AEROD. Les résultats des tests a posteriori de Nemenyi, suite aux tests de Kruskal-Wallis pour la comparaison des trois mailles pour chacune des variables macroclimatiques, sont modélisés par des lettres minuscules, une même lettre signifiant une différence non significative.

Les températures mensuelles maximales ne sont pas significativement différentes entre ELLOR et POUCH-AEROD, mais restent plus faible d'environ 6°C, avec au minimum 11.37 ± 5.93°C sur PLANZ (Test de Kruskal-Wallis, χ^2_2=200.64, p<0.0001, Fig. 101.B.). Les précipitations mensuelles totales sont les plus importantes sur PLANZ, qui est caractérisé par des valeurs extrêmes bien plus fortes que sur ELLOR, et que sur POUCH-AEROD (Test de Kruskal-Wallis, χ^2_2=184.31, p<0.0001, Figure 3.D.).

4.3.2 Relations données mésoclimatiques et données phénologiques chez Gentiana pneumonanthe

Les résultats des tests de corrélation de Spearman entre les différents paramètres climatiques moyennés par saison et les dates estimées de début de bourgeonnement ou de début de floraison sont présentés dans le Tab. XXIV. Seules les corrélations pour lesquelles les tests sont ressortis significatifs sont présentées.

Le début de bourgeonnement est corrélé négativement aux humidités relatives minimales automnales, printanières et estivales, à l'humidité relative moyenne hivernale, ainsi qu'aux températures moyennes hivernales et printanières et maximales en hiver (Tab. XXIV). La date de début de bourgeonnement aura donc tendance à être plus précoce pour des valeurs élevées de ces paramètres. Inversement, la date de début de bourgeonnement est associée positivement aux humidités relatives moyennes et minimales hivernales (Tab. XXIV). La date aura donc tendance à être plus tardive pour des valeurs élevées de ces paramètres. Les paramètres prépondérants semblent toutefois être les températures moyennes et minimales hivernales (valeurs en rouge, Tab. XXIV).

Tab. XXIV. Résultats des tests de corrélation de Spearman entre les variables climatiques moyennées par saison et les dates estimées par une distribution de Weibull de début de bourgeonnement et de début de floraison de Gentiana pneumonanthe (T_min : moyenne saisonnière des températures quotidiennes minimales ; T_max : moyenne saisonnière des températures quotidiennes maximales ; T_moy : températures moyennes ; HR_min : moyenne saisonnière des humidités relatives quotidiennes minimales ; HR_max : moyenne saisonnière des humidités relatives quotidiennes maximales ; HR_moy : moyenne des humidités relatives).

Phénophases	Paramètres	rho	S	p.value
Début de bourgeonnement	HR_min_automne	-0.5517289	564.83	0.05061
	HR_moy_été	-0.7122851	489.71	0.009346
	HR_min_été	-0.6245652	464.63	0.02992
	T_moy_hiver	-0.8536042	674.71	0.0002055
	T_min_hiver	-0.823217	663.65	0.0005453
	T_max_hiver	-0.6270814	592.26	0.02179
	HR_moy_hiver	0.6823309	115.63	0.01018
	HR_min_hiver	0.718243	102.56	0.005687
	T_moy_printemps	-0.6961432	617.4	0.008216
	T_min_printemps	-0.671281	608.35	0.012
	HR_min_printemps	-0.5248699	555.05	0.06552
Début de floraison	HR_min_automne	-0.7290241	629.36	0.004695
	HR_max_automne	0.5529579	162.72	0.04999
	T_min_été	-0.5709291	449.29	0.05252
	T_max_été	0.8301239	48.585	0.0008314
	HR_moy_été	-0.8266212	522.41	0.000915
	HR_min_été	-0.8056054	516.4	0.001561
	T_min_hiver	-0.5289276	556.53	0.06309
	HR_moy_hiver	0.931133	25.068	3.788e-06
	HR_min_hiver	0.7438045	93.255	0.003558
	HR_max_hiver	0.6611595	123.34	0.01387
	T_moy_printemps	-0.6198371	589.62	0.02384
	T_min_printemps	-0.7052368	620.71	0.007089
	HR_moy_printemps	-0.6666692	606.67	0.01283
	HR_min_printemps	-0.881546	684.88	6.782e-05

Le début de floraison est quant à lui corrélé négativement aux humidités relatives minimales automnales et printanières, aux humidités relatives moyennes estivales et printanières, aux températures minimales estivales et hivernales et températures moyennes printanières. La date de début de floraison aura donc tendance à être plus précoce pour des valeurs élevées de ces paramètres. A l'inverse, le début de floraison est corrélé positivement aux humidités relatives maximales automnales, moyennes et minimales hivernales ainsi qu'aux températures maximales estivales. La date aura donc tendance à être plus tardive pour des valeurs élevées de ces paramètres. Les paramètres prépondérants expliquant le début de floraison semblent toutefois être (valeurs en rouge Tab. XXIV) :

- les températures maximales en été ;
- les humidités relatives moyennes et minimales estivales ;
- les humidités relatives moyennes hivernales ;
- les humidités relatives minimales printanières.

4.3.3 Synchronie de Phengaris alcon avec sa plante hôte, Gentiana pneumonanthe, estimation par la méthode Weibull 5%

- **Début de bourgeonnement chez Gentiana pneumonanthe**

En comparant le début de bourgeonnement entre sites, il apparait généralement comme plus tardif sur les sites AEROD et POUCH (en moyenne autour du 1er août) comparativement aux deux autres sites ELLOR et PLANZ (en moyenne autour 24–25 juillet) (Fig. 102). Sur AEROD et POUCH, le début de bourgeonnement semble relativement stable au cours des quatre années (1 à 5 jours de décalage selon les années pour AEROD ; 1 à 2 jours pour POUCH). À contrario, sur les sites PLANZ et ELLOR, la date de début de bourgeonnement semble être plus variable (19 à 34 jours de décalage selon les années pour PLANZ ; 4 à 18 jours pour ELLOR) (Fig. 102) en fonction des années, avec une valeur extrême en 2021 pour ELLOR (5 août) et en 2019 pour PLANZ (30 juillet). Sur ces deux sites, cette date semble devenir plus tardive au cours des années

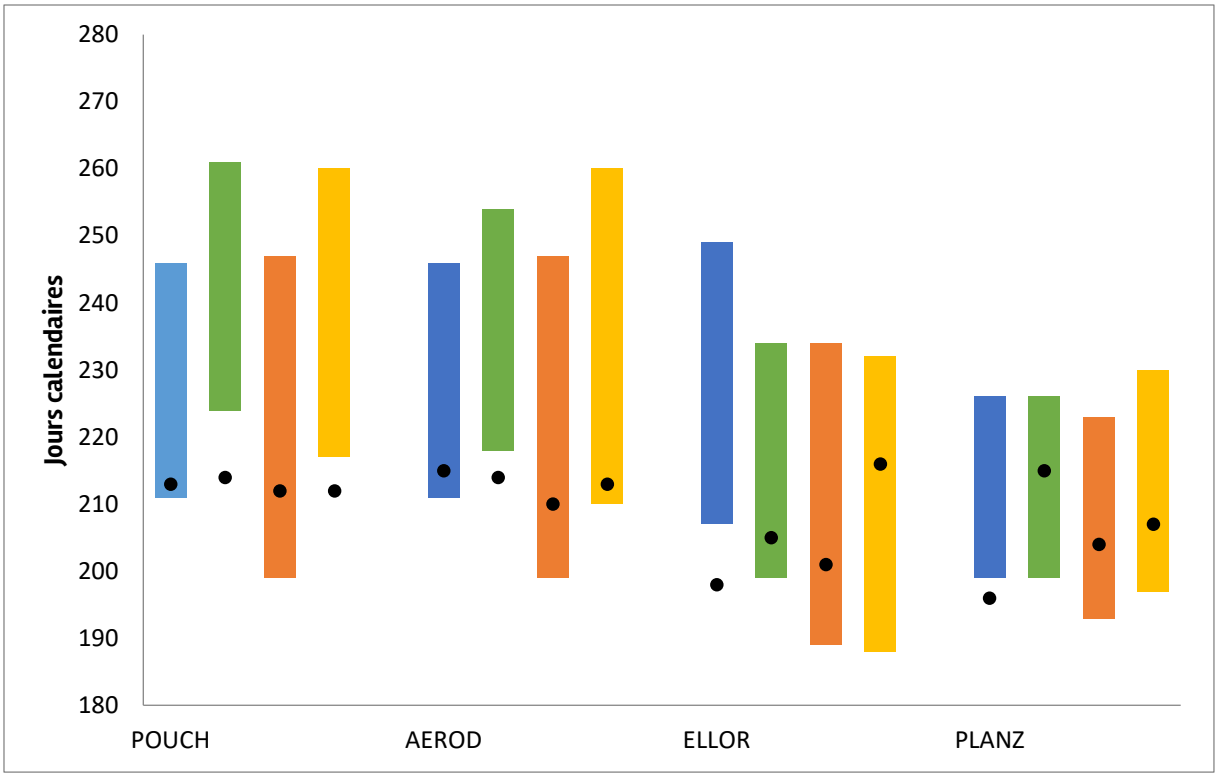


Fig. 102. Périodes d'activité de Phengaris alcon (en jours calendaires) et dates de début de bourgeonnement de Gentiana pneumonanthe estimée à l'aide d'une distribution de Weibull (points noirs), pour les années 2018, 2019, 2020 et 2021 (respectivement les barres bleues, vertes, orange et jaunes) et pour chaque site.

Tab. XXV. Dates moyennes et écarts types de début de bourgeonnement de G. pneumonanthe et de début de vol de P. alcon, durées moyennes et écarts types de vol, calculées sur 4 années (2018 à 2021) sur 4 sites en Nouvelle-Aquitaine.

Sites	Début de bourgeon (date calendaire)	Début de vol (date calendaire)	Durée de vol (en nombre de jours)
POUCH	213 ± 1	213 ± 11	41 ± 6
AEROD	213 ± 2	210 ± 8	42 ± 8
ELLOR	205 ± 8	196 ±9	42 ± 5
PLANZ	206 ± 8	197 ± 3	29 ± 3

- **Début de vol chez Phengaris alcon**

La date de début de vol de *Phengaris alcon* est plus précoce sur les sites ELLOR et PLANZ (en moyenne autour du 15–16 juillet, respectivement, Tab. XXV) et plus tardive sur POUCH et AEROD (en moyenne autour du 1er août et 29 juillet, respectivement, Tab. XXV). Sur ces deux sites girondins, cette date semble très variable entre les années (1 à 14 jours de décalage selon les années pour AEROD ; 1 à 15 jours pour POUCH) contrairement à PLANZ où elle semble rester stable et à ELLOR où le début de vol semble devenir plus précoce au cours du temps (Tab. XXV). En 2020, sur la plupart des sites (exception ELLOR), les premiers imagos de *Phengaris alcon* ont été observés plus tôt par rapport aux autres années (Tab. XXV).

- **Durée de vol chez Phengaris alcon**

PLANZ est le site où l'activité des imagos est la plus courte avec en moyenne, sur les 4 années, une durée de vol de 29 jours (Tab. XXV) alors que sur les trois autres sites, elle est de l'ordre d'une quarantaine de jours (41 jours pour POUCH, 42 pour AEROD et 42 pour ELLOR, Tab. XXV), soit une différence d'une dizaine de jours.

En comparant la durée de vol entre année pour chaque site, des différences semblent notables. Sur PLANZ la durée de vol semble relativement stable au cours des ans, avec toutefois une durée plus longue de presque d'une semaine en 2021 par rapport à 2018 et 2019 (Tab. XXV). Sur le site ELLOR, la durée de vol semble également assez stable au cours du temps (Fig. 102) avec toutefois l'année 2019 qui se démarque par une période de vol légèrement plus courte que celle des autres années (7 à 10 jours de décalage selon les années). AEROD et POUCH présentent tous les deux le même schéma : une période de vol plus courte en 2018 et 2019 par rapport à 2020 et 2021 où la période d'activité des imagos est allongée d'une à deux semaines (6 à 13 jours de décalage selon les années pour POUCH ; 12 à 15 jours de décalage pour AEROD) (Fig. 102).

- **Synchronie des phénologies de Phengaris alcon et Gentiana pneumonanthe**

Sur le site POUCH, pour quasiment l'ensemble des années, le début de vol de *Phengaris alcon* est postérieur ou simultané au début de bourgeonnement de sa plante hôte. Seule l'année 2020, montre un début de bourgeonnement postérieur au début de vol, avec un décalage d'environ deux semaines (Tab. XXVI, Fig. 102). Les mêmes observations peuvent être faites sur le site AEROD : en 2020, le début de bourgeonnement est plus précoce que le début de vol (11 jours de décalage, Tab. XXVI), alors que les autres années il est soit postérieur (en 2019) soit quasi simultané (2018 et 2020) (Fig. 102). Pour les deux autres sites, ELLOR et PLANZ, seule l'année 2018 présente un début de bourgeonnement plus précoce que le début de vol. Sinon, les autres années, un début de bourgeonnement plus tardif que le début de vol est observé avec un décalage plus ou moins important selon les années et le site considéré. Par exemple, en 2021, le début de bourgeonnement apparait jusqu'à 28 jours plus tard que le début de vol sur le site ELLOR. Sur le site PLANZ, c'est en 2019 que le plus gros décalage est observé avec un début de bourgeonnement plus tardif de 16 jours par rapport au début de vol.

Tab. XXVI. Nombre de jours de différences entre la date de début de vol de Phengaris alcon et la date de début de bourgeonnement de sa plante hôte, G. pneumonanthe.

	POUCH	AEROD	ELLOR	PLANZ
2018	-2	-4	9	3
2019	10	4	-6	-16
2020	-13	-11	-12	-11
2021	5	-3	-28	-10

4.4 Discussion

4.4.1 Répartitions futures : confrontations et limites de la modélisation

En Nouvelle-Aquitaine, les populations de *Phengaris alcon* sont actuellement très fragmentées, avec principalement deux noyaux de population localisés dans le nord du triangle landais et le massif pyrénéen. Quelques populations sont également présentes localement en Dordogne, en Vienne et Haute-Vienne (GOURVIL *et al.*, 2017). En ce qui concerne les populations de *Gentiana pneumonanthe*, leur présence étant principalement liée aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, elles restent assez localisées en Nouvelle-Aquitaine avec une présence plus forte dans les Pyrénées. À partir de modèles corrélatifs de répartition, les effets du changement climatique sur la répartition de *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon* ont été évalués pour les différents scénarios climatiques du GIEC à partir de l'actuel, à court, moyen et long terme. Quelque soit le scénario ou l'horizon, les modèles prédisent dans le futur une perte majoritaire de zones aux conditions climatiques favorables pour les populations de *Phengaris alcon* à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine, surtout au niveau du triangle landais, du massif pyrénéen et de la Dordogne, avec néanmoins un gain potentiel de zones refuges dans la partie nord de la région (Limousin et Poitou-Charentes), laissant supposer un possible déplacement de l'espèce vers le nord. En ce qui concerne la répartition future de *Gentiana pneumonanthe*, unique plante hôte de *P. alcon* en Nouvelle-Aquitaine, les modèles prévoient, à long terme, majoritairement une perte des zones favorables pour ses populations à l'échelle régionale, et ce quelque soit le scénario envisagé. Selon certains scénarios et horizons, il apparait toutefois que l'est de la partie occidentale du massif pyrénéen et le massif du Limousin, par la prédiction de gain de zones aux conditions climatiques favorables à l'espèce, puissent devenir des zones refuges pour cette plante qui nécessite une hygrométrie assez élevée.

Néanmoins, ces modélisations présentent actuellement de nombreuses limites qui concernent surtout l'intégration de variables autres que climatiques. Parmi celles-ci, il y a notamment l'occupation du sol. Des pourcentages de forêts, de cultures, de prairies, de landes ligneuses et de pelouses ont été utilisés afin d'intégrer le facteur occupation du sol à ces modélisations. Or ces différentes catégories semblent assez peu précises pour pouvoir prendre en compte les habitats préférentiels de *Phengaris alcon* et de *Gentiana pneumonanthe*. De plus, aucun indice d'évolution de l'occupation future du sol n'a été pris en compte, or ce paramètre semble essentiel puisque susceptible d'interagir avec d'autres paramètres. Une autre limite de ces modèles est qu'ils ne prennent pas en compte l'évolution de la phénologie des espèces avec le changement climatique. Or, la phénologie joue un rôle primordial dans les interactions biotiques, notamment en permettant la synchronisation entre la floraison et la présence d'insectes pollinisateurs par exemple, et donc dans la survie et la reproduction des plantes. Plusieurs études l'ont d'ailleurs démontré en observant de rapides changements adaptatifs en réponse aux changements climatiques (PARMESAN & YOHE, 2003 ; FRANKS *et al.*, 2007) in SEGRESTIN, 2018) ou à une asynchronie avec les pollinisateurs (VISSER & HOLLEMAN, 2001 in SEGRESTIN, 2018). La pollinisation de *Gentiana pneumonanthe* étant essentiellement entomophile, c'est-à-dire qu'elle dépend de la visite d'insectes pollinisateurs, un décalage de sa floraison avec la présence de ses insectes pourraient à terme nuire aux populations qui pourraient alors régresser, voire disparaitre de certaines localités. Toutefois, d'autres formes de reproduction existent chez cette espèce de plante, comme la reproduction végétative qui a eu lieu chez les pieds âgés de *Gentiana pneumonanthe* (BELENGUIER *et al.*, 2017). Des cas d'autogamie (autopollinisation spontanée) ont aussi été reportés au Pays-Bas et en Bulgarie mais ce type de pollinisation reste relativement rare et dépendraient des conditions météo : la fréquence du vent en secouant les fleurs et en faisant tomber du pollen sur les stigmates proches et la pluie et le froid qui provoquent la

fermeture prolongée des fleurs qui se resserrent favorisant l'autopollinisation (PETANIDOU *et al.*, 1995 ; PETANIDOU *et al.*, 2001). Cependant, ces formes de reproduction restent minoritaires et ne semblent pas adaptées à la survie sur le long terme d'une population. Quant à *Phengaris alcon*, une asynchronie phénologique du papillon avec sa plante hôte pourrait engendrer une régression des populations, voire leur disparition si le décalage devenait trop important. Les insectes et les plantes ne répondant pas de la même façon aux changements climatiques, il apparait donc important de pouvoir identifier en premier lieu les facteurs influant sur la phénologie de chacune des deux espèces et dans un second temps les zones où ces synchronies phénologiques entre plantes et insectes seront conservées en fonctions des conditions climatiques futures afin de prédire plus finement les zones refuges aux populations de *Phengaris alcon* et *Gentiana pneumonanthe*. Enfin, une autre limite concernant le modèle corrélatif de répartition de *Phengaris alcon* est qu'il ne prend pas en compte ni la répartition future de *Gentiana pneumonanthe,* ni celle des fourmis du genre *Myrmica*, qui sont deux éléments essentiels du cycle biologique du papillon. La capacité de dispersion de *P. alcon*, en lien avec l'état de conservation des populations sources pose également question. Sans population suffisamment importante pour fournir des dispersants qui iront coloniser de nouveaux habitats, les probabilités de gains dans des zones où l'espèce n'est actuellement pas ou très peu présente sont donc fortement réduites. Or, la grande majorité des populations girondines et les populations de Poitou-Charentes et du Limousin semblent trop faibles en effectifs pour assurer une dispersion efficace.

Toutefois, malgré ces nombreuses limites, ces cartes de répartitions futures ont le mérite de renseigner les zones qui seront potentiellement favorables du point de vue climatique aux deux espèces selon les différents scénarios du GIEC et horizons et permettent en ce sens de cibler les zones potentiellement à protéger pour conserver ou restaurer des zones refuges pour les espèces dans le futur.

4.4.2 Phénologie de Gentiana pneumonanthe : quel(s) paramètre(s) en jeu ?

La majorité des études menées sur la phénologie des plantes concerne l'effet du climat et de ses variations temporelles sur le déroulement des stades de développement et mettent en évidence le rôle de la photopériode, la température ou encore la disponibilité en eau sur l'apparition des différentes phénophases des plantes (RATHCKE & LACEY, 1985 ; FENNER, 1998 in SEGRESTIN, 2018). Il existe très peu de données concernant l'étude des paramètres intervenant dans le déroulement de la floraison de *Gentiana pneumonanthe*. CERRATO *et al.* (2016), qui ont étudié la phénologie de deux populations de *Gentiana pneumonanthe* aux conditions stationnelles différentes en Italie (basse altitude vs haute altitude), ont observé une floraison plus précoce sur le site situé le plus en altitude et aux conditions plus humides et plus fraiches, témoignant du rôle des températures, de l'humidité atmosphérique et des précipitations sur la phénologie de cette plante. Nos résultats des corrélations de Spearman semblent également aller dans ce sens puisqu'ils montrent un début de bourgeonnement plus précoce (en moyenne autour du 24 juillet) sur PLANZ, site le plus en altitude et aux conditions plus humides et plus fraiches comparativement aux trois autres sites. En 2019, le début de bourgeonnement a été plus tardif sur ce site par rapport aux autres années. L'analyse des données mésoclimatiques a mis en évidence des conditions météo particulières pour 2019 durant laquelle des températures élevées et de faibles précipitations ont été enregistrées ce qui pourrait expliquer ce retard de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* cette année-là. A l'inverse, les deux populations girondines de *G. pneumonanthe* sont celles qui présentent une date moyenne de début de bourgeonnement la plus tardive (en moyenne autour du 1er août), ces deux sites étant caractérisés par des températures et humidités atmosphériques intermédiaires entre PLANZ et ELLOR mais des précipitations plus faibles. À l'instar de PLANZ, la date moyenne de début de bourgeonnement du site ELLOR, calculée sur les 4

années de suivis, se situe également autour du 24 juillet. Or, les analyses des données macroclimatiques ont identifié ELLOR comme étant le site aux températures les plus chaudes et aux humidités les plus faibles mais avec toutefois un régime de précipitations intermédiaires entre PLANZ et les sites girondins. Ces observations semblent donc aller à l'encontre de ce qu'il a été observé en Italie, soit une floraison plus précoce sur le site aux conditions plus fraiches et plus humides (CERRATO et *al.*, 2016), puisque la date moyenne de bourgeonnement est tout aussi précoce que PLANZ, site aux conditions les plus fraiches et les plus humides. Une hypothèse pouvant expliquer ces observations contradictoires serait que les données macroclimatiques, qui sont à une échelle d'une maille 8x8km et qui ont été utilisées pour caractériser et comparer le climat des sites, ne soient pas représentatives du site ELLOR. Cette hypothèse s'appuie notamment sur l'analyse des données mésoclimatiques provenant des stations météorologiques posées sur chaque site, qui a permis de montrer qu'ELLOR était plus proche de PLANZ en termes de températures et d'humidités relatives que des sites girondins notamment, démontrant la nécessité d'avoir des mesures *in-situ*. Il faut également prendre en considération l'habitat abritant la population de *Gentiana pneumonanthe* du site ELLOR qui est très différent des autres sites suivis. En effet, sur ce site, *Gentiana pneumonanthe* se développe sur une lande mésophile. L'humidité dont a besoin la plante est donc certainement principalement apportée par les précipitations et la présence de fougère favorisant le maintien d'une certaine humidité au niveau du sol.

Les études concernant l'influence des différents paramètres climatiques sur la floraison de *Gentiana pneumonanthe* sont peu nombreuses. ROSE *et al.* (1998) ont notamment étudiés les effets des températures et des précipitations sur le nombre de fleurs moyen produit par pied et ont montré qu'un hiver très pluvieux était défavorable à la floraison (le nombre moyen de fleurs par pieds fleuris) alors qu'une année sèche et chaude aura tendance à la favoriser pour les deux années suivantes. Mais aucune étude ne semble traiter de leur influence sur la phénologie de cette espèce. Cela a toutefois été étudié sur d'autres espèces de plantes. GORDO & SANZ (2005) ont analysé la réponse phénologique de 45 espèces de plantes sur le long terme face aux changements climatiques. Ils ont montré que chez la plupart des espèces à floraison printanière, celle-ci était corrélée de manière négative aux températures, c'est-à-dire que pour les années chaudes durant février et avril, la floraison serait avancée. En s'intéressant aux espèces à floraison automnale, ils ont montré, chez quelques espèces, que la floraison était affectée de manière positive par les températures maximales ou par les précipitations. Dans le cas de *Gentiana pneumonanthe*, il semblerait que le début de bourgeonnement soit surtout affecté négativement par les températures moyennes et minimales en hiver, c'est-à-dire que plus il fait chaud en hiver plus le début de bourgeonnement est susceptible d'être précoce. Le début de floraison est quant à lui surtout affecté négativement par l'humidité relative printanière et estivale et positivement par les températures maximales en été. Ainsi, la floraison serait d'autant plus précoce que l'humidité relative durant la période de croissance et de floraison de la plante sera élevée et que les températures maximales seront faibles, ce qui semble en accord avec les observations de CERRATO *et al.* (2016) et les observations faites sur nos sites. *Gentiana pneumonanthe* étant une espèce hygrophile, elle est particulièrement sensible au stress hydrique (GREVILLIOT *et al.*, 1998) et quand ce stress intervient au printemps, cela a des conséquences sur la densité et la vitalité de ses populations en influençant à la fois le nombre de pieds qui fleuriront et le nombre de fleurs par pieds (ROSE *et al.*, 1998 ; KESEL & URBAN, 1999) et auraient également des conséquences sur sa phénologie d'après les résultats obtenus ici. Par contre, une humidité relative hivernale élevée semblerait provoquer un retard du début de la floraison et des températures hivernales élevées provoqueraient au contraire une avancée de la date de début de bourgeonnement. ROSE *et al.* (1998) ont montré dans leur étude que la mortalité des pieds adultes qui fleurissent était significativement et positivement corrélée aux précipitations hivernales se produisant durant la période de dormance. D'après les résultats des

corrélations de Spearman, il est donc possible que les précipitations hivernales n'impactent pas seulement la vitalité de la plante mais aussi sa phénologie puisque qu'une corrélation positive et significative a été observée avec l'humidité relative hivernale, en supposant que les précipitations et l'humidité relative soient corrélées positivement.

Ces résultats sont encore très préliminaires et exploratoires mais ils semblent déjà montrer le rôle de la ressource en eau, que ce soit l'humidité atmosphérique ou les précipitations, à la fois sur la vitalité (ROSE *et al.*, 1998) et la phénologie des populations de *Gentiana pneumonanthe* ainsi que celui des températures qui est un paramètre déjà bien étudié dans la phénologie. La mise en place d'un système de mesures de l'hygrométrie du sol permettrait sans doute de préciser le rôle que joue la ressource en eau sur la phénologie de *Gentiana pneumonanthe*. Une limite subsiste toutefois à ces analyses : les données provenant de sites très différents en termes de conditions stationnelles et de végétations, il n'est pas impossible que certains effets soient masqués ou accentués. Une première solution serait de réaliser une analyse du lien entre données mésoclimatiques et données phénologiques propres à chaque site. Cependant, cela nécessiterait davantage de données par site pour effectuer de telles analyses et notamment plusieurs réplicas par année pour avoir une variabilité de la date de début des phénophases. Une seconde solution serait éventuellement d'analyser ces données en regroupant les sites similaires entre eux en termes de climat (PLANZ avec ELLOR et POUCH et AEROD) lorsque les données seront suffisantes.

4.4.3 Méthodes d'estimation de la phénologie : biais et limites du protocole de suivis

Différentes métriques existent pour évaluer l'évolution d'une phénologie dans le temps. Leur précision est souvent contexte-dépendante. D'après la littérature, deux métriques sont couramment utilisées. La première est la date moyenne des observations d'une année qui est reconnue comme précise mais pas forcément pertinente biologiquement (TAYLOR, 2019). La seconde est la date de première observation d'un évènement dans une année (TAYLOR, 2019) qui présente l'avantage d'une investigation assez rapide sur le terrain. Beaucoup d'études (anciennes ou récentes) utilisent par exemple la date de première floraison pour décrire le changement de phénologie d'une population d'une plante (MILLER-RUSHING *et al.*, 2010). Au-delà de ces deux métriques existent d'autres méthodes qui utilisent des modèles ou lois de distribution pour estimer la date de la phénophase considérée à partir des données de terrain. Ici, deux méthodes ont été employées pour étudier la phénologie de deux espèces : la méthode Weibull pour *Gentiana pneumonanthe* et la date de première observation pour *Phengaris alcon*. Chacune de ces méthodes présentent des avantages et inconvénients.

Afin de décrire et mesurer les changements de phénologie dans le temps de quatre populations de *Gentiana pneumonanthe*, l'estimateur statistique développé par PEARSE *et al.* (2017), qui utilise une distribution de Weibull pour estimer le début d'une phénophase, a été employé. Il s'agirait de la métrique la moins biaisée dès lors que les estimations se réalisent à 5% ou 10% des individus pour le début d'une phénophase et elle présente l'avantage d'estimer une date qui se rapproche de celle de la réalité (BELITZ *et al.*, 2020). VAN STRIEN *et al.* (2008), ont analysé la significativité des biais attribués aux différentes métriques en étudiant la date de première émergence chez les lépidoptères. Ils ont montré que seule la date utilisant un pourcentage de la population étudiée (25% des individus dans leur étude) n'était pas affectée ni par le nombre d'unités d'échantillonnage (transects dans leur cas) contrairement à la date des 25 premières observations, ni par la période d'observation, contrairement à la date où 25% des premières émergences ont été observées. En se basant sur un pourcentage de la population totale – ici 5%, étant le centile qui offre l'estimation la plus précise pour ce modèle (LI *et al.*, 2021) – cet estimateur statistique permet donc de prendre en compte la variabilité des individus

existante dans la population à l'inverse, par exemple, de la date de première observation qui représente généralement un extrême de la population. La variabilité individuelle peut être assez importante chez *Gentiana pneumonanthe*, du fait notamment de l'âge du pied qui va conditionner en partie sa capacité à fleurir. En effet, les pieds juvéniles, issu de la germination de graines resteront à l'état végétatif pendant quelques années avant de fleurir tandis que les pieds sénescents produiront pas ou peu de fleurs (OOSTERMEIJER *et al.*, 1994). Ainsi, la meilleure méthode pour étudier sa phénologie semble donc être l'estimateur statistique utilisant une distribution de Weibull et s'appuyant sur un pourcentage de la population. Cette méthode présente toutefois un inconvénient qui réside dans le fait qu'elle est sensible aux faibles effectifs et nécessite donc l'étude d'un grand nombre d'individus, sachant que, plus ce nombre sera élevé, plus l'estimation sera précise. Cela engendre donc de continuer à suivre un grand nombre d'individus, comme le protocole le permet actuellement mais avec un temps d'investigation important, et cela limite par conséquent la réalisation de réplicas sur le site, les sous-quadrats de 4m² du quadrat de 100m² ne pouvant être considérés comme de véritables réplicas puisque trop proches et pour certains n'étant pas assez fournis en pieds de *Gentiana pneumonanthe*.

Afin de décrire et de mesurer les changements de phénologie dans le temps de quatre populations de *Phengaris alcon*, la méthode de la date de première observation a été utilisée. Elle consiste à considérer la date à laquelle les premiers imagos du papillon ont été observés à l'échelle du site, comme étant la date de début d'activité de vol. Cette date de première observation apparait souvent biaisée car elle représente un extrême de la période de la phénophase considérée et n'est donc pas vraiment représentative de la population étudiée. Toutefois chez *Phengaris alcon*, lorsque le premier individu émerge, les autres émergences ont tendance à se succéder rapidement ce qui limiterait ce biais. Par contre, cette méthode de mesure peut être affectée par plusieurs paramètres comme la taille de la population et l'effet de l'échantillonnage (nombre d'observateurs, surface échantillonnée, temps d'observation ou fréquence d'observations) (MILLER-RUSHING *et al.*, 2010). Si la fréquence d'observations augmente au cours de la période d'étude, passant par exemple d'une fois par semaine à une fois tous les jours, il sera fort probable de voir des imagos apparaitre plus tôt sans que cela soit pour autant relié au changement climatique mais juste à la fréquence des observations, sachant que plus la fréquence sera importante, plus la mesure pourra être précise. Il en est de même concernant la taille de la population étudiée. Si celle-ci vient à diminuer au cours de la période d'étude, le premier imago pourrait apparaitre plus tard même si le pic d'activité apparait plus tôt. Il est donc nécessaire de réaliser en parallèle des suivis d'abondance afin de contrôler que la taille de la population ne varie pas. Actuellement, le protocole prévoit un suivi des œufs uniquement à l'échelle d'un seul quadrat de 100m² par an et par site. Or, malgré les nombreuses études qu'il existe sur la stratégie de pontes des femelles (MEYER-HOZAK, 2000 ; DYCK *et al.*, 2000 ; THOMAS & ELMES, 2001), les paramètres qui déterminent les hampes de *Gentiana pneumonanthe* sur lesquelles les femelles vont pondre restent encore assez mal connus. De ce fait, le dispositif d'échantillonnage actuel se concentrant sur une seule zone du site ne semble finalement donc pas assez représentatif de la population et nécessiterait une adaptation. La période d'observation peut également constituer un biais dans l'utilisation de cette métrique. En effet, si elle vient à commencer plus tôt en raison d'un printemps plus chaud par exemple, il y a forcément plus de chance de voir une émergence plus précoce que si l'on ne sortait pas. Actuellement, le protocole prévoit de commencer les suivis une semaine avant la date de première floraison de *G. pneumonanthe* connue sur le site, ou, si elle est antérieure, une semaine avant la date d'émergence connue de *P. alcon*. Nos observations ont montré que le début de vol était parfois plus précoce certaines années sur certains sites, avec parfois déjà des individus volants et des œufs présents sur les pieds de *Gentiana pneumonanthe* lors du premier suivi. Il est donc probable que, dans de telles situations, le papillon ait en réalité émergé plus tôt que la date retenue sans qu'il ait été possible de l'observer à cause de premiers passages trop tardifs ces années-là. Par la suite, il

conviendra donc de fixer une date de début d'observation qui prenne en compte cette variabilité interannuelle de phénologie et qui reste fixe afin de conserver une période d'observation constante et de limiter les biais de la mesure. Enfin, la date de première observation n'est pas un estimateur à proprement parler puisqu'il s'agit de considérer la date à laquelle la première observation est réalisée comme étant le début d'une phénologie. Or, si l'on prend la date d'apparition du premier imago, si celui-ci n'est pas présent lors de la première visite mais présent lors de la suivante, il est possible que le début d'activité du papillon soit apparu entre les deux visites. Le protocole prévoyant un passage par semaine, il permet donc de percevoir des décalages de l'ordre de la semaine. Cette précision semble toutefois être suffisante car l'objectif étant d'étudier la synchronie de période d'activité de *Phengaris alcon* avec la période de bourgeonnement et floraison de sa plante hôte, ce sont des décalages sur des périodes de l'ordre de la semaine qui deviendront problématiques pour l'espèce et non de l'ordre de quelques jours. La fin de vol a été mesurée de la même façon que le début de vol, c'est-à-dire qu'elle correspond à la date de passage où le dernier imago a été observé et est soumise de ce fait aux mêmes biais.

4.4.4 Phénologie et climat : avenir de la synchronie de Phengaris alcon avec sa plante hôte, Gentiana pneumonanthe

Plusieurs auteurs ont étudié l'impact de l'évolution du climat sur les relations qu'il peut exister entre plantes et insectes. Certains ont démontré une diminution de la synchronie entre les lépidoptères et les fleurs au printemps (Donoso *et al.*, 2016) avec une phénologie des lépidoptères qui avance jusqu'à trois fois plus rapidement que celle des plantes (Parmesan, 2007). L'objectif ici était de voir si un tel décalage est observable entre une espèce de papillon spécialiste, *Phengaris alcon* et sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe*, en lien avec le changement climatique.

Sur les sites girondins, les résultats ont montré que *Phengaris alcon* émergeait soit de façon simultanée au début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* soit après, ce qui témoigne d'une bonne synchronie phénologique avec sa plante hôte. Seule durant l'année 2020, *Phengaris alcon* a émergé 2 semaines avant le début de bourgeonnement. A contrario, sur les sites situés dans les Pyrénées-Atlantiques, *Phengaris alcon* a commencé à voler après l'entrée au stade bourgeon de sa plante hôte seulement durant l'année 2018, les autres années, le papillon a émergé avant le début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe*. Un décalage de la phénologie de *Phengaris alcon* semble donc observable avec celle de sa plante hôte. L'année 2021 est l'année durant laquelle le décalage est le plus important pour ELLOR puisque le début de bourgeonnement arrive lors du dernier tiers de la période de vol du papillon. Pour PLANZ, le plus gros décalage est observable en 2019, surement dû aux conditions météorologiques exceptionnelles sur ce site par rapport aux autres années. Par contre sur l'ensemble des sites, la durée de vol du papillon a été allongée d'une à quelques semaines selon les sites, lors de ces deux dernières années. Cette augmentation de la période d'activité, en plus du décalage, pourrait également être une réponse aux changements climatiques dans le futur. Toutefois, les données actuelles ne renseignent pas sur le pic d'activité de *Phengaris alcon*. Il n'est donc pas possible de savoir si la majorité des individus ont déjà émergé avant l'entrée au stade bourgeon de *Gentiana pneumonanthe* ou si ce décalage entre les débuts des phénophases des deux espèces ne concerne finalement qu'une minorité des individus. Ainsi, pour étudier plus précisément la synchronie phénologique entre *P. alcon* et sa plante hôte, il serait intéressant de mesurer le pic d'activité des imagos. Cela permettrait de savoir, dans le cas où l'activité de *P. alcon* deviendrait plus précoce, si elle s'étale vraiment dans le temps ou non, afin d'en déduire s'il y aura ou non une véritable asynchronie entre les deux espèces.

4.4.5 Perspectives : vers une recentralisation de la problématique et une simplification du protocole

Les résultats exploratoires des quatre années de suivis ont permis de mettre en évidence des variations sur le début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* et la durée de la période de vol de *Phengaris alcon* entre et à l'intérieur des sites suivis. Cependant, certains biais et limites du protocole actuel mis en place pour étudier les effets du changement climatique sur les populations de *Phengaris alcon* en lien avec une possible modification phénologique de sa plante hôte sont apparus.

Un des objectifs de l'étude était donc d'étudier les populations de *Phengaris alcon* en se basant sur un comptage des œufs. Suite à des tests de mise en place de protocole réalisés en 2017 (MALLARD, 2017b), il avait été décidé de suivre les différents paramètres à l'intérieur d'un unique quadrat de 100m², en raison du temps d'investigation qui s'était montré important et aussi pour limiter l'impact du piétinement qui peut être assez important avec un passage par semaine. Seulement, après quatre années de suivi (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a), il est apparu que le comptage des œufs au niveau d'une unique zone sur chaque site est peu représentatif de chaque population de *Phengaris alcon*. Il semble donc difficile à terme de pouvoir dégager des résultats concernant leur dynamique, c'est-à-dire de mettre en évidence des tendances d'évolution des populations (augmentation ou régression) en se basant uniquement sur un comptage des œufs sur 100m² en comparaison aux surfaces favorables par site souvent proche d'un hectare. De plus, de nombreux facteurs peuvent influer sur la dynamique des populations de *Phengaris alcon*, comme une baisse dans la densité des pieds de *Gentiana pneumonanthe* ou des nids de *Myrmica* – des études suggèrent qu'une faible abondance en fourmis serait plus préjudiciable pour *P. alcon* qu'une faible abondance en *G. pneumonanthe* (GRIEBELER & SEITZ, 2002). Étant donné l'isolement des populations en Nouvelle-Aquitaine, nous ne sommes pas non plus à l'abri d'un effondrement des populations suivies lié à leur isolement génétique. Il apparait donc difficile de pouvoir apporter des réponses en termes de dynamique des populations avec le protocole actuel quant à la question de la réponse de *Phengaris alcon* face au seul facteur changement climatique. Cela nécessiterait un protocole beaucoup plus lourd et des moyens plus importants. Par contre, la question du maintien de la synchronie phénologique de *Phengaris alcon* avec sa plante hôte reste à étudier plus précisément surtout que des différences entre site et entre année sont notables. Des ajustements du protocole peuvent donc être proposés afin de réorienter spécifiquement la problématique de l'étude sur cette question de la phénologie.

L'année 2021 a permis de tester une méthode d'estimation utilisant une distribution de Weibull et s'appuyant sur un pourcentage de la population pour estimer la date de début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe*. D'après la littérature, ce modèle semble être le meilleur modèle pour estimer un début d'une phénophase à condition que l'effectif soit suffisant, ce qui est le cas sur l'ensemble des quatre sites sur lequel la méthode a été testée. Par contre, le temps d'investigation sur le terrain étant important pour ce suivi phénologique, des réflexions pourront être menées afin de simplifier au maximum le suivi tout en conservant une taille d'échantillonnage convenable pour l'application de la méthode qui sera également appliquée sur le site PINAIL pour lequel les suivis ont débuté en 2021. La question des réplicas devra également être abordée au cours des réflexions afin d'anticiper les besoins en analyses statistiques.

En ce qui concerne l'étude des populations de *Phengaris alcon*, il conviendrait de réorienter les suivis sur l'étude de leur phénologie. Pour cela, la date de première observation d'imagos pour le début d'activité du papillon et la date de dernière observation d'imagos pour la fin d'activité semblent les deux métriques les plus appropriées malgré les biais que présente ce genre de mesure phénologique. Pour limiter au maximum ces biais, des propositions d'ajustements du protocole sont possibles. La période d'observation, en plus de se faire dans de bonnes conditions météorologiques, devra être



stable tous les ans, c'est-à-dire le premier passage pour la première observation devra se faire à la même période tous les ans et devra être fixé de sorte à prendre en compte des possibles variations de phénologie du papillon entre les années (cas des années d'un vol plus précoce). La fréquence doit également être constante d'une année sur l'autre. Plus elle sera élevée, plus la mesure sera précise. En tenant compte des moyens humains mobilisables, un passage par semaine semble être un bon compromis entre la précision de la mesure et les moyens qu'il est possible d'allouer. Il a également été souligné que la taille de la population devait être constante pour ce genre de mesure. Il apparait donc nécessaire de conserver en parallèle un suivi d'abondance des populations de *Phengaris alcon*. Le suivi actuel n'étant pas approprié car non représentatif, cela pourrait consister à réaliser un comptage des œufs en plusieurs zones du site au moment du pic phénologique estimé du papillon à partir des années précédentes. Cette mesure semble d'ailleurs essentielle pour bien appréhender la question de la synchronie du papillon avec sa plante hôte et des suivis de l'abondance au cours du temps permettraient donc de déterminer le pic d'activité. L'utilisation des œufs est une méthode couramment utilisée pour estimer la taille des populations chez cette espèce mais cela nécessite un temps d'investigation important d'autant plus qu'il serait nécessaire de réaliser le comptage sur une grande partie du site. Une autre solution serait d'utiliser les imagos pour faire un suivi d'abondance. La CMR étant une méthode beaucoup trop contraignante en termes de temps, de moyens humains et d'autorisations nécessaires, elle n'est pas envisageable. Par contre, un comptage des imagos à partir d'un transect ou d'un point fixe serait à étudier bien que les imagos chez cette espèce puissent être parfois très discrets selon la configuration du site. Des réflexions devront ainsi être menées autour de la mesure du pic phénologique de *Phengaris alcon*.

4.5 Conclusion

Face aux changements climatiques, les réponses des êtres vivants pour s'adapter aux nouvelles conditions peuvent être assez variées. *Phengaris alcon* est une espèce spécialiste, au cycle biologique complexe, qui nécessite à la fois la présence d'une plante hôte, *Gentiana pneumonanthe*, et de fourmis hôtes du genre *Myrmica*. Inféodée aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, cette espèce de papillon pourrait voire ses populations fortement régresser avec le changement climatique. Des zones refuges climatiques semblent se dégager dans les massifs montagneux comme le suggère les résultats des modèles corrélatifs de répartition, à condition qu'elle y trouve l'habitat favorable avec ses deux hôtes et qu'elle ait les capacités de disperser. *Gentiana pneumonanthe*, espèce de plante hygrophile, trouverait également refuge dans ces zones de massifs montagneux.

Outre le déplacement des populations vers des conditions plus favorables, la modification de la phénologie des organismes apparait également comme une réponse aux changements climatiques. Ces décalages phénologiques peuvent conduire à des asynchronies d'une partie des cycles de développement entre certaines espèces en interaction, pouvant avoir des conséquences plus ou moins importantes selon, entre autres, l'intensité de ces décalages, du degré de spécialisation ou encore du niveau trophique des espèces. L'impact des changements climatiques sur la phénologie de nombreuses espèces est d'ailleurs désormais bien connu, mais l'interprétation de ces décalages reste souvent difficile et l'étude de ce phénomène semble présenter plusieurs lacunes comme c'est le cas dans cette étude, car de nombreux facteurs peuvent influencer les changements phénologiques, en plus des changements climatiques. Dans ses premiers stades larvaires, *Phengaris alcon* se nourrit exclusivement des bourgeons et fleurs de *Gentiana pneumonanthe*. Un important décalage avec la floraison de sa plante hôte pourrait à terme impacter négativement ses populations. Les résultats des quatre années de suivis sur quatre sites en Nouvelle-Aquitaine ont montré des phénologies des deux espèces variables en fonction des sites, les sites girondins présentant une entrée au stade bourgeon de

Gentiana pneumonanthe et un début de vol de *Phengaris alcon* plus tardifs par rapport aux sites des Pyrénées–Atlantiques. La synchronie phénologique des deux espèces sur ces derniers semble d'ailleurs moins bonne que sur les sites girondins, avec souvent un début de vol plus précoce que le début de bourgeonnement. Mais le protocole présente quelques limites quant à l'étude de cette synchronie puisque le pic phénologique n'est notamment pas pris en compte. De plus, en sus de l'asynchronie avec sa plante hôte, d'autres facteurs peuvent influer sur la dynamique des populations de *Phengaris alcon*. Il apparait donc difficile de pouvoir apporter des résultats en termes de dynamique des populations avec le protocole actuel quant à la question de la réponse de *Phengaris alcon* face au seul facteur changement climatique. De plus, cette problématique nécessiterait avant tout d'étudier plus précisément si la synchronie phénologique de *Phengaris alcon* avec sa plante hôte sera maintenue ou non. En conséquence, l'étude de la réponse de *Phengaris alcon* en termes de dynamique de populations, nécessitant un protocole bien trop lourd, est mise de côté au profit de l'étude de la phénologie des deux espèces et de leur synchronie. Des ajustements de protocoles ont donc été proposés dans ce sens.





Chapitre 5. Évolution spatiale des leucorrhines et du cortège d'odonates associé des lagunes des Landes de Gascogne

Auteurs : *Anouk Glad, Fanny Mallard, Pierre-Yves Gourvil, Akaren Goudiaby, Gilles Bailleux,* ***Contributeurs :*** *Laura Cazade, Bertrand Couillens, Stéphanie Darblade, Ludivine De Castro, Béatrice Ducout, Elisabeth Mercader*

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 leucorrhines 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'étude du microclimat montre que les sites sont très semblables climatiquement mais que les variations annuelles sont importantes. Des variations d'abondance des espèces sont observées sur les sites mais le nombre d'espèce compté chaque année est stable pour chaque site. Il existe cependant des différences en termes de composition des cortèges entre les sites étudiés. La prise en compte de nouvelles années de suivi et de nouveaux paramètres pourrait permettre de mieux comprendre ces différences. *Leucorrhinia albifrons* a été observée sur 6 lagunes en 2021 avec 87 individus (8 lagunes en 2020 avec 180 individus). *Leucorrhinia pectoralis* n'a pas été observée en 2020. Les étés 2018, 2019 et 2020 se sont avérés très chauds, voire caniculaires par période, tandis que l'année 2021 s'est caractérisée par une forte pluviométrie au printemps et en été donc des niveaux d'eau importants dans les lagunes durant les premiers passages avec des températures plus faibles. Les modèles corrélatifs de répartition créés pour 53 espèces d'odonates présentes dans la région Nouvelle-Aquitaine montrent des réponses variées au changement climatique. Si certaines espèces perdent une large partie d'habitats favorables, d'autres au contraire voient leur répartition potentielle être étendue à une large partie de la région. Les variables climatiques les plus importantes pour les espèces sont les degrés-jours au-dessus de 30°C et la pluie, montrant que l'accumulation de fortes chaleurs et de sécheresse peut avoir un fort impact sur ces espèces.

Mots-clés : abondance, cortège odonatologique, exuvie, imago, lagunes, Landes de Gascogne, *Leucorrhinia albifrons*, *Leucorrhinia pectoralis*, répartition, richesse, steli, climat.



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. 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 & SAHLÉN, 2008 ; HASSALL & THOMPSON, 2008 ; HILL *et al.*, 2011). Le changement climatique peut impacter les odonates de 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) et le Trithémis à ailes ambrées (*Trithemis kirbyi*) arrivé en Nouvelle-Aquitaine en 2019 après avoir colonisé l'Espagne, et dont la reproduction a été prouvé en Pays basque en 2020.

À une échelle locale, des variations du méso-climat peuvent être attendues en fonction de la localisation de la lagune mais aussi en fonction des caractéristiques du milieu. Ainsi, la latitude et la longitude de chaque lagune peut avoir une influence directe sur le méso-climat du site, ainsi que sur les espèces constituant le cortège. De même, la végétation et les activités anthropiques (gestion, agriculture) peuvent avoir des effets sur le méso-climat de chaque site. Par exemple, une lagune située dans un milieu forestier pourrait expérimenter des températures plus fraiches et une humidité relative plus importante qu'une lagune entourée d'un milieu plus ouvert. Il semble ainsi important d'étudier les climats à l'échelle locale afin de comprendre son impact sur les espèces d'odonates actuellement présentes. La caractérisation du méso-climat des sites pourra aussi permettre d'anticiper les potentiels impacts du changement climatiques sur les cortèges d'odonates.

L'évolution future des cortèges d'odonates des landes de Gascogne dépend de nombreux facteurs : de facteurs abiotiques (températures, précipitations, humidité) et de facteurs biotiques (type de végétation, compétition entre espèces, disponibilité en ressources alimentaires). Les milieux humides sont des écosystèmes particulièrement vulnérables aux effets du changement climatique en particulier au travers des altérations des phénomènes hydrologiques (ERWIN, 2008), de l'augmentation des températures, d'évènements climatiques extrêmes et du niveau de la mer pour les écosystèmes côtiers (JUNK *et al.*, 2013). Les changements climatiques majeurs tels que l'augmentation des températures seraient plus importants pour les hautes latitudes que pour les régions tropicales,

affectant durablement ces écosystèmes. Dans le sud de l'Europe, les précipitations vont décroitre dans le futur avec des sécheresses en été plus importantes associées avec des températures en été plus extrêmes (JUNK *et al.*, 2013).

Afin d'étudier d'une part les effets du méso-climat et d'autres part les potentiels effets du changement climatique sur les leucorrhines et leur cortège d'odonates associé, des suivis annuels protocolés de type STELI ont été mis en place sur des lagunes à travers les Landes de Gascogne. Ce protocole est couplé à la mise en place de stations météorologiques sur chaque site afin de caractériser le méso-climat des lagunes mais aussi d'observer les effets météorologiques annuels sur les populations suivies. En plus de l'analyses des données de suivis, une modélisation de la répartition des espèces est réalisée afin d'étudier les impacts du changement climatique sur le long terme à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine sur les espèces d'odonates aujourd'hui présentes dans la région. Les modèles corrélatifs de répartition d'espèce, aussi appelés modèles de niche, sont aujourd'hui communément utilisés en écologie et biologie de la conservation (FRANKLIN, 2009). Ces modèles permettent de relier les présences d'individus aux caractéristiques du milieu où ils ont été observés. Ainsi, ces modèles permettent de connaître la réponse de l'espèce pour chaque variable environnementale sélectionnée permettant de connaître la niche réalisée. Les modèles peuvent ensuite projeter des prédictions de répartition pour des zones où les données sur l'espèce sont manquantes ou pour différents scénarios de climats futurs (ELITH *et al.*, 2010). La construction de modèles cohérents à la fois dans le présent et le futur peut être difficile. En effet, si l'on peut évaluer la performance des modèles sur des données du présent, on ne pourra pas l'évaluer sur des données qui n'existent pas encore. Il est donc nécessaire d'obtenir un consensus entre plusieurs modèles afin de pouvoir évaluer les zones d'incertitudes des prédictions. Le choix des variables est aussi un aspect clef de la création des modèles corrélatifs de répartition (ELITH & LEATHWICK, 2009). Elles doivent être pertinentes aux regards de l'objectif de l'étude et de ou des espèces étudiées (JOHNSON, 1980). Dans notre cas, l'inclusion de variables climatiques pour lesquels des prédictions futures sont disponibles est nécessaire. Dans le cas des odonates, il est aussi important d'inclure des variables décrivant l'environnement local tel que le type de milieu humide, la végétation ou la topographie (AUSTIN & VAN NIEL, 2011).

Dans une première partie le méso-climat des sites sera mis en relation avec les suivis des cortèges d'odonates dans la région Nouvelle-Aquitaine. Dans une deuxième partie, les effets des climats futurs sur 53 espèces d'odonates présentes en Nouvelle-Aquitaine seront étudiés à l'aide de trois scénarios de changement climatique pour la période allant de 2021 à 2100. Les résultats ont pour but de souligner les espèces les plus impactées par les changements avec une attention particulière pour les espèces à enjeux ainsi que pour les effets sur la diversité à l'échelle régionale. L'identification de zones à enjeux pour le futur pourra être dégagée de ces résultats.



5.2 Matériels et Méthodes

5.2.1 Sites d'étude pour les suivis des cortèges d'odonates

Au total, 16 sites sont prospectés, sur lesquels 19 transects sont parcourus (Tab. XXVII et Fig. 103) (MALLARD, 2018b). 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). 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.

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 réaliser en premier. Trois périodes sont présélectionnées pour mettre ce suivi en œuvre (mai, juin et août). Il est basé sur la recherche d'exuvies d'anisoptères excluant celles de zygoptères. Leur collecte n'est pas mise en œuvre car elles sont souvent beaucoup plus complexes à identifier, voire impossibles au rang spécifique.

Les sites de suivis ont été équipés de stations météorologiques mesurant la température et l'humidité relative. 17 stations ont donc été réparties entre les sites, avec pour le site d'Arjuzanx une station pour chaque transect. Les stations météorologiques sont composées de 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 de l'abri météorologique HOBO0039 RS1. Elles enregistrent des mesures toutes les heures à une hauteur de 1m30 et les données sont recueillies pendant la phase de terrain estivale chaque année. La première station a été posée en août 2017 (Site Lagune de Layat) mais la plupart ont été posées sur le site à l'été 2018. Des analyses complètes des données de température en d'humidité relative sont détaillées en annexe (Annexe 6).



Tab. XXVII. Récapitulatif des sites étudiés pour le suivi des odonates.

Département	Site	Station météorologique	Commune	Transect	Structure
GIRONDE	Lagune d'Argues	Oui	Hourtin (33)	Lagune d'Argues – Transect 1	Cistude Nature
	Landes de Mouchon	Oui	Lanton (33)	Landes de Mouchon – Transect 1	Cistude Nature
	Lac des Troupins	Oui	Guillos (33)	Lac des Troupins – Transect 1	Cistude Nature
	Lagune des Layats	Oui	Louchats (33)	Lagune des Layats – Transect 1	Cistude Nature
LANDES	RNN d'Arjuzanx	Oui	Arjuzanx (40)	Bassine SB01	RNCFS Arjuzanx
		Oui		Digue vasière	RNCFS Arjuzanx
	Lagune de la Gaudole	Oui	Bourriot-Bergonce (40)	Lagune de la Gaudole – Transect 1	Cistude Nature
	Marais du Parias	Oui	Callen (40)	Marais du Parias – Transect 1	CPIE Seignanx-Adour
	Lagune de la Tapy	Oui	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	Oui	Le Sen (40)	Lagune de Moutan – Transect 1	CEN Nouvelle-Aquitaine
	Lagune centrale photovoltaïque	Oui	Losse (40)	Centrale photovoltaïque – Transect 1	Cistude Nature
	Lagune de la Matte	Oui	Luxey (40)	Lagune de la Matte – Transect 1	CEN Nouvelle-Aquitaine
	Lagune de Put Boué	Oui	Sabres (40)	Lagune de Put Boué – Transect 1	CEN Nouvelle-Aquitaine
	Lagune de Garrans	Oui	Saugnacq-et-Muret (40)	Lagune de Garrans – Transect 1	Cistude Nature
	Lagune de Castet-Bieilh	Oui	Seignosse (40)	Lagune de Castet-Bieilh – Transect 1	RNN de l'Etang Noir
	Lagune de la Joureyre	Oui	Sore (40)	Lagune de la Joureyre – Transect 1	CEN Nouvelle-Aquitaine
	Marais du Plata	Oui	Sore (40)	Marais du Plata – Transect 1	CPIE Seignanx-Adour
				Marais du Plata – Transect 2	CPIE Seignanx-Adour



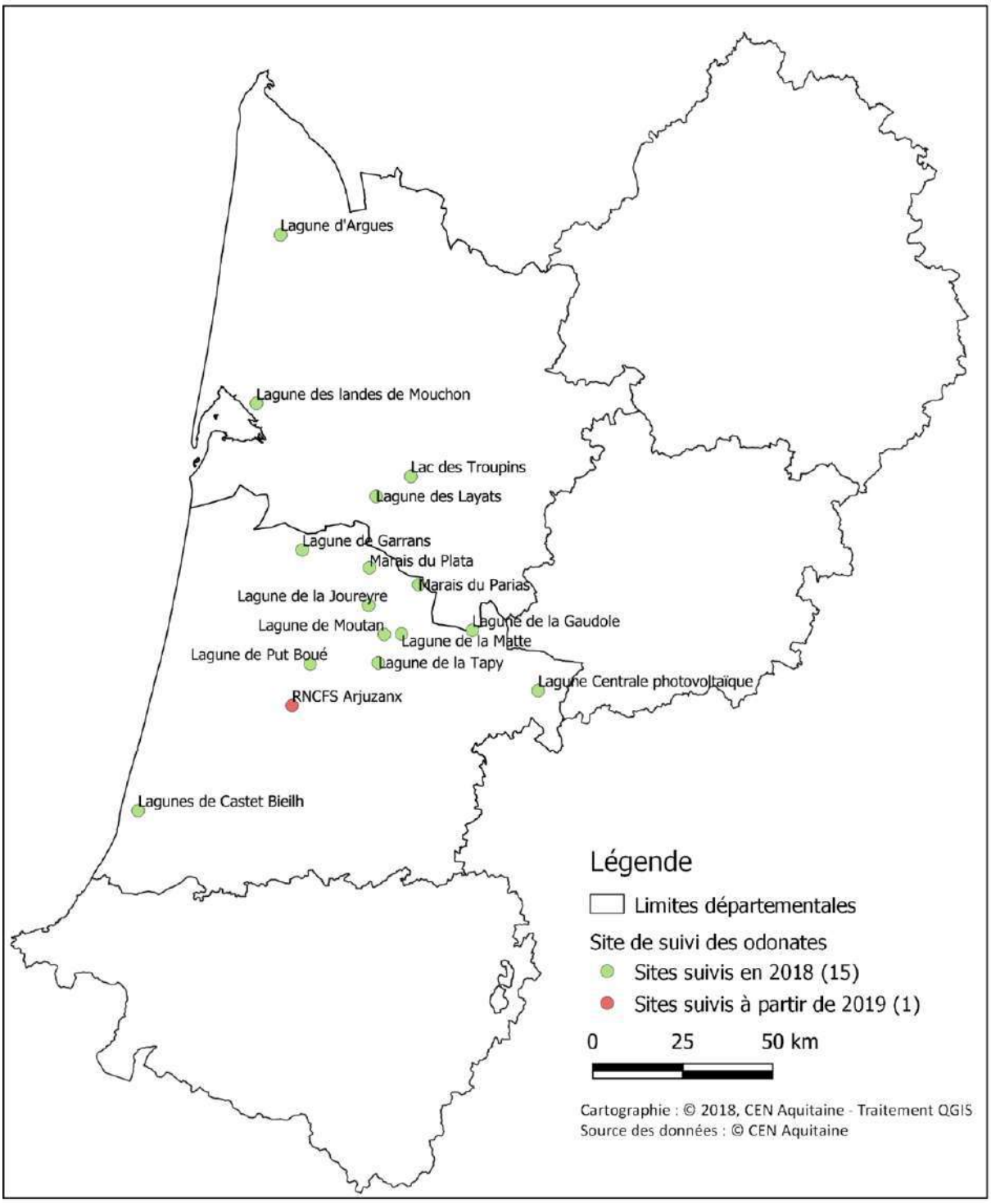


Fig. 103. Sites étudiés pour le suivi des odonates.

5.2.2 Analyse des cortèges d'odonates sur des sites d'étude dans les Landes de Gascogne : influence des sites, des années et évaluation du protocole

• Influence du climat sur les effectifs et espèces observés

Les effets des variables climatiques sur la composition du cortège d'odonates ont été étudiés à l'aide d'une analyse discriminante régularisée qui est plus robuste au regard de variables explicatives corrélées à l'aide du package vegan (OKSANEN *et al.*, 2007). Des modèles prenant comme variables les températures moyennes, minimales, l'écart journalier et l'humidité relative pour chaque saison ainsi que les noms de sites ont été réalisés. Pour définir le meilleur modèle, des permutations entre les variables ont été faites jusqu'à obtenir celui qui explique le mieux les variations observées avec deux méthodes (comparaison des modèles avec Rajusté et p-value). Le meilleur modèle est ensuite comparé avec un modèle nul à l'aide de l'AIC. Dans un premier temps, l'analyse a été effectuée uniquement avec les suivis odonates de l'année 2019, l'année 2018-2019 étant complète pour de nombreuses stations météo. Dans un deuxième temps, des moyennes pour chaque variable ont été faites entre toutes les stations afin de couvrir la période complète des suivis de 2018 à 2020. Les données d'imagos et d'exuvies ont été analysées séparément et corrigées pour l'effort d'échantillonnage (le nombre d'individus observés a été divisé par le nombre de passage effectués dans l'année).

• Évaluation de l'effort d'échantillonnage des protocoles mis en place

Les dénombrements et identifications des odonates en espèces sont la base des données de suivis sur le terrain. 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.

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. L'utilisation des nombres de Hill s'impose dans la littérature depuis quelques années comme une méthode à suivre (CHIU *et al.*, 2014) (MALLARD, 2016b ; MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a). En fonction des résultats en particulier des espèces rares lors des campagnes de dénombrement sur le terrain, le taux de couverture représentant la qualité de l'effort d'échantillonnage peut être évaluée. Elle est liée à la probabilité qu'un individu d'une espèce donnée lors d'une campagne d'observation qui serait totale et 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).

• Comparaison des indices climatiques par rapport à la période de référence

Les écarts entre les indices de températures et l'humidité mesurés par mois par les stations météorologiques du programme et les valeurs de la période de référence 1991-2020 (provenant du modèle Aladin CRNM 2014) ont été calculées pour chaque site quand le nombre de mesures était suffisant (au moins 25 jours complets de mesures dans le mois). En effet, les écarts par rapport à une période de référence sont utilisés couramment afin de situer le climat d'une année par rapport à une période climatique de référence. Pour chaque site, les valeurs ont été comparées avec la maille climatique correspondante (maille de 8km²). Les écarts à la normale pour la température moyenne, maximale et minimale ainsi que l'humidité relative moyenne ont été calculés.



5.2.3 Méthode de modélisation corrélative de la répartition des odonates face au changement climatique

- **Les données de présence**

Les données de présence des odonates dans la région Nouvelle-Aquitaine utilisées pour cette étude proviennent de l'Observatoire de la Faune Sauvage de Nouvelle-Aquitaine FauNA (FauNA, https://observatoire-fauna.fr/). Les données de l'observatoire réunissent toutes les données de présence récoltées par des partenaires et centralisées dans la base de données de FauNA. Les données récoltées dans le cadre du programme sentinelles du climat sont incluses dans cette base de données.

Toutes les données de présence de d'odonates ont été extraites puis triées. Seules les données récoltées entre 1991 et 2020 localisées au minium à la maille de 1 km de la grille INPN (utilisée comme base pour toutes les variables des modèles corrélatifs de répartition) sont conservées. Les observations considérées comme des doublons probables ont été retirées de la base de données. Les observations dont la description s'arrêtait à la famille de l'espèce ont été retirées avant les analyses sauf pour les cas où une seule espèce de cette famille est considérée comme présente dans la zone d'étude. Dans ce cas, soit la famille a été gardée et considérée comme une espèce, ou bien les observations ont été fusionnées avec les autres observations de l'espèce (les observations *Oxygastra* Dale, 1834 ont été fusionnées avec les observations *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834)). De plus, certaines observations de sous-espèces ont été fusionnées avec l'espèce dans les cas où peu de données existaient pour l'une des deux sous espèces ou les cas où les traits de vie des sous-espèces étaient proches : par exemple les observations *d'Onychogomphus forcipatus forcipatus* (Linnaeus, 1758) ont été fusionnées avec les observations d'*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758), il est en est de même pour les espèces suivantes : *Calopteryx splendens, Calopteryx splendens splendens, Orthetrum coerulescens, Orthetrum coerulescens coerulescens et Lestes virens, Lestes virens virens*. Enfin, toutes les espèces dont le nombre de mailles avec une observation était inférieur à 20 ont été laissées de côté, le nombre d'observations étant trop faible pour produire un modèle fiable.

Au total, 53 espèces ont été conservées pour la modélisation corrélative de répartition dans la région Nouvelle-Aquitaine.

- **Les variables environnementales**

Les variables environnementales sélectionnées pour les modèles se divisent en deux catégories : les variables climatiques et les variables d'occupation du sol ou de topographie.

Les variables climatiques utilisées proviennent des simulations ALADIN52 (CNRM 2014) obtenues sur le site de Météo France DRIAS (http://www.drias-climat.fr/). Les données sont à la résolution de 8 km et les différents indices sont des moyennes mensuelles. La période du présent est définie par les années de 1991 à 2020 et les horizons futurs sont définis comme suit : Horizon 1 (H1) = 2021-2050, Horizon 2 (H2) : 2041-2070 et Horizon 3 (H3) : 2071-2100. Ces horizons ont été définis d'après les recommandations de Météo-France, qui préconisent pour ce type de données une durée de 30 ans afin de lisser les « bruits » dus aux simulations climatiques (Ouzeau *et al.*, 2014). Les simulations contiennent pour les années 2006-2020 des données prédites du scénario RCP 8.5 (hypothèse que la période présente se dirige vers ce scénario) et les données de 1991 à 2006 sont des simulations avec des données historiques. Pour chaque horizon, un scénario climatique RCP (Profils représentatifs d'évolution de concentration) est associé. Pour nos modèles, ils sont au nombre de trois et représentent chacun une trajectoire différente d'émissions et de concentrations de gaz à effet de

serre, d'ozone et d'aérosols. Ces trajectoires sont modélisées à partir de différents scénarios d'évolutions socio-économiques (adaptation, réduction, stabilisation ou dépassement).

Dans une première étape, une série d'indices a été sélectionnée, parmi les plus susceptibles d'être importants pour les différentes espèces d'odonates. Ces indices mensuels ont ensuite été moyennés sur l'année entière ou sur deux périodes de l'année suivant :

- la phase où les individus sont principalement présents sous leur forme larvaire notée par convention « hiver » dans le nom des variables et qui comprend la période automnale et hivernale.
- la phase où les individus peuvent être présents sous leur forme d'imago notée par convention « été » dans le nom des variables qui comprend les saisons printemps et été.

Les variables d'occupation du sol ont été calculées à partir du CES Occupation des sols » (OSO) produit à partir d'images satellites (2019) d'une résolution de 25 m. Les 23 catégories ont été fusionnées en 11 catégories. Les variables sélectionnées pour les modèles sont les surfaces urbaines, les forêts (résineux et feuillus), les surfaces des cultures et les surfaces de prairies exprimées en pourcentage de couverture sur un pixel de 1 km².

Les variables d'occupation du sol des milieux humides proviennent pour les plans d'eau de la BD TOPO ® Version 2.0. Ont été calculés par maille de 1km² le nombre de plan d'eau ainsi que la surface totale des plans d'eau. Les linéaires d'eau ont été déclinés en trois catégories petit, moyen et grand suivant l'importance du débit et exprimé en longueur total de linéaire d'eau par maille de 1 km². La variable topographique sélectionnée est l'altitude (données IGN) (calculée à partir du modèle numérique de terrain, BD ALTI® Version 2.0).

Afin de limiter les corrélations entre les variables sélectionnées qui peuvent influencer les résultats des modèles, un test de corrélation de Spearman (p=0.05) a été réalisé entre chacun de ces indices. Des variables corrélées entre elles ont cependant été conservées comme recommandé par (BRAUNISCH *et al.*, 2013) car les évolutions futures de chacune de ces variables peuvent être importantes pour les répartitions prédites. Toutes les variables ont été utilisées pour les modèles généraux des 53 espèces étudiées. En plus de ces modèles, des modèles spécifiques pour les trois espèces rares et patrimoniales des leucorrhines ont été créés. Pour cela, seulement certaines variables ont été sélectionnées parmi celles présentes dans les modèles généraux : les variables de linéaires d'eau ainsi que des degrés-jours supérieurs à 30°C ont été enlevés pour ces modèles. Les leucorrhines étudiées sont en effet connues pour être présentes dans des milieux lagunaires et la variable des degrés-jours supérieurs à 30°C montrait peu de variations pour la période présente dans la zone d'étude restreinte pour ces modèles.

Les variables paysagères utilisées ont été créés par E. Lobry (Chapitre 14) à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine avec des mailles de 0.25km². Parmi ces variables, une première sélection a été faite pour identifier les variables corrélées entre-elles (test de Spearman). Le choix a ensuite été effectué de manière à refléter différents aspects de la mosaïque paysagère en termes d'homogénéité et de diversité d'habitat présents. Deux variables ont finalement été sélectionnées : le nombre de patchs dans un rayon de 5500m et la superficie d'espace cœur disjoint dans un rayon de 1500m. Les variables d'occupation du sol précédemment calculée pour des mailles de 1km² ont été recalculées à 0.25km² pour plus de précision. Pour éviter d'avoir un trop grand nombre de variables pour la modélisation, les variables pourcentage de surface en forestière, urbains et altitude ont été retirées.

Les nouveaux modèles « paysage » seront comparés avec les modèles créés l'année dernière afin de connaître l'apport des variables paysagères pour la modélisation de l'aire de répartition des espèces d'odonates et d'observer les éventuelles différences entre les modèles.



5.2.4 Indices de diversité spatiale des odonates

Pour expliquer l'évolution des profils de diversité, des indices régionaux ont été définis en collaboration avec les gestionnaires de milieux naturels du territoire « CEN » Nouvelle-Aquitaine (formules des indices présentées dans le Chapitre 3 sur l'étude des lépidoptères). Ces indices prennent en compte les enjeux de gestion en fonction des espèces bénéficiant d'une protection juridique (indice de protection), des espèces patrimoniales (indice de patrimonialité) y compris protégées, menacées (liste rouge), des espèces rares ayant un intérêt naturaliste dans la région (Mallard *et al*, soumis à The International Journal of Climate Change Strategies and Management (IJCCSM)). L'indice de diversité représente le nombre d'espèces dans chaque maille afin d'identifier les zones qui abritent un nombre élevé d'espèces et doivent être protégées. À partir de ces indices l'indice de refuge climatique a été calculé. Cet indice représente la moyenne des trois indices définis : indice de protection, indice de patrimonialité et indice de diversité. Cet indice permet d'identifier les zones à enjeux de conservation contenant des espèces protégées et patrimoniales ainsi qu'une diversité importante. Enfin, l'indice de similarité a été calculé. Cet indice est une comparaison de la présence des espèces entre les scénarios climatiques présents et futurs permettant d'anticiper les possibilités de changement dans l'assemblage de la population.

5.3 Résultats

5.3.1 Bilan des suivis 2021

Leucorrhinia albifrons a été observée sur 6 lagunes en 2021 avec 87 individus (8 lagunes en 2020 avec 180 individus). Des exuvies ont aussi été récoltées sur deux sites en 2021 : lagune de la Matte (56 exuvies) et Lagune de la Joureyre (2 exuvies) indiquant la reproduction de cette espèce sur ces sites. *Leucorrhinia pectoralis* n'a été observée qu'une seule fois en 2018. Pour chaque lagune suivie, de nombreuses espèces sont identifiées représentant de 26% à 41% des espèces présentent en Nouvelle-Aquitaine. Un total de 8554 imagos a été observé cette année (sans site RNN Arjuzanx en attente des données 2021). Certains sites ont grandement évolué depuis le début des suivis. Le site de centrale photovoltaïque (Fig. 104), où *Leucorrhinia albifrons* n'a été observée qu'en 2018 bien que le site soit historiquement connu pour abriter une importante population, montre des évolutions de la qualité de l'habitat due à la présence de l'Écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*). La présence de cette espèce est aussi observée sur d'autres sites de suivis.





Fig. 104. Évolution de la lagune centrale photovoltaïque entre 2016 (à gauche) et 2020 (à droite).

5.3.2 Analyse des cortèges d'odonates sur des sites d'étude dans les Landes de Gascogne : influence des sites, des années et évaluation du protocole

L'analyse des données 2019 montrent que les variables climatiques n'expliquent pas la composition des cortèges d'odonates observées. Le meilleur modèle sélectionné après chaque procédure de permutation était un modèle avec la variable de température minimale en hiver (p-value=0,0045 et Radj=0,058). Cependant, ce modèle n'explique pas mieux qu'un modèle nul la composition des cortèges d'odonates observés (AICmodèle_nul=-9,4 ; AICmodel>=-9,37). Les modèles exuvies donnent le même résultat avec un AICmodèle_nul=-8,2 tandis qu'il est supérieur à -7,9 pour tous les autres modèles. Aucune variable climatique n'a pu être sélectionnée avec la méthode de permutation utilisant la p_value (p_value> 0,005) mais la variable d'humidité relative en été a été sélectionnée par la méthode par R ajusté (Radj=0,40). Cependant ce modèle n'explique pas mieux les variations qu'un modèle nul (AICmodèle= – 7,9).

L'analyse des données sur les données pour les trois années de suivi montrent que les sites sont la variable principale qui permet d'expliquer les cortèges d'odonates observés. La méthode de permutation utilisant le R ajusté sélectionne le meilleur modèle avec comme variable explicative le nom de sites (AIC= -67,0315). La méthode de permutation utilisant les p-values sélectionne aussi le nom de site comme variable explicative (p-value= 0,005 et AIC=-67,0315). Ce résultat montre qu'un site est avant tout semblable à lui-même, même si des variations climatiques entre les années existent (Fig. 105). Le positionnement des sites par année en fonction de la composition de leur cortège montre cependant que certains sites se ressemblent. On peut aussi remarquer que les sites pressentis comme étant spécifiques climatiquement, ne le sont pas nécessairement au regard du cortège. *Leucorrhinia albifrons* semble être une espèce caractéristique de certaines lagunes (Lagune de la Matte, lagunes de Garrans, Lagunes de de la Joureyre, lagune de Put-boué) et est fortement associée à *Coenagrion puella*, *Ceriagrion tenellum* et *Cordulia aenea*.

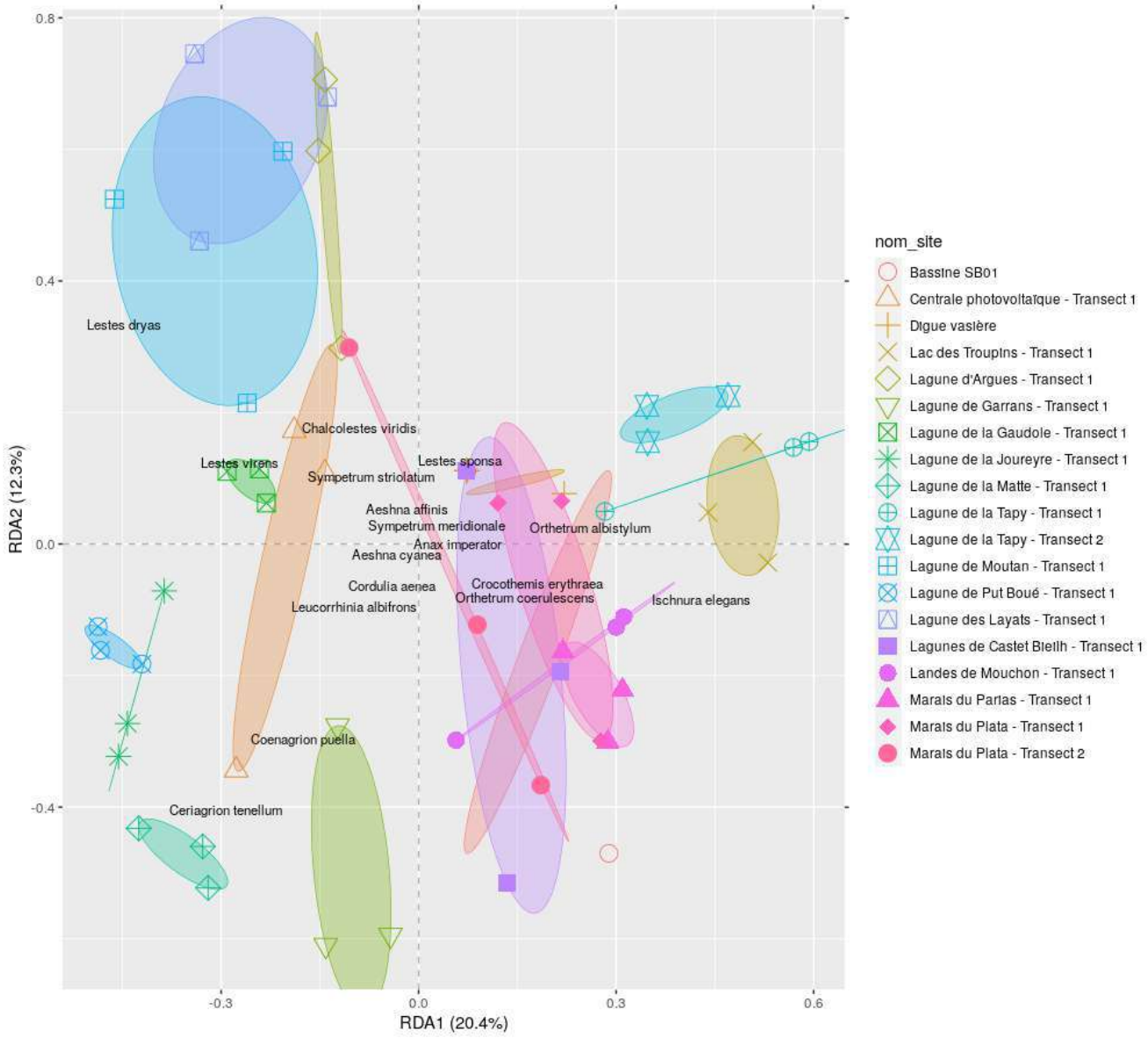


Fig. 105. Localisation des sites (3 années) par rapport aux deux premières dimensions, pour les données imagos.

De même, l'analyse des données exuvies pour les trois années de suivis montrent que les sites sont la variable principale qui permet d'expliquer les cortèges d'odonates observés. La méthode de permutation utilisant le R ajusté a sélectionné comme le meilleur modèle celui avec comme variable explicative le nom des sites (Radj=0,21; AIC= −22,17). La méthode de permutation utilisant les p−values sélectionne elle aussi le nom des sites comme principale variable explicative (p−value= 0,005 et AIC= −22,17). Ce résultat rejoint donc les observations précédentes. On remarque qu'il est malgré tout plus difficile d'expliquer les cortèges d'espèces à partir des exuvies avec uniquement le nom de sites, les deux dimensions n'expliquant que 14,5 % et 7,9 % des variations observées (Fig. 106). On remarque que la présence et la reproduction de *Leucorrhinia albifrons* semblent en partie caractéristiques de certaines lagunes (lagune de la Matte, Lagune de la Joureyre, lagune de la gaudole et lagune de Moutan. On retrouve dans le même axe la présence d'*Anax imperator*, cependant cette espèce est une espèce commune dans la zone d'étude. En revanche, les deux autres espèces de leucorrhines suivies ne semblent pas participer à la caractérisation d'un type de cortège ou de lagune.

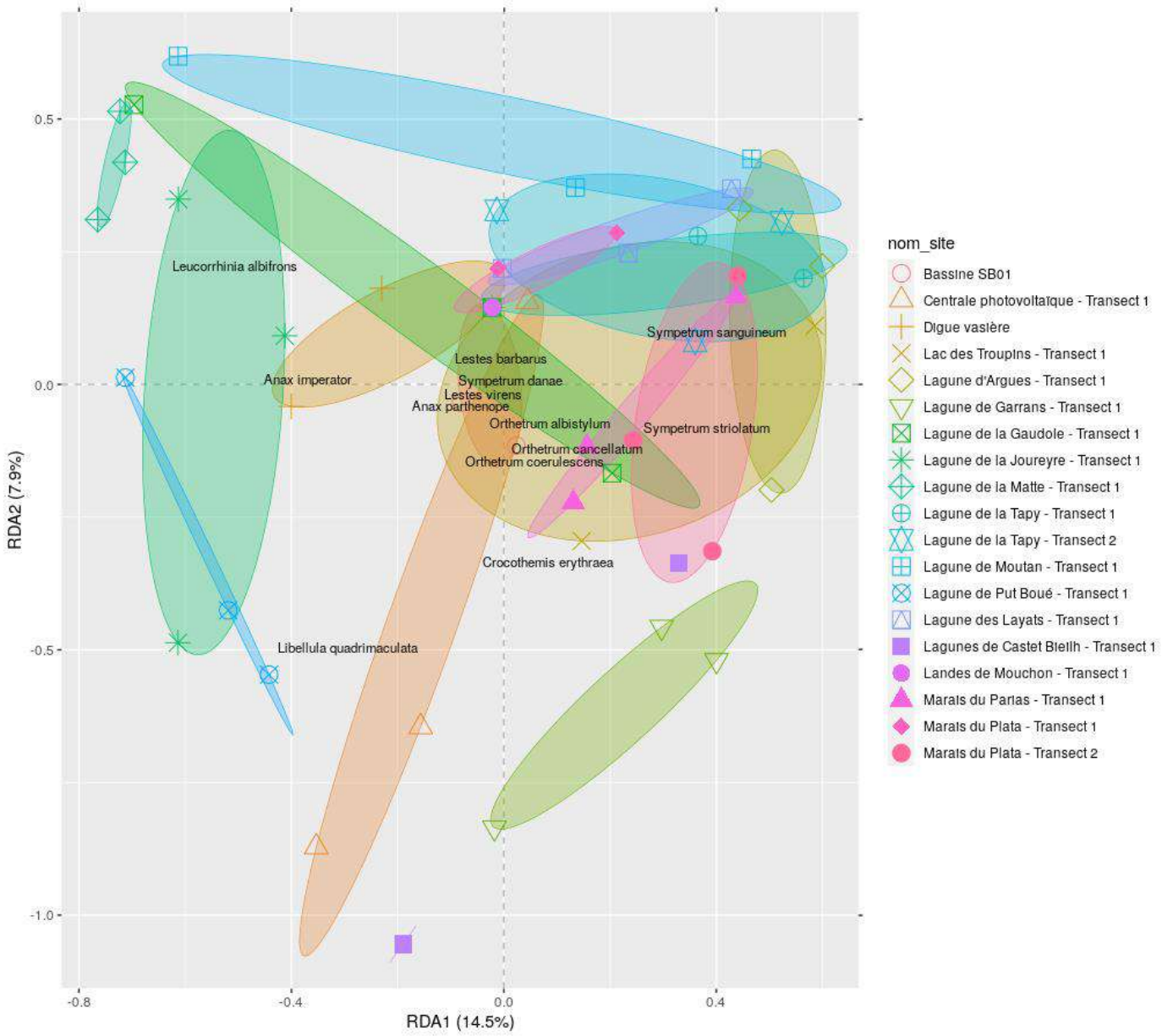


Fig. 106. Localisation de sites (3 années) par rapport aux deux premières dimensions pour les données exuvies.

- **Effort d'échantillonnage des protocoles des suivis imagos et exuvies**

De 2018 à 2020, l'indice du taux de couverture pour le protocole de suivis des imagos est réparti de 0.89 pour le site MOUCH à 1.00 pour le site JOURE. En moyenne, l'effort d'échantillonnage sur les trois années et l'ensemble des sites suivis est de 97%± 2% s.d.

De 2018 à 2020, l'indice du taux de couverture pour le protocole de suivis des exuvies est réparti de 0.60 pour le site MOUTA à 1.00 pour les sites CENTR, ARGUE, GARRA, MATTE, LCALL. En moyenne, l'effort d'échantillonnage sur les trois années et l'ensemble des sites suivis est de 86%± 12% s.d.

- **Comparaison par site des années avec la période de référence**

Concernant la température, des similarités sont observées entre les différents sites. Les températures maximales mesurées sont pour tous les sites et la plupart des années plus hautes par rapport à la période de référence. L'écart positif maximal aux températures maximales observé est de +9°C (site de la Matte) et l'écart positif minimal est de +4°C (site de la lagune de Castet-Bieilh). L'écart négatif maximal est lui de -2°C (site de la lagune de Castet-Bieilh) et minimal de 0,5°C pour de nombreux sites. Pour les sites lac des Troupins et lagune de Mouchon, il n'y a pas de d'écarts négatifs de température par rapport à la période de référence. La situation est plus contrastée pour les températures minimales plus élevées ou plus basses que la période de référence suivant les années et les mois. L'écart positif maximal observé le plus important est de +4°C (site Lagunes de la Tapy) et l'écart positif minimal de +1°C (site lac des Troupins). L'écart négatif maximal observé est de -5°C (Lagune du Plata) et de -2°C (Lagune de la Matte).

Au cours de l'année, pour 12 sites les mois de février à juillet ont des écarts à la température moyenne de la période de référence positifs indiquant des températures plus chaudes pour ces mois et années suivis. Les mois d'août à septembre sont pour la plupart des sites, plus frais que la période de référence.

Concernant l'humidité relative moyenne pour tous les sites et années les mois de juin et juillet sont plus secs que la période de référence avec des pourcentages d'humidité relative plus bas jusqu'à -10 % pour le site centre photovoltaïque en 2019. Des variations entre années sont observées pour ces mois aux sites lagunes d'Argues avec des mois de juin et juillet parfois plus humides parfois plus secs que la période de référence. Le site lagune de Castet-Bieilh est particulier avec des valeurs d'humidité au-dessus des valeurs de référence pour tous les mois de l'année et toutes les années (Fig. 107). Les variations par rapport aux valeurs de référence peuvent différer fortement entre les années par exemple pour le site des lagunes de la Matte au mois de mai de 2018 l'écart est de +20 % tandis que pour les deux années suivantes il est en dessous de +5 % (Fig. 108). Les mois de février, mars et avril montrent aussi pour certains sites des valeurs d'humidité relative plus basses que pour la période de référence, mais des variations entre les années sont observées : par exemple pour la lagune de Joureyre au mois de mars 2018 un écart de +4 % est observé, en mars 2019 un écart de -4 % puis en mars 2020 un écart de +5,5 % par rapport à la période de référence.

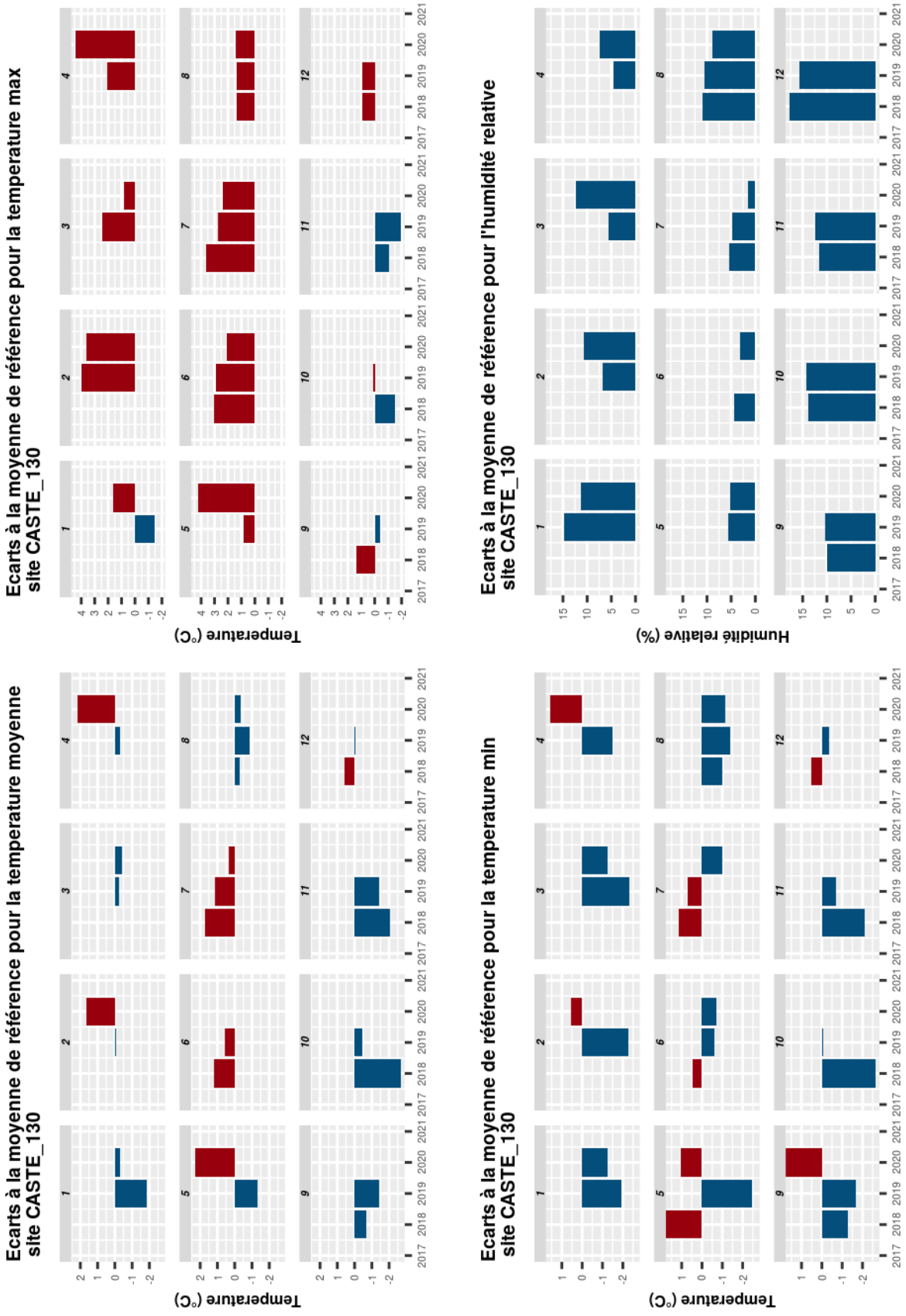


Fig. 107. Écarts à la période de référence pour quatre indices du site lagune de Castet-Bieilh (station CASTE_130)

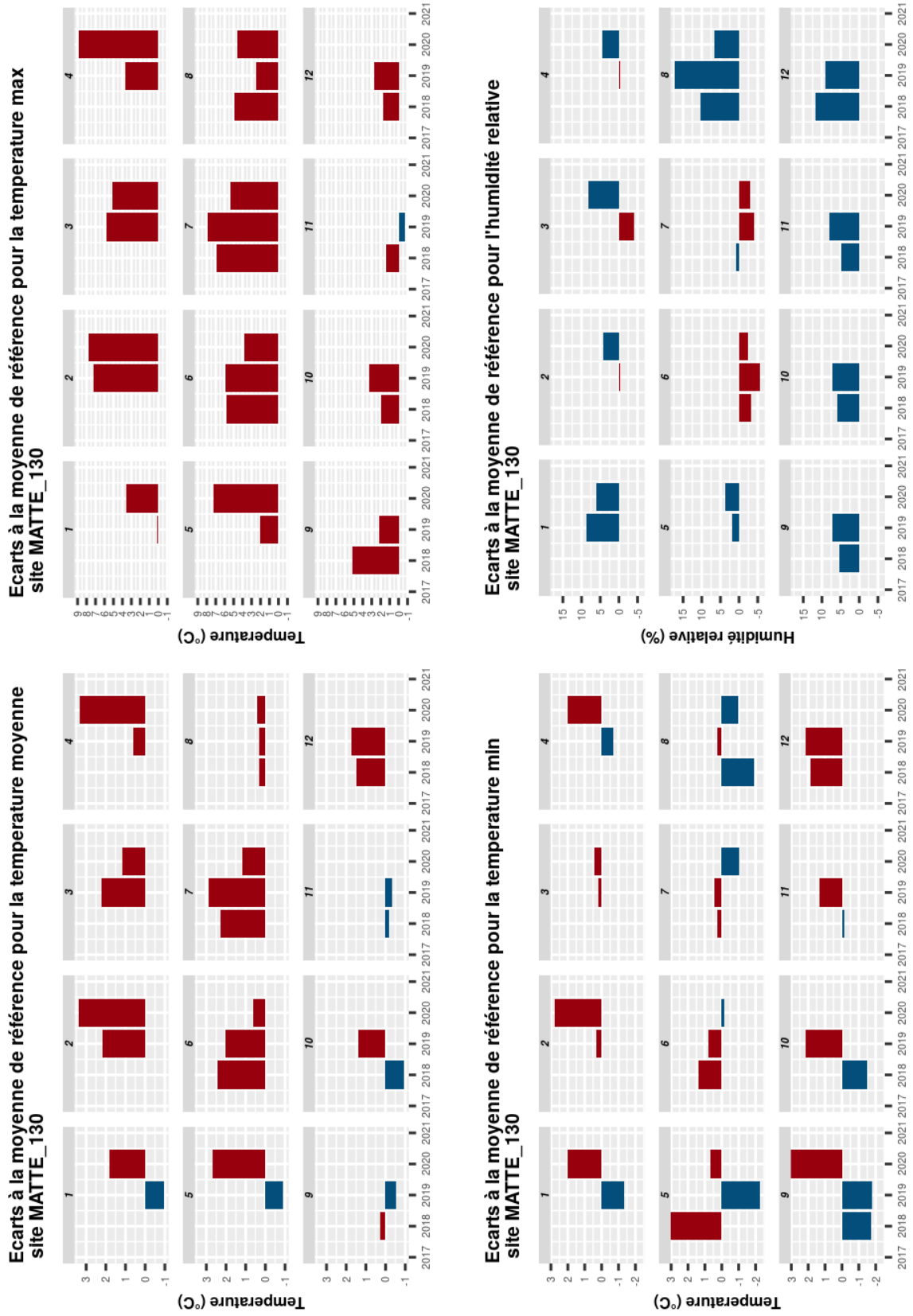


Fig. 108. Écarts à la période de référence pour quatre indices du site lagune de la Matte (station MATTE_130)

5.3.3 Répartition des espèces d'odonates en région Nouvelle-Aquitaine

• Modèles avec variables paysagères

Les variables paysagères ajoutées ne sont pour la plupart des espèces pas les variables les plus importantes pouvant expliquer leur répartition. Les variables sont importantes pour un nombre d'espèces limité (Tab. XXVIII). Sur les onze espèces, dix ont pour variables paysagère importante la superficie de l'espace cœur dans un rayon de 1500m. Pour la plupart des espèces, la réponse observée est soit stable soit en diminution linéaire indiquant que ces espèces sont présentes dans des espaces qui ont des petites surfaces. Pour deux espèces (*Coenagrion mercuriale* et *Lestes barbarus*), la distance au plus proche patch dans un rayon de 5500m est importante. La distance optimale est située entre 1km et 2km pour *les deux espèces,* avec des patchs distances supérieurs à 2km très défavorables pour *Lestes barbarus*. Ces résultats montrent que si les indices paysagers sont un bon moyen de décrire les caractéristiques de paysage, les premiers facteurs expliquant la présence des odonates sont le climat et le type de paysage (milieu humide). Même si les variables ajoutées ne sont pas importantes, elles peuvent jouer un rôle dans les résultats de répartition pour chaque espèce, ainsi la comparaison des modèles « paysage » avec les modèles précédents peut permettre d'identifier des espèces pour lesquelles les résultats diffèrent.

Tab. XXVIII. Espèce pour lesquelles une variable paysagère est importante pour leur répartition

Espèce	Type de variable	Valeur d'importance	Type de réponse
Aeshna cyanea	core_mn	0.1	linéaire
Boyeria irene	core_mn	0.1	linéaire_diminution
Aeshna grandis	core_mn	0.13	linéaire
Anax parthenope	core_mn	0.1	linéaire_diminution
Coenagrion mercuriale	enn	0.15	quadratique
Erythromma viridulum	core_mn	0.18	linéaire
Gomphus graslinii	core_mn	0.1	linéaire_diminution
Gomphus simillimus	core_mn	0.2	linéaire_diminution
Gomphus vulgatissimus	core_mn	0.1	linéaire
Lestes barbarus	core_mn, enn	0.13 et 0.11	linéaire et quadratique
Libellula fulva	core_mn	0.15	linéaire diminution

• Comparaison des modèles

Les premiers modèles de répartition créées pour la région Nouvelle-Aquitaine peuvent être comparés à des nouveaux modèles qui comprennent des variables paysagères.

Pour 29 espèces sur 62, les modèles paysages prédisent des gains ou pertes d'habitat différents des modèles précédents, indiquant que pour ces espèces, il faudrait affiner les résultats soit en ajoutant de nouvelles variables, soit en incluant plus de données afin de diminuer le biais d'échantillonnage. Tous les modèles paysages montrent des performances moins fortes que les anciens modèles sauf pour deux espèces (*Orthetrum cancellatum, Sympetrum danae*) mais pour des différences infimes (-0.022, -0.004 respectivement). En revanche, les seuils estimés pour la création des cartes de présence/absence et pour le calcul des gains et pertes d'habitat sont toutes plus élevées pour les modèles paysages (sauf pour l'espèce *Sympetrum danae* avec une différence de 0.014*)*.

Les plus grandes différences peuvent être observées pour des espèces avec peu d'observations ou pour des espèces avec un échantillonnage spatialement biaisé (en particulier avec de nombreuses observations dans le limousin). Pour les deux types de modèles des pertes d'habitat à long terme sont prédites pour 12 espèces. Pour certaines, les pertes sont localisées en particulier dans le Limousin, les espèces n'étant pas ou peu présentes dans le reste de la région (Fig. 109), (*Aeshna cyanea, Aeshna*



grandis, Aeshna juncea Gomphus pulchellus, Gomphus simillimus, Somatochlora metallica, Sympetrum danae). Pour d'autres, les pertes d'habitats sont situées principalement en plaine et dans le triangle landais, sans que de nouveaux espaces ne soient gagnés (*Brachytron pratense, Lestes virens)*. Deux espèces, malgré des pertes importantes, gagnent des espaces climatiquement favorables notamment en altitude ou le long de la côte atlantique (*Erythromma lindenii, Erythromma najas).* Enfin, la répartition de l'espèce *Pyrrhosoma nymphula* est réduite à la fois en plaine mais aussi en altitude allant de 70% de perte pour le modèle paysage à 96% de pertes pour l'autre modèle.

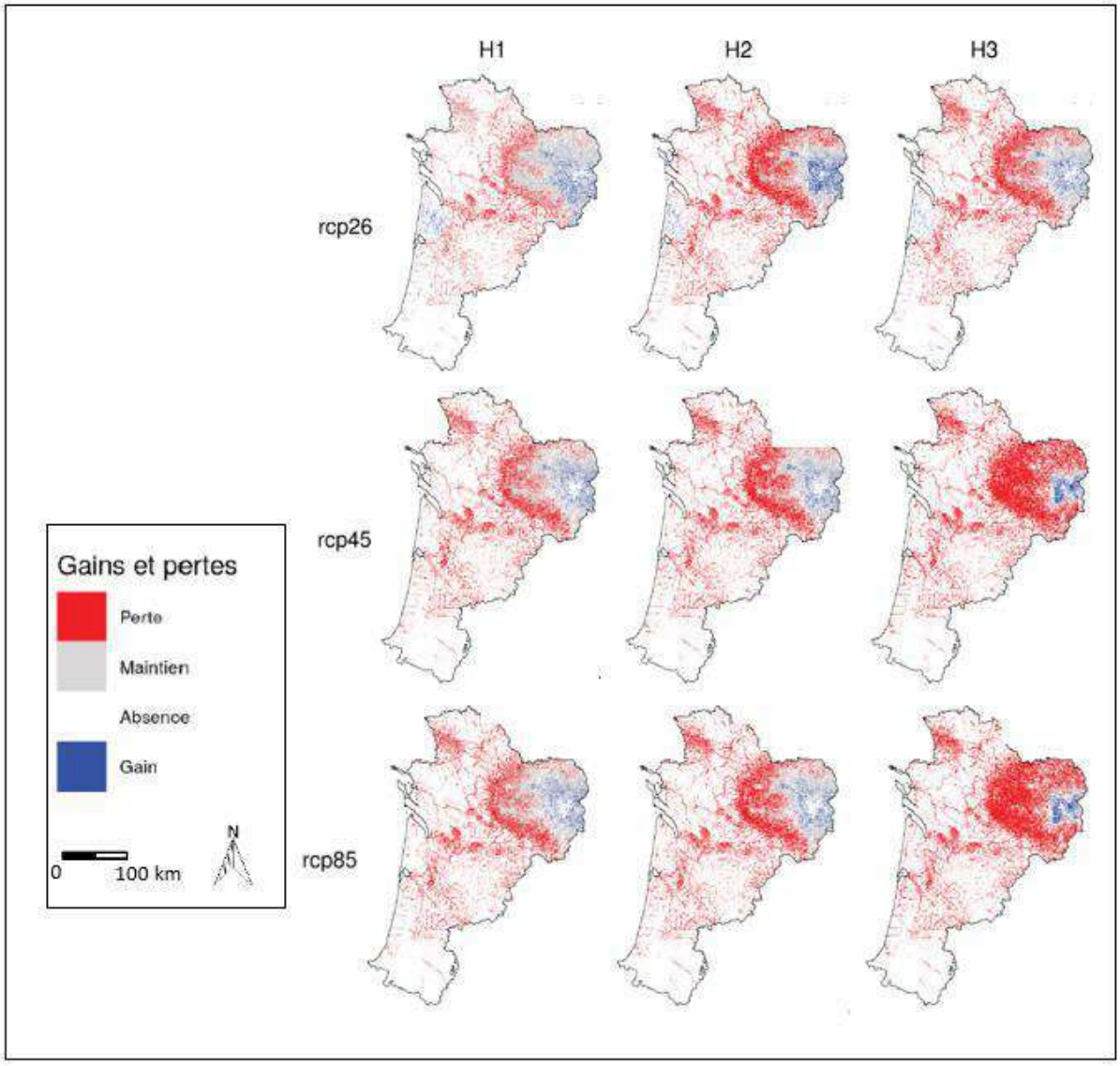


Fig. 109. Gains et pertes d'habitat pour Somatochlora metallica avec le modèle paysage pour chaque scénario et horizon.

Certaines espèces voient leur répartition croitre au cours du temps suivant les différents scénarios climatiques (Fig. 110, Tab. XXIX). En tout pour 18 espèces, une augmentation ou stabilité de l'aire de répartition est observée pour les deux types de modèles. Pour une partie de ces espèces, les gains sont localisés principalement en plaine mais des pertes sont observées dans les zones de plus hautes altitudes du Limousin. Les zones prédites comme gains sont aussi principalement des zones climatiques dans le sud, ne comprenant pas forcément de zones humides. Ces dernières sont

cependant prédites comme maintenues dans le temps par les modèles. En revanche, des gains proches des cours d'eau et des plans d'eau sont observés en Poitou-Charentes.

Tab. XXIX. Liste des espèces pour lesquelles une stabilisation ou une augmentation de l'air de répartition est prédite par les deux types de modèles

Espèces	
Anax imperator	*Lestes dryas*
Calopteryx xanthostoma	*Onychogomphus uncatus*
Chalcolestes viridis	*Orthetrum cancellatum*
Crocothemis erythraea	*Platycnemis acutipennis*
Arythromma viridulum	*Platycnemis latipes*
Gomphus vulgatissimus	*Platycnemis pennipes*
Ischnura elegans	*Sympetrum meridionale*
Ischnura pumillio	*Sympetrum sanguineum*
Sympetrum striolatum	*Orthetrum albistylum*

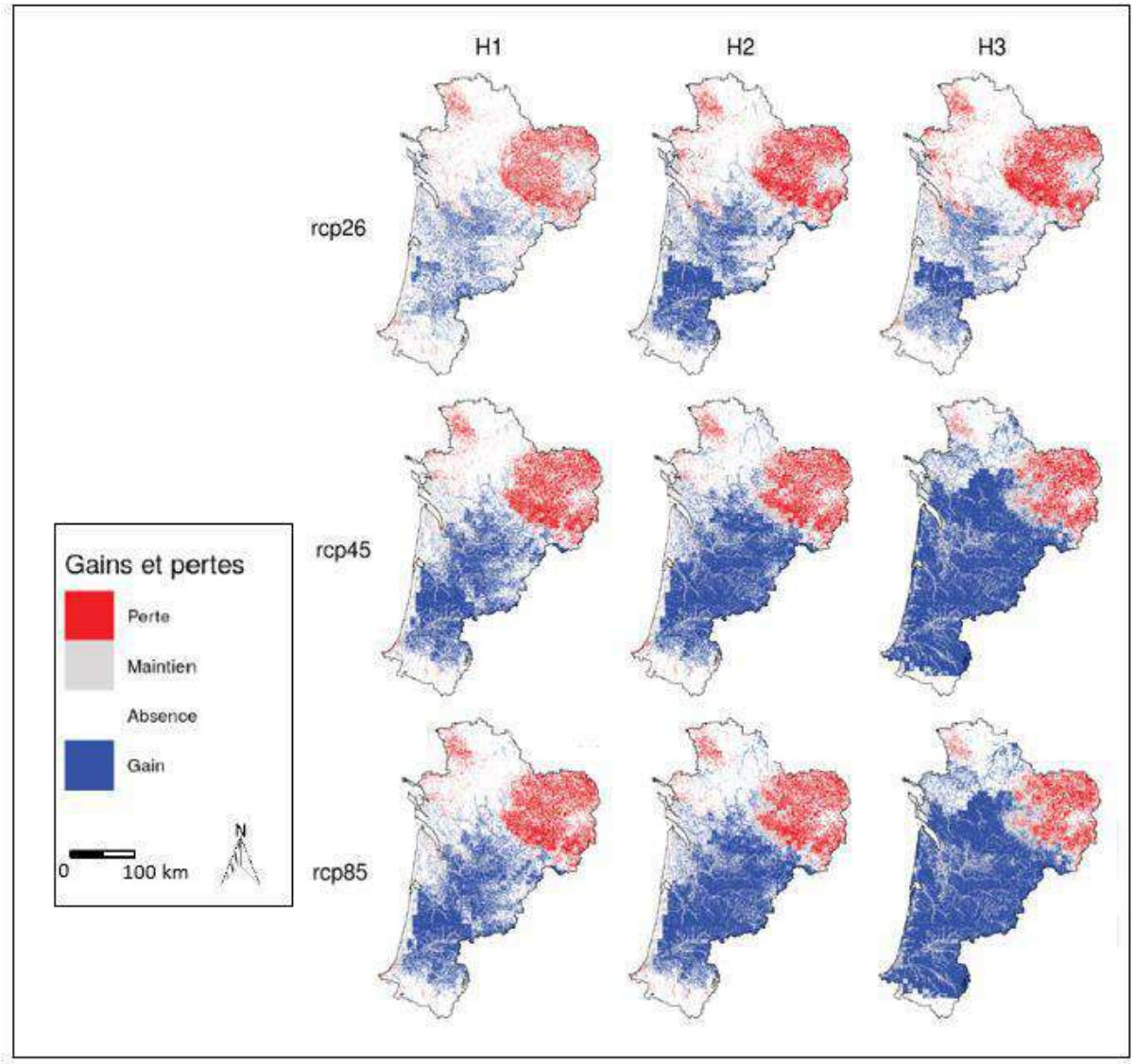


Fig. 110. Gains et pertes d'habitats pour Erythromma veridulum avec le modèle paysage

5.3.4 Indices de diversité

À partir des résultats obtenus pour chaque espèce, des indices ont été calculés à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine.

- **Indice de protection**

On observe que les espèces protégées en Nouvelle-Aquitaine sont des espèces de cours d'eau. Actuellement, elles sont présentes en ex-région Aquitaine et en ex-région Poitou-Charentes (Fig. 111). Pour les scénarios futurs les plus pessimistes (RCP 4.5 et 8.5), on remarque une forte diminution de la surface d'habitat favorable pour ces espèces. Les zones identifiées comme pouvant rester le plus favorable à long-terme sont localisées en Poitou-Charentes principalement mais disparaissent presque totalement pour le RCP 8.5 H3 (GLAD & MALLARD, soumis a).

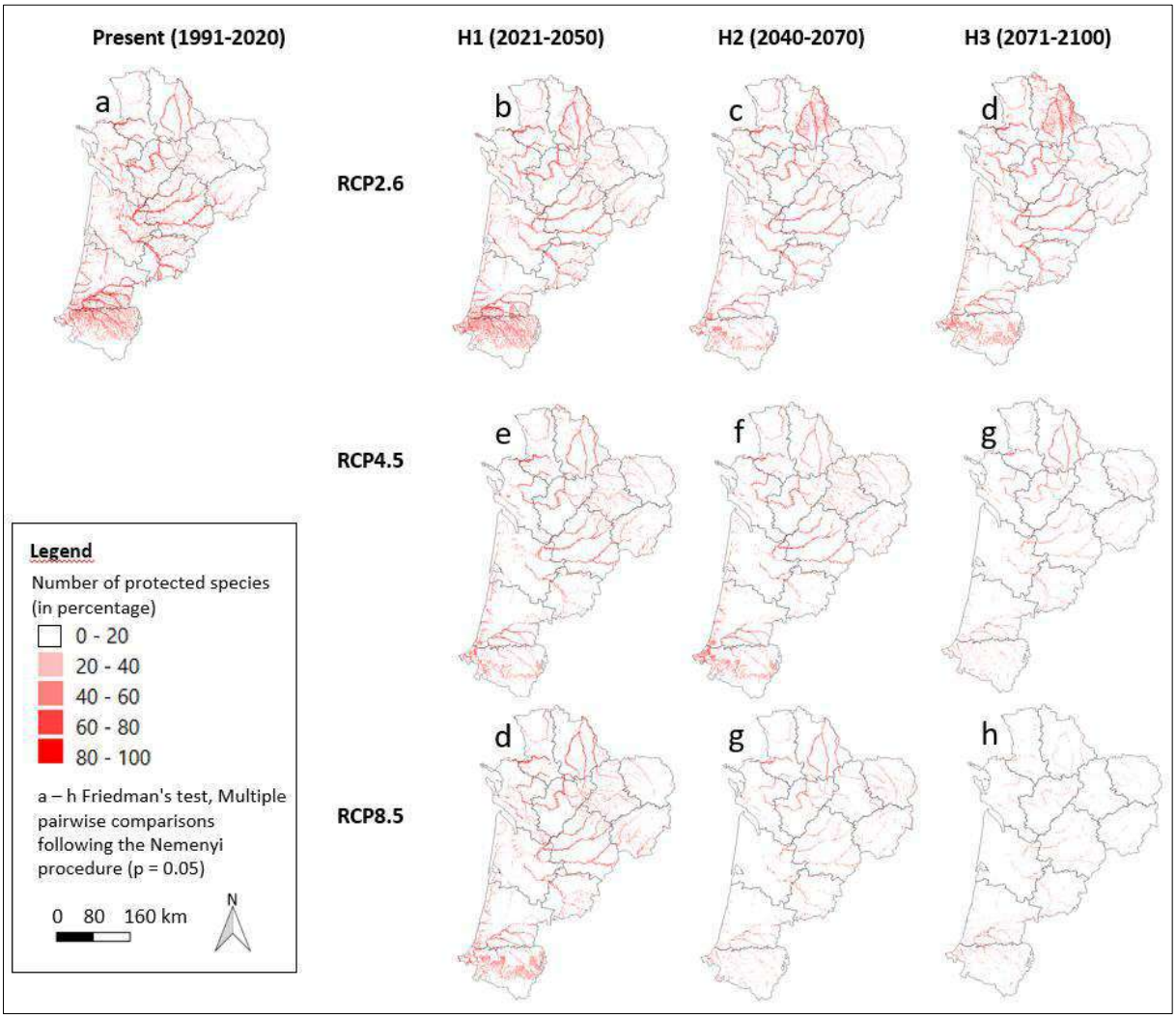


Fig. 111. Indice de protection calculé pour les espèces d'odonates en Nouvelle-Aquitaine (GLAD & MALLARD, soumis a).

- **Indice de patrimonialité**

La présence d'espèces patrimoniales est fortement associée au triangle landais (Fig. 112). Certaines espèces sont aussi présentes en Limousin. Concernant l'évolution future, les zones situées près de la côte atlantique semblent devenir des zones refuges pour ces espèces, les zones situées plus à

l'intérieur des terres devant moins favorables au cours du temps pour les différents scénarios (GLAD & MALLARD, soumis a).

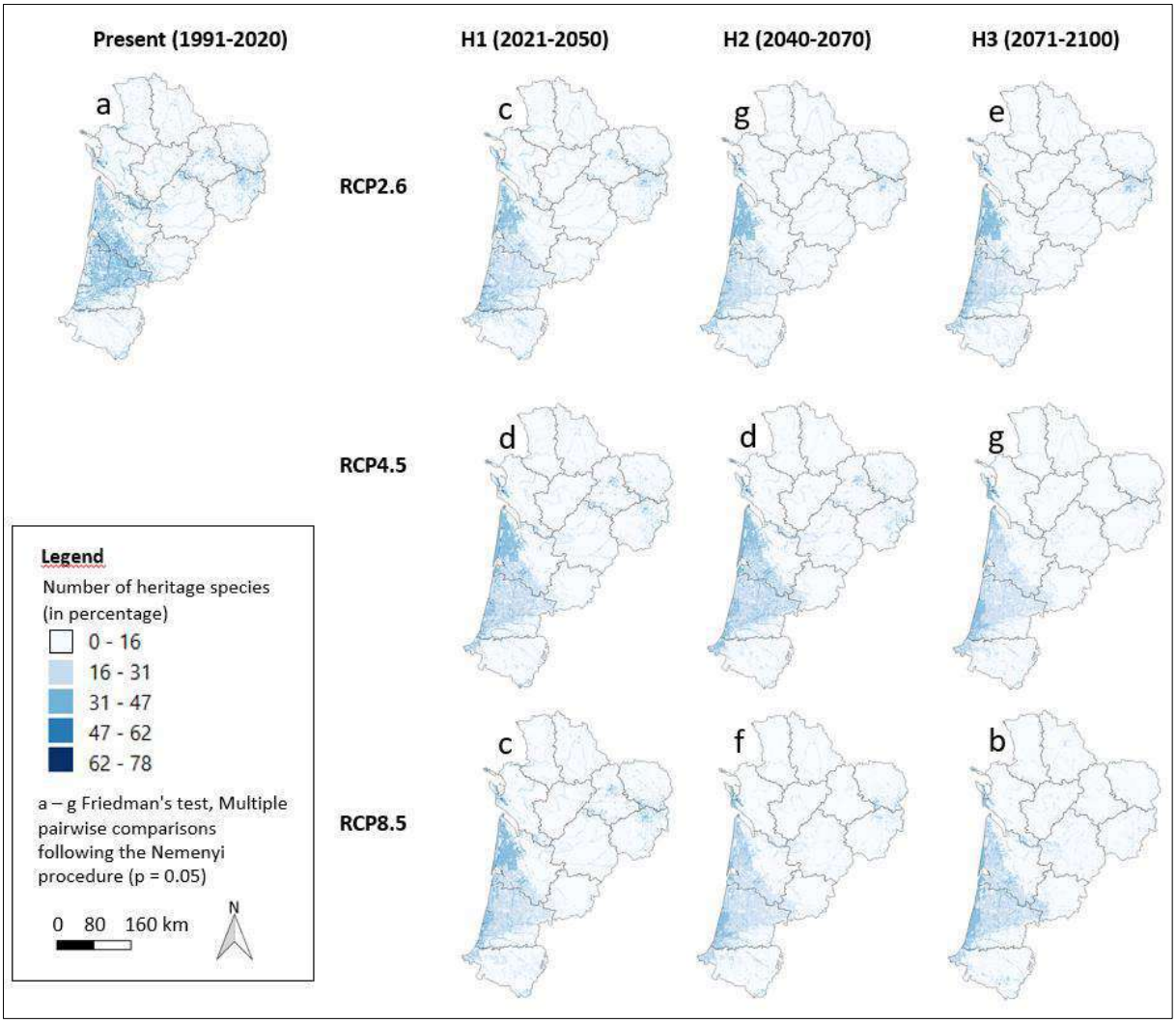


Fig. 112. Indice de patrimonialité calculé pour les espèces d'odonates en Nouvelle-Aquitaine (GLAD & MALLARD, soumis a).

- **Indice de diversité spécifique**

La diversité spécifique mesurée montre une plus forte diversité dans le Limousin pour la période actuelle (Fig. 113). Pour les scénarios futurs, la diversité spécifique évolue au cours du temps. En particulier, la zone du Limousin ne conserve pas une haute diversité spécifique pour les RCP 4.5 et 8.5. La diversité spécifique la plus importante est alors observée le long de la côte atlantique (GLAD & MALLARD, soumis a).

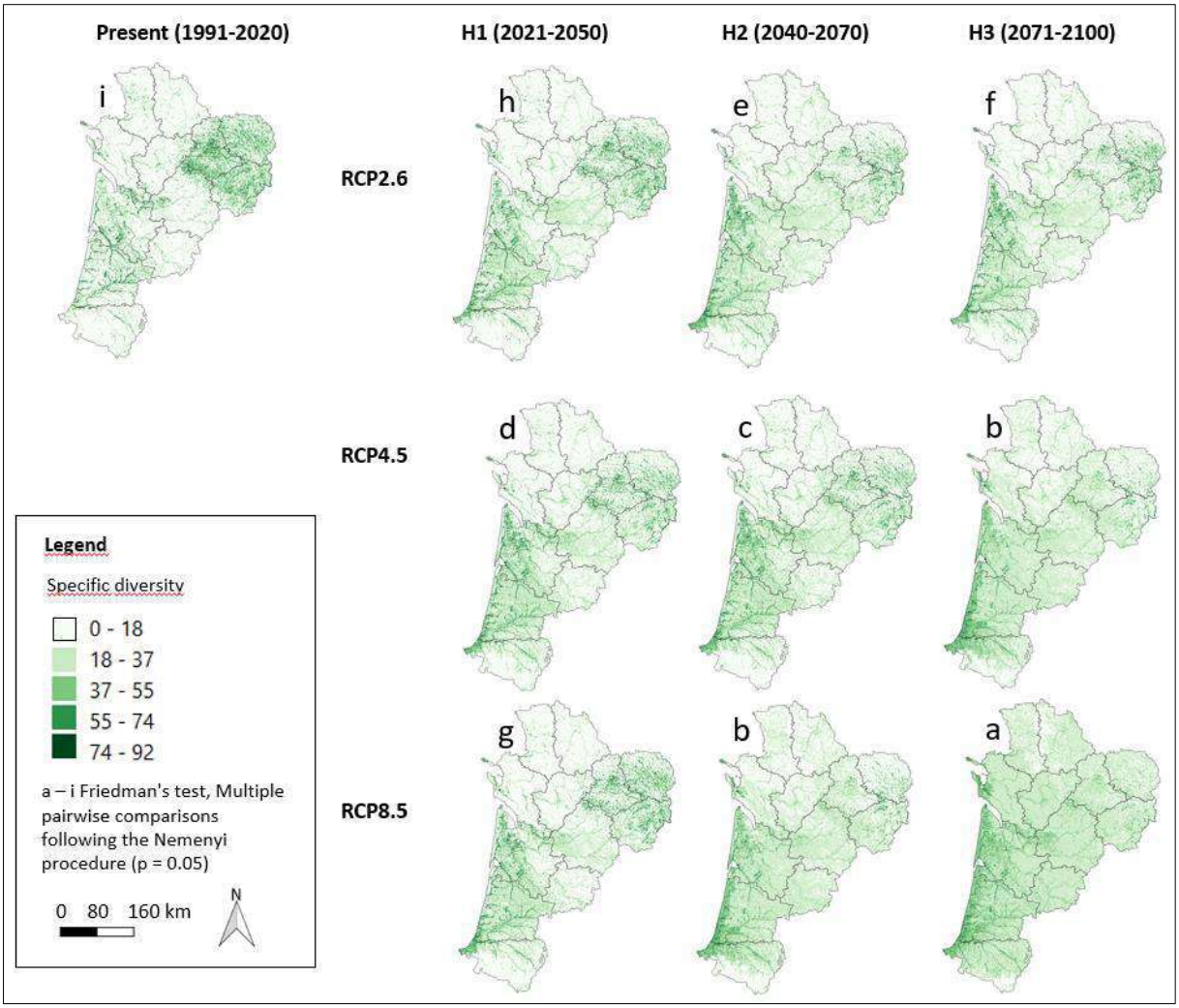


Fig. 113. Indice de diversité spécifique calculé pour les espèces d'odonates en Nouvelle-Aquitaine (GLAD & MALLARD, soumis a)

- **Indice de similarité**

Pour le RCP 2.6, l'indice de similarité montre un impact faible de ce scénario sur les cortèges d'espèces présentes en Nouvelle–Aquitaine (Fig. 114). Pour le scénario 4.5, à l'horizon H3 on observe une évolution des cortèges en particulier en Limousin, avec moins d'espèces communes à la période actuelle. Pour le scénario 8.5, cette évolution est observée dès l'horizon H2, montrant des changements importants des cortèges dans la région à moyen terme. Les zones de cours d'eau situées dans le triangle landais semblent les moins touchées par cette évolution (GLAD & MALLARD, soumis a).

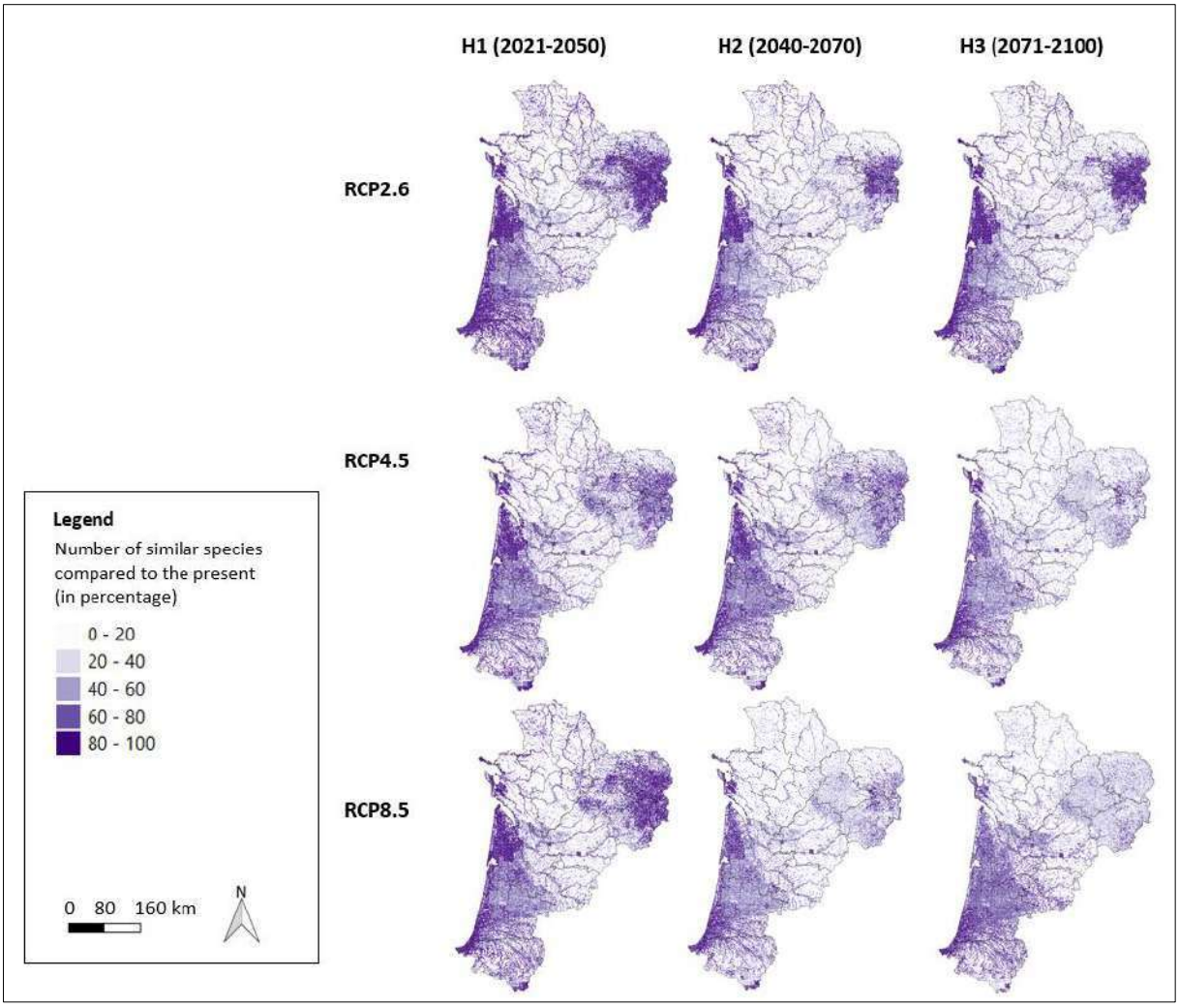


Fig. 114. Indice de similarité calculé pour les espèces d'odonates en Nouvelle-Aquitaine (GLAD & MALLARD, soumis a)

- **Indice de refuges climatiques**

L'indice de refuges climatiques montre des variations importantes entre le présent et les différents scénarios et horizons (Fig. 115). Pour la période actuelle, les zones identifiées comme refuges se situent dans le triangle landais en région Limousin et dans la région Pyrénées-Atlantiques. Ces endroits renferment une grande diversité d'odonates ainsi que des espèces protégées et patrimoniales. Concernant le RCP 2.6, peu de changements sont observés principalement dans la zone Limousin à l'horizon H3 avec une diminution de la proportion de mailles identifiables comme zones refuges à plus basse altitude. Le RCP 4.5 montre que les zones susceptibles de devenir des refuges climatiques à l'avenir se situent le long de la côte atlantique. La zone refuge du Limousin présente moins de conditions climatiques favorables aux espèces cibles de cette étude. L'horizon RCP 8.5 H2 est similaire au RCP 4.5 H3 décrit précédemment. Cependant, concernant le scénario RCP 8.5 H3, l'importance de la zone située à proximité de la côte atlantique est mise en évidence comme refuge climatique au nord de la région (GLAD & MALLARD, soumis a).

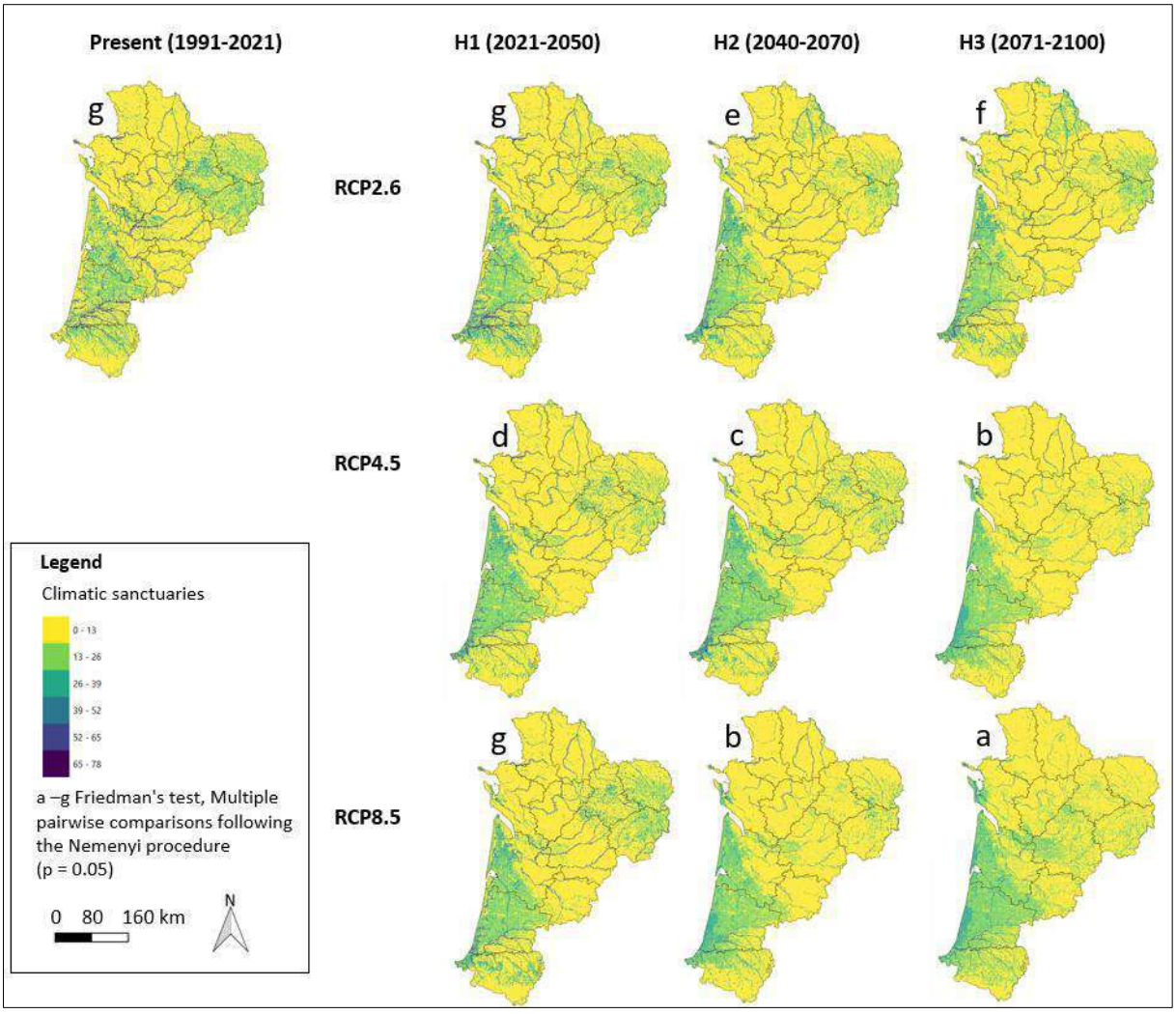


Fig. 115. Indice de refuges climatiques pour les espèces d'odonates en Nouvelle-Aquitaine (GLAD & MALLARD, soumis a)

5.4 Discussion

5.4.1 Caractéristiques climatiques des sites et des années de suivi

Si des variations annuelles ont bien été observées entre les trois années de suivi, l'influence du climat sur la présence des espèces d'odonates et la composition des cortèges n'est pas significative. Un premier constat est que malgré des sites climatiquement proches, les cortèges entre les sites d'études sont différents. Les variations dans les effectifs de populations et la composition des cortèges ne sont pas expliquées par les variabilités climatiques des différentes saisons et années. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées au regard de ces résultats. La première est que la présence des espèces est principalement associée à d'autres paramètres environnementaux tels que la taille et la profondeur du plan d'eau, la température de l'eau, les éventuels évènements de perturbations (assèchement du plan d'eau, espèces invasives, impacts anthropiques), la végétation et les interactions avec les autres espèces (présence de proies, compétition). Afin de connaître quels sont les paramètres les plus importants, en particulier pour les trois espèces de leucorrhines étudiées dans le cadre du programme, des relevés sur les caractéristiques des sites pourraient apporter des informations supplémentaires et permettre une meilleure compréhension de la constitution des cortèges dans les landes de Gascogne. Il a en effet été montré que les cortèges d'odonates étaient influencés par le type de plan d'eau (permanent, non-permanent), mais aussi par le type de végétation présent sur le site (HOLTMANN *et al.*, 2019). En particulier, les variables de gestion de l'eau, de pollution de l'eau et d'altération de l'habitat sont identifiées comme des facteurs influençant les populations avant les effets du climat pour les odonates (TANG & VISCONTI, 2021).

Les difficultés à identifier l'impact du climat sur les populations d'odonates sont liées à différents facteurs extérieurs au protocole mis en place. En effet, l'évaluation de l'effort d'échantillonnage a montré que l'échantillonnage est suffisant pour les protocoles de suivis imagos au-dessus du seuil statistique de 85% pour chaque site. Concernant le suivi des exuvies, l'effort d'échantillonnage pourrait être renforcé pour 9 sites ARGUE, CENTR, GARRA, GAUDO, LCALL, LTAPY, MOUTA, PLATA, TROUP) en augmentant le nombre de passages. Ces facteurs sont en partie liés au fait que seulement trois années complètes de suivis ont été analysées. La durée minimale pour différencier des variations annuelles d'une tendance est communément admise d'être au minimum de 10 années (HALSCH *et al.*, 2021 ; ORGERET *et al.*, 2021) De plus, le cycle de vie des odonates comprend une phase larvaire aquatique qui peut pour certaines espèces durer plusieurs années. Ainsi, les impacts climatiques d'une année ne pourraient s'observer sur le nombre d'exuvies ou d'imagos que deux ou trois années plus tard. Les espèces et effectifs de la première année de suivi pourraient donc être plus dépendants du climat des années précédentes que du climat de l'année de suivi. L'obtention de nouvelles données de suivi dans le futur permettra de tester cette hypothèse et d'obtenir les données nécessaires à l'identification des impacts du changement climatique. Les différences observées entre les échantillonnages imagos et exuvies montrent aussi que les paramètres à prendre en compte pouvant expliquer leur répartition sont peut-être différents entre les adultes et les larves. La prise en compte des observations d'exuvie permet de valider que le site d'étude est une zone de reproduction pour l'espèce observée. Or la niche écologique de la phase larvaire pourrait être un meilleur indicateur des conditions nécessaires au maintien de l'espèce que celle des imagos, car elle est plus restreinte (PATTEN *et al.*, 2015). Un suivi des habitats larvaires pourrait être envisagé afin d'obtenir plus d'informations sur les besoins des espèces lors de leur phase aquatique.

Concernant les sites de suivis, si les cortèges d'imagos observés se ressemblent sur un même site au fil des années, il existe tout de même des différences pour certaines espèces entre les années (Marais de Plata, site centrale photovoltaïque). Ces changements semblent spécifiques à chaque site,



ce qui souligne le besoin de suivis supplémentaires pour pouvoir expliquer ces variations. Les différences entre les années au sein d'un même site sont plus importantes pour les exuvies avec le seul site de lagune de la Matte qui est stable dans le temps avec de nombreuses espèces retrouvées chaque année *(Leucorrhinia albifrons, Anax imperator, Coenagrion puella, Lestes barbarus* pour les exuvies et *Ceriagrion tenellum, Coenagrion puella, Coenagrion scitulum, Libellula quadrimaculata, Sympetrum sanguineum, Anax imperator*, *Leucorrhinia albifrons* pour les imagos). Ceci peut être dû à de multiples facteurs : en effet, le protocole de suivi des exuvies ne prévoit que 3 passages tandis que celui des imagos prévoit 9 passages, augmentant peut-être la part d'aléatoire dans la collecte des exuvies. Le nombre d'exuvies peut aussi être influencé par les conditions météorologiques avec des pluies fortes qui peuvent lessiver celles-ci avant le passage de l'observateur. De manière générale, le nombre d'exuvies collectées est largement inférieur au nombre d'imagos observés chaque année. On peut noter l'exception de la lagune de la Matte ou le nombre d'exuvies de *Leucorrhinia albifrons* est plus grand que le nombre d'adultes observés. De plus, les espèces zygoptères ne sont pas relevées pendant les suivis exuvies ne permettant pas de faire la comparaison entre toutes les espèces. Enfin, le développement des larves et leur survie jusqu'au stade imago dépend de nombreux facteurs associés au milieu aquatique qui sont très différents de ceux pouvant influencer la survie des adultes. La mesure de données sur la température de l'eau, la profondeur des plans d'eau ainsi que leur composition chimique pourrait permettre de mieux comprendre les résultats observés pour les sites suivis. Enfin, il existe pour toute population une dynamique démographique stochastique qui ne peut être expliquée par des variables environnementales. Cet effet ressort en particulier lorsque qu'on analyse des données sur une courte durée. La poursuite du programme pourra permettre de s'affranchir de ces effets et d'observer des tendances pour chaque site.

Concernant *Leucorrhinia albifrons*, qui est l'espèce parmi les trois Leucorrhines la plus souvent observée, on peut noter qu'elle est présente sur 8 sites en 2020 et 9 sites sur toute la période d'étude. Sur ces 8 sites, les variations sont observées sur le nombre d'observations de *Leucorrhinia albifrons* et des autres espèces présentes. Les cortèges observés à la lagune de le Matte semblent les plus stables dans le temps à la fois concernant les imagos mais aussi concernant le nombre important d'exuvies collectées. Les caractéristiques de certains sites ne semblent pas toujours dépendre de la présence de *Leucorrhinia albifrons* malgré son observation (Lagune de la Tapy, centrale photovoltaïque, lagune de Layat). *Leucorrhinia albifrons* est associée en particulier à *Ceriagrion tenellum* et *Coenagrion puella* pour les imagos. Cependant ces espèces sont plutôt communes et ne peuvent pas être utilisées comme un indicateur du cortège associé à *Leucorrhinia albifrons.* Ce constat est probablement en partie dû à la forte abondance de ces trois espèces dans le site de la lagune de la Matte. Il est encore difficile d'expliquer la composition du cortège avec uniquement trois années de suivis et ceci d'autant plus que l'étude des variables climatiques n'a pas permis de différencier les sites entre eux.

Le méso-climat mesuré sur les sites de suivi montre qu'il existe des différences notables par rapport aux moyennes de la période de référence de la maille dans laquelle est situé le site. Les écarts à la moyenne des températures varient selon les mois et selon les sites mais de manière générale les températures moyennes sont plus élevées pendant le printemps et l'été et parfois aussi pendant l'hiver tandis que l'automne est une saison plus fraiche que la période de référence. Les températures maximales relevées sur les sites sont généralement plus élevées que celles de la période de référence montrant des extrêmes plus chauds bien que les sites soient des milieux humides. Les résultats sont plus contrastés concernant les températures minimales avec des variations selon les mois, les années et les sites. L'évolution des températures de la période printanière a été montrée comme un facteur important de l'avance des périodes de vol des espèces contrairement aux autres saisons (DINGEMANSE & KALKMAN, 2008). La température a aussi été montrée comme étant un facteur important pouvant affecter le nombre de génération par année avec une augmentation pour des températures plus

hautes (DELPON *et al.*, 2019). Un résultat intéressant a été observé pour l'humidité relative moyenne mesurée sur les sites. Les mois de juin et juillet sont pour tous les sites sauf celui des lagunes de Castet-Bieilh plus sec que la période de référence. Pour les autres mois, des variations suivant les sites et les années sont observées. Ce résultat est plutôt étonnant car l'on aurait pu s'attendre à ce que les milieux humides que sont les lagunes et les plans d'eau soit plus humides que la valeur du macroclimat qui est à une échelle large de 8 km². Les mois de juin et juillet semblent particulièrement sec par rapport à la période de référence. Or ces deux mois représentent une période importante dans le cycle de vie de nombreuses espèces d'odonates. La continuité des suivis ainsi que des mesures de températures et d'humidité durant cette période pourrait permettre de confirmer les observations faites à partir des premières années de suivi. Le site de la lagune de Castet-Bieilh est le seul site qui expérimente une moyenne d'humidité relative plus humide que la période de référence quel que soit le mois et l'année, indiquant que ce site est particulièrement humide. La proximité du site avec la côte Atlantique pourrait expliquer ce résultat, qui ne se retrouve malgré tout pas dans les autres sites proches de la côte (lagune d'Argue, lagune de Mouchon). Ces résultats montrent aussi les limites de l'utilisation de données climatiques à large échelle pour la modélisation des aires de répartition actuelles et futures des espèces, ces données ne représentent dans certains cas pas les températures et l'humidité expérimentées par les espèces rendant difficile l'estimation de leur niche écologique.

Les assemblages d'espèces sont les résultats de nombreuses influences et processus à la fois dans le présent mais aussi le passé. Les différents facteurs à différentes échelles temporelles et spatiales influencent la présence des espèces ainsi que leur abondance, il est donc particulièrement difficile d'expliquer la composition d'un assemblage d'espèces. L'hypothèse que des milieux similaires (dans notre cas climatiquement) permettent la présence d'un cortège composé des mêmes espèces peut être remise en question par l'importance d'autres effets. Les interactions entre espèces (compétition, prédation) peuvent mener à l'exclusion réciproque d'espèces avec des traits similaires menant à des cortèges d'espèces différents pour des milieux très semblables (CERINI *et al.*, 2020). De nouvelles analyses pourraient être faites en regroupant les espèces par groupe en fonction de leurs traits et comportements connus pouvant mener à des exclusions mutuelles. L'historique de chaque site en termes d'espèces présentes peut aussi grandement influencer les cortèges observés aujourd'hui. La fragmentation du paysage ainsi que la distance entre les plans d'eau peuvent aussi jouer un rôle important dans les migrations des individus entre sites diminuant le brassage et la colonisation par de nouvelles espèces. On peut noter cependant qu'une étude sur les capacités migratoires de *Leucorrhinia caudalis* n'a pas montré d'effet du paysage (BOLLIGER *et al.*, 2011).

5.4.2 Modélisation corrélative en région Nouvelle-Aquitaine

Dans l'optique d'améliorer les modèles corrélatifs de répartition pour les odonates présents en Nouvelle-Aquitaine l'ajout des variables décrivant la mosaïque paysagère a été testé.

L'ajout de variables paysagères ne semble pas dans le cas des espèces d'odonates étudiées jouer un rôle important dans la répartition des espèces. Les variables paysagères ont été évaluées comme importantes pour seulement quelques-unes d'entre elles. Ainsi, ces résultats montrent que si les variables paysagères jouent un rôle dans la présence des espèces, il est moins important que les variables décrivant les types de milieux humides (plan d'eau ou linéaires d'eau) et que les variables climatiques pour une résolution de 0.25km². Le calcul de ces variables sur des fenêtres de 1.5km à 5.5km n'est peut-être pas la résolution optimale pour ces espèces, un calcul des variables paysagères à une échelle encore plus fine pourrait permettre d'identifier des paramètres de mosaïque paysagère importants pour les odonates. De larges différences ont parfois été observées concernant les projections futures. L'influence du passage d'une résolution de 1km² à 0.25km ² peut avoir dans

certains cas changé l'estimation de la niche de l'espèce, menant à ce type de résultat. En effet, le fait que la zone d'étude soit à une échelle régionale ne permet pas toujours d'estimer correctement la niche réalisée de l'espèce étudiée car la totalité de son aire de répartition n'est pas échantillonnée. Cela peut mener à des estimations qui sont fausses pour les valeurs extrêmes climatiques. Si cela influence peu les estimations pour le présent, les estimations futures en particulier pour les scénarios les plus extrêmes peuvent être largement incohérentes avec la biologie connue de l'espèce.

Les modélisations corrélatives de répartition sont néanmoins un outil permettant d'aider à mesures les impacts futurs. La modélisation de plusieurs espèces permet de calculer sur la région entière des estimations de changement dans le cortège, de localisée les zones à enjeux notamment pour les espèces protégées et patrimoniales. Nos résultats montrent que les zones de cours d'eau sont essentielles pour la sauvegarde des espèces classées « protégée » dans la région Nouvelle-Aquitaine. En revanche, les espèces patrimoniales sont localisées dans le triangle landais. Toutes sont potentiellement impactée par le changement climatique avec pour les espèces patrimoniale une zone d'habitat favorable localisée plutôt proche de la côte atlantique. Des évolutions importantes des assemblages d'odonates sont attendus dans toute la région avec des espèces qui disparaissent (extinction locale) et d'autres qui colonisent de nouveaux espaces. La zone la plus touchée par les changements semble être le Limousin. En effet, le massif central par sa plus haute altitude est le refuge d'espèces avec des affinités aux températures plus fraîches. De nombreuses espèces présentes en altitude vont voir leur part d'habitat favorable diminuer fortement, tandis que le climat va devenir plus favorable pour d'autres espèces aujourd'hui localisées en basse altitude. À l'aide de l'indice de vulnérabilité, des zones à fort enjeux peuvent être identifiées. Les zones proches de la côte atlantique ainsi que dans une certaine mesure du triangle landais sont estimés vulnérables en particulier pour les scénarios RCP 4.5 et 8.5. Ainsi, ces zones seraient à protéger en priorité afin de permettre aux espèces de pouvoir se maintenir dans la région malgré l'évolution du climat.

5.4.3 Vers une modification de la diversité spatiale des odonates et des enjeux de conservation des espèces

Calculé à partir de la modélisation de répartition actuelle et future pour chaque espèce, l'utilisation d'indices a permis d'estimer les conséquences potentielles sur les espèces à enjeux de conservation, les zones de biodiversité importantes actuelles et à identifier les zones de refuges climatiques qui pourraient nécessiter des mesures de protection. Parmi les espèces impactées par le changement climatique, les espèces protégées et patrimoniales sont très vulnérables face au changement climatique. En effet, les deux espèces protégées étudiées (*Gomphus graslinii, Oxygastra curtisii*) sont susceptibles de disparaître d'ici 2100 confirmants leur statut dans la région Nouvelle-Aquitaine et la nécessité de les protéger dans la zone où les populations sont encore présentes. Les espèces patrimoniales peuvent trouver des conditions climatiques appropriées le long de la côte atlantique. En effet, cette zone sera plus froide et connaîtra une humidité relative plus élevée que les zones situées à l'intérieur des terres à l'avenir. Ces zones climatiques potentiellement favorables devront disposer d'habitats favorables pour le maintien ou l'accueil de ces espèces. Ainsi, le maintien de lagunes favorables et des zones humides semble être une action majeure à poursuivre, afin de permettre aux espèces patrimoniales de trouver refuge dans ces secteurs (GLAD & MALLARD, soumis a).

Ces résultats rejoignent les observations de Keil et al., (2008), soulignant que la région Nouvelle-Aquitaine sera sujette à une diminution de la richesse spécifique des odonates si la température augmente. Nos résultats montrent que les zones de haute altitude sont affectées négativement par des changements de diversité, ce qui en fait des zones prioritaires de conservation. En effet, si certaines espèces ne sont pas susceptibles d'être toujours présentes sous RCP 8.5, la présence d'habitats

favorables ainsi que des micro refuges climatiques (végétation) peuvent permettre à certaines espèces de maintenir leur population dans ces secteurs. Les indices de similarité sont les indices qui ont présenté le plus les changements potentiels à venir dans la région Nouvelle-Aquitaine. Les zones d'altitude élevée comme le massif central et des Pyrénées semblent être plus impactées par le changement de l'assemblage des espèces. En effet, les espèces de milieux frais sont susceptibles de se de décliner. En parallèle, les espèces de plaine peuvent se déplacer vers des zones d'altitude plus élevées, modifiant largement l'assemblage des espèces présentes. Le secteur le long de la côte atlantique a été mis en évidence comme potentiel refuge climatique. L'indice de refuge climatique permet en effet d'identifier les secteurs pouvant abriter la plus grande diversité d'espèces ainsi que les espèces ciblées par la conservation actuelle (espèces protégées et patrimoniales) (GLAD & MALLARD, soumis a). La conservation et la restauration des zones humides le long du littoral apparait donc essentielle, afin de permettre à une grande diversité d'espèces de maintenir des populations viables dans la région Nouvelle-Aquitaine.

Les cartes de répartition et les indices permettent d'apporter des résultats exploratoires sur les changements potentiels en région Nouvelle-Aquitaine. Ces résultats peuvent être une base de réflexion et d'échanges avec les gestionnaires et les décideurs pour repenser la conservation des espèces actuelles. L'identification des espèces vulnérables face au changement climatique qui ne sont pas encore prises en compte dans la gestion pourrait permettre d'amener à une réflexion sur l'adaptation de la gestion de ces espèces et sur leur statut de protection, augmentant ainsi la probabilité de survie des populations face au changement climatique. La protection juridique des secteurs pourrait également permettre aux populations d'odonates de trouver des refuges à l'avenir. Néanmoins, parmi les limites de ces résultats exploratoires, la capacité de déplacement de chaque espèce est un paramètre clé qui n'a pas été pris en compte dans la modélisation de la répartition des espèces. Jaeschke *et al.* (2013) ont montré que l'ajout d'une estimation de la capacité de déplacement pour chaque espèce diminuait largement l'aire de répartition future potentielle. Pour les odonates, la présence d'un réseau de mares et de ruisseaux en bon état de conservation est indispensable.



5.5 Conclusion

Les trois années de suivi des lagunes ont permis de relever des différences entre les sites concernant les espèces présentes ainsi que leur abondance. Dans le même temps, les mesures de température et d'humidité relative pour chaque site montre qu'ils sont climatiquement très proches. Des variations climatiques entre les années ont été observées. Si ces variations n'ont pas permis d'expliquer les différences du cortège odontologique, la poursuite des suivis dans les années à venir permettra d'identifier quelles sont les variables climatiques les plus importantes. Les modèles de répartition corrélatifs montrent des impacts importants sur les 53 espèces modélisées. Les résultats ont montré que 24 % à 33 % des espèces devraient perdre entre 75 et 100 % de leur habitat convenable d'ici 2100 selon deux scénarios. D'autres espèces pourraient bénéficier du changement climatique, et une extension de la disponibilité de l'habitat convenable a été prévue. Ceci, entraine des changements importants dans la diversité locale des espèces pour les scénarios futurs. Le Limousin est identifié comme une zone particulièrement concernée par ces changements. Les zones les plus vulnérables ont été mises à jour sur la côte atlantique et dans le triangle landais. Ces zones à enjeux pourront faire l'objet d'un suivi particulier et d'une protection accrue pour limiter les effets du changement climatique. Différentes approches peuvent être poursuivies : protection de zones qui conviennent ou conviendront à l'avenir aux espèces rares et/ou zones cibles qui conviendront à un grand nombre d'espèces conduisant à une plus grande diversité. En protégeant les zones humides adaptées à un assemblage diversifié d'odonates, d'autres espèces affiliées aux zones humides telles que les amphibiens, les oiseaux et les plantes pourraient bénéficier de ces actions.



Chapitre 6. Mise en place d'un protocole de suivi des réponses de Gomphocerus sibiricus (Linnaeus, 1767) et du cortège des orthoptères associé face au changement climatique dans les prairies et pelouses de montagne des Pyrénées-Atlantiques

Auteur : *Emilie Loutfi, Anouk Glad,* ***Contributeurs*** *: Philippe Legay, Association Locusta, 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'apparaître ou de disparaître 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 climatique sur ces peuplements d'orthoptères de montagne, à savoir : les espèces vont-elles 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 ?

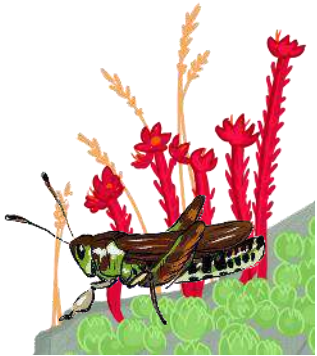
En 2019, 5 sites ont été retenus et font, depuis, l'objet d'un suivi. Deux méthodes complémentaires sont mises en œuvre, le transect par fauche et le transect acoustique. Ces deux techniques sont effectuées sur les mêmes transects, qui sont d'une longueur de 100 mètres.

Par ailleurs en 2021, un protocole de transect acoustique pédestre long a été testé, permettant de couvrir une amplitude altitudinale au sein d'un même massif de plusieurs centaines de mètres de dénivelé. Il consiste en des points d'écoute de 30 secondes tous les 50 mètres.

Enfin, en 2020, le protocole Vigie-SON avait été testé, visant à faire un transect en voiture couvrant une large amplitude altitudinale (plus de 1200 m de dénivelé). En 2021, ce protocole a été maintenu malgré des difficultés de traitement de la grande masse des fichiers-sons obtenus.

Suite aux conclusions de 2020, la combinaison de plusieurs protocoles complémentaires ainsi que l'étude d'un cortège d'espèces ont été les choix validés pour cette année 2021. Les premiers résultats permettent de positionner des indicateurs en termes d'indices de diversité selon les altitudes, d'espèces susceptibles de remonter très prochainement en altitude, d'espèces qui pourraient se retrouver avec de nouveaux concurrents ou des conditions climatiques moins favorables.

Mots-clés : acoustique, communautés de pelouses de montagne, fauche, *Gomphocerus sibiricus,* 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 (MENÉNDEZ, 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). D'une façon générale, le changement climatique est identifié comme affectant le développement, la survie, l'abondance et la répartition des insectes herbivores que sont les orthoptères (BALE *et al.*, 2002). Ainsi, plusieurs études ont montré un élargissement des aires de répartition de certaines espèces face au réchauffement du climat, comme par exemple *Conocephalus fuscus*. Cette espèce a considérablement étendu son aire au nord de l'Europe occidentale (KLEUKERS *et al.*, 1996). De plus, certaines espèces vont avoir tendance à étendre leur répartition altitudinale alors que d'autres auront plutôt tendance à la restreindre (HODKINSON, 2005).

Les espèces caractéristiques des milieux froids sont particulièrement sensibles au changement climatique (MALLARD, 2016a) et peuvent par conséquent constituer des indicateurs pertinents dans le cadre de cette étude. Le choix a été fait de se concentrer sur les communautés de pelouses de montagne, avec l'hypothèse que ces habitats abritent des espèces susceptibles d'apparaître ou de disparaître sous les effets des modifications climatiques.

6.1.1 Les études en cours

Des études sont en cours en France pour étudier les effets du changement climatique sur la répartition des orthoptères. Ces études ont mis en place des protocoles variés afin de suivre au plus près les évolutions au cours des prochaines années.

Une première étude sur les déplacements altitudinaux des orthoptères liés au changement climatique dans les parcs nationaux du Mercantour et des Ecrins est menée depuis 2018 (COUTURIER *et al.*, 2019). Elle repose sur d'importantes données bibliographiques (GUEGEN, 1990) et vise à la mise en place d'un protocole d'étude pertinent pour étudier les changements de répartitions altitudinaux et latitudinaux des orthoptères. Le protocole comprend plus de 200 stations situées de 1200 à 2800 mètres d'altitude dans le Parc des Écrins et de 900 à 2800 mètres d'altitude dans les Parc du Mercantour. Sur chaque station, 5 placettes de 6 par 5 mètres sont prospectées à l'écoute (1 minute), à la recherche visuelle (6 minutes), et enfin au filet (2 x 45 secondes). Le travail se fait sur la présence des espèces et non pas sur l'abondance. Il ne s'agit donc pas d'avoir un décompte exact des individus mais plutôt des classes d'abondance. Ceci permet de pouvoir étudier un plus grand nombre de stations et donc d'avoir une meilleure estimation de la répartition des espèces. Les 5 placettes constituent 5 réplicats spatiaux d'une même station, assurant que la composition des communautés est bien décrite statistiquement. L'étude montre que pour obtenir une représentation pertinente du cortège orthoptères 4 réplicats par station sont nécessaires. Malgré d'autres études qui ont montré l'intérêt de la fauche pour obtenir des données pertinentes Gardiner *et al.* (2005), dans le cas de cette étude, la fauche n'apporte que très peu d'éléments complémentaires, peut-être du fait de l'utilisation en dernier (donc suite aux dérangements de la recherche visuelle) ou peut-être parce qu'ils ont utilisé un filet à papillon et non un filet fauchoir.

La grande force de cette étude pour étudier l'évolution des répartitions des espèces repose sur les données bibliographiques (des années 1960 puis 1980) qui permettent d'obtenir une vision passée des cortèges d'orthoptères sur les mêmes stations que celles étudiées en 2018 et 2019. Toutefois, même si les données sont obtenues en classe d'abondance, l'intérêt de l'étude réside, entre autres, dans la quantité de stations étudiées qui permet de couvrir ainsi une très grande variété de paramètres environnementaux et donc de lisser les biais liés aux conditions stationnelles et avoir une vision plus fiable de ce qui se passe au sein des massifs du Mercantour et des Ecrins.

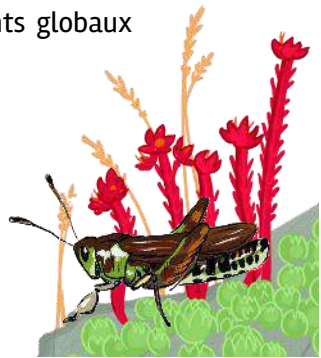
Une seconde étude a été lancée en 2021 visant à mettre en place un protocole d'étude des orthoptères sur la région Grand Est afin de répondre à la question : « Comment évolue l'aire de répartition des espèces en relation avec le changement climatique ? » (OGEB ENTOMOFAUNE, 2021). Pour cette étude qui commence tout juste, un plan d'échantillonnage selon des mailles de 1 Km² et stratifié par classe d'altitude et de latitude a été constitué. 6 stations représentatives des différents types prairiaux de chaque maille sont échantillonnées. Les stations sont distantes d'au moins 50 m. D'autres milieux peuvent, en plus, être prospectés sur 6 autres stations. Lors des sessions de terrain, l'observateur reste 10 minutes, une fois passé ce délai, le relevé est arrêté quand aucune nouvelle espèce n'est détectée dans les 5 minutes. Ainsi le temps de relevé minimal est de 15 min et la durée maximale est de 30 minutes. Les prospections de terrain sont répétées 2 fois entre le 1 juillet et le 15 septembre (30 jours minimum entre deux passages).

Cinq méthodes sont employées pour détecter les différentes espèces d'orthoptères :

- La détection à vue ;
- La détection acoustique ;
- La capture au filet fauchoir ;
- Le battage pour détecter et déterminer les espèces arboricoles ;
- La détection à la batbox pour détecter les espèces émettant à haute-fréquence

Cette étude n'en est qu'à sa première année, au cours de laquelle une première campagne de prospection a été menée. Une seconde année de prospection permettra d'augmenter le nombre de stations suivies et ces deux années constitueront une base de connaissance pour la suite de l'étude. Ces prospections seront renouvelées dans 4 ans pour évaluer l'évolution de la répartition altitudinale et latitudinale des orthoptères.

Enfin, D'AGOSTINO & VACHER (2021) ont présenté cette année une étude sur l'évolution temporelle de la répartition des orthoptères dans le massif vosgien. Cette étude, basée sur des données opportunistes répertoriées depuis les années 2000, montre que 5 espèces de basse altitude sont apparues ces dernières années dans des habitats montagnards et que 6 espèces d'affinité montagnarde sont en déclin. En particulier, des espèces comme *Platycleis albopunctata, Nemobius sylvestris* ou *Stenobothrus lineatus* ont une tendance à se retrouver à plus haute altitude, alors que *Tettigonia cantans* semble régresser. Par ailleurs, les analyses suggèrent une réduction de l'amplitude altitudinale des espèces montagnardes, ainsi qu'une baisse des effectifs d'espèces des milieux frais et humides de moyenne altitude et une colonisation des espèces de basse altitude vers des altitudes plus importantes. Sans pouvoir conclure sur l'impact unique du changement climatique, ces études montrent à l'instar de LÖFFLER *et al.* (2019) et de ROTH *et al.* (2014) que les changements globaux pourraient avoir une influence sur la répartition des orthoptères de montagne.



6.1.2 Éléments sur les espèces

Les données bibliographiques permettent de dresser la liste des espèces inféodées au milieu montagnard (PONIATOWSKI *et al.*, 2009a ; SARDET *et al.*, 2015 ; BONIFAIT & DUHAZÉ, 2020) (Tab. XXX).

Tab. XXX. Espèces de haute montagne du cortège orthoptère.

Nom latin	Altitude minimale annoncée (Poniatowski et al 2009 ; Sardet et al 2014)	Statut de rareté en Aquitaine (Bonifait & Duhazé, 2020)[3]
Podisma pedestris	1600 mètres dans les Pyrénées	RR
Gomphocerus sibiricus	1800 mètres dans les Pyrénées	RR
Polysarcus denticauda	1500 mètres dans les Pyrénées	RR
Antaxius hispanicus	1200 mètres dans les Pyrénées	RR
Cophopodisma pedestris	1500 mètres dans les Pyrénées	RR
Miramella alpina	1000 mètres dans les Pyrénées	RR
Oedipoda coerulea	1200 mètres	RR – espèce très localisée à la frontière

Elles sont toutes très rares en Aquitaine mais souvent de répartition peu connue dans les Pyrénées–Atlantiques. En effet, la plupart sont discrètes par leur absence de stridulations et donc peu repérables (*P. pedestris, A. hispanicus, C. pedestris et M. alpina*). *O. coerulea* est très localisée et concernant *P. denticauda* seules quelques observations sont recensées depuis 2013 (Bonifait, *comm.pers*). Ainsi *G. sibiricus* est l'espèce de ce cortège de haute montagne qui semble la plus facile à étudier.

Gomphocerus sibiricus est un orthoptère vert et brun à l'abdomen strié et présentant des massues aplaties à l'extrémité des antennes et des tibias antérieurs très renflés chez le mâle. 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.* (2009b) 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) dans (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 stades larvaires 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 *Gomphocerus sibiricus*). De ce fait, si la fonte des neiges est tardive, une certaine proportion de larves n'aura 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

[3]RR : très rare, R : rare, AR : assez rare, AC : assez commun, C : commun, CC : très commun

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.

Dans l'hypothèse que les espèces plus thermophiles auraient tendance à se déplacer vers les plus hautes altitudes, l'évolution du cortège des espèces montagnardes tendrait donc vers un enrichissement avec l'arrivée des espèces de plus faible altitude que sont les espèces du cortège de moyenne montagne (Tab. XXXI).

Tab. XXXI. Espèces de moyenne montagne du cortège orthoptère.

Nom latin	Altitudes annoncées (Sardet et al 2014).	Statut de rareté en Aquitaine (Bonifait & Duhazé, 2020)
Tettigonia cantans	De 80 à 2350 m	R
Bicolorana bicolor	De 200 à 2200 m	RR et localisée
Psophus stridulus	De 280 à 2600 m	RR
Euthystira brachyptera	De 180 à 2600 m	R
Arcyptera fusca	De 100 à 2600 m	R
Omocestus viridulus	De 190 à 2910 m	R
Omocestus haemorrhoidalis	De 140 à 3000 m	RR
Stenobothrus nigromaculatus	De 300 à 2650 m	RR
Pseudochorthippus montanus	De 150 à 2480 m	RR, présence à confirmer
Stauroderus scalaris	De 190 à 2700 m	R

6.1.3 Secteurs d'étude

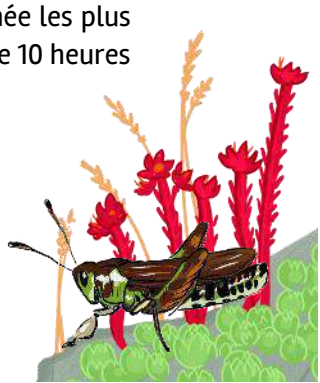
Les orthoptères bénéficient d'une connaissance encore lacunaire à l'échelle de l'ancienne région Aquitaine et c'est particulièrement vrai en ce qui concerne les espèces d'altitude. Si la liste des espèces de la région et leur répartition à une échelle large est bien cernée (DUHAZÉ & BONIFAIT, 2014 ; BONIFAIT & DUHAZÉ, 2020), la répartition plus fine des espèces à l'échelle d'un territoire restreint tel que la vallée d'Ossau, par exemple, est bien moins connue. Face à ce constat, et pour pouvoir à l'avenir mieux cibler les sites à prospecter dans le cadre d'un programme tel que les sentinelles du climat, l'initiative a été prise de faire des prospections ciblées dans différents secteurs de la vallée d'Ossau qui répondaient aux contraintes d'accessibilité et dans la mesure du possible de l'existence d'autres suivis sur d'autres espèces d'altitude (lézards de montagne, Marmotte des alpes, Apollon *etc.*). Ces prospections ont permis le choix de différents sites, l'objectif de cette étude étant de mettre en place un ou des protocole(s) pertinent(s) permettant d'obtenir des éléments sur les réponses des espèces d'orthoptères de montagne au changement climatique.

6.2 Matériel et méthodes

Plusieurs protocoles ont été mis en place :

- Des suivis par transects courts ;
- Des suivis par transects longs ;
- Des suivis par transect voiture (sauterelles).

Les prospections ont été effectuées, autant que faire se peut, aux périodes de la journée les plus propices aux inventaires c'est-à-dire lorsque les insectes sont les plus actifs, à savoir entre 10 heures et 18 heures, avec un ciel dégagé, un vent faible et des températures supérieures à 20°C.



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.

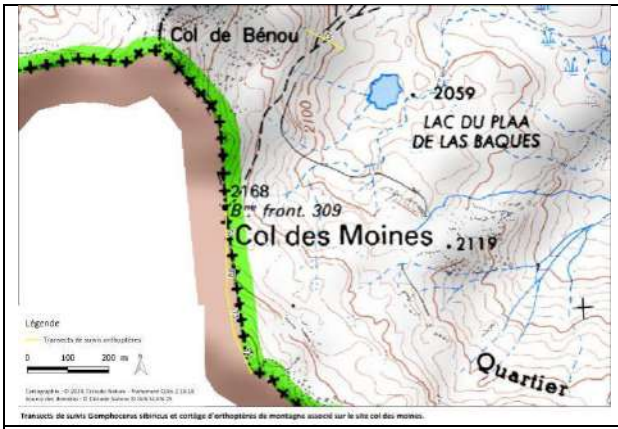
6.2.1 Transects fauchés et acoustiques courts

- **Sites d'études**

Les 5 sites retenus pour les études de 2019 ont été maintenus pour l'étude en 2020 et en 2021 (Fig. 116). Ils permettent de couvrir les plages d'altitude allant de 1700 m à 1900 m puis de 2000 m à 2300 m (Tab. XXXII, Tab. XXXIII).

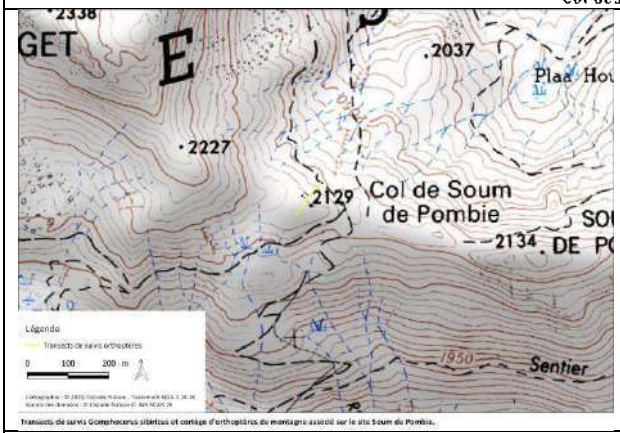
Le secteur de la vallée d'Aspe a été sélectionné, même si aucune donnée de *Gomphocerus sibiricus* n'y est connue, celui-ci serait présent au moins jusqu'au massif du pic d'Anie, qui est l'un des derniers hauts massifs dans la partie occidentale de la chaîne pyrénéenne. Il semble intéressant d'étudier les évolutions des espèces sur l'ensemble de leur aire de répartition à l'échelle départementale. D'ailleurs, Marly (1969) précise que, du fait de l'humidité plus importante en vallée d'Aspe, les espèces montagnardes sont rencontrées à des altitudes plus faibles que dans les autres vallées.

Tab. XXXII. Localisation des transects courts.



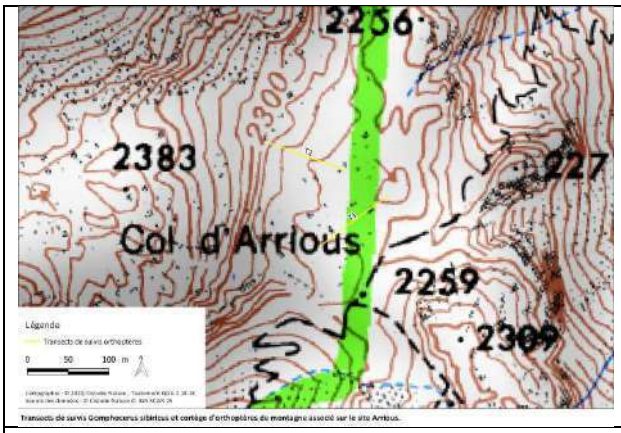


Col des Moines





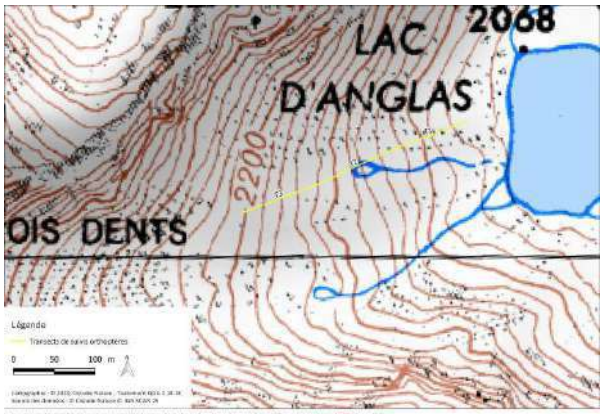
Soum de Pombie



Transects de suivis Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères du montagne associé sur le site Arrious.



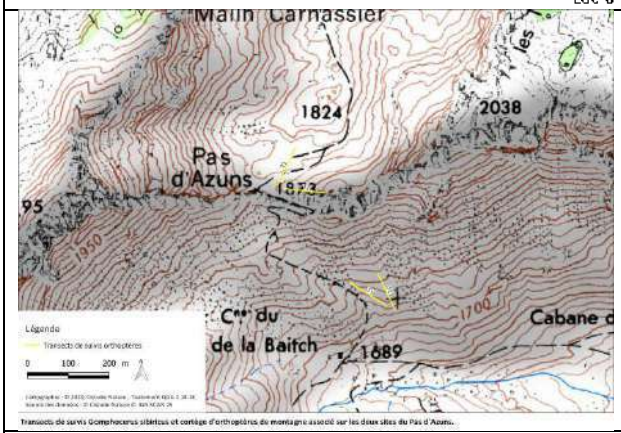
Arrious



Transects de suivis Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères du montagne associé sur le site Anglas.



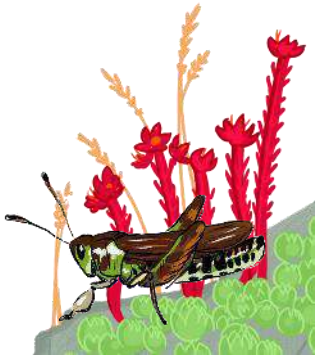
Lac d'Anglas



Transects de suivis Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères du montagne associé sur les deux sites du Pas d'Azuns.



Azuns



Tab. XXXIII. Situation des sites de suivis par transects courts par classe d'altitude.

Site	Point d'échantillonnage	Nombre de transects	Classes d'altitude par tranche de 100m de dénivelé						Latitude
			1700-1800	1800-1900	1900-2000	2000-2100	2100-2200	2200-2300	
Col des moines	COL DES MOINES_T5	1					X		42.827919
Col des moines	COL DES MOINES	4					X	X	42.824323
Cabane du Plaa de Baitch	AZUNS_01	2	X						42.960639
Pas d'Azuns	AZUNS_02	2		X					42.963927
Soum de Pombie	POMBIE	1					X		42.827158
Anglas	ANGLAS	3					X		42.931364
Col d'Arrious	ARRIOUS	2						X	42.849783
Total général		15	2	2	0	0	7	4	



Sites validés pour les suivis Sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé.

Fig. 116. Localisation des sites de suivis pour les orthoptères de montagne.

- **Principe des transects fauchées**

Des transects de 100 mètres ont été dessinés (Fig. 117). 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 donnés 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.

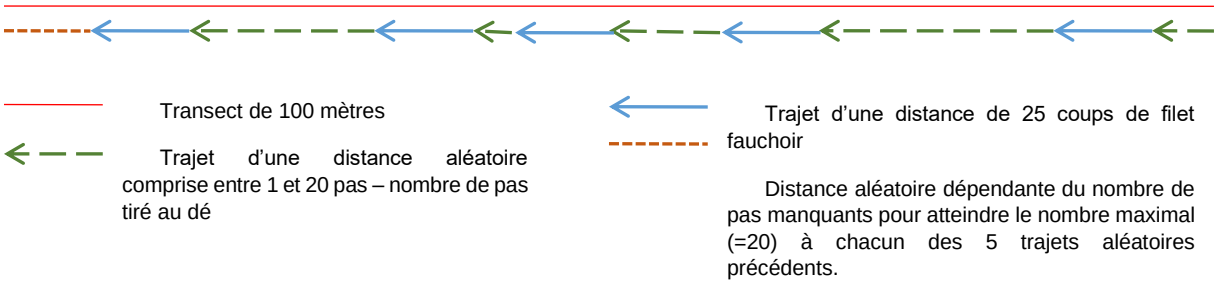
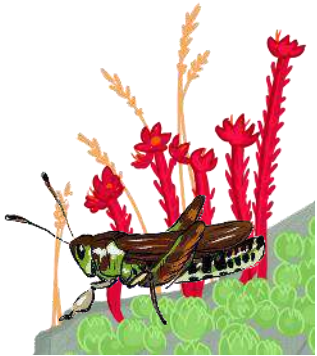


Fig. 117. Schéma de la méthode utilisée : le transect de 100 m est découpé en 5 tronçons. Chaque tronçon est constitué d'un trajet d'une distance aléatoire correspondant à un nombre de pas déterminé au hasard à l'aide d'un dé à 20 faces (flèches en pointillés vertes) puis d'un trajet au cours duquel 25 coups de filet sont donnés (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.

- **Principe des transects acoustiques**

Les mêmes 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 comptabiliser deux fois. Étant données 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 sur le site du col d'Arrious (Fig. 118–Fig. 119).



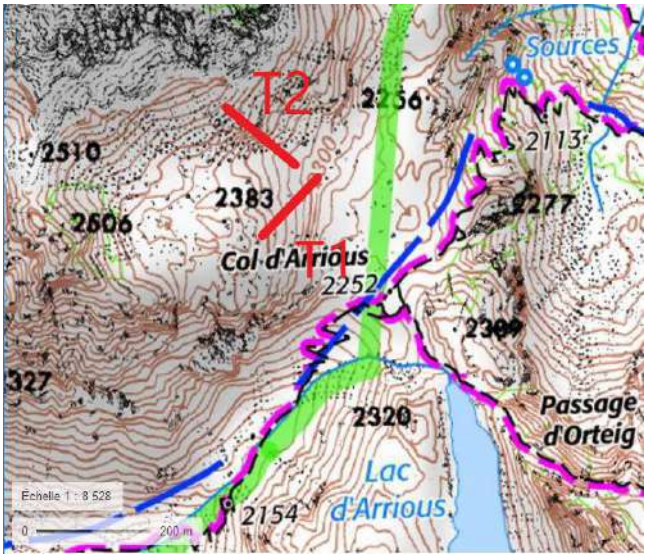


Fig. 118. Localisation cartographique des transects sur le site d'Arrious.



Fig. 119. Repérage du début du transect T2.

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. À l'aller, le transect est fauché selon la méthode décrite ci-dessus et au retour le décompte concerne les mâles stridulants.

- **Analyses de la diversité**

Les indices de diversité de Shannon et de Simpson ont été calculés afin de comparer la diversité entre sites et entre années de suivi. Pour l'indice de Simpson, lorsque qu'aucun individu n'avait été observé lors du passage, la valeur de l'indice par défaut est de 0, ainsi des sites avec aucune espèce observée ou avec un seul individu observé sont équivalents pour cet indice.

Dans un premier temps, les trois années ont été comparées en utilisant les observations des cinq sites du troisième passage (du 15 août au 10 septembre). En effet, les passages précédents n'ont pas été réalisés pour chaque année ne permettant pas une comparaison. Le nombre de transects par site varie d'un transect pour le site de Soum de Pombie à 5 transects pour le site du Col des Moines. Ainsi, trois analyses ont été effectuées avec un tirage aléatoire d'un transect à l'exception du site de Pombie qui a un seul transect. Cette méthode permet d'évaluer les diversités observées pour un effort d'échantillonnage similaire entre les sites et années. Afin d'obtenir une diversité générale, les données de fauche et acoustiques ont été compilées. Les sites et années ont été comparés en utilisant un test de Friedman (données non-indépendantes) et si une différence significative était relevée, un test post-hoc de Nemenyi a été effectué.

Dans un deuxième temps, des analyses ont été effectuées par année. Pour l'année 2019, les sites Anglas, Soum de Pombie et Col des Moines ont été supprimés de l'analyse n'ayant pas un échantillonnage similaire aux autres sites. Les transects ont été comparés entre eux, permettant de ne pas tenir compte des différences d'échantillonnage entre sites. La diversité estimée avec les indices de Shannon et de Simpson a été comparée entre les trois passages sur les transects (passage 1 en juillet, passage 2 début août et passage 3 entre fin août et début septembre). Les différences entre les passages ont été comparées en utilisant un test de Friedman (données non-indépendantes) et si une

différence significative était relevée, un test post-hoc de Nemenyi a été effectué. Pour l'année 2021, les sites Soum de Pombie et Arrious ont été supprimés de l'analyse n'ayant pas un échantillonnage similaire aux autres sites.

6.2.2 Le transect acoustique long

- **Principe**

Au vu des résultats obtenus lors des années d'études précédentes, le transect acoustique est celui qui fournit le maximum de données, permettant à terme une étude statistique plus aisée et plus fiable. Partant de ce constat, des transects acoustiques longs ont été amorcés cette année 2021. L'objectif est de pouvoir couvrir une importante tranche altitudinale selon un protocole reproductible d'une année à l'autre. Ainsi, de la même manière que les transects acoustiques de 100 mètres, il s'agit d'écouter les orthoptères et de noter les espèces et le nombre de mâles stridulant. Ces transects sont constitués de points d'écoute de 30 secondes positionnés tous les 50 mètres. 30 secondes et 50 mètres ont été définis de sorte à éviter les doubles comptes des individus et de pouvoir couvrir une grande amplitude altitudinale dans un temps permettant d'assurer une météorologie à peu près stable d'un bout à l'autre du transect.

- **Sites d'études**

Plusieurs sites d'études ont été testés cette année. Afin d'obtenir une répartition au sein de l'aire de répartition de *Gomphocerus sibiricus* plus large. On évalue différents secteurs des Pyrénées-Atlantiques (Fig. 120, Tab. XXXIV, Tab. XXXV).

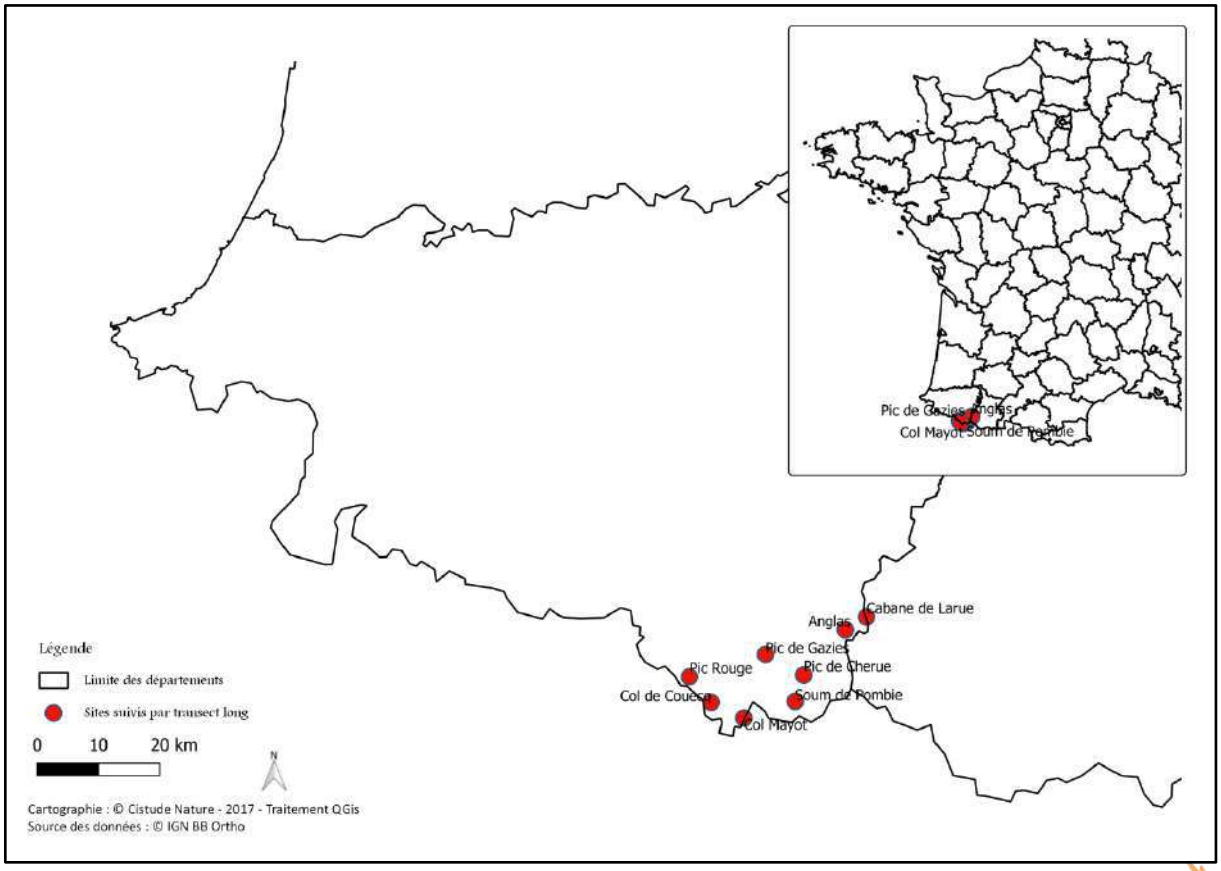


Fig. 120. Situation géographique des sites suivis par transects longs

Tab. XXXIV. Sites testés pour le transect acoustique long.

Nom du site	Plage altitudinale couverte	Nombre de points d'écoute correspondant	Date de mise en place
Soum de Pombie	1800-2100 m	24	05/08/2021
Pic de Chérue	1814-2182 m	26	11/08/2021
Pic de Gaziès	1876-2434 m	49	20/08/2021
Anglas	1714-2200 m	13	23/08/2021
Col Mayot	1800-2033 m	15	19/10/2021
Cabane de Larue	1700-2100 m	29	20/10/2021
Pic Rouge	1720- 2100 m	27	27/10/2021
Col de Couecq	1780-2070 m	22	28/10/2021

Par ailleurs des tests ont également été effectués au Col des Moines le 06/08 et au col d'Arrious le 09/08. Outre la difficulté de mettre en place un transect couvrant une large plage altitudinale sur le Col des Moines, il imposerait alors de passer sur des secteurs très pâturés. Ceci induirait un cortège limité aux espèces tolérant bien ces conditions, ce qui constituerait un biais important pour l'étude.

Au col d'Arrious, le transect devrait traverser un important pierrier sur environ 200 m de long, ce qui semble être une barrière notable pour la progression éventuelle des espèces de moyenne altitude vers des altitudes plus hautes, constituant là aussi un biais potentiel important pour l'étude.

Tab. XXXV. Récapitulatif des altitudes prospectées par sites.

	Soum de Pombie	Pic de Chérue	Pic de Gaziès	Anglas	Col Mayot	Cabane de Larue	Pic Rouge	Col de Couecq
1700-1800				x		x	x	x
1800-1900	x	x	x	x	x	x	x	x
1900-2000	x	x	x	x	x	x	x	x
2000-2100	x	x	x	x	x	x	x	x
2100-2200		x	x	x				
2200-2300			x					
2300-2400			x					
2400-2500			x					

- **Analyses**

Malgré la mise en place récente de ce type de transect, des premières analyses ont pu être faites. Le nombre d'individus de chaque espèce par tranche altitudinale de 200 m a été calculé permettant de comparer visuellement les altitudes mais aussi les sites échantillonnés. Comme pour les transects courts, les indices de Shannon et de Simpson ont été calculés par tranches altitudinale de 200 m. Les différences entre sites pour les tranches altitudinales 1900–2100m et 2100–2300m ont été analysées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis pour tous les sites. Les différences entre ces deux tranches altitudinales ont aussi été comparées à l'aide du même test. Afin d'avoir un échantillonnage comparable, le deuxième passage sur le site de Soum de Pombie n'a pas été pris en compte ainsi que le passage sur le site d'Anglas (mauvaise météo). Les différences entre trois tranches d'altitudes ont pu être comparées avec les données des sites Soum de Pombie (Passage 1), Chérue et Gaziès. Les différences éventuelles entre les deux passages du site Soum de Pombie ont été évaluées avec un test de Kruskal–Wallis. Le premier passage sur ce site a eu lieu le 05/08/2021 (P1) et le deuxième passage le 24/08/2021 (P2).

6.2.3 Le transect voiture

- **Principe**

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 (Fig. 121) 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. Le trajet est également enregistré par GPS avec la prise de points toutes les 5 secondes. Ce pas de temps correspond à la durée de chaque fichier-son pour le protocole Vigie-SON. Ainsi, chaque fichier-son couvre une quarantaine de mètres.



Fig. 121. Exemple de transect voiture (Pourtalet-Laruns).

- Sites d'études

Deux transects ont été mis en œuvre en 2020 et 2021. Il s'agit de la route reliant le Pourtalet à Laruns d'une part et le Col d'Aubisque à Laruns d'autre part (Tab. XXXVI).

Tab. XXXVI. Situation des transects voitures.

Site	Altitude de départ	Altitude de fin	Distance
Pourtalet - Laruns	1794 M	514 M	29 KM
Aubisque - Laruns	1709 M	514 M	17 KM

6.3 Résultats

6.3.1 Transects fauchés et acoustiques courts

- Transects fauchés

La méthode des transects fauchés a permis de comptabiliser 118 individus d'orthoptères en 2021 répartis en 9 espèces différentes sur les 15 espèces recensées cette année. Les graphiques ci-dessous (Fig. 122-Fig. 123) présentent la répartition des nombres d'individus et d'espèces notées pour chaque site d'étude.

Le site de Pombie totalise à lui seul près de la moitié des données récoltées, en termes de nombre d'individus. En 2021, 2 autres transects ont été positionnés sur ce site, afin d'étoffer l'échantillonnage.



Le site d'Arrious présente cette année une densité d'individus particulièrement faible. Il semblerait que les neiges de début juillet aient particulièrement impacté le peuplement orthoptérique de ce vallon froid de haute altitude. Le site de Pombie quant à lui n'a probablement pas souffert de cette chute tardive de température du fait de son exposition plein sud et à proximité du col versant espagnol qui procure des températures plus chaudes à ce site.

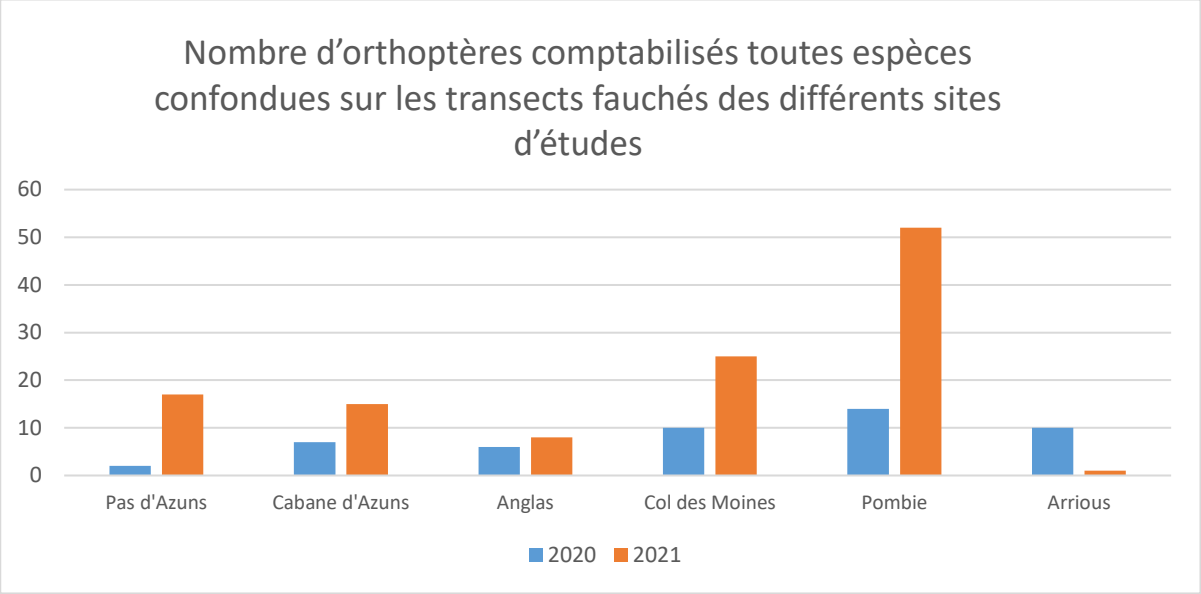


Fig. 122. Nombre d'orthoptères comptabilisés sur les transects fauchés des différents sites d'études.

En ce qui concerne le nombre d'espèces, le Col des Moines sort un peu du lot avec 7 espèces recensées au filet, alors que les autres sites sont plutôt à 3-4 espèces. Cette diversité peut être liée au nombre de transects sur le Col des Moines (n=5) plus important que sur les autres sites (généralement 2 ou 3). A l'inverse, le site d'Arrious ne fait état cette année que d'une seule espèce, alors que l'année précédente, la diversité était plus moyenne. Cet élément est à corréler bien sûr au nombre d'individus observés en 2021 sur ce site.

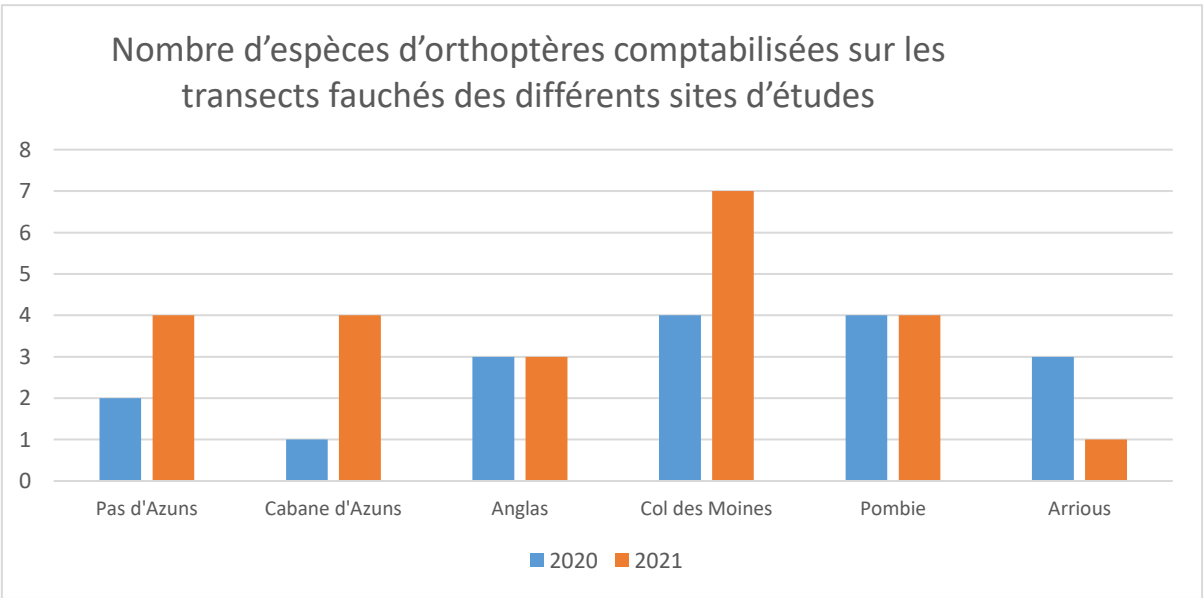


Fig. 123. Nombre d'espèces d'orthoptères comptabilisées sur les transects fauchés des différents sites d'études.

- Transects acoustiques

La méthode des transects acoustiques a permis de comptabiliser 416 individus d'orthoptères en 2021 répartis en 10 espèces différentes sur les 15 espèces recensées cette année. Les graphiques ci-dessous (Fig. 124–Fig. 125) présentent la répartition des nombres d'individus et d'espèces notées pour chaque site d'étude.

Contrairement aux transects fauchés où les résultats entre les différents sites étaient relativement comparables, les transects acoustiques font état de grandes variations, avec un nombre d'individus pouvant allant de 1 pour Arrious à 182 pour Pombie. Comme pour les transects fauchés, on retrouve cette année particulièrement peu favorable aux orthoptères sur Arrious, alors que sur Pombie, les individus n'ont pas eu de difficulté de survie.

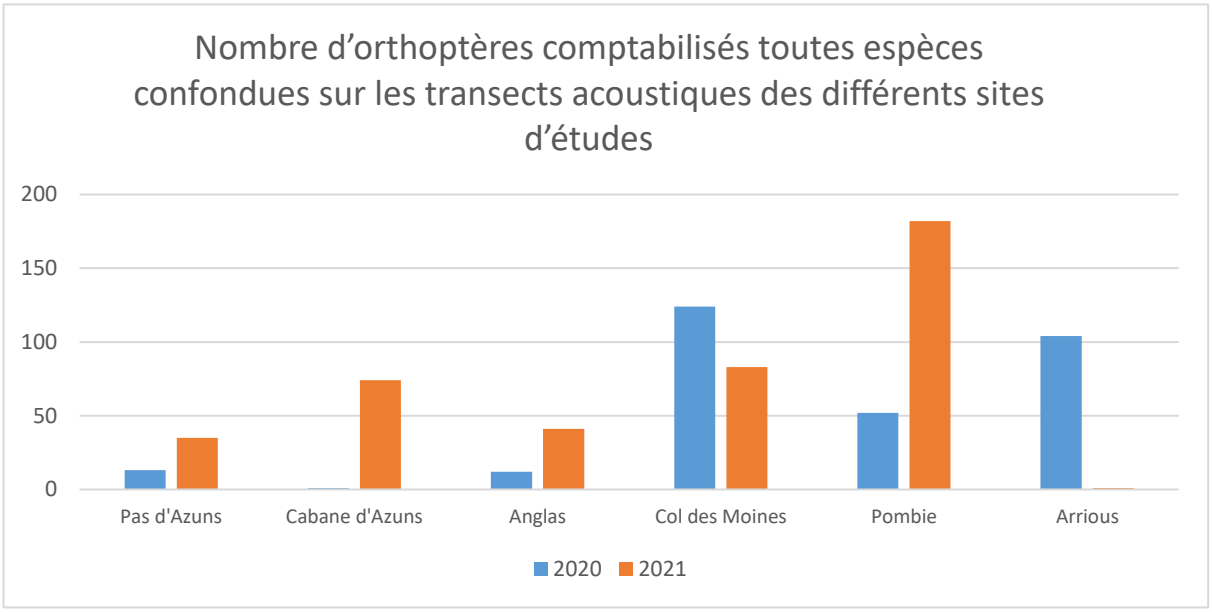
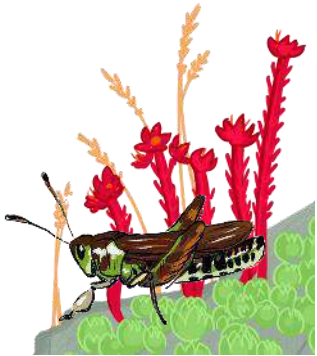


Fig. 124. Nombre d'orthoptères comptabilisés sur les transects acoustiques des différents sites d'études.

Concernant le nombre d'espèces recensées à l'acoustique, là encore le Col des Moines domine avec 8 espèces. Le nombre plus important de transects peut expliquer le plus grand nombre d'espèces répertorié. Les sites de la Cabane de Plaa de Baitch (Cabane d'Azuns) et de Pombie totalisent toutefois 7 espèces avec un nombre de transects cette année de 2 et 3 respectivement.



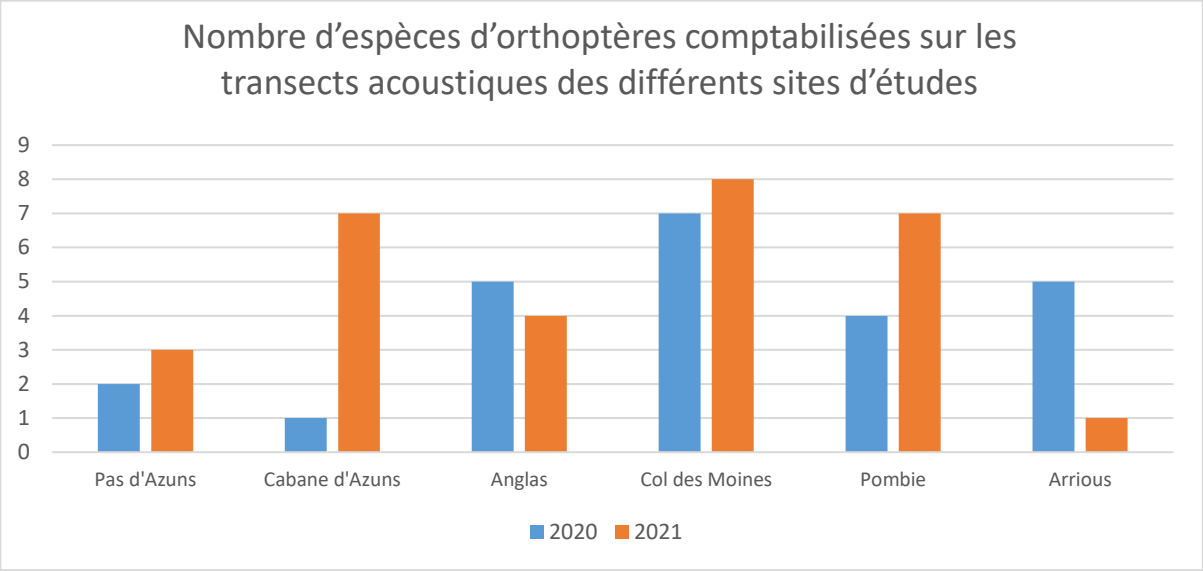


Fig. 125. Nombre d'espèces d'orthoptères comptabilisées sur les transects acoustiques des différents sites d'études.

- **Analyses de diversité**

Les sites ont été comparés entre eux à l'aide de trois jeux de données de tirage aléatoire des transects. Pour les trois tirages testés, des différences significatives ont été constatées pour les deux indices de diversité (Tab. XXXVII).

Tab. XXXVII. p-values obtenues pour la comparaison des sites avec le test de Friedman

	Tirage 1	Tirage 2	Tirage 3
Shannon	0.0218	0.0245	0.0232
Simpson	0.0218	0.0245	0.0232

Les tests post-hoc de Nemenyi montrent des différences significatives entre certains sites (Tab. XXXVIII, Fig. 126). Pour les trois tirages et les deux indices, une différence significative de diversité est observée entre le site Soum de Pombie et le site du Pas d'Azuns. Une différence entre le site de Soum de Pombie et la Cabane d'Azuns est aussi observée pour le tirage 1. On observe aussi une différence possible entre les sites du Col des Moines et du Pas d'Azuns (p-value=0.09874).

Tab. XXXVIII. Différences significatives observées entre sites pour les trois tirages et les deux indices de diversité.

Tirage	Indice de diversité	Sites	p-value
Tirage 1	shannon	Soum de Pombie - Azuns (cabane)	0.037537
		Soum de Pombie - Azuns (pas)	0.04853
	simpson	Soum de Pombie - Azuns (cabane)	0.04853
Tirage2	shannon	Soum de Pombie - Azuns (pas)	0.021807
	simpson	Soum de Pombie - Azuns (pas)	0.02875
Tirage 3	shannon	Soum de Pombie - Azuns (pas)	0.21807
	simpson	Soum de Pombie - Azuns (pas)	0.02875

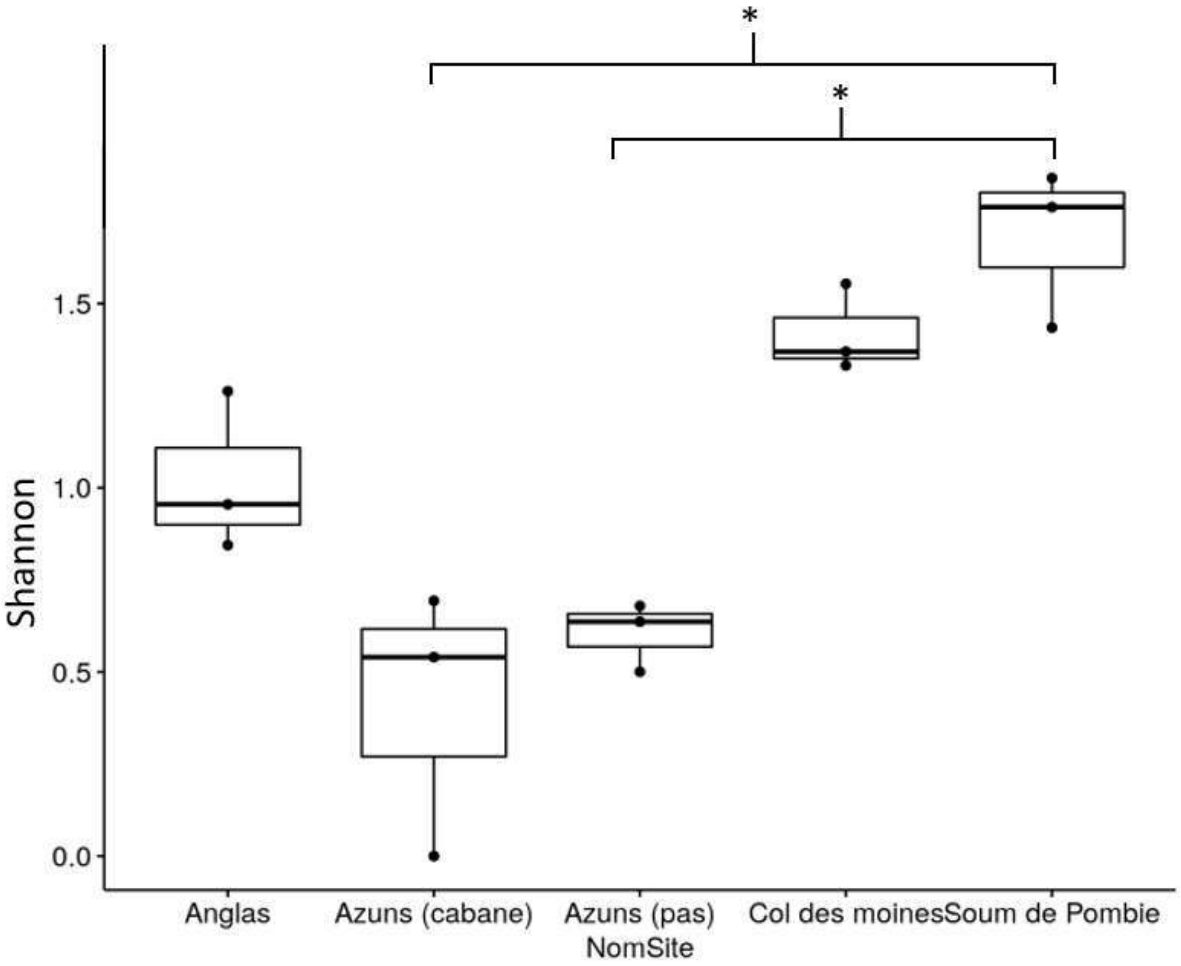
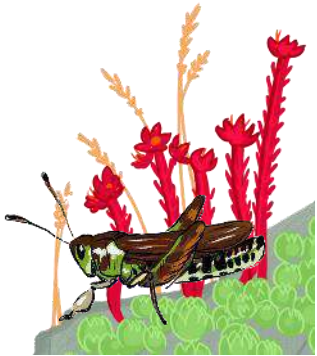


Fig. 126. Indice de diversité de Shannon calculé pour chaque site et année (tirage 1). * indique une différence significative avec une p-value <0.05.

La comparaison des trois années de suivi pour la période de fin d'été n'a pas montré de différences significatives pour les indices de diversité de Shannon et de Simpson (3 tirages).

La diversité estimée au cours des trois passages a été comparée pour les années 2019 et 2021. Pour l'année 2019, aucune différence significative n'a été observée entre les passages 2 et 3 (le passage 1 n'étant pas évalué pour cette année). La comparaison des transects pour cette année 2019 ne montre pas non plus de différence significative (p-value 0.305 pour l'indice de Shannon et p-value de 0.125 pour l'indice de Simpson). En revanche pour l'année 2021, une différence significative de diversité est observée entre les passages 1 et passage 3 (p-value= 0.00439 pour l'indice de Shannon et p-value de 0.00225 pour l'indice de Simpson (Fig. 127). La comparaison des transects pour l'année 2021 ne montre pas non plus de différence significative (p-value 0.118 pour l'indice de Shannon et p-value de 0.140 pour l'indice de Simpson).



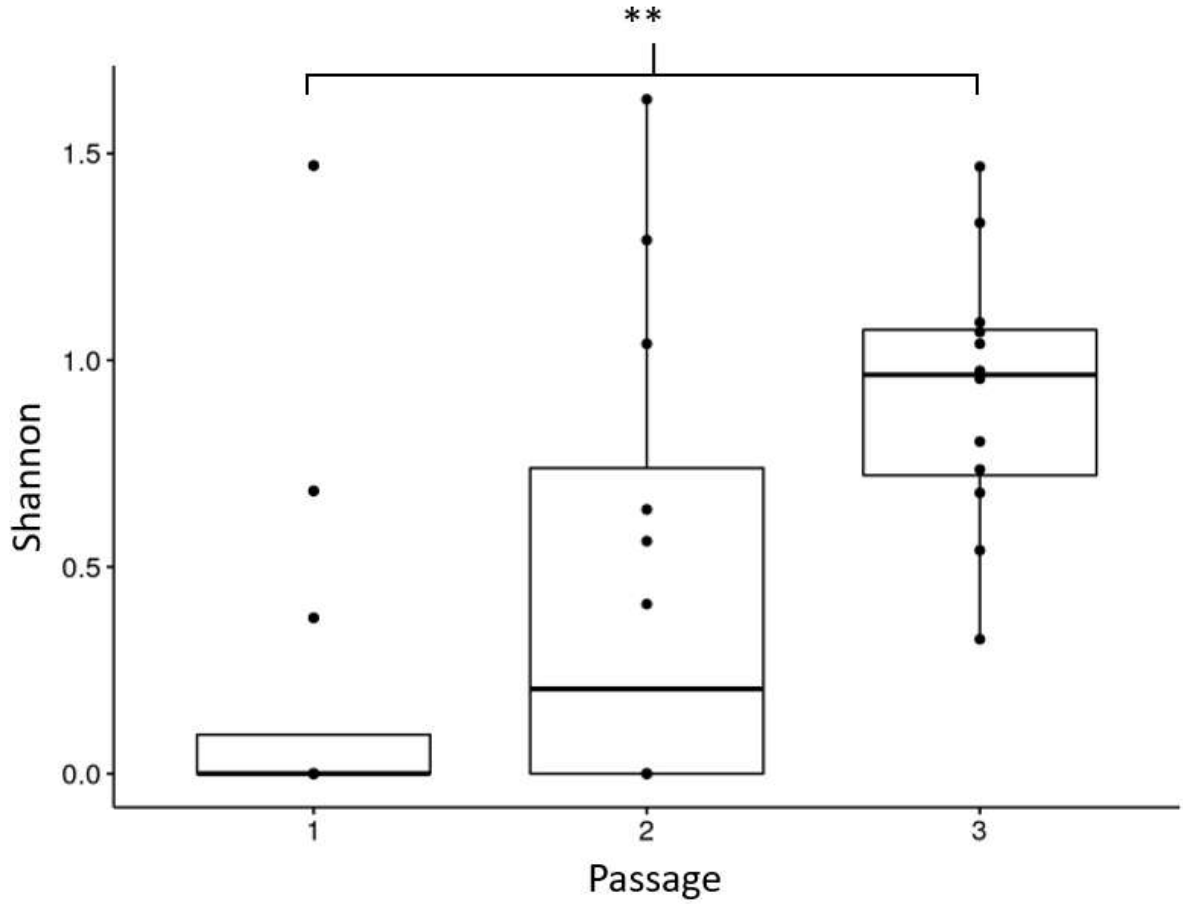


Fig. 127. Diversité estimée par l'indice de Shannon pour les trois passages de l'année 2021. ** indique la différence significative entre deux passages (p-value <0.01).

La comparaison des transects n'a pas montré de différences significatives en 2019 (Shannon : p-value=0.305 et Simpson : p-value=0.125) et en 2021 (Shannon : p-value=0.180 et Simpson : p-value=0.140). Cependant, l'ensemble des sites n'a pas pu être utilisé pour cette analyse.

6.3.2 Les transects acoustiques longs

En 2021, des prospections ont été menées visant à trouver des zones potentiellement intéressantes, c'est à dire offrant une grande plage altitudinale avec un habitat herbacé à arbustif sur son ensemble, et pouvant donc accueillir de manière pertinente un transect long. Les transects qui ont été testés cette année sont ceux qui ont été mis en place lors des sessions de terrain menées pour les transects courts. Les autres transects ont été positionnés trop tardivement dans la saison. Ainsi, le Pic de Chérue, le Pic de Gaziès et le Soum de Pombie ont fait l'objet d'un test complet, c'est à dire sur l'ensemble de leur trajet. En effet, lors du test effectué sur le transect positionné à Anglas, la météo s'est dégradée, ne permettant pas d'écoute en dessous de 2000 mètres d'altitude (couverture nuageuse de 100%).

Au total, ce sont 539 données d'orthoptères qui ont été récoltées sur les 3 transects qui ont fait l'objet d'un test complet, soit près d'un tiers des éléments récoltés en 2021. 11 espèces ont été recensées par cette méthode, sur les 15 notées cette année.

La répartition altitudinale des espèces a donc été établie à partir de ces premiers passages. Les graphiques ci-dessous (Fig. 128) présentent les résultats de transects qui ont pu être testés sur toute leur longueur. Le Soum de Pombie a fait l'objet de deux passages : les 5 et 24 août.

Certaines espèces ne sont observées qu'à haute altitude telles que *Gomphocerus sibiricus* (altitude médiane 2143 m, quantile 10= 1975.9, quantile 90 =2345.2, Tab. XXXIX). L'altitude la plus basse répertoriée pour cette espèce est de 1888 m (site de Chérue) et l'altitude la plus haute 2401 m (site de Gaziès). Le plus grand nombre d'individus est d'ailleurs observé sur ce site. D'autres espèces sont plutôt de moyenne altitude (*Arcyptera fusca, Decticus verrucivorus* ou *Stauroderus scalaris, Tab. XXXIX*).

Ces graphiques montrent également que certaines de ces espèces de moyenne altitude peuvent faire des incursions à plus haute altitude : la majorité des effectifs de la population restant à moyenne altitude, quelques individus supportant des altitudes plus élevées. C'est le cas, par exemple de *Decticus verrucivorus*, particulièrement visible sur le site de Gaziès. A l'inverse, une espèce comme *Arcyptera fusca* marque un arrêt net des individus détectés sans individus isolés à plus haute altitude.

Enfin, les deux passages sur le Soum de Pombie montrent une différence altitudinale dans la phénologie des espèces : les espèces sont repérées plus tardivement dans la saison à plus haute altitude. Ainsi *Decticus verrucivorus, Stauroderus scalaris* et *Stenobothrus nigromaculatus* deviennent plus abondantes à haute altitude qu'à moyenne altitude avec l'avancée de la saison.

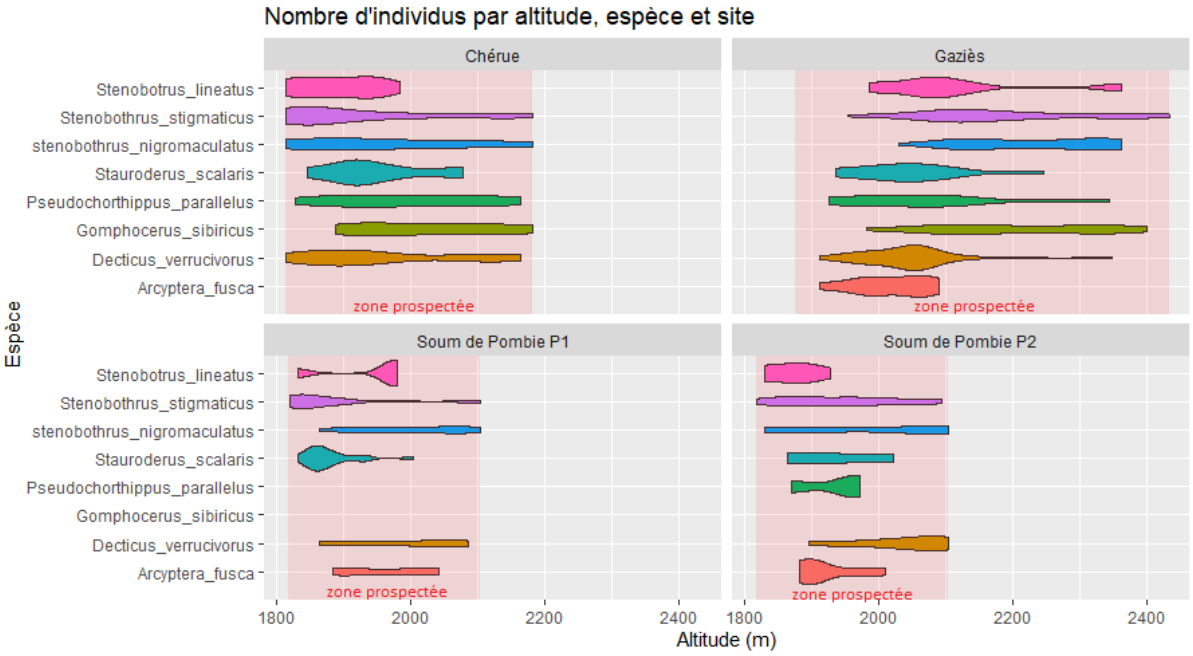
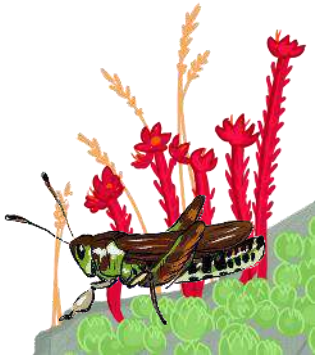


Fig. 128. Répartition altitudinale des espèces le long des transects longs testés en 2021.



Tab. XXXIX. Altitudes moyennes, médianes, quantiles 10 et quantiles 90 pour les espèces observées

Espèce	Quantile 10	Altitude moyenne	Altitude médiane	Quantile 90
Arcyptera fusca	1883	1978.767	1987	2070
Chorthippus biguttulus	1950.3	2003.5	2003.5	2056.7
Decticus verrucivorus	1867	2006.407	2018.5	2106
Gomphocerus sibiricus	1975.4	2160.878	2143	2345.2
Platicleis albopunctata	1918.1	1938.5	1938.5	1958.9
Pseudochorthippus parallelus	1872	2037.536	2038.5	2174.5
Psophus stridulus	2061.6	2072.333	2072	2083.2
Stauroderus scalaris	1854	1969.322	1951	2084.4
stenobothrus nigromaculatus	1864	2077.422	2086	2318
Stenobothrus stigmaticus	1836	2039.442	2055	2239.5
Stenobotrus lineatus	1831	1986.789	1973	2137.4

Par ailleurs, les analyses des données récoltées montrent qu'il existe des variations pour chaque espèce entre les sites. Une espèce n'est ainsi pas forcément répertoriée sur chaque site malgré une altitude et un milieu qui lui est en théorie favorable. Par exemple pour *Staudoreus scalaris* la plus basse altitude répertoriée est de 1831m (site de Soum de Pombie P1) et l'altitude maximale est de 2246m (site de Gaziès) (Fig. 128).

La comparaison de la diversité avec les indices de Simpson et de Shannon montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre les tranches d'altitude 1900–2100m et 2100m–2300m (respectivement p–value=0.564 et p–value=0.248). La comparaison des sites à partir de ces deux tranches d'altitude ne montre pas de différences significatives (p–value=0.139 et p–value=0.3). Cependant, il n'y a que deux mesures par site, et on peut remarquer que le Col des Moines montre le cortège le moins diversifié (Fig. 129). La comparaison des tranches d'altitude avec les sites Chérue, Soum de Pombie et Gaziès ne montre pas non plus de différences significatives entre les tranches 1700–1900 m, 1900–2100 m et 2100–2300 m (shannon p–value=0.118 et simpson p–value=0.288) (Fig. 130). La tranche 1700–1900 m montre le plus de disparités entre les sites et la tranche 1900–2100m montre les plus hautes diversités en moyenne.

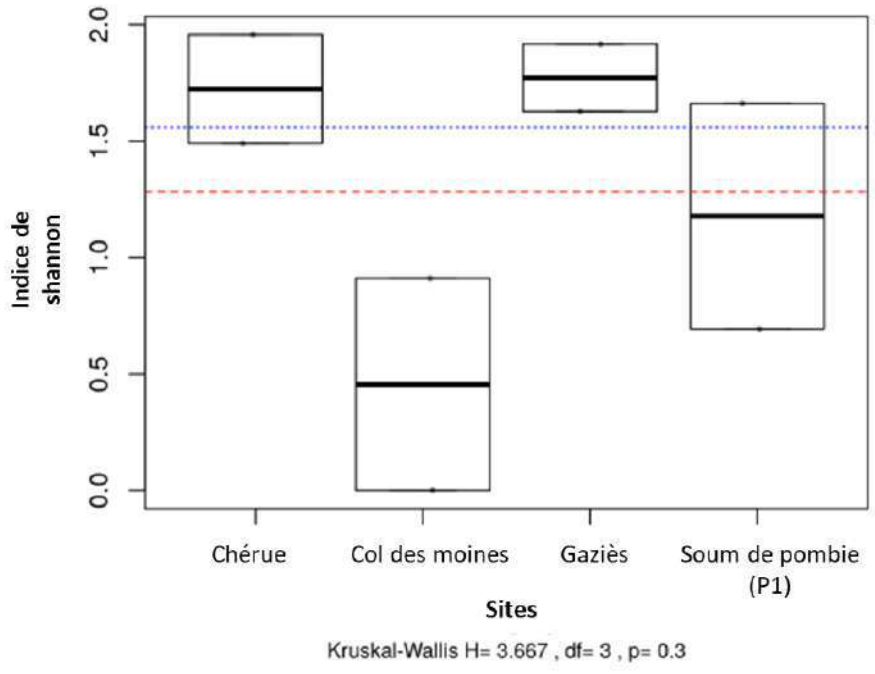


Fig. 129. Comparaison des tranches d'altitude pour les sites Chérue, Soum de pombie et Gaziès avec l'indice de diversité de Shannon.

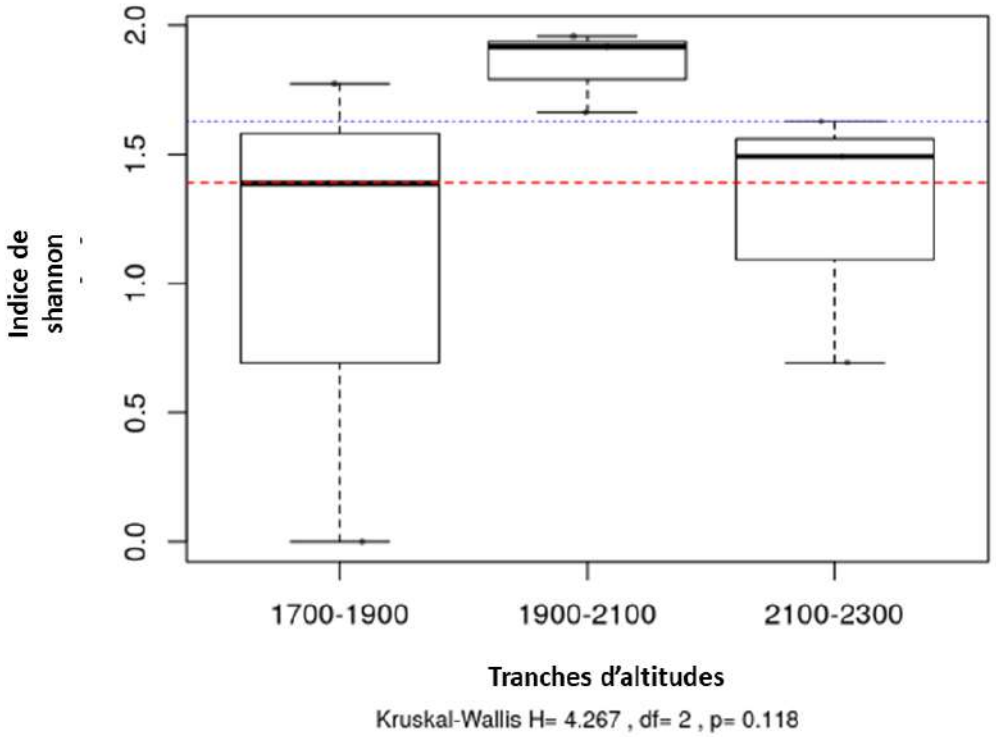


Fig. 130. Comparaison de l'indice de Shannon calculé pour deux tranches d'altitude (1900-2100m et 2100-2300m) pour les transects longs.

Concernant le site de Soum de Pombie, aucune différence significative entre les deux passages sur le site n'a été observée (Shannon : p-value=0.827 et Simpson : p-value=0.513).

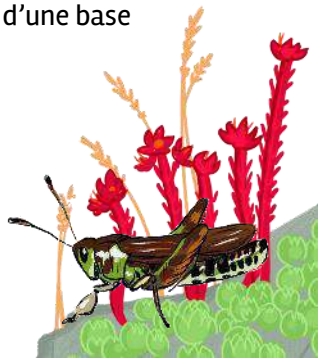
6.3.3 Le transect voiture

Le tableau ci-dessous (Tab. XL) présente les dates et les conditions météorologiques des passages effectués. Il précise également l'heure de début et de fin du transect.

Tab. XL. Dates et conditions de température des transects voiture en 2021.

Site	Date de prospection	Heures de début et de fin du transect	Conditions météorologiques en début et en fin de transect
Pourtalet - Laruns	19/07/2021	22H26 23H27	15°C, temps couvert 18°C, temps couvert
	08/08/2021	21H45 22H50	12°C, temps clair 12°C, temps clair
	24/08/2021	21H23 22H28	16°C, temps clair 18°C, temps clair
Aubisque - Laruns	21/07/2021	22H30 23H07	18°C, temps couvert 21°C, temps couvert
	09/08/2021	21H59 22H43	13°C, temps clair 18°C, temps clair
	05/09/2021	20H57 21H34	16°C, temps clair 18°C, temps clair

Afin de traiter de manière équivalente l'ensemble des fichiers sons recueillis au cours de ces transects voitures, un travail de mise en œuvre du logiciel de détermination automatisé des espèces a été amorcé. Il s'agit du logiciel Tadarida, développé par le MNHN. Il requiert la constitution d'une base de données de sons préalablement identifiés à l'espèce. Ce travail est en cours.



L'analyse de deux passages sur le transect Aubisque-Laruns a été effectuée (manuellement pour le moment), afin de présenter le type de résultats attendus par ce protocole. Il s'agit d'un passage fait le 20/08/2020 et du passage du 05/09/2021. Le graphique ci-dessous (Fig. 131) présente la répartition altitudinale des espèces contactées. Certaines espèces sont très ponctuelles (*Cyrtapsis scutata* ou *Phaneroptera falcata*). Pour les autres espèces, on retrouve des espèces de basse altitude (*Ruspolia nitidula* et *Leptophyes punctatissima*) et des espèces de moyenne altitude (*Platycleis albopunctata* et *Tettigonia cantans*). Deux espèces sont présentes sur l'ensemble du transect : *Pholidoptera griseoaptera* et *Tettigonia viridissima*.

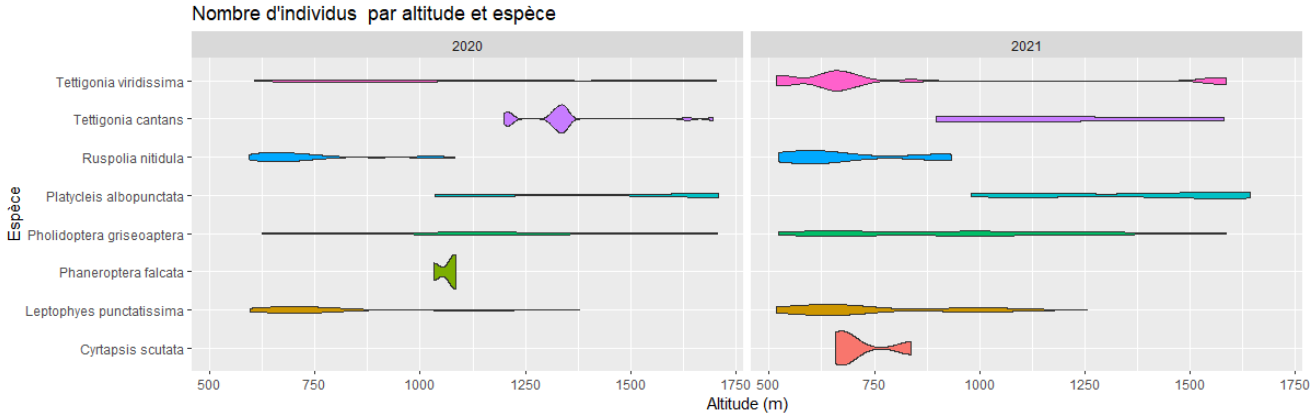


Fig. 131. Répartition altitudinale des espèces le long du transect voiture d'Aubisque à Laruns le 20/08/2020 et le 05/09/2021.

6.4 Discussion

Dans cette étude, différents protocoles ont été testés afin de pouvoir analyser les effets du changement climatique sur la répartition altitudinale des orthoptères en montagne. Trois protocoles ont été testés et des premières analyses ont été effectuées malgré le fait que seulement une ou deux années de suivis ont été faites.

6.4.1 Interprétation transects courts

Les transects courts ayant été réalisés pendant deux années avec trois passages sur plusieurs sites, ils ont permis de faire des comparaisons de diversité. En effet, les analyses de diversité ont montré des différences significatives entre sites, avec une diversité plus importante mesurée pour le site Soum de Pombie et une diversité plus faible pour le Pas d'Azuns. Les différences observées peuvent être dues à la différence d'altitude entre les sites, bien qu'une plus grande diversité fût attendue pour les sites de basses et moyennes altitudes. D'autres facteurs peuvent influencer la diversité, tels que la localisation au sein du massif (le Soum de Pombie se situant en exposition sud à proximité immédiate de la frontière espagnole), le type de végétation ou l'intensité du pâturage, et expliquer les différences de diversité obtenues (KENYERES & CSERVENKA, 2014). Il est intéressant de noter que pour l'année 2021 une différence importante de diversité est observée entre le premier passage en juillet et le dernier passage entre fin août et début septembre. Le passage en début de saison permet ainsi de comptabiliser les

espèces les plus précoces du cortège. Ainsi avec 3 passages, la grande majorité des espèces du cortège pourra être détectée.

Ces analyses de diversité permettent de constituer un point de départ pour évaluer à long terme l'évolution de la diversité par tranche altitudinale. En effet, les changements globaux pourraient à terme induire des modifications sur la diversité selon les altitudes.

6.4.2 Interprétation transects longs

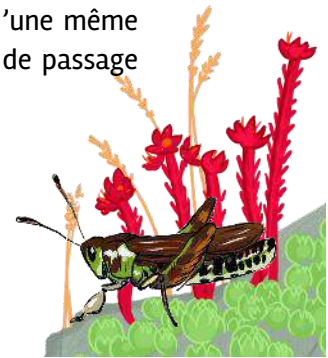
En première approche, cette méthode présente plusieurs avantages par rapport aux autres. En premier lieu, il a été vu que les transects acoustiques permettaient de recueillir beaucoup plus de données que les autres méthodes, ce qui rend les études statistiques plus robustes. Cela a aussi été montré par l'étude de (COUTURIER *et al.*, 2020) pour qui l'ajout d'un transect fauche n'ajoutait pas d'informations supplémentaires sur le cortège. Par ailleurs, la couverture d'une plus large variation altitudinale permet de suivre sur chaque site un cortège d'espèces plus important, rendant ainsi plus probable de détecter des modifications de comportement des espèces. De plus, l'altitude a été montrée comme un élément important pour expliquer la composition des cortèges dans le Jura (FOURNIER *et al.*, 2017). Le choix des transects longs permet aussi d'avoir une vue plus globale par vallée/pic, ce qui peut permettre de détecter plus facilement un éventuel impact des conditions climatiques par tranches altitudinales.

Ce protocole offre de nombreux avantages et notamment en termes d'interprétation des résultats. C'est une méthode d'étude qu'il sera pertinent de conserver lors des prochaines années de suivis. En effet, les tous premiers résultats, alors même que cette année, seuls des tests ont été menés, offrent déjà des hypothèses qu'il conviendra de confirmer ou d'infirmer avec le temps :

- Une espèce comme *Decticus verrucivorus*, pourrait être en phase de remontée altitudinale, avec la présence *a priori* d'individus isolés à plus haute altitude que le cœur de la population.
- A l'inverse, des espèces comme *Arcyptera fusca* ou *Stenobothrus lineatus* marquent un arrêt net des individus détectés sans individus isolés à plus haute altitude. On perçoit déjà des variations selon les massifs puisque *Stenobothrus lineatus* remonte plus haut sur le Pic de Gaziès (au-dessus de 2000 m). Ceci rejoint l'étude de D'AGOSTINO & VACHER, 2021 qui observent une remontée en altitude de *Stenobothrus lineatus.* L'enjeu de ces prochaines années sera de tenter d'en connaître les raisons qui peuvent être multiples : microclimats plus favorables, présence de micro-habitats pour l'espèce ou bien autres facteurs qui seront à déterminer.

Concernant *Gomphocerus sibiricus* en particulier, 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.* (2009b) annoncent qu'elle n'est présente qu'à partir de 1800 mètres. Aujourd'hui, nous n'avons pu l'observer en dessous de 1888 m sur le massif du Pic de Chérue, mais 90% de la population observée se retrouve au-dessus de 1975 m. Ces éléments laissent penser que cette espèce monterait progressivement vers des altitudes plus élevées. Des suivis sur le plus long terme pourront confirmer ou infirmer cette tendance.

À terme, trois passages sur chaque transect long sont envisagés. Il conviendra de faire attention aux dates de passage. En effet, la phénologie des espèces faisant succéder les espèces dans le temps, avec des espèces tardives et des espèces plus précoces, et par ailleurs, la phénologie d'une même espèce étant variable selon les conditions microclimatiques et altitudinales, des dates de passage d'une année à une autre trop différentes induira des biais.



6.4.3 Interprétation transects voiture

Ces transects demandent une grande technicité pour la détermination des sons et beaucoup de temps. La mise en œuvre d'une base de données pour pouvoir faire les analyses avec Tadarida sur le site d'études demande beaucoup de temps. Toutefois, les tous premiers résultats, même s'ils restent encore très parcellaires offrent des perspectives intéressantes en termes d'analyse et d'interprétation. Par exemple, les analyses de diversité par tranche altitudinale pourront être envisagées.

Ce protocole a également l'intérêt de permettre de travailler sur les espèces de basse altitude (Laruns se situe à quelque 500 mètres d'altitude) et d'atteindre 1800 m soit la moyenne montagne. Ces premiers résultats, bien que non représentatifs, permettent de positionner les espèces au sein de leur tranche altitudinale actuelle.

On retrouve sur ces transects des espèces de basse altitude (*Ruspolia nitidula* et *Leptophyes punctatissima*) et des espèces de moyenne altitude (*Platycleis albopunctata* et *Tettigonia cantans*). Or, D'AGOSTINO & VACHER, 2021 précisent justement que des glissements de répartition de ces deux dernières espèces semblent se dessiner. En effet, *Platycleis albopunctata* serait retrouvée à plus haute altitude alors que *Tettigonia cantans* aurait tendance à régresser. Par ailleurs, ils ont observé aussi une remontée des espèces de basse altitude.

Certaines espèces ne sont pas réparties de manière homogène tout au long du transect, les causes de cette répartition hétérogène ne sont pas connues, elles peuvent être le signe d'une incursion à plus haute altitude que l'optimum altitudinal de l'espèce, avec la remontée progressive de quelques individus ou bien plus simplement marquer un passage dans un habitat moins favorable lors du transect. Les prochaines années de suivi pourraient permettre de comprendre si cette hétérogénéité est présente chaque année ou s'il s'agit juste d'une variation liée à la date ou à l'année du passage.

Le protocole Vigie-SON semble adapté pour répondre à ces questionnements avec la détection d'espèces possiblement indicatrices sur une tranche altitudinale grande.

6.5 Conclusion

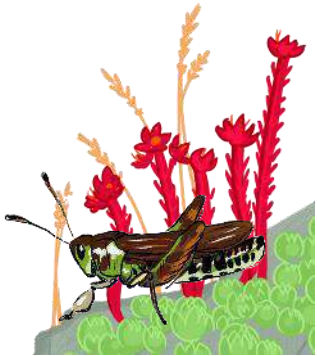
La mise en place de protocoles permettant de répondre à toutes les hypothèses sur les impacts du changement climatique permettra d'étudier l'adaptation et la survie des espèces ou des peuplements. La combinaison suivis d'espèces et du cortège associé semble être une solution pertinente :

- D'un côté, la bibliographie indique que *G. sibiricus* est une espèce sensible aux conditions climatiques qui pouvait profiter des périodes sèches et d'une fonte des neiges précoce. Plusieurs populations sont suivies par acoustique comme par fauchage ; cette espèce, étant facilement audible et comptabilisable. Elle peut 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 ? ». Au cours de notre étude, cette espèce n'a pas été contactée à une altitude inférieure à 1888 mètres, avec des variations notables selon les massifs.

- D'un autre côté, suivre l'évolution d'un cortège d'espèces 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. En ce sens les transects longs et les transects en voiture apportent une vision beaucoup plus globale que les autres protocoles. Les premiers résultats permettent de positionner altitudinalement dans chaque vallée les différentes espèces, permettant à terme de suivre les éventuelles modifications.

En 2022, de nouvelles prospections devraient être réalisées pour trouver des nouveaux transects longs couvrant la tranche altitudinale 2100 m–2300 m, même si les secteurs favorables sont a priori relativement peu nombreux, mais par exemple le Pic de Pene Blanque (2299 m) pourrait être un site intéressant, parce que plus à l'ouest, avec un habitat a priori favorable à la présence des orthoptères. Des prospections visant à préciser la répartition de *Gomphocerus sibiricus* pourraient nous permettre d'avoir une vision plus globale de la présence de l'espèce au sein de la Nouvelle-Aquitaine, avec par exemple une nouvelle prospection sur Arlas en plein saison d'activité des orthoptères, voire le pic d'Orhy.

Enfin, le transect voiture nécessite encore quelques ajustements afin de s'assurer que les données puissent être traitées de manière automatique. Là, encore d'autres transects pourraient être testés plus à l'ouest, comme par exemple vers le col de la Pierre-Saint-Martin (1764 m) ou le Port de Larrau (1575 m). Ce qui permettrait de couvrir d'autres zones et évaluer les différences d'Ouest en Est.





Partie III. Les amphibiens



Chapitre 7. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de Hyla molleri (Bedriaga, 1889) - Rainette ibérique des lagunes du triangle landais et Hyla arborea (Linnaeus, 1758) - Rainette verte des mares, des landes et du bocage Picto-Limousin

Auteurs : *Olivier Lourdais, Michaël Guillon, Maud Berroneau,*
Contributeurs : *Gaëlle Caublot, Gaëlle Micheli, Mariana Miranda*

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,
- l'effet des variations météorologiques et microclimatiques interannuelles sur la détectabilité/activité des espèces.

Les études préliminaires menées depuis 2018 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. Les résultats préliminaires des suivis naturalistes montrent une fluctuation interannuelle de l'activité des rainettes liée aux conditions météorologiques et d'assèchement des zones humides.

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 (AR4 Climate Change 2007: Synthesis Report; AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014) 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 connaître 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 répartitions contrastées sont présentes au sein du genre *Hyla* (REINO *et al.*, 2017) : deux espèces de climat tempéré, la Rainette verte, *Hyla arborea* (répartition médio européenne) et la Rainette ibérique, *Hyla molleri* (répartition ibérique) et une espèce de climat méditerranéen, la Rainette méridionale, *Hyla meridionalis*. Nos travaux de recherches sont menés sur les trois espèces où la Rainette méridionale nous permet de développer une approche intégrée à différents niveaux d'affinités climatiques (Atlantique/Médio-Européen vs. Méditerranéen).

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 (BERRONEAU, 2014a). 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 (BERRONEAU, 2014a).

Les variations d'activité/détectabilité observées entre la Rainette ibérique et la Rainette méridionale sont vraisemblablement liées aux conditions locales et pourraient évoluer en fonction du changement climatique. Les changements climatiques devraient fortement impacter la Rainette ibérique avec la disparition ou le mouvement de stations remarquables. Plusieurs hypothèses complémentaires peuvent être formulées :

- Hypothèse 1 : effets des changements climatiques en défaveur de la Rainette ibérique
- Hypothèse 2 : extinction locale suite à la disparition/dégradation de sites remarquables
- Hypothèse 3 : interactions compétitives dans les zones de coexistence en faveur de la Rainette méridionale.

Les objectifs des suivis naturalistes sur des sites d'étude sont de visualiser les tendances évolutives de la répartition et abondance de la Rainette ibérique dans le Massif landais et de la Rainette verte en Limousin, en lien avec d'éventuelles variations climatiques, mais aussi d'observer la progression de la Rainette méridionale.

En parallèle, l'objectif de nos travaux de recherches est de comprendre les déterminants de la répartition de ces trois espèces à partir des données de présence (observations) issues des différents

observatoires infra-régionaux. 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 d'identifier les paramètres physiologiques et comportementaux proximaux qui sous-tendent les adaptations climatiques propres aux espèces, et également d'explorer les déterminants climatiques de la répartition et de l'importance des gradients environnementaux.

2 axes de recherches sont en cours de développement sur les trois espèces du genre *Hyla* :

(1) Clarification des adaptations écophysiologiques des trois espèces de rainettes de Nouvelle-Aquitaine :

- Mesures écophysiologiques entre espèces en conditions contrôlées : Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques et mesures des taux métaboliques entre les espèces.

- Études comportementales sur les trois espèces en conditions contrôlées : influence des conditions thermiques et hydriques.

(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.

Afin de prédire avec robustesse les effets du changement climatique sur la répartition des espèces, l'objectif est 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 proximaux des changements climatiques sur ces différents niveaux et leurs effets supposés sur la répartition observée de chaque espèce, un ensemble de variables identifié comme pertinent pour tester leur capacité à prédire la répartition actuelle et future des espèces. Une fois les variables climatiques identifiées, l'objectif suivant sera aussi de modéliser au plus près la répartition actuelle des espèces en injectant les variables topographiques et d'habitats par exemple.



7.2 Matériel et méthodes

7.2.1 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, BERRONEAU (2014), GMHL (2000), facilitant la mise en évidence d'éventuels mouvements populationnels (populations syntopiques ou proches) aussi bien au cœur du Massif landais (Rainette ibérique) qu'en contexte limousin (Rainette verte). Ces sites sont par conséquent occupés ou susceptibles de l'être à terme par la Rainette méridionale, espèce potentiellement en compétition localement. Ces sites coïncident autant que possible avec ceux d'autres suivis du programme les sentinelles du climat en milieu humide, notamment avec les sites de suivi du Lézard vivipare.

En 2021, l'ensemble des sites suivis en 2020 a pu être visité (Tab. XLI, Tab. XLII).

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. XLII).

Tab. XLI. Localisation des sites du triangle landais suivis en 2017 et 2021

o : site suivi X : site retiré

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi 2017	Suivi 2018	Suivis 2019 / 2020 / 2021
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. XLII. Localisation et description des sites du Limousin suivis entre 2017 et 2021

Département	Dénomination	Type d'habitat	Propriétaire/gestionnaire	Accord	Structure de suivi	Latitude	Longitude
Corrèze (19)	Lescure	lagune	Jean-Claude Labarde	Oui	GMHL	45,167494	1,361559
Haute-Vienne (87)	les Paleines	lagune	SMABGA (Etienne Boury)	Oui	GMHL	46,151809	1,34252
Haute-Vienne (87)	Château Gaillard	lagune	Gaëlle Caublot	Oui	GMHL	45,597845	1,155438
Corrèze (19)	Bussac haut	lagune			GMHL	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 mesures de stations météorologiques. L'application du protocole type POP Amphibien (protocole national standardisé – SHF) permettra une estimation fine de la présence et de l'abondance de chaque espèce : Rainette ibérique, Rainette verte et Rainette méridionale. 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. À la suite des points d'écoutes, différents relevés sont effectués sur les propriétés de la lagune et des mares (habitats aquatiques et rivulaires), les autres espèces observées (Grenouilles vertes, Alyte accoucheur et Crapaud épineux principalement), 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 (triangle landais) et Rainette verte (Limousin) s'effectue avec des conditions climatiques particulières :

- Visite nocturne (19h30 – 00h30)
- Éviter les nuits trop fraîches (gelées) en début de saison (Mars-Avril)
- Éviter 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 a été initiée en 2021 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).

Les suivis populationnels à long terme menés en parallèle dans le cadre du programme ont été 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). En effet un compromis existe entre l'activité de chant, la position dans la végétation et les pertes hydriques (CICCHINO *et al.*, 2020).



7.2.2 Écophysiologie comparée des espèces

Le travail de comparaison de l'écophysiologie des rainettes (LOURDAIS *et al.*, in prep.) n'a pu être mis en œuvre en 2020 comme programmé du fait des conditions sanitaires liées au Covid19. Ce volet écophysiologique a donc été reporté à 2021 avec le recrutement d'un étudiant en Master 2. Les objectifs étaient les suivants :

a) – comparer les pertes hydriques cutanées et respiratoires des trois espèces.

Notre hypothèse est que des distributions contrastées sont associées à des différences physiologiques marquées en termes de balance hydrique. Des pertes hydriques cutanées sur le dos moins élevées devraient être un net avantage pour des individus confrontés à des conditions environnementales chaudes et sèches. *Hyla meridionalis,* de par sa répartition, devrait être plus résistante aux pertes hydriques cutanées peu importe la région du corps.

Après la capture, les mesures de pertes hydriques évaporatives cutanées ont été effectuées sur les 104 mâles. Les pertes hydriques évaporatives cutanées ont été mesurées dans une pièce à 25 ± 1 °C. Avant chaque mesure, les individus ont été placés dans une boîte en plastique avec un sopalin humide et un abri pour être acclimaté pendant 30 minutes en enceinte à 25°C et à 80% hygrométrie. Nous avons mesuré la perte hydrique évaporative à l'aide d'un Aquaflux AF200 (Biox UK), qui dérive le flux de vapeur d'eau à partir des mesures d'un gradient d'humidité dans une chambre fermée. Un logiciel Aquaflux 6.2 a été utilisé pour calibrer et calculer la perte hydrique évaporative cutanée (g.m−2.h −1). Nous avons utilisé une sonde avec embout « O−Ring » de 3mm que nous avons maintenue en contact avec la peau des rainettes. Plusieurs répétitions ont été effectuées sur la zone pelvienne (face ventrale) et au niveau du milieu du dos. Pour tenir compte des variations intra−individuelles, 3 répétitions minimum sur chaque région ont été effectuées. Une calibration de l'Aquaflux a été effectuée avant chaque session de mesure.

b) – tester les effets de conditions desséchantes et du comportement sur la balance hydrique.

Notre seconde hypothèse est que des adaptations comportementales sont des éléments clés dans le mode de vie arboricole pour faire face aux contraintes hydriques fortes. En effet les Rainettes peuvent ajuster leur posture corporelle pour réduire l'exposition aux pertes hydriques quand un support adapté est disponible. Cette étude a été menée sur la Rainette ibérique seulement.

L'objectif est ici de quantifier les pertes hydriques évaporatives totales des rainettes en mesurant l'évolution de la masse au cours du temps, selon deux hygrométries, avec ou sans support afin de tester l'efficacité de la posture dans le maintien de la balance hydrique. Les individus à l'intérieur ont été placés en enceinte climatique (Vötsch Industrietechnik, VP 600, Balingen, Germany) à 25°C dans un air quasi saturé en humidité (~90% d'humidité relative) pendant 30 minutes pour permettre une acclimatation au nouvel environnement. Puis, les cages hébergeant les individus ont été placées dans différentes conditions climatiques : Sèche (30% d'hygrométrie relative) ou Humide (80% d'hygrométrie relative) pendant 45 minutes. Les individus ont été assignés aléatoirement à des cages, et l'ordre de passage était également aléatoire. De ce fait, chaque rainette est passée dans chacun des traitements: (Sec avec support, Sec sans support, Humide avec support, Humide sans support) dans un ordre différent.

7.2.3 Données de présence

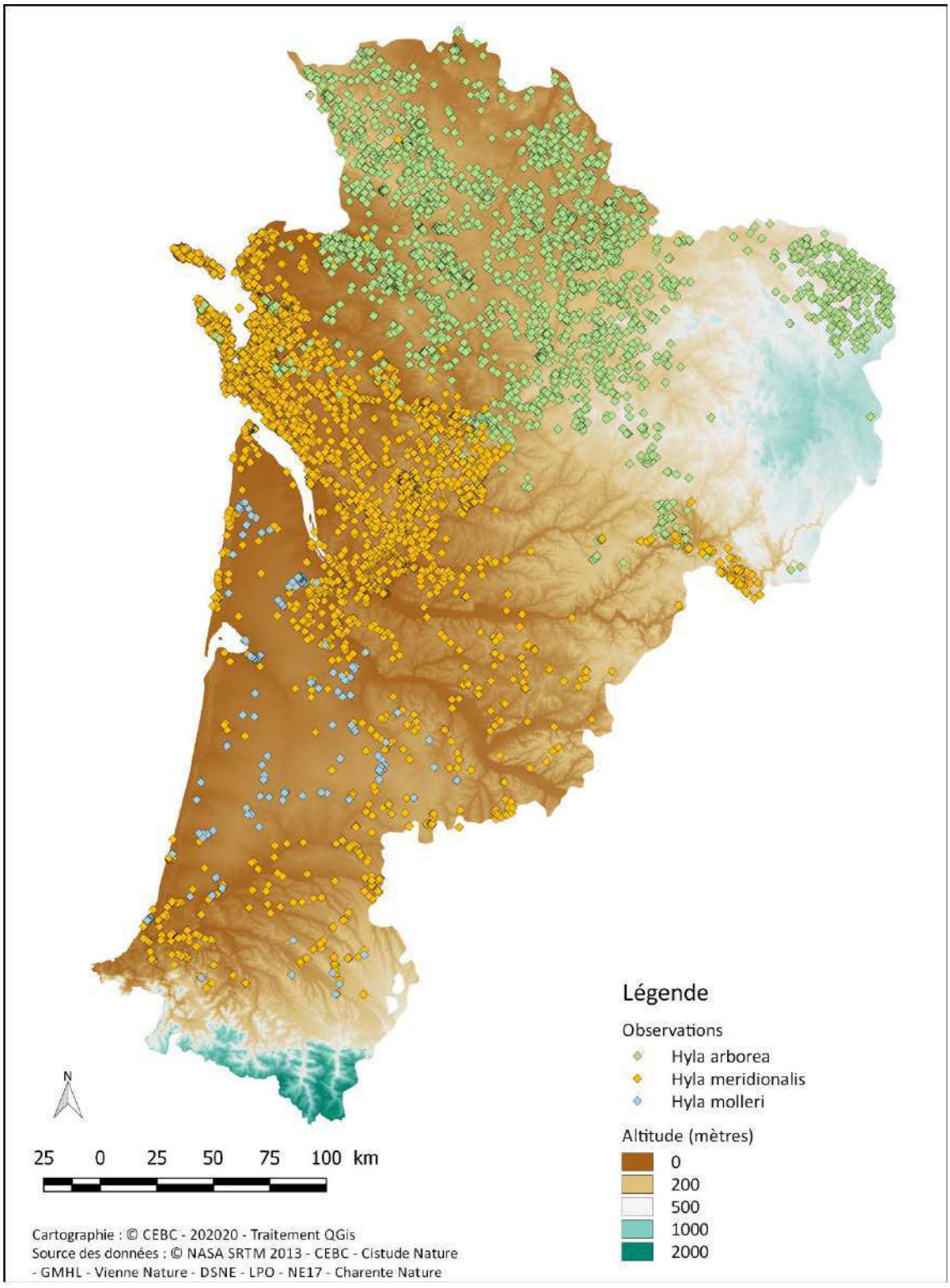
En 2020, nous avons pu réaliser un partenariat grâce au programme « Les Sentinelles du Climat » avec l'ensemble des partenaires associatifs de la région Nouvelle−Aquitaine qui sont : Cistude Nature

(ex-région Aquitaine), Charente-Nature (département de la Charente), Deux-Sèvres Nature Environnement (DSNE, département des Deux-Sèvres), Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (ex-région Limousin), Ligue de protection des oiseaux (Nationale et l'antenne Charente-Maritime) associée à Nature Environnement 17 (NE17, Charente-Maritime) et Vienne Nature (Département de la Vienne). Sur l'ensemble du territoire, cela représente 215 données pour la Rainette ibérique (dont 215 données précises), 8556 données pour la Rainette méridionale (dont 7009 données précises) et 5864 données pour la Rainette verte (dont 3553 données précises) (Tab. XLIII, Fig. 132).

Tab. XLIII. 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

Espèces	Propriétaire données	Zone géographique	Nombre d'observations				
			Totales	Précises	Jardin	Lieu-dit	Sans précision
Rainette ibérique	**Cistude Nature**	**Nouvelle-Aquitaine**	**215**	**215**			
Rainette méridionale	Charente Nature	Charente	918	831		87	
	DSNE	Deux-Sèvres	23	3		1	19
	NE 17 / LPO 17	Charente-Maritime	6104	4700	84	1320	
	Cistude Nature	Ex Aquitaine	1410	1410			
	GMHL	Ex Limousin	101	65		36	
	Total	**Nouvelle-Aquitaine**	**8556**	**7009**	**84**	**1444**	**19**
Rainette verte	Charente Nature	Charente	690	588	11	91	
	DSNE	Deux-Sèvres	2626	1022	49	589	966
	NE 17 / LPO 17	Charente-Maritime	119	86		33	
	Vienne Nature	Vienne	1548	1548			
	Cistude Nature	Ex Aquitaine	29	29			
	GMHL	Ex Limousin	852	280	1	571	
	Total	**Nouvelle-Aquitaine**	**5864**	**3553**	**61**	**1284**	**966**





Répartition des observations des rainettes de Nouvelle-Aquitaine

Fig. 132. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des rainettes verte (Hyla arborea), méridionale (H. meridionalis) et ibérique (H. molleri) à l'échelle régionale (Nouvelle-Aquitaine) (Guillonet al., in prep. a).

En 2018, les analyses exploratoires de modélisation spatiale 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'observations correspondait à 310 pour *H. arborea*, 215 pour *H. molleri* et 1475 pour *H. meridionalis*. Les modélisations 2021 ont pu être réalisées sur l'ensemble du jeu de données disponible à l'échelle de toute la région Nouvelle-Aquitaine.

7.2.4 Variables environnementales

L'ensemble des variables climatiques disponibles et issues de différentes sources : Météo France (simulations ALADIN 52, (OUZEAU *et al.*, 2014), ALADIN 63 v2 (version EUROCORDEX, DANIEL *et al.*, (2019), version FR adjust par la méthode VERFAILLIE *et al.*, (2017)), Chelsa KARGER *et al.*, (2020), et PVGIS (© European Communities, 2001-2020, HULD *et al.*, (2012)) pourront être utilisées. L'ensemble représente des variables possédant une résolution spatiale de 8 km à 1 km.

Afin d'intégrer des variables d'habitats, deux informations seront également utilisées à l'échelle de la région afin d'avoir les données d'observations les plus précises spatialement : la fermeture du milieux et l'humidité des sols. La fermeture du milieu est issue de la densité de la biomasse ligneuse vivante aérienne pour l'année 2000 avec une précision de 30 m, dérivée de nombreuses études (SANTORO *et al.*, 2021). La probabilité pour l'habitat d'être une zone humide allant de 0 à 3, 4 étant les zones inondées, a été obtenue avec une précision de 50 m, calculé à partir d'informations pédologiques et hydrogéologiques (THIRY *et al.*, 2014).

Après un travail de sélection des variables, 3 variables climatiques et 2 variables habitats ont donc été utilisées pour modéliser la répartition des trois espèces de rainettes.

Pour le climat, ce sont les températures maximales estivales (moyenne), l'irradiation estivale moyenne et le cumul annuel des précipitations totales (liquides et solides) qui ont été retenus.

Pour les habitats, l'indice de fermeture du milieu n'a pas été modifié au contraire des zones humides où les données initiales ont été transformées pour obtenir par maille un pourcentage d'occupation de zones humides potentielles (catégories 1 à 3).

Afin de maximiser à la fois la qualité temporelle et spatiale des modélisations et ainsi valoriser l'ensemble des variables disponibles, notamment dans un objectif de projection temporelle, nous avons appliqué l'approche dites du « delta change method » d'après (MOSIER *et al.*, 2018). Cette approche permet d'utiliser à la fois les simulations ALADIN 52 et ALADIN 63 pour avoir les meilleurs scénarios de changements du climat en cohérence avec le programme et d'utiliser également les variables climatiques (décrivant le climat du passé récent) les plus précises spatialement. Par exemple, au niveau des Pyrénées (Fig. 133), l'utilisation de cette méthode de descente d'échelle permet de conserver la résolution spatiale la plus fine (1 km²) montrant l'effet du relief sur le climat alors que ces subtilités ne s'expriment pas dans les simulations ALADIN (8 km de résolution). Cette méthode permet au terme de faire une descente d'échelle spatiale des simulations ALADIN dans le futur de 8 km à 1km de résolution spatiale en intégrant les effets du relief ainsi que les subtilités régionales présentes sur la période de référence du passé récent (Fig. 133).

7.2.5 Modélisation avec le package Biomod2

Afin de modéliser la répartition des espèces, deux méthodes ont été mise en œuvre via la dernière version du package BIOMOD2 (https://CRAN.R-project.org/package=biomod2) (THUILLER *et al.*, 2009) par l'intermédiaire des logiciels R (version 4, R Core Team) et Rstudio.



La résolution spatiale finale correspond à une taille de pixel de 200 m de côté reflétant le compromis entre le profit d'avoir la meilleure précision spatiale des données environnementales tout en intégrant les besoins écologiques des espèces (taille des domaines vitaux par exemple). L'ensemble des variables environnementales ont été transformées à cette résolution. La colinéarité des variables a été vérifiée par le score de "Variance Inflation Factor" via le package USDM (https://CRAN.R-project.org/package=usdm) comme étant inférieure à 10 (NAIMI *et al.*, 2014 ; GUISAN *et al.*, 2017b).

Seuls les Generalized Additive Models (GAM) et les Generalized Linear Models (GLM) ont été utilisés pour à la fois leur niveau de performance et leur similarité face aux hypothèses de génération des jeux de données de pseudo-absence. Les jeux de pseudo-absence (10 000 points par tirage) ont été générés aléatoirement dans la zone de calibration propre à chaque espèce mais à une distance minimale de 500m des données présence pour limiter les fausses absences et ainsi respecter le mieux possible les hypothèses statistiques inhérentes à ces deux méthodes (GLM et GAM). Les zones de calibration pour les espèces correspondent à l'ensemble de la région pour la Rainette méridionale mais pas pour les deux autres rainettes ibérique et verte. Pour ces dernières, la zone de calibration correspondait à la moitié régionale (sud-ouest ou nord-est) excluant l'autre partie du territoire présentant l'autre espèce sœur. Tous les modèles ont été calibrés (80% du jeu de données) et évalués (20% du jeu de données) via deux tirages au sort. Ainsi, l'ensemble des prédictions sont issues de seulement 8 modèles (2 méthodes, 2 jeux de Pseudo-absences et 2 répétitions) par espèce. Les méthodes ont été "bridées" pour permettre de minimiser le sur-ajustement des modèles et ainsi réduire au possible les biais issus de la distribution spatiale des données de présence (présence de cluster de points notamment).

La performance des 8 modèles a été évaluée grâce au TSS (true skill statistic, ALLOUCHE *et al.*, (2006)) et à l'AUC (area under the curve, HANLEY & MCNEIL, (1982)). La qualité des modèles a été faite par la classification suivante : excellente (TSS > 0.8), bonne (TSS = 0.6–0.8), correcte (TSS = 0.4–0.6; AUC > 0.7), pauvre (TSS = 0.2–0.4), et sans valeur prédictive (TSS < 0.2) (SWETS, 1988 ; BEN RAIS LASRAM *et al.*, 2010 ; ENGLER *et al.*, 2011). Les cartes de prédictions pour les climats actuels et futurs résultent de la prévision d'ensemble dans le package BIOMOD2 en ne conservant que les modèles ayant un score de TSS > 0,4 (soit tous les 8 modèles). Les prédictions moyennes sont pondérées par la valeur relative du score de TSS de chaque modèle individuel et la binarisation des prédictions a été réalisée par la méthode de TSS (Annexe 9).

La période de référence choisie est 1981–2005 afin d'être en cohérence avec les périodes couvertes par les jeux de données de présence ainsi que les variables climatiques entrantes. Les projections futures ont été réalisées via les simulations Météo France/CNRM Aladin 52 et Aladin 63 corrigées à l'échelle France. Parmi les scénarios corrigées et disponibles à l'échelle France, ceux retenus ont été le RCP 4.5 (+1.1°C /+ 2.6°C– IC 90% au niveau globale entre 2081–2100 et 1986–2005) et RCP 8.5 (+2.6°C/+4.8°C – IC 90% au niveau global entre 2081–2100 et 1986–2005). Le scénario RCP 2.6 (+0.3°C/+1.7°C – IC 90% au niveau global entre 2081–2100 et 1986–2005) correspond environ au +1.5°C (entre 2081–2100 et 1850–1900) des objectifs de Paris à la fin du siècle (cf. Figure 4.35 dans ARIAS *et al.*, (2021), https://www.ipcc.ch/sr15/), objectif qui semble de moins en moins crédible face au bilan récent de la COP 26 qui viserait plutôt les 1.8°C à 2.4°C tout en sachant que nous sommes déjà à environ +1.1°C en 2021 (https://public.wmo.int/).

Trois horizons de projections ont été réalisés pour chaque simulation/scénario, un horizon "proche" 2021–2050 (horizon 1), "moyen" 2041–2070 (horizon 2) et "lointain" 2071–2100 (horizon 3).



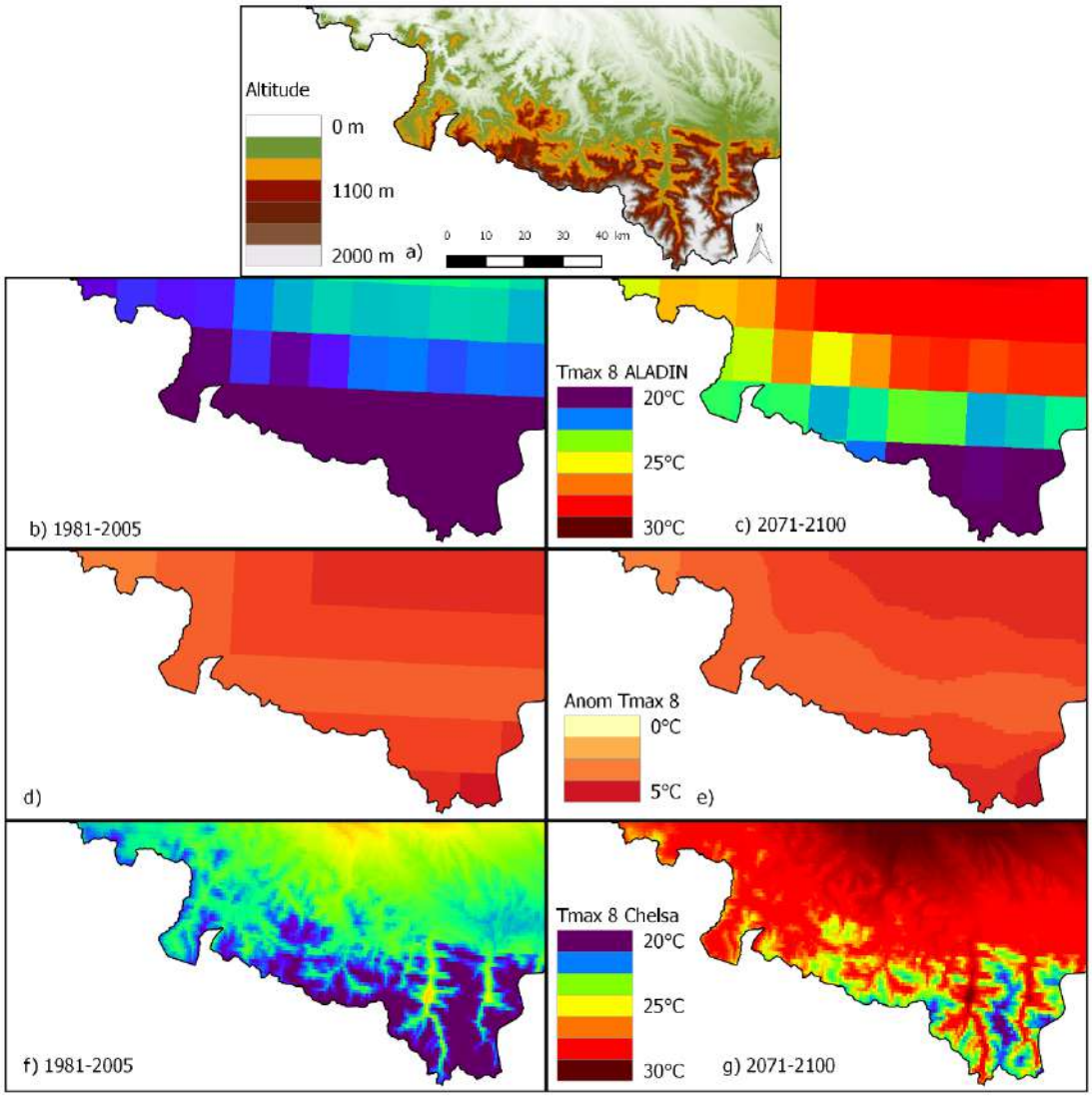


Fig. 133. Exemple de « delta change method » pour produire la température maximale mensuelle du mois d'août pour le scénario RCP8.5 dans la région Nouvelle-Aquitaine au niveau des Pyrénées. Les cartes sont (a) un modèle numérique d'altitude GTOPO30 pour la région test, (b) la simulation ALADIN pour la période 1981-2005, (c) la simulation ALADIN pour la période 1971-2100, (d) anomalie entre (b) et (c), (e) anomalie de (d) interpolée à la grille spatiale de Chelsa, (f) climatologie Chelsa 1981-2005, et (g) la simulation ALADIN à échelle réduite pour la période 2071-2100.

7.3 Résultats

7.3.1 Résultats des suivis naturalistes

Dans le Massif landais (Gironde, Landes et Lot-et-Garonne), les cinq années d'observation, de 2017 à 2021 permettent d'apporter un état de référence de la situation de la Rainette ibérique. Il s'agit d'analyses descriptives des données d'observation sur les 12 sites suivis. Il a été possible de voir l'évolution interannuelle des « io » des rainettes ibériques et des rainettes méridionales. En comparant les indices d'observation (io) des sites de 2017 à 2021, il est intéressant de noter la forte influence des conditions météorologiques sur les observations. Ainsi, deux années (2018 et 2020) avec des pics d'observation ont été identifiées (Fig. 134). Ces deux années correspondent également à des conditions pluviométriques fortes.

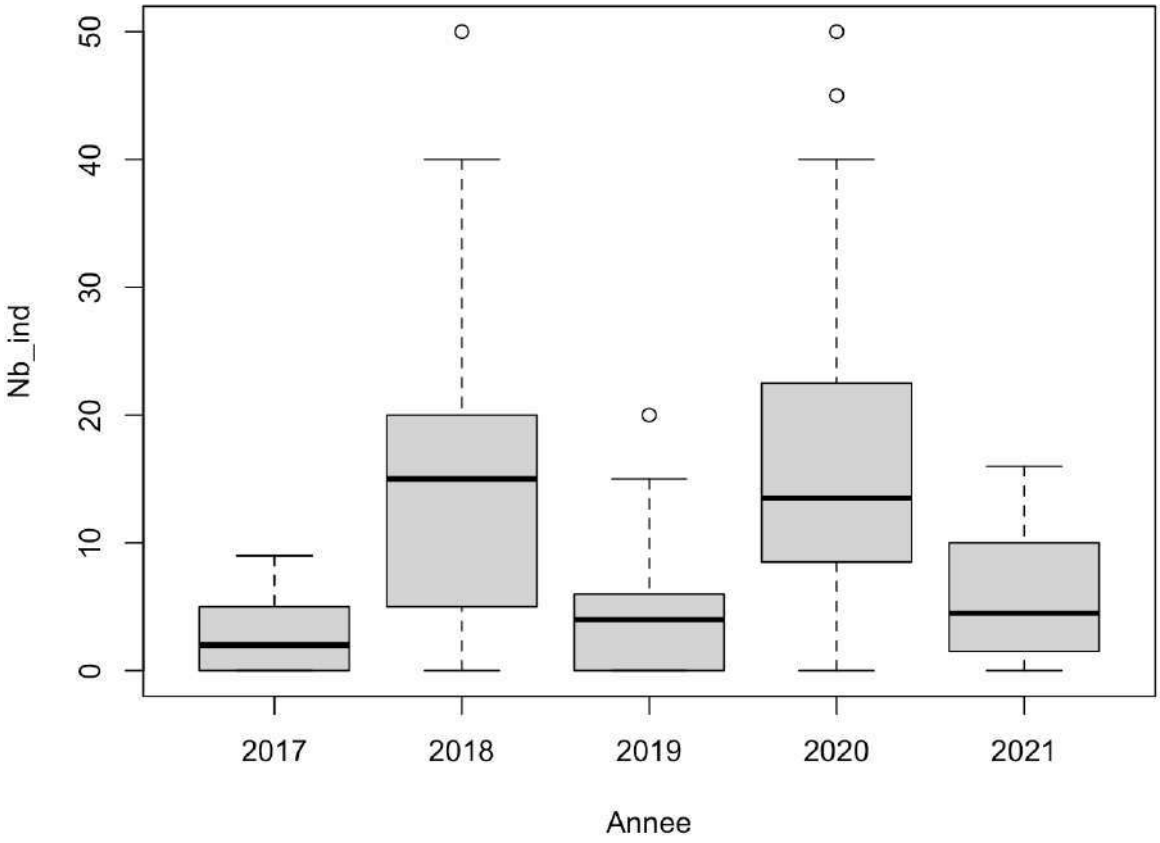


Fig. 134. Comptages annuels de l'activité pour la Rainette ibérique entre 2017 et 2021

Chez la Rainette méridionale, le nombre de contacts moyen est généralement moindre par rapport à l'ibérique. Les variations interannuelles sont moins marquées sans les différences majeures observées en 2018 et 2020 (Fig. 135).

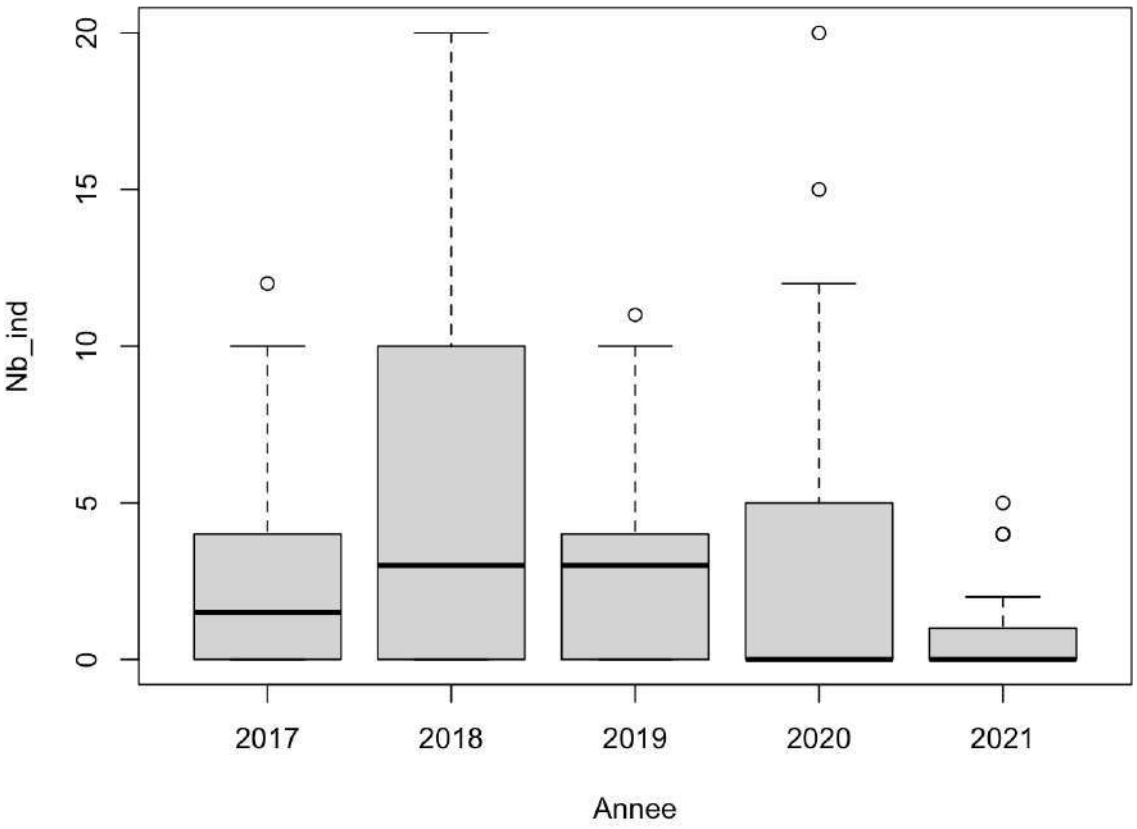


Fig. 135. Comptages annuels de l'activité pour la Rainette méridionale entre 2017 et 2021

Les deux espèces diffèrent dans les dates moyennes d'observation avec des comptages plus précoces chez la Rainette ibérique (Fig. 136) alors que les observations sont plus continues chez la Rainette méridionale (Fig. 137). Ces données suggèrent donc des différences phénologiques intrinsèques dans les déterminants de l'activité et reflètent des affinités climatiques contrastées. Ainsi la Rainette ibérique est capable de maintenir une activité de reproduction à des températures plus basses que la Rainette méridionale.

Les conditions hygrométriques lors des visites ont une influence déterminante sur les comptages mais ces effets sont différents selon les deux espèces. Chez la Rainette ibérique, le nombre de contact est plus élevé quand l'hygrométrie ambiante est forte et donc quand l'air est moins desséchant (Fig. 138). Cette influence n'est pas retrouvée chez la Rainette méridionale dont l'activité est moins dépendante des conditions hygrométriques (Fig. 139).



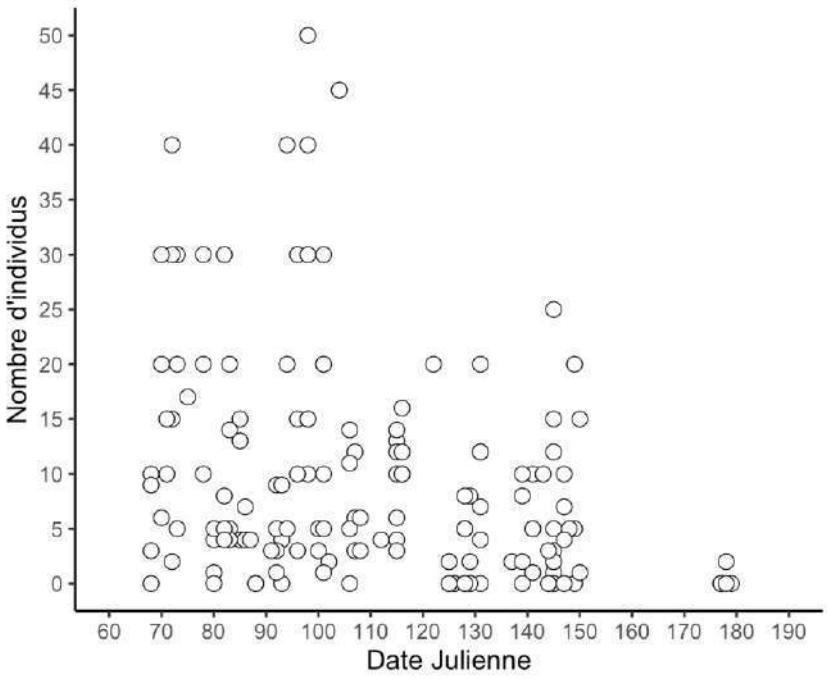


Fig. 136. Influence de la date sur les observations chez la Rainette ibérique entre 2017 et 2021

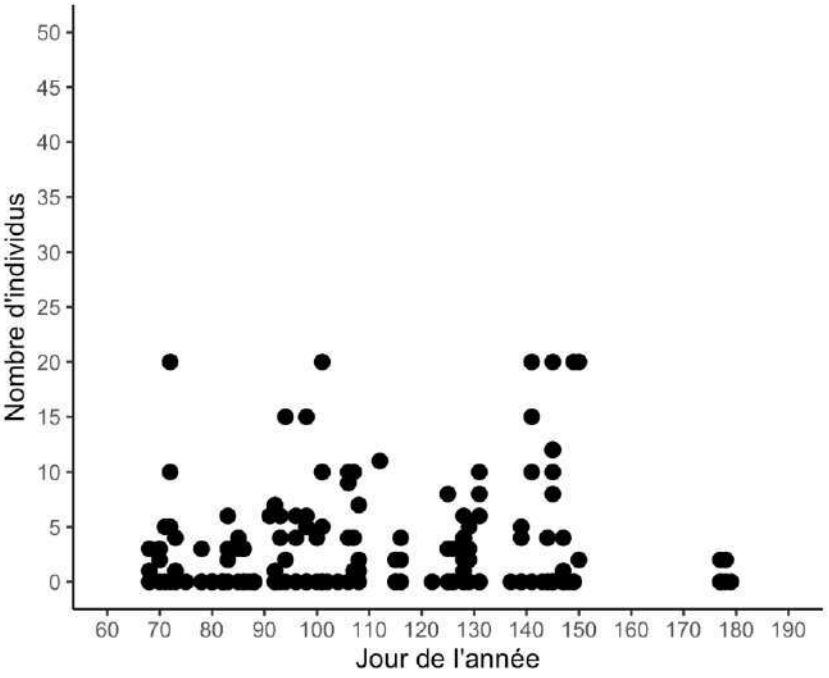


Fig. 137. Influence de la date sur les observations chez la Rainette méridionale entre 2017 et 2021

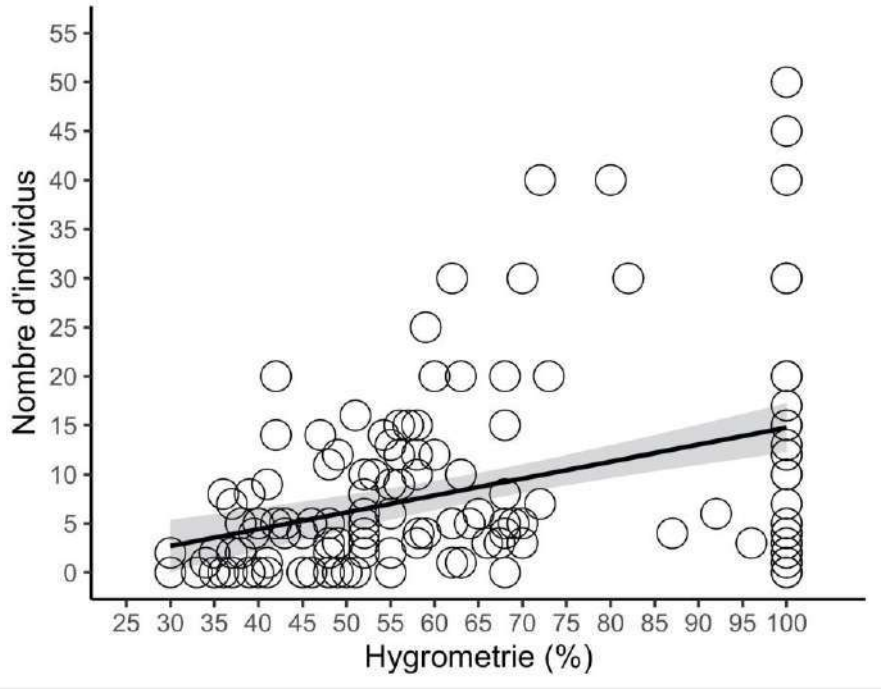


Fig. 138. Influence de l'hygrométrie sur les observations chez la Rainette ibérique entre 2017 et 2021

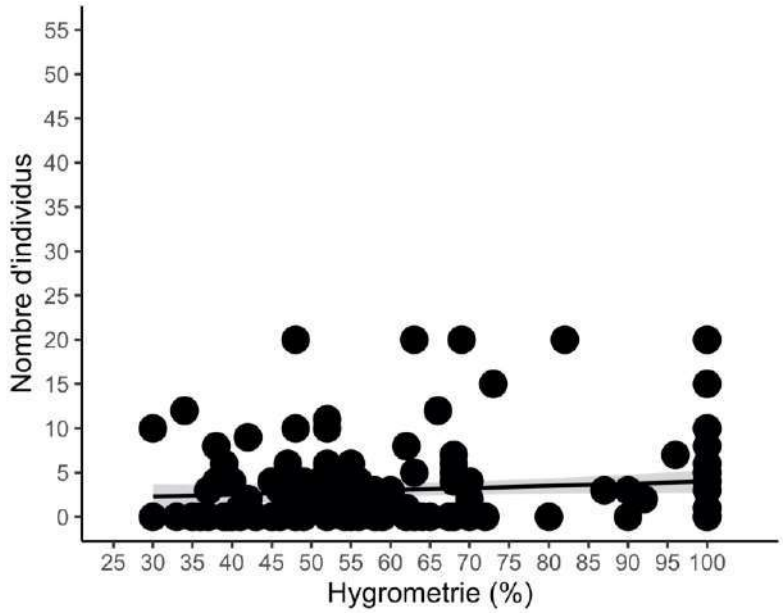


Fig. 139. Influence de l'hygrométrie sur les observations chez la Rainette méridionale entre 2017 et 2021



En Limousin, 2021 consiste en la 4ème année de comptage effective sur 4 sites. Les données brutes (Tab. XLIV – Tab. XLV) très faibles et aléatoires seront exploitables plus probablement à partir du deuxième cycle Sentinelles du Climat.

Tab. XLIV. Nombre d'observations par année et par site de suivi pour la Rainette verte Limousin

Nb obs : nombre d'observation ; Rv : Rainette verte

Site	Nb obsRv 2018	Nb obsRv 2019	Nb obsRv 2020	Nb obsRv 2021
Bussac haut	3	4	11	14
Lescure	2	7	6	8
Château Gaillard	-	6	10	7
Les Paleines	-	6	6	9

Tab. XLV. Nombre d'observations par année et par mois pour chaque espèce en Limousin

Nb obs : nombre d'observation ; Rm : Rainette méridionale ; Rv : Rainette verte

mois	Nb obsRm 2018	Nb obsRv 2018	Nb obsRm 2019	Nb obsRv 2019	Nb obsRm 2020	Nb obsRv 2020	Nb obsRm 2021	Nb obsRv 2021
Avril	0	0	1	7	3	25	2	36
Mai	1	3	1	9	0	8	0	11
Juin	2	2	0	7	-	-	1	25

7.3.2 Études expérimentales et données physiologiques

• Comparaison des pertes hydriques

Les données collectées sur les pertes hydriques cutanées permettent de comparer les trois espèces (Fig. 140). Nous avons pu mettre en évidence des différences significatives avec des pertes plus marquées chez la Rainette verte et la Rainette ibérique en comparaison avec la Rainette méridionale. Ces différences révèlent des adaptations contrastées entre les espèces et des tolérances différentes à l'évaporation. La peau de la région dorsale est en contact avec l'air extérieur et les pertes cutanées élevées peuvent compromettre l'état physiologique et la balance hydrique.



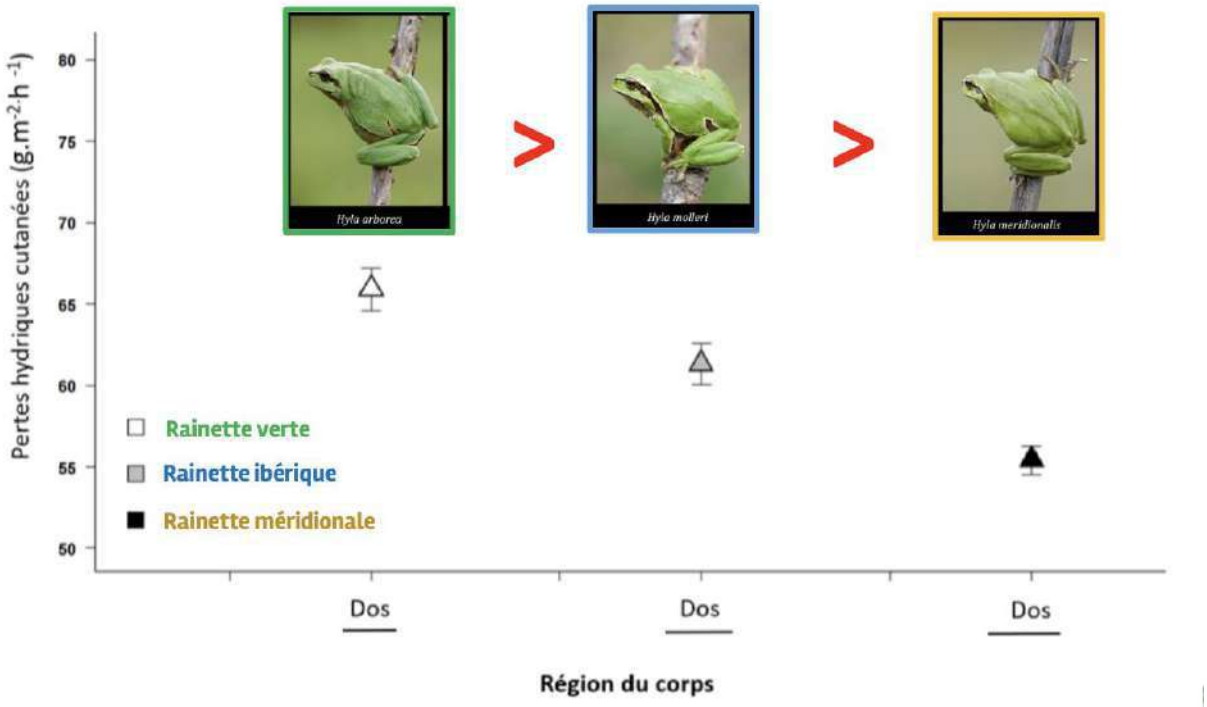


Fig. 140. Comparaison des pertes hydriques cutanées chez les 3 espèces de Rainettes au niveau de la région dorsale

- **Effets de conditions desséchantes et du comportement sur la balance hydrique.**

Les données expérimentales en enceintes climatiques démontrent chez la Rainette ibérique une très forte sensibilité aux conditions desséchantes (Fig. 141). Ainsi la perte de masse est plus élevée à une hygrométrie de 35% en comparaison avec 75%. La présence d'un support permet de réduire drastiquement les pertes hydriques. Ainsi, l'expression de comportements d'économie d'eau avec les ajustements posturaux ("water saving posture") semblent d'une importance déterminante comme moyen de résistance aux conditions desséchantes. Les micro-habitats de bonne qualité devraient donc jouer un rôle essentiel dans le maintien de la balance hydrique.



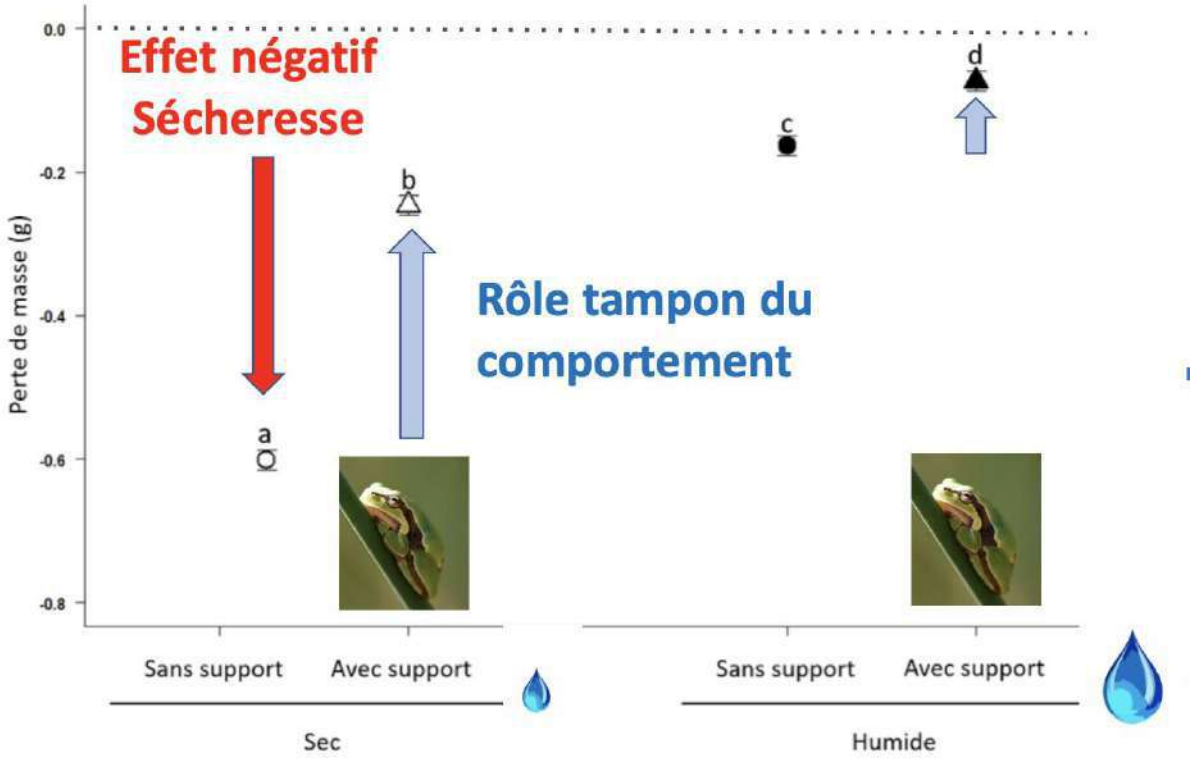


Fig. 141. Influence de l'hygrométrie (air sec : 35%, air humide : 75%) et de la présence de support sur la perte de masse chez la Rainette ibérique en laboratoire

7.3.3 Modélisation spatiale à l'échelle Nouvelle-Aquitaine

L'analyse préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine réalisée en 2018 avait été confrontée au jeu complet de données en 2020. De forts gradients climatiques ont été mis en évidence à l'échelle de la région. En particulier, les paramètres de pluviométrie, thermique et de nébulosité semblaient expliquer une partie de la répartition des espèces. Par ailleurs, la Rainette ibérique semblait associée à des conditions climatiques spécifiques du triangle landais avec une correspondance partielle avec les conditions occupées par la Rainette verte, exploitant des conditions plus fraîches que la Rainette ibérique.

Les modélisations 2021 (Annexe 34) ont permis de tester ces hypothèses. Les évaluations des modèles montrent des scores corrects et peu variables (pour la Rainette verte : ROC = 0,808 ± 0,006 TSS = 0,487 ± 0,011 ; pour la Rainette ibérique : ROC = 0,809 ± 0,018 TSS = 0,525 ± 0,044 ; pour la Rainette méridionale : ROC = 0,904 ± 0,002 TSS = 0,642 ± 0,009).

L'importance des variables explicatives dans les modèles montrent que ces variables climatiques (estivales et annuelles) sont les facteurs prépondérants pour expliquer la répartition trois espèces de rainettes à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine (Tab. XLVI).

Tab. XLVI. Tableau de l'importance relative des variables environnementales testées par méthode et dans l'ensemble

H. arborea	GLM	GAM	mean	sd
tasmax_S	0,598	0,513	**0,556**	0,046
pr_Y	0,351	0,338	**0,345**	0,015
irrad_S	0,086	0,097	***0,091***	0,007
ZHpa200m_S	0,060	0,061	0,061	0,004
Biomass_S	0,039	0,034	0,036	0,005
H. molleri				
irrad_S	0,466	0,527	**0,496**	0,070
ZHpa200m_S	0,476	0,469	**0,472**	0,065
tasmax_S	0,369	0,418	**0,394**	0,052
pr_Y	0,360	0,283	**0,321**	0,062
Biomass_S	0,221	0,163	**0,192**	0,035
H. meridionalis				
irrad_S	0,657	0,651	**0,654**	0,006
tasmax_S	0,291	0,401	**0,346**	0,061
pr_Y	0,167	0,148	**0,158**	0,011
Biomass_S	0,093	0,074	***0,083***	0,011
ZHpa200m_S	0,031	0,029	0,030	0,002

Toutefois, la Rainette ibérique se démarque par le fait que des variables habitats, tout particulièrement la présence de zones humides potentielles, sont primordiales pour mieux expliquer sa répartition. La biomasse ligneuse (indice de la structuration et du degré de fermeture des milieux) est également mais dans une moindre mesure une variable explicative de la répartition de la Rainette méridionale dans la région (Tab. XLVI).

Par ailleurs, la confrontation des courbes de réponses des espèces permet également de mieux comprendre les niches des espèces (Fig. 142, Annexe 7, Annexe 8). Concernant les variables climatiques, la Rainette ibérique présente une niche climatique intermédiaire aux deux autres. Elle utilise des conditions plus chaudes mais plus arrosées que la Rainette verte et des conditions plus nébuleuses que la Rainette méridionale. Ceci se visualise par le décalage des courbes de réponses entre les espèces.

Concernant les habitats, le pourcentage de zones humides potentielles est le deuxième facteur prépondérant permettant d'expliquer la répartition de la Rainette ibérique. Les courbes de réponse montrent une chute importante des probabilités de présence dès que la surface occupée en zone humide par maille devient trop basse. Ceci est associé pour la Rainette ibérique à un optimal des probabilités de présence au niveau du degré d'ouverture des milieux à des valeurs plus structurées comme les milieux landeux fortement corrélés sur le terrain à la présence de zones humides.



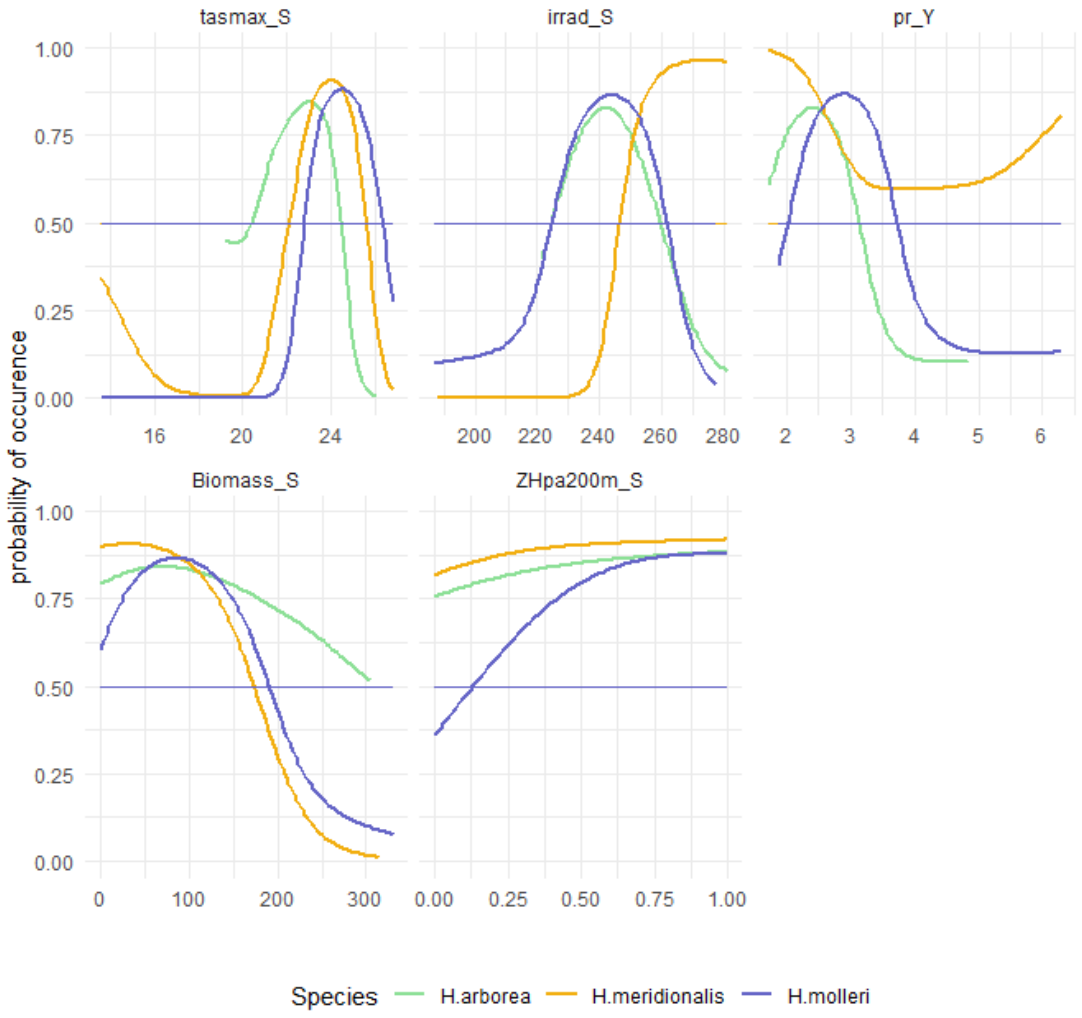


Fig. 142. Comparaison des courbes de réponse entre les Rainette verte (ligne verte), Rainette méridionale (ligne orange) et Rainette ibérique (ligne bleue).

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.

Pour la Rainette méridionale, le gradient de conditions climatiques en Nouvelle-Aquitaine ne reflète pas la réalité de cette espèce méditerranéenne notamment d'un point de vue thermique où l'espèce semble de pas utiliser les zones les plus chaudes. Ainsi, la limite sud de cette espèce n'est pas présente dans la région ce qui ne permet pas de prédire correctement la répartition de celle-ci notamment dans les projections futures.

Les comparaisons des prédictions de la répartition actuelle des espèces montrent que les décalages de niches entre les rainettes verte et ibérique génèrent une différence importante des zones favorables propre à chacune une fois les prédictions spatialisées (Fig. 143). Les zones favorables à la Rainette verte ne représentent qu'une petite partie de la répartition de la Rainette ibérique et notamment la quasi absence de zones favorables dans le triangle landais. Les probabilités de présence les plus fortes pour la Rainette ibérique se limitent au contraire dans ce même secteur. Inversement, la Rainette ibérique présente des zones "favorables", dans le nord de la région mais avec des probabilités assez basses et correspondant à la frange sud de la Rainette verte. Ceci correspond bien à

la fois à un décalage mais aussi à une différence dans la composition même de leur niche tel qu'exposé dans les résultats précédents.

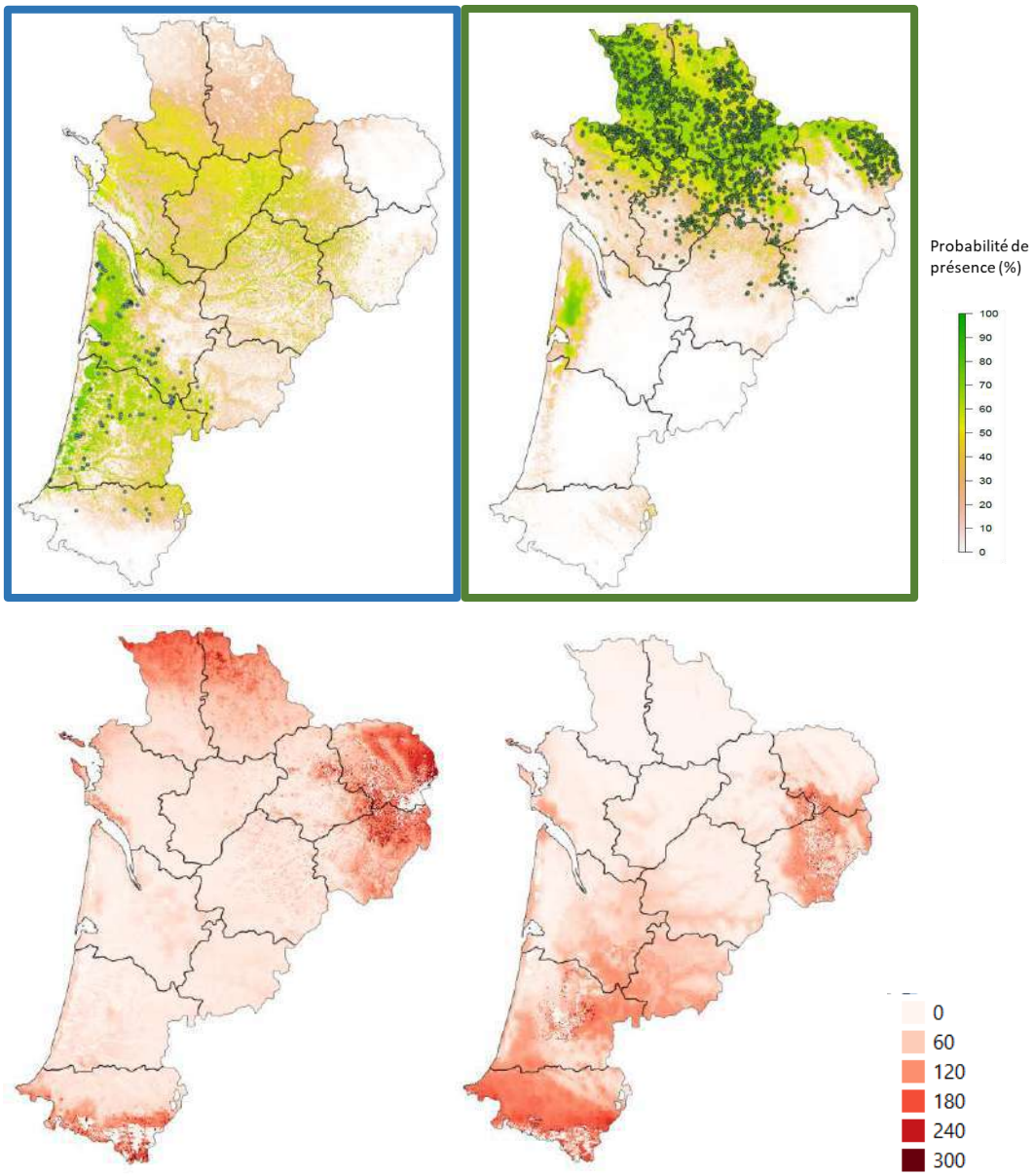


Fig. 143. Probabilités de présence moyennes pondérées (en haut) et coefficients de variations associés (en bas) de l'ensemble des modèles produits pour la Rainette ibérique (à gauche) et la Rainette verte (à droite) sur l'ensemble de la région. Les points représentent les observations des deux espèces.

Les projections futures pour ces deux espèces montrent les mêmes sensibilités extrêmes aux prévisions de modifications climatiques (Fig. 144, Annexe 11, Annexe 12). Dès l'horizon proche (H1 : 2021–2050), la réponse spatiale est très extrêmement importante avec par exemple pour le scénario RCP 4.5, une rétractation prédite de l'aire de répartition évaluée entre 88.77% (Aladin 52) et 99.17% (Aladin 63) pour la Rainette verte et entre 92.08% (Aladin 52) et 99.12% (Aladin 63) pour la Rainette ibérique alors que les gains de nouveaux territoires sont quasi nul (< à 1%) dans leur zone géographique propre.

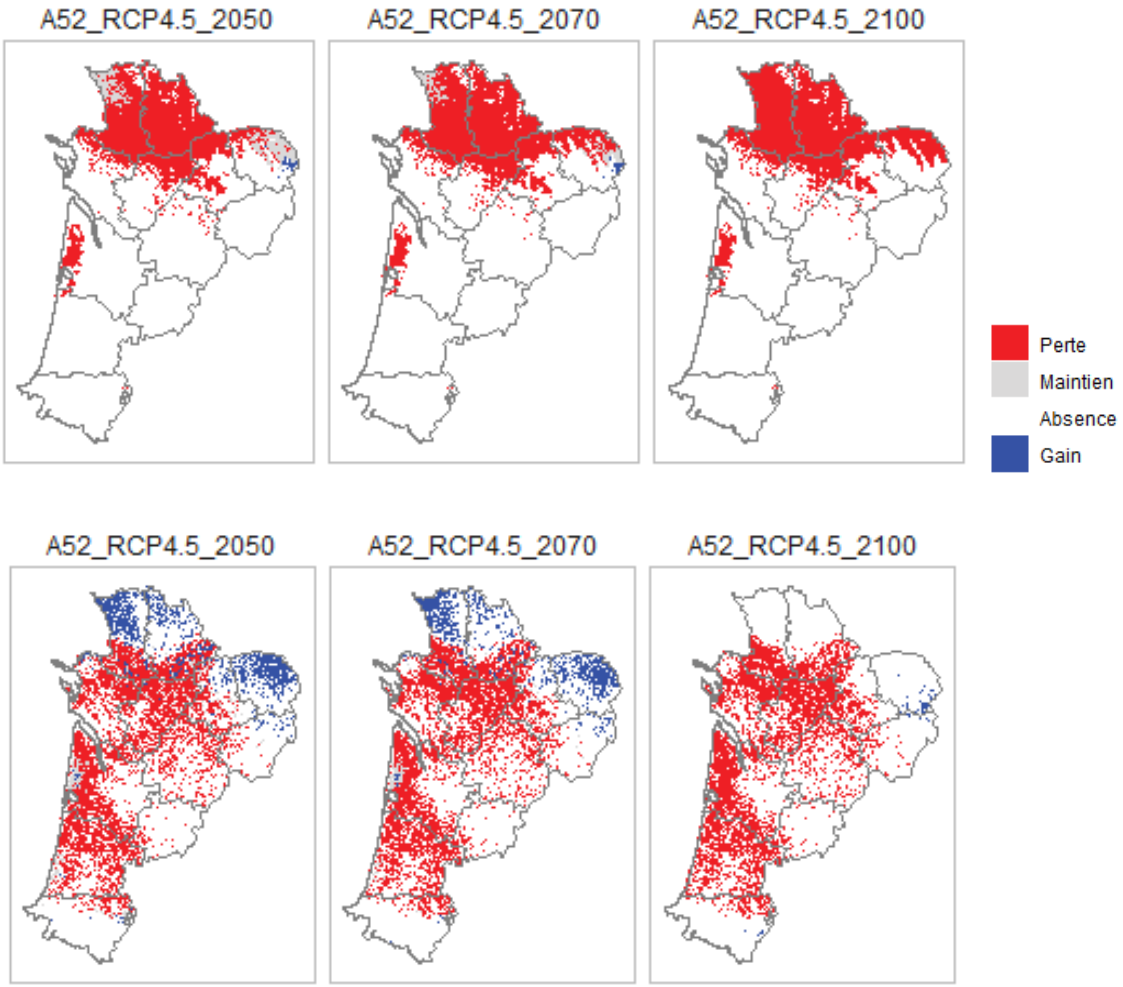


Fig. 144. Évolution prédites de la répartition de la Rainette verte (en haut) et de la Rainette ibérique (en bas) pour les simulations Aladin 52 et scénario RCP 4.5 pour les trois horizons de projections (H1 : 2021-2050, H2:2041-2070 et H3:2071-2100)

7.4 Discussion

En ce qui concerne l'analyse des suivis naturalistes, la représentation cartographique des indices d'observation entre 2017 et 2021 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 connaît une plus forte proportion d'observations de la Rainette ibérique que de la Rainette méridionale en 2018 et 2020. Ne pouvant s'agir d'apparition spontanée ou uniquement d'un pic de reproduction une année sur 2, cela signifie que ces populations étaient déjà présentes sur ces secteurs mais qu'elles sont passées inaperçues. En s'affranchissant de l'observateur interannuel (suivi protocolé), cela sous-entend que 2017 avait été une année particulière au niveau météorologique. L'étude des optimums thermiques des différentes rainettes abonde dans ce sens. La mise en parallèle de ces résultats et des conditions de températures et de pluviométries met en lumière cette corrélation significative avec l'activité des Rainettes ibériques.

L'indice d'observation moyen annuel sur l'intégralité des sites suivis était en forte augmentation pour la Rainette ibérique en 2018, puis baisse en 2019, pour remonter sensiblement en 2020. Les préférences thermiques et hydriques de la Rainette ibérique et de la Rainette méridionale semblent être différentes (plus humide et fraîche 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 constaté sur site, dès la fin mai. En ce qui concerne 2020, les conditions thermiques et hydriques ont été favorables mais plus précoces dans la saison. L'activité de reproduction de la Rainette ibérique a démarré dès février 2020 et l'assèchement des lagunes n'a eu lieu qu'en juin-juillet, laissant présager d'une bonne reproduction pour cette dernière. La saison de reproduction de la Rainette méridionale s'est vue également décalée avec de fortes chaleurs dès février-mars. La compétition associée aux chevauchements de phénologie sera à prendre en compte pour analyser les conséquences de ces variations. L'année 2021 s'annonçait quant à elle assez favorable à l'activité des rainettes du fait de bonne pluviométrie hivernale et printanière. Mais les faibles comptages de mâles chanteurs de Rainette ibérique sous-entendent qu'un facteur autre que les niveaux d'eau a freiné l'activité de reproduction. La cause est à chercher du côté de l'amplitude thermique jour/nuit qui a été particulièrement importante en 2021 avec une période de gel nocturne au cours du printemps.

En effet, 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 (Berroneau, 2014). Il sera bon d'étudier ce phénomène observé lors des premiers comptages de 2019 et de 2021.

L'analyse des indices d'observations par site et par session de comptage apportera également ces prochaines années des informations sur les changements de phénologie selon les conditions bioclimatiques évoluant au cours de la saison (haute température, perte hydrique du milieu, augmentation de l'ensoleillement).



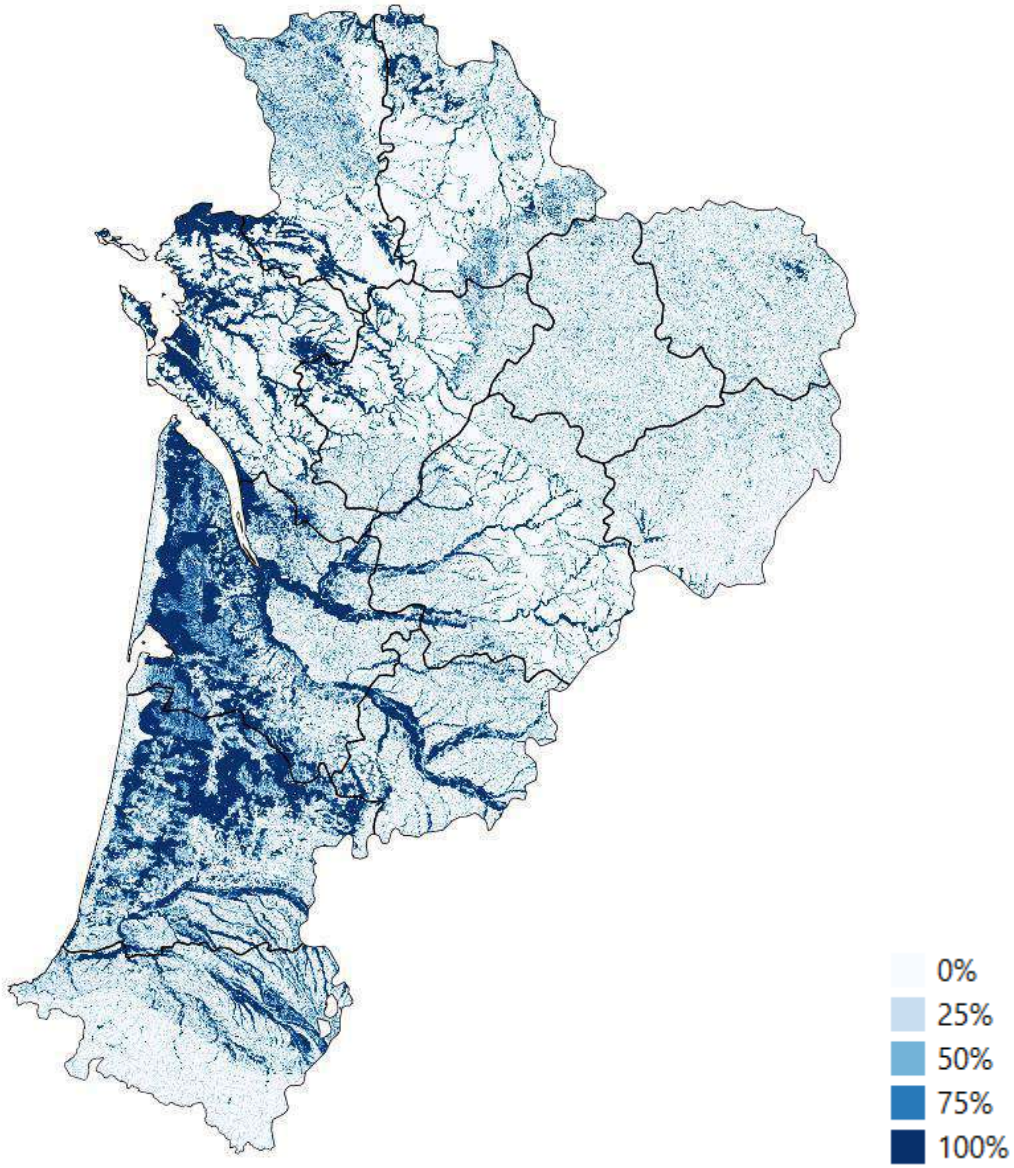
Concernant la répartition régionale des 3 rainettes, les données complémentaires de présence des espèces à l'échelle du Poitou-Charentes démontrent leur intérêt fort pour bien cerner la niche des espèces, élément essentiel pour réaliser des projections robustes. Elles nous ont permis de réaliser les premières modélisations de ces espèces ainsi que d'évaluer leur sensibilité aux changements futurs. Le programme « Les Sentinelles du Climat » a également permis le conventionnement d'un partenariat entre les associations naturalistes de l'ensemble du Poitou-Charentes (Vienne Nature, Nature Environnement 17, LPO, 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. Les données écophysiologiques ont aussi permis de vérifier les hypothèses d'adaptation contrastées des trois espèces et ainsi avoir des hypothèses plus solides sur les variables climatiques ayant des relations proximales les plus fortes et déterminantes de la répartition des trois espèces de rainettes.

Le travail de modélisation de 2021 soulève un décalage et une différence de composition des niches climatiques des espèces. La Rainette ibérique semble capable d'exploiter des environnements plus chauds mais plus arrosés notamment en plaine (triangle landais) mais montre aussi l'importance majeure des zones humides pour la persistance de cette espèce alors que la Rainette verte est une espèce liée à des conditions plus fraîches tout en étant plus indépendante de ces milieux. Cet effet habitat n'a pu être montré qu'en réalisant des modélisations à une résolution fine en cohérence avec l'écologie des espèces (4ha) et où la configuration de la région permet également de tester cet effet.

Ces premières projections futures pour ces deux espèces permettent également de confirmer leurs sensibilités aux modifications climatiques extrêmement fortes et apporter un argument supplémentaire sur le besoin de conservation de ces espèces dans la région et même au-delà. Les refuges climatiques se limitent pour la Rainette verte dans le Limousin (notamment dans les combrailles limousine) et en Deux-Sèvres dans le bocage bressuirais alors que pour la Rainette ibérique, ces refuges sont très limités et localisés par exemple à des zones littorales ainsi qu'au piémont pyrénéen (Béarn). Ces éléments permettent, au moins d'un point de vue purement climatique, d'identifier des zones de conservation prioritaires potentielles spécifiques à ces deux espèces et d'apporter ainsi un éclairage supplémentaire à une stratégie régionale en construction. Toutefois, ces projections ont été réalisées avec des variables habitats (zones humides et structure de la végétation) qui décrivent grossièrement l'état de conservation des milieux et qui restent stables dans le temps (faute de scénario). L'incertitude de ces prédictions de ce point de vue doit être intégrée à la fois pour avoir du recul sur les réalités actuelle et future des modifications de répartition (notamment avec la combinaison de la réponse de la végétation face au changement mais aussi des actions humaines sur celle-ci) mais aussi (surtout) comme un véritable levier d'action immédiat pour améliorer la persistance actuelle et future des populations par la restauration/conservation des milieux favorables, d'autant plus où les potentialités régionales en zones humides sont les plus fortes (Fig. 145) comme le triangle landais et ainsi maximiser un possible effet de "capsule climatique" que ces milieux semblent être en mesure d'apporter.



Potentialités régionales en zones humides
(par mailles de 4ha)



Source: UMR 1069 SAS INRAE –
Agrocampus Ouest / US 1106 InfoSol INRAE

Fig. 145. Potentialités de zones humides régionales



7.5 Conclusion

Les résultats des suivis naturalistes montrent une fluctuation interannuelle de l'activité/détectabilité des rainettes liée aux conditions météorologiques et d'assèchement des zones humides.

L'acquisition de données complémentaires en 2020 sur le Poitou-Charentes a permis de projeter les effets du changement climatique chez les espèces sentinelles de la Région Nouvelle-Aquitaine. Les modélisations ont montré que les rainettes verte et ibérique sont des espèces particulièrement sensibles aux climats et que des modifications profondes de leur répartition est possible en lien avec l'amplitude des modifications. L'importance des zones humides pour la persistance de la Rainette ibérique est un des résultats majeurs de ce travail qui ouvre des perspectives très importantes pour la gestion conservatoire de ces milieux comme lutte active contre la disparition de cette espèce de la Nouvelle-Aquitaine. Ce travail ouvre des pistes de stratégies régionales de conservation en mettant en lumière des actions/priorités différentes suivant les contextes géographiques.

Les études écophysiologiques de 2021 au CEBC ont apporté un éclairage important sur la spécialisation écologique de la Rainette ibérique et de la Rainette verte. Nos résultats ont notamment montré une sensibilité à la déshydratation plus élevée chez ces deux espèces en comparaison avec la Rainette méridionale et où la Rainette ibérique est intermédiaire au deux autres. Le rôle du comportement est aussi clairement souligné et notamment des mécanismes d'économie de l'eau qui permettent de tamponner les effets des conditions asséchantes. Cette approche mécaniste est indispensable pour une meilleure compréhension de la dynamique des 3 espèces dans la région.



Chapitre 8. Rana pyrenaica (Serra-Cobo, 1993) – Grenouille des Pyrénées : une espèce fragile sous menaces multiples

Auteurs : *Frank D'amico, Matthieu Berroneau, Floren Hugon,* **Contributeurs :** *Théo Constant, Maxime Quetin, Dylan Fournier, Valentin Lasserre, Anthony Prevost, Claire Caldier, Loreyna Gregoire*

Résumé

Au cours de son cycle biologique (œuf–têtard–adulte), la Grenouille des Pyrénées *Rana pyrenaica* exploite différents milieux et affronte des changements importants liés de façon directe ou indirecte aux changements climatiques.

Températures locales et densités des têtards sont suivies sur 5 torrents de la vallée d'Aspe (400 m) et du Pays basque (1000 m d'altitude). Collectées depuis 2002, les données de comptage de têtards sont traitées par modèle hiérarchique à N–mélange. Les contraintes sanitaires de l'année 2020 ont contrarié la mise en œuvre de plusieurs suivis.

Les résultats confirment année après année les variations fortes et contrastées dans la réussite de reproduction : au Pays basque, les densités sont en forte baisse tandis qu'en vallée d'Aspe, celles–ci sont stables voire en hausse sur les trois sites suivis. Les hypothèses se construisent autour d'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. Entre 2018 et 2020, les températures moyennes de l'eau (8,7 < Tmoy< 10,8 °C) restent inférieures à la température optimale estimée pour les têtards (13.1 < Topt< 14.2 °C).

La modélisation corrélative d'ensemble indique un bilan de répartition gain–perte négatif quel que soit le scénario climatique. Les projections obtenues, qui supposent une dispersion possible sur plusieurs kilomètres, suggèrent la quasi extinction des populations de Nouvelle–Aquitaine d'ici 2100 sous le scénario climatique futur le plus pessimiste (RCP 8.5). Tandis que le scénario RCP 2.6 correspond à celui entraînant la perte potentielle d'habitat la mieux maîtrisée, l'interprétation est plus délicate pour les horizons moyens et lointains des scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5.

Mots–clés : estimation d'abondance, hydro–régulation, modèle à N–mélange, modèle corrélatif, perte hydrique, refuge, thermorégulation, série chronologique.



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, 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, 2014b ; 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, 2014b ; 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 qui sert à modéliser, en particulier, les heures de restriction d'activité utiles à la modélisation. Par ailleurs, les informations géoréférencées 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.

8.2 Matériel et méthodes

8.2.1 Suivi de la reproduction

- **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, 2014b ; BERRONEAU *et al.*, 2015).

- **Description des sites choisis**

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. 146, Tab. XLVII). 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).

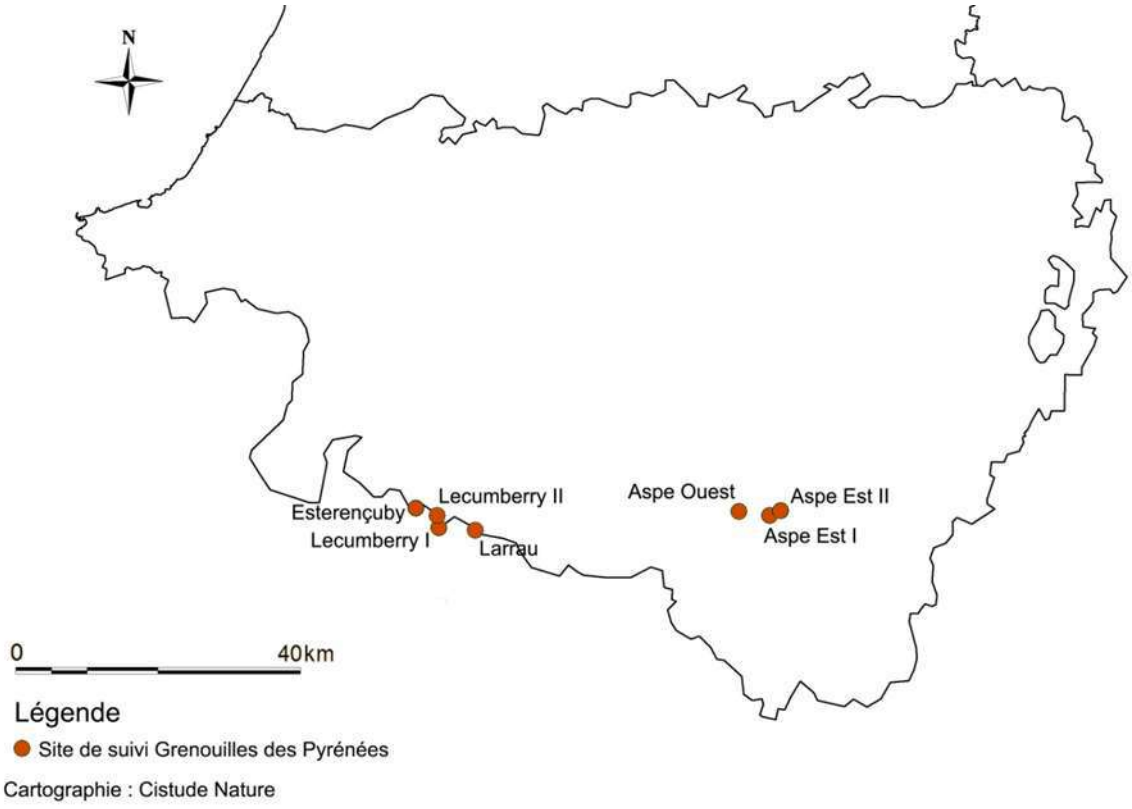


Fig. 146. Situation géographique des sites d'études validés dans le cadre du suivi de la Grenouille des Pyrénées.

Certains secteurs, à la demande du Conseil Scientifique, 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 et décrits dans le tableau suivant (Tab. XLVII).

Tab. XLVII. Caractéristiques des sites étudiés dans le cadre du suivi Grenouille des Pyrénées

Département Commune	Dénomination	Type d'habitat	Longueur du tronçon	Statut	Code statut	Propriétaire Gestionnaire	Structure de suivi et nom de l'observateur
Pyrénées-Atlantiques - Esterençuby	Esterençuby	Torrent de moyenne montagne	700 m	N2000, ZNIEFF2		?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Lecumberry	Lecumberry I	Torrent de moyenne montagne	250 m	N2000, ZNIEFF2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Larrau	Lecumberry II	Torrent de moyenne montagne	1200 m	N2000, ZNIEFF1 & 2		ONF	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Larrau	Larrau	Torrent de moyenne montagne	130 m	N2000, ZNIEFF1 & 2		ONF	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Sarrance	Aspe Ouest	Torrent de moyenne montagne	700 m	N2000, PNP, ZNIEFF2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Sarrance	Aspe Est I	Torrent de moyenne montagne	180 m	N2000, PNP, ZNIEFF1 & 2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau
Pyrénées-Atlantiques - Sarrance	Aspe Est II	Torrent de moyenne montagne	500 m	N2000, PNP, ZNIEFF1 & 2		ONF ?	Cistude Nature - Matthieu Berroneau

- **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. Le nombre de placettes dépend de la longueur du tronçon de torrent concerné par le suivi (Tab. XLVIII, Fig. 147). Les différentes placettes sont géoréférencées et photographiées, afin de les délimiter facilement à chaque session de comptage. La Grenouille des Pyrénées étant une espèce dite sensible, les cartes de localisation des placettes sur les sites ne sont pas représentées dans ce rapport.

Tab. XLVIII. 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

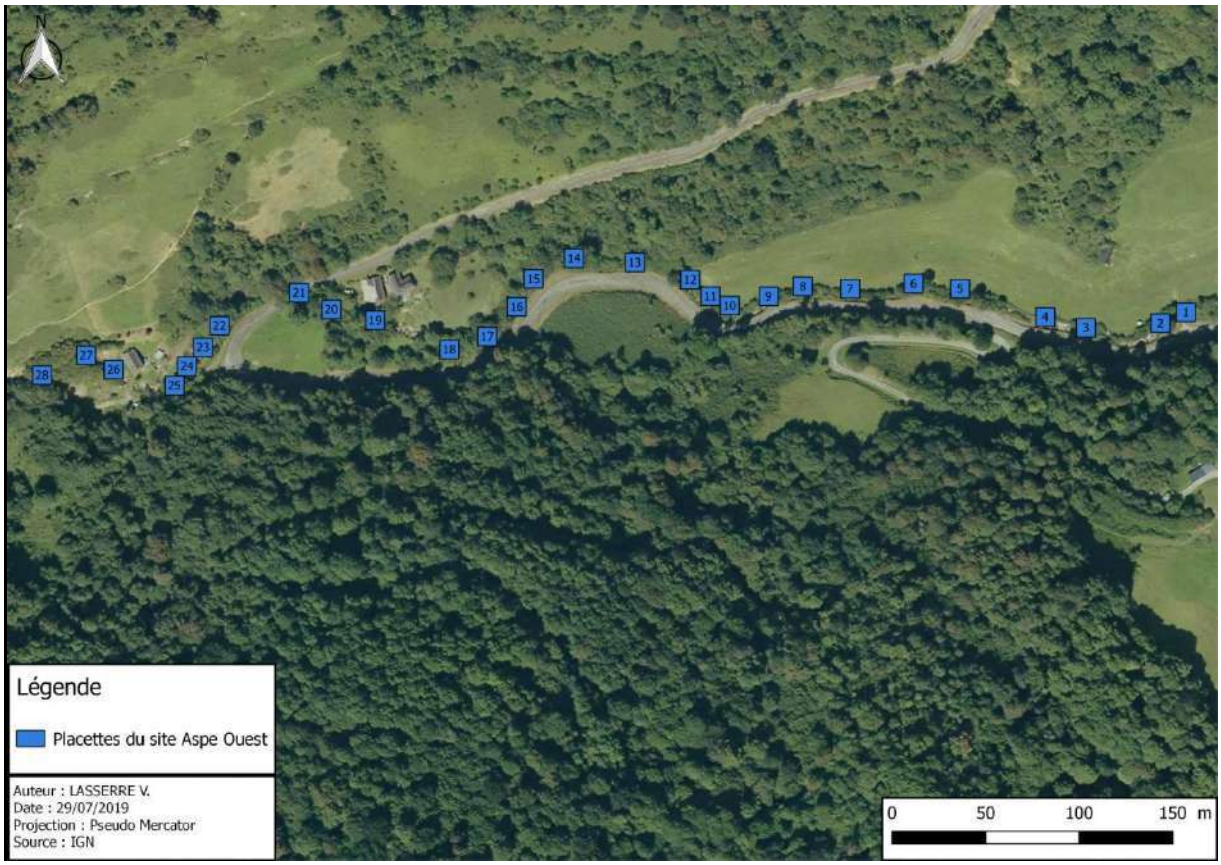


Fig. 147. Emplacements des placettes du site "Aspe Ouest" en vallée d'Aspe.

- **Méthode de relevés et détermination des espèces**

La méthode s'appuie sur le protocole développé dans le cadre du programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées. 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. 148). C'est la méthode la plus aisée et la plus efficace pour conclure sur la présence de l'espèce sur un site.



Fig. 148. 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. D'autres informations 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. 149). Ils atteignent jusqu'à 30 mm.

Les risques de confusion sont faibles : les têtards de Crapaud épineux 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 beiges, 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. 149. Un têtard de Grenouille de Pyrénées

Le matériel nécessaire pour la prospection est le suivant :

- GPS
- Thermomètre étanche
- Règle blanche graduée
- Appareil photographique
- Plan du site
- Fiches de relevé

● 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. 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.

- **Fiche de relevés**

Deux fiches de renseignements doivent être remplies au total (MALLARD, 2017b):

- La première fiche « Données de présence & Covariables d'échantillonnage » renseigne, pour chaque placette et chaque passage, les dénombrements concernant l'espèce ainsi que les variables qui diffèrent entre chaque passage (température, hauteur d'eau, etc.).

- La deuxième fiche « Description de la placette » permet un descriptif précis de chaque placette. Ces variables sont fixes durant les différents passages (ex. : altitude).

- **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 Étude écophysiologique et modélisation du risque

- **L'environnement immédiat de la Grenouille des Pyrénées aux stades larvaires et adulte : micro- et méso-climat**

Préalable à toute étude dédiée aux effets du changement climatique sur le maintien d'une population locale, la caractérisation statistique du cortège de grandeurs physiques (en premier lieu la température !) est une évidence. Pourtant, à ce jour, l'information manquait en ce qui concerne les différentes populations (ou sous-populations) de Grenouille des Pyrénées dans les Pyrénées-Atlantiques, seul bastion actuel de la répartition de cette espèce en Nouvelle-Aquitaine (et en France). Personne n'a en effet pu établir jusqu'à présent de statistique fiable et robuste décrivant l'environnement dans lequel vivent aujourd'hui les Grenouilles des Pyrénées. Comme indiqué dans les différents rapports établis depuis le début du programme « Les sentinelles du climat », la répartition actuelle de la Grenouille des Pyrénées est très fragmentée. Il est encore difficile (voire impossible) de statuer en matière de terminologie à employer : populations (au pluriel), sous-populations ? L'absence de connaissances sur les flux géniques empêche de conclure en effet sur le niveau d'isolement et la possibilité de fonctionnement en métapopulations, ou pas.

Le cycle de vie de *Rana pyrenaica* amène les individus à utiliser les cours d'eau torrentiels froids (œufs, têtards, adultes) et le proche bassin versant, mosaïque d'habitats faite de prairies plus ou moins homogènes et de lambeaux forestiers plus ou moins continus, dans un relief plus ou moins escarpé.

Les déplacements des altitudes, rarement vus, sont encore largement méconnus. Dans leur dimension thermique, les différents micro-habitats aquatiques (vasque, chenal, berge de cours d'eau, etc.) et terrestres (couvert forestier, annexes du sol, souches, prairies, etc.) sont encore des environnements inconnus. Les tableaux décrivant les micro- et méso-climats associés à la Grenouille des Pyrénées sont encore vides ! Quelle est la température moyenne d'un cours d'eau utilisé en vallée d'Aspe et en forêt d'Irati ? Comment varie la température dans cet habitat d'un jour à l'autre ? d'une minute à l'autre ? La variabilité d'un site (Aspe vs Irati) à l'autre est-elle importante ? Qu'en est-il de la variabilité d'une année à l'autre ? Quel est le lien entre température de l'air dans ces lieux et température de l'eau ? C'est à ces questions que répond ce chapitre, à l'issue de 5 années de travail.

L'instrumentation utilisée pour mesurer à haute fréquence et en continu les températures de l'air (à 1 m du sol) et dans le chenal des cours d'eau a été présentée en détail dans les rapports précédents. Les difficultés rencontrées dans le maintien d'un fonctionnement approprié (sans défaillance énergétique, sans dérive de mesures, sans déplacement inopportun…) continu de ce matériel ont également été évoquées ; les conditions torrentielles qui caractérisent intrinsèquement les petits cours d'eau ont été responsables de la disparition de nombreuses sondes enregistreuses, en particulier lors des crues importantes survenues au printemps 2018. Dans les rapports précédents (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020), il a été fait mention des aberrations présentes dans les deux séries chronologiques, pendant les premiers mois d'enregistrement (surtout sur le site d'Estérençuby où la sonde enregistreuse était régulièrement exondée) et comment le problème a été résolu. Au final, au moment de la rédaction de ce rapport final, l'exploitation complète ou partielle de 6 sondes enregistreuses HOBO^{TM} seulement est possible. Limitée par le nombre d'enregistrements utilisables et sécurisés, l'exploitation des données de température (et d'humidité relative, et de point de rosée) couvre par chance les 4 principaux sites de présence pérenne connue de l'espèce en Nouvelle-Aquitaine (Lecumberry, Estérençuby, Aspe Est et Aspe Ouest). L'exploitation des données de température dans l'eau est possible sur 2 sites uniquement, mais elle couvre fortuitement un site de basse altitude (Aspe Ouest) et un site de haute altitude (Estérençuby). Ainsi, le mésoclimat des deux zones à enjeu (vallée d'Aspe vs massif d'Irati) peut être caractérisé avec une certaine robustesse, en permettant surtout d'évaluer la variabilité *a minima*. Cette variabilité est estimée sur 4 cycles de vie annuels complets (entre 2017 et 2021) pour le compartiment 'rivière' et 3 cycles complets (entre 2016 et 2019) pour le compartiment 'air' en milieu forestier. Un cycle de vie annuel est défini entre septembre d'une année civile donnée et août de l'année civile suivante : ce découpage est choisi sur la période charnière 'août-septembre' qui marque la métamorphose têtard-adulte.

- **Températures optimales de développement des têtards : comment vivre en eau froide torrentielle ?**

Compte tenu de la très grande vulnérabilité de l'espèce, et l'impossibilité d'étudier les individus (adultes ou têtards) en laboratoire, des suivis originaux avaient été déployés sur le terrain pour étudier de façon inédite durant la saison de développement 2017 le comportement des têtards en fonction de la température. Le tableau de données obtenu, riche d'informations avec ses 18144 valeurs (1008 individus x 18 variables) a permis de révéler la température optimale estimée pour les têtards de l'espèce, ce qui constitue une information inédite. L'analyse préalable de cette matrice de 18144 valeurs (MALLARD, 2017b) pour l'estimation des paramètres recherchés (en l'occurrence la température optimale T_{opt} et la fenêtre thermique d'activité) avait été conduite en ajustant deux distributions théoriques simples :

– une distribution gaussienne dont une expression possible est :



$$P(T) = a \cdot exp(-0.5 \cdot \left[\frac{T-b}{c}\right]^2)$$

– une distribution quadratique, qui correspond à une fonction polynôme du second degré :

$$P(T) = a \cdot T^2 + b \cdot T + c$$

Dans ces distributions simples à deux ou 3 paramètres, a représente généralement la hauteur de la courbe, b le pic de la fonction unimodale (qui se trouve correspondre dans notre cas à la valeur recherchée : T_{opt}) et c la largeur (amplitude) autour de T_{opt}.

En 2020 et 2021, des analyses statistiques complémentaires ont été effectuées pour corroborer et affiner ces résultats, en utilisant deux distributions plus complexes ayant quatre et cinq paramètres (a, b, c, d, e) :

– la distribution de Weibull à quatre paramètres utilisée (sachant qu'il en existe plusieurs au sein de cette famille) prend la forme :

$$(T) = a \cdot (\frac{d-1}{d})^{\frac{1-d}{d}} \cdot [\frac{T-b}{c} + (\frac{d-1}{d})^{\frac{1-d}{d}} \cdot e^X]$$

où le terme *X* dans la fonction exponentielle est égal à :

$$X = -[\frac{T-b}{c} + (\frac{d-1}{d})^{\frac{1}{d}})^d + \frac{d-1}{d}]$$

– la distribution de Kumaraswamy à 5 différents paramètres prend la forme :

$$P(T) = a \cdot b \cdot \left[\frac{(T-d)}{(e-d)}\right]^{a-1} \cdot \left[1 - \left[\frac{(T-d)}{(e-d)}\right]^a\right]^{b-1} \cdot c$$

Pour la distribution de Weibull, les paramètres à estimer pour comprendre la distribution de *T* (pour mémoire, *T* est la variable étudiée : c'est la température corporelle des têtards) représentent généralement les mêmes descripteurs (a la hauteur de la courbe (scale), b le pic de la fonction unimodale (qui se trouve correspondre dans notre cas à la valeur recherché : T_{opt}), c la largeur (amplitude) autour de T_{opt} et, d la forme de la courbe (shape). Pour les distributions à 5 paramètres, comme celle de Kumaraswamy, il en va autrement : (a, b, c, d, e) expriment des grandeurs totalement différentes et leur utilisation devient plus délicate.

Au plan technique, l'estimation des paramètres de ces distributions à plus de 3 paramètres est parfois compliquée. Elle a été faite dans l'environnement R au moyen de la commande *optim*, en tâtonnant autour des valeurs initiales (i.e. start = c(a=kuma.start$par[1], b = kuma.start$par[2],c=kuma.start$par[3], d = kuma.start$par[4],e=kuma.start$par[5])) . L'ajustement des modèles aux données à proprement parler a été réalisé dans l'environnement R au moyen de la commande *nlsLM*. La sélection du meilleur ajustement (i.e. quelle est la distribution théorique qui a le plus de support empirique ?) se fait au moyen du critère d'information d'AIC.

- **Le risque de déshydratation des adultes : évaluation expérimentale au moyen de modèles biomimétiques en agarose et importance de l'habitat et du comportement**

Compte tenu de la très grande vulnérabilité de l'espèce, et l'impossibilité d'étudier les individus en laboratoire, des suivis originaux avec des modèles biomimétiques en agarose (considérés comme des 'avatars' de véritable grenouille) ont été entrepris sur le terrain. La confection de ces modèles et leur

déploiement *in situ* au cours du programme de recherche ont été explicités dans les rapports précédents. Le déploiement dans des conditions choisies a permis d'étudier de façon inédite sur des cycles de 24h la déshydratation théorique des adultes de différentes tailles en fonction de variables microclimatiques, de la saison, de l'habitat et du comportement possible. Le protocole expérimental (Fig. 150) suit un design complexe 2x2x2x2x2 avec l'emboitement d'un facteur 'taille' avec 2 modalités (petit modèle vs gros modèle de Grenouille), d'un facteur 'nycthémère' avec 2 modalités (jour vs nuit), d'un facteur 'saison' avec 2 modalités (été vs hiver), d'un facteur 'habitat' avec 2 modalités (ouvert vs fermé) et d'un facteur 'comportement' avec 2 modalités' (actif vs inactif en refuge).

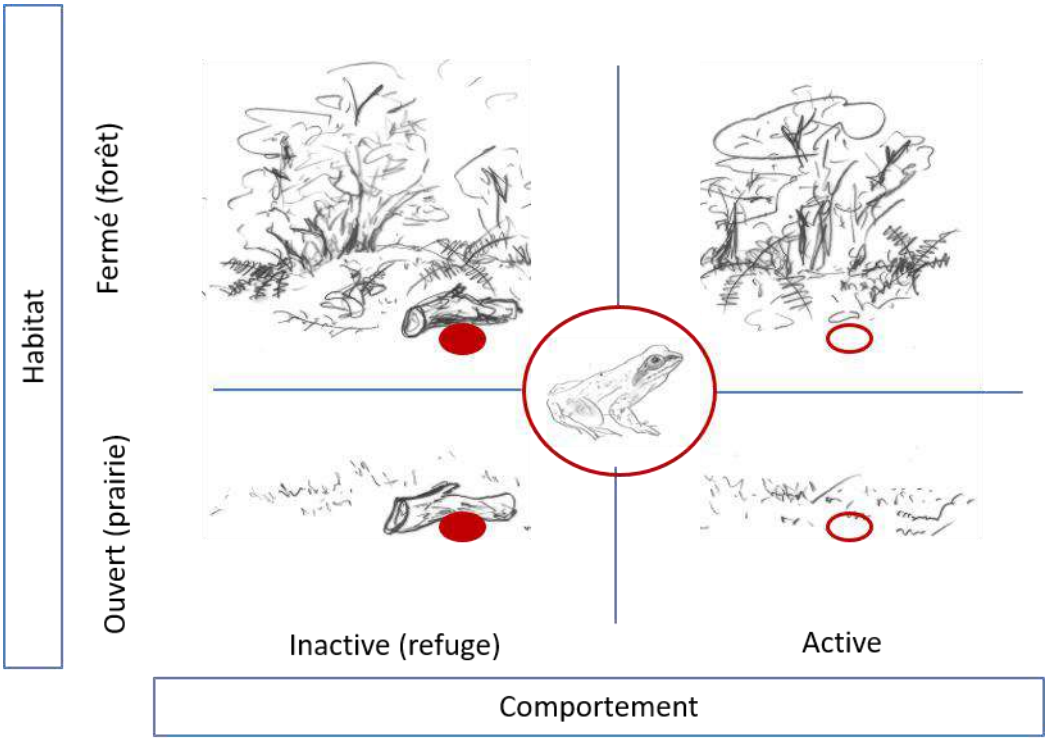


Fig. 150. Le protocole expérimental de disposition des modèles en agarose (cercles rouges) selon un design complexe 2x2x2x2x2 avec l'emboitement d'un facteur 'taille' avec 2 modalités (petit modèle vs gros modèle de Grenouille), d'un facteur 'nycthémère' avec 2 modalités (jour vs nuit), d'un facteur 'saison' avec 2 modalités (été vs hiver), d'un facteur 'habitat' avec 2 modalités (ouvert vs fermé) et d'un facteur 'comportement' avec 2 modalités' (actif vs inactif en refuge). Chaque modèle en agarose est répliqué et représente, expérimentalement, une grenouille inactive à l'abri dans un refuge, comme une grosse branche au sol (cercle plein) ou en activité (cercle vide). La masse des modèles (avatars) en agarose est mesurée à intervalles réguliers sur une cycle de 24 heures. La perte de masse est convertie en taux de déshydratation horaire.

Les variables microclimatiques sélectionnées sont la température de l'air et du sol, ainsi que l'humidité relative dans l'air et au sol. Le protocole est conçu de façon à supporter des traitements plus ou moins complexes de l'information comme expliqué pour deux facteurs. Le facteur 'taille' (petit modèle vs gros modèle de Grenouille) peut être traité comme une variable continue puisqu'aucun modèle (avatar) n'a la même masse et qu'au cours des expériences la masse des modèles était comprise entre 2,1 et 29,4 grammes (moyenne = 12,1 g définissant le seuil fixé pour séparer les grenouilles de petite taille vs grosse taille). Le facteur 'nycthémère' avec 2 modalités (jour vs nuit) peut être traité comme une variable continue dans la mesure où les enregistrements de température et d'humidité relative et été faits en continu (avec un pas de temps de 1 minute). La complexité de l'analyse statistique des données issues de ce travail expérimental (avec toutes les possibilités

d'intégration pas à pas d'un facteur supplémentaire et de combinaisons possibles des interactions) est à la hauteur de la complexité de ce protocole 2x2x2x2x2. Au moment de la rédaction de ce rapport, l'analyse exploratoire descriptive a été réalisée dans son intégralité (ci-dessous) mais en terme de modélisation statistique, seule une partie a été réalisée. L'analyse exploratoire des expériences réalisées avec les modèles biomimétiques ('avatars' en agarose) entre 2018 et 2020 est une étape préliminaire indispensable, consistant à une exploration détaillée des données avant toute analyse statistique. Elle est conçue pour s'assurer en préalable que le scientifique ne découvre pas un faux effet de covariable (erreur de type I), ne rejette pas à tort un modèle avec une covariable particulière (erreur de type II) ou ne produise pas de résultats déterminés par quelques observations influentes seulement. D'après Zuur *et al.* (2010), l'exploration des données peut prendre jusqu'à 50% du temps consacré à l'analyse. Bien que l'exploration des données soit une partie importante de toute analyse, il est important de la séparer clairement des tests d'hypothèses. Les décisions concernant les modèles à tester doivent être prises *a priori* sur la base de la compréhension biologique du système par le chercheur.

Au final, le tableau de données corrigées comporte 39192 observations, organisées en 852 lignes (une par modèle en agarose testé) et 46 colonnes (représentant les différentes variables) et n'a aucune valeur aberrante de EWL ni de températures négatives (pour les erreurs de saisie et incohérences expérimentales liées aux données aberrantes liées notamment aux jours de gel en hiver et à la consommation nocturne par des limaces en été) ; ces données excluent les données pour lesquelles une réhydratation des modèles a été observée. Le choix des modèles, de leur taille et de leur masse, a été fait de façon à disposer d'une gamme réaliste et continue de masses de petites grenouilles pyrénéennes (petite : *Rana pyrenaica* vs grosse : *Rana temporaria* ou *Bufo spinosus*). Les données disponibles dans la littérature sont disparates et quand elles existent font état de masses variables. En fait, la masse corporelle est rarement enregistrée chez les amphibiens, et d'autres mesures corporelles (par exemple la longueur du museau à l'évent, SVL) sont généralement collectées à la place. Cependant, les mesures de longueur, lorsqu'elles sont utilisées comme approximations de la masse corporelle dans des analyses comparatives, sont problématiques si différents taxons et morphotypes sont inclus. Santini *et al.* (2018) ont développé des relations allométriques pour déduire la masse corporelle à partir des mesures de longueur museau-anus (SVL). Selon ces auteurs, la relation est pour les Ranidae :

$Mass = 10^{-4.862(\pm 0.749)} \cdot SVL^{3.492(\pm 0.425)}$ soit $Mass = 1.374042^{-05} \cdot SVL^{3.492}$

Dans cette recherche expérimentale conduite *in situ*, la variable d'intérêt (variable à expliquer) est le taux de déshydratation par évaporation (EWL dans les graphiques, EWL pour Evaporative Water Loss) des modèles en agarose. L'analyse exploratoire sur toutes les variables indique qu'il n'y a généralement pas d'homogénéité de la variance (homoscédasticité), telle qu'elle est visualisée par les écarts interquartiles autour de la moyenne. Dans ce cas, une solution à l'hétérogénéité de la variance peut être la transformation de la variable de réponse (pour stabiliser la variance) mais celle-ci présentant des inconvénients majeurs (Zuur *et al.*, 2010) n'est pas retenue ; la réponse adoptée est l'application de techniques statistiques de régression qui n'exigent pas l'homogénéité (voir plus bas). À ce stade exploratoire, un autre problème à prendre en considération est la colinéarité (i.e. l'existence d'une corrélation entre les covariables), qui, si elle est ignorée, engendre une analyse statistique confuse dans laquelle rien n'est significatif, mais où l'abandon d'une covariable peut rendre les autres significatives, voire changer le signe des paramètres estimés. La colinéarité est inévitable si des variables temporelles (par exemple, le mois, l'année) ou spatiales (par exemple, la latitude, la

longitude) sont utilisées avec des covariables comme la température, l'humidité relative… ce qui est le cas dans cette étude expérimentale de taux théorique de déshydratation. La manière la plus simple de résoudre la colinéarité est d'abandonner les covariables colinéaires, dont le choix ici est basé sur la connaissance des facteurs d'inflation de variance (VIF) augmentée des connaissances biologiques sur l'espèce. Si une valeur de VIF est supérieure à 10, il y a une multi-colinéarité élevée : la variation semblera plus grande et le facteur apparaîtra plus influent qu'il ne l'est. Si VIF est plus proche de 1, alors le modèle est beaucoup plus robuste, car les facteurs ne sont pas influencés par la corrélation avec d'autres facteurs.

Étape suivante, l'analyse de régression des expériences réalisées avec les modèles biomimétiques ('avatars' en agarose) entre 2018 et 2020 s'est heurtée à un problème classique. Il y a une certaine difficulté (paradoxale) à visualiser une différence de moyennes entre deux groupes, tout en montrant à la fois les données et un certain intervalle d'incertitude. Beaucoup d'incompréhensions proviennent d'une relative incapacité à interpréter une simple comparaison de moyennes (ou de médianes) –et tout ce qui comporte plus de deux groupes (ce qui est le cas avec des données issues d'un protocole 2x2x2x2x2) rend la compréhension encore plus compliquée. Comme indiqué plus haut, au moment de la rédaction du rapport, de nombreuses analyses sont encore en cours, et le choix est fait de présenter deux blocs de résultats : le premier bloc relève de la visualisation statistique de données (*sensu* Ho & Claridge-Chang (2019) par exemple) et le deuxième est issu des premières analyses par modèles additifs généralisés hiérarchiques (hGAMs *sensu* Pedersen *et al.* (2019)). Pour les premières analyses par modèles additifs généralisés hiérarchiques (hGAMs), les différents modèles sont construits autour de la forme générale :

$$EWL_{i,j,k} = f(M_i, X_j, F_k, \quad etc. I^*) + \epsilon_z$$

dans laquelle $EWL_{i,j,k}$représente la vitesse (moyenne ou maximum) de nage des têtards de M_i, avec telle variable micro-climatique X_j (température du sol, de l'air, humidité relative…), sous tel ou tel facteur F_k (habitat, comportement) sachant la saison et le moment du nycthémère. Les erreurs résiduelles sont notées ϵ_i tandis que I^* désigne un terme d'interaction (ou plusieurs) et f dans l'expression désigne une fonction plus ou moins complexe avec un choix de fonction de spline et de dimension de base, de famille du lien et de méthode analytique fait en suivant les recommandations de Wood (2006). Aucun modèle trop complexe n'a été testé pour conserver une logique d'analyse qui permette une représentation visuelle ne dépassant pas trois dimensions et qui autorise *in fine* une interprétation simple. Les analyses ont été réalisées dans l'environnement R en utilisant la commande gam du package mgcv Wood (2006). La commande gam.check() a été utilisée pour valider le choix de la dimension (k) de la base. La commande draw dans le package gratia a été utilisée pour visualiser les effets relatifs.

8.2.3 Modélisation corrélative de la répartition

La modélisation corrélative de la répartition est réalisée à partir de quelques points de présence d'adultes issues du programme (85 observations) et de la base de données GBIF (230 observations sur la période 1991-2020). Cependant, pour éviter la pseudo-réplication des données, un seul point d'observation a été sélectionné dans chaque maille (Astruc *et al.*, 2017 ; Guisan *et al.*, 2017b ; Liang *et al.*, 2018). La sélection d'une donnée par maille de 1 km a conduit à obtenir un jeu de données de 20 mailles occupées. Les mailles occupées sont représentées dans les cartes de modélisation du présent de la répartition.

Les variables climatiques proviennent des simulations Aladin 52 CNRM 2014 téléchargées *via* le site de Météo France DRIAS (DRIAS, 2020) à partir desquelles des indices ont été calculés. Les données

brutes sont relatives à une résolution de 8 km², redécoupée en mailles de 1km² et les valeurs temporelles sont des moyennes mensuelles calculées à partir de projections journalières. La référence du présent est définie de 1991 à 2020 et les horizons futurs sont définis comme suit : Horizon 1 (H1) = 2021–2050, Horizon 2 (H2) : 2051–2070 et Horizon 3 (H3) : 2071–2100. Ces horizons ont été déterminés d'après les recommandations de Météo-France qui préconise une durée de l'ordre de 30 ans afin de lisser les « bruits » inclus dans les valeurs des simulations climatiques (Ouzeau *et al.*, 2014). Les simulations dans la période dite du présent proviennent des données historiques 1991–2005 et des simulations sous le scénario RCP 8.5 de 2006 à 2020. Trois scénarios climatiques sont retenus. Le plus optimiste RCP 2.6 correspond à une stabilisation avant 2100 du taux de CO_2 puis un retour au niveau actuel. Le scénario intermédiaire RCP 4.5, considéré comme le plus probable, est une augmentation continue au niveau de 4.5W/m² et le scénario le plus pessimiste RCP 8.5 est une augmentation continue à 8.5W/m² (IPCC, 2014b). Une première sélection des variables est basée sur les connaissances de biologie et d'écologie des espèces. Puis, un test de corrélation de Spearman est réalisé pour ne sélectionner que les variables dont les coefficients de corrélations sont inférieurs à 0,7 entre elles. Parmi les variables conservées, les modélisations permettent ensuite d'identifier quelles variables sont les plus explicatives de la répartition.

Des variables relatives à l'habitat sont également utilisées. Leur choix tient compte de l'écologie de l'espèce et résulte du consensus associant connaissances publiées et avis d'experts. La Grenouille des Pyrénées est strictement torrenticole, les adultes occupent des habitats frais, de préférence forestiers (Serra-Cobo *et al.*, 1998 ; Manenti & Bianchi, 2011 ; Duchateau *et al.*, 2012 ; Berroneau, 2015). Les pontes sont fixées sur des plaques rocheuses dans les torrents afin d'éviter qu'elles ne soient emportées par les crues (Berroneau, 2015). Ainsi, pour cette espèce, ont été sélectionnées les variables « zone humide » (Berthier *et al.*, 2014), « cours d'eau » issue de la BD CARTHAGE, « plans d'eau » issue de la BD TOPO, « pourcentage de fragments grossiers dans le sol » (Ballabio *et al.*, 2016), « altitude », « pente », « ombrage » et « exposition » calculées à partir d'un MNT 100m puis obtenues pour la maille 1km. Pour l'occupation du sol, ont été sélectionnées les variables prairies, forêts et pelouses calculées par le CESBIO (https://www.cesbio.cnrs.fr/) en 2018.

Les analyses ont été conduites sous R avec le package BIOMOD2 (Guisan *et al.*, 2017b ; Thuiller *et al.*, 2020). Facile d'utilisation, il permet de sélectionner les variables selon leur importance, i.e. leur pouvoir explicatif, et les méthodes selon les courbes de réponses des variables, puis de projeter les répartitions au présent et au futur selon différents scénarios (Ceia-Hasse *et al.*, 2014). Des modélisations d'ensemble ont été obtenues à partir de 400 modèles, construits selon différentes méthodes statistiques (GAM, GLM, MARS, FDA), différents jeux de pseudo-absence (10 jeux différents) et différents découpages entre le jeu d'apprentissage et le jeu d'évaluation (10 découpages). Les modèles ont été évalués selon le critère TSS – True Skill Statistic (Lyons & Kozak, 2020), un modèle est considéré « bon » si le critère est supérieur à 0,7 (Guisan *et al.*, 2017b ; Fourcade *et al.*, 2018). Les comparaisons de la projection du présent et des projections futures aux différents horizons et scénarios permettent d'évaluer le changement d'aire de répartition en calculant les pourcentages de gain et de perte d'habitat. La méthodologie est détaillée dans le chapitre 2 de la thèse de Florèn HUGON (Hugon, 2021).

8.3 Résultats

8.3.1 Changements dans l'abondance

Depuis 2012, un indice d'abondance des têtards est calculé pour chaque saison de reproduction. Celui-ci est alors comparable d'année en année pour chaque site. La Fig. 151 restitue ces estimations, par année et par site.

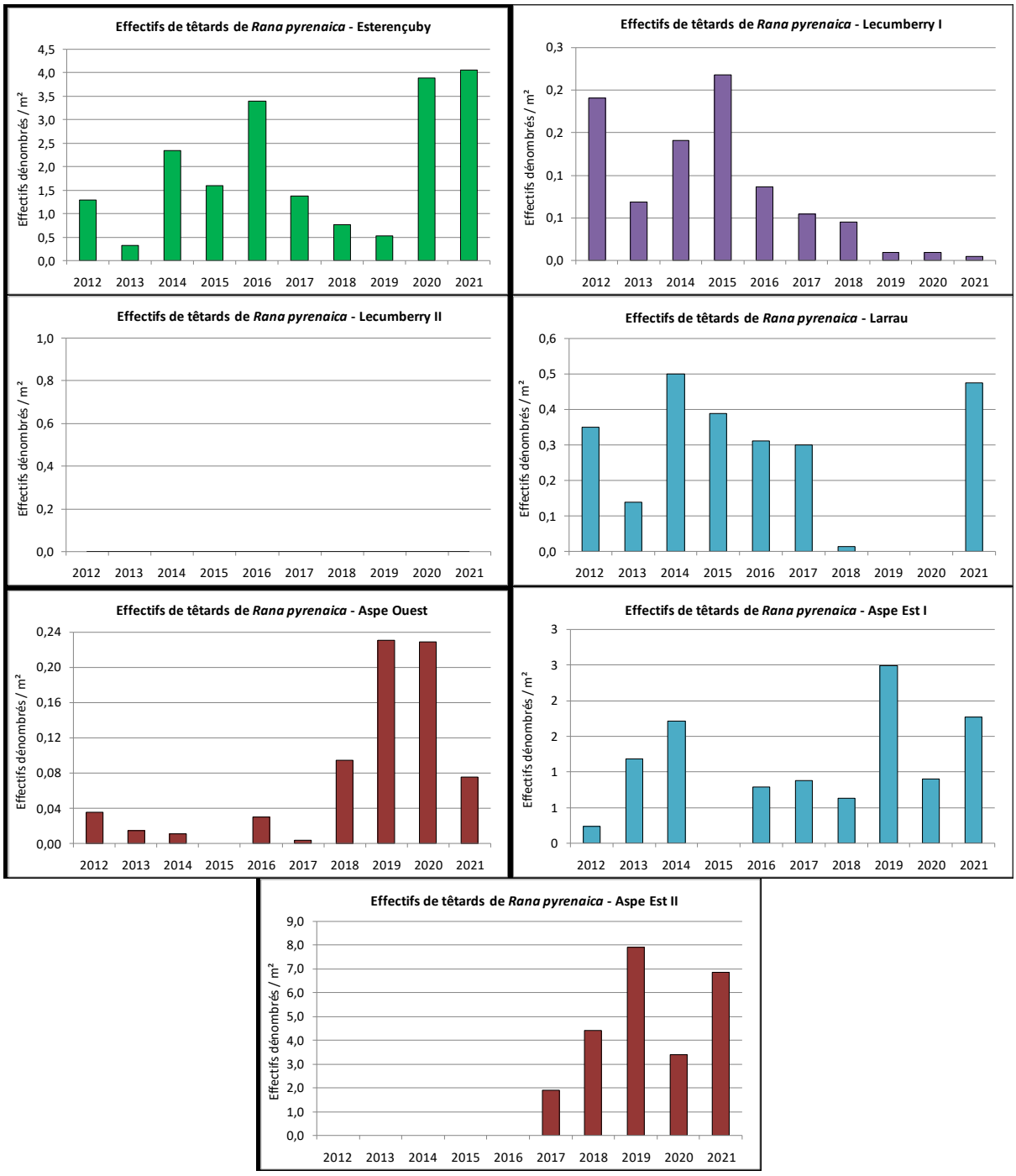


Fig. 151. Évolution des effectifs des têtards sur les sept sites suivis, années 2012 à 2021 (effectifs maximums rapportés au m²).

À noter : les sites « Lecumberry II » et le site « Aspe Est II » ne sont suivis que depuis 2017 et depuis 2017, aucune reproduction n'a été observée sur le site Lecumberry II.

8.3.2 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'analyses type Analyse par Composantes Principales (ACP) ont été réalisées (Tab. XLIX, Fig. 151).

Tab. XLIX. Tableau récapitulatif des valeurs météorologiques annuelles

Année		2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
Densités de têtards au m²	Esterençuby	26	7	47	32	68	27	15	10	78	81
	Lecumberry I	4	1	3	4	2	1	1	0	0	0
	Larrau	7	3	10	8	6	6	0	0	0	0
	Aspe Ouest	1	0	0	NA	1	0	2	5	5	10
	Aspe Est I	5	24	34	NA	16	18	13	50	18	35
	Aspe Est II	NA	NA	NA	NA	NA	38	88	159	68	137
Crues printanières (Précipitation Max entre Avril et Juin à Pau - mm)		28	49	36	45	23	32	91	23	70	21
Chute de neige (total précipitation entre nov. Et février - mm)		345	625	671	556	448	289	531	349	557	451
Douceur printanière (moyenne des T° max entre mars et juillet)		21	20	21	22	20	22	21	21	22	21
Ensoleillement printanier (durée d'ensoleillement entre mars et juillet - h)		970	886	948	935	837	1022	837	1036	961	954
Froid hivernal (moyenne des T° mini entre novembre et février)		3	3	4	4	5	3	3	4	5	5
Froid au printemps (moyenne des T° mini entre mars et juillet)		10	10	11	11	11	11	11	10	11	10
Température minimale au printemps (T°mini enregistrée entre mars et juillet)		-1	-2	1	-1	0	1	-3	0	1	-2

A l'heure actuelle, les fortes variations annuelles ne permettent pas de mettre en évidence de relations marquées entre les différents facteurs et l'abondance annuelle. Ceux-ci semblent réagir de façon différente aux variations climatiques annuelles. Notons toutefois que les sites de la forêt d'Iraty (le site d'Esterençuby plus précisément, c.a.d. le seul qui présente un nombre important de têtard chaque année) semblent 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**. Ces crues ont été peu marquées cette année, ce qui a limité les phénomènes de « lessivage » (envoi vers l'aval des têtards emportés par le courant) qui avaient pu être observés certaines années précédentes.

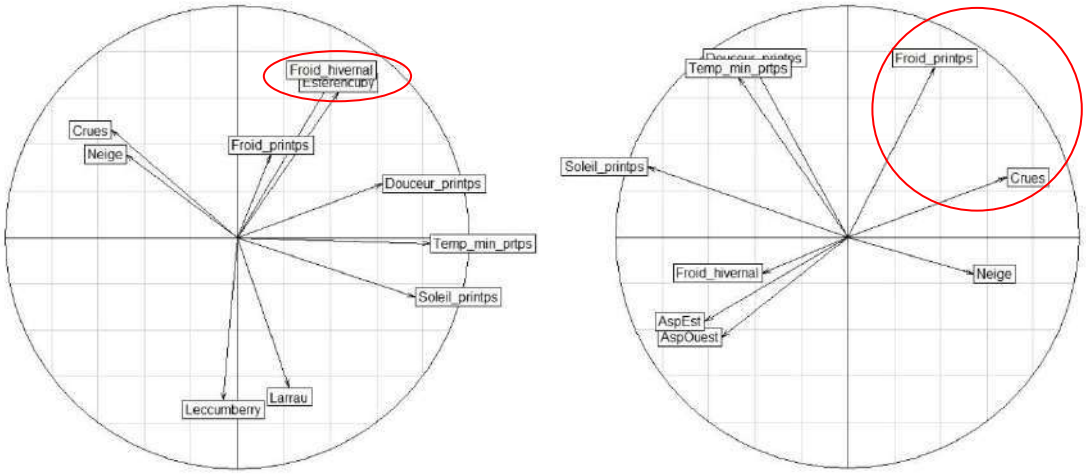


Fig. 1 : Analyse par Composantes Principales pour les sites de la forêt d'Iraty (à gauche) et la vallée d'Aspe (à droite) sur la base des résultats des années 2012 à 2021.

8.3.3 L'environnement immédiat de la Grenouille des Pyrénées aux stades larvaire et adulte : micro- et méso-climat

Les statistiques dans l'air à 1 m du sol (Tab. L) sont fournies pour quatre sites (Estérençuby, Lecumberri, Aspe Est et Aspe Ouest). Ces séries temporelles comportent respectivement 34078, 33771, 33237 et 26357 observations à la date de rédaction du présent rapport, tous les relevés finaux n'ayant pas été effectués ou ayant été dépouillés. Ainsi, par exemple, le site d'Estérençuby comporte 34078 observations collectées entre le 2016-08-01 (15:00:00 UTC) et le 2020-06-21 (14:00:00 UTC) tandis que le site d'Aspe Ouest comporte 26358 observations collectées entre le 2016/07/28 (13:00:00 UTC) et le 2019/07/31 (19:00:00 UTC). Certaines valeurs, en italique dans le tableau ci-dessous, devront faire l'objet d'une validation externe. En dépit des écarts d'altitude entre les deux sites, il n'y a pas de différence marquée, ce qui peut être expliqué par des différences locales dans l'exposition, l'habitat et les régimes thermiques locaux. La saisonnalité apparaît nettement.

Les statistiques de température dans l'eau (Tab. L) sont calculées sur les deux sites sur lesquels l'enregistrement continu a été possible (Estérençuby et Aspe Ouest). La série temporelle de température sur le site d'Estérençuby comporte 71513 observations collectées entre le 08/23/17 (06:00:00 PM) et le 09/21/21 (02:00:00 PM). La série temporelle de température sur le site d'Aspe Ouest comporte 70797 observations collectées entre le 08/16/17 (06:00:00 PM) et le 08/30/21 (04:00:00 PM). D'ores et déjà, il apparaît très nettement que les températures de l'eau en vallée d'Aspe (à une altitude de 555 m) sont toujours plus élevées que celles mesurées sur le site d'Estérencuby dans le massif d'Irati (à l'altitude bien plus élevée de 970 m !)

Tab. L. Statistiques sur données brutes (certaines valeurs, en italique dans le tableau ci-dessous, devront faire l'objet d'une validation externe) : température de l'air, humidité relative et point de rosée à 1 m du sol, température de l'eau au fond du chenal.

		Minimum	Q1	Médiane	Moyenne	Q3	Maximum
	Estérençuby						
Air	Température (°C)	-9,37	6,86	11,30	11,42	15,63	35,00
Air	Humidité relative (%)	*5,09*	*69,15*	86,22	*80,73*	*97,71*	100,00
Air	Point de rosée (°C)	*-29,53*	*3,24*	7,58	*7,56*	*12,17*	27,17
Eau	Température (°C)	*-8,26*	*6,59*	8,62	*8,99*	*11,39*	33,65
	Lecumberri						
Air	Température (°C)	-10,90	5,41	9,81	10,01	14,34	34,05
Air	Humidité relative (%)	10,03	76,42	90,17	84,42	98,18	100,00
Air	Point de rosée (°C)	-15,01	2,49	6,88	6,94	11,54	26,51
Eau	Température (°C)	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	Aspe Ouest						
Air	Température (°C)	-6,90	5,85	11,13	10,82	15,77	30,65
Air	Humidité relative (%)	22,04	95,85	100,00	94,78	100,00	100,00
Air	Point de rosée (°C)	*-7,35*	*4,93*	9,56	*9,72*	*14,80*	26,20
Eau	Température (°C)	*1,29*	*7,82*	10,15	*10,41*	*13,06*	23,91
	Aspe Est						
Air	Température (°C)	-7,61	6,20	10,86	10,93	15,44	39,23
Air	Humidité relative (%)	14,71	87,30	98,03	91,06	100,00	100,00
Air	Point de rosée (°C)	-8,51	4,47	8,89	9,09	13,82	37,19
Eau	Température (°C)	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Une représentation de la variabilité interannuelle pour le site d'Aspe ouest est donnée à titre d'exemple sous forme de données journalières lissées par la méthode des moyennes mobiles (ici sur 5 jours) (Fig. 152).

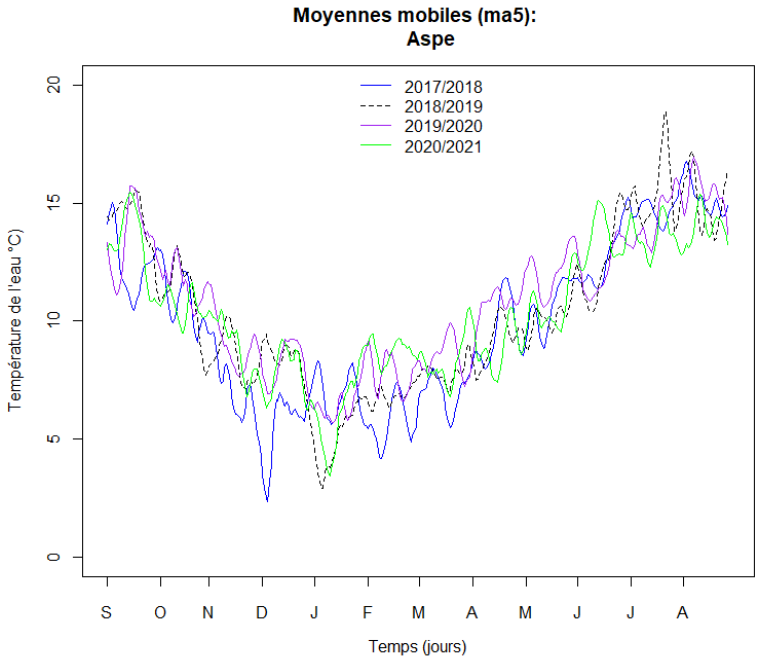


Fig. 152. Séries temporelles de température dans l'eau sur le sites d'Aspe Ouest): moyennes mobiles sur 5 jours.

Quand les températures moyennes mensuelles de l'air sont superposées (Fig. 153) pour les quatre sites (Estérençuby, Lecumberri, Aspe Est et Aspe Ouest), la similarité des profils pour les deux sites du massif d'Irati (Estérençuby et Lecumberri) apparaît très nettement tout comme celle pour les deux sites de la vallée d'Aspe (Aspe Est et Aspe Ouest). Cette similitude est attendue compte tenu de la proximité des sites. En revanche, un net décalage de quelques degrés apparait entre les sites de la vallée d'Aspe (en bleu) et ceux du massif d'Irati (en rouge), pour des raisons difficiles à cerner.

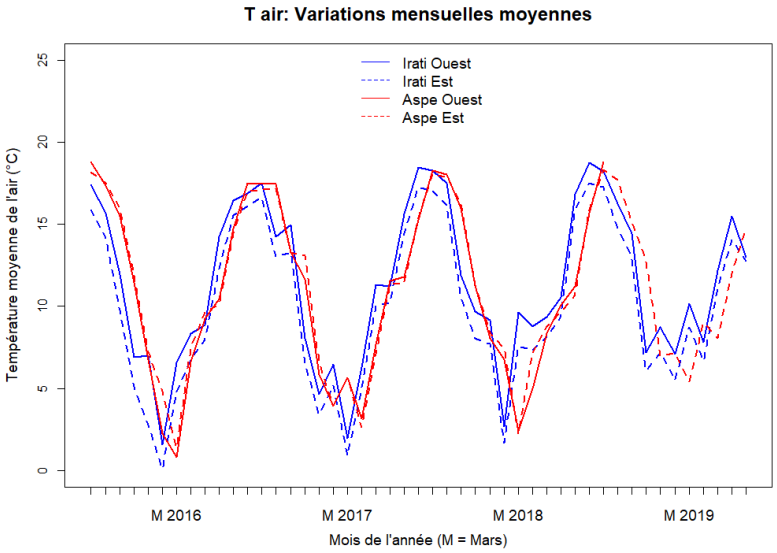


Fig. 153. Séries temporelles de température dans l'air sur les quatre sites de présence connue (massif d'Irati en bleu et vallée d'Aspe en rouge): moyennes mensuelles.
M 2016, M 2017, M 2018 et M 2019 indiquent le mois de mars de chaque année (ce mois représente le début du développement larvaire sur les sites de la vallée d'Aspe)

Ce qui est remarquable, et non sans conséquence face à la marge de manœuvre des populations face au changement climatique, c'est la différence systématique importante entre les températures de la rivière en vallée d'Aspe, plus chaudes, et celles du massif d'Irati. Toujours supérieure à 1°C (Tab. LI), la différence entre les moyennes est moins marquée de septembre à janvier ; elle dépasse 2°C pendant la période de développement des têtards (2,07 °C en avril 2020 ; 2,11 °C en avril 2021 ; 2,16 °C en juin 2021).

Tab. LI. Écarts mensuels de températures dans l'eau (Temp.Aspe – Temp.Irati) pendant 4 cycles annuels de vie de Rana pyrenaica (certaines valeurs, en italique dans le tableau ci-dessous, sont entachées d'erreurs de mesure) : moyenne et écart-type (colonnes de droite).

	[2017-2018]	[2018-2019]	[2019-2020]	[2020-2021]	Moyenne °C	S.E.
Septembre	*1,93*	0,68	1,75	1,24	**1,22**	0,53
Octobre	*0,92*	1,39	1,24	1,50	**1,38**	0,13
Novembre	*-0,14*	0,68	1,53	0,95	**1,06**	0,44
Décembre	*-0,24*	1,09	1,13	1,92	**1,38**	0,47
Janvier	*1,41*	0,72	1,14	1,28	**1,04**	0,29
Février	*3,31*	1,44	1,19	1,76	**1,46**	0,29
Mars	*2,10*	1,68	1,81	1,78	**1,76**	0,07
Avril	*1,49*	1,83	2,07	2,11	**2,00**	0,15
Mai	*1,74*	1,99	1,81	1,65	**1,82**	0,17
Juin	*1,61*	1,89	1,58	2,16	**1,88**	0,29
Juillet	*0,28*	2,03	1,58	1,52	**1,71**	0,28
Août	*-0,10*	2,45	1,24	0,92	**1,53**	0,81

La leçon capitale de ces analyses de séries temporelles mesurant la variabilité (une première pour le mésoclimat de *Rana pyrenaica*!) de la température dans les cours d'eau (Irati et Aspe) indiquent sans ambigüité que la marge thermique est plus importante à haute altitude. De fait, la population de basse altitude en vallée d'Aspe paraît être la plus vulnérable à cet égard.

8.3.4 Températures optimales de développement des têtards : comment vivre en eau froide torrentielle ?

Avec ces distributions simples, en première approche, la température optimale pour les têtards de l'espèce avait été estimée à T_{opt} = 13.1°C à partir de l'analyse de courbes de préférence thermique (TPC) (CONSTANT, 2017 ; MALLARD, 2017b) et à 14.2°C à partir de l'analyse de vigueur d'activité (EAVC) (CONSTANT, 2017 ; MALLARD, 2017b). Des deux méthodes d'investigation, à savoir TPC vs EAVC, la première est la moins restrictive des deux. L'approche EAVC, plus exigeante et certainement plus robuste, permet en outre de quantifier la fenêtre thermique d'activité, estimée à 11,6 °C. La Fig. 154 illustre ces résultats : T_{opt} à 14,2 °C apparaît en trait vert épais, la fenêtre thermique d'activité comprise entre les valeurs LAT = 8,4°C et UAT = 20,0°C est matérialisée par les traits pointillés verts. Quelque soit l'activité de nage testée (CONSTANT, 2017 ; MALLARD, 2017b), la distribution de Kumaraswamy est en général celle qui

bénéficie du meilleur soutien empirique (voir Fig. 154). Avec ce type de distribution complexe, la température optimale pour les têtards de l'espèce est estimée à T_{opt} = 14,3°C ce qui correspond à la valeur de 14,2°C estimée préalablement à partir de l'analyse de vigueur d'activité (EAVC) (CONSTANT, 2017 ; MALLARD, 2017b).

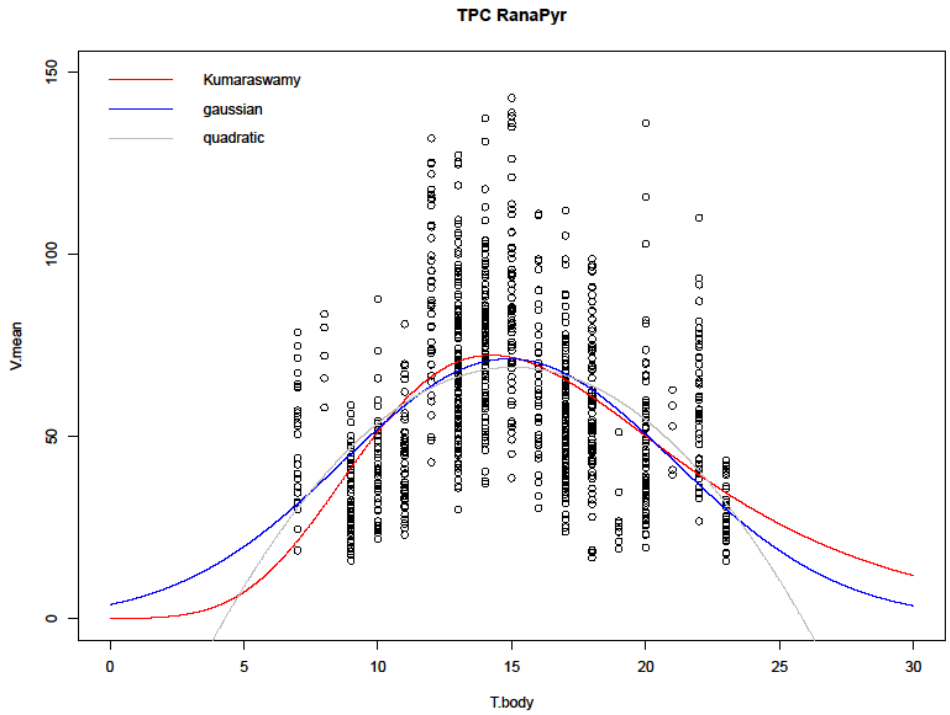


Fig. 154. Température optimale pour les têtards de l'espèce estimée à partir de 3 distributions : distribution de Kumaraswamy, gaussienne et quadratique : Topt = 14.2°C

Les mesures faites sur le terrain en 2017 permettent de comparer également les paramètres entre les deux "noyaux" de populations que sont Aspe Est et Aspe Ouest (voir Fig. 155).

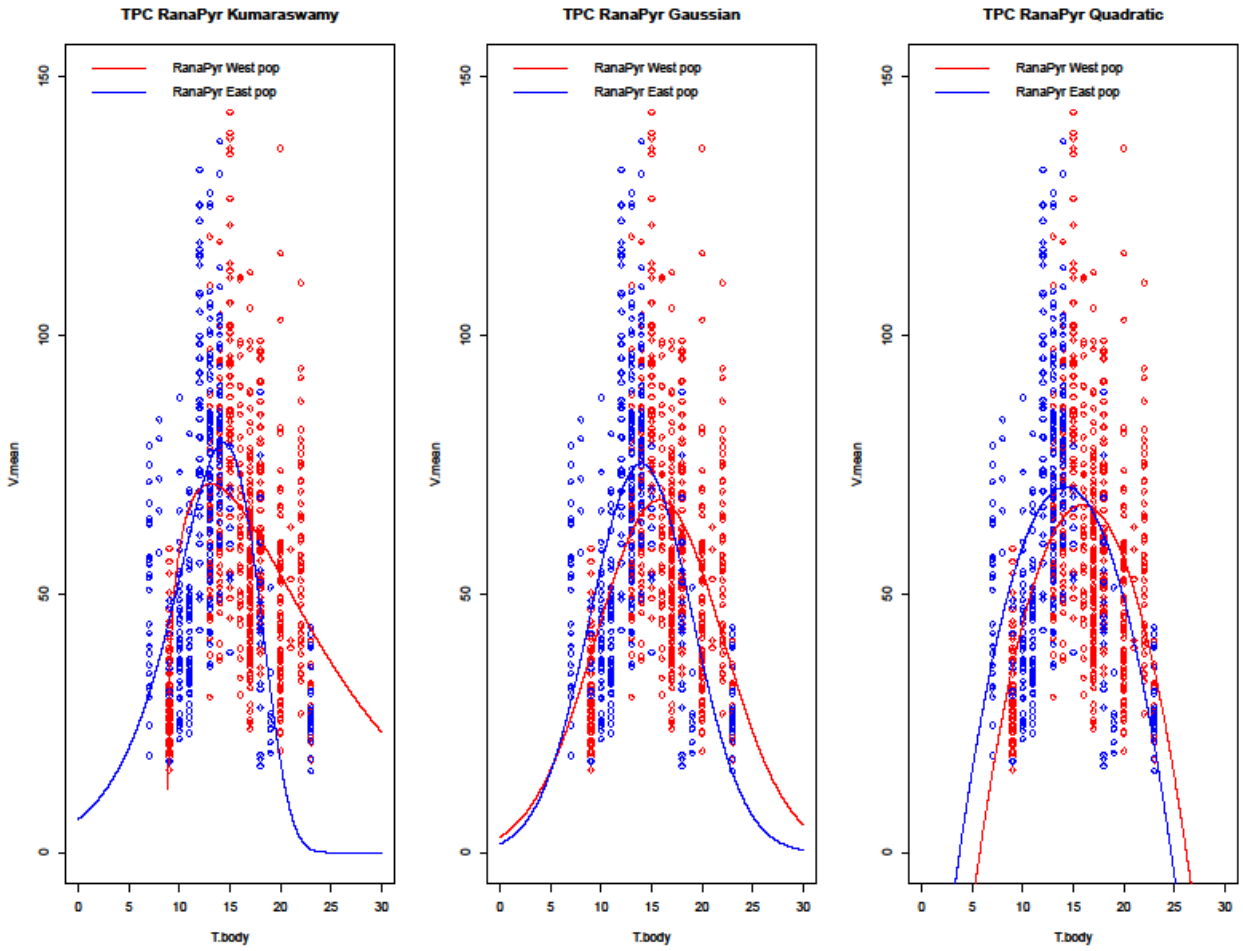


Fig. 155. Température optimale pour les têtards des deux noyaux de la vallée d'Aspe (Aspe Ouest en rouge et Aspe Est en bleu) estimée à partir des 3 distributions de Kumaraswamy, gaussienne et quadratique : Topt = 14.2°C

Aucune différence significative entre les deux "noyaux" n'est décelée, T_{opt} étant égale dans les deux cas à 14,3°C. La modélisation par modèle additif généralisé mixte confirme l'absence de différence. En testant tour à tour, et simultanément, des modèles simples et complexes où on cherche à établir l'effet de la température du milieu ambiant (et donc de la température corporelle (CONSTANT, 2017 ; MALLARD, 2017b) sur la performance de l'activité (dans ce rapport seule la vitesse moyenne de l'activité de nage est présentée), il est possible de prendre en compte l'effet de la taille des têtards et du site ("Size" et "Site" dans les figures).

Les différents modèles sont construits autour de la forme générale :

$$V_{t,i,j} = f(\Theta_t, S_i, P_j) + \epsilon_i$$

dans laquelle $V_{t,i,j}$ représente la vitesse (moyenne ou maximum) de nage des têtards de taille S_i, sur le site P_j, à la température Θ_t . Les erreurs résiduelles sont notées ϵ_i tandis que la lettre f dans l'expression $f(\Theta_t, S_i, P_j)$ désigne une fonction plus ou moins complexe avec un choix de fonction de spline et de dimension de base, de famille du lien et de méthode analytique fait en suivant les recommandations de Wood (2006). Aucun modèle trop complexe n'a été testé pour conserver une logique d'analyse qui permette une représentation visuelle ne dépassant pas trois dimensions (voir Fig. 156) et qui autorise *in fine* une interprétation simple. Les analyses ont été réalisées dans

l'environnement R en utilisant la commande gam du package mgcv Wood (2006). La commande gam.check() a été utilisée pour valider le choix de la dimension (k) de la base.

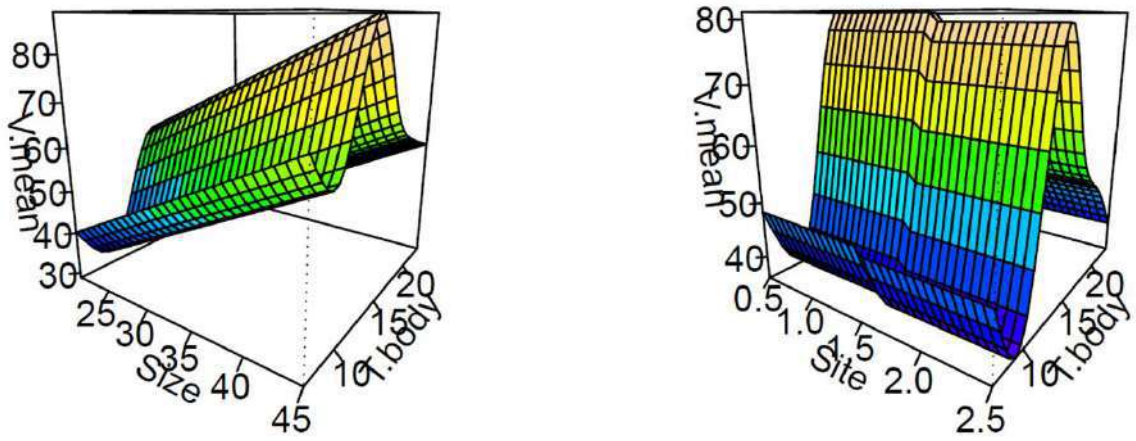


Fig. 156. À gauche performance d'activité de nage modélisée par GAM en fonction de la taille des têtards (Size) et de la température corporelle (T.body) et à droite performance d'activité de nage modélisée par GAM en fonction du site (Site: Aspe Ouest vs Aspe Est) et de la température corporelle (T.body) (Légende: R-sq.(adj) = 0.404; Deviance explained = 40.9%; GCV = 375.58 . Method: GCV; Optimizer: magic; Smoothing parameter selection convergence after 5 iterations; RMS GCV score gradient convergence at 0.0005 ; significance of smooth terms (edf) = 4.9 p-value (s(T.body)) <2e-16)

La valeur du score GCV (minimised generalised cross-validation score) indique que c'est le modèle complet qui a le plus de support empirique et que la taille des têtards a un effet majeur sur la performance de nage sans affecter la température optimale. Un possible 'effet site' (sans être toutefois significatif) serait traduit par une légère différence dans la vitesse de nage (visible sous la forme du décalage perceptible dans la figure de droite), mais sans affecter, là encore, la température optimale qui reste égale dans les deux cas à 14,3°C. Dans le meilleur des cas, le pourcentage de déviance expliquée est légèrement supérieur à 40%, indiquant l'influence certaine d'autres variables.

8.3.5 Le risque de déshydratation des adultes : évaluation expérimentale au moyen de modèles biomimétiques en agarose et importance de l'habitat et du comportement

Pour corroborer ces choix, des diagrammes de dispersion par paire comparant les coefficients de corrélation (voir un exemple à la Fig. 157) et un biplot d'analyse en composante principale (ACP) ont été appliqués à toutes les covariables. À titre d'exemple de résultat d'analyse par ACP, de façon condensée, les résultats indiquent que pour les expériences en été, les variables "Tairmax, Tsoilmax, Tairmean, Tsoilmean, AmpRHsoil et Tairmin (correlation > 0.7), EWL, RHsoilSD (0.6 < corr < 0.7) sont les plus corrélées à la dimension 1 et que"RHsoilmin, RHsoilmean, RHairmin et RHsoilmean" (corr > – 0.7) sont anti-corrélées à la première dimension. "AmpTair, TairSD, RHairSD et AmpRHair (corr > 0.6) sont les variables les plus corrélées à la deuxième dimension. Pour l'hiver, les tableaux de la description des deux axes principaux montrent que les variables "Tsoilmax, Tsoilmean, AmpRHsoil, RHsoilSD,Tairmean (correlation > 0.7), Tairmax, Tairmin" et AmpTsoil (0.6 < corr < 0.7) sont les plus corrélées à la dimension 1 et que "RHsoilmin, RHsoilmean et RHsoilmax" (corr > – 0.7) sont anti-corrélées à la première dimension. "AmpTair, TairSD, AmpRHair, AmpTsoil et TsoilSD (corr > 0.6) sont les variables les plus corrélées à la deuxième dimension.

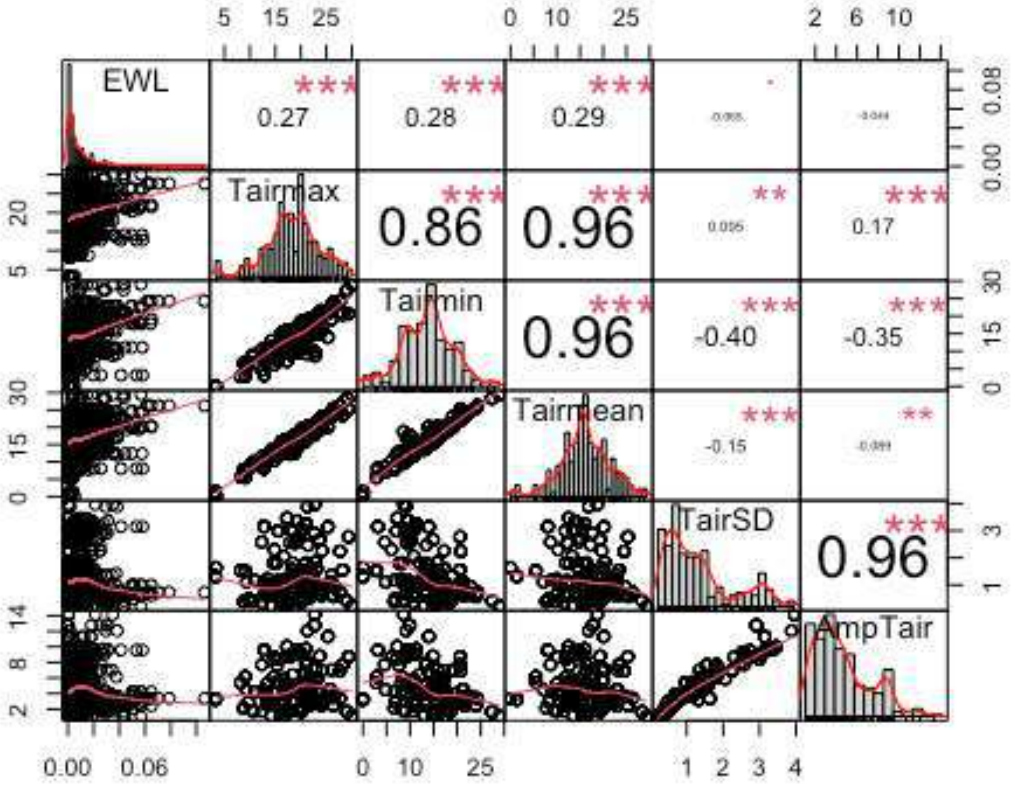


Fig. 157. Exemple d'étude exploratoire de corrélation entre taux de déshydratation (EWL) et différentes statistiques d'humidité relative du sol (RHsoilmax, RHsoilmin, RHsoilmean, RHsoilSD et AmpRHsoil). [Clés pour la lecture : le graphe est établi au moyen de la commande chart. Correlation (package PerformanceAnalytics). Sur la diagonale se trouvent les distributions univariées, représentées par des histogrammes et des diagrammes de densité de noyau. À droite de la diagonale se trouvent les corrélations par paires, les étoiles rouges indiquant les niveaux de signification. Plus les corrélations sont importantes, plus la taille de la police du coefficient est grande. Sur le côté gauche de la diagonale se trouve la matrice du nuage de points, avec les lisseurs de loess en rouge pour aider à illustrer la relation sous-jacente].

Comme indiqué plus haut, au moment de la rédaction du rapport, de nombreuses analyses sont encore en cours, et le choix est fait de présenter deux blocs de résultats : le premier bloc relève de la visualisation statistique de données (*sensu* Ho & Claridge-Chang (2019) par exemple) et le deuxième est issu des premières analyses par modèles additifs généralisés hiérarchiques (hGAMs *sensu* Pedersen *et al.* (2019)).

Les résultats sont d'abord représentés par visualisation statistique de comparaison de moyennes et graphiques d'estimation avec intervalles de confiance. Dans cette approche, les intervalles de confiance (ICs) sont utilisés pour montrer le résultat principal des expérimentations, plutôt que les 'fameuses' p-value (voir Gardner & Altman (1986) qui ont introduit des graphiques pour montrer simultanément les intervalles de confiance et les données). Dans ce type de graphiques, le panneau de gauche est un graphique en points pour chaque groupe. Le panneau de droite est un graphique unidimensionnel (avec une échelle différente de celle du panneau de droite ; le zéro est centré sur la moyenne de l'un des groupes), montrant la différence entre les groupes et un intervalle de confiance sous la forme d'un point avec des barres d'erreur. Les principales caractéristiques du graphique d'estimation de Gardner-Altman sont les suivantes : i/ tous les points de données sont tracés et ii/ la

différence moyenne (la taille de l'effet) et son intervalle de confiance à 95 % (IC 95 %) sont affichés sous la forme d'une estimation ponctuelle et d'une barre verticale respectivement, sur des axes distincts mais alignés. Techniquement, les comparaisons de moyenne et graphes d'estimation sont réalisées dans l'environnement R avec le package dabest (Ho & Claridge-Chang, 2019)dont un des intérêts majeurs est de calculer l'intervalle de confiance (IC à 95%) par un rééchantillonnage bootstrap non paramétrique, ce qui permet de visualiser l'intervalle de confiance comme une distribution d'échantillonnage graduelle.

a) Effet de la taille des modèles en agarose sur les taux d'évaporation

Quantitativement, comme l'indique le graphique d'estimation de Gardner–Altman (1986) (Fig. 158), quand on compare les taux d'évaporation horaire (EWL) entre les modèles de petite taille (n = 500) et de grande taille (n = 352), la différence estimée de moyenne est de 0.00188 avec un IC à 95 % égal à [0.000257; 0.00361].

De façon évidente, la déshydratation est supérieure chez les modèles en agarose de petite taille ; par extension, avec toutes les précautions qui s'imposent lorsqu'il est question de généraliser au vivant le résultat d'expériences avec des proxys, cette déshydratation *serait* supérieure chez les grenouilles de petite taille (type *Rana pyrenaica*), qui *seraient* plus à risque donc.

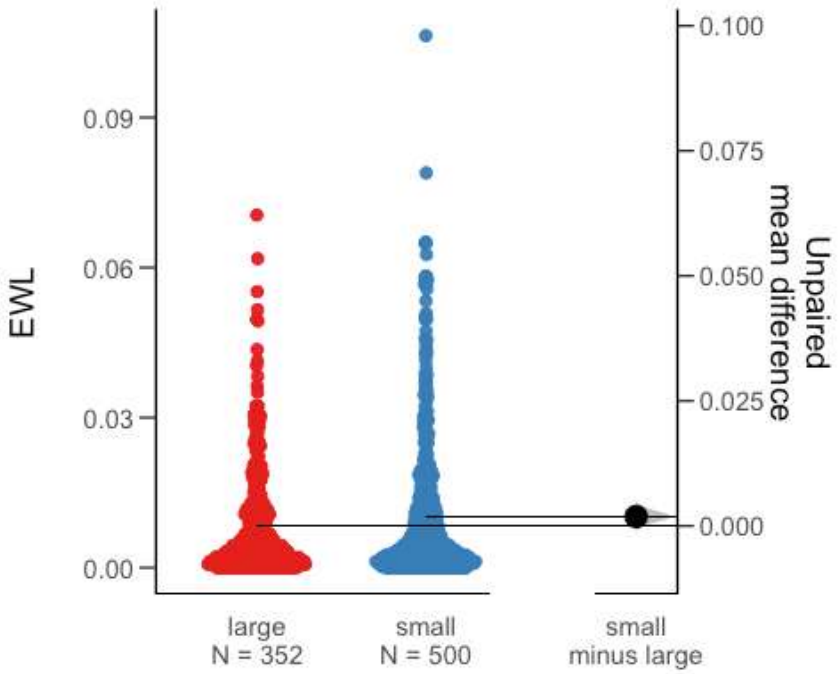


Fig. 158. Effet de la taille des modèles en agarose sur les taux d'évaporation (EWL) visualisé par graphique d'estimation de Gardner-Altman. Lecture: en couleurs la taille des modèles expérimentaux (en bleu: modèles de petite taille, en rouge: modèles de grosse taille). Autrement dit, si l'on faisait les expériences 100 fois, la moyenne des taux d'évaporation horaire (EWL) est supérieure dans les petits modèles et leur différence estimée par bootstrap serait de 0.00188 , en considérant que la "vraie" valeur de différence serait comprise dans l'intervalle [0.000253; 0.0037] dans 95 cas.

b) Effet de l'habitat sur les taux d'évaporation des modèles en agarose :

Les taux d'évaporation horaire entre les modèles (avatars) placés en milieu ouvert (n = 216) et fermé (n = 216), différent en moyenne d'une valeur de 0,00521 avec un IC 95% de [0.00302; 0.00792] (Fig. 159). De façon évidente, en ramenant l'information expérimentale obtenue sur les 'avatars' à la réalité du vivant telle qu'elle est modélisée, la déshydratation *serait* supérieure chez des grenouilles s'aventurant ou vivant en milieu ouvert – et encore plus pour les grenouilles de petite taille (type *Rana pyrenaica*), qui *seraient* plus à risque donc.

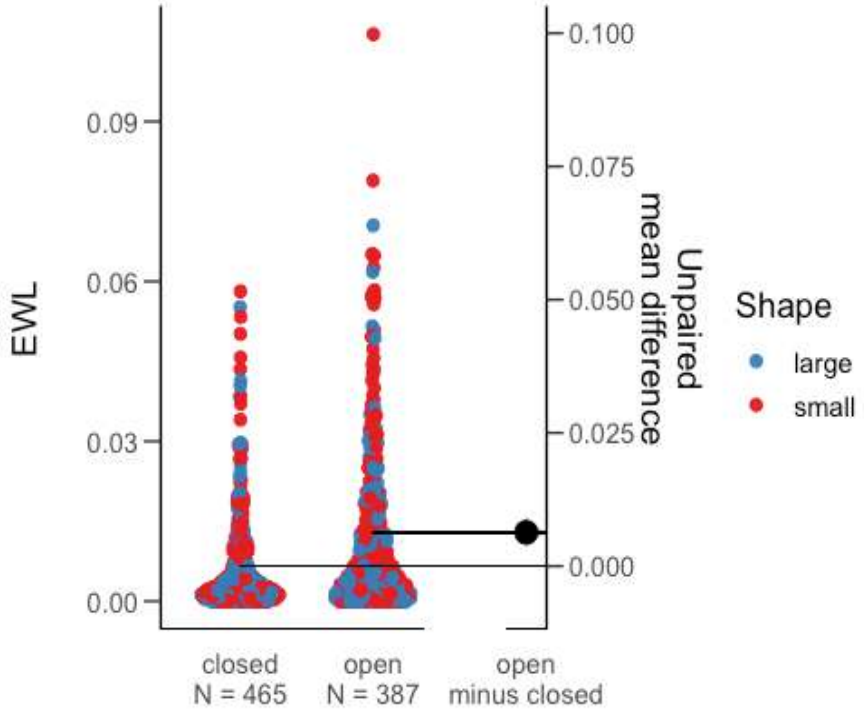


Fig. 159. Effet de l'habitat (ouvert = open vs fermé = closed) des modèles en agarose sur les taux d'évaporation (EWL) visualisés par graphique d'estimation de Gardner-Altman. Lecture : Le schéma montre en couleurs la taille des modèles expérimentaux (en bleu : modèles de petite taille, en rouge : modèles de grosse taille). Autrement dit, si l'on faisait les expériences 100 fois, la moyenne des taux d'évaporation horaire (EWL) est supérieure en milieu ouvert et leur différence estimée par bootstrap serait de 0.00521 , en considérant que la "vraie" valeur de différence serait comprise dans l'intervalle [0.00302; 0.00792] dans 95 cas.

c) Effet du comportement sur les taux d'évaporation des modèles en agarose :

Quantitativement, quand on compare les taux d'évaporation horaire entre les modèles "actifs" (n = 438) et "fermé" inactifs" (placés dans un refuge) (n = 414), la différence estimée de moyenne est de 0,0113 avec un IC à 95% de [0,00979; 0,0129] (Fig. 160). L'interprétation précautionneuse est que la déshydratation *serait* supérieure chez les grenouilles actives, s'aventurant ou vivant en milieu ouvert par rapport à des grenouilles adultes qui restent cachés, à l'abri, dans un refuge (sol, dessous de tronc, souche…).

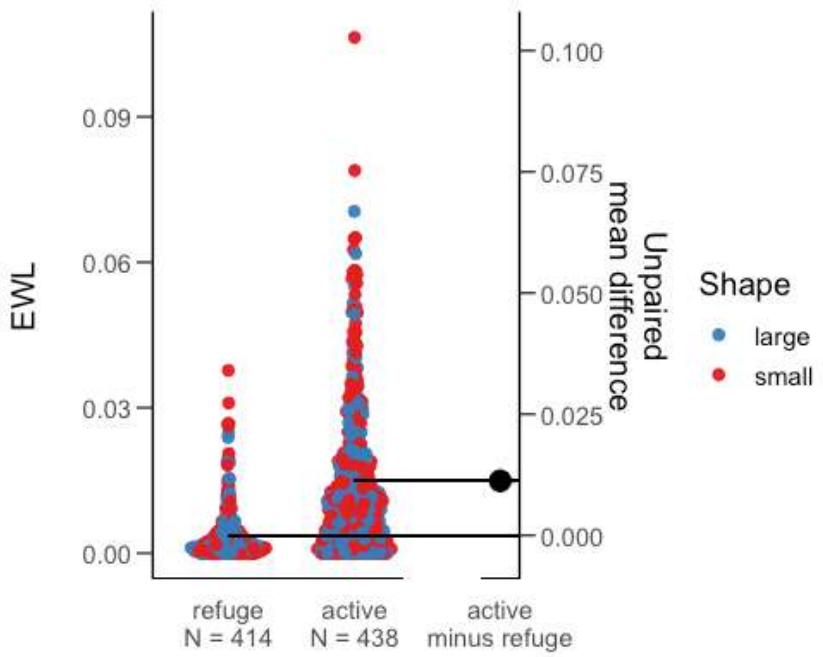


Fig. 160. Effet du comportement (inactivité en refuge vs activité) des modèles en agarose sur les taux d'évaporation (EWL) visualisés par graphique d'estimation de Gardner-Altman. Lecture : Le schéma montre en couleurs la taille des modèles expérimentaux (en bleu : modèles de petite taille, en rouge : modèles de grosse taille). Autrement dit, si l'on faisait les expériences 100 fois, la moyenne des taux d'évaporation horaire (EWL) est supérieure chez les grenouilles exposées (actives) et leur différence estimée par bootstrap serait de 0.0113 , en considérant que la "vraie" valeur de différence serait comprise dans l'intervalle [0.00979; 0.0129] dans 95 cas.

d) Effet de l'alternance jour/nuit sur les taux d'évaporation des modèles en agarose :

Quantitativement, quand on compare les taux d'évaporation horaire entre les modèles installés pendant le jour (n = 654) et pendant la nuit (n = 198), la différence estimée de moyenne est de 0,00724 avec un IC de [0,00595; 0,00858] (Fig. 161).

De façon logique, la déshydratation *serait* supérieure chez les grenouilles actives pendant le jour compares à des grenouilles pendant la nuit.

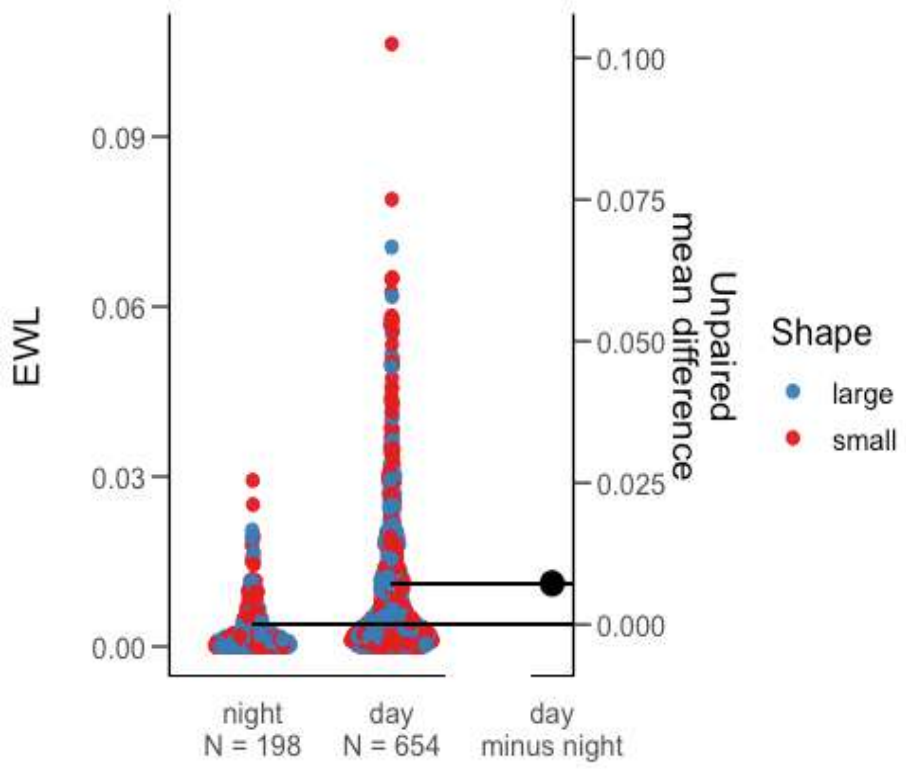


Fig. 161. Effet du rythme nycthéméral (nuit= night vs jour = day) sur les taux d'évaporation (EWL) des modèles en agarose, visualisés par graphique d'estimation de Gardner-Altman. Lecture : Le schéma montre en couleurs la taille des modèles expérimentaux (en bleu : modèles de petite taille, en rouge : modèles de grosse taille). Autrement dit, si l'on faisait les expériences 100 fois, la moyenne des taux d'évaporation horaire (EWL) est supérieure chez les grenouilles exposées (actives) et leur différence estimée par bootstrap serait de 0.00724 , en considérant que la "vraie" valeur de différence serait comprise dans l'intervalle [0.00595; 0.00858] dans 95 cas.

e) Effet de la saison (été vs hiver) sur les taux d'évaporation des modèles en agarose :

Quantitativement, quand on compare les taux d'évaporation horaire entre l'hiver (n = 420) et l'été (n = 432), la différence estimée de moyenne est de 0.00433 [95% CI: 0.00249; 0.00591] (Fig. 162). La saison *aurait* un effet assez net et contrintuitif : la déshydratation est supérieure chez les grenouilles pendant l'hiver (qui correspond à la saison de reproduction). L'explication la plus immédiate à ce stade, mais qui reste à explorer, serait une humidité relative plus faible pendant l'hiver, avec une variabilité (variance) plus importante.

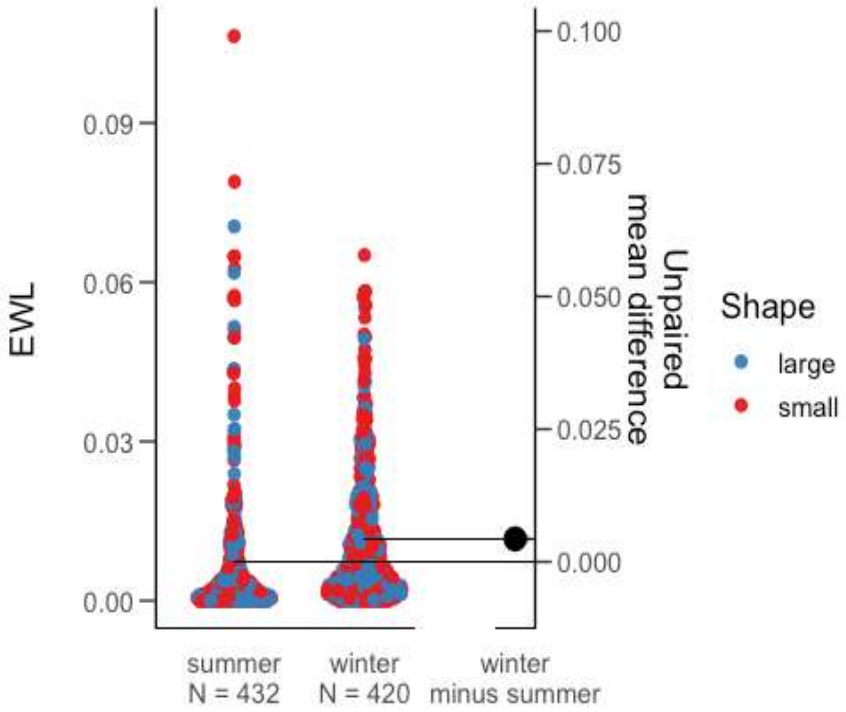


Fig. 162. Effet de la saison (été = summer vs hiver = winter) sur les taux d'évaporation (EWL) des modèles en agarose, visualisés par graphique d'estimation de Gardner-Altman. Lecture : Le schéma montre en couleurs la taille des modèles expérimentaux (en bleu : modèles de grosse taille, en rouge: modèles de petite taille). Autrement dit, si l'on faisait les expériences 100 fois, la moyenne des taux d'évaporation horaire (EWL) est supérieure en hiver et leur différence estimée par bootstrap serait de 0.00433 en considérant que la "vraie" valeur de différence serait comprise dans l'intervalle [0.00249; 0.00591] dans 95 cas.

Les résultats de l'analyse par modèles additifs généralisés hiérarchique (hGAM) sont trop nombreux pour être présentés. Un seul exemple de sortie de modèle est présenté dans ce rapport (Fig. 163) ; il illustre les effets de la masse des modèles (masse prise ici en tant que variable continue) en tenant compte conjointement de trois autres facteurs contrôlés : de l'habitat (fermé vs ouvert), du comportement (activité vs inactivité en refuge) et du nycthémère (ici le jour est opposé à la nuit).

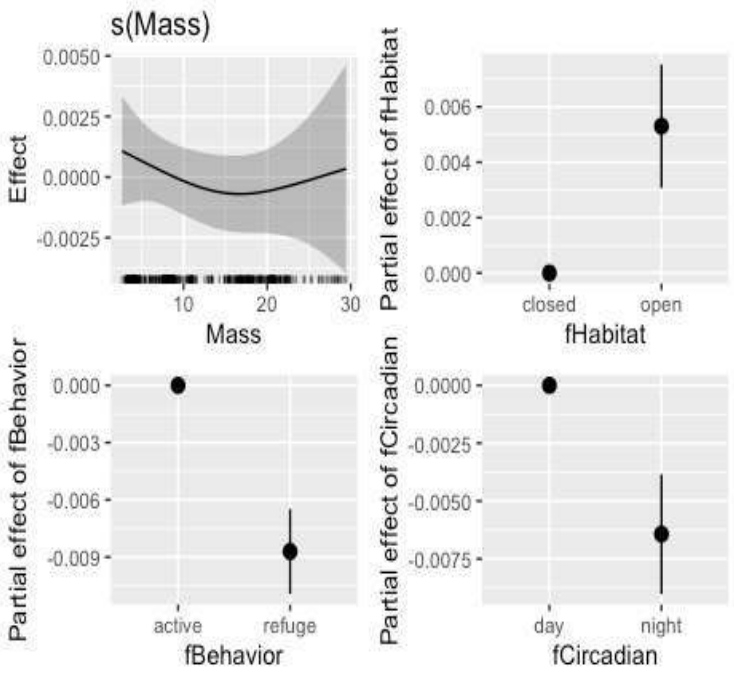


Fig. 163. Analyse par hGAM sur l'effet de la masse des modèles en agarose sur les taux d'évaporation (EWL), en fonction de l'habitat (fermé vs ouvert), du comportement (activité vs inactivité en refuge) et du nycthémère (ici le jour est opposé à la nuit). [Lecture : l'interprétation est délicate et se fait en termes d'effet, celui-ci étant évalué le long d'un gradient de valeurs négatives à positives].

Une interprétation possible, dite en termes simples, est la suivante : sachant l'effet de la masse (les petites grenouilles se déshydrateraient plus vite), l'habitat, le comportement et le moment du cycle circadien *auraient* un effet sensible. En milieu ouvert, la déshydratation *serait* plus forte (effet partiel proche de 0,075). Durant la nuit, la déshydratation *serait* moins importante (effet partiel proche de –0,075). Pour des modèles protégés de grenouille (i.e. inactive en refuge), la déshydratation *serait* moins prononcée (effet partiel proche de –0,0125) que des modèles exposés de grenouille (i.e. active).

Ces résultats souligneraient un peu plus l'importance de la diversité de l'environnement et notamment de l'importance de l'accès à un habitat boisé.

8.3.6 Projection de la répartition présente et future selon la modélisation corrélative

Parmi les 400 modèles à construire, 117 modèles présentaient un critère TSS inférieur à 0,7. Ainsi, 283 modèles ont été utilisés pour construire la modélisation d'ensemble. La variable indice de Martonne (Mar) contribue à presque un tiers (30,9 %). Elle est suivie par la quantité totale de neige (TotN) qui contribue à plus d'un cinquième (22,3%), puis par la pente (10,3 %) et l'humidité relative (9,5%). Les autres variables contribuent entre 2,8 (nombre de jours de pluie « NjP ») et 6,2 % (nombre de jours de gel « NjGel »).

Les scores TSS varient entre 0,992 et 0,993 indiquant que les 4 méthodes d'ensemble (moyenne, moyenne pondérée, médiane, committee averaging) sont « correctes ». La sensibilité – capacité à détecter les vraies présences parmi les présences est égale à 100 pour les quatre méthodes et la

spécificité – capacité à détecter les vraies absences parmi les absences est égale à 99,3 %. Les courbes de réponses sont similaires pour les méthodes moyenne, moyenne pondérée et « committee averaging ». Pour la méthode médiane, elles sont souvent d'équation y=1 sauf pour les variables « MoyHR » et « NjGel ». Ces courbes représentent la probabilité de présence en fonction du gradient de la variable étudiée. Elles indiquent que la probabilité de présence est plus importante dans diverses conditions : l'indice de Martonne est proche de 2,6, la quantité de neige tombée sur la période d'hivernation est de 8 à 30 centimètres, la pente est supérieure à 20°C et l'humidité relative moyenne est proche de 82 %. La présence de la Grenouille des Pyrénées semble également favorisée par un vent inférieur à 2km/h, un nombre de jours de gel inférieur à 50 et une à quatre nuits tropicales (Annexe 13).

Les projections pour « passé-présent » reflètent les points d'observation de l'espèce en indiquant sa présence dans la zone de la forêt d'Iraty et en vallée d'Aspe. La méthode coefficient de variation indique que les 283 modèles sont en accord (Annexe 14). Les projections futures indiquent toutes une perte d'habitat quasi totale selon les couples scénario RCP 4.5 – horizon moyen (perte nette de -92,2%) et RCP 8.5 – horizons lointain (perte nette de -95,15%). Sous les scénarios RCP 4.5 – horizon lointain et RCP 8.5 – horizon moyen, la même perte d'habitat est projetée mais un gain d'habitat au sud-est du département est également projeté (+43,3 % et +15,3%). Ce gain tamponne partiellement la perte ce qui aboutit à une perte nette de -55,5 % et -81,8 %. Sous les scénario RCP 2.6 et scénario 4.5 à l'horizon proche, les pertes sont minimales (34,4 % et 36,6%) et les gains relativement « importants » (28,7 % et 24,6%), notamment entre les deux patchs existants et au sud du département. Ces deux couples scénario-horizon sont les plus favorables. Enfin, les couples RCP 2.6 – horizon moyen, RCP 2.6 – horizon lointain et RCP 8.5 – horizon proche sont intermédiaires à ces deux « extrêmes » (Fig. 164, Fig. 165, Annexe 34).

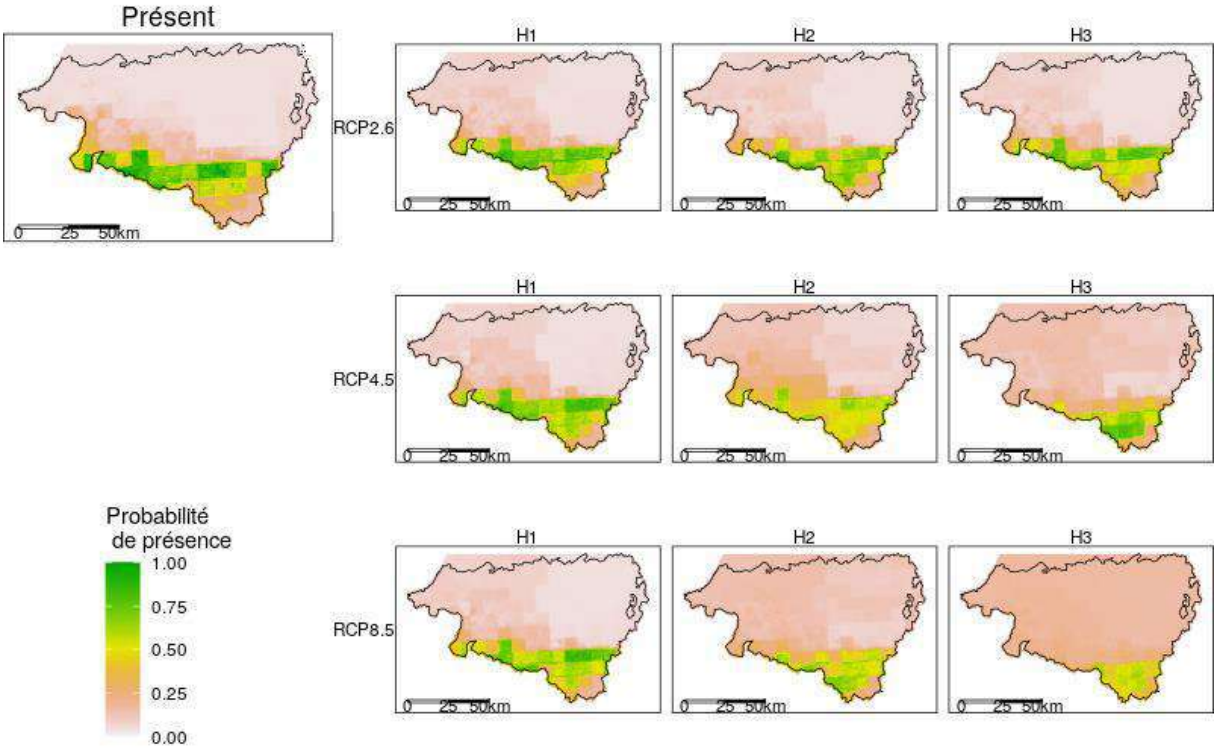


Fig. 164. Projection de la répartition de la Grenouille des Pyrénées en Pyrénées-Atlantiques selon la méthode moyenne pondérée, pour la période « passé-présent » et les horizons 2050, 2070 et 2100 sous différents scénarios de changement climatique.

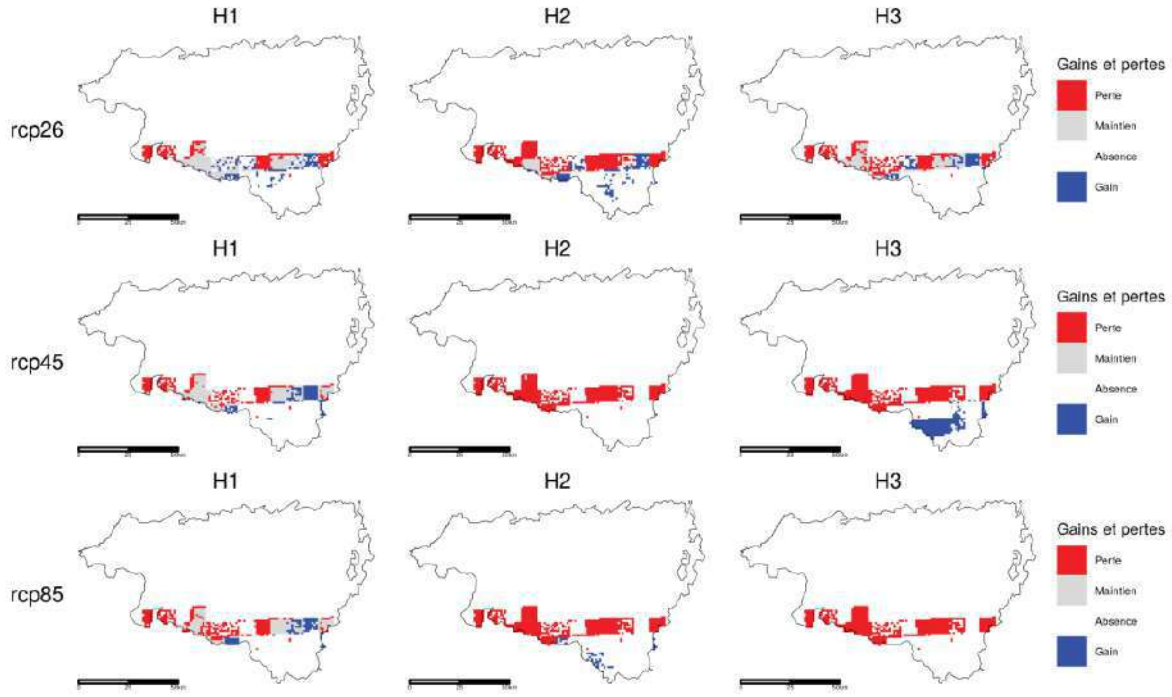


Fig. 165. Changements de la répartition de la Grenouille des Pyrénées en Pyrénées-Atlantiques selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain.

8.4 Discussion

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 le site historique de Leccumberry. Sur le site de Larrau, après deux années 2019 et 2020 sans reproduction, quelques têtards ont pu être dénombrés en 2021, attestant d'un retard des adultes. Le site d'Esterençuby maintien des effectifs à des niveaux importants, les plus élevés observés en France, mais les variations peuvent être importantes d'une année à l'autre. En vallée d'Aspe, le constat semble meilleur, avec des effectifs qui semblent se maintenir à un bon niveau d'année en année.

Pour la première fois, en déployant des expériences inédites d'écophysiologie *in situ*, la température optimale d'activité des têtards a pu être estimée dans une gamme comprise entre 13,1°C et 14,3°C. Cette gamme d'activités –autour de laquelle la performance thermique des têtards est supposée être la meilleure– a été confrontée aux conditions microclimatiques réelles telles qu'elles ont pu être mesurées, ici encore pour la première fois, de façon statistique sur 4 cycles de vie annuels complets (entre 2017 et 2021). Un important paradoxe a ainsi été révélé : les têtards de *Rana pyrenaica* sont des généralistes (d'un point de vue thermique) avec une largeur de performance écophysiologique très importante au vu de la gamme de température du milieu mais leur développement au stade de têtards s'effectue dans des eaux bien plus froides que les analyses écophysiologiques et comportementales l'indiqueraient *a priori*. En effet, les températures moyennes de l'eau au printemps restent inférieures à la température optimale estimée pour les têtards ce qui représente une possible marge adaptative de sécurité des populations face au changement climatique. Cette hypothèse est toutefois à nuancer selon les sites : les températures de la rivière en vallée d'Aspe, comparées à celles du massif d'Irati, sont toujours supérieure à 1°C et dépassent 2°C pendant la période de développement des têtards (2,07 °C en avril 2020 ; 2,11 °C en avril 2021 ; 2,16 °C en juin 2021). Sans ambigüité aucune, la marge thermique est donc plus importante à haute altitude ce qui confère, *de facto*, une plus grande vulnérabilité de la population de basse altitude en vallée d'Aspe.

Par ailleurs, le risque de déshydratation des grenouilles adultes a pu être quantifié de façon expérimentale *in situ*. Compte tenu de la très grande vulnérabilité de l'espèce, et l'impossibilité d'étudier les individus en laboratoire, des suivis originaux avec des modèles biomimétiques en agarose (considérés comme des 'avatars' de véritable grenouille) ont été mis en place sur le terrain. Le déploiement dans des conditions choisies a permis d'étudier de façon inédite sur des cycles de 24h la déshydratation théorique des adultes de différentes tailles en fonction de variables microclimatiques, de la saison, de l'habitat et du comportement. La visualisation statistique des intervalles de confiance obtenus par rééchantillonnage de type bootstrap non paramétrique (qui permet de visualiser l'intervalle de confiance comme une distribution d'échantillonnage graduelle) complétée par les premières analyses par modèles additifs généralisés hiérarchiques permettent de dégager des tendances assez claires: les taux de déshydratation horaire seraient supérieurs chez les grenouilles de petite taille (type *Rana pyrenaica* comparé à des grenouilles plus grosses présentes aussi sur les sites étudiés, comme *Rana temporaria*) et le fait qu'elles soient exposées (actives) le jour par opposition à la nuit, dans des habitats de type ouvert ou fermé aurait des conséquences fortes. De façon évidente, la déshydratation serait supérieure chez les grenouilles actives pendant le jour, s'aventurant ou vivant en milieu ouvert. 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 termes 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. 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 dans des habitats boisés ou modifie son comportement. De façon surprenante, la saison a un effet assez net : la déshydratation serait supérieure chez les grenouilles pendant l'hiver (qui correspond à la saison de reproduction). On pourrait donc s'attendre à ce que les effets des canicules hivernales (des canicules "précoces" en quelques sorte, un phénomène nouveau) soient par conséquent plus importants. Les résultats de l'analyse par modèles additifs généralisés hiérarchique (hGAM) confirment et affinent, en quantifiant les effets des facteurs de façon plus précise, les résultats des analyses de visualisation statistique de comparaison de moyennes et graphiques d'estimation avec intervalles de confiance. Dite en termes simples, la leçon est la suivante : sachant l'effet de la masse (les petites grenouilles se déshydrateraient plus vite), l'habitat, le comportement et le moment du cycle circadien *auraient* un effet sensible. En milieu ouvert, la déshydratation *serait* plus forte. Durant la nuit, la déshydratation *serait* moins importante. Pour des modèles protégés de grenouille (i.e. inactive en refuge), la déshydratation *serait* moins prononcée que des modèles exposés de grenouille (i.e. active).

Ces résultats souligneraient donc un peu plus l'importance de la diversité de l'environnement et notamment de l'importance de l'accès à un habitat boisé en matière de conservation et perspectives de gestion.

Sur le vaste territoire de la Nouvelle-Aquitaine, la Grenouille des Pyrénées subsiste en moins de 5 « noyaux » isolés les uns des autres et constitués actuellement d'une mosaïque de tâches d'habitats (ouverts et fermés) caractérisés par des gradients marqués en termes de thermie. Comme l'indiquent les suivis naturalistes et les expériences d'écophysiologie *in situ* relatées plus haut dans ce rapport, la thermie des eaux est un élément crucial conditionnant la survie locale des populations : si les têtards se développent à une température plus froide que leur optimum thermique estimée (constituant en cela une marge de manœuvre possible face au réchauffement des masses d'eau superficielles dont elles dépendent, surtout dans le massif d'Irati situé à plus haute altitude), la survie des adultes telle qu'elle peut être appréhendée au travers d'expériences indirectes de mesure de taux de déshydratation (un risque létal s'il est exacerbé par le changement climatique) serait conditionnée par le maintien d'une diversité d'habitats offrant la part belle aux surfaces boisées et d'une connectivité maximale entre tâches d'habitats.

Sur la base (indicative seulement !) des modélisations corrélatives établies à partir de la niche thermique estimée des adultes (elle-même établie à partir d'informations lacunaires basées sur la répartition actuelle, limitée en Nouvelle-Aquitaine à 5 sites) les projections pour le futur font état d'une diminution aggravée de la répartition (Mallard, 2020). Pour les couples scénarios-horizons les plus favorables (RCP 2.6 – horizon proche, moyen et lointain, RCP 4.5 et RCP 8.5 horizon proche), les modélisations futures suggèrent un gain d'habitat de 19,7 à 36,1% entre les deux patchs et pour certains une colonisation vers le sud des Pyrénées., Ce résultat semble contre-intuitif de prime abord, puisque les répartitions des espèces sont supposées se déplacer plutôt vers le nord. Cependant, comme indiqué par Enriquez-Urzelai *et al.* (2019) ce ne semble pas être le cas pour la Péninsule ibérique, et un déplacement vers le sud doit être interprété comme un déplacement vers les sommets, ce qui est cohérent avec les observations pour les autres amphibiens de la Péninsule ibérique. Ce gain ne compense pas la perte observée sur ces mêmes scénarios, estimée entre 34,5 et 77,1% ; le bilan net du changement d'aire de répartition reste négatif. Pour le scénario le plus pessimiste (RCP 8.5), ce bilan net atteint -95,2 % et suggère la quasi extinction de l'espèce en 2100 en Nouvelle-Aquitaine. Le mouvement modélisé de populations pour la Grenouille des Pyrénées en tant que conséquence directe du changement climatique, serait à nuancer (ou à explorer par modélisation impliquant adaptation et

interactions interspécifiques) car il paraît de façon intrigante moindre sur l'horizon moyen du scénario RCP 4.5 et lointain du scénarios RCP4.5 et RCP8.5 que sur les autres couples scénario–horizon.

Toutefois, il importe de rappeler que l'interprétation des sorties des modèles corrélatifs doit toujours se faire avec prudence car il y a de nombreuses sources d'incertitude – variables climatiques, techniques de modélisation, seuils permettant le passage de la probabilité de présence à la binarité présence–absence (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009). Il faut considérer que ces sorties de modèles restent des hypothèses probables mais en aucun cas une vérité en soi (HARRIS *et al.*, 2013 ; JARNEVICH *et al.*, 2015). Cette modélisation ne prend pas en compte les éventuels processus d'adaptation qui pourraient permettre la persistance des populations ni les processus importants de dispersion des individus. L'influence des interactions entre espèces (parasites, proies, prédateurs, compétiteurs) ne sont également pas pris en compte. Les aspects liés à la transférabilité aussi sont aussi importants à considérer (ZANINI *et al.*, 2009 ; WERKOWSKA *et al.*, 2016 ; MANZOOR *et al.*, 2018).

Certains traits de vie des amphibiens, comme la diversité du cycle de vie (avec stades œufs, larves et adultes occupant des micro-habitats différents) et l'étendue du cycle nycthéméral (activité nocturne importante, contrairement aux lézards), ne sont pas pris en compte dans la modélisation non plus. Un trait de vie caractéristique de la Grenouille des Pyrénées, à savoir l'utilisation stricte du milieu torrenticole au moment de sa reproduction, n'est pas intégré dans la modélisation car aucune des trois variables d'habitat renseignant la présence d'eau ou de zones humides n'a été retenue dans l'analyse pour les raisons discutées plus haut. Des questions restent d'ailleurs en suspens quant à la pertinence de certaines variables : l'humidité du milieu est-elle bien reflétée par l'indice d'aridité, les chutes de neiges et l'humidité relative qui font partie des quatre variables les plus importantes dans la modélisation (pour mémoire elles contribuent respectivement à 30,9 %, 22,3 % et 9,5 %). Les difficultés de modélisation de la répartition d'espèces d'amphibiens spécialisées, dans des habitats rares et éphémères, ont été rapportées récemment par Filer *et al.* (2020), et le challenge est encore plus grand quand l'espèce est endémique, comme l'est la Grenouille des Pyrénées. En outre, le faible nombre d'observations et la résolution de 1 km² ne facilitent pas l'interprétation des résultats ; il pourrait être pertinent de réaliser ces cartes à la résolution de 100 mètres sur les Pyrénées-Atlantiques uniquement, ce qui permettrait de conserver toute la variabilité de l'habitat (HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; KRITICOS & LERICHE, 2010) et d'identifier peut-être des liens plus forts entre la présence et les variables explicatives, notamment d'habitat. En termes de modélisation avancée, sur un autre plan, il faut explorer aussi l'intégration des données issues des sciences citoyennes pour conduire à une meilleure utilisation des modèles hybrides dans les processus de décision pour la conservation de la nature comme le proposent Matutini *et al.*(2021).

Cependant, le changement climatique n'est pas le seul forçage impactant le maintien de « micro-populations ». Les éléments empiriques obtenus à partir du suivi naturaliste indiquent que d'autres facteurs pourraient être à l'œuvre comme la compétition (voire l'exclusion compétitive) avec des espèces invasives, la survenue d'évènements extrêmes hydrauliques (par exemple les crues et l'aggravation de l'intermittence de l'écoulement) et le piétinement engendré par les activités de loisirs (canyoning notamment).

À l'échelle des « noyaux » de présence connus, plusieurs d'entre eux font face à un ensemble de menaces et de pressions aggravantes alors que certaines semblent plus préservées. Les deux « noyaux » de basse altitude en vallée d'Aspe (Aspe Est et Aspe Ouest) sont les plus vulnérables si l'on considère le facteur thermique uniquement car les têtards s'y développent à des températures plus proches de leur optimum, ce qui de facto réduit la marge de sécurité (encore large à plus haute altitude



dans le massif d'Irati). Toutefois, le « noyau » le plus à l'Ouest (Aspe Ouest) est facile d'accès et très fréquenté, notamment par les adeptes du canyoning, et il semble soumis à une augmentation de l'intensité et de la fréquence de l'intermittence de l'écoulement (non quantifié, et qui reste à évaluer dans le futur). Le « noyau Aspe Est » est plus éloigné du parking le plus proche, et difficile d'accès (uniquement par voie pédestre) ce qui lui conférerait, en apparence du moins, d'une meilleure protection. Dans le massif d'Irati, un « noyau » est quasiment vidé de sa population locale de *Rana pyrenaica*, alors qu'un autre est fortement impacté par des espèces invasives et qu'un autre est situé sur un site hautement fréquenté pour sa valeur paysagère et patrimoniale.

Les perspectives de conservation/gestion doivent prendre en compte le problème de l'isolement et une approche par bassin versant tenant compte des usages (professionnels et de loisirs). De même, l'importance du couvert forestier et d'une mosaïque paysagère permettant le déplacement des grenouilles adultes est une condition *sine qua non*.

En tenant compte de ces éléments, une première étape pourrait être la mise en protection totale (arrêtés de protection de biotope ?) du « noyau » le plus intact de la vallée d'Aspe.

8.5 Conclusion

L'influence négative des hivers chauds (durant lesquels apparaissent maintenant des « canicules » précoces « hivernales ») et des crues printanières semblent confirmer l'impact négatif du changement du climat sur les populations de Grenouille des Pyrénées, illustré par la baisse des effectifs observés sur certains sites. Les projections réalisées à partir des travaux de modélisation corrélative, qui reposent sur l'établissement de relations statistiques entre les répartitions actuelles des espèces et les variables climatiques pour projeter la répartition future d'une espèce dans le cadre d'un changement environnemental prévu, constituent un élément supplémentaire de l'impact négatif du changement climatique. Cet impact semble toutefois limité comparativement aux poids des menaces anthropiques qui pèsent sur l'espèce :

- Des pratiques forestières inadaptées peuvent avoir de lourdes conséquences sur certaines populations. À titre d'exemple, l'exploitation de la parcelle et le passage d'engins forestiers sur le site de Larrau a entrainé l'arrêt de la reproduction de l'espèce en 2019 et 2020. Les adultes ont probablement été tués ou ont déserté le site suite à l'exploitation. En 2021, l'espèce semble de retour avec à nouveau des têtards attestant d'une reproduction
- L'introduction massive de poissons (salmonidés à vocation piscicole) est sans aucun doute la cause majeure de disparition des populations de Grenouille des Pyrénées et des espèces associées (Calotriton des Pyrénées notamment). Toutes introductions piscicoles doivent aujourd'hui être impérativement stoppées dans les Pyrénées, sous peine de poursuivre l'extinction progressive des populations d'Amphibiens autochtones. Les deux sites présentant les densités les plus faibles de têtards de Grenouilles des Pyrénées sont les deux sites colonisés par la Truite et bénéficiant tous les ans de lâchers. Dans le même ordre d'idée, certaines actions du programme S.O.U.R.C.E, porté par la Fédération de Pêche des Pyrénées–Atlantiques et visant à instaurer « une dynamique de reconquêtes de ces petits cours d'eau » peuvent avoir à court terme des impacts très néfastes pour la faune autochtone des têtes de bassin, Grenouille des Pyrénées et Calotriton des Pyrénées en tête, en permettant l'accès à l'amont des ruisseaux aux poissons.

En Nouvelle-Aquitaine, la conservation de l'espèce est confrontée à un problème de taille : un isolement géographique en micropopulations fragmentées sans flux de gènes. Les travaux réalisés soulignent l'importance du couvert forestier comme « absorbeur » relatif du changement climatique (en contrôlant la thermie des eaux, en modérant certains extrêmes hydrauliques et en garantissant la diversité nécessaire pour les mécanismes thermohydrorégulateurs.

Face aux autres sources de déclin, il est recommandé la protection totale d'un site (Aspe Est) en vallée d'Aspe, un site déjà isolé et peu fréquenté, sans impacter trop les autres usages.





Partie IV. Les reptiles

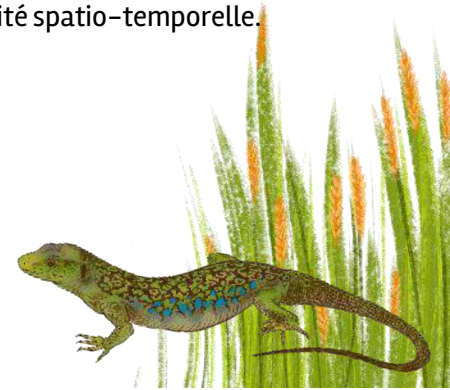


Chapitre 9. Importance des micro-habitats climatiques pour le maintien des espèces : Exemple de Timon lepidus (Daudin, 1802) - Lézard ocellé en milieu arrière dunaire

Auteurs : *Florèn Hugon, Maud Berroneau, Xavier Gautron,* ***Contributeurs :*** *Michaël Guillon, Frank D'Amico, Oscar Hadj-Bachir, Chloé Dugast, Mégane Chapelet, Maximilien Lavagna*

Résumé : L'écophysiologie du Lézard ocellé – espèce indicatrice du changement climatique en milieu dunaire littoral – est dépendante de nombreux facteurs abiotiques. Dans l'étude de l'impact du changement climatique sur l'activité biologique de ces lézards ectothermes, il est intéressant d'étudier leur répartition sur le littoral aquitain ainsi que leur rythme d'activité. Le suivi 2021 des populations de Lézard ocellé constitue la 5ème année d'observations. Ce chapitre présente les différents constats et apporte des pré-analyses des observations face aux conditions abiotiques. Le suivi des espèces permet aussi la construction de cartes de répartition. La modélisation corrélative de la répartition de l'espèce montre une expansion dans les terres, au Nord de la région et dans les Pyrénées-Atlantiques. Selon certains scénarios de changement climatique, les populations du littoral et de Dordogne pourraient se rejoindre. Cette approche apporte des premiers éléments sur la répartition future de l'espèce et invite à une réflexion autour de la gestion de l'habitat, notamment celui proximal au milieu dunaire. Parallèlement à cette approche, la modélisation mécanistique permet de calculer le temps d'activité de l'espèce sur différents sites au cours de plusieurs années. L'indice de persistance, défini à partir du temps d'activité total sur la période de reproduction rend compte de l'état de conservation des populations selon le temps d'activité calculé. La comparaison des temps d'activité et des indices de persistance démontre la variabilité intrasite, intersite et interannuelle. Ces résultats appuient l'intérêt de réaliser des études sur plusieurs années et plusieurs sites. Ils mettent en lumière l'importance de la variabilité spatiale de l'habitat qui offre différents microclimats. Leur utilisation permet aux individus de tamponner les effets du changement climatique en se déplaçant au sein de leur habitat. La modélisation du temps d'activité en fonction de la température journalière moyenne de l'air et de la variabilité journalière, explicitée par l'amplitude thermique, montre que le changement climatique conduit à une modification des rythmes d'activité. Les périodes d'activité sont plus courtes et décalées plus tôt et plus tard dans la journée. La hausse en moyenne et la hausse en variabilité agissent en synergie et réduisent d'autant plus le temps d'activité. Le modèle climatique utilisé, ALADIN 52, ne produit pas de simulations à résolution spatiale suffisamment petite pour calculer des projections du temps d'activité statistiquement fiables, sur différents horizons temporels et pour différents scénarios de changement climatique. L'utilisation d'autres sources de données pourrait permettre d'améliorer le modèle de projection afin d'obtenir une carte de répartition fondée sur le temps d'activité.

Mots-clés : changement climatique, écophysiologie, modèle de répartition d'espèce, modèle corrélatif, modèle d'occupation, modèle mécanistique, temps d'activité, variabilité spatio-temporelle.



9.1 Introduction

9.1.1 Présentation de l'espèce et des enjeux vis à vis du changement climatique

Le Lézard ocellé a été sélectionné comme reptile indicateur du changement climatique dans le cadre du programme les 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. C'est aussi une espèce ectotherme particulièrement sensible aux modifications thermiques de son environnement. Avec de faibles capacités de dispersion, cette espèce ne peut pas coloniser facilement d'autres milieux ce qui l'astreint à un secteur de quelques kilomètres sur le cordon dunaire (ARAÚJO *et al.*, 2006 ; HUEY *et al.*, 2012). Ces caractéristiques écologiques en font un parfait modèle pour étudier les capacités d'adaptation aux modifications des conditions abiotiques de l'habitat (RUGIERO *et al.*, 2013 ; KENNETH DODD JR, 2016).

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). Ses habitats sont aussi soumis à l'urbanisation croissante et au dérangement touristique (LE TREUT, 2013). Le suivi de cet indicateur doit permettre l'évaluation de la répartition du Lézard ocellé en lien avec le changement climatique, en prenant en compte, dans une des approches, l'écophysiologie thermique de l'espèce. Les hypothèses de l'impact du changement climatique sur le Lézard ocellé sont les suivantes :

- Mouvement de noyaux de populations et possibles extinctions locales suite à la disparition de stations remarquables,
- Mouvements de populations,
- Modification des rythmes d'activité selon les caractéristiques écophysiologiques thermiques.

Le Lézard ocellé, *Timon lepidus* (Daudin, 1802) est le plus grand lézard d'Europe. En Gironde, l'individu le plus imposant capturé mesurait 46 cm et pesait 164 grammes (BERRONEAU, 2012). Il arbore une robe jaune verdâtre voire noirâtre avec des ocelles bleues sur les flancs (BERRONEAU, 2015). Le Lézard ocellé hiverne d'octobre à mi-mars puis se reproduit d'avril à juin (MATEO, 2011 ; BERRONEAU, 2012). Les femelles pondent entre fin mai et mi-juillet 5 à 24 œufs qui écloront en septembre (BUSASK & VISNAW, 1989). L'espèce est classée "quasi menacée" sur la liste rouge nationale de l'UICN (IUCN, 2008) et en danger sur la liste régionale de la Nouvelle-Aquitaine (LE MOIGNE & JAILLOUX, 2013).

En France, le Lézard ocellé, reptile de zone tempérée à méditerranéenne est largement représenté, du littoral aquitain aux Alpes Maritimes, en passant par la Dordogne, le Languedoc-Roussillon ou encore les causses (ASTRUC *et al.*, 2018 ; RENET *et al.*, 2018). Dans le cadre du programme, il n'est suivi que sur le littoral aquitain. Il est principalement présent sur des milieux ouverts avec un recouvrement nul à faible tels que les pelouses calcicoles, les landes sèches, les bois clairs et les affleurements rocheux. Sur la côte atlantique, son habitat de prédilection est la dune grise, entre dune blanche non stabilisée et frange forestière. L'espèce apprécie particulièrement les milieux complexes qui lui procurent des abris et des zones d'insolation comme du branchage, des buissons, des cailloux (DORÉ *et al.*, 2011). Le Lézard ocellé ne fabrique pas son abri, il utilise 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 (DORÉ *et al.*, 2014). Les juvéniles peuvent également s'abriter dans des trous de criquets, de rongeurs. Les pistes allemandes, vestiges de la seconde guerre mondiale, présentes sur une grande partie du littoral girondin et landais, offrent aussi

de véritables lieux de vie, adaptés à la fois à l'insolation et au retrait en refuge. Tant ils sont attractifs, ces sites sont parfois colonisés par plusieurs individus mâles, alors même que ceux-ci sont territoriaux pendant la période de reproduction.

Le climat en littoral aquitain est plutôt méditerranéen, chaud et sec. La succession dune blanche – dune grise – massif forestier offre une grande diversité de niches écologiques et thermiques permettant aux 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 du domaine vital peuvent affecter l'activité individuelle et plus largement la dynamique des populations.

9.1.2 Suivi de l'occupation

L'analyse de l'occupation pour une espèce permet d'évaluer le pourcentage de sites occupés, de sites non-occupés et la dynamique d'occupation au cours du temps. Cette analyse requiert un suivi protocolé par réplication spatiale (plusieurs sites) et temporelles (plusieurs visites) (MACKENZIE *et al.*, 2003). La réplication permet de quantifier l'imperfection de la détection en estimant la probabilité de détection de l'espèce (MACKENZIE *et al.*, 2002). Pour cette raison, les termes détection – non détection sont préférés aux termes présence – absence pour qualifier les données, une donnée absente pouvant résulter d'une détection imparfaite. Afin d'estimer la dynamique d'occupation, soit les probabilités d'extinction et de colonisation, le suivi doit être réalisé sur plusieurs années (MACKENZIE *et al.*, 2003). Le suivi des sites permet d'obtenir des données de détection – non détection ou de comptage lorsque plusieurs individus sont observés. Les données de comptage permettent de réaliser des analyses d'abondance, plus complètes que les analyses d'occupation (ROYLE, 2004). Il est ainsi préférable de relever des données de comptage qui pourront être converties en données de détection – non détection, l'inverse n'étant pas vrai (ZIPKIN *et al.*, 2017). Lors des suivis, des covariables d'échantillonnage et de site peuvent aussi être relevées, elles permettront d'intégrer la variabilité spatiale et temporelle des suivis (ZIPKIN *et al.*, 2017 ; BÖTSCH *et al.*, 2019). Les covariables d'échantillonnage varient à chaque visite sur chaque site alors que les covariables de sites varient seulement entre les sites et sont considérées stables au cours de temps (MACKENZIE *et al.*, 2002 ; ROYLE, 2004).

9.1.3 Comprendre la répartition d'une espèce

La répartition d'une espèce correspond à la niche écologique réalisée, c'est-à-dire à la niche fondamentale réduite ou agrandie par les interactions inter-espèces. La niche fondamentale est un hypervolume à n-dimensions, chacune correspondant à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment (JORCIN & CHEYLAN, 2017 ; SOBERÓN & ARROYO-PEÑA, 2017). Les interactions entre espèces réduisent la niche fondamentale par les interactions compétitrices, prédatrices et les facteurs limitants ou l'agrandissent par les interactions bénéfiques telles que la symbiose ou le mutualisme (SOBERÓN & ARROYO-PEÑA, 2017 ; GVOŽDÍK, 2018). Ainsi, la niche réalisée est souvent incluse dans la niche fondamentale (SOBERÓN & ARROYO-PEÑA, 2017). La modélisation mécanistique explicite la niche fondamentale alors que la modélisation corrélative explicite la niche réalisée. En effet, les données d'occurrence offrent un aperçu de cette niche en intégrant de manière implicite les interactions entre espèces (KEARNEY *et al.*, 2009b ; FELDMEIER *et al.*, 2018).

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 robuste. 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). Les modèles mécanistiques expliquent la répartition de l'espèce selon les besoins clés de celle–ci (Kearney & Porter, 2009b ; Sinervo *et al.*, 2010). L'approche utilisée ici s'intéresse au temps d'activité pendant la période de la reproduction, définie des premières pontes jusqu'aux derniers accouplements (Arribas, 2009). L'activité est l'ensemble des comportements dynamiques, tels que la chasse et l'accouplement. Les individus peuvent être actifs seulement lorsque leur température corporelle est incluse dans la fenêtre thermique pour l'activité. Avec la hausse en moyenne et en variabilité des températures liée au changement climatique, les périodes d'activité pourraient s'écourter ce qui engendrerait une baisse du succès reproducteur. En ce sens, le temps d'activité est une variable mécanistique clé pour expliquer la répartition d'une espèce.

9.1.4 Problématiques

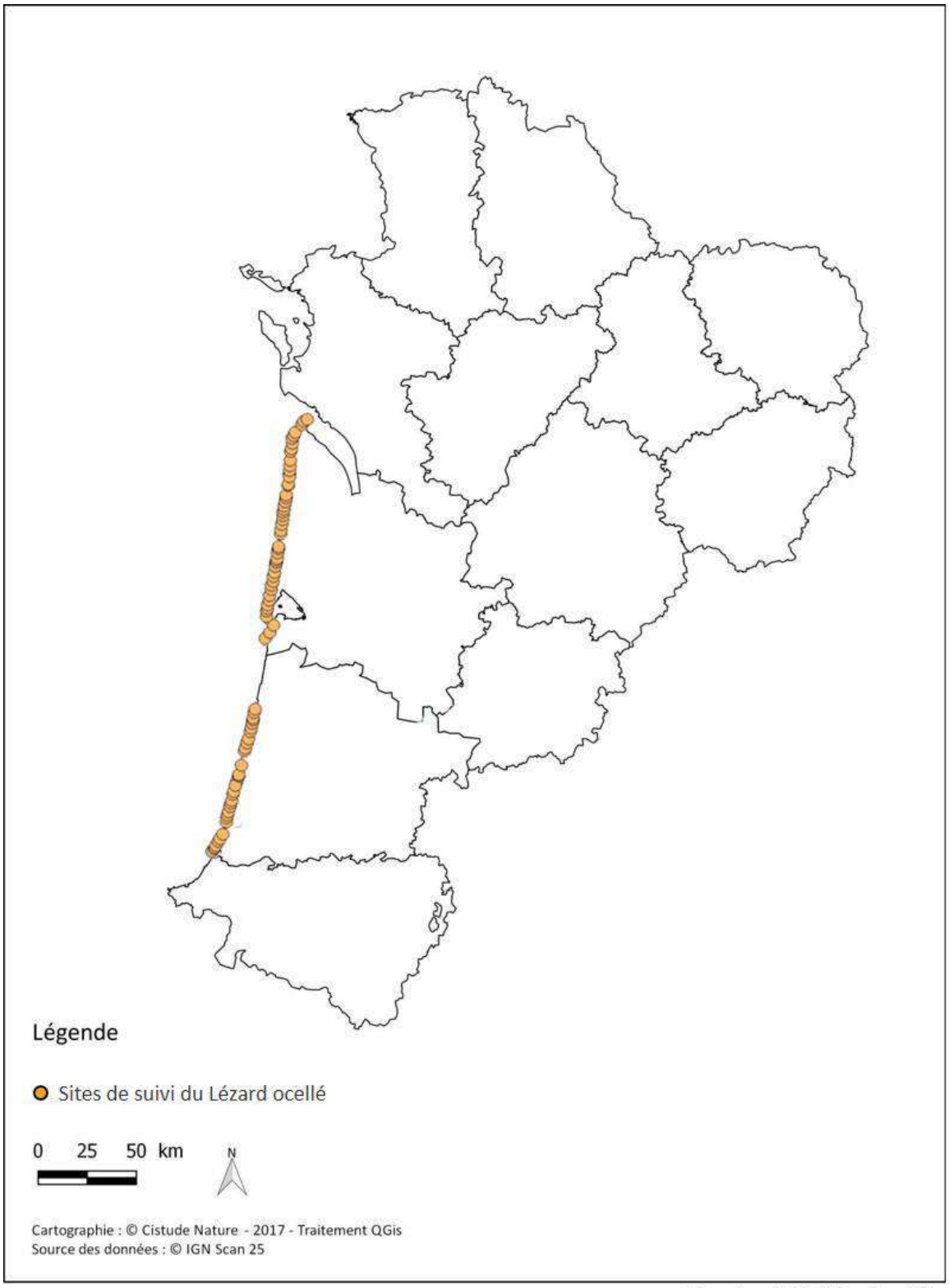
Ce chapitre souhaite répondre aux questions suivantes, quelles sont les variations d'occupation le long du littoral ? Quelle est la répartition actuelle et quelle sera la répartition future du Lézard ocellé en Nouvelle–Aquitaine selon la modélisation corrélative pour différents scénarios de changement climatique (RCP 2.6, 4.5 et 8.5) à différents horizons temporels (proche 2050, moyen 2070, lointain 2100) ? Comment le temps d'activité varie selon les sites d'étude et comment évoluera–t–il avec le changement climatique ?

Le changement climatique contraindrait de plus en plus l'habitat dunaire sans cesse soumis aux modifications du trait de côte. Sous l'hypothèse d'une possible dispersion, il serait attendu une colonisation d'autres habitats, plus à l'intérieur de la région. Dans un premier temps, les deux approches pour la modélisation de la répartition sont présentées, d'abord la modélisation corrélative puis la modélisation mécanistique. Dans un second temps, les suivis naturalistes et l'analyse des noyaux de populations et d'occupation est abordé. Les résultats des deux modélisations de la répartition sont ensuite mis en relation et discutés au travers des études de suivis.

9.2 Matériel et Méthodes

9.2.1 Sites d'étude

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, 2018a) (Fig. 166). Dans ce chapitre, le terme « site » équivaut à une « placette ». Pour le calcul du temps d'activité, les températures opérantes sont mesurées par des modèles biomimétiques déployés sur trois placettes, Tarnos, Contis et Carcans.



Sites de suivi du Lézard ocellé :
Situation géographique des sites d'étude en Nouvelle-Aquitaine

Fig. 166. Situation géographique des sites d'études validés pour le suivi Lézard ocellé en milieu littoral dunaire.

9.2.2 Matériel biologique

Le Lézard ocellé est un des plus grands lézards d'Europe, mesurant de 40 à 60 centimètres de la tête au bout de la queue et de 14 à 20 centimètres du museau au cloaque. Il arbore une robe jaune verdâtre, voire noirâtre, avec des ocelles bleus sur les flancs (BERRONEAU, 2015). Le dimorphisme sexuel est marqué, les mâles sont plus grands et leur tête est plus imposante (Fig. 167).

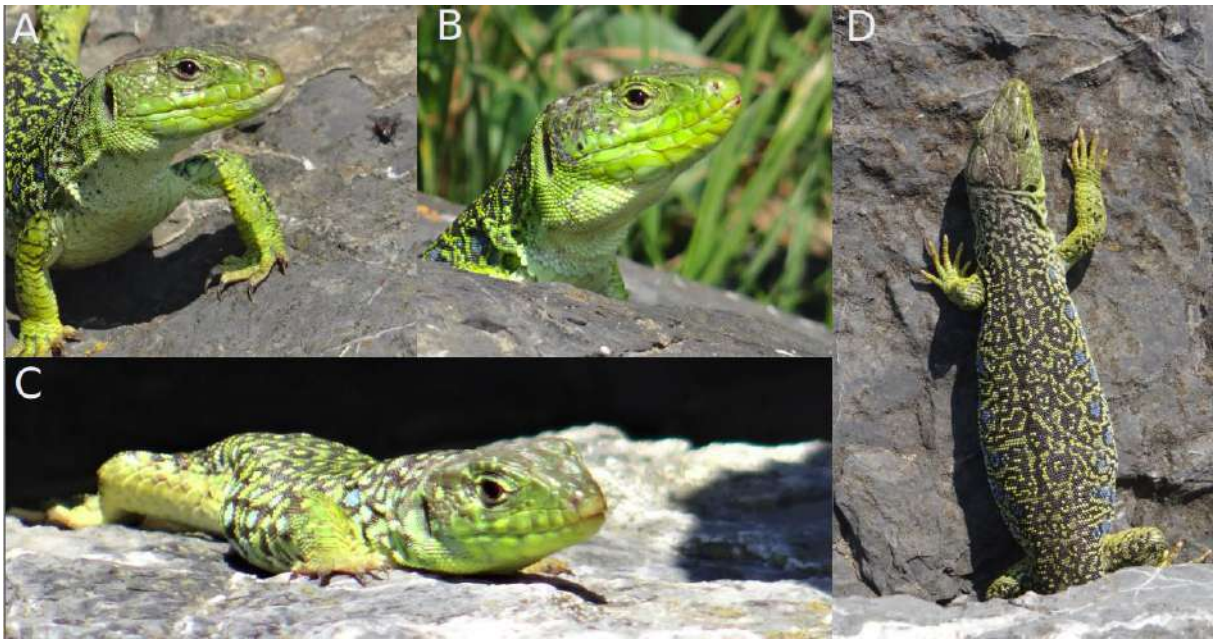


Fig. 167. Lézard ocellé femelle (A), mâle (B), juvénile (C) et femelle gravide (D). Nous notons facilement le dimorphisme sexuel au niveau de la tête (A, B). Crédit photographique : Florèn HUGON.

9.2.3 Données de présence

Pour la modélisation corrélative de la répartition, les points de présence résultent du suivi de l'occupation du Lézard ocellé par le programme, des données issues des programmes précédents et de la base de données GBIF. Les données du programme et des programmes précédents ont permis d'obtenir 1057 observations (SHF, ONCFS, Cistude Nature). La base de données GBIF pour la période 1991–2020 a conduit à l'obtention de 269 observations supplémentaires (GBIF, 2020). Pour éviter la pseudo-réplication des données, un seul point d'observation est sélectionné dans chaque maille (ASTRUC *et al.*, 2017 ; GUISAN *et al.*, 2017b ; LIANG *et al.*, 2018). La sélection d'une donnée par maille de 1 km a conduit à obtenir un jeu de données de 270 mailles occupées. Les mailles occupées sont représentées dans les cartes de modélisation de la répartition (voir partie résultats).

9.2.4 Variables environnementales

Les variables climatiques proviennent des simulations Aladin 52 CNRM 2014 téléchargées via le site de Météo France DRIAS (DRIAS, 2020) à partir desquelles des indices ont été calculés. Les données brutes sont relatives à une résolution de 8 km², redécoupée en mailles de 1km² et les valeurs temporelles sont des moyennes mensuelles calculées à partir de projections journalières. La référence du présent est définie de 1991 à 2020 et les horizons futurs sont définis comme suit : Horizon 1 (H1) =

2021–2050, Horizon 2 (H2) : 2051–2070 et Horizon 3 (H3) : 2071–2100. Ces horizons ont été déterminés d'après les recommandations de Météo–France qui préconise une durée de l'ordre de 30 ans afin de lisser les « bruits » inclus dans les valeurs des simulations climatiques (OUZEAU *et al.*, 2014). Les simulations dans la période dite du présent proviennent des données historiques 1991–2005 et des simulations sous le scénario RCP 8.5 de 2006 à 2020. Trois scénarios climatiques sont retenus. Le plus optimiste RCP 2.6 correspond à une stabilisation avant 2100 du taux de CO2 puis un retour au niveau actuel. Le scénario intermédiaire RCP 4.5, considéré comme le plus probable, est une augmentation continue au niveau de 4.5W/m² et le scénario le plus pessimiste RCP 8.5 est une augmentation continue à 8.5W/m² (IPCC, 2014b). Une première sélection des variables est basée sur les connaissances de biologie et d'écologie des espèces. Puis, un test de corrélation de Spearman est réalisé pour ne sélectionner que les variables dont les coefficients de corrélations sont inférieurs à 0,7 entre elles. Parmi les variables conservées, les modélisations permettent ensuite d'identifier quelles variables sont les plus explicatives de la répartition. Des variables relatives à l'habitat sont également utilisées. Pour le Lézard ocellé, présent sur des habitats ouverts ou semi–ouverts (BUSASK & VISNAW, 1989 ; ASTRUC *et al.*, 2018), les variables exposition et ombrage issues d'un modèle numérique de terrain à la résolution de 100 mètres ont été sélectionnées. Ces variables ont ensuite été recalculées à la résolution du kilomètre. Des variables d'occupation du sol calculées par le CESBIO (CESBIO, 2020) ont aussi été prises en compte, les pourcentages en taux d'occupation urbain, cultures, prairies, forêts, pelouses et dunes.

9.2.5 Modélisation corrélative de la répartition avec le package Biomod2

Les analyses ont été conduites sous R avec le package BIOMOD2 (GUISAN *et al.*, 2017b ; THUILLER *et al.*, 2020). Facile d'utilisation, il permet de sélectionner les variables selon leur importance, i.e. leur pouvoir explicatif, et les méthodes selon les courbes de réponses des variables, puis de projeter les répartitions au présent et au futur selon différents scénarios (CEIA–HASSE *et al.*, 2014). Des modélisations d'ensemble ont été obtenues à partir de 400 modèles, construits selon différentes méthodes statistiques (GAM, GLM, MARS, FDA), différents jeux de pseudo–absence (10 jeux différents) et différents découpages entre le jeu d'apprentissage et le jeu d'évaluation (10 découpages). Les modèles ont été évalués selon le critère TSS – True Skill Statistic (LYONS & KOZAK, 2020), un modèle est considéré « bon » si le critère est supérieur à 0,7 (GUISAN *et al.*, 2017b ; FOURCADE *et al.*, 2018). Les comparaisons de la projection « présent » et des projections futures aux différents horizons et scénarios permettent d'évaluer le changement d'aire de répartition en calculant les pourcentages de gain et de perte d'habitat. La méthodologie est détaillée dans le chapitre 2 de la thèse de Florèn HUGON (HUGON, 2021).

9.2.6 Temps d'activité et persistance associée

→ Détermination des seuils thermiques pour l'activité

Les seuils thermiques pour l'activité ont été déterminés à partir de la mesure des températures corporelles d'individus observés *in natura.* Lorsqu'un individu est observé, l'observateur prend 5 mesures sur le corps du lézard ou sur le substrat immédiatement après sa fuite, en faisant l'hypothèse que la température du substrat est égale à la température corporelle de l'individu. Ce protocole a été réalisé sur 44 individus. Seuls des comportements d'insolation ont été observés, ce qui n'est pas un comportement actif (FERRI–YÁÑEZ, 2007). Ainsi, nous ne pouvons pas considérer VTmin et VTmax comme les minimums et maximums des températures corporelles moyennes observées comme

réalisées dans Gunderson et Leal 2015. La littérature concernant ces températures est limitée, les températures corporelles d'individus actifs varieraient entre 21,1 et 34,5°C (Visnaw & Busack, 1989), la température préférée serait proche de 31,6 ± 1,5°C (Fei *et al.*, 2008) ou encore la température d'activité serait égale à 29,8°C (Ferri-Yáñez, 2007). Selon ces éléments et l'avis des naturalistes, nous avons déterminé VTmin et VTmax comme les quantiles 10% et 90% de la distribution, soit VTmin = 21,5°C et VTmax = 37,7°C.

→ Calcul des séries de temps d'activité et étude de la variabilité spatio-temporelle

Les séries de températures opérantes sont mesurées sur la période de reproduction de l'espèce, définie du 04 avril au 29 juin. Les enregistrements ont été réalisés en 2019 sur les sites de Carcans et Contis et de 2015 à 2017 sur le site de Tarnos. La fréquence d'enregistrement est de 15 minutes ce qui permet le calcul du temps d'activité à 15 minutes près. Pour chaque donnée de température opérante, nous définissons si l'individu est actif ou pas selon que la température opérante est incluse dans la fenêtre de tolérance thermique pour l'activité, bornée par VTmin et VTmax (Hugon *et al.,* 2020 in Mallard, 2020). Cette méthode permet de calculer une série de temps d'activité journalier sur la période de la reproduction, associée à chaque série de températures opérantes. Pour étudier la variabilité spatiale du temps d'activité journalier selon les sites, les séries de temps d'activité de Contis et Carcans sont comparées. Le déploiement sur une localité sable et une localité herbe en 2015 sur le site de Tarnos permet d'étudier la variabilité spatiale au sein du site. Pour étudier la variabilité temporelle, les séries de temps d'activité journalier de Tarnos sont comparées entre 2015, 2016, 2017 et 2018. Sachant que les distributions des temps d'activité journaliers n'étaient pas gaussiennes et que les valeurs des séries temporelles ont été obtenues pour les mêmes jours pour les deux séries comparées, nous avons réalisé des tests bilatéraux des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés.

→ Indice de persistance pour évaluer l'état de conservation des populations

Afin d'évaluer l'état de conservation des populations au travers de l'activité de l'espèce, les temps d'activité journaliers sont sommés pour obtenir le temps d'activité total au cours de la période de reproduction (HaTot). Celui-ci est comparé à un seuil de temps d'activité minimal pour assurer la pérennité de la population (Tpersist). Ce seuil est déterminé en croisant les données issues de la bibliographie, les avis des experts naturalistes et les observations sur le terrain. Ainsi, pour le Lézard ocellé, Tpersist a été défini comme égal à 522 heures, soit une moyenne de 6h d'activité par jour pendant les 87 jours de la période de reproduction. Le rapport de HaTot sur Tpersist représente l'indice de persistance, noté PI. Si celui-ci est supérieur à 1, il indique que la population se maintient. S'il est en dessous, il indique une probabilité d'extinction non nulle (Hugon *et al.,* 2020 in Mallard, 2020). Comme les séries de temps d'activité, la variabilité spatio-temporelle de cet indice est également abordée (Hugon (2021), Chapitre 4).

9.2.7 Effet du changement climatique sur l'activité et la répartition

→ Le temps d'activité, une variable discrétisée par son calcul

Le temps d'activité est une variable continue. Cependant, la méthode de calcul utilisée discrétise cette variable, car elle est calculée comme la somme de courtes périodes de temps sur lesquelles la température permet l'activité. De plus, le temps d'activité peut être nul au cours de certaines journées. Afin de mieux gérer les valeurs nulles et d'utiliser des approches de modélisation connues, le temps d'activité a été transformé en variable de comptage de demi-heure. Ainsi, un temps d'activité de 4,75h a été comptabilisé comme 9 demi-heures d'activité. Les temps réels de 15 minutes ont été considérés

comme égaux à une demi-heure afin d'obtenir une valeur strictement positive les jours où il y a eu de l'activité.

→ Quelles variables météorologiques expliquent le temps d'activité ?

Différents travaux ont souligné le rôle de la variabilité thermique pour expliquer les performances thermiques des espèces, parfois en interaction avec la moyenne des températures (Bozinovic *et al.*, 2011 ; Vasseur *et al.*, 2014 ; Evans *et al.*, 2015). D'autres travaux indiquent que l'humidité relative explique également les performances des espèces (Rozen-Rechels *et al.*, 2019). Ainsi, pour comprendre les effets du changement climatique sur le temps d'activité, et donc sur la répartition du Lézard ocellé, le temps d'activité journalier est modélisé en fonction de la température moyenne de l'air (T), de l'amplitude thermique (Ta), écart entre la température maximale et la température minimale qui rend compte de la variabilité des températures au cours de la journée, de l'humidité relative moyenne de l'air (HR) et des interactions température moyenne – amplitude thermique et température moyenne – humidité relative moyenne.

→ Deux modélisations pour deux objectifs distincts

Deux modélisations sont réalisées. Les mêmes variables explicatives sont testées mais leur source différente pour répondre à deux objectifs bien distincts (Maris *et al.*, 2018). La modélisation observationnelle a pour objectif d'expliquer le temps d'activité localement. Les variables météorologiques explicatives sont issues des enregistrements des stations météorologiques déployées sur chaque site d'étude. Ici, un modèle est construit pour le site de Tarnos et un autre pour le site de Contis. Cette approche porte une précision locale. Ainsi, l'utilisation de ces modèles pour des projections sur une aire plus importante n'est pas appropriée. Si tel est le cas, les projections obtenues sont erronées (Maris *et al.*, 2018 ; Yates *et al.*, 2018). La modélisation adaptée pour produire des projections est la modélisation dite anticipative. Les variables explicatives sont cette fois ci issues des simulations d'un modèle climatique. Pour projeter la variable à expliquer sur des horizons futurs, le lien statistique construit sera utilisé en utilisant les simulations de ce même modèle comme source des variables explicatives. Ici, les simulations sont issues du modèle ALADIN 52 de Météo-France.

→ Approche statistique

Une approche en deux parties a été mise en œuvre, en utilisant des modèles additifs généralisés (GAM) dans chaque partie. La première partie modélise la probabilité d'être actif. Les données strictement supérieures à 0 sont transformées en 1 et une distribution binomiale est utilisée. La seconde partie modélise le temps d'activité sachant qu'il y a eu de l'activité au cours de la journée. Seules les données strictement positives sont utilisées. Sachant la sur-dispersion des données (testée avec la fonction *overdisp* du package *overdisp,* Freitas-Souza et al. 2020), la distribution négative binomiale est choisie plutôt que la distribution de poisson. Le modèle complet est d'abord construit (Équation 1) pour chaque partie, puis les termes non significatifs sont retirés un à un dans l'ordre des p-valeurs décroissantes. Le modèle était sélectionné et conservé dès lors que toutes les p-valeurs étaient inférieures à 0,05.

Équation 1 : $y_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(HR_i) + f(T_i, Ta_i) + f(T_i, HR_i) + \varepsilon_i$



9.2.8 Suivi sur le long terme des effets du changement climatique sur les populations

→ Prospections des placettes et méthodes de comptage

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) (LOURDAIS & MIAUD, 2016) permet une estimation fine de la présence ou de l'abondance du Lézard ocellé. Cette occupation 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 après 10h 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 totale de 20 minutes, scindée en deux périodes de 10 minutes (MALLARD, 2017b):

Observant 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'observer la placette sur différents angles.

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 (Fig. 168).



Fig. 168. Trace d'adulte de Lézard ocellé (à gauche) ; mues (au centre) ; fèces (à droite). Crédits photo : Maud Berroneau et Oscar Hadj-Bachir

L'observateur remplit deux fiches de terrain. Sur la première, les caractéristiques de la placette, soit les covariables de sites sont notées : le nom de la placette, le faciès, le taux de recouvrement, le nombre d'abris et les zones de thermorégulation potentielles (MALLARD, 2017b). Ces covariables sont considérées stables au cours de la saison et selon les différentes années de suivi. Sur la seconde, les variables de détection et de comptage sont notées ainsi que les covariables d'échantillonnage, la période de prospection (date, horaire), les observations indirectes, les conditions climatiques (nébulosité, température, humidité, vent) et les observations d'autres espèces (MALLARD, 2017b). Les covariables d'échantillonnage permettent de mieux modéliser la probabilité de détection, elles diffèrent à chaque visite.

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. À l'intérieur du tableau, le système binaire est utilisé, 1 indique la détection de l'espèce et 0 indique sa non-détection, les observations directes et indirectes sont utilisées. L'occupation est analysée d'abord sur les données 2021 en uni-saison puis sur les données 2017-2018-2019-2020-2021 en multi-saison, en ne prenant que les placettes qui n'ont pas été déplacées (60 placettes). Toutes les analyses sont réalisées avec le package *unmarked* sous R.

Le modèle sur les données de 2021 est réalisé en prenant en compte trois covariables d'échantillonnage, le vent, la nébulosité et la température et l'humidité de l'air ; et des covariables de sites relatives aux gîtes potentiels : nombre de terriers de lapins, de trous de rongeurs et de pins halomorphosés, et relatives aux sites d'insolation : nombre de structures en béton, pierre, dalle et couverture des différentes strates végétatives. Afin de simplifier la modélisation, seuls les effets additifs entre les covariables ont été testé. 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. Le meilleur modèle sélectionné sur AIC et sur les tests d'ajustement est 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 quatre années de suivi. Concernant les covariables de site, ce sont les mêmes que dans le modèle uni-saison ; elles sont considérées fixes entre les saisons, la moyenne de celles obtenues en 2019 et 2020 est retenue 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.



9.3 Résultats

9.3.1 Projection de la répartition « présent » et future à partir de la modélisation corrélative

→ Identification des variables explicatives

Parmi les 400 modèles à construire, 2 modèles GAM n'ont pas été construits et 11 autres modèles présentaient un critère TSS inférieur à 0,7. Ainsi, 387 modèles ont été utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les variables dunes, rayonnement moyen (MoyR) et pelouse sont celles qui contribuent le plus, respectivement 20,3%, 17,1% et 13,9%. La variable extrême chaud de la température minimale (ExCTmin) et l'indice de Martonne (Mar) contribuent aussi à plus de 10%. Les autres variables – cultures, moyenne de l'humidité relative (MoyHR), moyenne de la vitesse du vent (MoyV), nombre de jours de pluie (NjP) et rayonnement total (TotR) contribuent de 4,0% à 7,2% (Fig. 169).

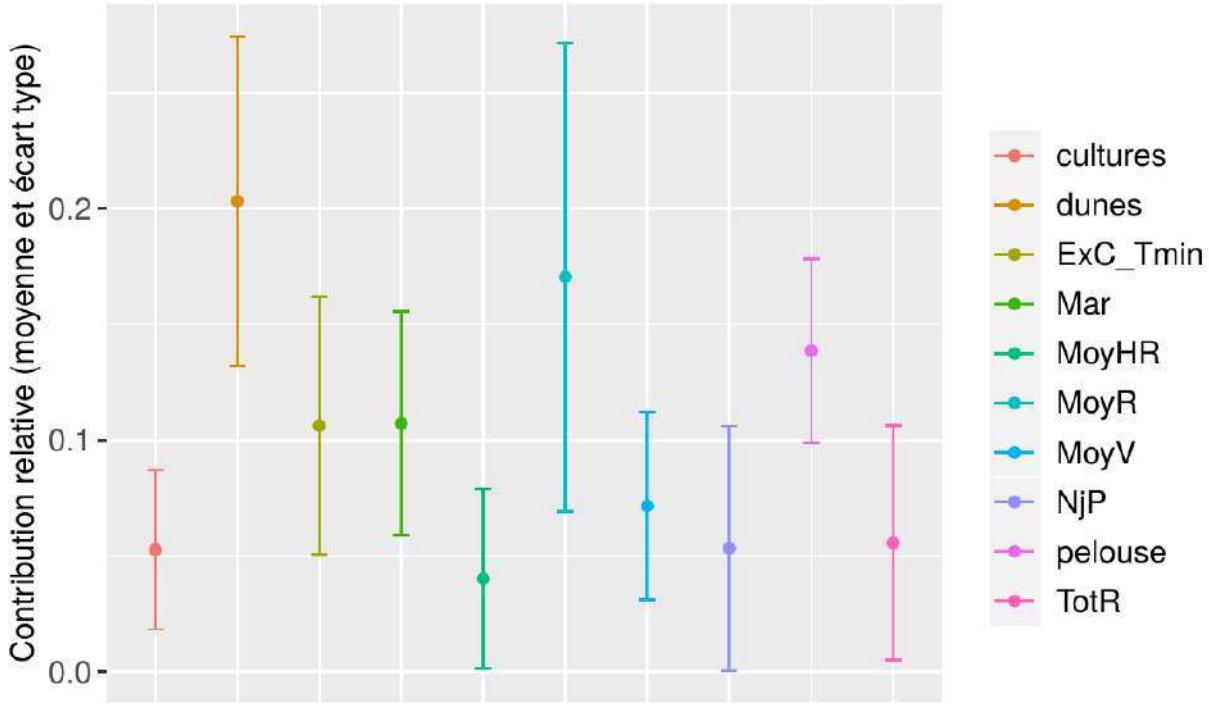


Fig. 169. Contribution relative des 10 variables explicatives de la répartition du Lézard ocellé moyennée sur les 387 modèles retenus pour la modélisation d'ensemble

→ Projection de la répartition à partir des modèles d'ensemble

« Les scores TSS de la modélisation d'ensemble varient entre 0,851 et 0,857 indiquant que les quatre méthodes – moyenne, médiane, committee averaging, moyenne pondérée – sont « correctes ». La sensibilité et la spécificité sont presque toujours supérieures à 90%. Les courbes de réponse sont cohérentes selon les quatre méthodes. La présence de surface dunaire à hauteur de 5% minimum et celle de pelouse entre 10 et 50% est favorable à la présence de l'espèce. La présence est également favorisée par un extrême chaud de la température minimale supérieur à 15°C et un indice d'aridité entre 1,5 et 2. La probabilité de présence augmente avec le rayonnement moyen et le rayonnement total et diminue avec la hausse du pourcentage de cultures. Au-delà de 130 jours de pluie sur l'année, la probabilité de présence de l'espèce diminue. Enfin, l'humidité relative moyenne ne semble pas influencer la présence de l'espèce (Fig. 170) (HUGON, 2021) ».

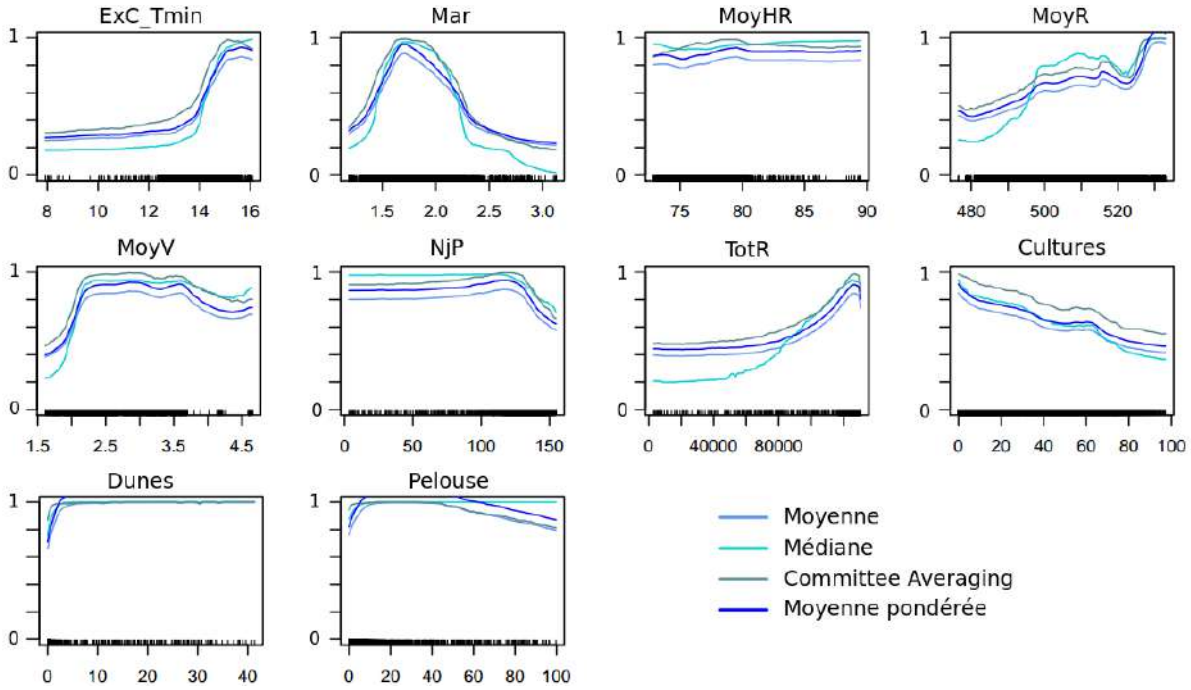


Fig. 170. Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble selon les méthodes moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée.

Les projections pour la période « passé-présent » reflètent les points d'observation de l'espèce en indiquant sa présence sur le littoral de Tarnos à l'Ile d'Oléron et en Dordogne. La méthode coefficient de variation indique que les projections futures des 387 modèles sont similaires, en particulier sur les zones de présence où le coefficient est inférieur à 0,1 (Annexe 15). Selon la méthode moyenne pondérée, les projections suggèrent un déplacement progressif des populations du littoral vers l'intérieur des terres (tous les scénarios à l'horizon proche et le scénario RCP 2.6 à tous les horizons) et de celles de Dordogne vers le centre et le nord de la région (scénarios RCP 4.5 et 8.5 – horizons moyen et lointain) (Fig. 171). Par rapport à la surface de l'habitat sur la période « passé-présent », il y aurait des gains de 160 à 770% et des pertes de 1 à 38%. Les projections obtenues sous le scénario 4.5 à l'horizon lointain et sous le scénario 8.5 aux horizons moyen et lointain indiquent la colonisation progressive des Pyrénées-Atlantiques et du nord-est de la région (Corrèze, Creuse et Haute-Vienne). Les gains pour ces conditions sont les plus élevés, respectivement de 590,4%, 521,0% et 767,1% (Fig. 172) (Hugon, 2021) » (Annexe 34).

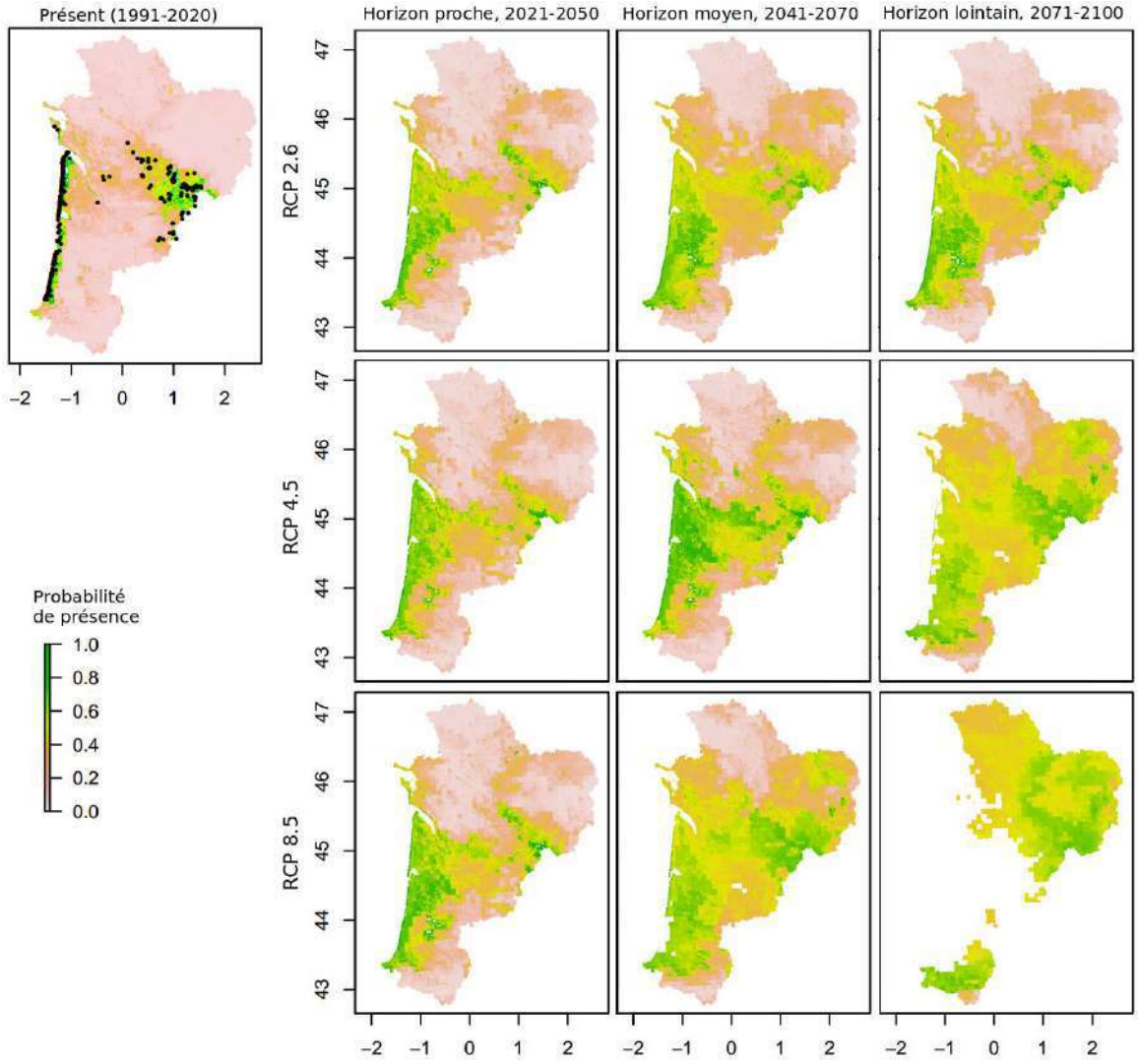


Fig. 171. Projection de la répartition du Lézard ocellé selon la méthode moyenne pondérée, pour la période « passé-présent » et les horizons 2050, 2070 et 2100 sous différents scénarios de changement climatique.

Pour le scénario RCP 8.5 aux horizons moyen et lointain, les probabilités de présence ne sont pas estimées sur une certaine zone, de même pour le scénario RCP 4.5 à l'horizon lointain sur le littoral. Ceci résulte d'un artefact du modèle que nous n'avons pas réussi à gérer.

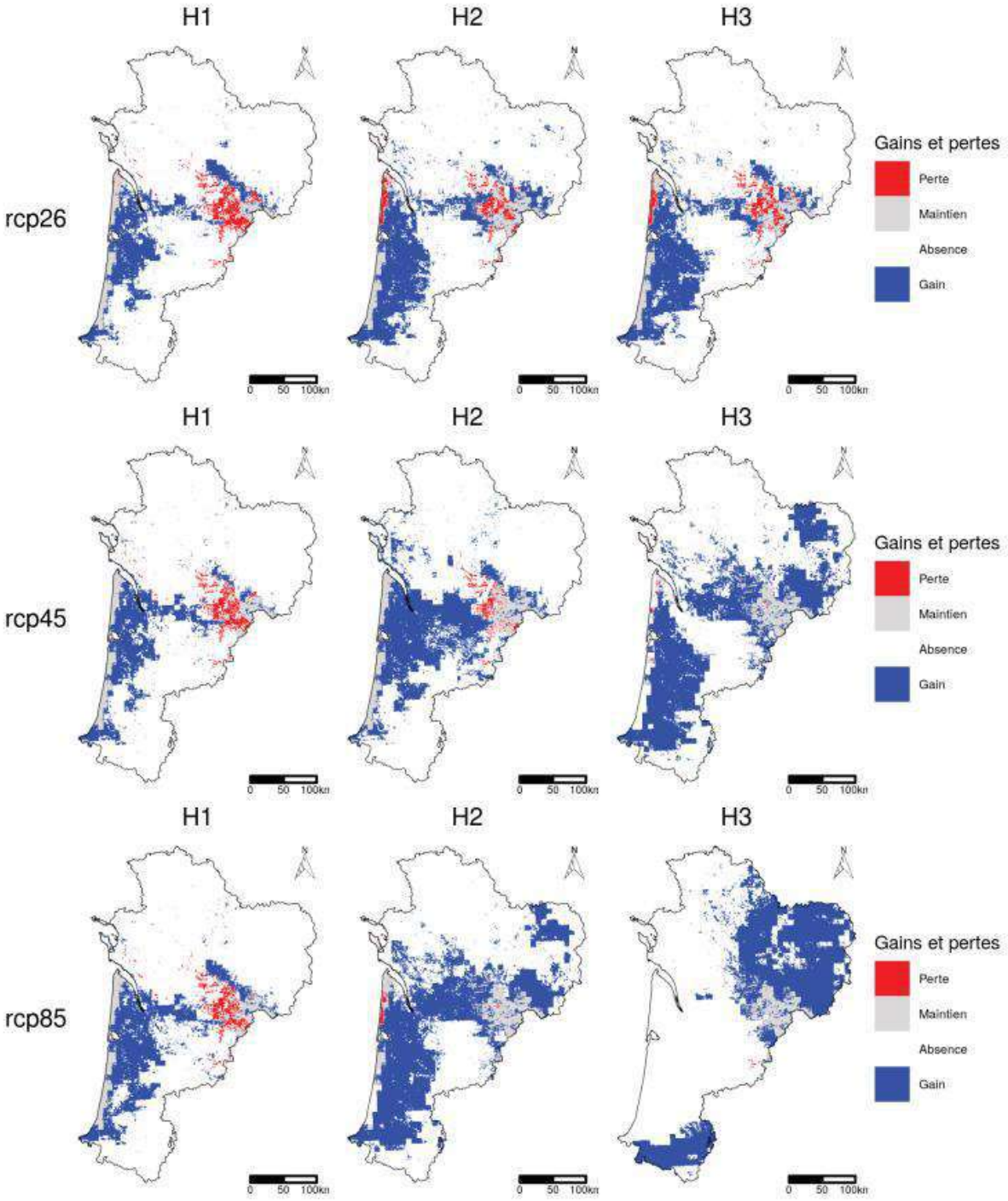


Fig. 172. Changements de la répartition du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine, selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain.

Pour le scénario RCP 8.5 aux horizons moyen et lointain, les probabilités de présence ne sont pas estimées sur une certaine zone, de même pour le scénario RCP 4.5 à l'horizon lointain sur le littoral.

9.3.2 Variabilité du temps d'activité et de l'indice de persistance

Au sein du site de Tarnos, il y a une différence significative du temps d'activité journalier entre la localité sable et la localité herbe (Test de Wilcoxon, p-valeur = 1,67x10-3). Sur la localité sable, le temps d'activité est supérieur de 0,75h [0,25h ; 1,38h]. Les indices de persistance rendent compte également de cette différence. Celui de la localité sable est supérieur à 1 (PI=0,120) alors que celui de la localité herbe est inférieur à 1 (PI=0,951), suggérant une probabilité d'extinction non nulle si l'espèce vivait dans un milieu herbeux. Entre les sites de Contis et Carcans, il n'y a pas de différence significative entre les temps d'activité journaliers (Test de Wilcoxon, p-valeur = 0,0788) bien que la différence de temps d'activité soit de 0,75h [0,00h ; 1,38h]. Les temps d'activité sont associés à des indices de persistance supérieurs à 1 (Contis : PI=1,136, Carcans : PI=1,027) ce qui corrobore avec l'attendu.

Des différences significatives sont observées sur certaines années, entre 2015 et 2016 (Test de Wilcoxon, p-valeur = 0,0182) et entre 2016 et 2017 (p-valeur = 0,0278). L'année 2016 présente des temps d'activité journaliers inférieurs de 1,25h à ceux des années 2015 et 2017, soit plus d'un cinquième du temps d'activité journalier moyen, égal à 6h. L'indice de persistance associé à cette année est inférieur à 1 (PI=0,911) alors que ceux de 2015 et 2017 sont supérieurs à 1 (respectivement, PI=1,120 et PI=1,135). Bien que les p-valeurs des autres tests ne soient pas significatives, les différences de temps d'activité restent importantes entre les années 2015 et 2018 (différence de 0,87h en faveur de 2015) et entre les années 2017 et 2018 (différence de 0,75h en faveur de 2017). L'année 2018, comme l'année 2016, est associée à un indice de persistance traduisant une probabilité d'extinction non nulle. En moyenne sur les 4 années, l'indice de persistance est supérieur à 1 avec une variation de 11,1 % selon les années. Cela traduit la possibilité qu'une année défavorable soit compensée par une ou des années favorables.

9.3.3 Expliquer le temps d'activité en fonction des paramètres météorologiques

Sur le site de Contis, les variables explicatives n'expliquent que 28,2 % de la variance du temps d'activité (déviance expliquée = 28,2%) ce qui indique que les résultats obtenus ne sont pas statistiquement robustes. Pour le site de Tarnos, la modélisation est statistiquement soutenue par un pourcentage de déviance expliqué égal à 77,0 %. Les individus seraient actifs les journées où la température moyenne est supérieure à 14°C, l'amplitude thermique supérieure à 5°C et l'humidité relative supérieure à 68 %. Bien que peu explicatif, le modèle sur le site de Contis indique également que la probabilité d'activité serait proche de 1 lorsque les températures moyennes sont supérieures à 14°C.

Concernant le temps d'activité sachant qu'il est positif, les deux modèles montrent que le temps d'activité journalier atteint 9h pour des journées où la température moyenne est proche de 18°C ou l'amplitude thermique proche de 14°C. Sur le site de Tarnos, le temps d'activité atteindrait 11h lorsque la température moyenne est égale à 22°C. L'interaction de la moyenne et de la variabilité des températures indique que le temps d'activité est plus important sur des journées fraîches et variables (T<13°C et Ta>16°C sur Contis, T<16°C et Ta>9°C sur Tarnos) ou chaudes et peu variables (T>18°C et Ta<6°C sur Tarnos) (Fig. 173).



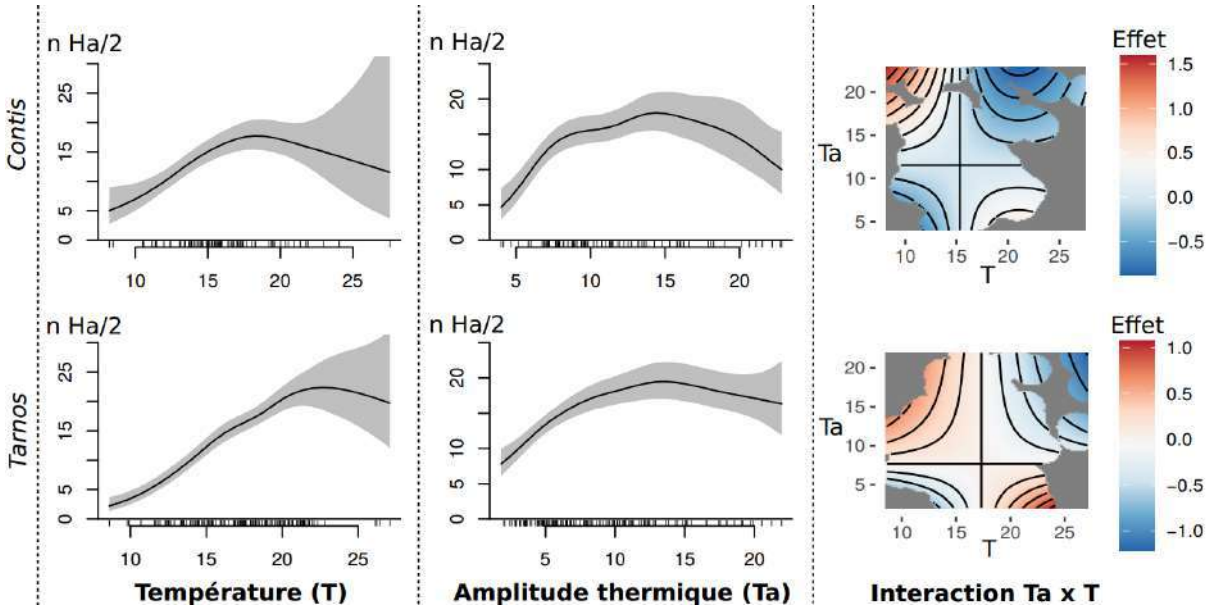


Fig. 173. Modélisation observationnelle du temps d'activité sachant qu'il est positif sur les sites de Contis et Tarnos. Le temps d'activité est exprimé en nombre de demi-heures (n Ha/2)

9.3.4 Projection du temps d'activité dans le contexte du changement climatique

Les modèles obtenus pour la probabilité d'activité et pour le temps d'activité présentent des déviances expliquées très faibles, égales à 4,48 % et 8,06 %. Sachant le faible pouvoir explicatif des modèles, les hypothèses émises ci-après sont probablement erronées. Les résultats obtenus indiquent que la probabilité d'activité serait supérieure à 0,9 lorsque la température moyenne est supérieure à 15°C ou l'humidité relative supérieure à 80 %. Le temps d'activité du Lézard ocellé augmenterait avec la température moyenne jusqu'à atteindre un plateau de 7,5h pour des températures supérieures à 18°C.

À titre exploratoire, bien que le modèle ne soit pas statistiquement correct, il a quand même été utilisé pour calculer les temps d'activité pour la période présent 1991-2020 sur toute la Nouvelle Aquitaine. Les temps journaliers ont été sommés sur la période de reproduction pour obtenir le temps d'activité total puis cette valeur a été comparée au seuil de persistance. L'indice de persistance borné à 1 représente la probabilité de présence de l'espèce. Une carte de répartition est obtenue en moyennant les 30 valeurs de l'indice (Fig. 174). Comme attendu sachant le pouvoir non explicatif du modèle, cette carte ne distingue pas les zones d'habitat favorables et défavorables.

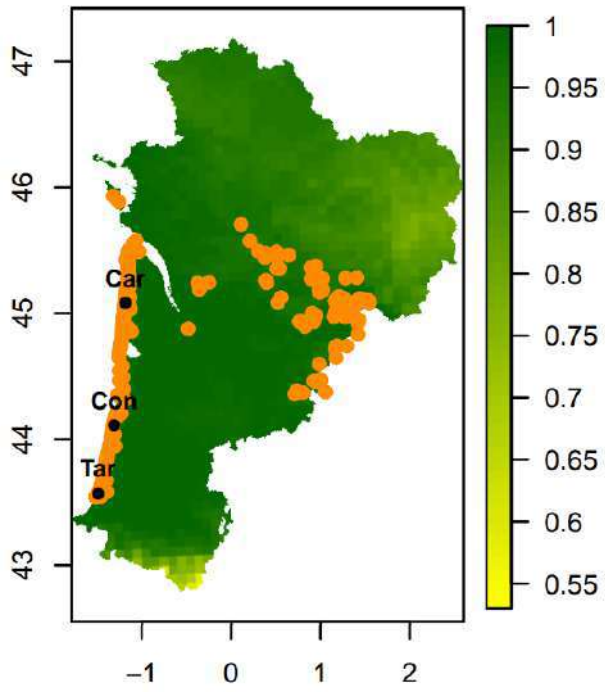


Fig. 174. Carte de répartition obtenue à partir de la modélisation mécanistique pour la période présent 1991-2020. Les sites d'étude sont représentés en noir (Carcans - Car, Contis - Con, Tarnos - Tar) et les points de présence en orange.

9.3.5 Évolution de l'occupation et des noyaux de population

→ Observations directes des modifications d'habitats et de structure des placettes

En premier lieu, il convient de faire état des déplacements de placettes de comptage survenus au cours des 5 années de suivis (2017–2021).

Les déplacements de placettes se justifient par le fait que l'objectif des suivis 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 et drastiquement 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. 175).



Fig. 175. Photographies de l'avancée de la dune blanche dans l'hiver 2017-2018 sur placette LO_33_24 en Gironde (à gauche) et sur placette LO_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 leurs coordonnées d'origine afin de retrouver un contexte favorable à l'observation du Lézard ocellé.

Pour 2020 et 2021, aucune placette n'a été déplacée, mais l'érosion du trait de côte suite à des phénomènes de tempêtes durant l'hiver 2019-2020 notamment a pu encore être constaté. Certaines placettes se retrouvent désormais en bordure de falaise entre dune grise et dune blanche, laissant imaginer une disparition prochaine ou du moins un rognage imminent.

→ Répartition des noyaux de population

Les cinq années d'observation (2017 à 2021) 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. À 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 2021. Il est ainsi possible de visualiser la dynamique des noyaux d'abondance depuis 2017 sur les deux départements aquitains (Fig. 176). Cela permet d'avoir une vision rapide des secteurs avec les plus grandes observations ainsi que la variation interannuelle.

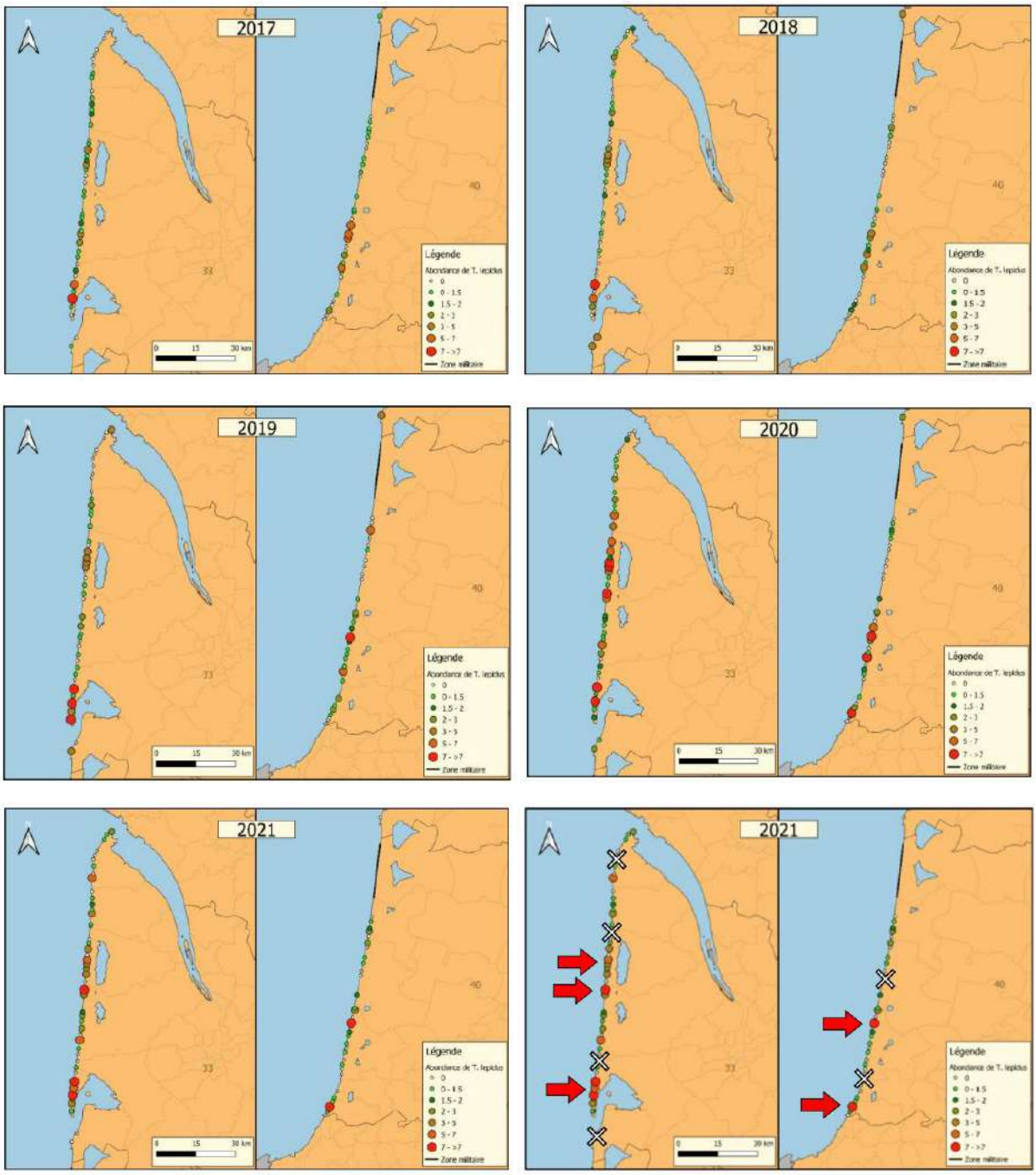


Fig. 176. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard ocellé en milieu dunaire, girondine(gauche) et landaise (droite), entre 2017 et 2021 et désignation sur carte 2021 des Hotspots (flèches rouges) et zones de régression de l'io ou de non-observation (croix blanche)

En Gironde, on constate que les noyaux phares, détectés en 2017, ne se sont pas déplacés au cours des 5 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.

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, mais de niveau équivalent à celui de 2020. Aucun phénomène climatique direct n'explique pour autant cette diminution en 2019. Il est possible que les conditions de détection fussent plus favorables lors des passages d'observation en 2018 et 2020. 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. 177). Pour résumer, les noyaux essentiels le long du littoral aquitain sont ceux situés au Cap ferret (33), à Carcans (33), à Soustons (40) et à Tarnos (40); ils ne semblent pas s'être déplacés depuis 2017.

Les moyennes d'indices d'observations montrent que sur les 5 années, les indices d'observations ont augmenté. L'écart observé entre 2017 et 2018 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 depuis 2018. 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. L'augmentation de l'io en 2020 peut quant à lui s'expliquer par une fin d'hiver douce et ensoleillée et un printemps précoce, augmentant la détectabilité et offrant des plages horaires d'observations plus importantes. Il se trouve également que sur les noyaux identifiés les années précédentes, le nombre d'observations en 2020 a été accru puis diminué en 2021 (nombre d'individus détectés ponctuellement plus important sur ces secteurs Hotspots).

En parallèle, si l'on se fie aux observations directes de Lézards ocellés, il semble que quelques soient les années, les contacts établis soient faibles (Fig. 177) par rapport aux indices indirects (notamment les traces). C'est pourquoi il est important de prendre en compte les indices d'observations indirects afin de ne pas sous-estimer la répartition de l'espèce.

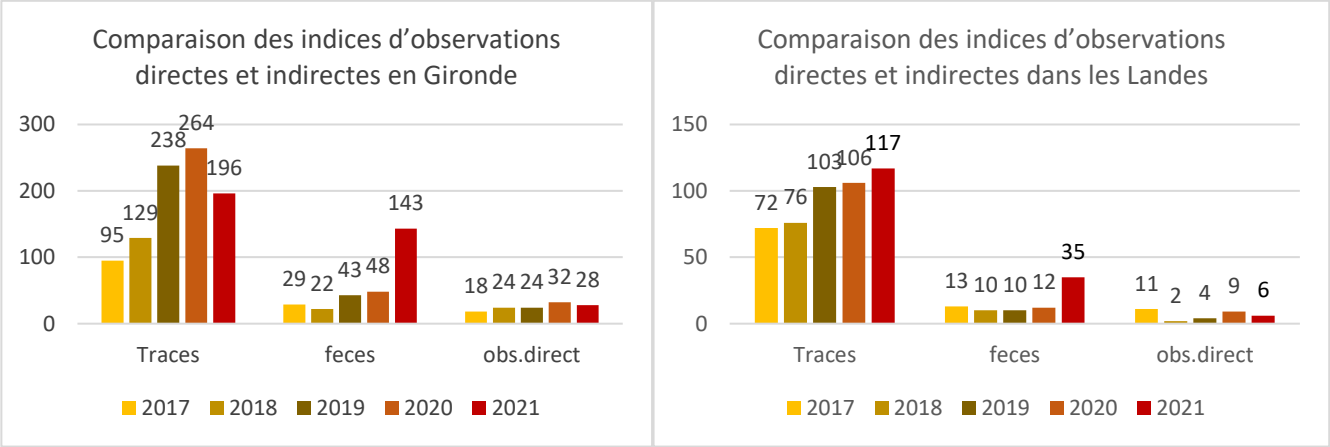


Fig. 177. Comparaison du nombre d'observations directes et indirectes cumulées entre 2017 et 2021, en Gironde (à gauche) et dans les Landes (à droite)

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.

À l'inverse, dans les Landes, on observe une nette diminution des observations directes depuis 2017. Bien que le nombre d'observations indirectes ait augmenté entre 2018 et 2020. Il semblerait que les Lézards ocellés soient plus difficiles à observer sur ces secteurs landais.

Au vu des indices d'observations réalisés sur les 5 années, il semblerait que la Gironde comporte des populations plus fastes de Lézard ocellé ou bien que la détection y soit 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 dû aux 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.

9.3.6 Modélisation de l'occupation

→ Modèle uni-saison

Dans cette analyse 83 modèles ont été créés. Le modèle avec le plus faible AIC est m54 soit (p(nuage+visit), psi(pinhalo+piebetblo)) avec un AIC de 270.51. Le modèle m50 (p(visit), psi(pinhalo+piebetblo)) a un AIC légèrement plus élevé 271.84. Les modèles « nuls » m0 (p(.), psi(.)) et m1 (p(visit),psi(.)) ont une valeur AIC bien supérieure, respectivement de 299.44 et 284.79. Les tests d'ajustement effectués sur les modèles montrent des valeurs du c-hat éloignées de 1. Les données sont surdispersées, mais elles ne sont pas proches de 4 ce qui indique que les ajustements sont bons, sauf pour m0. Les p-value sont inférieures à 5% il y a une différence significative entre les prédictions du modèle et les données observées (Tab. LII).

Tab. LII. Tableau des différents modèles sélectionnés pour l'analyse unisaisons

Modèles	Covariables	AIC	C-hat	P-value
m54	p(nuage+visit), phi(pinhalo+piebetblo)	270.51	1.92	0.11
m50	p(visit), phi(pinhalo+piebetblo)	271.84	1.97	0.086
m0	p(.), phi(.)	299.44	4.62	0
m1	p(visit),phi(.)	284.79	2.07	0.098

Pour le modèle m54 les prédictions de détection sur chaque placette varient de 0.29 à 0.80 avec une moyenne de 0.54 en fonction de la session et de la couverture nuageuse. Les prédictions d'occupation sur chaque placette varient entre 0.36 et 0.99 fonction du nombre de pins halomorphosés et du nombre de pierres, dalles et blockhaus. La probabilité d'occupation du Lézard ocellé sur l'ensemble des sites et de 67%. Pour le modèle m1 la probabilité de détection du Lézard ocellé est de 32% pour la première session, de 73% pour la deuxième et de 56 % pour la dernière. La moyenne du taux de détection est de 54% ; elle est similaire à celle du modèle m54. La probabilité de détection la plus importante est lors de la deuxième session et la plus faible lors de la première session. La comparaison avec les quatre autres années du programme montre que la détection est variable. L'année 2017 est l'année avec la plus faible probabilité de détection (28%) et 2019 la plus forte (76%). La moyenne de probabilité de détection du Lézard ocellé est de 53% sur les 5 années de relevées. La probabilité d'occupation de site par *T. lepidus* est moins variable. L'année avec la plus faible occupation

est 2018 (56%) et les plus fortes sont 2017 et 2021 (67%). La moyenne de la probabilité d'occupation pendant les 5 années du programme est de 62% (Tab. LII).

Tab. LII. **Tableau des différents résultats des modèles unisaisons pour chaque année**

Années	Modèles	Détection	Occupation
2017	phi(pierre)p(visite)	0.28	0.67
2018	phi(.)p(.)	0.56	0.56
2019	phi(terrier)p(nuage+visite)	0.76	0.65
2020	Phi(buissonnant + sable + gîte) p(visit + sable)	0.51	0.57
2021	phi(pinhalo+piebetblo)p(nuage+visit)	0.54	0.67

→ Modèles multi-saisons

Pour l'analyse multi-saisons, 101 modèles ont été créés. Ils ont été discriminés en fonction de leur AICc, qui est un AIC pondéré en fonction du nombre de paramètres par rapport au nombre de données analysées (Burnham & Anderson, 2004). Deux modèles ressortent comme étant les meilleures m72 et m73 avec des AIC respectivement de 1107.59 et 1110.21. La composition de ces modèles est présentée dans le Tab. LIII.

Tab. LIII. **Tableau des différents modèles retenus pour l'analyse multisaisons**

Modèles	Covariables	AICc	C-hat	P-value
m72	phi(arbustive)gamma(herbacée)epsilon(muscinal) p(visite)	1107.59	1.75	0.016
m73	phi(arbustive)gamma(herbacée) epsilon(sable) p(visite)	1110.21	1.74	0.022

Comme pour le modèle unisaison, les tests d'ajustement donnent un résultat de C-hat supérieur à 1, soit 1.75 pour m72 et 1.74 pour le modèle m73. Les données sont également surdispersées. Les p-value sont de 0.016 et 0.022 pour les modèles m72 et m73 elles sont significatives. Les prédictions de colonisation de nouveaux sites pour le modèle m72 varient de 0.09 à 0.68 en fonction des sites, la moyenne globale est de 0.44. Les prédictions d'extinction se situent entre 0.13 et 0.53 en fonction des placettes, la moyenne est de 0.21. La comparaison des modèles multisaisons entre chaque année permet d'observer des variations des probabilités de colonisation. L'année 2017 montre un très faible taux de colonisation seulement 0.5% et un taux d'extinction élevé de 35%. La probabilité de colonisation est plus forte pour les autres années (2019, 2020, 2021) et le taux d'extinction est plus faible. La moyenne globale de colonisation d'un nouveau site par le Lézard ocellé est de 29%. La moyenne totale d'extinction de *T. lepidus* est de 25% (Tab. LIV)

Tab. LIV. Tableau des différents résultats des modèles multisaisons pour chaque année

Années	Modèles	Détection	Occupation	Colonisation	Extinction
2017	phi(bet+blo)gamma(.)epsilon(.)p(.)	0.54	0.43 +- 0.14	0.051	0.35
2018	/	/	/	/	/
2019	phi(.)gamma(.) epsilon(.)p(nuage+visite)	0.64	0.62	0.30	0.26
2020	phi(gîte)gamma(.) eps(gîte+sable+buisson)p(.)	0.52	0.62	0.38	0.18
2021	phi(arbustive)gamma(herbacée) epsilon(muscinal)p(visite)	0.56	0.70	0.44	0.21

9.4 Discussion

9.4.1 Une persistance sous dépendance des capacités de dispersion de l'espèce

Le Lézard ocellé occupe un large éventail de conditions biotiques et climatiques. Ce résultat est en accord avec les nombreuses observations de l'espèce en France et en Europe (Cheylan *et al.*, 2010 ; Astruc *et al.*, 2017). Selon la modélisation corrélative, sa probabilité de présence est plus importante dans les milieux dunaires, herbeux et arides avec un fort rayonnement et des températures élevées. D'autres modélisations révélaient l'importance de variables similaires, les degrés-jours et les milieux ouverts (Astruc *et al.*, 2017), le bilan hydrique (Guillon et al., 2016) mais aussi celles des milieux forestiers (Astruc *et al.*, 2017) et du nombre de terriers de lapins faisant office de gîtes (Astruc *et al.*, 2018). Cette variable, bien que non explicitée, pourrait être implicitement liée à la présence de pelouses, habitat privilégié du Lapin de garenne. Les travaux de Guillon *et al.* (2016) et de Ceia-Hasse *et al.* (2014) avaient aussi considérés des variables liées à l'humidité, respectivement le bilan hydrique et les précipitations entre juillet et septembre. Dans notre étude, seul l'indice de Martonne semble fortement contribuer (10,8 %), les variables humidité relative moyenne et nombre de jours de pluie contribuent seulement à 4,2 et 5,5 % » (Hugon, 2021).

Sous l'hypothèse d'une dispersion possible, les projections climatiques indiquent un déplacement progressif des populations du littoral vers l'intérieur des terres et une expansion des populations de Dordogne vers le nord. D'après une étude de radiopistage menée en 2012 sur une population du littoral, la dispersion serait de 80 mètres par jour pour les individus les plus mobiles. Certains déplacements étaient dirigés vers la forêt et des individus ont été observés jusqu'à 5 km du littoral (Berroneau, 2012). Ces premières observations appuient l'hypothèse d'une possibilité de colonisation comme suggéré par les cartes de répartition. Pour cette espèce largement répartie dans le sud de la France, une modélisation à l'échelle nationale pourrait permettre d'obtenir plus de précision à la petite échelle de la Nouvelle-Aquitaine (Kriticos & Leriche, 2010). Les points d'observations dans les autres régions apporteraient une information de présence sur des biotopes présentant des combinaisons de variables différentes. Par exemple, dans les Alpes du sud, la présence du Lézard ocellé est rapportée jusqu'à au moins 750 mètres d'altitude (Renet *et al.*, 2018). Cette observation est liée au contexte particulier de la présence de l'espèce sur le pourtour méditerranéen. Elle démontre les capacités de colonisation de ce petit reptile sur un milieu *a priori* défavorable car trop en altitude. » (Hugon, 2021).



9.4.2 Sources de biais dans les modélisations corrélatives

L'interprétation des sorties des modèles corrélatifs doit toujours se faire avec prudence car il y a de nombreuses sources d'incertitude – variables climatiques, techniques de modélisation, seuils permettant le passage de la probabilité de présence à la binarité présence-absence (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009). Il faut considérer que ce sont des hypothèses probables mais pas une vérité en soi (HARRIS *et al.*, 2013 ; JARNEVICH *et al.*, 2015). Différents points sont discutés ci-après, évoqués plus amplement dans Hugon (2021), Chapitre 2, section 2.4.4.

Les méthodes GAM, GLM, MARS et FDA utilisées ici sont fondées sur des données de présence et de pseudo-absences. Elles sont meilleures que celles fondées sur des présences seules mais aussi meilleures que celles fondées à partir d'arbres de décision (HEIKKINEN *et al.*, 2006). L'utilisation des GAM et des GLM est fréquente alors que l'utilisation des méthodes MARS et FDA est plus rare (ASTRUC *et al.*, 2018 ; DAY *et al.*, 2018 ; FELDMEIER *et al.*, 2018). Concernant les méthodes de modélisations d'ensemble, elles sont ici toutes équivalentes. Pour une nouvelle modélisation, il serait intéressant d'utiliser un jeu de données indépendant pour l'évaluation afin d'éviter le sur-ajustement produit par la validation croisée (GREGR *et al.*, 2019 ; MATUTINI *et al.*, 2021).

Le manque de concordance entre la réalité vécue par les organismes et la résolution des variables peut affecter grandement les projections obtenues. Ainsi, il est crucial de se questionner sur la résolution spatio-temporelle utilisée (HEIKKINEN *et al.*, 2006). Le modèle ALADIN projette les données sur la grille SAFRAN, à la résolution 8km en Lambert II étendu. Pour obtenir les données sur la grille INPN à la résolution de 1km en Lambert 93, les données ont été désagrégées puis re-projetées. Seules les données des mailles 1km à l'interface de deux mailles de 8km ont été recalculées par la méthode bilinéaire. Ainsi, les points de présence initialement présent dans une maille de 8km portent une information climatique similaire. De plus, la résolution de 1km n'est pas forcément adaptée à la réalité climatique vécue par les organismes car le microclimat varie beaucoup (KRITICOS & LERICHE, 2010). Cela pourrait expliquer les projections d'une expansion importante des espèces dans des habitats très différents des habitats actuels. La résolution d'un hectare, utilisée pour la modélisation de la répartition du Lézard ocellé en région PACA (ASTRUC *et al.*, 2018), semble plus pertinente. Elle requière cependant l'amélioration des méthodes de désagrégation des variables climatiques. Comparativement aux modèles classiques, la résolution temporelle utilisée est plus adaptée puisque les indices ont été calculés selon la phénologie de l'espèce à partir de données journalières. Elle pourrait être encore améliorée en prenant en compte les variations au cours de la journée (SILLERO *et al.*, 2014), ce qui éviterait de lisser les extrêmes vécus (HEIKKINEN *et al.*, 2006).

Une autre perspective réside dans l'amélioration du jeu de données de points de présence. Les points de présence obtenus via le protocole de suivi du programme les Sentinelles du Climat ne résultent pas d'une stratégie d'échantillonnage aléatoire. Les sites de suivi ont été définis sur des aires d'habitat favorable et les visites des sites n'ont eu lieu que lorsque les conditions climatiques étaient favorables. Cette hétérogénéité de l'effort de prospection pourrait être un biais limitant dans la modélisation (ASTRUC *et al.*, 2018). Les modèles pourraient être améliorés en intégrant les suivis de l'espèce sur toute l'aire de répartition (HEIKKINEN *et al.*, 2006) et en ayant de vraies données d'absence.

9.4.3 Moduler le temps d'activité en fonction du microclimat pour assurer la persistance

Les comparaisons de temps d'activité et des indices de persistance montrent des différences importantes entre les sites, au sein des sites et entre les années. En premier lieu, la variabilité spatio-temporelle observée alerte sur la représentativité de résultats obtenus sur un site ou une année et

démontre l'importance de réaliser des suivis sur plusieurs sites et plusieurs années. La disponibilité de divers micro-habitats thermiques peut fournir des refuges thermiques, essentiels pour permettre l'activité et contribuer à la persistance de la population (Kearney *et al.*, 2009b ; Clusella-Trullas & Chown, 2011 ; Han *et al.*, 2020), ce constat est traduit par les résultats obtenus relatifs à l'indice de persistance. Sur le site de Tarnos, les températures opérantes mesurées sur le substrat herbe sont plus faibles que celles mesurées sur le substrat sable d'environ 1,04°C. Dans le contexte du changement climatique, avec une hausse attendue de +2,5°C d'ici 2100 (Le Treut, 2018a), les individus pourraient davantage utiliser l'habitat herbeux pour maintenir des temps d'activité suffisants. L'utilisation de la dune grise au plus proche de la frange forestière pourrait devenir un habitat de choix dans les années futures.

Sachant que les espèces étudiées sont itéropares (Pottier, 2012), la viabilité d'une population sur un habitat dépend de plusieurs années. Si une année est défavorable – temps d'activité total sur la période de reproduction insuffisant d'où un indice de persistance inférieur à 1 – cela pourra être compensé par l'année suivante. Cette hypothèse justifie l'importance de conserver toute l'information contenue dans l'indice de persistance et de ne pas le borner à 1. L'étude de la variabilité des indices de persistance et de leur moyenne sur les différentes années permet de mieux évaluer la persistance ou l'extinction locale des populations, notamment via le calcul des moyennes mobiles sur le temps de génération de l'espèce. Biologiquement, l'indice de persistance peut être assimilé au taux de croissance. Des estimations d'abondance pourraient permettre d'estimer ce taux et de vérifier empiriquement la définition de ce nouvel indice.

9.4.4 Évolution du temps d'activité selon les paramètres météorologiques

La probabilité d'activité dépend de la température, en moyenne et en variabilité et aussi de l'humidité relative, contrairement au temps d'activité qui ne dépend que de la température. « Quelle que soit la population étudiée – Tarnos ou Contis, le temps d'activité est toujours expliqué par les températures moyennes, leur variabilité et l'interaction moyenne – variabilité. La relation interactive est la même : les temps d'activité sont plus importants lors de journées chaudes et peu variables ou fraîches et variables. Cette observation est probablement liée à l'existence de patterns d'activité unimodaux et bimodaux (Arribas, 2009). Lors de journées fraîches et variables ou chaudes et peu variables, le temps d'activité journalier suivrait un pattern unimodal. En revanche, lors de journées chaudes et très variables, conditions météorologiques des journées estivales, l'activité serait concentrée en milieu de matinée et en fin de journée. Le temps d'activité suivrait alors un pattern bimodal, limité par la température volontaire maximale VTmax. Cette hypothèse est appuyée par les observations des patterns d'activité *in natura* au cours de l'été (Brana, 1991). Enfin, lors de journées fraîches et peu variables, conditions météorologiques plutôt rencontrées aux limites de la période de reproduction, le temps d'activité journalier suivrait un pattern unimodal limité par la température volontaire minimale VTmin. » (Hugon, 2021).

La modélisation conceptuelle de l'évolution de la température opérante, au cours de différents types de journées, permet de comprendre le rôle de la moyenne, de la variabilité et de l'interaction des deux pour expliquer le temps d'activité. Si la température opérante augmente seulement en moyenne, les périodes d'activité ont lieu plus tôt dans la matinée et plus tard dans la fin de journée (Fig. 178b). Si la température opérante augmente seulement en variabilité – i.e. l'écart entre les températures minimale et maximale est plus important – alors les deux périodes d'activité sont réduites (Fig. 178c). Enfin, si les températures opérantes augmentent en moyenne et en variabilité, les périodes d'activité se rapprochent des périodes nocturnes et le temps d'activité est encore plus réduit (Fig. 178d). Cette

modélisation conceptuelle démontre le rôle de la variabilité thermique pour expliquer le temps d'activité, en tant que variable indépendante et en interaction avec la moyenne. Nous soulignons que ces modèles conceptuels sont construits selon l'évolution de la température opérante qui représente un proxy de la température corporelle si l'individu reste toujours au même endroit. En réalité, les individus se déplacent dans leur habitat et exploitent sa variabilité microclimatique. Ainsi, selon les comportements de thermorégulation mis en place face à la hausse en moyenne et en variabilité des températures, le temps d'activité sera modulé différemment par chaque individu (CLUSELLA-TRULLAS & CHOWN, 2011). » (HUGON, 2021).

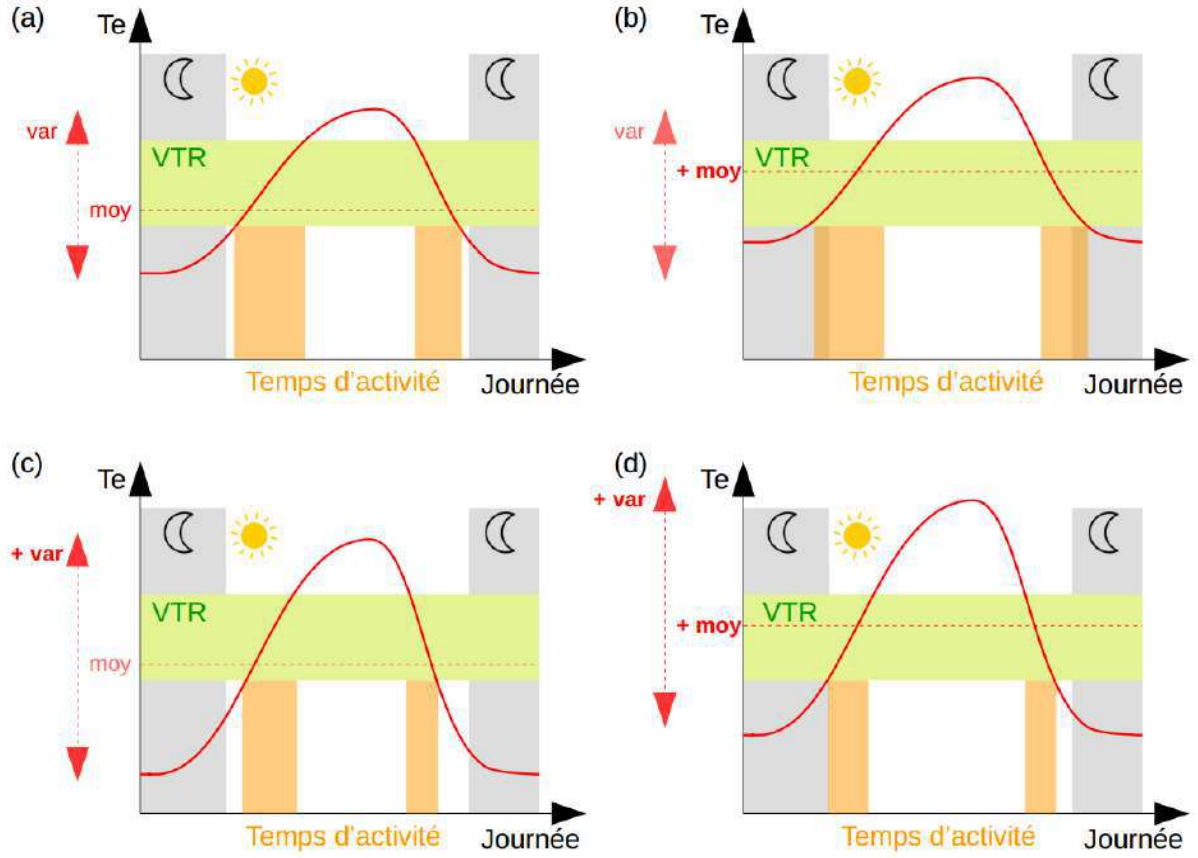


Fig. 178. Temps d'activité pour différents types de journées caractérisées par une hausse en moyenne (b), en variabilité (c) ou en moyenne et en variabilité (d) des températures opérantes au cours de la journée. Le polygone vert représente la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR). Les polygones gris représentent les périodes nocturnes.

9.4.5 Projection du temps d'activité, plusieurs pistes d'amélioration du modèle

Les modèles anticipatifs du temps d'activité expliquent au plus 8,06 % de la variance observée dans les données. Ces modèles sont encore moins bons qu'un modèle aléatoire qui expliquerait 50 % de déviance. Pour évaluer la qualité de la modélisation, une méthode de validation croisée aurait aussi pu être utilisée (Guisan *et al.*, 2017b).

Le faible pouvoir explicatif des modèles anticipatifs peut résulter d'une résolution spatiale inadaptée. Les variables climatiques sont issues d'un modèle de projection national à la résolution spatiale 8km (CNRM-CM5 ALADIN52). Or, l'étude de la variabilité spatiale démontrait l'existence de micro-habitats au sein des sites d'étude et donc d'une variabilité climatique importante. Dans les simulations du modèle ALADIN, les subtilités micro-climatiques vécues par les organismes ne sont pas intégrées. Or, la variabilité de l'habitat est un déterminant majeur de la vulnérabilité d'une espèce via son temps d'activité (Neel *et al.*, 2021). Ainsi, l'absence de prise en compte de cette variabilité spatiale expliquerait en partie le faible pouvoir prédictif des modèles anticipatifs (García *et al.*, 2020). Des simulations climatiques à la résolution du kilomètre pourraient être plus appropriées, par exemple celles du modèle CHELSA (Karger *et al.*, 2017). Également, les simulations du modèle ALADIN52 pourraient être recalculées par une méthode de descente d'échelle au kilomètre, plutôt que par la méthode bilinéaire.

Un autre élément qui pourrait expliquer le faible pouvoir explicatif des modèles anticipatifs réside dans l'utilisation de modèles additifs généralisés. Le nombre d'observations est très faible par rapport au nombre de données à projeter (ratio égal à 0,0003 %) et les données présentent une forte variabilité. Ainsi, l'utilisation des GAMs dans l'étude de projection semble peu appropriée. Afin de prendre en compte la grande variabilité des données, une régression par processus gaussien pourrait être pertinente (Gramacy, 2020). Cette méthodologie permettrait de modéliser la variabilité du temps d'activité via la modélisation du bruit (Bishop, 2006 ; Dorazio, 2016) et de l'intégrer dans le modèle anticipatif. La modélisation bayésienne pourrait aussi être envisagée (Dormann *et al.*, 2012). L'avantage majeur de cette modélisation réside en l'intégration des connaissances *a priori* dans des lois de probabilité (Ellison, 2004). Dans notre étude, la loi normale serait appropriée pour représenter l'évolution du temps d'activité selon les variables météorologiques. Également, cette méthode est performante même lorsque le nombre d'observations est faible (Dorazio, 2016), ce qui constitue un réel atout dans ce cas d'étude.

9.4.6 Noyaux de populations face au changement climatique

En 2020 et dans une moindre mesure en 2021, pour le département de la Gironde, la présence du Lézard ocellé a été observée sur un plus grand nombre de placettes que les années précédentes. Cependant, les zones présentant un grand nombre d'indices de présence lors des années 2017, 2018, 2019, ont été conservées en 2020. Deux forts noyaux de population sont observés sur le littoral girondin. Ces deux secteurs correspondent à des placettes présentant un ou plusieurs habitats d'origine anthropique tels que les blockhaus. Concernant le département des Landes, le profil de l'indice d'observation moyen sur le littoral est sensiblement similaire d'une année à l'autre. Une différence notable est l'apparition d'une zone avec un fort indice dans le Sud des Landes, à Tarnos. La population de Lézard ocellé y est pourtant bien connue et étudiée lors de programme précédent, mais la placette de suivi n'était pas positionnée sur le secteur à haute abondance. Elle est positionnée quelque peu à l'écart, sur un exclos mis en place par l'ONF en 2017, c'est-à-dire dans un périmètre protégé de tout dérangement. La forte présence de Lézard ocellé en 2021 sur cette zone peut être liée à cette protection fonctionnelle, les lézards ayant progressivement conquis ce secteur protégé. Dans



cette optique, la mise en place d'exclos similaires sur des zones à forte densité peut être envisageable afin de protéger les noyaux de populations de l'espèce.

Malgré ces fluctuations d'indices d'observations interannuels entre 2017 et 2021, 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.

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 estimée est de l'ordre de 20 et 50 mètres en moyenne 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).

9.4.7 Occupation du littoral, dynamique d'extinction et de colonisation

Les 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 entre 2017 et 2021 ont été menées avec des covariables de sites et d'échantillonnage différentes ce qui ne permet pas d'effectuer de comparaison entre les années de suivis. La modélisation multi-saison, menée uniquement sur les placettes non déplacées, montre une probabilité de colonisation constante non nulle, cela pourrait être bénéfique à l'espèce. La probabilité d'extinction varie entre 0 et 1 ce qui suggère que certains sites se sont éteints et que d'autres ont été colonisés. De manière surprenante, la probabilité de détection ne varie pas. Cependant, ce modèle n'est pas ajusté aux données et présente une sur-dispersion importante, il faut donc rester prudent quant aux interprétations.

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. C'est le cas notamment sur la Réserve de Cousseau dans le Médoc girondin qui s'est inscrit en 2021 comme zone test de gestion. Suite à quelques observations ponctuelles mais régulières de lézards ocellés depuis 2017, un suivi a été engagé. Une placette de suivi ainsi qu'une station météorologique ont été mis en place. De nouvelles données d'observations se sont ajoutées aux abords de la Réserve en 2021, 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.

9.5 Conclusion

Les cartes de répartition du Lézard ocellé ont été obtenues avec l'approche corrélative, qui présente de nombreuses limites présentées ci-dessus. Ces cartes apportent un premier élément de réponse sur la potentialité de secteurs climatiquement favorables dans le futur de l'espèce bien qu'elles restent très approximatives et discutables. Par exemple, il est difficilement réaliste d'observer une colonisation de la forêt landaise telle que suggérée. Les conditions climatiques pourraient être adéquates d'après le modèle mais les conditions d'habitat ne le sont probablement pas. Ces résultats incitent à réfléchir sur la mise en place de corridors écologiques pour que des individus du littoral rejoignent des zones d'habitats ouverts. Ces zones pourraient être naturellement ouvertes ou défrichées, ouvrant une nouvelle réflexion sur la gestion de l'habitat.

L'approche mécanistique démontre les effets du changement climatique sur le temps d'activité des espèces selon trois axes : un effet de la hausse en moyenne des températures, un effet de la hausse en variabilité des températures et un effet synergique de ces deux phénomènes. L'interaction entre la hausse en moyenne et celle en variabilité est particulièrement limitante pour l'activité. L'activité étant corrélée au succès reproducteur de l'espèce, le changement climatique pourrait entraîner à terme l'extinction des populations si celles-ci ne réagissent pas. Différentes réponses peuvent être mise en place, notamment en utilisant le micro-habitat climatique, ce qui permettra de tamponner les effets du changement climatique. En terme de gestion des habitats, il est donc primordial de conserver la diversité des végétaux, des sols, pour maintenir un gradient de conditions climatiques exploitables par les individus. La variabilité individuelle des préférences thermiques pour l'activité pourra prochainement être soumise à la sélection. La nouvelle définition de l'indice de persistance permettra aussi de mieux expliquer l'état de conservation des populations en fonction du temps d'activité. La modélisation mécanistique offre de belles perspectives d'amélioration. Travailler avec des données climatiques à une résolution spatiale plus petite pourrait permettre d'obtenir des modèles de projection du temps d'activité plus fiable statistiquement. Étudier le développement embryonnaire est aussi une piste à suivre car il est tout aussi vulnérable que le stade adulte, si ce n'est plus, au changement climatique. La multiplication des modèles, sur différents stades de vie, orientera de mieux en mieux les décisions de gestion.

Les suivis naturalistes concluent sur l'existence de « hotspots » mais aussi de sites de coupure entre ces « hotspots ». Les constats d'avancée soudaine de la dune blanche jusqu'à la frange forestière sur certaines placettes de suivi ou d'avancée de la forêt sur la dune grise, indiquent une perte importante de micro-habitats pour le Lézard ocellé et soulèvent des manques d'échanges génétiques entre noyaux de population. Ce sont sur ces points que les futures actions de gestion doivent se concentrer en lien avec les acteurs de la dune et du milieu forestier.

Si les effets directs du changement climatique ne peuvent pas être concrètement stoppés, il est possible de tamponner ces effets sur les Lézards ocellés par la mise en place d'actions de gestion de la dune grise et de la dune arborée. La préservation d'une mosaïque d'habitats et d'un gradient thermique est la clé pour limiter les effets du changement climatique. La création de clairières ou coupes franches en milieu forestier le long du littoral ou vers les terres est, quant à elle, la porte de la continuité écologique et de la persistance du Lézard ocellé sur nos côtes littorales.





Chapitre 10. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de Zootoca vivipara (Lichtenstein, 1823) - Lézard vivipare des landes humides et tourbières de Nouvelle-Aquitaine

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, Gaëlle Caublot, Gaëlle Micheli, Mariana Miranda*

Résumé :

Le Lézard vivipare est une espèce d'affinité climatique froide. 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 sa reproduction. Afin d'étudier les relations entre changement climatique, modification de niche écologique et dynamique de populations 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 aux variations spatiales et temporelles de l'environnement. C'est l'intérêt des approches expérimentales et de modélisations corrélatives qui permettent de tester l'impact de facteurs proximaux sur la persistance locale des organismes ou la répartition. Parallèlement, il est essentiel de comprendre les facteurs historiques qui ont façonné la distribution actuelle des espèces. En Nouvelle-Aquitaine, deux formes de reproductions existent chez la même espèce, la forme ovipare (*Z. vivipara louislantzi*) présente dans le sud-ouest de la région et la forme vivipare (*Z. vivipara vivipara*).

En parallèle des suivis populationnels longitudinaux des sites sentinelles, nous avons développé 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 et 2020 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 plaine plus diversifiées car plus proches du refuge climatique glaciaire mais aussi comme étant les plus menacées face aux changements globaux. 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. Ces travaux ont permis de comprendre la répartition de ces deux formes dans deux secteurs différents (sud-ouest vs. Limousin).

Mots clés : affinité climatique, dynamique de populations, adaptations, physiologie, climat, perte hydrique, relique glaciaire, *Zootoca vivipara*



10.1 Introduction

Le Lézard vivipare est une espèce à affinité climatique froide et particulièrement vulnérable face au réchauffement climatique (Dupoué *et al.*, 2017). Abondante en altitude, l'espèce est beaucoup plus rare en plaine où elle est principalement observée au sein de milieux de landes humides (Dupoué *et al.*, 2021). 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.

Depuis 2017, des suivis naturalistes sont menés sur les reliques de landes humides du Massif landais et du plateau Limousin 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 microclimatique 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 basses altitudes 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 (AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014 — IPCC s. d.) 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 connaître 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

Dans ce contexte il est important :

i) De comprendre les déterminants de l'activité dans les sites sentinelles et l'influence des contraintes météorologiques,
ii) D'identifier les paramètres physiologiques proximaux qui sous-tendent les adaptations climatiques,
iii) D'examiner les aspects historiques qui peuvent expliquer les distributions actuelles,
iv) D'explorer les déterminants climatiques de la répartition et de l'importance des gradients environnementaux.

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 expérimentales et de modélisations corrélatives 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 distribution actuelle des espèces. L'existence de deux modes de reproduction (formes 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) Étude de la forme ovipare (*Z.vivipara louislantzi*):

– Suivi naturaliste de l'évolution des populations de plaine
– 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) Étude de la forme vivipare (*Z.vivipara vivipara*):

– Suivi naturaliste de l'évolution des populations du plateau limousin
– Etude expérimentale des conditions thermiques et hydriques de la gestation

(3) Comparaisons entre formes :

– Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèces et en comparaison avec le Lézard des murailles, moins vulnérable,
– Modélisations corrélatives 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. 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, Andréaz Dupoué, Chloé Chabaud, ANR Aquatherm), le SETE Moulis (Andréaz Dupoué, programme Ectopyr). Une attention particulière a été portée sur les populations reliques de plaine de Nouvelle–Aquitaine supposées très sensibles aux aléas météorologiques et modifications de leur milieu.



10.2 Matériel et méthodes

10.2.1 Sites d'étude pour les suivis naturalistes et méthodologies de suivi

- **Forme ovipare (Z. vivipara louislantzi)**

La forme ovipare du Lézard vivipare a été suivie sur les secteurs de plaine, dont le biotope et les réponses écologiques face au changement climatique sont différents des populations montagnardes. 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 de Gironde et des Landes.

En 2021, 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 5ème année du programme (Tab. LIII).

Tab. LIII. Localisation et bilan des sites du triangle landais suivis de 2017 à 2021

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi Lv 2017	Suivi Lv 2018	Suivi Lv 2019	Suivi Lv 2020	Suivi Lv 2021
Captieux – Lucmaysouau	44,22372	-0,23059	oui	oui	oui	oui	oui
Hostens – Gât Mort	44,51779	-0,61312	oui	oui	oui	oui	oui
Houeillès	44,19964	-0,07166	oui	oui	oui	oui	oui
Le Pian Médoc	44,95297	-0,73967	oui	oui	oui	oui	oui
Lubiosse–Ychoux – Capdejus	44,39832	-1,03054	oui	oui	oui	oui	oui
Martillac	44,69270	-0,58963	oui	oui	oui	oui	oui
Saint-Magne – Lagune du Cam	44,54098	-0,65374	oui	oui	oui	oui	oui
Le Porge – Saumos	44,89185	-1,03937	oui	oui	oui	oui	oui
Pindères	44,24436	-0,017334	oui	oui	oui	oui	oui
Saint Médard – Lagunasse	44,89429	-0,80347	oui	oui	oui	oui	oui
Illats	*44,601894*	*-0,425097*	oui	**X**	**X**	**X**	**X**
Brocas	*44.044383*	*-0,5418166*	oui	**X**	**X**	**X**	**X**
Landiras	44,540264	-0,464071	-	oui	oui	oui	oui
Luxey – Gaouchey	44,242632	-0,478874	-	oui	oui	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 molinie. Les sites sont matérialisés par des carrés de 100 mètres sur 100 mètres et contiennent chacun 5 placettes d'échantillonnage de 10m*10m (Fig. 179) positionnées aléatoirement sur habitat favorable et avec une exposition raisonnable : le Lézard vivipare doit pouvoir trouver au sein de la placette des zones d'ombres ou de fraîcheur dans l'habitat ou au cours de la journée par le simple déplacement du soleil.

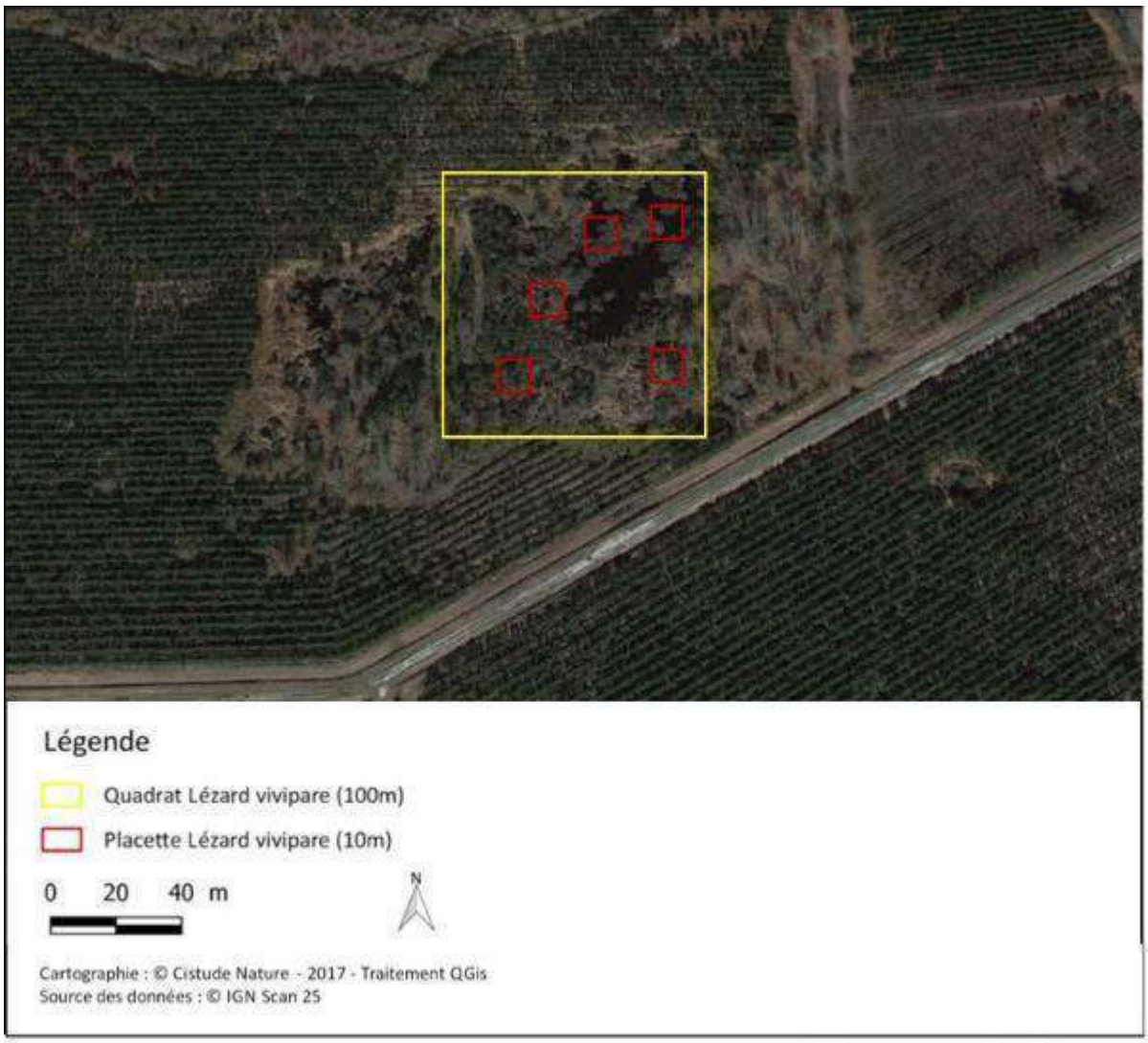


Fig. 179. Un exemple de situation de quadrat et placettes du suivi Lézard vivipare en Gironde

L'application du protocole type POP Reptile (LOURDAIS & MIAUD, 2016) 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 (LOURDAIS & MIAUD, 2016).

- **Forme vivipare (Z. vivipara vivipara)**

La forme vivipare du Lézard vivipare a été suivie sur les secteurs des plateaux limousins, au biotope et aux réponses écologiques face aux changements climatiques différentes des populations du triangle landais. En Limousin, les sites ont été choisis afin de mettre en évidence une possible disparité entre les populations des tourbières et landes humides de basse altitude en Creuse et en Haute-Vienne et celles des tourbières des plateaux de Creuse et de Corrèze. Ces sites sont majoritairement gérés par le Conservatoire d'Espaces Naturels du Limousin. Trois sites sont gérés par des exploitants agricoles souhaitant conserver leurs zones humides en bon état écologique.

En 2021, 9 sites ont fait l'objet des suivis naturalistes durant cette 5ème année du programme (Tab. LIV – Tab. LV).

Tab. LIV. Description des sites suivis en Limousin de 2017 à 2021

Département	Dénomination	Type d'habitat	Propriétaire/ gestionnaire	Accord	Structure de suivi et nom de l'observateur	Altitude (m)
Haute-Vienne (87)	Moulin de Rousset	tourbière	Hugo BOURDIN	oui	GMHL– Cristian Esculier	296
Haute-Vienne (87)	Tourbière desDauges	tourbière	CEN Limousin	oui	GMHL – Cristian Esculier	546
Corrèze (19)	Etang de Chabannes bas	tourbière	CEN Limousin	oui	Gaëlle Caublot et Aurore Rety	794
Corrèze (19)	Sources de la Vienne	tourbière	CEN Limousin	oui	GMHL – Gaëlle Caublot et Aurore Rety	850
Haute-Vienne (87)	la Fontaine	prairie humide	Loup FRESSINAUD MAS DE FEIX	oui	GMHL – Cristian Esculier	367
Corrèze (19)	Tourbière de la Ferrière	tourbière	CEN Limousin	oui	GMHL – Gaëlle Caublot et Aurore Rety	882
Creuse (23)	la Rabouillère	prairie humide	Association la Rabouillère	oui	GMHL – Gaëlle Caublot et Aurore Rety	440
Creuse (23)	Landes et tourbières de la Mazure	tourbière	CEN Limousin	oui	GMHL – Gaëlle Caublot et Aurore Rety	810
Corrèze (19)	Landes de Marcy	Landes humides			GMHL – Gaëlle Caublot et Aurore Rety	810

Tab. LV. Bilan des sites du plateau limousin suivis de 2017 à 2021

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi Lv 2017	Suivi Lv 2018	Suivi Lv 2019	Suivi Lv 2020	SUivi Lv 2021
Moulin de Rousset	46,01945	1,07558	ND	18/04/2018 04/06/2018 28/06/2018	09/04/2019	Oui mais nul	26/04/2021
Tourbière desDauges	46,01159	1,41771	ND	Oui mais nul	19/04/2019 13/06/2019	09/04/2020 06/05/2020 28/05/2020	26/04/2021 08/06/2021 01/07/2021
Etang de Chabannes bas	45,648	2,01033	ND	Oui mais nul	14/05/2019 04/07/2019	07/04/2020 04/05/2020	26/04/2021 08/06/2021 01/07/2021
Sources de la Vienne	45,66198	2,08357	ND	Oui mais nul	14/05/2019 15/05/2019	04/05/2020	26/04/2021 08/06/2021 01/07/2021
la Fontaine	46,00046	1,47289	ND	17/04/2018 30/05/2018 18/06/2018	19/04/2019	09/04/2020 28/05/2020	03/05/2021 09/06/2021 02/07/2021
Tourbière de la Ferrière	45,51597	2,03543	ND	Oui mais nul	17/07/2019	04/05/2020	08/06/202
la Rabouillère	45,07859	1,74618	ND	Oui mais nul	Oui mais nul	Oui mais nul	Oui mais nul
Landes et tourbières de la Mazure	45,879295	1,92198	ND	20/04/2018 07/06/2018	18/04/2019 04/06/2019 24/06/2019	10/04/2020 07/05/2020	03/05/2021 09/06/2021 02/07/2021
Landes de Marcy	45,64866	2,02122	ND	14/06/2018 21/05/2018	15/05/2019 17/07/2019	04/05/2020	03/05/2021 09/06/2021 02/07/2021



10.2.2 Étude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude de la forme ovipare

Ce travail a été piloté par Andréaz Dupoué en post-doctorat à SETE Moulis (Ecotpyr) puis IEES Sorbonne (Aquatherm). 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, 2014a). Ces populations ont été échantillonnées avec l'aide de Maud Berroneau et Matthieu Berroneau ainsi qu'Olivier Lourdais. Un total de 632 individus a été échantillonné (prélèvements salivaires par écouvillon, Fig. 180). L'extraction et l'analyse de l'ADN ont été réalisées au SETE Moulis.



Fig. 180. Prélèvement salivaire pour analyse génétique réalisé par écouvillonnage

10.2.3 Étude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude de la forme ovipare

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 15 populations (Fig. 182) 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 de la 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. 181)



Fig. 181. Illustrations des différentes approches écophysiologiques mobilisées

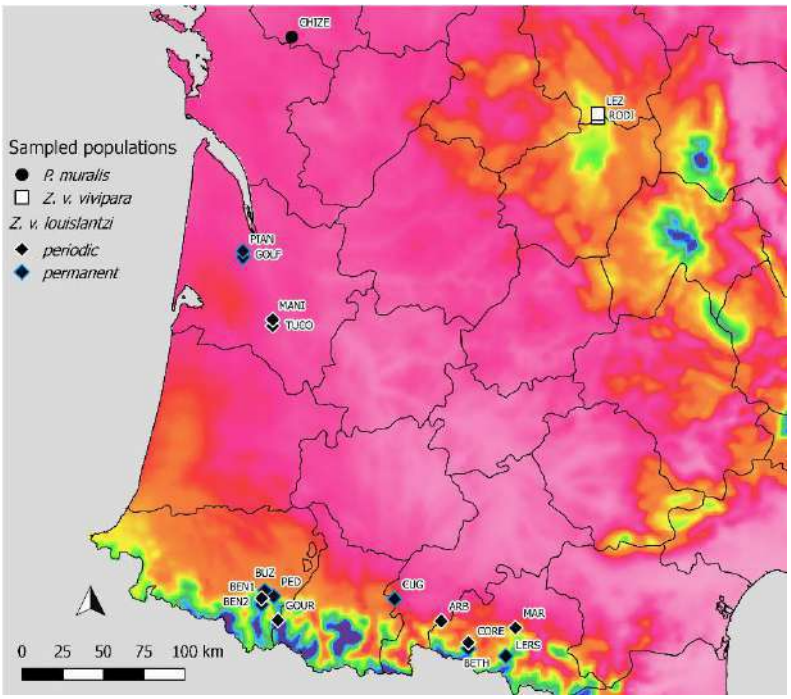


Fig. 182. Carte des 15 populations échantillonnées Z. vivipara louislantzi (clade B2) dans le sud de la France à différents niveaux de quotient de pluviométrie (couleurs de fond, rouge-rose : pluviométrie basse, bleu-violet : pluviométrie élevée) et avec un accès à l'eau permanent



10.2.4 Étude expérimentale des conditions thermique et hydrique de la gestation de la forme vivipare

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.

10.2.5 Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre les deux formes du Lézard vivipare

À 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.

10.2.6 Données de présence

- Niveau Espagne France

Nous avons pu créer un partenariat avec l'AHE (Asociación Herpetológica Española) afin d'avoir accès à l'ensemble des observations disponibles à une échelle spatiale de 1 km² représentant 205 observations réalisé entre 1997 et 2019. Nous avons également pu avoir accès aux données européennes publiées de Horreo *et al.*, (2018) et devons mettre en place un partenariat pour avoir accès aux données européennes issues des travaux Yann Surget-Groba notamment dans le cadre de sa thèse (Surget-Groba, 2002).

À l'échelle France, en plus des données Nouvelle-Aquitaine, nous avons pu bénéficier des données de Jean-François Le Galliard issues de l'extraction SINP (données transmises par l'INPN-plateforme nationale du SINP – 16/02/2018), les données du CEBC-CNRS (années 2009/2010 ; Laure Isaac, Marc-Antoine Marchand et Michaël Guillon), des données des travaux de recherche de David Rozen-Rechels (24 populations, Rozen-Rechels *et al.*, (2021) et d'Andréaz Dupoué (126 observations, Dupoué *et al.*,(2021)).

Par ailleurs, nous avons pu mettre en place en 2021 un partenariat avec différentes structures gestionnaires/prioritaires de base de données à l'échelle de la zone d'étude et que nous remercions chaleureusement : NEO (Nature en Occitanie), la LPO Auvergne-Rhône-Alpes et l'Observatoire des Reptiles d'Auvergne.

Nous tenons également à remercier Philippe Geniez et Marc Cheylan de l'EPHE-CEFE ainsi que l'ensemble des contributeurs de la base de données « Malpolon » (Geniez & Cheylan, 2012) pour nous avoir permis d'accéder aux données de répartition pour cette espèce. L'ensemble de ces données est présenté dans la figure suivante (Fig. 183).

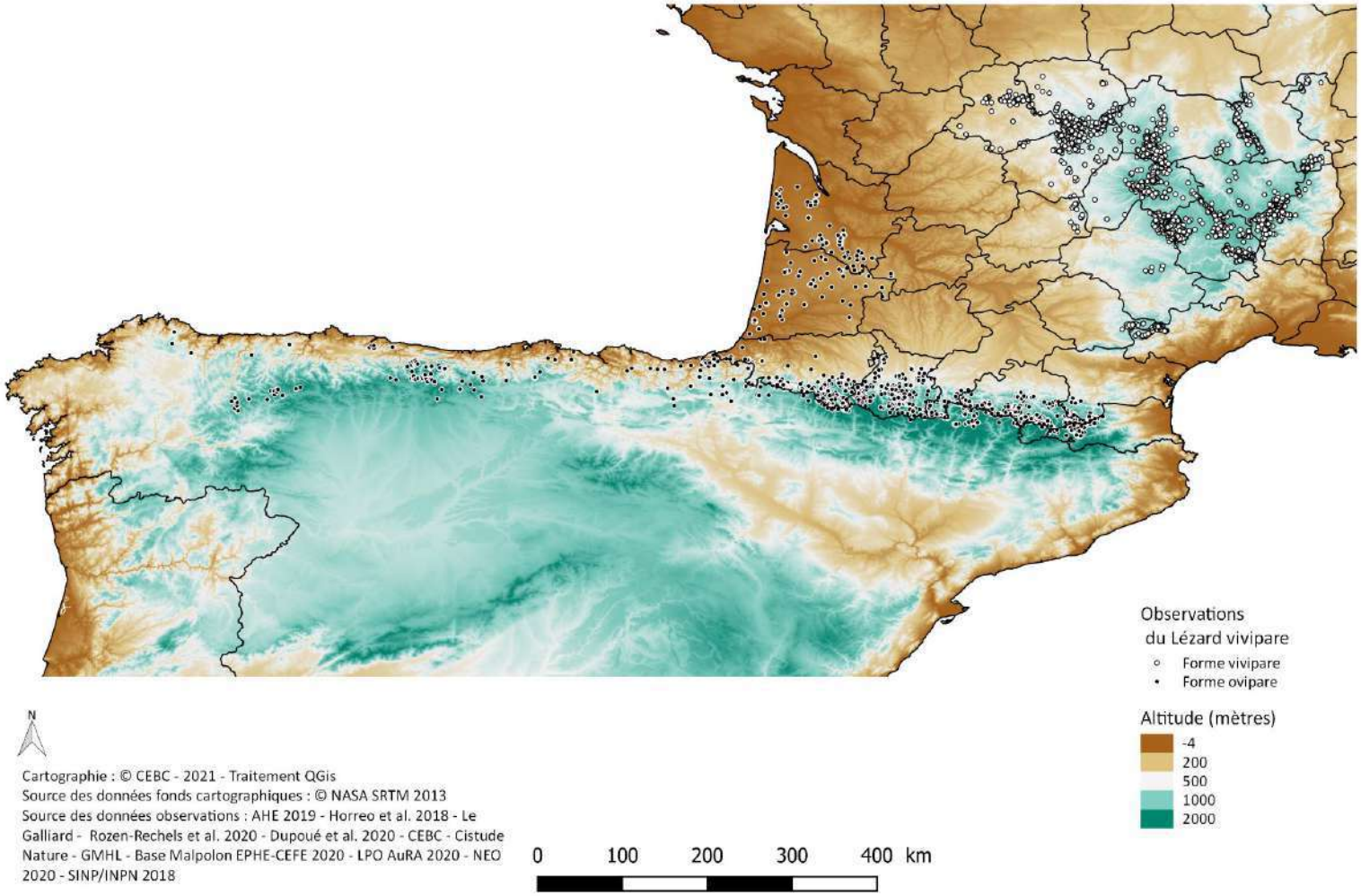
- Niveau Nouvelle-Aquitaine

Nous avons pu réaliser un conventionnement avec l'ensemble des partenaires associatifs de la région Nouvelle-Aquitaine qui sont : Cistude Nature (ex-région Aquitaine), Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (ex-région Limousin). Sur l'ensemble du territoire, cela représente 495 données pour la forme ovipare (dont 495 données précises) et 1139 données pour la forme vivipare (dont 478 données précises) (Tab. LVI – Fig. 184).

Tab. LVI. Bilan des données d'observations disponibles pour les travaux de modélisation à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine

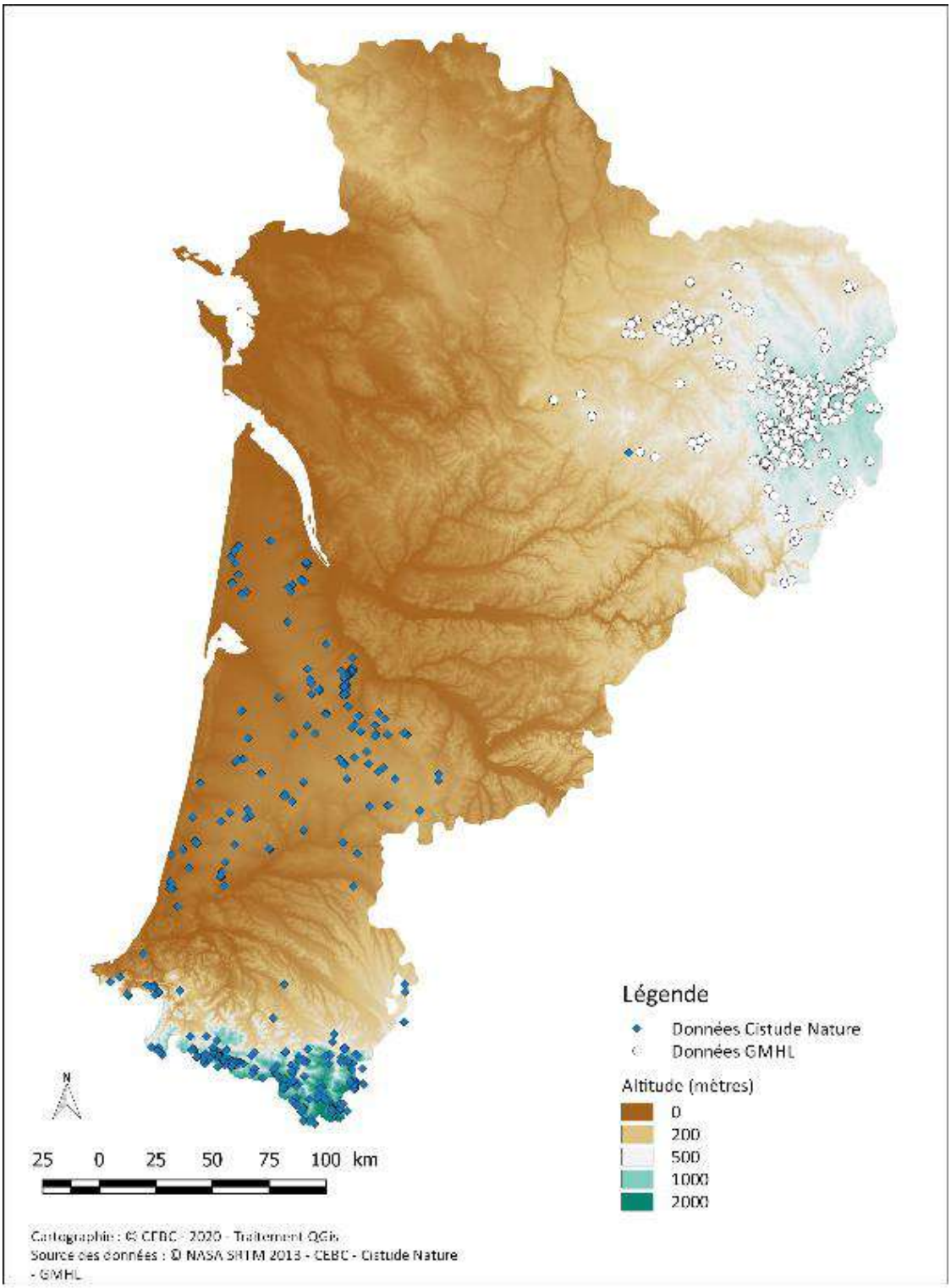
Forme de reproduction du Lézard vivipare	Propriétaire donnée	Zone géographique	Nombre d'observations					
			Totales	Précises	Jardin	Lieu-dit	Commune	Maille
Forme ovipare	Cistude Nature	Aquitaine	495	495				
Forme vivipare	GMHL	Limousin	1139	478		661		





Répartition des observations des formes ovipare et vivipare du Lézard vivipare en Espagne et France (Aquitaine, Pyrénées, Massif central)

Fig. 183. Répartition des observations des formes ovipare et vivipare du Lézard vivipare en Espagne et France (Aquitaine, Pyrénées, Massif central) (Guillon et al., in prep. d).



Répartition des observations du Lézard vivipare

Fig. 184. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition du lézard vivipare à l'échelle régionale (Nouvelle-Aquitaine) (Guillon et al., in prep. d).

10.2.7 Variables environnementales

L'ensemble des variables climatiques disponibles et issues de différentes sources : Météo France (simulations ALADIN 52, (OUZEAU *et al.*, 2014), simulations ALADIN 63 v2 (version EUROCORDEX (BADOR *et al.*, 2017 ; DANIEL *et al.*, 2019), version FR adjust par la méthode de BCSD (VERFAILLIE *et al.*, 2017)), Chelsa (KARGER *et al.*, 2020) et PVGIS (© European Communities, 2001–2020, HULD *et al.*, (2012)) ont été utilisées. L'ensemble représente des variables possédant une résolution spatiale de 12 km à 1 km.

Afin d'intégrer des variables d'habitats, deux informations seront également utilisées à l'échelle de la région afin d'avoir les données d'observations les plus précises spatialement : la fermeture du milieux et l'humidité des sols. La fermeture du milieu est issue de la densité de la biomasse ligneuse vivante aérienne pour l'année 2000 avec une précision de 30 m, dérivée de nombreuses études (SANTORO *et al.*, 2021). La probabilité pour l'habitat d'être une zone humide allant de 0 à 3, 4 étant les zones inondées, a été obtenue avec une précision de 50 m, calculé à partir d'informations pédologiques et hydrogéologiques (THIRY *et al.*, 2014).

Après un travail de sélection des variables, 3 variables climatiques et 2 variables habitats ont donc été utilisées pour modéliser la répartition des deux formes de Lézard vivipare.

Pour le climat, ce sont les températures maximales estivales (moyenne), l'irradiation estivale moyenne et le cumul annuel des précipitations totales (liquides et solides) qui ont été retenues.

Pour les habitats, l'indice de fermeture du milieu n'a pas été modifié au contraire des zones humides où les données initiales ont été transformées pour obtenir par maille un pourcentage d'occupation de zones humides potentielles (catégories 1 à 3).

Afin de maximiser à la fois la qualité temporelle et spatiale des modélisations et ainsi valoriser l'ensemble des variables disponibles, notamment dans un objectif de projection temporelle, nous avons appliqué l'approche dites du « delta change method » d'après (MOSIER *et al.*, 2018). Cette approche permet d'utiliser à la fois les simulations ALADIN 52 et ALADIN 63 pour avoir les meilleurs scénarios de changements du climat en cohérence avec le programme et d'utiliser également les variables climatiques (décrivant le climat du passé récent) les plus précises spatialement. Par exemple, au niveau des Pyrénées (Fig. 185), l'utilisation de cette méthode de descente d'échelle permet de conserver la résolution spatiale la plus fine (1 km² dans l'exemple) montrant l'effet du relief sur le climat alors que ces subtilités ne s'expriment pas dans les simulations ALADIN (8 km de résolution). Cette méthode permet au terme de faire une descente d'échelle spatiale des simulations ALADIN dans le futur de 8 km à 1km de résolution spatiale en intégrant les effets du relief ainsi que les subtilités régionales présentes sur la période de référence du passé récent (Fig. 185).



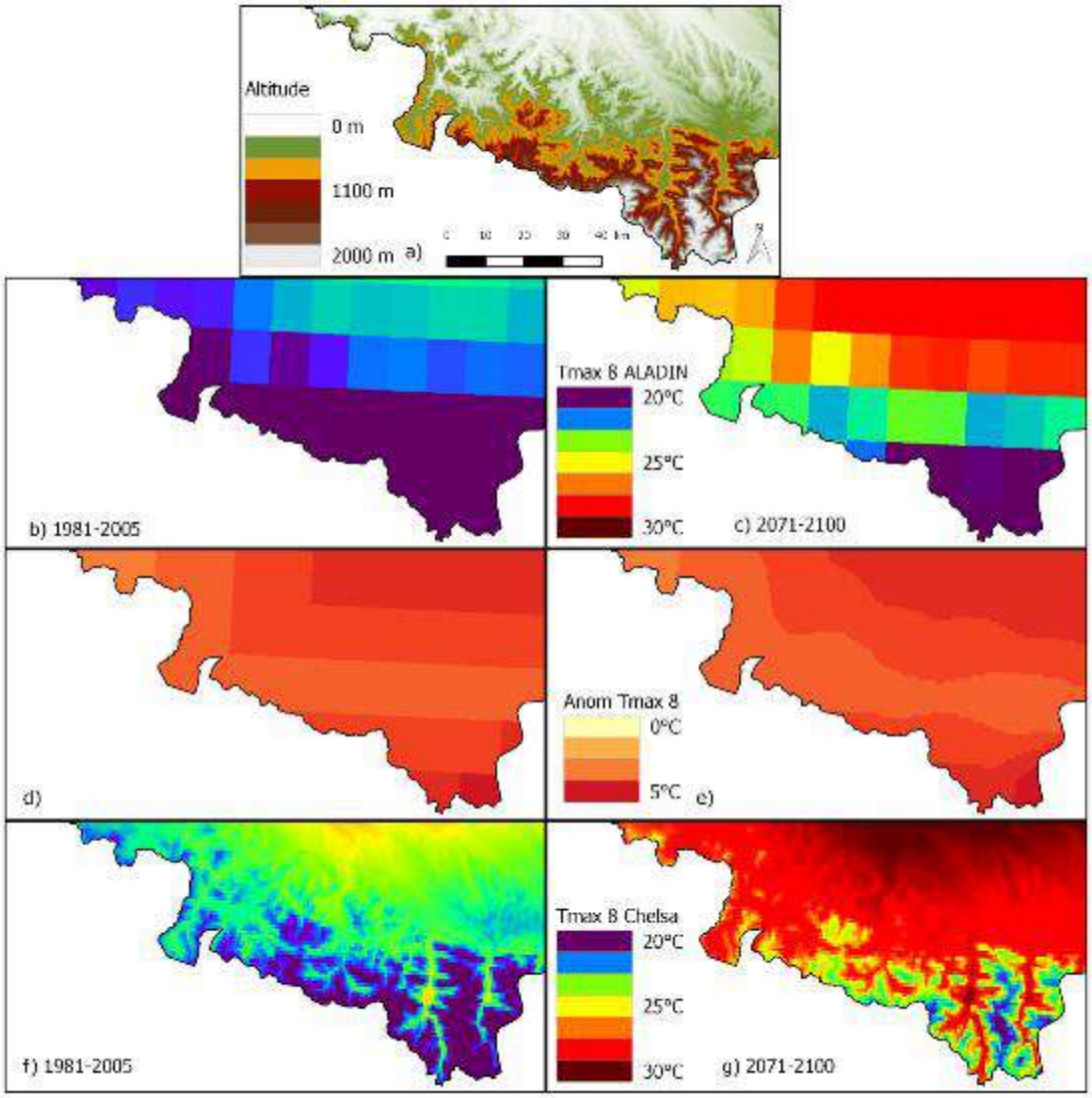


Fig. 185. Exemple de « delta change method » pour produire la température maximale mensuelle du mois d'août pour le scénario RCP8.5 dans la région Nouvelle-Aquitaine au niveau des Pyrénées. Les cartes sont (a) un modèle numérique d'altitude GTOPO30 pour la région test, (b) la simulation ALADIN pour la période 1981-2005, (c) la simulation ALADIN pour la période 1971-2100, (d) anomalie entre (b) et (c), (e) anomalie de (d) interpolée à la grille spatiale de Chelsa, (f) climatologie Chelsa 1981-2005, et (g) la simulation ALADIN à échelle réduite pour la période 2071-2100.

10.2.8 Modélisation avec le package Biomod2

- **Échelle Espagne/France**

Le travail de modélisation est en cours de réalisation au moment de la rédaction de ce document. La constitution d'une base de données de la répartition précise de cette espèce à l'échelle géographique considérée est une première étape essentielle et originale qui mérite d'être mise en valeur.

- **Échelle Nouvelle-Aquitaine**

Afin de modéliser la répartition des espèces, deux méthodes ont été mise en œuvre via la dernière version du package BIOMOD2 (https://CRAN.R-project.org/package=biomod2) (THUILLER *et al.*, 2009) par l'intermédiaire des logiciels R (version 4, R Core Team) et Rstudio.

La résolution spatiale finale correspond à une taille de pixel de 200 m de côté reflétant le compromis entre le profit d'avoir la meilleure précision spatiale des données environnementales tout en intégrant les besoins écologiques des espèces (taille des domaines vitaux par exemple). L'ensemble des variables environnementales ont été transformées à cette résolution. La colinéarité des variables a été vérifiée par le score de "Variance Inflation Factor" via le package USDM (https://CRAN.R-project.org/package=usdm) comme étant inférieure à 10 (NAIMI *et al.*, 2014 ; GUISAN *et al.*, 2017b).

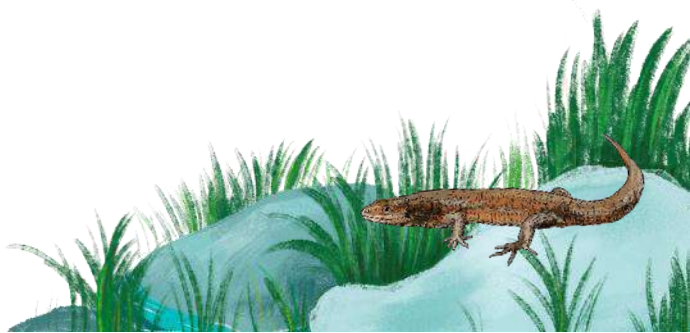
Seuls les Generalized Additive Models (GAM) et les Generalized Linear Models (GLM) ont été utilisés pour à la fois leur niveau de performance et leur similarité face aux hypothèses de génération des jeux de données de pseudo-absence. Les jeux de pseudo-absence (10 000 points par tirage) ont été générés aléatoirement dans la zone de calibration propre à chaque sous-espèce mais à une distance minimale de 500m des données présence pour limiter les fausses absences et ainsi respecter le mieux possible les hypothèses statistiques inhérentes à ces deux méthodes (GLM et GAM). Les zones de calibration pour les deux formes de Lézard vivipare correspondent à la moitié régionale (sud-ouest ou nord-est) excluant l'autre partie du territoire présentant l'autre forme de l'espèce. Tous les modèles ont été calibrés (80% du jeu de données) et évalués (20% du jeu de données) via deux tirages au sort. Ainsi, l'ensemble des prédictions sont issues de seulement 8 modèles (2 méthodes, 2 jeux de pseudo-absences et 2 répétitions) par sous-espèce. Les méthodes ont été "bridées" pour permettre de minimiser le sur-ajustement des modèles et ainsi réduire au possible les biais issus de la distribution spatiales des données de présence (présence de cluster de points notamment).

La performance des 8 modèles a été évaluée grâce au TSS (true skill statistic, (ALLOUCHE *et al.*, 2006)) et à l'AUC (area under the curve, HANLEY & MCNEIL, (1982)). La qualité des modèles a été faite par la classification suivante : excellente (TSS > 0.8), bonne (TSS = 0.6–0.8), correcte (TSS = 0.4–0.6; AUC > 0.7), pauvre (TSS = 0.2–0.4), and sans valeur prédictive (TSS < 0.2) (SWETS, 1988 ; BEN RAIS LASRAM *et al.*, 2010 ; ENGLER *et al.*, 2011).. Les cartes de prédictions pour les climats actuels et futurs résultent de la prévision d'ensemble dans le package BIOMOD2 en ne conservant que les modèles ayant un score de TSS > 0,4 (soit tous les 8 modèles). Les prédictions moyennes (Annexe 18, Annexe 19)sont pondérées par la valeur relative du score de TSS de chaque modèle individuel et la binarisation des prédictions a été réalisée par la méthode de TSS.

La période de référence choisie est 1981–2005 afin d'être en cohérence avec les périodes couvertes par les jeux de données de présence ainsi que les variables climatiques entrantes. Les projections

futures ont été réalisées via les simulations Météo France/CNRM Aladin 52 et Aladin 63 corrigées à l'échelle France. Parmi les scénarios corrigées et disponibles à l'échelle France, ceux retenus ont été le RCP 4.5 (+1.1°C /+ 2.6°C– IC 90% au niveau globale entre 2081–2100 et 1986–2005) et RCP 8.5 (+2.6°C/+4.8°C – IC 90% au niveau global entre 2081–2100 et 1986–2005). Le scénario RCP 2.6 (+0.3°C/+1.7°C – IC 90% au niveau global entre 2081–2100 et 1986–2005) correspond environ au +1.5°C (entre 2081–2100 et 1850–1900) des objectifs de Paris à la fin du siècle (cf. Figure 4.35 dans Arias *et al.*, (2021), https://www.ipcc.ch/sr15/), objectif qui semble de moins en moins crédible face au bilan récent de la COP 26 qui viserait plutôt les 1.8°C à 2.4°C tout en sachant que nous sommes déjà à environ +1.1°C en 2021 (https://public.wmo.int/) .

Trois horizons de projections ont été réalisés pour chaque simulation/scénario, un horizon "proche" 2021–2050 (horizon 1), "moyen" 2041–2070 (horizon 2) et "lointain" 2071–2100 (horizon 3).



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 2021, 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, voire rendent durant certaines saisons, l'habitat défavorable au cycle d'activité du Lézard vivipare ou du moins impactent fortement son comportement d'insolation et de déplacement, induisant un biais sur sa détectabilité lors des comptages (ROZEN-RECHELS *et al.*, 2021).

Ainsi, pour la première saison de suivi (2017), les placettes ont connu en quasi-totalité un assèchement important réduisant fortement les micro-habitats disponibles pour le Lézard vivipare. L'hiver 2016-2017 avait effectivement été particulièrement sec, suivi d'un printemps sec et avec des 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 protocoles 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 molinie, celui-ci a nécessité près d'une année pour se restaurer après ce fort assèchement de 2017 (Fig. 186).

Pour la saison 2019, les observations des lézards vivipares ont été plus caractéristiques de l'activité attendue. L'étude des amplitudes thermiques saisonnières mais également jour/nuit reste à mettre en lien avec le dénombrement des lézards vivipares effectué.

L'année 2020 a connu une fin d'hiver très douce et sec, suivie d'un printemps très précoce (de premières fortes chaleurs enregistrées dès le mois de février) mais très humide (des évènements climatiques soudains de crues en avril-mai). Les lagunes ont connu un assec qu'en début d'été et les températures ont été estivales dès le printemps. Cela a été propice à l'observation de l'activité des lézards vivipares. Cependant, la première session de comptages a été avancée au vu de l'activité déjà engagée des lézards dès février. Nous avons donc pu constater un léger décalage de la phénologie sur 2020. Ces modifications d'habitats et taux d'hygrométrie ont été annotés et feront l'objet d'une étude plus précise lors de la dernière année du programme, mais le constat visuel donne déjà les premiers éléments d'interprétation.

Pour l'année 2021, les niveaux d'eau dans les systèmes lagunaires étaient revenus à une norme acceptable, et la pluviométrie hivernale et printanière augurait d'une activité des lézards vivipares du niveau de celles des années 2018 et 2020. Or, un faible nombre d'individus en activité de surface a été relevé en 2021. Cela sous-entend qu'au-delà des fluctuations des niveaux d'eau et de la modification



des habitats, il faut étudier également le taux d'ensoleillement sur cette saison 2021, ainsi que l'amplitude thermique jour/nuit qui a été particulièrement forte au printemps 2021.



Fig. 186. Photographies de la placette « Saint-Médard – Lagunasse » en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite)

- Comparaison interannuelle des indices d'abondance

Dans le Massif landais (Gironde, Landes et Lot-et-Garonne), les cinq années d'observation, de 2017 à 2021 permettent d'apporter un état de référence de la situation de la forme ovipare. Il a été possible de voir l'évolution interannuelle des indices d'observation (io) du Lézard vivipare. En comparant les indices io des sites de 2017 à 2021, il est intéressant de noter la forte influence des conditions météorologiques sur les observations. Ainsi, deux années (2018 et 2020) avec des pics d'observation ont été identifiées (Fig. 187). Ces deux années correspondent également à des conditions pluviométriques fortes.

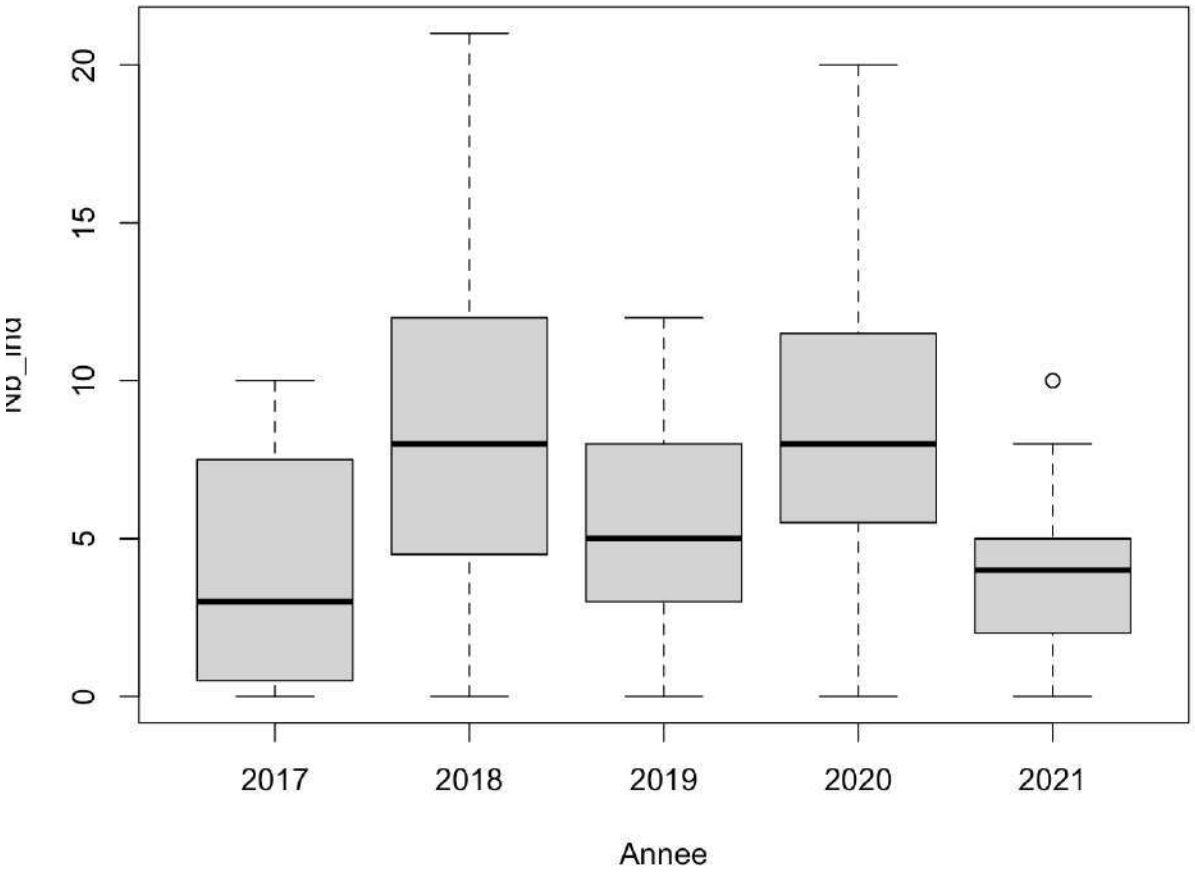


Fig. 187. Comptages annuels de l'activité des Lézards vivipares de plaine entre 2017 et 2021 (12 lagunes)

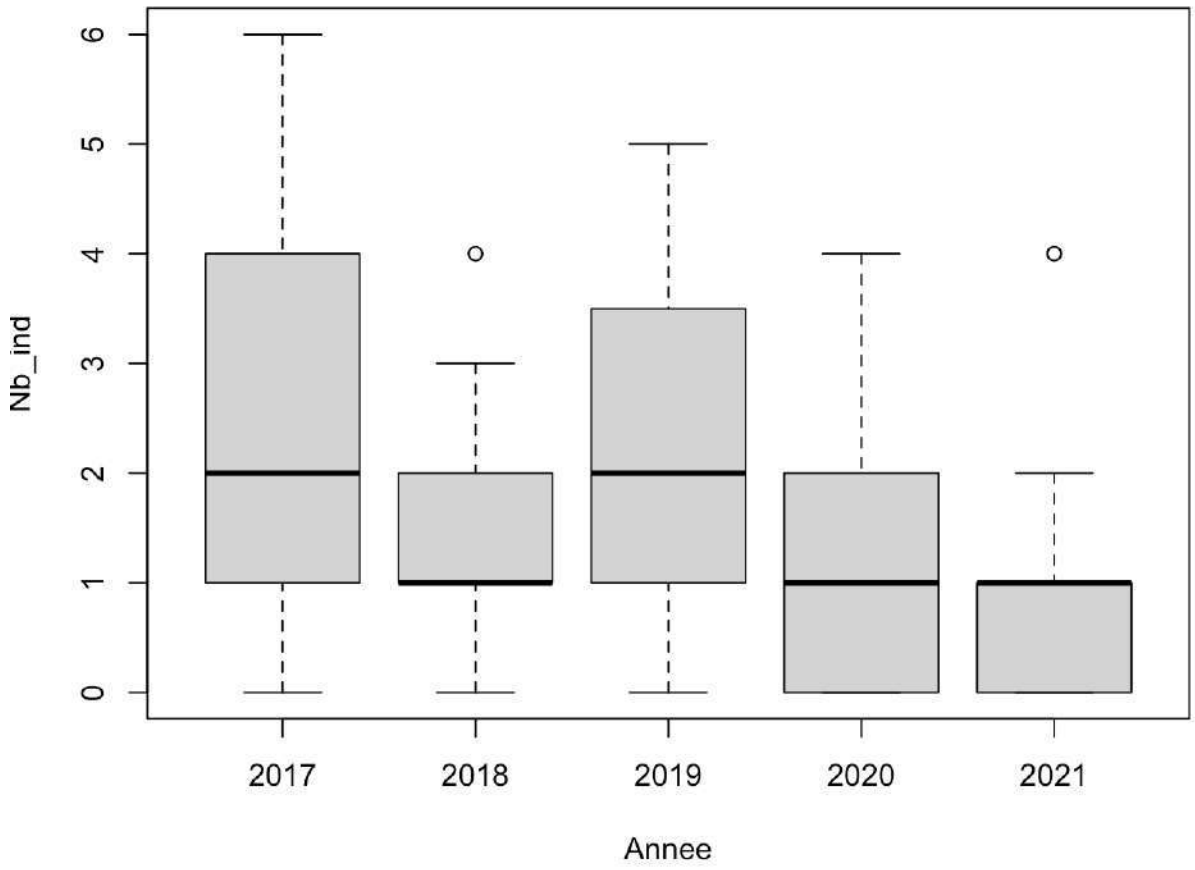
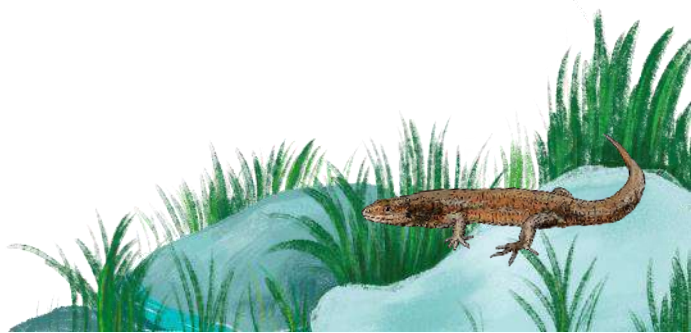


Fig. 188. Comptages annuels de l'activité des lézards des murailles en plaine (8 lagunes en syntopie avec Zootoca vivipara) entre 2017 et 2021

Chez le lézard des murailles, le nombre de contacts moyen est moindre par rapport au lézard vivipare. Les variations interannuelles sont moins marquées sans différence majeure observée (Fig. 188). Les conditions thermiques lors des visites ont une influence déterminante sur les comptages mais ces effets sont différents selon les deux espèces. Chez le Lézard vivipare, le nombre de contact est plus élevé quand la température ambiante est basse (Fig. 189). En revanche, chez le Lézard des murailles, le nombre de contacts est plus élevé quand la température ambiante est élevée (Fig. 190).

Enfin, on observe une influence de l'hygrométrie sur le nombre d'observations chez le Lézard vivipare. Le nombre de contact est ainsi plus élevé lorsque l'air ambiant est moins desséchant (Fig. 191).



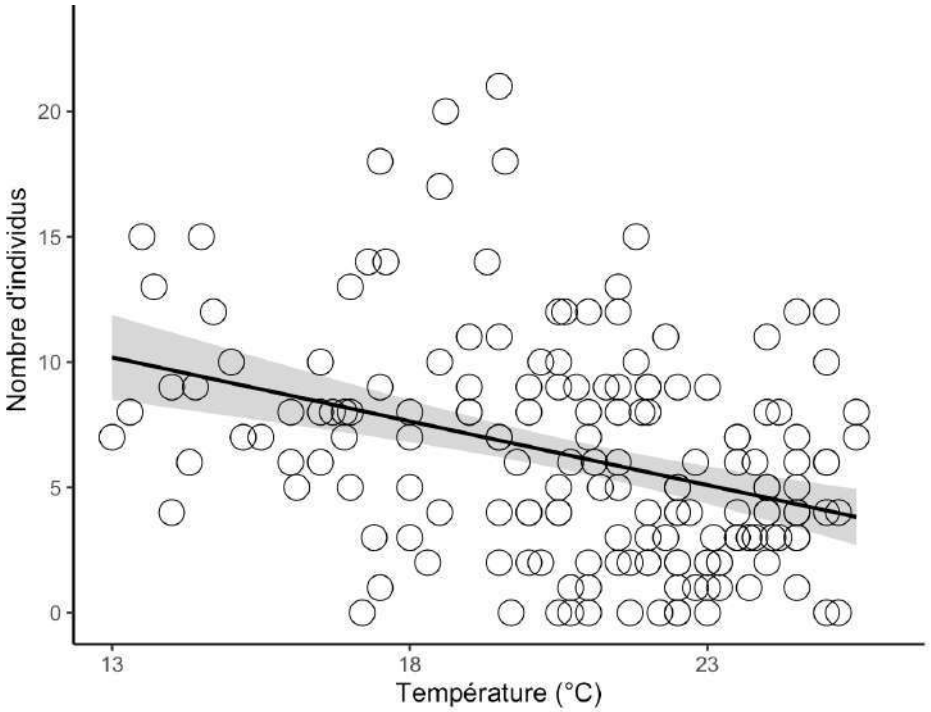


Fig. 189. Influence de la température sur les observations du Lézard vivipare entre 2017 et 2021

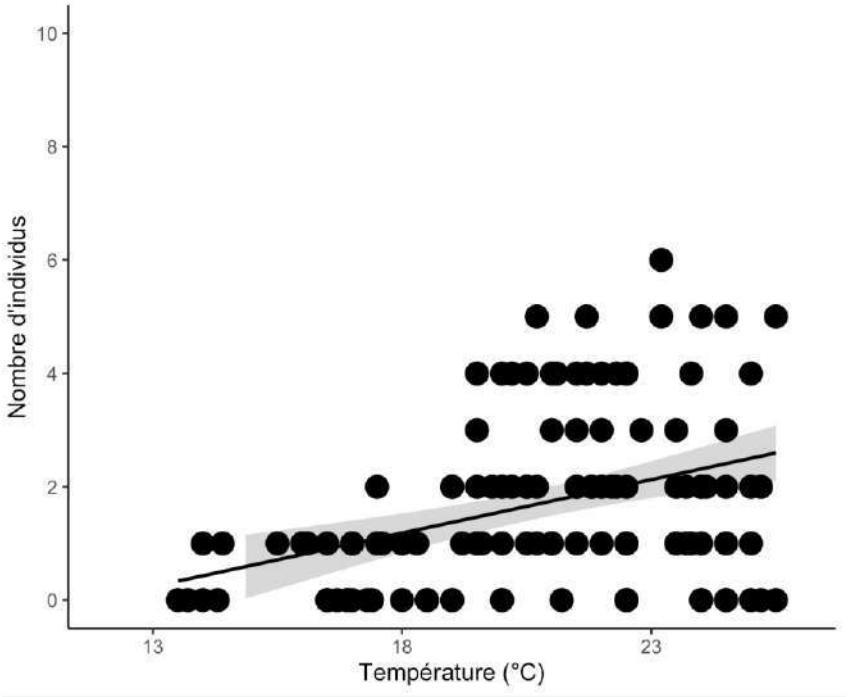


Fig. 190. Influence de la température sur les observations du Lézard des murailles entre 2017 et 2021

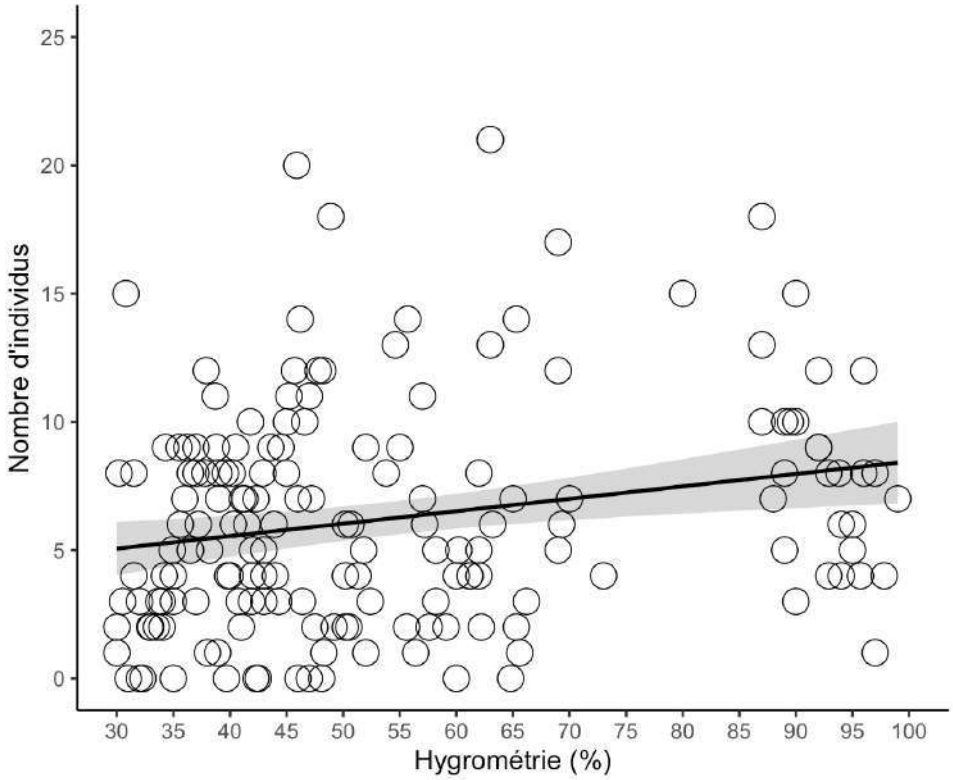


Fig. 191. Influence de l'hygrométrie sur les observations du Lézard vivipare entre 2017 et 2021

- **Étude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude**

Les résultats de cette étude (Dupoué *et al.*, 2021) mettent en évidence un impact combiné des contraintes climatiques et de la qualité de l'habitat suffisant sur les profils démographiques et génétiques du Lézard vivipare. En effet, l'abondance de lézard s'effondre aux basses altitudes, surtout au sein des lagunes landaises, là où le climat est le plus chaud. À cet indicateur démographique s'ajoutent des empreintes moléculaires puisqu'on observe dans cette zone limite une augmentation considérable de la consanguinité, une plus forte différenciation génétique ainsi qu'une interruption du flux de gènes entre les populations (Fig. 192, Fig. 193). Cette observation est en accord avec nos prédictions et suggère que ces populations sont les plus proches du refuge glaciaire de la forme ovipare (Guillon et al., in prep. d). Ces trois paramètres sont le signe d'un risque imminent d'extinction pour les populations de plaine. À l'inverse, les profils génétiques des populations de hautes altitudes suggèrent que cette espèce a pu étendre sa distribution via des 'effets fondateurs', à savoir des petits groupes de lézards émigrant et gravissant les montagnes.



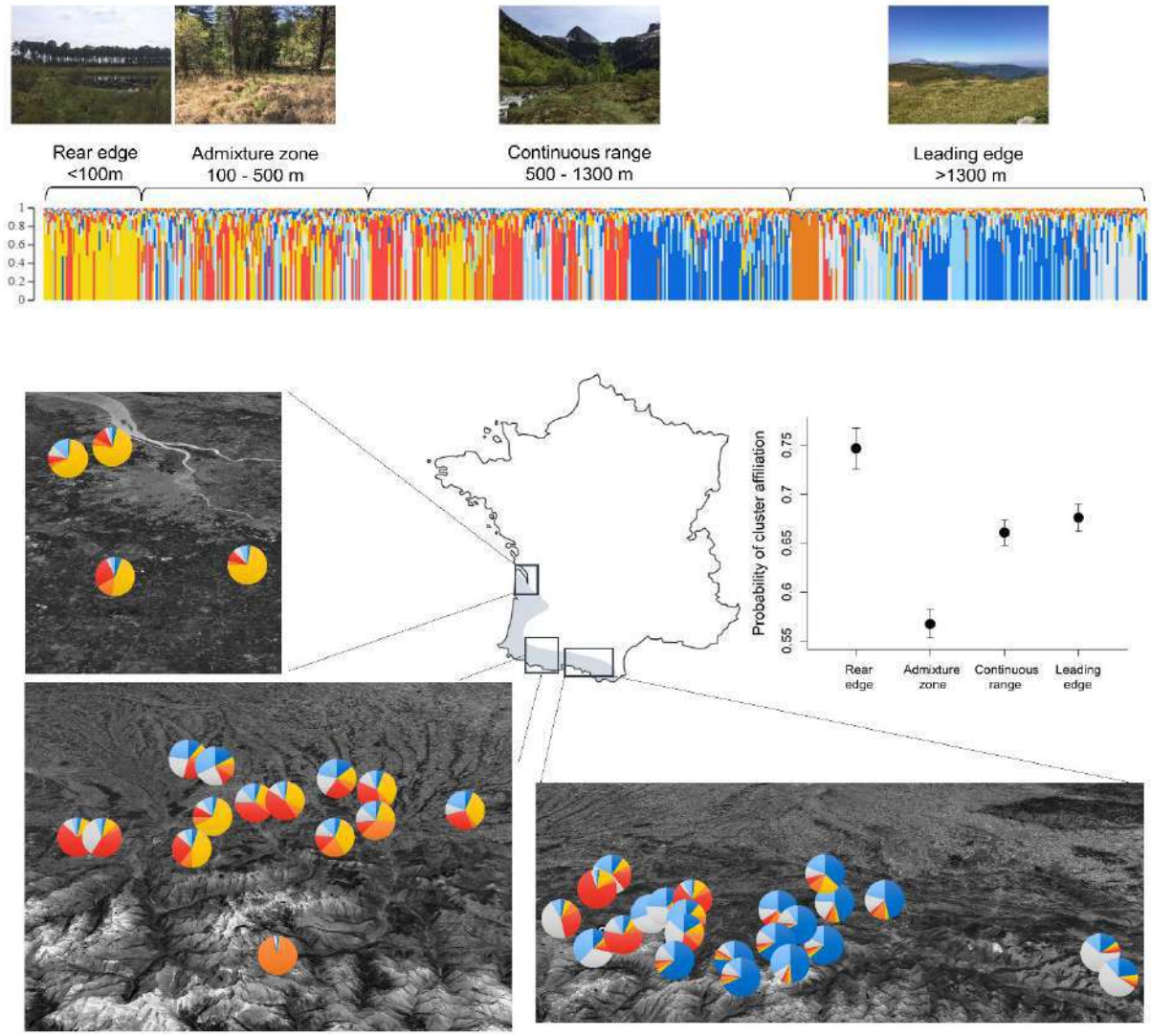


Fig. 192. Structuration génétique des 42 populations naturelles de Lézard vivipare (Z. v. louislantzi) réparti au sein de 4 unités écologiques associé à un changement récent de la répartition du clade ouest.

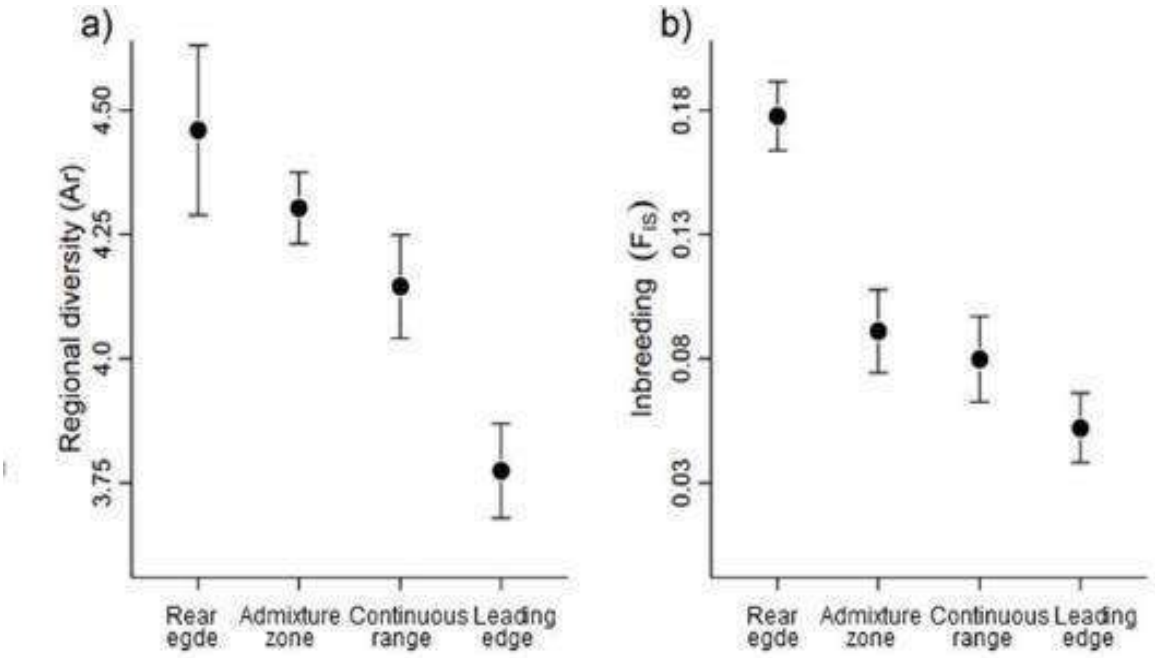


Fig. 193. Variation de diversité génétique et de consanguinité selon les 4 groupes populationnels situés le long du gradient d'altitude

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. 194) : 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.

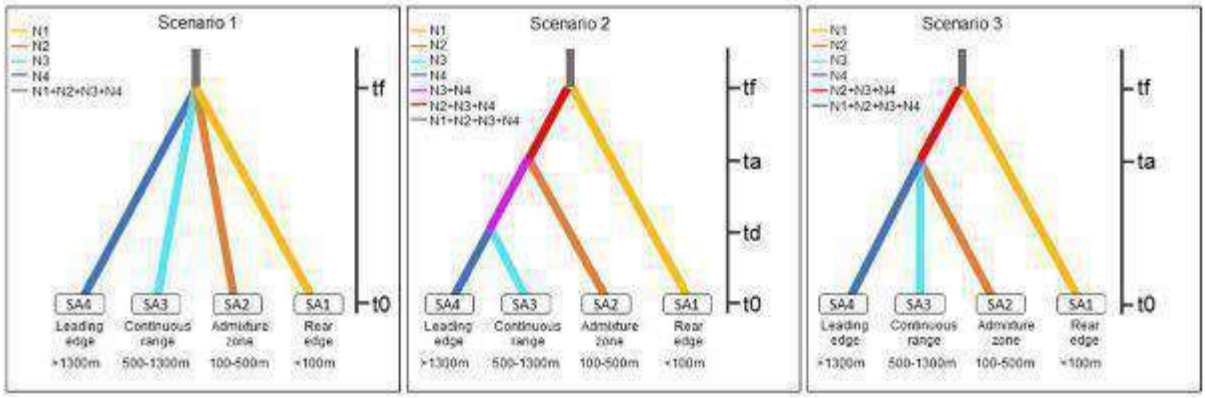


Fig. 194. Illustration des 3 scénarios possibles pour la colonisation des Pyrénées par Z vivipara louislantzi (DUPOUÉ et al., 2021).

• Étude 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. 195). 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.

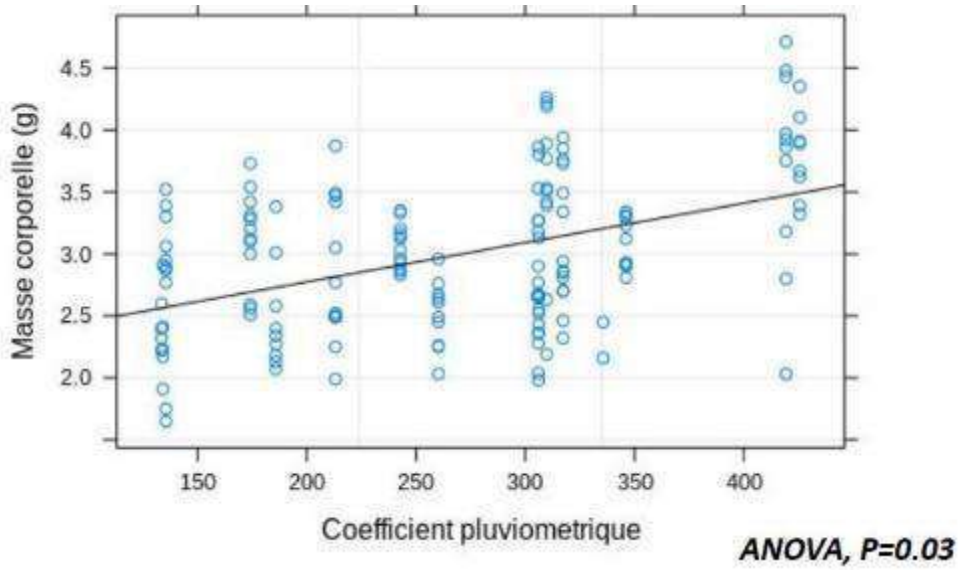


Fig. 195. Relation entre coefficient pluviométrique et masse corporelle des individus.

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. 196). Les analyses sont en cours de finalisation (CHABAUD *et al.*, in prep. b).

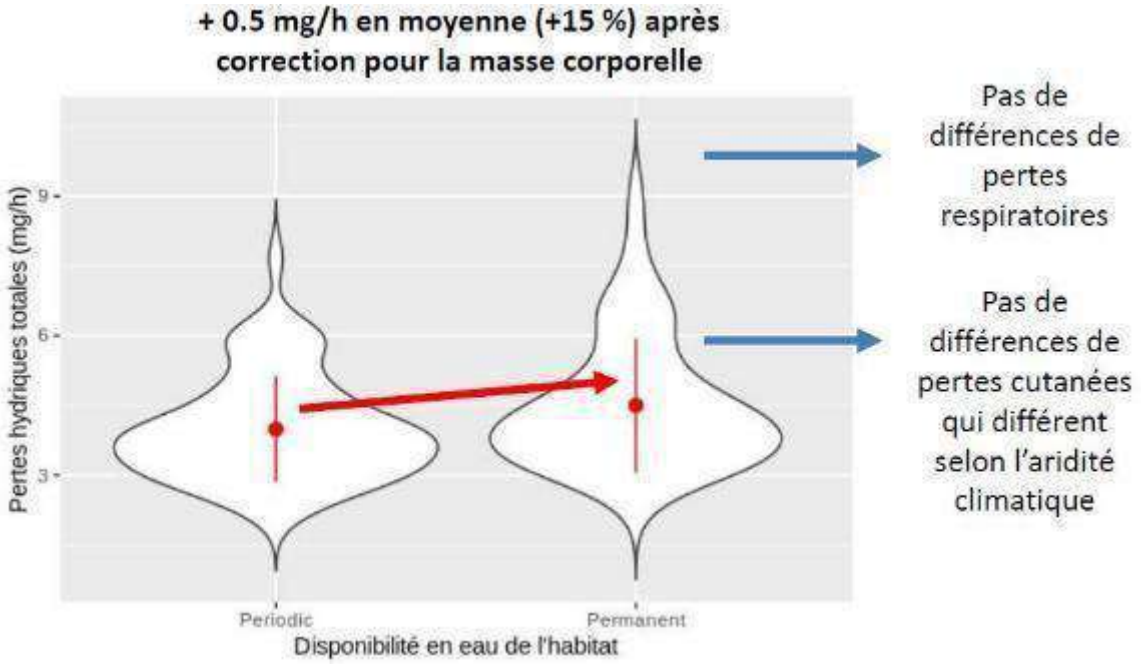


Fig. 196. Influence de la disponibilité en eau dans l'habitat sur les pertes hydriques.

10.3.2 Forme vivipare (Z. vivipara vivipara)

- **Observations des suivis en Limousin**

Les résultats de comptages en Limousin (GMHL) ne permettent pas pour l'heure d'établir des indices d'abondance ou des ratios entre Lézard vivipare et Lézard des murailles. Nous faisons donc état des comptages seuls (Tab. LVII – Tab. LVIII).

Tab. LVII. Nombre d'observations de Lézard vivipare par site et par année de suivi

Site	Nb observations en 2018	Nb observations en 2019	Nb observations en 2020	Nb observations en 2021
Moulin de Rousset	3	1	0	0
Tourbière des Dauges	0	6	14	17
Etang de Chabannes bas	0	2	2	3
Sources de la Vienne	0	2	1	0
la Fontaine	4	1	4	3
Tourbière de la Ferrière	0	3	1	1
la Rabouillère	0	0	0	0
Landes et tourbières de la Mazure	6	39	3	0
Lande de Marcy	2	3	1	0

Tab. LVIII. Nombre d'individus de Lézard des murailles par site et par année de suivi

Site	Nb individus en 2018	Nb individus en 2019	Nb individus en 2020	Nb individus en 2021
Moulin de Rousset	3	1	0	0
Tourbière des Dauges	0	6	16	7
Etang de Chabannes bas	0	2	5	2
Sources de la Vienne	0	2	1	0
la Fontaine	5	1	4	2
Tourbière de la Ferrière	0	3	2	1
la Rabouillère	0	0	0	0
Landes et tourbières de la Mazure	6	42	3	0
Lande de Marcy	6	4	1	1

Les années 2019 et 2020 sont les plus favorables à l'observation du Lézard vivipare avec respectivement un total de 65 et 32 individus observés contre seulement 20 en 2018. Certains sites



abritent des populations relictuelles difficiles à contacter. On note de très fortes variations sur les sites de la Tourbière des Dauges et plus particulièrement sur les landes et tourbières de la Mazure. Plusieurs facteurs peuvent être en cause : soit les conditions liées aux micro-habitats ont connu de grandes fluctuations (les années humides étant logiquement favorables à l'espèce), soit les conditions au cours des passages n'étaient pas optimales ou soit un effet observateur a induit un biais dans nos résultats. On note également un déclin général fort sur les sites à tourbières (Tab. LIX), ceci est constaté depuis quelques années par des agents de RNN. Les sites connus pour leur forte densité de Lézard vivipare sont ainsi à surveiller de près.

Tab. LIX. Nombre d'observations de Lézard vivipare par mois et par année de suivi

Mois	Nb observations en 2018	Nb observations en 2019	Nb observations en 2020
Avril	6 (20)	9 (19)	17 (25)
Mai	3(19)	4 (28)	15 (22)
Juin	5 (14)	25 (32)	-
Juillet	-	6 (14)	-

Les nombres entre parenthèses figurent le nombre d'individus total pour le Lézard vivipare sur tous les sites suivis dans le cadre de Sentinelles du climat.

- **Étude expérimentale des conditions thermique et hydrique de la gestation**

Ces travaux ont été pilotés par George Brusch en post-doctorat au CEBC-CNRS (ANR Aquatherm) (Brusch *et al.*, 2020). À 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. On observe également une plus grande mobilisation des réserves corporelles caudales (Fig. 197). Les données sur les performances locomotrices des jeunes sont en cours d'analyse.

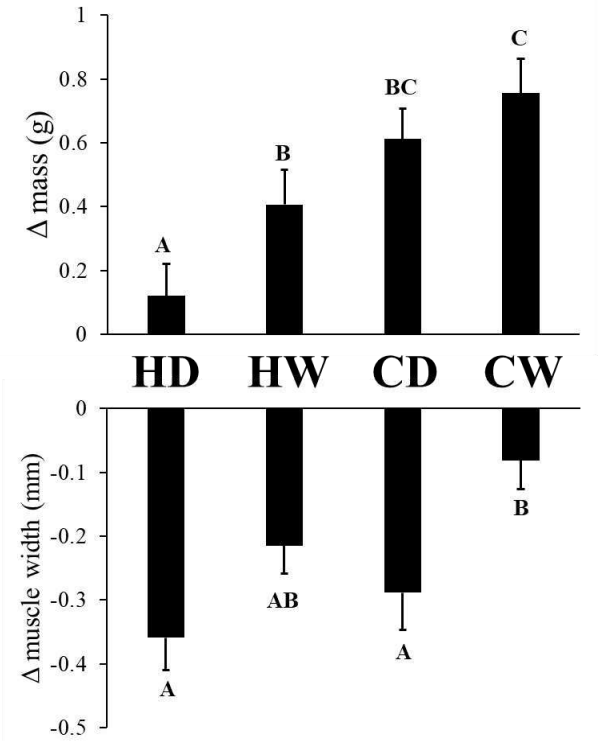




Fig. 197. Influence du traitement expérimental sur les variations de masse et de musculatures des femelles en cours de la gestation. H : Hot / C: Cold / W: Wet / D : Dry HD : chaud et privation d'eau. HD Chaud et accès à l'eau. CD : froid et privation d'eau CW : froid et accès à l'eau.

10.3.3 Comparaisons entre les formes

À 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 deux formes de Lézard vivipare ont des pertes hydriques cutanées significativement plus fortes (+70%) que le Lézard des murailles (Fig. 198). Cette vulnérabilité aux pertes hydriques est probablement une composante importante de la sélection de l'habitat chez le Lézard vivipare.

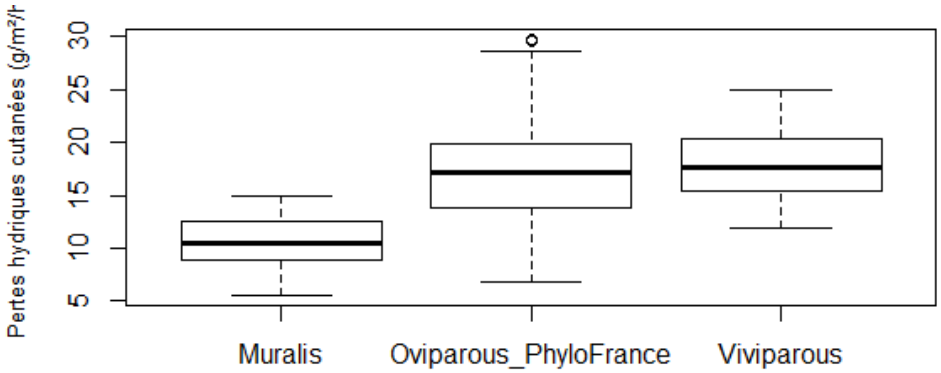




Fig. 198. Comparaison des pertes hydriques cutanées chez le Lézard des murailles (Podarcis muralis), la forme ovipare (Oviparous) et vivipare (Viviparous) du Lézard vivipare.



10.3.4 Modélisation corrélative de la répartition

- **Selon le mode de reproduction**

L'analyse préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine réalisée en 2018 a été mise à jour en 2019. 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 et nébulosité plus élevée). Les spécificités climatiques du triangle landais laissaient penser qu'elles jouaient une importance majeure dans le maintien de cette forme dans un secteur de basse altitude exposé à des températures élevées.

Les modélisations 2021 ont permis de tester ces hypothèses. Les évaluations des modèles montrent des scores corrects et peu variables (pour la forme ovipare : ROC = 0,847 ± 0,019 TSS = 0,527 ± 0,029 ; pour la forme vivipare : ROC = 0,978 ± 0,002 TSS = 0,846 ± 0,009).

L'importance des variables explicatives dans les modèles montrent que ces variables climatiques (estivales et annuelles) sont les facteurs prépondérants pour expliquer la répartition des deux formes de Lézard vivipare à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine (Tab. LX).

Tab. LX. Tableau de l'importance relative des variables environnementales testées par méthode et dans l'ensemble

Z. v. ovipare	GLM	GAM	mean	sd
tasmax_S	**0,667**	**0,740**	**0,704**	**0,046**
irrad_S	***0,295***	***0,315***	***0,305***	***0,024***
pr_Y	***0,428***	***0,154***	***0,291***	***0,148***
Biomass_S	***0,297***	***0,230***	***0,264***	***0,038***
ZHpa200m_S	***0,106***	***0,088***	***0,097***	***0,011***

Z. v. vivipare	GLM	GAM	mean	sd
tasmax_S	**0,310**	**0,475**	**0,392**	**0,105**
pr_Y	**0,336**	**0,246**	**0,291**	**0,103**
irrad_S	***0,227***	***0,203***	***0,215***	***0,074***
ZHpa200m_S	0,028	0,037	0,032	0,007
Biomass_S	0,024	0,027	0,026	0,005

Par ailleurs, la forme ovipare se démarque par le fait que des variables habitats sont également importantes pour mieux cerner sa répartition. La biomasse ligneuse (indice de la structuration et du degré de fermeture des milieux) ainsi que la proportion de zones humides potentielles sortent comme variables importantes au contraire de la forme vivipare en Limousin (Tab. LX).

Par ailleurs, la confrontation des courbes de réponses des espèces permet également de mieux comprendre les niches des deux formes (Fig. 199, Annexe 16, Annexe 17). Concernant les variables climatiques, la forme ovipare utilise des conditions légèrement plus chaudes (température/irradiation) et moins arrosées que la forme vivipare. Ceci se visualise par le décalage des courbes de réponse entre les deux formes. Concernant les habitats, la fermeture des milieux semble une contraire forte cohérente avec l'écologie de l'espèce et ses besoins thermiques avec toutefois un préférentiel de la forme ovipare légèrement décalé par rapport à la forme vivipare vers des milieux plus structurés

comme les milieux landeux. L'évolution des probabilités de présence en fonction du potentiel humide montre un point d'inflexion vers les faibles pourcentages pour la forme vivipare.

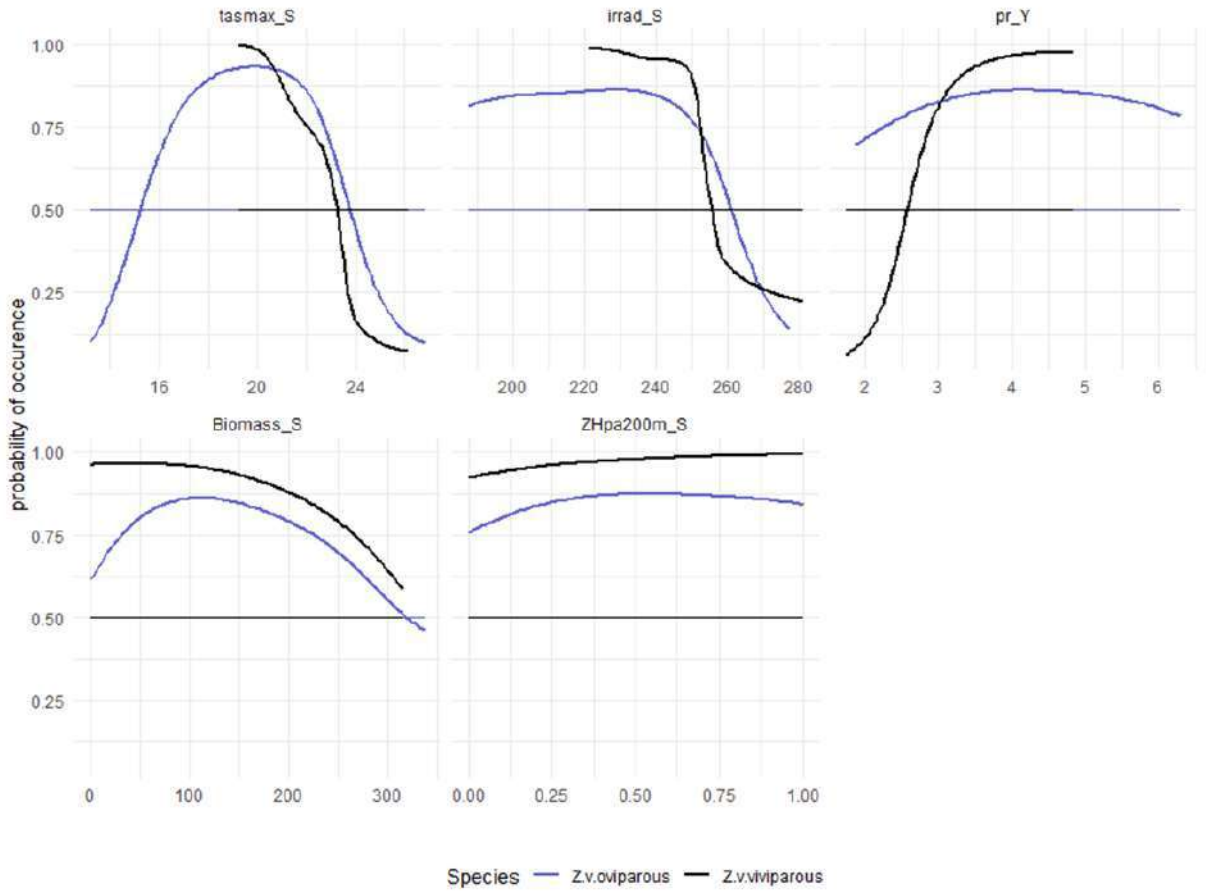


Fig. 199. Comparaison des courbes de réponse entre la forme ovipare (lignes bleues) et vivipare (lignes noires) du Lézard vivipare.

Les comparaisons des prédictions de la répartition actuelle des deux formes montrent que le léger décalage de niche entre elles a une influence importante une fois spatialisées (Fig. 200). Les zones favorables à la forme vivipare en Limousin ne représente qu'une petite partie de la répartition de la forme ovipare et notamment la quasi absence de zones favorables dans le triangle landais. Les probabilités de présence de la forme ovipare dans ce même secteur sont très basses (avec des patchs en dessous du seuil de présence/absence) suggérant que l'espèce est actuellement en limite de persistance dans ce territoire. Inversement, la forme ovipare présente des zones "favorables", dans le nord de la région, de manière beaucoup plus importante que la forme vivipare qui se limite elle aux seuls plateaux du Limousin et aux reliefs alentours.

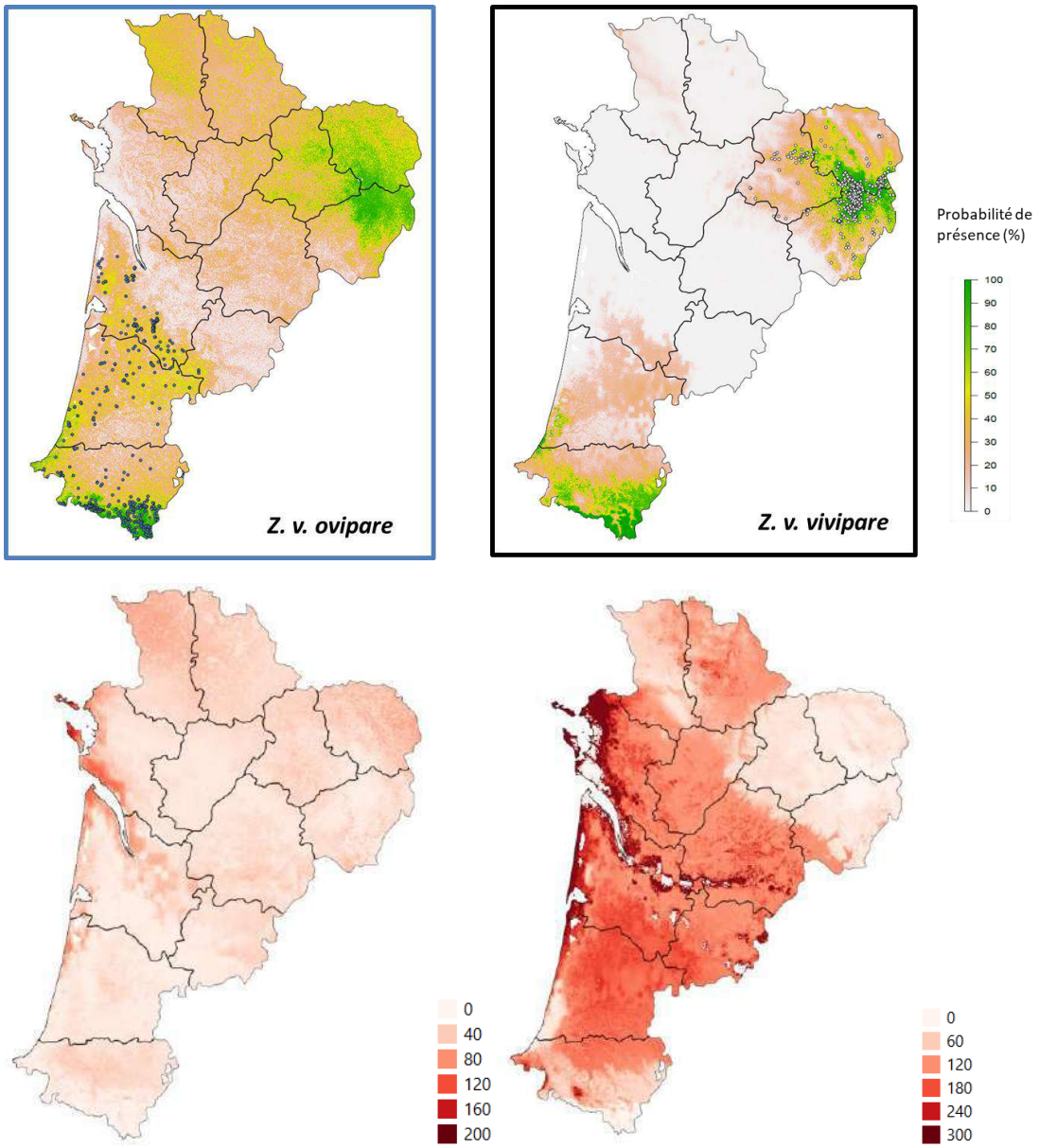


Fig. 200. Probabilités de présence moyennes pondérées (en haut) et coefficient de variations associé (en bas) de l'ensemble des modèles produits pour les deux formes ovipares et vivipares sur l'ensemble de la région. Les points représentent les observations des deux formes.

Les projections futures pour les deux formes montrent la même sensibilité des deux formes aux prévisions de modifications climatiques (Fig. 201, Annexe 20, Annexe 21). Dès l'horizon proche (H1 : 2021–2050), la réponse spatiale est très importante avec par exemple pour le scénario RCP 4.5, une rétractation prédite de l'aire de distribution évaluée entre 75.25% (Aladin 52) et 86.54% (Aladin 63) pour la forme ovipare et entre 71.26% (Aladin 52) et 87.68% (Aladin 63) pour la forme vivipare alors que les gains de nouveaux territoires sont quasi nuls à l'échelle de la région (Annexe 34).

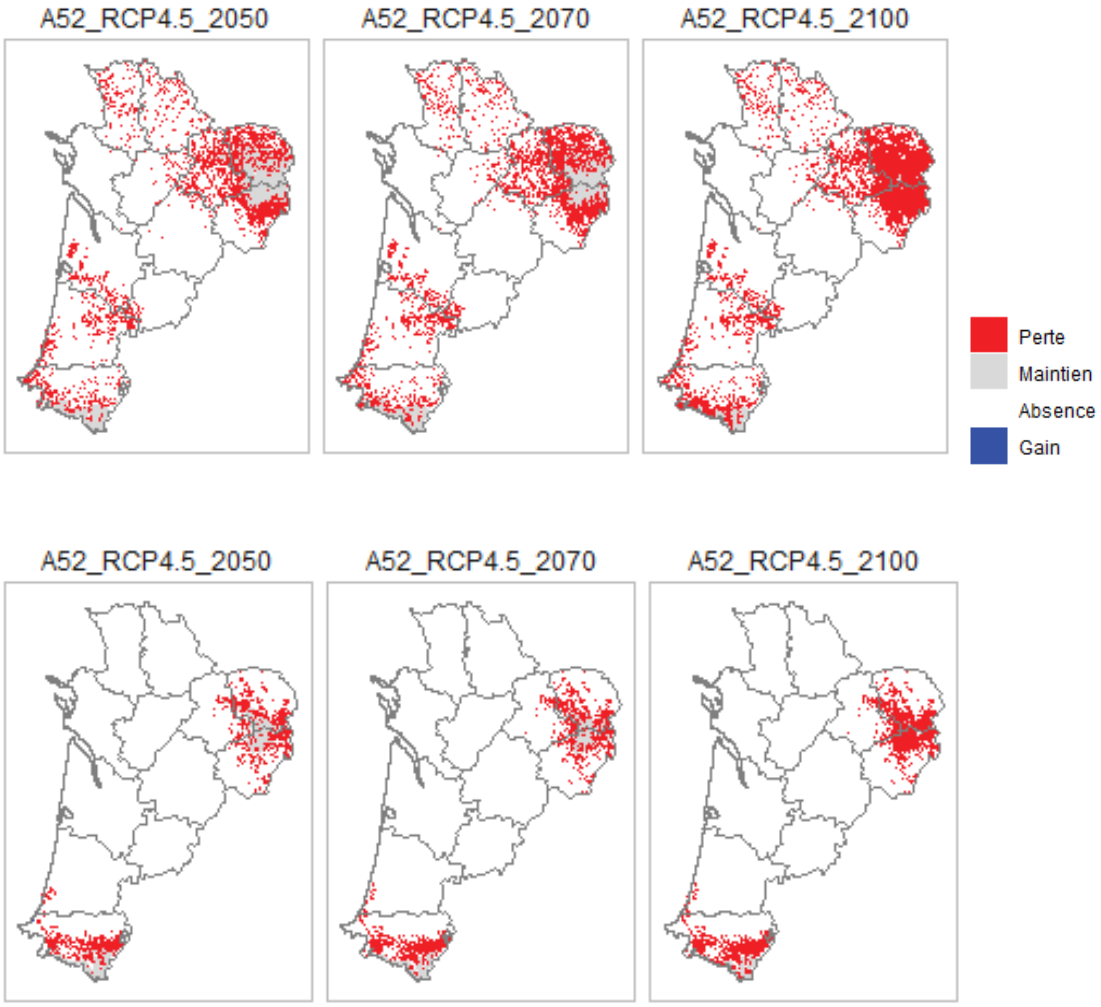


Fig. 201. Évolution prédites de la répartition de la forme ovipare (en haut) et vivipare (en bas) pour les simulations Aladin 52 et scénario RCP 4.5 pour les trois horizons de projections (H1 : 2021-2050, H2:2041-2070 et H3:2071-2100)

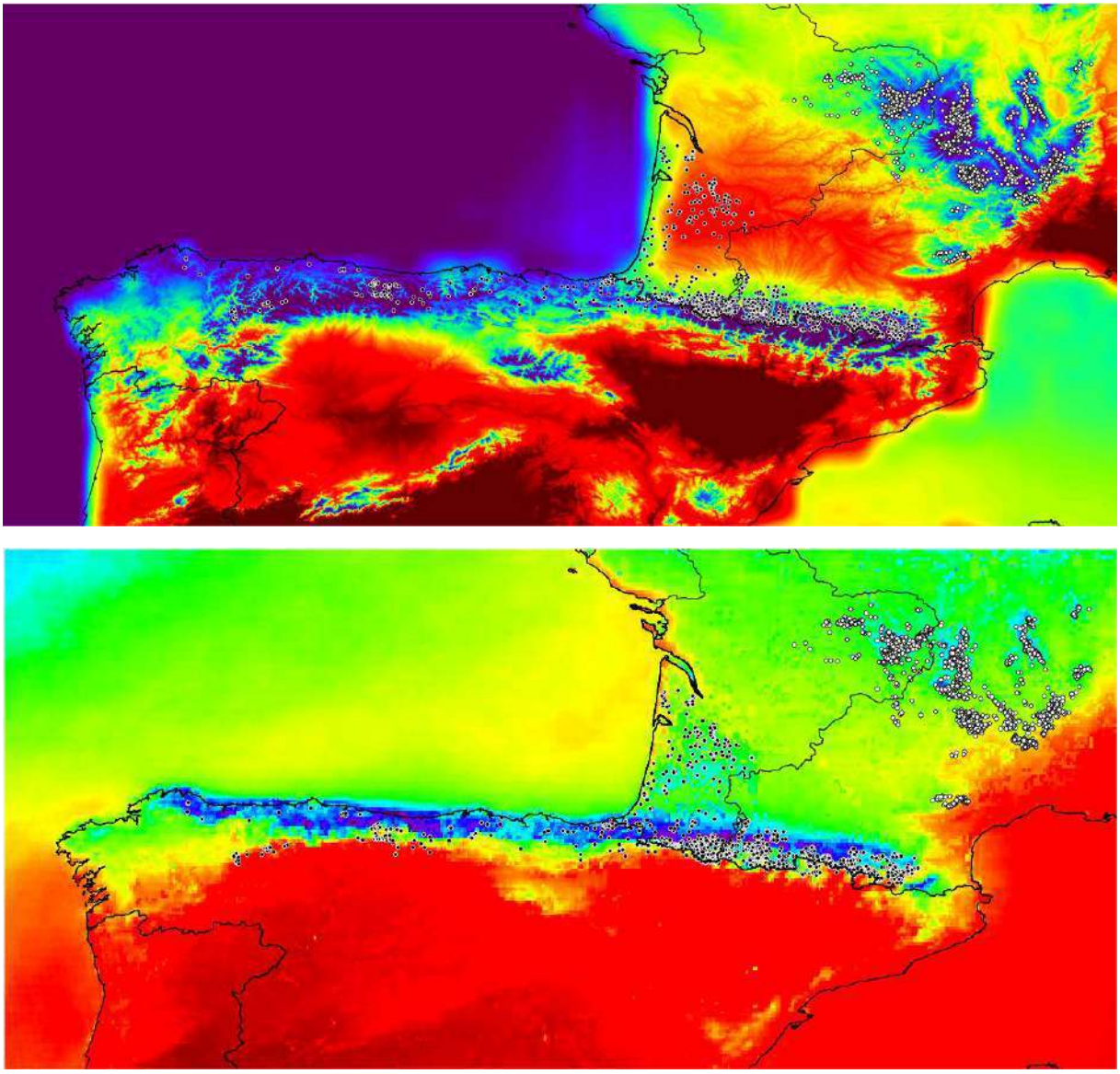


Fig. 202. Gradients climatiques observés pour la température maximale (en haut) et l'irradiation du mois de juillet (en bas) à l'échelle de la répartition des formes ovipare (Aquitaine, Pyrénées, Espagne) et vivipare (Massif central) (Guillon et al., in prep. c)

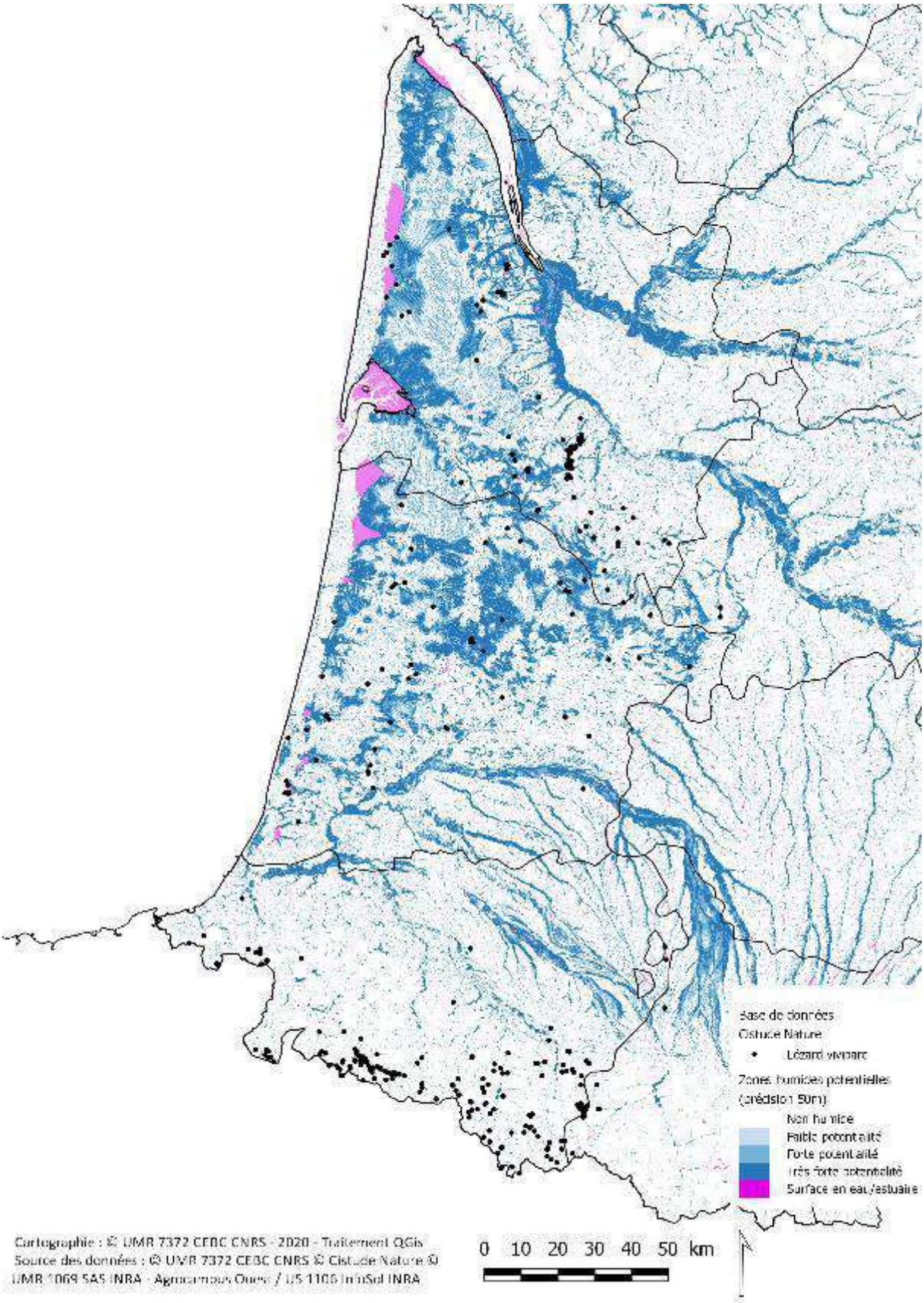


Fig. 203. Répartition des zones humides potentielles à l'échelle de la répartition de la forme ovipare en Nouvelle-Aquitaine (GUILLONet al., in prep. c).

10.4 Discussion

Au vu des indices d'abondance observés au cours des 5 années de suivis (2017 à 2021), la détectabilité des lézards vivipares et donc leur activité biologique saisonnière sont très variables selon les conditions météorologiques et l'état de l'habitat des sites suivis. La mise en corrélation des données hydriques et microclimatiques des placettes est prévue pour les populations de plaine. Cette approche permettra de clarifier les effets des conditions de température et d'hygrométrie sur le comportement et les capacités de réponse aux modifications climatiques (Le Galliard *et al.*, 2021).

Les résultats d'observations de terrain décrites ci-dessus 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 favorable pour l'activité des populations de Lézard vivipare, que 2019 s'inscrit comme une année intermédiaire (proche de 2017 niveau température, humide en début de printemps mais assèchement progressif vers l'été), que 2020 était une année assez proche sur le point hydrique de 2018 mais durant laquelle la saison printanière a été amorcée précocement, la phénologie du Lézard vivipare s'en est vue décalée dans le temps, et que pour finir, 2021 a été une année pluvieuse avec peu d'ensoleillement printanier et avec une forte amplitude thermique jour / nuit durant le printemps, ne favorisant pas l'activité de surface des Lézards vivipares. La répétition d'événements climatiques extrêmes comme en 2017 et 2019, puis des décalages saisonniers comme 2020, affaiblissent les organismes et impactent 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 (ovipare et vivipare) de *Zootoca*. Ces travaux ont mobilisé 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 des contraintes climatiques (Dupoué *et al.*, 2021) et démographiques les plus fortes. Elles sont particulièrement exposées aux risques d'extinction locale (Wiens, 2016) notamment en cas de dégradation de la qualité de ses habitats. Ces données génétiques apportent des informations convergentes sur la position des refuges climatiques passés (Hampe & Petit, 2005) tels que prédits dans les modélisations de la répartition de l'espèce durant le dernier maximum glaciaire. 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 fraîches et humides. L'accès à l'eau dans le milieu semble être un facteur important qui façonne le niveau de pertes hydriques (Chabaud *et al.*, in prep. a).

– Les résultats des travaux expérimentaux menés sur la forme vivipare montrent également une forte sensibilité thermique et hydrique pendant la phase de gestation (Brusch *et al.*, 2020). 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.*, 2020).

– La comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèces souligne la vulnérabilité du Lézard vivipare aux pertes hydriques. Ces données sont associées à des répartitions très fortement dépendantes des conditions climatiques et notamment de la pluviométrie ou balance hydrique comme le montre également (Rozen-Rechels *et al.*, 2021 ; Le Galliard *et al.*, 2021).

– Le travail de modélisation soulève un décalage de niches climatiques entre la forme ovipare et vivipare. La forme ovipare semble capable d'exploiter des environnements plus chauds et moins arrosés notamment en plaine (triangle landais) mais montre aussi l'importance des milieux et notamment des zones humides (s'exprimant à la fois en plaine par le potentiel humide mais aussi indirectement par la structure de ces mêmes milieux dans l'indice de fermeture des milieux). Il est possible que la reproduction de la forme vivipare soit plus contraignante avec des besoins en eau plus élevés (notamment liés au coût de la gestation) ainsi qu'à des coûts métaboliques différentiels (Dupoué com. pers. 2021) mais aussi parce que ces milieux humides (Fig. 203) peuvent aussi faire office de véritable capsule climatique permettant de tamponner et compenser localement des aléas climatiques et hydriques. Cet effet habitat n'a pu être montré qu'en réalisant des modélisations à une résolution fine en cohérence avec l'écologie des espèces (mailles de 4ha) et où la configuration de la région permet également de tester cet effet.

Ces premières projections futures pour ces deux formes permettent également de confirmer leurs sensibilités aux modifications climatiques et apporter un argument supplémentaire sur le besoin de conservation de ces formes dans la région et même au-delà. Les refuges climatiques se limitent aux zones d'altitude de la région (Limousin pour la forme vivipare, Pyrénées pour la forme ovipare) ce qui permet, au moins d'un point de vue purement climatique, d'identifier des zones de conservation prioritaires potentielles spécifiques aux deux formes et apporter un éclairage supplémentaire à une stratégie régionale. Toutefois, ces projections ont été réalisées avec des variables habitats (zones humides et structure de la végétation) qui décrivent grossièrement l'état de conservation des milieux et qui restent stables dans le temps (faute de scénario). L'incertitude de ces prédictions de ce point de vue doit être intégrée à la fois pour avoir du recul sur les réalités actuelle et future des modifications de répartition (notamment avec la combinaison de la réponse de la végétation face au changement mais aussi des actions humaines sur celle-ci) mais aussi (surtout) comme un véritable levier d'action immédiat pour améliorer la persistance actuelle et future des populations (d'autant plus en marge de répartition) par la restauration/conservation des milieux favorables et ainsi maximiser cet effet de "capsule climatique" que ces milieux semblent être en mesure d'apporter à l'espèce.

Comparer les niches climatiques des deux formes à des échelles complémentaires semble essentiel pour confirmer ces résultats. Nous travaillons actuellement à inclure les massifs montagneux associés (ensemble du Massif central pour la forme vivipare et Pyrénées/Cantabrique pour la forme ovipare). Cela permettra de réaliser une modélisation plus globale à l'échelle des populations des formes ovipare (modélisation de l'ensemble de la répartition de la sous espèce *Z. vivipara louislantzi* : Nouvelle-Aquitaine, Occitanie, Auvergne-Rhône-Alpes et Espagne) et vivipare isolée 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 formes présentes 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 (Fig. 202). De cette manière, il sera possible de comparer les enveloppes climatiques complètes à des échelles biogéographiques pertinentes pour notamment dissocier l'importance relative des zones humides (habitat) sur la persistance des populations en conditions climatiques chaudes. 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 parallèle. La modélisation de la niche de ces deux groupes permettra également de réaliser des prédictions de changements de répartition plus robustes à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine grâce aux scénarios régionalisés européens fournis par



Météo France (ALADIN 63 Eurocordex) mais aussi en intégrant s'ils sont disponibles des éléments d'évolution de l'occupation du sol, notamment en 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 la survie des individus (les pertes hydriques) jusqu'à la répartition, au moins pour la forme ovipare (principalement en plaine). Les habitats de type lagunes, landes 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. Ces résultats suggèrent également des pistes de gestions des milieux en faveur de cette espèce ainsi que des pistes de stratégies régionales de conservation en mettant en lumière des actions/priorités différentes suivant les contextes géographiques. Les prochaines étapes vont désormais être :

1) La modélisation corrélative de la répartition des deux formes à l'échelle des îlots 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)

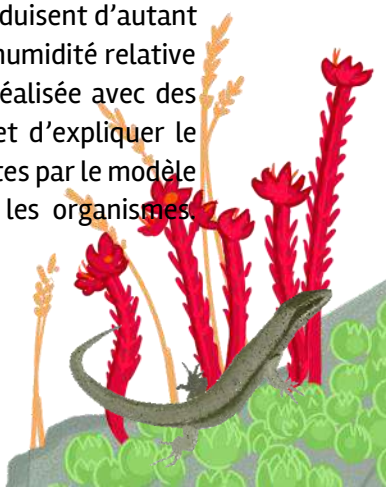
Les travaux réalisés résultent d'une démarche partenariale (CEBC-CNRS, CEREEP Ecotron, SETE Moulis) qui a été facilitée par le programme les Sentinelles du Climat.



Chapitre 11. Lézards de montagne, la course au sommet : Iberolacerta bonnali (Lantz, 1927) – Lézard de Bonnal, Podarcis liolepis (Boulenger, 1905) – Lézard catalan et Podarcis muralis (Laurenti, 1768) – Lézard des murailles

Auteurs : *Florèn Hugon, Matthieu Berroneau,* ***Contributeurs :*** *Frank D'amico, Maxime Quetin, Dylan Fournier, Valentin LasserreE, Anthony Prevost, Claire Caldier, Loreyna Gregoire*

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 2020, 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. L'abondance estimée sur les sites suivis en placette semble augmenter sur le site de Mendive et rester stable sur le site d'Esterençuby. L'étude écophysiologique menée en parallèle des suivis permet d'expliquer la répartition des espèces selon leurs caractéristiques écophysiologiques. Cette approche est fondée sur le temps d'activité au cours de la saison de reproduction. Elle s'inspire des travaux de Sinervo et *al*. (2010), en prenant nouvellement en compte la variabilité spatiale et temporelle des températures. La micro-topographie offre un large panel de micro-habitats qui pourront être colonisés préférentiellement par les espèces dans les années à venir. L'approche mécanistique est mise en relation avec la modélisation corrélative. Celle-ci montrait une contraction importante de l'aire de répartition pour le Lézard de Bonnal et une expansion puis une contraction pour le Lézard catalan. L'approche mécanistique permet de calculer le temps d'activité de l'espèce sur différents sites au cours de plusieurs années. L'indice de persistance, défini à partir du temps d'activité total sur la période de reproduction rend compte de l'état de conservation des populations. La comparaison des temps d'activité et des indices de persistance démontre la variabilité intra-site, intersite et interannuelle. Ces résultats appuient l'intérêt de réaliser des études sur plusieurs années et plusieurs sites. Ils mettent en lumière l'importance de la variabilité spatiale de l'habitat qui offre différents microclimats. Leur utilisation permet aux individus de tamponner les effets du changement climatique en se déplaçant au sein de leur habitat. La modélisation du temps d'activité en fonction de la température journalière moyenne de l'air, de la variabilité journalière, explicitée par l'amplitude thermique, et de l'humidité relative montre que le changement climatique conduit à une modification des rythmes d'activité. Les périodes d'activité sont plus courtes et décalées plus tôt et plus tard dans la journée. La hausse en moyenne et la hausse en variabilité agissent en synergie et réduisent d'autant plus le temps d'activité. La hausse des températures accompagnée de la baisse de l'humidité relative entraîne aussi une réduction du temps d'activité. Lorsque cette modélisation est réalisée avec des variables issues du modèle climatique ALADIN 52, aucun lien statistique ne permet d'expliquer le temps d'activité. Ce résultat indique que la résolution spatiale des simulations produites par le modèle est trop importante pour rendre compte des conditions climatiques vécues par les organismes.



L'utilisation d'autres sources de données pourrait permettre d'améliorer le modèle de projection afin d'obtenir une carte de répartition fondé sur le temps d'activité.

Mots-clés : abondance, carte de chaleur, changement climatique, écophysiologie, *Iberolacerta bonnali*, modèle corrélatif, modèle mécanistique, modèle N-mélange, *Podarcis liolepis*, *Podarcis muralis*, température opérante, variabilité spatiale et temporelle.

11.1 Introduction

11.1.1 Présentation des espèces et des enjeux vis à vis du 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, 2014a). 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 étudiées 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 ne 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 (Sánchez-Fernández *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 quelques individus sont observés 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, 2014a). 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 du 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, 2014a). Si ses capacités de dispersion le permettent, il 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 l'occupation

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, le Lézard de Bonnal, le Lézard catalan et le Lézard des murailles. 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. Ces suivis permettront aussi d'estimer l'abondance des espèces sur les sites et de la comparer d'année en année. Pour réaliser les estimations d'abondance, l'approche de ROYLE (2004) qui propose une méthode de modélisation hiérarchique, modèle N-mélange, a été 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).

11.1.3 Comprendre la répartition d'une espèce

La répartition d'une espèce correspond à la niche écologique réalisée, c'est à dire à la niche fondamentale réduite ou agrandie par les interactions inter-espèces. La niche fondamentale est un hypervolume à n-dimensions, chacune correspondant à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment (JORCIN & CHEYLAN, 2017 ; SOBERÓN & ARROYO-PEÑA, 2017). Les interactions entre espèces réduisent la niche fondamentale par les interactions compétitrices, prédatrices et les facteurs limitants ou l'agrandissent par les interactions bénéfiques telles que la symbiose ou le mutualisme (SOBERÓN & ARROYO-PEÑA, 2017 ; GVOŽDÍK, 2018). La modélisation mécanistique explicite la niche fondamentale alors que la modélisation corrélative explicite la niche réalisée. En effet, les données d'occurrence offrent un aperçu de cette niche en intégrant de manière implicite les interactions entre espèces (KEARNEY *et al.*, 2009b ; FELDMEIER *et al.*, 2018).

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 robuste. 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). Les modèles mécanistiques expliquent la répartition de l'espèce selon les besoins clés de celle-ci (KEARNEY & PORTER, 2009b ; SINERVO *et al.*, 2010). L'approche utilisée ici s'intéresse au temps d'activité pendant la période de la reproduction, définie des premières pontes jusqu'aux derniers accouplements (ARRIBAS, 2009). L'activité est l'ensemble des comportements dynamiques, tels que la chasse et l'accouplement. Les individus peuvent être actifs seulement lorsque leur température corporelle est incluse dans la fenêtre thermique pour l'activité. Avec la hausse en moyenne et en variabilité des températures liée au changement climatique, les périodes d'activité pourraient s'écourter ce qui engendrerait une baisse du succès reproducteur. En ce sens, le temps d'activité est une variable mécanistique clé pour expliquer la répartition d'une espèce.

11.1.4 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. En parallèle de ces suivis, des modélisations de la répartition sont réalisées, à la fois corrélative et mécanistique. La modélisation corrélative a pour objectif de permettre une meilleure compréhension de la dynamique de colonisation et d'extinction de ces deux espèces en montagne. Il est attendu une réduction de l'habitat favorable pour le Lézard de Bonnal et une colonisation de sites plus en altitude par le Lézard catalan. La modélisation mécanistique devrait apporter davantage de connaissances sur l'évolution du temps d'activité en fonction de différentes variables climatiques, telles que la température mais aussi l'humidité.

11.2 Matériel et Méthodes

11.2.1 Matériel biologique

Le département des Pyrénées-Atlantiques présente la particularité d'abriter quatre espèces de lézards gris décrites ci-après. Nous nous intéressons à trois d'entre eux :

- 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 (Fig. 204).

- 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 (Fig. 204).

- 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 (Fig. 204).

La détermination du Lézard de Bonnal et du Lézard des murailles 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 Berroneau 2015.



Fig. 204. De gauche à droite, Lézard des murailles, Lézard catalan et Lézard de Bonnal.

11.2.2 Sites d'étude

Les sites d'étude sélectionnés présentent des caractéristiques distinctes en termes de densité d'individus et de syntopie et une variation altitudinale permettant d'étudier les mouvements d'aires de répartition en altitude. Trois sites ont été choisi pour le Lézard catalan, deux situés au Pays basque, sur les communes d'Esterençuby et de Mendive et un en Vallée d'Aspe sur la commune d'Etsaut

(chemin de la Mature). Quatre sites ont été choisi pour le Lézard de Bonnal, tous en vallée d'Aspe ou d'Ossau sur les communes de Laruns et d'Eaux-Bonnes, sites au lac d'Anglas, au lac d'Arrious, au pic de Peyreget et au pic d'Ossau nord (Fig. 205), plus de détails dans Hugon et Berroneau 2020.

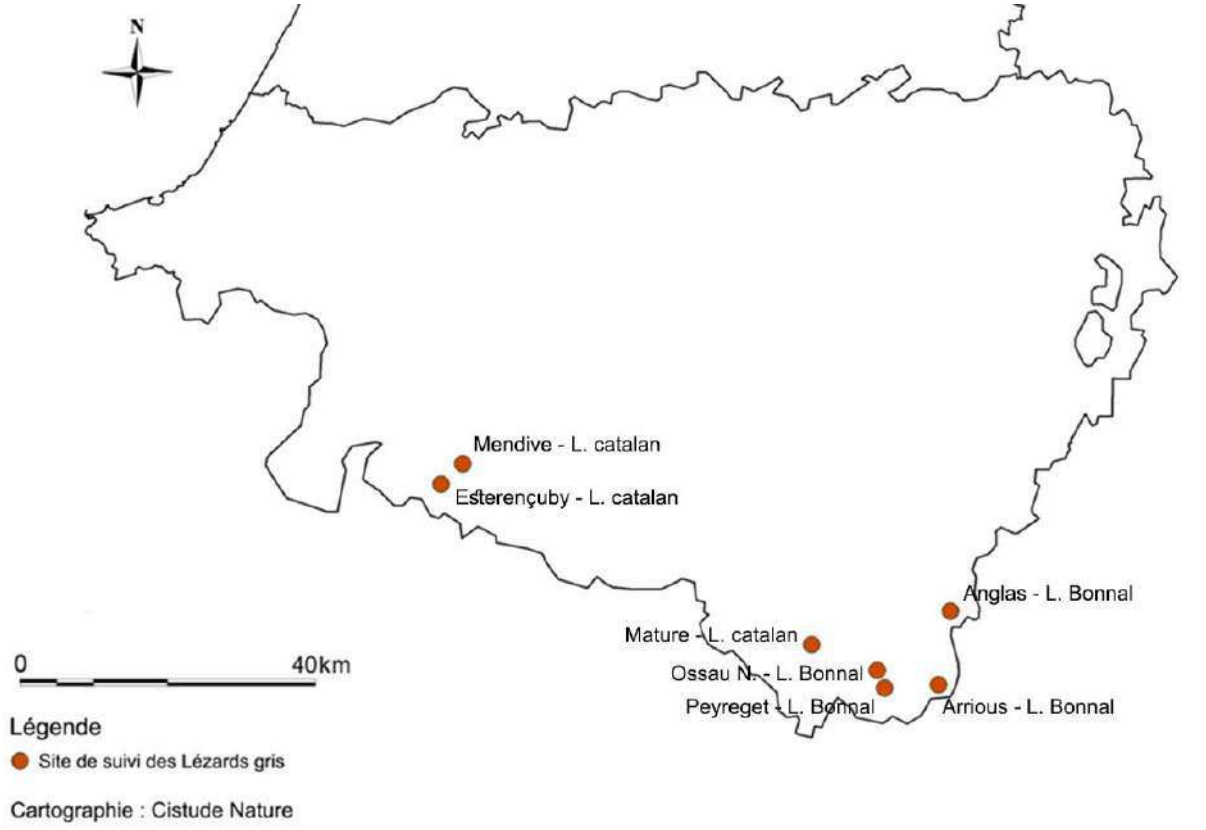


Fig. 205. Situation géographique des sites d'études validés dans le cadre du suivi des "lézards gris"

11.2.3 Méthode d'échantillonnage des suivis par transects

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 transects 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 ont été effectués mi-juin, mi-juillet et début août. 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 ont également été utilisées pour faire des estimations de l'abondance du Lézard catalan sur les sites de Mendive et d'Esterençuby de 2017 à 2020 (sites suivis par placette contrairement aux autres suivis par transect) et ont enrichi les données de présence pour la modélisation corrélative. La méthodologie de prospection et les résultats de l'analyse d'abondance sont présentés dans Hugon et Berroneau 2020. Les dates de prospections de l'année 2021 sont présentées dans le Tab. LXI.

Tab. LXI. Dates de comptage sur l'ensemble des sites « lézards gris » en 2021 (MB : Matthieu Berroneau, DF : Dylan Fournier, MQ : Maxime Quetin)

		Passage 1	Passage 2	Passage 3
Sites L. catalan	Esterençuby	08/06/2021 MB, DF, MQ	30/06/2021 DF, MQ	19/07/2021 DF, MQ
	Mendive	08/06/2021 MB, DF, MQ	30/06/2021 DF, MQ	19/07/2021 DF, MQ
	Etsaut	20/05/2021 MB, DF, MQ	15/06/2021 DF, MQ	30/06/2021 DF, MQ, MB
Sites L. de Bonnal	Anglas	01/07/2021 MB, DF, MQ	22/07/2021 DF, MQ	09/08/2021 DF, MQ
	Arrious	25/06/2021 MB, DF, MQ	09/07/2021 DF, MQ	02/08/2021 DF, MQ, MB
	Ossau Nord	08/07/2021 MB, DF, MQ	23/07/2021 DF, MQ	06/07/2021 DF, MB
	Peyreget	02/07/2021 DF, MQ	16/07/2021 DF, MQ	29/07/2021 DF, MB

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 Modélisation corrélative, choix des données de présence

Pour la modélisation corrélative de la répartition, les points de présence résultent des suivis des Lézards de Bonnal et catalan par le programme et de la base de données GBIF. Nous disposions de 968 points de présence pour le Lézard de Bonnal et de 455 pour le Lézard catalan sur la période 1991–2020. Cependant, pour éviter la pseudo-réplication des données, un seul point d'observation a été sélectionné dans chaque maille (Astruc *et al.*, 2017 ; Guisan *et al.*, 2017b ; Liang *et al.*, 2018). La sélection d'une donnée par maille de 1 km a conduit à obtenir un jeu de données de 18 et 26 mailles occupées. Les mailles occupées sont représentées dans les cartes de modélisation présent de la répartition (voir partie résultat).

11.2.6 Modélisation corrélative, variables environnementales

Les variables climatiques proviennent des simulations Aladin 52 CNRM 2014 téléchargées via le site de Météo France DRIAS (DRIAS, 2020) à partir desquelles des indices ont été calculés. Les données brutes sont relatives à une résolution de 8 km², redécoupée en mailles de 1km² et les valeurs temporelles sont des moyennes mensuelles calculées à partir de projections journalières. La référence du présent est définie de 1991 à 2020 et les horizons futurs sont définis comme suit : Horizon 1 (H1) = 2021–2050, Horizon 2 (H2) : 2051–2070 et Horizon 3 (H3) : 2071–2100. Ces horizons ont été déterminés d'après les recommandations de Météo-France qui préconise une durée de l'ordre de 30 ans afin de lisser les « bruits » inclus dans les valeurs des simulations climatiques (Ouzeau *et al.*, 2014). Les simulations dans la période dite du présent proviennent des données historiques 1991–2005 et des simulations sous le scénario RCP 8.5 de 2006 à 2020. Trois scénarios climatiques sont retenus. Le plus optimiste RCP 2.6 correspond à une stabilisation avant 2100 du taux de CO2 puis un retour au niveau

actuel. Le scénario intermédiaire RCP 4.5, considéré comme le plus probable, est une augmentation continue au niveau de 4.5W/m² et le scénario le plus pessimiste RCP 8.5 est une augmentation continue à 8.5W/m² (IPCC, 2014). Une première sélection des variables est basée sur les connaissances de biologie et d'écologie des espèces. Puis, un test de corrélation de Spearman est réalisé pour ne sélectionner que les variables dont les coefficients de corrélation sont inférieurs à 0,7 entre elles. Parmi les variables conservées, les modélisations permettent ensuite d'identifier quelles variables sont les plus explicatives de la répartition.

Des variables relatives à l'habitat sont également utilisées. « Les Lézards de Bonnal et catalan vivent tous deux en montagne sur des habitats rocheux et ouverts (POTTIER *et al.*, 2008 ; MILHAU *et al.*, 2012). Ils occupent les zones les plus ensoleillées et leur répartition est donc sensible à l'exposition du versant (BERRONEAU, 2014a ; THIRION *et al.*, 2018). Le Lézard de Bonnal semble se rapprocher des cours d'eau (THIRION *et al.*, 2018). Le Lézard catalan est un grimpeur, il est présent sur des pentes fortes jusqu'à verticales (POTTIER *et al.*, 2008). Ainsi, pour ces deux espèces, nous avons sélectionné les variables « zone humide » (BERTHIER *et al.*, 2014), « cours d'eau » issue de la BD CARTHAGE, « plan d'eau » issue de la BD TOPO, le pourcentage de fragments grossiers dans le sol (BALLABIO *et al.*, 2016), mais aussi l'altitude, la pente, l'ombrage et l'exposition. Ces variables topographiques ont été calculées à partir d'un modèle numérique de terrain à la résolution 100m, sous QGIS avec l'extension Raster Analyse de Terrain, puis agrégées pour la maille 1km. Pour l'occupation du sol, nous avons sélectionné les variables « prairies », « forêts » et « pelouses » calculées par le CESBIO en 2018. » (HUGON, 2021).

11.2.7 Modélisation corrélative de la répartition avec le package Biomod2

Les analyses ont été conduites sous R avec le package BIOMOD2 (GUISAN *et al.*, 2017b ; THUILLER *et al.*, 2020). Facile d'utilisation, il permet de sélectionner les variables selon leur importance, i.e. leur pouvoir explicatif, et les méthodes selon les courbes de réponses des variables, puis de projeter les répartitions au présent et au futur selon différents scénarios (CEIA-HASSE *et al.*, 2014). Des modélisations d'ensemble ont été obtenues à partir de 400 modèles, construits selon différentes méthodes statistiques (GAM, GLM, MARS, FDA), différents jeux de pseudo-absence (10 jeux différents) et différents découpages entre le jeu d'apprentissage et le jeu d'évaluation (10 découpages). Les modèles ont été évalués selon le critère TSS – True Skill Statistic (LYONS & KOZAK, 2020), un modèle est considéré « bon » si le critère est supérieur à 0,7 (GUISAN *et al.*, 2017b ; FOURCADE *et al.*, 2018). Les comparaisons de la projection présent et des projections futures aux différents horizons et scénarios permettent d'évaluer le changement d'aire de répartition en calculant les pourcentages de gain et de perte d'habitat. La méthodologie est détaillée dans le chapitre 2 de la thèse de Florèn HUGON (HUGON, 2021).

11.2.8 Temps d'activité et persistance associée

→Détermination des seuils thermiques pour l'activité

Les seuils thermiques pour l'activité ont été déterminés à partir de données issues de la bibliographie et des dires d'experts naturalistes. Pour le lézard de Bonnal, nous avons défini VTmin et VTmax comme le minimum et le maximum des températures corporelles mesurées sur des individus actifs, observés au Lac Bleu du massif de Bigorre (ARRIBAS, 2009). Ainsi, VTmin = 20,8°C et VTmax = 35,2°C.

Pour le Lézard catalan, la mesure des températures préférées de 7 individus capturés sur le site du chemin de la Mâture a permis de quantifier VTmin = 26,1°C et VTmax = 38,4°C comme les quantiles 5 %

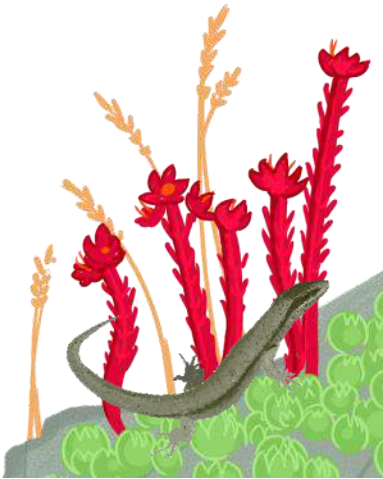
et 95 % de la distribution (Sinervo 2016 non publié). Une autre étude menée en Catalogne suggère des températures corporelles pour l'activité beaucoup plus faibles, au minimum 16,7°C parmi les 4 femelles et 20,30°C parmi les 4 mâles (CARNEIRO, 2012). Pour déterminer VTmin, nous avons testé différentes valeurs par simulation, 16,7°C (Tb minimum, (Carneiro 2012)), 18,5°C (moyenne des Tb minimums, (CARNEIRO, 2012)), 21,5°C (minimum des Tpref, Sinervo 2016 non publié), 22,88°C (moyenne des Tb, (CARNEIRO, 2012)) et 26,1°C (quantile 5% des Tpref, Sinervo 2016 non publié). La simulation a abouti à la sélection de VTmin=18,5°C (Hugon 2021, Chapitre 4, section 4.3.1). Pour VTmax, la valeur de 38,4°C semble acceptable comparativement au Lézard de Bonnal également montagnard.

→Calcul des séries de temps d'activité et étude de la variabilité spatio-temporelle

Les séries de températures opérantes sont mesurées sur la période de reproduction de l'espèce définie des premiers accouplements jusqu'aux dernières pontes (Arribas 2009), du 15 juillet au 02 septembre pour le Lézard de Bonnal et du 18 avril au 30 juin pour le Lézard catalan. Les enregistrements ont été réalisés sur les sites de Peyreget, d'Anglas, d'Arrious et 2017 à 2021 et sur Mendive et le chemin de la Mâture en 2018 et 2019. Sur chaque site, plusieurs enregistrements sont réalisés pour étudier la variabilité intra-site, selon les réplicats, les localités, l'altitude ou l'exposition. La fréquence d'enregistrement est de 10 à 30 minutes ce qui permet un calcul à la demi-heure près du temps d'activité. Pour chaque donnée de température opérante, nous définissons si l'individu est actif ou pas selon que la température opérante est incluse dans la fenêtre de tolérance thermique pour l'activité, bornée par VTmin et VTmax (Hugon *et al.,* 2020 in MALLARD, 2020). Cette méthode permet de calculer une série de temps d'activité journalier sur la période de la reproduction, associée à chaque série de températures opérantes. Les séries de temps d'activité journaliers sont comparées en intra-site, inter-site et inter-année afin de caractériser la variabilité spatio-temporelle. Sachant que les distributions des temps d'activité n'étaient pas gaussiennes et que les valeurs des séries temporelles ont été obtenues pour les mêmes jours pour les deux séries comparées, des tests bilatéraux des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés ont été réalisés.

→Indice de persistance pour évaluer l'état de conservation des populations

Afin d'évaluer l'état de conservation des populations au travers de l'activité, les temps d'activité journaliers sont sommés pour obtenir le temps d'activité total au cours de la période de reproduction (HaTot). Celui-ci est comparé à un seuil de temps d'activité minimal pour assurer la pérennité de la population (Tpersist). Ce seuil est déterminé en croisant les données issues de la bibliographie, les avis des experts naturalistes et les observations sur le terrain. Ainsi, pour le Lézard de Bonnal, Tpersist est égal à 225h, soit une moyenne de 4,5h d'activité par jour pendant les 50 jours de la période de reproduction. Pour le Lézard catalan, une étude de simulation permet de définir Tpersist=333h, soit une moyenne de 4,5h par jour pendant 74 jours. Le rapport de HaTot sur Tpersist représente l'indice de persistance, noté PI. Si celui-ci est supérieur à 1, il indique que la population se maintient. S'il est en dessous, il indique une probabilité d'extinction non nulle (Hugon et al. 2020). Comme les séries de temps d'activité, la variabilité spatio-temporelle de cet indice est également abordée (HUGON, 2021).



11.2.9 Effet du changement climatique sur l'activité et la répartition

→Le temps d'activité, une variable discrétisée par son calcul

Le temps d'activité est une variable continue. Cependant, la méthode de calcul utilisée discrétise cette variable, car il est calculé comme la somme de courtes périodes de temps sur lesquelles la température permet l'activité. De plus, le temps d'activité peut être nul au cours de certaines journées. Afin de mieux gérer les valeurs nulles et d'utiliser des approches de modélisation connues, le temps d'activité a été transformé en variable de comptage de demi-heure. Ainsi, un temps d'activité de 4,67h a été comptabilisé comme 9 demi-heures d'activité. Les temps réels de 10 ou 15 minutes ont été considérés comme égaux à une demi-heure afin d'obtenir une valeur strictement positive les jours où il y a eu de l'activité.

→Quelles variables météorologiques expliquent le temps d'activité ?

Différents travaux ont souligné le rôle de la variabilité thermique pour expliquer les performances thermiques des espèces, parfois en interaction avec la moyenne des températures (Bozinovic *et al.*, 2011 ; Vasseur *et al.*, 2014 ; Evans *et al.*, 2015). D'autres travaux indiquent que l'humidité relative explique également les performances des espèces (Rozen-Rechels *et al.*, 2019). Ainsi, pour comprendre les effets du changement climatique sur le temps d'activité, et donc sur la répartition du Lézard de Bonnal et du Lézard catalan, le temps d'activité journalier est modélisé en fonction de la température moyenne de l'air (T), de l'amplitude thermique (Ta), écart entre la température maximale et la température minimale qui rend compte de la variabilité des températures au cours de la journée, de l'humidité relative moyenne de l'air (HR) et des interactions température moyenne – amplitude thermique et température moyenne – humidité relative moyenne.

→Deux modélisations pour deux objectifs distincts

Deux modélisations sont réalisées. Les mêmes variables explicatives sont testées mais leur source diffère pour répondre à deux objectifs bien distincts (Maris *et al.*, 2018). La modélisation observationnelle a pour objectif d'expliquer le temps d'activité localement. Les variables météorologiques explicatives sont issues des enregistrements des stations météorologiques déployées sur chaque site d'étude et un modèle est construit par site. Cette approche porte une précision locale. Ainsi, l'utilisation de ces modèles pour des projections sur une aire plus importante n'est pas appropriée. Si tel est le cas, les projections obtenues sont erronées (Maris *et al.*, 2018 ; Yates *et al.*, 2018). Pour produire des projections, une modélisation anticipative est réalisée. Les variables explicatives sont cette fois-ci issues des simulations d'un modèle climatique, ici du modèle ALADIN 52 de Météo-France. Pour projeter la variable à expliquer sur des horizons futurs, le lien statistique construit sera utilisé en utilisant les simulations de ce même modèle comme source des variables explicatives.

→Approche statistique

Une approche en deux parties a été mise en œuvre, en utilisant des modèles additifs généralisés mixtes (GAMM) dans chaque partie. La première partie modélise la probabilité d'être actif. Les données strictement supérieures à 0 sont transformées en 1 et une distribution binomiale est utilisée. La seconde partie modélise le temps d'activité sachant qu'il y a eu de l'activité au cours de la journée. Seules les données strictement positives sont utilisées. Sachant la sur-dispersion des données (testée avec la fonction overdisp du package overdisp, Freitas-Souza et al. 2020), la distribution négative binomiale est choisie plutôt que la distribution de poisson. La variabilité liée au réplicat ou à la localité est intégrée dans un terme aléatoire ξ. Le modèle complet est d'abord construit (Équation 1) pour chaque partie, puis les termes non significatifs sont retirés un à un dans l'ordre des p-valeurs

décroissantes. Le modèle était sélectionné et conservé dès lors que toutes les p-valeurs étaient inférieures à 0,05.

Équation 1 :y_i=f(T_i)+f(〖Ta〗_i)+f(〖HR〗_i)+f(T_i,〖Ta〗_i)+f(T_i,〖HR〗_i)+ξ_replicat+ε_i

11.3 Résultats

11.3.1 Répartition altitudinale du lézard de Bonnal

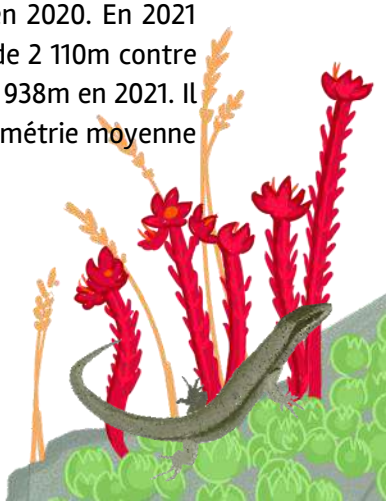
Le tableau et les cartes de chaleur suivants récapitulent les données relevées chaque année sur l'ensemble des sites à lézards de Bonnal (Tab. LXII, Fig. 206 à Fig. 209)

Sur le site Ossau Nord, le nombre d'observations est toujours aussi limité. La rareté des deux espèces suivies (Lézard des murailles et Lézard de Bonnal) sur ce site rend délicat toute extrapolation : 2,7 Lézard de Bonnal et 2,3 Lézard des murailles sont contactés en moyenne pour chaque passage depuis 2017.

Sur le site de Peyreget, le Lézard de Bonnal a enfin été contacté en toute fin de transect lors du troisième passage en 2021 : un individu juste avant d'arriver au col, puis trois autres sur la suite du transect, en direction du pic (partie rajoutée cette année). Le Lézard des murailles est quant à lui toujours jusqu'au col, mais semble absent au-delà. Nous préconisons de poursuivre ce suivi.

Sur le site d'Anglas, la population de Lézard de Bonnal reste importante et ne montre pas de migration altitudinale marquée. La moyenne altitudinale a été mesurée à 2 174m en 2017, 2 156m en 2018, 2 149m en 2019, 2 151m en 2020 et 2 154 en 2021. Le nombre moyen d'observations est en baisse en 2020 et 2021 par rapport au trois premières années (36 puis 42 lézards contre 81 en moyenne sur les trois premières années). Cette tendance devra être surveillée dans les années à venir. Le Lézard des murailles n'a toujours pas été observé sur le secteur et est absent dès 1400 m.

Sur le site d'Arrious, les deux espèces sont présentes en forte densité. La population de Lézard de Bonnal est toujours relativement stable. Ni l'altitude moyenne ni l'altitude minimale ne semblent évoluer (alt. mini de 2 046m en 2011, puis 2 025m en 2016, 2 030m en 2017, 2 047m en 2018, 2 028m en 2019, 2 035m en 2020, 2023m en 2021). Les déplacements d'aire chez le Lézard des murailles, avec une forte colonisation de l'espèce en altitude, sont clairement visibles depuis le début de suivi. 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. Cette hausse s'est poursuivie en 2020 avec un Lézard des murailles observé à 2 175m. La hauteur moyenne était de 1 899m en 2017, 1 924m en 2018, 1 910m en 2019 et 1979m en 2020. Le Lézard des murailles est toujours bien présent à basse altitude mais étend sa répartition en hauteur. Ainsi, le Lézard des murailles a progressé de 23 m par an en quatre ans et de 130 m en 9 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, 23 en 2019 et 10 en 2020. En 2021 toutefois, sa progression semble s'être ralentie : l'altitude maximale n'est « que » de 2 110m contre 2 167 et 2 175m en 2019 et 2020 et l'altitude moyenne de 1 979m en 2020 repasse à 1 938m en 2021. Il est possible que l'été particulièrement défavorable cette année (nébulosité et pluviométrie moyenne importante) ait ralenti sa progression.



Tab. LXII. Tableau synthétique des relevés du Lézard de Bonnal

			2011*	2016**	2017	2018	2019	2020	2021
Arrious	*Podarcis muralis*	Nombre total lors des 3 passages	-	-	60	77	127	54	106
		Altitude moyenne	1915	1898	1899	1924	1910	1979	1938
		Nombre max. lors d'un passage	28	28	23	58	56	42	56
		Altitude Ecart-type	79	78	89	86	102	83	40
		Altitude maximale	2045	2087	2082	2096	2167	2175	2110
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	59	50	104	214	235	124	144
		Altitude moyenne	2147	2119	2103	2104	2111	2114	2145
		Nombre max. lors d'un passage	59	50	64	113	116	45	75
		Altitude Ecart-type	56	68	54	49	55	51	23
		Altitude minimale	2046	2025	2030	2047	2028	2035	2023
Anglas	*Podarcis muralis*	Nombre total lors des 3 passages	-	-	-	-	-	-	-
		Altitude moyenne	-	-	-	-	-	-	-
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	-	-	-	-	-
		Altitude Ecart-type	-	-	-	-	-	-	-
		Altitude maximale	-	-	-	-	-	-	-
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	-	-	78	70	94	36	42
		Altitude moyenne	-	-	2174	2156	2149	2151	2154
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	44	42	47	27	19
		Altitude Ecart-type	-	-	101	92,9	104	106	30
		Altitude minimale	-	-	1998	1996	2011	1982	2016
Ossau Nord	*Podarcis muralis*	Nombre total lors des 3 passages	-	-	6	4	16	3	6
		Altitude moyenne	-	-	1893	1889	1882	1871	1938
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	3	3	8	3	3
		Altitude Ecart-type	-	-	69	29	41	4	16
		Altitude maximale	-	-	2034	1918	2017	1874	2031
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	-	-	11	7	9	6	8
		Altitude moyenne	-	-	2053	2004	2110	2046	2075
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	6	4	4	4	8
		Altitude Ecart-type	-	-	124	118	82	72	-
		Altitude minimale	-	-	1998	1871	1979	1961	1941
Peyreget	*Podarcis muralis*	Nombre total lors des 3 passages	-	-	-	15	17	30	19
		Altitude moyenne	-	-	-	2051	2108	2103	2091
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	-	13	12	13	15
		Altitude Ecart-type	-	-	-	35	75	66	50
		Altitude maximale	-	-	-	2128	2264	2212	2028
	Iberolacerta bonnali	Nombre total lors des 3 passages	-	-	-	-	-	-	4
		Altitude moyenne	-	-	-	-	-	-	2336
		Nombre max. lors d'un passage	-	-	-	-	-	-	4
		Altitude Ecart-type	-	-	-	-	-	-	-
		Altitude minimale	-	-	-	-	-	-	2298

* Selon Thirion *et al.* 2018

** Seulement 1 passage (année test)

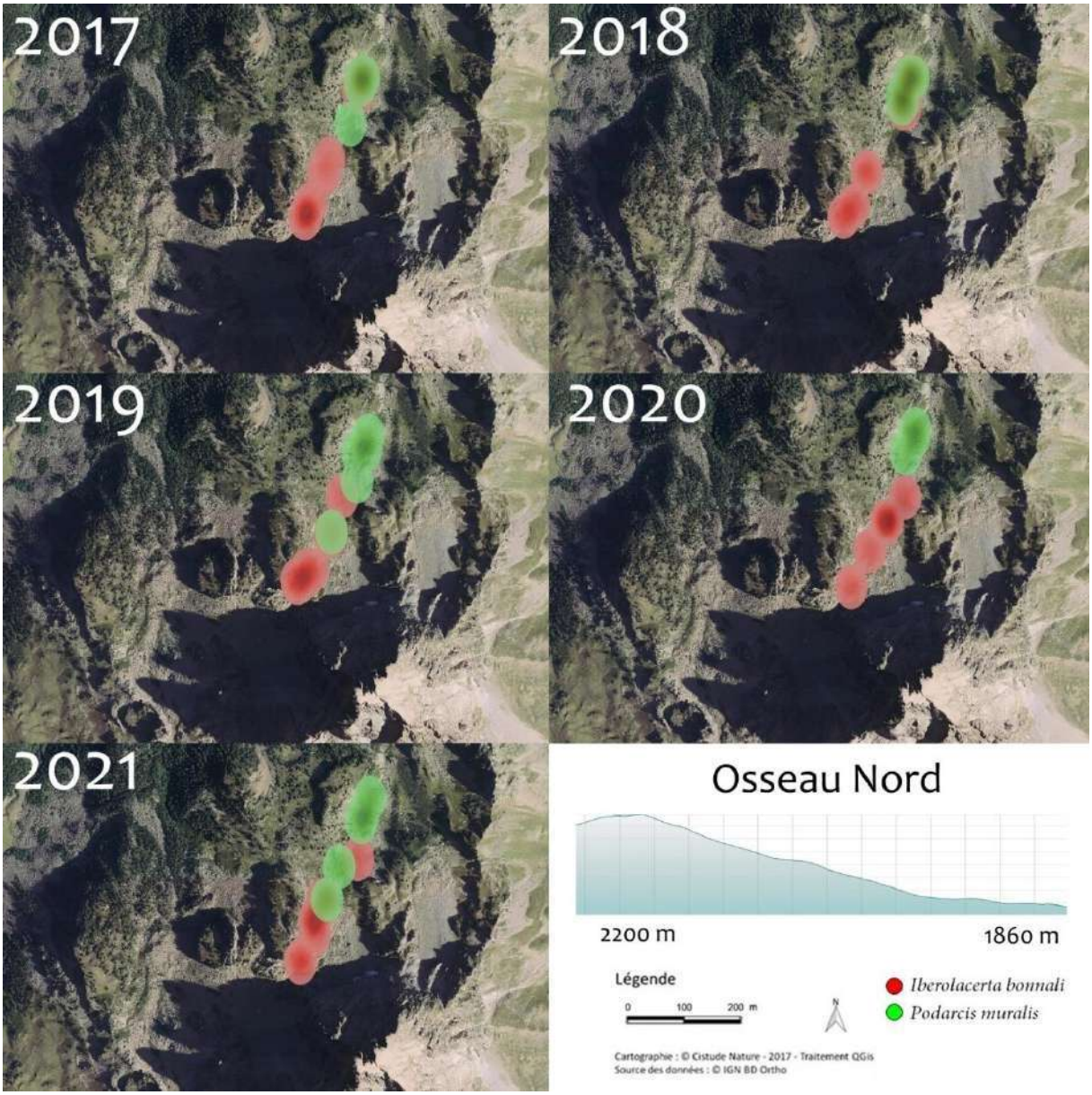
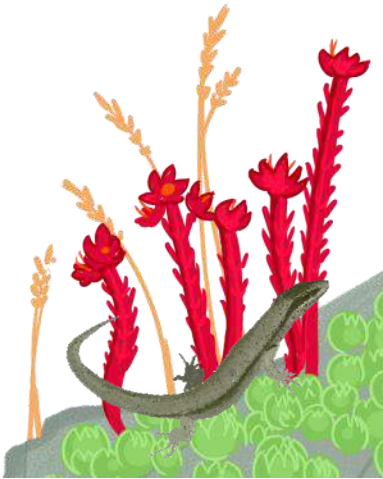


Fig. 206. Site d'Ossau Nord – répartition des observations et cartes de chaleur



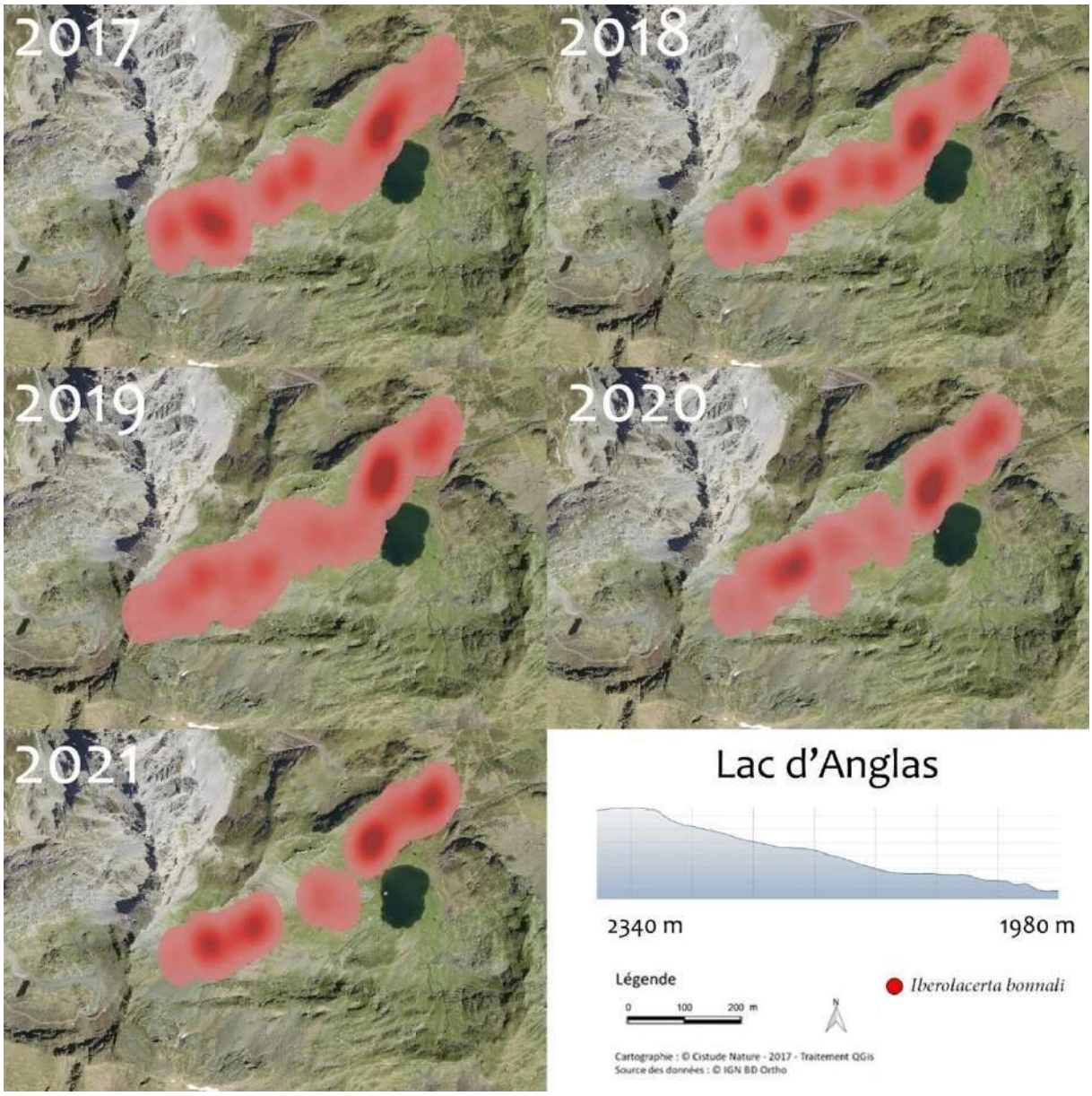


Fig. 207. Site d'Anglas – répartition des observations et cartes de chaleur

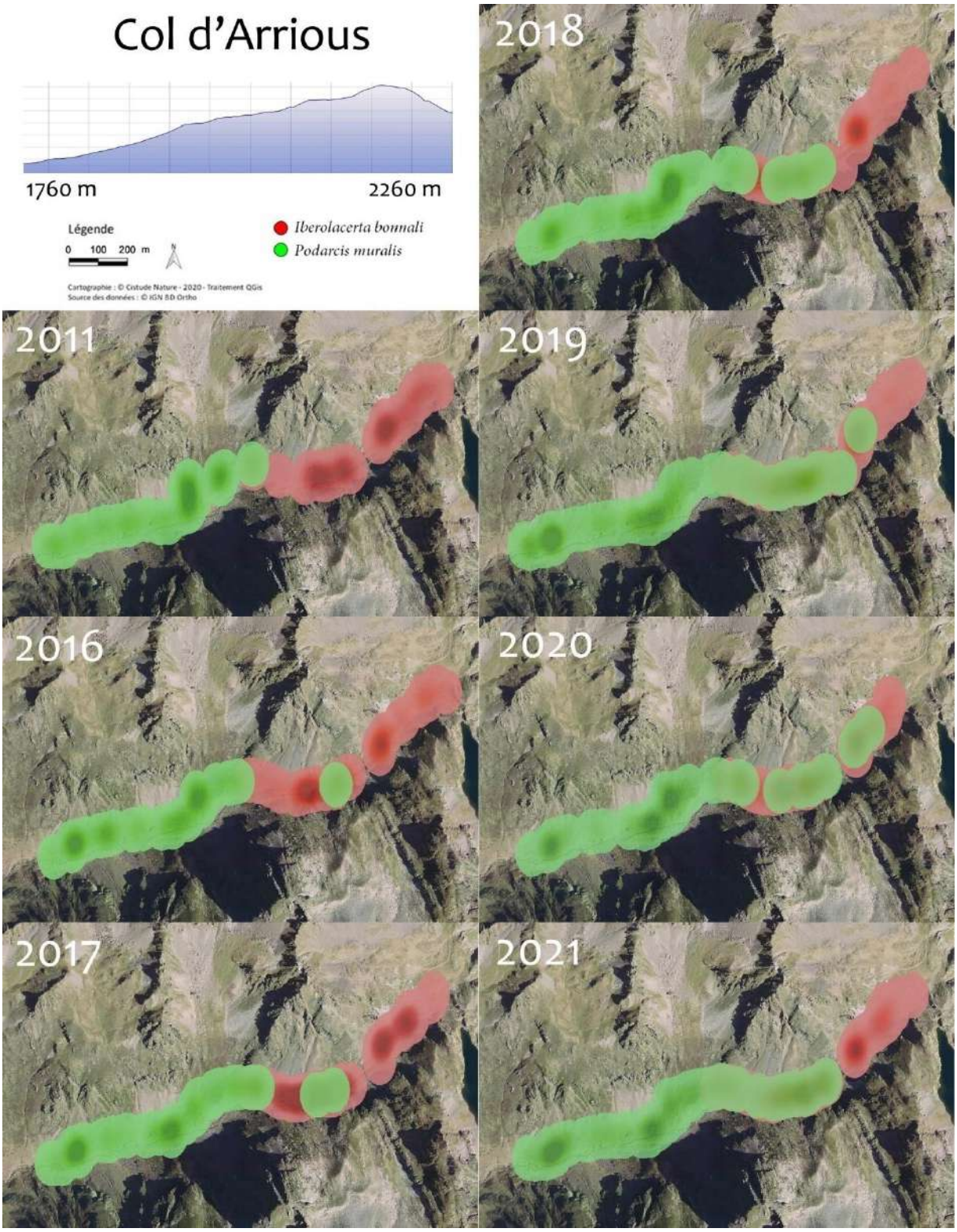


Fig. 208. Site d'Arrious – répartition des observations et cartes de chaleur

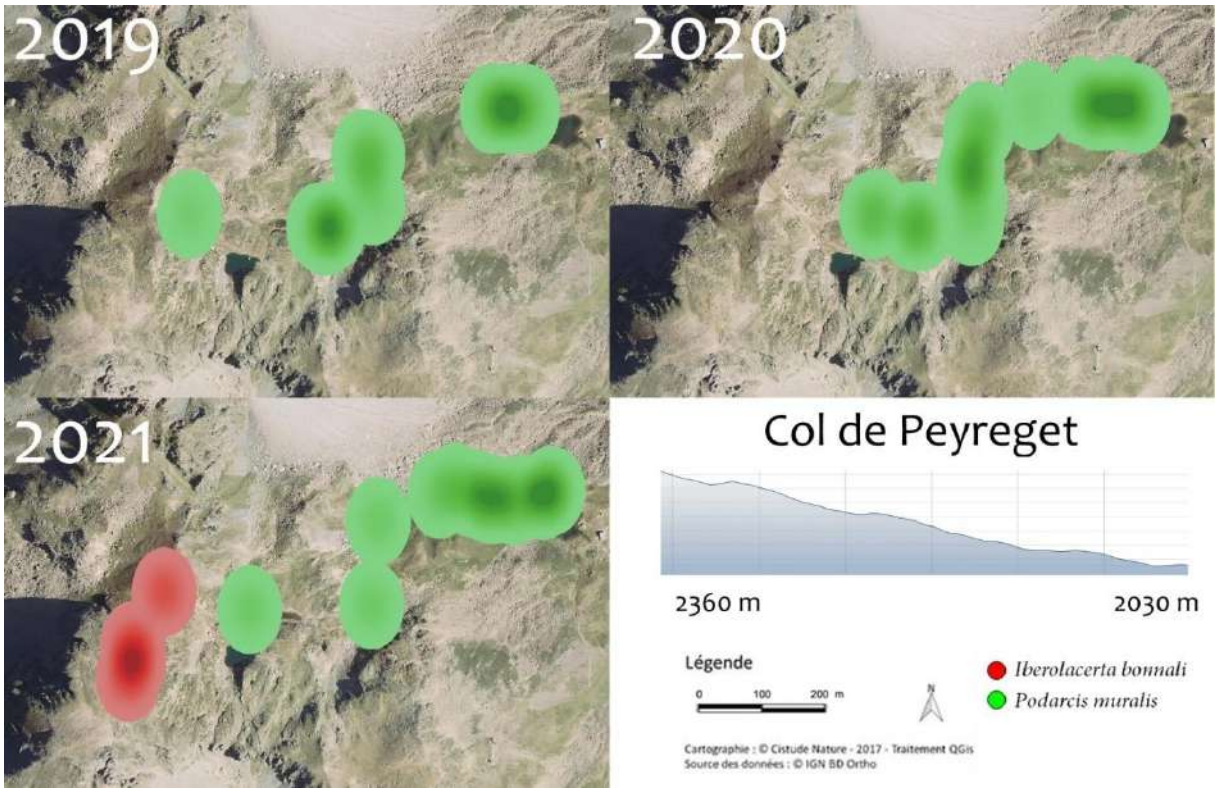


Fig. 209. Site de Peyreget – répartition des observations et cartes de chaleur

11.3.2 Répartition altitudinale du Lézard catalan

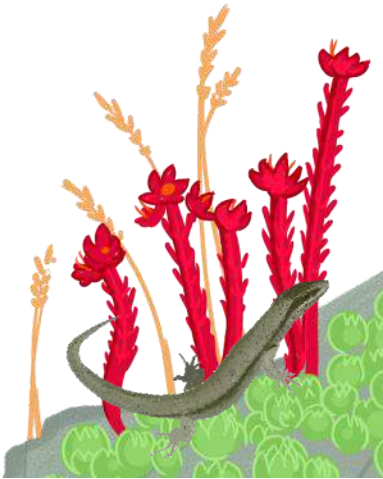
Les tableaux suivants rapportent les pourcentages d'observations de Lézard catalan (PL) et Lézard des murailles (PM) sur chacune des placettes de Mendive et d'Esterençuby. Ces résultats sont également reportés sur les deux cartes suivantes (Tab. LXIII, Fig. 210 et Fig. 211). Pour le transect d'Etsaut, les résultats sont présentés sur la carte de chaleur uniquement (Fig. 212).

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 et 2020 et 73% en 2021, toujours en faveur du Lézard catalan. Sur Esterençuby, ce rapport a varié entre 54% en 2017, 72% en 2018, 51% en 2019, 60% en 2020 et 52% en 2021, toujours en faveur du Lézard des murailles.

Sur le site d'Etsaut, l'hypothèse proposée en 2019 d'une désaffection progressive de la partie centrale du transect par le Lézard des murailles semble se confirmer. Le Lézard des murailles semble ainsi de plus en plus rare sur la partie centrale du transect, qui est aussi la zone la plus chaude et la plus sèche, de loin la plus thermophile. 3 lézards des murailles ont été observés en 2017 en zone centrale, 8 en 2018, seulement 1 en 2019, aucun en 2020 et deux en 2021.

Tab. LXIII. 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%**
2020	0%	100%	70%	30%	100%	0%	100%	0%	100%	0%	77%	23%	100%	0%	0%	100%	**79%**	**21%**
2021	0%	100%	0%	0%	100%	0%	100%	0%	83%	17%	100%	0%	100%	0%	0%	100%	**73%**	**27%**
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%	100%	**49%**	**51%**
2020	77%	23%	81%	19%	92%	8%	0%	100%	0%	100%	0%	100%	0%	100%	0%	100%	**40%**	**60%**
2021	88%	12%	100%	0%	57%	43%	0%	100%	0%	100%	0%	100%	0%	100%	0%	100%	**48%**	**52%**



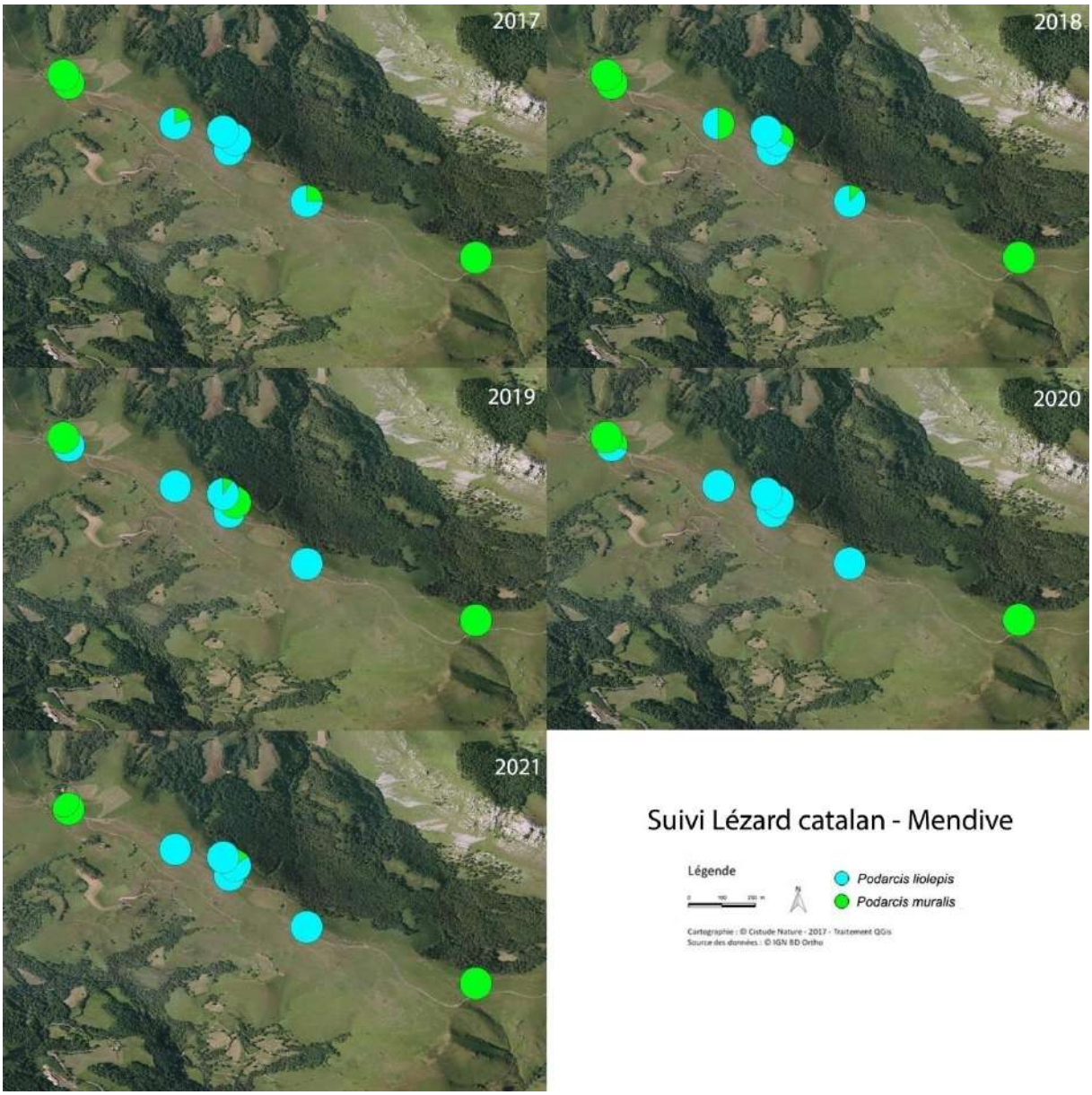


Fig. 210. Mendive, années 2017 à 2021, proportion d'observation du Lézard catalan et du Lézard des murailles.

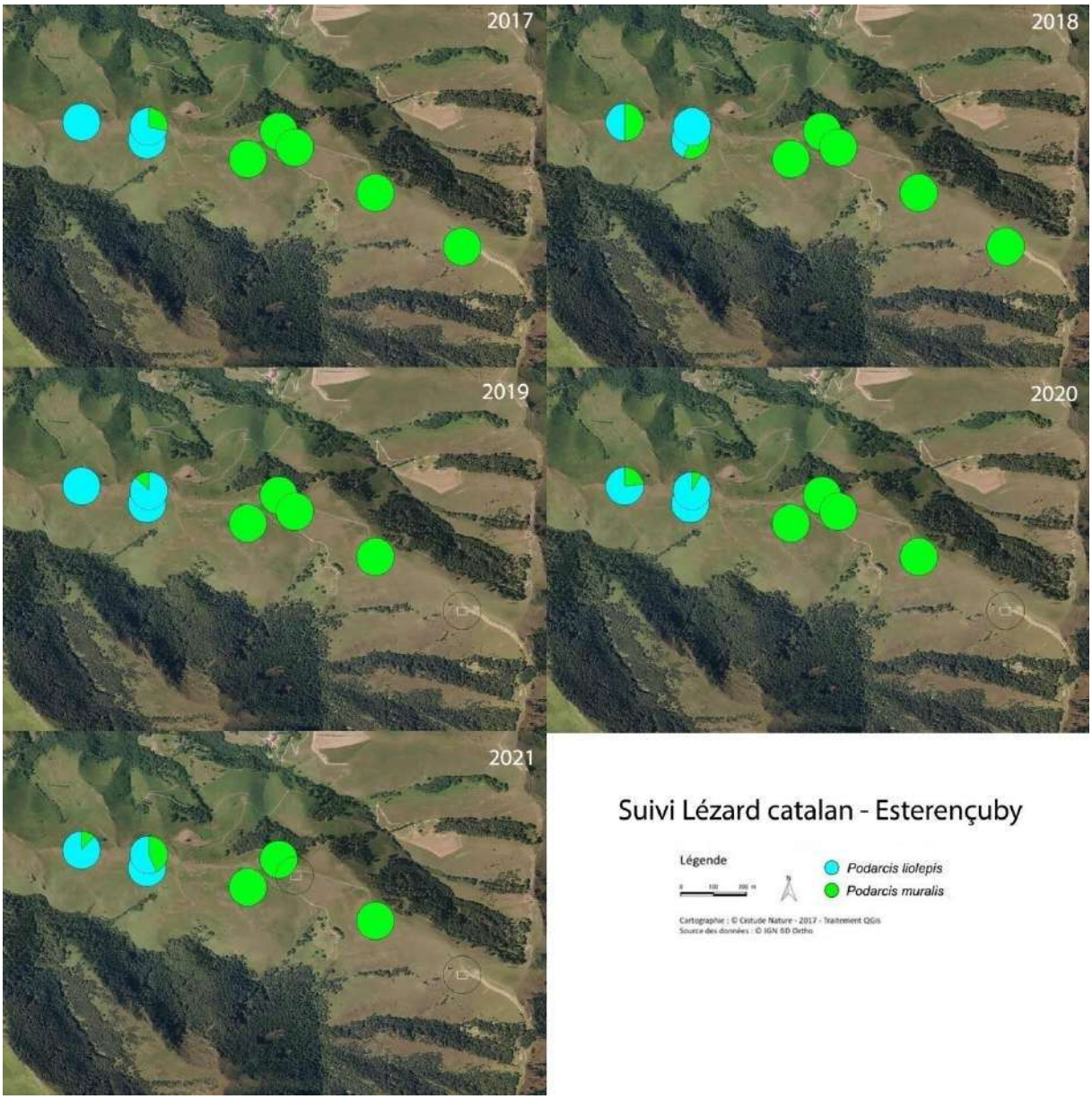


Fig. 211. Estérençuby, années 2017 à 2021, proportion d'observation du Lézard catalan et du Lézard des murailles.

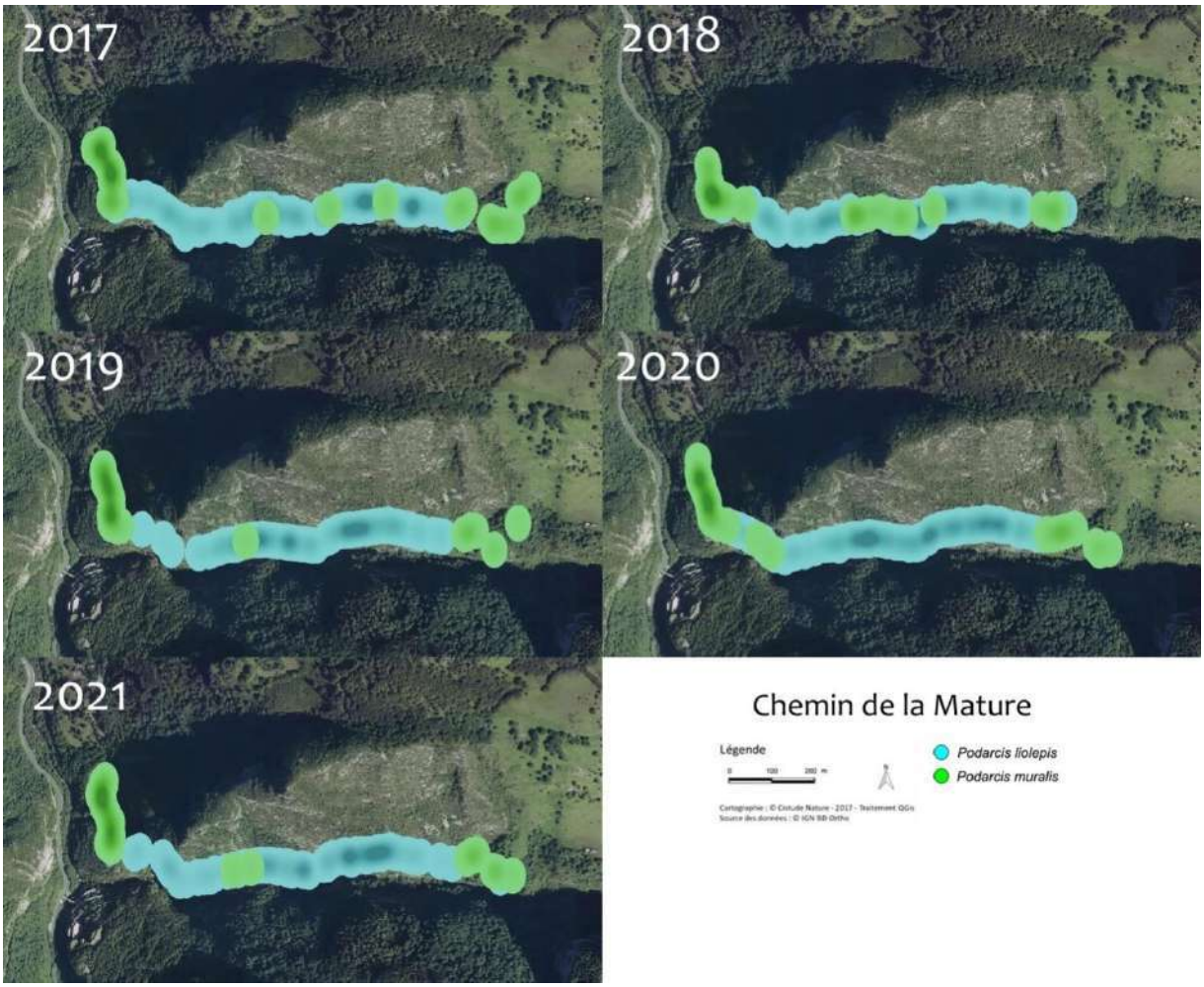


Fig. 212. Etsaut, années 2017 à 2021, proportion d'observation du Lézard catalan et du Lézard des murailles.

11.3.3 Projection de la répartition présente et future à partir de la modélisation corrélative

→Projection de la répartition du Lézard de Bonnal

Parmi les 400 modèles à construire, 119 modèles présentaient un critère TSS inférieur à 0,7. Ainsi, 281 modèles ont été utilisés pour construire la modélisation d'ensemble. La variable quantité de neige totale (TotN) contribue à presque un tiers (31,8%), elle est suivie par l'humidité relative moyenne (MoyHR) qui contribue à plus d'un quart (25,5%) puis par l'extrême chaud de la température minimale (ExC_Tmin) et l'indice de Martonne (Mar) qui contribuent respectivement à 11,3% et 10,9%.

« Quelle que soit la méthode, la modélisation d'ensemble présente un score TSS de 0,997, une sensibilité égale à 100% et une spécificité égale à 99,7%. Ces trois paramètres indiquent que les méthodes peuvent toutes être considérées « correctes ». Les courbes de réponse sont explicatives pour les méthodes moyenne, moyenne pondérée et committee averaging mais pas pour la méthode médiane où elles sont d'équation y=1 pour toutes les variables. La probabilité de présence augmente avec la quantité de neige totale tombée sur la période d'hivernation, elle atteint la valeur de 1 à partir d'un cumul de 75 centimètres. La présence est aussi favorisée dans un habitat présentant une humidité relative proche de 88%, un extrême chaud de la température minimale inférieur à 12°C, un indice de Martonne supérieur à 2,5, un écart-type des températures inférieur à 2,7 et un nombre de jours de pluie sur l'année supérieur à 100. Les variables environnementales sont peu explicatives, la probabilité de présence serait un peu plus importante dans un milieu rocheux et pentu (Annexe 22, Annexe 23) » (Hugon, 2021).

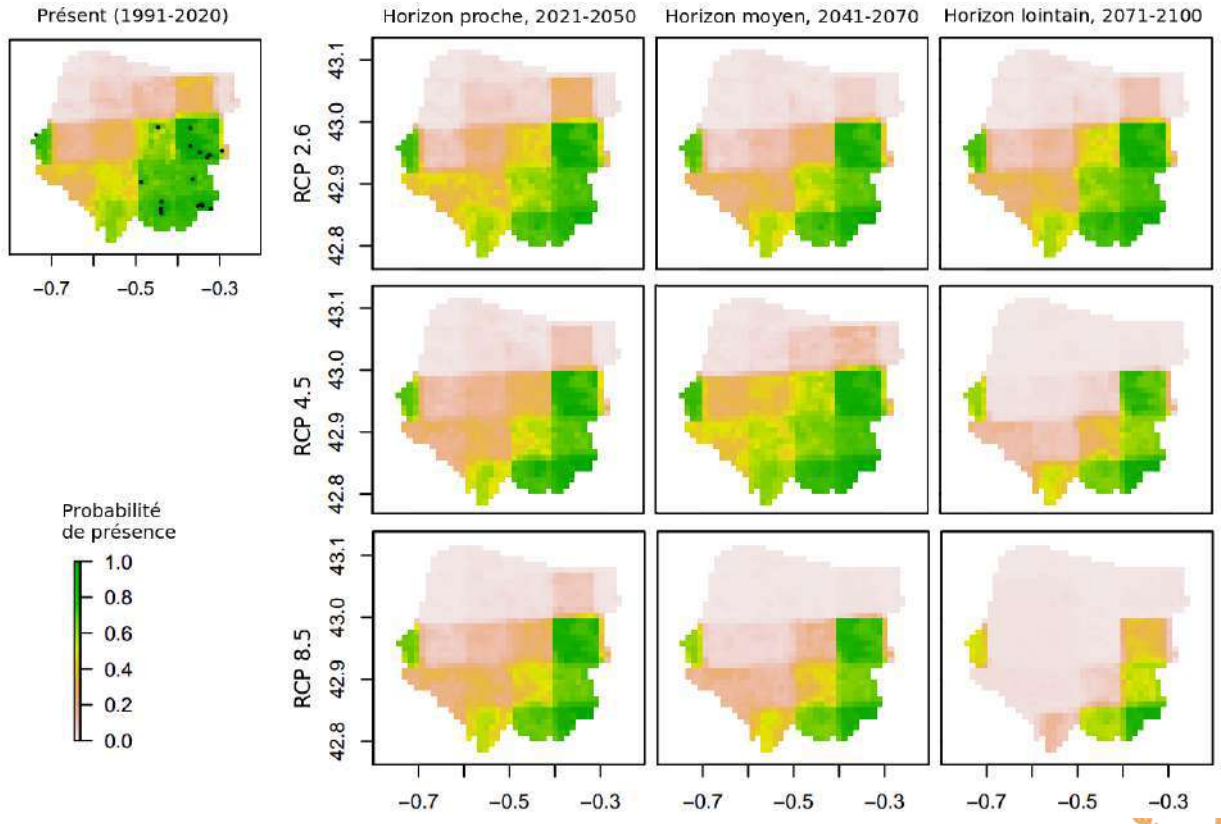


Fig. 213. Projection de la répartition du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe Ossau selon la méthode moyenne pondérée, pour la période « passé-présent » et les horizons 2050, 2070 et 2100 sous différents scénarios de changement climatique.

« Les projections « passé-présent » reflètent les points d'observation de l'espèce en indiquant sa présence en Vallée d'Ossau. La méthode coefficient de variation indique que les 281 modèles sont en accord, particulièrement dans la zone de présence où les coefficients sont proches de 0,1 (Annexe 14). Quel que soit le scénario climatique, les projections futures indiquent toutes une contraction progressive de l'habitat de l'ouest vers l'est (Fig. 213). Selon la méthode moyenne pondérée, sous les scénarios RCP 2.6 et 4.5 (sauf horizon lointain), la perte d'habitat varie entre 18,2 et 27,6%. Sous le scénario RCP 8.5, les pertes sont de plus en plus importantes au cours des horizons, -40,9% d'ici 2050, -52,8% d'ici 2070 et -89,2% d'ici 2100. Sous le scénario 4.5, la perte d'habitat est plus importante que sous le scénario 8.5 aux horizons proche et moyen. Selon le scénario le plus pessimiste, seules les populations inféodées tout au sud-est du département pourraient se maintenir en 2100 (Fig. 214) » (HUGON, 2021) (Annexe 34).

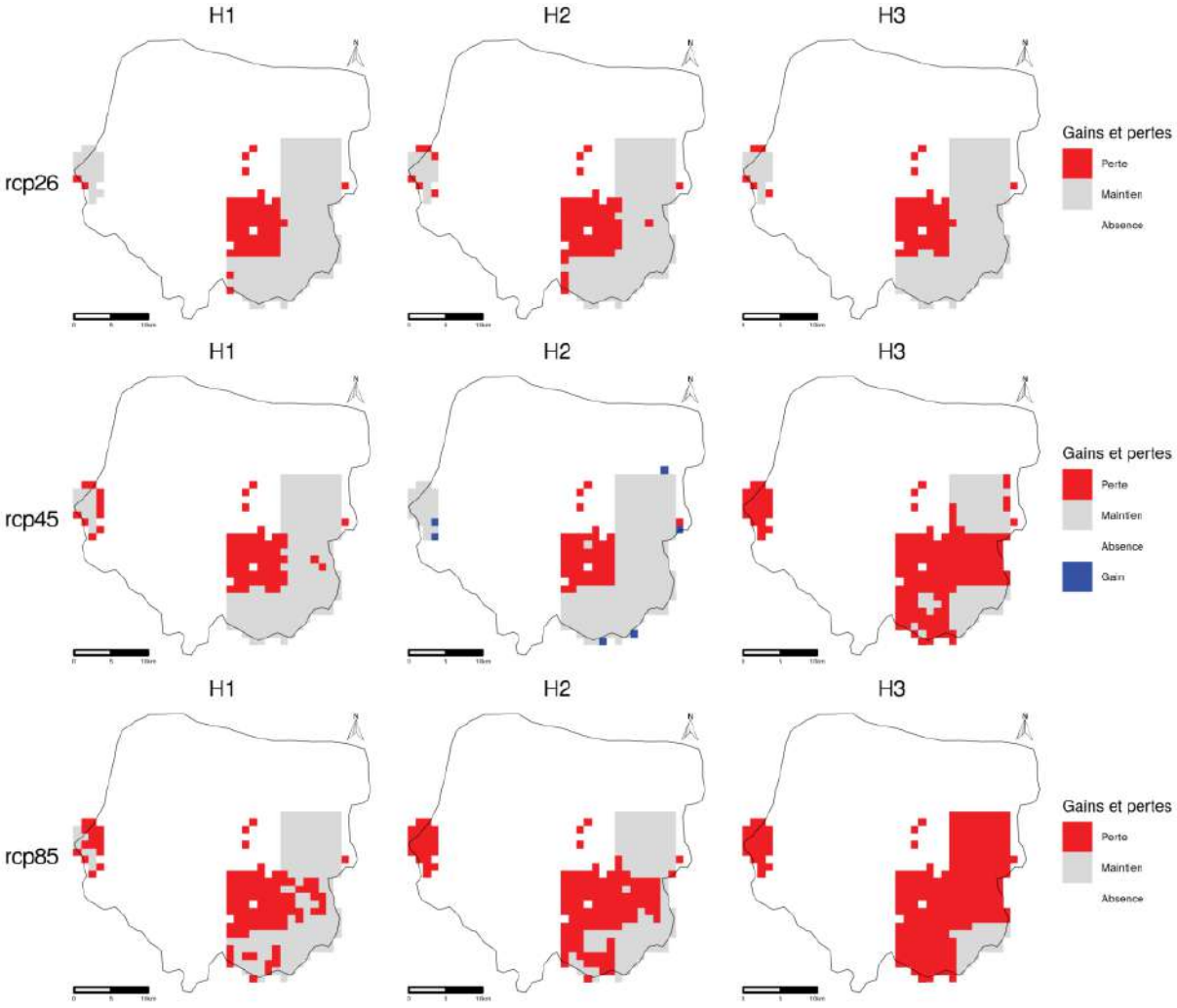


Fig. 214. Changements de la répartition du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe Ossau selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain.

→Projection de la répartition du Lézard catalan

Parmi les 400 modèles à construire, 2 n'ont pas été construits et 122 présentaient un critère TSS inférieur à 0,7. Ainsi, 276 modèles ont été utilisés pour la modélisation d'ensemble. La variable indice de Martonne (Mar) est trois fois plus explicative (36,8%) que les quatre variables suivantes par ordre de contribution, nombre de jours de pluie (NjP) (12,3%), extrême chaud de la température minimale (ExC_Tmin) (10,2%), surface occupée par de la pelouse (9,7%) et quantité de neige totale (TotN) (9,4%). Les cinq autres variables contribuent de 2,7% à 6,2%.

« Les scores TSS pour l'évaluation des méthodes de modélisation d'ensemble sont compris entre 0,976 et 0,978. La sensibilité est égale à 100% pour toutes les méthodes alors que la spécificité varie entre 97,6 et 97,8%. Ces trois paramètres indiquent que les méthodes peuvent toutes être considérées « correctes ». Les courbes de réponse sont explicatives pour les quatre méthodes. Les résultats des méthodes moyenne et moyenne pondérée sont confondus. La probabilité de présence est proche de 1 lorsque l'indice de Martonne est supérieur à 2,3, l'extrême chaud de la température minimale au-dessus de 14°C et un nombre de jours de pluie sur l'année supérieur à 130. La probabilité de présence semble aussi plus importante sur un habitat présentant une humidité relative proche de 79%. La présence est également favorisée par une couverture végétale composée majoritairement de pelouse et de roches. L'optimum de la probabilité de présence est atteint pour 60% de pelouse et 15 à 20% de roches dans le sol (Annexe 24) » (HUGON, 2021).

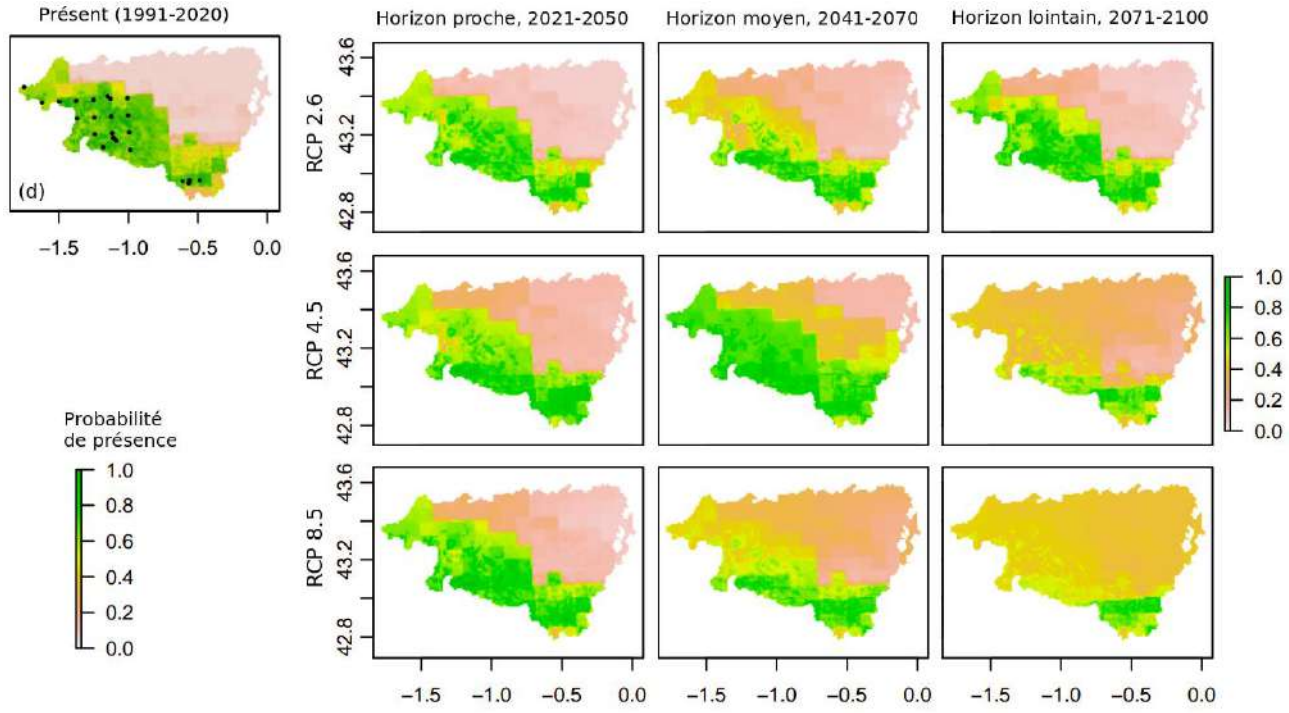


Fig. 215. Projection de la répartition du Lézard catalan en Pyrénées-Atlantiques selon la méthode moyenne pondérée, pour la période « passé-présent » et les horizons 2050, 2070 et 2100 sous différents scénarios de changement climatique.

« Les projections « passé-présent » montrent que la probabilité de présence est importante sur toute la chaîne des Pyrénées françaises mais aussi sur le littoral des Pyrénées-Atlantiques. La méthode coefficient de variation indique que les 276 modèles sont en accord, particulièrement dans la zone de présence où les coefficients sont proches de 0,1 (Annexe 25). Les projections futures obtenues avec les

quatre méthodes sont similaires. Elles montrent une expansion de l'habitat puis une contraction (Fig. 215). Selon la méthode moyenne pondérée, la condition future la plus intermédiaire (scénario 4.5 à l'horizon moyen) est la plus favorable avec un gain net de 52,5% d'habitat favorable. Sous les autres scénarios pour les autres horizons, les gains varient entre 4,3% (RCP 2.6 à horizon proche) et 18,5% (RCP 4.5 à l'horizon proche). Sous le scénario le plus pessimiste, les pertes sont de plus en plus importantes et les gains de plus en plus faibles. La perte nette s'élève à 61,7% d'ici 2070 et à 83,5% d'ici 2100. Sous le scénario RCP 4.5, à l'horizon lointain, la perte nette est similaire à celle sous le scénario 8.5 (82,2%) (Fig. 216) » (HUGON, 2021) (Annexe 34).

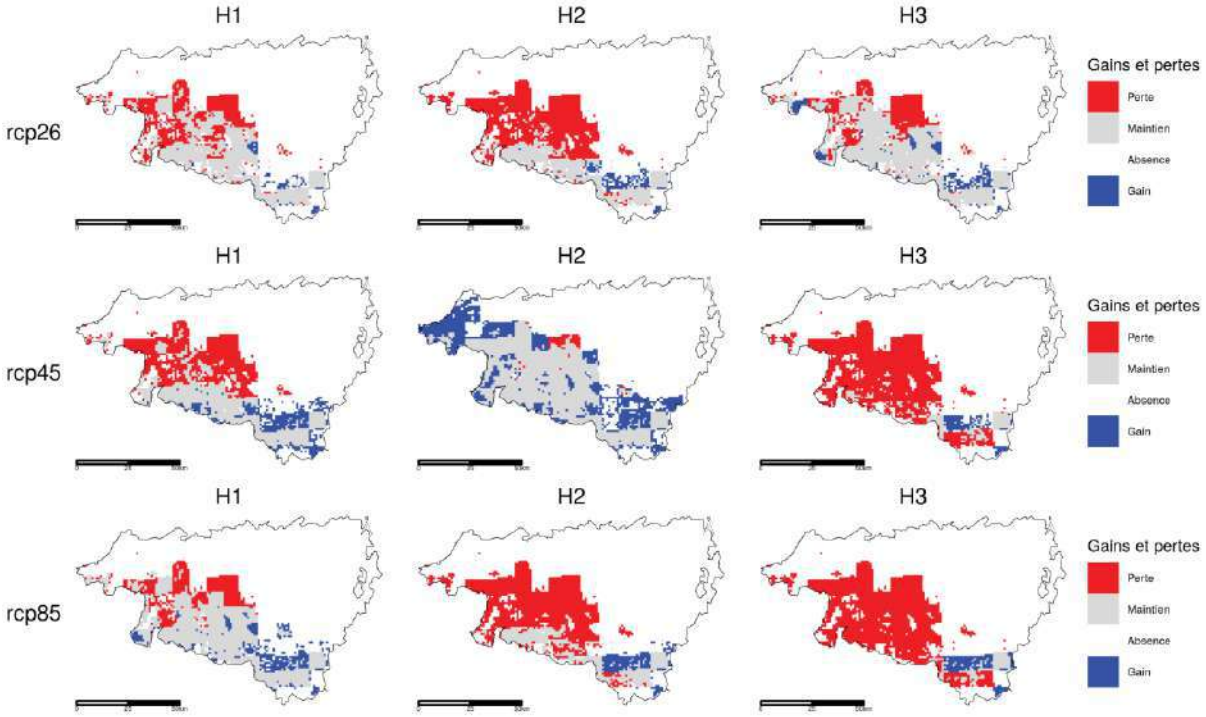


Fig. 216. Changements de la répartition du Lézard catalan en Pyrénées-Atlantiques selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain.

11.3.4 Variabilité du temps d'activité et de l'indice de persistance

La variabilité des temps d'activité et des indices de persistance pour le Lézard de Bonnal a été décrite dans le rapport de l'année dernière. Les différents tests indiquaient des différences significatives des temps d'activité journaliers selon les réplicats, les localités, l'altitude, l'exposition et l'année (Hugon et Berroneau 2020 in MALLARD, 2020). Sur le site de Mendive, les tests de comparaisons de médiane révèlent des différences significatives selon les réplicats et l'altitude (basse 735m *versus* haute 1045m). Sur le site du chemin de la Mature, des différences significatives sont observées selon les deux localités d'étude, en aval et en amont du chemin. Les indices de persistance associés aux temps d'activité indiquent parfois la persistance des populations et parfois une probabilité d'extinction non nulle. La variabilité annuelle est mise en lumière dans une seule des six comparaisons bien que les écarts de temps d'activité soient importants. L'année 2018 présente des indices souvent inférieurs à 1 alors que l'année 2019 présente des indices souvent supérieurs à 1. Ces résultats sont détaillés dans le chapitre 4 de la thèse de Florèn HUGON (HUGON, 2021).

11.3.5 Expliquer le temps d'activité en fonction des paramètres météorologiques

« La probabilité d'activité est expliquée par la température moyenne dans tous les modèles, par l'amplitude thermique dans 4 modèles sur 5, par l'interaction de ces deux variables dans un seul modèle et par l'humidité relative dans un seul des modèles. Les résultats pour le Lézard de Bonnal indiquent qu'il serait actif pour des journées où la température moyenne est supérieure à 10°C ou l'amplitude thermique supérieure à 6°C (sur Peyreget, indifférent sur Anglas). Sur le site de Peyreget, l'interaction entre ces deux variables montre que la probabilité d'activité serait plus élevée sur des journées chaudes et variables (T>15°C et Ta>11°C) plutôt que sur des journées fraîches et peu variables (T<12°C et Ta<7°C). D'après les résultats obtenus sur les deux sites du Lézard catalan, l'espèce serait active les journées où la température moyenne excède 12°C ou lorsque l'amplitude thermique excède 7°C. Également, l'humidité relative pourrait être limitante pour l'activité si elle excède 92% » (HUGON, 2021).

« Concernant le temps d'activité sachant qu'il est positif, le modèle sur le site de Peyreget présente seulement 16,4% de déviance expliquée contrairement à tous les autres qui ont un pourcentage de déviance supérieurs à 55%. Les modèles pour les sites du Lézard catalan sont ceux qui présentent les pourcentages de déviance les plus importants, jusqu'à 81,4%. La température moyenne est explicative dans tous les modèles et la variabilité des températures, reflétée par l'amplitude thermique, est quasiment toujours explicative. L'interaction de la moyenne et de la variabilité est toujours significative. L'humidité relative moyenne intervient en effet principal et/ou en effet interactif avec la température moyenne dans 4 des 5 modèles (Fig. 217) » (HUGON, 2021).

« Le temps d'activité du Lézard de Bonnal augmente avec la température moyenne, plus fortement lorsque la température excède 12°C. Il augmente aussi avec l'amplitude thermique jusqu'à un maximum de 8h, les journées où la température moyenne atteint 22,5°C. L'interaction entre la moyenne et la variabilité des températures montre que le temps d'activité serait plus élevé les journées chaudes et peu variables (T>15°C et Ta<6°C). L'interaction entre la température et l'humidité indique que l'activité est favorisée sur un continuum, allant de journées fraîches et peu humides à des journées chaudes et plus humides. Les conditions défavorables à l'activité sont des journées fraîches et humides (T<10°C et HR>75%) ou chaudes et sèches (T>15°C et HR<55%) (Fig. 217) » (HUGON, 2021).

« L'activité du Lézard catalan sur le site de Mendive est expliquée par les mêmes variables que pour l'autre espèce montagnarde. La variabilité observée entre les réplicats sur la localité de basse altitude est conservée. Le temps d'activité augmente avec la température moyenne et diminue avec l'humidité relative. Selon l'amplitude thermique, il atteint un plateau de 5h les journées moyennement variables où l'amplitude est entre 8 et 13°C. Les interactions entre la moyenne et la variabilité de la température et entre la température et l'humidité relative expliquent le temps d'activité comme pour le Lézard de Bonnal. Il est plus important les journées chaudes et peu variables (T>14°C et Ta<6°C) mais aussi les journées fraîches et variables (T<10°C et Ta>12°C) ainsi que les journées chaudes et très humides (T>14°C et HR>94%) ou fraîches et moins humides (T<12°C et HR<88% (Fig. 217). Pour la population de Lézard catalan inféodée au chemin de la Mâture, le temps d'activité ne dépend que des températures. Il augmente avec la température moyenne et semble atteindre un plateau de 15h pour des températures supérieures à 27°C. La même relation est observée avec l'amplitude thermique, un plateau de 7h est quasiment atteint pour une amplitude proche de 20°C. Comme sur les autres sites d'étude, le temps d'activité est plus important les journées chaudes et peu variables (T>16°C et Ta<9°C) ou les journées fraîches et variables (T<13°C et Ta>12°C) (Fig. 217) » (HUGON, 2021).



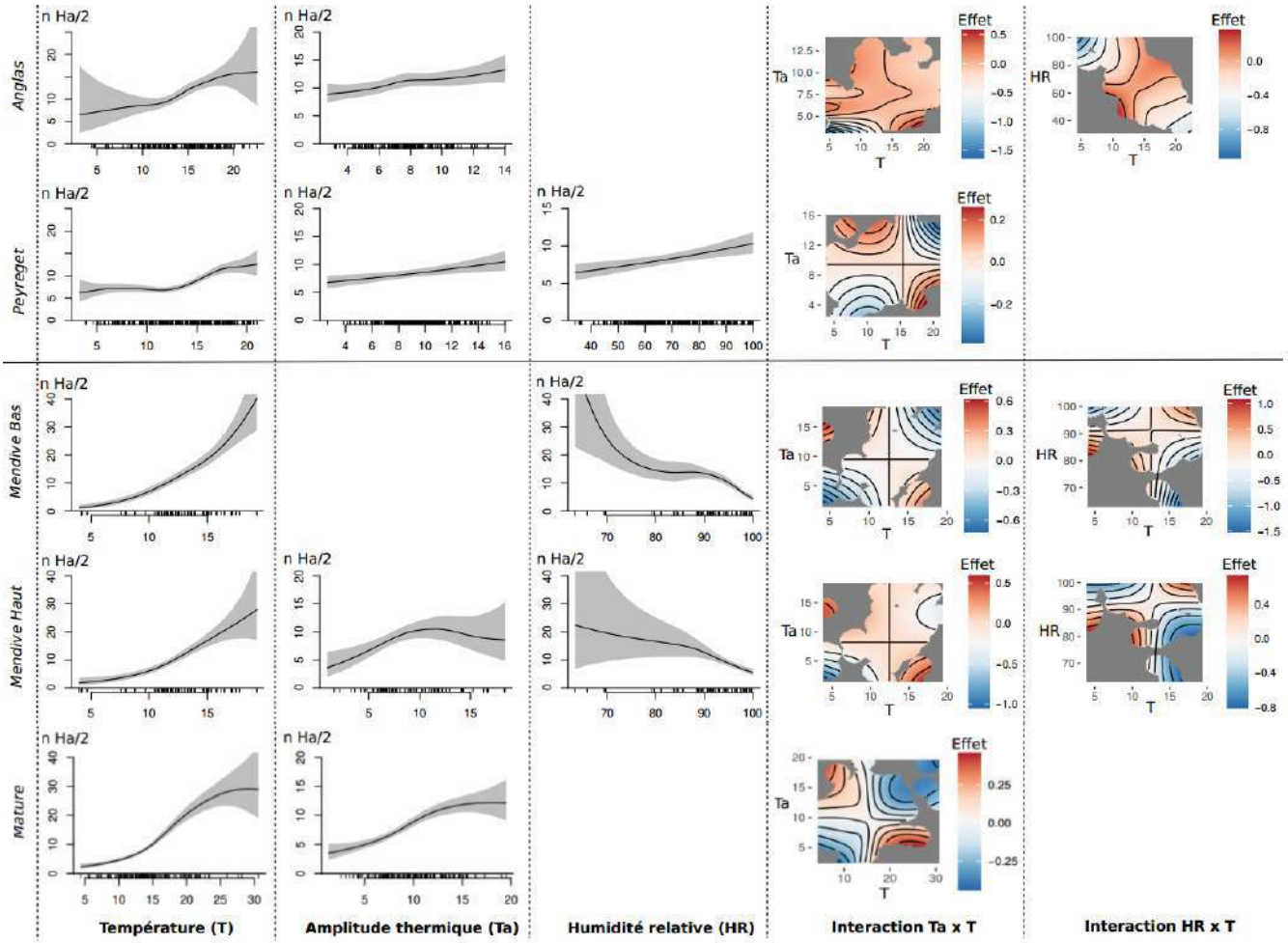


Fig. 217. Modélisation observationnelle du temps d'activité sachant qu'il est positif sur les sites du Lézard de Bonnal et du Lézard catalan. Le temps d'activité est exprimé en nombre de demi-heures (n Ha/2)

11.3.6 Projection du temps d'activité dans le contexte du changement

Les modèles obtenus pour la probabilité d'activité et pour le temps d'activité présentent des déviances expliquées très faibles, de 1,01 % à 10,7 %. Sachant le faible pouvoir explicatif des modèles, les hypothèses émises ci-après sont probablement erronées. Les résultats obtenus indiquent que la probabilité d'activité serait plus importante les journées chaudes et peu variables ou fraîches et variables chez les lézards de Bonnal et catalan. Le temps d'activité du Lézard de Bonnal diminuerait avec l'humidité relative. Pour le Lézard catalan, il augmenterait linéairement avec la température moyenne et diminuerait fortement lorsque l'amplitude thermique est supérieure à 11°C.

À titre exploratoire, bien que le modèle ne soit pas statistiquement correct, il a quand même été utilisé pour calculer les temps d'activité pour la période 1991-2020 sur toute la Nouvelle Aquitaine. Les temps journaliers ont été sommés sur la période de reproduction pour obtenir le temps d'activité total puis cette valeur a été comparée au seuil de persistance. L'indice de persistance borné à 1 représente la probabilité de présence de l'espèce. Une carte de répartition est obtenue en moyennant les 30 valeurs de l'indice (Fig. 218). Comme attendu sachant le pouvoir non explicatif du modèle, ces cartes ne distinguent pas les zones d'habitat favorables et défavorables.

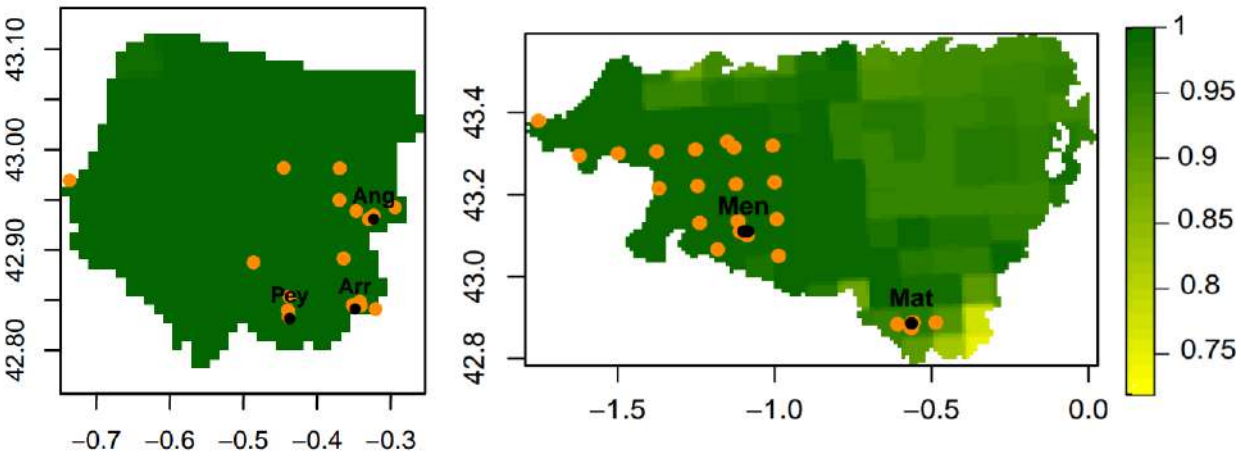


Fig. 218. Cartes de répartition obtenues à partir de la modélisation mécanistique pour la période présent 1991-2020. Les sites d'étude sont représentés en noir (Peyreget – Pey, Arrious – Arr, Anglas – Ang, Mendive – Men, Mature – Mat) et les points de présence en orange.

11.4 Discussion

11.4.1 Le Lézard de Bonnal, une possible extinction dans le massif d'Ossau

« La représentation des points de présence du Lézard de Bonnal au sein de la région Nouvelle-Aquitaine montre que l'espèce est inféodée à un habitat très spécifique. Cet habitat est rencontré dans le sud-est des Pyrénées-Atlantiques sur le massif Aspe-Ossau, mais aussi en Pyrénées-Occitan et en Espagne (ARRIBAS, 2009 ; POTTIER *et al.*, 2014 ; ORTEGA *et al.*, 2016). Selon la modélisation corrélative, la répartition du Lézard de Bonnal est majoritairement expliquée par une couverture neigeuse importante (minimum 75 centimètres de neige sur l'hiver) et un milieu frais et humide (humidité relative proche de 88 %, extrême chaud des températures minimales inférieur à 12°C, indice de Martonne supérieur à 2,5). Ces conditions climatiques caractérisent le milieu montagnard dans lequel il est observé, souvent au-delà de 2000 mètres d'altitude (POTTIER *et al.*, 2008). Les variables d'habitat contribuent moins à l'explication de la présence. Un habitat rocheux et pentu semble cependant plus favorable comme décrit dans la littérature (THIRION *et al.*, 2018) » (HUGON, 2021).

« Les projections obtenues indiquent que le Lézard de Bonnal devrait subir une contraction massive de son aire de répartition en Pyrénées-Atlantiques, jusqu'à un habitat résiduel à l'extrême sud-est du département, aux frontières de l'Espagne et des Hautes-Pyrénées. Les projections futures montrent une contraction progressive de l'habitat, d'abord à l'ouest puis à l'est, jusqu'à une quasi-disparition de l'habitat favorable sous le scénario RCP 8.5 à l'horizon 2100. Ces résultats sont en cohérence avec les hypothèses formulées. La perte de chaque population représente une perte de diversité génétique puisque toutes sont très isolées génétiquement [Pottier, 2018]. Les populations en Hautes-Pyrénées présentent une plus grande diversité génétique que les populations en marge de répartition en Pyrénées-Atlantiques et Haute-Garonne (MOURET *et al.*, 2011), cela pourrait augmenter leur capacité de résilience. Il serait intéressant de réaliser cette modélisation sur l'ensemble de la chaîne des Pyrénées pour observer l'évolution de la contraction de l'habitat disponible et définir la potentielle limite ouest en 2100, sous le scénario de changement climatique le plus défavorable » (HUGON, 2021).

11.4.2 Le Lézard catalan, d'abord bénéficiaire du changement climatique puis menacé par celui-ci

« Selon la modélisation corrélative, sa répartition est majoritairement expliquée par un indice de Martonne supérieur à 2,3, caractéristique d'un milieu avec peu de précipitations et de fortes températures. Cet indice est supérieur à la moyenne observée en Nouvelle-Aquitaine. Comparativement au Lézard de Bonnal, en accord avec la littérature (CARNEIRO, 2012 ; BERRONEAU *et al.*, 2016), les résultats montrent que le Lézard catalan préfère un habitat plus chaud (extrême chaud supérieur à 14°C versus inférieur à 12°C) et moins humide (humidité relative proche de 79 % versus proche de 88 %). Comme explicité par de précédentes études, la présence majoritaire de pelouses et de roches caractérise son habitat (BERRONEAU, 2014a). La modélisation sur la période « passé-présent » suggère une probabilité de présence forte sur l'ouest des Pyrénées-Atlantiques, comme indiqué dans Berroneau [2014]. Cependant, ce même document indique que l'espèce ne serait pas présente au centre du département comme suggéré par les cartes obtenues. » (HUGON, 2021).

« Les projections aux horizons futurs sont cohérentes avec nos hypothèses. Le Lézard catalan bénéficierait dans un premier temps du changement climatique puis il serait menacé par celui-ci. La condition future la plus intermédiaire (scénario 4.5 à l'horizon moyen) est la plus favorable à l'expansion de l'espèce. Une modélisation réalisée du nord de Barcelone à la frontière française montre également que le changement climatique sera favorable au Lézard catalan (CARNEIRO, 2012). Bien que l'espèce ait de faibles capacités de dispersion, probablement un kilomètre par an (comm. pers. Matthieu BERRONEAU), les nouvelles aires d'habitat favorables sont contiguës à l'habitat actuel, ce qui permettrait à l'espèce de les coloniser. Pour des conditions de changement climatique plus intenses (RCP 4.5 horizon lointain et RCP 8.5 horizons moyen et lointain), l'aire de répartition du Lézard catalan devrait subir ensuite une importante contraction, jusqu'à se réduire aux vallées d'Aspe et d'Ossau. L'espèce étant largement répartie sur toutes les Pyrénées, il serait intéressant de reproduire cette modélisation sur l'ensemble de la chaîne Pyrénéenne. En Ariège, l'espèce a été détectée à 2750 mètres d'altitude dans un milieu dépourvu de végétation (MILHAU *et al.*, 2012). Cela montre la large gamme d'habitat à laquelle elle peut être inféodée et suggère de potentielles capacités d'adaptation » (HUGON, 2021).

11.4.3 Sources de biais dans les modélisations corrélatives

L'interprétation des sorties des modèles corrélatifs doit toujours se faire avec prudence car il y a de nombreuses sources d'incertitude – variables climatiques, techniques de modélisation, seuils permettant le passage de la probabilité de présence à la binarité présence-absence (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009). Il faut considérer que ce sont des hypothèses probables mais pas une vérité en soi (HARRIS *et al.*, 2013 ; JARNEVICH *et al.*, 2015). Différents points sont discutés dans le chapitre 9 – Lézard Ocellé en section 4.2. Ils sont détaillés dans Hugon (2021), Chapitre 2, section 2.4.4.

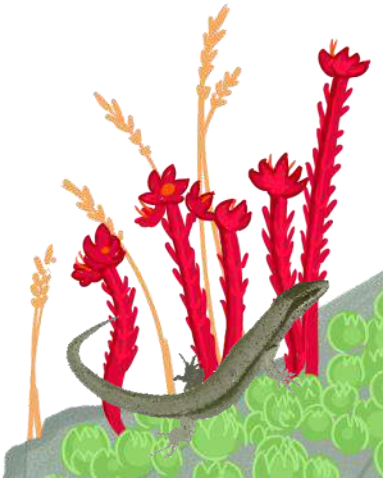
11.4.4 Moduler le temps d'activité en fonction du microclimat pour assurer la persistance

Les comparaisons de temps d'activité et des indices de persistance montrent des différences importantes entre les sites, au sein des sites et entre les années. En premier lieu, la variabilité spatio-temporelle observée alerte sur la représentativité de résultats obtenus sur un site ou une année et démontre l'importance de réaliser des suivis sur plusieurs sites et plusieurs années. La disponibilité de divers micro-habitats thermiques peut fournir des refuges thermiques, essentiels pour permettre l'activité et contribuer à la persistance de la population (KEARNEY *et al.*, 2009b ; CLUSELLA-TRULLAS *et al.*, 2011 ; HAN *et al.*, 2020), ce constat est traduit par l'indice de persistance. De plus, les espèces étudiées

sont itéropares (POTTIER, 2012), ainsi la viabilité d'une population sur un habitat dépend de plusieurs années. Si une année est défavorable – temps d'activité total sur la période de reproduction insuffisant d'où un indice de persistance inférieur à 1 – cela pourra être compensé par l'année suivante. Sur les sites du Lézard catalan, le succès reproducteur de l'année 2018 a probablement été compensé par celui de l'année 2019. L'étude de la variabilité des indices de persistance et de leur moyenne sur les différentes années permet de mieux évaluer la persistance ou l'extinction locale des populations, notamment *via* le calcul des moyennes mobiles sur le temps de génération de l'espèce. Biologiquement, l'indice de persistance peut être assimilé au taux de croissance. Des estimations d'abondance pourraient permettre d'estimer ce taux et de vérifier empiriquement la définition de ce nouvel indice.

11.4.5 Évolution du temps d'activité selon la température et l'humidité

Les modélisations de la probabilité d'activité convergent vers l'importance de la température, en moyenne et en variabilité et soulèvent parfois la pertinence de l'humidité relative. Comme pour le Lézard ocellé, le temps d'activité dépend toujours de la température moyenne, de la variabilité et de leur interaction. « La modélisation conceptuelle de l'évolution de la température opérante, au cours de différents types de journées, permet de comprendre le rôle de la moyenne, de la variabilité et de l'interaction des deux pour expliquer le temps d'activité. Si la température opérante augmente seulement en moyenne, les périodes d'activité ont lieu plus tôt dans la matinée et plus tard dans la fin de journée (Fig. 219b). Si la température opérante augmente seulement en variabilité – i.e. l'écart entre les températures minimale et maximale est plus important – alors les deux périodes d'activité sont réduites (Fig. 219c). Enfin, si les températures opérantes augmentent en moyenne et en variabilité, les périodes d'activité se rapprochent des périodes nocturnes et le temps d'activité est encore plus réduit (Fig. 219d). Cette modélisation conceptuelle démontre le rôle de la variabilité thermique pour expliquer le temps d'activité, en tant que variable indépendante et en interaction avec la moyenne. Nous soulignons que ces modèles conceptuels sont construits selon l'évolution de la température opérante qui représente un proxy de la température corporelle si l'individu reste toujours au même endroit. En réalité, les individus se déplacent dans leur habitat et exploitent sa variabilité micro-climatique. Ainsi, selon les comportements de thermorégulation mis en place face à la hausse en moyenne et en variabilité des températures, le temps d'activité sera modulé différemment par chaque individu (CLUSELLA-TRULLAS *et al.*, 2011) » (HUGON, 2021).



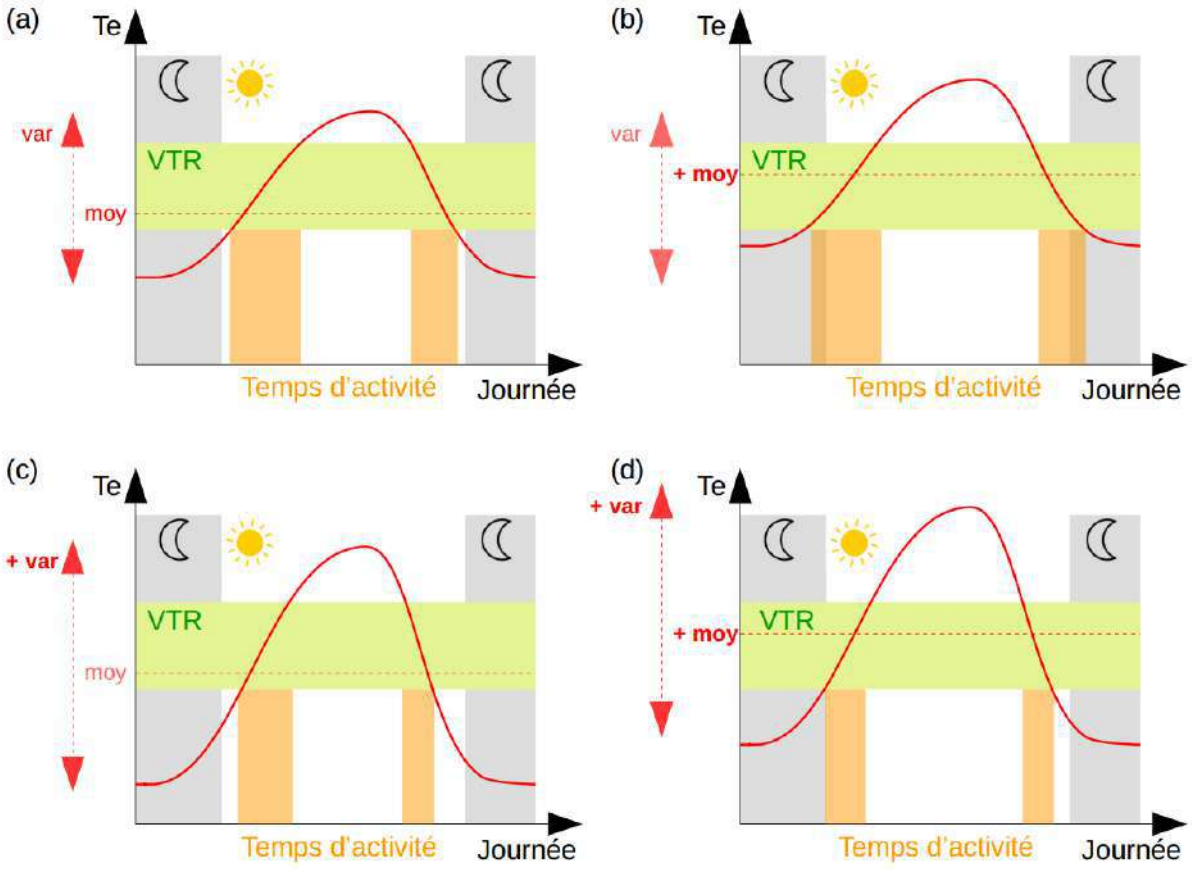


Fig. 219. Temps d'activité pour différents types de journées caractérisées par une hausse en moyenne (b), en variabilité (c) ou en moyenne et en variabilité (d) des températures opérantes au cours de la journée. Le polygone vert représente la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR). Les polygones gris représentent les périodes nocturnes.

Sur les sites montagnards, ceux du Lézard de Bonnal et Mendive, le temps d'activité est aussi expliqué par l'humidité relative et son interaction avec la température. Durant les journées plutôt chaudes, le temps d'activité est plus important lorsque le taux d'hygrométrie est élevé. À l'inverse, durant les journées plutôt fraîches, le temps d'activité est plus important lorsque l'humidité relative est faible. À température constante, le taux d'évaporation augmente lorsque l'humidité relative diminue (FARHRAT, 2018). Ainsi, lors de journées chaudes, l'humidité importante réduirait les pertes hydriques, ce qui permettrait des temps d'activité plus importants. Cette hypothèse est en accord avec les travaux de Rutschmann et *al.* (2020) et Rozen-Rechels *et al.* (2021) qui soulignaient que la thermorégulation était plus efficace lors de journées humides ou fraîches. Pour une température de l'air constante, la perception de fraîcheur est plus importante lorsque l'humidité relative est plus élevée – un froid humide est perçu plus froid qu'un froid sec par les organismes. La perception de fraîcheur serait intégrée dans la mesure des températures opérantes via l'humidité relative. Nous supposons qu'à température constante, la température opérante diminuerait avec l'augmentation de l'humidité relative. Cette hypothèse serait à vérifier en laboratoire. Dans le contexte du changement climatique où la hausse de la température de l'air est associée à une baisse de l'humidité relative, cette interaction pourrait rapidement contraindre les rythmes d'activité des lézards de montagne.

11.4.6 Projection du temps d'activité, plusieurs pistes d'amélioration du modèle

Les modèles anticipatifs du temps d'activité expliquent au plus 10,70 % de la variance observée dans les données. Ces modèles sont encore moins bons qu'un modèle aléatoire qui expliquerait 50 % de déviance. Le faible pouvoir explicatif des modèles anticipatifs peut résulter d'une résolution spatiale inadaptée mais aussi de l'utilisation de modèles additifs généralisés, une méthode discutable sur des données qui présentent autant de variabilité. Ces points sont abordés dans le chapitre 9 Lézard ocellé et sont détaillés dans Hugon 2021, Chapitre 5 (HUGON, 2021).

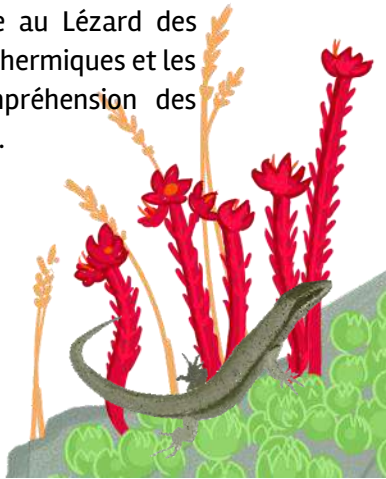
11.4.7 Sur les résultats des suivis répétés par transects et placettes

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. À 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 termes d'état physiologique et sanitaire ? 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). Approfondir l'étude écophysiologique en s'intéressant au stade de vie juvénile pourrait apporter des éléments explicatifs de cette absence de déplacement vers les altitudes plus hautes. Une meilleure compréhension de la dynamique thermique des pierriers sera également pertinente. Dans le rapport précédent, les résultats indiquaient une grande variabilité de la température selon la profondeur au sein du pierrier (0, –10cm, –20cm ou –30cm). Les individus pourraient maintenir leur température corporelle dans la fenêtre d'activité au sein du pierrier tout en continuant à rencontrer d'autres individus pour la reproduction et à chasser. Chez le Lézard de Bonnal qui évolue dans un environnement complexe en trois dimensions, la régulation de la température corporelle en se déplaçant au sein du pierrier ne serait donc pas toujours associée à l'absence d'activité, comme cela est le cas pour le Lézard catalan qui se réfugie dans des failles où il ne peut évoluer. Ces éléments constituent des pistes à suivre dans les futures études.

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, exposée plein sud et plus thermophile. Nous pouvons faire les hypothèses 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. L'extension de l'étude écophysiologique au Lézard des murailles pourra aussi apporter des éléments de réponse. Comparer les préférences thermiques et les rythmes d'activité des deux espèces offrira l'opportunité d'améliorer la compréhension des interactions entre les deux espèces et leurs réponses face au changement climatique.



11.5 Conclusion

Les cartes de répartition du Lézard de Bonnal et du Lézard catalan obtenues avec l'approche corrélative apportent un premier élément de réponse sur la répartition future de ces deux espèces en Nouvelle-Aquitaine. Pour obtenir une meilleure idée de l'évolution de la répartition, il serait intéressant de réaliser ces modélisations sur toute la chaîne pyrénéenne. Ces cartes pourraient également être améliorées en travaillant à une résolution spatiale plus faible, qui permettrait de mieux prendre en compte les caractéristiques de l'habitat. A la résolution du kilomètre, seules des variables climatiques expliquent la répartition alors que ces deux espèces sont inféodées à des habitats très particuliers, ce qui fausserait largement les projections obtenues.

L'étude de la variabilité des temps d'activité et des indices de persistance invite à réfléchir sur la gestion de l'habitat et la conservation de la mosaïque paysagère. En effet, celle-ci offre un panel de microclimats que les individus peuvent exploiter pour tamponner les effets du changement climatique. Pour le Lézard de Bonnal qui évolue dans les pierriers, de nombreuses perspectives de travail sont à développer pour mieux comprendre la variabilité thermique de cet habitat en trois dimensions. Les populations montagnardes semblent particulièrement sensibles au changement climatique puisque leur temps d'activité dépend des conditions thermiques mais aussi hydriques, contrairement aux populations inféodées à des milieux plus secs. Des conditions plus chaudes et plus variables ou plus chaudes et plus sèches sont toutes deux limitantes pour le temps d'activité. L'activité étant corrélée au succès reproducteur de l'espèce, le changement climatique pourrait entraîner à terme l'extinction des populations montagnardes. L'utilisation de l'indice de persistance sur plusieurs années consécutives permettra de mieux quantifier le risque d'extinction au cours des années à venir. Ce travail pourra être réalisé en s'appuyant sur des données climatiques obtenues à des résolutions spatiales fines, un enjeu d'avenir pour les modèles climatiques. L'étude des stades embryonnaires et juvéniles apportera aussi de nouvelles connaissances sur la vulnérabilité des espèces au changement climatique. La multiplication des modèles, sur différents stades de vie, orientera de mieux en mieux les décisions de gestion.

L'observation directe sur le terrain a permis de mettre en évidence que les aires de répartition du Lézard catalan et du Lézard de Bonnal semblent stables depuis 2017. En revanche, le Lézard des murailles progresse en altitude sur un des sites d'étude du Lézard de Bonnal. Il semble important de poursuivre les suivis de ces deux espèces et d'observer leurs éventuelles interactions, en lien avec les données climatiques.

Au cours des années futures, nous préconisons de poursuivre les suivis sur les sites d'Anglas, d'Arrious et de Peyreget. Compte-tenu de la difficulté d'accès au site et des résultats insuffisants obtenus, nous préconisons de ne pas poursuivre le suivi de façon aussi soutenue sur le site d'Ossau Nord. Le nombre de passage doit rester au nombre de trois par an, mais nous proposons d'espacer la fréquence du suivi (tous les trois ans nous semblent plus judicieux). En ce qui concerne le Lézard catalan, nous préconisons la poursuite des suivis sur le chemin de la Mâture. Compte-tenu des faibles mouvements observés sur les sites du Pays basque, nous proposons d'espacer la fréquence du suivi (tous les trois ans nous semblent plus judicieux).

Chapitre 12. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de Vipera berus (Linnaeus, 1758) et autres vipères dans les landes humides d'altitude

Auteurs : *Olivier Lourdais, Michaël Guillon,* ***Contributeurs :*** *Gabriel Blouin Demers, 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 données 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 trois espèces de vipères étudiées. L'espèce adaptée au froid semble particulièrement vulnérable du fait d'un taux métabolique élevé. Les études expérimentales de la sensibilité thermique permettent de démontrer l'importance des conditions thermiques journalières sur la thermorégulation et la gestation ainsi que de montrer les comportements d'hydro-régulation active montrant l'importance du facteur hydrique. 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, reproduction, *Vipera aspis*, *Vipera berus, Vipera seoanei.*



12.1 Introduction

• 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 observées (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).

• Combiner les modèles mécanistes et corrélatifs de répartition des espèces

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, 2009a). 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 du changement climatique (KEARNEY *et al.*, 2009a ; KEARNEY *et al.*, 2009b). 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 (BUCKLEY, 2010 ; KEARNEY *et al.*, 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 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 maîtrise des modèles corrélatifs et mécanistes est une approche innovante mais qui réclame un temps considérable avec des données physiologiques précises (Kearney *et al.*, 2009a). 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 (Guillon *et al.*, in prep. e).

- **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 (Le Treut, 2018b ; AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014 — IPCC s. d.).

Notre cadre de travail est ici de clarifier les capacités des individus à tamponner les variations thermiques environnementales. Les capacités de thermorégulation sont donc au cœur de nos préoccupations et plus particulièrement pendant la reproduction (gestation) qui est une phase particulièrement sensible du cycle de vie. La Vipère péliade (*Vipera berus*) et la Vipère de Séoane *(Vipera seoanei)* sont des espèces à affinités climatiques froides et sont particulièrement vulnérables aux modifications climatiques. Nos travaux menés sur la Vipère péliade et la Vipère aspic nous permettent de développer cette approche intégrée encore rare en biologie évolutive.

Pour répondre à ces questions nous avons analysé les 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 le changement climatique, des travaux récents (Sun *et al.*, 2019) 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.



À l'échelle de la France, une élévation des températures est clairement identifiée à la fois pour les maxima et les minima (Fig. 220, données climatiques Chelsa (KARGER *et al.*, 2017).Cependant, les conditions thermiques nocturnes progressent plus rapidement. Ainsi, depuis les années 80 on observe une augmentation progressive des températures. Les modèles prévoient une accélération de l'augmentation des températures à la fois diurnes et nocturnes.

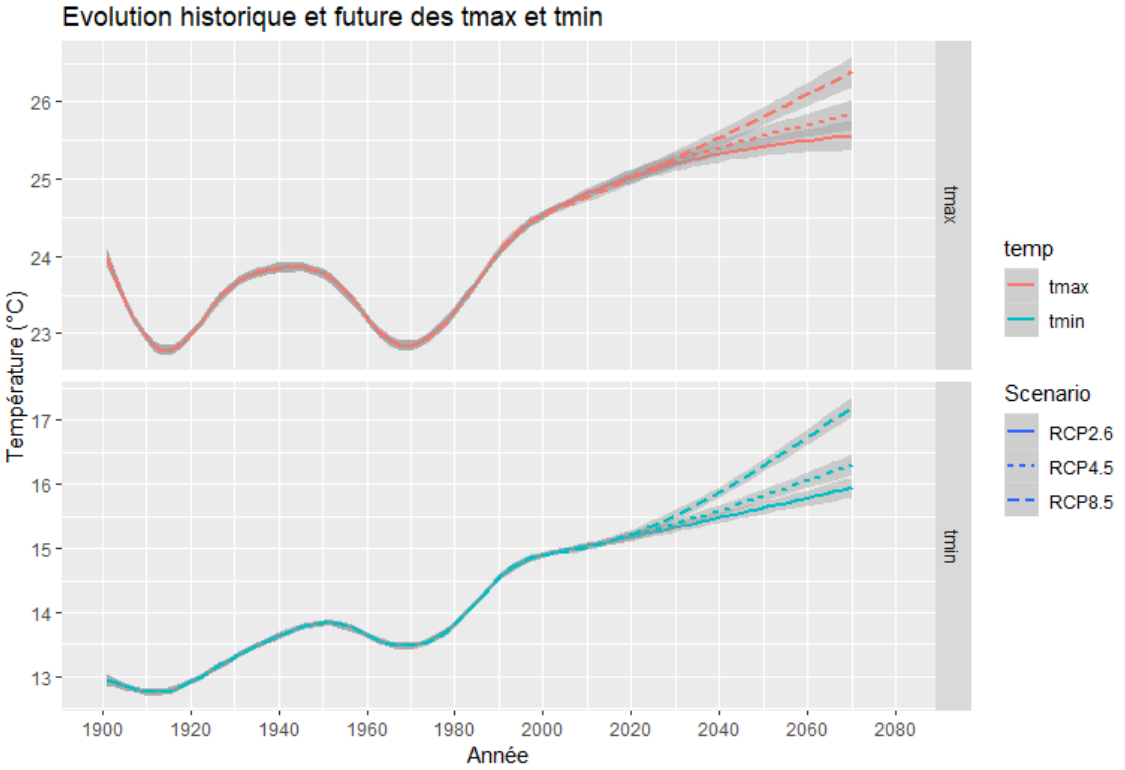


Fig. 220. Évolution des températures maximales (a) et minimales (b) à l'échelle de la France. Extraction de la base de données CHELSA (données passées : 1901 à 2013, scénarios futurs 2040 et 2070) (LOURDAIS et al., in prep. a).

En pratique, la compréhension de l'effet du changement climatique sur les populations requiert 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.

Cette approche permet 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 hypothèse principale est que la sensibilité thermique et hydrique des espèces sont des déterminants majeurs de leurs réponses depuis l'échelle individuelle (comportement, reproduction) jusqu'à l'échelle de la répartition.

12.2 Matériel et méthodes

12.2.1 Comprendre les effets des variations climatiques sur les individus et des populations

Cette approche repose sur la valorisation de données collectées au CEBC sur la Vipère aspic (*Vipera aspis*) et la Vipère péliade (*Vipera berus*). 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 et permet de mesurer l'impact des conditions climatiques contrastées sur la thermorégulation des femelles.

- **Manipulation des conditions hydriques pendant la gestation**

En 2019 et 2020, nous avons imposé des contraintes hydriques à des vipères péliades gestantes pour examiner les effets sur la physiologie maternelle (stress maternelle) et le succès reproducteur. Cette approche a été menée au laboratoire dans le cadre d'une thèse de doctorat (Mathias Dezetter). Le protocole reposait sur une privation d'eau de 14 jours pendant la gestation en comparaison avec un groupe contrôle (accès à l'eau *ad libitum*). Les animaux ont été maintenus au laboratoire en conditions contrôlées. Nous avons également examiné les effets d'une privation d'eau sur la progéniture après la naissance. De cette manière il a été possible d'examiner les interactions entre le stress en période de vie embryonnaire et juste après la naissance.

- **Réponse comportementale à une simulation de sécheresse**

En 2020, nous avons examiné les effets d'une simulation d'une vague de chaleur combinée ou non à une sécheresse (humidité de l'air haute ou basse) chez la Vipère aspic. Ce travail a été rendu possible grâce aux enceintes climatiques (Fig. 221) qui permettent d'imposer des conditions de température et d'humidité (pression partielle en vapeur d'eau) contrôlées. L'objectif était notamment de comprendre les effets d'un air desséchant c'est-à-dire avec un déficit de vapeur d'eau élevé (Dry air) ou non (Wet air). Nous avons également examiné l'importance de la réponse comportementale en offrant la possibilité d'utiliser des abris avec humidité élevée (abri sec : dry micro habitat) ou non (abri humide : wet micro habitat). Cette approche permet de tester les effets des conditions desséchantes et le rôle des comportements de régulation de la balance hydrique (hydro-régulation, (Rozen-Rechels *et al.*, 2019).





Fig. 221. Enceintes climatiques du CEBC-CNRS permettant le contrôle des conditions hydriques et thermiques journalières. Cet équipement offre une opportunité pour examiner la réponse comportementale à une simulation de sécheresse.

- 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 mises-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 mensuel. 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 combiné de ces variables dans les modèles examinés.

12.2.2 Données de présence

Niveau national

Nous avons pu compiler une base nationale au niveau kilométrique recueillant toutes les données à plus fine échelle. L'ensemble des données au moins égales à une résolution kilométrique a été converti à une résolution de 1 km². L'ensemble du jeu de données obtenu à l'échelle nationale représente un total de 846 points pour *V. berus* et 1825 points pour *V. aspis* (Fig. 222, Fig. 223).

Niveau régional Nouvelle-Aquitaine

Nous avons pu réaliser un conventionnement avec l'ensemble des partenaires associatifs de la région Nouvelle-Aquitaine qui sont : Cistude Nature (ex-région Aquitaine), Charente-Nature (département de la Charente), Deux-Sèvres Nature Environnement (DSNE, département des Deux-Sèvres), Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (ex-région Limousin), Ligue de protection des oiseaux (nationale et antenne Charente-Maritime) associée à Nature Environnement 17 (NE17, Charente-Maritime) et Vienne Nature (de la Vienne). Sur l'ensemble du territoire, cela représente 1796 données brutes pour la Vipère aspic (dont 1232 données précises), 70 données pour la Vipère de Séoane (dont 70 données précises) et 250 données pour la Vipère péliade (dont 51 données précises) (Fig. 224, Tab. LXIV).

Tab. LXIV. Bilan des données d'observations disponibles pour les travaux de modélisation à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine

Espèce	Propriétaire données	Zone géographique	Nombre d'observations			
			Totales	Précises	Jardin	Lieu-dit
Vipère aspic	Vienne Nature	Vienne	306	306		
	NE 17 / LPO 17	Charente-Maritime	414	358		56
	Charente Nature	Charente-Maritime	110	99		11
	DSNE	Deux-Sèvres	126	77		49
	Cistude Nature	Ex Aquitaine	300	300		
	GMHL	Ex Limousin	540	92		448
	Total	**Nlle Aquitaine**	**1796**	**1232**		**564**
Vipère péliade	**GMHL**	**Ex Limousin**	**250**	**51**		**199**
Vipère de seoane	**Cistude Nature**	**Ex Aquitaine**	**70**	**70**		



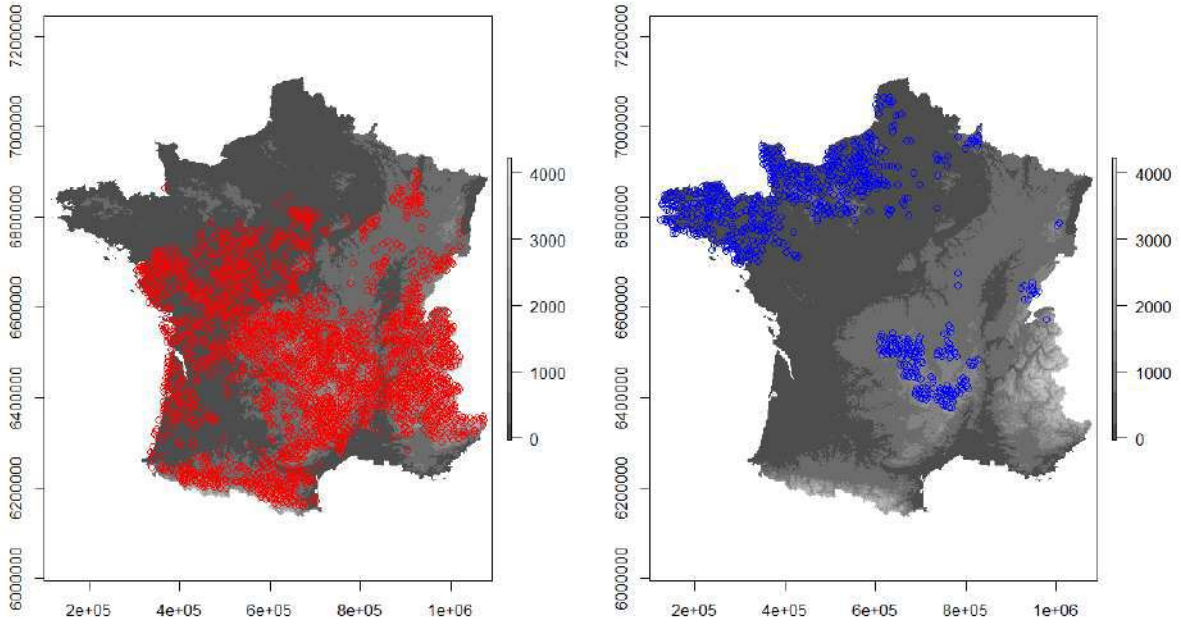


Fig. 222. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères à l'échelle nationale (Vipère aspic à gauche en rouge et Vipère péliade à droite en bleu). Cette échelle d'analyse est requise pour examiner la répartition au niveau régional (Nouvelle-Aquitaine) (Guillon et al., in prep. e).

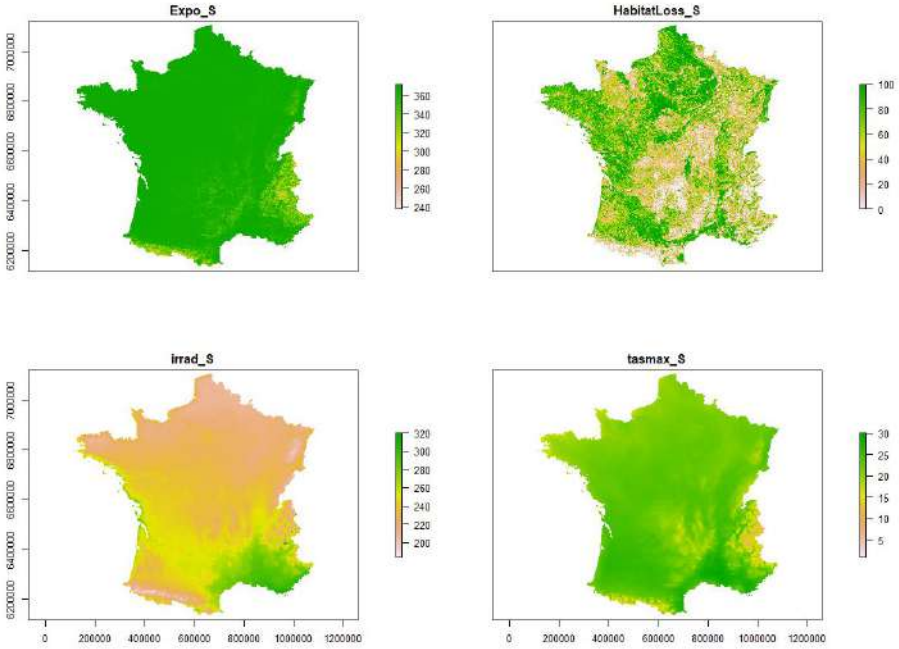
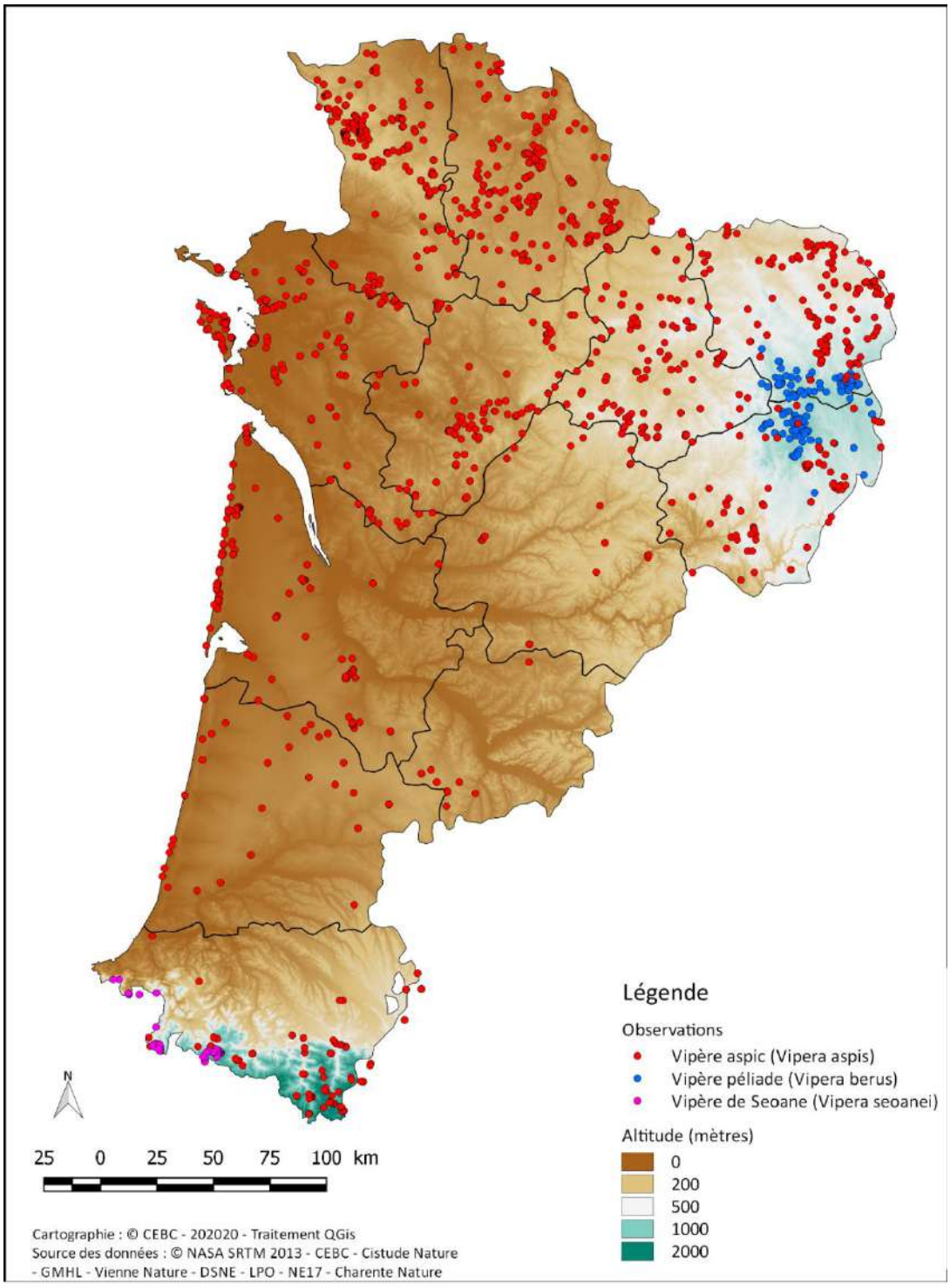


Fig. 223. Variables environnementales retenues pour réaliser les modélisations de la répartition pour les deux espèces de vipères au niveau national



Répartition des observations des vipères de Nouvelle-Aquitaine

Fig. 224. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères péliade et aspic (Guillonet al., in prep. e).



12.2.3 Variables environnementales

L'ensemble des variables climatiques disponibles et issues de différentes sources : Météo France (simulations ALADIN 52, (Ouzeau *et al.*, 2014)), simulations ALADIN 63 v2 (version FR adjust par la méthode de BCSD (Verfaillie *et al.*, 2017)), Chelsa , (Karger *et al.*, 2020)) et PVGIS (© European Communities, 2001–2020, (Huld *et al.*, 2012)) ont été utilisées. L'ensemble représente des variables possédant une résolution spatiale de 12 km à 1 km.

Afin d'intégrer des variables d'habitat et topographiques, plusieurs informations ont également été utilisées à l'échelle France et de la région : l'exposition, la perte d'habitat, la fermeture du milieu et l'humidité des sols. L'exposition correspond à la quantité d'énergie solaire potentielle (excluant la nébulosité ou autrement appelé « clear–sky ») au sol intégrant l'effet topographique de la pente et de l'orientation. Cet indice a été calculé à partir de l'altitude avec une résolution de 90m au sol (Gesch *et al.*, 1999). Un indice mensuel moyen journalier a été calculé par mois au niveau France. L'indice retenu correspond au maximum annuel (mois le plus exposé) à 90m de résolution puis moyenné par pixel de 1km² correspondant à la résolution ultime de travail. La perte d'habitat a été calculée à partir des données d'occupation du sol de Corine Land Cover 2018 à la résolution initiale de 100m (Büttner, 2014). Nous avons attribué à dire d'expert et en cohérence avec l'écologie des deux espèces et pour chaque catégorie de paysage (pixel de 1ha) la valeur de 100 pour ceux jugés non favorables aux vipères et la valeur de 0 pour ceux jugés favorables à la persistance des espèces. Puis l'ensemble a été moyenné par pixel de 1km² correspondant à la résolution ultime de travail et permettant ainsi d'obtenir une valeur en pourcentage « d'habitats non favorables » par pixel de 1km². La fermeture du milieu est issue de la densité de la biomasse ligneuse vivante aérienne pour l'année 2000 avec une précision de 30 m initiale, dérivée de nombreuses études (Santoro *et al.*, 2021) et moyennée à la résolution spatiale de travail. La probabilité pour l'habitat d'être une zone humide allant de 0 à 3, 4 étant les zones inondées, a été obtenue avec une précision de 50 m, calculé à partir d'informations pédologiques et hydrogéologiques (Thiry *et al.*, 2014). Les données initiales ont ensuite été transformées pour obtenir une valeur moyenne par maille 1km².

Après un travail de sélection des variables, 2 variables climatiques et 2 variables habitats ont donc été utilisées pour modéliser la répartition des deux espèces de vipères. Pour le climat, ce sont les températures maximales journalières et l'irradiation journalière qui ont été retenues et pour les habitats, l'exposition et la perte d'habitat ont été retenues (Fig. 223). Pour tester l'importance des saisons, trois jeux de variables environnementales ont été produits en lien avec la période de l'année. Nous avons donc calculé pour ces deux variables climatiques les moyennes sur les périodes estivales (juin à août), d'activité (mars à août) et l'année complète.

Afin de maximiser à la fois la qualité temporelle et spatiale des modélisations et ainsi valoriser l'ensemble des variables disponibles, notamment dans un objectif de projection temporelle, nous avons appliqué l'approche dites du « delta change method » d'après (Mosier *et al.*, 2018). Cette approche permet d'utiliser à la fois les simulations ALADIN 52 et ALADIN 63 pour avoir les meilleurs scénarios de changements du climat en cohérence avec le programme et d'utiliser également les variables climatiques (décrivant le climat du passé récent) les plus précises spatialement. Par exemple, au niveau des Pyrénées (Fig. 225), l'utilisation de cette méthode de descente d'échelle permet de conserver la résolution spatiale la plus fine (1km²) montrant l'effet du relief sur le climat alors que ces subtilités ne s'expriment pas dans les simulations ALADIN (8 km de résolution). Cette méthode permet au terme de faire une descente d'échelle spatiale des simulations ALADIN dans le futur de 8 km à 1km de résolution spatiale en intégrant les effets du relief ainsi que les subtilités régionales présentes sur la période de référence du passé récent (Fig. 225).

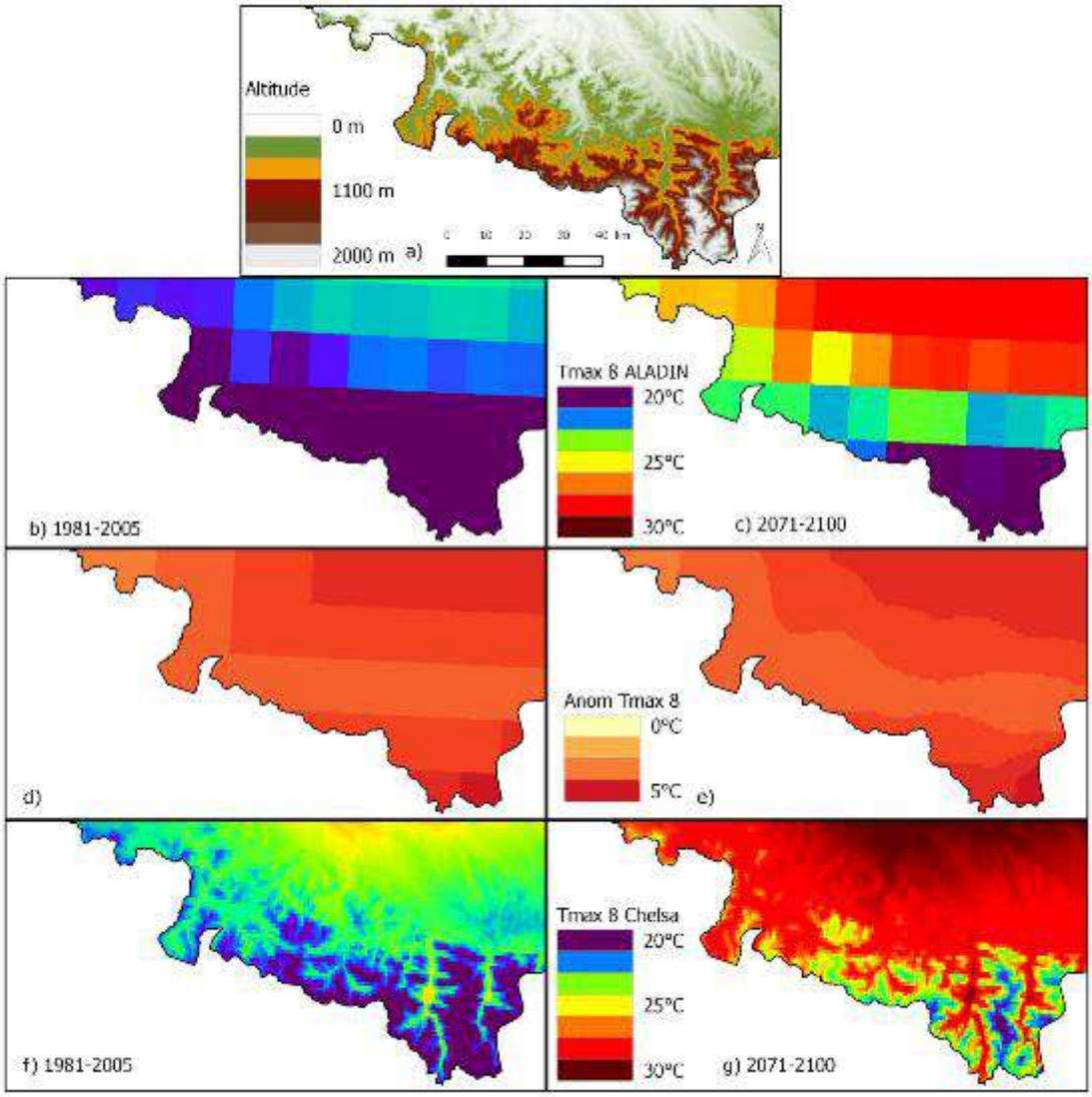


Fig. 225. Exemple de « delta change method » pour produire la température maximale mensuelle du mois d'août pour le scénario RCP8.5 dans la région Nouvelle-Aquitaine au niveau des Pyrénées. Les cartes sont (a) un modèle numérique d'altitude GTOPO30 pour la région test, (b) la simulation ALADIN pour la période 1981-2005, (c) la simulation ALADIN pour la période 1971-2100, (d) anomalie entre (b) et (c), (e) anomalie de (d) interpolée à la grille spatiale de Chelsa, (f) climatologie Chelsa 1981-2005, et (g) la simulation ALADIN à échelle réduite pour la période 2071-2100

12.2.4 Modélisation avec le package Biomod2

Nous avons développé des approches complémentaires de la répartition des deux espèces de vipères (Fig. 226). Dans un premier temps (Axe 1) des données écophysiologiques ont été collectées. Les travaux de modélisation corrélative (BIOMOD/Maxent) et mécanistes (NicheMapR et Nichemapper) ont ensuite été déployés (Axe 2). Enfin (Axe 3), ces données offrent un support pour des modélisations dans le futur. Nous nous sommes basés sur des échelles nationale et régionale de la répartition.

Afin de modéliser la répartition des espèces, deux méthodes ont été mise en œuvre via la dernière version du package BIOMOD2 (https://CRAN.R-project.org/package=biomod2) (THUILLER *et al.*, 2009) par l'intermédiaire des logiciels R (version 4, R Core Team) et Rstudio. La résolution spatiale finale correspond à une taille de pixel de 1km de côté reflétant le compromis entre le profit d'avoir la meilleure précision spatiale des données environnementales, de modéliser la niche des espèces au niveau le plus large possible (échelle France) mais en limitant le volume de données associées. L'ensemble des variables environnementales a été transformé à cette résolution. La colinéarité des variables a été vérifiée par le score de "Variance Inflation Factor" via le package USDM (https://CRAN.R-project.org/package=usdm) comme étant inférieure à 10 (NAIMI *et al.*, 2014 ; GUISAN *et al.*, 2017b). Seuls les Generalized Additive Models (GAM) et les Generalized Linear Models (GLM) ont été utilisés pour à la fois leur niveau de performance et leur similarité face aux hypothèses de génération des jeux de données de pseudo-absence. Les jeux de pseudo-absence ont été générés en amont et sont spécifiques à chaque espèce. Les données de présence ont d'abord été filtrées à la résolution de 1km², puis filtration par le voisin le plus proche (< à 5km) comme (MIDOLO *et al.*, 2021) ce qui permet de réduire les clusters locaux et limiter l'autocorrélation spatiale des points. Un jeu de pseudo-absence a été généré pour limiter les fausses absences et ainsi respecter le mieux possible les hypothèses statistiques inhérentes à ces deux méthodes (GLM et GAM). Ces pseudo-absence ont été tirées au hasard sur l'ensemble de la France mais à plus de 10km de tous points de présence des deux espèces cumulées (filtrés à 1 km). Ainsi, chaque espèce présente un seul jeu de données de Présence/Pseudo-absence correspondant à 1) ses propres points de présence (filtrés à 5km) et 2) des points « d'absence » cumulant les points de présence de l'autre espèce (filtrés à 5km) et les points de pseudo-absence tout en veillant à ce que le nombre total de pseudo-absence soit équivalent au nombre total de points de présence soit 846 points pour la Vipère péliade et 2671 points pour la Vipère aspic. Tous les modèles ont été calibrés (80% du jeu de données) et évalués (20% du jeu de données) via 10 tirages au sort aléatoires. Ainsi, l'ensemble des prédictions sont issues de 20 modèles (2 méthodes, 1 jeu de pseudo-absences et 10 répétitions) par espèce. Les méthodes ont été "bridées" pour permettre de minimiser le sur-ajustement des modèles et ainsi réduire le plus possible les biais issus de la distribution spatiale des données de présence (présence de cluster de points notamment). De plus, les prédictions des modèles ont été pondérées en intégrant le même facteur de pondération compris entre 0 et 1 et calculé à partir de l'inverse de la probabilité de densité (kernel de Gauss) de l'ensemble des points de Présence et Pseudo-Absence après filtration suivant (BIELLA *et al.*, 2017). La performance des 8 modèles a été évaluée grâce au TSS (true skill statistic, (ALLOUCHE *et al.*, 2006)) et à l'AUC (area under the curve, (HANLEY & MCNEIL, 1982)). La qualité des modèles a été faite par la classification suivante : excellente (TSS > 0.8), bonne (TSS = 0.6–0.8), correcte (TSS = 0.4–0.6; AUC > 0.7), pauvre (TSS = 0.2–0.4), and sans valeur prédictive (TSS < 0.2) (SWETS, 1988 ; BEN RAIS LASRAM *et al.*, 2010 ; ENGLER *et al.*, 2011). Les cartes de prédictions pour les climats actuel et futurs résultent de la prévision d'ensemble dans le package BIOMOD 2 en ne conservant que les modèles ayant un score de TSS > 0,4 (soit tous les modèles). Les prédictions moyennes (Annexe 26) sont pondérées par la valeur relative du score de TSS de chaque modèle individuel et la binarisation des prédictions a été réalisée par la méthode de TSS.

12.2.5 Modélisation mécaniste

Nous avons utilisé Niche Mapper TM constitué de modèles brevetés aux États-Unis (PORTER & MITCHELL, 2006) puis NicheMapR (KEARNEY & PORTER, 2020) 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. 226). La version NicheMapR est la version de NicheMapper sous R avec des fonctionnalités supplémentaires.

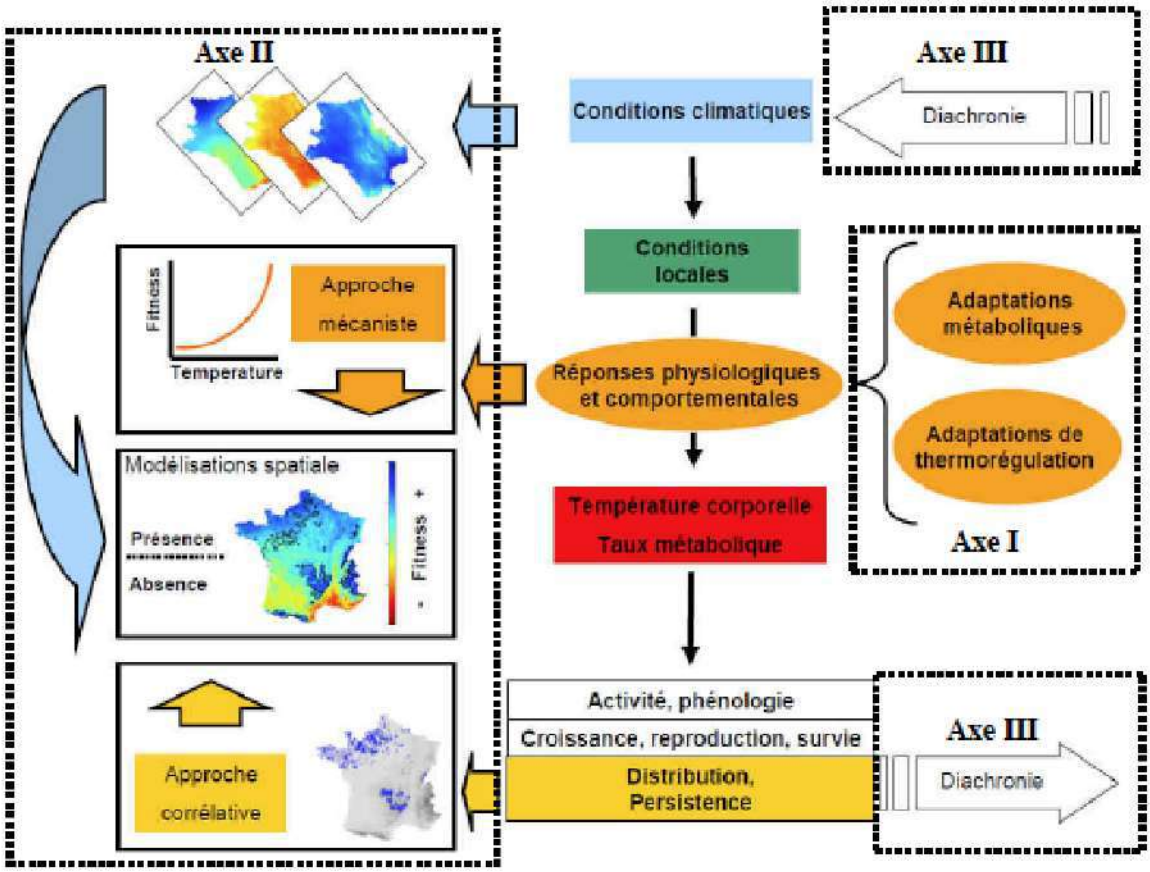


Fig. 226. Approche déployée dans le cadre des travaux de modélisation de la répartition de la Vipère péliade (Vipera berus) et aspic (Vipera aspis)



12.3 Résultats

12.3.1 Comprendre l'impact du changement climatique 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. 227 a) 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.

Les anomalies thermiques ont des répercussions sur la thermorégulation des individus (Fig. 227 b), 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.

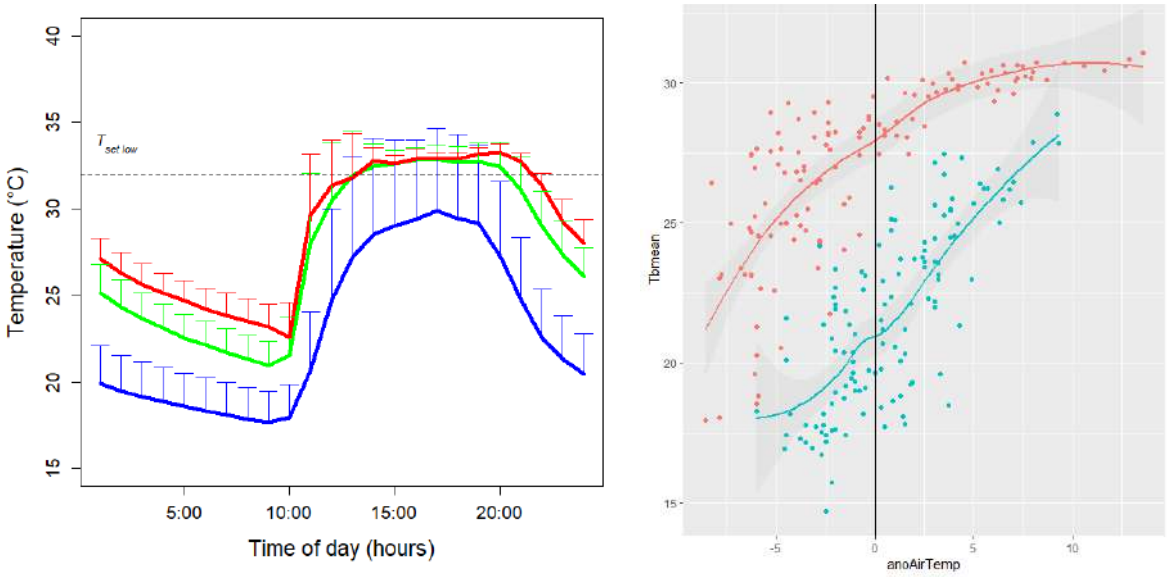


Fig. 227. a. Cycle de températures corporelles enregistrées sur des femelles gestantes de Vipère aspic en conditions normales (ligne bleu), période de chaleur diurne (ligne verte) et canicule (ligne rouge). b. Relation entre les anomalies thermiques et les températures corporelles. Le graphique représente les conditions nocturnes (bleu) et diurnes (rouge).

12.3.2 Comprendre l'impact des sécheresses sur les individus

- **Influence du stress hydrique sur la reproduction**

Nos travaux sur la Vipère péliade ont mis en évidence une forte sensibilité à la privation d'eau temporaire. Ainsi on observe chez les femelles privées d'eau une perte de masse plus rapide que chez celles avec un accès à l'eau (Fig. 228). Nous observons également une plus grande mobilisation protéique avec des pertes musculaires plus marquées (Fig. 229). Enfin, les dommages oxydatifs associés augmentent chez les femelles gestantes.

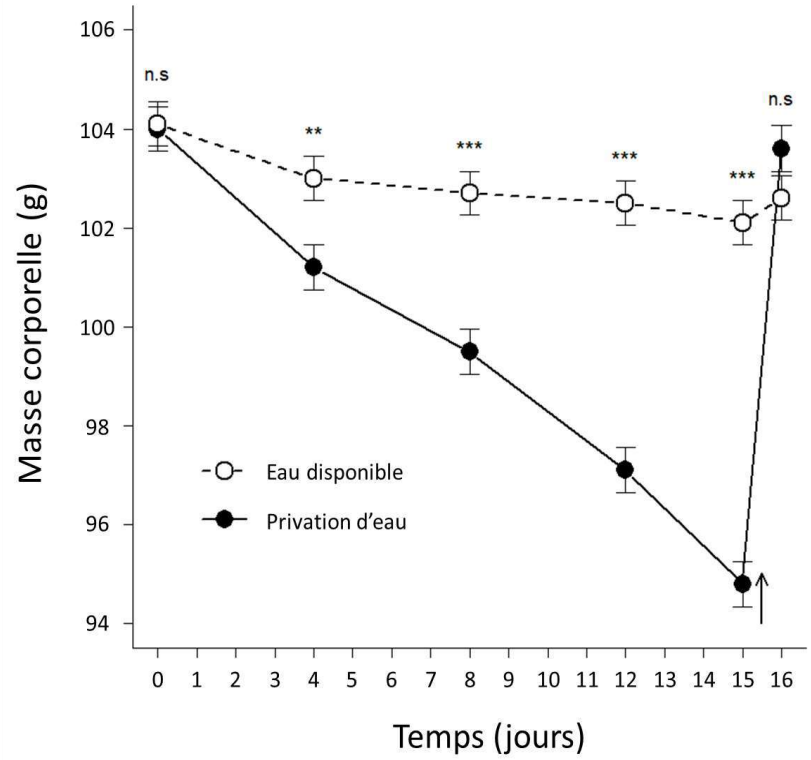


Fig. 228. Perte de masse au cours du temps chez les femelles gestantes de vipères péliade selon le traitement expérimental (eau disponible ou privation d'eau pendant 14 jours). Le 15ème jour, l'eau de boisson est mise à disposition pour tous les individus.



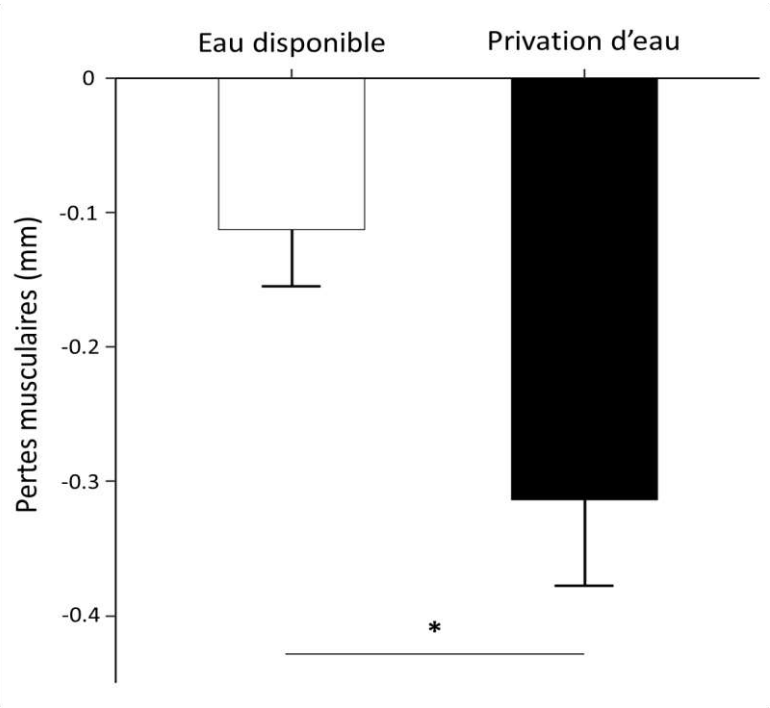


Fig. 229. Perte de masse au cours du temps chez les femelles gestantes de vipères péliade selon le traitement expérimental (eau disponible ou privation d'eau pendant 14 jours). Le 15ème jour, l'eau de boisson est mise à disposition pour tous les individus.

Concernant la progéniture, nos résultats indiquent une mortalité embryonnaire (Fig. 230) supérieure chez les femelles privées d'eau. Les effets du stress hydrique après la naissance sont en cours d'analyse. Les données suggèrent cependant un fort impact sur la croissance.



Fig. 230. Échographie d'une femelle gestante de Vipère péliade avec un embryon en début de développement

- **Réponse comportementale à une simulation de sécheresse : l'importance des microhabitats**

Notre étude met en évidence un fort effet des conditions expérimentales sur la physiologie des individus. La perte de masse observée lors du traitement (23 jours sans eau de boisson) est plus marquée (Fig. 231) dans les conditions sèches (Dry Air) que les conditions humides (Wet Air). Au sein des conditions sèches, on observe une différence avec une perte de masse plus prononcée chez les individus ne bénéficiant pas d'un abri humide (Wet micro-habitat) par rapport à un abri sec (Dry micro-habitat). À la fin du traitement, une reprise en eau importante est observée avec une prise de masse équivalente au niveau de départ.

Les suivis comportementaux montrent un effet marqué des conditions sur l'utilisation des abris (Fig. 232). On observe une augmentation rapide de l'utilisation des abris pour les animaux en condition sèche et disposant d'abris humides. Il apparaît donc que l'utilisation de microhabitats humides permet de tamponner les conditions de sécheresse et de limiter les pertes hydriques respiratoires. Il s'agit de la première démonstration expérimentale des comportements d'hydro-régulation active chez un serpent (DEZETTER *et al.*, in prep.).

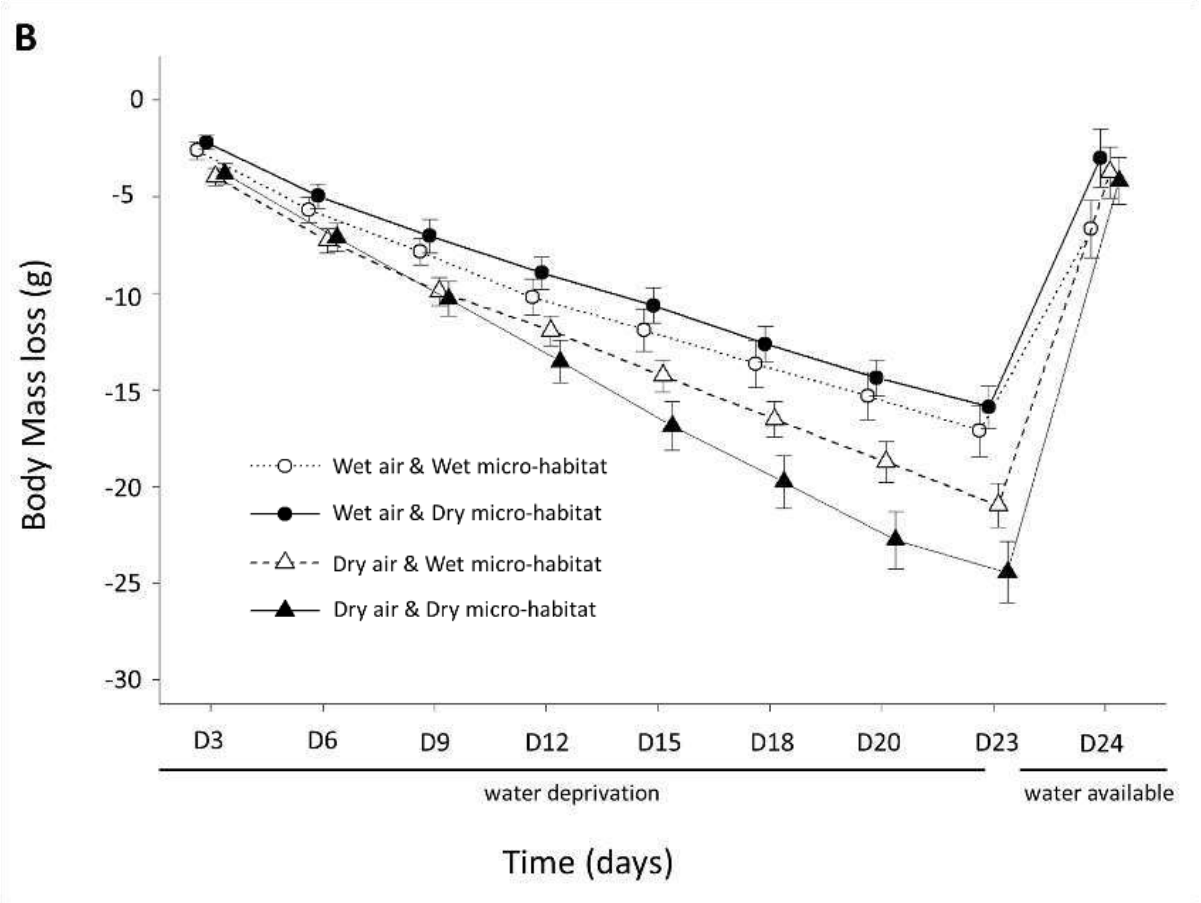


Fig. 231. **Perte de masse des vipères aspic au cours du temps dans 4 conditions expérimentale : air humide et abri humide (Wet air, Wet micro-habitat), air humide et abri sec (Wet air, Dry micro-habitat), air sec et abri humide (Dry air, Wet micro-habitat), air sec et abri sec (Dry air, Dry micro-habitat). Les animaux sont privés d'eau de boisson entre J0 et J23. À J24, l'eau de boisson est alors offerte à tous les groupes**



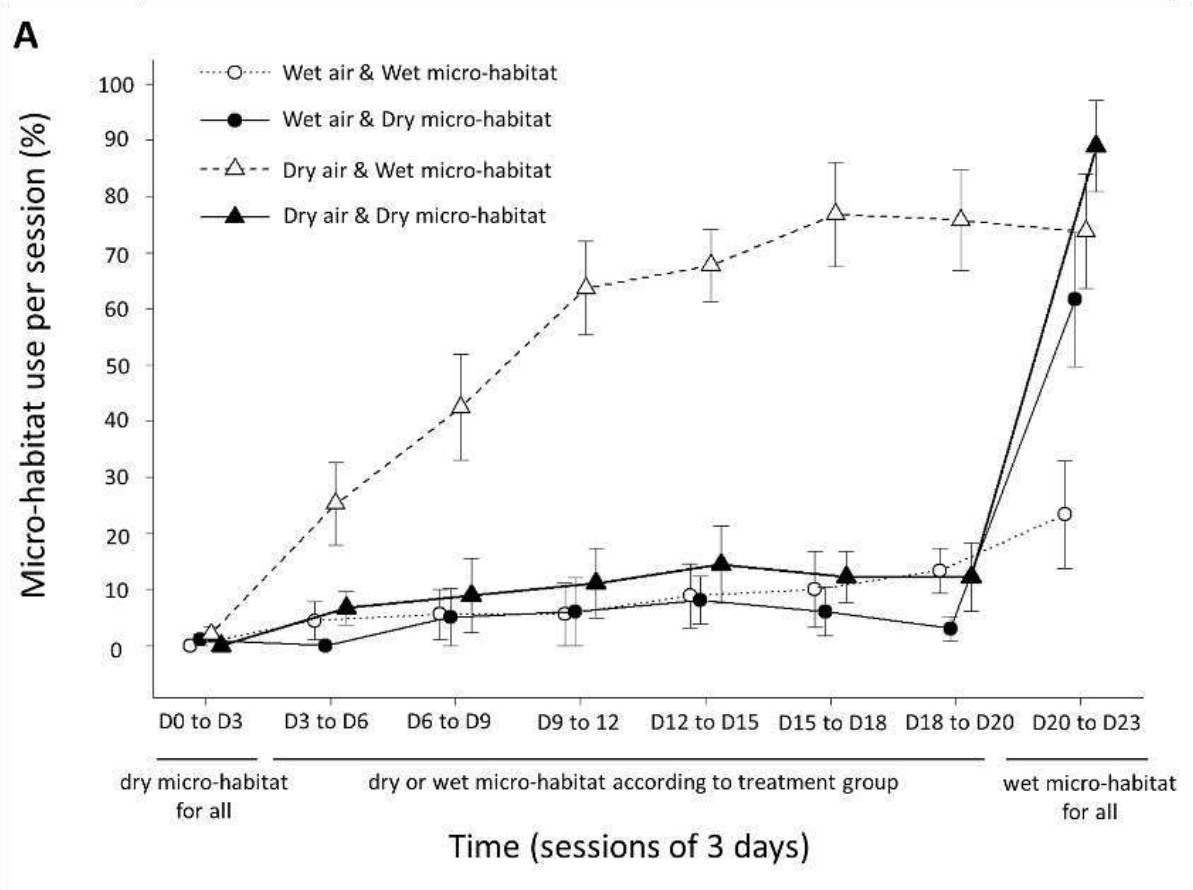


Fig. 232. Utilisation des abris au cours du temps dans quatre conditions expérimentales : air humide et abri humide (Wet air, Wet micro-habitat), air humide et abri sec (Wet air, Dry micro-habitat), air sec et abri humide (Dry air, Wet micro-habitat), air sec et abri sec (Dry air, Dry micro-habitat). Un abri humide est offert aux quatre traitements à J20.

- **Effets à long terme**

Notre suivi thermique à long terme (28 ans) démontre l'existence de fortes variations dans les périodes de mises-bas chez la Vipère aspic. Les étés caniculaires (2003, 2015, 2017, 2018, 2019) sont associés à des mises-bas nettement plus précoces (-30 jours, Fig. 233). 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. 234) 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 (LOURDAIS *et al.*, in prep. a).

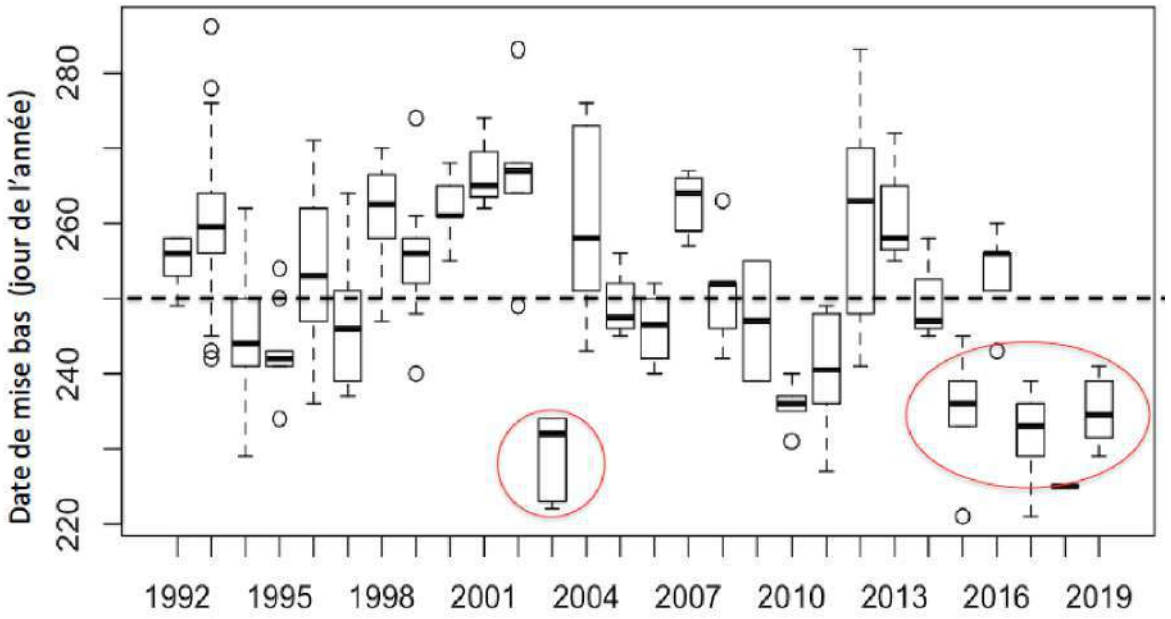


Fig. 233. Variations des dates de mise-bas sur une période de 28 ans chez la Vipère aspic dans l'ouest de la France. Les étés caniculaires sont identifiés par des cercles rouges et associés à des dates de mise bas précoces par rapport à la moyenne (ligne pointillée).

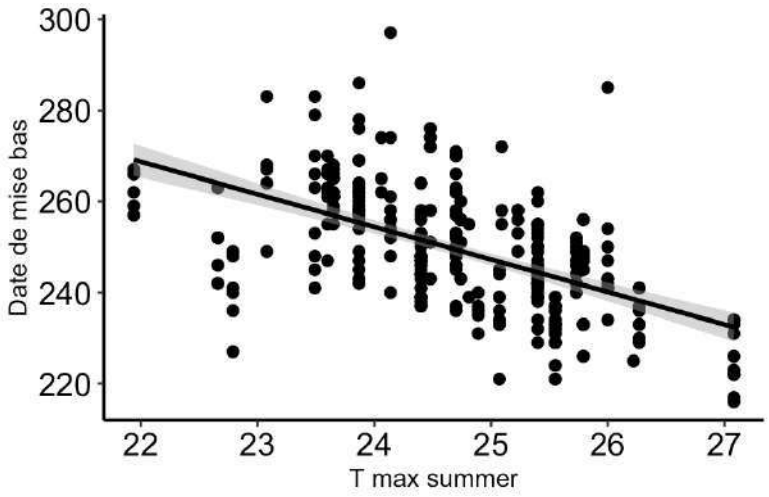


Fig. 234. Influence des conditions thermiques sur les dates de mise bas chez la Vipère aspic en conditions naturelles (28 ans de suivi et 255 mises bas collectées).

12.3.3 Modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Nos analyses corrélatives montrent d'abord que la période estivale permet de mieux prédire la répartition actuelle des deux espèces (Tab. LXV) avec une évaluation des modèles considérée comme bonne au global. Nos résultats mettent également en évidence un fort contraste entre espèces. Les courbes de réponse (Fig. 235) montrent que la répartition de la Vipère aspic est associée aux radiations solaires élevées. En revanche, la présence de la Vipère péliade est étroitement dépendante des basses températures (<23°C). Chez cette dernière, ce sont les conditions thermiques estivales qui expliquent le mieux la présence de l'espèce (Guillon et al., in prep. e).



Tab. LXV. Scores d'évaluation des modèles suivant l'AUC (ROC) et le TSS par jeu de variables environnementales lié à la période de l'année. Le score de l'ensemble des modèles a été comparé par période et les différences évaluées par un test post-hoc issu d'un modèle linéaire.

Species	Evaluation metrics	Season	Score mean	Score sd	p (Summer)	p (Active)
Vipera aspis	ROC	**Summer**	**0,866**	0,00912		
		Active	0,848	0,015	***	
		Year	**0,860**	0,01271	ns.	**
	TSS	**Summer**	**0,578**	**0,027**		
		Active	0,546	0,028	**	
		Year	**0,566**	**0,033**	ns.	ns
Vipera berus	ROC	**Summer**	**0,935**	**0,009**		
		Active	0,904	0,01842	***	
		Year	0,839	0,03377	***	***
	TSS	**Summer**	**0,764**	**0,035**		
		Active	0,674	0,050	***	
		Year	0,559	0,04915	***	***

*** : < 0.001, ** : < 0.01, * : < 0.05, n.s. : ≥ 0.05

Nos analyses mécanistes soulignent clairement les différences physiologiques entre espèces (Fig. 236). La Vipère péliade présente un métabolisme de base environ deux fois plus élevé que la Vipère aspic et montre aussi l'importance de la période estivale sur les budgets hydrique et énergétique (Lourdais *et al.*, 2013 ; Guillon et al., in prep. e). Cette différence peut être avantageuse sous climat froid pour optimiser les performances à basse température. Un métabolisme élevé devient cependant très coûteux 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 à l'espèce de se maintenir.



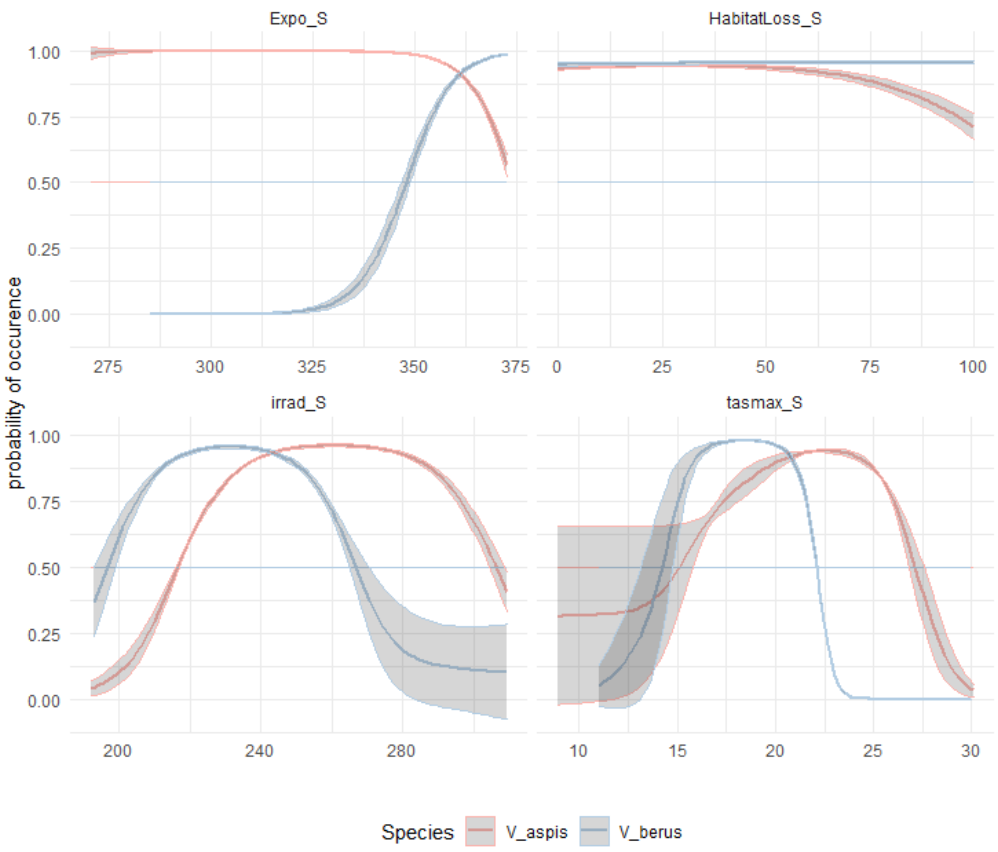


Fig. 235. Courbes de réponses pour Vipera berus (bleu) et Vipera aspis (trait rouge) issues des modélisations corrélatives réalisées au niveau France. Les courbes représentent la réponse du modèle moyen pondéré accompagnée de son écart type (zones grisées).

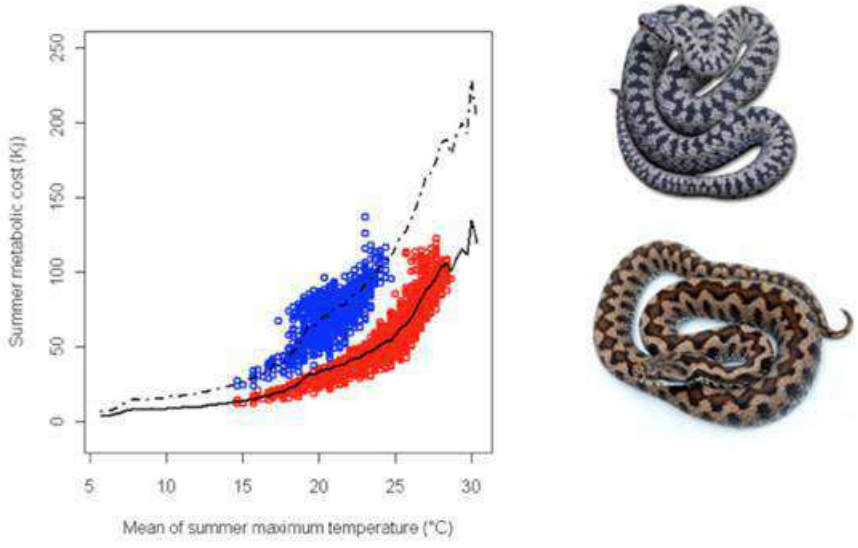


Fig. 236. Évaluation des dépenses métaboliques estivales chez la Vipère aspic (points rouges, ligne continue) et la Vipère péliade (points bleus, ligne pointillée) selon les gradients de température de la niche fondamentale (lignes) ou réalisées (cercles de couleurs). Le fort contraste métabolique entre espèces apparaît nettement. La Vipère péliade, adaptée au froid, présente un taux métabolique nettement plus élevé.



12.3.4 Effets des changements climatiques que la répartition des vipères de Nouvelle-Aquitaine

Les comparaisons des prédictions de la répartition actuelle des deux espèces montrent que le décalage de niche a une influence importante une fois les niches spatialisées (Fig. 237). Les zones favorables à la Vipère péliade se cantonnent aux hauts plateaux du Limousin. Pour la Vipère aspic, les zones "favorables" se localisent quasiment sur l'ensemble de la région sauf dans les contextes les plus nébuleux et/ou froids en été.

Les projections futures pour les deux espèces montrent des changements de répartition importants face aux modifications climatiques (Fig. 238, Annexe 27, Annexe 28). Dès l'horizon proche (H1 : 2021–2050), la réponse spatiale est très importante avec par exemple pour le scénario RCP 4.5, une rétractation prédite de l'aire de distribution évalué entre 77.42% (Aladin 52) et 88.77% (Aladin 63) pour la Vipère péliade alors qu'il est entre 7.17% (Aladin 52) et 20.93% (Aladin 63) pour la Vipère aspic. Dans le même temps les gains de nouveaux territoires sont quasi nuls à l'échelle de la région pour la Vipère péliade (< à 1%) et entre 13.69% (Aladin 52) et 17.99% (Aladin 63) pour la Vipère aspic. À terme, la Vipère péliade est prédite comme disparue de la région assez rapidement et dans le même temps, les prédictions montrent plutôt un glissement de la répartition de la Vipère aspic (bilan légèrement en faveur pour les gains) au départ puis une contraction de sa répartition vers les zones plus fraîches de la région (Annexe 34).



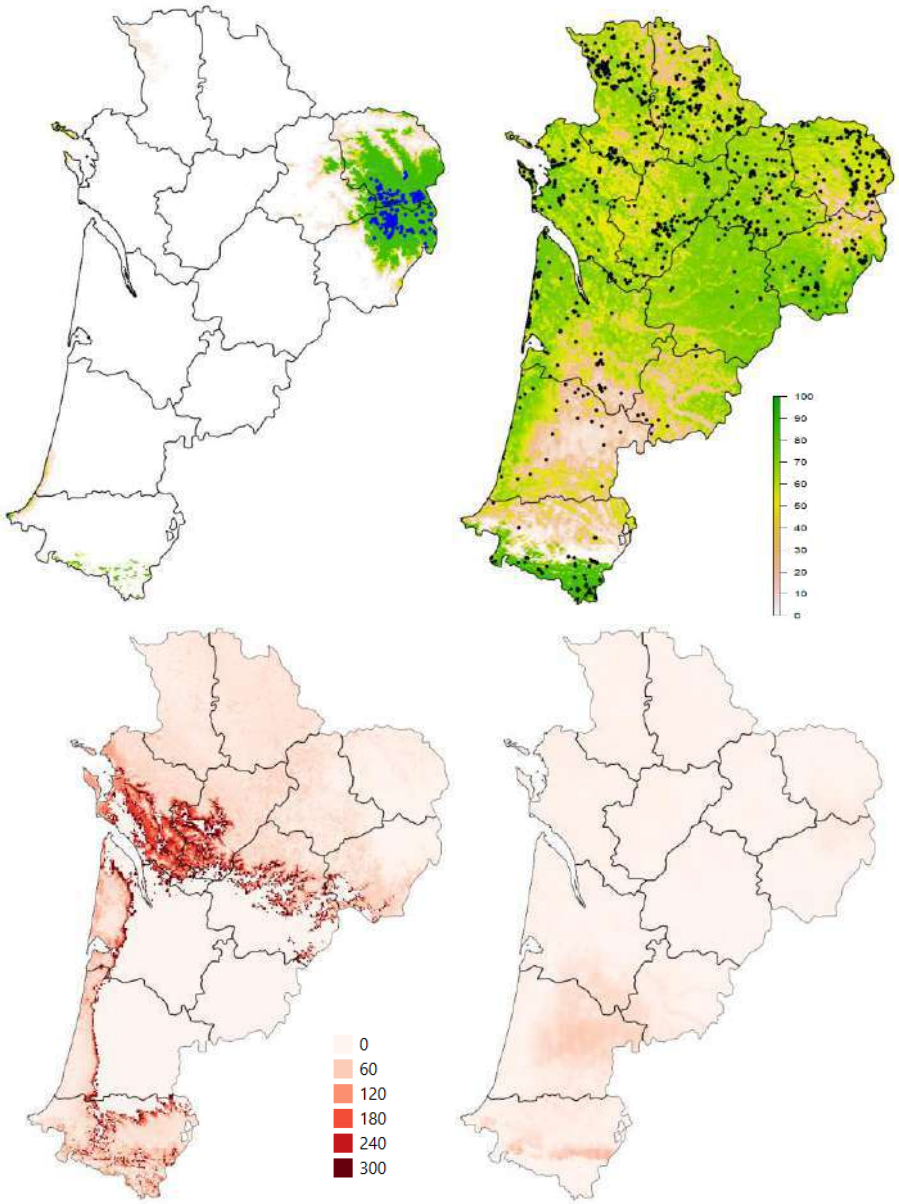


Fig. 237. Probabilités de présence moyennes pondérées (en haut) et coefficient de variations associé (en bas) de l'ensemble des modèles produits pour la Vipère péliade (à gauche) et la Vipère aspic (à droite) sur l'ensemble de la région. Les points bleus et noirs représentent les observations des deux espèces.

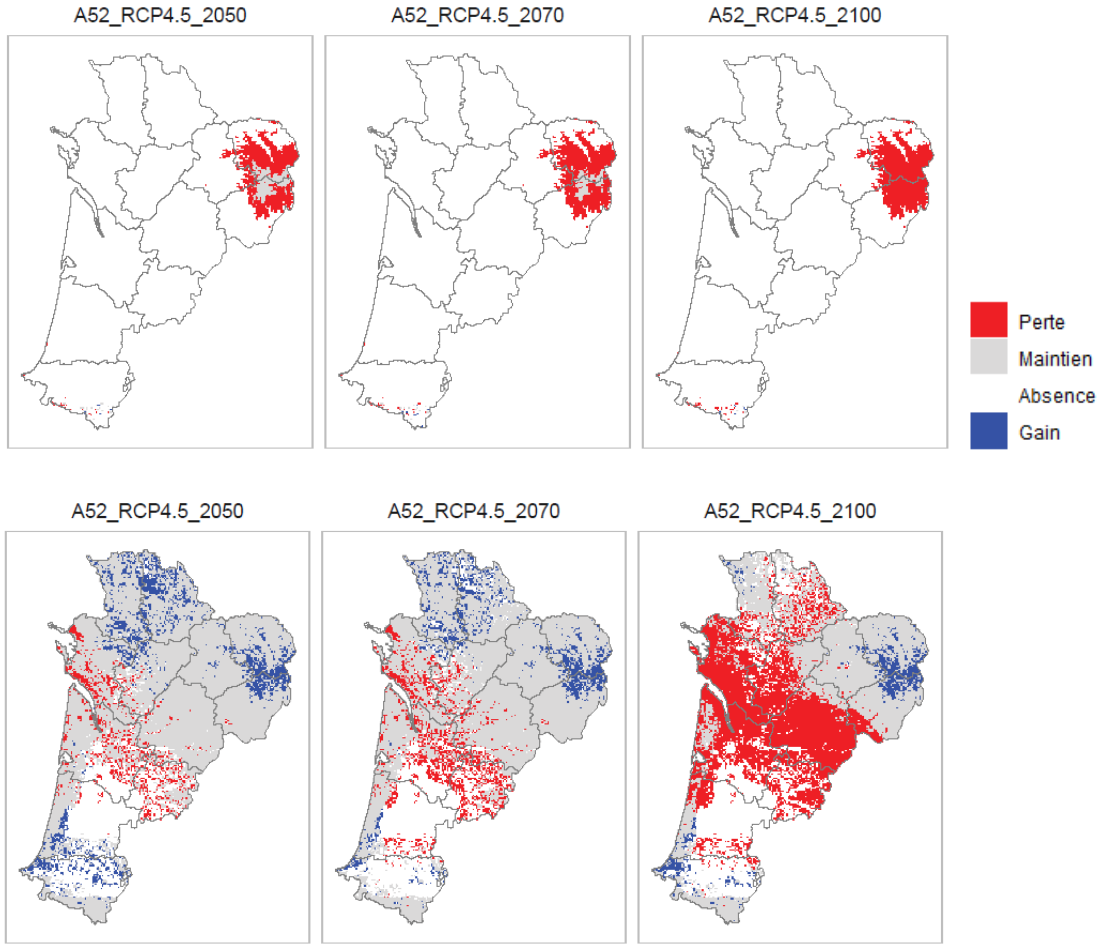


Fig. 238. Évolutions prédites de la répartition de la Vipère péliade (en haut) et de la Vipère aspic (en bas) pour les simulations Aladin 52 et scénario RCP 4.5 pour les trois horizons de projections (H1 : 2021-2050, H2:2041-2070 et H3:2071-2100)

12.4 Discussion

En marge de répartition, les espèces à affinités climatiques froides sont particulièrement dépendantes de conditions climatiques et micro-climatiques 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 (Lourdais *et al.*, in prep. b). 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 (chez *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 (>35°C) en sélectionnant des micro-habitats 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 (mobilisation des réserves). Ces résultats obtenus chez la Vipère aspic (*Vipera aspis*) offrent 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.

La simulation expérimentale de sécheresse (privation d'eau de boisson) à l'aide des enceintes climatiques a permis de mettre en évidence l'importance de l'humidité de l'air sur les pertes de masse qui sont plus marquées dans les conditions desséchantes. Nous avons également mis en évidence le choix de micro-habitats humides beaucoup plus marqué en condition desséchantes. Ce choix semble particulièrement avantageux en limitant les pertes de masse et la déshydratation. Il s'agit de la première mise en évidence d'hydro-régulation chez un serpent (Dezetter *et al.*, in prep.). La diversité des microclimats est une composante essentielle pour limiter les impacts du réchauffement sur la biodiversité (Pincebourde & Suppo, 2016). Nos résultats montrent qu'il est crucial de considérer à la fois les conditions thermiques et hygrométriques qui vont déterminer la qualité des micro-habitats.

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 entraînent une avancée importante des dates de mise-bas mais génèrent aussi un amaigrissement plus important sur les femelles après la mise-bas. Dans ce contexte, la répétition d'événements climatiques extrêmes pourrait avoir des répercussions en affectant la dynamique des populations (Smith *et al.*, 2019). Dans ce contexte, il devrait être possible de modéliser l'évolution des coûts métaboliques 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 ; Dupoué *et al.*, 2019). Nous avons récemment proposé le concept de thermo-hydrorégulation (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. Les modélisations de distribution ont permis de prédire la répartition actuelle et future des deux espèces en s'appuyant sur une base de données nationale afin de cerner le mieux possible les niches climatiques des espèces et donc leurs réponses dans le temps à fine échelle spatiale.

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. L'effet des conditions hydriques des refuges sur la thermorégulation montre aussi l'importance des épisodes de sécheresse en plus de l'effet thermique caniculaire. Il apparaît donc nécessaire de considérer ces effets dans le futur considérant l'évolution attendue des températures et des épisodes de sécheresse.

Des mesures de gestion visant à diversifier la structure des micro-habitats sont requises à petite échelle spatiale. Ces mesures permettront d'améliorer la qualité des microclimats et donc les capacités de persistance des deux espèces dans un contexte de contraintes hydriques et thermiques grandissantes.



Partie V. Les mammifères



Chapitre 13. La Marmotte des Alpes - Marmota marmota (Linnaeus, 1758) un mammifère des pelouses et rocailles pyrénéennes : un habitat en réduction et une dynamique familiale complexe

Auteur : *Anouk Glad,* **Contributeurs :** *Emilie Loutfi, Luc Clément, Philippe Legay, Thomas Ruys*, *Fanny Mallard*

Résumé : La Marmotte des Alpes est un mammifère vivant en haute altitude dans des conditions climatiques rigoureuses. Elle a la particularité de vivre en groupe familial dont les membres coopèrent pour la reproduction et pour l'hibernation. Comme de nombreuses espèces vivant en milieu montagnard, ce mammifère pourrait être particulièrement impacté à court et long termes par le réchauffement climatique. Ce chapitre étudie, dans une première partie, à l'aide de modèles corrélatifs de répartition, les répartitions du présent et du futur de la Marmotte des Alpes dans les Pyrénées en région Nouvelle-Aquitaine suivant trois différents scénarios de réchauffement climatique. Nos résultats montrent que les premiers effets du réchauffement vont de 11% à 46,7% de pertes d'habitat potentiels tous horizons et scénarios confondus. Les effets à l'horizon lointain sont les plus négatifs pour les scénarios RCP 4.5 (pic et stabilisation) avec une perte de 19% en 2071-2100 et RCP 8.5 (augmentation continue) avec une perte de 46,7% en 2071-2100. Ces pertes sont multipliées par 4 entre l'horizon H2 (2041-2070) et H3 (2071-2100) pour le RCP 4.5 et par 4 entre l'horizon H1 et H2 pour le RCP 8.5. Cependant, les modèles corrélatifs de répartition ne tiennent pas compte de nombreux facteurs tels que l'interaction avec d'autres espèces (animales et végétales) ou les capacités d'adaptation des marmottes. Dans une deuxième partie, l'influence de paramètres locaux sur 15 familles suivies depuis six ans dans la vallée Ossau a été étudiée. À l'échelle locale, des effets interannuels importants sur la reproduction des marmottes ont été constatés avec trois années 2018, 2020 et 2021 où peu de marmottons ont été observés. Pour les terriers au-dessus de 2000m on constate des variations du succès reproducteur plus importantes ainsi qu'une baisse importante du nombre d'individus. Ces variations pourraient être dues en particulier à la température et au couvert neigeux pour les périodes d'hiver et de printemps. En plus basse altitude, une baisse du nombre de marmottons est aussi constatée au cours du temps, elle n'a cependant pas pu être liée à des variables climatiques. La baisse générale du nombre de marmottons semble liée à un taux plus important d'échec de reproduction dans les familles suivies. D'autres facteurs pourraient intervenir dans le succès reproducteur des marmottes, notamment la dynamique familiale (âge de la femelle reproductrice, changement de dominance au printemps, nombre d'individus et notamment de helpers), le dérangement par les activités humaines et la qualité de la végétation en été.

Mots-clés : *Marmota marmota*, changement climatique, SDM, répartition, scénarios RCP, modèles d'ensemble, abondance, reproduction.



13.1 Introduction

La Marmotte des Alpes (*Marmota marmota* Linnaeus, 1758) est un mammifère de la famille des Sciuridés vivant en haute montagne. Elle est présente en France dans les Alpes, dans les Pyrénées où elle a été introduite entre 1948 et 1998 et dans le Massif central (introduction dans les années 1980) (Barrio *et al.*, 2013). Historiquement l'espèce avait disparue en France à l'exception du Massif Alpin à la fin de la dernière période glaciaire soit il y a 15 000 ans environ des suites d'un réchauffement climatique. En effet, pendant la période glaciaire les marmottes étaient présentes à basse altitude car les glaciers couvraient une large partie des massifs mais les populations ne sont pas remontées en altitude pendant la période de réchauffement dans les Pyrénées et le Massif central. Concernant son habitat, elle occupe les zones au-dessus de la ligne forestière entre 1400m et 2400m aux milieux ouverts composés de prairies et de zones rocheuses (Borgo, 2003). Elle est présente le plus souvent sur les pentes d'exposition sud ou sud-est qui sont des zones où la neige fond plus tôt au printemps (Allainé *et al.*, 1994). La présence d'un sol suffisamment friable pour le creusement des terriers est aussi un élément important pour les marmottes. Le régime alimentaire des marmottes est composé principalement de végétaux (feuilles, fleurs, graines de graminées), les feuilles de dicotylédones dominant nettement leur régime. Les Légumineuses, Composées, Liliacées, Plantaginacées et Ombellifères sont aussi consommées (Garin *et al.*, 2008). La marmotte est une espèce sociale qui vit en groupe familial, où un couple reproducteur occupe un terrier avec d'autres individus : adultes subordonnés, jeunes des années précédentes et jeunes de l'année. Les adultes subordonnés participent activement à la vie du groupe familial (élevage coopératif des jeunes). Les marmottes ont aussi la particularité d'hiberner d'octobre à avril (Arnold *et al.*, 1991).

De nombreux facteurs influencent la dynamique des populations de marmottes, en particulier la qualité de l'hibernation, la qualité et l'abondance de nourriture et les aspects sociaux. Ainsi, de la qualité de l'hibernation dépend la survie des individus mais aussi la qualité de la reproduction à la saison suivante. La qualité de l'hibernation dépend à la fois des facteurs climatiques et sociaux :

- les températures hivernales ainsi que l'épaisseur du manteau neigeux vont influencer la dépense d'énergie nécessaire aux individus en hibernation pour rester à une température corporelle au-dessus de 5°C (Türk&Arnold, 1988 ; Arnold *et al.*, 1991).
- la présence d'individus subordonnés mâles (*helpers*) pendant l'hibernation permet d'optimiser la thermorégulation et d'augmenter la survie des jeunes de l'année (Allainé *et al.*, 2000 ; Allainé&Theuriau, 2004).

Une dépense d'énergie plus importante pendant l'hibernation a pour conséquence une masse corporelle plus faible au printemps. Or, il a été montré qu'une plus forte masse corporelle à la sortie de l'hibernation permettait la naissance d'un plus grand nombre de marmottons (Tafani *et al.*, 2013). Au printemps et en été, l'abondance et la qualité de la nourriture influencent la survie des jeunes de l'année et la capacité des marmottes à faire des réserves pour passer l'hiver suivant en hibernation (Körtner&Heldmaier, 1995). La qualité et l'abondance de nourriture vont être déterminées principalement par la date de fonte du manteau neigeux, la température et la pluie pendant toute la période printemps et été.

Comme de nombreuses espèces alpines, les différents besoins des marmottes les rendent particulièrement sujettes à un impact du réchauffement climatique sur leur répartition future et sur la dynamique de leur population (Winkler, 2019).

Concernant l'aire de répartition des marmottes, un déplacement vers de plus hautes altitudes dans les années futures est attendu. Cette remontée dans les hauteurs peut être due à de nombreux facteurs. D'une part l'augmentation des températures peut pousser les populations à rechercher en altitude leur température de confort physiologique pour assurer leur survie. De plus, la végétation sera elle aussi affectée par ces changements et la limite altitudinale des forêts de montagne et des prairies alpines est prédite comme devant augmenter avec le réchauffement. Cependant, cette élévation est restreinte par l'altitude maximale du massif et pourrait entrainer une forte diminution de la surface d'habitat favorable disponible pour les marmottes. En effet, Pérez-García *et al.* (2013) ont montré dans les Pyrénées-Orientales avec l'étude de 12 unités de végétation de prairie, que toutes présenteraient une diminution de leur occupation d'ici à 2080 (variables climatiques et d'occupation du sol). De plus, ces résultats ne prennent pas en compte la capacité de migration des communautés végétales ou la compétition entre les espèces qui pourraient limiter encore le déplacement de certaines espèces à plus hautes altitudes (Pérez-García *et al.*, 2013). À terme, la restriction de l'aire de répartition sur des zones de plus hautes altitudes peut favoriser l'émergence de populations isolées les unes des autres et être un aspect important à prendre en compte pour le devenir des populations dans le massif pyrénéen.

Le premier objectif de notre étude est de déterminer la répartition potentielle actuelle des marmottes et d'évaluer son évolution avec différents scénarios climatiques pour des périodes allant de 2021 à 2100 à l'aide de modèles corrélatifs de répartition. Trois scénarios climatiques représentent trois évolutions différentes : le « Representative Concentration Pathway » (RCP) 2.6 une stabilisation puis une baisse des émissions, le RCP 4.5 une augmentation puis une stabilisation et le RCP 8.5 une augmentation continue (Moss *et al.*, 2010). Les résultats pourront être utilisés dans le but d'aider à la décision dans le cadre de mesures de gestion et de conservation.

Les modèles corrélatifs de répartition d'espèce, aussi appelés modèles de niche, sont aujourd'hui communément utilisés en écologie et biologie de la conservation (Franklin, 2009). Ces modèles permettent de relier les présences d'individus aux caractéristiques du milieu où ils ont été observés. Ainsi, ces modèles permettent de connaître la réponse de l'espèce pour chaque variable environnementale sélectionnée et de projeter des prédictions de répartition pour des zones où les données sur l'espèce sont manquantes ou pour différents scénarios de climats futurs (Elith *et al.*, 2010). On obtient alors une carte de prédiction qui montre les zones où la qualité de l'habitat est favorable ou non à la persistance de l'espèce (Elith *et al.*, 2011). La construction de modèles cohérents à la fois dans le présent et le futur peut être difficile. En effet, si l'on peut évaluer la performance des modèles sur des données du présent, on ne pourra pas l'évaluer sur des données qui n'existent pas encore. Il est donc nécessaire d'obtenir un consensus entre plusieurs modèles afin de pouvoir évaluer les zones d'incertitudes des prédictions. De nombreux algorithmes sont utilisés pour construire des modèles corrélatifs : GLM, GAM, RF, MaxEnt.

MaxEnt est utilisé en particulier pour les jeux de données de présence uniquement tandis que les autres sont plutôt utilisés pour les données de présence-absence. Ils peuvent cependant être utilisés pour des données de présence uniquement en générant un grand nombre de points de fond. Les prédictions résultantes devront alors être considérées comme des valeurs relatives (Guisan *et al.*, 2017b). Si le choix de l'algorithme influence les prédictions, le choix des variables est aussi un aspect clef de la création des modèles corrélatifs de répartition (Elith & Leathwick, 2009). Elles doivent être pertinentes au regard de l'objectif de l'étude. Dans notre cas, l'inclusion de variables climatiques pour lesquels des prédictions futures sont disponibles est nécessaire. Ces variables doivent aussi être pertinentes du point de vue de l'écologie de l'espèce (Johnson&Gillingham, 2005). Il est aussi important d'inclure des variables décrivant l'environnement local tel que le type de végétation ou la topographie (Austin & Van Niel, 2011).



Si des effets à long terme à l'échelle régionale sont attendus sur la répartition des marmottes, des effets du changement climatique sur la dynamique des populations et leurs interactions sociales ont été démontrés localement à plus court terme. En effet, des études menées dans la réserve naturelle de la Grande Sassière (massif alpin) ont montré la complexité des impacts du changement climatique sur une population de marmotte. En particulier, la diminution de l'épaisseur de la couverture neigeuse diminue l'isolation des terriers, augmentant les dépenses d'énergie des marmottes pendant l'hibernation (Tafani *et al.*, 2013 ; Rézouki *et al.*, 2016). Or une récente étude a montré une tendance à la diminution de la quantité de neige en hiver dans le massif pyrénéen (décembre à avril) entre 1958 et 2017 en particulier pour les massifs les plus à l'ouest (López-Moreno *et al.*, 2020), qui sont situés en Nouvelle-Aquitaine. Ainsi, nous pouvons attendre un impact similaire sur les populations du massif pyrénéen dans le futur (Rézouki, 2018). De plus, le changement climatique a aussi des effets sur l'organisation sociale des marmottes. En effet, sur le même site d'étude, une diminution du nombre d'individus subordonnés par famille a été observée au cours du temps. Elle serait due d'une part au fait d'avoir des portées plus petites ainsi qu'une plus faible survie des jeunes, ce qui se répercute sur la proportion de jeunes subordonnés dans la population pour les années suivantes (N+ 2 ans). D'autre part, elle pourrait aussi être due à une dispersion plus précoce des individus subordonnés pour former leur propre famille (Rézouki *et al.*, 2016). Ainsi, ces mâles qui se dispersent accèdent alors au statut de dominant plus rapidement que par le passé et se reproduisent 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 (Rézouki, 2018). Un autre effet du réchauffement et de la diminution de la quantité de neige est la présence d'une végétation plus fournie à la sortie de l'hibernation. Contrairement à l'effet négatif sur la qualité de l'hibernation, cela pourrait permettre aux individus de prendre plus de poids au printemps. Cependant, des températures trop chaudes plus tard dans la saison (en été) associées à des périodes de sécheresse diminueraient le temps que passent les marmottes à chercher leur nourriture ainsi que la qualité de la végétation, ce qui aurait un effet négatif sur les individus et leur survie (Rézouki *et al.*, 2016).

Ces différentes études sur le long terme dans les Alpes montrent que le changement climatique remet en cause les stratégies de survie de la Marmotte des Alpes au niveau local et avec différents types d'impacts : survie des jeunes, qualité de l'hibernation, l'engraissement au printemps et en été, la dispersion et liens sociaux dans la population. Le deuxième objectif de notre étude est d'étudier l'évolution des familles de marmottes au niveau local.

Un protocole a été mis en place en 2016 pour suivre la taille des familles qui fréquentent la vallée d'Ossau et leur succès reproducteur. Cette vallée a été choisie comme secteur d'étude du programme les Sentinelles du climat en raison de sa forte densité de marmottes permettant le suivi de nombreuses familles. Le suivi de ces familles a pour objectif de connaître l'évolution actuelle du nombre d'individus présents et de connaitre quels sont les paramètres notamment climatiques qui influencent la taille des portées. Les informations sur la dynamique des familles suivies pourront être mises en lien avec les caractéristiques des différents sites et leurs conditions météorologiques (température et humidité) grâce à l'installation de stations de mesures sur chaque site.

Dans ce chapitre, une première partie porte sur les effets du changement climatique sur la répartition des marmottes en Nouvelle-Aquitaine, qui sont évalués pour le présent et différents scénarios climatiques à court, moyen et long terme à l'aide de modèles corrélatifs de répartition. Une diminution de la proportion d'habitats favorables est attendue à moyen et long terme avec un effet négatif plus important pour le scénario le plus pessimiste. Une occupation dans le futur des zones de plus haute altitude est attendue. Dans une seconde partie, les effets climatiques à l'échelle locale des six dernières années sur la reproduction et la dynamique des groupes familiaux sont étudiés. Un effet

des événements climatiques annuels sur la reproduction (hiver doux, été sec par exemple), ainsi que des différences entre les sites sont attendus.

13.2 Matériel et Méthodes

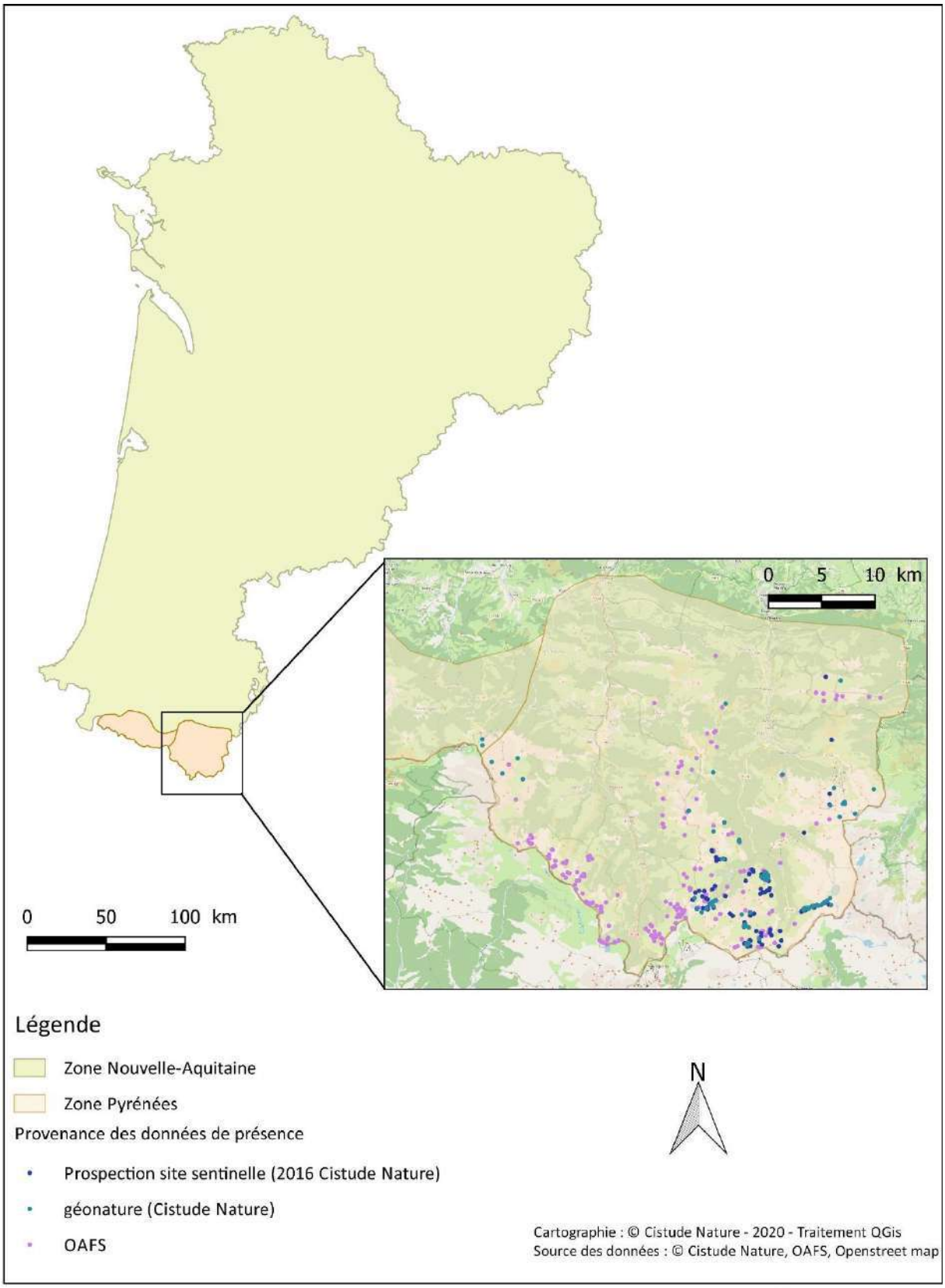
13.2.1 Données de présence des marmottes

Les données de présence de marmottes proviennent de l'Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage (OAFS, https://observatoire-fauna.fr/), et du programme sentinelles du climat (Fig. 239).

Les données de l'observatoire réunissent toutes les données de présence récoltées par des partenaires et centralisées dans la base de données de l'OAFS. Toutes les données de présence de marmottes ont été extraites puis triées. Seules les données récoltées entre 1991 et 2020 localisées par un point précis (GPS) dans la région Nouvelle-Aquitaine ont été conservées, avec un total final de 340 points de présence. Les données ont été majoritairement récoltées par le Parc National des Pyrénées (45,9%), par Cistude Nature (1,9%), le CEN Aquitaine et l'INRAE (0,54 %). Le reste des observations (51,12%) sont des données opportunistes dont le nom des observateurs ou des structures n'est pas renseigné.

Pour augmenter le nombre de points de présence, les observations de famille de marmottes faites dans le cadre de la prospection pour la recherche des sites de suivi sentinelles en 2016 ont été ajoutées (n=81). Enfin, toutes les observations de Cistude Nature répertoriées dans l'outil Géonature ont été utilisées (n=251). Ainsi, au total 672 observations ont été utilisées pour les modèles provenant de différents observateurs et collectées sans protocole particulier (observations opportunistes).





Localisation des données de présence des marmottes et des deux zones utlisées pour les modèles.

Fig. 239. Situation géographique des zones d'étude et des données de présence de Marmotta marmotta en région Nouvelle-Aquitaine.

13.2.2 Données environnementales

La sélection des variables environnementales est une étape cruciale, car la pertinence des modèles en dépend. De nombreuses méthodes existent pour sélectionner parmi de nombreuses variables celles qui participeront aux modèles. Dans cette étude, un premier choix de variables pouvant influencer la répartition des marmottes a été fait, combinant données climatiques, données sur l'occupation du sol (végétation) et données topographiques. Ce choix a été fait à partir de nos connaissances de la biologie de l'espèce et des données empiriques naturalistes actuelles. Les variables les plus corrélées (corrélation de Spearman) entre elles ont été supprimées au profit de celles qui avaient le plus de sens écologique du point de vue de nos connaissances actuelles sur les marmottes.

- **Données climatiques**

Les données climatiques proviennent des simulations ALADIN52 (CNRM 2014) obtenues sur le site de Météo France DRIAS (http://www.drias-climat.fr/). Les données sont à la résolution de 8 km et les différents indices sont des moyennes mensuelles. La période du présent est définie par les années de 1991 à 2020 et les horizons futurs sont définis comme suit : Horizon 1 (H1) = 2021–2050, Horizon 2 (H2) : 2041–2070 et Horizon 3 (H3) : 2071–2100. Ces horizons ont été définis d'après les recommandations de Météo-France, qui préconise pour ce type de données une durée de 30 ans afin de lisser les « bruits » dus aux simulations climatiques (Ouzeau *et al.*, 2014).

Les simulations contiennent pour les années 2006–2020 des données prédites du scénario RCP 8.5 (hypothèse que la période présente se dirige vers ce scénario) et les données de 1991 à 2006 sont des simulations avec des données historiques. Pour chaque horizon, un scénario climatique RCP (Profils représentatifs d'évolution de concentration de GES) est associé. Pour nos modèles, ils sont au nombre de trois et représentent chacun une trajectoire différente d'émissions et de concentrations de gaz à effet de serre, d'ozone et d'aérosols (Tab. LXVI, Fig. 240). Ces trajectoires sont modélisées à partir de différents scénarios d'évolutions socio-économiques (adaptation, réduction, stabilisation ou dépassement). Le RCP 2.6 représente un pic de forçage radiatif en 2020 puis un déclin à partir de 2050. Le RCP 4.5 modélise une stabilisation à partir de 2050 tandis que le RCP 8.5 modélise une trajectoire croissante au cours du temps.

Tab. LXVI. Caractéristiques des trois scénarios RCP, adaptées de Moss et al (2010).

RCP	Forçage radiatif	Concentration (p.p.m)	Trajectoire
2.6	Pic à ~3Wm-² avant 2100 puis déclin	Pic à ~490 CO2-equiv.avant 2100 puis déclin	Pic puis déclin
4.5	Après 2100 stabilisation à ~4.5Wm-²	Après 2100 stabilisation à ~650 CO2-equiv.	Stabilisation sans dépassement
8.5	> 8.5Wm22 en 2100	> 1,370 CO2-equiv. en 2100	Croissante



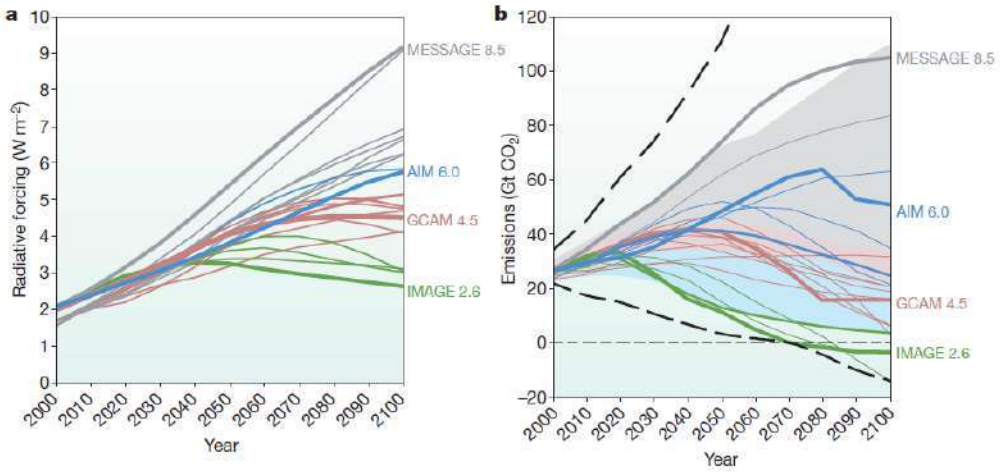


Fig. 240. Forçage radiatif et émission de CO_2 des différents RCP : figure de Moss et al. (2010)

En a) forçage radiatif prédit : les traits en gras représentent les différents RCP et les traits fins représentent 30 scénarios alternatifs candidats et en b) scénario d'émission de CO_2 : les tirets noirs représentent le minimum et le maximum, la zone grisée la zone de référence, la zone bleue celle de réduction et la rouge celle superposition des deux. Remarque : le scénario 6.0 n'a pas été utilisé dans cette étude car les données n'étaient pas disponibles.

Dans une première étape, une série d'indices a été sélectionnée, parmi les plus susceptibles d'être importants pour les populations de marmottes (Tab. LXVII). Ces indices mensuels ont ensuite été moyennés suivant deux saisons : la phase inactive notée « hiver » d'octobre à mars et la phase active dite « été » d'avril à septembre. Comme le nombre initial d'indices climatiques sélectionné est grand, un premier test de corrélation de Spearman (p=0.05) a été réalisé entre chacun de ces indices. Après une première élimination de variables, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée avec les variables restantes pour arriver à une sélection finale des indices climatiques.

Tab. LXVII. Variables sélectionnées calculées pour l'hiver et l'été.

Type	Variable	Période	Hypothèse pour la sélection	Référence
Température	Moy_T	Hiver	Températures hivernales indicatrices de la qualité de l'hibernation	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2016
	Moy_T	Été	Température moyenne estivale indicatrice de la capacité des marmottes faire des réserves pour l'hiver: de fortes chaleurs les marmottes pouvant influencer le temps que passe les marmottes à chercher leur nourriture et la qualité de la végétation.	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	Moy_Tmin	Hiver	Températures hivernales indicatrices de la qualité de l'hibernation : les température très froides auront un impact négatif sur les individus mais des températures minimales au dessus de 0°C indiqueront une fonte du manteau neigeux	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2016
	Moy_Tmin	Été	Températures minimale estivales indicatrices du climat pendant la période active des marmottes: des températures basses pouvant influencer en particulier la végétation (gel)	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	Moy_Tmax	Hiver	Des températures maximales supérieure à 0°C indicatrice de la qualité de l'hibernation: des température au dessus de 0°C impliquant une fonte du manteau neigeux.	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2016
	Moy_Tmax	Été	Des températures élevées indicatrices de la capacité des marmottes faire des réserves pour l'hiver: de fortes chaleurs les marmottes pouvant influencer le temps que passe les marmottes à chercher leur nourriture et la qualité de la végétation.	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	Sd_T	Hiver	De forts écarts de température indicateurs d'une alternance d'épisodes froids (gels) et chauds (fontes) impactant la qualité de l'hibernation	Observations empiriques
	Sd_T	Été	De forts écarts de température indicateur d'une alternance d'épisodes frais (nuit) et très chaud (journée) impactant les activités des marmottes.	Observations empiriques
	ExC_Tmin	Hiver	Extrême chaud des températures minimales (90ème centile) indicateur de la qualité d'hibernation des marmottes, les épisodes chauds impactant la hauteur du manteau neigeux.	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2016
	ExC_Tmin	Été	Extrême chaud des températures minimales (90ème centile) indicateur de la capacité des marmottes faire des réserves pour l'hiver, les épisodes chauds pouvant indiquer des vagues de chaleurs.	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	NjAbsDegel	Hiver	Nombre de jour sans dégel indicateur de la qualité de l'hibernation montrant le nombre de jours où il ne peut y avoir de fonte du manteau neigeux.	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2016
	NjAbsDegel	Été	Nombre de jour sans dégel indicateur de la qualité de la reproduction et la capacité des marmottes de faire des réserves montrant le nombre de jours où il ne peut y avoir de fonte du manteau neigeux en particulier au printemps	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
Précipitations	Med_N	Hiver	Médiane de la hauteur de neige indicatrice de la qualité de l'hibernation par une estimation indirect de la hauteur potentielle du manteau neigeux	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2016
	Tot_N	Hiver	Total de la hauteur de neige indicateur de la qualité de l'hibernation par une estimation indirect de la hauteur potentielle du manteau neigeux	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2017
	NjN	Hiver	Total de la hauteur de neige indicateur de la qualité de l'hibernation par une estimation indirect de la hauteur potentielle du manteau neigeux et de sa présence dans le temps.	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2018
	MedP	Été	Médiane de la quantité de pluie tombée indicateur de la qualité de la végétation une médiane basse indiquerait un faible apport en eau pour la végétation	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	MedP	Hiver	Médiane de la quantité de pluie tombée indicatrice de la qualité de l'hibernation, une médiane forte indiquerait des précipitations liquides importantes au lieu des chutes de neiges attendues en haute altitude.	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2018
	TotP	Été	Totalité de la quantité de pluie tombée indicatrice de la capacité de marmottes à faire des réserves, une médiane basse indiquerait un faible apport en eau pour la végétation	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	TotP	Hiver	Totalité de la quantité de pluie tombée indicatrice de la qualité de l'hibernation, une médiane forte indiquerait des précipitations liquides importantes au lieu des chutes de neiges attendues en haute altitude.	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2018
Autres	MoyV	Été	Moyenne de la vitesse du vent indicateur de la capacité des marmottes à faire des réserves pour l'hiver, un fort vent pouvant avoir un impact sur le temps que passent les marmottes à chercher leur nourriture	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	MoyV	Hiver	Moyenne de la vitesse du vent indicateur de la qualité de l'hibernation, de forts vents pouvant avoir un impact sur le manteau neigeux (crêtes, combes).	Melcher et al. 1990 pour (*Marmota flaviventris*)
	MoyHR	Été	Moyenne de l'humidité relative indicatrice de la qualité de l'hibernation, des valeurs faibles pouvant indiquer un temps sec (sans précipitations)	Körtner & Heldmaier, 1995 ; Türk & Arnold 1988 et observations empiriques
	MoyHR	Hiver	Moyenne de l'humidité relative indicatrice de la qualité de la végétation avec des valeurs faibles indiquant un temps sec (sans précipitations)	Arnold et al., 1991; Rézouki et al., 2018



- Données d'occupation du sol et topographiques

La présence des marmottes ne dépend pas uniquement des variables climatiques. Ainsi, des variables représentant l'occupation du sol et la topographie ont été sélectionnées.

Les variables d'occupation du sol ont été calculées à partir du « CES Occupation des sols » (OSO) produit à partir d'images satellites (2019) d'une résolution de 25 m. Les 23 catégories ont été fusionnées en 11 catégories. Les variables sélectionnées pour les modèles sont les surfaces minérales, de pelouses et landes ligneuses et de forêts (résineux et feuillus) exprimées en pourcentage de couverture sur un pixel de 1 km² car ce sont les types d'habitats dominants en milieu montagnard (Fig. 241).

Ainsi, pour la variable forêt créée pour toute la Nouvelle-Aquitaine, les différents types de forêts sont pris en compte, avec des proportions du couvert forestier par maille > 80% représentant 13% du territoire incluant notamment les forêts de pins du triangle landais et les forêts de montagne. Pour la variable « surfaces minérales », seules les zones montagneuses des Pyrénées montrent des mailles avec une proportion importante, cela correspond aux zones de haute montagne et représente 0,04% du territoire (>80% minérale). Pour la variable pelouse-landes, de grandes proportions par maille sont observées en montagne et dans le Lot-et-Garonne ; qui contient de grands ensembles de pelouses calcicoles. La proportion de mailles avec plus de 80% de pelouses ou landes représente 0,43% du territoire. L'altitude permet de localiser les deux zones de massifs montagneux : le Massif central et le massif pyrénéen. Les altitudes supérieures à 1000 mètres représentent 1,26% du territoire et les altitudes entre 500 et 1000 mètres 7,76% du territoire.

Pour l'exposition, toutes les orientations sont présentes sur tout le territoire. L'est représente 16,8% du territoire, le sud 23,2% du territoire et l'ouest 32% du territoire. La médiane de la pluie en Nouvelle-Aquitaine souligne des précipitations plus importantes dans les Pyrénées que dans le reste de la région. Une médiane supérieure à 1 mm de pluie est présente sur 2,3% du territoire, une médiane supérieure à 2 mm sur 0,02% (maximum 2,3 mm) et 41,1% du territoire reçoit moins de 0,5 mm de pluie. La variable des températures maximales en hiver reflète le relief avec des températures plus basses dans les Pyrénées et le Massif central. Seul 0,34% du territoire a des moyennes de températures maximales inférieures à 5°C (minimum 2,1°C) et 78,7% du territoire a en moyenne des températures maximales supérieures à 10°C (maximum 14,2°C). Les écarts de températures observés en été sont plus importants dans les massifs montagneux, dans la Gironde et le Lot-et-Garonne avec des écarts supérieurs à 2,9°C sur 5,8% du territoire et des écarts inférieurs à 2,5°C sur 1,8% du territoire. Les zones côtières montrent les variations les plus faibles. En revanche en hiver, ces écarts de températures sont plus importants à basse altitude en particulier à l'intérieur de terres et dans l'ex-région Poitou-Charentes avec des écarts supérieurs à 3°C sur 97,2% du territoire (minium : 2.8°C et maximum : 3.5°C). Enfin de plus importantes chutes de neiges sont observées dans le Massif pyrénéen du fait de sa plus haute altitude. 98,4% du territoire reçoit moins de 20 cm de neige en hiver, 0,55% entre 20 cm et 50 cm, 0,63% entre 50 cm et 1 m et 0,27% plus de 1m de neige (maximum 1m50).

Les variables topographiques sélectionnées sont l'altitude (données IGN) et l'exposition (calculée à partir du modèle numérique de terrain, BD ALTI® Version 2.0).

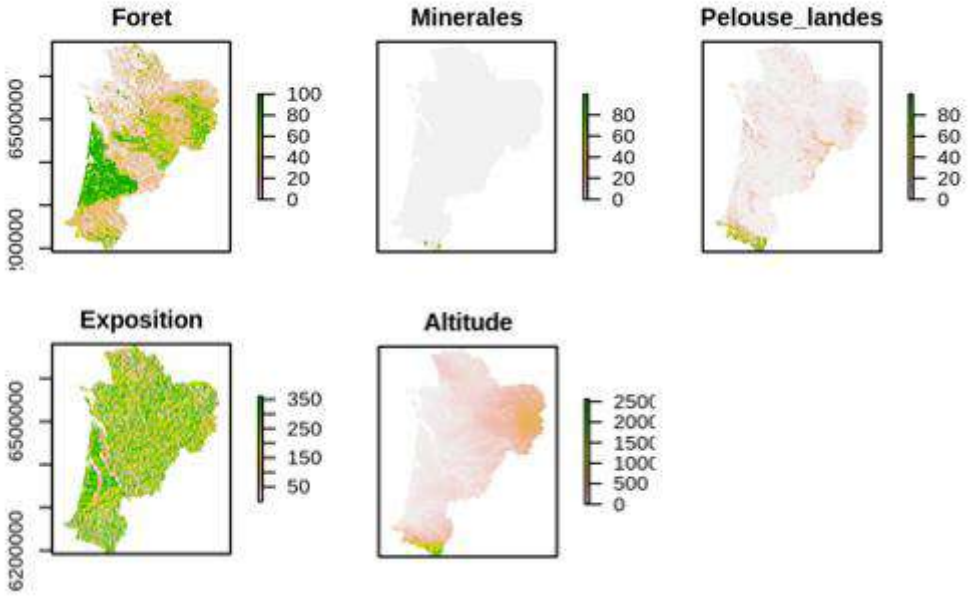


Fig. 241. Variables d'occupation du sol

13.2.3 Méthode de modélisation de la répartition des marmottes

Toutes les analyses ont été faites avec le logiciel R (version 3.6.3, (R CORE TEAM, 2020b). Pour la création des modèles de répartition des marmottes dans le présent et les projections vers le futur, le package BIOMOD2 (version 3.4.6, (THUILLER *et al.*, 2009) a été utilisé. Ce package permet de faire des modèles d'ensemble, utilisant les résultats de plusieurs modèles individuels (d'algorithmes différents ou non) pour faire une moyenne des résultats. L'avantage de cette méthode est d'arriver à obtenir des prédictions qui sont le résultat d'un consensus entre plusieurs modèles dans le but d'avoir les résultats les plus fiables possibles.

- **Choix des approches**

Cette méthode a été appliquée à quatre approches différentes :

- Zone d'étude Nouvelle-Aquitaine sans correction du biais d'échantillonnage ;
- Zone d'étude Nouvelle-Aquitaine avec correction du biais d'échantillonnage ;
- Zone d'étude Pyrénées sans correction du biais d'échantillonnage ;
- Zone d'étude Pyrénées avec correction du biais d'échantillonnage.

Le choix de ces quatre approches a été déterminé par la nécessité de mener l'étude sur la région entière mais aussi de prendre en compte la répartition actuelle des marmottes. L'utilisation d'une méthode de correction a été motivée par la présence potentielle d'un biais d'échantillonnage spatial car les données de présence ne proviennent pas de suivis protocolés. Le choix d'une zone restreinte aux Pyrénées a été déterminé par le fait que le massif montagneux ne représente qu'une très petite partie de la région Nouvelle-Aquitaine (Fig. 239). Des biais pourraient donc apparaître dans l'estimation des réponses aux variables environnementales car les points de fond sont générés sur la

zone entière (VANDERWAL *et al.*, 2009). Le biais d'échantillonnage spatial est lui dirigé vers les zones où les observateurs vont le plus souvent (facile d'accès, site important pour le suivi de plusieurs espèces par exemple). Ne connaissant pas tous les paramètres de ce biais spatial (une correction en utilisant l'accessibilité *via* les routes et chemins ne parviendrait pas corriger totalement ce biais), il a donc été décidé d'utiliser une technique d'échantillonnage systématique (FOURCADE *et al.*, 2014), où les données de présence sont agrégées par pixel. Pour ces modèles, 153 présences corrigées ont donc été utilisées et le nombre de présence est toujours au-dessus du nombre minimal recommandé de 50 observations (HERNANDEZ *et al.*, 2006)

- **Choix de la méthode**

Pour les modèles individuels, cinq algorithmes différents ont été choisis, trois « présence-absence » (GLM, GAM et Random Forest) et deux « présence seulement » Maxent de Phillips (PHILLIPS *et al.*, 2006) et Maxent du package Maxnet (RENNER&WARTON, 2013 ; PHILLIPS *et al.*, 2017).

Trois échantillonnages de 10 000 points de fond ont été générés sur les zones d'étude, les modèles ont été appliqués à chacun de ces échantillonnages en association avec les données de présence de marmottes. De plus, afin d'évaluer la performance de chaque modèle, une validation croisée (80-20%) a été effectuée : 80% des données sont utilisées pour entraîner le modèle, et la pertinence des résultats est testée sur les 20% restants. Cette procédure est répétée cinq fois. Au total 75 modèles ont été évalués.

Dans une deuxième étape, les meilleurs modèles individuels sont sélectionnés pour la création du modèle d'ensemble (Annexe 29). La sélection des modèles individuels a été faite avec le choix d'une valeur seuil pour l'indice TSS ou pour l'indice AUC. Deux modèles d'ensemble sont donc créés (l'un basé sur TSS l'autre sur AUC) et le meilleur des deux est choisi comme modèle d'ensemble final. Les valeurs seuils choisies sont 0,95 pour les modèles de la zone Nouvelle-Aquitaine et 0,75 (TSS) et 0,90 (AUC) pour les modèles de la zone Pyrénées. Les cartes de répartition pour le présent et le futur sont ensuite réalisées à partir du meilleur modèle d'ensemble.

- **Cartes de répartition : gains et pertes d'habitat**

Les prédictions vers les climats futurs ont été faites à l'aide des prédictions climatiques Aladin pour différents scénarios et horizons, en revanche les états futurs des variables d'occupation du sol n'existant pas, ces variables représentent toujours un état actuel même dans les prédictions vers le futur.

Les cartes de répartition en probabilité relative ont été réalisées. À partir de ces prédictions, des cartes représentant les gains et les pertes d'habitat pour chaque scénario et horizon par rapport au présent ont été créées. Pour cela, des cartes de prédictions binaires (présence-absence) ont été utilisées pour connaître la localisation ainsi que le pourcentage de pixel passant de présent à absent (perte), d'absent à présent (gain) par rapport à l'aire prédite actuelle de présence ainsi que les zones stables (présence ou inoccupée). Ces prédictions de présence-absence ont été obtenues à partir des prédictions exprimées en probabilité relative et la définition d'un seuil estimé avec l'indice TSS (fonction *rangesize* du package Biomod2).

Enfin, des cartes résumant les prédictions des quatre approches ont été faites, où chaque pixel a une valeur indiquant le nombre de modèles d'ensemble prédisant une présence dans le pixel. Ainsi, les zones pour lesquelles tous les modèles s'accordent sur la présence – ou l'absence – sont distinguées des zones où les prédictions des différents modèles s'opposent. Cette méthode est inspirée de

BRAUNISCH *et al.*(2013). À partir de ces cartes, des cartes consensus de présence/absence ont été créées avec comme critère : si un pixel est prédit comme présence par au moins deux modèles, alors il est considéré comme une présence potentielle, le reste étant considéré comme absence. Le pourcentage de perte et de gain a ensuite été recalculé à partir de ces cartes consensus de présence/absence.

13.2.4 Suivi des familles en vallée d'Ossau

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 élargissant la zone altitudinale prise en compte. Au final, 15 sites sont donc suivis depuis 2017 (MALLARD, 2017b). Ils ont été maintenus et reconduits chaque année de 2018 (MALLARD, 2018a) à 2021 (Fig. 242).

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 fin août, période à partir de laquelle la distinction certaine jeune/subadulte devient plus délicate. De plus, les risques de prédation sur les jeunes augmentent avec le temps et pourraient biaiser 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.

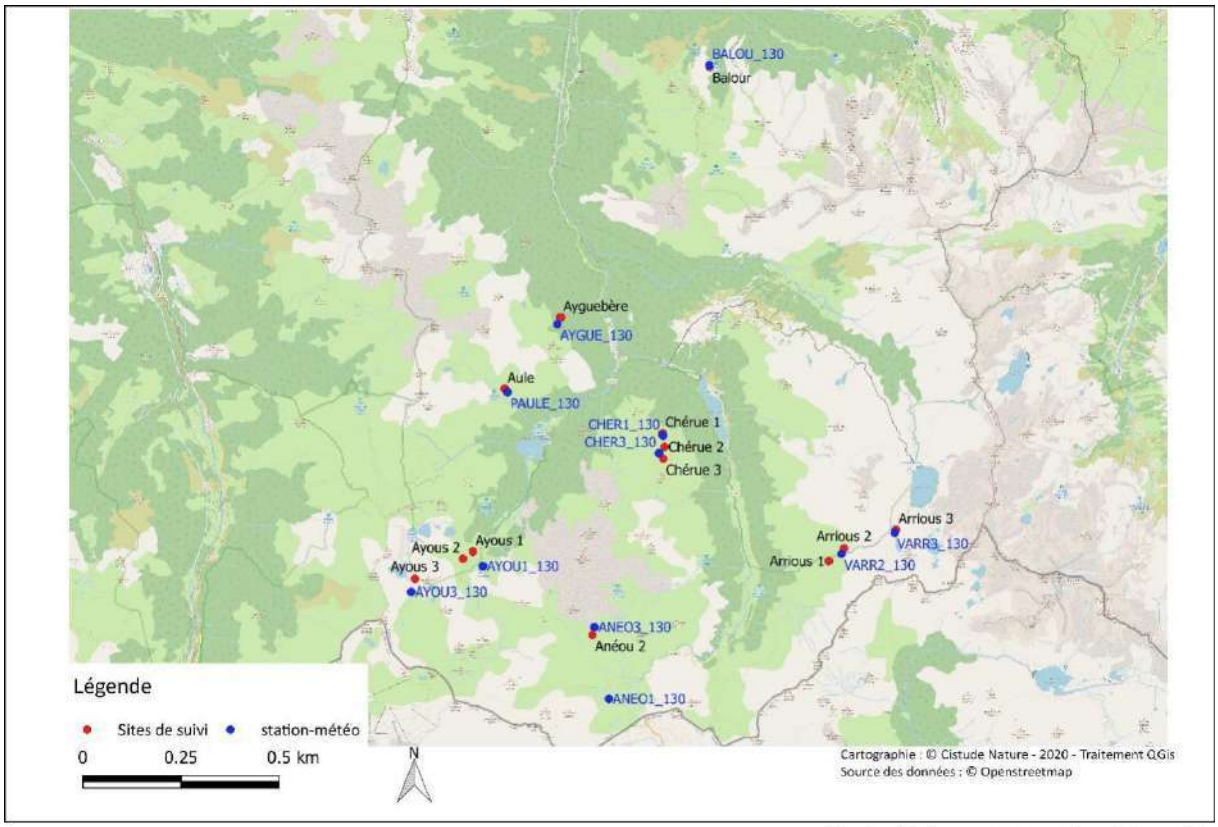
Le nombre maximum de marmottons observés est ensuite noté par tranche de 10 minutes. Au bout de 40 minutes, le chiffre le plus haut est retenu. L'idéal est de pouvoir réaliser deux passages par famille en juillet au matin (7h45-13h00), période pendant laquelle les marmottons sont les plus actifs. Le 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.

Avant chaque comptage, la température de l'air, la vitesse du vent ainsi que la nébulosité sont relevées. 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 (prédateurs), dérangement d'origine anthropique (randonneurs, passages de troupeaux, chiens).





Sites de suivis des marmottes et stations météo associées

Fig. 242. Situation géographique des sites d'étude validés pour le suivi Marmotte des Alpes Marmota marmota et des stations météos associées.

13.2.5 Caractéristiques des sites et stations météorologiques

Les 15 sites de suivi sont répartis en 8 classes d'altitude qui couvrent des plages de 100 m de dénivelé entre 1300 et 2300m d'altitude. Les sites ont des caractéristiques différentes en termes d'exposition et de composition (prairie ou rocheux). Il faut cependant noter que le petit nombre de sites ne permet pas d'avoir toutes les caractéristiques représentatives du massif pyrénéen. De plus, pour les variables « exposition » ou « pierrier » les valeurs ne sont pas également réparties entre les sites. Enfin les caractéristiques de la surface du territoire sont indicatives car elles sont difficiles à estimer sur le terrain. Ces caractéristiques sont résumées dans le tableau suivant (Tab. LXVIII).

Tab. LXVIII. Caractéristiques des sites de suivi

Supersite	Site	Exposition	Pierrier_em	PNP	territoire	rando	habitat	X_obser	Y_obser	Alti_R
Balour	Balour	est	0,5	NON	vaste	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,3959854	42,953906	1300
Ayguebere	Ayguebere	est	0,5	NON	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4448264	42,895854	1460
Aule	Aule	sud_ouest	0,25	NON	vaste	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4633748	42,879994	1715
Ayous	Ayous_01	nord	0,25	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4715588	42,843728	1620
Ayous	Ayous_02	est	0,25	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4735977	42,842188	1675
Ayous	Ayous_03	sud_ouest	0,25	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,490409	42,837445	2090
Anéou	Anéou_01	sud_ouest	0,25	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,430897	42,809385	1825
Anéou	Anéou_02	sud_est	0,25	OUI	vaste	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,434646	42,825112	2035
Anéou	Anéou_03	sud	1	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,43323	42,825843	2090
Chérue	Chérue-01	nord_est	0,25	OUI	vaste	OUI	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4131512	42,870651	1830
Chérue	Chérue-02	nord_est	0,25	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4102562	42,866589	1930
Chérue	Chérue-03	nord_est	0,25	OUI	petit	NON	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,4116266	42,864896	1990
Arrious	Arrious_01	nord	0,5	OUI	petit	OUI	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,361965	42,842532	1815
Arrious	Arrious_02	sud	1	OUI	vaste	OUI	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,3564828	42,843487	1900
Arrious	Arrious_03	nord	0,25	OUI	petit	OUI	Pelouse et rocailles de montagnes	-0,3411581	42,849802	2260

Pour le suivi des conditions météorologiques, des stations météorologiques ont été installées proches de sites de suivi (Fig. 242). Elles sont au nombre de 11, certaines stations étant situées entre deux sites proches, servant ainsi d'indicateur pour ces deux sites. Les stations météorologiques sont composées de 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 de l'abri météorologique HOBO0039 RS1. Elles enregistrent des mesures toutes les heures et les données sont recueillies pendant la phase de terrain estivale chaque année.

13.2.6 Analyses

• Analyse des abondances des marmottons

Les données d'abondance des marmottes (adultes et marmottons) sont analysées à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM, fonction glmmTMB du package glmmTMB (Brooks *et al.*, 2017)). Un premier type de modèle vise à étudier l'effet climatique interannuel sur le succès reproducteur, les variables climatiques sont définies comme variables à effet fixe et seul le site est une variable à effet aléatoire. Le nombre d'heures de comptage a été ajouté comme variable « offset » afin de prendre en compte l'effort d'échantillonnage. Pour l'analyse de l'abondance des marmottons, la distribution choisie est la distribution de poisson lorsque le modèle ne présentait pas de sur-dispersion, sinon la binomiale négative ou une distribution de poisson tronquée ont été utilisées. Les différents modèles réalisés ont été comparés grâce à l'AIC. L'année 2016 était une année de mise en place du protocole et comporte des données manquantes pour certains sites, c'est pourquoi l'année 2016 n'est, dans un premier temps, pas prise en compte. Dans un deuxième temps, les mêmes modèles ont été réalisés sans les sites dont le suivi est incomplet (à savoir « Balour » et « Ayguebère »).

Les variables choisies sont celles qui caractérisent le site. Il s'agit de variables climatiques réparties en trois groupements climatiques (Annexe 30). Ces groupements permettent d'avoir des données climatiques sur toute la période étudiée. Quatre types de modèles ont été réalisés :

- Modèles avec les données 2017–2021 : le nombre d'individus comptés ainsi que les conditions climatiques de l'année précédente ont en plus été ajoutés. Dans ce cas, l'année 2016 n'est pas prise en compte dans l'analyse.
- Les modèles complets (2016–2021), sur toutes les années de suivis, prennent en compte uniquement les données climatiques de l'année en cours pour les sites dont le suivi est complet (ainsi les sites « Balour » et « Ayguebère » n'ont pas été pris en compte).
- Une série de modèles a été réalisée par groupe climatique (2016–2021)
- Une série de modèles a été réalisée par groupe d'altitude (2016–2021). Les groupes d'altitude sélectionnés sont 1300–1700m, 1700–2000m et 2000–2300m. Une autre tranche d'altitude a été testée : 1300–1800m, 1800–2000m et 2000–2300m.

• Estimation du dérangement

Le dérangement par les activités humaines (randonneurs, troupeaux, chiens) ainsi que par la faune sauvage a été comptabilisé pour chaque tranche de dix minutes du comptage des marmottes. Un pourcentage a été calculé à partir du nombre de dérangement comptabilisé sur le temps total passé pour le suivi du terrier.



13.3 Résultats

13.3.1 Choix des variables climatiques

Sur les 22 indices climatiques sélectionnés au départ, de nombreux indices étaient corrélés entre eux, principalement au sein d'une même catégorie (par exemple température). Un choix a été effectué en sélectionnant ceux qui avaient le plus de sens du point de vue de l'écologie des marmottes et qui étaient le moins corrélés entre eux.

Sur les huit variables sélectionnées une Analyse en Composant Principale (ACP) a été réalisée afin de réduire encore le nombre de variables climatiques à utiliser (Fig. 243). Les variables de la déviation standard de la température et la moyenne de l'humidité relative participent au même axe. Les deux variables de température moyenne minimale (Tmin) en été et maximale (Tmax) en hiver forment un autre axe. De même, avec les variables médianes de la quantité de pluie en été et en hiver. Le choix a été fait de ne pas conserver les variables humidité relative, température moyenne minimale (Tmin) en été et médiane de la quantité de pluie en hiver pour plus de cohérence.

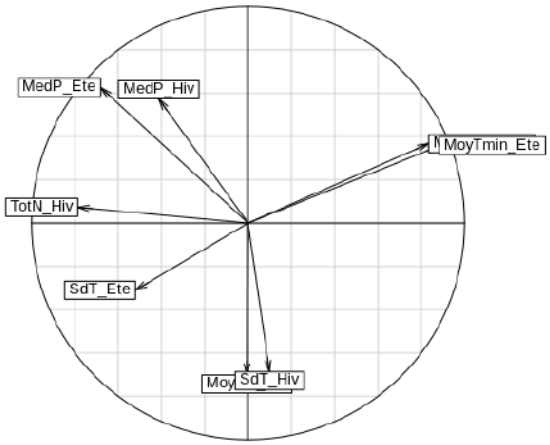


Fig. 243. ACP sur les variables climatiques (axes 1 et 2)

Au final, cinq indices climatiques ont été retenus : la température moyenne maximale en hiver, la déviation-standard de la température en hiver et en été, la médiane des pluies en été et le total des chutes de neige en hiver (Fig. 244). Les corrélations de Spearman entre les dix variables utilisées pour les modèles sont inférieures à 0,7 sauf entre l'altitude et la température moyenne hivernale et l'altitude et la totalité de la neige en hiver (Fig. 245). Ces variables ont cependant été conservées car considérées comme importantes pour les répartitions futures.

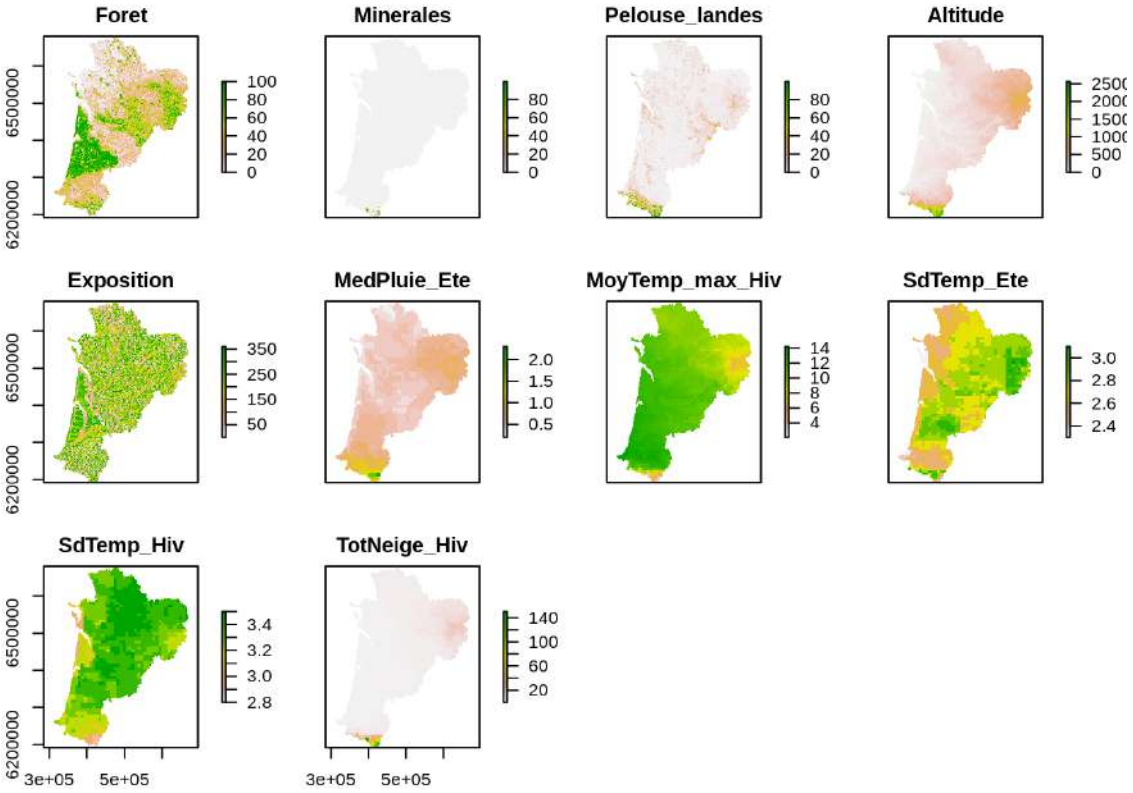


Fig. 244. Cartes des variables sélectionnées pour les modèles.

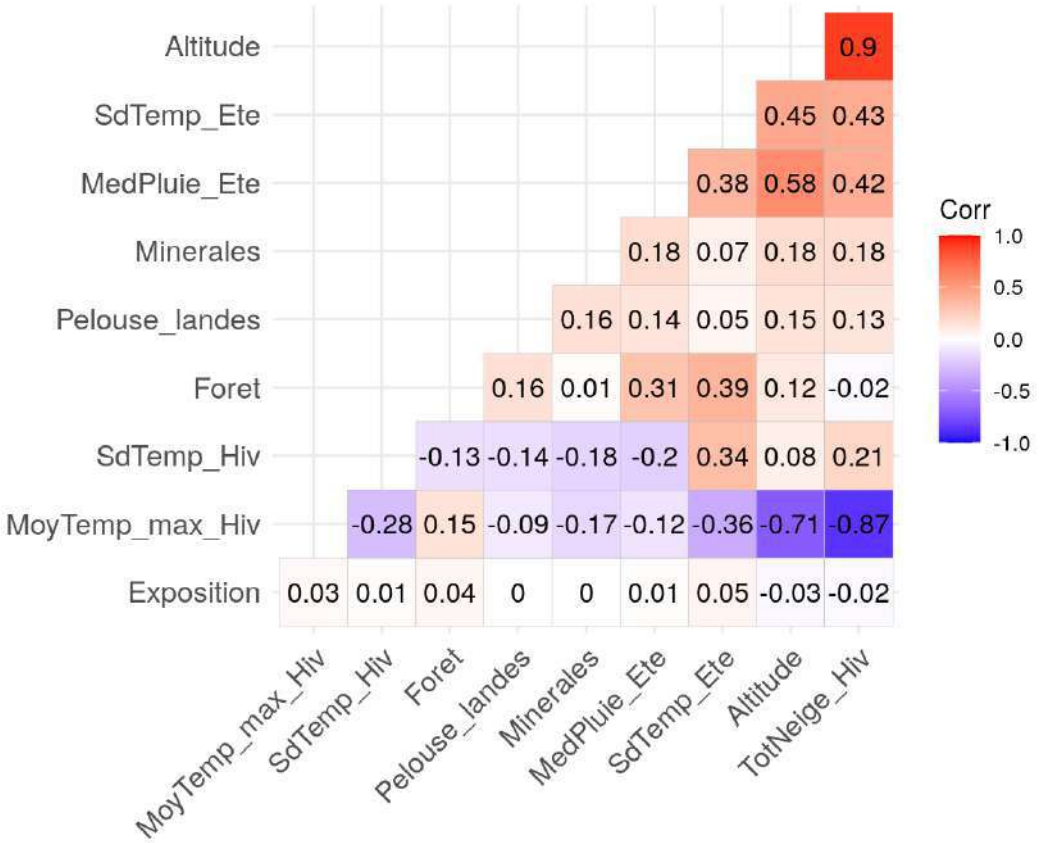


Fig. 245. Corrélation de Spearman entre les dix variables sélectionnées pour les modèles.



13.3.2 Performance des modèles corrélatifs de répartition

Les performances des modèles d'ensemble sont très hautes, quel que soit le seuil utilisé (TSS ou AUC), avec des valeurs AUC> 0,96, TSS > 0,83 et Kappa > 0,66 (Tab. LXIX). Les modèles d'ensemble par le seuil TSS montrent de meilleures performances sauf pour le modèle de la zone Pyrénées sans correction. Le modèle le plus performant est celui de l'approche zone Nouvelle-Aquitaine sans correction du biais et le modèle de moins performant est celui de l'approche zone Pyrénées avec correction du biais.

Tab. LXIX. Performance des modèles corrélatifs de répartition

		Par TSS				Par AUC			
		Testing.data	Cutoff	Sensitivity	Specificity	Testing.data	Cutoff	Sensitivity	Specificity
Approche zone Aquitaine sans correction	KAPPA	0.957	787	96.28	99.880	0.953	716.0	96.577	99.850
	ROC	1.000	425	100.00	99.456	1.000	365.5	100.000	99.448
	TSS	0.995	424	100.00	99.456	0.994	363.0	100.000	99.448
Approche zone Aquitaine avec correction	KAPPA	0.818	784	90.196	99.827	0.813	814	85.621	99.857
	ROC	0.999	424	100.000	99.441	0.999	411	100.000	99.441
	TSS	0.994	422	100.000	99.437	0.994	412	100.000	99.441
Approche zone Pyrénées sans correction	KAPPA	0.858	457	92.857	94.455	0.859	467.0	92.113	94.942
	ROC	0.986	403	94.940	93.114	0.986	308.5	97.470	90.615
	TSS	0.880	398	94.940	93.053	0.881	308.0	97.470	90.494
Approche zone Pyrénées avec correction	KAPPA	0.665	674	67.974	97.378	0.662	672.0	68.627	97.134
	ROC	0.969	486	94.118	89.939	0.969	478.5	94.118	89.878
	TSS	0.839	481	94.118	89.756	0.838	471.0	94.118	89.573

13.3.3 Importance des variables des modèles corrélatifs de répartition

Quatre variables parmi les cinq plus importantes se retrouvent dans tous les modèles d'ensemble montrant leur importance pour la répartition des marmottes (Tab. LXX) :

- L'altitude ;
- La température moyenne maximale en hiver ;
- La déviation-standard de la température moyenne en hiver ;
- La médiane de la quantité de pluie en été.

La hauteur de neige moyenne en hiver et le pourcentage de forêt sont aussi importants pour certains modèles. En revanche, la déviation-standard de la température moyenne en été ainsi que le pourcentage de surfaces minérales participent peu aux modèles. De même, l'exposition n'est pas un paramètre important à l'exception d'un modèle. Les résultats observés pour tous les modèles sont similaires entre les trois échantillonnages aléatoires de points de fond.

Tab. LXX. Importance des variables des modèles corrélatifs de répartition pour les quatre approches

Zone Aquitaine sans correction				Zone Aquitaine avec correction			
Variable	**Echantillonnage 1**	**Echantillonnage 2**	**Echantillonnage 3**	**Variable**	**Echantillonnage 1**	**Echantillonnage 2**	**Echantillonnage 3**
Altitude	0.474	0.476	0.480	Altitude	0.544	0.548	0.558
SdTemp_Hiv	0.394	0.391	0.390	SdTemp_Hiv	0.428	0.432	0.428
MedPluie_Ete	0.183	0.184	0.183	MedPluie_Ete	0.116	0.114	0.113
MoyTemp_max_Hiv	0.100	0.101	0.100	MoyTemp_max_Hiv	0.114	0.118	0.118
Exposition	0.074	0.074	0.074	Foret	0.090	0.092	0.092
Foret	0.057	0.057	0.058	Pelouse_landes	0.085	0.087	0.086
Pelouse_landes	0.048	0.048	0.047	Exposition	0.069	0.068	0.068
TotNeige_Hiv	0.031	0.031	0.031	TotNeige_Hiv	0.043	0.044	0.044
SdTemp_Ete	0.027	0.026	0.026	Minerales	0.026	0.026	0.026
Minerales	0.020	0.019	0.019	SdTemp_Ete	0.024	0.024	0.024
Zone Pyrénées sans correction				**Zone Pyrénées avec correction**			
Variable	**Echantillonnage 1**	**Echantillonnage 2**	**Echantillonnage 3**	**Variable**	**Echantillonnage 1**	**Echantillonnage 2**	**Echantillonnage 3**
Altitude	0.429	0.420	0.427	Altitude	0.607	0.599	0.620
SdTemp_Hiv	0.210	0.209	0.207	MoyTemp_max_Hiv	0.247	0.248	0.240
TotNeige_Hiv	0.204	0.198	0.194	SdTemp_Hiv	0.242	0.245	0.251
MedPluie_Ete	0.138	0.143	0.144	MedPluie_Ete	0.189	0.190	0.192
MoyTemp_max_Hiv	0.102	0.104	0.105	TotNeige_Hiv	0.117	0.119	0.115
Foret	0.096	0.095	0.092	Foret	0.105	0.108	0.106
Pelouse_landes	0.086	0.086	0.083	Pelouse_landes	0.096	0.095	0.087
Minerales	0.085	0.082	0.086	Minerales	0.082	0.081	0.087
Exposition	0.064	0.067	0.068	SdTemp_Ete	0.068	0.074	0.077
SdTemp_Ete	0.052	0.053	0.053	Exposition	0.064	0.057	0.063

13.3.4 Courbes de réponse des modèles corrélatifs de répartition

Les courbes de réponse permettent d'observer la relation entre la présence des marmottes et les variables environnementales intégrées dans les modèles.

Pour les quatre approches, les courbes de réponse sont très similaires entre elles et correspondent à nos connaissances de l'espèce (Fig. 246, Fig. 247, Fig. 248 et Fig. 249). La probabilité de présence augmente avec l'altitude, avec une probabilité maximale pour les altitudes comprises entre 1500m et 2400m environ. Les zones forestières sont défavorables pour les marmottes avec une baisse importante au-delà de 75% de forêt sur 1 km². De même, les zones purement minérales ne sont pas favorables aux marmottes avec un effet linéaire négatif.

D'après les résultats des modèles, un apport pluvieux important en été est favorable aux marmottes, avec un maximum pour une médiane comprise entre 1,35 mm et 2,5 mm de pluie.

Une augmentation de la température moyenne maximale en hiver de même qu'une augmentation des écarts de température sur une journée sont défavorables pour les marmottes avec une baisse importante à partir d'une déviation-standard de 3°C.

Peu d'effets sont constatés pour les variables pelouses-landes, exposition et déviation-standard de la température moyenne en été. En revanche, la variable hauteur moyenne de neige montre que les hauteurs entre 100 cm et 140 cm sont les plus favorables aux marmottes pour le modèle Pyrénées sans correction. La réponse est semblable pour les modèles de l'approche « zone Nouvelle-Aquitaine » bien



que moins marquée. En revanche, pour le modèle « zone Pyrénées avec une correction », une faible hauteur de neige est prédite comme plus favorable par rapport aux autres modèles.

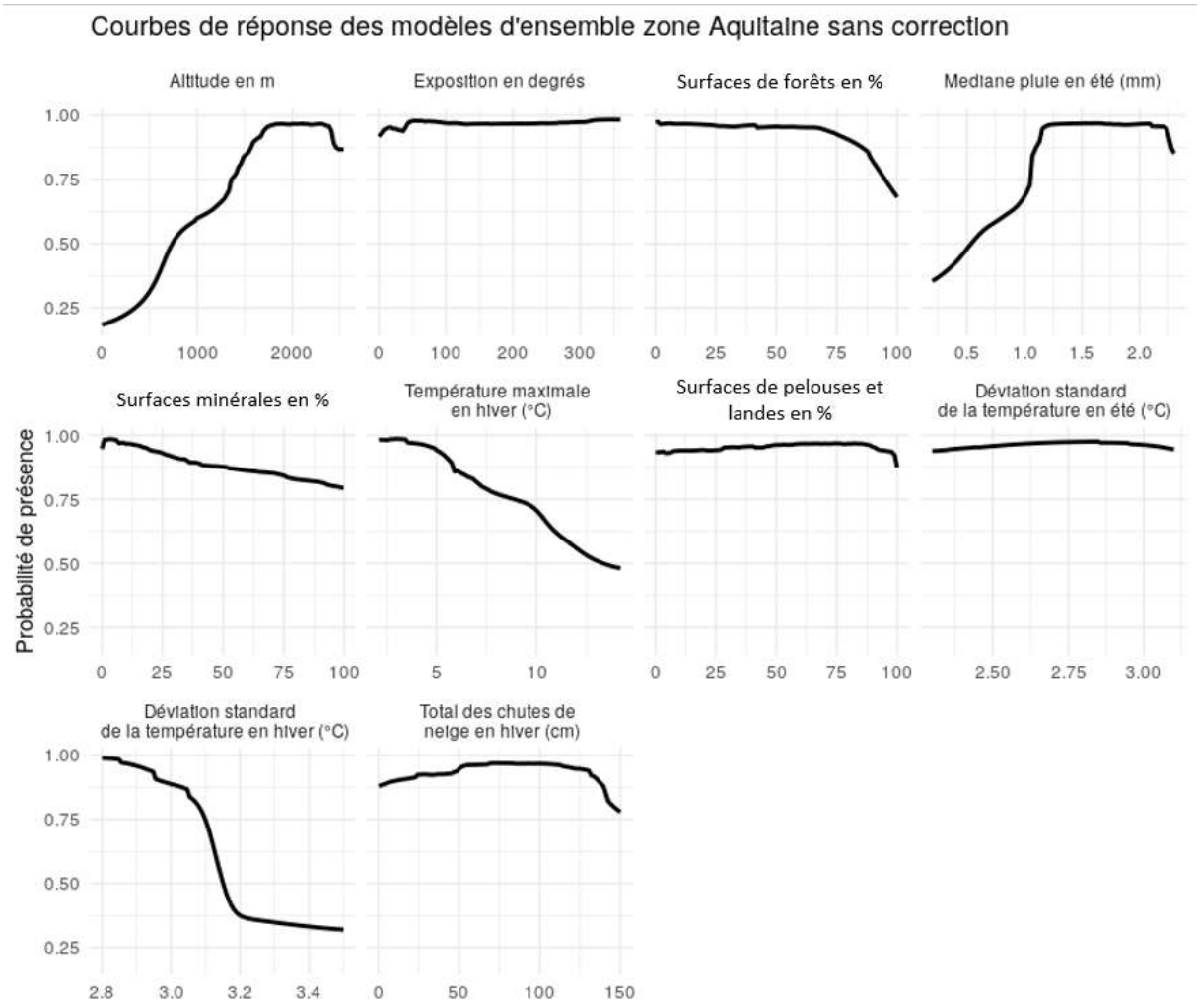


Fig. 246. Courbes de réponse du modèle d'ensemble de l'approche zone « Nouvelle-Aquitaine sans correction »

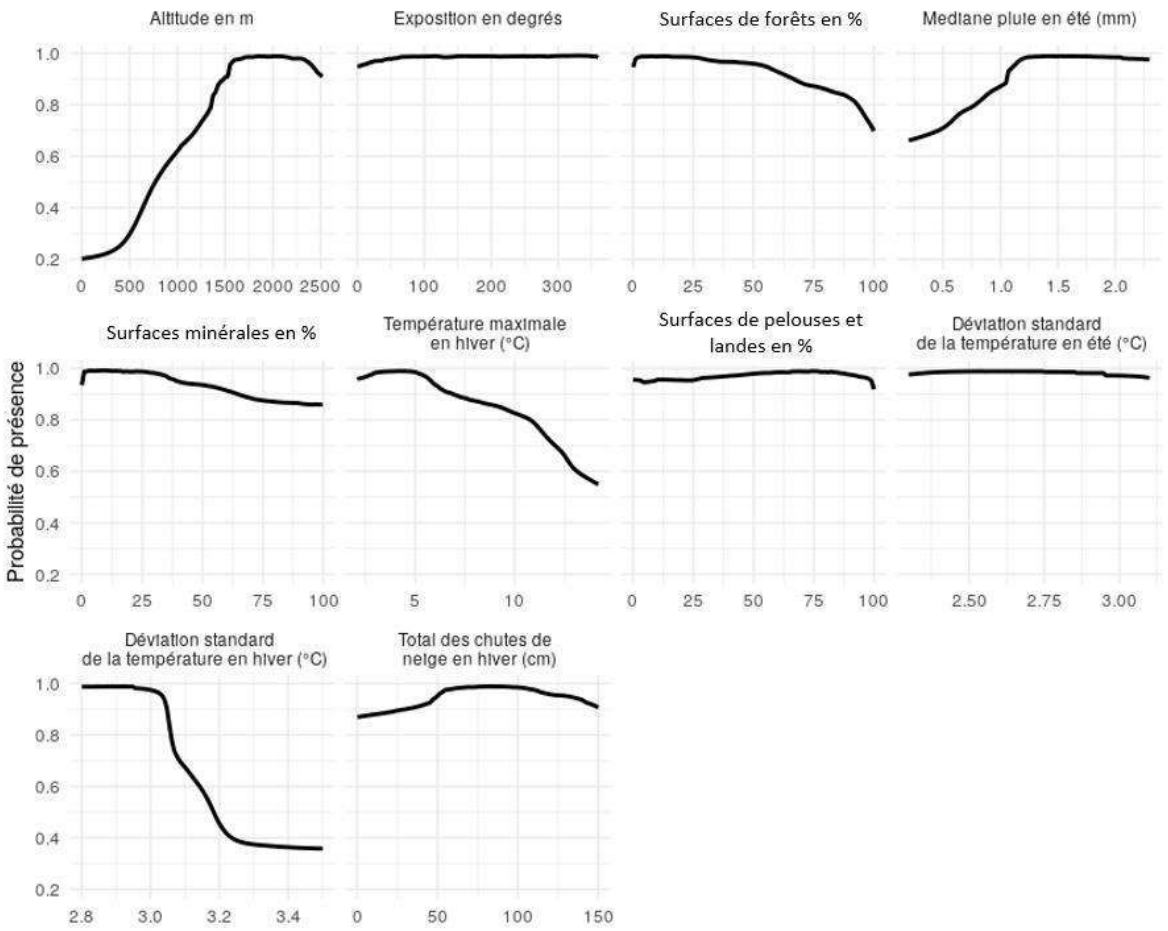


Fig. 247. Courbes de réponse du modèle d'ensemble de l'approche zone « Nouvelle-Aquitaine avec correction »



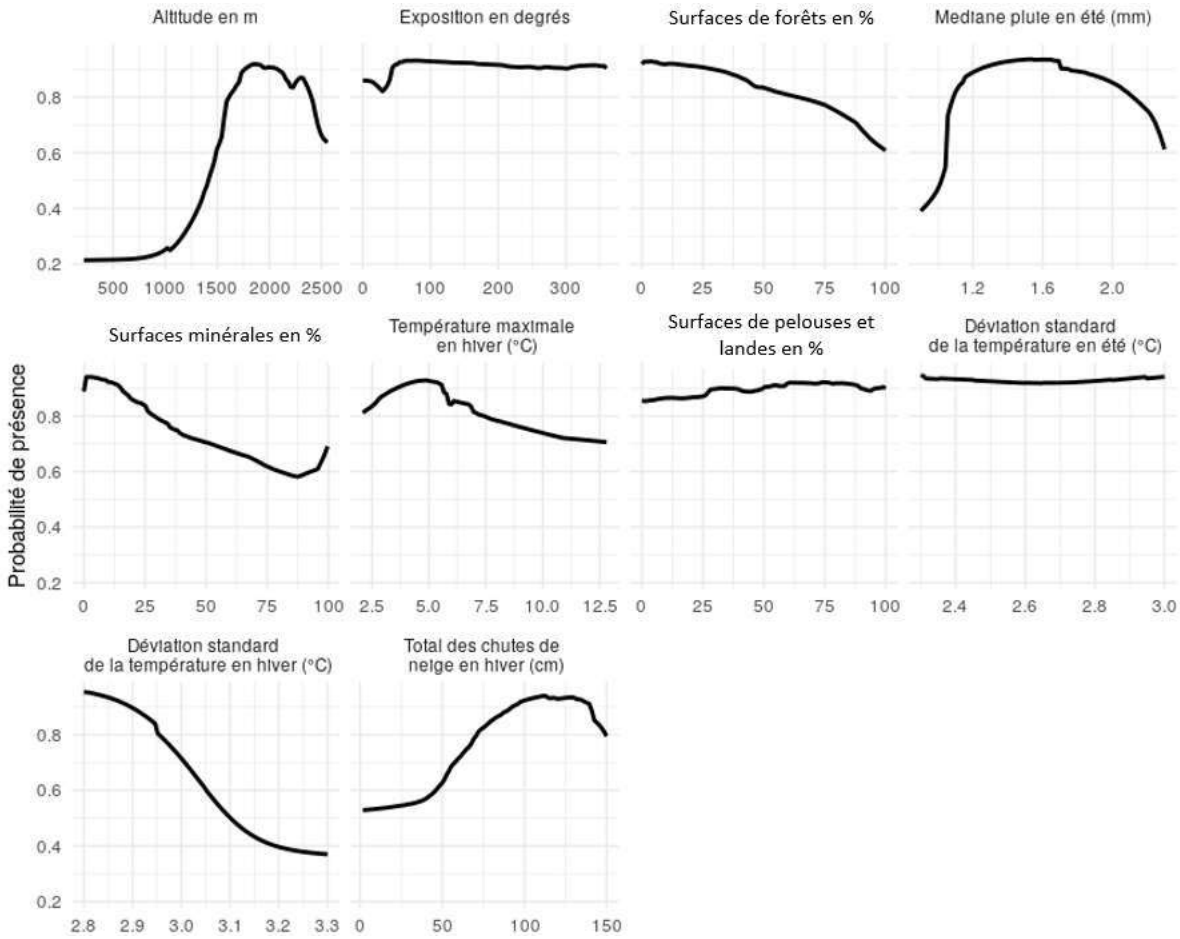


Fig. 248. Courbes de réponses du modèle d'ensemble de l'approche zone « Pyrénées sans correction »

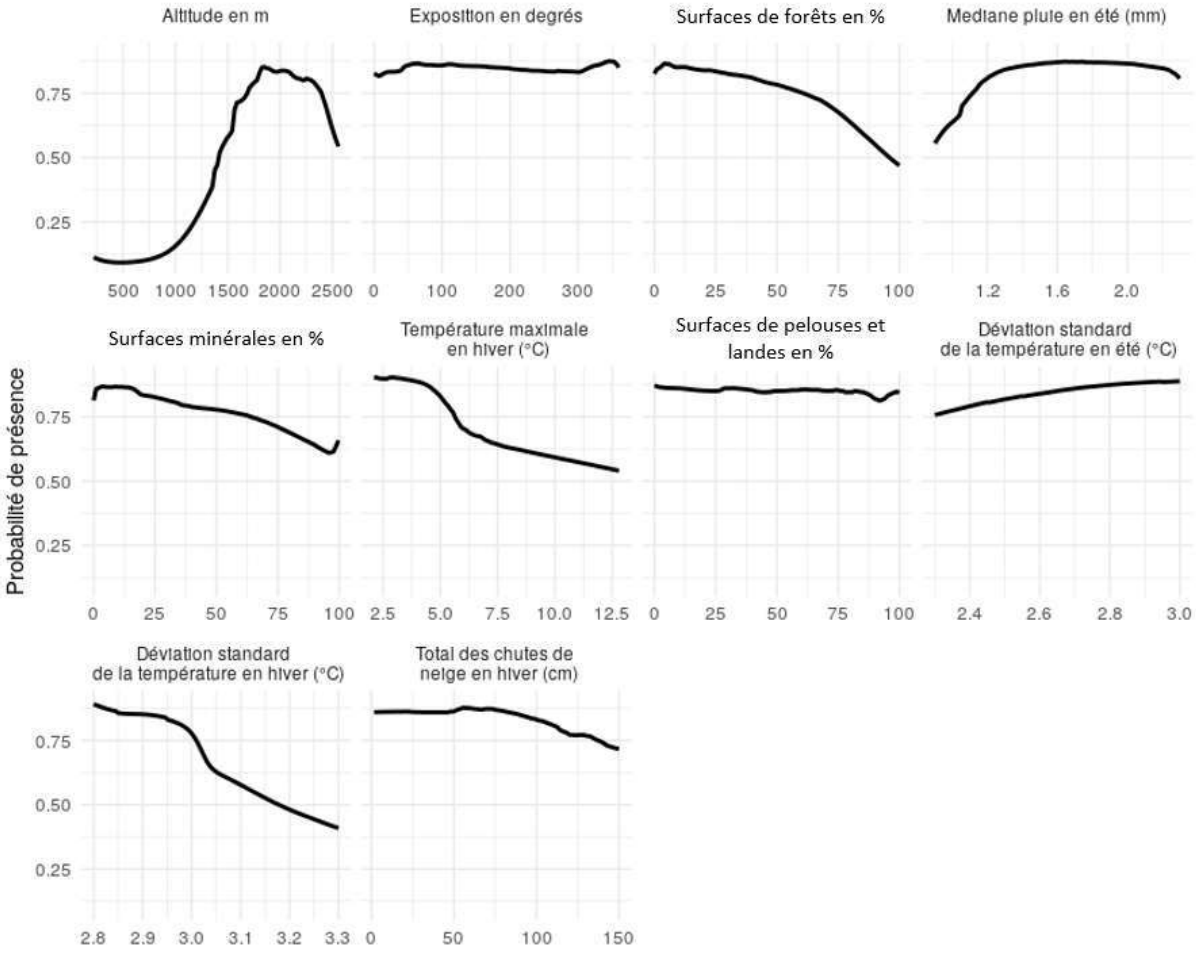


Fig. 249. Courbes de réponse du modèle d'ensemble pour l'approche zone « Pyrénées avec correction »

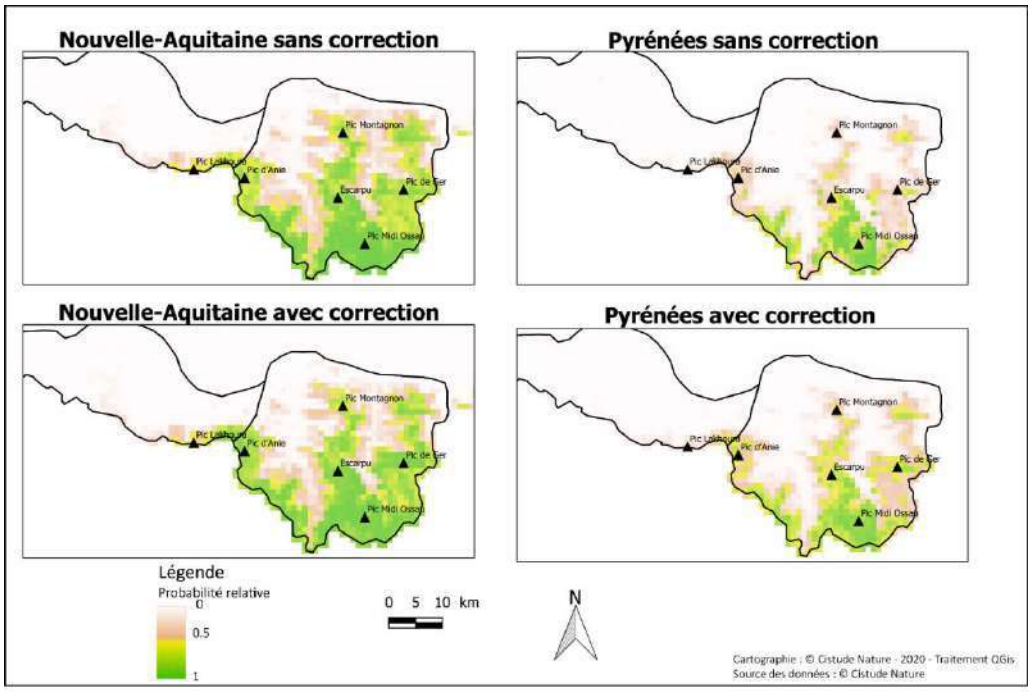
13.3.5 Cartes de répartition prédites

Les cartes de répartition montrent des effets variables suivant les scénarios et les horizons. De manière générale, les effets à court terme (H1 et H2) montrent des pertes et des gains d'habitat en particulier en bordure de la zone de présence des marmottes. En revanche, tous les modèles s'accordent sur une forte perte d'habitat pour l'horizon lointain H3, avec des effets plus forts pour le scénario RCP 8.5 (Annexe 34).

Des différences entre les prédictions des différentes approches existent et permettent, grâce à des cartes de consensus, d'observer les zones où les modèles s'accordent entre eux.

- **Cartes de probabilité**

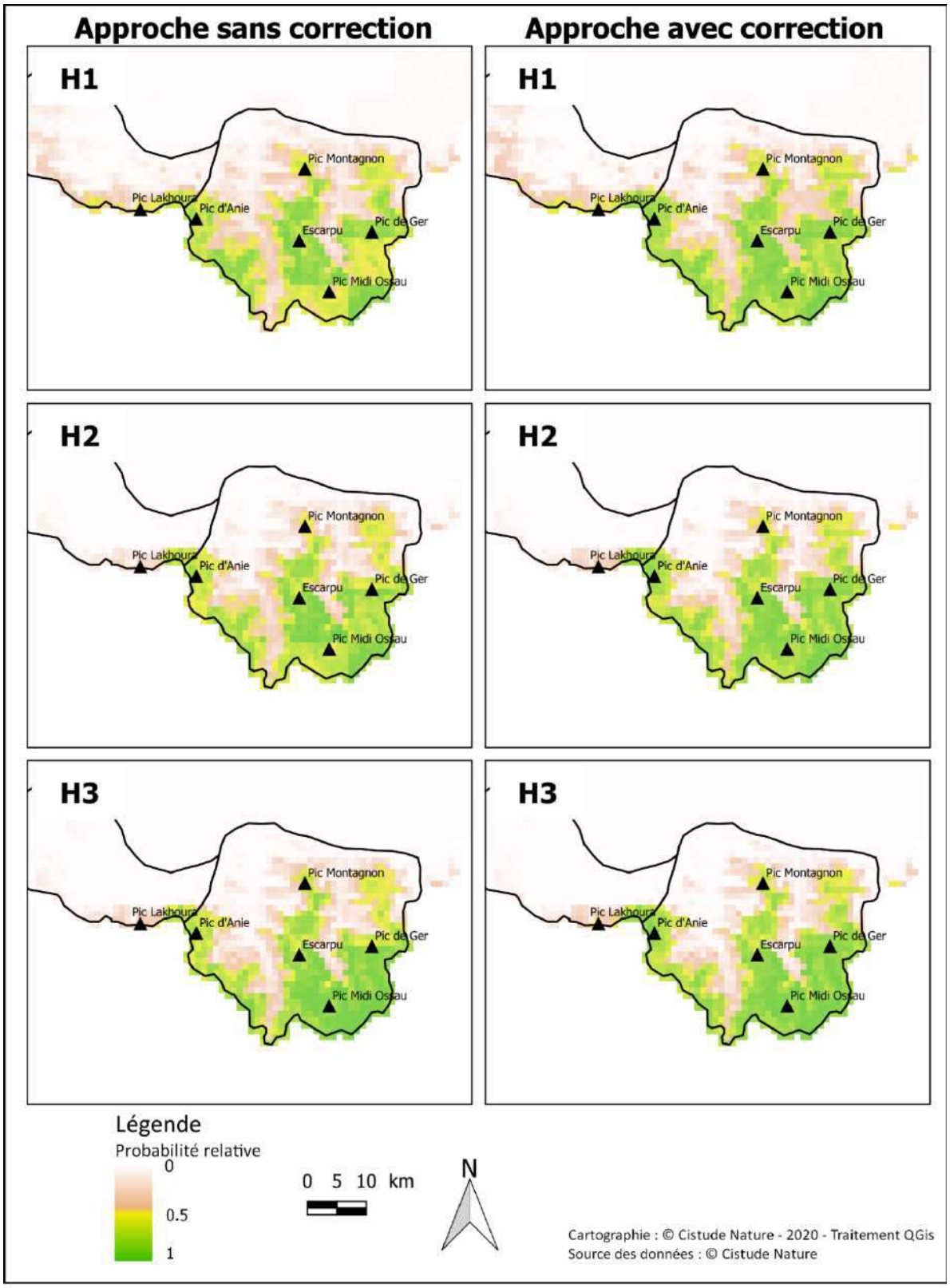
Les cartes de probabilité des quatre approches pour la période actuelle montrent une zone favorable plus étendue pour les modèles de la « zone Nouvelle-Aquitaine » (Fig. 250). Les meilleurs habitats sont localisés principalement du Pic d'Anie au massif de l'Escarpu, autour du Pic du midi d'Ossau et autour du Pic de Gers. On remarque que la zone la plus à l'est de la vallée d'Ossau semble moins favorable pour les marmottes que les autres zones de haute-altitude. La même répartition est observée pour les modèles « Pyrénées », en revanche la proportion de très bons habitats est plus faible. Ils sont principalement situés autour du Pic du midi d'Ossau et du massif de l'Escarpu. On retrouve deux zones moins favorables : autour du Pic d'Anie et au sud de la Vallée d'Ossau.



Cartes de probabilité relative pour le présent

Fig. 250. Cartes de probabilité des quatre approches pour le présent (Glad & Mallard, soumis b)

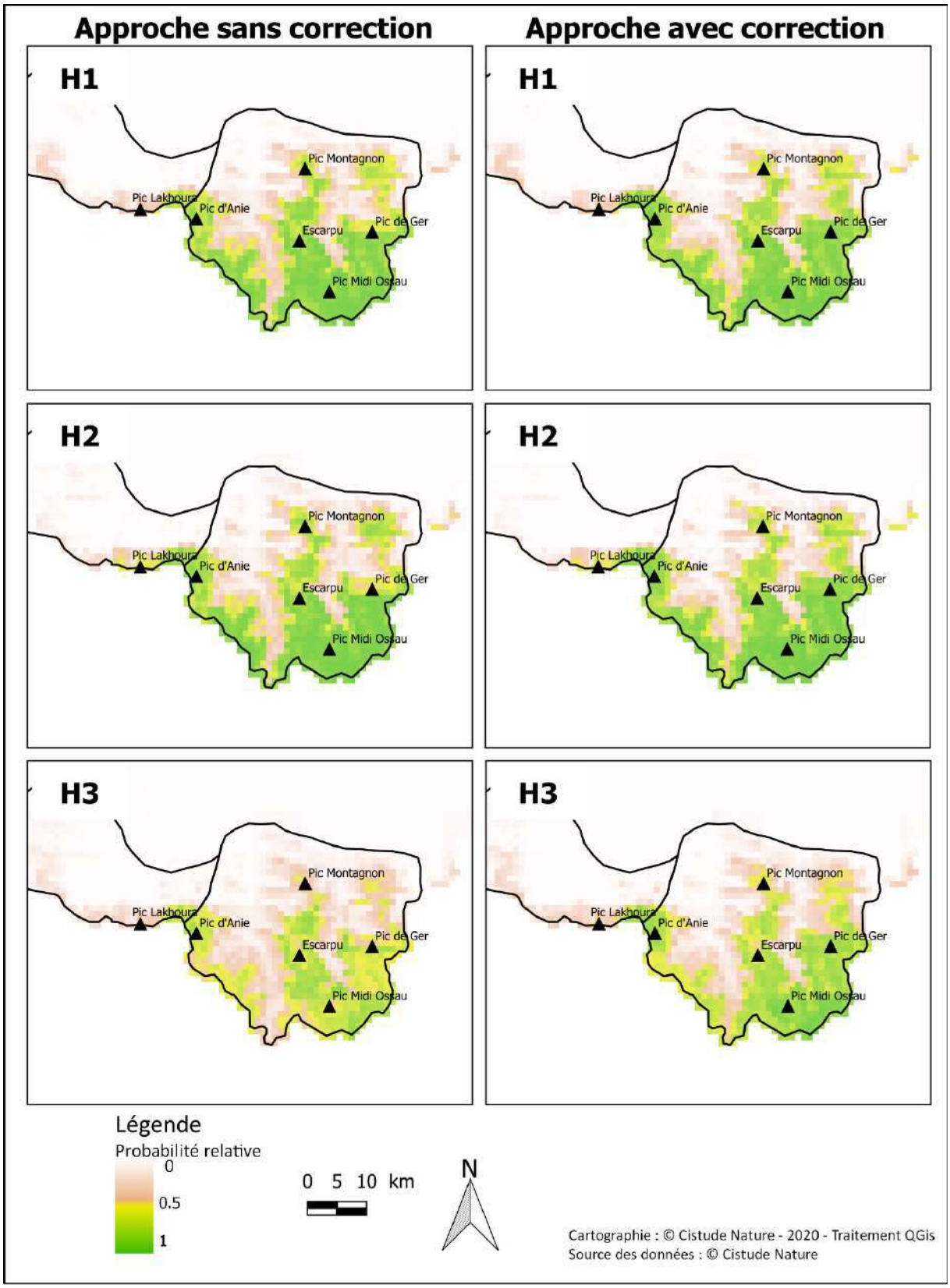
Les cartes de probabilité pour les différents scénarios futurs montrent des variations dans la qualité de l'habitat des marmottes (Fig. 251, Fig. 252 et Fig. 253). Pour l'horizon RCP2.6 des approches « Nouvelle–Aquitaine », on remarque une plus forte influence du climat pour les horizons H1 et H2, avec de larges patchs de 8 km² moins favorables que pour le présent. En revanche, pour les RCP 4.5 et 8.5, les changements les plus importants sont observés pour les horizons les plus lointains, avec une proportion d'habitats très favorables réduite à l'horizon H3 pour le modèle sans correction. Des effets de seuil sont observés en particulier pour les modèles sans correction. Suivant le scénario, on remarque aussi que certains habitats peuvent passer d'un statut favorable dans le futur moyen à un statut défavorable à l'horizon lointain.



Cartes de probabilité relative: zone Nouvelle-Aquitaine RCP 2.6

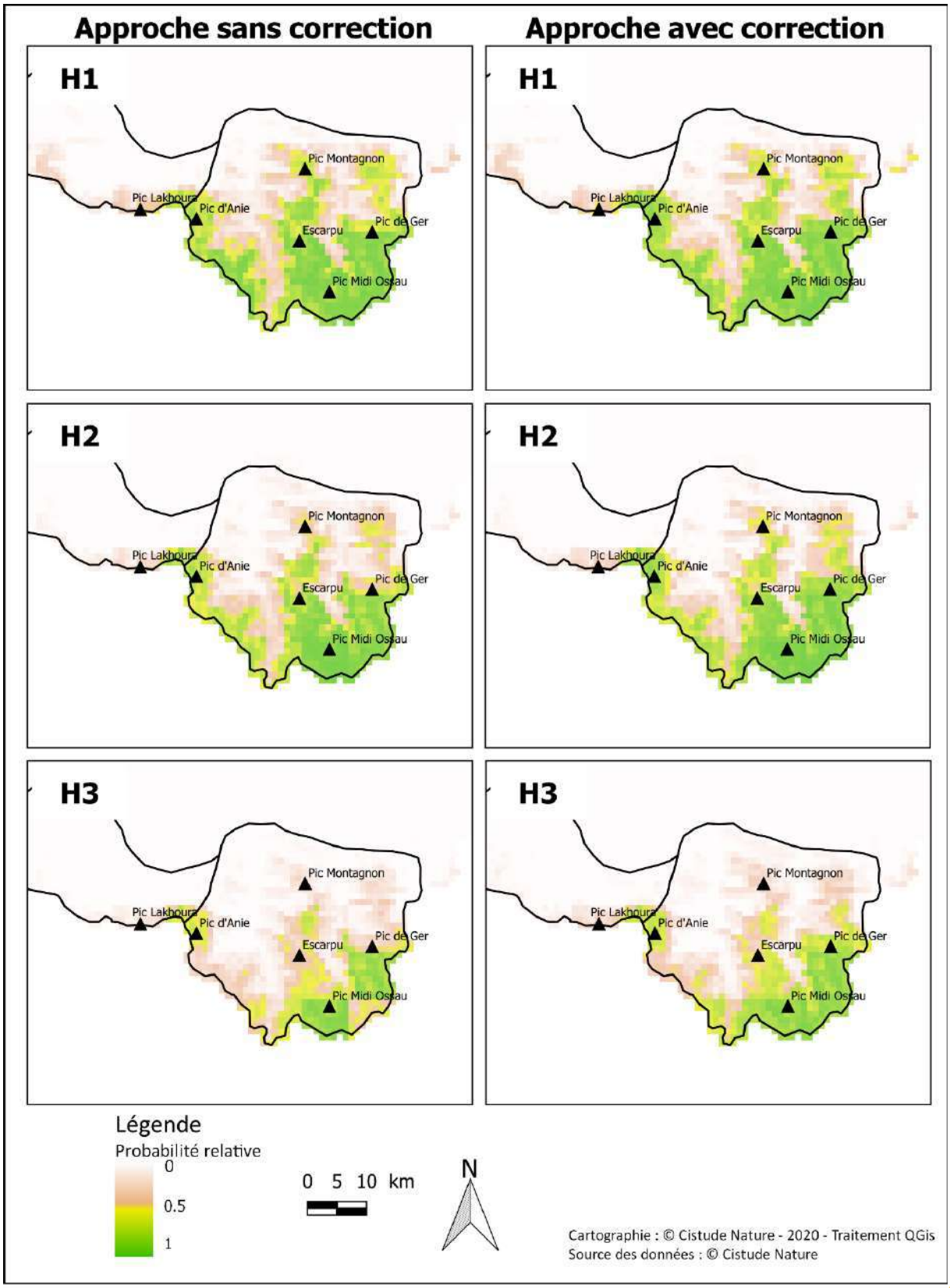
Fig. 251. Prédictions approche « Nouvelle-Aquitaine » RCP 2.6





Cartes de probabilité relative: zone Nouvelle-Aquitaine RCP 4.5

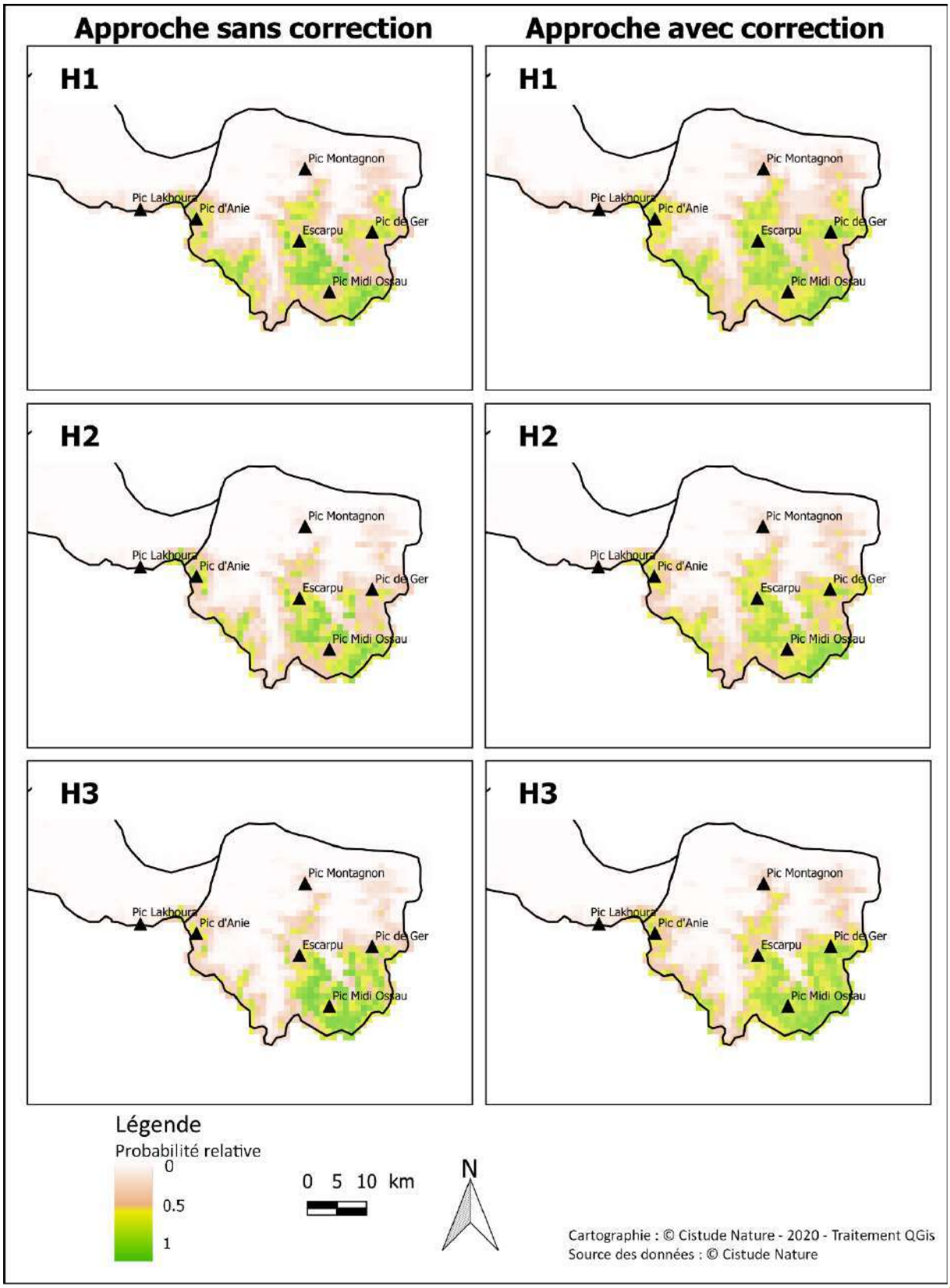
Fig. 252. Prédictions approche « Nouvelle-Aquitaine » RCP 4.5



Cartes de probabilité relative: zone Nouvelle-Aquitaine RCP 8.5

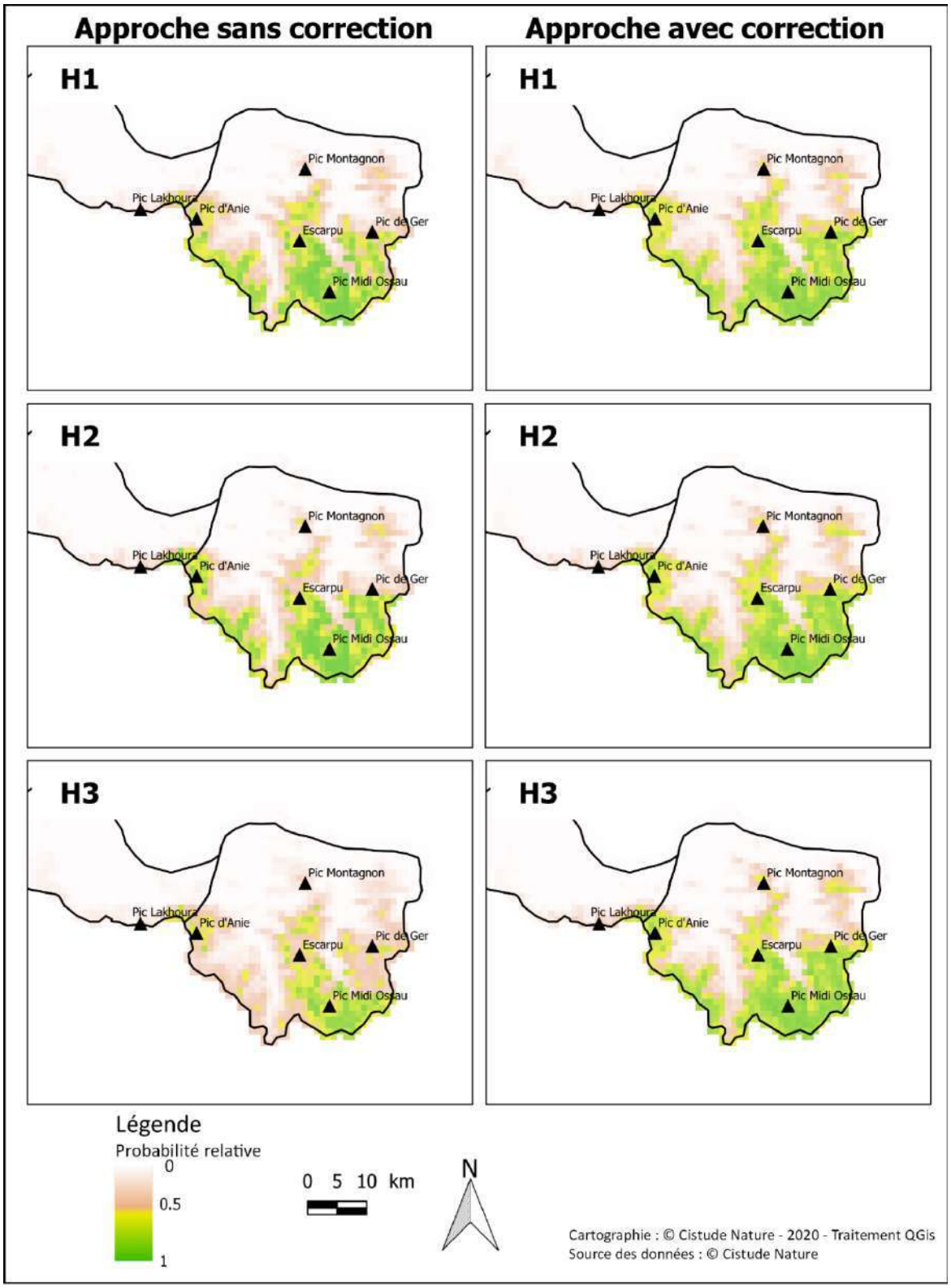
Fig. 253. Prédictions approche « Nouvelle-Aquitaine » RCP 8.5

Concernant l'approche zone Pyrénées, le même effet des variables climatiques sur les horizons H1 et H2 du scénario RCP 2.6 apparaît dans les cartes de prédiction (Fig. 254). Les effets sur l'horizon lointain montrent une diminution de la qualité de l'habitat en particulier à l'ouest de la zone d'étude. Pour les scénarios RCP 4.5 et 8.5, les modèles sans correction montrent des qualités d'habitat moins homogènes avec des patchs de très bonne qualité bien définis (Fig. 255, Fig. 256). Dans les deux cas, des pertes importantes en qualité d'habitat sont observées pour les horizons les plus lointains.



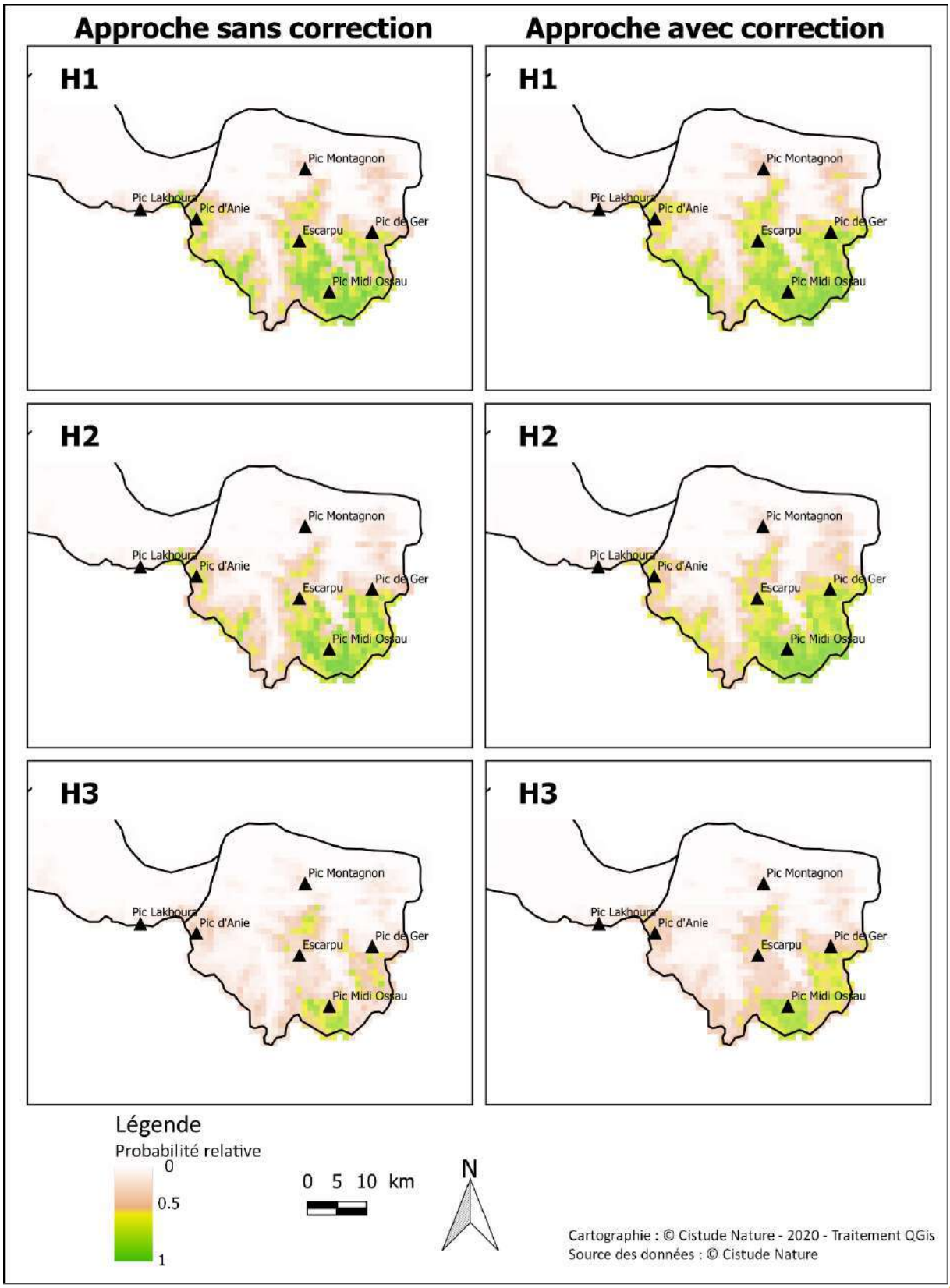
Cartes de probabilité relative: zone Pyrénées RCP 2.6

Fig. 254. Prédictions approche « Pyrénées » RCP 2.6



Cartes de probabilité relative: zone Pyrénées RCP 4.5

Fig. 255. Prédictions approche « Pyrénées » RCP 4.5



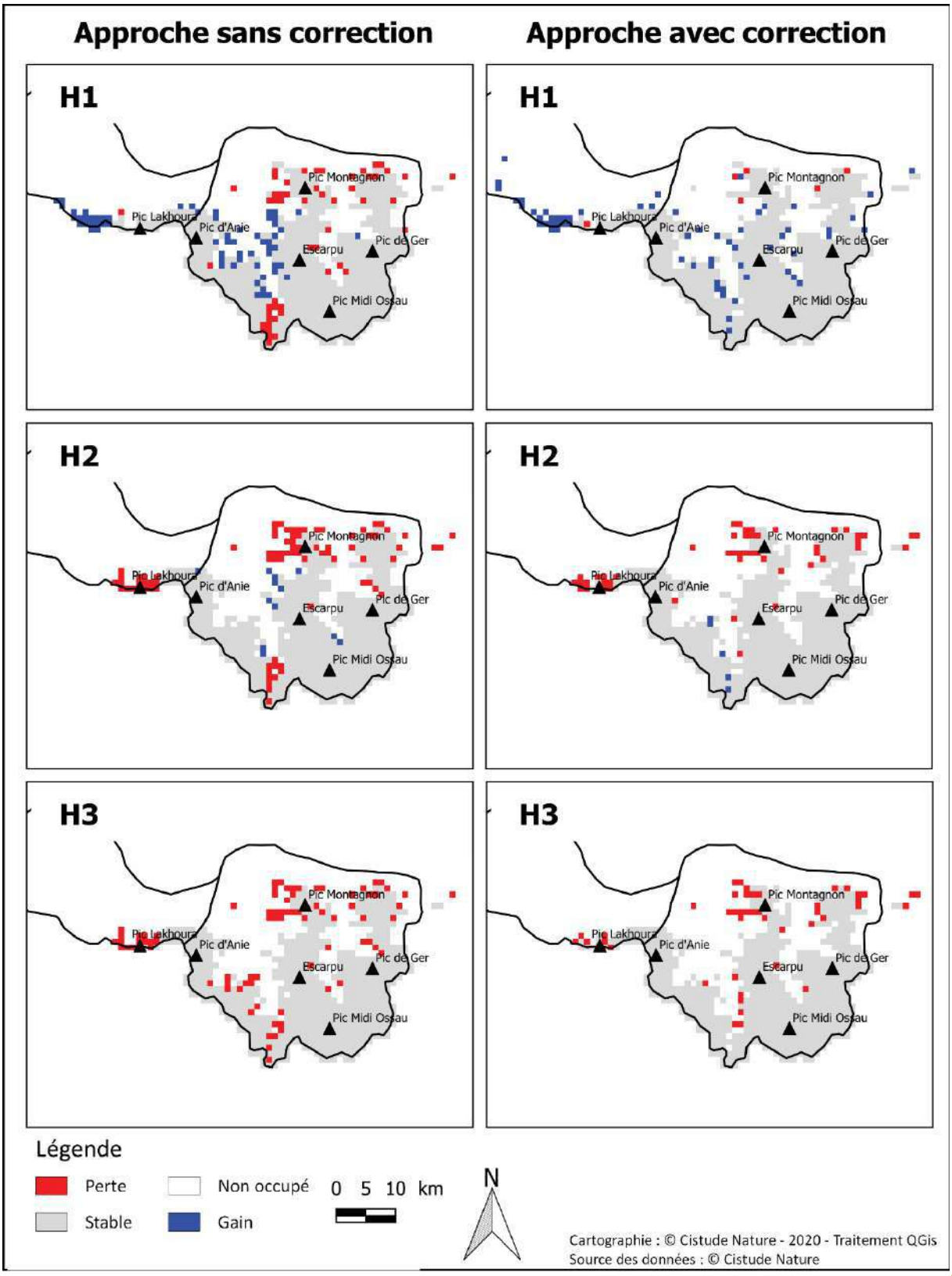
Cartes de probabilité relative: zone Pyrénées RCP 8.5

Fig. 256. Prédictions approche « Pyrénées » RCP 8.5



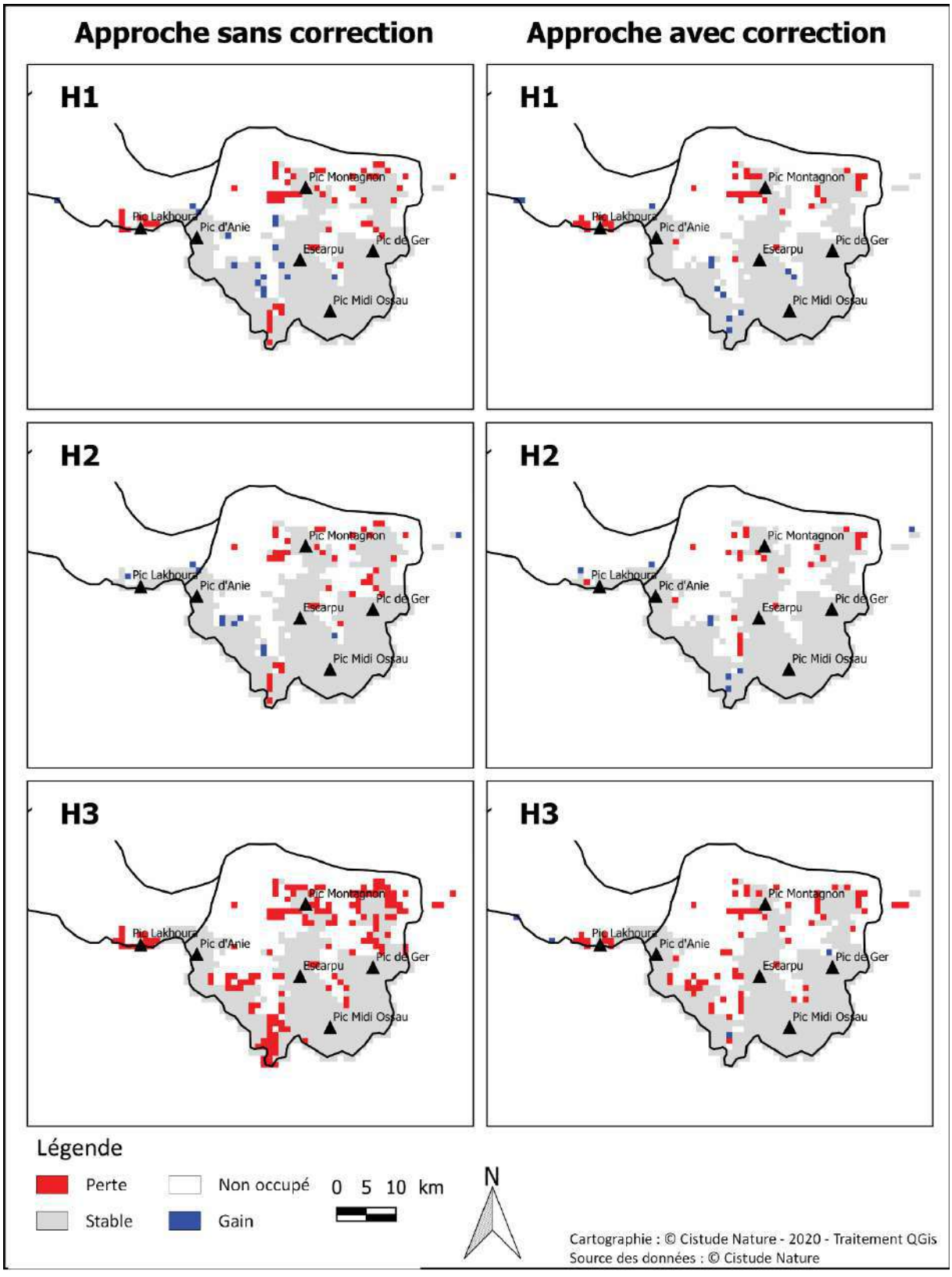
- Gains et pertes

Pour l'approche de la zone « Nouvelle-Aquitaine », les gains et les pertes prédits pour le scénario RCP 2.6 sont dispersés en petits patchs en bordure de la répartition actuelle prédite de la marmotte. Ainsi selon ce scénario, les potentielles pertes ne concerneraient que certaines populations locales, notamment le plateau d'Ourdinse, au nord du pic Hèche Lestrez, et les zones de plus basses altitudes autour du Pic Lakhoura (Fig. 257). On remarque les mêmes tendances pour le scénario RCP 4.5 à l'exception de l'horizon H3 de l'approche sans correction qui montre des patchs de perte plus étendus, incluant en plus les zones de basse altitude de la vallée d'Aspe et de l'est de la réserve naturelle de la vallée d'Ossau (Fig. 258). Les gains observés sont localisés pour la part la plus importante au sud de la Haute Soule (H1). Ces zones sont perdues dans les horizons plus lointains, laissant quelques zones ponctuelles dispersées prédites comme un gain dans le futur. Enfin pour le scénario RCP 8.5, si les observations pour les horizons H1 et H2 montrent des pertes limitées, on remarque à l'horizon H3 la potentielle disparition de larges patchs d'habitat incluant une zone étendue du sud du Pic d'Anie au Pic de Gabedaille (Fig. 259).



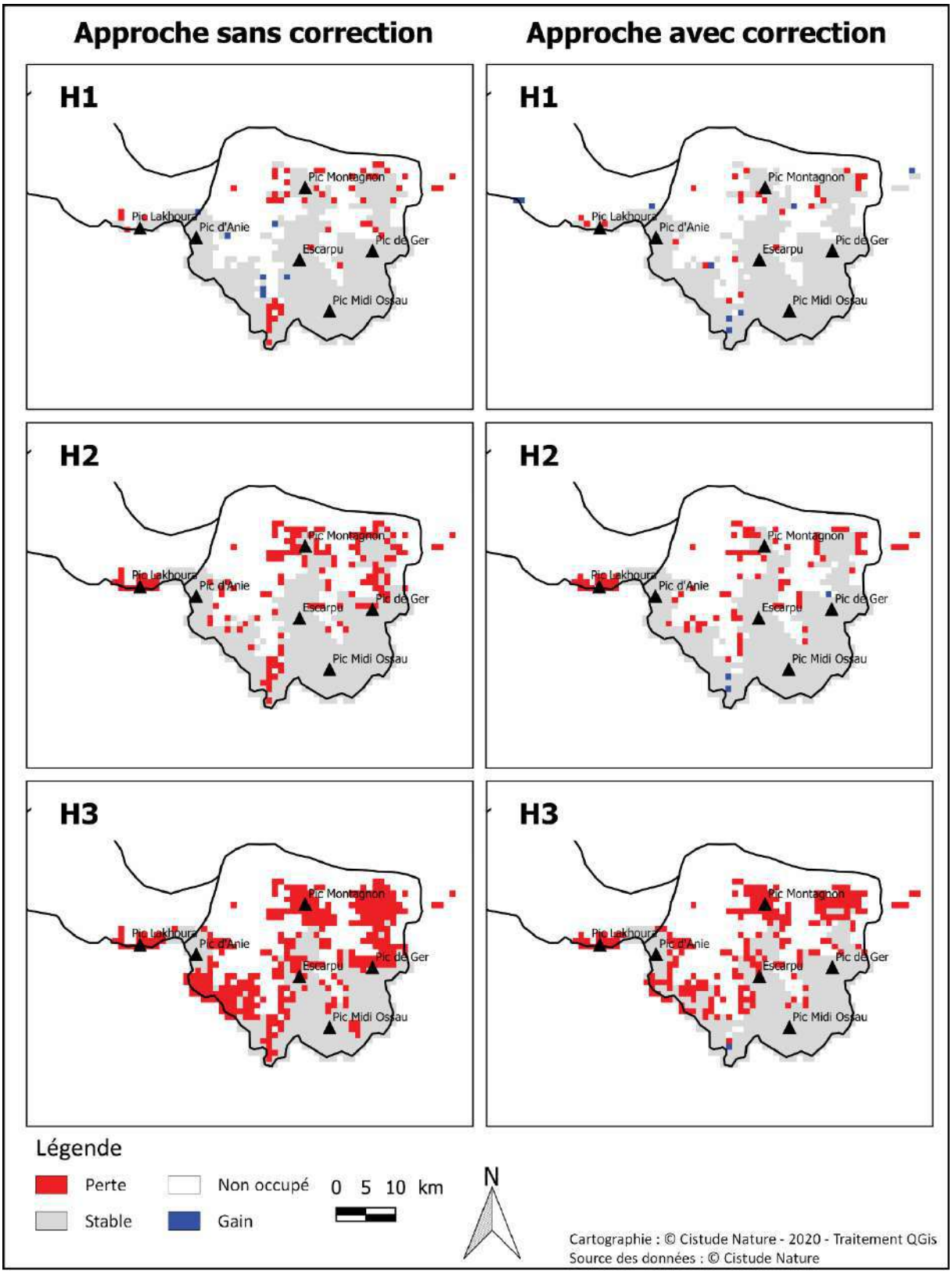
Gains et pertes d'habitats par rapport aux prédictions pour le présent de la marmotte des Alpes : zone Nouvelle-Aquitaine RCP 2.6

Fig. 257. Prédictions approche « Nouvelle-Aquitaine » RCP 2.6



Gains et pertes d'habitats par rapport aux prédictions pour le présent de la marmotte des Alpes : zone Nouvelle-Aquitaine RCP 4.5

Fig. 258. Prédictions approche « Nouvelle-Aquitaine » RCP 4.5



Gains et pertes d'habitats par rapport aux prédictions pour le présent de la marmotte des Alpes : zone Nouvelle-Aquitaine RCP 8.5

Fig. 259. Prédictions approche « Nouvelle-Aquitaine » RCP 8.5



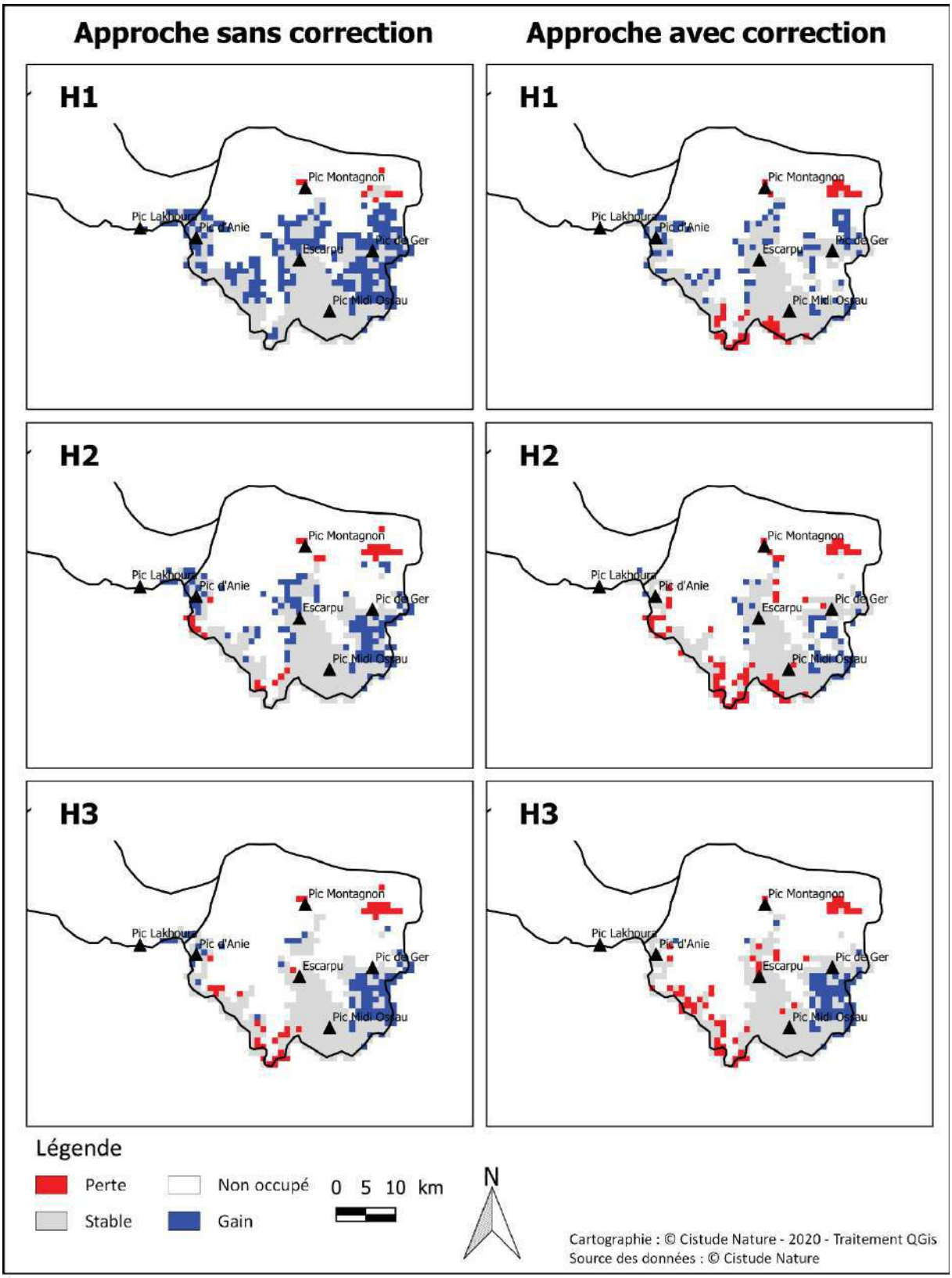
La proportion des gains et des pertes par rapport à l'aire de répartition actuelle prédite a été estimée. Les gains et les pertes se compensent uniquement pour l'horizon H1 du scénario RCP 2.6 pour l'approche sans correction (Tab. LXXI). Dans les autres cas, les pertes d'habitat sont plus importantes dans le futur avec une perte de 49,9% pour le scénario RCP 8.5 à l'horizon le plus lointain.

Pour l'approche avec correction, un gain plus important est prédit pour l'horizon H1 du scénario RCP 2.6. Dans les autres cas, une perte d'habitat de plus en plus importante est observée avec le temps et pour les horizons RCP 4.5 et RCP 8.5. Les pertes d'habitat prédites sont cependant moins importantes qu'avec la précédente approche. Ces pertes et ces gains restent localisés dans les mêmes massifs de manière générale, que le modèle sans correction.

Tab. LXXI. Gains et pertes estimées pour chaque scénario-horizon des modèles approche « zone nouvelle-Aquitaine » (un pourcentage de changement négatif indique une perte)

		RCP 2.6			RCP 4.5			RCP 8.5		
Approche	**Indice**	**H1**	**H2**	**H3**	**H1**	**H2**	**H3**	**H1**	**H2**	**H3**
Zone Aquitaine sans correction	Pourcentage perte	7.946	12.144	11.994	8.996	6.147	22.789	7.946	22.339	49.925
	Pourcentage gain	9.445	1.799	0.000	2.399	1.649	0.000	1.049	0.000	0.000
	Pourcentage de changement	1.499	-10.345	-11.994	-6.597	-4.498	-22.789	-6.897	-22.339	-49.925
Zone Aquitaine avec correction	Pourcentage perte	0.933	7.621	6.998	5.910	4.044	11.664	4.044	14.308	34.370
	Pourcentage gain	9.642	0.778	0.000	1.866	1.244	0.622	1.400	0.467	0.156
	Pourcentage de changement	8.709	-6.843	-6.998	-4.044	-2.799	-11.042	-2.644	-13.841	-34.215

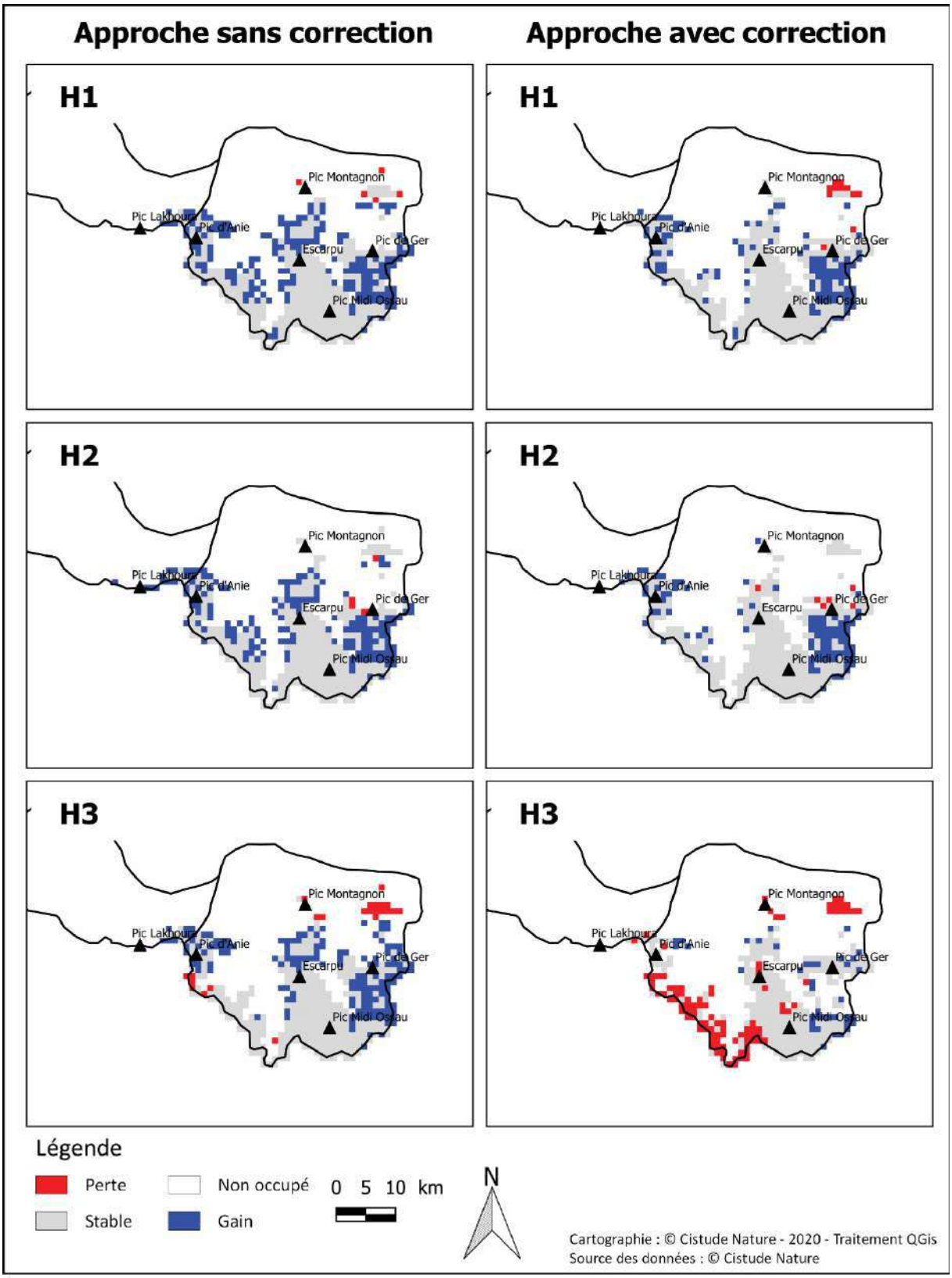
Contrairement aux modèles de l'approche zone « Nouvelle-Aquitaine », les surfaces prédites comme des gains d'habitat par les modèles de la zone « Pyrénées » représentent de plus larges patchs. La zone de gain de surface continue la plus importante, prédite par les deux approches, se situe dans et autour de la vallée d'Ossau et constitue la majeure partie des gains prédits pour tous les modèles « Pyrénées » (Fig. 260, Fig. 261 et Fig. 262). Ce résultat est étonnant car la région est prédite favorable par les modèles zone « Nouvelle-Aquitaine » (bien que de plus mauvaise qualité – voir cartes de probabilités) et dans le futur pour tous les modèles. Peu de pertes sont prédites pour les scénarios RCP 2.6 et 4.5, seuls quelques pixels éparpillés dans la zone d'étude sont prédits comme perte d'habitat. On y retrouve les zones de plus basse altitude de la vallée d'Aspe, au nord de la réserve naturelle de la vallée d'Ossau et entre le pic d'Anie et le Pic de Gabedaille. On remarque aussi que certaines zones, telles que les zones de plus basses altitudes autour du Pic Lakhoura, sont prédites comme non favorables au présent comme dans le futur, contrairement aux modèles « Nouvelle-Aquitaine ». À l'horizon H3 du scénario RCP 4.5 du modèle avec correction la totalité de la zone entre le pic d'Anie et le Pic de Gabedaille est prédite comme n'étant plus favorable aux marmottes. Ces pertes s'étendent à l'horizon H3 du scénario RCP 8.5 au pic d'Anie, au massif du Montagnon, au massif de l'Escarpu, le sud de la vallée d'Ossau ainsi qu'à la vallée d'Arrious.



Gains et pertes d'habitats par rapport aux prédictions pour le présent de la marmotte des Alpes : zone Pyrénées RCP 2.6

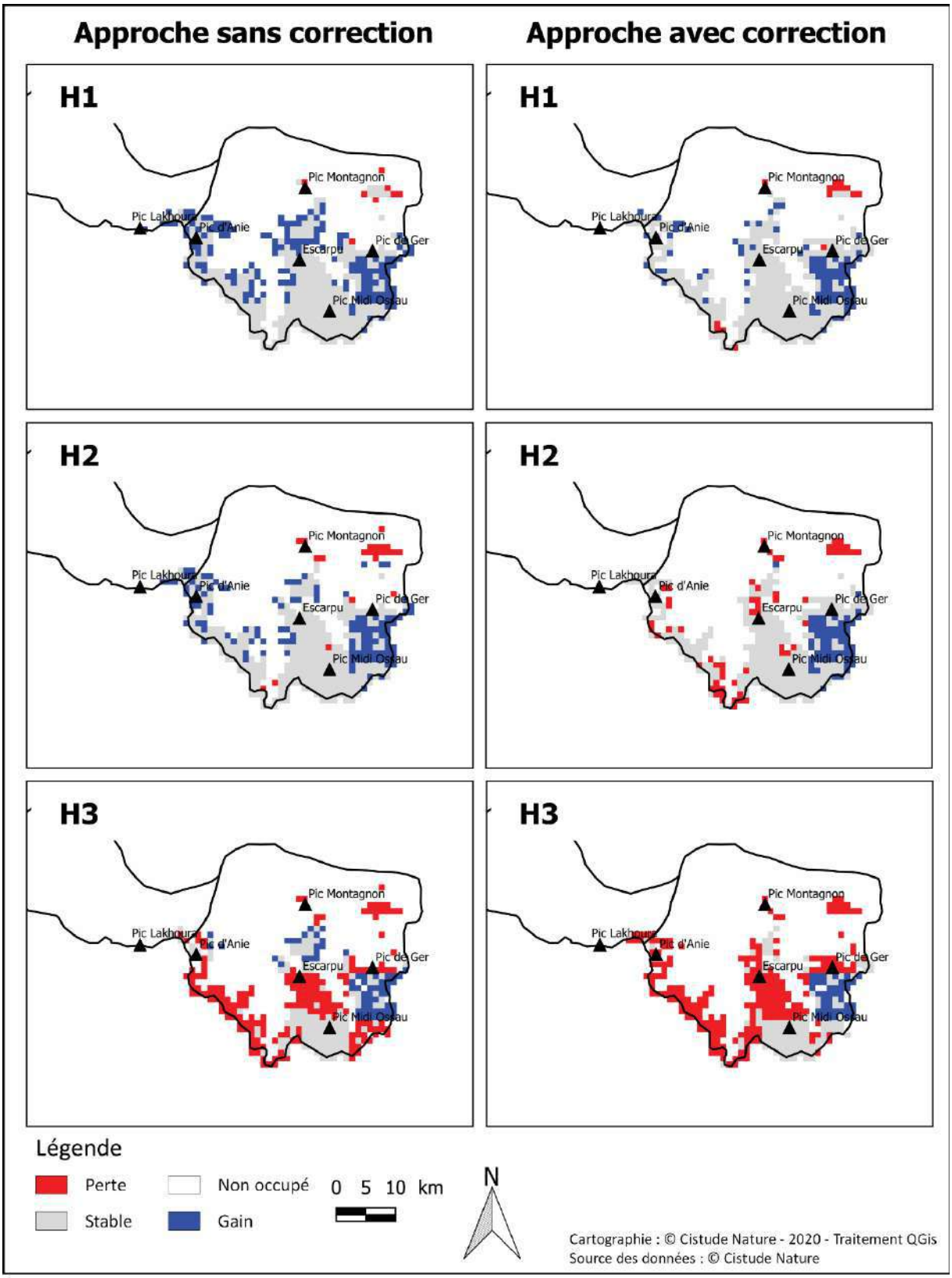
Fig. 260. Prédictions approche « Pyrénées » RCP 2.6





Gains et pertes d'habitats par rapport aux prédictions pour le présent de la marmotte des Alpes : zone Pyrénées RCP 4.5

Fig. 261. Prédictions approche « Pyrénées » RCP 4.5



Gains et pertes d'habitats par rapport aux prédictions pour le présent de la marmotte des Alpes : zone Pyrénées RCP 8.5

Fig. 262. Prédictions approche « Pyrénées » RCP 8.5



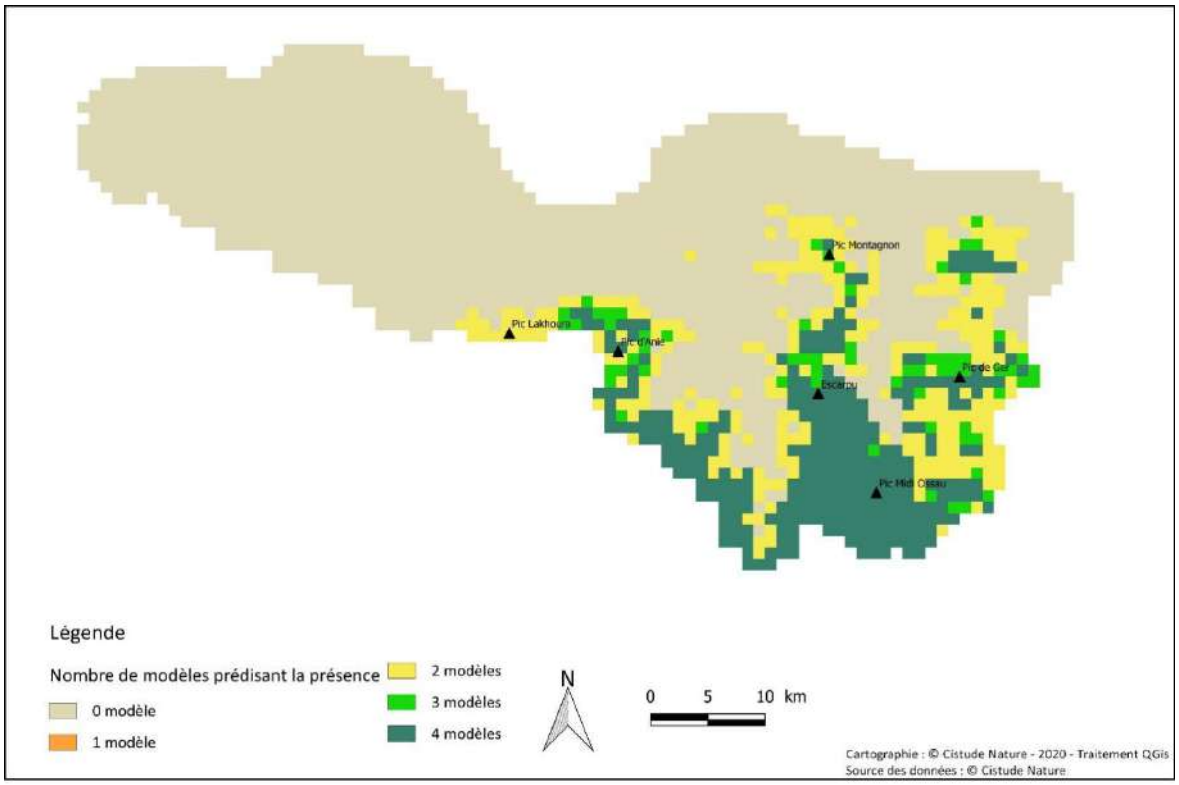
L'estimation des gains et pertes pour l'approche zone « Pyrénées » sans correction montre des résultats différents de l'approche précédente, car elle prédit des gains d'habitat pour tous les scénarios–horizons sauf RCP 8.5 H3 (Tab. LXXII). Les gains vont jusqu'à une proportion de 56,3 % pour le RCP 4.5 H1. Cela est à mettre en lien avec le passage du sud de la Vallée d'Ossau de non favorable aujourd'hui à favorable dans le futur. Les résultats de modèles corrigés sont plus nuancés, avec des gains d'habitat à court terme (H1) pour tous les scénarios. Des pertes pour les horizons H2 et H3 sont prédites avec un maximum pour le scénario RCP 8.5 horizon H3 (54%).

Tab. LXXII. Gains et pertes estimées pour chaque scénario-horizon des modèles approche zone « Pyrénées » (un pourcentage de changement négatif indique une perte)

		RCP 2.6			RCP 4.5			RCP 8.5		
Approche	**Indice**	**H1**	**H2**	**H3**	**H1**	**H2**	**H3**	**H1**	**H2**	**H3**
Zone Pyrénées sans correction	Pourcentage perte	2.830	9.434	12.264	1.572	1.572	7.233	2.516	6.918	59.119
	Pourcentage gain	71.698	35.535	24.528	57.862	52.201	47.484	50.629	38.050	19.811
	Pourcentage de changement	68.868	26.101	12.264	56.289	50.629	40.252	48.113	31.132	-39.308
Zone Pyrénées avec correction	Pourcentage perte	12.312	21.622	17.117	3.303	1.802	29.730	4.805	18.318	67.267
	Pourcentage gain	27.027	12.913	18.318	32.432	28.228	11.712	26.426	18.318	12.613
	Pourcentage de changement	14.715	-8.709	1.201	29.129	26.426	-18.018	21.622	0.000	-54.655

- **Consensus entre les différentes approches**

Pour les prédictions sur le présent, certaines régions telles que la haute vallée d'Ossau, les zones de bordure de la réserve naturelle de la vallée d'Ossau, le massif du Montagnon, ainsi que toute la zone du Octogorrigagna au Pic Lakhoura, sont prédites par la moitié des modèles seulement comme des zones de présence (Fig. 263). Les modèles de l'approche de la zone « Pyrénées » semblent prédire une zone d'occupation potentielle actuelle plus restreinte que les modèles corrélés sur la zone « Nouvelle–Aquitaine ». Les modèles s'accordent en revanche tous sur une bonne qualité d'habitat pour les marmottes sur toute la zone du Parc National des Pyrénées, ainsi que dans le massif de l'Escarpu jusqu'au massif du Montagnon. La réserve naturelle de la vallée d'Ossau et les pentes du Pic de Gers bien qu'isolées sont aussi prédites par tous les modèles comme étant favorables. Les zones de plus basses altitudes du massif pyrénéen sont prédites par tous les modèles comme non favorables pour la marmotte des Alpes.

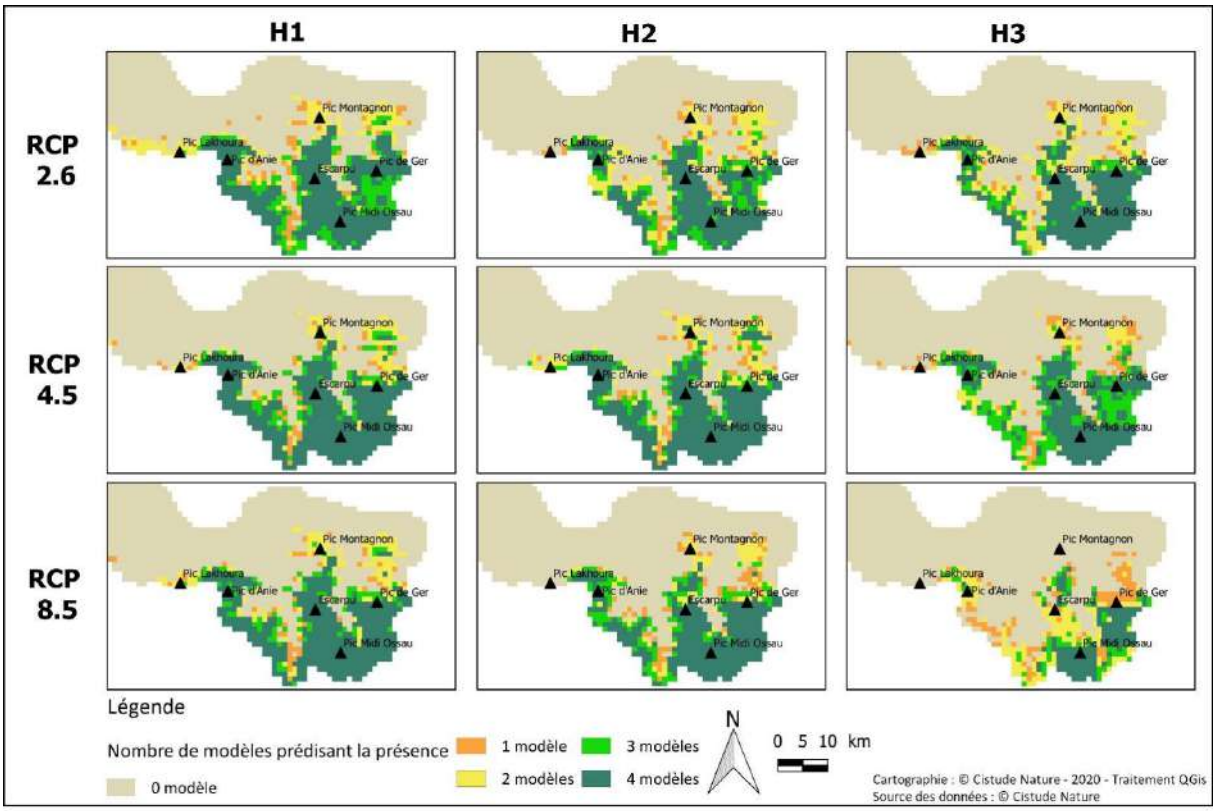


Consensus de la présence de la marmotte des Alpes entre les quatres approches pour le présent

Fig. 263. Consensus entre les quatre approches testées pour le présent (GLAD & MALLARD, soumis b)

Concernant les prédictions pour les différents horizons et scénarios futurs, les prédictions les plus incertaines sont trouvées pour l'horizon H1 ainsi que H3 pour le scénario RCP 8.5 (Fig. 264). Les différentes approches s'accordent toutes sur une restriction plus importante pour le scénario H3 ainsi que sur les zones qui seraient concernées. Pour le scénario RCP 4.5, les impacts observés sont très proches de ceux observés avec le scénario RCP 2.6 pour l'horizon H2 mais montrent une restriction de zones favorables plus importante pour l'horizon lointain.





Consensus de la présence de la marmotte des Alpes entre les quatres approches pour chaque horizon et scénario climatique RCP

Fig. 264. Consensus entre les quatre approches testées pour le futur (GLAD & MALLARD, soumis b)

Les gains et les pertes calculés à partir des cartes de présence/absence consensus montrent pour le scénario RCP 2.6 un impact faible à l'horizon H1 avec un gain de 3,6% (Tab. LXXIII). Une stabilisation sur le long terme avec 10,5 et 10,9% de pertes pour les horizons H2 et H3 est observée. Pour le scénario RCP 4.5, les gains et les pertes sont stables pour les horizons H1 et H2 avec bilan de 6,2% à 5,1 % de perte d'habitat. L'horizon H3 montre quant à lui une perte plus importante avec 19,2%. Pour le scénario RCP 8.5, les pertes d'habitat sont croissantes au cours du temps allant de 6,1% (H1) à 46,7% (H3).

Tab. LXXIII. Pertes et gains d'habitat calculés pour les cartes consensus des quatre approches utilisées.

	RCP 2.6			RCP 4.5			RCP 8.5		
Indice	**H1**	**H2**	**H3**	**H1**	**H2**	**H3**	**H1**	**H2**	**H3**
Pourcentage perte	4.232	11.129	10.972	7.994	6.426	19.436	6.897	20.376	46.708
Pourcentage gain	7.837	0.627	0.000	1.724	1.254	0.157	0.784	0.000	0.000
Pourcentage de changement	3.605	-10.502	-10.972	-6.270	-5.172	-19.279	-6.113	-20.376	-46.708

13.3.6 Prospections 2021

Des prospections ont été menées en 2021 afin d'avoir de nouvelles données sur la présence ou l'absence de marmottes dans des zones où les connaissances sur la présence de l'espèce sont pauvres. Les observations opportunistes de marmottes ont aussi été prises en compte. De nombreuses zones ont été prospectées en 2021 notamment autour du Pic d'Anie à l'est et du pic Montagnon au nord de la zone d'étude. Sur les 8 observations de marmottes, 4 observations ont été faites dans les mailles où la présence de marmotte n'avait pas été répertoriée. Pour 7 mailles qui avaient été ciblées en priorité car des divergences entre les modèles y avait été constatées la présence de marmotte n'a pas été

constatée. En particulier aucune marmotte n'a été observée dans la zone du Pic Montagnon en 2021 (Fig. 265).

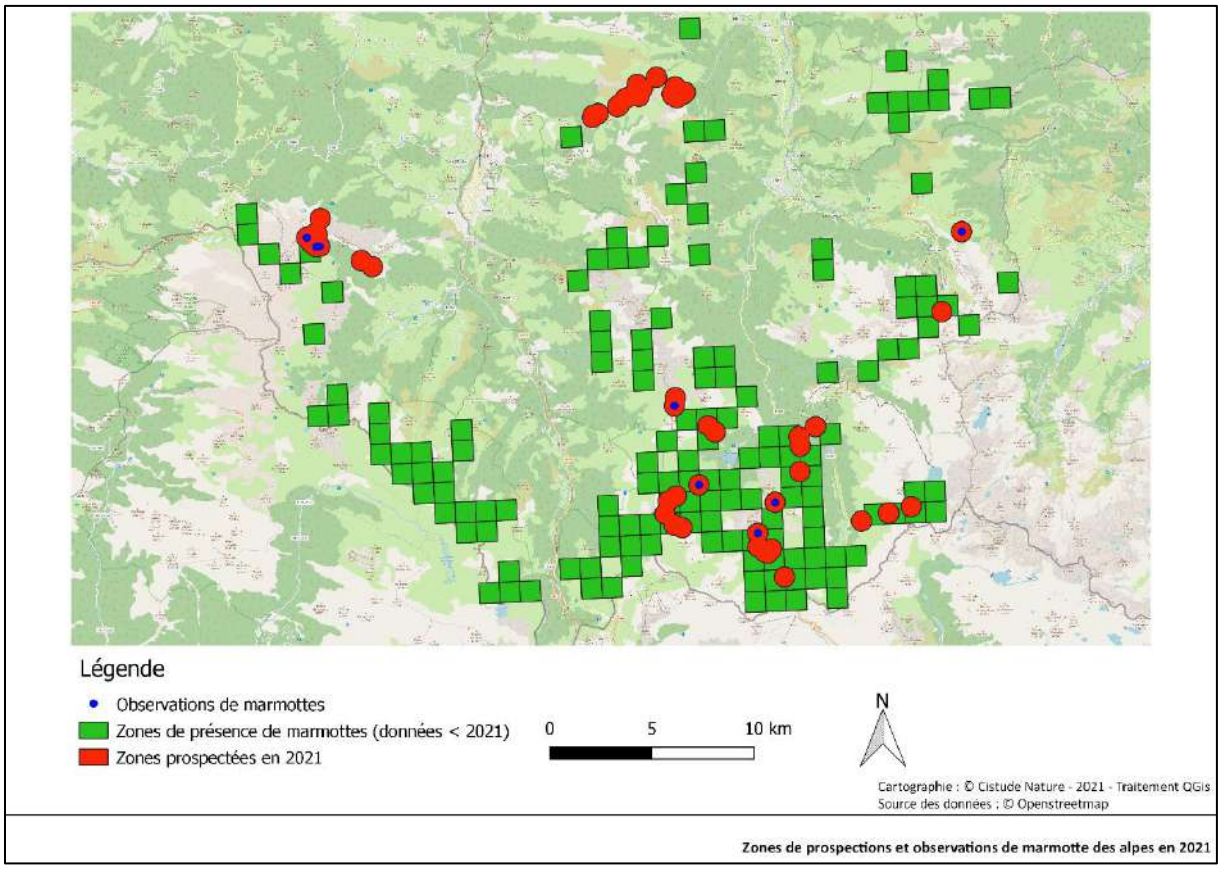


Fig. 265. Zones de prospections et observations de marmottes des alpes en 2021

13.3.7 Résultats des suivis en vallée d'Ossau

Les familles ont toutes été suivies de 2016 à 2021 sauf sur deux sites (Balour et Ayguebère) de plus basse altitude qui ont été ajoutés en 2017.

De manière générale, les années 2018, 2020 et dans une moindre mesure 2021 n'ont pas permis une bonne reproduction des marmottes avec seulement respectivement 17, 17 et 21 marmottons observés au total (Tab. LXXIV). L'année avec le plus de marmottons observés est l'année 2016 avec un nombre maximal de 41 observations. Le nombre d'adultes observés varie aussi selon les années avec un maximum de 58 individus en 2021 et un minimum de 38 individus en 2019.

Tab. LXXIV. Nombre maximum d'individus observés pour tous les sites.

	Total du maximum d'individus					
	2016	2017	2018	2019	2020	2021
marmottons	41	36	17	33	17	21
adultes	41	51	54	38	52	58

Les comptages montrent de larges différences entre les sites et entre les années. Sur les six années, les moyennes par site du nombre d'individus adultes vont de 1,4 au site Balour à 4,7 individus au site Chérue-03 et Ayous_01 (Fig. 266). Pour le nombre de marmottons comptés, l'abondance moyenne

varie de 0,4 (Balour) à 3,7 au site Chérue-01. Le site de Balour a le plus petit effectif avec 2 adultes et 2 jeunes observés en 2016 puis 1 seul adulte pour les quatre années suivantes, mais l'année 2021 est marquée par la présence de deux adultes sur ce site. Les familles des sites Ayous_01, Arrious_01, Arrious_02, Ayous_02, Anéou_01, Chérue-01, Chérue-02, Anéou_03, Arrious_03, Ayous_03 et Chérue-03 montrent des fluctuations annuelles dans la taille observée de la portée. En revanche certains sites montrent une baisse graduelle au cours des années de suivi dans le nombre de marmottons observés (Ayguebère, Aule). Sur le site d'Anéou_02, deux marmottons ont été observés en 2020 et 2021 contrairement aux autres années de suivis. Concernant les comptages des adultes, le site avec le plus d'individus comptés pour une année est le site Chérue-03 avec 11 adultes en 2018 alors que seuls 2 ou 4 individus avaient été observés les autres années. Pour certaines familles, le nombre d'adultes présents diminue ou reste stable au cours des six années de suivi : Balour, Ayous_02, Arrious_02.

Sur les six années de suivi, le nombre moyen de marmottons sur l'ensemble des sites varie de 2,4 marmottons par site (2017) à 1,1 marmottons par site (2018 et 2020). En moyenne pour les six années 1,88+/-0,81 marmottons par terrier ont été observés.

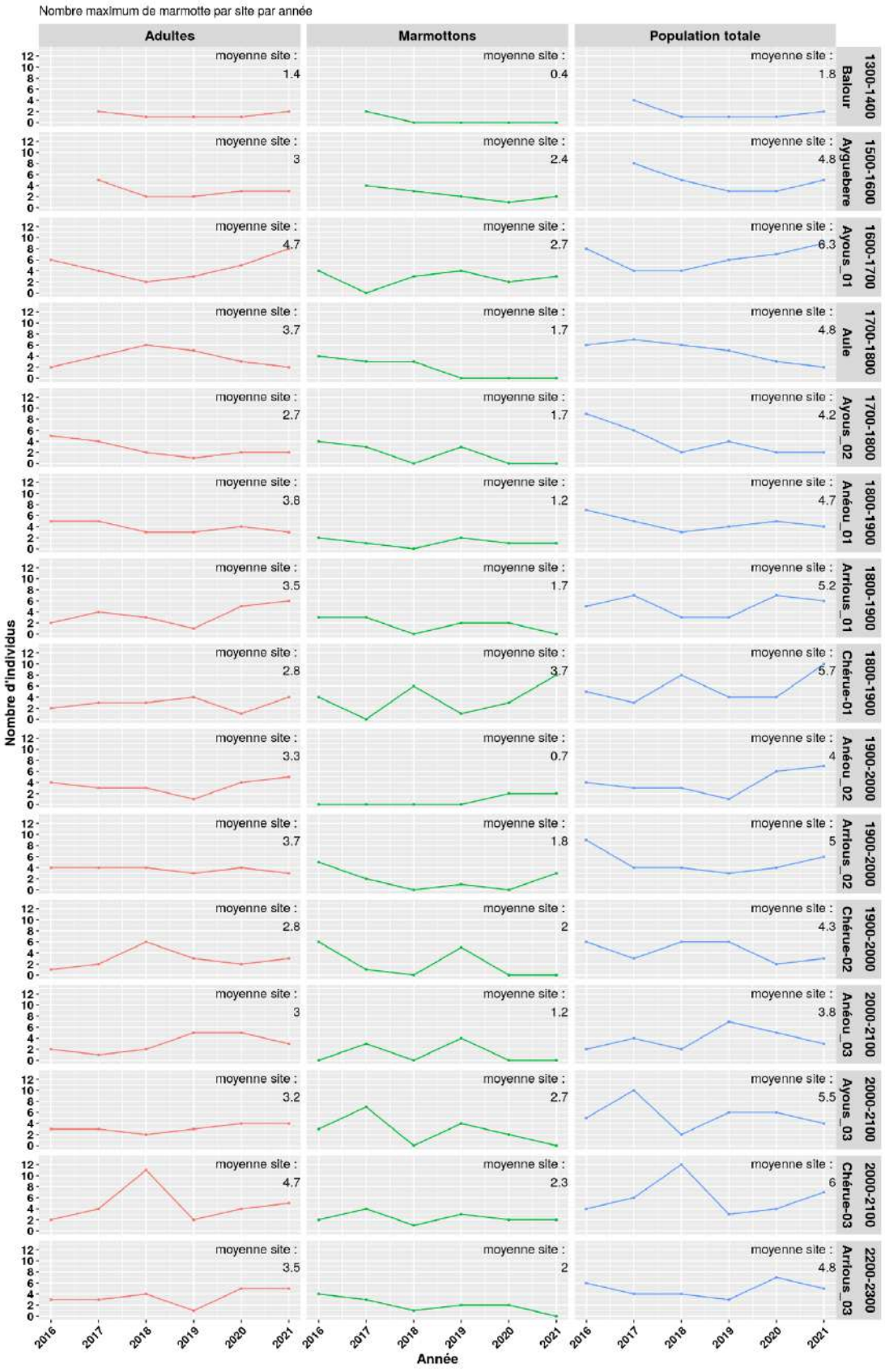


Fig. 266. Nombre d'individus comptés par année et par site

Quand les données de comptage sont agrégées par tranches altitudinales, une baisse de la population totale est observée pour les deux tranches les plus basses (1300–1700m et 1700–2000m).

La tranche de plus haute altitude montre des variations interannuelles très importantes et une baisse générale au cours des six années de suivis (Fig. 267).

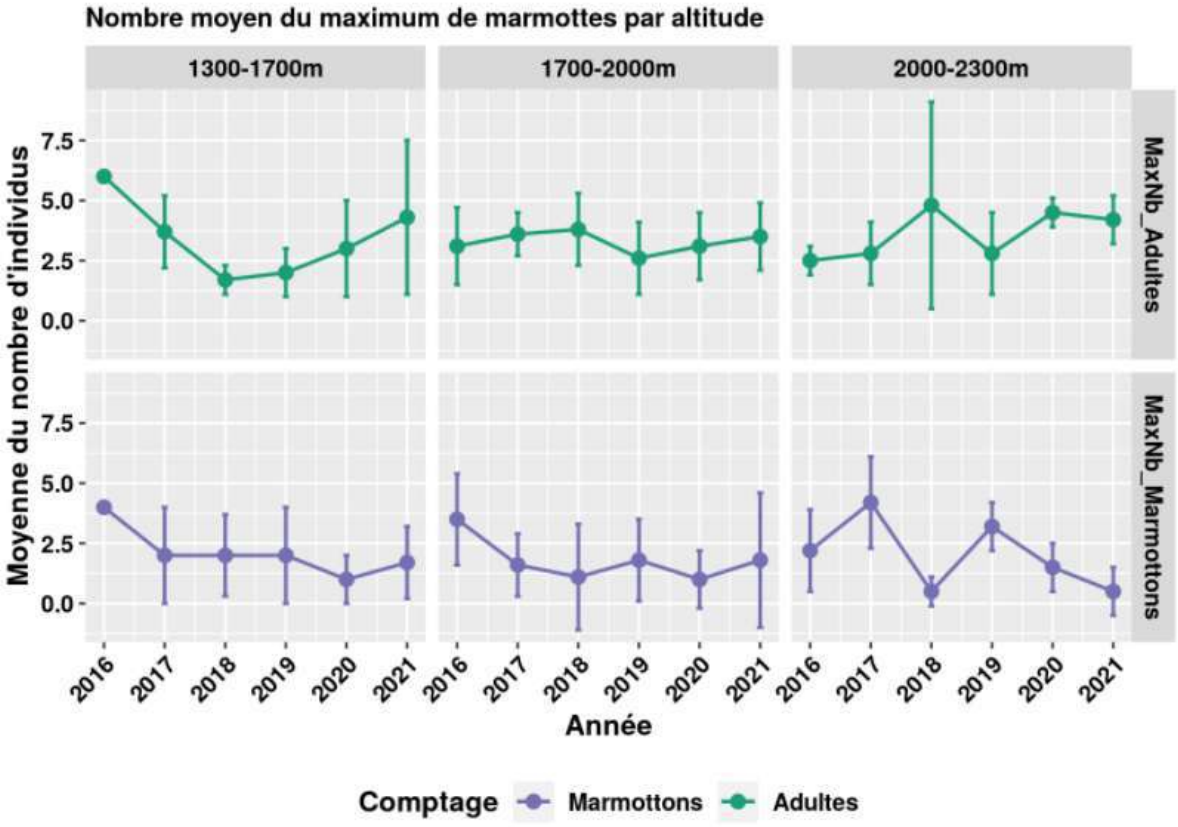


Fig. 267. Nombre moyen d'individus comptés par tranche d'altitude.

Le nombre d'échec de reproduction est important pour les altitudes au-dessus de 1700m et varie fortement entre les années (Fig. 268). Les années 2018, 2020 et 2021 sont les années avec le nombre d'échecs de reproduction les plus importants.

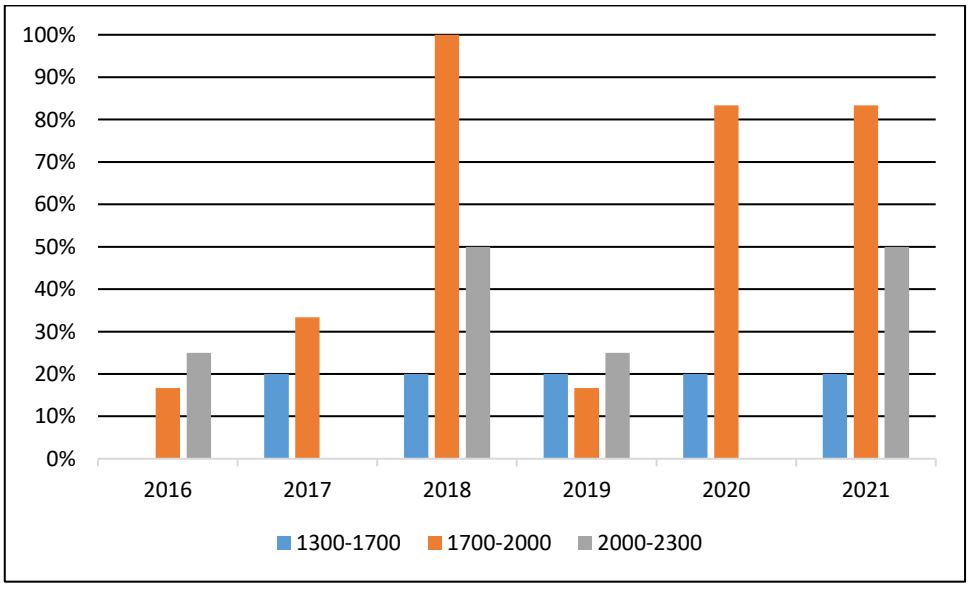


Fig. 268. Pourcentage d'échec de reproduction observé par année et tranche d'altitude

Les résultats montrent que si les terriers en échec de reproduction ne sont pas pris en compte le nombre moyen de marmottons par famille varie aussi mais les années de mauvaises reproductions ne sont pas forcément celles avec un nombre de marmottons moyen le plus bas (Tab. LXXV). L'année 2020 est l'année avec le nombre moyen de marmottons le plus bas parmi les terriers dans lesquels il y a eu reproduction. En revanche l'année 2021 est celle avec le nombre moyen de marmottons le plus élevé par terrier malgré une année marquée par de nombreux échec de reproduction. Il faut cependant noter pour le site de Chérue_01, huit marmottons ont été comptés en 2021, ce qui est le maximum observé tous sites et années confondus durant nos suivis.

Tab. LXXV. Nombre moyen de marmottons pour les terriers qui se sont reproduits

Année	Nombre moyen de marmottons	Pourcentage de terriers sans reproduction
2016	3.73	15.4
2017	2.83	20.0
2018	2.83	60.0
2019	2.75	20.0
2020	1.89	40.0
2021	3.00	53.3

13.3.8 Résultats des modèles sur le succès reproducteur

- **Modèles d'abondance 2017-2021**

Les deux meilleurs modèles sont le modèle m1 et le modèle m11 qui ont respectivement des AIC de 217 et 218 (Annexe 32). Le modèle m1 n'est pas significativement plus performant que le modèle m11 (p-value=1). Ce modèle a comme variables explicatives le nombre de jours de neige au sol (couche >1m30) dans l'année, la température moyenne de l'été précédent ainsi que l'humidité moyenne de l'été précédent. Aucune des variables utilisées ne participe de manière significative au modèle (p-value > 0.05).

- **Modèles d'abondance 2016-2021**

Les deux meilleurs modèles sont les modèles m19 et m15 (AIC=288, AIC=289) (Annexe 32). Ces deux modèles ne sont pas significativement différents l'un de l'autre (p-value=0,35). Le modèle m19 a pour seule variable l'écart journalier de température au printemps. Comme les modèles précédents, un écart journalier moyen de température plus important au printemps est corrélé avec un nombre de marmottons plus grand mais le rôle de cette variable n'est pas significatif dans le modèle. Le modèle m15 a comme variable le nombre de jours où l'épaisseur de neige est supérieure à 1,30 m dans l'année pour les sites de plus haute altitude (groupe climatique A, voir Tab. LXXVI et Annexe 30) ainsi que la date de fonte de la couche de neige (couche > 1,30m). Même si on observe que plus le nombre de jours de neige est important moins il y a de marmottons comptés et que plus la date de fonte est tardive moins il y a de marmottons, ces variables ne participent pas significativement au modèle.

- **Modèles d'abondance par groupe climatique**

Trois groupes climatiques ont été créés à partir des analyses des données des stations météorologiques (Tab. LXXVI, Annexe 30, Annexe 31) et les variables climatiques ont été calculées par saison (Tab. LXXVII).



Tab. LXXVI. Groupement climatique des terriers fait à partir de l'analyse des données météorologiques

Nom du groupe climatique	Terriers associés
Groupe climatique A	Arrious_03, Anéou_03, Ayous_03
Groupe climatique B	Anéou_01, Anéou_02, Chérue-03, Chérue-02, Chérue-01, Arrious_02, Arrious_01
Groupe climatique C	Ayous_02, Ayous_01, Aule, Balour, Ayguebere

Tab. LXXVII. Variables utilisées pour les modèles d'abondance par groupe climatique et groupe d'altitude

Modèle	Variables utilisées
m1A, m1B, m1C	Déviation standard de la température au printemps
m2A, m2B, m2C	Nombre de jours de neige au printemps (épaisseur >1,30m), déviation standard de la température en hiver, température moyenne en hiver
m3A, m3B, m3C	Nombre de jours de neige au printemps (épaisseur >1,30m), déviation standard de la température en hiver, température moyenne en hiver et interaction entre la déviation standard de la température en hiver et la température moyenne en hiver
m4A, m4B, m4C	Nombre de jours de neige dans l'année (épaisseur >1,30m), la température en hiver et la température au printemps

Pour le groupe A, le meilleur modèle est le modèle m2A (AIC=49.4), qui a pour variables le nombre de jours de neige au printemps, la température moyenne en hiver et la déviation standard de la température en hiver. Toutes sont significatives avec une p-value inférieure à 0,001. La réponse observée est une diminution du nombre de marmottons avec l'augmentation du nombre de jours avec un manteau neigeux >1,30m, avec l'augmentation de l'écart de température journalier et l'augmentation des températures hivernales.

Pour le groupe climatique B, le modèle m1B est le plus performant (AIC=136). La variable déviation standard de la température au printemps (p-value =0,07) montre une réponse linéaire où des écarts-types de température (indiquant une absence de couvert neigeux au-dessus de 1,30m) plus grands sont corrélés avec un nombre de marmottons plus grand.

Pour le groupe climatique C, le modèle m3C est le plus performant avec un AIC de 89. Cependant, aucune différence significative n'est observée entre ce modèle et le modèle m1C (AIC=91), qui est plus parcimonieux. La variable déviation standard de la température au printemps ne participe pas significativement au modèle (p-value =0,69) et ne permet donc pas d'expliquer les variations observées dans le nombre de marmottons.

- **Modèles d'abondance par groupe d'altitude**

Pour le groupe de plus haute altitude (2000-2300 m), le modèle m1A est le plus performant (AIC=85). La déviation standard de la température au printemps permet d'expliquer une partie des variations observées dans le nombre de marmottons (p-value=0,04), avec des écarts plus importants associés avec un nombre plus grand de marmottons observés.

Pour le groupe d'altitude moyenne (1700-2000m), le modèle m1B est le plus performant (AIC=149). En revanche, la variable déviation standard de la température au printemps n'explique pas significativement les variations observées du nombre de marmottons.

Pour le groupe de basse altitude (1300–1700m), le modèle m3C est le plus performant (AIC=59.6). La variable déviation standard de la température en hiver en interaction avec la température hivernale n'explique pas significativement le nombre de marmottons observés (p–value=0,31).

Les mêmes analyses ont été effectuées avec comme tranches d'altitudes 1300–1800m, 1800–2000m pour les basses et moyenne altitudes. Cependant, les modèles ne convergeaient pas avec la distribution des données du nombre de marmottons pour ces tranches, ne permettant pas d'avoir de résultats.

Pour conclure, les modèles du groupe climatique A et de groupe de sites de haute altitude montrent un fort impact de certaines variables climatiques sur le nombre de marmottons observés. Cependant, seuls 3 et 4 sites sont représentés dans ces groupes, ce qui peut rendre les résultats peu fiables.

- Évolution du dérangement sur les sites de suivi

Une augmentation générale du dérangement anthropique a été observée à l'échelle de tous les sites étudiés. Contrairement aux autres années, peu de dérangement par la faune sauvage a été noté en 2020 et 2021 (Fig. 269).

Lorsque l'on regarde les données de dérangement par site, on remarque de fortes variations entre sites mais aussi entre années. L'un des sites les plus touchés par le dérangement est Ayous_02 avec en moyenne 31% de dérangement et jusqu'à 46% pour l'année 2021 (Fig. 270).

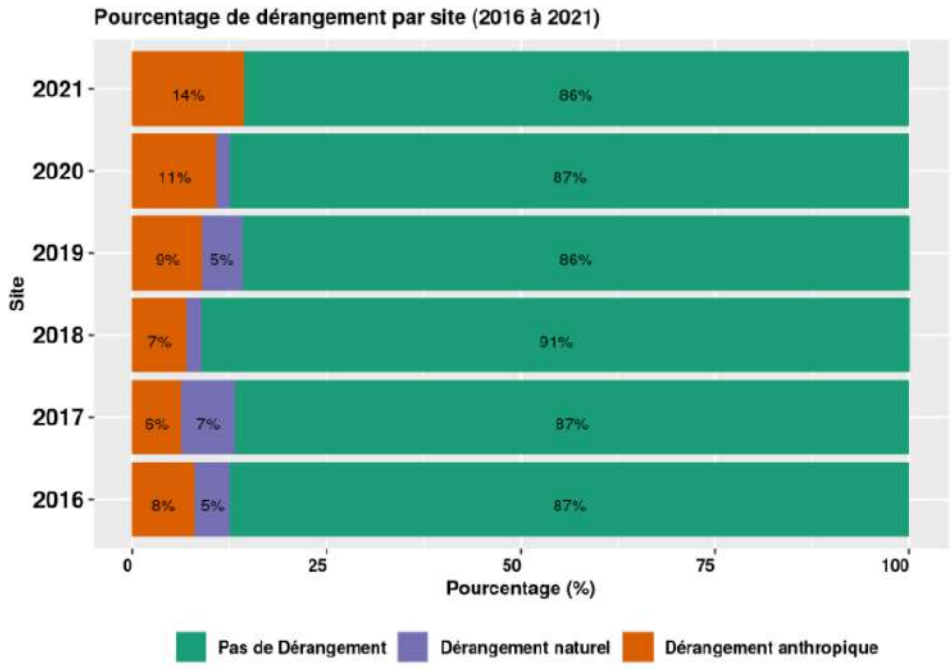


Fig. 269. Pourcentage de dérangement par année



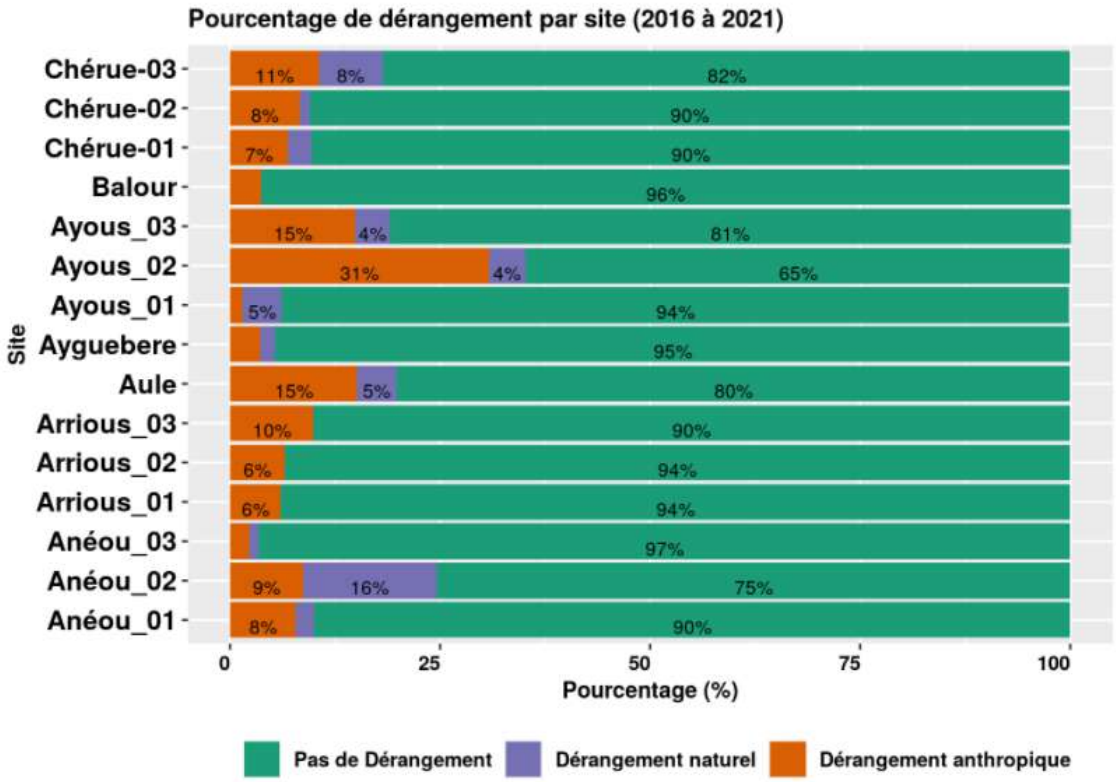


Fig. 270. Pourcentage de dérangement par site toutes années confondues

13.4 Discussion

Cette étude montre les impacts du changement climatique sur la répartition future des marmottes de la Nouvelle-Aquitaine à l'aide de modèles corrélatifs de répartition. Différents scénarios sur la répartition des marmottes à court, moyen et long terme ont été étudiés. De plus, l'utilisation de quatre approches a permis de créer des cartes de répartition-consensus entre les différents modèles d'ensemble sélectionnés. Cette méthode permet d'avoir une meilleure estimation des différentes variables importantes pour la répartition des marmottes et de souligner les zones où les prédictions des quatre modèles s'accordent (Glad & Mallard, soumis b). Les résultats entre les différentes approches testées montrent de nombreuses similitudes à la fois sur les réponses aux variables, leur importance dans les modèles et les cartes de répartition. Dans une deuxième partie, les suivis de 15 terriers de marmottes depuis six années montrent que pour la période actuelle, des variations importantes annuelles sur le nombre de marmottons sont observées. Une baisse depuis la première année de suivi en 2016 pour les sites les plus bas et les plus hauts en altitude a été constatée.

- **Modèles de répartition corrélative**

Les réponses aux variables sélectionnées pour les modèles de répartition corrélative sont cohérentes avec l'écologie de l'espèce. Tout d'abord, l'altitude optimale prédite (entre 1500m et 2400m environ) par les modèles rejoint les observations de Borgo (2003). Les courbes montrent aussi que des températures élevées en hiver ainsi que des écarts de température importants sont défavorables pour l'espèce. Concernant l'épaisseur de neige en hiver, les modèles montrent qu'une couche intermédiaire est favorable pour les marmottes, les plus hautes épaisseurs de neige étant

localisées à plus haute altitude (TAFANI *et al.*, 2013 ; RÉZOUKI *et al.*, 2016). Cependant, les zones de très haute altitude où les épaisseurs de neige sont les plus grandes représentent proportionnellement une très petite partie de la zone étudiée, pouvant biaiser cette estimation de couche de neige maximale défavorable. On peut aussi noter que les plus hautes altitudes peuvent aussi être défavorables pour d'autres raisons telles que l'absence de prairies. Ces résultats rejoignent les observations faites sur la population de la grande Sassière, où les hivers plus chauds résultent en une plus fine couche isolante de neige et une survie en baisse pour les marmottes (TAFANI *et al.*, 2013). Il est cependant inattendu que cette variable de l'épaisseur de neige en hiver ne soit pas parmi celles qui participent le plus aux modèles. Les courbes de réponse montrent aussi que des précipitations plus importantes en été favorisent les marmottes. On peut supposer que des précipitations plus abondantes permettent une plus forte croissance des plantes, donnant aux marmottes de la nourriture en plus grande quantité avant l'hiver. Cela rejoint les résultats d'une récente étude sur la marmotte à ventre-jaune (*Marmota flaviventris*) où l'intensité de sécheresse en été avait un effet négatif sur la survie des adultes en hiver (CORDES *et al.*, 2020 ; YOCCOZ, 2020). Une réponse positive aux expositions sud et sud-est était attendue, cependant un seul des modèles a montré une influence importante de l'exposition sur les populations de marmottes étudiées, rejoignant les résultats de GALLUZZI *et al.*(2017) où cette variable était la moins importante dans ses modèles de répartition des marmottes (Alpes italiennes). Il faut cependant préciser que la zone étudiée du massif pyrénéen comporte peu de pentes orientées au sud ou au sud-est pouvant biaiser l'estimation d'une orientation plus favorable aux marmottes. L'extension de la zone d'étude à toute la chaîne des Pyrénées pourrait permettre de mieux estimer l'importance de cette variable pour les marmottes.

Les performances très hautes de chacun des modèles ne permettent pas de choisir une approche en particulier. En effet, si les différents indices permettent de quantifier la capacité des modèles à prédire la qualité de l'habitat, ces performances peuvent être trompeuses : FOURCADE *et al.* (2018) ont montré que l'utilisation de variables fictives (peintures) dans les modèles pouvaient quand même créer des modèles évalués comme performants. Chaque approche a des avantages : les modèles 'Nouvelle-Aquitaine' permettent de connaître la niche écologique des marmottes de manière plus générale car leur présence est évaluée au regard des habitats et climats présents dans toute la région. En revanche, l'utilisation d'une zone plus restreinte peut permettre de capter des impacts locaux des différentes variables et serait plus proche de la niche réalisée de l'espèce (VANDERWAL *et al.*, 2009). Compte-tenu de nos résultats, ces modèles « Pyrénées » pourraient être améliorés en étendant la zone d'étude au-delà des limites politiques de la région Nouvelle-Aquitaine et de la France sur tout le massif pyrénéen (GUISAN&THUILLER, 2005). Il était difficile dans notre cas de connaître avec précision le biais d'échantillonnage car les informations transmises proviennent en majorité de professionnels qui se déplacent dans la zone d'étude en fonction d'objectifs précis (échantillonnages d'autres espèces par exemple). Ainsi, les méthodes les plus couramment utilisées comme l'ajout de variables telles que la distance aux milieux urbains, aux routes ou chemins n'étaient pas suffisantes. Les modèles sans correction ont l'avantage d'utiliser de plus nombreuses observations, en revanche ils peuvent être influencés par les zones qui ont été le plus souvent prospectées (SYFERT *et al.*, 2013). Les modèles corrigés lissent une partie de ces biais d'échantillonnage mais une connaissance de l'effort réel de l'échantillonnage permettrait d'améliorer les modèles (KRAMER-SCHADT *et al.*, 2013).

Ainsi, ces différences entre les approches se retrouvent dans les prédictions. Les résultats montrent que les modèles « Nouvelle-Aquitaine » prédisent une zone d'habitat favorable aux marmottes plus large et donnent plus d'importance aux variables non climatiques que les modèles « Pyrénées ». Cela est probablement dû au fait que la zone utilisée pour l'apprentissage du modèle comprend des variations plus importantes dans la région Nouvelle-Aquitaine entière notamment pour l'attitude. La correction du biais d'échantillonnage (voir partie 13.2.3 de ce chapitre) change dans certains cas



largement les prédictions en particulier à l'horizon H3 pour les quatre approches. Pour une zone spécifique de la zone d'étude (est de la vallée d'Ossau), les modèles « Pyrénées » de gains et pertes montrent des prédictions peu réalistes au regard de nos connaissances de l'espèce. Ce résultat est à prendre avec précaution, il pourrait être dû à un manque d'observations dans cette zone qui ne permet pas au modèle de la considérer comme favorable. C'est particulièrement probable si une variable climatique diffère dans cette zone de 8 km² par rapport au reste de la zone d'étude utilisée. Cet effet disparait dans les projections vers le futur, rejoignant les prédictions des modèles de la zone « Nouvelle-Aquitaine ». Cependant, la présence d'un habitat de moindre qualité dans cette zone se retrouve dans toutes les cartes de probabilité, montrant qu'un effet existe, mais que le seuil choisi pour créer les cartes de présence-absence ne classifie pas cette zone dans la même catégorie pour les quatre approches. Les cartes de présence-absence sont utilisées pour permettre de mieux apprécier les changements dans la répartition de l'espèce, mais de l'information est perdue dans la transformation et l'estimation d'un seuil pertinent est essentiel. En effet, la qualité de l'habitat est un *continuum* allant du plus défavorable au plus favorable, et les zones considérées comme présence potentielle ne supportent pas en réalité une occupation par l'espèce similaire sur toute leur surface (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). En 2021, de nouvelles prospections ont été faites dans des zones où un consensus entre les modèles n'émergeait pas. Ces nouvelles données ont permis de mettre en évidence que dans de nombreuses zones prospectées notamment autour du pic du Montagnon, aucune marmotte n'a pu être identifiée. Il se pourrait ainsi que certains modèles soient plutôt optimistes au regard de la répartition réelle des populations de marmottes dans la zone d'étude. Cependant, quatre observations de marmottes ont été faites dans des mailles où aucune présence n'avait été relevée d'après nos données. La prise en compte de ces nouvelles données pour mettre à jour les modèles avec des données de présence-absence permettra d'avoir des résultats plus fiables.

Devant la difficulté de choisir parmi les différents modèles produits, l'utilisation de cartes de répartition consensus (à partir de résultats binaires présence/absence) entre les quatre approches semblait la méthode la plus fiable pour quantifier l'impact des différents scénarios et pouvoir les comparer entre eux. Cependant, pour de futures décisions de conservation où la mise en place de futures prospections, il sera important de considérer tous les types de carte de prédiction afin d'aider à la décision.

Les projections climatiques consensus du présent sont cohérentes dans l'ensemble avec ce que l'on sait de la répartition de l'espèce. Le scénario RCP 2.6 montre un impact faible sur la surface disponible pour les marmottes. Des variations entre horizons sont observées aux bordures de la zone de répartition des marmottes, mais le cœur des zones de présence potentielle reste stable au fil du temps. Or, ce scénario modélise un pic dans les émissions puis une baisse suite à des mesures qui seraient prises pour diminuer les impacts anthropogéniques. Plus précisément, il prévoit un pic d'émission de CO_2 en 2020 suivi d'un déclin pour atteindre 0 en 2080 (Moss *et al.*, 2010). Il semble aujourd'hui que ce scénario ne soit plus d'actualité, il montre donc plutôt la répartition des marmottes telle qu'elle aurait pu être si les émissions de CO_2 émises étaient à leur maximum en 2020. Les gains prédits pour l'horizon H1 peuvent être liés à de légères modifications climatiques dans certaines mailles pour ce scénario.

Le scénario RCP 4.5, lui, prévoit un pic d'émission de CO_2 vers 2050 puis un déclin jusqu'en 2070 et une stabilisation jusqu'en 2100 (Moss *et al.*, 2010). Le forçage radiatif reste important jusqu'en 2100 mais se stabilise de 2070 à 2100. Les répartitions prédites pour ce scénario montrent, de manière générale, des pertes et des gains d'habitats faibles pour les horizons H1 et H2 (si l'on fait abstraction de la zone à l'est de la vallée d'Ossau des modèles « Pyrénées » qui constitue un gain) et une perte plus importante prédite pour l'horizon H3. Cela montre qu'une stabilisation du forçage radiatif à une valeur

plus élevée qu'aujourd'hui aura des effets négatifs sur la répartition des marmottes. La valeur maximale atteinte avant une stabilisation des impacts est donc importante.

Le dernier scénario RCP 8.5 prévoit le cas d'une augmentation continue des émissions de CO_2 jusqu'à une stabilisation en 2100 avec un forçage radiatif qui augmente linéairement au cours du temps sans se stabiliser en 2100 (Moss *et al.*, 2010). Dans ce scénario, on remarque un effet négatif sur l'habitat favorable aux marmottes au cours du temps. On remarque en particulier un écart important entre l'horizon H1 et H2 avec des pertes multipliées par 3 par rapport à H1. Ces pertes sont encore doublées pour l'horizon lointain (H3) par rapport à l'horizon précédent créant des patchs favorables dispersés dans la zone d'étude. L'isolement des populations sur les îlots favorables peut mener à des extinctions locales suite à des événements stochastiques augmentant ainsi les difficultés de l'espèce à se maintenir (Armitage, 2013).

Ainsi, les résultats obtenus de modèles de répartition peuvent être résumés comme suit :

- Des pertes globales estimées de 11% à 47 % entre 2021 et 2100 pour tous les scénarios.
- Pour un scénario climatique modélisant un réchauffement climatique maîtrisé au début de XXIème siècle (RCP 2.6), la répartition des marmottes jusqu'en 2100 varie peu. Seules des zones situées en bordure de répartition sont affectées à la fois en gain et en perte d'habitat perdant 10% de surface favorable.
- Pour un scénario climatique où une stabilisation est obtenue d'ici 2050 (RCP 4.5), la répartition des marmottes est peu impactée jusqu'en 2070 mais présente une forte contraction de son aire de répartition à l'horizon lointain (– 19,2%). De plus, entre l'horizon H2 et H3 le pourcentage de changement de surface d'habitat favorable par rapport au présent est multiplié par 4.
- Pour un scénario climatique où le pic n'est pas atteint d'ici à 2100 (RCP 8.5), les répartitions des marmottes aux horizons proche et moyen subissent une restriction aux bordures de son aire de présence et sont très impactées à l'horizon lointain perdant potentiellement 46,7 % de surface d'habitat favorable. Ces changements sont 4 fois plus importants en H2 qu'en H1.

Les modèles corrélatifs de répartition ont cependant des limites au-delà des effets du biais d'échantillonnage et de la surface de la zone d'étude. Tout d'abord, les variables choisies et existantes ne sont peut-être pas suffisantes pour prédire avec précision les répartitions actuelle et future. Dans notre cas, si des variables climatiques ont été utilisées pour les prédictions futures, ces données n'étaient pas disponibles pour la végétation. Ainsi, les répartitions prédites ne tiennent pas compte des changements dans la répartition des prairies et des forêts. Or, de tels changements peuvent fortement influencer la répartition des marmottes (Armitage, 2013). Il est aussi possible qu'une ou plusieurs variables particulièrement importantes pour la répartition des marmottes ne soient pas prises en compte dans nos modèles, réduisant ainsi leur capacité à prédire la répartition future. La résolution utilisée peut aussi être source de biais, en particulier en milieu montagnard où les habitats changent rapidement en fonction de l'altitude. L'utilisation des données climatiques à une résolution de 8 km² n'est pas optimale pour une modélisation très précise de la répartition. Des techniques de « downscaling » existent pour la température, mais elles restent difficilement applicables pour des données sur les précipitations (pluie et neige) qui dépendent de nombreux facteurs locaux (distance à la mer, altitude, vent) ; (Martin *et al.*, 2013 ; Moreno&Hasenauer, 2016). De même, la résolution de 1 km² choisie peut cacher des variations locales en particulier pour des pixels où une partie est très favorable et une autre très défavorable (par exemple des pixels situés en limite prairie-forêt). A cela s'ajoute



l'importance des effets locaux sur les familles et populations de marmottes qui ne peuvent être étudiés avec des modèles qui visent à comprendre la répartition et la niche de la population sur une large zone d'étude. Une autre limitation des modèles corrélatifs de répartition est que ces modèles utilisent les données de présence actuelle des marmottes, qui sont dépendantes de leur adaptation à leur environnement actuel et les modèles corrélatifs de répartition supposent que l'espère conserve sa niche écologique au cours de temps (GUISAN&THUILLER, 2005). Or, les études sur le long terme sur la population de la grande Sassière ont montré des évolutions au cours des 25 dernières années dans la dynamique des populations (reproduction, dispersion, interactions sociales) ; (FARAND *et al.*, 2002). Ainsi, les stratégies d'adaptation au changement climatique ne sont pas prises en compte dans nos modèles. Ces stratégies pourraient faire l'objet d'études afin de prévoir au mieux le devenir des populations et compléter les résultats déjà obtenus. La Marmotte des Alpes a été introduite dans des massifs montagneux variés, et semble s'adapter à des altitudes plus basses que celles observées dans les Pyrénées ou les Alpes. En effet, une étude sur 27 ans après l'introduction de marmotte dans le massif du Mézenc a montré au cours des dernières années de suivi une descente des marmottes en altitude (entre 1100 et 1300m) probablement dû à des habitats plus favorables en basse altitude (RAMOUSSE *et al.*, 2009). Cela montre qu'elles peuvent s'adapter dans une certaine mesure à un environnement climatique différent si l'habitat (végétation, type de sol) leur est particulièrement favorable. Pour finir, les modèles de répartition ne tiennent pas compte des interactions entre espèces, que ce soit de la compétition, de la prédation ou du dérangement par les activités humaines. Un changement dans les dynamiques de populations des prédateurs des marmottes pourrait avoir une forte influence sur la dynamique de leur population (ARMITAGE, 2013). La situation inverse est aussi vraie car les changements de répartition des marmottes prédits par nos modèles pourront influencer la survie d'espèces protégées tel que l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) qui se nourrit essentiellement de marmottes dans les Pyrénées.

- **Évolution de l'abondance des marmottes et marmottons**

Dans une seconde partie, le suivi des marmottes et de leur reproduction depuis 2016 en vallée d'Ossau a permis d'étudier les effets climatiques interannuels sur les différentes familles. Pour les familles suivies et sur les six années une moyenne de 1,88 marmottons par famille a été observée. Ce chiffre est à mettre en lien avec les résultats obtenus par de précédentes études dans les Pyrénées où les estimations étaient comprises entre 1,82 marmottons par famille (Aragon, Ordesa and Monte Perdido NP, 11 terriers et une année) et 3 marmottons par famille (PN des Pyrénées, 4 terriers et deux années) ; (BARRIO *et al.*, 2013). Même si le nombre de sites étudiés et le nombre d'années de suivi sont différents, on remarque que sur l'ensemble des six années de suivi, le succès reproducteur est bas. Ce résultat s'explique par de grandes fluctuations observées dans la reproduction des marmottes pour de nombreux sites suivant les années. Ainsi, dans notre étude 2018, 2020 et 2021 qui ont été des années avec peu de marmottons observés de manière générale sur l'ensemble des terriers (n=17, n=17 et n=21 respectivement). Ces fluctuations sont particulièrement importantes pour les terriers au-dessus de 2000m. Cependant, le nombre de marmottons par famille ne semble pas être uniquement dépendant des variables climatiques. En effet, la température et la couverture de neige ne sont significatives que pour les analyses des variations du nombre de marmottons des familles des plus hautes altitudes (> 2000m). On peut supposer que les conditions climatiques à haute altitude sont plus extrêmes, les analyses des données des stations météorologiques ont montré que les sites au-dessus de 2000m sont différentes climatiquement des autres sites. Cependant, il n'est pas exclu que les variables climatiques aient aussi une influence sur la reproduction à basse altitude mais un plus grand nombre d'années de suivi est nécessaire pour permettre d'identifier les variables les plus importantes à ces altitudes. La difficulté d'identifier des éléments climatiques favorables ou défavorables provient aussi des

variabilités interannuelles fortes : on peut noter que l'année 2018 a été l'année la plus enneigée des six années de suivi mais que le couvert neigeux était très faible en 2020, or ces deux années sont associées à de mauvaises reproductions pour les marmottes. Il est aussi intéressant de noter que les années de faible reproduction sont principalement le fait d'un taux d'échec de reproduction plus important parmi les familles suivies, le nombre moyen de marmottons par famille se reproduisant pouvant être élevé même lors d'une année mauvaise à l'échelle des 15 sites. Les terriers situés au-dessus de 1800m sont particulièrement concernés par le phénomène notamment pour les années 2018, 2020 et 2021. Ces échecs ont des répercussions sur le nombre d'adultes présents l'année suivante pour les terriers au-dessus de 2000m, variation qui ne sont pas observées pour les plus basses altitudes. Ces observations pourraient indiquer que des dynamiques différentes opèrent entre les hautes et basses altitudes.

Les variations observées du succès reproducteur des familles de marmottes peuvent aussi être dues à des paramètres autres que climatiques. Par exemple, les femelles ayant fait une bonne reproduction une année peuvent ne pas se reproduire l'année d'après ou produire une portée plus petite (Blumstein&Armitage, 1999). Les événements familiaux tels qu'un changement de dominance au printemps peut aussi influencer grandement la reproduction soit par un blocage de la reproduction des femelles (Hackländer & Arnold, 1999) ou par des infanticides par les nouveaux mâles (Coulon *et al.*, 1995 ; Farand *et al.*, 2002). Le fait qu'une femelle ne se soit pas reproduite une année, peut lui permettre d'accumuler plus de réserve durant le printemps et l'été n'ayant pas à dépenser de l'énergie pour la portée. Ceci maximise la chance d'avoir une portée l'année suivante, la femelle ayant dépensé moins d'énergie l'année précédente pouvant expliquer l'influence des changements des males dominants (Hackländer & Arnold, 1999). Enfin, la dynamique générale des familles peut aussi expliquer l'alternance des années avec une bonne reproduction, en effet l'aspect social étant important avec l'aide des mâles subordonnés « *helpers* » pour l'hibernation, les variations du nombre d'adultes au sein d'une famille peuvent influencer la taille de la portée (Allainé *et al.*, 2000 ; Allainé&Theuriau, 2004). Les deux dernières années de suivis (2020 et 2021) ont été marquées par la pandémie du covid-19, qui a entraîné une hausse importante du tourisme en montagne. Le pourcentage de dérangement anthropique (randonneurs, chiens, troupeaux) noté pendant le suivi des terriers montre une augmentation pour ces deux années (11% et 14% de dérangement). Certains sites sont très impactés cette année notamment le site d'Ayous_02 où 56% de dérangement a été noté lors des suivis. Il a été montré que les marmottes sont sensibles au dérangement avec des comportements d'alerte et de fuite. Les familles pourraient dans une certaine mesure s'acclimater à la présence de randonneurs mais uniquement dans le cas où ceux-ci ont un comportement prévisible (s'ils restent sur les sentiers) (Greulich, 2015). En effet, il a été observé dans les Alpes suisses que la distance de fuite était plus grande lorsque les randonneurs quittaient les sentiers et passaient proche des terriers (55 m). La distance de fuite était encore plus importante avec la présence d'un chien qu'il soit tenu en laisse ou non (100 m). De même, le temps passé dans le terrier après une alerte est plus important dans ces deux derniers cas (de 5min à >30min) que lorsque les randonneurs restent sur le sentier (de 5 à 10min en moyenne) (Mainini *et al.*, 1993). Ainsi, un fort dérangement pourrait avoir un impact sur la capacité des marmottes à se nourrir, passant moins de temps hors du terrier. Un effet de la pression de pâturage sur la capacité des marmottes à se nourrir et faire des réserves pour l'hibernation n'est pas à exclure non plus. En effet, une pression de pâturage trop forte associée à des périodes de sécheresse en été pourraient diminuer la quantité et la qualité de nourriture disponible pour la marmotte. Cet aspect n'a à notre connaissance pas été étudié dans le cas de la marmotte des Alpes.

La poursuite des comptages des 15 familles suivies permettra sur un plus long terme d'obtenir des informations sur la dynamique globale de la population, malgré les fluctuations interannuelles qui peuvent être induites par le climat mais aussi par d'autres facteurs. De même de nouvelles années de suivi vont permettre de mieux comprendre ce qui influence la reproduction des marmottes, l'idéal



étant un minimum d'une dizaine d'années pour pouvoir obtenir des résultats sur des tendances climatiques comme l'ont montré Orgeret *et al.* (2021) sur les oiseaux et les mammifères marins. Un contrôle plus systématique des données météorologiques pourrait aussi permettre d'avoir des jeux de données plus complets pour les années futures. Enfin, la prise en compte plus spécifique du dérangement est aussi une piste à explorer.

13.5 Conclusion

Des modèles corrélatifs de répartition ont été créés afin de connaitre la répartition potentielle actuelle et les effets de trois scénarios de réchauffement climatique sur la répartition de la Marmotte des Alpes dans le massif des Pyrénées de la région Nouvelle-Aquitaine. Bien que des différences de performance, de réponses aux variables et de prédictions de répartition entre les quatre approches testées aient été observées, les modèles s'accordent sur l'importance des variables climatiques sur la répartition des marmottes, notamment :

- la température moyenne maximale en hiver qui en augmentant est de plus en plus défavorable ;
- l'écart de température journalier en hiver devient défavorable au-dessus de 3°C ;
- la médiane de la quantité de pluie en été est défavorable pour des valeurs faibles (< 1 mm);
- la hauteur moyenne de neige en hiver est défavorable lorsqu'il y a peu de neige (<50 cm) ou plus de 1,50 m de neige.

Les premiers effets du réchauffement pourraient être mitigés avec des gains et des pertes d'habitats locaux dus à un effet d'équilibre entre le désavantage d'avoir des conditions plus chaudes en hiver (dépense d'énergie plus importante en hibernation due à une couche neigeuse isolante moins importante) et le potentiel avantage de profiter d'un développement de la végétation plus précoce. En revanche, l'alternance d'évènements annuels favorables et défavorables tels qu'observés avec les suivis pourrait provoquer des changements importants dans la dynamique générale des populations. Les effets à l'horizon lointain sont les plus négatifs pour les scénarios RCP 4.5 (pic et stabilisation) et 8.5 (augmentation) et pourraient conduire à une large réduction des habitats favorables aux marmottes. Cependant, les modèles corrélatifs de répartition ne tiennent pas compte de nombreux facteurs, tels que l'interaction avec d'autres espèces (animales et végétales), les capacités d'adaptation des marmottes ou la dynamique générale des populations.

Ces résultats sur la répartition à long terme montrent que différents facteurs peuvent influencer les dynamiques des populations en été et en hiver. À l'échelle locale, des effets importants interannuels sur la reproduction des marmottes ont été constatés. Pour les terriers les plus en altitude, on constate une baisse importante du nombre de jeunes et une probable influence du climat sur le succès reproducteur de ces familles. Les températures en hiver et au printemps ainsi que la longueur de l'hiver (nombre de jours de neige au sol, température au printemps) pourraient être les facteurs les plus importants, cependant d'autres aspects sont aussi à prendre en compte tels que le dérangement et l'influence du pâturage sur la qualité de la végétation.

Partie VI. Le paysage



Chapitre 14. Modéliser des données paysagères pour les intégrer la mosaïque paysagère dans les modèles de répartition des espèces sentinelles du climat

Auteurs : *Emmeline Lobry,* ***Contributeurs :*** *Laurent Couderchet, Fanny Mallard*

Résumé : 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 vise à sélectionner les indices paysagers les plus pertinents vis-à-vis de chaque espèce et teste une méthode pour les combiner en un raster unique à intégrer dans le modèle de répartition d'espèce (SDM).

Mots-clés : données, *Hyla meridionalis*, *Hyla molleri*, indices paysagers, occupation du sol, présence, résolution.

14.1 Introduction

Les modèles de répartition d'espèces 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). Elles apparaissent fondamentales et devraient donc être explicitement incluses dans les modèles de répartition d'espèce visant à prédire la réponse des espèces face aux changements environnementaux (VALLECILLO *et al.*, 2009).

Pourtant, ces processus sont étudiés, notamment en écologie du paysage. La recherche en écologie du paysage a développé des indices mathématiques, les métriques paysagères, qui peuvent caractériser la composition et la structure du paysage et être 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 une recherche exploratoire sur la prise en compte des éléments paysagers dans la modélisation des répartitions des espèces sentinelles du climat, menée par E. Lobry dans le cadre d'une thèse en géographie (co-encadrement : L. Couderchet UMR PASSAGES–CNRS et F. Mallard, Cistude Nature/UMR PASSAGES–CNRS).

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).

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). Dans le cadre du programme, un stage réalisé en 2019 pour expérimenter une cartographie fine les habitats présents sur les sites de suivi à l'aide d'un drone (PRÉVITALI, 2019). La résolution spatiale est alors de l'ordre centimétrique et permet de renseigner sur la structure et la dynamique de la végétation : le Modèle Numérique d'Elévation, en mesurant la hauteur, amène à discriminer les strates herbacées, arbustives et arborées. Ainsi, dans le milieu des pelouses calcicoles, il a été possible de différencier deux sites aux dynamiques différentes : l'un étant entretenu, l'autre en cours de fermeture. Afin de réaliser ces cartographies par télédétection, l'adéquation entre la résolution spatiale et l'objectif de description du site de suivi a également été questionnée : les images source ayant une résolution centimétrique, la reconnaissance des milieux a nécessité un rééchantillonnage vers une résolution d'ordre décimétrique.

Des questions théoriques et méthodologiques se posent avec 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.

Pour combiner les données collectées à l'échelle du site et l'échelle régionale du rendu du programme, il est nécessaire de réfléchir à l'articulation de la résolution spatiale des données climatiques (de l'ordre du kilomètre), celle des données d'occupation du sol (de l'ordre de la centaine de mètres) et celle d'occurrence des espèces (points). Dans un précédent tome (MALLARD, 2019), l'importance de cette question de la résolution spatiale comme un préalable a été démontrée. 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. 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'analyse des relations entre les données paysagères de diverses résolutions spatiales et l'occurrence des espèces permettrait d'indiquer la résolution spatiale permettant de reconnaitre certains arrangements spatiaux, par exemple la connectivité paysagère.

L'objectif de ce chapitre est d'appliquer la méthode développée précédemment (Lobry, 2020 in Mallard, 2020) en différenciant les deux espèces *Hyla molleri* et *Hyla meridionalis*. Il s'agit d'identifier les indices paysagers les plus pertinents et de les combiner en un indice synthétique qui puisse être intégré au modèle de répartition d'espèces. Toutefois, cette synthèse ne doit pas s'effectuer au

détriment de la compréhension du sens de cet indicateur et la traçabilité de sa construction est donc mise en avant.

14.2 Matériel et Méthodes

14.2.1 Données utilisées

Les données d'occurrence des deux espèces de rainettes étudiées *Hyla meridionalis* et *Hyla molleri* sont issues de la base de données répertoriées par l'association Cistude Nature depuis 2004 dans le cadre notamment des Atlas des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine (BERRONEAU, 2014a). Ces données prennent la forme d'un fichier vectoriel de points.

Des indices paysagers ont été calculés d'après deux cartes d'occupation du sol issues de deux bases de données : CORINE Land Cover (2018) et le Référentiel néoaquitain d'occupation du sol à grande échelle (2015). Ces deux bases de données ont été construites à des résolutions différentes : les unités minimales cartographiées mesurent respectivement 25 ha et 1 ha (0.1 ha pour les classes de « territoires artificialisés »). Deux cartes ont été créées et décrivent le type d'occupation du sol présent majoritairement dans des mailles de 500 m et 100 m respectivement (Lobry, 2019 in (MALLARD, 2019).

Les métriques paysagères ont été calculées avec le logiciel Fragstats sous la forme spatialisée avec l'outil de calcul dans des fenêtres coulissantes. Des paramètres liés à l'épaisseur de lisière, le contraste et la similarité ont été définis pour le calcul des indices concernés (Annexe 33). Plusieurs tailles de fenêtres coulissantes et les deux cartes d'occupation du sol ont servi à calculer les indices afin de comparer leur relation à la donnée de présence des rainettes (Lobry, 2020 in MALLARD, 2020).

L'analyse a été effectuée dans l'emprise du département de Gironde. Ce choix correspond à la disponibilité des données du Référentiel néoaquitain d'occupation du sol à grande échelle (OCS-GE) par département et à la possibilité future de réfléchir à l'articulation de ce travail avec les données paysagères récoltées sur quelques sites girondins lors de travaux précédents (LOBRY *et al.*, 2018, PRÉVITALI, 2019).

14.2.2 Analyses statistiques et d'images

Précédemment, les analyses tenaient compte des points de présence de l'une ou l'autre des espèces indifféremment. Dans ce chapitre, la variable à expliquer s'est complexifiée puisqu'elle est passée d'une variable booléenne (présence ou pseudo-absence quelle que soit l'espèce), à une variable ayant trois valeurs possibles (*Hyla molleri*, *Hyla meridionalis* ou pseudo-absence).

- **Analyse par arbre(s) de décision**

L'analyse statistique de ces données reprend la méthode développée précédemment (LOBRY, 2020). Elle repose sur la méthode de l'arbre de décision. L'outil BaobARD est une interface développée par Grégoire Le Campion (UMR PASSAGES) qui propose la construction d'un arbre de décision en combinant plusieurs fonctions du logiciel R. Cet outil est disponible en ligne (https://analytics.huma-num.fr/Gregoire.LeCampion/Arbre_de_decision/).

Chaque arbre de décision sélectionne les indices paysagers les plus explicatifs et précise la valeur de cet indice qui permet de différencier les deux sous-branches créées, avec la plus grande homogénéité intra-classe et la plus grande hétérogénéité inter-classe possibles.

Trois arbres de décision ont été réalisés. Le premier prend en compte l'ensemble des rasters d'indices calculés, quelles que soient la base de données d'occupation du sol utilisée ou la taille de fenêtre coulissante paramétrée. Le second tient compte des rasters d'indices calculés d'après CORINE Land Cover (CLC), à toutes les tailles de fenêtre coulissante calculées, soit de 1.5 km à 5.5 km. Enfin, le troisième analyse les indices calculés d'après le Référentiel néoaquitain d'occupation du sol pour l'ensemble des tailles de fenêtre coulissante, soit de 300 m à 5.5 km.

L'analyse de ces indices identifiés comme prédicteurs nous permettent d'observer les caractéristiques paysagères qui paraissent importante pour l'une, l'autre, ou les deux espèces étudiées. Outre cette première analyse descriptive, les indices sélectionnés constituent une base pour la suite de la méthode de traitement visant à tendre vers une sélection d'indices suffisamment peu nombreux pour être intégrés dans le modèle de répartition global (SDM).

- **Analyses d'images**

Une méthode a été testée pour combiner les rasters d'indices paysagers et en tirer une information synthétique, tout en conservant une certaine traçabilité du sens écologique de ces indices. Elle s'appuie sur des méthodes d'analyse d'images telle que pratiquée fréquemment en télédétection.

D'abord, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée avec les rasters d'indices paysagers sélectionnés dans chacun des trois arbres de décision. Les rasters issus de ce pré-traitement, correspondant aux trois premiers axes de l'ACP, ont été utilisés comme rasters d'entrée dans une classification par K-moyennes, paramétrée arbitrairement pour obtenir 10 classes au maximum.

Le résultat de cette classification permet de dessiner des espaces dont les caractéristiques paysagères sont relativement homogènes. L'analyse visuelle et leur description amène une compréhension du territoire girondin différente de celle apportée par les bases de données d'occupation du sol. L'analyse des « signatures spectrales » permet de conserver les informations contenues dans les indices paysagers : nom de l'indice, valeurs minimale, moyenne et maximale de la classe.

Enfin, une jointure spatiale réalisée avec le logiciel QGIS permet de chercher le lien entre les points de présence des deux espèces de rainettes pour analyser en particulier les classes où se trouvent les espèces.

L'ensemble de cette méthode d'analyse d'images est présenté dans le schéma suivant (Fig. 271).

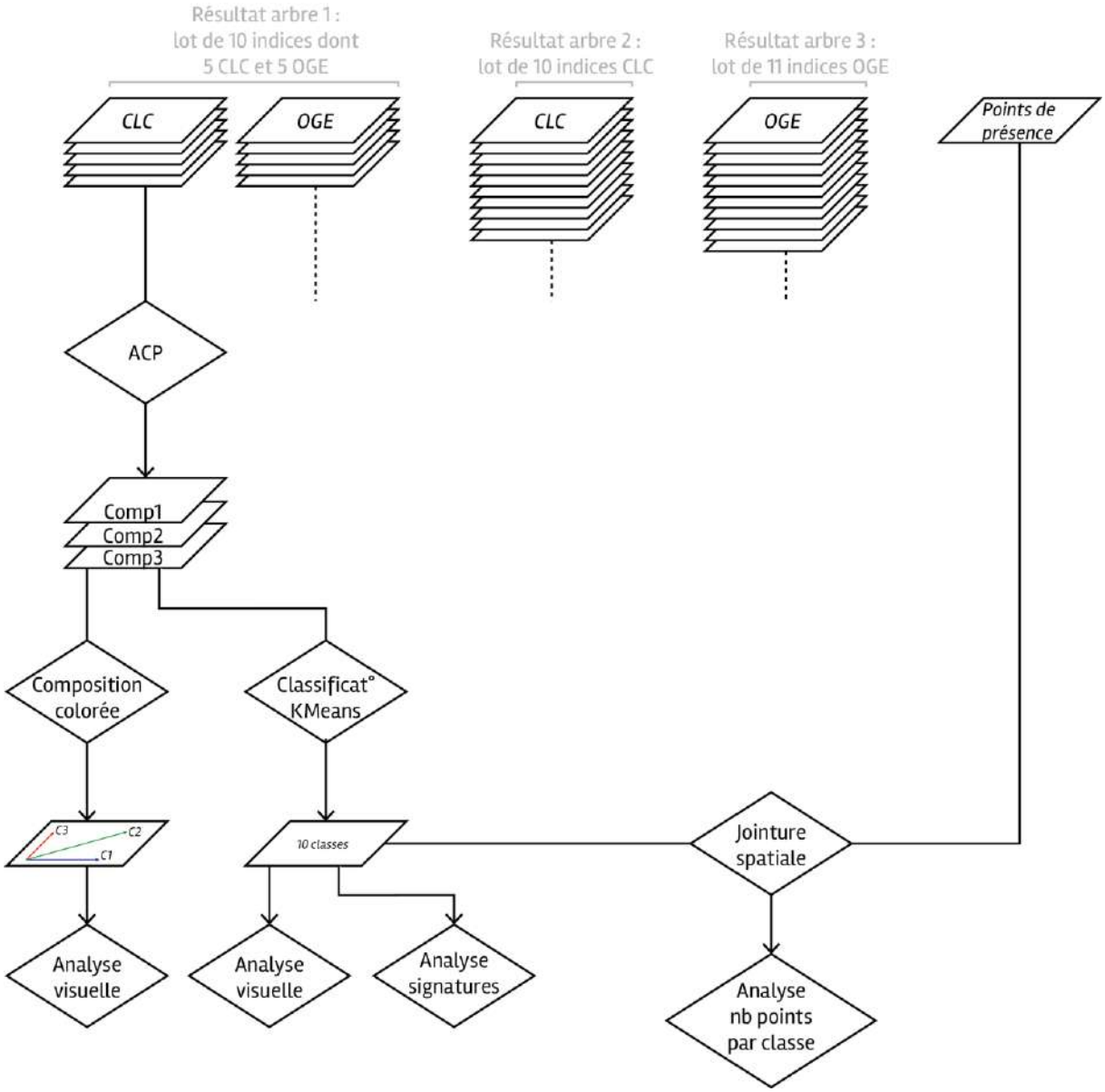


Fig. 271. Étapes de traitement des images d'indices paysagers

14.3 Résultats

Les résultats présentés dans ce chapitre sont organisés en deux parties. La première vise à identifier un lot d'indices paysagers pertinents pour chacune des espèces de rainette par une analyse statistique avec la méthode de l'arbre de décision. La seconde montre les résultats préliminaires d'une méthode, basée sur l'analyse d'images, pour combiner les indices paysagers en un raster unique afin de l'intégrer au modèle de répartition global.

14.3.1 Analyses statistiques par arbres de décision : identifier des indices paysagers pertinents

- **Analyse simultanée de toutes les variables, quelle que soit la base de données d'occupation du sol ou la taille de fenêtre coulissante**

L'arbre de décision présenté ci-dessous (Fig. 272) réalisé a pris en compte l'ensemble des variables paysagères. Il montre une classification des 2236 points de présence et pseudo-absence en 13 classes,

dont 5 composées majoritairement de points de présence de *Hyla meridionalis* (74% en moyenne) et 2 composées majoritairement de points de présence de *Hyla molleri* (72% en moyenne). Dans les classes des *Hyla meridionalis*, aucune co-présence des deux espèces n'apparait. En revanche, dans les 2 classes de *Hyla molleri*, les deux espèces sont co-présentes (23% de *Hyla meridionalis* en moyenne dans ces classes).

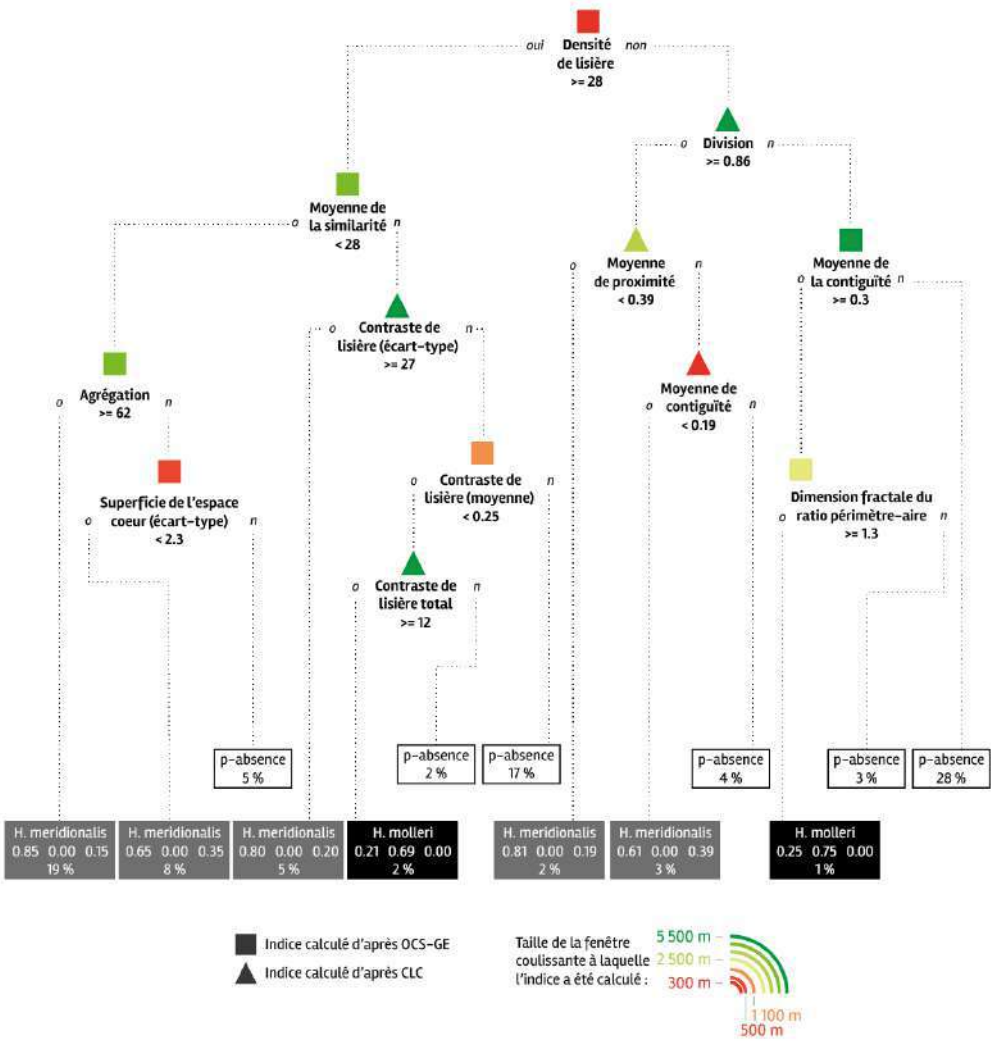


Fig. 272. Deux classes de Hyla molleri et cinq classes de Hyla meridionalis dans l'arbre de décision prenant en compte l'ensemble des indices paysagers

La figure suivante (Fig. 273) représente les indices présents dans cet arbre, c'est-à-dire ceux qui expliquent le mieux la présence de chacune des espèces de rainette en Gironde. Ils sont placés sur des cercles concentriques selon la taille de fenêtre coulissante à laquelle l'indice a été calculé. Ils sont également caractérisés selon leur mode de construction, c'est-à-dire la base de données d'occupation du sol utilisée : les triangles pour CORINE Land Cover et les carrés pour le Référentiel néoaquitain d'occupation du sol.

Les indices prédicteurs de chaque espèce sont précisés sur chaque groupe de cercles. La majorité des indices peut être liée à la présence des deux espèces : densité de lisière, division, similarité moyenne, écart-type du contraste de lisière, contiguïté moyenne. Il faut noter toutefois une variation pour ce dernier indice, explicatif pour la présence de chacune des espèces : pour *Hyla molleri*, cet indice est explicatif lorsqu'il est calculé d'après le Référentiel néoaquitain tandis que pour *Hyla meridionalis*,

il l'est lorsqu'il est basé sur CORINE Land Cover. Dans les deux cas, il est explicatif lorsqu'il est calculé dans une fenêtre coulissante de 5.5 km de côté.

Trois indices diffèrent entre les deux espèces. L'écart-type de la superficie de l'espace cœur, la moyenne de l'indice de proximité et l'indice d'agrégation n'apparaissent pas explicatifs de la présence de la rainette ibérique *Hyla molleri* contrairement à la rainette méridionale *Hyla meridionalis*. A l'inverse, la dimension fractale du ratio périmètre-aire, le contraste de lisière moyen et total sont explicatifs de la présence de la rainette ibérique mais pas de la rainette méridionale.

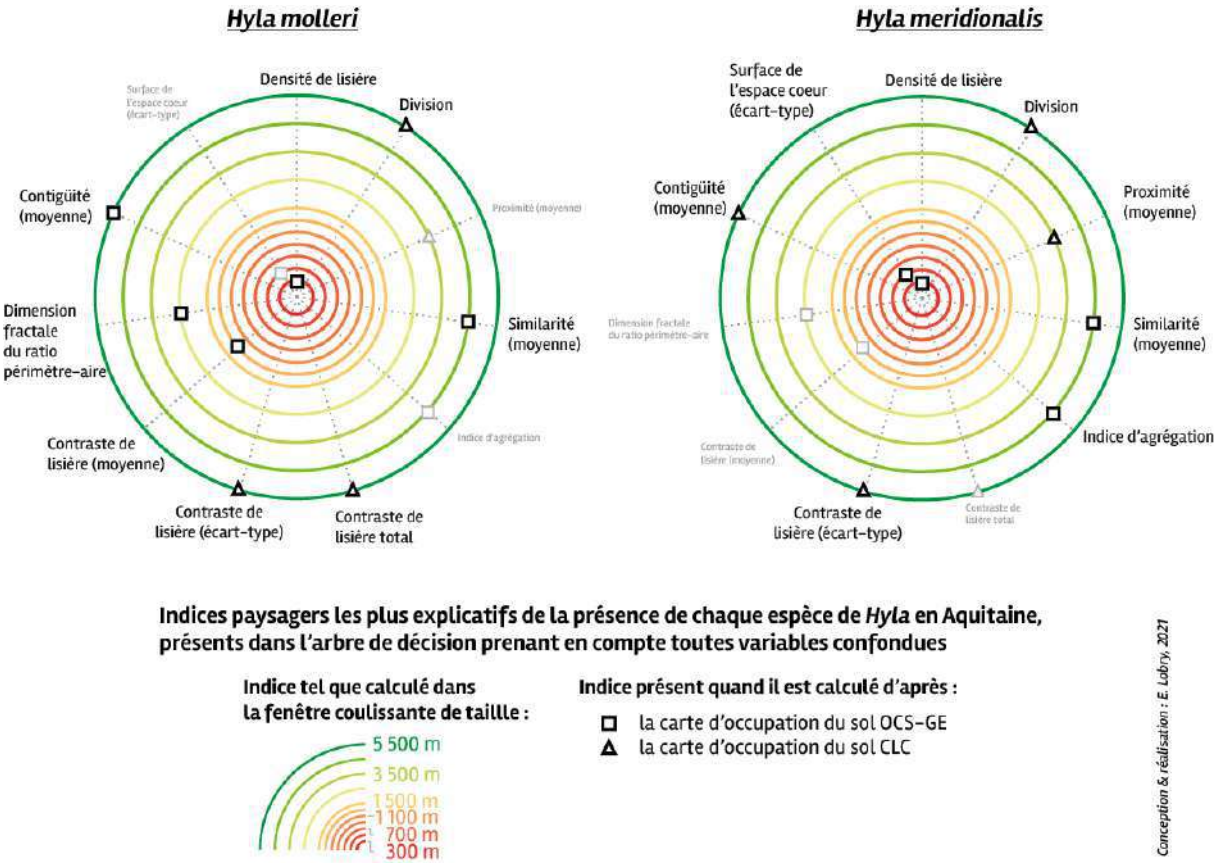


Fig. 273. La présence de Hyla molleri est principalement liée aux indices de lisière, celle de Hyla meridionalis plus en lien avec les « cœurs de biodiversité »

- **Analyse différenciée selon la base de données d'occupation du sol utilisée pour construire les indices**

Afin de pouvoir mener par la suite des analyses d'images, les rasters d'indices paysagers doivent être de même résolution. Ainsi, deux arbres de décision permettent de différencier les résultats obtenus avec chaque base de données d'occupation du sol.

Le premier arbre présenté ci-dessous (Fig. 274) correspond aux indices paysagers créés d'après les rasters construits avec CORINE Land Cover, de 500 m de résolution. Cet arbre aboutit à l'identification de 12 classes, dont 5 composées majoritairement de points de présence de rainette méridionale et une de rainette ibérique. Quelques points de présence de celle-ci se retrouvent dans des classes de rainettes méridionales (0.018% en moyenne). La classe des points de *Hyla molleri* est moins homogène que celles de *H. meridionalis* puisqu'ils ne représentent que 60% des points (73% en moyenne pour *H. meridionalis*) : les deux espèces sont donc co-présentes dans les espaces caractérisés par les indices paysagers identifiant ce groupe de points. En revanche, cette classe est définie par seulement 3 indices

paysagers tandis que les classes de points de *Hyla meridionalis* sont qualifiées par un nombre d'indices plus importants (4.6 en moyenne). Enfin, la classe des points de rainette ibérique est caractérisée par des indices calculés dans de grandes fenêtres coulissantes (4.5 et 5.5 km de côté, soit une superficie de 81 à 121 mailles à cette résolution) tandis que celles des points de rainette méridionale sont déterminées par des indices calculés dans des fenêtres de tailles plus variables.

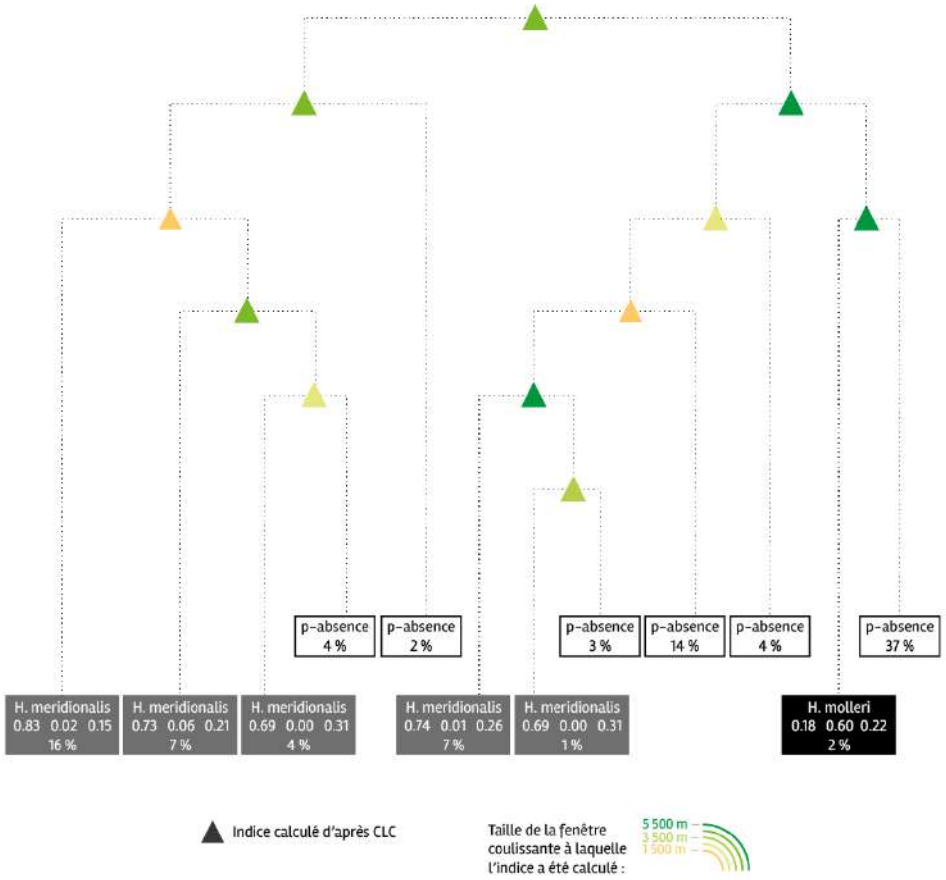


Fig. 274. Les indices paysagers construits d'après CORINE Land Cover plus appropriés pour l'espèce Hyla meridionalis ?

L'arbre suivant (Fig. 275) correspond aux indices paysagers calculés d'après le Référentiel néoaquitain d'occupation des sols (OCS-GE). Il identifie 12 classes dont 4 composées principalement de points de présence de *Hyla meridionalis* et 2 de *Hyla molleri*. Comme avec les indices construits d'après CLC, les classes composées principalement de points de présence de rainette ibérique sont plus hétérogènes que celles de rainette méridionale : 63% en moyenne sont de l'espèce majoritaire pour les classes de *H. molleri*, tandis que ce chiffre s'élève à 75% en moyenne pour celles de *H. meridionalis*. Au contraire des indices construits à partir de l'occupation du sol d'après CLC, le nombre d'indices nécessaire à la création d'une classe suffisamment homogène est de 3.25 en moyenne pour les classes de *H. meridionalis* et de 4.5 en moyenne pour les classes de *H. molleri*. Ce nombre d'indices plus élevé amène aussi une plus grande hétérogénéité de la taille de fenêtre coulissante pertinente : les superficies minimales et maximales sont utilisées pour les deux espèces, toutefois la présence d'indices calculés dans des fenêtres de taille moyenne (1.1 km, 2.5 km) est plus notable pour les classes de *H. molleri* tandis qu'ils correspondent aux extrêmes (300 et 500 m, 4.5 et 5.5 km) pour les classes de *H. meridionalis*.

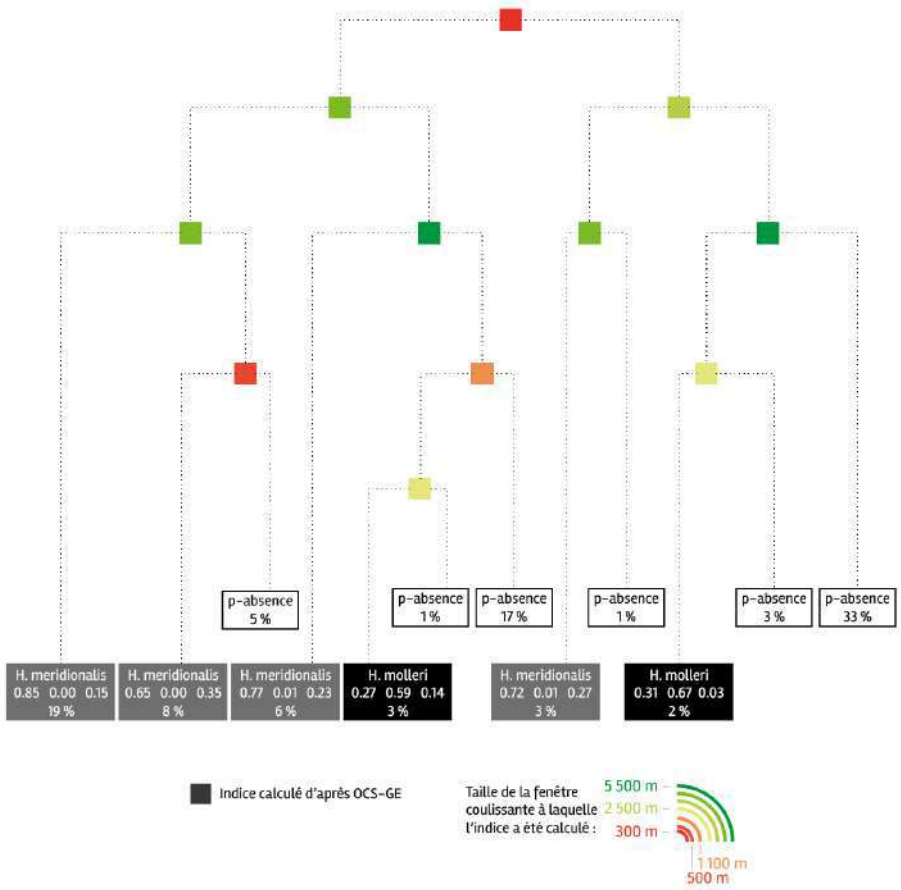


Fig. 275. Les indices paysagers construits d'après le Référentiel néoaquitain identifient mieux la présence de Hyla molleri

Les deux figures précédentes se focalisaient sur les tailles de fenêtre coulissante, autrement dit celles du contexte paysager pertinent puisque mis en lien avec la présence de l'une, l'autre ou les deux espèces de rainette. La figure suivante (Fig. 276) précise quels indices paysagers ont été identifiés comme prédicteurs. Les résultats de la déclinaison de l'analyse en fonction de la base de données d'occupation du sol confirment ceux de l'analyse simultanée de tous les indices : les indices paysagers construits d'après le Référentiel aquitain et permettant de définir des classes composées de points de présence de rainette ibérique sont principalement liés aux effets de lisière (contraste de lisière, dimension fractale du ratio périmètre–aire, contigüité) tandis que des indices caractérisant les « cœurs de biodiversité » apparaissent de bons prédicteurs (agrégation, cohésion, écart-type de la superficie de l'espace cœur) pour les classes de rainette méridionale. En revanche, quand ils sont construits à partir de CORINE Land Cover, les indices de lisière apparaissent eux aussi importants pour prédire la présence de rainette méridionale et ce, dans plusieurs tailles de contextes paysagers.

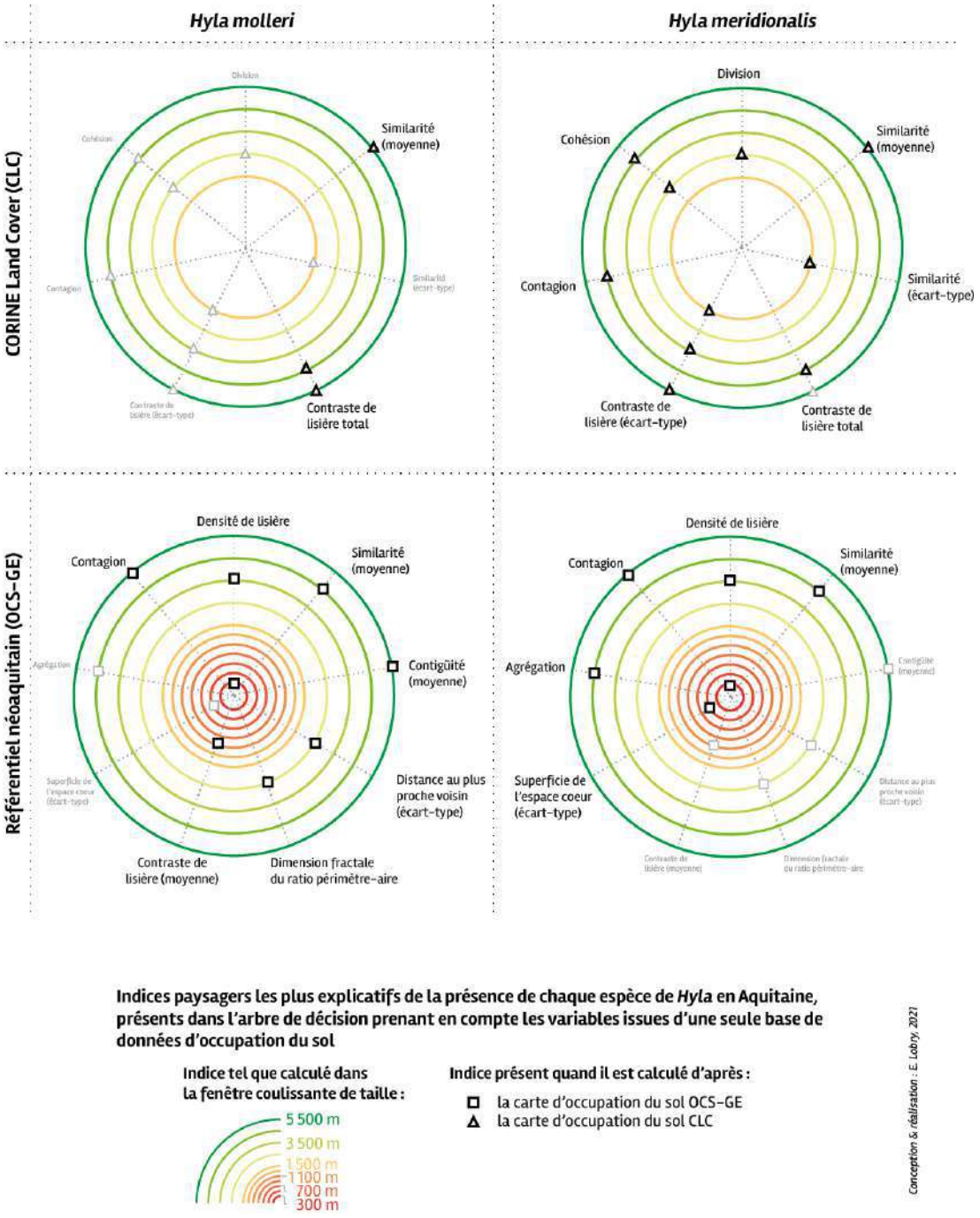


Fig. 276. Les indices de lisière sont de bons prédicteurs de la présence de Hyla molleri lorsqu'ils sont calculés d'après OCS-GE et de celle de Hyla meridionalis lorsqu'ils sont calculés d'après CLC

Cette première étape d'analyse statistique a permis d'identifier des lots d'indices paysagers pertinents d'une manière globale et selon une différenciation d'après les bases de données d'occupation du sol utilisées. Cette distinction est nécessaire pour l'analyse d'images puisque les lots de rasters traités doivent être de même résolution spatiale : 100 m pour les indices construits avec le Référentiel néoaquitain, 500 m pour ceux construits d'après CORINE Land Cover. Le lot d'indices paysagers identifiés comme pertinents dans l'arbre de décision analysant simultanément l'ensemble des indices (Fig. 272) a été divisé en deux lots de 5 indices (cf. Fig. 271) en fonction de leur résolution spatiale. La partie suivante présentera les résultats obtenus par analyses d'images sur les 4 lots constitués.

14.3.2 Analyse d'images : combiner les rasters d'indices paysagers

Les premières analyses statistiques ont permis d'identifier quelques indices paysagers pertinents vis-à-vis des deux espèces étudiées. Pour réduire encore le nombre de rasters à intégrer dans le modèle de répartition d'espèces (SDM), une méthode d'analyse d'images a été testée. Un prétraitement a été réalisé pour chacun des quatre lots d'indices : une analyse en composantes principales (ACP) permet de combiner les informations majeures de chacune des images tout en gardant une traçabilité quant à la signification de chaque image résultante.

Pour chaque lot d'indices, les composantes principales sont exprimées d'une part de manière numérique et d'autre part dans de nouvelles images. Le tableau suivant (Tab. LXXVIII) présente le résultat obtenu pour l'ACP réalisée avec le lot de 5 indices construits à partir du Référentiel néoaquitain (OCS-GE) identifiés dans le premier arbre de décision (cf. Fig. 272). Ce sont ces valeurs numériques qui permettent de suivre la contribution de chaque indice aux axes factoriels de l'ACP.

Les indices d'écart-type de la superficie de l'espace-cœur et la moyenne de l'indice de similarité constituent les deux extrémités de l'axe de la première composante. Les indices d'agrégation et la moyenne de similarité ceux de l'axe de la seconde composante. Enfin, les indices de densité de lisière et d'agrégation sont les extrémités de l'axe de la troisième composante. Ce sont donc ces indices qui sont principalement représentés dans les images des composantes déterminées par l'ACP.

Tab. LXXVIII. Les indices de similarité moyenne, l'écart-type de la superficie de l'espace-cœur, d'agrégation et de densité de lisière sont fortement discriminés dans les trois premières composantes

		CONTRIBUTION AUX COMPOSANTES PRINCIPALES		
Indice construit d'après OCS-GE	***Taille de fenêtre coulissante***	***Composante ACP 1***	***Composante ACP 2***	***Composante ACP 3***
Densité de lisière	300 m	13 741.49	-27 356.46	-32 896.89
Ecart-type de la superficie de l'espace-cœur	500 m	2 077.98	-1 985.31	-134.37
Moyenne du contraste de lisière	1 100 m	4 050.65	-6 724.54	-3 612.62
Indice d'agrégation	4 500 m	53 815.34	-53 153.70	1 571.16
Moyenne de l'indice de similarité	4 500 m	117 473.50	-1 744.82	-12 095.24

Le tableau suivant (Tab. LXXIX) présente le résultat obtenu pour l'ACP réalisée avec le lot de 5 indices construits à partir de CORINE Land Cover (CLC) identifiés dans le premier arbre de décision (cf. Fig. 272). Ici, c'est la moyenne de l'indice de contigüité et l'écart-type du contraste de lisière qui contribuent le plus à la première composante. La deuxième composante renseigne principalement sur le contraste de lisière : écart-type et total. La troisième composante apporte une information différente, liée aux indices de proximité et de contigüité. Globalement, ce sont l'effet de lisière et la notion de contigüité qui sont exprimés dans les images des composantes déterminées par cette ACP.

Tab. LXXIX. Les effets de lisière et la contigüité contribuent le plus fortement aux premières composantes

		CONTRIBUTION AUX COMPOSANTES PRINCIPALES		
Indice construit d'après CLC	***Taille de fenêtre coulissante***	***Composante ACP 1***	***Composante ACP 2***	***Composante ACP 3***
Moyenne de l'indice de proximité	3 500 m	97.70	4.92	150.74
Moyenne de l'indice de contigüité	5 500 m	0.13	0.07	−0.99
Division	5 500 m	154.30	8.91	43.63
Ecart-type du contraste de lisière	5 500 m	3 442.89	−225.11	62.73
Contraste de lisière total	5 500 m	2 011.72	611.33	63.03

Pour chacun des quatre lots, les trois images des composantes principales ont été utilisées pour réaliser une classification non dirigée avec la méthode des K-moyennes. Les figures suivantes présentent les images de ces classifications, respectivement avec les indices construits d'après OCS-GE (Fig. 277) et d'après CLC (Fig. 278).

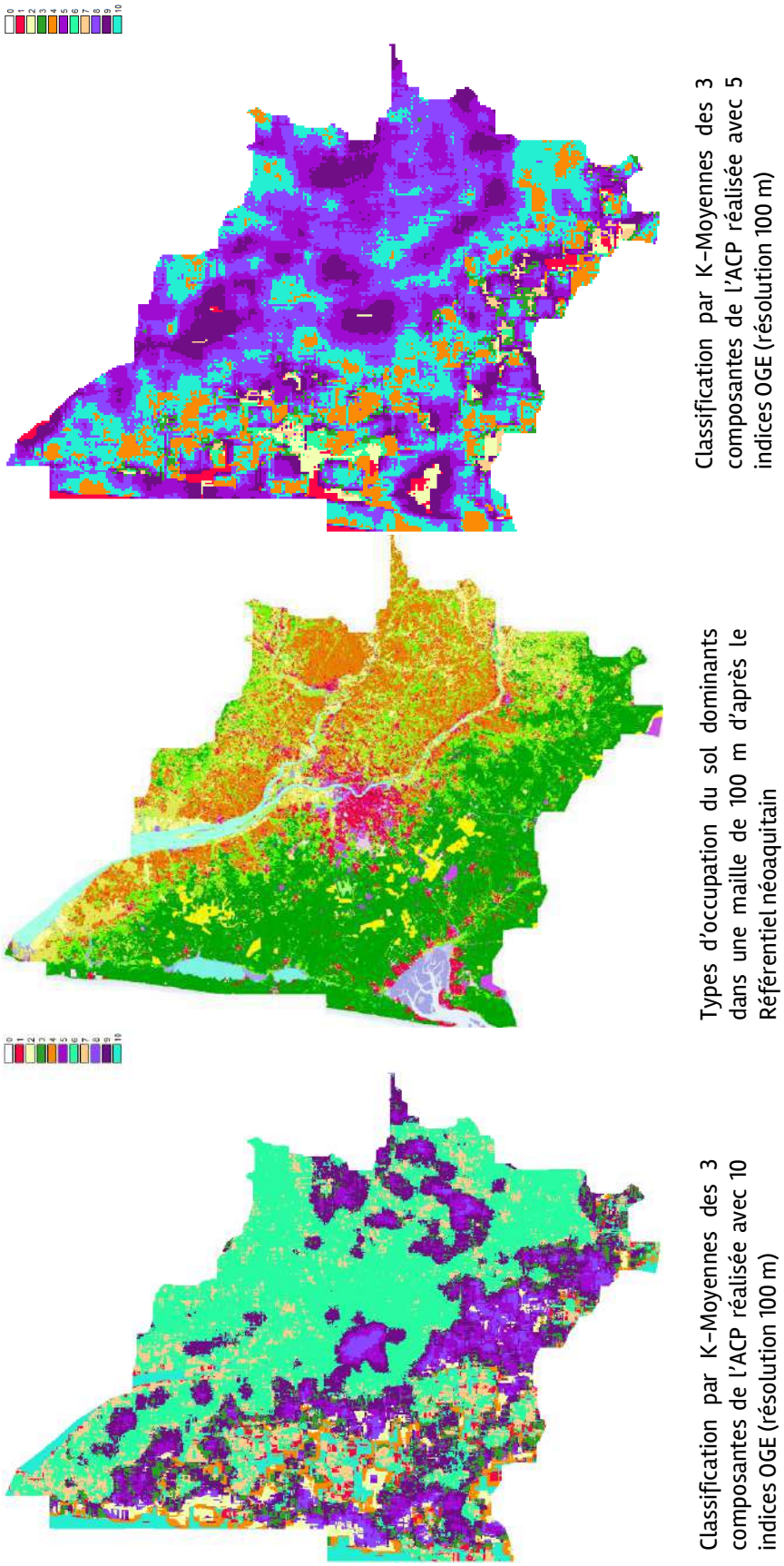


Fig. 277. Classifications réalisées à partir des indices construits d'après le Référentiel néoaquitain

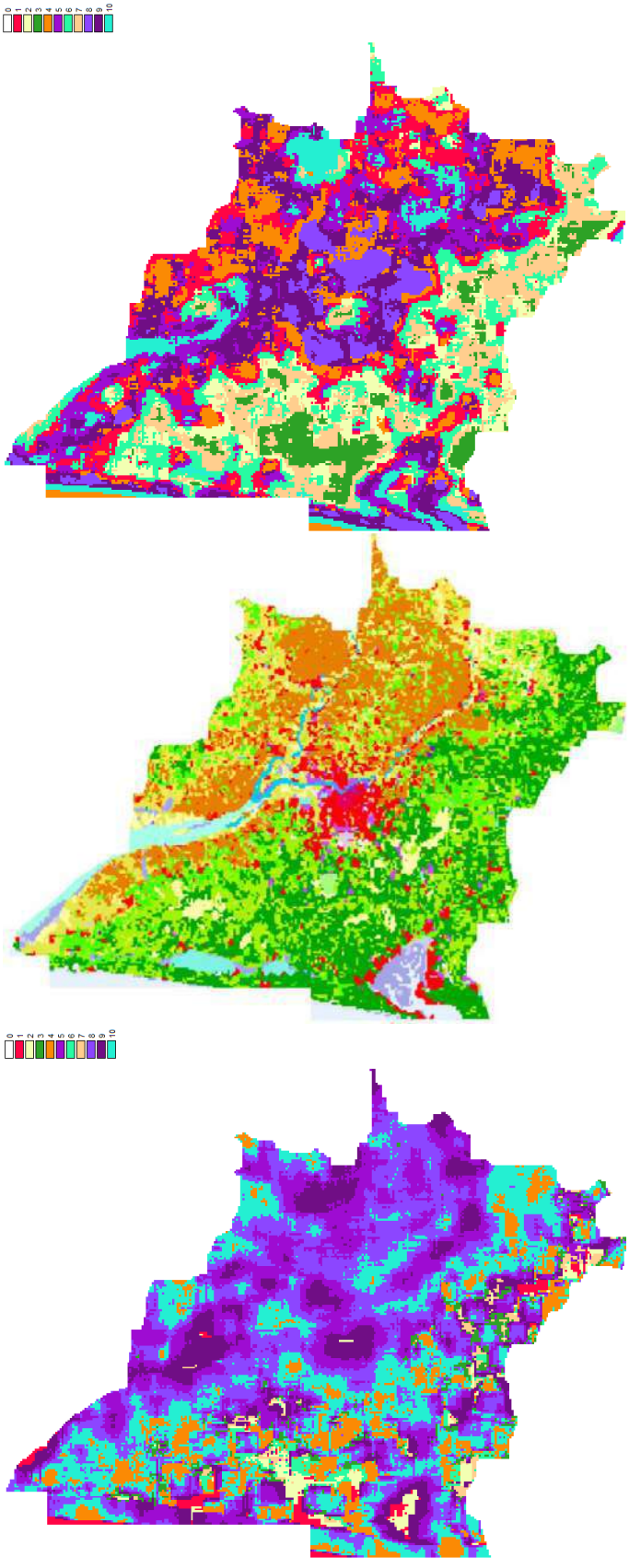


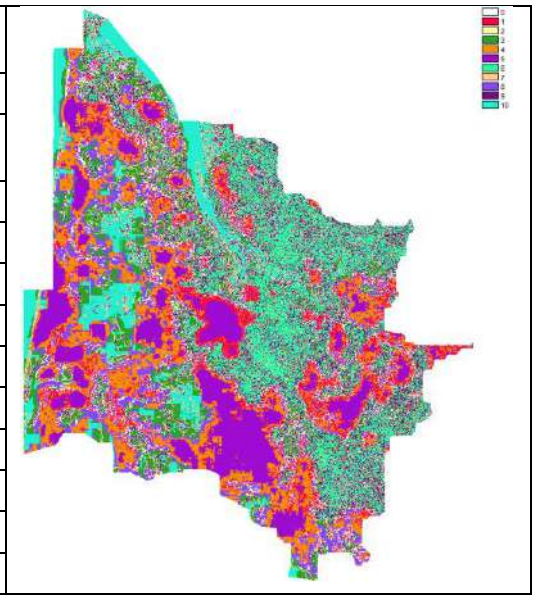
Fig. 278. Classifications réalisées à partir des indices construits d'après CORINE Land Cover

Une jointure spatiale entre ces rasters et le fichier de points de présence, menée avec un logiciel SIG, permet d'identifier les classes comprenant les plus grands effectifs de chaque espèce de rainette. Les tableaux suivants présentent ces résultats, respectivement pour les indices construits d'après OCS-GE (Tab. LXXX) et d'après CLC (Tab. LXXXI).

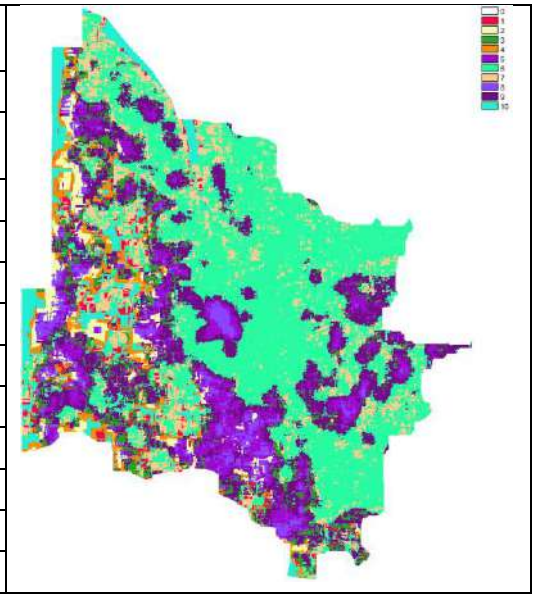
Dans l'emprise, il y a 8 points de présence de *Hyla molleri* et 456 points de *Hyla meridionalis*. Le nombre trop peu important de points de *Hyla molleri* ne permet pas d'analyser ces résultats. En revanche, la classification semble apporter une bonne discrimination des points de présence de rainette méridionale. Dans l'image classée avec les 5 indices OCS-GE, les classes 6 et 9 contiennent près de 77% de l'effectif des rainettes méridionales. Dans celle construite avec les 10 indices, la classe 6 en contient 80%. Ces classes correspondent à des habitats potentiellement favorables à cette espèce.

Tab. LXXX. Les classifications basées sur OCS-GE permettent de discriminer environ 80% de l'effectif de Hyla meridionalis

Classification d'après les 3 composantes de l'ACP réalisée sur les 5 indices OCS-GE (cf. Fig. 272)			
	Part des points dans les classes (%)		
	Toutes espèces	*Hyla meridionalis*	*Hyla molleri*
Classe 1	4.74	4.39	25.00
Classe 2	2.59	2.19	25.00
Classe 3	0.65	0.66	0.00
Classe 4	3.02	2.41	37.50
Classe 5	4.74	4.82	0.00
Classe 6	34.27	34.87	0.00
Classe 7	6.90	7.02	0.00
Classe 8	0.65	0.66	0.00
Classe 9	41.59	42.11	12.50
Classe 10	0.86	0.88	0.00



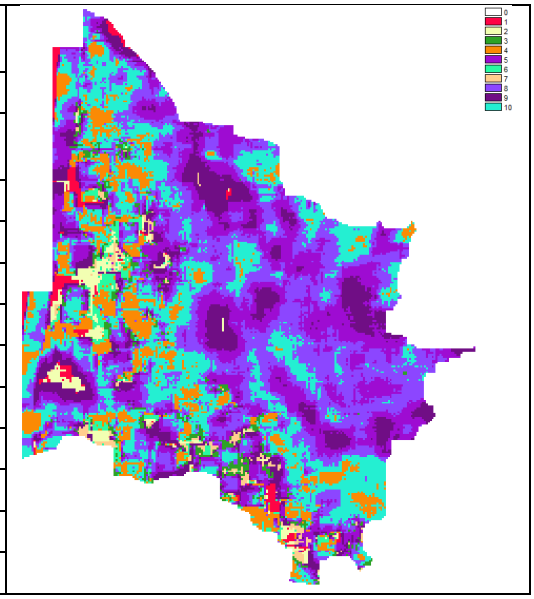
Classification d'après les 3 composantes de l'ACP réalisée sur les 10 indices OCS-GE (cf. Fig. 275 et Fig. 276)			
	Part des points dans les classes (%)		
	Toutes espèces	*Hyla meridionalis*	*Hyla molleri*
Classe 1	0.00	0.00	0.00
Classe 2	0.00	0.00	0.00
Classe 3	0.43	0.44	0.00
Classe 4	0.65	0.66	0.00
Classe 5	2.59	2.63	0.00
Classe 6	80.17	80.92	37.50
Classe 7	7.97	8.11	0.00
Classe 8	2.37	2.41	0.00
Classe 9	5.17	4.17	62.50
Classe 10	0.65	0.66	0.00



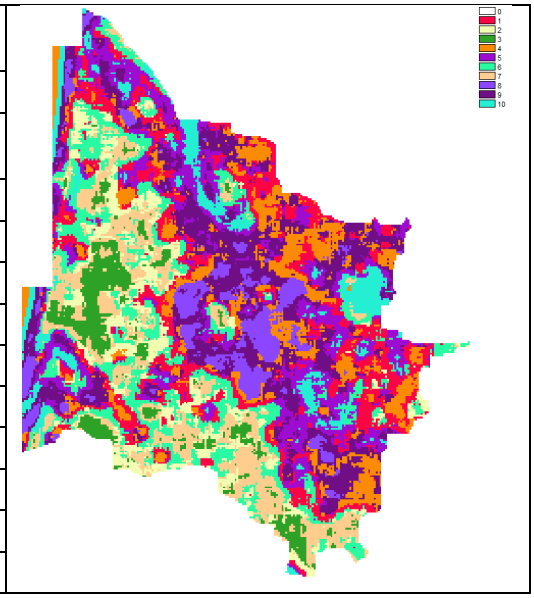
Dans l'image classée d'après les 5 indices construits avec CLC, trois classes contiennent la quasi-totalité de l'effectif de *Hyla meridionalis* : les classes 8 et 10 contiennent environ 75% de l'effectif. En ajoutant la classe 5, 92% de l'effectif est pris en compte. Dans celle classée d'après les 11 indices, les classes 4, 8 et 9 permettent de discriminer 86% de l'effectif.

Tab. LXXXI. Les classifications basées sur CLC distinguent la présence de H. meridionalis dans 3 types d'espace

Classification d'après les 3 composantes de l'ACP réalisée sur les 5 indices CLC (cf. Fig. 272)			
	Part des points dans les classes (%)		
	Toutes espèces	*Hyla meridionalis*	*Hyla molleri*
Classe 1	0.22	0.22	0.00
Classe 2	0.00	0.00	0.00
Classe 3	0.00	0.00	0.00
Classe 4	3.88	3.51	25.00
Classe 5	17.67	17.98	0.00
Classe 6	0.00	0.00	0.00
Classe 7	0.00	0.00	0.00
Classe 8	31.03	30.92	37.50
Classe 9	3.66	3.73	0.00
Classe 10	43.53	43.64	37.50



Classification d'après les 3 composantes de l'ACP réalisée sur les 11 indices CLC (cf. Fig. 274 et Fig. 276)			
	Part des points dans les classes (%)		
	Toutes espèces	*Hyla meridionalis*	*Hyla molleri*
Classe 1	5.82	5.48	25.00
Classe 2	0.22	0.22	0.00
Classe 3	0.00	0.00	0.00
Classe 4	35.34	35.96	0.00
Classe 5	2.37	2.41	0.00
Classe 6	4.31	3.73	37.50
Classe 7	0.65	0.66	0.00
Classe 8	19.61	19.96	0.00
Classe 9	31.47	31.36	37.50
Classe 10	0.22	0.22	0.00



Des traitements sont à poursuivre pour définir ces classes, autrement dit, caractériser le paysage des espaces contenant potentiellement des habitats pour les espèces de rainette. Enfin, l'intégration des différentes images dans un SDM permettra d'observer l'apport de cette nouvelle donnée environnementale au modèle global.

14.4 Discussion

Dans la perspective d'intégrer dans un modèle de répartition d'espèces (SDM) des informations sur l'habitat ou le paysage, l'utilisation d'indices paysagers calculés par le logiciel Fragstats sur la base de données d'occupation du sols préexistantes a été explorée. Les modes de fabrication de ces indices paysagers ont été démultipliés, selon la base de données d'occupation du sol utilisée et la taille de fenêtre coulissante. Dans un premier temps, 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. Cela amène dans un second temps à réfléchir aux enjeux du processus de modélisation.

Dans le logiciel Fragstats, la spatialisation des indices paysagers repose sur le principe de la fenêtre coulissante, qui attribue à la cellule centrale d'une fenêtre carrée, la valeur d'un indice calculé au niveau « paysage ». Ici, le paysage est défini par le périmètre de cette fenêtre et la cellule centrale est caractérisée en fonction de cet environnement (McGarigal & Marks, 1995). La taille de fenêtre correspond donc en un sens à une manière de borner le paysage en lui attribuant une superficie de manière arbitraire et liée à la taille de la cellule, autrement dit, de la résolution spatiale de la donnée d'occupation du sol.

Cette méthode permet donc de décrire la structure du paysage local. La démultiplication des tailles de fenêtres permet de discuter la taille du paysage et d'étudier dans quelle mesure celle-ci peut être un facteur explicatif, d'un point de vue écologique, de la présence des espèces, cette explicitation étant rarement réalisée (Andrieu, 2017). Il faut rappeler qu'au sens de l'écologie du paysage, « le paysage est défini comme une portion de territoire d'échelle kilométrique » (Andrieu, 2017). Cette définition peut questionner la nécessité de recourir à une résolution spatiale fine, supposée nécessaire vu le choix des espèces étudiées, qui disposent de faibles capacités de déplacement. Si l'hypothèse de départ était que l'utilisation d'indices paysagers, calculés à partir de données d'occupation du sol de résolution spatiale élevée (de l'ordre de la centaine de mètres) permettrait d'affiner la résolution des données climatiques de Météo-France (quelques kilomètres), il est intéressant de constater ce retournement de situation : le calcul d'indices paysagers avec le principe de la fenêtre coulissante permet finalement d'inclure des informations paysagères d'ordre kilométrique dans des cellules d'ordre hectométrique. Autrement dit, plutôt qu'inclure des données à haute résolution dans des données à plus basse résolution, ce sont des données de basse résolution qui ont été incorporées dans des données à haute résolution.

Par ailleurs, la comparaison entre les deux bases de données d'occupation du sol disponibles en Nouvelle-Aquitaine, CORINE Land Cover (CLC) et le Référentiel néoaquitain d'occupation du sol à grande échelle (OCS-GE), vise à rendre visible et expliciter les différences de résultats liées à la résolution spatiale de fabrication de ces données. En effet, pour être utilisées dans Fragstats, ces bases de données, téléchargées au format vectoriel, ont été rastérisées selon une résolution spatiale qui correspond à la taille de l'unité minimale cartographiée : respectivement 100 m (√10 ha) et 500 m (√25 ha).

Or, l'objet observé varie en fonction de la résolution spatiale choisie (Drăguț & Eisank, 2011). Ainsi, la complexité paysagère décrite par OCS-GE correspond au nombre plus important de polygones décrits dans cette base de données. Un parallèle peut être réalisé entre le fait que les indices de lisière apparaissent de bons prédicteurs de la présence de *Hyla molleri* lorsqu'ils sont calculés d'après le Référentiel néoaquitain et de celle de *Hyla meridionalis* lorsqu'ils sont calculés d'après CORINE Land Cover. D'une certaine manière, la résolution spatiale aboutissant à des objets plus hétérogènes de

CORINE Land Cover semble correspondre aux caractéristiques écologiques de la rainette méridionale, plus généraliste que la rainette ibérique.

Le fait que des indices paysagers calculés dans de grandes fenêtres (5.5 km) et d'après la base de données de résolution spatiale la moins fine (CLC) soient identifiés en tant que prédicteurs de la présence des deux espèces de rainette, dont les capacités de déplacement sont faibles, peut paraitre contre-intuitif. L'hétérogénéité qu'ils décrivent pourrait amener à supposer l'existence de plusieurs milieux juxtaposés et de petite taille. Cependant, de tels milieux sont mal décrits par les données utilisées. En effet, afin d'utiliser le logiciel Fragstats, les données d'occupation du sol, de format vectoriel, ont été transformées au format raster. Cette rastérisation a été effectuée par un paramétrage qui conserve, au sein de chaque cellule, le type d'occupation du sol dominant, c'est-à-dire celui qui occupe la plus grande superficie dans la cellule. Cette méthode a pour limite d'aboutir à une « disparition » des éléments linéaires, tels que les routes, qui peuvent pourtant avoir un impact non négligeable sur les rainettes, mais aussi des types d'occupation du sol dont la superficie est peu importante.

Avec un tel paramétrage, les discontinuités mises en exergue dans les indices paysagers calculés par Fragstats sont liées à la configuration des matrices Epaisseur de lisière et Contraste notamment et ne peuvent pas refléter la fragmentation des milieux par les routes, ou au contraire la proximité potentiellement bénéfique à de petits plans ou cours d'eau. Il serait donc intéressant de traduire en cartes les discontinuités modélisées d'après les paramètres du logiciel afin de mieux comprendre ce que sont capables d'exprimer les indices paysagers en termes de fragmentation et de connectivité des milieux. D'autre part, dans le précédent rapport, il était apparu 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 » (MALLARD, 2019). Tester la possibilité d'inclure la diversité d'une maille en une seule information pour la caractériser et l'inscrire dans le calcul des indices paysagers constitue l'une des perspectives de cette recherche méthodologique et appelle à se réinterroger sur les enjeux du processus de modélisation.

Plusieurs auteurs notent que le nombre de variables explicatives à implémenter dans le SDM est limité (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Francesco Ficetola et al., 2014). La réduction du nombre de variables paysagères nécessite donc des choix, qui peuvent être réalisés, entre autres, selon des critères statistiques. Or, aucun choix réalisé *a priori* pour ce paramètre de taille de la fenêtre coulissante ne semble justifiable d'un point de vue statistique, ou plutôt, le choix de chacune des tailles de fenêtre est justifiable statistiquement (LOBRY, 2020).

Au même titre que les variables climatiques, les variables paysagères les plus pertinentes dépendent de l'espèce étudiée. Les variables paysagères sont diverses d'une part du point de vue de la caractéristique qu'elles quantifient (l'effet de lisière, la superficie, la fragmentation, ...) mais aussi diversifiées selon leur mode de construction (base de données d'occupation du sol utilisée, taille de fenêtre coulissante pour le calcul).

Pour le modèle de répartition (SDM), il s'agit de se demander si les variables à conserver permettent d'identifier la présence du groupe d'espèces pour tendre vers la modélisation d'un type de milieu – humide pour ces espèces – ou correspondent particulièrement à une seule espèce. Ainsi, les rasters en entrée du modèle peuvent varier.

Dans tous les cas, le modèle de répartition nécessitant un nombre réduit de variables, il apparait nécessaire de combiner plusieurs variables paysagères en une variable synthétique. La modélisation a une puissance heuristique considérable, c'est un auxiliaire déterminant de la recherche même quand

le modèle traduit la réalité de façon très imparfaite. Souvent, ce n'est pas le modèle qui est important mais la modélisation, le fait de construire le modèle. La méthode d'analyse d'images consistant à réaliser une classification à partir d'images de composantes principales permet de conserver une certaine généalogie de l'image et ainsi, l'explicitation du sens de la variable.

Afin que la modélisation joue son rôle d'aide à la décision politique, il parait nécessaire de pouvoir en discuter les résultats mais aussi les modes de construction (CATTEAU & LOBRY, 2021a). Dans le contexte actuel de technicisation de l'environnement (GRANJOU, 2013 ; BOULEAU & DEUFFIC, 2016), la démultiplication des données environnementales au service de stratégies de suivi montre que leur construction même constitue un enjeu politique (CATTEAU & LOBRY, 2021b).

14.5 Conclusion

Les analyses présentées dans ce chapitre constituent la dernière étape vers la constitution d'un jeu de données paysagères intégrables en tant que variables explicatives dans les SDM. L'étude conserve une focale particulière sur les enjeux liés à la résolution spatiale des données et l'exploration des possibilités d'articuler des informations disponibles à différentes résolutions.

Dans un premier temps, il s'agissait d'analyser la capacité des métriques paysagères à prédire la présence chacune des espèces étudiées grâce à l'utilisation d'arbres de décision, afin de constituer un lot d'images d'indices pertinents vis-à-vis de l'espèce. Dans un second temps, les indices paysagers prédicteurs ont été combinés avec une méthode d'analyse d'images qui permet de garder l'explicitabilité de la variable synthétique constituée.

Au fil du chapitre, il s'agit de démontrer tant les possibilités techniques de création d'indicateur paysager quantitatif que leurs enjeux théoriques quant à leur utilisation dans un modèle de répartition d'espèces. Si leur intégration en tant que variables explicatives dans un SDM parait complexe, les indices paysagers visent à 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 qui peuvent être traduites en partie par l'occupation du sol.

L'intégration de la variable paysagère constituée dans un modèle de répartition d'espèce constitue la perspective de ce travail. Il s'agira d'observer si cette prise en compte des structures spatiales et des interrelations Nature-Société dans le modèle apparait efficace et pertinente.

Conclusion



Auteur : *Fanny Mallard*

• Démarche du programme

La biodiversité est essentielle comme solution pour contribuer à l'adaptation au changement climatique, mais elle est impactée par cette pression. Elle décline actuellement 100 à 1 000 fois plus rapidement que ce qui est considéré comme son rythme d'évolution « naturel ». Selon les dernières estimations des démarches scientifiques, cette perte est exceptionnellement rapide et d'origine anthropique. Une sixième période d'extinction de masse est en cours. Parmi les principales causes, par sa rapidité, le changement climatique est une préoccupation majeure à prendre en compte pour les écosystèmes, pour la flore et la faune sauvages. La pression du changement climatique a la particularité d'alimenter et d'amplifier en rétroaction 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.

L'échelle régionale est un niveau de décision politique intermédiaire, pertinent pour la mise en œuvre d'actions de lutte contre le changement climatique, de préservation de la biodiversité et de médiation. À cette échelle, il est possible de mobiliser une communauté d'acteurs entre science et société et de la placer dans le cadre d'un processus de recherche. Cette « recherche–action » doit reposer sur une méthodologie scientifique indépendante de l'observateur. L'objectif est d'observer, de mesurer, d'analyser et de modéliser les effets du changement climatique sur l'état de la biodiversité, de proposer des solutions pour la conservation des espèces et d'en assurer le suivi dans le temps. Suite aux travaux du Comité Scientifique Régional sur le Changement Climatique en région Nouvelle–Aquitaine constatant le manque de connaissances au niveau régional, le programme de recherche « les sentinelles du climat » en région Nouvelle–Aquitaine a été mis en place. Cette région est un laboratoire à ciel ouvert pertinent par son contexte géographique. En effet, elle est particulièrement exposée au changement climatique et présente une grande variété d'écosystèmes naturels.

Pour mesurer l'état de la biodiversité qui est la clé de la démarche, le choix d'indicateurs permet une réduction du nombre de mesures. Ils simplifient l'approche de phénomènes complexes. Les indicateurs utilisés sont d'ordre biologique et concernent des 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 la pression climatique mesurées localement à des échelles de temps et d'espace différentes. Ces données horaires, journalières et annuelles concernent la température, l'hygrométrie, la pluviométrie, la radiation solaire, la vitesse du vent, et permettent de dégager des tendances de l'impact de leurs variations sur l'état de la biodiversité années après années.

À partir d'un état de l'art des connaissances, de critères définis et d'une importante base de données empiriques des productions d'atlas de la flore et de la faune, des espèces et des groupes d'espèces « indicateurs » ont été développés pour 5 types de milieux naturels sensibles. Une vingtaine d'indicateurs dits « sentinelles du climat » ont été retenus en 2016. Ces espèces ont été sélectionnées selon les critères suivants : une capacité de déplacement limitée, être inféodées aux écosystèmes sensibles au changement climatique, avoir une biologie et une écologie connues, des observations faciles et objectifs de conservation.

L'évolution des indicateurs est suivie pour chacun des écosystèmes et habitats suivants :

- La flore : Communautés végétales des dunes littorales non boisées, des pelouses sèches calcicoles, des tourbières, landes tourbeuses et bas-marais acidiphiles, des lagunes du plateau landais, des rives d'étangs arrière-littoraux, de forêts à Hêtre de plaines;
- les insectes : les lépidoptères des pelouses sèches, de landes humides et des pelouses de montagne, avec deux études spécifiques pour les espèces *Phengaris alcon* et *Parnassius apollo* ; les Leucorrhines et cortège d'odonates associé des lagunes des Landes de Gascogne ; *Gomphocerus sibiricus* et le cortège des orthoptères associé des prairies et pelouses de montagne des Pyrénées-Atlantiques ;
- les amphibiens : *Hyla molleri* des lagunes du triangle landais ; *Hyla arborea* des mares des landes et du bocage picto-limousin ; *Rana pyrenaica* des torrents de montagne ;
- les reptiles : *Timon lepidus* des dunes grises du littoral aquitain ; *Zootoca vivipara* des landes humides et tourbières de Nouvelle-Aquitaine ; *Iberolacerta bonnali* et les lézards gris des affleurements et éboulis rocheux de montagne ; *Vipera berus* et les vipères des landes humides d'altitude ;
- les mammifères : *Marmota marmota* des pelouses et rocailles pyrénéennes.

L'objectif est ensuite de projeter les réponses mesurées de ces espèces sentinelles face au changement climatique à différentes échelles spatio-temporelles pour proposer des actions de conservation des espèces selon une démarche en 3 étapes clés.

1- La première étape appelée « Connaître » définit des indicateurs biologiques pour mettre en place un réseau de suivi des effets sur la biodiversité locale. L'hypothèse de recherche est que les effets locaux peuvent être étudiés à partir d'indicateurs d'espèces de flore et de faune à capacité de déplacement limitée, appelées sentinelles du climat. Chaque indicateur est associé à un protocole de suivi scientifique normalisé à l'échelle locale.

2- La deuxième étape « Comprendre » est la standardisation des analyses de données pour relier les variables du changement climatique aux variables des données biologiques de ces espèces sentinelles du climat. Trois échelles d'étude : 1) macro-écologique : les données régionales des observatoires régionaux permettent d'accéder aux données de présence ; 2) méso-écologique : sur des sites d'étude la mise en œuvre de protocoles de dénombrements complète les présences par des données d'abondance ; 3) micro-écologique : les données de sondes biomimétiques et des études en laboratoire permettent d'identifier la niche thermique et hydrique des espèces.

   Le changement climatique n'est pas le seul facteur qui doit être mesuré. D'autres facteurs anthropiques sont également pris en compte via l'analyse du paysage selon des indices paysagers. Toutes ces données sont utilisées pour modéliser l'état des réponses des espèces face au changement climatique puis projetées selon les différents scénarios climatiques du GIEC jusqu'en 2100.

3- En troisième étape « Agir », les connaissances permettent de proposer une première réflexion d'actions pour protéger et prévenir l'extinction des espèces et de promouvoir la conservation.

L'objectif à terme serait de développer un programme de surveillance décennal en Nouvelle-Aquitaine au même pas de temps celui des climatologues, adapté à la biodiversité et qui peut être mis à jour régulièrement. Ainsi ce programme servira de système d'alerte, prédisant les zones qui

présentent le plus de risques et quand elles le deviendront, ce qu'il convient de mettre en place pour cibler les efforts de conservation et de restauration.

Ce programme original est également en cours de transposition en région Occitanie. La conservation des espèces nécessite d'étudier l'aire de répartition des espèces au-delà des limites administratives. Le programme étendu de Nouvelle-Aquitaine à la région Occitanie permettra la prise en compte d'une échelle d'action plus pertinente pour les espèces. Des échanges avec d'autres régions sont également en cours dans l'objectif de tisser un réseau d'action à l'échelle nationale.

La démarche du programme mise en place s'insère dans le domaine que nous appelons l'« écologie du changement climatique ». Elle est ancrée dans une approche pluridisciplinaire, à l'interface principalement entre l'écologie, la biologie de la conservation et la climatologie, ainsi qu'entre la recherche et l'expertise naturaliste, et entre la science et la société. L' « écologie du changement climatique » définie ici met en œuvre des actions d'adaptation au changement climatique s'inscrivant dans une démarche de recherche action.

La suite du programme est nommée « les sentinelles du climat 2.0 ». Elle viserait en complément des suivis mis en place lors du programme les sentinelles du climat à définir et à tester plus spécifiquement des actions de conservation de ces espèces sentinelles en collaboration avec les acteurs du territoire. Afin de construire les pistes de réflexion, un colloque sur le programme intitulé « de la connaissance à l'action » a réuni le 26 novembre 2021, les gestionnaires, les décideurs et les acteurs de la conservation à l'hôtel de région de la Nouvelle-Aquitaine. Il présentait l'avancée de la connaissance en écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine et les nouveaux axes de recherche et d'action liés à la biologie de la conservation développés par milieux naturels. Cette conclusion reprend les éléments de conclusion de ce colloque : https://youtu.be/zPdsvYb8-38.

La démarche originale mise en place par Cistude Nature et ses partenaires en Nouvelle-Aquitaine est un programme reproductible. Les méthodes, les outils de traitement de données et le développement d'une communauté d'action, sont transférables à d'autres territoires. Le projet les sentinelles du climat 2.0 a également pour vocation de développer des échanges et des partenariats avec d'autres régions pour tisser le réseau d'action. Le programme en cours de transposition en région Occitanie s'articule en partenariat avec le coordinateur régional de l'association Nature en Occitanie. À l'échelle nationale des synergies peuvent être mises en place avec d'autres programmes comme le projet LIFE NaturAdapt coordonné par les Réserves Naturelles de France qui vise à intégrer les enjeux du changement climatique dans la gestion des espaces naturels protégés européens.

- **Vers une conservation du milieu dunaire : protéger et restaurer la dune grise**

Le milieu dunaire et la côte sableuse subissent directement l'influence des vents, du niveau de la mer et des marées. Le changement climatique induit des menaces relativement rapides et directes (augmentation des sécheresses, canicules) et indirectes (érosions, déplacements de sables avec notamment l'ensablement de la dune grise et d'arrière-dune) sur les dunes. Par exemple, le trait de côte du secteur de l'Amélie dans le Médoc a reculé de 200 m entre 1965 et 2018. La dernière actualisation du rapport de l'Observatoire Aquitain 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 estimée est de l'ordre de 20 et 50 mètres en moyenne respectivement pour les horizons 2025 et 2050. Ces changements impactent et impacteront les organismes qui vivent sur ces dunes.

La flore des dunes est une flore singulière et à valeur patrimoniale très élevée du fait de son adaptation aux contraintes climatiques de chaleur et de sécheresse, aux contraintes mécaniques d'ensablement et également à la pauvreté du sol. Les impacts seront à trois niveaux :

1) des substitutions de cortège avec des remplacements d'espèces le long du littoral,

2) des pertes d'espèces liées à des stress plus importants sur des végétations plus ouvertes et avec davantage de sable nu et des microhabitats moins diversifiés,

3) des pertes d'habitats liés à une séquence dunaire grise tronquée, c'est-à dire la dune mobile qui sera directement en contact de la forêt,

4) dans certains cas des progressions d'espèces thermophiles indigènes (exemple *Osyris alba* une espèce méditerranéenne présente en Charente et dans le Médoc qui pourraient s'étendre vers le sud et à l'intérieur des terres) ou d'espèces exotiques (exemple *Pittosporum tobira* qui pourraient se déployer sur le littoral).

Le Lézard ocellé *Timon lepidus*, espèce emblématique thermophile est présente du cordon dunaire du littoral atlantique à l'embouchure de l'Adour et l'Ile d'Oléron. Les habitats préférentiels de *T. lepidus* se trouvent en dune grise. Le Lézard ocellé et ses habitats apparaissent ainsi fortement menacés par les phénomènes d'érosion liés aux montées des eaux et aux épisodes de tempêtes. Les projections suggèrent un déplacement progressif des populations du littoral dans les terres et des pertes d'habitat favorable de 32 à 44% par rapport à la surface de l'habitat actuel. De plus, l'activité en période chaude peut entraîner une température du corps dépassant le maximum thermique critique du Lézard ocellé. Pour se refroidir, les lézards se retirent dans des micro-refuges plutôt que de subir le risque de surchauffe entraînant des modifications de comportement, comme par exemple en diminuant le temps de recherche de nourriture ou de reproduction. Les modifications de son activité normale peuvent à terme entraîner un déclin des populations.

L'évolution du trait de côte semble un phénomène inexorable. Les actions proposées sont de restaurer des continuités écologiques, en reliant des patchs de dune grise sur un gradient sud-nord et en limitant les espèces exotiques qui peuvent altérer les fonctions et la diversité spécifique de la flore des dunes. Sur le gradient est-ouest, des tests d'ouverture de la dune boisée accompagnés d'un suivi de l'évolution des successions végétales et de l'utilisation de ces ouvertures pour le Lézard ocellé sont proposés. Sur le gradient nord-sud, l'identification des ruptures de dunes grises permettraient de recréer les continuités écologiques. Ces actions seront mises en place en partenariat avec les gestionnaires et acteurs du territoire, notamment l'ONF Office national des forêts.

- **Vers une conservation des milieux secs de plaine : accompagner la méditerranéisation des pelouses calcicoles ?**

Les pelouses calcicoles sont réparties majoritairement en Dordogne, dans le Lot-et-Garonne et, dans une moindre mesure, en Gironde et en Pyrénées-Atlantiques. Ces habitats de pelouses sèches se développent sur des substrats calcaires et hébergent une flore particulière avec des espèces telles que *Rhaponticum coniferum*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Argyrolobium zanonii*, *Fumana ericifolia*, *Anthericum liliago*, *Sideritis hyssopifolia* subsp. *guillonii* adaptées à des sols pauvres en nutriments et a un déficit hydrique important en période estivale. Cette végétation est associée à des espèces particulières dont les lépidoptères des pelouses calcicoles (Azuré du serpolet *Maculinea arion,* Argus bleu céleste *Polyommatus bellargus,* Flambé *Iphiclides podalirius,* Fluoré *Colias alfacariensis*, Soufré *Colias hyale,* etc.*).*

Ce milieu et les espèces qu'il renferme sont sensibles à l'augmentation de la fréquence des températures maximales et la diminution des précipitations. Les extinctions locales de populations de lépidoptères se développeront par la modification des espèces végétales hôtes. Globalement les résultats du programme sur les lépidoptères de pelouses calcicoles et les travaux réalisés à l'échelle européenne montrent un appauvrissement des cortèges de lépidoptères. Des espèces, aujourd'hui communes des pelouses et identifiées comme potentiellement sensibles au changement climatique pourraient être prises en compte dans la gestion immédiate comme le Bel Argus (*Lysandra bellargus*). La création d'îlots de fraîcheur sur les pelouses accompagnerait le maintien et la création d'un réseau de pelouses ouvertes. A contrario, sur certains secteurs d'autres impacts vont se cumuler, dont la fermeture du milieu qui va également se combiner à cet effet du changement climatique.

Ces modifications de pressions climatiques s'appliqueraient sur les cortèges de flore et de lépidoptères avec l'apparition et la propagation d'espèces thermophiles d'affinités méditerranéennes déjà présentes en région. Les projections d'évolution du climat régional indiquent que les étés plus chauds et plus secs favorisent ces espèces dans des zones où elles sont pour l'instant absentes. Les espèces de flore typiques de pelouses calcicoles xérophiles (*Staehelina dubia, Brachypodium distachyon, Lavandula latifolia, Helichrysum stoechas, Fumana procumbens, Arenaria controversa*) sont réparties principalement dans les secteurs les plus arides et chauds de Nouvelle–Aquitaine, entre le nord–est du Lot–et–Garonne et l'Angoumois. *Fumana procumbens* illustre cette tendance avec une extension marginale (+25 à +32%) en périphérie de son aire actuelle à court et moyen terme. Également, d'après l'atlas européen et les connaissances actuelles sur l'écologie et les dynamiques de populations de lépidoptères, certaines espèces pourraient étendre leurs aires de répartition du sud–est de la France et/ou de l'Espagne : *Zizeeria knysna*, *Zerynthia polyxena*. Ceci conduit à réfléchir sur une gestion adaptée pour ces espèces comme par exemple la Diane (*Zerynthia polyxena*) en favorisant les aristoloches (genre *Aristolochia*). Cependant ces perspectives sont limitées par les faibles capacités de dispersion de l'espèce. La continuité des suivis mis en place dans le programme est essentielle pour connaître la vitesse d'évolution des cortèges et observer l'arrivée potentielle de nouvelles espèces.

Une action proposée est d'intervenir, de maintenir et de restaurer une mosaïque d'habitats de milieux ouverts et des îlots de fraîcheur en offrant des refuges microclimatiques pour les espèces animales lors des heures de températures extrêmes. Différents tests de gestion seraient réalisés et dirigés vers une gestion pastorale pour le maintien d'un habitat résilient, plus favorable à la diversité d'espèces qu'avec une gestion mécanique. Une autre action serait le maintien et la création de continuités écologiques pour que les espèces puissent se déplacer plus facilement vers des sites aux conditions climatiques plus favorables. Il s'agirait d'identifier des zones tests dans des contextes paysagers différents, avec plusieurs distances entre des coteaux calcaires. L'identification de ces zones de continuités écologiques en lien avec les scénarios climatiques futurs devra être élaborée en concertation avec les acteurs du territoire. Ces trames climatiques intégreraient également des dispositifs de politiques publiques existants comme les trames vertes et bleues.

- **Vers une conservation des milieux forestiers de plaine : prévenir la régression potentielle et surveiller les forêts à Hêtre de plaines**

Les forts contrastes climatiques entre la plaine et les massifs montagneux sont associés à des spécificités floristiques. Les vallées d'Ossau et Aspe du massif pyrénéen, ainsi que le plateau de Millevaches et les Monts d'Ambazac en Limousin bénéficient actuellement d'un climat frais (< 10°C) et bien arrosé (> 1100 mm/an) sans déficit hydrique. Cela permet ainsi le développement d'espèces d'affinités montagnardes, notamment de tourbières, de forêts à Hêtre et de pelouses psychrophiles.

Aux plus basses altitudes, ces espèces peuvent également subsister dans des conditions microclimatiques fraîches en versants nord, dans des vallons encaissés, etc. Les forêts à Hêtre très localisées se développent dans des contextes microclimatiques particuliers, dans des conditions atmosphériques très fraîches, sur des versants exposés au nord ou en fond de vallon. Ces forêts sont des reliques glaciaires en plaines de Nouvelle-Aquitaine. Elles abritent une flore particulière d'affinité montagnarde, avec de nombreuses espèces rares au niveau régional (*Carex digitata, Euphorbia hyberna*).

Le changement climatique devrait contraindre les conditions favorables au maintien des arbres. Par exemple, le Hêtre (*Fagus sylvatica*) est déjà en situation de refuge (versants nord, vallons encaissés) dans une grande partie du Bassin aquitain. De 2021-2070 une régression modérée (-18 à -21%) est projetée en limite de son aire dans les secteurs de plaine du Limousin, du piémont pyrénéen et en Dordogne. Cette régression est associée à une progression en altitude dans les hautes vallées pyrénéennes. À l'horizon 2071-2100, la disparition prédite du Hêtre concernerait l'ensemble des zones de basses altitudes, dont l'étage collinéen inférieur (< 500m) en Limousin et dans le piémont pyrénéen. À l'avenir, elles pourraient ainsi disparaître ou se raréfier au profit de végétations forestières plus sèches et plus thermophiles et tendre vers un climax de chênaies-charmaies. Le maintien des suivis dans le programme concernera la vitesse de la modification de réponse du cortège et notamment la notion de dette climatique associée c'est-à-dire le décalage entre la vitesse du changement de la pression climatique sur les milieux et le temps de réponse des espèces qui ne s'exercent pas forcément au même rythme.

Une action proposée pour atténuer les effets du changement climatique serait d'augmenter la capacité de résilience de ces forêts par le maintien et la restauration de la diversité spécifique, par le maintien de classes d'âge variées, qui permet au milieu d'être plus résilient. Une stratégie globale à tester serait d'appliquer une gestion forestière douce dans ces milieux c'est-à-dire en évitant les coupes rases et d'une gestion dirigée en futaie irrégulière. Le maintien et la restauration des continuités écologiques forestières accompagneraient la migration naturelle des espèces vers des zones refuges.

- **Vers une conservation des milieux humides : rôle des milieux humides pour atténuer les effets du changement climatique**

En région Nouvelle-Aquitaine, le triangle landais ou les Landes de Gascogne est une zone dominée par une pinède plantée et exploitée et des patchs d'agriculture. Entre les pins, se retrouvent des milieux humides morcelés tels que les landes humides et les lagunes. À cause d'un réchauffement global et de périodes de sécheresse prolongées, les espèces d'affinités boréales et humides présentes dans ces milieux risquent de disparaître au profit d'espèces d'environnements plus chauds et secs.

Les lagunes du plateau landais sont notamment constituées de végétations amphibies au sein de pièces d'eau soumises naturellement aux variations de leurs niveaux. Les communautés végétales des lagunes du plateau landais hébergent une flore spécifique avec de nombreuses espèces patrimoniales (*Caropsis verticillatto-inundata*, *Littorella uniflora*, *Drosera intermedia, Luronium natans,* etc.) dont certaines à tendance psychrophile (*Utricularia minor, Pilularia globulifera)*. Ces végétations sont adaptées à des sols, des eaux pauvres en nutriments et aux fluctuations des niveaux qui déterminent leur disposition en ceintures autour de la pièce d'eau. Dans le contexte du changement climatique avec des sécheresses et canicules plus intenses, ces végétations amphibies et aquatiques pourraient

disparaître ou se raréfier au profit des végétations strictement terrestres impactant les espèces rares et patrimoniales.

Avec des affinités boréo-montagnardes, les trois espèces de leucorrhines : *Leucorrhinia albifrons*, *L. caudalis, L. pectoralis* se retrouvent en limite sud-ouest de leurs aires de répartition dans les Landes de Gascogne. Ces populations risquent de se raréfier, voire de disparaître, si les températures moyennes augmentent et que le déficit de pression de vapeur s'installe. Pour le scénario intermédiaire de projection qui est le plus probable, RCP 4.5, la qualité des habitats de *Leucorrhinia albifrons* diminue au cours du temps de 28% à l'horizon 2100 en particulier pour les zones les plus proches de la côte et au nord du département de la Gironde. Seuls les habitats au centre du triangle landais restent favorables mais la qualité de l'environnement y est diminuée par rapport au présent (perte de 65%). Pour ce scénario RCP 4.5, la qualité des habitats de *Leucorrhinia pectoralis* baisse au cours du temps sur toute la zone d'étude. Mais certaines lagunes restent adaptées pour l'espèce. À l'horizon 2100, la perte est estimée à 33% par rapport au présent. À l'horizon 2100, les lagunes du triangle landais très favorables sont réduites par rapport au présent (perte de 81%).

La Rainette ibérique (Hyla molleri) est une espèce qui se reproduit dans les milieux humides frais du massif landais de type lagune. La Rainette verte (*Hyla arborea)* possède une répartition septentrionale étendue dont la limite sud atteint la frange ouest du Limousin. Ces deux espèces sont plus sensibles à la déshydratation que la Rainette méridionale (*Hyla meridionalis*). Les observations ont montré qu'une année très sèche avec moins 50 mm/mois au printemps semble défavorable aux populations de *H. molleri* comparée à une année très pluvieuse avec 82 mm/mois au printemps en 2018 (lagunes en eau jusqu'à fin juillet).

Les tourbières forment des reliques glaciaires en Nouvelle-Aquitaine. Les habitats de landes humides et tourbières seraient particulièrement sensibles aux épisodes de sécheresses et de canicules intenses. En effet, les végétations qui les composent trouvent leur optimum dans les régions froides (boréo-montagnardes) où la décomposition de matière organique en condition anaérobie est fortement réduite. Comme les landes humides et les bas-marais acidiphiles, la flore est adaptée à un engorgement plus ou moins régulier par des eaux pauvres en nutriments et acides. Par exemple, *Gentiana pneumonanthe* est une plante localisée dans des landes mésophiles à hygrophiles ou zones tourbeuses à paratourbeuses. Cette espèce connaîtrait d'abord une relative stabilité en termes de taux d'évolution pour 2021-2070 (+18% et 35%). En revanche, à l'horizon 2100, l'évolution chorologique tend vers une importante contraction de l'aire de répartition avec une régression régionale de -22%. Dans le contexte du changement climatique, ces végétations pourraient disparaître ou se raréfier au profit de végétations de landes plus sèches et de communautés moins oligotrophiles.

Les espèces du cortège de lépidoptères associés aux landes humides sont susceptibles d'être sujettes à des extinctions locales, par exemple le Fadet des laîches (*Coenonympha oedippus*) ou encore l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*). Selon les scénarios climatiques les plus pessimistes, des espèces déjà classées vulnérables seront en quasi-disparition voire disparition en 2100 : *Phengaris alcon, Parnassius apollo, Coenonympha oedippus, Carterocephalus palaemon ;* ainsi que d'autres espèces *Plebejus argyrognomon, Brenthis hecate, Minois dryas, Cupido alcetas, Lycaena dispar Aphantopus hyperantus, Cupido minimus*. *Phengaris alcon* ou l'Azuré des mouillères est une espèce principalement liée aux milieux ouverts humides avec la présence de son unique plante hôte en Aquitaine la Gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*) ainsi que les colonies de fourmis du genre *Myrmica*. Pour l'ensemble des scénarios climatiques, la répartition a une tendance de diminution au cours du temps de plus de 80% en 2100 pour les scénarios les plus pessimistes. Une hypothèse de remontée de l'espèce en altitude au-delà de 1004m expliquerait la persistance de l'espèce dans les massifs montagneux.

Le lézard vivipare (*Zootoca vivipara*) est également une espèce d'affinité climatique fraîche. Abondante en altitude, l'espèce est beaucoup plus rare en plaine où elle se cantonne à ces 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*. En Nouvelle-Aquitaine, deux formes de reproduction existent chez cette même espèce, la forme ovipare (*Z. vivipara louislantzi*) présente dans le sud-ouest de la région et la forme vivipare (*Z. vivipara vivipara)*. 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. Il est possible que la reproduction vivipare soit plus contraignante avec des besoins en eau plus élevés. 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 une forte sensibilité thermique et hydrique pendant la phase de gestation. Les femelles exposées à des conditions chaudes et desséchantes ont une masse moins importante pendant la gestation et mobilisent leurs protéines musculaires pour compenser le manque d'eau. La comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques avec le Lézard des murailles souligne la plus grande vulnérabilité des *Zootoca vivipara* aux pertes hydriques.

La Vipère péliade (*Vipera berus*) est une espèce à affinité climatique froide et est particulièrement vulnérable aux modifications climatiques influant sur la qualité de ses habitats et perturbant directement la physiologie et la phénologie de la reproduction. La limite sud de répartition de la Vipère péliade (*Vipera aspis*) se trouve dans le Massif central. En marge de répartition, les espèces à affinités climatiques froides sont particulièrement dépendantes de conditions climatiques et microclimatiques spécifiques. La Vipère aspic est une autre espèce de vipère présente en Nouvelle-Aquitaine. En combinant l'approche corrélative et mécanistique des différences marquées sont notées entre la Vipère péliade et la Vipère aspic. Les épisodes caniculaires ont des répercussions sur les températures corporelles des individus de Vipère aspic. En journée, les femelles évitent les températures critiques maximum (>35°C) en sélectionnant des microhabitats appropriés. Le réchauffement passif la nuit a également des conséquences délétères (mobilisations des réserves). Ces résultats obtenus chez la Vipère aspic offre une base de compréhension mécanistique pour la Vipère péliade. Cette espèce présente un taux métabolique plus élevé, les contraintes énergétiques devraient être encore plus marquées. Le taux métabolique élevé lui permet d'exploiter des zones froides mais devient très défavorable dans un contexte climatique de réchauffement diurne et nocturne. La Vipère péliade est particulièrement vulnérable aux conditions estivales qui correspondent à la période de gestation (juin à août). Enfin, les épisodes caniculaires entraînent une avance importante des dates de mises-bas mais génèrent aussi un amaigrissement plus important sur les femelles après la mise-bas. La répétition d'évènements extrêmes pourrait avoir des répercussions en affectant la dynamique de population.

L'ensemble des résultats montre une régression des espèces à affinité humides et fraîches avec l'augmentation des températures et des sécheresses au profit d'espèces adaptées au contexte plus sec. Le dispositif de suivis peut évoluer en augmentant le nombre de sites en ex-Poitou-Charentes et en mettant en place des suivis de niveaux et de température de l'eau et du sol. Les observations ont relevé l'impact fort des activités humaines périphériques des zones humides. Une étude comparative des réponses des espèces dans différents niveaux d'état de conservation des milieux déterminerait les seuils de résilience des espèces. Cette étude est cependant délicate du fait du cumul des pressions sur la biodiversité dans des milieux dégradés. Pour l'ensemble de ces habitats humides, les résultats montrent l'importance du paramètre humidité. Il sera nécessaire de renforcer les actions de conservation interventionnistes sur ces habitats dans le futur qui sont les clés d'un bon état. Il s'agit du maintien d'un régime hydrologique suffisant (lutte contre le drainage et la baisse du niveau des

nappes de surface), la restauration et l'augmentation de la surface des lagunes, la création de connexions des zones humides, et le renforcement des actions sur les espèces protégées en forte diminution. À l'échelle des sites et des paysages, une mosaïque de microhabitats est indispensable pour que les espèces puissent trouver des refuges climatiques. Une étude spécifique pourrait aborder la structuration de mosaïques paysagères optimale dans une optique de fonctionnalité globale (connexions écologiques et zones favorables) et celle de microrefuges frais à l'échelle du site en concertation avec les différents acteurs du territoire qui agissent et interagissent avec ces milieux.

• Vers une conservation des milieux de montagne : la vulnérabilité des espèces de hautes altitudes

Le milieu montagnard est constitué de zones de gradients climatiques altitudinaux. Les différences de saisons y sont plus marquées, impactant directement la phénologie et le gradient de répartition altitudinal des espèces des montagnes des Pyrénées. Les espèces des régions de montagne seront particulièrement touchées et susceptibles d'un risque d'extinction locale rapide. La diminution de l'épaisseur du manteau neigeux et l'augmentation des températures du sol se combinent dans l'évolution du milieu qui peut alors être occupé par d'autres espèces, plus opportunistes et entraîner le déclin des espèces de haute altitude. Ce milieu est aussi occupé par des espèces endémiques, adaptées aux conditions extrêmes de la montagne.

Les espèces de haute altitude, comme l'Apollon (*Parnassius apollo),* semblent en régression en lien avec le changement climatique et la perte d'habitat. Strictement montagnarde, elle fréquente les pelouses rocailleuses, les éboulis, les clairières et lisières forestières ainsi que les bords de route où se développent ses plantes-hôtes. Elle affectionne les milieux thermophiles bien exposés et de ce fait s'observe rarement en versant nord, sauf en cas de fortes chaleurs l'été. D'après la modélisation, la probabilité de présence est corrélée à un nombre de jours de neige élevé (un nombre de jour supérieur à 50 est le plus favorable). Pour l'ensemble des horizons et dans le cas des scénarios climatiques, la répartition de cette espèce a une tendance à la diminution de 20 à 30% en RCP 2.6, de 10 à 73% en RCP 4.5 et de 34% à 97% en RCP8.5. Sur le site Arrious, il est remarqué une baisse des effectifs d'Apollon depuis 2017 qui devra être confirmée par les suivis des années suivantes mais qui montre un constat inquiétant sur ce site. Globalement, la moyenne du nombre d'espèces strictement inféodées au milieu montagnard sur l'ensemble des sites est en continuellement en baisse depuis 2018. Les suivis sur l'évolution du cortège montagnard ont montré de plus en plus d'observations de l'espèce de plaine le Demi-Deuil (*Melanargia galathea*). Pour l'ensemble des espèces de plaine, les résultats montrent des observations de ces espèces plus importantes en 2019 correspondant à l'année avec des températures maximales supérieures donc potentiellement plus favorables pour ces espèces.

Parmi les insectes, le nombre et la diversité des espèces d'orthoptères décroissent avec la latitude, et seules quelques espèces se rencontrent au nord dans des zones subarctiques ou à haute altitude dans les régions alpines. Dans la littérature, l'espèce de haute altitude *Gomphocerus sibiricus* était observée dans les Pyrénées espagnoles dès 1400 m dans la Vallée de Benasque alors que 19 ans plus tard, elle n'est présente qu'à partir de 1800 mètres. Dans le programme, cette espèce n'a pas été observée en dessous de 1888 m sur le massif du Pic de Chérue, et 90% de la population se retrouve au-dessus de 1975 m. Ces éléments semblent montrer que cette espèce monterait progressivement vers des altitudes plus élevées. Les suivis mis en place dans le cadre du programme sur le plus long terme pourront confirmer ou infirmer cette tendance. Le suivi de l'évolution du cortège d'espèces permettra d'étudier l'éventuelle remontée progressive vers des altitudes plus élevées des espèces afin de se maintenir dans des conditions climatiques équivalentes.

Les espèces de lézards d'altitude, endémiques des Pyrénées, semblent aussi fortement menacées par l'élévation des températures, par exemple le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali).* La remontée d'espèces compétitrices a été observée par exemple le Lézard des murailles *Podarcis muralis* à des altitudes où il était absent, dans les secteurs de présence du Lézard de Bonnal. Les projections montrent que le Lézard de Bonnal subirait une contraction de son aire de répartition en Pyrénées-Atlantiques jusqu'à un habitat résiduel au Sud-Est du département aux frontières de l'Espagne et des Hautes-Pyrénées. Elles indiquent une contraction progressive de l'habitat disponible, d'abord à l'ouest puis à l'est, quel que soit le scénario climatique. D'après les scénarios RCP 2.6 et 4.5 (sauf horizon lointain), une perte d'habitat de 18,2 à 27,6% est prédite. Enfin, à 2100, le scénario RCP 4.5 indique une perte de 65% de l'habitat et pour le RCP 8.5 une perte de 89,2% de l'habitat ; seules les populations au sud-ouest du département proche du lac d'Arrious survivraient. Les premiers résultats sur le terrain montrent que les aires de répartition semblent fixes de 2017 à 2021. En revanche, le Lézard des murailles semble s'étendre en altitude sur un des sites d'étude du Lézard de Bonnal. Sur le site d'Arrious, les déplacements d'aire chez le Lézard des murailles, avec une forte colonisation de l'espèce en altitude, sont clairement visibles depuis le début de suivi. 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. Cette hausse s'est poursuivie en 2020 avec un Lézard des murailles observé à 2 175m. Le Lézard des murailles est toujours présent à basse altitude.

La diminution de l'épaisseur de la couche de neige semble être un impact négatif sur la taille des portées de la Marmotte des Alpes (*Marmota marmota*). Vingt années d'étude dans les Alpes ont montré que le changement climatique avait un effet sur le succès reproducteur des femelles. L'épaisseur de la couverture neigeuse est corrélée à la diminution de la taille des portées. La population pyrénéenne de marmottes pourrait montrer la même réponse. Les premiers effets du réchauffement pourraient être plus mitigés avec des gains et des pertes d'habitats locaux liés à un effet d'équilibre entre le désavantage de conditions plus chaudes en hiver (dépense d'énergie plus importante en hibernation) et l'avantage de pourvoir profiter d'une végétation fournie en sortie d'hibernation. Les premiers effets du réchauffement seraient de 11% à 46.7% de pertes d'habitat tous scénarios confondus à l'horizon 2100. Les effets à l'horizon lointain sont les plus négatifs pour les scénarios RCP 4.5 avec une perte de 19% en 2100 et RCP 8.5 avec une perte de 46.7% en 2100. L'influence de paramètres locaux sur 15 familles suivies depuis cinq ans dans la vallée Ossau montrent des variations interannuelles importantes dans le succès de la reproduction des marmottes avec trois années 2018, 2020 et 2021 où peu de marmottons ont été observés. Pour les deux sites les plus hauts en altitude, une baisse importante du nombre d'individus est constatée.

L'évolution des débits des torrents avec l'augmentation des crues printanières sous l'effet du changement climatique influencerait fortement la réussite de la reproduction de la Grenouille des Pyrénées (*Rana pyrenaica*), espèce endémique de l'ouest des Pyrénées, entraînant la mortalité accrue des têtards. En raison 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*. Les projections indiquent une perte d'habitat en 2100 de -95% pour le scénario les plus pessimiste. 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. Le constat semble inquiétant dans le secteur de la forêt d'Iraty. La reproduction est en forte baisse sur les sites historiques de Larrau (pas de reproduction depuis 2018) et de Lecumberry. Seul le site d'Estérençuby continue à maintenir des effectifs importants.

Le maintien des suivis de surveillance est indispensable pour suivre l'évolution et la vitesse de ces phénomènes observés. Ils devront être complétés par des observations de niveaux de l'épaisseur de couche de neige ainsi que de date de fonte des neiges, des températures de l'eau pour les torrents et l'évolution des crues printanières, l'influence de la végétation, etc. En plus des menaces du changement climatique, d'autre menaces ont été observées sur le terrain et pourront se cumuler : l'augmentation de la pression touristique en montagne liée au contexte actuel de pandémie du COVID-19, des impacts de la pêche avec l'introduction de truites dans les torrents à Grenouille des Pyrénées et l'évolution des pratiques pastorales sur certains secteurs avec le passage d'un pâturage ovins à bovins. Il est essentiel de travailler sur une action de sensibilisation des acteurs à ces enjeux mais également en concertation notamment avec le Parc National des Pyrénées afin de sanctuariser les zones les plus sensibles, des zones refuges pour les espèces. L'objectif est de maintenir et de restaurer un bon état de conservation des milieux pour que les espèces puissent s'adapter à leur rythme aux changements climatiques et limiter les pertes de populations. Les massifs montagneux seront les derniers refuges climatiques pour de nombreuses espèces à l'avenir. Une action de conservation interventionniste a été proposée avec la translocation du Lézard de Bonnal dans des secteurs potentiellement favorables à l'espèce mais qui ne sont pas colonisés actuellement à cause de barrières naturelles.

- **Vers une stratégie régionale de conservation de la biodiversité : identification de refuges climatiques**

La biologie de la conservation est au cœur des grands défis sociaux et politiques planétaires comme le changement climatique. Son objectif est de permettre à la société de s'adapter pour prévenir et réduire les dommages écologiques. Pour cela, il faut générer et disposer d'informations scientifiques à partir desquelles des stratégies et des politiques de restauration efficaces peuvent être conçues, mises en œuvre.

Le programme « les sentinelles du climat » propose une démarche globale innovante combinant les enjeux de la biologie de la conservation et de l'écologie du changement climatique. L'étude est effectuée à une échelle régionale. L'objectif à terme est de développer un programme de surveillance décennal en Nouvelle-Aquitaine similaire à ce que font les climatologues utilisant des pas de temps de 30 ans. Ce programme pourrait servir de système d'alerte, prédisant quelles zones seront les plus à risque et quand elles le deviendront, ce qui pourrait aider à cibler les efforts de conservation et de gestion des espaces naturels.

Différentes méthodes ont été proposées pour identifier les secteurs vulnérables et les refuges climatiques. Les limites de la modélisation corrélative et les pistes d'amélioration sont multiples. L'intégration de variables biotiques liées aux capacités de dispersion des espèces est nécessaire pour affiner les potentialités de dispersion. La prise en compte des données floristiques et environnementales dans les régions limitrophes en Occitanie assurerait une meilleure modélisation de la niche écologique de certaines espèces et des projections plus fiables. Enfin les modélisations doivent également pouvoir prendre en compte l'occupation du sol et son évolution selon différentes trajectoires de société futures qui sont des notions complexes à aborder. Malgré ces limites de grandes tendances se dégagent, la diversité sera répartie de manière différente sur le territoire : plus faible en plaine avec l'expansion de peu d'espèces et plus forte dans le Plateau des Millevaches et le massif pyrénéens qui seront les derniers refuges des espèces face au changement climatique. Les notions de vulnérabilité et de refuge climatique doivent être plus finement définis : quels indices et types de

calculs ? Quels secteurs prioritaires ? Secteurs stables, secteurs où la diversité chute ou inversement, secteurs de refuges pour les espèces actuellement patrimoniales ?

Pour mettre en application les propositions de mesures de conservation proposées dans le programme, certains questionnements techniques sont à redéfinir. Le changement climatique menace désormais l'existence et la stabilité des écosystèmes. Quel en est le « bon état » de conservation ? Comment définir « un bon état » lorsque les écosystèmes changent constamment au fil du temps ? Quelle intervention humaine associer ? Un programme spécifique pourrait aborder les questionnements : comment évaluer, caractériser de manière quantitative et globale l'évolution de l'état des milieux et de leurs résiliences ? Quelles méthodes, outils techniques de gestion choisir pour arriver à un état de conservation défini ? Les gestionnaires ont une grande expertise de terrain sur les pratiques de gestion et testent de nombreuses actions. L'idée serait de rassembler l'ensemble de ces connaissances à l'échelle de la région et de les valoriser pour rédiger un guide de préconisation de conservation des espèces sentinelles du climat.

Le statut de protection des espèces peut être repensé. Les espèces protégées sont très sensibles au changement climatique avec une tendance statistique à la disparition sur le territoire. Faut-il mettre les efforts de conservation sur ces espèces vouées à disparaître ? Les résultats montrent que des espèces communes sur certains habitats peuvent devenir aussi vulnérables au changement climatique comme Bel argus (*Lysandra bellargus*) en pelouse calcicole. Pour l'instant ces espèces ne sont pas forcément classées à enjeux et donc pas forcément prises en compte dans la gestion. L'enjeu défini intrinsèquement par la conservation est de préserver une diversité spécifique importante pour permettre aux écosystèmes naturels d'être résilients face aux diverses pressions. En pratique les questions se posent : Quelles continuités écologiques pour anticiper les changements ? Comment faire évoluer le statut des espèces et prendre en compte ces enjeux climatiques dans les pratiques de gestion ? Le statut de conservation des espèces étant relié au paramètre financement, ce dernier détermine de fait la gestion.

Pour permettre aux espèces de se déplacer et trouver des refuges climatiques, les stratégies de conservation et de restauration des continuités écologiques doivent prendre en compte anticiper les réponses projetées. Comment prendre en compte ces continuités écologiques climatiques dans les dispositifs existants de trames vertes et bleues ? Des outils peuvent être développés pour prendre en compte les effets projetés du changement climatique dans les stratégies de conservation et mis à jour en continu par rapport au développement de la connaissance en écologie du changement climatique. L'ensemble des actions et de la stratégie de conservation régionale peut être retravaillée de concert avec les gestionnaires, les décideurs, les législateurs mais également tous les acteurs de la conservation. Les pistes seraient de travailler sur le développement d'une méthodologie d'actions à l'échelle communale et de regroupement de communes (Établissement public de coopération intercommunale). Cette échelle permettrait un travail de concertation avec les élus locaux et les acteurs du territoire. La formation des élus aux connaissances clés sur la conservation permettrait l'appropriation de ces enjeux.

La biologie de la conservation pose des défis à la philosophie traditionnelle des sciences. L'ensemble des pistes d'actions proposées amènent à des questionnements éthiques. La combinaison de la biologie de la conservation et de l'écologie du changement climatique remet en question les valeurs fondamentales de la science neutre, indépendante, et de la pratique de l'écologie de la restauration. En effet, des questionnements éthiques sont posés immédiatement notamment dans le cas de gestion interventionniste. Aucune autre espèce que l'*Homo sapiens* n'a jamais impacté, fragilisé toute la planète par son existence même. L'humanité n'a-t-elle pas en retour un devoir d'humilité envers ces espèces en les protégeant par toutes les actions possibles ? Il est probable qu'à l'avenir, les actions de

conservation deviennent un processus sous-jacent, sans fin, difficile, en constante évolution, remise en question si les activités humaines ne s'inscrivent pas en harmonie avec toutes les espèces.

Bibliographie



ACCLIMATERRA., 2018. – *Anticiper les changements climatiques pour agir dans les territoires*. Editions Région Nouvelle-Aquitaine., 488 p.

D'AGOSTINO R. & VACHER J., 2021. – Évolution temporelle de la répartition des Orthoptères dans le massif vosgien : possibles effets des changements climatiques sur la biodiversité. **77 (2)** : 10-17.

ALLAG-DHUISME F., AMSALLEM J., BARTHOD C., DESHAYES M., GRAFFIN V., LEFEUVRE C., SALLES E., BARNETCHE C., BROUARD-MASSON J. & DELAUNAY A., 2010. – *Choix stratégiques de nature à contribuer à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques: premier document en appui à la mise en oeuvre de la Trame verte et bleue en France*. MEEDDM.

ALLAINÉ D., BRONDEX F., GRAZIANI L., COULON J. & TILL-BOTTRAUD I., 2000. – Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis. *Behavioral Ecology*, **11** (5) : 507-514.

ALLAINÉ D., RODRIGUE I., BERRE M. L. & RAMOUSSE R., 1994. – Habitat preferences of alpine marmots, Marmota marmota. *Canadian Journal of Zoology*, **72** (12) : 2193-2198.

ALLAINÉ 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.

ALLEN M. R., DUBE O. P., SOLECKI W., ARAGÓN-DURAND F., CRAMER W., HUMPHREYS S., KAINUMA M., KALA J., MAHOWALD N., MULUGETTA Y., PEREZ R., WAIRU M. & ZICKFELD K., 2018. – *Allen, M.R., O.P. Dube, W. Solecki, F. Aragón-Durand, W. Cramer, S. Humphreys, M. Kainuma, J. Kala, N. Mahowald, Y. Mulugetta, R. Perez, M.Wairiu, and K. Zickfeld, 2018: Framing and Context. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. In Press.*

ALLOUCHE O., TSOAR A. & KADMON R., 2006. – Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43** (6) : 1223-1232 doi : 10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x.

ANDREWARTHA H. G. & BIRCH L. C., 1954. – *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.

ANDRIEU J., 2017. – *Contribution méthodologique à l'analyse spatiale de la végétation terrestre. De la biogéographie quantitative à une géographie appliquée à la lutte contre l'érosion de la biodiversité végétale. Volume 1 Positionnement scientifique et projet*. Paris : Paris 13 Sorbonne Paris Cité, 209 p.

ARAÚJO 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. & OTHERS., 2009. – RENECOFOR. Dix ans de suivi de la végétation forestière: aspects méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/1995-2005). .

ARIAS P., BELLOUIN N., COPPOLA E., JONES R., KRINNER G., MAROTZKE J., NAIK V., PALMER M., PLATTNER G.-K. & ROGELJ J., 2021. – Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group14 I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change; Technical Summary. .

ARMITAGE K., 2013. – Climate change and the conservation of marmots. .

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.

ARRIBAS O. J., 2009. – Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard Iberolacerta bonnali (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, **22** (3) : 145-166.

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. & VAN NIEL K. P., 2011. – Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, **38** (1) : 1-8 doi : 10.1111/j.1365–2699.2010.02416.x.

BADEAU V., DUPOUEY J.–L., CLUZEAU C., DRAPIER J. & LE BAS C., 2004. – *Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières*. ECOFOR – INRA.

BADOR M., TERRAY L., BOE J., SOMOT S., ALIAS A., GIBELIN A.–L. & DUBUISSON B., 2017. – Future summer mega–heatwave and record–breaking temperatures in a warmer France climate. *Environmental Research Letters*, **12** (7) : 074025.

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.

BALE J. S., MASTERS G. J., HODKINSON I. D., AWMACK C., BEZEMER T. M., BROWN V. K., BUTTERFIELD J., BUSE A., COULSON J. C., FARRAR J., GOOD J. E. G., HARRINGTON R., HARTLEY S., JONES T. H., LINDROTH R. L. ET AL., 2002. – Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8** (1) : 1-16 doi : 10.1046/j.1365–2486.2002.00451.x.

BALLABIO C., PANAGOS P. & MONATANARELLA L., 2016. – Mapping topsoil physical properties at European scale using the LUCAS database. *Geoderma*, **261** : 110-123 doi : 10.1016/j.geoderma.2015.07.006.

BARBER K. E., CHAMBERS F. M., MADDY D., STONEMAN R. & BREW J. S., 1994. – A sensitive high–resolution record of late Holocene climatic change from a raised bog in northern England. *The Holocene*, **4** (2) : 198-205.

BARNEIX M., BAILLEUX G. & SOULET D., 2016. – *Liste rouge régionale des odonates d'Aquitaine*. Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage, 40 p.

BARRIO I. C., HERRERO J., BUENO C. G., LÓPEZ B. C., ALDEZABAL A., CAMPOS–ARCEIZ A. & GARCÍA–GONZÁLEZ R., 2013. – The successful introduction of the alpine marmot Marmota marmota in the Pyrenees, Iberian Peninsula, Western Europe. *Mammal Review*, **43** (2) : 142-155 doi : 10.1111/j.1365–2907.2012.00212.x.

BARRIOZ M. & MIAUD C., 2016. – *Protocoles de suivi des populations d'amphibiens de France, POPAmphibien.* Société Herpétologique de France, 14 p.

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.

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.

BELITZ M., LARSEN E., RIES L. & GURALNICK R., 2020. – The accuracy of phenology estimators for use with sparsely sampled presence-only observations. *Methods in Ecology and Evolution*, **11** : 1273-1285 doi : https://doi.org/10.1111/2041–210X.13448.

BEN RAIS LASRAM F., GUILHAUMON F., ALBOUY C., SOMOT S., THUILLER W. & MOUILLOT D., 2010. – The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac'for endemic fishes facing climate change. *Global Change Biology*, **16** (12) : 3233-3245.

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.

–––., 2014a. – *Atlas des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine*. Association Cistude Nature., Le Haillan, Gironde, France : C. Nature, 256 p.

–––., 2014b. – *La Grenouille des Pyrénées, une endémique de l'ouest pyrénéen*. Association Cistude Nature., Le Haillan, Gironde, France : C. Nature, 40 p.

–––., 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.

BERRONEAU M., REINACH HIRTZBACH J. & TILLO S., 2016. – Répartition de Podarcis liolepis sebastiani (Klemmer 1964) en France. *Herpetofocus*, .

BERTHIER L., BARDY M., CHENU J.–P., GUZMOVA L., LAROCHE B., LEHMANN S., LEMERCIER B., MARTIN M., MÉROT P., SQUIVIDANT H., THIRY E. & WALTER C., 2014. – *Enveloppes des milieux potentiellement humides de la France métropolitaine – notice d'accompagnement. Programme de modélisation des milieux potentiellement humides de France*. Ministère d'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie. (Issue January 2016).,.

BERTRAND R., 2012. – *Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au réchauffement climatique-Évaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés*. Nancy : AgroParisTech, 312 p.

BERTRAND R., LENOIR J., PIEDALLU C., RIOFRÍO-DILLON G., RUFFRAY P. DE., VIDAL C., PIERRAT J.-C. & GÉGOUT J.-C., 2011. – Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479** (7374) : 517-520 doi : 10.1038/nature10548.

BERTRAND R., RIOFRIO-DILLON G., LENOIR J., DRAPIER J., DE RUFFRAY P., GÉGOUT J.-C. & LOREAU M., 2016. – Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature communications*, **7** .

BESNARD A. & SALLES J. M., 2010. – Suivi scientifique d'espèces animales. Aspects méthodologiques essentiels pour l'élaboration de protocoles de suivis. Note méthodologique à l'usage des gestionnaires de sites Natura 2000. *Rapport DREAL PACA, pôle Natura*, **62** : 169.

BIELLA P., BOGLIANI G., CORNALBA M., MANINO A., NEUMAYER J., PORPORATO M., RASMONT P. & MILANESI P., 2017. – Distribution patterns of the cold adapted bumblebee Bombus alpinus in the Alps and hints of an uphill shift (Insecta: Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Conservation*, **21** (2) : 357-366 doi : 10.1007/s10841-017-9983-1.

BISHOP C. M., 2006. – *Pattern recognition and machine learning*. New York : Springer, 738 p.

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.

BLUMSTEIN D. T. & ARMITAGE K. B., 1999. – Cooperative breeding in marmots. *Oikos*, : 369-382.

BOLLIGER J., KELLER D. & HOLDEREGGER R., 2011. – When landscape variables do not explain migration rates: An example from an endangered dragonfly, Leucorrhinia caudalis (Odonata: Libellulidae). *European Journal of Entomology*, **108** (2) : 327.

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*.

BONIFAIT S. & DUHAZÉ B., 2020. – Référentiel des orthoptères d'Aquitaine. Version 1.4. Locusta, Observatoire FAUNA. *Feuille de liaison de Locusta*, : 1-9.

BONNEFOY C., 2013. – *Observation et modélisation spatiale de la température dans les terroirs viticoles du Val de Loire dans le contexte du changement climatique*. Rennes 2.

BORCARD D., GILLET F. & LEGENDRE P., 2018. – *Numerical Ecology with R*. Springer, 444 p.

BORGO A., 2003. – Habitat requirements of the Alpine marmotMarmota marmota in re-introduction areas of the Eastern Italian Alps. Formulation and validation of habitat suitability models. *Acta Theriologica*, **48** (4) : 557-569 doi : 10.1007/BF03192501.

BORIA R. A., OLSON L., GOODMAN S. & ANDERSON R. P., 2014. – Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. doi : 10.1016/J.ECOLMODEL.2013.12.012.

BÖTSCH Y., JENNI L. & KÉRY M., 2019. – Field evaluation of abundance estimates under binomial and multinomial *N* -mixture models. *Ibis*, : ibi.12802 doi : 10.1111/ibi.12802.

BOULEAU G. & DEUFFIC P., 2016. – Qu'y a-t-il de politique dans les indicateurs écologiques? *VertigO – la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Volume 16 numéro 2) doi : 10.4000/vertigo.17581.

BOUTIN M., CORCKET E., ALARD D., VILLAR L., JIMÉNEZ 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*, : n/a-n/a doi : 10.1111/1365-2745.12743.

BOUZILLÉ J.-B., 2007. – *Gestion des habitats naturels et biodiversité : Concepts, méthodes et démarches*. Tec & Doc Lavoisier, 331 p.

BOZINOVIC F., BASTÍAS D. A., BOHER F., CLAVIJO-BAQUET S., ESTAY S. A. & ANGILLETTA M. J., 2011. – The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and biochemical zoology: PBZ*, **84** (6) : 543-552 doi : 10.1086/662551.

BOZINOVIC F. & PÖRTNER H.-O., 2015. – Physiological ecology meets climate change. *Ecology and Evolution*, **5** (5) : 1025-1030 doi : 10.1002/ece3.1403.

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.

BRANA F., 1991. – Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, Podarcis muralis. *Herpetologica*, **1** : 544-549.

BRAUNISCH V., COPPES J., ARLETTAZ R., SUCHANT R., SCHMID H. & BOLLMANN K., 2013. – Selecting from correlated climate variables: a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography*, **36** (9) : 971-983.

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.

BROOKS M. E., KRISTENSEN K., VAN BENTHEM K. J., MAGNUSSON A., BERG C. W., NIELSEN A., SKAUG H. J., MAECHLER M. & BOLKER B. M., 2017. – *glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling.*

BRUSCH G. A., GAVIRA R. S. B., VITON R., DUPOUÉ A., LEROUX-COYAU M., MEYLAN S., LE GALLIARD J.-F. & LOURDAIS O., 2020. – Additive effects of temperature and water availability on pregnancy in a viviparous lizard. *The Journal of Experimental Biology*, **223** (19) : jeb228064 doi : 10.1242/jeb.228064.

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.

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.

BÜTTNER G., 2014. – *CORINE land cover and land cover change products*. Dans : *Land use and land cover mapping in Europe*. Springer, p. 55-74.

CAILLAUD M. & LE FOULER A., 2018. – *Suivi et évaluation de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire des étangs arrière–littoraux d'Aquitaine – Analyse diachronique 2012–2018 et grille d'évaluation*. Audenge : Conservatoire Botanique National Sud–Atlantique.

CAMERON G. N. & SCHEEL D., 2001. – Getting Warmer: Effect of Global Climate Change on Distribution of Rodents in Texas. *Journal of Mammalogy*, **82** (3) : 652-680.

CAREY C. & ALEXANDER M. A., 2003. – Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and distributions*, **9** (2) : 111-121.

CARNEIRO D., 2012. – *Assessing Ecophysiological Traits and Distribution Patterns of Two Podarcis Species in NE Iberia*.

CARRON G., 1996. – Do alpine Acridids have a shortened post–embryonic development ? *Articulata*, **11** (1) : 49-72.

CATTEAU E., 2021. – À propos de la cellule paysagère et de son rôle dans les processus systémiques. *Evaxiana*, (8) : 210-219.

CATTEAU S. & LOBRY E., 2021a. – Renouveler la fabrique des cartes de l'environnement. *Article soumis pour publication*, .

–––., 2021b. – Compter et (ra)conter les temps des faits de nature : de l'information géographique à la prise de décision. *Article soumis pour publication*, .

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.

CEBALLOS G., EHRLICH P. R., BARNOSKY A. D., GARCÍA 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., 2014. – 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.

CERINI F., STELLATI L. & VIGNOLI L., 2020. – Segregation structure in Odonata assemblages follows the latitudinal gradient. *Oecologia*, **194** (1) : 15-25 doi : 10.1007/s00442–020–04687–9.

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.

CESBIO., 2020. – Cesbio – Centre d'Etudes Spatiales de la Biosphère. .

CHABAUD C., GAVIRA R., BERRONEAU M., BERRONEAU M., DUPOUÉ A., GUILLON M., VITON R., LOURDAIS O. & LE GAILLARD J. F., in prep. a. – Climate aridity and water availability in the habitat drive geographic variation in thermo–hydroregulation strategies of a widespread lizard species. .

CHABAUD C., GAVIRA R., DUPOUÉ A., BERRONEAU M., BERRONEAU M., CLOBERT J., GUILLON M., VITRON R., LOURDAIS O. & LE GAILLARD J. F., in prep. b. – Spatial variation in thermohydroregulation : a comparative approach from Bordeaux to the Pyrenees. .

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., MA K. H. & HSIEH T. C., 2016. – *iNEXT online: interpolation and extrapolation*.

CHEYLAN M., DORÉ F., JEAN–MARC THIRION. & BESNARD A., 2010. – Suivi à long terme de la population de Lézard ocellé Timon lepidus sur l'île d'Oléron. *Suivi à long terme de la population de Lézard ocellé Timon lepidus sur l'île d'Oléron*, doi : 10.13140/rg.2.2.16112.87046.

CHIU C.–H., JOST L. & CHAO A., 2014. – Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. *Ecological Monographs*, **84** (1) : 21-44 doi : 10.1890/12–0960.1.

CHMURA H. E., KHAROUBA H. M., ASHANDER J., EHLMAN S. M., RIVEST E. B. & YANG L. H., 2019. – The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. *Ecological Monographs*, **89** (1) : e01337 doi : 10.1002/ecm.1337.

CICCHINO A. S., CAIRNS N. A., BULTÉ G. & LOUGHEED S. C., 2020. – High and dry: Trade–off in arboreal calling in a treefrog mediated by local environment. *Behavioral Ecology*, **31** (1) : 132-139.

CLAVERO M., VILLERO D. & BROTONS L., 2011. – Climate Change or Land Use Dynamics: Do We Know What Climate Change Indicators Indicate? *PLOS ONE*, **6** (4) : e18581 doi : 10.1371/journal.pone.0018581.

CLEMENTE M. E., GARCÍA 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.

CLÉRO C., ROMEYER K. & LE FOULER A., 2020. – *Suivi et évaluation de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire des pelouses calcicoles de Nouvelle–Aquitaine – Méthodologie, analyse diachronique 2013–2019 et grille d'évaluation*. Audenge : Conservatoire Botanique National Sud–Atlantique.

CLUSELLA–TRULLAS S., BLACKBURN T. M. & CHOWN S. L., 2011. – Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American Naturalist*, **177** (6) : 738-751.

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.

COHEN J. M., LAJEUNESSE M. J. & ROHR J. R., 2018. – A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, **8** (3) : 224-228 doi : 10.1038/s41558-018-0067-3.

COHEN M. & HOTYAT M., 1995. – Embroussaillement et boisement sur le Causse Méjan entre 1965 et 1992: une approche par photo-interprétation diachronique. *Grands Causses: nouveaux enjeux, nouveaux regards*, : 113-124.

COMPAGNONI A., PARDINI E. & KNIGHT T. M., 2021. – Increasing temperature threatens an already endangered coastal dune plant. *Ecosphere*, **12** (3) : e03454.

CONSEIL GÉNÉRAL DES LANDES., 2011. – *Les lagunes du département des Landes - Atlas cartographique*. Conseil Général des Landes, 84 p.

CONSTANT T., 2017. – *Caractérisation de la sensibilité thermique d'une espèce endémique rare : la grenouille des Pyrénées (Rana pyrenaica)*.

CORDES L. S., BLUMSTEIN D. T., ARMITAGE K. B., CARADONNA P. J., CHILDS D. Z., GERBER B. D., MARTIN J. G. A., OLI M. K. & OZGUL A., 2020. – Contrasting effects of climate change on seasonal survival of a hibernating mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117** (30) : 18119 doi : 10.1073/pnas.1918584117.

CORMONT A., WIEGER WAMELINK G. W., JOCHEM R., WALLISDEVRIES M. F. & WEGMAN R. M. A., 2013. – Host plant-mediated effects of climate change on the occurrence of the Alcon blue butterfly (Phengaris alcon). *Ecological Modelling*, **250** : 329-337 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2012.11.022.

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., RAVIGNÉ 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) : 1-11.

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.

COULON J., GRAZIANI L., ALLAINÉ D., BEL M. C. & POUDEROUX S., 1995. – Infanticide in the Alpine marmot (Marmota marmota). *Ethology Ecology & Evolution*, **7** (2) : 191-194 doi : 10.1080/08927014.1995.9522965.

COUTURIER T., MOURGUIART B., MANSONS J., BRAUD Y., COMBRISSON D., JAILLOUX A. & BESNARD A., 2019. – *Suivi des déplacements altitudinaux des communautés d'orthoptères en lien avec le changement climatique dans les parcs nationaux du Mercantour et des Ecrins. Rapport méthodologique, protocole version 1. Coopération OFB-CEFE.*, 44 p.

COUTURIER T., MOURGUIART B., MANSONS J., BRAUD Y., COMBRISSON D., JAILLOUX A. & BESNARD A., 2020. – *Suivi des déplacements altitudinaux des communautés d'orthoptères en lien avec le changement climatique dans les parcs nationaux du Mercantour et des Écrins*. Coopération OFB-CEFE, 0-44 p.

CUBIZOLLE H., THÉBAUD G., PORTERET J. & TOURMAN A., 2009. – Les causes du développement de l'arbre sur les tourbières du Massif central oriental (France) au cours du xxe siècle. *Écologie et protection des*

tourbières-Ökologie und Schutz der Moore. Annales scientifiques de la Réserve de Biosphère transfrontalière, Vosges du Nord-Pfälzerwald, **13** : 140-170.

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.

DAMIEN M. & TOUGERON K., 2019. – Prey-predator phenological mismatch under climate change. *Current opinion in insect science*, **35** : 60-68 doi : 10.1016/j.cois.2019.07.002.

DAMOS P. & SOULOPOULOU P., 2015. – Do Insect Populations Die at Constant Rates as They Become Older? Contrasting Demographic Failure Kinetics with Respect to Temperature According to the Weibull Model. *PloS One*, **10** (8) : e0127328 doi : 10.1371/journal.pone.0127328.

DANIEL M., LEMONSU A., DÉQUÉ M., SOMOT S., ALIAS A. & MASSON V., 2019. – Benefits of explicit urban parameterization in regional climate modeling to study climate and city interactions. *Climate Dynamics*, **52** (5-6) : 2745-2764 doi : 10.1007/s00382-018-4289-x.

DAUFFY-RICHARD E., BONNEIL P., BOUGET C. & NAGELEISEN L. M., 2009. – Concevoir un inventaire: comment construire un plan d'échantillonnage ? (Chap. 1). *Les dossiers forestiers*, (19) .

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 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 FRENNE P., RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ F., COOMES D. A., BAETEN L., VERSTRAETEN G., VELLEND M., BERNHARDT-RÖMERMANN M., BROWN C. D., BRUNET J., CORNELIS J., DECOCQ G. M., DIERSCHKE H., ERIKSSON O., GILLIAM F. S., HÉDL R. ET AL., 2013. – Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110** (46) : 18561-18565 doi : 10.1073/pnas.1311190110.

DE LARY R., 2020. – Histoire du massif des Landes de Gascogne. 200 ans de sylviculture. .

DEHOUCK H. & AMSALLEM J., 2017. – Analyse des méthodes de précision des continuités écologiques à l'échelle locale en France. *Irstea-UMR TETIS, Centre de ressources Trame verte et bleue.*, **4** (10) .

DELBOSC P., CECCALDI A., PANAÏOTIS C., BIORET F. & HUGOT L., 2018. – Unités paysagères fonctionnelles: outil d'aide à la planification territoriale: application à la commune de Lama (Haute-Corse). *VertigO: la revue électronique en sciences de l'environnement*, **18** (3) .

DELPON G., VOGT-SCHILB H., MUNOZ F., RICHARD F. & SCHATZ B., 2019. – Diachronic variations in the distribution of butterflies and dragonflies linked to recent habitat changes in Western Europe. *Insect Conservation and Diversity*, **12** (1) : 49-68 doi : 10.1111/icad.12309.

DENNIS B., KEMP W. P. & BECKWITH R. C., 1986. – Stochastic Model of Insect Phenology: Estimation and Testing. *Environmental Entomology*, **15** (3) : 540-546 doi : 10.1093/ee/15.3.540.

DÉQUÉ M., 2015. – *Le changement climatique en France et en Europe atlantique: les domaines méditerranéens et tempérés*. Dans : *Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF)*. INRA, p. 223–p.

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 of the United States of America*, **105** (18) : 6668-6672 doi : 10.1073/pnas.0709472105.

DEZETTER M., LEGALLIARD J. F. & LOURDAIS O., in prep. – Hydroregulation response to a simulated dry spell: interaction between air humidity and microhabitat in a dry skinned ectotherm. .

DIEKMANN M., JANDT U., ALARD D., BLEEKER A., CORCKET E., GOWING D. J., STEVENS C. J. & DUPRÈ 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.

DINGEMANSE N. J. & KALKMAN V. J., 2008. – Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, **33** (3) : 394-402 doi : 10.1111/j.1365–2311.2007.00982.x.

DONLAN J., 2005. – Re–wilding North America. *Nature*, **436** (7053) : 913-914 doi : 10.1038/436913a.

DONOSO I., STEFANESCU C., MARTÍNEZ–ABRAÍN A. & TRAVESET A., 2016. – Phenological asynchrony in plant–butterfly interactions associated with climate: a community–wide perspective. *Oikos*, **125** (10) : 1434-1444 doi : 10.1111/oik.03053.

DORAZIO R., 2016. – Bayesian data analysis in population ecology: motivations, methods, and benefits. *Population Ecology*, **58** (1) : 14 doi : 10.1007/s10144–015–0503–4.

DORÉ F., CHEYLAN M. & GRILLET P., 2014. – *Le Lézard ocellé : Un géant sur le continent européen*. Biotope Editions.,.

DORÉ 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., 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.

DRĂGUŢ L. & EISANK C., 2011. – Object representations at multiple scales from digital elevation models. *Geomorphology*, **129** (3-4) : 183-189 doi : 10.1016/j.geomorph.2011.03.003.

DRIAS., 2020. – Drias, Les futurs du climat – Accueil. http://www.drias–climat.fr/ Consulté le 27/9/2018.

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.

DUDÍK M. & SCHAPIRE R. E., 2006. – *Correcting sample selection bias in maximum entropy density estimation*. .

DUHAZÉ B. & BONIFAIT S., 2014. – Contribution à la connaissance des Orthoptères d'Aquitaine : nouvelles données et considérations écologiques (Ensifera et Caelifera). *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, **19** (81-97) .

DUMÉ G., GAUBERVILLE C., MANSION D. & RAMEAU J. C., 2018. – Flore forestière française (guide écologique illustré), tome 1: Plaines et collines. *Institut pour le développement forestier; Auflage: 2e édition. Nouvelle Flore forestière*, : 2464.

DUPONT P., 2010. – *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.

DUPOUÉ A., LOURDAIS O., MEYLAN S., BRISCHOUX F., ANGELIER F., ROZEN–RECHELS D., MARCANGELI Y., DECENCIÈRE 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.

DUPOUÉ A., RUTSCHMANN A., LE GALLIARD J. F., MILES D. B., CLOBERT J., DENARDO D. F., BRUSCH G. A. & MEYLAN S., 2017. – Water availability and environmental temperature correlate with geographic variation in water balance in common lizards. *Oecologia*, **185** (4) : 561-571 doi : 10.1007/s00442–017–3973–6.

DUPOUÉ A., TROCHET A., RICHARD M., SORLIN M., GUILLON M., TEULIERES-QUILLET J., VALLÉ C., RAULT C., BERRONEAU M., BERRONEAU M., LOURDAIS O., BLAIMONT P., BERTRAND R., POTTIER G., CALVEZ O. ET AL., 2021. – Genetic and demographic trends from rear to leading edge are explained by climate and forest cover in a cold-adapted ectotherm. *Diversity and Distributions*, **27** (2) : 267-281 doi : 10.1111/ddi.13202.

DUPOUEY J.–L., 1992. – *Deplacement des aires de repartition des essences forestieres et evolution de la composition des peuplements*. Dans : *Les recherches en France sur les ecosystemes forestiers. Actualites et perspectives. I – Fonctionnement des ecosystemes forestiers et modifications de l'environnement. IB– Principaux impacts connus ou potentiels des changements environmentauxatmosphere et gestion sur les ecosystemes forestiers. IB4– Le peuplement et l'ecosysteme – coord. Landmann*. Ministere de l'Agriculture et de la Foret. Direction de l'Espace Rural et de ….

DYCK H. VAN., OOSTERMEIJER J. G. B., TALLOEN W., FEENSTRA V., HIDDE A. VAN DER. & WYNHOFF I., 2000. – Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous Maculinea butterfly? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **267** (1446) : 861-866 doi : 10.1098/rspb.2000.1082.

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.

ELITH J., PHILLIPS S. J., HASTIE T., DUDÍK M., CHEE Y. E. & YATES C. J., 2011. – A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17** (1) : 43-57.

ELLISON A. M., 2004. – Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, **7** (6) : 509-520 doi : 10.1111/j.1461–0248.2004.00603.x.

ENGLER R., RANDIN C. F., THUILLER W., DULLINGER S., ZIMMERMANN N. E., ARAUJO M. B., PEARMAN P. B., LE LAY G., PIEDALLU C., ALBERT C. H., CHOLER P., COLDEA G., DE LAMO X., DIRNBOCK T., GEGOUT J. C. ET AL., 2011. – 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, **17** (7) : 2330-2341 doi : 10.1111/j.1365–2486.2010.02393.x.

ENRIQUEZ-URZELAI U., KEARNEY M. R., NICIEZA A. G. & TINGLEY R., 2019. – Integrating mechanistic and correlative niche models to unravel range–limiting processes in a temperate amphibian. *Global Change Biology*, **25** (8) : 2633-2647 doi : https://doi.org/10.1111/gcb.14673.

ERWIN K. L., 2008. – Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management*, **17** (1) : 71 doi : 10.1007/s11273–008–9119–1.

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.

EWEN J. G., ARMSTRONG D. P., PARKER K. A. & SEDDON P. J., 2011. – *Reintroduction Biology: Integrating Science and Management*. 1 edition., Wiley–Blackwell, 528 p.

EXPLORATORY ECOLOGY., 2020. – Exploratory Ecology – Association de recherche scientifique et de conservation de la biodiversité. *Exploratory Ecology*, https://www.explorecology.com Consulté le 8/11/2020.

FARAND E., ALLAINE D. & COULON J., 2002. – Variation in survival rates for the alpine marmot (Marmota marmota): effects of sex, age, year, and climatic factors. *Canadian Journal of Zoology*, **80** (2) : 342-349.

FARHRAT N., 2018. – Effect of relative humidity on evaporation rates in Nabatieh region. *National Council for Scientific Research – Lebanon*, **19** (1) : 59-66.

FAUNA., 2020. – FAUNA – Accueil. https://observatoire–fauna.fr/ Consulté le 16/12/2020.

FAURE A., 2020. – *Typologie des communautés végétales du cordon dunaire Sud–Atlantique échantillonnées dans le cadre du suivi ONF*. Université de Bordeaux.

FAVENNEC J., 2002. – *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte Atlantique*. Paris : Office national des forêts, 394 p.

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.

FELD C. K., BIRK S., EME D., GERISCH M., HERING D., KERNAN M., MAILEHT K., MISCHKE U., OTT I., PLETTERBAUER F., POIKANE S., SALGADO J., SAYER C. D., VAN WICHELEN J. & MALARD F., 2016. – Disentangling the effects of land use and geo–climatic factors on diversity in European freshwater ecosystems. *Ecological Indicators*, **60** : 71-83 doi : 10.1016/j.ecolind.2015.06.024.

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.

FENNER M., 1998. – The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1** (1) : 78-91 doi : 10.1078/1433–8319–00053.

FERNÁNDEZ–PASCUAL E. & CORREIA–ÁLVAREZ E., 2021. – Mire microclimate: Groundwater buffers temperature in waterlogged versus dry soils. *International Journal of Climatology*, **41** (S1) : E2949-E2958 doi : 10.1002/joc.6893.

FERRI–YÁÑEZ F., 2007. – *Thermoregulation and use of Microhabitat by Timon lepidus*.

FILER A., BEYER H. L., MEYER E. & RENSBURG B. J. V., 2020. – Distribution mapping of specialized amphibian species in rare, ephemeral habitats: Implications for the conservation of threatened "acid" frogs in south–east Queensland. *Conservation Science and Practice*, **2** (1) : e143 doi : https://doi.org/10.1111/csp2.143.

FILZ K. & SCHMITT T., 2015. – Niche overlap and host specificity in parasitic Maculinea butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae) as a measure for potential extinction risks under climate change. *Organisms Diversity & Evolution*, **15** (3) : 555-565 doi : 10.1007/s13127–015–0210–1.

FLENNER I. & SAHLÉN 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., VIÉ 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.

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.

FORREST J. R., 2016. – Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, **17** : 49-54 doi : 10.1016/j.cois.2016.07.002.

FOUCART T., LOURDAIS O., DENARDO D. F. & 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.

FOURCADE Y., BESNARD A. G. & SECONDI J., 2018. – Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecology and Biogeography*, **27** (2) : 245-256 doi : 10.1111/geb.12684.

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 B., MOULY A., MORETTI M. & GILLET F., 2017. – Contrasting processes drive alpha and beta taxonomic, functional and phylogenetic diversity of orthopteran communities in grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **242** : 43-52 doi : 10.1016/j.agee.2017.03.021.

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., 2009. – *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press.

FRANKS S. J., SIM S. & WEIS A. E., 2007. – Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104** (4) : 1278-1282 doi : 10.1073/pnas.0608379104.

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.

GALLUZZI M., ARMANINI M., FERRARI G., ZIBORDI F., NOCENTINI S. & MUSTONI A., 2017. – Habitat Suitability Models, for ecological study of the alpine marmot in the central Italian Alps. *Ecological Informatics*, **37** : 10-17.

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.

GARCÍA M. B., DOMINGO D., PIZARRO M., FONT X., GÓMEZ D. & EHRLÉN J., 2020. – Rocky habitats as microclimatic refuges for biodiversity. A close-up thermal approach. *Environmental and Experimental Botany*, **170** : 103886 doi : 10.1016/j.envexpbot.2019.103886.

GARDINER T., HILL J. & CHESMORE D., 2005. – Review of the Methods Frequently Used to Estimate the Abundance of Orthoptera in Grassland Ecosystems. *Journal of Insect Conservation*, doi : 10.1007/s10841-005-2854-1.

GARDNER M. J. & ALTMAN D. G., 1986. – Confidence intervals rather than P values: estimation rather than hypothesis testing. *Br Med J (Clin Res Ed)*, **292** (6522) : 746-750 doi : 10.1136/bmj.292.6522.746.

GARIN I., ALDEZABAL A., HERRERO J., GARCÍA-SERRANO A. & REMÓN J., 2008. – Diet selection of the Alpine marmot (Marmota m. marmota L.) in the Pyrenees. *Revue d'écologie*, .

GARREC J.-P., 2008. – *Modification de l'atmosphère et changement climatique: effects directs et indirects sur la végétation*. Dans : *Séminaire international de l'Université IBN Khaldoun de Tiaret: Situation et valorisation de la steppe en Algérie. 2008-11-112008-11-12, Tiaret, DZA*. .

GBIF., 2020. – Global Biodiversity Information Facility. Accès ouvert et gratuit aux données de biodiversité. https://www.gbif.org/fr/ Consulté le 16/12/2020.

GENIEZ P. & CHEYLAN M., 2012. – *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes: atlas biogéographique*. Biotope, Mèze & Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

GEORGES D. & THUILLER W., 2013. – *An example of species distribution modeling with biomod2.*, 21 p.

GESCH D. B., VERDIN K. L. & GREENLEE S. K., 1999. – New land surface digital elevation model covers the Earth. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, **80** (6) : 69-70.

GIULIO S., ACOSTA A. T. R., CARBONI M., CAMPOS J. A., CHYTRÝ M., LOIDI J., PERGL J., PYŠEK P., ISERMANN M. & JANSSEN J. A., 2020. – Alien flora across European coastal dunes. *Applied Vegetation Science*, **23** (3) : 317-327.

GLAD A. & MALLARD F., soumis a. – Spatial distribution modeling of odonata in the New Aquitaine region (France): a tool to target refuge areas under climate change. .

–––., soumis b. – Alpine marmot's (Marmota marmota) distribution evolution under climate change: the use of species distribution models from regional scale to local western Pyrenees scale. .

GMHL., 2000. – *Mammifères, Reptiles et Amphibiens du Limousin*. GMHL., Limousin, 215 p.

GOGO S., LAGGOUN–DÉFARGE F., DELARUE F. & LOTTIER N., 2011. – Invasion of a Sphagnum–peatland by Betula spp and Molinia caerulea impacts organic matter biochemistry. Implications for carbon and nutrient cycling. *Biogeochemistry*, **106** (1) : 53-69.

GORDO O. & SANZ J. J., 2005. – Phenology and climate change: a long–term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, **146** (3) : 484-495.

GOURVIL P.–Y., in press. – *Plan National d'Actions en faveur des papillons de jour – déclinaison régionale pour Phengaris teleius*.

GOURVIL P.–Y. & SANNIER M., in press. – *Atlas des papillons de jour d'Aquitaine*.

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. & DUHAZÉ 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.

GRAMACY R. B., 2020. – *Surrogates: Gaussian Process Modeling, Design, and Optimization for the Applied Sciences*. Boca Raton : CRC Press, 559 p.

GRAND D. & BOUDOT J. P., 2006. – *Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope., Mèze, 480 p.

GRANJOU C., 2013. – *Micropolitiques de la biodiversité: experts et professionnels de la nature*. Bruxelles : P.I.E. Peter Lang, 202 p.

GRÉGOIRE F., 2006. – Tourbières et changement climatique: exemples en Laonnois (Bassin Parisien, France). *Les risques liés au temps et au climat*, : 273.

GREGR E. J., PALACIOS D. M., THOMPSON A. & CHAN K. M. A., 2019. – Why less complexity produces better forecasts: an independent data evaluation of kelp habitat models. *Ecography*, **42** (3) : 428-443 doi : 10.1111/ecog.03470.

GREULICH J., 2015. – *Seasonal habituation to human activities in alpine marmots (Marmota marmota) in the Gran Paradiso National Park, Italy*.

GREVILLIOT F., KREBS L. & MULLER S., 1998. – Comparative importance and interference of hydrological conditions and soil nutrient gradients in floristic biodiversity in flood meadows. *Biodiversity & Conservation*, **7** (11) : 1495-1520 doi : 10.1023/A:1008826629011.

GRIEBELER E. M. & SEITZ A., 2002. – An individual based model for the conservation of the endangered Large Blue Butterfly, Maculinea arion (Lepidoptera: Lycaenidae). doi : 10.1016/S0304–3800(02)00131–X.

GRILLET P., CHEYLAN M. & DUSOULIER F., 2006. – Évolution des habitats et changement climatique. *ecologia mediterranea*, **32** : 64.

GU W. & NOVAK R. J., 2006. – Statistical estimation of degree days of mosquito development under fluctuating temperatures in the field. *Journal of Vector Ecology: Journal of the Society for Vector Ecology*, **31** (1) : 107-112.

GUEGEN A., 1990. – *Impact du pâturage ovin sur la faune sauvage : exemple des orthoptères.* SERTIE–EGPN, 107 p.

GUILLERA–ARROITA G., LAHOZ–MONFORT J. J., ELITH J., GORDON A., KUJALA H., LENTINI P. E., MCCARTHY M. A., TINGLEY R. & WINTLE B. A., 2015. – Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, **24** (3) : 276-292 doi : 10.1111/geb.12268.

GUILLON M., 2012. – *De la physiologie à la répartition: adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire*. Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées–Université de Poitiers.

GUILLON M., BERRONEAU M., BERRONEAU M., MALLARD F., COÏC C., BOISSINOT A., DORE F., DORFIAC M., AUBOUIN N., JOURDE P., TEXIER L., GAILLEDRAT M. & LOURDAIS O., in prep. a. – Effets des changements climatiques sur la répartition des rainettes de Nouvelle–Aquitaine. .

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.

GUILLON M., LOURDAIS O., DUPOUÉ A., BERRONEAU M., BERRONEAU M., POTTIER G., GENIEZ P. & LE GALLIARD J. F., in prep. c. – A widespread lizard with a bimodal reproduction facing global change challenges. .

GUILLON M., LOURDAIS O., THUILLER W., CUBIZOLLE H., HUANG S.–P., WARREN., PORTER P. & LAGARDE F., in prep. d. – Paleodistribution models and phylogeographic structure support Northern glacial refugia of two cold specialists, the common lizard and the adder. .

–––., in prep. e. – Parapatric distributions reflect climatic specialization in European vipers: insight from correlative and mechanistic niche modelling. .

GUISAN A. & THUILLER W., 2005. – Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, **8** (9) : 993-1009.

GUISAN A., THUILLER W. & ZIMMERMANN N. E., 2017a. – *Habitat suitability and distribution models: with applications in R*. Cambridge University Press.

GUISAN A., THUILLER W. & ZIMMERMANN N. E., 2017b. – *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.

GVOŽDÍK L., 2018. – Just what is the thermal niche? *Oikos*, **127** (12) : 1701-1710 doi : 10.1111/oik.05563.

HACKLÄNDER K. & ARNOLD W., 1999. – Male–caused failure of female reproduction and its adaptive value in alpine marmots (Marmota marmota). *Behavioral Ecology*, **10** (5) : 592-597 doi : 10.1093/beheco/10.5.592.

HALBRITTER A. H., BILLETER R., EDWARDS P. J. & ALEXANDER J. M., 2015. – Local adaptation at range edges: comparing elevation and latitudinal gradients. *Journal of Evolutionary Biology*, **28** (10) : 1849-1860 doi : 10.1111/jeb.12701.

HALSCH C. A., SHAPIRO A. M., FORDYCE J. A., NICE C. C., THORNE J. H., WAETJEN D. P. & FORISTER M. L., 2021. – Insects and recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **118** (2) : e2002543117 doi : 10.1073/pnas.2002543117.

HAMPE A. & PETIT R. J., 2005. – Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters*, **8** (5) : 461-467.

HAN G., WANG W. & DONG Y., 2020. – Effects of balancing selection and microhabitat temperature variations on heat tolerance of the intertidal black mussel *Septifer virgatus*. *Integrative Zoology*, : 1749–4877.12439 doi : 10.1111/1749–4877.12439.

HANLEY J. A. & MCNEIL B. J., 1982. – The meaning and use of the area under a Receiver Operating (ROC) Curvel characteristic. *Radiology*, **143** (1) : 29-36.

HARRIS R. M. B., PORFIRIO L. L., HUGH S., LEE G., BINDOFF N. L., MACKEY B. & BEETON N. J., 2013. – To Be Or Not to Be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. *Ecological Management & Restoration*, : n/a–n/a doi : 10.1111/emr.12055.

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.

HEIKKINEN R. K., LUOTO M., ARAÚJO 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.

HERMY S., 2018. – *Caractérisation de la dynamique spatiale des communautés végétales des cordons dunaires aquitains et identification des facteurs sous–jacents*. Université de Bordeaux / Université de Bretagne Sud.

HERNANDEZ P. A., GRAHAM C. H., MASTER L. L. & ALBERT D. L., 2006. – The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, **29** (5) : 773-785.

HERVE M., TATONI T., ALBERT C. H. & VANPEENE S., 2020. – Comment construire des scénarios prospectifs adaptés à la prise en compte des enjeux de biodiversité tels que les continuités écologiques? *Sciences Eaux Territoires*, (5) : 1k-17.

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*., 96 p.

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.

HILL M. O., PRESTON C. D., BOSANQUET S. D. S. & ROY D. B., 2007. – *BRYOATT: attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts*. Centre for Ecology and Hydrology.

HO J. & CLARIDGE-CHANG A., 2019. – Robust and Beautiful Statistical Visualization. https://acclab.github.io/robust-statistical-visualization.html.

HODKINSON I. D., 2005. – Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **80** (3) : 489-513 doi : 10.1017/s1464793105006767.

HOEGH-GULDBERG O., JACOB D., TAYLOR M., BINDI M., BROWN S., CAMILLONI I., DIEDHIOU A., DJALANTE R., EBI K. L., ENGELBRECHT F., GUIOT J., HIJIOKA Y., MEHROTRA S., PAYNE A., SENEVIRATNE S. I., THOMAS A., WARREN R. & ZHOU G., 2018. – *Impacts of 1.5°C of Global Warming on Natural and Human Systems*. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I.Gomis, E. Lonnoy, T.Maycock, M.Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. In Press.,.

HOLTMANN L., BRÜGGESHEMKE J., JUCHEM M. & FARTMANN T., 2019. – Odonate assemblages of urban stormwater ponds: the conservation value depends on pond type. *Journal of Insect Conservation*, **23** (1) : 123-132 doi : 10.1007/s10841-018-00121-x.

HORREO J. L., PELAEZ M. L., SUÁREZ T., BREEDVELD M. C., HEULIN B., SURGET-GROBA Y., OKSANEN T. A. & FITZE P. S., 2018. – Phylogeography, evolutionary history and effects of glaciations in a species (*Zootoca vivipara*) inhabiting multiple biogeographic regions. *Journal of Biogeography*, **45** (7) : 1616-1627 doi : 10.1111/jbi.13349.

HOUET T., VACQUIÉ L., VIDAL F. & GALOP D., 2012. – Caractérisation de la fermeture des paysages dans les Pyrénées depuis les années 1940. Application sur le Haut-Vicdessos. *Sud-Ouest européen. Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, (33) : 41-56.

HOWARD C., STEPHENS P. A., PEARCE-HIGGINS J. W., GREGORY R. D. & WILLIS S. G., 2014. – Improving species distribution models: the value of data on abundance. *Methods in Ecology and Evolution*, **5** (6) : 506-513 doi : 10.1111/2041-210X.12184.

HUBERT-MOY L., NABUCET J., VANNIER C. & LEFEBVRE A., 2012. – Cartographie des continuités écologiques: quelles données pour quelles échelles territoriales? Application à la sous-trame forestière. *Rev. Int. Géomatique*, **22** (4) : 619-640.

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.

HUGON F., 2021. – *Intégration de la variabilité thermique dans un modèle de répartition d'espèces fondé sur le temps d'activité*. Université de Pau et des Pays de l'Adour.

HULD T., MÜLLER R. & GAMBARDELLA A., 2012. – A new solar radiation database for estimating PV performance in Europe and Africa. *Solar Energy*, **86** (6) : 1803-1815 doi : 10.1016/j.solener.2012.03.006.

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.

INOUYE D. W., BARR B., ARMITAGE K. B. & INOUYE B. D., 2000. – Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97** (4) : 1630-1633 doi : 10.1073/pnas.97.4.1630.

IPBES., 2019. – Assessment Reports | IPBES. https://ipbes.net/assessment-reports Consulté le 6/12/2019.

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.*

———., 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.

———., 2021. – *Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press*.

ISE T., DUNN A. L., WOFSY S. C. & MOORCROFT P. R., 2008. – High sensitivity of peat decomposition to climate change through water-table feedback. *Nature Geoscience*, **1** (11) : 763-766.

IUCN., 2008. – *Timon lepidus: Juan M. Pleguezuelos, Paulo Sá-Sousa, Valentin Pérez-Mellado, Rafael Marquez, Marc Cheylan, Claudia Corti, Iñigo Martínez-Solano: The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61583A12498949*. International Union for Conservation of Nature.

JACTEL H., IMLER J.-L., LAMBRECHTS L., FAILLOUX A.-B., LEBRETON J. D., MAHO Y. L., DUPLESSY J.-C., COSSART P. & GRANDCOLAS P., 2020. – Corrigendum: Insect decline: immediate action is needed. *Comptes Rendus. Biologies*, **343** (3) : 295-296 doi : 10.5802/crbiol.39.

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.

JARNEVICH C. S., STOHLGREN T. J., KUMAR S., MORISETTE J. T. & HOLCOMBE T. R., 2015. – Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological Informatics*, **29** : 6-15 doi : 10.1016/j.ecoinf.2015.06.007.

JAROSÍK V., HONEK A., MAGAREY R. D. & SKUHROVEC J., 2011. – Developmental database for phenology models: related insect and mite species have similar thermal requirements. *Journal of Economic Entomology*, **104** (6) : 1870-1876.

JIMÉNEZ-VALVERDE A. & LOBO J. M., 2007. – Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica*, **3** (31) : 361-369 doi : 10.1016/j.actao.2007.02.001.

JOHNSON C. J. & GILLINGHAM M. P., 2005. – An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental Conservation*, **32** (02) : 117-128.

JOHNSON D. H., 1980. – The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, **61** (1) : 65-71.

JONES L., GARBUTT A., HANSOM J. & ANGUS S., 2013. – Impacts of climate change on coastal habitats. *MCCIP Science Review*, .

JORCIN P. & CHEYLAN M., 2017. – Modélisation de la distribution française du LO. .

JULVE P., 2018. – Baseflor. Base de données pour la flore de France. *catminat*, http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm Consulté le 26/11/2018.

JUNK W. J., AN S., FINLAYSON C. M., GOPAL B., KVĚT J., MITCHELL S. A., MITSCH W. J. & ROBARTS R. D., 2013. – Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquatic Sciences*, **75** (1) : 151-167 doi : 10.1007/s00027-012-0278-z.

KARGER D. N., CONRAD O., BÖHNER J., KAWOHL T., KREFT H., SORIA-AUZA R. W., ZIMMERMANN N. E., LINDER H. P. & KESSLER M., 2017. – Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, **4** : 170122 doi : 10.1038/sdata.2017.122.

KARGER D. N., DABAGHCHIAN B., LANGE S., THUILLER W., ZIMMERMANN N. E. & GRAHAM C. H., 2020. – High resolution climate data for Europe. : 10 KB, KB doi : 10.16904/ENVIDAT.150.

KAUFMANN B., MERCIER J.-L., ITRAC-BRUNEAU R. & CHMARGOUNOF G., 2014. – *Protocole d'échantillonnage simple permettant d'évaluer la presence et l'importance des Myrmica au sein des communautés de fourmis. Université Lyon 1- LEHNA, Université François Rabelais de Tours-IRBI et Office pour les insectes et leur environnement. Plan national d'actions en faveur des Maculinea*.

KEARNEY M. & PORTER W., 2009a. – Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12** (4) : 334-350.

KEARNEY M. & PORTER W., 2009b. – 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. & PORTER W. P., 2020. – NicheMapR – an R package for biophysical modelling: the ectotherm and Dynamic Energy Budget models. *Ecography*, **43** (1) : 85-96 doi : 10.1111/ecog.04680.

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.

KEARNEY M., SIMPSON S. J., RAUBENHEIMER D. & HELMUTH B., 2010. – Modelling the ecological niche from functional traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365** (1557) : 3469-3483 doi : 10.1098/rstb.2010.0034.

KEIL P., SIMOVA I. & HAWKINS B. A., 2008. – Water–energy and the geographical species richness pattern of European and North African dragonflies (Odonata). *Insect Conservation and Diversity*, **1** (3) : 142-150 doi : 10.1111/j.1752-4598.2008.00019.x.

KENNETH DODD JR C., 2016. – *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. xford University Press., Oxford, New York, 496 p.

KENYERES Z. & CSERVENKA J., 2014. – Effects of climate change and various grassland management practices on grasshopper (Orthoptera) assemblages. *Advances in Ecology*, **2014** .

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.

KHAROUBA H. M., EHRLÉN J., GELMAN A., BOLMGREN K., ALLEN J. M., TRAVERS S. E. & WOLKOVICH E. M., 2018. – Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115** (20) : 5211-5216 doi : 10.1073/pnas.1714511115.

KIM Y.-H., MIN S.-K., ZHANG X., SILLMANN J. & SANDSTAD M., 2020. – Evaluation of the CMIP6 multi-model ensemble for climate extreme indices. *Weather and Climate Extremes*, **29** : 100269 doi : 10.1016/j.wace.2020.100269.

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.

KOZUHAROVA E. & ANCHEV M., 2006. – Nastic corolla movements of nine Gentiana species (Gentianaceae), presented in the Bulgarian flora. *Phytologia Balcanica*, **12** (2) : 255-265.

KRAMER-SCHADT S., NIEDBALLA J., PILGRIM J. D., SCHRÖDER B., LINDENBORN J., REINFELDER V., STILLFRIED M., HECKMANN I., SCHARF A. K. & AUGERI D. M., 2013. – The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, **19** (11) : 1366-1379.

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. 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.

LAGGOUN–DÉFARGE F., 2011. – *Fonctionnement et dynamique des tourbières. Impact de l'anthropisation et du changement climatique*. Université d'Orléans.

LAMPO M., RODRÍGUEZ–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.

LANDMANN G., DUPOUEY J.–L., BADEAU V., LEFEVRE Y., BREDA N., NAGELEISEN L.–M., CHUINE I. & LEBOURGEOIS F., 2007. – Le hêtre face aux changements climatiques. *Rendez–vous Techniques ONF*, (2) : 29-38.

LANG B. J., WIDRLECHNER M. P., DIXON P. M. & THOMPSON J. R., 2020. – Can climatic variables improve phenological predictions for butterfly species? .

LAVOREL S. & GARNIER E., 2002. – Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16** (5) : 545-556 doi : 10.1046/j.1365–2435.2002.00664.x.

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. & CAZE G., 2012. – *Schéma pluriannuel de suivi de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire d'Aquitaine*. Conservatoire Botanique National Sud–Atlantique/DREAL Aquitaine, 12 p.

LE FOULER A., ROMEYER K., OLICARD L., INFANTE SANCHEZ M. & MADY M., in prep. – *Suivi et évaluation de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire des tourbières de Nouvelle–Aquitaine – Analyse diachronique 2014–2020*. Conservatoire botanique national Sud–Atlantique / Conservatoire botanique national Massif central / Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi–Pyrénées.

LE GALLIARD J.–F., ROZEN–RECHELS D., LECOMTE A., DEMAY C., DUPOUÉ A. & MEYLAN S., 2021. – Short–term changes in air humidity and water availability weakly constrain thermoregulation in a dry–skinned ectotherm. *PLOS ONE*, **16** (2) : e0247514 doi : 10.1371/journal.pone.0247514.

LÊ J., JOSSE J. & HUSSON F., 2008. – FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of statistical software*, **25** (1) : 1-18.

LE MOIGNE C. & JAILLOUX A., 2013. – *Liste rouge régionale des amphibiens et reptiles d'Aquitaine*. Talence : Observatoire Aquitaine de la Faune Sauvage.

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.

–––., 2018a. – *Anticiper les changements climatiques en Nouvelle–Aquitaine. Pour agir dans les territoires*. Editions Région Nouvelle–Aquitaine, 488 p.

LE TREUT H., 2018b. – *Anticipating climatic changes in New–Aquitaine in order to act within territories Report + Synthetic report*. France, 587 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.

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., GÉGOUT 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** .

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.

LÉVÊQUE A., 2021. – Le programme national de surveillance de la biodiversité terrestre – Présentation générale et gouvernance. .

LI D., BARVE N., BRENSKELLE L., EARL K., BARVE V., BELITZ M. W., DOBY J., HANTAK M. M., OSWALD J. A., STUCKY B. J., WALTERS M. & GURALNICK R. P., 2021. – Climate, urbanization, and species traits interactively drive flowering duration. *Global Change Biology*, **27** (4) : 892-903 doi : 10.1111/gcb.15461.

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.

LIANG W., PAPEŞ M., TRAN L., GRANT J., WASHINGTON–ALLEN R., STEWART S. & WIGGINS G., 2018. – The effect of pseudo–absence selection method on transferability of species distribution models in the context of non–adaptive niche shift. *Ecological Modelling*, **388** : 1-9 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2018.09.018.

LIU C., NEWELL G. & WHITE M., 2016. – On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence–only data. *Ecology and Evolution*, **6** (1) : 337-348 doi : 10.1002/ece3.1878.

LOBRY E., 2020. – *Indices paysagers*. Dans : *Programme Les sentinelles du climat. Tome IX : Connaitre et comprendre pour protéger les espèces animales et végétales face au changement climatique en région Nouvelle–Aquitaine*. Le Haillan : Cistude Nature, p. 599-639.

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.

LÖFFLER F., PONIATOWSKI D. & FARTMANN T., 2019. – Orthoptera community shifts in response to land–use and climate change – Lessons from a long–term study across different grassland habitats. *Biological Conservation*, **236** : 315-323 doi : 10.1016/j.biocon.2019.05.058.

LÓPEZ-MORENO J., SOUBEYROUX J. M., GASCOIN S., ALONSO-GONZALEZ E., DURÁN-GÓMEZ N., LAFAYSSE M., VERNAY M., CARMAGNOLA C. & MORIN S., 2020. – Long-term trends (1958–2017) in snow cover duration and depth in the Pyrenees. *International Journal of Climatology*, .

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., BERRONEAU M., BERRONEAU M. & GUILLON M., in prep. – Distribution reflects contrasted EWL in parapatric tree frogs. .

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 doi : 10.1016/j.physbeh.2013.05.041.

LOURDAIS O., GUILLON M., GUILLER G., BONNET X., NAULLEAU G. & BLOUIN DEMERS G., in prep. b. – Turning up the heat: warming diurnal and nocturnal temperature drive thermoregulation and reproduction in a temperate ectotherm. .

LOURDAIS O., GUILLON M., GUILLER G., BONNET X., NAULLEAU G. & BLOUIN–DEMERS G., in prep. a. – 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.

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.

LYONS C. L., COETZEE M. & CHOWN S. L., 2013. – Stable and fluctuating temperature effects on the development rate and survival of two malaria vectors, Anopheles arabiensis and Anopheles funestus. *Parasites & Vectors*, **6** (1) : 104 doi : 10.1186/1756–3305–6–104.

LYONS M. P. & KOZAK K. H., 2020. – Vanishing islands in the sky? A comparison of correlation- and mechanism-based forecasts of range dynamics for montane salamanders under climate change. *Ecography*, **43** (4) : 481-493 doi : 10.1111/ecog.04282.

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. *Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly*, .

MACKENZIE D. I., NICHOLS J. D., LACHMAN G. B., DROEGE S., ROYLE J. A. & LANGTIMM C. A., 2002. – Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one*, .

MAGLIANESI M. A., HANSON P., BRENES E., BENADI G., SCHLEUNING M. & DALSGAARD B., 2020. – High levels of phenological asynchrony between specialized pollinators and plants with short flowering phases. *Ecology*, **101** (11) doi : 10.1002/ecy.3162.

MAGURRAN A. E., 2004. – *Measuring biological diversity*. Blackwel Science Ltd.: Oxford., 256 p.

MAININI B., NEUHAUS P. & INGOLD P., 1993. – Behaviour of marmots marmota marmota under the influence of different hiking activities. *Biological Conservation*, **64** (2) : 161-164 doi : 10.1016/0006-3207(93)90653-I.

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.

---., 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.

---., 2021a. – *Climate sentinels program: meeting the challenge of regional biodiversity conservation adaptation to climate change*. Dans : *Leal Filho et al. (eds). Handbook of Climate Change Management*. Switzerland AG, p. 1-36.

MALLARD F. & BULTÉ 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.))., 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.

---., 2019. – *Programme les sentinelles du climat. Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 605 p.

---., 2020. – *Programme les sentinelles du climat – Tome IX : Connaitre et comprendre pour protéger les espèces animales et végétales face au changement climatique*. Le Haillan, France : C. Nature, 822 p.

---., 2021b. – *Programme les sentinelles du climat – Tome X Annexes : Cartes de répartition actuelle et future des espèces sentinelles du climat en région Nouvelle-Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature.

---., 2021c. – *Programme les sentinelles du climat – Tome XI Annexes : Fiches de description des unités d'échantillonnage des sites de suivis sentinelles en région Nouvelle-Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 601 p.

---., 2021d. – *Programme les sentinelles du climat – Tome XI : Protocoles naturalistes standardisés de suivis des espèces sentinelles du climat en région Nouvelle-Aquitaine*. Le Haillan, France : C. Nature, 410 p.

---., 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.

———., 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.

———., 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.

———., 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. & 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.

MALLARD F. & FRANÇOIS D., 2013. – Effectiveness of the legal framework for natural areas protection relative to French road projects. *Land Use Policy*, **30** (1) : 582-591 doi : 10.1016/j.landusepol.2012.05.006.

MALLARD F., GLAD A. & GOURVIL P.-Y., in prep. – Spatial evolution of butterfly diversity in response to climate change and regional conservation strategies. : 1-42.

MANENTI R. & BIANCHI BARBARA., 2011. – A new western limit for Rana pyrenaica Serra-Cobo 1993 in the Irati region (Pyrenees). *Herpetology Notes*, **4** : 403-404.

MANIL L. & HENRY P.-Y., 2007. – *Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) - Suivi Temporel des Insectes Communs (STIC) - Protocole national*., 10 p.

MANNEVILLE O., 2006. – *Le Monde des tourbières et des marais: France, Suisse, Belgique, Luxembourg*. Delachaux et Niestlé, 320 p.

MANZOOR S. A., GRIFFITHS G. & LUKAC M., 2018. – Species distribution model transferability and model grain size – finer may not always be better. *Scientific Reports*, **8** (1) : 7168 doi : 10.1038/s41598-018-25437-1.

MARAGE D. & GÉGOUT J.-C., 2010. – Réponses de quelques habitats naturels forestiers et de leurs espèces typiques au changement climatique. *Revue Forestière Française*, **LXII** (3-4) : 485-500.

MARIS V., HUNEMAN P., COREAU A., KÉFI S., PRADEL R. & DEVICTOR V., 2018. – Prediction in ecology: promises, obstacles and clarifications. *Oikos*, **127** (2) : 171-183 doi : 10.1111/oik.04655.

MARLY R., 1969. – Ecologie et biocénotique des orthoptères des Pyrénées. *Vie et milieu, bulletin du laboratoire ARAGO*, **Série C: biologie terrestre** (Fascicule 1-C) : 65-170.

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 N., CARREGA P. & ADNÈS C., 2013. – Downscaling à fine résolution spatiale des températures actuelles et futures par modélisation statistique des sorties ALADIN-climat sur les Alpes-Maritimes (France). *Climatologie*, : 51-72.

MATEO J. A., 2011. – *Lagarto ocelado – Timon lepidus (Daudin, 1802)*. Dans : *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales,.

MATUTINI F., BAUDRY J., PAIN G., SINEAU M. & PITHON J., 2021. – How citizen science could improve species distribution models and their independent assessment. *Ecology and Evolution*, **11** (7) : 3028-3039 doi : 10.1002/ece3.7210.

MCCOMB B. C., 2015. – *Wildlife Habitat Management: Concepts and Applications in Forestry, Second Edition*. 2 edition., CRC Press, 401 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.

MEDDOUR R., 2011. – *La méthode phytosociologique sigmatiste ou Braun-Blanqueto-Tüxenienne*. Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou : Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques, 41 p.

MENÉNDEZ R., 2007. – How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie*, **150** : 355-365.

MEROW C., SMITH M. J. & SILANDER JR 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.

MEYER-HOZAK C., 2000. – Population Biology of Maculinea rebeli (Lepidoptera: Lycaenidae) on the Chalk Grasslands of Eastern Westphalia (Germany) and Implications for Conservation. *Journal of Insect Conservation*, **4** (2) : 63-72 doi : 10.1023/A:1009695031802.

MIDOLO G., WELLSTEIN C. & FAURBY S., 2021. – Individual fitness is decoupled from coarse-scale probability of occurrence in North American trees. *Ecography*, **44** (5) : 789-801 doi : 10.1111/ecog.05446.

MILHAU B., DELMAS N., VERGNE J. & POTTIER G., 2012. – Nouveau record d'altitude chez le Lézard catalan, Podarcis liolepis, dans les Pyrénées. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, (144) : 15-22.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT., 2005. – *Ecosystems and human well-being*. Island Press, 86 p.

MILLER-RUSHING A. J., HØYE T. T., INOUYE D. W. & POST E., 2010. – The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365** (1555) : 3177-3186 doi : 10.1098/rstb.2010.0148.

MILLET J., JUST A., CHOISNET G., BELLENFANT S., CATTEAU E. & CAUSSE G., 2017. – *Guide méthodologique du programme de cartographie nationale des végétations (CarHAB)*. Stratégie nationale pour la biodiversité, 94 p.

MNHN., 2019a. – Visualisateur Cartographique. https://inpn.mnhn.fr/viewer-carto/especes/66111 Consulté le 28/11/2019.

---., 2019b. – Suivi des Orthoptères Nocturnes (SON) | Vigie-Nature. http://www.vigienature.fr/fr/suivi-des-orthopteres-nocturnes Consulté le 28/11/2019.

MORENO A. & HASENAUER H., 2016. – Spatial downscaling of European climate data. *International Journal of Climatology*, **36** (3) : 1444-1458 doi : 10.1002/joc.4436.

MOSIER T. M., HILL D. F. & SHARP K. V., 2018. – Update to the Global Climate Data package: analysis of empirical bias correction methods in the context of producing very high resolution climate projections: BIAS CORRECTION OF GCMS PRIOR TO PROCESSING WITH DELTA CHANGE METHOD. *International Journal of Climatology*, **38** (2) : 825-840 doi : 10.1002/joc.5213.

MOSS R. H., EDMONDS J. A., HIBBARD K. A., MANNING M. R., ROSE S. K., VAN VUUREN D. P., CARTER T. R., EMORI S., KAINUMA M., KRAM T., MEEHL G. A., MITCHELL J. F. B., NAKICENOVIC N., RIAHI K., SMITH S. J. ET AL., 2010. – The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, **463** (7282) : 747-756 doi : 10.1038/nature08823.

MOURET V., GUILLAUMET A., CHEYLAN M., POTTIER G., FERCHAUD A.-L. & CROCHET P.-A., 2011. – The legacy of ice ages in mountain species: post-glacial colonization of mountain tops rather than current range fragmentation determines mitochondrial genetic diversity in an endemic Pyrenean rock lizard: Post-glacial history of a Pyrenean mountain lizard. *Journal of Biogeography*, **38** (9) : 1717-1731 doi : 10.1111/j.1365-2699.2011.02514.x.

NAIMI B., HAMM N. A. S., GROEN T. A., SKIDMORE A. K. & TOXOPEUS A. G., 2014. – Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, **37** (2) : 191-203 doi : 10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x.

NEEL L. K., LOGAN M. L., NICHOLSON D. J., MILLER C., CHUNG A. K., MAAYAN I., DEGON Z., DUBOIS M., CURLIS J. D., TAYLOR Q., KEEGAN K. M., MCMILLAN W. O., LOSOS J. B. & COX C. L., 2021. – Habitat structure mediates vulnerability to climate change through its effects on thermoregulatory behavior. *Biotropica*, **53** (4) : 1121-1133 doi : 10.1111/btp.12951.

NENZÉN H. K. & ARAÚJO M. B., 2011. – Choice of threshold alters projections of species range shifts under climate change. *Ecological Modelling*, **222** (18) : 3346-3354 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2011.07.011.

NÉO TERRA., 2021. – Préservation de la biodiversité – Néo Terra – Région Nouvelle-Aquitaine. *Néo Terra*, .

NORRIS D., 2014. – Model Thresholds are More Important than Presence Location Type: Understanding the Distribution of Lowland tapir (Tapirus Terrestris) in a Continuous Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Tropical Conservation Science*, **7** (3) : 529-547 doi : 10.1177/194008291400700311.

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** (1-2) : 119-129.

NOWICKI P., WITEK M., SKÓRKA 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.

NUFIO C. R., MCGUIRE C. R., BOWERS M. D. & GURALNICK R. P., 2010. – Grasshopper Community Response to Climatic Change: Variation Along an Elevational Gradient. *PLOS ONE*, **5** (9) : e12977 doi : 10.1371/journal.pone.0012977.

OAFS., 2019a. – *La Liste rouge des Papillons de jour d'Aquitaine. Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage*. Talence, 16 p.

–––., 2019b. – SI Faune. http://si-faune.oafs.fr/diffusion-carto/ Consulté le 28/11/2019.

OBV-NA., 2021. – Observatoire de la biodiversité végétale de Nouvelle-Aquitaine, Inventaire du Patrimoine Naturel (IPN), Flore-Fonge-Habitats. https://obv-na.fr/ Consulté le 17/11/2021.

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.

OFFICE POUR LES INSECTES ET LEUR ENVIRONNEMENT., 2013. – *Agir pour les Maculinea. L'essentiel du Plan national d'actions 2011-2015*. DREAL Auvergne, MEDDE., 20 p.

OGEB ENTOMOFAUNE., 2021. – *Protocole Orthoptère (bénévoles et professsionnels)*., 10 p.

OKSANEN J., KINDT R., LEGENDRE P., O'HARA B., STEVENS M. H. H., OKSANEN M. J. & SUGGESTS M., 2007. – The vegan package. *Community ecology package*, **10** (631-637) : 719.

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. .

ORGERET F., THIEBAULT A., KOVACS K. M., LYDERSEN C., HINDELL M. A., THOMPSON S. A., SYDEMAN W. J. & PISTORIUS P. A., 2021. – Climate change impacts on seabirds and marine mammals: The importance of study duration, thermal tolerance and generation time. *Ecology Letters*, **n/a** (n/a) doi : 10.1111/ele.13920.

ORTEGA Z., MENCÍA A. & PÉREZ-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.

OUZEAU G., DÉQUÉ M., JOUINI M., PLANTON S. & VAUTARD R., 2014. – *Le climat de la France au XXI siècle Volume 4, scénarios régionalisés: édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer*. Ministère de l'écologie et du développement durable, 1-64 p.

PAKEMAN R. J., ALEXANDER J., BROOKER R., CUMMINS R., FIELDING D., GORE S., HEWISON R., MITCHELL R., MOORE E. & ORFORD K., 2016. – Long-term impacts of nitrogen deposition on coastal plant communities. *Environmental Pollution*, **212** : 337-347.

PARMESAN C., 2006. – *Ecological and evolutionary responses to recent climate change*. Dans : *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. , p. 637-669.

PARMESAN C., 2007. – Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13** (9) : 1860-1872 doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.

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.

PATTEN M. A., BRIED J. T. & SMITH–PATTEN B. D., 2015. – Survey data matter: predicted niche of adult vs breeding Odonata. *Freshwater Science*, **34** (3) : 1114-1122.

PEARSE W. D., DAVIS C. C., INOUYE D. W., PRIMACK R. B. & DAVIES T. J., 2017. – A statistical estimator for determining the limits of contemporary and historic phenology. *Nature Ecology & Evolution*, **1** (12) : 1876-1882 doi : 10.1038/s41559–017–0350–0.

PEDERSEN E. J., MILLER D. L., SIMPSON G. L. & ROSS N., 2019. – Hierarchical generalized additive models in ecology: an introduction with mgcv. *PeerJ*, **7** : e6876 doi : 10.7717/peerj.6876.

PELLERIN S. & LAVOIE C., 2003. – Recent expansion of jack pine in peatlands of southeastern Québec: a paleoecological study. *Ecoscience*, **10** (2) : 247-257.

PÉREZ–GARCÍA N., FONT X., FERRÉ A. & CARRERAS J., 2013. – Drastic reduction in the potential habitats for alpine and subalpine vegetation in the Pyrenees due to twenty–first–century climate change. *Regional Environmental Change*, **13** (6) : 1157-1169.

PETANIDOU T., ELLIS–ADAM A. C., NIJS H. C. M. D. & OOSTERMEIJER J. G. B., 2001. – Differential pollination success in the course of individual flower development and flowering time in Gentiana pneumonanthe L. (Gentianaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **135** (1) : 25-33 doi : 10.1111/j.1095–8339.2001.tb02365.x.

PETANIDOU T., DEN NIJS J. C. M., OOSTERMEIJER J. G. B. & ELLIS–ADAM A. C., 1995. – Pollination ecology and patch–dependent reproductive success of the rare perennial Gentiana pneumonanthe L. *New Phytol.*, **129** : 155-163.

PHILLIPS S. J., ANDERSON R. P., DUDÍK 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** (3-4) : 231-259 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.

PHILLIPS S. J., DUDÍK 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.

PINCEBOURDE S. & SUPPO C., 2016. – The vulnerability of tropical ectotherms to warming is modulated by the microclimatic heterogeneity. *Integrative and Comparative Biology*, **56** (1) : 85-97.

PIOCH J., LE FOULER A. & ROMEYER K., in prep. – *Réseau de surveillance des habitats de dunes ouvertes de Nouvelle–Aquitaine – Protocoles (v0)*. Conservatoire botanique national Sud–Atlantique / Office National des Forêts / Université de Bordeaux.

POITOU-CHARENTES NATURE., 2017. – *Papillons de jour du Poitou-Charentes*. Deux-Sèvres Nature Environnement, Charente Nature, Vienne Nature, Nature Environnement 17 et Muséum d'histoire naturelle de La Rochelle., Poitiers, 388 p.

———., 2019. – *Liste rouge du Poitou-Charentes : chapitre Rhopalocères. Fontaine-le-Comte*.

PONIATOWSKI D., BERNARD D., LLUCIÀ D. & FARTMANN T., 2009a. – *The Orthoptera fauna of the Pyrenean region – a field guide*.

PONIATOWSKI D., DEFAUT B., LLUCIA-POMARES D. & FARTMANN T., 2009b. – *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. .

POSLEDOVICH D., TOFTEGAARD T., WIKLUND C., EHRLÉN J. & GOTTHARD K., 2015. – Latitudinal variation in diapause duration and post-winter development in two pierid butterflies in relation to phenological specialization. *Oecologia*, **177** (1) : 181-190 doi : 10.1007/s00442-014-3125-1.

POTTIER G., 2012. – Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées Iberolacerta aranica, I. aurelioi et I. bonnali, 2013 – 2017. *Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées Iberolacerta aranica, I. aurelioi et I. bonnali, 2013 – 2017*, .

POTTIER G., ARTHUR C. P., WEBER L. & CHEYLAN M., 2014. – Répartition des lézards du genre Iberolacerta Arribas, 1997 (Sauria : Lacertidae) en France : 3/3 : le Lézard de Bonnal, Iberolacerta bonnali (Lantz, 1927). *bulletin société herpétologique de France*, **148** : 425-450.

POTTIER G., PAUMIER J. M., TESSIER M., BARASCUD Y., TALHOËT S., LIOZON R., D'ANDURAIN P., VACHER J. P., BARTHE L., HEAULMÉ 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.

PRISCO I., CARBONI M. & ACOSTA A. T., 2013. – The fate of threatened coastal dune habitats in Italy under climate change scenarios. *PLoS One*, **8** (7) : e68850.

PROVOOST S., JONES M. L. M. & EDMONDSON S. E., 2011. – Changes in landscape and vegetation of coastal dunes in northwest Europe: a review. *Journal of Coastal Conservation*, **15** (1) : 207-226.

R CORE TEAM., 2020a. – *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.

———., 2020b. – *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.

RAMOUSSE R., MÉTRAL J. & LE BERRE M., 2009. – Twenty-seventh year of the Alpine marmot introduction in the agricultural landscape of the Central Massif (France). *Ethology Ecology & Evolution*, **21** (3-4) : 243-250 doi : 10.1080/08927014.2009.9522479.

RATHCKE B. & LACEY E. P., 1985. – Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16** (1) : 179-214 doi : 10.1146/annurev.es.16.110185.001143.

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., MARTÍNEZ-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.

RENET J., DESO G., GERRIET O., DIEBOLT S., MARCHAND M.-A. & TATIN L., 2018. – L'occurrence du Lézard ocellé Timon lepidus (Daudin, 1802) (Sauria, Lacertidae) en altitude est-elle sporadique ? Le cas du sud-est des Alpes françaises. *Naturae*, (1) .

RENNER I. W. & WARTON D. I., 2013. – Equivalence of MAXENT and Poisson point process models for species distribution modeling in ecology. *Biometrics*, **69** (1) : 274-281.

RESIDE A., VANDERWAL J. & PHILLIPS B., 2013. – *Climate change refugia for terrestrial biodiversity*. National Climate Change Adaptation Research Facility.

REWILDING EUROPE., 2020. – Rewilding Europe | Making Europe a Wilder Place. *Rewilding Europe*, https://rewildingeurope.com/ Consulté le 17/12/2020.

RÉZOUKI 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.

RÉZOUKI C., TAFANI M., COHAS A., LOISON A., GAILLARD J., ALLAINÉ D. & BONENFANT C., 2016. – Socially mediated effects of climate change decrease survival of hibernating Alpine marmots. *Journal of Animal Ecology*, **85** (3) : 761-773.

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.

RIGOLOT E., 2008. – Impact du changement climatique sur les feux de forêt. *Forêt méditerranéenne*, .

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.

ROMEYER K., HOVER A., LAFON P. & DAVID R., 2021. – *Les forêts à Hêtre de plaines de Nouvelle-Aquitaine. Typologie, répartition, écologie, suivi et déterminisme climatique*. Audenge : Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique.

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.

ROTH T., PLATTNER M. & AMRHEIN V., 2014. – Plants, birds and butterflies: short-term responses of species communities to climate warming vary by taxon and with altitude. *PloS one*, **9** (1) : e82490.

ROYER J.-M., 2009. – *Petit précis de phytosociologie sigmatiste*. Société Botanique du Centre-Ouest.

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., DUPOUÉ A., LOURDAIS O., CHAMAILLÉ-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*, .

ROZEN-RECHELS D., RUTSCHMANN A., DUPOUÉ A., BLAIMONT P., CHAUVEAU V., MILES D. B., GUILLON M., RICHARD M., BADIANE A., MEYLAN S., CLOBERT J. & LE GALLIARD J.-F., 2021. – Interaction of hydric and thermal conditions drive geographic variation in thermoregulation in a widespread lizard. *Ecological Monographs*, **91** (2) : e01440 doi : 10.1002/ecm.1440.

ROZEN-RECHELS D., RUTSCHMANN A., DUPOUÉ A., BLAIMONT P., CHAUVEAU V., MILES D. B., GUILLON M., RICHARD M., BADIANE A., MEYLAN S., CLOBERT J. & LE GALLIARD J., 2021. – Interaction of hydric and thermal conditions drive geographic variation in thermoregulation in a widespread lizard. *Ecological Monographs*, doi : 10.1002/ecm.1440.

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.

RUTSCHMANN A., ROZEN-RECHELS D., DUPOUÉ A., BLAIMONT P., DE VILLEMEREUIL P., MILES D. B., RICHARD M. & CLOBERT J., 2020. – Climate dependent heating efficiency in the common lizard. *Ecology and Evolution*, **10** (15) : 8007-8017 doi : 10.1002/ece3.6241.

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.

SAHRAOUI Y., FOLTÊTE J.-C. & CLAUZEL C., 2017. – A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology*, **32** (9) : 1819-1835 doi : 10.1007/s10980-017-0551-6.

SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ 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.

SANTINI L., BENÍTEZ-LÓPEZ A., FICETOLA G. F. & HUIJBREGTS M. A. J., 2018. – Length-mass allometries in amphibians. *Integrative Zoology*, **13** (1) : 36-45 doi : 10.1111/1749-4877.12268.

SANTORO M., CARTUS O., CARVALHAIS N., ROZENDAAL D., AVITABILE V., ARAZA A., DE BRUIN S., HEROLD M., QUEGAN S. & RODRÍGUEZ-VEIGA P., 2021. – The global forest above-ground biomass pool for 2010 estimated from high-resolution satellite observations. *Earth System Science Data*, **13** (8) : 3927-3950.

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.

SARGOS J., 2004. – *Histoire de la forêt landaise: Du désert à l'âge d'or*. Bordeaux : Horizon Chimérique, 559 p.

SCHMUCKI R., PE'ER G., ROY D. B., STEFANESCU C., SWAAY C. A. M. V., OLIVER T. H., KUUSSAARI M., STRIEN A. J. V., RIES L., SETTELE J., MUSCHE M., CARNICER J., SCHWEIGER O., BRERETON T. M., HARPKE A., HELIÖLÄ J., KÜHN E. & JULLIARD R., 2016. – A regionally informed abundance index for supporting integrative analyses across butterfly monitoring schemes. *Journal of Applied Ecology*, **53** (2) : 501-510 doi : 10.1111/1365-2664.12561.

SEABLOOM E. W., RUGGIERO P., HACKER S. D., MULL J. & ZARNETSKE P., 2013. – Invasive grasses, climate change, and exposure to storm-wave overtopping in coastal dune ecosystems. *Global change biology*, **19** (3) : 824-832.

SEGRESTIN J., 2018. – *Intégration de la phénologie et de la défense mécanique dans l'espace phénotypique des plantes*. Université Montpellier.

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.

SEL., 2021. – Atlas des lépidoptères du Limousin. http://www.selweb.fr/atlas_rhopalos_cartes_especes.php Consulté le 8/7/2021.

SERRA-COBO J., LACROIX G. & WHITE S., 1998. – Comparison between the ecology of the new European frog Rana pyrenaica and that of four Pyrenean amphibians. *Journal of Zoology*, **246** (2) : 147-154 doi : 10.1111/j.1469-7998.1998.tb00143.x.

SETTELE J., KUDRNA O., HARPKE A., KÜHN I., SWAAY C. VAN., VEROVNIK R., WARREN M., WIEMERS M., HANSPACH J., HICKLER T., KÜHN E., HALDER I. VAN., VELING K., VLIEGENTHART A., WYNHOFF I. & SCHWEIGER O., 2008. – Climatic Risk Atlas of European Butterflies. *BioRisk*, **1, 1** : 1-712 doi : 10.3897/biorisk.1.

SILLERO N., CAMPOS J., BONARDI A., CORTI C., CREEMERS R., CROCHET P.-A., CRNOBRNJA ISAILOVIĆ J., DENOËL M., FICETOLA G. F., GONÇALVES J., KUZMIN S., LYMBERAKIS P., DE POUS P., RODRÍGUEZ 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.

SILVA D. E., 2010. – *Ecologie du hêtre (Fagus sylvatica L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution*. Nancy : Nancy 1, 190 p.

SIMMEL J., AHRENS M. & POSCHLOD P., 2021. – Ellenberg N values of bryophytes in Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, **32** (1) : e12957.

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., SEPULVEDA P. V. ET AL., 2010. – Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, **328** (5980) : 894-899 doi : 10.1126/science.1184695.

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.

SOBERÓN 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.

STOECKLI S., HIRSCHI M., SPIRIG C., CALANCA P., ROTACH M. W. & SAMIETZ J., 2012. – Impact of climate change on voltinism and prospective diapause induction of a global pest insect––Cydia pomonella (L.). *Plos One*, **7** (4) : e35723-e35723 doi : 10.1371/journal.pone.0035723.

VAN STRIEN A. J., PLANTENGA W. F., SOLDAAT L. L., VAN SWAAY C. A. M. & WALLISDEVRIES M. F., 2008. – Bias in Phenology Assessments Based on First Appearance Data of Butterflies. *Oecologia*, **156** (1) : 227-235.

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.

SURGET–GROBA Y., 2002. – *Phylogeographie du lézard Zootoca vivipara et evolution de la viviparité*. Rennes 1.

SWETS J. A., 1988. – Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, **240** (4857) : 1285-1293 doi : 10.1126/science.3287615.

SYFERT M. M., SMITH M. J. & COOMES D. A., 2013. – The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. *PloS one*, **8** (2) : e55158.

TAFANI M., COHAS A., BONENFANT C., GAILLARD J.–M. & ALLAINÉ 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.

TANG D. H. Y. & VISCONTI P., 2021. – Biases of Odonata in Habitats Directive: Trends, trend drivers, and conservation status of European threatened Odonata. *Insect Conservation and Diversity*, **14** (1) : 1-14 doi : 10.1111/icad.12450.

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.

TAYLOR S. D., 2019. – Estimating flowering transition dates from status–based phenological observations: a test of methods. *PeerJ*, **7** : e7720 doi : 10.7717/peerj.7720.

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.

THIRION J.–M., VOLETTE J., PLISSON C., ANDRÉ C., LAFITTE J. & SOURP E., 2018. – Suivi d'une population de Lézard de Bonnal Iberolacerta bonnali (Lantz, 1927) dans le Val d'Arrious (Vallée d'Ossau). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, (166) : 11-22.

THIRY E., BERTHIER L., BARDY M., CHENU J.–P., GUZMOVA L., LAROCHE B., LEHMANN S., LEMERCIER B., MARTIN M. & MÉROT P., 2014. – *Enveloppes des milieux potentiellement humides de la France métropolitaine–notice d'accompagnement. Programme de modélisation des milieux potentiellement humides de France*.

THOMAS C. D., CAMERON A., GREEN R. E., BAKKENES M., BEAUMONT L. J., COLLINGHAM Y. C., ERASMUS B. F. N., DE SIQUEIRA M. F., GRAINGER A., HANNAH L., HUGHES L., HUNTLEY B., VAN JAARSVELD A. S., 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.

THOMAS J. A. & ELMES G. W., 2001. – Food–plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus Maculinea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268** (1466) : 471-477 doi : 10.1098/rspb.2000.1398.

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., GEORGES D., ENGLER R. & BREINER F., 2020. – Package « biomod2 ». *Package « biomod2 »*, .

THUILLER W., LAFOURCADE B., ENGLER R. & ARAÚJO 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., ARAÚJO M. B., SYKES M. T. & PRENTICE I. C., 2005. – Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102** (23) : 8245-8250 doi : 10.1073/pnas.0409902102.

TORDONI E., PETRUZZELLIS F., NARDINI A., SAVI T. & BACARO G., 2019. – Make it simpler: Alien species decrease functional diversity of coastal plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **30** (3) : 498-509.

TOUROULT J., CHAUMET S., PONCET L. & SIBLET J.–P., 2017. – *Diagnostic et recommandations pour une stratégie d'acquisition de connaissances naturalistes continentales. Tome I : Analyse des besoins et des dispositifs existants*. MNHN–SPN/UMS–2006–PatriNat doi : 10.13140/RG.2.2.24798.95048.

TÜRK A. & ARNOLD W., 1988. – Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (Marmota marmota). *Oecologia*, **76** (4) : 544-548.

UICN., 2017. – Les solutions fondées sur la nature pour lutter contre les changements climatiques. *UICN France*, .

UVAROV B., 1977. – *Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology Vol. 2. Behaviour, ecology, biogeography, population dynamics.* Centre for Overseas Pest Research.

VAISSIE P., MONGE A. & HUSSON F., 2021. – Factoshiny: perform factorial analysis from 'FactoMineR' with a shiny application. R package version 2.4. https://CRAN.R–project.org/package=Factoshiny.

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.

VANDERWAL J., SHOO L. P., GRAHAM C. & WILLIAMS S. E., 2009. – Selecting pseudo–absence data for presence–only distribution modeling: how far should you stray from what you know? *Ecological modelling*, **220** (4) : 589-594.

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.

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.

VENNETIER M. & RIPERT C., 2010. – Impact du changement climatique sur la flore méditerranéenne: théorie et pratique. *Changement climatique et biodiversité*, : p–75.

VERFAILLIE D., DÉQUÉ M., MORIN S. & LAFAYSSE M., 2017. – The method ADAMONT v1. 0 for statistical adjustment of climate projections applicable to energy balance land surface models. *Geoscientific Model Development*, **10** (11) : 4257-4283.

VISNAW J. A. & BUSACK S. D., 1989. – Observations on the natural history of Lacerta lepida in Cádiz Province, Spain. *Amphibia–Reptilia*, **10** (3) : 201-213 doi : 10.1163/156853889X00386.

VISSER M. E. & BOTH C., 2005. – Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272** (1581) : 2561-2569.

VISSER M. E. & GIENAPP P., 2019. – Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, **3** (6) : 879-885 doi : 10.1038/s41559–019–0880–8.

VISSER M. E. & HOLLEMAN L. J., 2001. – Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268** (1464) : 289-294 doi : 10.1098/rspb.2000.1363.

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 (Paris)*, **42** (2) : 113-119.

WADSWORTH C. B., OKADA Y. & DOPMAN E. B., 2020. – Phenology–dependent cold exposure and thermal performance of Ostrinia nubilalis ecotypes. *BMC Evolutionary Biology*, **20** (1) : 34 doi : 10.1186/s12862–020–1598–6.

WAGNER T. L., OLSON R. L. & WILLERS J. L., 1991. – Modeling arthropod development time. *Journal of Agricultural Entomology*, **8** (4) : 251-270.

WALBOTT M., 2018. – *Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (Fagus sylvatica) en marge d'aire de répartition*. Bordeaux : Université de Bordeaux 1, 198 p.

WALLER D. M., MUDRAK E. L. & ROGERS D. A., 2016. – Can the metacommunity data matrix predict changes in species incidence and abundance? *bioRxiv*, : 047696 doi : 10.1101/047696.

WERKOWSKA W., MÁRQUEZ A. L., REAL R. & ACEVEDO P., 2016. – A practical overview of transferability in species distribution modeling. *Environmental Reviews*, doi : 10.1139/er–2016–0045.

WIENS J. J., 2016. – Climate–related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS biology*, **14** (12) : e2001104.

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. & 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.

WINKLER D. E., 2019. – Contemporary human impacts on alpine ecosystems: the direct and indirect effects of human–induced climate change and land use. .

WOOD S. N., 2006. – *Generalized Additive Models: An Introduction with R, Second Edition*. $ {number}nd édition., Chapman and Hall/CRC, 485 p.

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.

YATES K. L., BOUCHET P. J., CALEY M. J., MENGERSEN K., RANDIN C. F., PARNELL S., FIELDING A. H., BAMFORD A. J., BAN S., BARBOSA A. M., DORMANN C. F., ELITH J., EMBLING C. B., ERVIN G. N., FISHER R. ET AL., 2018. – Outstanding Challenges in the Transferability of Ecological Models. *Trends in Ecology & Evolution*, **33** (10) : 790-802 doi : 10.1016/j.tree.2018.08.001.

YOCCOZ N. G., 2020. – Seasonal climate change and marmot demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117** (32) : 18921 doi : 10.1073/pnas.2012792117.

YOSPIN G. I., BRIDGHAM S. D., NEILSON R. P., BOLTE J. P., BACHELET D. M., GOULD P. J., HARRINGTON C. A., KERTIS J. A., EVERS C. & JOHNSON B. R., 2015. – A new model to simulate climate–change impacts on forest succession for local land management. *Ecological applications*, **25** (1) : 226-242.

ZANINI F., PELLET J. & SCHMIDT B. R., 2009. – The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. *Diversity and Distributions*, **15** (3) : 469-480 doi : https://doi.org/10.1111/j.1472–4642.2008.00556.x.

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.

ZURELL D., FRANKLIN J., KÖNIG C., BOUCHET P. J., DORMANN C. F., ELITH J., FANDOS G., FENG X., GUILLERA–ARROITA G., GUISAN A., LAHOZ–MONFORT J. J., LEITÃO P. J., PARK D. S., PETERSON A. T., RAPACCIUOLO G. ET AL., 2020. – A standard protocol for reporting species distribution models. *Ecography*, **n/a** (n/a) doi : 10.1111/ecog.04960.

ZUUR A. F., IENO E. N. & ELPHICK C. S., 2010. – A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, **1** (1) : 3-14 doi : 10.1111/j.2041–210X.2009.00001.x.

ZWICKE M., 2013. – *Impacts d'une canicule sécheresse sur le fonctionnement et la structure des communautés végétales de l'écosystème prairial*. Clermont–Ferrand : Université Blaise Pascal–Clermont–Ferrand II, 305 p.

AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014 — IPCC. https://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/ Consulté le 14/12/2018.

Annexes



ANNEXE 1. CARTE DE LOCALISATION DES SITES SENTINELLES ET CODES ASSOCIÉS 583

ANNEXE 2. CARTES DE LOCALISATION DES STATIONS MÉTÉOROLOGIQUES 600

ANNEXE 3. INDICES DE SENSIBILITÉ CLIMATIQUE DES ESPÈCES VÉGÉTALES 603

ANNEXE 4. ESPÈCES INDICATRICES DE CONDITIONS ÉCOLOGIQUES OU D'ÉTAT DE CONSERVATION 652

ANNEXE 5. INDICES D'ÉVOLUTION DE LA RÉPARTITION DES AIRES DE RÉPARTITION DES ESPÈCES DE LÉPIDOPTÈRES EN RÉGION NOUVELLE-AQUITAINE 655

ANNEXE 6. ANALYSES DES DONNÉES DES STATIONS MÉTÉOROLOGIQUES 658

ANNEXE 7. COURBES DE RÉPONSE (MOYENNE ET ÉCART TYPE) POUR LA RAINETTE VERTE 669

ANNEXE 8. COURBES DE RÉPONSE (MOYENNE ET ÉCART TYPE) POUR LA RAINETTE IBÉRIQUE 670

ANNEXE 9. PROBABILITÉS MOYENNES PONDÉRÉES POUR LA RAINETTE VERTE POUR LES DIFFÉRENTES PÉRIODES ET SCÉNARIOS RETENUS 671

ANNEXE 10. PROBABILITÉS MOYENNES PONDÉRÉES POUR LA RAINETTE IBÉRIQUE POUR LES DIFFÉRENTES PÉRIODES ET SCÉNARIOS RETENUS 672

ANNEXE 11. BILAN DES CHANGEMENTS DE RÉPARTITION POUR LES DIFFÉRENTS SCÉNARIOS (RCP 4.5 ET 8.5), HORIZONS (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) ET SIMULATIONS (ALADIN 52 ET 63 FR) POUR LA RAINETTE VERTE 673

ANNEXE 12. BILAN DES CHANGEMENTS DE RÉPARTITION POUR LES DIFFÉRENTS SCÉNARIOS (RCP 4.5 ET 8.5), HORIZONS (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) ET SIMULATIONS (ALADIN 52 ET 63 FR) POUR LA RAINETTE IBÉRIQUE 674

ANNEXE 13. COURBES DE RÉPONSES ISSUES DE LA MODÉLISATION D'ENSEMBLE SELON LES MÉTHODES MOYENNE, MÉDIANE, COMMITTEE AVERAGING ET MOYENNE PONDÉRÉE POUR LA GRENOUILLE DES PYRÉNÉES. 675

ANNEXE 14. PROJECTION DE LA RÉPARTITION « PASSÉ-PRÉSENT » DE LA GRENOUILLE DES PYRÉNÉES EN PYRÉNÉES-ATLANTIQUES SELON LES 4 MÉTHODES D'ENSEMBLE, MOYENNE 676

ANNEXE 15. PROJECTION DE LA RÉPARTITION DU LÉZARD OCELLÉ PASSÉ-PRÉSENT SELON LES 4 MÉTHODES D'ENSEMBLE, MOYENNE (A), MÉDIANE (B), COMMITTEE AVERAGING (C) ET MOYENNE PONDÉRÉE (D). 677

ANNEXE 16. COURBES DE RÉPONSE (MOYENNE ET ÉCART TYPE) DU LÉZARD VIVIPARE POUR LA FORME OVIPARE 678

ANNEXE 17. COURBES DE RÉPONSE (MOYENNE ET ÉCART TYPE) DU LÉZARD VIVIPARE POUR LA FORME VIVIPARE 679

ANNEXE 18. PRÉDICTIONS MOYENNES PONDÉRÉES DES PROBABILITÉS DE PRÉSENCE DU LÉZARD VIVIPARE POUR LA FORME OVIPARE 680

ANNEXE 19. PRÉDICTIONS MOYENNES PONDÉRÉES DES PROBABILITÉS DE PRÉSENCE DU LÉZARD VIVIPARE POUR LA FORME VIVIPARE 681

ANNEXE 20. BILAN DES CHANGEMENTS DE RÉPARTITION POUR LES DIFFÉRENTS SCÉNARIOS (RCP 4.5 ET 8.5), HORIZONS (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) ET SIMULATIONS (ALADIN 52 ET 63 FR) DU LÉZARD VIVIPARE POUR LA FORME OVIPARE 682

ANNEXE 21. BILAN DES CHANGEMENTS DE RÉPARTITION POUR LES DIFFÉRENTS SCÉNARIOS (RCP 4.5 ET 8.5), HORIZONS (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) ET SIMULATIONS (ALADIN 52 ET 63 FR) DU LÉZARD VIVIPARE POUR LA FORME VIVIPARE 683

ANNEXE 22. COURBES DE RÉPONSES ISSUES DE LA MODÉLISATION D'ENSEMBLE SELON LES MÉTHODES MOYENNE, MÉDIANE, COMMITTEE AVERAGING ET MOYENNE PONDÉRÉE POUR LE LÉZARD DE BONNAL. 684

ANNEXE 23. PROJECTION DE LA RÉPARTITION PASSÉ–PRÉSENT DU LÉZARD DE BONNAL EN MASSIF ASPE OSSAU SELON LES 4 MÉTHODES D'ENSEMBLE, MOYENNE (A), MÉDIANE (B), COMMITTEE AVERAGING (C) ET MOYENNE PONDÉRÉE (D). 685

ANNEXE 24. COURBES DE RÉPONSES ISSUES DE LA MODÉLISATION D'ENSEMBLE SELON LES MÉTHODES MOYENNE, MÉDIANE, COMMITTEE AVERAGING ET MOYENNE PONDÉRÉE POUR LE LÉZARD CATALAN. 685

ANNEXE 25. PROJECTION DE LA RÉPARTITION PASSÉ–PRÉSENT DU LÉZARD CATALAN EN PYRÉNÉES–ATLANTIQUES SELON LES 4 MÉTHODES D'ENSEMBLE, MOYENNE (A), MÉDIANE (B), COMMITTEE AVERAGING (C) ET MOYENNE PONDÉRÉE (D). LA MÉTHODE COEFFICIENT DE VARIATION (E) INDIQUE L'ACCORD ENTRE LES MODÈLES UTILISÉS POUR LA MODÉLISATION D'ENSEMBLE. 686

ANNEXE 26. PRÉDICTIONS MOYENNES PONDÉRÉES DES PROBABILITÉS DE PRÉSENCE POUR LA VIPÈRE PÉLIADE . 687

ANNEXE 27. BILAN DES CHANGEMENTS DE RÉPARTITION POUR LES DIFFÉRENTS SCÉNARIOS (RCP 4.5 ET 8.5), HORIZONS (H1 : 2021–2050; H2:2041–2070;H3:2071–2100) ET SIMULATIONS (ALADIN 52 ET 63 FR) POUR LA VIPÈRE PÉLIADE 688

ANNEXE 28. BILAN DES CHANGEMENTS DE RÉPARTITION POUR LES DIFFÉRENTS SCÉNARIOS (RCP 4.5 ET 8.5), HORIZONS (H1 : 2021–2050; H2:2041–2070;H3:2071–2100) ET SIMULATIONS (ALADIN 52 ET 63 FR) POUR LA VIPÈRE ASPIC 689

ANNEXE 29. RÉSULTATS DES MODÈLES INDIVIDUELS POUR LA MARMOTTE DES ALPES 690

ANNEXE 30. ANALYSES DE DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES DE MONTAGNE POUR LES SITES DE SUIVIS MARMOTTES 695

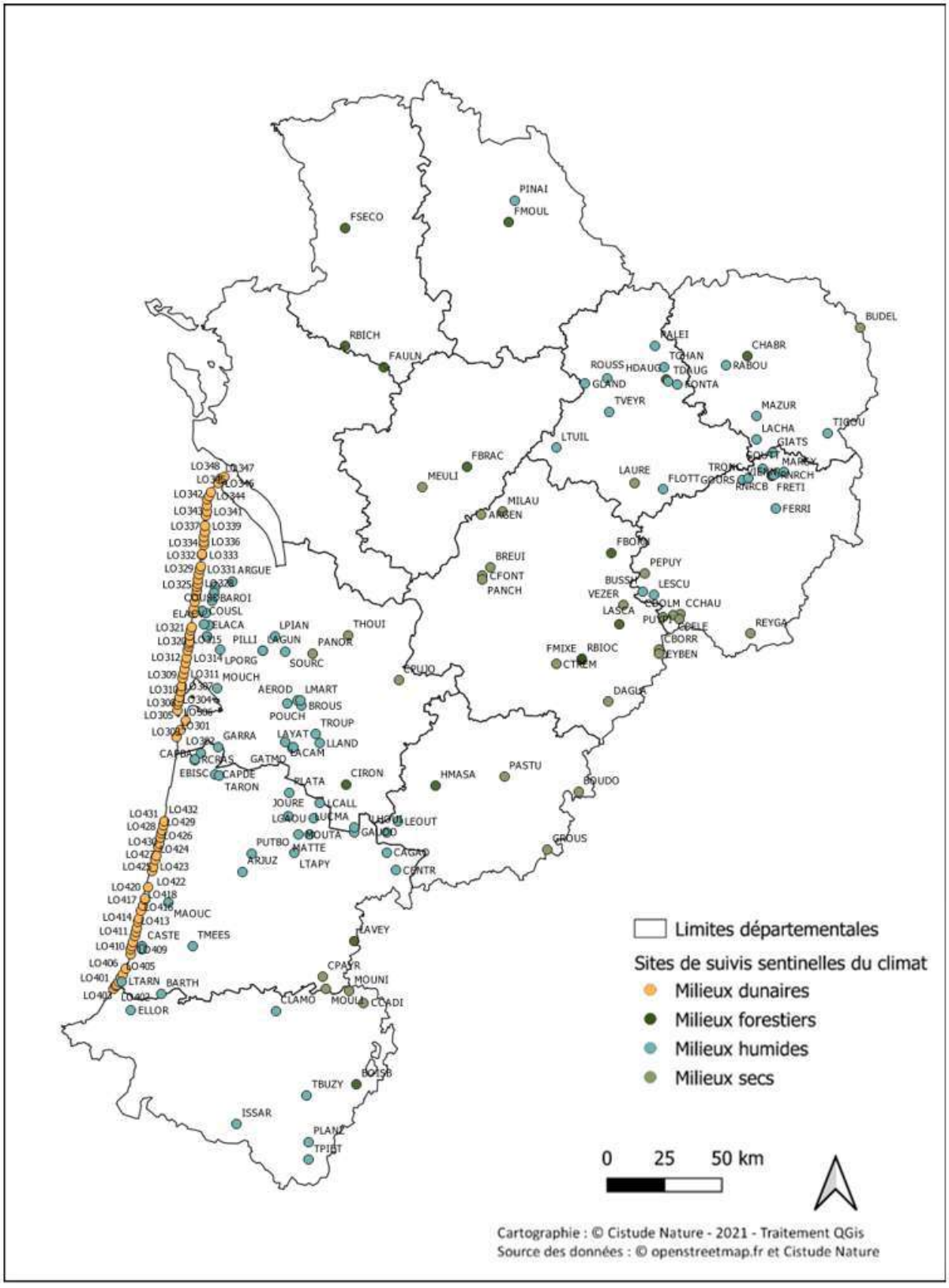
ANNEXE 31. COMPARAISON DES DONNÉES ALADIN ET DES DONNÉES DES STATIONS MÉTÉOROLOGIQUES DES SITES DE SUIVIS MARMOTTES 698

ANNEXE 32. MODÈLES D'ABONDANCE DES SUIVIS MARMOTTES 700

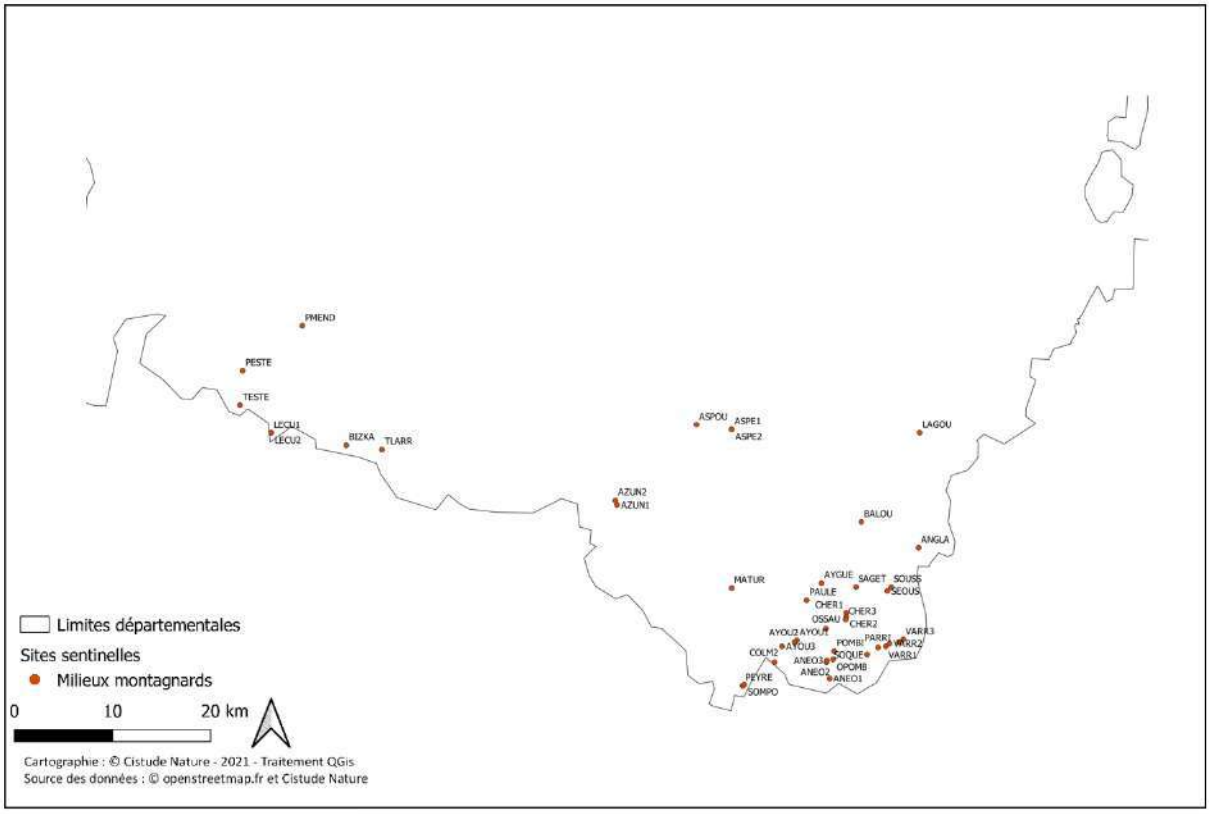
ANNEXE 33. LEXIQUE DES MÉTRIQUES PAYSAGÈRES CALCULÉES PAR FRAGSTATS 702

ANNEXE 34. CARTES DE RÉPARTITION DES ESPÈCES SENTINELLES DU CLIMAT 707

Annexe 1. Carte de localisation des sites sentinelles et codes associés



Sites validés de suivis sentinelles du climat pour les milieux dunaires, forestiers, secs et humides en 2021



Sites sentinelles pour le milieu de montagne en 2021

Tab. LXXXII. Codes des sites sentinelles par ordre alphabétique associés aux milieux, indicateurs étudiés et aux communes

milieu	typeHabSDC	indicateurs	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
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	ANEO1	Cirque d'Anéou-01
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	ANEO2	Cirque d'Anéou-02
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	ANEO3	Cirque d'Anéou-03
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard de Bonnal	Eaux-Bonnes	64440	ANGLA	Anglas
Montagnard	Pelouse de montagne	Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Eaux-Bonnes	64440	ANGLA	Anglas
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères 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	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	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	Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Lées-Athas	64490	AZUN1	Plaa de Baitch (cabane)
Montagnard	Pelouse de montagne	Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Lées-Athas	64490	AZUN2	Pas d'Azuns
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Eaux-Bonnes	64440	BALOU	Balour

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Etangs arrière-littoraux	Végétations des étangs arrière-littoraux	Hourtin	33990	BAROI	Rive de Baroins
Humide	Landes humides	Lépidoptères 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
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Tournon-d'Agenais	47370	BOUDO	Vallée du Boudouyssou
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Victor	24350	BREUI	Coteau du Breuilh
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	La Brède	33650	BROUS	Lande de Brousteyrot
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Budelière	23170	BUDEL	Budelière (sainte-radegonde)
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Budelière	23170	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	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 sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Borrèze	24590	CBORR	Coteau de Borrèze
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Borrèze	24590	CBORR	Coteau de Borrèze
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Cadillon	64330	CCADI	Coteau de Cadillon
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Cadillon	64330	CCADI	Coteau de Cadillon
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Noailles	19600	CCHAU	Coteau de la chaume
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Saint-Cernin-de-Larche	19600	CDOLM	Causse du dolmen
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Losse	40240	CENTR	Lagune centrale photovoltaïque
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Pardoux-de-Drône	24600	CFONT	Coteau des Fontenelles
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Saint-Pardoux-de-Drône	24600	CFONT	Coteau des Fontenelles
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Guêret	23000	CHABR	Hêtraie de Chabrières
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	CHER1	Chérue-01
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	CHER2	Chérue-02

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	CHER3	Chérue-03
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Bernos-Beaulac	33430	CIRON	Hêtraie du ciron
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Lépidoptères de landes humides	Arthez-de-Béarn	64370	CLAMO	Vallon de Clamondé
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	Arthez-de-Béarn	64370	CLAMO	Vallon de Clamondé
Montagnard	Pelouse de montagne	Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	COLM2	Col des Moines
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	COUSD	Cousseau lézard ocellé
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Lacanau	33680	COUSG	Cousseau (Gnac, grand pré/Landes des fadets)
Humide	Lagunes	Rainette ibérique	Lacanau	33680	COUSG	Cousseau (Gnac, grand pré/Landes des fadets)
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Lacanau	33680	COUSG	Cousseau (Gnac, grand pré/Landes des fadets)
Humide	Landes humides	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Lacanau	33680	COUSG	Cousseau (Gnac, grand pré/Landes des fadets)
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Lacanau	33680	COUSL	Cousseau (labenne)
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Lacanau	33680	COUSL	Cousseau (labenne)
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Payros-Cazautets	40320	CPAYR	Coteau de Payros-Cazautet
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Payros-Cazautets	40320	CPAYR	Coteau de Payros-Cazautet
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Chasteaux	19600	CPELE	Côte pelée
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Pujols	33350	CPUJO	Coteau de Pujols
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Pujols	33350	CPUJO	Coteau de Pujols
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Trémolat	24510	CTREM	Coteau de Trémolat
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Trémolat	24510	CTREM	Coteau de Trémolat
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Pompont	24170	DAGLA	Causses de Daglan
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Saint-Pompont	24170	DAGLA	Causses de Daglan

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Biscarosse	40600	EBISC	Etang de Biscarosse (Lande de Craste Neuve)
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Lacanau	33680	ELACA	Etang de Lacanau
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Borrèze	24590	EYBEN	Coteau d'Eybènes
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Borrèze	24590	EYBEN	Coteau d'Eybènes
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Vinax	17510	FAULN	Forêt d'Aulnay
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Saint-Mesmin	24270	FBORN	Born
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	Orègue	64120	FMIXE	Mixe
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Bignoux	86800	FMOUL	Forêt de Moulière
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	La Jonchère-Saint-Maurice	87340	FONTA	la Fontaine
Forêt	Hêtraie relictuelle	Végétations de hêtraie	Soursac	19550	FRETI	Forêt de Frétigne
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

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Montrol-Sénard	87330	GLAND	Grandes Landes
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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 sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Urcisse	47270	GROUS	Coteau de Grousset
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	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	HMASA	Hêtraie du Mas d'Agenais
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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
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 sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	La Roche l'Abeille	87800	LAURE	Lande de Saint-Laurent
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	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 marais de Parias
Montagnard	Torrents	Grenouille des Pyrénées	Lécumberry	64220	LECU1	Lecumberry 1

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
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	Lagunes	Rainette ibérique	Houillès	47420	LHOUI	Houeillès - Grand Lagu
Humide	Landes humides	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
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO306	LO_33_6
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO307	LO_33_07
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO307	LO_33_7
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO308	LO_33_08
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO308	LO_33_8
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO309	LO_33_09
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO309	LO_33_9
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO310	LO_33_10
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO310	LO_33_10
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lège-Cap-Ferret	33950	LO311	LO_33_11
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lège-Cap-Ferret	33950	LO311	LO_33_11
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO312	LO_33_12
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO312	LO_33_12

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO313	LO_33_13
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO313	LO_33_13
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO314	LO_33_14
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO314	LO_33_14
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO315	LO_33_15
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO315	LO_33_15
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO316	LO_33_16
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO316	LO_33_16
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO317	LO_33_17
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO317	LO_33_17
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Porge	33680	LO318	LO_33_18
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Porge	33680	LO318	LO_33_18
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	LO319	LO_33_19
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	LO319	LO_33_19
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	LO320	LO_33_20
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	LO320	LO_33_20
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	LO321	LO_33_21
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	LO321	LO_33_21
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	LO322	LO_33_22
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	LO322	LO_33_22
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	LO323	LO_33_23
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	LO323	LO_33_23
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lacanau	33680	LO324	LO_33_24
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lacanau	33680	LO324	LO_33_24
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Carcans	33121	LO325	LO_33_25
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Carcans	33121	LO325	LO_33_25
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Carcans	33121	LO326	LO_33_26
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Carcans	33121	LO326	LO_33_26
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	LO327	LO_33_27
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	LO327	LO_33_27
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	LO328	LO_33_28
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	LO328	LO_33_28
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	LO329	LO_33_29
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	LO329	LO_33_29
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	LO330	LO_33_30

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	LO330	LO_33_30
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	LO331	LO_33_31
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	LO331	LO_33_31
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Hourtin	33990	LO332	LO_33_32
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Hourtin	33990	LO332	LO_33_32
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Naujac-sur-Mer	33990	LO333	LO_33_33
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Naujac-sur-Mer	33990	LO333	LO_33_33
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Naujac-sur-Mer	33990	LO334	LO_33_34
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Naujac-sur-Mer	33990	LO334	LO_33_34
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	LO335	LO_33_35
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	LO335	LO_33_35
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	LO336	LO_33_36
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	LO336	LO_33_36
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	LO337	LO_33_37
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	LO337	LO_33_37
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	LO338	LO_33_38
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	LO338	LO_33_38
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vendays-Montalivet	33930	LO339	LO_33_39
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vendays-Montalivet	33930	LO339	LO_33_39
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Grayan-et-l'Hopital	33590	LO340	LO_33_40
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Grayan-et-l'Hopital	33590	LO340	LO_33_40
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Grayan-et-l'Hopital	33590	LO341	LO_33_41
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Grayan-et-l'Hopital	33590	LO341	LO_33_41
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Grayan-et-l'Hopital	33590	LO342	LO_33_42
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Grayan-et-l'Hopital	33590	LO342	LO_33_42
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soulac-sur-Mer	33780	LO343	LO_33_43
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soulac-sur-Mer	33780	LO343	LO_33_43
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soulac-sur-Mer	33780	LO344	LO_33_44
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soulac-sur-Mer	33780	LO344	LO_33_44
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soulac-sur-Mer	33780	LO345	LO_33_45
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soulac-sur-Mer	33780	LO345	LO_33_45
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Verdon-sur-Mer	33123	LO346	LO_33_46
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Verdon-sur-Mer	33123	LO346	LO_33_46

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Verdon-sur-Mer	33123	LO347	LO_33_47
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Verdon-sur-Mer	33123	LO347	LO_33_47
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Le Verdon-sur-Mer	33123	LO348	LO_33_48
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Le Verdon-sur-Mer	33123	LO348	LO_33_48
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	LO401	LO_40_01
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	LO401	LO_40_1
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	LO402	LO_40_02
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	LO402	LO_40_2
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	LO403	LO_40_03
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	LO403	LO_40_3
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Tarnos	40220	LO404	LO_40_04
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Tarnos	40220	LO404	LO_40_4
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Ondres	40440	LO405	LO_40_05
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Ondres	40440	LO405	LO_40_5
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Labenne	40530	LO406	LO_40_06
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Labenne	40530	LO406	LO_40_6
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Capbreton	40130	LO407	LO_40_07
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Capbreton	40130	LO407	LO_40_7
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soorts-Hossegor	40150	LO408	LO_40_08
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soorts-Hossegor	40150	LO408	LO_40_8
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Seignosse	40510	LO409	LO_40_09
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Seignosse	40510	LO409	LO_40_9
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Seignosse	40510	LO410	LO_40_10
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Seignosse	40510	LO410	LO_40_10
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Seignosse	40510	LO411	LO_40_11
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Seignosse	40510	LO411	LO_40_11
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soustons	40140	LO412	LO_40_12
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soustons	40140	LO412	LO_40_12
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soustons	40140	LO413	LO_40_13
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soustons	40140	LO413	LO_40_13
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Soustons	40140	LO414	LO_40_14
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Soustons	40140	LO414	LO_40_14
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Messanges	40660	LO415	LO_40_15
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Messanges	40660	LO415	LO_40_15
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Messanges	40660	LO416	LO_40_16

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Messanges	40660	LO416	LO_40_16
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Moliets-et-Maa	40660	LO417	LO_40_17
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Moliets-et-Maa	40660	LO417	LO_40_17
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Moliets-et-Maa	40660	LO418	LO_40_18
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Moliets-et-Maa	40660	LO418	LO_40_18
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vielle-Saint-Girons	40560	LO419	LO_40_19
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vielle-Saint-Girons	40560	LO419	LO_40_19
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vielle-Saint-Girons	40560	LO420	LO_40_20
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vielle-Saint-Girons	40560	LO420	LO_40_20
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Vielle-Saint-Girons	40560	LO421	LO_40_21
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Vielle-Saint-Girons	40560	LO421	LO_40_21
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	LO422	LO_40_22
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	LO422	LO_40_22
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	LO423	LO_40_23
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	LO423	LO_40_23
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	LO424	LO_40_24
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	LO424	LO_40_24
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Lit-et-Mixe	40170	LO425	LO_40_25
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Lit-et-Mixe	40170	LO425	LO_40_25
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Saint-Julien-en-Born	40170	LO426	LO_40_26
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Saint-Julien-en-Born	40170	LO426	LO_40_26
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Saint-Julien-en-Born	40170	LO427	LO_40_27
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Saint-Julien-en-Born	40170	LO427	LO_40_27
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	LO428	LO_40_28
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	LO428	LO_40_28
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	LO429	LO_40_29
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	LO429	LO_40_29
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	LO430	LO_40_30
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	LO430	LO_40_30
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	LO431	LO_40_31
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	LO431	LO_40_31
Dune	Dunes littorales	Lézard ocellé	Mimizan	40200	LO432	LO_40_32
Dune	Dunes littorales	Végétations dunaires	Mimizan	40200	LO432	LO_40_32
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Le Pian-Médoc	33290	LPIAN	Le Pian Médoc

milieu	typeHabSDC	indicateurs	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	Lagunes	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 et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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	Tourbières et landes tourbeuses	Lépidoptères de landes humides	Saint-Michel-Escalus	40550	MAOUC	Tourbière de Maoucout
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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 sèches	Végétations de pelouses sèches	Roullet-Saint Estèphe	16440	MEULI	Meulières
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Rudeau-Ladosse	24340	MILAU	Coteau de Milauvieux
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Rudeau-Ladosse	24340	MILAU	Coteau de Milauvieux
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 sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Pimbo	40320	MOULI	Coteau du Moulin
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Pimbo	40320	MOULI	Coteau du Moulin

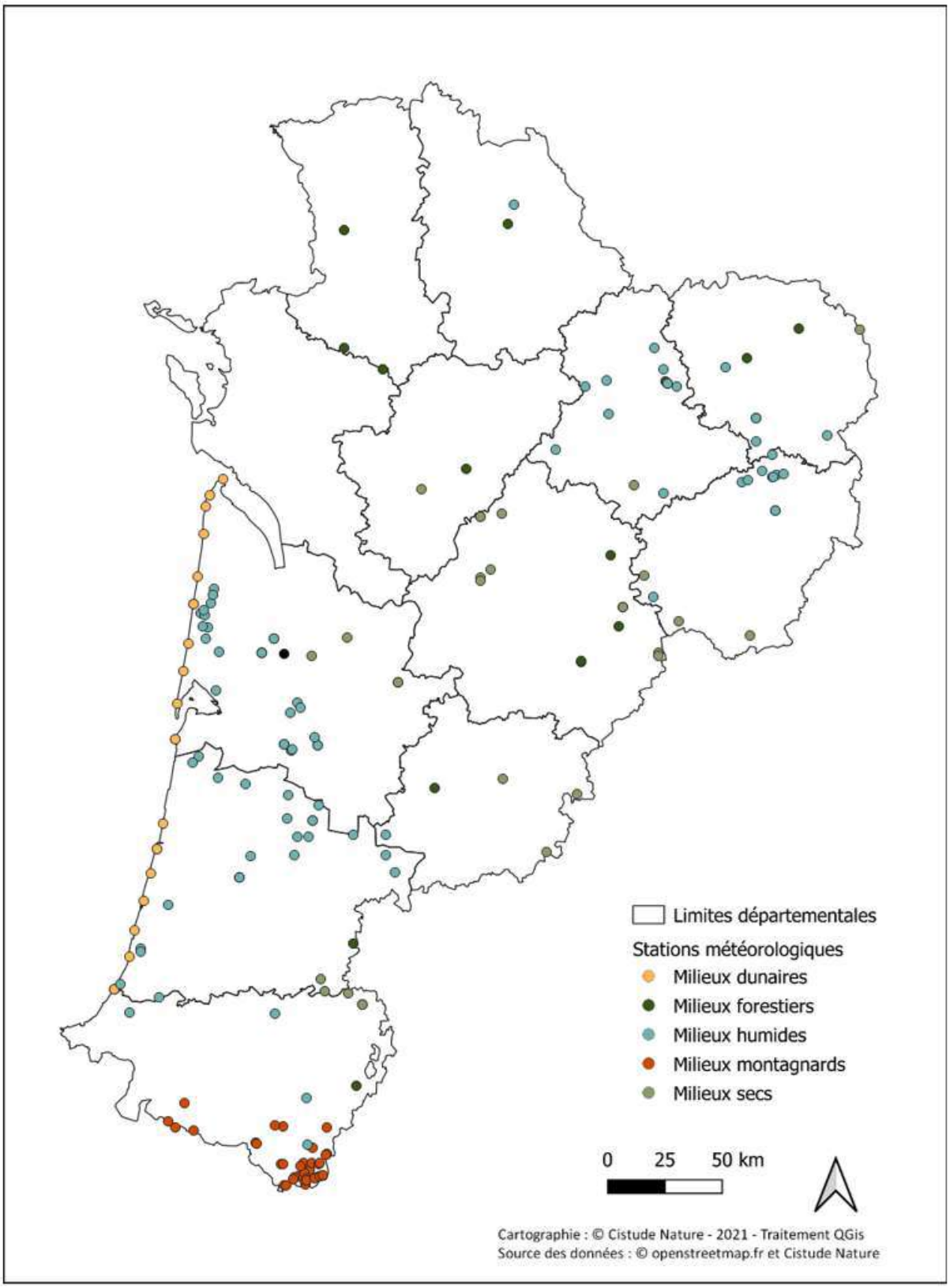
milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Garlin	64330	MOUNI	Coteau de Mounicou
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Garlin	64330	MOUNI	Coteau de Mounicou
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates 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
Montagnard	Pelouse de montagne	Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	OPOMB	Pombie
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 sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Saint-Sulpice-de-Roumagnac	24600	PANCH	Coteau de la Panche
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Saint-Sulpice-de-Roumagnac	24600	PANCH	Coteau de la Panche
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Carbon-Blanc	33560	PANOR	Parc Panoramis
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Carbon-Blanc	33560	PANOR	Parc Panoramis
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	PARRI	Arrious
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Pinel-Hauterive	47380	PASTU	Pech de Pastur
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Pinel-Hauterive	47380	PASTU	Pech de Pastur
Montagnard	Pelouse de montagne	Marmotte des Alpes	Laruns	64440	PAULE	Aule
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Ayen	19310	PEPUY	Pelouse du Puy Guimont
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Ayen	19310	PEPUY	Pelouse du Puy Guimont
Montagnard	Pelouse et rocaille de montagne	Lézard catalan	Estérençuby	64220	PESTE	Pelouse Esterençuby
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	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Vouneuil-sur-vienne	86210	PINAI	Réserve du Pinail
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

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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 et rocaille de montagne	Lézard de Bonnal	Laruns	64440	POMBI	Pombie
Humide	Landes humides	Azuré des mouillères	Saucats	33650	POUCH	Pouchau
Humide	Landes humides	Lépidoptères de landes humides	Saucats	33650	POUCH	Pouchau
Humide	Lagunes	Leucorrhines et cortège d'odonates associé	Sabres	40630	PUTBO	Lagune de Put Boué
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Nespouls	19600	PUYPI	Pelouse du Puy Pialat
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	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
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Reygade	19430	REYGA	Pelouse de Reygade
Humide	Landes humides	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

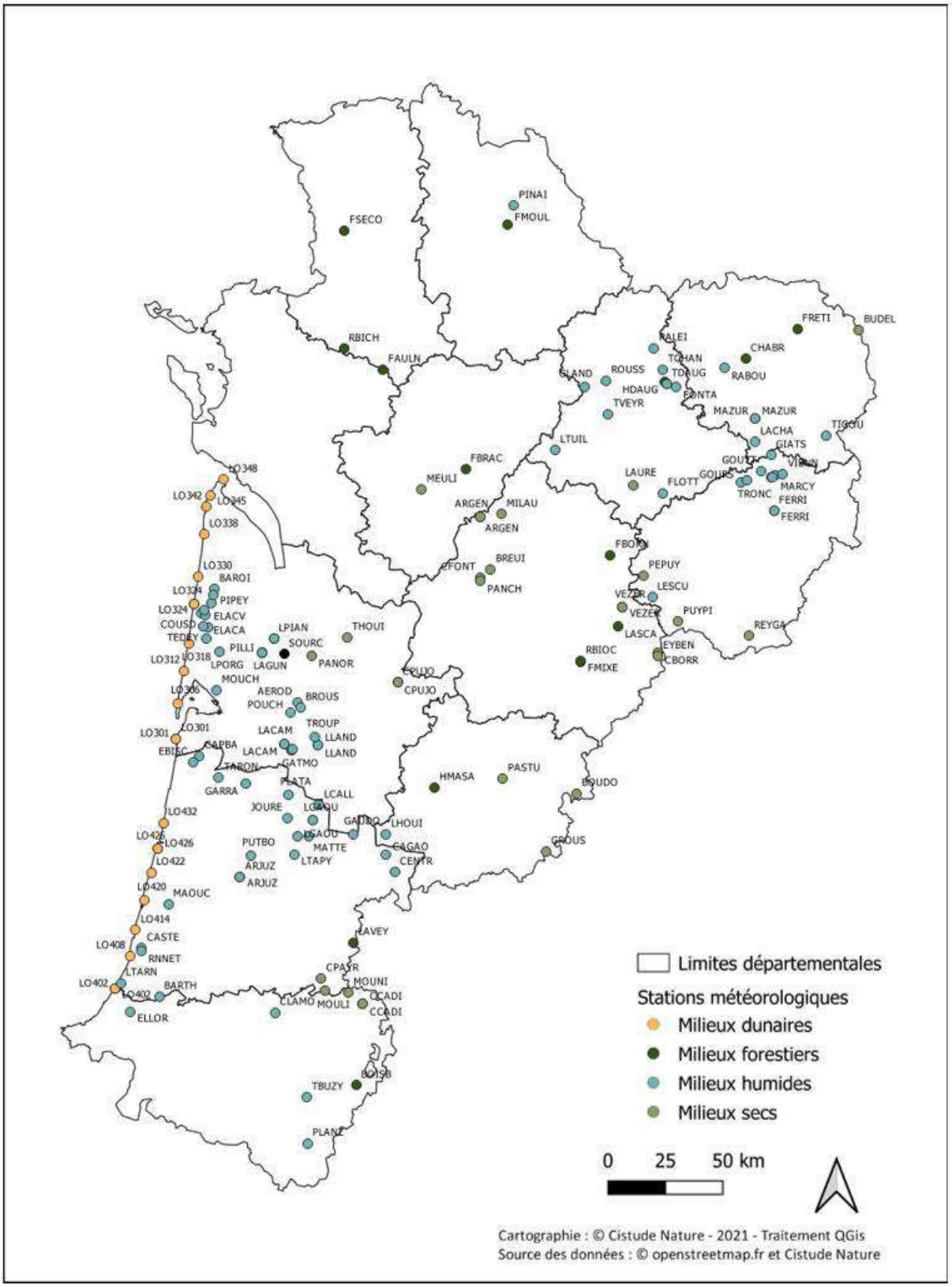
milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Urdos	64490	SOMPO	Somport
Montagnard	Pelouse de montagne	Apollon et cortège de lépidoptères de montagne associé	Laruns	64440	SOQUE	Soques
Humide	Station Référence	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	Landes humides	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 et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	Buzy	64260	TBUZY	Tourbière de Buzy
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	Berrsac-sur-rivalier	87370	TCHAN	Tourbière de chanteribière
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 et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	Saint-Léger-la-Montagne	87340	TDAUG	Tourbière des Dauges
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 sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Villegouge	33141	THOUI	Tertre de Thouil
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	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 et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	Mées	40990	TMEES	Tourbière de Mées
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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

milieu	typeHabSDC	indicateurs	Commune	codePostal	site_Ref_Courte	obs_nomSite
Humide	Tourbières et landes tourbeuses	Végétations de tourbières et landes tourbeuses	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
Montagnard	Pelouse de montagne	Gomphocerus sibiricus et cortège d'orthoptères de montagne associé	Laruns	64440	VARR3	Arrious
Sec	Pelouses sèches	Lépidoptères de pelouses calcicoles	Les Farges	24290	VEZER	Vallée de la Vézère (Coteau des Farges)
Sec	Pelouses sèches	Végétations de pelouses sèches	Les Farges	24290	VEZER	Vallée de la Vézère (Coteau des Farges)
Humide	Landes humides	Lézard vivipare	Millevaches	19290	VIENN	Sources de la Vienne

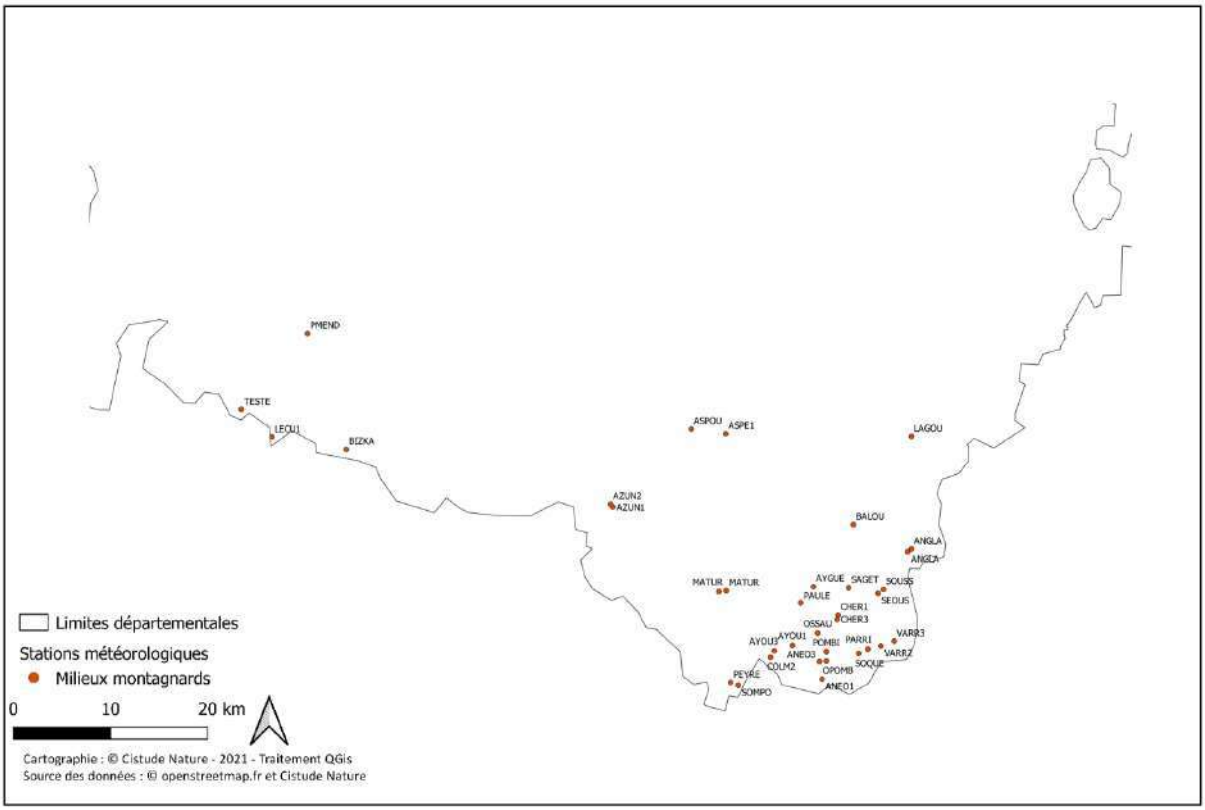
Annexe 2. Cartes de localisation des stations météorologiques



Stations météorologiques par type de milieu en 2021



Stations météorologiques pour les milieux dunaires, forestiers, secs et humides en 2021



Stations météorologiques pour le milieu de montagne en 2021

Annexe 3. Indices de sensibilité climatique des espèces végétales

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Carlina hispanica	−100,00%
Paragymnopteris marantae	−99,89%
Luzula nivea	−98,84%
Viola lutea	−98,66%
Phyteuma gallicum	−98,20%
Anemone pulsatilla	−97,35%
Pilosella aurantiaca	−96,39%
Vaccinium microcarpum	−95,26%
Equisetum sylvaticum	−93,20%
Turritis glabra	−92,28%
Potentilla argentea	−91,89%
Andropogon virginicus	−91,62%
Anacamptis coriophora	−91,60%
Impatiens parviflora	−91,13%
Geranium nodosum	−90,04%
Carex pilosa	−90,00%
Thesium alpinum	−89,10%
Cyanus montanus	−89,02%
Armeria arenaria	−88,37%
Cytisus oromediterraneus	−87,03%
Agrostemma githago	−86,63%
Achillea ptarmica	−85,52%
Senecio viscosus	−85,21%
Isoetes echinospora	−85,12%
Dianthus seguieri	−84,40%
Airopsis tenella	−83,93%
Symphytum x uplandicum	−83,49%
Antinoria agrostidea	−83,08%
Centranthus calcitrapae	−81,85%
Crypsis alopecuroides	−81,65%
Pentaglottis sempervirens	−81,12%
Galeopsis x wirtgenii	−81,03%
Coristospermum lucidum	−80,82%
Prunus padus	−80,05%
Oenothera parviflora	−79,16%
Ranunculus aconitifolius	−79,11%
Sibthorpia europaea	−78,90%
Senecio cacaliaster	−78,89%
Carex brizoides	−77,85%
Circaea x intermedia	−77,76%
Narcissus poeticus	−77,72%
Galium boreale	−77,67%
Spergula morisonii	−77,32%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Epilobium roseum	−77,29%
Oenothera x fallax	−77,18%
Lepidium densiflorum	−76,98%
Lactuca viminea	−76,16%
Galeopsis segetum	−76,08%
Anisantha tectorum	−75,59%
Festuca arvernensis	−75,06%
Sedum forsterianum	−75,03%
Stellaria neglecta	−74,83%
Galium tricornutum	−74,67%
Aegilops geniculata	−74,56%
Adenocarpus complicatus	−74,30%
Arnoseris minima	−73,86%
Helianthemum salicifolium	−73,85%
Goodyera repens	−73,85%
Ajuga pyramidalis	−73,53%
Carex pauciflora	−73,33%
Lathyrus angulatus	−73,27%
Carex depauperata	−72,84%
Catananche caerulea	−72,25%
Herniaria hirsuta	−71,65%
Lunaria rediviva	−71,43%
Melica nutans	−71,40%
Potentilla supina	−71,08%
Carex flava	−70,53%
Lychnis coronaria	−70,53%
Doronicum austriacum	−70,28%
Cota altissima	−70,13%
Spiraea salicifolia	−70,09%
Ranunculus omiophyllus	−69,81%
Meum athamanticum	−69,19%
Chrysosplenium alternifolium	−68,86%
Papaver dubium	−67,89%
Epilobium collinum	−67,80%
Scrophularia oblongifolia	−67,64%
Phedimus spurius	−67,41%
Saxifraga aretioides	−67,13%
Centaurea nigra	−66,97%
Thymelaea tinctoria	−66,67%
Carduus nigrescens	−66,61%
Cardamine heptaphylla	−66,61%
Lepidium campestre	−66,05%
Viscaria vulgaris	−65,52%
Eriophorum vaginatum	−65,24%
Koeleria pyramidata	−63,92%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Ceratocapnos claviculata	−63,90%
Ruta graveolens	−63,69%
Aurinia saxatilis	−63,42%
Claytonia perfoliata	−63,37%
Juncus squarrosus	−63,29%
Bromus secalinus	−63,27%
Senecio ovatus	−63,27%
Globularia fuxeensis	−62,89%
Geranium sylvaticum	−62,85%
Cerastium tomentosum	−62,82%
Saxifraga rotundifolia	−62,79%
Solidago gigantea	−62,69%
Tanacetum vulgare	−62,04%
Thymus drucei	−62,03%
Nardus stricta	−61,78%
Rhinanthus alectorolophus	−61,36%
Laserpitium latifolium	−61,25%
Carex leersii	−60,98%
Agrostis vinealis	−60,92%
Alchemilla coriacea	−60,90%
Elatine hexandra	−60,86%
Veratrum album	−60,65%
Ligustrum ovalifolium	−60,51%
Viola arvensis	−60,38%
Oenothera nuda	−60,25%
Geranium pyrenaicum	−59,99%
Potamogeton obtusifolius	−59,74%
Luronium natans	−59,42%
Salix aurita	−59,38%
Hylotelephium maximum	−59,34%
Legousia speculum-veneris	−59,32%
Hypericum mutilum	−59,01%
Lycopodiella inundata	−58,85%
Rumex maritimus	−58,67%
Prunus cerasus	−58,65%
Limosella aquatica	−58,57%
Cirsium eriophorum	−58,50%
Bartsia trixago	−58,49%
Hypericum maculatum	−58,12%
Festuca longifolia	−57,42%
Genista sagittalis	−57,17%
Myriophyllum alterniflorum	−57,13%
Potentilla recta	−57,09%
Comarum palustre	−57,06%
Lepidium ruderale	−57,00%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Andromeda polifolia	−56,49%
Melampyrum cristatum	−56,27%
Poa bulbosa	−55,89%
Asplenium foreziense	−55,87%
Prenanthes purpurea	−55,72%
Galium odoratum	−55,62%
Carex rostrata	−55,23%
Menyanthes trifoliata	−55,02%
Atocion armeria	−55,00%
Allium schoenoprasum	−54,96%
Lepidium heterophyllum	−54,85%
Eragrostis pilosa	−54,49%
Caropsis verticillato-inundata	−54,46%
Mentha longifolia	−54,35%
Erodium cicutarium	−54,12%
Dianthus superbus	−53,96%
Colchicum autumnale	−53,96%
Spiraea x billardii	−53,72%
Lathraea squamaria	−53,70%
Spergula rubra	−53,60%
Eragrostis curvula	−53,37%
Bistorta officinalis	−53,24%
Epilobium ciliatum	−52,95%
Platanthera bifolia	−52,82%
Alchemilla xanthochlora	−52,47%
Rorippa pyrenaica	−52,45%
Sempervivum arachnoideum	−52,28%
Coeloglossum viride	−52,06%
Chaerophyllum temulum	−51,73%
Arnica montana	−51,70%
Epilobium angustifolium	−51,57%
Cistus umbellatus	−51,36%
Asplenium ceterach	−51,31%
Carex canescens	−51,29%
Lathyrus pannonicus	−51,17%
Rhynchospora fusca	−51,05%
Helleborus foetidus	−51,02%
Carex macrostylos	−50,98%
Acer platanoides	−50,94%
Delphinium consolida	−50,88%
Lotus dorycnium	−50,58%
Micropyrum tenellum	−50,35%
Saponaria ocymoides	−50,14%
Veronica spicata	−49,99%
Heracleum mantegazzianum	−49,67%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Apera spica-venti	−49,56%
Asplenium septentrionale	−49,50%
Rosa micrantha	−49,49%
Thalictrum minus	−49,44%
Epilobium duriaei	−49,39%
Arctostaphylos alpinus	−49,37%
Globularia vulgaris	−49,08%
Dryopteris oreades	−48,78%
Rubus idaeus	−48,78%
Arabis serpillifolia	−48,18%
Avellinia festucoides	−48,15%
Epilobium palustre	−48,03%
Anarrhinum bellidifolium	−47,94%
Ophrys conradiae	−47,81%
Polygonatum verticillatum	−47,45%
Sorbus aucuparia	−47,25%
Cyanus segetum	−47,18%
Minuartia hybrida	−47,17%
Elodea nuttallii	−47,05%
Euphorbia hyberna	−46,78%
Rhaponticum coniferum	−46,47%
Callitriche palustris	−46,38%
Jacobaea adonidifolia	−46,18%
Daphne mezereum	−46,16%
Trifolium aureum	−46,08%
Utricularia minor	−45,75%
Lamium hybridum	−45,62%
Phegopteris connectilis	−45,56%
Satureja montana	−45,50%
Epikeros pyrenaeus	−45,36%
Paris quadrifolia	−45,30%
Verbascum lychnitis	−45,30%
Geranium pusillum	−44,99%
Salix caprea	−44,98%
Callitriche obtusangula	−44,87%
Lilium martagon	−44,86%
Cardamine pentaphyllos	−44,77%
Sambucus racemosa	−44,71%
Sisymbrium officinale	−44,58%
Gentiana lutea	−44,47%
Dianthus geminiflorus	−44,41%
Linaria pelisseriana	−44,38%
Viola palustris	−44,38%
Littorella uniflora	−44,28%
Ribes alpinum	−44,10%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Sedum sediforme	−44,01%
Gymnadenia odoratissima	−44,01%
Dryas octopetala	−43,78%
Campanula persicifolia	−43,73%
Orobanche teucrii	−43,67%
Dactylorhiza majalis	−43,42%
Silene saxifraga	−43,32%
Najas minor	−43,32%
Daphne laureola	−43,29%
Trisetum baregense	−43,24%
Rosa pouzinii	−43,13%
Scleranthus annuus	−43,11%
Ceratochloa sitchensis	−43,01%
Arabis collina	−42,97%
Oenothera biennis	−42,96%
Spiranthes aestivalis	−42,88%
Genista anglica	−42,86%
Alchemilla saxatilis	−42,67%
Vicia orobus	−42,59%
Silene x hampeana	−42,46%
Pseudoturritis turrita	−42,39%
Juncus striatus	−42,36%
Polygala curtissii	−42,33%
Helianthemum nummularium	−42,27%
Melica ciliata	−42,19%
Stachys germanica	−42,13%
Scilla bifolia	−42,12%
Cynoglossum officinale	−42,05%
Sagina procumbens	−41,77%
Crepis albida	−41,69%
Aristavena setacea	−41,53%
Anthoxanthum aristatum	−41,53%
Myosotis secunda	−41,36%
Hypericum linariifolium	−41,28%
Gymnocarpium dryopteris	−41,26%
Lathyrus bauhinii	−41,26%
Geum pyrenaicum	−41,18%
Potamogeton gramineus	−40,87%
Rumex longifolius	−40,80%
Eriophorum angustifolium	−40,61%
Narcissus pseudonarcissus	−40,51%
Patzkea paniculata	−40,46%
Carex nigra	−40,44%
Polypodium interjectum	−40,28%
Ranunculus ololeucos	−40,25%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Sesamoides purpurascens	−39,95%
Corydalis solida	−39,92%
Poa compressa	−39,83%
Heracleum pyrenaicum	−39,63%
Betula pendula	−39,46%
Umbilicus rupestris	−39,26%
Verbascum pulverulentum	−38,97%
Asperula hirta	−38,95%
Vaccinium myrtillus	−38,73%
Allium victorialis	−38,67%
Elodea canadensis	−38,53%
Doronicum pardalianches	−38,49%
Phyteuma hemisphaericum	−38,40%
Galium saxatile	−38,35%
Cuscuta europaea	−38,33%
Trifolium montanum	−38,13%
Daphne cneorum	−37,46%
Borago officinalis	−37,44%
Sagina saginoides	−37,40%
Malva alcea	−37,38%
Pedicularis pyrenaica	−37,30%
Omalotheca sylvatica	−37,12%
Neotinea ustulata	−37,03%
Ranunculus hederaceus	−36,93%
Geranium lucidum	−36,88%
Glyceria maxima	−36,77%
Verbascum nigrum	−36,61%
Ribes petraeum	−36,23%
Osyris alba	−36,11%
Anemone narcissiflora	−36,10%
Actaea spicata	−36,03%
Prunus serotina	−36,02%
Anthemis arvensis	−35,99%
Chaenorrhinum origanifolium	−35,98%
Potentilla nivalis	−35,95%
Anthyllis montana	−35,86%
Bromopsis benekenii	−35,82%
Armeria pubinervis	−35,80%
Adoxa moschatellina	−35,73%
Soldanella alpina	−35,71%
Vaccinium oxycoccos	−35,58%
Betula pubescens	−35,40%
Veronica scheereri	−35,36%
Alchemilla alpina	−35,08%
Isopyrum thalictroides	−35,06%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Antirrhinum majus	−35,06%
Alopecurus geniculatus	−35,03%
Fallopia dumetorum	−34,96%
Scorzoneroides pyrenaica	−34,93%
Chaerophyllum hirsutum	−34,81%
Carex hostiana	−34,57%
Gentiana acaulis	−34,40%
Galium cespitosum	−34,22%
Pyrus cordata	−34,21%
Eleocharis acicularis	−34,21%
Oxybasis glauca	−34,01%
Cystopteris montana	−33,76%
Alopecurus aequalis	−33,75%
Euphorbia stricta	−33,66%
Tilia x europaea	−33,62%
Festuca rivularis	−33,56%
Tilia cordata	−33,51%
Blitum bonus-henricus	−33,39%
Melittis melissophyllum	−33,23%
Sison segetum	−33,20%
Avenula pubescens	−33,16%
Saxifraga paniculata	−33,15%
Sempervivum tectorum	−33,06%
Silene conica	−33,00%
Silene vulgaris	−32,96%
Symphytum officinale	−32,96%
Trifolium micranthum	−32,82%
Antennaria dioica	−32,67%
Polygala serpyllifolia	−32,58%
Tractema lilio-hyacinthus	−32,45%
Asplenium fontanum	−32,43%
Matricaria discoidea	−32,35%
Erica tetralix	−32,33%
Amaranthus graecizans	−32,30%
Scleranthus perennis	−32,12%
Ribes rubrum	−31,95%
Iris latifolia	−31,92%
Ophrys passionis	−31,85%
Aethusa cynapium	−31,85%
Setaria italica	−31,78%
Iris graminea	−31,50%
Carduus carlinoides	−31,50%
Heracleum sphondylium	−31,43%
Dianthus hyssopifolius	−31,28%
Sorbus mougeotii	−31,27%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Reseda luteola	−30,86%
Cerastium arvense	−30,75%
Polystichum lonchitis	−30,68%
Pedicularis tuberosa	−30,49%
Saxifraga longifolia	−30,48%
Veronica agrestis	−30,46%
Atropa belladonna	−30,45%
Amelanchier ovalis	−30,44%
Callitriche stagnalis	−30,37%
Quercus petraea	−30,27%
Asplenium ruta-muraria	−30,26%
Pimpinella major	−30,21%
Rubus saxatilis	−30,14%
Epilobium lanceolatum	−30,05%
Galium sylvaticum	−29,92%
Maianthemum bifolium	−29,72%
Trichophorum cespitosum	−29,70%
Thesium pyrenaicum	−29,67%
Laserpitium nestleri	−29,64%
Polypodium vulgare	−29,63%
Rorippa palustris	−29,55%
Globularia repens	−29,51%
Deschampsia cespitosa	−29,50%
Rumex hydrolapathum	−29,38%
Galanthus nivalis	−29,36%
Oreopteris limbosperma	−29,36%
Fraxinus ornus	−29,31%
Asplenium trichomanes	−29,15%
Picea abies	−29,06%
Ranunculus thora	−29,03%
Thalictrum macrocarpum	−28,98%
Buglossoides gastonii	−28,90%
Polystichum aculeatum	−28,90%
Veronica scutellata	−28,89%
Gladiolus communis	−28,80%
Oenanthe peucedanifolia	−28,73%
Hordelymus europaeus	−28,72%
Anemone alpina	−28,72%
Neoschischkinia elegans	−28,65%
Sorbus aria	−28,57%
Hylotelephium telephium	−28,44%
Sedum atratum	−28,44%
Sagina subulata	−28,43%
Pyrola minor	−28,08%
Pedicularis sylvatica	−28,06%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Pseudofumaria lutea	−28,04%
Viola odorata	−27,90%
Orobanche alba	−27,84%
Scorzoneroides duboisii	−27,74%
Orchis mascula	−27,57%
Alchemilla alpigena	−27,55%
Orobanche rapum-genistae	−27,41%
Fagus sylvatica	−27,38%
Epilobium obscurum	−27,18%
Senecio sylvaticus	−27,13%
Rumex arifolius	−27,13%
Lythrum portula	−27,01%
Drosera intermedia	−27,01%
Stipa gallica	−26,97%
Sedum brevifolium	−26,94%
Lithospermum officinale	−26,88%
Carthamus lanatus	−26,78%
Arum maculatum	−26,60%
Buxus sempervirens	−26,55%
Myosotis scorpioides	−26,53%
Anthericum liliago	−26,50%
Pilularia globulifera	−26,50%
Festuca filiformis	−26,39%
Phleum phleoides	−26,28%
Gentianella campestris	−26,19%
Dactylorhiza incarnata	−26,17%
Aconitum variegatum	−26,13%
Rumex thyrsiflorus	−26,10%
Phalaris arundinacea	−26,06%
Silene nutans	−25,96%
Polygonatum multiflorum	−25,94%
Trollius europaeus	−25,74%
Arenaria grandiflora	−25,53%
Verbascum thapsus	−25,42%
Gypsophila repens	−25,31%
Senecio doronicum	−25,23%
Carex echinata	−25,17%
Dryopteris dilatata	−25,15%
Valeriana apula	−25,13%
Cirsium glabrum	−25,08%
Tragus racemosus	−24,97%
Cystopteris fragilis	−24,86%
Hieracium olivaceum	−24,80%
Erythronium dens-canis	−24,71%
Capsella bursa-pastoris	−24,64%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Ranunculus arvensis	−24,63%
Dianthus deltoides	−24,61%
Carduus crispus	−24,46%
Carex paniculata	−24,43%
Galinsoga parviflora	−24,34%
Lolium x boucheanum	−24,32%
Tussilago farfara	−24,30%
Crepis pyrenaica	−24,27%
Rumex aquitanicus	−24,13%
Vicia lathyroides	−24,08%
Visnaga daucoides	−24,00%
Gentiana verna	−23,98%
Teesdalia nudicaulis	−23,86%
Plantago alpina	−23,80%
Festuca gautieri	−23,77%
Nicandra physalodes	−23,75%
Malva neglecta	−23,75%
Coincya monensis	−23,69%
Saxifraga praetermissa	−23,55%
Crataegus germanica	−23,55%
Callitriche hamulata	−23,50%
Ballota nigra	−23,44%
Paronychia kapela	−23,44%
Galium pusillum	−23,43%
Lathyrus ochraceus	−23,41%
Equisetum fluviatile	−23,39%
Veronica orsiniana	−23,31%
Utricularia australis	−23,23%
Stellaria nemorum	−23,22%
Thymelaea dioica	−23,10%
Hypericum elodes	−22,94%
Sisymbrium austriacum	−22,82%
Clinopodium acinos	−22,81%
Sedum album	−22,80%
Carex leporina	−22,73%
Saxifraga umbrosa	−22,59%
Hieracium umbellatum	−22,58%
Campanula scheuchzeri	−22,57%
Myrica gale	−22,51%
Horminum pyrenaicum	−22,41%
Epilobium montanum	−22,40%
Adenostyles alliariae	−22,30%
Abies alba	−22,25%
Catabrosa aquatica	−22,21%
Tilia platyphyllos	−22,20%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Avenella flexuosa	−22,00%
Viola canina	−21,97%
Salix eleagnos	−21,91%
Caltha palustris	−21,90%
Clinopodium alpinum	−21,90%
Trifolium striatum	−21,89%
Festuca eskia	−21,75%
Dethawia splendens	−21,66%
Aconitum lycoctonum	−21,52%
Primula farinosa	−21,43%
Onopordum acanthium	−21,29%
Vaccinium uliginosum	−21,17%
Primula integrifolia	−21,17%
Lactuca muralis	−21,08%
Convallaria majalis	−21,06%
Melica uniflora	−20,97%
Ononis striata	−20,92%
Trifolium thalii	−20,89%
Rhamnus pumila	−20,89%
Silene acaulis	−20,83%
Rosa pendulina	−20,81%
Rhamnus cathartica	−20,76%
Androsace villosa	−20,72%
Crepis pygmaea	−20,72%
Carex laevigata	−20,71%
Callitriche brutia	−20,57%
Verbascum phlomoides	−20,46%
Iris germanica	−20,45%
Atocion rupestre	−20,25%
Stellaria alsine	−20,25%
Petrorhagia prolifera	−20,24%
Euphorbia pyrenaica	−20,12%
Oreoselinum nigrum	−20,08%
Potentilla fagineicola	−19,94%
Lycopodium clavatum	−19,91%
Milium effusum	−19,74%
Dianthus barbatus	−19,63%
Cuscuta epithymum	−19,60%
Colchicum montanum	−19,57%
Geum rivale	−19,50%
Trifolium alpinum	−19,48%
Dactylorhiza sambucina	−19,47%
Vulpia ciliata	−19,47%
Gentianopsis ciliata	−19,45%
Galium atrovirens	−19,44%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Reynoutria x bohemica	−19,35%
Dryopteris filix-mas	−19,35%
Bupleurum angulosum	−19,30%
Oxybasis rubra	−19,19%
Polygala alpestris	−19,17%
Betonica alopecuros	−19,11%
Vinca minor	−19,01%
Draba aizoides	−18,97%
Botrychium lunaria	−18,94%
Linaria alpina	−18,90%
Rhododendron ferrugineum	−18,64%
Geranium sanguineum	−18,63%
Helianthemum x sulphureum	−18,60%
Bistorta vivipara	−18,56%
Hippocrepis emerus	−18,50%
Galium uliginosum	−18,27%
Dryopteris carthusiana	−18,23%
Barbarea intermedia	−18,22%
Carex frigida	−18,11%
Hypericum richeri	−18,10%
Carex pilulifera	−18,10%
Crassula tillaea	−18,04%
Geranium cinereum	−18,04%
Gagea lutea	−17,96%
Falcaria vulgaris	−17,93%
Ranunculus gouanii	−17,82%
Lonicera pyrenaica	−17,80%
Juncus trifidus	−17,71%
Reseda glauca	−17,69%
Poa nemoralis	−17,66%
Crepis paludosa	−17,63%
Gentiana occidentalis	−17,57%
Galeopsis tetrahit	−17,46%
Ervilia loiseleurii	−17,46%
Symphoricarpos albus	−17,42%
Pinus mugo	−17,18%
Selaginella selaginoides	−17,15%
Kernera saxatilis	−17,12%
Wahlenbergia hederacea	−17,12%
Scorzoneroides autumnalis	−17,09%
Torilis japonica	−17,03%
Saxifraga oppositifolia	−16,91%
Potentilla anglica	−16,84%
Polygonatum odoratum	−16,80%
Carex umbrosa	−16,79%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Poa alpina	−16,79%
Geranium phaeum	−16,77%
Hieracium lawsonii	−16,76%
Fragaria viridis	−16,75%
Luzula sylvatica	−16,71%
Brachypodium retusum	−16,67%
Taxus baccata	−16,67%
Drymocallis rupestris	−16,65%
Armeria alpina	−16,51%
Illecebrum verticillatum	−16,46%
Alyssum alyssoides	−16,45%
Rumex scutatus	−16,41%
Carex pairae	−16,41%
Potentilla neglecta	−16,35%
Stachys alpina	−16,27%
Ulmus glabra	−16,18%
Androsace cylindrica	−16,09%
Valeriana dioica	−16,05%
Chaerophyllum aureum	−15,88%
Tofieldia calyculata	−15,84%
Narthecium ossifragum	−15,82%
Ophrys fuciflora	−15,82%
Acer monspessulanum	−15,80%
Saxifraga aizoides	−15,74%
Reynoutria sachalinensis	−15,70%
Aira praecox	−15,66%
Leontopodium nivale	−15,64%
Alternanthera philoxeroides	−15,56%
Scabiosa cinerea	−15,52%
Carex strigosa	−15,48%
Agrostis x murbeckii	−15,45%
Linaria repens	−15,43%
Parnassia palustris	−15,41%
Senecio pyrenaicus	−15,38%
Lupinus angustifolius	−15,36%
Primula elatior	−15,32%
Epilobium alpestre	−15,32%
Heliosperma pusillum	−15,28%
Anemone ranunculoides	−15,18%
Ribes uva-crispa	−15,14%
Medicago minima	−15,14%
Phleum pratense	−14,99%
Gymnadenia nigra	−14,93%
Anisantha madritensis	−14,85%
Gentiana pneumonanthe	−14,84%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Valerianella dentata	−14,83%
Vicia pyrenaica	−14,82%
Salix pyrenaica	−14,81%
Ornithopus perpusillus	−14,74%
Phyteuma pyrenaicum	−14,63%
Alchemilla glabra	−14,59%
Cardamine raphanifolia	−14,53%
Potentilla alchemilloides	−14,49%
Carex sempervirens	−14,47%
Mentha arvensis	−14,47%
Persicaria amphibia	−14,28%
Arctostaphylos uva-ursi	−14,27%
Chelidonium majus	−14,21%
Oxalis acetosella	−14,07%
Alchemilla acutiloba	−14,00%
Buglossoides arvensis	−13,91%
Verbascum densiflorum	−13,79%
Silene dioica	−13,77%
Valeriana pyrenaica	−13,73%
Oenothera villosa	−13,72%
Damasonium alisma	−13,68%
Thymus pulegioides	−13,63%
Sedum acre	−13,63%
Saponaria officinalis	−13,55%
Glyceria fluitans	−13,54%
Cruciata glabra	−13,44%
Lathyrus vivantii	−13,42%
Teucrium pyrenaicum	−13,42%
Poa chaixii	−13,39%
Bartsia alpina	−13,39%
Hydrocotyle vulgaris	−13,33%
Bromopsis inermis	−13,33%
Linaria supina	−13,32%
Montia fontana	−13,29%
Lamium amplexicaule	−13,29%
Potamogeton berchtoldii	−13,20%
Lepidium draba	−13,16%
Luzula pediformis	−13,13%
Anemone hepatica	−12,88%
Helictotrichon sedenense	−12,82%
Phleum alpinum	−12,81%
Scrophularia alpestris	−12,76%
Minuartia verna	−12,66%
Jasminum fruticans	−12,53%
Gnaphalium uliginosum	−12,49%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Euphorbia lathyris	−12,49%
Artemisia absinthium	−12,49%
Arabidopsis thaliana	−12,48%
Carduus nutans	−12,46%
Cirsium palustre	−12,42%
Syringa vulgaris	−12,41%
Asplenium viride	−12,31%
Corynephorus canescens	−12,11%
Salix repens	−12,10%
Agrostis canina	−11,95%
Aegopodium podagraria	−11,94%
Holcus mollis	−11,92%
Erinus alpinus	−11,91%
Rhinanthus pumilus	−11,86%
Cerastium semidecandrum	−11,85%
Hypochaeris glabra	−11,84%
Carex vesicaria	−11,82%
Aquilegia vulgaris	−11,52%
Poa palustris	−11,49%
Hypericum calycinum	−11,46%
Digitalis purpurea	−11,45%
Phyteuma spicatum	−11,27%
Impatiens noli-tangere	−11,22%
Cirsium carniolicum	−11,16%
Spergula arvensis	−11,10%
Isolepis fluitans	−11,08%
Malva moschata	−10,95%
Sedum rupestre	−10,87%
Myosotis discolor	−10,85%
Carlina acaulis	−10,84%
Athyrium filix-femina	−10,83%
Lilium pyrenaicum	−10,82%
Rhinanthus minor	−10,76%
Erodium manescavii	−10,75%
Rhamnus alpina	−10,75%
Aquilegia pyrenaica	−10,55%
Veronica fruticans	−10,47%
Polystichum x bicknellii	−10,45%
Tordylium maximum	−10,43%
Scandix pecten-veneris	−10,42%
Allium lusitanicum	−10,42%
Iberis bernardiana	−10,31%
Logfia minima	−10,24%
Pedicularis foliosa	−10,19%
Helictochloa marginata	−10,16%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Glyceria declinata	−10,10%
Viola biflora	−10,10%
Ilex aquifolium	−10,09%
Blechnum spicant	−10,03%
Papaver somniferum	−10,03%
Carlina acanthifolia	−9,87%
Bidens tripartita	−9,85%
Juncus alpinoarticulatus	−9,85%
Quercus rubra	−9,83%
Festuca microphylla	−9,81%
Elymus caninus	−9,81%
Luzula multiflora	−9,62%
Potamogeton polygonifolius	−9,61%
Trifolium rubens	−9,59%
Stellaria pallida	−9,59%
Crataegus laevigata	−9,49%
Angelica razulii	−9,48%
Hyacinthoides non-scripta	−9,42%
Hieracium mixtum	−9,38%
Ophioglossum vulgatum	−9,32%
Bidens cernua	−9,30%
Rosa spinosissima	−9,26%
Linaria spartea	−9,23%
Fallopia convolvulus	−9,22%
Cornus mas	−9,07%
Scutellaria alpina	−8,97%
Homogyne alpina	−8,96%
Dichanthelium acuminatum	−8,95%
Asplenium obovatum	−8,88%
Cryptogramma crispa	−8,74%
Conopodium majus	−8,72%
Ranunculus serpens	−8,71%
Valeriana montana	−8,61%
Eriophorum latifolium	−8,59%
Clinopodium nepeta	−8,41%
Stellaria holostea	−8,41%
Calamagrostis arundinacea	−8,34%
Rosa canina	−8,26%
Osmunda regalis	−8,24%
Epilobium alsinifolium	−8,23%
Equisetum x litorale	−8,10%
Achnatherum calamagrostis	−8,01%
Iberis carnosa	−8,00%
Euphrasia salisburgensis	−7,95%
Trifolium cernuum	−7,95%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Lamium galeobdolon	−7,94%
Gymnocarpium robertianum	−7,93%
Drymochloa sylvatica	−7,91%
Juncus bulbosus	−7,88%
Pinus sylvestris	−7,84%
Carduus defloratus	−7,76%
Globularia nudicaulis	−7,73%
Carduus tenuiflorus	−7,58%
Allium oleraceum	−7,57%
Urtica urens	−7,48%
Saxifraga moschata	−7,48%
Ranunculus repens	−7,40%
Papaver cambricum	−7,37%
Aster alpinus	−7,36%
Lactuca plumieri	−7,34%
Tanacetum parthenium	−7,29%
Salix cinerea	−7,29%
Galactites tomentosus	−7,28%
Epipactis atrorubens	−7,28%
Schedonorus giganteus	−7,26%
Cotoneaster integerrimus	−7,24%
Tulipa sylvestris	−7,22%
Scrophularia nodosa	−7,22%
Veronica filiformis	−7,19%
Agrostis rupestris	−7,18%
Cytinus hypocistis	−7,16%
Brimeura amethystina	−6,97%
Genista pilosa	−6,88%
Juncus heterophyllus	−6,85%
Bituminaria bituminosa	−6,73%
Trisetum flavescens	−6,68%
Ranunculus lingua	−6,53%
Carex ornithopoda	−6,52%
Agrostis gigantea	−6,41%
Gentiana burseri	−6,37%
Heracleum sibiricum	−6,12%
Hesperis matronalis	−6,08%
Barbarea vulgaris	−6,01%
Eryngium bourgatii	−6,01%
Jasione montana	−6,00%
Tripleurospermum inodorum	−5,95%
Chrysosplenium oppositifolium	−5,91%
Trifolium dubium	−5,90%
Athyrium distentifolium	−5,70%
Aphanes arvensis	−5,66%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Hypericum gentianoides	−5,57%
Baldellia repens	−5,55%
Hornungia alpina	−5,51%
Carex humilis	−5,49%
Juncus filiformis	−5,47%
Adenostyles alpina	−5,45%
Cirsium rivulare	−5,38%
Aster pyrenaeus	−5,34%
Bupleurum ranunculoides	−5,33%
Valerianella eriocarpa	−5,27%
Sesleria caerulea	−5,27%
Moehringia trinervia	−5,14%
Cytisus scoparius	−4,98%
Agrostis castellana	−4,92%
Scirpus sylvaticus	−4,90%
Euphrasia officinalis	−4,82%
Ranunculus auricomus	−4,70%
Aruncus dioicus	−4,68%
Sedum dasyphyllum	−4,60%
Acer pseudoplatanus	−4,56%
Lonicera nigra	−4,54%
Sideritis hyssopifolia	−4,51%
Angelica sylvestris	−4,47%
Digitaria ischaemum	−4,46%
Erucastrum nasturtiifolium	−4,45%
Crepis lampsanoides	−4,41%
Fritillaria pyrenaica	−4,37%
Myosotis sylvatica	−4,29%
Lysimachia tenella	−4,22%
Veronica serpyllifolia	−4,19%
Pilosella lactucella	−4,19%
Hieracium levicaule	−4,11%
Erysimum cheiri	−4,09%
Ajuga genevensis	−4,03%
Ranunculus flammula	−3,93%
Vicia incana	−3,89%
Euphrasia minima	−3,78%
Filipendula ulmaria	−3,72%
Thalictrum aquilegiifolium	−3,58%
Euphrasia alpina	−3,47%
Corylus avellana	−3,38%
Scabiosa columbaria	−3,31%
Fragaria vesca	−3,29%
Cistus lasianthus	−3,22%
Tephroseris helenitis	−3,20%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Saxifraga hirsuta	−3,16%
Luzula pilosa	−3,08%
Scutellaria minor	−3,03%
Saxifraga intricata	−2,98%
Lunaria annua	−2,90%
Sedum hirsutum	−2,63%
Anthriscus caucalis	−2,62%
Scutellaria galericulata	−2,49%
Cruciata laevipes	−2,48%
Prunus domestica	−2,45%
Arenaria multicaulis	−2,44%
Campanula trachelium	−2,43%
Tragopogon pratensis	−2,41%
Epipactis helleborine	−2,41%
Laserpitium siler	−2,32%
Juncus effusus	−2,26%
Plantago arenaria	−2,24%
Crocus nudiflorus	−2,17%
Myosotis alpestris	−2,16%
Lathyrus sphaericus	−2,05%
Helictochloa pratensis	−1,78%
Koeleria arenaria	−1,75%
Dactylorhiza fuchsii	−1,73%
Ranunculus parnassifolius	−1,66%
Cardamine resedifolia	−1,61%
Trifolium arvense	−1,58%
Astrantia major	−1,53%
Bromus hordeaceus	−1,49%
Myosotis martini	−1,33%
Pinguicula grandiflora	−1,31%
Erigeron alpinus	−1,31%
Vicia sepium	−1,29%
Galium timeroyi	−1,28%
Galeopsis ladanum	−1,28%
Chenopodiastrum hybridum	−1,16%
Myosurus minimus	−1,01%
Arabis alpina	−0,99%
Myosotis laxa	−0,90%
Petrocoptis pyrenaica	−0,88%
Veronica polita	−0,76%
Sedum rubens	−0,75%
Viola cornuta	−0,74%
Melampyrum pratense	−0,67%
Phelipanche ramosa	−0,65%
Odontites luteus	−0,63%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Carex montana	−0,61%
Myosotis ramosissima	−0,52%
Silybum marianum	−0,28%
Allium ericetorum	−0,15%
Myrrhis odorata	−0,09%
Oxalis dillenii	−0,08%
Genista hispanica	−0,06%
Arctium lappa	−0,03%
Doronicum grandiflorum	0,25%
Sorbus chamaemespilus	0,32%
Potentilla erecta	0,41%
Calluna vulgaris	0,47%
Silene latifolia	0,55%
Linum tenuifolium	0,65%
Stachys sylvatica	0,69%
Lysimachia nemorum	0,69%
Veronica sublobata	0,70%
Oenothera glazioviana	0,73%
Carex caryophyllea	0,78%
Utricularia intermedia	0,79%
Carex demissa	0,83%
Cephalanthera damasonium	0,88%
Echium vulgare	0,90%
Huperzia selago	0,96%
Papaver rhoeas	1,00%
Plantago media	1,03%
Viola riviniana	1,06%
Astragalus monspessulanus	1,08%
Paronychia polygonifolia	1,09%
Valeriana officinalis	1,10%
Carex punctata	1,12%
Eleocharis quinqueflora	1,20%
Ulex minor	1,33%
Allium ursinum	1,35%
Jacobaea erratica	1,38%
Rumex acetosa	1,38%
Myosotis arvensis	1,60%
Poa trivialis	1,63%
Rumex acetosella	1,74%
Monotropa hypopitys	1,91%
Conopodium pyrenaeum	2,01%
Leontodon crispus	2,04%
Centranthus ruber	2,08%
Gypsophila muralis	2,14%
Achillea millefolium	2,16%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Mercurialis perennis	2,18%
Schedonorus pratensis	2,19%
Hypericum perfoliatum	2,23%
Galinsoga quadriradiata	2,35%
Phleum nodosum	2,36%
Sempervivum montanum	2,48%
Carex pulicaris	2,55%
Spiraea japonica	2,70%
Hieracium vulgatum	2,73%
Cerastium pumilum	2,88%
Scleranthus uncinatus	2,95%
Trocdaris verticillatum	2,97%
Lotus pedunculatus	3,05%
Galium rotundifolium	3,08%
Urtica dioica	3,08%
Aconitum anthora	3,22%
Ervum tetraspermum	3,42%
Groenlandia densa	3,49%
Impatiens glandulifera	3,56%
Lathraea clandestina	3,56%
Digitaria aequiglumis	3,56%
Veronica beccabunga	3,57%
Carthamus mitissimus	3,62%
Vincetoxicum hirundinaria	3,62%
Rhynchospora alba	3,62%
Arabis ciliata	3,66%
Valeriana tripteris	3,90%
Alnus glutinosa	3,96%
Dactylorhiza maculata	4,03%
Sparganium angustifolium	4,03%
Teucrium scorodonia	4,06%
Oxytropis neglecta	4,10%
Jacobaea vulgaris	4,24%
Ceratophyllum submersum	4,29%
Ajuga reptans	4,32%
Descurainia sophia	4,33%
Filago germanica	4,39%
Pulmonaria affinis	4,39%
Malva setigera	4,47%
Trifolium ochroleucon	4,50%
Lysimachia vulgaris	4,70%
Cyperus rigens	4,70%
Tuberaria guttata	4,73%
Pteridium aquilinum	4,79%
Verbascum virgatum	4,80%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Rostraria cristata	4,90%
Iris pseudacorus	4,96%
Cerastium brachypetalum	4,97%
Rumex alpinus	5,01%
Potentilla indica	5,15%
Lolium multiflorum	5,23%
Juncus capitatus	5,24%
Hypericum nummularium	5,27%
Vicia tenuifolia	5,34%
Cerastium fontanum	5,36%
Juniperus communis	5,36%
Hypericum humifusum	5,41%
Gagea fragifera	5,41%
Briza media	5,51%
Veronica chamaedrys	5,71%
Campanula rotundifolia	5,80%
Ajuga chamaepitys	5,88%
Scrophularia scorodonia	6,05%
Acer opalus	6,20%
Muscari armeniacum	6,26%
Asplenium adiantum-nigrum	6,36%
Drosera rotundifolia	6,37%
Swertia perennis	6,43%
Geranium columbinum	6,83%
Erysimum duriaei	6,90%
Persicaria hydropiper	7,05%
Elytrigia campestris	7,23%
Pinguicula vulgaris	7,31%
Euonymus europaeus	7,51%
Isolepis cernua	7,67%
Stellaria graminea	7,77%
Trifolium repens	7,80%
Viscum album	7,81%
Lipandra polysperma	7,88%
Corrigiola littoralis	7,99%
Herniaria ciliolata	8,08%
Spirodela polyrhiza	8,23%
Galium aparine	8,24%
Molinia caerulea	8,27%
Trifolium scabrum	8,34%
Viola hirta	8,38%
Lonicera xylosteum	8,58%
Potamogeton crispus	8,67%
Sambucus nigra	8,70%
Cirsium filipendulum	8,78%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Agrostis capillaris	8,86%
Prunus avium	8,90%
Erigeron annuus	9,04%
Holcus lanatus	9,11%
Aira caryophyllea	9,15%
Lactuca serriola	9,22%
Solidago virgaurea	9,24%
Alopecurus pratensis	9,25%
Lamium maculatum	9,26%
Simethis mattiazzii	9,31%
Anemone nemorosa	9,40%
Setaria parviflora	9,54%
Juncus tenuis	9,55%
Ceratophyllum demersum	9,57%
Montia arvensis	9,64%
Pulicaria vulgaris	9,79%
Juglans regia	9,82%
Arenaria montana	9,82%
Pimpinella saxifraga	9,93%
Ophrys lutea	10,00%
Vulpia myuros	10,17%
Capsella rubella	10,19%
Viburnum opulus	10,26%
Cardamine pratensis	10,34%
Lapsana communis	10,36%
Aconitum napellus	10,38%
Campanula patula	10,44%
Vulpia bromoides	10,45%
Ranunculus bulbosus	10,47%
Eleocharis multicaulis	10,52%
Quercus robur	10,53%
Succisa pratensis	10,63%
Cerastium glutinosum	10,71%
Potentilla crantzii	10,76%
Jasione laevis	10,85%
Odontites vernus	10,92%
Luzula campestris	10,92%
Anthoxanthum odoratum	11,21%
Betonica officinalis	11,28%
Danthonia decumbens	11,35%
Carex binervis	11,45%
Cynosurus cristatus	11,57%
Melilotus albus	11,68%
Arenaria serpyllifolia	11,69%
Ervilia hirsuta	11,71%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Lemna minor	11,78%
Knautia basaltica	11,80%
Vinca major	11,81%
Hieracium cerinthoides	11,92%
Glyceria notata	12,03%
Salix purpurea	12,09%
Avena sterilis	12,29%
Euphrasia nemorosa	12,31%
Campanula glomerata	12,34%
Daboecia cantabrica	12,42%
Eleocharis palustris	12,45%
Aphanes australis	12,46%
Lonicera etrusca	12,51%
Lonicera periclymenum	12,56%
Populus tremula	12,68%
Pistacia terebinthus	12,81%
Misopates orontium	12,82%
Trifolium glomeratum	12,87%
Geum urbanum	12,90%
Humulus lupulus	12,99%
Phalaris paradoxa	13,08%
Leontodon hispidus	13,14%
Potentilla micrantha	13,17%
Sparganium erectum	13,36%
Galium papillosum	13,44%
Hydrocharis morsus-ranae	13,44%
Cirsium dissectum	13,56%
Lactuca virosa	13,59%
Fumaria vaillantii	13,68%
Cardamine flexuosa	13,71%
Panicum capillare	13,74%
Euphorbia helioscopia	13,77%
Veronica ponae	13,85%
Chaenorrhinum minus	13,87%
Juncus acutiflorus	13,90%
Carex davalliana	13,94%
Rumex conglomeratus	13,96%
Rumex obtusifolius	13,98%
Dactylis glomerata	13,99%
Gamochaeta coarctata	14,13%
Knautia arvensis	14,22%
Senecio inaequidens	14,27%
Geranium rotundifolium	14,29%
Epipactis palustris	14,36%
Veronica arvensis	14,45%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Euphorbia amygdaloides	14,55%
Papaver hybridum	14,62%
Solanum dulcamara	14,76%
Clinopodium vulgare	14,78%
Galium album	14,81%
Ornithopus sativus	15,00%
Isolepis setacea	15,02%
Ophrys apifera	15,05%
Juncus pygmaeus	15,13%
Salix atrocinerea	15,24%
Ulex gallii	15,32%
Erica cinerea	15,32%
Trifolium suffocatum	15,35%
Scirpoides holoschoenus	15,40%
Primula hirsuta	15,44%
Fraxinus excelsior	15,52%
Draba verna	15,57%
Ophrys virescens	15,78%
Ornithopus compressus	15,79%
Cirsium arvense	15,79%
Alliaria petiolata	15,81%
Potentilla sterilis	16,02%
Hemerocallis fulva	16,12%
Trifolium subterraneum	16,14%
Corrigiola telephiifolia	16,17%
Euphorbia exigua	16,18%
Potentilla verna	16,22%
Atriplex patula	16,22%
Persicaria maculosa	16,35%
Agrimonia procera	16,40%
Carlina vulgaris	16,45%
Rosa rugosa	16,47%
Ornithopus pinnatus	16,84%
Oenanthe crocata	16,89%
Ammi majus	16,99%
Lathyrus linifolius	17,09%
Arrhenatherum elatius	17,11%
Equisetum variegatum	17,16%
Persicaria minor	17,18%
Poa pratensis	17,28%
Ranunculus acris	17,38%
Euphrasia hirtella	17,41%
Pilosella officinarum	17,52%
Saxifraga tridactylites	17,63%
Vicia angustifolia	17,71%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Equisetum arvense	17,73%
Antirrhinum sempervirens	17,86%
Convolvulus arvensis	17,89%
Crepis setosa	17,96%
Carex sylvatica	17,97%
Dianthus armeria	18,05%
Circaea lutetiana	18,21%
Serapias vomeracea	18,26%
Fumaria officinalis	18,40%
Orobanche minor	18,59%
Lagarosiphon major	18,61%
Sedum cepaea	18,68%
Frangula alnus	18,71%
Festuca marginata	18,83%
Veronica officinalis	18,88%
Geranium robertianum	18,93%
Crataegus x media	19,16%
Galium pyrenaicum	19,20%
Veronica montana	19,22%
Amaranthus blitum	19,32%
Vicia cassubica	19,37%
Arenaria purpurascens	19,40%
Pseudarrhenatherum longifolium	19,43%
Typha latifolia	19,54%
Amaranthus hybridus	19,54%
Crataegus monogyna	19,61%
Himantoglossum hircinum	19,61%
Knautia arvernensis	19,61%
Epilobium hirsutum	19,71%
Lathyrus latifolius	19,73%
Ulmus laevis	19,73%
Juncus articulatus	19,87%
Elytrigia repens	19,89%
Trifolium campestre	19,90%
Euphorbia esula	19,92%
Hottonia palustris	20,01%
Lycopus europaeus	20,14%
Luzula sudetica	20,18%
Dryopteris remota	20,18%
Geum montanum	20,41%
Lychnis flos-cuculi	20,57%
Sedum ochroleucum	20,59%
Linaria vulgaris	20,68%
Agrostis curtisii	20,71%
Molinia arundinacea	20,75%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Festuca vasconcensis	20,80%
Asplenium scolopendrium	20,81%
Hypochaeris radicata	20,91%
Rosa arvensis	20,94%
Radiola linoides	20,97%
Euphorbia dulcis	21,00%
Acer campestre	21,01%
Hippocrepis comosa	21,03%
Kickxia spuria	21,05%
Avena fatua	21,07%
Carex pseudocyperus	21,11%
Bromopsis erecta	21,13%
Noccaea caerulescens	21,39%
Hyacinthus orientalis	21,46%
Anacamptis palustris	21,66%
Nasturtium officinale	21,67%
Prunella vulgaris	21,76%
Torilis arvensis	21,81%
Bothriochloa ischaemum	21,84%
Orchis militaris	22,05%
Jacobaea erucifolia	22,13%
Cerastium diffusum	22,13%
Prunella hastifolia	22,20%
Lolium perenne	22,24%
Oxalis fontana	22,42%
Microthlaspi perfoliatum	22,44%
Ulex europaeus	22,49%
Eragrostis minor	22,51%
Asperula cynanchica	22,57%
Anisantha sterilis	22,60%
Hypericum pulchrum	22,61%
Origanum vulgare	22,63%
Eleusine tristachya	22,71%
Dipsacus pilosus	22,88%
Ranunculus penicillatus	22,94%
Picris hieracioides	23,01%
Barbarea verna	23,11%
Alopecurus myosuroides	23,28%
Libanotis pyrenaica	23,30%
Crepis capillaris	23,39%
Helosciadium inundatum	23,42%
Ophrys funerea	23,55%
Stellaria media	23,57%
Buglossoides purpurocaerulea	23,63%
Hypericum tetrapterum	23,64%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Oenothera velutina	23,83%
Bromus pseudothominei	23,87%
Carex pallescens	23,89%
Plantago lanceolata	23,89%
Androsace vitaliana	23,94%
Ononis spinosa	23,94%
Epilobium anagallidifolium	23,96%
Carex remota	23,98%
Ranunculus fluitans	24,07%
Holosteum umbellatum	24,09%
Carex panicea	24,10%
Sinapis arvensis	24,14%
Leucanthemopsis alpina	24,14%
Anisantha rigida	24,21%
Medicago lupulina	24,21%
Lolium rigidum	24,24%
Helleborus viridis	24,29%
Tragopogon dubius	24,32%
Juncus anceps	24,40%
Castanea sativa	24,55%
Juncus bufonius	24,55%
Vicia lutea	24,71%
Carex arenaria	24,82%
Prunus spinosa	25,09%
Carex acuta	25,11%
Equisetum ramosissimum	25,29%
Lysimachia foemina	25,43%
Euphorbia falcata	25,45%
Arabis sagittata	25,47%
Artemisia vulgaris	25,48%
Persicaria lapathifolia	25,48%
Convolvulus sepium	25,49%
Scrophularia auriculata	25,54%
Leucanthemum crassifolium	25,58%
Oenothera rosea	25,61%
Chenopodiastrum murale	25,66%
Bidens connata	25,81%
Papaver argemone	25,84%
Salix triandra	26,02%
Trifolium pratense	26,12%
Ophrys insectifera	26,14%
Reynoutria japonica	26,15%
Parentucellia latifolia	26,27%
Anisantha diandra	26,31%
Lythrum salicaria	26,36%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Salix alba	26,36%
Carex liparocarpos	26,37%
Schoenus nigricans	26,40%
Lathyrus aphaca	26,46%
Poa annua	26,59%
Fumana procumbens	26,63%
Lobelia urens	26,68%
Medicago orbicularis	26,72%
Ophrys aranifera	26,91%
Neottia nidus-avis	26,92%
Carex spicata	26,93%
Bupleurum falcatum	27,15%
Erigeron canadensis	27,23%
Allium vineale	27,58%
Ficaria verna	27,69%
Melilotus officinalis	27,85%
Anacamptis laxiflora	27,95%
Polycarpon tetraphyllum	27,96%
Anacamptis morio	27,98%
Lycopsis arvensis	28,02%
Carex divulsa	28,11%
Thelypteris palustris	28,12%
Ophrys exaltata	28,15%
Calepina irregularis	28,22%
Medicago sativa	28,24%
Verbena bonariensis	28,42%
Potamogeton natans	28,43%
Platanthera chlorantha	28,55%
Orobanche gracilis	28,56%
Oxalis corniculata	28,56%
Helianthemum canum	28,65%
Sparganium emersum	28,74%
Seseli montanum	28,76%
Valerianella locusta	28,80%
Sporobolus indicus	28,98%
Glechoma hederacea	29,00%
Bombycilaena erecta	29,08%
Hordeum murinum	29,15%
Stachys arvensis	29,26%
Zantedeschia aethiopica	29,29%
Eragrostis cilianensis	29,30%
Dryopteris affinis	29,56%
Ludwigia grandiflora	29,84%
Orobanche amethystea	29,85%
Rhus typhina	29,99%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Euphorbia prostrata	30,00%
Laserpitium prutenicum	30,13%
Orchis anthropophora	30,13%
Lepidium virginicum	30,23%
Allium longispathum	30,25%
Sedum anglicum	30,32%
Phillyrea media	30,37%
Paspalum dilatatum	30,41%
Impatiens balfouri	30,93%
Hippuris vulgaris	30,94%
Lotus rectus	31,03%
Silene gallica	31,05%
Limodorum abortivum	31,08%
Cynodon dactylon	31,22%
Crepis vesicaria	31,31%
Agrostis stolonifera	31,33%
Lotus angustissimus	31,33%
Prunella laciniata	31,54%
Gamochaeta antillana	31,55%
Clematis vitalba	31,60%
Cerastium glomeratum	31,61%
Myosotis dubia	31,80%
Exaculum pusillum	31,81%
Lathyrus pratensis	31,82%
Coronilla varia	31,87%
Oenothera suaveolens	32,00%
Symphyotrichum novi-belgii	32,01%
Cirsium vulgare	32,08%
Argentina anserina	32,33%
Helosciadium nodiflorum	32,35%
Linum trigynum	32,50%
Fumaria capreolata	32,50%
Hypericum perforatum	32,52%
Lotus corniculatus	32,61%
Sanicula europaea	32,65%
Bellevalia romana	32,78%
Ophrys argensonensis	32,78%
Stachys recta	32,80%
Crepis pulchra	32,83%
Vicia sativa	32,96%
Raphanus raphanistrum	33,14%
Hypericum hirsutum	33,15%
Lemna gibba	33,16%
Anacamptis pyramidalis	33,22%
Helianthemum apenninum	33,22%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Orchis purpurea	33,24%
Fumana ericifolia	33,26%
Sambucus ebulus	33,29%
Genista tinctoria	33,64%
Crepis nicaeensis	33,67%
Epilobium tetragonum	33,90%
Juncus inflexus	34,00%
Galium pumilum	34,20%
Moenchia erecta	34,28%
Sison amomum	34,55%
Potentilla montana	34,71%
Quercus pyrenaica	34,79%
Pinguicula lusitanica	34,83%
Muscari comosum	34,85%
Narcissus gigas	34,91%
Convolvulus cantabrica	34,91%
Lysimachia minima	35,05%
Eryngium campestre	35,07%
Hedera helix	35,09%
Cicendia filiformis	35,14%
Symphytum tuberosum	35,20%
Brassica nigra	35,27%
Cymbalaria muralis	35,41%
Epipactis muelleri	35,58%
Alisma plantago-aquatica	35,68%
Erica scoparia	35,74%
Cirsium tuberosum	35,82%
Anchusa italica	35,82%
Xanthium spinosum	36,30%
Pinus pinaster	36,32%
Inula montana	36,43%
Marrubium vulgare	36,50%
Polygonum aviculare	36,54%
Leersia oryzoides	36,64%
Astragalus glycyphyllos	36,68%
Polystichum setiferum	36,73%
Ranunculus sardous	36,74%
Torilis nodosa	36,81%
Verbena officinalis	36,88%
Chenopodium album	36,90%
Eupatorium cannabinum	37,02%
Gamochaeta americana	37,02%
Linum catharticum	37,06%
Malva sylvestris	37,09%
Centaurea scabiosa	37,28%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Onobrychis viciifolia	37,29%
Viola reichenbachiana	37,33%
Rosa sempervirens	37,48%
Juncus tenageia	37,77%
Euphorbia angulata	37,92%
Reseda lutea	37,97%
Physalis alkekengi	37,99%
Dipsacus fullonum	38,03%
Mercurialis annua	38,04%
Mibora minima	38,17%
Arum italicum	38,29%
Centaurium erythraea	38,33%
Sanguisorba officinalis	38,41%
Helminthotheca echioides	38,52%
Dioscorea communis	38,53%
Nuphar lutea	38,57%
Brachypodium sylvaticum	38,62%
Cynosurus echinatus	38,67%
Equisetum hyemale	38,70%
Ruscus aculeatus	38,87%
Lythrum hyssopifolia	38,95%
Cyperus fuscus	39,01%
Populus nigra	39,06%
Cornus sanguinea	39,07%
Phytolacca americana	39,11%
Ranunculus paludosus	39,31%
Plantago major	39,41%
Lotus hispidus	39,53%
Scorpiurus subvillosus	39,54%
Tanacetum corymbosum	39,64%
Juncus conglomeratus	39,70%
Linum usitatissimum	39,73%
Carex hirta	39,75%
Erica ciliaris	39,79%
Geranium dissectum	39,94%
Legousia hybrida	40,16%
Potamogeton trichoides	40,35%
Ranunculus trichophyllus	40,43%
Asphodelus albus	40,58%
Cladanthus mixtus	40,69%
Nymphaea alba	40,69%
Eleusine indica	40,72%
Equisetum telmateia	40,83%
Erigeron acris	41,07%
Laphangium luteoalbum	41,08%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Lotus hirsutus	41,17%
Leontodon saxatilis	41,18%
Melilotus altissimus	41,22%
Cardamine hirsuta	41,43%
Bromopsis ramosa	41,44%
Veronica persica	41,45%
Typha angustifolia	41,50%
Centaurium pulchellum	41,53%
Inula conyza	41,53%
Ononis pusilla	41,73%
Setaria pumila	41,79%
Portulaca oleracea	41,82%
Allium sphaerocephalon	41,87%
Amaranthus retroflexus	41,88%
Loncomelos pyrenaicus	42,11%
Carex pendula	42,13%
Gratiola officinalis	42,23%
Tulipa agenensis	42,23%
Festuca auquieri	42,37%
Lamium purpureum	42,44%
Ophrys scolopax	42,50%
Avena barbata	42,50%
Solidago canadensis	42,53%
Bellis perennis	42,54%
Cephalanthera rubra	42,60%
Iberis amara	42,65%
Digitalis lutea	42,80%
Sinapis alba	42,80%
Potamogeton pusillus	42,81%
Mentha aquatica	42,86%
Anthyllis vulneraria	43,01%
Lathyrus niger	43,10%
Blackstonia perfoliata	43,13%
Poterium sanguisorba	43,18%
Anthriscus sylvestris	43,25%
Cardamine impatiens	43,26%
Rosa agrestis	43,26%
Ranunculus carinthiacus	43,31%
Teucrium botrys	43,36%
Adonis annua	43,38%
Persicaria mitis	43,40%
Lathyrus sylvestris	43,46%
Verbascum sinuatum	43,90%
Coriaria myrtifolia	43,94%
Thlaspi arvense	43,95%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Lactuca saligna	44,05%
Dipsacus laciniatus	44,17%
Melissa officinalis	44,31%
Schedonorus arundinaceus	44,32%
Ulmus minor	44,34%
Carex elata	44,39%
Salvia pratensis	44,50%
Hypericum androsaemum	44,60%
Festuca ochroleuca	44,73%
Rhaponticum centauroides	44,74%
Viburnum lantana	44,79%
Pulmonaria longifolia	44,95%
Rumex crispus	44,98%
Mentha suaveolens	45,06%
Rhinanthus angustifolius	45,08%
Polygala vulgaris	45,20%
Trifolium incarnatum	45,30%
Bidens frondosa	45,48%
Panicum dichotomiflorum	45,54%
Sagina apetala	45,57%
Lathyrus hirsutus	45,81%
Geranium molle	45,88%
Cynoglossum creticum	45,90%
Teucrium chamaedrys	45,92%
Polypodium cambricum	46,08%
Vicia bithynica	46,09%
Gladiolus italicus	46,12%
Veronica hederifolia	46,14%
Carex halleriana	46,20%
Dittrichia graveolens	46,20%
Juncus foliosus	46,27%
Bromus arvensis	46,35%
Euphorbia flavicoma	46,49%
Matricaria chamomilla	46,53%
Gaudinia fragilis	46,66%
Digitaria sanguinalis	46,82%
Euphorbia maculata	46,83%
Ligustrum vulgare	46,88%
Epipactis microphylla	47,07%
Prunus lusitanica	47,10%
Prunus mahaleb	47,11%
Ophioglossum azoricum	47,14%
Argyrolobium zanonii	47,38%
Althaea cannabina	47,39%
Parietaria judaica	47,42%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Setaria verticillata	47,47%
Tractema umbellata	47,48%
Bromus commutatus	47,51%
Quercus pubescens	47,53%
Rumex sanguineus	47,60%
Rorippa sylvestris	47,62%
Carpinus betulus	47,98%
Heliotropium europaeum	48,02%
Serapias lingua	48,07%
Phragmites australis	48,12%
Galium palustre	48,17%
Rapistrum rugosum	48,18%
Andryala integrifolia	48,24%
Anemone hortensis	48,26%
Lemna trisulca	48,34%
Pastinaca sativa	48,42%
Fraxinus angustifolia	48,47%
Trifolium medium	48,49%
Symphytum asperum	48,55%
Arctium minus	48,71%
Onobrychis pyrenaica	48,87%
Koeleria vallesiana	48,95%
Symphyotrichum lanceolatum	49,14%
Staehelina dubia	49,50%
Filipendula vulgaris	49,57%
Logfia gallica	49,72%
Scorzonera humilis	49,86%
Senecio vulgaris	49,88%
Orobanche hederae	49,89%
Veronica anagallis-aquatica	49,94%
Echinochloa crus-galli	50,10%
Brachypodium distachyon	50,16%
Sorbus torminalis	50,33%
Robinia pseudoacacia	50,34%
Potamogeton nodosus	50,40%
Brachypodium rupestre	50,51%
Catapodium rigidum	50,63%
Cichorium intybus	50,65%
Polygala calcarea	50,69%
Myagrum perfoliatum	50,75%
Cirsium acaulon	50,89%
Datura stramonium	50,90%
Carex distans	51,19%
Trifolium patens	51,22%
Senecio bayonnensis	51,26%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Leucanthemum vulgare	51,37%
Serratula tinctoria	51,72%
Geranium purpureum	51,75%
Carex pseudobrizoides	51,78%
Galium debile	51,98%
Pyracantha coccinea	52,04%
Salix viminalis	52,07%
Thesium humifusum	52,09%
Bupleurum baldense	52,21%
Iris foetidissima	52,22%
Schoenoplectus lacustris	52,24%
Arabis planisiliqua	52,43%
Galium divaricatum	52,46%
Limodorum trabutianum	52,58%
Rubus caesius	52,61%
Carex digitata	52,67%
Galega officinalis	52,70%
Erica vagans	52,74%
Panicum miliaceum	52,88%
Micranthes stellaris	53,11%
Leucanthemum maximum	53,18%
Gastridium ventricosum	53,31%
Anthemis cotula	53,51%
Plantago coronopus	53,56%
Carex flacca	53,57%
Sonchus arvensis	53,57%
Viola lactea	53,89%
Epilobium parviflorum	54,04%
Luzula forsteri	54,04%
Paspalum distichum	54,05%
Cephalanthera longifolia	54,06%
Globularia bisnagarica	54,14%
Euphorbia cyparissias	54,50%
Platanus x hispanica	54,52%
Veronica acinifolia	54,69%
Agrimonia eupatoria	54,74%
Dactylorhiza elata	54,84%
Sorghum halepense	54,85%
Bupleurum subovatum	55,08%
Gymnadenia conopsea	55,25%
Petasites pyrenaicus	55,28%
Filago arvensis	55,36%
Stachys annua	55,38%
Equisetum palustre	55,41%
Ludwigia palustris	55,50%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Adonis pyrenaica	55,60%
Rosa stylosa	55,65%
Aristolochia clematitis	55,75%
Ornithogalum pyramidale	55,79%
Solanum nigrum	55,79%
Bidens radiata	55,93%
Lysimachia nummularia	56,21%
Daucus carota	56,74%
Campanula rapunculus	56,81%
Vicia dasycarpa	57,05%
Muscari neglectum	57,07%
Pinus nigra	57,15%
Erigeron floribundus	57,26%
Cytisus lotoides	57,45%
Prunus laurocerasus	57,49%
Chondrilla juncea	57,50%
Senecio lividus	57,54%
Phelipanche purpurea	57,57%
Briza minor	57,69%
Ranunculus sceleratus	57,81%
Sonchus oleraceus	58,09%
Sonchus asper	58,27%
Linum strictum	58,37%
Marsilea quadrifolia	58,56%
Lysimachia arvensis	58,64%
Carex acutiformis	58,70%
Salvia verbenaca	58,71%
Galeopsis angustifolia	58,75%
Taraxacum pseudomarklundii	59,06%
Quercus suber	59,17%
Potentilla reptans	59,70%
Rumex pulcher	60,03%
Euphorbia peplus	60,07%
Carex viridula	60,13%
Trifolium angustifolium	60,39%
Oenanthe aquatica	60,46%
Cotoneaster horizontalis	60,66%
Galium mollugo	60,74%
Sherardia arvensis	60,83%
Galium x pomeranicum	61,19%
Carex otrubae	61,49%
Verbascum blattaria	61,60%
Cervaria rivini	61,70%
Medicago rigidula	61,70%
Cyperus flavescens	61,81%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Trifolium fragiferum	61,97%
Silene baccifera	61,99%
Salix fragilis	62,04%
Crepis sancta	62,11%
Erigeron sumatrensis	62,13%
Oenanthe pimpinelloides	62,44%
Primula veris	62,51%
Teucrium montanum	62,60%
Parentucellia viscosa	63,17%
Ailanthus altissima	63,21%
Carduus pycnocephalus	63,23%
Soliva sessilis	63,27%
Silaum silaus	63,46%
Ceratochloa cathartica	63,46%
Solanum chenopodioides	63,66%
Aira elegantissima	63,71%
Juglans nigra	63,72%
Crocosmia x crocosmiiflora	63,80%
Myosoton aquaticum	63,82%
Neottia ovata	64,01%
Vicia segetalis	64,02%
Oenothera oehlkersii	64,05%
Cladium mariscus	64,18%
Buddleja davidii	64,41%
Myriophyllum spicatum	64,44%
Cotoneaster coriaceus	64,52%
Spiranthes spiralis	64,54%
Cardamine dentata	64,72%
Xanthium strumarium	64,87%
Euphorbia platyphyllos	64,87%
Carex riparia	64,91%
Inula salicina	64,95%
Chamaemelum nobile	65,01%
Rubia peregrina	65,14%
Galium lucidum	65,60%
Lotus glaber	65,60%
Ornithopus x martinii	65,71%
Samolus valerandi	66,09%
Ranunculus platanifolius	66,22%
Populus alba	66,22%
Galatella linosyris	66,40%
Oenanthe lachenalii	66,53%
Hirschfeldia incana	66,58%
Rhamnus alaternus	66,60%
Oxalis articulata	66,66%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Oenanthe fistulosa	66,79%
Medicago arabica	66,85%
Ambrosia artemisiifolia	67,05%
Hypericum montanum	67,11%
Phelipanche nana	67,34%
Pimpinella siifolia	67,37%
Ervum gracile	67,93%
Sagittaria latifolia	67,97%
Carex lepidocarpa	68,12%
Eragrostis pectinacea	68,25%
Carex tomentosa	68,61%
Sorbus domestica	68,67%
Rorippa amphibia	68,81%
Lepidium didymum	68,82%
Spergula pentandra	69,00%
Torilis africana	69,10%
Ficus carica	69,22%
Coronilla scorpioides	69,44%
Sparganium neglectum	69,74%
Ranunculus parviflorus	70,16%
Ranunculus ophioglossifolius	70,41%
Vicia cracca	70,51%
Diplotaxis muralis	70,63%
Ononis natrix	70,64%
Cotula australis	70,64%
Prunus cerasifera	70,69%
Pulicaria dysenterica	71,68%
Anthericum ramosum	71,77%
Lathyrus tuberosus	71,85%
Spartium junceum	72,17%
Amaranthus deflexus	72,33%
Juncus subnodulosus	72,35%
Lathyrus annuus	72,56%
Hieracium fragile	72,60%
Galium parisiense	72,85%
Cyperus eragrostis	73,16%
Galium verum	73,25%
Inula britannica	73,61%
Althaea officinalis	73,78%
Coronilla minima	73,81%
Lactuca perennis	74,70%
Filago pyramidata	74,97%
Amaranthus albus	75,77%
Sedum pentandrum	76,15%
Nigella damascena	76,72%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Ranunculus tripartitus	76,88%
Helichrysum stoechas	77,03%
Symphyotrichum squamatum	77,04%
Cortaderia selloana	77,41%
Lamium album	77,56%
Dianthus carthusianorum	77,57%
Hainardia cylindrica	77,74%
Moehringia pentandra	77,93%
Berberis vulgaris	78,61%
Abutilon theophrasti	78,75%
Arabis hirsuta	78,79%
Acer negundo	78,95%
Parthenocissus inserta	79,11%
Dryopteris expansa	79,51%
Lagurus ovatus	79,57%
Oenothera lindheimeri	79,70%
Anogramma leptophylla	79,86%
Mentha pulegium	80,10%
Adiantum capillus-veneris	80,67%
Euphorbia illirica	80,82%
Foeniculum vulgare	81,49%
Ophrys fusca	81,56%
Spergula bocconii	81,60%
Quercus ilex	81,90%
Cyperus badius	81,93%
Linum suffruticosum	82,15%
Equisetum x moorei	82,35%
Juncus compressus	82,66%
Kickxia elatine	83,28%
Lathyrus nissolia	83,58%
Diplotaxis erucoides	83,61%
Euphorbia seguieriana	83,65%
Alopecurus bulbosus	83,98%
Calamagrostis epigejos	84,01%
Medicago polymorpha	84,21%
Prospero autumnale	85,08%
Hornungia petraea	85,18%
Phyllostachys aurea	85,79%
Conium maculatum	86,70%
Viola alba	86,96%
Vulpia unilateralis	87,07%
Solanum physalifolium	87,56%
Vicia eriocarpa	87,58%
Stachys palustris	87,78%
Polypogon viridis	87,83%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Stuckenia pectinata	87,86%
Veronica anagalloides	88,40%
Fritillaria meleagris	88,84%
Tribulus terrestris	88,92%
Paspalum vaginatum	88,94%
Danae racemosa	88,99%
Taraxacum navarrense	89,10%
Solanum lycopersicum	89,25%
Erigeron karvinskianus	89,69%
Laurus nobilis	90,07%
Lemna minuta	90,47%
Laburnum anagyroides	90,59%
Lonicera japonica	90,62%
Melampyrum arvense	90,67%
Brassica rapa	90,72%
Campanula erinus	91,22%
Teucrium scordium	91,51%
Ludwigia peploides	91,72%
Carex muricata	91,95%
Xanthium orientale	92,12%
Artemisia verlotiorum	92,62%
Bifora radians	92,64%
Anacamptis fragrans	92,66%
Brachypodium phoenicoides	92,72%
Veronica catenata	93,01%
Callitriche platycarpa	94,36%
Catalpa bignonioides	94,36%
Erigeron bonariensis	94,48%
Trapa natans	94,77%
Draba muralis	94,85%
Dysphania ambrosioides	95,33%
Erigeron blakei	95,44%
Xeranthemum cylindraceum	95,60%
Thymus longicaulis	95,76%
Trinia glauca	95,79%
Lepidium squamatum	96,35%
Sedum caespitosum	97,06%
Panicum barbipulvinatum	97,81%
Cercis siliquastrum	98,22%
Bupleurum tenuissimum	98,37%
Daphne gnidium	99,61%
Ornithogalum umbellatum	100,03%
Ophrys speculum	100,35%
Pseudofumaria alba	100,99%
Saxifraga granulata	101,46%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Polypogon maritimus	101,61%
Najas marina	101,70%
Lathyrus palustris	102,24%
Vulpia membranacea	102,43%
Potamogeton coloratus	104,29%
Symphyotrichum subulatum	105,03%
Primula vulgaris	105,81%
Eleocharis uniglumis	106,36%
Alisma lanceolatum	107,94%
Thymelaea passerina	108,01%
Centaurea aspera	109,18%
Fumaria parviflora	110,61%
Allium polyanthum	111,21%
Dittrichia viscosa	111,48%
Holcus x hybridus	112,16%
Fumaria muralis	112,63%
Carex disticha	112,86%
Centaurium tenuiflorum	113,93%
Campsis radicans	114,59%
Calendula arvensis	114,96%
Poa infirma	115,22%
Briza maxima	115,27%
Viburnum tinus	115,31%
Blackstonia imperfoliata	115,63%
Montia hallii	115,76%
Euphorbia serpens	116,69%
Thalictrum flavum	116,87%
Oenanthe silaifolia	117,57%
Myriophyllum aquaticum	118,21%
Lepidium graminifolium	119,84%
Chenopodium vulvaria	119,95%
Symphyotrichum x salignum	120,20%
Kickxia commutata	120,30%
Parietaria officinalis	120,43%
Orchis simia	121,05%
Lavandula angustifolia	121,07%
Iris orientalis	121,64%
Centaurea calcitrapa	121,70%
Bidens aurea	121,98%
Eleusine africana	122,45%
Petroselinum crispum	122,76%
Silene portensis	122,94%
Vulpia alopecuros	123,08%
Aristolochia rotunda	123,24%
Berula erecta	124,04%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Peucedanum officinale	124,05%
Trifolium strictum	126,40%
Tolpis umbellata	126,88%
Polypogon monspeliensis	127,27%
Trifolium angulatum	127,82%
Trachycarpus fortunei	128,99%
Bothriochloa barbinodis	129,42%
Cyperus esculentus	130,14%
Trifolium ornithopodioides	130,54%
Phyteuma orbiculare	130,84%
Ligustrum lucidum	131,06%
Prunella grandiflora	131,55%
Carex divisa	132,31%
Lotus maritimus	132,43%
Chenopodium strictum	132,55%
Plantago sempervirens	133,12%
Isoetes histrix	133,62%
Allium neapolitanum	133,64%
Vallisneria spiralis	135,92%
Gladiolus gallaecicus	136,35%
Veronica peregrina	136,39%
Crucianella angustifolia	136,86%
Sternbergia lutea	137,84%
Glandora prostrata	138,81%
Yucca gloriosa	140,13%
Hieracium acuminatum	140,13%
Fallopia aubertii	140,44%
Serapias parviflora	141,13%
Trifolium michelianum	141,36%
Solanum villosum	141,51%
Oenothera stricta	141,93%
Tragopogon eriospermus	142,24%
Muscari motelayi	143,48%
Odontites jaubertianus	144,13%
Taraxacum maculatum	144,38%
Lavandula latifolia	144,86%
Crypsis schoenoides	146,32%
Phleum arenarium	146,72%
Lindernia dubia	146,73%
Tragopogon porrifolius	148,72%
Wolffia arrhiza	150,01%
Cistus salviifolius	150,11%
Arbutus unedo	150,52%
Peucedanum gallicum	151,67%
Lonicera nitida	151,74%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Ophrys incubacea	152,49%
Amaranthus blitoides	152,49%
Trifolium resupinatum	152,53%
Aphyllanthes monspeliensis	152,54%
Erodium moschatum	153,81%
Zannichellia palustris	154,66%
Schoenoplectus pungens	154,78%
Sagittaria sagittifolia	155,76%
Broussonetia papyrifera	157,25%
Cotinus coggygria	157,35%
Acacia dealbata	157,50%
Oxalis latifolia	157,62%
Sisyrinchium rosulatum	158,96%
Ononis reclinata	159,04%
Petasites hybridus	159,19%
Myriophyllum verticillatum	159,65%
Helianthus tuberosus	160,00%
Rumex palustris	160,35%
Sisymbrella aspera	160,46%
Glebionis segetum	160,71%
Atriplex prostrata	162,29%
Hordeum secalinum	162,59%
Romulea bulbocodium	163,07%
Diplotaxis tenuifolia	163,22%
Crepis biennis	163,65%
Linaria simplex	164,75%
Asparagus acutifolius	164,94%
Arenaria controversa	165,02%
Medicago italica	165,37%
Scorzonera hirsuta	165,92%
Zannichellia pedunculata	167,39%
Cardamine parviflora	169,76%
Alyssum simplex	170,14%
Eragrostis virescens	170,47%
Baccharis halimifolia	171,25%
Vulpia fasciculata	171,31%
Tulipa raddii	171,77%
Hieracium ovalifolium	172,97%
Cotula coronopifolia	173,57%
Angelica heterocarpa	173,98%
Geranium endressii	177,62%
Bromus squarrosus	179,58%
Euphorbia palustris	181,15%
Allium roseum	181,67%
Cystopteris diaphana	181,72%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Ranunculus circinatus	182,41%
Trifolium squamosum	183,42%
Clematis flammula	183,84%
Butomus umbellatus	183,90%
Spiraea hypericifolia	185,50%
Euphorbia polygonifolia	186,46%
Trifolium lappaceum	186,56%
Asplenium x alternifolium	187,11%
Asphodelus fistulosus	188,16%
Potamogeton lucens	188,27%
Nymphoides peltata	188,29%
Celtis australis	188,89%
Orobanche caryophyllacea	189,31%
Arundo donax	190,43%
Ranunculus trilobus	191,62%
Soldanella villosa	192,31%
Schoenoplectus triqueter	194,13%
Schoenoplectus tabernaemontani	196,36%
Paspalum paucispicatum	201,90%
Anemone coronaria	202,25%
Euonymus japonicus	202,94%
Eragrostis tephrosanthos	203,92%
Rosmarinus officinalis	205,61%
Azolla filiculoides	207,83%
Ranunculus gramineus	207,92%
Euphorbia loreyi	208,01%
Silene otites	208,61%
Aronia prunifolia	208,96%
Orlaya grandiflora	210,96%
Inula spiraeifolia	211,05%
Veronica cymbalaria	211,57%
Selinum carvifolia	212,09%
Cyperus michelianus	214,38%
Eragrostis orcuttiana	214,45%
Oxalis debilis	215,53%
Fumaria bastardii	217,65%
Leucojum aestivum	218,83%
Clypeola jonthlaspi	219,37%
Allium ampeloprasum	219,39%
Primula x polyantha	220,25%
Oenanthe foucaudii	225,33%
Valerianella coronata	232,64%
Sonchus maritimus	233,36%
Bellis sylvestris	236,42%
Artemisia maritima	238,25%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Plantago holosteum	240,94%
Sonchus tenerrimus	241,39%
Scabiosa atropurpurea	241,49%
Eleocharis parvula	241,96%
Oloptum miliaceum	242,46%
Inula helenium	242,89%
Reseda phyteuma	243,21%
Allium triquetrum	244,41%
Cotoneaster franchetii	244,78%
Gymnadenia pyrenaica	248,48%
Paronychia argentea	249,43%
Veronica teucrium	249,53%
Hedypnois rhagadioloides	249,66%
Erysimum cheiranthoides	250,33%
Cuscuta scandens	251,17%
Vandenboschia speciosa	254,85%
Neotinea maculata	255,72%
Euphorbia humifusa	255,87%
Diospyros lotus	255,95%
Potamogeton perfoliatus	256,83%
Pallenis spinosa	257,09%
Serapias cordigera	258,06%
Polygonum maritimum	258,15%
Hordeum marinum	258,55%
Oxybasis chenopodioides	266,09%
Cuscuta campestris	266,50%
Scorzonera hispanica	268,51%
Jacobaea maritima	273,17%
Egeria densa	273,71%
Passiflora caerulea	276,69%
Taraxacum aginnense	279,55%
Gleditsia triacanthos	281,69%
Lythrum tribracteatum	283,24%
Galium glaucum	288,66%
Smyrnium olusatrum	297,10%
Hordeum geniculatum	301,61%
Trifolium nigrescens	302,30%
Cardamine occulta	305,65%
Lobularia maritima	312,37%
Thlaspi alliaceum	312,51%
Eleocharis bonariensis	314,08%
Soleirolia soleirolii	317,78%
Callitriche truncata	318,39%
Coronilla glauca	319,15%
Melilotus indicus	321,45%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Artemisia alba	327,71%
Hypochaeris maculata	329,08%
Biscutella lima	329,11%
Galium murale	329,13%
Lycium barbarum	331,02%
Bolboschoenus laticarpus	335,39%
Rhus coriaria	337,39%
Sagittaria graminea	338,10%
Juncus ranarius	342,11%
Lindernia procumbens	347,33%
Caucalis platycarpos	351,32%
Eleocharis obtusa	352,23%
Rhamnus saxatilis	352,42%
Hieracium taurinense	354,97%
Epipactis phyllanthes	358,85%
Sisyrinchium angustifolium	369,85%
Carex vulpina	385,02%
Solanum sarachoides	386,05%
Cupressus macrocarpa	420,83%
Mercurialis huetii	426,86%
Crepis bursifolia	431,49%
Matthiola incana	443,77%
Gagea bohemica	453,70%
Hedera hibernica	468,15%
Pterocarya fraxinifolia	469,35%
Convolvulus lineatus	479,52%
Pittosporum tobira	483,00%
Cyperus aggregatus	493,05%
Tetragonia tetragonoides	493,57%
Fumaria densiflora	499,28%
Salpichroa origanifolia	502,74%
Alyssum loiseleurii	524,10%
Lysimachia tyrrhenia	545,72%
Lathyrus nudicaulis	569,86%
Elaeagnus x submacrophylla	578,67%
Euthamia graminifolia	591,02%
Cyrtomium falcatum	592,54%
Sicyos angulatus	596,04%
Iris reichenbachiana	639,65%
Hypericum hircinum	671,68%
Catapodium marinum	675,42%
Malva arborea	710,40%
Lobelia dortmanna	712,88%
Smilax aspera	745,55%
Stenotaphrum secundatum	787,21%

Espèces	*Indices de sensibilité climatique*
Erica lusitanica	860,43%
Phillyrea angustifolia	919,33%
Erica erigena	976,39%
Oenothera longiflora	999,37%
Bidens subalternans	1036,35%
Echium asperrimum	1174,00%
Hibiscus palustris	1184,74%
Viola kitaibeliana	1224,42%
Lysimachia linum-stellatum	1302,44%
Gagea villosa	1383,33%
Erodium malacoides	1536,57%
Arctotheca calendula	1663,41%
Rumex cuneifolius	1720,00%
Malva multiflora	1754,51%
Brassica tournefortii	1796,94%
Podospermum laciniatum	1860,47%
Physostegia virginiana	2222,41%
Euphorbia hirsuta	2409,63%
Malva nicaeensis	2441,60%
Isoetes boryana	3087,86%
Linum leonii	7408,17%
Althenia filiformis	8300,00%
Eclipta prostrata	10500,82%

Annexe 4. Espèces indicatrices de conditions écologiques ou d'état de conservation

Conditions bioindiquées	Espèces indicatrices
Bon état de conservation de l'HIC 7110	*Drosera rotundifolia L., 1753*
	Narthecium ossifragum (L.) Huds., 1762
	Eriophorum vaginatum L., 1753
	Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw., 1782
	Sphagnum gr. magellanicum
	Sphagnum papillosum Lindb., 1872
	Sphagnum rubellum Wilson, 1855
Bon état de conservation de l'HIC 7120	*Calluna vulgaris (L.) Hull, 1808*
	Erica tetralix L., 1753
	Juncus squarrosus L., 1753
	Molinia caerulea (L.) Moench, 1794
	Trichophorum cespitosum (L.) Hartm., 1849
	Vaccinium myrtillus L., 1753
Bon état de conservation de l'HIC 7140	*Carex lasiocarpa Ehrh., 1784*
	Eriophorum angustifolium Honck., 1782
	Equisetum fluviatile L. [1753]
	Carex rostrata Stokes [1787]
	Sphagnum auriculatum Schimp., 1857
	Sphagnum inundatum
	Sphagnum fallax (H.Klinggr.) H.Klinggr., 1880
Bon état de conservation de l'HIC 7150	*Drosera intermedia Hayne, 1798*
	Lycopodiella inundata (L.) Holub, 1964
	Rhynchospora alba (L.) Vahl, 1805
	Rhynchospora fusca (L.) W.T.Aiton, 1810
	Sphagnum molle
	Sphagnum cf. denticulatum
Bon état de conservation de l'HIC 7230	*Hydrocotyle vulgaris L., 1753*
	Lysimachia tenella L., 1753
	Parnassia palustris L., 1753
	Schoenus nigricans L., 1753
	Carex davalliana Sm. [1800]
	Carex lepidocarpa Tausch [1834]
	Eriophorum latifolium Hoppe [1800]
Sphaignes minéro-ombrotrophiles	*Sphagnum molle*
	Sphagnum papillosum Lindb., 1872
	Sphagnum subnitens Russow & Warnst., 1888
	Sphagnum tenellum (Brid.) Pers. ex Brid., 1818
Sphaignes minérotrophiles	*Sphagnum cf. denticulatum*
	Sphagnum auriculatum Schimp., 1857
	Sphagnum inundatum
	Sphagnum fallax (H.Klinggr.) H.Klinggr., 1880

	Sphagnum compactum
	Sphagnum cuspidatum Ehrh. ex Hoffm., 1796
	Sphagnum flexuosum Dozy & Molk., 1851
	Sphagnum palustre L., 1753
	Sphagnum subsecundum Nees, 1819
	Sphagnum angustifolium (C.E.O.Jensen ex Russow) C.E.O.Jensen
	Sphagnum contortum Schultz, 1819
Sphaignes ombrotrophiles	*Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw., 1782*
	Sphagnum gr. magellanicum
	Sphagnum rubellum Wilson, 1855
Thérophytes de haut-niveaux des lagunes	*Bidens frondosa L.*
	Digitaria aequiglumis (Hack. & Arechav.) Parodi
	Digitaria sanguinalis (L.) Scop.
	Echinochloa crus-galli (L.) P.Beauv.
	Erigeron canadensis L.
	Euphorbia maculata L.
	Gnaphalium uliginosum L.
	Illecebrum verticillatum L.
	Laphangium luteoalbum (L.) Tzvelev
	Lotus angustissimus L.
	Lythrum portula (L.) D.A.Webb
	Panicum dichotomiflorum Michx.
	Persicaria lapathifolia (L.) Delarbre
	Persicaria maculosa Gray
	Setaria italica (L.) P.Beauv.
	Setaria verticillata (L.) P.Beauv.
Thérophytes de bas-niveaux des lagunes	*Lythrum portula (L.) D.A.Webb*
	Cyperus fuscus L.
	Elatine hexandra (Lapierre) DC.
	Exaculum pusillum (Lam.) Caruel
	Lindernia dubia (L.) Pennell
	Ranunculus ololeucos J.Lloyd
Espèces amphibies	*Cyperus fuscus L.*
	Elatine hexandra (Lapierre) DC.
	Exaculum pusillum (Lam.) Caruel
	Ranunculus ololeucos J.Lloyd
	Agrostis canina L.
	Baldellia repens (Lam.) Ooststr. ex Lawalrée
	Caropsis verticillato-inundata (Thore) Rauschert
	Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.
	Eleocharis multicaulis (Sm.) Desv.
	Eleocharis palustris (L.) Roem. & Schult.
	Hypericum elodes L.
	Isolepis fluitans (L.) R.Br.
	Juncus bulbosus L.

	Juncus heterophyllus Dufour
	Littorella uniflora (L.) Asch.
	Ludwigia palustris (L.) Elliott
	Stuckenia filiformis (Pers.) Börner
	Pilularia globulifera L.

Annexe 5. Indices d'évolution de la répartition des aires de répartition des espèces de lépidoptères en région Nouvelle-Aquitaine

Nb. obs. : nombre d'observation de points de présence de l'espèce ; Nb. maille : nombre de mailles estimé au présent de la présence de l'espèce ; RCP26-RCP45-RCP85 : différents scénarios climatiques ; H1-H2-H3 : horizons ;PNA : Plans nationaux d'actions en faveur des espèces menacées ; PRA : Plans régionaux d'actions en faveur des espèces menacées.

Espece	Nb. obs	Nb. maille	rcp26 H1	rcp26 H2	rcp26 H3	rcp45 H1	rcp45 H2	rcp45 H3	rcp85 H1	rcp85 H2	rcp85 H3	PNA	PRANA
Aglais io	2219	8636	1.28	0.88	0.87	0.94	0.76	0.43	0.89	0.44	0.26		
Anthocharis cardamines	1266	7349	0.81	0.64	0.66	0.79	0.63	0.29	0.68	0.37	0.15		
Apatura ilia	242	8736	1.66	1.44	1.35	1.63	1.58	0.47	1.33	0.72	0.97		
Apatura iris	45	7960	1.38	3.19	3.99	1.09	1.04	1.91	0.89	1.34	0.17		
Aphantopus hyperantus	453	16012	1.49	1.05	0.65	1.83	1.77	0.64	1.01	0.78	0.2		
Aporia crataegi	755	5610	2.03	1.43	1.05	3.39	3.09	1.08	1.3	1.24	1.07		
Araschnia levana	738	5973	0.98	0.18	0.15	0.52	0.41	0.08	0.39	0.05	0.02		
Arethusana arethusa	86	3412	1.78	2.2	1.72	2.22	1.59	1.04	1.55	0.66	0.23		PRANA
Argynnis paphia	1381	15434	0.65	0.12	0.15	0.28	0.21	0.05	0.29	0.03	0.01		
Aricia agestis	2181	8664	1.07	0.95	0.86	0.86	0.72	0.7	0.87	0.69	0.68		
Boloria dia	777	14529	1.16	1.19	1.03	1.12	1.23	1.92	1	1.73	2.66		
Boloria selene	548	19125	0.84	0.95	0.91	0.91	0.99	1.1	0.84	0.84	1.54		PRANA
Brenthis daphne	254	4818	2.4	2.53	2.16	3.6	2.58	1.45	1.44	1.53	0.46		
Brenthis hecate	36	6042	0.5	0.17	0.15	0.32	0.19	0.09	0.43	0.07	0.03		PRANA
Brintesia circe	732	19125	0.77	0.23	0.16	0.6	0.44	0.08	0.42	0.09	0.02		
Callophrys rubi	646	14621	1.04	0.83	0.58	1.34	1.58	1.31	1.19	1.35	2.45		
Carcharodus alceae	343	9529	0.65	0.56	0.32	0.49	0.73	1.57	0.57	1.1	1.68		
Carterocephalus palaemon	42	10807	1.99	1.36	1.32	2.13	1.94	0.75	1.76	1.02	0.34		PRANA
Celastrina argiolus	1758	9346	2.22	2.05	1.7	2.92	3.29	3.37	2.46	3.51	6.18		
Coenonympha arcania	1744	16414	0.95	0.36	0.29	0.93	1	0.35	0.75	0.45	0.34		
Coenonympha oedippus	9893	10016	1.31	0.91	1.42	0.62	0.42	0.3	0.95	0.35	0	PNA	PRANA
Coenonympha pamphilus	7340	15609	1.4	1.3	1.12	1.63	1.72	1.46	1.49	1.53	1.9		
Colias alfacariensis	252	11146	0.68	0.34	0.27	0.98	0.75	0.22	0.49	0.28	0.13		
Colias crocea	4189	11479	1.25	2.52	2.35	1.42	1.58	3.72	1.35	2.68	2.33		
Cupido alcetas	525	21949	0.47	0.04	0.03	0.18	0.08	0.01	0.29	0.01	0		
Cupido argiades	2267	15705	0.84	0.38	0.49	0.38	0.31	0.05	0.44	0.07	0.01		
Cupido minimus	179	9451	1.82	2.15	2.24	2.85	2.45	1.02	1.33	1.59	0.17		PRANA
Cyaniris semiargus	284	10292	0.61	0.2	0.17	0.49	0.3	0.08	0.41	0.1	0.07		
Erebia arvernensis	46	167	0.98	1.18	1.26	1.2	1.38	0.9	1.23	1.26	0.8		
Erebia epiphron	29	138	0.2	0.38	0.42	0.85	0.1	0.31	0.16	0.34	0		
Erebia meolans	140	1436	0.9	1	1.14	0.87	0.84	0.51	0.84	0.59	0.21		
Erynnis tages	952	5427	4.69	4.42	3.41	7.41	8.89	8.74	6.22	8.97	15.12		
Euphydryas aurinia	3392	9127	0.45	0.3	0.4	0.3	0.16	0.01	0.37	0.03	0	PNA	PRANA

Espece	Nb. obs	Nb. maille	rcp26 H1	rcp26 H2	rcp26 H3	rcp45 H1	rcp45 H2	rcp45 H3	rcp85 H1	rcp85 H2	rcp85 H3	PNA	PRANA
Fabriciana adippe	218	11876	1.16	0.53	0.59	1.53	1.5	0.21	0.93	0.6	0.34		
Glaucopsyche alexis	60	7069	3.44	4.77	4.01	5.12	6.55	9.59	3.68	9.67	12.01		PRANA
Gonepteryx cleopatra	72	9594	1.14	1.07	0.93	1.08	0.96	1.13	1.03	0.81	0.39		
Gonepteryx rhamni	5274	15288	1.21	0.96	0.78	1.48	1.76	1.19	1.3	1.22	1.9		
Hamearis lucina	51	7197	0.89	1.04	1.17	1.18	1	0.66	0.82	0.68	0.99		
Heteropterus morpheus	1677	14060	0.97	1.09	1.03	1.03	1.11	1.46	0.96	1.34	1.02		
Hipparchia fagi	43	4307	1.6	1.91	1.78	1.66	1.38	2.27	1.36	2.09	4.8		
Hipparchia semele	605	10657	0.05	0.01	0.01	0.02	0.01	0	0.02	0	0		PRANA
Hipparchia statilinus	580	6293	0.05	0.01	0.02	0.03	0.02	0	0.04	0	0		
Iphiclides podalirius	1301	13965	0.9	0.37	0.39	0.5	0.39	0.14	0.59	0.17	0.1		
Lasiommata maera	108	3938	3.07	4.68	4.53	4.52	4.78	3	2.54	3.53	1.48		PRANA
Lasiommata megera	1912	11056	0.66	0.43	0.36	0.58	0.46	0.2	0.53	0.19	0.17		
Leptidea sinapis	1097	5418	1.31	0.3	0.25	1.27	1.17	0.25	0.69	0.27	0.08		
Limenitis camilla	557	13150	1.39	0.82	0.64	1.55	1.69	0.36	1.21	0.67	0.27		
Limenitis reducta	1156	15903	1.54	1.59	1.39	1.9	2.2	2.57	1.73	2.57	3.32		
Lycaena alciphron	387	8860	0.12	0.06	0.04	0.12	0.06	0	0.16	0.02	0		
Lycaena dispar	2920	10423	0.96	0.58	0.52	0.61	0.69	0.86	0.67	0.78	1.24	PNA	PRANA
Lycaena hippothoe	29	215	0.71	0.51	0.87	0.6	0.82	0.35	0.82	0.45	0.16		PRANA
Lycaena phlaeas	3764	16764	1.85	2.34	2.1	2.37	2.63	3.99	1.98	3.89	4.93		
Lycaena tityrus	1142	8718	1.1	0.65	0.42	0.91	0.79	0.89	0.86	0.72	1.02		
Lycaena virgaureae	41	281	0.98	0.7	0.99	0.67	0.94	0.45	0.89	0.59	0.17		PRANA
Lysandra bellargus	812	6685	1	0.54	0.47	1.44	1.18	0.55	0.65	0.62	0.54		
Maniola jurtina	7475	14232	0.99	0.44	0.39	0.72	0.59	0.16	0.62	0.11	0.09		
Melanargia galathea	3226	13402	1.48	0.96	0.76	2.07	2.19	1.07	1.8	1.22	1.59		
Melitaea athalia	617	5554	0.77	0.22	0.34	0.55	0.38	0.06	0.35	0.05	0.03		
Melitaea cinxia	1588	10089	0.95	0.63	0.63	0.7	0.61	0.38	0.67	0.35	0.45		
Melitaea didyma	589	7818	4.75	5.74	4.95	6.08	7.59	9.88	5.02	9.61	10.96		
Melitaea parthenoides	636	5391	4.14	6.48	6.73	4.74	4.45	5.26	3.19	5.35	5.23		
Melitaea phoebe	1100	7048	0.85	0.4	0.29	0.56	0.39	0.05	0.56	0.06	0.04		
Minois dryas	2068	6681	0.58	0.17	0.22	0.28	0.2	0	0.22	0.03	0.02		
Nymphalis polychloros	253	16187	0.66	0.17	0.11	0.59	0.36	0.06	0.33	0.07	0.01		
Ochlodes sylvanus	2042	11803	1.68	1.23	1.32	1.58	1.59	0.45	1.58	1.12	0.51		
Papilio machaon	773	8716	1.67	0.84	0.69	1.92	1.92	1.3	1.23	1.46	1.6		
Pararge aegeria	5251	12992	0.83	0.46	0.5	0.47	0.43	0.11	0.52	0.18	0		
Parnassius apollo	120	377	1.09	0.77	0.83	0.74	0.73	0.58	0.77	0.7	0.29	PNA	PRANA
Parnassius mnemosyne	64	379	0.64	0.41	0.61	0.59	0.54	0.23	0.55	0.31	0.06	PNA	PRANA
Phengaris alcon	1448	5155	0.95	0.49	0.52	0.53	0.56	0.22	0.61	0.2	0.2	PNA	PRANA
Phengaris arion	522	8685	0.94	0.34	0.22	0.94	0.88	0.34	0.45	0.46	0.09	PNA	PRANA
Phengaris teleius	147	999	1.73	0.44	0.42	0.72	1.04	0.01	1.62	0.33	0	PNA	PRANA
Pieris brassicae	2779	12698	1.61	1.48	1.33	1.97	2.18	1.91	1.76	2.34	3.69		
Pieris napi	1134	8128	0.71	0.3	0.32	0.37	0.4	0.15	0.46	0.17	0.14		
Pieris rapae	2059	8712	1.1	1.02	1.05	0.95	0.8	0.92	0.94	0.89	0.73		

Espece	Nb. obs	Nb. maille	rcp26 H1	rcp26 H2	rcp26 H3	rcp45 H1	rcp45 H2	rcp45 H3	rcp85 H1	rcp85 H2	rcp85 H3	PNA	PRANA
Plebejus argus	178	12522	1.46	1.64	1.35	1.93	2.37	2.64	1.78	2.51	4.54		
Plebejus argyrognomon	49	4213	0.29	0	0	0	0	0	0.13	0	0		PRANA
Polyommatus dorylas	32	1564	1.1	1.33	1.16	1.4	1.07	0.73	0.99	0.8	0.85		PRANA
Polyommatus icarus	4630	11695	0.87	0.66	0.53	0.73	0.73	0.97	0.7	0.85	1.13		
Pseudophilotes baton	26	4149	0.49	0.61	0.8	0.52	0.47	0.42	0.56	0.41	0.06		PRANA
Pyrgus armoricanus	63	11180	1.64	0.43	0.37	1.54	1.75	0.25	1.27	0.51	1.15		
Pyrgus malvae	70	9258	1.29	4.76	5.24	1	0.38	3.05	0.95	2.67	0.25		
Pyrgus malvoides	126	8100	0.85	0.34	0.3	0.36	0.42	0.22	0.42	0.26	0.16		
Pyronia tithonus	5021	12115	2.59	3.64	3.13	3.64	4.17	5.91	2.92	5.52	7.02		
Quercusia quercus	130	7836	0.47	0.01	0.09	0.06	0.01	0	0.29	0	0		
Satyrium ilicis	511	10588	0.48	0.14	0.13	0.48	0.43	0.16	0.28	0.11	0.02		
Satyrium pruni	46	4522	1	0.17	0.13	0.51	0.34	0.08	0.54	0.08	0.08		
Satyrium spini	39	4971	1.69	1.09	0.72	2.81	2.11	0.58	1.02	0.85	0.08		
Speyeria aglaja	186	9555	1.51	2.93	3.45	1.97	1.51	1.15	1	1.14	0.14		
Spialia sertorius	86	9345	0.49	0.25	0.23	0.22	0.21	0.22	0.37	0.19	0.07		
Thymelicus acteon	423	13143	0.43	0.35	0.19	0.31	0.5	2.49	0.2	2.18	5.78		
Thymelicus lineola	903	6459	0.61	0.12	0.15	0.34	0.25	0.02	0.46	0.03	0.01		
Thymelicus sylvestris	710	8416	0.81	0.48	0.48	1.05	1.09	0.44	1.06	0.79	0.75		
Vanessa atalanta	3277	12466	1.31	1.54	1.26	1.72	1.99	2.99	1.52	2.82	4.79		
Vanessa cardui	1282	8896	3.13	3.85	3.58	4.22	4.87	6.63	3.18	6.4	7.36		
Zygaena fausta	62	3595	0.47	0.09	0.08	0.26	0.24	0.22	0.29	0.21	0.39		
Zygaena filipendulae	92	13405	2.96	4.4	4.24	3.82	4.4	6.05	3.07	5.76	6.42		
Zygaena loti	39	12402	0.68	0.41	0.45	0.48	0.41	0.28	0.52	0.31	0.25		
Zygaena transalpina	40	6430	0.67	0.48	0.69	1.08	0.69	0.21	0.62	0.34	0.08		
Zygaena trifolii	186	10458	1.24	0.68	0.67	0.49	0.42	0.09	0.55	0.09	0.03		

Annexe 6. Analyses des données des stations météorologiques

1- Méthodes

- **Signature climatique des sites d'étude des lagunes dans les Landes de Gascogne et comparaison des années de suivis**

Comparaison des sites

Pour comparer tous les sites, les données sur une période commune ont été utilisées (données du site non complétées par d'autres stations) (Fig. 279). Dans une première partie, toutes les stations ont été utilisées sauf celles du site Arjuzanx (trop peu de données) menant à une période commune du 7 mai au 7 Juin 2020. Dans un second temps, les premières analyses étant basées sur une période très restreinte, la suppression de quelques sites afin d'obtenir une période commune la plus importante possible a été faite (lagune d'Argues, lagune de Layat, marais du Parias). La période couverte va de septembre 2018 à septembre 2019 puis de mai 2020 à juin 2020.

Une analyse par cluster (Hclust méthode distance euclidienne) a été effectuée regroupant les sites par similarité de température, d'humidité relative ou de point de rosée. Une seconde analyse par la méthode Kmeans a aussi été effectuée afin de confirmer les regroupements des sites. Avant chaque analyse le nombre optimal de cluster a été calculé avec la méthode « gap statistics ». Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R (R CORE TEAM, 2020b) à l'aide du package FactoMiner et FactoExtra (LÊ *et al.*, 2008).

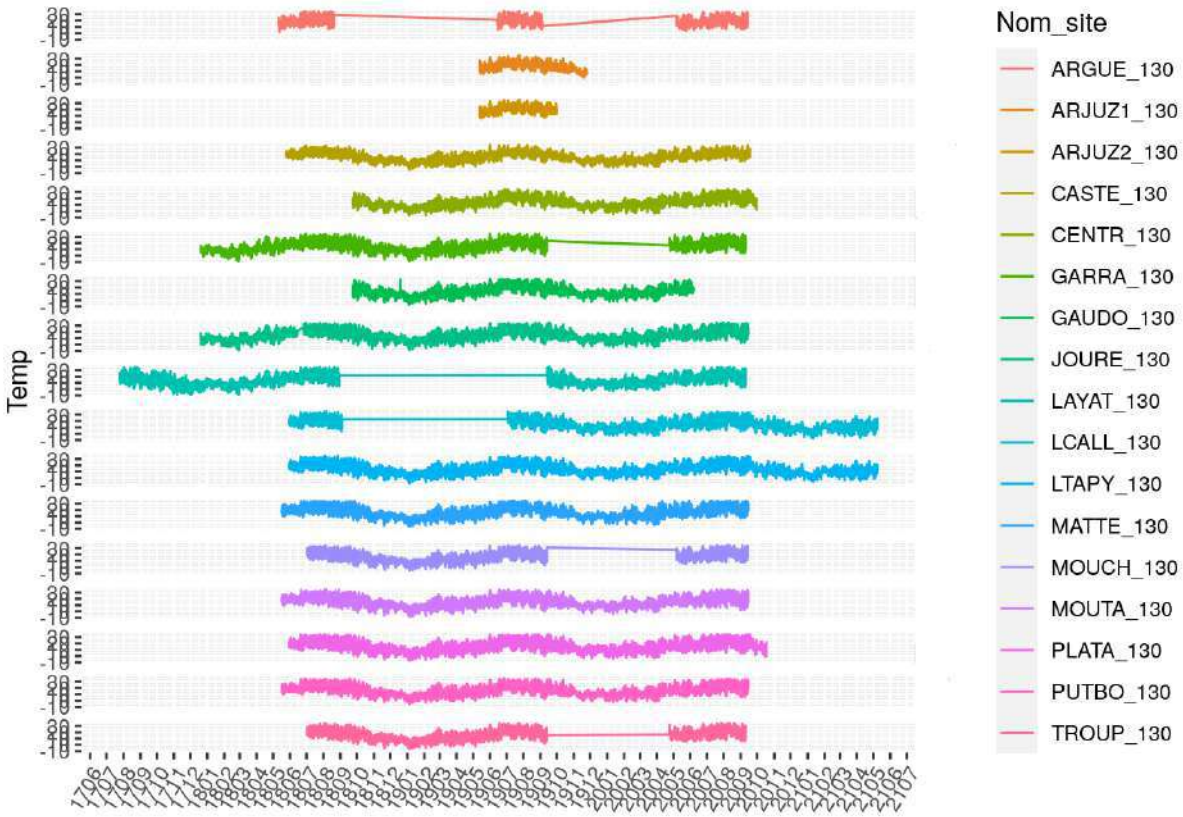


Fig. 279. Données de températures horaires pour les sites de suivis odonates

Comparaison des années

Pour comparer les années, les données de toutes les stations ont été fusionnées pour couvrir la plus longue période possible. Ainsi, une moyenne de température et d'humidité relative par heure pour la période d'automne 2017 à l'hiver 2021 a pu être calculée. Les indices ont ensuite été calculés par jour : moyenne de la température, température minimale, température maximale déviation-standard afin d'avoir un indice des écarts journalier de température ainsi que l'humidité relative moyenne, minimale, maximale et la déviation-standard. Des moyennes ont ensuite été calculées par saison pour chaque indice et comparées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, puis par un test post-hoc de Dunn dans le cas d'une différence significative constatée.

2- Résultats

- **Signature climatique des sites de suivi et comparaison des années**

Comparaison des sites

Pour le période du 7 mai au 7 Juin 2020, l'analyse du nombre optimal de clusters nous montre que la création de deux groupes distincts est le plus optimal. Les deux méthodes utilisées montrent le même regroupement des stations entre-elles (Fig. 280, Fig. 281). Lorsque que l'on représente le regroupement des sites en deux dimensions, on peut remarquer que les stations LAYAT et CASTE semblent un peu en dehors des regroupements (Fig. 281). Cela sera à affiner avec de nouvelles données. Une représentation en deux dimensions montre que le site LAYAT est le plus différent de tous les autres. Les mêmes groupements de sites sont observés pour l'analyse de l'humidité relative.

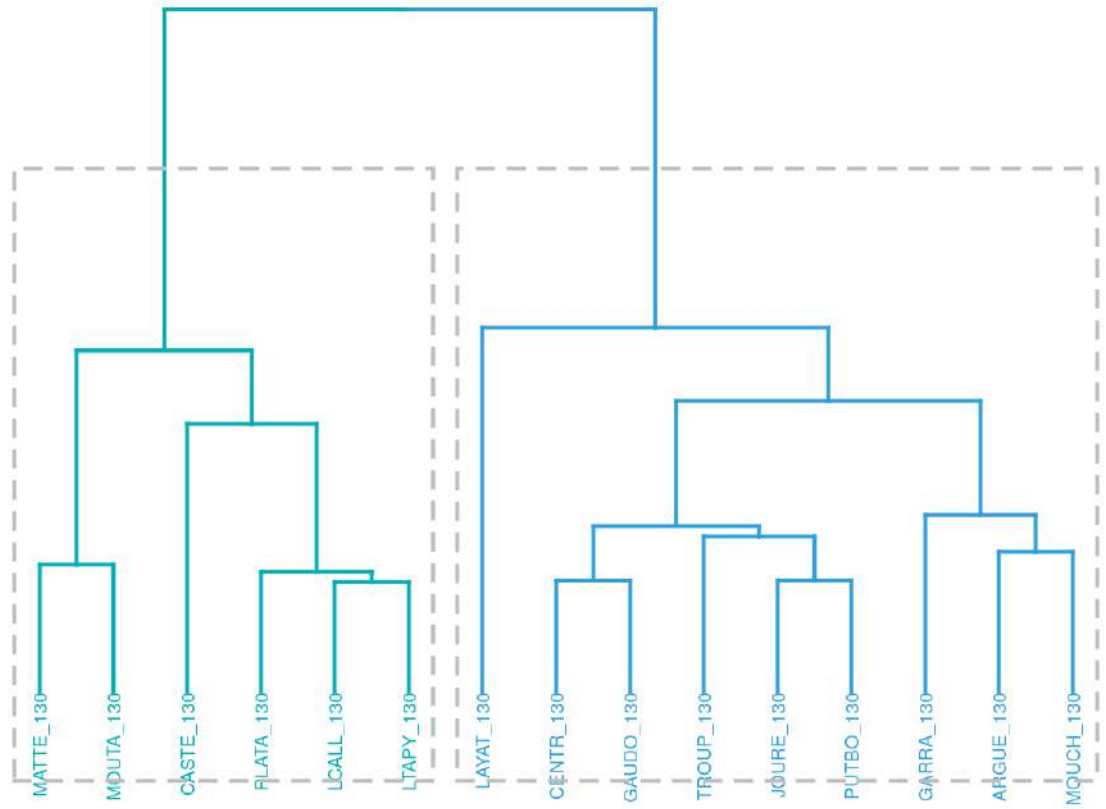


Fig. 280. Arbre montrant la distinction entre deux groupes pour la variable température (méthode cluster).

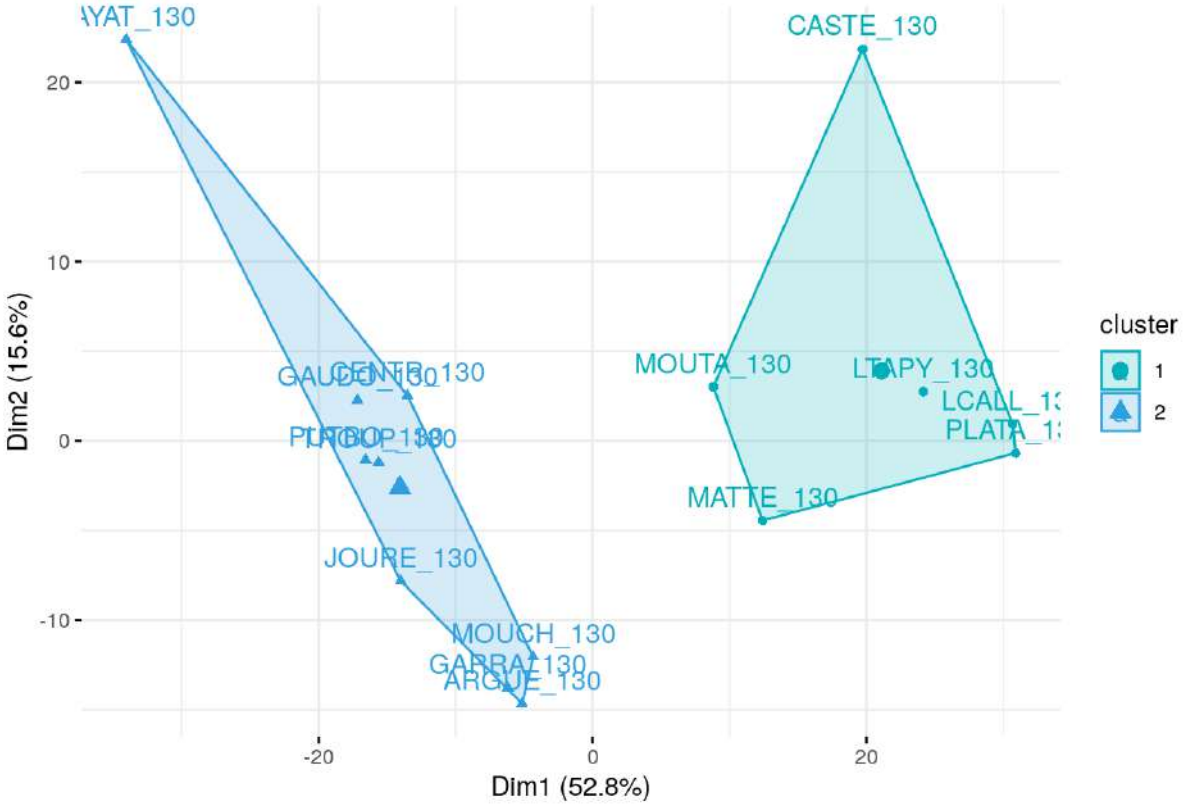


Fig. 281. Localisation des sites en deux dimensions d'après la méthode K-means montrant la distinction entre deux groupes pour la variable température.

Cependant, la comparaison des sites basée sur le point de rosée montre des regroupements un peu différents à l'intérieur des deux groupes principaux (Fig. 282).

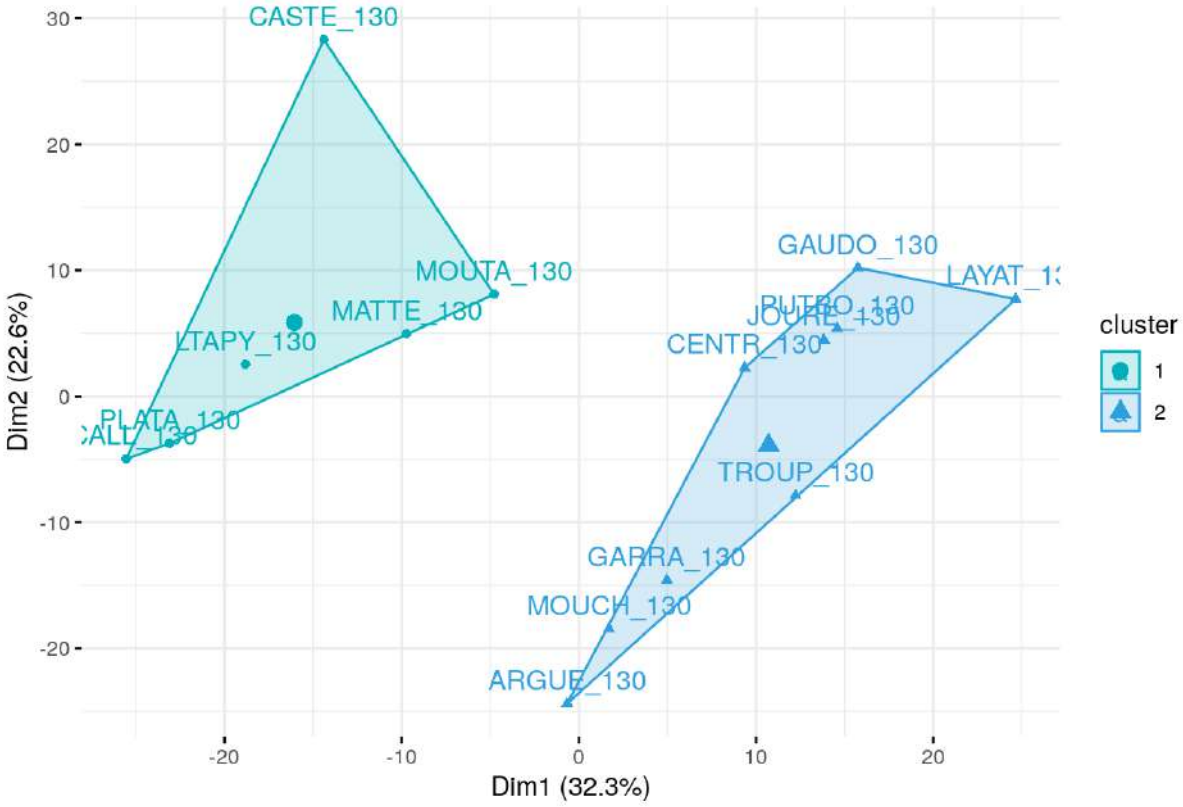


Fig. 282. Localisation des sites en deux dimensions d'après la méthode K-means montrant la distinction entre deux groupes pour la variable point de rosée.

Spatialement, une distinction sud-nord pourrait expliquer les deux regroupements des sites, mais la frontière entre les deux groupes n'est pas claire (Fig. 283).

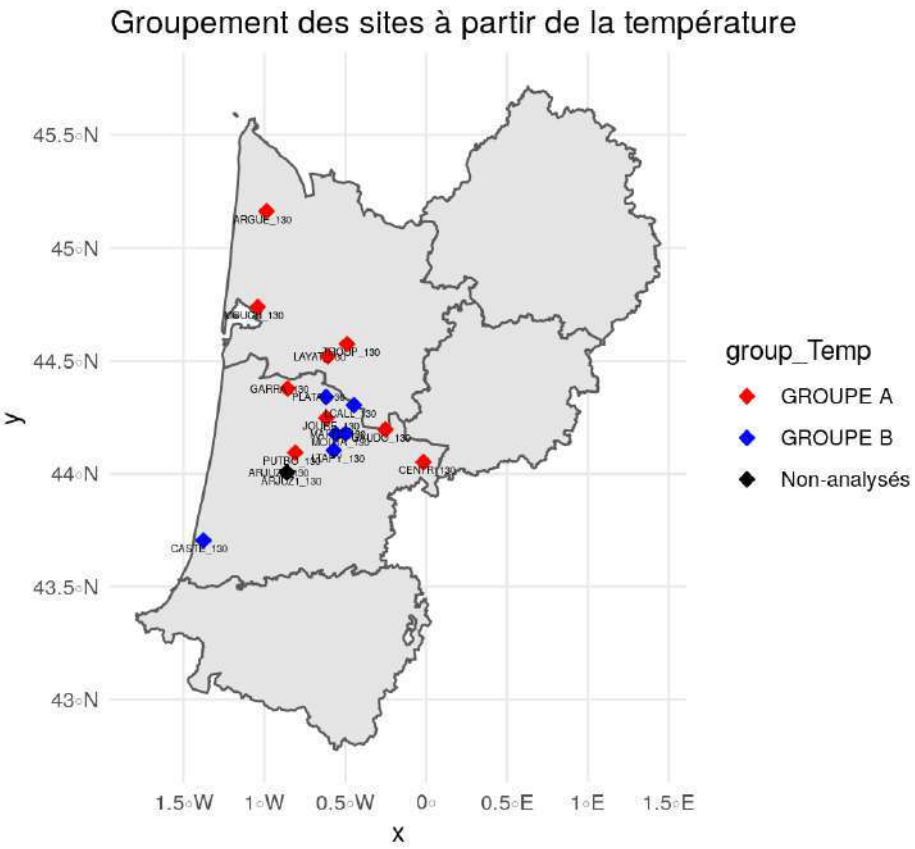


Fig. 283. Regroupement spatiale des sites après évaluation des différences de température et d'humidité relatives pour le mois de mai et juin 2020.

La suppression des sites lagune d'Argues, lagune de Layat, marais du Parias a permis d'évaluer les ressemblances climatiques pour les différences sur une période plus longue et sur plusieurs saisons. L'analyse du nombre optimal de cluster pour ces données nous montre qu'un seul groupe est le plus optimal pour nos données. Ceci montre que les variations entre les sites ne sont pas suffisamment importantes pour permettre une classification cohérente en différents groupes. Malgré tout l'analyse a été réalisée pour 4 groupes afin regarder la composition des sous-groupes. Le site lagune de Castet-Bieilh (CASTE) semble être celui qui expérimente des températures et taux d'humidité les plus différents par rapport aux autres sites. Pour le point de rosée, les regroupements sont différents mais le site de Castet-Bieilh semble être toujours spécifique climatiquement. Comme le nombre optimal de groupe calculé est de 1, on peut assimiler tous les sites à une même signature climatique pour une année complète.

Comparaison des années

N'ayant pas pu faire de regroupement parmi les sites étudiés, ils peuvent être considérés comme climatiquement similaires. Ainsi afin d'étudier les différences climatiques entre les années des suivis, les données de tous les sites ont été agrégées, pour calculer une moyenne de température, d'humidité relative par heure pour la période d'automne 2017 à l'hiver 2021.

Pour la température hivernale, les températures moyennes, minimales et la déviations-standard sont significativement différentes entre les années ($p<0.0001$). L'hiver 2020 est significativement plus chaud que l'hiver 2018 ($p<0.05$). En revanche, il n'y pas de différences entre les autres années (Fig. 284).

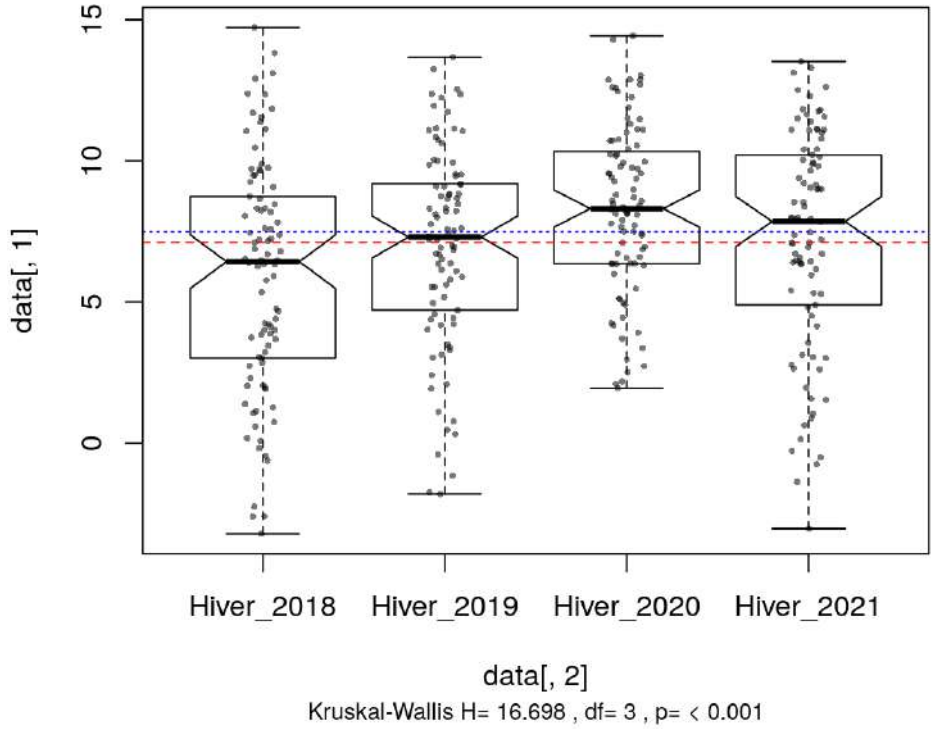


Fig. 284. Test de Kruskal-Wallis pour la température moyenne hivernale

En revanche pour les températures minimales, l'hiver 2020 est significativement plus chaud que les années 2018, 2019 et 2021 (Fig. 285).

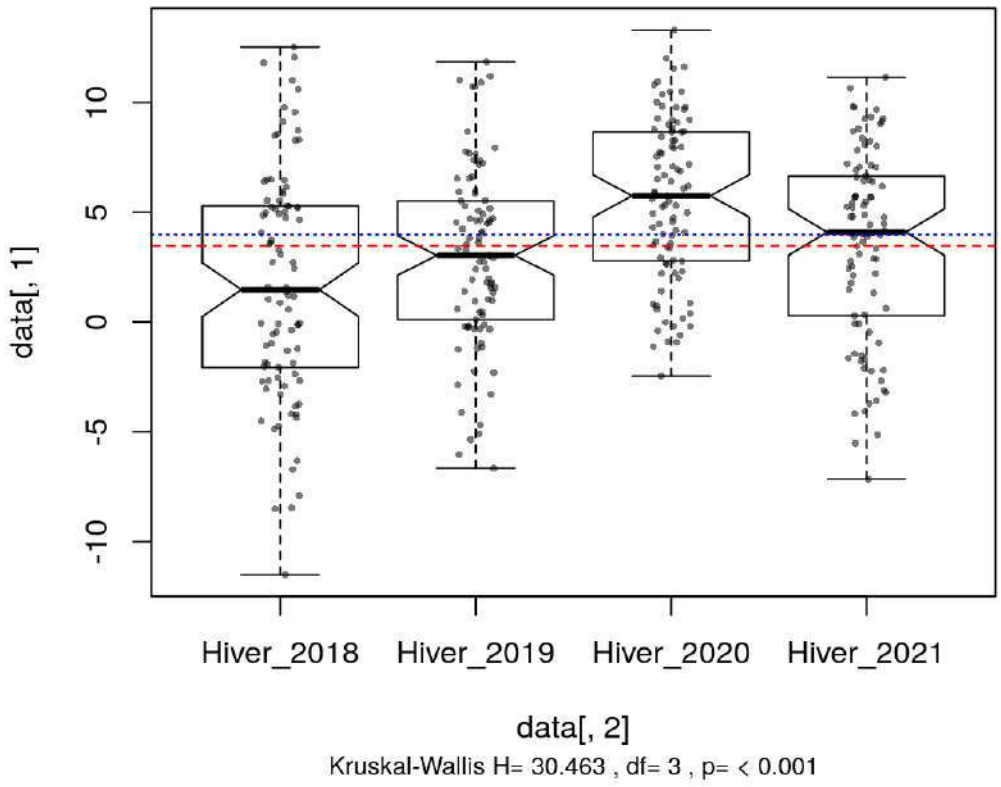


Fig. 285. Test de Kruskal-Wallis pour la température minimale hivernale

Concernant la déviation-standard des températures journalières hivernales, l'hiver 2020 montre une déviation standard plus faible que les hivers 2018, 2019 et 2021. L'année 2019 semblent avoir été marquée par des écarts de températures journaliers plus importants que les autres années (Fig. 286).

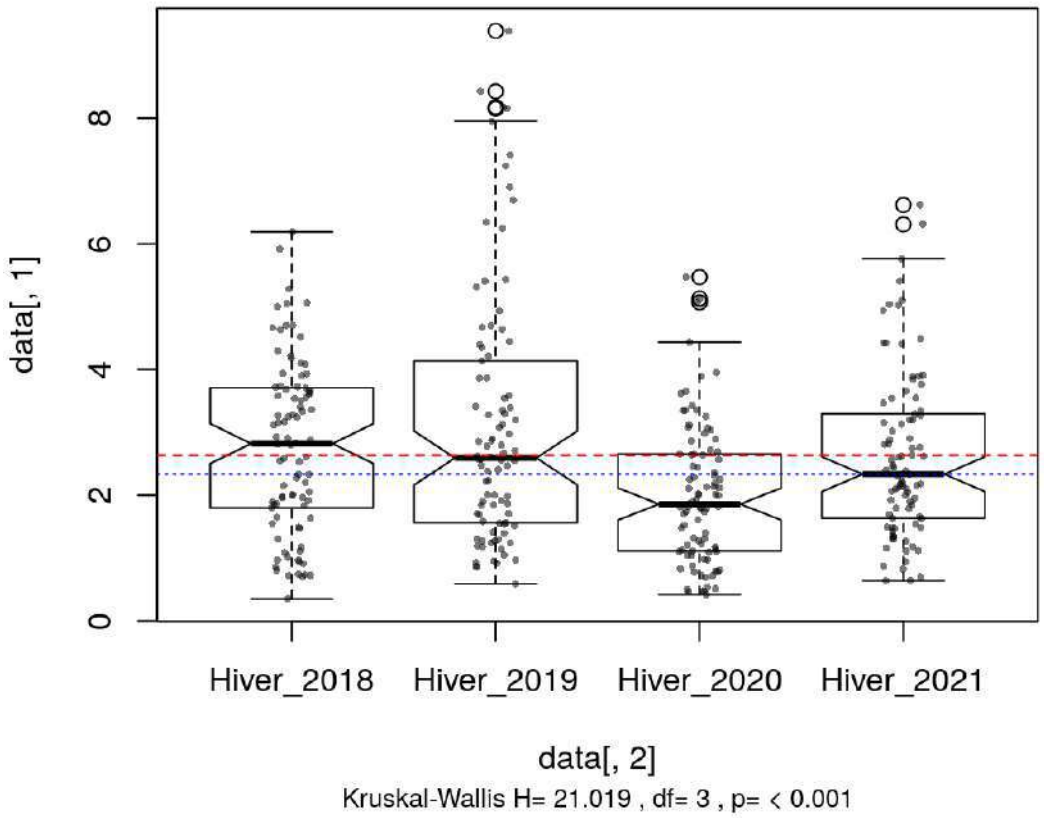


Fig. 286. Test de Kruskal-Wallis pour les écarts journaliers de températures hivernales

L'humidité relative moyenne et maximale sont aussi significativement différentes entre les hivers. En particulier, l'hiver 2020 est en moyenne significativement plus sec que l'hiver 2018 (Fig. 287). Concernant, l'humidité relative maximale les différences sont plus marquées : l'hiver 2018 est significativement plus humide que l'hiver 2020 et 2021. De même l'hiver 2021 est significativement plus humide que l'hiver 2020.

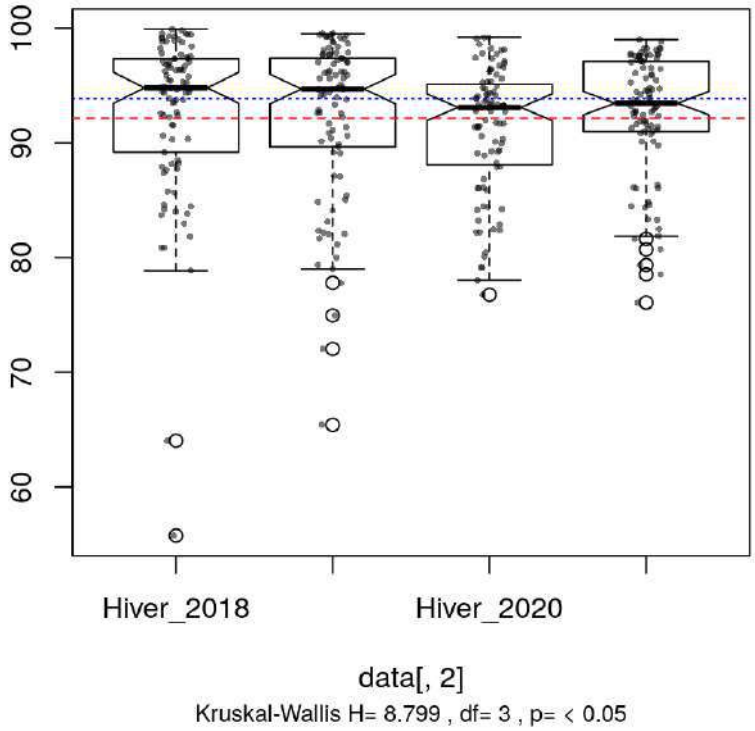


Fig. 287. Test de Kruskal-Wallis pour humidité relative moyenne en hiver.

Pour conclure, en hiver l'année 2020 est une année particulière avec des températures en moyenne plus chaude, en particulier les températures minimales mesurées tandis que les températures maximales sont constantes entre les années. L'hiver 2020 a aussi été particulièrement sec par rapport aux années 2018 et 2021.

Au printemps, les températures moyennes, minimales et les écarts de températures journaliers sont significativement différents entre les années étudiées. Le printemps 2020 a été significativement plus chaud que l'été 2019. En revanche, il n'a pas été plus chaud que l'année 2018 et le printemps 2019 n'a pas été significativement plus froid que l'année 2018. Les températures minimales sont toutes significativement différentes entre les années avec le printemps 2020 le plus chaud et le printemps 2019 le plus frais. On observe des écarts journaliers de températures plus importants pour l'année 2019 comparée au printemps 2018 et 2020. Concernant l'humidité relative, la moyenne, l'humidité maximale et minimale ainsi que les écarts journaliers sont significativement différents entre les années. En moyenne, le printemps 2019 a été significativement plus sec que les printemps 2018 et 2020. Les printemps 2019 et 2020 ont été plus secs que le printemps 2018 concernant les valeurs maximales d'humidité. En revanche, les mesures minimales d'humidité relative montrent que l'année 2020 est significativement plus humide que l'année 2019. En conséquence, les écarts journaliers d'humidité relative en 2020 sont significativement différents des deux autres années, avec des écarts plus petits observés. Pour conclure, le printemps 2020 a été la plus chaud avec des températures minimales plus hautes. C'est aussi un printemps particulier avec une humidité relative minimale plus importante et des écarts journaliers d'humidité plus faibles. Le printemps 2019 est marqué par des températures minimales plus fraîches associées à un climat plus sec que les autres années.

En été, les températures moyennes et minimales ne sont pas différentes entre les années étudiées, mais les températures maximales ainsi que les écarts de température journaliers sont significativement différents entre les années. Les températures maximales sont significativement différentes entre l'été 2020 et les années 2018, 2019 avec des températures maximales plus basses en

2020. Les écarts journaliers de température sont aussi plus faibles pour l'été 2020 que pour 2018 et 2019. L'humidité relative moyenne en été n'est pas différente entre les années. En revanche les valeurs maximales, minimales et les écarts journaliers sont différents entre les années. L'humidité relative maximale en 2018 a été significativement plus élevée que les étés 2019 et 2020. Concernant les valeurs minimales observées, l'été 2020 est plus humide que l'été 2019, mais pas de différences significatives sont observées entre les autres années. Concernant les écarts journaliers d'humidité relative, l'été 2020 a des écarts plus faibles que les étés 2018 et 2019. Pour conclure, en moyenne les étés ne sont pas différents entre les années pour la température et l'humidité relative. En revanche, les valeurs extrêmes ainsi que les écarts journaliers sont différents entres les années. Les températures maximales de l'année 2020 ont été plus basses que les autres années avec en conséquence des écarts journaliers observés plus faibles. L'été 2020 a aussi des écarts d'humidité relative plus faibles que les autres années avec des minimales plus humides. L'année 2018 présente les valeurs maximales humidité les plus élevées.

En automne, la température moyenne et minimale ainsi que l'écart journalier sont significativement différents suivant les années. L'automne 2019 a été en moyenne plus chaud que l'automne 2017. Il n'y a pas différences entre les autres années. En revanche, de nombreuses différences significatives sont observées pour les températures minimales mesurées. Les automnes 2018 et 2020 sont similaires, mais des écarts sont observés entre toutes les autres années. L'automne 2019 est celui avec les températures minimales les plus élevées et l'écart journalier le plus faible et l'automne 2017 celui avec les températures minimales les plus basses et les écarts de température journalier les plus grands. Concernant l'humidité relative, en moyenne aucune différence significative n'est observée. Cependant, des différences entre les années sont observées pour l'humidité relative maximale, minimale et pour l'écart journalier. L'automne 2017 a des valeurs d'humidité relative maximales plus élevées que les autres années (2018–2019–2020) mais aussi des valeurs minimales plus basses (significativement différentes avec l'année 2019) résultant en des écarts journaliers plus grands (significativement différentes avec les années 2019 et 2020). Les valeurs d'humidité relatives minimale de l'automne 2019 sont plus élevées que pour les autres années ainsi que les écarts journaliers les plus bas. Pour conclure, en automne 2017 des écarts journaliers de température et d'humidité relative plus grands ont été observées par rapport aux autres années. Ces écarts sont en partie dus à des valeurs minimales de température et d'humidité plus basses, donc plus frais et secs pour certaines périodes de la journée. L'automne 2019 montre lui un climat plus chaud et humide avec des écarts plus faibles de température et d'humidité.

Ainsi, pour la durée du suivi allant de l'automne 2017 à l'hiver 2021, on peut remarquer des différences significatives de température et d'humidité (Tab. LXXXIII).

- L'année 2018 peut être caractérisée de manière générale comme plus fraîche et humide pour les saisons d'hiver, printemps et été. En revanche, l'automne a été plutôt sec comparé aux autres années.
- L'année 2019 peut être caractérisée par des températures fraîches mais une faible humidité au printemps avec une médiane plus basse que pour la saison d'été, elle même plus sèche que les autres étés suivis. L'automne lui a été plus chaud par rapport aux autres années.
- L'année 2020 est caractérisée par des températures plus chaudes en hiver et au printemps, ainsi que par un hiver sec. La période d'été est, elle caractérisée par des températures plus basses que les autres années. L'automne est similaire à celui observé en 2018, frais et sec par rapport aux autres années suivies.

Tab. LXXXIII. Tableau récapitulatif des comparaisons entre années : les valeurs indiquées sont les médianes, les cases en gris indiquent des mesures non-significativement différentes des autres années, les colorées indiquent les groupes

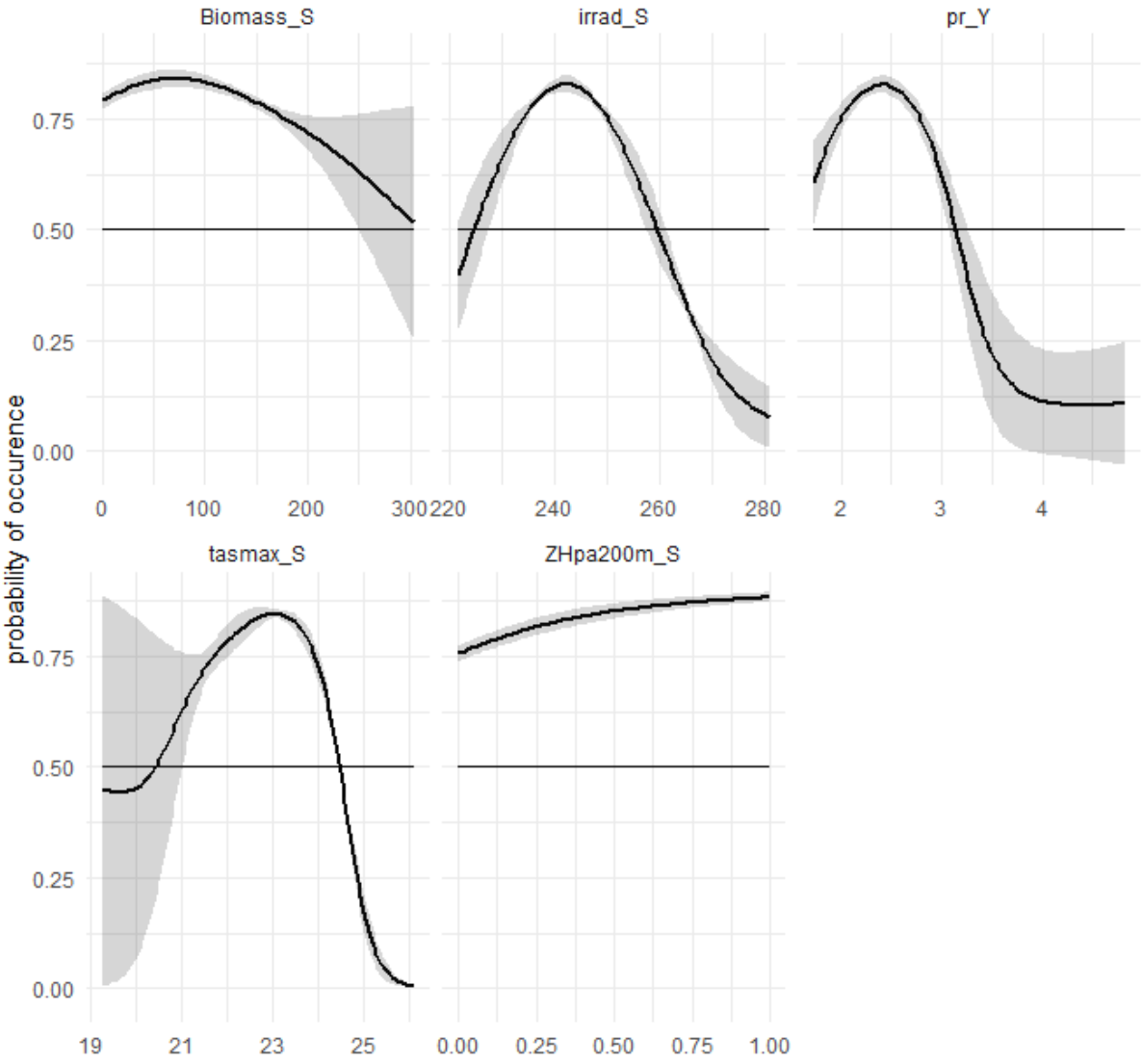
d'années significativement différents avec en rouge les années plus chaudes ou plus sèches et en bleu les années plus fraîches ou humides. Les cases en orange indiquent une hiérarchie intermédiaire. En violet sont indiqués les écarts journaliers avec pour les écarts les plus grand les couleurs les plus foncées.

		2017	2018	2019	2020	2021
Hiver	Temp Moy	.	6,43 °C	7,3°C	8,31°C	7,85°C
	Temp max	.	10,7°C	11,8°C	11,7°C	11,4°C
	Temp min	.	1,48°C	3,03°C	5,75°C	4,09°C
	Temp sd	.	2,82	2,59	1,86	2,34
	HR moy	.	94,80 %	94,70 %	93,10 %	93,50 %
	HR max	.	99,60 %	99,30 %	97,70 %	99,10 %
	HR min	.	80,80 %	83,40 %	84,70 %	78,30 %
	HR sd	.	5,79 %	4,92 %	4,09 %	6,14 %
Printemps	Temp Moy	.	12,2°C	11,7°C	14,1°C	.
	Temp max	.	17,8°C	18,5°C	18,6°C	.
	Temp min	.	7,78°C	6°C	9,85°C	.
	Temp sd	.	3,46	4,26	3,3	.
	HR moy	.	81,80 %	77,40 %	80,20 %	.
	HR max	.	97,40 %	96,00 %	94,30 %	.
	HR min	.	55,80 %	50,50 %	60,30 %	.
	HR sd	.	14,00 %	15,80 %	10,90 %	.
Ete	Temp Moy	.	20,7°C	20,7°C	19,9°C	.
	Temp max	.	28,3	28,5	25,3	.
	Temp min	.	14,5°C	14,7°C	14°C	.
	Temp sd	.	5,09°C	5°C	3,79°C	.
	HR moy	.	79,70 %	77,1	79,1	.
	HR max	.	97,40 %	96,00 %	95,60 %	.
	HR min	.	54,30 %	53,60 %	58,40 %	.
	HR sd	.	16,10 %	16,80 %	13,00 %	.
Automne	Temp Moy	12,2°C	12,6°C	14,3°C	12,3°C	.
	Temp max	21,2°C	20,4°C	18,7°C	19,1°C	.
	Temp min	2,5°C	7,74°C	9,67°C	8,3°C	.
	Temp sd	6,01°C	4,39°C	2,27°C	4,38°C	.
	HR moy	86,90 %	87,30 %	90,70 %	89,20 %	.
	HR max	99,50 %	98,20 %	97,90 %	98,70 %	.
	HR min	56,70 %	62,80 %	77,50 %	64,20 %	.
	HR sd	15,00 %	11,90 %	6,17 %	11,78 %	.

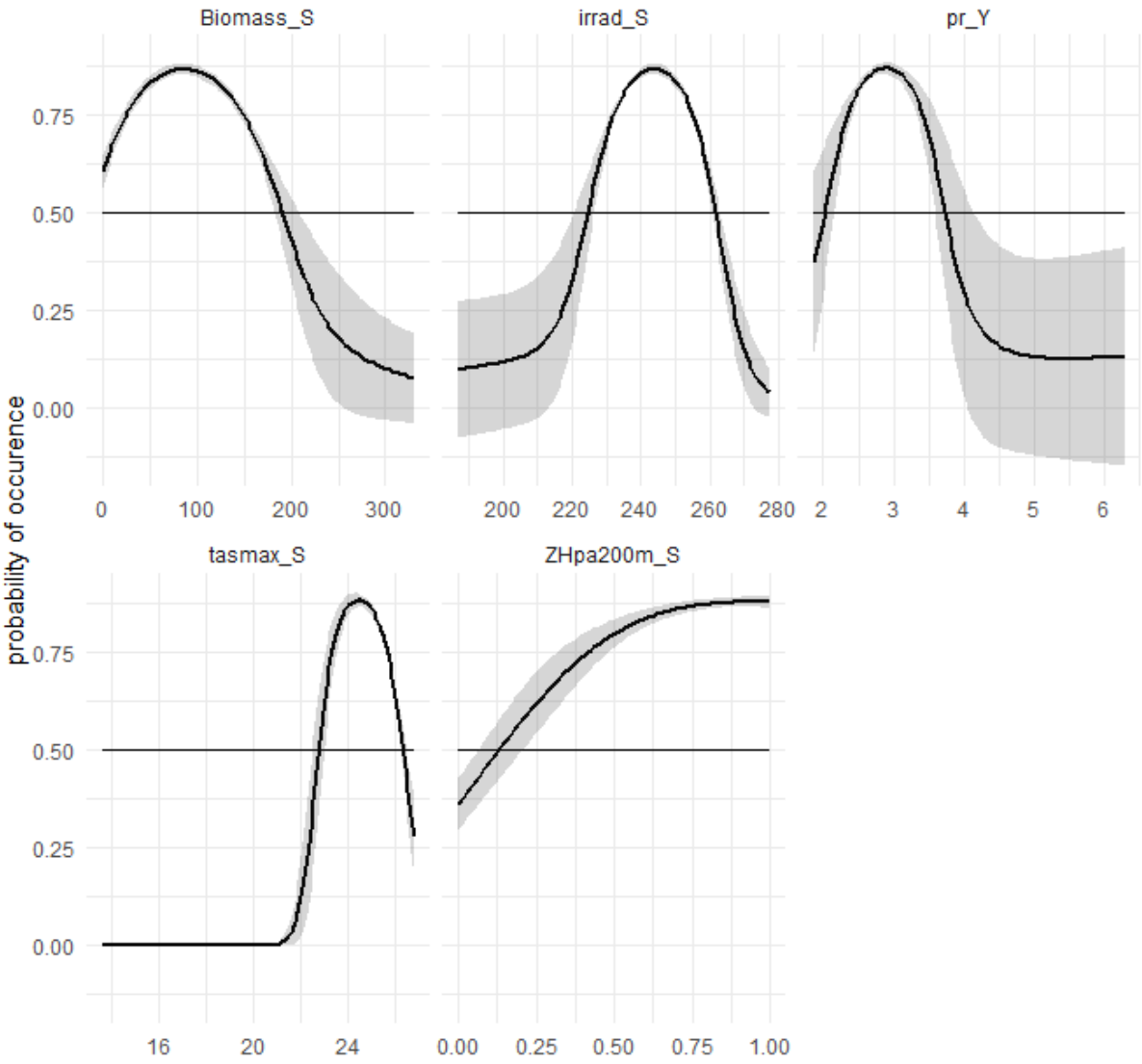
La comparaison climatique des sites suivis dans cette étude a montré des résultats contrastés. Une première comparaison comprenant la majorité des sites suivis (Sauf deux stations à Arjuzanx) pour le mois de mai 2020 montre une séparation des sites en deux groupes distincts. En revanche, cette répartition en deux groupes ne semble pas pouvoir s'expliquer par la localisation des différents sites. L'utilisation de données plus complètes (de septembre 2018 à septembre 2019) montre que sur une année les sites sont climatiquement très proches. Ce résultat n'est pas étonnant, car les sites sont répartis dans une zone d'étude restreinte, ainsi les variations de température et d'humidité entre les sites ne sont pas significativement différentes contrairement à d'autre études qui ont mis en avant les effets géo-climatiques sur la diversité des espèces mais ceci à une échelle plus large (Europe) ; (Feld *et al.*, 2016). On peut cependant remarquer que certains sites semblent se différencier (lagune de Castet, lagune de Layat) en termes de température et d'humidité. L'ajout de données supplémentaires avec la continuité des suivis pourrait permettre de mettre à jour la spécificité climatique de certains sites.

Si les différentes lagunes sont climatiquement proches, en revanche des différences importantes sont observées entre les années de suivis à la fois en température et en humidité. L'année 2018 a été la plus fraîche et humide pour les saisons d'hiver, printemps et été. En revanche, l'automne a été plutôt sec comparé aux autres années. L'année 2019 a expérimenté un printemps très sec et un automne plus chaud que les autres années de suivis tandis que l'année 2020 a expérimenté des températures plus chaudes en hiver et au printemps, ainsi qu'un hiver sec. On remarque aussi avec ces résultats que ce sont en particulier les températures minimales qui varient pour les saisons d'hiver, printemps et automne (impactant les températures moyennes) tandis que ce sont les températures maximales qui varient entre les années en période d'été. Les écarts de températures moyennes observés peuvent être important avec en hiver des valeurs allant de 6.43°C (2018) à 8.31°C (2020) ou au printemps 11.7°C (2019) et 14.8°C (2020), en revanche contrairement à ce qu'on aurait pu attendre, les valeurs de températures moyennes en été sont stables autour 20°C mais avec des températures maximales extrêmes à 28°C pour les années 2018 et 2019. Concernant l'humidité relative de larges écarts sont particulièrement observés en automne de 56,7% en 2017 à 77,5% en 2019, indiquant que l'humidité pourrait être un facteur important à prendre en compte pour cette période. Ces résultats rejoignent des observations de la température du sol faites par (Fernández-Pascual & Correia-Álvarez, 2021) où les températures minimales hivernales étaient plus chaudes qu'en milieu sec tandis que les températures maximales en été était au contraire plus fraiches en milieu humide qu'en milieu sec. Il semble donc que les températures minimales en hiver, printemps, et automne ainsi que les températures maximales en été revêtent une importance particulière dans la caractérisation du méso-climat des sites.

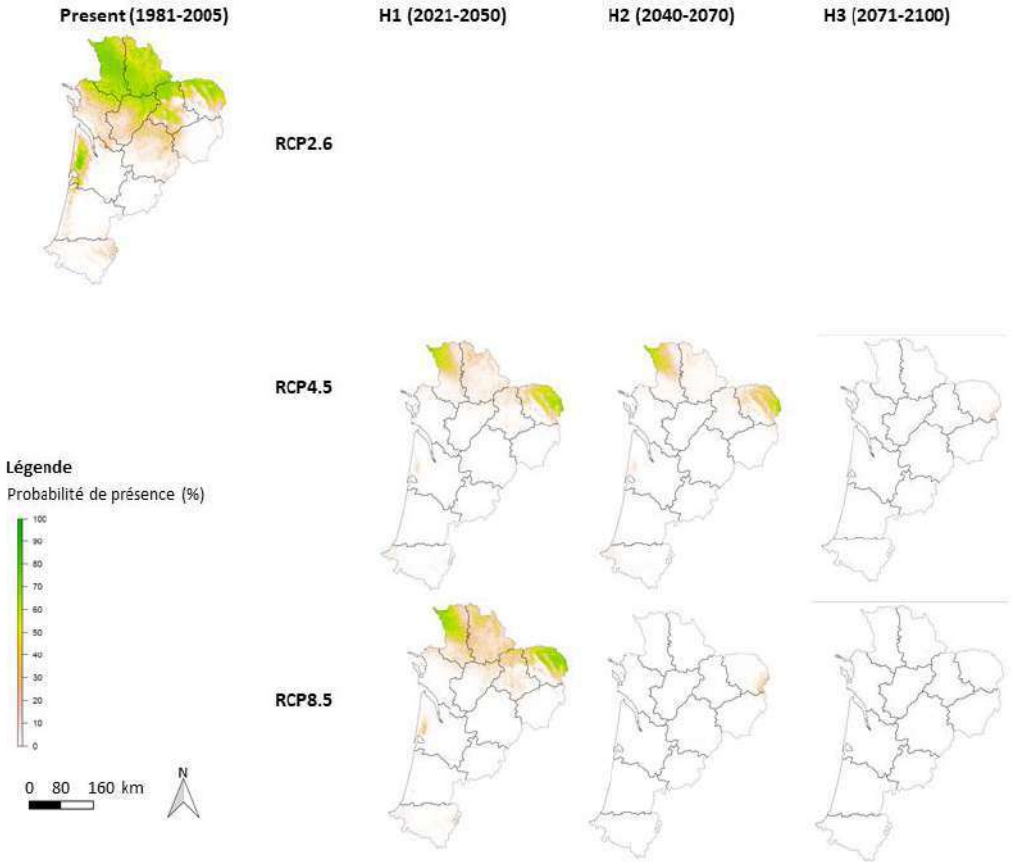
Annexe 7. Courbes de réponse (moyenne et écart type) pour la Rainette verte



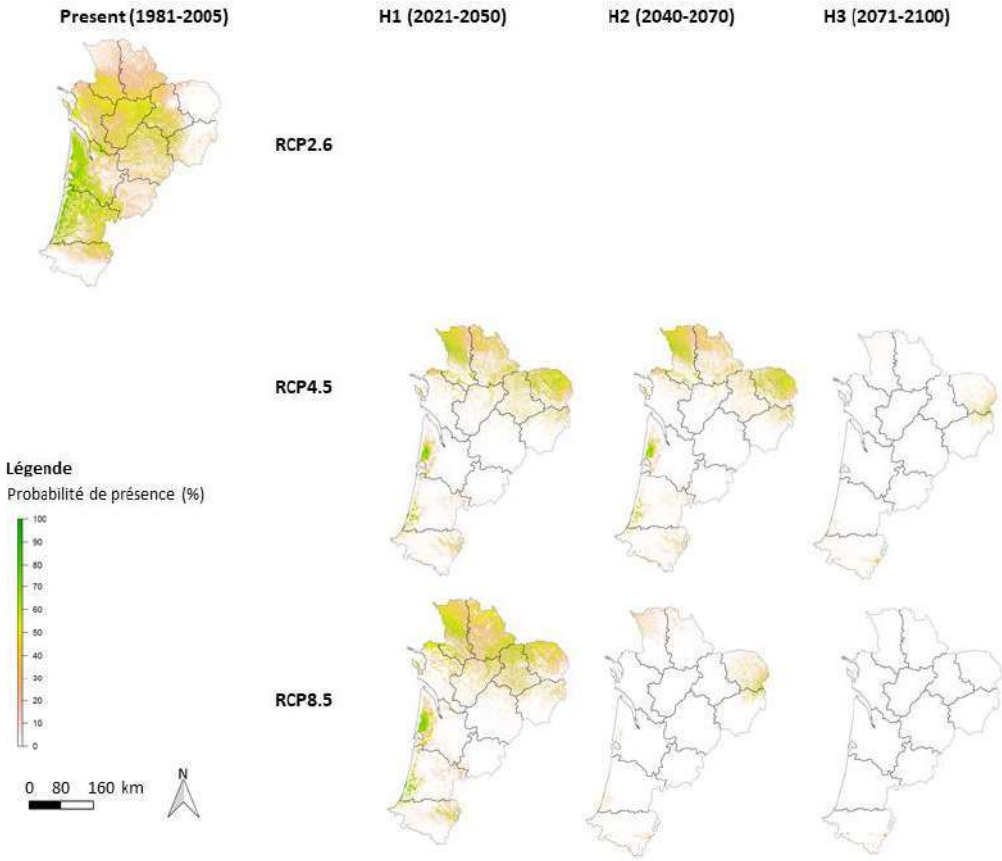
Annexe 8. Courbes de réponse (moyenne et écart type) pour la Rainette ibérique



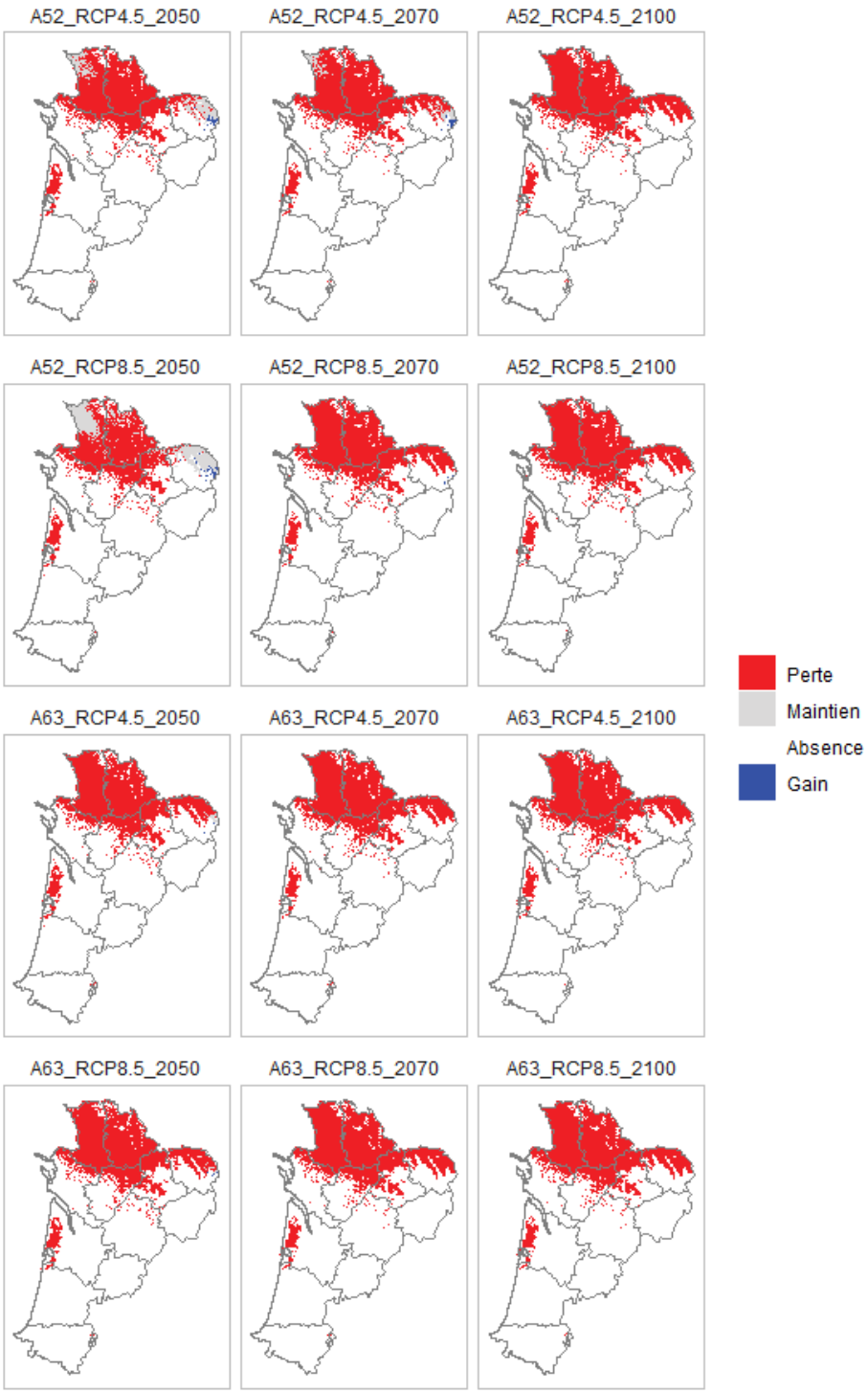
Annexe 9. Probabilités moyennes pondérées pour la Rainette verte pour les différentes périodes et scénarios retenus



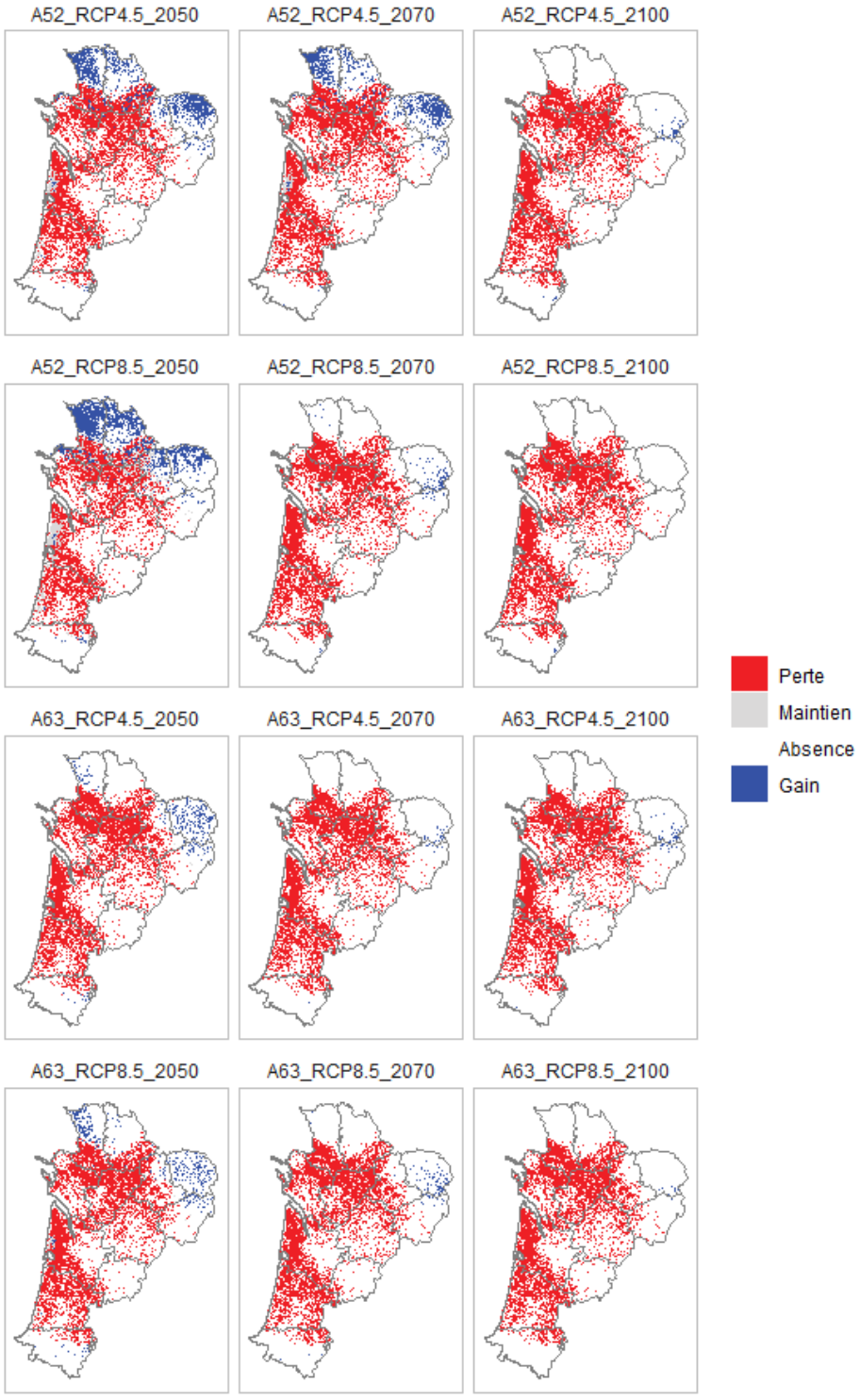
Annexe 10. Probabilités moyennes pondérées pour la Rainette ibérique pour les différentes périodes et scénarios retenus



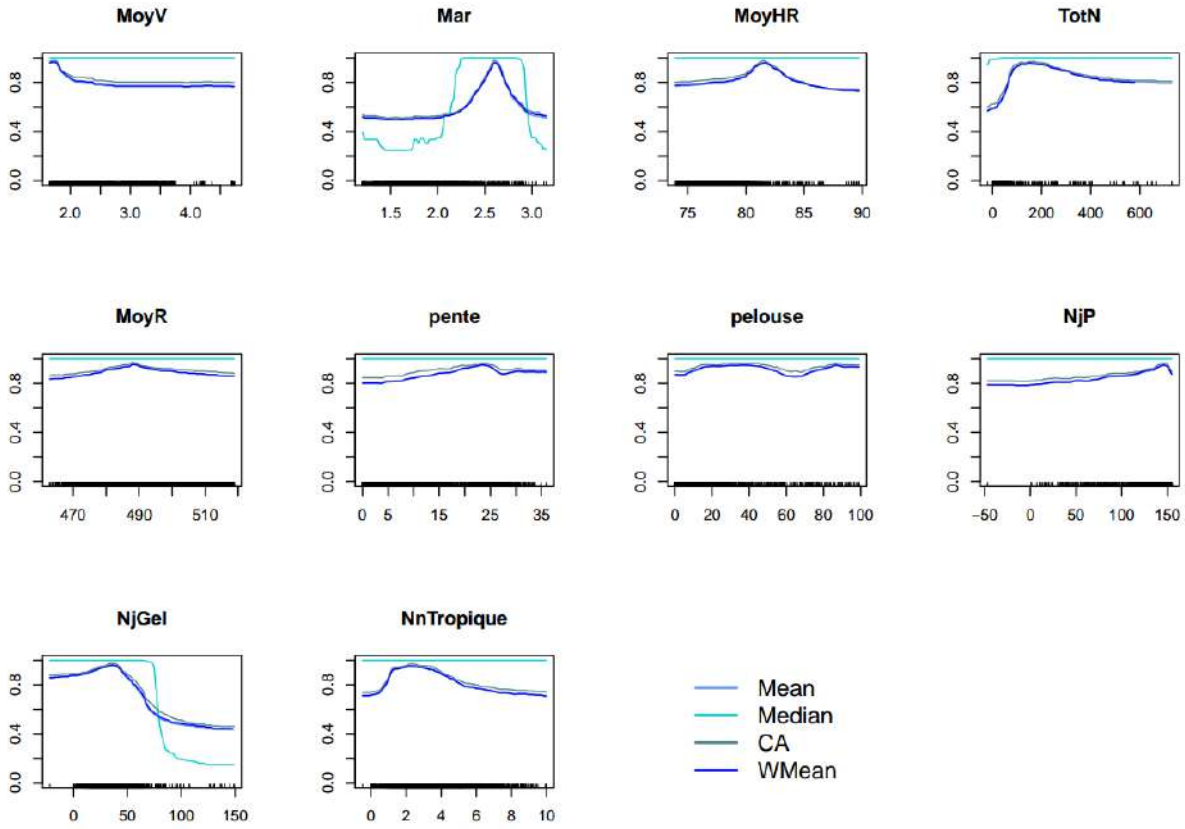
Annexe 11. Bilan des changements de répartition pour les différents scénarios (RCP 4.5 et 8.5), horizons (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) et simulations (Aladin 52 et 63 FR) pour la Rainette verte



Annexe 12. Bilan des changements de répartition pour les différents scénarios (RCP 4.5 et 8.5), horizons (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) et simulations (Aladin 52 et 63 FR) pour la Rainette ibérique

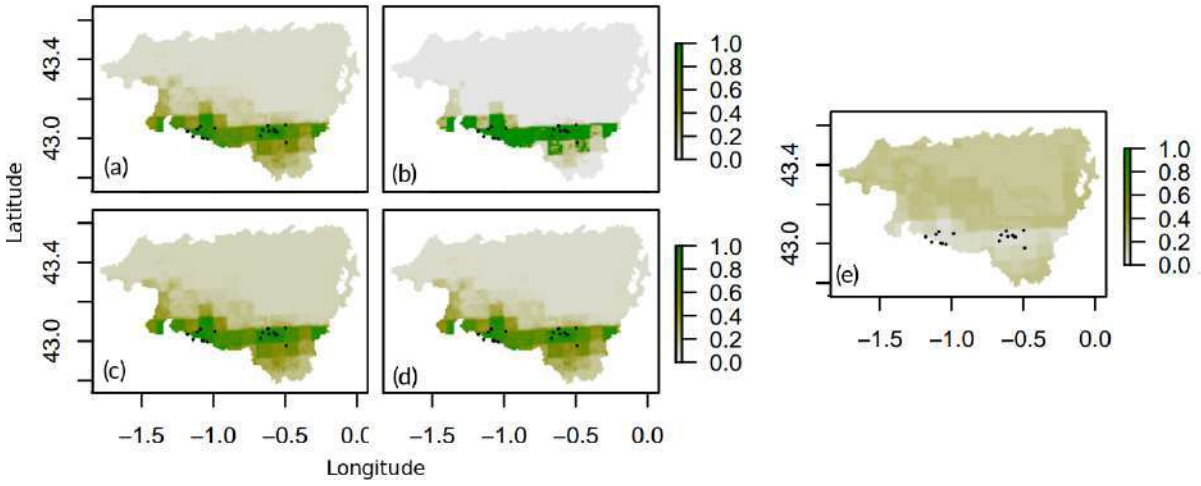


Annexe 13. Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble selon les méthodes moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée pour la Grenouille des Pyrénées.



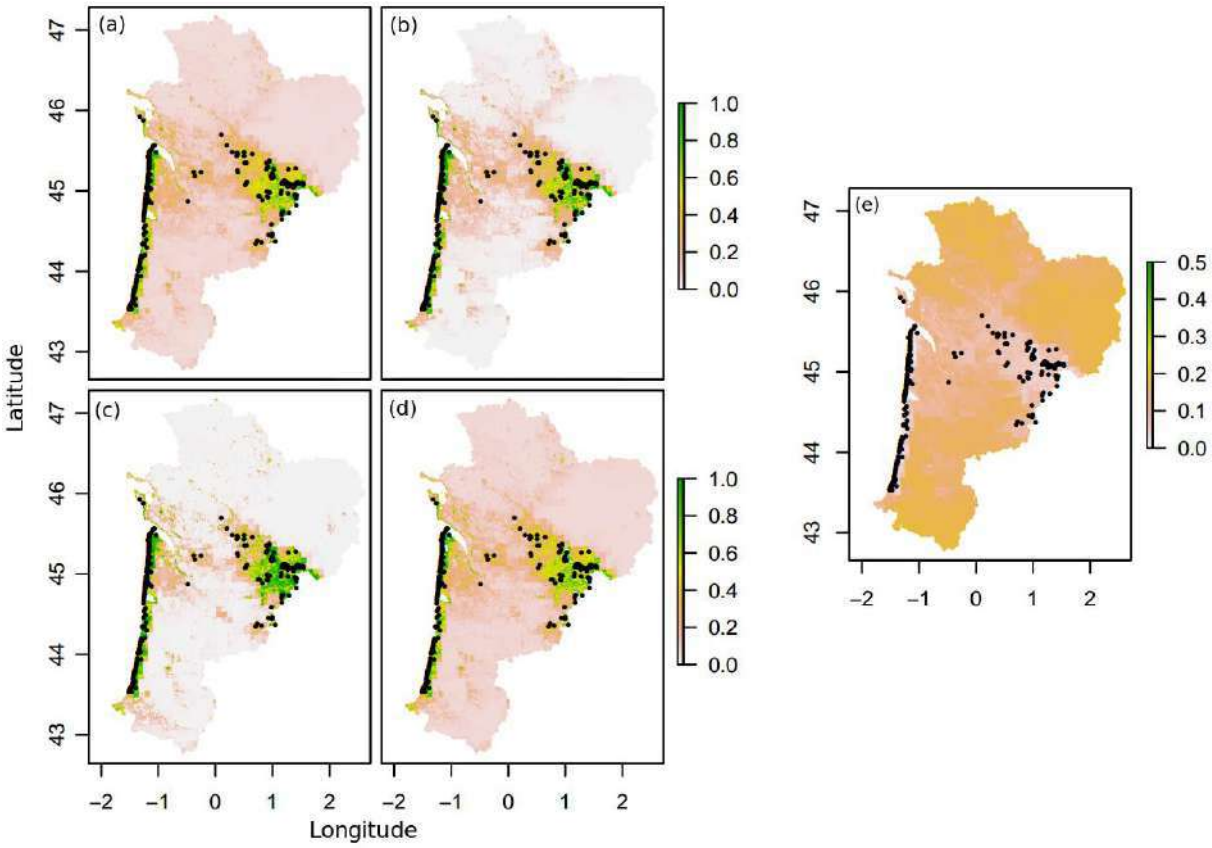
Annexe 14. Projection de la répartition « passé-présent » de la Grenouille des Pyrénées en Pyrénées-Atlantiques selon les 4 méthodes d'ensemble, moyenne

(a), médiane (b), committee averaging (c) et moyenne pondérée (d). La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les points noirs représentent les points d'observation de l'espèce.

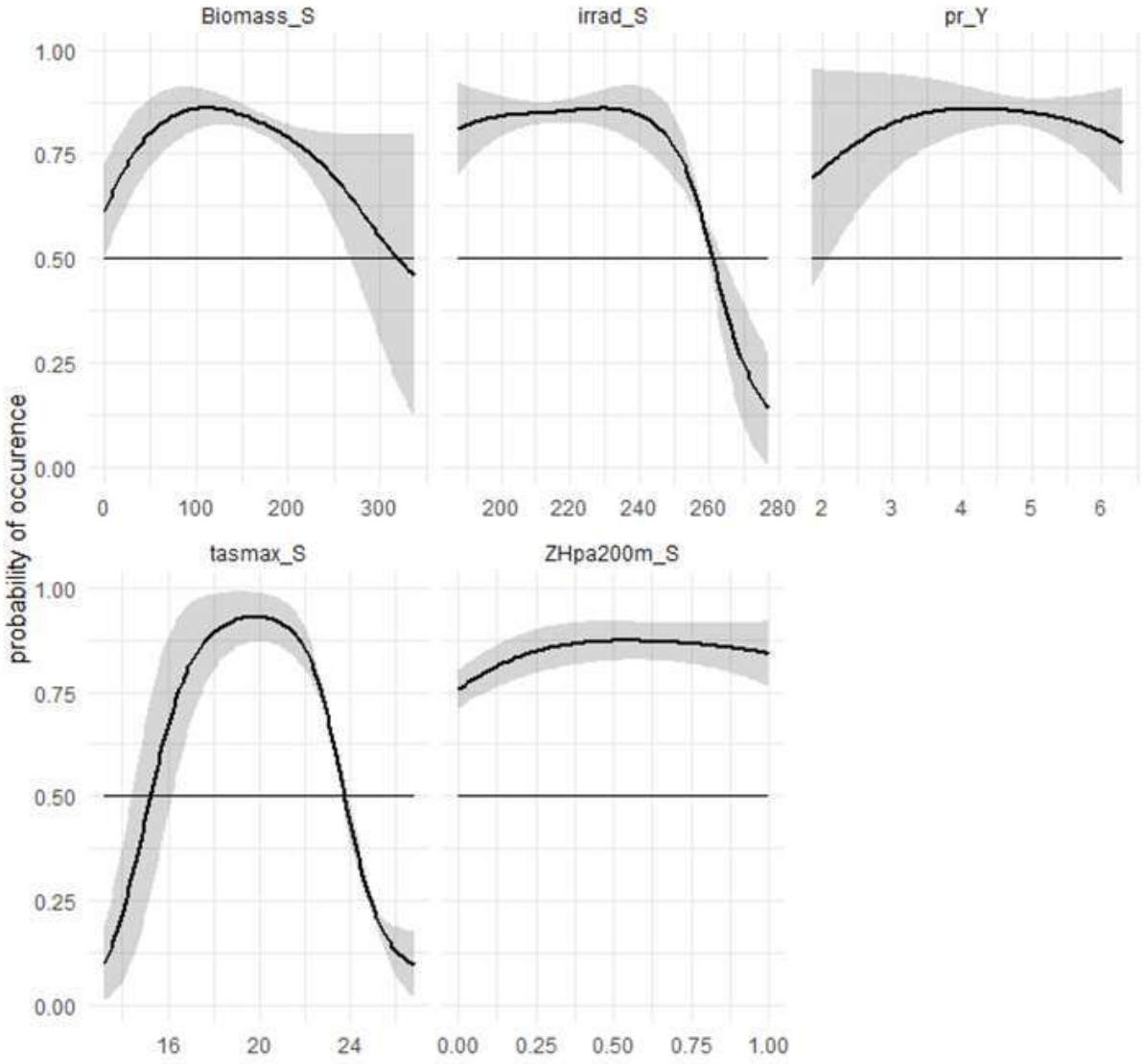


Annexe 15. Projection de la répartition du Lézard ocellé passé-présent selon les 4 méthodes d'ensemble, moyenne (a), médiane (b), committee averaging (c) et moyenne pondérée (d).

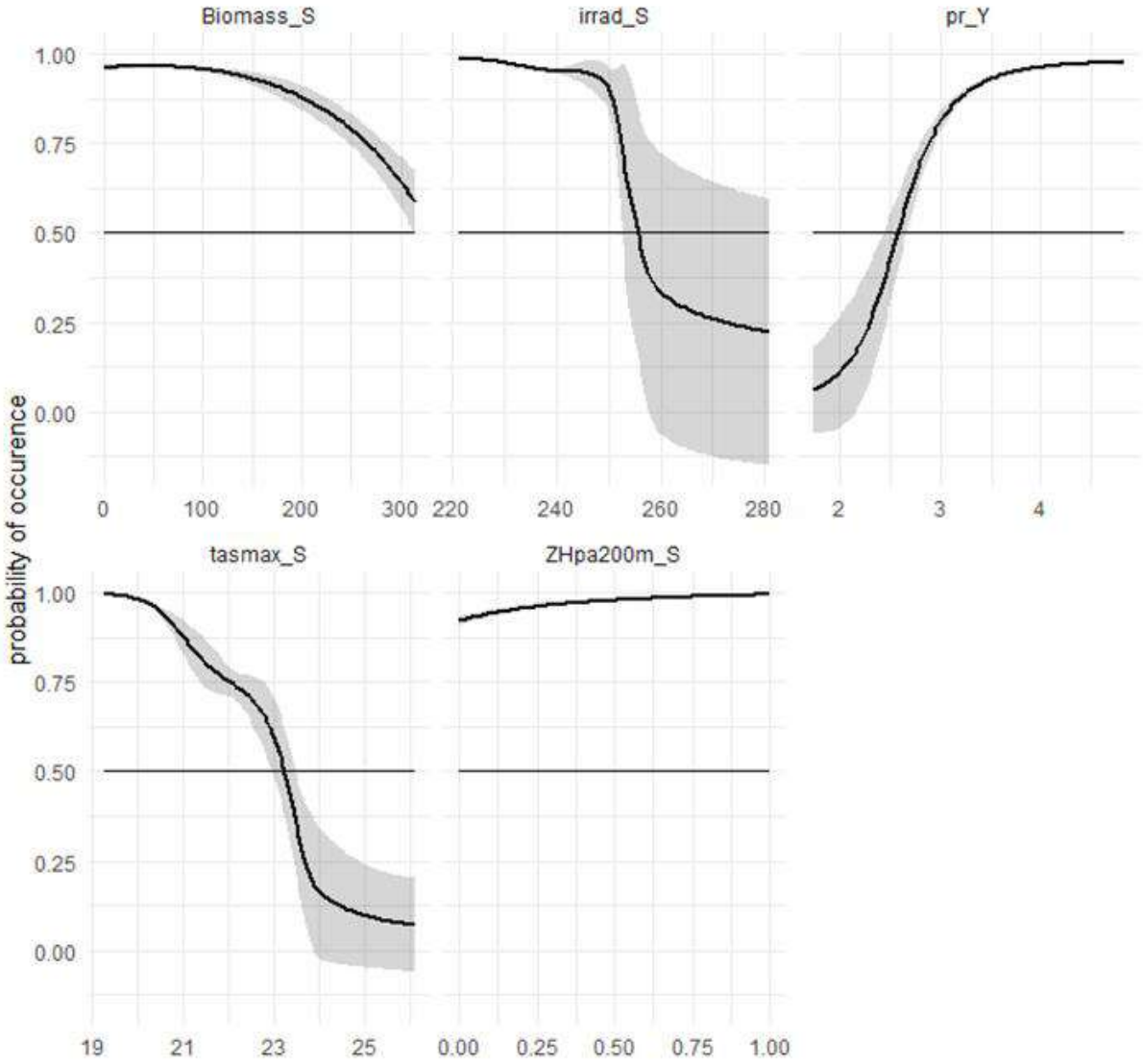
La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les points noirs représentent les points d'observation de l'espèce.



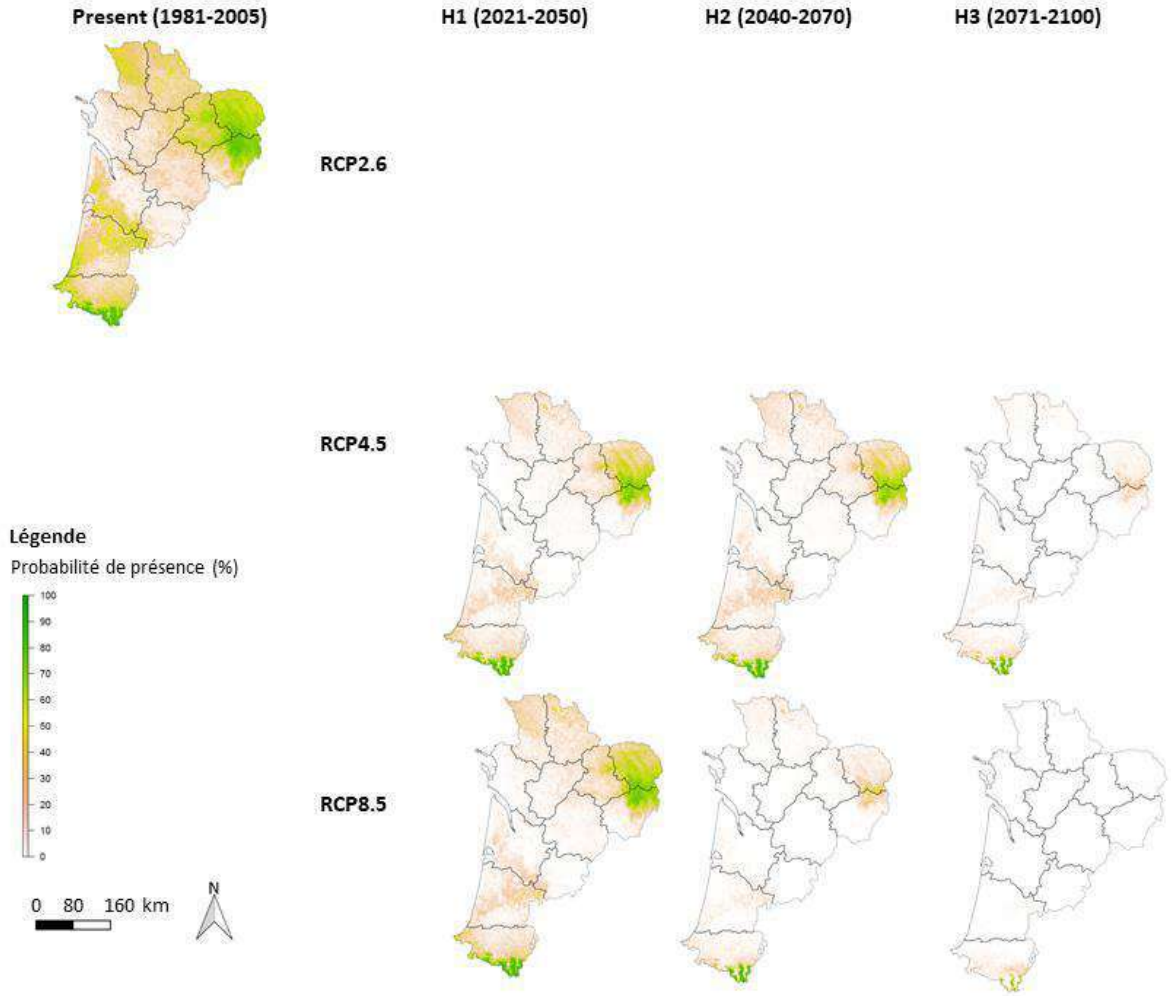
Annexe 16. Courbes de réponse (moyenne et écart type) du Lézard vivipare pour la forme ovipare



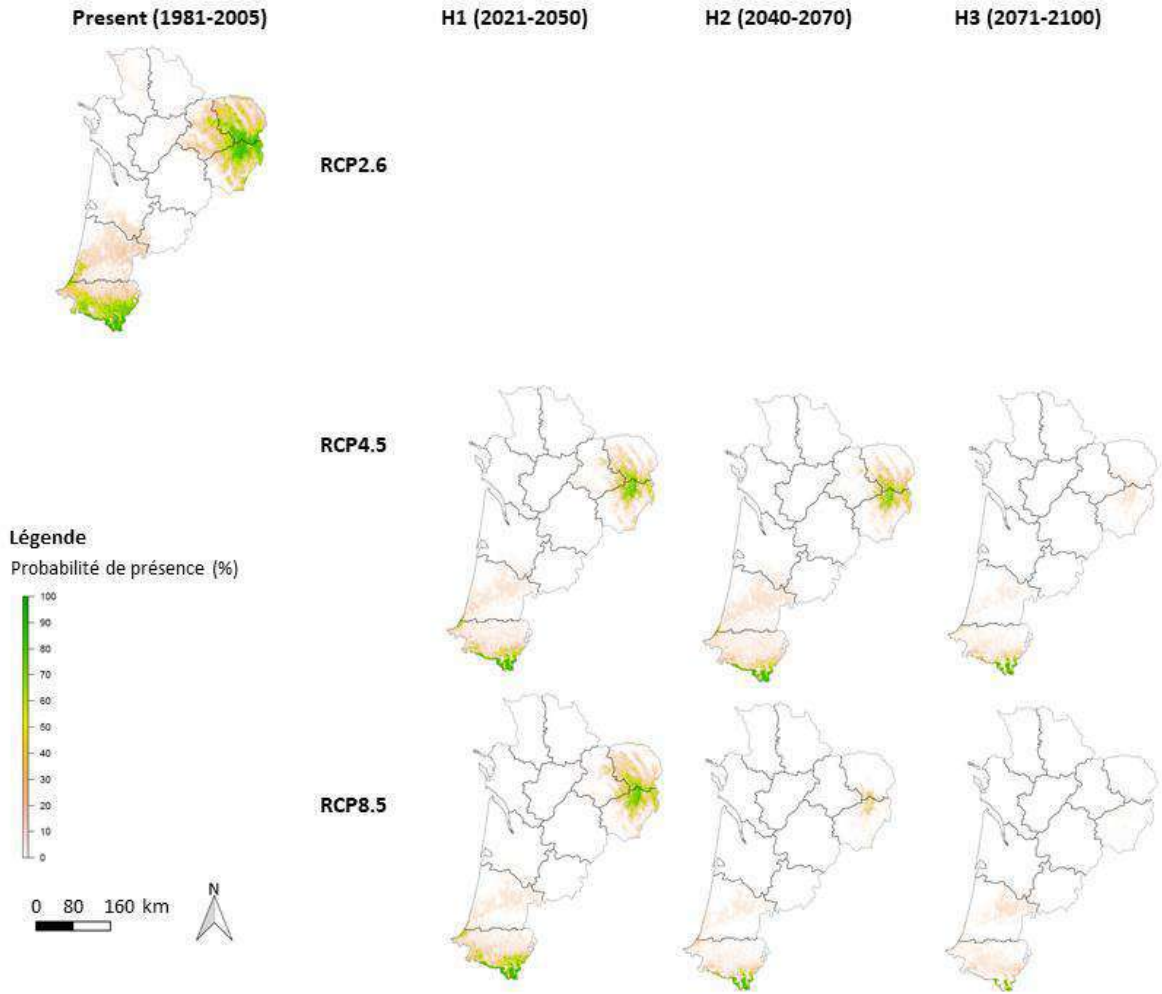
Annexe 17. Courbes de réponse (moyenne et écart type) du Lézard vivipare pour la forme vivipare



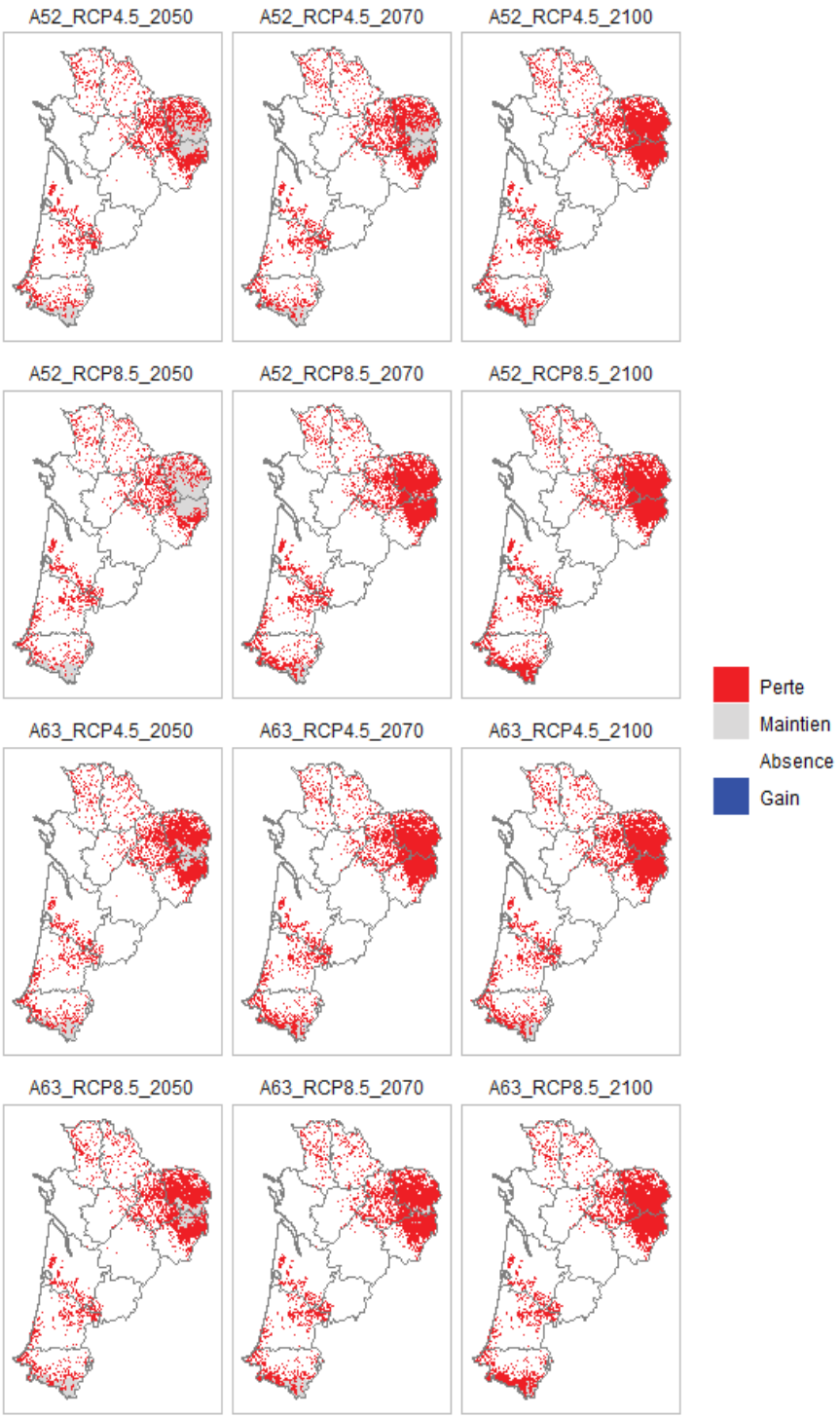
Annexe 18. Prédictions moyennes pondérées des probabilités de présence du Lézard vivipare pour la forme ovipare



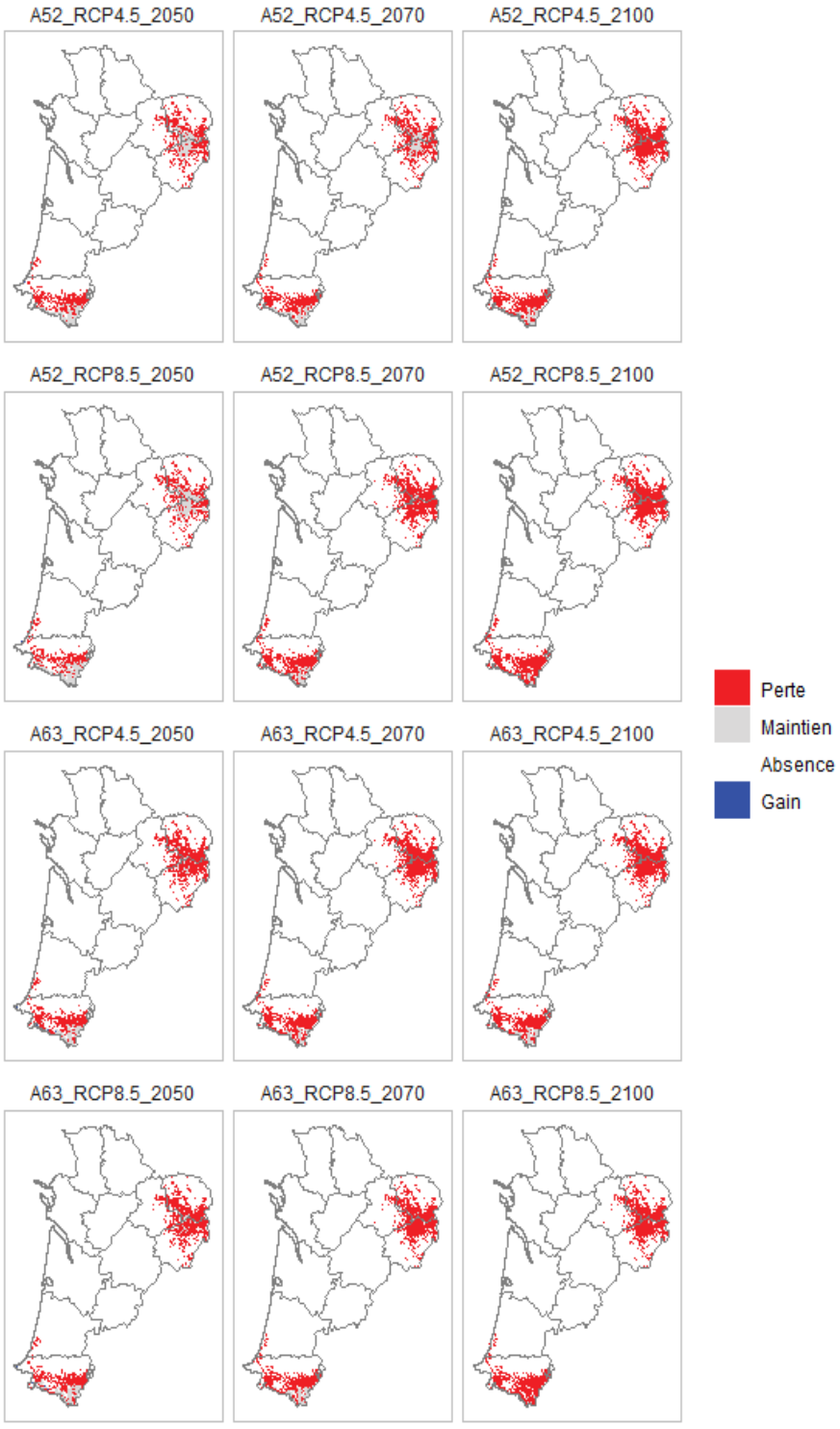
Annexe 19. Prédictions moyennes pondérées des probabilités de présence du Lézard vivipare pour la forme vivipare



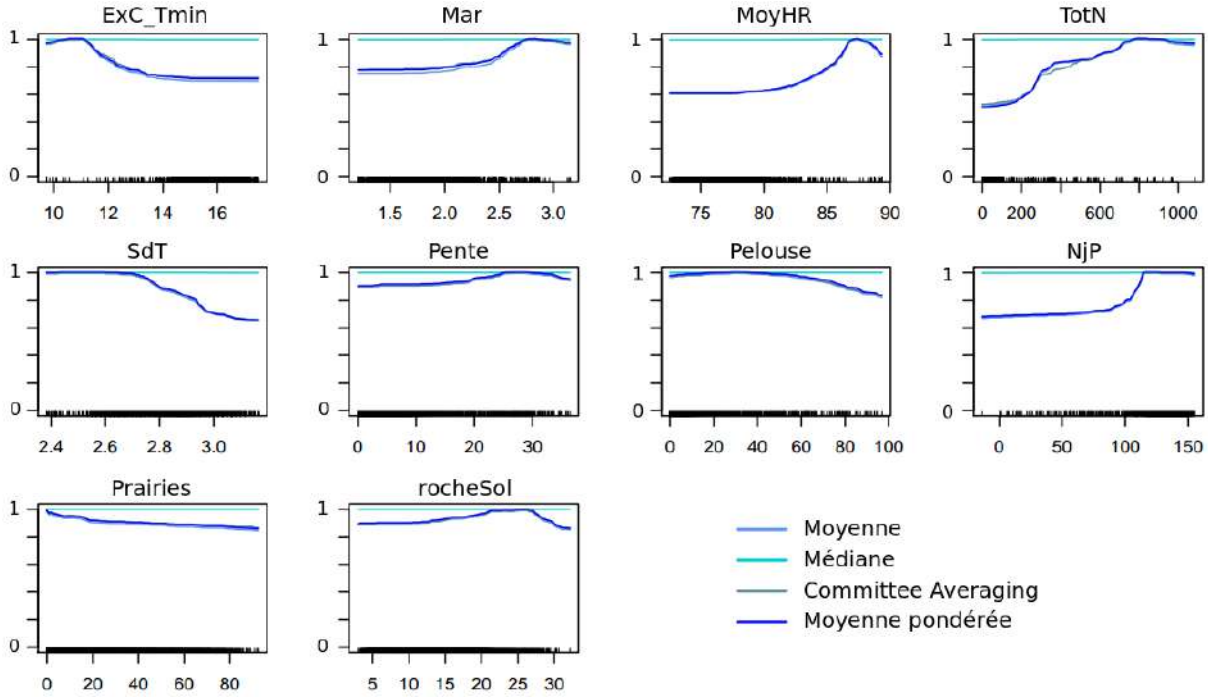
Annexe 20. Bilan des changements de répartition pour les différents scénarios (RCP 4.5 et 8.5), horizons (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) et simulations (Aladin 52 et 63 FR) du Lézard vivipare pour la forme ovipare



Annexe 21. Bilan des changements de répartition pour les différents scénarios (RCP 4.5 et 8.5), horizons (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) et simulations (Aladin 52 et 63 FR) du Lézard vivipare pour la forme vivipare

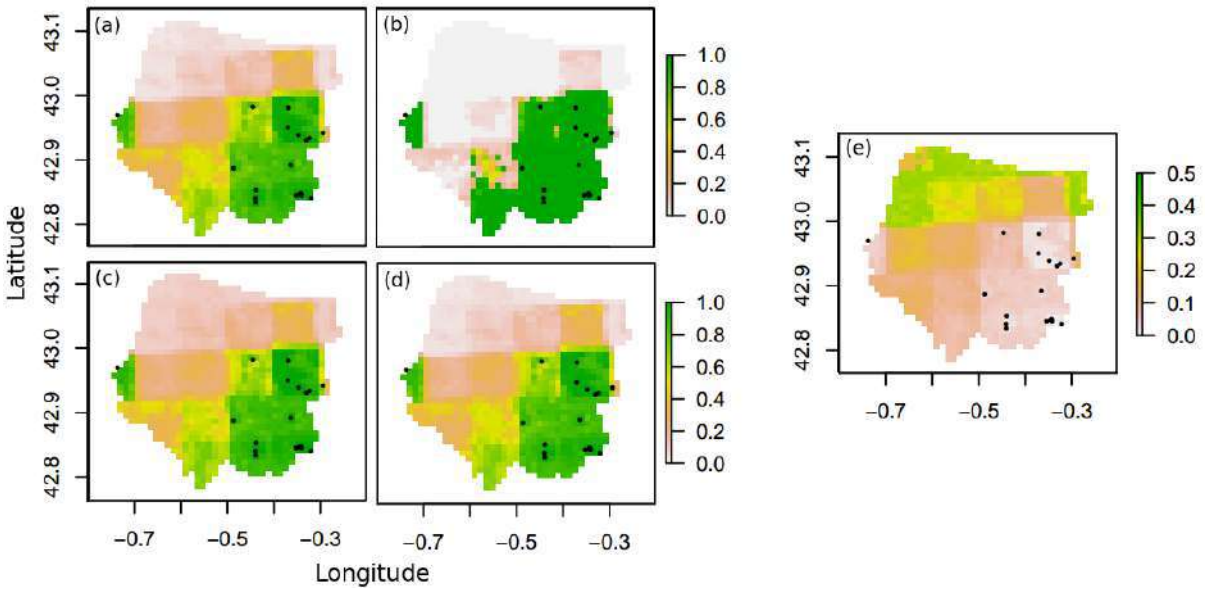


Annexe 22. Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble selon les méthodes moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée pour le Lézard de Bonnal.

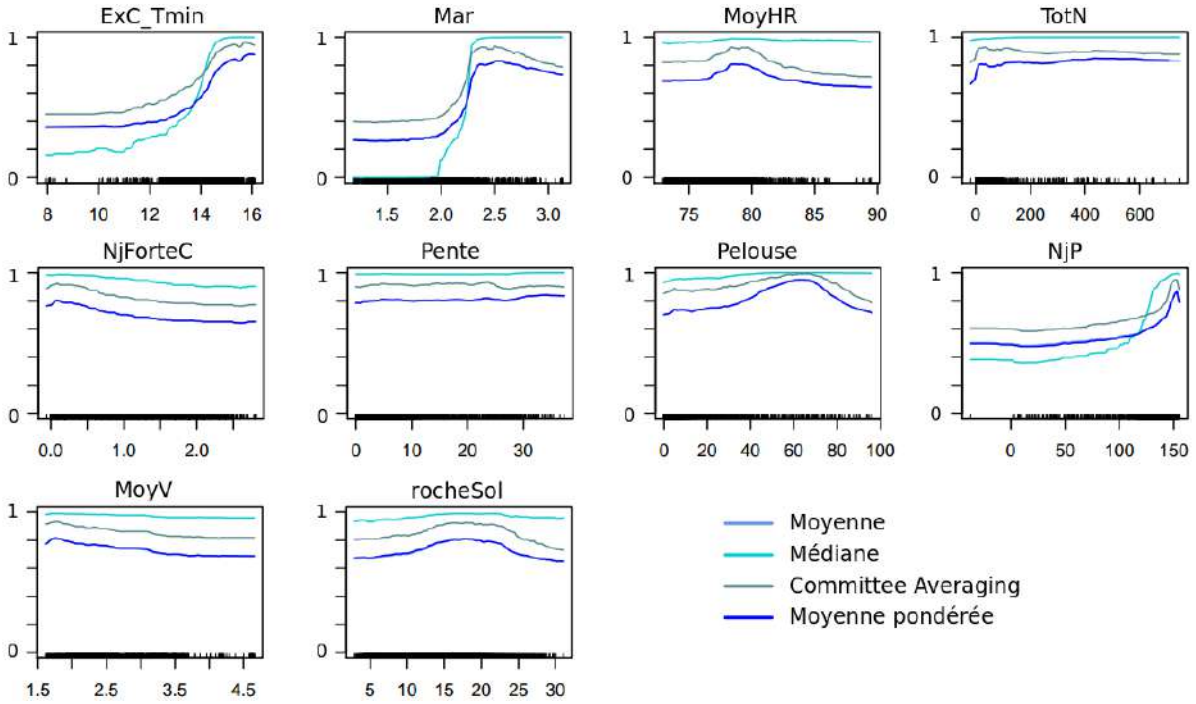


Annexe 23. Projection de la répartition passé-présent du Lézard de Bonnal en massif Aspe Ossau selon les 4 méthodes d'ensemble, moyenne (a), médiane (b), committee averaging (c) et moyenne pondérée (d).

La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les points noirs représentent les points d'observation de l'espèce.

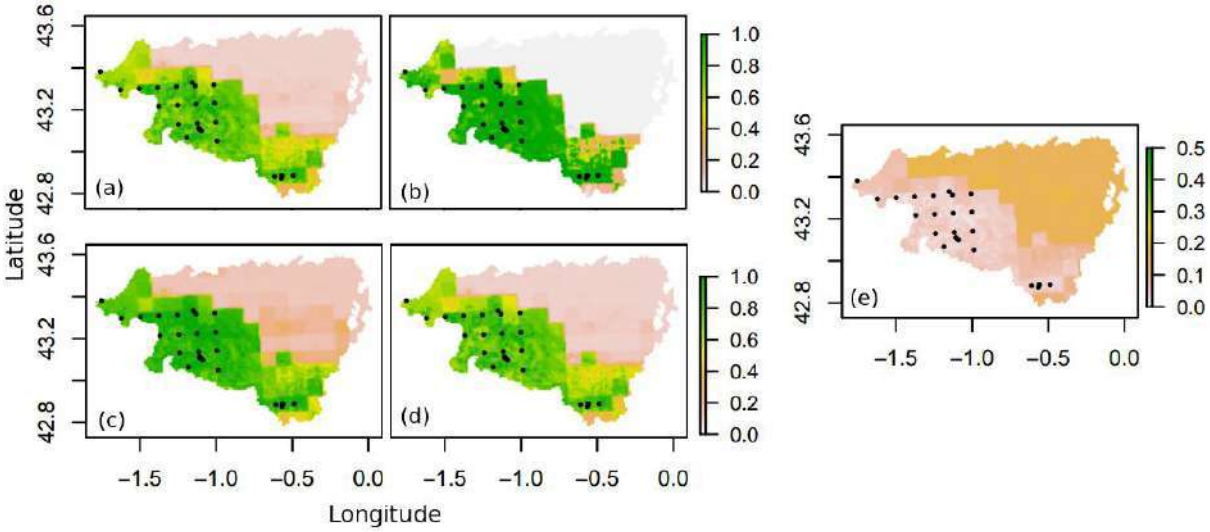


Annexe 24. Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble selon les méthodes moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée pour le Lézard catalan.

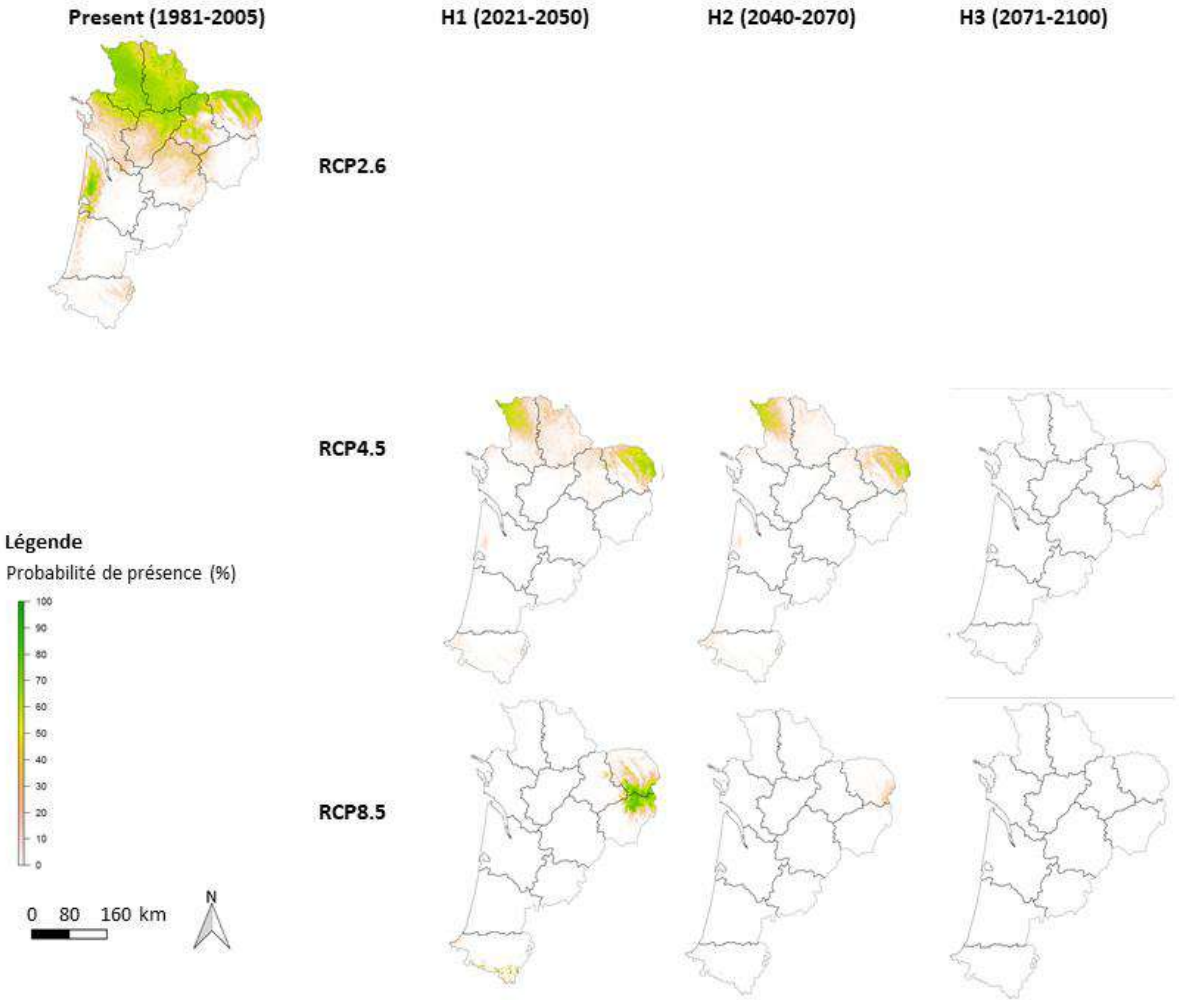


Annexe 25. Projection de la répartition passé-présent du Lézard catalan en Pyrénées-Atlantiques selon les 4 méthodes d'ensemble, moyenne (a), médiane (b), committee averaging (c) et moyenne pondérée (d). La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble.

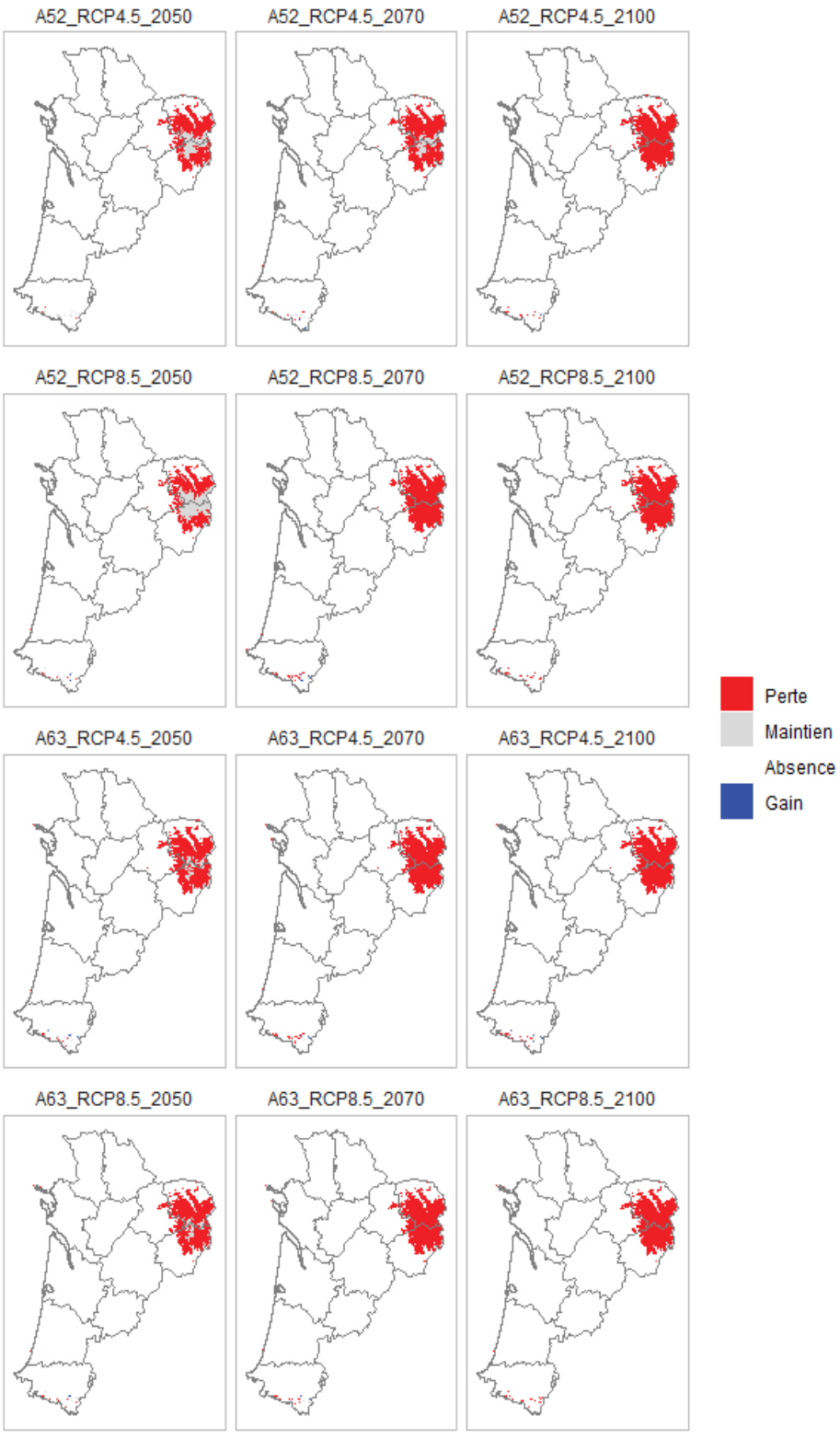
Les points noirs représentent les points d'observation de l'espèce.



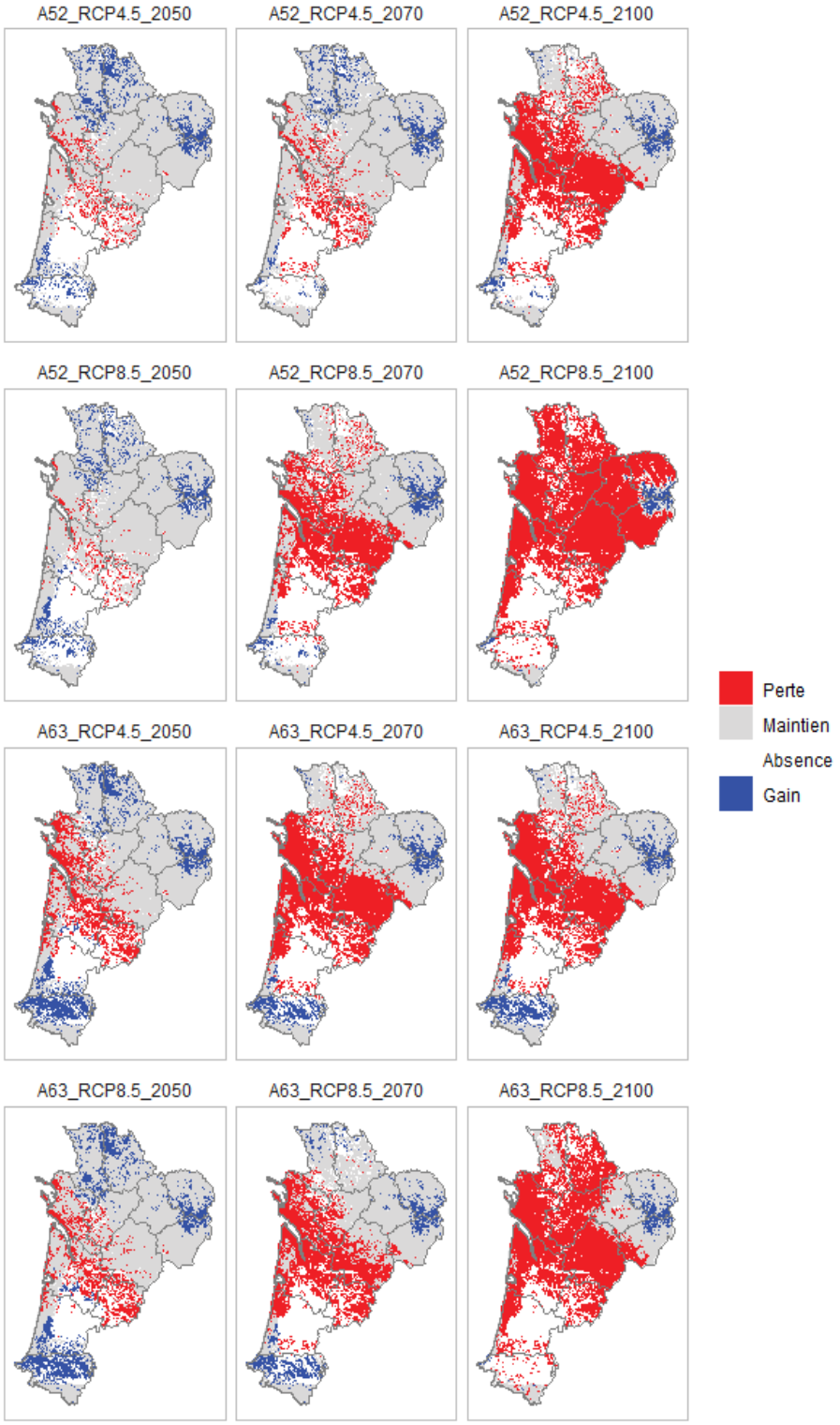
Annexe 26. Prédictions moyennes pondérées des probabilités de présence pour la Vipère péliade



Annexe 27. Bilan des changements de répartition pour les différents scénarios (RCP 4.5 et 8.5), horizons (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) et simulations (Aladin 52 et 63 FR) pour la Vipère péliade



Annexe 28. Bilan des changements de répartition pour les différents scénarios (RCP 4.5 et 8.5), horizons (H1 : 2021-2050; H2:2041-2070;H3:2071-2100) et simulations (Aladin 52 et 63 FR) pour la Vipère aspic



Annexe 29. Résultats des modèles individuels pour la Marmotte des Alpes

Performance des modèles individuels

Les différents algorithmes sélectionnés donnent des performances très similaires entre elles pour la zone « Nouvelle-Aquitaine », avec une variation des performances plus importantes pour MaxEnt de Phillips (Fig. 288). Un effet sur la performance est observé avec l'ajout de la correction spatiale. Des variables plus importantes sont observées avec les modèles de la zone « Pyrénées » mais sont plus homogènes entre les algorithmes. Ces derniers modèles sont moins performants que les modèles de la zone Nouvelle-Aquitaine.

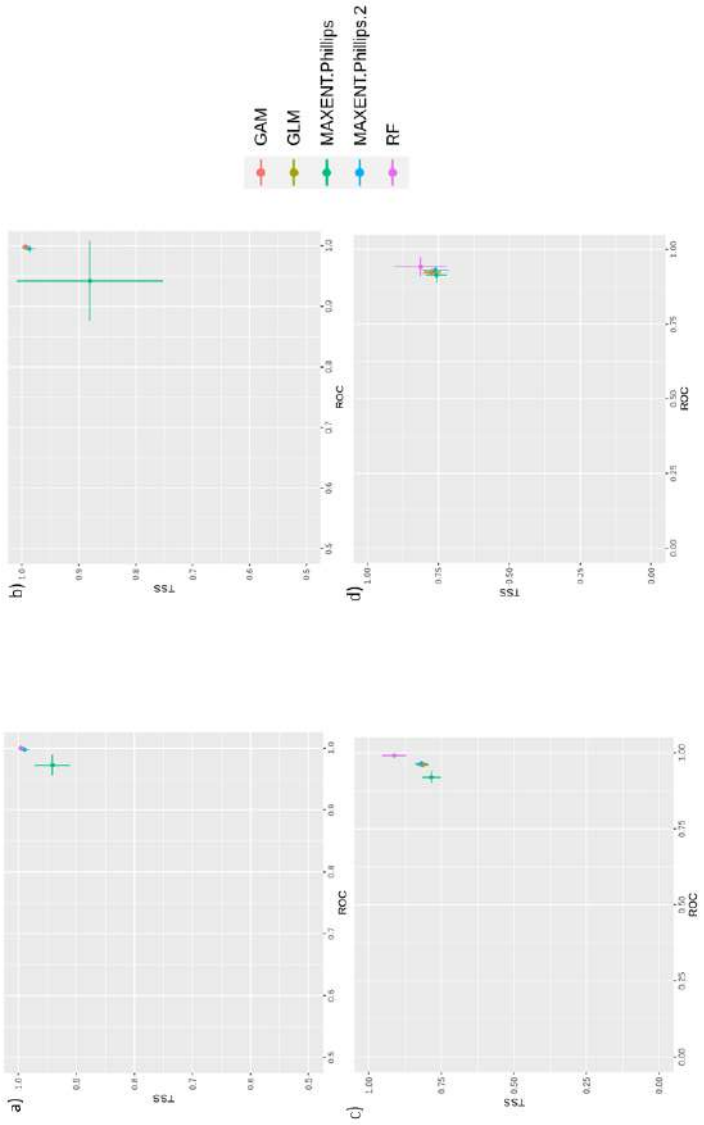


Fig. 288. Performances des modèles individuels TSS en fonction de ROC

En a) Approche zone Nouvelle-Aquitaine sans correction, b) Approche zone Nouvelle-Aquitaine avec correction, c) Approche zone Pyrénées sans correction, d) Approche zone Pyrénées avec correction.

Importance des variables des modèles individuels

Les différents algorithmes ne donnent pas la même importance aux différentes variables. Ils s'accordent cependant sur l'importance de l'altitude, de la température moyenne maximum en hiver et la médiane de la quantité de pluie en été. Les modèles de l'approche zone des Pyrénées donnent moins de poids à la variable « altitude » par rapport aux autres variables. On peut remarquer qu'il y a de plus grandes différences entre les approches qu'entre les algorithmes pour l'importance des variables (Tab. LXXXIV–Tab. LXXXVII).

Tab. LXXXIV. Performance par algorithme approche Nouvelle-Aquitaine sans correction

	GLM	GAM	RF	MAXENT.Phillips	MAXENT.Phillips.2
Foret	0.026	0.023	0.003	0.019	0.068
Minerales	0.000	0.000	0.012	0.038	0.032
Pelouse_landes	0.006	0.002	0.005	0.078	0.044
Altitude	0.467	0.540	0.210	0.397	0.827
Exposition	0.000	0.000	0.002	0.026	0.015
MedPluie_Ete	0.092	0.241	0.016	0.138	0.609
MoyTemp_max_Hiv	0.129	0.186	0.013	0.063	0.406
SdTemp_Ete	0.007	0.014	0.000	0.003	0.006
SdTemp_Hiv	0.693	0.674	0.013	0.026	0.304
TotNeige_Hiv	0.029	0.018	0.015	0.040	0.052

Tab. LXXXV. Performance par algorithme approche Nouvelle-Aquitaine avec correction

	GLM	GAM	RF	MAXENT.Phillips	MAXENT.Phillips.2
Foret	0.051	0.051	0.004	0.074	0.133
Minerales	0.021	0.015	0.034	0.181	0.057
Pelouse_landes	0.041	0.043	0.007	0.099	0.127
Altitude	0.701	0.748	0.225	0.616	0.703
Exposition	0.001	0.001	0.004	0.059	0.043
MedPluie_Ete	0.157	0.120	0.009	0.179	0.503
MoyTemp_max_Hiv	0.113	0.226	0.013	0.073	0.418
SdTemp_Ete	0.006	0.021	0.001	0.019	0.038
SdTemp_Hiv	0.824	0.753	0.009	0.040	0.498
TotNeige_Hiv	0.077	0.083	0.014	0.164	0.174

Tab. LXXXVI. Performance par algorithme approche Pyrénées sans correction

	GLM	GAM	RF	MAXENT.Phillips	MAXENT.Phillips.2
Foret	0.037	0.048	0.011	0.098	0.084
Minerales	0.029	0.026	0.054	0.087	0.089
Pelouse_landes	0.010	0.016	0.029	0.137	0.082
Altitude	0.442	0.394	0.244	0.337	0.438
Exposition	0.001	0.001	0.027	0.101	0.073
MedPluie_Ete	0.042	0.064	0.060	0.110	0.171
MoyTemp_max_Hiv	0.072	0.084	0.090	0.110	0.240
SdTemp_Ete	0.060	0.040	0.002	0.006	0.034
SdTemp_Hiv	0.295	0.260	0.010	0.027	0.159
TotNeige_Hiv	0.339	0.380	0.038	0.115	0.086

Tab. LXXXVII. Performance par algorithme approche Pyrénées avec correction

	GLM	GAM	RF	MAXENT.Phillips	MAXENT.Phillips.2
Foret	0.040	0.136	0.026	0.090	0.225
Minerales	0.003	0.023	0.091	0.114	0.081
Pelouse_landes	0.011	0.059	0.028	0.063	0.090
Altitude	0.578	0.594	0.316	0.628	0.544
Exposition	0.001	0.001	0.027	0.080	0.081
MedPluie_Ete	0.015	0.028	0.024	0.204	0.289
MoyTemp_max_Hiv	0.085	0.067	0.043	0.075	0.783
SdTemp_Ete	0.018	0.007	0.004	0.012	0.082
SdTemp_Hiv	0.333	0.187	0.011	0.093	0.071
TotNeige_Hiv	0.009	0.008	0.028	0.044	0.225

Courbes de réponse des modèles individuels

Les algorithmes donnent différents types de réponse (voir partie 13.3.4, Fig. 289, Fig. 290, Fig. 291, Fig. 292) : les modèles GLM et GAM ont des réponses quadratiques tandis que les modèles MaxEnt ont des réponses soit quadratiques soit avec des valeurs charnières. Des réponses linéaires sont observées en particulier quand la variable n'a que peu d'influence sur l'espèce étudiée. Certains modèles (en particulier MaxEnt Phillips) donnent pour certaines simulations des réponses très différentes des autres. Ces observations sont à mettre en lien avec les performances variables de ces modèles.

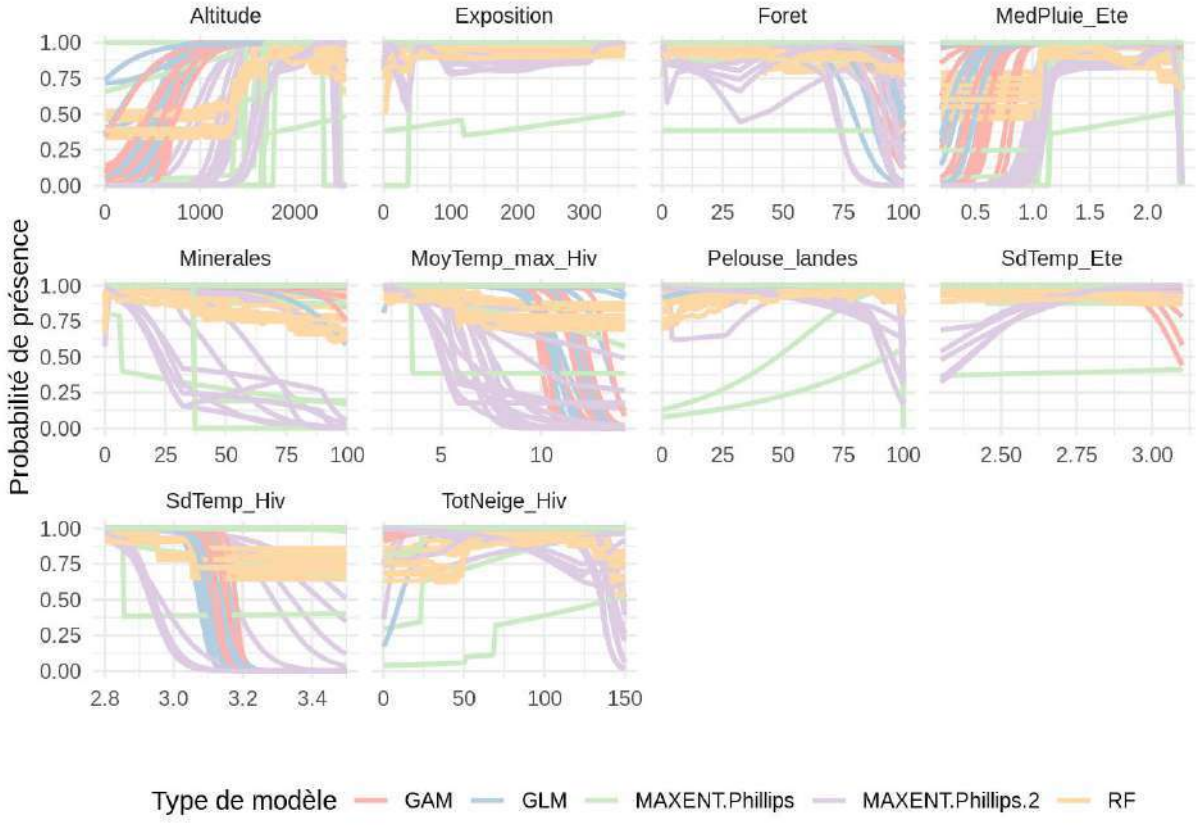


Fig. 289. Courbes de réponse pour l'approche zone Nouvelle-Aquitaine avec correction

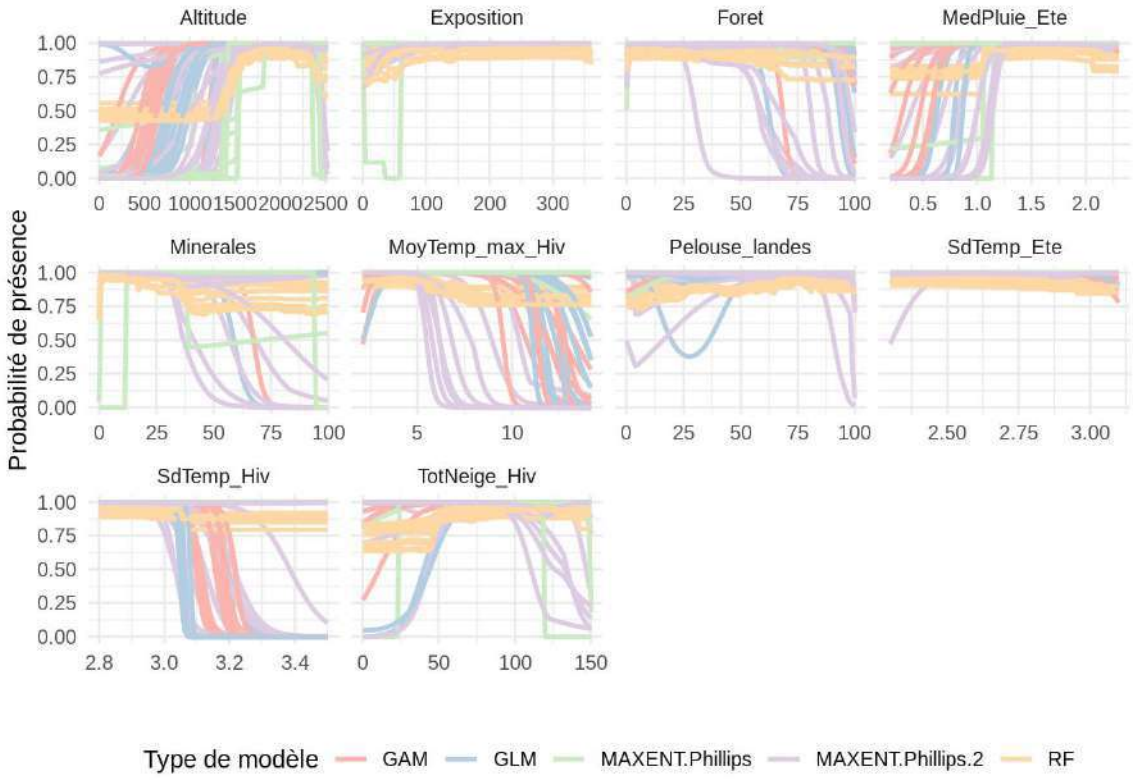


Fig. 290. Courbes de réponse pour l'approche zone Nouvelle-Aquitaine avec correction

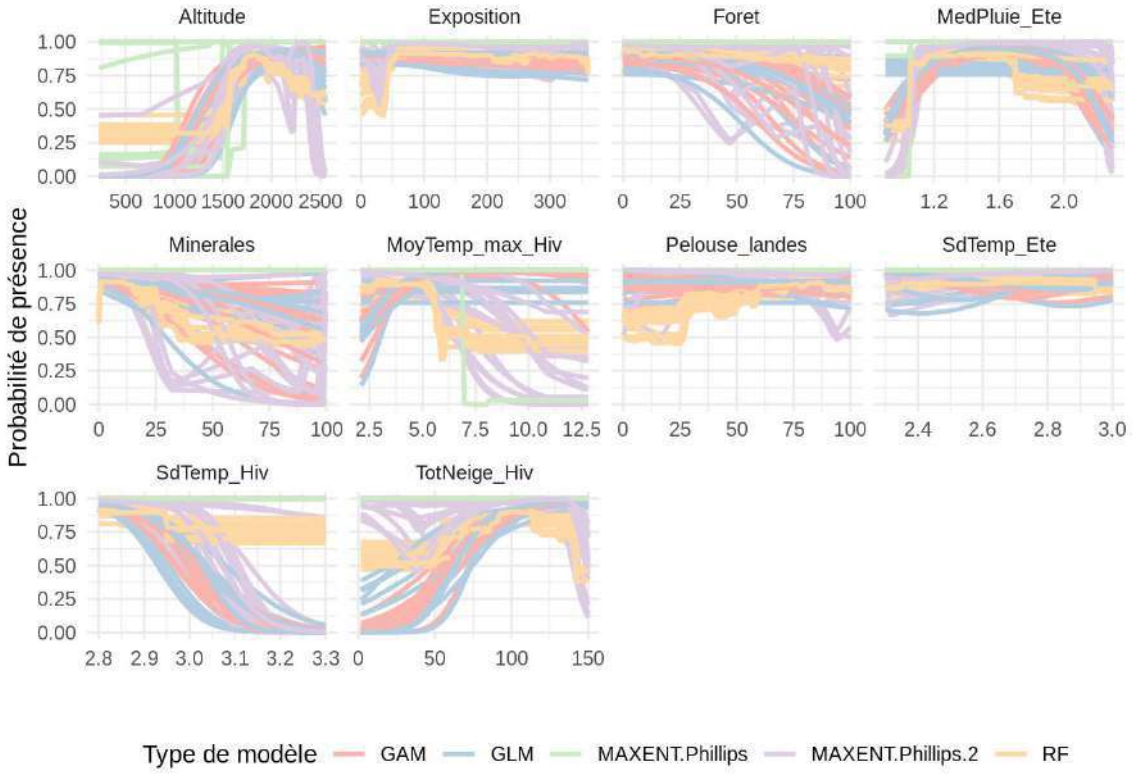


Fig. 291. Courbes de réponse pour l'approche zone Pyrénées sans correction

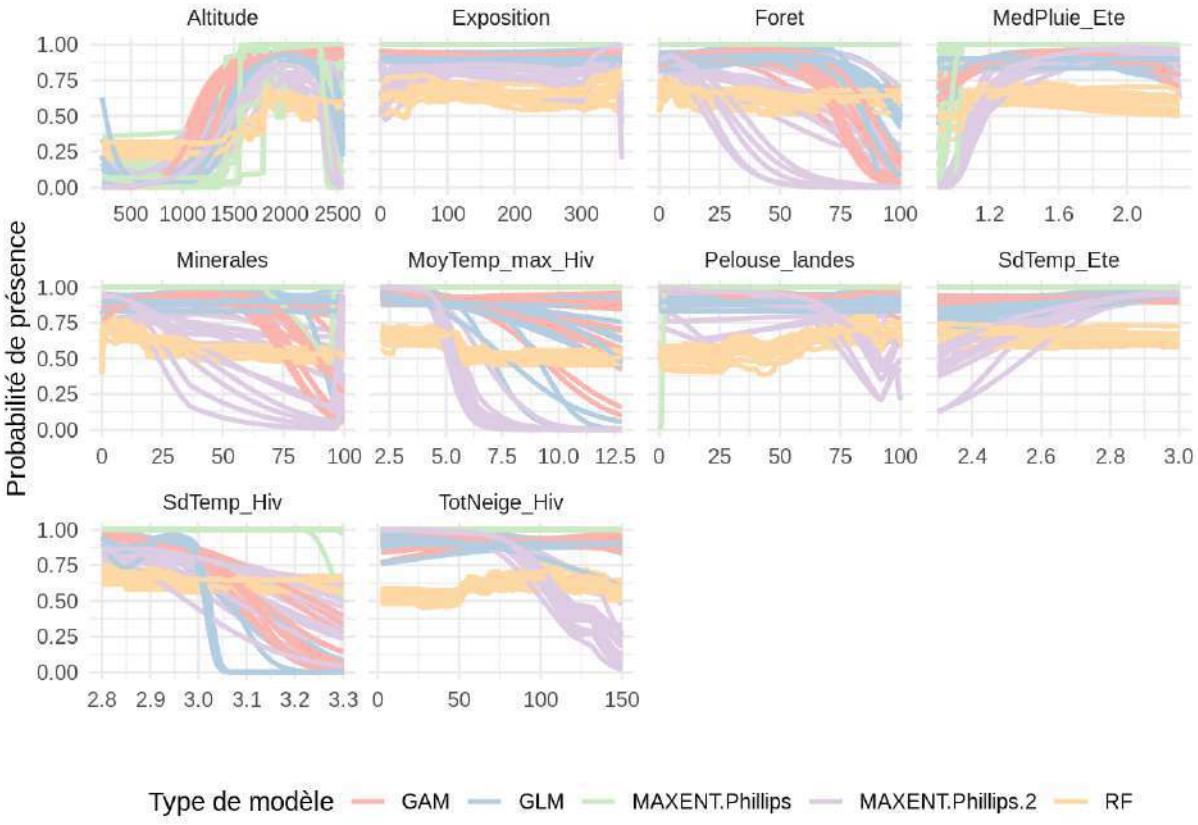
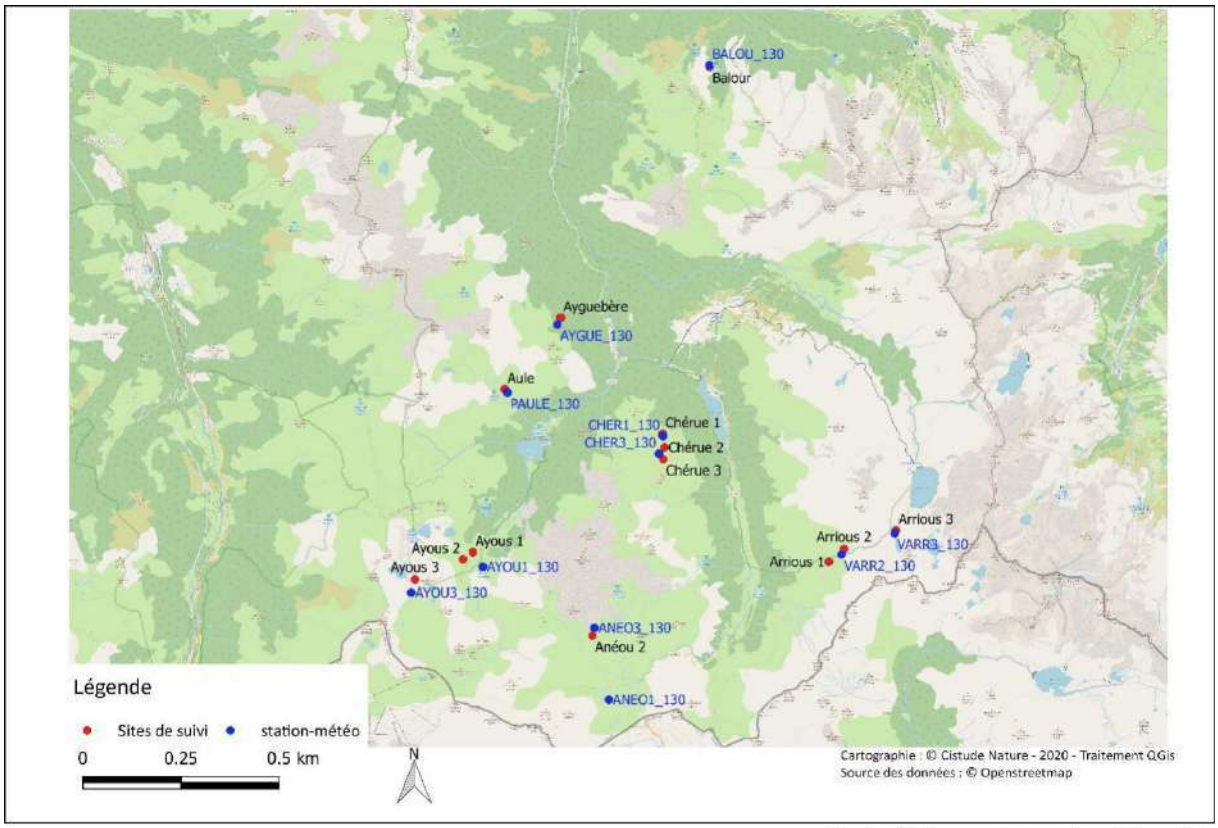


Fig. 292. Courbes de réponse pour l'approche zone Pyrénées avec correction

Annexe 30. Analyses de données météorologiques de montagne pour les sites de suivis marmottes

Comparaison des stations météorologiques de montagne

Les stations météorologiques sont localisées à proximité des sites de suivis. Pour certains sites proches, une seule station météorologique a été posée (Fig. 293). Pour l'analyse de ces données, l'utilisation d'autres stations des suivis orthoptères, apollon (*Parnassius apollo*) et lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*) ont été utilisées afin de pouvoir avoir une meilleure estimation de la météo lors des périodes avec un manque de données.



Sites de suivis des marmottes et stations météo associées

Fig. 293. Localisation des sites et des stations météorologiques

Certaines stations ont très peu de données depuis le début des relevés. Ces stations ne sont pas conservées pour la comparaison, ayant trop peu de mesures pour faire une faire une analyse (AZUNS, CHER1 et VARR3). Pour les autres stations, une analyse par cluster des données brutes par heure a été faite. Le nombre optimal de cluster a été évalué à trois. On remarque un groupe de stations bien distinct comprenant des sites de haute altitude (SENTE, AYOU3, ANGLA, ANEO3). Deux autres groupes sont observés mais la frontière de séparation entre les deux groupes est plus floue (Fig. 294).

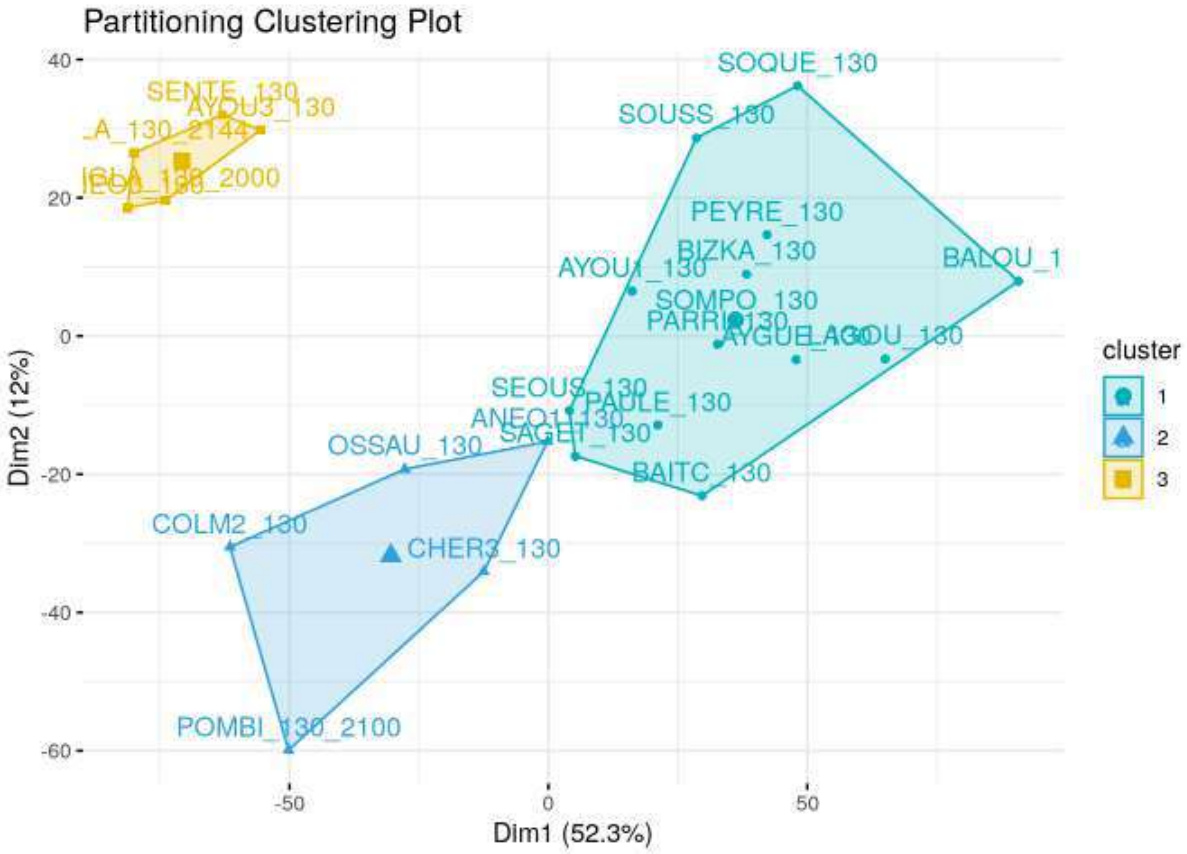


Fig. 294. Groupement climatique des sites de montagne pour la température (par heure) avec la méthode kmeans.

Concernant l'humidité relative, deux groupes sont distincts avec un groupe comprenant les stations de haute altitude ANGLA_2000, ANGLA_2144 et ANEO3. Pour le point de rosée, le nombre de groupes optimal estimé est de 1 ne permettant de créer des groupes distincts parmi les stations de montagne.

Dans un deuxième temps, des indices sont calculés à partir des données brutes (Tab. LXXXVIII). Les mêmes analyses sont effectuées. Le nombre optimal de groupe est estimé à deux. On observe à nouveau un groupement avec des stations de haute altitude regroupant SENTE, AYOU3, ANGLA_2000, ANGLA_2144, ANEO3 et COLM2.

Tab. LXXXVIII. Variables calculées pour la création de groupes climatiques

T_max	Température maximale par jour
T_sd	Ecart de température par jour
HR_mean	Humidité relative moyenne par jour
HR_sd	Ecart d'humidité relative par jour
NJ_neige	Nombre de jours où la station est sous la neige (1.30m), estimé à partir des valeurs de température de 0°C et d'humidité de 100% stable dans le temps.

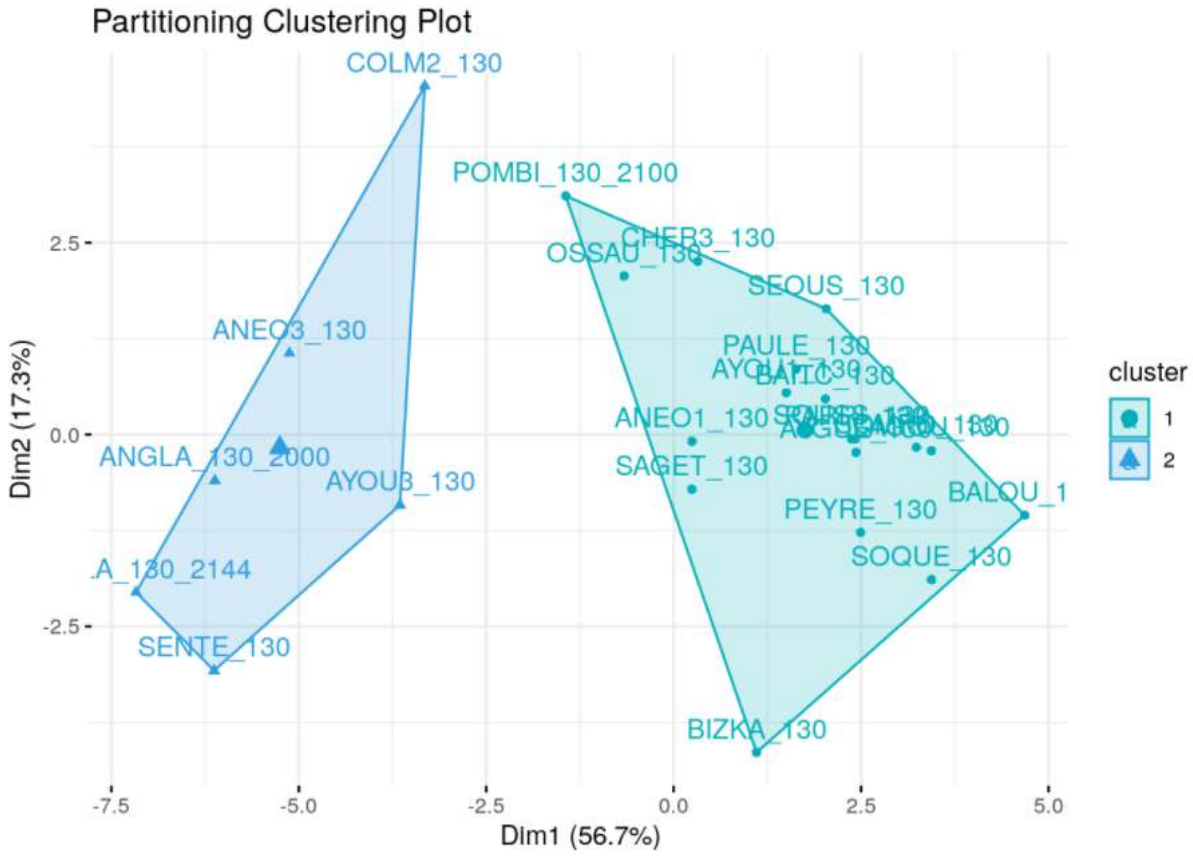


Fig. 295. Groupement climatique des sites de montagne en utilisant les indices climatiques avec la méthode kmeans.

À partir de ces résultats, les données climatiques ont été moyennées sur trois groupes A, B et C afin d'avoir la plus longue durée possible de données climatiques pour les analyses du succès reproducteur des marmottes. Les groupes définis sont les suivants :

- Groupe A : ANEO3, VARR3, SENTE, ANGLA_2000, ANGLA_2144, AYOU3_130
- Groupe B : CHER1, ANEO1, CHER3, VARR2, SAGET, COLM2, POMBI_2100, OSSAU_130
- Groupe C : BIZKA, SEOUS, AYOU1, PAULE, BALOU, AYGUE, PARRI, LAGOU, BAITCH, SOQUE, SOUSS, PEYRE, SOMPO

Annexe 31. Comparaison des données Aladin et des données des stations météorologiques des sites de suivis marmottes

Les données mesurées par les stations météorologiques posées sur les sites de suivis des familles de marmottes ont été comparées avec les données de Météo-France (modèle Aladin) de la maille dans laquelle la station est présente.

Pour la majorité des sites, les températures moyennes et maximales mesurées sont plus chaudes que celles estimées par le modèle Aladin pour le présent, et ceci pour les différents mois et années de suivi. Les sites Anéou_03 (ANEO3) et Chérue-03 (CHER3) montrent des variations plus importantes que les autres sites par rapport aux données de Météo-France et certaines années affichent des températures moyennes inférieures à celles de référence. Les températures moyennes montrent des écarts compris entre +7°C (AYOU1 juillet 2018) et -5°C (CHER3 novembre 2019). De manière générale, les écarts de température moyenne les plus négatifs sont observés pour le mois de novembre 2019 tandis que les écarts les plus positifs sont observés en février 2020. Les températures minimales sont pour tous les sites situés entre +5°C et -5°C par rapport à la période de référence. Le site de CHER3 et le site ANEO3 ont l'écart à la température minimale le plus grand avec -5°C pour février 2020 et juin 2017 (CHER3) et novembre 2019 (ANEO3).

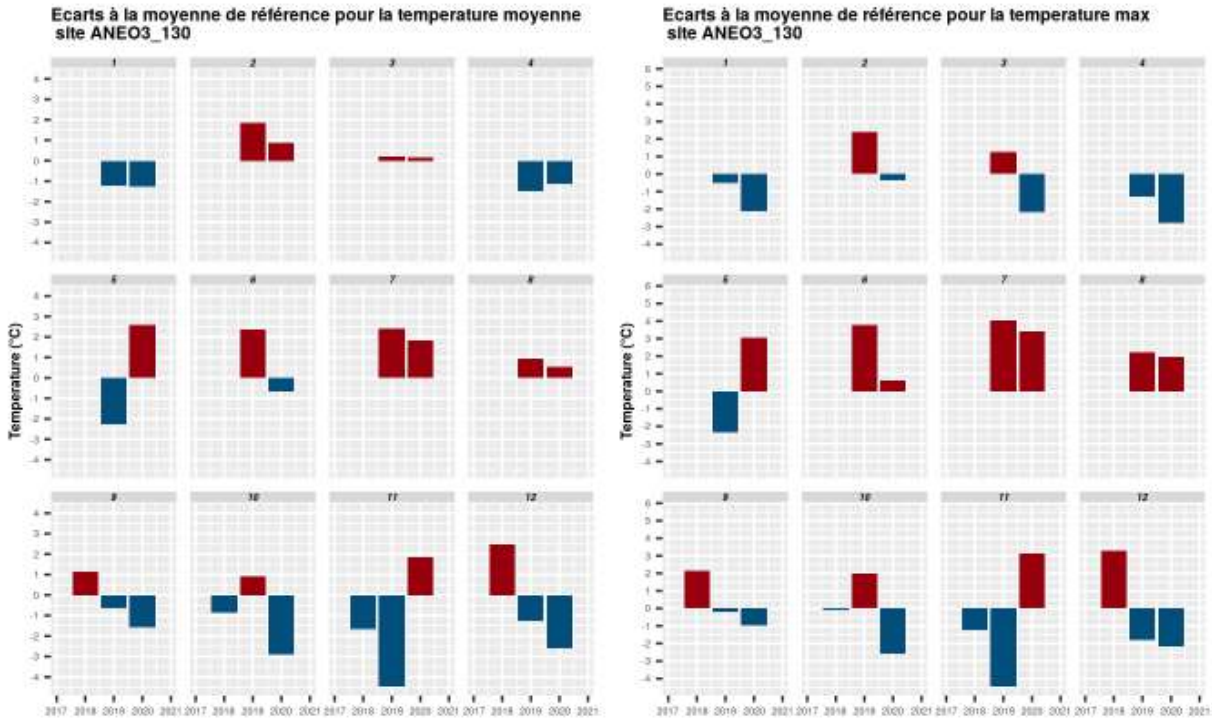


Fig. 296. Écarts à la période de référence pour la température moyenne et la température maximale pour la station ANEO3.

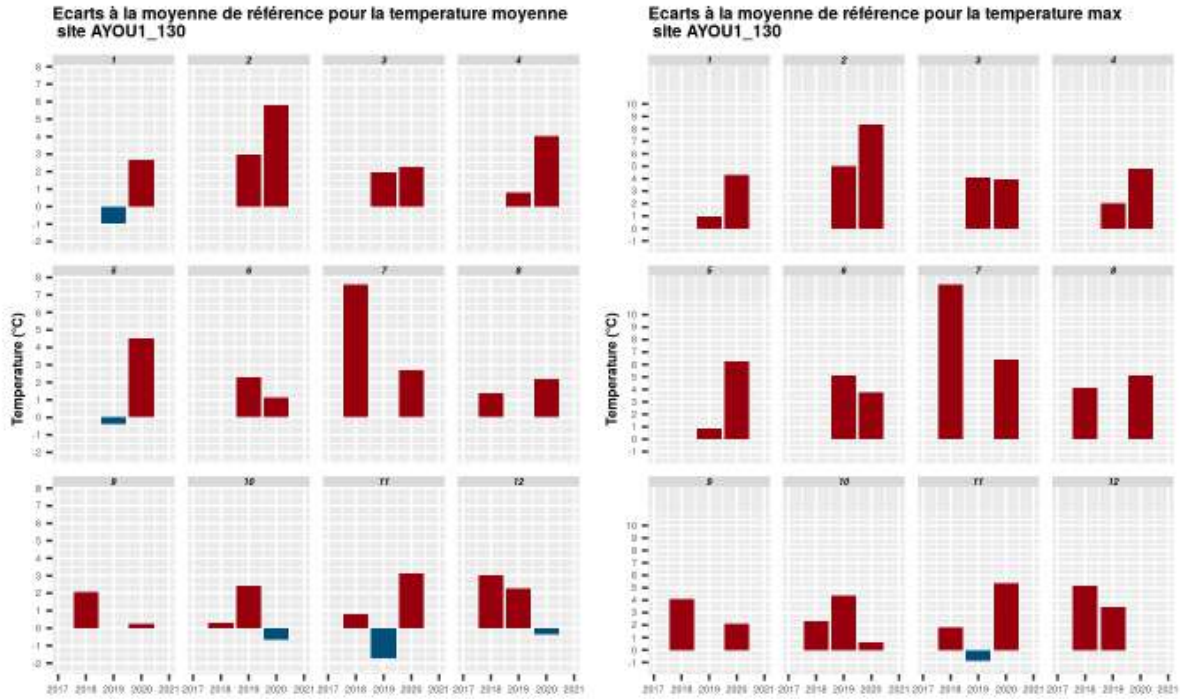


Fig. 297. Écarts à la période de référence pour la température moyenne et la température maximale pour la station AYOU1.

Concernant l'humidité relative, de manière générale les mesures par les sondes météorologiques indiquent, pour toutes les années et tous les sites, des valeurs d'humidité plus basses que la période de référence. Le mois de février 2019 est plus sec de 25% par rapport à la période de référence. Le site ANEO3 présente contrairement aux autres sites une humidité moyenne supérieure de 10% pour le mois de février 2020. Les mois de printemps et d'été sont ceux qui montrent les écarts d'humidité les plus petits par rapport à la période de référence.

Le point de rosée moyen pour tous les sites, années et mois est inférieur à la période de référence. Cette différence est au maximum de –6°C (ANEO3 en janvier 2019). Les différences les plus importantes sont observées pendant la période d'hiver et de printemps.

La comparaison entre le climat mesuré pendant les années de suivi et les données de références climatiques du modèle Aladin utilisé pour les modèles corrélatifs de répartition montre qu'il existe des différences entre les mesures à fine échelle et les modèles climatiques (Annexe 31). De manière générale, les températures mesurées sont plus chaudes que la période de référence à l'exception de certains sites qui montrent plus de variabilité de température en fonction des années (ANEO3 ou CHER3). Les sites les plus bas en altitude ne semblent pas être ceux qui ont le plus de différences avec la période de référence. Il est intéressant de noter que les écarts d'humidité concernent surtout la période hivernale et automnale montrant que les variations annuelles pour ces périodes sont importantes, ou qu'il est plus difficile d'estimer le climat à large échelle pour ces périodes. Si des écarts sont observés par rapport à la période de référence, on remarque que les différences sont similaires entre les sites pour une même année montrant l'importance des variations annuelles.

Annexe 32. Modèles d'abondance des suivis marmottes

Tab. LXXXIX. Modèles d'abondance 2017-2021

Modèle	Variables utilisées
m1	Njneige_annee + T_mean_Ete_prev + HR_mean_Ete_prev
m2	T_mean_Printemps + T_mean_Hiver+ T_sd_Printemps + T_mean_Ete_prev + HR_mean_Ete_prev
m3	T_mean_Printemps + I(T_mean_Hiver^2)+ T_sd_Printemps + T_mean_Ete_prev + HR_mean_Ete_prev
m4	MaxNb_Adultes + MaxNb_Marmottons_prev + T_mean_Printemps+ I(T_mean_Hiver^2)+ T_sd_Printemps + T_mean_Ete_prev + HR_mean_Ete_prev
m5	MaxNb_Adultes + MaxNb_Marmottons_prev + T_sd_Printemps
m6	MaxNb_Adultes_prev + MaxNb_Marmottons_prev + T_sd_Printemps
m9	T_mean_Automne_prev + T_sd_Printemps
m10	HR_mean_Automne_prev +T_mean_Automne_prev + T_sd_Printemps + last
m11	T_sd_Automne_prev +T_mean_Automne_prev + T_sd_Printemps
m12	repro_prev + T_sd_Automne_prev +T_mean_Automne_prev + T_sd_Printemps

Tab. XC. Modèles d'abondance 2016-2021

Modèles	Variables utilisées
m7	last + T_sd_Printemps
m8	Njneige_Hiver + Njneige_Printemps + T_sd_Printemps
m13	group_all * Njneige_annee_alti
m15	Njneige_annee_alti + last_alti
m16	group_all + last_alti
m17	Alti_class * Njneige_annee_alti
m18	T_mean_Printemps+ T_mean_Hiver+ T_sd_Printemps + HR_mean_Printemps
m19	T_sd_Printemps
m20	1+ I(T_mean_Hiver^2)

- Last : date en jour julien du dernier jour de neige
- Group_all : variable correspondant au groupement climatique
- Alti_class : tranche d'altitude
- Last-alti : date en jour julien du dernier jour de neige en haute altitude
- Repro-prev : reproduction l'année précédente
- MaxNb_Adultes_prev : nombre d'adulte l'année précédente
- MaxNb_Marmottons_prev : l'année précédente

Annexe 33. Lexique des métriques paysagères calculées par Fragstats

Les tableaux Epaisseur de lisière (*Edge depth*), Contraste de lisière (*Edge contrast*) et Similarité (*Similarity*) ont été renseignés pour paramétrer les calculs de certaines métriques des catégories Espace cœur, Contraste et Agrégation. Ils prennent la forme de matrices assymétriques. Le premier tableau comporte des valeurs qui déterminent, pour chaque combinaison de types d'occupation du sol, l'épaisseur de la lisière et donc la superficie et la localisation de la partie « cœur » des patchs (Fig. 298). Ces valeurs sont des multiples de la taille de la maille utilisée et donc de la base de données d'occupation du sol utilisée. Ainsi, les valeurs sont plus nuancées avec la base OCS-GE qu'avec la base CLC : par exemple, les valeurs 100 et 300 présentées ci-dessous avec OCS-GE sont toutes deux fixées à 500 avec CLC puisqu'il s'agit de la taille minimale de la maille et que l'attribution d'une valeur 1000 serait disproportionnée au regard des capacités de déplacement des espèces étudiées.

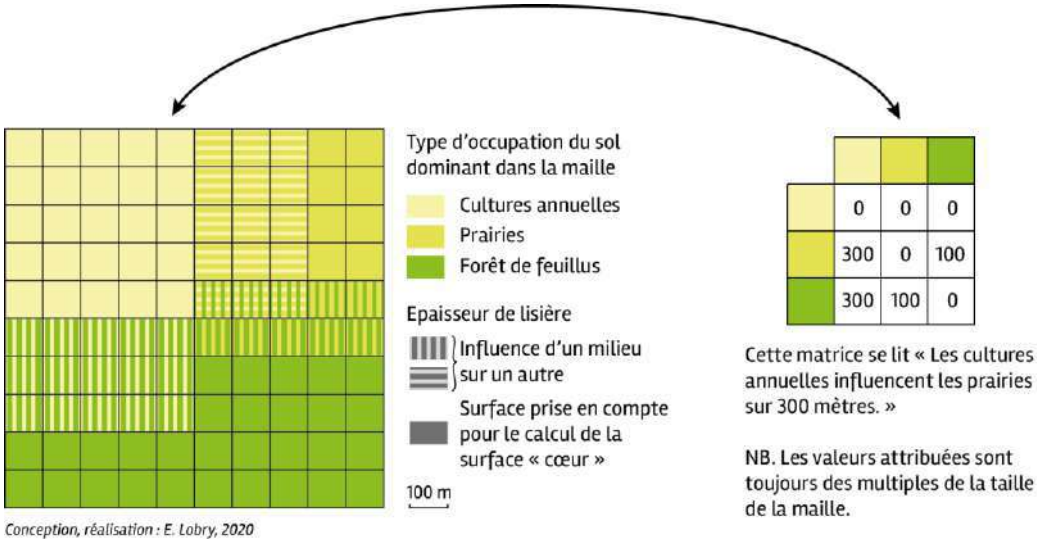


Fig. 298. Les parties « cœur » sont considérées comme n'étant pas influencées par la présence d'un autre milieu

Sur le même principe, la matrice du contraste de lisière attribue un poids de contraste à chaque combinaison et la matrice de similarité leur affecte des coefficients de similarité.

Le lot d'indices calculé est présenté dans le tableau suivant (Tab. XCI). Ils y sont classés selon leur type : Aire & lisière, Forme, Espace cœur, Contraste, Agrégation.

Tab. XCI. Les métriques paysagères utilisées

Type	Nom	Acronyme
Aire & lisière	Densité de lisière	ED
Forme	Ratio périmètre-aire (moyenne, écart-type)	PARA_MN PARA_SD
	Indice de contiguïté (moyenne, écart-type)	CONTIG_MN CONTIG_SD
Espace cœur	Superficie de l'espace cœur (moyenne, écart-type)	CORE_MN CORE_SD
	Superficie d'espace cœur disjoint (moyenne, écart-type)	DCORE_MN DCORE_SD
Contraste	Contraste de lisière total	TECI
	Indice de contraste de lisière (moyenne, écart-type)	ECON_MN ECON_SD
Agrégation	Nombre de patchs	NP

	Indice de division du paysage	DIVISION
	Contagion	CONTAG
	Indice d'agrégation	AI
	Indice de cohésion des patchs	COHESION
	Distance euclidienne au plus proche voisin (moyenne, écart-type)	ENN_MN ENN_SD
	Indice de proximité (moyenne, écart-type)	PROX_MN PROX_SD
	Indice de similarité (moyenne, écart-type)	SIMI_MN SIMI_SD

Indice d'aire et lisière

La densité de lisière correspond au rapport des longueurs de lisières et de la superficie du paysage, c'est-à-dire de la taille de la fenêtre coulissante (Fig. 299).

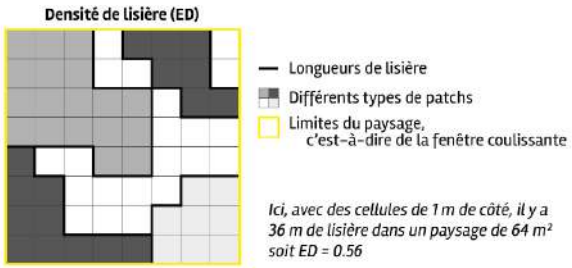


Fig. 299. Calcul de l'indice Densité de lisière (ED)

Indices de forme

Le ratio périmètre-aire permet d'exprimer la complexité de la forme du patch : par exemple, un périmètre important et une aire réduite correspondent à un patch à la forme découpée (Fig. 300).

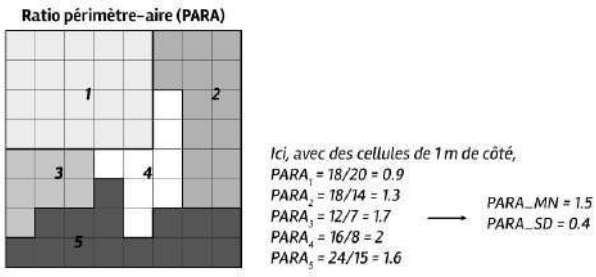


Fig. 300. Calcul de l'indice Ratio périmètre-aire (PARA)

L'indice de contiguïté est calculé pour chaque patch. Au niveau du paysage, c'est la distribution de ses valeurs qui est exprimée (moyenne, écart-type). Une valeur de contiguïté est attribuée à chaque cellule du patch en fonction de son voisinage, et rapportée à la superficie du patch. Le calcul de cet indice est réalisé de telle sorte que sa valeur soit comprise entre 0 et 1. Plus le patch est grand et contigu, plus l'indice s'approche de 1 (Fig. 301).

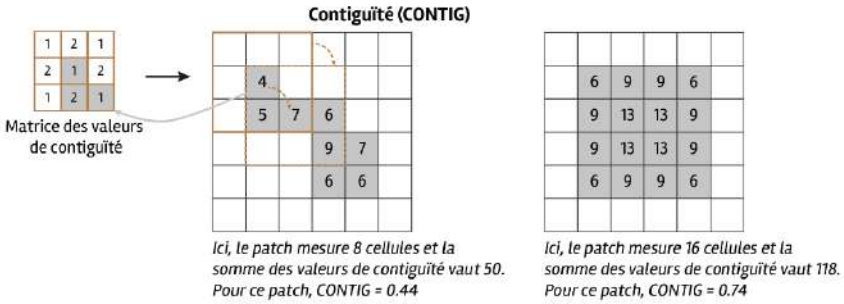


Fig. 301. Calcul de l'indice de contiguïté (CONTIG)

Indices caractérisant l'espace cœur

La définition de l'espace cœur a été explicitée (Fig. 298). Les indices CORE et DCORE utilisent deux approches différentes pour le quantifier. Le premier renvoie à la surface totale de l'espace cœur, qu'il soit constitué d'un seul tenant ou subdivisé, tandis que le second renvoie à la surface de chaque espace cœur disjoint (Fig. 302).

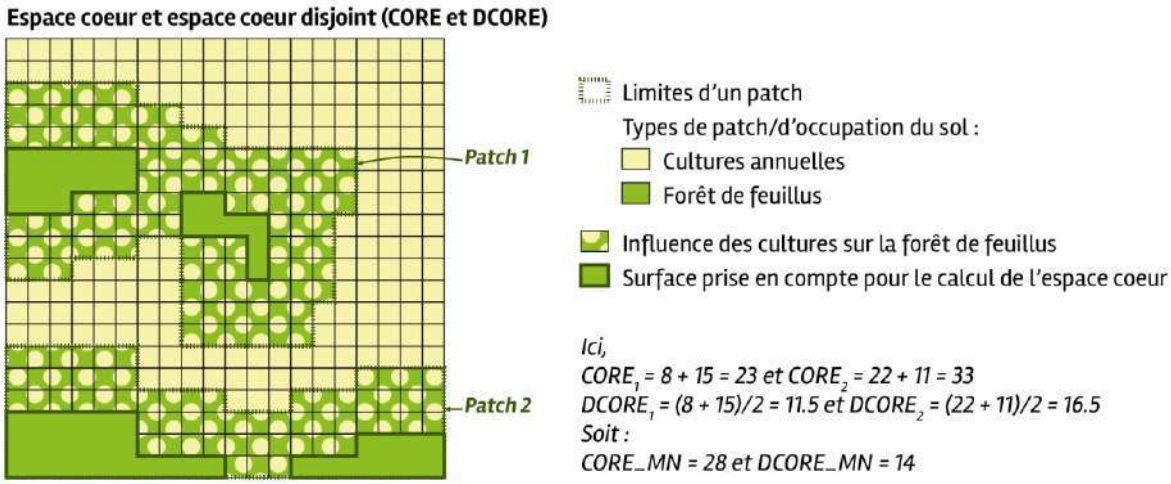


Fig. 302. Calcul des indices de surface de l'espace cœur (CORE et DCORE)

Indices de contraste

Le contraste de lisière total correspond à la somme des longueurs de lisière, pondérées par la valeur du coefficient de contraste fixée dans la matrice Contraste de lisière, rapportée à la somme de toutes les longueurs de lisière (Fig. 303). La valeur de cet indice est comprise entre 0 et 100%, la valeur maximale correspondant à un contraste maximal.

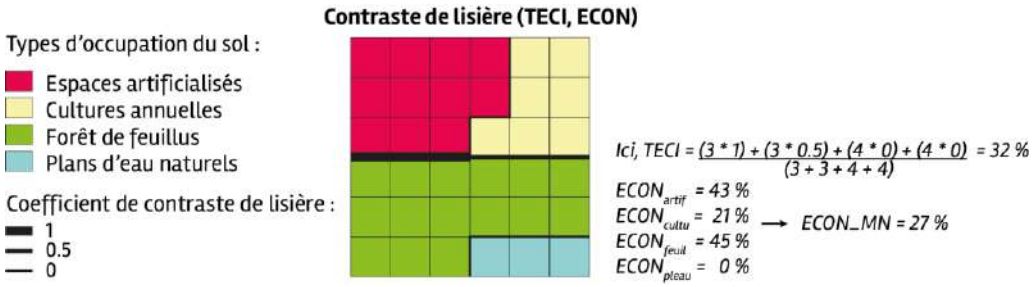


Fig. 303. Calcul des indices de contraste de lisière (TECI et ECON)

L'indice de contraste de lisière peut aussi être calculé pour chaque patch (ECON) et sa distribution au sein du paysage est alors rapportée sous les formes de la moyenne et de l'écart-type. Sur le même principe que l'indice précédent, la longueur de chaque segment du périmètre d'un patch est pondérée par le coefficient de contraste puis rapportée à la longueur totale du périmètre.

Indices d'agrégation

Le nombre de patchs permet de décrire la fragmentation d'un paysage : plus le nombre de patchs est élevé, plus le paysage est fragmenté, comme celui présenté à droite (Fig. 304).

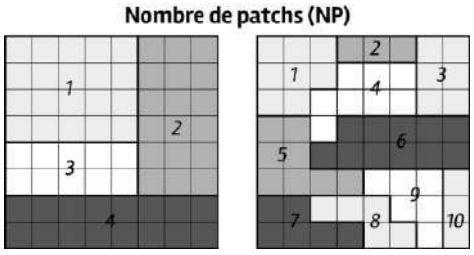


Fig. 304. Calcul de l'indice Nombre de patchs (NP)

L'indice de division du paysage exprime le rapport entre la somme des superficies de chaque patch et la surface du paysage. Il correspond à la probabilité que deux cellules choisies aléatoirement ne soient pas situées dans le même patch. Ainsi, l'indice prend une valeur nulle lorsque le paysage est composé d'un seul patch. En reprenant l'exemple précédent, l'indice de division du paysage présenté à gauche vaut 0.74 tandis que celui du paysage présenté à droite vaut 0.89.

L'indice de contagion est inversement proportionnel à la densité de lisière. Il prend en compte l'abondance relative des types de patch (c'est-à-dire des différentes classes d'occupation du sol) et l'adjacence entre deux types de patch (Fig. 305). Cet indice est exprimé en pourcentage, la valeur nulle correspondant à des patchs désagrégés au maximum.

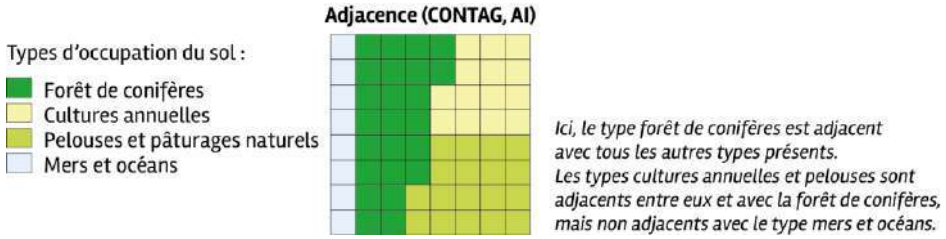


Fig. 305. Principe de l'adjacence des types de patch pour le calcul des indices CONTAG et AI

L'indice d'agrégation exprime le nombre d'adjacences entre des cellules appartenant à la même classe, rapporté au nombre maximum d'adjacences. Il est calculé par classe d'occupation du sol puis pondéré par la superficie totale de cette classe.

L'indice de cohésion des patchs mesure la connectivité physique d'un type de patch. Sa valeur est comprise entre 0 et 100. Elle tend vers 0 lorsque la proportion du paysage occupée par le type de patch étudié diminue, est subdivisée et moins connectée. Elle augmente à mesure que cette proportion augmente jusqu'à atteindre un seuil de percolation.

La distance euclidienne au plus proche voisin indique la distance entre un patch et le patch de même type le plus proche. Les distances sont calculées depuis le centre de la cellule centrale de chaque patch (Fig. 306).

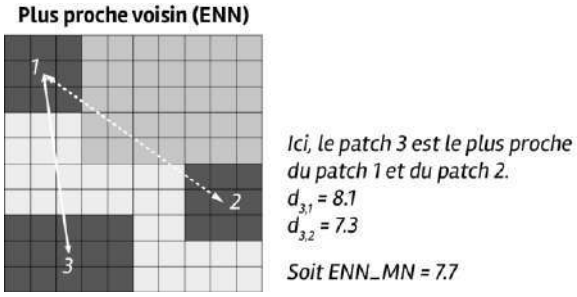


Fig. 306. Calcul de l'indice de la distance au plus proche voisin (ENN)

Les indices de proximité et de similarité sont calculés au sein d'un rayon de voisinage, défini dans les paramètres. Pour ce chapitre, le rayon varie pour correspondre à la taille de la fenêtre coulissante utilisée. Ces indices sont calculés pour chaque patch et les valeurs au niveau paysage indiquent donc leur distribution. L'indice de proximité exprime le rapport entre la somme de la surface du patch et la distance entre le patch étudié et chaque patch de même type situé dans le rayon de voisinage fixé (Fig. 307 à gauche). Cet indice a une valeur nulle lorsqu'aucun patch situé dans le voisinage n'est du même type que le patch étudié et sa valeur augmente lorsque le voisinage est occupé par des patchs de même type, proches et contigus. L'indice de similarité pondère la superficie de chaque patch situé dans le voisinage par le coefficient de similarité entre les deux types d'occupation du sol (Fig. 307) et la rapporte à la distance entre les patchs (Fig. 307 à droite). Cet indice a une valeur nulle lorsque les patchs situés dans le voisinage ont un coefficient de similarité nul et sa valeur augmente à mesure que le voisinage est constitué de patchs dont les types sont similaires (coefficients élevés) et que ces patchs sont proches, contigus et moins fragmentés dans leur distribution. À la différence de l'indice de proximité, l'indice de similarité ne tient pas compte du type des patchs situés dans le voisinage alors que le premier ne considère que les patchs d'un même type.

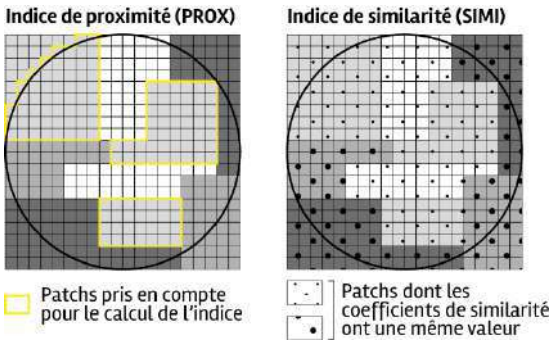


Fig. 307. Principes de calcul des indices de proximité (PROX) et de similarité (SIMI)

Annexe 34. Cartes de répartition des espèces sentinelles du climat

Les cartes de répartition des espèces sentinelles du climat sont à télécharger via le lien suivant :

https://drive.google.com/drive/folders/1zuQnEhn0zHcZYYRuXwDqz2wi5sfVvhKQ?usp=sharing

Étapes de téléchargement des cartes :

1- copier-coller l'adresse ci-dessus dans un navigateur
2- télécharger le fichier html nommé « Annexes-cartes-sentinelles.html »
3- ouvrir le fichier avec un navigateur (ex. Mozilla, Chrome, etc.)
4- cliquer sur télécharger les pdf

1 . Flore
2 . Lépidoptères
3 . Odonates
4 . Rainettes
5 . Grenouille des Pyrénées
6 . Lézard ocellé
7 . Lézard vivipare
8 . Lézards de montagne
9 . Vipères
10 . Marmotte des Alpes

Tome X Annexes : Cartes de répartition actuelle et future des espèces sentinelles du climat en région Nouvelle-Aquitaine

Cistude Nature

12/2021

Avant-propos : Ce document est réalisé dans le cadre du programme de recherche « 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. Les cartes de répartition des espèces sentinelles du climat sont des annexes de l'ouvrage du programme Tome X.

Référence bibliographique à utiliser : Mallard F. (coord.), 2021. Programme les sentinelles du climat – Tome X Annexes : Réponses des espèces animales et végétales face au changement climatique et pistes d'actions de conservation de la biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine, C. Nature : Le Haillan, Gironde, 724p.

1 . Flore

Auteur : Rémi David, CBNSA

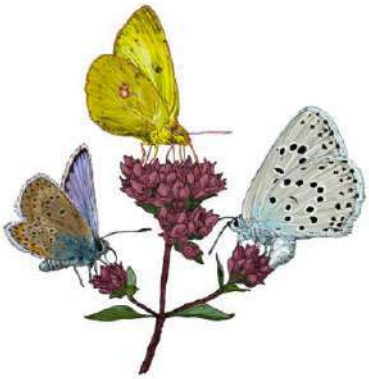
CARTES FLORE (PDF)



2 . Lépidoptères

Auteur : Anouk Glad, Cistude Nature

CARTES PAPILLONS (PDF)



3 . Odonates

Auteur : Anouk Glad, Cistude Nature

CARTES ODONATES (PDF)



4 . Rainettes

Auteur : Michaël Guillon, CEBC

CARTES RAINETTES (PDF)



5 . Grenouille des Pyrénées

Auteur : Florèn Hugon, UPPA Contributeur : Anouk Glad, Cistude Nature

CARTES GRENOUILLE DES PYRÉNÉES (PDF)



6 . Lézard ocellé

Auteur : Florèn Hugon, UPPA Contributeur : Anouk Glad, Cistude Nature

CARTES LÉZARD OCELLÉ (PDF)



7 . Lézard vivipare

Auteur : Michaël Guillon, CEBC

CARTES LÉZARD VIVIPARE (PDF)



8 . Lézards de montagne

Auteur : Florèn Hugon, UPPA Contributeur : Anouk Glad, Cistude Nature

CARTES LÉZARDS DE MONTAGNE (PDF)



9 . Vipères

Auteur : Michael Guillon, CEBC

CARTES VIPÈRES (PDF)



10 . Marmotte des Alpes

Auteur : Anouk Glad, Cistude Nature

CARTES MARMOTTE (PDF)



les sentinelles du climat

Avec le soutien de

UNION EUROPEENNE
Fonds Européen de développement Régional

RÉGION Nouvelle-Aquitaine

Gironde LE DEPARTEMENT gironde.fr

PYRENEES ATLANTIQUES LE DEPARTEMENT



2021 – Cistude Nature / Illustrations : © Sauvage Garage / Conception pages de couverture : Gabrielle Sauret