



HAL
open science

L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France : Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à l'horizon 2100 par la dynamique de population

Matthieu Vignal

► **To cite this version:**

Matthieu Vignal. L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France : Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à l'horizon 2100 par la dynamique de population. Milieux et Changements globaux. Université Côte d'Azur, 2020. Français. NNT : 2020COAZ2022 . tel-03105744

HAL Id: tel-03105744

<https://theses.hal.science/tel-03105744>

Submitted on 11 Jan 2021

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

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

THÈSE DE DOCTORAT

L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France

Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à
l'horizon 2100 par la dynamique de population

Matthieu VIGNAL

ESPACE - Étude des Structures, des Processus d'Adaptation et des Changements de l'Espace

UMR 7300

**Présentée en vue de l'obtention
du grade de docteur en Géographie
d'Université Côte d'Azur**

Dirigée par : Julien Andrieu
Co-encadrée par : Christine Voiron-Canicio

Soutenue le : 25 novembre 2020

Devant le jury, composé de :

Julien Andrieu, Maître de conférences HDR,
Université Côte d'Azur
Gabriele Casazza, Ricercatore, Università degli
Studi di Genova
Philippe Choler, Directeur de recherche CNRS,
Université Grenoble Alpes
Marianne Cohen, Professeure des universités,
Université Paris-Sorbonne
Albin Ullmann, Maître de conférences HDR,
Université de Bourgogne
Christine Voiron-Canicio, Professeure des
universités, Université Côte d'Azur

L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France

Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à
l'horizon 2100 par la dynamique de population

Jury :

Président du jury

Philippe Choler, Directeur de recherche CNRS, Université Grenoble Alpes

Rapporteurs

Marianne Cohen, Professeure des universités, Université Paris-Sorbonne

Albin Ullmann, Maître de conférences HDR, Université de Bourgogne

Examineurs

Christine Voiron-Canicio, Professeure des universités, Université Côte d'Azur

Gabriele Casazza, Ricercatore, Università degli Studi di Genova

Julien Andrieu, Maître de conférences HDR, Université Côte d'Azur

Résumé

Le changement global devrait engendrer des modifications de l'abondance et de la répartition des espèces végétales, conduisant à des extinctions d'espèces de l'échelle locale à l'échelle globale. Dès lors, cartographier la répartition actuelle des espèces, comprendre les processus en cours, et modéliser les futurs possibles sont essentiels pour anticiper les conséquences potentielles du changement global et protéger la biodiversité.

Cette thèse a réalisé une évaluation, à fine résolution spatiale, de l'impact du changement global à l'horizon 2100 sur la répartition de certaines espèces végétales à l'échelle du Sud-Est de la France et de la vallée de la Roya. Pour ce faire, la démarche qui a été mise en place est à la fois naturaliste et modélisatrice. Elle consiste à (i) modéliser et décrire la répartition actuelle des espèces, (ii) obtenir une meilleure compréhension des enjeux et identifier les populations vulnérables, (iii) identifier et analyser l'impact des changements récents sur les populations et (iv) modéliser la répartition future des espèces.

La méthode mise en place révèle d'une part, qu'un modèle qui simule les processus démographiques des espèces et qui est basé sur une cartographie robuste des populations comme état de référence permet bien d'étudier la végétation dans ces différentes dimensions. D'autre part, que l'accumulation de légères modifications de la dynamique de population sur une longue période aboutit bien à des changements importants de la répartition et de la densité des espèces étudiées.

En effet, les résultats de cette thèse indiquent que le changement global devrait engendrer des modifications de la répartition et de la densité des espèces étudiées dans la vallée de la Roya et dans le Sud-Est de la France. Ainsi, le changement global devrait être à l'origine de changements complexes qui s'établissent à l'échelle spécifique et qui sont dépendants du scénario climatique considéré. Il apparaît que les espèces étudiées devraient être capables de persister un temps dans certains milieux qui ne devraient plus être viables et, en revanche, que leur capacité de propagation ne leur permettrait pas de coloniser l'ensemble des milieux qui devraient devenir viables. Dès lors, les résultats de cette thèse indiquent que le changement global pourrait engendrer des changements importants, mais moins importants que ceux annoncés par les modèles corrélatifs ou les déplacements des conditions climatiques.

Les résultats de cette thèse permettent ainsi de hiérarchiser les espèces par la vulnérabilité face aux changements globaux, et il en résulte que les priorités de conservation devraient d'abord porter sur les espèces méditerranéennes endémiques ou spécialistes du littoral, puis sur certaines espèces alpines et subalpines, et en dernier sur les espèces montagnardes et méditerranéennes.

Le modèle BiogeoProspect développé dans cette thèse pourrait offrir la possibilité de déterminer, avec des acteurs territoriaux concernés, les futurs possibles de la biodiversité, et les moyens les plus adaptés de la protéger.

Mots clefs

Biogéographie ; Changement global ; Répartition ; Espèces végétales ; Modèle hybride de répartition ; Conservation

Abstract

Global change is expected to impact species abundance and distribution, which should result in species extinctions from local to global scales. Therefore, mapping species' current distribution, understanding current processes, and modeling potential futures are essential to anticipate the potential consequences of global change and to protect biodiversity.

This PhD thesis assessed potential global change impact on some plant species distribution in the South-East of France and in the Roya valley by 2100. To do this, the method consists of (i) modeling and describing species' current distribution, (ii) acquiring a clear understanding of the current issues and identifying vulnerable populations, (iii) identifying and analyzing recent changes impact on species population, and (iv) modeling the future distribution of species.

The method used reveals, first, that a model which simulates species demographic processes, and based on a robust population mapping as the actual condition, allows to study different aspect of vegetation. On the second hand, it reveals that the accumulation over a long period of time of small changes in population dynamics results in significant changes in species distribution and population density.

Indeed, the results of this thesis suggest that global change should cause changes in species distribution and population density in the Roya Valley and in South-East France. Thus, global change is expected to cause complex changes established at a species scale and which are dependent on climate scenario considered. It appears that the species studied should be able to persist for some time in environments that should no longer be suitable, and, on the other hand, that their capacity for propagation would not allow them to colonize all the environments that should become suitable. Therefore, the results of this work indicate that global change could lead to less important changes than predicted by correlative models or climate shifts.

The results of this study suggest that conservation priorities should concern, firstly, coastal endemic or specialized Mediterranean species, secondly, specific alpine and subalpine species, and lastly, mountain and Mediterranean species.

The BiogeoProspect model developed in this thesis could offer the possibility to determine the possible futures of biodiversity and the most adapted ways to protect it with all the territorial stakeholders concerned.

Keywords

Biogeography; Global change; Species distribution; Plant species; Hybrid Species Distribution Model; Conservation

Remerciement

Je souhaite avant tout remercier mon directeur de thèse, M. Julien Andrieu, présent tout au long de cette formidable aventure que furent ces quatre années de thèse. Du terrain au laboratoire, nos nombreux échanges auront continuellement amené à l'émergence de nouvelles idées. Son soutien sans faille et sa faculté à m'amener à me dépasser ont été essentiels pour mener à bien cette thèse. Je tiens à le remercier pour la confiance qu'il m'accorde continuellement ainsi que pour tout le temps qu'il m'a consacré.

Je remercie sincèrement ma co-directrice de thèse, Mme Christine Voiron-Canicio, pour la transmission de son savoir tout au long de ma formation de géographe, pour le temps qu'elle m'a consacré et pour sa disponibilité.

Je tiens à remercier Mme Marianne Cohen, M. Gabriele Casazza, M. Philippe Choler, et M. Albin Ullmann pour avoir accepté de faire partie de ce jury de thèse et pour l'intérêt qu'ils portent à ce travail.

Mes remerciements vont également aux membres de mon comité de thèse, à savoir Mme Élodie Briche, M. Frédéric Alexandre, et M. Vincent Laperrière pour le temps qu'ils m'ont accordé et pour leurs conseils avisés. Je remercie également M. Michel Godron pour nos nombreux échanges qui auront mené à l'émergence d'idées fondatrices de méthodes mises en place dans cette thèse.

Je tiens à remercier tous les membres du laboratoire ESPACE pour leur soutien que ce soit dans la recherche, les tâches administratives, ou l'enseignement. Je souhaite remercier, en particulier, tous les collègues de l'extension : Margot, Nicolas, Cyriel, Dennis... qui ont contribué à animer cette aventure au quotidien.

Je me dois de mentionner également tous les collègues doctorants ou jeunes docteurs avec qui j'ai partagé mes idées, mes réussites et mes doutes. Un merci à Lise, Alexandre, Florent, Alessandro, Killian, Hadrien, Alessandro, Joan... et tous les autres.

Une pensée pour ma famille et pour mes parents en particulier qui ont toujours cru en mes capacités.

Enfin, un mot pour celle qui partage mon quotidien et qui a vécu cette thèse autant que moi. Du terrain à la phase de rédaction, tu as été d'un soutien infaillible, et d'une patience sans commune mesure.

Merci.

Table des matières

Introduction générale.....	1
1. Chapitre 1. Changement global et biodiversité : état des connaissances, cadre théorique et méthodes d'analyses.....	5
Section 1.1. Le changement global et ses impacts sur la biodiversité.....	5
Sous-section 1.1.1. Le changement global et le changement climatique.....	5
Sous-section 1.1.2. Les impacts sur la végétation.....	14
Sous-section 1.1.3. Estimer les impacts futurs sur la végétation.....	20
Section 1.2. Fondements théoriques des modèles corrélatifs.....	26
Sous-section 1.2.1. Le concept de niche écologique.....	26
Sous-section 1.2.2. La distribution le long des gradients environnementaux.....	31
Sous-section 1.2.3. Le postulat d'équilibre avec l'environnement.....	37
Section 1.3. Modéliser la répartition d'une espèce dans un contexte de changement.....	47
Sous-section 1.3.1. Pour une meilleure définition de l'objet modélisé.....	47
Sous-section 1.3.2. Pour une modélisation robuste de l'aire de viabilité.....	57
Sous-section 1.3.3. Pour une simulation des processus biologiques.....	64
Section 1.4. Positionnement et méthode générale.....	67
2. Chapitre 2. Cadre biogéographique et écologique.....	73
Section 2.1. Le Sud-Est de la France.....	73
Sous-section 2.1.1. Le climat, l'homme et les paysages.....	73
Sous-section 2.1.2. La biodiversité et la protection de la nature.....	83
Section 2.2. Les espèces étudiées et leurs affinités écologiques.....	96

Sous-section 2.2.1. Justification des objets d'études.....	96
Sous-section 2.2.2. Données et méthodes pour l'analyse des données naturalistes.	101
Sous-section 2.2.3. Répartition et affinités écologiques des espèces.....	108
3. Chapitre 3. Le ViaProb, un nouveau modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle pour spatialiser les aires de viabilité des espèces à l'échelle régionale et à fine résolution spatiale.....	128
Section 3.1. Méthode.....	129
Sous-section 3.1.1. Données et prétraitements.....	129
Sous-section 3.1.2. Le modèle ViaProb, un modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle.	133
Sous-section 3.1.3. Modèles sélectionnés et démarche.....	137
Section 3.2. Résultats.....	145
Sous-section 3.2.1. Poids relatifs des descripteurs et estimation des modèles.....	145
Sous-section 3.2.2. Performance des modèles.....	149
Sous-section 3.2.3. Comparaison des aires de viabilité.....	153
Sous-section 3.2.4. Analyse des résultats à l'échelle de la vallée de la Roya.....	158
Section 3.3. Discussion.....	165
Sous-section 3.3.1. Le ViaProb, un modèle performant.....	165
Sous-section 3.3.2. Une simple modélisation de l'aire de viabilité des espèces végétales.	169
Conclusion.....	175
4. Chapitre 4. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces : quelles implications dans un contexte de changement global ?.....	177
Section 4.1. Synthèse bibliographique et objectifs.....	178
Sous-section 4.1.1. Les données sur la densité des espèces.....	178
Sous-section 4.1.2. Échantillonnage et collecte des données.....	179
Sous-section 4.1.3. Objectifs	183
Section 4.2. Méthode.....	184

Sous-section 4.2.1. Une stratification hiérarchique du territoire.	184
Sous-section 4.2.2. Des transects linéaires pour récolter les données.	190
Sous-section 4.2.3. Analyse statistique des résultats.	193
Section 4.3. Résultats.	196
Sous-section 4.3.1. Fréquence d'observation des espèces.	196
Sous-section 4.3.2. Densité des espèces et variabilité spatiale.	204
Sous-section 4.3.3. Les patrons de répartition et de densité.	211
Section 4.4. Discussion.	214
Sous-section 4.4.1. Le taux d'occupation des espèces.	214
Sous-section 4.4.2. La densité des espèces	215
Sous-section 4.4.3. Implication des patrons dans un contexte de changement global.	219
Conclusion.	226
5. Chapitre 5. Une modélisation de la densité des espèces : quelle contribution à l'étude des changements ?	228
Section 5.1. Synthèse bibliographique et objectifs.	229
Sous-section 5.1.1. Caractéristiques des données de densité et conséquences sur le choix du modèle.	229
Sous-section 5.1.2. Les modèles adaptés et leurs particularités.	231
Sous-section 5.1.3. Objectifs.	232
Section 5.2. Méthode.	233
Sous-section 5.2.1. Données.	233
Sous-section 5.2.2. Modèle de régression sélectionné et démarche.	234
Section 5.3. Résultats.	239
Sous-section 5.3.1. Poids des descripteurs.	239
Sous-section 5.3.2. Robustesse des modélisations.	242
Sous-section 5.3.3. La répartition des espèces étudiées.	246
Sous-section 5.3.4. Évaluation des résultats.	251

Section 5.4. Discussion.....	254
Sous-section 5.4.1. Le modèle <i>Hurdle</i> pour cartographier la répartition.....	254
Sous-section 5.4.2. Analyse des structures spatiales de la répartition des espèces végétales, de l'échelle macro à l'échelle micro régionale.	257
Sous-section 5.4.3. La répartition, un état de référence adapté ?.....	266
Conclusion.....	271
6. Chapitre 6. Modélisation de l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces et confrontation avec la répartition actuelle pour une meilleure compréhension des enjeux.....	273
Section 6.1. Méthode.....	275
Sous-section 6.1.1. Données utilisées dans les modèles.....	275
Sous-section 6.1.2. Un modèle prospectif de l'occupation du sol.	277
Sous-section 6.1.3. Modélisation des aires de viabilité futures des espèces.....	278
Sous-section 6.1.4. Identification des populations vulnérables.	279
Section 6.2. Résultats.....	281
Sous-section 6.2.1. Changement climatique.	281
Sous-section 6.2.2. Changements d'occupation des sols.	287
Sous-section 6.2.3. Impact du changement global sur l'aire de viabilité.	289
Sous-section 6.2.4. Identification des populations vulnérables.	305
Section 6.3. Discussion.....	311
Sous-section 6.3.1. L'impact du changement global sur les aires de viabilité.	311
Sous-section 6.3.2. Une bonne estimation de l'impact sur la répartition ?	314
Sous-section 6.3.3. Vers une meilleure identification des enjeux ?	316
Conclusion.....	319
7. Chapitre 7. Identification des facteurs de changement et évaluation des impacts sur la dynamique de population des espèces.	321

Section 7.1. Synthèse bibliographique et objectifs.....	322
Sous-section 7.1.1. Synthèse bibliographique.....	322
Sous-section 7.1.2. Objectifs.	324
Section 7.2. Méthode.....	325
Sous-section 7.2.1. Une stratification du territoire.....	325
Sous-section 7.2.2. Des relevés surfaciques pour récolter les données.	329
Sous-section 7.2.3. La structure et la dynamique des populations.....	332
Section 7.3. Résultats.....	334
Sous-section 7.3.1. Des populations aux structures différenciées.....	334
Sous-section 7.3.2. Des populations composées d'individus sains.	338
Section 7.4. Discussion.....	344
Sous-section 7.4.1. Synthèse des signaux de l'impact du changement global.....	344
Sous-section 7.4.2. Des signaux contraires à l'impact du changement global.....	346
Sous-section 7.4.3. Des signaux en accord avec l'impact du changement global.....	352
Conclusion.....	361
8. Chapitre 8. Modélisation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces : de l'intérêt de simuler les processus démographiques.	363
Section 8.1. Synthèse bibliographique et objectifs.....	364
Sous-section 8.1.1. Synthèse bibliographique.....	364
Sous-section 8.1.2. Objectifs.	366
Section 8.2. Méthode.....	367
Sous-section 8.2.1. Présentation générale du modèle BiogeoProspect.....	367
Sous-section 8.2.2. Le modèle qui simule les processus démographiques.....	369
Sous-section 8.2.3. Analyse des changements.....	382
Section 8.3. Résultats.....	386
Sous-section 8.3.1. Impact du changement global à l'échelle locale.....	386
Sous-section 8.3.2. Dynamiques spatiales des espèces à l'échelle locale.....	389

Sous-section 8.3.3. Impact du changement global à l'échelle régionale.	402
Section 8.4. Discussion.....	405
Sous-section 8.4.1. Synthèse de l'impact du changement global.	405
Sous-section 8.4.2. De l'intérêt des modèles basés sur les processus démographiques des espèces.	415
Conclusion.....	425
Conclusion générale.....	426
Bibliographie.....	431
Liste des figures.....	451
Liste des tableaux.....	469
Liste des encadrés.....	472

Introduction générale

Le changement global peut être défini comme l'ensemble des changements engendrés par les activités humaines qui affectent le système Terre (GIEC, 2014 ; IPBES, 2019). Le changement global regroupe ainsi un ensemble de facteurs qui opèrent simultanément et en interaction (GIEC, 2014). Parmi ceux-ci, le changement climatique et les changements d'occupation et d'utilisation des sols sont considérés comme les principaux moteurs des changements dans les écosystèmes (IPBES, 2019).

En effet, le changement global est à l'origine de multiples impacts sur la biodiversité en général, et sur la végétation en particulier (Scheffers *et al.*, 2016 ; Cramer *et al.*, 2018 ; IPBES, 2019 ; Sage, 2020). Les changements environnementaux futurs devraient affecter la végétation, conduisant à des modifications de la phénologie, de la dynamique des populations, et de la répartition des espèces, jusqu'à la structure et au fonctionnement des écosystèmes (IPBES, 2019). Le changement global pourrait ainsi engendrer des modifications de l'abondance et de la répartition des espèces végétales (Cheaib *et al.*, 2012 ; Linder *et al.*, 2014 ; Takolander *et al.*, 2018), conduisant à des extinctions d'espèces de l'échelle locale à l'échelle globale (Thomas *et al.*, 2004 ; Thuiller *et al.*, 2005 ; Urban, 2015).

Basé sur les estimations de la liste rouge mondiale des espèces menacées de l'Union International pour la Conservation de la Nature (UICN), le dernier rapport de l'IPBES sur la biodiversité et les services écosystémiques fait un constant sans précédent : près d'un million d'espèces serait menacé d'extinction par les changements environnementaux de ces prochaines décennies (IPBES, 2019).

Anticiper les conséquences potentielles du changement global s'avère alors nécessaire pour établir des stratégies de conservation et de protection de la biodiversité. Cette thèse s'inscrit ainsi, avec les outils de la géographie, dans cette demande sociale d'acquisition de connaissances et de hiérarchisation des espèces et des espaces afin de prioriser les efforts de conservation.

Ces enjeux sont particulièrement présents dans le Sud-Est de la France, dans la mesure où ce territoire regroupe une biodiversité importante, un réseau dense d'aires protégées, et des menaces fortes (pression d'urbanisation, changement climatique) sur la biodiversité et les milieux semi-naturels. Ainsi, l'ambition de cette thèse est de réaliser une évaluation à fine résolution spatiale, des impacts possibles du changement global à l'horizon 2100 sur la répartition de certaines espèces végétales à l'échelle du Sud-Est de la France et de la vallée de la Roya.

Or, anticiper les conséquences potentielles du changement global nécessite de cartographier la répartition actuelle des espèces, comprendre les processus en cours, et modéliser les futurs possibles.

Pour ce faire, de nombreux modèles ont été élaborés par la communauté scientifique avec pour objectif d'extrapoler les connaissances actuelles de l'écologie des espèces dans l'espace et dans le temps (Franklin, 2010). Parmi ceux-ci, les modèles corrélatifs sont les plus utilisés par la communauté scientifique. Ils établissent un modèle statistique basé sur des descripteurs de l'environnement qui permet d'expliquer la localisation des observations d'une espèce. Ces modèles sont régulièrement appliqués pour prédire les milieux où l'espèce pourrait être observée dans le futur (Hanewinkel *et al.*, 2013 ; Goberville *et al.*, 2016 ; Chakraborty *et al.*, 2017 ; Ashraf *et al.*, 2017 ; Dyderski *et al.*, 2018 ; Takolander *et al.*, 2019). Or, la modification de la répartition d'une espèce végétale est le résultat cumulé de processus de colonisation et de persistance qui dépendent de la succession et du succès des processus démographiques qui sont propres à chaque espèce (Schurr *et al.*, 2012). Ces processus ont, dès lors, un rôle prépondérant pour estimer la vulnérabilité des espèces aux changements environnementaux.

La volonté de cette thèse est donc d'étudier l'impact du changement global par l'intermédiaire d'un modèle dynamique capable de simuler les processus démographiques des espèces végétales. Or, la mise en place d'un tel modèle suppose d'une part, d'acquérir une cartographie réaliste de la répartition des espèces et de la distribution de leurs populations, et, d'autre part, d'identifier les signes de l'impact des changements environnementaux récents sur la dynamique des espèces étudiées. Dès lors, la démarche qui a été mise en place est à la fois naturaliste et modélisatrice. Elle matérialise notre volonté de se confronter aux faits avant de modéliser et de partir d'observations de terrain spécifique à la zone étudiée.

Cette thèse s'attelle ainsi à démontrer qu'une méthode basée sur une cartographie réaliste des populations de l'actuel et sur une modélisation par les processus permet d'une part, d'étudier la végétation dans ses différentes dimensions, et, d'autre part, d'étudier si l'accumulation de légères modifications de la dynamique de population sur une longue période pourrait aboutir à des changements importants. Cette thèse vise à construire une méthode qui étudiera et simulera les changements dans les différentes dimensions, et aura pour objectif de hiérarchiser les priorités de conservation de la biodiversité face aux changements globaux.

Le **premier chapitre** établit le contexte de cette thèse, l'état des connaissances actuel, le cadre théorique et les méthodes pour analyser l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales. À partir de cela, le positionnement de cette thèse est évoqué et une présentation synthétique de la méthode est réalisée. Le **deuxième chapitre** décrit la zone d'étude, aux deux échelles spatiales étudiées. Les caractéristiques physiques, la biodiversité et les outils pour la protéger, ainsi que les principaux enjeux et menaces sont abordés. Ce chapitre présente également les objets d'études, à savoir 25 espèces végétales, et leurs affinités écologiques.

Le **troisième chapitre** propose une évaluation d'un modèle développé dans le cadre de cette thèse au regard de certains modèles utilisés par la communauté scientifique, afin de cartographier l'aire de viabilité pour chacune des espèces. Le **quatrième** et le **cinquième chapitre** permettent de décrire et de modéliser la répartition actuelle des espèces. Basé sur cette répartition, le **sixième chapitre** propose une meilleure compréhension des enjeux actuels, par l'identification et la localisation des populations des espèces étudiées vulnérables face au changement global en cours. Le **septième chapitre** présente les signes observés de l'impact du changement global de ces dernières décennies sur la dynamique de population des espèces à l'échelle locale, et établit les dynamiques actuelles de ces espèces. Basé sur ces observations, le **huitième chapitre** modélise les changements que pourraient engendrer différents scénarios des changements environnementaux futurs dans les différentes dimensions de la végétation d'abord à l'échelle locale, puis à l'échelle régionale.

Chapitre 1. Changement global et biodiversité : état des connaissances, cadre théorique et méthodes d'analyses.

Section 1.1. Le changement global et ses impacts sur la biodiversité.

Le changement global peut être défini comme l'ensemble des changements induits par l'homme et ses activités qui affectent le système Terre (GIEC¹, 2014). La **sous-section 1.1.1** précise les différents facteurs associés au changement global notamment ceux étudiés dans le cadre de cette thèse à savoir les changements d'occupation et d'utilisations des sols et le changement climatique. La **sous-section 1.1.2** décrit les effets, qu'ils soient directs ou indirects, temporaires ou permanents, de ces changements environnementaux sur la structure de la végétation. Enfin, la **sous-section 1.1.3** présente les méthodes qui permettent d'estimer les impacts futurs de ces changements environnementaux, leurs fonctionnements ainsi que leurs projections.

Sous-section 1.1.1. Le changement global et le changement climatique.

1.1.1.1. Le changement global, des changements en interaction.

Le changement global regroupe un ensemble de facteurs qui opèrent simultanément et en interaction (GIEC, 2014). Ces facteurs sont, sans ordre d'importance, la démographie, les espèces invasives, la surexploitation des ressources naturelles, la pollution et l'accumulation d'intrants chimiques, les changements d'occupation et d'utilisation des sols, et le changement climatique (cf. Erreur ! Source du renvoi introuvable.). Ces différents facteurs sont en interactions et leurs conséquences sur les écosystèmes pourraient en être amplifiées (Wookey *et al.*, 2009) ou au contraire inhibées (Dieleman *et al.*, 2012). La nécessité d'étudier le changement global dans son ensemble prend sens dans la mesure où l'impact sur les écosystèmes pourrait se matérialiser par un effet cascade lorsque les changements engendrés

¹ Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat.

par l'un des facteurs entraînent l'augmentation de la vulnérabilité du système aux autres facteurs (Wookey *et al.*, 2009). Le terme « changement global » dans cette thèse regroupe le changement climatique et les changements d'occupation et d'utilisation des sols. Ces deux facteurs sont considérés comme les principaux moteurs des changements dans les écosystèmes (IPBES², 2019).

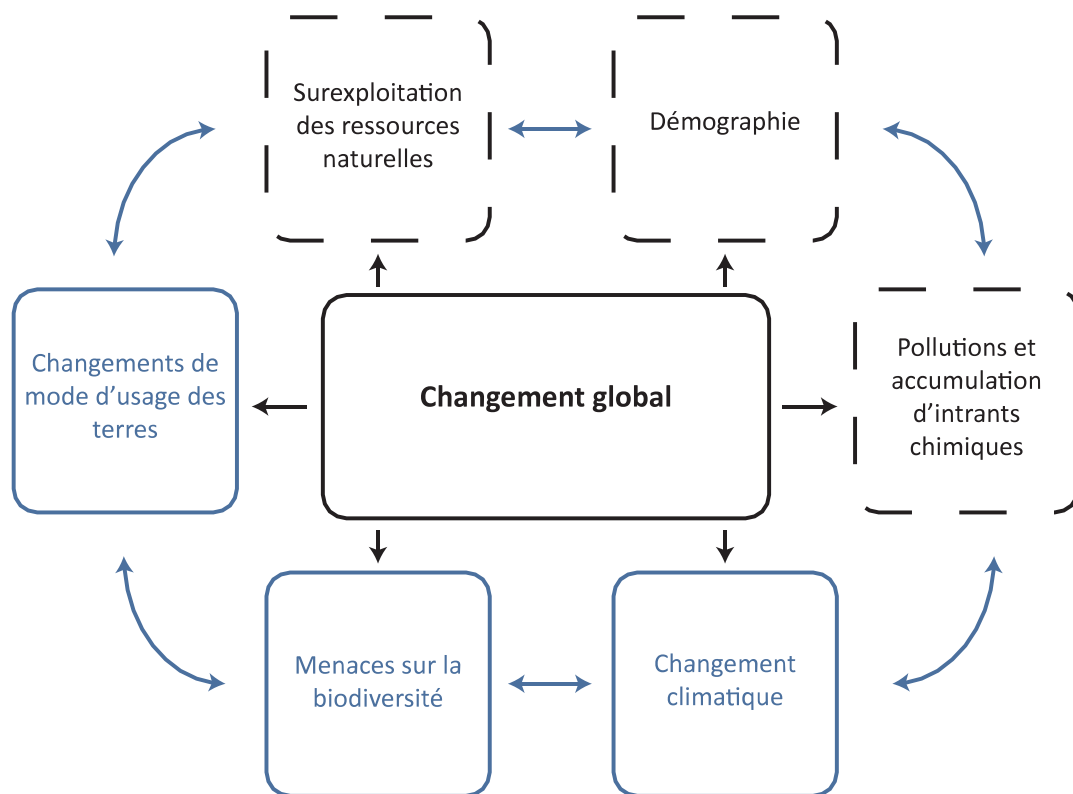


Figure 1.1. Le changement global, des changements en interaction.

Les changements d'occupation et d'utilisation des sols doivent être considérés comme des causes et des conséquences du changement climatique. En effet, la transformation des zones forestières en zones agricoles, principalement pour de l'élevage extensif ou des plantations commerciales est à l'origine de rejets importants de gaz à effet de serre dans l'atmosphère contribuant au changement climatique par la modification du bilan radiatif de la Terre (Hosonuma *et al.*, 2012 ; Macedo *et al.*, 2012). Il est donc nécessaire de considérer que les principaux facteurs à l'origine de changements d'occupation et d'utilisation des sols ont

² Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques.

également un impact, direct ou indirect sur le changement climatique (Schwaiger et Bird, 2010 ; Groisman *et al.*, 2012 ; Gries *et al.*, 2019). Dans un même temps, le changement climatique est désormais considéré, et devrait le devenir d'autant plus dans le futur, comme un élément moteur des changements d'occupation et d'utilisation des sols (Carmo *et al.*, 2012 ; Groisman *et al.*, 2012). L'imbrication de ces deux facteurs est telle, qu'il est difficile, voire illusoire, sauf dans certains cas particuliers, de distinguer l'impact d'un seul de ces deux facteurs. Plus encore, cette imbrication pourrait amener à attribuer d'une façon erronée, un impact à l'un des facteurs (GIEC, 2014). Ainsi, cette thèse s'attarde à étudier les impacts simultanés engendrés par le changement climatique et les changements d'occupation et d'utilisation des sols.

1.1.1.2. Les modifications d'occupation et d'utilisation des terres.

Les modifications d'occupation et d'utilisation des terres résultent d'un ensemble de processus étroitement reliés dont les principaux moteurs sont l'urbanisation, l'agriculture et l'exploitation forestière. L'ampleur et l'intensité de ces modifications sont toutefois variables dans l'espace et dans le temps. Elles sont notamment dépendantes d'un ensemble de facteurs indirects qui reposent sur la dynamique démographique, les modes de production et de consommation, le commerce, les innovations technologiques et les systèmes de gouvernance de l'échelle mondiale à l'échelle locale (IPBES, 2018).

La démographie croissante de la population mondiale est à l'origine d'une urbanisation croissante ces dernières décennies (Grimm *et al.*, 2008 ; Seto *et al.*, 2011). Cette urbanisation est particulièrement exacerbée sur le littoral méditerranéen qui concentre près de 60 % de la population de la région méditerranéenne (Blondel *et al.*, 2010). Ce processus d'urbanisation a été très important ces dernières décennies, au détriment des milieux agricoles, forestiers ou semi-naturels, entraînant la fragmentation et la détérioration de ces milieux et des écosystèmes côtiers (Blondel *et al.*, 2010 ; Kelly *et al.*, 2015). Ces mouvements de population vers les littoraux méditerranéens sont également à l'origine d'une baisse démographique dans les moyens et hauts pays conduisant à une forte déprise agricole dans ces territoires (Blondel *et al.*, 2010).

En effet, à l'échelle mondiale, les milieux agricoles sont caractérisés par deux processus conduisant à des dynamiques contraires, mais simultanées, et qui opèrent d'une façon plus

ou moins disproportionnée en fonction des régions du monde : l'expansion et l'abandon des zones agricoles (IPBES, 2018). Ces dynamiques sont le résultat d'un ensemble de facteurs d'ordre politique, économique, culturel et technologique, et parfois de l'influence des conditions climatiques et physiques du milieu. La région méditerranéenne regroupe ces deux processus avec une dichotomie marquée, bien que simplificatrice, entre les pays situés au nord et au sud de la mer méditerranée (Blondel *et al.*, 2010).

En effet, la faible croissance démographique et les développements technologiques dans les pays du nord ont conduit en certains lieux à l'abandon du système traditionnel agro-sylvo-pastoral d'utilisation des terres au détriment d'exploitations agricoles intensives notamment localisées dans les plaines (Médail et Diadema, 2006 ; Blondel *et al.*, 2010). La déprise agricole est un processus qui va directement influencer le processus d'urbanisation sur le littoral méditerranéen, alors que dans les moyens et hauts pays, la déprise agricole favorise la régénération des forêts mais également, la colonisation des prairies et des pâturages par les ligneux (Barbero *et al.*, 1990 ; Médail et Diadema, 2006 ; Blondel *et al.*, 2010). Néanmoins, l'expansion agricole est considérée comme le facteur prédominant de la modification des paysages sur le territoire européen (Jepsen *et al.*, 2015). En revanche, les pays situés au sud de la Mer Méditerranée sont caractérisés par une croissance démographique plus importante et un système d'utilisation des terres plus traditionnel favorisant l'agriculture extensive au détriment des milieux naturels et provoquant la fragmentation des milieux forestiers (Médail et Diadema, 2006 ; Blondel *et al.*, 2010).

Les milieux forestiers sont également soumis à un ensemble de processus qui dépendent du système de gestion. Qu'il s'agisse d'augmenter l'intensité de l'exploitation forestière, de réhabiliter les milieux forestiers, ou de mettre un plan pour une transition vers une gestion durable, tous ces processus ont des impacts directs sur la biodiversité et les écosystèmes (IPBES, 2018).

Ainsi, les modifications d'utilisation des terres résultent principalement de trois processus que sont l'urbanisation, la création et l'entretien de milieux agricoles et l'abandon des milieux agricoles (cf. **figure 1.3**). Ces trois processus vont favoriser la reprise progressive des milieux naturels ou l'urbanisation particulièrement sur le littoral méditerranéen. Ils sont à l'origine de la fragmentation des paysages ou du renforcement des continuités forestières, mais

également de la dégradation des terres et de la destruction des habitats engendrant des conséquences permanentes sur la biodiversité et les écosystèmes (IPBES, 2018).

L'évolution croissante de l'urbanisation, et de l'exploitation directe des terres est à l'origine d'une production sans précédent de gaz à effets de serre (IPBES, 2018). Près de 25 % des émissions mondiales de gaz à effet de serre proviennent du défrichement, de la production végétale et de la fertilisation (Burney *et al.*, 2010). Cet apport de gaz à effet de serre dans l'atmosphère est à l'origine d'un changement climatique sans précédent dont les conséquences viennent s'associer à ces modifications de l'utilisation des terres venant renforcer les impacts sur la biodiversité et les écosystèmes (cf. **figure 1.3**).

1.1.1.3. Le changement climatique.

La consommation croissante des énergies fossiles par les activités humaines depuis le développement industriel est à l'origine d'une hausse exceptionnelle de la concentration de gaz à effet de serre, modifiant le bilan radiatif de la Terre et conduisant à un changement du climat sans précédent (GIEC, 2014).

D'après les dernières estimations du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), la température moyenne annuelle sur Terre a augmenté de $1 (\pm 0.2) ^\circ\text{C}$ sur la période 1880-2017 (GIEC, 2018), et la décennie 2006-2015 a été plus chaude de $0.87 (\pm 0.1) ^\circ\text{C}$ par rapport à la période 1850-1900 (GIEC, 2018). Globalement, chacune des trois dernières décennies a été plus chaude que la précédente et que toutes les autres décennies depuis 1850 (GIEC, 2014). Cette augmentation des températures est toutefois variable à l'échelle mondiale (cf. **figure 1.2**). Elle est comprise entre $-0.6 ^\circ\text{C}$ et $+2.5 ^\circ\text{C}$ sur la période 1901-2012 (GIEC, 2014), et affecte plus particulièrement l'hémisphère nord et notamment la région méditerranéenne (Cramer *et al.*, 2018). En effet, l'augmentation de la température moyenne dans la région méditerranéenne est supérieure de $0.4 ^\circ\text{C}$ (cf. **figure 1.2**) à l'augmentation moyenne à l'échelle mondiale (Cramer *et al.*, 2018).

Les effets du changement climatique sur les précipitations sont moins évidents en raison de la variabilité spatiale et temporelle de ce phénomène (Wentz *et al.*, 2007). Sur la période 1951-2010, l'évolution du cumul annuel des précipitations à l'échelle mondiale fluctue entre une augmentation ou une diminution de 100 mm / an par décennie (cf. **figure 1.2**). Sur cette

période, le cumul annuel des précipitations a augmenté dans le nord de l'Europe, contrairement à la région méditerranéenne par exemple (GIEC, 2014).

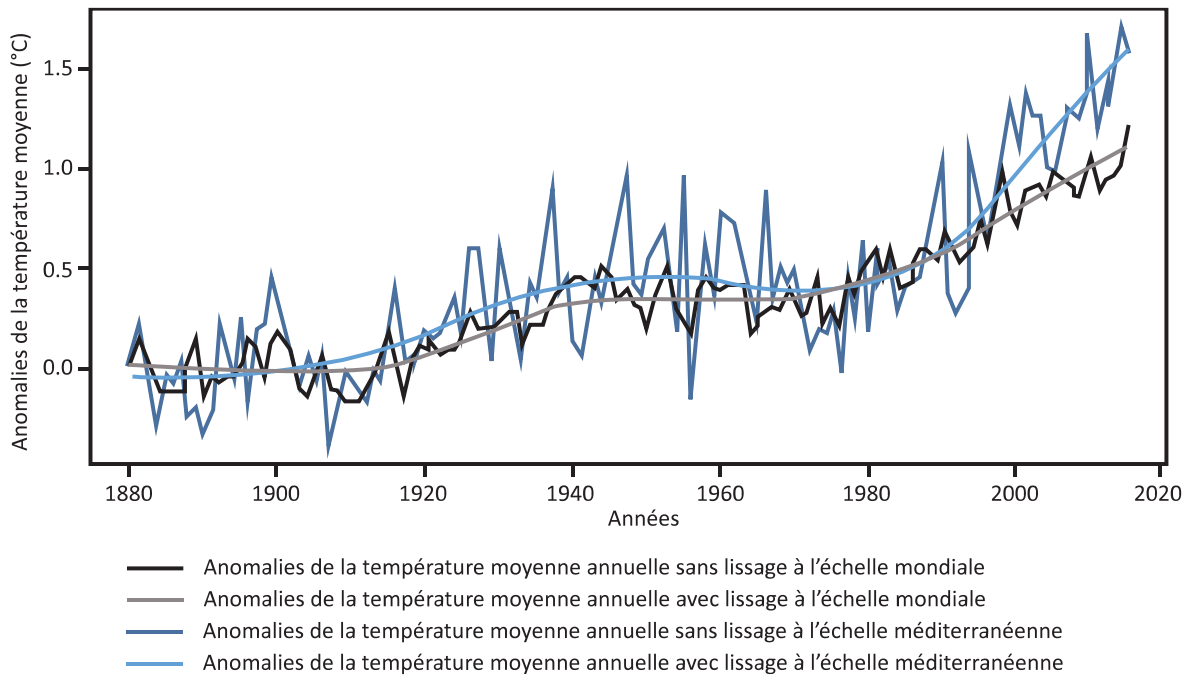


Figure 1.2. Évolution de la température moyenne à l'échelle mondiale et à l'échelle de la région méditerranéenne. Anomalies de la température moyenne annuelle par rapport à la période de référence 1880-1899, à l'échelle de la région méditerranéenne (en bleu) et à l'échelle mondiale (en noir) avec ou sans lissage. D'après Cramer *et al.*, 2018.

Le changement climatique a également des effets sur les événements climatiques extrêmes. Depuis 1950, les observations climatiques montrent une tendance à l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques extrêmes tels que le nombre de jours anormalement chaud, les vagues de chaleur et les sécheresses (GIEC, 2014 ; Cramer *et al.*, 2018). L'augmentation de la fréquence et de l'intensité de ces événements devrait avoir pour effet d'augmenter la vulnérabilité des écosystèmes et de la biodiversité à la variabilité du climat actuel (GIEC, 2014 ; Cramer *et al.*, 2018).

La combinaison de l'élévation des températures et de la diminution des précipitations dans la région méditerranéenne entraîne une augmentation notable de l'aridité (Cramer *et al.*, 2018), et une augmentation significative de la longueur des périodes de sécheresse (Tsanis *et al.*, 2011 ; Schleussner *et al.*, 2016). D'après Gouveia *et al.* (2017), ces changements sont ceux qui devraient le plus affecter les écosystèmes et la végétation de la région méditerranéenne.

L'évolution des paramètres climatiques associées aux changements d'utilisation des terres sont à l'origine de modifications de l'environnement physique.

En effet, dans les zones montagneuses de la région méditerranéenne, notamment dans les Alpes du Sud, le changement climatique est à l'origine d'un retrait des glaciers (Diolaiuti *et al.*, 2011), d'une réduction de l'enneigement à moyenne altitude (Uhlmann *et al.*, 2009 ; Steger *et al.*, 2013), de la fonte du permafrost (Ravel et Deline, 2011 ; Magnin *et al.*, 2017) et de l'assèchement des sols (Van der Schrier *et al.*, 2007 ; Trnka *et al.*, 2009 ; Briffa *et al.*, 2009). Ces modifications de l'environnement physique vont venir accentuer l'impact du changement climatique et des changements d'occupation et d'utilisation des terres sur la biodiversité et les écosystèmes (cf. **figure 1.3**).

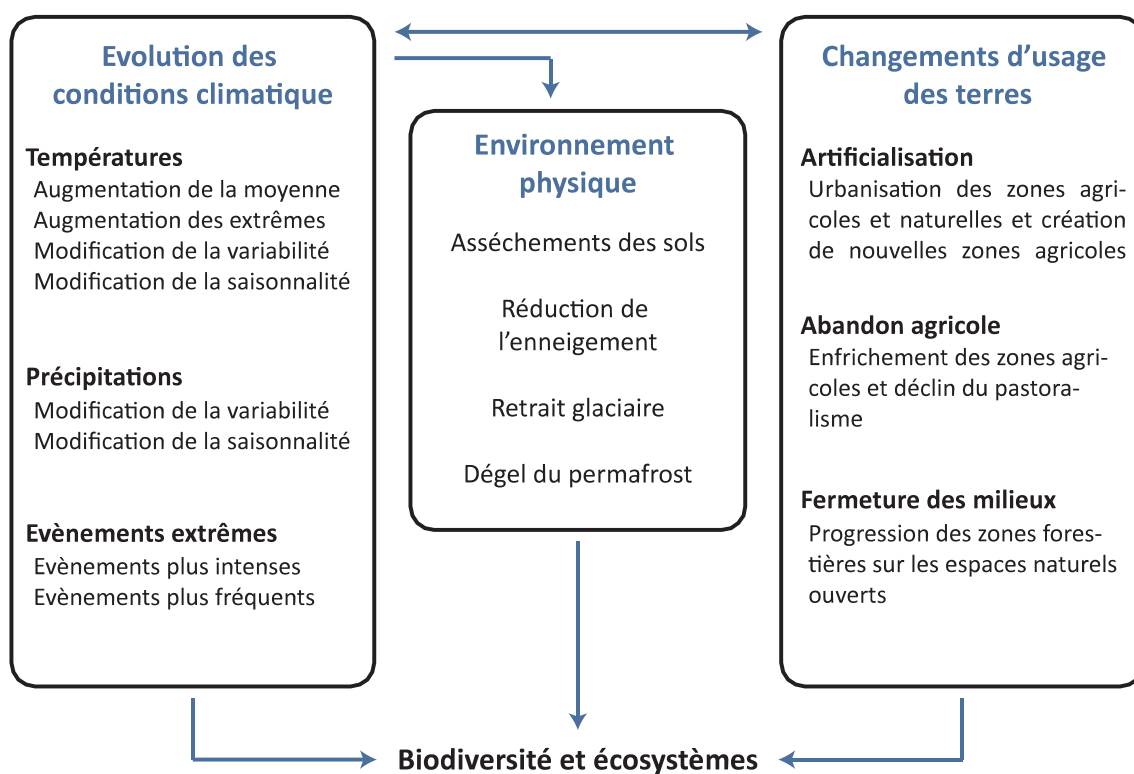


Figure 1.3. Synthèse des éléments constitutifs des deux changements environnementaux étudiés dans la cadre de cette thèse. À savoir, le changement climatique et les changements d'occupation et d'utilisation des sols. D'après les graphiques de synthèse du CREA Mont-Blanc.

D'après les dernières estimations du GIEC, ces tendances devraient se confirmer et s'accroître pour les prochaines décennies. À l'horizon 2035, la température moyenne sur Terre devrait augmenter de 0.3 °C à 0.7 °C en comparaison à la période 1986-2005 (GIEC,

2014 ; GIEC, 2018). Pour des horizons temporels plus lointains, les estimations varient selon les scénarios climatiques établis par le GIEC (cf. **encadré 1.1**).

Encadré 1.1. Les scénarios climatiques RCP utilisés dans le cinquième rapport du GIEC.

Devant l'incertitude quant à l'évolution de nos émissions de gaz à effet de serre et d'aérosols dues aux activités humaines, le GIEC a mis en place, dès 2001, un ensemble de scénarios climatiques matérialisant un éventail de projections climatiques. Ces scénarios reposent sur des hypothèses concernant l'évolution de la démographie mondiale et de nos modes de vie (Moss *et al.*, 2010). Dans le cinquième rapport du GIEC, quatre scénarios sont utilisés, baptisés RCP pour « Representative Concentration Pathways ». Ils représentent quatre trajectoires d'émissions et de concentrations de gaz à effet de serre, d'ozone et d'aérosols, ainsi que quatre trajectoires d'occupation et d'utilisation des sols (Moss *et al.*, 2010). Ces trajectoires ont été traduites en termes de forçage radiatif, c'est-à-dire que chaque scénario représente une modification du bilan radiatif de la planète. Ainsi, chaque scénario RCP représente une évolution différente de ce forçage radiatif jusqu'à l'horizon 2300. Ils se différencient par la valeur du forçage considéré, exprimé en puissance par unité de surface ($W m^{-2}$). Plus la valeur est élevée, plus le système terre-atmosphère gagne en énergie, et plus il se réchauffe (Moss *et al.*, 2010). Les quatre scénarios sont nommés RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 et RCP8.5. Le scénario RCP2.6 est le plus optimiste, il simule un pic du forçage radiatif vers 2030, puis un déclin. Les scénarios RCP4.5 et RCP6.0 simulent une hausse du forçage radiatif jusqu'en 2100 puis une stabilisation. Enfin, le scénario RCP8.5, le plus pessimiste, simule une croissance du forçage radiatif jusqu'en 2100 puis une croissance moins régulière jusqu'en 2300 (cf. **tableau 1.1.1**).

Tableau 1.1.1. Les quatre scénarios RCP. D'après Moss *et al.*, 2010.

Scénario	Forçage radiatif	Concentration (ppm)	Trajectoire
RCP2.6	Pic à $\sim 3 W m^{-2}$ avant 2100 puis déclin	Pic à ~ 490 eq-CO ₂ avant 2100 puis déclin	Pic puis déclin
RCP4.5	$\sim 4.5 W m^{-2}$ au niveau de stabilisation après 2100	~ 660 eq-CO ₂ au niveau de stabilisation après 2100	Stabilisation sans dépassement
RCP6.0	$\sim 6 W m^{-2}$ au niveau de stabilisation après 2100	~ 850 eq-CO ₂ au niveau de stabilisation après 2100	Stabilisation sans dépassement
RCP8.5	$> 8.5 W m^{-2}$ en 2100	$> 1\ 370$ eq-CO ₂ en 2100	Croissante

D'après les scénarios climatiques RCP, la température moyenne sur Terre à l'horizon 2035 devrait augmenter d'une façon similaire pour les quatre scénarios RCP. Pour des horizons plus lointains, cette évolution diffère selon les scénarios (cf. **figure 1.4**). La température moyenne annuelle sur Terre devrait augmenter de $1 (\pm 0.6)$ °C pour le scénario le plus optimiste (RCP2.6) contre $+ 2 (\pm 0.6)$ °C pour le scénario le plus pessimiste (RCP8.5) sur la période 2046-2065 par rapport à la période de référence 1986-2005. Pour la période 2081-2100, cette augmentation est estimée entre $+ 1 (\pm 0.7)$ °C pour le scénario RCP2.6 et $+ 3.7 (\pm 0.9)$ °C pour le scénario RCP8.5 par rapport à la période de référence 1986-2005 (Moss *et al.*, 2010 ; GIEC, 2014). Toutefois, il est estimé que le réchauffement dans la région méditerranéenne devrait excéder la tendance mondiale de 25 % avec un réchauffement estival plus important de 40 % (Cramer *et al.*, 2018).

D'après le cinquième rapport du GIEC (2014), les changements dans les régimes de précipitation devraient présenter une forte hétérogénéité spatiale. En effet, les précipitations dans les hautes latitudes et au niveau du Pacifique à l'équateur devraient augmenter à l'horizon 2100 (GIEC, 2014). Dans les régions subtropicales et de moyennes latitudes, les projections sont contrastées particulièrement pour le scénario RCP8.5 (GIEC, 2014). Par exemple, la moyenne des précipitations devrait significativement augmenter sur le continent américain, et diminuer significativement dans la région méditerranéenne.

Cramer *et al.* (2018) estiment qu'un réchauffement de 2 °C de la région méditerranéenne devrait engendrer une réduction des précipitations pendant la période estivale de 10 à 15 % particulièrement dans les Balkans, le nord de l'Espagne, et le sud de la France, et que ces valeurs pourraient atteindre 30 % en Turquie ou au Portugal. Lionello et Scarascia (2018) estiment que dans la région méditerranéenne, chaque degré d'augmentation de la température devrait entraîner une diminution de 4 % à 7 % de la moyenne des précipitations. Cette diminution des précipitations accompagné d'une augmentation des températures devrait entraîner une augmentation de la fréquence et de l'intensité des vagues chaleurs et des sécheresses (Cramer *et al.*, 2018).

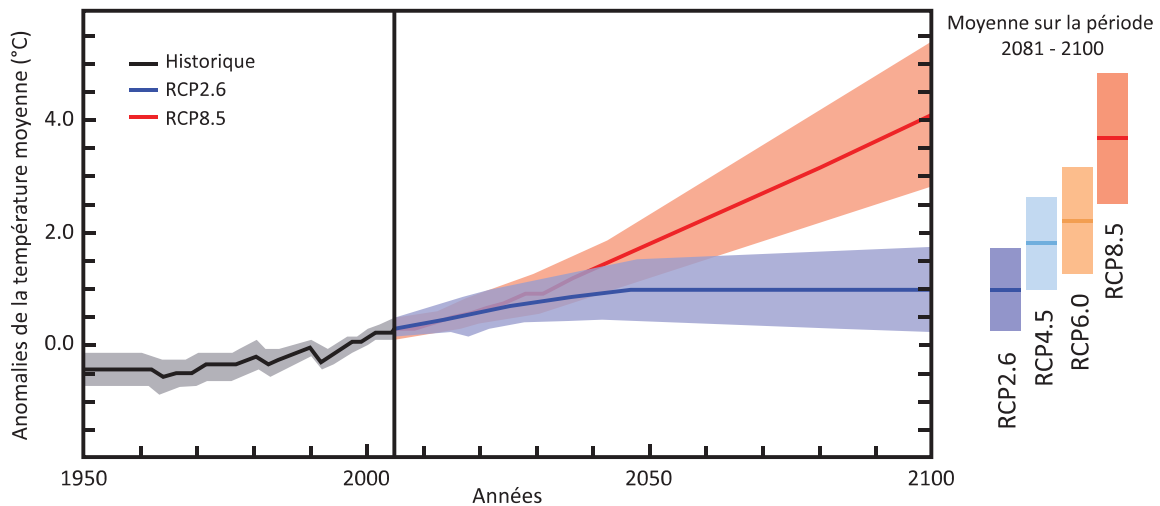


Figure 1.4. Projections climatiques à l'échelle mondiale pour les quatre scénarios climatiques RCP. Évolution de la température moyenne annuelle à l'échelle mondiale entre 2006 et 2100 par rapport à la période de référence 1986-2005. D'après GIEC, 2014.

Sous-section 1.1.2. Les impacts sur la végétation.

Le changement global, en modifiant les conditions climatiques et l'environnement physique, devrait affecter la structure de la végétation par un ensemble d'effets directs ou indirects, temporaires ou permanents (Parmesan, 2006 ; Mallard, 2016 ; Scheffers *et al.*, 2016 ; Cramer *et al.*, 2018). En effet, il devrait affecter la végétation, des gènes jusqu'aux écosystèmes, conduisant à des modifications de la phénologie, de la dynamique des populations, de la répartition, de la composition des assemblages spécifiques, jusqu'à la structure et au fonctionnement des écosystèmes (IPBES, 2018). L'impact du changement global sur la végétation fait déjà l'objet d'observations, et s'établit à différentes échelles temporelles en modifiant d'abord la phénologie, puis la physiologie et enfin la répartition (cf. **figure 1.5.** Bertrand, 2012 ; Mallard, 2016 ; Scheffers *et al.*, 2016 ; IPBES, 2018).

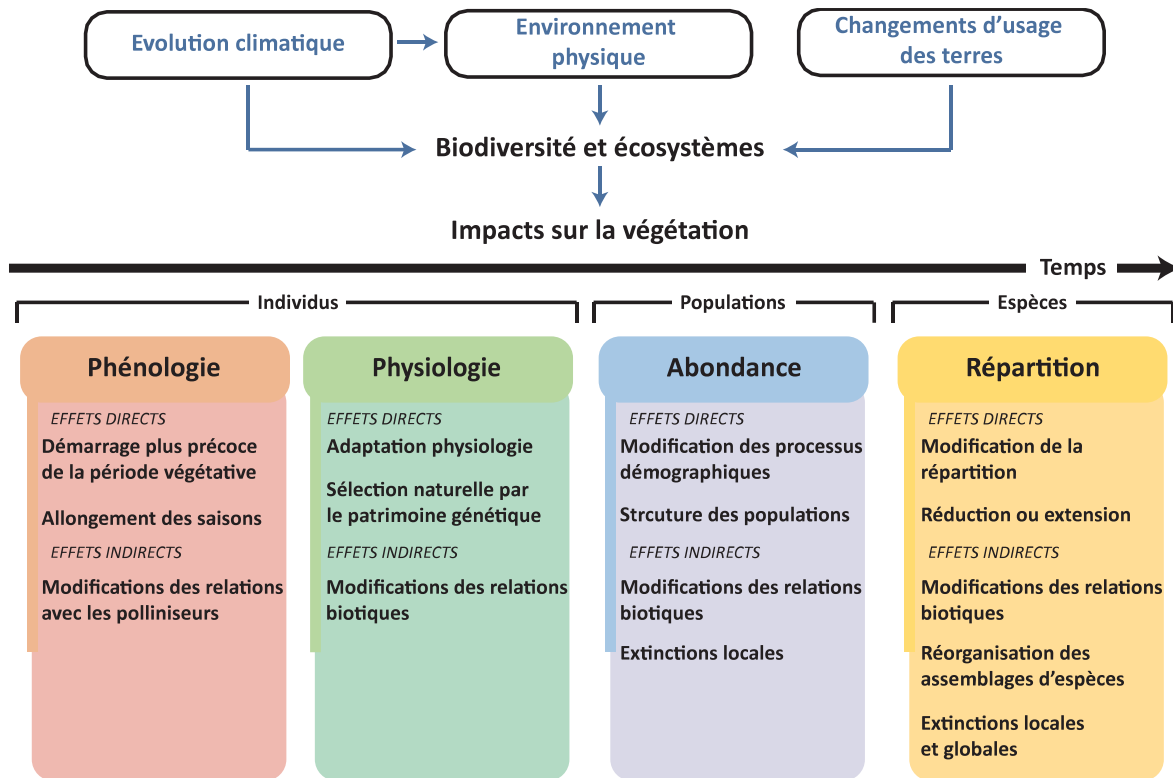


Figure 1.5. Les impacts du changement global sur la végétation, des individus jusqu'à l'espèce.
D'après les graphiques de synthèse du CREA Mont-Blanc.

1.1.2.1. L'impact sur la physiologie et la phénologie des espèces.

Dans un contexte de changement global, les espèces végétales peuvent persister au sein de leurs milieux actuels grâce à leurs capacités de tolérance, et si le changement devient trop important, grâce à leurs capacités d'adaptation. Ainsi, le changement climatique entraîne un décalage temporel des événements saisonniers (Parmesan, 2006 ; Cramer *et al.*, 2018) notamment des périodes de floraison et de fructification (Menzel *et al.*, 2006 ; Cook *et al.*, 2008 ; Primack *et al.*, 2009 ; Cook *et al.*, 2012 ; Gunderson *et al.*, 2012 ; Berg *et al.*, 2019 ; Inouye, 2020). Ces décalages sont à l'origine d'un allongement de la période végétative (Jeong *et al.*, 2011) particulièrement en milieu alpin (Vittoz *et al.*, 2011), et peuvent entraîner un décalage entre les plantes et leurs pollinisateurs ou leurs vecteurs de propagation (Kiers *et al.*, 2010 ; Rafferty et Ives, 2010 ; Inouye, 2020) affectant les capacités de survie et de dispersion des espèces.

Lorsque le changement devient trop important, alors les populations peuvent s'adapter par sélection naturelle (Jump *et al.*, 2006). Cette adaptation est dépendante de la diversité génétique des populations et du taux de mutations génétiques aléatoires. Dès lors, les signes

évidents d'une adaptation génétique aux changements en cours se font rares (Donnelly *et al.*, 2012) notamment parce qu'il est difficile de déterminer si ces adaptations reflètent une réponse adaptative ou si elles sont aléatoires, et donc, d'évaluer leur efficacité dans le contexte du changement global (Franks *et al.*, 2014). De plus, il est communément admis que la rapidité des changements en cours ne permet qu'une réponse adaptative limitée des espèces (Huntley, 2007). Si l'acclimatation et l'adaptation sont impossibles, alors le dépérissement des populations est le phénomène attendu.

1.1.2.2. L'impact sur les populations des espèces végétales.

Les changements environnementaux induits par le changement global ont pour effet de modifier la reproduction, la germination et donc la structure de la population. Cela a pour conséquence directe de modifier localement la population de l'espèce et peut conduire à son extinction locale ou la colonisation de nouveaux espaces. En effet, la dynamique spatiale d'une espèce végétale résulte de l'absence de germination des graines et de la mort d'individus dans les zones qui ne sont plus viables (extinction), et de la réussite de la germination des graines et de la persistance des individus dans des zones nouvellement viables et accessibles par les capacités de dispersion de l'espèce (colonisation). Ces modifications des populations, en réponse au changement global, par ces processus d'extinction et de colonisation, font déjà l'objet d'observations (Bertrand *et al.*, 2011 ; Naito et Cairns, 2011 ; Cahill *et al.*, 2013 ; Sheth et Angert, 2018). L'impact du changement global peut prendre différentes formes. En effet, il peut affecter les populations en limite de répartition d'une façon simultanée conduisant à une modification de la répartition de l'espèce, ou de façon séparée entraînant la contraction ou l'expansion de la répartition des espèces (Klanderud et Birks, 2003 ; Pauli *et al.*, 2007 ; Breshears *et al.*, 2008 ; Erschbamer *et al.*, 2009 ; Scheffers *et al.*, 2016).

1.1.2.3. L'impact sur la répartition des espèces végétales.

Les modifications de la répartition des espèces végétales, en réponse au changement global et en particulier au changement climatique, ont déjà été reportées par de nombreuses études (Parmesan, 2006 ; Rosenzweig *et al.*, 2008, Walther, 2010 ; Scheffers *et al.*, 2016). Plusieurs observations permettent de démontrer la modification de la répartition des espèces végétale, notamment en altitude (Walther *et al.*, 2005 ; Cannone *et al.*, 2007 ; Holzinger *et al.*, 2008 ; Chen *et al.*, 2011) et en latitude (Lesica et McCune, 2004 ; Walther *et al.*, 2005).

L'approche la plus utilisée pour évaluer les modifications de la répartition des espèces aux changements passés et en cours consiste à réaliser des relevés de végétation aux endroits historiquement étudiés afin de comparer les observations. La méthode du transect de végétation (un échantillonnage linéaire) permet de révéler les structures spatiales de la végétation. Reproduire le même transect à deux dates distinctes apparaît alors comme une méthode optimale puisqu'elle permet de comparer la structure spatiale de la végétation et donc d'évaluer l'impact des changements environnementaux. C'est notamment ce qu'ont réalisé Angelo et Daehler (2013) en comparant deux transects similaires réalisés le long d'un gradient altitudinal en 1966-1967 et 2008 à Hawaï. Ils mettent en évidence une montée en altitude moyenne des plantes étudiées de 454 m en 40 ans soit un rythme de 113.5 m par décennie. Amano *et al.* (2014) ont réalisé le même transect de végétation que celui réalisé par Whittaker en 1963. Cette étude leur permet d'observer un décalage significatif des espèces végétales plus en altitude particulièrement en limite inférieure de répartition avec, pour 8 espèces, des décalages de plus de 245 m d'altitude soit un rythme de 52 m par décennie. Morueta-Holme *et al.* (2012) ont réalisé en 2012 le célèbre transect de végétation le long du volcan Chimborazo en Équateur, initialement réalisé par Alexander Von Humboldt en 1802. Leur étude montre que l'élévation des températures, associé au retrait des glaciers, a entraîné une augmentation moyenne de l'élévation maximale des espèces végétales de près de 500 m en 210 ans. Soit un rythme de 24 m par décennie.

Ces modifications de la répartition des espèces sont particulièrement visibles en Arctique avec des espèces plus au nord, et plus en altitude en milieu alpin (Klanderud et Birks, 2003 ; Lenoir *et al.*, 2008) notamment dans les Alpes (Parolo et Rossi, 2008), l'Himalaya (Telwala *et al.*, 2013 ; Dolezal *et al.*, 2016), et dans les Andes (Feeley *et al.*, 2011). La remontée plus en altitude de la limite forestière est également un bon exemple de l'impact du changement global sur la végétation puisqu'il résulte des effets combinés du changement climatique et des modifications d'utilisation des terres, notamment en raison de l'abandon des pâturages (Parolo et Rossi, 2008 ; Leonelli *et al.*, 2011 ; Van Bogaert *et al.*, 2011 ; Jump *et al.*, 2012 ; Rannow, 2013 ; Greenwood *et al.*, 2014 ; Mathisen *et al.*, 2014). Dans les Alpes, cette remontée de la limite supérieure de l'arbre est estimée entre 100 m (Frei *et al.*, 2010) et 115 m (Leonelli *et al.*, 2011) sur la période 1900 / 2000 soit une élévation d'environ 11 m par décennie.

Toutefois, en raison des interactions complexes entre la modification des conditions climatiques, les modifications d'occupation et d'utilisation des terres et les interactions interspécifiques, le changement global peut également être à l'origine d'un décalage plus bas en altitude ou plus au sud en latitude, bien que ces modifications soient minoritaires (Lenoir *et al.*, 2010b ; Crimmins *et al.*, 2011 ; Pauli *et al.*, 2012 ; Zhu *et al.*, 2012).

Les modifications de la répartition des espèces peuvent se matérialiser par une contraction ou une extension de cette répartition pouvant conduire à des extinctions locales de populations voir à une extinction complète de l'espèce (Parmesan, 2006 ; Sexton *et al.*, 2009 ; Lavergne *et al.*, 2010 ; IPBES, 2018).

Les processus d'extinctions locales et de colonisations, c'est-à-dire les processus qui conduisent à la modification de la répartition des espèces, dépendent des caractéristiques propres à chaque espèce et, à ce titre, se réalise à des vitesses et dans directions qui leurs sont propres. Dans ce contexte, Lavergne *et al.* (2010) considèrent qu'il est plus probable que le changement climatique soit à l'origine d'un remaniement des assemblages d'espèces plutôt qu'une modification conjointe et proportionnelle de leur répartition. Plusieurs auteurs s'accordent sur la plausibilité de ce phénomène (Hobbs *et al.*, 2009 ; Alexander *et al.*, 2015).

Des exemples de modifications de la diversité spécifique d'un lieu ont déjà été observés (Cannone et Pignatti, 2014 ; Evangelista *et al.*, 2016) notamment dans les milieux de hautes altitudes où une augmentation de la richesse spécifique est observée (Walther *et al.*, 2005 ; Parolo et Rossi, 2008 ; Bhatta *et al.*, 2018). Dans les Alpes suisses, Holzinger *et al.* (2008) estiment que la richesse spécifique a augmenté de 11 % entre 1900 et 2004. À l'échelle des Alpes européenne, Pauli *et al.* (2007) ont observé une augmentation de 12 % de la richesse spécifique entre 1994 et 2004. Ces changements entraînent le remplacement des espèces spécialistes par des espèces plus thermophiles et généralistes (Lenoir *et al.*, 2010a ; Moradi *et al.*, 2012), et pourrait dès lors modifier les relations interspécifiques liées à des processus essentiels tels que la pollinisation ou la dispersion (Lurgi *et al.*, 2012 ; Olsen *et al.*, 2016).

1.1.2.4. L'érosion de la biodiversité.

La modification des cycles phénologiques, les changements dans la répartition des espèces et la modification des relations interspécifiques sont à l'origine de l'extinction d'espèces

végétales à l'échelle mondiale (Parmesan, 2006 ; Sexton *et al.*, 2009 ; Lavergne *et al.*, 2010 ; Bellard *et al.*, 2012).

D'après l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), près de 800 espèces sont considérées comme éteintes au niveau mondial, dont la cause majeure pour une vingtaine d'entre elles est le changement climatique (Cahill *et al.*, 2013). Pour le reste, les causes majeures sont la perte d'habitat en raison des changements d'utilisation des terres, la surexploitation des ressources, la pollution et les espèces invasives (Hofmann et Todgham, 2010 ; Cahill *et al.*, 2013).

D'après la liste rouge des plantes vasculaires d'Europe (Bilz *et al.*, 2011), sur les 1 826 espèces étudiées, près de 26 % (n = 467) des espèces sont considérées comme menacées, dont environ 7 % (n = 131) sont considérées en danger critique d'extinction, 9 % (n = 183) en danger et 10 % (n = 179) sont considérées comme vulnérables. En ce qui concerne les arbres présents sur le territoire Européen, sur les 454 arbres étudiés par l'IUCN, près de 37 % (n = 168) d'entre eux sont considérés comme menacés, dont 15 % (n = 68) en danger critique d'extinction et 14.5 % (n = 66) en danger d'extinction (Rivers *et al.*, 2019). Ce rapport indique également que près de 58 % des espèces arborées endémiques au continent européen sont menacées. En ce qui concerne le territoire métropolitain français, sur les 4 982 espèces végétales qui ont été analysées par l'IUCN (UICN, 2018), 15 % sont considérées comme menacées ou quasi menacées. Parmi ces espèces, 1 % (n = 51) sont considérées en danger critique, 3 % (n = 132) en danger, 5 % (n = 238) vulnérables, et 6 % (n = 321) quasi menacées. Près de 24 espèces sont considérées comme éteintes au niveau mondial (2 espèces) ou en métropole (22 espèces).

D'après les estimations de la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN, le dernier rapport de l'IPBES sur la biodiversité et les services écosystémiques fait un constant sans précédent : près d'un million d'espèces seraient aujourd'hui menacées par les activités humaines incluant le changement climatique et les modifications d'occupation et d'utilisation des terres (IPBES, 2019). Devant cette érosion de la biodiversité, et au vu de l'évolution rapide des changements environnementaux, la communauté scientifique se consacre, depuis le XXe siècle, à élaborer des outils capables de prédire l'impact du changement global sur la biodiversité en général, et sur la répartition de la végétation en particulier afin, notamment, d'accumuler suffisamment de connaissances pour que les décideurs puissent mettre en place des plans de conservation et de protection de la biodiversité adaptés dans ce contexte de changement.

Sous-section 1.1.3. Estimer les impacts futurs sur la végétation.

Estimer l'impact à venir du changement global sur la biodiversité repose sur une démarche modélisatrice. Cette démarche répond à une demande sociale de connaissances des risques qui pèsent sur la biodiversité afin d'élaborer des stratégies de conservation et de protection. Pour évaluer l'impact à venir du changement global sur la biodiversité il est nécessaire d'une part, de cartographier la répartition actuelle de la végétation, et, d'autre part, d'estimer les dynamiques futures en réponse aux changements environnementaux. Les estimations de ces études sont issues de modèles qui ont pour objectif d'extrapoler les connaissances actuelles de l'écologie des espèces dans l'espace et dans le temps (Franklin, 2010).

1.1.3.1. Modèles corrélatifs et modèles mécanistiques : deux approches différentes.

La répartition d'une espèce végétale est déterminée, entre autres, par les conditions environnementales où elle peut survivre et se reproduire (Higgins *et al.*, 2012). La modélisation de la répartition des espèces consiste donc à déterminer les conditions nécessaires au maintien et à la reproduction des espèces afin d'identifier les milieux viables pour ces dernières (Higgins *et al.*, 2012). Pour ce faire, il existe deux grandes catégories de modèles que sont les modèles corrélatifs et les modèles mécanistiques. Les modèles corrélatifs simulent implicitement les processus biologiques des espèces (Higgins *et al.*, 2012a2). Au contraire, les modèles mécanistiques ont pour objectif de simuler explicitement l'ensemble des processus qui conduisent à la répartition actuelle et future de l'espèce (Higgins *et al.*, 2012). De ce fait, ils nécessitent une connaissance approfondie de l'écologie des espèces étudiées et des processus, qu'ils soient physiologiques, phénologiques ou démographiques, qui permettent d'expliquer les limites de leur répartition (Higgins *et al.*, 2012). Ces modèles reposent donc sur une importante quantité de paramètres qui nécessitent d'une part, un large éventail de données à fine résolution spatiale et, d'autre part, une connaissance approfondie de l'impact de chacune de ces variables sur les processus simulés (Dormann *et al.*, 2012). Pour ces raisons, ils sont majoritairement appliqués sur un faible nombre d'espèces et sur des zones d'études réduites (Dormann *et al.*, 2012). Ces modèles sont moins utilisés que les modèles corrélatifs par la communauté scientifique. En effet, la majeure partie des travaux qui ont pour objectif d'identifier la répartition actuelle et de prédire la répartition future des espèces végétales reposent sur ces modèles corrélatifs (Dormann *et al.*, 2012 ; Higgins *et al.*, 2012 ; Schurr *et al.*, 2012).

1.1.3.2. Fonctionnement des modèles corrélatifs.

Ces modèles corrélatifs sont communément regroupés sous les termes « *Ecological Niche Models* » ou « *Environmental Niche Models* » (ENM), « *Species Distribution Models* » (SDM) ou encore « *Habitat Suitability Models* » (HSM). Bien que différentes terminologies existent, ces modèles reposent tous sur le même principe (cf. **figure 1.6**). Ils établissent une relation statistique entre les observations connues (présences et / ou absences) d'une espèce et un ensemble de descripteurs de l'environnement. Ces modèles vont donc étudier la distribution des observations au sein des descripteurs de l'environnement afin de déterminer les affinités environnementales de l'espèce. Ces affinités environnementales sont ensuite projetées dans l'espace géographique. Ces modèles permettent donc de cartographier l'ensemble des lieux qui regroupent les conditions environnementales similaires à celles des observations, donc considérées comme nécessaires à la persistance de l'espèce. Ils permettent également de faire des prédictions en projetant les affinités environnementales actuelles de l'espèce sur des données environnementales futures (Franklin, 1995 ; Franklin, 2010 ; Peterson *et al.*, 2011 ; Guisan *et al.*, 2017). Ces modèles corrélatifs sont donc des modèles statistiques. Ils établissent un modèle statistique basé sur des descripteurs de l'environnement qui permet d'expliquer la répartition observée d'une espèce. Puis, ce modèle est appliqué pour prédire les milieux où l'espèce pourrait être observée dans le futur. En ce sens, les processus biologiques ne sont pas simulés dans ces modèles, ils sont uniquement implicites, et les paramètres de ces modèles n'ont, *a priori*, aucune signification écologique (Dormann *et al.*, 2012). Dès lors, ces modèles s'insèrent dans un processus de modélisation composé d'un ensemble d'étapes permettant de garantir la robustesse des modèles.

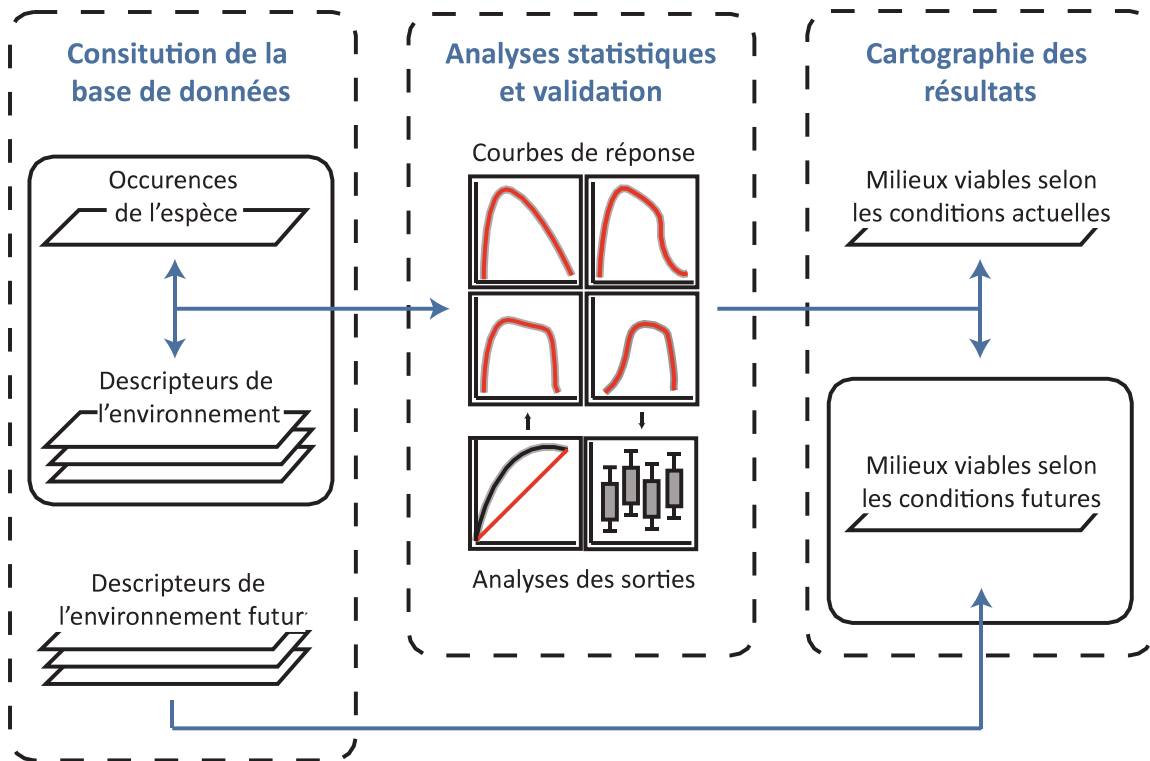


Figure 1.6. Fonctionnement synthétique des modèles corrélatifs.

Aisés à utiliser et à implémenter, les modèles corrélatifs sont aujourd'hui au cœur des études qui ont pour objectif d'estimer l'impact du changement global sur la biodiversité. Ils s'insèrent au sein d'un processus de modélisation cherchant à définir l'impact d'un scénario climatique (Dullinger *et al.*, 2012 ; Fois *et al.*, 2018) ou plusieurs (Thuiller *et al.*, 2005 ; Broennimann *et al.*, 2006 ; Svenning et Skov, 2006 ; Hanewinkel *et al.*, 2013 ; Ashraf *et al.*, 2017) à un horizon temporel (Bakkenes *et al.*, 2002 ; Thuiller *et al.*, 2005 ; Svenning et Skov, 2006 ; van Vuuren *et al.*, 2006 ; Fois *et al.*, 2018) ou plusieurs sur une espèce (Dai *et al.*, 2017 ; Ashraf *et al.*, 2017) ou plusieurs (Bakkenes *et al.*, 2002 ; Broennimann *et al.*, 2006 ; Hanewinkel *et al.*, 2013 ; Fois *et al.*, 2018) en utilisant un modèle (Bakkenes *et al.*, 2002 ; Svenning et Skov, 2006 ; Hanewinkel *et al.*, 2013) ou plusieurs (Thuiller *et al.*, 2005 ; Broennimann *et al.*, 2006 ; Ashraf *et al.*, 2017). Les résultats de ces modèles sont parfois analysés à travers différentes méthodes pour estimer le risque de perte de biodiversité (Bellard *et al.*, 2012). Ce dernier est calculé par l'intermédiaire de plusieurs méthodes qui reposent sur le postulat qu'une espèce devrait s'éteindre si les milieux qui permettent la présence de l'espèce venaient à disparaître (Thomas *et al.*, 2004 ; Baillie *et al.*, 2004 ; Bellard *et al.*, 2012).

1.1.3.3. Quelques résultats de modèles corrélatifs.

D'après ces modèles corrélatifs, le changement global devrait entraîner des extinctions locales de populations (Svenning et Skov, 2006). Ces extinctions locales devraient modifier la dynamique spatiale des espèces végétales (Lindner *et al.*, 2014) conduisant à des potentielles expansions (Dyderski *et al.*, 2018 ; Takolander *et al.*, 2019) et contractions (Cheaib *et al.*, 2012 ; Goberville *et al.*, 2016 ; Dyderski *et al.*, 2018) de leur répartition.

Par exemple, le changement global devrait entraîner un décalage plus au nord en latitude, et plus haut en altitude pour de nombreuses espèces arborées (Lenoir *et al.*, 2008 ; Dale *et al.*, 2010 ; Ogawa-Onishi *et al.*, 2010 ; Dyderski *et al.*, 2018). D'après Hanewinkel *et al.* (2013), à l'horizon 2100 sur le continent européen, l'Épicéa devraient voir sa répartition se réduire de 43 à 60 % en fonction du scénario climatique. Toutefois, la diminution de la répartition des espèces montagnardes devrait concorder avec l'augmentation de la répartition des espèces méditerranéennes. En effet, les auteurs indiquent que la répartition des Chênes devrait augmenter de 28 à 50 % à l'horizon 2100 pour trois différents scénarios climatiques. Le remplacement à basse altitude des espèces sempervirentes par des espèces caducifoliées est prédit par plusieurs études (Lindner *et al.*, 2014 ; Takolander *et al.*, 2019), bien que l'augmentation des températures associée à la diminution des précipitations devrait entraîner une contraction de la répartition des essences caducifoliées notamment dans les écosystèmes méditerranéens (Benito Garzon *et al.*, 2008). Les modèles corrélatifs estiment que la dynamique spatiale des milieux viables pour ces espèces devrait être de l'ordre de plusieurs kilomètres à plusieurs dizaines de kilomètres, ce qui est probablement bien plus rapide que ce que permet leur capacité migratoire (Chmura *et al.*, 2011 ; GIEC, 2014).

Dans les systèmes montagneux, les modèles prédisent une élévation de la limite de l'arbre (Körner, 2012 ; Pellissier *et al.*, 2013 ; Schwörer *et al.*, 2014), entraînant une réduction de la répartition des espèces herbacées d'altitudes (Engler *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012). Les modèles prédisent un risque élevé d'extinction pour les espèces végétales localisées à hautes altitudes notamment à l'échelle européenne (Thuiller *et al.*, 2005 ; Randin *et al.*, 2009). En effet, Thuiller *et al.* (2005), estiment que 27 à 63 % des espèces étudiées pourraient devenir vulnérable ou menacées à l'horizon 2080. Ils rappellent également que ces taux d'extinctions varient significativement d'une région à l'autre, entre 2.5 et 86 %, et que les espèces présentes dans les écosystèmes montagneux pourraient être proportionnellement plus susceptibles aux

changements environnementaux avec un taux d'extinction estimé à 60 % (Thuiller *et al.*, 2005).

À l'échelle européenne, le changement global devrait être à l'origine de l'extinction de 7 à 32 % des plantes vasculaires étudiées à l'horizon 2050 (Bakkenes *et al.*, 2002 ; van Vuuren *et al.*, 2006). Toutefois, l'Amérique du Nord et l'Europe devraient être les régions aux taux d'extinction en réponse au changement global les plus faibles avec, respectivement, des taux moyens de 5 et 6 % à l'horizon 2100 (Urban, 2015). Thomas *et al.* (2004) estiment que les taux moyens d'extinctions à l'horizon 2050 devraient être compris entre 6 et 8 % pour l'Europe contre 38 et 55 % en Afrique du Sud, et 66 et 75 % en Amérique du Sud. À l'échelle globale, les changements environnementaux devraient être à l'origine d'un taux d'extinction, à l'horizon 2100, de 5.2 % pour le scénario RPC2.6, 7.7 % pour le scénario RCP6.0 et 15.7 % pour le scénario RCP8.5 (Thomas *et al.*, 2004).

Ainsi, d'après ces études, le changement global devrait avoir des conséquences importantes sur les espèces végétales, et devrait ainsi être à l'origine d'une perte de biodiversité conséquente. Toutefois, ces estimations reposent sur des modèles corrélatifs, dont l'usage dans un contexte de changement est aujourd'hui discuté par la communauté scientifique (Akcakaya *et al.*, 2006 ; He et Hubbell, 2011).

1.1.3.4. Des modèles appropriés dans un contexte de changement ?

L'utilisation de ces modèles pour estimer l'impact du changement global sur la biodiversité est critiquée en raison de leur incapacité à prendre en compte les processus qui influencent l'extinction et la propagation des espèces, ainsi que leur capacité à persister ou s'adapter. Les principales critiques reposent sur le fait que ces modèles ne prennent pas en compte, entre autres, la capacité des espèces à résister ou s'adapter aux changements, la dynamique des populations, les interactions biotiques, ou encore la capacité de dispersion des espèces (Guisan et Thuiller, 2005 ; Thuiller *et al.*, 2008 ; Pereira *et al.*, 2010 ; Dawson *et al.*, 2011 ; Pearson *et al.*, 2011 ; Bellard *et al.*, 2012 ; Fordham *et al.*, 2012 ; Kramer *et al.*, 2012). Pourtant, tous ces processus jouent un rôle prépondérant pour estimer la vulnérabilité des espèces aux changements environnementaux.

À ceci s'ajoute le manque de justification écologique, entraînant des incertitudes quant à l'objet modélisé (Warren, 2012 ; Warren, 2013), et les difficultés pour sélectionner, calibrer et

valider les modèles. En effet, la variabilité des résultats entre les modèles peut être, tout autant importante, si ce n'est plus, que la variabilité des résultats entre les différents scénarios climatiques (Thuiller *et al.*, 2004). Ainsi, les modèles corrélatifs font l'objet de critiques tant sur le plan théorique que méthodologique (Akçakaya *et al.*, 2006 ; Guisan et Thuiller, 2005 ; He et Hubbell, 2011 ; Bellard *et al.*, 2012 ; Fordham *et al.*, 2012). La **section 1.2** discute des fondements théoriques sur lesquels reposent ces modèles, et des questions que cela soulève sur leur capacité à cartographier la végétation dans son état actuel et identifier les dynamiques futures.

Section 1.2. Fondements théoriques des modèles corrélatifs.

Les modèles corrélatifs reposent sur les fondements théoriques du concept de niche écologique abordés dans la **sous-section 1.2.1** (Sillero *et al.*, 2011). À ce titre, ils sont fondés sur des postulats qui concernent la répartition des espèces le long des gradients environnementaux, et l'équilibre entre l'espèce et son environnement (Guisan *et al.*, 2017). Ces deux postulats sont respectivement présentés et discutés dans **la sous-section 1.2.2** et la **sous-section 1.2.3**, dans la mesure où ils ne sont pas sans conséquence sur les sorties de ces modèles et questionnent leurs capacités à prédire la répartition actuelle et future des espèces végétales.

Sous-section 1.2.1. Le concept de niche écologique.

La niche écologique est un concept permettant de décrire la relation théorique entre une espèce et son environnement. Dès l'introduction de ce concept au début du XXe siècle, deux visions opposées ont été proposées, l'une basée sur l'environnement (Grinnell, 1917), l'autre sur les communautés (Elton, 1927).

1.2.1.1. La dualité du concept de niche écologique.

Selon Grinnell (1917), la niche écologique d'une espèce est définie par l'ensemble des caractéristiques abiotiques (conditions thermiques, hydriques et nutritionnelles) et biotiques (interaction avec les autres espèces) de l'environnement. Pour Elton (1927), la niche écologique d'une espèce se définit en fonction de l'impact qu'elle a sur son environnement. Ces deux auteurs ont donc une vision différente du rôle de l'environnement dans la répartition des espèces. Grinnell (1917) pense que les caractéristiques de l'environnement permettent d'expliquer la présence des espèces, alors que pour Elton (1927), les caractéristiques de l'environnement ne sont qu'une conséquence de l'assemblage des espèces.

Basé sur l'approche de Grinnell, Hutchison (1957) proposa une nouvelle définition du concept de niche écologique. Il définit une niche comme un hypervolume à n dimensions qui regroupe l'ensemble des conditions écologiques et des ressources nécessaires à la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce. Il différencie ainsi deux niches distinctes : la niche fondamentale, purement théorique, qui regroupe l'ensemble des conditions environnementales abiotiques permettant le développement pérenne de l'espèce, et la niche

réalisée regroupant l'ensemble des conditions environnementales abiotiques défini par la niche fondamentale mais sous contraintes des conditions biotiques du milieu. Ainsi, Hutchinson (1957) différencie la niche fondamentale, théorique, de la niche réalisée, observable et donc *a priori* plus réduite.

1.2.1.2. Vers une vision plus dynamique du concept de niche.

Toutefois, ces trois visions différentes du concept de niche écologique sont pour ainsi dire statiques. Il est important de considérer qu'une espèce peut être absente d'un habitat viable en raison, par exemple, de sa faible capacité de dispersion vers ces habitats ou en raison de facteurs historiques (Soberón et Peterson, 2005). Dans ses travaux, Pulliam (1998, 2000), rappelle également que la capacité de dispersion des espèces influence la persistance des populations et donc la niche réalisée. C'est ce qu'indique la théorie « *source – sink* » (Pulliam, 2000), dans laquelle il différencie l'habitat *source*, défini par un taux de natalité excédant le taux de mortalité, de l'habitat *sink*, qui inversement, définit un taux de mortalité excédant le taux de natalité. Il suppose ainsi que le concept de niche écologique (tel que proposé par Grinnell, Elton et Hutchinson) est incomplet puisqu'il ne prend en compte que l'ensemble des conditions environnementales qui assure la pérennité des populations (habitat *source*) en omettant, *de facto*, les milieux où les conditions environnementales sont insuffisantes pour que l'espèce réalise la totalité de son cycle de vie (habitat *sink*). En effet, Pulliam (2000) rappelle que les populations d'une espèce peuvent persister en dehors de la niche fondamentale (habitat *sink*) dans la mesure où elles se trouvent à proximité d'un habitat *source* relativement productif. Ainsi, d'après cette théorie, la niche réalisée n'est pas uniquement contrainte par les conditions biotiques du milieu, mais également par les capacités de dispersion des espèces, l'hétérogénéité des paysages et la fragmentation des habitats. La prise en compte de ces nouvelles contraintes est à l'origine de l'introduction du concept de niche occupée (Peterson *et al.*, 2011), plus réduite que la niche réalisée, qui correspond ainsi à l'ensemble des habitats accessibles où les conditions abiotiques et biotiques permettent la survie et la reproduction de l'espèce. Cette définition de la niche occupée est similaire au cadre théorique proposé par Soberón et Peterson (2005) pour expliquer la répartition des espèces végétales (cf. **figure 1.7**).

1.2.1.3. De la niche écologique à la répartition des espèces.

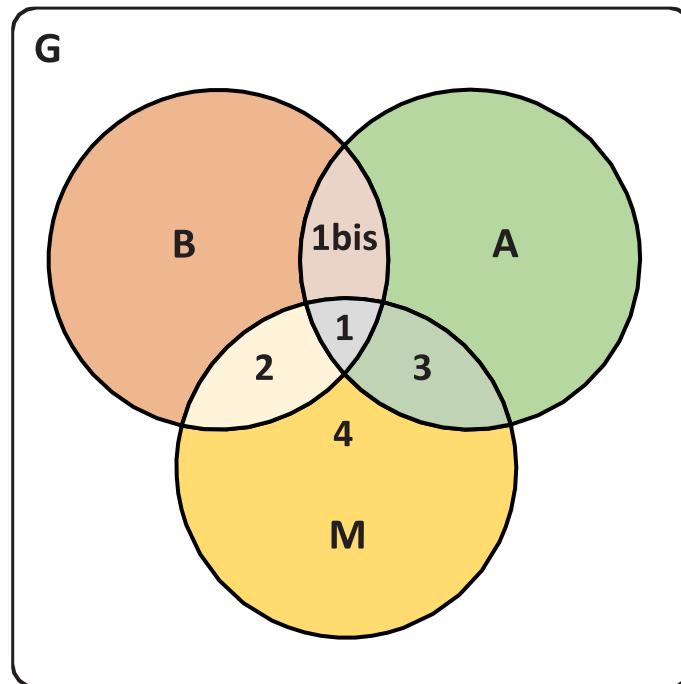
La répartition d'une espèce est *à priori* l'expression géographique de la niche écologique occupée d'une espèce (Soberón et Peterson, 2005). Toutefois, l'occupation spatiale de l'ensemble des lieux correspondant à la niche écologique de l'espèce est limitée par un ensemble de facteurs qu'il est nécessaire de prendre en compte. À savoir (i) que la répartition actuelle des espèces est le résultat de la combinaison de facteurs tant passés que présents mêlant les spécificités écologiques des espèces ainsi que leur histoire évolutive, et (ii) que l'espace géographique est discontinu et hétérogène, c'est-à-dire qu'il comprend des barrières géographiques qui vont notamment influencer la capacité des espèces à se disperser.

- (i) La compréhension de la répartition actuelle des espèces végétales nécessite l'étude des dynamiques spatio-temporelles passées (Brown *et al.*, 1996 ; Blondel *et al.*, 2010). Par exemple, les fluctuations climatiques lors du Pléistocène ont engendré des modifications de la répartition de nombreuses espèces. Certaines espèces ont résisté à ces alternances climatiques en se réfugiant dans des zones refuges aux conditions microclimatiques particulières lors des phases glaciaires (Blondel *et al.*, 2010). Cette alternance de phases glaciaires et interglaciaires explique la présence de nombreuses espèces d'origine boréale en région méditerranéenne par exemple, contribuant à la grande diversité spécifique de cette région (Thompson, 2005 ; Blondel *et al.*, 2010).
- (ii) Depuis la dernière période glaciaire, de nombreuses espèces se propagent depuis ces zones refuges. L'efficacité et la rapidité de la propagation de ces espèces sont fortement dépendantes de leurs spécificités écologiques, de leur capacité de propagation, mais également de l'hétérogénéité des paysages (Thompson, 2005 ; Blondel *et al.*, 2010). En effet, l'hétérogénéité des paysages, notamment la présence de barrières géographiques infranchissables, est à l'origine de la fragmentation spatiale des habitats, contraignant la propagation de nombreuses espèces, dont on peut considérer qu'elles occupent actuellement un territoire bien plus réduit que ce que leur permet, théoriquement, leur niche écologique (Svenning *et al.*, 2010 ; Normand *et al.*, 2011). Encore aujourd'hui, l'hétérogénéité des paysages contribue à la fragmentation des habitats pour de nombreuses espèces. Cette discontinuité des habitats dans l'espace géographique va limiter la propagation des espèces végétales et donc la colonisation de nouveaux habitats par ces dernières.

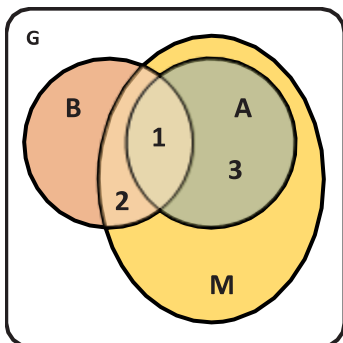
Pour résumer les facteurs qui conditionnent la répartition des espèces végétales, Soberón et Peterson (2005) ont proposé un schéma synthétique explicatif nommé le diagramme BAM (Biotique Abiotique Mouvement). Ce schéma synthétique (cf. **figure 1.7 - a**) propose une explication en trois dimensions de la répartition des espèces que sont : (A) les conditions environnementales abiotiques, (B) les conditions environnementales biotiques et (M) l'accessibilité passée et présente du milieu. Ainsi, l'espace A correspond à l'expression géographique de la niche fondamentale et son intersection avec l'espace B représente l'expression géographique de sa niche réalisée. L'accessibilité passée et présente du milieu dépend d'une multitude de facteurs dont les principaux sont la capacité de dispersion des espèces, la fragmentation et l'hétérogénéité du paysage (Pulliam, 2000). L'intersection des espaces A, B et M forme alors l'expression géographique de la niche occupée, c'est-à-dire les habitats où les populations *source* de l'espèce sont observables. Toutefois, en accord avec la théorie « *source – sink* » des populations peuvent être observées dans des milieux accessibles par l'espèce (M) mais en dehors de la niche réalisée (intersection de A et B). Ainsi, des populations *sink* de l'espèce sont observables dans des milieux où soit les conditions environnementales abiotiques, soit les interactions biotiques, ne permettent pas l'établissement sur le long terme de ces populations (Pulliam, 2000). Une espèce est donc présente dans une gamme d'habitats sensiblement plus étendue que ne le laisse supposer sa niche occupée. L'intersection de A et B qui n'est pas accessible pour l'espèce (M) regroupe les milieux qui pourraient, théoriquement, être colonisés par l'espèce.

Ce diagramme synthétique (cf. **figure 1.7 - a**) permet de comprendre les facteurs qui conditionnent la répartition des espèces. La position et les interactions entre les facteurs restent toutefois théoriques. Différentes configurations peuvent être observées *in-situ* (Peterson *et al.*, 2011). En effet, les facteurs historiques et la capacité de propagation de l'espèce peuvent être tels que l'espèce occupe actuellement l'ensemble de sa niche réalisée (cf. **figure 1.7 - b c**). Au contraire, la niche réalisée peut ne pas être accessible pour l'espèce (cf. **figure 1.7 - d**) si, par exemple, les conditions abiotiques et biotiques se sont déplacées, mais que la capacité de propagation de l'espèce ne permet pas de suivre ces changements conduisant à une potentielle extinction de cette dernière (Peterson *et al.*, 2011).

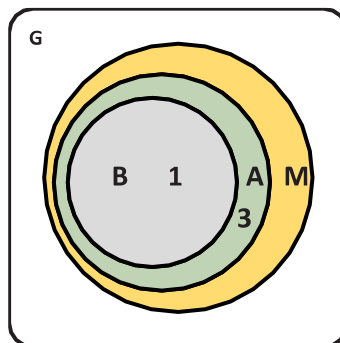
(a)



(b)



(c)



(d)

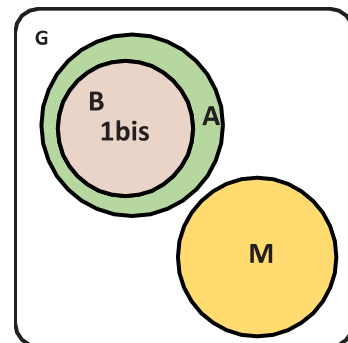


Figure 1.7. Le diagramme BAM, un schéma théorique des principaux facteurs qui influencent la répartition d'une espèce végétale. (a) Configuration théorique. (b) (c) (d) Configurations alternatives, observables *in-situ*. G représente l'étendue géographique. A représente les milieux où les conditions abiotiques permettent la présence de l'espèce. B représente les milieux où les conditions biotiques permettent la présence de l'espèce. M représente les milieux accessibles pour l'espèce. 1bis correspond à la niche réalisée de l'espèce. 1 correspond à la niche occupée de l'espèce par des populations *source*. 2, 3 et 4 indiquent que des populations *sink* peuvent être présent dans ces milieux, s'ils sont localisés près de populations *source*. D'après Soberón et Peterson, 2005 et Peterson et al., 2011.

Les modèles corrélatifs tentent d'expliquer la présence d'une espèce à partir des caractéristiques de l'environnement (Franklin, 2010). À ce titre, ils reposent sur les idées fondatrices de la niche écologique telle que définie par Grinnell et Hutchinson. Cependant, d'après le diagramme BAM, la seule prise en compte des conditions environnementales abiotiques ne permet pas de déterminer la répartition d'une espèce (Soberón et Peterson, 2005). Seule la prise en compte simultanée des conditions abiotiques et biotiques, et des processus spatiaux permet de définir la répartition d'une espèce végétale. En se basant uniquement sur la relation statistique entre les occurrences des espèces et les descripteurs de l'environnement, les modèles corrélatifs omettent dès lors deux éléments majeurs qui permettent d'expliquer la répartition des espèces végétales et questionnent l'objet modélisé par ces modèles.

Sous-section 1.2.2. La distribution le long des gradients environnementaux.

Dans l'impossibilité d'un relevé exhaustif de terrain, une étape de modélisation est nécessaire à l'interpolation. Celle-ci passe très généralement par la modélisation de la niche. Or, afin d'estimer la niche écologique des espèces, les modèles corrélatifs vont étudier la répartition des occurrences de l'espèce au sein des descripteurs de l'environnement. En effet, il est considéré que l'abondance d'une espèce est représentative de la viabilité du milieu pour cette dernière. La répartition d'une espèce est étroitement liée à plusieurs hypothèses sur la distribution de l'abondance des individus, dont la principale est l'hypothèse de centre-abondant (Brown, 1984).

1.2.2.1. L'hypothèse centre-abondant.

D'après cette hypothèse, l'abondance d'une espèce est supposée être plus élevée au centre qu'aux limites de répartition, et ce, dans l'espace géographique et dans l'espace environnemental (Brown, 1984 ; van Couwenberghe, 2011). Il est ainsi considéré que l'abondance d'une espèce est d'autant plus importante que le milieu est viable, car les conditions locales favorisent la germination et la survie des individus, et diminue le taux d'extinction. Ainsi, la variation du nombre d'individus le long des descripteurs environnementaux peut être représentée selon une distribution normale, incluant toutefois deux exceptions : lorsqu'un changement abrupt survient dans les descripteurs environnementaux ou lorsque ces derniers sont fragmentés. Bien que cette hypothèse soit

encore débattue (van Couwenberghe, 2011), les modèles corrélatifs, reposent sur cette hypothèse de centre-abondant (van Couwenberghe, 2011).

1.2.2.2. Estimer la relation entre l'espèce et son environnement.

Afin d'estimer la niche écologique des espèces, les modèles corrélatifs vont étudier la distribution des occurrences de l'espèce au sein des descripteurs de l'environnement. Ils établissent une fonction mathématique permettant, aux mieux, de caractériser la relation entre l'espèce et le descripteur de l'environnement. Initialement introduites par Whittaker (1956, 1960, 1967), ces courbes de réponse caractérisent la distribution statistique de l'abondance d'une espèce le long des gradients environnementaux (cf. **figure 1.8**).

Le concept de niche écologique considère que la distribution statistique de l'abondance d'une espèce le long des gradients environnementaux suit une courbe gaussienne, d'amplitude et d'espacement égal, dont la largeur est limitée par la compétition avec les autres espèces et dont l'abondance maximale est localisée là où les conditions environnementales sont optimales pour l'espèce (cf. **figure 1.8** Austin, 2002).

Toutefois, cette répartition unimodale de l'abondance des espèces le long des descripteurs de l'environnement a très peu été observée, au détriment des répartitions unimodales déformées, des répartitions bimodales voir multimodales (Austin, 1999 ; Austin, 2002). Les répartitions bimodales et multimodales ont notamment été observées lorsque la compétition est le facteur prépondérant pour expliquer la répartition de l'espèce le long d'un descripteur de l'environnement (Whittaker, 1960 ; Whittaker, 1967).

La répartition d'une espèce le long des descripteurs de l'environnement est dépendante des tolérances physiologiques de l'espèce pour ce descripteur (Guisan *et al.*, 2017). Ainsi, pour un descripteur donné, l'optimum écologique et les zones de tolérances vont varier individuellement pour chacune des espèces, s'organisant en continuum écologique (Gleason, 1926). Une espèce peut tolérer une grande amplitude de conditions pour un descripteur (on considère alors qu'elle est indifférente à la variation de ce descripteur), mais ne tolérer que quelques conditions spécifiques pour un autre descripteur. La diminution de l'abondance d'une espèce de son optimum écologique vers ses limites de tolérance peut être progressive ou abrupte si le descripteur est limitant pour l'espèce. Ces effets de seuils ont déjà été

observés et permettent d'expliquer l'arrêt de processus physiologiques lorsqu'un certain seuil est dépassé le long d'un descripteur de l'environnement (Körner, 2003 ; Körner, 2012).

La distribution statistique de l'abondance d'une espèce le long d'un descripteur va également être dépendante de sa distribution statistique dans les autres descripteurs. La prise en compte de l'ensemble des descripteurs est à l'origine d'effets combinés venant affecter la répartition de l'abondance des espèces dans l'ensemble des descripteurs. La niche écologique est la représentation de la répartition de l'abondance de l'espèce dans l'ensemble des descripteurs de l'environnement.

Pour estimer la niche écologique d'une espèce, puis la projeter dans l'espace géographique, les modèles corrélatifs vont étudier la répartition des occurrences de l'espèce conjointement dans chacun des descripteurs en entrée du modèle, qui devrait *théoriquement* permettre d'expliquer la répartition de l'espèce.

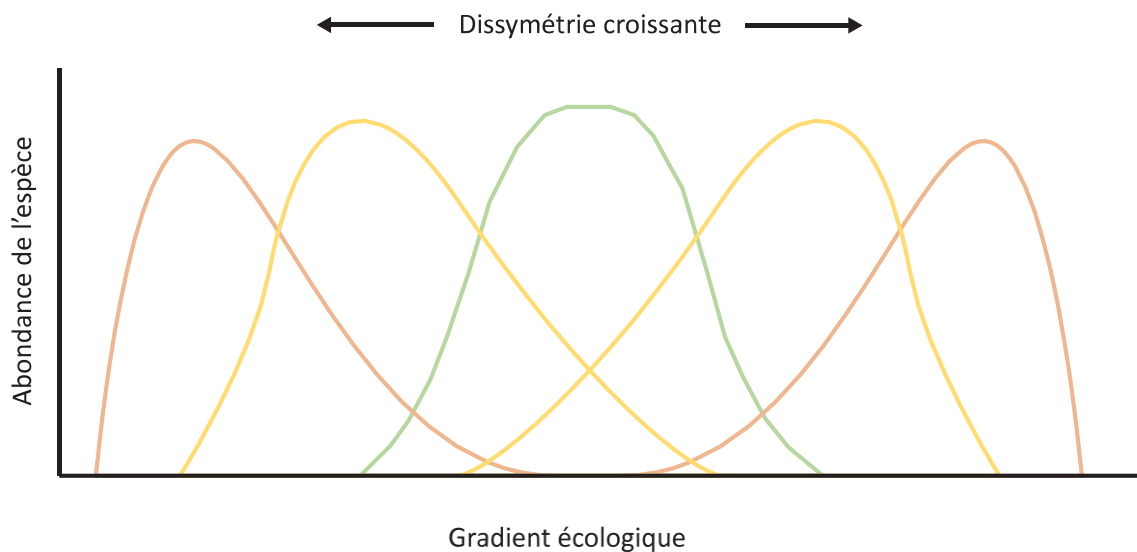


Figure 1.8. Variation de l'abondance d'une espèce le long d'un gradient écologique. Ici différentes courbes de réponse pour une même espèce sont illustrées en fonction du rôle croissant de la compétition et de la tolérance physiologique de l'espèce. *D'après Kent et al., 1997, inspiré d'Alexandre et Génin, 2011.*

1.2.2.3. Les descripteurs qui permettent d'expliquer la répartition d'une espèce.

De nombreux modèles conceptuels des descripteurs de l'environnement qui contrôlent la répartition des espèces ont été proposés (Austin, 1980, Austin, 1985, Franklin, 1995). Parmi

ceux-ci, Austin et Smith (1989) puis Guisan et Zimmerman (2000) suggérèrent de diviser les facteurs explicatifs en trois catégories distinctes : les facteurs indirects, directs et ressources. Les facteurs ressources sont les facteurs qui sont directement consommés par les plantes telles que la lumière, l'eau et les nutriments (cf. **figure 1.9**). Les facteurs directs sont les facteurs qui ont une influence directe sur la physiologie, le développement ou la répartition des espèces, mais ne sont pas consommés par les plantes. Il peut s'agir des températures, des précipitations ou du pH par exemple (cf. **figure 1.9**). Enfin, les facteurs indirects sont les facteurs qui n'ont aucune conséquence physiologique sur le développement des plantes. Il s'agit de la latitude, la longitude ou encore l'altitude (cf. **figure 1.9**). Facilement mesurables, ces facteurs sont très utiles pour définir la répartition d'une espèce, car ils sont directement corrélés avec des variables qui ont une influence directe telles que la température ou les précipitations. Ainsi, les facteurs indirects synthétisent une combinaison de facteurs directs et de facteurs ressources (Guisan *et al.*, 1999 ; Guisan et Zimmermann, 2000). Dès lors, l'utilisation de tels facteurs au sein des modèles n'est pas sans conséquence, puisqu'ils réduisent, *de facto*, la transférabilité du modèle dans d'autres zones géographiques, et la robustesse du modèle lorsqu'il est difficile d'identifier la combinaison de facteurs directs et ressources auxquelles se réfèrent les facteurs indirects.

En effet, un facteur indirect tel que la topographie peut synthétiser un ensemble de facteurs ressources et directs différents selon la position géographique de l'étude. Cependant, l'utilisation de facteurs directs ou ressources est à privilégier afin d'assurer la robustesse et la transférabilité du modèle, malgré la difficulté d'obtenir de telles données (Guisan et Zimmermann, 2000). Ces trois catégories ne sont pas pour autant hermétiques, dans le sens où leurs limites varient pour chaque espèce. En effet, l'eau peut être considérée comme une variable ressource pour une plante présente dans un milieu où l'eau est une ressource limitante, ou comme une variable indirecte pour une plante lorsqu'elle est présente dans un milieu saturé en eau.

Austin et Smith (1989) rappellent également que les événements climatiques extrêmes ont des effets sur la physiologie, le développement et la répartition des espèces végétales (cf. **figure 1.9**). Les sécheresses, les inondations, les vagues de chaleur, les incendies ou encore les avalanches ont des effets temporaires ou permanents si la fréquence de ces événements augmente. Mod *et al.* (2016) viennent compléter ces facteurs en rappelant que les facteurs

d'origines anthropiques, tels que l'occupation et l'utilisation des sols, mais également les interactions biotiques, telles que la présence d'animaux et le couvert végétal (qui peuvent être liés aux activités humaines), conditionnent également la répartition des espèces végétales (cf. **figure 1.9**).

Toutefois, chaque espèce a ses propres spécificités écologiques, et il est donc nécessaire de sélectionner les facteurs adéquats indépendamment pour chacune d'entre elles. Sans oublier que ce choix dépend également de l'échelle à laquelle l'étude est réalisée.

Ainsi, pour estimer la niche écologique d'une espèce, puis la projeter dans l'espace géographique, les modèles corrélatifs vont étudier la répartition des observations connues de l'espèce dans chacun des descripteurs en entrée du modèle. Cela suppose d'une part, que les descripteurs qui permettent d'expliquer la répartition de l'espèce sont connus et insérés dans le modèle et, d'autre part, que les données d'occurrences sont localisées dans des milieux représentatifs de l'ensemble des conditions environnementales viables pour l'espèce. À la suite de cette estimation, les modèles corrélatifs vont établir une fonction mathématique permettant d'appliquer à l'ensemble des milieux présents dans la zone étudiée, une probabilité de la viabilité du milieu pour l'espèce. L'objet ainsi modélisé dépend directement des données sélectionnées. Or, les données d'occurrence insérées dans ces modèles sont majoritairement issues des bases de données naturalistes à l'échelle internationale. Ces bases de données regroupent différentes sources de données qui sont récoltées selon des méthodes d'échantillonnage et des objectifs distincts (cf. **sous-section 1.3.2**). Dès lors, la fonction mathématique estimée par ces modèles, pour décrire la relation entre l'espèce et son environnement, va être appliquée sur des milieux non échantillonnés de manière peu cohérente avec l'approche inférentielle de ces modèles.

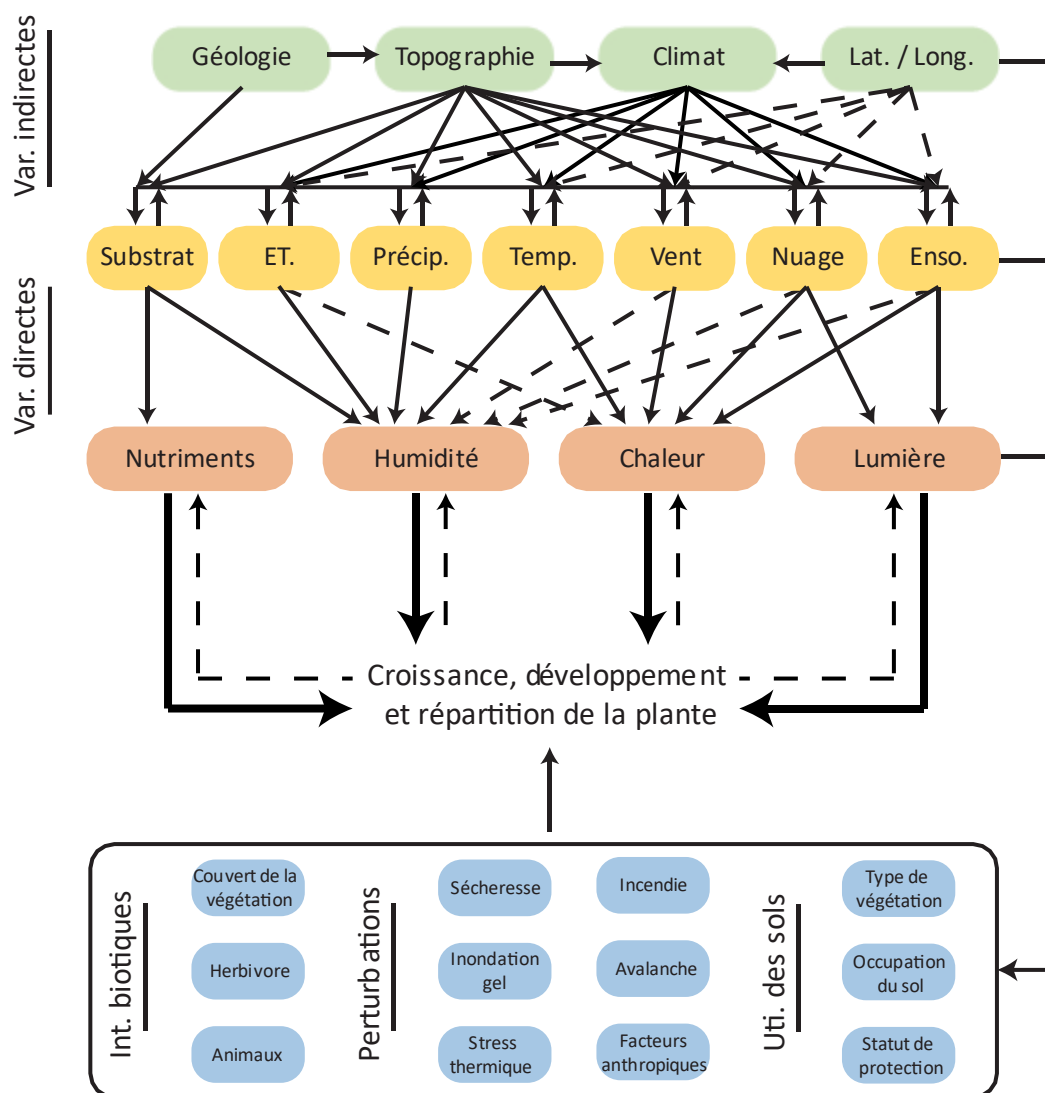


Figure 1.9. Modèle conceptuel de la relation entre les gradients environnementaux ressources, directs et indirects, et leurs influences sur le développement, la croissance et la répartition des espèces végétales. ET = évapotranspiration. P.A.R = Rayonnement photosynthétique actif, ce qui correspond à la quantité de lumière reçue par la surface du feuillage éclairé. *D'après Mod et al., 2016 et inspiré de Guisan et Zimmerman, 2000 et de Austin et Smith, 1989.*

La fonction mathématique estimée par ces modèles est, par la suite, appliquée sur des descripteurs potentiels de l'environnement futur afin d'estimer la localisation des milieux qui devrait être viables pour l'espèce selon un scénario donné. L'équilibre entre une espèce et son environnement dans le temps est l'un des postulats majeurs des modèles corrélatifs.

Sous-section 1.2.3. Le postulat d'équilibre avec l'environnement.

Les modèles corrélatifs reposent sur le postulat que les espèces sont à l'équilibre, ou du moins en pseudo-équilibre, avec leur environnement (Guisan et Zimmermann, 2000). Ce postulat, rarement vérifié, est pourtant d'une grande importance dans ces modèles puisqu'il conditionne l'estimation de la niche écologique et sa projection dans l'espace géographique, que ce soit pour les conditions environnementales actuelles ou futures.

1.2.3.1. Un postulat rarement vérifié, et des objets sur ou sous-estimés.

Basés sur ce postulat, les modèles corrélatifs estiment que les espèces occupent et continueront d'occuper l'ensemble des milieux où les conditions environnementales permettent et permettront leur présence et leur maintien (Bertrand, 2012 ; Guisan *et al.*, 2017). Les modèles corrélatifs estiment donc que les espèces ont été capables de coloniser l'ensemble des milieux qui leur sont viables.

Pourtant, de nombreux phénomènes peuvent conduire les espèces à être dans une situation de déséquilibre. La topographie du paysage (barrière de migration, fragmentation du paysage), les facteurs historiques (impact des activités humaines), la capacité de dispersion des espèces ou encore les interactions interspécifiques peuvent être autant de facteurs qui expliquent qu'une espèce n'occupe qu'une partie de sa niche, et donc des milieux qui lui sont viables (Guisan et Zimmerman, 2000 ; Soberón et Peterson, 2005 ; Bertrand, 2012 ; Mod *et al.*, 2016). Ces phénomènes peuvent conduire à un décalage significatif entre la répartition réelle de l'espèce et l'ensemble des milieux où les conditions environnementales sont viables pour l'espèce. Trois mécanismes majeurs (cf. **figure 1.10**) sont notamment à l'origine de ce décalage, il s'agit (i) de la présence de populations « *source* » et de populations « *sink* », (ii) de la capacité de dispersion, et (iii) du délai d'extinction des espèces (Schurr *et al.*, 2012).

- (i) D'abord, les dynamiques liées aux populations « *source* » et aux populations « *sink* » sont à l'origine de la présence d'individus dans des milieux qui ne sont pas viables pour l'espèce (c'est-à-dire, les milieux où les conditions environnementales sont insuffisantes pour que l'espèce réalise la totalité de son cycle de vie) dans la mesure où un flux constant de graines provient de populations « *source* » (cf. **figure 1.10 - a**). Les données d'occurrence en entrée de ces modèles comportent, sans distinction, des individus « *source* » mais également des individus « *sink* ». Ainsi, les modèles

corrélatifs vont estimer la niche écologique des espèces en se basant sur des individus présents dans des milieux qui ne sont pas viables pour l'espèce. Cela va avoir pour effet de surestimer la niche écologique puisque les milieux dont l'environnement est similaire à celui des populations « *sink* » mais qui sont loin des populations « *source* » apparaîtront comme viables pour l'espèce (Schurr *et al.*, 2012).

- (ii) Ensuite, les capacités de dispersion et de concurrence propres aux espèces peuvent conduire à l'absence de l'espèce dans des milieux où les conditions environnementales permettent pourtant la survie et la reproduction de l'espèce (cf. **figure 1.10 - b**). Si ces milieux ne sont pas colonisés par l'espèce, alors la niche écologique estimée par les modèles corrélatifs va être incomplète, et les milieux viables pour l'espèce sous-estimés (Schurr *et al.*, 2012). Les changements environnementaux passés, notamment la dernière période glaciaire, ont entraîné un décalage de nombreuses espèces dans des zones refuges. La propagation depuis ces zones refuges, depuis le début de la période interglaciaire dans laquelle nous nous situons, a été freinée en raison de la capacité de dispersion des espèces, de la topographie, et de la fragmentation des milieux par les sociétés, amenant à penser qu'aujourd'hui, certaines espèces notamment sur le continent européen, ne sont pas en équilibre avec leur environnement, et qu'elles occupent un espace, qu'il soit environnemental ou géographique, transitoire (Svenning *et al.*, 2010 ; Normand *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012 ; Bertrand, 2012).
- (iii) Enfin, la rapidité des changements environnementaux peut entraîner la présence de l'espèce dans des milieux où les conditions environnementales ne sont plus viables, parce que les changements ont été trop rapides, mais où les processus conduisant à l'extinction des populations (dites relictuelles) dans ces milieux n'ont pas encore opéré (cf. **figure 1.10 - c**). Ainsi, la conclusion est similaire à celle sur la prise en compte des populations « *source* » et des populations « *sink* » : en se basant sur des individus présents dans des milieux qui ne sont pas viables pour l'espèce, les modèles corrélatifs vont surestimer la niche écologique, et donc les milieux viables pour l'espèce (Schurr *et al.*, 2012).

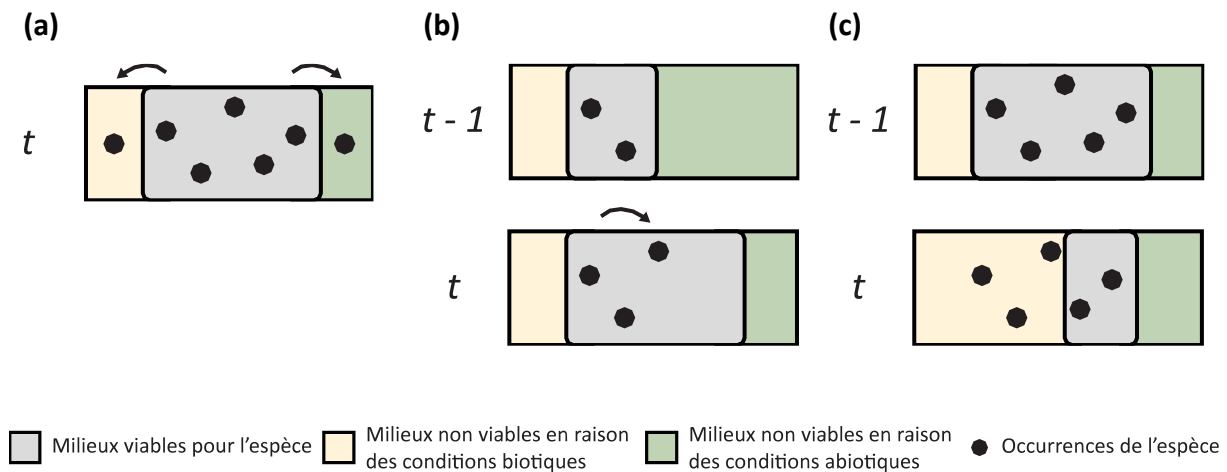


Figure 1.10. Les trois mécanismes qui peuvent conduire à un décalage significatif entre les milieux où les conditions environnementales sont viables pour une espèce et la répartition réelle de cette dernière. (a) Présence de populations « source » et de populations « sink ». (b) Capacité de dispersion de l'espèce insuffisante pour coloniser l'ensemble des milieux viables. (c) Délai d'extinction de l'espèce qui entraînant la présence de populations relictuelles en dehors des milieux viables. Les zones grises représentent les milieux viables pour l'espèce, et les milieux beiges et vert, les milieux qui ne sont pas viables en raison des conditions abiotiques ou biotiques. Les ronds noirs représentent la présence de l'espèce. D'après Schurr et al., 2012.

En raison de ces trois mécanismes, le postulat d'équilibre entre l'espèce et son environnement est rarement vérifié. Ainsi, les modèles corrélatifs sont conceptuellement inadaptés pour modéliser des espèces qui ne seraient pas en équilibre avec leur environnement (Thuiller, 2003). Dès lors, ces modèles peuvent conduire à une surestimation ou sous-estimation de la niche écologique des espèces et donc de l'ensemble des milieux qui leur sont viables. Ces sur ou sous-estimations vont ensuite être projetées dans des conditions environnementales futures, entraînant des conséquences sur les trajectoires spatio-temporelles simulées.

1.2.3.2. Conséquences de ce postulat sur les trajectoires spatio-temporelles simulées.

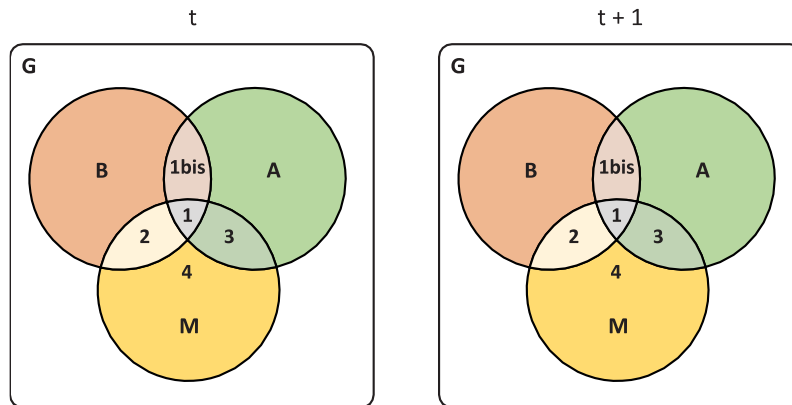
Le postulat d'équilibre entre une espèce et son environnement repose sur l'hypothèse que la répartition de cette dernière peut être expliquée par les changements environnementaux passés (Bertrand, 2012 ; Guisan et al., 2017) et donc, que les changements environnementaux futurs devraient expliquer la répartition future des espèces. Ainsi, l'hypothèse sur laquelle

repose ces modèles suggère que la réponse des espèces le long des gradients environnementaux va être uniforme à la modification de ces gradients (Thuiller, 2003). Ainsi, basé sur ce postulat, les dynamiques spatiales qui peuvent être estimées par ces modèles corrélatifs sont, uniquement, la modification de la répartition de l'espèce proportionnellement et conjointement à la modification des conditions écologiques qui lui sont favorables, contraint par la topographie du paysage (Thuiller, 2003).

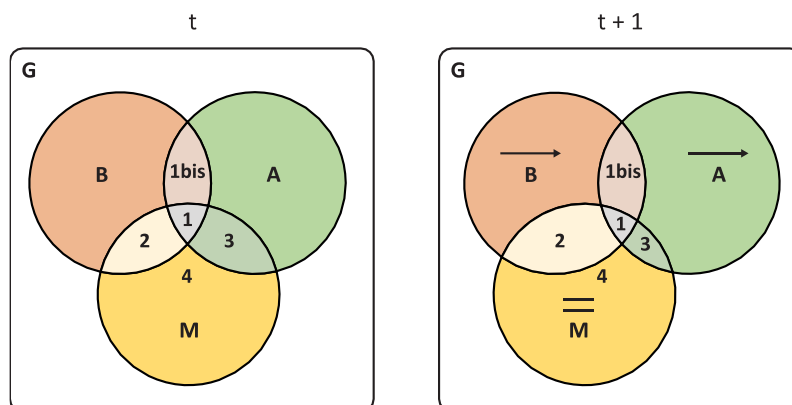
Or, la surestimation ou la sous-estimation de la niche écologique des espèces, et donc, la mauvaise estimation des milieux qui leur sont viables dans les conditions environnementales actuelles, vont se répercuter sur les trajectoires spatio-temporelles simulées par les modèles corrélatifs. En effet, la surestimation de la niche écologique dans les conditions environnementales présentes conduit à une surestimation des milieux potentiellement colonisables par l'espèce dans le futur (Schurr *et al.*, 2012). Les milieux qui devraient être viables dans les conditions environnementales futures sont tous considérés comme colonisables par les modèles corrélatifs. En effet, l'absence de mécanisme dans les modèles corrélatifs, concernant notamment la dispersion des espèces, conduit ces modèles à surestimer la capacité de propagation des espèces, notamment dans un contexte de changement (Schurr *et al.*, 2012). Enfin, l'impossibilité de déterminer les individus présents dans des milieux qui ne sont plus viables en raison d'un délai d'extinction, conduit à ces modèles à sous-estimer d'une part, l'impact des changements environnementaux, et, d'autre part, sous-estimer la capacité des espèces à résister et persister dans des conditions qui ne leur sont plus viables (Schurr *et al.*, 2012). Ces modèles font donc le postulat que les conditions environnementales abiotiques viables pour les espèces vont se décaler proportionnellement et conjointement avec les conditions environnementales biotiques qui permettent la présence de l'espèce, mais également que la capacité de dispersion de l'espèce va permettre de suivre la dynamique spatiale de ces conditions (cf. **figure 1.11 - a**). Or, d'une part, la capacité de propagation des espèces végétales semble être insuffisante pour suivre la modification des conditions environnementales (GIEC, 2014 cf. **figure 1.11 - b**), et, d'autre part, rien ne garantit une modification conjointe et proportionnelle de la répartition des espèces végétales conduisant à un maintien des relations interspécifiques (cf. **figure 1.11 - c**). Dans ces deux derniers cas la niche occupée (1) se réduit.

L'absence de prise en compte de ces mécanismes pourrait être à l'origine d'une mauvaise estimation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces par ces modèles. Les trajectoires futures simulées par ces modèles sont aujourd'hui critiquées, car elles s'opposent aux processus dynamiques qui régissent la modification de la répartition des espèces végétales (Guisan et Thuiller, 2005).

(a)



(b)



(c)

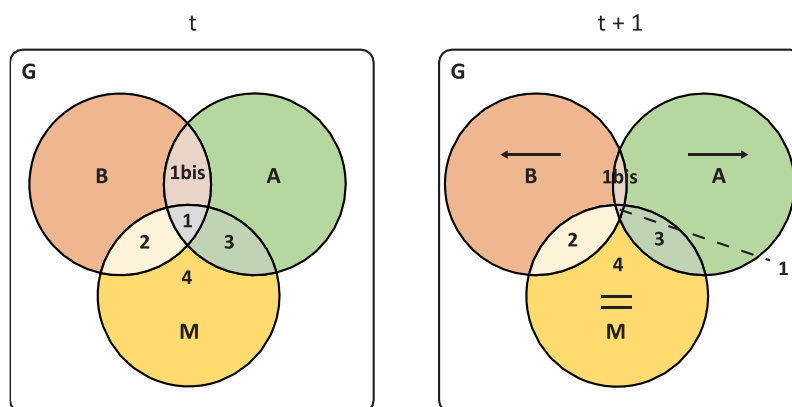


Figure 1.11. Dynamiques spatio-temporelles de la répartition d'une espèce en fonction de différents postulats. (a) Décalage des conditions abiotiques proportionnellement et conjointement avec les conditions biotiques et la capacité de dispersion de l'espèce. Postulat établi par les modèles corrélatifs.

(b) Capacité de dispersion de l'espèce insuffisante pour suivre le décalage des conditions abiotiques et biotiques. (c) Modification des interactions biotiques et capacité de dispersion de l'espèce insuffisante pour suivre le décalage des conditions abiotiques.

1.2.3.3. La modification de la répartition des espèces végétales : un processus dynamique.

La modification de la répartition d'une espèce végétale est un processus dynamique qui dépend de la succession et du succès des processus biologiques et démographiques qui sont propres à l'espèce (Guisan et Thuiller, 2005 ; Thuiller *et al.*, 2008).

En effet, une espèce est constituée de populations, et les populations sont constituées d'individus, souvent coloniaux (Hallé, 1999). La modification de la répartition d'une espèce est le résultat cumulé de processus de colonisation et de processus d'extinction ou de persistance (Thuiller *et al.*, 2008 ; Schurr *et al.*, 2012). Ces processus démographiques reposent sur les processus biologiques des espèces végétales, à savoir la pollinisation, la production, la dispersion et la germination des graines, la survie juvénile, la croissance et la mortalité. Pour qu'une espèce se propage au-delà du rayon limité de la reproduction végétative, il faut que ces individus soient pollinisés, qu'ils produisent des graines, que ces graines soient disséminées dans des milieux où elles peuvent germer, que la plantule survive et que les conditions permettent sa croissance jusqu'à atteindre l'âge mature pour, à son tour, produire une graine.

Ainsi, la modification de la répartition d'une espèce végétale dépend donc de la production, de la dispersion, de la germination de graines dans des milieux nouvellement viables, et de l'absence de germination ainsi que du dépérissement d'individus dans des milieux désormais létaux pour l'espèce (Schurr *et al.*, 2012). Or, la dispersion de ces graines est dépendante de vecteurs de propagation qui d'une part, ne garantissent pas une dynamique spatiale de l'espèce conforme à celle des changements environnementaux, et, d'autre part, ne permet pas une recherche active des conditions environnementales optimales. Bien que la dispersion des graines soit contrôlée par un ou plusieurs vecteurs, qui peuvent être le vent, l'eau, la gravité ou les animaux, ce processus n'en reste pas moins aléatoire, car la topographie, les conditions climatiques, ou encore le déplacement des animaux vont conditionner le dépôt de la graine (Nathan *et al.*, 2008).

Hors de la répartition d'une espèce, la dispersion des graines peut permettre son expansion, alors qu'en son sein, elle permet de garantir la stabilité des populations par le renouvellement des individus, donc la persistance face aux changements environnementaux (Médail et Quézel, 2003 ; Sexton *et al.*, 2009). Ainsi, la dispersion à courte distance permet d'entretenir la dynamique de population à l'échelle locale, alors que la dispersion longue distance assure la connectivité et les interactions entre populations et permet la colonisation de nouveaux milieux (Médail et Quézel, 2003 ; Schupp, 2011). Par ailleurs, les espèces végétales possèdent souvent deux vecteurs de propagations : la gravité pour la dispersion locale et un autre vecteur pour une dispersion plus étendue.

Une fois disséminée, c'est bien le processus de germination qui permet la sélection des individus aptes à s'installer selon les conditions du milieu (Médail et Quézel, 2003). Les graines qui ne germent pas constituent alors la banque de graine dans le sol, qui a une importance majeure si la variabilité des conditions environnementales est importante (Médail et Quézel, 2003). La modification de la répartition des espèces végétales, proportionnellement et conjointement à la modification des conditions environnementales, dépend donc des caractéristiques biologiques spécifiques à l'espèce, de la structure spatiale des changements environnementaux, et des modifications des paysages par les activités humaines (Schurr *et al.*, 2012).

La mise en avant des processus qui conditionnent la propagation et la persistance des espèces végétales amène à questionner l'utilisation des modèles corrélatifs dans un contexte de changement. L'absence de simulation de ces processus biologiques et démographiques est considérée comme l'un des facteurs majeurs d'incertitudes dans les résultats des modèles corrélatifs (cf. **figure 1.12**). Ainsi, il semblerait pertinent que les prédictions de l'impact du changement global se basent sur la simulation des dynamiques de population, de la capacité de dispersion des espèces et des interactions interspécifiques (Guisan et Thuiller, 2005 ; Thuiller *et al.*, 2008). Ces trois éléments ont très tôt été considérés comme des axes majeurs d'amélioration et sont à l'origine du développement de nouvelles approches et de nouveaux modèles dits « hybrides » combinant un modèle corrélatif statique et un ensemble de sous-modèles dynamiques simulant les processus biologiques et démographiques des espèces (Schurr *et al.*, 2012).

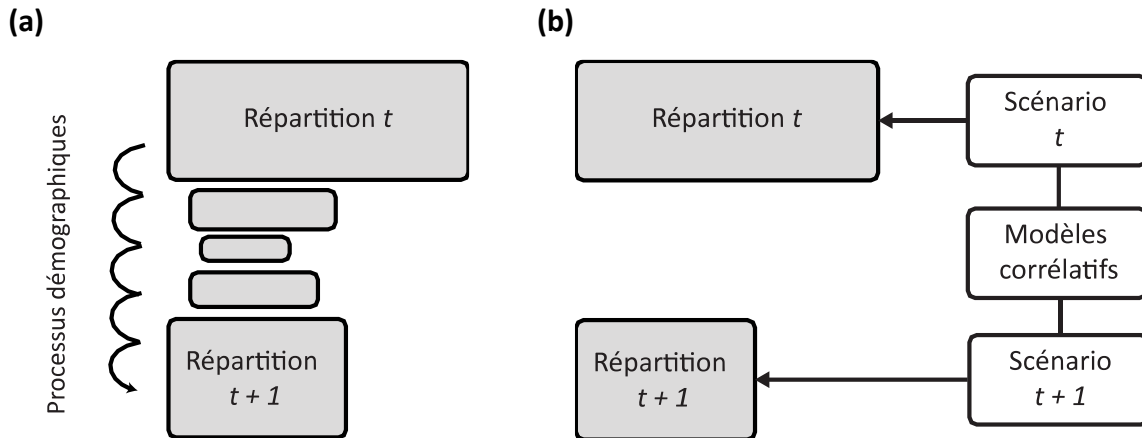


Figure 1.12. Représentation schématique de la dynamique spatio-temporelle de la répartition d'une espèce. (a) Représentation des processus qui permettent de passer de la répartition d'une espèce à un instant t à celle à un instant $t + 1$. (b) Représentation qui montre la simplification écologique effectuée par les modèles corrélatifs. *D'après Mclerny et Etienne, 2012.*

Synthèse de la section

Les modèles corrélatifs établissent une relation statistique entre les occurrences d'une espèce et des descripteurs de l'environnement. Ils tentent ainsi d'expliquer la répartition des espèces à partir des caractéristiques de l'environnement. À ce titre, ils reposent sur le concept de niche écologique tel que défini par Grinnell (1917) et Hutchinson (1957). Ces modèles font l'hypothèse que l'abondance d'une espèce est d'autant plus élevée que les conditions environnementales lui sont viables. Ils estiment donc la niche écologique de l'espèce en analysant la répartition et la densité des occurrences connues de l'espèce conjointement dans chacun des descripteurs de l'environnement inséré dans le modèle. Cette estimation est, par la suite, projetée dans l'espace géographique afin de cartographier les milieux considérés comme viables pour l'espèce selon les conditions environnementales actuelles et futures. Ces modèles reposent donc sur le postulat que l'espèce est en équilibre avec son environnement, c'est-à-dire que les descripteurs qui permettent d'expliquer la répartition d'une espèce à un instant t seront identiques pour expliquer la répartition à un instant $t + 1$.

De cette revue des fondements théoriques des modèles corrélatifs ressortent plusieurs éléments de discussion qui permettent de questionner l'utilisation de ces modèles pour évaluer l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales.

D'abord, la seule prise en compte des conditions environnementales abiotiques ne permet pas de déterminer la répartition d'une espèce (Soberón et Peterson, 2005). En se basant uniquement sur la relation statistique entre les occurrences des espèces et les descripteurs de l'environnement, les modèles corrélatifs omettent dès lors deux éléments majeurs (prise en compte simultanée des conditions abiotiques et biotiques, et processus spatiaux) qui permettent d'expliquer la répartition des espèces végétales et **questionnent, dès lors, l'objet modélisé par ces modèles.**

Ensuite, afin de décrire la relation entre l'espèce et les conditions environnementales, les modèles corrélatifs établissent une fonction mathématique. Cette fonction mathématique est ensuite projetée dans l'espace géographique. Cela suppose que les données d'occurrences sont représentatives de l'ensemble des conditions environnementales viables pour l'espèce. Or, bien souvent, les données d'occurrences ne sont pas issues d'un échantillonnage

rigoureux, ni exhaustif, ce qui **questionne les approches statistiques sur lesquelles reposent ces modèles.**

Enfin, le postulat d'équilibre entre une espèce et son environnement est rarement vérifié, en raison de trois mécanismes (dynamique des populations « *source* » et « *sink* », capacité de dispersion, et capacité de persistance des espèces) engendrant un décalage entre la répartition d'une espèce et l'ensemble des milieux qui lui sont viables. Ces mécanismes sont à l'origine d'une surestimation ou d'une sous-estimation de la niche écologique des espèces, qui va venir se répercuter sur les trajectoires spatio-temporelles simulées par ces modèles. Conceptuellement statiques, ces modèles sont incapables de prendre en compte ces mécanismes parce qu'ils sont incapables de simuler les processus dynamiques qui régissent la répartition des espèces. L'absence de simulation des processus biologiques et démographiques **questionne, dès lors, la capacité de ces modèles à évaluer l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales.**

Section 1.3. Modéliser la répartition d'une espèce dans un contexte de changement.

La question de l'objet modélisé par les modèles corrélatifs et la notion de « répartition » sont abordées dans la

sous-section 1.3.1, et les différentes approches sur lesquelles reposent les modèles corrélatifs sont présentées dans la **sous-section 1.3.2**. Enfin, l'intégration des processus démographiques des espèces dans les modèles est discutée dans la **sous-section 1.3.3**.

Sous-section 1.3.1. Pour une meilleure définition de l'objet modélisé.

Les modèles corrélatifs, en se basant uniquement sur la relation statistique entre les occurrences des espèces et les descripteurs de l'environnement, omettent deux éléments majeurs (que sont les conditions biotiques et les processus spatiaux) qui permettent d'expliquer la répartition des espèces végétales et questionne, dès lors, l'objet modélisé par ces modèles (Soberón et Peterson, 2005).

1.3.1.1. Différentes terminologies... pour différents objets modélisés ?

Le manque de clarté associé à l'objet modélisé par les modèles corrélatifs est directement lié aux différentes terminologies qui sont associées à ces modèles (cf. **paragraphe 1.1.3.2**). Tout aussi qualifiés de modèle de niche écologique (ENM), de modèle de répartition (SDM) ou encore de modèle d'adéquation à l'habitat (HSM), ces différentes terminologies sont similaires au regard du processus de modélisation employée par une majeure partie de la communauté scientifique (McInerny et Etienne, 2012 ; Saupe *et al.*, 2012).

Plus encore, ces différentes terminologies sont régulièrement associées et utilisées comme de simples synonymes dans la littérature. Ces modèles sont tout aussi qualifiés de modèles de niche environnementale puis de niche écologique (Veloz, 2009 ; Guo et Liu, 2010), ils sont décrits comme capables de modéliser la répartition géographique des espèces, mais également les zones qui réunissent les conditions environnementales nécessaires à la présence de l'espèce (Phillips *et al.*, 2004 ; Phillips *et al.*, 2006 ; Elith *et al.*, 2011), ou encore, ils sont considérés comme à la fois des modèles de niche écologique et des modèles de répartition (McInerny et Etienne, 2012).

Pour autant, ces différentes terminologies qualifient des objets différents, et les modèles qui y sont associés reposent théoriquement sur des postulats distincts, et donc, des interprétations différentes. À ce titre, une grande partie de la communauté scientifique prône pour une plus grande justification des termes employés (Guisan et Zimmermann, 2000 ; Guisan et Thuiller, 2005 ; Elith et Leathwick, 2009 ; Austin et Van Niel, 2011 ; Peterson *et al.*, 2011 ; Peterson et Soberón, 2012 ; Saupe *et al.*, 2012 ; Mod *et al.*, 2016). McInerny et Etienne (2013) ou encore Franklin (2010) prônent pour l'acronyme SDM, en rappelant que ce terme englobe, plus qu'un modèle, un processus de modélisation composé d'un ensemble d'étapes. Cependant, pour Warren (2012) ou encore Saupe *et al.* (2012), ce sigle est trompeur parce qu'il pourrait faire croire que ce processus de modélisation permet d'estimer la répartition des espèces. Or, McInerny et Etienne (2013), sont contre le fait de les nommer « modèles de niche écologique », parce qu'ils sont, selon eux, incapables de modéliser la niche écologique d'une espèce, mais seulement une synthèse des conditions environnementales présentes dans les occurrences en entrée du modèle. Ce débat autour de leur terminologie a des conséquences directes sur l'interprétation de l'objet modélisé et donc, des conclusions qui y sont associés (Warren, 2012).

En effet, cette variété de terminologie, sans justifications préalables, est à l'origine d'un manque de clarté sur l'objet effectivement modélisé par ces modèles. Les sorties cartographiques des modèles corrélatifs sont définies, entre autres, comme une probabilité de présence de l'espèce (Goberville *et al.*, 2016 ; Chakraborty *et al.*, 2017), les zones potentiellement occupées par l'espèce (Guisan et Zimmermann, 2000 ; Edwards *et al.*, 2006), mais plus généralement comme l'aire de répartition de l'espèce (Graham *et al.*, 2004 ; Broennimann *et al.*, 2006 ; Hanewinkel *et al.*, 2013 ; Ashraf *et al.*, 2017 ; Dyderski *et al.*, 2018 ; Takolander *et al.*, 2019) ou encore, les zones viables pour l'espèce (Bakkenes *et al.*, 2002 ; Hirzel et Guisan, 2002 ; Svenning et Skov, 2006 ; Lindner *et al.*, 2014 ; Fois *et al.*, 2018 ; Schwager et Berg, 2019). Il se dégage de ce constat que la communauté scientifique n'a pas encore établi de consensus sur la nature réelle de l'objet modélisé : les modèles corrélatifs permettent-ils de cartographier la répartition d'une espèce ou les zones qui réunissent les conditions écologiques qui lui sont viables ? Cette question est centrale, car elle implique une considération différente de l'occupation des zones modélisées. Modéliser la répartition d'une espèce indique que l'espèce est présente dans les zones modélisées, alors que modéliser les

zones viables pour l'espèce n'implique pas nécessairement la présence de l'espèce. Ces différents objets amènent à des interprétations différentes et pourraient remettre en cause les conclusions des études dont la terminologie associée à l'objet modélisé est erronée, particulièrement dans un contexte de changement.

D'après Warren (2013), les modèles corrélatifs ne permettent pas d'aller au-delà d'une simple modélisation des zones viables pour l'espèce, mais Peterson et Soberón (2012) rappellent que la différence conceptuelle entre une modélisation de niche et une modélisation de répartition repose, en référence au diagramme BAM, sur l'intégration des interactions biotiques et de la capacité de dispersion de l'espèce.

Bien qu'ils reconnaissent le fait que les modèles ne prennent pas en compte ces processus explicitement, Mclerny et Etienne (2013), considère que ces processus sont intégrés implicitement dans ces modèles dans la mesure où les occurrences actuelles des espèces sont le résultat des facteurs historiques, de la capacité de dispersion de l'espèce, ainsi que des conditions abiotiques et biotiques. Les modèles seraient donc capables de prendre en compte ces différents éléments et de les projeter dans l'espace géographique, c'est-à-dire de cartographier la répartition des espèces. Or, des remarques purement théoriques peuvent être formulées face à cette affirmation, notamment que rien ne garantit que les processus spatiaux et les processus liés à la compétition interspécifique dont les résultent les occurrences actuelles soient équivalente dans l'ensemble de la zone étudiée. Plus encore, des éléments méthodologiques viennent remettre en question ce postulat, notamment liés aux données insérées dans les modèles et à leur représentativité.

1.3.1.2. Une question de données, d'échelles et de résolution.

En effet, les modèles corrélatifs établissent une relation statistique entre les observations connues d'une espèce et un ensemble de descripteurs de l'environnement (cf. **paragraphe 1.1.3.2**). Ainsi, les prédictions les plus réalistes peuvent être atteintes uniquement si tous les descripteurs de l'environnement qui régissent la répartition de l'espèce sont intégrés dans le modèle, et ce, à la bonne échelle spatiale et à la résolution adéquate (Pearson et Dawson, 2003 ; McGill, 2010 ; Mod *et al.*, 2016).

Les données d'occurrences sont soit des données de présence, soit des données qui renseignent sur l'absence et la présence de l'espèce. De nombreuses études suggèrent que

les modèles corrélatifs basés sur des données qui renseignent sur l'absence et la présence de l'espèce permettraient une meilleure estimation des affinités environnementales de l'espèce (Keating et Cherry, 2004 ; Pearce et Boyce, 2006 ; Phillips *et al.*, 2009), et permettraient donc, théoriquement, de modéliser la répartition de ces dernières (Brotons *et al.*, 2004 ; Wisz *et al.*, 2008), bien que cette affirmation soit débattue (Mod *et al.*, 2016).

Or, les informations d'absences sont rarement présentes dans les bases de données naturalistes à l'échelle globale, telle que celle du *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF). Cette base de données (cf. **encadré 1.2**) regroupe principalement des occurrences de présence des espèces et l'absence d'occurrences signifie uniquement l'absence d'observation et non l'absence de l'espèce. Ainsi, devant la difficulté pour récolter des données d'absences, la grande majorité des études scientifiques se basent sur des données de présence. Or, les occurrences des espèces issues des bases de données naturalistes n'offrent qu'une vision incomplète de la répartition réelle de l'espèce (Warren, 2012), car elles sont empreintes de biais spatiaux, mais également d'erreurs d'identifications par exemple (cf. **paragraphe 1.3.2.1**).

Ces données de présence sont mises en relation avec des descripteurs de l'environnement (cf. **paragraphe 1.2.2.3**). Pour autant, bien souvent, les descripteurs de l'environnement intégrés dans les modèles corrélatifs sont uniquement climatiques (Austin et Van Niel, 2011), et ce choix n'est pas nécessairement accompagné d'une explication écologique (Mod *et al.*, 2016).

En effet, Mod *et al.* (2016) ont mis en avant dans leur méta-analyse que la grande majorité des études scientifiques qui utilisent des modèles corrélatifs se base uniquement sur des données climatiques. D'après leurs résultats, plus de la moitié des études qu'ils ont analysées sont basées uniquement soit sur des données de température et de précipitation, soit sur ces données et un facteur additionnel tel que la topographie par exemple. Omettant dès lors, de nombreux descripteurs affectant directement la répartition des espèces, tels que le substrat, la lumière ou les interactions biotiques par exemple (Mod *et al.*, 2016).

Encadré 1.2. Global Biodiversity Information Facility (GBIF).

Les données naturalistes, notamment les bases de données qui regroupent des occurrences d'espèces, forment le socle de nombreuses études dans le domaine de l'écologie et de la biogéographie. Le développement des capacités informatiques, les nombreuses démarches de collectes des données qu'elles soient scientifique ou citoyenne, et la crise actuelle de la biodiversité ont entraîné le développement de nombreuses bases de données naturalistes dont la plus utilisée et la plus connue aujourd'hui est la base de données GBIF. Avec plus d'un milliard d'occurrences sur près de quatre millions espèces, le GBIF, est la plus importante base de données naturalistes. C'est une infrastructure qui gère un réseau international de recherche financé par les gouvernements du monde entier et qui a pour objectif de fournir à n'importe qui, n'importe où, un accès libre à des données sur tous les types de taxons sur Terre. Ce type d'initiative est primordial dans le contexte actuel en permettant d'une part, de faire un inventaire de la biodiversité à l'échelle mondiale, et, d'autre part, de permettre aux chercheurs du monde entier de comprendre et expliquer la répartition actuelle des espèces voire de prédire les futurs possibles. Pour ce faire, le GBIF réunit des données de diverses sources et notamment, pour la France, les spécimens du muséum national d'histoire naturelle, des observations de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN), du Conservatoire Botanique National (CBN), de l'Office National des Forêts (ONF), des Parcs Nationaux (PN), mais également des observations issues d'organismes partenaires, d'atlas de biodiversité ou encore de réseaux naturalistes amateurs.

Or, si l'on se place dans le contexte théorique du diagramme BAM (cf. **paragraphe 1.2.1.3**), un processus de modélisation qui se base uniquement sur des données climatiques et topographiques, ainsi que sur des données de présence devrait uniquement modéliser la zone A, c'est-à-dire l'ensemble des habitats viables pour l'espèce. Pour autant, les données d'occurrences issues des bases de données naturalistes ne permettent pas de différencier les populations « *sources* » des populations « *sink* ». Ainsi, ce qui est réellement modélisé semble être une aire qui comprend l'ensemble des habitats viables pour l'espèce et les milieux permettent seulement à quelques individus de survivre quelques années (cf. **figure 1.13**).

Warren (2013) considère également que les modèles les plus performants basés sur ces données ne peuvent espérer modéliser la répartition de l'espèce, mais seulement les milieux qui réunissent les conditions abiotiques viables pour l'espèce, ce que nous nommons aire de viabilité dans cette thèse.

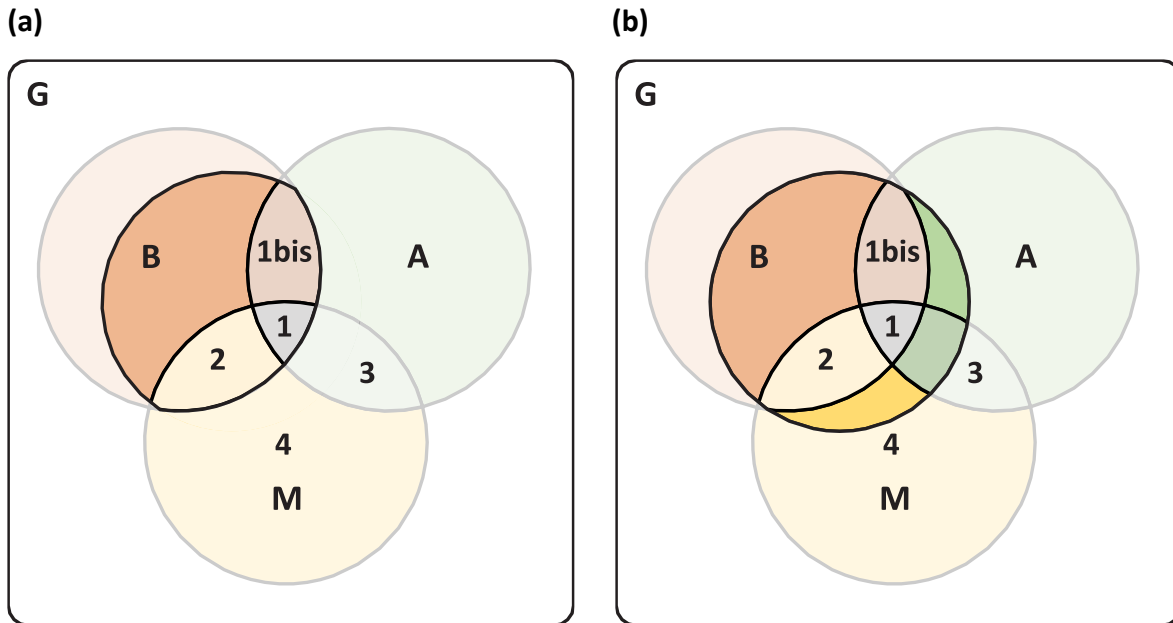


Figure 1.13. Représentation schématique de l'objet modélisé par les modèles corrélatifs sans la prise en compte de la capacité de dispersion de l'espèce et des interactions biotiques. (a) Milieux viables selon les conditions abiotiques. (b) Milieux viables selon les conditions abiotiques et la prise en compte des populations *source* et *sink*. G représente l'étendue géographique. A représente les milieux où les conditions abiotiques permettent la présence de l'espèce. B représente les milieux où les conditions biotiques permettent la présence de l'espèce. M représente les milieux accessibles pour l'espèce. 1bis correspond à la niche réalisée de l'espèce. 1 correspond à la niche occupée de l'espèce par des populations *source*. 2, 3 et 4 indiquent que des populations *sink* peuvent être présentes dans ces milieux, s'ils sont localisés près de populations *source*.

L'utilisation d'un jeu de données environnementales incomplet par de nombreuses études peut s'expliquer par la facilité d'accès à des données climatiques à l'échelle mondiale (les données WordClim par exemple – Hijmans *et al.*, 2005), mais également parce que ces études sont réalisées à cette échelle. En effet, comme le rappelle Austin (2007), l'échelle à laquelle sont réalisées les études détermine les variables qui permettent d'expliquer la répartition des espèces et donc les descripteurs de l'environnement insérés dans les modèles.

La nécessité de réaliser des études à l'échelle mondiale se justifie aisément dans le contexte actuel du changement global, et il s'avère tout à fait acceptable d'utiliser uniquement des données climatiques si l'objectif de l'étude est de déterminer les milieux qui regroupent un climat viable pour une espèce. Or, si l'objectif est de déterminer la répartition d'une espèce dans un objectif de conservation alors ces études trouvent ici leur limite (Mod *et al.*, 2016). En effet, l'échelle mondiale apparaît inadaptée dans un objectif de science appliquée, notamment pour fournir des outils aux décideurs afin qu'ils intègrent les problématiques liées aux changements environnementaux dans leurs plans de gestion et de conservation de la biodiversité. Dans cet objectif, l'échelle régionale semble plus adaptée puisqu'elle permet d'une part, d'intégrer davantage de descripteurs de l'environnement et donc d'affiner la définition statistique de la niche écologique et ainsi améliorer sa projection géographique, et, d'autre part, parce qu'elle permet d'une certaine manière de prendre en compte la capacité de dispersion de l'espèce dans la mesure où l'espace accessible à l'espèce est d'autant plus réduit et donc potentiellement plus réaliste (cf. **figure 1.14**).

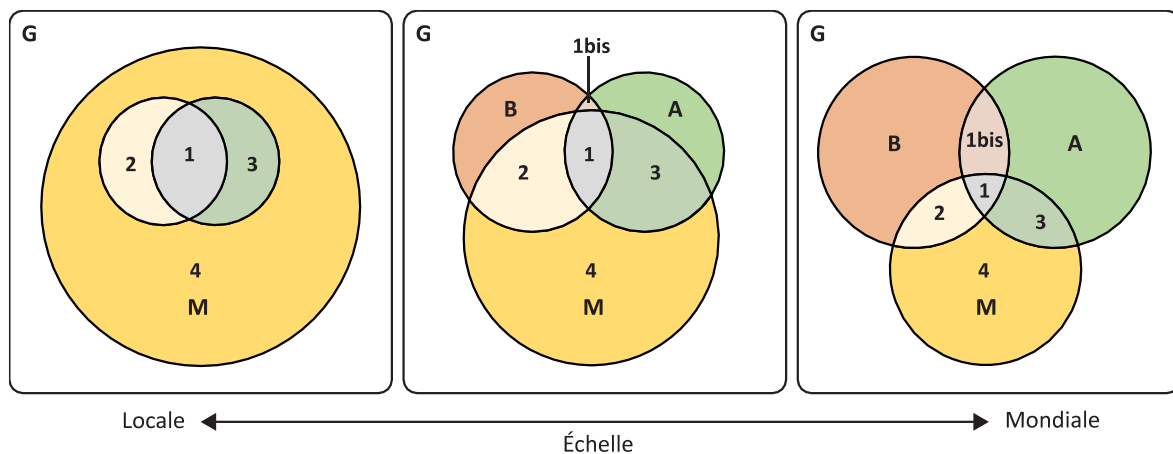


Figure 1.14. Évolution théorique de l'espace accessible à l'espèce étudiée selon l'échelle à laquelle l'étude est réalisée. G représente l'étendue géographique. A représente les milieux où les conditions abiotiques permettent la présence de l'espèce. B représente les milieux où les conditions biotiques permettent la présence de l'espèce. M représente les milieux accessibles pour l'espèce. 1bis correspond à la niche réalisée de l'espèce. 1 correspond à la niche occupée de l'espèce par des populations *source*. 2, 3 et 4 indiquent que des populations *sink* peuvent être présentes dans ces milieux, s'ils sont localisés près de populations *source*. D'après Lira-Noriega *et al.*, 2013.

Toutefois, la réalisation de ces études à l'échelle régionale dépend de la disponibilité de données à fine résolution spatiale. En effet, l'un des éléments qui explique que la grande

majorité des études sont à l'échelle mondiale, continentale ou nationale, est la résolution des données qui n'est pas adéquate à des échelles plus fines.

Si l'on reprend l'exemple de la base de données WordClim (Hijmans *et al.*, 2005), qui est une base de données qui fournit des données climatiques à l'échelle mondiale, et qui s'avère très utilisée dans les modèles corrélatifs (Mod *et al.*, 2016), on s'aperçoit que la maille la plus fine est de 1 kilomètre. Cette résolution n'est pas adaptée à l'échelle régionale notamment pour un territoire au relief marqué. Les données à fine résolution spatiale permettent de prendre en compte l'hétérogénéité locale du milieu, notamment lié au substrat, ou à la topographie et l'exposition qui sont deux descripteurs particulièrement importants pour caractériser les conditions d'ensoleillement et donc, la répartition des espèces (Pearson et Dawson, 2003 ; Austin et Van Niel, 2011). Plus encore, d'après Mod *et al.* (2016), les variations locales des conditions climatiques devraient être plus préjudiciables pour les espèces que les variations des conditions climatiques à des échelles plus petites. L'intégration de descripteurs de l'environnement à fine résolution spatiale s'avère donc d'autant plus importante dans un contexte de changement. Notamment, parce qu'ils pourraient également permettre une meilleure estimation des zones de refuges potentiels pour certaines espèces, refuges qui se sont avérés importants dans la persistance de nombreuses espèces dans des phases de changements environnementaux passés.

Ainsi, il s'avère que les modèles corrélatifs qui se basent uniquement sur les occurrences d'une espèce et sur des descripteurs de l'environnement essentiellement climatique, dont la résolution est grossière, permettent uniquement de modéliser l'aire de viabilité (voire l'enveloppe climatique) des espèces, c'est-à-dire l'ensemble des milieux qui regroupent les conditions abiotiques (voire climatiques) viables pour l'espèce. Or, de cette revue de la littérature, il ressort qu'un modèle corrélatif à l'échelle régionale qui repose sur des données à fine résolution spatiale est généralement considéré comme capable de modéliser la répartition d'une espèce. Mais est-ce vraiment le cas ? Les modèles corrélatifs sont-ils tout simplement capables de modéliser la répartition d'une espèce ? Cette question amène à s'interroger sur la définition de la répartition d'une espèce. En effet, comme le rappelle Warren (2013), contrairement au concept de « niche écologique », difficile à définir et à estimer, le concept de « répartition » semble adopté par la communauté scientifique à tel

point que les études qui prétendent modéliser la répartition d'une espèce ne prennent plus le temps de définir ce qu'est la répartition d'une espèce, notamment végétale.

1.3.1.3. Complémentarité entre viabilité et répartition.

Le terme « répartition » est volontairement employé dans cette thèse dans la mesure où il ne devrait pas être confondu avec le terme « aire de répartition ». L'aire de répartition est un concept majeur en biogéographie. Bien que les définitions de ce terme soient nombreuses et variées (voir les ouvrages Lemée, 1967 ; Elhaï, 1968 ; Braque, 1987 ; Hugget, 2004 ; Ladle et Whittaker, 2011), il est communément accepté qu'une aire de répartition peut être considérée comme une enveloppe qui englobe l'ensemble des milieux où les individus d'une espèce sont localisés (Lacoste et Salanon, 2005 ; Alexandre et Génin, 2011). Cette définition, bien que pédagogique, est trop simplificatrice pour être appliquée à un processus de modélisation notamment dans un contexte de changement. En effet, en englobant les milieux où les individus de l'espèce sont *effectivement* présents, ce concept a pour défaut d'intégrer les milieux où l'espèce est *a priori* absente. Bien qu'il en soit autrement, ce concept suppose donc que l'espèce est présente dans la totalité de l'aire de répartition (Lenoir, 2009). Or, l'aire de répartition est un concept multiscalaire (Brown, 1984 ; Brown *et al.*, 1996), sa représentation est donc dépendante de l'échelle spatiale considérée, par regroupements successifs des localisations ponctuelles des individus, puis des populations (cf. **figure 1.15 – a b**).

Les modèles corrélatifs se sont initialement basés sur cette définition de l'aire de répartition, dans la mesure où les modèles les plus anciens reposent sur l'approche des enveloppes (cf. **paragraphe 1.3.2.1**). Or, dans un contexte de changement, il est nécessaire de pouvoir obtenir une cartographie de la répartition – toujours théorique bien évidemment puisque c'est un résultat de modélisation – des espèces plus réaliste qu'une enveloppe. Nous définissons la répartition d'une espèce, comme le territoire occupé par l'ensemble de ses populations. Cela demande que les modèles soient capables de modéliser les présences et les absences de l'espèce au sein des milieux qui lui sont viables et non seulement la viabilité. La **figure 1.15 - d** montre une illustration d'une cartographie la densité, donc de la répartition d'une espèce pour toutes les valeurs non nulles au sein de l'aire de viabilité illustrée en **figure 1.15 - c**.

La répartition d'une espèce apporte ainsi une information supplémentaire par rapport à l'aire de viabilité, mais elle ne permet pas pour autant de s'affranchir de cet objet. En effet, dans une étude prospective des changements, les objets que sont l'aire de viabilité et la répartition sont tous deux nécessaires.

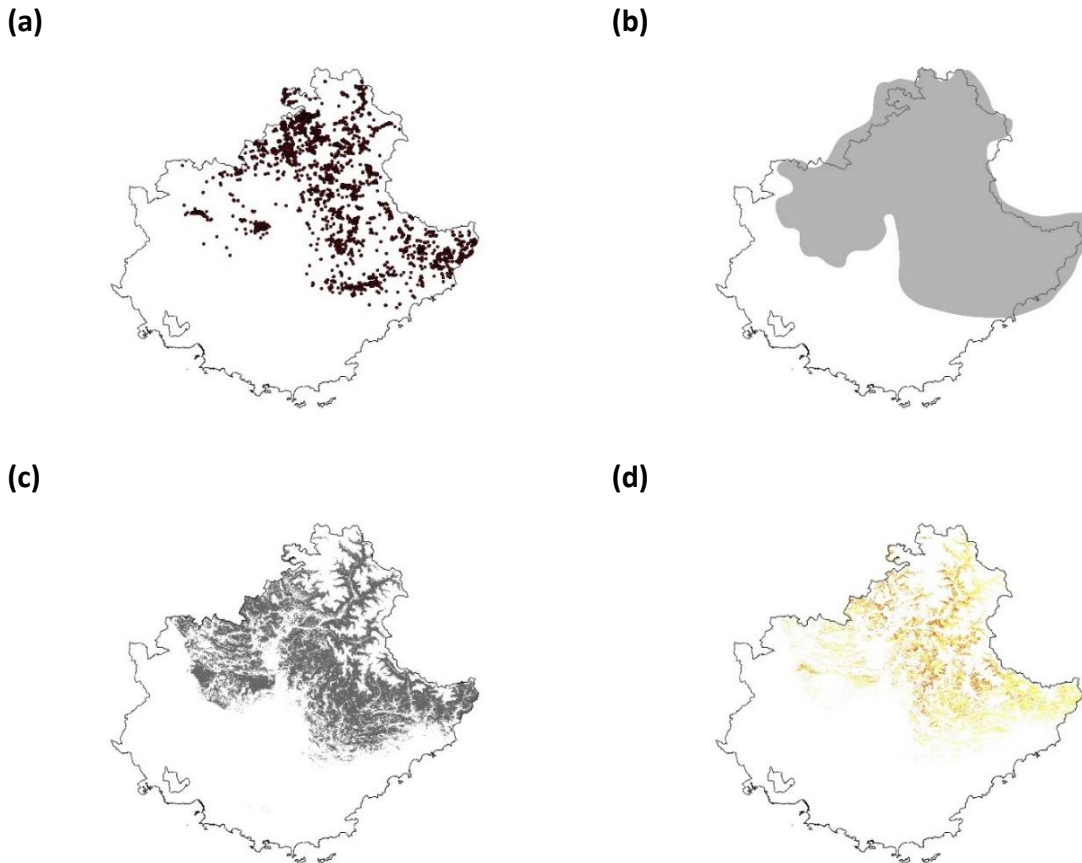


Figure 1.15. Les différents objets géographiques associés aux espèces végétales. (a) Occurrences. (b) Aire de répartition. (c) Aire de viabilité. (d) Densité / Répartition. Exemples pour une espèce théorique.

En effet, les changements qui affectent l'aire de viabilité permettent d'identifier les milieux qui ne devraient plus être viables et les milieux qui devraient devenir viables pour une espèce. Cette information est essentielle pour localiser les populations vulnérables d'une espèce et conditionner la réalisation des processus démographiques. Or, le pour développer un modèle qui simule les processus démographiques ou pour identifier les populations vulnérables, il faut cartographier la distribution des populations.

En outre, l'utilisation simultanée de la viabilité et de la répartition permet d'envisager l'étude des changements dans les différentes dimensions de la végétation, et c'est pour cela que nous

considérons ces objets comme complémentaire dans cette thèse. Les sous-sections suivantes rappellent les méthodes pour cartographier la viabilité, et les méthodes pour simuler les processus démographiques.

Sous-section 1.3.2. Pour une modélisation robuste de l'aire de viabilité.

Les modèles corrélatifs regroupent de nombreux modèles qui reposent sur des fondements statistiques divers. Par exemple, dans les études précédemment évoquées dans le **paragraphe 1.1.3.3**, Bakkenes *et al.* (2002) ou encore Svenning et Skov (2006) utilisent un modèle qui repose sur l'approche des enveloppes environnementales. Dans leur étude respective, Hanewinkel *et al.* (2013) et Dai *et al.* (2017) utilisent un modèle qui repose sur l'approche par régression statistique. Cette approche est également utilisée par Broennimann *et al.* (2006), bien qu'ils utilisent également d'autres modèles reposant sur l'approche des arbres de décision, ou encore l'approche par apprentissage automatique. Ces approches sont également utilisées dans l'étude de Thuiller *et al.* (2005). En plus de modèles reposant sur l'approche des arbres de décision, Schwagr et Berg (2019), tout comme Fois *et al.* (2018), utilise un modèle qui repose sur l'approche de l'entropie maximale. Cet éventail des approches utilisées n'est pourtant pas encore complet. De nombreuses approches se sont développées depuis le début du XXe siècle, et le choix du modèle n'est pas sans conséquence sur les résultats de l'étude, particulièrement dans un contexte de changements. En effet, comme le souligne Thuiller *et al.* (2004) dans leur étude : la variabilité des résultats entre les modèles peut être, tout autant, si ce n'est plus importante que la variabilité des résultats entre les différents scénarios climatiques.

1.3.2.1. Les approches des modèles corrélatifs.

Parmi les différentes approches, on distingue (i) l'approche basée sur la distance ou sur les enveloppes, (ii) l'approche basée sur les régressions statistiques, (iii) l'approche basée sur les classifications et les systèmes d'apprentissages automatiques, et (iv) l'approche basée sur l'entropie maximale.

Encadré 1.3. Les modèles basés sur les enveloppes géographiques.

Les principaux ouvrages qui traitent des modèles corrélatifs et des différentes approches sur lesquelles reposent ces modèles font références à deux catégories d'approches basées sur les enveloppes, à savoir l'approche basée sur les enveloppes environnementales, et l'approche basée sur les enveloppes géographiques (Franklin, 2010 ; Guisan *et al.*, 2017). Les modèles basés sur les enveloppes géographiques permettent d'estimer l'enveloppe qui circonscrit l'ensemble des occurrences connues de l'espèce (Franklin, 2010 ; Guisan *et al.*, 2017). À ce titre, cette approche est purement spatiale et ne repose pas sur la relation entre une espèce et des descripteurs de l'environnement. Ainsi, cette approche n'est pas considérée comme un modèle corrélatif dans le cadre de cette thèse, dans la mesure où elle ne permet pas de projeter l'aire de répartition de l'espèce dans l'espace et dans le temps (Warren, 2012). En effet, l'aire de répartition estimée par ces modèles repose uniquement sur les occurrences de l'espèce en entrée du modèle, aucune relation statistique n'est établie entre les occurrences de l'espèce et les descripteurs de l'environnement. Dès lors, ces modèles ne permettent pas de déterminer les affinités environnementales de l'espèce, et sont donc incapables de déterminer les milieux viables pour l'espèce sous des conditions environnementales futures. Pour autant, nous considérons que les enveloppes géographiques ne sont pas pour autant dénuées d'intérêt étant donné qu'il a été démontré que les enveloppes géographiques permettaient dans certains cas une meilleure estimation de la répartition actuelle des espèces que les enveloppes environnementales (Bahn et McGill, 2007 *in* Warren, 2012).

- (i) Les modèles corrélatifs basés sur la distance aux descripteurs environnementaux ou sur les enveloppes environnementales sont les plus anciens et reposent uniquement sur des données de présence. Les modèles basés sur l'enveloppe environnementale, tels que BIOCLIM (Busby, 1991) ou HABITAT (Walker et Cocks, 1991) définissent les affinités environnementales de l'espèce en modélisant l'enveloppe rectiligne minimale qui contient toutes les occurrences de l'espèce dans l'espace environnemental, qui est défini par autant de dimensions que de descripteurs de l'environnement sélectionnés (Franklin, 2010 ; Guisan *et al.*, 2017). Ces modèles vont donc déterminer les affinités environnementales des espèces par l'intermédiaire des valeurs minimales et maximales dans lesquelles les occurrences ont été observées, et ce, pour chacun des descripteurs de l'environnement. Les modèles qui reposent sur

l'approche basée sur la distance, tels que DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993), la distance de Mahalanobis (Farber et Kadmon, 2003) ou encore ENFA (Hirzel *et al.*, 2002), déterminent les affinités environnementales de l'espèce en fonction de la distance entre le centroïde de l'espace environnemental et celui défini pour l'espèce (Guisan et Zimmermann, 2000 ; Elith et Leathwick, 2009). Ces modèles vont donc comparer la distribution (moyenne et variance) des occurrences dans les descripteurs de l'environnement avec la distribution de l'espace environnemental dans les descripteurs de l'environnement (Hirzel *et al.*, 2002).

- (ii) Les modèles corrélatifs basés sur les régressions statistiques établissent une régression entre une variable dépendante (absences et présences par exemple) et un ensemble de variables indépendantes que sont les descripteurs de l'environnement. Les modèles qui reposent sur cette approche sont regroupés en familles de modèles de régression que sont les Modèles Linéaires Généralisés (GLM - Margules *et al.*, 1987), les Modèles Additifs Généralisés (GAM – Yee et Mitchell, 1991) ou encore les Régressions Adaptatives Multivariées non-paramétriques (MARS – Friedman, 1991). Les GLM sont des extensions des modèles de régression linéaires qui permettent de caractériser la distribution d'une espèce dans l'espace environnemental selon des distributions non linéaires (Franklin, 2010). Ainsi, au-delà de la distribution unimodale de l'espèce dans l'espace environnemental, ces modèles sont capables de prendre en compte les distributions déformées, bimodales, voire multimodales (cf. **paragraphe 1.2.2.2**). Les modèles GAM et MARS sont des extensions non paramétriques des modèles GLM (Guisan *et al.*, 2002 ; Wood, 2006 ; Wood *et al.*, 2015), c'est-à-dire que, contrairement aux modèles GLM, ils sont capables d'estimer eux-mêmes la distribution qui convient le mieux pour caractériser la distribution de l'espèce dans l'espace environnemental. Cette caractéristique peut s'avérer particulièrement utile lorsque la distribution de l'espèce dans l'espace environnemental est complexe, ou lorsqu'elle ne peut être facilement ajustée par des fonctions paramétriques standard (Franklin, 2010 ; Guisan *et al.*, 2017).
- (iii) Les modèles basés sur les classifications ou les systèmes d'apprentissage automatique ont pour objectifs de classer les occurrences de l'espèce en groupes homogènes en fonction des caractéristiques environnementales des milieux dans lesquelles ces

occurrences sont localisées (Guisan *et al.*, 2017). Plusieurs catégories de modèles sont regroupées sous cette approche. Les principales catégories sont les modèles de partitionnement récursif, à savoir, les arbres de classification et de régression (CART – Breiman *et al.*, 1984) ainsi que les arbres de décision (RP – Quinlan, 1986), et les modèles de réseaux neuronaux artificiels (ANN – Ripley, 1996). Les modèles de partitionnement récursif reposent sur une procédure itérative de segmentation qui permet, à chaque étape, de diviser les occurrences de l'espèce en deux groupes qui s'excluent mutuellement en fonction des conditions environnementales. À chaque étape, cette procédure est appliquée à chacun des groupes, permettant la construction progressive de l'arbre de classification (Guisan *et al.*, 2017). Les modèles de réseaux neuronaux artificiels reposent sur une technique mathématique qui a pour objectif de simuler la structure et les aspects fonctionnels des réseaux neuronaux biologiques afin de déterminer les conditions environnementales qui permettent d'expliquer la présence ou l'absence de l'espèce. Pour ce faire, ces modèles vont utiliser un algorithme d'apprentissage afin de relier la présence ou l'absence de l'espèce aux descripteurs de l'environnement. Ainsi, chaque neurone va posséder une information et l'interconnexion entre tous les neurones devrait permettre d'expliquer la présence ou l'absence de l'espèce. Étant donné que c'est un processus d'apprentissage, la force de ces interconnexions va évoluer progressivement tout au long du processus, ainsi, le poids d'une variable pour expliquer la répartition d'une espèce va évoluer au fur et à mesure du processus d'apprentissage par exemple. Ces modèles sont donc particulièrement adaptés pour estimer les relations non linéaires entre les occurrences et les descripteurs de l'environnement ce qui leur permet d'estimer des relations plus complexes de type bimodale voire multimodale (Guisan *et al.*, 2017).

- (iv) Le modèle Maxent (Phillips *et al.*, 2004) qui repose sur l'approche par entropie maximale possède des caractéristiques des approches basées sur les régressions statistiques et sur les systèmes d'apprentissage automatique précédemment présentées (Franklin, 2010). Ce modèle va comparer la distribution des conditions environnementales dans les occurrences de l'espèce, avec la distribution des descripteurs de l'environnement dans la zone étudiée, afin d'attribuer une probabilité

de correspondance entre les conditions environnementales d'un milieu et les affinités écologiques de l'espèce (Phillips *et al.*, 2004). C'est-à-dire, qu'il va déterminer les conditions environnementales dans lesquelles sont situées les occurrences de l'espèce, puis établir des fonctions mathématiques qui permettent aux mieux d'expliquer la répartition de ces occurrences le long des gradients environnementaux. Ces fonctions mathématiques sont des contraintes, et l'algorithme d'optimisation va ensuite déterminer le modèle qui maximise l'entropie tout en respectant ces contraintes, c'est-à-dire le modèle qui va minimiser la distance, dans l'espace écologique, entre la distribution observée et celle modélisée (Elith *et al.*, 2011).

Encadré 1.4. L'approche de modélisation d'un ensemble de modèles.

En plus de ces quatre approches, il est devenu assez courant de considérer comme une cinquième approche la modélisation d'un ensemble de modèles (Guisan *et al.*, 2017). Cette approche consiste simplement, à partir du même jeu de données, d'utiliser un ensemble d'approches et de combiner les résultats de tous les modèles. Il ne s'agit donc pas ici de sélectionner le meilleur modèle, mais bien de combiner tous les résultats des modèles et d'extraire des statistiques sommaires telles que la moyenne, la médiane ou la variance par exemple. L'avantage de cette approche est qu'elle permet de limiter le biais de sélection des modèles et de fournir une carte de l'incertitude des modèles à travers la variabilité des résultats entre les modèles. Pour autant, cette approche combine un ensemble de résultats qui sont issus de modèles qui ne reposent pas sur les mêmes approches, ni les mêmes fondements théoriques, ce qui questionne la validité des résultats issus de cette approche.

Les modèles corrélatifs reposent donc sur des approches plus ou moins complexes, dont l'objectif est de déterminer les affinités environnementales de l'espèce à partir d'un échantillon de la population de cette dernière, en ce sens ils reposent sur l'inférence statistique.

1.3.2.2. L'inférence statistique et la représentativité des données.

L'inférence statistique consiste à induire les caractéristiques d'une population à partir d'un échantillon de cette population. Dans le contexte de cette thèse, cela revient à induire les affinités écologiques de l'espèce, à partir d'une population (les observations) de cette dernière. Cela suppose que la population étudiée, c'est-à-dire les occurrences de l'espèce qui

sont issues des bases de données naturalistes, soit représentative des affinités écologiques de l'espèce.

Or, les bases de données naturalistes sont sujettes à divers problèmes qui questionnent leur utilisation. On distingue des problèmes de représentativité, de fiabilité et d'exhaustivité.

Les problèmes de représentativité sont liés aux différentes méthodes d'échantillonnages utilisées pour récolter les données. Une majeure partie des données est récoltée lors de relevés ponctuels, sans échantillonnage, est donc biaisée la base de données en suréchantillonnant les lieux faciles d'accès et en sous-échantillonnant les lieux difficiles d'accès. Il est ainsi assez fréquent que les occurrences d'espèces soient localisées le long des routes et des chemins. Ces bases de données regroupent également des données issues d'échantillonnages différents parfois à différentes échelles spatiales. Ainsi, la base peut comprendre des données avec une localisation GPS plus ou moins précise et des données de mailles regroupées dans le centroïde de la maille sans réelle valeur géographique.

Les problèmes de fiabilité sont liés aux différents outils utilisés pour localiser les espèces. La précision du relevé varie en fonction de l'appareil, mais également de l'utilisateur qui peut apercevoir une espèce et prendre un point GPS sans se rendre au plus près de l'individu. Les problèmes de fiabilité sont également liés aux erreurs d'identifications qui sont probablement réduites dans des bases de données contrôlées et gérées par le CBN par exemple, mais qui pose question pour des réseaux naturalistes amateurs sans contrôle.

Enfin, les problèmes d'exhaustivité sont liés aux problèmes de représentativité et sont au fondement même de ces bases de données : ce sont des bases de données qui regroupent des données d'occurrences, et à ce titre, elles fournissent très rarement une information précise sur l'abondance des individus *in-situ*, et jamais sur l'absence des autres espèces. Ainsi, l'absence d'occurrence d'une espèce dans un site peut tout autant dire que les conditions physiques ne sont pas réunies pour que l'espèce soit présente, ou bien qu'aucun relevé n'a été fait pour vérifier sa présence. Même la présence d'un relevé ne garantit pas l'absence de l'espèce, car l'auteur du relevé peut ne pas avoir renseigné l'ensemble des espèces qu'il a observées.

Ce constat maintenant fait, il est à mettre en parallèle avec les approches statistiques utilisées. Les approches généralement utilisées reposent sur des modèles dont le fondement repose sur

l'inférence statistique. L'inférence statistique considère que l'échantillon étudié est représentatif de l'ensemble de la population statistique. Or, au regard des occurrences issues des bases de données naturalistes dans cette thèse, et de l'hétérogénéité de notre zone d'étude, cette hypothèse ne nous semble pas vérifiée dans notre cas. Ce constat associé à la complexité de certaines approches, et à la fluctuation des résultats en fonction des modèles et des paramétrages (Thuiller *et al.*, 2004 ; Urban, 2015), a conforté notre volonté de développer un modèle corrélatif non paramétrique qui repose sur une méthode statistique simple, telle que l'analyse fréquentielle.

1.3.2.3. L'analyse fréquentielle.

L'analyse fréquentielle repose sur des méthodes statistiques probabilistes qui ne font pas référence à l'inférence statistique et qui permettent d'identifier les relations entre les populations étudiées et les conditions environnementales (Daget et Godron 1982 ; Godron, 2012). Le fondement de l'analyse fréquentielle est de calculer la probabilité de chacun des événements écologiques observés dans la zone d'étude, et de mettre en avant ceux dont la probabilité est la plus faible et qui apportent donc le plus d'information.

Par exemple, la présence d'une espèce dans plusieurs relevés situés dans des conditions environnementales éloignées de ses affinités écologiques va apporter une grande quantité d'information, car la probabilité de cet événement écologique est faible. L'information apportée par un événement écologique est quantifiable, et l'analyse fréquentielle regroupe ainsi un ensemble de méthodes (présentées dans le **paragraphe 2.2.2.3** et la **sous-section 3.2.2**) qui permettent de déterminer les affinités écologiques des espèces et qui semblent donc adaptées pour déterminer les milieux viables pour ces dernières. C'est donc une méthode qui repose sur de simples calculs de probabilité et qui nous semble donc adaptée pour déterminer l'aire de viabilité des espèces étudiées.

Le développement d'un modèle corrélatif non paramétrique qui repose sur cette méthode nous permettrait ainsi de connaître le fonctionnement du modèle, et donc, de mieux comprendre les sorties de ce dernier.

Ce modèle sera, par la suite, couplé avec un modèle qui simule les processus démographiques des espèces végétales afin d'évaluer l'impact du changement global sur les différentes dimensions de la végétation, notamment sur la répartition et la densité des espèces.

Sous-section 1.3.3. Pour une simulation des processus biologiques.

L'intégration des processus dynamiques qui régissent la répartition des espèces est, depuis assez longtemps, considérée comme un des axes majeurs d'amélioration des modèles corrélatifs (Guisan et Thuiller, 2005 ; Thuiller *et al.*, 2008).

En effet, Guisan et Thuiller (2005) ont notamment argumenté qu'il fallait aller au-delà des modèles corrélatifs statiques et développer des modèles corrélatifs dynamiques qui soient capables de prendre en compte la capacité de dispersion et la dynamique de population des espèces, ainsi que les relations interspécifiques.

La prise en compte de ces processus s'avère nécessaire, particulièrement dans un contexte de changement (Thuiller *et al.*, 2013 ; Urban *et al.*, 2016), car ils permettraient de simuler la capacité de colonisation de milieux nouvellement viables par les espèces, ainsi que leur capacité de persistance dans les milieux qui ne devraient plus être viables (Thuiller *et al.*, 2008). Dès lors, de nouveaux modèles dits « hybrides » ont été développés afin d'intégrer ces différents processus (Schurr *et al.*, 2012).

1.3.3.1. Les modèles corrélatifs hybrides.

Les modèles corrélatifs hybrides combinent généralement plusieurs sous-modèles dont un modèle corrélatif, et un ou plusieurs modèles mécanistiques capables de simuler la capacité de dispersion, la dynamique de population, ou les relations interspécifiques (Schurr *et al.*, 2012). Par exemple, le modèle TreeMig (Lischke *et al.*, 2006) intègre uniquement un modèle corrélatif et un modèle de dispersion, alors que les modèles DemoNiche (Nenzén *et al.*, 2012) et LoLiPop (Cabral et Schurr, 2010) intègrent un modèle corrélatif, un modèle de dispersion, et un modèle de dynamique de population (Zurell *et al.*, 2016).

Dans les modèles hybrides, les sorties du modèle corrélatif vont directement influencer un ou plusieurs des sous-modèles en agissant sur le nombre initial d'individus (RAMAS - Keith *et al.*, 2008), sur le nombre maximal d'individus dans un milieu (Briscoe *et al.*, 2019) ou sur certains processus qui régissent la dynamique de population des espèces, tels que la survie ou la germination par exemple (FATE-HD - Boulangéat *et al.*, 2014).

La simulation des processus qui régissent la dynamique de population des espèces nécessite une cartographie des populations comme état de référence actuel. En effet, il serait peu

pertinent de modéliser des productions de graines dans des milieux viables, mais où aucun individu n'est présent. L'utilisation d'un modèle hybride nous contraint, dès lors, à mettre en place une méthode capable de cartographier la répartition et la densité des espèces étudiées d'une manière réaliste.

Les sorties du modèle corrélatif sont donc combinées avec des informations externes, telles que les caractéristiques des espèces (type de dispersion par exemple) et des taux qui régissent la dynamique de population (croissance, mortalité, germination par exemple) qui peuvent être homogènes dans le territoire étudié ou varier en fonction des caractéristiques des paysages (Briscoe *et al.*, 2019). Ces taux sont directement estimés à partir de données issues de campagnes de terrain, de bases de données, ou bien de connaissances expertes (Fordham *et al.*, 2012 ; Briscoe *et al.*, 2019). La réalisation d'une campagne de terrain pour estimer les taux qui régissent la dynamique de populations des espèces étudiées s'avère ainsi nécessaire. Elle requiert cependant la mise en place d'une cartographie de la répartition de ces dernières afin d'orienter la campagne de terrain.

Les modèles hybrides regroupent un ensemble de modèles qui s'établissent à différentes échelles spatiales, biologiques et temporelles. Plus encore, il existe plusieurs types de modèles hybrides qui reposent sur des équations mathématiques, des règles de voisinages ou encore sur des relations entre individus (Briscoe *et al.*, 2019). Ainsi, le fonctionnement des modèles hybrides, et donc la manière dont ils vont simuler la dispersion des espèces, les processus démographiques ou les relations interspécifiques, varie entre les modèles (Briscoe *et al.*, 2019).

1.3.3.1. Vers une intégration de la dispersion, de la dynamique de population et des relations interspécifiques dans les modèles.

La capacité de dispersion des espèces a d'abord été intégrée dans les modèles corrélatifs en appliquant un filtre spatial aux sorties des modèles (Holloway et Miller, 2017), en considérant que l'espèce possède une capacité de dispersion illimitée ou aucune capacité de dispersion (Holloway et Miller, 2017). Des modèles ont ensuite intégré un taux de dispersion fixe, c'est-à-dire que l'on considère que toutes les populations de l'espèce se déplacent uniformément et à la même vitesse (Iverson *et al.*, 2004 ; Midgley *et al.*, 2006 ; Jaeschke *et al.*, 2013). Midgley *et al.* (2006) ont notamment appliqué un taux de dispersion fixe de 3 kilomètres par décennie

pour simuler la propagation des espèces dispersées par le vent, et Iverson *et al.* (2004) ont notamment établi un rythme de dispersion commun de 50 kilomètres par siècle pour simuler la propagation de certaines espèces arborées d'Amérique du Nord.

Par la suite, des modèles qui reposent sur l'application d'une fonction mathématique de dispersion calibrée sur des données de terrain ont été développés. Dans ce cas, les modèles simulent la capacité de dispersion des espèces d'une façon probabiliste et les probabilités reposent sur la capacité de dispersion moyenne ou maximale observée des espèces (TreeMig – Lischke *et al.*, 2006 ; LANDIS – Scheller *et al.*, 2008). Cette fonction mathématique de dispersion peut être également modulée par les caractéristiques des paysages (MigClim – Engler et Guisan, 2009).

Toutefois, la volonté de simuler l'ensemble des processus qui conditionnent la dispersion des espèces à engendrer le développement de modèles plus complexes. Ces méthodes consistent à simuler la production, la dissémination, la germination des graines, mais également la croissance des plantules et la mortalité des individus (SPANdx – Kriticos *et al.*, 2003 ; PATCH – Schumaker *et al.*, 2004 ; LoliPop – Cabral et Schurr, 2010 ; FATE-HD – Boulangéat *et al.*, 2014 ; DemoNiche – Nenzén *et al.*, 2012).

Ces modèles simulent ainsi une véritable dynamique de population pour chacune des espèces. La dynamique de population peut être formalisée sous la forme d'équations mathématiques appliquées sur une grille (FATE-HD – Boulangéat *et al.*, 2014) ou alors résulter de l'interaction entre un ensemble d'entités discrètes insérées dans le modèle (PATCH – Schumaker *et al.*, 2004). En effet, les modèles hybrides peuvent également regrouper un modèle corrélatif et un système multi-agents. À partir d'une cartographie de la répartition des espèces, le système multi-agents peut modéliser une population composée d'individus. Chaque individu a ses propres caractéristiques et son comportement diffère en fonction des conditions environnementales matérialisées par les sorties du modèle corrélatif, mais également par les interactions avec les autres individus de la même espèce ou d'autres espèces (Briscoe *et al.*, 2019).

La simulation de la dynamique de population des espèces offre ainsi la possibilité d'intégrer des relations interspécifiques, telle que la compétition. Dans le modèle FATE-HD par exemple, la compétition pour la lumière conditionne la croissance des individus (Boulangéat *et al.*,

2014). La compétition interspécifique est intégrée de différentes manières, soit le modèle permet la co-occurrence des espèces, et les simulations du modèle sont réalisées pour plusieurs espèces en même temps (TreeMig – Lischke *et al.*, 2006), soit le modèle s'affranchissent de l'approche taxonomique et se base sur des groupes d'espèces aux caractéristiques communes tels que les types fonctionnels de plantes (BIOMOVE – Midgley *et al.*, 2010) ou les groupes fonctionnels de plantes (Boulangéat *et al.*, 2014).

1.3.3.2. Des modèles adaptés dans un contexte de changement.

Par la prise en compte des processus biologiques et démographiques des espèces végétales, les modèles hybrides semblent plus adaptés que les modèles corrélatifs à modéliser l'impact du changement global sur la répartition des espèces (Evans *et al.*, 2016).

En se basant sur une cartographie réaliste des populations, ces modèles peuvent informer sur les changements qui devraient affecter la répartition des espèces, mais également sur les variations de la densité de ces dernières. À ce titre, ces modèles semblent adaptés pour étudier les changements qui devraient affecter les différentes dimensions de la végétation. Ils tiennent compte explicitement des processus qui peuvent rendre les espèces plus vulnérables aux changements futurs, et semblent donc plus adaptés pour estimer le risque d'extinction locale (Briscoe *et al.*, 2019), et ainsi hiérarchiser les espèces dans un objectif d'établir des priorités de conservation. Plus encore, ces modèles permettent de simuler l'influence combinée d'un ensemble de facteurs de changements tels que l'évolution des conditions climatiques, les changements d'occupation et d'utilisation des sols, ainsi que les événements extrêmes climatiques et les incendies de forêt par exemple (Fordham *et al.*, 2013). Ces modèles permettent également de simuler l'impact des aires protégées (actuelles ou potentielles) sur les dynamiques probables de la répartition des espèces, et forment alors un outil adapté pour évaluer l'efficacité d'un réseau d'aires protégées ou pour établir des plans de conservation et de protection adaptés dans un contexte de changement.

Section 1.4. Positionnement et méthode générale.

Cette section a pour objectif de rappeler les principaux positionnements scientifiques établis dans ce chapitre. Les objectifs principaux de cette thèse sont également rappelés, et la méthode générale pour atteindre ces objectifs est présentée succinctement.

Au regard des éléments évoqués dans ce chapitre, nous considérons dans cette thèse que les modèles corrélatifs permettent de modéliser l'**aire de viabilité** des espèces, c'est-à-dire les milieux qui réunissent les conditions abiotiques viables pour ces dernières.

Bien que de nombreuses études considèrent les sorties des modèles corrélatifs comme telles, nous n'utiliserons pas ces modèles pour modéliser la répartition des espèces végétales. Nous nous attacherons à démontrer que, même des modélisations à l'échelle régionale, à partir d'un modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle et sur des données à fine résolution spatiale, ne permet pas de modéliser la répartition d'une espèce.

Nous considérons nécessaire de modéliser les changements en employant, comme état de référence de l'actuel, la **répartition** d'une espèce, entendu comme le territoire occupé par l'ensemble de ses populations. Cette répartition peut s'apparenter à une notion d'abondance ou de densité. En ce sens, le concept de répartition diffère dans cette thèse du concept d'aire de répartition, car nous considérons qu'en englobant les milieux où les individus de l'espèce sont effectivement présents, ce concept a pour défaut d'intégrer les milieux où l'espèce est a priori absente. Plus encore, nous considérons que la répartition en cartographiant la distribution des populations, est le seul état de référence actuel qui soit pertinent comme socle d'un modèle basé sur les processus.

Enfin, nous considérons qu'il est nécessaire d'utiliser des modèles dynamiques spatialement explicites capables de prendre en compte les processus démographiques des espèces, calibrés sur des données de terrain, pour modéliser l'impact du changement global sur la répartition des espèces à différents horizons temporels. Possibilités que semblent offrir les **modèles corrélatifs hybrides**.

Pour rappel, cette thèse souhaite démontrer qu'une méthode basée sur une cartographie réaliste des populations de l'actuel et sur une modélisation par les processus permet d'une part, d'étudier la végétation dans ses différentes dimensions, et, d'autre part, d'étudier si l'accumulation de légères modifications de la dynamique de population sur une longue période pourrait aboutir à des changements importants. Cette thèse vise à construire une méthode qui étudiera et simulera les changements dans les différentes dimensions, et aura pour objectif de hiérarchiser les priorités de conservation de la biodiversité face aux changements globaux.

Pour ce faire, la démarche mise en place est à la fois naturaliste et modélisatrice. Elle consiste à **(1)** modéliser et décrire la répartition actuelle des espèces, **(2)** obtenir une meilleure compréhension des enjeux et identifier les populations vulnérables, **(3)** identifier et analyser l'impact des changements récents sur les populations et **(4)** modéliser la répartition future des espèces.

Organisation du manuscrit.

Une présentation synthétique de la méthode générale est proposée dans les paragraphes suivants, car nous avons choisi de détailler la méthode dans chacun des chapitres de cette thèse. Ce manuscrit est composé de huit chapitres. Les deux premiers chapitres établissent l'état des connaissances, le cadre théorique, les méthodes d'analyse et présentent les zones d'études et les espèces étudiées dans cette thèse.

Les six chapitres restants sont structurés d'une manière similaire. Quand nécessaire, une première section, établit une synthèse bibliographique en rapport avec les objectifs du chapitre. La deuxième section présente en détail la méthode mise en place pour répondre à ces objectifs, suivi d'une troisième section résultat et d'une quatrième section discussion. Les chapitres se suivent dans un ordre logique, les résultats et conclusions de chaque chapitre conditionnent les objectifs du chapitre suivant. Nous avons choisi de structurer ce manuscrit ainsi afin de présenter en détail les méthodes mises en place, mais également afin que des résultats soient présentés tout au long du manuscrit.

Méthode générale de cette thèse.

La méthode de cette thèse est une chaîne de traitements composée de sept étapes. L'organigramme méthodologique simplifié de cette thèse est visible en **figure 1.16**.

Dans un premier temps, (i) la méthode a consisté à cartographier un ensemble de descripteurs de l'environnement à fine résolution spatiale. À partir de ces descripteurs de l'environnement et de données d'occurrences issues de bases de données naturalistes, les affinités écologiques des espèces étudiées ont été identifiées. (ii) Ces affinités écologiques ont été insérées dans un modèle corrélatif, le modèle « ViaProb » conçu dans le cadre de cette thèse, afin de cartographier l'aire de viabilité des espèces.

Ensuite, (iii) une campagne de terrain a été réalisée à l'échelle régionale afin de récolter des données sur la densité des espèces. Ces données ont permis d'identifier le taux d'occupation et la distribution statistique et spatiale de la densité des espèces. (iv) Ces données ont par la suite été implémentées au sein du modèle *Hurdle* afin de modéliser la densité des espèces. Cette cartographie de la densité permet, à travers la modélisation de l'absence au sein de l'aire de viabilité, de modéliser la répartition de l'espèce, et par la modélisation de la densité, de prendre en compte la distribution statistique et spatiale de la densité observée de l'espèce.

(v) Le modèle « ViaProb » a de nouveau été utilisé afin de modéliser l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces étudiées aux trois horizons temporels et pour les trois scénarios climatiques étudiés. Cela afin d'établir des cartes des changements des aires de viabilités. Ces cartes ont été confrontées à la cartographie de la répartition des espèces afin d'identifier les populations actuellement présente dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon temporel le plus proche, ce que nous considérons comme des populations vulnérables. L'identification des populations vulnérables a permis, d'une part, une meilleure identification des enjeux actuels, et, d'autre part, de cartographier les espaces à enjeux.

Dès lors, (vi) une campagne de terrain a été réalisée afin de récolter des données sur la dynamique de populations des espèces ligneuses dans la vallée de la Roya, incluant ces populations vulnérables. Des indices de structures et de dynamique de population ont été calculés à partir de ces données. L'analyse de ces indices a révélé l'impact des changements récents sur les populations des espèces dans la vallée de la Roya et leurs dynamiques actuelles.

Enfin, (vii) basée sur ces indices, et sur les dynamiques observées, la répartition future des espèces ligneuses a été modélisée aux trois horizons temporels et selon les trois scénarios climatiques étudiés. Ces modélisations ont été réalisées par le modèle « BiogeoProspect », un modèle conçu dans le cadre de cette thèse. C'est un modèle dynamique spatialement explicite capable de simuler les processus démographiques des espèces végétales. Les sorties de ce modèle ont par la suite été analysées afin d'extrapoler les résultats à l'échelle régionale.

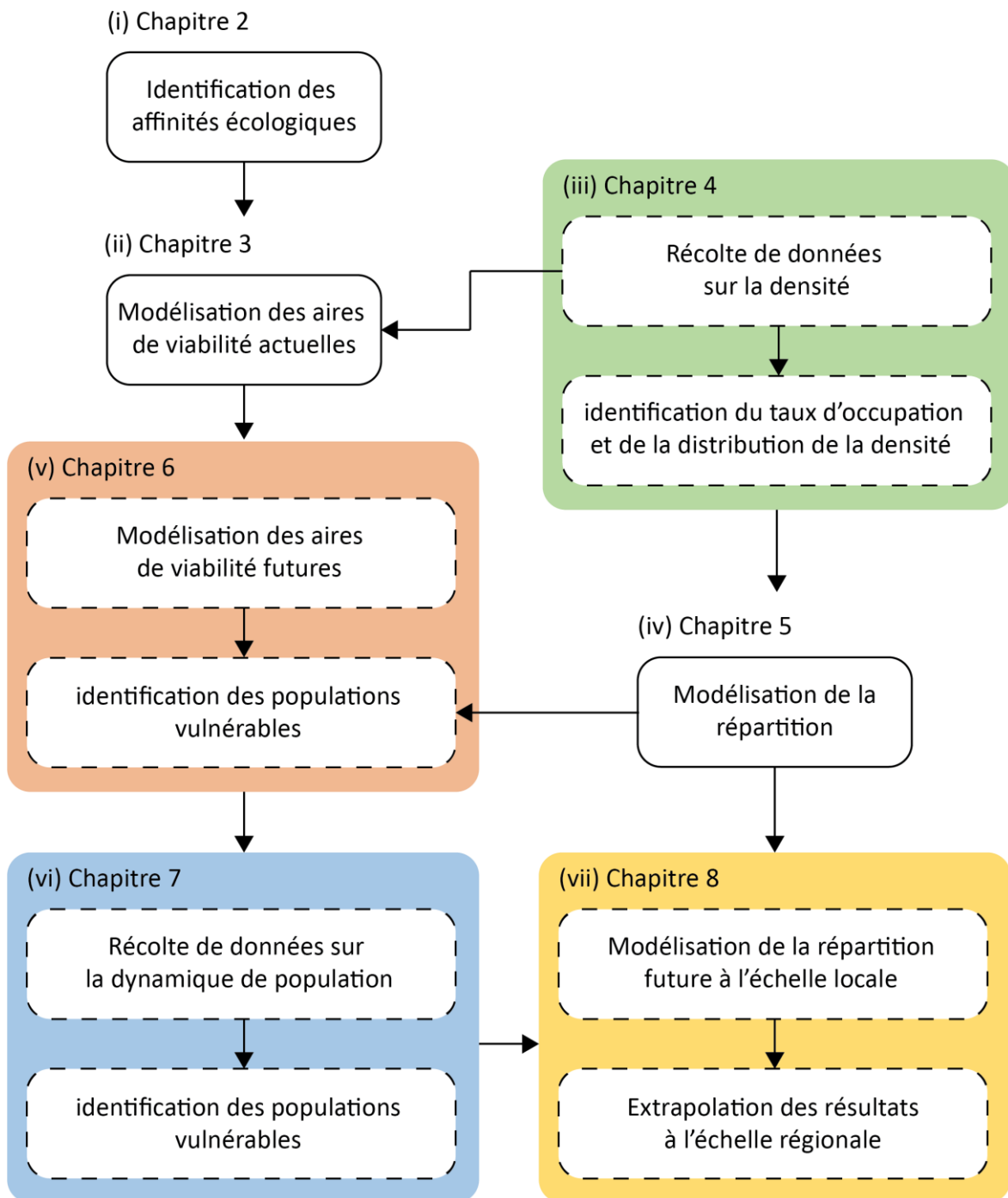


Figure 1.16. Organigramme méthodologique simplifié de la thèse.

Chapitre 2. Cadre biogéographique et écologique.

Section 2.1. Le Sud-Est de la France.

Cette section a pour objectif de présenter les deux échelles d'études de cette thèse, à savoir le Sud-Est de la France et la vallée de la Roya. Après une rapide présentation de leur situation géographique, les caractéristiques topographiques, climatiques, pédologiques et les principaux paysages de ces zones d'études sont présentés dans la **sous-section 2.1.1**. Ensuite, la biodiversité des zones d'études, son origine, et les différents outils territoriaux qui permettent de la protéger sont abordés dans la **sous-section 2.1.2**.

Sous-section 2.1.1. Le climat, l'homme et les paysages.

Avant de présenter les caractéristiques physiques de ces zones d'études, la délimitation géographique des zones d'études s'avère nécessaire notamment pour le Sud-Est de la France qui diffère de la région administrative « Sud ».

2.1.1.1. Situation géographique.

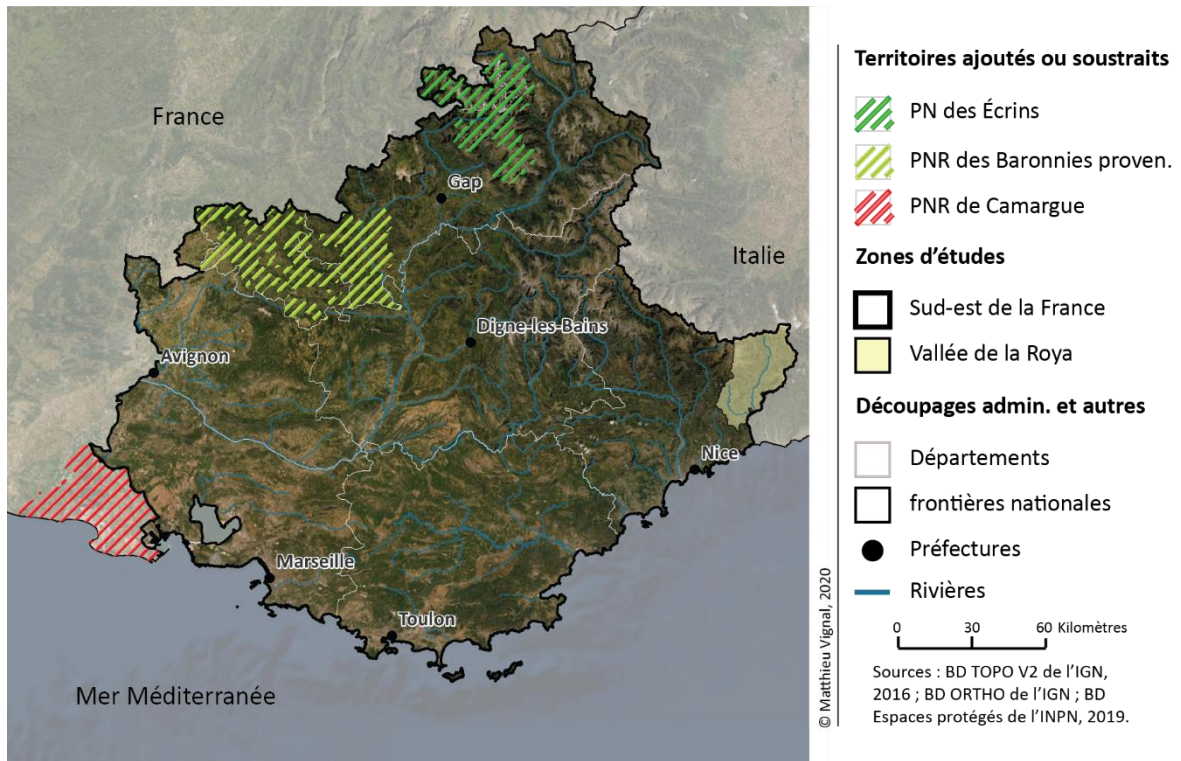
Nous considérons dans cette thèse le Sud-Est de la France comme le territoire de la région Sud (anciennement région Provence-Alpes-Côte d'Azur) amputé du territoire du Parc National de Camargue, mais comprenant l'entièreté du Parc national des Écrins et du Parc naturel régional des Baronnies Provençales (cf. **figure 2.1 - a**).

Plusieurs considérations viennent justifier ces choix. D'une part, cette thèse a pour objectif de fournir des outils et des résultats aux gestionnaires d'aires protégées afin de mieux intégrer l'impact du changement global sur la répartition des espèces dans leur mode de gestion. À ce titre, les espaces protégés transrégionaux ont été intégrés dans leur totalité. D'autre part, les résultats et conclusions doivent être généralisables à l'ensemble du territoire étudié. Or, le territoire du Parc national de Camargue représente une spécificité écologique à l'échelle régionale. À ce titre, il a été décidé de l'exclure de la zone étude notamment parce que toutes les conclusions de cette thèse se seraient probablement avérées erronées sur ce territoire à l'écologie et aux caractéristiques environnementales spécifiques.

Dès lors, la zone d'étude à l'échelle régionale couvre une surface de 32 470 km², et s'étend sur près de 250 kilomètres d'ouest en est, et du sud au nord. Elle est délimitée au sud, par la mer méditerranéenne, au nord-est par les massifs des Écrins, à l'est par la frontière italienne, et à l'ouest par la vallée du Rhône. Administrativement, ce territoire comprend huit départements français, à savoir la totalité du département des Alpes-Maritimes, du Var, du Vaucluse, des Alpes de Haute Provence et des Haute Alpes. Elle comprend également le département des Bouches-du-Rhône sans le territoire camarguais, et le sud des départements de la Drôme et de la Savoie (cf. **figure 2.1 - a**).

La vallée de la Roya est la zone d'étude à l'échelle locale. Elle est localisée à l'est du département des Alpes-Maritimes. C'est une vallée transfrontalière avec l'Italie, dont seule la partie Française, c'est-à-dire la partie nord, est étudiée ici (cf. **figure 2.1 - b**). Cette vallée s'étend sur près de 40 kilomètres du nord au sud, et sur 20 kilomètres d'ouest en est. Elle est délimitée par le col de Tende au nord, par la frontière italienne au sud, à l'ouest par les sommets du Mercantour et le massif de l'Authion qui forment la ligne de partage des eaux avec la vallée de la Vésubie, et à l'est par les sommets des Alpes ligures qui matérialisent la frontière franco-italienne. Cette vallée, qui couvre une surface de 600 km², regroupe les communes de Breil-sur-Roya, Saorge, Fontan, la Brigue et Tende le long de la Roya, et les communes de Sospel, Lucéram et Moulinet le long de la Bévéra, affluent de la Roya.

(a)



(b)

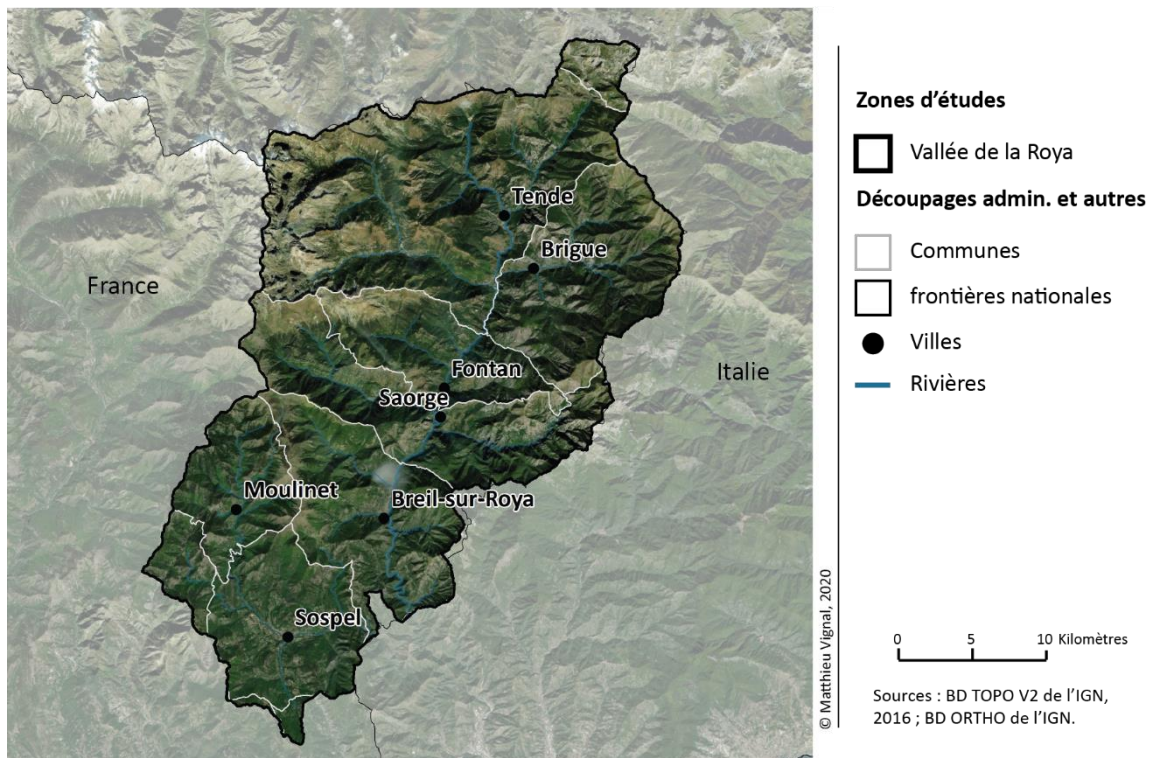


Figure 2.1. Les zones d'études de cette thèse. (a) L'échelle régionale, le Sud-Est de la France. (b) L'échelle locale, la partie française de la vallée de la Roya.

2.1.1.2. Caractéristiques climatiques et physiques.

Le Sud-Est de la France est sous l'influence d'un climat méditerranéen. Le climat méditerranéen est caractérisé par une chaleur et une sécheresse estivale, ainsi que par la relative douceur des températures hivernales (Blondel *et al.*, 2010 ; GREC-SUD, 2016). Une forte variabilité mensuelle et annuelle caractérise les précipitations, néanmoins elles y sont plus importantes pendant l'automne.

En effet, le Sud-Est de la France est localisé en marge sud de la zone tempérée, c'est-à-dire en position intermédiaire entre la zone froide polaire et la zone chaude intertropicale (Blondel *et al.*, 2010 ; GREC-SUD, 2016). Le climat de la zone d'étude est donc influencé par la circulation atmosphérique anticyclonique, particulièrement en été, qui empêche le soulèvement des masses d'air et explique la sécheresse pendant cette période estivale. En hiver, le climat est influencé par une circulation atmosphérique cyclonique, engendrant le déplacement de dépressions froides à de basses latitudes, mais la position intermédiaire du Sud-Est de la France et sa proximité avec la mer Méditerranée sont à l'origine de températures hivernales relativement douces (GREC-SUD, 2016). Cette zone est également caractérisée par des précipitations ponctuellement intenses qui résultent de systèmes orageux, particulièrement pendant la période automnale. Ces systèmes orageux sont engendrés par le soulèvement de masses d'air chaud et humide provenant de la mer Méditerranée, par forçage orographique lié à la présence de relief à proximité du littoral, et à la rencontre avec des masses d'air froids (GREC-SUD, 2016).

Ces conditions climatiques générales sont bien évidemment modifiées par le relief. Le gradient altitudinal s'étend de 0 mètre d'altitude au bord de la mer Méditerranée à plus de 4 101 mètres d'altitudes au sommet de la Barre des Écrins dans la chaîne de montagnes des Alpes (cf. **figure 2.4 - a**). Le gradient altitudinal suit deux axes majeurs, qui caractérisent également la variation spatiale du climat à l'échelle régionale, un axe sud-ouest / nord-est (c'est-à-dire, des Bouches-du-Rhône au massif des Écrins), et un axe sud / nord à l'est de la zone d'étude (c'est-à-dire, de la mer Méditerranée au massif du Mercantour). Le climat méditerranéen laisse progressivement place à un climat montagnard à mesure que l'on progresse en latitude (et en altitude) vers le nord-est de la zone d'étude (cf. **figure 2.2 - a**).

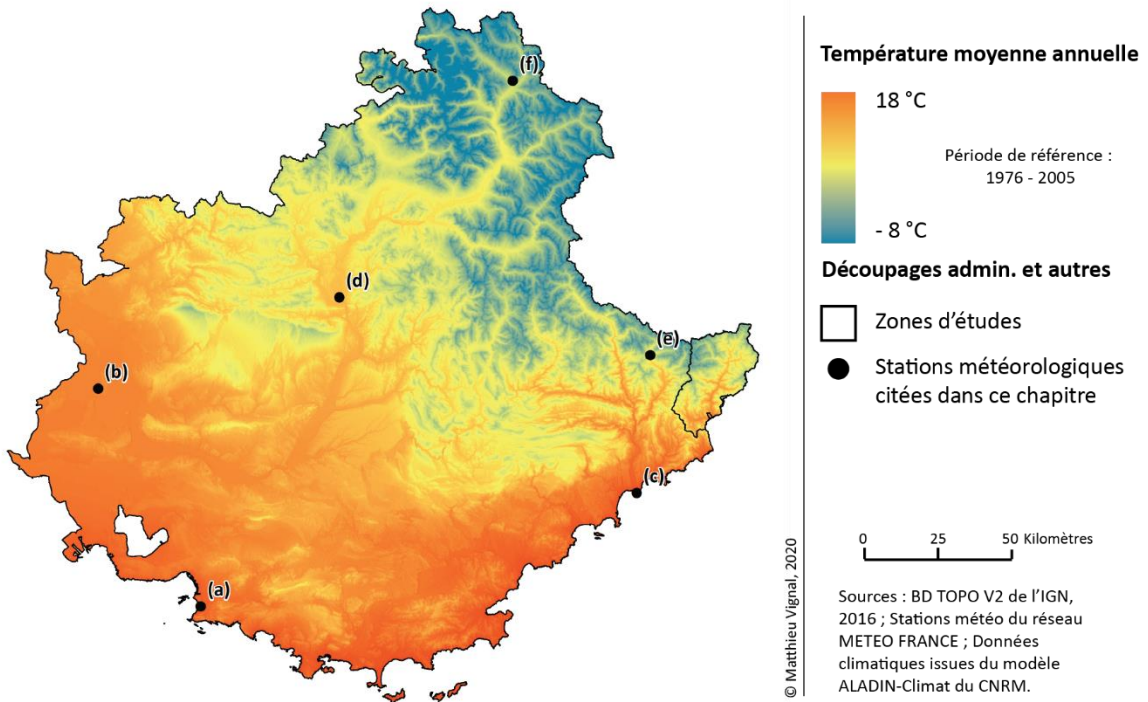
En effet, les microclimats les plus secs sont localisés au sud-ouest de la zone d'étude, en témoignent les diagrammes ombrothermiques de Marseille ou d'Avignon, où la température moyenne annuelle est, respectivement, de 15.7 °C et 14.8 °C, et où le cumul annuel des précipitations est de 555 mm pour Marseille, et 677 pour Avignon (cf. **figure 2.3 - a b**). La progression vers le nord-est, notamment le long de la Durance, coïncide avec la diminution des températures et l'augmentation des précipitations. La température moyenne annuelle à Sisteron est de 11.8 °C, et le cumul annuel des précipitations s'élève à 822 mm (cf. **figure 2.3 - d**). La période de sécheresse (selon l'indice de Bagnouls et Gausson (1957) : $P < 2T$) est réduite à 1 mois contre 3 mois à Marseille et Avignon. Finalement, le climat méditerranéen laisse place à un climat montagnard, caractérisé par une relative fraîcheur et une humidité estivale, ainsi que par des températures hivernales négatives. Le diagramme ombrothermique de Briançon témoigne de ces conditions climatiques, les températures estivales sont inférieures à 20 °C, les températures hivernales proches de 0 °C, et, bien que variables, les précipitations ont lieu toutes au long de l'année (cf. **figure 2.3 - f**).

Ce gradient climatique est également présent à l'est de la zone d'étude, mais sur une distance beaucoup plus réduite (cf. **figure 2.2**). En moins de 50 km, le climat méditerranéen laisse place à un climat montagnard voir alpin comme en témoignent les diagrammes ombrothermiques de Nice et de Saint-Martin-de-Vésubie. La température moyenne annuelle est, respectivement, de 16.0 °C contre 11.3 °C, et le cumul annuel des précipitations passe de 733 mm contre 1135 mm sans période de sécheresse (cf. **figure 2.3 - c e**).

Un gradient pluviométrique s'observe également entre le sud-ouest et le sud-est de la zone d'étude (cf. **figure 2.2 - b**). En effet, la proximité des reliefs sur le littoral du département des Alpes-Maritimes favorise les épisodes méditerranéens par forçage orographique et entraîne des précipitations conséquentes (GREC-SUD, 2016).

Bien évidemment, ces gradients qui structurent le climat à l'échelle régionale s'accompagnent d'une grande diversité de climats à l'échelle locale engendrée par la complexité du relief. L'altitude, l'exposition, l'éloignement à la mer, l'encaissement sont autant de facteurs qui vont engendrer une grande variété de climats à l'échelle locale. La zone étudiée regroupe un ensemble de types de relief, du littoral méditerranéen aux massifs alpins, qui vont venir accentuer cette variabilité du climat à l'échelle locale (cf. **figure 2.4 - a**).

(a)



(b)

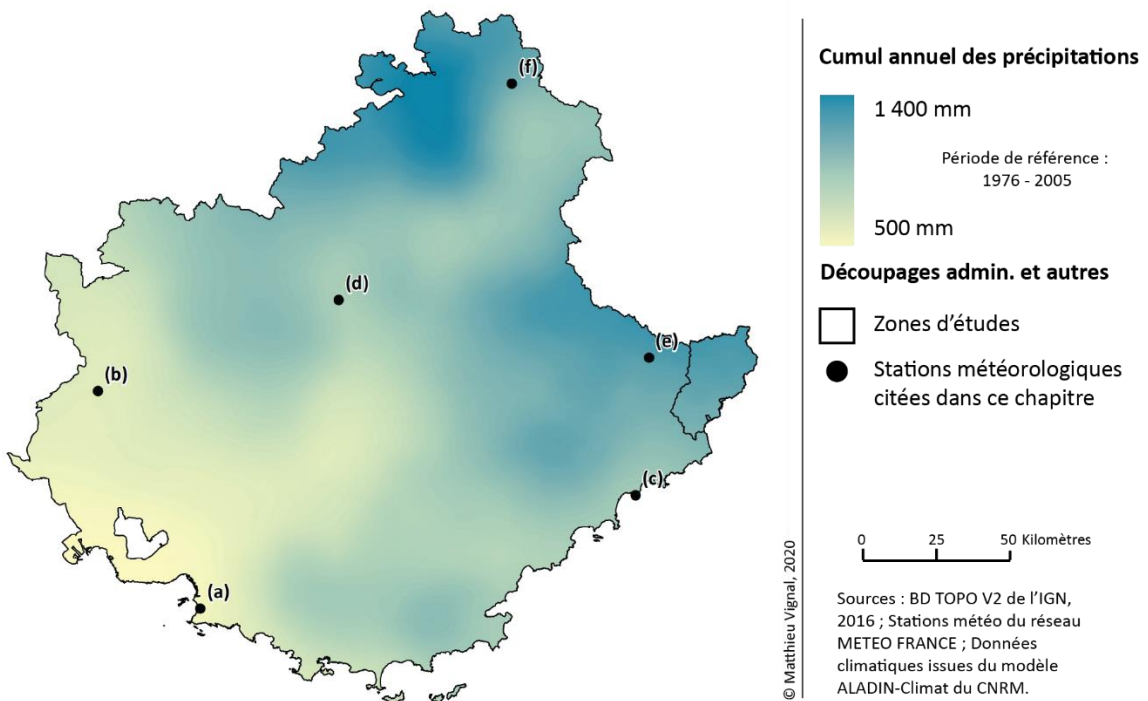


Figure 2.2. Cartes climatiques de la zone d'étude. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Voir paragraphe 2.2.2.1 pour la méthode de création des cartes.

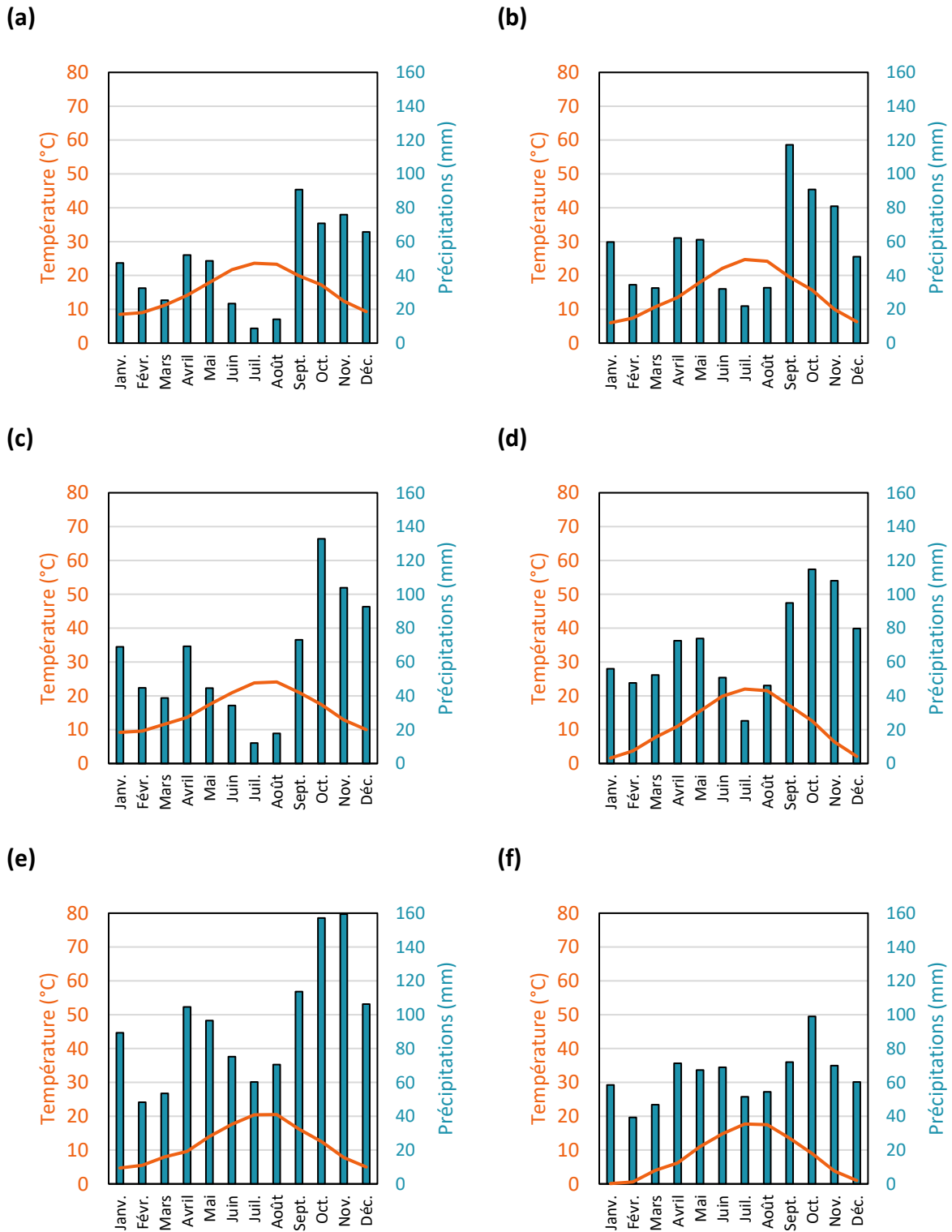


Figure 2.3. Diagrammes ombrothermiques de six stations météorologiques situées dans la zone d'étude. Les données proviennent des cartes climatiques (cf. paragraphe 2.2.2.1). (a) Marseille ; Tmoy : 15.7 °C ; Prtot : 555 mm. (b) Avignon ; Tmoy : 14.8 °C ; Prtot : 677 mm. (c) Nice ; Tmoy : 16.0 °C ; Prtot : 733 mm. (d) Sisteron ; Tmoy : 11.8 °C ; Prtot : 822 mm. (e) Saint-Martin-Vésubie ; Tmoy : 11.8 °C ; Prtot : 1 135 mm. (f) Briançon ; Tmoy : 8.3 °C ; Prtot : 759 mm.

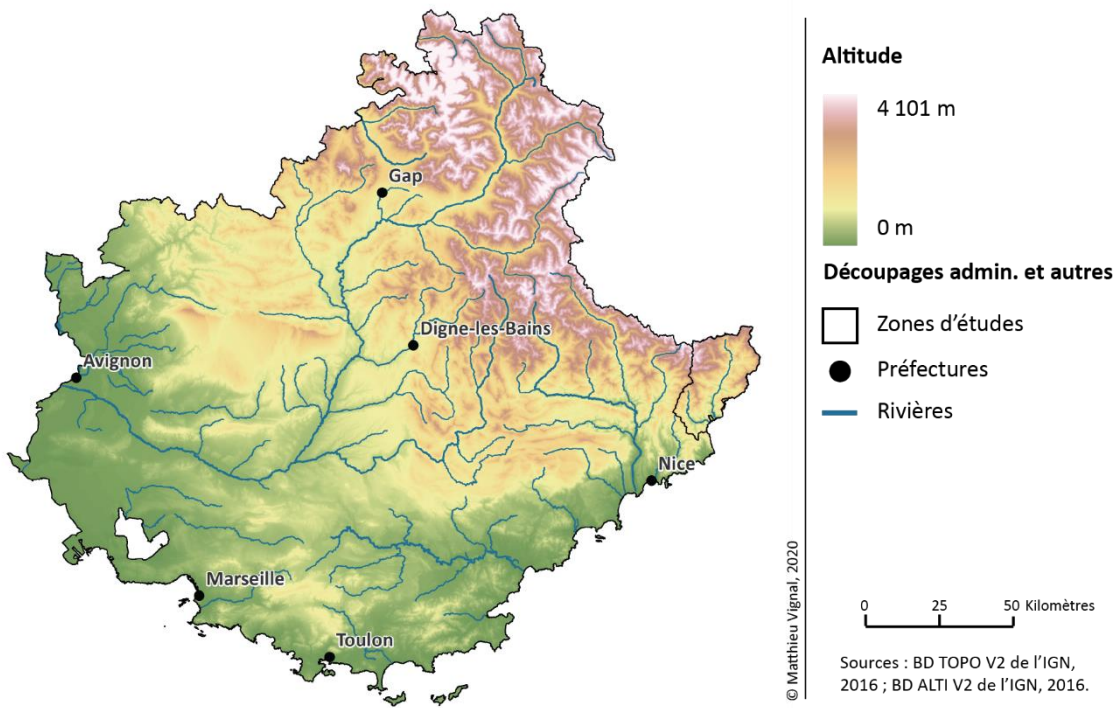
Outre les étroites plaines littorales et les vallées importantes telles que celles du Rhône et de la Durance, le Sud-Est de la France regroupe un ensemble de massifs (cf. **figure 2.4 - a**). Des massifs littoraux tels que les Maures ou l'Estérel, au massif provençal emblématique tels que le Mont Ventoux, la Sainte Baume, et la Sainte Victoire, jusqu'aux Préalpes de Grasse et de Nice. Au sein de la zone étudiée, la chaîne de montagnes des Alpes est constituée de trois massifs principaux, fragmentés par des vallées étroites et encaissées, que sont le massif du Mercantour, le massif des Écrins et le massif du Queyras (cf. **figure 2.4 - a**).

Ainsi, le Sud-Est de la France regroupe des massifs calcaires et siliceux, ce qui va directement influencer la répartition de la végétation sur ce territoire. La zone étudiée est majoritairement composée de substrats calcaires, notamment en Provence, dans les Préalpes, et dans une partie importante de la chaîne de montagnes des Alpes (cf. **figure 2.4 - b**). De ces substrats calcaires doivent être distingués des substrats marneux ou marno-calcaires, plus friables et moins adaptés à l'établissement d'une végétation. Ces substrats marneux se retrouvent sur des surfaces importantes notamment dans les bassins versants du Buëch, du Haut-Var, dans les environs de Gap ou de Digne-les-Bains (cf. **figure 2.4 - b**). Ces substrats marneux ou marno-calcaires, ainsi que des substrats siliceux, sont disséminés sur ce territoire sur des surfaces plus réduites ce qui explique qu'une partie importante du territoire est considérée comme un substrat mixte (cf. **figure 2.4 - b**) parce qu'elle peut regrouper localement une mosaïque de substrats différents notamment des grès calcaires en Basse-Durance, et des calcaires dolomitiques en Basse-Provence (Duclos, 1994).

Cette prédominance des substrats calcaires à l'échelle régionale explique que les sols des principales vallées régionales soient composés d'alluvions issues de l'érosion de roches calcaires (Duclos, 1994). C'est notamment le cas de la vallée du Rhône, de la Durance et du Var par exemple (cf. **figure 2.4 - b**). Enfin, dans le Sud-Est de la France, les substrats siliceux sont principalement localisés dans la Provence cristalline, qui regroupe le massif des Maures et le massif de l'Estérel, dans certaines vallées du département des Alpes-Maritimes, ainsi que dans une partie importante des massifs alpins (cf. **figure 2.4 - b**).

Cette diversité climatique, topographique et pédologique, associée avec l'occupation et l'utilisation des sols par l'Homme, est à l'origine d'une diversité paysagère importante dans cette zone d'étude. De cette diversité, sont distinguées cinq classes de paysages (DREAL PACA) qui vont être présentées.

(a)



(b)

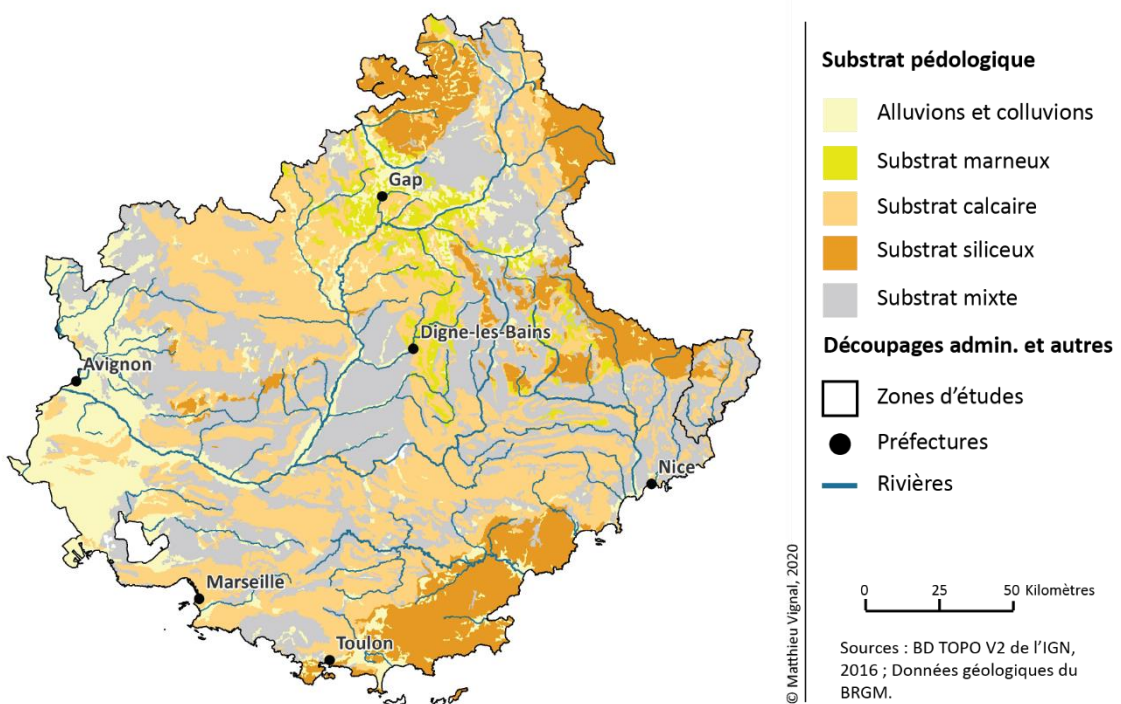


Figure 2.4. Description physique de la zone d'étude (a) Relief. (b) Substrat pédologique.

2.1.1.3. Caractéristiques paysagères.

Les cinq classes de paysages dans le Sud-Est de la France sont les Alpes du Sud, la Haute Provence ou le moyen pays, la Basse Provence et les collines provençales, les plaines provençales et littorales, et la Provence cristalline (DREAL PACA cf. **figure 2.5**).

Les Alpes du Sud regroupent les massifs de moyennes et hautes montagnes, dont les massifs du Queyras, du Mercantour et des Écrins. Les territoires artificialisés et les territoires agricoles sont ici réduits, et principalement localisés dans les vallées (cf. **figure 2.5 - a**). Les milieux semi-naturels occupent une part majeure des Alpes du Sud. Ces milieux semi-naturels sont composées d'un ensemble de paysages, des forêts fermées dans les vallées aux formations herbacées en altitude, jusqu'aux pics rocheux aux sommets des massifs alpins (cf. **figure 2.5 - b**). Les forêts de ces milieux sont essentiellement des forêts de conifères de montagne tels que *Larix decidua*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus mugo*, *Pinus uncinata* ou *Pinus cembra* par exemple.

La Haute Provence ou le moyen pays regroupe des plateaux et des montagnes telles que le Mont Ventoux. Les territoires artificialisés sont réduits, mais les territoires agricoles occupent une part importante des vallées, telles que la vallée de la Durance, ou des plateaux de ce territoire (cf. **figure 2.5 - a**). Les milieux semi-naturels dominent les montagnes de Haute Provence et du moyen pays. Ils sont ici essentiellement composés de forêts fermées et de forêts ouvertes, et de landes et de formations herbacées aux sommets de certaines montagnes telles que la Montagne de Lure (cf. **figure 2.5 - b**). Les forêts de ces milieux sont des forêts caducifoliées dominées par *Quercus pubescens*, ou des forêts de conifères dominées par *Pinus sylvestris* par exemple.

La Basse Provence ou les collines provençales regroupent des massifs et des montagnes de basse altitude telles que les Alpilles, la Sainte-Victoire ou la Sainte-Baume. Les territoires artificialisés sont situés à proximité des grandes agglomérations ou dans les vallées, dans lesquelles les territoires agricoles sont dominants (cf. **figure 2.5 - a**). Les milieux semi-naturels sont ici plus réduits, essentiellement composés de forêts fermées ou ouvertes et de landes (cf. **figure 2.5 - b**). Les forêts de ces milieux sont essentiellement des forêts caducifoliées dominées par *Quercus pubescens*.

Les plaines provençales et le littoral regroupent le littoral calcaire du Sud-Est de la France, et notamment le massif des Calanques. Les territoires artificialisés sont ici majoritaires, essentiellement localisés à proximité des grandes agglomérations telles que Marseille, Toulon ou Nice (cf. **figure 2.5 - a**). Les territoires agricoles sont réduits à l'est mais importants à l'ouest dans la vallée du Rhône, notamment à proximité d'Avignon. Les milieux semi-naturels sont réduits sur ce territoire, et sont essentiellement composés de forêt fermées ou ouvertes, et de garrigues (cf. **figure 2.5 - b**). Les forêts sont dominées par *Quercus ilex* ou *Pinus halepensis* par exemple, et les garrigues sont dominées par *Euphorbia dendroides* notamment à proximité de Nice.

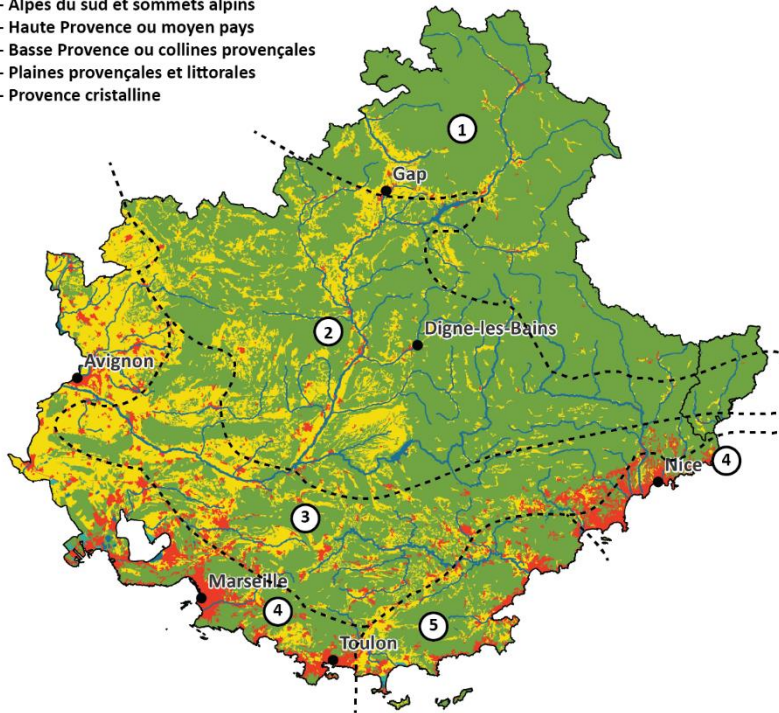
Enfin, la Provence cristalline regroupe le littoral et les massifs siliceux du Sud-Est de la France, tels que le massif de l'Estérel ou le massif des Maures. Les territoires artificialisés sont ici peu présents, et concentrés sur la bande littorale (cf. **figure 2.5 - a**). Les massifs sont essentiellement composés de milieux semi-naturels composées de forêts fermées ou ouvertes et de maquis (cf. **figure 2.5 - b**). Les forêts sont dominées par *Quercus suber* ou *Pinus pinea* par exemple, et les maquis sont notamment dominées par *Erica arborea*.

Sous-section 2.1.2. La biodiversité et la protection de la nature.

Cette grande diversité paysagère, liée aux conditions climatiques, topographiques et géologiques, ainsi qu'à l'homme et ses activités, est à l'origine de la présence d'une grande diversité de milieux sur ce territoire. Des milieux forestiers, qu'ils soient dominés par les espèces résineuses dans les massifs montagnards, ou dominés par les espèces feuillues en Provence, aux garrigues et maquis présents sur le littoral. Des milieux cultivés, notamment dans les vallées agricoles de la Durance et du Rhône, ou sur les plateaux agricoles tels que celui de Valensole, aux zones pastorales, essentiellement ovines, qui permettent le maintien des prairies et des pelouses. Des milieux montagnards aux milieux littoraux, la grande diversité de milieux naturels dans le Sud-Est de la France et les facteurs historiques, qu'il convient de présenter succinctement, sont à l'origine d'une biodiversité importante (Médail et Diadema, 2006).

(a)

- 1 - Alpes du sud et sommets alpins
- 2 - Haute Provence ou moyen pays
- 3 - Basse Provence ou collines provençales
- 4 - Plaines provençales et littorales
- 5 - Provence cristalline



Occupation du sol

- Territoires artificialisés
- Territoires agricoles
- Milieux semi-naturels
- Zones humides
- Surfaces en eau

Découpages admin. et autres

- Zones d'études
- Préfectures
- Rivières

0 25 50 Kilomètres

Sources : BD TOPO V2 de l'IGN, 2016 ; Occupation du sol issues des données CORINE Land Cover, 2018.

© Matthieu Vignal, 2020

(b)



Physionomie de la végétation

- Territoires artificialisés
- Forêts fermées
- Forêts ouvertes
- Landes, garrigues, maquis
- Formations herbacées
- Surfaces rocheuses
- Surfaces en eau

Découpages admin. et autres

- Zones d'études
- Préfectures
- Rivières

0 25 50 Kilomètres

Sources : BD TOPO V2 de l'IGN, 2016 ; BD FORET V2 de l'IGN, 2016

© Matthieu Vignal, 2020

Figure 2.5. Description physique de la zone d'étude. (a) Occupation du sol. (b) Physionomie de la végétation. *Le découpage des classes de paysages provient de la DREAL PACA.*

2.1.2.1. Origine de la biodiversité du Sud-Est de la France.

La biodiversité qui caractérise le Sud-Est de la France résulte également de l'histoire géologique, des nombreuses pulsations climatiques et de la situation de carrefour biogéographique de ce territoire.

En effet, la flore du Sud-Est de la France regroupe des espèces aux origines biogéographiques variées, que ce soient des influences méditerranéennes, mais également des influences alpines, eurasiatiques et eurosibériennes (Noble et Diadema, 2011). De nombreuses espèces sont en limite de répartition dans le Sud-Est de la France notamment les espèces endémiques aux Alpes maritimes et ligures, mais également les espèces d'origines ibéro-provençales par exemple.

Les multiples événements paléogéographiques (orogénèse des Alpes) et les cycles climatiques ont permis l'émergence de la richesse biologique de ce territoire (Thompson, 2005 ; Blondel *et al.*, 2010). Les alternances d'épisodes glaciaires et interglaciaires ont conduit à des extinctions d'espèces, mais également à des persistances et des migrations dans des zones refuge. En effet, certaines espèces ont résisté à ces alternances climatiques en se réfugiant dans des zones aux conditions microclimatiques particulières lors des phases glaciaires (Blondel *et al.*, 2010). Cette alternance de phases glaciaires et interglaciaires explique la présence de nombreuses espèces d'origine boréale en région méditerranéenne par exemple, contribuant à la grande diversité spécifique de cette région (Thompson, 2005 ; Blondel *et al.*, 2010).

Plus récemment, l'Homme et ses activités ont profondément modifié les paysages méditerranéens (Allen, 2001), en favorisant une diversité d'écosystèmes, et donc une diversité spécifique, par la mise en place de pratiques agro-sylvo-pastorales.

2.1.2.2. Richesse spécifique.

Situé au sein du Bassin Méditerranéen, considéré comme un point chaud de la biodiversité (cf. **encadré 2.1**) à l'échelle mondiale (Myers *et al.*, 2000), le Sud-Est de la France est considéré comme un point chaud local de la biodiversité (Médial et Quézel, 1999).

Encadré 2.1. Les points chauds (hotspots) de biodiversité.

Un hotspot de biodiversité est une zone biogéographique qui regroupe une biodiversité exceptionnelle particulièrement menacée par les activités humaines (Myers, 2000). Le bassin méditerranéen est l'un des 35 points chauds de biodiversité à l'échelle mondiale. Les points chauds de biodiversité à l'échelle mondiale regroupent (i) un taux élevé d'endémisme, c'est-à-dire au moins 1 500 espèces endémiques, et (ii) de fortes menaces de perte de cette biodiversité, c'est-à-dire qu'au moins 75 % de la végétation originelle doit avoir disparu. Au sein de cet hotspot mondial, Médail et Quézel (1997) ont établi des points chauds de biodiversité régionaux. Ils sont au nombre de dix, et le Sud-Est de la France est l'un d'eux. Ils définissent les points chauds de biodiversité régionaux comme des zones géographiques de faible (< 10 000 km²) ou moyenne (< 130 000 km²) superficie comportant une richesse floristique importante (environ 2000 espèces pour 15 000 km²) accompagnée d'un taux d'endémisme végétal important (supérieure à 10 %), et des fortes menaces anthropiques (Médail et Quézel, 1997 ; Médail et Quézel, 1999).

En effet, d'après le catalogue de la flore vasculaire de la région Sud établi par le portail d'information SILENE, le territoire étudié regroupe près de 4 600 espèces végétales. La zone étude est ainsi caractérisée par une prodigieuse richesse spécifique, puisqu'elle regroupe 60 % de la flore vasculaire sur un territoire équivalent à 6 % de la surface totale du territoire de la France métropolitaine. Plus encore, la partie alpine de cette zone d'étude regroupe près de 70 % de la flore des Alpes et plus de 40 % de la flore endémique alpine (Noble *et al.*, 2015). À une échelle plus réduite, la richesse spécifique peut s'avérer exceptionnelle, par exemple, dans la moyenne Tinée, Kersalé (1998) a recensé 20 % de la flore française sur une surface de seulement 1 000 hectares.

Parmi ces 4 600 espèces, le CBN estime que près de 31 espèces sont strictement endémiques à ce territoire (c'est-à-dire que la répartition de ces espèces est limitée au Sud-Est de la France), et environ 95 espèces sont endémiques à ce territoire et aux territoires voisins tels que les Alpes ligures et la Corse par exemple (Noble *et al.*, 2015). Noble et Diadema (2011) estiment que le seul département des Alpes-Maritimes regroupe 106 espèces endémiques, majoritairement des Alpes maritimes et ligures, et des Alpes sud-occidentales. Environ 17 % de ces espèces endémiques sont localisées sur le littoral dont notamment *Acis nicaeensis* ou *Ophrys aurelia*. Le moyen pays regroupe près de 32 % des espèces endémiques, et le haut

pays près de 50 % des espèces principalement localisées dans les vallées de la Roya, de la Bévéra, de la Vésubie, de la Tinée et du Var, ainsi qu'aux plus hautes altitudes avec notamment *Saxifraga florulenta* inféodé aux éléments rocheux des parois siliceuses du Mercantour, et *Senecio personii* inféodé aux parois calcaires du Marguareis (Médail et Diadema, 2006).

La liste rouge régionale de la flore vasculaire de la région SUD (Noble *et al.*, 2015) estime que sur les 3 397 espèces évaluées, 49 espèces sont considérées en danger critique (CR), 188 en danger (EN), 200 vulnérables (VU) et 243 quasi menacée (NT).

Ainsi, le Sud-Est de la France regroupe près de deux tiers de la flore française, et se caractérise par un fort taux d'endémisme et la présence d'un nombre important d'espèces rares et menacées. Dès lors, cette biodiversité exceptionnelle justifie la présence sur le territoire de nombreux outils de protection.

2.1.2.3. Outils de protection.

Cette biodiversité exceptionnelle justifie la présence de nombreux outils territoriaux de gestion et de protection de la biodiversité. D'après l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN³), le territoire étudié concentre 378 aires protégées réparties sur l'ensemble du territoire. Pour rappel, d'après l'Union Internationale de la Conservation de la Nature (UICN), une aire protégée est « *un espace géographique clairement défini, reconnu, consacré et géré par tout moyen efficace, juridique ou autre, afin d'assurer à long terme la conservation de la nature ainsi que les services écosystémiques et les valeurs culturelles qui lui sont associés* ». L'UICN différencie ces espaces protégés en fonction de l'échelle administrative à l'origine de leur création. Sur le territoire français, la création d'aire protégée peut relever de six échelons administratifs, du niveau international au niveau communal. Le territoire étudié regroupe, ainsi, 10 aires protégées d'envergures internationales, 141 d'envergures européennes, 110 d'envergures nationales, 46 d'envergures régionales et enfin, 71 aires protégées d'envergures départementales.

³ <https://inpn.mnhn.fr/accueil/index> et <https://inpn.mnhn.fr/espace/protége/stats>

Ces outils de protection peuvent être regroupés en quatre catégories que sont les (i) protections réglementaires, (ii) les protections contractuelles, (iii) les protections par la maîtrise foncière et (iv) les protections au titre de convention.

- (i) Les outils de protections réglementaires ont pour objectif la protection de la biodiversité dans des milieux emblématiques ou menacés. Ce statut de protection défini par la loi permet de mettre en place des contraintes fortes pour les activités humaines (UICN, 2013). De cette catégorie d'outils de protection, la zone étudiée regroupe quatre parcs nationaux (PN), à savoir le PN du Mercantour et des Écrins qui sont localisés dans le massif des Alpes, et le PN de Port-Cros et le PN des Calanques qui sont localisées sur le littoral entre Marseille et Toulon (cf. **figure 2.6 - a**). Les cœurs de ces parcs nationaux occupent une surface équivalente à 5.3 % de la surface totale de la zone étudiée (cf. **tableau 2.1**). En plus des PN, cette catégorie de parcs nationaux regroupe deux réserves intégrales de PN, 71 arrêtés de protection de biotope, 25 réserves biologiques, et pour finir onze réserves naturelles nationales et cinq réserves naturelles régionales (cf. **figure 2.6 - b**).

- (ii) Les outils de protections contractuelles ont pour objectif de concilier les activités humaines et la protection de la biodiversité et des milieux naturels. Ce statut de protection repose donc sur un contrat qui lie une entité administrative, telle que l'État, les régions ou les communes par exemple. Les acteurs locaux sont donc directement impliqués dans la création et la gestion de ces outils (UICN, 2013). Les aires d'adhésions des quatre parcs nationaux préalablement cités sont comprises dans cette catégorie. De plus, de cette catégorie d'aires protégées, la zone d'étude regroupe également sept parcs naturels régionaux (PNR) distribués dans une majeure partie du territoire étudié (cf. **figure 2.6 - a**). Du PNR du Queyras, au PNR de la Sainte-Baume, on retrouve une bande continue de PNRs qui s'étendent du sud d'Avignon jusqu'à l'arrière-pays Niçois, avec progressivement le PNR des Alpilles, du Luberon, du Verdon et pour terminer, le PNR des Préalpes d'Azur (cf. **figure 2.6 - a**). Enfin, le PNR des Baronnies provençales, plus morcelé est le dernier PNR créé dans cette zone d'étude. Ces 7 PNRs occupent une surface équivalente à 24.9 % de la zone d'étude (cf. **tableau 2.1**). Enfin, cette catégorie d'espaces protégés regroupe également les espaces naturels intégrés au sein du réseau Natura 2000. L'objectif de ce réseau est

de protéger la biodiversité à l'échelle européenne tout en intégrant les contraintes économiques et sociales liées aux activités humaines. Les espaces naturels du réseau Natura 2000 prennent la forme de zones de protections spéciales (ZPS) visant la conservation des oiseaux sauvages ou la forme de zones spéciales de conservation (ZSC) qui sont dédiées à la protection des habitats et des espèces animales et végétales (UICN, 2013). La zone étudiée regroupe 33 ZPS et 108 ZSC (cf. **figure 2.6 - b**).

- (iii) Les outils de protections par la maîtrise foncière ont pour objectifs de soustraire aux activités humaines des milieux naturels, notamment à la pression immobilière. Pour ce faire, des établissements publics, des collectivités territoriales ou des associations vont acquérir des terrains afin d'en avoir la maîtrise foncière. Si ces milieux ne sont pas trop vulnérables, ils sont ensuite ouverts au public. Dans la zone étudiée, le Conservatoire du littoral et les Conservatoires régionaux d'espaces naturels s'efforcent d'acquérir des terrains afin d'assurer la pérennité de ces milieux naturels et de la biodiversité qui y est associée (UICN, 2013). La zone d'étude regroupe ainsi 74 sites acquis et gérés par le Conservatoire du Littoral, et 33 sites acquis et gérés par un Conservatoire d'Espaces Naturels (cf. **figure 2.6 - b, tableau 2.1**).
- (iv) Enfin, les outils de protection au titre de convention sont des aires protégées qui s'inscrivent dans des réseaux internationaux dont les objectifs varient, mais qui reposent sur la protection des milieux naturels et de la biodiversité (UICN, 2013). La zone d'étude regroupe trois outils de protection au titre de convention, à savoir deux zones humides protégées par la convention RAMSAR, trois Réserves de biosphère (Mont Viso, Mont Ventoux, Luberon-Lure) dont les zones centrales représentent une surface équivalente à 1.0 % de la zone d'étude (cf. **tableau 2.1**), et cinq aires spécialement protégées d'importance Méditerranéenne (ASPIM).

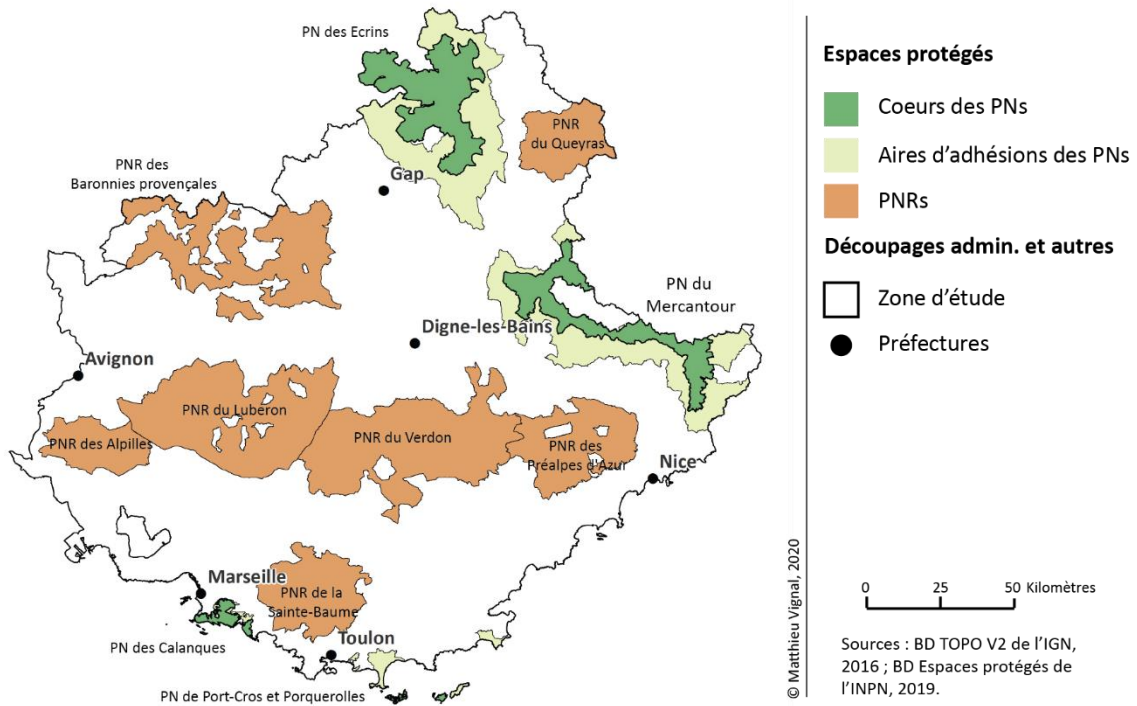
Ces différents statuts de protection peuvent se combiner, et un même territoire peut dès lors regrouper différents statuts d'aires protégées établis à différents échelons administratifs. Par exemple, les milieux naturels du Mont Ventoux sont protégés par des outils de protections au titre de convention à l'échelle internationale (réserve de biosphère), par des outils de protections contractuelles à l'échelle européenne (ZCS Natura 2000), mais également par des outils réglementaires à l'échelle nationale (réserve biologique, et récemment par un parc naturel régional) et à l'échelle départementale (arrêté de protection de biotope). Ainsi, la

surface cumulée des aires protégées précédemment signalées est supérieure à la surface réellement protégée dans le territoire étudié. La surface totale du territoire où est présent au moins un statut d'aire protégée est de 18 494 km² soit près de 57 % du territoire (32 451 km²).

Tableau 2.1. Les différents statuts d'aires protégées dans le Sud-Est de la France. Pourcentage par rapport à la surface totale de la zone étudiée. *Les surfaces proviennent des données téléchargées sur le site de l'INPN, et les données appartiennent au Muséum national d'Histoire naturelle. Le contour du PNR du Mont-Ventoux n'est pas encore disponible au moment où ces calculs ont été réalisés, et la surface de ce dernier n'est donc pas prise en compte.*

Protection	Statut	Nombre	Surface cumulée
Réglementaire	Cœur de Parc National	4	1 703.7 km ² (5.3 %)
Réglementaire	Réserves intégrales de Parc National	2	7.9 km ² (0.02 %)
Réglementaire	Arrêtés de protection de biotope	71	300.1 km ² (0.9 %)
Réglementaire	Réserves biologiques	5	110.2 km ² (0.3 %)
Réglementaire	Réserves naturelles nationales	11	180.5 km ² (0.6 %)
Réglementaire	Réserves naturelles régionales	5	22.4 km ² (0.1 %)
Contractuelle	Aire adhésion de Parc National	4	2 417.0 km ² (7.4 %)
Contractuelle	Parc naturel régional	8	8 086.3 km ² (24.9 %)
Contractuelle	Natura 2000	141	12 446.1 km ² (38.4 %)
Maitrise foncière	Conservatoire du littoral	74	155.1 km ² (0.5 %)
Maitrise foncière	Conservatoire d'Espaces Naturels	33	89.9 km ² (0.3 %)
Convention	RAMSAR	2	11.6 km ² (0.04 %)
Convention	Réserves de biosphère	3	320.4 (1.0 %)
Convention	ASPIM	5	124.5 (0.4 %)

(a)



(b)

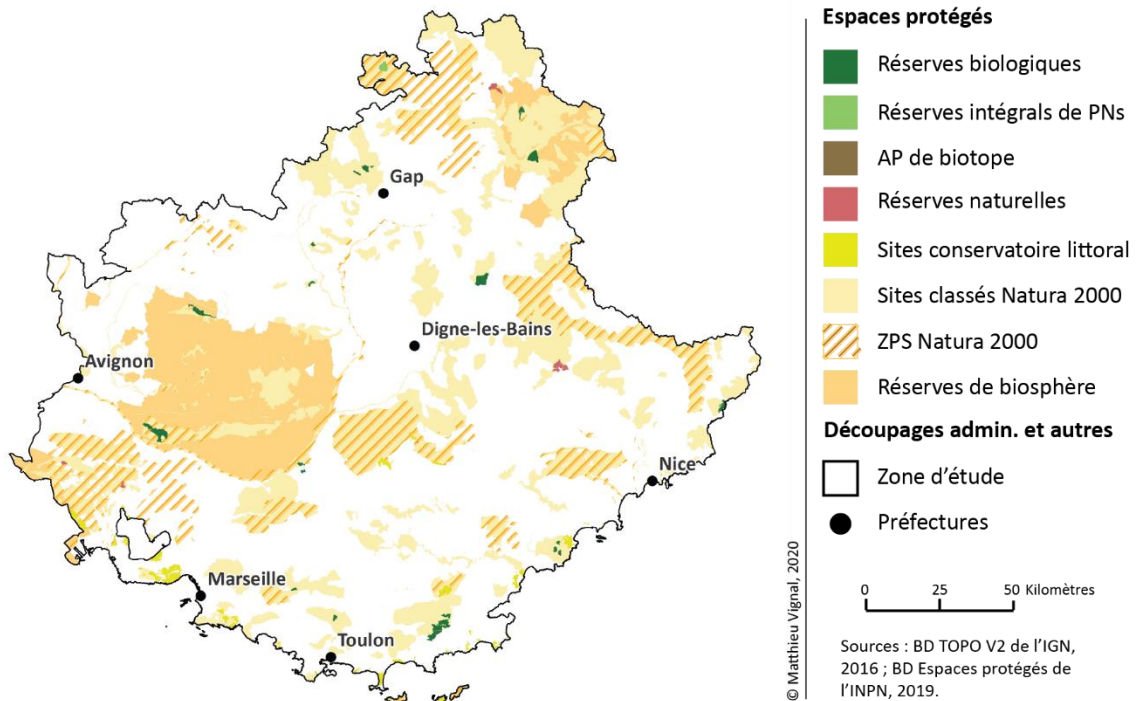


Figure 2.6. Surfaces protégées de la zone étudiée. (a) Parcs nationaux (PNs) et Parcs naturels régionaux (PNRs). (b) Autres outils de protection. Le contour du PNR du Mont-Ventoux n'est pas encore disponible au moment où cette carte a été réalisée.

Pour autant, d'après l'INPN, ces différents statuts d'aires protégées n'ont pas les mêmes objectifs. Les réserves biologiques intégrales reposent sur l'exclusion totale de l'Homme, les cœurs de parcs nationaux sont caractérisés par une réglementation stricte pour la protection des milieux naturels et de la biodiversité et les parcs naturels régionaux ont pour objectifs de concilier développement économique et la préservation des milieux naturels. Ainsi, le rôle que peuvent jouer ces espaces protégés dans un cadre de changement global est hétérogène du fait de leur statut de protection. L'UICN a mis en place une nomenclature internationale afin de différencier les aires protégées par leur niveau de protection de la biodiversité. L'UICN a ainsi établi 6 catégories, qui vont de la catégorie 1, la plus restrictive, donc celle qui assure une protection totale de la biodiversité, à la catégorie 4, qui représente les aires de gestion des habitats ou des espèces, jusqu'à la catégorie 6, qui regroupent les zones les moins protégées puisque leur objectif est l'utilisation durable des ressources naturelles.

Ainsi, si l'on se réfère à cette nomenclature internationale mise en place par l'UICN (2013), sur les 18 494 km² d'espaces protégés, les aires protégées de catégorie 1 (réserves biologiques et réserves intégrales de Parc National par exemple) représentent 1 % (118 km²) de ces surfaces, celles de catégorie 2 (Cœur de Parc National) représentent 9 % (1 705.4 km²), celles de catégorie 4 (Réserves naturelles nationales, sites du conservatoire du littoral ou arrêtés de protection de biotope par exemple) représentent 3 % (473.4 km²), celles de catégorie 5 (Parcs naturels Régionaux et Aire d'adhésion des Parcs Nationaux par exemple) représentent 57 % (10 509.7 km²) en 2019. La localisation des aires protégées en fonction de cette nomenclature est visible en **figure 2.7**. Elle permet de constater que, bien que les aires protégées occupent une part importante (57 %) de ce territoire, les statuts les plus restrictifs, c'est-à-dire les catégories 1 et 2, occupent seulement 10 % du Sud-Est de la France et sont principalement localisés dans le massif des Alpes ou en Provence. Plus généralement, le nombre et la surface des aires protégées sont bien supérieurs dans les zones de montagnes et de hautes montagnes, dans les Préalpes et en Provence, que proche du littoral (cf. **figure 2.7**). Cela s'explique par la forte pression démographique et immobilière qui s'exerce sur cette partie du territoire. En effet, bien que ce territoire soit l'un des plus protégés de France, la biodiversité subit de nombreuses pressions qu'elles soient directement liées aux activités humaines, ou indirectement avec le changement climatique.

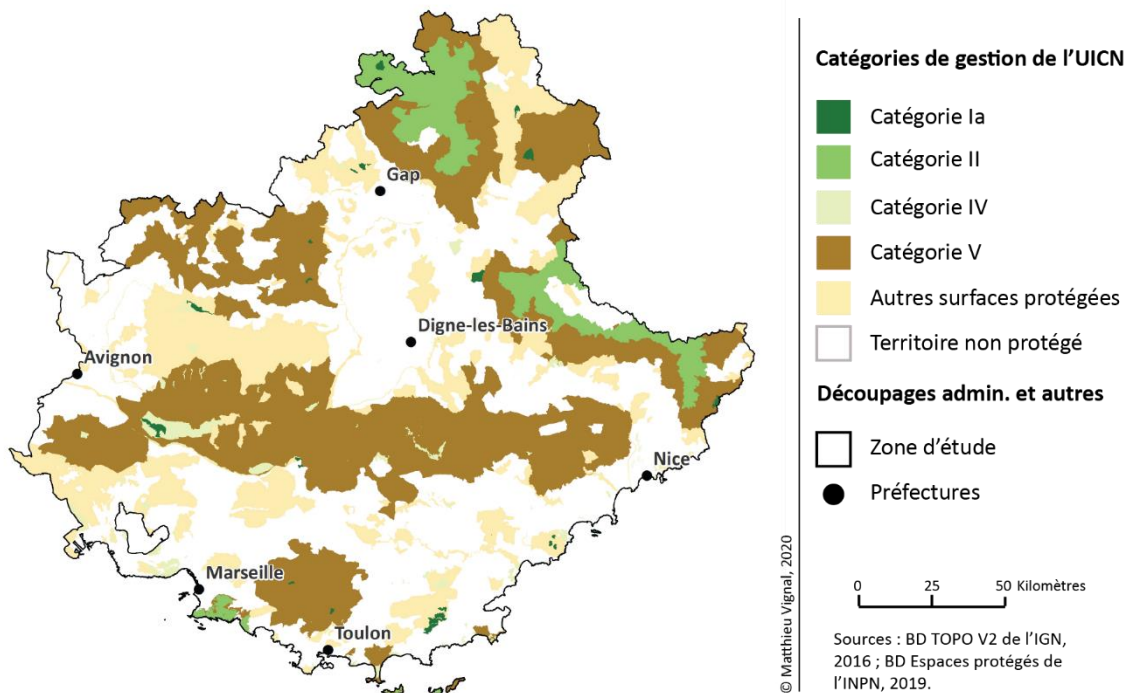


Figure 2.7. Surfaces protégées de la zone étudiée en fonction des catégories de l’UICN. La catégorie des « autres surfaces protégées » comprend les sites classés et les sites inscrits, qui peuvent être considérés comme une catégorie III de l’UICN. *Le contour du PNR du Mont-Ventoux n’est pas encore disponible au moment de la réalisation de cette carte.*

Synthèse de la section

Le Sud-Est de la France et la vallée de la Roya sont caractérisés par une grande diversité de conditions climatiques de l’échelle régionale à l’échelle locale engendrée par la complexité du relief. Du littoral méditerranéen au massif des Alpes, cette zone d’étude regroupe un ensemble de massifs calcaires ou siliceux, de plaines, de plateaux et de vallées qui, associés avec l’occupation et l’utilisation des sols par l’Homme, sont à l’origine d’une grande diversité paysagère. De la dominance des milieux semi-naturels dans les Alpes du Sud, aux vallées et plateaux agricoles en Provence, jusqu’à la dominance des territoires artificialisés sur le littoral, cette diversité paysagère est à l’origine d’une diversité de milieux, et donc d’une biodiversité importante (Médail et Diadema, 2006).

En effet, le Sud-Est de la France est considéré comme un point chaud local de la biodiversité (Médail et Quézel, 1999). Ce territoire regroupe près de deux tiers de la flore française, et se caractérise par un fort taux d’endémisme et la présence d’un nombre important d’espèces

rare et menacées. Cette importante biodiversité justifie la présence sur le territoire de nombreux outils de protection. Au total, 378 aires protégées sont réparties sur près de 57 % du territoire. Pour autant, les statuts de protection les plus restrictifs ne concernent que 10 % du Sud-Est de la France, et ces aires protégées sont principalement localisées dans le massif des Alpes ou en Provence.

Cela s'explique par la forte pression d'urbanisation qui s'exerce sur le littoral. Les zones densément peuplées sont principalement localisées dans les plaines provençales et littorales, en Provence cristalline et en Basse Provence, mais également le long des principales vallées qui structure ce territoire telles que la vallée de la Durance. Bien que la croissance démographique dans le Sud-Est de la France soit désormais inférieure à la moyenne nationale (INSEE, 2019), la périurbanisation se poursuit et est à l'origine d'une progression rapide de l'artificialisation des territoires, au détriment des milieux semi-naturels et des territoires agricoles (INSEE, 2016). Dans un même temps, la déprise agricole entraîne la progression des milieux semi-naturels, et notamment des espaces forestiers (ARPE-ARB, 2018).

La situation est donc contrastée, la moyenne et haute montagne apparaît peu impactée par les activités humaines au regard des fortes pressions d'urbanisation qui s'exercent sur le littoral. Les milieux semi-naturels sont d'autant plus vulnérables que la région est particulièrement exposée aux impacts du changement climatique.

En effet, le climat du Sud-Est de la France se réchauffe. Les températures moyennes annuelles ont augmenté de + 0.3 °C par décennie entre 1959 et 2009 (GREC-SUD, 2016), et cette augmentation est d'autant plus importante pendant la saison estivale (environ + 0.5 °C par décennie sur la période 1959-2009) que pendant la saison hivernale (environ + 0.2 °C par décennie sur la période 1959-2009). La température moyenne annuelle à Embrun et Nice en 2018 par exemple, était plus élevée de 1.5 °C à 2.0 °C par rapport à la période de référence 1961-1900 (Climat-HD, Météo France). Cette élévation des températures est à l'origine de l'augmentation du nombre de journées chaudes (entre 6 à 7 jours par décennie), et l'augmentation de la fréquence et de la durée des vagues de chaleur (GREC-SUD, 2016). En ce qui concerne les précipitations annuelles, elles présentent une grande variabilité interannuelle. Les tendances sont peu marquées dans le Sud-Est de la France, mais une tendance à la diminution s'observe pendant la période estivale, notamment au sud et au sud-est de ce territoire (GREC-SUD, 2016). L'élévation des températures associées à la fluctuation,

voire la diminution, des précipitations est à l'origine de l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des sécheresses (GREC-SUD, 2016), phénomènes qui devraient se poursuivre selon les scénarios climatiques du GIEC (cf. **sous-section 6.2.1**).

La présence combinée d'une biodiversité importante, d'un réseau dense d'aires protégées, et de menaces fortes, font de ce territoire un site d'étude adapté pour évaluer l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales.

Face à ces menaces, une Stratégie Globale pour la Biodiversité (SGB) a été mise en place, et les principaux enjeux relatifs à la biodiversité sont (1) la préservation de la biodiversité « ordinaire », (2) la construction d'un réseau fonctionnel d'aires protégées représentatif de la biodiversité, (3) la conservation de la biodiversité patrimoniale et (4) la possibilité d'offrir une stratégie d'adaptation aux espèces et aux milieux à de nouvelles conditions environnementales. En proposant des outils capables de cartographier la répartition actuelle et future des espèces, ainsi qu'une évaluation de l'impact du changement global sur la répartition d'un éventail d'espèces végétales, cette thèse s'inscrit dans ces objectifs territoriaux.

Section 2.2. Les espèces étudiées et leurs affinités écologiques.

L'objectif de cette section est de présenter les espèces étudiées et leurs affinités écologiques. Pour ce faire, après avoir justifié l'espèce comme objet d'étude, les espèces sélectionnées sont présentées dans la **sous-section 2.2.1**. Ensuite, les principales données sur lesquelles se fonde cette thèse, à savoir les données naturalistes et les descripteurs de l'environnement, ainsi que la méthode employée pour estimer les affinités écologiques des espèces sont détaillées dans la **sous-section 2.2.2**. Enfin, les spécificités des espèces sélectionnées et leurs affinités écologiques sont indiquées dans la **sous-section 2.2.3**.

Sous-section 2.2.1. Justification des objets d'études.

Toute recherche qui porte sur l'étude de la végétation se doit de définir l'échelle biologique à laquelle elle se réfère. La **sous-section 1.1.2** a révélé que le changement global devrait affecter la structure et la dynamique de la végétation, des gènes jusqu'aux écosystèmes (Parmesan, 2006 ; Mallard, 2016 ; Cramer *et al.*, 2018 ; IPBES, 2018). Parmi la multitude de niveaux taxonomiques pertinents pour étudier les modifications de la structure de la végétation, cette thèse s'oriente vers une étude à l'échelle spécifique, choix qu'il convient de justifier.

2.2.1.1. Une étude à l'échelle spécifique.

Afin d'évaluer l'impact du changement global sur la biodiversité à l'échelle mondiale, tout en intégrant la compétition entre les espèces, des études s'orientent vers des niveaux taxonomiques plus élevés que celui de l'espèce, tels que les assemblages d'espèces ou les communautés végétales par exemple. Tout d'abord, certains reculs peuvent être pris par rapport à ces notions (Alexandre et Génin, 2011). Ensuite, ce type d'étude suppose que le changement global devrait être à l'origine d'une modification conjointe et proportionnelle de la répartition des espèces qui composent ces assemblages, tout en conservant leurs interactions. Or, les processus qui conduisent à la modification de la répartition des espèces dépendent des caractéristiques propres à chaque espèce, et l'état actuel des connaissances indique que le changement global devrait entraîner un remaniement des assemblages des espèces et des modifications des interactions interspécifiques (Lavergne *et al.*, 2010). Plus encore, certaines études ont décidé de s'affranchir de l'approche taxonomique et de se baser sur les types fonctionnels de plantes ou plus récemment sur les groupes fonctionnels de

plantes (Midgley *et al.*, 2010 ; Boulangeat *et al.*, 2014). Ces études reposent sur le principe d'une description des espèces par leurs traits fonctionnels (c'est-à-dire, leurs caractéristiques biologiques et leurs fonctions au sein de l'environnement) au lieu de leur identité taxonomique. Ces traits fonctionnels sont mesurables et comparables entre les espèces, ce qui permet de créer des groupes fonctionnels lorsque ces traits sont approximativement identiques entre différentes espèces (Lavorel *et al.*, 1997 *in* Boulangeat, 2012). Le principe est donc ici de comprendre l'impact du changement global sur la répartition des groupes qui ont une fonction spécifique dans l'écosystème. Or, bien qu'ils soient nommés autrement, ces groupes fonctionnels regroupent les traits spécifiques d'un ensemble d'espèces. Dès lors, la même remarque que pour les assemblages d'espèces peut être formulée à l'encontre des groupes fonctionnels. En effet, chaque espèce a ses propres caractéristiques, et bien qu'elles soient approximativement identiques avec d'autres espèces, rien ne garantit une modification conjointe et proportionnelle des différents éléments qui composent les groupes fonctionnels.

Pour ces raisons, nous avons opté pour une étude à l'échelle spécifique. Le concept d'espèce réunit l'ensemble des populations interfécondes, elles-mêmes composées d'individus interféconds, qui peuvent engendrer une descendance viable et féconde. C'est une unité taxonomique de référence qui n'est pas figée dans le temps, car elle regroupe un ensemble de populations interfécondes avec toute la diversité génétique que peuvent contenir ces populations (Blondel, 2012).

L'espèce est un objet identifiable, que ce soit par le scientifique, les acteurs de la protection de l'environnement, ou bien par le citoyen. Ces différents acteurs peuvent donc les reconnaître et ainsi participer à leur protection. Certaines espèces sont à l'origine de la protection de leur territoire, et bien souvent les espaces protégés justifient leur statut du fait de la présence de plusieurs espèces emblématiques (Blondel, 2012). Étudier les changements environnementaux, à l'échelle spécifique, permet ainsi de répondre à une demande sociale d'identification des espèces menacées afin d'élaborer des stratégies de conservation et de protection (Blondel, 2012).

2.2.1.2. Une étude des espèces communes avant tout.

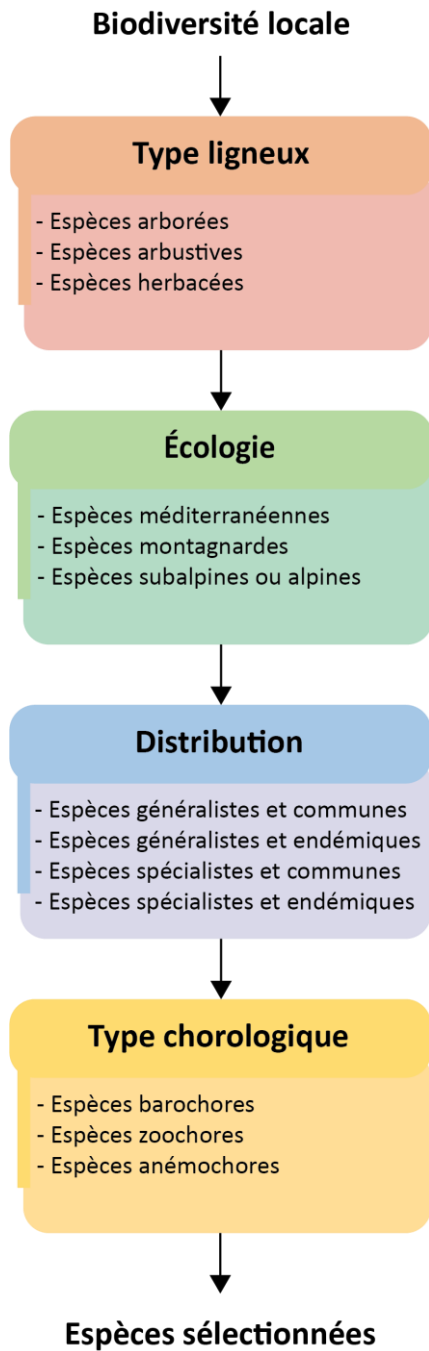
Les espèces emblématiques, rares ou menacées sont les principaux objets d'études des sciences de la conservation. Ces espèces sont à l'origine de la mise en place de l'un des outils

majeurs des sciences de la conservation, à savoir les parcs nationaux qui différencient la nature, et donc les espèces, qui doivent être protégées de la nature et des espèces plus ordinaires, qui ne doivent pas être protégées (Blondel, 2012). Or, le changement global est à l'origine d'un changement de paradigme dans les sciences de la conservation, dans la mesure où il affecte l'ensemble de la biodiversité, des espèces endémiques et rares, aux espèces communes et abondantes. Désormais, il s'avère nécessaire de mettre en place des stratégies de conservation de la biodiversité avant que les espèces soient menacées d'extinction (Blondel, 2012). En effet, les espèces communes et abondantes ont pour particularité de contribuer fortement à la valeur fonctionnelle d'un écosystème, et fournissent notamment un ensemble de biens et de services pour nos sociétés. Dès lors, leur disparition ou leur déclin auraient des conséquences proportionnellement plus importantes que la disparition ou le déclin d'espèces rares (Blondel, 2012). Plus encore, les espèces communes et abondantes sont celles qui sont côtoyées quotidiennement par les sociétés, elles ont donc une forte valeur culturelle (Mathevet et Godet, 2015).

Pour ces raisons, nous avons choisi d'étudier un nombre restreint d'espèces rares et endémiques et un nombre plus grand d'espèces communes et abondantes.

2.2.1.3. Les espèces sélectionnées.

Cette thèse porte sur un nombre limité d'espèces différentes. Ce choix est justifié par la volonté d'étudier l'ensemble des impacts que pourrait engendrer le changement global sur la répartition des espèces végétales dans le Sud-Est de la France. Cet éventail d'espèces doit ainsi permettre d'étudier l'impact du changement global sur la répartition des espèces arborées, arbustives ou herbacées, mais également sur des espèces méditerranéennes, montagnardes ou subalpines et alpines. Cet éventail d'espèces doit également regrouper des espèces communes ou endémiques, généralistes ou spécialistes, qui se différencient par leur capacité de dispersion. Ainsi, les espèces étudiées ont été sélectionnées en fonction de leur type ligneux, de leur écologie, de leur distribution et de leur type chorologique. Les clés de stratification de l'échantillonnage de la biodiversité locale sont visibles en **figure 2.8**. Au total, 25 espèces végétales sont étudiées.



Les espèces étudiées sont composées de sept arbres, à savoir *Abies alba*, *Ostrya carpinifolia*, *Pinus cembra*, *Pinus uncinata*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia* ; cinq arbustes, à savoir *Juniperus oxycedrus*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Argyrolobium zanonii*, *Cytisophyllum sessilifolium* et *Vaccinium uliginosum* ; et pour terminer treize plantes herbacées, à savoir *Acis nicaeensis*, *Antennaria dioica*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Atractylis cancellata*, *Berardia lanuginosa*, *Brachypodium retusum*, *Carlina acanthifolia*, *Dryas octopetala*, *Gentiana bavarica*, *Gentiana verna*, *Lilium pomponium*, *Prenanthes purpurea* et *Primula marginata*.

Le **tableau 2.2** expose un résumé des caractéristiques de ces 25 espèces, et la description de ces espèces est visible en **annexe 2.1**.

Figure 2.8. Clés d'échantillonnage de la biodiversité locale.

Afin de faciliter le travail du lecteur, les noms scientifiques de ces espèces sont remplacés dans les figures de ce manuscrit par des acronymes (cf. **tableau 2.2**).

Tableau 2.2. Espèces étudiées et résumé de leurs caractéristiques. Méd : espèce méditerranéenne ; Mt : espèce montagnarde ; Alp : espèce subalpine ou alpine ; G : généraliste ; S : spécialiste ; C : commune ; E : endémique ; A : anémochore ; B : barochore ; Z : zoochore. *Les informations proviennent de Rameau et al., 1999.*

Acronyme	Nom scientifique	Type ligneux	Écologie et distribution	Type chorologique
AbAl	<i>Abies alba</i> Mill., 1768	Arbre	Mt – G – C	A
OsCa	<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop., 1772	Arbre	Méd – S – E	A
PiCe	<i>Pinus cembra</i> L., 1753	Arbre	Mt – G – C	A
PiUn	<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>uncinata</i> (Ramond ex DC.) Domin, 1936	Arbre	Mt – G – C	A
QuPu	<i>Quercus pubescens</i> Willd., 1805	Arbre	Méd – G – C	Z
SoAr	<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz, 1763	Arbre	Mt – G – C	Z
SoAu	<i>Sorbus aucuparia</i> L., 1753	Arbre	Mt – G – C	Z
JuOx	<i>Juniperus oxycedrus</i> L. subsp. <i>oxycedrus</i>	Arbuste	Méd – G – C	Z
CySe	<i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (L.) O.Lang, 1843	Arbuste	Mt – G – C	Z
ArUv	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng., 1825	Arbrisseau	Alp – G – C	Z
ArZa	<i>Argyrobium zanonii</i> (Turra) P.W.Ball, 1968	Arbrisseau	Méd – S – C	B
VaUl	<i>Vaccinium uliginosum</i> L., 1753	Arbrisseau	Alp – G – C	Z
AcNi	<i>Acis nicaeensis</i> Lledo, A.P.Davis & M.B.Crespo, 2004	Plante	Méd – S – E	B
AnDi	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn., 1791	Plante	Alp – G – C	A
ApMo	<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L., 1753	Plante	Méd – G – C	B
AtCa	<i>Atractylis cancellata</i> L., 1753	Plante	Méd – S – E	Z
BeLa	<i>Berardia lanuginosa</i> (Lam.) Fiori, 1904	Plante	Alp – G – E	A
BrRe	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv., 1812	Plante	Méd – G – C	Z
CaAc	<i>Carlina acanthifolia</i> All. subsp. <i>acanthifolia</i>	Plante	Mt – G – C	A
DrOc	<i>Dryas octopetala</i> L., 1753	Plante	Alp – G – C	A
GeBa	<i>Gentiana bavarica</i> var. <i>bavarica</i>	Plante	Alp – S – C	B
GeVe	<i>Gentiana verna</i> L., 1753	Plante	Alp – G – C	B
LiPo	<i>Lilium pomponium</i> L., 1753	Plante	Méd – S – C	B
PrPu	<i>Prenanthes purpurea</i> L., 1753	Plante	Mt – G – C	Z
PrMa	<i>Primula marginata</i> Curtis, 1792	Plante	Mt – S – C	B

Encadré 2.2. Précisions systématiques.

Cette thèse est réalisée à l'échelle spécifique, en ce sens elle ne fait pas la distinction entre l'espèce et les sous-espèces. Ainsi, toutes les espèces étudiées, sauf une, englobent les sous-espèces qui la constituent sans les distinguer. *Pinus uncinata* est la seule espèce étudiée ici à l'échelle de la sous-espèce (*Pinus mugo*). *Gentiana bavarica* regroupe dans le territoire étudié quatre sous-espèces que sont « *Gentiana bavarica* var. *bavarica* », « *Gentiana schleicheri* (Vacc.) Kunz, 1939 », « *Gentiana rostanii* Reut. ex Verl., 1872 » et « *Gentiana delphinensis* Beauverd, 1934 ». *Gentiana verna* regroupe deux sous-espèces que sont « *Gentiana verna* L., 1753 » et « *Gentiana verna* L. subsp. *Verna* ». *Sorbus aucuparia* regroupe deux sous-espèces que sont « *Sorbus aucuparia* L., 1753 » et « *Sorbus aucuparia* L. subsp. *Aucuparia* ». Enfin, *Vaccinium uliginosum* regroupe « *Vaccinium uliginosum* L., 1753 » et « *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm., 1936 ».

Sous-section 2.2.2. Données et méthodes pour l'analyse des données naturalistes.

Cette sous-section a pour objectif de présenter les principales données utilisées. Cela concerne les bases de données naturalistes dont sont issues les occurrences des espèces ainsi que les descripteurs de l'environnement. Pour finir, la méthode d'analyse employée pour identifier les spécificités écologiques des espèces est présentée.

2.2.2.2. Les données naturalistes.

Les deux bases de données naturalistes utilisées sont gérées par le Conservatoire Botanique National (CBN). Il s'agit de la base de données du Système d'Information et de Localisation des Espèces Natives et Envahissantes (SILENE) et de la base de données du Pôle Flore Habitats Fonge (PIFH) de la région Auvergne-Rhône-Alpes. La base de données SILENE est administrée par le CBN Alpin, le CBN méditerranéen de Porquerolles et le CBN des Pyrénées et de Midi Pyrénées. La base de données PIFH est administrée par le CBN Alpin et le CBN Massif central. Les bases de données SILENE et PIFH sont tous deux des outils publics et collectifs, soutenus par la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) et le Conseil Régional correspondant afin de proposer un accès à l'information naturaliste ouvert à tous dans un objectif de gestion et de protection du patrimoine naturel.

Ces deux bases de données ont été privilégiées à l'ensemble des données présentes sur le GBIF (cf. **encadré 1.2**), car elles sont gérées et administrées par des organismes compétents spécifiques au territoire étudié.

Pour les 25 espèces étudiées, près de 135 000 observations floristiques ont été téléchargées. Le nombre d'observations varie en fonction des espèces, il est compris entre 20 414 pour *Quercus pubescens* et 164 pour *Atractylis cancellata*. Ces occurrences sont distribuées dans l'ensemble de la zone étudiée (cf. **figure 2.9**).

Afin de comprendre les spécificités écologiques des espèces étudiées, ces relevés doivent être mis en relation avec des descripteurs de l'environnement qui permettent d'appréhender les principaux facteurs qui contrôlent la répartition des espèces végétales à savoir, la lumière, l'humidité, la chaleur et les nutriments.

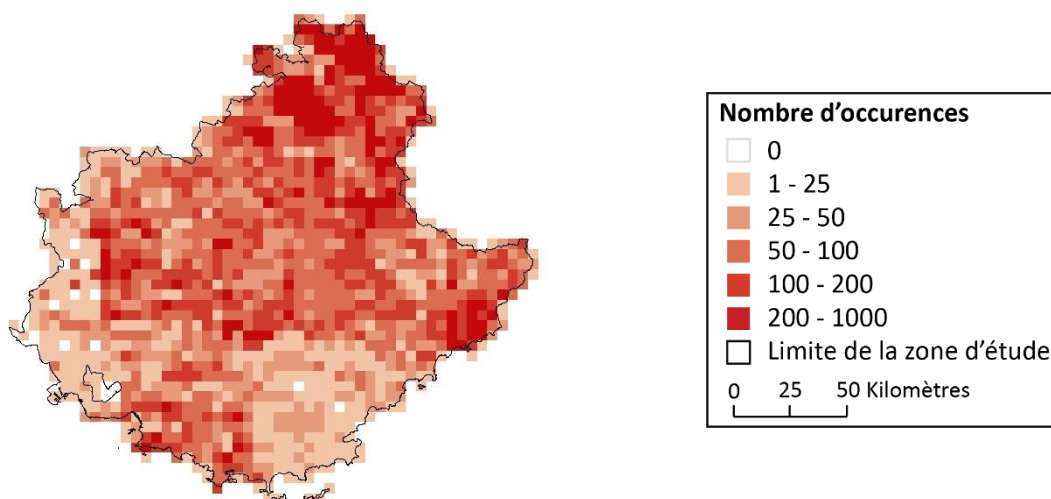


Figure 2.9. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes pour l'ensemble des espèces étudiées.

2.2.2.1. Les descripteurs de l'environnement.

Afin d'atteindre les objectifs de cette thèse au regard des échelles taxonomiques et géographiques qui lui sont propres, il a été choisi de produire un jeu de données environnementales à fine résolution spatiale. En effet, certaines données que nous avons utilisées existent dans des formats inadaptés aux modèles employés (cartes géologiques scannées), d'autres données existent dans des formats bruts demandant quelques traitements simples (concaténation de modèle numérique de terrain) ou des traitements secondaires simples (descripteurs topographiques issus d'un modèle numérique de terrain).

Enfin, certaines données ont été l'objet de traitements plus complexes, demandant à proprement parler un travail de recherche (descentes d'échelles statistiques des données de température).

Dès lors, ce paragraphe présente d'une manière synthétique les descripteurs de l'environnement, les bases de données dont ils sont issus et les méthodes de création de ces descripteurs si nécessaire. Une description complète des méthodes employées et des démarches de validation sont présentées en **annexe 2.2**. Les descripteurs de l'environnement utilisé dans cette thèse regroupent des descripteurs topographiques, climatiques, géologiques et des descripteurs liés à la physiologie de la végétation.

Les descripteurs topographiques et climatiques.

Les descripteurs topographiques ont été créés à partir d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT). Le MNT résulte de la concaténation de dalles MNT issues de la base de données BD ALTI V2 de l'Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN). Le MNT a été rééchantillonné à 50 mètres de résolution puis traité afin de créer les descripteurs topographiques suivants : pente, exposition, distance à la mer, encaissement et rugosité. Ces descripteurs ont été utilisés afin d'une part, de générer des cartes climatiques à l'échelle topo-climatique, et d'autre part, comme descripteurs de la relation entre l'espèce et son environnement. En effet, la pente et l'exposition par exemple conditionnent, en partie, la lumière, la chaleur, l'humidité et la présence de nutriment dans le sol (cf. **paragraphe 1.2.2.3**).

Les descripteurs climatiques ont été obtenus grâce à deux méthodes distinctes, l'une pour les températures et l'autre pour les précipitations. Les cartes des températures ont été produites grâce à une méthode de réduction d'échelle statistique effectuée sur les données du modèle de circulation générale ALADIN-Climat (Hermann *et al.*, 2011) produit par le Centre National de Recherches Météorologiques (CNRM). Le modèle ALADIN-Climat fournit des projections climatiques régionalisées basées sur les données Euro-CORDEX 2014, qui est la partie européenne du projet international CORDEX pour *Coordinated Regional Climate Downscaling Experiment* (Jacob *et al.*, 2014). La résolution des données du modèle ALADIN-Climat est de huit kilomètres, et la période de référence considérée est la période 1976-2005. La méthode utilisée est celle mise en place par Martin *et al.* (2013). Elle consiste à passer d'une information à huit kilomètres de résolution vers une information à 50 mètres de résolution. Pour ce faire,

des régressions linéaires multiples ont été réalisées entre les descripteurs topographiques précédemment présentés et les données du modèle ALADIN-Climat.

Les cartes des précipitations ont été obtenues par une méthode géostatistique d'interpolation des centroïdes des grilles du modèle ALADIN-Climat. Les différentes étapes de ces traitements et leur validation sont visibles en **annexe 2.2**. Ces cartes climatiques permettent de caractériser d'une façon indirecte la chaleur et l'humidité des milieux étudiés.

Les descripteurs géologiques et physiologiques.

Les données géologiques proviennent du Bureau de Recherches Géologiques et Minières (BRGM). Les cartes géologiques à l'échelle 1 : 250 000 de Nice, Marseille, Montpellier, Gap, Valence et Annecy ont été récupérées par l'intermédiaire du portail d'accès aux données géo scientifiques INFOTERRE. La carte géologique sur l'ensemble de la zone étudiée résulte d'une méthode de digitalisation automatique qui repose sur une méthode de segmentation d'images par l'algorithme de la ligne de partage des eaux. Bien que la marge d'erreur de cette méthode soit de 12 %, elle permet d'acquérir une information importante à petite échelle et à fine résolution spatiale. Cette carte a, par la suite, été reclassée en seulement quatre classes que sont les zones calcaires, les zones siliceuses, les zones mixtes, et les zones instables telles que les zones où l'on retrouve des alluvions, des colluvions ou bien des éboulis. Cette simplification de la nomenclature réduit la marge d'erreur ci-dessus. Cela afin de caractériser le substrat du sol, qui conditionne la présence d'humidité et de nutriments dans le sol.

Les descripteurs physiologiques proviennent de la BD Forêt V2 de l'IGN. Les données des départements qui composent le territoire ont été récoltées et assemblées. Cette base de données fournit trois niveaux de détails, à savoir (1) le type de formation végétale, (2) le type de couverture et de composition majoritaire de la formation végétale et (3) l'essence ou les essences majoritaires de la formation végétale. Dans le cadre de cette thèse, c'est le niveau des formations végétales, qui a été retenu. Il se décompose en quatre classes que sont les forêts fermées, les forêts ouvertes, les formations herbacées, et les landes, garrigues et maquis. La physiologie de la végétation conditionne, en partie, la lumière, l'humidité et la présence de nutriment dans le sol. Elle permet également de caractériser une forme de compétition interspécifique notamment pour la lumière.

Afin d'identifier les spécificités écologiques des espèces étudiées, la méthode statistique employée est celle de l'analyse des profils écologiques qui repose sur l'analyse fréquentielle.

2.2.2.3. L'analyse fréquentielle et les affinités écologiques.

Un profil écologique est un tableau qui permet d'observer la répartition statistique des occurrences d'une espèce dans chacun des états d'un descripteur. Ils permettent donc d'estimer les relations entre les espèces et les conditions environnementales (Godron, 2012). Les profils écologiques reposent sur l'analyse fréquentielle (cf. **paragraphe 1.3.2.3**). Ils s'appuient sur le calcul de la probabilité de présence de l'espèce dans les différents états des descripteurs de l'environnement.

En effet, étudier la fréquence observée des occurrences de l'espèce dans les différents états des descripteurs pourrait amener à des interprétations faussées des relations entre l'espèce et les descripteurs de l'environnement dans la mesure où, d'une part les occurrences issues des bases de données naturalistes ne sont pas issues d'une méthode d'échantillonnage, et d'autre part, parce que la zone étudiée est caractérisée par une grande hétérogénéité paysagère. Dès lors, la fréquence importante d'une espèce dans un état d'un descripteur pourrait uniquement résulter de la surreprésentation de cet état du descripteur dans les relevés effectués, et non d'une forte liaison entre cette espèce et ces conditions environnementales. En effet, d'après Godron (2012), lorsque la zone étudiée est composée de paysages hétérogènes, une distribution statistique équilibrée des relevés dans l'ensemble des descripteurs de l'environnement est difficilement atteignable. Dès lors, les profils écologiques sont construits sur le calcul de la fréquence pondérée. Un exemple de profil écologique est visible en **figure 2.10**. Il apporte trois informations : la couleur renseigne sur la fréquence observée, les chiffres sur la fréquence pondérée, et les signes sur le profil indicé.

La fréquence pondérée est le rapport entre la fréquence observée de l'espèce dans un état d'un descripteur et la fréquence attendue dans ce même état (Godron, 2012). La fréquence pondérée se calcule de la manière suivante :

$$\text{Fréquence pondérée} = \left(\frac{fa \times nt}{fe \times ne} \right) \times 100 \quad (2.1)$$

Avec fa la fréquence observée de l'espèce dans l'état du descripteur, nt le nombre total de relevés, fe la fréquence observée de l'espèce dans l'ensemble des états des descripteurs, et ne le nombre de relevés présents dans l'état considéré.

La fréquence pondérée varie ainsi entre la valeur zéro et la valeur plafond de 999, utilisée afin de simplifier la présentation des profils écologiques (Godron, 2012). Une fréquence pondérée égale à 100 indique que l'espèce est indifférente à cet état du descripteur, une observation dans cet état n'apporte pas d'information. En revanche, une fréquence pondérée supérieure à 100 indique que l'espèce est plus fréquente qu'attendu dans cet état, et inversement, une valeur inférieure à 100 indique que l'espèce est plus rare qu'attendu. Par exemple, dans la **figure 2.10**, la fréquence pondérée d'*Abies alba* dans les milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 6 °C et 8 °C est de 336. Cela indique que cette espèce est 3.36 fois plus fréquente qu'attendu dans cet état du descripteur.

Le profil indicé permet de déterminer la significativité de la fréquence pondérée, c'est-à-dire, la significativité de l'écart entre la fréquence observée et la fréquence attendue (Godron, 2012). Le profil indice permet donc de déterminer le degré de signification entre l'espèce et chaque état du descripteur. Le profil indicé repose donc sur le calcul suivant :

$$Profil\ indicé = \frac{(a + b)! \times (c + d)! \times (a + c)! \times (b + d)!}{n! \times a! \times b! \times c! \times d!} \quad (2.2)$$

Qui est une mesure de la probabilité de trouver la table de contingence suivante :

	État	Autres états	Somme
Nombre d'occurrences	a	b	a + b
Nombre de relevés	c	d	c + d
Somme	a + c	b + d	n

Le profil indicé est compris entre 0 et 1, il est traduit en signes afin que cette information soit plus lisible sur les profils écologiques. Ainsi, les signes positifs indiquent que l'espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans cet état, et les signes négatifs que l'espèce est significativement plus rare qu'attendu dans cet état. Le nombre de signes permet de déterminer le degré de significativité en fonction des seuils 0.05, 0.01 et 0.001. Par exemple, le profil écologique de la **figure 2.10**, permet d'observer qu'*Abies alba* est significativement

plus fréquente qu'attendu dans l'état où la température moyenne annuelle est comprise est comprise entre 4 °C et 6 °C. En revanche, cette espèce est plus rare qu'attendu dans l'état où la température moyenne annuelle est comprise entre 14 °C et 16 °C, mais cet écart n'est pas statistiquement significatif, donc le signe est un point.

Enfin, la fréquence observée est représentée par un dégradé de couleur. Cette information n'est habituellement pas présente dans les profils écologiques, mais il a été décidé de l'incorporer dans la mesure où elle permet de mieux visualiser la distribution des occurrences dans les différents états des descripteurs, et donc de permettre une meilleure interprétation des écarts entre la fréquence observée et la fréquence pondérée. Afin que les couleurs est la même signification pour toutes les espèces, sans être dépendante du nombre d'occurrences, le dégradé de couleur indique la proportion des occurrences présente dans l'état du descripteur. Ainsi, plus la couleur est foncée, plus la proportion des occurrences présente dans cet état est importante.

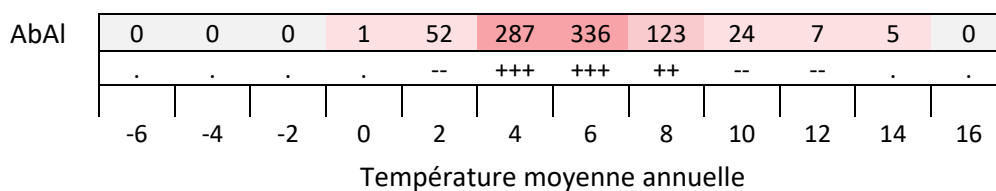


Figure 2.10. Exemple de profils écologiques.

Sous-section 2.2.3. Répartition et affinités écologiques des espèces.

Dans cette sous-section, la répartition et les affinités écologiques des espèces sont présentées d'abord pour les espèces méditerranéennes, puis pour les espèces montagnardes, et enfin pour les espèces subalpines et alpines.

2.2.3.1. Les espèces méditerranéennes.

Acis nicaeensis et *Atractylis cancellata* sont deux espèces principalement localisées dans des milieux rocheux des forêts ouvertes méditerranéennes ou des garrigues sur sols calcaires (cf. **figure 2.15**). *Acis nicaeensis* est une espèce endémique du littoral Niçois. *Atractylis cancellata* est une espèce qui est en limite occidentale de son aire de répartition dans le Sud-Est de la France. Elle est localisée sur le littoral Niçois ainsi que dans un nombre réduit d'habitats dans le département des Bouches-du-Rhône (cf. **figure 2.11**). Ces deux espèces sont héliophiles et xérophytes. En effet, les occurrences de ces espèces sont majoritairement localisées dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 10 °C et 16 °C, et dans lesquels le cumul annuel des précipitations est compris entre 550 mm et 1 000 mm pour *Atractylis cancellata*, et entre 900 mm et 1 050 mm pour *Acis nicaeensis* (cf. **figure 2.14**). *Atractylis cancellata* est donc située dans des milieux plus arides, toutefois les profils écologiques permettent d'observer que ces deux espèces sont significativement plus fréquentes qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 12 °C et 14 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 900 mm à 950 mm (cf. **figure 2.14**). *Ostrya carpinifolia* est principalement localisée dans des formations de forêts fermées sur sols calcaires (cf. **figure 2.15**). Elle forme l'arbre dominant des forêts de vallon et des versants frais des Préalpes de Nice et de Grasse (cf. **figure 2.12**). En effet, c'est une espèce qui est en limite occidentale de son aire de répartition dans le Sud-Est de la France. D'après les profils écologiques, cette espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 12 °C et 16 °C, mais où le cumul annuel des précipitations est compris entre 850 mm et 1 100 mm (cf. **figure 2.14**).

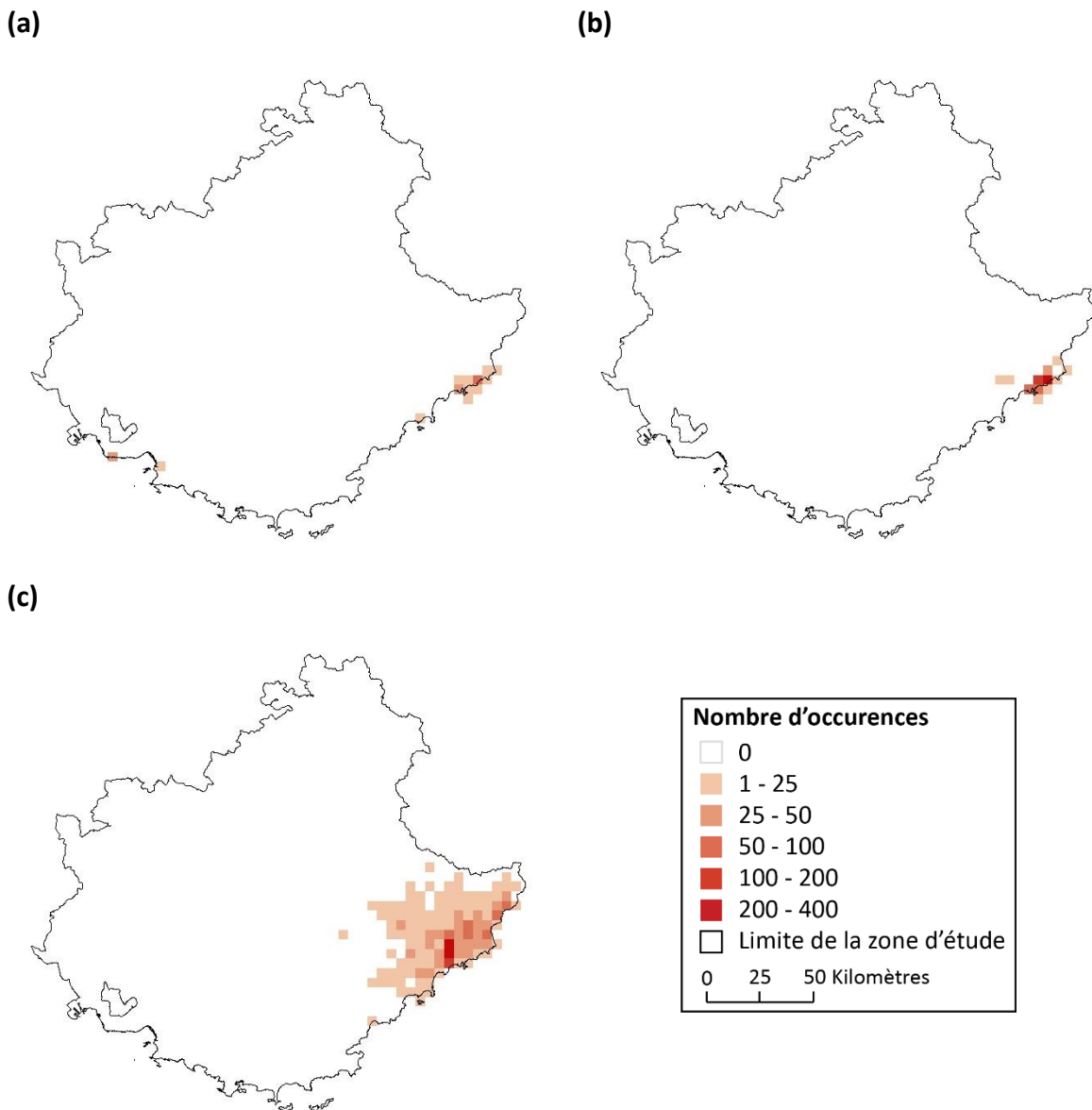


Figure 2.11. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Atractylis cancellata* (n = 164). (b) *Acis nicaeensis* (n = 713). (c) *Ostrya carpinifolia* (n = 2 711).

Brachypodium retusum une espèce xérophyte et thermophile. En effet, les profils écologiques permettent d'observer que cette espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans les milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 12 °C et 16 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre les 550 mm à 800 mm (cf. **figure 2.14**). C'est une espèce héliophile, plus fréquente qu'attendu dans les garrigues et forêts ouvertes méditerranéennes sur sols calcaires (cf. **figure 2.15**). Bien que de nombreuses occurrences soient présentes dans ces milieux, les profils écologiques mettent en avant que cette espèce

est significativement plus rare qu'attendu dans des forêts fermées méditerranéennes (cf. **figure 2.15 - a**).

Juniperus oxycedrus est présente dans une part importante de la zone étudiée. Cette espèce est principalement localisée dans des garrigues, mais elle est plus fréquente qu'attendu dans les forêts ouvertes ou les sous-bois des forêts fermées méditerranéennes sur sols calcaires voire mixtes (cf. **figure 2.15**). C'est une espèce héliophile, xérophyte et thermophile. Cette espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 10 °C et 18 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 500 mm et 850 mm (cf. **figure 2.14**).

Argyrolobium zanonii possède une répartition relativement similaire à *Juniperus oxycedrus*, si ce n'est qu'elle est absente de la Provence cristalline (cf. **figure 2.12**). C'est une espèce calcicole, particulièrement fréquente dans des formations de garrigues ou de forêts méditerranéennes (cf. **figure 2.15**). C'est une espèce héliophile, xérophyte, localisée dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 10 °C et 14 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 550 mm et 850 mm (cf. **figure 2.14**).

Aphyllanthes monspeliensis est également absente de la Provence cristalline (cf. **figure 2.13**). C'est une espèce présente dans une grande diversité de milieux, des milieux rocaillieux aux pelouses dans des formations de garrigues, de maquis, de landes mais également dans des formations forestières (cf. **figure 2.15**). C'est une espèce xérophyte et thermophile, qui est significativement plus fréquente qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 8 °C et 16 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 500 mm à 850 mm (cf. **figure 2.14**).

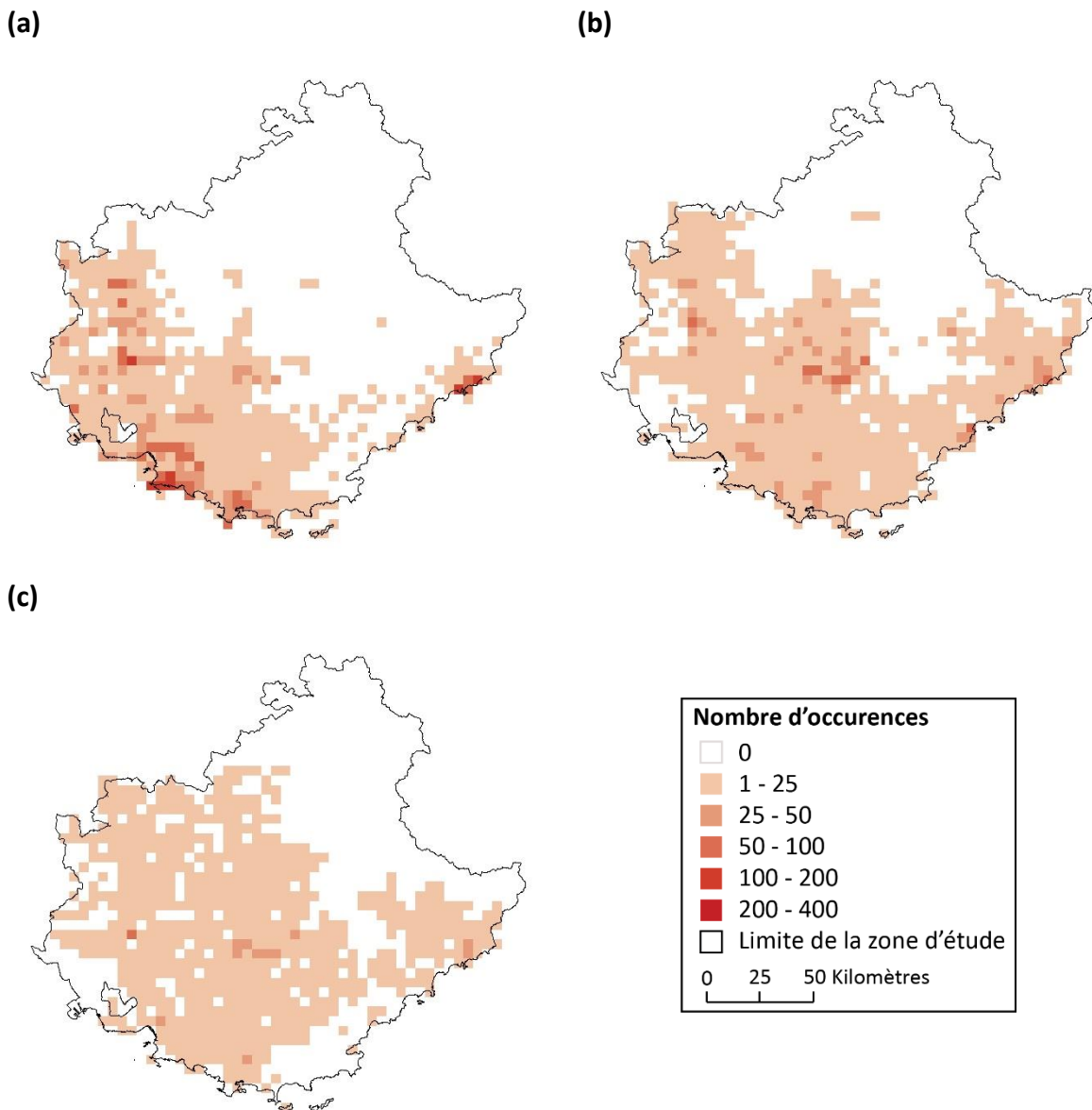


Figure 2.12. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Brachypodium retusum* (n = 8 021). (b) *Juniperus oxycedrus* (n = 7 418). (c) *Argyrolobium zanonii* (n = 4 328).

Lilium pomponium est une espèce qui est en limite occidentale de son aire de répartition dans le Sud-Est de la France. Elle est uniquement localisée dans les milieux rocheux et les pelouses des garrigues et des forêts ouvertes méditerranéennes sur sols calcaires ou mixtes du littoral Niçois et des Préalpes de Nice et de Grasse (cf. **figure 2.13, 2.15**). C'est une espèce héliophile et xérophyte, bien qu'elle soit significativement plus fréquente qu'attendu dans des milieux où le cumul annuel des précipitations est compris entre 950 mm et 1 150 mm, et où la température moyenne annuelle varie entre 6 °C et 12 °C (cf. **figure 2.14**).

Quercus pubescens est présente dans la majeure partie de la zone étudiée (cf. **figure 2.13**). Elle est toutefois absente dans les zones où la température moyenne du mois le plus froid est inférieure à -6°C . Cette espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans les milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 8°C et 18°C et le cumul annuel des précipitations entre 600 mm et 1 000 mm (cf. **figure 2.14**). Cette espèce a la capacité de former un peuplement dominant, mais elle est également présente dans des forêts ouvertes et des garrigues sur sols calcaires (cf. **figure 2.15**).

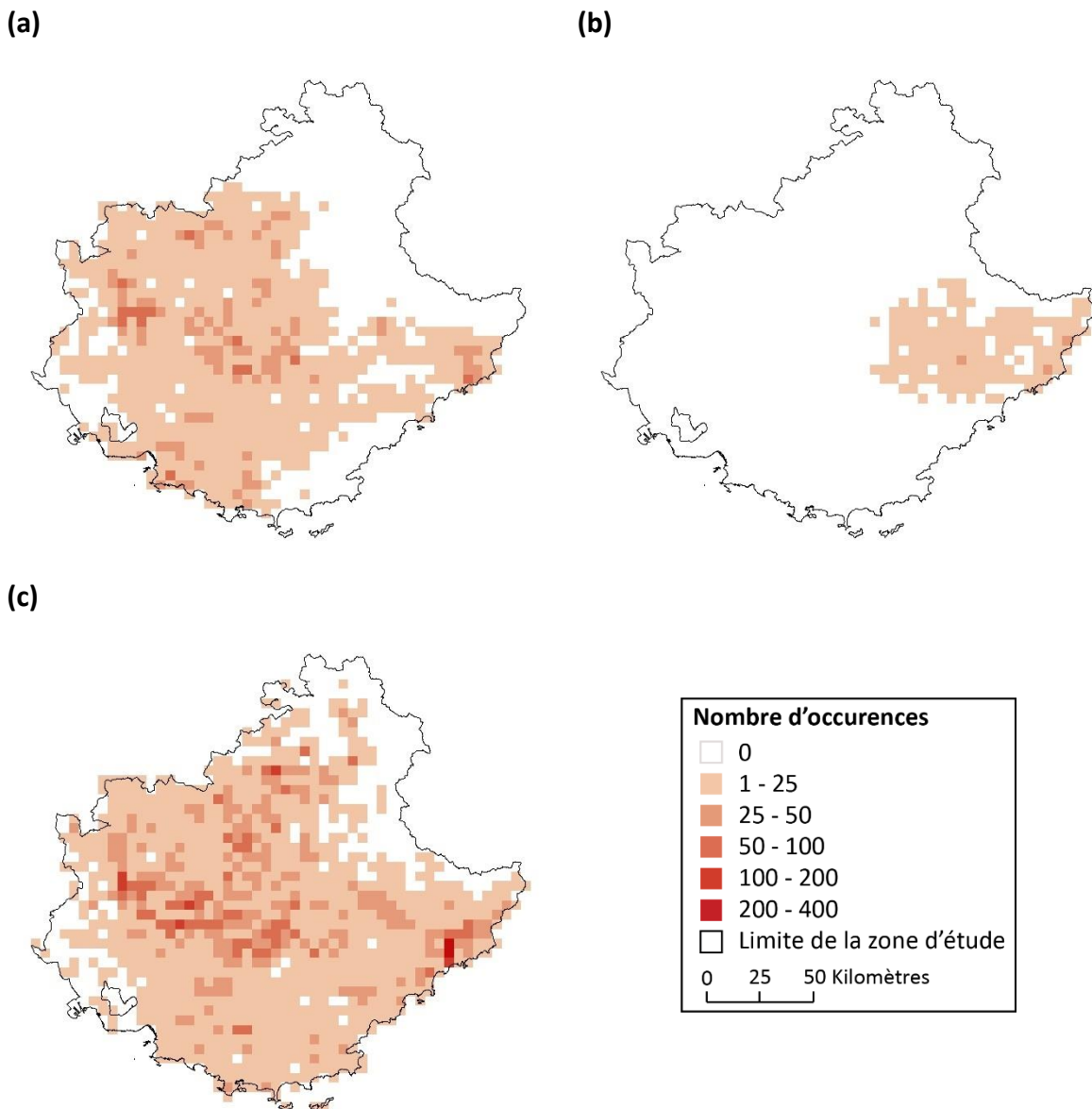
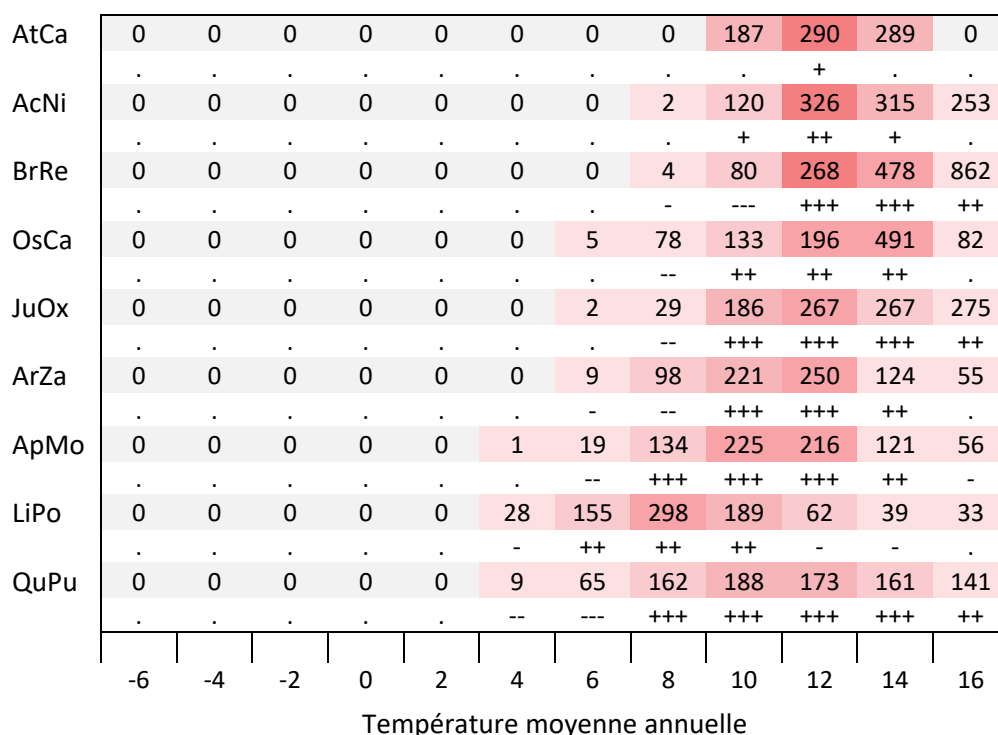


Figure 2.13. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Aphyllanthes monspeliensis* (n = 10 291). (b) *Lilium pomponium* (n = 950). (c) *Quercus pubescens* (n = 20 414).

(a)



(b)

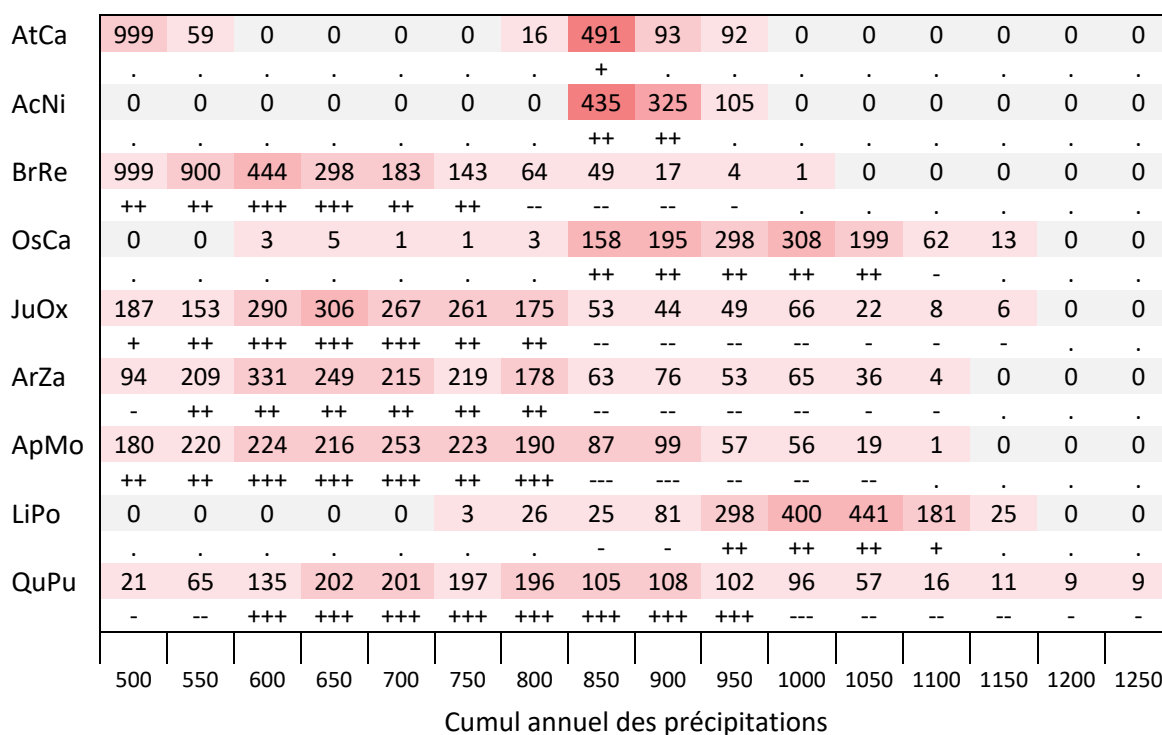


Figure 2.14. Profils écologiques des espèces méditerranéennes. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée.

(a)

AtCa	18	0	132	134	0

AcNi	3	0	181	91	0
	.	.	+	-	.
BrRe	115	2	90	139	37
	++	.	---	+++	--
OsCa	18	26	193	70	9
	-	-	++	--	-
JuOx	64	8	121	104	77
	--	-	+++	+++	--
ArZa	66	24	110	137	10
	--	-	+++	+++	-
ApMo	77	60	117	125	9
	--	--	+++	+++	--
LiPo	10	53	137	120	13
	.	.	++	++	.
QuPu	131	105	112	98	54
	+++	++	+++	---	---
	Me	Ma	Mi	Ca	Si
	Substrat pédologique				

(b)

AtCa	283	29	171	9	323

AcNi	60	49	254	13	330
	-	-	+	.	+
BrRe	93	85	147	11	242
	--	---	+++	-	+++
OsCa	103	143	70	2	31
	++	++	--	.	-
JuOx	108	112	147	3	97
	++	+++	+++	-	--
ArZa	98	103	151	7	142
	--	+++	++	-	++
ApMo	96	115	135	6	101
	---	+++	+++	-	+++
LiPo	47	98	150	13	213
	-	--	++	.	++
QuPu	129	129	94	5	50
	+++	+++	---	--	---
	A	FF	FO	FH	L
	Physionomie				

Figure 2.15. Profils écologiques des espèces méditerranéennes. (a) Substrat pédologique. (b) Physionomie de la végétation. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée. Pour (a) les correspondances des classes sont les suivantes, Me – sols meubles ; Ma – sols marneux ; Mi – sols mixtes ; Ca – sols calcaires ; Si – sols siliceux. Pour (b), les correspondances des classes sont les suivantes : A – autres ; FF – forêts fermées ; FO – forêts ouvertes ; FH – formations herbacées ; L – landes, garrigues, maquis.

2.2.3.2. Les espèces montagnardes.

Cytisophyllum sessilifolium et *Sorbus aria* sont deux espèces présentes dans une majeure partie du territoire bien que moins fréquentes dans la Provence cristalline (cf. **figure 2.16**). Ce sont deux espèces à large amplitude thermique. En effet, ces deux espèces sont localisées dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 2 °C et 16 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 600 mm et 1 350 mm (cf. **figure 2.19**). Ces deux espèces sont toutefois significativement plus fréquentes qu'attendu dans des milieux où les températures varient entre 6 °C et 12 °C, et où les précipitations sont comprises entre 750 mm et 1 100 mm (cf. **figure 2.19**). Particulièrement, dans les forêts fermées sur sols calcaires ou mixtes. Ces deux espèces sont également présentes, mais plus rares, dans des garrigues et des forêts ouvertes et notamment dans des formations ouvertes sur sols marneux (cf. **figure 2.20**).

Les répartitions de *Prenanthes purpurea* et d'*Abies alba* sont relativement similaires, car ces deux espèces sont régulièrement associées dans des formations de forêts fermées sempervirentes telles que les sapinières (cf. **figure 2.16, 2.17, 2.20**). *Prenanthes purpurea* est ainsi une espèce d'ombre ou de demi-ombre, que l'on retrouve également dans des hêtraies, des chênaies ou encore de pessières. *Abies alba* est également régulièrement associée avec ces espèces afin de former des formations de hêtraies-sapinières sur sols siliceux ou encore des formations de pessières-sapinières. Ces espèces sont significativement plus fréquentes qu'attendu dans des milieux situés sur les versants nord, et dans lesquels la température moyenne annuelle est comprise entre 4 °C et 10 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 950 mm et 1 300 mm (cf. **figure 2.19**).

Carlina acanthifolia est localisée dans les massifs montagneux de la zone étudiée (cf. **figure 2.17**). Espèce à large amplitude écologique, elle est présente dans des milieux où les températures sont comprises entre 0 °C et 14 °C, et où le cumul annuel des précipitations dépasse 600 mm (cf. **figure 2.19**). Toutefois, cette espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans des milieux où les températures sont comprises entre 4 °C et 12 °C, et où les précipitations sont comprises entre 800 mm et 1 100 mm (cf. **figure 2.19**). Espèce héliophile ou de demi-ombre, elle est principalement localisée dans des milieux ouverts, voir dans des formations herbacées, sur sols calcaires, marneux ou meubles (cf. **figure 2.20**).

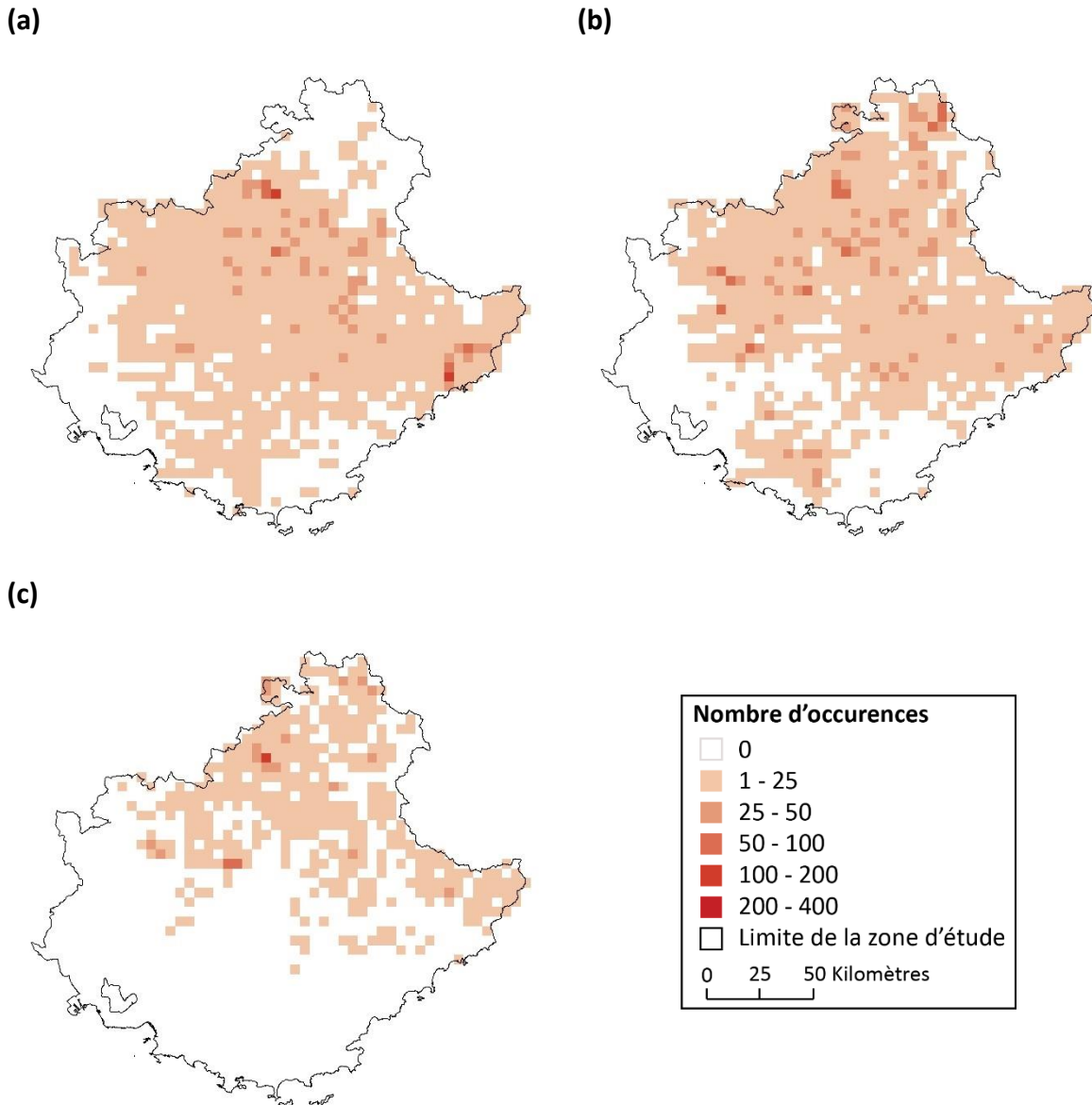


Figure 2.16. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Cytisophyllum sessilifolium* (n = 8 769). (b) *Sorbus aria* (n = 9 663). (c) *Prenanthes purpurea* (n = 2 666).

Sorbus aucuparia est une espèce localisée dans les formations forestières des massifs montagneux de la zone étudiée (cf. **figure 2.17**). C'est une espèce héliophile ou de demi-ombre régulièrement associée à des formations forestières fermées telles que les hêtraies, les sapinières ou encore les pessières. Toutefois, elle est également fréquente dans des milieux plus ouverts, notamment en limite forestière ainsi que dans des landes de montagnes (cf. **figure 2.20**). Elle est localisée dans des milieux sur sols calcaires, siliceux ou marneux, où la température moyenne annuelle est comprise entre 2 °C et 8 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 1 050 mm et 1 400 mm (cf. **figure 2.19**).

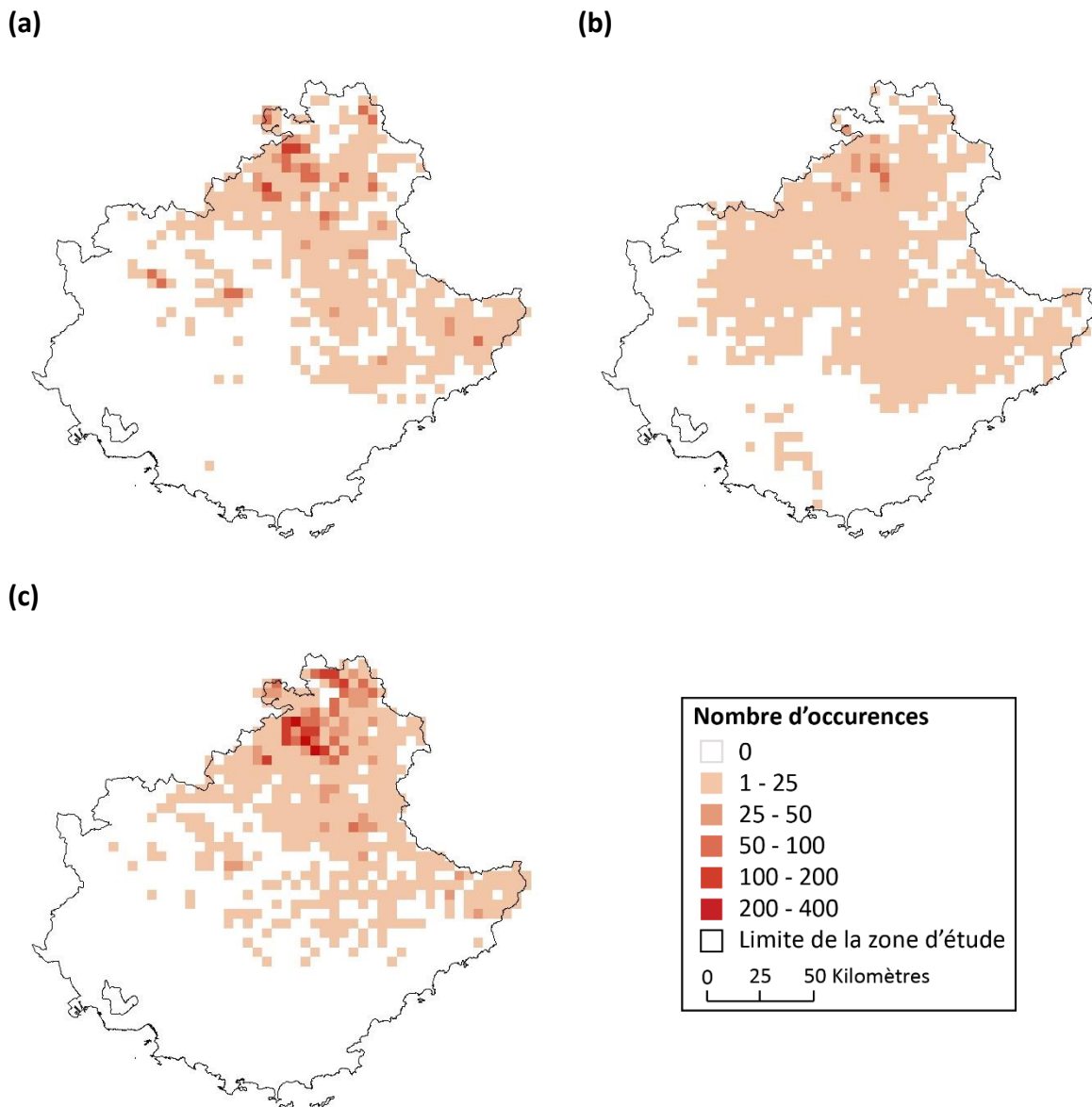


Figure 2.17. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Abies alba* (n = 5 178). (b) *Carlina acanthifolia* (n = 4 110). (c) *Sorbus aucuparia* (n = 7 183).

Pinus cembra et *Pinus uncinata* sont deux espèces principalement localisées, dans la zone étudiée, dans la chaîne de montagnes des Alpes, notamment dans les massifs du Mercantour, des Écrins et du Queyras (cf. **figure 2.18**). En effet, ces deux espèces sont significativement plus fréquentes qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 0 °C et 6 °C, et où le cumul annuel des précipitations est supérieur à 1 100 mm (cf. **figure 2.19**). Ces deux espèces sont principalement localisées dans des formations forestières fermées ou ouvertes sur sols calcaires ou siliceux (cf. **figure 2.20**). *Pinus cembra* a la capacité de former un peuplement dominant, mais cette espèce est également présente dans des formations de mélézins ou de sapinières. Elle est également plus fréquente

qu'attendu dans des formations herbacées et des landes de montagnes en tant qu'arbre isolé en limite forestière. C'est également le cas pour *Pinus uncinata* qui a pour particularité d'être significativement plus fréquente qu'attendu dans des sols meubles, principalement des éboulis de montagnes (cf. **figure 2.20**). En effet, cette espèce supporte mal la concurrence, mais est très résistante à la sécheresse et au froid. Elle forme donc l'espèce dominante d'une grande diversité de milieux où elle est la seule espèce arborée à pouvoir s'installer.

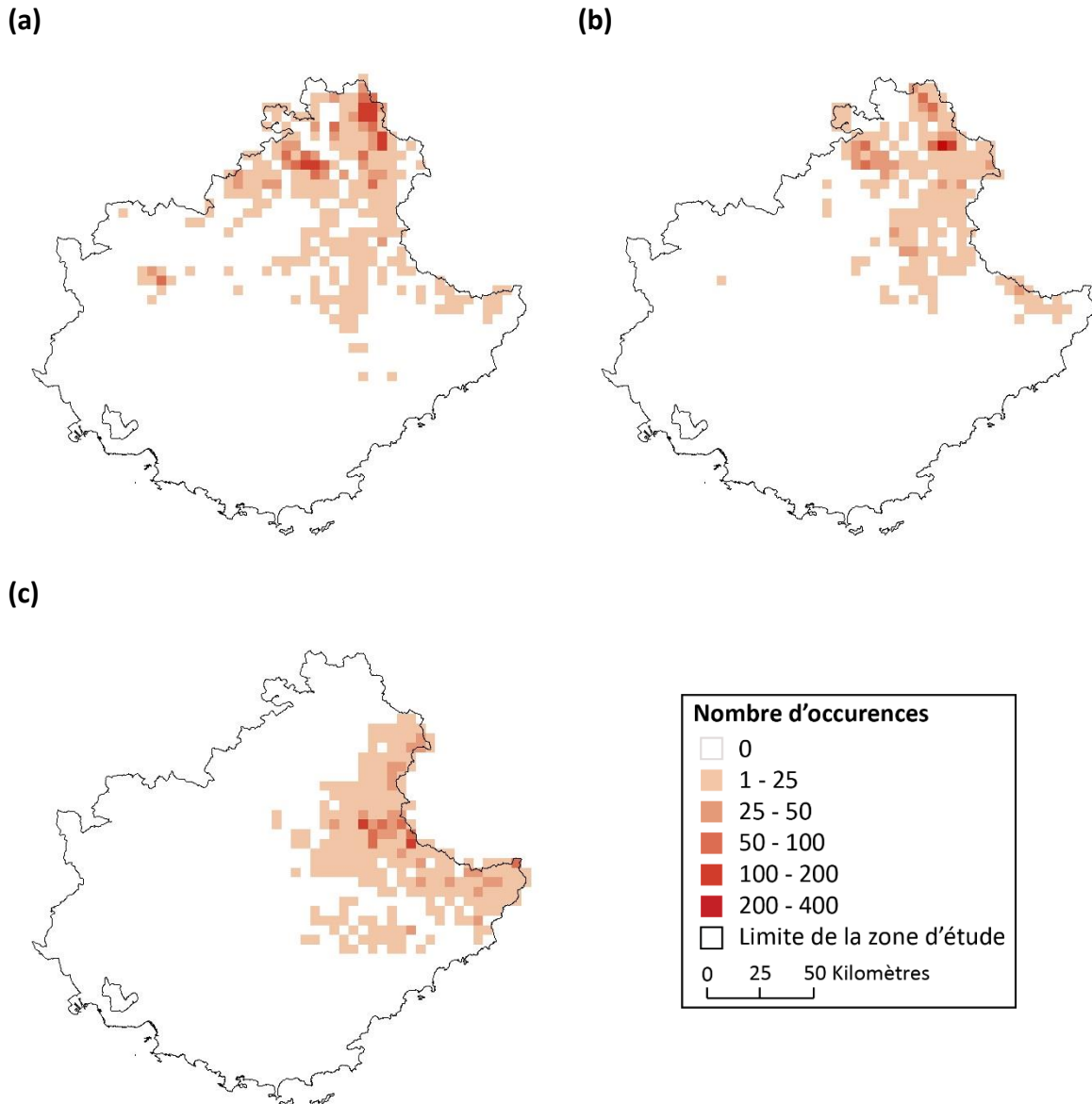
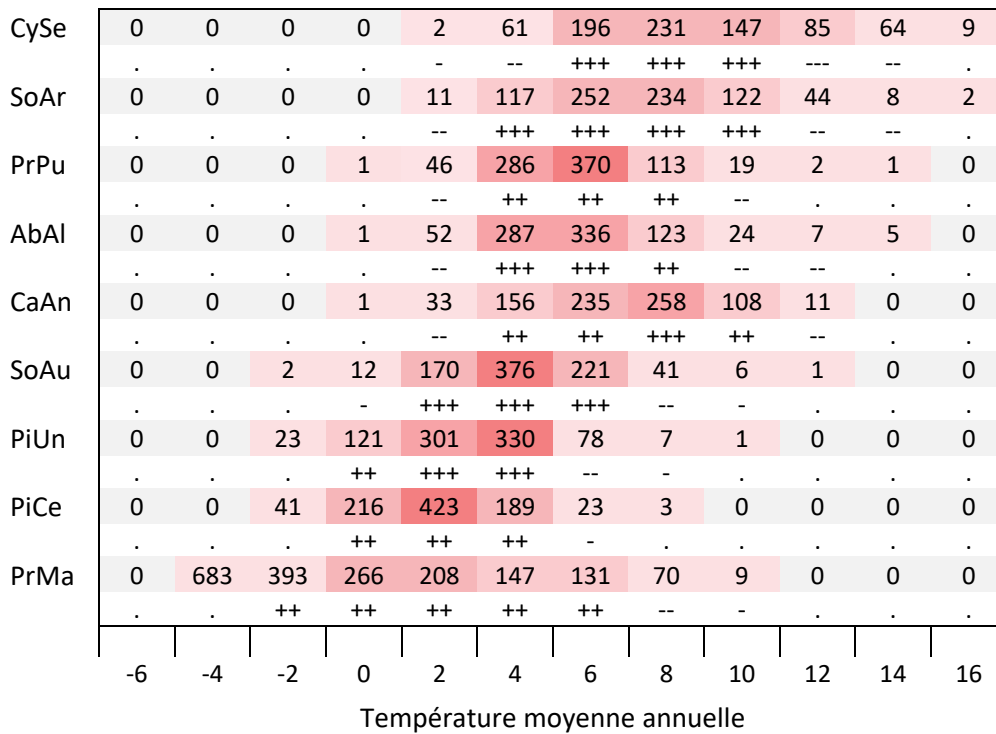


Figure 2.18. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Pinus uncinata* (n = 4 049). (b) *Pinus cembra* (n = 2 445). (c) *Primula marginata* (n = 3 371).

Primula marginata est une espèce à large amplitude climatique. En effet, cette espèce est significativement plus fréquente qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre -2 °C et 8 °C, et où le cumul annuel des précipitations est compris entre 900 mm et 1 250 mm (cf. **figure 2.19**). Cette espèce est principalement localisée sur les rochers et les falaises des Préalpes de Nice et de Grasse, et au sein des massifs du Mercantour et du Queyras, et absente du massif des Écrins (cf. **figure 2.18**). Espèce héliophile, elle est particulièrement fréquente dans les formations herbacées sur sols calcaires, mais elle est significativement plus fréquente qu'attendu dans des sols meubles, principalement des éboulis de hautes montagnes. Elle est également présente, mais plus rare, dans des milieux forestiers (cf. **figure 2.20**).

(a)



(b)

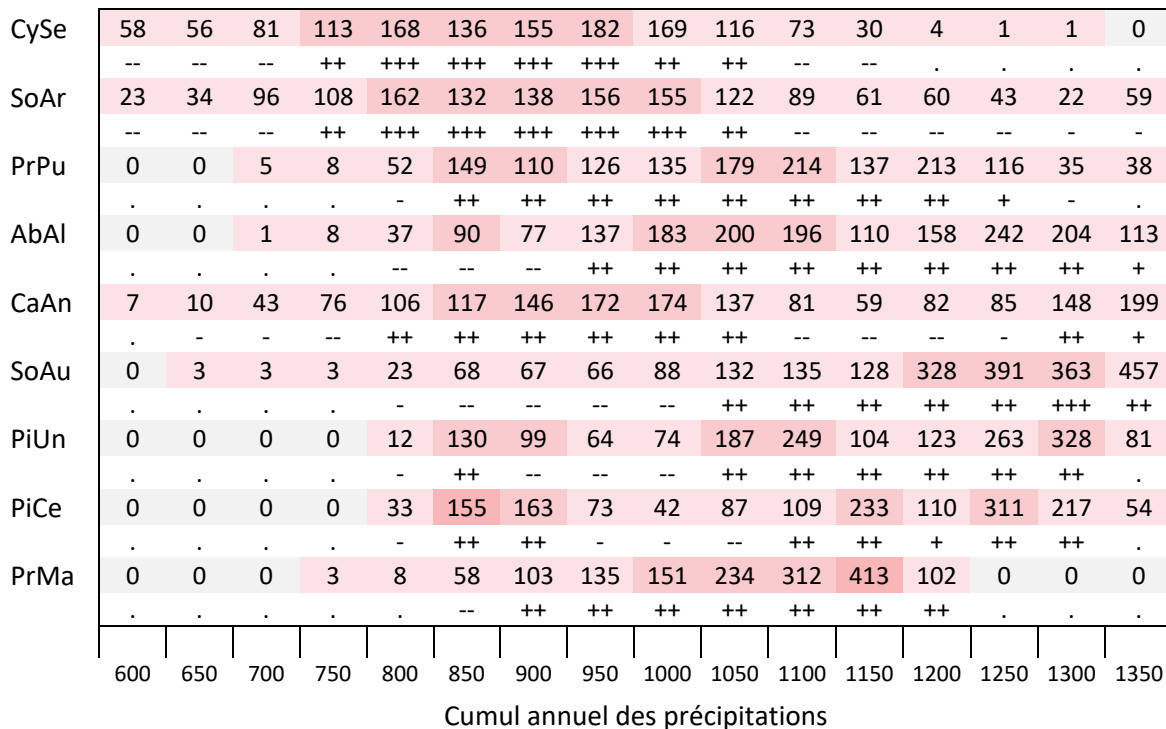


Figure 2.19. Profils écologiques des espèces montagnardes. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée.

(a)

CySe	84	214	97	124	21
	--	++	---	+++	--
SoAr	96	197	84	128	42
	--	++	---	+++	--
PrPu	116	222	79	105	101
	++	++	--	++	++
AbAl	132	245	89	81	128
	++	++	----	+++	++
CaAn	139	176	95	102	61
	++	++	---	+++	--
SoAu	174	155	80	57	214
	++	++	---	---	+++
PiUn	147	59	61	112	145
	++	-	--	+++	++
PiCe	87	28	95	67	231
	--	-	---	---	++
PrMa	31	83	93	68	252
	-	-	--	--	++
	Me	Ma	Mi	Ca	Si

Substrat pédologique

(b)

CySe	64	136	92	15	62
	--	+++	--	--	--
SoAr	49	139	88	15	69
	--	+++	--	--	--
PrPu	33	165	29	11	26
	-	++	-	-	-
AbAl	33	157	45	13	46
	--	++	--	-	--
CaAn	85	96	142	46	152
	--	---	++	--	++
SoAu	47	117	100	51	125
	--	+++	++	--	++
PiUn	75	100	131	89	103
	--	+++	++	--	++
PiCe	47	93	137	127	106
	-	--	++	++	++
PrMa	160	54	70	292	74
	++	--	--	++	--
	A	FF	FO	FH	L

Physionomie

Figure 2.20. Profils écologiques des espèces montagnardes. (a) Substrat pédologique. (b) Physionomie de la végétation. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée. Pour (a) les correspondances des classes sont les suivantes, Me – sols meubles ; Ma – sols marneux ; Mi – sols mixtes ; Ca – sols calcaires ; Si – sols siliceux. Pour (b), les correspondances des classes sont les suivantes : A – autres ; FF – forêts fermées ; FO – forêts ouvertes ; FH – formations herbacées ; L – landes, garrigues, maquis.

2.2.3.3. Les espèces subalpines et alpines.

Arctostaphylos uva-ursi est une espèce à large amplitude (cf. **figure 2.21**), principalement localisée dans les milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre 2 °C et 8 °C, et où le cumul annuel des précipitations dépasse les 950 mm (cf. **figure 2.23**). C'est une espèce qui apprécie les milieux forestiers tels que les pinèdes, les pessières ou les mélézins sur sols calcaires ou siliceux, mais qui est également plus fréquente qu'attendu dans des milieux plus ouverts tels que les forêts ouvertes et landes de montagnes (cf. **figure 2.24**).

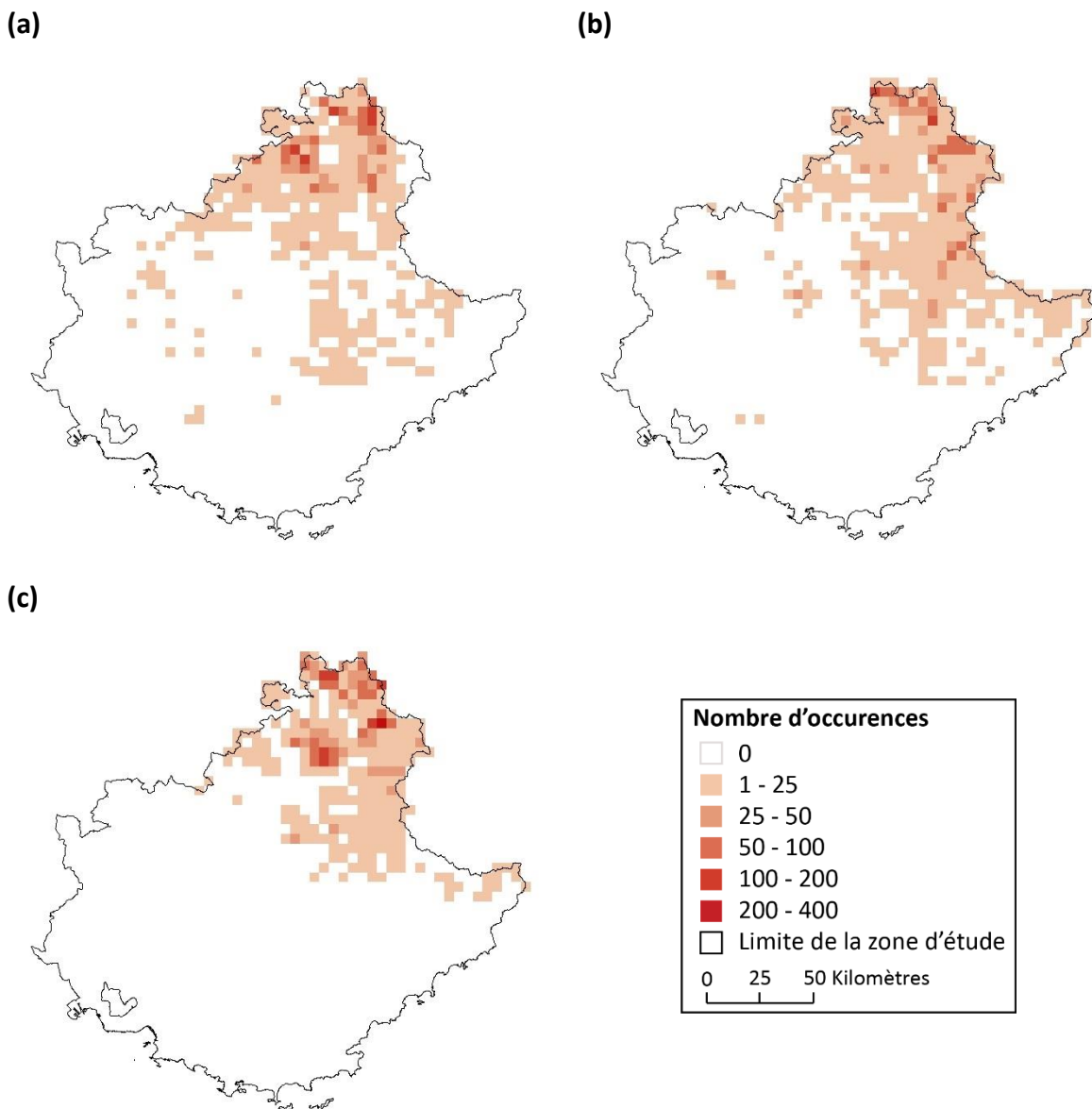


Figure 2.21. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Arctostaphylos uva-ursi* (n = 4 232). (b) *Antennaria dioica* (n = 4 919). (c) *Dryas octopetala* (n = 4 977).

Antennaria dioica, *Dryas octopetala* et *Gentiana verna* sont trois espèces héliophiles qui sont régulièrement associées dans des formations herbacées de hautes montagnes, des Préalpes de Nice et de Grasse, aux massifs du Mercantour, du Queyras et des Écrins (cf. **figure 2.21, 2.22**). En effet, ces trois espèces sont significativement plus fréquentes qu'attendu dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre -2 °C et 6 °C, et où le cumul annuel des précipitations dépasse les 850 mm et 1 100 mm pour *Antennaria dioica* et *Gentiana verna*, et entre 1 050 mm et 1 350 mm pour *Dryas octopetala* (cf. **figure 2.23**). Ces trois espèces sont présentes sur des sols calcaires ou siliceux, particulièrement pour *Antennaria dioica*, plus acidiphile (cf. **figure 2.24**). En plus des formations herbacées, *Antennaria dioica* est également fréquente dans des landes et des milieux forestiers de montagnes. *Dryas octopetala* est fréquente dans les milieux rocheux, les éboulis, mais on peut également l'observer dans des forêts ouvertes rocailleuses (cf. **figure 2.24**). Enfin, *Gentiana verna* apprécie davantage les pelouses, pâturages et prairies humides (cf. **figure 2.24**).

Berardia lanuginosa est localisée dans les massifs alpins de la zone étudiée sur sols calcaires, bien qu'elle soit plus fréquente qu'attendu sur des sols siliceux (cf. **figure 2.22, 2.24**). Elle est particulièrement fréquente dans les milieux rocheux ou au sein des formations herbacées rocailleuses (cf. **figure 2.24**). Les occurrences de cette espèce sont significativement plus fréquentes qu'attendu dans les milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre -2°C et 4 °C, et où le cumul annuel des précipitations dépasse les 1 050 à 1 400 mm (cf. **figure 2.23**). À l'inverse de *Berardia lanuginosa*, *Vaccinium uliginosum* est présente dans les massifs alpins, particulièrement celui des Écrins, sur sols siliceux (cf. **figure 2.22**). En effet, elle est acidiphile et héliophile ou de demi-ombre. Elle est significativement plus fréquente qu'attendu dans des formations herbacées ou dans des landes de montagne, et plus rare dans des milieux forestiers (cf. **figure 2.24**). Cette espèce est significativement plus fréquente dans les milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre -2 °C et 4 °C, et où les précipitations dépassent les 1 100 mm (cf. **figure 2.23**). Pour finir, *Gentiana bavarica* est localisée dans les formations herbacées humides des hauts sommets des massifs Alps (cf. **figure 2.22**). Présente sur des sols calcaires ou siliceux, elle est particulièrement fréquente dans des milieux où la température moyenne annuelle est comprise entre -2 °C et 4 °C, et où les précipitations sont comprises entre 900 mm et 1 250 mm (cf. **figure 2.23, 2.24**).

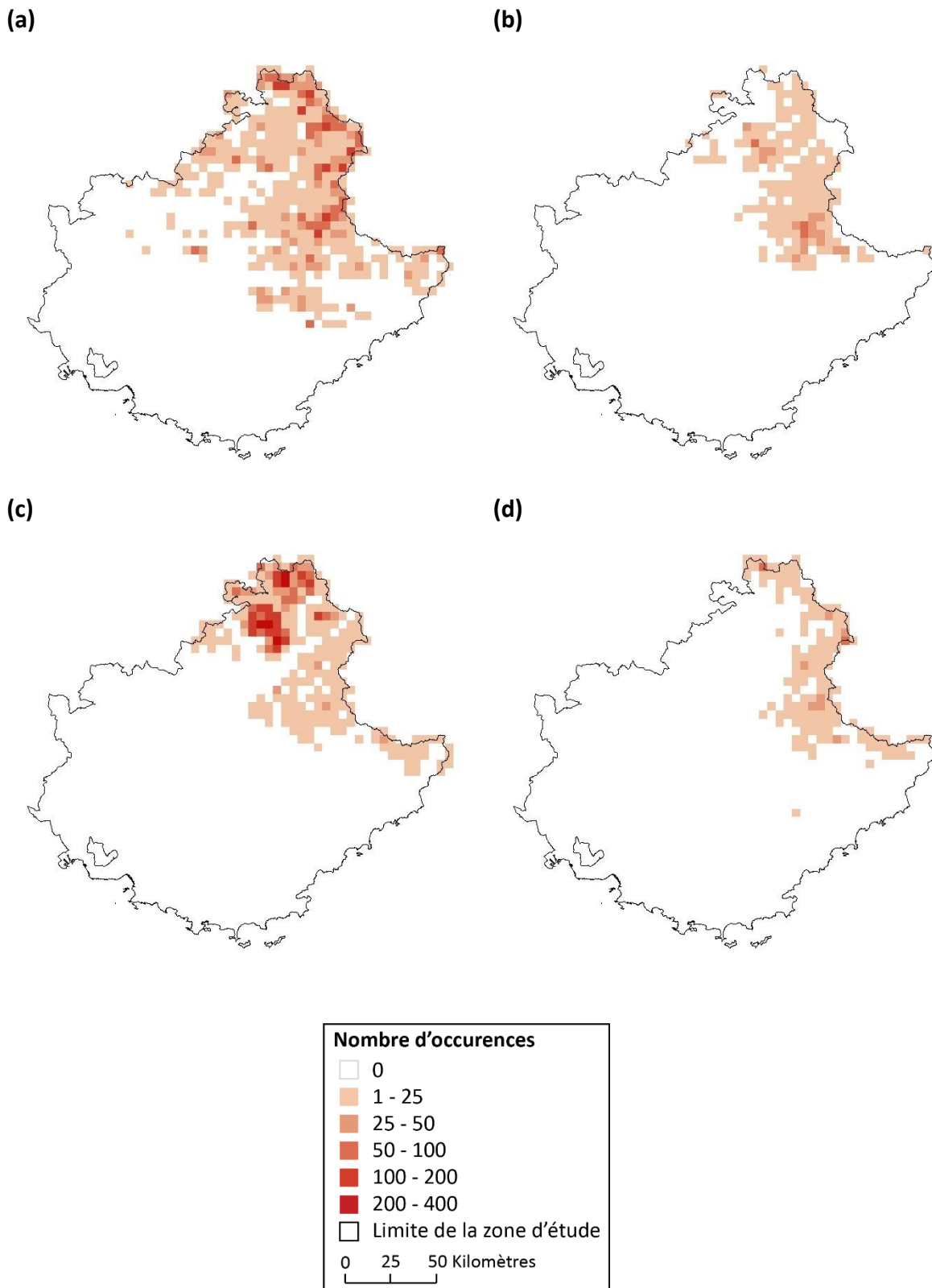
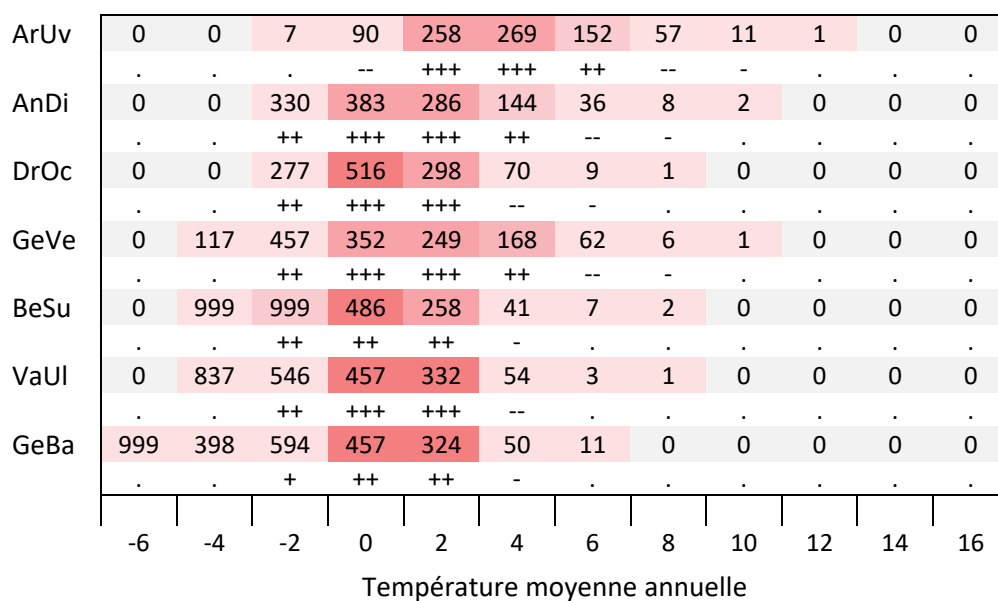


Figure 2.22. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) *Gentiana verna* (n = 8 424). (b) *Berardia lanuginosa* (n = 2 018). (c) *Vaccinium uliginosum* (n = 6 913). (d) *Gentiana bavarica* (n = 1 360).

(a)



(b)

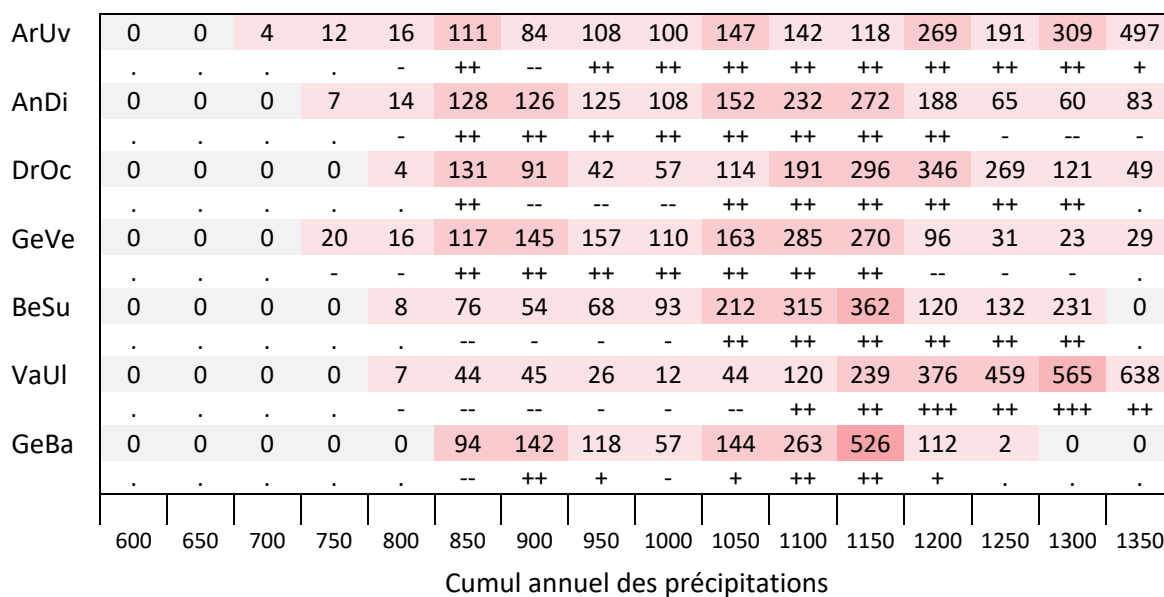


Figure 2.23. Profils écologiques des espèces subalpines et alpines. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée.

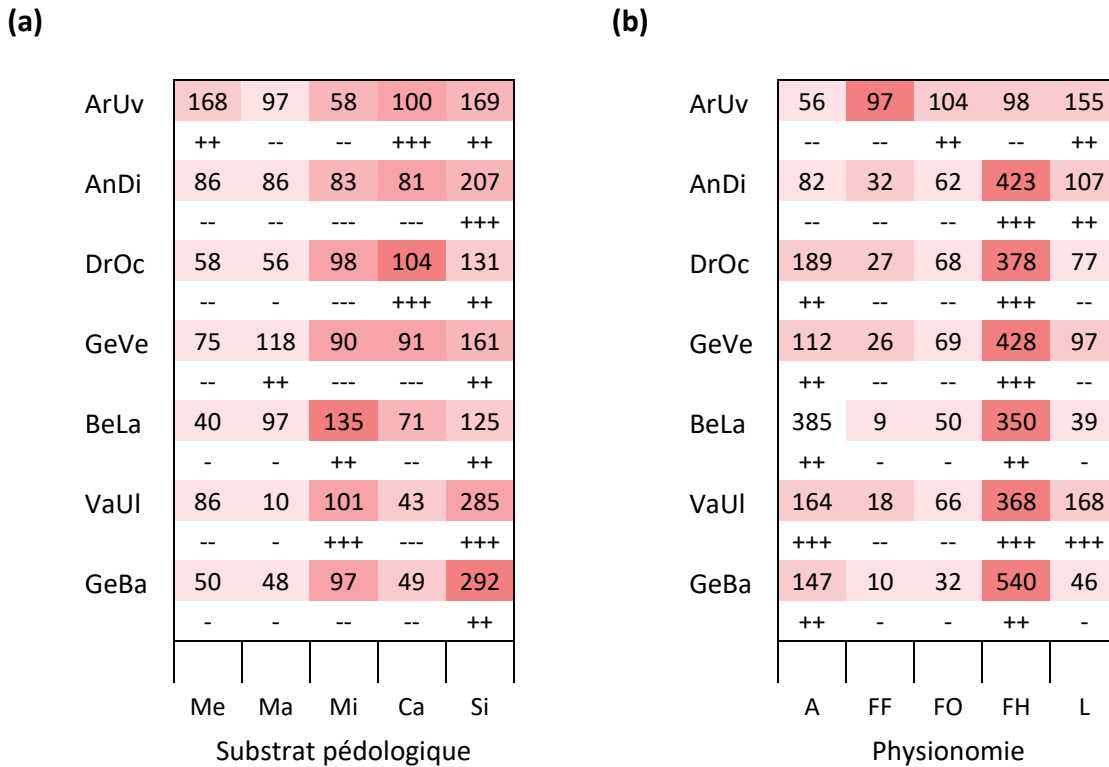


Figure 2.24. Profils écologiques des espèces subalpines et alpines. (a) Substrat pédologique. (b) Physionomie de la végétation. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée. Pour (a) les correspondances des classes sont les suivantes, Me – sols meubles ; Ma – sols marneux ; Mi – sols mixtes ; Ca – sols calcaires ; Si – sols siliceux. Pour (b), les correspondances des classes sont les suivantes : A – autres ; FF – forêts fermées ; FO – forêts ouvertes ; FH – formations herbacées ; L – landes, garrigues, maquis.

Les affinités écologiques des espèces mises avant dans cette sous-section permettent de comprendre les milieux qui sont viables pour ces dernières. Ces spécificités ont été insérées dans un modèle corrélatif afin de cartographier l'ensemble des milieux viables pour chacune des espèces étudiées, à savoir leur aire de viabilité. Pour ce faire, un nouveau modèle corrélatif a été conçu. Il est présenté et argumenté dans le chapitre suivant, à savoir le **chapitre 3**.

Chapitre 3. Le ViaProb, un nouveau modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle pour spatialiser les aires de viabilité des espèces à l'échelle régionale et à fine résolution spatiale.

À la suite des éléments mis en avant dans la **sous-section 1.3.2**, un nouveau modèle d'aire de viabilité a été conçu dans le cadre de cette thèse. L'objectif de ce chapitre est de présenter le modèle « ViaProb », un modèle non paramétrique basé sur l'analyse fréquentielle qui permet de cartographier l'aire de viabilité des espèces végétales à l'échelle régionale et à fine résolution spatiale. Ce modèle est ensuite argumenté par une analyse comparative avec un ensemble de modèles corrélatifs.

Les résultats de ce chapitre doivent permettre de répondre aux questions suivantes : dans quelles mesures le modèle ViaProb permet-il une estimation, tout autant, si ce n'est plus précise, de l'aire de viabilité des espèces que les autres modèles étudiés ? Quelle est la part du Sud-Est de la France qui est viable pour les espèces étudiées ? Dans quelle mesure cette information est-elle une estimation correcte de la part du Sud-Est de la France effectivement occupée par ces espèces ?

Section 3.1. Méthode.

Afin de répondre à ces objectifs, la méthode mise en place consiste à (i) élaborer un modèle original d'aire de viabilité, (ii) modéliser les aires de viabilité des espèces étudiées avec ce modèle et trois autres modèles existants, (iii) et réaliser une analyse comparative des résultats afin d'évaluer leurs capacités à modéliser ces aires. Les données nécessaires à ces analyses sont présentées dans la **sous-section 3.1.1**. Le modèle est présenté dans la **sous-section 3.1.2**. Enfin, la **sous-section 3.1.3** décrit les modèles corrélatifs sélectionnés ainsi que la démarche mise en place pour évaluer la performance des modèles.

Sous-section 3.1.1. Données et prétraitements.

3.1.1.1. Occurrences des espèces

Les données d'occurrence des espèces utilisées en entrée des modèles proviennent de la base de données SILENE et de la base de données du PIFH. Ces données d'occurrences sont présentées dans la **section 2.2**. Ces données présentent des biais spatiaux et environnementaux inhérents à toutes les bases de données naturalistes (cf. **section 2.2**). Dès lors, afin de diminuer l'influence de l'effort d'échantillonnage sur les sorties des modèles et de réduire l'autocorrélation spatiale, un filtre spatial par échantillonnage systématique et un filtre environnemental par groupe ont été appliqués sur ces données (cf. **figure 3.1**). Ces deux méthodes sont notamment préconisées par Fourcade *et al.* (2014). Nous avons supprimé d'une part les occurrences aberrantes, c'est-à-dire localisées dans des milieux éloignés des affinités écologiques de l'espèce, et, d'autre part, les occurrences qui entraînent une surreprésentation de certains milieux. Pour ce faire, nous avons créé une grille d'une résolution de 50 mètres, et nous avons échantillonné au hasard une occurrence par cellule (filtre spatial). Dans ces occurrences, nous avons importé les coordonnées des axes issues d'une Analyse en Composante Principale (ACP) sur les descripteurs de l'environnement. Dès lors, nous avons supprimé les occurrences présentant des valeurs extrêmes et celles qui entraînent une surreprésentation de certains milieux (filtre environnemental). Ainsi, ce jeu de données filtré regroupe près de 128 000 occurrences pour les 25 espèces étudiées (contre 135 000 initialement).

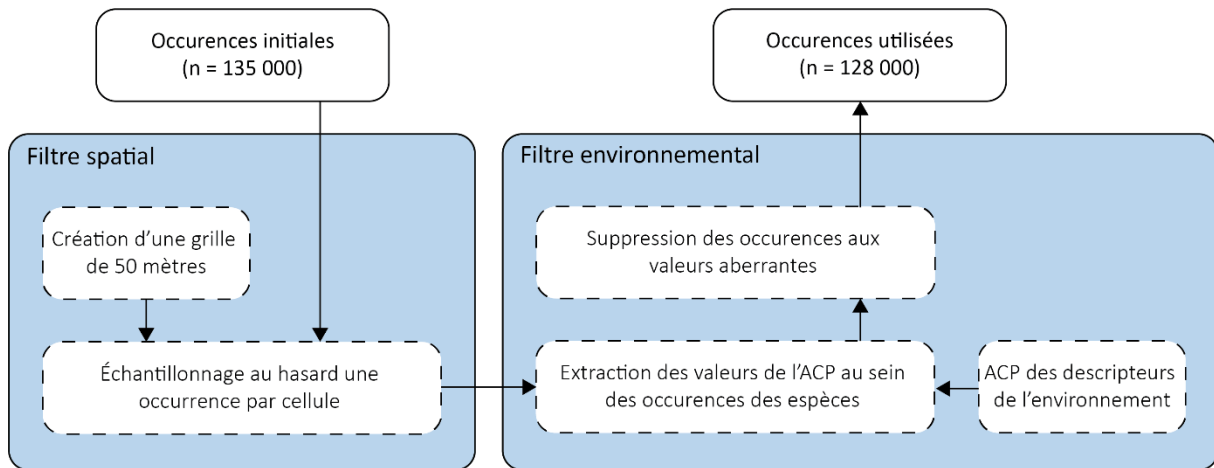


Figure 3.1. Organigramme méthodologique des filtres appliqués sur les données d'occurrences des espèces.

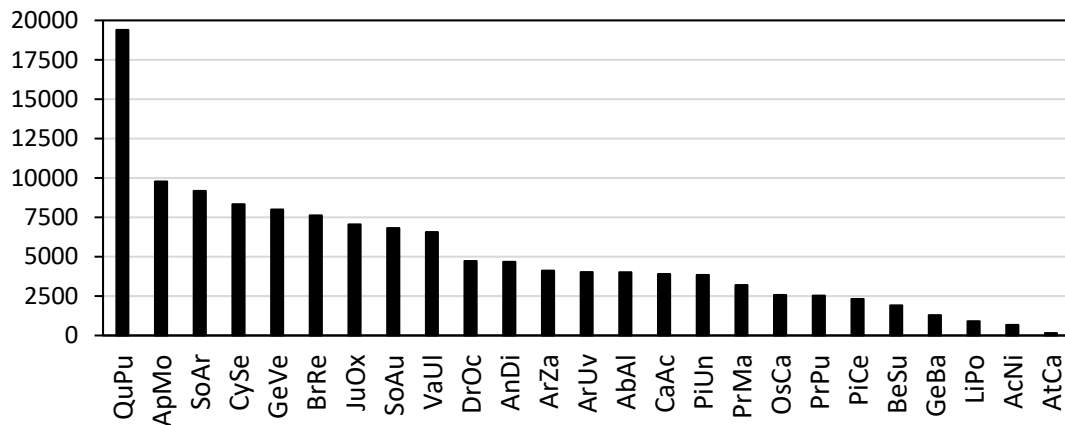
Toutefois, le nombre d'occurrences varie selon les espèces. En effet, près de 19 400 occurrences ont été récoltées pour *Quercus pubescens* contre 160 occurrences pour *Atractylis cancellata* (cf. **figure 3.2 – a**). À ces données d'occurrences, viennent s'ajouter des données qui renseignent sur l'absence des espèces et qui sont nécessaires pour l'un des modèles sélectionnés. Dans la mesure où les données provenant des bases de données SILENE et du PIFH ne renseignent pas sur l'absence des espèces, nous avons donc sélectionné les absences récoltées lors de la campagne de terrain présenté dans le **chapitre 4**. Ainsi, 40 % des données d'absences relevées lors de cette campagne de terrain ont été sélectionnées.

De plus, un jeu de données indépendant a été constitué pour évaluer les résultats des modèles. Il regroupe les données provenant de la campagne de terrain présenté dans le **chapitre 4**. Ce jeu de données est constitué de 60 % des absences relevées lors de cette campagne et de la totalité des présences observées. Toutefois, devant le nombre réduit d'observations de certaines espèces, nous avons décidé d'enrichir ce jeu de données par des occurrences provenant des bases de données SILENE et du PIFH, mais inutilisées dans le processus de modélisation. Le nombre d'occurrences provenant de ces bases de données est dépendant du nombre d'observations issues de la campagne de terrain. Au total, ce jeu de données indépendant comprend au minimum 160 relevés pour chaque espèce, dont au moins 50 relevés indiquant la présence de l'espèce. Une seule espèce comprend moins de 50 relevés de présence, il s'agit d'*Atractylis cancellata*, en raison de son faible nombre d'occurrences dans les bases de données SILENE et du PIFH, ainsi que du faible nombre d'observations lors de la campagne de terrain. La **figure 3.2 – b** permet d'observer, pour chacune des espèces, le

nombre de présences et d'absences, ainsi que la part des présences provenant des données d'occurrences des bases de données naturalistes.

Enfin, pour évaluer la spatialité des résultats à l'échelle de la vallée de la Roya, des données issues d'un transect de végétation ont été utilisées. Ce transect est décrit dans l'**encadré 3.1**.

(a)



(b)

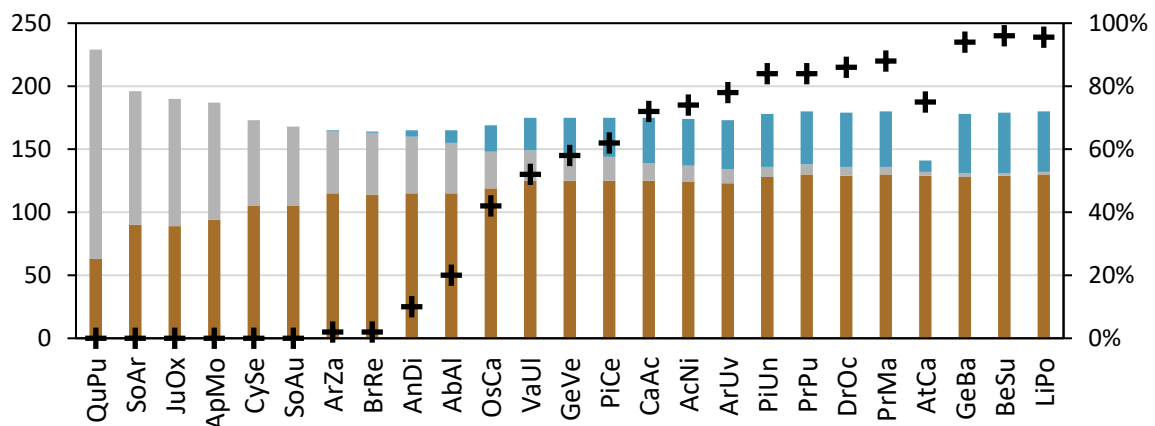


Figure 3.2. Occurrences des espèces et jeu de données indépendant. (a) Nombre d'occurrences issues des bases de données naturalistes pour chacune des espèces. (b) Jeu de données indépendant : nombre d'absences (en marron) et de présences observées (en gris), nombre de présences issues des bases de données naturalistes (en bleu) et proportion de ces présences dans le nombre total d'occurrences (croix noires sur l'axe secondaire).

3.1.1.2. Les descripteurs de l'environnement.

Les descripteurs de l'environnement sélectionnés décrivent les conditions climatiques et pédo-topographiques ainsi que l'écologie du paysage. La source et la méthode d'élaboration

de chacun de ces descripteurs sont présentées dans la **section 2.2**. Le **tableau 3.1** présente en détail les 12 descripteurs sélectionnés.

Tableau 3.1. Descripteurs sélectionnés et relation avec les besoins des espèces végétales.

Acronyme	Variable	Besoin des espèces
Prtot	Cumul annuel des précipitations	Humidité
Prmin	Cumul des précipitations du mois le plus sec	Humidité
Tmoy	Température moyenne annuelle	Chaleur
Tn	Température minimale moyenne du mois le plus froid	Chaleur
Tx	Température maximale moyenne du mois le plus chaud	Chaleur
Pente	Pente du relief en degré	Lumière, humidité
Geol	Substrat	Humidité, nutriments
Expo	Exposition selon un axe Nord – Sud du relief	Lumière, humidité
Phy	Grands types de formation végétale	Compétition
Phya	Surface des formations végétales	Action de l'Homme
Phyd	Diversité des formations végétales	Action de l'Homme
Phyf	Fréquence locale des formations végétales	Action de l'Homme

Ces descripteurs ont été sélectionnés à partir d'un jeu de données initialement composé de 47 descripteurs. Nous avons réalisé un test de corrélation et une analyse de colinéarité entre ces descripteurs. Toutefois, comme il est préconisé par Araujo et Guisan (2006), nous avons réalisé une sélection avant tout écologique des descripteurs. À ce titre, nous avons d'abord sélectionné les descripteurs en fonction des besoins des espèces végétales et de ceux qui renseignent sur l'action de l'Homme sur les paysages, et ensuite nous avons sélectionné les descripteurs les moins corrélés ou les moins colinéaires. Dès lors, notre sélection comprend des descripteurs colinéaires tels que la température moyenne annuelle et la température maximale moyenne du mois le plus chaud. Leurs poids respectifs dans les modèles devront être interprétés avec prudence, mais la sélection de ces deux descripteurs nous semble nécessaire dans la mesure où elles fournissent des informations distinctes par rapport aux besoins des espèces.

Encadré 3.1. Transect de végétation dans la vallée de la Roya.

Ce transect a été réalisé par l'UMR ESPACE dans le cadre d'un projet européen CONCERT'EAUX qui s'appuie en partie sur cette thèse (Andrieu *et al.*, 2020). L'objectif de ce transect est de décrire la variation de la flore le long d'un gradient altitudinal, donc climatique, du front de mer dans la partie italienne de la vallée de la Roya, jusqu'aux hauts sommets du Mercantour dans la partie française de cette vallée (2610 m). Ainsi, le transect a été orienté selon un axe nord-sud, là où le gradient altitudinal est le plus élevé. Ce transect se décompose en 150 segments de 250 mètres de longueur. Au sein de chacun de ces segments, nous avons enregistré la présence de toutes les espèces identifiables afin de nous rapprocher le plus possible d'un relevé intégral de la flore. Le transect a été réalisé entre le 1er avril et le 1er août 2018. Près de 529 espèces ont été identifiées et plus de 7 333 observations ont été effectuées. Toutefois, dans le cadre de cette étude, seules les données relevées dans la partie française de la vallée de la Roya ont été utilisées. 107 segments ont été effectués dans cette partie française, dans lesquels 19 des 25 espèces étudiées dans cette thèse ont été observées.

Sous-section 3.1.2. Le modèle ViaProb, un modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle.

Le modèle ViaProb repose sur l'analyse fréquentielle présentée dans le **chapitre 1**. Ce modèle repose sur la même démarche qu'un modèle corrélatif en utilisant néanmoins uniquement des méthodes statistiques non inférentielles. À ce titre, il est important de comprendre que ce modèle a vocation à spatialiser l'aire de viabilité des populations de l'espèce étudiée au sein du territoire étudié. Le modèle ViaProb est composé de quatre étapes. D'abord, (i) les descripteurs de l'environnement sont discrétisés en classes (nommées les « états » des descripteurs), et (ii) le modèle calcule la probabilité d'occurrence de l'espèce dans chacun des états de ces descripteurs. Ensuite, (iii) il quantifie la performance de ces descripteurs pour expliquer la localisation des occurrences et enfin, (iv) il calcule la probabilité que les milieux soient viables pour l'espèce étudiée.

3.1.2.1. Discrétisation des descripteurs de l'environnement.

La discrétisation des descripteurs permet d'étudier la fréquence d'observation des espèces dans chacun des états des descripteurs, c'est-à-dire la répartition des espèces le long des gradients environnementaux. Le modèle ViaProb repose sur l'hypothèse que la combinaison

des états des descripteurs permet de prendre en compte la grande variété des conditions environnementales d'une manière équivalente à l'étude de descripteurs continus. Il est nécessaire de déterminer un nombre d'états le plus réduits possible sans pour autant gommer les spécificités associées à chacun des descripteurs. La discrétisation des descripteurs de l'environnement est paramétrée par l'utilisateur du modèle. Le choix de la discrétisation est alors une étape importante puisqu'elle a des conséquences directes sur les résultats du modèle.

Tableau 3.2. Nombre et distance entre les états et étendue des descripteurs. Le symbole SU indique que le descripteur est sans unité.

Acronyme	Nombre d'états	Distance	Étendue
Prtot	18	50 mm	500 / 1400 mm
Prmin	17	5 mm	0 / 85 mm
Tmoy	15	2 °C	-8 / 20 °C
Tn	17	2 °C	-16 / 16 °C
Tx	18	2 °C	2 / 36 °C
Pente	16	5 °	0 / 80 °
Geol	8	Qualitatif	Qualitatif
Expo	11	0.2 SU	-1 / 1 SU
Phy	5	Qualitatif	Qualitatif
Phya	14	1 SU	0 / 14 SU
Phyd	11	0.2 SU	0 / 2 SU
Phyf	10	4 SU	0 / 40 SU

À cette étape, il est nécessaire de se demander si la variabilité au sein même des états des descripteurs pourrait avoir un effet significatif sur la viabilité du milieu pour l'espèce. Le **tableau 3.2** montre le nombre d'états sélectionné pour chacun des descripteurs et la distance entre ces états.

3.1.2.2. Probabilité d'occurrence de l'espèce dans les états des descripteurs.

Une fois les descripteurs discrétisés, le modèle détermine le nombre d'occurrences des espèces dans chacun des états des descripteurs. Il compare ensuite ces valeurs, au nombre

total d'occurrences de l'espèce. Ainsi, la probabilité d'occurrence de l'espèce dans un état d'un descripteur repose sur le calcul suivant :

$$Proba = \frac{Frq}{n} \quad (3.1)$$

Où Frq est le nombre d'occurrences de l'espèce dans un état du descripteur et n , le nombre total d'occurrences de l'espèce. Cette probabilité est comprise entre 0 (aucune occurrence dans cet état du descripteur) et 1 (toutes les occurrences de cette espèce sont présentes dans cet état du descripteur).

3.1.2.3. Performance des descripteurs pour expliquer la localisation de l'espèce.

L'étape suivante consiste à quantifier la performance des descripteurs pour expliquer la localisation des occurrences de l'espèce. Le modèle ViaProb quantifie cette performance en calculant l'efficacité des descripteurs, par l'intermédiaire de la formule suivante :

$$Eff = \frac{Im}{Hd} \quad (3.2)$$

Où im est l'information mutuelle, et Hd , est une mesure de l'information apportée par la répartition des relevés dans les états du descripteur.

Im est l'information mutuelle apportée par les occurrences de l'espèce et le descripteur. L'information mutuelle se calcule de la manière suivante :

$$Im = (Hd + He) - Hh \quad (3.3)$$

Où Hd est une mesure de l'information apportée par la répartition des relevés dans les états du descripteur, He est une mesure de l'information apportée par la répartition des occurrences de l'espèce dans les relevés, et Hh , une mesure de l'information apportée par la répartition des occurrences de l'espèce par rapport à la répartition des relevés dans les états du descripteur. Ainsi, Hd détermine la quantité d'information apportée par chacun des descripteurs, He la quantité d'information apportée par chacune des espèces étudiées, et Hh , la quantité d'information apportée par la confrontation entre la répartition de l'espèce et les relevés dans chacun des états du descripteur. Ces quantités d'informations se mesurent en binon (Godron, 2012). Ces valeurs sont calculées de la manière suivante dans le modèle :

$$Hd = \frac{\text{Log}_2 \left(\frac{n_1! + n_2! + \dots + n_i!}{nt!} \right)}{nt} \quad (3.4)$$

Où n_1, n_2, n_i sont les nombres de relevés présents dans chaque état du descripteur et nt le nombre total de relevés où le descripteur a été observée.

$$He = \frac{\text{Log}_2 \left(\frac{n_{pr}! + n_{(nt-pr)}!}{nt!} \right)}{nt} \quad (3.5)$$

Où n_{pr} est le nombre d'occurrences de l'espèce, n_{nt-pr} le nombre total de relevés où l'espèce n'a pas été observée et nt le nombre total de relevés où le descripteur a été observée.

$$Hh = \frac{\text{Log}_2 \left(\frac{(n_1 + n_2 + \dots + n_i) - (n_{pr1} + n_{pr2} + \dots + n_{pri})}{nt!} \right)}{nt} \quad (3.6)$$

Où n_1, n_2, n_i sont les nombres de relevés présents dans chaque état du descripteur, $n_{pr1}, n_{pr2}, n_{pri}$ sont les nombres d'occurrences de l'espèce dans chaque état du descripteur, et nt le nombre total de relevés où le descripteur a été observé.

3.1.2.4. Calcul de la probabilité que les milieux soient viables pour l'espèce.

Le calcul de la probabilité que le milieu soit viable pour l'espèce étudiée consiste à mettre en relation, pour chacun des descripteurs, la probabilité d'occurrence de l'espèce dans l'état du descripteur, et l'efficacité de ce descripteur. Ainsi, les probabilités issues du modèle ViaProb reposent sur l'équation finale suivante :

$$Pvia(x) = (Proba_1 \times Eff_1) \times (Proba_2 \times Eff_2) \times \dots \times (Proba_i \times Eff_i) \quad (3.7)$$

Où $Proba_1, Proba_2, Proba_i$ sont les probabilités de présence de l'espèce dans chacun des états des descripteurs, et Eff_1, Eff_2, Eff_i sont les efficacités des différents descripteurs pour l'espèce étudiée.

L'équation finale (cf. **équation 3.7**) du modèle ViaProb repose sur la multiplication des probabilités entre chacun des descripteurs. Ces multiplications ont des conséquences importantes sur les résultats du modèle. En effet, le modèle ViaProb est uniquement basé sur les informations apportées par les données récoltées. En ce sens, si aucune occurrence n'est présente dans l'un des états d'un descripteur, alors le modèle considère que cet état est limitant pour l'espèce, donc que les milieux qui regroupent cet état ne sont pas viables pour les populations étudiées. Cette remarque justifie les intervalles des états des descripteurs sélectionnés dans le cadre de cette thèse (cf. **tableau 3.2**) afin que tous les états des descripteurs comportent des occurrences des espèces étudiées.

Les résultats du modèle ViaProb sont donc compris entre 0 (le milieu n'est pas viable pour l'espèce) et une valeur supérieure à 0 (le milieu est viable pour l'espèce). La valeur maximale est théorique, et diffère selon les espèces en fonction de la probabilité d'occurrence de l'espèce dans chacun des états des descripteurs et de l'efficacité de ces descripteurs estimée par le modèle. Toutefois, afin de rendre les résultats de ce modèle comparable d'une espèce à l'autre, ainsi qu'avec les autres modèles corrélatifs, la dernière étape du ViaProb est un rééchantillonnage des valeurs entre 0 et 100. Ce rééchantillonnage n'a pas de conséquences directes sur les résultats puisqu'il maintient l'ordre des valeurs. De plus, il est nécessaire de préciser que le modèle ViaProb a pour objectif de modéliser les milieux qui sont viables pour les espèces, des milieux qui ne le sont pas. À ce titre, seul le seuil entre viabilité (probabilité supérieure à zéro) et non-viabilité (probabilité égale à zéro) est ici intéressant. Toutefois, bien qu'aucun descripteur ne soit considéré comme limitant, il est envisageable qu'un milieu avec une valeur faible puisse ne pas être viable pour une espèce. Ce seuil est donc à déterminer par confrontation avec un jeu de données indépendant. Davantage de détails sur la sélection du seuil sont donnés dans le **paragraphe 3.2.3.2** qui explicite la validation des résultats et les métriques de comparaison.

*Le modèle ViaProb repose sur l'utilisation de factorielles. Étant donné que les factorielles des grands nombres ne sont pas prises en compte par de nombreux logiciels, il s'est avéré nécessaire de contourner l'utilisation des factorielles par des formules mathématiques qui permettent une approximation du résultat. Ainsi, les équations complètes du modèle ViaProb sont visibles en **annexe 3.1**.*

Sous-section 3.1.3. Modèles sélectionnés et démarche.

Afin d'évaluer le modèle ViaProb au regard des modèles corrélatifs déjà existant, une analyse comparative d'un ensemble de modèles a été mise en place. Nous avons sélectionné un nombre restreint de modèles, présentant des approches différentes, et considérés comme performants par la communauté scientifique. Dans cet objectif de comparaison, trois modèles ont été sélectionnés. Il s'agit du modèle Maxent (Phillips *et al.*, 2006), du modèle Regleg (Clark et Hosking, 1986), et du modèle MahalClass (Foody *et al.*, 1992). Ces trois modèles sont basés sur des approches différentes. Le modèle Maxent est basé sur l'approche par entropie maximale ; le modèle Regleg est un modèle de régression logistique, il est donc basé sur

l'approche statistique ; enfin, le modèle MahalClass est basé sur l'approche par distance en utilisant la distance de Mahalanobis (Mahalanobis, 1936). Ces différentes approches sont présentées dans la **sous-section 1.3.2**. Les quatre modèles ont été testés dans le logiciel Idrisi TerrSet. Le modèle ViaProb est actuellement développé sur Excel pour les calculs statistiques et sur Idrisi TerrSet pour les sorties cartographiques. Une version R du modèle ViaProb est en cours de développement.

Il est nécessaire de préciser que seul le modèle Maxent propose un ensemble de paramétrages. Dès lors, différents paramétrages ont été successivement testés en suivant les conseils proposés par Merow *et al.* (2013), et seul le paramétrage le plus performant est présenté dans cette étude. *Le paramétrage sélectionné, et les paramétrages testés pour le modèle Maxent sont visibles en **annexe 3.2**.*

La démarche mise en place consiste à évaluer la performance des modèles afin de sélectionner celui qui permet une meilleure estimation des aires de viabilité des espèces étudiées au regard de leurs présences dans la zone d'étude. La calibration des modèles repose sur leur confrontation à un modèle aléatoire, et sur l'analyse de la contribution des différents descripteurs. Les résultats sont validés par l'intermédiaire du jeu de données indépendant et d'un ensemble d'indicateurs statistiques. La **figure 3.3** permet de visualiser l'organigramme méthodologique de la démarche mise en place. Ces étapes sont détaillées dans la suite de cette **section 3.1.3**.

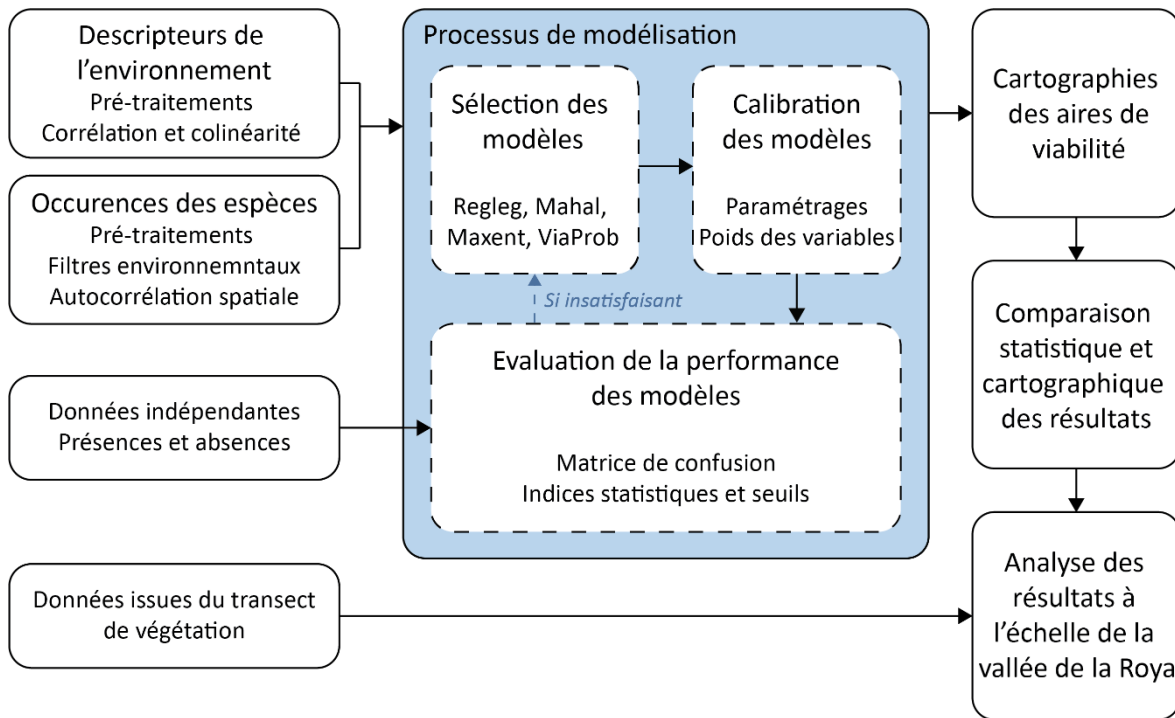


Figure 3.3. Organigramme méthodologique du processus de modélisation de l'aire de viabilité des espèces.

3.1.3.1. Calibration des modèles.

La calibration des modèles consiste, premièrement, à vérifier si les modèles mis en place sont plus performants qu'un modèle aléatoire. Pour ce faire, pour chacun des modèles, une courbe ROC (*Receiver Operating Characteristics*) a été construite, et la valeur AUC (*Area under the curve*) calculée. La courbe ROC permet d'évaluer la performance d'un modèle, elle indique la variation de la proportion des présences correctement estimées, et des absences correctement estimées, en fonction d'un seuil appliqué sur les résultats (Fielding et Bell, 1997). Un exemple de cette courbe ROC est visible en **figure 3.4**.

La valeur AUC est un indice permettant de synthétiser la courbe ROC. Un modèle idéal correspond à une valeur de 1, et un modèle aléatoire à une valeur de 0.5. Plus la valeur est proche de 1, plus le modèle est considéré comme robuste (Fielding et Bell, 1997). Deuxièmement, les pourcentages de contribution des descripteurs et la distribution des valeurs estimées par les modèles le long des descripteurs de l'environnement ont été analysés.

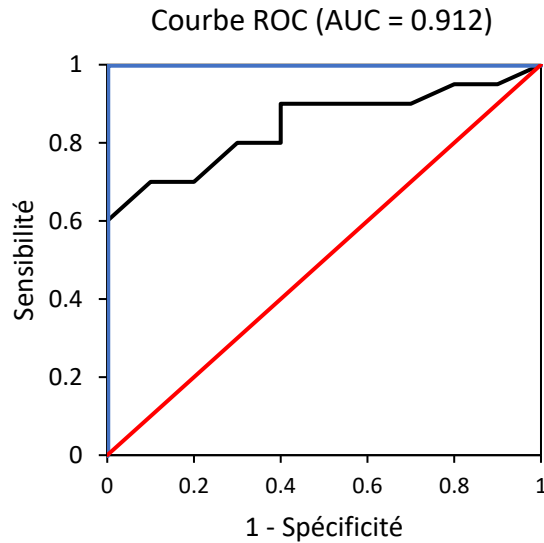


Figure 3.4. Exemple d'une courbe ROC et de la valeur AUC associée. La courbe rouge indique le résultat d'un modèle aléatoire, et la courbe bleue celle d'un modèle idéal. Dans cet exemple, la courbe noire montre que le modèle est plus performant que le modèle aléatoire. Cette affirmation est matérialisée par une valeur AUC élevée proche de 1.

3.1.3.2. Évaluation des résultats des modèles.

Les quatre modèles sélectionnés produisent des sorties brutes comprises entre 0 et 100. Afin d'évaluer et de comparer les résultats de ces différents modèles, nous avons mis en place une méthode basée sur l'utilisation d'un ensemble de seuils. D'après Franklin (2010), la méthode la plus couramment utilisée pour valider des résultats probabilistes à partir de données binaires (jeu de données indépendant regroupant présence et absence) consiste en la réalisation d'une matrice de confusion (cf. **tableau 3.3**).

Une matrice de confusion permet de quantifier, pour un seuil déterminé, les présences et les absences correctement estimées (vraie présence et vraie absence), et celles qui ne sont pas correctement estimées (fausse présence et fausse absence). Une vraie présence est donc une présence observée qui est située dans une zone modélisée comme viable par les modèles, alors qu'une fausse absence est une présence observée qui est située en dehors d'une zone modélisée comme viable par les modèles. Inversement pour les absences. Pour chacun des résultats des modèles, cette matrice de confusion a été calculée pour dix seuils différents (à savoir les seuils 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90).

Dans ce chapitre, nous n'avons pas d'autres choix que de considérer les fausses absences comme des éléments indiquant des erreurs des modèles. Or, cette thèse considère dans les chapitres suivants, notamment afin de cartographier la répartition des espèces étudiées, que les espèces n'occupent pas systématiquement tous les milieux qui lui sont viables. Ainsi, ces fausses absences ont uniquement pour vocation dans ce chapitre à comparer les modèles entre eux. En effet, si des absences dans l'aire d'une espèce sont un phénomène normal dans la nature, alors ces données ne devraient pas permettre d'estimer la précision d'un modèle en termes de présence / absence.

Tableau 3.3. Matrice de confusion utilisée pour évaluer et comparer les résultats des modèles.

		Observation		
		Présence	Absence	Somme
Prédiction	Présence	Vraie présence (TP)	Fausse présence (FP)	Total des présences modélisées
	Absence	Fausse absence (FA)	Vraie absence (TA)	Total des absences modélisées
	Somme	Total des présences observées	Total des absences observées	Nombre total d'observations (N)

À partir de cette matrice de confusion, cinq indices ont été calculés. Ils permettent d'évaluer la capacité des modèles à correctement estimer les milieux où l'espèce est présente, des milieux où l'espèce est absente. Ils permettent donc de juger de la similarité entre les observations et le résultat de la modélisation (Allouche *et al.*, 2006 ; Franklin, 2010 ; Miller, 2010 ; Peterson *et al.*, 2011 ; Guisan *et al.*, 2017 ; Leroy *et al.*, 2018). Le **tableau 3.4** présente ces cinq indices.

L'indice TSS permet de synthétiser les informations apportées par la sensibilité et la spécificité. Il permet ainsi d'évaluer conjointement la capacité du modèle à correctement modéliser les absences et les présences. Cet indice est compris entre - 1 et + 1. La valeur + 1 indique un modèle idéal, et les valeurs de zéro ou moins indiquent que le modèle n'est pas plus performant qu'un modèle aléatoire (Allouche *et al.*, 2006). L'indice de similarité de Sorensen (Li et Guo, 2013) mesure la similarité entre les absences et les présences estimées par le modèle et celles observées sur le terrain. Ainsi, une valeur de 1 indique que les valeurs

modélisées correspondent parfaitement aux valeurs observées, et une valeur de zéro indique qu'aucune des valeurs modélisées ne correspond aux valeurs observées (Leroy *et al.*, 2018).

Tableau 3.4. Indices calculés à partir des matrices de confusion.

Code	Métrique	Description	Formule
CCR	Taux de classification correcte	Pourcentage de présences et d'absences correctement estimées	$(TP+TA) / N$
SE	Sensitivité	Pourcentage de présences correctement estimées	$TP / (TP+FA)$
SP	Spécificité	Pourcentage d'absences correctement estimées	$TA / (TA+FP)$
TSS	<i>True skill statistic</i>	Voir corps du texte	$((TP*TA) - (FP*FA)) / ((TP+FA) * (FP+TA))$
SOR	Indice de similarité de Sorensen	Voir corps du texte	$(2*TP) / (FA + (2*TP) + FP)$

L'indice TSS (Peirce, 1884 ; Allouche *et al.*, 2006) est l'un des indices les plus utilisés par la communauté scientifique depuis son introduction pour évaluer les performances des modèles corrélatifs (Leroy *et al.*, 2018). La principale raison est son indépendance à la prévalence, c'est-à-dire à la proportion de présence dans le jeu de données indépendant. En effet, les indices dépendant à la prévalence entraînent une évaluation biaisée des résultats. Pour autant, il a été démontré que le TSS peut être dépendant de la prévalence, principalement lorsque le jeu de données indépendant n'est pas uniquement composé de présences et d'absences observées (Somodi *et al.*, 2017 ; Leroy *et al.*, 2018). Au contraire, l'indice de similarité de Sorensen (Li et Guo, 2013) permet une évaluation indépendante de la prévalence avec un jeu de données indépendant biaisée. Bien que notre jeu de données soit composé de données observées sur le terrain (cf. **chapitre 4**), nous avons décidé de suivre les conseils de Leroy *et al.* (2018) et d'utiliser l'indice de similarité de Sorensen en complément du TSS afin de garantir une évaluation et une comparaison des résultats des modèles indépendantes de la prévalence. Ainsi, pour chacun des résultats des modèles nous avons donc sélectionné le seuil qui maximise les valeurs des indices TSS et SOR. Cette étape nous permet de passer d'une information probabiliste à une information binaire. Dès lors, en plus de cette comparaison

statistique, nous avons effectué une comparaison cartographique entre les résultats binaires des deux modèles les plus performants, afin de comprendre les différences spatiales entre les résultats de ces modèles.

3.1.3.3. Confrontation des résultats avec un transect de végétation.

Pour terminer, afin d'évaluer la structure spatiale des résultats binaires des deux modèles les plus performants, nous avons calculé une matrice de confusion à partir des données récoltées lors du transect de végétation dans la vallée de la Roya. La méthode consiste ici à analyser les sorties brutes de la matrice de confusion.

Ces données permettent également d'évaluer la structure spatiale des résultats. En effet, à la différence du jeu de données indépendant, les données issues de ce transect de végétation sont continues dans l'espace et permettent une analyse plus fine des limites des aires de viabilité. Ainsi, la méthode à cette étape consiste principalement à réaliser une comparaison cartographique entre les aires de viabilité des deux modèles les plus performants et la distribution des absences et des présences le long du transect de végétation.

Du fait de la nature linéaire des données issues du transect de végétation, il n'est pas ici possible de calculer les indices utilisés pour évaluer la performance des modèles à l'échelle régionale (cf. **paragraphe 3.2.3.2**). D'autant plus qu'à cette échelle, bien que cela soit également valable à l'échelle régionale, l'absence de l'espèce dans son aire de viabilité ne devrait pas permettre de juger de la définition des aires de viabilité des espèces, dans la mesure où une espèce n'occupe pas l'ensemble des milieux qui lui sont viables naturellement. C'est pourquoi nous proposons ici une alternative qui serait d'utiliser deux indices qui permettent de juger de la définition des aires de viabilité sans prendre en compte les absences dans les aires. Il s'agit de calculer et de comparer le pourcentage des présences observées qui sont localisées dans l'aire de viabilité (c'est-à-dire la sensibilité cf. **tableau 3.4**), et le pourcentage des relevés en dehors de l'aire de viabilité qui sont des absences (dont la formule est visible dans le **tableau 3.5**).

Tableau 3.5. Formules des indices utilisés pour la comparaison à l'échelle locale. La notation des formules est similaire à celle établie dans le tableau 3.3.

Code	Métrique	Description	Formule
SE	Sensitivité	Pourcentage des présences observées qui sont localisées dans l'aire de viabilité	$TP / (TP+FA)$
APP	<i>Absence predictive power</i>	Pourcentage des relevés en dehors de l'aire de viabilité qui sont des absences	$TA / (TA+FA)$

Section 3.2. Résultats.

Cette section a pour objectif de présenter les résultats de cette analyse comparative. Les éléments de calibration sont dévoilés dans la **sous-section 3.2.1**, et les éléments d'évaluation des modèles dans la **sous-section 3.2.2**. Une comparaison cartographique des résultats des deux modèles les plus performants est exposée dans la **sous-section 3.2.3**, et une analyse des sorties cartographiques des deux modèles les plus performants à l'échelle de la vallée de la Roya est proposée en **sous-section 3.2.4**.

Sous-section 3.2.1. Poids relatifs des descripteurs et estimation des modèles.

La valeur AUC, qui synthétise la courbe ROC de chacun des modèles, est en moyenne de 0.840, 0.781, 0.829 et 0.802 pour, respectivement, les modèles Regleg, Mahal, Maxent, et ViaProb. Ces valeurs pour les 25 espèces sont comprises entre 0.634 et 0.969 pour le modèle Regleg, 0.607 et 0.898 pour le modèle Mahal, 0.636 et 0.927 pour le modèle Maxent, et enfin, 0.601 et 0.962 pour le modèle ViaProb (cf. **tableau 3.6**). **Les quatre modèles élaborés dans le cadre de cette étude sont donc plus performants qu'un modèle aléatoire.**

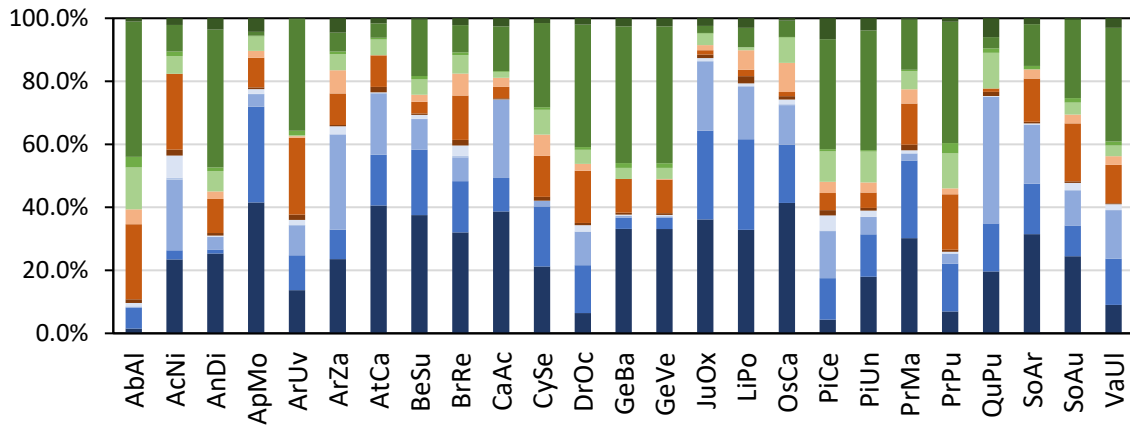
Les descripteurs qui apportent la plus grande contribution aux résultats des modèles sont les descripteurs climatiques pour le modèle Regleg (contribution moyenne de 53.6 %) et le modèle Maxent (62.4 %), et les descripteurs physiologiques pour le modèle ViaProb (39.5 %). Les poids relatifs des descripteurs de l'environnement sont plus équilibrés pour le modèle ViaProb que pour les modèles Regleg et Maxent (cf. **figure 3.5**). D'après le modèle Regleg, les descripteurs qui apportent la plus grande contribution aux résultats des modèles sont les descripteurs climatiques pour 60 % (n = 15) et les descripteurs physiologiques pour 40 % (n = 10) des espèces étudiées (cf. **figure 3.5 - a**). Ces valeurs sont de 88 % (n = 22) et 12 % (n = 3) pour le modèle Maxent (cf. **figure 3.5 - b**). Inversement, d'après le modèle ViaProb, les descripteurs qui apportent la plus grande contribution aux résultats des modèles sont les descripteurs climatiques pour 12 % (n = 3) et les descripteurs physiologiques pour 88 % (n = 22) des espèces (cf. **figure 3.5 - c**). Les descripteurs pédo-topographiques semblent donc apporter une contribution limitée aux résultats des modèles. Elle est en moyenne de 15.2 % pour le modèle Regleg, 9.7 % pour le modèle Maxent et 27.3 % pour le modèle ViaProb. **Ainsi, les poids relatifs des descripteurs de l'environnement varient selon les modèles et les espèces.**

Tableau 3.6. Valeurs AUC des modèles pour l'ensemble des espèces étudiées.

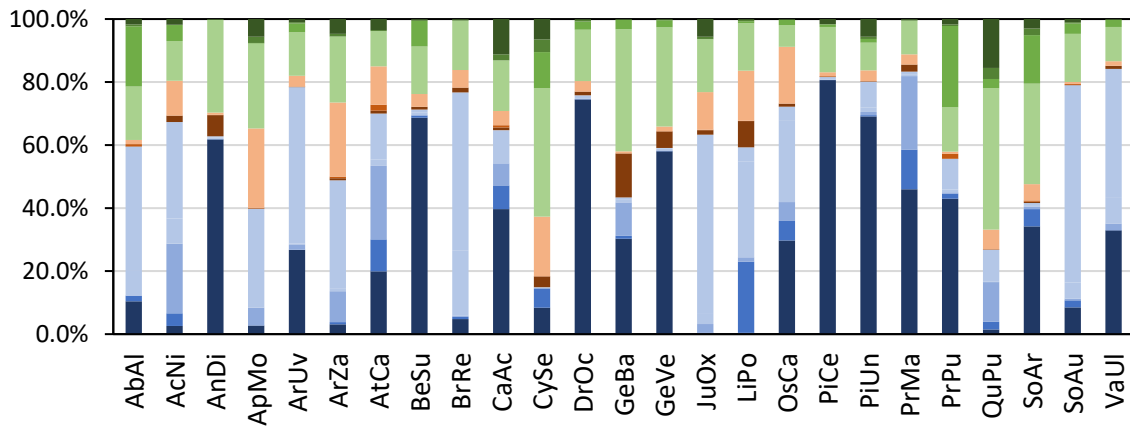
	Regleg	Mahal	Maxent	ViaProb
	AUC	AUC	AUC	AUC
AbAl	0.839	0.657	0.845	0.859
AcNi	0.969	0.844	0.776	0.655
AnDi	0.916	0.881	0.927	0.962
ApMo	0.831	0.861	0.856	0.861
ArUv	0.833	0.674	0.807	0.782
ArZa	0.807	0.859	0.836	0.871
AtCa	0.887	0.766	0.747	0.662
BeSu	0.967	0.884	0.923	0.891
BrRe	0.903	0.854	0.912	0.856
CaAc	0.634	0.622	0.743	0.744
CySe	0.637	0.742	0.718	0.764
DrOc	0.831	0.842	0.815	0.874
GeBa	0.943	0.876	0.859	0.911
GeVe	0.925	0.607	0.896	0.899
JuOx	0.853	0.861	0.857	0.821
LiPo	0.778	0.681	0.751	0.601
OsCa	0.871	0.856	0.923	0.698
PiCe	0.894	0.832	0.901	0.844
PiUn	0.848	0.783	0.851	0.846
PrMa	0.843	0.708	0.731	0.715
PrPu	0.832	0.701	0.836	0.748
QuPu	0.885	0.898	0.894	0.856
SoAr	0.683	0.702	0.763	0.778
SoAu	0.691	0.639	0.636	0.613
VaUl	0.908	0.893	0.911	0.934

Les estimations, par les modèles sélectionnés, de la distribution des probabilités le long des gradients environnementaux sont en accord avec les affinités écologiques des espèces. Par exemple, pour *Abies alba*, les modèles estiment qu'il est fortement probable que le milieu soit viable pour cette espèce si c'est un espace forestier fermé (cf. **figure 3.6 - i**), intégré dans une matrice forestière plus étendue (cf. **figure 3.6 - j k l**), situé sur des sols calcaires ou mixtes (cf. **figure 3.6 - h**), en ubac d'un versant à pente modérée (cf. **figure 3.5 - f g**), dans un milieu humide et relativement doux (cf. **figure 3.6 - a c d**), sans sécheresse estivale (cf. **figure 3.6 - e**), et avec des températures hivernales négatives (cf. **figure 3.6 - b**).

(a)



(b)



(c)

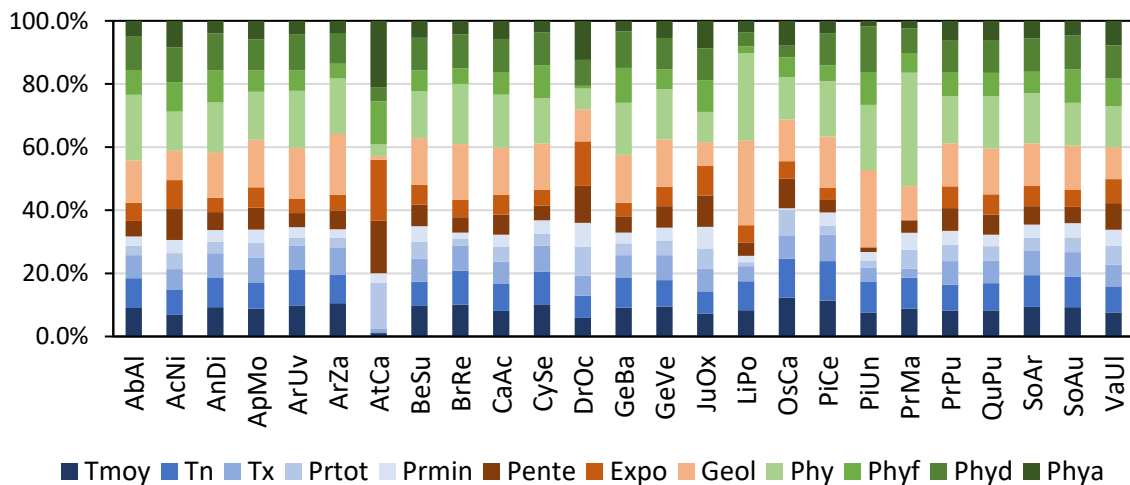


Figure 3.5. Poids des descripteurs dans chacun des modèles établis pour l'ensemble des espèces étudiées. (a) Regleg. (b) Maxent. (c) ViaProb. En raison de son approche par distance, ces informations ne sont pas disponibles pour le modèle Mahal.

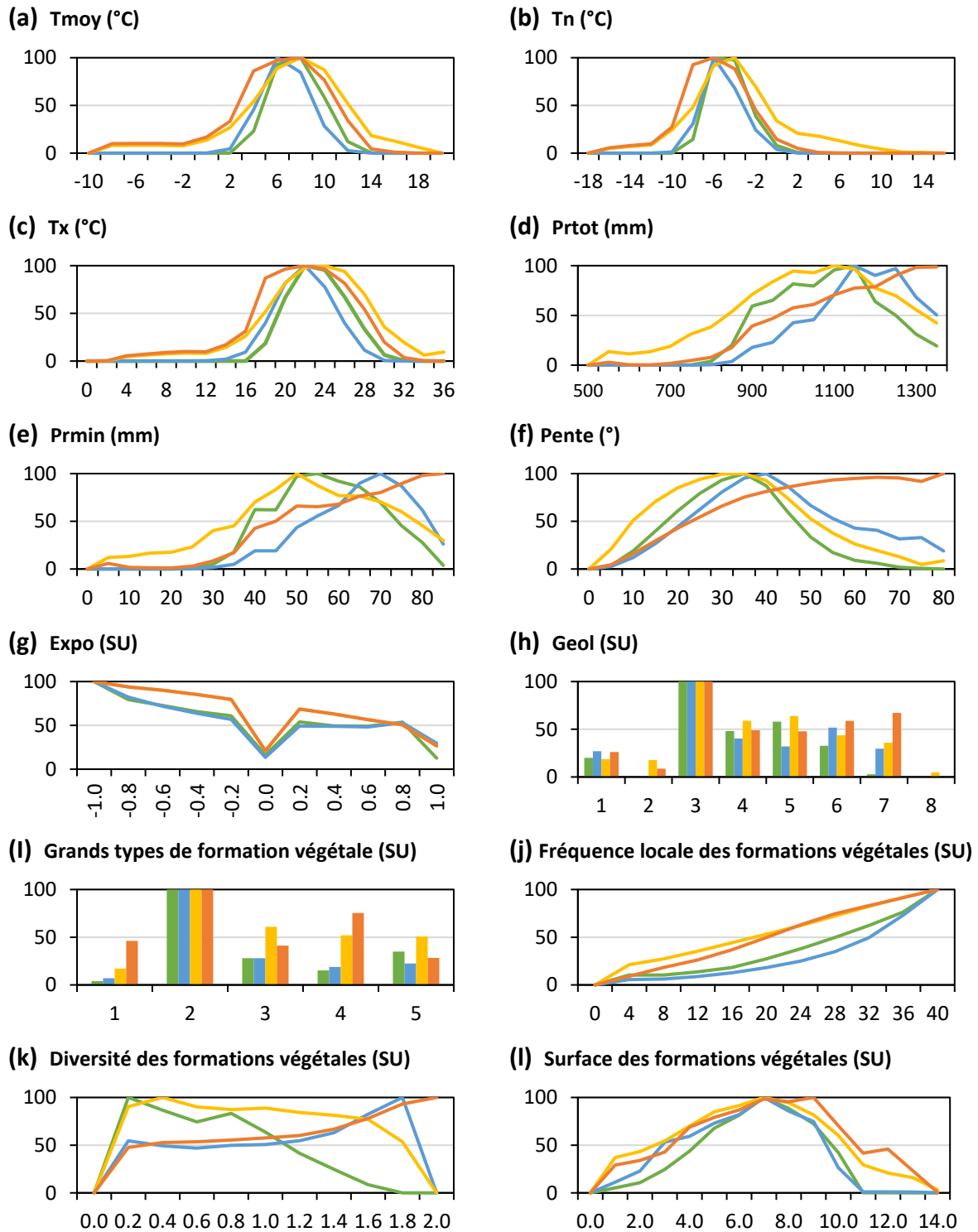


Figure 3.6. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Abies alba*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

*Ces analyses de la distribution des probabilités le long des descripteurs environnementaux ont été réalisées pour chacune des espèces étudiées. Les courbes sont visibles en **annexe 3.3** pour l'ensemble des espèces étudiées.*

Toutefois, l'analyse des courbes démontre que les modèles sélectionnés sont à l'origine d'estimations différentes de la distribution des sorties probabilistes le long des gradients environnementaux. Par exemple, pour *Abies alba*, la distribution des probabilités le long du gradient des températures est plus étendue selon les modèles Regleg et Mahal que pour les modèles ViaProb et Maxent (cf. **figure 3.6 - a b c**). Ces différences sont d'autant plus importantes pour les précipitations, où l'on remarque que le modèle Regleg est à l'origine d'une surestimation des probabilités dans les valeurs faibles par rapport aux trois autres modèles (cf. **figure 3.6 - d e**). Plus encore, ces modèles sont à l'origine d'estimations opposées. Par exemple, les modèles Regleg et ViaProb, estiment que les probabilités sont d'autant plus importantes que la diversité locale de la physionomie de la végétation est faible, autrement dit, que le milieu est homogène. Or, les modèles Mahal et Maxent, sont à l'origine d'estimations totalement opposées (cf. **figure 3.6 - k**). Il est également à noter que le modèle Mahal estime une distribution linéaire des probabilités le long des gradients de précipitation (cf. **figure 3.6 - d e**) et du gradient des pentes (cf. **figure 3.6 - f**), au contraire des trois autres modèles qui estiment une distribution gaussienne.

Dès lors, afin de déterminer les modèles les plus performants, les résultats probabilistes de ces modèles ont été seuillés au regard des indices calculés à partir de la matrice de confusion. La **sous-section 3.2.2** compare les performances de ces modèles afin d'établir les modèles les plus performants. *Les seuils appliqués sont visibles en **annexe 3.4**.*

Sous-section 3.2.2. Performance des modèles.

Les indices calculés à partir des matrices de confusion révèlent que le taux de valeurs correctement estimées est en moyenne de 74.4 (\pm 15.2) % pour le modèle Regleg, 74.7 (\pm 8.4) % pour le modèle Mahal, 81.5 (\pm 8.0) % pour le modèle Maxent, et 81.9 (\pm 8.1) % pour le modèle ViaProb (cf. **figure 3.7 - a**). Pour l'ensemble des modèles, le pourcentage de présences correctement estimées (sensitivité cf. **figure 3.7 - b**) est supérieur au pourcentage d'absences correctement estimées (spécificité cf. **figure 3.7 - c**).

En effet, le pourcentage de présences correctement estimées est en moyenne de 91.0 (\pm 7.0) % pour le modèle Regleg, 76.6 (\pm 12.8) % pour le modèle Mahal, 92.9 (\pm 5.9) % pour le modèle Maxent et 91.9 (\pm 7.1) % pour le modèle ViaProb. Le pourcentage d'absences correctement estimées est plus réduit ce qui est normal, car l'absence des espèces dans des milieux parfaitement viables est un phénomène naturel. Il est en moyenne de 65.8 (\pm 18.3) % pour le modèle Regleg, 73.9 (\pm 11.9) % pour le modèle Mahal, 75.5 (\pm 12.9) % pour le modèle Maxent et 75.9 (\pm 11.9) % pour le modèle ViaProb.

Les valeurs moyennes des indices TSS et SOR sont de 0.572 et 0.691 pour le modèle Regleg, 0.505 et 0.662 pour le modèle Mahal, 0.684 et 0.758 pour le modèle Maxent, et enfin, 0.678 et 0.763 pour le modèle ViaProb (cf. **figure 3.7 - d e**).

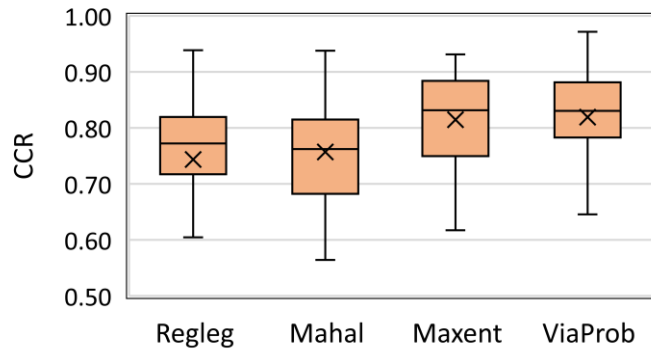
Ainsi, les modèles sélectionnés permettent une estimation correcte des présences et des absences des espèces étudiées, et les deux modèles les plus performants pour correctement estimer ces présences et ces absences sont le modèle Maxent et le modèle ViaProb.

Les valeurs des indices TSS ou SOR sont supérieures à 0.7 pour 36 % (n = 9) des espèces étudiées d'après les résultats du modèle Mahal (cf. **figure 3.8 - a**), 48 % (n = 12) pour le modèle Regleg (cf. **figure 3.8 - b**), 68 % (n = 17) pour le modèle Maxent (cf. **figure 3.8 - c**), et 80 % (n = 20) pour le modèle ViaProb (cf. **figure 3.8 - d**).

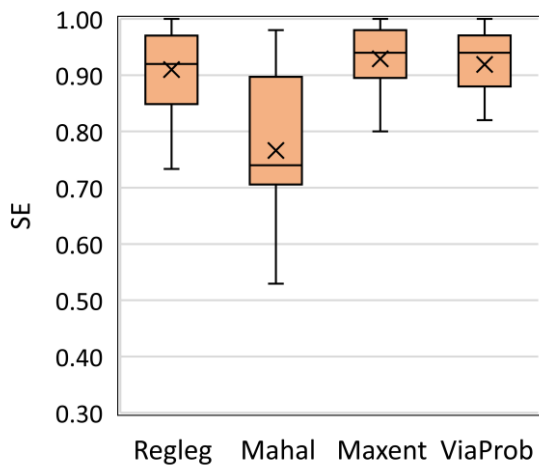
Ainsi, au regard de ces indices, le modèle ViaProb est tout autant, si ce n'est plus performant que les modèles corrélatifs sélectionnés. Toutefois, les résultats varient selon les espèces.

En effet, les valeurs des indices pour le modèle ViaProb sont les plus élevées (TSS ou SOR > 0.850) pour *Acis nicaeensis*, *Antennaria dioica*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Juniperus oxycedrus* et *Quercus pubescens*. Au contraire, les valeurs de cet indice sont les plus faibles (TSS ou SOR < 0.650) pour *Carlina acanthifolia*, *Lilium pomponium*, *Primula marginata* et *Sorbus aucuparia* (cf. **tableau 3.7**). Les modèles sélectionnés sont donc plus performants pour les espèces alpines et les espèces méditerranéennes que pour les espèces montagnardes (cf. **figure 3.7**). En effet, les valeurs moyennes des indices TSS et SOR d'après les résultats du modèle ViaProb, sont de 0.599 et 0.713 pour les espèces montagnardes, 0.701 et 0.799 pour les espèces méditerranéennes et 0.749 et 0.783 pour les espèces alpines. L'ordre de grandeur de ces différences est identique pour les trois autres modèles (cf. **tableau 3.7**).

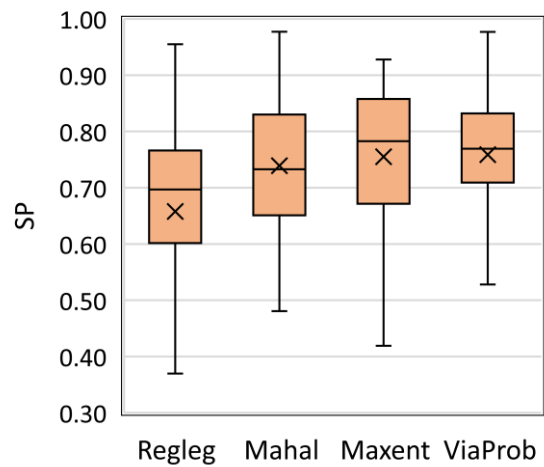
(a)



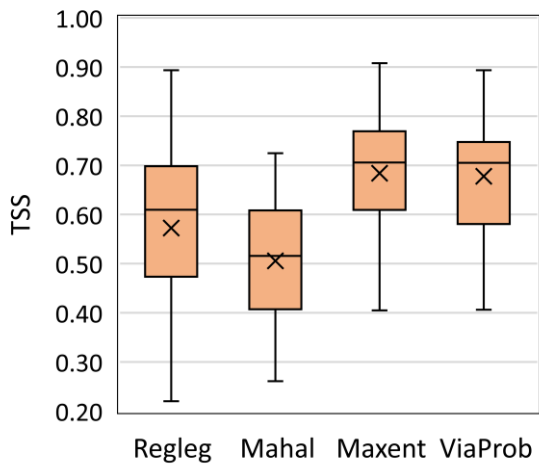
(b)



(c)



(d)



(e)

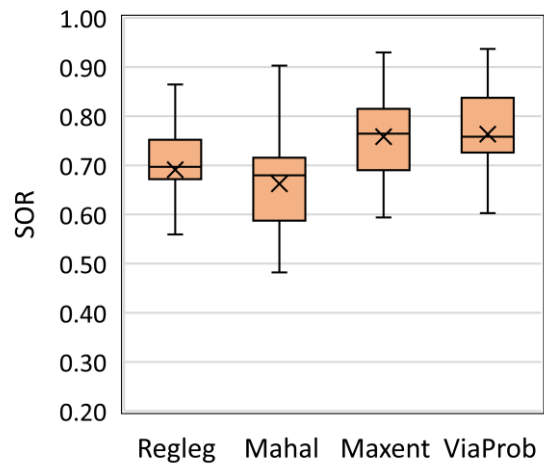


Figure 3.7. Performance des modèles. Évaluation et comparaison des résultats des modèles par l'intermédiaire des indices sélectionnés. (a) Taux de valeurs correctement modélisées (CCR). (b) sensibilité (SE). (c) spécificité (SP). (d) TSS. (e) SOR.

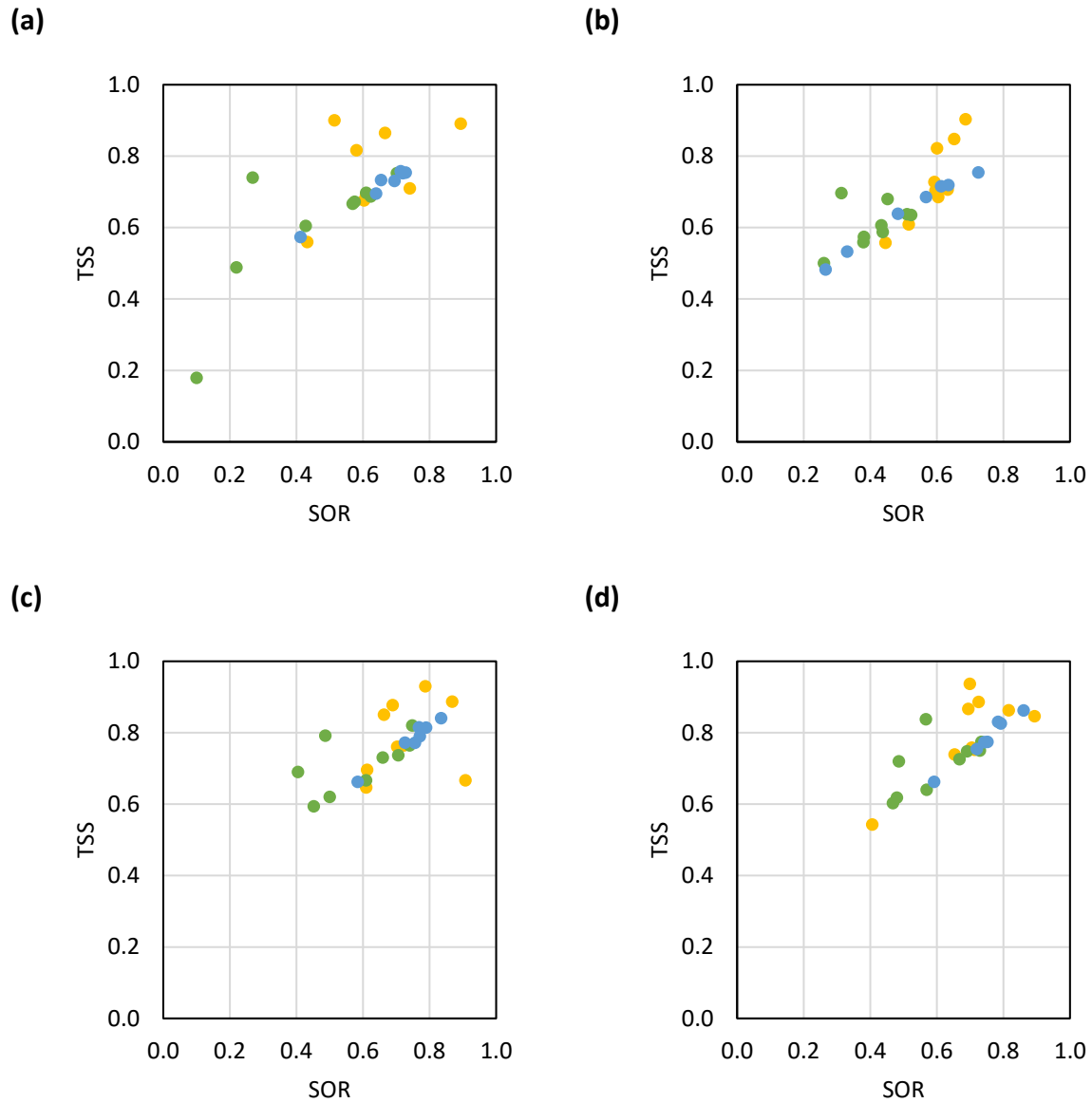


Figure 3.8. Distribution des valeurs des indices TSS et SOR pour les 25 espèces étudiées. (a) Modèle RegLeg. (b) Modèle Mahal. (c) Modèle Maxent. (d) Modèle Viaprob. Les couleurs permettent de différencier les espèces méditerranéennes (jaune), les espèces montagnardes (vert) et les espèces subalpines ou alpines (bleu). Les différentes espèces incluses dans ces catégories sont présentées dans la **section 2.2.3**.

Tableau 3.7. Valeurs des indices TSS et SOR pour les 25 espèces étudiées.

	RegLeg		Mahal		Maxent		ViaProb	
	TSS	SOR	TSS	SOR	TSS	SOR	TSS	SOR
AbAl	0.610	0.697	0.381	0.574	0.659	0.730	0.734	0.774
AcNi	0.893	0.891	0.593	0.727	0.868	0.887	0.816	0.863
AnDi	0.713	0.758	0.635	0.719	0.835	0.840	0.861	0.862
ApMo	0.580	0.816	0.600	0.822	0.663	0.850	0.695	0.866
ArUv	0.412	0.573	0.331	0.532	0.584	0.662	0.592	0.662
ArZa	0.615	0.690	0.604	0.685	0.612	0.696	0.713	0.752
AtCa	0.741	0.710	0.516	0.609	0.908	0.667	0.894	0.846
BeSu	0.694	0.730	0.725	0.754	0.789	0.814	0.720	0.754
BrRe	0.609	0.690	0.632	0.706	0.703	0.760	0.705	0.758
CaAc	0.220	0.488	0.261	0.500	0.452	0.594	0.468	0.603
CySe	0.100	0.179	0.452	0.680	0.405	0.690	0.486	0.720
DrOc	0.654	0.733	0.613	0.715	0.771	0.790	0.743	0.773
GeBa	0.639	0.695	0.568	0.685	0.726	0.772	0.792	0.826
GeVe	0.728	0.754	0.266	0.482	0.756	0.772	0.752	0.774
JuOx	0.666	0.865	0.652	0.848	0.689	0.877	0.726	0.886
LiPo	0.433	0.559	0.446	0.557	0.609	0.647	0.406	0.543
OsCa	0.603	0.676	0.596	0.704	0.723	0.764	0.653	0.739
PiCe	0.702	0.752	0.511	0.637	0.748	0.820	0.668	0.726
PiUn	0.623	0.687	0.523	0.635	0.740	0.764	0.729	0.750
PrMa	0.575	0.672	0.380	0.559	0.500	0.620	0.480	0.618
PrPu	0.569	0.667	0.438	0.587	0.706	0.737	0.691	0.748
QuPu	0.514	0.900	0.686	0.903	0.787	0.930	0.699	0.937
SoAr	0.269	0.740	0.313	0.696	0.487	0.791	0.567	0.837
SoAu	0.428	0.604	0.433	0.606	0.609	0.667	0.569	0.640
VaUl	0.719	0.752	0.483	0.638	0.768	0.815	0.784	0.830

Sous-section 3.2.3. Comparaison des aires de viabilité.

La comparaison des aires de viabilité des deux modèles les plus performants, à savoir le modèle Maxent et le modèle ViaProb, permet d'observer la proportion des milieux considérés comme viables par les deux modèles. La part du Sud-Est de la France qui est viable varie selon les espèces. Par exemple, les modèles Maxent et ViaProb estiment que cette part est de, respectivement, 51.1 % et 72.2 % pour *Quercus pubescens*, alors que pour *Atractylis cancellata*, les modèles estiment que cette part est de, respectivement, 0.7 % et 0.1 % (cf. **tableau 3.8**).

Les écarts entre les estimations de la part viable du Sud-Est de la France par ces deux modèles sont inférieurs à 5 % pour 60 % (n = 15) des espèces étudiées (cf. **tableau 3.8**). **Les aires de viabilité modélisées par ces deux modèles présentent ainsi des correspondances importantes.** Toutefois, l'écart entre ces estimations est supérieur à 5 % pour 10 espèces. Les aires de viabilité issues du modèle ViaProb sont plus étendues que celles issues du modèle Maxent pour *Abies alba*, *Brachypodium retusum*, *Lilium pomponium*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, *Pinus cembra*, et inversement pour *Cytisophyllum sessilifolium*, *Primula marginata* et *Prenanthes purpurea* (cf. **tableau 3.8**).

La comparaison des aires de viabilité issues de ces deux modèles révèle d'une part, que le modèle ViaProb détermine comme viable les zones non viables au sein des aires de viabilité issues du modèle Maxent (cf. **figure 3.9 - a** ; **figure 3.10 - a**), et, d'autre part, que le modèle Maxent détermine comme viable des milieux plus froids ou plus chauds en marge des aires de viabilité issues du modèle ViaProb (cf. **figure 3.9 - b c** ; **figure 3.10 - b c**). Ceci est particulièrement visible pour les espèces montagnardes ou alpines, pour lesquelles le modèle Maxent est à l'origine d'une surestimation relative des milieux viables plus au nord et plus en altitude par rapport aux estimations du modèle ViaProb, et inversement (cf. **figure 3.11**).

Des différences dans la spatialité des aires de viabilité sont observables pour l'ensemble des espèces étudiées, même celles dont l'écart entre les estimations de la part viable du Sud-Est de la France est inférieur à 5 %. C'est notamment le cas pour *Juniperus oxycedrus* et *Aphyllanthes monspeliensis*. En effet, l'écart d'estimation entre les deux modèles est, respectivement, de 3.8 % et 3.1 %, mais des différences notables s'observent concernant la localisation des milieux considérés comme viables par chacun des modèles (cf. **figure 3.9 - b c**). Pour ces deux espèces, le modèle Maxent est également à l'origine d'une surestimation relative des milieux viables plus en altitude, et plus au nord dans les vallées, notamment celle de la Durance, et le modèle ViaProb est à l'origine d'une surestimation relative des milieux viables dans les plaines agricoles et notamment celles de la basse vallée du Rhône.

Il est aussi à noter que le modèle Maxent est à l'origine d'une surestimation relative des milieux viables proche du littoral par rapport au modèle ViaProb pour ces deux espèces, et plus généralement pour les espèces méditerranéennes. Cela est particulièrement visible pour *Acis nicaeensis* (cf. **figure 3.10 - c**). Ces différences dans la spatialité des aires de viabilité sont présentes tout autant lorsque les aires de viabilités sont surestimées par le modèle ViaProb

(par exemple, *Abies alba* cf. **figure 3.10 - a**), ou surestimées par le modèle Maxent (par exemple, *Cytisophyllum sessilifolium* cf. **figure 3.10 - b**), mais également lorsque les aires de viabilité ont la même étendue, comme c'est le cas pour *Pinus uncinata* (cf. **figure 3.11 - a**).

Tableau 3.8. Part du Sud-Est de la France estimée viable par le modèle ViaProb et le modèle Maxent pour les 25 espèces étudiées.

	ViaProb (%)	Maxent (%)	Écart (%)
QuPu	72.2	51.1	21.0
LiPo	33.9	15.1	18.8
SoAr	45.9	28.9	17.0
BrRe	42.9	31.2	11.7
AbAl	25.4	16.0	9.4
SoAu	20.9	12.4	8.5
PiCe	14.5	9.2	5.3
OsCa	11.6	8.9	2.8
BeSu	9.7	7.5	2.2
ArUv	32.6	30.6	2.1
PiUn	16.1	15.9	0.2
AnDi	13.5	13.7	-0.2
ArZa	52.7	53.2	-0.5
AcNi	1.2	1.8	-0.6
AtCa	0.1	0.7	-0.6
VaUl	11.4	12.8	-1.3
GeBa	7.9	9.3	-1.4
CaAc	42.2	43.6	-1.4
DrOc	12.0	14.4	-2.3
GeVe	18.0	20.4	-2.4
ApMo	55.4	58.6	-3.2
JuOx	59.5	63.4	-3.9
CySe	54.1	60.0	-5.9
PrMa	13.1	19.7	-6.5
PrPu	14.4	22.9	-8.5

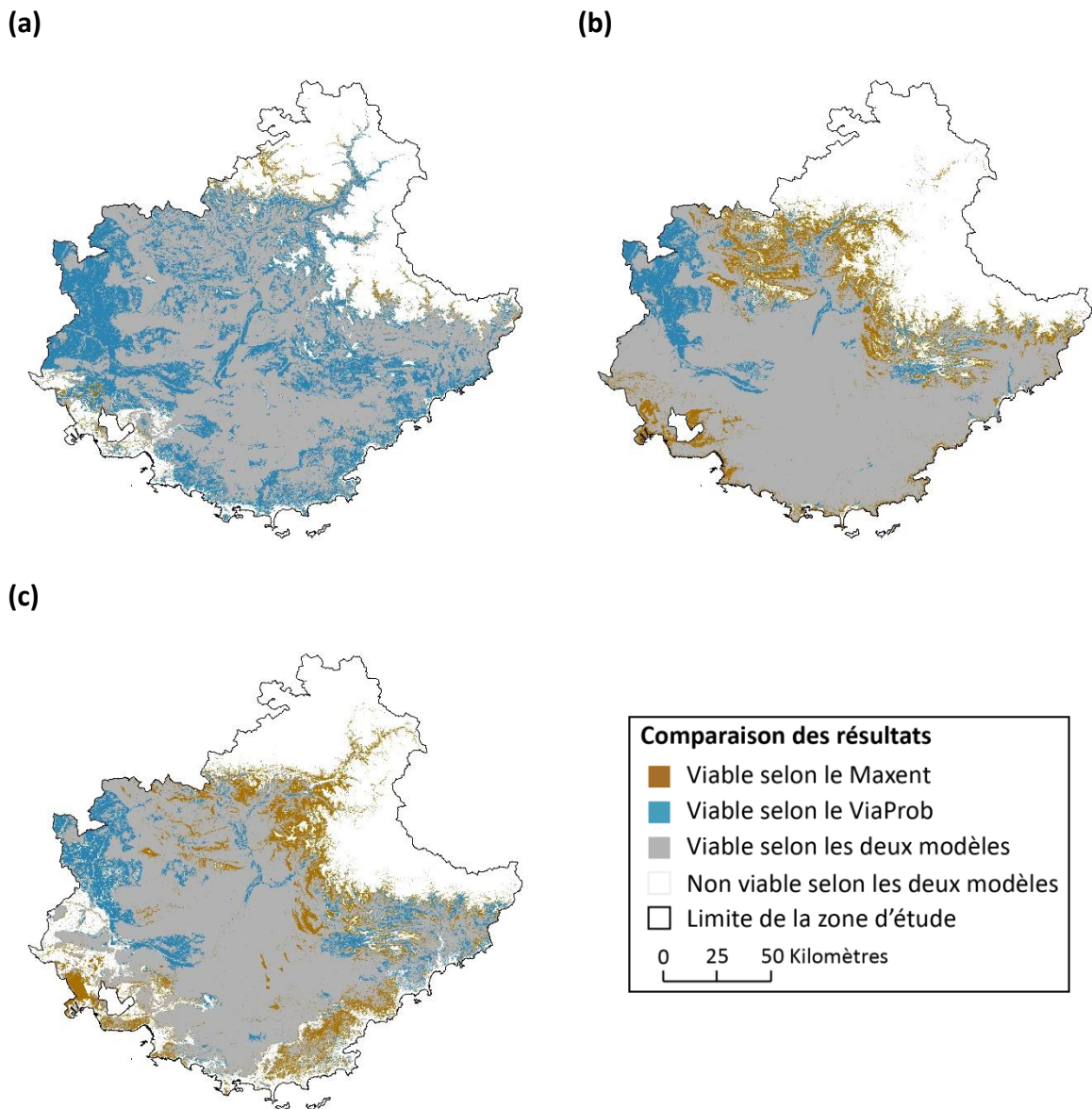


Figure 3.9. Comparaison des aires de viabilité issues des modèles Maxent et ViaProb. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*.

Ces différences dans la spatialité des résultats sont également visibles pour les espèces alpines. Par exemple, le modèle Maxent va considérer les hauts sommets du massif du Mercantour ou des Écrins comme viables pour *Arctostaphylos uva-ursi* et *Dryas octopetala*, au contraire du modèle ViaProb (cf. **figure 3.11 - b c**). Ces différences restent toutefois plus réduites pour les espèces alpines, dans la mesure où la part viable du Sud-Est de la France estimée par ces deux modèles est sensiblement identique pour ces espèces. En effet, les écarts sont en moyenne de 1.7 %, et compris entre 2.2 % pour *Gentiana verna* et 0.2 % pour *Antennaria dioica* (cf. **tableau 3.8**).

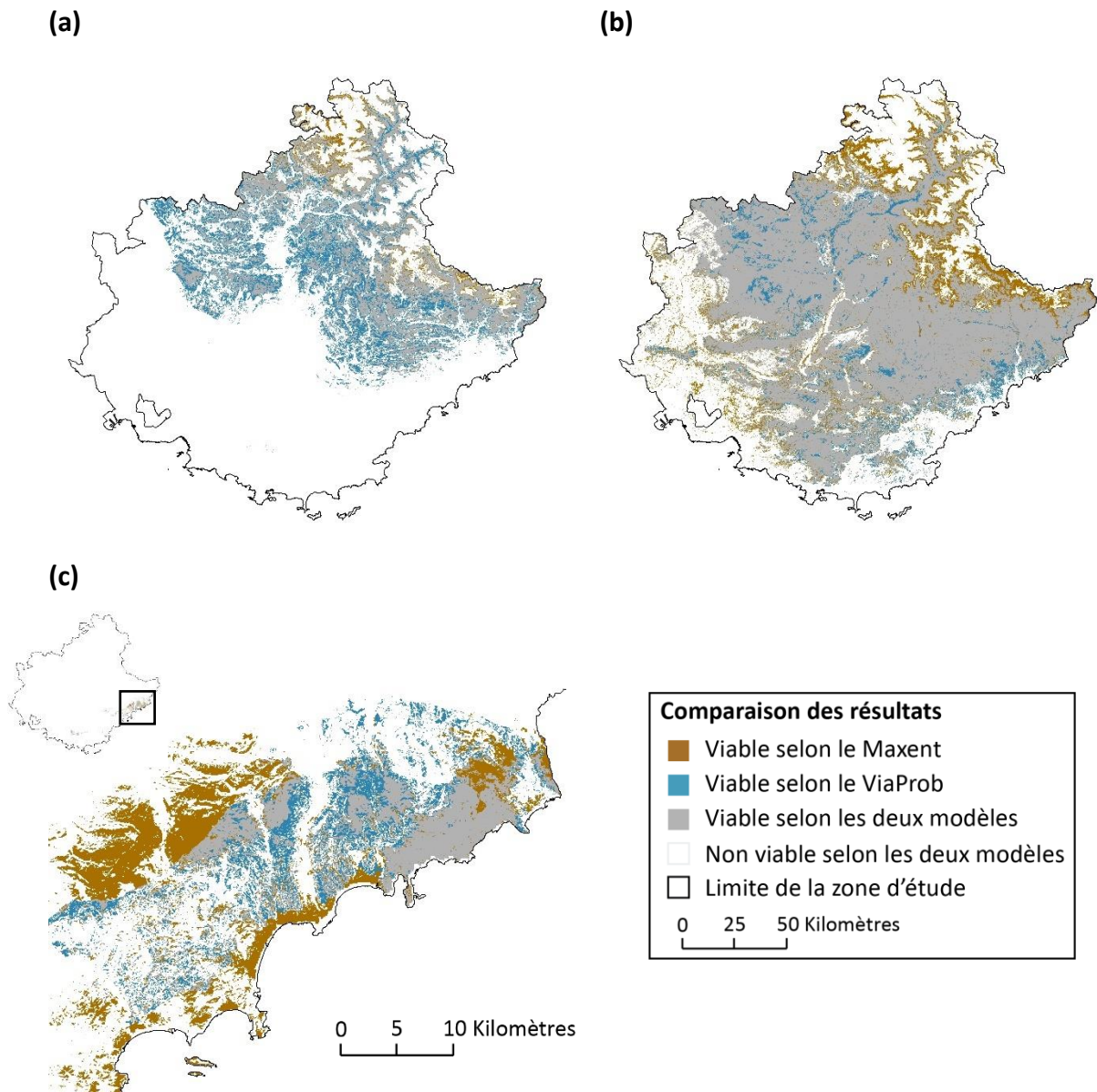


Figure 3.10. Comparaison des aires de viabilité issues du Maxent et du ViaProb. (a) *Abies alba*. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*. (c) *Acis nicaeensis*.

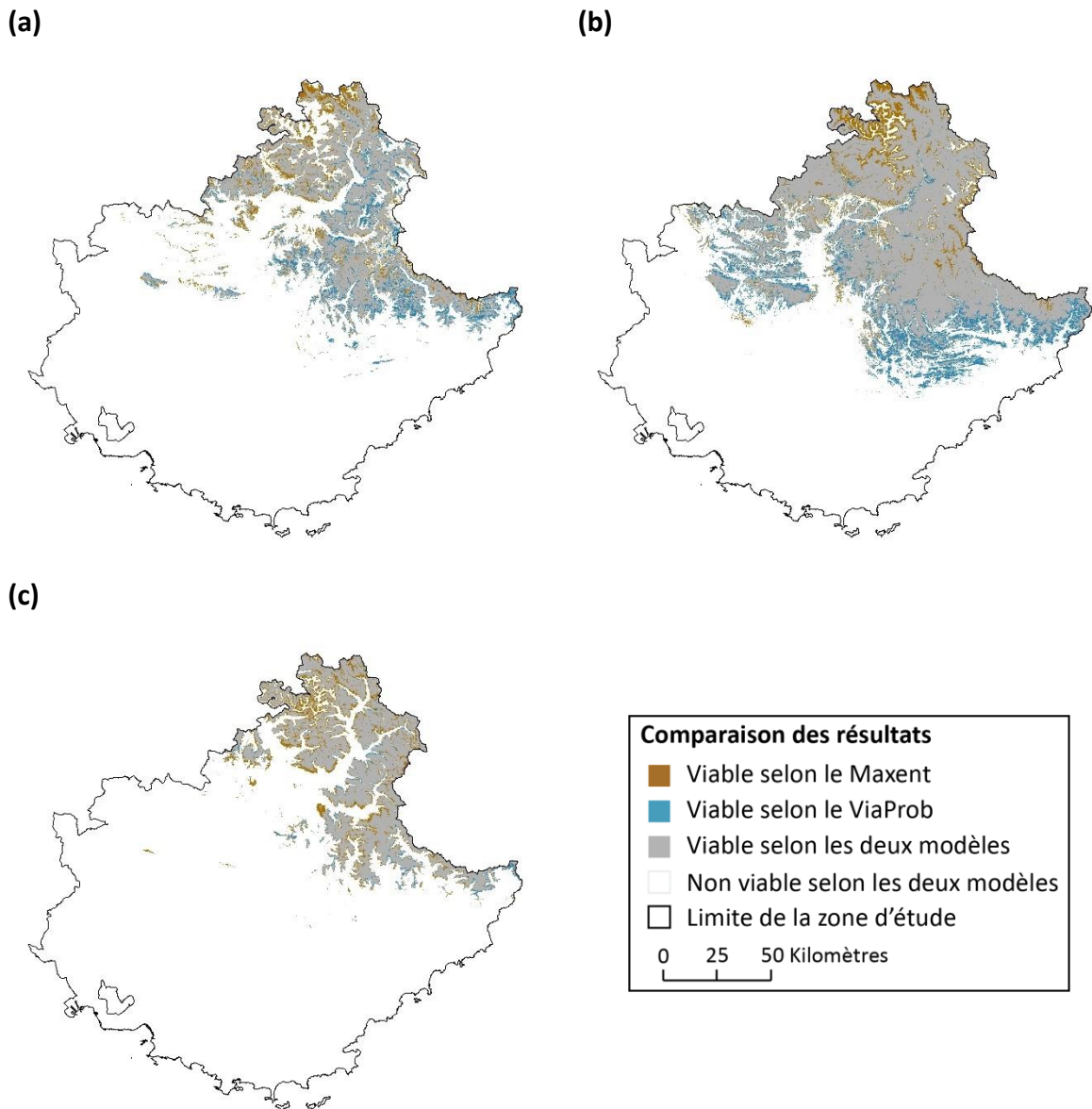


Figure 3.11. Comparaison des aires de viabilité issues du Maxent et du ViaProb. (a) *Pinus uncinata*. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*. (c) *Dryas octopetala*.

Sous-section 3.2.4. Analyse des résultats à l'échelle de la vallée de la Roya.

L'analyse des matrices de confusion calculées à partir des données récoltées lors du transect de végétation révèle que les vraies présences, c'est-à-dire les présences situées dans l'aire de viabilité des espèces, représentent en moyenne 94 % des présences observées pour le modèle ViaProb et 86 % pour le modèle Maxent (cf. **tableau 3.9**). Pour le modèle ViaProb, cette valeur est comprise entre 82 %, notamment pour *Sorbus aucuparia*, et 100 % pour sept espèces (cf. **tableau 3.9**), dont *Aphyllanthes monspeliensis* (cf. **figure 3.13 - c**) et *Arctostaphylos uva-*

ursi par exemple (cf. **figure 3.15 - b**). Pour le modèle Maxent, cette valeur est comprise entre 56 % pour *Antennaria dioica*, et 100 % pour six espèces (cf. **tableau 3.9**), dont *Juniperus oxycedrus* et *Lilium pomponium* par exemple. Les présences situées en dehors des aires de viabilité peuvent être considérées comme la marge d'erreur respective des modèles à l'échelle de cette vallée. Elle est en moyenne de 6 % pour le modèle ViaProb et de 14 % pour le modèle Maxent.

Plus encore, la comparaison entre les aires de viabilité de ces deux modèles et les milieux où l'espèce a été observée lors du transect de végétation indique que le modèle ViaProb permet une meilleure délimitation des milieux où l'espèce est présente que le modèle Maxent à cette échelle. Par exemple, le modèle ViaProb est à l'origine d'une bonne estimation de la limite nord des aires de viabilité de *Quercus pubescens* (cf. **figure 3.13 - a**) ou de *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 3.13 - b**). Lorsque les milieux viables pour une espèce sont fragmentés dans l'espace, le modèle ViaProb permet une bonne estimation de ces alternances de milieux viables et non viables, notamment pour *Abies alba* (cf. **figure 3.14 - a**) et *Cytisophyllum sessilifolium* (cf. **figure 3.14 - b**). Enfin, ce modèle permet également une bonne estimation de la limite des espèces alpines, telle que *Dryas octopetala* (cf. **figure 3.15 - c**).

Cette bonne correspondance spatiale s'accompagne de nombreuses absences au sein des milieux considérés comme viables par le modèle, ce qui est normal dans la mesure où une espèce n'est pas présente dans l'ensemble des milieux qui lui sont viables. Ces fausses présences représentent en moyenne 33 % des absences observées pour le modèle ViaProb, et 35 % pour le modèle Maxent. Pour le modèle ViaProb, ces valeurs sont comprises entre 7 % pour *Ostrya carpinifolia*, et 72 % pour *Arctostaphylos uva-ursi* (cf. **figure 3.15 - b**). Ce nombre de fausses présences est supérieur à 33 % pour 10 espèces observées dans ce transect de végétation. C'est notamment le cas pour *Pinus uncinata*, qui semble occuper une portion limitée des milieux qui lui sont viables le long de ce transect de végétation (cf. **figure 3.15 - a**). Pour le modèle Maxent, ces valeurs sont comprises entre 5 % pour *Pinus cembra*, et 89 % pour *Lilium pomponium* (cf. **tableau 3.9**).

Les indices calculés sans prendre en compte les absences dans l'aire de viabilité révèlent que 97 % des présences issues du transect de végétation sont localisées dans les aires de viabilité estimées par le modèle ViaProb, contre 94 % pour le modèle Maxent (cf. **figure 3.12**). De plus, en moyenne, 94 % des relevés localisés en dehors des aires de viabilité issues du modèle

ViaProb sont des absences, contre 86 % pour le modèle Maxent (cf. **figure 3.12**). D'après ces deux indices, le modèle ViaProb permet une meilleure définition des aires de viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya pour 53 % (n = 10) des espèces, c'est notamment visible pour *Quercus pubescens* et *Aphyllanthes monspeliensis* en **figure 3.13**, *Abies alba* et *Argyrolobium zanonii* en **figure 3.14** et *Pinus uncinata* en **figure 3.15**. De la même manière, le modèle Maxent est à l'origine d'une meilleure définition des aires de viabilité pour 21 % (n = 4) des espèces, dont *Cytisophyllum sessilifolium* (cf. **figure 3.14 - b**) et *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 3.13 - b**). Enfin, les résultats sont identiques pour 26 % (n = 5) des espèces, telles que *Argyrolobium zanonii* (cf. **figure 3.14 - c**) et *Dryas octopetala* (cf. **figure 3.15 - c**).

Les résultats démontrent ainsi que, d'une manière générale, le modèle ViaProb permet une meilleure délimitation des aires de viabilité des espèces étudiées à l'échelle de la vallée de la Roya que le modèle Maxent.

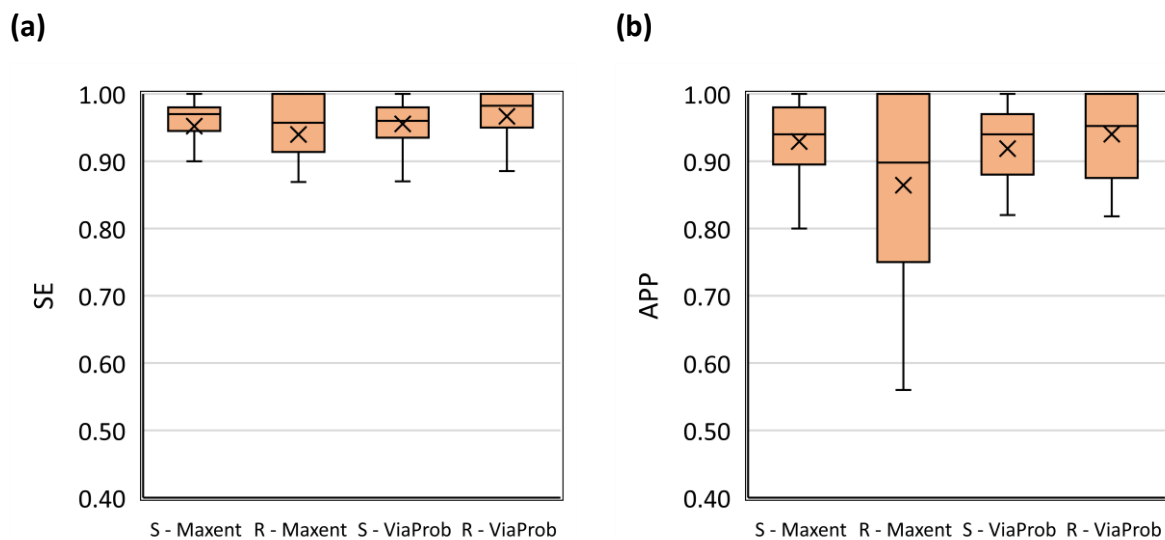


Figure 3.12. Évaluation de la définition des aires de viabilité sans prise en compte des absences situées au sein de l'aire de viabilité. Les figures renseignent sur les aires de viabilité qui sont issues des modèles ViaProb et Maxent à l'échelle du Sud-Est de la France (noté S), et à l'échelle de la vallée de la Roya (noté R). (a) Pourcentage des présences observées qui sont localisées dans l'aire de viabilité (SE). (b) Pourcentage des relevés en dehors de l'aire de viabilité qui sont des absences (APP).

Tableau 3.9. Matrice de confusion entre les aires de viabilité issues des modèles Maxent et ViaProb et les absences et présences observées lors du transect de végétation. TP : vraies présences. TA : vraies absences. FP : fausses présences, c'est-à-dire les absences dans les aires de viabilité. FA : fausses absences, c'est-à-dire les présences hors des aires de viabilité. Certaines espèces n'apparaissent pas dans le tableau en raison de l'absence d'observation lors du transect de végétation, ou parce que la vallée de la Roya n'est pas viable pour ces espèces.

	Maxent				ViaProb			
	TA	FP	FA	TP	TA	FP	FA	TP
AbAl	37	31	5	34	43	25	3	36
AnDi	73	9	11	14	62	20	2	23
ApMo	76	16	5	10	71	21	0	15
ArUv	49	52	0	6	28	73	0	6
ArZa	73	18	2	14	72	19	0	16
CaAc	25	79	0	3	44	60	0	3
CySe	14	49	1	43	37	26	7	37
DrOc	76	12	3	16	67	21	3	16
GeVe	61	14	1	31	58	17	0	32
JuOx	58	22	0	27	72	8	2	25
LiPo	12	94	0	1	46	60	0	1
OsCa	53	5	5	44	54	4	7	42
PiCe	87	5	5	10	60	32	0	15
PiUn	79	20	2	6	65	34	1	7
PrMa	37	48	0	22	56	29	1	21
QuPu	52	13	4	38	53	12	2	40
SoAr	33	32	10	32	38	27	2	40
SoAu	63	22	7	15	51	34	4	18
VaUl	78	23	0	6	78	23	0	6

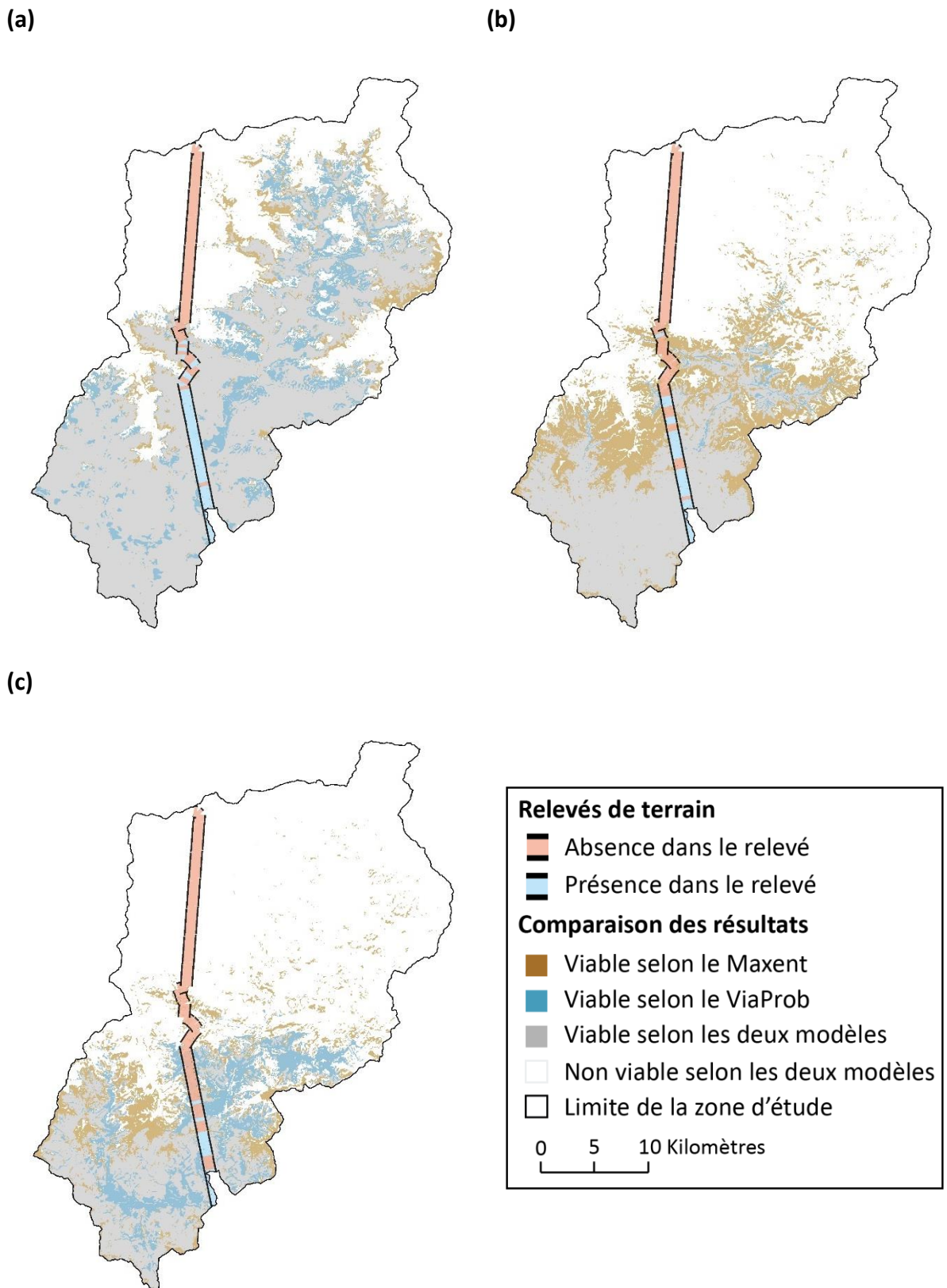


Figure 3.13. Comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les absences et présences observées dans le transect de végétation. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*.

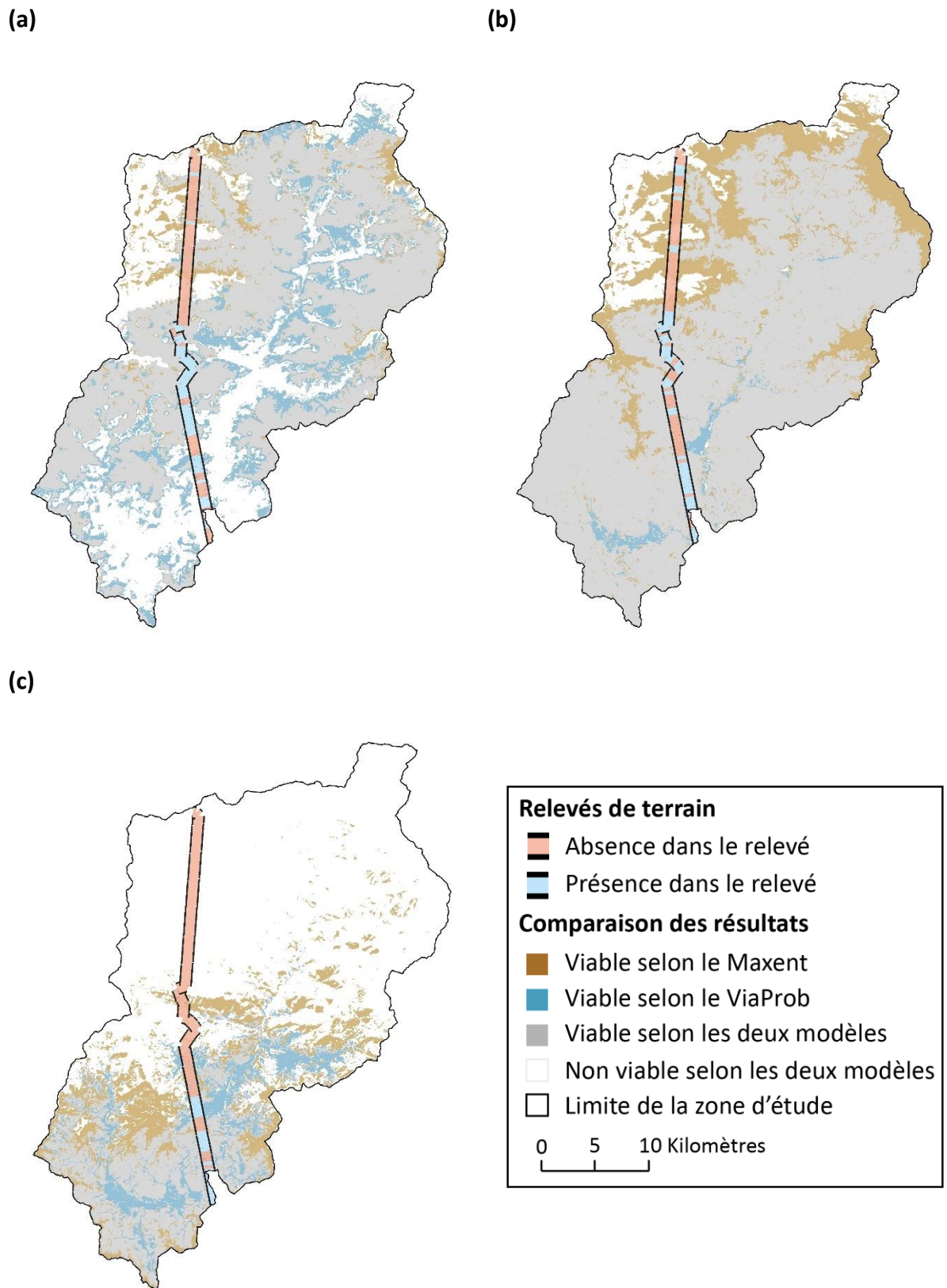


Figure 3.14. Comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les présences observées dans le transect de végétation. (a) *Abies alba*. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*. (c) *Argyrolobium zanonii*.

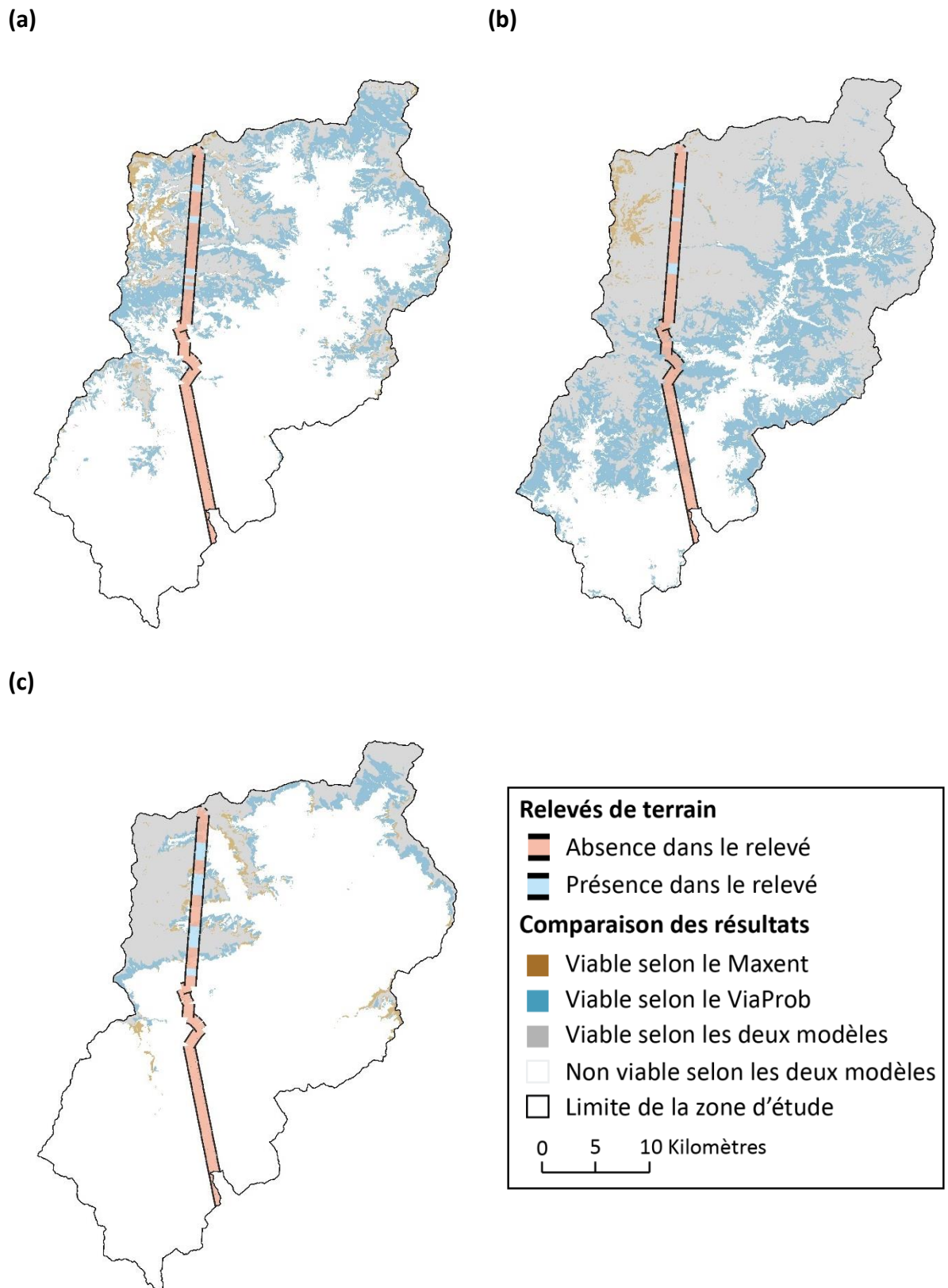


Figure 3.15. Comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les présences observées dans le transect de végétation. (a) *Pinus uncinata*. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*. (c) *Dryas octopetala*.

Section 3.3. Discussion.

La discussion porte sur deux éléments. D'une part, l'intérêt du modèle ViaProb par rapport aux autres modèles corrélatifs est examiné dans la **sous-section 3.3.1** au regard des comparaisons statistiques et cartographiques effectuées dans cette étude. D'autre part, la capacité des modèles de viabilité à modéliser la répartition des espèces végétales est discutée dans la **sous-section 3.3.2**.

Sous-section 3.3.1. Le ViaProb, un modèle performant.

Les résultats de cette étude permettent d'établir que le modèle ViaProb est tout aussi performant que les modèles corrélatifs testés pour modéliser l'aire de viabilité des espèces étudiées au sein du Sud-Est de la France. En effet, les comparaisons statistiques effectuées établissent que le modèle ViaProb est plus performant que le modèle Mahal et le modèle Regleg, et tout autant, si ce n'est plus performant que le modèle Maxent selon les espèces modélisées (cf. **figure 3.7**).

Ainsi, en accord avec Mod et *al.* (2016), nos résultats permettent d'établir que, dans le cadre de cette étude, les modèles basés sur données de présences sont plus performants que ceux basés sur des données d'absences et de présences. Ces résultats viennent confirmer notre volonté d'élaborer un modèle qui repose uniquement sur des données de présence, et viennent attester du fait que les absences n'apportent pas nécessairement une contribution significative dans les performances des modèles dans la mesure où l'absence d'une l'espèce ne résulte pas uniquement des conditions environnementales *in-situ*.

D'après nos résultats, les deux modèles les plus performants sont le modèle ViaProb et le modèle Maxent. À performances égales, l'intérêt du modèle ViaProb réside dans sa simplicité de mise en œuvre et de compréhension par rapport au modèle Maxent. Au contraire de ce dernier, le modèle ViaProb ne comprend pas de paramétrages, il détermine les milieux viables pour une espèce en fonction de la fréquence d'observation de cette dernière dans les différents états des descripteurs. Au cours de cette étude, de nombreuses simulations du modèle Maxent ont été effectuées avec des paramétrages différents, et les résultats de ces simulations, bien que statistiquement identiques, présentent des spatialités différentes. Ce

qui contribue aux difficultés rencontrées pour déterminer le paramétrage le plus performant et contribue à considérer le modèle Maxent comme un modèle complexe.

Le modèle ViaProb est un modèle tout aussi performant, qui repose sur un fonctionnement simple, et dont les résultats ne sont pas affectés par un ensemble de paramétrages (à l'exception du découpage des descripteurs en état). Ainsi, le modèle ViaProb produit un résultat unique qui permet d'estimer la correspondance entre les caractéristiques des milieux et les affinités écologiques des populations étudiées de l'espèce. Les résultats sont donc facilement interprétables, dans la mesure où un milieu est considéré comme viable si plusieurs individus ont été observés dans ce dernier. En ce sens, ce modèle n'extrapole pas les caractéristiques de l'espèce dans des milieux où aucun individu n'a été observé, au contraire des modèles corrélatifs testés dans cette étude. Cette caractéristique est l'un des atouts majeurs du modèle ViaProb à l'échelle régionale, mais peut représenter une limite à son utilisation à d'autres échelles, notamment aux échelles où les bases de données naturalistes ne regroupent qu'un nombre réduit d'occurrences des espèces. En effet, ces occurrences en nombre réduit sont potentiellement non représentatives de l'ensemble des milieux viables pour ces espèces. Dès lors, à ces échelles, les méthodes qui reposent sur l'inférence statistique semblent nécessaires, et le modèle ViaProb pourrait être moins performant.

La comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les observations qui sont issues du transect de végétation (cf. **encadré 3.1**) démontre que le modèle ViaProb est plus performant que le modèle Maxent à l'échelle de la vallée de la Roya (cf. **tableau 3.9**). Les indices calculés sans la prise en compte des absences dans l'aire de viabilité (cf. **paragraphe 3.2.3.3**) démontrent également que le modèle ViaProb permet une meilleure délimitation des aires de viabilité des espèces étudiées à cette échelle (cf. **figure 3.12**).

Plus encore, le calcul de ces indices à l'échelle régionale permet d'évaluer la robustesse des modèles aux changements d'échelles (cf. **tableau 3.10**). L'écart moyen entre le pourcentage des présences observées qui sont localisées dans l'aire de viabilité (SE) à l'échelle locale et à l'échelle régionale est de 4 % pour les modèles ViaProb et Maxent, mais ces écarts sont compris entre -12 % et 11 % pour le modèle ViaProb, et -18 % et 14 % pour le modèle Maxent. De plus, l'écart moyen pour le pourcentage des relevés en dehors de l'aire de viabilité qui sont des absences (APP) est de 7 % pour le modèle ViaProb, et 11 % pour le modèle Maxent. Les

écarts sont compris entre - 13 % et 27 % pour le modèle ViaProb et -44 % et 20 % pour le modèle Maxent. **Ainsi, le modèle ViaProb semble plus robuste aux changements d'échelles que le modèle Maxent.**

Un certain regard critique doit cependant être porté sur cette conclusion dans la mesure où les présences et les absences utilisées pour calculer les indices ne sont pas issues du même jeu de données à l'échelle régionale et à l'échelle locale. Le calcul de ces indices à partir d'un jeu de données d'évaluation similaire pourrait éventuellement conduire à nuancer ces conclusions.

C'est pourquoi nous estimons que le modèle ViaProb ne doit pas être considéré comme un modèle concurrent aux modèles corrélatifs testés et notamment au modèle Maxent, mais bien comme une alternative performante à l'échelle régionale. Cette alternative trouve son importance au regard des différences spatiales entre les sorties du modèle ViaProb et du modèle Maxent (cf. **figures 3.9, 3.10, 3.11**). Il apparaît que le modèle Maxent surestime les milieux viables plus au nord et plus en altitude par rapport aux sorties du modèle ViaProb pour les espèces à affinité aux milieux froids. Ces différences sont particulièrement importantes dans un contexte de changement global, parce qu'elles pourraient amener à une surestimation par le modèle Maxent, ou une sous-estimation par le modèle ViaProb de l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces étudiées.

La comparaison des sorties de ces deux modèles démontre ainsi que la variabilité spatiale entre les aires de viabilité actuelle estimées par les différents modèles pourrait être tout autant, si ce n'est plus important que les changements engendrés par l'impact du changement global. Cette remarque vient justifier l'analyse comparative effectuée dans ce chapitre. Elle justifie également l'utilisation du ViaProb puisqu'il est tout autant performant que les autres pour délimiter l'aire de viabilité des espèces étudiées à l'échelle du Sud-Est de la France d'une part, et parce qu'il est le plus robuste aux changements d'échelles d'autre part. Ces différences entre les résultats cartographiques démontrent la nécessité de compléter la validation statistique des résultats des modèles corrélatifs par une analyse des sorties cartographiques afin d'établir les implications spatiales des résultats, particulièrement dans un contexte de changement.

Tableau 3.10. Écart entre les valeurs SE et APP calculées à partir des aires de viabilité à l'échelle du Sud-Est de la France et à l'échelle de la vallée de la Roya. Certaines espèces n'apparaissent pas dans le tableau en raison de l'absence d'observation lors du transect de végétation, ou parce que la vallée de la Roya n'est pas viable pour ces espèces.

	Maxent		ViaProb	
	Dif SE	Dif APP	Dif SE	Dif APP
AbAl	-18%	-5%	-4%	-4%
AnDi	-13%	-44%	-3%	-8%
ApMo	0%	-29%	1%	1%
ArUv	2%	4%	0%	0%
ArZa	0%	-9%	0%	0%
CaAc	2%	2%	4%	6%
CySe	-5%	-1%	-12%	-13%
DrOc	-1%	-10%	0%	-8%
GeVe	-1%	-1%	2%	4%
JuOx	0%	0%	1%	-4%
LiPo	2%	4%	9%	16%
OsCa	-6%	-4%	-3%	4%
PiCe	2%	-15%	5%	10%
PiUn	1%	-19%	0%	-9%
PrMa	10%	20%	11%	27%
QuPu	14%	-1%	4%	-3%
SoAr	-1%	-9%	5%	1%
SoAu	-3%	-12%	0%	-2%
VaUI	5%	12%	5%	12%

Ces différences entre les modèles sont toutefois dépendantes des espèces modélisées. Les résultats de cette étude montrent que le modèle ViaProb, de la même manière que les autres modèles corrélatifs testés, semble plus performant pour délimiter les aires de viabilité des espèces méditerranéennes et des espèces alpines que celles des espèces montagnardes. L'explication réside en partie par la présence, dans cette catégorie, d'espèces à grandes amplitudes écologiques, telles que *Cytisophyllum sessilifolium* et *Sorbus aria*, et d'espèces infondées à des conditions micro-locales particulières, telles que *Primula marginata* et *Prenanthes purpurea* par exemple. Il apparaît d'une part que le modèle ViaProb a des difficultés à déterminer les limites des espèces à grandes amplitudes écologiques puisqu'elles sont fréquentes dans une grande diversité d'états des descripteurs, et, d'autre part, que la

résolution spatiale des descripteurs de l'environnement (50 mètres) utilisés dans cette étude semble inadaptée pour délimiter correctement les aires de viabilité des espèces inféodées à des milieux aux conditions micro-locales particulières.

Plus encore, bien que le modèle ViaProb ne rencontre pas de difficultés à estimer les milieux viables pour les espèces endémiques et spécialistes, démontrant l'intérêt d'utiliser des données à fine résolution spatiale dans les modèles corrélatifs, il apparaît que ce modèle ne permet pas une bonne estimation des limites géographiques de certaines espèces localisées sur un territoire limité, mais dans une grande diversité de milieux. C'est notamment le cas pour *Lilium pomponium*. Cette mauvaise estimation pourrait résulter du nombre d'états sélectionné pour discrétiser les descripteurs de l'environnement. La discrétisation des descripteurs forme une limite majeure dans cette étude, et plus généralement du modèle ViaProb. Il s'avère ainsi nécessaire pour optimiser les résultats que cette étape de discrétisation des descripteurs soit réfléchi et effectuée indépendamment pour chacune des espèces étudiées. Plus encore, dans un objectif de diffusion de ce modèle à la communauté scientifique, la prochaine étape serait de comprendre l'influence de la discrétisation sur les résultats des modèles. Il s'avère ainsi nécessaire dans des travaux futurs de réaliser des simulations successives du modèle ViaProb en faisant varier le nombre d'états lors de la discrétisation.

Le modèle ViaProb trouve son intérêt à l'échelle régionale dans la mesure où il permet une bonne estimation des milieux viables pour les espèces étudiées. Pour autant, comme cela a déjà été mentionné dans la **sous-section 1.3.1**, cette aire de viabilité est bien souvent interprétée comme une aire de répartition par une partie de la communauté scientifique. Le modèle ViaProb peut-il prétendre aller au-delà d'une simple modélisation de l'aire de viabilité des espèces et permettre de cartographier leur répartition ?

Sous-section 3.3.2. Une simple modélisation de l'aire de viabilité des espèces végétales.

Les résultats de ce chapitre nous transmettent un premier élément de réponse, dans la mesure où les aires de viabilité issues du modèle ViaProb, et plus généralement des modèles corrélatifs testés, comprennent un nombre non négligeable d'absences.

Comme il a déjà été discuté dans ce chapitre, l'absence de l'espèce dans son aire de viabilité est un phénomène normal dans la mesure où une espèce n'occupe pas l'ensemble des milieux qui lui sont viables. Dès lors, bien que nous ayons utilisé les fausses présences pour valider et seuiller les sorties des modèles corrélatifs comme préconisé par Guisan et *al.* (2017), le simple fait que des absences soient présentes dans les sorties du modèle ViaProb indique que les sorties de ce modèle ne peuvent être considérées comme la répartition des espèces étudiées. En effet, les aires de viabilité issues de ce modèle sont composées d'une tache majeure dont la surface est importante, et d'un ensemble de taches plus réduites (cf. **figure 3.9, 3.10, 3.11**). Dès lors, il semble peu probable que l'espèce en question soit présente dans la totalité des pixels qui composent ces aires de viabilité. En effet, en moyenne, près de 24 % des absences issues du jeu de données indépendant sont présentes dans l'aire de viabilité des espèces étudiées (cf. **figure 3.16**).

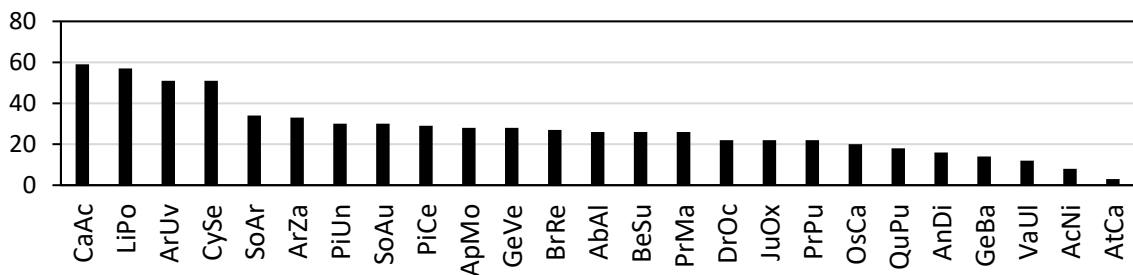


Figure 3.16. Nombre d'absences dans l'aire de viabilité des espèces étudiées.

L'espèce qui comprend le plus d'absences dans son aire de viabilité est *Carlina acanthifolia* avec près de 58 absences sur 125 points de vérification, et l'espèce qui en comprend le moins est *Atractylis cancellata* avec 3 absences sur 129 points de vérification. Ce nombre d'absences est nécessairement dépendant de la qualité du modèle élaboré, cependant même pour les espèces dont les résultats sont les plus performants (TSS ou SOR > 0.800), on observe en moyenne près de 15 absences dans leur aire de viabilité, soit 16 % des absences issues des données indépendantes. Ces absences sont localisées dans l'ensemble des aires de viabilité, de leur centre jusqu'à leurs limites (cf. **figure 3.17**), et il est difficile d'attribuer une cause précise à ces absences, tout simplement parce qu'elles peuvent résulter d'un ensemble de phénomènes, tels que les perturbations récentes (cf. **figure 3.18**), ou tout simplement parce qu'une espèce n'occupe pas tous les milieux qui lui sont viables. Par exemple, parmi les 18 absences présentes dans l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* (cf. **figure 3.17 - a**),

certaines sont localisées dans des milieux où cette espèce pourrait tout à fait être présente (cf. **figure 3.19** ; des exemples sont également mentionnés pour *Juniperus oxycedrus* et *Dryas octopetala*). **Ces modèles sont donc incapables de modéliser correctement l'absence des espèces dans les milieux qui leur sont viables, et ne permettent donc pas de modéliser la répartition des espèces étudiées.**

Ces résultats ne sont pas pour autant dénués d'intérêt, dans la mesure où ils permettent d'estimer l'aire de viabilité de chacune des espèces étudiées. Dès lors, pouvons-nous considérer que la part viable d'une zone d'étude est une approximation raisonnable de la part occupée par l'espèce ?

L'examen des résultats à l'échelle de la vallée de la Roya nous informe qu'il y a une correspondance spatiale élevée entre la viabilité de l'espèce et la répartition observée de cette dernière (cf. **figures 3.13, 3.14, 3.15**). En effet, les aires de viabilité issues du modèle ViaProb délimitent correctement les limites sud ou nord de certaines espèces, et permettent également une bonne estimation des alternances de milieu viables et non viables pour les espèces dont la répartition le long du transect est fragmentée. Pour autant, même à l'échelle de la vallée de la Roya, des absences dans ces aires de viabilité ont été constatées. Ces absences apparaissent logiquement d'autant plus nombreuses que les espèces sont rares. Par exemple, *Quercus pubescens* et *Ostrya carpinifolia*, deux espèces considérées communes dans la partie française de la basse vallée de la Roya regroupent, respectivement, 18 % et 7 % des absences issues du transect dans leur aire de viabilité. Or, des espèces plus rares, telles que *Arctostaphylos uva-ursi*, *Carlina acanthifolia*, ou encore *Pinus uncinata*, regroupent, respectivement, 72 %, 58 % et 34 % des absences issues du transect dans leur aire de viabilité (cf. **tableau 3.9**). D'autant plus qu'il est nécessaire de rappeler que, dans ce transect, seule une observation sur un segment de 250 mètres est nécessaire pour attester de la présence de l'espèce, ou de son absence le cas échéant. Le découpage de ce transect en segment plus réduit, par exemple en segment de 50 mètres, devrait engendrer une augmentation significative des absences dans l'aire de viabilité des espèces étudiées. Cela pourrait également amener à une conclusion différente sur la correspondance spatiale entre les aires de viabilité des espèces et la répartition observée de ces dernières dans le transect.

Ainsi, la capacité du modèle ViaProb, et plus généralement des modèles corrélatifs, à estimer la part du Sud-Est de la France occupée par les espèces étudiées semble dépendre des patrons

de répartition de ces dernières, mais également de leur capacité à occuper les milieux qui leur sont viables, c'est-à-dire leurs patrons de densité. Devant ce constat, il apparaît nécessaire de déterminer ces patrons de répartition et de densité afin d'estimer la part du Sud-Est de la France effectivement occupée par les espèces étudiées et ainsi, juger de la fiabilité des estimations issues des modèles corrélatifs.

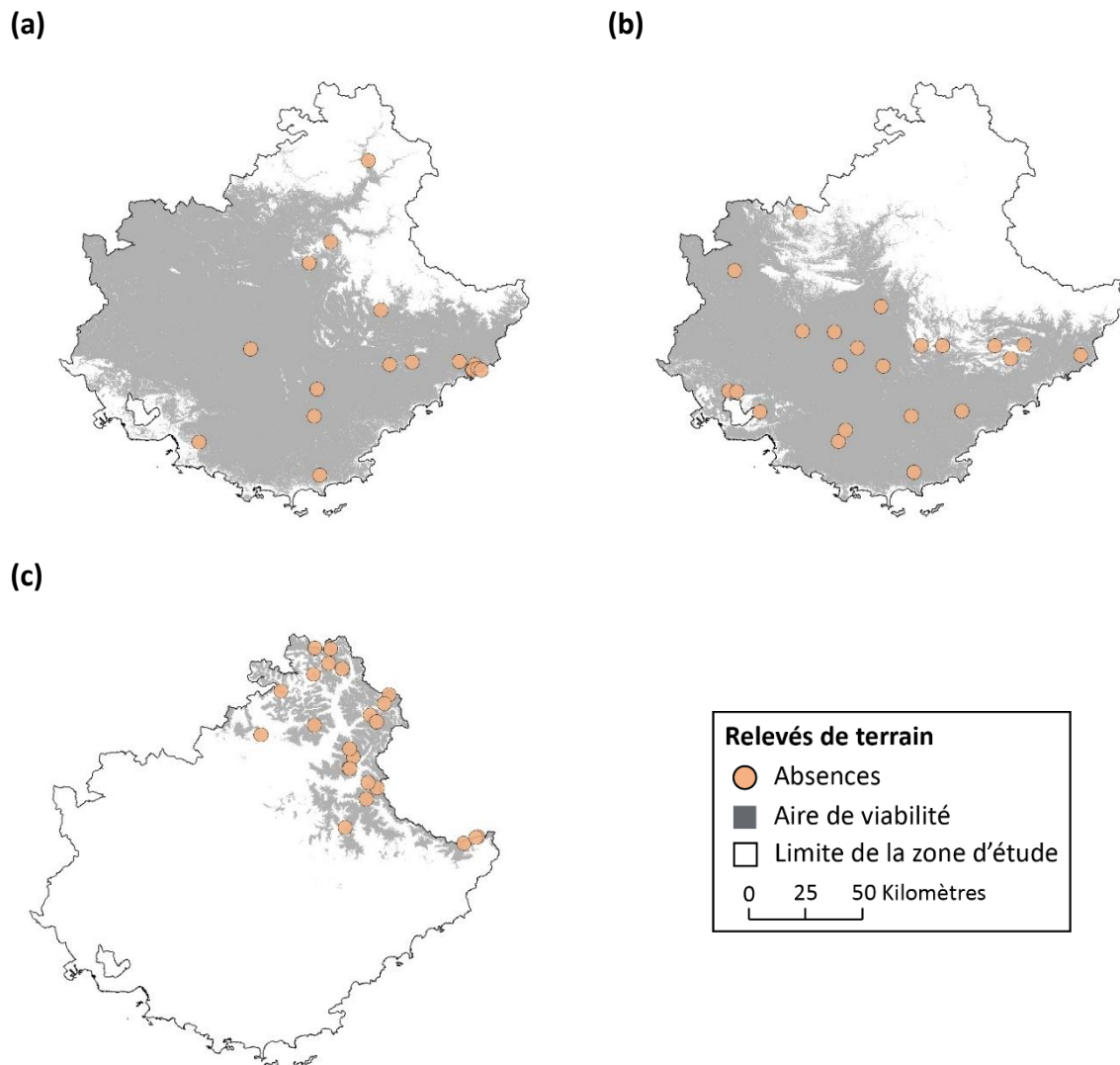


Figure 3.17. Localisation des absences au sein des aires de viabilité issues du modèle ViaProb. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Dryas octopetala*.

(a)



(b)

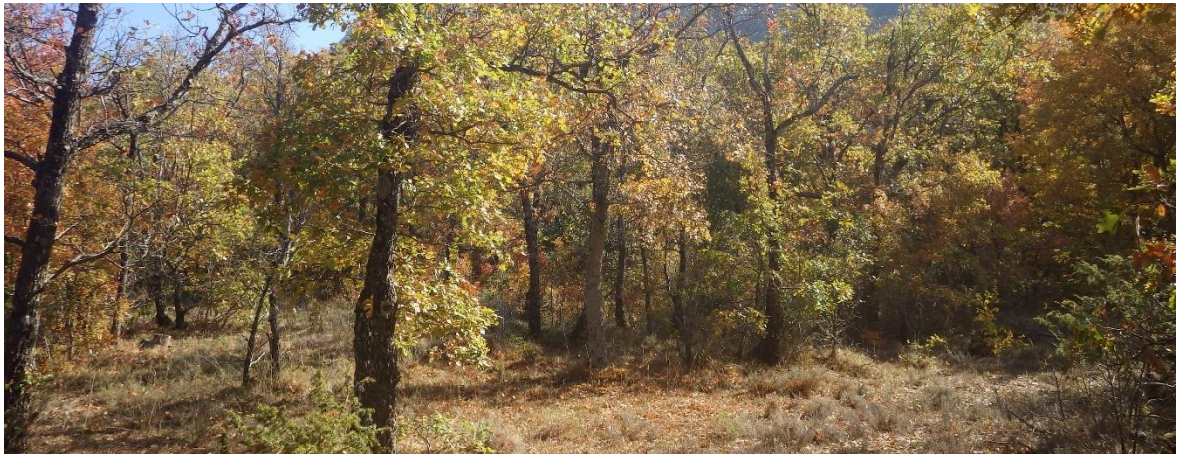


Figure 3.18. Exemple de deux milieux dans l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* où des perturbations récentes ont été observées et dans lesquels l'espèce est absente. (a) Pâturage. (b) Incendie de forêt.

(a)



(b)



(c)



Figure 3.19. Milieux considérés comme viables mais où les espèces n'ont pas été observées. (a) Absence de *Quercus pubescens*, (b) Absence de *Juniperus oxycedrus*. (c) Absence de *Dryas octopetala*.

Conclusion

Le modèle ViaProb, développé dans cette thèse, est performant à l'échelle régionale au regard de sa comparaison avec trois autres modèles corrélatifs. Il permet une meilleure délimitation des aires de viabilité des espèces à l'échelle de la vallée de la Roya, et apparaît comme le modèle le plus robuste aux changements d'échelles. Les aires de viabilité des 25 espèces ont été cartographiées. La part du Sud-Est de la France estimée viable est comprise entre 0.1 % pour *Atractylis cancellata* et 72.2 % pour *Quercus pubescens*. Ces résultats contribuent à établir un état de référence pour l'actuel. Néanmoins, les aires de viabilité issues du modèle ViaProb, au même titre que celles des autres modèles corrélatifs testés, comprennent un nombre non négligeable d'absences. Afin de s'assurer que l'état de référence de cette étude soit représentatif de la part du Sud-Est de la France occupée par les espèces étudiées, il s'avère nécessaire de déterminer les patrons de répartition et de densité de ces dernières. Déterminer ces patrons suppose de mettre en place une campagne de terrain afin d'acquérir des données sur la densité locale des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France.

Chapitre 4. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces : quelles implications dans un contexte de changement global ?

Le **chapitre 3** a démontré que les modèles corrélatifs permettent uniquement de cartographier l'aire de viabilité des espèces étudiées, c'est-à-dire délimiter les milieux qui regroupent les conditions environnementales permettant le développement et le maintien des populations de l'espèce. Cette information est utile dans la mesure où elle permet d'une part, de déterminer les milieux où des individus de l'espèce pourraient être théoriquement observés, et d'autre part, d'évaluer la part du Sud-Est de la France qui est viable pour chacune des espèces étudiées.

Pour autant, une espèce n'est pas nécessairement présente dans l'ensemble des milieux qui lui sont viables. Dès lors, en fonction des caractéristiques propres à chacune des espèces (espèces communes ou rares, espèces généralistes ou spécialistes), leur aire de viabilité pourrait fournir des informations plus ou moins approximatives sur la répartition réelle de ces dernières et sur la part effectivement occupée par chacune d'entre elles.

Il apparaît ainsi nécessaire de développer une chaîne de traitements permettant de cartographier la répartition des espèces, c'est-à-dire la distribution de ses populations au sein de l'aire de viabilité. Or, la mise en place d'une telle cartographie suppose d'acquérir des données sur la densité locale des populations de l'espèce et d'établir les patrons de répartition et de densité de ces dernières.

Section 4.1. Synthèse bibliographique et objectifs.

Après une brève description des bases de données et des méthodes qui permettent d'acquérir des données sur la densité des espèces, la nécessité de mettre en place une campagne de terrain est justifiée au regard des objectifs de cette thèse dans la **sous-section 4.1.1**. Les méthodes d'échantillonnage et les dispositifs de collecte des données sont ensuite présentés dans la **sous-section 4.1.2**, et les objectifs complémentaires de cette étude sont détaillés dans la **sous-section 4.1.3**.

Sous-section 4.1.1. Les données sur la densité des espèces.

Les données sur la densité locale des espèces sont parfois présentes dans les bases de données naturalistes. En effet, le GBIF ou encore la base de données SILENE renseignent sur la densité locale des espèces à condition que l'observateur ait estimé et saisi cette information.

Cependant, cette information n'est que rarement renseignée, et la validité des informations lorsqu'elles le sont est à questionner. En effet, les informations sur la densité des espèces proviennent des observateurs sans qu'un dispositif de collecte de données commun soit établi. Les annotations des observateurs permettent de comprendre que, parfois, les valeurs renseignées ne sont qu'une estimation visuelle. Ce sont donc des données empreintes d'objectivité, qui pourraient varier d'un observateur à l'autre, et surtout qui regroupent des comptages précis et des estimations sous la forme d'intervalles plus ou moins grossiers. Il est alors possible de savoir si le nombre d'individus observé est compris dans un intervalle de 1 à 10 ou dans un intervalle de 100 à 1 000 par exemple. Bien qu'utile, la précision de ces informations est critiquable dans la mesure où la taille de la zone inspectée n'est pas renseignée, et parce que les intervalles proposés sont trop grands. Par exemple, dans un site d'étude donnée, la densité d'une espèce comme *Quercus pubescens* varie considérablement si un ou dix individus adultes sont observés.

Face à l'incapacité de ces bases de données à renseigner correctement sur la densité locale des espèces, la communauté scientifique a, dès lors, développé des méthodes afin de quantifier cette densité en se basant principalement sur des observations de présence des bases de données naturalistes (Conlisk *et al.*, 2009 ; Hwang et He, 2011 ; Yin et He, 2014). La plus simple de ces méthodes est d'appliquer une grille sur un semi de points d'observation

d'une espèce, et de dénombrer le nombre d'individus observés dans chacune des mailles de la grille pour estimer la densité de cette espèce, mais des méthodes statistiques plus élaborées ont également été développées (He et Gaston, 2000 ; Hui *et al.*, 2009). Pour autant, ces méthodes sont fortement dépendantes de l'échelle spatiale considérée, ainsi que des données utilisées, et ce, pour plusieurs éléments.

D'abord, la densité estimée par cette méthode est fortement dépendante des biais d'échantillonnage inhérents aux bases de données naturalistes (Beck *et al.*, 2014). En effet, les observations de présence d'une espèce ne résultent pas d'un échantillonnage de l'ensemble du territoire, et sont donc biaisées spatialement, parce que différentes méthodes d'échantillonnage (si ce n'est aucune) ont été utilisées pour récolter ces données. Un exemple classique de biais spatiaux est la distribution des relevés le long des axes routiers ou des chemins de randonnée (Beck *et al.*, 2014). Ensuite, un point d'observation qui indique la présence d'une espèce est comptabilisé comme un individu, alors que plusieurs individus pourraient avoir été observés. Enfin, l'absence d'observations, dans ces bases de données naturalistes, à plusieurs significations. En effet, l'absence d'observation d'une espèce peut résulter soit de l'absence réelle de l'espèce, soit de l'absence d'observateurs dans ce milieu (Peterson *et al.*, 2011).

Devant l'ensemble des biais inhérents aux données de densité qui sont présentes dans les bases de données naturalistes et aux méthodes d'estimation de cette information, et parce que la densité des espèces végétales est le socle de cette thèse, il a été décidé de récolter des données originales sur la densité des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France. Bien entendu, cette campagne de récolte des données doit être représentative de l'ensemble des conditions physiques de la zone étudiée, et doit, dès lors, reposer sur une logique d'échantillonnage et un dispositif de collecte des données adapté à l'objectif de cette étude.

L'objectif est ici d'élaborer une stratégie d'échantillonnage permettant de récolter une quantité suffisante de données sur la présence et la densité locale des espèces étudiées afin de déterminer les patrons de répartition et de densité de ces dernières.

Sous-section 4.1.2. Échantillonnage et collecte des données.

Dans la mesure où la couverture exhaustive du Sud-Est de la France est impossible, il s'avère nécessaire de recourir à une méthode d'échantillonnage. La mise en place d'une méthode

d'échantillonnage permet de réaliser une campagne de terrain dans une temporalité acceptable tout en conservant une marge d'erreur réduite, quantifiable et communément acceptée par la communauté scientifique (Godron, 2012). Pour que cette marge d'erreur soit réduite, il est cependant nécessaire de réfléchir à la représentativité de son échantillon en définissant l'échelle spatiale à laquelle l'étude est réalisée (Godron, 2012).

En effet, les facteurs qui influencent la répartition spatiale de la végétation diffèrent en fonction de l'échelle à laquelle le phénomène est observé. Aux plus petites échelles, les facteurs climatiques permettent d'expliquer en grande partie la répartition de la végétation. À des échelles plus grandes, notamment aux échelles kilométriques, il est important de prendre en compte les facteurs microclimatiques, géomorphologiques et pédologiques, mais également la physionomie de la végétation. Enfin, aux échelles les plus grandes, métriques et décimétriques, ce sont bien les variations locales du milieu, notamment engendrées par les aménagements humains, qui doivent être pris en compte pour expliquer la répartition de la végétation (Pearson et Dawson, 2003). Plus encore, c'est également à ces échelles que s'observent les absences naturelles dans les milieux qui sont pourtant viables pour les espèces. En effet, aux plus petites échelles, notamment à celle d'une grande zone climatique par exemple, il est fortement probable d'observer toutes les espèces pour lesquelles ces conditions climatiques sont viables. Or, à l'échelle décimétrique, malgré l'absence de perturbations, il est commun de ne pas observer toutes les espèces pour lesquelles le milieu est viable. L'échelle spatiale considérée doit également s'accompagner d'une réflexion sur le grain de la végétation étudiée, c'est-à-dire sur la taille moyenne des individus (Godron, 2012), et sur les types de structures spatiales qui composent le territoire étudié. En effet, la présence d'une chaîne de montagnes, par exemple, doit être prise en compte lors de l'élaboration de l'échantillonnage afin que celui-ci soit représentatif de l'ensemble des milieux regroupés au sein de ce type de relief.

L'objectif est ici d'obtenir des données sur la densité des 25 espèces végétales étudiées, à un instant donné, et à l'échelle du Sud-Est de la France.

L'échantillonnage peut être aléatoire, stratifié ou systématique (Godron, 2012). La méthode d'échantillonnage peut également combiner plusieurs des propositions précédentes.

L'échantillonnage aléatoire consiste à distribuer un nombre défini de sites d'études d'une manière totalement aléatoire, sans prise en compte des connaissances déjà acquises du territoire étudié. C'est une méthode utilisée en cas de méconnaissance totale du territoire, ou lorsque celui-ci est considéré comme homogène. L'échantillonnage stratifié consiste à découper le territoire en un ensemble de parties, nommées strates, en fonction des caractéristiques du territoire. Ces caractéristiques peuvent être en écologie végétale de nature climatique, géomorphologique, pédologique, ou liées à l'occupation du sol et à la physiologie de la végétation par exemple. Au sein de chacune des strates, les sites d'études sont ensuite généralement distribués aléatoirement. L'échantillonnage systématique consiste à distribuer un nombre défini de sites d'études selon un schéma répétitif régulier. Cette méthode est utilisée notamment lorsque les caractéristiques du territoire étudié sont distribuées d'une manière régulière. C'est également un dispositif utilisé à l'échelle décimétrique, pour échantillonner les zones où les données seront récoltées dans le site d'étude, notamment lorsque l'étude exhaustive de ce dernier est trop chronophage.

Enfin, l'échantillonnage combiné est utilisé lorsque plusieurs méthodes d'échantillonnages sont nécessaires (Godron, 2012). Notamment dans le cas où un premier découpage du territoire doit être réalisé pour mettre en avant les grandes unités (échantillonnage stratifié), et que dans chacune de ces unités, il est nécessaire d'étudier la végétation d'une manière régulière (échantillonnage systématique) pour déterminer la diversité spécifique locale par exemple (Godron, 2012).

Chacune de ces méthodes d'échantillonnage doit nécessairement s'accompagner d'une étape de hasard afin d'en garantir la représentativité scientifique (Godron, 2012). Cette étape de hasard peut correspondre à la localisation aléatoire des sites d'études au sein des strates pour l'échantillonnage stratifié, ou encore à la localisation aléatoire du premier point dans le cadre d'un échantillonnage systématique, ce qui va influencer le reste du dispositif. Cette étape permet de garantir que les données récoltées sur le terrain sont moins biaisées par les choix subjectifs de l'observateur.

Les particularités physiques et paysagères du Sud-Est de la France sont déjà acquises. Ces particularités sont hétérogènes dans l'espace, et l'objectif est de déterminer le taux de recouvrement selon un schéma reproductible dans l'ensemble des sites d'études. Ainsi, il a semblé adapté de s'orienter vers un échantillonnage combiné regroupant à la fois un

échantillonnage stratifié à l'échelle du Sud-Est de la France, un échantillonnage aléatoire au sein des strates, et un échantillonnage systématique à l'échelle du site d'étude pour le dispositif de collecte des données.

Une fois les sites d'études distribués, plusieurs dispositifs de collecte des données existent. Il s'agit, soit d'utiliser des grilles dans lesquelles les informations sont récoltées dans chacune des mailles, soit d'utiliser un ensemble d'unités alignées qui peuvent être ponctuelles, linéaires ou surfaciques (Godron, 2012).

Les unités surfaciques permettent de relever les informations *in-situ* d'une manière exhaustive, mais c'est un dispositif chronophage.

Les transects sont des dispositifs linéaires qui permettent de récolter les données d'une manière rapide et efficace. Il s'agit d'observer et de récolter les données soit d'une façon continue, soit dans un ensemble de segments. Ces segments permettent de relever les informations d'une manière rapide, en tenant compte de la stratification de la végétation. En effet, les unités linéaires permettent d'étudier les formations ligneuses, mais également les formations où se combinent les plantes herbacées, arbustives et arborées. Elles permettent, dès lors, de prendre en compte tout autant la structure horizontale et la structure verticale de la végétation. Toutefois, ces unités linéaires n'ont, par définition, pas d'épaisseur et seuls les éléments à la verticale de la ligne sont relevés, notamment à travers le recouvrement de la ligne par chacun des individus. Il est toutefois commun de noter, à part, les éléments rares qui sont observés en dehors de ces unités linéaires.

Enfin, les unités ponctuelles sont uniquement adaptées à l'étude des formations herbacées basses. Elles doivent être en nombre important et peu distantes les unes des autres pour être représentatives du milieu étudié (Godron, 2012).

L'objectif est d'optimiser le ratio entre la durée d'un relevé et la représentativité de l'échantillon. Étant donné que les 25 espèces étudiées regroupent des espèces arborées, arbustives, et herbacées, le dispositif qui semble le plus adapté est l'utilisation d'unités linéaires pour les espèces ligneuses, et d'unités ponctuelles le long du transect pour les espèces herbacées.

Sous-section 4.1.3. Objectifs

Outre la récolte de données sur la densité des espèces afin de déterminer les patrons de répartition et de densité de ces dernières, l'objectif de ce chapitre est également de questionner la prise en compte de ces différents patrons par les modèles corrélatifs, et les conséquences potentielles de leurs omissions dans un cadre d'étude de changement.

Les données récoltées lors de cette campagne de terrain doivent permettre de répondre aux questions suivantes : dans quelle mesure la part occupée estimée par les modèles corrélatifs est-elle fiable ? Quels sont les patrons de densité et de répartition des espèces étudiées à l'échelle régionale ? Dans quelles mesures ces patrons pourraient-ils moduler l'impact du changement global d'une espèce à l'autre ?

Section 4.2. Méthode.

Afin de répondre à ces objectifs, la méthode mise en place repose sur la réalisation d'une campagne de récolte de données sur l'ensemble de la zone étudiée. La stratégie d'échantillonnage élaborée est décrite dans la **sous-section 4.2.1**, et le dispositif de collecte des données mis en place est décrit dans la **sous-section 4.2.2**. Les analyses statistiques effectuées sur les données récoltées lors de cette campagne de terrain sont présentées dans la **sous-section 4.2.3**.

Sous-section 4.2.1. Une stratification hiérarchique du territoire.

Afin de répondre aux objectifs initiaux, la zone d'étude a été découpée en fonction des conditions climatiques et géologiques, et par la physionomie de la végétation.

La méthode de stratification comprend trois étapes, qui sont illustrées dans la **figure 4.1**. D'abord, le territoire d'étude est stratifié en fonction des conditions climatiques. Pour ce faire, une Analyse en Composantes Principales (ACP) est réalisée sur 36 descripteurs climatiques (cf. **section 2.2**), à savoir les températures minimales et maximales mensuelles moyennes et le cumul mensuel des précipitations. Par la suite, une méthode de classification de type ISODATA a été appliquée sur les principales composantes de l'ACP. Cette classification est à l'origine d'une stratification de la zone étudiée en 9 classes climatiques, notées C1 à C9 (cf. **figure 4.2**) et dont les caractéristiques sont détaillées dans le **tableau 4.1**. Ce nombre de classes est justifié par la grande diversité des conditions climatiques regroupées au sein de la zone étudiée. Ensuite, au sein de chacune des strates climatiques est réalisée une stratification par la physionomie de la végétation, selon quatre classes que sont les forêts fermées (noté P1), les forêts ouvertes (P2), les formations herbacées (P3), et les landes, garrigues et maquis (P4). Le zonage de ces différentes catégories physionomiques provient de la BD Forêt v2 de l'IGN (cf. **section 2.2**). Enfin, chacune des strates physionomiques a été stratifiée en fonction du substrat géologique en différenciant les sols calcaires (noté G1), des sols siliceux (G2), des sols mixtes (G3) et des sols meubles (G4). Le zonage de ces différents substrats géologiques provient des cartes géologiques éditées par le BRGM (cf. **section 2.2**).

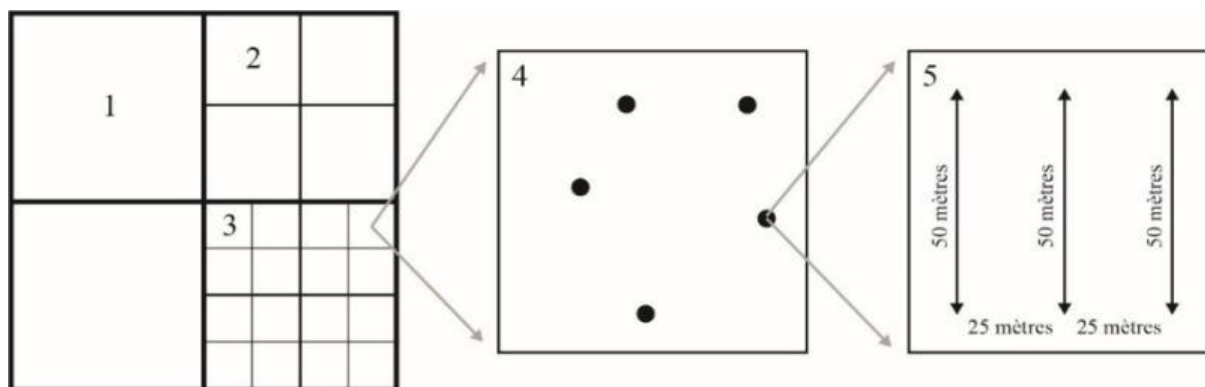


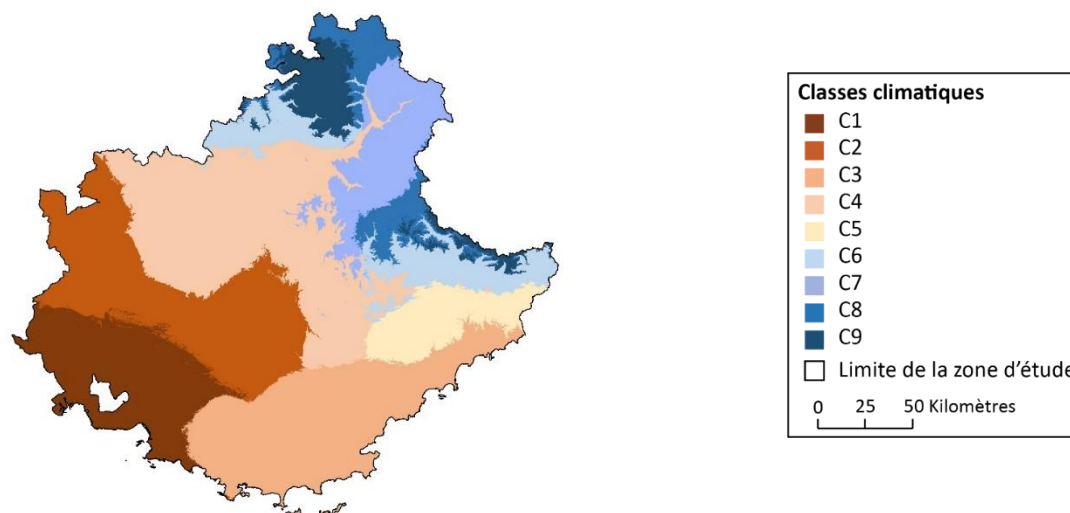
Figure 4.1. Stratégie d'échantillonnage : une stratification hiérarchique de la zone d'étude.

La zone d'étude est ainsi découpée en 144 strates, au sein desquelles des sites d'études ont été distribués. Le nombre de sites d'études dépend de la surface totale de chacune des strates. L'augmentation du nombre de sites d'études proportionnel à la surface des strates nous permet de récolter des données sur la densité des espèces tout en intégrant l'hétérogénéité des paysages. Ce choix est justifié par notre volonté de connaître la densité des espèces aux échelles étudiées en prenant en compte les caractéristiques physiques du territoire, et non d'étudier l'influence des conditions climatiques et géologiques ainsi que de la physiologie de la végétation sur la densité des espèces (ce qui demanderait un nombre de sites d'étude identique dans chacune des strates). Ainsi, un tirage aléatoire de ces sites d'études a été réalisé au sein des milieux semi-naturels⁴ de chacune des strates. Dès lors, aucun site d'étude n'est théoriquement présent au sein d'un milieu urbanisé ou cultivé. Le nombre de sites d'études par strates est compris entre 2 et 10 sites. Il a été jugé nécessaire d'une part, de fixer une borne minimum de 2 sites afin que les données soient représentatives et donc exploitables pour les analyses statistiques, et d'autre part, de fixer une borne maximum afin que la réalisation de cette campagne de terrain soit envisageable dans la temporalité de cette thèse. De plus, la distribution des sites d'études a davantage été soutenue d'une part, au sein de la vallée de la Roya, en raison de l'approche multiscalaire mise en place dans cette thèse, et d'autre part, sur le littoral des corniches de la Riviera, en raison de la présence de deux espèces endémiques à ce territoire parmi les espèces étudiées, à savoir, *Acis nicaeensis* et

⁴ Par ce terme, il est désigné l'ensemble des zones de végétation telles que définies par la BD Forêt V2 de l'IGN.

Atractylis cancellata. Le nombre de sites d'études au sein de ces strates a été augmenté afin d'obtenir une quantité suffisante de données pour la suite de cette étude.

(a)



(b)

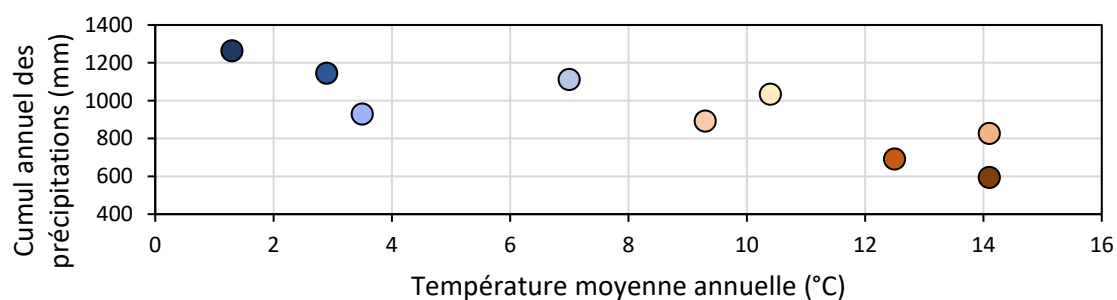


Figure 4.2. Stratification du Sud-Est de la France en neuf classes climatiques. (a) Cartographie des neuf classes climatiques. (b) Distribution des classes selon le cumul annuel des précipitations et de la température moyenne annuelle.

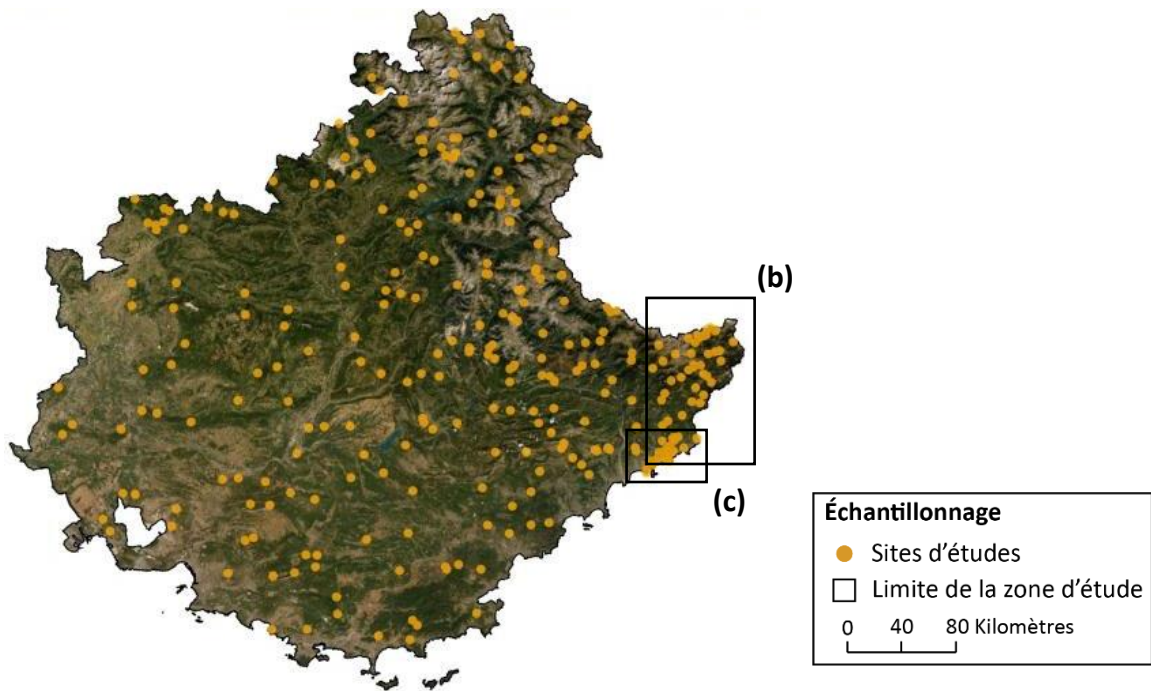
Tableau 4.1. Caractéristiques climatiques des neuf classes climatiques.

Classes	Tn (°C)	Tmoy (°C)	Tx (°C)	Prtot (mm)	Prmin (mm)
Classe 1 (C1)	1.1	14.1	30.4	593	10
Classe 2 (C2)	-1.9	12.5	31.1	691	26
Classe 3 (C3)	1.8	14.1	29.4	826	13
Classe 4 (C4)	-4.2	9.3	26.9	891	43
Classe 5 (C5)	-1.5	10.4	25.4	1 033	33
Classe 6 (C6)	-4.9	7	22.9	1 111	57
Classe 7 (C7)	-7.8	3.5	18.4	928	58
Classe 8 (C8)	-8.2	2.9	17.6	1 144	71
Classe 9 (C9)	-9.3	1.3	15.6	1 263	72

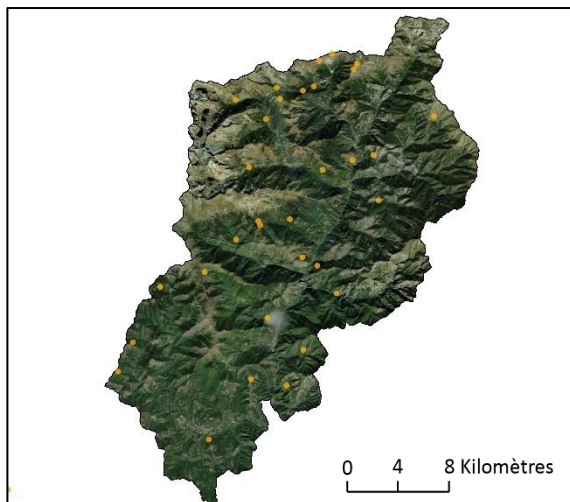
Ainsi, le nombre total de sites d'études est de 327. La localisation de ces sites est observable dans la **figure 4.3 - a**. La densité des relevés est plus importante à l'est de la zone d'étude qu'à l'ouest. Cela s'explique, d'une part, par la présence de la chaîne de montagnes des Alpes qui offre une plus grande diversité de milieux que les plaines de la basse vallée du Rhône situées à l'ouest de la zone d'étude. D'autre part, car l'échantillonnage a été renforcé dans la vallée de la Roya et sur le littoral des corniches de la Riviera (cf. **figure 4.3 - b c**).

La **figure 4.4** permet d'observer des exemples de milieux qui représentent différentes strates obtenues par cette stratification hiérarchique. La **figure 4.4 - a** montre un milieu présent dans la strate C1P1G1 c'est-à-dire une forêt fermée (ici de *Pinus sylvestris*) sur sol calcaire présent dans un climat montagnard. La strate C2P2G3 (climat montagnard, physionomie forêt ouverte, substrat mixte) est ici associée à un mélézin ouvert (*Larix decidua*) avec présence de Raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*) sur sol mixte (cf. **figure 4.4 - b**). La strate C3P4G1 (climat méditerranéen, physionomie garrigue, substrat calcaire) correspond à une garrigue proche du littoral composée d'une strate arbustive (*Euphorbia dendroides*, *Genista scorpius*, *Pistacia terebinthus*) et d'une strate herbacée (*Brachypodium retusum* cf. **figure 4.4 - c**). Enfin, la strate C2P3G4 (climat montagnard, physionomie formation herbacée, substrat meuble) correspond à une formation herbacée (*Antennaria dioica*, *Gentiana verna*) parsemée de nombreux éboulis (cf. **figure 4.4 - d**).

(a)



(b)



(c)

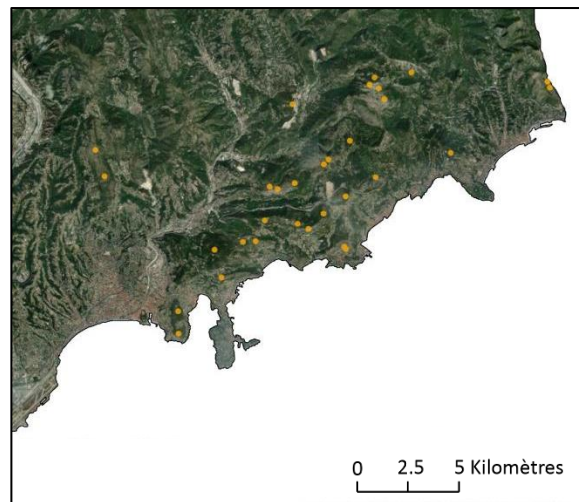


Figure 4.3. Localisation des sites d'études. (a) Échelle régionale, le Sud-Est de la France. (b) Échelle locale, la vallée de la Roya. (c) Littoral de la région niçoise.

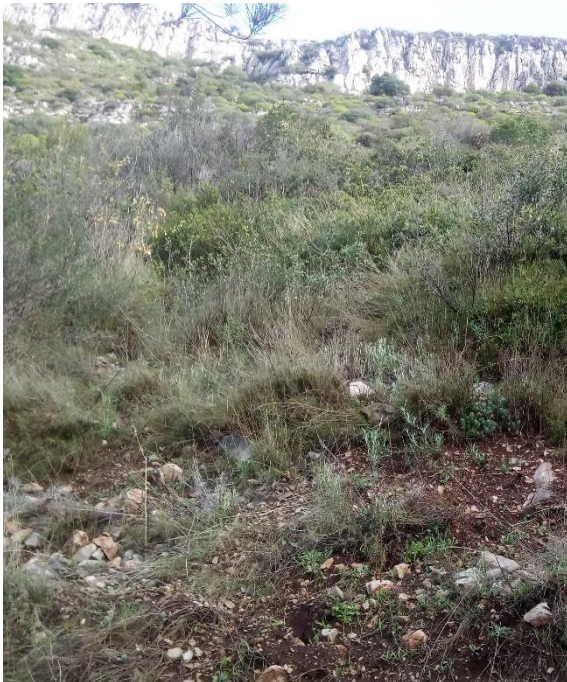
(a)



(b)



(c)



(d)

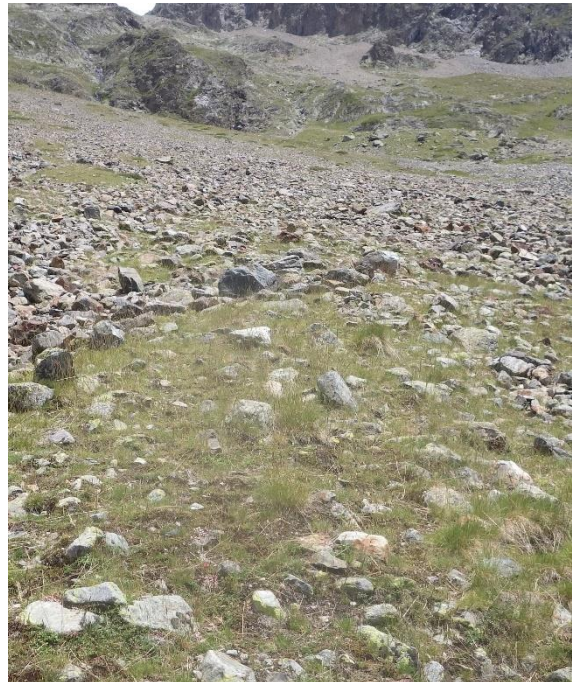


Figure 4.4. Exemples de milieux étudiés. (a) Site d'étude n° 8, strate C1P1G1 (climat montagnard, physionomie forêt fermée, substrat calcaire). (b) Site d'étude n° 8, strate C2P2G3 (climat montagnard, physionomie forêt ouverte, substrat mixte). (c) Site d'étude n° 326, strate C3P4G1 (climat méditerranéen, physionomie garrigue, substrat calcaire). (d) Site d'étude n° 19, strate C2P3G4 (climat montagnard, physionomie formation herbacée, substrat meuble).

Sous-section 4.2.2. Des transects linéaires pour récolter les données.

Une fois le site choisi, la méthode de collecte des données doit permettre de mesurer le taux de recouvrement des espèces étudiées. Nous avons décidé de mettre en place une méthode de collecte des données hybride, qui réunit l'utilisation d'unités linéaires pour les espèces ligneuses et d'unités ponctuelles le long du transect pour les espèces herbacées.

Au sein de chaque site d'étude, trois transects linéaires de 50 mètres espacés de 25 mètres ont été réalisés. Cela représente 150 mètres linéaires étudiés représentatifs d'une surface de 50 mètres de longueur par 50 mètres de largeur, taille des pixels des modèles de cette thèse. Dans ces trois transects, nous avons étudié le taux de recouvrement des espèces arborées et arbustives, en relevant la largeur sur la ligne de toutes les espèces ligneuses intersectées (cf. **figure 4.5 - a**), ainsi que des espèces herbacées, en réalisant un relevé ponctuel tous les mètres soit 150 relevés ponctuels (cf. **figure 4.5 - b**). La **figure 4.1** schématise le dispositif de collecte des données mise en place. Les mètres linéaires de recouvrement des espèces arborées et arbustives sont ensuite additionnés et divisés par la longueur totale du relevé, soit 150 mètres, afin d'obtenir une valeur de densité. Il est en de même pour les plantes herbacées en additionnant cette fois-ci le nombre de points contacts des espèces. Cette méthode permet d'obtenir des informations sur la densité d'une espèce à plusieurs échelles spatiales : à l'échelle d'un site, à l'échelle locale (vallée de la Roya), et à l'échelle régionale (Sud-Est de la France). En plus du taux de recouvrement, des informations sur la hauteur approximative des individus ont été relevées pour les arbres et les arbustes.

La méthode mise en place repose sur trois transects linéaires qui n'ont, par définition, aucune largeur. Ainsi, seuls les individus présents sur la ligne sont comptés. Toutefois, si une espèce n'a pas été observée sur le relevé, mais qu'elle a été observée dans le site d'étude (c'est-à-dire au sein des 2 500 mètres carrés), nous avons jugé nécessaire de prendre en compte cette information et nous avons estimé que la densité de l'espèce *in-situ* ne devait pas dépasser 1 %. Des informations sur les conditions physiques du milieu sont également relevées tels que l'altitude, la géologie, la pédologie, la présence ou non d'activités humaines et le type d'activités, les taux de recouvrement estimés des arbres, des arbustes et des plantes herbacées ainsi que les principales espèces dominantes de ces différentes strates. Toutes ces informations ont pour vocation de décrire les milieux étudiés.

En effet, cette campagne de terrain se veut représentative des conditions physiques des différents milieux étudiés. À ce titre, les facteurs de perturbation sont donc pris en compte, et un nombre non négligeable de relevés ont été réalisés dans des sites d'études composés de zones brûlées, défrichées ou plus généralement dans une végétation récemment modifiée par l'action de l'homme. Chaque relevé est accompagné de photographies afin de témoigner des conditions dans lesquelles se sont effectués les relevés.

Les informations sont enregistrées dans un formulaire préétabli composé de plusieurs encadrés (cf. **figure 4.5**). Il comprend :

- Un encadré pour informer le nom du site et la date ;
- Un encadré pour les caractéristiques du milieu,
- Un encadré pour les relevés ponctuels des espèces herbacées ;
- Un encadré pour le recouvrement des espèces arborées et arbustives ;
- Un encadré pour le calcul de la densité.

Cette campagne de terrain a été réalisée aux printemps et été de l'année 2017 ainsi qu'à l'été de l'année 2018. Au total, cette campagne de terrain aura nécessité cinq mois de travail, près de 15 000 kilomètres de déplacement en voiture et 600 kilomètres de déplacement pédestre.

Chapitre 4. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces

Número du relevé :	127	Date :	09/08/2017
<u>Description</u>		<u>Espèces supplémentaires</u>	
Pente :	10°		
Géologie :	Calcaire		
Pédologie :	Restanque		
Strate arborée :	Pin d'Alep, QuPu (50 - 75%)		
Strate arbustive :	Juniperus communis, Terebinthe, Chêne des garrigues (25 - 50 %)		
Strate herbacée :	Graminées, ApMo (50 - 75 %)		
<u>Transect 1</u>	<u>Transect 2</u>	<u>Transect 3</u>	<u>Espèces</u>
1 Argyrolobium zanonii (0)	A	A	QuPu :
2 Aphyllanthes monspeliensis (0)	A	A	largeur hauteur ombre
3 Aphyllanthes monspeliensis (0)	A	A	0.25 0.25 0
4 Aphyllanthes monspeliensis (0)	A	A	0.25 0.25 0
5 Aphyllanthes monspeliensis (0)	Aphyllanthes monspeliensis (0)	L	4 8 0
6 A	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
7 Aphyllanthes monspeliensis (0)	A	Aphyllanthes monspeliensis (1)	1 0.5 1
8 Aphyllanthes monspeliensis (0)	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	5 6 1
9 L	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
10 L	A	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
11 A	L	L	0.25 0.25 1
12 L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	0.25 0.25 1
13 L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
14 A	Aphyllanthes monspeliensis (1)	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
15 A	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
16 L	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
17 Aphyllanthes monspeliensis (1)	Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	0.25 0.25 1
18 Aphyllanthes monspeliensis (1)	A	L	0.25 0.25 1
19 Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
20 Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	A	0.25 0.25 1
21 Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	L	0.25 0.25 1
22 L	L	L	0.25 0.25 1
23 L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	0.25 0.25 1
24 Aphyllanthes monspeliensis (1)	Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	0.25 0.25 1
25 Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	Aphyllanthes monspeliensis (1)	0.25 0.25 1
26 Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	A	0.25 0.25 1
27 Aphyllanthes monspeliensis (1)	L	R	0.25 0.25 1
--	.	.	-- -- .
<u>Analyses statistiques</u>			
<u>Nom</u>	<u>Nombre</u>	<u>Pourcentage</u>	<u>Espèces supplémentaires</u>
A	37	24.67%	0
L	49	32.67%	0
R	1	0.67%	
S	0	0.00%	
Aphyllanthes monspeliensis (0)	10	6.67%	
Aphyllanthes monspeliensis (1)	52	34.67%	
Aphyllanthes monspeliensis (2)	0	0.00%	
Brachypodium retusum (0)	0	0.00%	
Brachypodium retusum (1)	0	0.00%	
Brachypodium retusum (2)	0	0.00%	
Argyrolobium zanonii (0)	1	0.67%	
Argyrolobium zanonii (1)	0	0.00%	
Argyrolobium zanonii (2)	0	0.00%	QuPu : 35.5 23.67%
Prenanthes purpurea (2)	0	0.00%	QuPu : 62.75 41.83%
Prenanthes purpurea (1)	0	0.00%	QuPu : 5.25 3.50%
Prenanthes purpurea (0)	0	0.00%	CySe : 2 1.33%
Gentiana verna (02)	0	0.00%	SoAu : 3.25 2.17%
Gentiana verna (01)	0	0.00%	0
Gentiana verna (00)	0	0.00%	0 0.00%
Gentiana verna (12)	0	0.00%	
Gentiana verna (11)	0	0.00%	
Gentiana verna (10)	0	0.00%	
Gentiana verna (22)	0	0.00%	

Figure 4.5. Formulaire utilisé lors de la campagne de récolte des données. Ici, un exemple d'un relevé réalisé dans le site d'étude n° 127 le 9 août 2017.

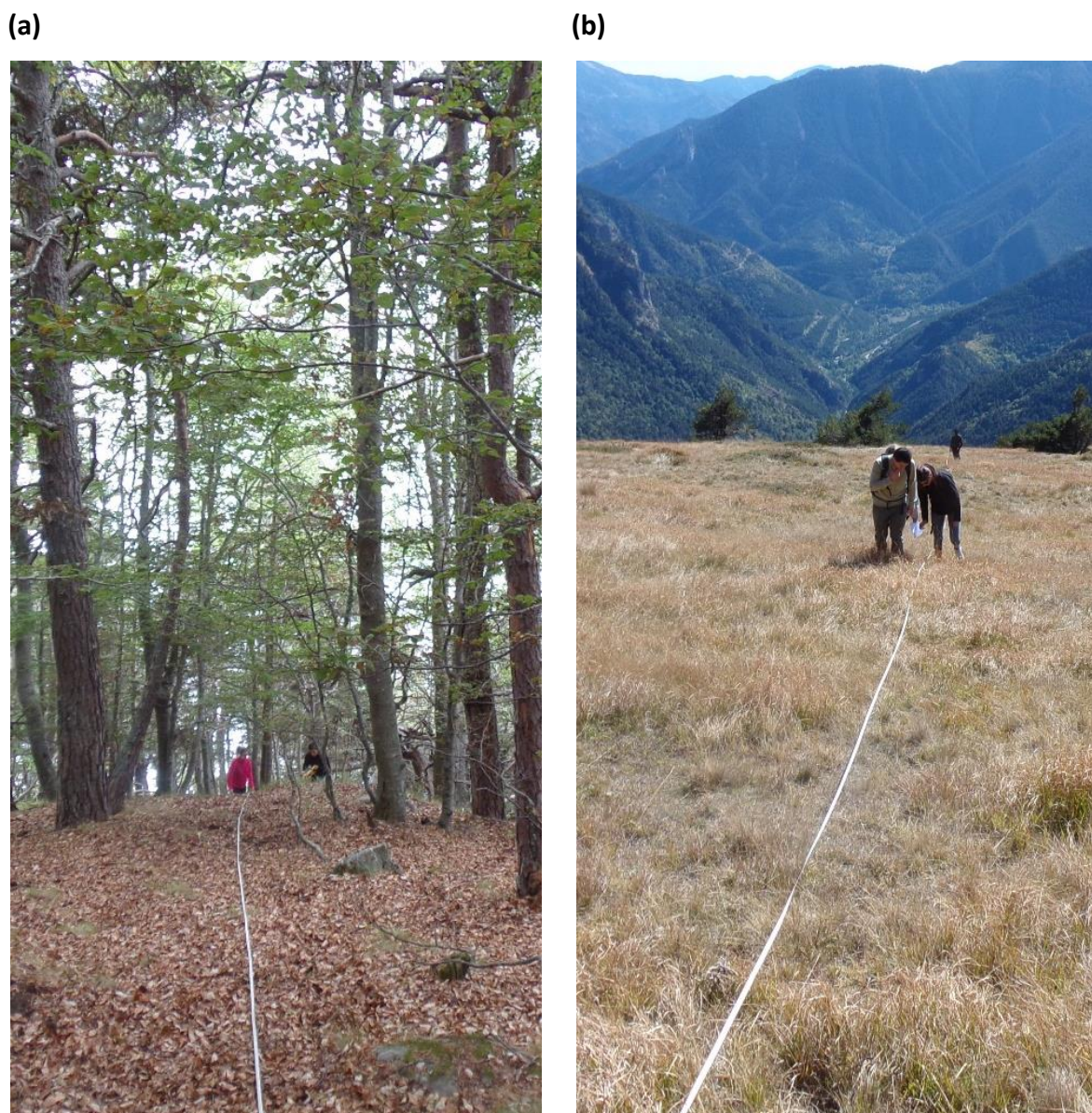


Figure 4.6. Dispositif de collecte des données lors de la campagne de terrain. (a) et (b) Photo prise en septembre 2017. Collecte des données avec l'aide des étudiants de licence 3^e année de Géographie de l'Université Côte d'Azur.

Sous-section 4.2.3. Analyse statistique des résultats.

Une analyse statistique descriptive des données récoltées a ensuite été réalisée en trois étapes.

D'abord, la fréquence d'observation des espèces est étudiée. D'une part, une comparaison a été effectuée entre le taux d'observation dans l'ensemble des sites d'études, et la part du Sud-

Est de la France qui leur est viable. D'autre part, les présences et les absences au sein de l'aire de viabilité de chacune des espèces sont comptabilisées afin de déterminer le taux d'occupation de ces dernières.

Ensuite, la distribution statistique et spatiale des valeurs de densité récoltées sur le terrain est analysée. Une attention particulière est portée sur les valeurs extrêmes et sur la densité moyenne observée pour chacune des espèces étudiées. L'écart type de la distribution statistique de ces valeurs de densité permet de commenter, notamment par l'intermédiaire des résultats cartographiques, la variation spatiale de la densité des espèces.

Enfin, ces deux résultats sont ensuite confrontés entre eux afin d'identifier les patrons de répartition et de densité des espèces. Pour ce faire, il est considéré, d'une part, que le taux d'observation dans l'ensemble des sites d'études permet de différencier les espèces communes des espèces rares, et d'autre part, que la densité moyenne permet de différencier les espèces localement denses, des espèces localement peu denses. Cette méthode d'identification des patrons est inspirée des travaux de Hanski (1982), qui reconnaissait l'existence de quatre types d'espèces (cf. **figure 4.7**), à savoir :

- Les espèces communes (*core species*) abondantes et qui occupent un nombre important de milieux.
- Les espèces rares (*stellite species*) peu abondantes et qui occupent un nombre réduit de milieux.
- Les espèces disséminées (*rural species*), peu abondantes et qui occupent un nombre important de milieux.
- Les espèces localement abondantes (*urban species*), mais qui occupent un nombre réduit de milieux.

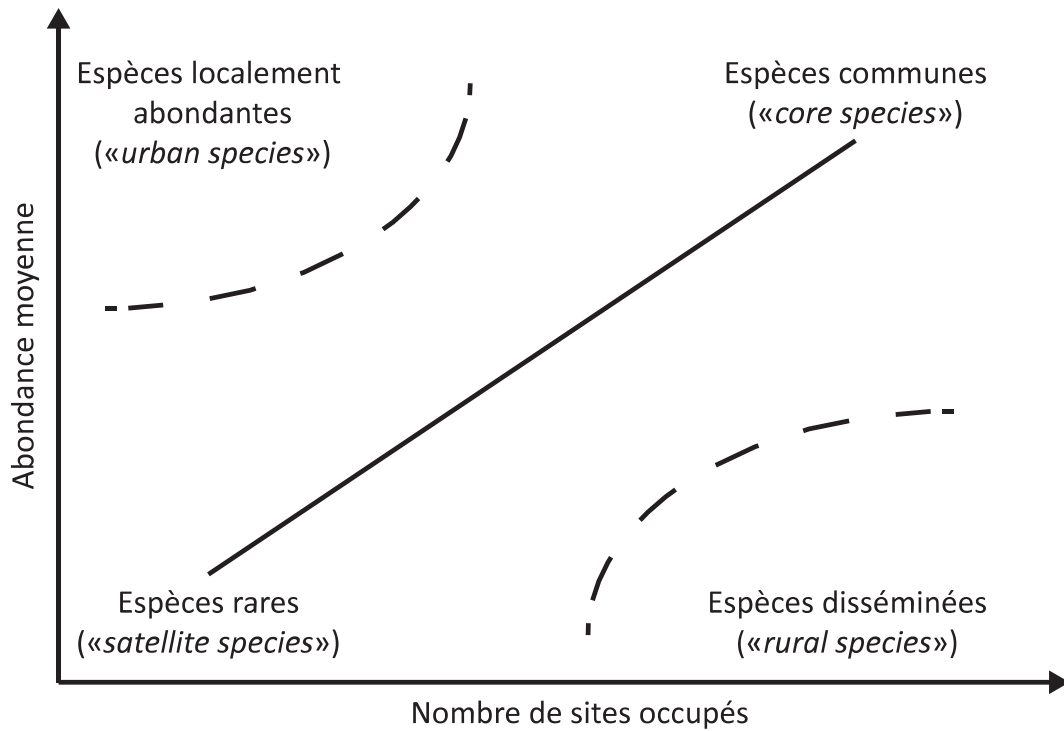


Figure 4.7. Les quatre types d'espèces selon Hanski (1982). D'après Alexandre et Génin, 2011 eux-mêmes inspirés de Kent *et al.*, 1997.

Délimiter ces patrons nécessite de déterminer des valeurs seuils pour chacune de ces caractéristiques. Il est considéré dans cette étude que ces valeurs seuils correspondent à la moyenne des 25 espèces étudiées. Ainsi, la valeur seuil qui permet de différencier les espèces communes des espèces rares est la moyenne des taux d'observation des 25 espèces étudiées. La méthode est équivalente pour la densité moyenne. L'application de ces seuils permet, dès lors, d'attribuer à chacune des espèces étudiées, un patron de densité et de répartition.

Section 4.3. Résultats.

Cette section a pour objectif de présenter les données récoltées lors de cette campagne de terrain. Trois éléments sont abordés. D'abord, la fréquence d'observation des espèces est décrite dans la **sous-section 4.3.1**. Ensuite, la densité locale des espèces et sa variabilité spatiale à l'échelle régionale sont révélées dans la **sous-section 4.3.2**. Enfin, un croisement entre ces deux résultats est proposé dans la **sous-section 4.3.3** afin de mettre en avant les patrons de densité et de répartition des espèces étudiées.

Sous-section 4.3.1. Fréquence d'observation des espèces.

Lors de cette campagne de terrain, *Quercus pubescens* est l'espèce qui a été la plus fréquemment observée. Elle a été observée dans 166 des 327 sites d'études, soit dans 50.8 % des sites étudiés (cf. **tableau 4.2**). *Sorbus aria* et *Juniperus oxycedrus* ont été observées dans respectivement, 106 et 101 sites d'études. *Aphyllanthes monspeliensis* a été observée dans 93 sites d'études. *Cytisophyllum sessilifolium*, *Sorbus aucuparia*, *Argyrolobium zanonii*, *Brachypodium retusum*, *Antennaria dioica* et *Abies alba* ont été observées dans plus de 40 sites d'études, dont notamment 68 sites d'études pour *Cytisophyllum sessilifolium*. *Ostrya carpinifolia*, *Vaccinium uliginosum* et *Gentiana verna* ont été observées dans au moins 20 sites d'études avec, respectivement, 29, 24, et 21 observations. Quatre espèces ont été observées dans un nombre de sites d'études compris entre 10 et 20 sites. Il s'agit de *Pinus cembra*, *Carlina acanthifolia*, *Acis nicaeensis* et *Arctostaphylos uva-ursi*. Enfin, 7 espèces ont été observées dans moins de 10 sites d'études. Il s'agit de *Prenanthes purpurea*, *Pinus uncinata*, *Dryas octopetala*, *Primula marginata*, *Gentiana bavarica*, *Atractylis cancellata*, *Berardia lanuginosa* et *Lilium pomponium*.

Les résultats de cette campagne de terrain montrent une grande variabilité dans la fréquence d'observation des espèces étudiées. Plus encore, ils révèlent très bien la faible capacité des modèles corrélatifs à estimer le taux d'occupation de la zone étudiée par chacune des espèces.

Par exemple, *Lilium pomponium* n'a été observée que dans 2 des 327 sites d'études, soit dans 0.6 % des sites étudiés (cf. **figure 4.8 - b**). Or, les modèles corrélatifs estiment que près de 33.3 % de la zone d'étude est viable pour cette espèce (cf. **section 3.3**). Ainsi, les résultats de

cette étude dévoilent que la présence de *Lilium pomponium* dans le Sud-Est de la France est bien plus réduite que celle estimée par les modèles corrélatifs si on les interprète comme des modèles de répartition (cf. **figure 4.8 - b**). Toutefois, pour un nombre réduit d'espèces, les modèles corrélatifs sont également à l'origine d'une bonne estimation du taux d'occupation des espèces. Par exemple, les modèles corrélatifs estiment que près de 13.5 % de la zone étudiée est viable pour *Antennaria dioica*, et cette espèce a été observée dans 13.8 % des sites étudiés lors de la campagne de terrain (cf. **figure 4.8 - b**), soit une sous-estimation de seulement 0.3 % par les modèles corrélatifs.

Tableau 4.2. Nombre total d'observations dans les 327 sites étudiés.

Espèces	Nombre total d'observations
QuPu	166
SoAr	106
JuOx	101
ApMo	93
CySe	68
SoAu	63
ArZa	49
BrRe	49
AnDi	45
AbAl	40
OsCa	29
VaUl	24
GeVe	21
PiCe	19
CaAc	14
AcNi	13
ArUv	11
DrOc	8
PiUn	8
PrPu	8
PrMa	6
AtCa	3
GeBa	3
BeSu	2
LiPo	2

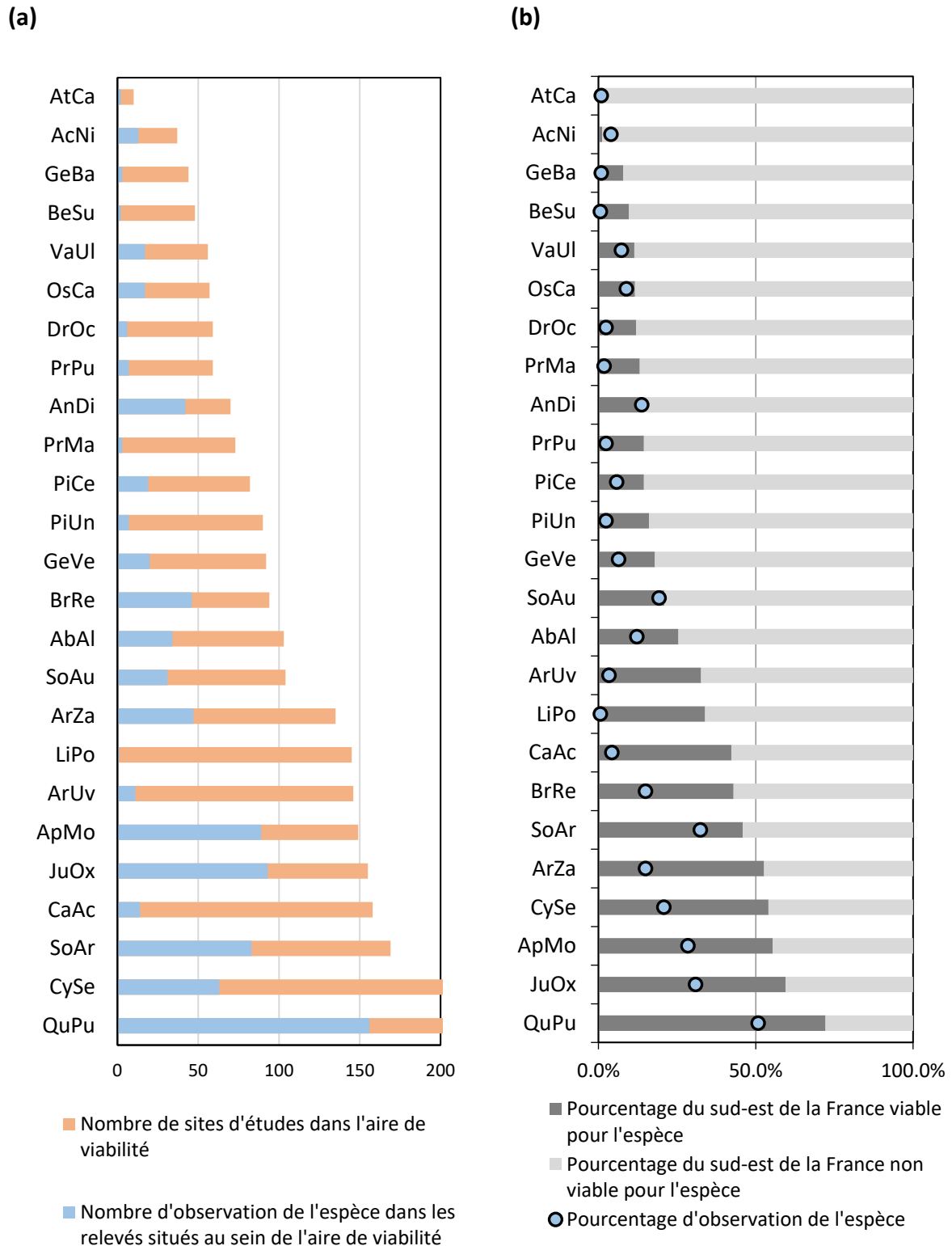


Figure 4.8. Fréquence d'observations des espèces lors de la campagne de terrain. (a) Comparaison entre le nombre de sites d'études localisés au sein de l'aire de viabilité et le nombre de sites d'études où l'espèce a été observée. (b) Comparaison entre la part viable du Sud-Est de la France estimée par les modèles corrélatifs et la fréquence d'observation de l'espèce.

Les modèles corrélatifs, si on les interprète comme des modèles de répartition, sont à l'origine d'une surestimation du taux d'occupation de la zone étudiée pour l'ensemble des espèces à l'exception d'*Antennaria dioica*, *Atractylis cancellata* et *Acis nicaeensis* (cf. **figure 4.8 - b**). La sous-estimation pour ces espèces de, respectivement, 0.3 %, 0.8 % et 2.8 %. La surestimation par les modèles corrélatifs est en moyenne de 17.9 %. Elle est comprise entre 1.6 % pour *Sorbus aucuparia* et 37.9 % pour *Carlina acanthifolia*. En effet, ces deux espèces ont, respectivement été observées dans 19.3 % et 4.3 % des sites d'études, alors que les modèles corrélatifs estiment que près de, respectivement, 20.9 % et 42.2 % de la zone d'étude possède des conditions environnementales viables pour cette espèce.

Dès lors, la fréquence d'observation des espèces ne correspond pas nécessairement avec le taux d'occupation de la zone étudiée estimée par les modèles corrélatifs si on les interprète comme des modèles de répartition.

Cependant, si on les interprète comme des modèles d'aire de viabilité, alors les résultats permettent d'estimer le taux d'occupation de l'aire de viabilité pour chacune des espèces, et l'examen des présences et des absences des espèces dans les sites localisés au sein de leur aire de viabilité renseigne sur le caractère rare ou commun de ces dernières. En effet, *Quercus pubescens* a été observée dans 156 (76.5 %) des 204 sites d'études réalisés au sein de son aire de viabilité (cf. **figure 4.9 - a**), ce qui représente le taux d'occupation de l'aire le plus élevé des 25 espèces étudiées (cf. **figure 4.8 - b**). Ce taux d'occupation s'élève à 60.0 % pour *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 4.9 - b**) et *Aphyllanthes monspeliensis* (cf. **figure 4.9 - c**).

Les **figures 4.9, 4.10 et 4.11** permettent d'observer que les absences des espèces ne sont pas uniquement localisées en marge des aires de viabilité. Elles sont distribuées d'une manière plus ou moins homogène en fonction des espèces sur l'ensemble des aires de viabilité. En comparaison à *Quercus pubescens*, le taux d'occupation de l'aire de viabilité est bien inférieur pour *Abies alba*. En effet, cette espèce a été observée dans 34 des 103 sites d'études localisés dans son aire de viabilité, soit un taux d'occupation de 33.0 % de son aire (cf. **figure 4.10 - a**). Ce taux d'occupation est de 31 % pour *Cytisophyllum sessilifolium* (cf. **figure 4.10 - b**), et 35 % pour *Acis nicaeensis* (cf. **figure 4.10 - c**).

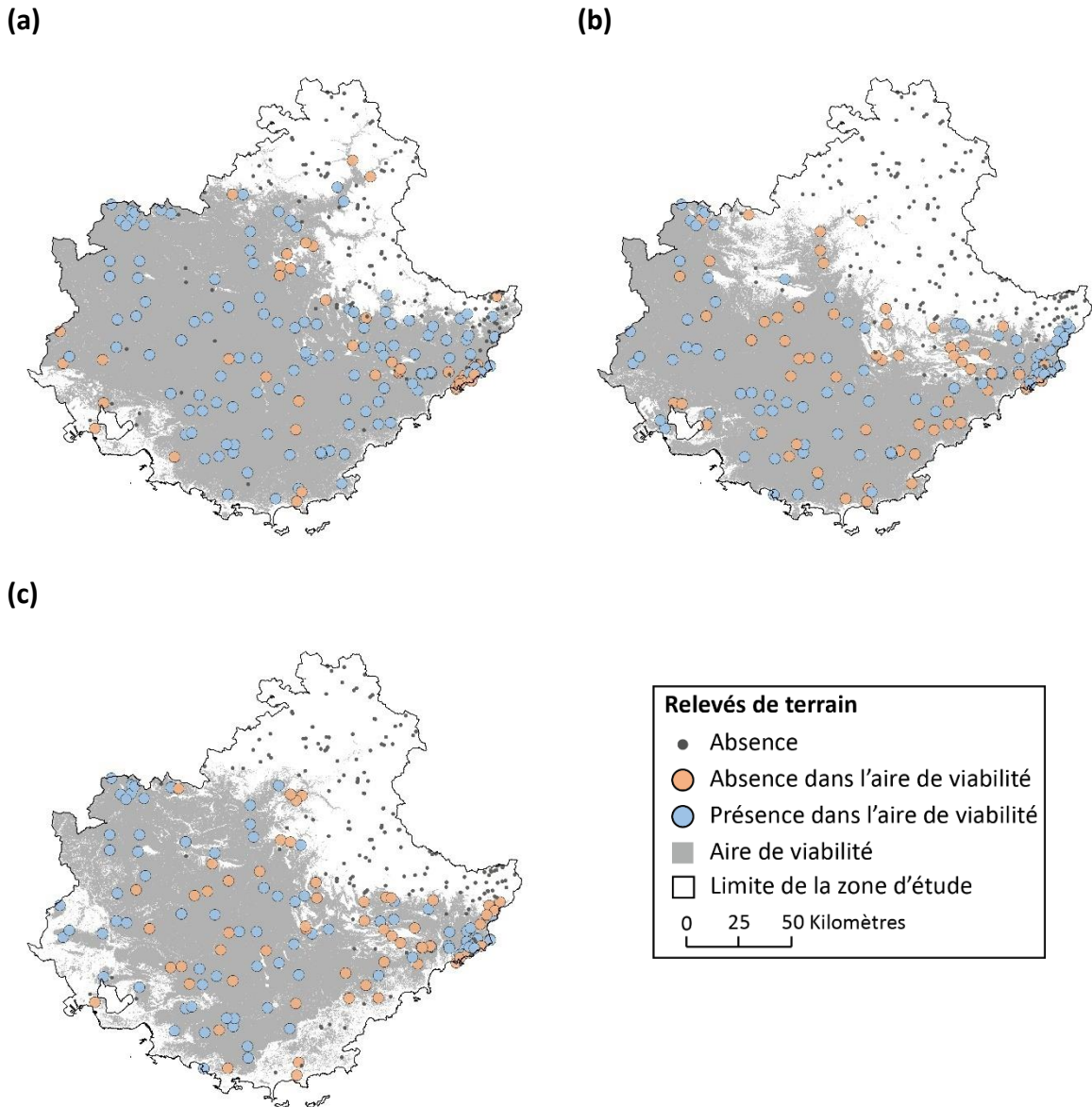


Figure 4.9. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en **annexe 4.1**.

Ces taux d'occupation de l'aire de viabilité s'élèvent à 60.0 % pour *Antennaria dioica*, 49.1 % pour *Sorbus aria* et *Brachypodium retusum*. 34.8 % pour *Argyrolobium zanonii* et 30.0 % pour *Vaccinium uliginosum*, *Ostrya carpinifolia* et *Sorbus aucuparia*. Cette valeur est de 23.2 %, 21.7 %, 20.0 % et 11.9 % pour respectivement, *Pinus cembra*, *Gentiana verna*, *Atractylis cancellata* et *Prenanthes purpurea*. Enfin, près de huit espèces ont été observées dans moins de 10.0 % des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. C'est le cas notamment pour

Carlina acanthifolia, *Pinus uncinata* (cf. **figure 4.11 - a**), *Arctostaphylos uva-ursi* (cf. **figure 4.11 - b**), *Dryas octopetala* (cf. **figure 4.11 - c**) et *Gentiana bavarica*.

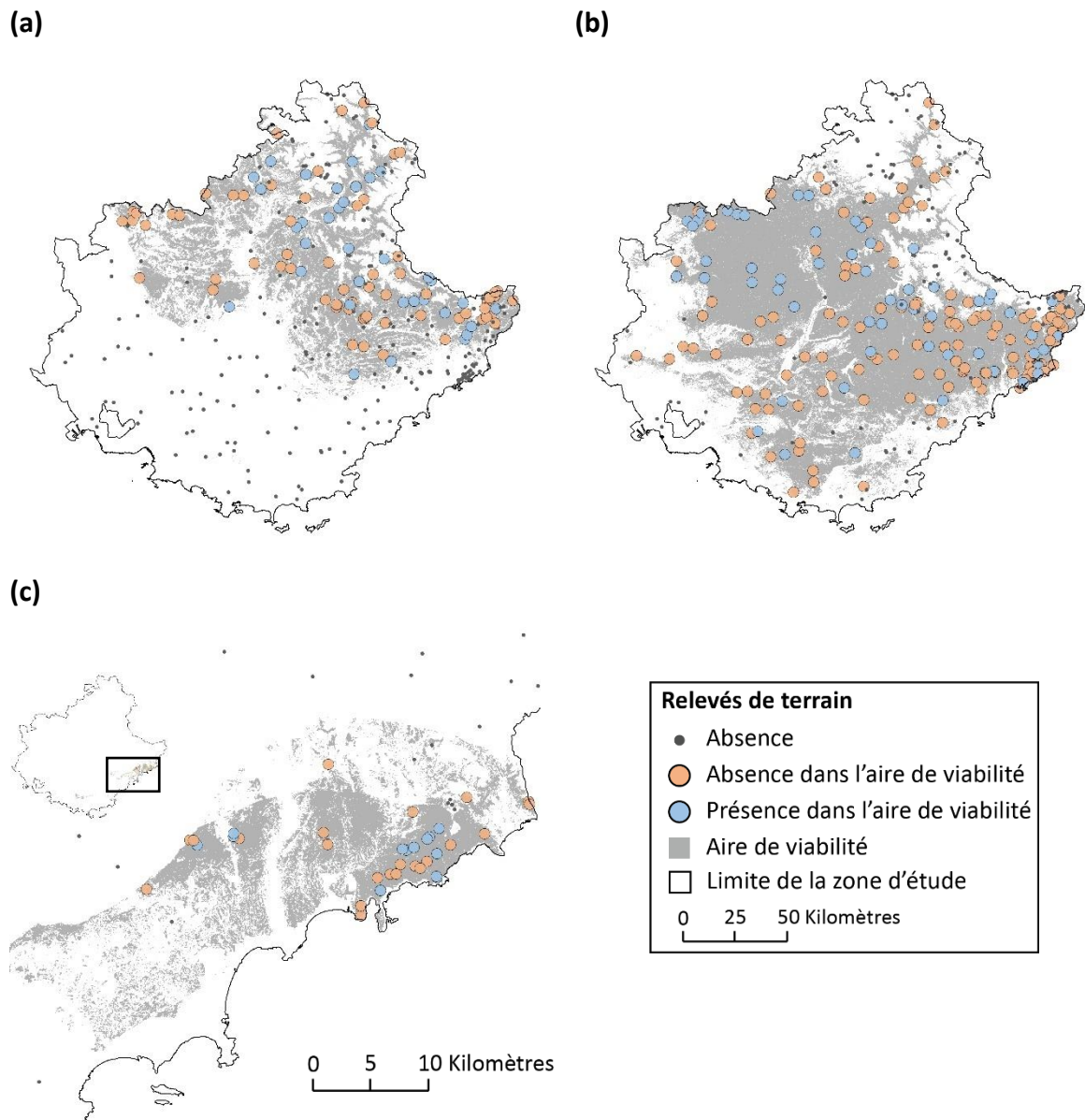


Figure 4.10. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. (a) *Abies alba*. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*. (c) *Acis nicaeensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en **annexe 4.1**.

Il est à noter que *Berardia lanuginosa*, *Primula marginata* et *Lilium pomponium* ont été observées dans moins de 4.5 % des sites d'études présentes dans leur aire de viabilité.

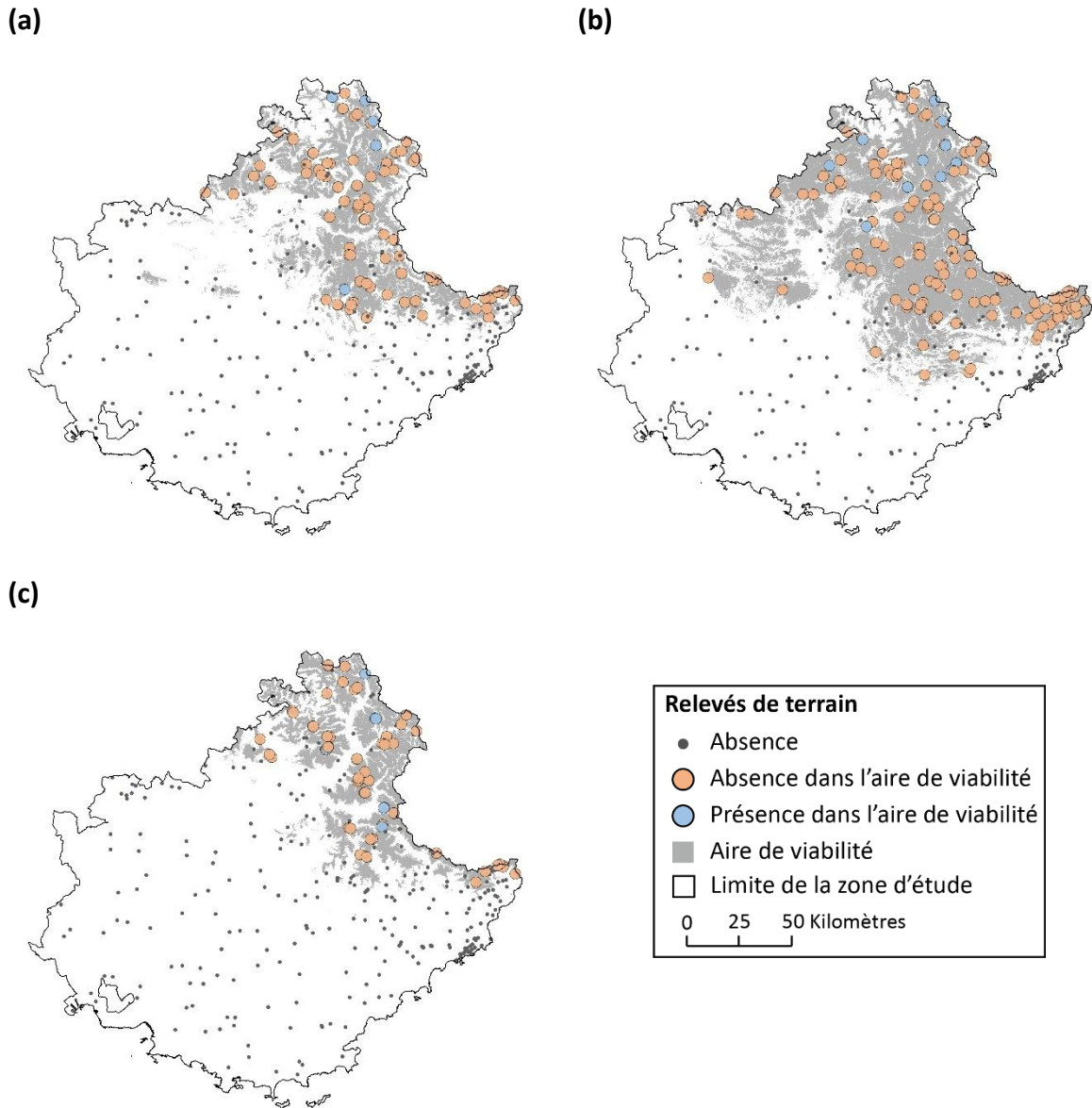


Figure 4.11. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. (a) *Pinus uncinata*. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*. (c) *Dryas octopetala*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en **annexe 4.1.**

Encadré 4.1. Les observations hors des aires de viabilité.

Lors de la campagne de terrain réalisée dans le cadre de cette étude, quelques occurrences ont été observées en dehors des aires de viabilité pour 19 des 25 espèces étudiées (cf. **figure 4.1.1**). Aucune observation hors de leur aire de viabilité n'a été effectuée pour *Acis nicaeensis*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Berardia lanuginosa*, *Carlina acanthifolia*, *Gentiana bavarica* et *Pinus cembra*. Ce nombre d'observations varie entre les espèces, il est inférieur à 10 observations pour 15 espèces (cf. **figure 4.1.1**). Pour quatre espèces, plus de 10 observations hors de leur aire de viabilité ont été réalisées. Il s'agit d'*Ostrya carpinifolia*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*. Ce nombre d'observations hors de leur aire de viabilité doit être nuancé pour *Juniperus oxycedrus* (n = 8) et *Quercus pubescens* (n = 10), car cela ne représente que, respectivement 8 % et 6 % du total des observations de l'espèce. Cependant, ces observations représentent près de 22 %, 41 % et 51 % du total des observations de, respectivement, *Ostrya carpinifolia*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*. Ces chiffres importants témoignent des difficultés du modèle ViaProb à estimer correctement l'aire de viabilité de ces espèces. Les valeurs des indices TSS ou SOR sont inférieures à 0.650 pour ces espèces (cf. **sous-section 3.3.2**).

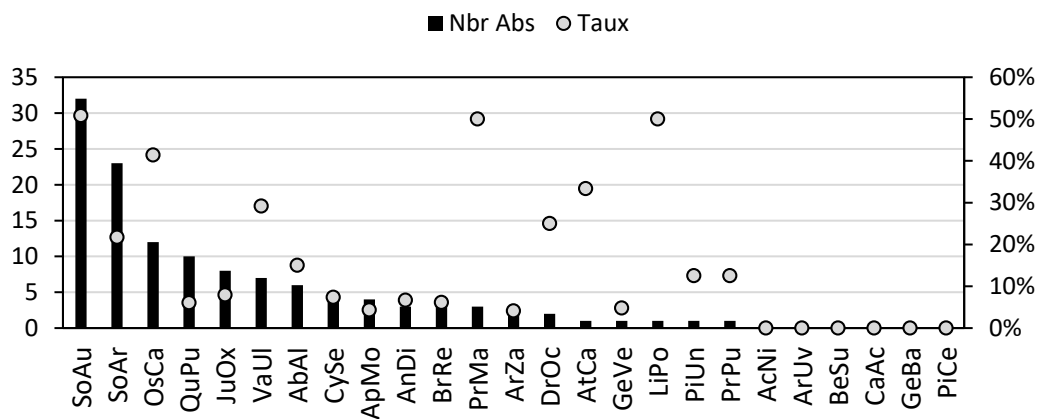


Figure 4.1.1. Observation hors des aires de viabilité. L'histogramme noir indique le nombre d'observations de chacune des espèces hors de leur aire de viabilité, et les ronds gris indiquent la part que cela représente du nombre total d'observations de chacune des espèces.

Sous-section 4.3.2. Densité des espèces et variabilité spatiale.

Outre le taux d'occupation à l'échelle régionale, les résultats de cette campagne de terrain permettent d'analyser la densité de ces espèces à l'échelle locale, c'est-à-dire leur taux de recouvrement au sein des sites d'études. Avant cela, il convient toutefois de rappeler que d'une part, des absences ont été constatées dans l'aire de viabilité de chacune des espèces étudiées, et d'autre part, que la densité minimale dans les sites d'études où les espèces ont été observées est de 1 %, et ce, pour toutes les espèces étudiées. Une densité locale de 1 % correspond, soit à une observation dans le site d'étude, mais hors des transects, soit à un taux de recouvrement inférieur à 1.5 mètre des 150 mètres linéaires, soit à moins de 3 points contacts.

Dès lors, les résultats révèlent que certaines espèces n'occupent jamais plus de 1.5 % des milieux où elles sont présentes. Il s'agit de *Gentiana bavarica* et *Lilium pomponium* dont la densité observée la plus élevée est de, respectivement, 1.0 % et 1.3 % (cf. **figure 4.13 - f**). Ces faibles densités peuvent, en partie, s'expliquer par la distribution spatiale des milieux viables pour ces espèces. Par exemple, *Gentiana bavarica* est inféodée aux milieux humides des pelouses alpines. La densité locale de cette espèce est donc déterminée par la part occupée du site d'étude par ces milieux spécifiques. Ainsi, la densité locale de cette espèce, à l'échelle métrique et au sein de ces milieux humides, est probablement bien plus élevée que la valeur maximale observée. Mais la présence réduite de milieux humides dans les sites étudiés, à l'échelle décamétrique, limite la densité locale de cette espèce (cf. **figure 4.12 - a**). Cette remarque est également valable pour *Berardia lanuginosa* et *Primula marginata*, dont la densité observée la plus élevée est de, respectivement, 2.7 % et 8.0 % (cf. **figure 4.13 - f**). En effet, dans la même mesure que pour *Gentiana bavarica*, *Primula marginata* est également inféodée à la présence de rochers. La densité locale de cette espèce est donc en partie dépendante de la densité de ces éléments dans le site (cf. **figure 4.12 - b**).

Pour les 21 autres espèces, la densité maximale observée est comprise entre 14.0 % pour *Acis nicaeensis* et 100.0 % pour *Quercus pubescens* (cf. **figure 4.13**). En effet, en plus de *Quercus pubescens*, les données récoltées lors de cette campagne de terrain indiquent que huit des espèces étudiées peuvent être localement dominantes dans les milieux où elles sont présentes (cf. **figure 4.13 - a b c**). Il s'agit de *Juniperus oxycedrus* avec une densité *in-situ* pouvant atteindre 47.5 % (cf. **figure 4.14 - b**), *Arctostaphylos uva-ursi* (49.5 %), *Dryas*

octopetala (53.5 % cf. **figure 4.14 - a**), *Abies alba* (72.0 % cf. **figure 4.14 - d**), *Brachypodium retusum* (91.0 %) et *Ostrya carpinifolia* (93.0 % cf. **figure 4.14 - c**).

Ainsi, les résultats de cette campagne de terrain démontrent que les espèces occupent généralement une portion limitée des milieux dans lesquels elles sont présentes.

(a)



(b)



Figure 4.12. Exemples de sites d'études où la densité des espèces est conditionnée par les conditions micro-locales du milieu. (a) Ici pour *Gentiana bavarica* dont on peut observer quelques individus (en bleu) sur un substrat humide qui n'est présent que sur une partie réduite du site d'étude. (b) ici pour *Primula marginata* dont la densité dans ce site d'étude est conditionnée par la présence d'éléments rocheux. Quelques individus sont visibles sur les roches (en hauteur) au centre de la photo.

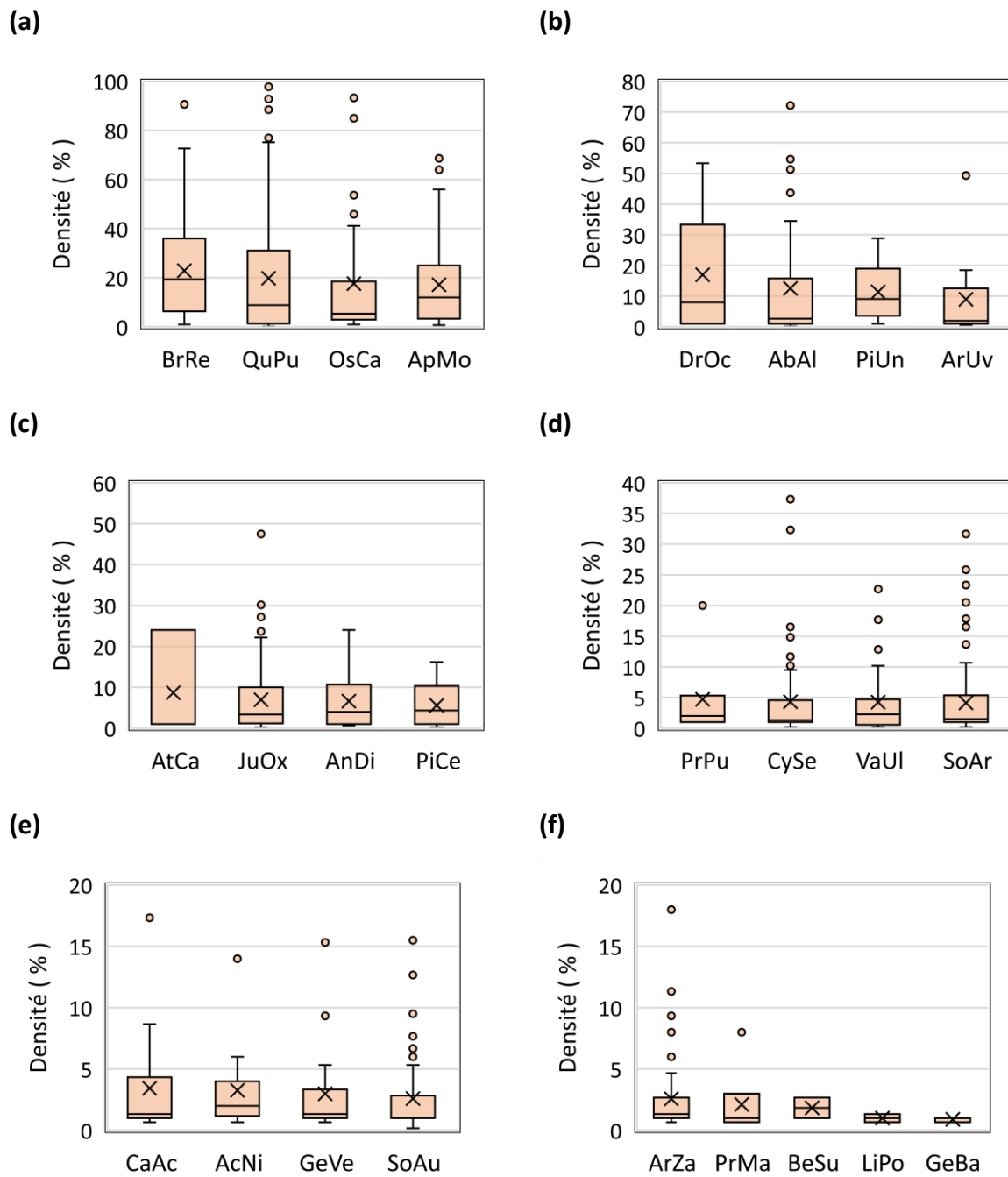


Figure 4.13. Distribution des valeurs de densité relevées lors de la campagne de terrain. (a) pour les espèces BrRe (n = 49), QuPu (n = 166), OsCa (n = 29), ApMo (n = 93). (b) pour les espèces DrOc (n = 8), AbAl (n = 40), PiUn (n = 8), ArUv (n = 11). (c) Pour les espèces AtCa (n = 3), JuOx (n = 101), AnDi (n = 45), PiCe (n = 19). (d) Pour les espèces PrPu (n = 8), CySe (n = 68), VaUl (n = 24), SoAr (n = 106). (e) pour les espèces CaAc (n = 14), AcNi (n = 13), GeVe (n = 21), SoAu (n = 63). (d) pour les espèces ArZa (n = 49), PrMa (n = 6), BrSu (n = 2), LiPo (n = 2), GeBa (n = 3).

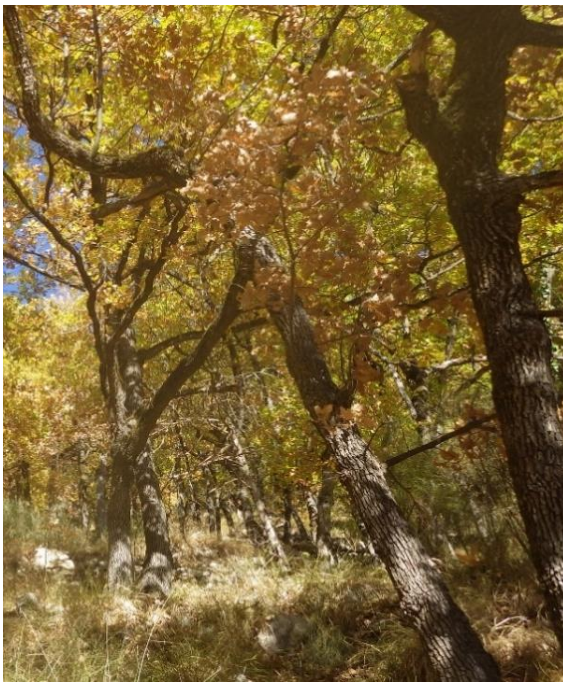
(a)



(b)



(c)



(d)

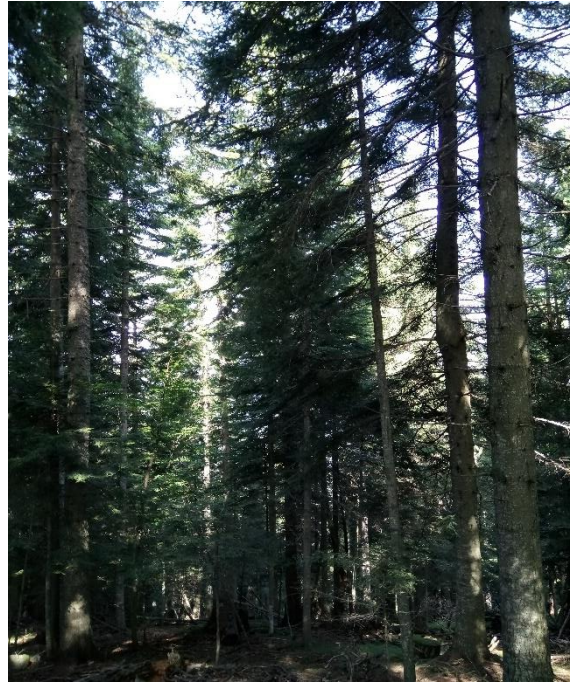


Figure 4.14. Exemples de la dominance de certaines espèces dans quatre sites d'études. (a) *Dryas octopetala* en période de floraison (fleurs blanches). (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Quercus pubescens*. (d) *Abies alba*.

Plus encore, la densité moyenne des espèces les plus denses localement, dans les milieux où elles sont présentes, n'excède pas 23.0 %. *Brachypodium retusum* est l'espèce dont la densité *in-situ* est, en moyenne, la plus élevée avec une densité moyenne à l'échelle régionale de 23.0 (\pm 19.5) %. La densité moyenne à l'échelle régionale de *Quercus pubescens* est de 20.0 (\pm 24.5) % et celle d'*Ostrya carpinifolia*, de 17.5 (\pm 24.5) % (cf. **figure 4.13 - a**).

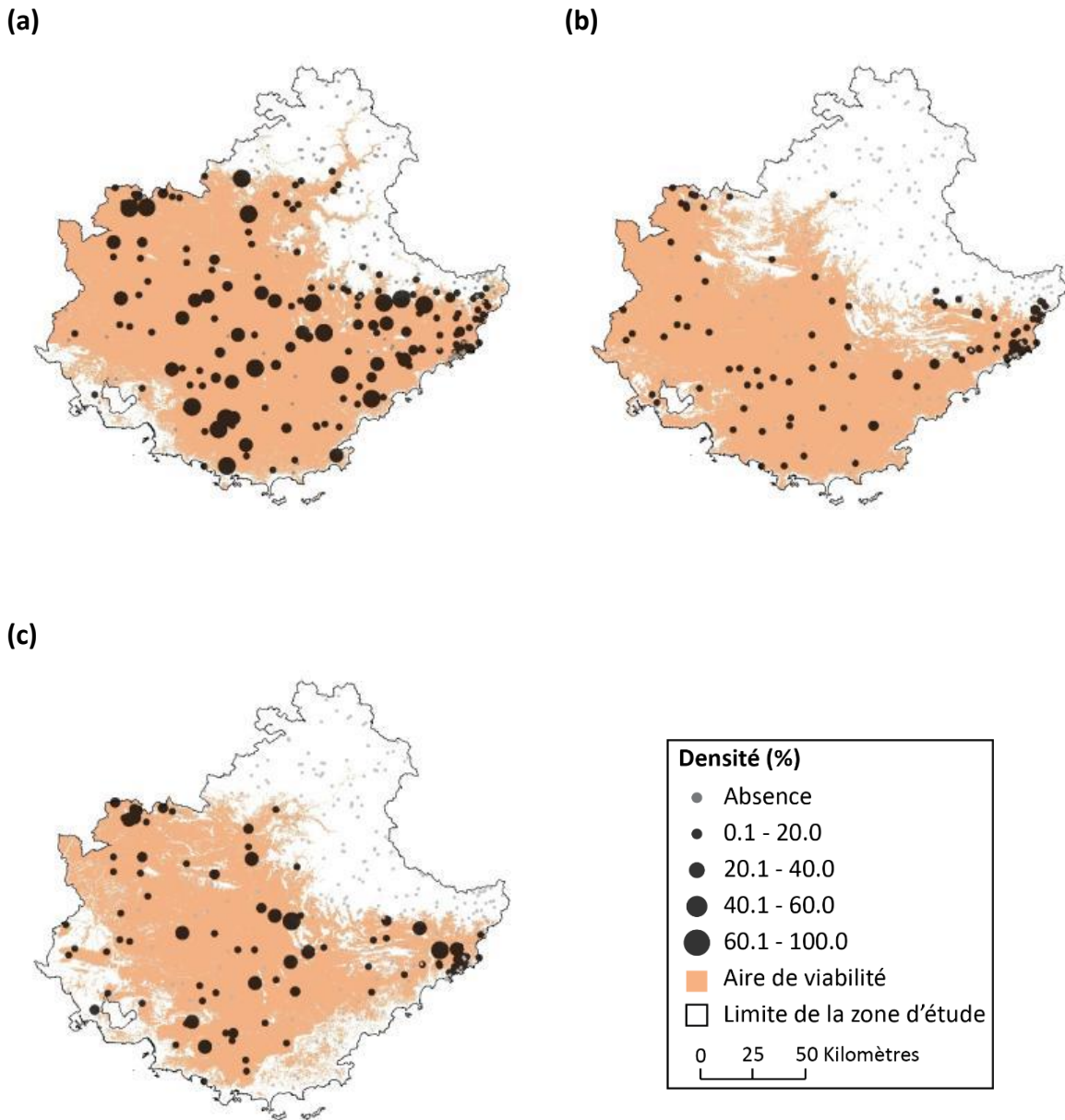


Figure 4.15. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en **annexe 4.2**.

Les écarts types, mentionnés entre parenthèses, témoignent de la variabilité des valeurs observées de densité (cf. **figure 4.15**). Ainsi, bien que *Quercus pubescens* soit considérée comme une espèce dominante à l'échelle régionale, il apparaît que la densité de cette espèce est plus élevée dans l'arrière-pays Grassois, au sein des Baronnies ou encore en Provence, que dans la Provence cristalline ou encore dans la haute vallée de la Tinée ou celle de la Roya (cf. **figure 4.15 - a**).

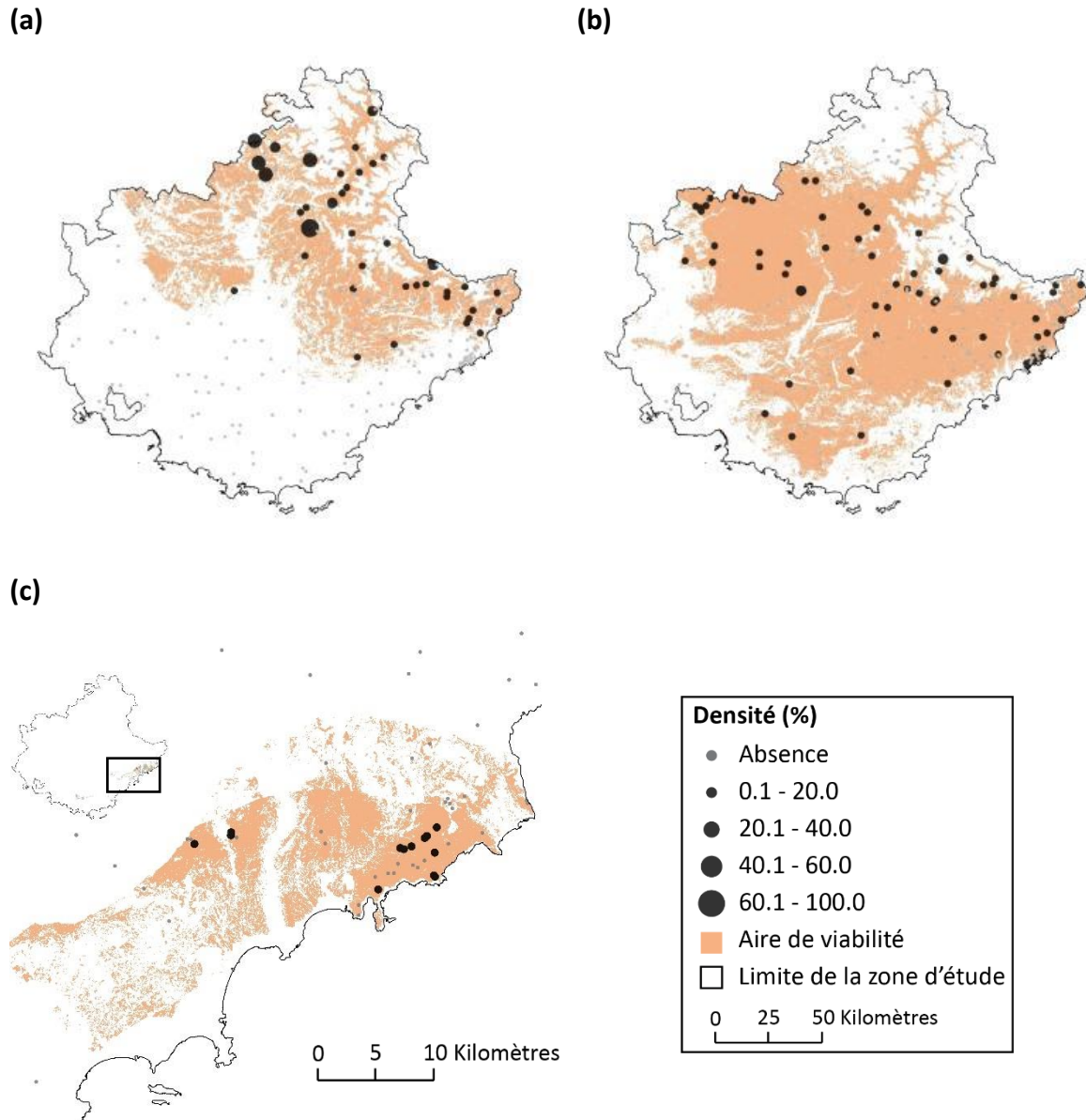


Figure 4.16. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. (a) *Abies alba*. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*. (c) *Acis nicaeensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en **annexe 4.2**.

La densité des espèces étudiées à l'échelle régionale est donc fortement variable. En témoigne *Aphyllanthes monspeliensis* dont la densité moyenne est de 17.0 (\pm 17.0) %, mais pour laquelle les valeurs de densité les plus élevées ont été observées dans les Préalpes de Nice et de Grasse, mais également dans les Baronnies (cf. **figure 4.15 - c**).

Juniperus oxycedrus, dont la densité moyenne est de 7 (\pm 8.5) %, est une espèce dont la densité locale est hétérogène à l'échelle régionale, les valeurs les plus élevées ont été observées uniquement sur le littoral proche de Nice (cf. **figure 4.15 - b**).

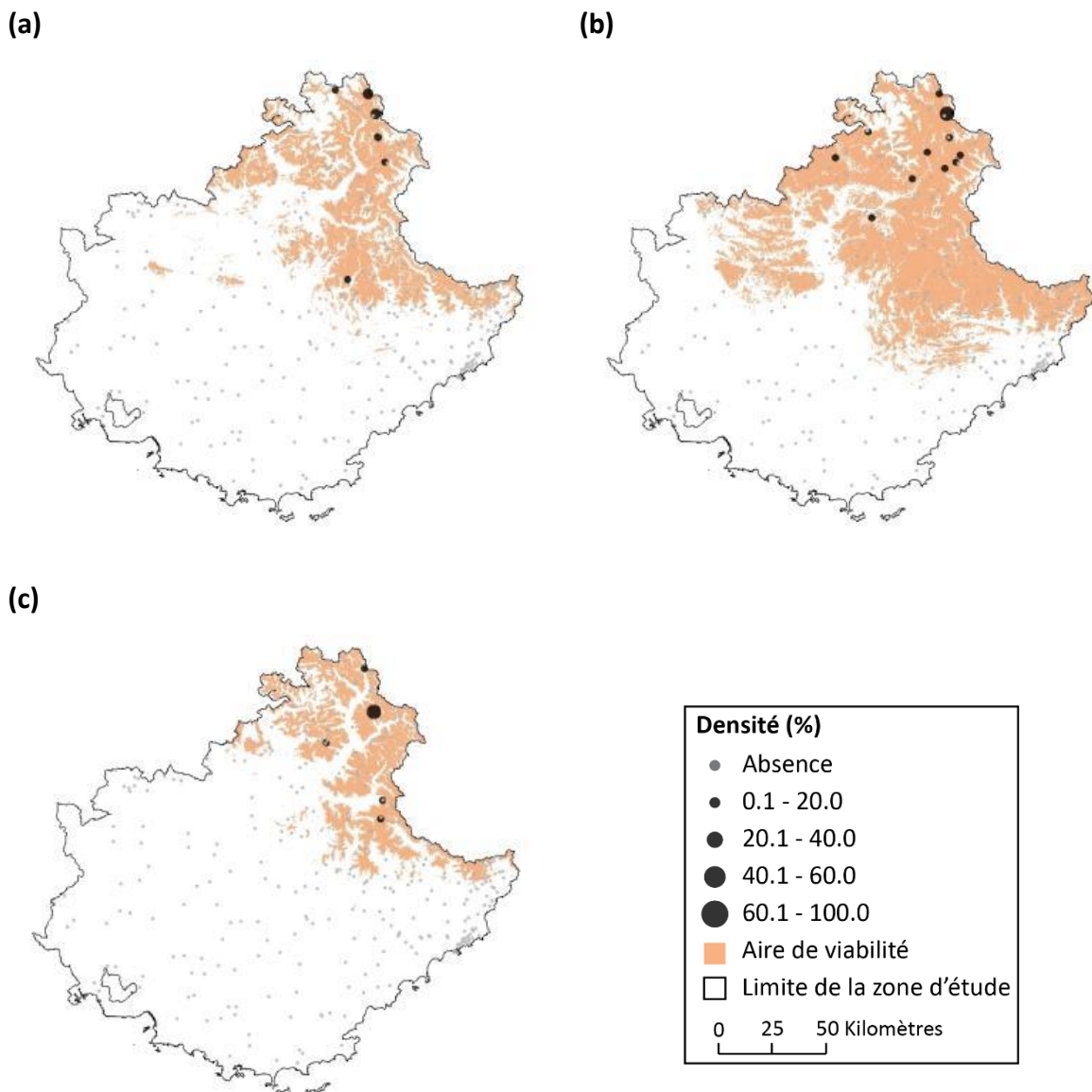


Figure 4.17. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. (a) *Pinus uncinata*. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*. (c) *Dryas octopetala*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en **annexe 4.2**.

Trois autres espèces ont une densité supérieure à 10 %. Il s'agit de *Dryas octopetala* (cf. **figure 4.17 - c**), *Abies alba* (cf. **figure 4.16 - a**) et *Pinus uncinata* (cf. **figure 4.17 - a**) avec des densités moyennes de, respectivement, 17.0 (\pm 18.0) %, 12.5 (\pm 19.0) % et 11.5 (\pm 9.0) % (cf. **figure 4.13 - c**). *Arctostaphylos uva-ursi* (cf. **figure 4.17 - b**), *Atractylis cancellata*, *Juniperus oxycedrus*, *Antennaria dioica* et *Pinus cembra* ont une densité moyenne comprise entre 10.0 et 5.0 % (cf. **figure 4.13 - b c**). Enfin, treize espèces ont une densité moyenne inférieure à 5.0 % (cf. **figure 4.13 - b c d e**), notamment *Gentiana bavarica* dont la densité moyenne est de 1.0 (\pm 0.5) % (cf. **figure 4.13 - e f**).

Sous-section 4.3.3. Les patrons de répartition et de densité.

Les résultats de cette campagne de terrain permettent d'identifier quatre patrons de répartition et de densité parmi les 25 espèces étudiées.

En effet, la confrontation entre le taux d'observation de l'espèce au sein des sites d'études (cf. **section 4.3.1**) et sa densité moyenne à l'échelle régionale (cf. **section 4.3.2**) permet d'identifier (1) les espèces communes et localement denses, (2) les espèces communes et localement peu denses, (3) les espèces rares et localement denses, et (4) les espèces rares et localement peu denses (cf. **figure 4.18**).

- Les espèces communes et localement denses (1) sont les espèces dont le taux d'observation est supérieur à 12 % et dont la densité moyenne est supérieure à 8 % (cf. **figure 4.18**). Les espèces caractérisées par ce patron de répartition et de densité sont *Abies alba*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Brachypodium retusum* et *Quercus pubescens*.
- Les espèces communes et localement peu denses (2) sont les espèces dont le taux d'observation est supérieur à 12 %, mais dont la densité moyenne est inférieure à 8 % (cf. **figure 4.18**). Les espèces caractérisées par ce patron de répartition et de densité sont *Antennaria dioica*, *Argyrolobium zanonii*, *Cytisophyllum sessilifolium*, *Juniperus oxycedrus*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*.
- Les espèces rares et localement denses (3) sont les espèces dont le taux d'observation est inférieur à 12 % et dont la densité moyenne est supérieure à 8 % (cf. **figure 4.18**). Les espèces caractérisées par ce patron de répartition et de

densité sont *Arctostaphylos uva-ursi*, *Atractylis cancellata*, *Dryas octopetala*, *Ostrya carpinifolia* et *Pinus uncinata*.

- Les espèces rares et localement peu denses (4) sont les espèces dont le taux d'observation est inférieur à 12 %, mais dont la densité moyenne est inférieure à 8 % (cf. **figure 4.18**). Les espèces caractérisées par ce patron de répartition et de densité sont *Acis nicaeensis*, *Berardia lanuginosa*, *Carlina acanthifolia*, *Gentiana bavarica*, *Gentiana verna*, *Lilium pomponium*, *Pinus cembra*, *Primula marginata*, *Prenanthes purpurea* et *Vaccinium uliginosum*.

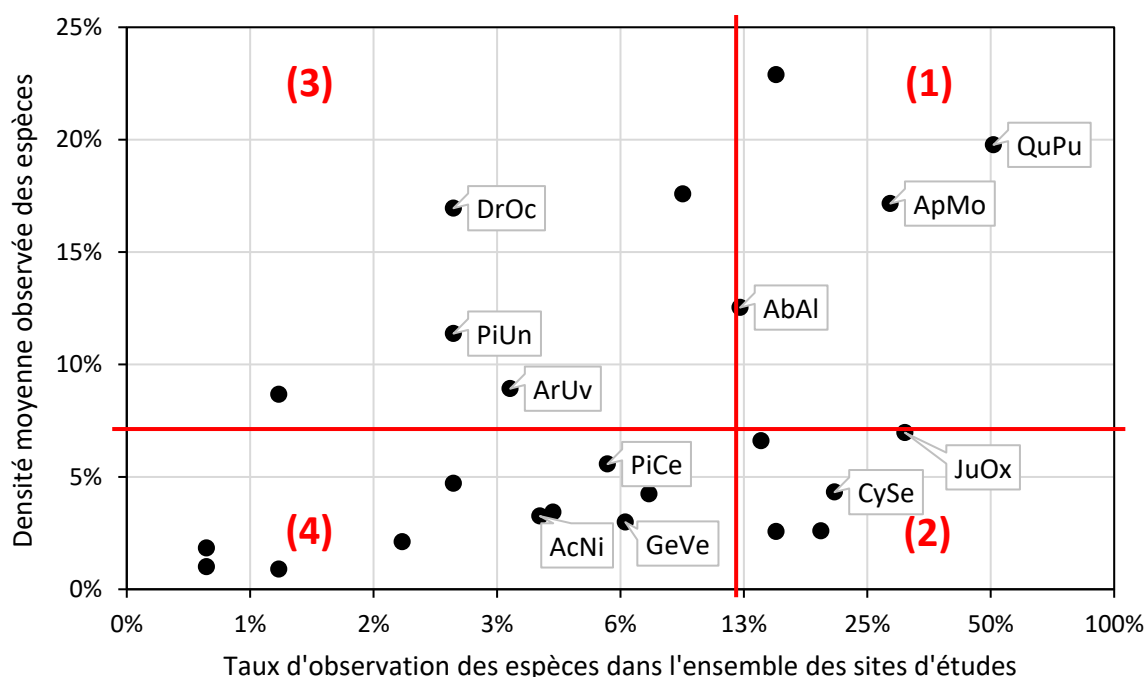


Figure 4.18. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces. Confrontation entre le taux d'observation et la densité moyenne de l'espèce. Les ronds noirs correspondent à chacune des 25 espèces étudiées. Les lignes rouges représentent la moyenne de chacun des axes (taux d'observation : 12 % ; densité moyenne : 8 %). Elles permettent de délimiter les différents patrons observés. L'axe des abscisses est représenté selon une échelle logarithmique de base 2 afin de mieux visualiser la localisation des différentes espèces. Toutefois, afin de garantir la lisibilité des graphiques, seules quelques espèces ont été étiquetées. Pour connaître le nom des autres espèces, il faut se référer aux paragraphes de la **sous-section 4.3.3**.

Encadré 4.2. Probabilité de présence et densité des espèces végétales.

Le **chapitre 3** a démontré que les sorties probabilistes des modèles corrélatifs indiquaient la probabilité de correspondance entre les conditions environnementales du milieu et les affinités environnementales de l'espèce. Une partie de la communauté scientifique interprète ces sorties comme une probabilité de présence de l'espèce (Franklin, 2010), et devant les difficultés d'estimer l'abondance des espèces (He et Gaston, 2007), plusieurs études (Gogol-Prokurat, 2011 ; Guarino *et al.*, 2012) se sont focalisées sur la relation entre les sorties des modèles corrélatifs et l'abondance des espèces, notamment végétales. Récemment, une méta-analyse réalisée par Weber *et al.* (2017) portant sur près de 450 espèces a conclu que les sorties des modèles corrélatifs pouvaient être considérées comme une « *approximation raisonnable de l'abondance* ». Dans le cadre de cette étude, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre les sorties probabilistes des modèles corrélatifs et la densité observée sur le terrain. **Les résultats nous indiquent que les sorties probabilistes des modèles corrélatifs ne sont pas ici une bonne approximation de la densité des espèces végétales.** En effet, la densité observée n'est pas corrélée aux probabilités issues des modèles corrélatifs (cf. **figure 4.2.1**). Le coefficient de corrélation est inférieur à 0.2 pour cinq espèces, compris entre 0.2 et 0.4 pour quinze espèces, et compris entre 0.4 et 0.6 pour cinq espèces. Pour l'ensemble des espèces étudiées, le coefficient de corrélation est de 0.30. *Une version détaillée de cet encadré est visible en annexe 4.3.*

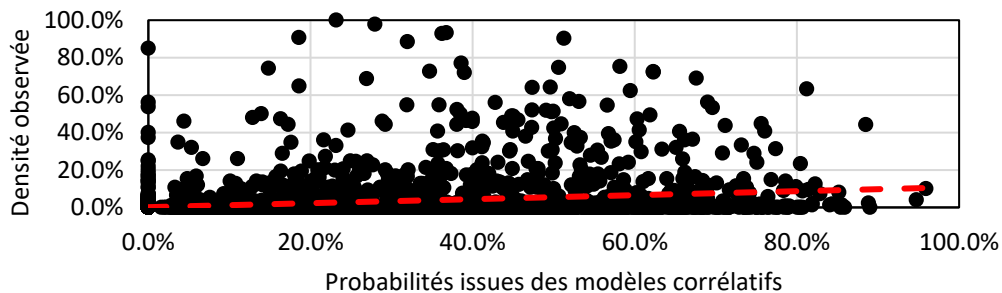


Figure 4.2.1. Comparaison des sorties probabilistes des modèles corrélatifs et des valeurs de densité observées. Les points noirs représentent 8 175 observations pour les 25 espèces étudiées. La courbe rouge montre la courbe de tendance linéaire.

Section 4.4. Discussion.

Cette section discussion aborde trois éléments. Les patrons de répartition des espèces et la capacité des modèles corrélatifs à estimer la part du Sud-Est de la France occupé par les espèces étudiées sont examinés dans la **sous-section 4.4.1**. Ensuite, les patrons de répartition et les différents types de rareté sont abordés dans la **sous-section 4.4.2**. Enfin, l'absence de prise en compte de ces patrons dans un contexte de changement est discutée dans la **sous-section 4.4.3**.

Sous-section 4.4.1. Le taux d'occupation des espèces.

Les résultats permettent de différencier les espèces communes des espèces rares. Sur les 25 espèces étudiées, 10 espèces ont été observées dans plus de 12 % des sites d'études, et 15 espèces ont été observées dans moins de 12 % des sites d'études. La fréquence d'observation de ces espèces ne correspond pas avec la part, estimée par les modèles corrélatifs, du Sud-Est de la France qui est viable pour chacune d'entre elles. **Ainsi, les résultats suggèrent que les modèles corrélatifs, en modélisant uniquement l'aire de viabilité, sont à l'origine d'une mauvaise estimation de la part occupée de la zone étudiée par les différentes espèces.**

Cette mauvaise estimation est notamment liée à l'observation d'absences au sein de l'aire de viabilité des espèces. Ainsi, les modèles corrélatifs sont à l'origine d'une surestimation du taux d'occupation du Sud-Est de la France pour 88 % des espèces étudiées. Ils sont également à l'origine d'une bonne ou légère sous-estimation de ce taux d'occupation pour trois espèces, notamment *Atractylis cancellata*, *Acis nicaeensis* ou *Antennaria dioica*. Parmi ces espèces, *Atractylis cancellata* et *Acis nicaeensis* sont les espèces qui ont l'aire de viabilité la plus réduite. Cette sous-estimation pourrait être le résultat de l'échantillonnage soutenu qui a été mis en place sur le littoral afin de récolter une quantité suffisante de données sur ces espèces endémiques. Il est probable que, sans cet échantillonnage soutenu, le nombre d'observations de ces espèces soit bien moindre qu'annoncé et donc que les modèles corrélatifs soient à l'origine d'une surestimation de la part occupée du Sud-Est de la France pour ces espèces. Alors, *Antennaria dioica* deviendrait représentative d'un cas très rare d'une espèce avec une viabilité bien délimitée et une très grande capacité à occuper les zones viables, caractéristiques trop rares pour amalgamer pour l'ensemble des espèces viabilité et répartition (cf. figure 4.8).

D'après nos résultats, la mauvaise estimation, par les modèles corrélatifs, du taux d'occupation des espèces n'est pas proportionnelle à l'importance de leur aire de viabilité. En effet, cette surestimation est tout aussi importante pour *Sorbus aria* dont la part viable estimée par les modèles corrélatifs est de 45.9 % que pour *Abies alba* dont la part viable est estimée à 24.4 %. Il est à noter que *Lilium pomponium* est l'espèce qui possède le plus grand écart entre le nombre d'observations et la part viable estimée par les modèles corrélatifs. Cet écart ne semble pas significatif dans la mesure où le ViaProb a des difficultés à déterminer les conditions écologiques viables pour cette espèce.

La mauvaise estimation du taux d'occupation du Sud-Est de la France pour chacune des espèces peut être expliquée par le fait que les espèces n'occupent tout simplement pas l'ensemble des milieux qui leur sont viables. Dans leur synthèse, sous la forme du diagramme BAM, Soberón et Peterson (2005) ont établi que les espèces n'occupaient pas l'ensemble des milieux qui leurs sont viables en raison de la concurrence interspécifique, des capacités de dispersion propres à l'espèce ou encore, des facteurs historiques. Mais en plus de ces facteurs, le fait que les espèces n'occupent pas l'ensemble des milieux qui leur sont viables pourrait être expliqué par l'absence de place pour chacune des espèces. Par exemple, si l'on additionne les aires de viabilité des 25 espèces étudiées, on remarque que certains milieux pourraient, théoriquement, regrouper près de 17 espèces. Or, le nombre maximum d'observations dans un site d'étude de 50 mètres sur 50 a été de 8 espèces, et il semble même difficilement envisageable que ces 17 espèces puissent cohabiter dans un espace de 2 500 mètres carrés. Plus encore, les observations réalisées lors de cette campagne de terrain confirment la présence d'espèces rares, dont la cartographie de leur aire de viabilité diffère nécessairement de la cartographie de leur répartition dans la mesure où elles n'occupent pas tous les milieux qui leurs sont viables.

Sous-section 4.4.2. La densité des espèces

Les résultats permettent de différencier les espèces denses des espèces peu denses localement. Sur les 25 espèces étudiées, 7 espèces ont une densité moyenne supérieure à 8 %, et 14 espèces ont une densité moyenne inférieure à 8 %.

En effet, les résultats montrent la forte variabilité spatiale de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. Ils indiquent, notamment, que ces espèces peuvent occuper une portion

limitée des milieux qui leurs sont viables. Dès lors, ces résultats mettent en exergue l'existence de plusieurs types de rareté associés aux espèces étudiées. En effet, en plus de la rareté liée à l'occupation réduite d'un territoire, les résultats révèlent les espèces rares, car elles sont localement peu denses bien qu'elles occupent une grande variété de milieux. **Ce dernier type de rareté, pourtant fondamentale, n'est pas pris en compte par les modèles corrélatifs dans la mesure où l'aire de viabilité d'une espèce ne renseigne pas sur la densité locale de l'espèce.** Pour autant, la prise en compte de ce type de rareté apparaît essentielle notamment pour des espèces herbacées dont la densité locale ne dépasse guère quelques pourcents. C'est notamment le cas de *Gentiana bavarica*, *Lilium pomponium* ou encore *Berardia lanuginosa*. La **figure 4.19** permet de visualiser le site d'étude n° 26 où la densité locale de *Berardia lanuginosa* est de 1 %. Seuls quelques individus ont été observés sur les 150 mètres linéaires échantillonnés au sein d'une surface de 2 500 mètres carrés.

En effet, une espèce est d'autant plus vulnérable que sa répartition est réduite, mais elle est également d'autant plus vulnérable que sa densité locale (la taille de ses populations, son abondance) est réduite. Pour autant, la prise en compte de ce type de rareté ne serait pas uniquement bénéfique pour les espèces peu denses localement étant donné que la densité des espèces varie dans l'espace. Ainsi, la prise en compte de la densité locale est tout aussi importante pour des espèces considérées comme dominante à l'échelle régionale (par exemple *Quercus pubescens*) mais dont la densité locale peut varier de 1 % à près de 100 %.

Bien évidemment, ces résultats sont directement conditionnés par les conditions dans lesquelles la campagne de terrain a été réalisée, et ils sont donc à interpréter avec prudence. En effet, plusieurs éléments sont à prendre en considération et une certaine marge d'erreur doit être accordée aux données récoltées lors de cette campagne de terrain. Le premier élément qui pourrait accentuer cette marge d'erreur est lié directement à l'observation. En effet, il n'est pas à exclure que des individus aient échappé à l'observation où que des erreurs d'identifications botaniques aient pu subvenir.

Ensuite, le dispositif de récolte des données est similaire pour les espèces arborées, arbustives et herbacées. En effet, la densité est calculée sur 150 mètres linéaires, que ce soit pour les arbres, ou les espèces herbacées. Or, au sein de la zone étudiée, les canopées sont généralement monospécifiques ou ne sont composées que de quelques espèces alors que les tapis herbacés sont généralement plurispécifiques. Ainsi, la probabilité que quelques arbres

de la même espèce recouvrent entièrement le transect est plus élevée que la probabilité de réaliser 150 points contacts sur la même espèce herbacée. Dès lors se pose la question de l'influence de la méthode sur les valeurs de densité récoltées. Nous pourrions estimer que le dispositif de récolte des données favorise des valeurs de densité élevée pour les espèces arborées et arbustives et des valeurs de densité faible pour les espèces herbacées. Or, l'espèce qui a la densité moyenne la plus élevée, parmi les espèces étudiées, est *Brachypodium retusum*, une espèce herbacée. Ainsi, il semblerait que notre choix de mettre en place deux dispositifs différents pour les espèces ligneuses et les espèces herbacées ait permis de compenser, en partie, ce biais.

(a)



(b)



Figure 4.19. Site d'étude n° 26, observation de *Berardia lanuginosa*. (a) Photo du site d'étude. (b) Un individu de *Berardia lanuginosa*. La densité locale de cette espèce est de 1 %.

De plus, la méthode de récolte des données est similaire pour les espèces généralistes et spécialistes. Dès lors, la densité récoltée pour les espèces spécialistes est directement dépendante de la proportion des conditions micro-locales viables pour l'espèce dans le site d'étude. Ceci est notamment le cas pour *Gentiana bavarica* et *Primula marginata* inféodées, respectivement, aux milieux saturés en eau et aux rochers. Toutefois, l'objectif n'est pas d'estimer la densité des espèces dans les milieux spécifiques où elles sont présentes, mais bien pour chacun des sites d'études (avec toutes les conditions micro-locales qu'ils regroupent) afin d'obtenir des données sur la distribution de la densité des espèces à l'échelle du Sud-Est de la France. Enfin, le protocole de récolte des données a été réalisé une fois dans chacun des sites d'études. Les données ne sont donc représentatives, que de l'instant où elles ont été récoltées. Cela ne devrait avoir que peu d'impact sur des espèces arborées et arbustives dont on peut supposer que la variabilité spatio-temporelle *in-situ* est réduite. En revanche, cela pourrait avoir des conséquences importantes sur les espèces herbacées annuelles dont rien ne garantit un renouvellement générationnel suffisant pour obtenir une densité sensiblement identique chaque année. Pour autant, cela a tout autant de chances d'engendrer une surévaluation ou une sous-évaluation de la densité locale des espèces herbacées. Cela n'est donc pas à considérer comme un biais, mais bien comme un échantillonnage à un instant donné.

Malgré la connaissance de ces différents éléments, la marge d'erreur des données récoltées n'a pas été calculée dans le cadre de cette étude. Elle pourrait être estimée en réalisant de nouveau la récolte de données, et selon plusieurs échelles spatiales en fonction des types d'espèces, mais cela est inenvisageable dans la temporalité de cette thèse. Les données récoltées lors de cette campagne de terrain reposent sur un échantillonnage stratifié du territoire, et sur une méthode de récolte des données rigoureuse et fidèlement reproduite dans chacun des sites d'études. Cela laisse supposer que la marge d'erreur des données récoltées ne devrait pas être à l'origine de la réfutation des conclusions de cette étude.

Sous-section 4.4.3. Implication des patrons dans un contexte de changement global.

La confrontation entre le taux d'observation de l'espèce et sa densité moyenne et maximale à l'échelle régionale permet d'identifier quatre patrons de répartition et de densité parmi les 25 espèces étudiées. À savoir les espèces communes et localement denses, les espèces communes et localement peu denses, les espèces rares et localement denses, et les espèces rares et localement peu denses.

Bien que ces patrons soient universels (espèces communes ou rares, espèces généralistes ou spécialistes), l'attribution d'un patron à une espèce n'est valable que dans le cadre de cette étude. En effet, les patrons sont dépendant de la zone étudiée et de l'échelle spatiale considérée.

Prenons l'exemple de *Pinus cembra*, caractérisé comme une espèce rare et peu dense localement dans cette étude, alors qu'elle est l'espèce dominante des grandes forêts de conifères dans les Alpes. Nul doute que cette espèce serait considérée comme commune et localement dense si l'étude avait été réalisée à l'échelle des Alpes. Or, dans les Alpes du Sud, et particulièrement dans le Sud-Est de la France, la présence de *Pinus cembra* est limitée. En effet, cette espèce n'a été observée que dans des mélézins (cf. **figure 4.20 - a b**) ou des milieux particuliers (par exemple, une faille dans une roche située dans un milieu ouvert cf. **figure 4.20 - c**) en raison de son vecteur de propagation qui est dominée par *Nucifraga caryocatactes*. Le Casse-noix moucheté, un oiseau qui établit des réserves de graines de cette espèce dans des cachettes et particulièrement à la base des mélèzes, afin de constituer des réserves pour l'hiver. Il est donc important de considérer que cette classification ne prévaut que sur les délimitations de la zone étudiée et à l'échelle régionale. Ainsi, les résultats de cette étude ne sont pas extrapolables à l'ensemble des Alpes ou à l'ensemble du bassin méditerranéen.

(a)



(b)



(c)



Figure 4.20. Exemple d'observation de *Pinus cembra* dans les sites étudiés. (a) Site d'étude n° 225 où deux individus peuvent être observés sur l'image. (b) Site d'étude n° 226, exemple d'un jeune individu qui pousse à la base d'un mélèze (*Larix decidua*). (c) Site d'étude n° 236, exemple d'un jeune individu qui pousse dans une faille au sein d'une roche.

L'objet modélisé par les modèles corrélatifs, puisqu'il ne retranscrit pas la présence de l'espèce sur le territoire étudié, et puisqu'il est incapable de renseigner sur la densité locale de l'espèce questionne la capacité des modèles corrélatifs à cartographier la répartition réelle d'une espèce végétale à l'échelle régionale. **Ainsi, l'aire de viabilité d'une espèce n'est pas un objet adapté pour étudier les changements dans la mesure où il ne représente pas une bonne estimation de la répartition actuelle de ces dernières.**

Notamment, car la perte de milieux viables pour une espèce ne devrait pas voir le même impact sur une espèce qui est fréquente et localement dense ou sur une espèce qui est rare et localement peu dense. Si l'on prend l'exemple de site d'étude où la co-présence de plusieurs espèces a été observée et que l'on émet l'hypothèse que ces sites d'études ne devraient plus être viables pour ces espèces dans un futur proche, on met alors en avant l'intérêt de la prise en compte de ces patrons dans un contexte de changement. En effet, dans le cadre d'une étude de l'impact sur les populations des espèces végétales, la perte de viabilité d'un milieu qui regroupe une population dense d'une espèce rare et localement peu dense ne devrait pas entraîner des conséquences proportionnelles à la perte de viabilité d'un milieu qui regroupe une population réduite ou une présence isolée d'une espèce caractérisée comme commune et localement dense. Par exemple, le site d'étude n°3 (cf. **figure 4.21 - a**) comprend trois espèces étudiées, à savoir *Antennaria dioica* (cf. **figure 4.21 - b**), *Dryas octopetala* (cf. **figure 4.21 - c**) et *Pinus uncinata* (cf. **figure 4.21 - d**). La densité locale observée de ces trois espèces est, respectivement, de 11.5 %, 16.7 % et 28.8 %. La perte de viabilité de ce milieu devrait avoir davantage d'impact sur *Dryas octopetala* et *Pinus uncinata* qui sont des espèces rares mais denses localement, que sur *Antennaria dioica* qui est commune à l'échelle régionale, particulièrement dans les Alpes du Sud.

Cette remarque est d'autant plus valable pour le site d'étude n°532 (cf. **figure 4.22 - a**) où la perte de viabilité de ce milieu devrait avoir des conséquences d'autant plus dramatiques sur *Atractylis cancellata* (cf. **figure 4.22 - b**) et sur *Acis nicaeensis* (cf. **figure 4.22 - c**) qui sont des espèces rares et peu denses localement que sur *Brachypodium retusum* (cf. **figure 4.22 - c**) qui est une espèce commune et localement dense. En effet, la perte de ce milieu ne devrait que très peu affecter la répartition de *Brachypodium retusum*, mais elle serait à l'origine d'une diminution non négligeable de la répartition d'*Atractylis cancellata* dans la mesure où cette espèce n'a été observée qu'à trois reprises lors de cette étude.

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure 4.21. Site d'étude n° 3, les patrons de densité dans un contexte de changement. (a) Site d'étude n° 3. La densité locale est de 11.5 % pour (b) *Antennaria dioica* (commune et localement peu dense), 16.7 % pour (c) *Dryas octopetala* (rare et localement dense), et 28.8 % pour (d) *Pinus uncinata* (rare et localement dense).

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure 4.22. Site d'étude n° 532, les patrons de densité dans un contexte de changement. (a) Site d'étude n° 532. La densité locale des espèces étudiées est de 24.0 % pour (a) *Atractylis cancellata* (rare et localement peu dense), 6.0 % pour (b) *Acis nicaeensis* (rare et localement peu dense) et 34.0 % pour (d) *Brachypodium retusum* (commune et localement dense).

Plus encore, ces milieux qui ne devraient plus être viables pourraient ne contenir aucune population et finalement, l'impact du changement global sur l'aire de viabilité pourrait n'avoir aucun impact sur la répartition de l'espèce (cf. **figure 4.23**).

(a)



(b)



Figure 4.23. Sites d'études situés dans l'aire de viabilité, mais où l'espèce n'a pas été observée. (a) Site d'étude n° 267, absence de *Quercus pubescens* au sein de son aire de viabilité. (b) Site d'étude n° 274, absence d'*Abies alba* au sein de son aire de viabilité.

Inversement, la perte d'un nombre réduit de milieux viables pourrait être tout aussi préjudiciable, si ce n'est plus, que la perte d'un nombre important de milieux viables pour l'espèce dans la mesure où ce nombre réduit de milieux viables pourrait contenir les populations les plus denses de la zone étudiée (cf. **figure 4.24**).

(a)



(b)

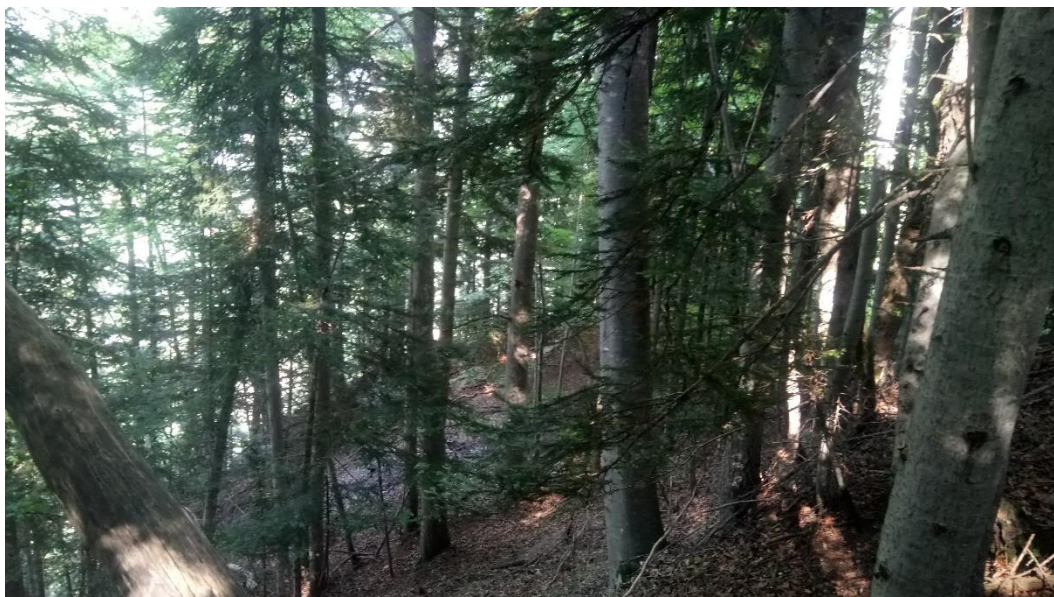


Figure 4.24. Sites d'études en limites d'aires de viabilité, mais où une densité importante des espèces a été observée. (a) Site d'étude n° 11, la densité locale observée de *Quercus pubescens* est de 64.8 %. (b) Site d'étude n° 33, la densité locale observée d'*Abies alba* est de 54.7 %.

Conclusion

Les données récoltées lors de la campagne de terrain ont permis de déterminer le taux d'occupation du Sud-Est de la France, ainsi que la distribution statistique de la densité de chacune des espèces étudiées. Ces résultats montrent par exemple que huit espèces occupent moins de 10.0 % de leur aire de viabilité, et que treize espèces ont une densité moyenne inférieure à 5.0 %. Les résultats révèlent également que certaines espèces n'occupent jamais plus de 1.5 % des milieux où elles sont présentes, même dans des zones de forte probabilité de viabilité. C'est notamment le cas pour *Gentiana bavarica* et *Lilium pomponium*. La confrontation entre ces données et les sorties du modèle ViaProb indiquent que l'aire de viabilité n'est pas une bonne estimation de la part occupée de la zone étudiée par l'espèce, et que les sorties probabilistes de ces modèles ne sont pas, dans notre étude, une bonne approximation de la densité des espèces étudiées. Dès lors, l'impact du changement global sur l'aire de viabilité d'une espèce pourrait s'avérer biaisé, dans la mesure où les milieux qui ne devraient plus être viables pourraient ne contenir aucune population ou des populations localement peu denses. Ainsi, l'aire de viabilité d'une espèce n'est pas un objet adapté pour étudier les changements dans le cadre de cette étude. Dès lors, il s'avère nécessaire de mettre en place une méthode qui permette de spatialiser à la fois les taux d'observation et la distribution statistique et spatiale de la densité locale observés sur le terrain.

Chapitre 5. Une modélisation de la densité des espèces : quelle contribution à l'étude des changements ?

Le **chapitre 4** a révélé le taux d'occupation du Sud-Est de la France de chacune des espèces étudiées, ainsi que la distribution statistique et spatiale de leur densité locale. La modélisation d'un état de référence doit prendre en compte ces caractéristiques pour deux raisons. Premièrement, il n'est pas possible de simuler des processus biologiques sans simuler des populations. Deuxièmement, un tel état de référence devrait permettre une meilleure identification des conséquences potentielles du changement global, dans la mesure où le changement global ne devrait pas voir le même impact sur une espèce qui est fréquente et localement dense ou sur une espèce qui est rare et localement peu dense.

Or, en modélisant uniquement les aires de viabilité des espèces, les modèles corrélatifs ne permettent pas une bonne estimation du taux d'occupation de la zone étudiée, ni de la densité locale des espèces (cf. **chapitre 4**). En effet, il a été démontré que les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, dans notre étude et selon nos tests, ne peuvent être considérées dans notre cas comme une bonne approximation de la densité des espèces végétales (cf. **encadré 4.2**).

Ainsi, il s'avère nécessaire de mettre en place une méthode pour cartographier la densité des espèces avec deux objectifs. À travers la modélisation de l'absence des espèces au sein de l'aire de viabilité, cette méthode doit permettre de cartographier la répartition (présence / absence) de ces dernières dans la zone étudiée selon les observations de terrain. À travers la modélisation de la densité, cette méthode doit également permettre de retranscrire la distribution statistique et spatiale de la densité locale observée de l'espèce.

Section 5.1. Synthèse bibliographique et objectifs.

Plusieurs méthodes statistiques ont été élaborées par la communauté scientifique pour modéliser la densité des espèces. Ces modèles sont des modèles mathématiques qui reposent notamment sur une démarche de régression statistique. Les exemples de modélisation de la densité des espèces végétales appliquées à des problématiques de conservation et de protection de la biodiversité sont rares (Guarino *et al.*, 2012). Cela peut s'expliquer par les difficultés à obtenir des données sur la densité des espèces. Ces modèles ont toutefois été utilisés pour identifier les actions nécessaires pour atténuer les impacts environnementaux des barrages hydroélectriques sur neuf espèces végétales menacées (Guarino *et al.*, 2012), ou bien pour estimer la densité locale d'une espèce végétale afin d'établir sa classification selon la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (Potts et Elith, 2006).

Les modèles qui permettent de cartographier la densité des espèces sont basés sur des régressions statistiques. Leur démarche est donc fondamentalement similaire à celle des modèles corrélatifs (cf. **sous-section 1.1.3**) et particulièrement ceux basés sur l'approche par régression (de type GLM) présentée dans la **section 3.1**. Seules les données naturalistes insérées dans les modèles diffèrent (effectifs contre présence / absence) et pour rappel, seuls les modèles basés sur des données de présences et d'absences sont considérés comme des modèles corrélatifs dans le cadre de cette thèse. Ainsi, pour cartographier la densité des espèces, la démarche consiste à estimer les relations statistiques entre les données sur la densité des espèces (effectifs ou pourcentage) et des descripteurs de l'environnement. L'équation issue du modèle de régression est ensuite appliquée à l'ensemble de la zone étudiée. Plusieurs modèles de régression ont été élaborés pour modéliser la densité des espèces végétales (Potts et Elith, 2006). Le choix du modèle est dépendant des connaissances acquises sur l'espèce, et surtout, des caractéristiques des données disponibles.

Sous-section 5.1.1. Caractéristiques des données de densité et conséquences sur le choix du modèle.

Les données de densité des espèces sont acquises par le calcul du taux de recouvrement dans chacun des sites étudiés. Si aucun individu n'est observé, alors localement, la densité de l'espèce est nulle. L'absence d'une espèce dans un site d'étude peut s'expliquer par le fait que le milieu étudié n'est pas viable pour l'espèce, ou que les caractéristiques propres à l'espèce

(c'est-à-dire sa capacité de dispersion ou de résistance à la compétition interspécifique) ne lui ont pas permis de coloniser ces milieux. Plus encore, une espèce peut être absente d'un milieu simplement parce que les espèces n'occupent pas l'ensemble des milieux qui leur sont viables. Dès lors, cela va engendrer une proportion importante d'observations nulles dans les jeux de données qui renseignent sur la densité des espèces.

Habituellement, la mise en relation entre les données de densité et les descripteurs de l'environnement est réalisée par l'intermédiaire d'un modèle de régression de Poisson (Potts et Elith, 2006). C'est le modèle de référence pour les données de comptage en raison de sa simplicité d'utilisation et de sa robustesse (Cameron et Trivedi, 1998). Cependant, ce modèle repose sur le postulat d'équidispersion, qui indique que la variance du jeu de données en entrée de la régression doit être approximativement égale à sa moyenne. Si la variance du jeu de données est largement supérieure à sa moyenne, alors les données sont considérées comme surdispersées (Cox, 1983). Le non-respect de ce postulat entraîne une surdispersion des résultats du modèle, donc des prédictions erronées (Cameron et Trivedi, 1998 ; Potts et Elith, 2006) et une sous-estimation des écarts-types des coefficients, faussant les tests de significativité (Potts et Elith, 2006).

Or, la variance d'un jeu de données est largement supérieure à sa moyenne lorsqu'il y a une proportion importante d'observations nulles, comme c'est le cas pour les données sur la densité des espèces. **Ainsi, les jeux de données sur la densité des espèces ne respectent pas le postulat d'équidispersion sur lequel repose le modèle de régression de Poisson. Dès lors, l'utilisation de ce modèle pour spatialiser cette densité dans l'ensemble de la zone étudiée entraînerait une mauvaise estimation tout autant de la densité des espèces, que des descripteurs qui régissent cette densité.**

Afin de contourner ce problème, plusieurs modèles adaptés aux jeux de données avec une proportion importante d'observations nulles ont été développés, notamment le modèle ZIP, un modèle de régression de Poisson à inflation de valeurs nulles (Lambert, 1992) et le modèle à obstacles nommé *Hurdle* (Cragg, 1971). Ces modèles sont communément regroupés sous le terme de modèle de mélange (*mixture model*), car ils ont pour particularités de prendre en compte toutes les caractéristiques des jeux de données en entrée en combinant deux lois de distribution (Potts et Elith, 2006). Ainsi, contrairement au modèle de régressions de Poisson,

ils estiment que deux processus distincts peuvent déterminer la présence et la densité des espèces.

Sous-section 5.1.2. Les modèles adaptés et leurs particularités.

Le modèle ZIP a pour particularité de combiner une loi binomiale pour prédire la présence ou l'absence de l'espèce, et une loi de Poisson pour estimer la densité de l'espèce (Umbach 1981 ; Dietz et Böhning, 2000 in Potts et Elith, 2006). La combinaison de ces deux lois de distribution permet à ces modèles de tenir compte de la proportion importante d'observations nulles et des problèmes de surdispersion que cela engendre (Potts et Elith, 2006). La distribution des probabilités du modèle ZIP est définie de telle sorte que :

$$\Pr(Y = y) = \begin{cases} \pi + (1 - \pi)e^{-\mu} & \text{si } y = 0 \\ (1 - \pi) \frac{\mu^y e^{-\mu}}{y!} & \text{si } y > 0 \end{cases} \quad (5.1)$$

Où π est la fonction qui permet d'estimer la présence ou l'absence de l'espèce, et donc $(1 - \pi)$ la probabilité d'être dans la situation modélisable par la loi de Poisson qui permet d'estimer la densité de l'espèce, et μ le paramètre de la loi de Poisson. Sachant que π se calcul par la fonction $f(\gamma) = \log\left(\frac{\gamma}{1+\gamma}\right)$ où $\gamma = e^{a_0+a_1z_1+\dots+a_nz_n}$ et $\mu = e^{b_0+b_1x_1+\dots+b_nx_n}$.

Le modèle *Hurdle* (Cragg, 1971) est également composé de deux parties. La première partie est un modèle binaire (un modèle de régression logistique), qui permet uniquement de prédire la présence ou l'absence, et la deuxième partie, un modèle de comptage (un modèle de régression de Poisson) tronqué à zéro qui permet de déterminer la densité de l'espèce dans les sites où elle est présente. Le modèle *Hurdle* repose donc sur le principe du passage d'obstacle. Il va dans un premier temps, distinguer les milieux où l'espèce est présente ou absente, et dans un deuxième temps, estimer la densité de l'espèce, mais uniquement dans les milieux où l'espèce est considérée comme présente. La distribution des probabilités du modèle *Hurdle* est définie de telle sorte que :

$$\Pr(Y = y) = \begin{cases} \pi & \text{si } y = 0 \\ \frac{(1 - \pi)^\pi}{1 - e^{-\mu}} \left(\frac{\mu^y e^{-\mu}}{y!} \right) & \text{si } y > 0 \end{cases} \quad (5.2)$$

Où π est la fonction qui permet d'estimer la présence ou l'absence de l'espèce, et donc $(1 - \pi)$ la probabilité d'être dans la situation modélisable par la loi de Poisson qui permet d'estimer

la densité de l'espèce, et μ le paramètre de la loi de Poisson. Sachant que π se calcul par la fonction $f(y) = \log\left(\frac{\gamma}{1+\gamma}\right)$ où $\gamma = e^{a_0+a_1z_1+\dots+a_nz_n}$ et $\mu = e^{b_0+b_1x_1+\dots+b_nx_n}$.

Ainsi, le modèle *Hurdle* et le modèle ZIP ont deux fonctionnements similaires, mais ils se différencient par leur manière de prédire les observations nulles (Guarino *et al.*, 2012). En effet, les caractéristiques techniques du modèle ZIP lui permettent de prédire une observation nulle aux deux étapes de la modélisation, donc de différencier les absences structurelles, c'est-à-dire engendrées par les conditions environnementales, des absences aléatoires, c'est-à-dire engendrées par d'autres phénomènes non étudiés dans cette thèse. Ainsi, le modèle va déterminer si l'espèce est présente ou non dans un milieu, puis dans ce milieu, le modèle va déterminer la densité de cette espèce qui pourrait s'avérer nulle. Au contraire, le modèle *Hurdle* va déterminer si l'espèce est présente ou non dans un milieu, puis dans ce milieu, il va estimer la densité de l'espèce qui ne peut être nulle. Ce modèle estime donc que les absences résultent d'un processus unique, et ne différencie pas les absences structurelles des absences aléatoires. Toutefois, contrairement au modèle ZIP, le modèle *Hurdle* reconnaît la possibilité que les facteurs qui permettent d'estimer la présence de l'espèce puissent être différents de ceux qui permettent d'estimer la densité (Ridout *et al.*, 1998). À ce propos, ces modèles permettent tout autant de prendre en compte des facteurs quantitatifs que qualitatifs. Le modèle *Hurdle* est, d'après Potts et Elith (2006), le modèle le plus efficace pour modéliser la densité de l'espèce végétale étudiée. **Dès lors, le modèle *Hurdle* semble le modèle le plus pertinent pour modéliser la densité des espèces étudiées dans le cadre de cette thèse.**

Sous-section 5.1.3. Objectifs.

Ainsi, l'objectif est ici de tester la capacité du modèle *Hurdle* à cartographier la densité des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France. Les résultats de ce chapitre doivent permettre de répondre aux questions suivantes : dans quelles mesures le modèle *Hurdle* permet-il d'estimer correctement la densité locale des espèces, et les différentes structures spatiales associées à cette densité ? Le modèle *Hurdle* permet-il une estimation correcte de la part du Sud-Est de la France occupée par les espèces ? Enfin, cette cartographie de la densité constitue-t-elle un objet géographique adapté pour étudier les conséquences potentielles du changement global ?

Section 5.2. Méthode.

Les données nécessaires à la modélisation de la densité des espèces par le modèle *Hurdle* sont dévoilées dans la **sous-section 5.2.1**, et la démarche mise en place, des calculs des régressions à l'évaluation des résultats, est décrite dans la **sous-section 5.2.2**.

Sous-section 5.2.1. Données.

5.2.1.1. La densité des espèces.

Les données qui renseignent sur la densité des 25 espèces étudiées proviennent de la campagne de terrain présenté dans le **chapitre 4**. Ces données ont été récoltées dans 327 sites d'études, elles regroupent 8 175 observations, absences comprises. En effet, cette base de données est constituée de valeurs nulles pour 88 % des observations dans l'ensemble des sites étudiés, soit 7 223 observations nulles. Cette proportion est toutefois variable entre les espèces en raison de leur patron de répartition (cf. **chapitre 4**). La proportion de valeurs nulles est comprise entre 49 % ($n = 161$) pour *Quercus pubescens*, espèce la plus commune, et 99 % ($n = 325$) pour *Lilium pomponium*, espèce la plus rare au sein de la zone d'étude (cf. **figure 5.1**). Cette proportion importante des valeurs nulles est à l'origine d'une surdispersion des données. En effet, pour chacune des espèces, la variance des valeurs de densité est supérieure à la densité moyenne. En moyenne, la variance des valeurs de densité est 17 fois plus importante que la moyenne.

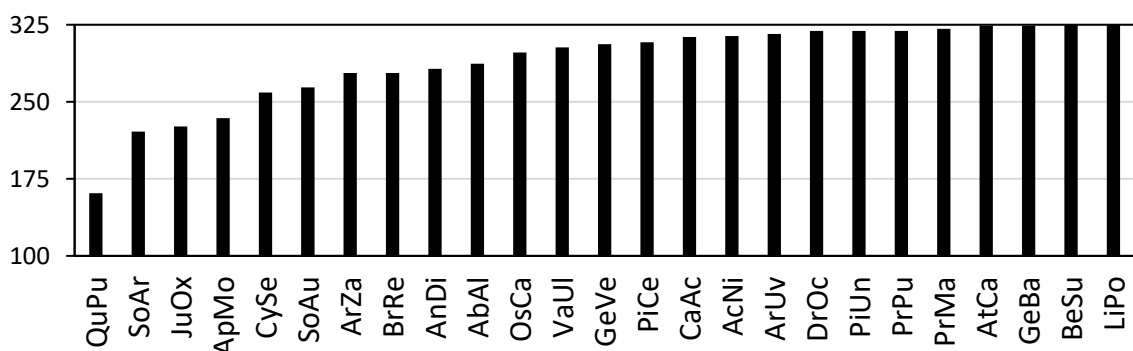


Figure 5.1. Nombre d'observations nulles pour chacune des espèces étudiées.

5.2.1.2 Les descripteurs de l'environnement.

Les descripteurs de l'environnement utilisés sont identiques à ceux employés pour modéliser l'aire de viabilité des espèces (cf. **chapitre 3**). L'utilisation de données similaires permet une

mise en synergie plus efficace entre les résultats du modèle *Hurdle* et ceux des modèles corrélatifs. Ainsi, 12 descripteurs de l'environnement ont été utilisés, dont dix quantitatifs et deux qualitatifs. Ils décrivent les conditions climatiques et pédo-topographiques ainsi que l'écologie du paysage. Le **tableau 5.1** rappelle ces descripteurs.

Tableau 5.1. Descripteurs sélectionnés pour modéliser la répartition des espèces.

Acronyme	Description
Prtot	Cumul annuel des précipitations
Prmin	Cumul des précipitations du mois le plus sec
Tmoy	Température moyenne annuelle
Tn	Température minimale moyenne du mois le plus froid
Tx	Température maximale moyenne du mois le plus chaud
Pente	Pente du relief en degré
Geol	Substrat du sol
Expo	Exposition selon un axe Nord – Sud du relief
Phy	Grands types de formation végétale
Phya	Surface des formations végétales
Phyd	Diversité des formations végétales
Phyf	Fréquence locale des formations végétales

Ces descripteurs permettent d'estimer les besoins des individus des espèces en matière d'humidité, de chaleur, de lumière ou de nutriments, et renseignent sur quelques actions de l'Homme sur la biodiversité. Ils permettent également d'estimer la compétition interspécifique notamment pour la lumière. La source et la méthode d'élaboration de chacun de ces descripteurs sont présentées dans la **section 2.2** et en **annexe 2.2**.

Sous-section 5.2.2. Modèle de régression sélectionné et démarche.

La démarche du modèle *Hurdle* consiste à réaliser des régressions successives, d'abord des régressions logistiques puis des régressions de Poisson. La mesure de la robustesse des modèles de régression est d'abord réalisée d'une manière indépendante pour les régressions logistiques et les régressions de Poisson, puis d'une manière combinée. Les équations des régressions sélectionnées sont ensuite appliquées au sein des aires de viabilité. Les résultats

cartographiques sont validés par comparaison avec les données observées. La **figure 5.2** permet de visualiser l'organigramme méthodologique de la démarche mise en place. Ces étapes sont détaillées dans la suite de cette **sous-section 5.2.2**.

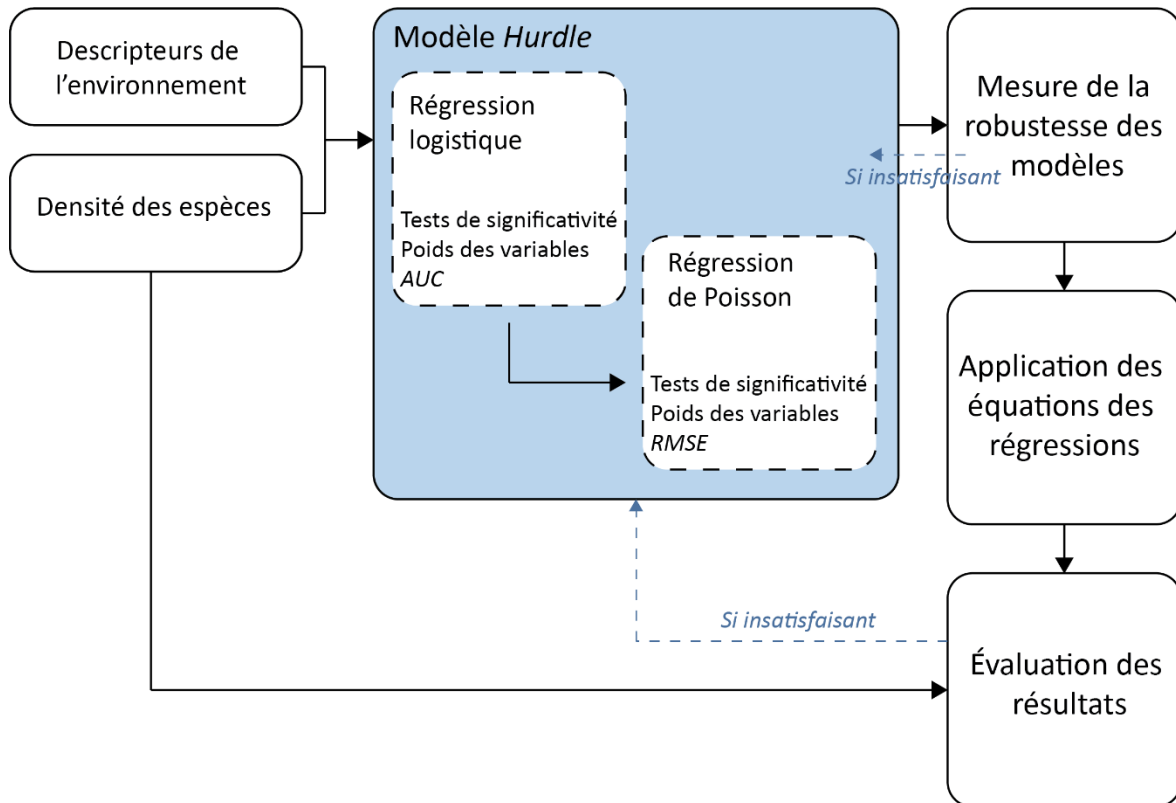


Figure 5.2. Organigramme méthodologique de la création des cartes de répartition des espèces.

5.2.2.1. Calculs des régressions.

Les calculs de ces régressions sont réalisés de façon itérative, et ce, pour chacune des phases de régression. En effet, l'objectif est de conserver les variables explicatives les plus pertinentes afin d'assurer la robustesse du modèle en respectant le principe de parcimonie. Ce dernier indique qu'à performances égales, plus un modèle est simple, plus il est robuste et plus son interprétation est aisée en raison d'une meilleure identification des phénomènes de causalité. Dès lors, la méthode de sélection des descripteurs les plus pertinents repose sur une démarche pas-à-pas descendante (*backward*). La démarche consiste, à chaque itération, à retirer le descripteur dont la contribution à l'ajustement du modèle est la moins significative. À chaque itération, l'hypothèse nulle est soumise au test du rapport de vraisemblance. Ce résultat permet de s'assurer que le modèle ajusté est plus performant qu'un modèle aléatoire. Ensuite, pour chacun des descripteurs pris en compte, le modèle ajusté est de nouveau testé

en supprimant progressivement les descripteurs pris en compte à chaque itération. Nous considérons que si la probabilité du rapport de vraisemblance est inférieure au seuil 0.05, alors la contribution du descripteur à l'ajustement du modèle est significative. Dans le cas contraire, le descripteur peut être supprimé à la prochaine itération. Enfin, à chaque itération, la robustesse des modèles de régression est évaluée à travers l'analyse des valeurs correctement classifiées et la valeur AUC (*Area Under the Curve* cf. **section 3.2.3**) pour les régressions logistiques, et l'analyse des résidus entre les valeurs observées et les valeurs modélisées pour les régressions de Poisson.

À cette étape, il est important de préciser que l'objectif ici n'est pas de déterminer les facteurs qui permettent d'expliquer la densité locale des espèces, mais bien d'obtenir une cartographie de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. À ce titre, les variables sélectionnées ne sont pas nécessairement celles qui permettent une explication écologique de la densité locale des espèces, mais bien celles dont on dispose et qui permettent de prédire relativement fidèlement les valeurs de densité observées. Le poids relatif de chacun des descripteurs est analysé en prenant en compte cet aspect du processus de modélisation. De plus, ces régressions sont applicables et appliquées sur des données qualitatives et quantitatives. À ce titre, les modèles de régression n'établissent pas un paramètre par descripteur qualitatif, mais bien un paramètre pour chacune des catégories des descripteurs qualitatifs. L'ensemble du processus de modélisation a été mis en place sur le logiciel XLStat.

5.2.2.2. Mesure de la robustesse des modélisations.

La mesure de la robustesse des modèles *Hurdle* est réalisée au travers du coefficient de corrélation de Pearson (noté r), du coefficient de corrélation de rang de Spearman (ρ), de l'erreur quadratique moyenne (*RMSE*) et de l'erreur moyenne (*AVEerror*). Le coefficient de corrélation de Pearson (r) permet d'estimer la concordance entre les valeurs observées et les valeurs modélisées par les régressions. Les valeurs de ce coefficient varient entre -1 et +1. Bien que la valeur de 1 indique une corrélation parfaite entre les valeurs, elle ne renseigne pas sur la justesse des valeurs modélisées dans la mesure où les valeurs modélisées peuvent théoriquement être toutes biaisées dans une direction cohérente avec les valeurs observées. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman (ρ) varie également entre -1 et +1. Ce dernier indique la similarité entre les valeurs observées et les valeurs modélisées. Pour ce faire, cet indice statistique va comparer le rang de chacune des valeurs observées avec le rang

des valeurs modélisées. Cela revient à comparer l'ordre de grandeur de chacune des valeurs observées avec l'ordre de grandeur des valeurs modélisées. Ainsi, plus l'ordre des valeurs modélisées correspond à celui des valeurs observées, plus l'indice sera élevé. Enfin, l'erreur quadratique moyenne (*RMSE*) et l'erreur moyenne (*AVEError*) sont deux indices qui permettent d'estimer l'écart entre les valeurs observées et les valeurs modélisées. À cette étape, ce sont bien les estimations combinées des régressions logistiques et des régressions de Poisson qui sont analysées.

5.2.2.3. Des régressions aux résultats cartographiques.

Une fois les régressions validées, les équations ont été appliquées au sein des aires de viabilité des espèces à partir de la base de données cartographique (cf. **tableau 5.1**), afin de déterminer la densité des espèces au sein des milieux viables pour ces dernières. Pour exemple, les équations appliquées pour *Quercus pubescens* sont observables en **équation 5.3** pour la régression logistique et en **équation 5.4** pour la régression de Poisson. *Les équations sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 5.1.*

Le résultat cartographique de l'application du modèle *Hurdle* est une carte de la densité de chacune des espèces étudiées. Cette carte fournit également des informations sur les absences dans l'aire de viabilité. Or, nous définissons la répartition d'une espèce comme la distribution de l'ensemble de ses populations. Les présences ainsi modélisées constituent, dès lors, une carte de la répartition des espèces. Pour chacune des espèces, la valeur maximale de ces cartes de densité a été seuillée à l'arrondi supérieur de la densité maximale observée lors de la campagne de terrain (cf. **chapitre 4**).

$$P. \text{logistique}(QuPu) = \frac{1}{(1 + \exp(-Eq))}$$

$$\begin{aligned}
 Eq(QuPu) = & -11.16 + (1.50 * Tx) + (1.61 * Tn) - (2.57 * Tmoy) \\
 & - (0.04 * Prmin) + (0.01 * Prtot) + (0.01 * Phyf) \\
 & + (0.32 * phyd) - (0.05 * Phya) - (0.01 * Pente) \\
 & - (0.72 * Expo) - (1.77 * Phy'0) - (0.06 * Phy'3) - (2.28 \\
 & * Phy'4) - (0.77 * Phy'5) + (0.03 * Geol'1) + (0.01 * Geol'6) \\
 & + (0.47 * Geol'4) - (16.78 * Geol'7) - (4.27 * Geol'0) + (0.33 \\
 & * Geol'3)
 \end{aligned}
 \tag{5.3}$$

$$P. \text{poisson}(QuPu) = \exp(Eq)$$

$$\begin{aligned}
 Eq(QuPu) = & -2.60 + (0.70 * Tx) + (0.65 * Tn) - (1.17 * Tmoy) \\
 & - (0.02 * Prmin) + (0.01 * Prtot) - (0.01 * Phyf) \\
 & - (0.34 * phyd) - (0.07 * Phya) - (0.02 * Pente) \\
 & - (0.16 * Expo) - (0.65 * Phy'5) - (0.64 * Phy'3) \\
 & - (1.23 * Phy'0) - (0.01 * Geol'5) + (0.41 * Geol'4) + (0.74 \\
 & * Geol'3) - (0.01 * Geol'6)
 \end{aligned}
 \tag{5.4}$$

5.2.2.4. Évaluation des résultats des modèles.

L'évaluation des résultats des modèles a été effectuée par comparaison entre les valeurs observées sur le terrain et les résultats cartographiques issus de l'application du modèle *Hurdle* sur la base de données cartographique. Toutefois, les valeurs observées lors de la campagne de terrain sont en nombre insuffisant pour que chacune des espèces étudiées dispose d'un jeu de données d'évaluation indépendant des données en entrée du modèle. Dès lors, dans la mesure où les données de modélisation sont identiques aux données d'évaluation des résultats, nous avons décidé de valider les résultats par comparaison entre, d'une part la distribution statistique des valeurs de densité et, d'autre part, le taux d'occupation du Sud-Est de la France. Une fois ces deux paramètres calculés, nous avons établi les patrons de répartition et de densité de chacune des espèces basées sur les résultats du modèle. La dernière étape de validation consiste à comparer les patrons modélisés aux patrons observés.

Section 5.3. Résultats.

Les descripteurs qui apportent une contribution significative aux modélisations sont dévoilés dans la **sous-section 5.3.1**, et les éléments permettant d'évaluer la robustesse des modélisations sont exposés dans la **sous-section 5.3.2**. Les résultats du modèle *Hurdle* sont présentés dans la **sous-section 5.3.3**, et une comparaison entre ces résultats et les valeurs observées est proposée dans la **sous-section 5.3.4**.

Sous-section 5.3.1. Poids des descripteurs.

D'après le test du rapport de vraisemblance, les modèles de régression élaborés dans le cadre de cette étude sont tous statistiquement significatifs au seuil 0.05. *Les descripteurs statistiquement significatifs pour prédire la présence ou l'absence, et la densité des espèces sont visibles en annexe 5.2.*

La contribution des descripteurs climatiques pour prédire la présence des espèces est en moyenne de 51.2 %. Les descripteurs climatiques sont ceux qui apportent la plus grande contribution pour prédire la présence de 68 % (n = 17) des espèces (cf. **figure 5.3 - a**). Parmi ces descripteurs climatiques, c'est bien la température moyenne annuelle qui apporte la contribution la plus importante avec en moyenne une contribution de 19.1 % (cf. **figure 5.3 - a**). La contribution de ces descripteurs pour prédire la densité des espèces est plus réduite, ils apportent la plus grande contribution pour 36 % (n = 9) des espèces. Toutefois, la contribution de ces descripteurs pour prédire la densité est de 100.0 % pour 5 espèces. Il s'agit d'*Atractylis cancellata*, *Berardia lanuginosa*, *Dryas octopetala*, *Gentiana bavarica*, et *Lilium pomponium* (cf. **figure 5.3 - b**). Cette fois-ci, ce sont les descripteurs climatiques des valeurs extrêmes qui apportent la plus grande contribution, c'est-à-dire la température minimale du mois le plus froid à hauteur de 16.6 % en moyenne, et la température maximale du mois le plus chaud à hauteur de 13.6 % en moyenne (cf. **figure 5.3 - b**).

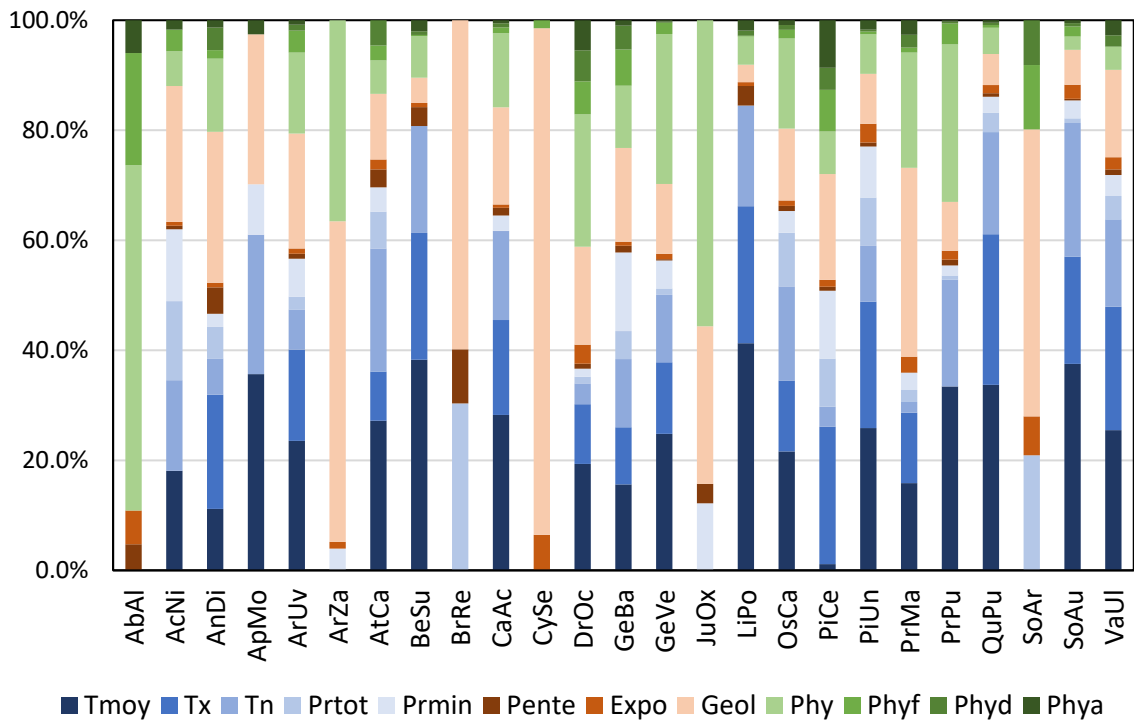
La contribution des descripteurs pédo-topographiques est également importante pour prédire la présence des espèces. Ils apportent la plus grande contribution pour prédire la présence de 20 % (n = 5) des espèces. Parmi ceux-ci, c'est le substrat qui apporte la contribution la plus importante avec une contribution moyenne de 23.5 %, et qui peut atteindre 58.3 % pour *Argyrolobium zanonii* et jusqu'à 92.1 % pour *Cytisophyllum sessilifolium*

(cf. **figure 5.3 - a**). Les descripteurs pédo-topographiques sont les descripteurs qui apportent la plus grande contribution pour prédire la densité de 24 % (n = 6) des espèces (cf. **figure 5.3 - b**). C'est ici aussi le substrat qui apporte la contribution la plus significative à hauteur de 21.3 % en moyenne, mais la contribution de l'exposition n'est pas négligeable puisqu'elle peut atteindre 14.0 % notamment pour *Acis nicaeensis* (cf. **figure 5.3 - b**).

Les descripteurs de l'écologie du paysage sont ceux qui apportent la contribution la plus réduite pour prédire la présence des espèces. En effet, ils représentent les descripteurs les plus performants pour seulement 12 % (n = 3) des espèces, à savoir *Abies alba*, *Dryas octopetala* et *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 5.3 - a**). La contribution moyenne de la physionomie de la végétation est de 15.1 %, et les trois métriques d'écologie du paysage, qui permettent de constituer une approximation de certaines actions de l'Homme sur la biodiversité, apportent tout de même une contribution moyenne de 6.4 % pouvant atteindre 26.4 % pour *Abies alba*, ou encore 20.2 % et 19.8 % pour, respectivement, *Pinus uncinata* et *Sorbus aria* (cf. **figure 5.3 - a**). En revanche, les descripteurs de l'écologie du paysage sont les descripteurs les plus performants pour prédire la densité locale de 40 % (n = 10) des espèces étudiées, soit davantage que les descripteurs climatiques et pédo-topographiques (cf. **figure 5.3 - b**). Parmi ces descripteurs, c'est la physionomie de la végétation qui apportent la contribution moyenne la plus significative, à hauteur de 25.9 % en moyenne, mais qui peut atteindre 84.1 % pour *Arctostaphylos uva-ursi* et jusqu'à 92.6 % pour *Carlina acanthifolia*. Toutefois, pour deux espèces, à savoir *Primula marginata* et *Pinus uncinata*, c'est la diversité des grands types de formations végétales qui apporte la contribution la plus significative, respectivement, de 50.3 % et 65.3 % (cf. **figure 5.3 - b**).

Cette analyse met ainsi en avant que les descripteurs les plus performants pour prédire la présence d'une espèce diffèrent de ceux qui sont les plus performants pour prédire la densité locale de cette dernière.

(a)



(b)

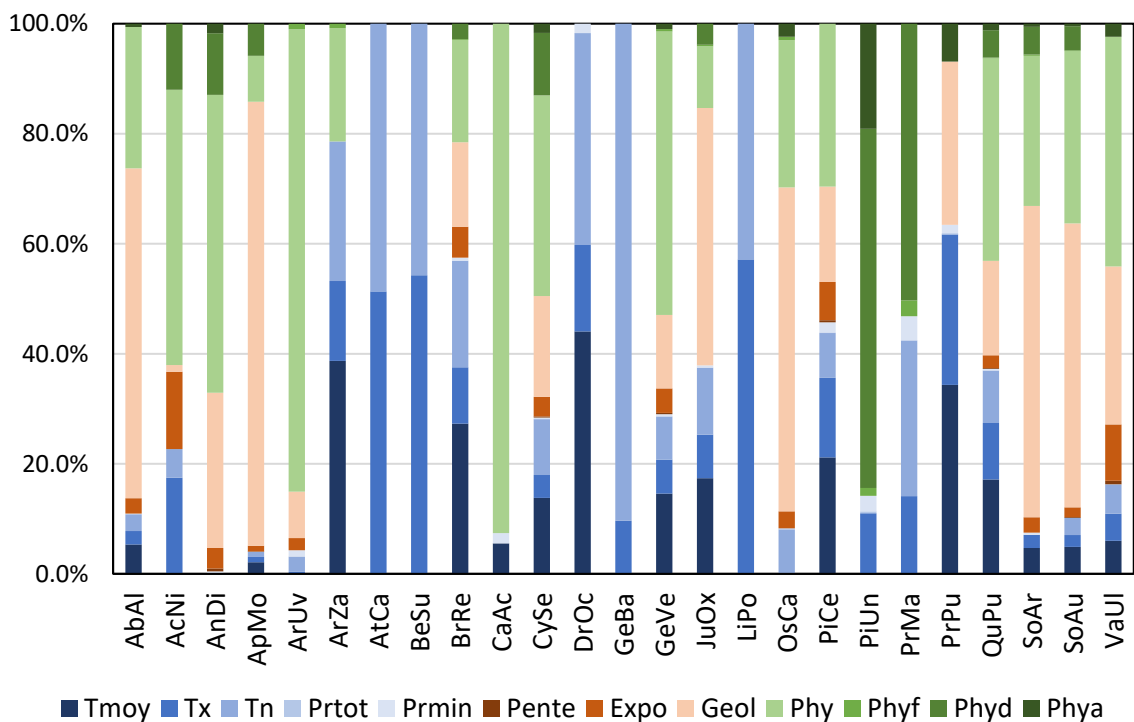


Figure 5.3. Poids relatifs des descripteurs qui apportent une contribution significative dans les modèles de régression. Les sigles des différents descripteurs sont détaillés dans le tableau 5.1.

Sous-section 5.3.2. Robustesse des modélisations.

Le coefficient de corrélation de Pearson est en moyenne de 0.77 (\pm 0.21). Les valeurs sont comprises entre 0.25 pour *Primula marginata* et 1.00 pour *Atractylis cancellata*, *Dryas octopetala*, *Lilium pomponium* ou encore *Pinus uncinata*. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman est en moyenne de 0.71 (\pm 0.17). Les valeurs sont comprises entre 0.45 pour *Carlina acanthifolia* et *Cytisophyllum sessilifolium*, et 1.00 pour *Lilium pomponium* et *Pinus uncinata*. Pour l'ensemble des espèces étudiées, l'erreur quadratique moyenne (RMSE) est de 2.70 (\pm 3.90) %, et l'erreur moyenne de 1.1 (\pm 2.00) % (cf. **tableau 5.2**).

Ainsi, les modélisations sont robustes tant sur la distribution statistique des valeurs modélisées que sur leurs similarités avec les valeurs observées. Toutefois, ces résultats varient selon les espèces (cf. **figure 5.4**).

En effet, les modèles de régression les plus robustes sont ceux dont les coefficients de Pearson et de Spearman sont supérieurs aux valeurs moyennes (respectivement 0.77 et 0.71). Ces résultats indiquent une corrélation forte entre les valeurs observées et les valeurs modélisées, ainsi qu'une bonne estimation de ces valeurs. Ces modèles concernent neuf espèces, à savoir *Acis nicaeensis*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Atractylis cancellata*, *Berardia lanuginosa*, *Brachypodium retusum*, *Dryas octopetala*, *Gentiana verna*, *Lilium pomponium*, *Pinus cembra* et *Pinus uncinata* (cf. **tableau 5.2**). Toutefois, même avec une distribution bien modélisée dans l'ensemble, l'estimation de certaines valeurs de densité est erronée. Par exemple, pour *Brachypodium retusum* (cf. **figure 5.4 - b**), le modèle est à l'origine d'une surestimation du nombre de valeurs comprises entre 0.1 % et 10.1 % (observation : 17 sites ; prédiction : 26 sites) et entre 10.1 % et 20.1 % (observation : 9 sites ; prédiction : 21 sites), et d'une sous-estimation du nombre de valeurs comprises entre 30.1 % et 40.1 % (observation : 7 sites ; prédiction : 4 sites) et entre 40.1 % et 50.1 % (observation : 4 ; prédiction : 2).

Pour deux espèces, le coefficient de Pearson est inférieur à 0.77 et le coefficient de Spearman, supérieur à 0.71. Cela indique une corrélation moyenne, voire faible, entre les valeurs observées et modélisées, mais une bonne estimation de ces valeurs. C'est notamment le cas pour *Primula marginata* et *Prenanthes purpurea* (cf. **tableau 5.2**). Bien que *Primula marginata* ait le coefficient de corrélation de Pearson le plus faible (0.25), la comparaison entre la distribution des valeurs observées et prédites permet de constater que cette faible valeur

résulte uniquement de la surestimation pour un site d'étude (cf. **figure 5.4 - c**) associé au faible nombre d'observations de cette espèce ($n = 4$).

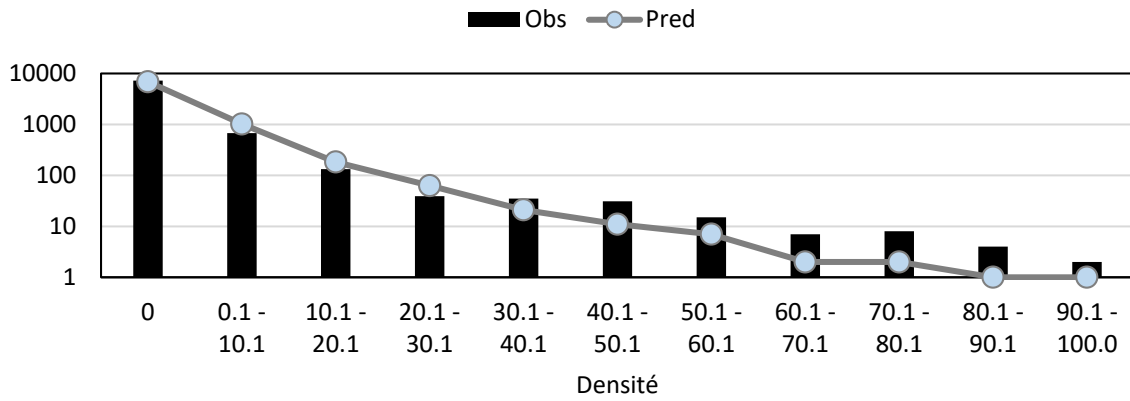
Pour quatre espèces, le coefficient de Pearson est supérieur à 0.77 et le coefficient de Spearman, inférieur à 0.71. Cela indique une corrélation forte entre les valeurs observées et modélisées, mais une estimation moyenne de ces valeurs. Il s'agit d'*Abies alba*, *Antennaria dioica*, *Carlina acanthifolia* et *Vaccinium uliginosum* (cf. **tableau 5.2**). En effet, le modèle est, par exemple, à l'origine d'une surestimation du nombre de valeurs comprises entre 10.1 % et 20.1 % pour *Abies alba* (observation : 4 ; prédiction : 14 cf. **figure 5.4 - d**).

Enfin, pour neuf espèces, les coefficients de Pearson et de Spearman sont inférieurs à leurs valeurs moyennes, indiquant une corrélation moyenne entre les valeurs observées et modélisées et une estimation moyenne de ces valeurs. Les espèces concernées sont *Aphyllanthes monspeliensis*, *Argyrolobium zanonii*, *Cytisophyllum sessilifolium*, *Gentiana bavarica*, *Juniperus oxycedrus*, *Ostrya carpinifolia*, *Quercus pubescens* (cf. **figure 5.4 - e**), *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia* (cf. **tableau 5.2**). Par exemple, pour *Quercus pubescens*, le modèle est à l'origine d'une surestimation du nombre de valeurs comprises entre 10.1 % et 20.1 % (observation : 26 sites ; prédiction : 63 sites) et entre 20.1 % et 30.1 % (observation : 12 sites ; prédiction : 33 sites), et d'une sous-estimation du nombre de valeurs comprises entre 60.1 % et 100.0 % (observation : 16 sites ; prédiction : 4 sites).

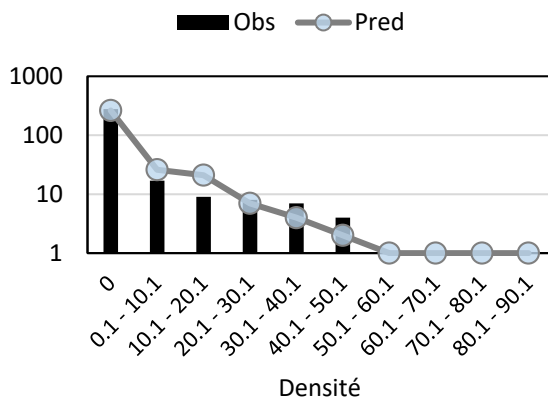
Tableau 5.2. Mesure de la robustesse des modèles. Les indices sont, le coefficient de corrélation de Pearson (noté r), du coefficient de corrélation de rang de Spearman (ρ), de l'erreur quadratique moyenne ($RMSE$) et de l'erreur moyenne ($AVEError$).

Espèces	r	ρ	RMSE	AVEError
AbAl	0.81	0.65	4.58	1.25
AcNi	0.99	0.89	0.14	0.02
AnDi	0.81	0.64	4.58	1.25
ApMo	0.54	0.59	10.01	4.66
ArUv	0.94	0.85	1.03	0.07
ArZa	0.66	0.54	1.15	0.40
AtCa	1.00	0.84	0.11	0.01
BeSu	0.82	0.84	0.11	0.01
BrRe	0.84	0.87	6.05	2.06
CaAc	0.91	0.45	0.43	0.07
CySe	0.72	0.45	2.48	0.99
DrOc	1.00	0.84	0.12	0.01
GeBa	0.57	0.66	0.12	0.01
GeVe	0.92	0.78	0.45	0.11
JuOx	0.55	0.63	4.81	2.24
LiPo	1.00	1.00	0.00	0.00
OsCa	0.53	0.50	7.48	1.74
PiCe	0.99	0.96	0.19	0.04
PiUn	1.00	1.00	0.00	0.00
PrMa	0.25	0.77	0.44	0.03
PrPu	0.71	0.75	1.14	0.08
QuPu	0.53	0.70	16.94	9.47
SoAr	0.43	0.52	3.40	1.41
SoAu	0.73	0.54	1.20	0.39
VaUl	0.88	0.59	0.93	0.17

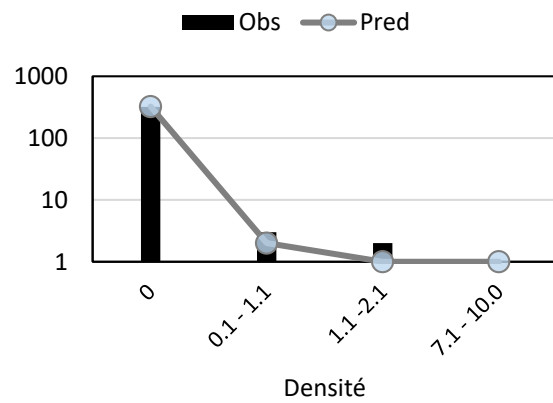
(a)



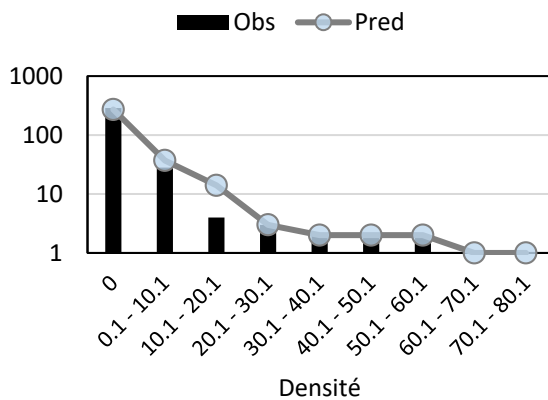
(b)



(c)



(d)



(e)

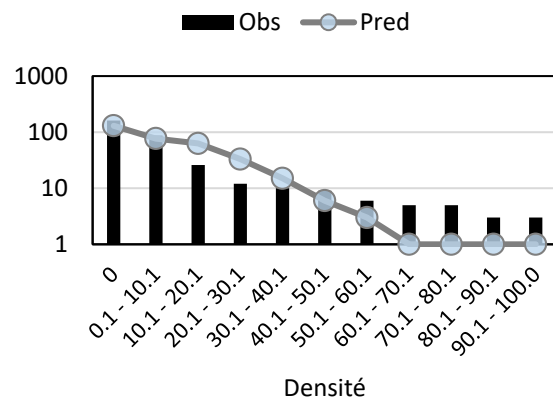


Figure 5.4. Ajustement du modèle *Hurdle* par rapport aux données observées. Pour (a) l'ensemble des espèces étudiées, (b) *Brachypodium retusum*, (c) *Primula marginata*, (d) *Abies alba* et (e) *Quercus pubescens*. Une échelle logarithmique de base 10 est utilisée pour l'axe des ordonnées.

Sous-section 5.3.3. La répartition des espèces étudiées.

Le **tableau 5.3** permet d'observer les résultats des modélisations. Il détaille, pour chacune des espèces étudiées, le taux d'occupation du Sud-Est de la France et la distribution des valeurs de densité modélisées par le modèle *Hurdle*. Ainsi, la densité minimale modélisée est de 1.0 % pour les 25 espèces étudiées (cf. **tableau 5.3**). Les valeurs maximales de densité sont comprises entre 1.5 % pour *Lilium pomponium* et 100 % pour *Quercus pubescens*, et les valeurs moyennes de densité sont comprises entre 0.1 % pour *Lilium pomponium* et 17.0 % pour *Aphyllanthes monspeliensis*. Enfin, les taux d'occupation de la zone d'étude estimés par le modèle *Hurdle* sont compris entre 0.1 % pour *Lilium pomponium* et 50.1 % pour *Quercus pubescens*.

Seuls quelques résultats cartographiques sont présentés et brièvement commentés dans cette sous-section. Les **figures 5.5, 5.6 et 5.7** permettent d'observer des exemples de cartographies de la répartition de neuf des espèces étudiées. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en **annexe 5.3**.

La répartition d'*Abies alba* modélisé par le modèle *Hurdle* représente 11.7 % du Sud-Est de la France (cf. **tableau 5.3**). La densité moyenne est de 11.5 %, et les valeurs de densité les plus élevées ont été modélisées sur les versants nord des vallées des massifs du Mercantour, des Écrins ou du Queyras par exemple (cf. **figure 5.6**) A l'inverse, la répartition d'*Aphyllanthes monspeliensis* est équivalente à 44.4 % de la zone étudiée. Elle est localisée dans la majeure partie de la région Niçoise, de la Provence, et des Baronnies. Elle est absente de la Provence cristalline des milieux proches du littoral (cf. **figure 5.5**). La densité modélisée est, en moyenne, de 17.0 % (cf. **tableau 5.3**), et les valeurs densité les plus élevées sont notamment localisées dans les Baronnies (cf. **figure 5.5**). La répartition de ces deux espèces est composée d'une grande tache continue et d'un ensemble de petites taches discontinues. La répartition d'*Acis nicaeensis* est principalement localisée sur les collines proches du littoral à l'est de Nice, mais également plus en altitude, sur le plateau de Caussols et sur le plateau de Saint-Barnabé (cf. **figure 5.5**). Les répartitions de *Pinus uncinata*, *Arctostaphylos uva-ursi* et *Dryas octopetala* sont discontinues (cf. **figure 5.7**). Elles sont composées d'un ensemble de taches réduites dont le cumul de leurs surfaces est équivalent à moins de 2 % de la zone d'étude pour chacune de ces espèces (cf. **tableau 5.3**).

Tableau 5.3. Évaluation des résultats des modèles. Les valeurs mentionnées sont la densité minimale (DSmin), la densité moyenne et l'écart-type entre parenthèses (DSmoy), la densité maximale (DSmax) et le taux d'occupation du Sud-Est de la France (Taux). Ces valeurs sont exprimées en pourcentage, qu'elles proviennent des observations sur le terrain (Obs) ou des résultats des modèles de régression (Pred).

Espèces	DSmin (%)		DSmoy (%)		DSmax (%)		Taux (%)	
	Obs	Pred	Obs	Pred	Obs	Pred	Obs	Pred
AbAl	1.00	1.00	12.5 (± 18.7)	11.5 (± 16.7)	72.2	72.5	12.2	11.7
AcNi	1.00	1.00	3.3 (± 3.4)	4.3 (± 5.6)	14.0	14.0	4.0	0.2
AnDi	1.00	1.00	6.6 (± 6.4)	2.7 (± 5.4)	24.0	24.0	13.8	13.5
ApMo	1.00	1.00	17.2 (± 17.1)	17.0 (± 17.4)	68.7	69.0	28.4	44.4
ArUv	1.00	1.00	8.9 (± 13.9)	9.9 (± 16.0)	49.3	50.0	3.4	0.8
ArZa	1.00	1.00	2.6 (± 3.2)	2.2 (± 4.5)	18.0	20.0	15.0	30.9
AtCa	1.00	1.00	8.7 (± 10.8)	1.0 (± 3.9)	24.0	24.0	0.9	0.1
BeSu	1.00	1.00	1.8 (± 0.8)	0.8 (± 3.2)	2.7	3.0	0.6	0.2
BrRe	1.00	1.00	22.9 (± 19.4)	14.9 (± 16.9)	90.7	91.0	15.0	18.0
CaAc	1.00	1.00	3.4 (± 4.4)	2.3 (± 4.6)	17.3	17.5	4.3	2.8
CySe	1.00	1.00	4.3 (± 6.7)	3.1 (± 5.6)	37.3	37.5	20.8	31.3
DrOc	1.00	1.00	17.0 (± 18.2)	7.3 (± 9.9)	53.3	53.5	2.4	0.4
GeBa	1.00	1.00	0.9 (± 0.2)	0.6 (± 3.0)	1.0	2.0	0.9	0.8
GeVe	1.00	1.00	3.0 (± 3.4)	5.6 (± 6.8)	15.3	15.5	6.4	4.4
JuOx	1.00	1.00	7.0 (± 8.6)	10.3 (± 13.2)	47.5	47.5	30.9	17.9
LiPo	1.00	1.00	1.0 (± 0.3)	0.1 (± 2.5)	1.3	1.5	0.6	0.1
OsCa	1.00	1.00	17.6 (± 24.5)	10.4 (± 12.4)	93.3	94.0	8.9	2.7
PiCe	1.00	1.00	5.6 (± 5.0)	4.0 (± 5.7)	16.2	16.5	5.8	2.7
PiUn	1.00	1.00	11.4 (± 8.8)	11.2 (± 9.8)	28.8	29.0	2.4	1.7
PrMa	1.00	1.00	2.1 (± 2.6)	3.1 (± 5.0)	8.0	8.0	1.8	0.2
PrPu	1.00	1.00	4.7 (± 6.0)	7.2 (± 7.2)	20.0	20.0	2.4	0.7
QuPu	1.00	1.00	19.8 (± 24.4)	14.7 (± 18.1)	100.0	100.0	50.8	50.6
SoAr	1.00	1.00	4.1 (± 5.7)	5.1 (± 8.3)	31.7	32.0	32.4	11.1
SoAu	1.00	1.00	2.6 (± 3.2)	3.3 (± 5.2)	15.5	15.5	19.3	6.0
VaUl	1.00	1.00	4.2 (± 5.8)	4.5 (± 6.7)	22.7	23.0	7.3	2.7

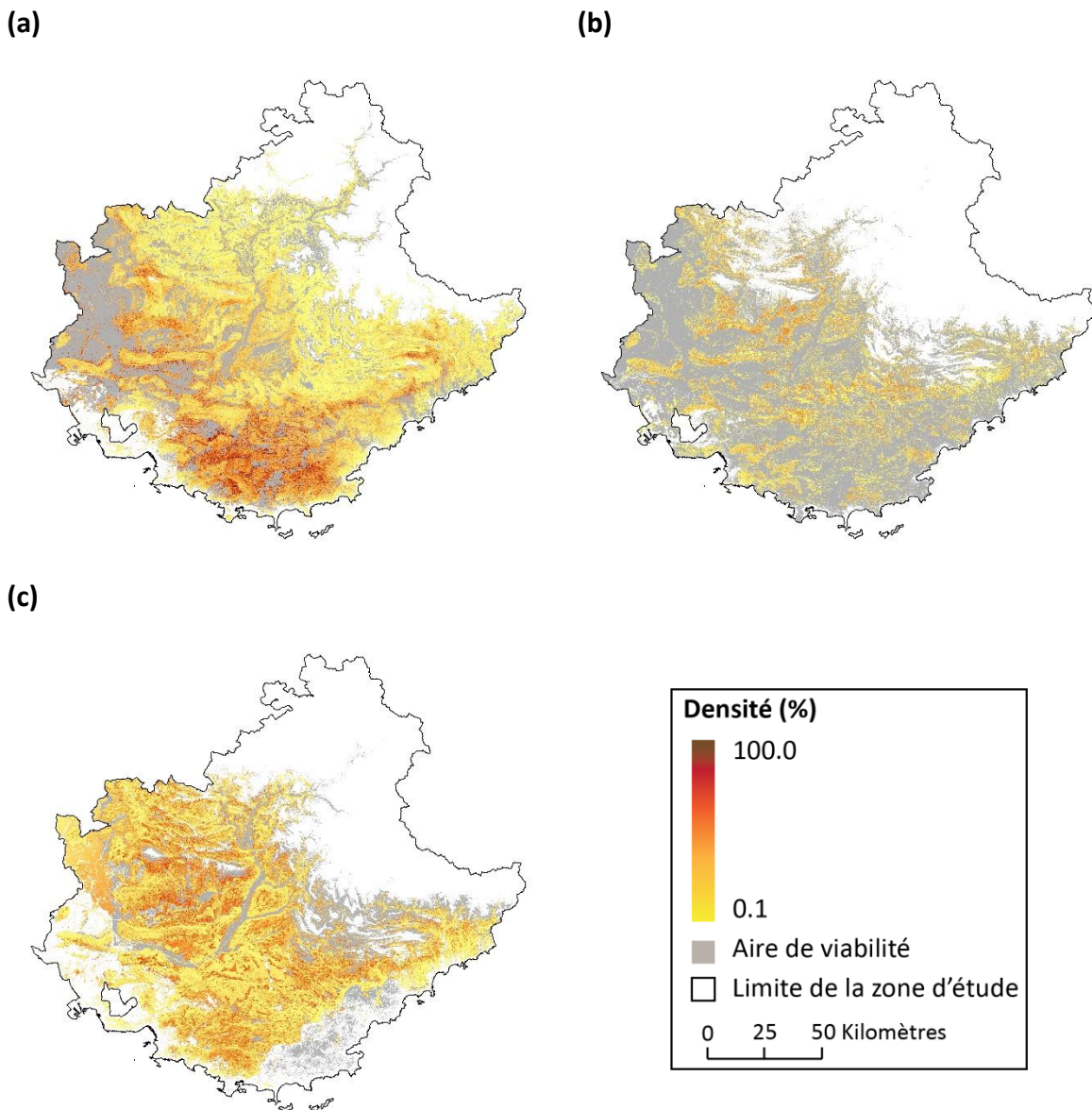


Figure 5.5. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. Les zones grises représentent les zones viables pour les espèces, mais sans populations de ces dernières. (a) *Quercus pubescens*, espèce commune et localement dense. (b) *Juniperus oxycedrus*, espèce commune et localement peu dense. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*, espèce commune et localement dense. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en **annexe 5.3.**

Pour autant, la densité modélisée pour ces espèces est, en moyenne, comprise entre 7 % et 11 %, avec des densités atteignant 49.3 % pour *Arctostaphylos uva-ursi* et 53.3 % pour *Dryas octopetala* (cf. **tableau 5.3**). Le modèle *Hurdle* permet ainsi de modéliser différentes structures spatiales de la répartition des espèces. Ces dernières sont décrites et discutées dans la **sous-section 5.4.2**.

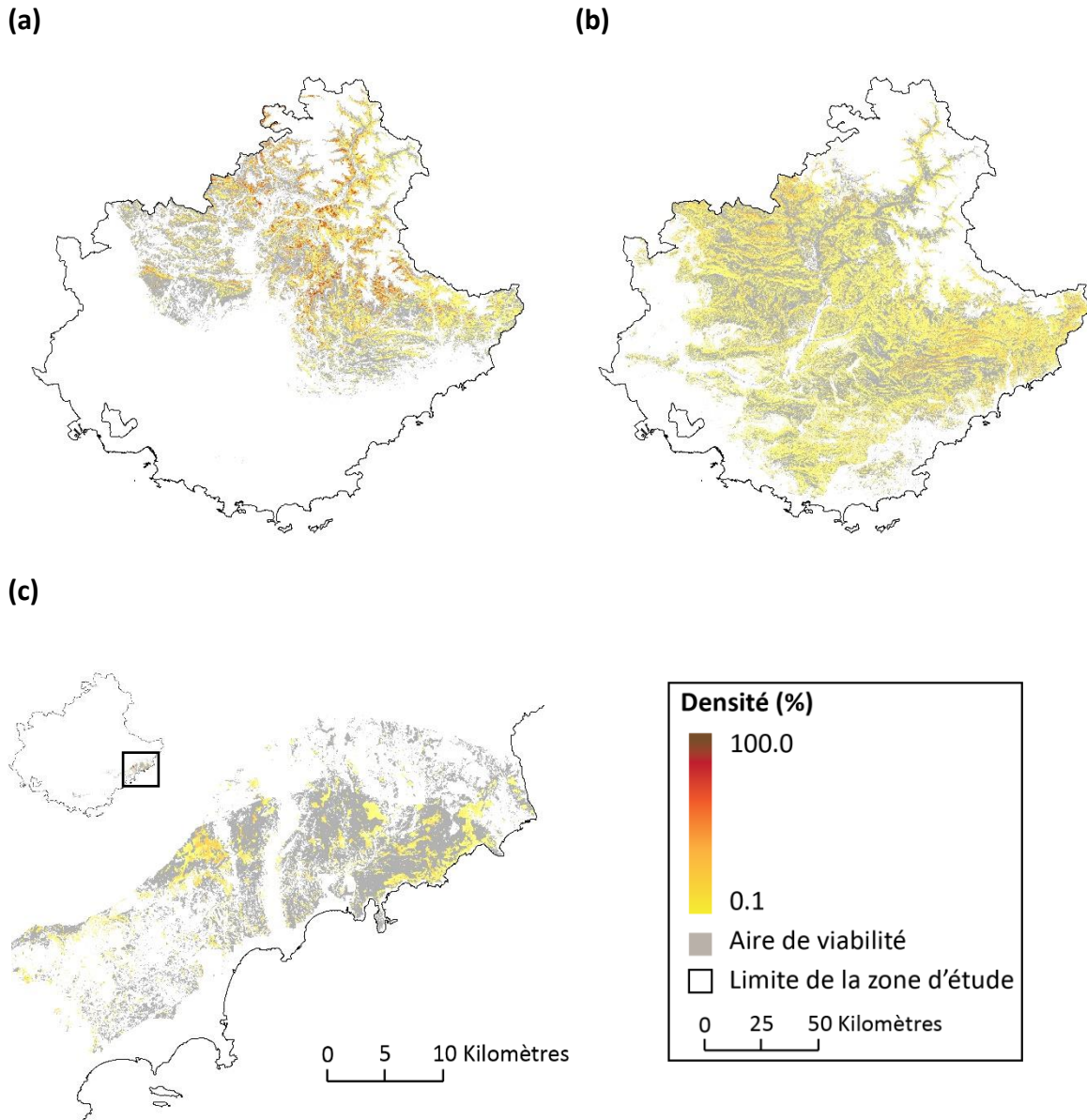


Figure 5.6. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. Les zones grises représentent les zones viables pour les espèces, mais sans populations de ces dernières. (a) *Abies alba*, espèce commune et localement dense. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*, espèce commune et localement peu dense. (c) *Acis nicaeensis*, espèce rare et localement peu dense. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en **annexe 5.3.**

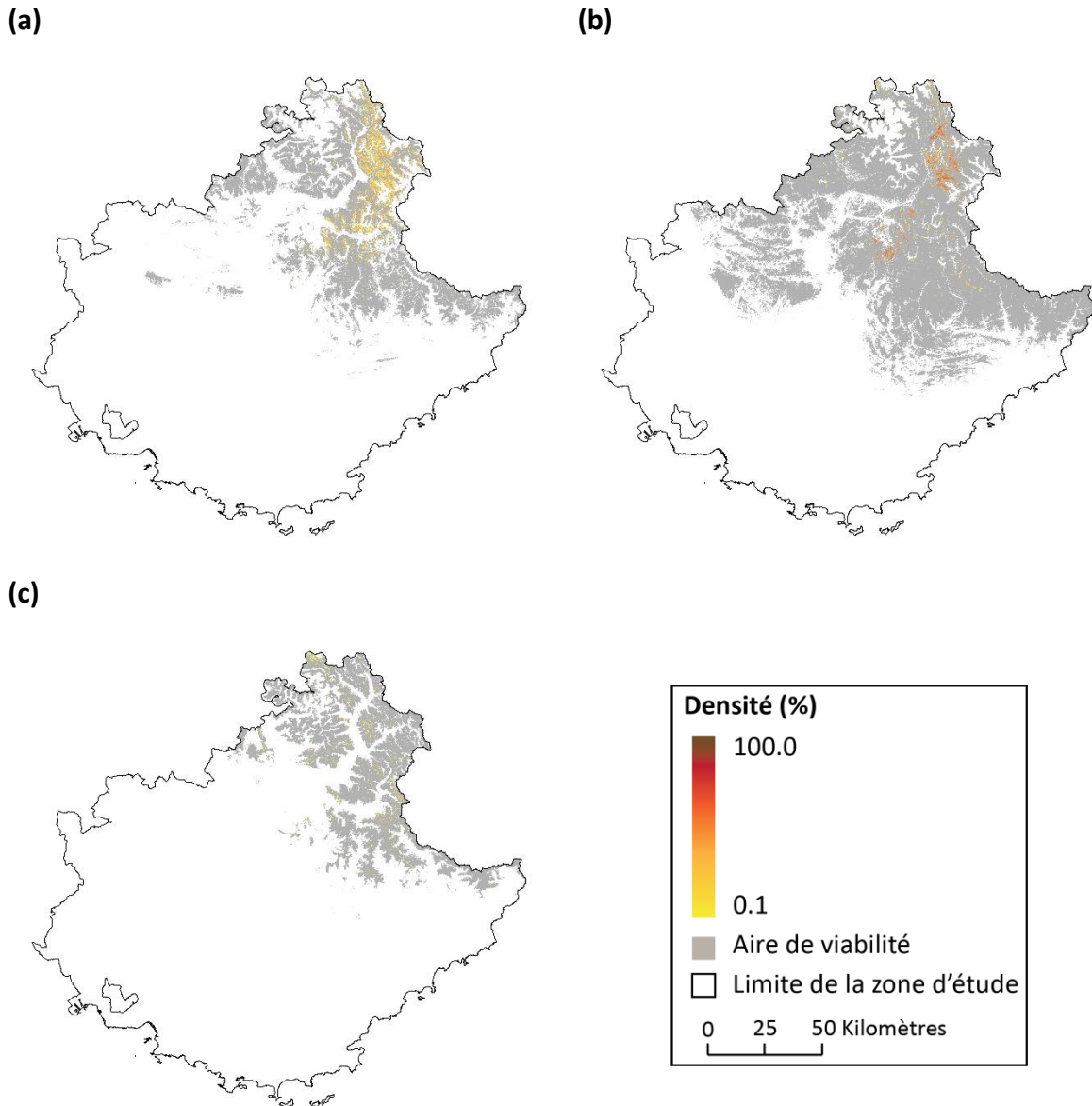


Figure 5.7. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. Les zones grises représentent les zones viables pour les espèces, mais sans populations de ces dernières. (a) *Pinus uncinata*, espèce rare et localement dense. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*, espèce rare et localement dense. (c) *Dryas octopetala*, espèce rare et localement dense. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en **annexe 5.3**.

Sous-section 5.3.4. Évaluation des résultats.

La comparaison entre les résultats du modèle *Hurdle* et les valeurs observées sur le terrain révèle d'une part, que la valeur minimale des sorties cartographiques est identique aux valeurs minimales observées, et d'autre part, que des différences sont observables pour la densité moyenne et le taux d'occupation du Sud-Est de la France (cf. **tableau 5.3**). Ces différences entre les valeurs observées et modélisées sont variables d'une espèce à l'autre.

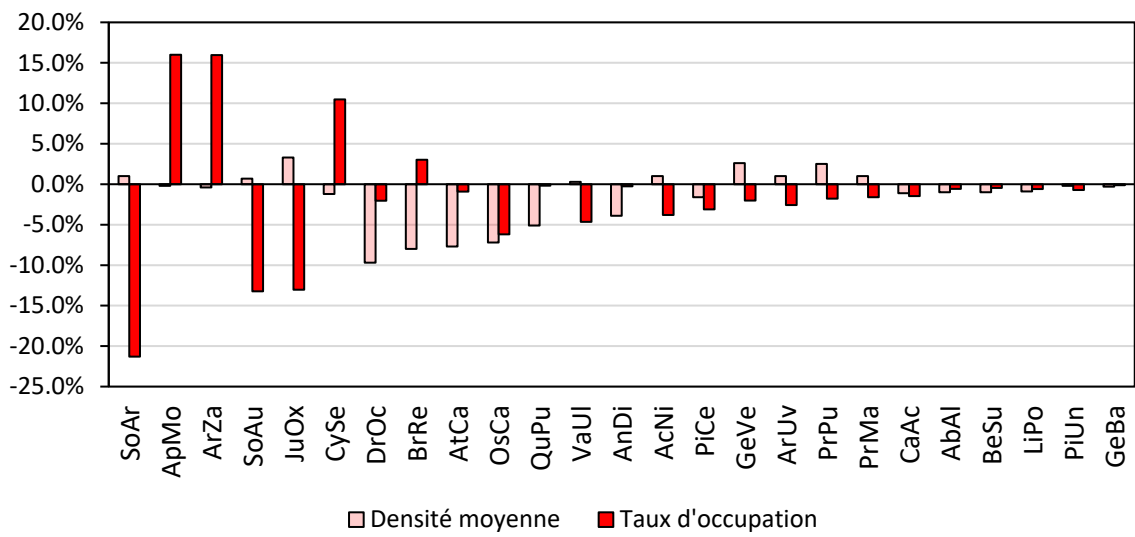
En effet, l'écart moyen entre la densité moyenne observée et modélisée est de 2.5 (\pm 2.7) %, il est compris entre 0.2 % pour *Aphyllanthes monspeliensis* (cf. **figure 5.5 - c**) et *Pinus uncinata* (cf. **figure 5.7 - a**), et 9.7 % pour *Dryas octopetala* (cf. **tableau 5.3**). L'écart moyen entre le taux d'occupation observé et modélisé est de 5.0 (\pm 6.0) %, il est compris entre 0.1 % pour *Gentiana bavarica* et 21.3 % pour *Sorbus aria* (cf. **tableau 5.3**).

Ainsi, les différences combinées de ces deux valeurs sont inférieures à 5.0 % pour 14 espèces, comprises entre 5.0 % et 10.0 % pour 5 espèces, et supérieures à 10.0 % pour 6 espèces (cf. **figure 5.8 - a**). Les espèces concernées sont *Sorbus aria*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Argyrolobium zanonii*, *Sorbus aucuparia*, *Juniperus oxycedrus* et *Cytisophyllum sessilifolium*.

Ces différences concernent principalement le taux d'occupation du Sud-Est de la France. En effet, d'après les résultats de cette étude, le modèle *Hurdle* surestime le taux d'occupation du Sud-Est de la France de 10.5 % pour *Cytisophyllum sessilifolium* (cf. **figure 5.6 - b**), et 16.0 % pour *Argyrolobium zanonii* et *Aphyllanthes monspeliensis*. La méthode est également à l'origine d'une sous-estimation de 13.0 % pour *Sorbus aucuparia* et *Juniperus oxycedrus*, et de 21.0 % pour *Sorbus aria* (cf. **figure 5.8 - a**).

Pour autant, ces différences n'entraînent pas nécessairement une modélisation erronée des patrons de répartition et de densité des espèces étudiées. **Ainsi, la méthode mise en place permet de modéliser avec une fiabilité acceptable la répartition des espèces étudiées, en respectant tout autant le taux d'occupation de la zone étudiée et la distribution de la densité locale des espèces.**

(a)



(b)

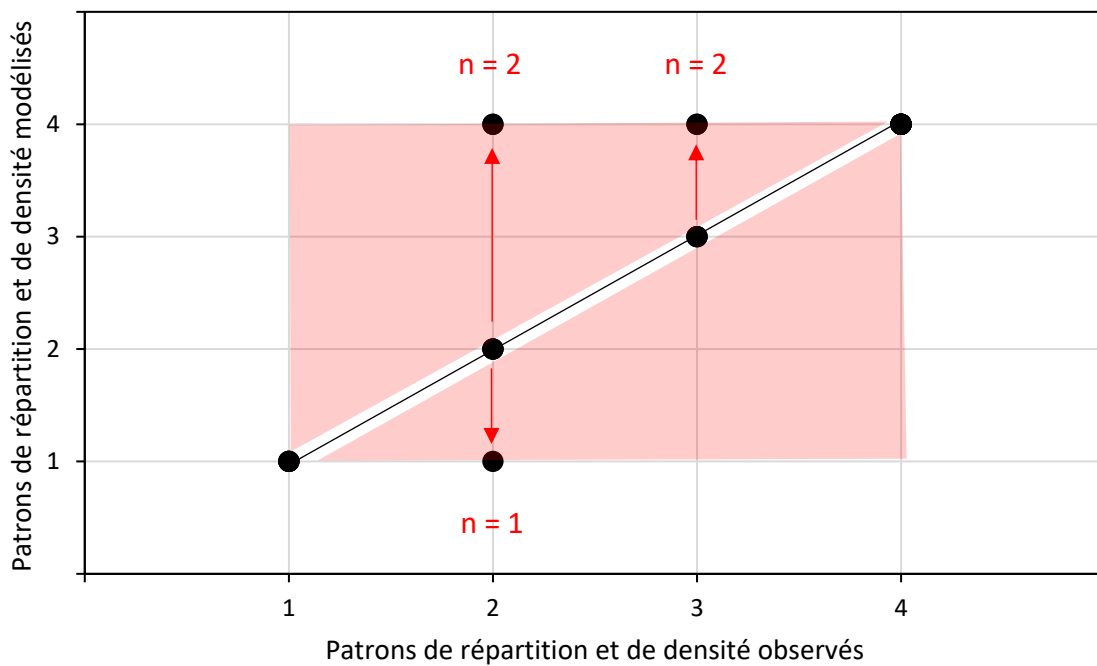


Figure 5.8. Confrontation entre l’observation et la modélisation. Pour (a), la densité moyenne et le taux d’occupation du Sud-Est de la France. Pour (b), les patrons de répartition et de densité. La ligne noire matérialise la zone de prédiction correcte et les surfaces roses, les zones de prédiction erronées. Les lignes rouges montrent les prédictions qui s’éloignent des prédictions correctes, elles sont au nombre de cinq. Un décalage d’une case indique une mauvaise estimation de la densité locale de l’espèce, un décalage de deux cases indique une mauvaise estimation de la part occupée de la zone étudiée.

Dès lors, les résultats de cette étude présentent des patrons de répartition et de densité identiques à ceux observés pour 20 des 25 espèces étudiées (cf. **figure 5.8 - b**). Les différences mentionnées et illustrées en **figure 5.8 - a** sont à l'origine d'une modélisation imprécise pour *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 5.6 - b**), *Dryas octopetala* (cf. **figure 5.7 - c**), *Atractylis cancellata*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*. En effet, les observations réalisées lors de la campagne de terrain (cf. **chapitre 4**) nous ont permis de définir *Juniperus oxycedrus*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia* comme des espèces communes et localement peu denses (patron n° 2), et *Dryas octopetala* et *Atractylis cancellata*, comme des espèces rares et localement denses (patron n° 3). Or, les résultats de la méthode mise en place classifient *Juniperus oxycedrus* comme une espèce commune et localement dense (patron n° 1), et les quatre autres espèces comme des espèces rares et localement peu denses (patron n° 4 cf. **figure 5.8 - b**).

Section 5.4. Discussion.

La discussion porte sur trois éléments. D'abord, la capacité du modèle *Hurdle* à cartographier la densité, et donc la répartition, des espèces étudiées est discutée dans la **sous-section 5.4.1**. Ensuite, les structures modélisées par ce modèle de l'échelle macro régionale à l'échelle micro régionale sont analysées dans la **sous-section 5.4.2**. Enfin, l'utilisation des sorties de ce modèle comme état de référence dans un contexte de changement est questionnée dans la **sous-section 5.4.3**.

Sous-section 5.4.1. Le modèle *Hurdle* pour cartographier la répartition.

L'évaluation des résultats révèle que le modèle *Hurdle* permet d'estimer correctement le taux d'occupation du Sud-Est de la France et la densité locale des espèces étudiées (cf. **tableau 5.5**). Il fournit ainsi une information supplémentaire par rapport aux modèles corrélatifs qui sont, pour notre étude et selon nos tests, dans l'incapacité d'estimer la densité des espèces (cf. **encadré 4.2**).

Le modèle *Hurdle* apparaît ainsi adapté pour modéliser la répartition des espèces étudiées, dans la mesure où, contrairement aux modèles corrélatifs, il permet de retranscrire les patrons de répartition et de densité observés sur le terrain.

En effet, les patrons identifiés dans le **chapitre 4** sont correctement modélisés pour 80 % (n = 20) des espèces. Toutefois, cette méthode ne permet pas une bonne estimation des patrons pour 20 % (n = 5) des espèces étudiées, à savoir *Atractylis cancellata*, *Dryas octopetala*, *Juniperus oxycedrus*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*. La mauvaise estimation des patrons pour *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia* résulte de la sous-estimation de la part du Sud-Est de la France qu'elles occupent (cf. **figure 5.9**). Cette sous-estimation peut résulter, soit du nombre important d'observations dans des milieux aux conditions écologiques variées, ne permettant pas un bon ajustement du modèle, soit parce que les descripteurs de l'environnement sélectionnés dans cette étude ne permettent pas une bonne estimation du taux d'occupation de la zone d'étude par ces espèces. Par exemple, pour *Sorbus aria*, les descripteurs qui apportent une contribution significative à l'ajustement du modèle de régression logistique sont le cumul annuel des précipitations, l'exposition, la géologie et deux métriques paysagères (cf. **annexe 5.2**). Or, il n'est pas exclu que, bien qu'ils aient été jugés comme non significatifs

par le processus de modélisation, certains descripteurs non pris en compte puissent apporter une amélioration significative des résultats.

Pour *Juniperus oxycedrus*, la mauvaise estimation des patrons de répartition et de densité est liée à la surestimation de la densité moyenne de cette espèce (observation : 7.0 % ; prédiction : 10.3 %). Toutefois, le modèle *Hurdle* est également à l'origine d'une sous-estimation du taux d'occupation du Sud-Est de la France par cette espèce. Bien que cette sous-estimation soit de 13.0 % (cf. **tableau 5.5**), elle n'est pas à l'origine d'un franchissement du seuil qui permet de différencier les espèces communes des espèces rares. Pour autant, cette différence n'est pas à négliger, car elle indique une surestimation, par le modèle *Hurdle*, des valeurs de densité élevée pour cette espèce.

C'est tout le contraire pour *Atractylis cancellata* et *Dryas octopetala*. En effet, la mauvaise estimation de leurs patrons résulte d'une sous-estimation de leur densité moyenne, alors que les modèles sont à l'origine d'une bonne estimation de leur taux d'occupation du Sud-Est de la France. Cela indique donc que les valeurs de densité élevée sont sous-estimées et que les valeurs faibles sont surestimées. Ainsi, la mauvaise estimation des patrons de ces espèces résulte probablement des données de densité en entrée, qui ne contiennent qu'un nombre réduit d'observations non nulles, et dont les valeurs de densité faible constituent une part importante des valeurs relevées. En effet, *Atractylis cancellata* a été observée dans 3 sites d'études, et les densités observées sont de 1.0 %, 1.0 % et 24.0 %. La différence entre ces valeurs ne permet pas un bon ajustement du modèle. C'est également le cas pour *Dryas octopetala*, observée dans 8 sites d'études. Dans cinq sites d'études, la densité relevée est inférieure à 8.0 %, et dans trois sites d'études, la densité relevée est de 16.7 %, 33.3 % et 53.3 %. Ainsi, pour ces deux espèces, il est probable que cette mauvaise estimation soit liée d'une part, aux différentes proportions de valeurs faibles et de valeurs élevées, mais surtout au nombre réduit d'observations de ces espèces.

Cette dernière remarque n'est pas uniquement valable pour *Atractylis cancellata* et *Dryas octopetala*, elle peut s'appliquer sur un nombre non négligeable d'espèces et forme l'une des marges d'erreur de cette étude.

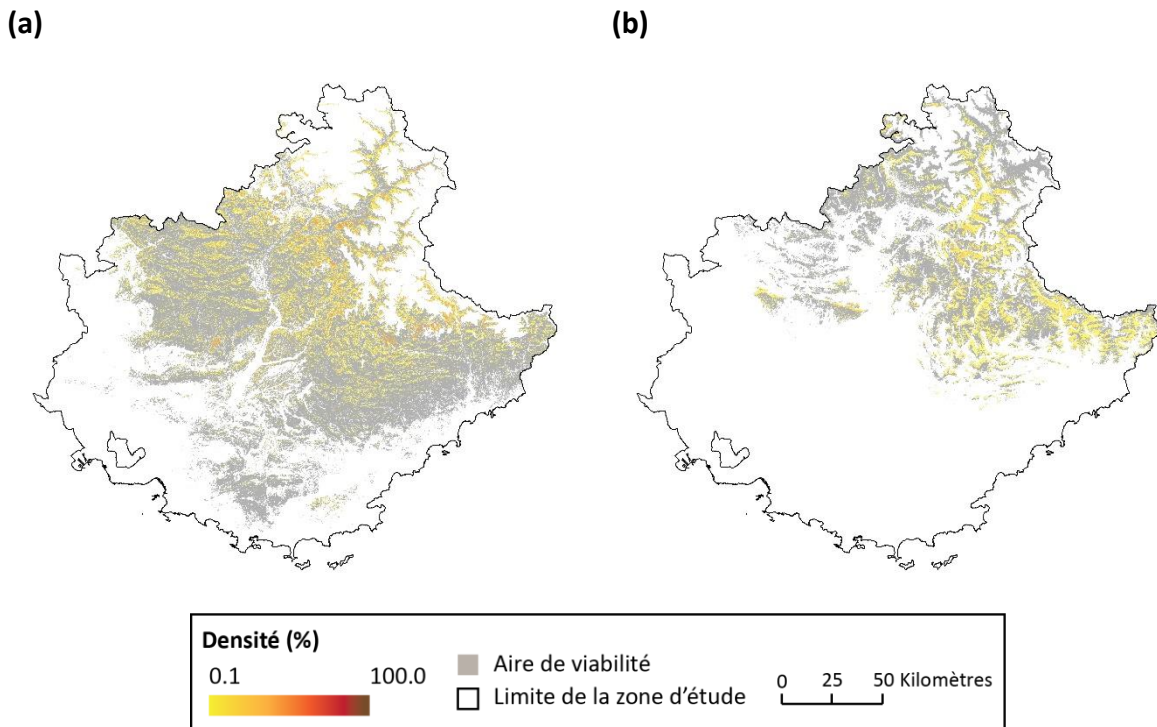


Figure 5.9. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. (a) *Sorbus aria*. (b) *Sorbus aucuparia*.

En effet, les observations nulles représentent une part importante des données sur la densité des espèces étudiées. Cette part est égale ou supérieure à 90 % pour 15 espèces, et égale ou supérieure à 98 % pour huit espèces (cf. **figure 5.1**). Pour ces huit espèces par exemple, les modèles de régressions ont été ajustés, au minimum, sur 319 observations nulles, et au maximum, sur huit observations. Cette proportion très importante d'observations nulles peut entraîner un mauvais ajustement des modèles de régression, notamment d'après Guarino *et al.* (2012). Cependant, parmi ces espèces, les modèles de régression sont à l'origine d'une mauvaise estimation des patrons uniquement pour *Atractylis cancellata* et *Dryas octopetala* (cf. **figure 5.8 - b**), et la comparaison entre les données observées et les données modélisées se révèle tout à fait satisfaisante pour les six autres espèces (cf. **tableau 5.5**). À savoir *Lilium pomponium*, *Berardia lanuginosa*, *Gentiana bavarica*, *Primula marginata*, *Prenanthes purpurea* et *Pinus uncinata*.

Ces modèles de régression pourraient être améliorés par la prise en compte d'une part, d'un jeu de données sur la densité plus conséquent et composé d'une part plus réduite d'observations nulles, et d'autre part, par la prise en compte de descripteurs de

l'environnement différents de ceux utilisés dans cette étude. En effet, la densité locale des espèces pourrait être régie par d'autres facteurs liés à des conditions climatiques ou topographiques micro-locales, ou à la présence d'activités liées à l'homme et non prises en compte dans cette étude. L'une des améliorations possibles serait également de comparer les performances du modèle *Hurdle* avec d'autres modèles, qui permettent également de cartographier la densité des espèces, tels que le modèle ZIP (Potts et Elith, 2006) ou encore le modèle *Hurdle* basé sur une régression binomiale négative et non sur une régression de Poisson (Guarino *et al.*, 2012). **Toutefois, nous jugeons que les résultats issus du modèle *Hurdle*, malgré une mauvaise estimation des patrons pour cinq des espèces étudiées, permettent une cartographie satisfaisante et robuste de la répartition actuelle des espèces végétales.**

La qualité de la cartographie de la répartition des espèces est d'autant plus perceptible après analyse des structures spatiales modélisées par le modèle *Hurdle*, et de leurs comparaisons avec celles issues des modèles corrélatifs.

Sous-section 5.4.2. Analyse des structures spatiales de la répartition des espèces végétales, de l'échelle macro à l'échelle micro régionale.

La comparaison entre les cartographies de l'aire de viabilité, issue des modèles corrélatifs, et les cartographies de la répartition des espèces, issue du modèle *Hurdle*, permet de visualiser les différences entre les structures spatiales modélisées à l'échelle macro régionale.

Pour aller au-delà de l'observation cartographique, nous avons labellisé les aires de viabilité des espèces afin de définir des taches de viabilité, c'est-à-dire des ensembles de pixels viables connexes. La répartition des espèces a également été labellisée afin de définir des taches de présence, c'est-à-dire des ensembles de pixels de valeurs non nulles connexes. Par la suite, la surface moyenne des taches de présence et le nombre de taches de présence dans les taches de viabilité ont été calculés. Notamment afin d'estimer la part des taches de viabilité qui contiennent au moins une tache de présence. Ces deux informations nous ont permis d'identifier trois types de structures modélisées par le modèle *Hurdle*. L'organigramme méthodologique est visible dans l'**encadré 5.1**.

Encadré 5.1. Organigramme méthodologique pour l'analyse des structures spatiales modélisées.

L'organigramme est visible en **figure 5.1.1**. La part de la population totale que regroupe chacune des taches de présence a été calculée, et ce, pour chacune des espèces étudiées. Pour ce faire, la somme de la densité dans chacune des taches a été calculée et divisée par la somme de la densité de l'espèce dans la zone étudiée.

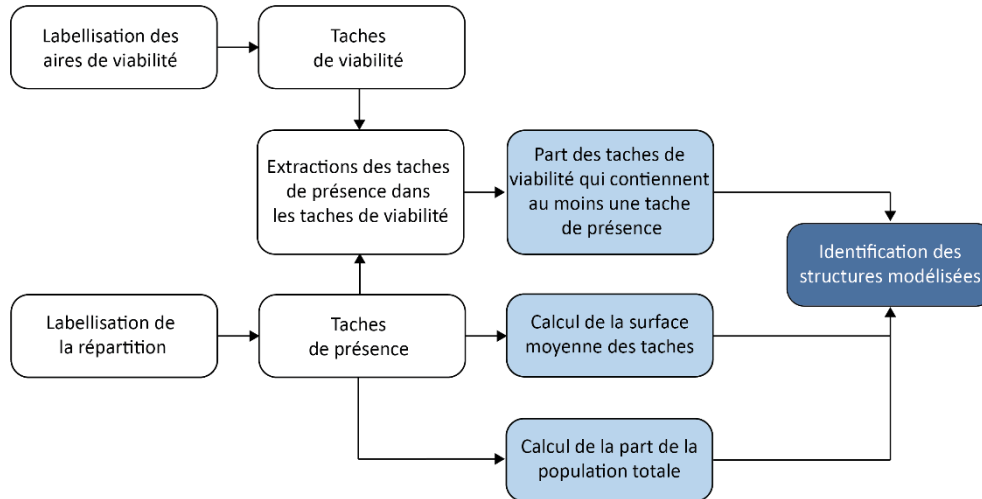


Figure 5.1.1. Organigramme méthodologique pour l'analyse des structures spatiales modélisées par le modèle *Hurdle*.

D'abord, pour 56 % (n = 14) des espèces étudiées, la densité issue du modèle *Hurdle* est distribuée d'une façon relativement homogène dans l'ensemble de l'aire de viabilité. Cela indique que, pour ces espèces, une proportion importante de leurs taches de viabilité contiennent au moins une tache de présence. C'est notamment le cas pour *Aphyllanthes monspeliensis* (cf. **figure 5.5 - c**), *Cytisophyllum sessilifolium* (cf. **figure 5.6 - b**), ou encore *Quercus pubescens* (cf. **figure 5.5 - a**). En effet, pour ces espèces, le modèle *Hurdle* estime que l'espèce est présente dans, respectivement, 46 %, 52 %, et 60 % des taches de viabilité. Toutefois, les espèces peuvent être présentes dans une part plus réduite des taches de viabilité, notamment en fonction de la proportion d'absences modélisées. C'est particulièrement visible pour *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 5.5 - b**), et dans une moindre mesure, pour *Acis nicaeensis* (cf. **figure 5.6 - c**). Le modèle *Hurdle* estime que ces espèces sont présentes dans, respectivement, 33 % et 23 % des taches de viabilité.

Ensuite, pour 16 % (n = 4) des espèces, la deuxième structure spatiale issue du modèle *Hurdle* est un agrégat de la densité des espèces au centre de leur aire de viabilité et une

disparition aux marges de ces dernières. Ce type de structure est particulièrement visible pour certaines espèces alpines ou montagnardes, telles que *Arctostaphylos uva-ursi* (cf. **figure 5.7 - b**) et *Pinus uncinata* (cf. **figure 5.7 - a**). Ces espèces sont ici présentes dans une part bien plus réduite des taches de viabilité, de l'ordre de 1 % pour *Arctostaphylos uva-ursi* et de 7 % pour *Pinus uncinata*.

Enfin, pour 28 % (n = 7) des espèces, la densité issue du modèle *Hurdle* est distribuée dans des micro-agrégats dans l'ensemble de l'aire de viabilité, du centre jusqu'à leurs marges. C'est notamment le cas pour les espèces alpines ou montagnardes telles que *Berardia lanuginosa*, *Carlina acanthifolia*, *Dryas octopetala*, *Gentiana bavarica*, *Primula marginata* ou encore *Prenanthes purpurea*. **Cette structure est en partie similaire à la première structure décrite, dans la mesure où ces micro-agrégats sont distribués d'une façon relativement homogène dans l'ensemble de l'aire de viabilité. Elle se différencie de cette dernière par la surface moyenne des taches de présence.** En effet, la taille moyenne des taches de présence de *Dryas octopetala* est de 0.02 km² (environ 10 pixels cf. **figure 5.7 - c**), contre 2.74 km² (soit 1 095 pixels) pour *Quercus pubescens*. Autre exemple, la taille moyenne des taches de présence de *Prenanthes purpurea* (cf. **figure 5.10 - a**) et de *Gentiana bavarica* (cf. **figure 5.10 - b**) sont respectivement, de 0.03 km² (environ 10 pixels) et 0.07 km² (environ 30 pixels). Ces agrégats sont tellement disséminés qu'il est difficile de visualiser leur répartition à l'échelle macro régionale (cf. **figure 5.10**). Ainsi, la part des taches de viabilité qui contiennent au moins une tache de présence est ici plus variable dans la mesure où ces micro-agrégats peuvent être répartis tout autant dans un nombre important que réduit de taches de viabilité. Par exemple, le modèle estime que *Carlina acanthifolia* est présente dans 15 % des taches de viabilité, contre seulement 4 % pour *Prenanthes purpurea* et 7 % pour *Gentiana bavarica*.

Ces micro-agrégats peuvent être localisés dans un nombre important de taches de viabilité ou localisés dans une unique tache de taille importante. Ainsi, la mise en avant de ces structures spatiales à l'échelle macro régionale, amène à une analyse micro régionale afin de mettre en avant la micro-hétérogénéité spatiale des résultats du modèle *Hurdle*.

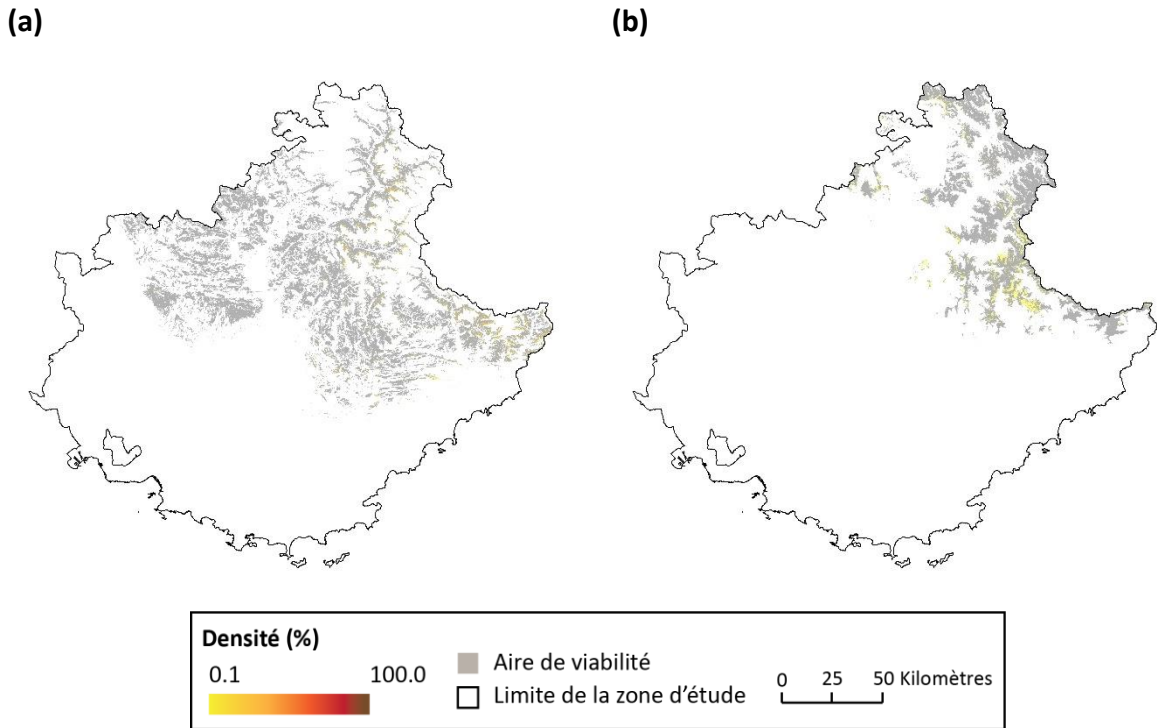


Figure 5.10. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. (a) *Prenanthes purpurea*. (b) *Gentiana bavarica*.

L'analyse à l'échelle micro régionale montre que les taches qui composent l'aire de viabilité des espèces étudiées regroupent un nombre relativement important de taches de présence. Par exemple, la plus grande tache de viabilité de *Dryas octopetala* représente 60.5 % de l'aire de viabilité de cette espèce, et regroupe 59.3 % de la population totale de cette espèce à l'échelle du Sud-Est de la France. Or, ces populations ne sont pas distribuées de façon continue dans cette tache de viabilité puisqu'elles sont réparties dans près de 3 100 taches de présence dont la taille moyenne est de 0.02 km² (environ 10 pixels). Cette différence importante se retrouve également pour les espèces dont l'aire de viabilité est fragmentée. Si l'on prend l'exemple de *Gentiana bavarica*, la plus grande tache de viabilité représente 7.8 % de l'aire de viabilité de cette espèce, et regroupe 19.5 % de la population totale de l'espèce. Or, ces populations sont réparties dans près de 1 000 taches de présence dont la taille moyenne est de 0.04 km² (environ 14 pixels) au sein de cette grande tache de viabilité.

Ces différences ne sont pas uniquement valables pour les taches de viabilité les plus importantes. Ainsi, les taches de viabilité qui composent l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* regroupent en moyenne 30 taches de présence, et en comprennent entre 0 et 3 100 taches.

Si l'on prend les deux exemples mentionnés en **figure 5.10**, il s'avère que les taches de viabilité qui composent l'aire de viabilité de *Prenanthes purpurea* et *Gentiana bavarica* regroupent respectivement 11 et 8 taches de présence en moyenne, et au maximum 1 060 et 2 230 taches. Des exemples de la répartition d'un ensemble de taches de présence au sein de taches de viabilité sont illustrés en **figure 5.11** pour ces trois espèces. Ces exemples témoignent de cette micro-hétérogénéité spatiale, avec une répartition des taches de présence qui peut être tout autant regroupée que disséminées dans les taches de viabilité et peuvent être localisées aux marges des zones viables.

Cette micro-hétérogénéité spatiale ne prévaut pas uniquement pour les espèces dont la répartition est conditionnée par des micro-agrégats de populations. Cette micro-hétérogénéité est également présente pour les espèces dont la densité est répartie d'une façon plus homogène dans l'aire de viabilité, ou du moins dans des agrégats plus importants.

En effet, les taches de viabilité qui composent l'aire de viabilité d'*Abies alba*, d'*Arctostaphylos uva-ursi* ou encore de *Quercus pubescens*, regroupent respectivement, 6, 36 et 5 taches de présence en moyenne. Ces valeurs moyennes sont fortement influencées par une proportion importante de valeurs faibles, bien que les taches de viabilité puissent également contenir un nombre important de taches de présence pour ces espèces. Par exemple, la plus grande tache de viabilité de *Quercus pubescens* représente 98.3 % de l'aire de viabilité de cette espèce, et regroupe 98.5 % de la population totale de l'espèce. Or, ces populations sont réparties dans près de 26 550 taches de présence dont la taille moyenne est de 0.6 km² (environ 240 pixels).

De façon équivalente, la plus grande tache de viabilité d'*Abies alba* et d'*Arctostaphylos uva-ursi* regroupe respectivement, près de 10 100 et 7 100 taches de présence dont la taille moyenne est de 0.3 km² (environ 130 pixels) et 0.03 km² (environ 14 pixels). Des exemples de la répartition d'un ensemble de taches de présence au sein de taches de viabilité sont illustrés en **figure 5.12** pour ces trois espèces. Ces exemples permettent d'observer la variation du nombre de taches de présence dans les taches de viabilité de ces espèces.

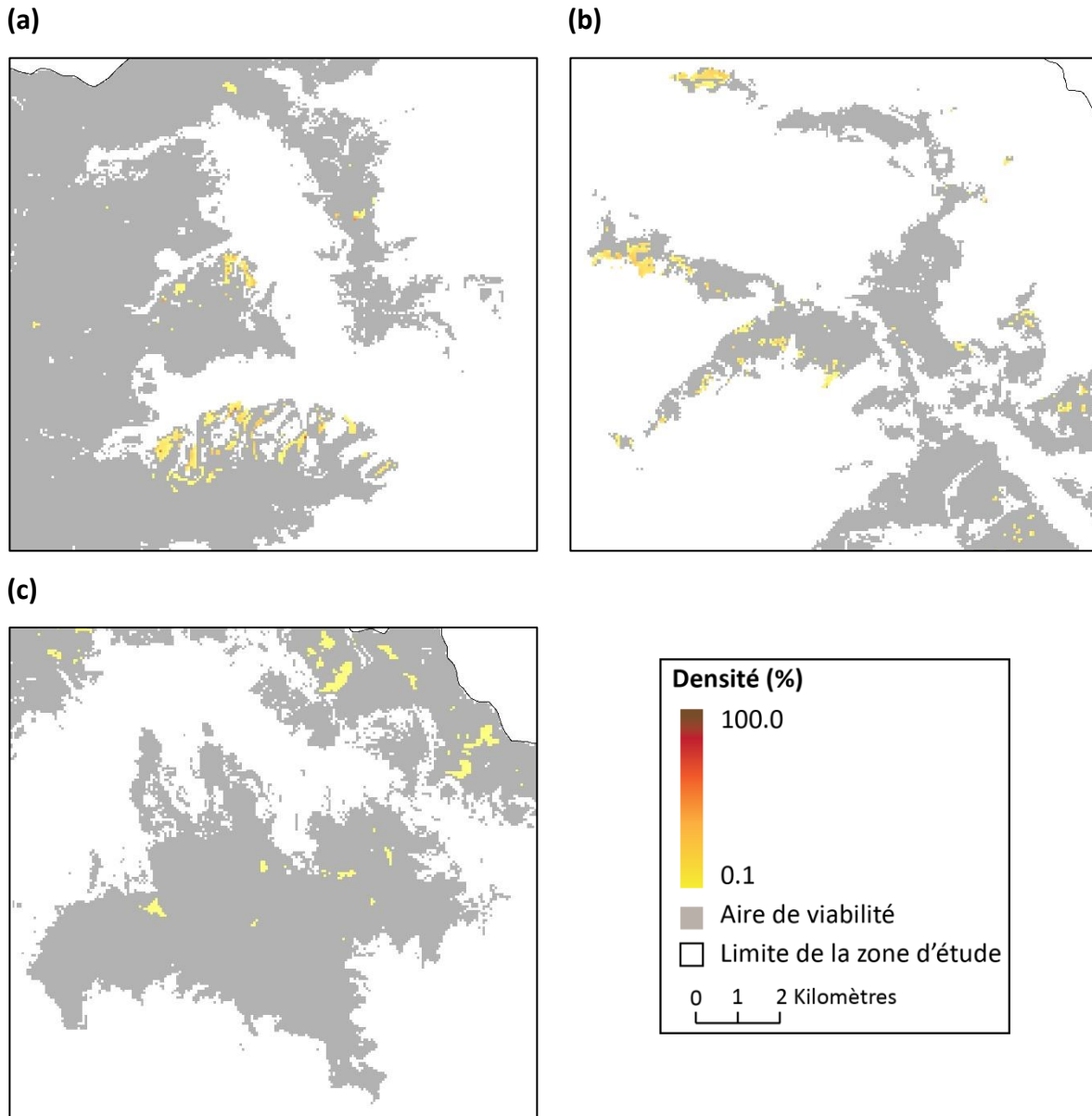


Figure 5.11. Répartition des taches de présence au sein de l'aire de viabilité des espèces. (a) *Dryas octopetala*. (b) *Prenanthes purpurea*. (c) *Gentiana bavarica*.

Globalement, il apparaît que les taches de viabilité des 25 espèces étudiées sont composées, en moyenne, de 13 taches de présence, mais cette valeur peut atteindre 58 700 taches notamment pour *Juniperus oxycedrus*. Ainsi, la répartition des espèces selon le modèle **Hurdle** apparaît plus réaliste dans la mesure où elle permet de prendre en compte la micro-hétérogénéité spatiale de la répartition des populations de l'espèce au sein de l'aire de viabilité.

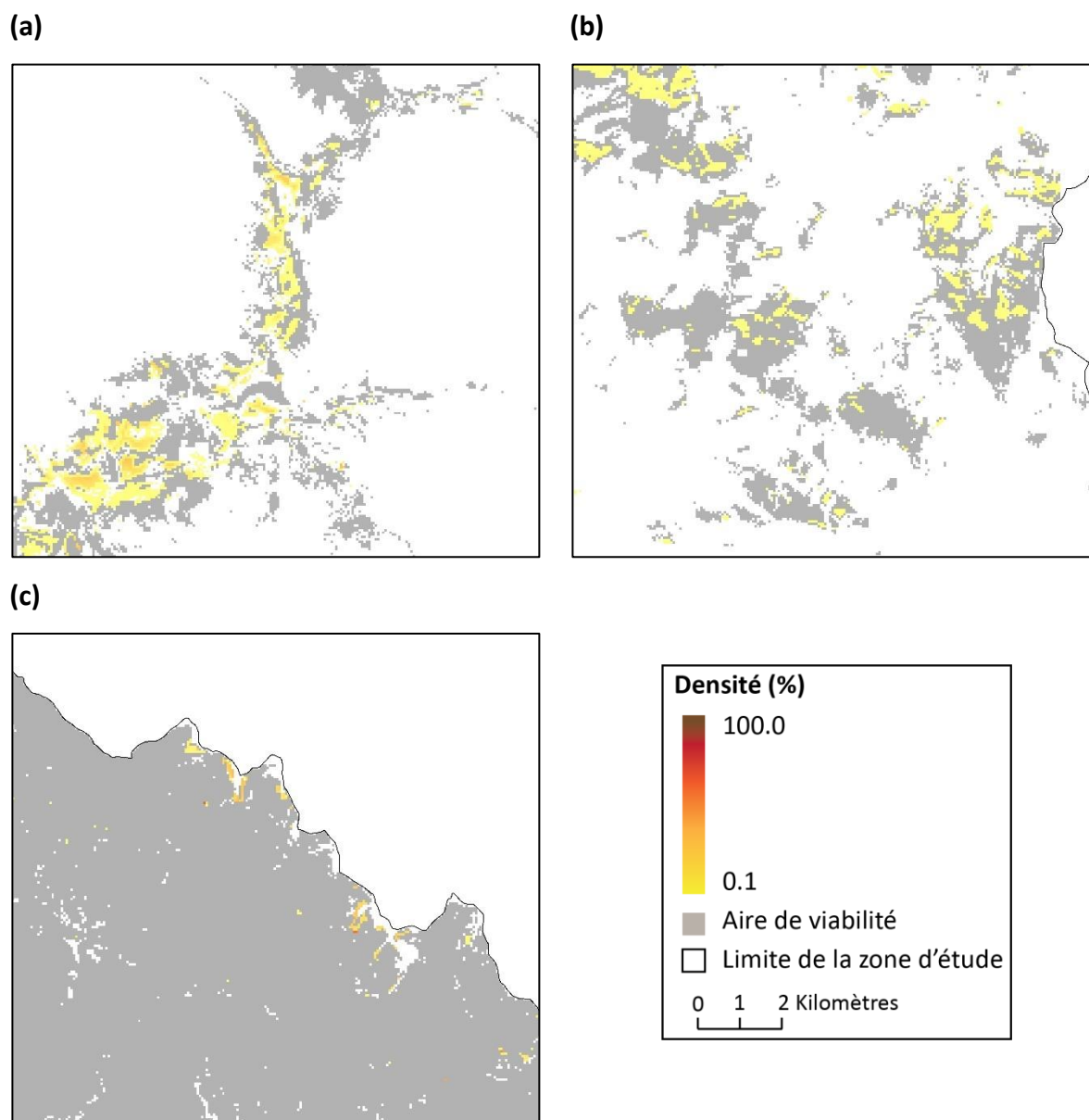


Figure 5.12. Répartition des taches de présence au sein de l'aire de viabilité des espèces. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Abies alba*. (c) *Arctostaphylos uva-ursi*.

Plus encore, ce modèle permet également de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale des populations au sein même des taches de présence. Cela peut être mis en avant par l'analyse de la distribution des valeurs de densité au sein des taches. Par exemple, pour les taches de présence supérieure à 0.005 km^2 (c'est-à-dire égale ou supérieure à deux pixels) pour *Abies alba*, l'étendue des valeurs de densité est comprise entre 0, lorsque les valeurs sont similaires, à 75, c'est-à-dire la valeur maximale de densité observée donc modélisée pour cette espèce.

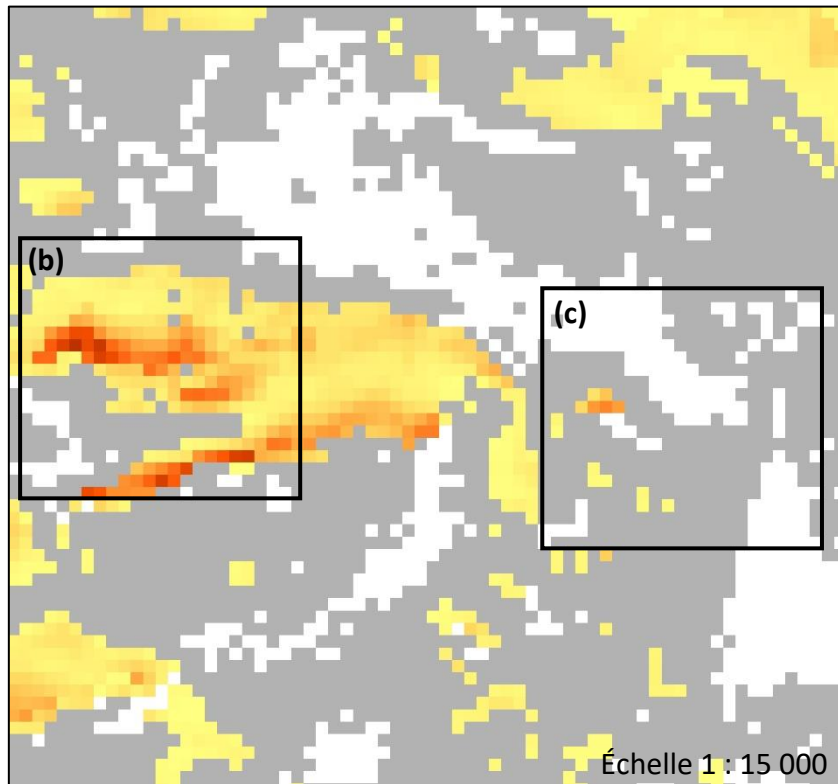
Ainsi, une tache de densité peut regrouper une grande étendue de valeurs de densité, indépendamment de sa surface.

La **figure 5.13** permet d'observer cette hétérogénéité spatiale au sein des taches de présence d'*Abies alba*. Par exemple dans la **figure 5.13 - b**, la densité moyenne dans la tache est de 40 %, mais les valeurs de densité sont comprises entre 0.1 % et 71 %. Cet écart montre que les valeurs extrêmes de densité observées peuvent être regroupées au sein d'une même tache. Il s'agit ici de la modélisation par le modèle *Hurdle*, d'une structure forestière, avec présences de jeunes pousses dans les milieux contigus. Cet écart permet également de remarquer des absences et démontre que le modèle *Hurdle* est capable de modéliser des absences au sein des taches de présence, ce qui est en accord avec la variabilité spatiale de la densité des espèces observée sur le terrain à l'échelle décimétrique.

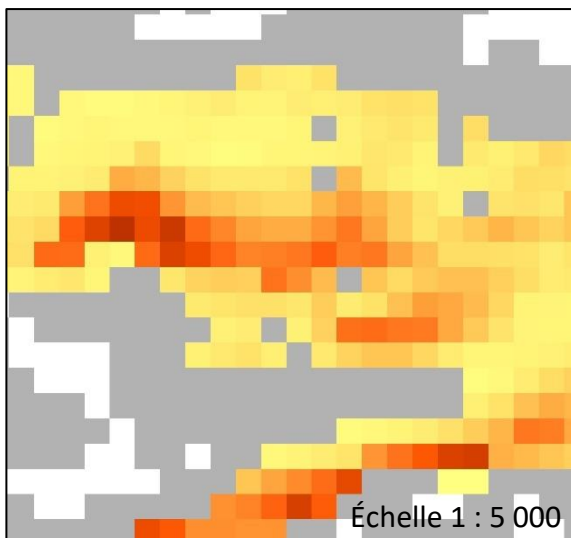
Cette grande étendue des valeurs peut également être présente dans des taches plus réduites. Par exemple, dans la **figure 5.13 - c**, la plus grande tache fait uniquement 0.015 km² (soit six pixels), mais les valeurs de densité sont comprises entre 8 % et 35 %. Les taches de présence à proximité sont plus réduites, elles font entre 0.0025 km² et 0.0075 km² (soit entre un et trois pixels) et comprennent des valeurs similaires, c'est-à-dire entre 1 % et 2 % de densité. Il ne faut toutefois pas minimiser l'importance des taches de présence dont la surface est réduite, car elles peuvent, lorsqu'elles sont cumulées, regrouper une part non négligeable de la population totale l'espèce. Par exemple, 9.7 % de la population totale de *Dryas octopetala* dans le Sud-Est de la France est comprise dans des taches de présence de moins de 0.01 km² (soit quatre pixels).

Ainsi, cette analyse à différentes échelles des structures spatiales modélisées permet de démontrer la capacité du modèle *Hurdle* à prendre en compte toute la diversité des structures spatiales qui composent la répartition d'une espèce et qui ne peuvent être réduites à une simple information binaire qui suppose une occupation homogène de l'espèce, telle que l'aire de viabilité.

(a)



(b)



(c)

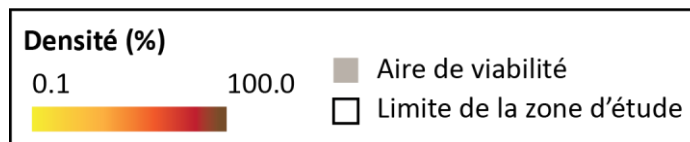
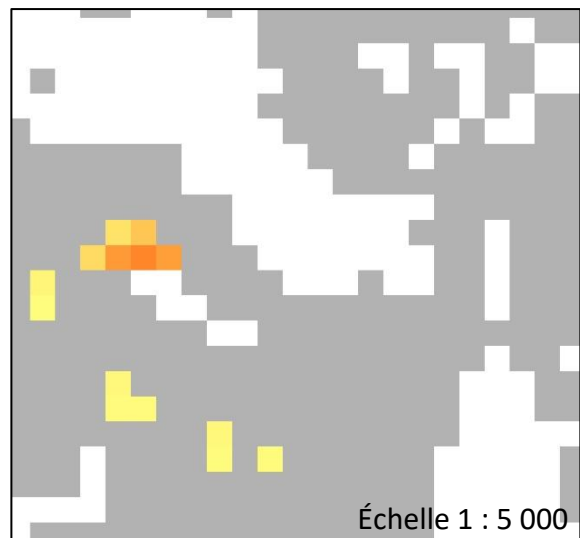


Figure 5.13. Micro-hétérogénéité spatiale au sein des taches de présence issues du modèle Hurdle.

Exemple pour *Abies alba*.

Sous-section 5.4.3. La répartition, un état de référence adapté ?

La répartition d'une espèce, telle que définie dans cette thèse, est un objet géographique qui semble adapté pour étudier les conséquences potentielles du changement global, et ce, pour trois raisons principales.

D'abord, cet objet géographique permet de reproduire les patrons de densité et de répartition des espèces. Il permet ainsi d'estimer correctement la densité locale des espèces étudiées, mais également la part du Sud-Est de la France occupée par ces espèces.

Ensuite, cet objet géographique permet de retranscrire les différentes structures spatiales qui composent la répartition d'une espèce, de l'échelle macro à l'échelle micro régionale. C'est particulièrement visible à l'échelle de la vallée de la Roya où, par exemple, on peut observer qu'*Ostrya carpinifolia* est considéré comme l'espèce dominante des forêts localisées dans les vallons au sud de cette vallée (cf. **figure 5.14**). De plus, il permet de reproduire des particularités locales comme la présence réduite et la densité locale faible d'arbres pourtant dominants dans le reste de la chaîne de montagnes des Alpes, comme c'est le cas pour *Pinus cembra* (cf. **figure 5.15**) et, dans une moindre mesure, pour *Pinus uncinata* (cf. **figure 5.16**). Plus encore, il permet également de décrire la répartition en micro-agrégats de certaines espèces herbacées comme c'est le cas pour *Dryas octopetala* (cf. **figure 5.17**). Ainsi, cet objet géographique permet de prendre en compte la micro-hétérogénéité spatiale de la répartition des populations de l'espèce au sein de l'aire de viabilité.

Enfin, cet objet géographique permet également de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale des populations au sein même des taches de présence. La répartition des espèces modélisées par le modèle *Hurdle* apparaît alors réaliste et conforme aux observations réalisées sur le terrain. En effet, l'observation des résultats à l'échelle de la vallée de la Roya permet de distinguer les différentes structures modélisées. Par exemple, pour *Abies alba* (cf. **figure 5.18 - a**), le modèle permet tout autant de modéliser des populations réduites (cf. **figure 5.18 - b**), des îlots forestiers (cf. **figure 5.18 - c**), des sapinières (cf. **figure 5.18 - d**) ou encore, l'unique présence de quelques jeunes individus (cf. **figure 5.18 - e**). Plus encore, les résultats présentent une variabilité spatiale importante à l'échelle décamétrique, phénomène observé lors de la campagne de terrain (cf. **chapitre 4**).

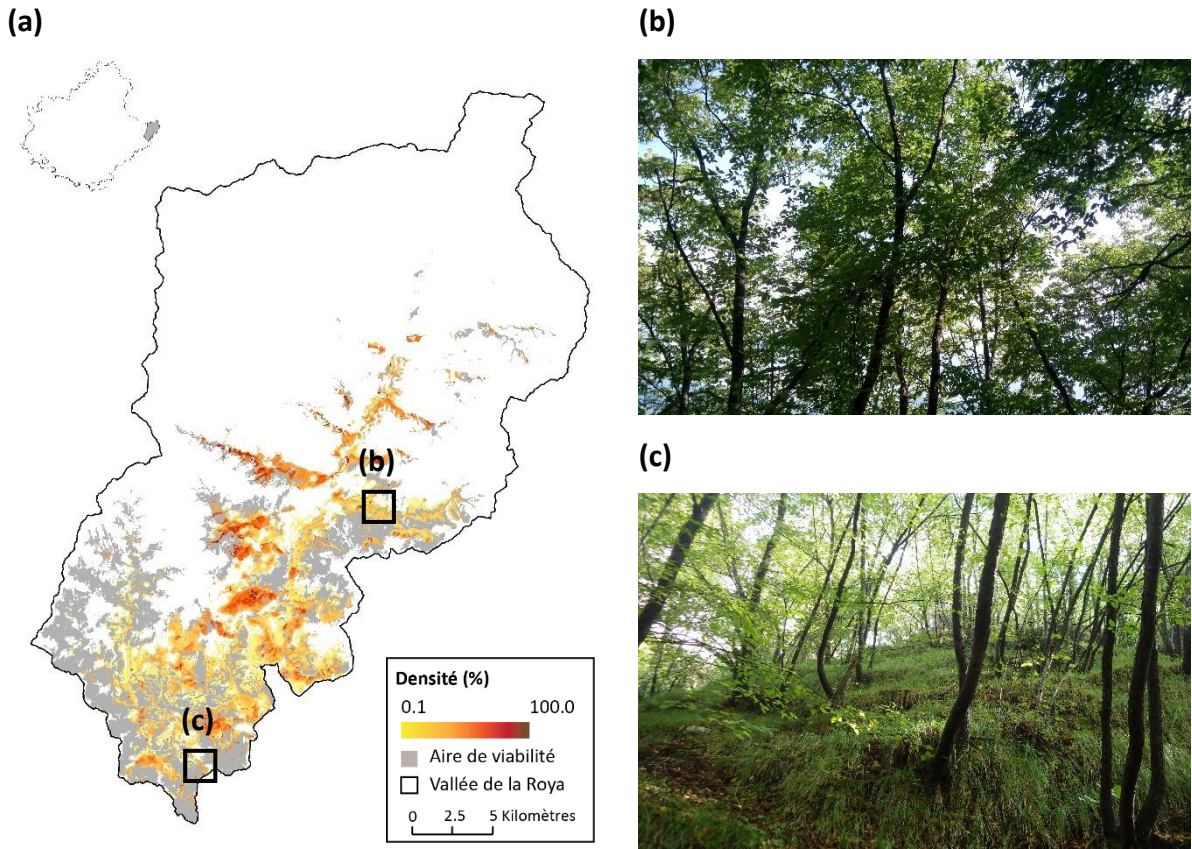


Figure 5.14. Répartition et aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya.

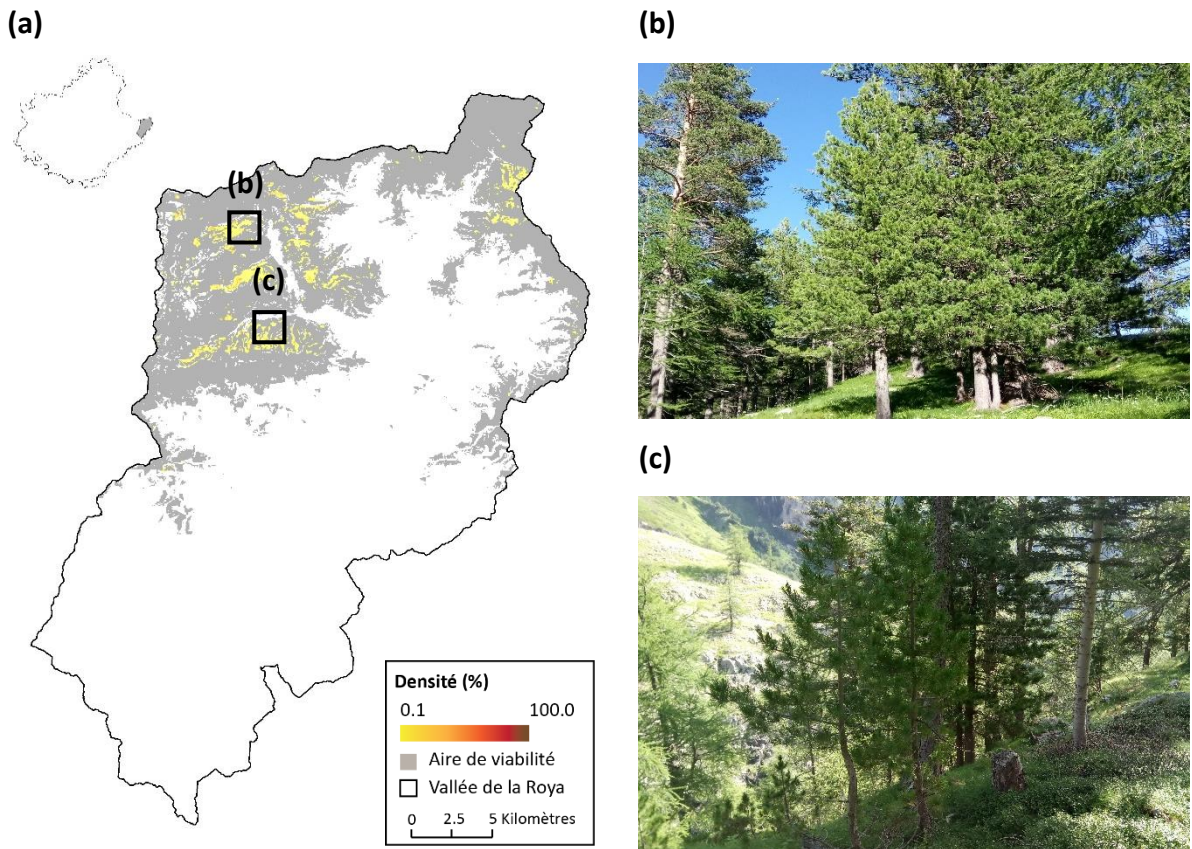


Figure 5.15. Répartition et aire de viabilité de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya.

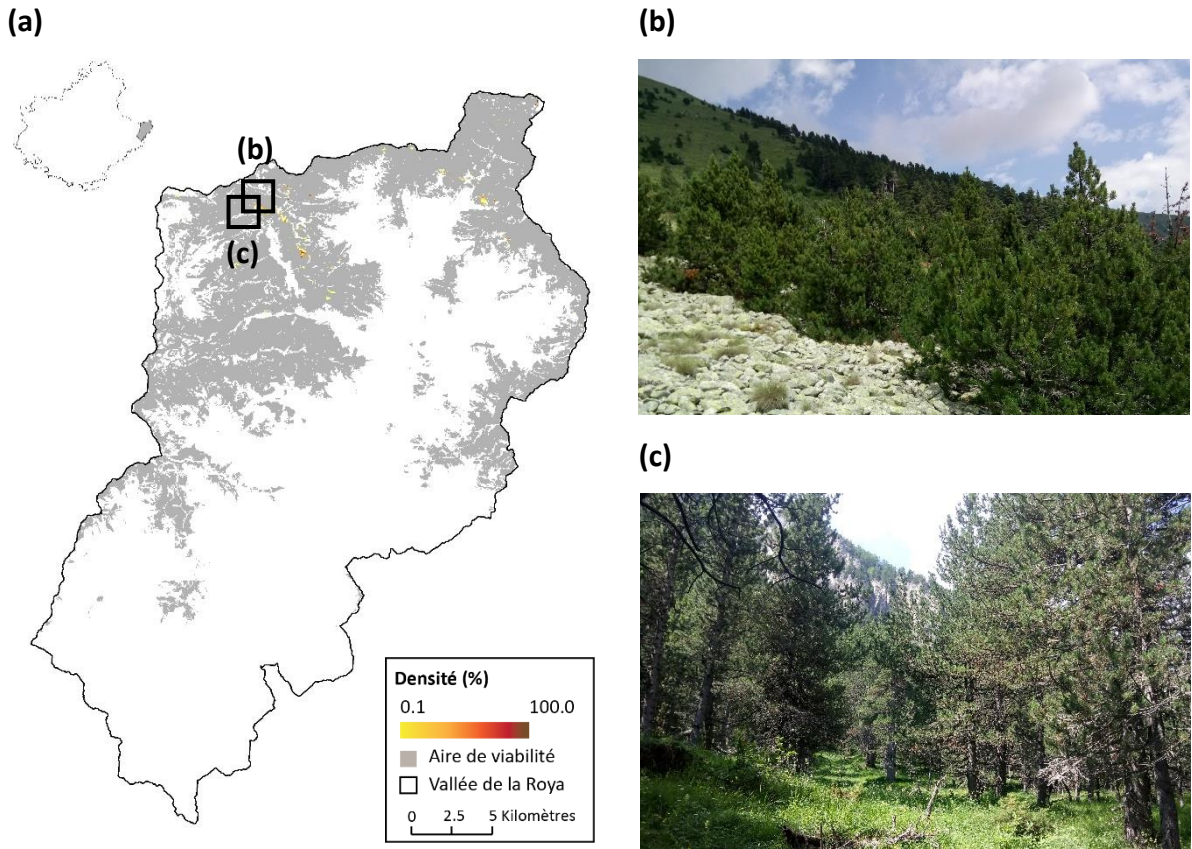


Figure 5.16. Répartition et aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya.

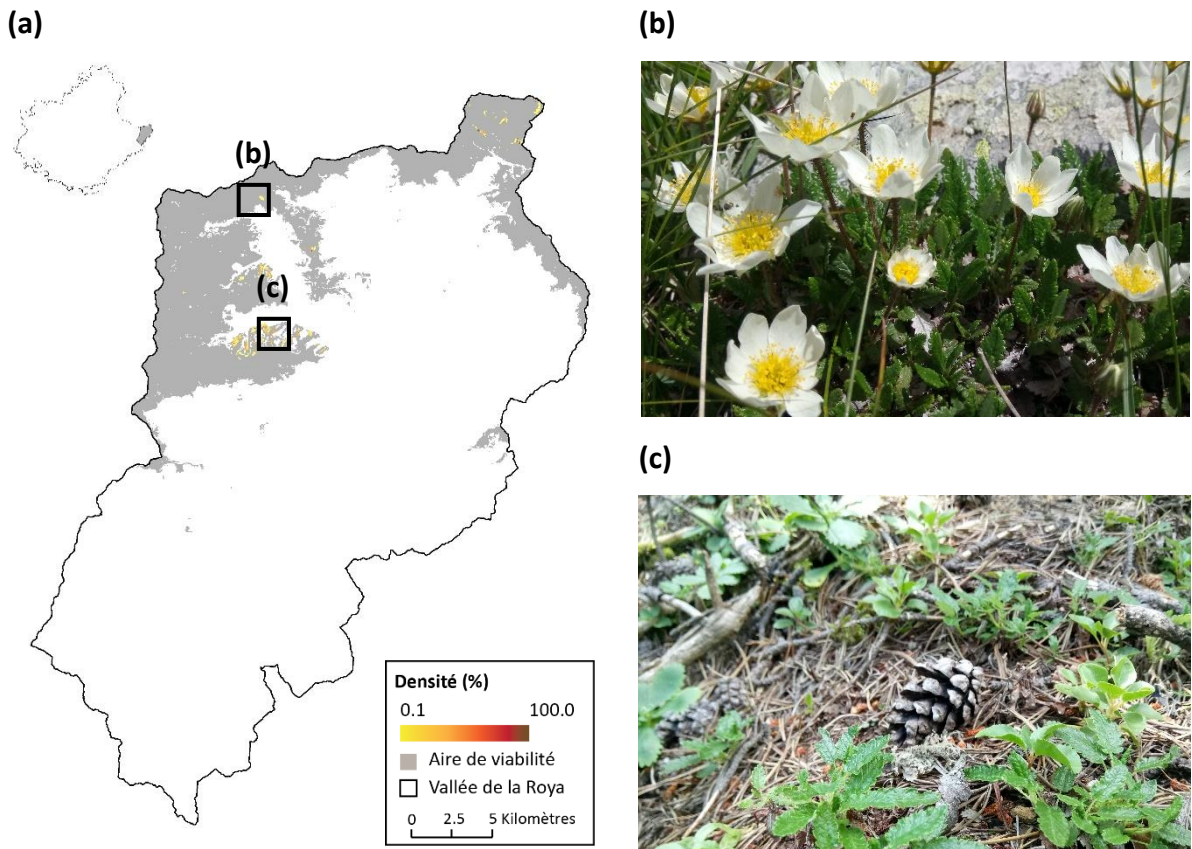


Figure 5.17. Répartition et aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans la vallée de la Roya.

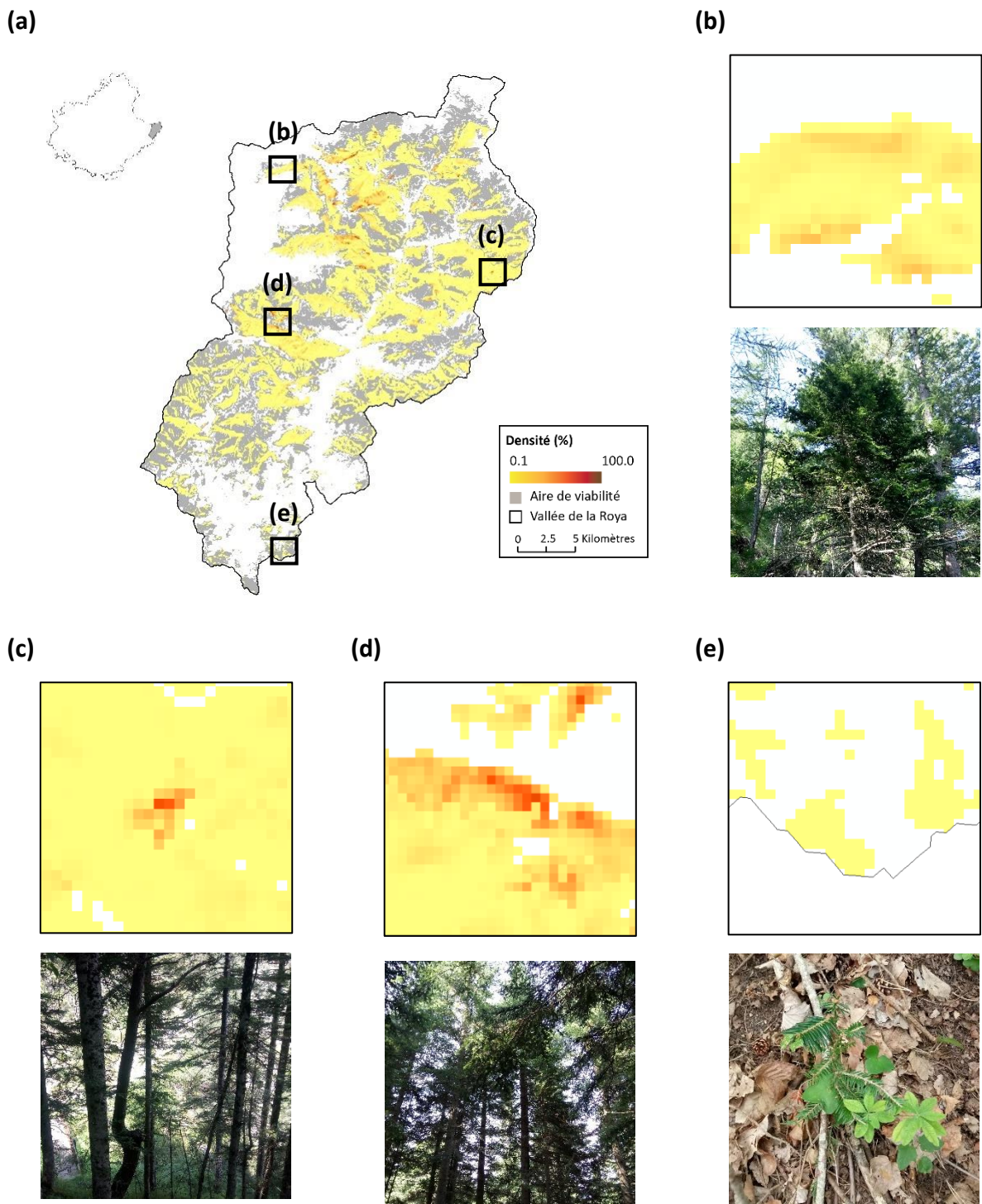


Figure 5.18. Micro-hétérogénéité spatiale dans les taches de présence issues du modèle *Hurdle*. (a) Exemple pour *Abies alba* dans la vallée de la Roya. Le modèle permet de modéliser (b) les milieux où quelques individus sont présents, (c) les îlots forestiers, (d) les sapinières et (e) les milieux où seules quelques jeunes pousses sont présentes.

Ainsi, grâce à la répartition modélisée par le modèle *Hurdle*, il semble possible, d'une part, d'obtenir une meilleure estimation des enjeux actuels et, d'autre part, d'évaluer les conséquences potentielles du changement global en prenant en compte les impacts sur la répartition et sur la densité locale des espèces. En effet, la mise en place d'un modèle basé sur les processus démographiques des espèces ne peut pas s'envisager sans une modélisation des populations, objectif atteint ici avec ces traitements.

En effet, dans leur ouvrage Mathevet et Godet (2015) distinguent six grands changements qui pourraient affecter la répartition des espèces dans un contexte de changement global, à savoir :

- Le glissement de la répartition vers les pôles ou en altitude.
- La contraction de la répartition vers les pôles ou en altitude.
- L'étirement de la répartition
- Le basculement des noyaux de fortes abondances vers les pôles ou en altitude.
- La diminution générale de la population de l'espèce.
- La progression générale de la population de l'espèce.

L'aire de viabilité issue des modèles corrélatifs ne permet pas d'estimer ces changements dans la mesure où ils permettent uniquement de différencier les milieux viables pour une espèce, de ceux qui ne le sont pas. Alors que l'objet géographique proposé ici comme état de référence devrait permettre d'estimer ces six types de changements, et semble donc tout à fait adapté dans le contexte actuel du changement global.

Conclusion

Le modèle *Hurdle* permet de modéliser, avec une fiabilité acceptable, la répartition des espèces étudiées, en respectant tout autant le taux d'occupation de la zone étudiée et la distribution de la densité locale des espèces. D'après les résultats de ce modèle, *Quercus pubescens* est l'espèce la plus fréquente, et *Lilium pomponium*, l'espèce la plus rare parmi les espèces étudiées. En parallèle, c'est *Brachypodium retusum* qui est, en moyenne, l'espèce la plus dense localement, alors que *Gentiana bavarica* est l'espèce la moins dense localement. La répartition modélisée par le modèle *Hurdle* permet ainsi de retranscrire les différentes structures spatiales qui composent la répartition d'une espèce, de l'échelle macro à l'échelle micro régionale, ainsi que l'hétérogénéité spatiale des populations au sein même des taches de présence. Dès lors, le modèle *Hurdle* semble capable de prendre en compte toute la diversité des structures spatiales qui composent la répartition d'une espèce et qui ne peuvent être réduites à une simple information binaire qui suppose une occupation homogène par l'espèce, telle que l'aire de viabilité. Le modèle *Hurdle* permet de cartographier la distribution des populations dans la zone étudiée, prérequis nécessaire pour développer un modèle qui simule les processus démographiques des espèces végétales. À ce titre, la répartition modélisée par le modèle *Hurdle* est un objet géographique qui semble adapté pour étudier les conséquences potentielles du changement global. Cet objet devrait permettre d'obtenir une meilleure estimation des enjeux actuels, mais également d'estimer tous les types de changements qui pourraient affecter la répartition des espèces étudiées.

Chapitre 6. Modélisation de l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces et confrontation avec la répartition actuelle pour une meilleure compréhension des enjeux.

Les **chapitres 3** et **4** ont démontré que les modèles corrélatifs permettent uniquement de cartographier l'aire de viabilité des espèces étudiées, dans le sens où ils sont peu capables de prendre en compte les patrons de répartition et de densité des espèces. Au contraire, le **chapitre 5** a démontré que le modèle *Hurdle* permet de modéliser la répartition actuelle des espèces, c'est-à-dire de retranscrire à la fois la distribution statistique et spatiale de la densité locale observée de l'espèce, et la part Sud-Est de la France occupée par cette dernière.

La cartographie de la répartition actuelle des espèces devrait permettre d'obtenir une meilleure estimation des enjeux actuels, notamment par l'identification des populations vulnérables aux changements environnementaux dans un horizon temporel proche. Une telle cartographie permettrait ainsi de prioriser les efforts de conservation et de protection sur certaines espèces, mais également d'identifier les milieux où les populations des espèces sont vulnérables.

Pour ce faire, il s'avère d'abord nécessaire d'identifier les modifications des conditions environnementales qui devraient être engendrées par le changement global et leurs impacts potentiels sur l'aire de viabilité des espèces étudiées. C'est ici que les modèles corrélatifs trouvent leur intérêt dans leur capacité à estimer le déplacement des conditions viables pour les espèces sur un territoire étudié.

Les objectifs de ce chapitre sont, d'abord, d'identifier les modifications des conditions climatiques et les modifications de l'occupation et de l'utilisation des sols qui devraient subvenir dans le Sud-Est de la France selon les trois scénarios climatiques et aux trois horizons temporels étudiés. Ensuite, de comprendre l'impact de ces modifications de l'environnement sur les aires de viabilité des espèces étudiées à l'échelle Sud-Est de la France et à l'échelle de

la vallée de la Roya. Enfin, d'estimer la part des populations des espèces présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à un horizon temporel proche.

Les résultats de ce chapitre doivent également permettre de répondre aux questions suivantes : dans quelles mesures les modèles corrélatifs permettent-ils d'estimer l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales ? Dans quelle mesure la cartographie de la répartition des espèces par le modèle *Hurdle* permet-elle une meilleure estimation des enjeux actuels que les modèles corrélatifs ?

Section 6.1. Méthode.

Afin de répondre à ces objectifs, la méthode consiste à modéliser les aires de viabilité futures des espèces étudiées, et comparer ces résultats avec les aires de viabilité actuelles d'une part, et la répartition actuelle des espèces d'autre part. Les données nécessaires pour répondre à ces objectifs sont présentées dans la **sous-section 6.1.1**, et le modèle prospectif d'évolution de l'occupation du sol élaboré dans le cadre de cette thèse est décrit dans la **sous-section 6.1.2**. Enfin, la démarche utilisée pour modéliser les aires de viabilité futures est dévoilée dans la **sous-section 6.1.3**, et la méthode pour confronter ces résultats aux cartes de la répartition actuelle des espèces est exposée dans la **sous-section 6.1.4**.

Sous-section 6.1.1. Données utilisées dans les modèles.

6.1.1.1. Descripteurs de l'environnement.

Les descripteurs de l'environnement utilisés pour modéliser les aires de viabilités futures des espèces sont similaires à ceux utilisés pour modéliser l'aire de viabilité actuelle (cf. **sous-section 3.2.1**). Ces descripteurs décrivent les conditions climatiques et pédo-topographiques des milieux ainsi que l'écologie du paysage et permettent ainsi d'estimer les besoins des individus des espèces en termes d'humidité, de chaleur, de lumière ou de nutriments, ainsi que de renseigner sur quelques grandes actions de l'Homme sur la biodiversité. Le **tableau 3.1** présente en détail les descripteurs sélectionnés.

Nous considérons dans le cadre de cette thèse que trois descripteurs, à savoir le substrat, la pente du relief et l'exposition, ne devraient pas être modifiés à l'échelle régionale aux horizons temporels étudiés, contrairement aux conditions climatiques et à l'occupation et l'utilisation des sols. Dès lors, il s'est avéré nécessaire, d'une part, de créer des cartes des conditions climatiques futures aux horizons temporels et selon les trois scénarios climatiques étudiés, et d'autre part, de simuler l'évolution des changements d'occupation du sol basés sur les dynamiques passées afin d'obtenir des projections de la physionomie de la végétation.

6.1.1.2. Descripteurs des conditions climatiques futures.

Les cartes qui permettent de caractériser les conditions climatiques futures ont été produites selon la même méthode que les cartes climatiques actuelles. Cette méthode, déjà synthétisée dans le **paragraphe 2.2.2.1** et détaillée en **annexe 1.2**, n'est pas présentée dans ce

paragraphe. Les cartes des conditions climatiques futures se basent ainsi sur les projections climatiques régionalisées du modèle de circulation générale ALADIN-Climat (Herrmann *et al.*, 2011) produit par le CNRM et basées sur les données Euro-CORDEX 2014 (Jacob *et al.*, 2014). Des cartes de la température minimale, maximale et moyenne mensuelle et du cumul mensuel des précipitations ont ainsi été produites pour trois scénarios climatiques et à trois horizons temporels. Les trois scénarios climatiques sont les scénarios RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5 (GIEC, 2014) préalablement présentés en **encadré 1.1**. Les trois horizons temporels sont les horizons 2021-2050, 2041-2070 et 2071-2100, nommés, respectivement, horizons H1, H2 et H3. Cet ensemble de cartes climatiques a ensuite été traité afin de produire les descripteurs nécessaires pour modéliser l'aire de viabilité des espèces, à savoir le cumul annuel des précipitations et le cumul des précipitations du mois le plus sec, la température moyenne annuelle, la température minimale du mois le plus froid, et la température maximale du mois le plus chaud. Ces descripteurs ont été produits pour les trois scénarios climatiques et aux trois horizons temporels, soit neuf versions de chacun de ces descripteurs.

6.1.1.3. Descripteurs des types de formations végétales et de l'action de l'homme.

Afin de renseigner sur l'évolution probable des grands types de formations végétales, mais également sur l'évolution de quelques grandes actions de l'Homme sur la biodiversité, il s'est avéré nécessaire d'identifier les processus d'évolution de l'occupation et de l'utilisation des sols passés et en cours afin de modéliser les pratiques futures selon la tendance actuelle.

Pour ce faire, nous nous sommes basés sur la base de données géographique CORINE Land Cover (CLC) produite en France par le Service de la donnée et des études statistiques du ministère chargé de l'écologie, et l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), dans le cadre du programme européen COPERNICUS. La base de données CLC est un inventaire de l'occupation des sols et de son évolution qui repose sur une nomenclature en 44 classes réparties selon 5 grands types d'occupation du sol, à savoir les territoires artificialisés, les territoires agricoles, les forêts et milieux semi-naturels, les zones humides, et les surfaces en eau. Cette base de données est produite par interprétation visuelle d'images satellitaires à l'échelle 1/100 000. Elle cartographie les types d'occupation du sol dans des zones d'au minimum 25 hectares ou de 100 m de large pour les objets linéaires. Les cartes d'occupation du sol sont complétées par des cartes des changements, qui mettent en évidence les changements d'occupation des sols dont la surface est au minimum de 5 hectares.

Nous avons téléchargé⁵ les données CLC pour l'ensemble des années disponibles, à savoir 1990, 2000, 2006, 2012 et 2018, ainsi que les cartes des changements d'occupation des sols entre 1990 et 2000, entre 2000 et 2006, entre 2006 et 2012, et entre 2012 et 2018. Les satellites sur lesquels sont basées ces données ainsi que la résolution spatiale et la précision thématique de ces données sont détaillés dans le **tableau 6.1**.

Afin de correspondre avec les objectifs de ce chapitre, la nomenclature originale en 44 classes des données CLC a été réduite à huit catégories, à savoir : les territoires artificialisés et agricoles, les forêts fermées, les forêts ouvertes, les formations herbacées, les formations arbustives telles que les landes, garrigues et maquis, les espaces rocheux et les surfaces en eau.

Tableau 6.1. Résolution spatiale et précision thématique des cartes CLC.

	CLC 1990	CLC 2000	CLC 2006	CLC 2012	CLC 2018
Satellite	Landsat-5 MSS/TM	Landsat-7 ETM	SPOT-4/5 et IRS P6 LISS III	IRS P6 LISS III et RapidEye	Sentinel-2 et Landsat-8
Résolution spatiale	≤ 50 m	≤ 25 m	≤ 25 m	≤ 25 m	≤ 10 m
Résolution spatiale CLC	100 m	100 m	100 m	100 m	100 m
Précision thématique CLC	≥ 85%	≥ 85%	≥ 85%	≥ 85%	≥ 85%

Sous-section 6.1.2. Un modèle prospectif de l'occupation du sol.

La modélisation des changements d'occupation du sol repose sur une chaîne de traitements composée de trois étapes qui sont brièvement présentées dans ce paragraphe et détaillées en **annexe 6.1**. D'abord, une analyse des changements d'occupation du sol entre 1990 et 2018 a été réalisée à partir des cartes des changements issues de la base de données CLC. Pour les quatre périodes étudiées, le nombre et la surface des taches de changement ont été analysés dans l'ensemble de la zone étudiée. De cette analyse, cinq processus de changement ont été identifiés, à savoir : l'artificialisation, le déboisement, l'enfrichement, la dynamique progressive, et la dynamique régressive de la végétation.

⁵ <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover>

Ensuite, un modèle prospectif qui simule ces processus de changement a été élaboré. Le modèle est dynamique, de type automate cellulaire avec une temporalité annuelle et une résolution spatiale de 100 m. Le passage d'un type d'occupation du sol à un autre dépend des processus identifiés. Ainsi, l'occupation du sol futur d'un pixel dépend de l'occupation du sol actuel du pixel, et en partie, de l'occupation du sol actuel des pixels voisins. L'exécution des processus du modèle est conditionnée par la présence ou non d'un statut de protection sur le territoire et du type de statut de protection. Ainsi, tous les processus n'agissent pas, ou du moins pas de la même manière, sur l'ensemble de la zone d'étude. Le modèle est d'abord rétro prospectif puis prospectif. Le pouvoir prédictif du modèle a été évalué par des indices statistiques et spatiaux qui déterminent le pourcentage de correspondance entre les simulations du modèle et la base de données CLC.

Enfin, des simulations du modèle ont été réalisées, d'abord jusqu'en 2018 afin de valider le modèle, puis aux différents horizons temporels étudiés. Dix simulations du modèle, calibré sur la tendance observée des changements, ont été réalisées jusqu'en 2100. Le résultat utilisé est celui qui présente la plus grande correspondance quantitative et spatiale avec les changements observés. Le modèle permet ainsi d'obtenir des projections de l'occupation du sol à l'horizon 2050, 2070 et 2100. À partir des résultats du modèle, les métriques d'écologie du paysage présentées dans la **sous-section 3.2.1** ont été calculées, à savoir la surface, la diversité et la fréquence locale des grands types de formations végétales.

Sous-section 6.1.3. Modélisation des aires de viabilité futures des espèces.

Le modèle ViaProb a été utilisé pour modéliser les aires de viabilité futures des espèces végétales. La méthode utilisée est présentée dans la **sous-section 3.2.3**. Elle est en partie similaire à celle utilisée pour modéliser les aires de viabilité actuelles des espèces. Elle a consisté à remplacer les descripteurs de l'environnement actuel, par les descripteurs de l'environnement futur. Le modèle ViaProb est donc calibré sur les affinités environnementales actuelles des espèces, qui sont appliquées sur les descripteurs de l'environnement futur selon chacun des scénarios climatiques et aux trois horizons temporels étudiés. Ainsi, neuf aires de viabilité de chaque espèce ont été produites à cette étape. Dans la mesure où la méthode de création des aires de viabilité actuelles et futures est similaire, nous avons ensuite confronté ces aires de viabilité afin d'obtenir des cartes des changements des aires de viabilité. La

figure 6.1 permet de visualiser l'organigramme méthodologique de la démarche mise en place.

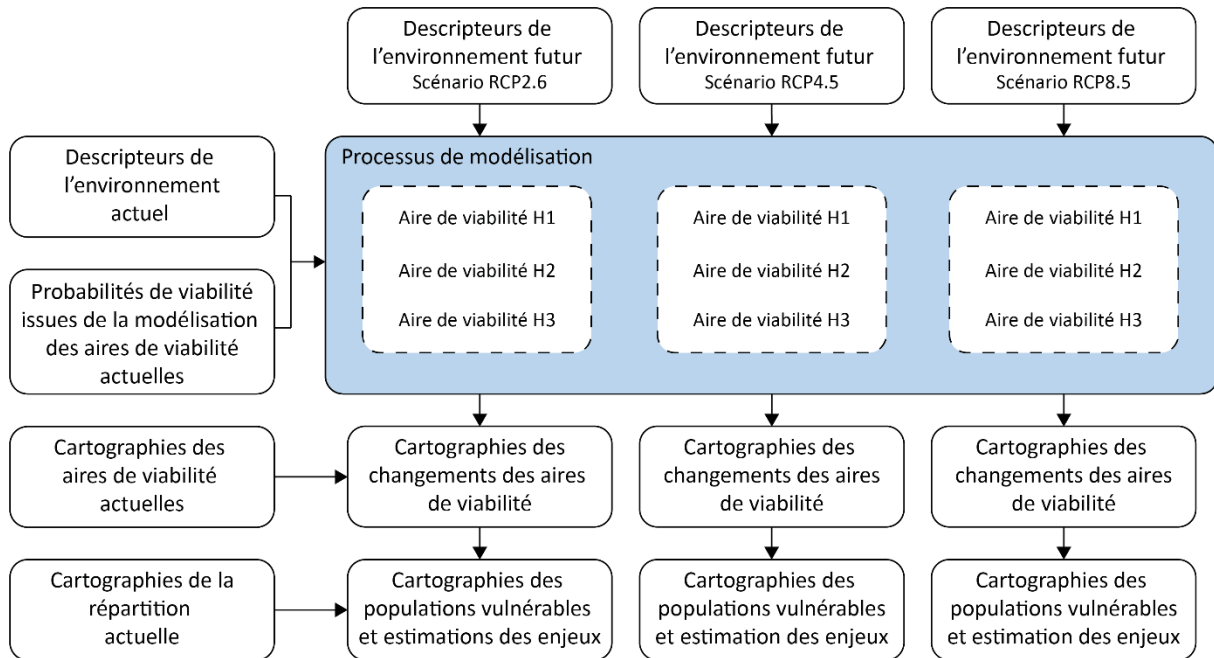


Figure 6.1. Organigramme méthodologique de la modélisation des aires de viabilité futures, de la création des cartes des changements, et de l'identification des populations vulnérables.

Sous-section 6.1.4. Identification des populations vulnérables.

Ces cartes des changements des aires de viabilité ont, par la suite, été confrontées avec les cartes de répartition des espèces produites dans le **chapitre 5**. En effet, l'objectif est ici d'identifier les populations étudiées qui sont actuellement localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables pour ces dernières à l'horizon temporel le plus proche, à savoir l'horizon H1. Il s'agit donc d'identifier les populations vulnérables aux changements environnementaux qui devraient survenir à l'horizon H1.

Dans la mesure où les changements environnementaux estimés par le scénario RCP8.5 sont les plus pessimistes, nous avons décidé d'utiliser pour ce point uniquement ce scénario climatique, car nous postulons qu'en identifiant les populations vulnérables aux changements environnementaux selon le scénario RCP8.5, nous identifions également les populations vulnérables aux changements environnementaux selon le scénario RCP2.6 et RCP4.5. En outre, à l'horizon H1 les trois scénarios restent proches.

Ainsi, une tabulation croisée entre les cartes des changements (aire de viabilité actuelle/aire de viabilité à l'horizon H1) selon le scénario RCP8.5 et la cartographie de la répartition de chacune des espèces étudiées a été réalisée.

Afin de mieux discerner la densité des populations localisées dans les différentes dynamiques, la densité des espèces a été discrétisée en quatre classes (cf. **tableau 6.2**). Les résultats permettent ainsi de localiser les populations (et leur densité) présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables de celles présentes dans des milieux qui devraient rester viables. Ces cartes nous ont, dès lors, permis de calculer la part de la population qui est vulnérable pour chacune des espèces selon l'**équation 6.1**.

$$\text{Part de la population vulnérable} = \frac{\sum P_v}{\sum P} \quad (6.1)$$

Où P_v est la densité des populations localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables, et P la densité des populations de l'espèce, c'est-à-dire celles tout autant localisées dans les milieux qui ne devraient plus être viables que dans des milieux qui devraient rester viables.

Tableau 6.2. Valeurs utilisées pour discrétiser la densité des espèces.

Classes	Densité
Cl. 1	Inférieure ou égal à 5 %
Cl. 2	Supérieure à 5 %, mais inférieure ou égal à 10 %
Cl. 3	Supérieure à 10 %, mais inférieure ou égal à 50 %
Cl. 4	Supérieure à 50 %

Section 6.2. Résultats.

Cette section a pour objectif de présenter le changement global et ses impacts sur les aires de viabilité afin d'identifier les populations vulnérables des espèces étudiées. Ainsi, les modifications climatiques, et les modifications d'occupation et d'utilisation des sols projetées sont d'abord présentées dans la **sous-section 6.2.1** et la **sous-section 6.2.2**. Ensuite, les impacts de ces changements environnementaux sur les aires de viabilité des espèces sont exposés dans la **sous-section 6.2.3**. Enfin, la **sous-section 6.2.4** propose une évaluation des enjeux actuels par une estimation des populations vulnérables, c'est-à-dire les populations localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables.

Sous-section 6.2.1. Changement climatique.

Les projections climatiques du modèle ALADIN-Climat du CNRM indiquent que le changement climatique dans le Sud-Est de la France devrait se caractériser par une élévation des températures, particulièrement pendant la saison estivale, une variabilité importante des précipitations, et des événements extrêmes plus fréquents et plus intenses. Toutefois, ces modifications des conditions climatiques sont dépendantes des scénarios climatiques et de l'horizon temporel considérés.

En effet, la température moyenne annuelle de la zone étudiée devrait augmenter de + 1.3 °C à l'horizon H1, +1.8 °C à l'horizon H2, et + 1.8 °C à l'horizon H3 par rapport à la période de référence selon le scénario RCP2.6. Cette élévation des températures devrait être de l'ordre de + 1.7 °C, + 2.0 °C et + 3.4 °C selon le scénario RCP4.5, et pourrait atteindre + 1.8 °C, + 3.1 °C et + 5.2 °C d'après le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.2**). Cette élévation des températures devrait se manifester tout au long de l'année, mais particulièrement pendant la période estivale. Contrairement à la température moyenne annuelle, l'évolution du cumul annuel des précipitations devrait varier selon les horizons temporels et les scénarios climatiques. En effet, le cumul annuel des précipitations devrait rester stable (à ± 10 mm) jusqu'à l'horizon H3 selon le scénario RCP2.6, contrairement aux projections des scénarios RCP4.5 et RCP8.5 (cf. **figure 6.2**). D'après le scénario RCP4.5, le cumul annuel des précipitations dans le Sud-Est de la France devrait augmenter de 3 % (+ 22 mm) à l'horizon H1, et de 5 % (+ 44 mm) à l'horizon H2, puis diminuer de 7 % (- 62 mm) à l'horizon H3 par rapport à la période de référence. Pour le scénario RCP8.5, l'évolution est similaire. Le cumul annuel des

précipitations devrait augmenter de 2 % (+ 14 mm) à l'horizon H1, et de 3 % (+ 26 mm) à l'horizon H2, puis diminuer de 9 % (- 82 mm) à l'horizon H3 (cf. **figure 6.2**). Il y a donc une variabilité de l'évolution du cumul annuel des précipitations selon les horizons temporels, bien que la tendance à l'horizon H3 soit une diminution notable des précipitations, notamment pour les scénarios RCP4.5 et RCP8.5. Cette diminution notable des précipitations associée avec une élévation importante de la température moyenne annuelle devrait rendre le climat du Sud-Est de la France plus sec à l'horizon H3. Les projections climatiques sont identiques pour la vallée de la Roya (cf. **figure 6.2**). En effet, le climat de cette vallée devrait être plus chaud en moyenne de +5.4 °C et plus sec, avec une baisse de 11 % (- 126 mm) du cumul annuel des précipitations par rapport à la période de référence, à l'horizon H3 selon le scénario RCP8.5. Pour ce même horizon temporel, les projections indiquent une élévation des températures de + 3.3 °C et une réduction de 7 % (- 83 mm) du cumul annuel des précipitations selon le scénario RCP4.5, et une élévation des températures de + 1.6 °C et une augmentation du cumul annuel des précipitations de 2 % (+ 22 mm) selon le scénario RCP2.6.

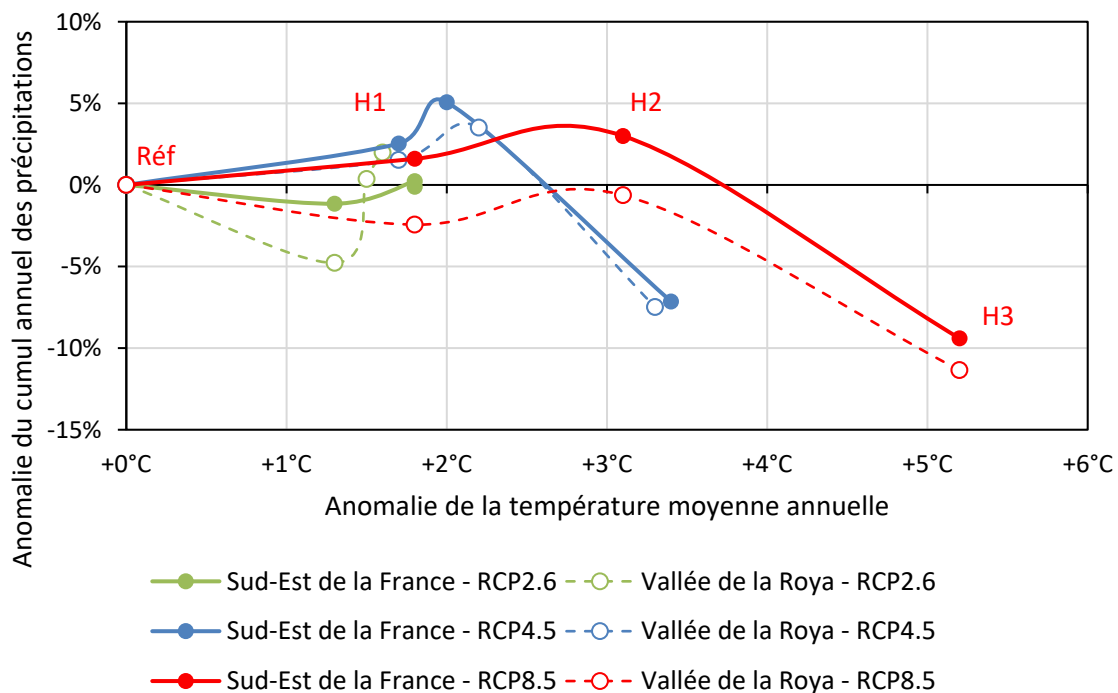


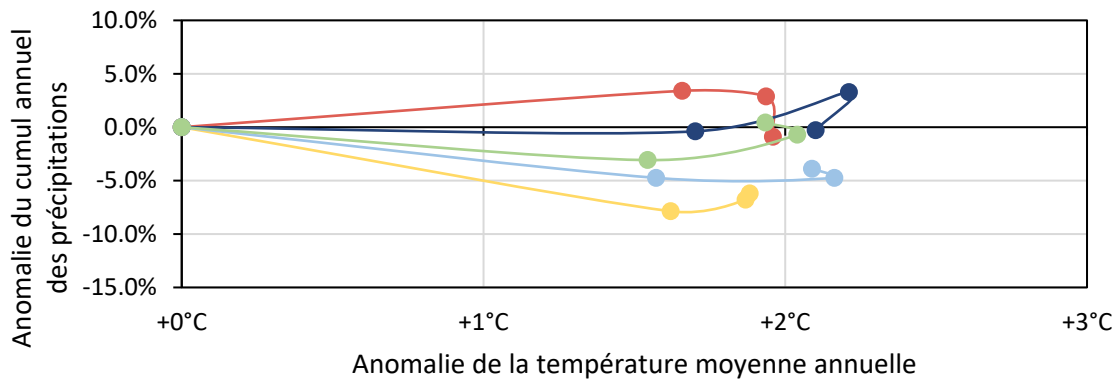
Figure 6.2. Évolution du climat des zones étudiées selon les scénarios climatiques du GIEC. Anomalie en fonction de la période de référence 1976-2005. Les ronds indiquent la succession des horizons temporels de la période de référence (gauche) jusqu'à l'horizon H3 (droite).

Bien entendu, ces tendances générales ne sont valables qu'à l'échelle régionale, et la modification des conditions climatiques devrait être hétérogène dans le Sud-Est de la France, en affectant plus particulièrement les massifs alpins et l'ouest de la zone d'étude pour ce qui est de l'élévation des températures, et le littoral, la Basse Provence ainsi que les Alpes du Sud pour ce qui est de la diminution du cumul des précipitations.

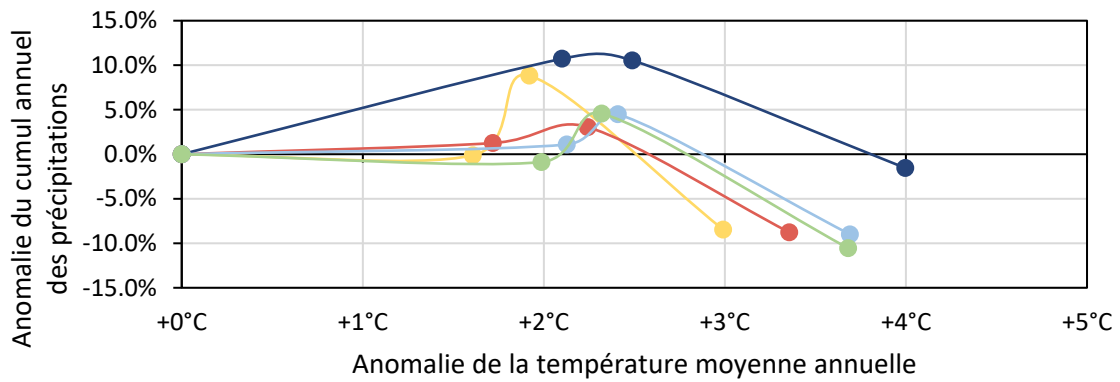
En effet, la confrontation des cartes climatiques à différents horizons temporels met en avant une élévation des températures supérieure à la moyenne régionale pour les massifs alpins, particulièrement pour le massif des Écrins et le massif du Queyras, mais également pour la vallée du Rhône et de la Durance, ou encore les Baronnies (cf. **figure 6.5**). Par exemple, la température moyenne annuelle à Briançon devrait augmenter à l'horizon H3 de + 2.1 °C selon le scénario RCP2.6, de + 4.0 °C selon le scénario RCP4.5, et de + 6.5 °C selon le scénario RCP8.5 par rapport à la période de référence. D'une manière semblable, la température moyenne annuelle à Sisteron devrait augmenter de + 2.1 °C, + 3.7 °C, et + 6.1 °C à l'horizon H3 pour, respectivement, les mêmes scénarios climatiques. Or, pour des villes proches du littoral méditerranéen, telles que Nice ou Marseille, cette augmentation devrait être, respectivement, de + 1.9 °C, + 3.0 °C, + 4.9 °C, et + 2.0 °C, + 3.4 °C, + 5.1 °C à l'horizon H3, selon les scénarios RCP2.6, RCP4.5, et RCP8.5 (cf. **figure 6.3**).

Concernant le cumul annuel des précipitations, la confrontation des cartes climatiques permet d'observer deux tendances contraires au sein de la zone d'étude, à savoir une diminution des précipitations sur le littoral et dans la Basse Provence, et une augmentation des précipitations dans une partie des Préalpes et dans le reste des massifs alpins (cf. **figure 6.5**). Par exemple, à l'horizon H3, le cumul annuel des précipitations à Nice devrait diminuer, respectivement, de 6 % (- 52 mm), 8 % (- 71 mm), et 11 % (- 94 mm) selon les scénarios RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5. Alors, que le cumul annuel des précipitations à Briançon ne devrait diminuer que de, respectivement, 0 % (- 3 mm), 2 % (- 16 mm) et 1 % (- 8 mm) au même horizon et pour les mêmes scénarios (cf. **figure 6.3**). Ainsi, une relative stabilité des précipitations caractérise les massifs alpins dans la zone étudiée, à l'exception des Alpes du Sud, où le cumul annuel des précipitations devrait baisser. En témoignent les projections climatiques à Saint-Martin-Vésubie, où le cumul annuel des précipitations devrait baisser, à l'horizon H3, de près de 11 % (- 120 mm) selon le scénario RCP4.5, et de près de 16 % (- 186 mm) selon le scénario RCP8.5 par rapport à la période de référence.

(a)



(b)



(c)

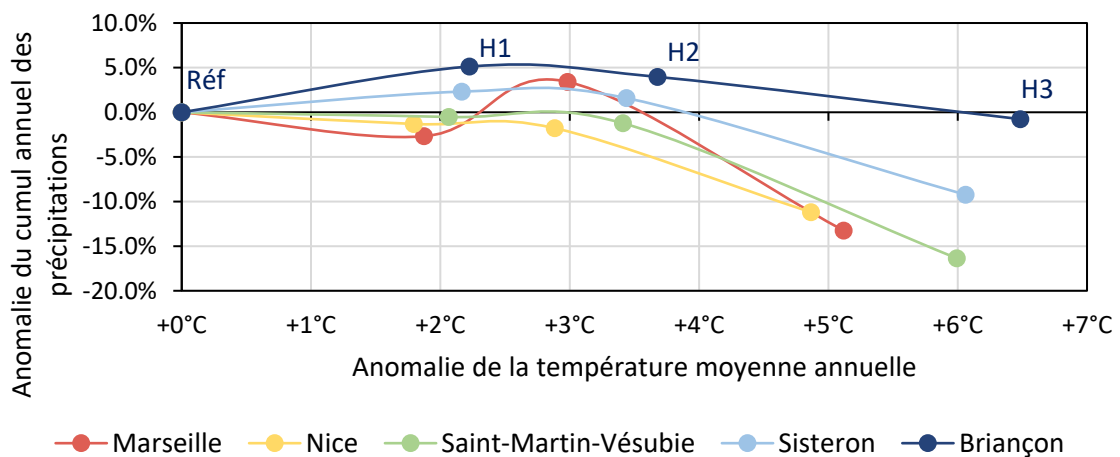
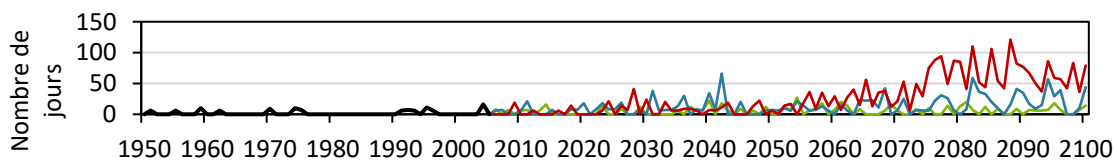


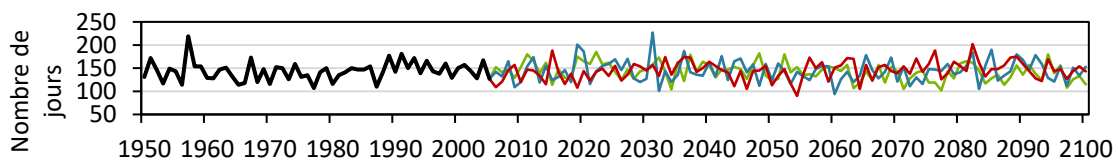
Figure 6.3. Évolution du climat de cinq villes du Sud-Est de la France selon les scénarios climatiques du GIEC. Anomalie en fonction de la période de référence 1976-2005. Les ronds indiquent la succession des horizons temporels de la période de référence jusqu'à l'horizon H3. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

Le changement climatique devrait également affecter les températures minimales et maximales, et engendrer l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes. En effet, les températures minimales moyennes du mois le plus froid dans le Sud-Est de la France devraient augmenter pour tous les scénarios et pour tous les horizons. À l'horizon H3, cette élévation devrait atteindre + 4 °C par rapport à la période de référence, selon le scénario RCP8.5, et entraîner une diminution notable du nombre de jours de gel (exemple pour la vallée de la Roya en **figure 6.4**). Les températures maximales moyennes devraient également être affectées. À l'horizon H3, les températures maximales moyennes en période estivale devraient augmenter jusqu'à + 7.8 °C selon le scénario RCP8.5. Dans un même temps, les précipitations estivales pourraient diminuer jusqu'à 20 % à l'horizon H3 selon le scénario RCP8.5. Ces deux paramètres climatiques associés devraient être à l'origine de l'augmentation de l'intensité des sécheresses, ainsi que de l'augmentation de la durée des vagues de chaleur (exemple pour la vallée de la Roya en **figure 6.4**).

(a)



(b)



(c)

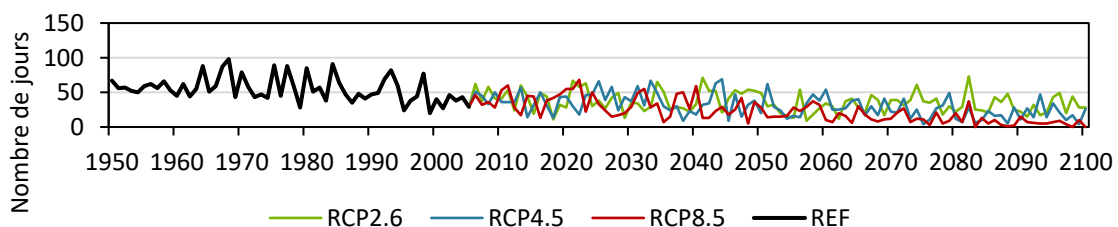


Figure 6.4. Évolution de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes dans la vallée de la Roya. (a) Vagues de chaleur. (b) Sécheresses. (c) Nombre de jours de gels. Valeurs issues du modèle ALADIN-Climat du CNRM.

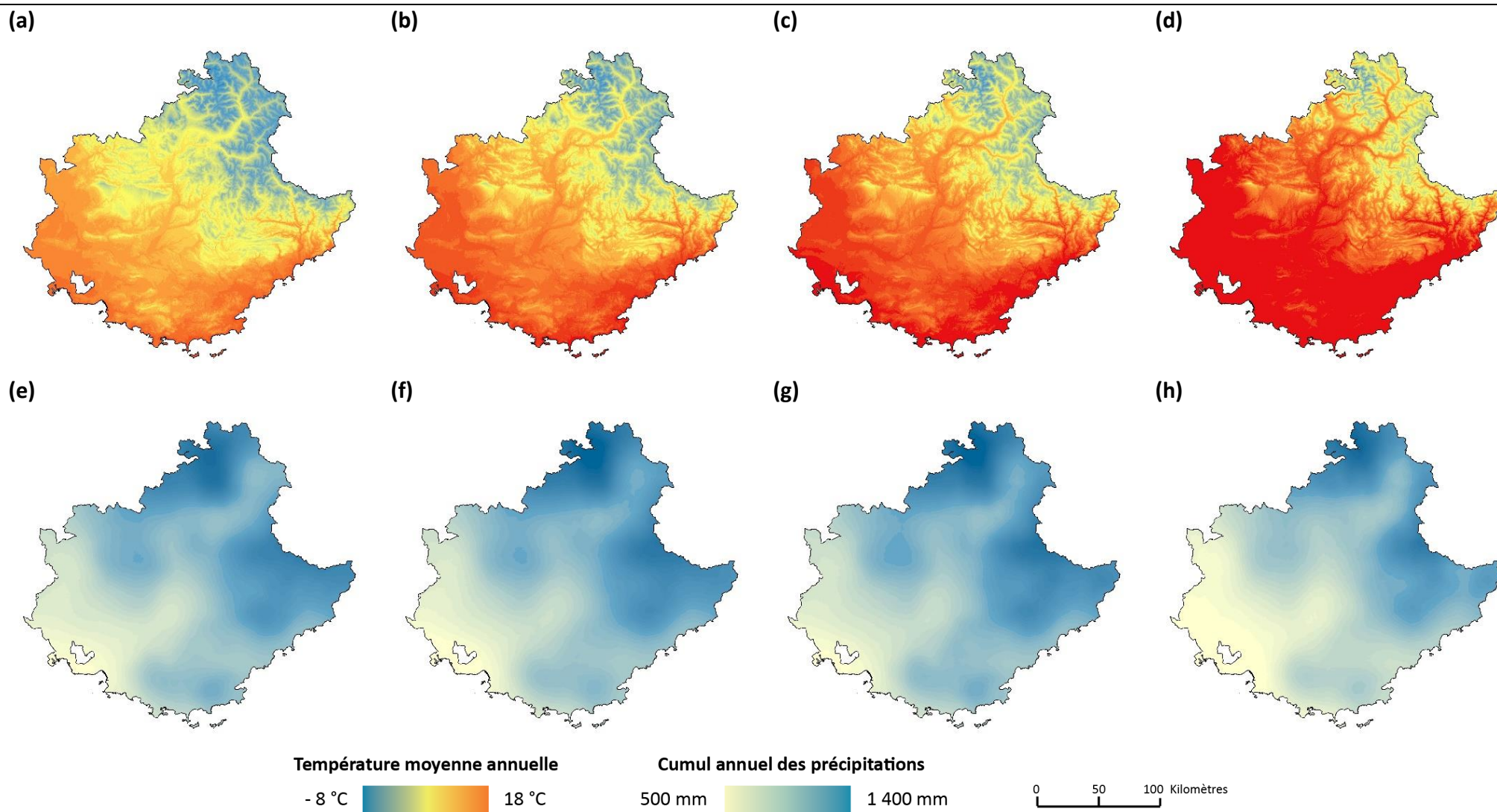


Figure 6.5. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon le scénario RCP8.5 du GIEC. (a) et (e) période de référence. (b) et (f) horizon H1. (c) et (g) horizon H2. (d) et (h) horizon H3. Les cartographies sont visibles en **annexe 6.2** pour tous les scénarios.

Sous-section 6.2.2. Changements d'occupation des sols.

Le modèle d'évolution de l'occupation du sol permet de reproduire assez fidèlement les dynamiques passées de l'occupation du sol dans le Sud-Est de la France (cf. **annexe 6.1**).

Pour ce qui est des dynamiques futures, ce modèle prédit une tendance continue à la fermeture des milieux, mais également, une progression des formations herbacées sur les zones rocheuses en haute altitude, une recolonisation des formations herbacées par les espaces forestiers et les landes de montagnes, et une progression de l'artificialisation du territoire, notamment au détriment des espaces forestiers.

En effet, d'après les simulations du modèle, les forêts fermées devraient progresser de 2.8 % à l'horizon H1, et 2.9 % à l'horizon H2, mais diminuer de 0.8 % à l'horizon H3. La régression des forêts fermées à l'horizon H3 devrait s'expliquer par la progression des territoires artificialisés. Ces derniers devraient augmenter de 2.0 %, 3.1 % et 4.7 % à l'horizon H1, H2 et H3, et les forêts ouvertes, régresser de 24.4 %, 34.4 % et 28.1 % aux horizons H1, H2 et H3. Les formations herbacées ne devraient pas évoluer à l'horizon H1, puis régresser à hauteur de 1.1 % à l'horizon H2 et de 3.4 % à l'horizon H3. La régression des formations herbacées semble provenir de la progression des landes, garrigues et maquis, dont la surface devrait augmenter sur le territoire étudié de 35.6 %, 44.1 % et 54.8 % aux horizons H1, H2 et H3. Enfin, la progression des formations herbacées à haute altitude devrait entraîner la diminution des formations rocheuses de l'ordre de 4.9 %, 5.5 % et 6.1 % aux horizons H1, H2 et H3 (cf. **figure 6.6**).

Ces changements peuvent être regroupés en quatre dynamiques, à savoir l'artificialisation des milieux semi-naturels, l'enfrichement des milieux artificialisés, la fermeture des milieux semi-naturels (dynamique progressive), et l'ouverture des milieux semi-naturels (dynamique régressive). La **figure 6.7** permet d'observer les surfaces des changements engendrés par ces quatre dynamiques entre les périodes étudiées. D'après les simulations du modèle, 1086 km² de milieux semi-naturels devraient être artificialisés entre 2018 et 2100. Au contraire, l'enfrichement des milieux artificialisés devrait concerner 602 km² entre 2018 et 2100. La fermeture progressive des milieux semi-naturels devrait être le changement qui devrait toucher la plus grande superficie du territoire étudié. La dynamique progressive devrait

concerner 2 109 km² de milieux semi-naturels entre 2018 et 2100. Enfin, la dynamique régressive devrait concerner 1 146 km² de milieux semi-naturels entre 2018 et 2100.

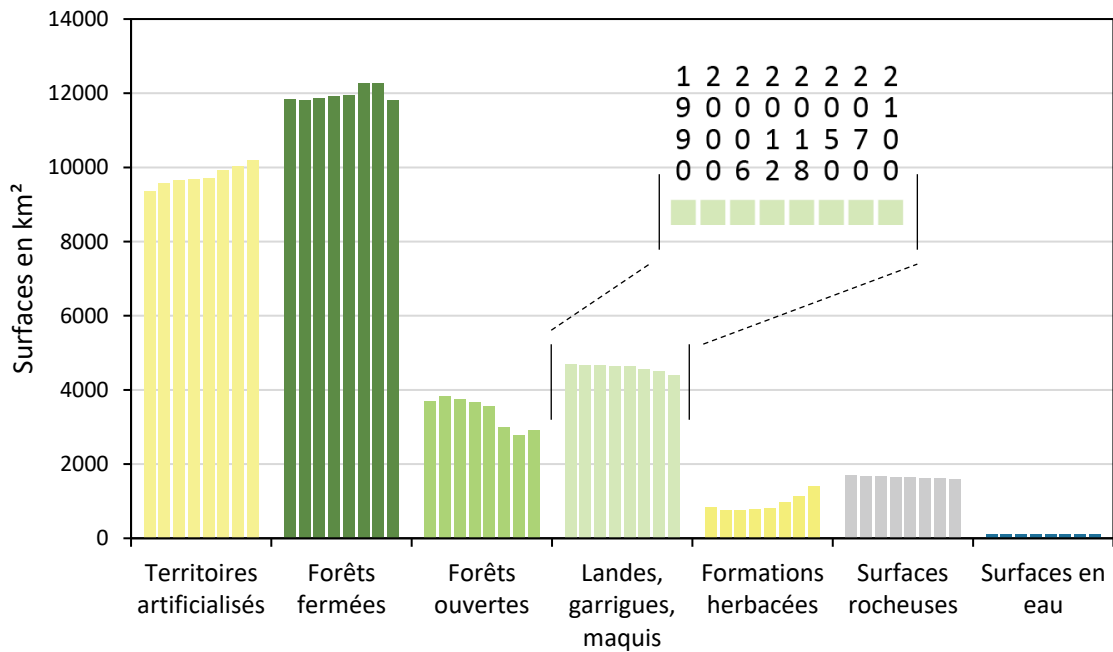


Figure 6.6. Évolution des catégories d'occupation du sol jusqu'à l'horizon 2100 d'après les simulations du modèle.

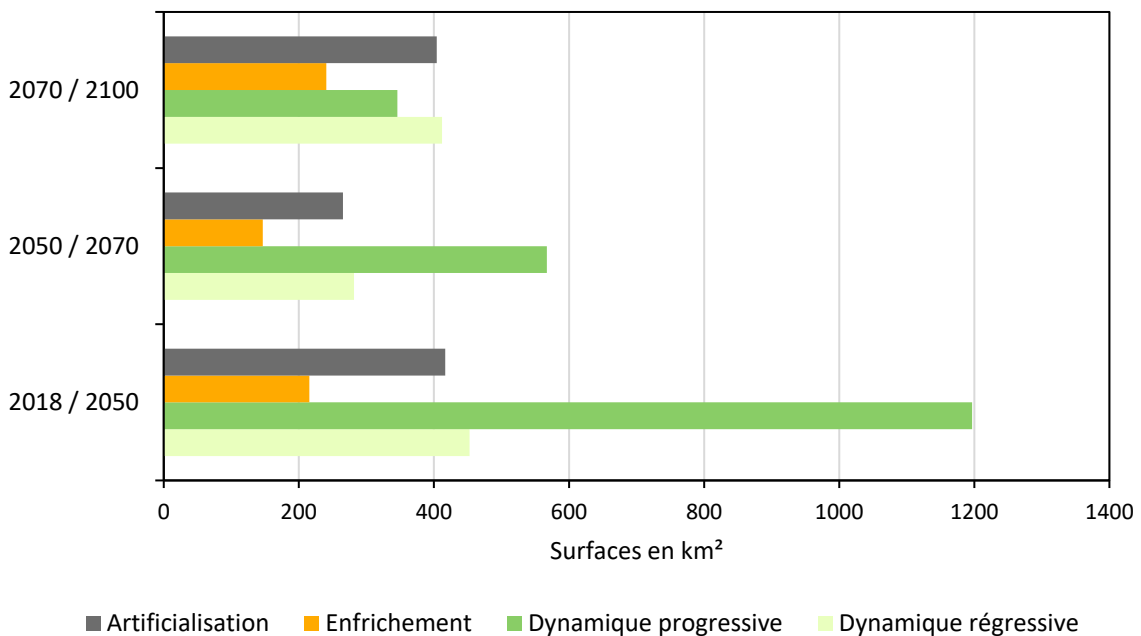


Figure 6.7. Surfaces des quatre principaux types de changements simulés entre les périodes étudiées.

D'après les simulations du modèle, entre toutes ces périodes, l'artificialisation des milieux semi-naturels devrait être principalement localisée proche du littoral méditerranéen, dans la Basse Provence, et plus généralement à proximité des milieux déjà artificialisés (cf. **figure 6.8**). L'enfrichement des milieux artificialisés devrait être localisé dans les principales vallées agricoles que ce soit dans la vallée du Var ou celle de la Durance, mais également sur les plateaux agricoles. L'ouverture des milieux semi-naturels est un processus qui devrait être présent sur l'ensemble du territoire. C'est également le cas pour la fermeture des milieux semi-naturels, bien que ce processus devrait agir d'une manière importante dans les forêts ouvertes proches du littoral méditerranéen et de la Basse Provence, mais également dans les landes de montagnes.

Sous-section 6.2.3. Impact du changement global sur l'aire de viabilité.

Les cartographies des changements des aires de viabilité issues du modèle ViaProb (cf. **chapitre 3**) révèlent que les aires de viabilité des espèces étudiées devraient se réduire, en moyenne à l'échelle du Sud-Est de la France, de 28 % selon le scénario RCP2.6, 50 % selon le scénario RCP4.5, et 70 % selon le scénario RCP8.5 à l'horizon H3 (cf. **figure 6.9**). À l'échelle de la vallée de la Roya, le modèle ViaProb indique que les aires de viabilité des espèces étudiées devraient se réduire, en moyenne, de 19 % selon le scénario RCP2.6, 35 % selon le scénario RCP4.5, et 49 % selon le scénario RCP8.5 à l'horizon H3 (cf. **figure 6.10**). Les estimations du modèle ViaProb, pour tous les scénarios climatiques et les horizons temporels étudiés, sont visibles en **figure 6.9** et **figure 6.10**.

Ainsi, la modification des conditions climatiques et les changements d'occupation et d'utilisation des sols liées aux activités humaines devraient entraîner une réduction de l'aire de viabilité de la majorité des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France et dans la vallée de la Roya, et cela, pour tous les scénarios climatiques et à tous les horizons temporels étudiés.

Toutefois, le changement global ne devrait pas affecter les aires de viabilité des espèces étudiées d'une manière équivalente. Par exemple, à l'échelle du Sud-Est de la France, *Atractylis cancellata* et *Acis nicaeensis* sont les deux espèces dont l'aire de viabilité devrait connaître la plus grande contraction pour tous les scénarios climatiques et à tous les horizons temporels (cf. **figure 6.9**).

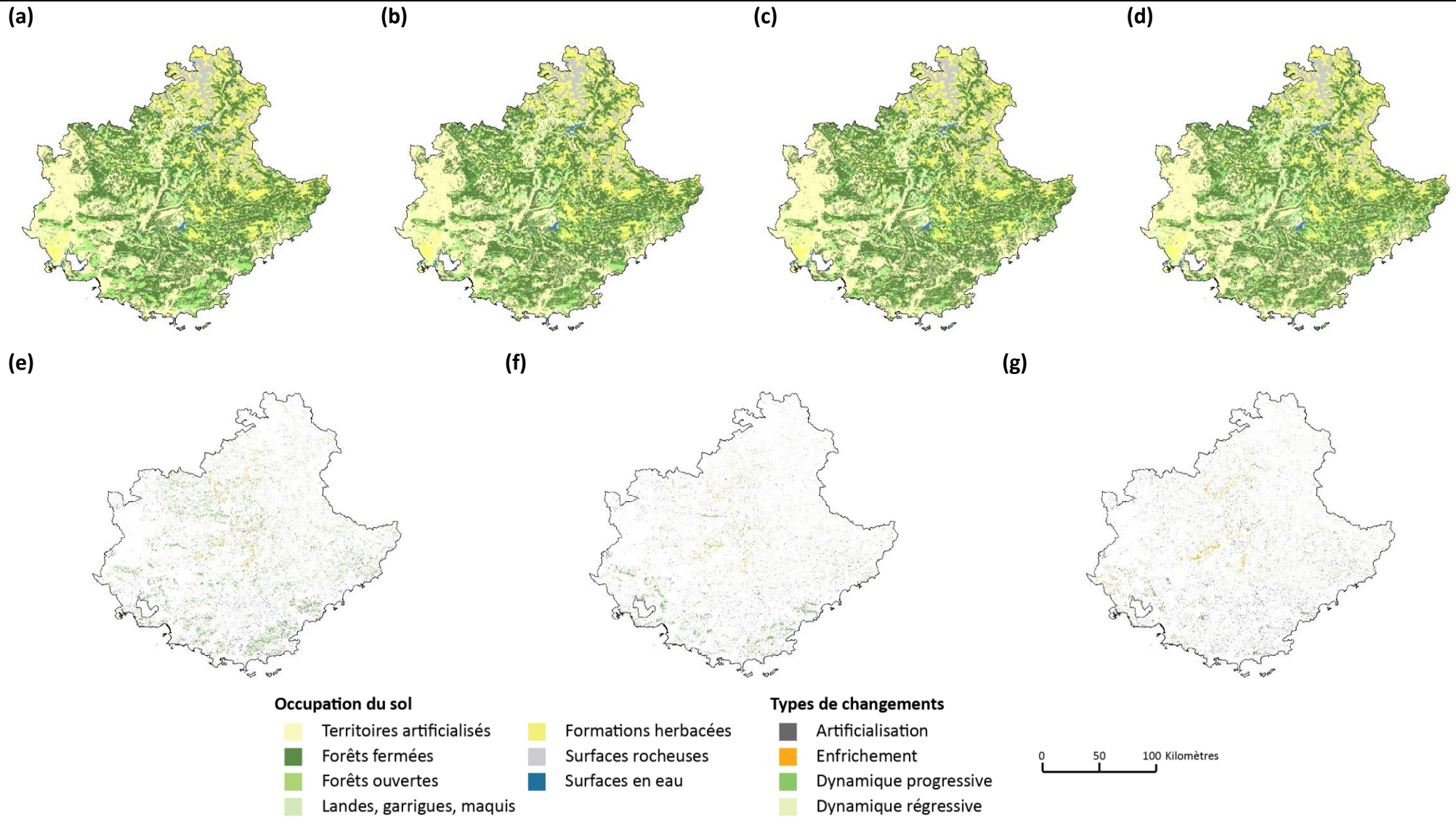


Figure 6.8. Évolution de l'occupation du sol à l'horizon H3. (a) 2018. (b) 2050. (c) 2070. (d) 2100. (e) Changements entre 2018-2050. (f) Changements entre 2050-2070. (g) Changements entre 2070-2100.

Au contraire, les aires de viabilité de *Quercus pubescens* et *Ostrya carpinifolia* sont celles qui devraient rester les plus stables à tous les horizons temporels et pour tous les scénarios climatiques (cf. **figure 6.9**). Plus généralement, le changement global devrait avoir un impact plus modéré sur les espèces méditerranéennes que sur les espèces montagnardes, subalpines ou alpines selon les scénarios RCP2.6 et RCP4.5, mais similaire pour l'ensemble des espèces étudiées pour le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.9**).

Les contrastes entre les espèces sont d'autant plus importants à l'échelle de la vallée de la Roya où les aires de viabilité des espèces méditerranéennes devraient progresser à cette échelle au contraire des espèces montagnardes, subalpines et alpines selon les trois scénarios climatiques. En effet, excepté pour *Lilium pomponium*, les aires de viabilité de toutes les espèces méditerranéennes étudiées devraient progresser (cf. **figure 6.10**). Au contraire, les espèces dont les aires de viabilité devraient connaître la plus grande contraction à l'échelle de la vallée de la Roya sont *Berardia lanuginosa* et *Pinus cembra* (cf. **figure 6.10**). Toutefois, si la partie italienne de la vallée de la Roya avait été intégrée, c'est-à-dire si la zone d'étude en Roya, comme le Sud-Est, comportait tout le gradient écologique du littoral à la montagne, les tendances des aires de viabilité seraient probablement similaires à celles de la région.

Pour les espèces méditerranéennes rares, telle que *Acis nicaeensis* par exemple, les milieux qui ne devraient plus être viables sont principalement localisés proche des territoires artificialisés, c'est-à-dire à proximité du littoral, ainsi que dans les plaines et vallées, de telle sorte que seuls les milieux les plus en altitude devraient rester viables pour tous les scénarios climatiques à l'horizon H3 (cf. **figure 6.11**). La part des milieux qui devraient rester viables à l'horizon H3 selon le scénario RCP8.5 ne représente que 1 % de l'aire de viabilité actuelle d'*Acis nicaeensis*. Les milieux qui devraient devenir viables sont eux localisés aux plus hautes altitudes des reliefs proches du littoral, mais ne représentent qu'une surface limitée. En effet, les milieux qui devraient devenir viables pour *Acis nicaeensis* à l'horizon H3 selon le scénario RCP8.5 occupent une surface de 107.9 km², alors que près de 1 660.5 km² de milieux actuellement viables pour cette espèce ne devraient plus l'être pour cette même période et ce même horizon (cf. **figure 6.18 - c**).

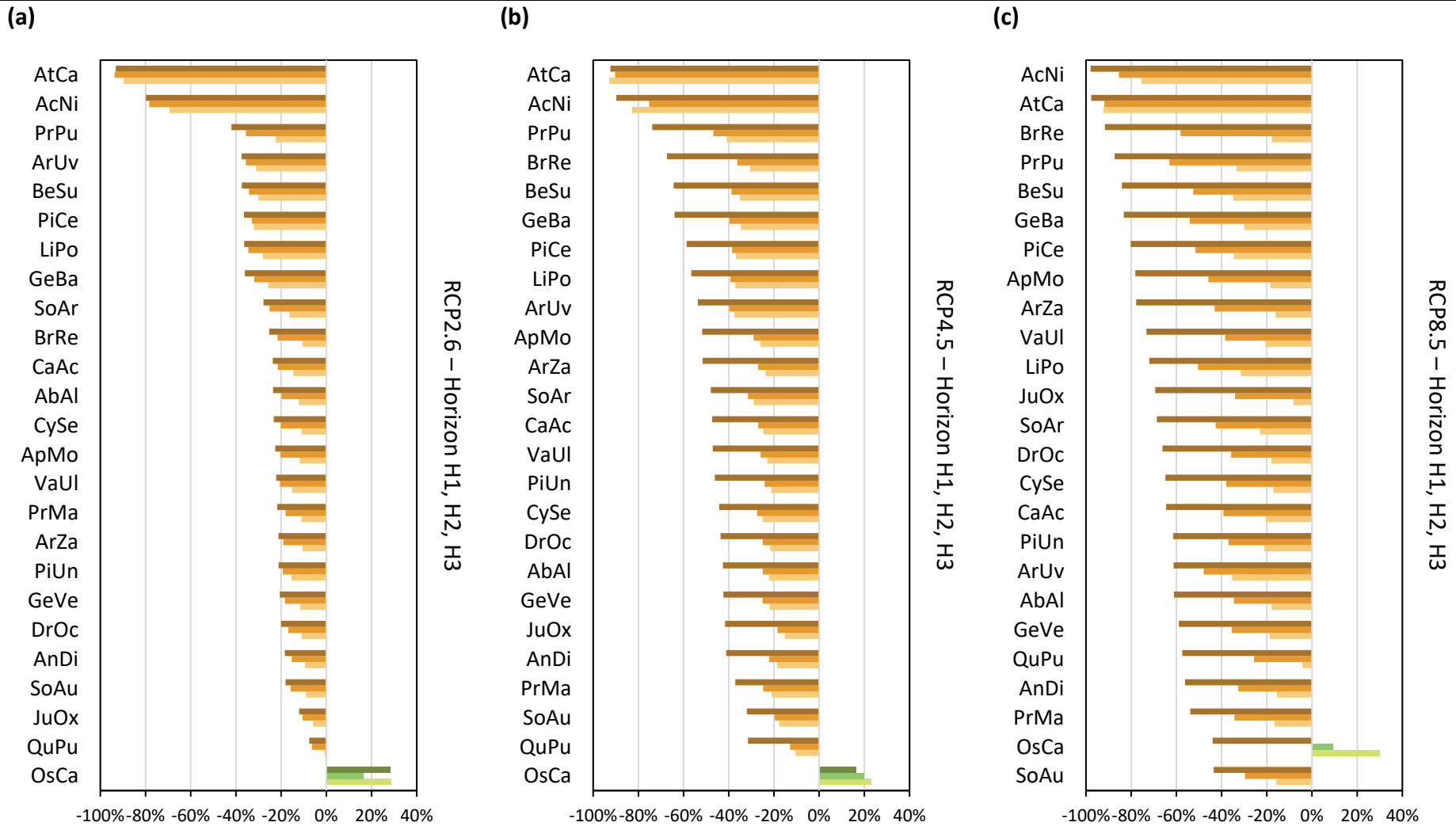


Figure 6.9. Dynamiques des aires de viabilité des espèces dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de régression ou de progression des aires par rapport à l'aire de viabilité actuelle de chacune des espèces. Le dégradé de marron indique la régression des aires de l'horizon H1 (clair) jusqu'à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la progression des aires de viabilité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

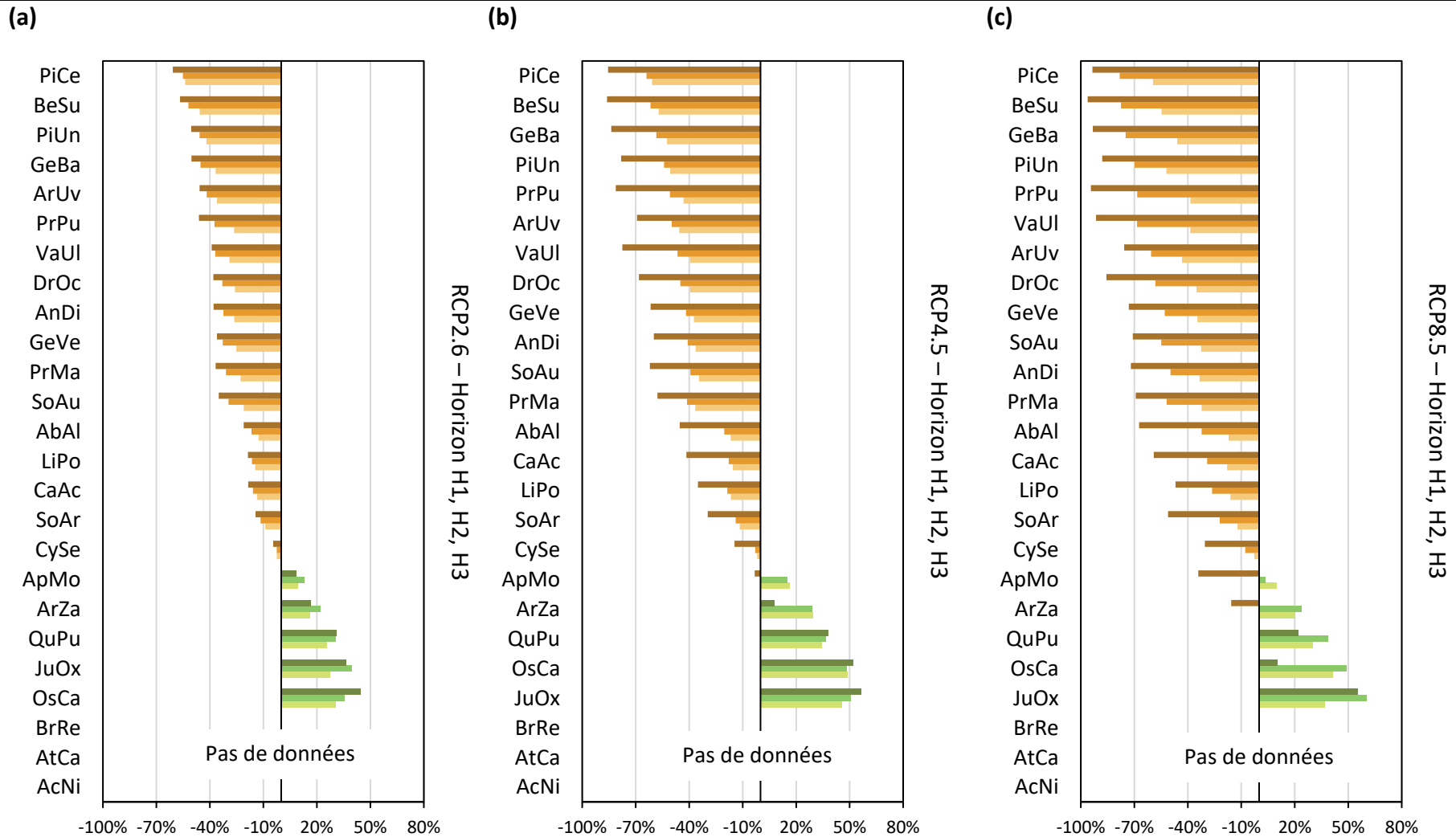


Figure 6.10. Dynamiques des aires de viabilité des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de régression ou de progression des aires par rapport à l'aire de viabilité actuelle de chacune des espèces. Le dégradé de marron indique la régression des aires de l'horizon H1 (clair) jusqu'à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la progression des aires de viabilité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

Pour les espèces méditerranéennes communes, telle que *Quercus pubescens*, les milieux qui ne devraient plus être viables devraient être localisés dans les vallées telles que la vallée du Rhône et de la Durance selon le scénario RCP2.6, mais également en Basse Provence et dans les vallées des Préalpes Niçoises selon le scénario RCP4.5, jusqu'à être localisés dans l'ensemble de la Provence, ainsi que dans la haute vallée de la Durance, et des hautes vallées des Préalpes Niçoises selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.12**). Les milieux qui devraient rester viables selon le scénario RCP4.5, et plus particulièrement selon le scénario RCP8.5, devraient être localisés dans les massifs alpins, les Préalpes, et en altitude dans les massifs de Provence tels que la montagne de Lure, le Mont Ventoux, la Sainte Baume ou encore le Lubéron (cf. **figure 6.12**).

Pour ces espèces méditerranéennes communes, les milieux qui devraient rester viables représentent une part réduite de l'aire de viabilité actuelle, notamment pour le scénario le plus pessimiste. Par exemple, pour *Quercus pubescens*, les milieux qui devraient rester viables selon le scénario RCP8.5 représentent 26 % de l'aire de viabilité actuelle de cette espèce. Les milieux qui devraient devenir viables sont principalement localisés dans les massifs alpins, plus en altitude sur les versants ou plus au nord dans les vallées. Pour *Quercus pubescens*, ces milieux occupent une surface de 16 954 km² selon le scénario RCP8.5 à l'horizon H3. Or, les milieux qui ne devraient plus être viables représentent une surface de 70 734 km² (cf. **figure 6.18 - c**).

À l'échelle de la vallée de la Roya, les milieux qui devraient devenir viables pour *Quercus pubescens* sont également localisés plus en altitude sur les versants, et les milieux qui ne devraient plus être viables principalement localisés en fond de la vallée de la Roya et de la Bévéra ainsi que de leurs affluents. À cette échelle, le gain devrait être plus important que la perte de milieux viables selon les trois scénarios climatiques, conduisant à une progression de l'aire de viabilité de cette espèce et à un décalage plus en altitude (cf. **figure 6.13**). Par exemple, pour le scénario RCP8.5, les milieux qui ne devraient plus être viables représentent une surface de 436 km², alors que les milieux qui devraient devenir viables occupent une surface de 728 km² (cf. **figure 6.19**).

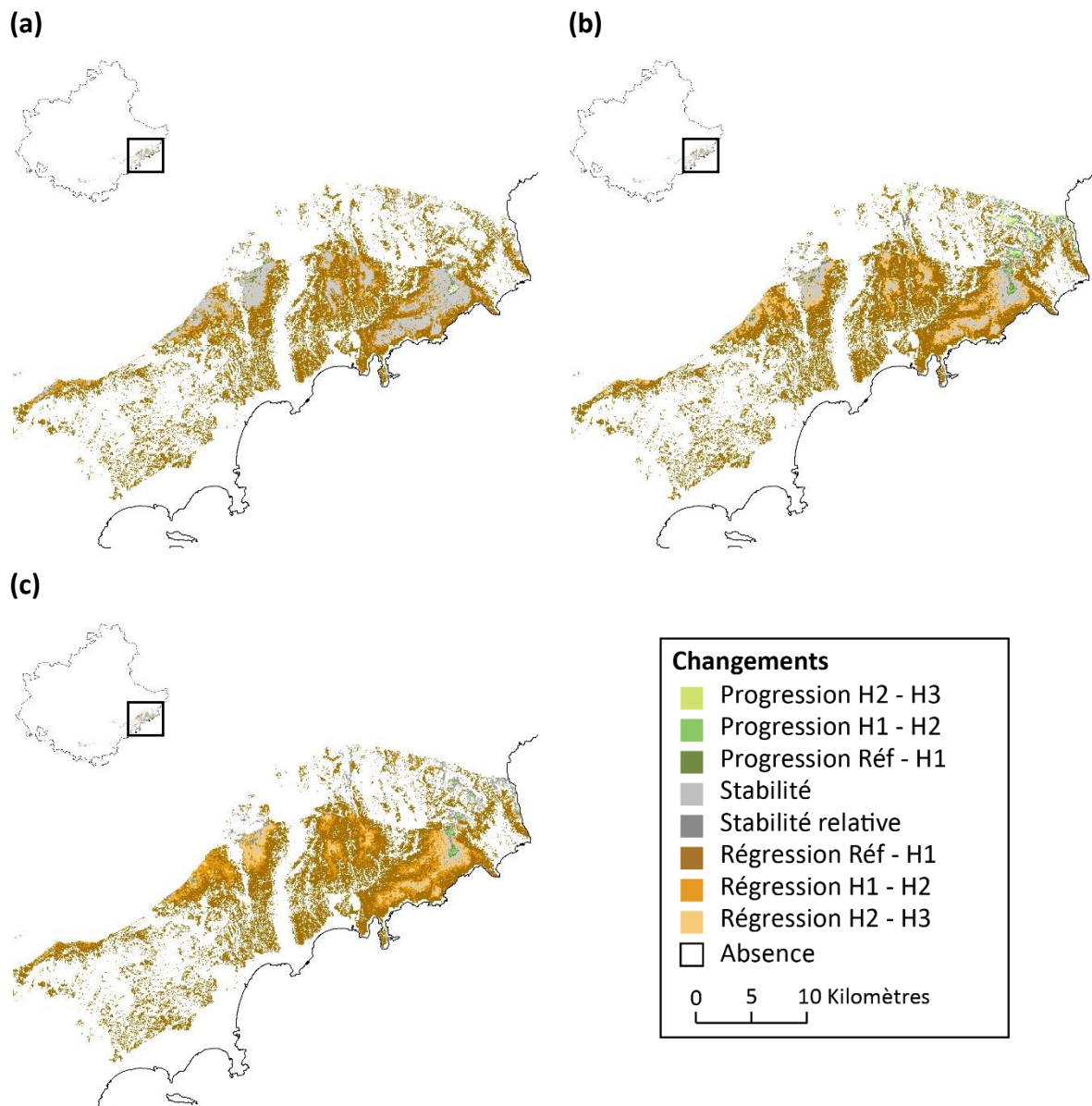


Figure 6.11. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.*

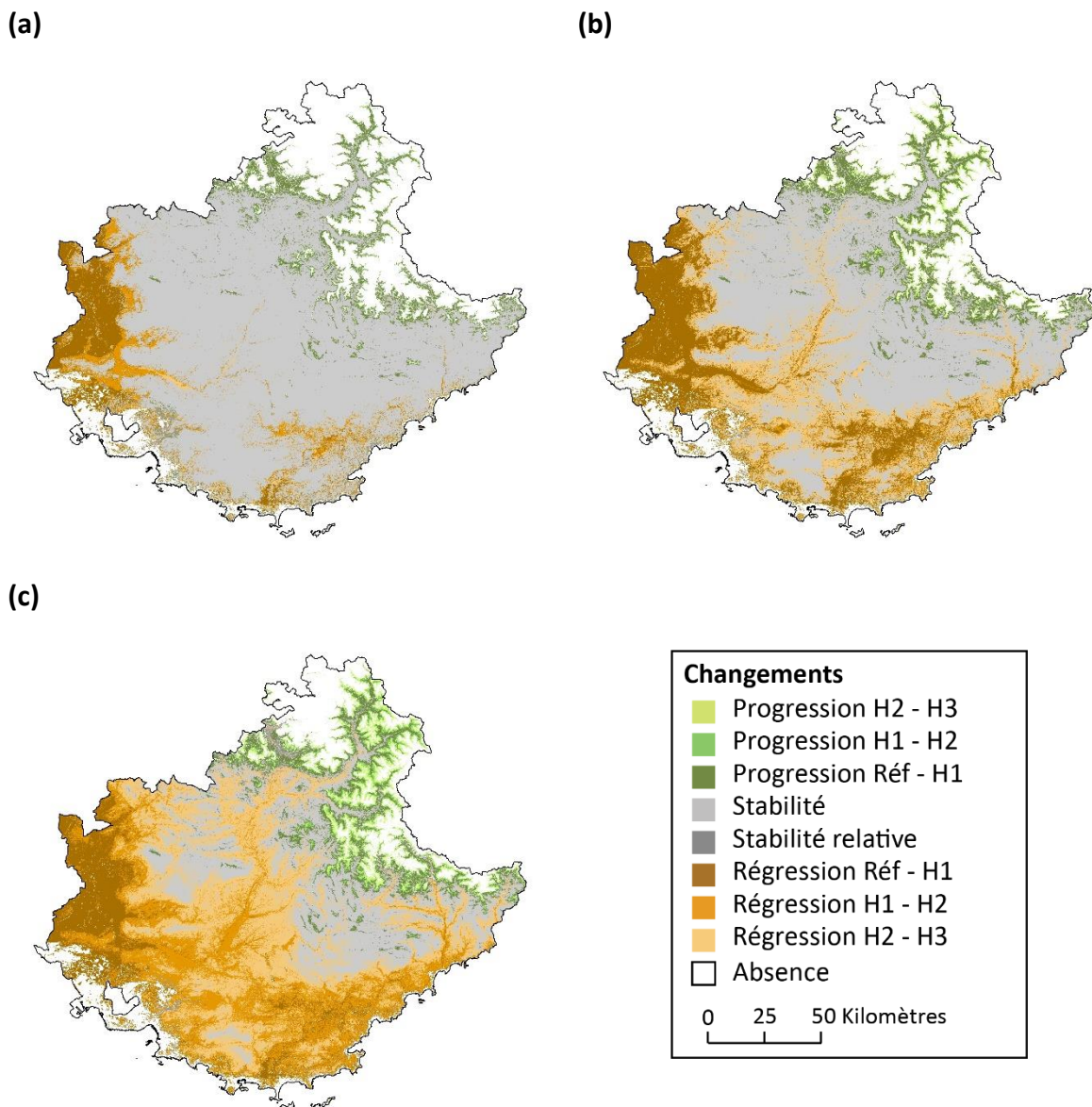


Figure 6.12. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. Les cartographies sont visibles en **annexe 6.3** pour les 25 espèces étudiées.

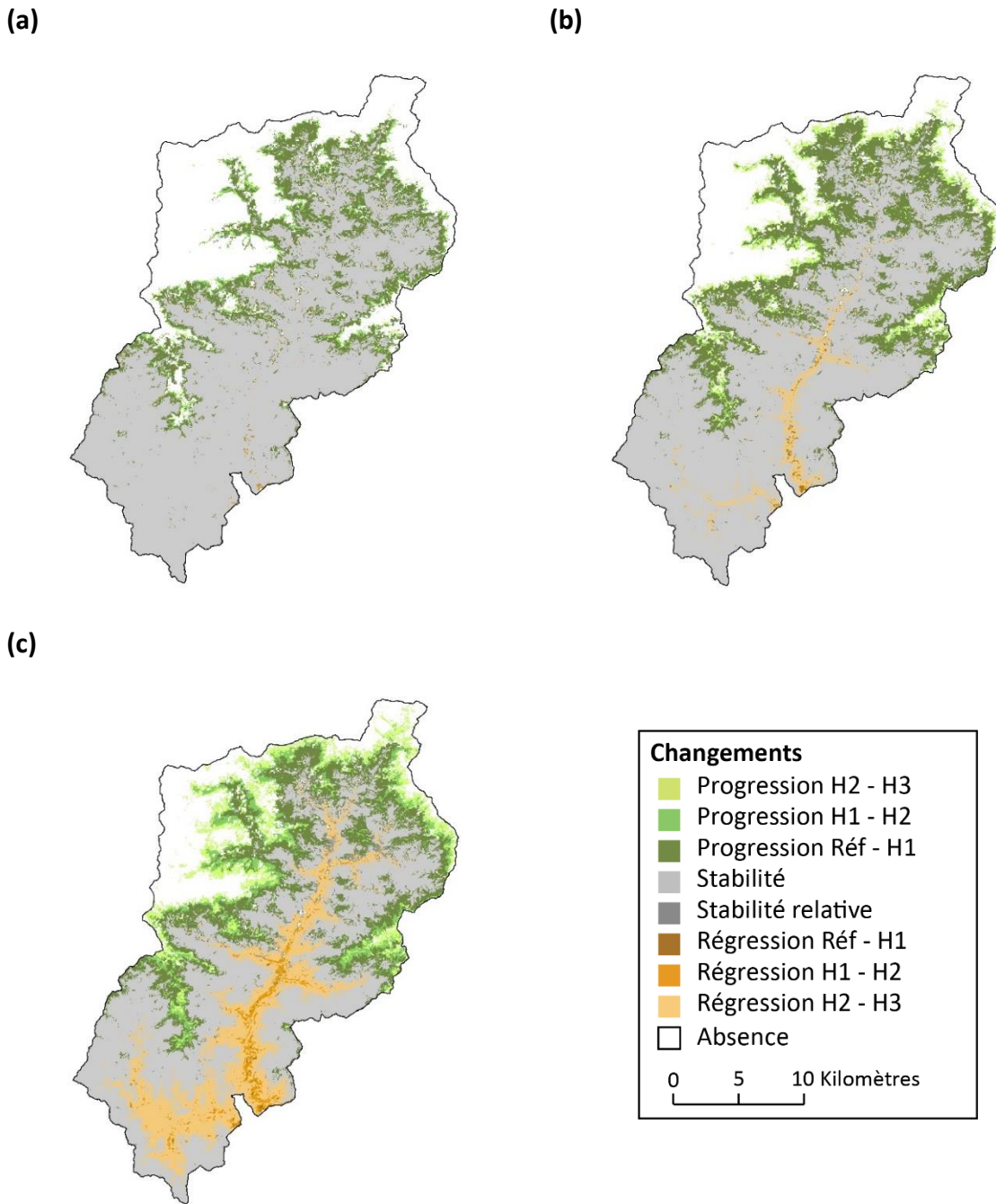


Figure 6.13. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. Les cartographies sont visibles en **annexe 6.3** pour les 25 espèces étudiées.

Pour les espèces montagnardes, les changements sont similaires à l'échelle du Sud-Est de la France. Les milieux qui devraient rester viables pour *Abies alba* sont localisés, dans le scénario

le plus pessimiste, dans les hautes vallées des massifs alpins, ainsi qu'aux sommets des massifs des Préalpes et des massifs de Provence (cf. **figure 6.14**). Ces milieux qui devraient rester viables représentent une part réduite de l'aire de viabilité actuelle de cette espèce, soit 62 % selon le scénario RCP2.6, 35 % selon le scénario RCP4.5, et 16 % selon le scénario RCP8.5.

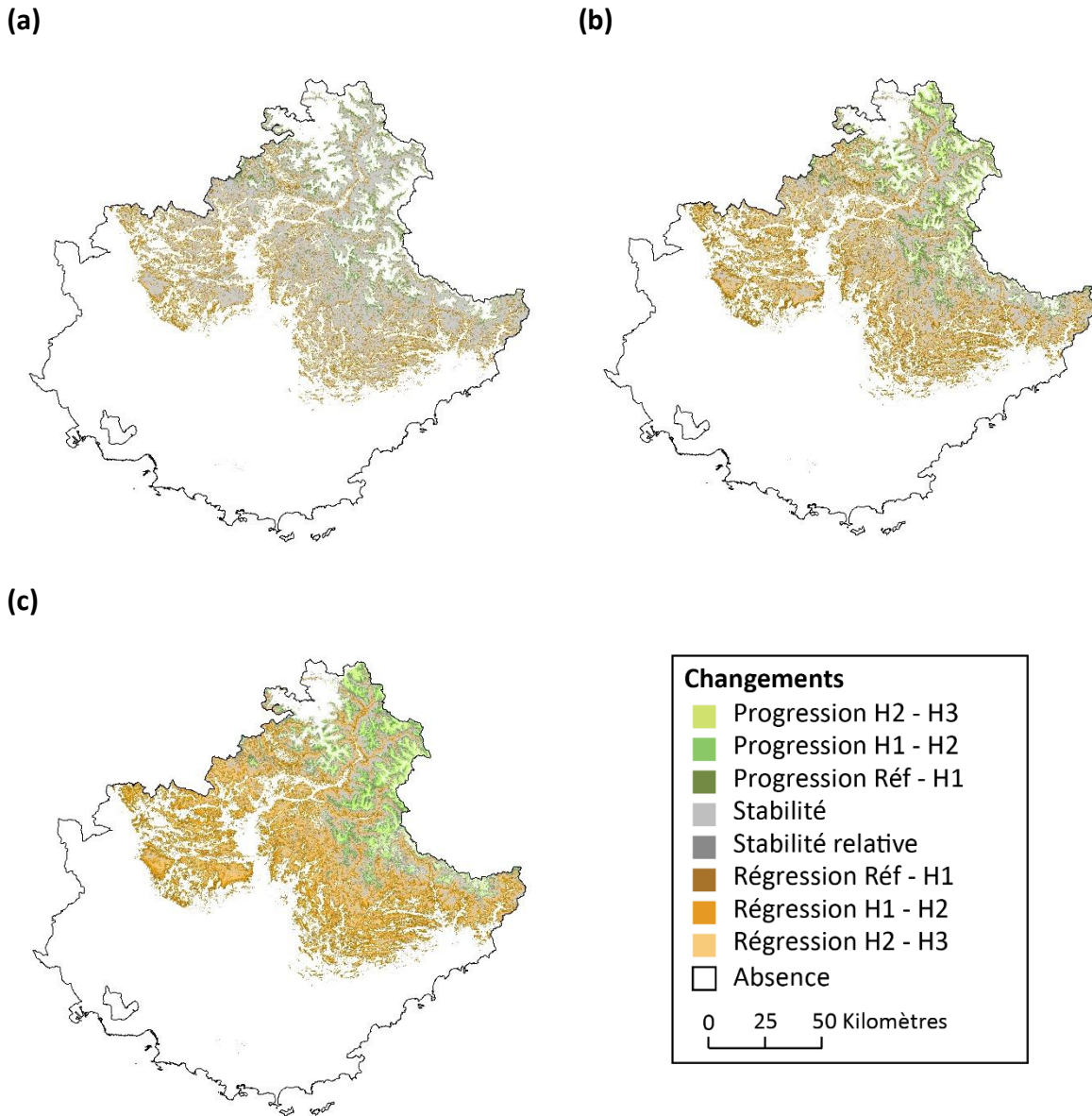


Figure 6.14. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

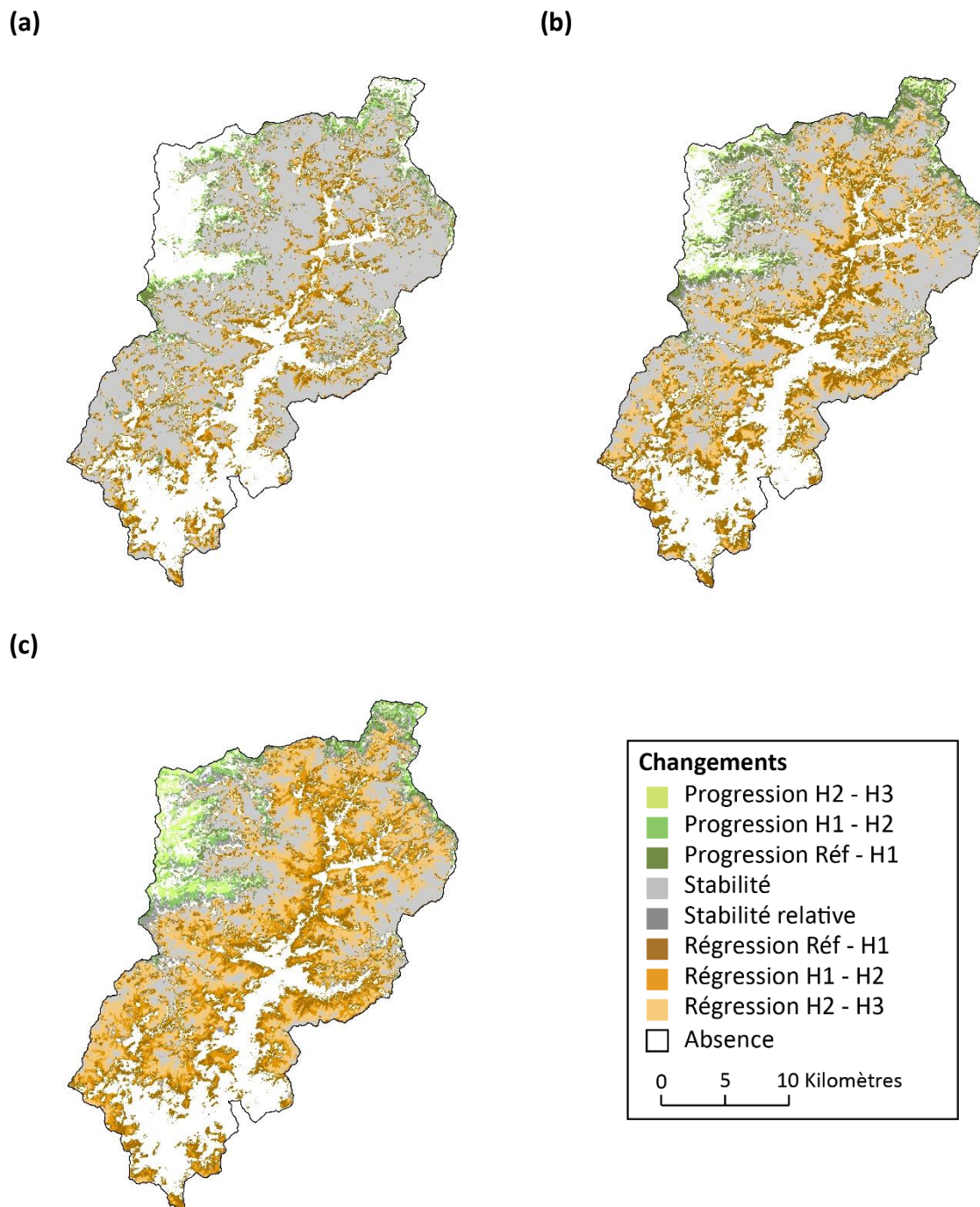


Figure 6.15. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.*

Les milieux qui devraient devenir viables pour les espèces montagnardes sont principalement localisés dans les massifs alpins, à haute altitude, dans des milieux qui ne permettent pas actuellement le développement d'espèces ligneuses (cf. **figure 6.14**). Les milieux qui devraient devenir viables pour *Abies alba* à l'horizon H3, selon le scénario RCP8.5, occupent une surface de 10 617 km², alors que les milieux qui ne devraient plus être viables représentent près de 30 792 km² (cf. **figure 6.18 - c**). À l'échelle de la vallée de la Roya, les milieux qui devraient devenir viables pour *Abies alba* (cf. **figure 6.15**) à l'horizon H3 selon le scénario RCP8.5 représentent une surface de 305 km², alors que les milieux qui ne devraient plus être viables occupent une surface de 1 293 km² (cf. **figure 6.19 - c**).

Enfin, pour les espèces subalpines ou alpines, les milieux qui ne devraient plus être viables sont ceux qui sont localisés aux plus basses altitudes, et particulièrement dans la partie sud des massifs alpins. Ceci est particulièrement visible pour *Dryas octopetala*, dont les milieux qui devraient rester viables selon le scénario RCP8.5 à l'horizon H3 représentent 24 % de l'aire de viabilité actuelle de cette espèce (cf. **figure 6.16**). Les milieux qui devraient devenir viables sont eux principalement localisés dans les plus hauts sommets du massif des Écrins, et en raison de la position septentrionale de ces espèces et de l'absence d'espaces, ces milieux ne représentent qu'une surface réduite en comparaison avec celle des milieux qui ne devraient plus être viables. Respectivement, 1 748 km² et 12 091 km² pour *Dryas octopetala* à l'horizon H3 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.18 - c**). Les milieux qui devraient rester viables pour cette espèce à l'échelle de la vallée de la Roya sont déjà localisées aux plus hauts sommets du massif du Mercantour, limitant la progression de l'aire de viabilité (cf. **figure 6.17**). En effet, selon le scénario RCP8.5, les milieux qui devraient devenir viables à l'horizon H3 pour cette espèce occupent une surface réduite de seulement 3.4 km², alors que les milieux qui ne devraient plus être viables occupent une surface de 381 km² (cf. **figure 6.19 - c**).

Ainsi, d'après ces analyses, le changement global devrait engendrer de multiples changements, qui varient selon l'échelle spatiale considérée. Ces changements résultent du déséquilibre entre la perte de milieux actuellement viables et le gain de milieux qui devraient devenir viables pour chacune des espèces étudiées (cf. **figure 6.18** et **6.19**). Ces changements se caractérisent par un décalage plus au nord et plus en altitude des aires de viabilité, qui peut conduire soit à une contraction et à un morcellement des aires de viabilité des espèces, soit à une progression de ces dernières.

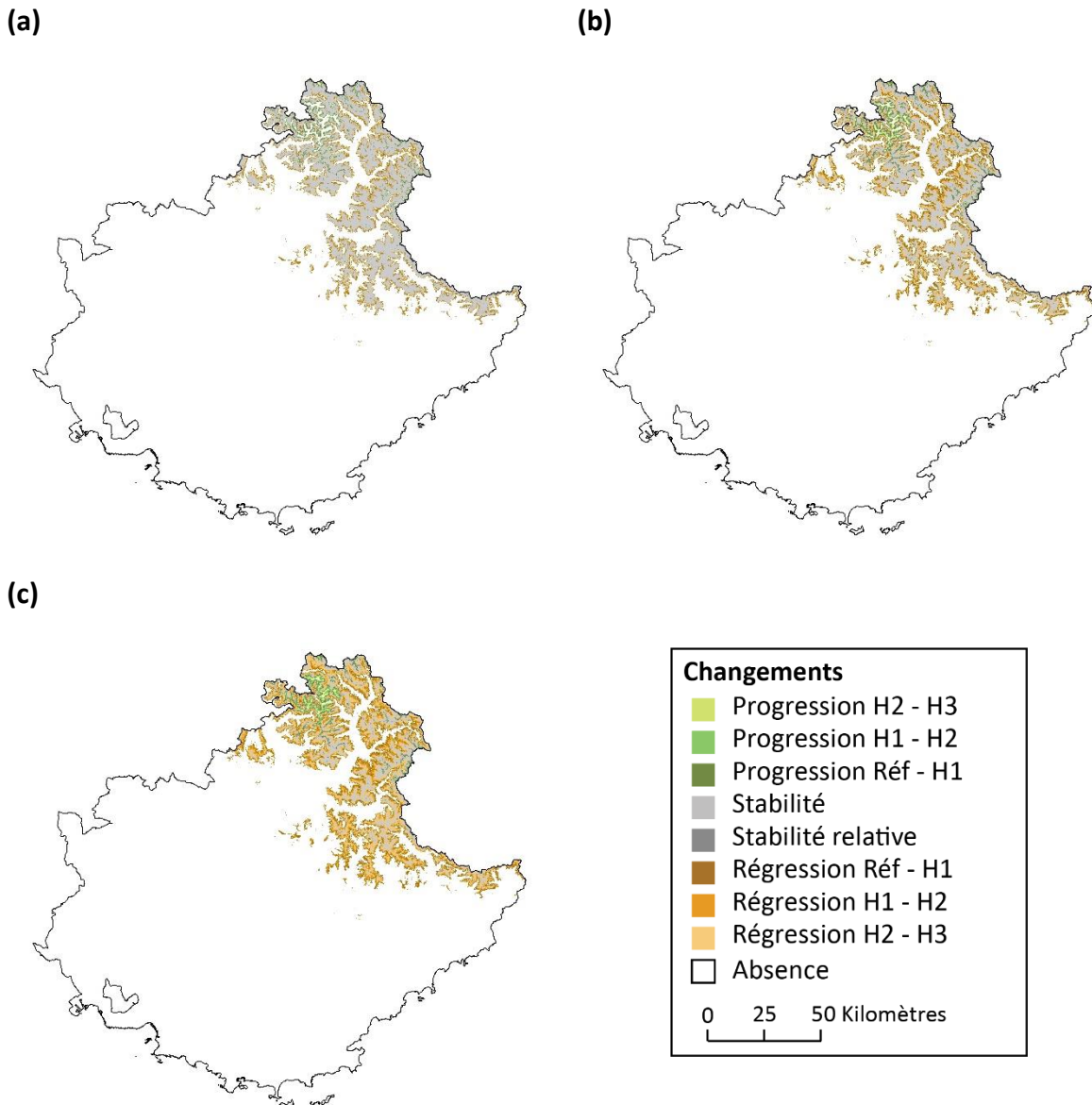


Figure 6.16. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. Les cartographies sont visibles en **annexe 6.3** pour les 25 espèces étudiées.

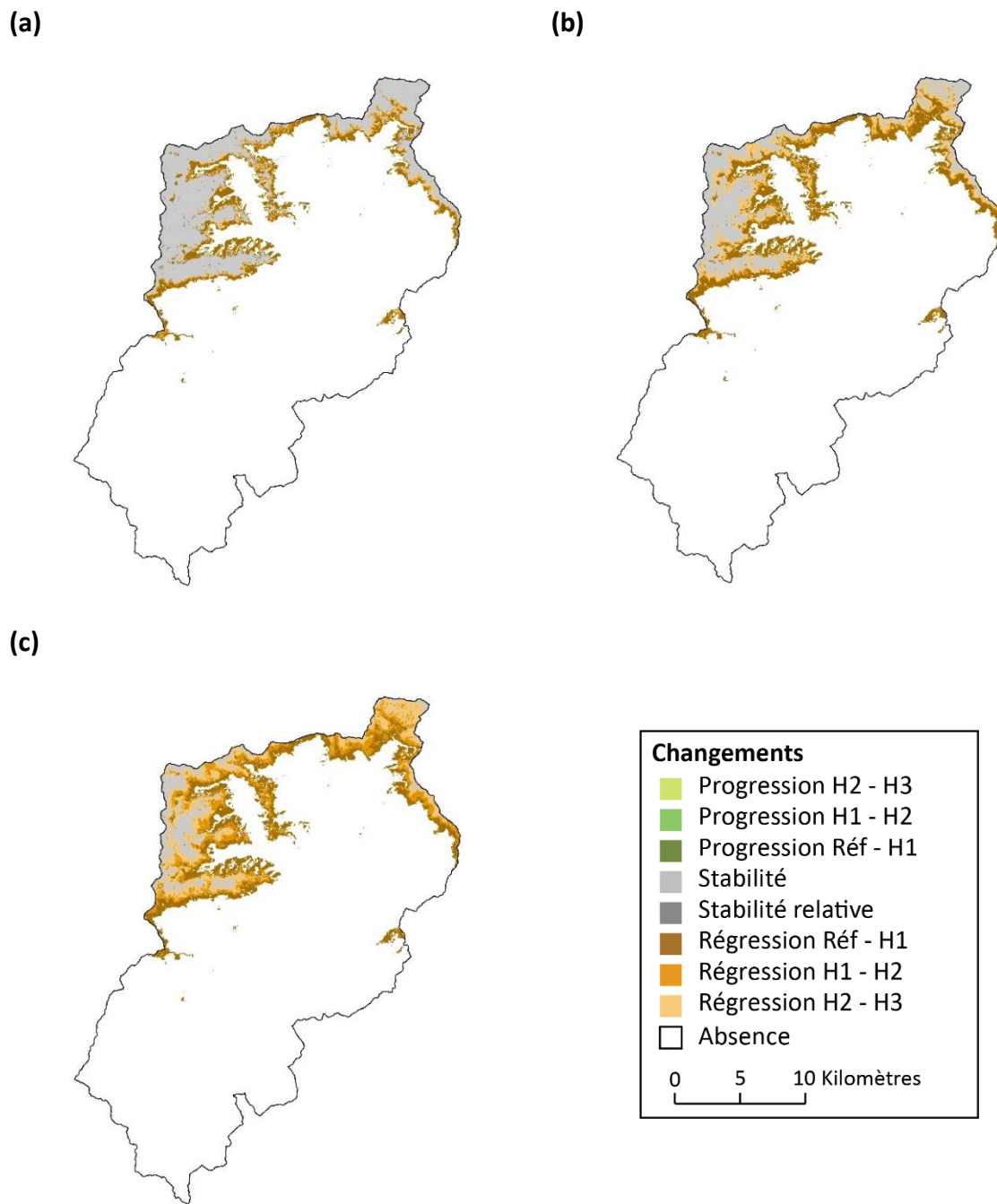


Figure 6.17. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. Les cartographies sont visibles en **annexe 6.3** pour les 25 espèces étudiées.

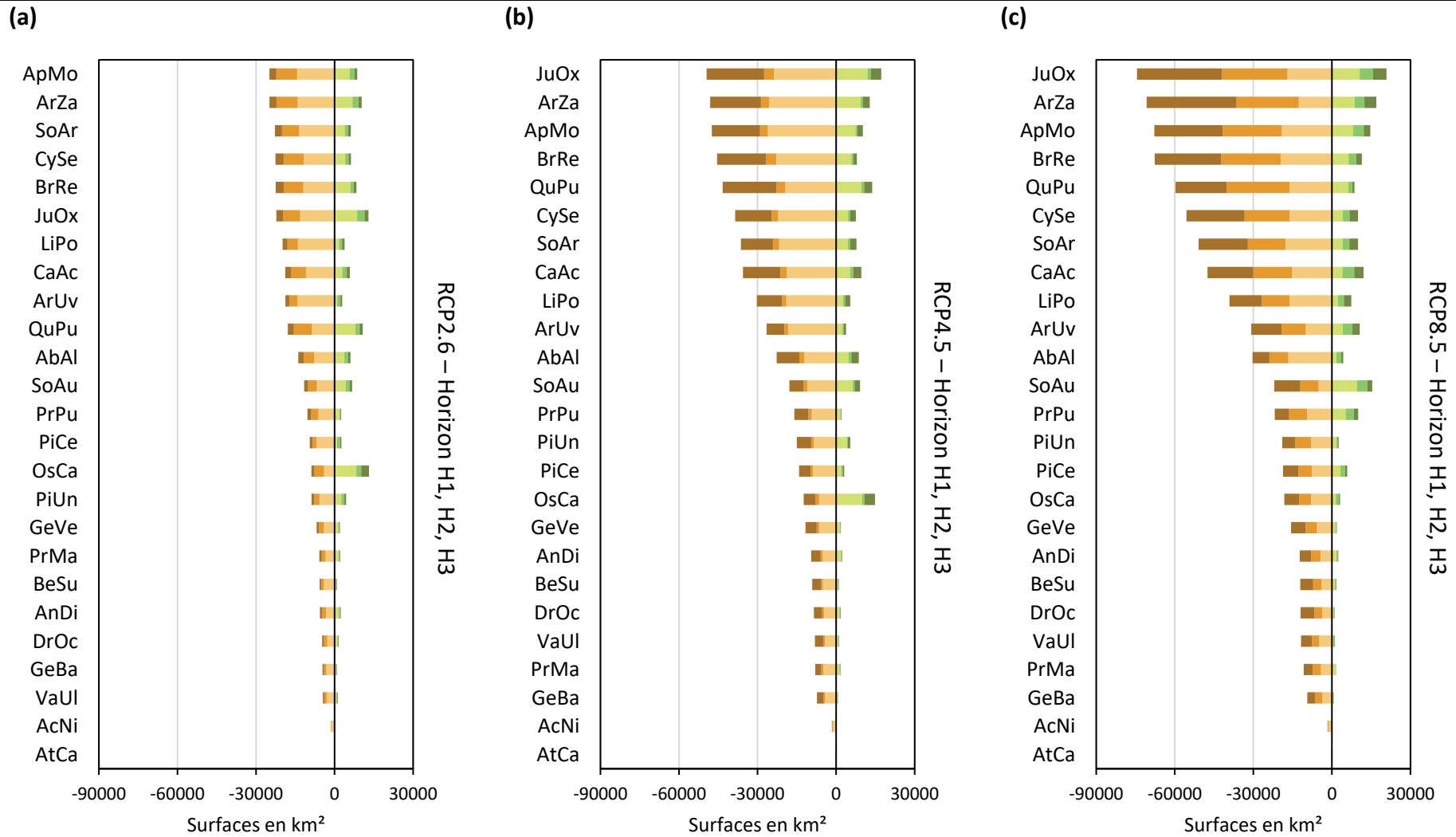


Figure 6.18. Gains et pertes de milieux viables pour chacune des espèces dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la surface totale des milieux qui ne devraient plus être viables de l'horizon H1 (clair) à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la surface totale des milieux qui devraient devenir viables. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

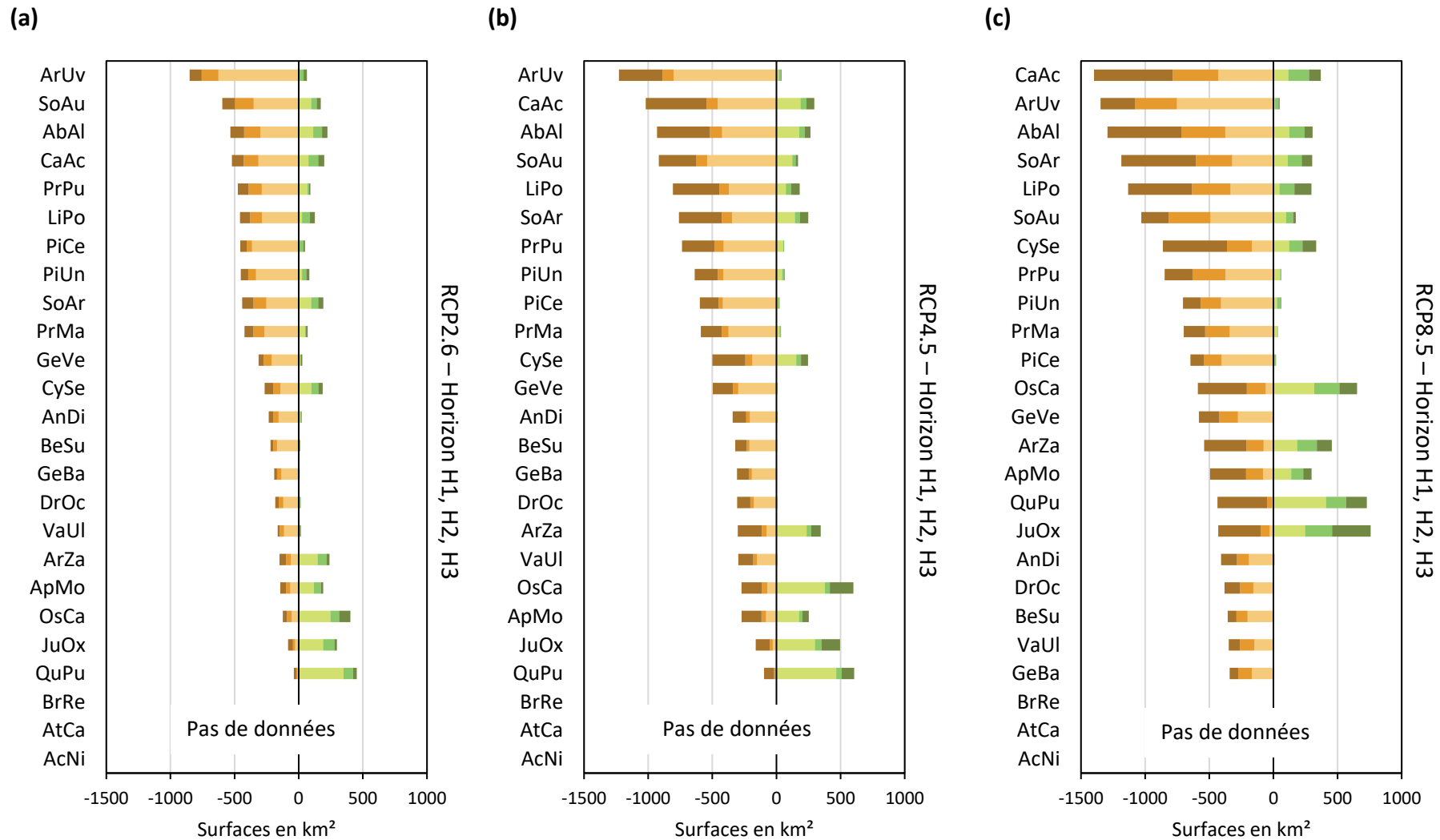


Figure 6.19. Gains et pertes de milieux viables pour chacune des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la surface totale des milieux qui ne devraient plus être viables de l'horizon H1 (clair) à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la surface totale des milieux qui devraient devenir viables. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

Sous-section 6.2.4. Identification des populations vulnérables.

La confrontation entre les cartes des changements des aires de viabilité et les cartes de répartition des espèces (cf. **chapitre 5**) permet de déterminer les populations des espèces qui sont localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1. Les résultats révèlent que, en moyenne, 24 % de la population des espèces étudiées est localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.20 - a**). Cela indique que, en moyenne, 24 % de la population des espèces étudiées est vulnérable aux changements environnementaux qui devraient subvenir à l'horizon H1 d'après le scénario RCP8.5.

La part de la population présente dans des milieux qui ne devraient plus être viables, c'est-à-dire la part de la population vulnérable aux changements environnementaux, varie selon les espèces. Les résultats de la confrontation indiquent que 96.0 % de la population d'*Atractylis cancellata* et 70.0 % de la population d'*Acis nicaeensis* sont localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1. La part de la population d'*Atractylis cancellata* qui est vulnérable aux changements environnementaux est la plus élevée parmi les espèces étudiées (cf. **figure 6.20 - a**). Inversement, les résultats indiquent que seulement 1.8 % de la population d'*Arctostaphylos uva-ursi*, et 3.2 % de la population de *Gentiana verna* sont localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1. Ces deux espèces ont ainsi la part la plus réduite de populations vulnérables parmi les espèces étudiées (cf. **figure 6.20 - a**).

À l'échelle de la vallée de la Roya, les résultats révèlent que, en moyenne, 21 % de la population des espèces étudiées est localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.20 - b**). En l'absence d'*Atractylis cancellata* et d'*Acis nicaeensis* dans cette vallée, l'espèce qui possède la part la plus importante de populations vulnérables est *Dryas octopetala*. 73.9 % de la population de cette espèce est localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.20 - b**). Inversement, l'espèce qui regroupe la part la plus réduite de populations vulnérables est *Quercus pubescens* à l'échelle de cette vallée. Seulement 0.6 % de la population de cette espèce est localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.20 - b**).

Ainsi, une proportion non négligeable de la population des espèces étudiées est localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5.

Ces populations vulnérables aux changements environnementaux qui devraient subvenir à l'horizon H1 sont composées à hauteur de 72 % de populations localement peu denses (c'est-à-dire, dont la densité est inférieure ou égale à 5 %), mais également de 16 % de populations dont la densité est comprise entre 5 % et 10 %, de 11 % de populations dont la densité comprise entre 10 % et 50 %, et enfin, de populations localement denses dans des proportions plus réduites, à hauteur de 1 %, c'est-à-dire de populations dont la densité est supérieure à 50 %. La distribution des populations dans les différentes catégories de densité est équivalente pour les populations présentes dans des milieux qui devraient rester stables.

Ainsi, les populations vulnérables peuvent être tout autant des populations localement peu denses, que localement denses. Les **figures 6.21, 6.22 et 6.23** permettent d'observer, pour quatre espèces, la distribution des populations selon leurs catégories de densité dans les zones de régression ou de stabilité des aires de viabilité, et ce, à l'échelle du Sud-Est de la France et à l'échelle de la vallée de la Roya.

Ces figures permettent d'observer que les populations des espèces occupent une part relativement réduite des milieux qui ne devraient plus être viables selon les différents scénarios climatiques. Par exemple, selon le scénario RCP8.5, 78.9 % des milieux qui composent l'aire de viabilité actuelle d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France ne devraient plus être viables à l'horizon H1 (cf. **figure 6.21**). Or, seuls 13.1 % des milieux en passe de perdre la viabilité sont occupés. Cependant, ces milieux regroupent 70 % de la population totale de cette espèce dans le Sud-Est de la France.

La **figure 6.22 - a** permet également d'observer que les populations de *Quercus pubescens* occupent une part réduite des milieux qui ne devraient plus être viables pour cette espèce selon les différents scénarios climatiques, notamment dans la vallée du Rhône. En effet, selon le scénario RCP8.5, 13.0 % des milieux qui composent l'aire de viabilité actuelle de cette espèce ne devraient plus être viables à l'horizon H1. Les populations de cette espèce occupent 32.1 % de ces milieux, mais ne regroupent pourtant que 9.6 % de la population totale de cette espèce dans le Sud-Est de la France. À l'échelle de la vallée de la Roya, 1 % des milieux qui composent l'aire de viabilité actuelle de cette espèce ne devraient plus être viables à l'horizon

H1 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 6.22 - b**) dont 77.6 % sont occupés, donc ne regroupent que 0.6 % de la population totale de cette espèce dans la vallée de la Roya.

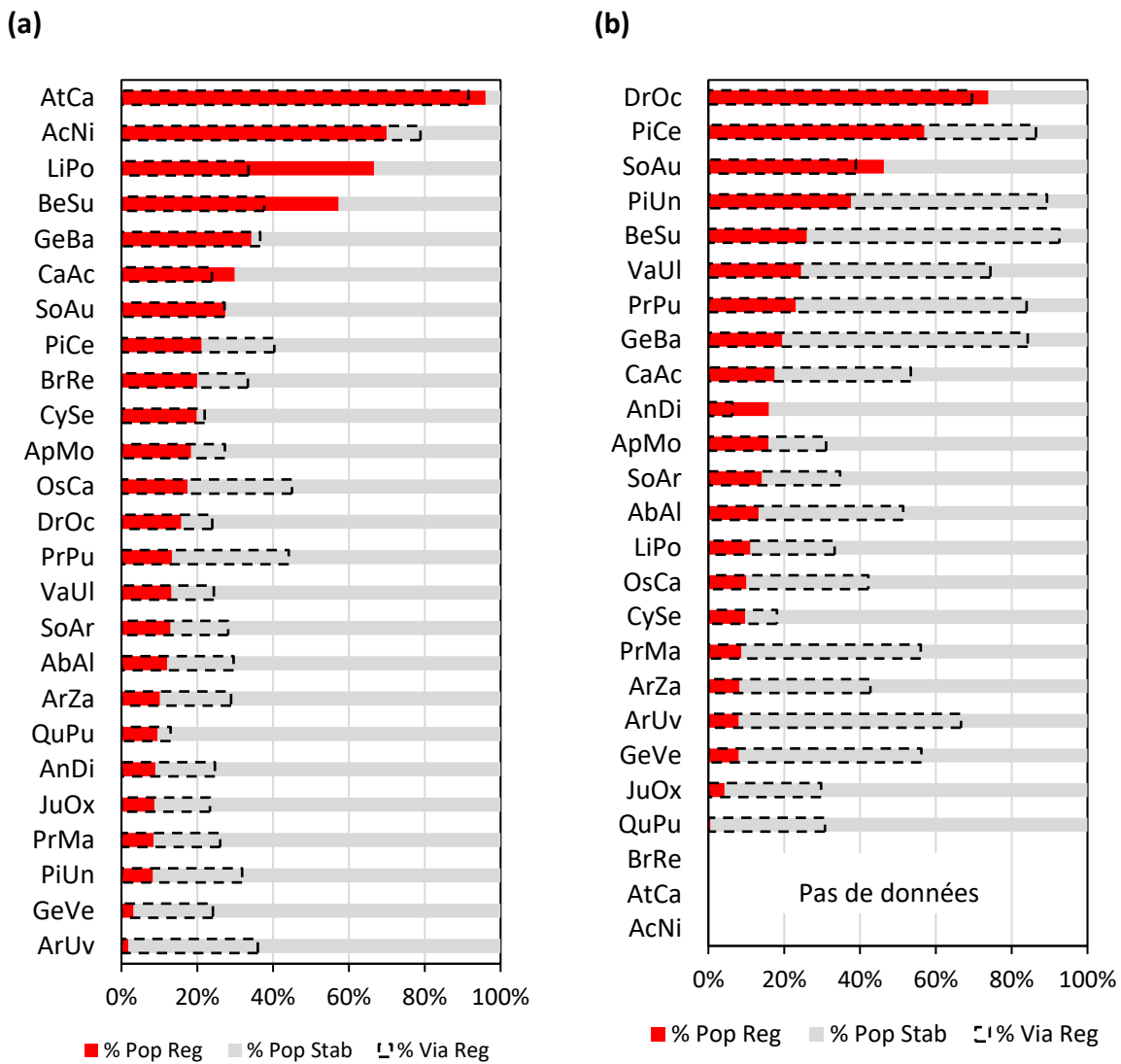


Figure 6.20. Distribution de la population des espèces étudiées dans les milieux qui ne devraient plus être viables et dans les milieux qui devraient rester viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. En rouge, est mentionnée la part de la population localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables, et en gris la part de cette population présente dans des milieux qui devraient rester viables. Les tirets noirs représentent la part de l'aire de viabilité qui ne devrait plus être viable à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. (a) Sud-Est de la France. (b) Vallée de la Roya.

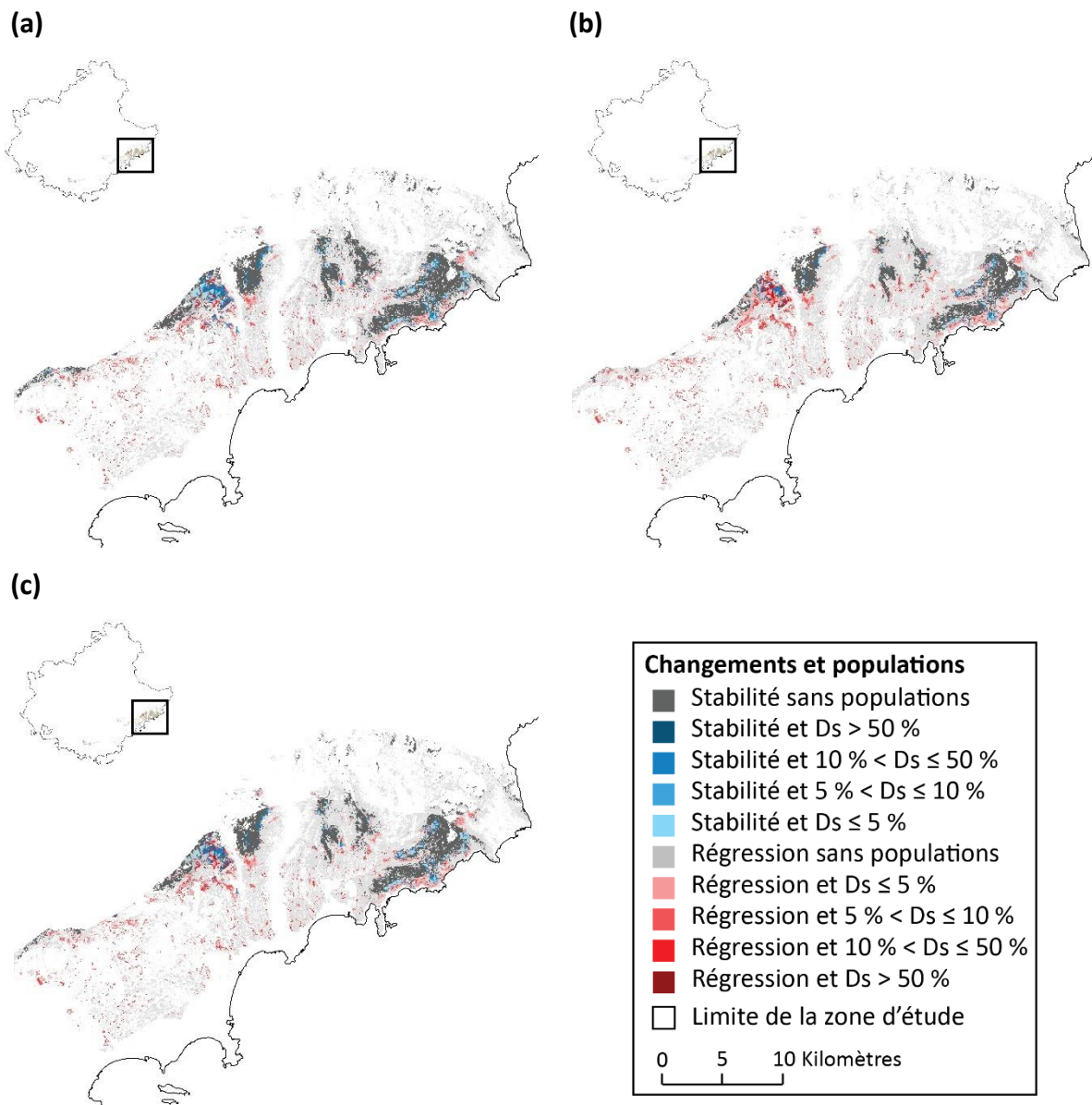


Figure 6.21. Identification des populations d'*Acis nicaeensis* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon les trois scénarios climatiques. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (D_s) des populations concernées. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. Les cartographies sont visibles en **annexe 6.4** pour les 25 espèces étudiées.

La **figure 6.23** permet d'observer que, en raison des patrons de répartition et de densité de ces deux espèces, une part importante des milieux qui devraient rester viables pour *Abies alba* et *Dryas octopetala* ne contiennent actuellement aucune population. Cette part s'élève à 43.4 % pour *Abies alba* et 96.1 % pour *Dryas octopetala* selon le scénario RCP8.5. Bien que peu visibles à l'échelle du Sud-Est de la France, les populations de ces deux espèces occupent

20.9 % et 1.7 % des milieux qui ne devraient plus être viables selon le scénario RCP8.5. Toutefois, ces populations regroupent près de 12.1 % de la population totale d'*Abies alba*, et 15.8 % de la population totale de *Dryas octopetala* à l'échelle du Sud-Est de la France.

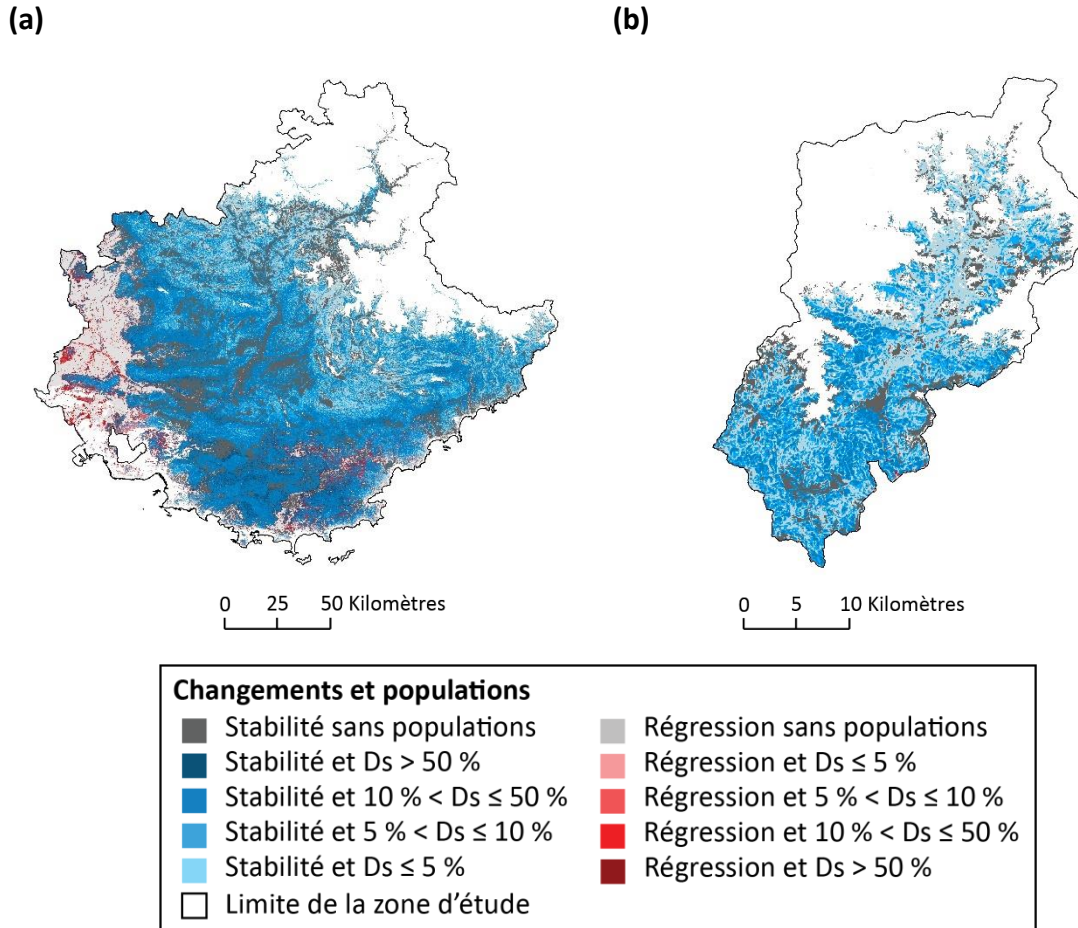


Figure 6.22. Identification des populations d'*Quercus pubescens* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (D_s) des populations concernées. (a) Sud-Est de la France. (b) Vallée de la Roya. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.4 pour les 25 espèces étudiées.*

Les populations de ces deux espèces qui occupent les milieux qui ne devraient plus être viables selon le scénario RCP8.5 sont davantage visibles à l'échelle de la vallée de la Roya (cf. **figure 6.23**). Elles occupent 30.6 % de ces milieux pour *Abies alba* et 2.5 % pour *Dryas octopetala*. Toutefois, ces populations regroupent près de 14.5 % de la population totale d'*Abies alba*, et 71.3 % de la population totale de *Dryas octopetala* à l'échelle de cette vallée.

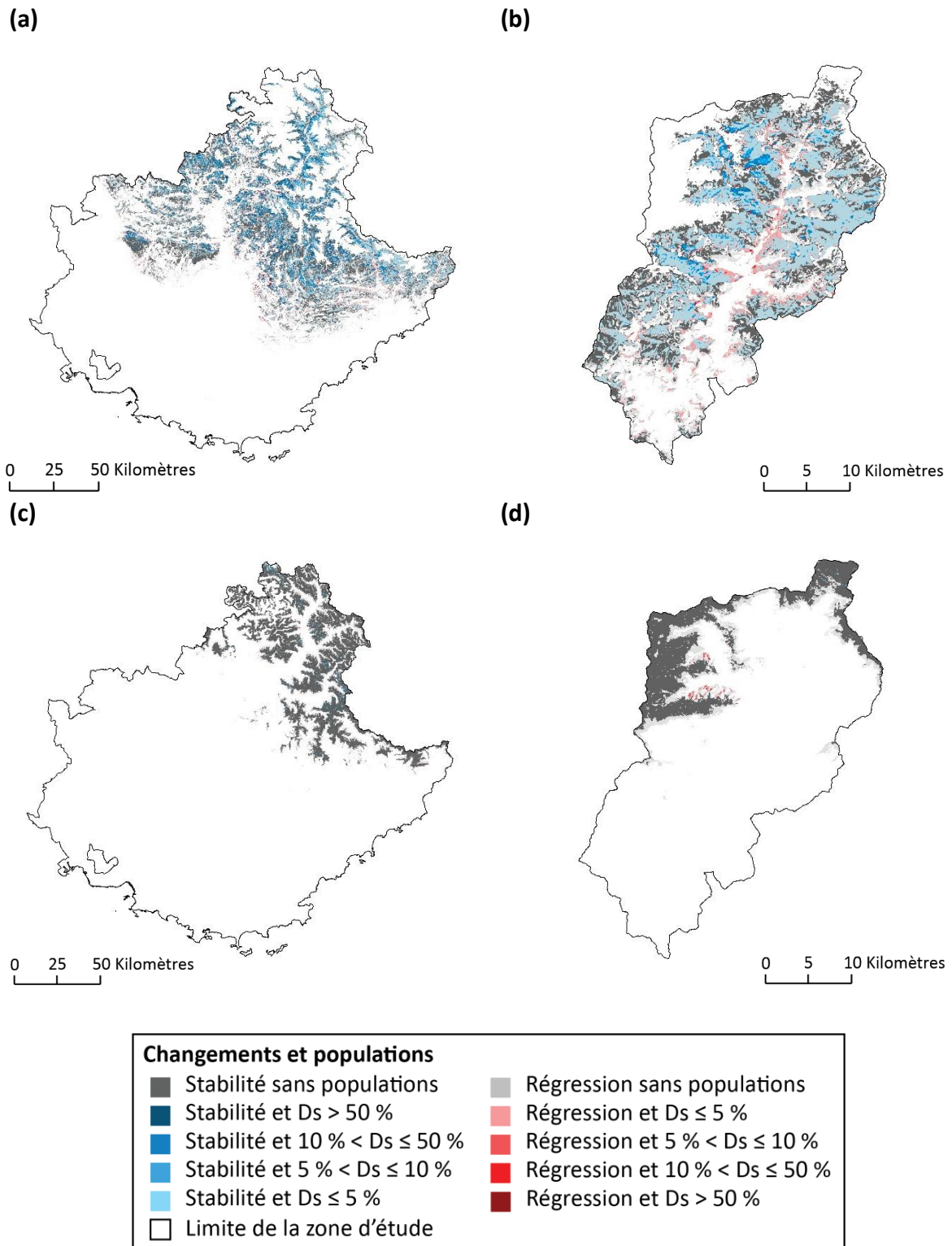


Figure 6.23. Identification des populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées. (a) *Abies alba*, Sud-Est de la France. (b) *Abies alba*, Vallée de la Roya. (c) *Dryas octopetala*, Sud-Est de la France. (d) *Dryas octopetala*, Vallée de la Roya.

Section 6.3. Discussion.

La discussion porte sur trois éléments. D'abord, l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces étudiées est abordé dans la **sous-section 6.3.1**. Ensuite, la capacité des modèles corrélatifs à estimer l'impact du changement global sur la répartition des espèces est discutée dans la **sous-section 6.3.2**. Enfin, l'intérêt de la cartographie de la répartition des espèces par le modèle *Hurdle* pour une meilleure estimation des enjeux actuels est examiné dans la **sous-section 6.3.3**.

Sous-section 6.3.1. L'impact du changement global sur les aires de viabilité.

La modification des conditions climatiques (cf. **sous-section 6.2.1**) et les changements d'occupation et d'utilisation des sols (cf. **sous-section 6.2.2**) devraient entraîner une réduction de l'aire de viabilité de chacune des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France, à tous les horizons temporels et pour tous les scénarios climatiques étudiés (cf. **figure 6.9**).

Toutefois, les dynamiques des aires de viabilité des espèces sont directement dépendantes des scénarios climatiques. Ainsi, le scénario RCP2.6 devrait engendrer une contraction importante de l'aire de viabilité des espèces à l'horizon H1, puis une contraction plus limitée aux horizons H2 et H3. Le scénario RCP4.5 devrait également engendrer une contraction importante des aires de viabilité à l'horizon H1, plus limitée à l'horizon H2, et de nouveau importante à l'horizon H3. Enfin, le scénario RCP8.5 devrait engendrer une contraction importante continue à tous les horizons temporels, entraînant une contraction moyenne de 70 % des aires de viabilité des espèces étudiées à l'horizon H3 (cf. **figure 6.9**).

Toutefois, ces dynamiques sont dépendantes de l'échelle spatiale considérée, et ne sont valables ici que pour le Sud-Est de la France. En effet, l'analyse des résultats à l'échelle de la vallée de la Roya permet d'observer que les dynamiques des aires de viabilité sont sensiblement différentes des dynamiques observées à l'échelle régionale, particulièrement pour les espèces méditerranéennes (cf. **figure 6.10**). La comparaison de ces résultats rappelle que les contractions ou progressions des aires de viabilité annoncées dans cette thèse sont dépendantes des limites des zones étudiées, et ne sont donc valables qu'à l'échelle du Sud-Est de la France ou de la vallée de la Roya. En effet, la majeure partie des espèces étudiées sont réparties au-delà des limites de ces zones d'études, et la contraction de l'aire de viabilité

des espèces à l'échelle du Sud-Est de la France pourrait être ainsi contrebalancée par la progression de ces aires de viabilité à l'échelle européenne ou continentale par exemple.

À l'échelle du Sud-Est de la France, le changement global devrait affecter les aires de viabilité de l'ensemble des espèces étudiées, qu'elles soient méditerranéennes, montagnardes, subalpines ou alpines, fréquentes ou rares, localement denses ou localement peu denses.

Toutefois, il s'avère que le changement global devrait avoir un impact plus modéré sur les aires de viabilité des espèces méditerranéennes que sur celles des espèces montagnardes, subalpines ou alpines (cf. **figure 6.9**). À l'échelle du Sud-Est de la France, une espèce fait exception à la régression généralisée des aires de viabilité des espèces étudiées, il s'agit d'*Ostrya carpinifolia*. En effet, elle est la seule espèce étudiée pour laquelle le changement global devrait engendrer une progression de l'aire de viabilité à l'échelle régionale (cf. **figure 6.9**). Un certain regard critique doit être porté sur ce résultat dans la mesure où nous avons déjà mentionné les difficultés du modèle ViaProb pour modéliser correctement l'aire de viabilité actuelle de cette espèce dans le **chapitre 3**. La progression de l'aire de viabilité de cette espèce est principalement localisée dans des milieux éloignés de la répartition actuelle de celle-ci.

Plus encore, les résultats à l'échelle de la vallée de la Roya permettent de démontrer que la position de l'espèce dans l'espace devrait jouer un rôle déterminant dans les dynamiques de leur aire de viabilité en fonction des différents scénarios climatiques. L'examen de la **figure 6.18** permet d'observer que les aires de viabilité des espèces subalpines ou alpines ne devraient pas progresser en altitude, c'est-à-dire qu'il ne devrait pas y avoir de nouveaux milieux viables pour ces espèces notamment à l'horizon H3. Or, cela ne devrait pas résulter uniquement d'une évolution défavorable des conditions environnementales pour ces espèces, mais également du manque d'espaces disponibles. Les aires de viabilité de ces espèces étant déjà localisée aux plus hauts sommets de la vallée de la Roya, elles devraient diminuer en surface en raison de la modification des conditions climatiques à leurs marges méridionales conduisant à une contraction de ces dernières en raison de l'impossible progression à leurs marges septentrionales (cf. **figure 6.17**). Au contraire, le changement global, et particulièrement les modifications des conditions climatiques, devrait être une opportunité pour les espèces méditerranéennes dont la superficie de milieux viables pour ces dernières

devrait rester importante, voire augmenter selon les différents scénarios climatiques (cf. **figure 6.18**).

En effet, les dynamiques des aires de viabilité des espèces sont majoritairement engendrées par la modification des conditions climatiques et non la modification de l'occupation et de l'utilisation des sols. L'observation des cartes de changements permet d'identifier que la contraction plus au nord et plus en altitude des aires de viabilité est conjointe et proportionnelle à la modification des conditions climatiques notamment des températures (cf. **figure 6.11, 6.12, 6.13 et 6.14**). Deux espèces font exceptions à cette remarque à savoir *Acis nicaeensis* et *Atractylis cancellata*. En effet, les modifications de leur aire de viabilité dépendent davantage des changements d'occupation et d'utilisation des sols. Les aires de viabilité de ces deux espèces sont de tailles réduites, et localisées à proximité de territoires artificialisés. L'artificialisation progressive des territoires modélisées aux horizons H1, H2 et H3 devrait être à l'origine d'une perte non négligeable de milieux viables pour ces espèces, indépendamment de la fluctuation des conditions climatiques. Les résultats montrent que ces deux espèces devraient subir les pertes les plus importantes de milieux viables parmi les espèces étudiées, sans prise en considération du scénario climatique (cf. **figure 6.9**).

Il est cependant nécessaire de garder un esprit critique à la lecture de ces résultats. En effet, l'une des limites majeures de l'utilisation des modèles corrélatifs pour modéliser les aires de viabilité futures est la présence de conditions environnementales non analogues dans la zone étudiée entre les deux périodes et l'absence de prise en compte de ces particularités par les modèles. En effet, les conditions environnementales futures peuvent regrouper des conditions qui ne sont pas présentes actuellement dans le territoire étudié. Or, les modèles corrélatifs vont étudier la distribution de l'espèce dans les conditions environnementales actuelles, et la projection de la probabilité de viabilité de l'espèce dans des conditions aujourd'hui inexistantes va alors reposer sur l'inférence statistique ce qui pourrait conduire à des erreurs. La modélisation des aires de viabilité futures dans ce chapitre repose sur le modèle ViaProb, qui ne repose pas sur l'inférence statistique (cf. **chapitre 3**). Ce modèle est donc théoriquement incapable d'estimer la viabilité d'un milieu qui regroupe des conditions environnementales qui n'existent pas actuellement dans la zone étudiée. Il considère, par défaut, ce milieu comme non viable pour l'espèce, ce qui pourrait remettre en question les résultats présentés dans ce chapitre. Or, la discrétisation des descripteurs de l'environnement

permet de contourner ce problème en incluant, dans les classes les plus extrêmes, des conditions environnementales non présentes sur le territoire étudié aujourd'hui.

Ces résultats apportent une information originale dans la mesure où ils permettent d'estimer les milieux qui ne devraient plus être viables pour les espèces. Mais, permettent-ils d'estimer l'impact du changement global sur la répartition des espèces, objectif premier de cette thèse ?

Sous-section 6.3.2. Une bonne estimation de l'impact sur la répartition ?

L'analyse des comparaisons cartographiques permet de mettre en avant que les populations des espèces n'occupent qu'une part réduite des milieux qui ne devraient plus être viables. Bien que cette part varie selon les espèces en fonction de leur patron de répartition et de densité, les résultats cartographiques permettent d'observer qu'un nombre non négligeable de milieux qui ne devraient plus être viables pour les espèces étudiées ne contiennent actuellement aucune population. Il en est de même pour les milieux qui devraient rester viables, notamment pour les espèces subalpines ou alpines rares. Ainsi, l'analyse des comparaisons cartographiques révèle un écart entre la part des milieux qui ne devraient plus être viables et la part de la population actuellement concernée par cette perte de viabilité.

En effet, l'écart moyen pour l'ensemble des espèces étudiées de 15.1 % à l'échelle du Sud-Est de la France (cf. **figure 6.20 - a**), et de 21.6 % à l'échelle de la vallée de la Roya (cf. **figure 6.20 - b**). Par exemple, cet écart est 34.2 % pour *Arctostaphylos uva-ursi*, car 36.0 % des milieux qui composent l'aire de viabilité de cette espèce ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon ce scénario, mais cela ne concerne que 1.8 % de la population totale de cette espèce à l'échelle du Sud-Est de la France (cf. **figure 6.20 - a**). Autre exemple, cet écart est de 33.1 % pour *Lilium pomponium*, car 33.5 % des milieux qui composent l'aire de viabilité actuelle de cette espèce ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon ce scénario, mais cela concerne 66.6 % de la population totale de cette espèce à l'échelle du Sud-Est de la France (cf. **figure 6.20 - a**).

Ainsi, la part des milieux qui ne devraient plus être viables pour une espèce ne renseigne pas sur la part de la population de l'espèce actuellement concernée par cette perte de viabilité. Il en va de même pour les milieux qui devraient rester viables qui, même s'ils constituent la

majeure partie de l'aire de viabilité des espèces étudiées, ne peuvent contenir qu'une part réduite de la population totale de l'espèce.

Dès lors, l'écart entre la part des milieux qui ne devraient plus être viables et la part de la population actuellement concernée par cette perte de viabilité permet d'affirmer que l'étude de l'impact du changement global sur l'aire de viabilité des espèces végétales ne permet pas une estimation correcte de l'impact du changement global sur la répartition de ces dernières.

Les modèles corrélatifs, dans la mesure où ils modélisent l'aire de viabilité des espèces, sont donc à l'origine d'une mauvaise estimation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces. Il apparaît que les modèles corrélatifs surestiment cet impact pour la majorité des espèces étudiées. La proportion d'espèces pour lesquelles les modèles corrélatifs sont à l'origine d'une surestimation ou d'une sous-estimation varie selon l'échelle spatiale considérée.

À l'échelle du Sud-Est de la France, selon le scénario RCP8.5, la part des milieux qui ne devraient plus être viables est supérieure à la part de la population actuellement concernée par cette perte de viabilité pour 80 % (n = 20) des espèces étudiées (cf. **figure 6.20 - a**). Les modèles corrélatifs sont donc à l'origine d'une surestimation de l'impact du changement global pour ces espèces. Pour 20 % (n = 5) des espèces, la part des milieux qui ne devraient plus être viables est inférieure à la part de la population actuellement concernée par cette perte de viabilité. Dans ce cas, les modèles corrélatifs sont donc à l'origine d'une sous-estimation de l'impact du changement global pour ces espèces. À l'échelle de la vallée de la Roya, selon le scénario RCP8.5, les résultats de ce chapitre suggèrent que les modèles corrélatifs surestiment l'impact du changement global pour 88 % (n = 22) des espèces étudiées, et sous-estiment cet impact pour 12 % (n = 3) des espèces étudiées (cf. **figure 6.20 - b**).

Les résultats cartographiques (cf. **figure 6.21, 6.22 et 6.23**) permettent également de visualiser des zones de stabilité relative, c'est-à-dire des milieux qui sont actuellement viables et qui devraient être viables pour l'espèce à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables pour l'espèce à l'horizon H1 ou H2. Cette fluctuation de la viabilité des milieux au cours du temps questionne la capacité des espèces à persister dans des milieux qui ne pourraient

plus être viables sur une échelle pluriannuelle. Plus généralement, le décalage conjoint et proportionnel des aires de viabilités et des conditions climatiques démontre, encore une fois, les difficultés qu'ont les modèles corrélatifs à retranscrire la complexité des dynamiques de la répartition des espèces dans un contexte de changement. Notamment, parce qu'ils ne prennent pas en compte les processus qui permettent la persistance des espèces dans des milieux qui ne devraient plus être viables d'une part, et la propagation des espèces dans les milieux qui devraient devenir viables d'autre part.

Plus encore, outre l'absence de ces processus pourtant essentiels, l'incapacité des modèles corrélatifs à établir des estimations correctes de l'impact du changement global sur la répartition des espèces réside avant tout dans le fait qu'ils ne modélisent pas l'objet géographique adapté pour cet objectif.

C'est ici que se trouve l'intérêt de la méthode de cartographie de la répartition actuelle proposé dans le **chapitre 5**. La confrontation des résultats avec les sorties des modèles corrélatifs permet dès lors d'identifier les populations localisées dans des milieux qui ne devraient plus être viables et donc, d'évaluer la part de la population de l'espèce qui pourrait être vulnérable au changement global à un horizon proche.

Sous-section 6.3.3. Vers une meilleure identification des enjeux ?

La confrontation entre les cartes des changements des aires de viabilité des espèces et la répartition actuelle de ces dernières permet d'affirmer qu'une proportion non négligeable des populations des espèces étudiées est localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5.

En effet, pour l'ensemble des espèces étudiées, la part moyenne de la population localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables est comprise entre 21 % et 24 % selon l'échelle spatiale considérée, mais peut atteindre près de 97 % de la population totale d'une espèce (cf. **figure 6.20**).

Les résultats démontrent que la part des populations qui devraient être vulnérables aux changements environnementaux à un horizon proche varie selon les espèces. Pour certaines espèces cette part est réduite, pour d'autres elle concerne la quasi-totalité de la population de l'espèce. Par exemple, bien que la contraction de l'aire de viabilité de *Arctostaphylos uva-*

ursi devrait être l'une des plus importantes des espèces étudiées, cette perte de milieux viables ne devrait concerner que 1.8 % de la population totale de cette espèce (cf. **figure 6.20 - a**). Au contraire, les résultats indiquent que 96.0 % de la population d'*Atractylis cancellata* devrait être vulnérable aux changements environnementaux à l'horizon H1 (cf. **figure 6.20 - a**).

Ainsi, cette méthode de confrontation présentée dans ce chapitre permet de hiérarchiser les espèces en fonction de la part de leur population qui devrait être vulnérable (cf. **figure 6.20**). Cette méthode pourrait donc permettre aux décideurs et aux gestionnaires d'aires protégées d'identifier les espèces les plus vulnérables, et donc de prioriser les efforts de conservation et de protection sur certaines espèces. Par exemple, *Acis nicaeensis* est déjà sur la liste rouge des espèces menacées de France (UICN France *et al.*, 2018) et ce travail met à jour l'estimation de sa vulnérabilité, et la confirme amplement. Plus encore, ces cartes permettent de localiser les milieux qui potentiellement regroupent des populations vulnérables, elles permettent donc d'identifier des espaces à enjeux.

D'autant que les résultats indiquent également que les populations qui devraient être vulnérables ne sont pas uniquement les populations peu denses localement en marge de répartition des espèces. En effet, la distribution des catégories de densité des populations dites vulnérables est similaire à la distribution des catégories de densité des populations localisées dans des milieux qui devraient rester viables (cf. **figure 6.24**). Ainsi, les populations vulnérables à un horizon proche pourraient être des populations dont la densité locale est supérieure à 50 % comme en témoigne la **figure 6.22** à l'échelle de la vallée de la Roya.

Plus encore, la confrontation entre les cartes des changements des aires de viabilité des espèces et la répartition actuelle de ces dernières permet de localiser les populations vulnérables des espèces étudiées. Ces cartes permettent, dès lors, de mettre en place une campagne de terrain pour identifier l'impact des changements récents sur ces populations, afin d'obtenir une meilleure connaissance des dynamiques actuelles. Connaissance nécessaire pour modéliser l'impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées à l'horizon 2100.

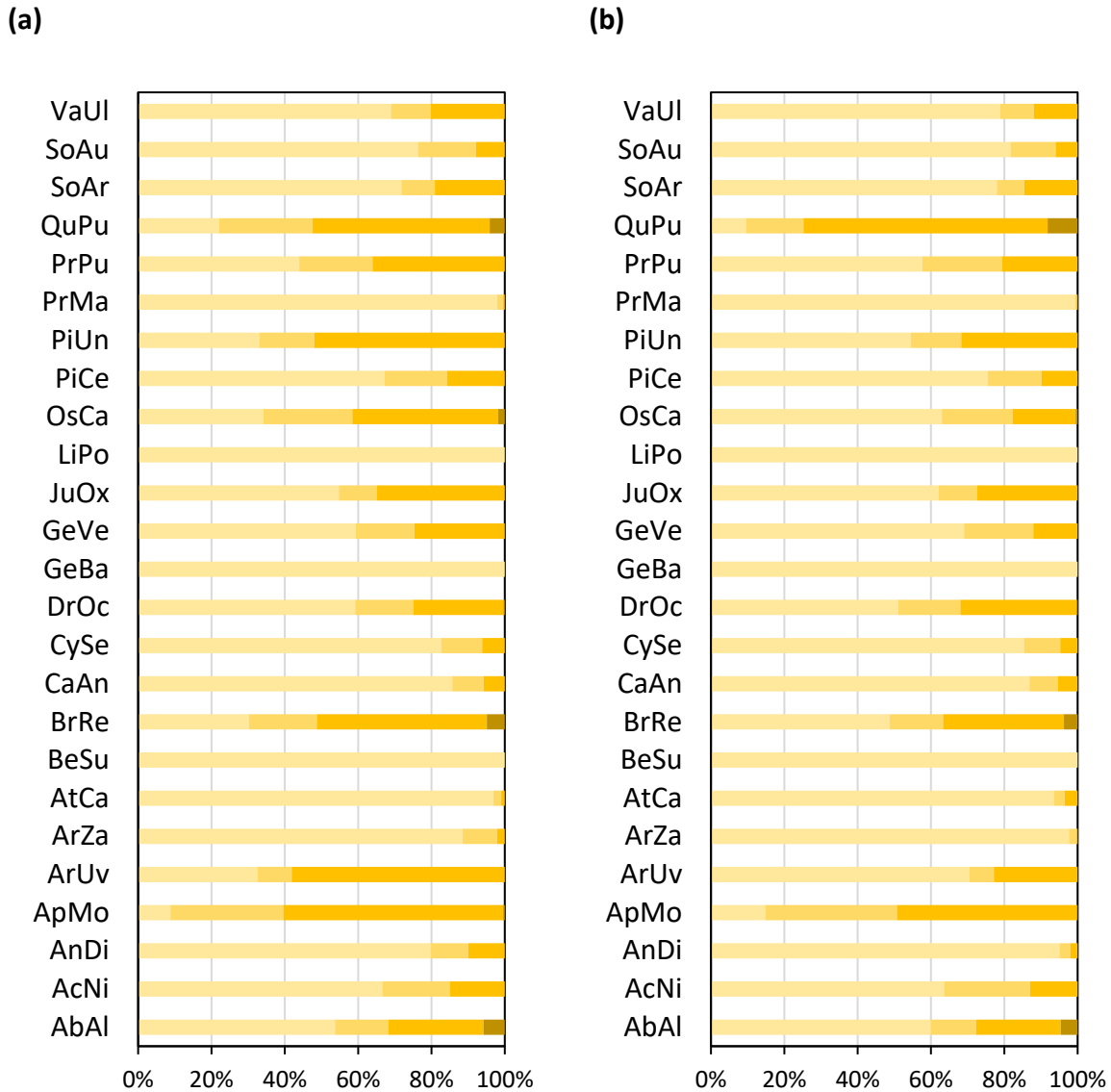


Figure 6.24. Distribution de la densité des populations des espèces localisées dans zones de maintien et de perte de la viabilité. Distribution dans quatre catégories de densité, de la couleur la plus claire à la couleur la plus foncée : densité inférieure à 5 %, densité comprise entre 5 et 10 %, densité comprise entre 10 % et 50 %, et densité supérieure à 50 %. Les pourcentages mentionnés représentent une moyenne sur l'ensemble des trois scénarios climatiques. (a) Populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables à l'horizon H1. (b) Populations présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1.

Conclusion

À l'échelle du Sud-Est de la France, le changement global devrait entraîner la régression des aires de viabilité de l'ensemble des espèces étudiées, qu'elles soient méditerranéennes, montagnardes, subalpines ou alpines, fréquentes ou rares, localement denses ou localement peu denses. La confrontation entre les cartes des changements des aires de viabilité des espèces et la répartition actuelle de ces dernières renseigne sur la part de la population de l'espèce actuellement concernée par cette perte de viabilité. Les résultats indiquent que, en moyenne, 24 % de la population des espèces étudiées est vulnérable aux changements environnementaux qui devraient subvenir à l'horizon H1 d'après le scénario RCP8.5. Cette part de population vulnérable atteint 96 % pour *Atractylis cancellata* et 70 % pour *Acis nicaeensis*. La mise en place d'une campagne de terrain pour comprendre l'impact des changements récents sur ces populations vulnérables, et sur les populations des espèces étudiées en général, permettrait d'obtenir une meilleure connaissance des dynamiques actuelles. Connaissance nécessaire pour modéliser l'impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées à l'horizon 2100.

Chapitre 7. Identification des facteurs de changement et évaluation des impacts sur la dynamique de population des espèces.

Modéliser l'impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées à l'horizon 2100 nécessite d'identifier l'impact des changements récents sur leurs populations afin d'obtenir une meilleure connaissance de leurs dynamiques actuelles.

Pour ce faire, la méthode la plus appropriée est de réaliser une étude diachronique sur plusieurs périodes afin de comparer les données récoltées et d'identifier les dynamiques des espèces. C'est notamment ce qui a été réalisé dans plusieurs études (Morueta-Holme *et al.*, 2012 ; Angelo et Daehler, 2013 ; Amano *et al.*, 2014) afin de déterminer l'impact du changement global sur la répartition des espèces, et c'est également sur cette démarche que reposent les principaux programmes nationaux ou internationaux de suivi de l'impact des changements environnementaux sur la répartition et la composition de la végétation, tels que ORCHAMP⁶ ou GLORIA⁷. Or, une étude diachronique est incompatible avec la temporalité de cette thèse, et ne nous ne possédons pas de jeux de données antérieures comme état de référence à comparer à l'actuel. Néanmoins, en estimant l'âge des individus, l'étude de la dynamique de population des espèces ligneuses permet de révéler l'impact des changements passés d'une manière synchronique. La confrontation entre les changements de la viabilité et la répartition actuelle des espèces, établi dans le **chapitre 6**, a permis d'identifier les populations vulnérables au changement global, c'est-à-dire les populations situées dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon 2021-2050 selon le scénario RCP8.5. Ainsi, nous avons choisi dans cette thèse d'étudier l'impact du changement global par la réalisation d'une étude synchronique sur la dynamique des populations vulnérables, et d'étudier dans quelles mesures elle diffère de celles des populations non vulnérables.

⁶ <https://orchamp.osug.fr/home>

⁷ <https://gloria.ac.at/home>

Section 7.1. Synthèse bibliographique et objectifs.

Cette démarche méthodologique engendre toutefois des contraintes, et repose sur des hypothèses qui doivent être précisées.

Sous-section 7.1.1. Synthèse bibliographique.

7.1.1.1. Des impacts déjà visibles ?

Afin d'identifier l'impact du changement global, nous établissons l'hypothèse qu'une étude synchronique en 2018 peut permettre d'identifier les impacts passés sur plusieurs décennies et ainsi estimer la dynamique des espèces étudiées entre la période de référence et le début de l'horizon H1, afin de projeter ces dynamiques de l'horizon H1 jusqu'à la fin de l'horizon H3.

Cette hypothèse est fondée sur le faible nombre d'années (3) qui sépare la campagne de terrain (2018) du début de l'horizon H1 (2021-2050) par rapport aux 13 années qui la séparent de la fin de la période de référence (1976-2005). En effet, les aires de viabilité actuelles des espèces étudiées ont été modélisées à partir de données climatiques calibrées sur la période de référence 1976-2005 (cf. **chapitre 3**). Pour ce qui est des aires de viabilité futures, elles ont été modélisées à partir de projections climatiques sur plusieurs horizons temporels, dont l'horizon H1 calibré sur la période 2021-2050 (cf. **chapitre 6**). Cette campagne de terrain est donc située plus proche du début de l'horizon H1 que de la fin de la période de référence, ainsi nous émettons l'hypothèse que celle-ci décrit un état de la végétation au début de l'horizon H1 et non plus celui de la période de référence dont l'année médiane date de 28 ans au jour de la campagne. Sur la base de cette hypothèse, l'étude synchronique de la dynamique de population rétrospective sur plusieurs décennies devrait permettre d'identifier des signaux résultant de l'impact du changement global entre la période de référence et le début de l'horizon H1. Cependant, étudier les impacts des changements en cours sur la dynamique de population des espèces suppose que ces impacts soient identifiables, et en nombre suffisant pour qu'ils soient représentatifs.

7.1.1.2. Contraintes liées aux espèces étudiées et à la zone d'étude.

Cette hypothèse est donc à l'origine de deux contraintes majeures. D'une part, pour espérer identifier des signaux du changement global de manière synchronique, il est nécessaire de travailler sur des espèces pérennes qui offrent la possibilité d'estimer leur âge. D'autre part,

afin d'identifier des signaux il s'avère nécessaire de récolter une quantité importante de données, ce qui est incompatible avec la temporalité de cette thèse si l'étude est réalisée à l'échelle régionale.

Ainsi, seules les espèces ligneuses ont été étudiées lors de cette campagne de terrain. Elles sont au nombre de neuf, dont sept espèces arborées, à savoir *Abies alba*, *Ostrya carpinifolia*, *Pinus cembra*, *Pinus uncinata*, *Quercus pubescens*, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*, et deux espèces arbustives, à savoir *Cytisophyllum sessilifolium* et *Juniperus oxycedrus*. Par ailleurs, la dynamique de population de ces neuf espèces a uniquement été étudiée à l'échelle de la vallée de la Roya afin de récolter, en un temps restreint, une quantité suffisante de données pour garantir la robustesse scientifique des statistiques. Pour identifier l'impact des changements en cours sur la dynamique de population, il est nécessaire de rappeler le contexte historique de la zone étudiée afin de prendre en compte les dynamiques, passées et récentes, de la végétation dans cette analyse.

7.1.1.3. Dynamiques de la végétation dans la vallée de la Roya.

Les perturbations anthropiques ont un rôle prépondérant dans les dynamiques des paysages du pourtour méditerranéen, et ce, depuis des milliers d'années (Quézel et Médail, 2003 ; Blondel *et al.*, 2010). Le système agro-sylvo-pastoral a eu un rôle majeur dans la structuration et l'évolution des paysages méditerranéens, tout comme son abandon progressif depuis plus d'un siècle (Quézel et Médail, 2003 ; Boillet *et al.*, 2004 ; Blondel *et al.*, 2010). La compréhension de la dynamique des populations et de leur capacité de résilience passe par la compréhension et la prise en compte des perturbations anthropiques en cours et de leurs dynamiques. Ainsi, pour comprendre la dynamique de populations des espèces étudiées, il est nécessaire de rappeler brièvement le contexte historique de cette vallée.

Pendant plusieurs siècles, les agriculteurs ont aménagé les reliefs escarpés de cette vallée en terrasses afin de limiter l'érosion des sols, bénéficier de sols plus profonds et d'une meilleure infiltration de l'eau, et surtout permettre une mise en culture plus facile. La mise en culture et la création des terrasses de cultures a profondément transformé le paysage et a entraîné une réduction importante des milieux forestiers dans cette vallée (Boillet *et al.*, 2004). Dès le début du XXe siècle, la déprise agricole a engendré l'abandon progressif des terrasses de cultures (généralement céréalières et maraîchères), parfois au profit de l'élevage sur prairies,

qui a ensuite également progressivement disparu depuis la moitié du XXe, entraînant l'abandon de ces terrasses et leur enrichissement (Boillet et *al.*, 2004). Ces processus ont engendré un retour progressif des milieux forestiers par évolution naturelle, conduisant à une importante progression spatiale des milieux forestiers dans cette vallée depuis le début du XXe, au détriment des formations herbacées.

La vallée de la Roya est donc composée de quelques forêts relativement anciennes, qui ne reposent pas sur des friches agricoles récentes, où les espèces sont des espèces dryades dans une dynamique plutôt stable (*Abies alba* ou *Quercus pubescens* par exemple), et de forêts relativement jeunes, qui reposent sur des friches agricoles récentes, où les espèces sont des espèces pionnières dans une dynamique expansionniste (*Pinus sylvestris* ou *Pinus halepensis* par exemple), et, sous lesquelles, les espèces forestières progressent.

Ainsi, les activités humaines et leurs évolutions ont engendré d'importantes modifications de l'organisation spatiale de la végétation sur des périodes temporelles relativement courtes, et conditionnent, encore aujourd'hui, la dynamique des espèces végétales.

Sous-section 7.1.2. Objectifs.

Ainsi, l'objectif de ce chapitre est de récolter des données sur les populations qui ne sont pas considérées, en 2018, comme vulnérables et sur celles vulnérables afin de rechercher des signaux de l'impact du changement global sur la dynamique de ces populations dans la vallée de la Roya. Cette identification des signaux sur le terrain doit ensuite permettre de paramétrer un modèle dynamique spatialement explicite capable de simuler les processus démographiques des espèces végétales.

Les données récoltées lors de cette campagne de terrain doivent permettre de répondre aux questions suivantes : comment varie la dynamique de population, incluant les populations vulnérables, des espèces étudiées dans la vallée de la Roya ? Quels sont les facteurs de changement ? Observe-t-on des signaux de l'impact des changements récents sur les populations étudiées ? Si oui, quels sont-ils et correspondent-ils avec l'impact attendu du changement global sur la dynamique de population des espèces végétales ?

Section 7.2. Méthode.

Afin de répondre à ces objectifs, la méthode mise en place repose sur la réalisation d'une campagne de récolte de données dans la vallée de la Roya. La stratégie d'échantillonnage est décrite dans la **sous-section 7.2.1**, et le dispositif de collecte des données est présenté dans la **sous-section 7.2.2**. Enfin, les indicateurs calculés à partir des données récoltées sont exposés dans la **sous-section 7.2.3**.

Sous-section 7.2.1. Une stratification du territoire.

La stratégie repose sur un échantillonnage stratifié (cf. **figure 7.1**). La zone d'étude a été découpée en fonction de la localisation des populations vulnérables et de celles qui ne sont pas considérées comme telles (cf. **chapitre 6**). Pour ce faire, les zones qui regroupent ces populations ont été extraites à partir des cartes issues de la confrontation entre la répartition des espèces et les changements des aires de viabilité de ces dernières (cf. **sous-section 6.3.4**). La vallée de la Roya est ainsi découpée en deux strates pour chacune des neuf espèces étudiées (cf. **figure 7.2**). L'échantillonnage ainsi construit permet d'obtenir des données sur la dynamique des populations vulnérables ou non pour chacune des neuf espèces étudiées dans la vallée de la Roya.

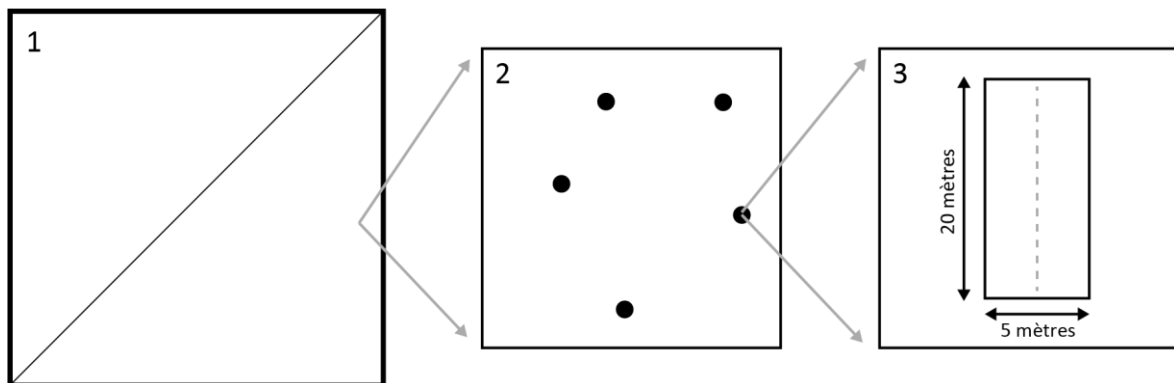


Figure 7.1. Stratégie d'échantillonnage : une stratification de la zone d'étude.

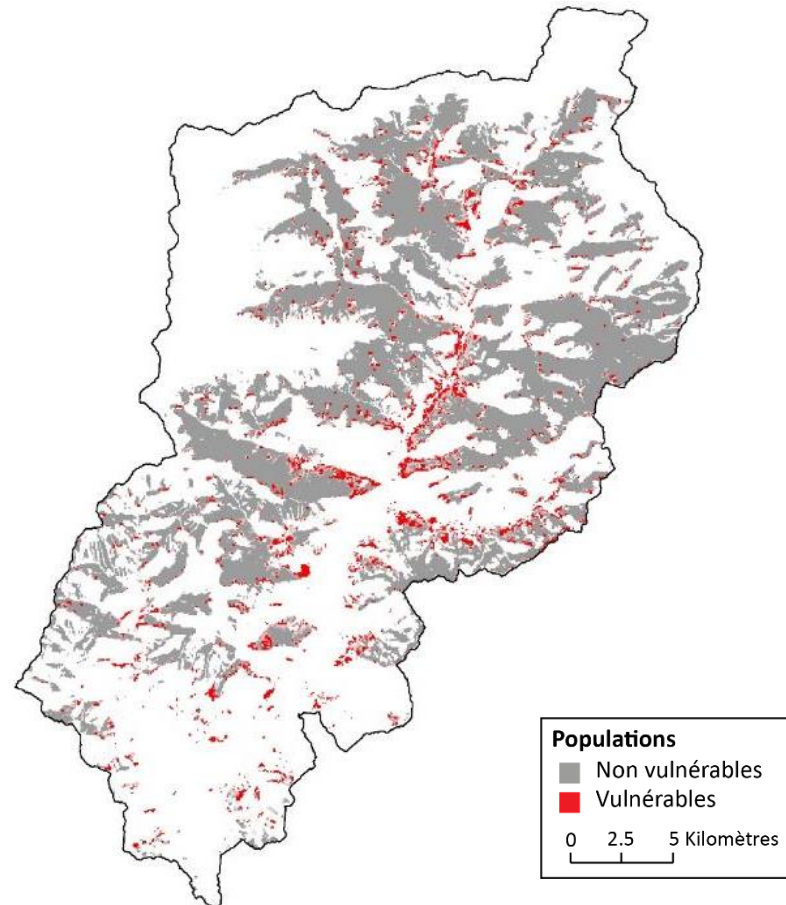


Figure 7.2. Stratification de la vallée de la Roya en fonction de la localisation des populations d'*Abies alba*. Les populations non vulnérables sont représentées en gris, et les populations vulnérables en rouge.

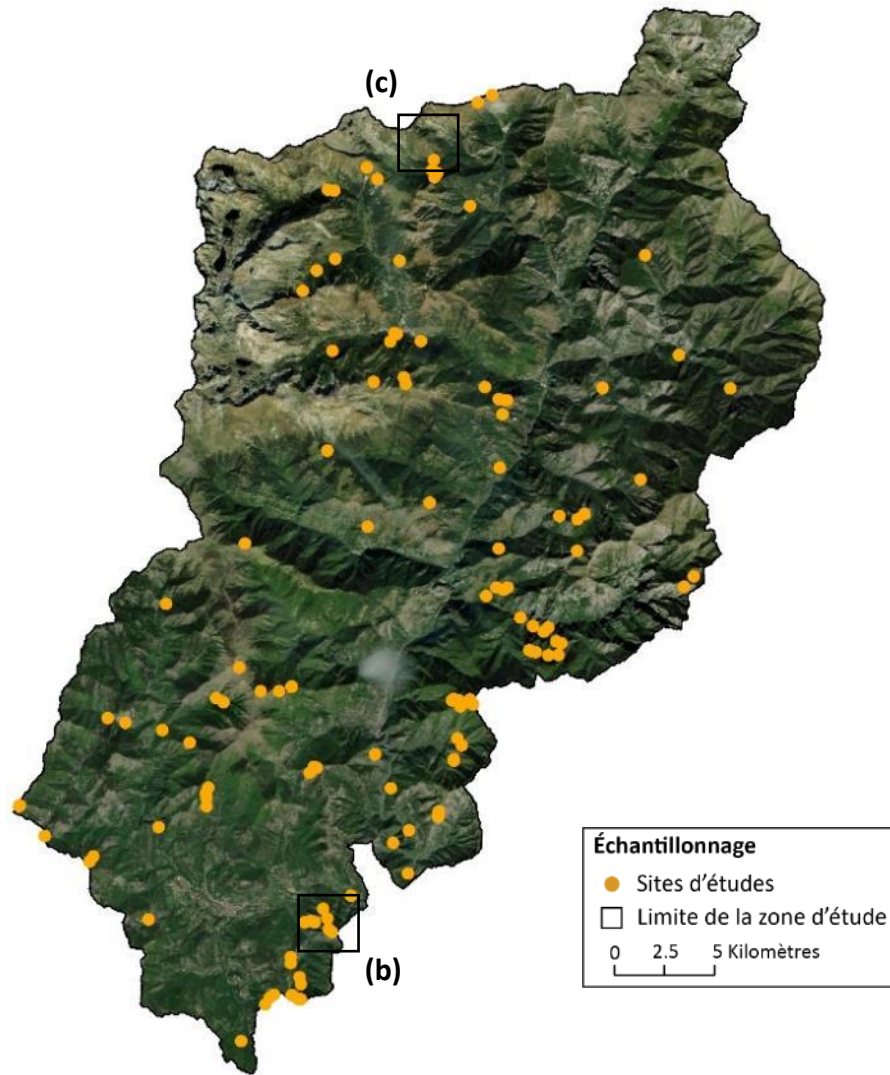
Au sein de chacune de ces strates, une sélection aléatoire de sites d'études a été réalisée parmi un ensemble de relevés SILENE de sorte à cibler des endroits où les espèces étudiées sont présentes. En effet, contrairement à la campagne de récolte des données sur la densité des espèces (cf. **chapitre 4**), l'absence des espèces ici ne représente pas une information intéressante en raison de la nécessité d'obtenir des données sur leur dynamique de population. Dès lors, afin d'optimiser cette campagne de terrain, nous avons établi une pré-sélection de sites potentiels à partir de relevés SILENE. Une sélection aléatoire a été réalisée parmi ces relevés contraints par deux éléments. D'une part, nous avons privilégié les relevés qui indiquaient la présence de plusieurs des espèces étudiées au sein d'un même relevé, et d'autre part, nous avons sélectionné les relevés situés à moins de quatre kilomètres d'une

route et de cent mètres d'un sentier et qui sont localisés dans des populations considérées comme vulnérables ou non selon le plus grand nombre de scénarios climatiques.

Au total, 139 sites d'études ont été sélectionnés. La localisation de ces sites est observable dans la **figure 7.3 - a**. La densité des relevés est plus importante au sud de la vallée de la Roya et dans les fonds de vallée, ce qui est cohérent avec les dynamiques des aires de viabilité des espèces qui devraient se décaler plus au nord et plus en altitude (cf. **chapitre 6**). En effet, le sud de la vallée de la Roya réunit tout autant les populations vulnérables des espèces montagnardes, mais également les populations non vulnérables des espèces méditerranéennes telles qu'*Ostrya carpinifolia* par exemple (cf. **figure 7.3 - b**). Les sites d'études localisées plus au nord et plus en altitude réunissent les populations non vulnérables des espèces montagnardes telles que *Pinus uncinata* par exemple (cf. **figure 7.3 - c**).

Dans ces 139 sites d'études, les neuf espèces étudiées ont été observées dans des proportions différentes. En effet, *Quercus pubescens* a été observée dans 61 sites d'études, alors que *Pinus cembra* n'a été observée que dans 6 sites d'études (**tableau 7.1**). Les différences entre les nombres de sites d'études dans ces populations s'expliquent d'une part, par l'absence des espèces étudiées dans des sites où les relevés SILENE attestaient pourtant la présence des espèces, et d'autre part, parce que les espèces étudiées ont également été observées dans des milieux où les relevés SILENE n'indiquaient pas leur présence. Dans ce dernier cas, les sites d'études sont majoritairement localisés dans des populations non vulnérables, ce qui a engendré une augmentation du nombre de sites d'études dans ces populations pour la grande majorité des espèces, exceptées pour *Pinus cembra* et *Pinus uncinata*, plus rares à l'échelle de la vallée de la Roya. L'absence des espèces dans les sites où les relevés SILENE en attestaient pourtant la présence semble résulter de l'écart entre le dispositif de récolte des données utilisé dans cette étude, et ceux utilisés dans les relevés SILENE. Il est fort probable que la surface étudiée (cf. **sous-section 7.2.2**) soit plus réduite que la surface étudiée pour attester la présence des espèces dans les relevés SILENE. Il s'agit donc ici d'une absence d'observation, qui ne peut être mis en relation avec un probable impact du changement global.

(a)



(b)



(c)



Figure 7.3. Localisation des sites d'études dans la vallée de la Roya. Exemples de sites d'études pour deux espèces étudiées pour (a) *Ostrya carpinifolia* dans le site d'étude n°72, et (b) *Pinus uncinata* dans le site d'étude n°37.

Tableau 7.1. Nombre de sites d'études dans les populations non vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées.

Espèces	Sites d'études dans des populations vulnérables	Sites d'études dans des populations non vulnérables
OsCa	5	40
QuPu	4	57
AbAl	11	29
CySe	3	47
SoAr	8	37
JuOx	4	20
SoAu	5	14
PiUn	4	4
PiCe	3	3

Sous-section 7.2.2. Des relevés surfaciques pour récolter les données.

D'après la synthèse bibliographique établie dans la **sous-section 4.1.1**, l'unité surfacique est le dispositif de collecte des données le plus adapté pour une récolte exhaustive de données dans un site d'étude. Ce dispositif a donc été sélectionné, mais il a toutefois été adapté afin qu'il soit réalisable dans la temporalité de cette thèse.

Ainsi, au sein de chaque site d'étude, nous avons récolté les informations dans une unité surfacique de 20 mètres de longueur et de 5 mètres de largeur, soit une surface de 100 mètres carrés (cf. **figure 7.1**). Ce dispositif rectangulaire permet de progresser rapidement en étant placé au centre du dispositif et en relevant toutes les informations situées à 2.5 mètres de part et d'autre de la ligne centrale. La direction de ce dispositif a été sélectionnée aléatoirement. Le dispositif de collecte des données est visible en **figure 7.4**. Dans cette unité surfacique, nous avons récolté le diamètre et la hauteur de chacun des arbres et des arbustes des espèces étudiées présents sur le site, ainsi que des informations concernant l'état de santé des individus. Nous avons fait la distinction entre les individus sains et les individus atteints. Nous définissons les individus atteints comme l'ensemble des individus atteints par des parasites ou des maladies, ainsi que les individus présentant des signes de dépérissement. Une description détaillée a été effectuée pour chacun des individus atteints. Dans cette unité

surfacique, les jeunes pousses et les individus morts ont également été comptabilisés, et une description des caractéristiques du milieu a systématiquement été réalisée. Il s'est agi de renseigner un ensemble d'informations sur l'altitude, la géologie, la pédologie, la présence d'activités humaines et le type d'activités, les taux de recouvrement estimés des arbres, des arbustes et des plantes herbacées ainsi que les principales espèces dominantes de ces différentes strates.

Au total, près de 2 027 arbres et 4 066 arbustes et jeunes pousses ont été étudiés au sein de ces 139 relevés (**tableau 7.2**). Pour les espèces arborées, le nombre d'individus est compris entre 598 pour *Abies alba* et 18 pour *Pinus cembra*. Pour les espèces arbustives, il est compris entre 2 012 pour *Cytisophyllum sessilifolium* et 94 pour *Juniperus oxycedrus*.

Tableau 7.2. Nombre d'individus étudiés et de jeunes pousses comptabilisées pour chacune des espèces lors de cette campagne de terrain.

Espèces	Sites d'études	Nombre d'individus	Jeunes pousses
AbAl	40	598	391
OsCa	45	564	253
SoAr	45	449	583
QuPu	61	221	539
SoAu	19	101	76
PiUn	8	76	0
PiCe	6	18	2
CySe	50	2 012	76
JuOx	24	94	40

Cette campagne de terrain a été réalisée pendant le printemps et l'été de l'année 2018. Au total, cette campagne de terrain aura nécessité deux mois de travail, et près de 200 kilomètres de déplacement pédestre.

(a)



(b)



Figure 7.4. Dispositif de collecte des données lors de la campagne de terrain. (a) site d'étude n°65. (b) site d'étude n°70. Le décimètre représente le centre du dispositif, et les lignes jaunes rajoutées sur les photographies indiquent les limites.

Sous-section 7.2.3. La structure et la dynamique des populations.

Les données récoltées ont permis la création de 33 indicateurs. Il s'agit d'indicateurs qui permettent de caractériser la structure (cf. **tableau 7.3**) et la dynamique (cf. **tableau 7.4**) des populations étudiées.

Les indicateurs qui caractérisent la structure de la population sont au nombre de 18. Ils permettent de déterminer le nombre d'individus dans chacune des classes de hauteur préalablement définies, mais également de déterminer le nombre de jeunes pousses, d'individus morts, ainsi que le nombre de jeunes individus ou d'individus âgés sains ou atteints.

Tableau 7.3. Indices de structure de la population.

Code	Description
Cl. Tot	Nombre total d'individus
Cl. 1	Nombre total d'individus de moins de 25 cm de hauteur
Cl. 2	Nombre total d'individus dont la hauteur est comprise entre 25 cm et 50 cm
Cl. 3	Nombre total d'individus dont la hauteur est comprise entre 50 cm et 1 m
Cl. 4	Nombre total d'individus dont la hauteur est comprise entre 1 m et 2 m
Cl. 5	Nombre total d'individus dont la hauteur est comprise entre 2 m et 5 m
Cl. 6	Nombre total d'individus dont la hauteur est comprise entre 5 m et 10 m
Cl. 7	Nombre total d'individus dont la hauteur est supérieure à 10 m
Cl. J	Nombre total de jeunes individus, c'est-à-dire de moins de 50 cm de hauteur
Cl. V	Nombre total d'individus âgés, c'est-à-dire de plus de 50 cm de hauteur
JP	Nombre de jeunes pousses
JPM	Nombre de jeunes pousses mortes
VM	Nombre d'individus morts
JBS	Nombre de jeunes individus sains
JMS	Nombre de jeunes individus atteints
VBS	Nombre d'individus âgés sains
VMS	Nombre d'individus âgés atteints

Nous établissons le postulat que la hauteur des individus permet une approximation de l'âge au sein d'une espèce. Il ne s'agit pas de viser une estimation précise de l'âge mais de construire des classes d'âges assez larges. Nous sommes conscients que ce postulat peut être soumis à de nombreuses critiques dans la mesure où la croissance en hauteur des individus végétaux est fortement dépendante des conditions environnementales *in-situ* et des caractéristiques

propres à chacune des espèces. Toutefois, nous estimons que la hauteur des individus est une donnée essentielle pour caractériser la structure des populations, et que c'est une information suffisante pour faire une simple distinction entre les jeunes individus et les individus âgés dans la vallée de la Roya pour l'ensemble des espèces étudiées.

Les indicateurs qui caractérisent la dynamique de population sont calculés à partir des indices de structure de population. Ils sont au nombre de 15, et permettent d'estimer les taux d'individus sains ou atteints, ainsi que les taux de survie ou de mortalité des individus. Ils permettent également de calculer le taux de résilience des individus, ce dernier est le résultat du quotient entre le nombre d'individus observés avec rejets et la somme entre le nombre d'individus observés avec rejets et le nombre d'individus morts.

Tableau 7.4. Indices de dynamique de la population.

Code	Description	Formule
Prod. Eff	Production effective de la population	JP + JPM
S. JP	Taux de survie des jeunes pousses	JPM / JP
S. Cl. 1	Taux de survie des jeunes individus	Cl. 1 / JP
S. Cl. 2	Taux de survie des individus lors de la croissance entre Cl. 1 et Cl. 2	Cl. 2 / Cl. 1
S Cl. 3	Taux de survie des individus lors de la croissance entre Cl. 2 et Cl. 3	Cl. 3 / Cl. 2
S. Cl. 4	Taux de survie des individus lors de la croissance entre Cl. 3 et Cl. 4	Cl. 4 / Cl. 3
S. Cl. 5	Taux de survie des individus lors de la croissance entre Cl. 4 et Cl. 5	Cl. 5 / Cl. 4
S. Cl. 6	Taux de survie des individus lors de la croissance entre Cl. 5 et Cl. 6	Cl. 6 / Cl. 5
S. Cl. 7	Taux de survie des individus lors de la croissance entre Cl. 6 et Cl. 7	Cl. 7 / Cl. 6
M. JV	Taux de mortalité des individus	VM / Cl. V
BS. J	Taux de jeunes individus sains	JBS / Cl. J
MS. J	Taux jeunes individus atteints	JMS / Cl. J
BS. V	Taux d'individus âgés sains	VBS / Cl. V
MS. V	Taux d'individus âgés atteints	VMS / Cl. V
R. BS	Taux de résilience des individus	Voir corps du texte

Ces indicateurs ont été calculés pour l'ensemble des sites d'études. Une comparaison a été effectuée entre les indices calculés à partir des données récoltées dans des populations non vulnérables d'une part, et dans des populations vulnérables d'autre part.

Section 7.3. Résultats.

Cette section a pour objectif de présenter les données récoltées lors de cette campagne de terrain. D'abord, la comparaison entre la structure des populations non vulnérables et des populations vulnérables est présentée dans la **sous-section 7.3.1**. Ensuite, une comparaison de l'état de santé des individus entre ces populations est proposée dans la **sous-section 7.3.2**.

Sous-section 7.3.1. Des populations aux structures différenciées.

La **figure 7.5 - a** permet d'observer la structure des populations non vulnérables et des populations vulnérables de chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Ce qui différencie la structure de ces populations, c'est la proportion des différentes classes de hauteur. En effet, il s'avère que les populations non vulnérables regroupent davantage d'individus dont la hauteur est inférieure à 50 centimètres, et les populations vulnérables regroupent davantage d'individus dont la hauteur est supérieure à 5 mètres.

Pour *Quercus pubescens* par exemple, les individus de moins de 50 centimètres représentent 25 % des populations non vulnérables contre seulement 14 % des populations vulnérables. Au contraire, les individus de plus de 5 mètres de hauteur représentent 46 % des populations non vulnérables, mais 71 % des populations vulnérables (cf. **figure 7.5 - a**). Il est donc tout à fait possible de supposer que dans ces milieux viables entre 1976 et 2005 et qui ne devraient plus être viables entre 2021 et 2050, la reproduction soit très nettement affaiblie. Pour les espèces arborées, une seule espèce diffère de la tendance générale, à savoir *Pinus cembra*, pour laquelle aucun individu de moins d'un mètre n'a été observé dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables, mais cela résulte, peut-être, du peu de données qui ont été récoltées pour cette espèce. Pour les espèces arbustives, le constat est similaire, la proportion d'individus supérieure à 25 centimètres est plus importante dans les populations vulnérables, particulièrement pour *Juniperus oxycedrus*, dans la mesure où aucun individu de moins de 25 centimètres n'a été observé dans ces populations (cf. **figure 7.5 - a**).

Ainsi, à l'échelle de la vallée de la Roya, la structure des populations vulnérables diffère sensiblement de celle des populations qui ne sont pas vulnérables.

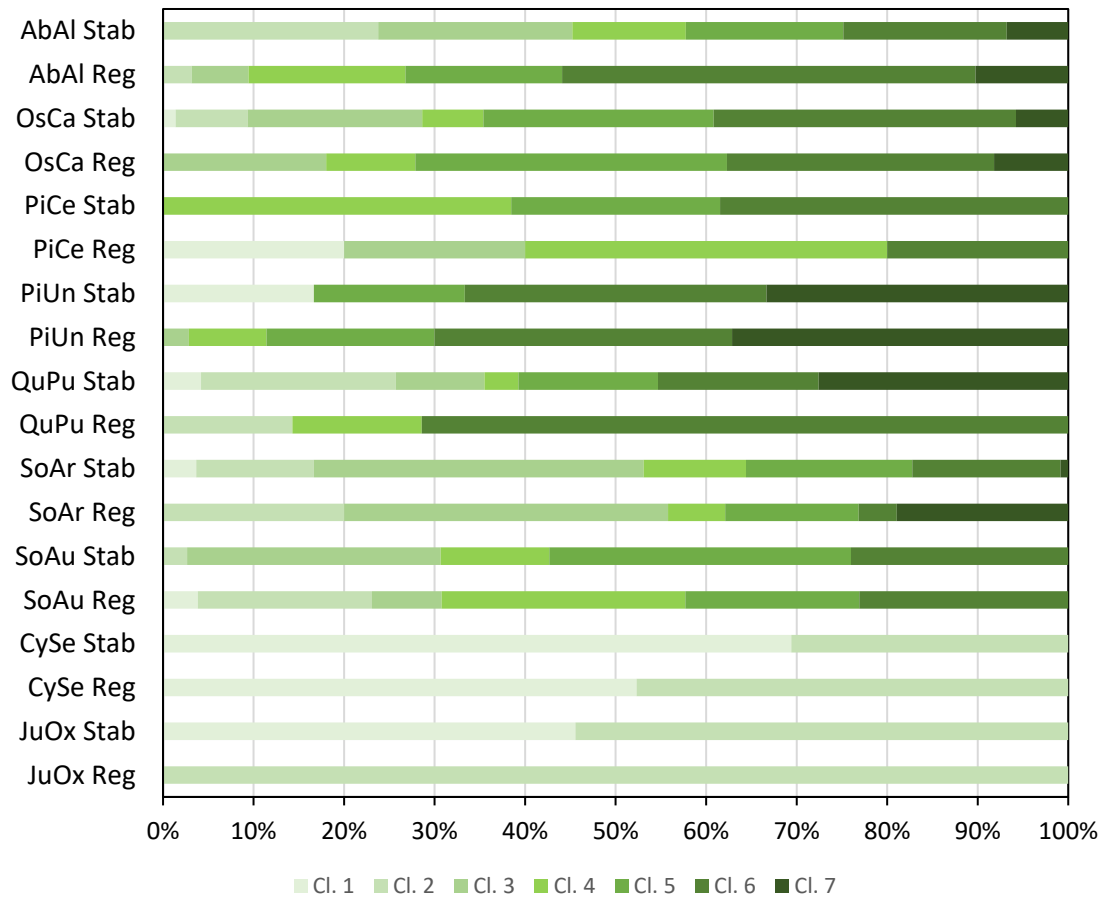
La simplification de la structure des populations de ces espèces en deux catégories que sont les jeunes individus (individus de moins de 50 cm pour les espèces arborées, et individus de

moins de 25 cm pour les espèces arbustives), et les individus âgés (individus de plus de 50 cm pour les espèces arborées, et individus de plus de 25 cm pour les espèces arbustives), permet de remarquer que la proportion de jeunes individus est, en moyenne pour l'ensemble des espèces, 9 % plus importante dans les populations qui ne sont pas vulnérables (cf. **figure 7.5 - b c**). Pour les espèces arborées, les différences les plus importantes ont été observées pour *Abies alba* (cf. **figure 7.5 - b c**). En effet, les jeunes individus représentent 24 % des populations non vulnérables contre seulement 3 % des populations vulnérables. La structure des populations de *Sorbus aria* diffère dans une moindre mesure. Les jeunes individus représentent 17 % des populations non vulnérables, et 20 % des populations vulnérables (cf. **figure 7.5 - b c**). Pour les espèces arbustives, la proportion de jeunes individus dans les populations non vulnérables est de 69 % pour *Cytisophyllum sessilifolium* contre 52 % dans les populations vulnérables. Cette différence est encore plus importante pour *Juniperus oxycedrus* dans la mesure où aucun jeune individu n'a été observé dans les populations qui sont considérées comme vulnérables (cf. **figure 7.5 - b c**).

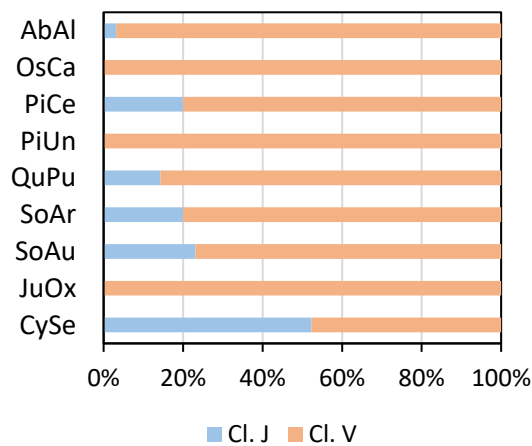
Ainsi, pour l'ensemble des observations, la proportion des jeunes individus est supérieure dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables, et la proportion d'individus âgés est supérieure dans les populations vulnérables. Ce signal (bien que faible et non observé pour chaque espèce) est intéressant dans la mesure où il va dans le sens des processus attendus par les modèles conceptuels de l'impact du changement climatique avec des espèces qui se reproduisent moins (voire ne se reproduisent plus) dans les milieux ayant perdu la viabilité.

La **figure 7.6** permet d'observer la distribution des nombres de jeunes individus et d'individus âgés dans les populations vulnérables et dans celles qui ne sont pas considérées comme telles. Des différences, parfois réduites, sont observables entre ces populations pour chacune des espèces étudiées, et particulièrement pour *Pinus cembra* et *Pinus uncinata*. Il est également à noter que le nombre de jeunes individus dans les populations non vulnérables atteint des valeurs maximales bien plus élevées que ce même nombre dans les populations vulnérables. En témoignent *Abies alba* et *Quercus pubescens* par exemple, pour lesquelles jusqu'à, respectivement, 39 et 16 jeunes individus ont été observés dans les populations non vulnérables, contre seulement 4 et 1 individus dans les populations vulnérables (cf. **figure 7.6 - a e**).

(a)



(b)



(c)

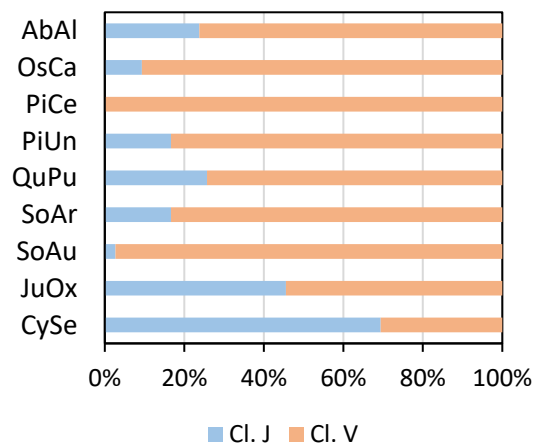


Figure 7.5. Structure des populations des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Les correspondances entre les classes et la hauteur des individus sont visibles dans le **tableau 7.3**. (b) Populations vulnérables. (c) Populations non vulnérables. La proportion de jeunes individus est représentée en bleu, et la proportion d'individus âgés en beige.

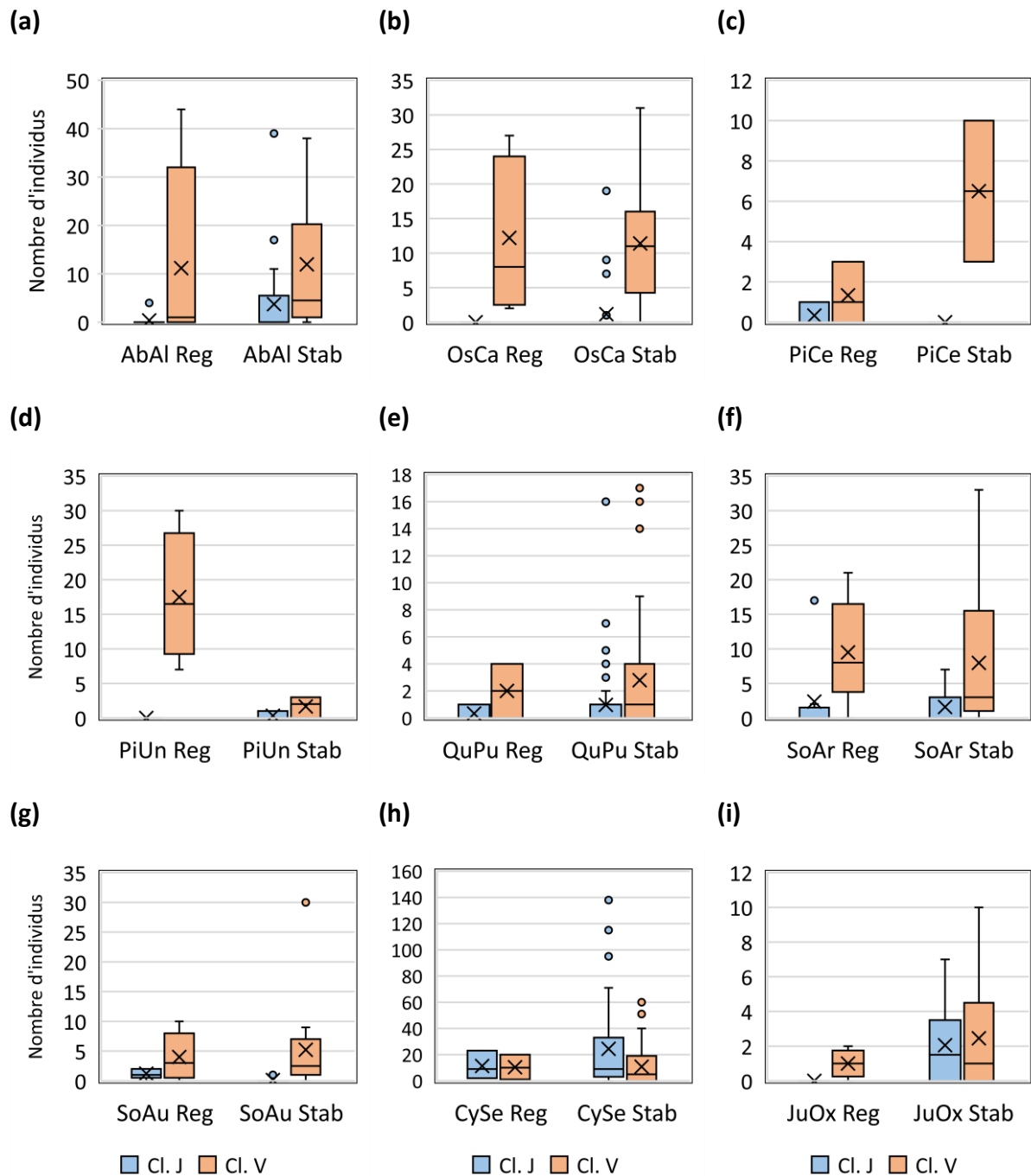


Figure 7.6. Distribution du nombre de jeunes individus et d'individus âgés dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) *Abies alba*. (b) *Ostrya carpinifolia*. (c) *Pinus cembra*. (d) *Pinus uncinata*. (e) *Quercus pubescens*. (f) *Sorbus aria*. (g) *Sorbus aucuparia*. (h) *Cytisophyllum sessilifolium*. (i) *Juniperus oxycedrus*. Le sigle *Stab* correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle *Reg* correspond aux populations vulnérables. Le nombre de jeunes individus est représenté en bleu, et le nombre d'individus âgés en beige.

L'analyse des données révèle en outre que, les jeunes pousses des espèces étudiées ont davantage été observées dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables (cf. figure 7.7). En effet, en moyenne pour l'ensemble des espèces étudiées, des jeunes pousses ont été observées dans 57 % des sites d'études localisés dans des populations non vulnérables, alors que des observations ont été effectuées dans seulement 42 % des sites localisés dans des populations vulnérables. De plus, en moyenne pour l'ensemble des espèces, près de 6 jeunes pousses ont été observées dans les populations vulnérables, contre 11 dans les populations qui ne sont pas considérées comme telles. Pour *Abies alba* et *Quercus pubescens* les différences sont importantes. Par exemple, en moyenne, 2 jeunes pousses d'*Abies alba* ont été observées dans les populations vulnérables, contre 12 jeunes pousses en moyenne dans les populations non vulnérables, avec des observations atteignant 100 jeunes pousses contre 10, au maximum, dans les populations vulnérables (cf. figure 7.7 - a). Pour *Ostrya carpinifolia*, *Sorbus aria*, *Cytisophyllum sessilifolium*, et *Juniperus oxycedrus* les différences sont plus réduites. Par exemple, 6 jeunes pousses d'*Ostrya carpinifolia* ont été observées dans les populations non vulnérables, contre seulement 3 jeunes pousses dans les populations vulnérables (cf. figure 7.7 - b). Enfin, *Sorbus aria* fait figure d'exception, car c'est la seule espèce pour laquelle le nombre de jeunes pousses observées est plus important dans les populations vulnérables (cf. figure 7.7 - d).

Sous-section 7.3.2. Des populations composées d'individus sains.

D'après les observations réalisées lors de cette campagne de terrain, la proportion d'individus sains est en moyenne, pour l'ensemble des espèces, de 92 % dans les populations non vulnérables, et, de manière assez contre intuitive, de 96 % dans les populations vulnérables (cf. figure 7.8). Ces valeurs varient en fonction des espèces. Pour *Abies alba* par exemple, la proportion d'individus sains est de 95 % dans les populations non vulnérables contre 86 % dans les populations vulnérables. Ici le signal reste conforme à un impact attendu selon les modèles conceptuels. Pour *Pinus cembra*, la proportion d'individus sains est de 100 % tout autant dans les populations vulnérables que dans les populations qui ne sont pas considérées comme telles (cf. figure 7.8 - a c). Pour les autres espèces étudiées, il apparaît que la proportion d'individus sains est plus importante dans les populations vulnérables. En effet, la proportion d'individus sains de *Sorbus aria* est, en moyenne, de 91 % dans les populations non vulnérables contre 94 % dans les populations vulnérables (cf. figure 7.8 - f).

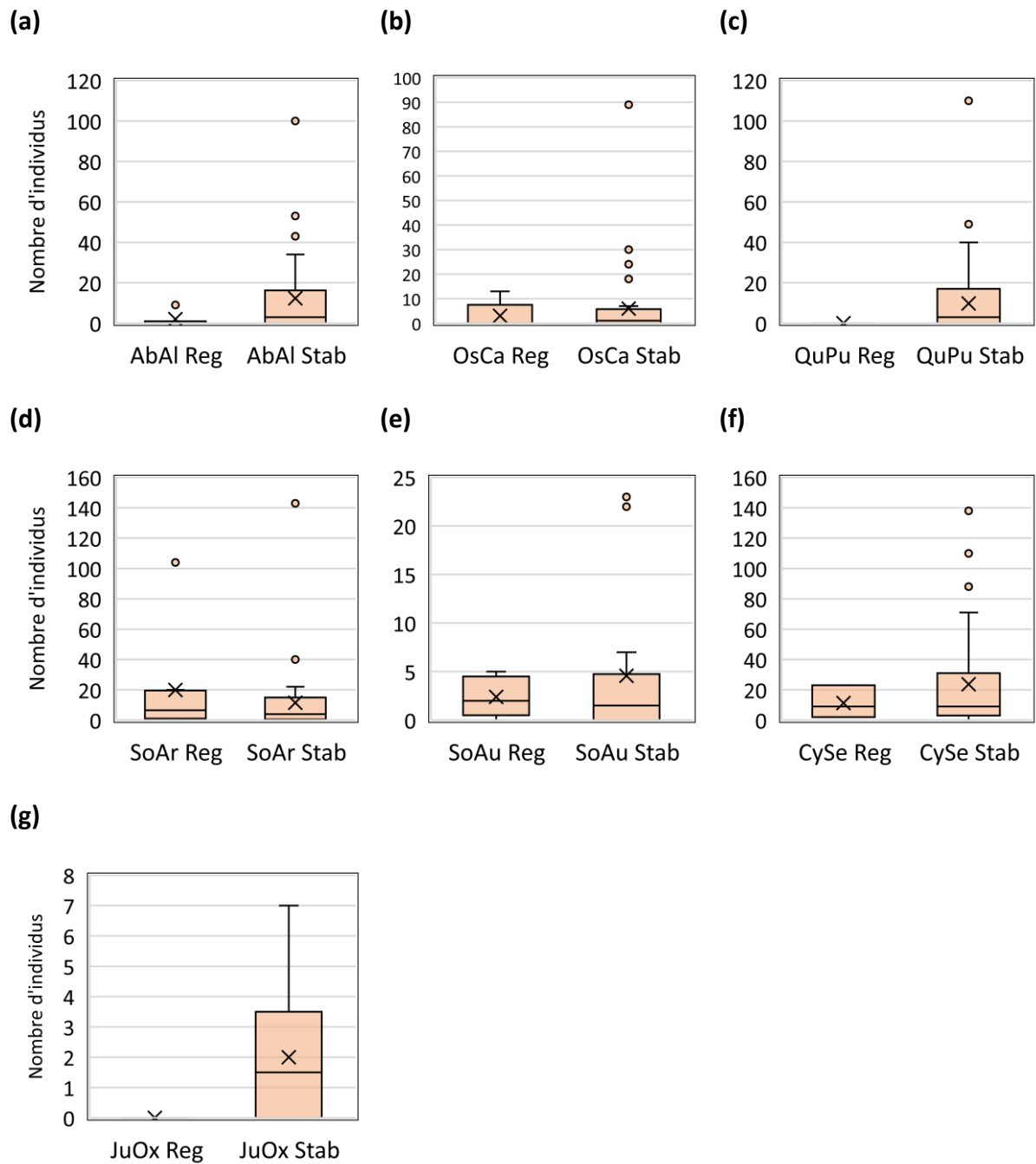


Figure 7.7. Distribution du nombre de jeunes pousses dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) *Abies alba*. (b) *Ostrya carpinifolia*. (c) *Quercus pubescens*. (d) *Sorbus aria*. (e) *Sorbus aucuparia*. (f) *Cytisophyllum sessilifolium*. (g) *Juniperus oxycedrus*. Le sigle *Stab* correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle *Reg* correspond aux populations vulnérables.

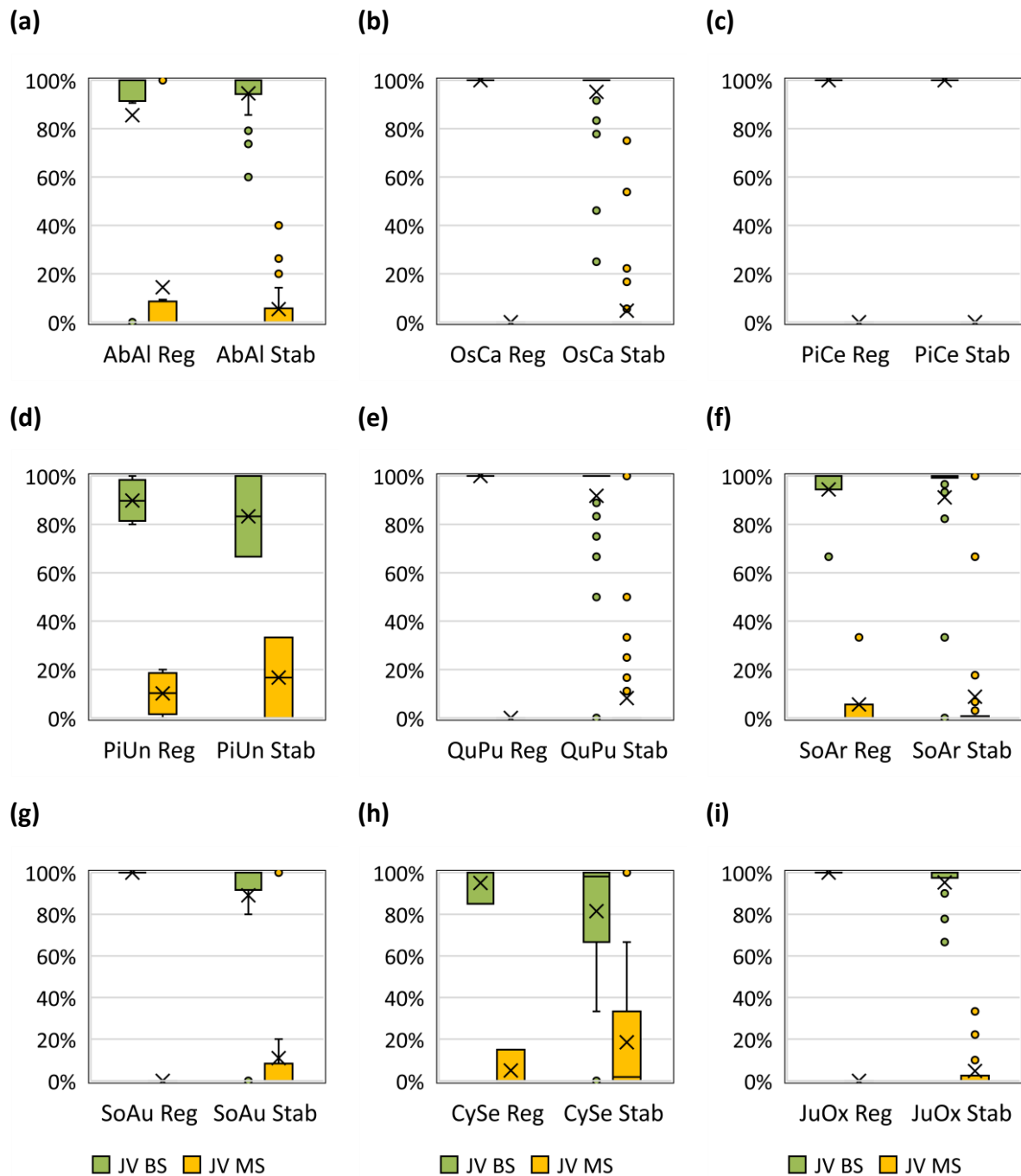


Figure 7.8. Part des individus sains et des individus atteints dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) *Abies alba*. (b) *Ostrya carpinifolia*. (c) *Pinus cembra*. (d) *Pinus uncinata*. (e) *Quercus pubescens*. (f) *Sorbus aria*. (g) *Sorbus aucuparia*. (h) *Cytisophyllum sessilifolium*. (i) *Juniperus oxycedrus*. Le sigle *Stab* correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle *Reg* correspond aux populations vulnérables. La proportion d'individus sains est représentée en vert, et la proportion d'individus atteints en jaune.

Pour *Ostrya carpinifolia* et *Quercus pubescens*, la proportion d'individus sains est en moyenne, respectivement, de 95 % et de 92 % dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables, alors qu'elle est de 100 % dans les populations vulnérables de ces deux espèces (cf. **figure 7.8 - b e**).

Ainsi, l'état de santé des individus localisés dans des populations non vulnérables diffère peu de ceux localisés dans des populations vulnérables. Étonnamment, la proportion d'individus sains est même plus importante dans les populations vulnérables. Il est également à noter que des proportions importantes d'individus atteints ont été observées dans des populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables pouvant atteindre 75 % pour *Ostrya carpinifolia* et 100 % pour *Quercus pubescens* (cf. **figure 7.8 - b e**).

Ces proportions importantes d'individus atteints dans ces populations non vulnérables s'accompagnent de nombreux individus morts. En effet, **pour huit des neuf espèces étudiées, le nombre moyen d'individus morts observés est plus important dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables** (cf. **figure 7.9**). C'est notamment le cas pour *Quercus pubescens*, où deux individus morts ont été observés en moyenne dans les populations non vulnérables, alors qu'aucune observation n'a été réalisée dans les populations vulnérables (cf. **figure 7.9 - d**). Plus encore, les observations les plus importantes d'individus morts ont été réalisées dans des populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables. Ces valeurs maximales atteignent 10 individus pour *Abies alba* et *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 7.9 - a h**), et 7 individus pour *Cytisophyllum sessilifolium* par exemple (cf. **figure 7.9 - g**). Une seule espèce fait exception, il s'agit de *Pinus uncinata*, pour laquelle des individus morts ont été observés uniquement dans des populations vulnérables (cf. **figure 7.9 - c**).

L'analyse des données révèle toutefois que, pour l'ensemble des espèces étudiées, les individus morts ont davantage été observés dans des sites d'études localisés dans des populations vulnérables. En effet, des individus morts ont été observés dans 22 % des sites localisés dans des populations vulnérables, et dans 16 % des sites localisés dans des populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables.

La présence d'individus morts s'accompagne de nombreux individus avec rejets de souches pour les espèces caducifoliées arborées. Des individus avec des rejets de souche ont été

observés dans 32 % des sites d'études localisés dans des populations non vulnérables, et dans 15 % des sites d'études localisés dans des populations vulnérables. En moyenne pour l'ensemble des espèces, ce sont près de 37 individus avec rejets de souches qui ont été observés dans les populations non vulnérables, contre 2 individus dans les populations vulnérables. Deux lectures de ce résultat peuvent être faites, soit que les populations impactées sont plus résilientes là où le milieu est viable, ce qui est en accord avec les présupposés des modèles conceptuels de l'impact du changement global sur les espèces végétales. Soit, au contraire, que le faible nombre de rejets de souche témoigne qu'il y a moins d'impacts sur les populations vulnérables, de manière contre-intuitive vis-à-vis des présupposés précédemment évoqués.

Ces valeurs varient en fonction des espèces. Pour *Quercus pubescens* par exemple, aucun individu avec rejets de souches n'a été observé dans les sites d'études localisés dans les populations vulnérables alors que, en moyenne, 4 individus avec rejets de souches ont été observés dans 7 % des sites d'études localisés dans des populations non vulnérables. Cela représente un taux de résilience de 18 % du total entre les individus avec rejets de souches et les individus morts observés. Pour *Sorbus aria*, les valeurs sont similaires, excepté que des individus avec rejets de souches ont été observés dans 35 % des sites d'études localisés dans des populations non vulnérables. En moyenne, un seul individu avec rejets de souches a été observé, soit un taux de résilience de 10 %. Pour *Ostrya carpinifolia* et *Sorbus aucuparia*, en moyenne, respectivement, 4 et 3 individus avec rejets de souches ont été observés dans des populations non vulnérables, soit un taux de résilience de 40 % et 33 %. Dans les populations vulnérables, ce nombre moyen s'élève à 2 et 1 individus, soit un taux de résilience de 30 % et 20 %.

Les résultats révèlent que le processus de rejets de souches semble davantage présent dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables, et ce, pour toutes les espèces caducifoliées étudiées dans la vallée de la Roya.

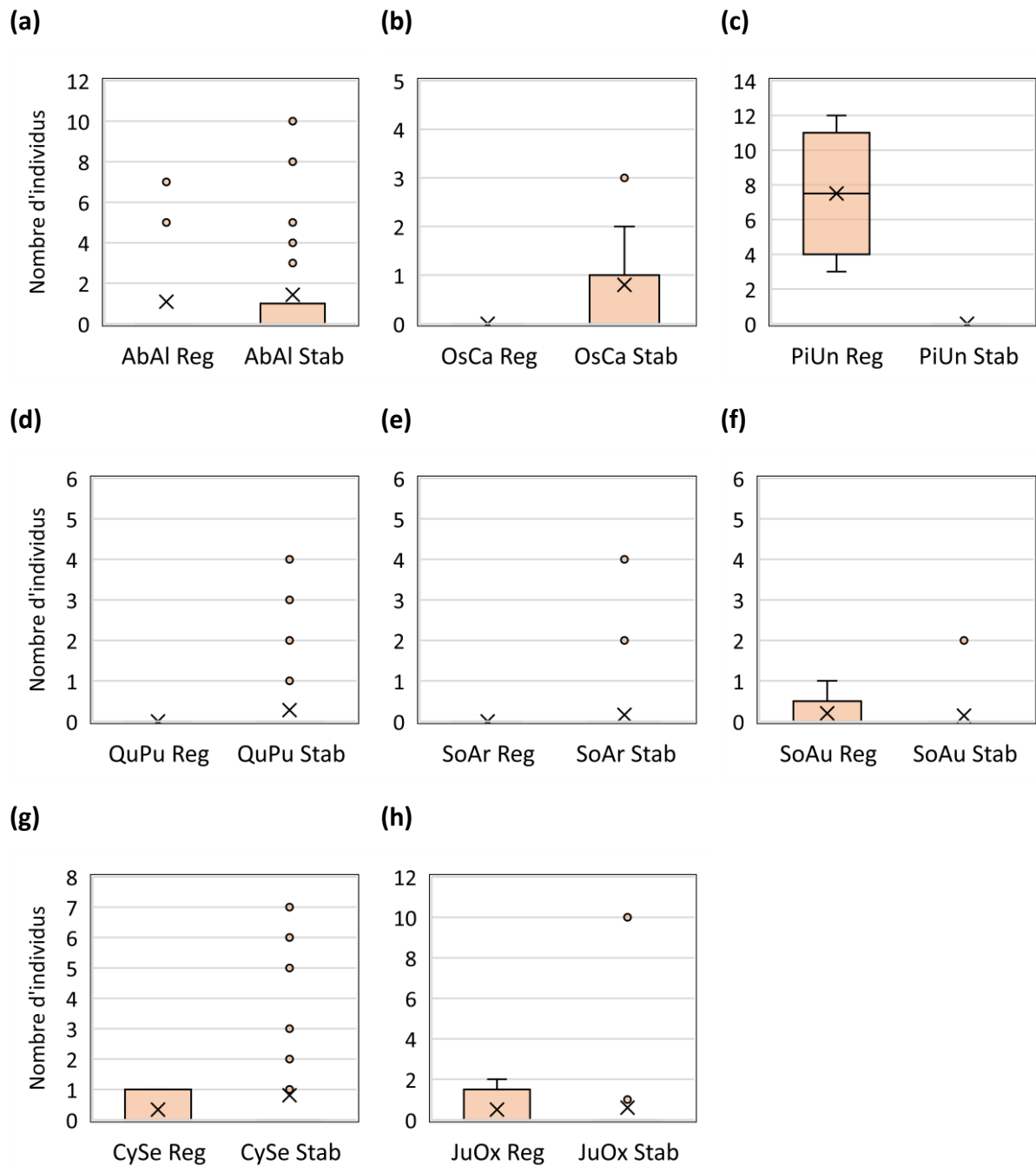


Figure 7.9. Distribution du nombre d'individus morts dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) *Abies alba*. (b) *Ostrya carpinifolia*. (c) *Pinus uncinata*. (d) *Quercus pubescens*. (e) *Sorbus aria*. (f) *Sorbus aucuparia*. (g) *Cytisophyllum sessilifolium*. (h) *Juniperus oxycedrus*. Le sigle *Stab* correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle *Reg* correspond aux populations vulnérables.

Section 7.4. Discussion.

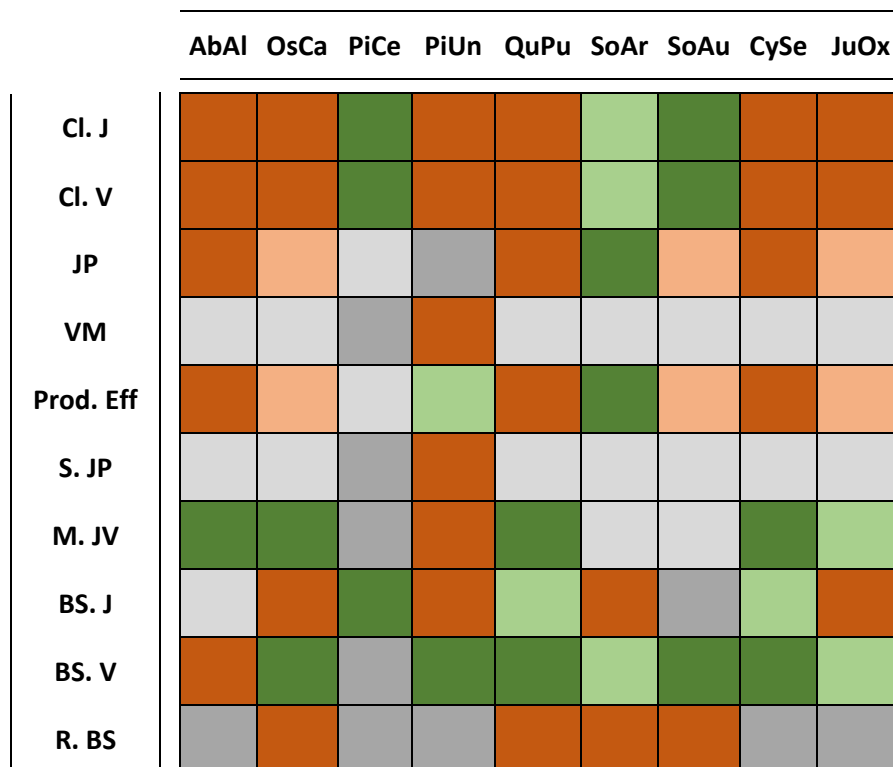
La discussion a pour objectif d'effectuer une synthèse des résultats au regard de l'impact attendu du changement global sur la dynamique de population des espèces étudiées. D'abord, une synthèse des signaux observés est réalisée dans la **sous-section 7.4.1**. Ensuite, les signaux contraires à l'impact attendu du changement global sont discutés dans la **sous-section 7.4.2**. Enfin, les signaux observés en accord avec l'impact du changement global et l'absence d'impact dans les populations vulnérables sont discutés dans la **sous-section 7.4.3**.

Sous-section 7.4.1. Synthèse des signaux de l'impact du changement global.

Les résultats de ce chapitre permettent de révéler que la structure et la dynamique des populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et celles des populations vulnérables sont similaires au regard de certains indices, et se distinguent selon certains paramètres qui sont en accord ou contraire à l'impact attendu du changement global. La **figure 7.10** synthétise ces informations en attribuant les couleurs grises aux indices qui sont similaires, les couleurs vertes aux indices qui indiquent des signaux en accord avec l'impact attendu du changement global, et les couleurs marrons aux indices qui indiquent des signaux contraires à l'impact attendu du changement global. Les dégradés de couleurs indiquent des différences ou des similarités entre les indices qui sont plus ou moins prononcés.

Pour l'ensemble des espèces étudiées, les comparaisons révèlent que 33 % (n = 30) des indices n'indiquent aucun signal d'un éventuel impact du changement global, alors que 67 % (n = 60) des indices révèlent un signal de changement, qui est en accord avec l'impact attendu du changement global pour 27 % (n = 24), et contraire à l'impact du changement global pour 40 % (n = 36) d'entre eux.

Ces interprétations restent toutefois dépendantes des espèces étudiées, un même indice peut indiquer l'absence de signal, ou des signaux contraires selon les espèces. Par exemple, la comparaison entre le nombre de jeunes pousses observées dans les populations vulnérables et dans les populations non vulnérables n'indique aucun signal d'un impact du changement global pour *Pinus uncinata*, mais un signal en accord avec l'impact attendu du changement global pour *Abies alba*, ou encore un signal contraire à l'impact attendu du changement global pour *Sorbus aria*. Ces signaux sont détaillés dans les sous-sections suivantes.



Légende

	Signal en accord avec l'impact attendu du changement global	Différence supérieure à 5 individus ou 5 % pour les taux
	Signal en accord avec l'impact attendu du changement global	Différence inférieure à 5 individus ou 5 % pour les taux
	Aucun signal	Différence d'un individu ou moins de 1 % pour les taux
	Aucun signal	Valeurs similaires
	Signal contraire à l'impact attendu du changement global	Différence inférieure à 5 individus ou 5 % pour les taux
	Signal contraire à l'impact attendu du changement global	Différence supérieure à 5 individus ou 5 % pour les taux

Figure 7.10. Synthèse de la comparaison de la structure et de la dynamique de population entre les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et les populations vulnérables. *Cl. J* : Nombre total de jeunes individus. *Cl. V* : Nombre total d'individus âgés. *JP* : Nombre de jeunes pousses. *VM* : Nombre d'individus morts. *Prod. Eff* : Production effective de la population. *S. JP* : Taux de survie des jeunes pousses. *M. JV* : Taux de mortalité des individus. *BS. J* : Taux de jeunes individus sains. *BS. V* : Taux d'individus âgés sains. *R. BS* : Taux de résilience des individus.

Sous-section 7.4.2. Des signaux contraires à l'impact du changement global.

Les signaux qui sont contraires à l'impact attendu du changement global concernent les proportions de jeunes individus et d'individus âgés dans les populations de *Pinus cembra*, de *Sorbus aucuparia*, et dans une moindre mesure, de *Sorbus aria* ; le nombre de jeunes pousses dans les populations vulnérables de *Sorbus aria*, et dans une moindre mesure de *Pinus uncinata* ; et enfin, les taux de mortalité et les taux d'individus sains dans les populations non vulnérables de la majorité des espèces étudiées.

En effet, les taux d'individus âgés sains sont plus importants dans les populations vulnérables pour 78 % (n = 7) des espèces étudiées, et les taux de jeunes individus sains sont également plus importants dans les populations vulnérables de 33 % (n = 3) des espèces étudiées. Les différences sont faibles pour certaines espèces (à savoir *Quercus pubescens*, *Sorbus aria*, *Cytisophyllum sessilifolium* et *Juniperus oxycedrus*), et nous estimons qu'elles pourraient davantage résulter de l'échantillonnage, c'est-à-dire de l'écart entre le nombre de sites d'études localisés dans les populations vulnérables et dans les populations qui ne sont pas considérées comme telles (cf. **tableau 7.1**). En effet, ces résultats surprenants doivent être interprétés au regard du nombre d'individus étudiés dans ces populations. Au total, ce sont près de 1 536 individus qui ont été étudiés dans les populations non vulnérables pour l'ensemble des espèces arborées, contre seulement 392 individus dans les populations vulnérables. Les différences sont importantes pour certaines espèces notamment pour *Ostrya carpinifolia* par exemple, où 503 individus ont été étudiés dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables contre 61 individus dans les populations vulnérables. La proportion d'individus atteints pourrait être directement liée au nombre d'individus étudiés, et il est probable que la hausse du nombre de sites d'études dans les populations vulnérables conduirait à une modification de la proportion d'individus atteints dans ces milieux. Cette critique s'applique, en général, à l'ensemble des indices présentés dans ce **chapitre 7**.

Plus encore, les signaux qui sont contraires à l'impact attendu du changement global, tels que les proportions plus importantes de jeunes individus et de jeunes pousses dans les populations vulnérables de certaines espèces, et les taux de mortalité plus importants dans les populations non vulnérables, pourraient résulter directement des dynamiques de la végétation dans la vallée de la Roya.

En effet, les observations réalisées lors de cette campagne de terrain démontrent que les dynamiques de la végétation dans la vallée de la Roya sont majoritairement liées à l'Homme et ses activités, qu'elles soient actuelles ou passées. En effet, des perturbations anthropiques ou leur arrêt récent ont été observées dans 72 % des sites d'études, et regroupent la fermeture progressive des milieux (notamment des friches agricoles), l'ouverture des milieux (pour l'élevage par exemple), et l'exploitation des peuplements forestiers (cf. **figure 7.11**).

Ces dynamiques ont des conséquences directes sur la structure et la dynamique de population des espèces étudiées. Par exemple, l'ouverture des milieux favorise le développement de jeunes pousses, mais les plantules sont rapidement éliminées, ce qui engendre des structures composées majoritairement d'individus âgés (cf. **figure 7.12 - a**). Des individus morts sont observés, coupés par l'Homme, pour maintenir le milieu ouvert, ce qui permet le développement d'arbustes. Dans les exploitations forestières, les individus observés sont majoritairement des individus âgés, et en nombre important. Les jeunes pousses sont peu nombreuses, voire absentes, en raison de la densité de la canopée (cf. **figure 7.12 - c**). De nombreux individus morts sont observés, coupés par l'Homme, ils renseignent sur la densité des prélèvements effectués dans ces milieux (cf. **figure 7.12 - d**). L'abandon des friches agricoles engendre leur fermeture par évolution progressive de la végétation. Les populations sont davantage stratifiées, et la proportion d'individus âgés est moindre (cf. **figure 7.12 - b**). Les jeunes individus occupent une proportion plus importante des populations étudiées (cf. **figure 7.13 - a**), et les jeunes pousses sont davantage présentes, notamment pour les espèces arbustives. Peu d'individus morts sont comptabilisés, en raison de la relative jeunesse de ces espaces forestiers ou pré forestiers, mais des chablis ou des volis sont toutefois observés (cf. **figure 7.13 - b c**).

(a)



(b)



(c)



(d)

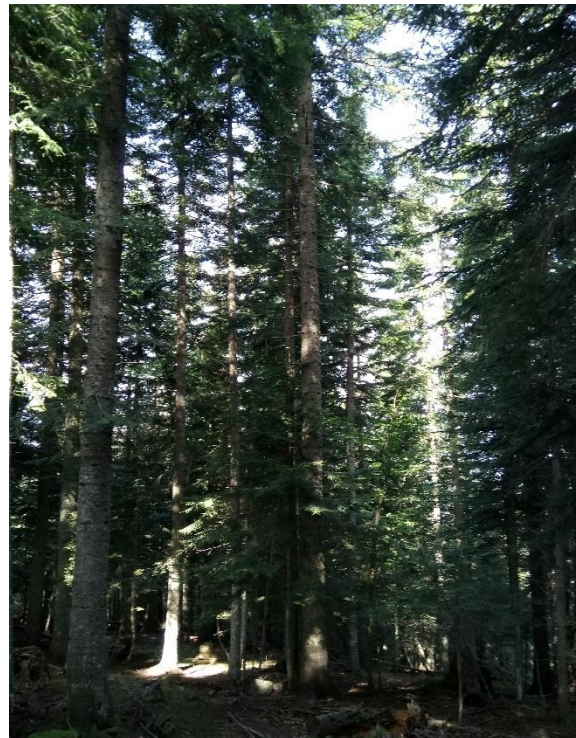


Figure 7.11. Perturbations anthropiques observées lors de la campagne de terrain. (a) et (b) Ouverture du milieu. (c) Abandon des friches agricoles. (d) Exploitation forestière.

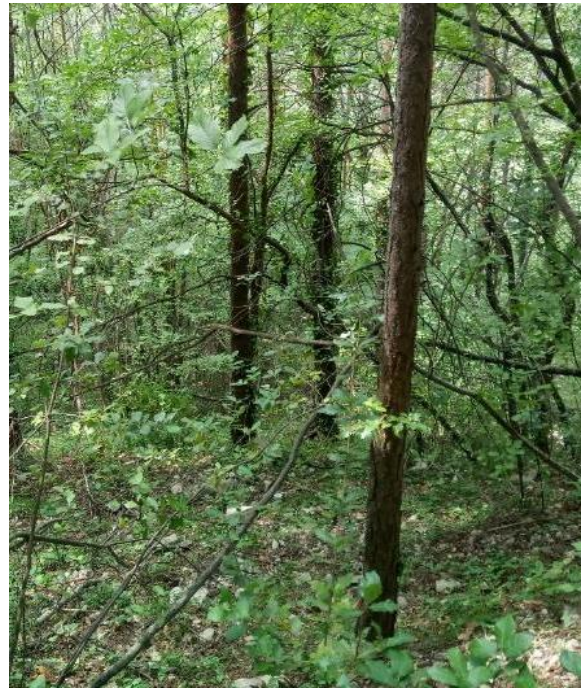
Ces perturbations anthropiques sont présentes dans des populations vulnérables ou non, et pourraient expliquer la présence de signaux contraires à l'impact attendu du changement global. Notamment, par exemple, si les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables sont davantage localisées dans des milieux ouverts ou dans des exploitations forestières, conduisant à observer des populations vieillissantes, ou si les populations vulnérables sont davantage localisées dans des milieux qui se ferment progressivement, conduisant à observer une proportion importante de jeunes individus, et de nombreuses jeunes pousses. Plus encore, les taux de mortalité importants dans les populations non vulnérables peuvent s'expliquer, en partie, par la localisation de ces populations dans des exploitations forestières, ce qui va augmenter le taux de mortalité d'une manière non négligeable en raison des nombreux prélèvements effectués.

Bien qu'intégré dans la détermination des populations vulnérables, ces dynamiques de la végétation doivent être prises en compte lors de l'interprétation de ces comparaisons d'indices. Ces résultats rappellent ainsi qu'il est nécessaire d'étudier conjointement l'impact du changement climatique et l'impact des changements d'occupations et d'usages des sols. Les activités humaines ont des impacts importants sur la dynamique de population des espèces étudiées dans la vallée de la Roya, et il apparaît ainsi probable que l'évolution des activités humaines engendre des impacts importants sur la répartition des espèces à l'échelle de cette vallée, mais également à l'échelle régionale, dans les décennies à venir.

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure 7.12. Exemples de l'impact des perturbations anthropiques sur la dynamique de population des espèces. (a) Site d'étude n°120, milieu entretenu. (b) Site d'étude n°45, friche agricole abandonnée. (c) et (d) Site d'étude n°4, exploitation forestière dans laquelle on remarque la densité de la canopée et les nombreux prélèvements.

(a)



(b)



(c)



Figure 7.13. Sites d'études dans lesquels une dynamique progressive a été observée. (a) Site d'étude n°1, visualisation de la structure forestière. (b) Site d'étude n°62, présence de volis. (c) Site d'étude n°116, présence de chablis et de volis.

Sous-section 7.4.3. Des signaux en accord avec l'impact du changement global.

Des signaux en accord avec l'impact attendu du changement global ont été observés lors de cette campagne de terrain. Ces signaux concernent les proportions de jeunes individus et d'individus âgés dans les populations de la majorité des espèces étudiées ; le nombre de jeunes pousses dans les populations non vulnérables d'*Abies alba*, *Quercus pubescens*, *Cytisophyllum sessilifolium*, et dans une moindre mesure d'*Ostrya carpinifolia*, *Sorbus aucuparia*, et *Juniperus oxycedrus* ; le nombre d'individus morts observés dans les populations de *Pinus uncinata* ; les taux d'individus âgés sains dans les populations non vulnérables d'*Abies alba*, et les taux de jeunes individus sains dans les populations non vulnérables d'*Ostrya carpinifolia*, *Pinus uncinata*, *Sorbus aria*, et *Juniperus oxycedrus* ; et enfin, le nombre de rejets de souches dans les populations non vulnérables des espèces arborées caducifoliées.

Aucun signal en accord avec l'impact attendu du changement global n'a été observé pour *Pinus cembra*, mais certaines espèces regroupent la majorité des signaux observés, c'est notamment le cas pour *Abies alba*.

Les comparaisons d'indices démontrent que les populations vulnérables de cette espèce sont composées d'individus plus âgés et d'une proportion plus importante d'individus atteints, comparativement aux populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables (cf. **figure 7.6** et **figure 7.8**). Par exemple, le site d'étude n°62 regroupe une population vulnérable d'*Abies alba*. Au sein de ce site, près de 75 % des individus observés ont une hauteur supérieure à 5 mètres, et 7 individus morts ainsi que seulement 9 jeunes pousses ont été observés (cf. **figure 7.14 - a**). Au contraire, dans le site d'étude n°5, qui contient une population d'*Abies alba* qui n'est pas considérée comme vulnérable, près de 50 % des individus observés font moins d'un mètre de hauteur, et 65 % des individus ont une hauteur inférieure à 5 mètres. Dans ce site, seul un individu mort a été observé, et 53 jeunes pousses ont été comptabilisées (cf. **figure 7.14 - b**).

Les signaux les plus évidents de l'impact attendu du changement global concernent les nombres importants de jeunes individus et de jeunes pousses observés dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables. Par exemple, dans le site d'étude n°132, la population vulnérable de *Juniperus oxycedrus* ne regroupe que des individus âgés (cf. **figure 7.14 - c**), au contraire, dans le site d'étude n°65, la population non vulnérable de cette même

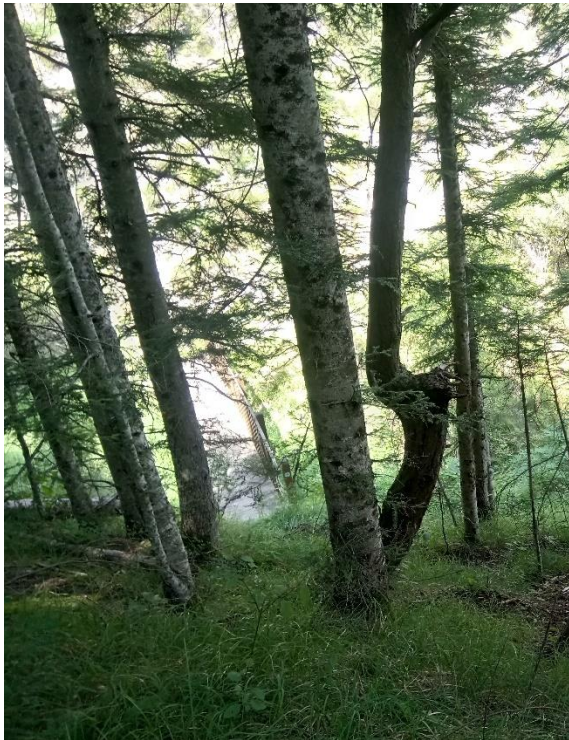
espèce est composée de 8 jeunes individus et 7 jeunes pousses (cf. **figure 7.14 - d**). De plus, les observations de jeunes pousses peuvent être dix fois plus importantes dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables. C'est notamment le cas pour *Abies alba*, *Ostrya carpinifolia* ou encore *Quercus pubescens* (cf. **figure 7.7**).

Ces différences ne sont pas négligeables, car les jeunes pousses, qui résultent directement des processus de production, de dissémination et de germination des graines, sont des éléments essentiels dans la dynamique de population des espèces. La présence de jeunes pousses peut conduire, lorsque l'apport est suffisant, à un renouvellement générationnel de la population, ou au contraire, lorsque l'apport est insuffisant au vieillissement progressif de cette dernière, donc à de possibles extinctions locales de populations sur le long terme, conduisant à des modifications de la répartition de l'espèce.

Concernant l'état de santé des individus étudiés, les signaux en accord avec l'impact du changement global sont plus rares. Toutefois, bien que cela ne se retranscrive pas dans les indices statistiques, des signes de dépérissement ont été observés sur plusieurs individus lors de cette campagne de terrain. Ces signes semblent davantage liés à des événements climatiques extrêmes, ou du moins à la variabilité climatique annuelle, et non à un changement des conditions climatiques moyennes sur le long terme. En effet, il est nécessaire de rappeler le contexte climatique de l'année de réalisation de cette campagne de terrain.

L'année 2018 a été une année particulièrement sèche et chaude du printemps jusqu'au début de l'automne. La végétation a souffert de cette sécheresse étendue sur plusieurs mois, et de nombreux individus ont montré des signes de stress hydrique, voire de dépérissement. Par exemple, bien que la vallée de la Roya n'ait probablement pas été la zone du Sud-Est de la France la plus touchée par ces extrêmes climatiques, des signes de dépérissement ont été observés sur des individus d'*Abies alba*, de *Quercus pubescens*, de *Pinus uncinata*, ou encore, sur des individus de l'une des espèces étudiées les plus adaptées aux sécheresses estivales, à savoir *Juniperus oxycedrus*. La **figure 7.15** permet de visualiser des exemples d'individus présentant des signes de dépérissement pour ces quatre espèces, dont on suppose qu'ils résultent d'évènements climatiques extrêmes.

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure 7.14. Exemples de structures de populations non vulnérables et de populations vulnérables.

(a) Site d'étude n° 62, population vulnérable d'*Abies alba*. (b) Site d'étude n°5, population non vulnérable d'*Abies alba*. (c) Site d'étude n°132, population vulnérable de *Juniperus oxycedrus*. (d) Site d'étude n°65, population non vulnérable de *Juniperus oxycedrus*.

Dans la majorité des sites, des signes de dépérissement ont uniquement été observés sur quelques individus dans les populations étudiées. Cependant, dans un site d'étude localisé dans un milieu chaud et sec, sur un substrat pauvre, de nombreux individus de *Juniperus oxycedrus*, mais également de *Pinus sylvestris*, présentaient des signes de stress hydrique (cf. **figure 7.16**). Ces observations confirment que les événements extrêmes ont des conséquences importantes sur la dynamique de population des espèces. La fréquence de ces événements extrêmes présente une forte variabilité annuelle, mais d'après les sorties du modèle ALADIN-Climat présentées dans le **chapitre 6** (cf. **figure 6.6**), ces événements devraient devenir plus fréquents et plus intenses dans la vallée de la Roya aux différents horizons temporels, particulièrement pour le scénario le plus pessimiste.

Au regard des conséquences engendrées par ces événements lors de cette campagne de terrain, nous estimons que ce sont bien ces événements extrêmes qui pourraient avoir le plus de conséquences sur la dynamique de population, et donc la répartition des espèces dans les décennies à venir, et non la modification des conditions climatiques moyennes sur un temps plus long. Cette hypothèse était déjà rapportée par Quézel et Médail (2003), et depuis supportée par d'autres études (Bateman *et al.*, 2012).

Pour autant, un nombre non négligeable de phénomènes de rejet de souche ont également été observés lors de cette campagne de terrain. La **figure 7.17 - a c** permet d'observer deux exemples de phénomènes de rejet de souche pour un individu de *Quercus pubescens* et un individu d'*Ostrya carpinifolia* dont on suppose que les individus principaux ont dépéri à la suite d'un événement climatique extrême trop intense. Ces phénomènes de rejet de souche ne résultent pas uniquement de perturbations climatiques ou environnementales, c'est un processus courant à la suite de perturbations anthropiques telles que les prélèvements au sein d'un peuplement forestier (cf. **figure 7.17 - b**). Des phénomènes de rejet de souche ont également été observés pour les autres espèces caducifoliées arborées, à savoir, *Sorbus aria* et *Sorbus aucuparia*.

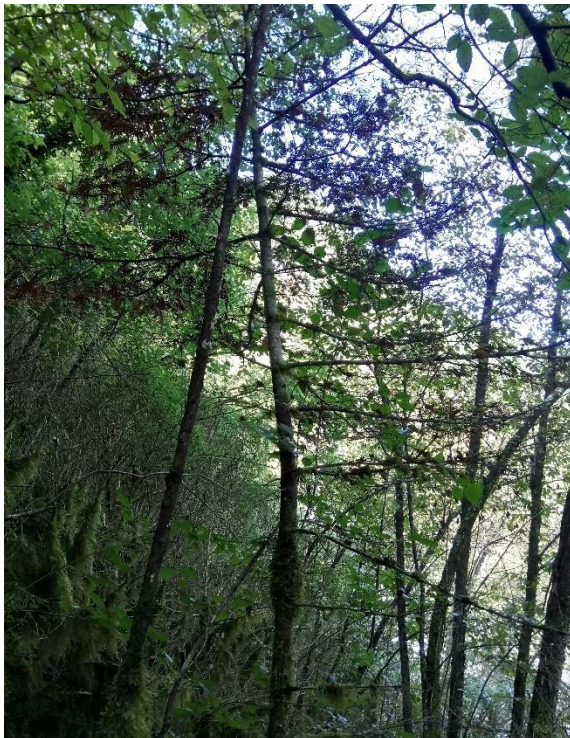
(a)



(b)



(c)



(d)



Figure 7.15. Impacts observés sur des individus des espèces étudiées. (a) *Quercus pubescens* dans le site d'étude n°15. (b) *Pinus uncinata* dans le site d'étude n°47. (c) *Abies alba* dans le site d'étude n°26. (d) *Juniperus oxycedrus* dans le site d'étude n°66.

(a)



(b)



(c)

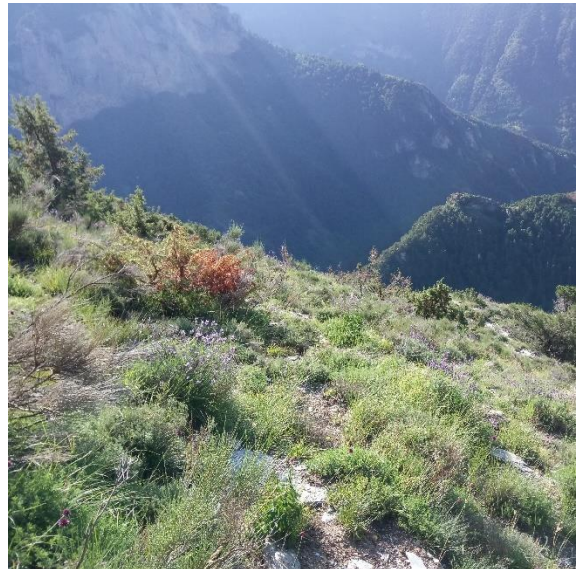


Figure 7.16. Signes de stress hydrique et de dépérissement d'un ensemble d'individus localisés dans un même site d'étude. (a) *Juniperus oxycedrus* et *Pinus sylvestris*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (d) *Juniperus oxycedrus*.

Ce phénomène de régénération par voie végétative est un processus réitératif du schéma de croissance de l'individu principal (ou individu parental) qui s'établit à partir des racines, des troncs, des branches, ou plus communément, et c'est exclusivement le cas dans nos observations, à partir des souches. Cette forme de régénération par voie végétative a une

place essentielle dans les régénérations post-perturbations dans les peuplements forestiers méditerranéens (Quézel et Médail, 2003).

Le taux de croissance des rejets est important les premières années, permettant un développement rapide des rejets et donc une reprise rapide post-perturbations (Quézel et Médail, 2003), jusqu'à ce que la compétition entre eux conduisent à la subsistance de quelques rejets à partir de quelques années ou décennies (Quézel et Médail, 2003). C'est donc un processus important pour le maintien des populations locales, et ces simples observations de rejet de souche lors de cette campagne de terrain suffisent à démontrer la capacité de résilience des espèces étudiées aux perturbations, notamment aux événements climatiques extrêmes.

Cependant, Quézel et Médail (2003) rappellent que ce processus est efficace à condition que la fréquence des perturbations ne soit pas trop importante et que les milieux soient suffisamment viables pour les espèces. Or, comme il a déjà été mentionné, les événements climatiques extrêmes devraient devenir plus fréquents et plus intenses dans la vallée de la Roya, ce qui pourrait conduire à une baisse de la fréquence et de l'efficacité de ce processus, et affecter directement le maintien des populations locales. Cette hypothèse est confirmée par les observations réalisées lors de cette campagne de terrain, qui démontrent que les phénomènes de rejet de souche sont plus fréquents dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables, et forment ainsi un signal supplémentaire en accord avec l'impact attendu du changement global. En effet, des phénomènes de rejet de souche ont été observés dans 32 % des sites d'études qui regroupent des populations non vulnérables, et dans seulement 15 % des sites d'études qui regroupent des populations vulnérables. Plus encore, c'est le nombre de phénomènes observés qui permet de corroborer cette hypothèse, car en moyenne pour l'ensemble des espèces, ce sont près de 37 individus avec rejets qui ont été observés dans les populations non vulnérables, contre seulement 2 individus dans les populations vulnérables.

(a)



(b)



(c)



Figure 7.17. Exemples de résilience des espèces. (a) Rejet de souche de *Quercus pubescens* dans le site d'étude n°63. (b) Rejet de souche d'*Ostrya carpinifolia* dans le site d'étude n°83 à la suite d'une perturbation anthropique. (c) Rejet de souche d'*Ostrya carpinifolia* dans le site d'étude n°53.

Ces signaux en accord avec l'impact du changement global qui ont été révélés lors de cette campagne de terrain restent faibles, la différence entre les indices dans les populations vulnérables ou non est, parfois, de quelques individus seulement. Pour autant, ce sont des témoins de l'impact du changement global sur la dynamique de population des espèces depuis quelques décennies. Or, l'objectif de cette thèse est d'étudier l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales à l'horizon 2100. Aussi faibles soient-ils, l'accumulation de ces signaux sur près de 80 ans pourrait conduire à d'importantes modifications de la dynamique de population des espèces étudiées, d'autant plus que ces signaux devraient être amplifiés par les projections climatiques des prochaines décennies, particulièrement pour le scénario le plus pessimiste. Cette remarque justifie notre volonté de créer un modèle dynamique capable de simuler les processus démographiques des espèces végétales afin de simuler l'impact de ces légères modifications de la dynamique de population des espèces dans les décennies à venir sur la répartition de ces dernières.

L'absence de signal révélé pour certaines espèces et pour certains descripteurs par cette campagne de terrain ne remet pas en question cette démarche, dans la mesure où ce n'est parce qu'aucun signal n'a été observé que la population étudiée n'en reste pas moins vulnérable. Cela indique simplement que le changement global n'a pas encore modifié la dynamique de ces populations, mais il est possible que cela soit le cas dans les décennies à venir quand d'autres seuils de températures seront dépassés. D'autant plus que les indices qui ne révèlent aucun signal de l'impact du changement global concernent notamment le nombre d'individus morts ou les taux de mortalité, des indices qui sont liés à des processus qui nécessitent plusieurs années voire décennies pour qu'un signal soit détecté.

Les dynamiques des espèces étudiées dans la vallée de la Roya résultent en partie de l'impact du changement global de ces dernières décennies. Ainsi, les populations vulnérables d'*Abies alba*, *Ostrya carpinifolia*, *Pinus uncinata*, *Quercus pubescens* et *Juniperus oxycedrus* sont dans une dynamique régressive avec des populations vieillissantes, alors que les populations non vulnérables de ces espèces sont dans une dynamique stable ou progressive en fonction des milieux et des perturbations anthropiques passées. Les populations vulnérables de *Sorbus aucuparia* et *Cytisophyllum sessilifolium* sont dans une dynamique stable, alors que les populations non vulnérables de ces deux espèces sont davantage dans une dynamique progressive. Enfin, *Pinus cembra* et *Sorbus aria* sont deux exceptions par rapport à l'ensemble

des espèces étudiées, car d'une part, les observations démontrent que les populations de *Sorbus aria*, qu'elles soient vulnérables ou non, sont dans une dynamique progressive, et d'autre part, parce que les populations vulnérables de *Pinus cembra* sont dans une dynamique stable au contraire de ces populations non vulnérables, vieillissantes, plutôt dans une dynamique régressive. Grâce aux données récoltées lors de cette campagne de terrain, ces dynamiques peuvent être intégrées au sein d'un modèle capable de simuler la poursuite de ces dynamiques, et ainsi estimer leurs impacts sur la répartition des espèces végétales à l'horizon 2100 en fonction des différents scénarios climatiques.

Conclusion

La campagne de terrain a permis d'identifier des signaux de l'impact des changements environnementaux de ces dernières décennies sur la dynamique de population des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Près de 67 % des indices révèlent un signal de changement. Or, ces changements ne sont qu'en partie en accord avec l'impact attendu du changement global selon les modèles conceptuels (dépérissement dans les milieux qui perdent la viabilité, stabilité du peuplement dans les milieux qui restent viables), des signaux contraires s'observent également. Ces signaux faibles concernent le nombre de jeunes pousses et de jeunes individus ou l'état de santé des individus par exemple. Ces signaux ont notamment été observés pour *Abies alba*, *Ostrya carpinifolia*, *Pinus uncinata*, *Quercus pubescens*, ou encore *Juniperus oxycedrus*. Ils dévoilent les dynamiques actuelles des espèces étudiées. Grâce aux données récoltées lors de cette campagne de terrain, ces dynamiques peuvent être intégrées au sein d'un modèle capable de simuler la poursuite de ces dynamiques, et ainsi estimer leurs impacts sur la répartition des espèces végétales à l'horizon 2100 en fonction des différents scénarios climatiques.

Chapitre 8. Modélisation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces : de l'intérêt de simuler les processus démographiques.

Les résultats du **chapitre 7** révèlent que l'impact des changements environnementaux des dernières décennies sur la dynamique de populations des espèces étudiées se matérialise, dans la vallée de la Roya, par un ensemble de micro-signaux. Ces micro-signaux concernent le nombre de jeunes pousses et de jeunes individus ou l'état de santé des individus par exemple, et peuvent être conformes ou non avec l'impact attendu du changement global selon les modèles conceptuels.

Ces micro-signaux révèlent les dynamiques actuelles des espèces étudiées, et amènent alors à s'interroger : l'accumulation de ces micro-signaux sur près de 80 ans pourrait-elle conduire à d'importantes modifications de la dynamique de population des espèces étudiées ? Cela pourrait-il engendrer des modifications de la répartition des espèces étudiées à l'horizon 2100 ?

La différence importante entre une cartographie de l'actuel par un modèle corrélatif de viabilité ou un modèle *Hurdle* établi dans la **partie 2** démontre que la méthode mise en place pour répondre à cette question doit se baser sur une cartographie de la répartition actuelle des espèces végétales. Plus encore, les résultats du **chapitre 7** démontrent que les changements des dernières décennies ne se manifestent ni par des conquêtes fortes de milieu, ni par des dépérissements importants des populations, mais bien par de légères modifications de la dynamique de population des espèces.

Au regard de ces deux éléments, il apparaît alors pertinent d'élaborer, dans le cadre de cette thèse, un modèle dynamique capable de simuler les processus démographiques des espèces végétales afin de modéliser l'impact de ces légères modifications de la dynamique de population des espèces dans les décennies à venir sur la répartition de ces dernières.

Section 8.1. Synthèse bibliographique et objectifs.

Sous-section 8.1.1. Synthèse bibliographique.

8.1.1.1. Justification de la création d'un nouveau modèle.

Le modèle « BiogeoProspect » développé dans le cadre de cette thèse est un modèle hybride, c'est-à-dire qu'il est composé d'un ensemble de sous-modèles (voir présentation de ce type de modèle en **sous-section 1.3.3**). De nombreux modèles hybrides ont été développés par la communauté scientifique (TreeMig – Lischke *et al.*, 2006 ; LoLiPop – Cabral et Schurr, 2010 ; RAMAS - Keith *et al.*, 2008 ; MigClim – Engler et Guisan, 2009 ; BIOMOVE – Midgley *et al.*, 2010 ; DemoNiche – Nenzén *et al.*, 2012 ; FATE-HD - Boulangeat *et al.*, 2014 ; liste non exhaustive), et la création d'un nouveau modèle se justifie au regard de trois éléments.

D'abord, certains modèles (BIOMOVE – Midgley *et al.*, 2010 ; FATE-HD - Boulangeat *et al.*, 2014) sont développés pour simuler l'impact des changements environnementaux sur les types fonctionnels de plantes ou les groupes fonctionnels de plantes. Ces modèles s'affranchissent de l'approche taxonomique et sont donc inadaptés pour notre étude dont l'objectif est d'étudier l'impact du changement global à l'échelle spécifique.

Ensuite, la relation entre le modèle corrélatif et les sous-modèles établie dans certains modèles ne nous semble pas adaptée. Notamment, lorsque le nombre d'individus dans un pixel, ou la densité maximale d'individus dans un pixel sont déterminés par les sorties du modèle corrélatif (RAMAS - Keith *et al.*, 2008 ; DemoNiche – Nenzén *et al.*, 2012). Mais également lorsque les sorties du modèle corrélatif conditionnent la probabilité de colonisation (MigClim – Engler et Guisan, 2009), ou que les processus de dynamique de population ne s'effectuent que dans les milieux viables déterminés par le modèle corrélatif (LoLiPop – Cabral et Schurr, 2010).

Enfin, le dernier élément concerne les données. Notre volonté est d'utiliser les données récoltées lors de la campagne de terrain (cf. **chapitre 7**) afin de retranscrire les dynamiques observées des espèces. L'utilisation des modèles précédemment cités nécessite des données supplémentaires qui ne seraient probablement pas représentatives des dynamiques observées dans la vallée de la Roya.

Dès lors, ces différents éléments nous ont amenés à développer un nouveau modèle, adapté aux études à l'échelle spécifique et à fine résolution spatiale, dont les processus sont calibrés sur les données récoltées dans la vallée de la Roya, et qui repose sur un modèle corrélatif pour définir les milieux viables, et surtout sur notre cartographie de la répartition pour définir la localisation de l'espèce et la densité d'individus dans les pixels.

Pour autant, le modèle développé s'inspire des modèles précédemment cités, notamment pour les processus simulés ou la simulation de la compétition intraspécifique, et repose sur des ébauches de modèles développés dans des études antérieures (Vignal et Andrieu, 2016a ; Vignal et Andrieu, 2016b).

Le modèle BiogeoProspect est un modèle hybride de type automate cellulaire dont le fonctionnement est similaire à celui d'un modèle de type Système Multi-Agents. Une présentation succincte de ces deux types de modèles est effectuée dans le paragraphe suivant.

8.1.1.2. Automate cellulaire et Systèmes Multi-Agents.

Un Automate Cellulaire (AC) est un modèle informatique qui représente l'espace géographique sous forme de pixels. Chaque pixel s'organise au sein d'un ensemble de pixels qui grâce au voisinage forme un réseau. Ces pixels possèdent des états qui peuvent être différents selon un ensemble d'états préalablement définis. Les états de ces pixels ne sont pas stables, ils évoluent selon des règles de transition prédéfinies (Guermond, 2005). Les AC permettent ainsi d'exprimer des équations complexes en termes discrets de temps, d'espace et d'états (Guermond, 2005). Ils sont toutefois limités dans leur capacité à simuler des comportements individuels (individu végétal, populations, graines), et c'est ici que les Systèmes Multi-Agents (SMA) trouvent leurs intérêts. Ces modèles ont pour objectif de mettre en avant l'individu et ses actions sur l'espace afin de révéler des dynamiques globales (Guermond, 2005).

Les AC considèrent l'espace comme l'agent principal qui permet d'expliquer le comportement des individus, alors que les SMA considèrent les individus comme les agents principaux qui déterminent l'organisation de l'espace (Guermond, 2005 ; Murayama, 2012 ; Edmonds et Meyer, 2013). Ces modèles peuvent se combiner lorsque l'on considère que l'individu, autant que l'espace, conditionnent l'évolution spatiale du phénomène étudié. Ce type de modèle

sous-entend que l'individu est le moteur de l'évolution spatiale, mais que celui-ci est conditionné par les caractéristiques de l'espace (Guermond, 2005 ; Murayama, 2012 ; Edmonds et Meyer, 2013). Cette hybridation permettrait de considérer dans cette étude que les individus et les populations des espèces étudiées sont à l'origine des dynamiques de la répartition, mais que ces dynamiques sont conditionnées par les caractéristiques de l'espace et ces modifications dans le temps.

Pour autant, les SMA sont des modèles qui nécessitent des ressources informatiques conséquentes lorsque les individus modélisés sont nombreux. L'alternative ici est de développer un modèle de type automate cellulaire dont le fonctionnement se rapproche d'un système multi-agents pour le modèle processus. C'est-à-dire que, au contraire d'un automate cellulaire classique, des processus s'effectuent pour chacun des individus présents dans le pixel avec des paramètres différents (cf. **section 8.2**). Le modèle permet ainsi de modéliser l'impact du changement global sur la répartition des espèces induit par les modifications de la dynamique de population de ces dernières.

Sous-section 8.1.2. Objectifs.

Ainsi, l'objectif de ce chapitre est de modéliser, par l'intermédiaire du modèle BiogeoProspect, l'impact du changement global sur la répartition et la densité des espèces étudiées à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'échelle régionale, aux horizons 2050, 2070 et 2100, et ce, pour l'ensemble des scénarios climatiques étudiés.

Section 8.2. Méthode.

Afin de répondre à ces objectifs, le modèle élaboré dans le cadre de cette thèse est un modèle dynamique spatialement explicite. D'abord, une présentation générale du modèle BiogeoProspect est effectuée dans la **sous-section 8.2.1**. Ensuite, le fonctionnement du modèle est détaillé dans la **sous-section 8.2.2**. Enfin, l'analyse des changements et la généralisation des résultats à l'échelle régionale sont exposées dans la **sous-section 8.2.3**.

Sous-section 8.2.1. Présentation générale du modèle BiogeoProspect.

Le modèle BiogeoProspect⁸ est composé de quatre sous-modèles, à savoir un modèle d'évolution des conditions climatiques, un modèle d'évolution de l'occupation du sol, un modèle d'aire de viabilité, et un modèle qui simule les processus démographiques des espèces végétales (qui intègre les sorties du modèle *Hurdle*). C'est donc un modèle hybride dont les quatre sous-modèles sont en interactions. Les sorties du modèle climatique et du modèle d'évolution de l'occupation du sol vont permettre la modélisation des aires de viabilité des espèces, et les sorties de ces trois modèles sont nécessaires au fonctionnement du modèle qui simule les processus démographiques des espèces végétales (cf. **figure 8.1**). Les relations entre ces modèles sont automatisées, de telle sorte que chaque modèle va, de façon autonome, récupérer les informations dont il a besoin dans les autres modèles.

Le modèle climatique (i), le modèle d'évolution de l'occupation du sol (ii) et le modèle d'aire de viabilité (iii) ont déjà été décrits dans cette thèse. La différence est ici qu'ils reposent sur un fonctionnement dynamique, c'est-à-dire qu'ils proposent des résultats à une échelle temporelle plus fine que les horizons temporels précédemment présentés. Le modèle d'évolution climatique suit une temporalité mensuelle, alors que le modèle d'évolution de l'occupation du sol et le modèle d'aire de viabilité suivent une temporalité annuelle. Les paragraphes suivants proposent une brève description de ces modèles et de leur fonctionnement.

⁸ Le modèle est actuellement codé sur le logiciel Netlogo version 6.1.1, une version R de ce modèle est en cours de développement, notamment grâce aux packages RNetLogo et NLRX (Salecker, 2019).

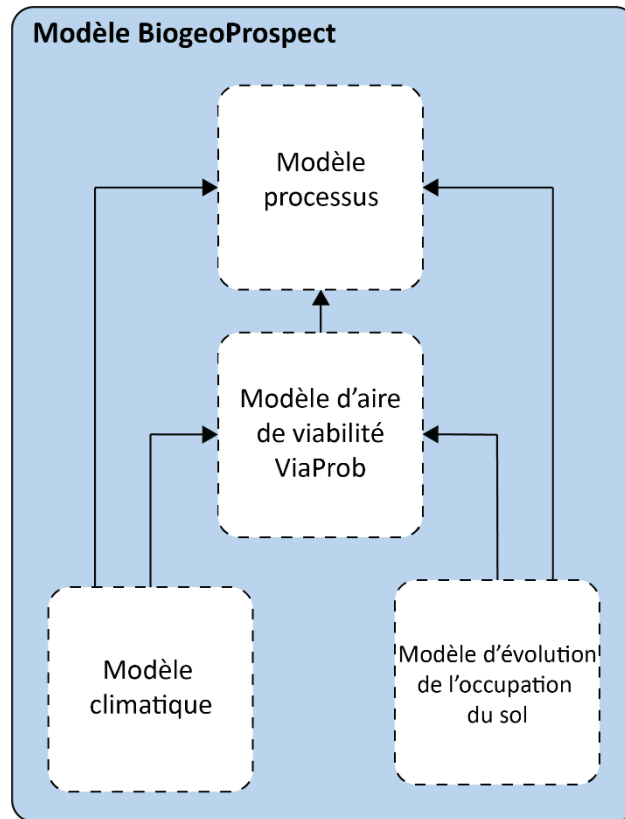


Figure 8.1. Les quatre sous-modèles et leurs interactions.

- (i) Le modèle d'évolution des conditions climatiques repose sur les cartes climatiques issues de la méthode présentée en **annexe 2.2**. À partir des cartes climatiques actuelles, le modèle va simuler la variabilité annuelle climatique en ajoutant ou en soustrayant un nombre de degrés pour les cartes des températures, et un nombre de millimètres pour les cartes des précipitations à chaque temporalité mensuelle. Les valeurs à ajouter ou à soustraire sont directement issues des projections du modèle ALADIN-Climat (cf. **annexe 8.1**).
- (ii) Le modèle d'évolution de l'occupation du sol est celui présenté en **annexe 6.1**. Ce modèle simule la modification des grands types de formations végétales en fonction de l'évolution des activités humaines. Des métriques d'écologie du paysage sont directement calculées par le modèle à partir des sorties annuelles de ce dernier. Ces métriques sont nécessaires pour modéliser l'aire de viabilité des espèces. Déjà présentées dans le **chapitre 3**, les métriques calculées sont la surface, la diversité et la fréquence locale des grands types de formations végétales.

- (iii) Le modèle d'aire de viabilité est le modèle ViaProb présenté dans le **chapitre 3**. Ici, une version dynamique du modèle a été élaborée. À partir des occurrences de l'espèce et des descripteurs de l'environnement, le modèle va d'abord calculer la probabilité d'occurrence de l'espèce dans chacun des états de ces descripteurs, et quantifier la performance de ces descripteurs pour expliquer la localisation des occurrences. Après cette étape de calibration sur les données actuelles, le modèle va calculer la probabilité que les milieux soient viables pour l'espèce étudiée, et ce à chaque année de la simulation. Ainsi, la viabilité des milieux pour l'espèce va varier dans le temps, en fonction de la variabilité annuelle du climat, mais également de l'impact des activités humaines sur les grands types de formations végétales.

Sous-section 8.2.2. Le modèle qui simule les processus démographiques.

Le modèle processus permet de simuler les processus démographiques des espèces végétales. L'objectif est ici de simuler au plus simplement les processus qui conduisent à la disparition, au maintien ou au déplacement des populations des espèces végétales, car nous ne possédons pas la connaissance ou les données nécessaires à la reproduction réaliste de tous les processus biologiques et démographiques qui conditionnent la dynamique de population des espèces étudiées. Ce modèle repose donc sur le postulat qu'un nombre limité de processus, dont le fonctionnement réel est simplifié, paramétrés sur un nombre réduit d'observations devrait permettre de retranscrire assez fidèlement les processus qui régissent les dynamiques spatio-temporelles de la répartition des espèces végétales. Il repose donc sur le postulat que les dynamiques spatio-temporelles de la répartition des espèces dépendent de la succession et du succès d'un nombre réduit de processus. De plus, afin de retranscrire les dynamiques observées sur le terrain (cf. **chapitre 7**), ce modèle a été élaboré de telle sorte qu'il repose quasi exclusivement sur les indices calculés à partir des observations lors de cette campagne de terrain. Ce modèle s'établit à micro échelle afin que les comportements individuels soient prédominants tout en permettant l'émergence de phénomènes à une échelle macro (Saint-Julien, 1995). *La description de ce modèle en langage universel UML (Unified Modelling language), et certains aspects techniques de ce modèle sont visibles en **annexe 8.2**.*

8.2.2.1. Données insérées dans le modèle.

Outre les données qui proviennent directement des trois autres sous-modèles, le modèle processus est paramétré sur la base de deux jeux de données que sont, les données récoltées lors de la campagne de terrain présentée dans le **chapitre 7**, et les données issues de la base de données TRY.

La base de données TRY (Kattge *et al.*, 2011) est une base de données internationale qui regroupe les caractéristiques des traits spécifiques des plantes. C'est une base de données dirigée par l'Institut Max Planck de biogéochimie en collaboration avec le Centre allemand de recherche intégrative sur la biodiversité (iDiv) Halle-Jena-Leipzig. Elle a pour objectif de rassembler, d'harmoniser et de contrôler la qualité des données sur les caractéristiques fonctionnelles des plantes à l'échelle mondiale. À ce titre, elle rassemble les principales bases de données (près de 400) qui renseignent sur les caractéristiques des traits spécifiques des plantes dans le monde, telles que les bases de données BROT (Paula *et al.*, 2009), BioFlor (Kühn *et al.*, 2004), LEDA (Kleyer *et al.*, 2008), ou encore la base de données sur les caractéristiques des graines des jardins botaniques royaux de Kew à Londres (Royal Botanic Gardens of Kew, Seed Information Database, Liu *et al.*, 2019). Au total, cette base de données contient près de 11 millions d'enregistrements de traits pour 2100 traits sur 160 000 espèces. De cette base de données, un ensemble d'informations sur certains traits spécifiques de chacune des espèces étudiées ont été extraites (cf. **annexe 8.3**). Ces informations sont essentielles au fonctionnement du modèle et sont détaillées dans la présentation des processus de ce dernier.

8.2.2.2. Les processus implémentés dans le modèle et leurs fonctionnements.

L'initialisation du modèle est réalisée par le **processus de structure de la population**. Ce processus a pour objectif de modéliser la structure des populations localisées dans chacun des pixels qui constituent la répartition de l'espèce étudiée dans la zone d'étude. Dans un premier temps, le modèle va déterminer le nombre d'individus dans le pixel en fonction de la densité estimée par le modèle *Hurdle* dans le pixel (cf. **chapitre 5**). Ensuite, le modèle va stratifier la population, c'est-à-dire qu'il va déterminer le nombre d'individus qui appartiennent à chacune des classes de hauteur préétablies (cf. **chapitre 7**). Enfin, le modèle détermine le nombre de jeunes individus et d'individus âgés sains ou atteints, mais également le nombre d'individus

morts et le nombre de jeunes pousses. Les étapes de ce processus sont directement calibrées par les données récoltées lors des campagnes de terrain réalisées dans cette thèse.

Une fois ce processus d'initialisation terminé, le modèle va alors simuler l'ensemble des processus démographiques. Les processus démographiques simulés par le modèle sont la production, la dispersion et la germination des graines, ainsi que la croissance, la survie des individus, et leur régénération par voie végétative (cf. **figure 8.2**). Les paragraphes suivants décrivent le fonctionnement de chacun de ces processus.

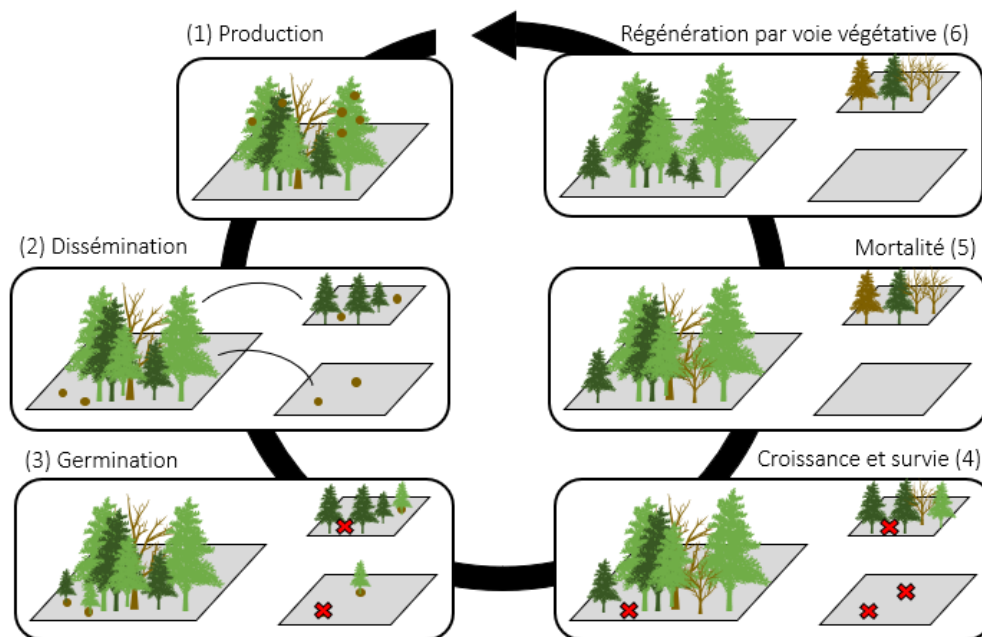


Figure 8.2. Schéma synthétique des processus simulés dans ce modèle.

Le processus de production des graines a pour objectif de déterminer le nombre d'individus matures capables de produire des graines dans la population d'une part, et le nombre de graines produites par cette population d'autre part. Le nombre d'individus capables de produire des graines est déterminé par le nombre d'individus présents dans les différentes catégories de hauteur. La hauteur minimale à partir de laquelle les individus produisent des graines est déterminée par les informations issues de la base de données TRY (la hauteur minimale de production pour chacune des espèces étudiées est visible en **annexe 8.3**). Le nombre de graines produites est ainsi dépendant du nombre d'individus matures présent dans la population. Ce nombre de graines est calibré en fonction des observations réalisées lors de la campagne de terrain (cf. **chapitre 7**).

Le processus de dissémination des graines a pour objectif de disséminer les graines produites par les populations. Ce processus simule différents vecteurs de propagation que sont la barochorie, l'anémochorie, et la zoochorie (cf. **encadré 8.1.** pour une présentation de ces vecteurs de dissémination). En fonction des informations sur les traits de vie issues de la base de données TRY, le modèle va assigner un ou plusieurs vecteurs de dissémination aux espèces étudiées (cf. **annexe 8.3.**). Ensuite, le modèle va déterminer le pourcentage de graines disséminées par chacun des vecteurs assignés aux espèces étudiées (cf. **annexe 8.3.**). Ce pourcentage est paramétré par les informations issues de la base de données TRY. Enfin, les graines vont être disséminées dans le modèle en fonction des vecteurs de propagation de l'espèce. La barochorie est le vecteur de propagation le plus simple à simuler. Dans la mesure où le pixel a une résolution de 50 mètres, le modèle considère que la graine tombe dans le pixel. Pour l'anémochorie et la zoochorie, le modèle ne simule pas le vent ni le déplacement des oiseaux ou des mammifères. Le modèle simplifie ces vecteurs de propagation en simulant une dissémination selon une orientation et une distance. L'orientation est aléatoire pour la zoochorie, nous considérons que les espèces animales qui déplacent les graines des espèces étudiées peuvent partir dans toutes les directions à partir du semencier. Pour l'anémochorie, l'orientation est déterminée par une rose des vents et le relief du territoire. Ainsi, la graine va être orientée différemment en fonction de la position du semencier dans la zone étudiée. La distance de dissémination de la graine est calculée à partir du modèle intégré dans le package DispeRsal (Tamme *et al.*, 2014) en fonction du vecteur de propagation, du type végétatif, de la masse de la graine, de la hauteur moyenne à partir de laquelle les graines sont libérées, et de la vitesse de chute des graines. Ces informations sont fournies par la base de données TRY (cf. **annexe 8.3.**). Les distances maximales de dispersion estimées par ce modèle ont été confrontées à la littérature et ajustées si nécessaire (la distance maximale de dispersion retenue pour chacune des espèces étudiées est visible en **annexe 8.3.**). La dissémination est réalisée indépendamment pour chacune des graines produites, une part d'aléatoire conditionne ainsi ce processus.

Encadré 8.1. Les vecteurs de dissémination des espèces végétales.

La dissémination est essentielle dans la structure et la dynamique des populations, et les vecteurs de dissémination des espèces vont directement influencer leurs capacités de colonisation. Les principaux vecteurs de dissémination des espèces étudiées sont l'anémochorie, la barochorie, et la zoochorie. *Les définitions proviennent des ouvrages de Quézel et Médail (2003) et Da Lage et Métaillé (2015).*

La barochorie est la dissémination des diaspores par la gravité. Les diaspores arrivées à maturité tombent au sol sous l'effet de leurs poids. L'anémochorie est la dissémination des diaspores grâce à l'action du vent. L'efficacité de ce mode de dissémination dépend des caractéristiques morphologiques des diaspores, et la distance de dissémination est également fonction du rapport entre le poids des diaspores et la force du vent. Enfin, la zoochorie est la dissémination des diaspores par les animaux. Les animaux impliqués dans la dissémination dépendent des caractéristiques des diaspores de l'espèce. Quatre types de zoochorie sont généralement distingués, il s'agit de l'épizoochorie (diaspores pourvues d'épines ou de crochets permettent leurs transports par les animaux), la myrmécochorie (dispersion par les fourmis), la dyzoochorie (dispersion par les animaux sans passer par le tube digestif, notamment par les mammifères et les oiseaux qui font des réserves), et enfin, l'endozoochorie (dispersion par les animaux après ingestion des diaspores).

La dissémination des espèces est donc dépendant des caractéristiques (morphologie, taille, poids) des diaspores, mais également de la vitesse du vent, de la structure de la végétation ou encore de la faune locale. Plus encore, il est assez fréquent qu'une espèce utilise deux vecteurs de dissémination, l'un utilisé à courte distance (barochorie par exemple) qui produit le renouvellement générationnel de la population, et l'autre plus qui produit une dissémination longue distance (anémochorie ou zoochorie par exemple), qui permet à l'espèce de coloniser de nouveaux milieux. La prise en compte de ces deux possibilités est donc essentielle dans ce modèle afin de simuler le maintien des populations et la colonisation de nouveaux milieux par ces dernières.

Le processus de germination des graines conditionne l'établissement de jeunes pousses dans les pixels. Ce processus simule la germination des graines qui ont été disséminées par le processus précédent, ainsi que les graines qui sont présentes dans le sol grâce à la banque de graine qui se constitue progressivement lorsque les conditions ne permettent pas la germination des graines (cf. **encadré 8.2**). D'abord, le modèle détermine la quantité de graines

qui va effectivement germer en appliquant un taux de survie sur le nombre total de graines présentes dans le pixel. Ceci afin de simuler la viabilité des graines, mais également la prédation post-dispersion (cf. **encadré 8.2**). Ce taux de survie est basé sur les données récoltées lors de la campagne de terrain et diffère en fonction de la viabilité ou non du milieu pour l'espèce. Ensuite, la germination des graines se déclenche en fonction des conditions environnementales du milieu, notamment liées à l'occupation du sol pour l'estimation de la quantité de lumière qui arrive au sol, et en fonction de la structure de la population. En effet, le modèle est paramétré de telle sorte qu'une population au sein d'un pixel ne peut dépasser la densité maximale observée lors de la campagne de terrain. Si la densité maximale est atteinte, alors la graine ne germe pas et vient enrichir la banque de graines du sol. Dans le cas contraire, si les conditions sont réunies, la graine donne naissance à une jeune pousse.

Le processus de croissance des individus et de survie conditionne la croissance des jeunes pousses et des individus adultes, ainsi que la compétition intraspécifique. Le modèle simule la croissance progressive en hauteur des individus en fonction de leur âge. Chacun des individus dans le modèle est rattaché à une strate de hauteur. Le nombre d'années nécessaire pour qu'un individu passe d'une strate de hauteur à une autre est dépendant de l'âge actuel de l'individu car, plus un individu est âgé, plus sa croissance en hauteur est lente. Cette vitesse de croissance moyenne provient de la base de données TRY, elle est simplifiée en trois catégories (lente, moyenne, rapide). La vitesse de croissance de chacune des espèces étudiées est visible en **annexe 8.3**. Le modèle simule la compétition intraspécifique, en appliquant un taux de mortalité aux individus qui progresse d'une strate de hauteur à la suivante. Un taux de mortalité limite le nombre de jeunes pousses qui deviennent des individus de moins de 25 centimètres. Ces taux de mortalité sont directement issus des données récoltées lors de la campagne de terrain. Ce processus de croissance s'applique indépendamment sur chacun des individus qui composent la population dans le pixel. Une véritable dynamique de population est ainsi simulée au sein de chacun des pixels qui constituent la répartition d'une espèce. Ceci vaut également pour le processus de mortalité lié à des perturbations environnementales ou anthropiques.

Encadré 8.2. La banque de graines du sol.

La banque de graines du sol est l'ensemble des diaspores enfouies dans le sol qui pourraient germer, et donc donner naissances à des plantules. Elle est essentielle dans la dynamique de population des espèces. Cette banque de graines est constituée d'une banque transitoire, c'est-à-dire de graines qui ne survivent pas à la seconde saison de germination, et d'une banque permanente, c'est-à-dire des graines qui demeurent viables enfouies dans le sol sur une plus longue période temporelle.

Quézel et Médail (2003), rappellent qu'en raison de la forte prédation post-dispersion que subissent les grosses graines des espèces ligneuses des peuplements forestiers méditerranéens, la banque de graines du sol dans ces peuplements est pauvre, et parfois remplacée par une banque de plantules. La banque de plantules regroupe l'ensemble des plantules qui peuvent se maintenir à ce stade végétatif pendant de longues périodes jusqu'à ce qu'un événement permette la pénétration de la lumière dans le sous-bois, engendrant la croissance de ces individus. La banque de graines du sol dans ce modèle regroupe les graines enfouies et les plantules dans un stade végétatif dans la mesure où la banque de plantules est notamment présente dans les peuplements d'*Abies alba* (Quézel et Médail, 2003).

La prédation post-dispersion est la consommation des graines après dissémination par des insectes, des mammifères ou des oiseaux (Quézel et Médail, 2003). C'est un élément important dans la dynamique des peuplements forestiers car cela modifie la répartition spatiale des graines, et surtout engendre la réduction du nombre de plantules.

Un ensemble de facteurs influencent ce taux de prédation, que ce soient les caractéristiques des graines, les conditions environnementales, l'enfouissement des graines, ou encore, la faune locale. Dans ce modèle, ce taux de prédation est directement pris en compte dans le taux de mortalité des graines inséré dans le modèle qui provient des observations réalisées lors de la campagne de terrain.

Le processus de mortalité simule la mortalité des individus liée à la longévité des espèces (données issues de la base de données TRY et de la littérature), ainsi que l'impact des perturbations environnementales ou anthropiques sur les individus et les populations de l'espèce. En fonction des types de perturbations, ce processus va soit agir sur la population dans le pixel, c'est-à-dire sur l'ensemble des individus, soit agir sur quelques individus dans le pixel. La mortalité de l'ensemble des individus dans un pixel est simulée lorsque l'occupation du sol subit un changement drastique conduisant à un bouleversement du milieu. Il peut s'agir

d'un incendie de forêt ou de l'artificialisation du milieu par exemple. Dans ce cas, le modèle considère que les individus présents dans ce pixel sont brûlés ou coupés et le pixel ne fait donc plus partie de la répartition de l'espèce. La mortalité de quelques individus dans un pixel est simulée lorsque le milieu n'est plus viable pour l'espèce ou qu'ont lieu des événements climatiques extrêmes plus intenses que pendant la période de référence. Le modèle simule les conséquences de ces événements de deux façons distinctes en fonction de l'état de santé des individus. En effet, le modèle considère que les individus atteints sont davantage vulnérables à ces événements. Ainsi, lors de l'un de ces événements le modèle détermine un nombre d'individus sains qui vont devenir des individus atteints, et un nombre d'individus atteints qui vont dépérir. Pour ce faire, le modèle va dans un premier temps déterminer un nombre d'individus potentiellement affectés par ces événements pour, dans un second temps, déterminer les individus effectivement affectés en fonction d'une probabilité qui correspond au taux de mortalité observé lors de la campagne de terrain. Le nombre d'individus affectés par les événements climatiques extrêmes dépend de la longueur et de l'intensité de l'événement. Plus l'événement perdure et plus il est intense, plus le nombre d'individus affectés dans le pixel augmente. Cela indique que c'est uniquement l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes intenses qui peuvent conduire à la mortalité de quelques individus dans une population. En revanche, le nombre d'individus affecté par la perte de viabilité, donc par le changement global, est aléatoire. Nous considérons ainsi que la perte de viabilité d'un milieu pour une espèce n'entraîne pas nécessairement le dépérissement de l'ensemble de la population de cette espèce dans ce milieu, position qui s'appuie sur les observations réalisées lors de la campagne de terrain (cf. **chapitre 7**). Ainsi, la perte de viabilité peut tout autant n'affecter aucun individu ou l'ensemble de la population d'un pixel. Ce sont plusieurs années successives de perte de viabilité, ou des pertes de viabilité fréquentes dans une période temporelle relativement réduite, qui sont nécessaires pour qu'une population composée d'individus en bonne santé soit affectée par le changement global. Ce processus de mortalité s'applique indépendamment sur chacun des individus qui composent la population dans le pixel, peu importe la hauteur de l'individu.

Le processus de régénération par voie végétative simule le rejet de souche des individus qui ont dépéri. Cela indique que les individus qui ont dépéri dans chacun des pixels sont conservés

en mémoire par le modèle. La probabilité qu'un individu rejette de souche est dépendant du taux de résilience de l'espèce basé sur les observations récoltées sur le terrain.

Une synthèse des facteurs qui conditionnent le fonctionnement de ces processus est visible en **figure 8.3**, et un diagramme d'états qui synthétise le passage d'une graine à une jeune pousse, et d'une jeune pousse à un individu mature est visible en **figure 8.4**. Les paramètres nécessaires pour la bonne réalisation de ces processus sont stockés dans un fichier texte, rentré par l'utilisateur, dans lequel le modèle va directement chercher les informations. Ainsi, ce modèle est applicable à d'autres espèces et d'autres zones d'études. Il est important de préciser que les simulations de ce modèle s'effectuent espèce par espèce, et à ce titre, ce modèle ne prend pas en compte la compétition interspécifique (cf. **encadré 8.3**) mise à part à travers l'intégration de la physionomie de la végétation dans le modèle et des métriques paysagères dans le calcul de la viabilité du milieu pour l'espèce. Nous justifions notre choix de ne pas intégrer dans le modèle la possibilité de réaliser des simulations avec plusieurs espèces simultanément, car nous n'étudions pas dans cette thèse l'ensemble des espèces susceptible de concurrencer les espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Chacun de ces processus possède sa propre temporalité et leurs réalisations sont dépendants des caractéristiques de l'espèce.

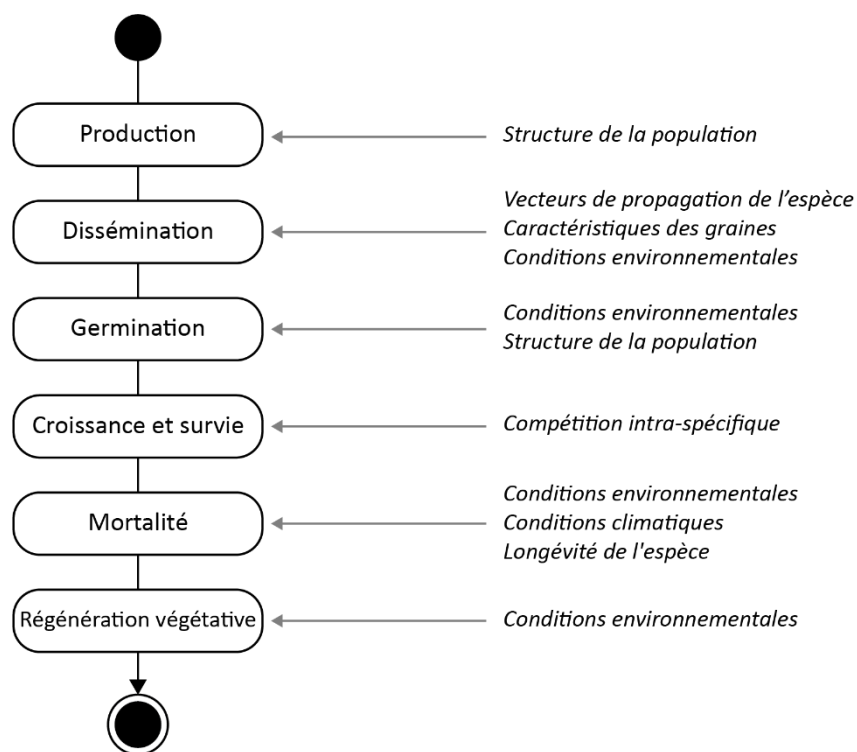


Figure 8.3. Diagramme d'activité : facteurs qui conditionnent les processus.

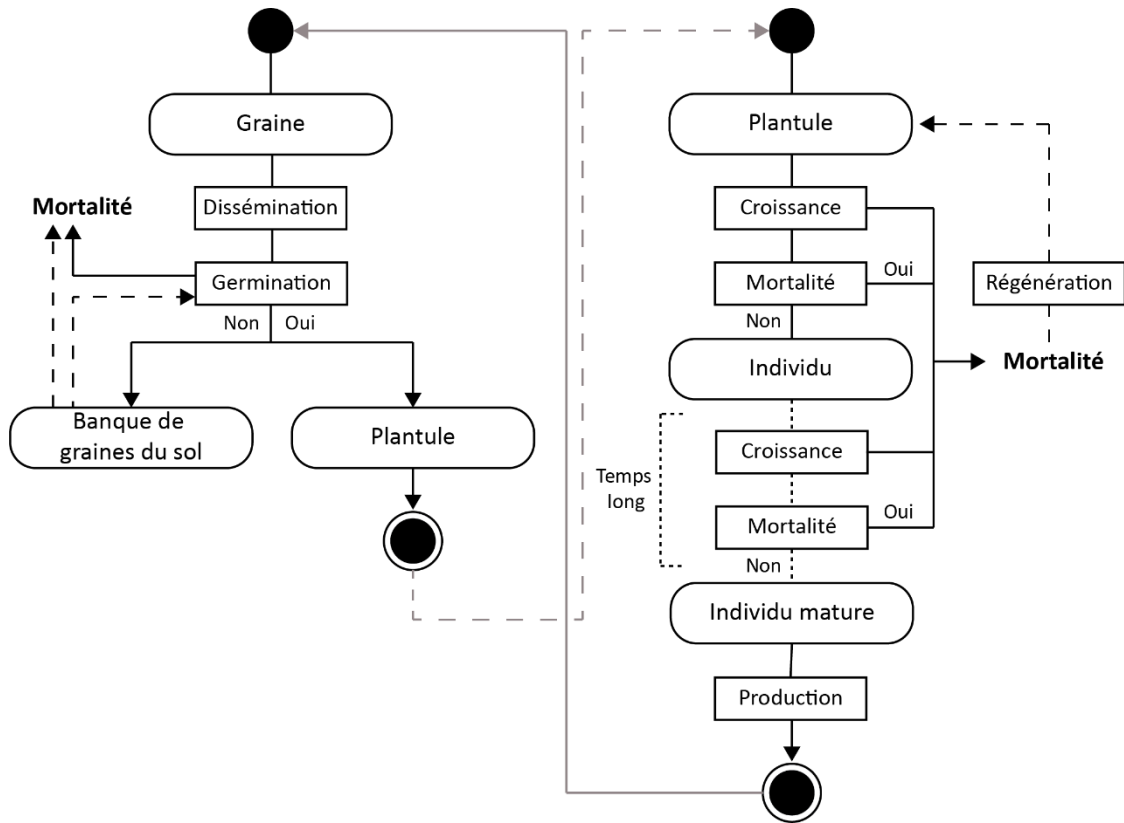


Figure 8.4. Diagrammes d'activités : étapes d'une graine à la plantule, et de la plantule à l'individu mature.

Encadré 8.3. Compétition, facilitation et dynamique de populations des espèces.

La compétition et la facilitation interspécifique sont deux éléments qui conditionnent la dynamique de population des espèces dans un milieu. La dynamique de population des espèces va dépendre de la proportion des processus compétitifs et facilitateurs, proportion qui peut varier tout au long de la croissance des individus (Quézel et Médail, 2003).

La facilitation regroupe l'ensemble des processus qui permettent à une espèce végétale de favoriser la germination ou la croissance d'une ou plusieurs autres espèces. La modification des conditions micro-environnementales, l'élimination ou la limitation des végétaux compétiteurs, ou la protection contre les herbivores sont des exemples de processus de facilitations.

La compétition interspécifique dépend de la structure de populations des espèces qui composent la diversité spécifique du milieu. Dans les milieux méditerranéens, cette compétition dépend principalement de l'eau et de la lumière. En effet, la compétition pour la lumière va notamment conditionner la structure verticale des peuplements forestiers et la composition du sous-bois. L'installation de nouveaux individus dans les peuplements forestiers est également limitée par la densité en individus dans le peuplement, ainsi que par la présence de phénomènes d'allélopathie, c'est-à-dire l'émission de composés biochimiques par un individu végétal qui peuvent influencer la germination, la croissance ou la survie des individus d'une autre espèce. Dans des milieux plus ouverts, certaines espèces herbacées pérennes ont la capacité d'occuper rapidement l'ensemble de l'espace horizontal disponible d'un milieu, limitant la germination des graines et le développement des plantules.

Toutefois, les processus à l'origine de la compétition et de la facilitation interspécifique et leurs conséquences sur la dynamique de population des espèces ne sont encore que partiellement connus, et leurs occurrences dans l'espace et dans le temps le sont d'autant moins. Seules des approximations de certains processus compétitifs sont aujourd'hui facilement intégrables dans les modèles, tel que la compétition pour la lumière, mais les autres processus de compétition et de facilitation nécessitent des connaissances et des données que nous ne possédons pas dans cette thèse, et qui ne sont donc pas intégrés dans le modèle.

8.2.2.3. Temporalité des processus.

Les processus implémentés dans ce modèle s'échelonnent dans le temps en fonction des caractéristiques propres à chacune des espèces. Le modèle est élaboré à une résolution mensuelle, mais tous les processus ne reposent pas sur cette résolution temporelle, c'est notamment le cas pour les processus de mortalité et de régénération par voie végétative qui ont une temporalité annuelle.

Ainsi, le processus de production est actif dans les mois de fructification des espèces étudiées, qui varient en fonction des spécificités des espèces. Le processus de dissémination est actif uniquement lorsque des graines ont été produites, il agit donc à la suite du processus de production et pendant plusieurs mois jusqu'à ce que le stock de graines soit épuisé. Le processus de germination est actif pendant le printemps et l'été, à condition que des graines soient présentes. Les processus de croissance des individus et de régénération par voie végétative ne se réalisent qu'une fois par année (au mois d'avril dans ce modèle, bien que la croissance se fasse sur plusieurs mois pendant la période estivale), alors que le processus de mortalité agit au fil des mois sans contrainte temporelle. Le **tableau 8.1** résume la temporalité de ces processus.

Tableau 8.1. Temporalité des processus du modèle. *La temporalité du processus de production est dépendant des périodes de fructification des espèces.

	Mois											
	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
Mortalité	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Production*				X	X	X	X	X	X	X		
Dissémination				X	X	X	X	X	X	X		
Germination				X	X	X	X	X				
Croissance				X								
Résilience				X								

8.2.2.4. Sorties du modèle.

Les sorties de ce modèle se présentent sous la forme de données quantitatives et spatiales. Ainsi, pour chacune des années simulées, le modèle exporte automatiquement une cartographie de la répartition et de la densité de l'espèce étudiée sous la forme de fichier

ASCII dont la résolution est de 50 mètres. De plus, un ensemble de données quantitatives sont calculées et exportées par le modèle. Il s'agit notamment du nombre total de pixels qui composent la répartition de l'espèce, du nombre total d'individus de l'espèce à l'échelle de la zone d'étude et du nombre total d'individus dans chacune des strates de hauteur, du nombre total de graines produites, du nombre de pixels dans lesquels au moins une graine a germé, et enfin, du nombre total de jeunes pousses. Toutes ces informations sont directement exportées par le modèle, ce qui permet ainsi d'étudier l'évolution de ces paramètres dans le temps.

8.2.2.5. Validation du modèle.

La validation de ce modèle par comparaison avec des cartes de vérité terrain n'est pas envisageable car nous ne disposons pas de données sur la répartition passée ou actuelle des espèces étudiées. Cela représente une limite à ce modèle, et à l'interprétation de ces résultats.

Pour contourner ce problème de validation, un ensemble d'opérations ont été réalisées en suivant les recommandations de Edmonds et Meyer (2013), afin de garantir la robustesse du modèle. D'abord, une attention particulière a été portée sur l'ensemble des processus implémentés dans ce modèle par la vérification précise du comportement de plusieurs pixels sélectionnés aléatoirement lors des simulations (cf. **annexe 8.2**). L'opération consiste ici à observer l'évolution des populations du début jusqu'à la fin de la simulation dans des pixels aux dynamiques distinctes (régression, stabilité, progression des populations). Ensuite, des tests de sensibilité des paramètres ont été réalisés. Il s'est agi de faire varier chacun des paramètres un à un et de comparer les résultats des simulations avec une simulation dite de référence. Cette opération permet d'attester que chacun des processus est en accord avec ce qui est attendu, et permet ainsi d'accorder une certaine validité au modèle (cf. **annexe 8.2**). Enfin, la dernière opération consiste à réaliser des simulations du modèle dans des conditions différentes afin d'observer son comportement. Dès lors, des simulations du modèle ont été réalisées dans un environnement neutre pour chacune des espèces étudiées afin de garantir la reproductibilité des résultats dans des conditions initiales différentes (cf. **annexe 8.2**).

De plus, nous estimons qu'une certaine confiance peut être accordée à ce modèle, dans la mesure où ce dernier est uniquement basé sur des données récoltées sur le terrain, ou sur des informations reconnues par l'ensemble de la communauté scientifique. En effet, la

répartition actuelle de l'espèce, données de départ des simulations, est basée et validée sur des données récoltées lors d'une campagne de terrain (cf. **chapitre 4** et **chapitre 5**). Les processus implémentés dans ce modèle sont les processus connus qui conditionnent la dynamique de population d'une espèce (Quézel et Médail, 2003), et sont paramétrés par des données récoltées lors d'une campagne de terrain (cf. **chapitre 7**) et par des informations issues d'une base de données internationalement reconnue (TRY - Kattge *et al.*, 2011).

Sous-section 8.2.3. Analyse des changements.

Des simulations de ce modèle ont été réalisées pour chacune des espèces étudiées de 2018 jusqu'à l'horizon 2100. L'analyse des changements repose sur les résultats des années 2050, 2070 et 2100. La résolution temporelle annuelle de ce modèle permet de s'affranchir des horizons temporels précédemment utilisés. L'analyse des changements est donc réalisée entre deux dates, et non entre deux moyennes sur une période donnée, ce qui est préférable dans la mesure où la répartition et la densité d'une espèce sont des objets géographiques qui fluctuent dans le temps, et dont la moyenne n'aurait probablement pour effet que de masquer les changements. D'autant plus que la répartition des espèces à l'horizon 2100 est le résultat cumulé de près de 80 années de simulations de processus démographiques.

8.2.3.1. Identifier l'impact du changement global à l'échelle de la vallée de la Roya.

L'analyse des changements consiste à comparer la répartition issue du modèle BiogeoProspect à la répartition obtenue par le modèle *Hurdle* (cf. **chapitre 5**). Cela afin d'identifier l'impact du changement global sur la répartition et la densité des espèces étudiées dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels et pour les trois scénarios climatiques étudiés.

Une analyse détaillée des patrons spatiaux de progression et de régression est également réalisée. Il s'agit ici d'étudier la distance de propagation des espèces au-delà de leur répartition actuelle pour chacun des scénarios climatiques d'une part, et d'analyser la distribution des zones de régression par rapport aux limites de répartition et par rapport à la densité actuelle de l'espèce pour chacun des scénarios climatiques d'autres part.

De plus, afin d'établir une typologie des dynamiques spatiales modélisées, une analyse du déplacement altitudinale des limites de répartition et du centroïde de la répartition a été

réalisée. Elle consiste à comparer l'altitude de la limite inférieure, supérieure et du centroïde de la répartition actuelle et des répartitions futures de chacune des espèces étudiées. De plus, une analyse de l'altitude moyenne des populations qui devraient se densifier et des populations qui devraient devenir moins denses a également été réalisée. Cela afin d'étudier si des basculements en altitude des noyaux de densité devraient se produire ou non. L'arbre de décision utiliser pour identifier les dynamiques spatiales est visible en **figure 8.5**.

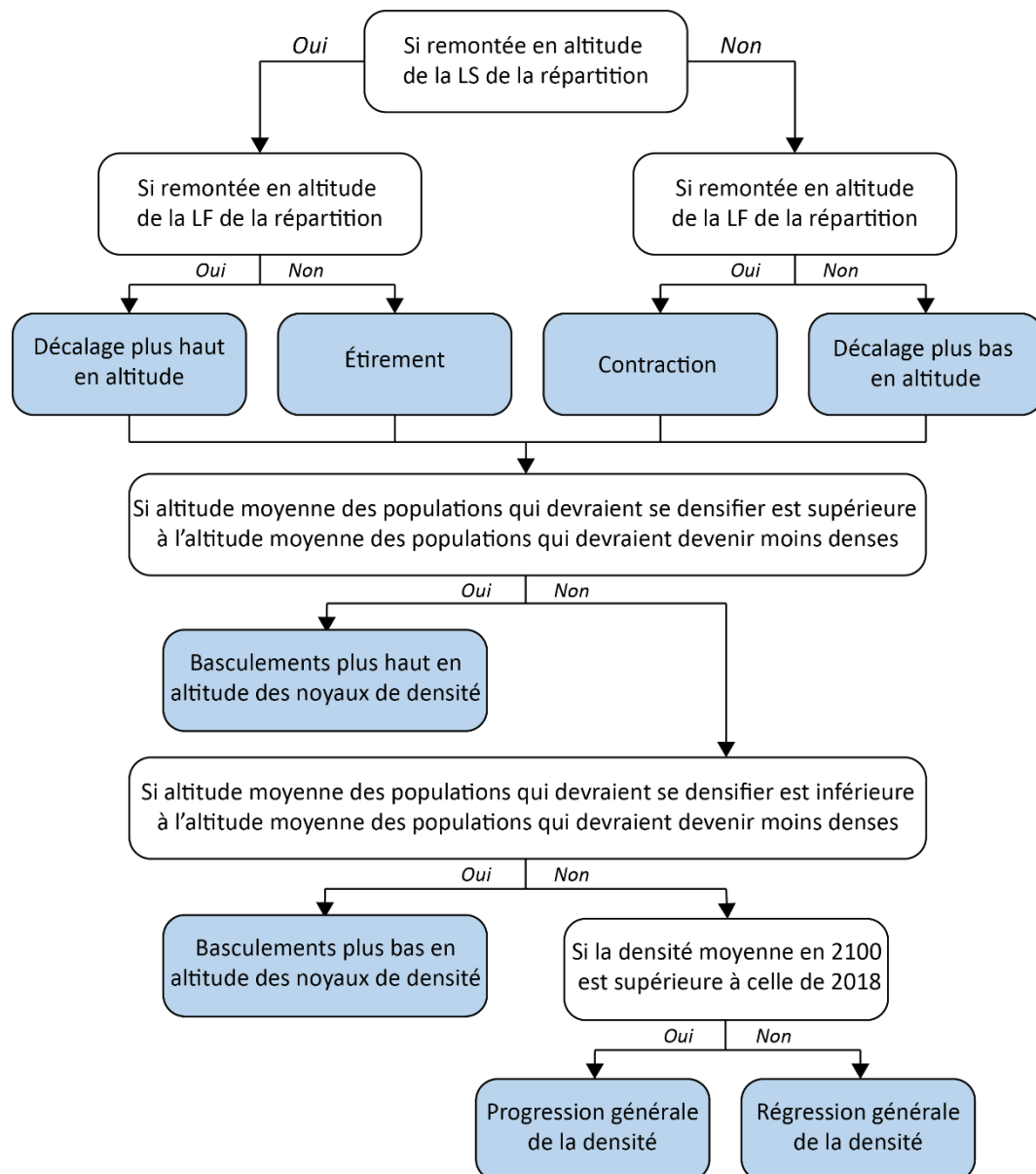


Figure 8.5. Arbre de décision pour l'identification des dynamiques spatiales de la répartition et de la densité des espèces étudiées. LS : limite supérieure de la répartition. LF : limite inférieure de la répartition.

8.2.3.2. Généralisation à l'échelle régionale.

Pour être en accord avec la temporalité de cette thèse, les données nécessaires au paramétrage de ce modèle processus n'ont pu être récoltées que dans la vallée de la Roya et que pour les espèces ligneuses. Dès lors, les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent uniquement l'impact du changement global sur la répartition des espèces à l'échelle de cette vallée. En raison de la volonté de proposer ces résultats à l'échelle régionale, nous avons élaboré un modèle qui permet, à partir des règles de spatialité des changements mis en avant dans l'analyse à l'échelle locale, de faire une estimation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces à l'échelle régionale (cf. **figure 8.6**).

Ce modèle repose uniquement sur deux règles de spatialité des changements contrôlant la progression et la régression de la répartition des espèces.

Premièrement, le modèle va déterminer un nombre de pixels à sélectionner en fonction du nombre de pixels de progression à l'échelle de la vallée de la Roya, converti en pourcentage de la répartition actuelle. Ensuite, le modèle va sélectionner ce nombre de pixels en fonction de leur distance aux limites de la répartition actuelle de l'espèce et une part d'aléatoire et déterminer que ce sont des zones de progression. Ces règles sont conditionnées par la viabilité du milieu pour l'espèce. Ainsi, la progression de l'espèce peut s'effectuer dans les milieux qui devraient rester viables ou qui devraient devenir viables.

Deuxièmement, le modèle va déterminer un nombre de pixels à sélectionner en fonction du nombre de pixels de régression à l'échelle de la vallée de la Roya, converti en pourcentage de la répartition actuelle. Ensuite, le modèle va sélectionner ce nombre de pixels en fonction de la valeur de densité actuelle, et déterminer que ce sont des zones de régression. Ces règles sont conditionnées par la viabilité du milieu pour l'espèce. Ainsi, la régression s'effectue prioritairement dans les milieux qui ne devraient plus être viables, mais également dans les milieux qui devraient rester viables, car cela a été observé dans les résultats à l'échelle locale.

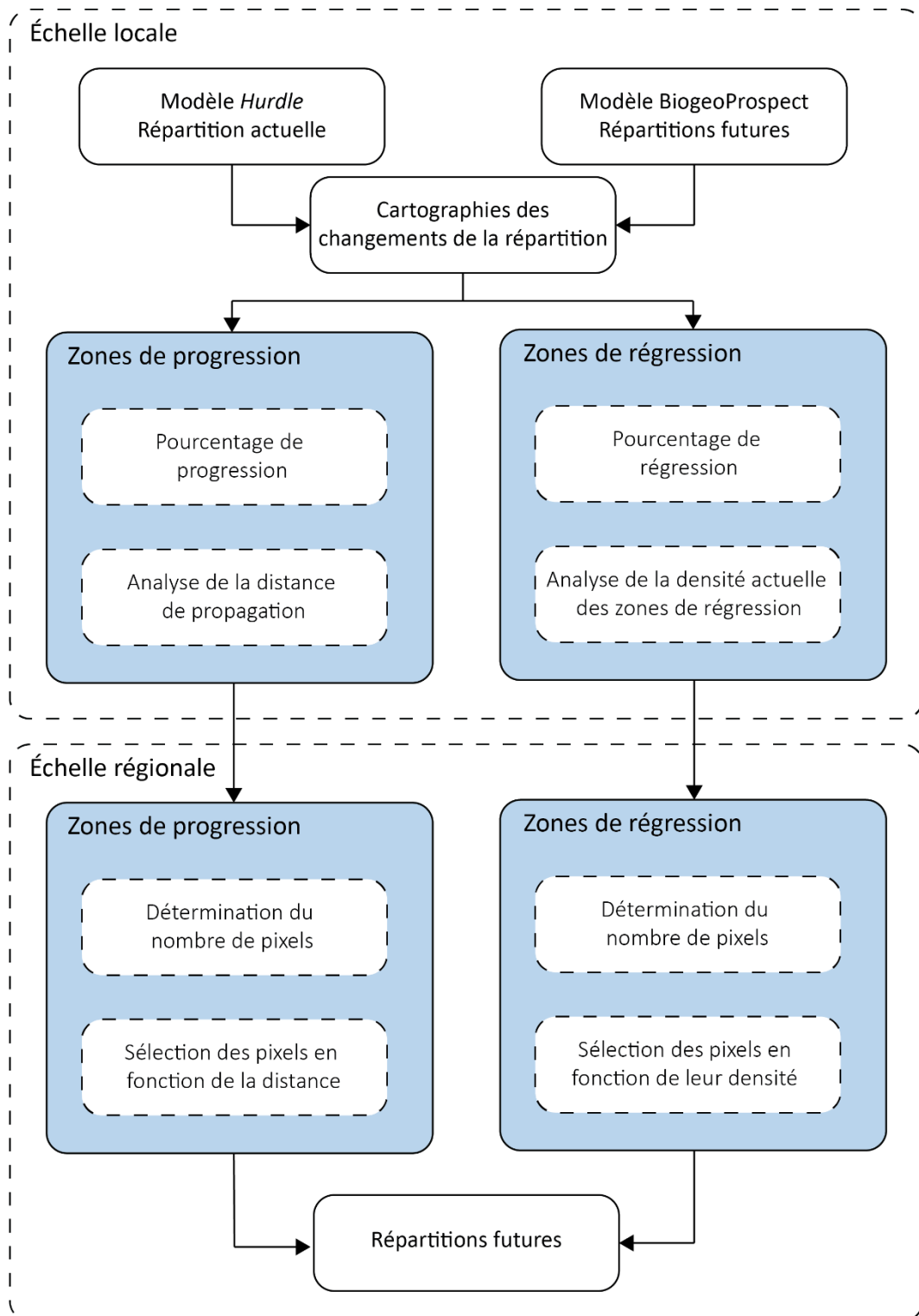


Figure 8.6. Généralisation des résultats du modèle BiogeoProspect à l'échelle régionale.

Section 8.3. Résultats.

Cette section a pour objectif de présenter les résultats des simulations du modèle BiogeoProspect. D'abord, l'impact du changement global sur la répartition et la densité des espèces étudiées à l'échelle de la vallée de la Roya est détaillé dans la **sous-section 8.3.1**. Ensuite, l'impact du changement global sur la répartition des espèces à l'échelle régionale est présenté dans la **sous-section 8.3.2**.

Sous-section 8.3.1. Impact du changement global à l'échelle locale.

D'après les simulations du modèle, à l'horizon 2100, le changement global devrait engendrer la régression de la répartition de 33 % (n = 3) des espèces étudiées selon le scénario RCP2.6, 44 % (n = 4) selon le scénario RCP4.5 et 67 % (n= 6) selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 8.7**). Pour le scénario RCP8.5, les pourcentages de régression sont compris entre -81 % pour *Pinus uncinata* et -12 % pour *Quercus pubescens*.

Ainsi, d'après les simulations du modèle, à l'horizon 2100, le changement global devrait également engendrer la progression de 67 % (n = 6) des espèces étudiées selon le scénario RCP2.6, 56 % (n = 5) selon le scénario RCP4.5 et 33 % (n= 3) selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 8.7**). D'après les simulations du modèle, *Ostrya carpinifolia* et *Juniperus oxycedrus* sont les deux espèces dont la répartition devrait progresser à l'horizon 2100 selon le scénario le plus pessimiste. La répartition de ces espèces devrait progresser de 24 % pour *Ostrya carpinifolia* et jusqu'à 224 % pour *Juniperus oxycedrus* (cf. **figure 8.7**). Toutefois, il est nécessaire de rappeler que si la partie italienne de la vallée de la Roya avait été intégré, c'est-à-dire si la zone d'étude en Roya comportait tout le gradient écologique du littoral à la montagne, alors les changements pourraient être différents. Les dynamiques spatio-temporelles simulées par le modèle varient selon les espèces. Par exemple, selon le scénario RCP8.5, la répartition d'*Abies alba* devrait diminuer progressivement, et celle de *Juniperus oxycedrus* augmenter progressivement jusqu'à l'horizon 2100. Au contraire, la répartition de *Pinus uncinata* devrait progresser jusqu'à 2050 puis diminuer progressivement jusqu'à l'horizon 2100, et celle de *Sorbus aria* devrait diminuer jusqu'à l'horizon 2050 puis progresser jusqu'à l'horizon 2100 (cf. **figure 8.7**). D'après les simulations, ces changements de répartition des espèces devraient s'accompagner de modifications de la densité de ces dernières (cf. **figure 8.8**).

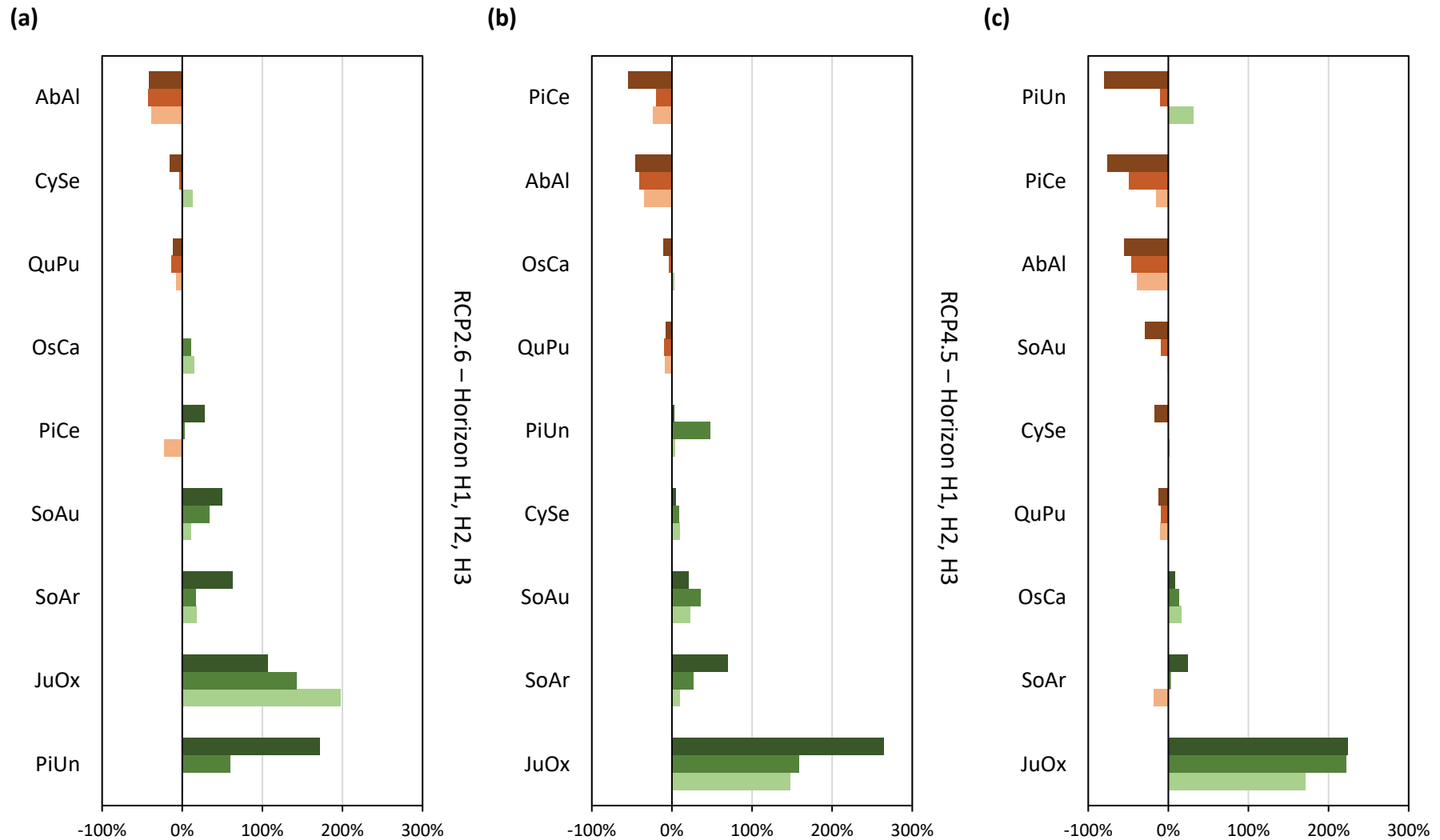


Figure 8.7. Changements de la répartition des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de régression ou de progression de la répartition par rapport à la répartition actuelle de chacune des espèces. Le dégradé de marron indique la régression, et le dégradé de vert indique la progression de l'horizon H1 jusqu'à l'horizon H3. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

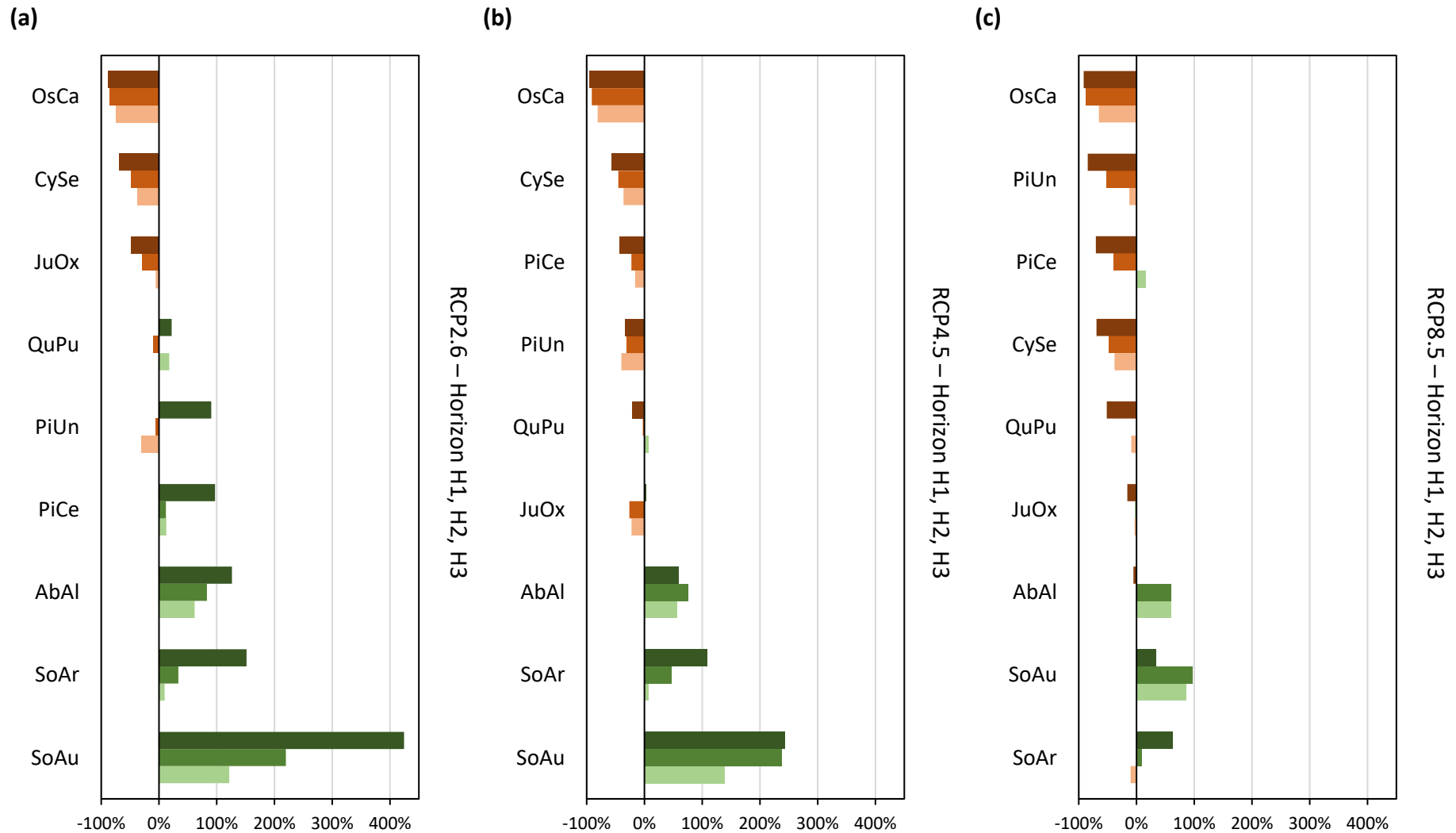


Figure 8.8. Modifications de la densité des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de diminution ou d'augmentation de la densité espèces par rapport à la densité actuelle dans la vallée de la Roya. Le dégradé de marron indique la diminution, et le dégradé de vert l'augmentation de la densité de l'horizon H1 jusqu'à l'horizon H3. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

Les simulations du modèle indiquent qu'à l'horizon 2100, 33 % (n = 3) des espèces devraient voir leur densité diminuer dans la vallée de la Roya selon le scénario RCP2.6. Cette valeur s'élève à 56 % (n = 5) selon le scénario RCP4.5 et 80 % (n = 7) selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 8.8**). D'après le scénario le plus pessimiste, ces diminutions de la densité sont comprises entre -92 % pour *Ostrya carpinifolia* et -5 % pour *Abies alba*. *Sorbus aucuparia* et *Sorbus aria* sont les deux espèces dont la densité devrait augmenter dans la vallée de la Roya, à hauteur de, respectivement, +33 % et +63 % (cf. **figure 8.8**). La densité de ces deux espèces dans cette vallée devrait augmenter pour tous les scénarios étudiés.

Ainsi, le changement global devrait engendrer la régression ou la progression de la répartition des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Ces changements dans la répartition des espèces devraient être accompagnés par des modifications de la densité de ces dernières. Le changement global devrait être à l'origine de la diminution ou de l'augmentation de la densité des espèces étudiées dans cette vallée, et ces modifications de la densité pourraient être contraires aux changements qui devraient affecter la répartition de ces espèces. Par exemple, le modèle simule une régression de la répartition d'*Abies alba*, mais une progression de sa densité à l'horizon 2100 pour les scénarios RCP2.6 et RCP4.5 (cf. **figure 8.7, 8.8**). Inversement, le modèle simule une progression de la répartition d'*Ostrya carpinifolia*, mais une régression de sa densité à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 8.7, 8.8**).

Sous-section 8.3.2. Dynamiques spatiales des espèces à l'échelle locale.

Les dynamiques spatiales des espèces qui devraient résulter de l'impact du changement global diffèrent selon les caractéristiques propres à chacune des espèces, mais également en fonction du scénario climatique de l'horizon temporel considéré.

D'après les résultats des simulations, les espèces montagnardes devraient voir leur répartition se contracter, s'étirer ou se décaler plus en altitude ou plus au nord dans la vallée de la Roya. C'est notamment le cas pour *Abies alba*, dont la répartition devrait se décaler plus en altitude selon les trois scénarios étudiés (cf. **figure 8.9**). *En raison du format des cartographies présentées dans ce chapitre, les différences entre les scénarios climatiques sont peu discernables, dès lors une version grand format de ces cartographies est proposée en annexe 8.4.*

En effet, à l'horizon 2100, la limite supérieure de la répartition d'*Abies alba* devrait progresser de 60 mètres en altitude, et ce, pour l'ensemble des scénarios. La limite inférieure de la répartition de cette espèce devrait progresser de 30 mètres en altitude pour le scénario RCP2.6, 20 mètres pour le scénario RCP4.5, et 50 mètres pour le scénario RCP8.5 (cf. **tableau 8.2**).

Le centroïde de la répartition d'*Abies alba* devrait ainsi progresser en altitude de 87 mètres pour le scénario RCP2.6, 102 mètres pour le scénario RCP4.5 et 117 mètres pour le scénario RCP8.5 (cf. **tableau 8.2**). La perte de surface de répartition devrait être localisée dans l'ensemble de la vallée de la Roya, mais plus particulièrement à basse altitude ou au sud de cette vallée. L'analyse des changements révèle que 96 % des populations d'*Abies alba* qui devraient disparaître ont une densité actuelle inférieure à 5 %.

D'après les simulations du modèle, le changement global devrait engendrer le basculement des noyaux de densité d'*Abies alba* à plus haute altitude dans la vallée de la Roya (cf. **figure 8.10**). L'altitude des populations qui devraient se densifier est, en moyenne, supérieure de 68 mètres aux populations qui devraient devenir moins denses pour le scénario RCP2.6 et RCP4.5, cet écart est de 46 mètres pour le scénario RCP8.5 (cf. **tableau 8.2**). Au sein des milieux dans lesquels les populations d'*Abies alba* devraient se maintenir à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5, les simulations indiquent que la densité devrait progresser dans 93 % des populations, et qu'elle devrait diminuer dans 7 % d'entre-elles. Les variations de la densité sont comprises entre -71 % et +74 %. Dans les populations où la densité diminue, la diminution moyenne est de -6.5 %, et dans les populations qui se densifient, l'augmentation moyenne est de 10.9 % (cf. **tableau 8.3**).

Tableau 8.2. Progression des limites inférieures et supérieures ainsi que du centroïde de la répartition des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Les valeurs indiquent la valeur pour la limite inférieure (Min), supérieure (Max) et le centroïde (Moy) en mètres. Le tableau indique également la différence d'altitude moyenne entre les populations qui devraient se densifier et les populations qui devraient devenir moins denses (Ds).

	RCP2.6				RCP4.5				RCP8.5			
	Min	Moy	Max	Ds	Min	Moy	Max	Ds	Min	Moy	Max	Ds
AbAl	30	87	60	68	20	102	60	68	50	117	60	46
CySe	0	43	50	210	20	83	180	242	40	158	170	279
JuOx	-20	16	120	11	-20	107	280	88	30	202	420	156
OsCa	0	14	0	58	10	14	50	127	0	58	140	233
PiCe	140	7	-40	-8	210	90	-80	-7	220	116	-50	-4
PiUn	20	18	-300	-8	150	81	-280	65	250	121	-350	199
QuPu	0	42	50	56	0	57	110	132	20	90	130	193
SoAr	230	60	70	59	260	113	170	121	230	207	210	175
SoAu	40	107	50	275	60	147	100	245	70	206	10	194

Tableau 8.3. Modifications de la densité des espèces étudiées d'après les simulations du modèle. Les valeurs indiquent la diminution minimum (Min) et l'augmentation maximum (max), ainsi que la diminution moyenne dans les populations où la densité diminue (Moy D), et l'augmentation moyenne dans les populations qui se densifient (Moy A).

	RCP2.6				RCP4.5				RCP8.5			
	Min	Moy D	Moy A	Max	Min	Moy D	Moy A	Max	Min	Moy D	Moy A	Max
AbAl	-71%	-6.5%	10.9%	74%	-68%	-14.3%	8.5%	72%	-68%	-14.6%	6.2%	62%
CySe	-33%	-22.5%	6.7%	7%	-93%	-4.1%	8.0%	7%	-33%	-5.4%	7.0%	22%
JuOx	-40%	-5.4%	7.0%	20%	-10%	-12.8%	7.2%	10%	-39%	-18.8%	6.4%	7%
OsCa	-94%	-6.1%	10.0%	26%	-21%	-21.5%	7.0%	9%	-98%	-24.6%	2.5%	4%
PiCe	-14%	-5.5%	6.7%	16%	-94%	-1.7%	10.0%	56%	-13%	-4.8%	7.0%	34%
PiUn	-19%	-12.9%	6.9%	11%	-25%	-5.1%	9.0%	25%	-16%	-12.7%	4.0%	23%
QuPu	-92%	-7.5%	10.9%	68%	-14%	-8.0%	7.6%	16%	-96%	-11.7%	5.1%	16%
SoAr	-29%	-12.3%	8.5%	31%	-32%	-9.4%	6.3%	8%	-27%	-11.0%	6.0%	7%
SoAu	-14%	-4.8%	11.2%	16%	-43%	-4.9%	9.9%	27%	-14%	-4.9%	7.5%	21%

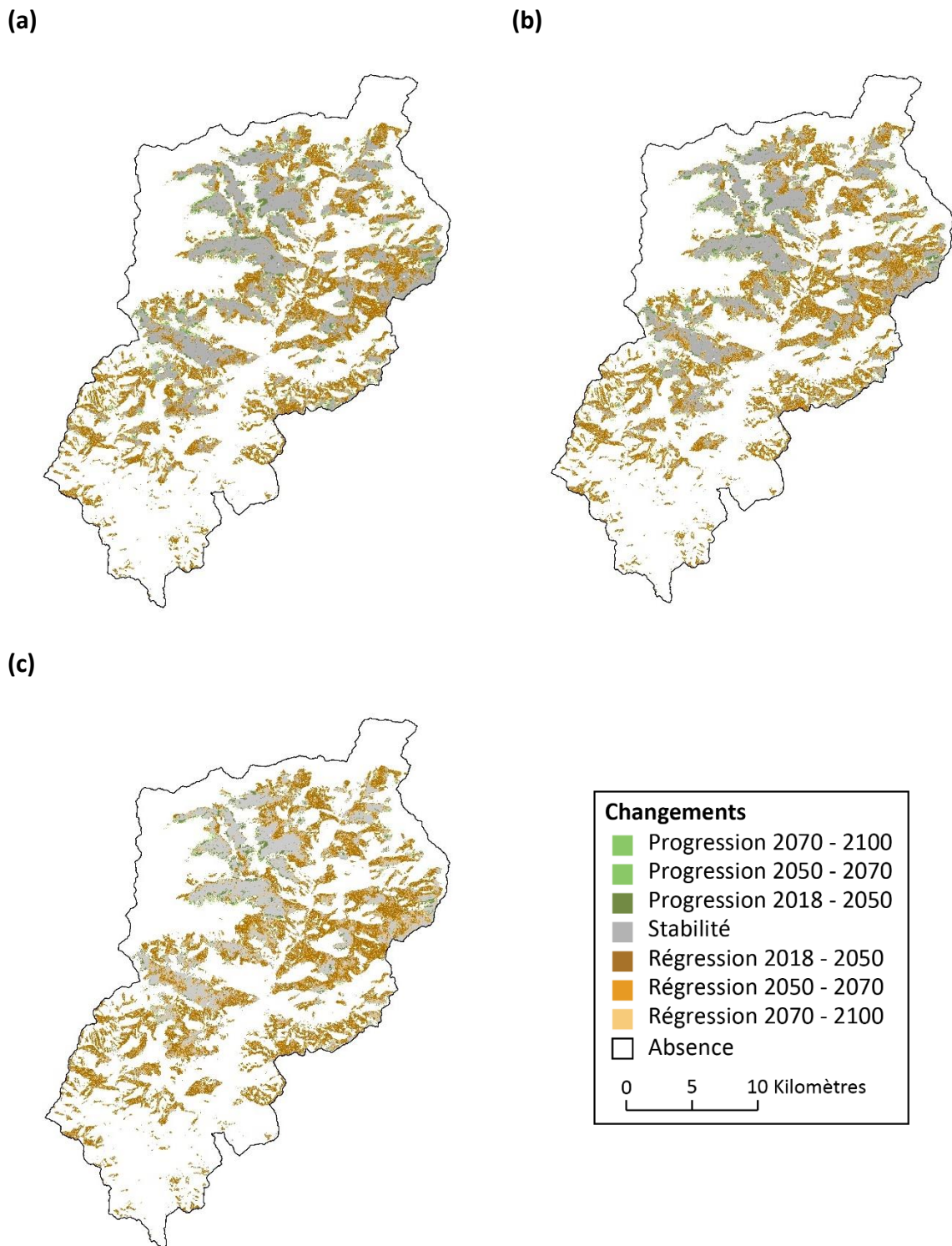


Figure 8.9. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

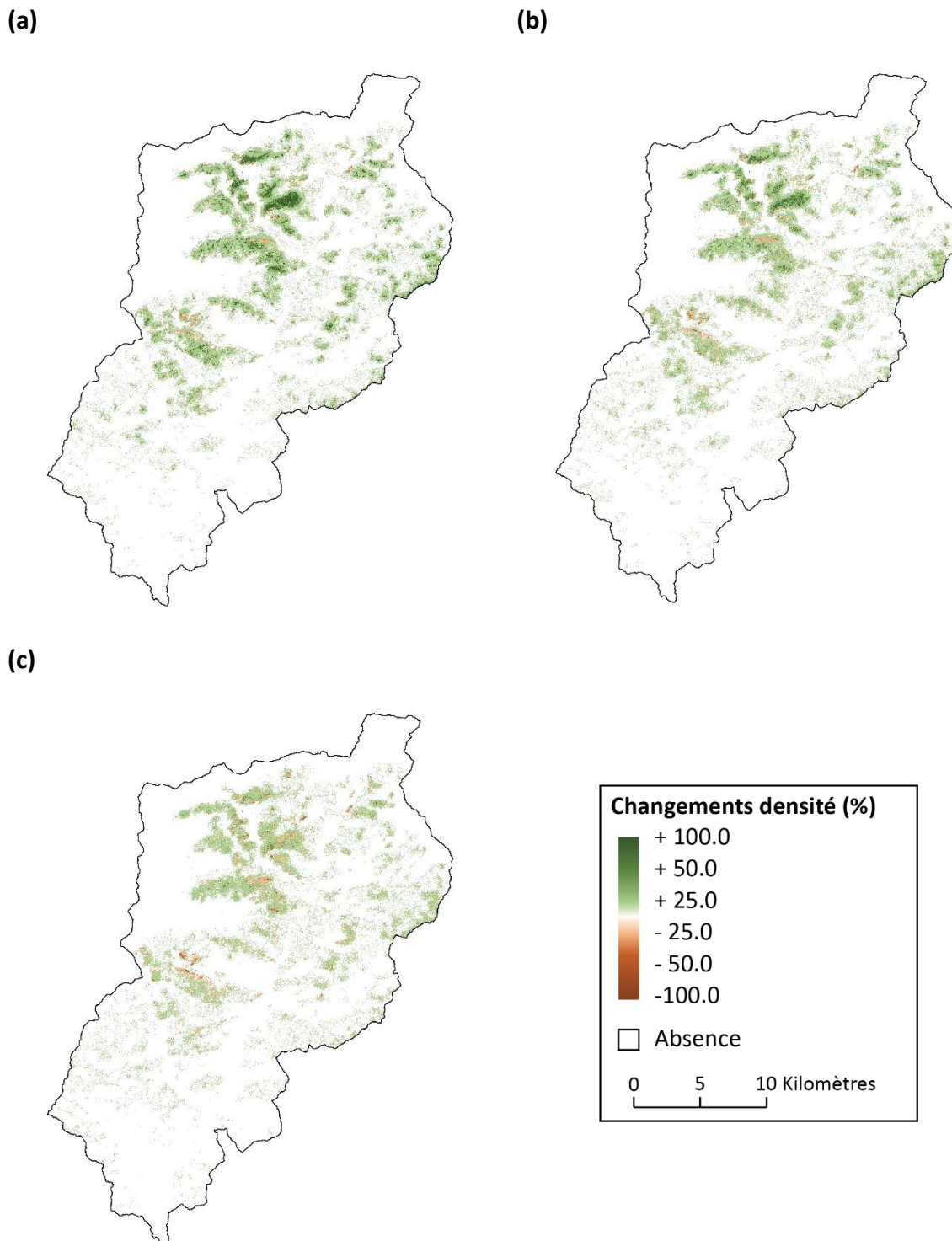


Figure 8.10. Modifications de la densité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

La contraction de la répartition des espèces montagnardes dans la vallée de la Roya concerne *Pinus cembra* et *Pinus uncinata* (cf. **figure 8.11**).

En effet, la répartition de *Pinus cembra* devrait se contracter à l'horizon 2100, et ce, pour l'ensemble des scénarios étudiés. La limite inférieure de la répartition de cette espèce devrait progresser de 140 mètres en altitude selon le scénario RCP2.6, 210 mètres selon le scénario RCP4.5, et 220 mètres selon le scénario RCP8.5. Dans un même temps, la limite supérieure de la répartition de cette espèce devrait s'abaisser de 40 mètres en altitude selon le scénario RCP2.6, 80 mètres selon le scénario RCP4.5, et 50 mètres selon le scénario RCP8.5. Toutefois, le centroïde de la répartition devrait progresser en altitude de 7, 90, et 116 mètres d'après, respectivement, les scénarios RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5 (cf. **tableau 8.2**). L'analyse des changements révèle que 90 % des populations qui devraient disparaître ont une densité actuelle inférieure à 5 %.

Le changement global ne devrait pas engendrer un basculement des noyaux de densité plus en altitude pour cette espèce, car l'écart d'altitude entre les populations qui devraient se densifier et celles qui devraient devenir moins denses est inférieur à 10 mètres (cf. **tableau 8.2**). Le changement global devait ainsi engendrer une progression généralisée de la densité de *Pinus cembra* selon le scénario RCP2.6, mais une diminution généralisée d'après les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 (cf. **figure 8.12**). En effet, au sein des milieux dans lesquels les populations de cette espèce devraient se maintenir à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6, les simulations indiquent que la densité devrait progresser dans 89 % des populations, et qu'elle devrait diminuer dans 11 % d'entre-elles. Les variations de la densité sont comprises entre -14 % et +16 %. Dans les populations où la densité diminue, la diminution moyenne est de -5.5 %, et dans les populations qui se densifient, l'augmentation moyenne est de 6.7 % (cf. **tableau 8.3**).

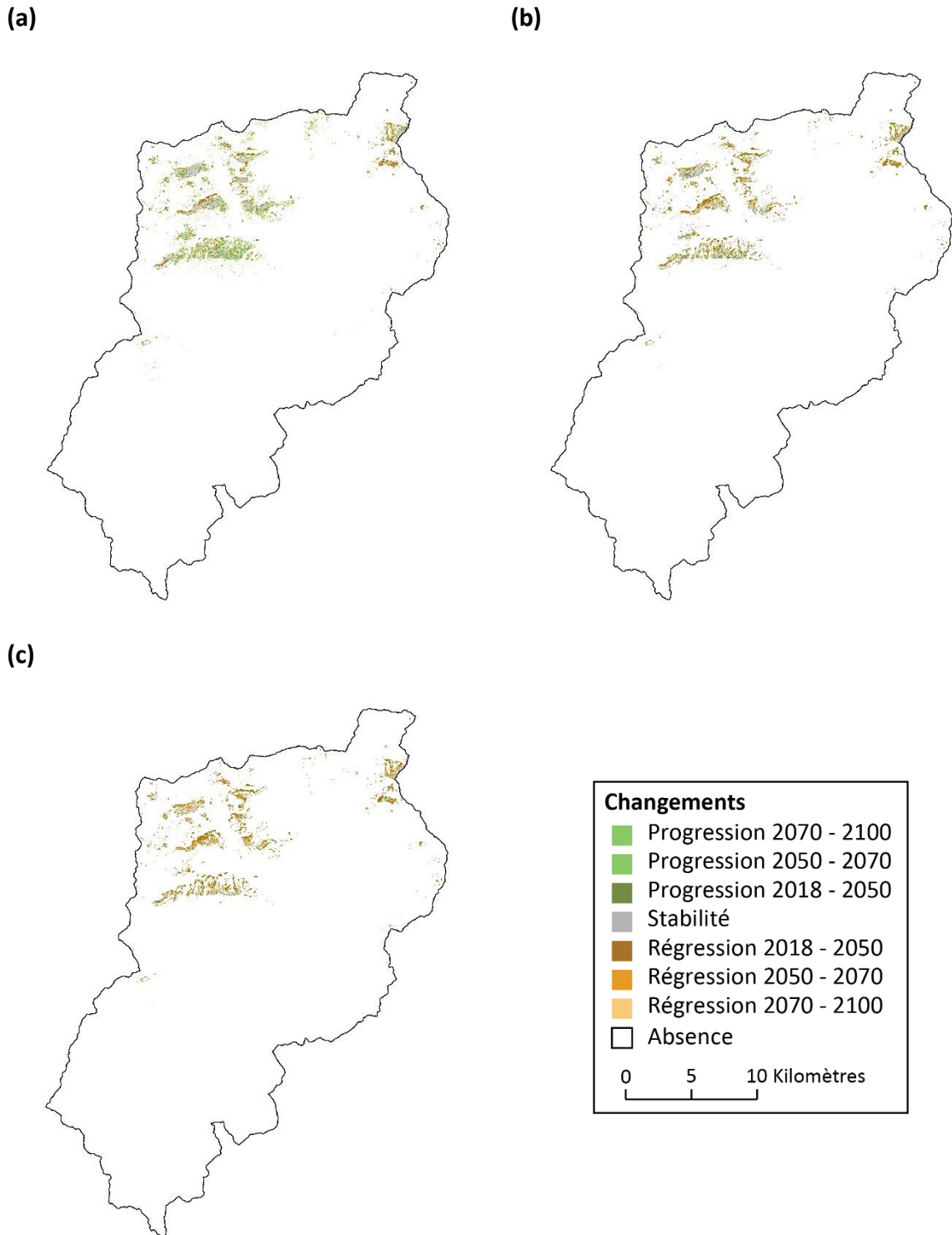


Figure 8.11. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

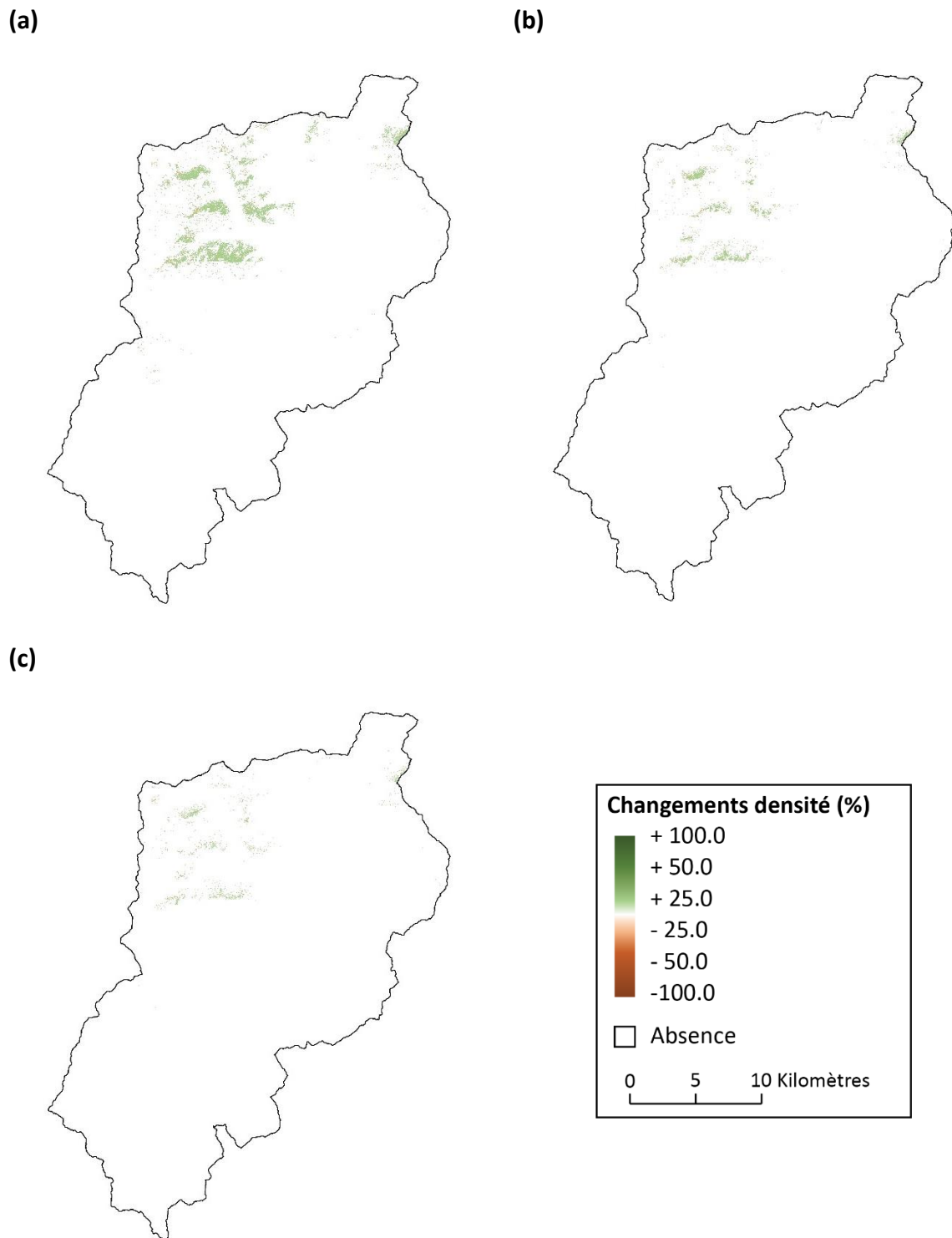


Figure 8.12. Modifications de la densité de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

D'après les résultats des simulations, les espèces méditerranéennes devraient voir leur répartition s'étirer ou se décaler plus en altitude ou plus au nord dans la vallée de la Roya.

Par exemple, l'impact du changement global devrait entraîner l'étirement de la répartition de *Quercus pubescens* d'après les scénarios RCP4.5 et RCP8.5. La **figure 8.13** permet d'observer que cet étirement devrait résulter d'une progression de *Quercus pubescens* en altitude sur les versants au sud de la vallée et sur les versants est. La régression de cette espèce dans les fonds de vallée particulièrement le long de la Roya et de certains affluents tels que la Bendola ne devrait pas entraîner une progression en altitude de la limite inférieure de cette espèce.

En effet, à l'horizon 2100, la limite inférieure de la répartition de *Quercus pubescens* devrait rester stable pour les scénarios RCP2.6 et RCP4.5, mais devrait progresser de 20 mètres en altitude d'après le scénario RCP8.5. Cependant, la limite supérieure de la répartition de cette espèce devrait progresser de 50, 110 et 130 mètres en altitude, pour respectivement, les scénarios RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5. Le centroïde de la répartition de *Quercus pubescens* devrait ainsi progresser en altitude de 42 mètres pour le scénario RCP2.6, 57 mètres pour le scénario RCP4.5 et 90 mètres pour le scénario RCP8.5 (cf. **tableau 8.2**).

D'après les simulations du modèle, l'étirement de la répartition de cette espèce devrait s'accompagner d'un basculement des noyaux de densité plus en altitude (cf. **figure 8.14**). L'altitude des populations qui devraient se densifier est, en moyenne, supérieure de 56 mètres aux populations qui devraient devenir moins denses pour le scénario RCP2.6, cet écart est de 132 mètres pour le scénario RCP4.5, et 193 mètres pour le scénario RCP8.5 (cf. **tableau 8.2**). Au sein des milieux où les populations de *Quercus pubescens* devraient se maintenir à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5, les simulations indiquent que la densité devrait progresser dans 81 % des populations, et qu'elle devrait diminuer dans 19 % d'entre-elles. Toutefois, les variations de la densité sont comprises entre -96 % et +16 %. Dans les populations où la densité diminue, la diminution moyenne est de -11.7 %, et dans les populations qui se densifient, l'augmentation moyenne est de 5.1 % (cf. **tableau 8.3**).

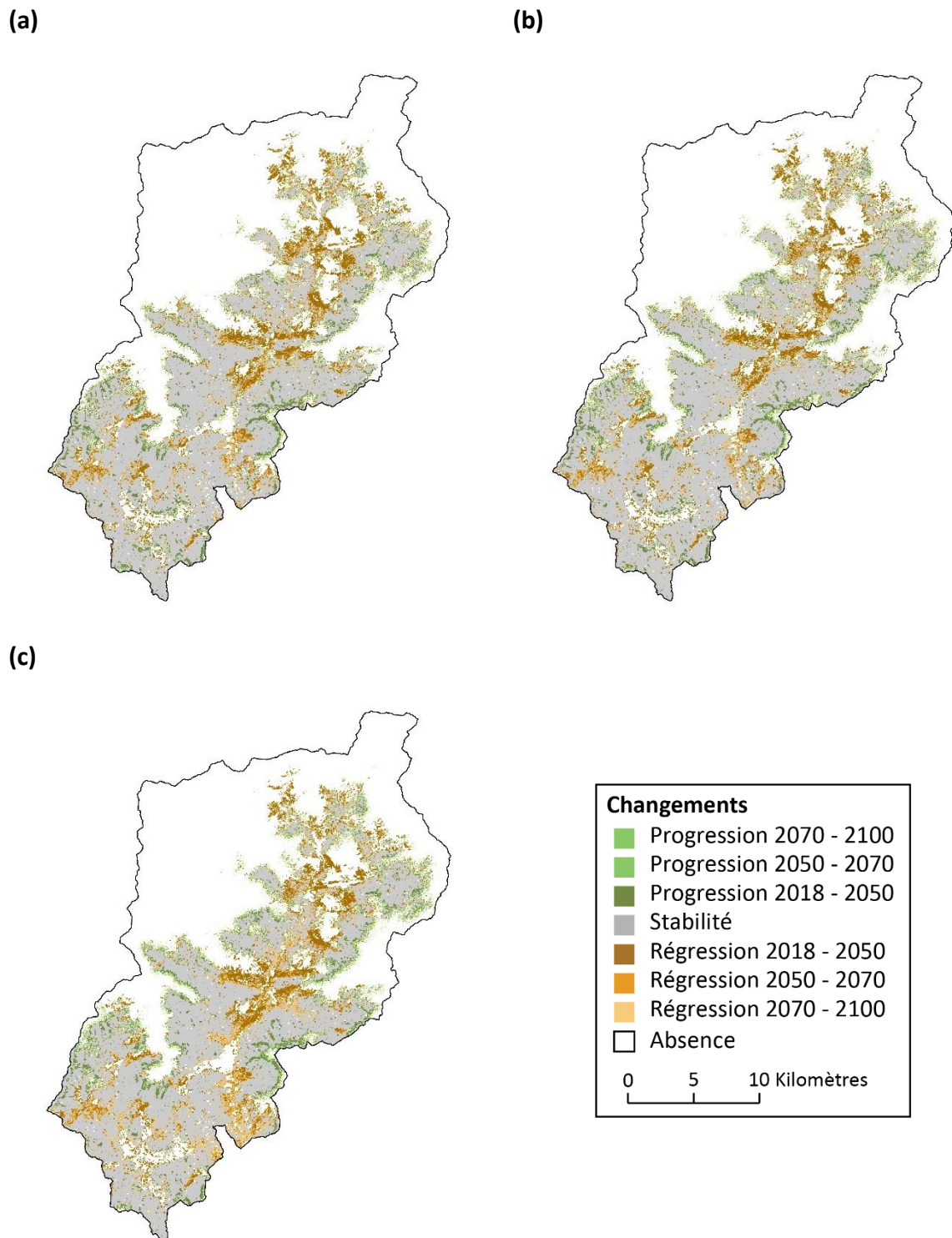


Figure 8.13. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

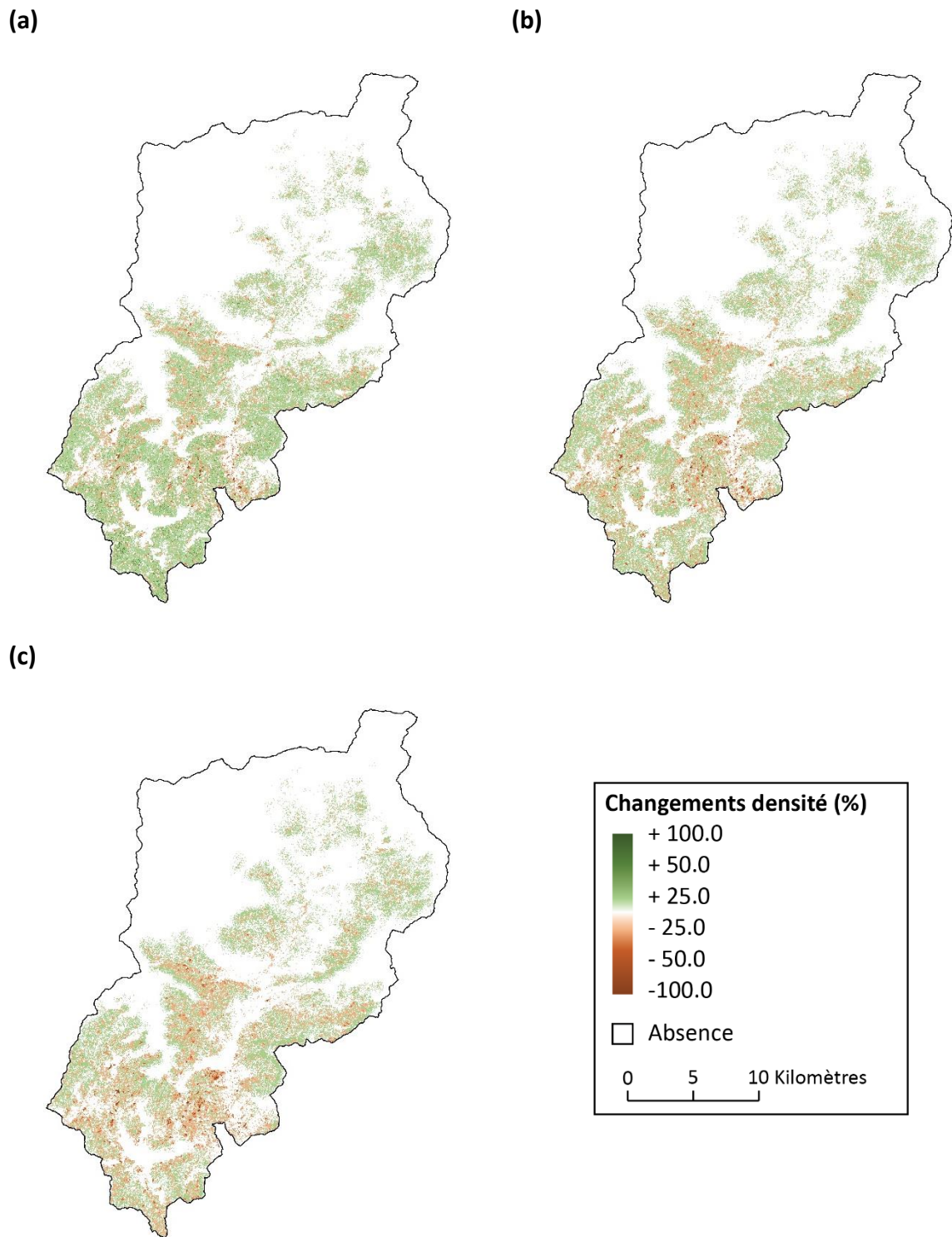


Figure 8.14. Modifications de la densité de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.

Enfin, d'après le scénario RCP2.6, le changement global ne devrait pas entraîner de modifications de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* à l'horizon 2100 (cf. **figure 8.15 - a**). Uniquement un basculement des noyaux de densité plus en altitude (cf. **figure 8.15 - b**).

En effet, la limite inférieure et la limite supérieure de la répartition de cette espèce ne devraient pas progresser en altitude à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6, et le centroïde de la répartition de cette espèce devrait progresser en altitude de seulement 14 mètres (cf. **tableau 8.2**). Cependant, l'altitude des populations qui devraient se densifier est, en moyenne, supérieure de 58 mètres aux populations qui devraient devenir moins denses pour ce scénario RCP2.6 (cf. **tableau 8.2**). Au sein des milieux dans lesquels les populations d'*Ostrya carpinifolia* devraient se maintenir à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6, les simulations indiquent que la densité devrait progresser dans 26 % des populations, et qu'elle devrait diminuer dans 74 % d'entre-elles. Les variations de la densité sont comprises entre -94 % et +26 %, et dans les populations où la densité diminue, la diminution moyenne est de -6.1 %, alors que dans les populations qui se densifient, l'augmentation moyenne est de 10.0 % (cf. **tableau 8.3**).

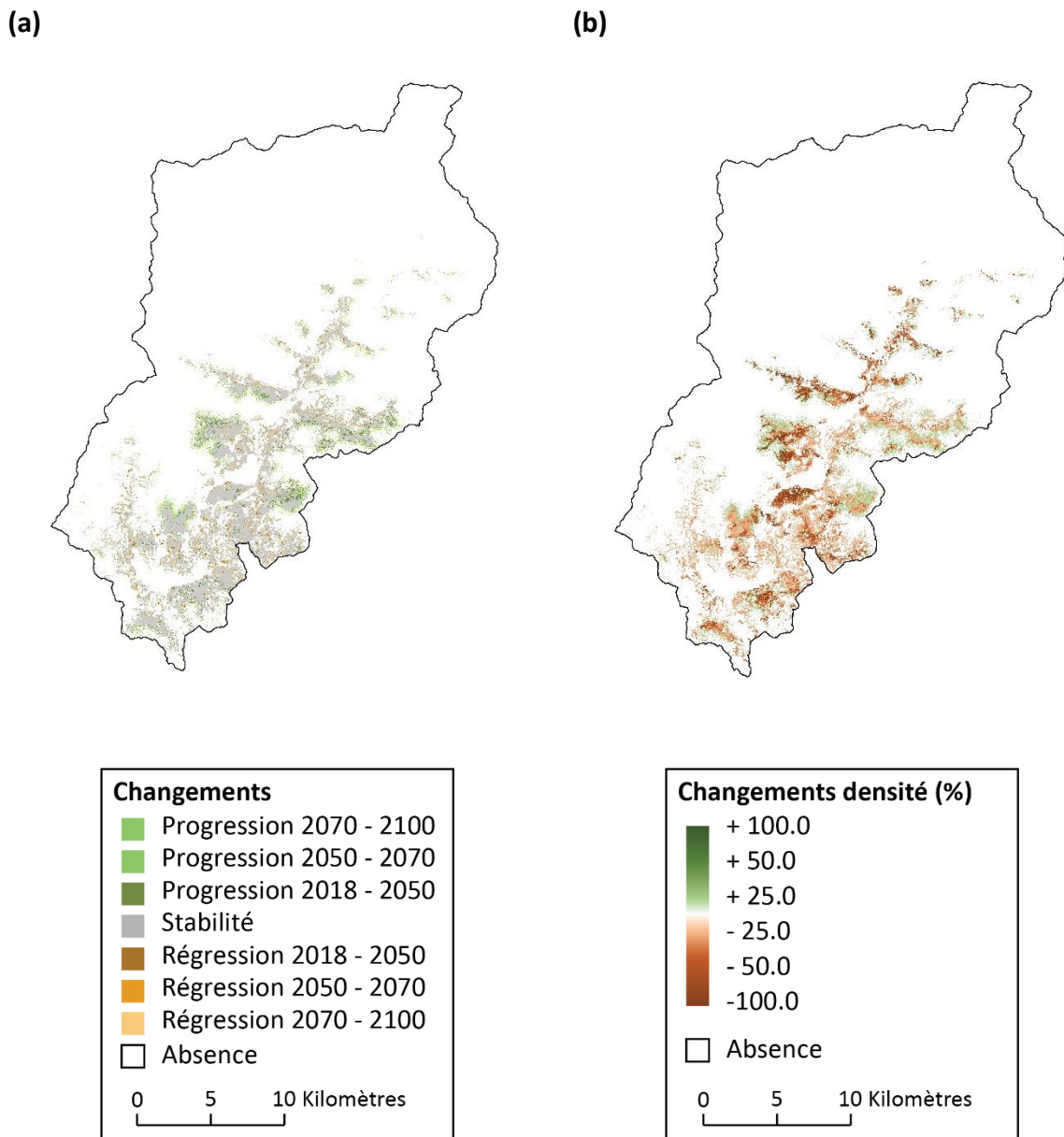


Figure 8.15. Changements de la répartition et de la densité d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. (a) Répartition : le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (b) Densité : le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité.

Sous-section 8.3.3. Impact du changement global à l'échelle régionale.

L'impact du changement global à l'échelle régionale ne peut être analysé qu'au regard de la répartition des espèces, et non de leur densité en raison de l'absence d'informations. Plus encore, les surfaces de changement ici sont calibrées sur les proportions de celles à l'échelle locale, les changements sont donc similaires et ne seront pas commentés à l'échelle régionale. Cette partie résultat a pour objectif de présenter la localisation probable des changements dans la répartition de certaines espèces étudiées à l'échelle régionale à l'horizon 2100 et pour le scénario RCP8.5 (cf. **figure 8.16**)

Il apparaît ainsi que la répartition d'*Abies alba* devrait régresser dans le Sud-Est de la zone d'étude, particulièrement dans le massif du Mercantour, dans les vallées de la Roya et de la Tinée, ainsi que dans les Préalpes de Grasse. Plus encore, la répartition de cette espèce devrait régresser à basse altitude dans la vallée de la Durance. La répartition de cette espèce devrait cependant progresser en altitude, dans l'ensemble des alpages de la zone d'étude qui devraient être abandonnés progressivement. La répartition de *Sorbus aucuparia* devrait connaître des changements similaires à celle d'*Abies alba*. La répartition de cette espèce devrait régresser particulièrement au niveau du Mont Ventoux et de la Montagne de Lure, mais également à basse altitude dans les principales vallées de la zone d'étude. La répartition de cette espèce devrait progresser en altitude, particulièrement dans le massif du Mercantour.

La répartition de *Quercus pubescens* devrait progresser en altitude sur les versants des principaux massifs montagneux présents dans le Sud-Est de la France, notamment au Mont Ventoux et à la Montagne de Lure, mais également dans les Préalpes de Grasse. Elle devrait également progresser plus en altitude et plus au nord dans les vallées telles que la vallée de la Tinée ou celle de la Durance. Mais, dans un même temps, la répartition de cette espèce devrait régresser à basse altitude dans les fonds de ces vallées. Elle devrait également régresser dans les Baronnies et sur le littoral, particulièrement dans le sud-est de la zone d'étude. La répartition de cette espèce devrait donc rester stable dans la majeure partie de la zone d'étude. C'est également le cas pour *Juniperus oxycedrus*, dont la répartition devrait également progresser considérablement dans les Préalpes de Grasse, le Mont Ventoux et la Montagne de Lure ainsi que dans les principaux massifs des Baronnies provençales, et plus en altitude sur les versants des vallées où elle est déjà présente.

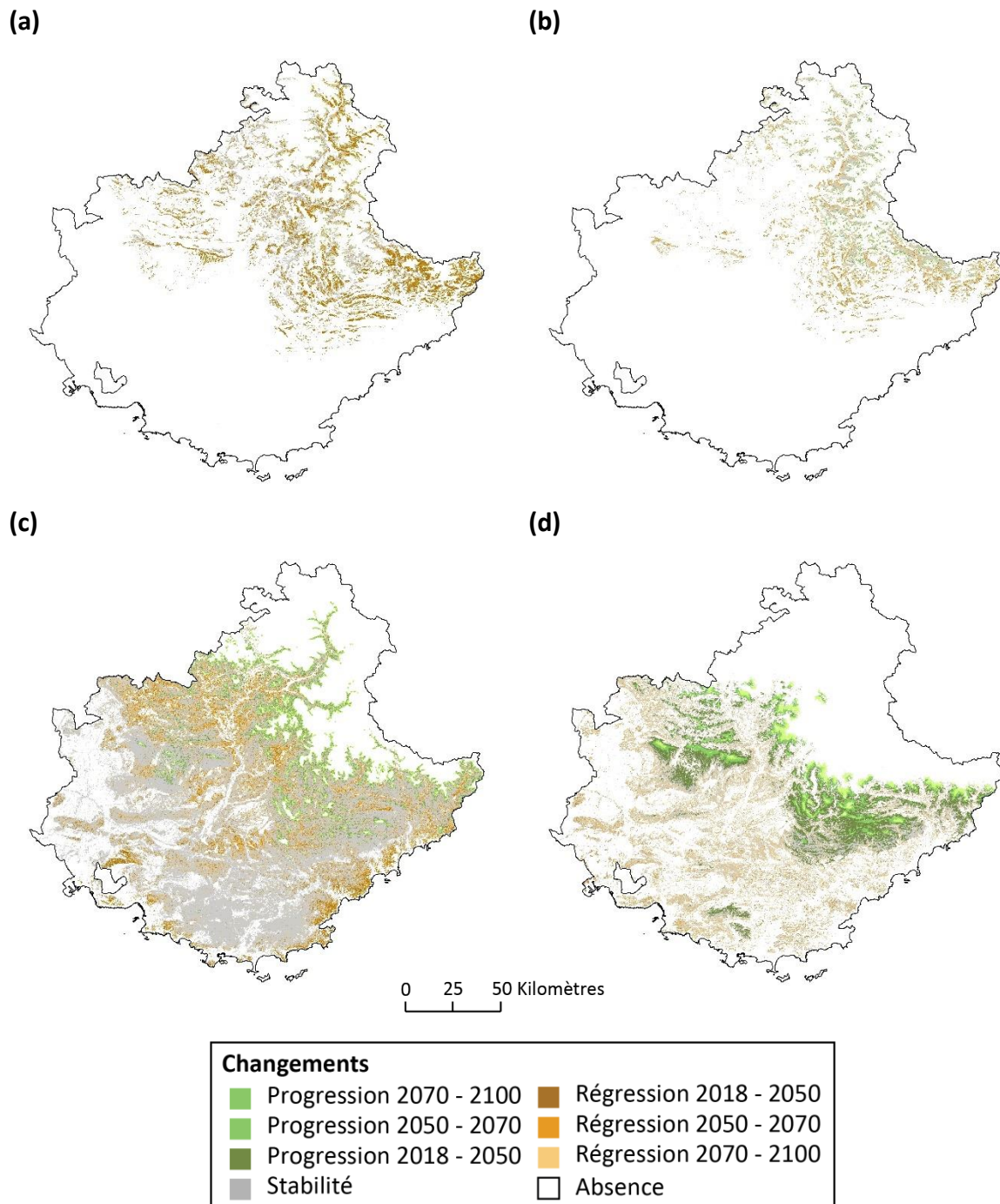


Figure 8.16. Changements de la répartition de quatre espèces à l'horizon 2100 dans le Sud-Est de la France selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) *Abies alba*. (b) *Sorbus aucuparia*. (c) *Quercus pubescens*. (d) *Juniperus oxycedrus*. Ces cartographies sont visibles pour les neuf espèces étudiées aux trois horizons temporels et aux trois scénarios climatiques étudiés en **annexe 8.4**.

Encadré 8.4. Impacts possibles du changement global sur la répartition d'*Acis nicaeensis* et d'*Atractylis cancellata*.

Nous avons établi dans le **chapitre 4**, que l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* et de *Atractylis cancellata* est une approximation relativement fiable de la part occupée de la zone étudiée par ces espèces. Dans la mesure où ces deux espèces sont des espèces herbacées annuelles, on peut raisonnablement supposer pour ces dernières que l'absence de viabilité entraîne l'absence de germination, donc que l'absence de viabilité impacte directement la répartition de ces espèces. Dès lors, les changements de viabilité mis en avant dans le **chapitre 6** pourraient renseigner sur les impacts possibles sur la répartition de ces deux espèces à l'échelle régionale. Or, pour rappel, le changement global devrait engendrer une régression de 98 % de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* et d'*Atractylis cancellata* à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. Ces deux espèces apparaissent donc particulièrement vulnérables aux changements globaux futurs. Le **tableau 8.4.1** rappelle les changements qui devraient affecter l'aire de viabilité de ces deux espèces aux trois horizons temporels et aux trois scénarios climatiques étudiés.

Tableau 8.4.1. Changements des aires de viabilité d'*Acis nicaeensis* et d'*Atractylis cancellata* à l'échelle régionale. D'après la *figure 6.9*.

		<i>Acis nicaeensis</i>	<i>Atractylis cancellata</i>
RCP2.6	H1	-69 %	-90 %
	H2	-78 %	-94 %
	H3	-80 %	-93 %
RCP4.5	H1	-83 %	-93 %
	H2	-75 %	-90 %
	H3	-90 %	-92 %
RCP8.5	H1	-75 %	-92 %
	H2	-85 %	-92 %
	H3	-98 %	-98 %

Section 8.4. Discussion.

Cette section discussion a pour objectif de synthétiser les changements et les dynamiques spatiales qui devraient être engendrés par le changement global sur les espèces étudiées, et de discuter de ces résultats au regard de la littérature et du modèle utilisé. La synthèse de l'impact du changement global est proposée dans la **sous-section 8.4.1**, et l'intérêt du modèle élaboré dans le cadre de cette thèse, et des modèles basés sur les processus démographiques en général, est discuté dans la **sous-section 8.4.2**.

Sous-section 8.4.1. Synthèse de l'impact du changement global.

Les résultats des simulations du modèle révèlent que le changement global devrait engendrer des modifications dans la répartition et la densité des espèces étudiées dans la vallée de la Roya et dans le Sud-Est de la France. La **figure 8.17** synthétise ces informations et met en avant les sept changements qui pourraient affecter la répartition et la densité des espèces étudiées à l'horizon 2100 en fonction du scénario climatique considéré.

Ces sept changements sont :

- La progression de la répartition et l'augmentation de la densité.
- La progression de la répartition et le maintien de la densité.
- La progression de la répartition et la diminution de la densité.
- La stabilité de la répartition et la diminution de la densité.
- La régression de la répartition et l'augmentation de la densité.
- La régression de la répartition et le maintien de la densité.
- La régression de la répartition et la diminution de la densité.

Ainsi, bien que basés sur un échantillon réduit de seulement neuf espèces végétales, les résultats mettent en évidence la complexité des changements qui devraient être engendrés par le changement global. L'occurrence de ces changements est fortement dépendante du scénario climatique considéré, et il apparaît qu'ils devraient engendrer des impacts contrastés sur la répartition et la densité des espèces étudiées (cf. **figure 8.17**).

En effet, l'évolution des conditions climatiques estimées par le scénario RCP2.6 devrait permettre à la majorité des espèces étudiées de progresser à l'échelle locale et régionale, ou de maintenir et de densifier leurs populations. Au contraire, l'évolution des conditions

climatiques estimées par le scénario RCP8.5 devrait engendrer la régression de la majorité des espèces étudiées, ainsi que la diminution de leurs populations.

L'impact du changement global devrait toutefois dépendre des affinités écologiques des espèces, et il apparaît ainsi que la répartition des espèces montagnardes à l'horizon 2100 devrait régresser pour la majorité des scénarios climatiques, et particulièrement selon le scénario RCP8.5. Inversement, les espèces méditerranéennes devraient progresser pour la majorité des scénarios climatiques, exceptés pour *Quercus pubescens*, dont la régression devrait être toutefois bien moindre que celle des espèces montagnardes étudiées notamment selon le scénario RCP8.5. Plus encore, les résultats démontrent que les espèces méditerranéennes, particulièrement pour le scénario RCP8.5, devraient également être affectées par les conditions climatiques futures et notamment les événements extrêmes dans la mesure où la densité de ces espèces devrait diminuer à l'horizon 2100.

D'après les simulations du modèle BiogeoProspect, le changement global devrait engendrer la régression de la répartition de 67 % des espèces étudiées à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5 (cf. **figure 8.7**). Pour ce scénario et cet horizon temporel, les répartitions d'*Abies alba* et de *Quercus pubescens* devraient régresser, respectivement, de 55 % et 12 %, et la répartition d'*Ostrya carpinifolia* devrait progresser de 9 %.

Ces résultats sont en partie en accord avec ceux de Attorre *et al.* (2011) qui annoncent une régression de la distribution d'*Abies alba* dans la péninsule italienne de 37.2 % à l'horizon 2100 selon le scénario le plus pessimiste. Cependant, leurs résultats indiquent également une progression de 48.3 % de la distribution d'*Ostrya carpinifolia*, bien supérieure à l'estimation du modèle BiogeoProspect, et une progression de 14.1 % de la distribution de *Quercus pubescens*, résultat contraire à celui de cette étude. Nos résultats diffèrent également des études basées uniquement sur des modèles corrélatifs. Par exemple, Hanewinkel *et al.* (2013) estiment que la distribution de *Quercus pubescens* à l'échelle européenne devrait progresser de 50 % à l'horizon 2100 selon le scénario le plus pessimiste, et Piedallu *et al.* (2009) annoncent une régression de la probabilité de présence d'*Abies alba* de 83 % à l'échelle de la France. Nos résultats mettent en avant des changements plus réduits pour ces deux espèces.

	RCP2.6		RCP4.5		RCP8.5	
	Répartition	Densité	Répartition	Densité	Répartition	Densité
AbAl						
OsCa						
PiCe						
PiUn						
QuPu						
SoAr						
SoAu						
CySe						
JuOx						

Figure 8.17. Synthèse de l'impact du changement global sur la répartition et la densité des neuf espèces étudiées à l'horizon 2100. Les flèches vertes indiquent une progression de la répartition ou une augmentation générale de la densité de l'espèce. Les flèches orange indiquent une régression de la répartition ou une diminution générale de la densité de l'espèce. Le sigle égal indique qu'il n'y a aucun changement. Plus les flèches sont larges, plus les changements sont importants. Les trois paliers sont 5 %, 20 % et 50 %.

Plus encore, Ruiz-Labourdette *et al.* (2012) ont modélisé l'impact du changement global sur *Juniperus oxycedrus* dans la péninsule ibérique selon le scénario RCP8.5. Leurs résultats indiquent une progression de 127 % de la répartition de cette espèce à l'horizon H2, et une progression de 331 % à l'horizon H3. Ces résultats sont conformes à ceux du modèle BiogeoProspect, dans la mesure où ces derniers indiquent une progression de la répartition de *Juniperus oxycedrus* de 222 % à l'horizon H2, et de 224 % à l'horizon H3.

La capacité de dispersion des espèces devrait jouer un rôle majeur dans le maintien ou la progression de la répartition des espèces montagnardes. Les espèces à forte capacité de dispersion telles que *Pinus cembra*, *Sorbus aria* ou *Sorbus aucuparia* devrait être capable de se disséminer dans de nouveaux milieux viables, parfois assez éloignés, afin de maintenir leur répartition. Toutefois, il semblerait que cette capacité soit surtout efficace pour les scénarios RCP2.6 et RCP4.5. Pour le scénario RCP8.5, il apparaît que les changements environnementaux ne devraient plus permettre à ces espèces de maintenir une répartition de taille comparable, excepté pour *Sorbus aria*. La distance moyenne de propagation simulée par ce modèle pour ces trois espèces est de 166 mètres en 80 ans, mais la distance maximale parcourue par ces espèces est, respectivement, de 3 250, 2 300 et 2 400 mètres.

Ces valeurs restent toutefois à nuancer, car cela ne représente qu'un déplacement maximal de quelques centaines de mètres par décennies. Ce qui est conséquent comparé à la capacité de dispersion des autres espèces étudiées, mais qui peut sembler réduit par rapport à l'évolution des conditions climatiques estimées pour le scénario le plus pessimiste. D'après les simulations du modèle, la distance moyenne de propagation des espèces étudiées est de 141 mètres en 80 ans, soit 18 mètres par décennies. Ces résultats rappellent la faible capacité de propagation des espèces végétales, qui limite la dynamique spatiale de ces espèces face aux perturbations climatiques et anthropiques.

La **figure 8.18** synthétise les résultats des simulations du modèle BiogeoProspect, et met en avant les cinq dynamiques spatiales des espèces que devrait engendrer le changement global à l'horizon 2100 dans la vallée de la Roya et dans le Sud-Est de la France.

Ces cinq dynamiques spatiales sont :

- L'étirement de la répartition et le basculement des noyaux de densité plus en altitude ou plus au nord.

- Le glissement de la répartition et le basculement des noyaux de densité plus en altitude ou plus au nord
- La contraction de la répartition plus en altitude ou plus au nord et la progression générale de la densité.
- La contraction de la répartition et le basculement des noyaux de densité plus en altitude ou plus au nord.
- La contraction de la répartition plus en altitude ou plus au nord et la diminution générale de la densité.

Il apparaît ainsi que le changement global devrait engendrer la contraction de 33 % (n = 2) des espèces montagnardes à l'horizon 2100, et ce, pour l'ensemble des scénarios climatiques. Il devrait également engendrer le décalage plus en altitude ou plus au nord de la répartition de 50 % (n = 3) des espèces montagnardes selon le scénario RCP2.6 et de 67 % (n = 4) des espèces selon les scénarios RCP4.5 et RCP8.5. Enfin, les résultats indiquent que le changement global devrait également engendrer l'étirement de la répartition de 17 % (n = 1) des espèces montagnardes selon le scénario RCP2.6. Le changement global devrait engendrer l'étirement de 67 % (n = 2) des espèces méditerranéennes selon le scénario RCP2.6, et de 33 % (n = 1) des espèces selon le scénario RCP8.5. Le changement global devrait engendrer l'étirement de l'ensemble des espèces méditerranéennes pour le scénario RCP4.5. Il devrait également engendrer le décalage plus en altitude ou plus au nord de la répartition de 33 % (n = 1) des espèces méditerranéennes selon le scénario RCP2.6, et de 67 % des espèces selon le scénario RCP8.5. Aucune contraction de répartition n'a été modélisée pour les espèces méditerranéennes.

Ces dynamiques spatiales sont cohérentes avec celles mises en avant par Lenoir et Svenning (2015), ainsi que Mathevet et Godet (2015). D'après le modèle BiogeoProspect, le décalage altitudinal moyen de la répartition des espèces étudiées serait de 142 mètres, soit un décalage de 18 mètres par décennie, ce qui est en accord avec les observations passées. En effet, Frei *et al.* (2010) et Leonelli *et al.* (2011) ont estimé la remontée de la limite de l'arbre dans les Alpes à 11 mètres par décennie entre 1900 et 2000. Kelly et Goulden (2008) estiment un décalage altitudinal moyen de 22 mètres par décennie en Californie du Sud, et Morueta-Holme *et al.* (2012), un décalage altitudinal moyen des espèces végétales de 24 mètres par décennie entre 1802 et 2012 le long du volcan Chimborazo en Équateur. Plus encore, Lenoir

et al. (2008) estiment une élévation moyenne de l'optimum écologique des espèces montagnardes de 65 mètres en altitude entre les périodes 1905-1985 et 1986-2005 dans les principaux massifs français.

Les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent une progression en altitude de la répartition de *Juniperus oxycedrus* de 202 mètres à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. Ce résultat est en accord avec ceux de Ruiz-Labourdette *et al.* (2012) qui estiment une progression en altitude de la distribution de cette espèce de 101 mètres à l'horizon 2100 selon le scénario le plus pessimiste. En revanche, les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent, à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5, une progression en altitude de 117 mètres pour la répartition d'*Abies alba*, 58 mètres pour *Ostrya carpinifolia*, 90 mètres pour *Quercus pubescens*, 207 mètres pour *Sorbus aria*, et 206 mètres pour *Sorbus aucuparia*. Ces valeurs sont plus réduites que celles estimées par Attorre *et al.* (2011) ou Scherrer *et al.* (2020) à l'horizon 2100 pour le scénario le plus pessimiste. En effet, Attorre *et al.* (2011) estiment une progression en altitude de 331 mètres pour la distribution d'*Abies alba*, 335 mètres pour la distribution d'*Ostrya carpinifolia*, et 248 mètres pour la distribution de *Quercus pubescens*. Ces valeurs estimées par Scherrer *et al.* (2020) sont du même ordre de grandeur. Ils estiment une progression en altitude de 320 mètres pour la distribution d'*Abies alba*, 592 mètres pour la distribution de *Sorbus aria*, et 584 mètres pour la distribution de *Sorbus aucuparia*. Le modèle BiogeoProspect semble donc simuler une capacité de propagation et de colonisation de ces espèces plus réduites, mais cela peut résulter aussi des différences entre les zones d'études (péninsule italienne pour Attorre *et al.* (2011), et pour Scherrer *et al.* (2020), l'ouest des Alpes Suisses), et du fait qu'ils étudient uniquement l'impact du changement climatique, ils ne prennent donc pas en compte les modifications d'occupation et d'utilisation des sols qui devraient contraindre la dynamique de la répartition des espèces dans les prochaines décennies. Les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent également que la répartition de *Juniperus oxycedrus* devrait s'étirer plus bas en altitude à l'horizon 2100, soit 11 % des espèces étudiées. L'étirement de la distribution de certaines espèces végétales liée aux changements environnementaux passés a été mis en avant pour 10 % des espèces étudiées par Kelly et Goulden (2008), et 31 % des espèces étudiées par Lenoir *et al.* (2008).

	RCP2.6		RCP4.5		RCP8.5	
	Répartition	Densité	Répartition	Densité	Répartition	Densité
AbAl						
OsCa						
PiCe						
PiUn						
QuPu						
SoAr						
SoAu						
CySe						
JuOx						

Figure 8.18. Synthèse des dynamiques spatiales de la répartition et de la densité des neuf espèces étudiées à l'horizon 2100. Les flèches rouges indiquent soit la contraction de la répartition plus en altitude ou plus au nord, soit la perte générale de densité dans la répartition. Les flèches jaunes indiquent soit le glissement de la répartition ou le basculement des noyaux de densité plus en altitude ou plus au nord. Les flèches bleues indiquent soit l'étirement de la répartition plus en altitude ou plus au nord, soit la progression générale de la densité dans la répartition.

La confrontation entre ces dynamiques spatiales (cf. **figure 8.17**) et les impacts quantitatifs (cf. **figure 8.18**) indique que le changement global pourrait engendrer simultanément l'étirement et la régression de la répartition d'une espèce. Autrement dit, que l'espèce devrait devenir plus rare dans une gamme altitudinale ou latitudinale qui devrait être plus importante. Inversement, une espèce pourrait devenir plus fréquente dans une gamme altitudinale ou latitudinale qui devrait être plus réduite.

À cela s'ajoutent les dynamiques spatiales de la densité des espèces qui devraient être majoritairement caractérisées par un basculement des noyaux de densité plus en altitude dans la vallée de la Roya. Le basculement des noyaux de densité des espèces plus en altitude a déjà été mis en avant par Rabasa *et al.* (2013) et Vitasse *et al.* (2012). En effet, les résultats de Rabasa *et al.* (2013) indiquent un basculement des noyaux de densité plus en altitude pour *Abies alba*, et ceux de Vitasse *et al.* (2012) indiquent un basculement des noyaux de densité plus en altitude pour *Abies alba* et *Sorbus aria*, résultats qui sont conformes aux dynamiques simulées par le modèle BiogeoProspect pour ces deux espèces.

Afin de résumer ces changements et ces dynamiques spatiales ainsi que leurs interactions, une synthèse schématique est proposée en **figure 8.19**. Elle permet d'observer d'une façon graphique l'impact du changement global à l'horizon 2100 sur les espèces étudiées selon le scénario RCP8.5.

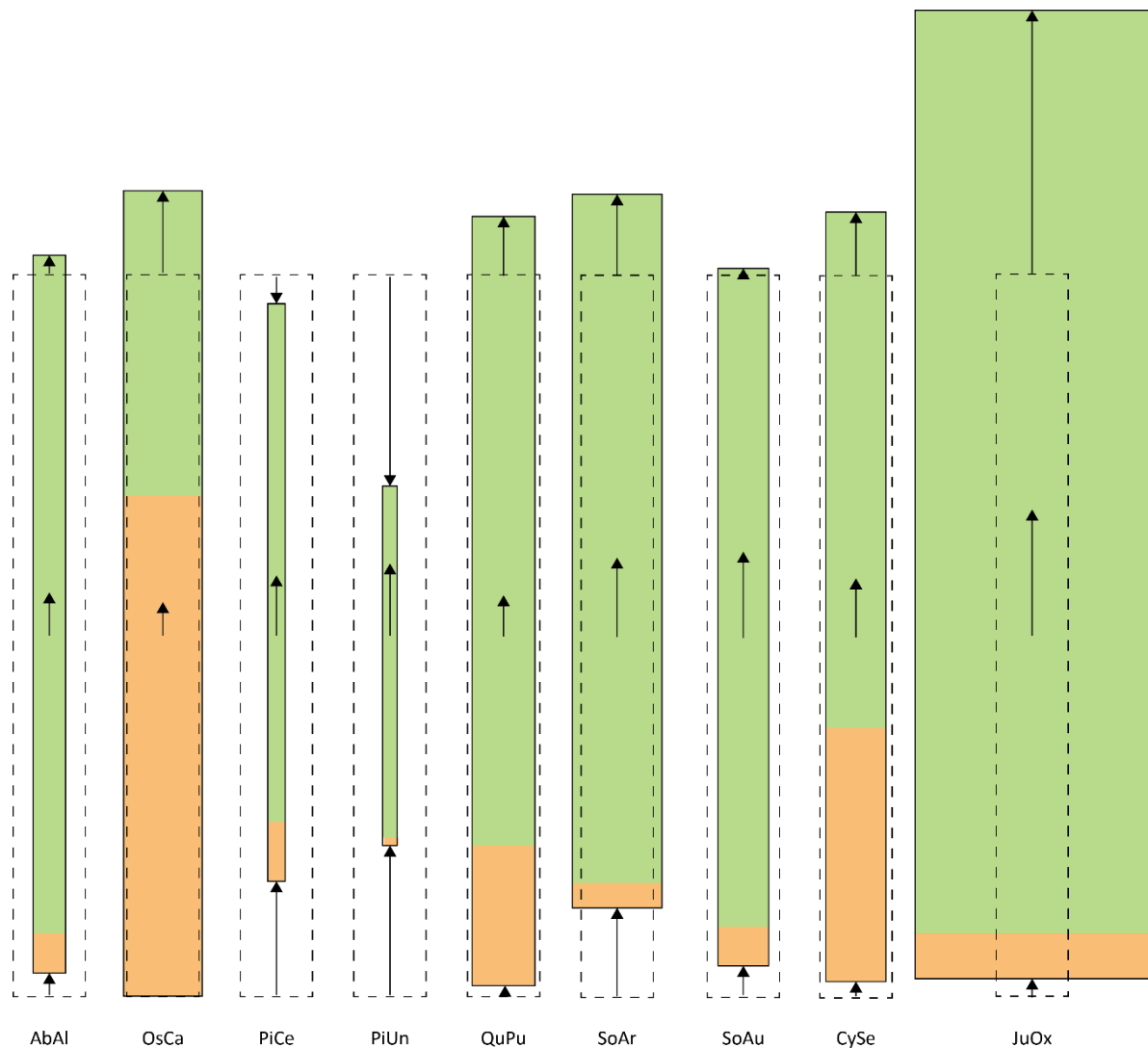
Ainsi, il s'avère que :

- *Abies alba* devrait être présente dans un nombre moins important de lieux situés plus en altitude. Dans ces lieux, les populations de cette espèce devraient se densifier dans la gamme haute d'altitude, et devenir moins denses dans la gamme basse d'altitude.
- *Ostrya carpinifolia* devrait être présent dans un nombre plus important de lieux distribués dans une gamme altitudinale plus étendue. Dans ces lieux, cette espèce devrait devenir plus rare, et les populations devraient se densifier dans la gamme haute d'altitude, et devenir moins denses dans la gamme basse d'altitude.
- *Pinus cembro* et *Pinus uncinata* devraient être présentes dans un nombre moins important de lieux, situés plus en altitude, mais distribués dans une gamme altitudinale plus réduite. Dans ces lieux, ces espèces devraient devenir plus rares, et

les populations devraient se densifier dans la gamme haute d'altitude, et devenir moins denses dans la gamme basse d'altitude.

- *Quercus pubescens* et *Cytisophyllum sessilifolium* devraient être présentes dans un nombre moins important de lieux situés plus en altitude. Dans ces lieux, ces espèces devraient devenir plus rares, et les populations devraient se densifier dans la gamme haute d'altitude, et devenir moins denses dans la gamme basse d'altitude.
- *Sorbus aria* devrait être présente dans un nombre plus important de lieux distribués plus en altitude. Dans ces lieux, cette espèce devrait devenir plus fréquente, et les populations devraient se densifier dans la gamme haute d'altitude, et devenir moins denses dans la gamme basse d'altitude.
- *Sorbus aucuparia* devrait être présente dans un nombre moins important de lieux, situés plus en altitude. Dans ces lieux, cette espèce devrait devenir plus fréquente, et les populations devraient se densifier à haute d'altitude, et devenir moins denses à basse d'altitude.
- *Juniperus oxycedrus* devrait être présente dans un nombre plus important de lieux, situés plus en altitude, et distribués dans une gamme altitudinale plus étendue. Dans ces lieux, cette espèce devrait devenir plus rare, et les populations devraient se densifier à haute d'altitude, et devenir moins denses à basse altitude.

Cette synthèse schématique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées se base avant tout sur les simulations réalisées à l'échelle de la vallée de la Roya, et non sur la généralisation des résultats à l'échelle régionale. En effet, bien que nécessaire pour visualiser la dynamique spatio-temporelle de la répartition des espèces à l'échelle régionale, cette généralisation ne peut remplacer des simulations du modèle BiogeoProspect dont les résultats pourraient être significativement différents. Principalement parce que la vallée de la Roya n'est pas représentative de l'ensemble du Sud-Est de la France sur tous les points.



Aide à l'interprétation :

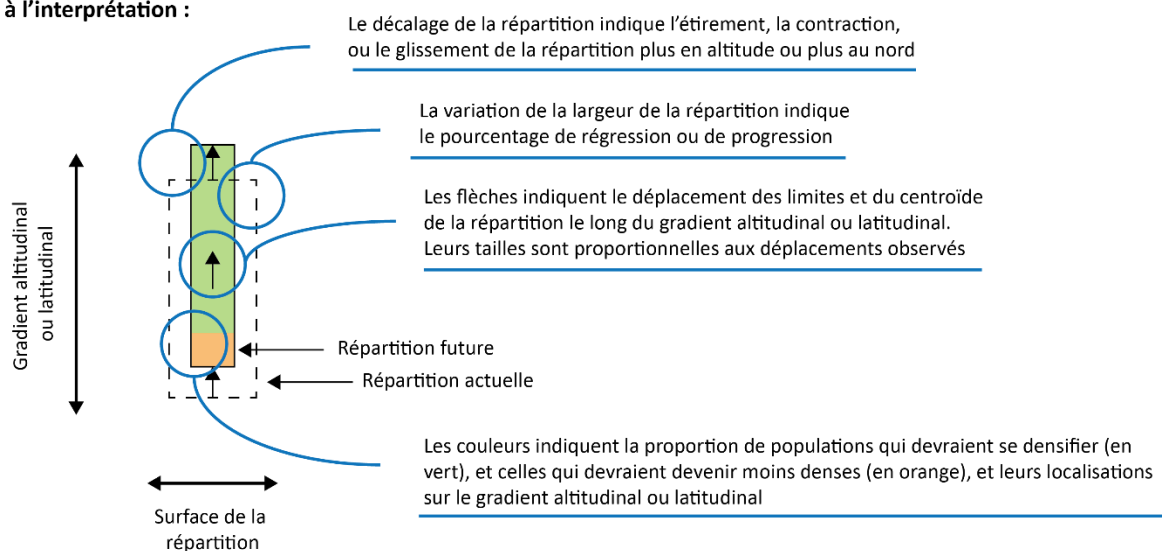


Figure 8.19. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP8.5. Ce schéma synthétique est visible pour les scénarios RCP2.6 et RCP4.5 en *annexe 8.5*.

L'exemple des incendies de forêt permet d'illustrer ces propos. Ils ont un impact important sur la dynamique de population des espèces, mais dans la partie française de la vallée de la Roya ces évènements sont beaucoup moins fréquents que dans les départements du Var ou des Bouches-du-Rhône par exemple. Dans les simulations, les incendies ont donc eu un faible impact sur la dynamique de population des espèces, et donc sur leur répartition à l'échelle locale, mais aussi à l'échelle régionale en raison de la méthode de généralisation des résultats. Or, il est fort probable que dans des simulations à l'échelle régionale, les incendies auraient engendré un impact important sur la répartition des espèces, particulièrement dans le sud et sud-ouest de la zone d'étude.

De plus, les changements et les dynamiques identifiés ne sont valables que pour les neuf espèces étudiées. En raison de l'absence de données et de l'impossibilité de paramétrer le modèle, nous sommes dans l'incapacité de déterminer les dynamiques spatiales des dix-sept autres espèces initialement étudiées dans cette thèse. Dans la mesure où la majorité de ces espèces sont des espèces herbacées pérennes, il serait nécessaire de récolter des données sur plusieurs années afin d'étudier d'une manière diachronique l'impact du changement global sur la dynamique de population de ces espèces. Toutefois, parmi ces espèces herbacées, certaines d'entre-elles, notamment *Atractylis cancellata* et *Acis nicaeensis*, sont des espèces herbacées annuelles. Pour ces dernières on peut raisonnablement supposer que l'absence de viabilité entraîne l'absence de germination, donc que l'absence de viabilité impacte directement la répartition de ces espèces. Ils seraient alors possibles d'utiliser le modèle élaboré ici pour ces espèces en simulant simplement la production, la dissémination et la germination des graines. La répartition de ces espèces serait alors modifiée en fonction de l'occurrence des années non viables, et de l'augmentation de leurs fréquences. Le modèle semble donc adaptable aux espèces herbacées annuelles, et la réalisation de ces simulations pour ces espèces forme l'une perspective de ces travaux de thèse.

Sous-section 8.4.2. De l'intérêt des modèles basés sur les processus démographiques des espèces.

La comparaison des résultats du modèle BiogeoProspect, et de ceux du modèle ViaProb (cf. **chapitre 6**) permet de mettre en avant des différences importantes entre les changements qui devraient affecter la répartition des espèces et les changements qui devraient affecter

leurs aires de viabilité. Les modèles corrélatifs étant pourtant utilisés comme des modèles de répartition par une partie de la communauté scientifique.

Le **tableau 8.4** synthétise cette comparaison en soulignant les simulations de ces modèles qui sont à l'origine de changements similaires ou contraires, et dans des proportions équivalentes ou non. Seulement 5 % (n = 4) des simulations indiquent des changements similaires dans des proportions équivalentes. Ainsi, il apparaît que 95 % (n = 77) des simulations indiquent des changements différents, dont 46 % (n = 37) des changements similaires mais dans des proportions différentes, et près de 49 % (n = 40) des simulations indiquent des changements contraires.

C'est notamment le cas pour *Quercus pubescens*, pour laquelle le modèle BiogeoProspect estime une réduction de -12 % de sa répartition à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5, alors que le modèle ViaProb indique une augmentation de 20 % de son aire de viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya. Le modèle BiogeoProspect estime que cette espèce devrait être capable de persister dans certains milieux qui ne devraient plus être viables, mais que sa faible capacité de propagation ne lui permettrait pas de coloniser l'ensemble des milieux qui devrait devenir viables, engendrant une régression de sa répartition (cf. **figure 8.22**. *Les comparaisons cartographiques pour chacune des espèces étudiées dans ce chapitre sont visibles en annexe 8.6*).

Ainsi, ces résultats démontrent que l'impact du changement global sur l'aire de viabilité des espèces n'est pas une bonne estimation de l'impact du changement global sur la répartition de ces dernières. Plus encore, il apparaît que les changements qui affectent l'aire de viabilité des espèces peuvent être opposés à ceux qui affectent la répartition de ces dernières.

La **figure 8.20** permet d'observer que les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent que la répartition d'*Abies alba* devrait se réduire de -42 % à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6, alors que le modèle ViaProb estime une régression de l'aire de viabilité de seulement -21 %. Inversement, la **figure 8.21** permet d'observer que le modèle BiogeoProspect estime que la répartition de *Juniperus oxycedrus* devrait progresser de 224 % à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5, alors que le modèle ViaProb estime que l'aire de viabilité de cette devrait uniquement progresser de 55 %.

Tableau 8.4. Impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées selon les sorties du modèle élaboré dans cette thèse, et les sorties des modèles corrélatifs utiliser comme des modèles de distribution. La colonne répartition fait référence aux sorties du modèle élaboré dans cette thèse, et la colonne viabilité, aux sorties du modèle ViaProb.

	Répartition			Viabilité			Différences		
	H1	H2	H3	H1	H2	H3	H1	H2	H3
RCP2.6									
AbAl	-39%	-42%	-42%	-13%	-17%	-21%	-26%	-26%	-21%
CySe	13%	-4%	-16%	-3%	-3%	-5%	15%	-1%	-11%
JuOx	198%	142%	107%	27%	39%	36%	170%	103%	71%
OsCa	15%	10%	1%	31%	36%	44%	-16%	-25%	-44%
PiCe	-22%	3%	28%	-54%	-55%	-61%	32%	58%	89%
PiUn	0%	59%	172%	-42%	-46%	-50%	42%	105%	222%
QuPu	-7%	-14%	-11%	26%	30%	31%	-33%	-44%	-42%
SoAr	17%	17%	63%	-9%	-12%	-14%	26%	28%	77%
SoAu	11%	34%	50%	-21%	-30%	-35%	32%	64%	85%
RCP4.5									
AbAl	-34%	-40%	-45%	-17%	-20%	-45%	-18%	-20%	0%
CySe	10%	9%	5%	-2%	-3%	-15%	11%	12%	20%
JuOx	147%	158%	264%	46%	51%	57%	101%	107%	208%
OsCa	2%	-4%	-10%	49%	48%	52%	-47%	-52%	-62%
PiCe	-24%	-19%	-54%	-61%	-64%	-86%	37%	45%	31%
PiUn	4%	47%	3%	-51%	-54%	-78%	55%	101%	81%
QuPu	-9%	-10%	-8%	34%	37%	38%	-43%	-46%	-46%
SoAr	10%	26%	70%	-12%	-14%	-30%	22%	40%	99%
SoAu	22%	35%	20%	-35%	-39%	-62%	57%	75%	82%
RCP8.5									
AbAl	-39%	-46%	-55%	-17%	-32%	-67%	-22%	-14%	12%
CySe	2%	0%	-17%	-3%	-8%	-30%	5%	8%	13%
JuOx	171%	222%	224%	37%	60%	55%	135%	162%	169%
OsCa	17%	13%	9%	41%	49%	10%	-24%	-36%	-1%
PiCe	-15%	-49%	-76%	-60%	-78%	-94%	45%	29%	18%
PiUn	32%	-11%	-81%	-52%	-70%	-88%	84%	59%	7%
QuPu	-10%	-9%	-12%	30%	39%	22%	-40%	-48%	-34%
SoAr	-18%	3%	24%	-12%	-22%	-51%	-6%	25%	75%
SoAu	-1%	-9%	-29%	-33%	-55%	-71%	32%	46%	41%

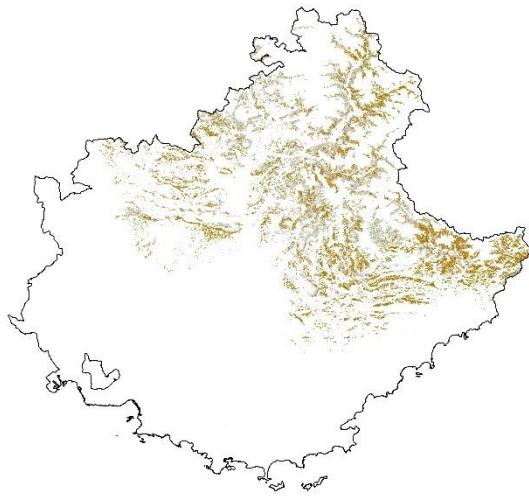
	Changements contraires et proportions différentes		Différence supérieure à 5 %
	Changements contraires mais proportions similaires		Différence inférieure à 5 %
	Changements similaires mais proportions différentes		Différence supérieure à 5 %
	Changements similaires et proportions similaires		Différence inférieure à 5 %

Il s'avère ainsi que pour 64 % des simulations, le modèle BiogeoProspect fournit des résultats plus optimistes que les modèles corrélatifs, en l'occurrence ici le modèle ViaProb, et dans 31 % des cas le modèle BiogeoProspect fournit des résultats plus pessimistes sur l'impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées.

Pour autant, il est nécessaire de relativiser ces résultats au regard des patrons de répartition et de densité des espèces. En effet, d'une part, les surfaces moyennes de régression estimées par le modèle BiogeoProspect sont bien moindres que celles estimées par le modèle ViaProb, et d'autre part, la régression de la répartition concerne majoritairement des populations peu denses. En effet, si l'on prend l'exemple d'*Abies alba* (cf. **figure 8.20**), on remarque que les 42 % de régression de la répartition sont équivalents à une surface de 103.0 km², alors que les 21 % de régression de l'aire de viabilité sont équivalents à une surface de 532.5 km². Plus encore, 96 % des populations qui devraient disparaître ont une densité actuelle qui est inférieure à 5 %, une perte quasiment imperceptible dans la mesure où cela ne concerne que quelques jeunes individus ou quelques jeunes pousses.

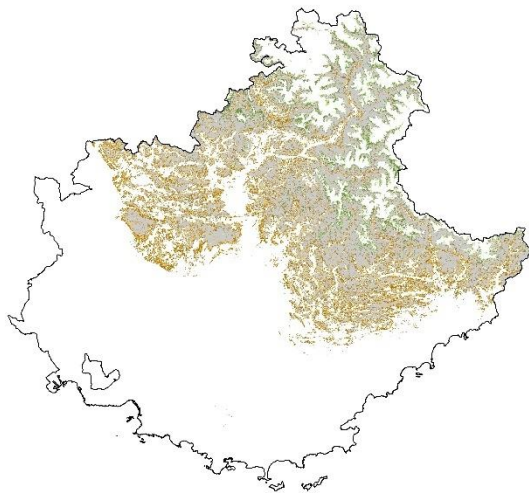
Ces remarques soulèvent la nécessité d'utiliser la répartition, et non l'aire de répartition, comme objet géographique d'études des changements, car en intégrant une donnée quantitative, ici la densité, elle permet de relativiser certains résultats et de mettre en avant que le changement global devrait engendrer des changements moins importants qu'annoncés par les modèles corrélatifs ou les déplacements des conditions climatiques.

(a) Répartition



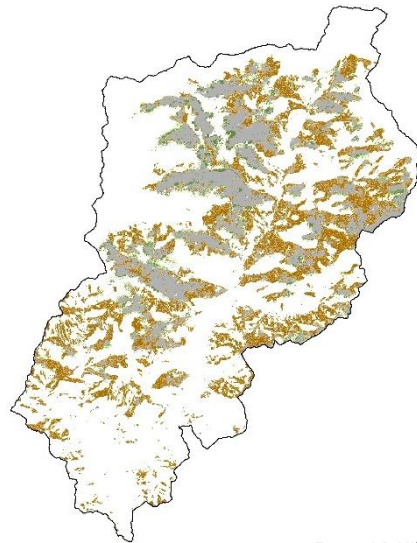
0 25 50 Kilomètres

(c) Aire de viabilité



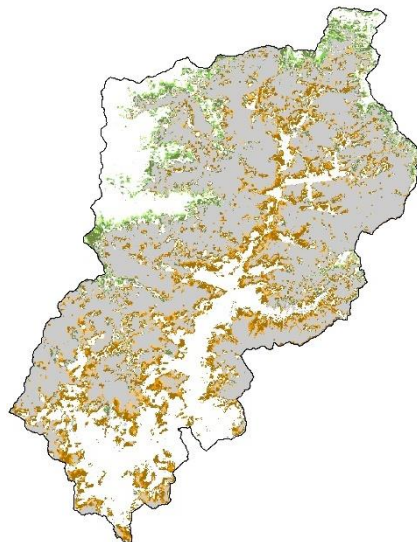
0 25 50 Kilomètres

(b) Répartition



0 5 10 Kilomètres

(d) Aire de viabilité



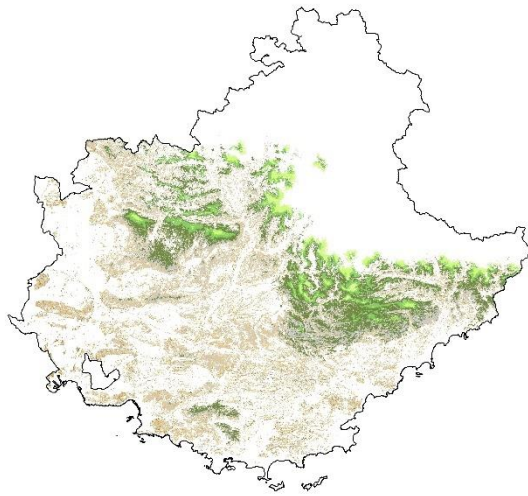
0 5 10 Kilomètres

Changements

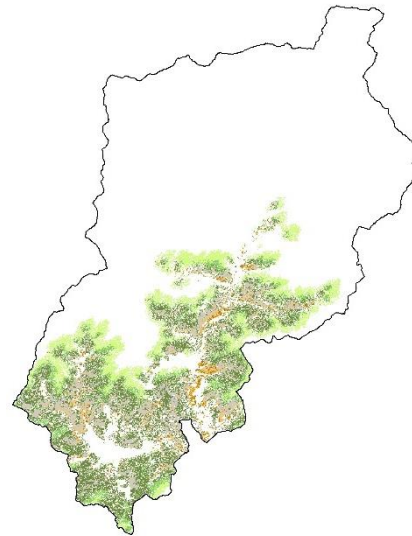
■ Progression 2070 - 2100	■ Régression 2018 - 2050
■ Progression 2050 - 2070	■ Régression 2050 - 2070
■ Progression 2018 - 2050	■ Régression 2070 - 2100
■ Stabilité	□ Absence

Figure 8.20. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Abies alba* à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) répartition et (c) aire de viabilité à l'échelle régionale. (b) répartition et (d) viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya.

(a) Répartition

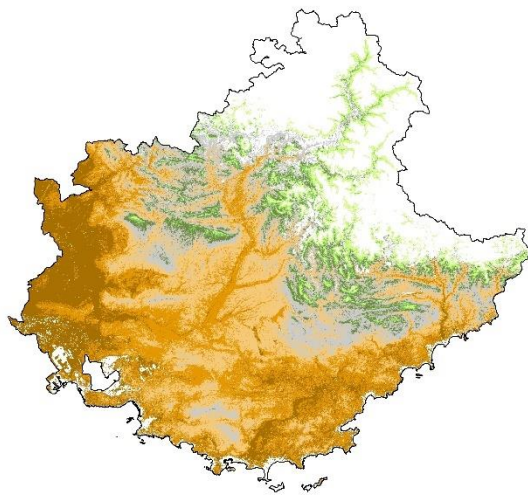


(b) Répartition



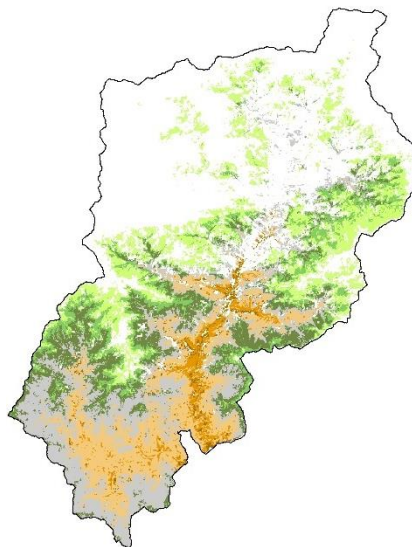
0 25 50 Kilomètres

(c) Aire de viabilité



0 25 50 Kilomètres

(d) Aire de viabilité



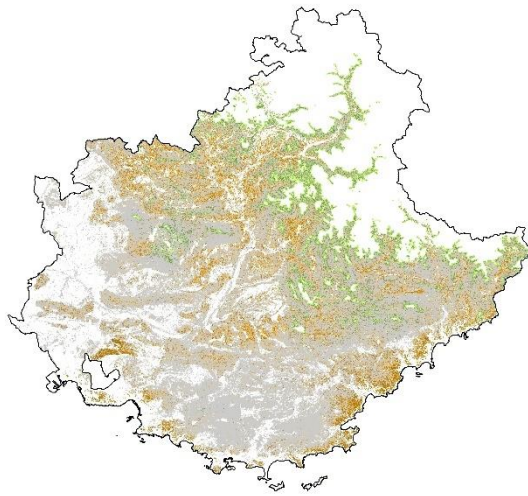
0 5 10 Kilomètres

Changements

■ Progression 2070 - 2100	■ Régression 2018 - 2050
■ Progression 2050 - 2070	■ Régression 2050 - 2070
■ Progression 2018 - 2050	■ Régression 2070 - 2100
■ Stabilité	□ Absence

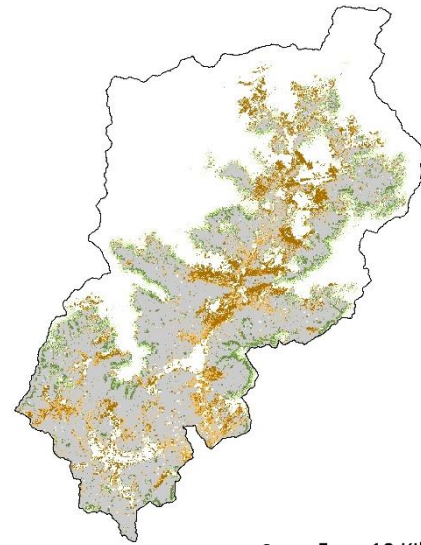
Figure 8.21. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) répartition et (c) aire de viabilité à l'échelle régionale. (b) répartition et (d) viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya.

(a) Répartition



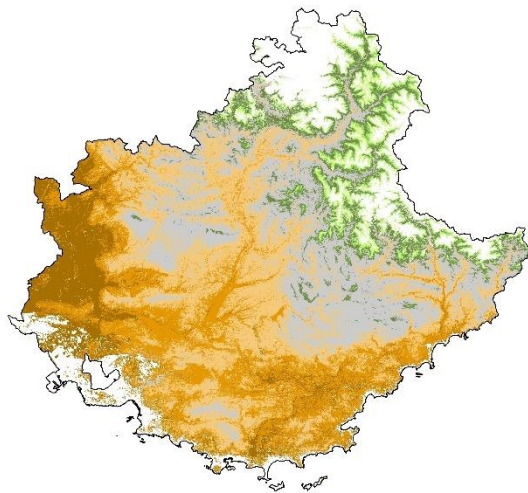
0 25 50 Kilomètres

(b) Répartition



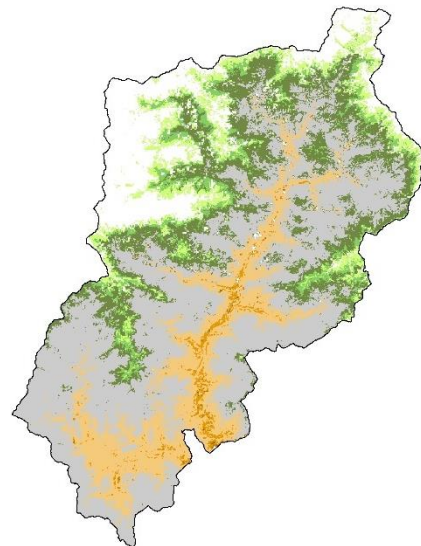
0 5 10 Kilomètres

(c) Aire de viabilité



0 25 50 Kilomètres

(d) Aire de viabilité



0 5 10 Kilomètres

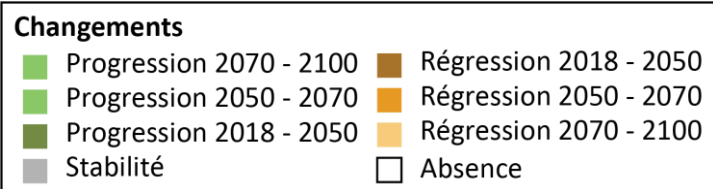


Figure 8.22. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) répartition et (c) aire de viabilité à l'échelle régionale. (b) répartition et (d) viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya.

Cependant, il est important de préciser que ces résultats ne tiennent pas compte de l'impact du changement global sur les processus démographiques des espèces végétales, élément qui pourrait pourtant avoir des conséquences importantes sur la dynamique de population et donc la répartition des espèces.

En effet, dans le modèle BiogeoProspect, les processus démographiques sont paramétrés sur les données récoltées lors de la campagne de terrain. Les différences observées sur le terrain résultent donc de l'évolution de l'usage des sols, mais aussi de l'évolution des conditions climatiques de ces dernières décennies, soit un réchauffement moyen d'un degré environ.

Les projections climatiques pour les 80 prochaines années annoncent des évolutions de températures pouvant atteindre plusieurs degrés à l'horizon 2100 selon le scénario le plus pessimiste. Il est probable que, avant d'avoir des répercussions sur la répartition ou la densité des espèces, une telle évolution des températures devrait engendrer des modifications dans l'enchaînement et le succès des processus démographiques des espèces végétales. Ce qui aurait des conséquences directes sur la répartition et la densité des espèces végétales. Cela n'a pas été intégré dans le modèle, car nous ne savons pas si l'impact du changement global sur la réussite des processus démographiques des espèces restera linéaire par rapport aux changements observés ou si des relations non linéaires et des seuils aujourd'hui non observables seront révélées à l'avenir.

Actuellement, l'impact du changement global dans le modèle est retranscrit par la récurrence des années qui ne devraient pas être viables pour les espèces étudiées. Ainsi, que ce soit en 2020 ou en 2080, à nombre d'individus matures égal, le modèle simule la production d'un nombre équivalent de graines, or l'évolution des conditions climatiques à l'horizon 2080 pourrait fortement influencer cette production de graines.

Ce type de conséquences sur les processus est pourtant déjà intégré dans le modèle pour un processus. En effet, le modèle simule l'impact des événements extrêmes en fonction de la durée de ces derniers. Dans la mesure où, d'après les projections climatiques, les événements extrêmes deviennent plus fréquents et plus intenses dans le modèle, ils engendrent ainsi des impacts de plus en plus importants sur les populations des espèces étudiées en fonction du scénario climatique considéré.

Intégrer l'impact du changement global sur les processus est l'une des perspectives majeures du modèle BiogeoProspect. Le code pourrait être modifié afin d'intégrer un taux d'évolution des paramètres qui serait dépendant de l'évolution des conditions climatiques. En raison de l'absence de données, il serait nécessaire de faire plusieurs scénarios en simulant un impact modéré ou important sur les processus démographiques afin de proposer des résultats plus fournis sur les conséquences potentielles du changement global.

En effet, les résultats fournis dans cette thèse reposent uniquement sur le scénario tendanciel en ce qui concerne le paramétrage des processus biologiques. Proposer des scénarios d'évolution des paramétrages des processus permettrait de mieux comprendre l'étendue potentielle de l'impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées.

Une autre perspective majeure du modèle BiogeoProspect est l'intégration de la compétition interspécifique. Nous avons déjà discuté de la complexité d'intégrer ces processus compétitifs dans la mesure où nos connaissances sur ces derniers sont limitées. Mais l'une des façons de procéder serait d'inclure la compétition pour la lumière à l'échelle spécifique. Les simulations du modèle ne s'effectueraient pas espèce par espèce, mais pour l'ensemble des espèces. La germination d'une graine ou la croissance d'un individu d'une espèce ne serait pas uniquement dépendante de la structure de sa population, où de la physiologie de la végétation, mais bien de la structure de population de l'ensemble des espèces présentes dans le milieu. La difficulté majeure ici est que cela suppose d'étudier l'ensemble des espèces présentes dans la zone d'étude, jusqu'à la plante herbacée qui limite la germination de la graine. Ce travail considérable semble difficilement envisageable, mais le modèle pourrait accepter un tel fonctionnement. En effet, une version du modèle dont les simulations sont réalisées simultanément pour les neuf espèces étudiées a été élaborée. Les résultats ne sont pas présentés dans cette thèse, car il n'y a aucune légitimité à considérer uniquement ces neuf espèces dans la compétition interspécifique, et de fait, omettre toutes les autres espèces de la vallée de la Roya, dont des espèces dominantes qui auraient des conséquences importantes sur la dynamique de populations telles que *Pinus halepensis*, *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, et tous les arbustes qui pourraient limiter la germination des graines et la croissance des plantules et des jeunes individus des espèces étudiées.

Plus encore, une part non négligeable des espèces étudiées sont disséminées par des animaux. Le déplacement des animaux est simplifié dans ce modèle, et il est considéré que les

interactions entre l'espèce qui produit la graine et l'espèce qui dissémine la graine perdureront jusqu'en 2100. Or, rien ne garantit que le déplacement de l'espèce végétale soit proportionnelle à celui de l'espèce animal, et un décalage pourrait avoir des conséquences importantes. L'une des perspectives de ce modèle serait donc, dans les scénarios d'évolution des processus en fonction de l'impact du changement global, d'intégrer aussi des scénarios de modification des relations producteur / disséminateur.

Tous ces scénarios pourraient résulter d'une construction commune avec les acteurs territoriaux, afin de prendre en compte les évolutions territoriales, mais également l'évolution des pratiques de gestion et de conservation de la biodiversité et des milieux semi-naturels. Les espaces protégés sont intégrés dans ce modèle par l'intermédiaire du modèle d'évolution de l'occupation du sol, mais de la même manière que les autres paramètres, ce modèle est construit sur la tendance actuelle, et aucune nouvelle aire protégée ou aucune modification de la gestion de ces espaces n'est simulée par ce modèle. L'une des perspectives du modèle BiogeoProspect serait donc d'intégrer des scénarios d'évolution de la gestion des aires protégées, mais également des scénarios de création de nouvelles aires, ou de nouvelles manières de protéger la biodiversité et les milieux semi-naturels, et d'étudier leurs impacts sur la répartition des espèces. Par exemple, on pourrait simuler des disséminations contrôlées d'espèces menacées à l'échelle régionale dans des aires protégées où les conditions environnementales deviennent viables pour ces espèces, mais trop éloignées de la répartition actuelle de ces dernières pour qu'elles puissent atteindre ces nouveaux milieux viables par leur propre capacité de dispersion. Cela permettrait d'évaluer l'impact de ces mesures et leurs pertinences dans un contexte de changement. Le modèle pourrait alors s'intégrer dans une véritable démarche géoprospective (Gourmelon *et al.*, 2012 ; Masson-Vincent et Dubus, 2013 ; Garbolino et Voiron-Canicio, 2020), qui permettrait de déterminer, avec l'ensemble des acteurs territoriaux concernés, les répartitions futures des espèces végétales et ainsi orienter la Stratégie Globale pour la Biodiversité à l'échelle régionale.

Conclusion

Les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent que des changements significatifs peuvent résulter de l'accumulation, sur près de 80 ans, de légères modifications de la dynamique de population des espèces. En effet, le changement global devrait engendrer des modifications de la répartition et de la densité des espèces étudiées dans la vallée de la Roya et dans le Sud-Est de la France. Par exemple, changement global devrait engendrer la régression de la répartition de 67 % des espèces étudiées à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. Le changement global devrait ainsi engendrer la contraction ou le décalage plus en altitude ou plus au nord de la répartition des espèces montagnardes, et l'étirement ou le décalage plus en altitude et plus au nord des espèces méditerranéennes, et ce, pour l'ensemble des scénarios climatiques. À cela s'ajoutent les dynamiques spatiales de la densité des espèces qui devraient être majoritairement caractérisées par un basculement des noyaux de densité plus en altitude dans la vallée de la Roya. Les résultats indiquent donc que le changement global devrait être à l'origine de changements complexes qui s'établissent à l'échelle spécifique. Ces changements devraient être dépendants du scénario climatique considéré. Les comparaisons entre les résultats du modèle BiogeoProspect, et ceux du modèle ViaProb démontrent la nécessité d'utiliser des modèles qui sont basés sur une cartographie robuste des populations et qui simulent sur cette base les processus démographiques des espèces afin d'étudier l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales.

Conclusion générale

Cette thèse a permis une évaluation à fine résolution spatiale, des impacts possibles du changement global à l'horizon 2100 sur la répartition de certaines espèces végétales à l'échelle du Sud-Est de la France et de la vallée de la Roya.

Pour ce faire, la démarche qui a été mise en place est à la fois naturaliste et modélisatrice. Elle matérialise notre volonté de se confronter aux faits avant de modéliser et de partir d'observations de terrain spécifique à la zone étudiée. Cette démarche a consisté, après avoir examiné les modèles corrélatifs les plus employés (cf. **chapitre 3**), à récolter des données sur la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale (cf. **chapitre 4**) puis à modéliser et décrire leur répartition actuelle (cf. **chapitre 5**). Ensuite, les populations vulnérables des espèces étudiées ont été identifiées grâce à la confrontation entre la répartition actuelle des espèces et les changements qui pourraient affecter leur aire de viabilité. L'identification et la localisation de ces populations vulnérables a permis d'obtenir une meilleure compréhension des enjeux (cf. **chapitre 6**). À partir de ces résultats, une deuxième campagne de terrain a été réalisée pour identifier l'impact des changements environnementaux des dernières décennies sur la dynamique de population des espèces ligneuses dans la vallée de la Roya, afin de comprendre les dynamiques actuelles de ces espèces (cf. **chapitre 7**). Enfin, la dernière étape a consisté à modéliser, grâce au modèle BiogeoProspect, les impacts potentiels de ces légères modifications sur la dynamique de population des espèces jusqu'à l'horizon 2100 en fonction des changements environnementaux associés aux trois scénarios RCP étudiés. Ces modélisations ont permis d'identifier les impacts possibles du changement global sur la répartition et la densité des espèces étudiées, d'abord à l'échelle de la vallée de la Roya, puis à l'échelle du Sud-Est de la France (cf. **chapitre 8**).

De cette méthode générale, il ressort que le changement global devrait engendrer des modifications de la répartition et de la densité des espèces étudiées dans la vallée de la Roya et dans le Sud-Est de la France.

Par exemple, dans la vallée de la Roya, d'après le scénario RCP8.5, les répartitions d'*Abies alba* et de *Sorbus aucuparia* devraient régresser, respectivement, de 55 % et 29 %, et la répartition d'*Ostrya carpinifolia* devrait progresser de 9 % à l'horizon 2100. Toutefois, le changement global devrait également engendrer une augmentation de 33 % de la densité d'*Ostrya carpinifolia*, et une diminution de 5 % de la densité d'*Abies alba* et de 92 % de celle de *Sorbus aucuparia*.

Ainsi, le changement global devrait affecter les différentes dimensions de la végétation, et les changements qui devraient affecter la répartition des espèces pourraient être contraires aux changements qui devraient affecter leur densité.

Ces changements sont toutefois dépendants du scénario climatique considéré, et l'évolution des conditions climatiques estimées par le scénario RCP2.6 devrait permettre à la majorité des espèces étudiées de progresser à l'échelle locale et régionale, ou de maintenir et de densifier leurs populations. Au contraire, l'évolution des conditions climatiques estimées par le scénario RCP8.5 devrait engendrer la régression de la majorité des espèces étudiées, ainsi que la diminution de leurs populations. Pour l'ensemble des scénarios climatiques, le changement global devrait engendrer la contraction ou le décalage plus en altitude ou plus au nord de la répartition des espèces montagnardes, et l'étirement ou le décalage plus en altitude et plus au nord des espèces méditerranéennes étudiées. À cela s'ajoutent les dynamiques spatiales de la densité des espèces qui devraient être majoritairement caractérisées par un basculement des noyaux de densité plus en altitude dans la vallée de la Roya.

Par exemple, à l'horizon 2100 et selon le scénario RCP8.5, les résultats indiquent que *Pinus cembro* et *Pinus uncinata* devraient être présentes dans un nombre moins important de lieux, situés plus en altitude, mais distribués dans une gamme altitudinale plus réduite. Dans ces lieux, ces espèces devraient devenir plus rares, et les populations devraient se densifier dans la gamme haute d'altitude, et devenir moins denses dans la gamme basse d'altitude. Au contraire, *Juniperus oxycedrus* devrait être présente dans un nombre plus important de lieux, situés plus en altitude, et distribués dans une gamme altitudinale plus étendue. Dans ces lieux, cette espèce devrait devenir plus rare, et les populations devraient se densifier à haute d'altitude, et devenir moins denses à basse altitude.

Ainsi, le changement global devrait être à l'origine de changements complexes qui s'établissent à l'échelle spécifique. L'impact du changement global sur la répartition et la densité des espèces devrait varier en fonction des caractéristiques de ces dernières liées à leurs processus démographiques, à leurs affinités écologiques, mais également en fonction de leurs patrons de répartition et de densité. Les impacts futurs devraient également dépendre des facteurs passés, et les dynamiques de la répartition des espèces restent dépendantes des modifications passées et présentes du territoire par l'Homme. Ces résultats démontrent la nécessité d'étudier les impacts à l'échelle spécifique, mais également de prendre en compte les activités humaines et leurs évolutions. Particulièrement dans le Sud-Est de la France, où les espèces méditerranéennes endémiques ou spécialistes du littoral apparaissent particulièrement vulnérables aux changements environnementaux en général, et à l'évolution de l'occupation et de l'utilisation des sols en particulier. En effet, les résultats de cette thèse indiquent que près de 96.0 % de la population d'*Atractylis cancellata* et 70.0 % de la population d'*Acis nicaeensis* sont vulnérables aux changements environnementaux.

Les résultats de cette thèse permettent ainsi de hiérarchiser les espèces, et il en résulte que les priorités de conservation devraient d'abord porter sur les espèces méditerranéennes endémiques ou spécialistes du littoral (*Atractylis cancellata*, *Acis nicaeensis*), puis sur certaines espèces alpines et subalpines (*Berardia lanuginosa*, *Gentiana bavarica*), et en dernier sur les espèces montagnardes et méditerranéennes (*Juniperus oxycedrus*, *Quercus pubescens*). La démarche multiscalaire de cette thèse rappelle cependant que la vulnérabilité d'une espèce ainsi que les changements qui devraient affecter sa répartition et sa densité dépendent de l'échelle spatiale considérée.

En outre, les résultats de cette thèse révèlent que des changements significatifs peuvent résulter de légères modifications de la dynamique de population, et qu'un effort soutenu d'identification et de suivi de ces légères modifications pourrait, dès lors, conduire à une meilleure évaluation des changements potentiels.

Plus encore, la comparaison entre les résultats de cette thèse et de ceux issus des méthodes classiquement utilisées (matérialisée ici par le ViaProb) démontre **la plus-value que constitue l'utilisation des modèles qui simulent les processus démographiques des espèces et qui sont basés sur une cartographie robuste des populations comme état de référence afin d'étudier l'impact du changement global sur la répartition des espèces végétales.** En effet, il apparaît

que les espèces étudiées devraient être capables de persister un temps dans certains milieux qui ne devraient plus être viables, et, en revanche, que leur capacité de propagation ne leur permettrait pas de coloniser l'ensemble des milieux qui devraient devenir viables. Dès lors, les résultats de cette thèse indiquent que le changement global pourrait engendrer des changements moins importants qu'annoncés par les modèles corrélatifs ou les déplacements des conditions climatiques. Par exemple, les résultats du modèle BiogeoProspect indiquent que la répartition d'*Abies alba* devrait se réduire de 42 % à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6, alors que le modèle ViaProb estime une régression de l'aire de viabilité de seulement 21 %. Le modèle BiogeoProspect indique donc des changements plus importants, mais les surfaces moyennes de régression estimées par le modèle BiogeoProspect sont bien moindres que celles estimées par le modèle ViaProb, et la régression de la répartition concerne majoritairement des populations peu denses. En effet, les 42 % de régression de la répartition sont équivalents à une surface de 103 km², alors que les 21 % de régression de l'aire de viabilité sont équivalents à une surface de 532 km², et 96 % des populations qui devraient disparaître ont une densité actuelle qui est inférieure à 5 %.

En mettant en avant les différences significatives entre les changements qui devraient affecter l'aire de viabilité des espèces et les changements qui devraient affecter la répartition de ces dernières, les conclusions de cette thèse amènent donc à relativiser les résultats de nombreuses études qui considèrent les sorties de ces modèles comme la distribution des espèces, ou qui estiment que les changements qui devraient affecter l'aire de viabilité renseignent sur l'impact potentiel sur la répartition.

Bien évidemment, les conclusions de cette thèse s'arrêtent aux limites de nos connaissances concernant l'écologie des espèces, aux données disponibles et à l'importante chaîne d'incertitude inhérente aux études sur les changements environnementaux futurs.

Les descripteurs de l'environnement insérés dans les modèles de répartition ou de viabilité pourraient ne pas être optimaux pour estimer les relations entre les espèces étudiées et les conditions environnementales. Une analyse fine de l'écologie des espèces avec un choix plus large de descripteurs permettrait une amélioration de ces modèles, et des résultats de cette thèse en général. Plus encore, les dynamiques simulées par le modèle BiogeoProspect reposent sur une étude synchronique de la dynamique de population des espèces étudiées. Une étude diachronique sur plusieurs décennies permettrait de renforcer la méthode, mais

cela n'a pu être réalisé dans la temporalité de cette thèse. Une telle méthode aurait permis, d'une part, une meilleure définition des dynamiques actuelles et donc une étude prospective plus robuste, et, d'autre part, la possibilité de faire des simulations pour les 25 espèces initialement étudiées dans cette thèse. Plusieurs programmes de recherches européens ou internationaux (ORCHAMP par exemple, programme auquel nous participons) réalisent ce type d'étude diachronique et offrent des perspectives intéressantes sur le long terme.

Plusieurs perspectives sont également associées au modèle BiogeoProspect concernant son développement et ses applications. L'intégration de l'impact du changement global sur les processus démographiques, de la compétition interspécifique en particulier, et des relations interspécifiques en générale (notamment les relations producteur / disséminateur), forme les perspectives majeures de ce modèle. Tous ces processus pourraient fortement influencer les résultats de cette thèse, mais leur intégration est dépendante, une nouvelle fois, de nos connaissances. En effet, nous ne savons pas si l'impact du changement global sur la réussite des processus démographiques des espèces restera linéaire par rapport aux changements observés ou si des relations non linéaires et des seuils aujourd'hui non observables seront révélés à l'avenir.

Proposer des scénarios d'évolution des paramétrages des processus et de modification des relations interspécifiques permettrait de mieux comprendre l'étendue potentielle de l'impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées. Tous ces scénarios pourraient résulter d'une construction commune avec les acteurs territoriaux, afin de prendre en compte les évolutions territoriales, mais également l'évolution des pratiques de gestion et de conservation de la biodiversité et des milieux semi-naturels. L'une des perspectives du modèle BiogeoProspect serait donc d'intégrer des scénarios d'évolution de la gestion des aires protégées, mais également des scénarios de création de nouvelles aires, ou de nouvelles manières de protéger la biodiversité et les milieux semi-naturels, et d'étudier leurs impacts sur la répartition des espèces. Le modèle pourrait alors s'intégrer dans une véritable démarche géoproductive qui permettrait de déterminer, avec l'ensemble des acteurs territoriaux concernés, les futurs de la biodiversité, et les moyens les plus adaptés de la protéger.

Bibliographie

- AKÇAKAYA, H. R., BUTCHART, S. H. M., MACE, G. M., STUART, S. N. & HILTON-TAYLOR, C., (2006), Use and misuse of the IUCN Red List Criteria in projecting climate change impacts on biodiversity, *Global Change Biology*, vol. 12, n°11, p. 2037-2043.
- ALEXANDER, J. M., DIEZ, J. M. & LEVINE, J. M., (2015), Novel competitors shape species' responses to climate change, *Nature*, vol. 525, n°7570, p. 515-518.
- ALEXANDRE, F. & GÉNIN, A., (2011), *Géographie de la végétation terrestre : Modèles hérités, perspectives, concepts et méthodes*, Armand Colin, Paris, 304 p.
- ALLEN, H. D., (2001), *Mediterranean Ecogeography*, Pearson Education, 294 p.
- ALLOUCHE, O., TSOAR, A. & KADMON, R., (2006), Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS): Assessing the accuracy of distribution models, *Journal of Applied Ecology*, vol. 43, n°6, p. 1223-1232.
- AMANO, T., FRECKLETON, R. P., QUEENBOROUGH, S. A., DOXFORD, S. W., SMITHERS, R. J., SPARKS, T. H. & SUTHERLAND, W. J., (2014), Links between plant species' spatial and temporal responses to a warming climate, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 281, n°1779, p. 20133017.
- ANDRIEU, J., LOMBARD, F., VIGNAL, M., GODRON, M. & ALEXANDRE, F., (2020), A phyto-climatic transect in the Alpes Maritimes used to characterize the northern limit of the Mediterranean biogeographical area, *Biodiversity Journal*, vol. 11, n°3, p. 679-688.
- ANGELO, C. L. & DAEHLER, C. C., (2013), Upward expansion of fire-adapted grasses along a warming tropical elevation gradient, *Ecography*, vol. 36, n°5, p. 551-559.
- ARAUJO, M. B. & GUIBAN, A., (2006), Five (or so) challenges for species distribution modelling, *Journal of biogeography*, vol. 33, n°10, p. 1677-1688.
- ARAÚJO, M. B. & PETERSON, A. T., (2012), Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling, *Ecology*, vol. 93, n°7, p. 1527-1539.
- ARPE-ARB, (2018), Artificialisation et transferts d'occupation du sol 2010-2015. http://www.observatoire-biodiversite-paca.org/files/1901_indicateur_artificialisation_orb_paca.pdf
- ASHRAF, U., PETERSON, A. T., CHAUDHRY, M. N., ASHRAF, I., SAQIB, Z., AHMAD, S. R. & ALI, H., (2017), Ecological niche model comparison under different climate scenarios: a case study of *Olea* spp. in Asia, *Ecosphere*, vol. 8, n°5, .
- ATTORRE, F., ALFÒ, M., DE SANCTIS, M., FRANCESCONI, F., VALENTI, R., VITALE, M. & BRUNO, F., (2011), Evaluating the effects of climate change on tree species abundance and distribution in the Italian peninsula: Evaluating the effects of climate change on tree species abundance and distribution, *Applied Vegetation Science*, vol. 14, n°2, p. 242-255.
- AUSTIN, M., (2007), Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches, *Ecological Modelling*, vol. 200, n°1-2, p. 1-19.
- AUSTIN, M. P., (1980), Searching for a model for use in vegetation analysis, *Vegetatio*, vol. 42, n°1, p. 11-21.
- AUSTIN, M. P., (1985), Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory, *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 16, n°1, p. 39-61.

- AUSTIN, M. P., (1999), A Silent Clash of Paradigms: Some Inconsistencies in Community Ecology, *Oikos*, vol. 86, n°1, p. 170-178.
- AUSTIN, M. P., (2002), Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling, *Ecological Modelling*, vol. 157, n°2-3, p. 101–118.
- AUSTIN, M. P. & SMITH, T. M., (1989), A new model for the continuum concept, *Vegetatio*, vol. 83, n°1-2, p. 35-47.
- AUSTIN, M. P. & VAN NIEL, K. P., (2011), Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale: Species distribution models for climate change studies, *Journal of Biogeography*, vol. 38, n°1, p. 1-8.
- BAGNOULS, F. & GAUSSEN, H., (1957), Les climats biologiques et leur classification, *Annales de géographie*, vol. 66, n°355, p. 193-220.
- BAHN, V. & MCGILL, B. J., (2007), Can niche-based distribution models outperform spatial interpolation?, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, n°6, p. 733-742.
- BAILLIE, J., HILTON-TAYLOR, C. & STUART, S. N., (2004), *2004 IUCN Red List of threatened species : a global species assessment*. 217p.
- 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*, vol. 8, n°4, p. 390-407.
- BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R. & QUÉZEL, P., (1990), Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin, *Vegetatio*, vol. 87, n°2, p. 151-173.
- BATEMAN, B. L., VANDERWAL, J. & JOHNSON, C. N., (2012), Nice weather for bettongs: using weather events, not climate means, in species distribution models, *Ecography*, vol. 35, n°4, p. 306-314.
- BECK, J., BÖLLER, M., ERHARDT, A. & SCHWANGHART, W., (2014), Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions, *Ecological Informatics*, vol. 19, p. 10-15.
- BELLARD, C., BERTELSMEIER, C., LEADLEY, P., THUILLER, W. & COURCHAMP, F., (2012), Impacts of climate change on the future of biodiversity, *Ecology Letters*, vol. 15, n°4, p. 365-377.
- BENITO GARZÓN, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R. & SAINZ OLLERO, H., (2008), Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species, *Applied Vegetation Science*, vol. 11, n°2, p. 169-178.
- BERG, C. S., BROWN, J. L. & WEBER, J. J., (2019), An examination of climate-driven flowering-time shifts at large spatial scales over 153 years in a common weedy annual, *American Journal of Botany*, vol. 106, n°11, p. 1435-1443.
- 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* (Thèse de doctorat, Paris, AgroParisTech).
- BERTRAND, R., LENOIR, J., PIEDALLU, C., RIOFRÍO-DILLON, G., DE RUFFRAY, P., VIDAL, C., ... GÉGOUT, J.-C., (2011), Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests, *Nature*, vol. 479, n°7374, p. 517-520.
- BHATTA, K. P., GRYNES, J.-A. & VETAAS, O. R., (2018), Downhill shift of alpine plant assemblages under contemporary climate and land-use changes, *Ecosphere*, vol. 9, n°1, p. e02084.
- BILZ, M., KELL, S. P., MAXTED, N. & LANSDOWN, R. V., (2011), *European Red List of vascular plants*. 130p.

- BLONDEL, J., (2012), *L'archipel de la vie*, Buchet Chastel, Paris, 272 p.
- BLONDEL, J., ARONSON, J., BODIQUO, J.-Y. & BOEUF, G., (2010), *The Mediterranean Region: Biological Diversity in Space and Time*, OUP Oxford, Oxford ; New York, 392 p.
- BOGAERT, R. V., HANECA, K., HOOGESTEGE, J., JONASSON, C., DAPPER, M. D. & CALLAGHAN, T. V., (2011), A century of tree line changes in sub-Arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th century climate warming, *Journal of Biogeography*, vol. 38, n°5, p. 907-921.
- BOILLAT, S., BURGA, C. A., GIGON, A. & BACKHAUS, N., (2004), La succession végétale sur les cultures en terrasses de la Vallée de la Roya (Alpes-Maritimes, France) et sa perception par la population locale, *Geographica Helvetica*, vol. 59, n°2, p. 154-167.
- BOULANGEAT, I., (2012), *Vulnérabilité des écosystèmes montagnards aux changements globaux par une modélisation spatialement explicite -implications pour la conservation* (Thèse de doctorat, Université de Grenoble).
- BOULANGEAT, I., DAMIEN, G. & WILFRIED, T., (2014), FATE-HD: A spatially and temporally explicit integrated model for predicting vegetation structure and diversity at regional scale, *Global change biology*, vol. 20, n°7, p. 2368-2378.
- BRAQUE, (1987), *Biogéographie des continents*, Elsevier Masson, Paris, 470 p.
- BREIMAN, L., FRIEDMAN, J., STONE, C. J. & OLSHEN, R. A., (1984), *Classification and Regression Trees*, Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, 368 p.
- BRESHEARS, D. D., HUXMAN, T. E., ADAMS, H. D., ZOU, C. B. & DAVISON, J. E., (2008), Vegetation synchronously leans upslope as climate warms, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, n°33, p. 11591-11592.
- BRIFFA, K. R., VAN DER SCHRIER, G. & JONES, P. D., (2009), Wet and dry summers in Europe since 1750: evidence of increasing drought: WET AND DRY SUMMERS IN EUROPE SINCE 1750, *International Journal of Climatology*, vol. 29, n°13, p. 1894-1905.
- BRISCOE, N. J., ELITH, J., SALGUERO-GÓMEZ, R., LAHOZ-MONFORT, J. J., CAMAC, J. S., GILJOHANN, K. M., ... GUILLERA-ARROITA, G., (2019), Forecasting species range dynamics with process-explicit models: matching methods to applications, *Ecology Letters*, vol. 22, n°11, p. 1940-1956.
- BROENNIMANN, O., THUILLER, W., HUGHES, G., MIDGLEY, G. F., ALKEMADE, J. M. R. & GUISAN, A., (2006), Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change?, *Global Change Biology*, vol. 12, n°6, p. 1079-1093.
- BROTONS, L., THUILLER, W., ARAÚJO, M. B. & HIRZEL, A. H., (2004), Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability, *Ecography*, vol. 27, n°4, p. 437-448.
- BROWN, J. H., (1984), On the relationship between abundance and distribution of species, *The American naturalist*, vol. 124, n°2, p. 255-279.
- BROWN, J. H., STEVENS, G. C. & KAUFMAN, D. M., (1996), The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure, *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 27, n°1, p. 597-623.
- BURNEY, J. A., DAVIS, S. J. & LOBELL, D. B., (2010), Greenhouse gas mitigation by agricultural intensification, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, n°26, p. 12052-12057.
- BUSBY, J. R. (AUSTRALIAN N. P. AND W. S., (1991), BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system, *Plant Protection Quarterly (Australia)*, Vol. 6, n°1, p. 6-9.

- CABRAL, J. S. & SCHURR, F. M., (2010), Estimating demographic models for the range dynamics of plant species: Demographic models for range dynamics, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 19, n°1, p. 85-97.
- CAHILL, A. E., AIELLO-LAMMENS, M. E., FISHER-REID, M. C., HUA, X., KARANEWSKY, C. J., YEONG RYU, H., ... WIENS, J. J., (2013), How does climate change cause extinction?, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 280, n°1750, p. 20121890.
- CAMERON, A. C. & TRIVEDI, P. K., (1998), *Regression Analysis of Count Data*, Cambridge University Press, Cambridge. 489p.
- CANNONE, N. & PIGNATTI, S., (2014), Ecological responses of plant species and communities to climate warming: upward shift or range filling processes?, *Climatic Change*, vol. 123, n°2, p. 201-214.
- CANNONE, N., SGORBATI, S. & GUGLIELMIN, M., (2007), Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation, *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 5, n°7, p. 360-364.
- CARMO, J. B. DO, DE SOUSA NETO, E. R., DUARTE-NETO, P. J., OMETTO, J. P. H. B. & MARTINELLI, L. A., (2012), Conversion of the coastal Atlantic forest to pasture: Consequences for the nitrogen cycle and soil greenhouse gas emissions, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 148, p. 37-43.
- CARPENTER, G., GILLISON, A. N. & WINTER, J., (1993), DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals, *Biodiversity and Conservation*, vol. 2, n°6, p. 667-680.
- CHAKRABORTY, A., JOSHI, P. K. & SACHDEVA, K., (2016), Predicting distribution of major forest tree species to potential impacts of climate change in the central Himalayan region, *Ecological Engineering*, vol. 97, p. 593-609.
- CHEAIB, A., BADEAU, V., BOE, J., CHUINE, I., DELIRE, C., DUFRÊNE, E., ... LEADLEY, P., (2012), Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty: Understanding and quantification of uncertainties of climate change impacts on tree range, *Ecology Letters*, vol. 15, n°6, p. 533-544.
- CHEN, I.-C., HILL, J. K., OHLEMÜLLER, R., ROY, D. B. & THOMAS, C. D., (2011), Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming, *Science*, vol. 333, n°6045, p. 1024-1026.
- CHEN, I.-C., SHIU, H.-J., BENEDICK, S., HOLLOWAY, J. D., CHEY, V. K., BARLOW, H. S., ... THOMAS, C. D., (2009), Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 106, n°5, p. 1479-1483.
- CHMURA, D. J., ANDERSON, P. D., HOWE, G. T., HARRINGTON, C. A., HALOFSKY, J. E., PETERSON, D. L., ... BRAD ST.CLAIR, J., (2011), Forest responses to climate change in the northwestern United States: Ecophysiological foundations for adaptive management, *Forest Ecology and Management*, vol. 261, n°7, p. 1121-1142.
- CLARK, W. A. V. & HOSKING, P. L., (1986), *Statistical methods for geographers*, Wiley, New York, 518 p.
- CONLISK, E., CONLISK, J., ENQUIST, B., THOMPSON, J. & HARTE, J., (2009), Improved abundance prediction from presence-absence data, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 18, n°1, p. 1-10.
- COOK, B. I., COOK, E. R., HUTH, P. C., THOMPSON, J. E., FORSTER, A. & SMILEY, D., (2008), A cross-taxa phenological dataset from Mohonk Lake, NY and its relationship to climate, *International Journal of Climatology*, vol. 28, n°10, p. 1369-1383.
- COOK, B. I., WOLKOVICH, E. M., DAVIES, T. J., AULT, T. R., BETANCOURT, J. L., ALLEN, J. M., ... TRAVERS, S. E., (2012), Sensitivity of Spring Phenology to Warming Across Temporal and Spatial Climate Gradients in Two Independent Databases, *Ecosystems*, vol. 15, n°8, p. 1283-1294.

- COX, D. R., (1983), Some remarks on overdispersion, *Biometrika*, vol. 70, n°1, p. 269-274.
- CRAGG, J. G., (1971), Some Statistical Models for Limited Dependent Variables with Application to the Demand for Durable Goods, *Econometrica*, vol. 39, n°5, p. 829-844.
- CRAMER, W., GUIOT, J., FADER, M., GARRABOU, J., GATTUSO, J.-P., IGLESIAS, A., ... XOPLAKI, E., (2018), Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean, *Nature Climate Change*, p. 1.
- CRIMMINS, S. M., DOBROWSKI, S. Z., GREENBERG, J. A., ABATZOGLOU, J. T. & MYNSBERGE, A. R., (2011), Changes in Climatic Water Balance Drive Downhill Shifts in Plant Species' Optimum Elevations, *Science*, vol. 331, n°6015, p. 324-327.
- DA LAGE, A. & MÉTAILIÉ, G., (2015), *Dictionnaire de biogéographie végétale*, CNRS éditions, Paris, 962 p.
- DAGET, P. & GODRON, M., (1982), *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*, Masson, 163 p.
- DAI, L., PALOMBO, C., GILS, H. VAN, ROSSITER, D. G., TOGNETTI, R. & LUO, G., (2017), Pinus mugo Krummholz Dynamics During Concomitant Change in Pastoralism and Climate in the Central Apennines, *Mountain Research and Development*, vol. 37, n°1, p. 75-86.
- DALE, V. H., THARP, M. L., LANNOM, K. O. & HODGES, D. G., (2010), Modeling transient response of forests to climate change, *Science of The Total Environment*, vol. 408, n°8, p. 1888-1901.
- DAWSON, T. P., JACKSON, S. T., HOUSE, J. I., PRENTICE, I. C. & MACE, G. M., (2011), Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate, *Science*, vol. 332, n°6025, p. 53-58.
- DIELEMAN, W. I. J., VICCA, S., DIJKSTRA, F. A., HAGEDORN, F., HOVENDEN, M. J., LARSEN, K. S., ... JANSSENS, I. A., (2012), Simple additive effects are rare: a quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO₂ and temperature, *Global Change Biology*, vol. 18, n°9, p. 2681-2693.
- DIETZ, E. & BÖHNING, D., (2000), On estimation of the Poisson parameter in zero-modified Poisson models, *Computational Statistics & Data Analysis*, vol. 34, n°4, p. 441-459.
- DIOLAIUTI, G. A., MARAGNO, D., D'AGATA, C., SMIRAGLIA, C. & BOCCHIOLA, D., (2011), Glacier retreat and climate change: Documenting the last 50 years of Alpine glacier history from area and geometry changes of Dosedè Piazzè glaciers (Lombardy Alps, Italy), *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, vol. 35, n°2, p. 161-182.
- DOLEZAL, J., DVORSKY, M., KOPECKY, M., LIANCOURT, P., HIIESALU, I., MACEK, M., ... SCHWEINGRUBER, F., (2016), Vegetation dynamics at the upper elevational limit of vascular plants in Himalaya, *Scientific Reports*, vol. 6, n°1, p. 24881.
- DONNELLY, A., CAFFARRA, A., KELLEHER, C., O'NEILL, B., DISKIN, E., PLETTERS, A., ... SPARKS, T., (2012), Surviving in a warmer world: environmental and genetic responses, *Climate Research*, vol. 53, n°3, p. 245-262.
- DORMANN, C. F., SCHYMANSKI, S. J., CABRAL, J., CHUINE, I., GRAHAM, C., HARTIG, F., ... SINGER, A., (2012), Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy: Bridging the correlation-process dichotomy, *Journal of Biogeography*, vol. 39, n°12, p. 2119-2131.
- DUCCLOS, G., (1994), *Atlas des sols de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur*, 955 p.
- DULLINGER, S., GATTRINGER, A., THUILLER, W., MOSER, D., ZIMMERMANN, N. E., GUISAN, A., ... HÜLBER, K., (2012), Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change, *Nature Climate Change*, vol. 2, n°8, p. 619-622.

- DYDERSKI, M. K., PAŹ, S., FRELICH, L. E. & JAGODZIŃSKI, A. M., (2018), How much does climate change threaten European forest tree species distributions?, *Global Change Biology*, vol. 24, n°3, p. 1150-1163.
- EDMONDS, B. & MEYER, R., (2013), *Simulating social complexity: a handbook*, Springer, Berlin; New York, 845 p.
- EDWARDS, T. C., CUTLER, D. R., ZIMMERMANN, N. E., GEISER, L. & MOISEN, G. G., (2006), Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models, *Ecological Modelling*, vol. 199, n°2, p. 132-141.
- ELHAÏ, H., (1968), *Biogéographie*, A. Colin, 432 p.
- ELITH, J. & LEATHWICK, J. R., (2009), Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time, *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, vol. 40, p. 677–697.
- 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*, vol. 17, n°1, p. 43–57.
- ELTON, C. S., (1927), *Animal ecology*, Macmillan Co., New York, 256 p.
- ENGLER, R. & GUISAN, A., (2009), MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate, *Diversity and Distributions*, vol. 15, n°4, p. 590-601.
- ENGLER, R., RANDIN, C. F., THUILLER, W., DULLINGER, S., ZIMMERMANN, N. E., ARAÚJO, M. B., ... GUISAN, A., (2011), 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe, *Global Change Biology*, vol. 17, n°7, p. 2330-2341.
- ERSCHBAMER, B., KIEBACHER, T., MALLAUN, M. & UNTERLUGGAUER, P., (2009), Short-term signals of climate change along an altitudinal gradient in the South Alps, *Plant Ecology*, vol. 202, n°1, p. 79-89.
- EVANGELISTA, A., FRATE, L., CARRANZA, M. L., ATTORRE, F., PELINO, G. & STANISCI, A., (2016), Changes in composition, ecology and structure of high-mountain vegetation: a re-visitation study over 42 years, *AoB Plants*, vol. 8, p. plw004.
- EVANS, M. E. K., MEROW, C., RECORD, S., MCMAHON, S. M. & ENQUIST, B. J., (2016), Towards Process-based Range Modeling of Many Species, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 31, n°11, p. 860-871.
- FARBER, O. & KADMON, R., (2003), Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance, *Ecological Modelling*, vol. 160, n°1, p. 115-130.
- FEELEY, K. J., SILMAN, M. R., BUSH, M. B., FARFAN, W., CABRERA, K. G., MALHI, Y., ... SAATCHI, S., (2011), Upslope migration of Andean trees, *Journal of Biogeography*, vol. 38, n°4, p. 783-791.
- FIELDING, A. H. & BELL, J. F., (1997), A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models, *Environmental Conservation*, vol. 24, n°1, p. 38-49.
- FOIS, M., BACCHETTA, G., COGONI, D. & FENU, G., (2018), Current and future effectiveness of the Natura 2000 network for protecting plant species in Sardinia: a nice and complex strategy in its raw state?, *Journal of Environmental Planning and Management*, vol. 61, n°2, p. 332-347.
- FOODY, G. M., CAMPBELL, N. A., TRODD, N. M. & WOOD, T. F., (1992), Derivation and Applications of Probabilistic Measures of Class Membership from the Maximum-Likelihood Classification, *PHOTOGRAMMETRIC ENGINEERING*, p. 7.
- FORDHAM, D. A., AKÇAKAYA, H. R., ARAÚJO, M. B., ELITH, J., KEITH, D. A., PEARSON, R., ... BROOK, B. W., (2012), Plant extinction risk under climate change: are forecast range shifts alone a good indicator of species vulnerability to global warming?, *Global Change Biology*, vol. 18, n°4, p. 1357-1371.

- FORDHAM, D. A., AKÇAKAYA, H. R., ARAÚJO, M. B., KEITH, D. A. & BROOK, B. W., (2013), Tools for integrating range change, extinction risk and climate change information into conservation management, *Ecography*, vol. 36, n°9, p. 956-964.
- 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*, vol. 9, n°5, p. e97122.
- FRANKLIN, J., (1995), Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients, *Progress in Physical Geography*, vol. 19, n°4, p. 474-499.
- FRANKLIN, J., (2010), *Mapping species distributions: Spatial inference and prediction*, Cambridge University Press, Cambridge. 320p.
- FRANKS, S. J., WEBER, J. J. & AITKEN, S. N., (2014), Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations, *Evolutionary Applications*, vol. 7, n°1, p. 123-139.
- FREI, E., BODIN, J. & WALTHER, G.-R., (2010), Plant species' range shifts in mountainous areas—all uphill from here?, *Botanica Helvetica*, vol. 120, n°2, p. 117-128.
- FRIEDMAN, J. H., (1991), Multivariate Adaptive Regression Splines, *Annals of Statistics*, vol. 19, n°1, p. 1-67.
- GARBOLINO, E. & VOIRON-CANICIO, C., (2020), *Ecosystem and territorial resilience a geopropective approach*, Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 400p.
- GIEC, (2014), *Changements climatiques 2014 : Incidences, adaptation et vulnérabilité Résumés, foire aux questions et encarts thématiques. Contribution du Groupe de travail II au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat* [Publié sous la direction de Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea et L.L. White]. Organisation météorologique mondiale, Genève (Suisse), 201 pages.
- GIEC, (2018), *Résumé à l'intention des décideurs : Rapport spécial du GIEC sur les conséquences d'un réchauffement planétaire de 1,5 °C par rapport aux niveaux préindustriels et les trajectoires associées d'émissions mondiales de gaz à effet de serre, dans le contexte du renforcement de la parade mondiale au changement climatique, du développement durable et de la lutte contre la pauvreté* [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, et T. Waterfield]. Organisation météorologique mondiale, Genève (Suisse), 32 pp.
- GLEASON, H. A., (1926), The Individualistic Concept of the Plant Association, *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 53, n°1, p. 7.
- GOBERVILLE, E., HAUTEKÈTE, N.-C., KIRBY, R. R., PIQUOT, Y., LUCZAK, C. & BEAUGRAND, G., (2016), Climate change and the ash dieback crisis, *Scientific Reports*, vol. 6, n°1, p. 35303.
- GODRON, M., (2012), *Ecologie et évolution du monde vivant (Volume 2): L'échelle crée le phénomène*, Editions L'Harmattan, Paris, 388 p.
- GOGOL-PROKURAT, M., (2011), Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model, *Ecological Applications*, vol. 21, n°1, p. 33-47.
- GOURMELON, F., HOUET, T., VOIRON-CANICIO, C. & JOLIVEAU, T., (2012), La géopropective, apport des approches spatiales à la prospective, *L'Espace géographique*, vol. Tome 41, n°2, p. 97-98.

- GOUVEIA, C. M., TRIGO, R. M., BEGUERÍA, S. & VICENTE-SERRANO, S. M., (2017), Drought impacts on vegetation activity in the Mediterranean region: An assessment using remote sensing data and multi-scale drought indicators, *Global and Planetary Change*, vol. 151, p. 15-27.
- GRAHAM, C., FERRIER, S., HUETTMAN, F., MORITZ, C. & PETERSON, A., (2004), New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 19, n°9, p. 497-503.
- GREC-SUD, (2016), *Climat et changement climatique en région Provence-Alpes-Côte d'Azur*, 44 p.
- GREENWOOD, S., CHEN, J.-C., CHEN, C.-T. & JUMP, A. S., (2014), Strong topographic sheltering effects lead to spatially complex treeline advance and increased forest density in a subtropical mountain region, *Global Change Biology*, vol. 20, n°12, p. 3756-3766.
- GRIES, T., REDLIN, M. & UGARTE, J. E., (2019), Human-induced climate change: the impact of land-use change, *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 135, n°3-4, p. 1031-1044.
- GRIMM, N. B., FAETH, S. H., GOLUBIEWSKI, N. E., REDMAN, C. L., WU, J., BAI, X. & BRIGGS, J. M., (2008), Global Change and the Ecology of Cities, *Science*, vol. 319, n°5864, p. 756-760.
- GRINNELL, J., (1917), The Niche-Relationships of the California Thrasher, *The Auk*, vol. 34, n°4, p. 427-433.
- GROISMAN, P. YA., KNIGHT, R. W. & KARL, T. R., (2012), Changes in Intense Precipitation over the Central United States, *Journal of Hydrometeorology*, vol. 13, n°1, p. 47-66.
- GUARINO, E. DE S. G., BARBOSA, A. M. & WAECHTER, J. L., (2012), Occurrence and abundance models of threatened plant species: Applications to mitigate the impact of hydroelectric power dams, *Ecological Modelling*, vol. 230, p. 22-33.
- GUERMOND, Y. (ÉD.), (2005), *Modélisations en géographie : déterminismes et complexités*, Hermès science publications, Paris, 389 p.
- GUISAN, A., EDWARDS, T. C. & HASTIE, T., (2002), Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene, *Ecological Modelling*, vol. 157, n°2-3, p. 89-100.
- GUISAN, A. & THUILLER, W., (2005), Predicting species distribution: offering more than simple habitat models, *Ecology Letters*, vol. 8, n°9, p. 993-1009.
- GUISAN, A., THUILLER, W. & ZIMMERMANN, N. E., (2017), *Habitat suitability and distribution models with applications in R*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom; New York, NY. 462p.
- GUISAN, A., WEISS, S. B. & WEISS, A. D., (1999), GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution, *Plant Ecology*, vol. 143, n°1, p. 107-122.
- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N. E., (2000), Predictive habitat distribution models in ecology, *Ecological Modelling*, vol. 135, n°2, p. 147-186.
- GUNDERSON, C. A., EDWARDS, N. T., WALKER, A. V., O'HARA, K. H., CAMPION, C. M. & HANSON, P. J., (2012), Forest phenology and a warmer climate - growing season extension in relation to climatic provenance, *Global Change Biology*, vol. 18, n°6, p. 2008-2025.
- GUO, Q. & LIU, Y., (2010), ModEco: an integrated software package for ecological niche modeling, *Ecography*, vol. 33, n°4, p. 637-642.
- HALLÉ, F., (1999), *Éloge de la plante : pour une nouvelle biologie*, Éditions du Seuil, Paris, 340 p.

- HANEWINKEL, M., CULLMANN, D. A., SCHELHAAS, M.-J., NABUURS, G.-J. & ZIMMERMANN, N. E., (2013), Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land, *Nature Climate Change*, vol. 3, n°3, p. 203-207.
- HANSKI, I., (1982), Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis, *Oikos*, vol. 38, n°2, p. 210.
- HE, F. & GASTON, K. J., (2000), Estimating Species Abundance from Occurrence, *The American Naturalist*, vol. 156, n°5, p. 553-559.
- HE, F. & GASTON, K. J., (2007), Estimating Abundance from Occurrence: An Underdetermined Problem, *The American Naturalist*, vol. 170, n°4, p. 655-659.
- HE, F., GASTON, K. J. & FAHRIG, A. E. L., (2000), Estimating Species Abundance from Occurrence, *The American Naturalist*, vol. 156, n°5, p. 553-559.
- HE, F. & HUBBELL, S. P., (2011), Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss, *Nature*, vol. 473, n°7347, p. 368-371.
- HERRMANN, M., SOMOT, S., CALMANTI, S., DUBOIS, C. & SEVAULT, F., (2011), Representation of spatial and temporal variability of daily wind speed and of intense wind events over the Mediterranean Sea using dynamical downscaling: impact of the regional climate model configuration, *Natural Hazards and Earth System Sciences*, vol. 11, n°7, p. 1983-2001.
- HIGGINS, S. I., O'HARA, R. B. & RÖMERMANN, C., (2012), A niche for biology in species distribution models, *Journal of Biogeography*, vol. 39, n°12, p. 2091-2095.
- HIJMANS, R. J., CAMERON, S. E., PARRA, J. L., JONES, P. G. & JARVIS, A., (2005), Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas, *International Journal of Climatology*, vol. 25, n°15, p. 1965-1978.
- HIRZEL, A. & GUISAN, A., (2002), Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling, *Ecological Modelling*, vol. 157, n°2, p. 331-341.
- HIRZEL, A. H., HAUSSER, J., CHESSEL, D. & PERRIN, N., (2002), Ecological-Niche Factor Analysis: How to Compute Habitat-Suitability Maps Without Absence Data?, *Ecology*, vol. 83, n°7, p. 2027-2036.
- HOBBS, R. J., HIGGS, E. & HARRIS, J. A., (2009), Novel ecosystems: implications for conservation and restoration, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 24, n°11, p. 599-605.
- HOFMANN, G. E. & TODGHAM, A. E., (2010), Living in the Now: Physiological Mechanisms to Tolerate a Rapidly Changing Environment, *Annual Review of Physiology*, vol. 72, n°1, p. 127-145.
- HOLLOWAY, P. & MILLER, J. A., (2017), A quantitative synthesis of the movement concepts used within species distribution modelling, *Ecological Modelling*, vol. 356, p. 91-103.
- HOLZINGER, B., HÜLBER, K., CAMENISCH, M. & GRABHERR, G., (2008), Changes in Plant Species Richness over the Last Century in the Eastern Swiss Alps: Elevational Gradient, Bedrock Effects and Migration Rates, *Plant Ecology*, vol. 195, n°2, p. 179-196.
- HOSONUMA, N., HEROLD, M., DE SY, V., DE FRIES, R. S., BROCKHAUS, M., VERCHOT, L., ... ROMIJN, E., (2012), An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries, *Environmental Research Letters*, vol. 7, n°4, p. 044009.
- HUGGETT, R. J., (2004), *Fundamentals of Biogeography*, Routledge, 456 p.
- HUI, C., MCGEOCH, M. A., REYERS, B., ROUX, P. C., GREVE, M. & CHOWN, S. L., (2009), Extrapolating population size from the occupancy–abundance relationship and the scaling pattern of occupancy, *Ecological Applications*, vol. 19, n°8, p. 2038-2048.

HUNTLEY, B., (2007), Limitations on adaptation: Evolutionary response to climatic change?, *Heredity*, vol. 98, n°5, p. 247-248.

HUTCHINSON, G. E., (1957), Concluding Remarks, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, vol. 22, n°0, p. 415-427.

HWANG, W.-H. & HE, F., (2011), Estimating abundance from presence/absence maps, *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 2, n°5, p. 550-559.

INOUE, D. W., (2020), Effects of climate change on alpine plants and their pollinators, *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 1469, n°1, p. 26-37.

INSEE, (2016), Dossier Provence-Alpes-Côte d'Azur n° 4. https://connaissance-territoire.maregionsud.fr/fileadmin/user_upload/Annuaire/Etude/INSEE/pr_ind_04.pdf

INSEE, (2019), Populations légales, faible croissance démographique dans les communes densément peuplées, INSEE FLASH. https://connaissance-territoire.maregionsud.fr/fileadmin/user_upload/pr_inf_60__1_.pdf

IPBES, (2018), *The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia*. Rounsevell, M., Fischer, M., Torre-Marin Rando, A. and Mader, A. (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 892 pages.

IPBES, (2019), *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, and C. N. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages.

IVERSON, L. R., SCHWARTZ, M. W. & PRASAD, A. M., (2004), How Fast and Far Might Tree Species Migrate in the Eastern United States Due to Climate Change?, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 13, n°3, p. 209-219.

JACOB, D., PETERSEN, J., EGGERT, B., ALIAS, A., CHRISTENSEN, O. B., BOUWER, L. M., ... YIOU, P., (2014), EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for European impact research, *Regional Environmental Change*, vol. 14, n°2, p. 563-578.

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: *Dispersal ability and climate change*, *Insect Conservation and Diversity*, vol. 6, n°1, p. 93-103.

JEONG, S.-J., HO, C.-H., GIM, H.-J. & BROWN, M. E., (2011), Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982-2008: PHENOLOGY SHIFTS AT START VS. END OF GROWING SEASON, *Global Change Biology*, vol. 17, n°7, p. 2385-2399.

JEPSEN, M. R., KUEMMERLE, T., MÜLLER, D., ERB, K., VERBURG, P. H., HABERL, H., ... REENBERG, A., (2015), Transitions in European land-management regimes between 1800 and 2010, *Land Use Policy*, vol. 49, p. 53-64.

JUMP, A. S., HUANG, T.-J. & CHOU, C.-H., (2012), Rapid altitudinal migration of mountain plants in Taiwan and its implications for high altitude biodiversity, *Ecography*, vol. 35, n°3, p. 204-210.

JUMP, A. S., HUNT, J. M. & PEÑUELAS, J., (2006), Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*, *Global Change Biology*, vol. 12, n°11, p. 2163-2174.

- KATTGE, J., DÍAZ, S., LAVOREL, S., PRENTICE, I. C., LEADLEY, P., BÖNISCH, G., ... WIRTH, C., (2011), TRY - a global database of plant traits, *Global Change Biology*, vol. 17, n°9, p. 2905-2935.
- KEATING, K. A. & CHERRY, S., (2004), Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies, *Journal of Wildlife Management*, vol. 68, n°4, p. 774-789.
- KEITH, D. A., AKÇAKAYA, H. R., THUILLER, W., MIDGLEY, G. F., PEARSON, R. G., PHILLIPS, S. J., ... REBELO, T. G., (2008), Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models, *Biology Letters*, vol. 4, n°5, p. 560-563.
- KELLY, A. E. & GOULDEN, M. L., (2008), Rapid shifts in plant distribution with recent climate change, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, n°33, p. 11823-11826.
- KELLY, C., FERRARA, A., WILSON, G. A., RIPULLONE, F., NOLÈ, A., HARMER, N. & SALVATI, L., (2015), Community resilience and land degradation in forest and shrubland socio-ecological systems: Evidence from Gorgoglione, Basilicata, Italy, *Land Use Policy*, vol. 46, p. 11-20.
- KENT, M., GILL, W. J., WEAVER, R. E. & ARMITAGE, R. P., (1997), Landscape and plant community boundaries in biogeography, *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, vol. 21, n°3, p. 315-353.
- KERSALÉ, P., (1998), Cartographie floristique en réseau d'une zone de moyenne montagne : communes de la Tour-sur-Tinée, Clans et Utelle (France, Alpes-Maritimes)., *Annales du Museum d'histoire naturelle de Nice*.
- KIERS, T. E., PALMER, T. M., IVES, A. R., BRUNO, J. F. & BRONSTEIN, J. L., (2010), Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective: Mutualism breakdown, *Ecology Letters*, vol. 13, n°12, p. 1459-1474.
- KLANDERUD, K. & BIRKS, H. J. B., (2003), Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants, *The Holocene*, vol. 13, n°1, p. 1-6.
- KLEYER, M., BEKKER, R. M., KNEVEL, I. C., BAKKER, J. P., THOMPSON, K., SONNENSCHNIG, M., ... PECO, B., (2008), The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora, *Journal of Ecology*, vol. 96, n°6, p. 1266-1274.
- KÖRNER, C., (2003), *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, Springer Science & Business Media, 376 p.
- KÖRNER, C., (2012), *Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*, Springer Science & Business Media, 229 p.
- KRAMER, K., BIJLSMA, R.-J., HICKLER, T. & THUILLER, W., (2012), Why Would Plant Species Become Extinct Locally If Growing Conditions Improve?, *International Journal of Biological Sciences*, vol. 8, n°8, p. 1121-1129.
- KRITICOS, D. J., BROWN, J. R., MAYWALD, G. F., RADFORD, I. D., MIKE NICHOLAS, D., SUTHERST, R. W. & ADKINS, S. W., (2003), SPANnDX: a process-based population dynamics model to explore management and climate change impacts on an invasive alien plant, *Acacia nilotica*, *Ecological Modelling*, vol. 163, n°3, p. 187-208.
- KÜHN, I., DURKA, W. & KLOTZ, S., (2004), BioFlor: A New Plant-Trait Database as a Tool for Plant Invasion Ecology, *Diversity and Distributions*, vol. 10, n°5/6, p. 363-365.
- LACOSTE, A. & SALANON, R., (2005), *Éléments de biogéographie et d'écologie*, Armand Colin, 318 p.
- LADLE, R. J. & WHITTAKER, R. J. (ÉD.), (2011), *Conservation Biogeography*, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, 320 p.

- LAMBERT, D., (1992), Zero-Inflated Poisson Regression, with an Application to Defects in Manufacturing, *Technometrics*, vol. 34, n°1, p. 1.
- LAVERGNE, S., MOUQUET, N., THUILLER, W. & RONCE, O., (2010), Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 41, n°1, p. 321-350.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J. & FORBES, T. D., (1997), Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 12, n°12, p. 474-478.
- LEMÉE, G., (1967), *Précis de biogéographie*, Masson et Cie, 400 p.
- LENOIR, J., (2009), *Impacts of a rapid climate warming event on forest plant species distribution along the elevation gradient* (These de doctorat, AgroParisTech).
- LENOIR, J., GÉGOUT, J. C., DUPOUEY, J. L., BERT, D. & SVENNING, J.-C., (2010a), Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland), *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, n°5, p. 949-964.
- LENOIR, J., GÉGOUT, J. C., MARQUET, P. A., RUFFRAY, P. DE & BRISSE, H., (2008), A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century, *Science*, vol. 320, n°5884, p. 1768-1771.
- LENOIR, J., GÉGOUT, J.-C., GUISAN, A., VITTOZ, P., WOHLGEMUTH, T., ZIMMERMANN, N. E., ... SVENNING, J.-C., (2010b), Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate, *Ecography*, vol. 33, n°2, p. 295-303.
- LENOIR, J. & SVENNING, J.-C., (2015), Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions, *Ecography*, vol. 38, n°1, p. 15-28.
- LEONELLI, G., PELFINI, M., DI CELLA, U. M. & GARAVAGLIA, V., (2011), Climate warming and the recent treeline shift in the European alps: the role of geomorphological factors in high-altitude sites, *Ambio*, vol. 40, n°3, p. 264-273.
- LEROY, B., DELSOL, R., HUGUENY, B., MEYNARD, C. N., BARHOUMI, C., BARBET-MASSIN, M. & BELLARD, C., (2018), Without quality presence-absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance, *Journal of Biogeography*, vol. 45, n°9, p. 1994-2002.
- LESICA, P. & MCCUNE, B., (2004), Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming, *Journal of Vegetation Science*, vol. 15, n°5, p. 679-690.
- LI, W. & GUO, Q., (2013), How to assess the prediction accuracy of species presence-absence models without absence data?, *Ecography*, vol. 36, n°7, p. 788-799.
- LINDNER, M., FITZGERALD, J. B., ZIMMERMANN, N. E., REYER, C., DELZON, S., VAN DER MAATEN, E., ... HANEWINKEL, M., (2014), Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management?, *Journal of Environmental Management*, vol. 146, p. 69-83.
- LIONELLO, P. & SCARASCIA, L., (2018), The relation between climate change in the Mediterranean region and global warming, *Regional Environmental Change*, vol. 18, n°5, p. 1481-1493.
- LIRA-NORIEGA, A., SOBERÓN, J. & MILLER, C. P., (2013), Process-based and correlative modeling of desert mistletoe distribution: a multiscale approach, *Ecosphere*, vol. 4, n°8, p. 1-23.
- LISCHKE, H., ZIMMERMANN, N. E., BOLLIGER, J., RICKEBUSCH, S. & LÖFFLER, T. J., (2006), TreeMig: A forest-landscape model for simulating spatio-temporal patterns from stand to landscape scale, *Ecological Modelling*, vol. 199, n°4, p. 409-420.

- LIU, U., COSSU, T. A. & DICKIE, J., (2019), Royal Botanic Gardens, Kew's Seed Information Database (SID): A compilation of taxon-based biological seed characteristics or traits, *Biodiversity Information Science and Standards*, vol. 3, p. e37030.
- LURGI, M., LÓPEZ, B. C. & MONTROYA, J. M., (2012), Novel communities from climate change, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 367, n°1605, p. 2913-2922.
- MACEDO, M. N., DEFRIES, R. S., MORTON, D. C., STICKLER, C. M., GALFORD, G. L. & SHIMABUKURO, Y. E., (2012), Decoupling of deforestation and soy production in the southern Amazon during the late 2000s, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 109, n°4, p. 1341-1346.
- MAGNIN, F., JOSNIN, J.-Y., RAVANEL, L., PERGAUD, J., POHL, B. & DELINE, P., (2017), Modelling rock wall permafrost degradation in the Mont Blanc massif from the LIA to the end of the 21st century, *The Cryosphere*, vol. 11, n°4, p. 1813-1834.
- MAHALANOBIS, P. C., (1936), On the Generalized Distance in Statistics, *Proceedings of National Institute of Sciences (India)*, vol. 2, n°1, p. 49-55.
- MALLARD, F., (2016), *Programme les sentinelles du climat. Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine*, C. Nature, 86 p.
- MARGULES, C. R., NICHOLLS, A. O. & AUSTIN, M. P., (1987), Diversity of Eucalyptus species predicted by a multi-variable environmental gradient, *Oecologia*, vol. 71, n°2, p. 229-232.
- 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*, p. 51-72.
- MASSON-VINCENT, M. & DUBUS, N., (2013), *Géogouvernance utilité sociale de l'analyse spatiale*, Éditions Quæ, Versailles, France, 216 p.
- MATHEVET, R. & GODET, L. (ÉD.), (2015), *Pour une géographie de la conservation : biodiversités, natures et sociétés*, L'Harmattan, Paris, 397 p.
- MATHISEN, I. E., MIKHEEVA, A., TUTUBALINA, O. V., AUNE, S. & HOFGAARD, A., (2014), Fifty years of tree line change in the Khibiny Mountains, Russia: advantages of combined remote sensing and dendroecological approaches, *Applied Vegetation Science*, vol. 17, n°1, p. 6-16.
- MCGILL, B. J., (2010), Matters of Scale, *Science*, vol. 328, n°5978, p. 575-576.
- MCINERNEY, G. J. & ETIENNE, R. S., (2012), Ditch the niche - is the niche a useful concept in ecology or species distribution modelling?, *Journal of Biogeography*, vol. 39, n°12, p. 2096-2102.
- MCINERNEY, G. J. & ETIENNE, R. S., (2013), 'Niche' or 'distribution' modelling? A response to Warren, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 28, n°4, p. 191-192.
- MÉDAIL, F. & DIADEMA, K., (2006), Biodiversité végétale méditerranéenne et anthropisation : approches macro et micro-régionales, *Annales de géographie*, vol. n° 651, n°5, p. 618-640.
- MÉDAIL, F. & QUÉZEL, P., (1997), Hot-Spots Analysis for Conservation of Plant Biodiversity in the Mediterranean Basin, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 84, n°1, p. 112-127.
- MÉDAIL, F. & QUÉZEL, P., (1999), Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities, *Conservation Biology*, vol. 13, n°6, p. 1510-1513.
- MENZEL, A., SPARKS, T. H., ESTRELLA, N., KOCH, E., AASA, A., AHAS, R., ... ZUST, A., (2006), European phenological response to climate change matches the warming pattern, *Global Change Biology*, vol. 12, n°10, p. 1969-1976.

- MEROW, C., SMITH, M. J. & SILANDER, J. A., (2013), A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter, *Ecography*, vol. 36, n°10, p. 1058-1069.
- MIDGLEY, G. F., DAVIES, I. D., ALBERT, C. H., ALTWEGG, R., HANNAH, L., HUGHES, G. O., ... THUILLER, W., (2010), BioMove - an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change, *Ecography*, p. 612-616.
- MIDGLEY, G. F., HUGHES, G. O., THUILLER, W. & REBELO, A. G., (2006), Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae, *Diversity & Distributions*, vol. 12, n°5, p. 555-562.
- MILLER, J., (2010), Species Distribution Modeling: Species distribution modeling, *Geography Compass*, vol. 4, n°6, p. 490-509.
- MOD, H. K., SCHERRER, D., LUOTO, M. & GUIBAN, A., (2016), What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models, *Journal of Vegetation Science*, vol. 27, n°6, p. 1308–1322.
- MORADI, H., FAKHERAN, S., PEINTINGER, M., BERGAMINI, A., SCHMID, B. & JOSHI, J., (2012), Profiteers of environmental change in the Swiss Alps: increase of thermophilous and generalist plants in wetland ecosystems within the last 10 years, *Alpine Botany*, vol. 122, n°1, p. 45-56.
- MORUETA-HOLME, N., ENGEMANN, K., SANDOVAL-ACUÑA, P., JONAS, J. D., SEGNITZ, R. M. & SVENNING, J.-C., (2015), Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 112, n°41, p. 12741-12745.
- MOSS, R. H., EDMONDS, J. A., HIBBARD, K. A., MANNING, M. R., ROSE, S. K., VAN VUUREN, D. P., ... WILBANKS, T. J., (2010), The next generation of scenarios for climate change research and assessment, *Nature*, vol. 463, n°7282, p. 747-756.
- MURAYAMA, Y. (ÉD.), (2012), *Progress in Geospatial Analysis*, Springer Japan, Tokyo. 292p.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A. B. & KENT, J., (2000), Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature*, vol. 403, n°6772, p. 853-858.
- NAITO, A. T. & CAIRNS, D. M., (2011), Patterns and processes of global shrub expansion, *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, vol. 35, n°4, p. 423-442.
- NATHAN, R., SCHURR, F. M., SPIEGEL, O., STEINITZ, O., TRAKHTENBROT, A. & TSOAR, A., (2008), Mechanisms of long-distance seed dispersal, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 23, n°11, p. 638-647.
- NENZÉN, H. K., SWAB, R. M., KEITH, D. A. & ARAÚJO, M. B., (2012), demoniche - an R-package for simulating spatially-explicit population dynamics, *Ecography*, vol. 35, n°7, p. 577-580.
- NOBLE, V. & DIADEMA, K., (2011), *La flore des Alpes-Maritimes et de la principauté de Monaco : Originalité et diversité*, Naturalia Publications, Turriers (Alpes-de-Haute-Provence), 504 p.
- NOBLE, V., VAN ES, J., MICHAUD, H. & GARRAUD, L., (2015), *Liste Rouge de la flore vasculaire de Provence-Alpes-Côte d'Azur*, 14 p.
- NORMAND, S., RICKLEFS, R. E., SKOV, F., BLADT, J., TACKENBERG, O. & SVENNING, J.-C., (2011), Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 278, n°1725, p. 3644-3653.
- OGAWA-ONISHI, Y., BERRY, P. M. & TANAKA, N., (2010), Assessing the potential impacts of climate change and their conservation implications in Japan: A case study of conifers, *Biological Conservation*, vol. 143, n°7, p. 1728-1736.

- OLSEN, S. L., TÖPPER, J. P., SKARPAAS, O., VANDVIK, V. & KLANDERUD, K., (2016), From facilitation to competition: temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands, *Global Change Biology*, vol. 22, n°5, p. 1915-1926.
- PARMESAN, C., (2006), Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 37, n°1, p. 637-669.
- PAROLO, G. & ROSSI, G., (2008), Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps, *Basic and Applied Ecology*, vol. 9, n°2, p. 100-107.
- PAULA, S., ARIANOUTSOU, M., KAZANIS, D., TAVSANOGLU, Ç., LLORET, F., BUHK, C., ... PAUSAS, J. G., (2009), Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin, *Ecology*, vol. 90, n°5, p. 1420-1420.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., DULLINGER, S., ABDALADZE, O., AKHALKATSI, M., ALONSO, J. L. B., ... GRABHERR, G., (2012), Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits, *Science*, vol. 336, n°6079, p. 353-355.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., REITER, K., KLETTNER, C. & GRABHERR, G., (2007), Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria, *Global Change Biology*, vol. 13, n°1, p. 147-156.
- PEARCE, J. L. & BOYCE, M. S., (2006), Modelling distribution and abundance with presence-only data, *Journal of Applied Ecology*, vol. 43, n°3, p. 405-412.
- PEARSON, D. R. & HISTORY, A. M. OF N., (2011), *Driven to Extinction: The Impact of Climate Change on Biodiversity*, Sterling, New York, 264 p.
- PEARSON, R. G. & DAWSON, T. P., (2003), Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 12, n°5, p. 361-371.
- PEIRCE, C. S., (1884), The numerical measure of the success of predictions, *Science*, vol. ns-4, n°93, p. 453-454.
- PELLISSIER, L., ANZINI, M., MAIORANO, L., DUBUIS, A., POTTIER, J., VITTOZ, P. & GUISAN, A., (2013), Spatial predictions of land-use transitions and associated threats to biodiversity: the case of forest regrowth in mountain grasslands, *Applied Vegetation Science*, vol. 16, n°2, p. 227-236.
- PEREIRA, H. M., LEADLEY, P. W., PROENÇA, V., ALKEMADE, R., SCHARLEMANN, J. P. W., FERNANDEZ-MANJARRÉS, J. F., ... WALPOLE, M., (2010), Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century, *Science*, vol. 330, n°6010, p. 1496-1501.
- PETERSON, A. T. & SOBERÓN, J., (2012), Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right, *Natureza & Conservação*, vol. 10, n°2, p. 102-107.
- PETERSON, A. T., SOBERÓN, J., PEARSON, R. G., ANDERSON, R. P., MARTÍNEZ-MEYER, E., NAKAMURA, M. & ARAÚJO, M. B., (2011), *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*, Princeton University Press, 330 p.
- PHILLIPS, S. J., ANDERSON, R. P. & SCHAPIRE, R. E., (2006), Maximum entropy modeling of species geographic distributions, *Ecological Modelling*, vol. 190, n°3-4, p. 231-259.
- 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*, vol. 19, n°1, p. 181-197.

- PHILLIPS, S. J., DUDÍK, M. & SCHAPIRE, R. E., (2004), A maximum entropy approach to species distribution modeling, In : *Twenty-first international conference on Machine learning - ICML '04*, ACM Press, Banff, Alberta, Canada, p. 83.
- PIEDALLU, C., PEREZ, V., GÉGOUT, J.-C., LEBOURGEOIS, F. F. & BERTRAND, R., (2009), Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France, *Revue Forestière Française*, vol. LXI, n°6, p. 567-593.
- POTTS, J. M. & ELITH, J., (2006), Comparing species abundance models, *Ecological Modelling*, vol. 199, n°2, p. 153-163.
- PRIMACK, R. B., IBÁÑEZ, I., HIGUCHI, H., LEE, S. D., MILLER-RUSHING, A. J., WILSON, A. M. & SILANDER, J. A., (2009), Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures, *Biological Conservation*, vol. 142, n°11, p. 2569-2577.
- PULLIAM, H. R., (1988), Sources, sinks, and Population Regulation, vol. 132, n°5, p. 652-661.
- PULLIAM, H. R., (2000), On the relationship between niche and distribution, *Ecology Letters*, vol. 3, n°4, p. 349-361.
- QUÉZEL, P. & MÉDAIL, F., (2003), *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Elsevier Masson, Paris, 572 p.
- QUINLAN, J. R., (1986), Induction of decision trees, *Machine Learning*, vol. 1, n°1, p. 81-106.
- RABASA, S. G., GRANDA, E., BENAVIDES, R., KUNSTLER, G., ESPELTA, J. M., OGAYA, R., ... VALLADARES, F., (2013), Disparity in elevational shifts of European trees in response to recent climate warming, *Global Change Biology*, vol. 19, n°8, p. 2490-2499.
- RAFFERTY, N. E. & IVES, A. R., (2011), Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions: Experimental shifts in flowering phenology, *Ecology Letters*, vol. 14, n°1, p. 69-74.
- RANDIN, C. F., ENGLER, R., NORMAND, S., ZAPPA, M., ZIMMERMANN, N. E., PEARMAN, P. B., ... GUISAN, A., (2009), Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence, *Global Change Biology*, vol. 15, n°6, p. 1557-1569.
- RANNO, S., (2013), Do shifting forest limits in south-west Norway keep up with climate change?, *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 28, n°6, p. 574-580.
- RAVANEL, L. & DELINE, P., (2011), Climate influence on rockfalls in high-Alpine steep rockwalls: The north side of the Aiguilles de Chamonix (Mont Blanc massif) since the end of the 'Little Ice Age', *The Holocene*, vol. 21, n°2, p. 357-365.
- RIDOUT, M., DEMETRIO, C. G. B. & HINDE, J., (1998), Models for count data with many zeros Présenté à International Biometric Conference, Cape Town, p. 13.
- RIPLEY, B. D., (1996), *Pattern Recognition and Neural Networks*, Cambridge University Press, 403 p.
- RIVERS, M., BEECH, E., BAZOS, I., BOGUNIĆ, F., BUIRA, A., ČAKOVIĆ, D., ... ALLEN, D., (2019), *European Red List of Trees*. 59p.
- ROSENZWEIG, C., KAROLY, D., VICARELLI, M., NEOFOTIS, P., WU, Q., CASASSA, G., ... IMESON, A., (2008), Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change, *Nature*, vol. 453, n°7193, p. 353-357.
- RUIZ-LABOURDETTE, D., NOGUÉS-BRAVO, D., OLLERO, H. S., SCHMITZ, M. F. & PINEDA, F. D., (2012), Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient

under climate change: Forest dynamics under climate change, *Journal of Biogeography*, vol. 39, n°1, p. 162-176.

SAGE, R. F., (2020), Global change biology: A primer, *Global Change Biology*, vol. 26, n°1, p. 3-30.

SAINT-JULIEN, T., (1985), *La diffusion spatiale des innovations*, GIP RECLUS, Montpellier, 37 p.

SALECKER, J., SCIAINI, M., MEYER, K. M. & WIEGAND, K., (2019), The nlrx r package: A next-generation framework for reproducible NetLogo model analyses, *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 10, n°11, p. 1854-1863.

SAUPE, E. E., BARVE, V., MYERS, C. E., SOBERÓN, J., BARVE, N., HENSZ, C. M., ... LIRA-NORIEGA, A., (2012), Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors, *Ecological Modelling*, vol. 237-238, p. 11-22.

SCHIEFFERS, B. R., MEESTER, L. D., BRIDGE, T. C. L., HOFFMANN, A. A., PANDOLFI, J. M., CORLETT, R. T., ... WATSON, J. E. M., (2016), The broad footprint of climate change from genes to biomes to people, *Science*, vol. 354, n°6313.

SHELLER, R. M., VAN TUYL, S., CLARK, K., HAYDEN, N. G., HOM, J. & MLADENOFF, D. J., (2008), Simulation of forest change in the New Jersey Pine Barrens under current and pre-colonial conditions, *Forest Ecology and Management*, vol. 255, n°5-6, p. 1489-1500.

SCHERRER, D., VITASSE, Y., GUIAN, A., WOHLGEMUTH, T. & LISCHKE, H., (2020), Competition and demography rather than dispersal limitation slow down upward shifts of trees' upper elevation limits in the Alps, *Journal of Ecology*, 1365-2745.13451.

SCHLEUSSNER, C.-F., LISSNER, T. K., FISCHER, E. M., WOHLAND, J., PERRETTE, M., GOLLY, A., ... SCHAEFFER, M., (2016), Differential climate impacts for policy-relevant limits to global warming: the case of 1.5 °C and 2 °C, *Earth System Dynamics*, vol. 7, n°2, p. 327-351.

SCHUMAKER, N. H., ERNST, T., WHITE, D., BAKER, J. & HAGGERTY, P., (2004), Projecting wildlife responses to alternative future landscapes in oregon's willamette basin, *Ecological Applications*, vol. 14, n°2, p. 381-400.

SCHUPP, E. W., (2011), Dispersal Ability, Plant, In : *Encyclopedia of Biological Invasions*, University of California Press, p. 159-165.

SCHURR, F. M., PAGEL, J., CABRAL, J. S., GROENEVELD, J., BYKOVA, O., O'HARA, R. B., ... ZIMMERMANN, N. E., (2012), How to understand species' niches and range dynamics: a demographic research agenda for biogeography: A demographic research agenda for biogeography, *Journal of Biogeography*, vol. 39, n°12, p. 2146-2162.

SCHWAGER, P. & BERG, C., (2019), Global warming threatens conservation status of alpine EU habitat types in the European Eastern Alps, *Regional Environmental Change*, vol. 19, n°8, p. 2411-2421.

SCHWAIGER, H. P. & BIRD, D. N., (2010), Integration of albedo effects caused by land use change into the climate balance: Should we still account in greenhouse gas units?, *Forest Ecology and Management*, vol. 260, n°3, p. 278-286.

SCHWÖRER, C., HENNE, P. D. & TINNER, W., (2014), A model-data comparison of Holocene timberline changes in the Swiss Alps reveals past and future drivers of mountain forest dynamics, *Global Change Biology*, vol. 20, n°5, p. 1512-1526.

SETO, K. C., FRAGKIAS, M., GÜNERALP, B. & REILLY, M. K., (2011), A Meta-Analysis of Global Urban Land Expansion, *PLoS ONE*, vol. 6, n°8, p. e23777.

- SEXTON, J. P., MCINTYRE, P. J., ANGERT, A. L. & RICE, K. J., (2009), Evolution and Ecology of Species Range Limits, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 40, n°1, p. 415-436.
- SHETH, S. N. & ANGERT, A. L., (2018), Demographic compensation does not rescue populations at a trailing range edge, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 115, n°10, p. 2413-2418.
- SILLERO, N., (2011), What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods, *Ecological Modelling*, vol. 222, n°8, p. 1343-1346.
- SOBERON, J. & PETERSON, A. T., (2005), Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas, *Biodiversity Informatics*, vol. 2, p. 1-10.
- SOMODI, I., LEPESI, N. & BOTTA-DUKÁT, Z., (2017), Prevalence dependence in model goodness measures with special emphasis on true skill statistics, *Ecology and Evolution*, vol. 7, n°3, p. 863-872.
- STEGER, C., KOTLARSKI, S., JONAS, T. & SCHÄR, C., (2013), Alpine snow cover in a changing climate: a regional climate model perspective, *Climate Dynamics*, vol. 41, n°3-4, p. 735-754.
- SVENNING, J.-C., FITZPATRICK, M. C., NORMAND, S., GRAHAM, C. H., PEARMAN, P. B., IVERSON, L. R. & SKOV, F., (2010), Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe, *Ecography*, vol. 33, n°6, p. 1070-1080.
- SVENNING, J.-C. & SKOV, F., (2006), Potential Impact of Climate Change on the Northern Nemoral Forest Herb Flora of Europe, *Biodiversity & Conservation*, vol. 15, n°10, p. 3341-3356.
- TAKOLANDER, A., HICKLER, T., MELLER, L. & CABEZA, M., (2019), Comparing future shifts in tree species distributions across Europe projected by statistical and dynamic process-based models, *Regional Environmental Change*, vol. 19, n°1, p. 251-266.
- TAMME, R., GÖTZENBERGER, L., ZOBEL, M., BULLOCK, J. M., HOOFTMAN, D. A. P., KAASIK, A. & PÄRTEL, M., (2014), Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits, *Ecology*, vol. 95, n°2, p. 505-513.
- TELWALA, Y., BROOK, B. W., MANISH, K. & PANDIT, M. K., (2013), Climate-Induced Elevational Range Shifts and Increase in Plant Species Richness in a Himalayan Biodiversity Epicentre, *PLOS ONE*, vol. 8, n°2, p. e57103.
- THOMAS, C. D., CAMERON, A., GREEN, R. E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L. J., COLLINGHAM, Y. C., ... WILLIAMS, S. E., (2004), Extinction risk from climate change, *Nature*, vol. 427, n°6970, p. 145-148.
- THOMPSON, J. D., (2005), *Plant Evolution in the Mediterranean*, OUP Oxford, 316 p.
- THUILLER, W., (2003), *Impact des changements globaux sur la biodiversité en Europe : projections et incertitudes* (Thèse de doctorat, Montpellier 2).
- THUILLER, W., ALBERT, C., ARAÚJO, M. B., BERRY, P. M., CABEZA, M., GUIBAN, A., ... ZIMMERMANN, N. E., (2008), Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 9, n°3, p. 137-152.
- THUILLER, W., ARAÚJO, M. B., PEARSON, R. G., WHITTAKER, R. J., BROTONS, L. & LAVOREL, S., (2004), Uncertainty in predictions of extinction risk, *Nature*, vol. 430, n°6995, p. 34-34.
- THUILLER, W., LAVOREL, S., ARAUJO, M. B., SYKES, M. T. & PRENTICE, I. C., (2005), Climate change threats to plant diversity in Europe, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 102, n°23, p. 8245-8250.
- THUILLER, W., MÜNKEMÜLLER, T., LAVERGNE, S., MOUILLOT, D., MOUQUET, N., SCHIFFERS, K. & GRAVEL, D., (2013), A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models, *Ecology Letters*, vol. 16, p. 94-105.

- TRNKA, M., DUBROVSKÝ, M., SVOBODA, M., SEMERÁDOVÁ, D., HAYES, M., ŽALUD, Z. & WILHITE, D., (2009), Developing a regional drought climatology for the Czech Republic, *International Journal of Climatology*, vol. 29, n°6, p. 863-883.
- TSANIS, I. K., KOUTROULIS, A. G., DALIAKOPOULOS, I. N. & JACOB, D., (2011), Severe climate-induced water shortage and extremes in Crete: A letter, *Climatic Change*, vol. 106, n°4, p. 667-677.
- UHLMANN, B., GOYETTE, S. & BENISTON, M., (2009), Sensitivity analysis of snow patterns in Swiss ski resorts to shifts in temperature, precipitation and humidity under conditions of climate change, *International Journal of Climatology*, vol. 29, n°8, p. 1048-1055.
- UICN, (2011), *European red list of vascular plants*, Publications Office, LU. 130p.
- UICN, (2013), *Les espaces naturels protégés en France : une pluralité d'outils au service de la conservation de la biodiversité*, Paris, 44 p.
- UICN FRANCE, FCBN, AFB & MNHN, (2018), *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine*. 32p.
- UMBACH, D., (1981), On inference for a mixture of a poisson and a degenerate distribution, *Communications in Statistics - Theory and Methods*, vol. 10, n°3, p. 299-306.
- URBAN, M. C., (2015), Accelerating extinction risk from climate change, *Science*, vol. 348, n°6234, p. 571-573.
- URBAN, M. C., BOCEDI, G., HENDRY, A. P., MIHOUB, J.-B., PEER, G., SINGER, A., ... TRAVIS, J. M. J., (2016), Improving the forecast for biodiversity under climate change, *Science*, vol. 353, n°6304, p. aad8466.
- VAN COUWENBERGHE, R., (2011), *Effets des facteurs environnementaux sur la distribution et l'abondance des espèces végétales forestières aux échelles locales et régionales* (Thèse de doctorat, AgroParisTech).
- VAN DER SCHRIER, G., EFTHYMIADIS, D., BRIFFA, K. R. & JONES, P. D., (2007), European Alpine moisture variability for 1800–2003, *International Journal of Climatology*, vol. 27, n°4, p. 415-427.
- VAN VUUREN, D. P., SALA, O. E. & PEREIRA, H. M., (2006), The Future of Vascular Plant Diversity Under Four Global Scenarios, *Ecology and Society*, vol. 11, n°2, p. art25.
- VELOZ, S. D., (2009), Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models, *Journal of Biogeography*, vol. 36, n°12, p. 2290-2299.
- VIGNAL, M. & ANDRIEU, J., (2016a), Modélisation de l'impact du changement climatique sur trois aires de distribution végétales dans le Mercantour, *Bulletin de l'association de géographes français*, vol. 93, n°3, p. 257-269.
- VIGNAL, M. & ANDRIEU, J., (2016b), Simulation par Automate Cellulaire et Système Multi-Agents des conséquences du changement climatique sur l'aire de distribution de Pinus Cembra dans le Mercantour, In : *SAGEO'2016*, Nice, France.
- VITASSE, Y., HOCH, G., RANDIN, C. F., LENZ, A., KOLLAS, C. & KÖRNER, C., (2012), Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps: Tree recruitment of trees at their cold limit, *Journal of Biogeography*, vol. 39, n°8, p. 1439-1449.
- VITTOZ, P., CHERIX, D., GONSETH, Y., LUBINI, V., MAGGINI, R., ZBINDEN, N. & ZUMBACH, S., (2013), Climate change impacts on biodiversity in Switzerland: A review, *Journal for Nature Conservation*, vol. 21, n°3, p. 154-162.
- WALKER, P. A. & COCKS, K. D., (1991), HABITAT: A Procedure for Modelling a Disjoint Environmental Envelope for a Plant or Animal Species, *Global Ecology and Biogeography Letters*, vol. 1, n°4, p. 108.

- WALTHER, G.-R., (2010), Community and ecosystem responses to recent climate change, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 365, n°1549, p. 2019-2024.
- WALTHER, G.-R., BEIBNER, S. & BURGA, C. A., (2005), Trends in the upward shift of alpine plants, *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, n°5, p. 541-548.
- WARREN, D. L., (2012), In defense of 'niche modeling', *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 27, n°9, p. 497-500.
- WARREN, D. L., (2013), 'Niche modeling': that uncomfortable sensation means it's working. A reply to McInerney and Etienne, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 28, n°4, p. 193-194.
- WEBER, M. M., STEVENS, R. D., DINIZ-FILHO, J. A. F. & GRELE, C. E. V., (2017), Is there a correlation between abundance and environmental suitability derived from ecological niche modelling? A meta-analysis, *Ecography*, vol. 40, n°7, p. 817-828.
- WENTZ, F. J., RICCIARDULLI, L., HILBURN, K. & MEARS, C., (2007), How Much More Rain Will Global Warming Bring?, *Science*, vol. 317, n°5835, p. 233-235.
- WHITTAKER, R. H., (1956), Vegetation of the Great Smoky Mountains, *Ecological Monographs*, vol. 26, n°1, p. 1-80.
- WHITTAKER, R. H., (1960), Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California, *Ecological Monographs*, vol. 30, n°3, p. 279-338.
- WHITTAKER, R. H., (1967), Gradient analysis of vegetation, *Biological Reviews*, vol. 42, n°2, p. 207-264.
- WISZ, M. S., HIJMANS, R. J., LI, J., PETERSON, A. T., GRAHAM, C. H., GUIAN, A. & NCEAS PREDICTING SPECIES DISTRIBUTIONS WORKING GROUP†, (2008), Effects of sample size on the performance of species distribution models, *Diversity and Distributions*, vol. 14, n°5, p. 763-773.
- WOOD, S., (2006), *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL, 410 p.
- WOOD, S. N., GOUDE, Y. & SHAW, S., (2015), Generalized additive models for large data sets, *Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics)*, vol. 64, n°1, p. 139-155.
- WOOKEY, P. A., AERTS, R., BARDGETT, R. D., BAPTIST, F., BRÄTHEN, K. A., CORNELISSEN, J. H. C., ... SHAVER, G. R., (2009), Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change, *Global Change Biology*, vol. 15, n°5, p. 1153-1172.
- YEE, T. W. & MITCHELL, N. D., (1991), Generalized additive models in plant ecology, *Journal of Vegetation Science*, vol. 2, n°5, p. 587-602.
- YIN, D. & HE, F., (2014), A simple method for estimating species abundance from occurrence maps, *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 5, n°4, p. 336-343.
- ZHU, K., WOODALL, C. W. & CLARK, J. S., (2012), Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change, *Global Change Biology*, vol. 18, n°3, p. 1042-1052.
- ZURELL, D., THUILLER, W., PAGEL, J., CABRAL, J. S., MÜNKEMÜLLER, T., GRAVEL, D., ... ZIMMERMANN, N. E., (2016), Benchmarking novel approaches for modelling species range dynamics, *Global Change Biology*, vol. 22, n°8, p. 2651-2664.

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1. Le changement global, des changements en interaction.....	6
Figure 1.2. Évolution de la température moyenne à l'échelle mondiale et à l'échelle de la région méditerranéenne. Anomalies de la température moyenne annuelle par rapport à la période de référence 1880-1899, à l'échelle de la région méditerranéenne (en bleu) et à l'échelle mondiale (en noir) avec ou sans lissage. <i>D'après Cramer et al., 2018.</i>	10
Figure 1.3. Synthèse des éléments constitutifs des deux changements environnementaux étudiés dans la cadre de cette thèse. À savoir, le changement climatique et les changements d'occupation et d'utilisation des sols. <i>D'après les graphiques de synthèse du CREA Mont-Blanc.</i>	11
Figure 1.4. Projections climatiques à l'échelle mondiale pour les quatre scénarios climatiques RCP. Évolution de la température moyenne annuelle à l'échelle mondiale entre 2006 et 2100 par rapport à la période de référence 1986-2005. <i>D'après GIEC, 2014.</i>	14
Figure 1.5. Les impacts du changement global sur la végétation, des individus jusqu'à l'espèce. <i>D'après les graphiques de synthèse du CREA Mont-Blanc.</i>	15
Figure 1.6. Fonctionnement synthétique des modèles corrélatifs.	22
Figure 1.7. Le diagramme BAM, un schéma théorique des principaux facteurs qui influencent la répartition d'une espèce végétale. (a) Configuration théorique. (b) (c) (d) Configurations alternatives, observables <i>in-situ</i> . G représente l'étendue géographique. A représente les milieux où les conditions abiotiques permettent la présence de l'espèce. B représente les milieux où les conditions biotiques permettent la présence de l'espèce. M représente les milieux accessibles pour l'espèce. 1bis correspond à la niche réalisée de l'espèce. 1 correspond à la niche occupée de l'espèce par des populations <i>source</i> . 2, 3 et 4 indiquent que des populations <i>sink</i> peuvent être présentent dans ces milieux, s'ils sont localisés près de populations <i>source</i> . <i>D'après Soberón et Peterson, 2005 et Peterson et al., 2011.</i>	30
Figure 1.8. Variation de l'abondance d'une espèce le long d'un gradient écologique. Ici différentes courbes de réponse pour une même espèce sont illustrées en fonction du rôle croissant de la compétition et de la tolérance physiologique de l'espèce. <i>D'après Kent et al., 1997, inspiré d'Alexandre et Génin, 2011.</i>	33
Figure 1.9. Modèle conceptuel de la relation entre les gradients environnementaux ressources, directs et indirects, et leurs influences sur le développement, la croissance et la répartition des espèces végétales. ET = évapotranspiration. P.A.R = Rayonnement photosynthétique actif, ce qui correspond à	

la quantité de lumière reçue par la surface du feuillage éclairé. *D'après Mod et al., 2016 et inspiré de Guisan et Zimmerman, 2000 et de Austin et Smith, 1989.*..... 36

Figure 1.10. Les trois mécanismes qui peuvent conduire à un décalage significatif entre les milieux où les conditions environnementales sont viables pour une espèce et la répartition réelle de cette dernière. (a) Présence de populations « *source* » et de populations « *sink* ». (b) Capacité de dispersion de l'espèce insuffisante pour coloniser l'ensemble des milieux viables. (c) Délai d'extinction de l'espèce qui entraînant la présence de populations relictuelles en dehors des milieux viables. Les zones grises représentent les milieux viables pour l'espèce, et les milieux beiges et vert, les milieux qui ne sont pas viables en raison des conditions abiotiques ou biotiques. Les ronds noirs représentent la présence de l'espèce. *D'après Schurr et al., 2012.* 39

Figure 1.11. Dynamiques spatio-temporelles de la répartition d'une espèce en fonction de différents postulats. (a) Décalage des conditions abiotiques proportionnellement et conjointement avec les conditions biotiques et la capacité de dispersion de l'espèce. Postulat établi par les modèles corrélatifs. (b) Capacité de dispersion de l'espèce insuffisante pour suivre le décalage des conditions abiotiques et biotiques. (c) Modification des interactions biotiques et capacité de dispersion de l'espèce insuffisante pour suivre le décalage des conditions abiotiques. 41

Figure 1.12. Représentation schématique de la dynamique spatio-temporelle de la répartition d'une espèce. (a) Représentation des processus qui permettent de passer de la répartition d'une espèce à un instant t à celle à un instant $t + 1$. (b) Représentation qui montre la simplification écologique effectuée par les modèles corrélatifs. *D'après Mclerny et Etienne, 2012.* 44

Figure 1.13. Représentation schématique de l'objet modélisé par les modèles corrélatifs sans la prise en compte de la capacité de dispersion de l'espèce et des interactions biotiques. (a) Milieux viables selon les conditions abiotiques. (b) Milieux viables selon les conditions abiotiques et la prise en compte des populations *source* et *sink*. G représente l'étendue géographique. A représente les milieux où les conditions abiotiques permettent la présence de l'espèce. B représente les milieux où les conditions biotiques permettent la présence de l'espèce. M représente les milieux accessibles pour l'espèce. 1bis correspond à la niche réalisée de l'espèce. 1 correspond à la niche occupée de l'espèce par des populations *source*. 2, 3 et 4 indiquent que des populations *sink* peuvent être présent dans ces milieux, s'ils sont localisés près de populations *source*. 52

Figure 1.14. Évolution théorique de l'espace accessible à l'espèce étudiée selon l'échelle à laquelle l'étude est réalisée. G représente l'étendue géographique. A représente les milieux où les conditions abiotiques permettent la présence de l'espèce. B représente les milieux où les conditions biotiques permettent la présence de l'espèce. M représente les milieux accessibles pour l'espèce. 1bis correspond à la niche réalisée de l'espèce. 1 correspond à la niche occupée de l'espèce par des

populations <i>source</i> . 2, 3 et 4 indiquent que des populations <i>sink</i> peuvent être présentent dans ces milieux, s'ils sont localisés près de populations <i>source</i> . <i>D'après Lira-Noriega et al., 2013.</i>	53
Figure 1.15. Les différents objets géographiques associés aux espèces végétales. (a) Occurrences. (b) Aire de répartition. (c) Aire de viabilité. (d) Densité / Répartition. Exemples pour une espèce théorique.	56
Figure 1.16. Organigramme méthodologique simplifié de la thèse.....	71

Chapitre 2

Figure 2.1. Les zones d'études de cette thèse. (a) L'échelle régionale, le Sud-Est de la France. (b) L'échelle locale, la partie française de la vallée de la Roya.....	75
Figure 2.2. Cartes climatiques de la zone d'étude. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. <i>Voir paragraphe 2.2.2.1 pour la méthode de création des cartes.</i>	78
Figure 2.3. Diagrammes ombrothermiques de six stations météorologiques situées dans la zone d'étude. Les données proviennent des cartes climatiques (cf. paragraphe 2.2.2.1). (a) Marseille ; Tmoy : 15.7 °C ; Prtot : 555 mm. (b) Avignon ; Tmoy : 14.8 °C ; Prtot : 677 mm. (c) Nice ; Tmoy : 16.0 °C ; Prtot : 733 mm. (d) Sisteron ; Tmoy : 11.8 °C ; Prtot : 822 mm. (e) Saint-Martin-Vésubie ; Tmoy : 11.8 °C ; Prtot : 1 135 mm. (f) Briançon ; Tmoy : 8.3 °C ; Prtot : 759 mm.	79
Figure 2.4. Description physique de la zone d'étude (a) Relief. (b) Substrat pédologique.....	81
Figure 2.5. Description physique de la zone d'étude. (a) Occupation du sol. (b) Physionomie de la végétation. <i>Le découpage des classes de paysages provient de la DREAL PACA.</i>	84
Figure 2.7. Surfaces protégées de la zone étudiée. (a) Parcs nationaux (PNs) et Parcs naturels régionaux (PNRs). (b) Autres outils de protection. <i>Le contour du PNR du Mont-Ventoux n'est pas encore disponible au moment où cette carte a été réalisée.</i>	91
Figure 2.8. Surfaces protégées de la zone étudiée en fonction des catégories de l'UICN. La catégorie des « autres surfaces protégées » comprend les sites classés et les sites inscrits, qui peuvent être considérés comme une catégorie III de l'UICN. <i>Le contour du PNR du Mont-Ventoux n'est pas encore disponible au moment de la réalisation de cette carte.</i>	93
Figure 2.9. Clés d'échantillonnage de la biodiversité locale.	99
Figure 2.10. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes pour l'ensemble des espèces étudiées.	102
Figure 2.11. Exemple de profils écologiques.....	107
Figure 2.2.12. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Atractylis cancellata</i> (n = 164). (b) <i>Acis nicaeensis</i> (n = 713). (c) <i>Ostrya carpinifolia</i> (n = 2 711).	109

Figure 2.2.13. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Brachypodium retusum</i> (n = 8 021). (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> (n = 7 418). (c) <i>Argyrolobium zanonii</i> (n = 4 328).....	111
Figure 2.14. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> (n = 10 291). (b) <i>Lilium pomponium</i> (n = 950). (c) <i>Quercus pubescens</i> (n = 20 414).....	112
Figure 2.15. Profils écologiques des espèces méditerranéennes. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée.	113
Figure 2.16. Profils écologiques des espèces méditerranéennes. (a) Substrat pédologique. (b) Physionomie de la végétation. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée. Pour (a) les correspondances des classes sont les suivantes, Me – sols meubles ; Ma – sols marneux ; Mi – sols mixtes ; Ca – sols calcaires ; Si – sols siliceux. Pour (b), les correspondances des classes sont les suivantes : A – autres ; FF – forêts fermées ; FO – forêts ouvertes ; FH – formations herbacées ; L – landes, garrigues, maquis.....	114
Figure 2.17. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> (n = 8 769). (b) <i>Sorbus aria</i> (n = 9 663). (c) <i>Prenanthes purpurea</i> (n = 2 666).	116
Figure 2.18. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Abies alba</i> (n = 5 178). (b) <i>Carlina acanthifolia</i> (n = 4 110). (c) <i>Sorbus aucuparia</i> (n = 7 183).	117
Figure 2.19. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Pinus uncinata</i> (n = 4 049). (b) <i>Pinus cembra</i> (n = 2 445). (c) <i>Primula marginata</i> (n = 3 371).	118
Figure 2.20. Profils écologiques des espèces montagnardes. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée.	120
Figure 2.21. Profils écologiques des espèces montagnardes. (a) Substrat pédologique. (b) Physionomie de la végétation. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée. Pour (a) les correspondances des classes sont les suivantes, Me – sols meubles ; Ma – sols marneux ; Mi – sols mixtes ; Ca – sols calcaires ; Si – sols siliceux. Pour (b), les correspondances des classes sont les suivantes : A – autres ; FF – forêts fermées ; FO – forêts ouvertes ; FH – formations herbacées ; L – landes, garrigues, maquis.	121

Figure 2.22. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (n = 4 232). (b) <i>Antennaria dioica</i> (n = 4 919). (c) <i>Dryas octopetala</i> (n = 4 977).	122
Figure 2.23. Répartition et densité des occurrences issues des bases de données naturalistes. (a) <i>Gentiana verna</i> (n = 8 424). (b) <i>Berardia lanuginosa</i> (n = 2 018). (c) <i>Vaccinium uliginosum</i> (n = 6 913). (d) <i>Gentiana bavarica</i> (n = 1 360)......	124
Figure 2.24. Profils écologiques des espèces subalpines et alpines. (a) Température moyenne annuelle. (b) Cumul annuel des précipitations. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée.	125
Figure 2.25. Profils écologiques des espèces subalpines et alpines. (a) Substrat pédologique. (b) Physionomie de la végétation. Les chiffres correspondent aux fréquences pondérées et les signes à la significativité de l'écart. Enfin, le dégradé de couleur indique la fréquence observée. Pour (a) les correspondances des classes sont les suivantes, Me – sols meubles ; Ma – sols marneux ; Mi – sols mixtes ; Ca – sols calcaires ; Si – sols siliceux. Pour (b), les correspondances des classes sont les suivantes : A – autres ; FF – forêts fermées ; FO – forêts ouvertes ; FH – formations herbacées ; L – landes, garrigues, maquis.....	126

Chapitre 3

Figure 3.1. Organigramme méthodologique des filtres appliqués sur les données d'occurrences des espèces.	130
Figure 3.2. Occurrences des espèces et jeu de données indépendant. (a) Nombre d'occurrences issues des bases de données naturalistes pour chacune des espèces. (b) Jeu de données indépendant : nombre d'absences (en marron) et de présences observées (en gris), nombre de présences issues des bases de données naturalistes (en bleu) et proportion de ces présences dans le nombre total d'occurrences (croix noires sur l'axe secondaire).	131
Figure 3.3. Organigramme méthodologique du processus de modélisation de l'aire de viabilité des espèces.	139
Figure 3.4. Exemple d'une courbe ROC et de la valeur AUC associée. La courbe rouge indique le résultat d'un modèle aléatoire, et la courbe bleue celle d'un modèle idéal. Dans cet exemple, la courbe noire montre que le modèle est plus performant que le modèle aléatoire. Cette affirmation est matérialisée par une valeur AUC élevée proche de 1.	140
Figure 3.5. Poids des descripteurs dans chacun des modèles établis pour l'ensemble des espèces étudiées. (a) Regleg. (b) Maxent. (c) ViaProb. En raison de son approche par distance, ces informations ne sont pas disponibles pour le modèle Mahal.	147

Figure 3.6. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Abies alba</i> . Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.....	148
Figure 3.7. Performance des modèles. Évaluation et comparaison des résultats des modèles par l'intermédiaire des indices sélectionnés. (a) Taux de valeurs correctement modélisées (CCR). (b) sensibilité (SE). (c) spécificité (SP). (d) TSS. (e) SOR.	151
Figure 3.8. Distribution des valeurs des indices TSS et SOR pour les 25 espèces étudiées. (a) Modèle RegLeg. (b) Modèle Mahal. (c) Modèle Maxent. (d) Modèle Viaprob. Les couleurs permettent de différencier les espèces méditerranéennes (jaune), les espèces montagnardes (vert) et les espèces subalpines ou alpines (bleu). Les différentes espèces incluses dans ces catégories sont présentées dans la section 2.2.3.	152
Figure 3.9. Comparaison des aires de viabilité issues des modèles Maxent et ViaProb. (a) <i>Quercus pubescens</i> . (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> . (c) <i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	156
Figure 3.10. Comparaison des aires de viabilité issues du Maxent et du ViaProb. (a) <i>Abies alba</i> . (b) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> . (c) <i>Acis nicaeensis</i>	157
Figure 3.11. Comparaison des aires de viabilité issues du Maxent et du ViaProb. (a) <i>Pinus uncinata</i> . (b) <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> . (c) <i>Dryas octopetala</i>	158
Figure 3.12. Évaluation de la définition des aires de viabilité sans prise en compte des absences situées au sein de l'aire de viabilité. Les figures renseignent sur les aires de viabilité qui sont issues des modèles ViaProb et Maxent à l'échelle du Sud-Est de la France (noté S), et à l'échelle de la vallée de la Roya (noté R). (a) Pourcentage des présences observées qui sont localisées dans l'aire de viabilité (SE). (b) Pourcentage des relevés en dehors de l'aire de viabilité qui sont des absences (APP).....	160
Figure 3.13. Comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les absences et présences observées dans le transect de végétation. (a) <i>Quercus pubescens</i> . (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> . (c) <i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	162
Figure 3.14. Comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les présences observées dans le transect de végétation. (a) <i>Abies alba</i> . (b) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> . (c) <i>Argyrolobium zanonii</i>	163
Figure 3.15. Comparaison entre les aires de viabilité issues des modèles ViaProb et Maxent, et les présences observées dans le transect de végétation. (a) <i>Pinus uncinata</i> . (b) <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> . (c) <i>Dryas octopetala</i>	164
Figure 3.16. Nombre d'absences dans l'aire de viabilité des espèces étudiées.	170

Figure 3.17. Localisation des absences au sein des aires de viabilité issues du modèle ViaProb. (a) <i>Quercus pubescens</i> . (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> . (c) <i>Dryas octopetala</i>	172
Figure 3.18. Exemple de deux milieux dans l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> où des perturbations récentes ont été observées et dans lesquels l'espèce est absente. (a) Pâturage. (b) Incendie de forêt.	173
Figure 3.19. Milieux considérés comme viables mais où les espèces n'ont pas été observées. (a) Absence de <i>Quercus pubescens</i> , (b) Absence de <i>Juniperus oxycedrus</i> . (c) Absence de <i>Dryas octopetala</i>	174

Chapitre 4

Figure 4.1. Stratégie d'échantillonnage : une stratification hiérarchique de la zone d'étude.	185
Figure 4.2. Stratification du Sud-Est de la France en neuf classes climatiques. (a) Cartographie des neuf classes climatiques. (b) Distribution des classes selon le cumul annuel des précipitations et de la température moyenne annuelle.	186
Figure 4.3. Localisation des sites d'études. (a) Échelle régionale, le Sud-Est de la France. (b) Échelle locale, la vallée de la Roya. (c) Littoral de la région niçoise.	188
Figure 4.4. Exemples de milieux étudiés. (a) Site d'étude n° 8, strate C1P1G1 (climat montagnard, physionomie forêt fermée, substrat calcaire). (b) Site d'étude n° 8, strate C2P2G3 (climat montagnard, physionomie forêt ouverte, substrat mixte). (c) Site d'étude n° 326, strate C3P4G1 (climat méditerranéen, physionomie garrigue, substrat calcaire). (d) Site d'étude n° 19, strate C2P3G4 (climat montagnard, physionomie formation herbacée, substrat meuble).	189
Figure 4.5. Formulaire utilisé lors de la campagne de récolte des données. Ici, un exemple d'un relevé réalisé dans le site d'étude n° 127 le 9 août 2017.	192
Figure 4.6. Dispositif de collecte des données lors de la campagne de terrain. (a) et (b) Photo prise en septembre 2017. Collecte des données avec l'aide des étudiants de licence 3 ^e année de Géographie de l'Université Côte d'Azur.	193
Figure 4.7. Les quatre types d'espèces selon Hanski (1982). D'après Alexandre et Génin, 2011 eux-mêmes inspirés de Kent <i>et al.</i> , 1997.	195
Figure 4.8. Fréquence d'observations des espèces lors de la campagne de terrain. (a) Comparaison entre le nombre de sites d'études localisés au sein de l'aire de viabilité et le nombre de sites d'études où l'espèce a été observée. (b) Comparaison entre la part viable du Sud-Est de la France estimé par les modèles corrélatifs et la fréquence d'observation de l'espèce.	198
Figure 4.9. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. (a) <i>Quercus pubescens</i> . (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> . (c) <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> . Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 4.1.	200

Figure 4.10. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. (a) *Abies alba*. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*. (c) *Acis nicaeensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 4.1. 201

Figure 4.11. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité. (a) *Pinus uncinata*. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*. (c) *Dryas octopetala*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 4.1. 202

Figure 4.12. Exemples de sites d'études où la densité des espèces est conditionnée par les conditions micro-locales du milieu. (a) Ici pour *Gentiana bavarica* dont on peut observer quelques individus (en bleu) sur un substrat humide qui n'est présent que sur une partie réduite du site d'étude. (b) ici pour *Primula marginata* dont la densité dans ce site d'étude est conditionnée par la présence d'éléments rocheux. Quelques individus sont visibles sur les roches (en hauteur) au centre de la photo..... 205

Figure 4.13. Distribution des valeurs de densité relevées lors de la campagne de terrain. (a) pour les espèces BrRe (n = 49), QuPu (n = 166), OsCa (n = 29), ApMo (n = 93). (b) pour les espèces DrOc (n = 8), AbAl (n = 40), PiUn (n = 8), ArUv (n = 11). (c) Pour les espèces AtCa (n = 3), JuOx (n = 101), AnDi (n = 45), PiCe (n = 19). (d) Pour les espèces PrPu (n = 8), CySe (n = 68), VaUl (n = 24), SoAr (n = 106). (e) pour les espèces CaAc (n = 14), AcNi (n = 13), GeVe (n = 21), SoAu (n = 63). (d) pour les espèces ArZa (n = 49), PrMa (n = 6), BrSu (n = 2), LiPo (n = 2), GeBa (n = 3)..... 206

Figure 4.14. Exemples de la dominance de certaines espèces dans quatre sites d'études. (a) *Dryas octopetala* en période de floraison (fleurs blanches). (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Quercus pubescens*. (d) *Abies alba*..... 207

Figure 4.15. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. (a) *Quercus pubescens*. (b) *Juniperus oxycedrus*. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 4.2. 208

Figure 4.16. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. (a) *Abies alba*. (b) *Cytisophyllum sessilifolium*. (c) *Acis nicaeensis*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 4.2. 209

Figure 4.17. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale. (a) *Pinus uncinata*. (b) *Arctostaphylos uva-ursi*. (c) *Dryas octopetala*. Les cartographies sont visibles pour les 25 espèces étudiées en annexe 4.2. 210

Figure 4.18. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces. Confrontation entre le taux d'observation et la densité moyenne de l'espèce. Les ronds noirs correspondent à chacune des 25 espèces étudiées. Les lignes rouges représentent la moyenne de chacun des axes (taux d'observation : 12 % ; densité moyenne : 8 %). Elles permettent de délimiter les différents patrons observés. L'axe des abscisses est représenté selon une échelle logarithmique de base 2 afin de mieux visualiser la localisation des différentes espèces. Toutefois, afin de garantir la lisibilité des graphiques,

seules quelques espèces ont été étiquetées. Pour connaître le nom des autres espèces, il faut se référer aux paragraphes de la sous-section 4.3.3.	212
Figure 4.19. Site d'étude n° 26, observation de <i>Berardia lanuginosa</i> . (a) Photo du site d'étude. (b) Un individu de <i>Berardia lanuginosa</i> . La densité locale de cette espèce est de 1 %.....	217
Figure 4.20. Exemple d'observation de <i>Pinus cembra</i> dans les sites étudiés. (a) Site d'étude n° 225 où deux individus peuvent être observés sur l'image. (b) Site d'étude n° 226, exemple d'un jeune individu qui pousse à la base d'un mélèze (<i>Larix decidua</i>). (c) Site d'étude n° 236, exemple d'un jeune individu qui pousse dans une faille au sein d'une roche.	220
Figure 4.21. Site d'étude n° 3, les patrons de densité dans un contexte de changement. (a) Site d'étude n° 3. La densité locale est de 11.5 % pour (b) <i>Antennaria dioica</i> (commune et localement peu dense), 16.7 % pour (c) <i>Dryas octopetala</i> (rare et localement dense), et 28.8 % pour (d) <i>Pinus uncinata</i> (rare et localement dense).....	222
Figure 4.22. Site d'étude n° 532, les patrons de densité dans un contexte de changement. (a) Site d'étude n° 532. La densité locale des espèces étudiées est de 24.0 % pour (a) <i>Atractylis cancellata</i> (rare et localement peu dense), 6.0 % pour (b) <i>Acis nicaeensis</i> (rare et localement peu dense) et 34.0 % pour (d) <i>Brachypodium retusum</i> (commune et localement dense).	223
Figure 4.23. Sites d'études situés dans l'aire de viabilité, mais où l'espèce n'a pas été observée. (a) Site d'étude n° 267, absence de <i>Quercus pubescens</i> au sein de son aire de viabilité. (b) Site d'étude n° 274, absence d' <i>Abies alba</i> au sein de son aire de viabilité.	224
Figure 4.24. Sites d'études en limites d'aires de viabilité, mais où une densité importante des espèces a été observée. (a) Site d'étude n° 11, la densité locale observée de <i>Quercus pubescens</i> est de 64.8 %. (b) Site d'étude n° 33, la densité locale observée d' <i>Abies alba</i> est de 54.7 %.....	225

Chapitre 5

Figure 5.1. Nombre d'observations nulles pour chacune des espèces étudiées.	233
Figure 5.2. Organigramme méthodologique de la création des cartes de répartition des espèces... ..	235
Figure 5.3. Poids relatifs des descripteurs qui apportent une contribution significative dans les modèles de régression. Les sigles des différents descripteurs sont détaillés dans le tableau 5.1.	241
Figure 5.4. Ajustement du modèle <i>Hurdle</i> par rapport aux données observées. Pour (a) l'ensemble des espèces étudiées, (b) <i>Brachypodium retusum</i> , (c) <i>Primula marginata</i> , (d) <i>Abies alba</i> et (e) <i>Quercus pubescens</i> . Une échelle logarithmique de base 10 est utilisée pour l'axe des ordonnées.....	245
Figure 5.5. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. Les zones grises représentent les zones viables pour les espèces, mais sans populations de ces dernières. (a) <i>Quercus pubescens</i> , espèce commune et localement dense. (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> , espèce commune et localement peu dense.	

(c) <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> , espèce commune et localement dense. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en annexe 5.3.	248
Figure 5.6. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. Les zones grises représentent les zones viables pour les espèces, mais sans populations de ces dernières. (a) <i>Abies alba</i> , espèce commune et localement dense. (b) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> , espèce commune et localement peu dense. (c) <i>Acis nicaeensis</i> , espèce rare et localement peu dense. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en annexe 5.3.	249
Figure 5.7. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. Les zones grises représentent les zones viables pour les espèces, mais sans populations de ces dernières. (a) <i>Pinus uncinata</i> , espèce rare et localement dense. (b) <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , espèce rare et localement dense. (c) <i>Dryas octopetala</i> , espèce rare et localement dense. Les cartographies de la répartition de l'ensemble des espèces étudiées sont visibles en annexe 5.3.	250
Figure 5.8. Confrontation entre l'observation et la modélisation. Pour (a), la densité moyenne et le taux d'occupation du Sud-Est de la France. Pour (b), les patrons de répartition et de densité. La ligne noire matérialise la zone de prédiction correcte et les surfaces roses, les zones de prédiction erronées. Les lignes rouges montrent les prédictions qui s'éloignent des prédictions correctes, elles sont au nombre de cinq. Un décalage d'une case indique une mauvaise estimation de la densité locale de l'espèce, un décalage de deux cases indique une mauvaise estimation de la part occupée de la zone étudiée. ...	252
Figure 5.9. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. (a) <i>Sorbus aria</i> . (b) <i>Sorbus aucuparia</i>	256
Figure 5.10. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité. (a) <i>Prenanthes purpurea</i> . (b) <i>Gentiana bavarica</i>	260
Figure 5.11. Répartition des taches de présence au sein de l'aire de viabilité des espèces. (a) <i>Dryas octopetala</i> . (b) <i>Prenanthes purpurea</i> . (c) <i>Gentiana bavarica</i>	262
Figure 5.12. Répartition des taches de présence au sein de l'aire de viabilité des espèces. (a) <i>Quercus pubescens</i> . (b) <i>Abies alba</i> . (c) <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	263
Figure 5.13. Micro-hétérogénéité spatiale au sein des taches de présence issues du modèle Hurdle. Exemple pour <i>Abies alba</i>	265
Figure 5.14. Répartition et aire de viabilité d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya.	267
Figure 5.15. Répartition et aire de viabilité de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya.	267
Figure 5.16. Répartition et aire de viabilité de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya.	268
Figure 5.17. Répartition et aire de viabilité de <i>Dryas octopetala</i> dans la vallée de la Roya.	268
Figure 5.18. Micro-hétérogénéité spatiale dans les taches de présence issues du modèle Hurdle. (a) Exemple pour <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya. Le modèle permet de modéliser (b) les milieux où	

quelques individus sont présents, (c) les îlots forestiers, (d) les sapinières et (e) les milieux où seules quelques jeunes pousses sont présentes. 269

Chapitre 6

Figure 6.1. Organigramme méthodologique de la modélisation des aires de viabilité futures, de la création des cartes des changements, et de l'identification des populations vulnérables. 279

Figure 6.2. Évolution du climat des zones étudiées selon les scénarios climatiques du GIEC. Anomalie en fonction de la période de référence 1976-2005. Les ronds indiquent la succession des horizons temporels de la période de référence (gauche) jusqu'à l'horizon H3 (droite). 282

Figure 6.3. Évolution du climat de cinq villes du Sud-Est de la France selon les scénarios climatiques du GIEC. Anomalie en fonction de la période de référence 1976-2005. Les ronds indiquent la succession des horizons temporels de la période de référence jusqu'à l'horizon H3. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 284

Figure 6.4. Évolution de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes dans la vallée de la Roya. (a) Vagues de chaleur. (b) Sécheresses. (c) Nombre de jours de gels. Valeurs issues du modèle ALADIN-Climat du CNRM. 285

Figure 6.5. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon le scénario RCP8.5 du GIEC. (a) et (e) période de référence. (b) et (f) horizon H1. (c) et (g) horizon H2. (d) et (h) horizon H3. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.2 pour tous les scénarios.* 286

Figure 6.6. Évolution des catégories d'occupation du sol jusqu'à l'horizon 2100 d'après les simulations du modèle. 288

Figure 6.7. Surfaces des quatre principaux types de changements simulées entre les périodes étudiées. 288

Figure 6.8. Évolution de l'occupation du sol à l'horizon H3. (a) 2018. (b) 2050. (c) 2070. (d) 2100. (e) Changements entre 2018-2050. (f) Changements entre 2050-2070. (g) Changements entre 2070-2100. 290

Figure 6.9. Dynamiques des aires de viabilité des espèces dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de régression ou de progression des aires par rapport à l'aire de viabilité actuelle de chacune des espèces. Le dégradé de marron indique la régression des aires de l'horizon H1 (clair) jusqu'à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la progression des aires de viabilité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 292

Figure 6.10. Dynamiques des aires de viabilité des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de

régression ou de progression des aires par rapport à l'aire de viabilité actuelle de chacune des espèces. Le dégradé de marron indique la régression des aires de l'horizon H1 (clair) jusqu'à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la progression des aires de viabilité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 293

Figure 6.11. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.* 295

Figure 6.12. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.* 296

Figure 6.13. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.* 297

Figure 6.14. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 298

Figure 6.15. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.* 299

Figure 6.16. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.* 301

Figure 6.17. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.3 pour les 25 espèces étudiées.* 302

Figure 6.18. Gains et pertes de milieux viables pour chacune des espèces dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la surface totale des milieux qui ne devraient plus être viables de l'horizon H1 (clair) à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la surface totale des milieux qui devraient devenir viables. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 303

Figure 6.19. Gains et pertes de milieux viables pour chacune des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la surface totale des milieux qui ne devraient plus être viables de l'horizon H1 (clair) à l'horizon H3 (foncé). De la même manière, le dégradé de vert indique la surface totale des milieux qui devraient devenir viables. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 304

Figure 6.20. Distribution de la population des espèces étudiées dans les milieux qui ne devraient plus être viables et dans les milieux qui devraient rester viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. En rouge, est mentionnée la part de la population localisée dans des milieux qui ne devraient plus être viables, et en gris la part de cette population présente dans des milieux qui devraient rester viables. Les tirets noirs représentent la part de l'aire de viabilité qui ne devrait plus être viable à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. (a) Sud-Est de la France. (b) Vallée de la Roya. 307

Figure 6.21. Identification des populations d'*Acis nicaeensis* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon les trois scénarios climatiques. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.4 pour les 25 espèces étudiées.* 308

Figure 6.22. Identification des populations d'*Quercus pubescens* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à

l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées. (a) Sud-Est de la France. (b) Vallée de la Roya. *Les cartographies sont visibles en annexe 6.4 pour les 25 espèces étudiées.* 309

Figure 6.23. Identification des populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées. (a) *Abies alba*, Sud-Est de la France. (b) *Abies alba*, Vallée de la Roya. (a) *Dryas octopetala*, Sud-Est de la France. (b) *Dryas octopetala*, Vallée de la Roya..... 310

Figure 6.24. Distribution de la densité des populations des espèces localisées dans zones de maintien et de perte de la viabilité. Distribution dans quatre catégories de densité, de la couleur la plus claire à la couleur la plus foncée : densité inférieure à 5 %, densité comprise entre 5 et 10 %, densité comprise entre 10 % et 50 %, et densité supérieure à 50 %. Les pourcentages mentionnés représentent une moyenne sur l'ensemble des trois scénarios climatiques. (a) Populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables à l'horizon H1. (b) Populations présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1. 318

Chapitre 7

Figure 7.1. Stratégie d'échantillonnage : une stratification de la zone d'étude. 325

Figure 7.2. Stratification de la vallée de la Roya en fonction de la localisation des populations d'*Abies alba*. Les populations non vulnérables sont représentées en gris, et les populations vulnérables en rouge. 326

Figure 7.3. Localisation des sites d'études dans la vallée de la Roya. Exemples de sites d'études pour deux espèces étudiées pour (a) *Ostrya carpinifolia* dans le site d'étude n°72, et (b) *Pinus uncinata* dans le site d'étude n°37. 328

Figure 7.4. Dispositif de collecte des données lors de la campagne de terrain. (a) site d'étude n°65. (b) site d'étude n°70. Le décamètre représente le centre du dispositif, et les lignes jaunes rajoutées sur les photographies indiquent les limites..... 331

Figure 7.5. Structure des populations des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Les correspondances entre les classes et la hauteur des individus sont visibles dans le tableau 7.3. (b) Populations vulnérables. (c) Populations non vulnérables. La proportion de jeunes individus est représentée en bleu, et la proportion d'individus âgés en beige. 336

Figure 7.6. Distribution du nombre de jeunes individus et d'individus âgés dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) *Abies alba*. (b) *Ostrya carpinifolia*. (c) *Pinus cembra*. (d) *Pinus uncinata*. (e) *Quercus pubescens*. (f) *Sorbus aria*. (g) *Sorbus aucuparia*. (h) *Cytisophyllum*

<i>sessilifolium</i> . (i) <i>Juniperus oxycedrus</i> . Le sigle <i>Stab</i> correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle <i>Reg</i> correspond aux populations vulnérables. Le nombre de jeunes individus est représenté en bleu, et le nombre d'individus âgés en beige.	337
Figure 7.7. Distribution du nombre de jeunes pousses dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) <i>Abies alba</i> . (b) <i>Ostrya carpinifolia</i> . (c) <i>Quercus pubescens</i> . (d) <i>Sorbus aria</i> . (e) <i>Sorbus aucuparia</i> . (f) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> . (g) <i>Juniperus oxycedrus</i> . Le sigle <i>Stab</i> correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle <i>Reg</i> correspond aux populations vulnérables...	339
Figure 7.8. Part des individus sains et des individus atteints dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) <i>Abies alba</i> . (b) <i>Ostrya carpinifolia</i> . (c) <i>Pinus cembra</i> . (d) <i>Pinus uncinata</i> . (e) <i>Quercus pubescens</i> . (f) <i>Sorbus aria</i> . (g) <i>Sorbus aucuparia</i> . (h) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> . (i) <i>Juniperus oxycedrus</i> . Le sigle <i>Stab</i> correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle <i>Reg</i> correspond aux populations vulnérables. La proportion d'individus sains est représentée en vert, et la proportion d'individus atteints en jaune.....	340
Figure 7.9. Distribution du nombre d'individus morts dans les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. (a) <i>Abies alba</i> . (b) <i>Ostrya carpinifolia</i> . (c) <i>Pinus uncinata</i> . (d) <i>Quercus pubescens</i> . (d) <i>Sorbus aria</i> . (f) <i>Sorbus aucuparia</i> . (g) <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> . (h) <i>Juniperus oxycedrus</i> . Le sigle <i>Stab</i> correspond aux populations qui ne sont pas vulnérables, et le sigle <i>Reg</i> correspond aux populations vulnérables.	343
Figure 7.10. Synthèse de la comparaison de la structure et de la dynamique de population entre les populations qui ne sont pas considérées comme vulnérables et les populations vulnérables. <i>Cl. J</i> : Nombre total de jeunes individus. <i>Cl. V</i> : Nombre total d'individus âgés. <i>JP</i> : Nombre de jeunes pousses. <i>VM</i> : Nombre d'individus morts. <i>Prod. Eff</i> : Production effective de la population. <i>S. JP</i> : Taux de survie des jeunes pousses. <i>M. JV</i> : Taux de mortalité des individus. <i>BS. J</i> : Taux de jeunes individus sains. <i>BS. V</i> : Taux d'individus âgés sains. <i>R. BS</i> : Taux de résilience des individus.....	345
Figure 7.11. Perturbations anthropiques observées lors de la campagne de terrain. (a) et (b) Ouverture du milieu. (c) Abandon des friches agricoles. (d) Exploitation forestière.	348
Figure 7.12. Exemples de l'impact des perturbations anthropiques sur la dynamique de population des espèces. (a) Site d'étude n°120, milieu entretenu. (b) Site d'étude n°45, friche agricole abandonnée. (c) et (d) Site d'étude n°4, exploitation forestière dans laquelle on remarque la densité de la canopée et les nombreux prélèvements.	350

Figure 7.13. Sites d'études dans lesquels une dynamique progressive a été observée. (a) Site d'étude n°1, visualisation de la structure forestière. (b) Site d'étude n°62, présence de volis. (b) Site d'étude n°116, présence de chablis et de volis.	351
Figure 7.14. Exemples de structures de populations non vulnérables et de populations vulnérables. (a) Site d'étude n° 62, population vulnérable d' <i>Abies alba</i> . (b) Site d'étude n°5, population non vulnérable d' <i>Abies alba</i> . (c) Site d'étude n°132, population vulnérable de <i>Juniperus oxycedrus</i> . (d) Site d'étude n°65, population non vulnérable de <i>Juniperus oxycedrus</i>	354
Figure 7.15. Impacts observés sur des individus des espèces étudiées. (a) <i>Quercus pubescens</i> dans le site d'étude n°15. (b) <i>Pinus uncinata</i> dans le site d'étude n°47. (c) <i>Abies alba</i> dans le site d'étude n°26. (d) <i>Juniperus oxycedrus</i> dans le site d'étude n°66.	356
Figure 7.16. Signes de dépérissement d'un ensemble d'individus localisés dans un même site d'étude. (a) <i>Juniperus oxycedrus</i> et <i>Pinus sylvestris</i> . (b) <i>Juniperus oxycedrus</i> . (d) <i>Juniperus oxycedrus</i>	357
Figure 7.17. Exemples de résilience des espèces. (a) Rejet de souche de <i>Quercus pubescens</i> dans le site d'étude n°63. (b) Rejet de souche d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le site d'étude n°83 à la suite d'une perturbation anthropique. (c) Rejet de souche d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le site d'étude n°53.	359

Chapitre 8

Figure 8.1. Les quatre sous-modèles et leurs interactions.	368
Figure 8.2. Schéma synthétique des processus simulés dans ce modèle.	371
Figure 8.3. Diagramme d'activité : facteurs qui conditionnent les processus.	377
Figure 8.4. Diagrammes d'activités : étapes d'une graine à la plantule, et de la plantule à l'individu mature.	378
Figure 8.5. Arbre de décision pour l'identification des dynamiques spatiales de la répartition et de la densité des espèces étudiées. LS : limite supérieure de la répartition. LF : limite inférieure de la répartition.	383
Figure 8.6. Généralisation des résultats du modèle BiogeoProspect à l'échelle régionale.	385
Figure 8.7. Changements de la répartition des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de régression ou de progression de la répartition par rapport à la répartition actuelle de chacune des espèces. Le dégradé de marron indique la régression, et le dégradé de vert indique la progression de l'horizon H1 jusqu'à l'horizon H3. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5.	387
Figure 8.8. Modifications de la densité des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Les valeurs indiquent le pourcentage de diminution ou d'augmentation de la densité espèces par rapport à la densité actuelle dans la vallée de	

la Roya. Le dégradé de marron indique la diminution, et le dégradé de vert l'augmentation de la densité de l'horizon H1 jusqu'à l'horizon H3. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5..... 388

Figure 8.9. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 392

Figure 8.10. Modifications de la densité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 393

Figure 8.11. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 395

Figure 8.12. Modifications de la densité de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 396

Figure 8.13. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 398

Figure 8.14. Modifications de la densité de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques. Le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. (a) RCP2.6. (b) RCP4.5. (c) RCP8.5. 399

Figure 8.15. Changements de la répartition et de la densité d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. (a) Répartition : le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition. (b) Densité : le dégradé de marron indique la diminution de la densité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique l'augmentation de la densité. 401

Figure 8.16. Changements de la répartition de quatre espèces à l'horizon 2100 dans le Sud-Est de la France selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de la répartition entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de la répartition.

(a) <i>Abies alba</i> . (b) <i>Sorbus aucuparia</i> . (c) <i>Quercus pubescens</i> . (d) <i>Juniperus oxycedrus</i> . Ces cartographies sont visibles pour les neuf espèces étudiées aux trois horizons temporels et aux trois scénarios climatiques étudiés en annexe 8.4.	403
Figure 8.17. Synthèse de l'impact du changement global sur la répartition et la densité des neuf espèces étudiées à l'horizon 2100. Les flèches vertes indiquent une progression de la répartition ou une augmentation générale de la densité de l'espèce. Les flèches orange indiquent une régression de la répartition ou une diminution générale de la densité de l'espèce. Le sigle égal indique qu'il n'y a aucun changement. Plus les flèches sont larges, plus les changements sont importants. Les trois paliers sont 5 %, 20 % et 50 %	407
Figure 8.18. Synthèse des dynamiques spatiales de la répartition et de la densité des neuf espèces étudiées à l'horizon 2100. Les flèches rouges indiquent soit la contraction de la répartition plus en altitude ou plus au nord, soit la perte générale de densité dans la répartition. Les flèches jaunes indiquent soit le glissement de la répartition ou le basculement des noyaux de densité plus en altitude ou plus au nord. Les flèches bleues indiquent soit l'étirement de la répartition plus en altitude ou plus au nord, soit la progression générale de la densité dans la répartition.....	411
Figure 8.19. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP8.5. Ce schéma synthétique est visible pour les scénarios RCP2.6 et RCP4.5 en annexe 8.5.	414
Figure 8.20. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Abies alba</i> à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) répartition et (c) aire de viabilité à l'échelle régionale. (b) répartition et (d) viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya.	419
Figure 8.21. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Juniperus oxycedrus</i> à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) répartition et (c) aire de viabilité à l'échelle régionale. (b) répartition et (d) viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya.	420
Figure 8.22. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) répartition et (c) aire de viabilité à l'échelle régionale. (b) répartition et (d) viabilité à l'échelle de la vallée de la Roya.	421

Liste des tableaux

Chapitre 2

Tableau 2.1. Les différents statuts d'aires protégées dans le Sud-Est de la France. Pourcentage par rapport à la surface totale de la zone étudiée. <i>Les surfaces proviennent des données téléchargées sur le site de l'INPN, et les données appartiennent au Muséum national d'Histoire naturelle. Le contour du PNR du Mont-Ventoux n'est pas encore disponible au moment où ces calculs ont été réalisés, et la surface de ce dernier n'est donc pas prise en compte.</i>	90
Tableau 2.2. Espèces étudiées et résumé de leurs caractéristiques. Méd : espèce méditerranéenne ; Mt : espèce montagnarde ; Alp : espèce subalpine ou alpine ; G : généraliste ; S : spécialiste ; C : commune ; E : endémique ; A : anémochore ; B : barochore ; Z : zoochore. <i>Les informations proviennent de Rameau et al., 1999.</i>	100

Chapitre 3

Tableau 3.1. Descripteurs sélectionnés et relation avec les besoins des espèces végétales.	132
Tableau 3.2. Nombre et distance entre les états et étendue des descripteurs. Le symbole SU indique que le descripteur est sans unité.	134
Tableau 3.3. Matrice de confusion utilisée pour évaluer et comparer les résultats des modèles.	141
Tableau 3.4. Indices calculés à partir des matrices de confusion.	142
Tableau 3.5. Formules des indices utilisés pour la comparaison à l'échelle locale. La notation des formules est similaire à celle établie dans le tableau 3.3.	144
Tableau 3.6. Valeurs AUC des modèles pour l'ensemble des espèces étudiées.....	146
Tableau 3.7. Valeurs des indices TSS et SOR pour les 25 espèces étudiées.....	153
Tableau 3.8. Part du Sud-Est de la France estimée viable par le modèle ViaProb et le modèle Maxent pour les 25 espèces étudiées.	155
Tableau 3.9. Matrice de confusion entre les aires de viabilité issues des modèles Maxent et ViaProb et les absences et présences observées lors du transect de végétation. TP : vraies présences. TA : vraies absences. FP : fausses présences, c'est-à-dire les absences dans les aires de viabilité. FA : fausses absences, c'est-à-dire les présences hors des aires de viabilité. Certaines espèces n'apparaissent pas dans le tableau en raison de l'absence d'observation lors du transect de végétation, ou parce que la vallée de la Roya n'est pas viable pour ces espèces.	161
Tableau 3.10. Écart entre les valeurs SE et APP calculées à partir des aires de viabilité à l'échelle du Sud-Est de la France et à l'échelle de la vallée de la Roya. Certaines espèces n'apparaissent pas dans le	

tableau en raison de l'absence d'observation lors du transect de végétation, ou parce que la vallée de la Roya n'est pas viable pour ces espèces..... 168

Chapitre 4

Tableau 4.1. Caractéristiques climatiques des neuf classes climatiques. 186

Tableau 4.2. Nombre total d'observations dans les 327 sites étudiés..... 197

Chapitre 5

Tableau 5.1. Descripteurs sélectionnés pour modéliser la répartition des espèces..... 234

Tableau 5.2. Mesure de la robustesse des modèles. Les indices sont, le coefficient de corrélation de Pearson (noté r), du coefficient de corrélation de rang de Spearman (ρ), de l'erreur quadratique moyenne ($RMSE$) et de l'erreur moyenne ($AVError$)..... 244

Tableau 5.3. Évaluation des résultats des modèles. Les valeurs mentionnées sont la densité minimale ($DSmin$), la densité moyenne et l'écart-type entre parenthèses ($DSmoy$), la densité maximale ($DSmax$) et le taux d'occupation du Sud-Est de la France ($Taux$). Ces valeurs sont exprimées en pourcentage, qu'elles proviennent des observations sur le terrain (Obs) ou des résultats des modèles de régression ($Pred$)..... 247

Chapitre 6

Tableau 6.1. Résolution spatiale et précision thématique des cartes CLC..... 277

Tableau 6.2. Valeurs utilisées pour discrétiser la densité des espèces..... 280

Chapitre 7

Tableau 7.1. Nombre de sites d'études dans les populations non vulnérables et dans les populations vulnérables pour chacune des espèces étudiées..... 329

Tableau 7.2. Nombre d'individus étudiés et de jeunes pousses comptabilisées pour chacune des espèces lors de cette campagne de terrain. 330

Tableau 7.3. Indices de structure de la population..... 332

Tableau 7.4. Indices de dynamique de la population..... 333

Chapitre 8

Tableau 8.1. Temporalité des processus du modèle. *La temporalité du processus de production est dépendant des périodes de fructification des espèces..... 380

Tableau 8.2. Progression des limites inférieures et supérieures ainsi que du centroïde de la répartition des espèces étudiées dans la vallée de la Roya. Les valeurs indiquent la valeur pour la limite inférieure (Min), supérieure (Max) et le centroïde (Moy) en mètres. Le tableau indique également la différence

d'altitude moyenne entre les populations qui devraient se densifier et les populations qui devraient devenir moins denses (Ds).	391
Tableau 8.3. Modifications de la densité des espèces étudiées d'après les simulations du modèle. Les valeurs indiquent la diminution minimum (Min) et l'augmentation maximum (max), ainsi que la diminution moyenne dans les populations où la densité diminue (Moy D), et l'augmentation moyenne dans les populations qui se densifient (Moy A).	391
Tableau 8.4. Impact du changement global sur la répartition des espèces étudiées selon les sorties du modèle élaboré dans cette thèse, et les sorties des modèles corrélatifs utilisés comme des modèles de distribution. La colonne répartition fait référence aux sorties du modèle élaboré dans cette thèse, et la colonne viabilité, aux sorties du modèle ViaProb.	417

Liste des encadrés

Encadré 1.1. Les scénarios climatiques RCP utilisés dans le cinquième rapport du GIEC.....	12
Encadré 1.2. <i>Global Biodiversity Information Facility (GBIF)</i>	51
Encadré 1.3. Les modèles basés sur les enveloppes géographiques.	58
Encadré 1.4. L’approche de modélisation d’un ensemble de modèles.	61
Encadré 2.1. Les points chauds (hotspots) de biodiversité.	86
Encadré 2.2. Précisions systématiques.	101
Encadré 3.1. Transect de végétation dans la vallée de la Roya.....	133
Encadré 4.1. Les observations hors des aires de viabilité.	203
Encadré 4.2. Probabilité de présence et densité des espèces végétales.	213
Encadré 5.1. Organigramme méthodologique pour l’analyse des structures spatiales modélisées. .	258
Encadré 8.1. Les vecteurs de dissémination des espèces végétales.	373
Encadré 8.2. La banque de graines du sol.	375
Encadré 8.3. Compétition, facilitation et dynamique de populations des espèces.	379
Encadré 8.4. Impacts possibles du changement global sur la répartition d’ <i>Acis nicaeensis</i> et d’ <i>Atractylis cancellata</i>	404

Liste des annexes

Les annexes de ce manuscrit sont visibles dans le volume n°2

Chapitre 2

Annexe 2.1. Description des 25 espèces étudiées.

Annexe 2.2. Descripteurs : méthode de création et démarche de validation.

Chapitre 3

Annexe 3.1. Équations du modèle ViaProb.

Annexe 3.2. Paramétrages du modèle Maxent.

Annexe 3.3. Analyse de la distribution des probabilités le long des descripteurs.

Annexe 3.4. Seuils appliqués aux sorties des modèles.

Chapitre 4

Annexe 4.1. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité.

Annexe 4.2. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale.

Annexe 4.3. Probabilité de présence et densité des espèces végétales.

Chapitre 5

Annexe 5.1. Équations du modèle *Hurdle*.

Annexe 5.2. Les descripteurs statistiquement significatifs.

Annexe 5.3. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité.

Chapitre 6

Annexe 6.1. Modèle d'évolution de l'occupation du sol.

Annexe 6.2. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon les différents scénarios étudiés.

Annexe 6.3. Changements des aires de viabilité des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques.

Annexe 6.4. Identification des populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon les trois scénarios climatiques.

Chapitre 8

Annexe 8.1. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat.

Annexe 8.2. Le modèle BiogeoProspect : détails techniques et tests de sensibilité.

Annexe 8.3. Informations issues de la base de données TRY.

Annexe 8.4. Changements de la répartition des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques.

Annexe 8.5. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100.

Annexe 8.6. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité des espèces étudiées à l'horizon 2100.

L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France

Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à
l'horizon 2100 par la dynamique de population

Jury :

Président du jury

Philippe Choler, Directeur de recherche CNRS, Université Grenoble Alpes

Rapporteurs

Marianne Cohen, Professeure des universités, Université Paris-Sorbonne

Albin Ullmann, Maître de conférences HDR, Université de Bourgogne

Examineurs

Christine Voiron-Canicio, Professeure des universités, Université Côte d'Azur

Gabriele Casazza, Ricercatore, Università degli Studi di Genova

Julien Andrieu, Maître de conférences HDR, Université Côte d'Azur

L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France

Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à
l'horizon 2100 par la dynamique de population

Volume 2
ANNEXES

Chapitre 2. Cadre biogéographique et écologique.	8
Annexe 2.1. Présentation des espèces étudiées.	9
Annexe 2.2. Descripteurs : méthode de création et démarche de validation.	19
Chapitre 3. Le ViaProb, un nouveau modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle pour spatialiser les aires de viabilité des espèces à l'échelle régionale et à fine résolution spatiale.	29
Annexe 3.1. Équations du modèle ViaProb.	30
Annexe 3.2. Paramétrages du modèle Maxent.	33
Annexe 3.3. Distribution des probabilités le long des descripteurs de l'environnement.	34
Annexe 3.4. Seuils appliqués aux sorties des modèles.	61
Chapitre 4. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces : quelles implications dans un contexte de changement global ?	64
Annexe 4.1. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité.	65
Annexe 4.2. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale.	92
Annexe 4.3. Probabilité de présence et densité des espèces végétales.	118
Chapitre 5. Une modélisation de la densité des espèces : quelle contribution à l'étude des changements ?	122
Annexe 5.3. Équations des régressions logistiques et des régressions de Poisson appliquées aux 25 espèces étudiées.	123
Annexe 5.2. Identification des descripteurs qui apportent une contribution significative aux prédictions des modèles de régression logistique et des modèles de régression de Poisson.....	129
Annexe 5.3. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité	132
Chapitre 6. Modélisation de l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces et confrontation avec la répartition actuelle pour une meilleure compréhension des enjeux.	159
Annexe 6.1. Modèle d'évolution de l'occupation du sol.....	160
Annexe 6.2. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon les différents scénarios étudiés.....	166
Annexe 6.3. Changements des aires de viabilité des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques.....	170

Annexe 6.4. Identification des populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon les trois scénarios climatiques. 255

Chapitre 8. Modélisation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces : de l'intérêt de simuler les processus démographiques. 311

Annexe 8.1. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat..... 312

Annexe 8.2. Le modèle BiogeoProspect : détails techniques et tests de sensibilité. 325

Annexe 8.3. Informations issues de la base de données TRY. 345

Annexe 8.4. Changements de la répartition des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques..... 346

Annexe 8.5. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100. 432

Annexe 8.6. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité des espèces étudiées à l'horizon 2100..... 436

Chapitre 2. Cadre biogéographique et écologique.

Annexe 2.1. Présentation des espèces étudiées.

Les informations dans ces paragraphes proviennent de Rameau et al., 1994 et Rameau et al., 2008.

Les espèces méditerranéennes sont *Ostrya carpinifolia*, *Quercus pubescens*, *Juniperus oxycedrus*, *Argyrobium zanonii*, *Acis nicaeensis*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Atractylis cancellata*, *Brachypodium retusum* et *Lilium pomponium*.

Ostrya carpinifolia est un petit arbre caducifolié pouvant atteindre 15 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.1 - a**). Il se distingue par son écorce brun grisâtre, ces feuilles à pétiole court, ovales lancéolées et ses chatons qu'ils soient cylindriques, pendants et longs chez les mâles ou denses en forme de cônes chez les femelles. Pollinisée et dispersée par le vent, sa période de floraison est d'avril à mai et sa période de fructification d'août à septembre. *Quercus pubescens* est un arbre caducifolié pouvant atteindre 25 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.1 - b**). Il se reconnaît par son écorce noirâtre crevassée et écailleuse, ses bourgeons bruns pubescents et ces feuilles alternes lobées. Espèce à grande longévité, elle est pollinisée par les insectes et dispersée par le vent et les animaux. Sa période de floraison est d'avril à mai.

Juniperus oxycedrus est un arbuste sempervirent pouvant atteindre 10 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.1 - c**). Il se distingue par ces feuilles en aiguilles groupées par 3 et sur 6 rangs, présentant dessus deux bandes blanches séparées par une nervure médiane. Cette espèce est pollinisée par le vent et dispersée par les oiseaux. Sa période de floraison est au mois de mai.

Argyrobium zanonii est un sous-arbrisseau caducifolié de 10 à 30 cm qui se caractérise par une tige couchée et étalée d'un blanc argenté, et des fleurs jaunes solitaires ou réunies par 2 ou 3 au bout des tiges (cf. **figure A.2.1.1 - d**). Pollinisée par les insectes et dispersée par la gravité, sa période de floraison est comprise entre les mois de mai et juillet.

Acis nicaeensis, *Atractylis cancellata* et *Lilium pomponium* sont toutes trois des espèces herbacées. *Acis nicaeensis* est une plante vivace à bulbe de 20 à 40 cm (cf. **figure A.2.1.2 - a**). Elle se reconnaît par sa tige fleurie mesurant 10 à 20 cm avec une fleur blanche le plus souvent solitaire. Pollinisée par les insectes et dispersée par la gravité, sa période de floraison dure du mois de mars à avril. *Atractylis cancellata* se distingue par sa tige grêle dressée de 5 à 20 cm

composée de feuilles moles bordées de petites cils à peine épineux (cf. **figure A.2.1.2 - b**). Ces akènes, velus et ses fleurs violettes sont protégées par un involucre à folioles extérieures à épines grêles. Pollinisée et dispersée par les animaux, sa période de floraison s'étend du mois de mai à juillet.

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure A.2.1.1. Photographies des espèces étudiées. (a) *Ostrya carpinifolia*. (b) *Quercus pubescens*. (c) *Juniperus oxycedrus*. (d) *Argyrolobium zanonii*.

Enfin, *Lilium pomponium* est une plante vivace de 25 à 50 cm, facilement reconnaissable par ses fleurs, rouge vif, réunies en grappe très lâche et portées par de très longs pédoncules courbés (cf. **figure A.2.1.2 - e**). Pollinisée par les insectes et dispersée par la gravité, sa période de floraison est comprise en mai et juillet.

(a)



(b)



(c)



(d)



(e)



Figure A.2.1.2. Photographies des espèces étudiées. (a) *Acis nicaeensis*. (b) *Atractylis cancellata*. (c) *Aphyllanthes monspeliensis*. (d) *Brachypodium retusum*. (e) *Lilium pomponium* (Thierry Pernot [CC BY-SA 2.0 FR], via Tela Botanica ; <https://api.tela-botanica.org/img/0001726610.jpg>).

Aphyllanthes monspeliensis est une plante vivace de 10 à 25 cm en touffes serrées à souche dure (cf. **figure A.2.1.2 - c**). Elle se caractérise par de nombreuses tiges serrées, raides et striées terminées par une ou deux fleurs bleues, violacées ou blanches. Pollinisée par les insectes et dispersée par la gravité, sa période de floraison s'étend du mois d'avril au mois de juillet. *Brachypodium retusum* est également une plante vivace de 25 à 50 cm formant des touffes de tiges minces et raides (cf. **figure A.2.1.2 - d**). Elle est composée de feuilles sur deux rangs enroulés en long et un peu piquantes qui se terminent par des épis constitués d'un à cinq épillets rapprochés et dressés. Sa période de floraison dure du mois de mai au mois de juillet. C'est une espèce pollinisée par les insectes et dispersée par les animaux.

Les espèces montagnardes sont *Abies alba*, *Pinus cembra*, *Pinus uncinata*, *Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, *Cytisophyllum sessilifolium*, *Carlina acanthifolia*, *Prenanthes purpurea* et *Primula marginata*.

Abies alba est un arbre sempervirent à grande longévité pouvant atteindre 50 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.3 - a**). Cette espèce se caractérise par une écorce lisse d'un gris argenté et des feuilles linéaires, non piquantes, disposées sur deux rangs, présentent deux raies blanches sur la face inférieure. Sa période de floraison est au mois de mai, mais elle atteint sa période de maturité courant septembre et octobre. C'est une espèce pollinisée et dispersée par le vent. *Pinus cembra* et *Pinus uncinata* sont deux des arbres sempervirents pouvant atteindre 25 mètres de hauteur. *Pinus cembra* se distingue par son écorce gris verdâtre et ses aiguilles réunies en faisceaux par 5, longues de 6 à 12 cm (cf. **figure A.2.1.3 - b**). Son inflorescence mâle est d'abord rouge puis jaune et son inflorescence femelle très reconnaissable est violacée. Pollinisée par le vent, ses graines sont grosses et sans ailes, cette espèce est donc principalement disséminée par les animaux et notamment par *Nucifragas caryocates*. *Pinus uncinata* elle se caractérise par une écorce gris-brun foncé et des aiguilles réunies par 2, vert foncé de 3 à 8 cm de long et des écailles sur ses cônes possédant un écusson plus ou moins saillant et une pyramide recourbée formant un crochet avec l'écaille (cf. **figure A.2.1.3 - c**). Espèce pollinisée par le vent, ses graines, plus légères, sont principalement dispersées par le vent.

(a)



(b)



(c)



Figure A.2.1.3. Photographies des espèces étudiées. (a) *Abies alba*. (b) *Pinus cembra*. (c) *Pinus uncinata*.

Sorbus aria est un arbre caducifolié pouvant atteindre 20 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.4 - a**). Cette espèce se caractérise par un tronc droit et une écorce grise lisse, des feuilles alternes, ovales, vert-gris et des fruits ovoïdes rouges ou orangés. Ses fleurs régulières, petites et blanches sortent au mois de mai. Pollinisée par les insectes, elle est principalement dispersée par les animaux. *Sorbus aucuparia*, appartenant au même genre que *Sorbus aria*, est un arbre caducifolié pouvant atteindre 20 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.4 - b**). Cette espèce se caractérise par un tronc souvent court, une écorce d'abord gris clair puis gris noirâtre, des feuilles alternes composées de 9 à 15 folioles presque entièrement dentées sauf près du pétiole. Espèce pollinisée par les insectes, ses fleurs, régulières, petites et blanches font leur apparition du mois de mai à juin. Ces fruits, petits, sphériques et rouges sont

fortement appréciés par les oiseaux qui forment le principal moyen de dispersion de ses graines.

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure A.2.1.4. Photographies des espèces étudiées. (a) *Sorbus aria*. (b) *Sorbus aucuparia*. (c) *Cytisophyllum sessilifolium* (Jean-Jacques Houdré [CC BY-SA 2.0 FR], via Tela Botanica; <https://api.tela-botanica.org/img:0000943680.jpg>). (d) *Carlina acanthifolia*.

Cytisophyllum sessilifolium est un arbrisseau caducifolié pouvant atteindre 2 mètres de hauteur (cf. **figure A.2.1.4 - c**). Cette espèce se caractérise par des tiges dressées brunes avec les feuilles des rameaux stériles à trois folioles presque arrondies, et des fleurs papilionacées jaunes. C'est une espèce pionnière, qui s'installe avant la fermeture d'un milieu, elle est pollinisée par les insectes et dispersée par les fourmis. Sa période de floraison est comprise

entre le mois de mai et de juin. *Carlina acanthifolia* est une plante acaule à souche épaisse (cf. **figure A.2.1.4 - d**). Elle se distingue par ses grandes feuilles disposées en rosette, posées au sol, velues et cotonneuses. En son centre, une fleur à corolle jaunâtre ou rougeâtre. Pollinisée par les insectes et dispersée par le vent ou les oiseaux, sa période de floraison est comprise en juin et septembre.

Prenanthes purpurea est une plante vivace pouvant atteindre 150 cm (cf. **figure A.2.1.5 - a**). Elle se caractérise par une tige dressée, ramifiée, des feuilles molles embrassantes, en cœur à la base, et des capitules à 5 fleurs violettes penchés, disposés en panicules sur d'assez longs pédoncules. Sa période de floraison est comprise entre juin et juillet, elle est pollinisée par les insectes et dispersée par les animaux. *Primula marginata* est une plante vivace pouvant atteindre 12 cm de hauteur (cf. **figure A.2.1.5 - b**). Elle se caractérise par une tige grêle dressée simple ou rameuse et une hampe dépassant un peu les feuilles obovales, lisses et fortement dentées. Ses fleurs d'un rose violet disposées en ombelles dressées apparaissent entre le mois de juin et juillet. Elle est, de ce fait, pollinisée par les insectes et dispersée par gravité.

(a)



(b)



Figure A.2.1.5. Photographies des espèces étudiées. (a) *Prenanthes purpurea*. (b) *Primula marginata*.

Les espèces alpines sont *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium uliginosum*, *Antennaria dioica*, *Berardia lanuginosa*, *Dryas octopetala*, *Gentiana bavarica* et *Gentiana verna*.

Les espèces alpines ou subalpines sont *Antennaria dioica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Berardia lanuginosa*, *Dryas octopetala*, *Gentiana bavarica*, *Gentiana verna* et *Vaccinium uliginosum*.

Arctostaphylos uva-ursi est un sous-arbrisseau sempervirent pouvant atteindre 200 cm (cf. **figure A.2.1.6 - a**). Cette espèce se caractérise par des tiges couchées, rampantes ou pendantes. Ces feuilles ovales sont brillantes dessus et ses fleurs grappes de fleurs blanches produisent des baies globuleuses rouges. Pollinisée par les insectes et dispersée par les oiseaux, sa période de floraison est comprise entre mars et juillet. *Vaccinium uliginosum* est un arbrisseau caducifolié pouvant atteindre 80 cm de hauteur (cf. **figure A.2.1.6 - b**). C'est un arbrisseau très ramifié, ce qui le différencie de *Vaccinium myrtillus*. En forme de buisson, cette espèce possède des feuilles alternes, vert pâle nervurées en réseau qui deviennent rouge violacé à l'automne. Ces fleurs apparaissent entre le mois de mai et de juillet, sous forme d'inflorescences en grappes penchées de 4 ou 5 fleurs blanches ou rose en forme de grelots. Ces baies sont globuleuses d'un bleu sombre à noir. Espèce pollinisée par les insectes, ces baies attirent les oiseaux et ces graines sont principalement dispersées par les oiseaux.

Berardia lanuginosa est une plante vivace de 15 cm à la tige presque nulle (cf. **figure A.2.1.6 - c**). Elle se caractérise par des feuilles blanches verdâtres, fortement nervées, ovales et dentées. Son involucre est gros, globuleux à folioles tomenteuses étroitement lancéolées. Sa fleur, blanche, est observable entre le mois de juin et le mois d'août. Espèce pollinisée par les insectes, ses akènes jaunâtres sont dispersés par le vent. *Dryas octopetala* est une plante vivace pouvant atteindre 15 cm de hauteur (cf. **figure A.2.1.6 - d**). Elle se caractérise par une souche ligneuse, ramifiée, appliquée sur le sol ou les rochers, des feuilles en rosette, blanc argenté en dessous et vert dessus, et d'une grande fleur blanche solitaire, composé de 7 à 9 pétales, observable du mois de mai à août. Pollinisée par les insectes ou autogame, ces akènes sont surmontés d'une longue arête plumeuse qui permet une dispersion efficace par le vent.

(a)



(b)



(c)



(d)



Figure A.2.1.6. Photographies des espèces étudiées. (a) *Arctostaphylos uva-ursi*. (b) *Vaccinium uliginosum*. (c) *Berardia lanuginosa*. (d) *Dryas octopetala*.

Antennaria dioica est une plante vivace pouvant atteindre 40 cm de hauteur (cf. **figure A.2.1.7 - a**). Elle se caractérise par une souche rameuse émettant des rejets couchés portant des rosettes de feuilles, et des tiges dressées, blanches et cotonneuses. Son involucre, observable entre mai et juillet, permet de différencier les pieds mâles, composés de bractées larges blanches, et les pieds femelles, composés de bractées ovales allongées roses. Espèce pollinisée par les insectes, ces akènes sont dispersés par le vent.

Gentiana verna et *Gentiana bavarica* sont deux plantes vivaces d'une dizaine de centimètres, composées d'une tige florifère dressée et terminée par une seule fleur (cf. **figure A.2.1.7 - b**

c). Ces deux espèces sont caractérisées par des fleurs d'un bleu vif, assez grandes pour *Gentiana verna*. *Gentiana bavarica* est caractérisée par des feuilles inférieures rapprochées, plus ou moins imbriquées, toutes obovales, ce qui distingue d'ailleurs cette espèce de *Gentiana rostanii*, dont les feuilles sont elliptiques. Ces deux espèces sont pollinisées par les insectes, et leur période de floraison se situe entre les mois d'avril et d'août pour *Gentiana verna*, et entre juillet et août pour *Gentiana bavarica*.

(a)



(b)



(c)



Figure A.2.1.7. Photographies des espèces étudiées. (a) *Antennaria dioica*. (b) *Gentiana verna*. (c) *Gentiana bavarica*.

RAMEAU, J.-C., MANSION, D. & DUMÉ, G., (1994), *Flore forestière française : guide écologique illustré. 2 : Montagnes*, Institut pour le Développement Forestier, Paris, 2421 p.

RAMEAU, J.-C., MANSION, D., DUMÉ, G. & GAUBERVILLE, C., (2008), *Flore forestière française : guide écologique illustré. 3 : Région méditerranéenne*, Institut pour le Développement Forestier, Paris, 2426 p.

Annexe 2.2. Descripteurs : méthode de création et démarche de validation.

Table des matières

Méthode de création des descripteurs climatiques.....	20
Méthode de création du descripteur géologique.	26

Méthode de création des descripteurs climatiques.

Données

Modèle numérique de terrain (IGN).

Le Modèle Numérique de Terrain (MNT) résulte de la concaténation de dalles MNT issues de la base de données BD ALTI® V2 de l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN). D'une résolution de 25 mètres, ce MNT a été rééchantillonné à 50 mètres avant d'être traité pour la création de descripteurs topographiques tels que la pente, l'exposition, la distance à la mer, l'encaissement et la rugosité. Une transformation logarithmique de la distance à la mer a été réalisée car son influence sur le climat diminue rapidement lorsque l'on s'éloigne de cette dernière. L'encaissement et la rugosité ont été calculés à plusieurs résolutions spatiales, à savoir 100m, 200m, 500m, 1000m, 5000m, 10000m, 15000m, 20000m. Les descripteurs ont été normalisés afin que les régressions linéaires multiples ne soient pas biaisées.

Sorties du modèle ALADIN-Climat (CNRM).

Le modèle ALADIN-Climat du Centre National de Recherches Météorologiques (CNRM) est un modèle de circulation générale d'une résolution spatiale de 8 kilomètres. Le modèle ALADIN-Climat propose des données climatiques sur la période de référence 1976-2005 ainsi que sur des simulations du climat futur selon les scénarios établis par le GIEC. Dans le cadre de cette étude, trois sorties de ce modèle sur la période de référence ont été utilisées. Il s'agit des températures minimales moyennes mensuelles (NORTNAV), des températures maximales moyennes mensuelles (NORTXAV), et la somme des précipitations moyennes mensuelles (NORRR). Les données ont été exportées sur l'ensemble de la zone d'étude – 600 mailles de la grille safran du modèle ALADIN-Climat (cf. **figure A.2.2.1 - a**) – depuis le site DRIAS-Climat.

Stations météorologiques (Météo-France).

Les données des stations météorologiques proviennent de Météo-France. 143 stations sur l'ensemble de la zone d'étude ont été sélectionnées (cf. **figure A.2.2.1 - b**). Elles sont localisées dans des milieux aux caractéristiques topographiques et géographiques variées. Elles se caractérisent par la présence de données complètes sur la période de référence 1976-2005 pour les trois descripteurs climatiques étudiés.

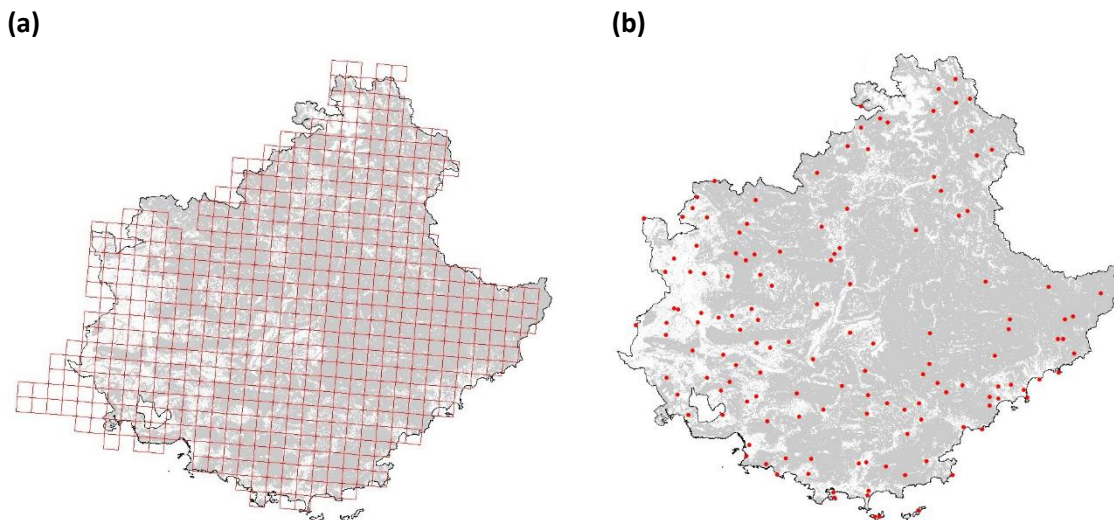


Figure A.2.2.1. Localisation des 600 mailles de la grille safran de 8 km de résolution (a) et des stations météorologiques (b).

Une comparaison entre les données du modèle ALADIN-Climat et les données des stations météorologiques a été effectuée afin d'identifier les biais du modèle ALADIN-Climat (cf. **tableau A.2.2.3**). Ces biais ont été utilisés pour corriger les résultats des deux méthodes décrites ci-après.

Les températures.

La création des cartes climatiques à fine résolution spatiale repose sur la méthode de descente d'échelle statistique par régression environnementale mise en place par Martin *et al.*, (2013). La méthode consiste à affiner les données climatiques par l'intermédiaire de calculs de régressions linéaires multiples entre les données issues du modèle ALADIN-Climat, d'une résolution de 8 kilomètres, et les descripteurs de l'environnement d'une résolution de 50 mètres (cf. **figure A.2.2.2**). Les calculs de ces régressions sont effectués de façon itérative en supprimant le descripteur le moins performant à chaque itération afin de ne retenir que les descripteurs les plus performants. Les calculs des régressions sont effectués pour chaque mois de l'année, sans recherche de liens entre les mois. La mesure de la robustesse des modèles est réalisée au travers du coefficient de corrélation multiple (R), du coefficient de détermination (R^2), de la racine de la moyenne des carrés des résidus (RMCE), de l'erreur type (ET), et de l'analyse des résidus. Enfin, la validation des régressions environnementales consiste à comparer les températures modélisées aux valeurs réellement observées par les stations météorologiques (Martin *et al.*, 2013). Dès lors, les modèles sélectionnés sont ceux

qui présentent, à la fois un R^2 le plus élevé possible et un RMCE le plus faible possible, mais aussi ceux dont les résultats présentent des écarts à la réalité les plus faibles possible.

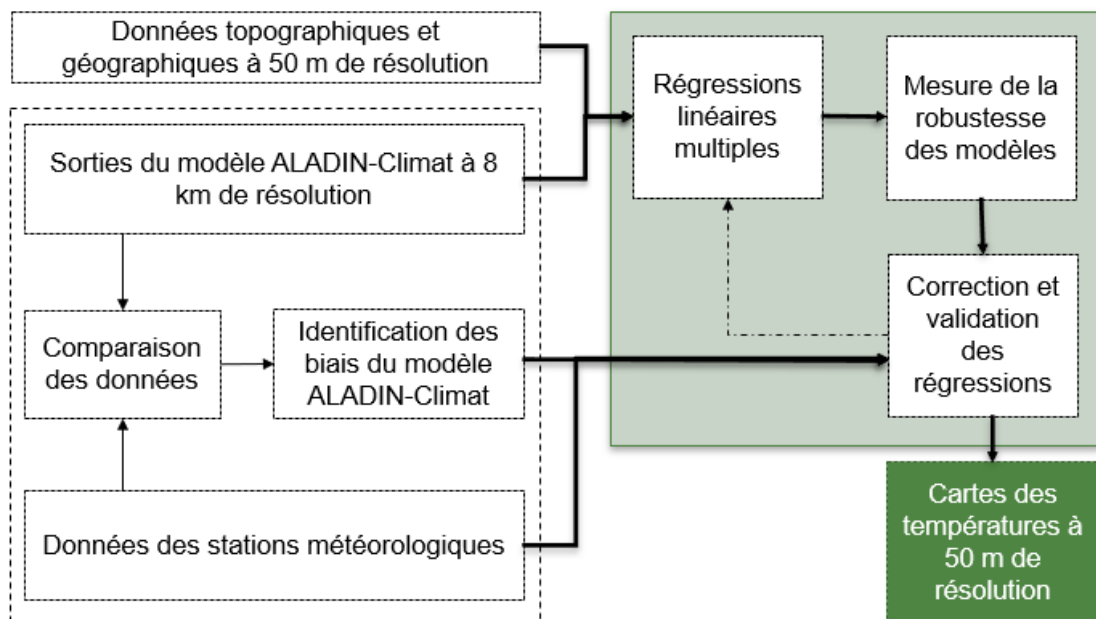


Figure A.2.2.2. Organigramme méthodologique de création des cartes des températures.

Les précipitations.

Concernant les précipitations, la méthode de descente d'échelle statistique par régression environnementale s'est avérée insatisfaisante (Martin *et al.*, 2013). Dès lors, une méthode géostatistique d'interpolation a été sélectionnée (Li et Heap, 2014). Bien que les localisations des centroïdes des mailles ALADIN n'ont pas une réelle signification géographique, elles ont tout de même été utilisées afin de permettre la création prochaine de cartes de précipitations futures selon les différents scénarios climatiques proposés par les données du modèle ALADIN-Climat (cf. **figure A.2.2.3**) Le choix de la méthode d'interpolation résulte d'une comparaison entre plusieurs méthodes : krigeage, co-krigeage ; IDW. La sélection de la méthode la plus adaptée est effectuée par comparaison des résultats aux valeurs des stations météorologiques. Cette comparaison est réalisée pour trois descripteurs climatiques que sont la moyenne mensuelle, la somme annuelle et le nombre de mois sec annuel. Le krigeage est la méthode sélectionnée.

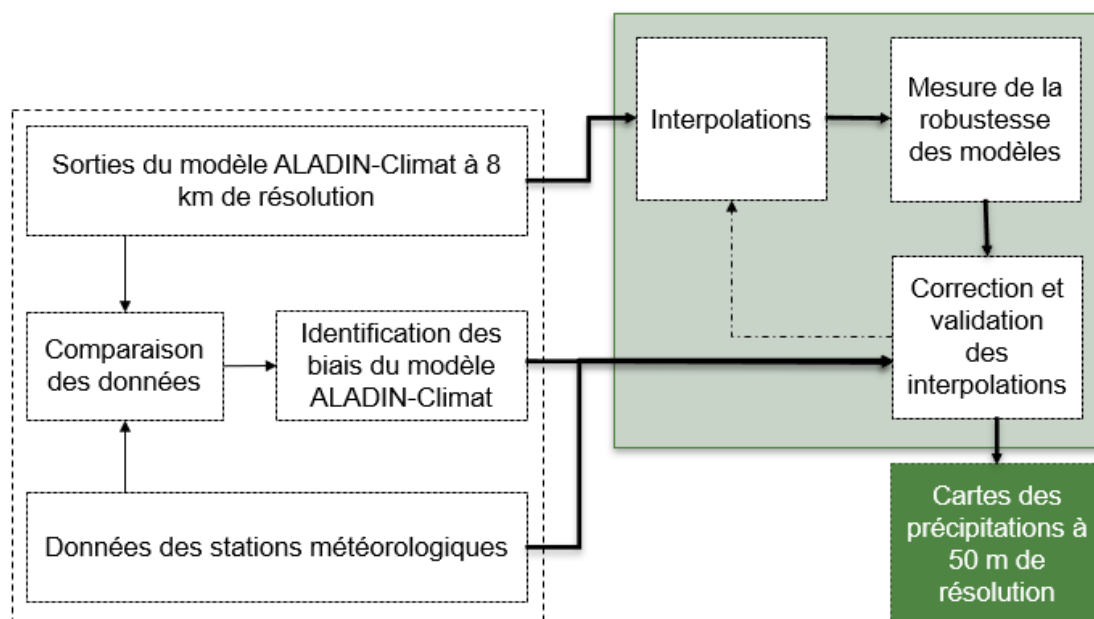


Figure A.2.2.3. Organigramme méthodologique de création des cartes des précipitations.

Résultats

Les modèles statistiques sélectionnés présentent un coefficient de corrélation multiple R compris entre 0.97 et 0.99, et un coefficient de détermination R^2 compris entre 0.94 et 0.99. Les valeurs RMCE sont comprises entre 0.42 et 0.85 (cf. **tableau A.2.2.1**). En moyenne, l'écart entre les sorties des modèles et la réalité des stations météorologiques est de 1.3 ± 0.7 °C pour les températures minimales, et 0.9 ± 0.7 °C pour les températures maximales (cf. **tableau A.2.2.2**). Toutefois, ces valeurs varient selon les mois modélisés (cf. **tableau A.2.2.2**), mais la distribution statistique des valeurs modélisées correspond à celle des valeurs observées (cf. **figure A.2.2.4** et **figure A.2.2.5**). Concernant les cartes des précipitations moyennes mensuelles, l'écart moyen entre les sorties des modèles et les valeurs des stations météorologiques est de 11 ± 10 millimètres. Les écarts à la réalité varient de 6 ± 4 mm pour le mois de juillet à 16 ± 16 mm pour le mois de septembre (cf. **tableau A.2.2.2**). La somme de toutes les précipitations mensuelles permet de comparer les précipitations annuelles modélisées aux précipitations annuelles observées. L'erreur moyenne est de 90 ± 70 mm. La comparaison des distributions statistiques (**figure A.2.2.6**) montre que les précipitations modélisées présentent une différence significative avec les précipitations observées en raison de la différence d'échelle spatiale (interpolation des centroïdes de grille de 8 km par rapport aux stations météorologiques locales) entre les ensembles de données. Cependant, la

comparaison des erreurs moyennes indique que ces résultats sont pertinents pour cette étude.

Tableau A.2.2.1. Robustesse des régressions linéaires multiples. Tn : température minimale. Tx : température maximale.

Mois	R Tn - Tx	R ² Tn - Tx	ET Tn - Tx	RMCE Tn - Tx
Janvier	0.95 – 0.98	0.96 – 0.99	0.66 – 0.43 °C	0.65 – 0.42 °C
Février	0.95 – 0.98	0.96 – 0.99	0.70 – 0.49 °C	0.71 – 0.48 °C
Mars	0.96 – 0.96	0.97 – 0.97	0.62 – 0.62 °C	0.61 – 0.61 °C
Avril	0.97 – 0.98	0.98 – 0.99	0.55 – 0.63 °C	0.54 – 0.62 °C
Mai	0.97 – 0.97	0.98 – 0.98	0.53 – 0.72 °C	0.53 – 0.71 °C
Juin	0.96 – 0.98	0.97 – 0.98	0.60 – 0.67 °C	0.59 – 0.66 °C
Juillet	0.96 – 0.98	0.97 – 0.98	0.62 – 0.77 °C	0.61 – 0.76 °C
Aout	0.96 – 0.98	0.97 – 0.98	0.68 – 0.85 °C	0.68 – 0.86 °C
Septembre	0.95 – 0.98	0.96 – 0.98	0.68 – 0.67 °C	0.67 – 0.66 °C
Octobre	0.94 – 0.98	0.94 – 0.99	0.78 – 0.51 °C	0.78 – 0.50 °C
Novembre	0.92 – 0.98	0.93 – 0.99	0.86 – 0.45 °C	0.85 – 0.45 °C
Décembre	0.92 – 0.98	0.93 – 0.99	0.77 – 0.46 °C	0.76 – 0.47 °C

Tableau A.2.2.2. Comparaison des résultats avec les stations météorologiques. Tn : température minimale. Tx : température maximale. Moy : moyenne. E.c. : écart-type.

Mois	Tn Moy ± e.c.	Tx Moy ± e.c.	Précipitation Moy ± e.c.
Janvier	1.5 ± 1.1 °C	0.8 ± 0.7 °C	11 ± 12 mm
Février	1.4 ± 1.1 °C	0.9 ± 0.7 °C	12 ± 9 mm
Mars	1.2 ± 0.9 °C	1.1 ± 0.9 °C	13 ± 7 mm
Avril	0.9 ± 0.7 °C	0.7 ± 0.5 °C	8 ± 11 mm
Mai	0.9 ± 0.7 °C	0.8 ± 0.6 °C	13 ± 10 mm
Juin	1.1 ± 0.8 °C	0.8 ± 0.6 °C	11 ± 8 mm
Juillet	1.3 ± 0.9 °C	0.9 ± 0.7 °C	6 ± 4 mm
Aout	1.5 ± 1.1 °C	1.3 ± 1.0 °C	9 ± 5 mm
Septembre	1.4 ± 1.0 °C	0.8 ± 0.6 °C	16 ± 16 mm
Octobre	1.4 ± 1.0 °C	0.7 ± 0.5 °C	14 ± 15 mm
Novembre	1.5 ± 1.1 °C	0.7 ± 0.6 °C	12 ± 16 mm
Décembre	1.5 ± 1.1 °C	0.8 ± 0.7 °C	10 ± 10 mm

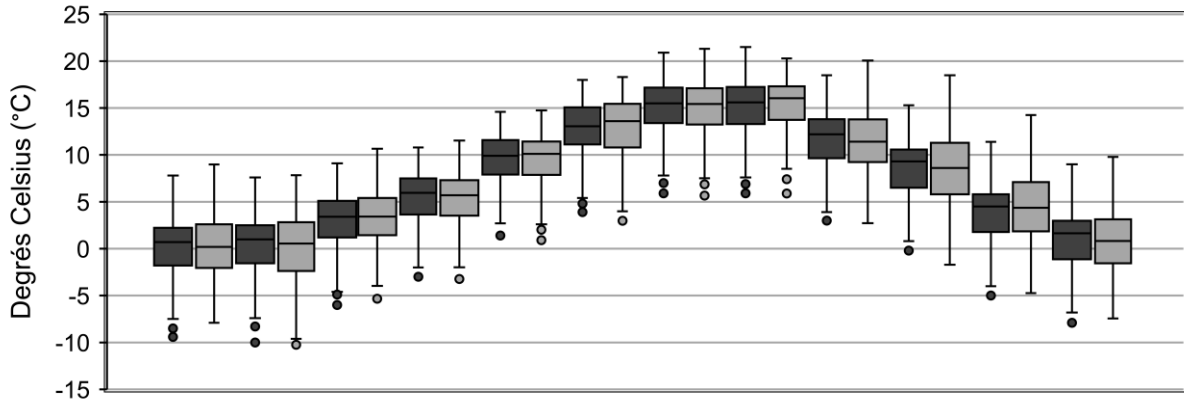


Figure A.2.2.4. Distribution statistique des températures minimales moyennes mensuelles. Comparaison entre les résultats des modèles de régression (gris sombre) et les stations météorologiques (gris clair). Chaque pair (gris sombre et gris clair) représente un mois de l'année.

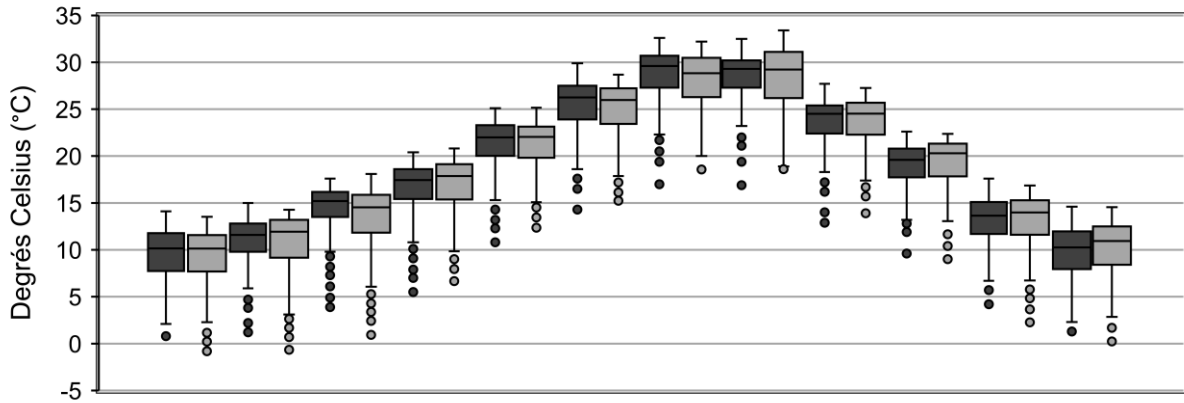


Figure A.2.2.5. Distribution statistique des températures maximales moyennes mensuelles. Comparaison entre les résultats des modèles de régression (gris sombre) et les stations météorologiques (gris clair). Chaque pair (gris sombre et gris clair) représente un mois de l'année.

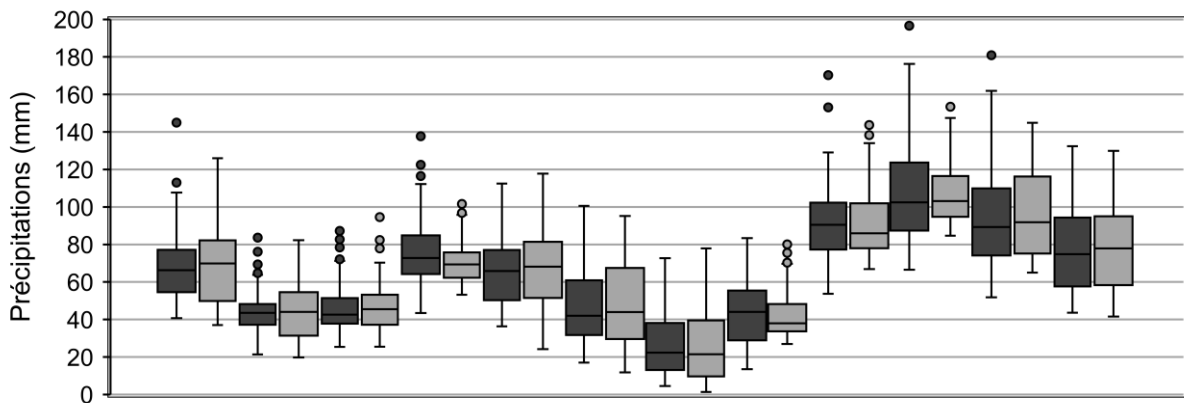


Figure A.2.2.6. Distribution statistique de la somme des précipitations moyennes mensuelles. Comparaison entre les résultats des modèles de régression (gris sombre) et les stations météorologiques (gris clair). Chaque pair (gris sombre et gris clair) représente un mois de l'année.

Tableau A.2.2.3. Comparaison entre les données du modèle ALADIN-Climat et les stations météorologiques pour chaque mois de l'année.

TN	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ALADIN	-0.68	-0.41	1.73	4.30	7.81	11.57	14.20	14.29	11.03	6.77	3.02	0.69
ST METEO	0.14	0.37	2.85	5.35	9.41	12.66	15.01	14.97	11.62	8.64	3.93	1.05
Diff	-0.81	-0.78	-1.12	-1.05	-1.60	-1.09	-0.80	-0.68	-0.59	-1.87	-0.92	-0.36
TX	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ALADIN	5.16	6.56	8.98	12.25	16.11	19.61	23.39	23.98	20.11	14.54	9.28	6.03
ST METEO	9.54	10.85	13.81	16.46	20.71	24.83	27.91	27.45	23.72	19.02	13.35	10.10
Diff	-4.25	-4.18	-5.05	-4.24	-5.06	-5.74	-5.10	-4.26	-3.37	-4.20	-3.68	-3.62
Pr	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ALADIN	86.32	66.15	62.94	63.30	97.33	81.34	47.97	32.17	88.57	104.35	99.67	87.64
ST METEO	67.30	44.86	45.44	75.92	66.83	47.20	27.49	43.43	91.65	107.44	95.07	77.11
Diff	19.02	21.29	17.50	-12.62	30.49	34.14	20.49	-11.25	-3.08	-3.09	4.59	10.53

Méthode de création du descripteur géologique.

Les données géologiques proviennent du Bureau de Recherches Géologiques et Minières (BRGM). Les cartes géologiques à l'échelle 1 : 250 000 de Nice, Marseille, Montpellier, Gap, Valence et Annecy ont été récupérées par l'intermédiaire du portail d'accès aux données géo scientifiques INFOTERRE. La carte géologique sur l'ensemble de la zone étudiée résulte d'une méthode de digitalisation automatique qui repose sur une méthode de segmentation d'images par l'algorithme de la ligne de partage des eaux.

Pour calculer la marge d'erreur, une distribution aléatoire de points a été réalisée dans chacune des classes résultantes de cette méthode de digitalisation automatique (cf. **figure A.2.2.7**). Ce sont 10 points qui ont été distribués dans chacune des classes, soit 70 points de vérification (cf. **figure A.2.2.7**). Il s'est agi par la suite de vérifier point par point la concordance entre le résultat de la méthode de digitalisation automatique et les cartes issues du portail d'accès INFOTERRE. Cette méthode de validation indique que la marge d'erreur est de 12 %.

Cette carte a, par la suite, été reclassée en seulement quatre classes que sont les zones calcaires, les zones siliceuses, les zones mixtes, et les zones instables telles que les zones où l'on retrouve des alluvions, des colluvions ou bien des éboulis. Cela afin de caractériser le substrat du sol, qui conditionne la présence d'humidité et de nutriments dans le sol.

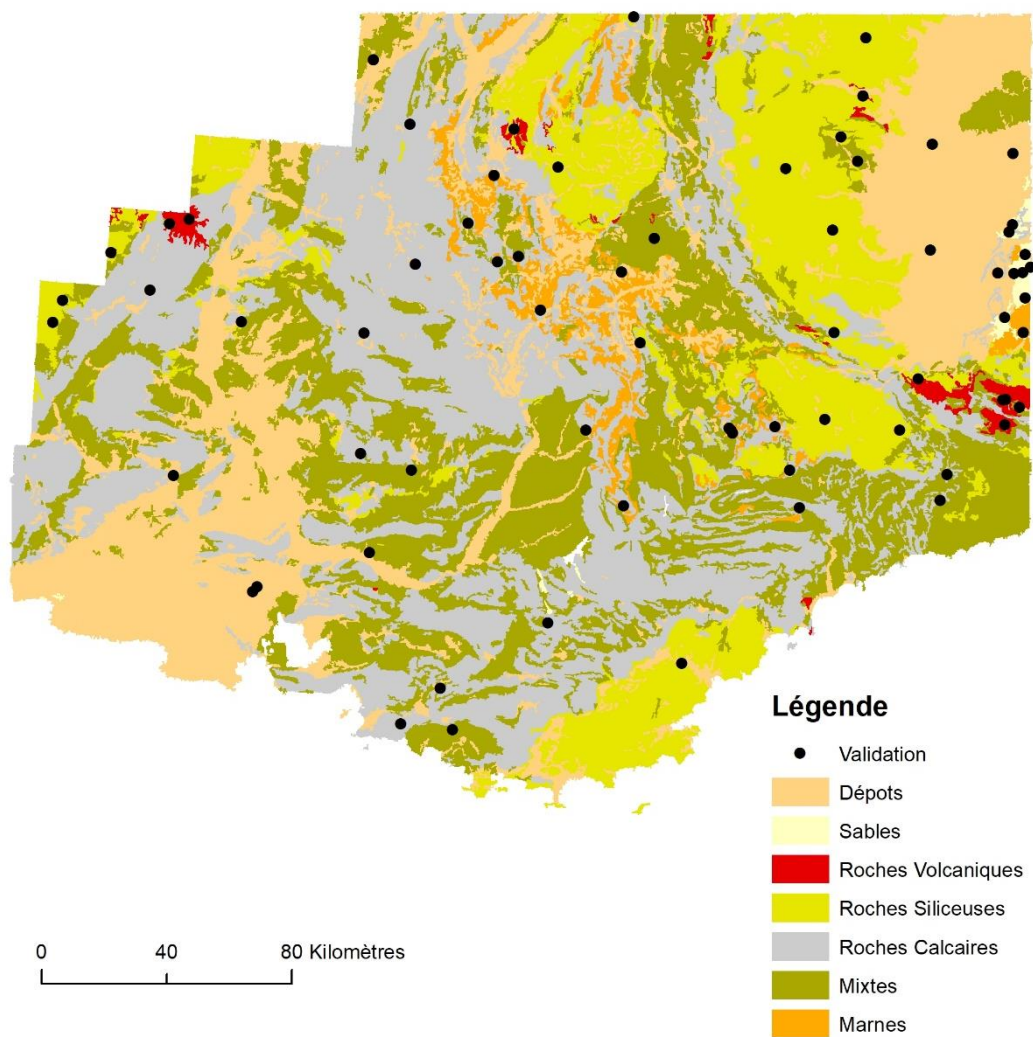


Figure A.2.2.7. Résultat de la méthode de digitalisation automatique et localisation des points de vérification pour validation du résultat.

Li J., Heap A. D., 2014. Spatial interpolation methods applied in the environmental sciences : A review. *Environmental Modeling & Software*, **53**, 173-189.

Martin N., Carrega P., Adnes C., 2013. Downscaling à fine résolution spatiale des températures actuelles et futures par modélisation statistique des sorties ALADIN-Climat sur les Alpes-Martimes (France). *Climatologie*, **10**, 51-72.

Chapitre 3. Le ViaProb, un nouveau modèle corrélatif basé sur l'analyse fréquentielle pour spatialiser les aires de viabilité des espèces à l'échelle régionale et à fine résolution spatiale.

Annexe 3.1. Équations du modèle ViaProb.

Hd est une mesure de l'information apportée par la répartition des relevés dans les états du descripteur. H détermine la quantité d'information apportée par chacun des descripteurs. Ces quantités d'informations se mesurent en binon. Ces valeurs sont calculées de la manière suivante dans le modèle :

$$Hd = \frac{\text{Log}_2 \left(\frac{n_1! + n_2! + \dots + n_i!}{nt!} \right)}{nt}$$

Où n_1, n_2, n_i sont les nombres de relevés présents dans chaque état du descripteur et nt le nombre total de relevés où le descripteur a été observée.

On sait que

$$\text{Log}_2(x + y) = \text{Log}_2(x) + \text{Log}_2(y)$$

$$\text{Log}_2 \left(\frac{x}{y} \right) = \text{Log}_2(x) - \text{Log}_2(y)$$

$$\text{Log}_2(x!) = \frac{\ln(x!)}{\ln(2)}$$

Donc

$$Hd = \frac{[(\text{Log}_2(n_1!) + \text{Log}_2(n_2!) + \dots + \text{Log}_2(n_i!)) - (\text{Log}_2(nt!))]}{nt}$$

$$Hd = \frac{\left[\left(\frac{\ln(n_1!)}{\ln(2)} + \frac{\ln(n_2!)}{\ln(2)} + \dots + \frac{\ln(n_i!)}{\ln(2)} \right) - \left(\frac{\ln(nt!)}{\ln(2)} \right) \right]}{nt}$$

On sait que

$$\ln(x!) = x \times \ln(x) - x + \frac{1}{2} \ln(2\pi x)$$

Donc

$$Hd = \frac{\left[\left(\frac{\left(n_1 \times \ln(n_1) - n_1 + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_1) \right)}{\ln(2)} + \frac{\left(n_2 \times \ln(n_2) - n_2 + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_2) \right)}{\ln(2)} + \dots + \frac{\left(n_i \times \ln(n_i) - n_i + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_i) \right)}{\ln(2)} \right) - \left(\frac{\left(nt \times \ln(nt) - nt + \frac{1}{2} \ln(2\pi nt) \right)}{\ln(2)} \right) \right]}{nt}$$

He est une mesure de l'information apportée par la répartition des occurrences de l'espèce dans les relevés. He la quantité d'information apportée par chacune des espèces étudiées. Ces quantités d'informations se mesurent en binon. Ces valeurs sont calculées de la manière suivante dans le modèle :

$$He = \frac{\text{Log}_2 \left(\frac{n_{pr}! + n_{abs}!}{nt!} \right)}{nt}$$

Où n_{pr} est le nombre d'occurrences de l'espèce, n_{nt-pr} le nombre total de relevés où l'espèce n'a pas été observée et nt le nombre total de relevés où le descripteur a été observée.

On sait que

$$\text{Log}_2(x + y) = \text{Log}_2(x) + \text{Log}_2(y)$$

$$\text{Log}_2\left(\frac{x}{y}\right) = \text{Log}_2(x) - \text{Log}_2(y)$$

$$\text{Log}_2(x!) = \frac{\ln(x!)}{\ln(2)}$$

Donc

$$He = \frac{\left[\left(\text{Log}_2(n_{pr}!) + \text{Log}_2(n_{abs}!) \right) - \left(\text{Log}_2(nt!) \right) \right]}{nt}$$

$$He = \frac{\left[\left(\frac{\ln(n_{pr}!)}{\ln(2)} + \frac{\ln(n_{abs}!)}{\ln(2)} \right) - \left(\frac{\ln(nt!)}{\ln(2)} \right) \right]}{nt}$$

On sait que

$$\ln(x!) = x \times \ln(x) - x + \frac{1}{2} \ln(2\pi x)$$

Donc

$$He = \frac{\left[\left(\frac{\left(n_{pr} \times \ln(n_{pr}) - n_{pr} + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_{pr}) \right)}{\ln(2)} + \frac{\left(n_{abs} \times \ln(n_{abs}) - n_{abs} + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_{abs}) \right)}{\ln(2)} \right) - \left(\frac{\left(nt \times \ln(nt) - nt + \frac{1}{2} \ln(2\pi nt) \right)}{\ln(2)} \right) \right]}{nt}$$

Hh est une mesure de l'information apportée par la répartition des occurrences de l'espèce par rapport à la répartition des relevés dans les états du descripteur. Hh est la quantité d'information apportée par la confrontation entre la répartition de l'espèce et les relevés dans chacun des états du descripteur. Ces quantités d'informations se mesurent en binon. Ces valeurs sont calculées de la manière suivante dans le modèle :

$$Hh = \frac{\text{Log}_2 \left(\frac{(n_1 + n_2 + \dots + n_i) - (n_{pr1} + n_{pr2} + \dots + n_{pri})}{nt!} \right)}{nt}$$

Où n_1, n_2, n_i , sont les nombres de relevés présents dans chaque état du descripteur, $n_{pr1}, n_{pr2}, n_{pri}$ sont les nombres d'occurrences de l'espèce dans chaque état du descripteur, et nt le nombre total de relevés où le descripteur a été observé.

On sait que

$$\begin{aligned} \text{Log}_2(x + y) &= \text{Log}_2(x) + \text{Log}_2(y) \\ \text{Log}_2\left(\frac{x}{y}\right) &= \text{Log}_2(x) - \text{Log}_2(y) \\ \text{Log}_2(x!) &= \frac{\ln(x!)}{\ln(2)} \end{aligned}$$

Donc

$$\begin{aligned} Hh &= \frac{\left[\left(\text{Log}_2(n_1!) + \text{Log}_2(n_2!) + \dots + \text{Log}_2(n_i!) \right) - \left(\text{Log}_2(n_{pr1}!) + \text{Log}_2(n_{pr2}!) + \dots + \text{Log}_2(n_{pri}!) \right) - \left(\text{Log}_2(nt!) \right) \right]}{nt} \\ Hh &= \frac{\left[\left(\left(\frac{\ln(n_1!)}{\ln(2)} + \frac{\ln(n_2!)}{\ln(2)} + \dots + \frac{\ln(n_i!)}{\ln(2)} \right) - \left(\frac{\ln(n_{pr1}!)}{\ln(2)} + \frac{\ln(n_{pr2}!)}{\ln(2)} + \dots + \frac{\ln(n_{pri}!)}{\ln(2)} \right) \right) - \left(\frac{\ln(nt!)}{\ln(2)} \right) \right]}{nt} \end{aligned}$$

On sait que

$$\ln(x!) = x \times \ln(x) - x + \frac{1}{2} \ln(2\pi x)$$

Donc

$$He = \frac{\left[\left(\left(\frac{\left(n_1 \times \ln(n_1) - n_1 + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_1) \right)}{\ln(2)} + \frac{\left(n_2 \times \ln(n_2) - n_2 + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_2) \right)}{\ln(2)} + \dots + \frac{\left(n_i \times \ln(n_i) - n_i + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_i) \right)}{\ln(2)} \right) - \left(\frac{\left(n_{pr1} \times \ln(n_{pr1}) - n_{pr1} + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_{pr1}) \right)}{\ln(2)} + \frac{\left(n_{pr2} \times \ln(n_{pr2}) - n_{pr2} + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_{pr2}) \right)}{\ln(2)} + \dots + \frac{\left(n_{pri} \times \ln(n_{pri}) - n_{pri} + \frac{1}{2} \ln(2\pi n_{pri}) \right)}{\ln(2)} \right) \right) - \left(\frac{\left(nt \times \ln(nt) - nt + \frac{1}{2} \ln(2\pi nt) \right)}{\ln(2)} \right) \right]}{nt}$$

Annexe 3.2. Paramétrages du modèle Maxent.

Tableau A.3.2.1. Les paramétrages des différentes simulations du modèle Maxent. Les paramétrages sont valables pour toutes les espèces étudiées. Le paramétrage sélectionné est celui de la simulation S1 en rouge dans le tableau.

Simulation	Regularization values	Feature types used	Response curves	Jackknife	Output format	Beta multiplier	Maximum background
S1	0.050	Quadratic	True	True	Cumulative	0.1	100 000
S2	0.050	Quadratic	True	True	Cumulative	0.5	100 000
S3	0.050	Quadratic	True	True	Cumulative	0.5	50 000
S4	0.050	Quadratic	True	True	Cumulative	1.0	10 000
S6	0.050	Linear	True	True	Cumulative	0.1	100 000
S7	0.050	Linear	True	True	Cumulative	0.5	100 000
S8	0.050	Linear	True	True	Cumulative	0.5	50 000
S9	0.050	Linear	True	True	Cumulative	1.0	10 000
S11	0.050	Linear Quadratic	True	True	Cumulative	0.1	100 000
S12	0.050	Linear Quadratic	True	True	Cumulative	0.5	100 000
S13	0.050	Linear Quadratic	True	True	Cumulative	0.5	50 000
S14	0.050	Linear Quadratic	True	True	Cumulative	1.0	10 000

Annexe 3.3. Distribution des probabilités le long des descripteurs de l'environnement.

Liste des figures

Figure A.3.3.1. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Abies alba</i> .	36
Figure A.3.3.2. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Acis nicaeensis</i> .	37
Figure A.3.3.3. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Antennaria dioica</i> .	38
Figure A.3.3.4. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> .	39
Figure A.3.3.5. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> .	40
Figure A.3.3.6. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Argyrolobium zanonii</i> .	41
Figure A.3.3.7. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Atractylis cancellata</i> .	42
Figure A.3.3.8. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Berardia lanuginosa</i> .	43
Figure A.3.3.9. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Brachypodium retusum</i> .	44
Figure A.3.3.10. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Carlina acanthifolia</i> .	45
Figure A.3.3.12. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> .	46
Figure A.3.3.12. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Dryas octopetala</i> .	47
Figure A.3.3.13. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Gentiana bavarica</i> .	48
Figure A.3.3.14. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Gentiana verna</i> .	49
Figure A.3.3.15. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Juniperus oxycedrus</i> .	50
Figure A.3.3.16. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Lilium pomponium</i> .	51

Figure A.3.3.17. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Ostrya carpinifolia</i>	52
Figure A.3.3.18. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Pinus cembra</i>	53
Figure A.3.3.19. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Pinus uncinata</i>	54
Figure A.3.3.20. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Primula marginata</i>	55
Figure A.3.3.21. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Prenanthes purpurea</i>	56
Figure A.3.3.22. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Quercus pubescens</i>	57
Figure A.3.3.23. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Sorbus aria</i>	58
Figure A.3.3.24. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Sorbus aucuparia</i>	59
Figure A.3.3.25. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour <i>Vaccinium uliginosum</i>	60

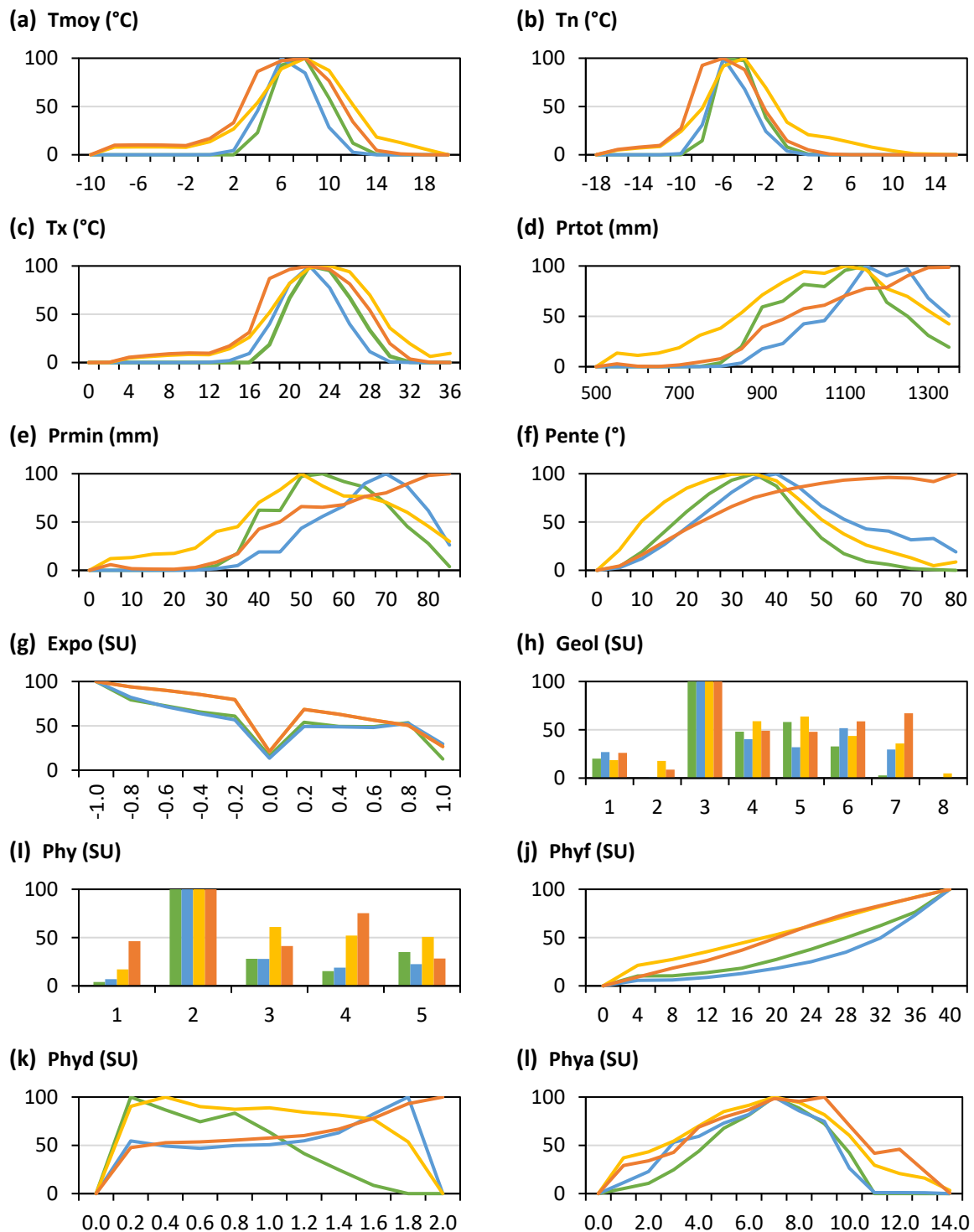


Figure A.3.3.1. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Abies alba*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

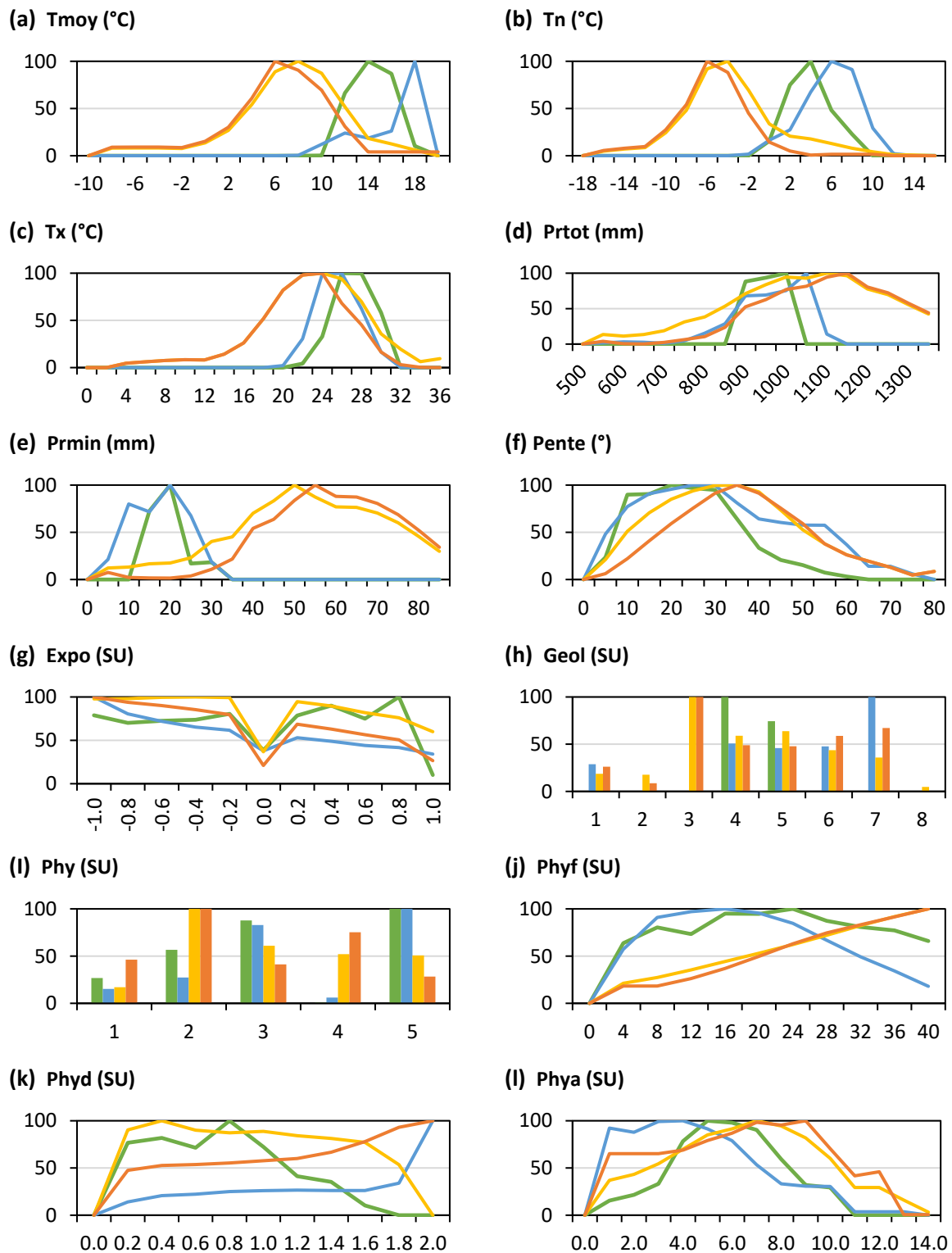


Figure A.3.3.2. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Acis nicaeensis*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

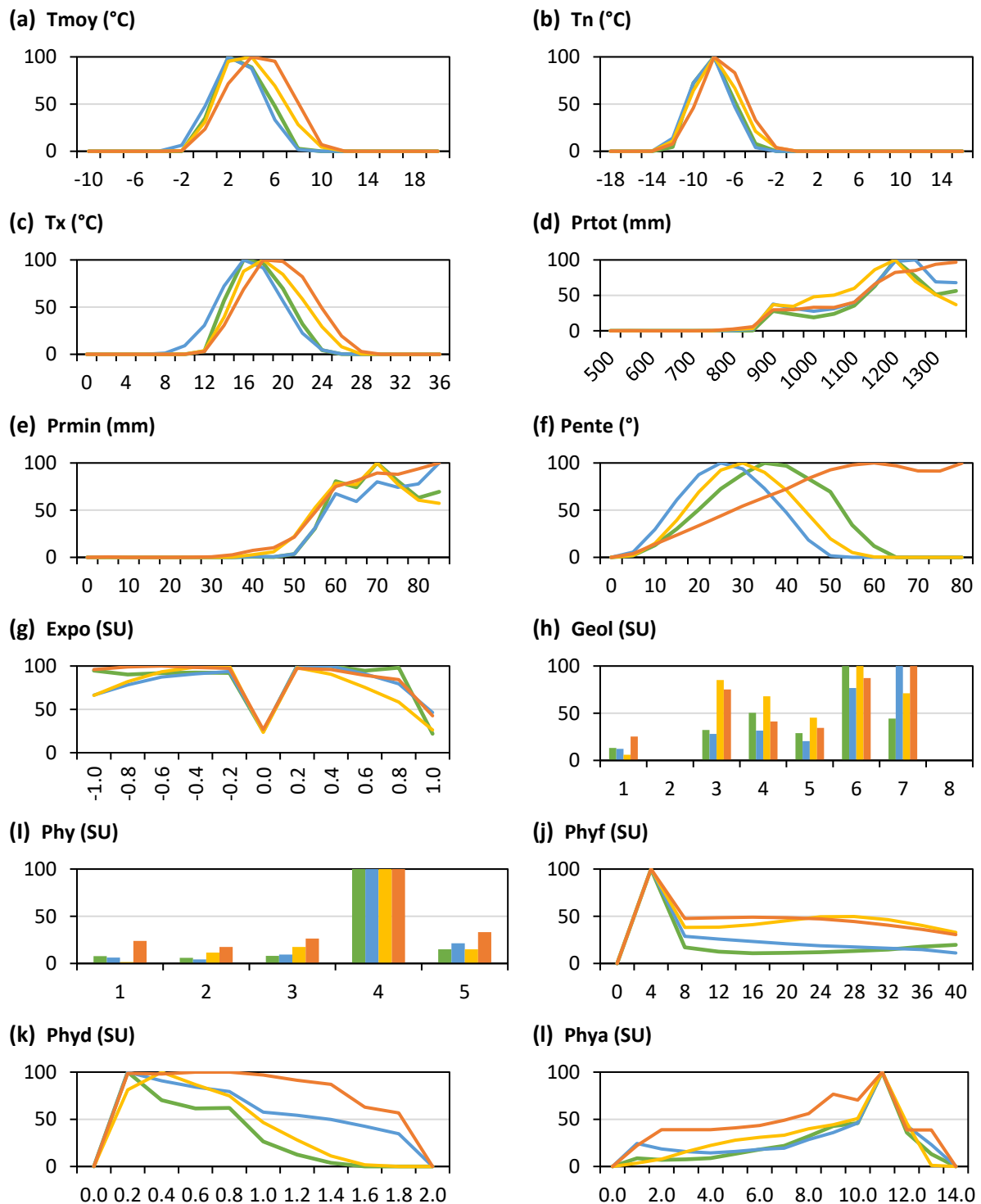


Figure A.3.3.3. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Antennaria dioica*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

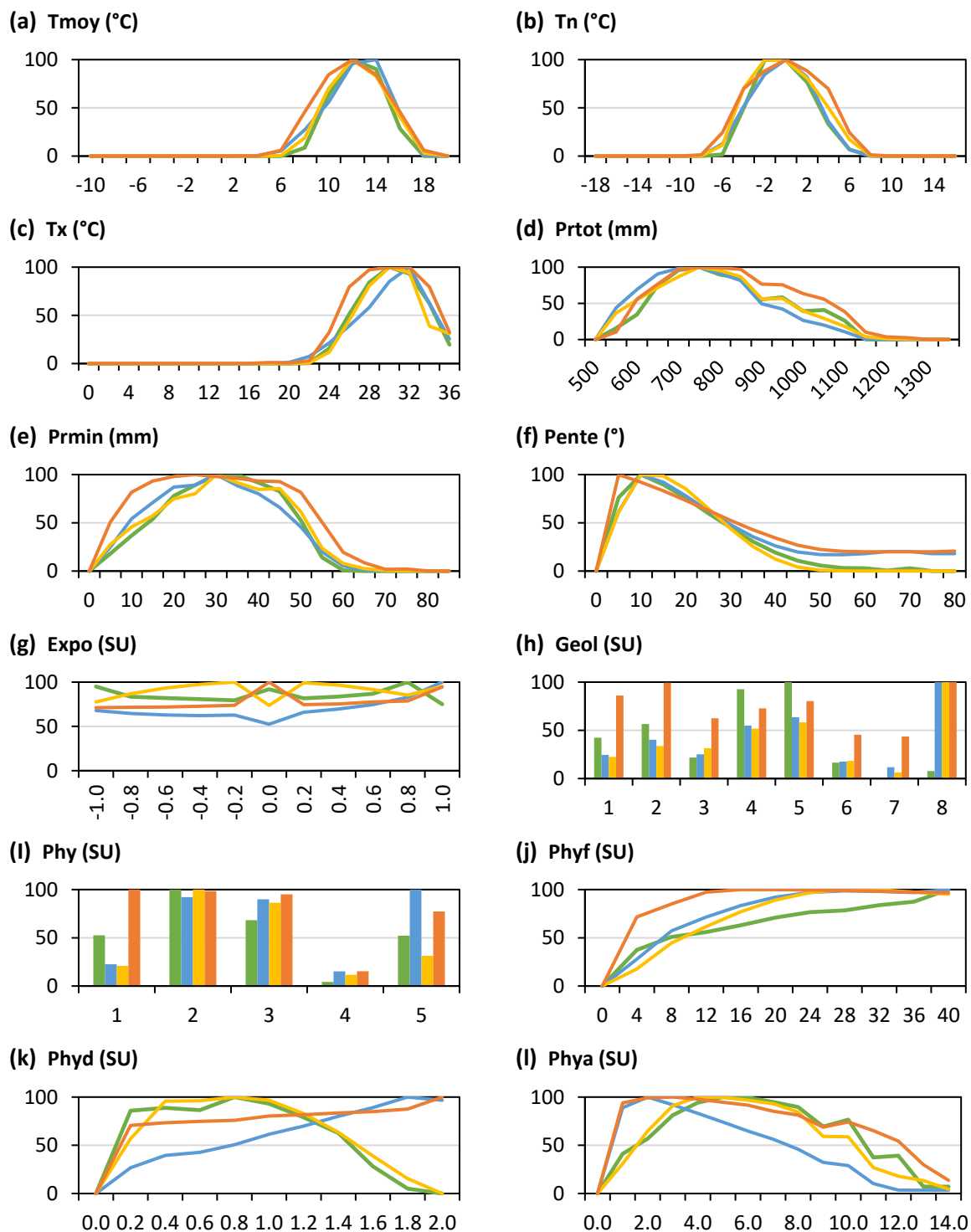


Figure A.3.3.4. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Aphyllanthes monspeliensis*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

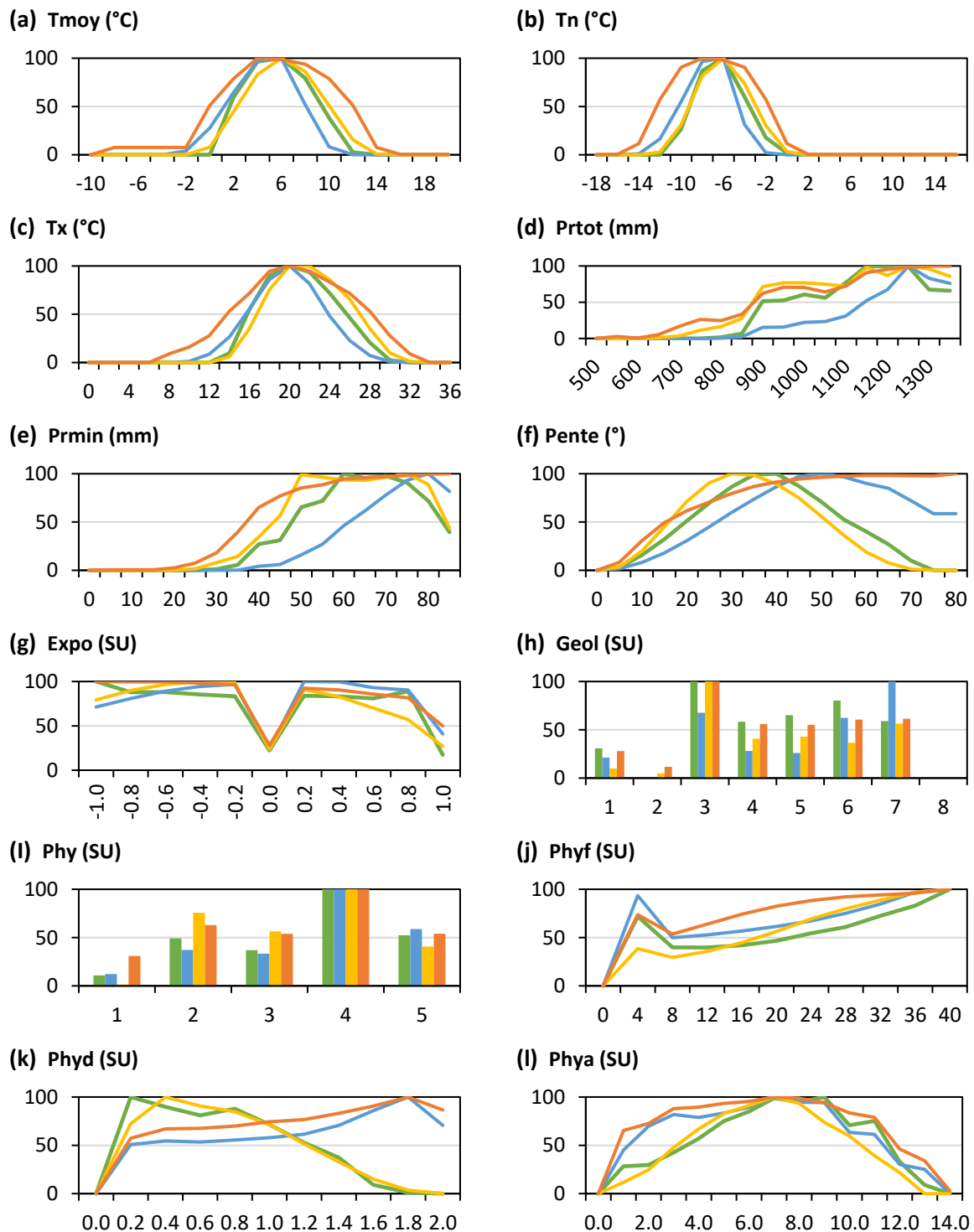


Figure A.3.3.5. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Arctostaphylos uva-ursi*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

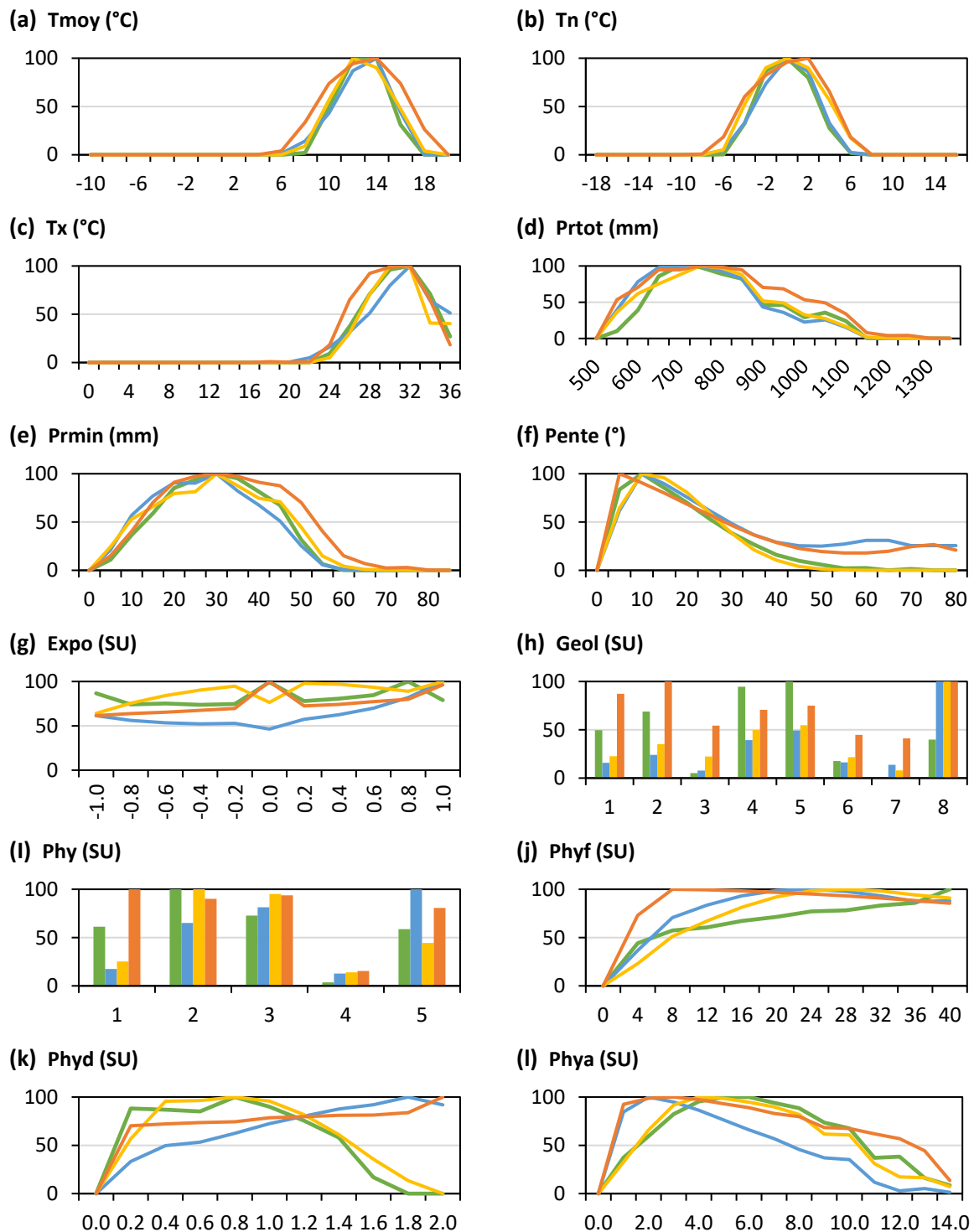


Figure A.3.3.6. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Argyrolobium zanonii*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

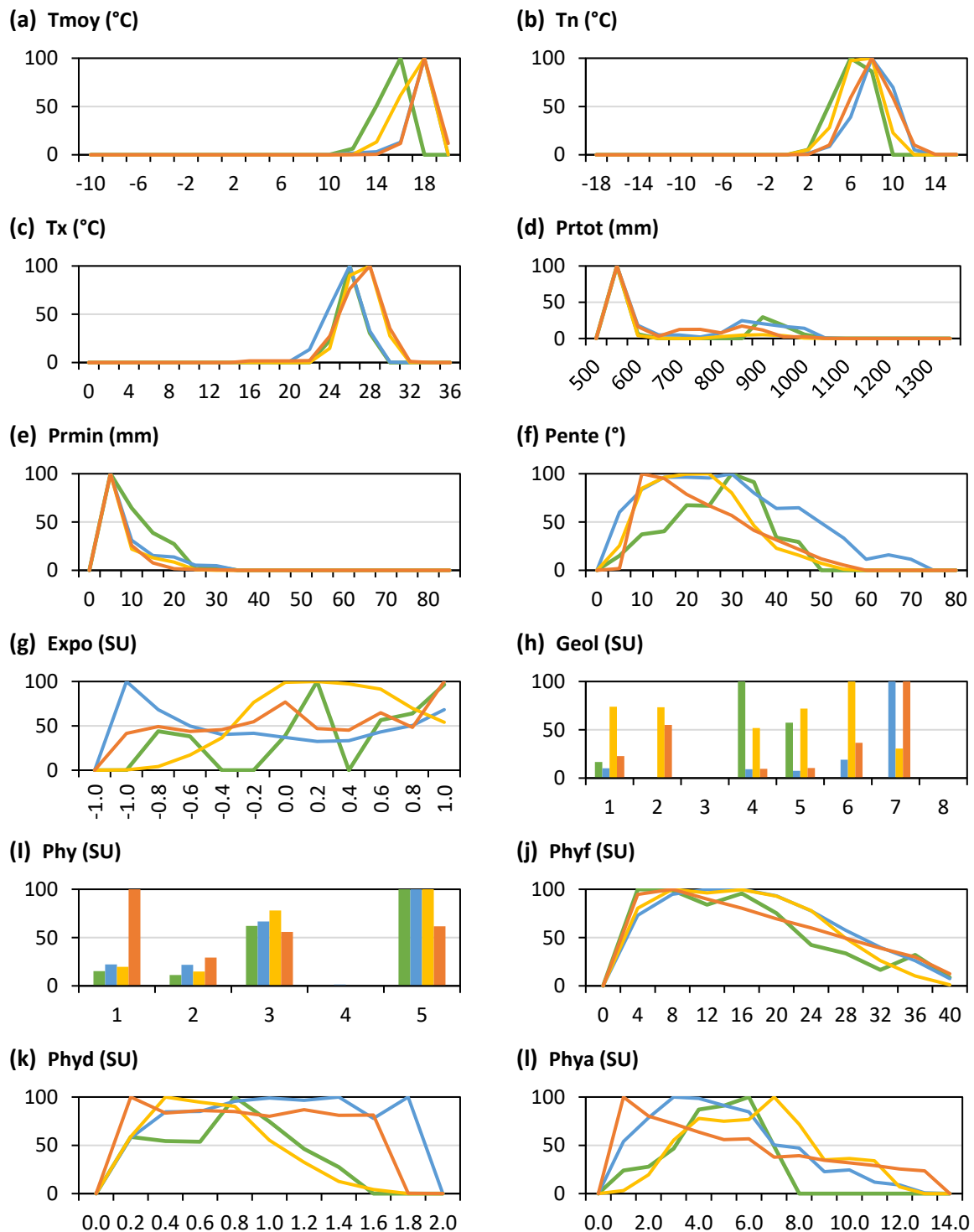


Figure A.3.3.7. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Atractylis cancellata*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

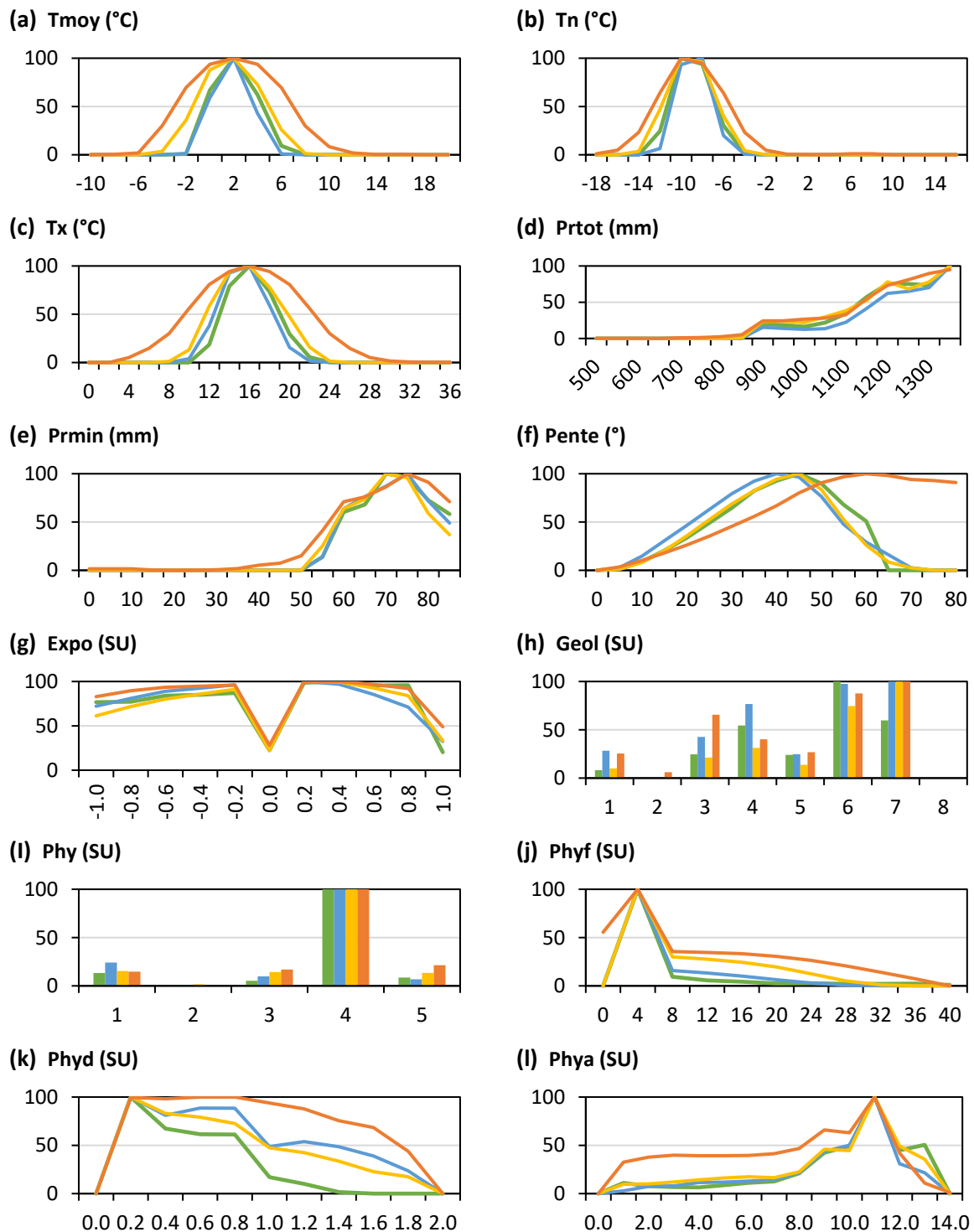


Figure A.3.3.8. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Berardia lanuginosa*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

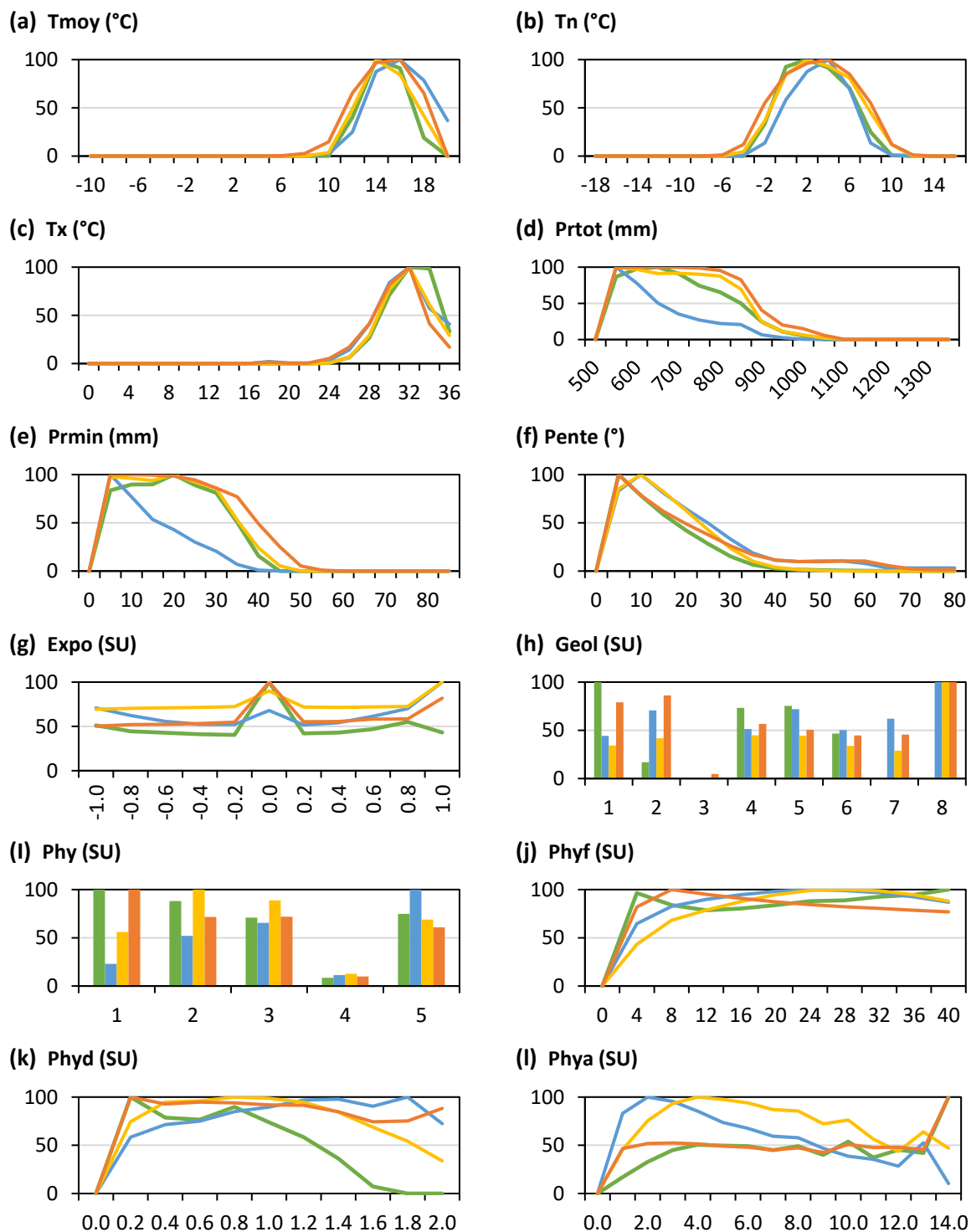


Figure A.3.3.9. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Brachypodium retusum*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

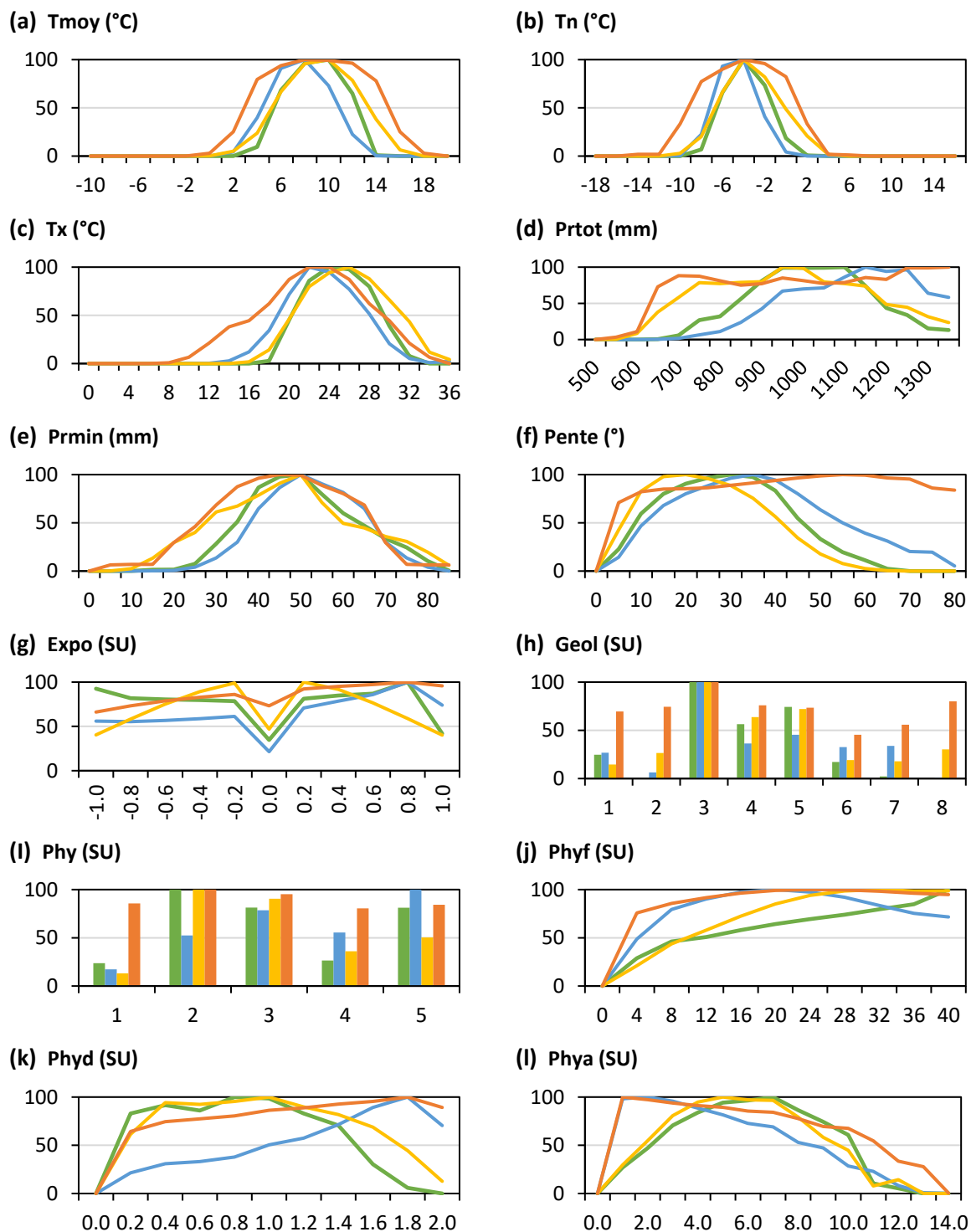


Figure A.3.3.10. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Carlina acanthifolia*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

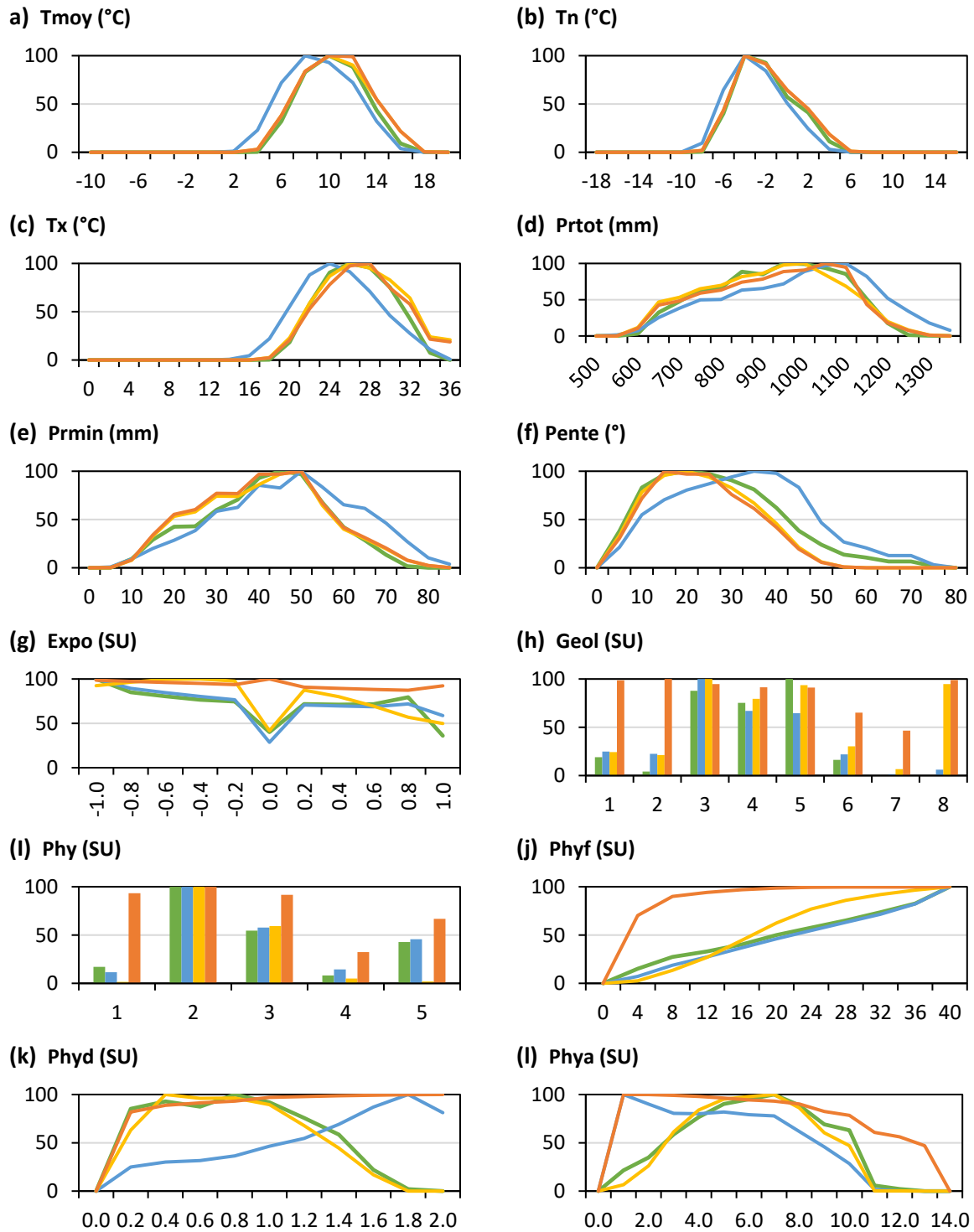


Figure A.3.3.12. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Cytisophyllum sessilifolium*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

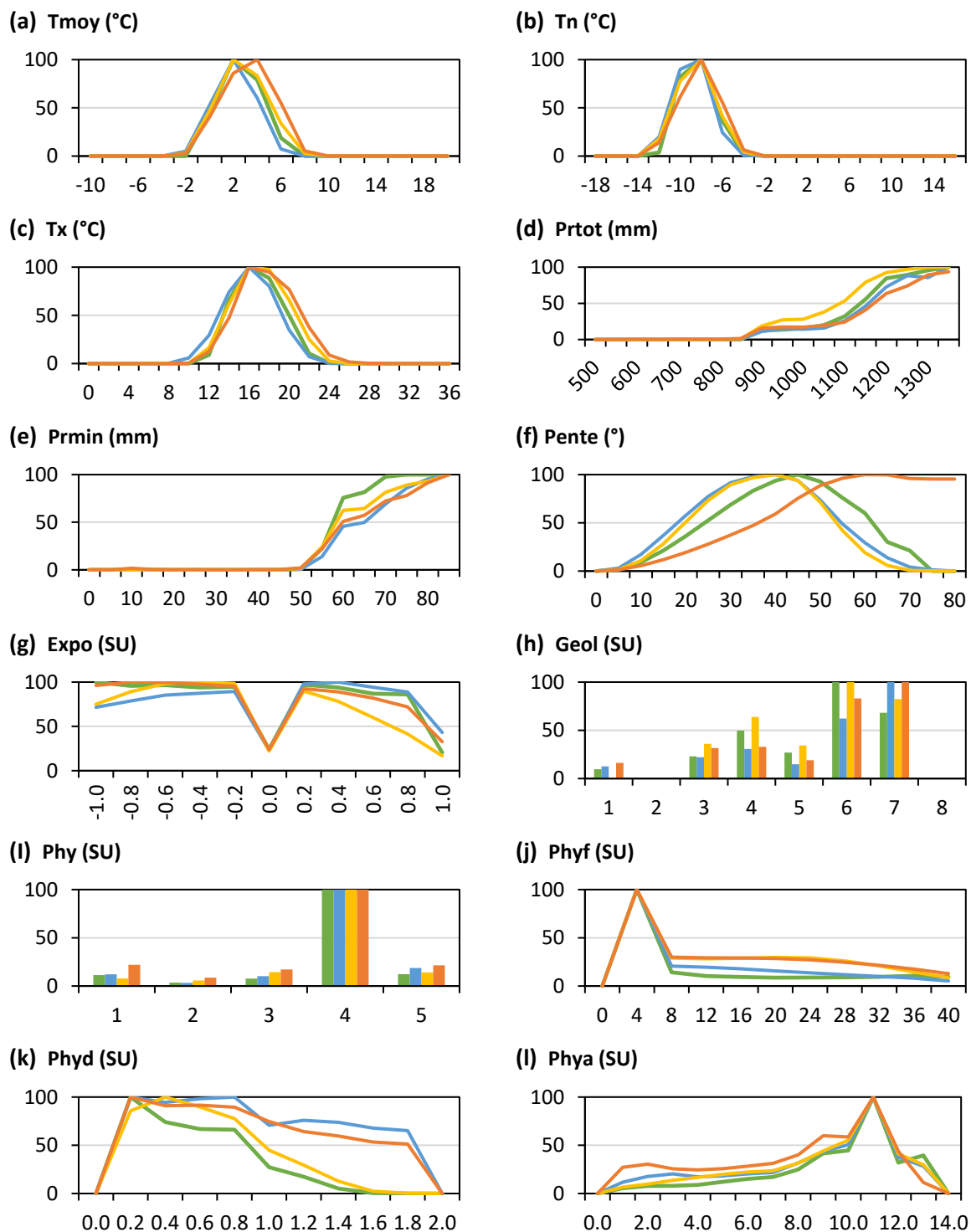


Figure A.3.3.12. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Dryas octopetala*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

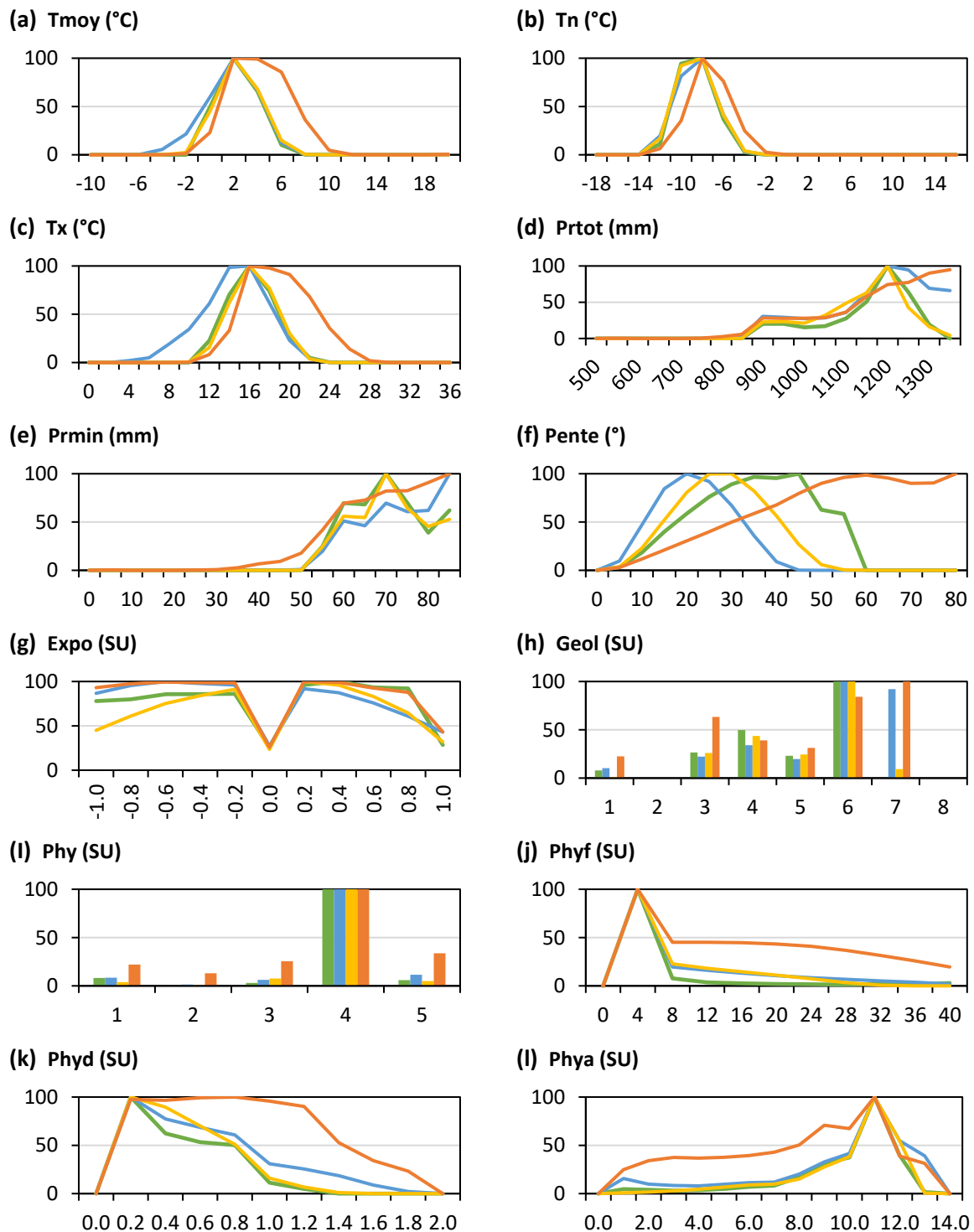


Figure A.3.3.13. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Gentiana bavarica*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

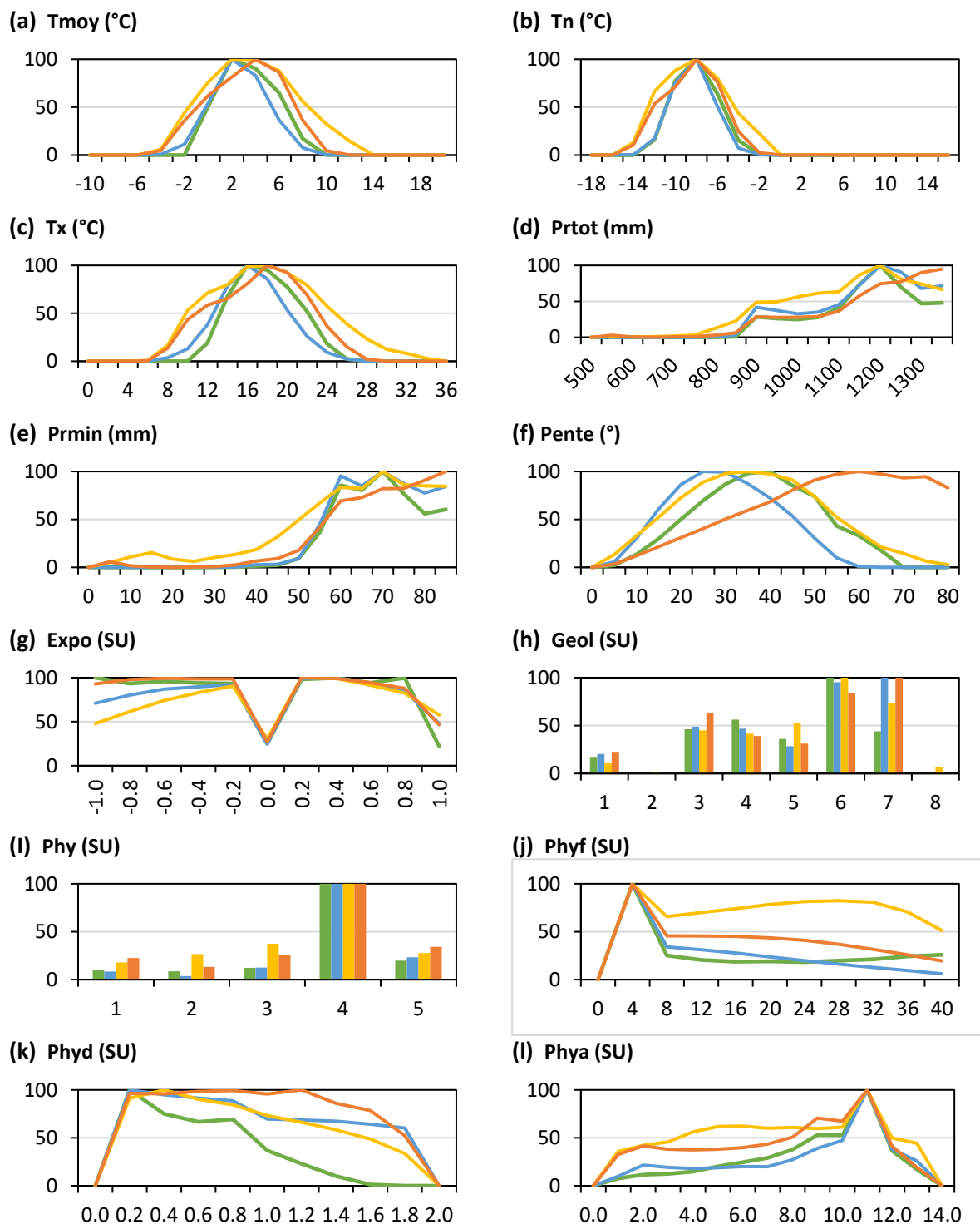


Figure A.3.3.14. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Gentiana verna*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

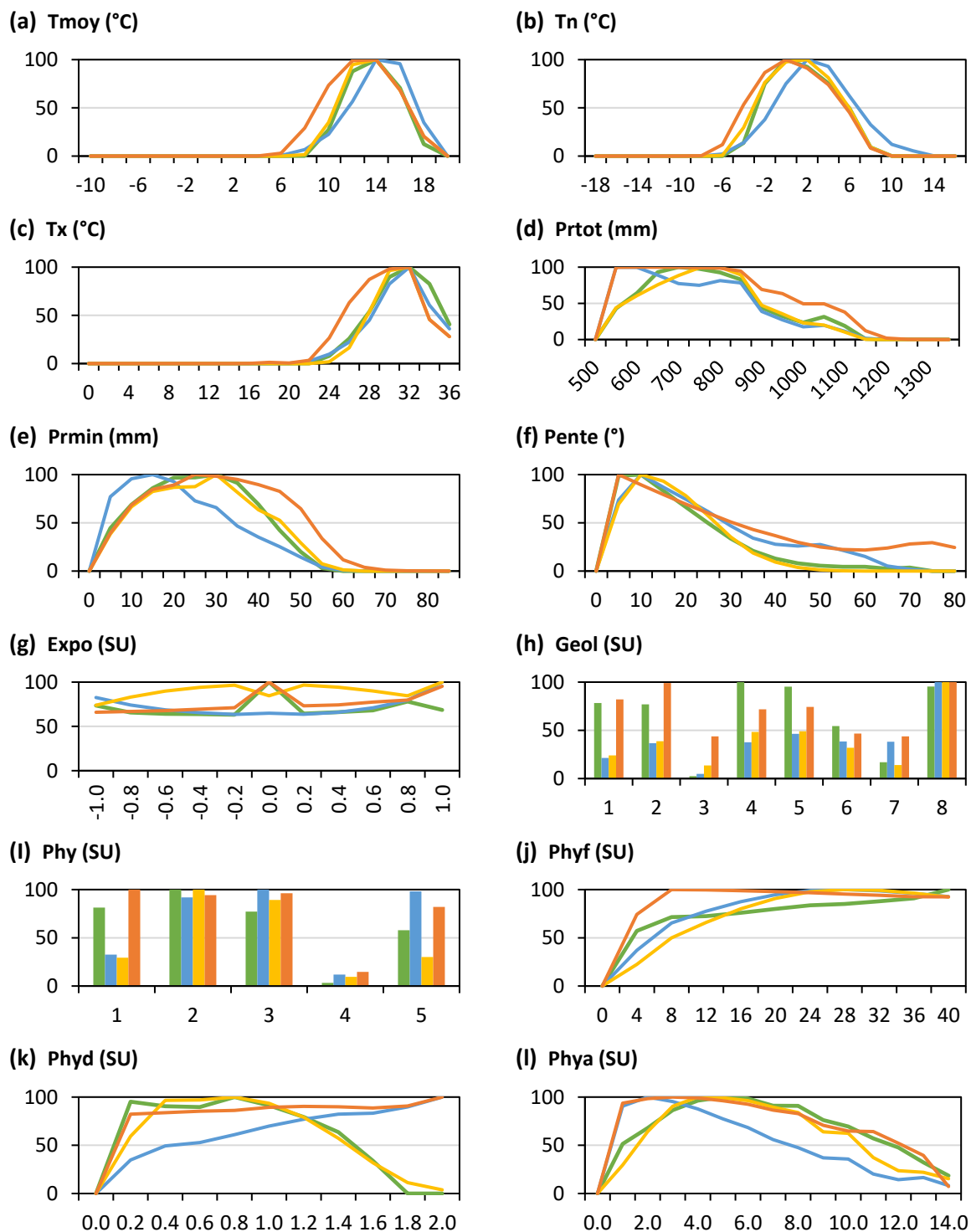


Figure A.3.3.15. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Juniperus oxycedrus*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

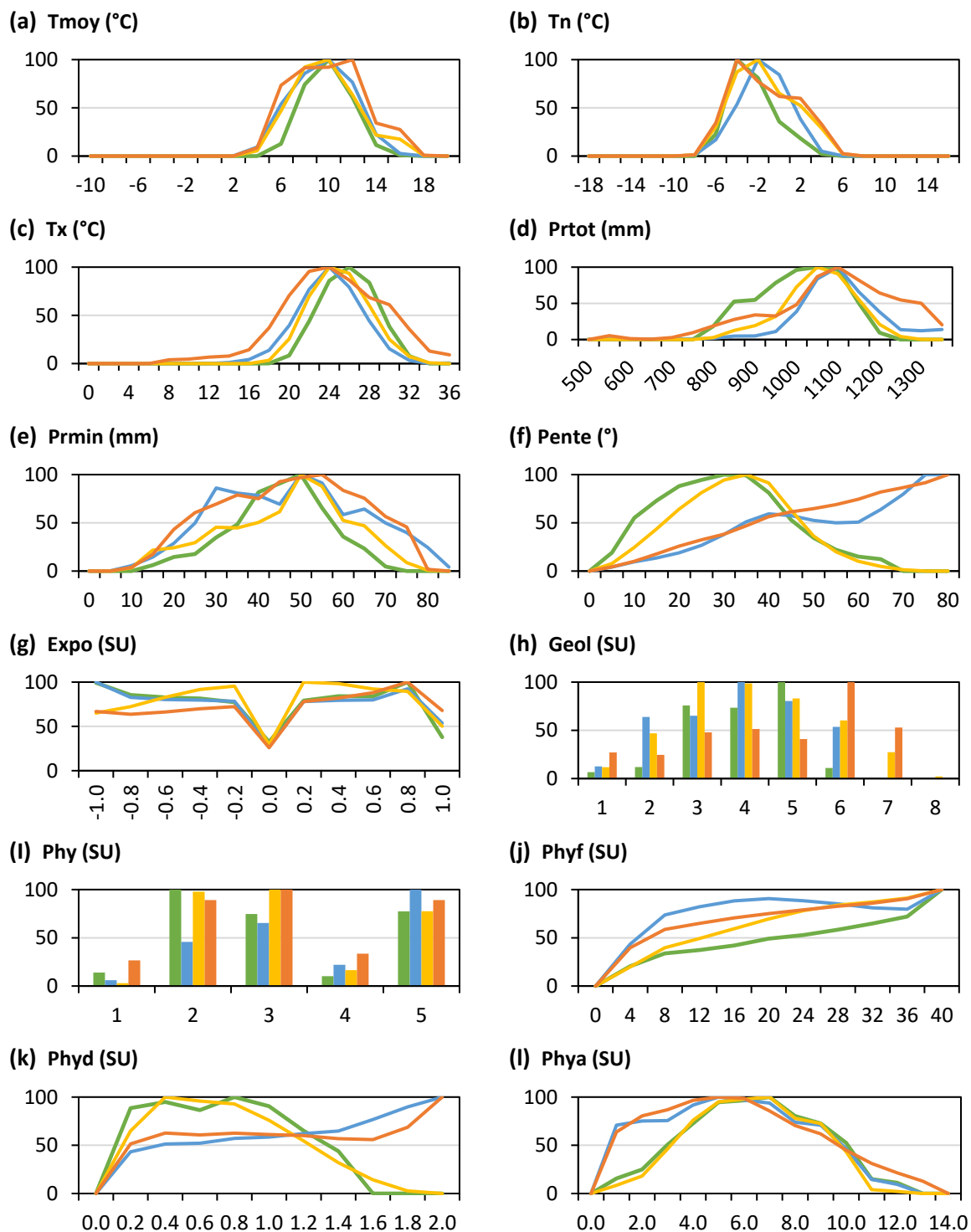


Figure A.3.3.16. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Lilium pomponium*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

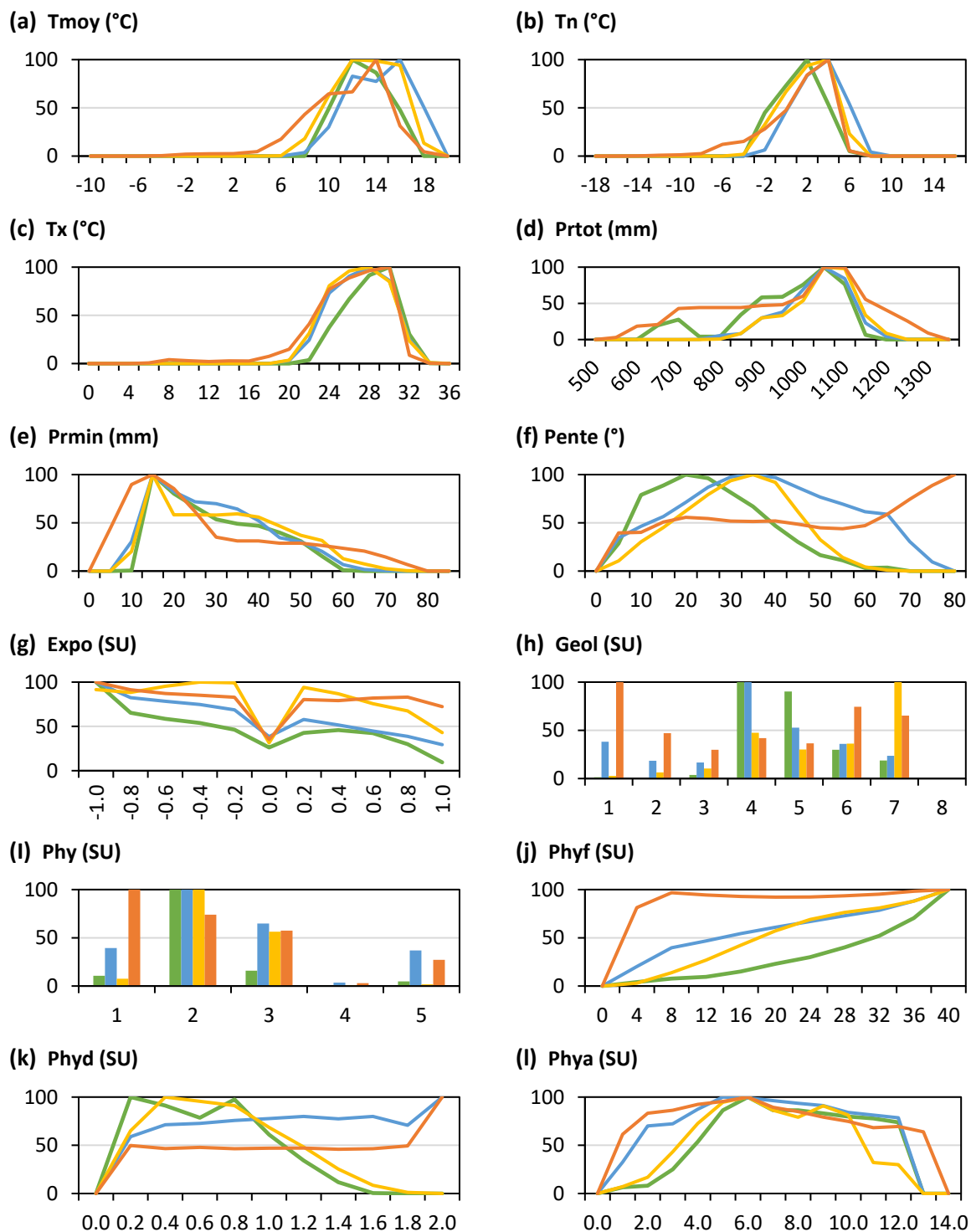


Figure A.3.3.17. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Ostrya carpinifolia*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

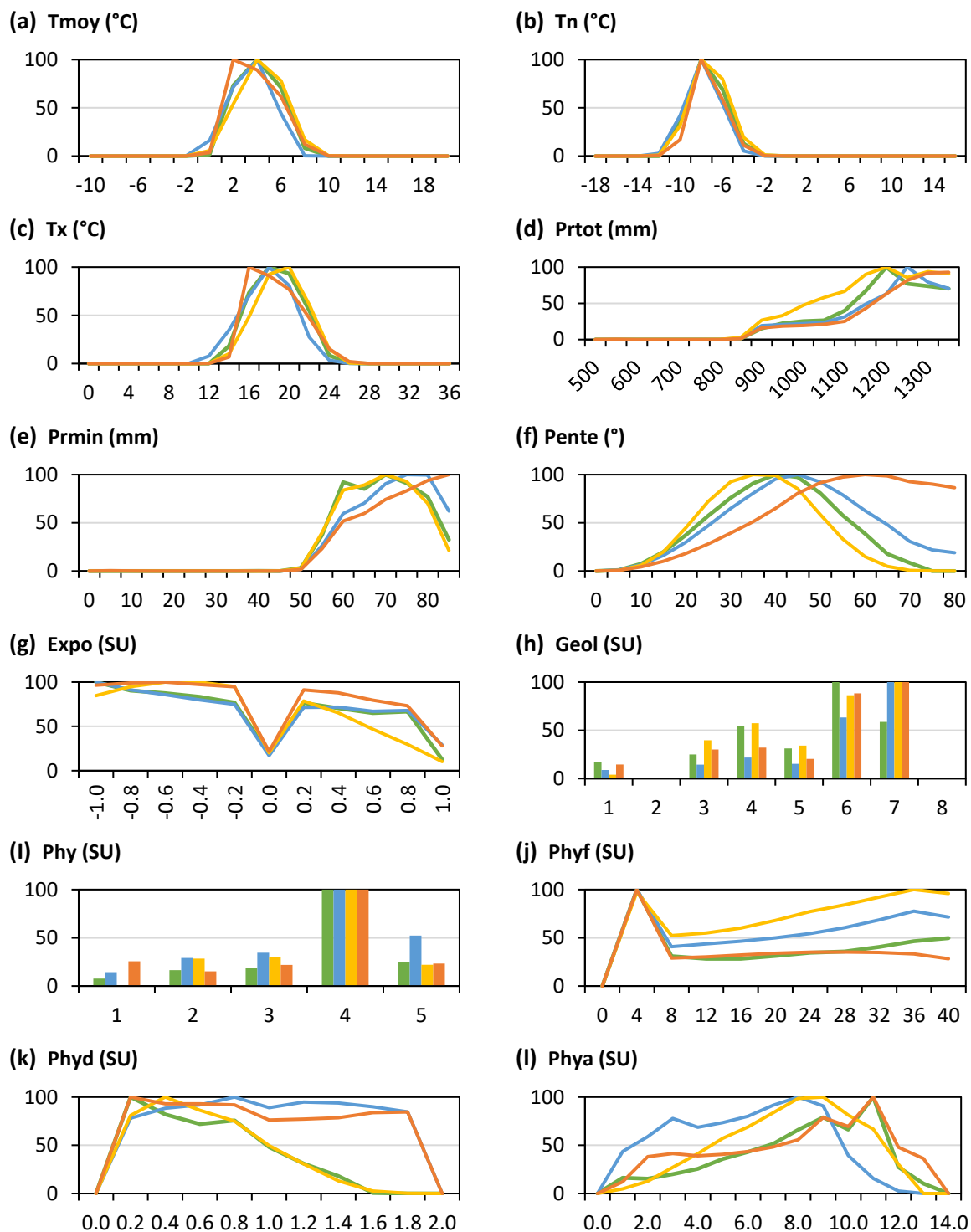


Figure A.3.3.18. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Pinus cembra*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

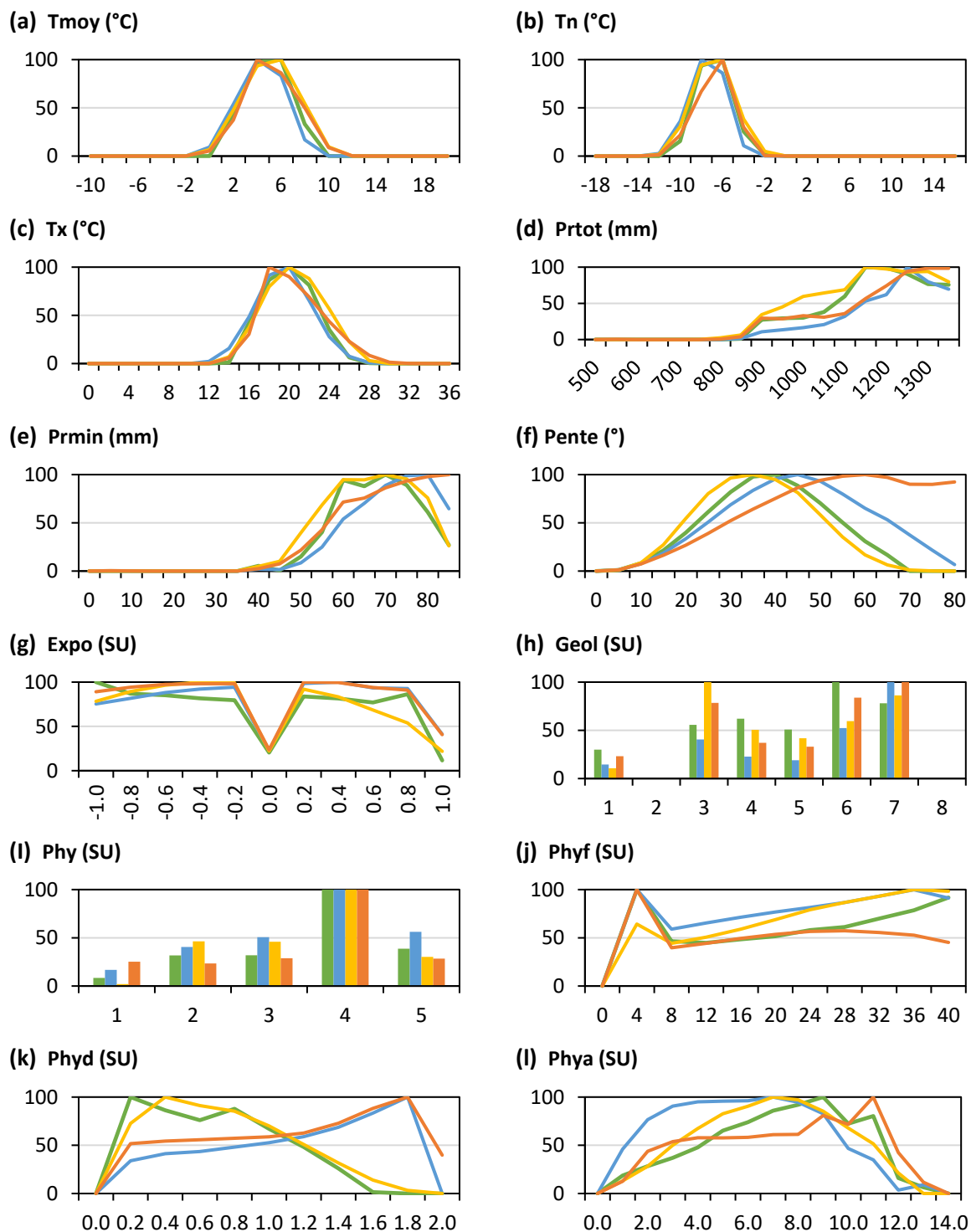


Figure A.3.3.19. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Pinus uncinata*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

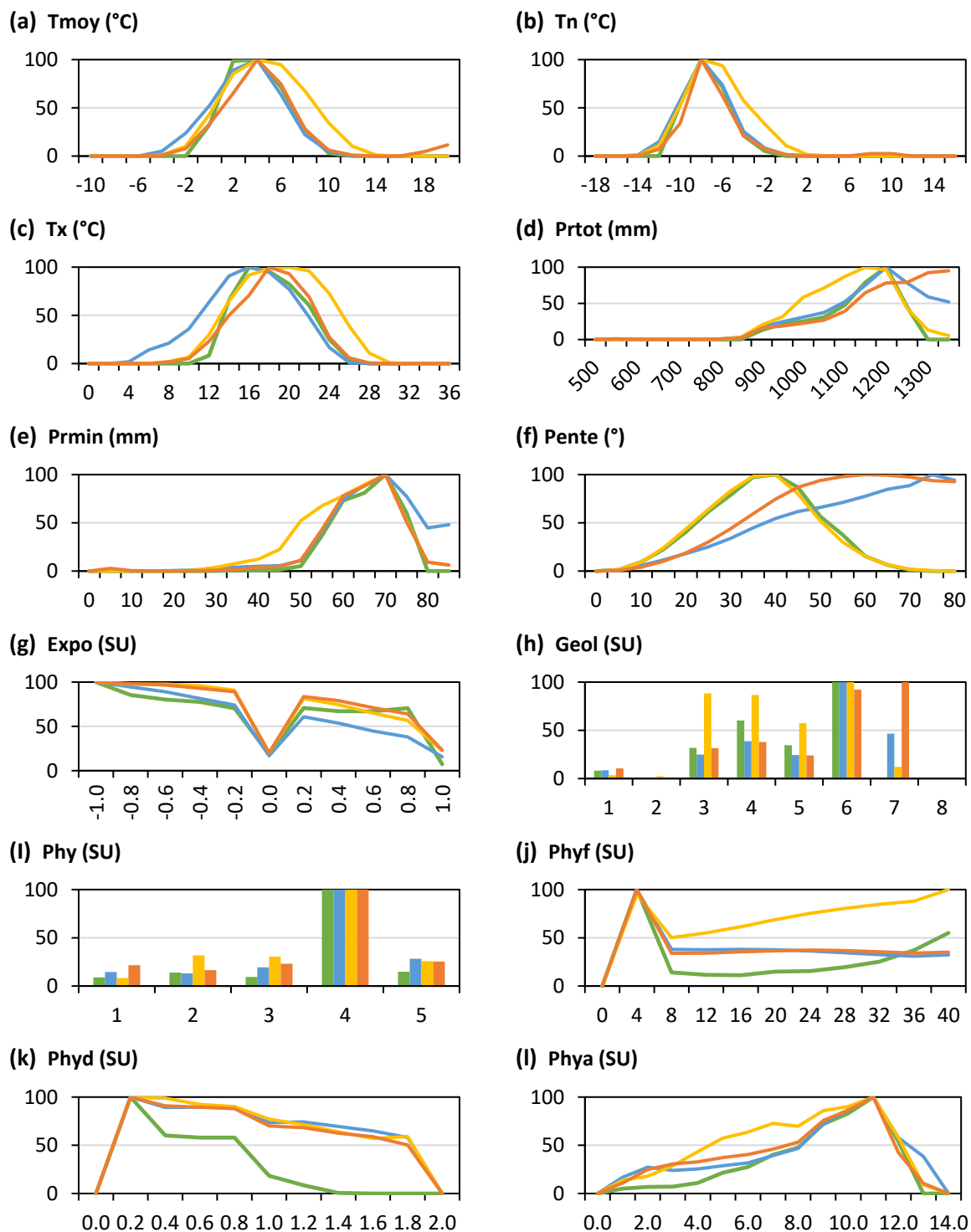


Figure A.3.20. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Primula marginata*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

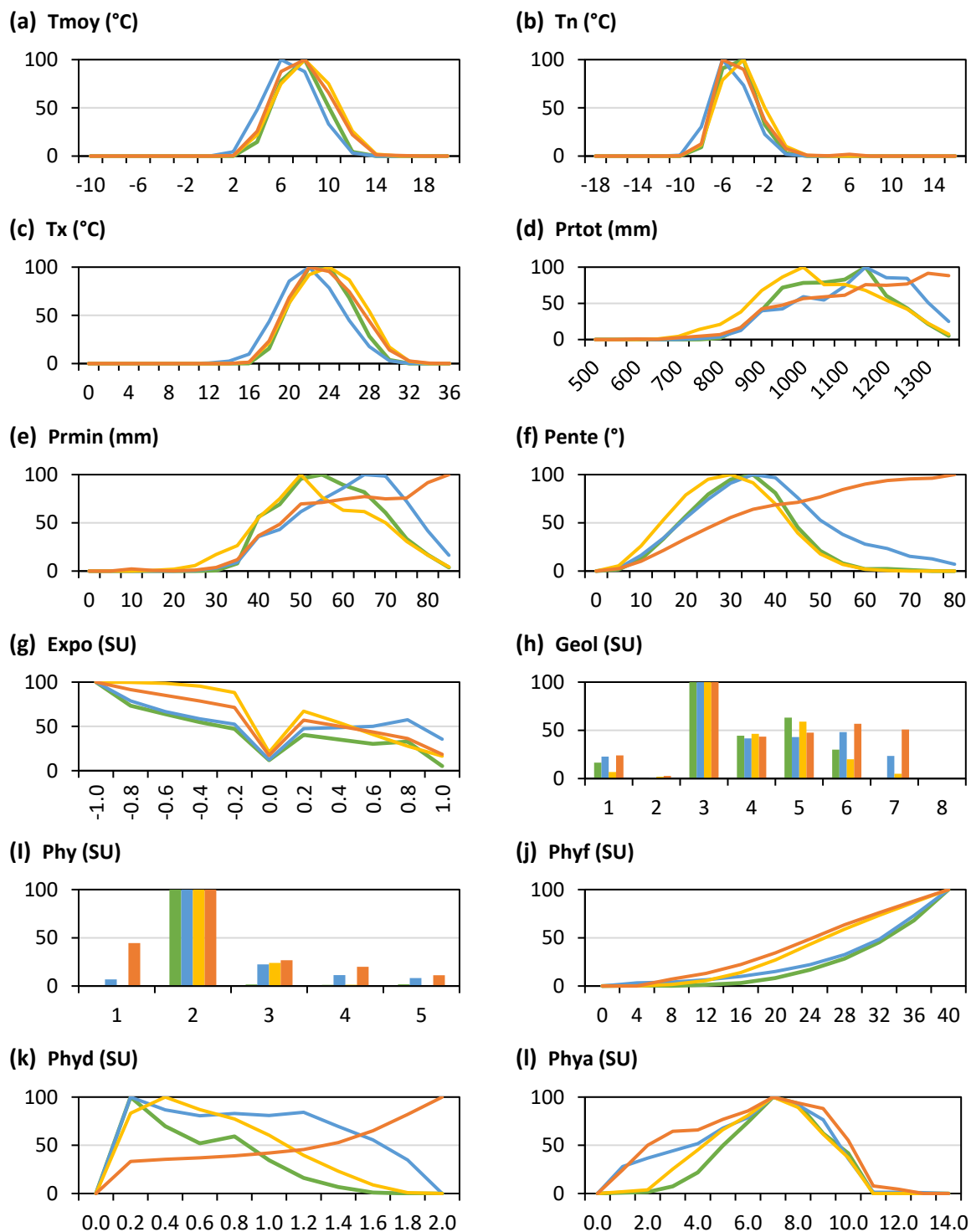


Figure A.3.3.21. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Prenanthes purpurea*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

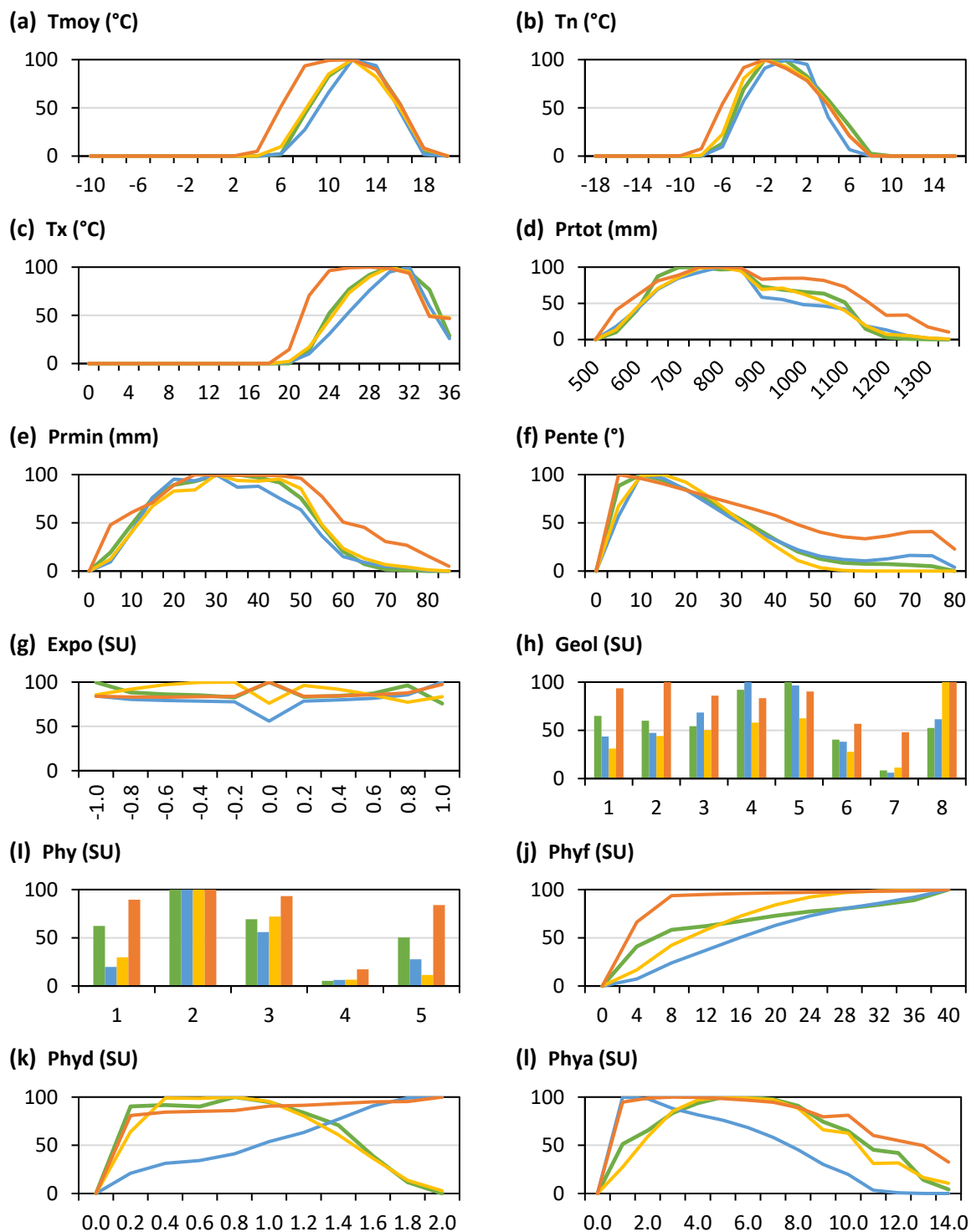


Figure A.3.22. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Quercus pubescens*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

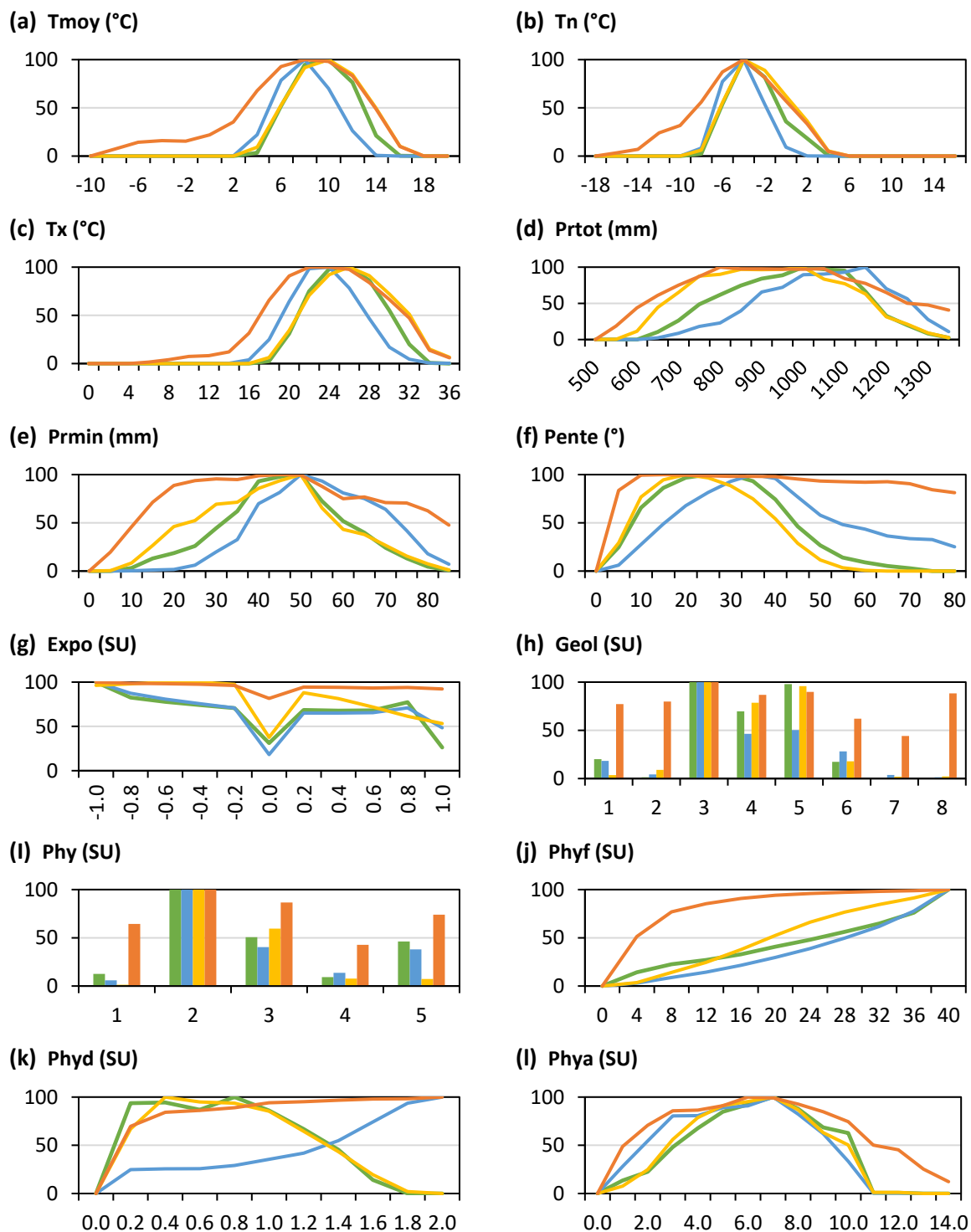


Figure A.3.23. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Sorbus aria*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

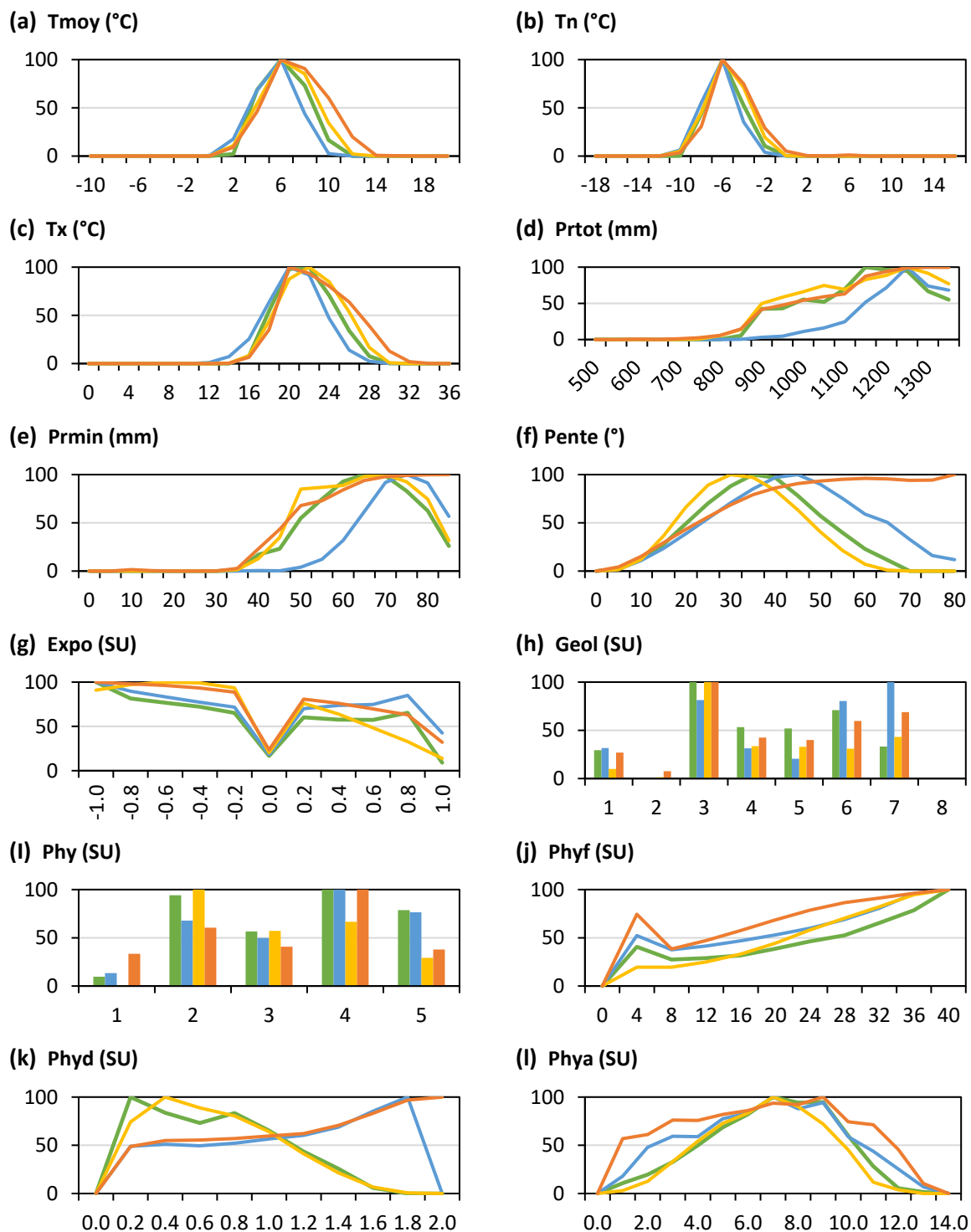


Figure A.3.24. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Sorbus aucuparia*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

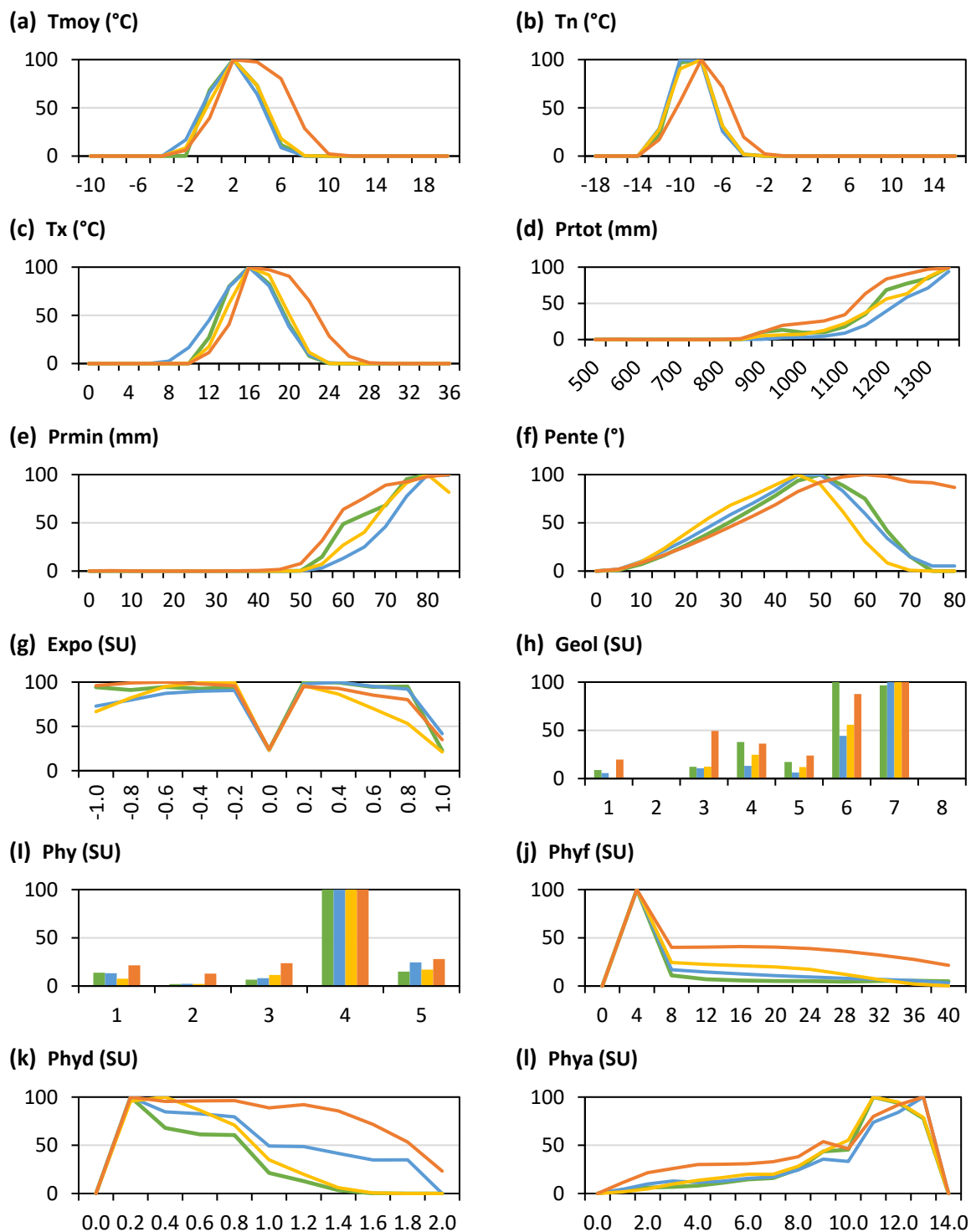


Figure A.3.25. Distribution des probabilités issues des sorties des modèles corrélatifs le long des gradients environnementaux pour *Vaccinium uliginosum*. Les courbes ou les histogrammes représentent le modèle Regleg (en jaune), le modèle Mahal (en orange), le modèle Maxent (en bleu) et le modèle ViaProb (en vert). L'axe des ordonnées représente les sorties probabilistes des modèles corrélatifs, et l'axe des abscisses les gradients environnementaux.

Annexe 3.4. Seuils appliqués aux sorties des modèles.

Liste des tableaux

Tableau A.3.4.1. Seuils appliqués sur les aires de viabilité des 25 espèces étudiées. 36

Tableau A.3.4.1. Seuils appliqués sur les aires de viabilité des 25 espèces étudiées.

Espèces	Regleg	Mahal	Maxent	ViaProb
AbAl	90	30	10	5
AcNi	30	5	10	5
AnDi	80	5	10	5
ApMo	80	5	10	30
ArUv	70	5	5	5
ArZa	70	5	10	30
AtCa	60	30	20	90
BeSu	0	20	20	10
BrRe	60	5	10	80
CaAc	90	5	10	70
CySe	90	40	10	20
DrOc	90	5	5	5
GeBa	80	5	5	5
GeVe	80	40	5	5
JuOx	70	5	5	5
LiPo	80	5	20	5
OsCa	40	5	10	10
PiCe	90	5	20	5
PiUn	90	5	10	50
PrMa	90	5	10	20
PrPu	90	5	10	5
QuPu	80	5	20	5
SoAr	90	20	30	30
SoAu	90	20	20	10
VaUl	40	10	5	5

Chapitre 4. Identification des patrons de répartition et de densité des espèces : quelles implications dans un contexte de changement global ?

Annexe 4.1. Observation des espèces étudiées au sein des sites d'études présents dans leur aire de viabilité.

Liste des figures

Figure A.4.1.1. Observation d' <i>Abies alba</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	67
Figure A.4.1.2. Observation d' <i>Acis nicaeensis</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	68
Figure A.4.1.3. Observation d' <i>Antennaria dioica</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	69
Figure A.4.1.4. Observation d' <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	70
Figure A.4.1.5. Observation d' <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	71
Figure A.4.1.6. Observation d' <i>Argyrolobium zanonii</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	72
Figure A.4.1.7. Observation d' <i>Atractylis cancellata</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	73
Figure A.4.1.8. Observation de <i>Berardia lanuginosa</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	74
Figure A.4.1.9. Observation de <i>Brachypodium retusum</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	75
Figure A.4.1.10. Observation de <i>Carlina acanthifolia</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	76
Figure A.4.1.11. Observation de <i>Citysophyllum sessilifolium</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	77
Figure A.4.1.12. Observation de <i>Dryas octopetala</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	78
Figure A.4.1.13. Observation de <i>Gentiana bavarica</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	79
Figure A.4.1.14. Observation de <i>Gentiana verna</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	80
Figure A.4.1.15. Observation de <i>Juniperus oxycedrus</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	81

Figure A.4.1.16. Observation de <i>Lilium pomponium</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	82
Figure A.4.1.17. Observation de <i>Ostrya carpinifolia</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	83
Figure A.4.1.18. Observation de <i>Pinus cembra</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	84
Figure A.4.1.19. Observation de <i>Pinus uncinata</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	85
Figure A.4.1.20. Observation de <i>Primula marginata</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	86
Figure A.4.1.21. Observation de <i>Prenanthes purpurea</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	87
Figure A.4.1.22. Observation de <i>Quercus pubescens</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	88
Figure A.4.1.23. Observation de <i>Sorbus aria</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	89
Figure A.4.1.24. Observation de <i>Sorbus</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	90
Figure A.4.1.25. Observation de <i>Vaccinium uliginosum</i> au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.	91

Abies alba

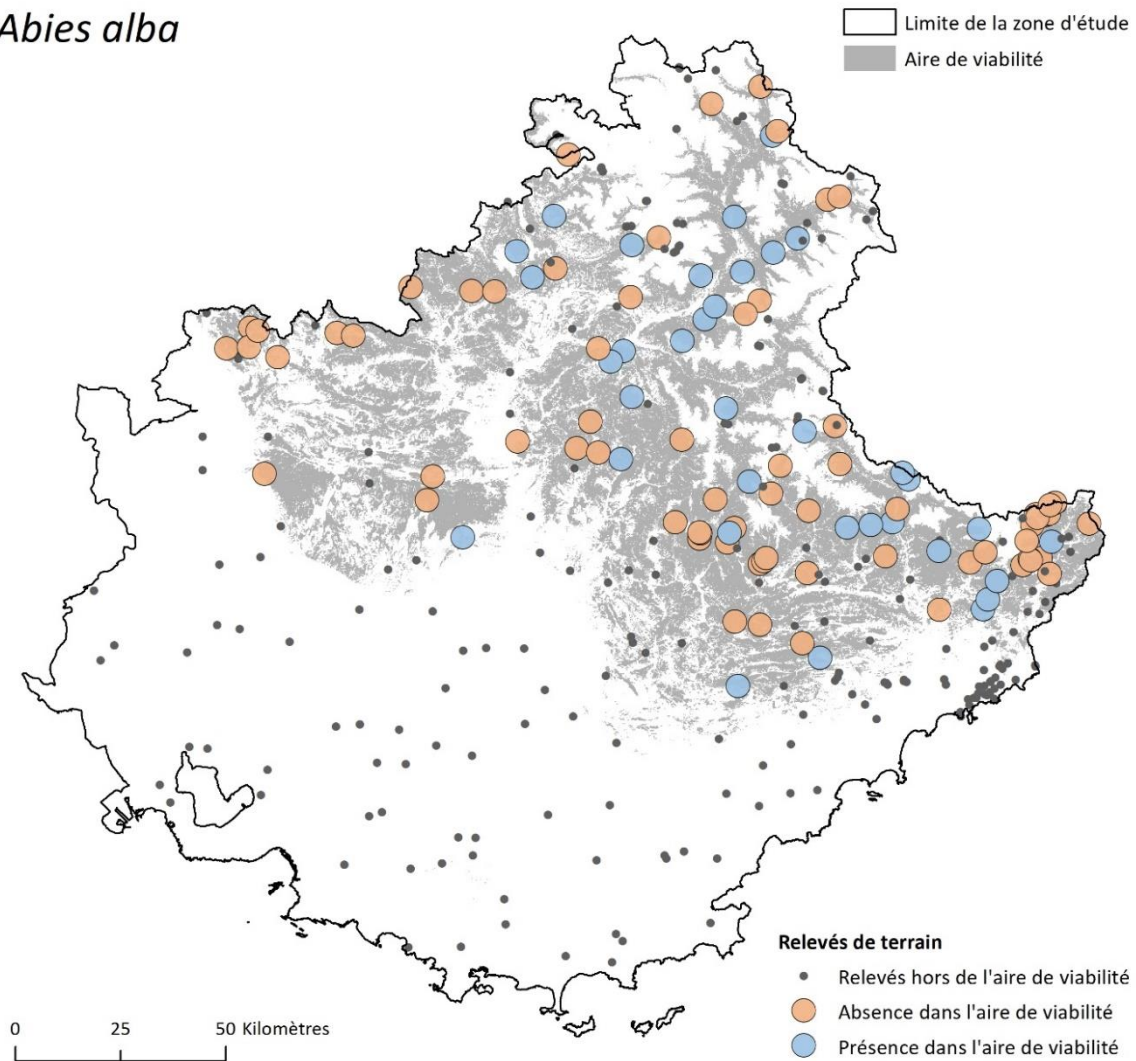


Figure A.4.1.1. Observation d'*Abies alba* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Acis nicaeensis

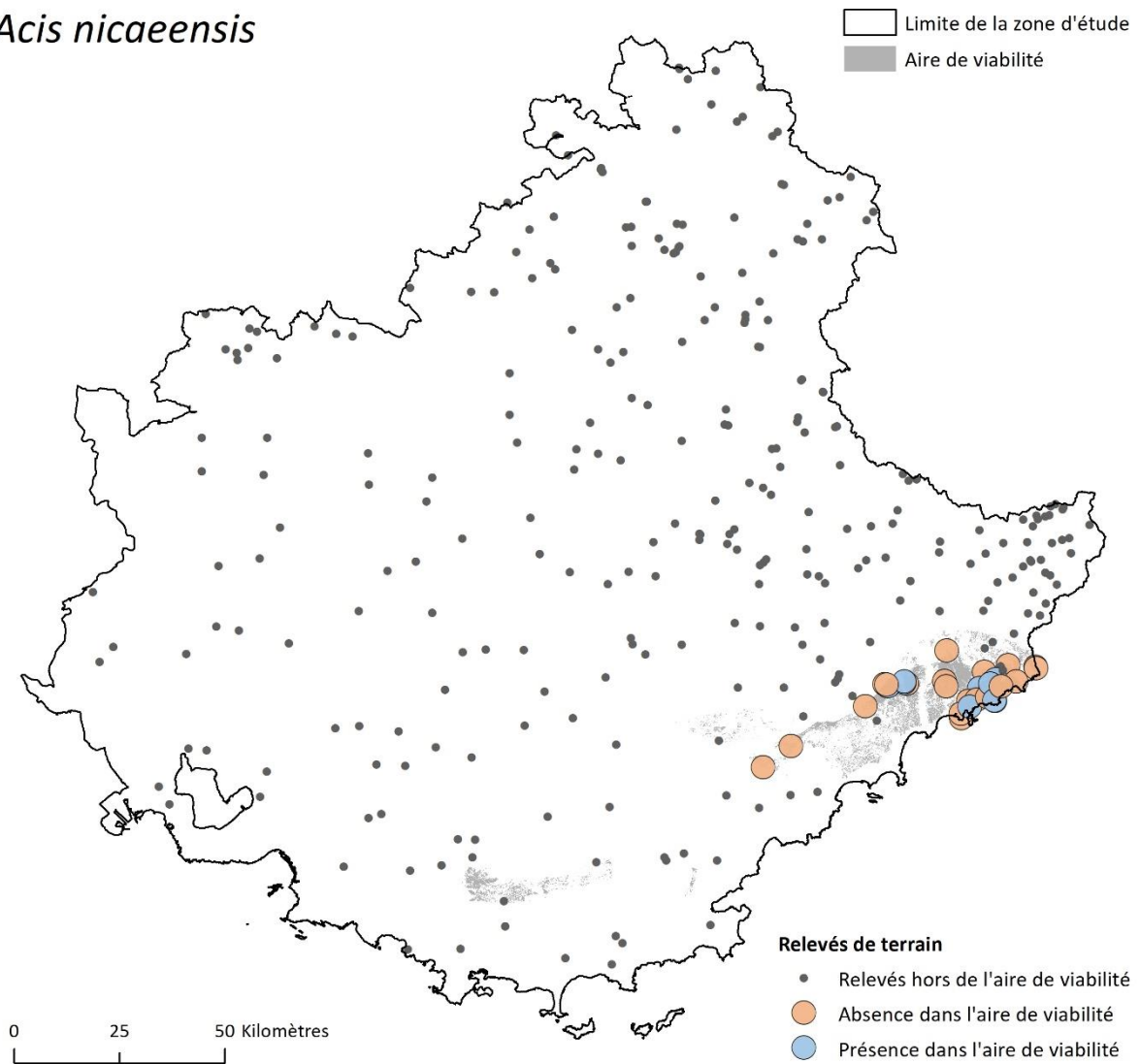


Figure A.4.1.2. Observation d'*Acis nicaeensis* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Antennaria dioica

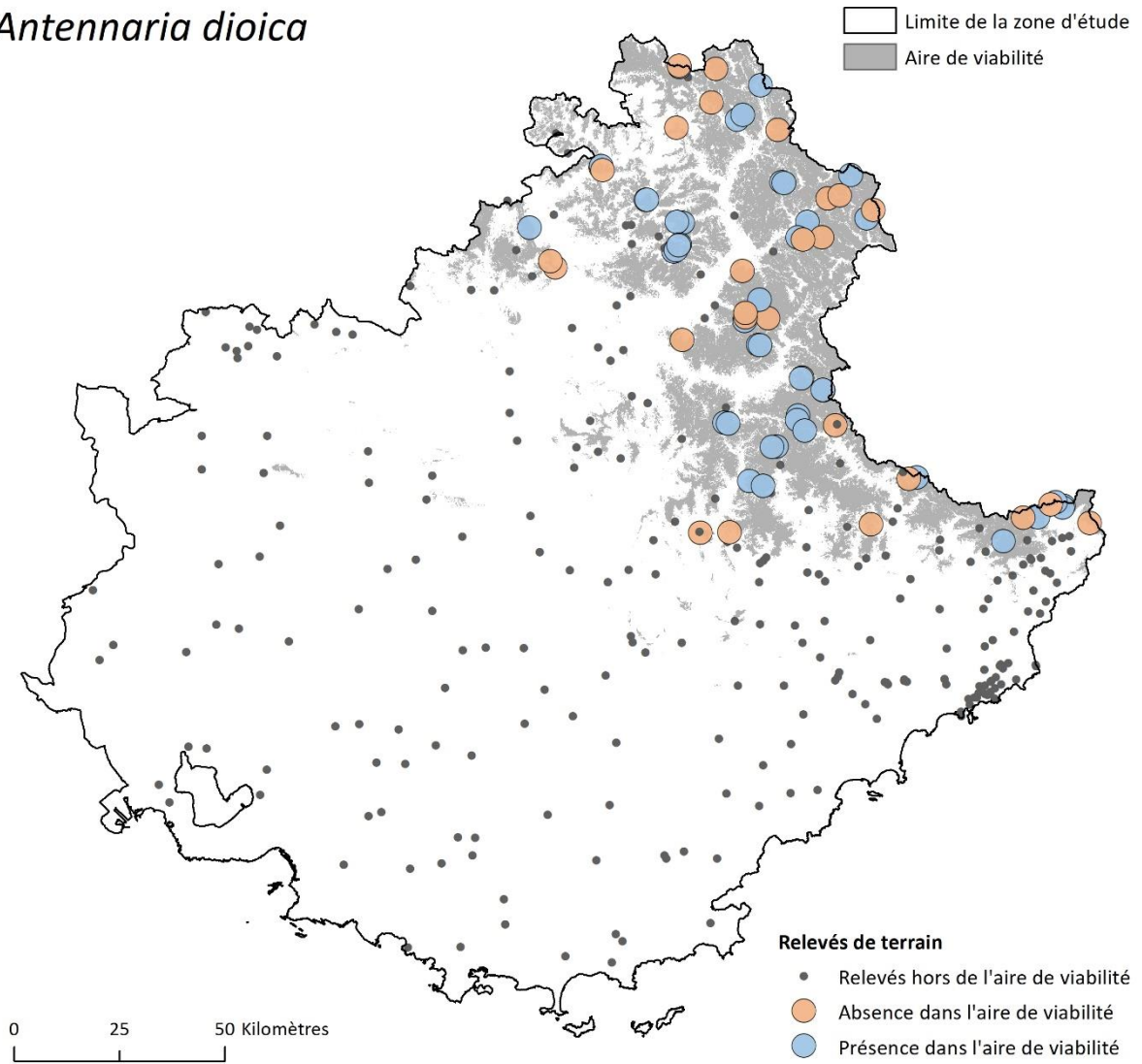


Figure A.4.1.3. Observation d'*Antennaria dioica* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Aphyllanthes monspeliensis

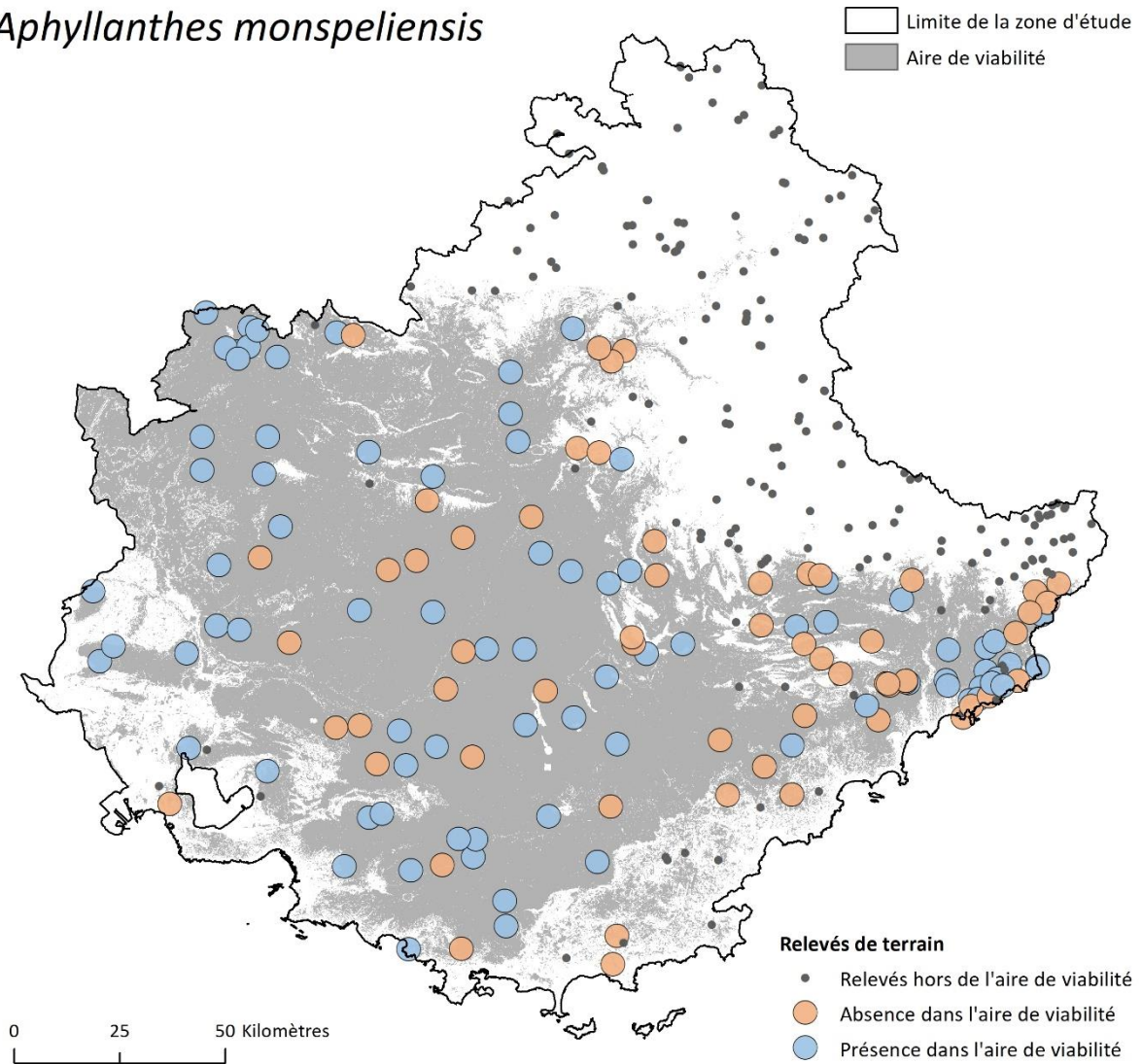


Figure A.4.1.4. Observation d'*Aphyllanthes monspeliensis* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Arctostaphylos uva-ursi

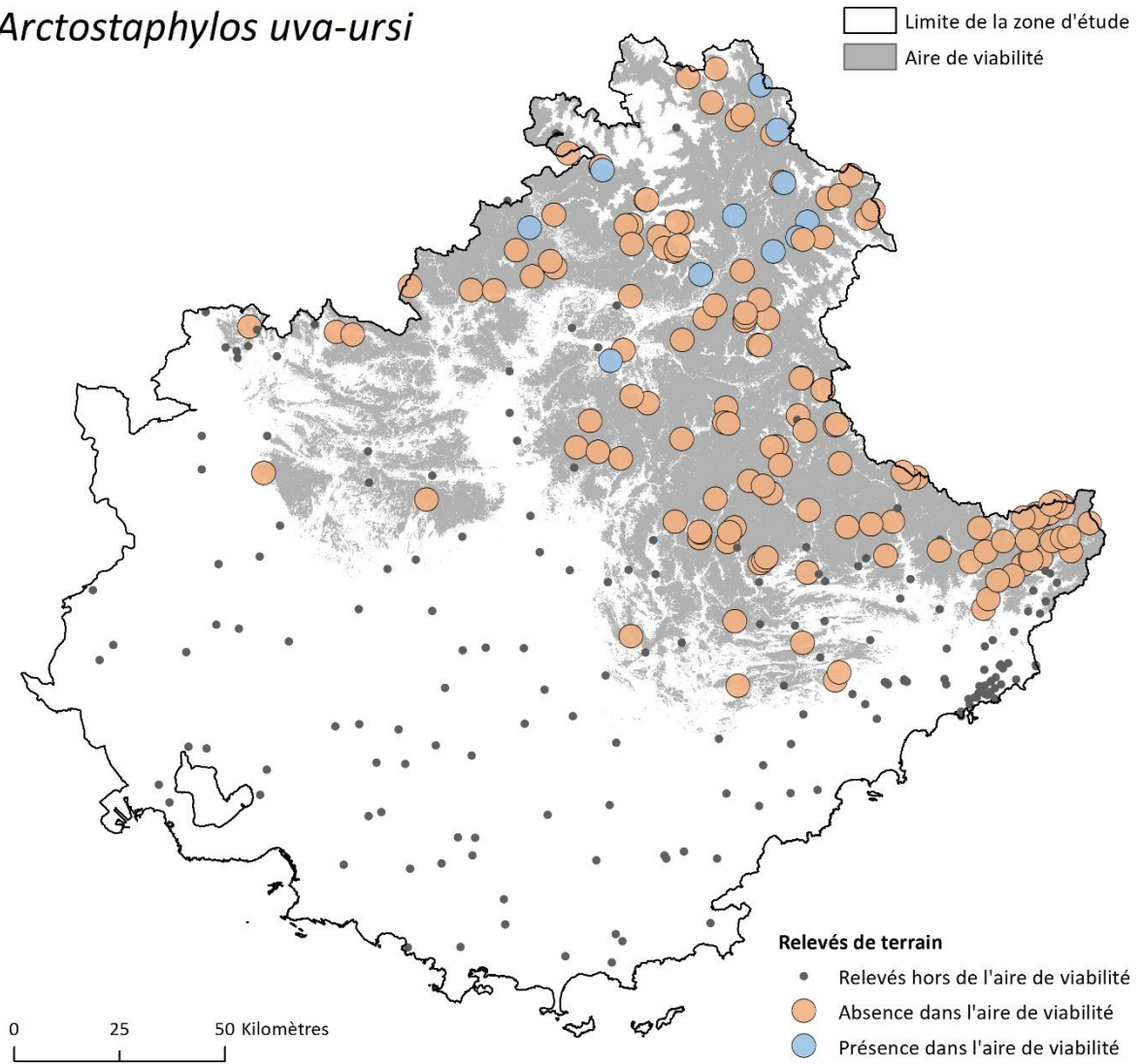


Figure A.4.1.5. Observation d'*Arctostaphylos uva-ursi* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Argyrolobium zanonii

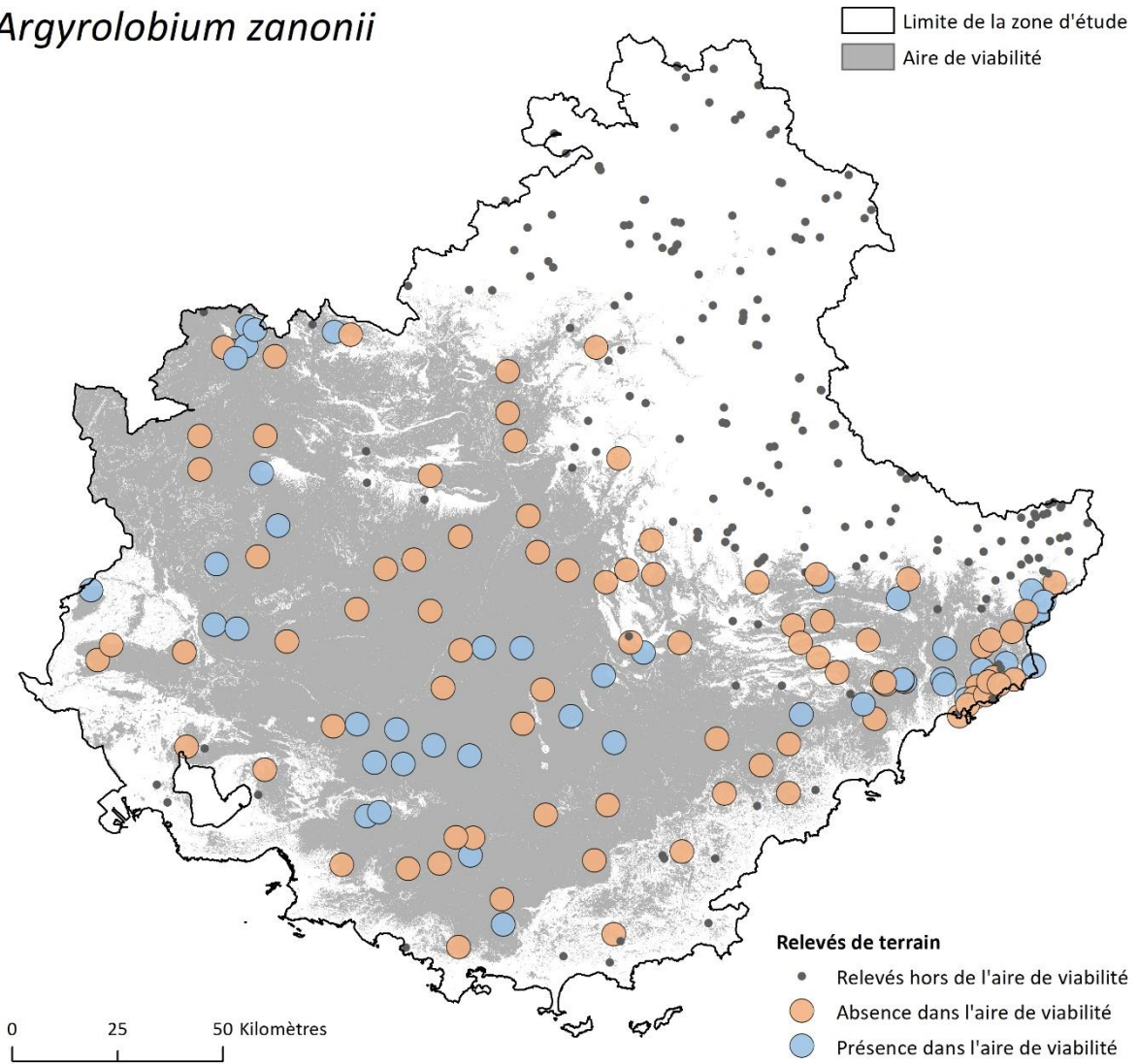


Figure A.4.1.6. Observation d'*Argyrolobium zanonii* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Atractylis cancellata

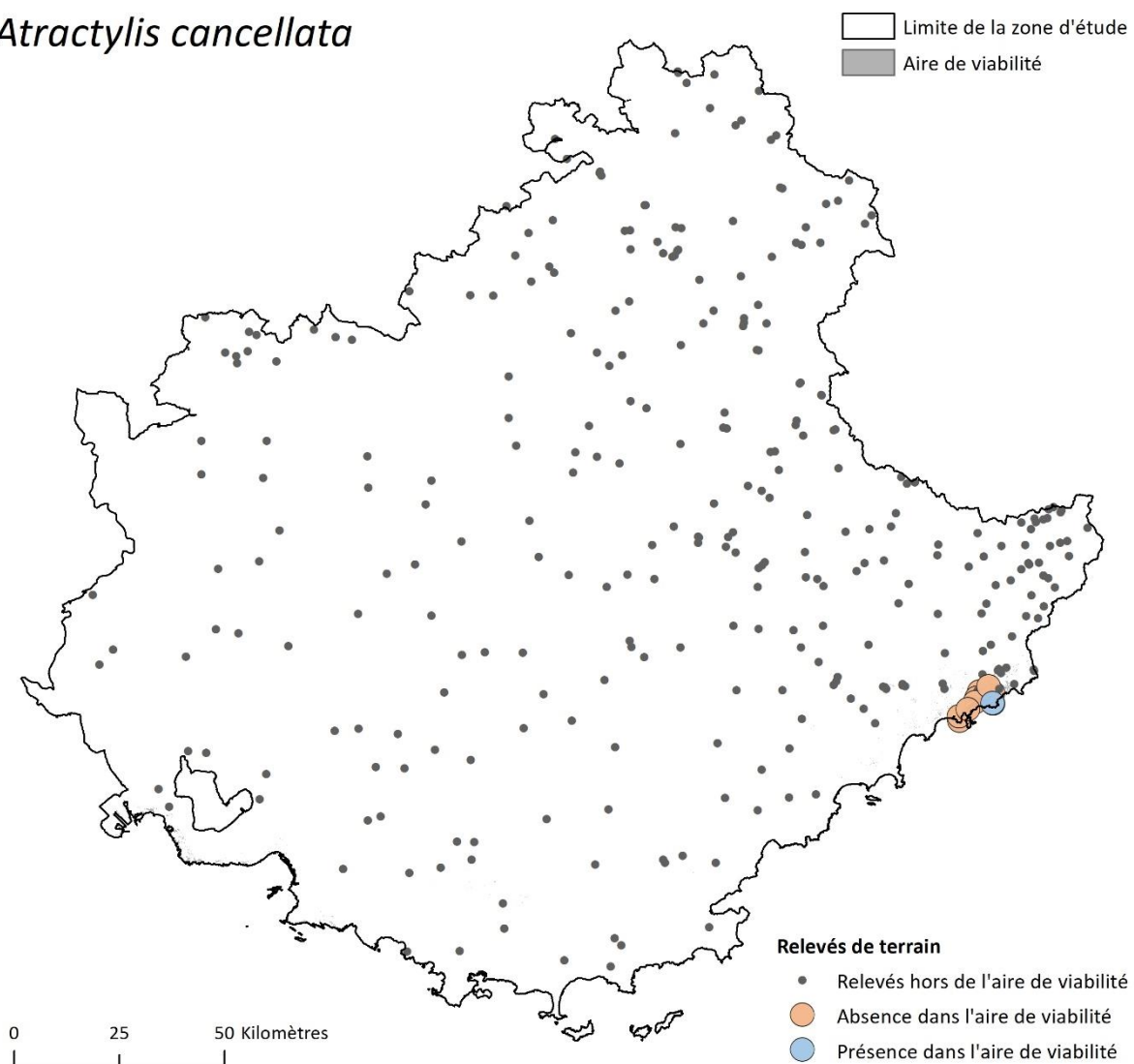


Figure A.4.1.7. Observation d'*Atractylis cancellata* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Berardia lanuginosa

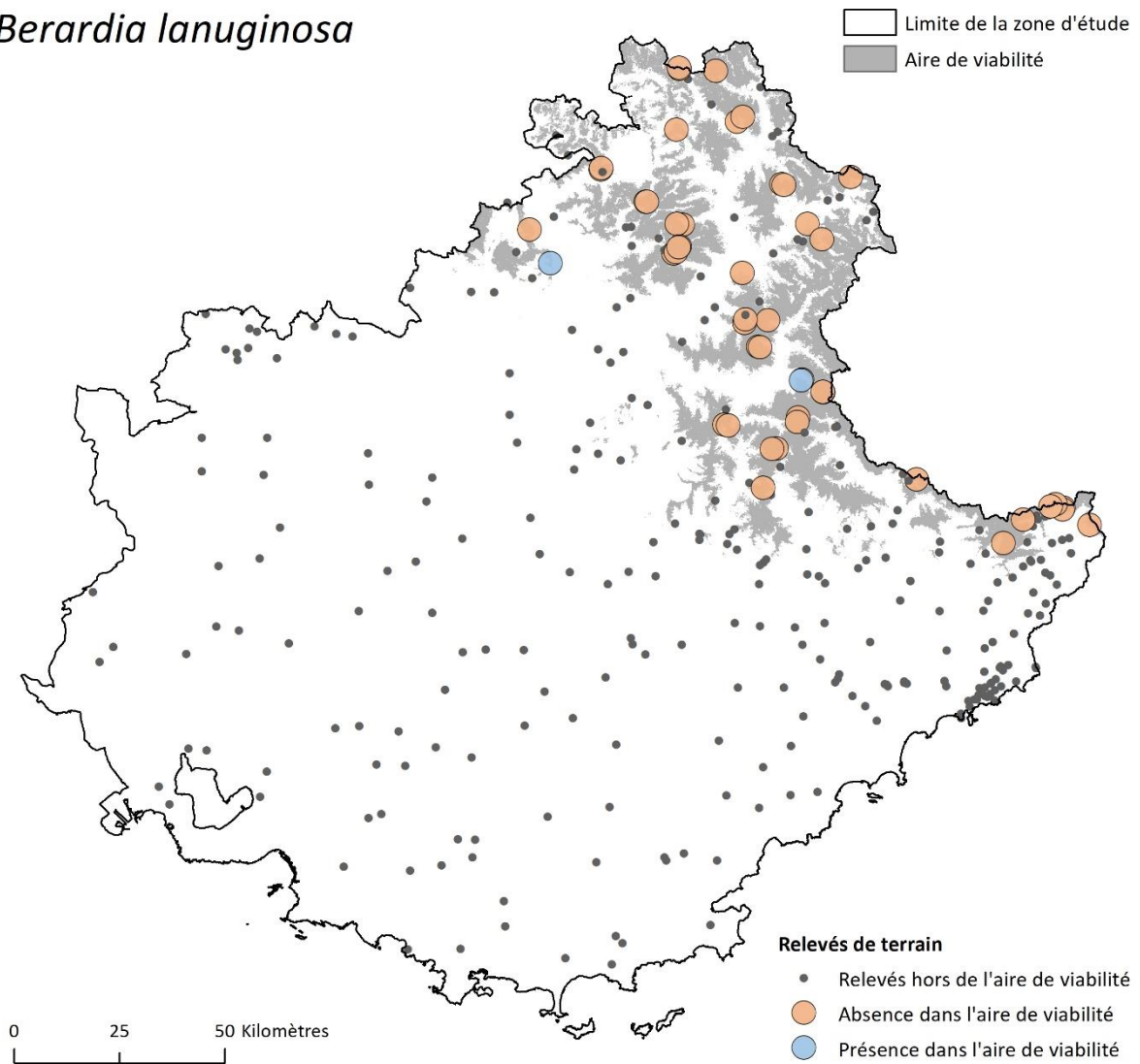


Figure A.4.1.8. Observation de *Berardia lanuginosa* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Brachypodium retusum

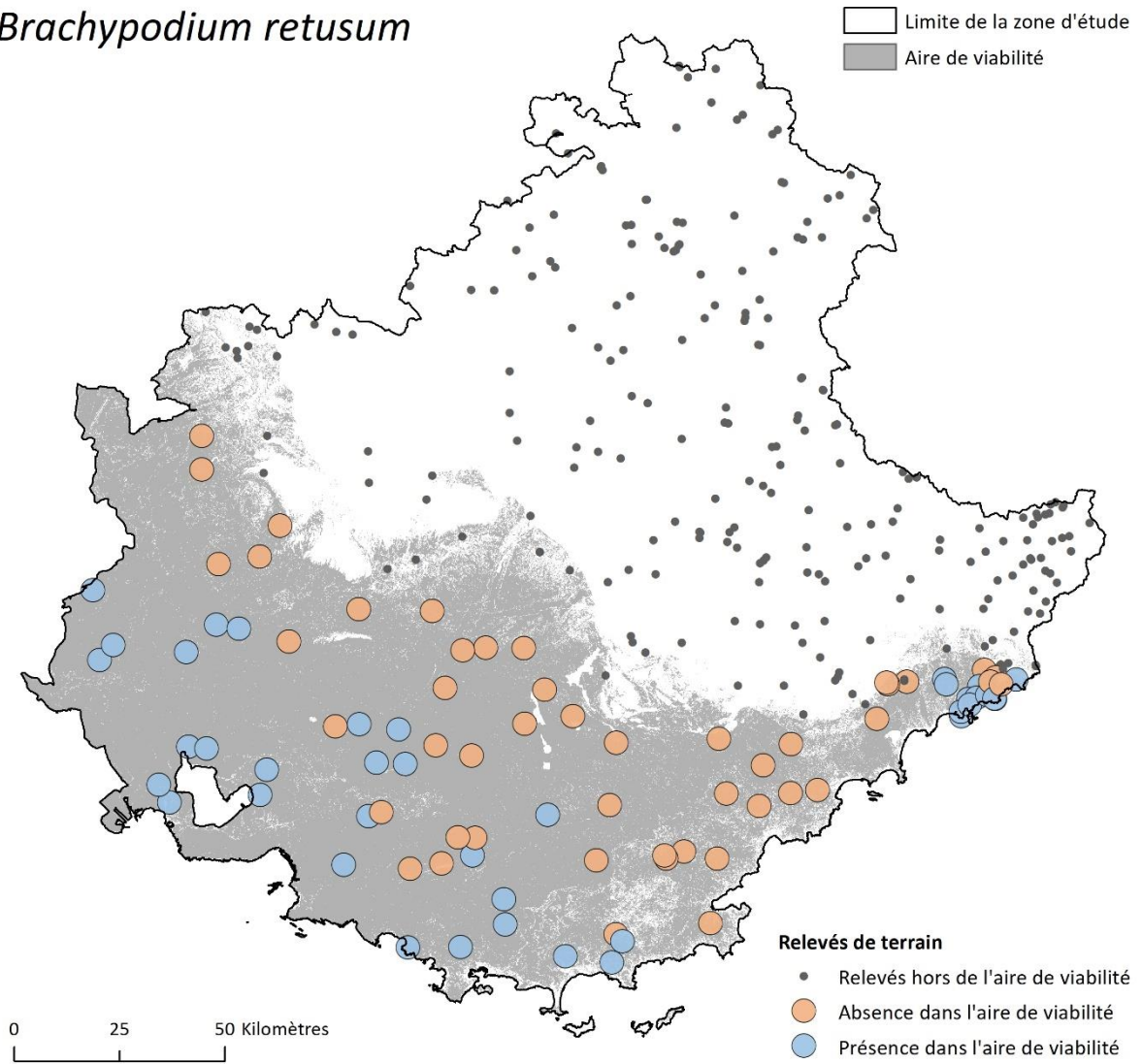


Figure A.4.1.9. Observation de *Brachypodium retusum* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Carlina acanthifolia

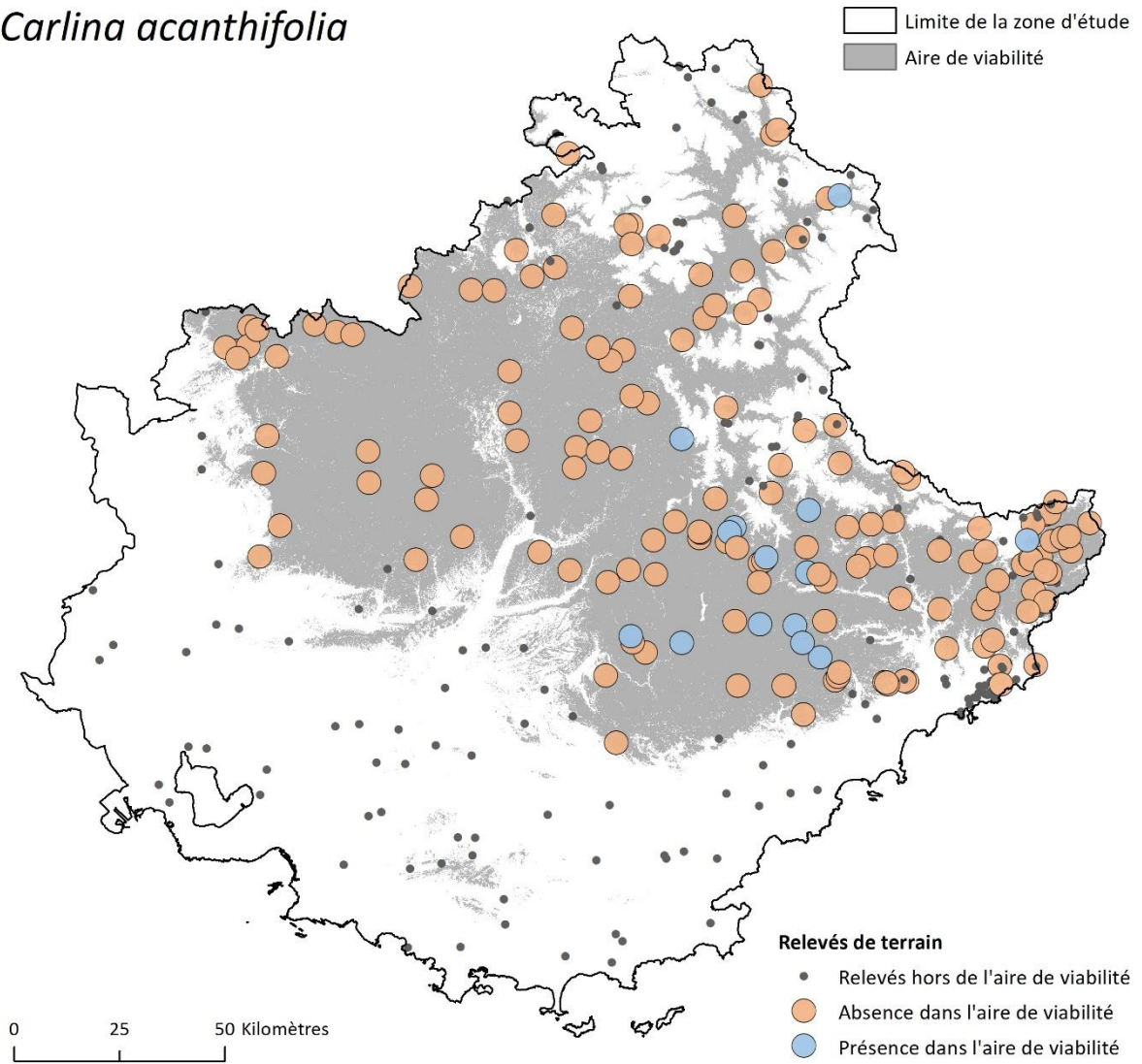


Figure A.4.1.10. Observation de *Carlina acanthifolia* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Cytisophyllum sessilifolium

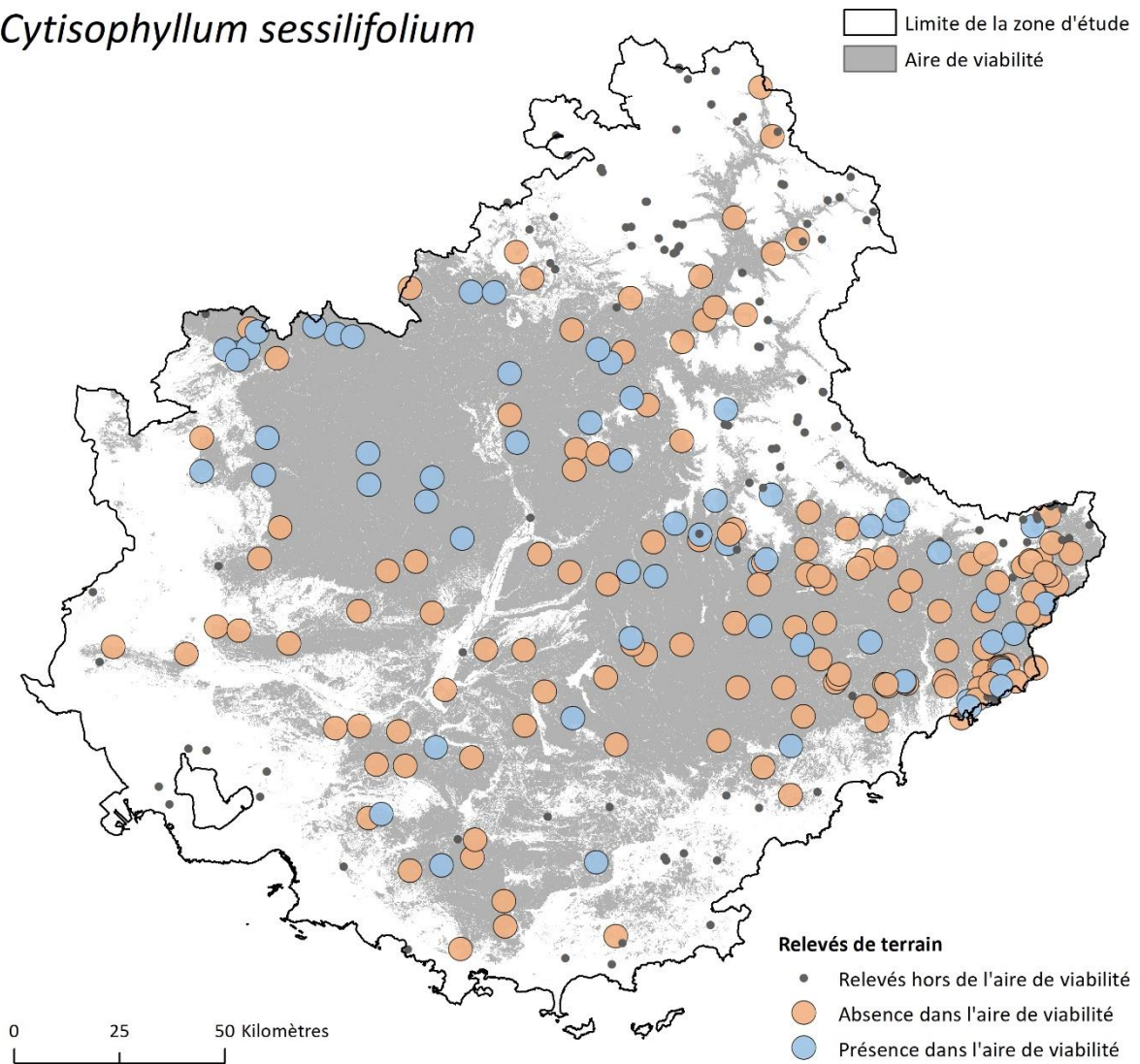


Figure A.4.1.11. Observation de *Cytisophyllum sessilifolium* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Dryas octopetala

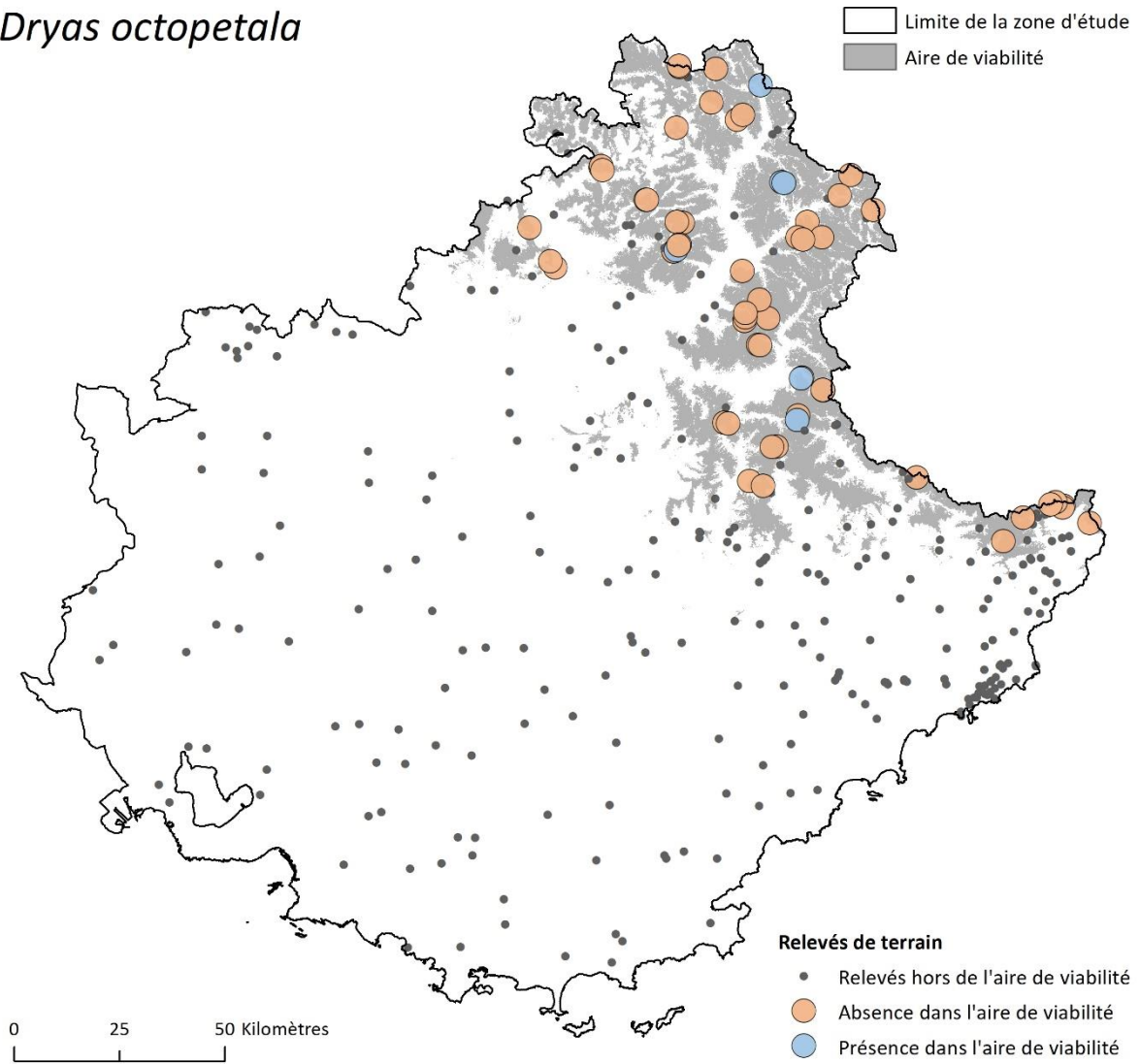


Figure A.4.1.12. Observation de *Dryas octopetala* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Gentiana bavarica

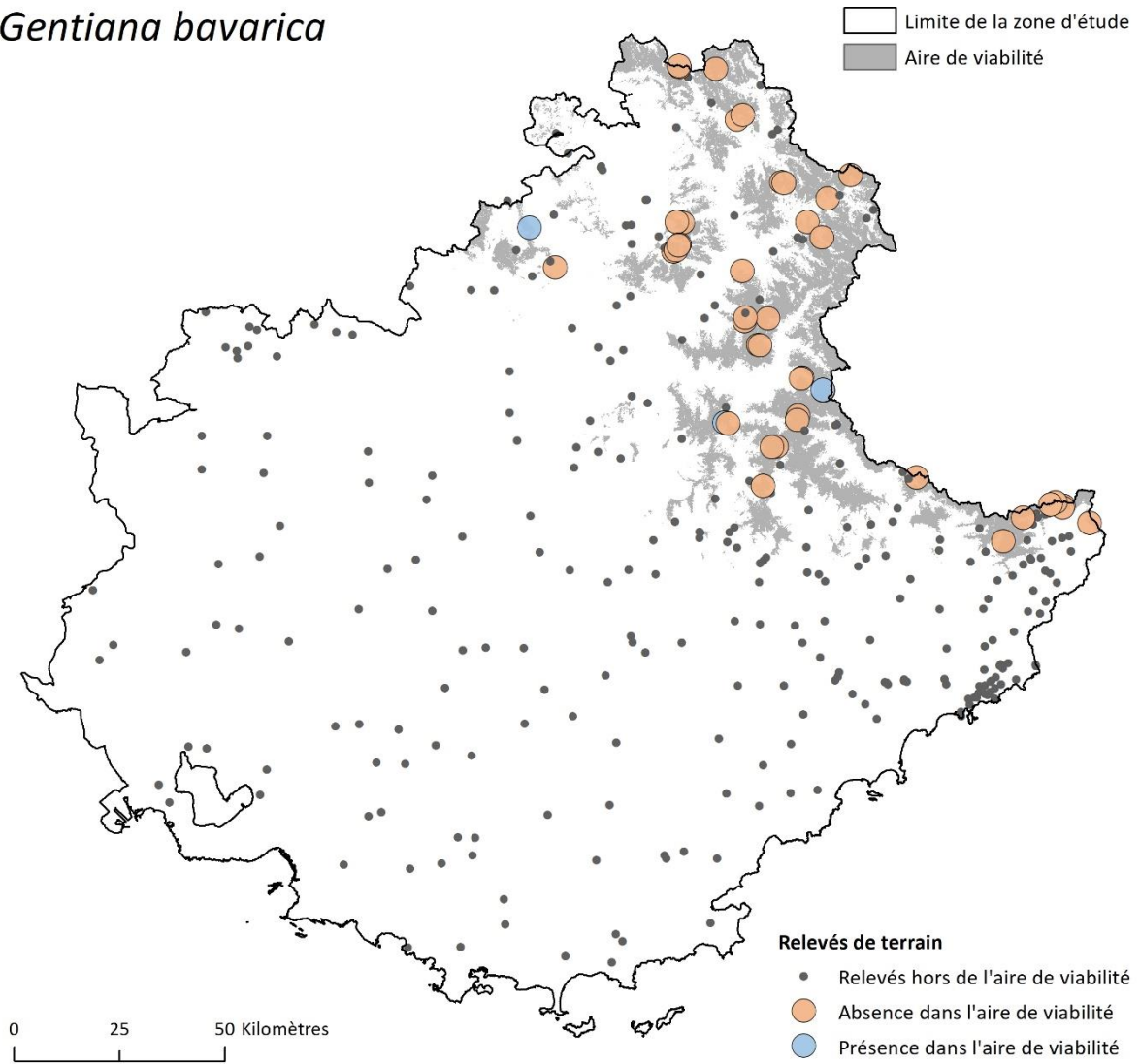


Figure A.4.1.13. Observation de *Gentiana bavarica* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Gentiana verna

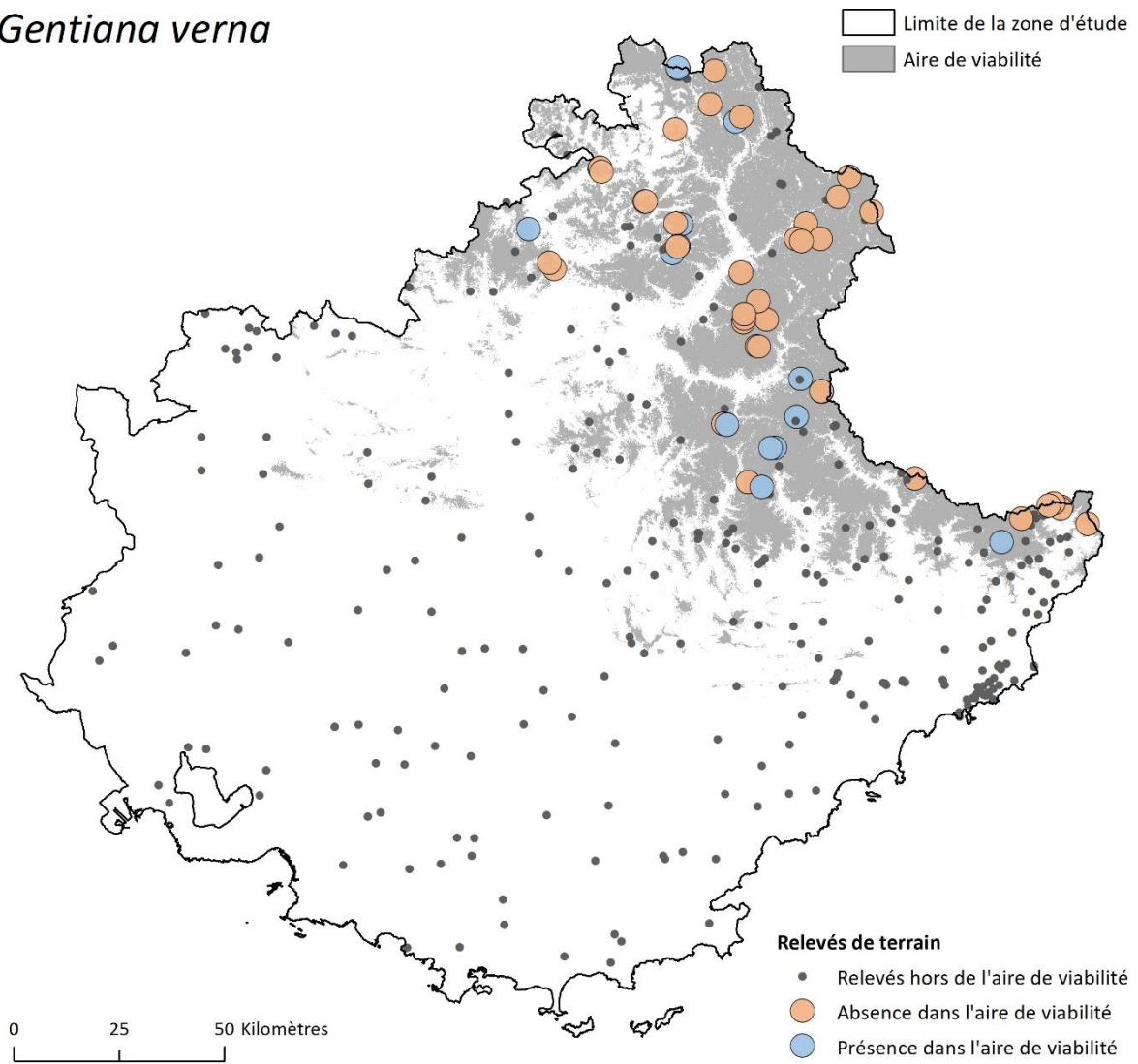


Figure A.4.1.14. Observation de *Gentiana verna* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Juniperus oxycedrus

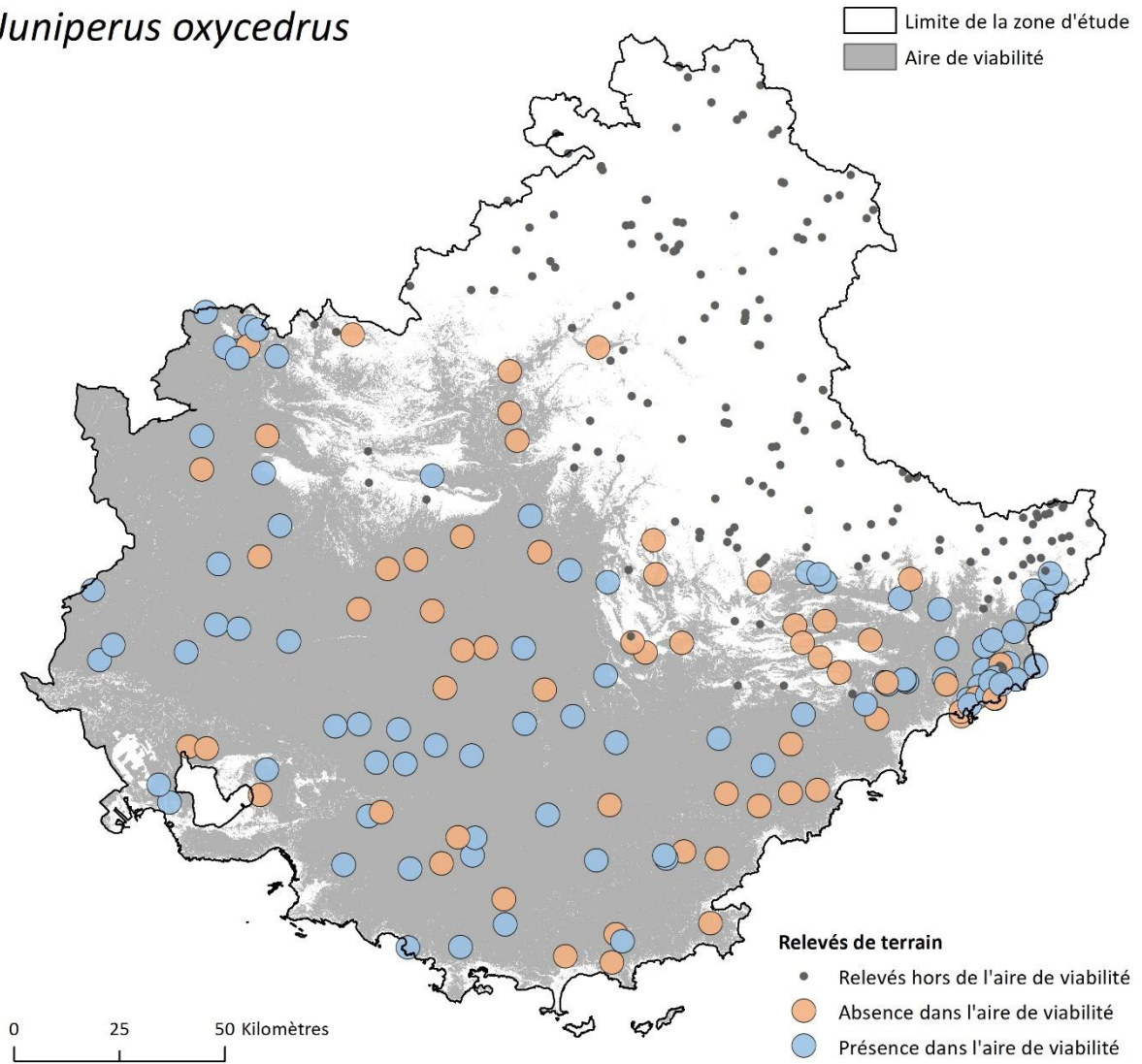


Figure A.4.1.15. Observation de *Juniperus oxycedrus* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Lilium pomponium

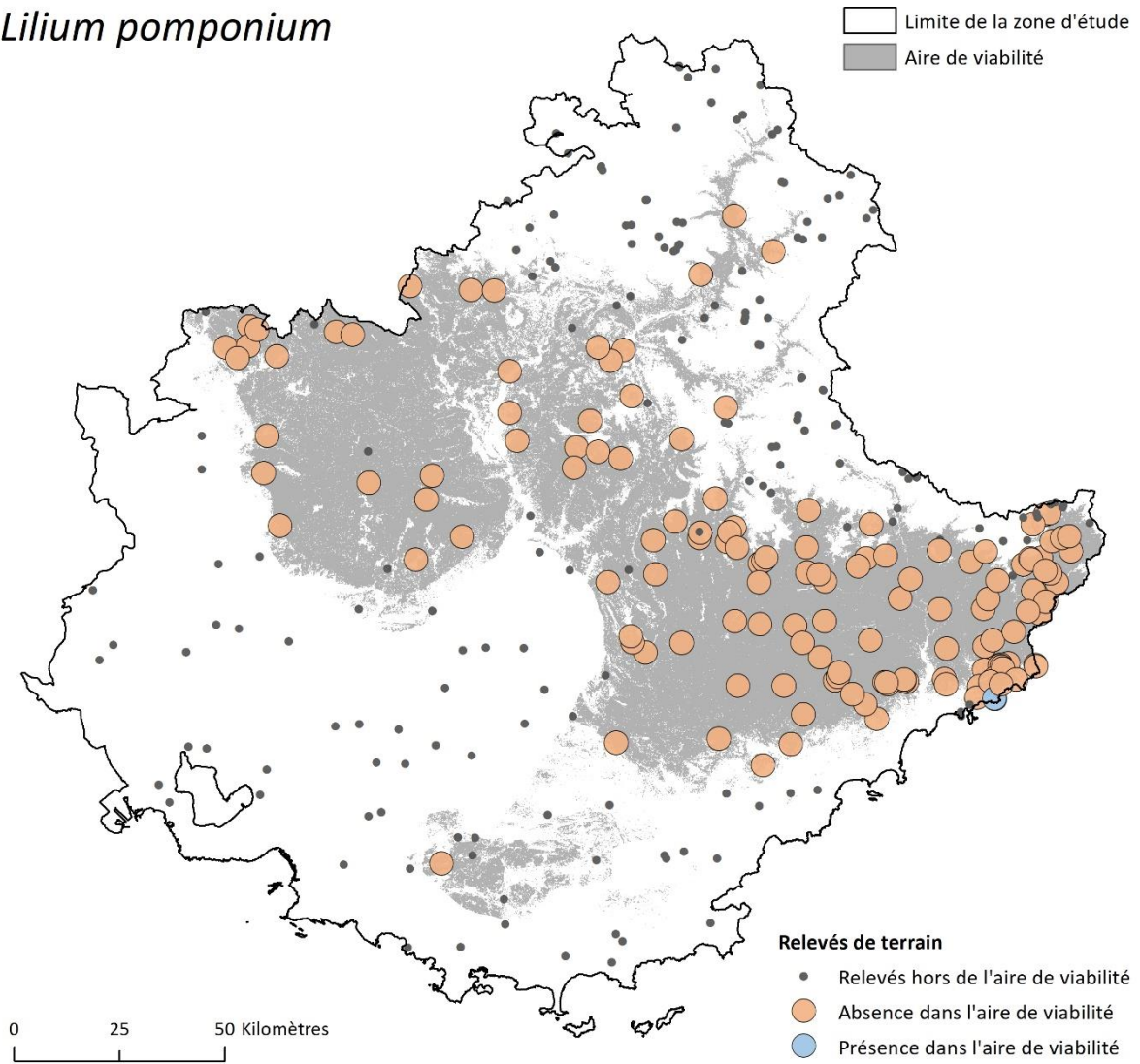


Figure A.4.1.16. Observation de *Lilium pomponium* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Ostrya carpinifolia

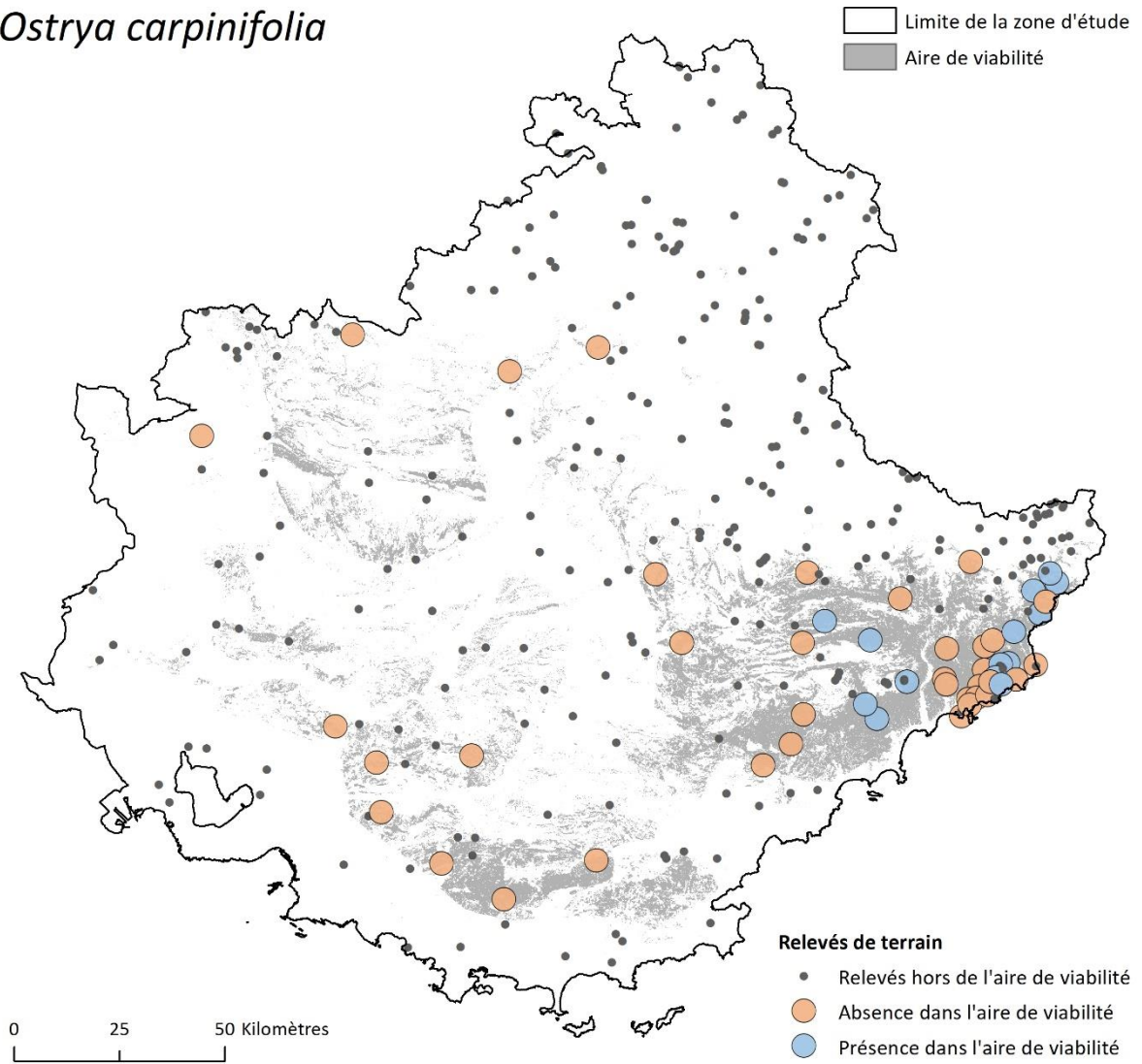


Figure A.4.1.17. Observation de *Ostrya carpinifolia* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Pinus cembra

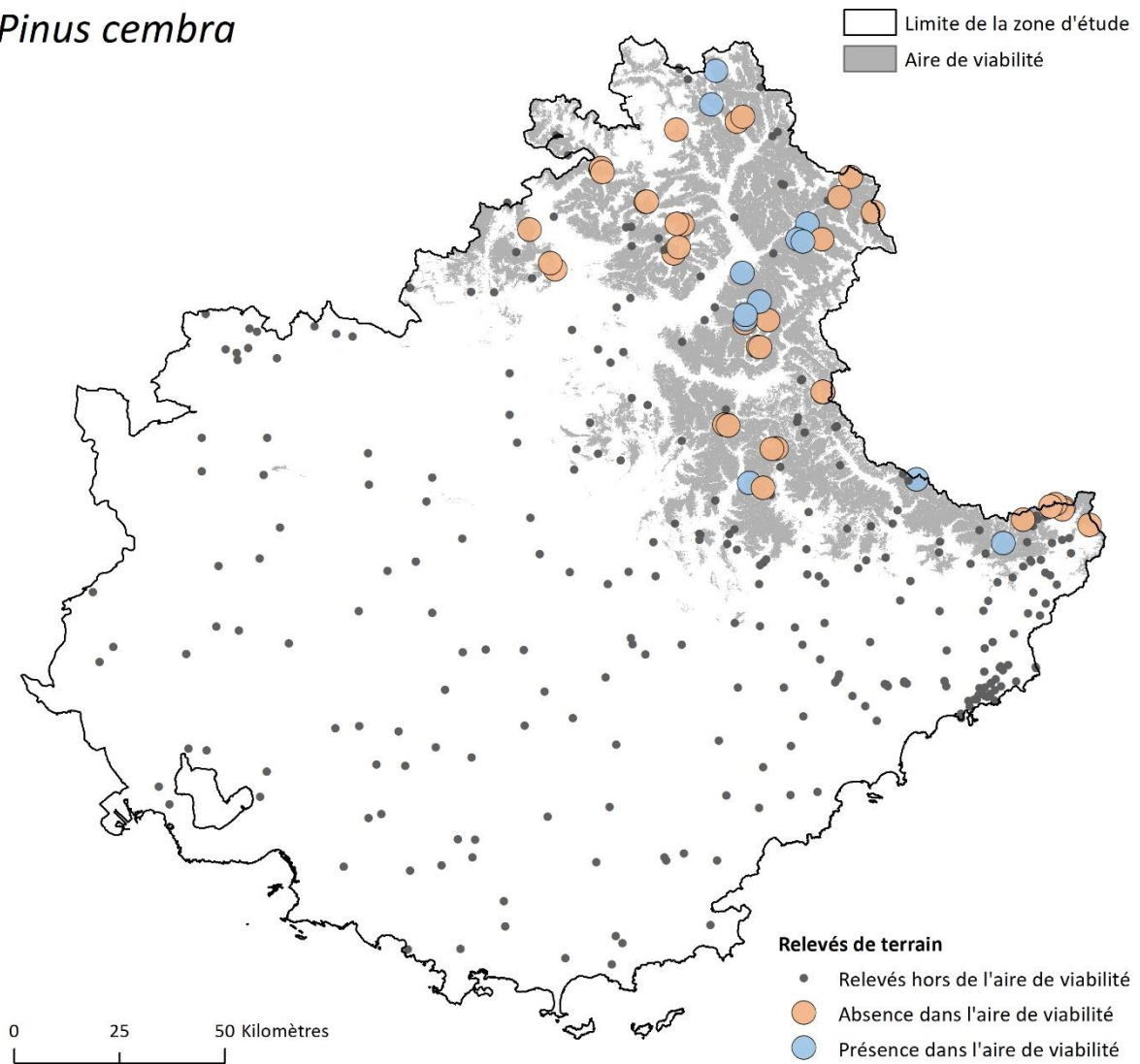


Figure A.4.1.18. Observation de *Pinus cembra* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Pinus uncinata

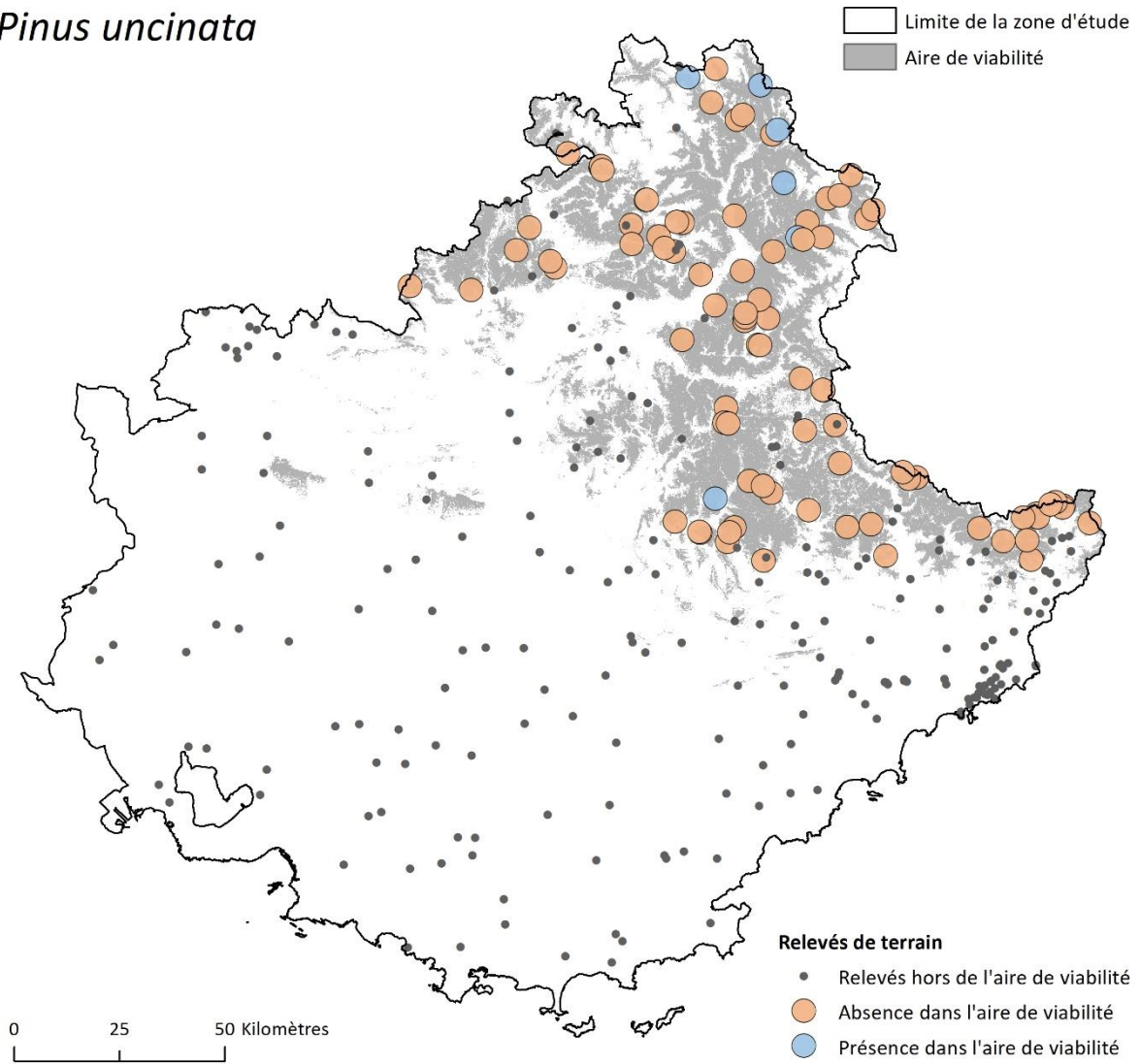


Figure A.4.1.19. Observation de *Pinus uncinata* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Primula marginata

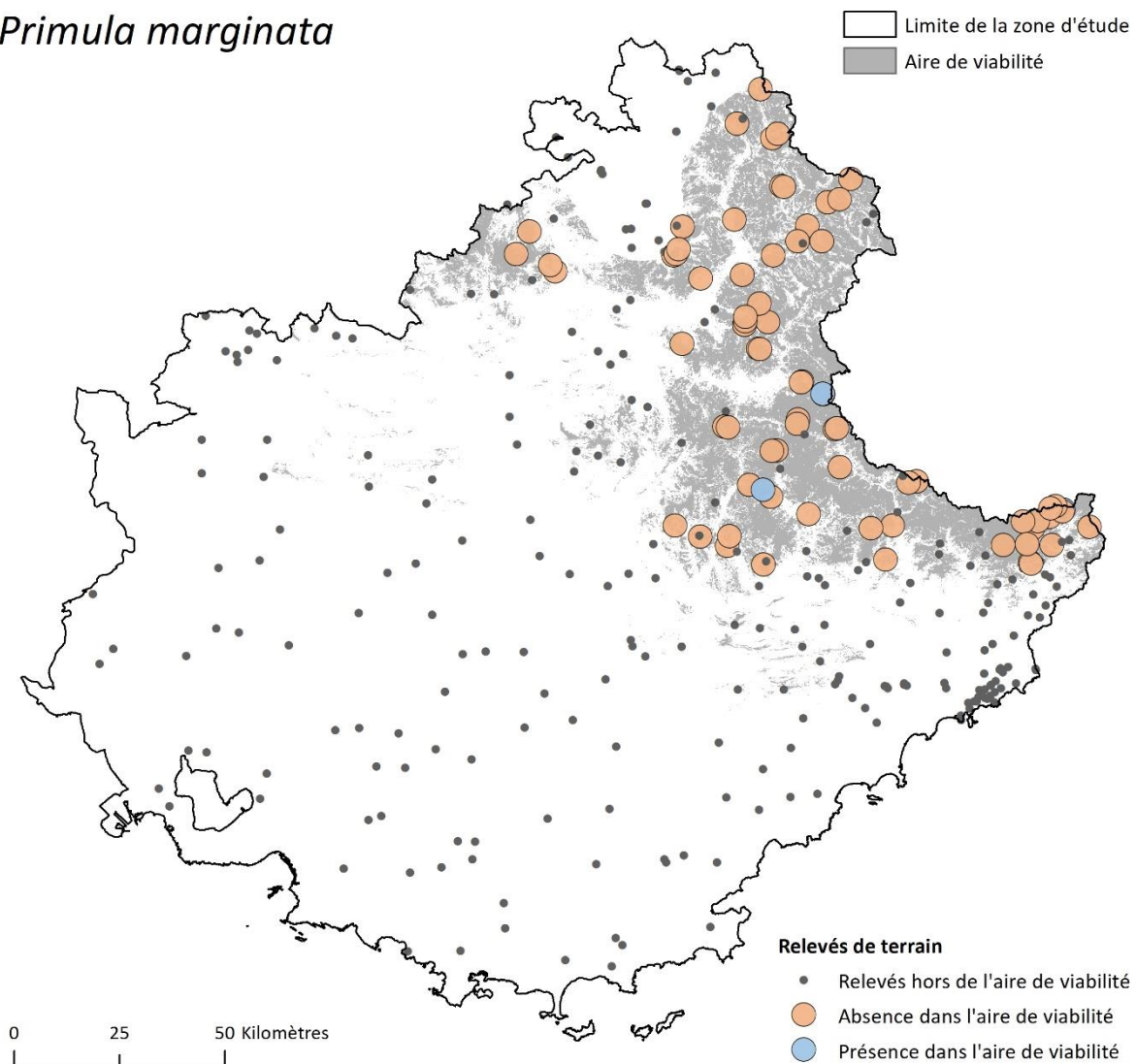


Figure A.4.1.20. Observation de *Primula marginata* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Prenanthes purpurea

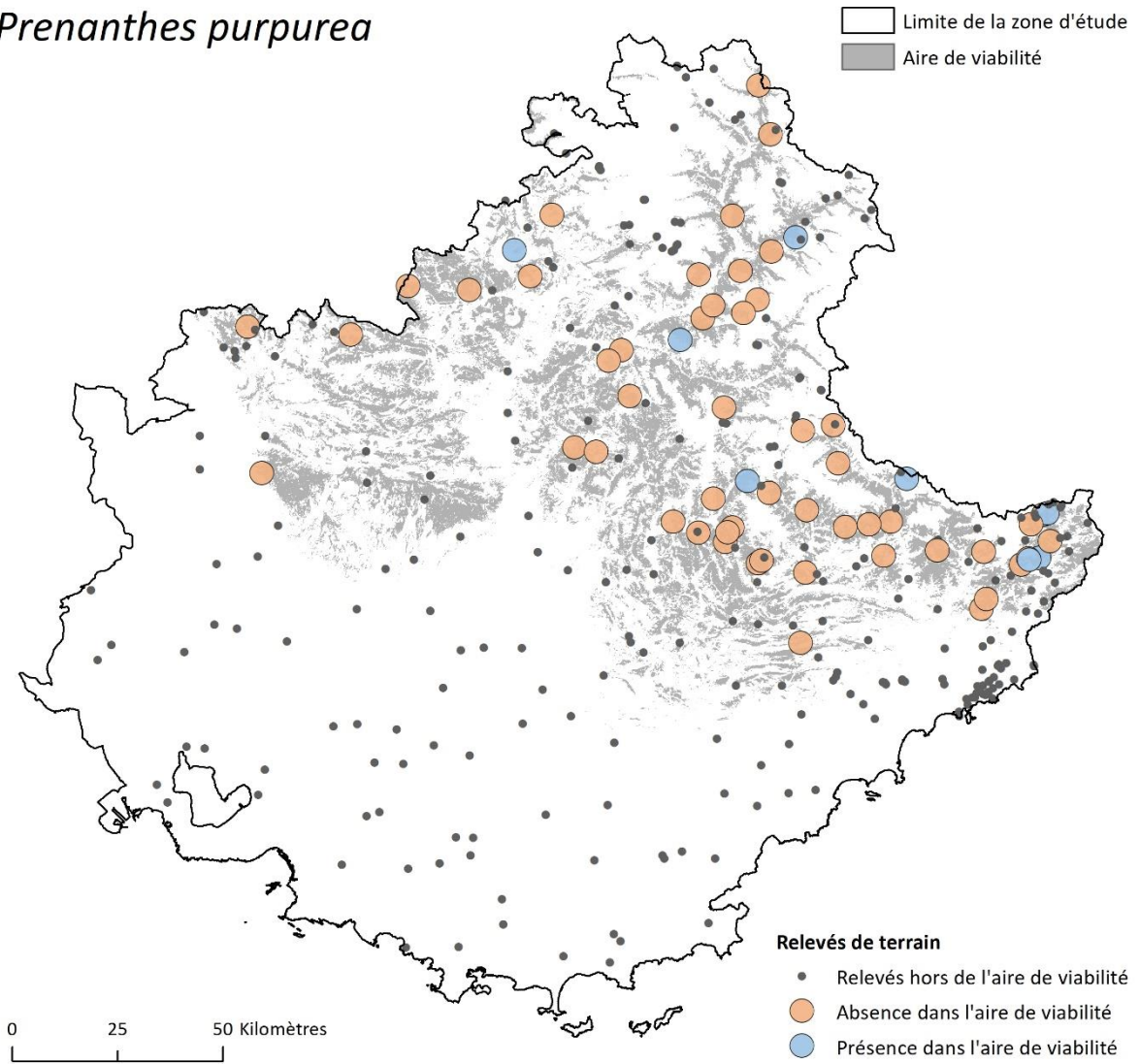


Figure A.4.1.21. Observation de *Prenanthes purpurea* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Quercus pubescens

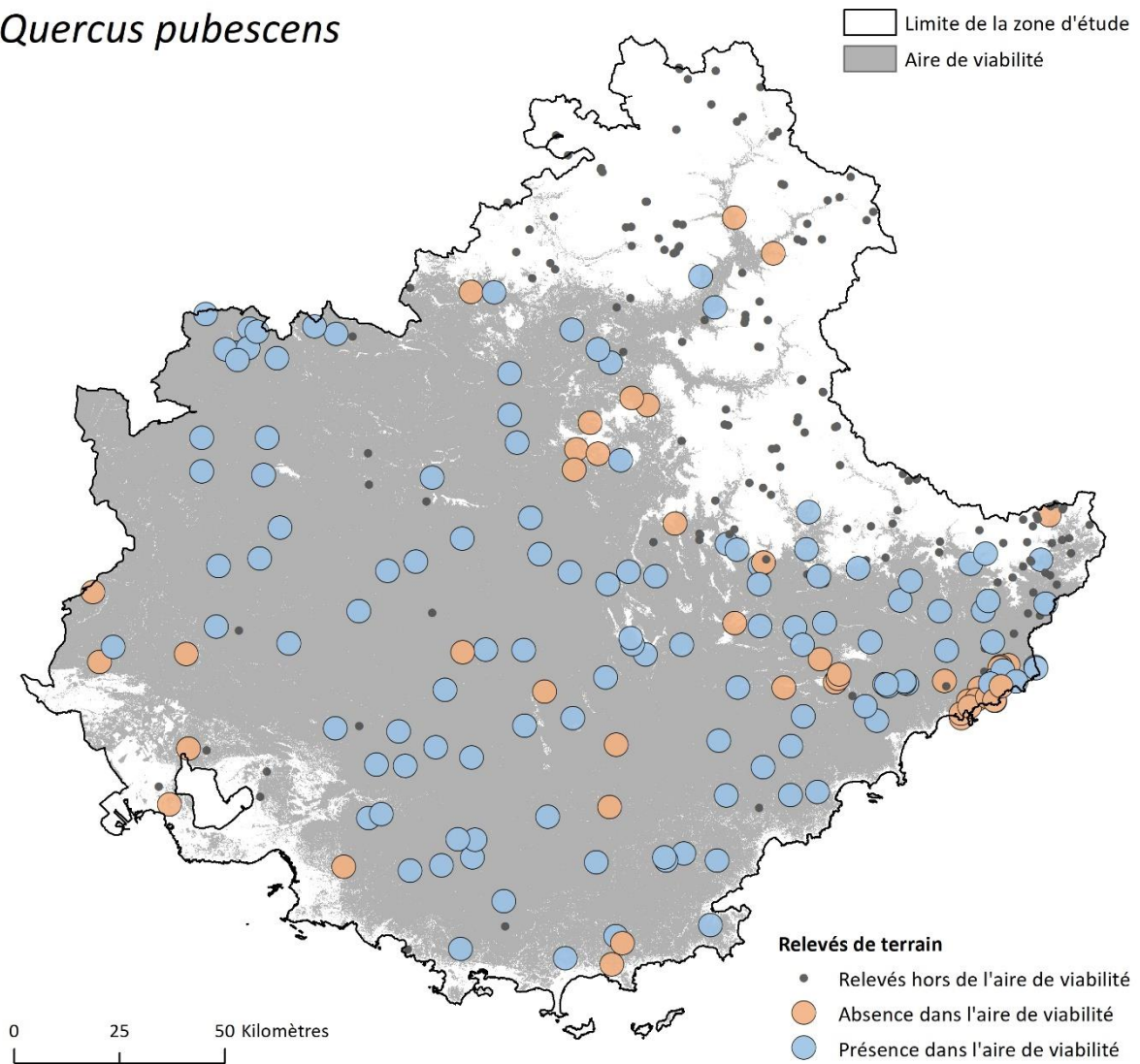


Figure A.4.1.22. Observation de *Quercus pubescens* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Sorbus aria

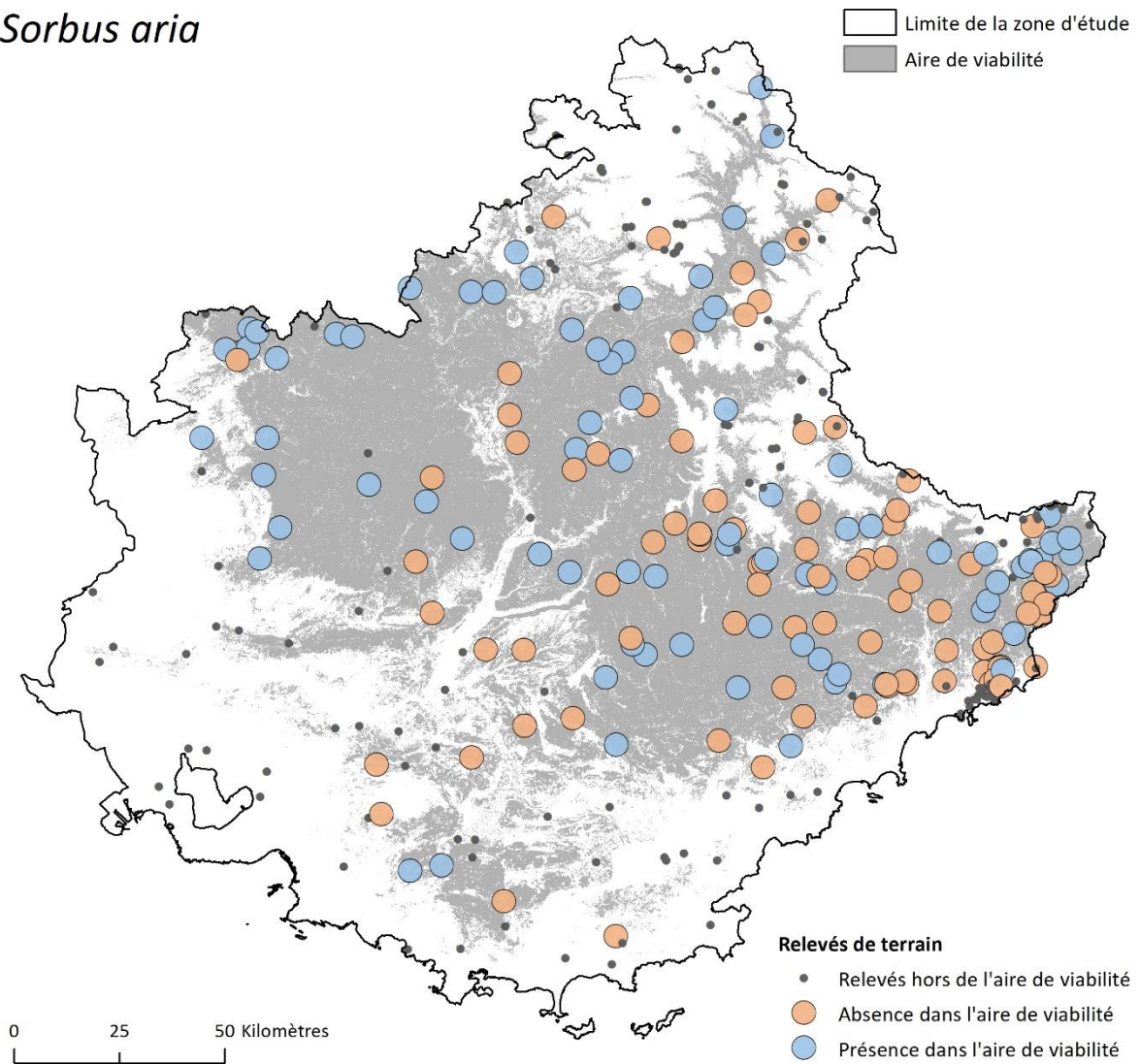


Figure A.4.1.23. Observation de *Sorbus aria* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Sorbus aucuparia

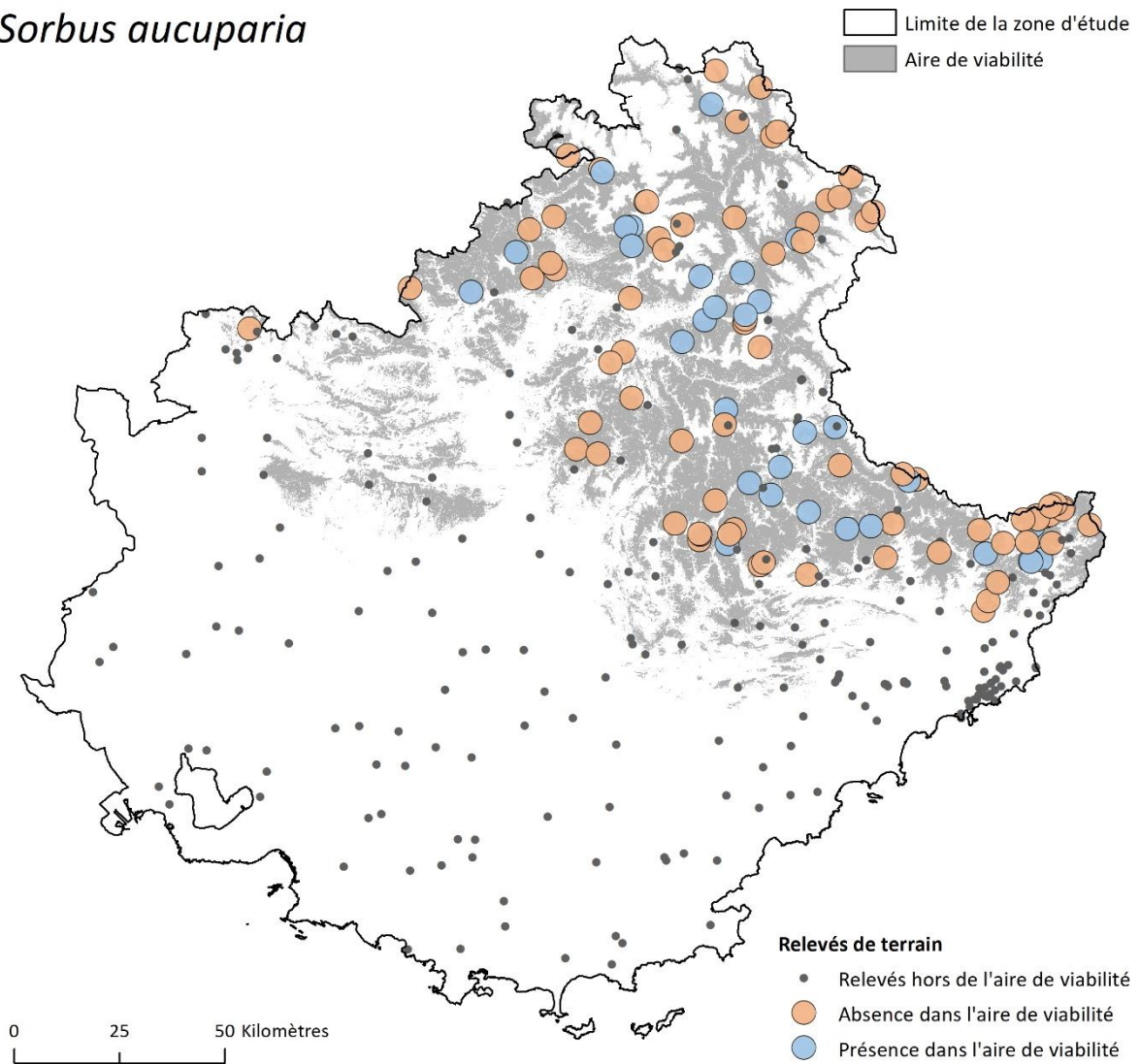


Figure A.4.1.24. Observation de *Sorbus aucuparia* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Vaccinium uliginosum

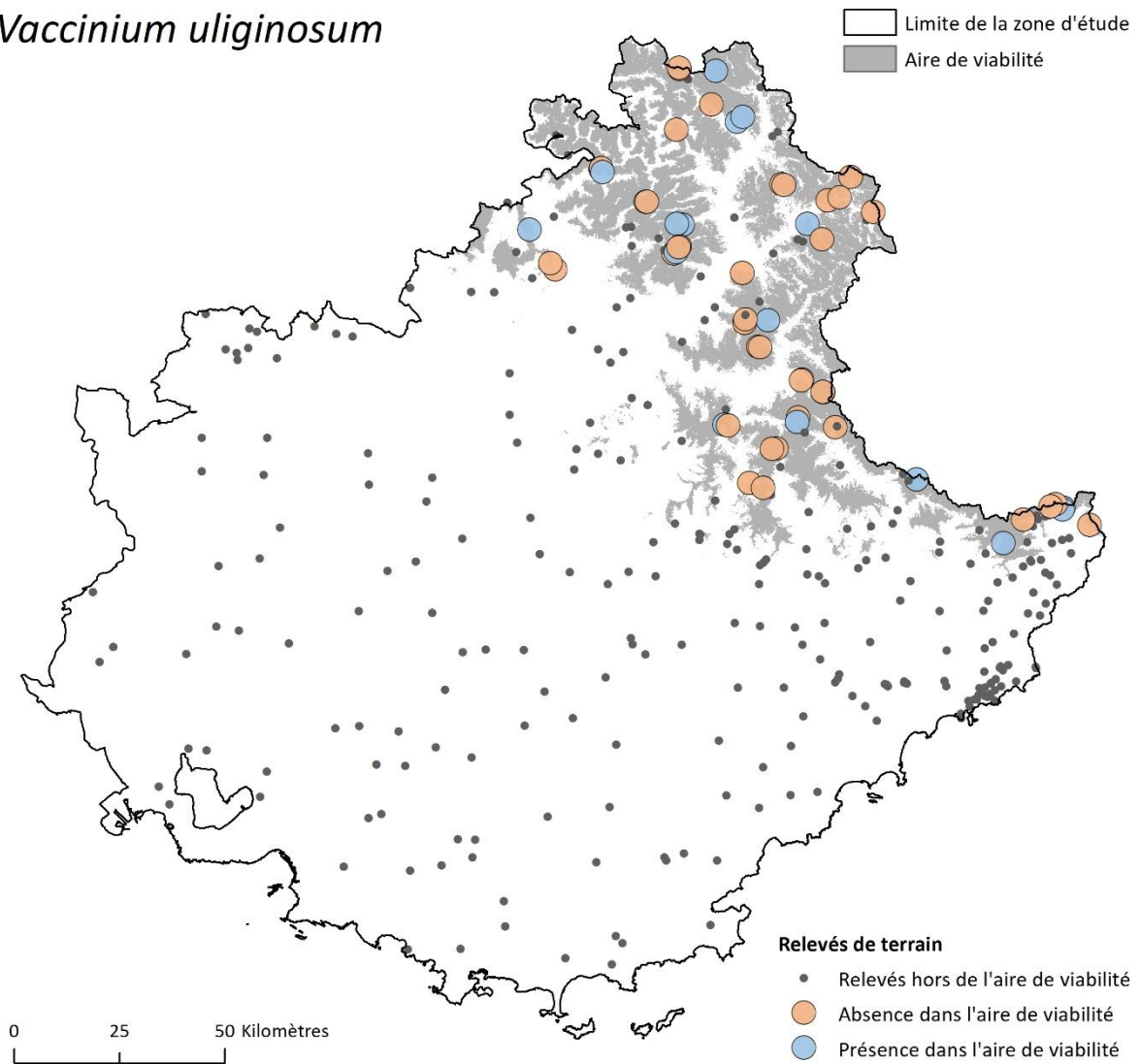


Figure A.4.1.25. Observation de *Vaccinium uliginosum* au sein des sites d'études présents dans son aire de viabilité.

Annexe 4.2. Variabilité de la densité des espèces étudiées à l'échelle régionale.

Liste des figures

Figure A.4.2.1. Variabilité de la densité d' <i>Abies alba</i> à l'échelle régionale.....	93
Figure A.4.2.2. Variabilité de la densité d' <i>Acis nicaeensis</i> à l'échelle régionale.	94
Figure A.4.2.3. Variabilité de la densité d' <i>Antennaria dioica</i> à l'échelle régionale.....	95
Figure A.4.2.4. Variabilité de la densité d' <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> à l'échelle régionale.....	96
Figure A.4.2.5. Variabilité de la densité d' <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> à l'échelle régionale.	97
Figure A.4.2.6. Variabilité de la densité d' <i>Argyrolobium zanonii</i> à l'échelle régionale.....	98
Figure A.4.2.7. Variabilité de la densité d' <i>Atractylis cancellata</i> à l'échelle régionale.....	99
Figure A.4.2.8. Variabilité de la densité de <i>Berardia lanuginosa</i> à l'échelle régionale.	100
Figure A.4.2.9. Variabilité de la densité de <i>Brachypodium retusum</i> à l'échelle régionale.....	101
Figure A.4.2.10. Variabilité de la densité de <i>Carlina acanthifolia</i> à l'échelle régionale.....	102
Figure A.4.2.11. Variabilité de la densité de <i>Citysophyllum sessilifolium</i> à l'échelle régionale.	103
Figure A.4.2.12. Variabilité de la densité de <i>Dryas octopetala</i> à l'échelle régionale.	104
Figure A.4.2.13. Variabilité de la densité de <i>Gentiana bavarica</i> à l'échelle régionale.....	105
Figure A.4.2.14. Variabilité de la densité de <i>Gentiana verna</i> à l'échelle régionale.	106
Figure A.4.2.15. Variabilité de la densité de <i>Juniperus oxycedrus</i> à l'échelle régionale.	107
Figure A.4.2.16. Variabilité de la densité de <i>Lilium pomponium</i> à l'échelle régionale.	108
Figure A.4.2.17. Variabilité de la densité de <i>Ostrya carpinifolia</i> à l'échelle régionale.....	109
Figure A.4.2.18. Variabilité de la densité de <i>Pinus cembra</i> à l'échelle régionale.....	110
Figure A.4.2.19. Variabilité de la densité de <i>Pinus uncinata</i> à l'échelle régionale.....	111
Figure A.4.2.20. Variabilité de la densité de <i>Primula marginata</i> à l'échelle régionale.	112
Figure A.4.2.21. Variabilité de la densité de <i>Prenanthes purpurea</i> à l'échelle régionale.	113
Figure A.4.2.22. Variabilité de la densité de <i>Quercus pubescens</i> à l'échelle régionale.	114
Figure A.4.2.23. Variabilité de la densité de <i>Sorbus aria</i> à l'échelle régionale.	115
Figure A.4.2.24. Variabilité de la densité de <i>Sorbus aucuparia</i> à l'échelle régionale.	116
Figure A.4.2.25. Variabilité de la densité de <i>Vaccinium uliginosum</i> à l'échelle régionale.....	117

Abies alba

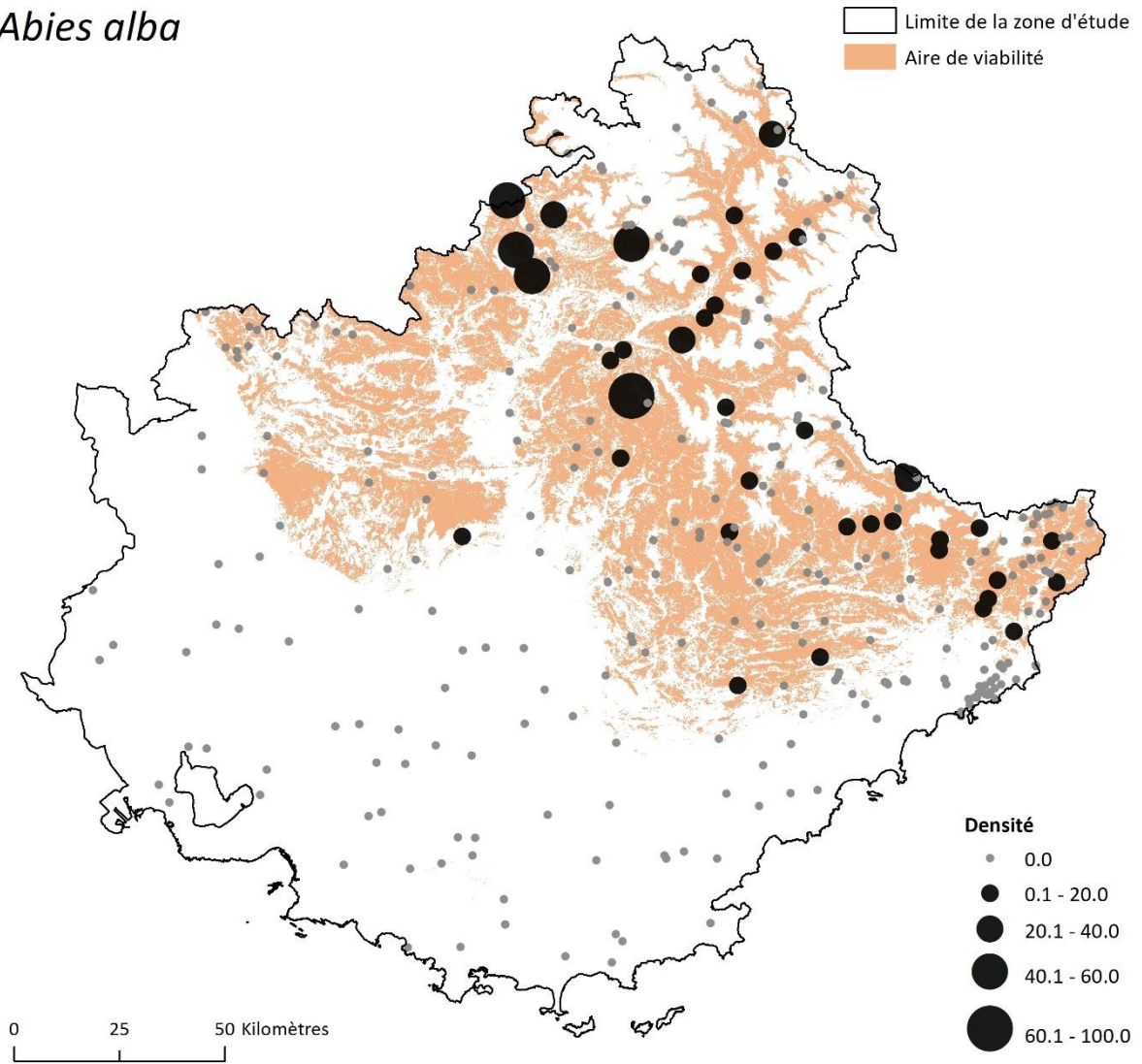


Figure A.4.2.1. Variabilité de la densité d'*Abies alba* à l'échelle régionale.

Acis nicaeensis

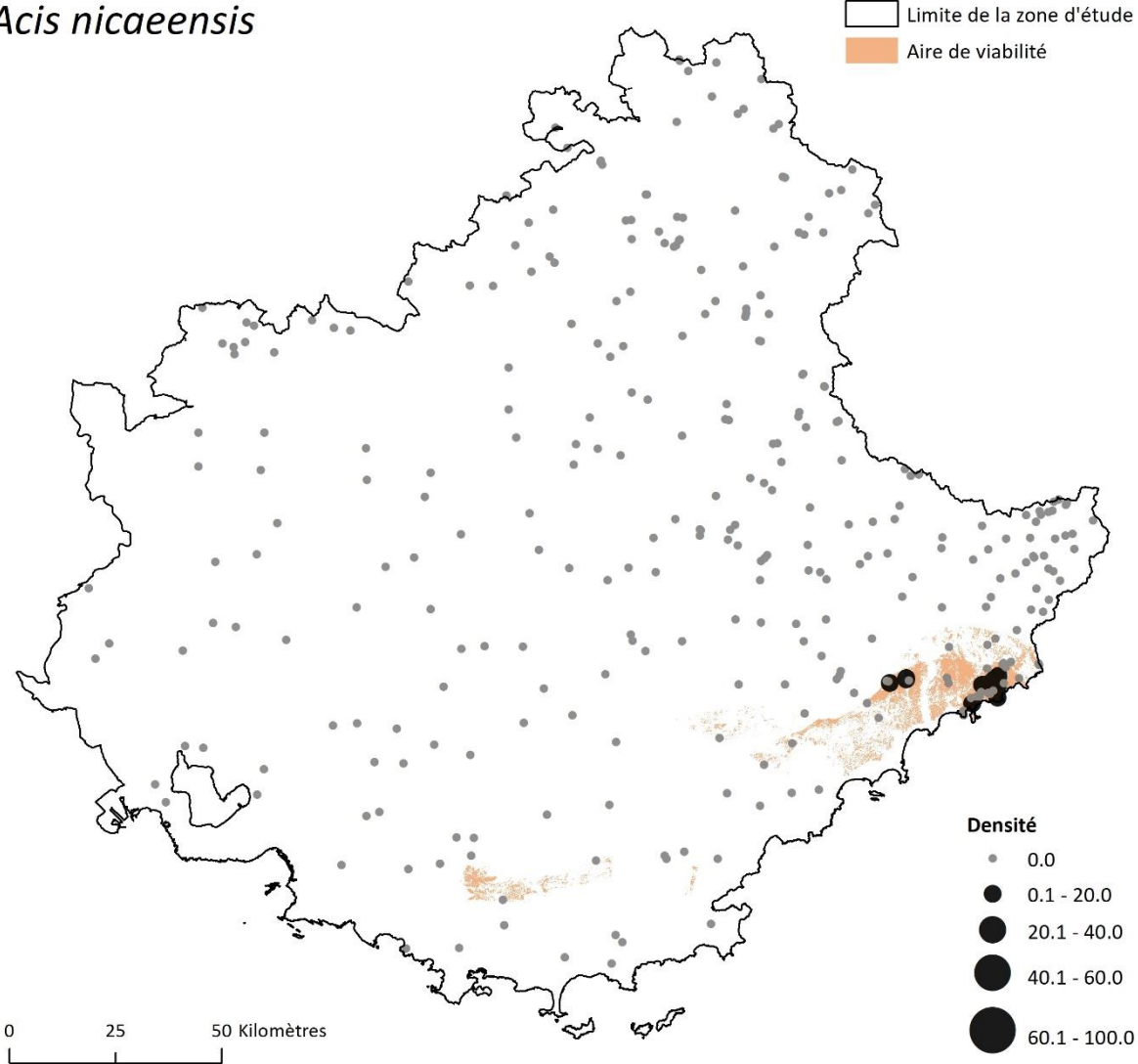


Figure A.4.2.2. Variabilité de la densité d'*Acis nicaeensis* à l'échelle régionale.

Antennaria dioica

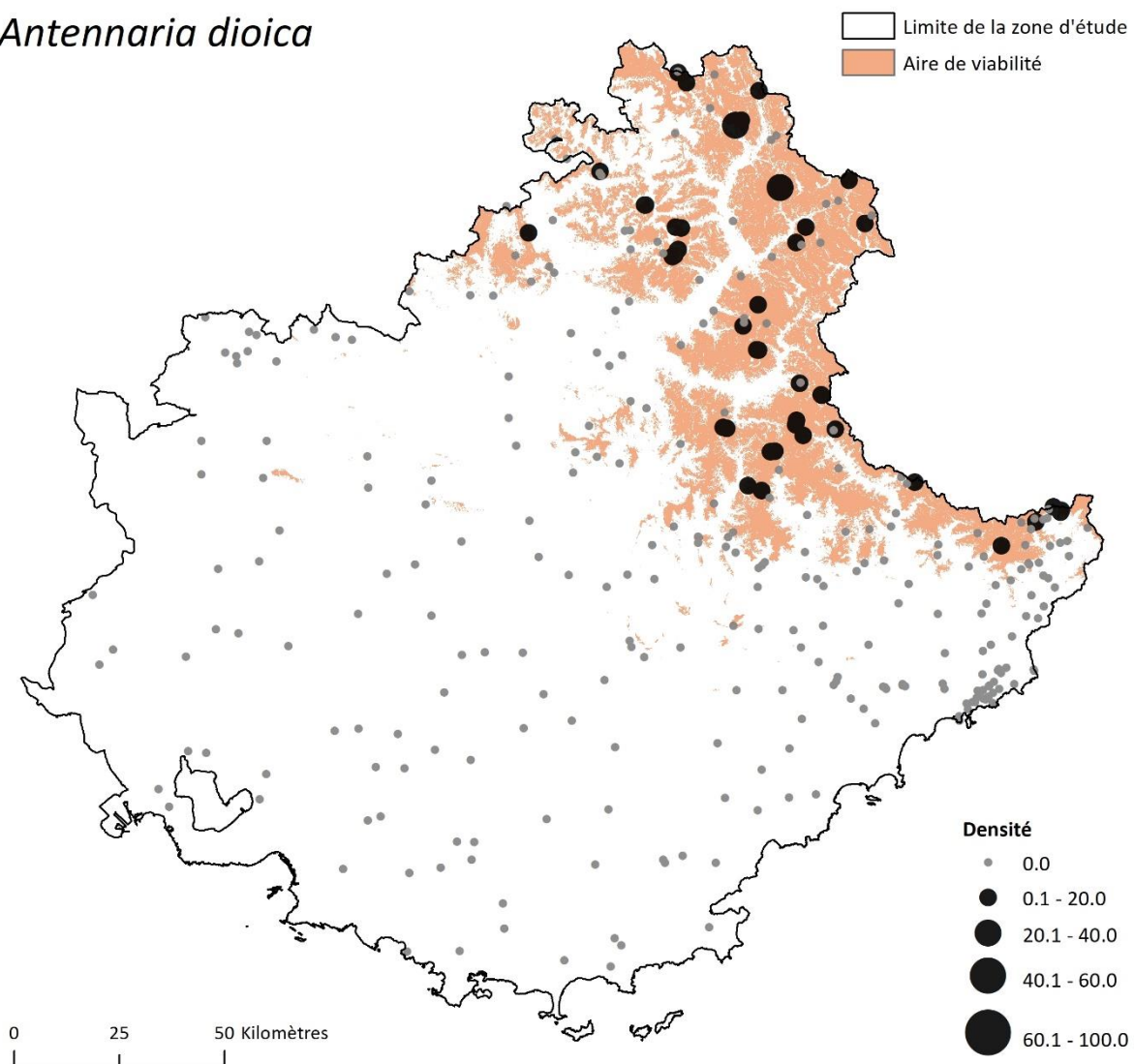


Figure A.4.2.3. Variabilité de la densité d'*Antennaria dioica* à l'échelle régionale.

Aphyllanthes monspeliensis

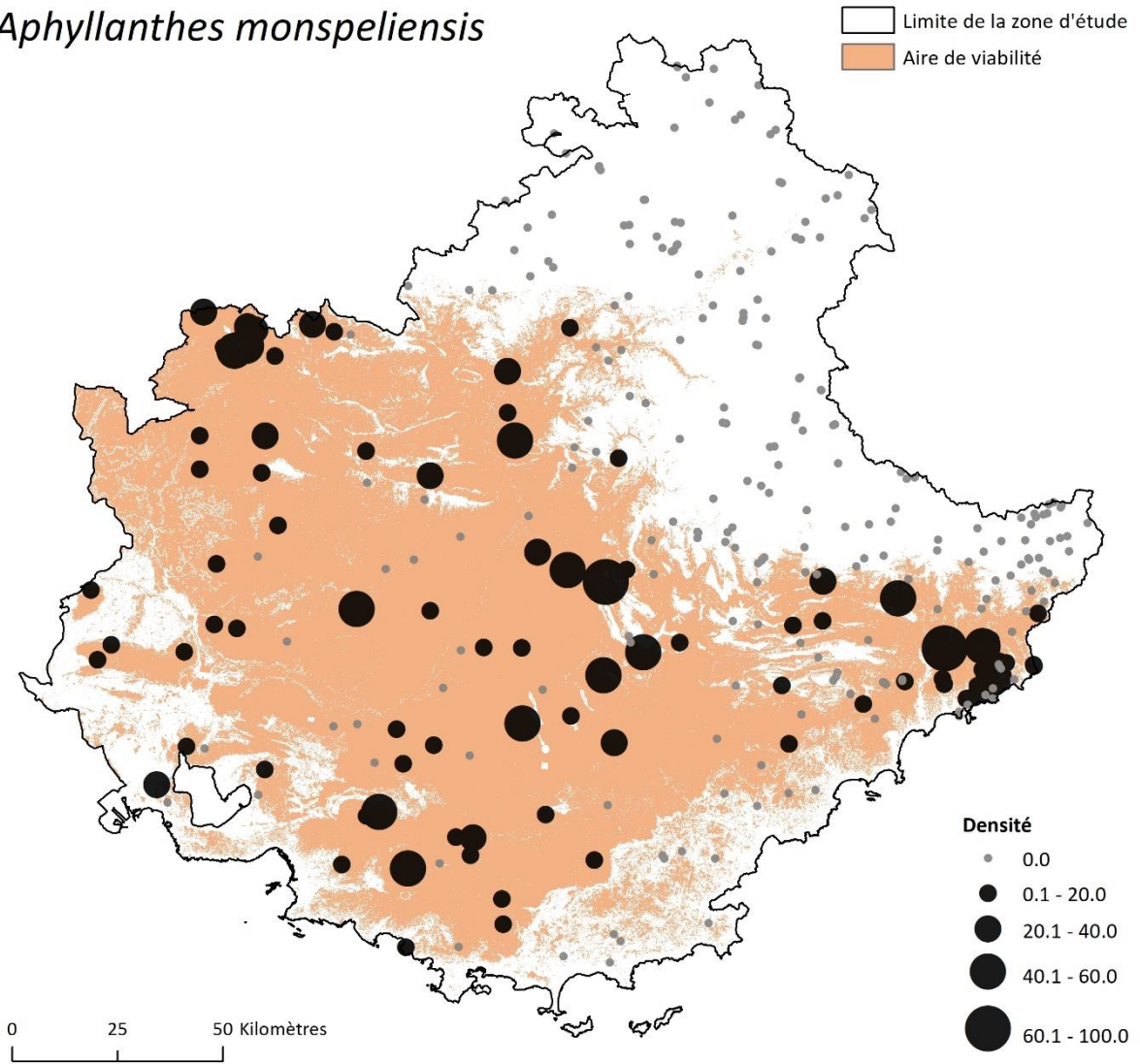


Figure A.4.2.4. Variabilité de la densité d'*Aphyllanthes monspeliensis* à l'échelle régionale.

Arctostaphylos uva-ursi

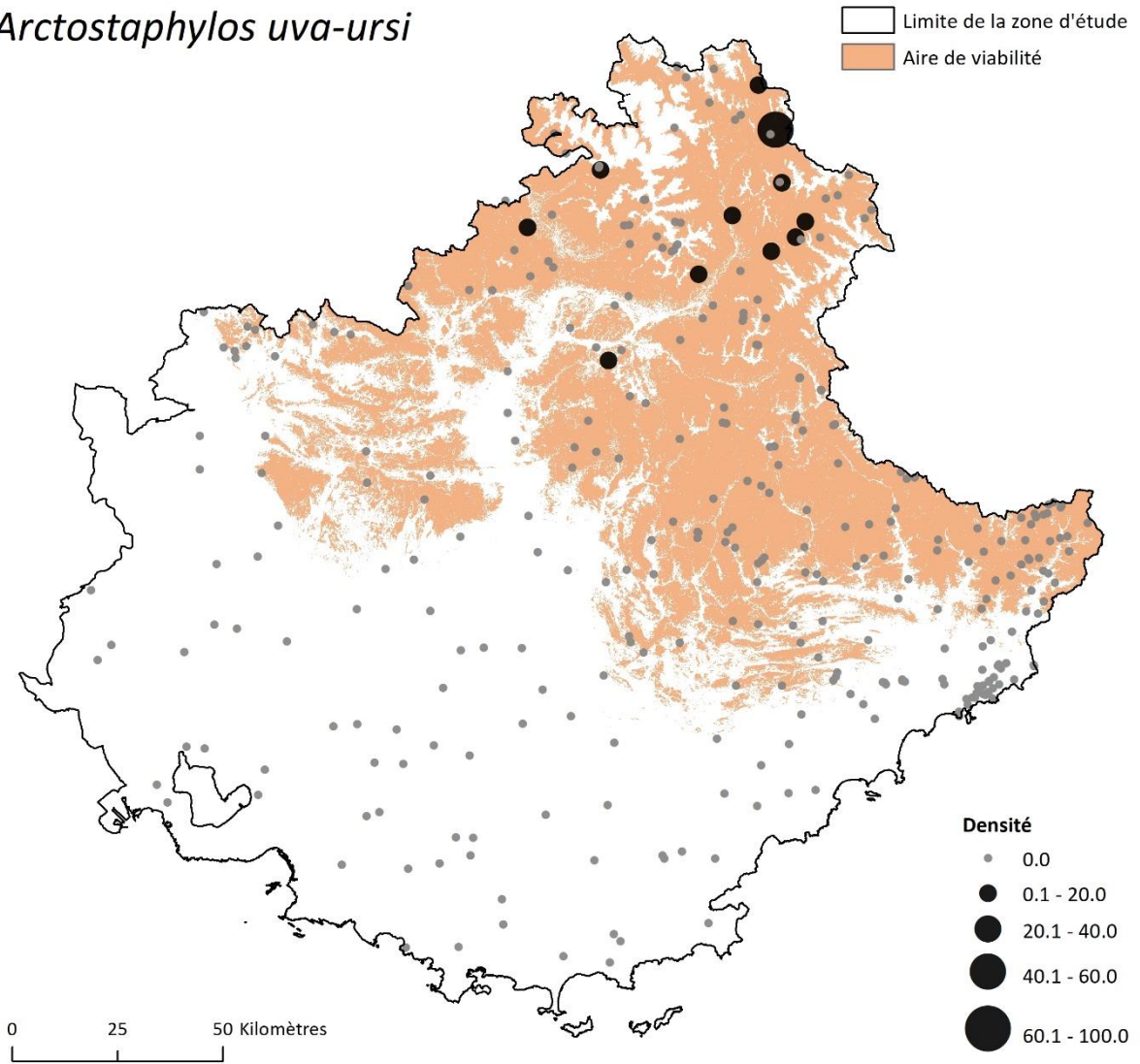


Figure A.4.2.5. Variabilité de la densité d'*Arctostaphylos uva-ursi* à l'échelle régionale.

Argyrobium zanonii

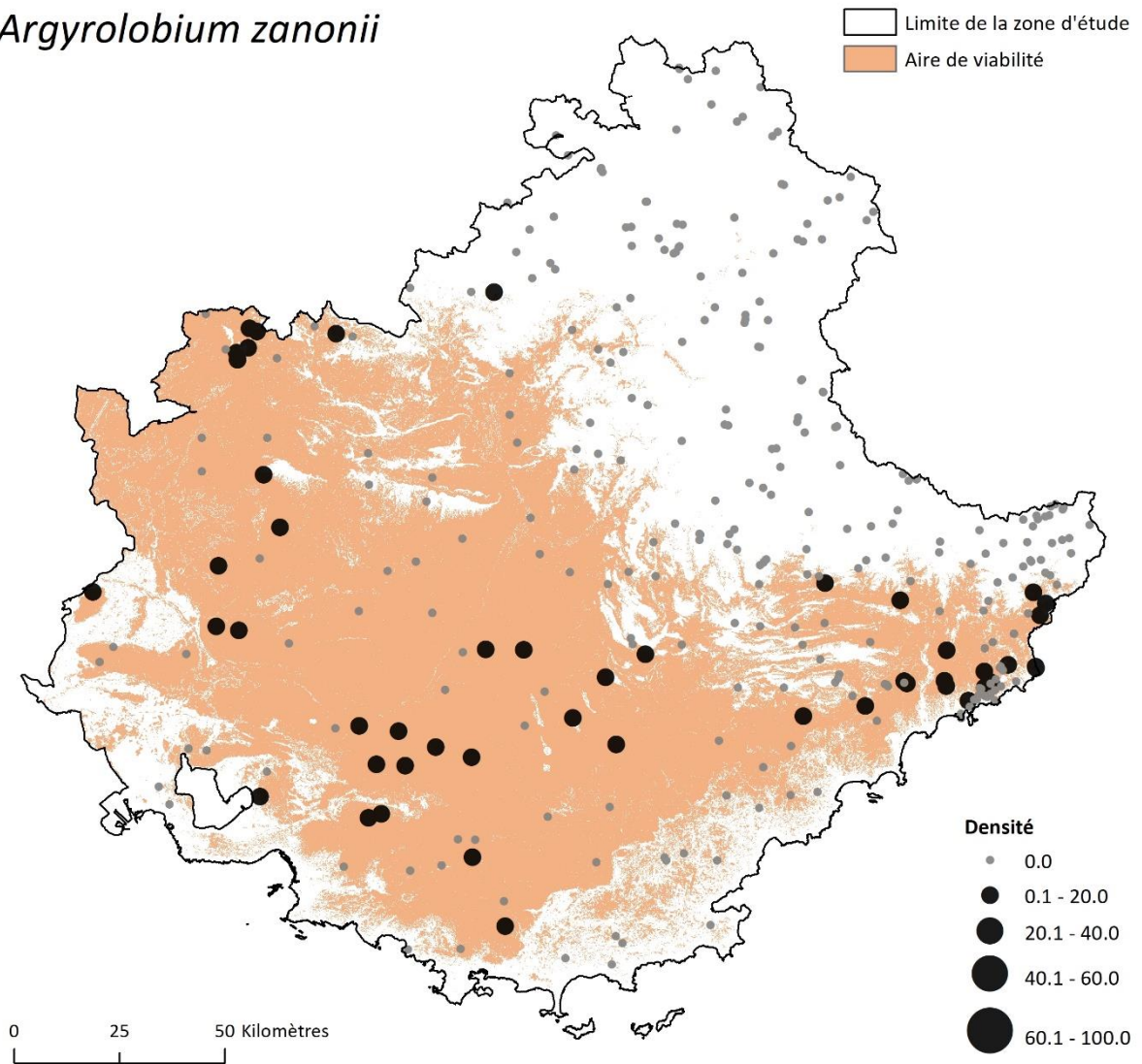


Figure A.4.2.6. Variabilité de la densité d'*Argyrobium zanonii* à l'échelle régionale.

Atractylis cancellata

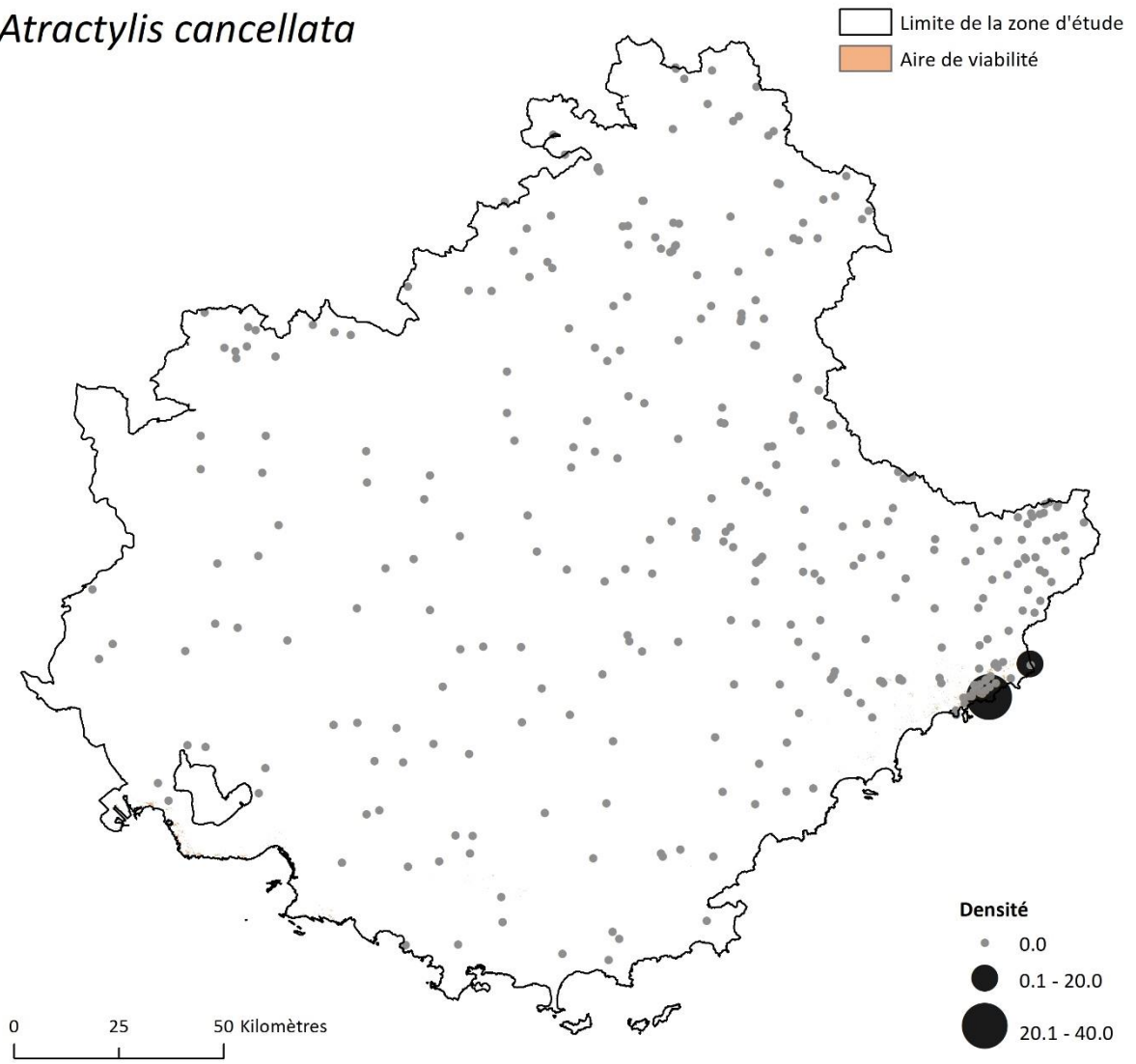


Figure A.4.2.7. Variabilité de la densité d'*Atractylis cancellata* à l'échelle régionale.

Berardia lanuginosa

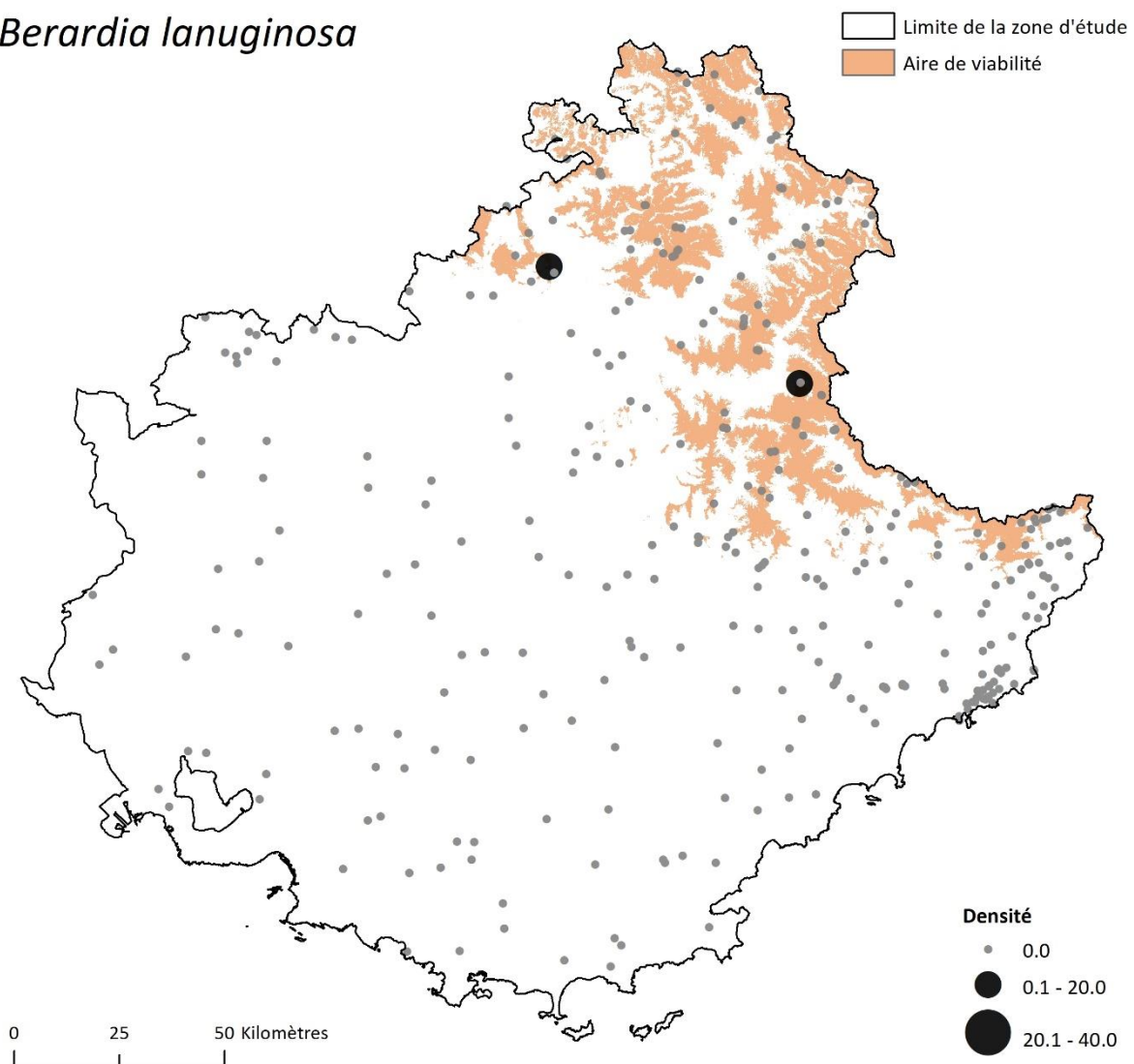


Figure A.4.2.8. Variabilité de la densité de *Berardia lanuginosa* à l'échelle régionale.

Brachypodium retusum

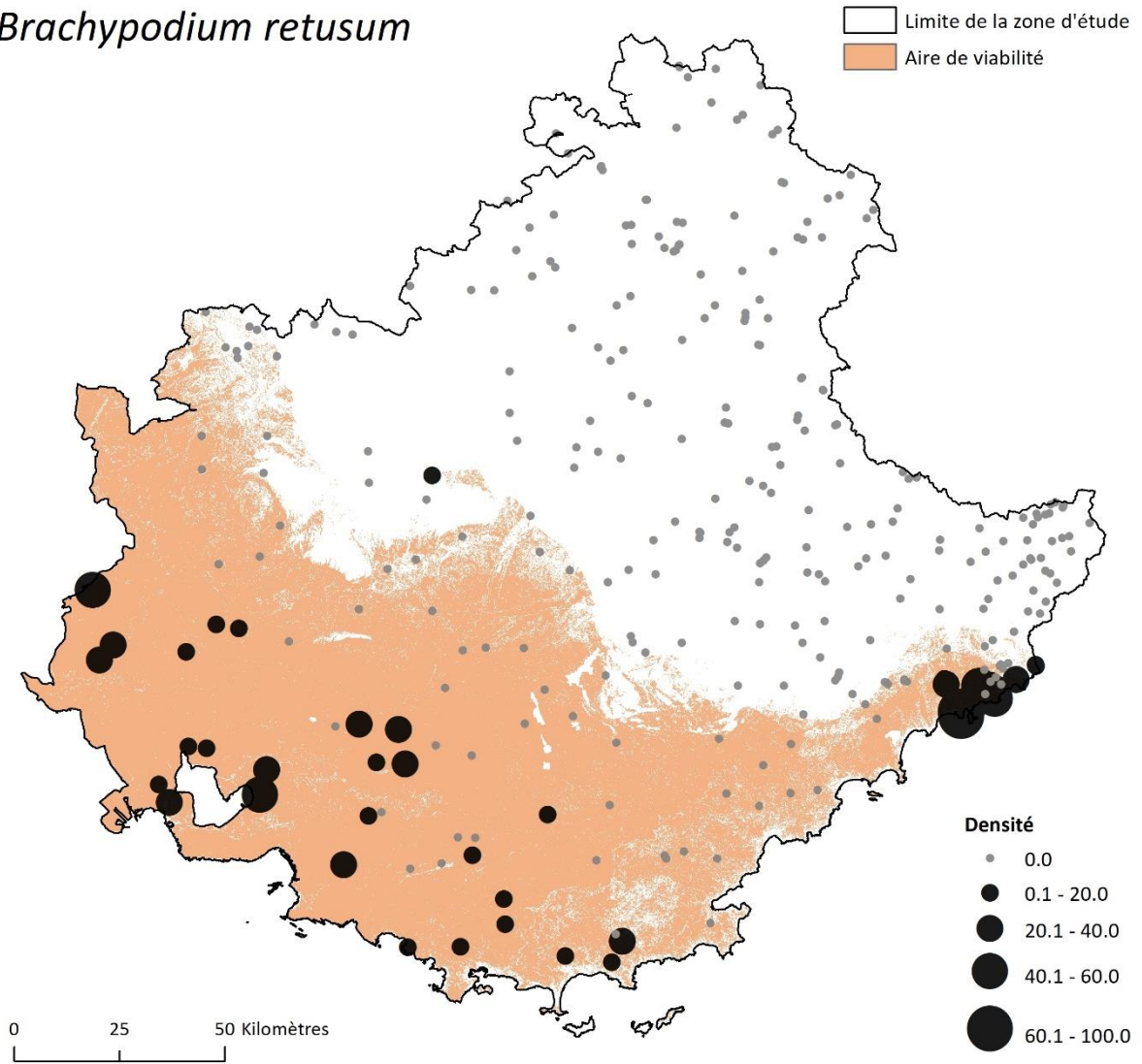


Figure A.4.2.9. Variabilité de la densité de *Brachypodium retusum* à l'échelle régionale.

Carlina acanthifolia

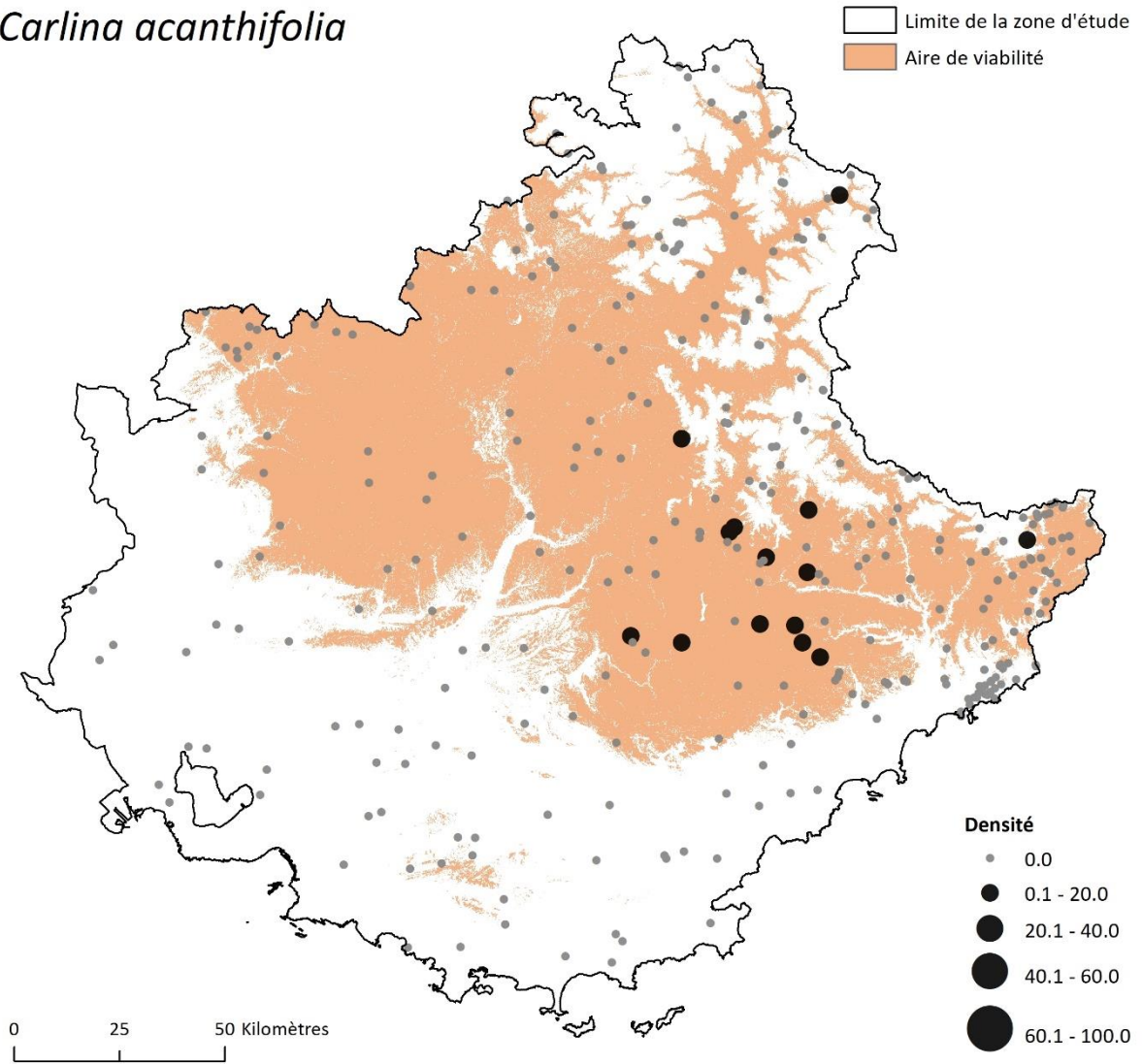


Figure A.4.2.10. Variabilité de la densité de *Carlina acanthifolia* à l'échelle régionale.

Cytisophyllum sessilifolium

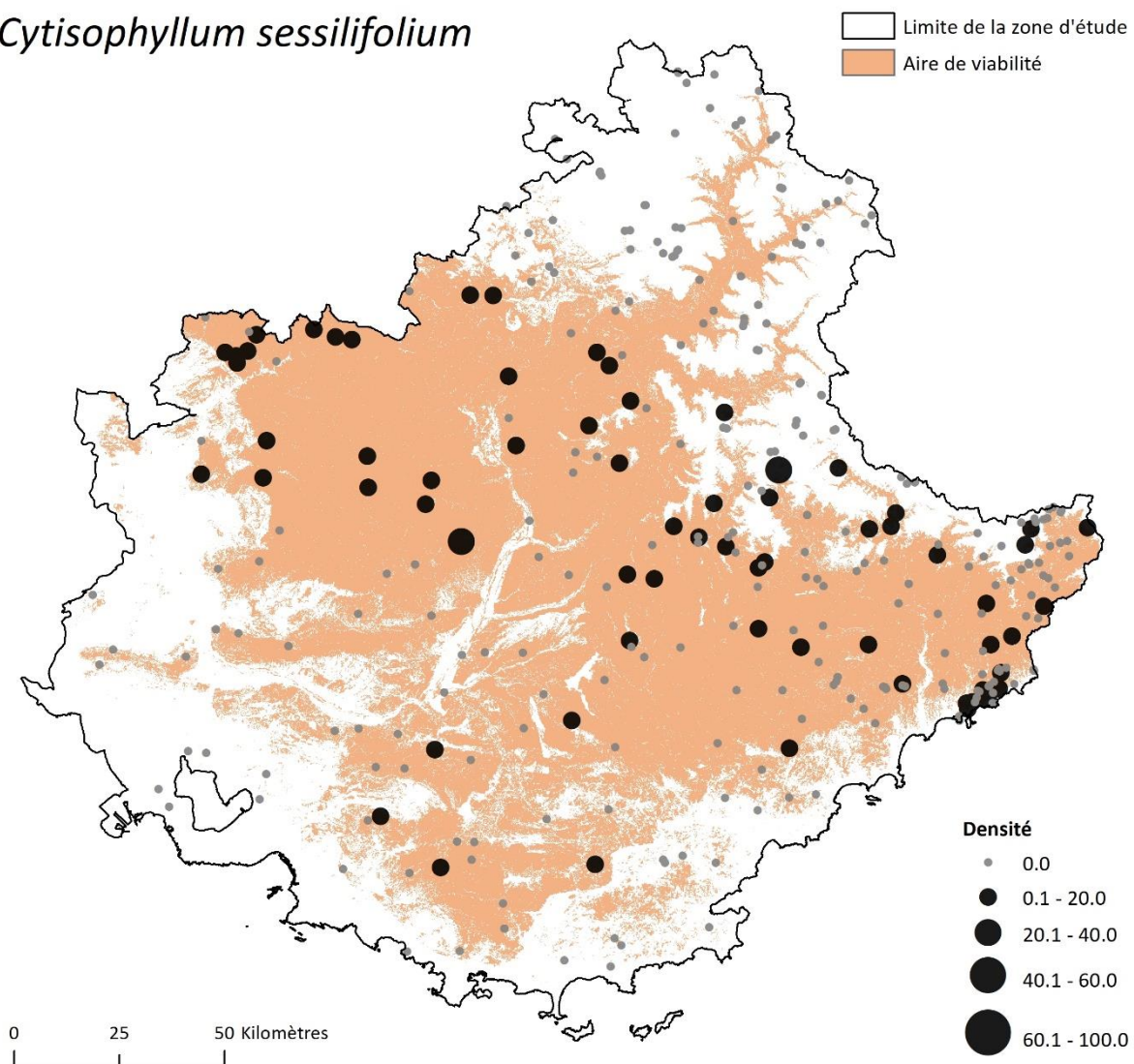


Figure A.4.2.11. Variabilité de la densité de *Cytisophyllum sessilifolium* à l'échelle régionale.

Dryas octopetala

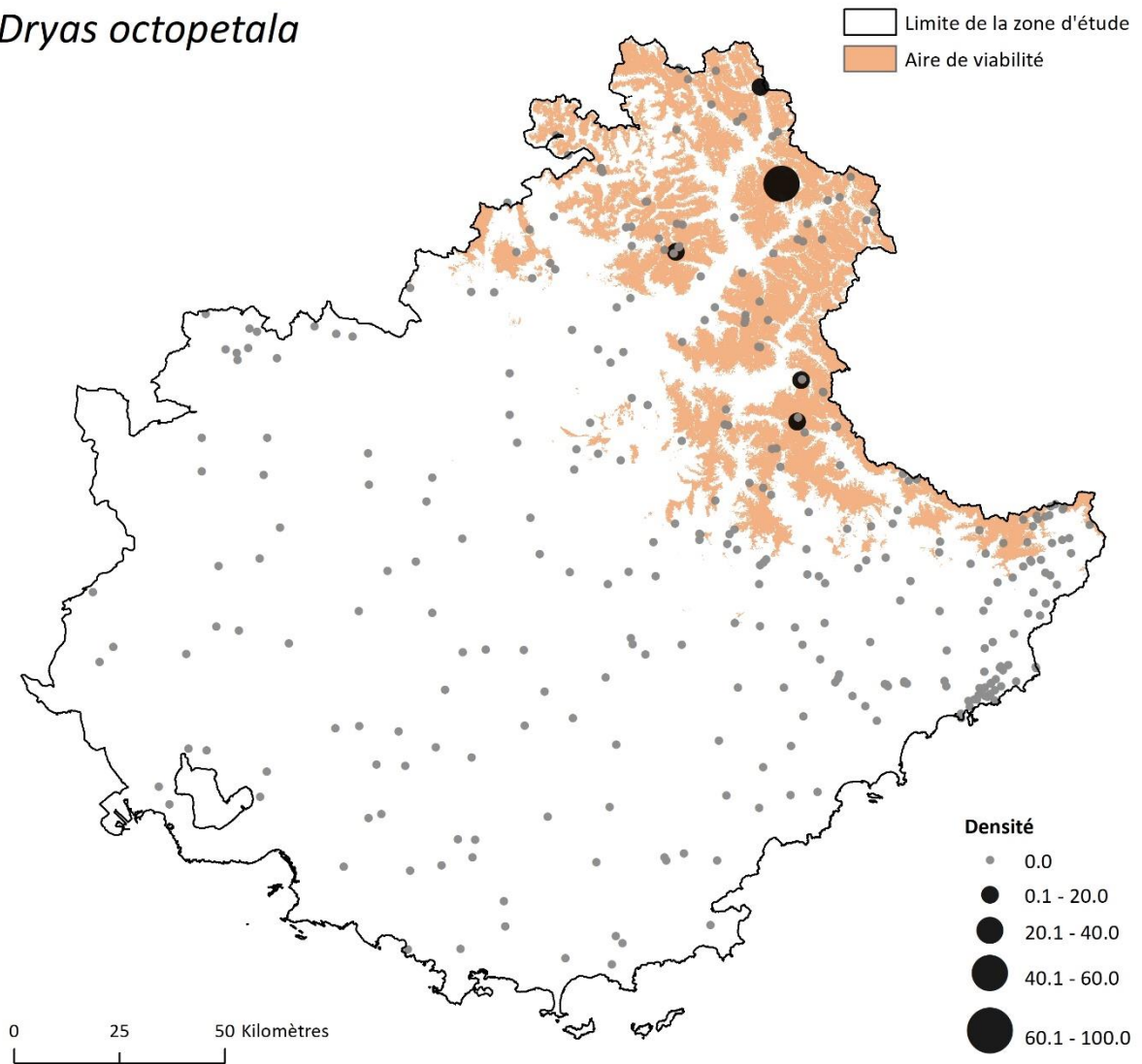


Figure A.4.2.12. Variabilité de la densité de *Dryas octopetala* à l'échelle régionale.

Gentiana bavarica

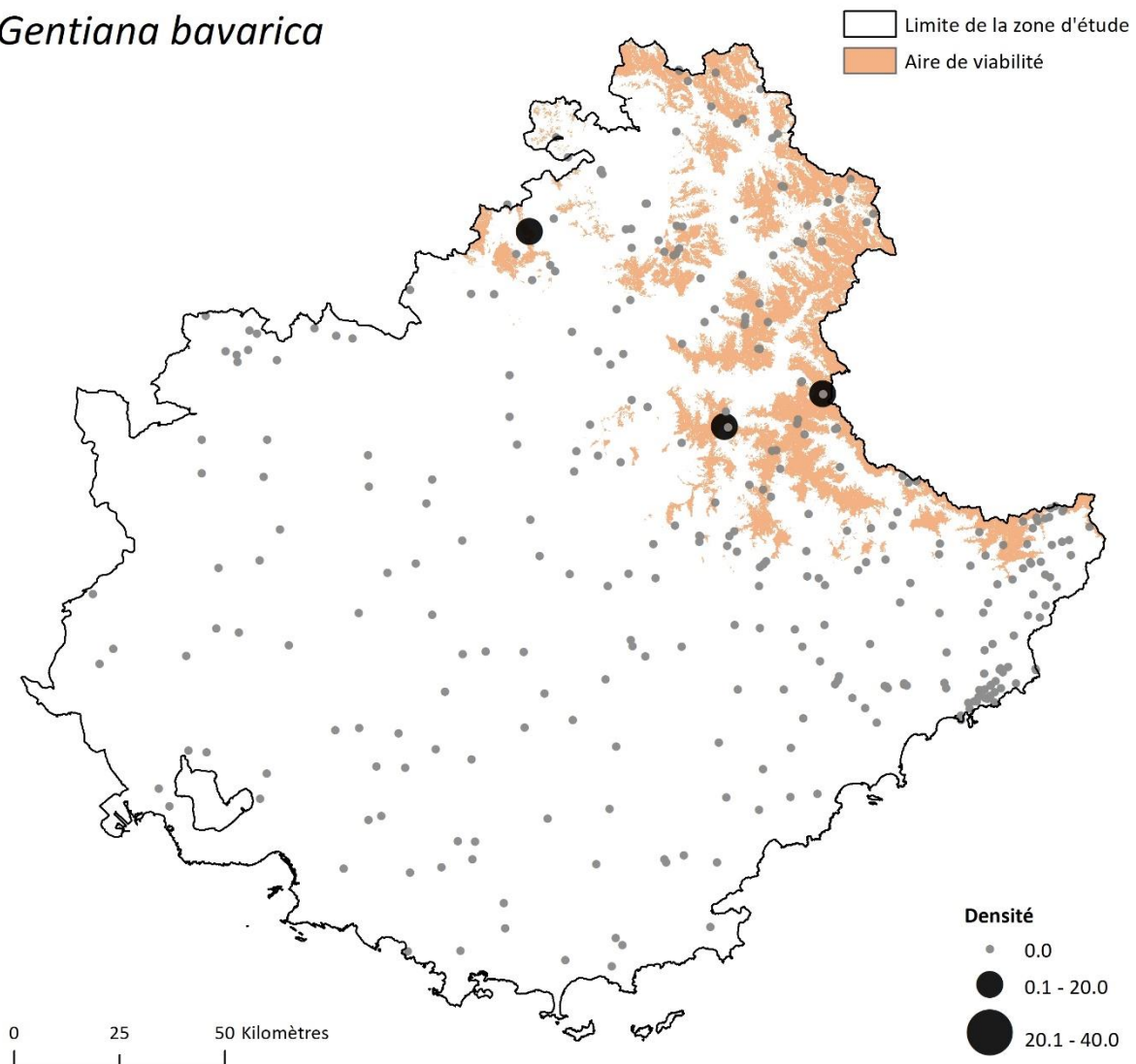


Figure A.4.2.13. Variabilité de la densité de *Gentiana bavarica* à l'échelle régionale.

Gentiana verna

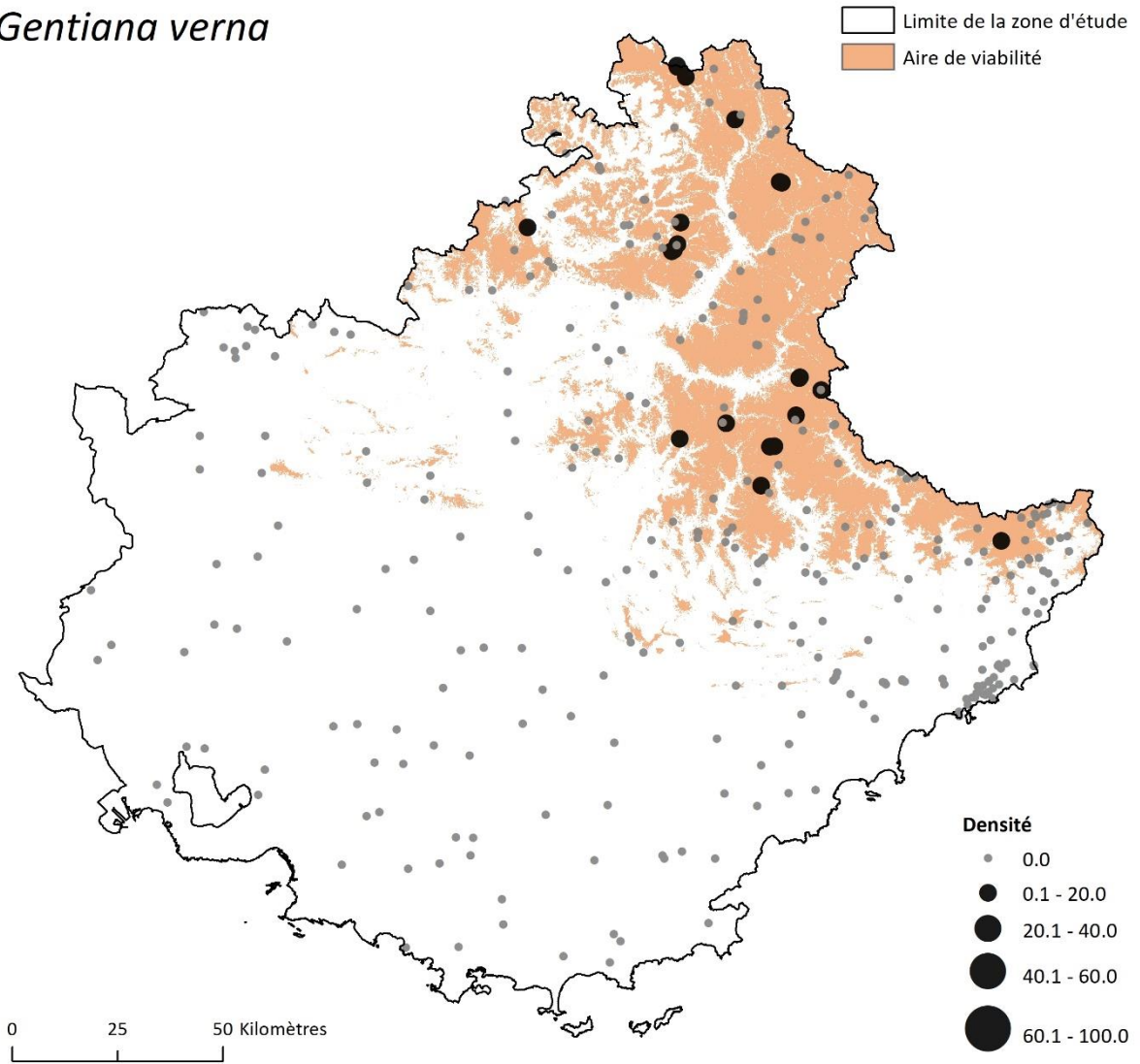


Figure A.4.2.14. Variabilité de la densité de *Gentiana verna* à l'échelle régionale.

Juniperus oxycedrus

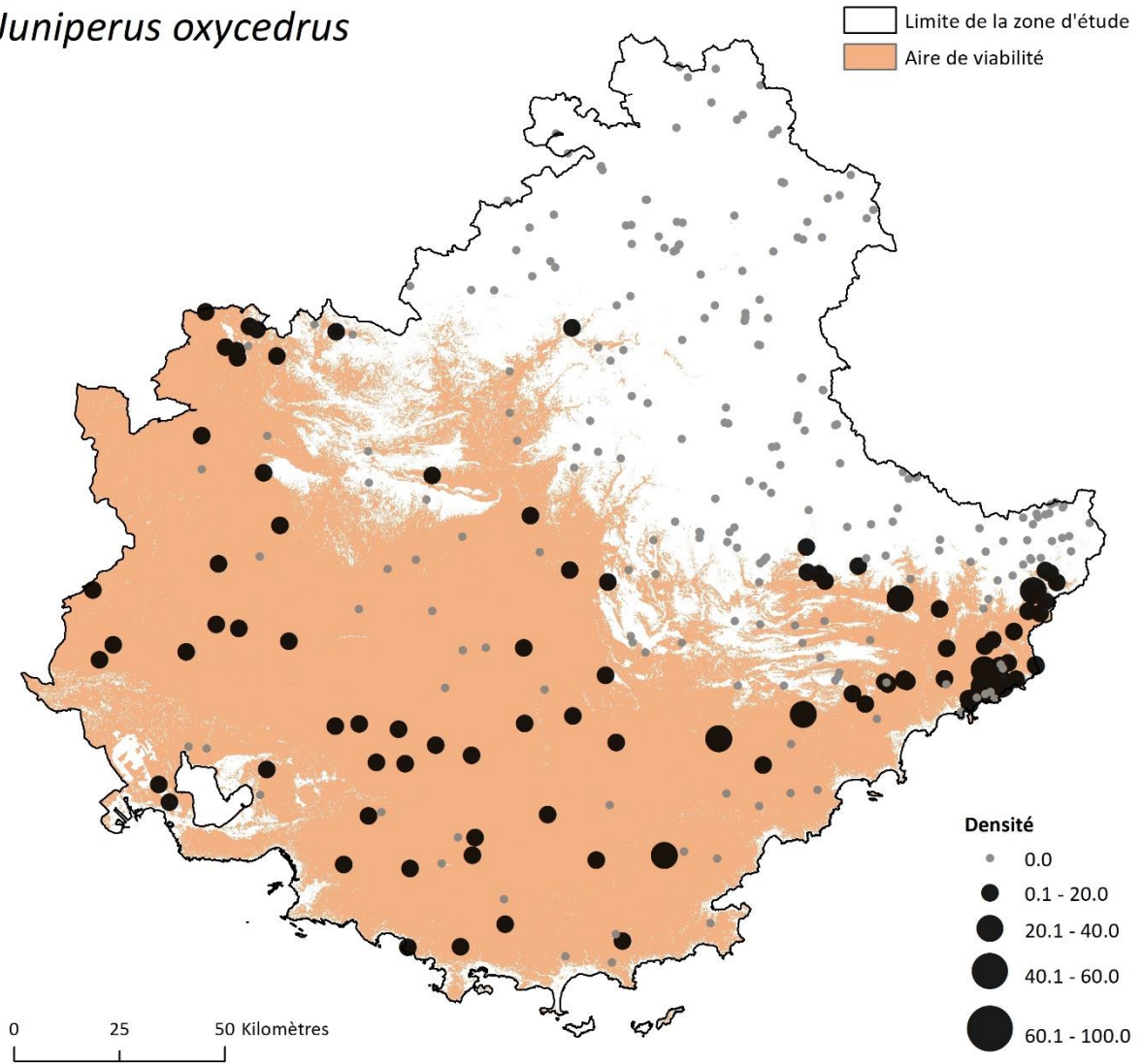


Figure A.4.2.15. Variabilité de la densité de *Juniperus oxycedrus* à l'échelle régionale.

Lilium pomponium

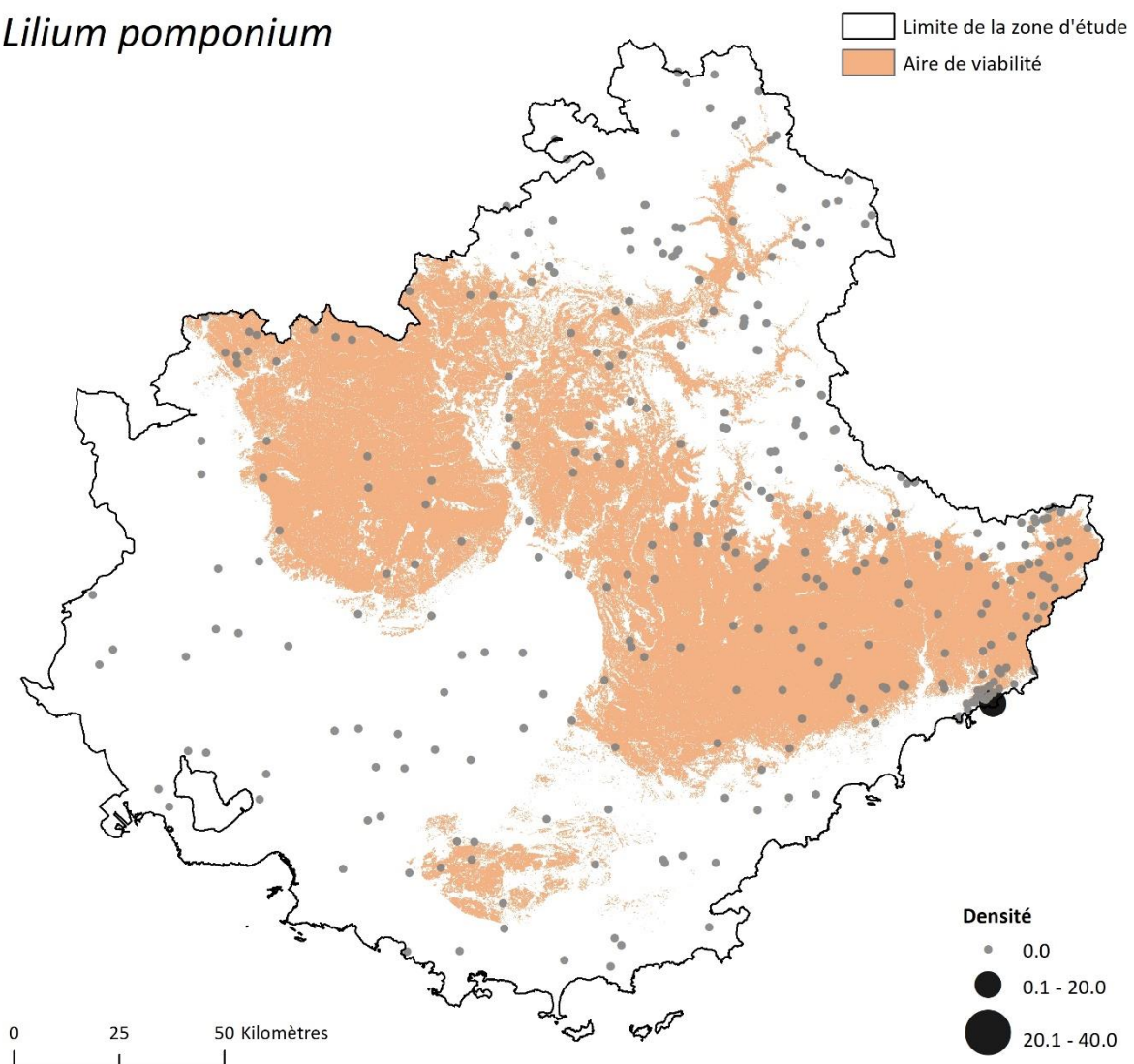


Figure A.4.2.16. Variabilité de la densité de *Lilium pomponium* à l'échelle régionale.

Ostrya carpinifolia

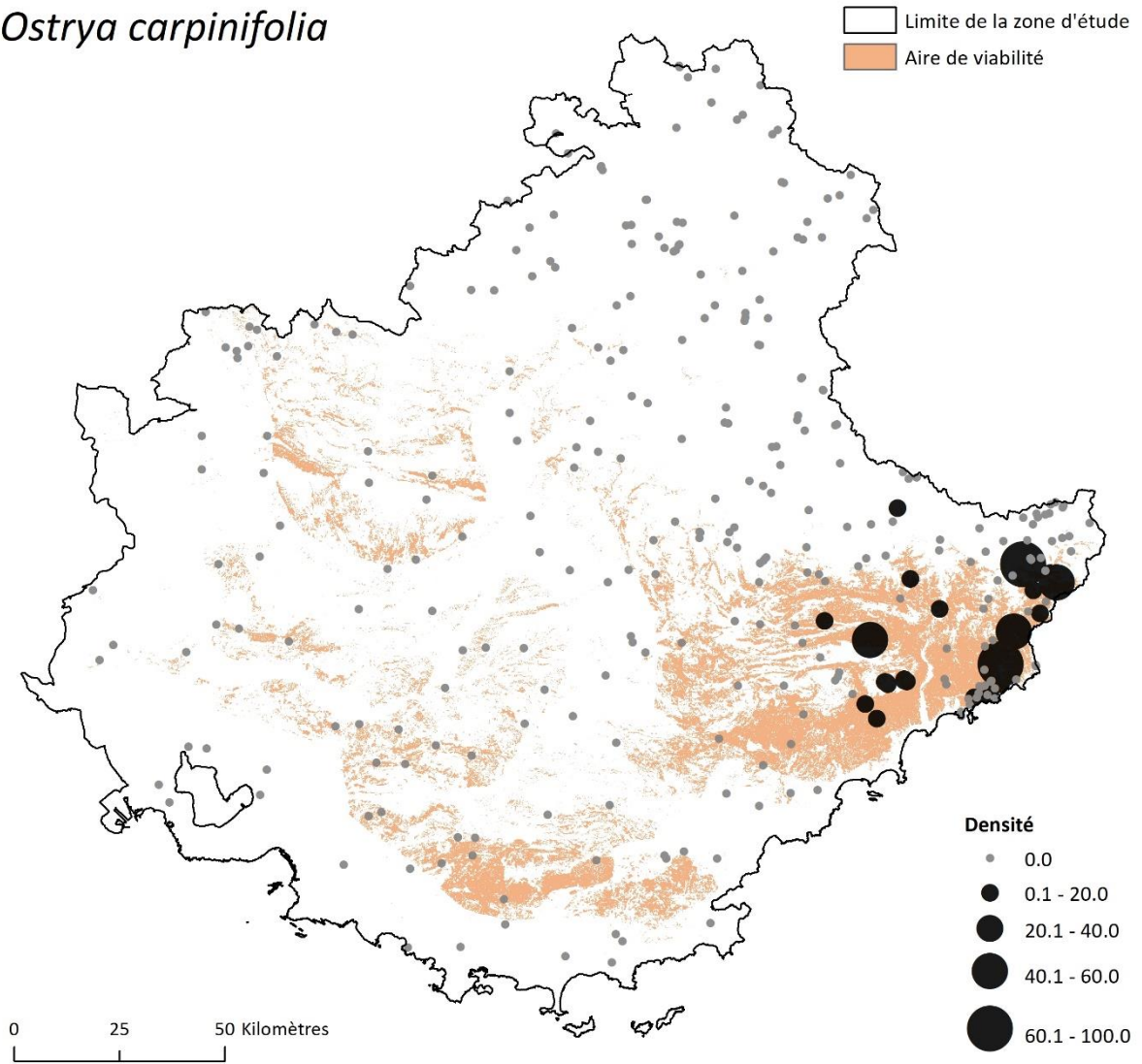


Figure A.4.2.17. Variabilité de la densité de *Ostrya carpinifolia* à l'échelle régionale.

Pinus cembra

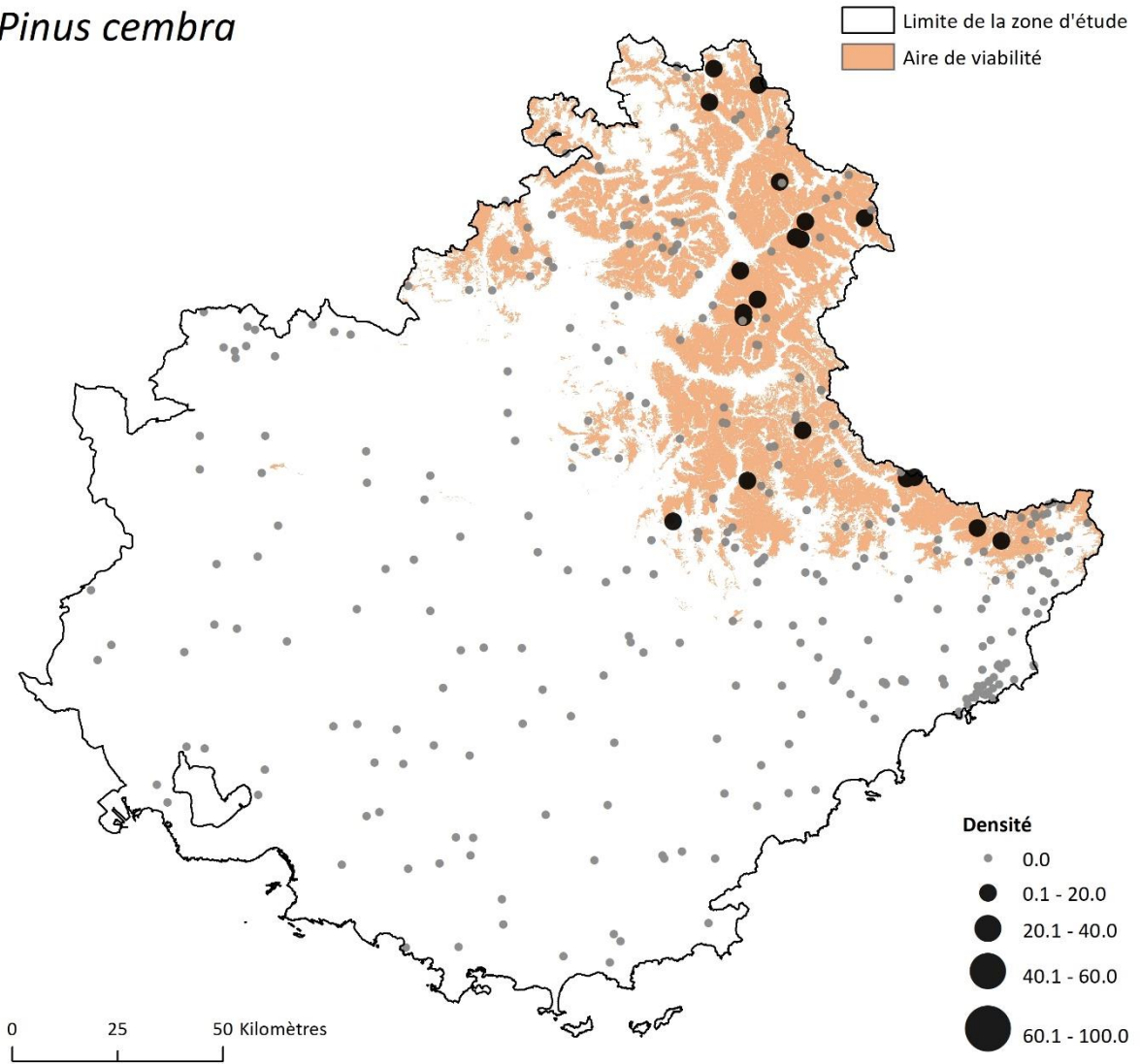


Figure A.4.2.18. Variabilité de la densité de *Pinus cembra* à l'échelle régionale.

Pinus uncinata

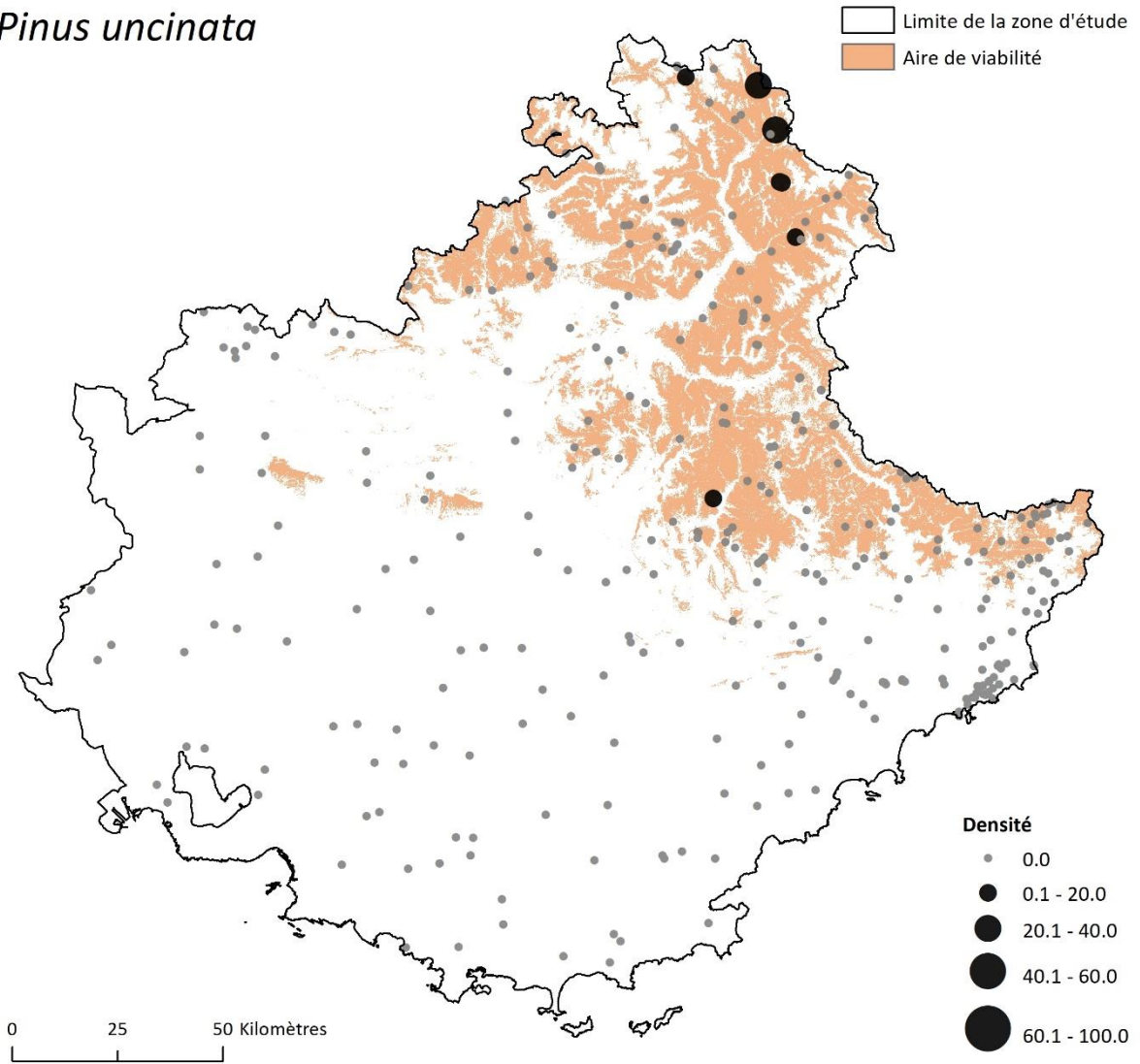


Figure A.4.2.19. Variabilité de la densité de *Pinus uncinata* à l'échelle régionale.

Primula marginata

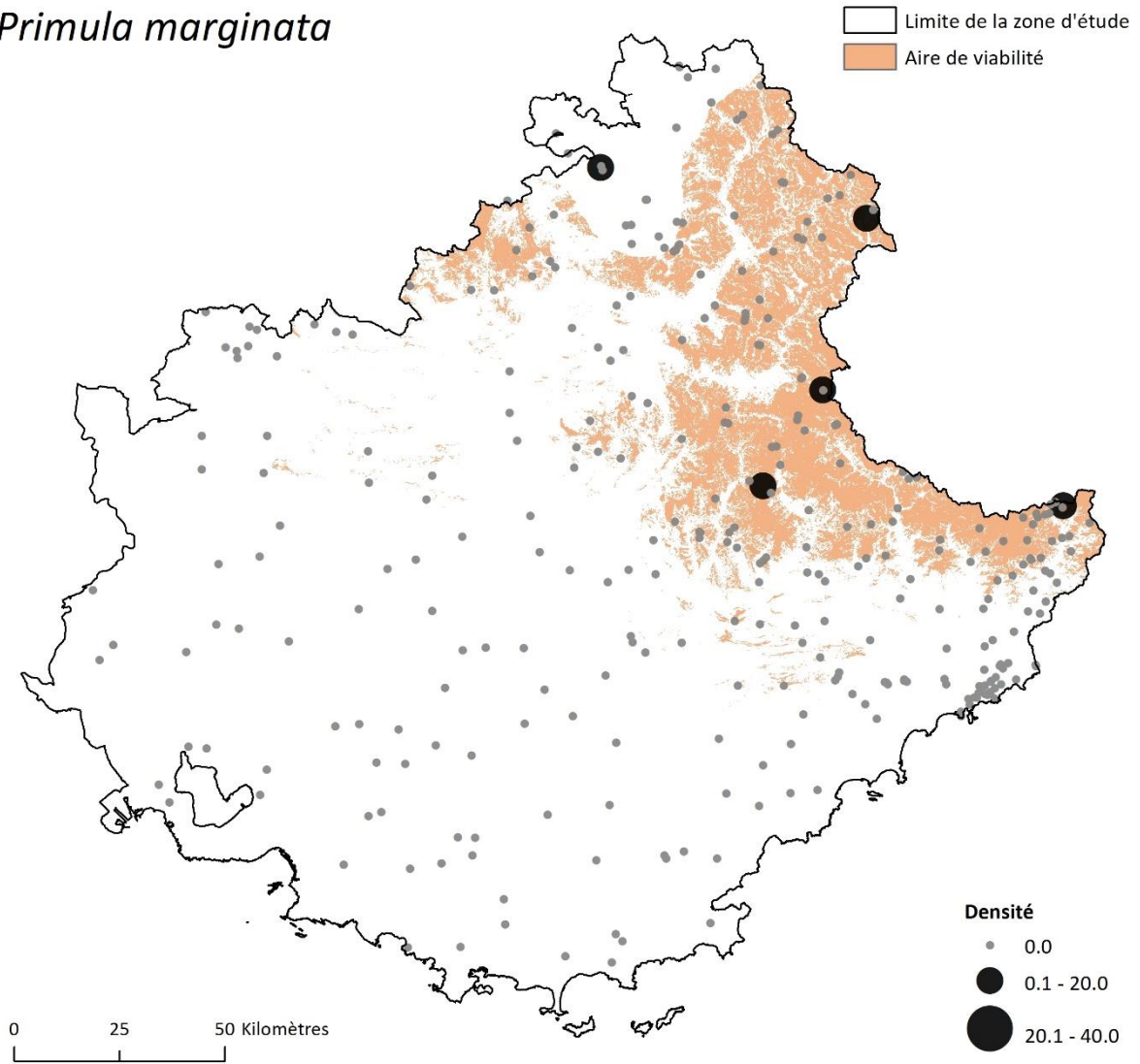


Figure A.4.2.20. Variabilité de la densité de *Primula marginata* à l'échelle régionale.

Prenanthes purpurea

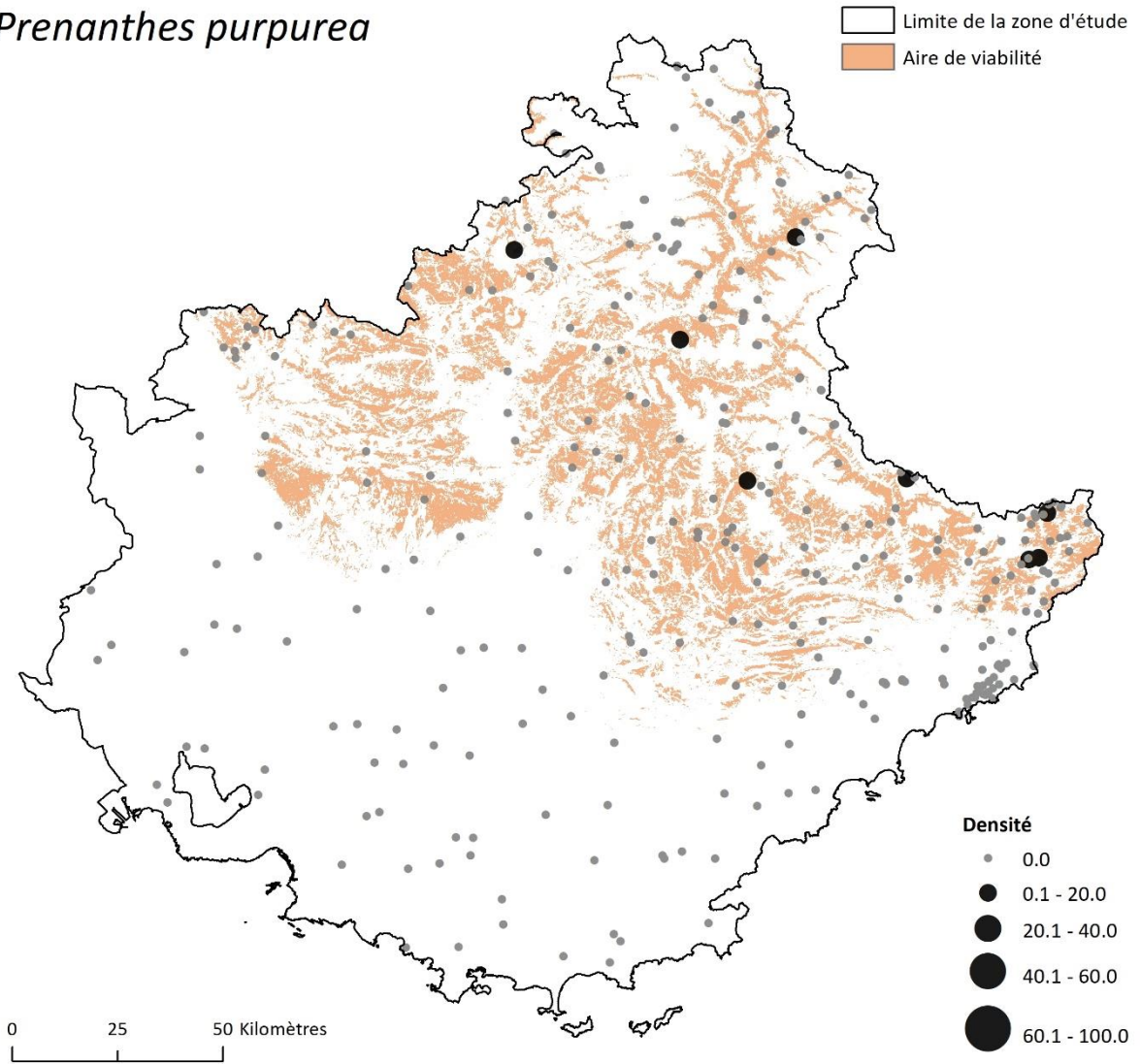


Figure A.4.2.21. Variabilité de la densité de *Prenanthes purpurea* à l'échelle régionale.

Quercus pubescens

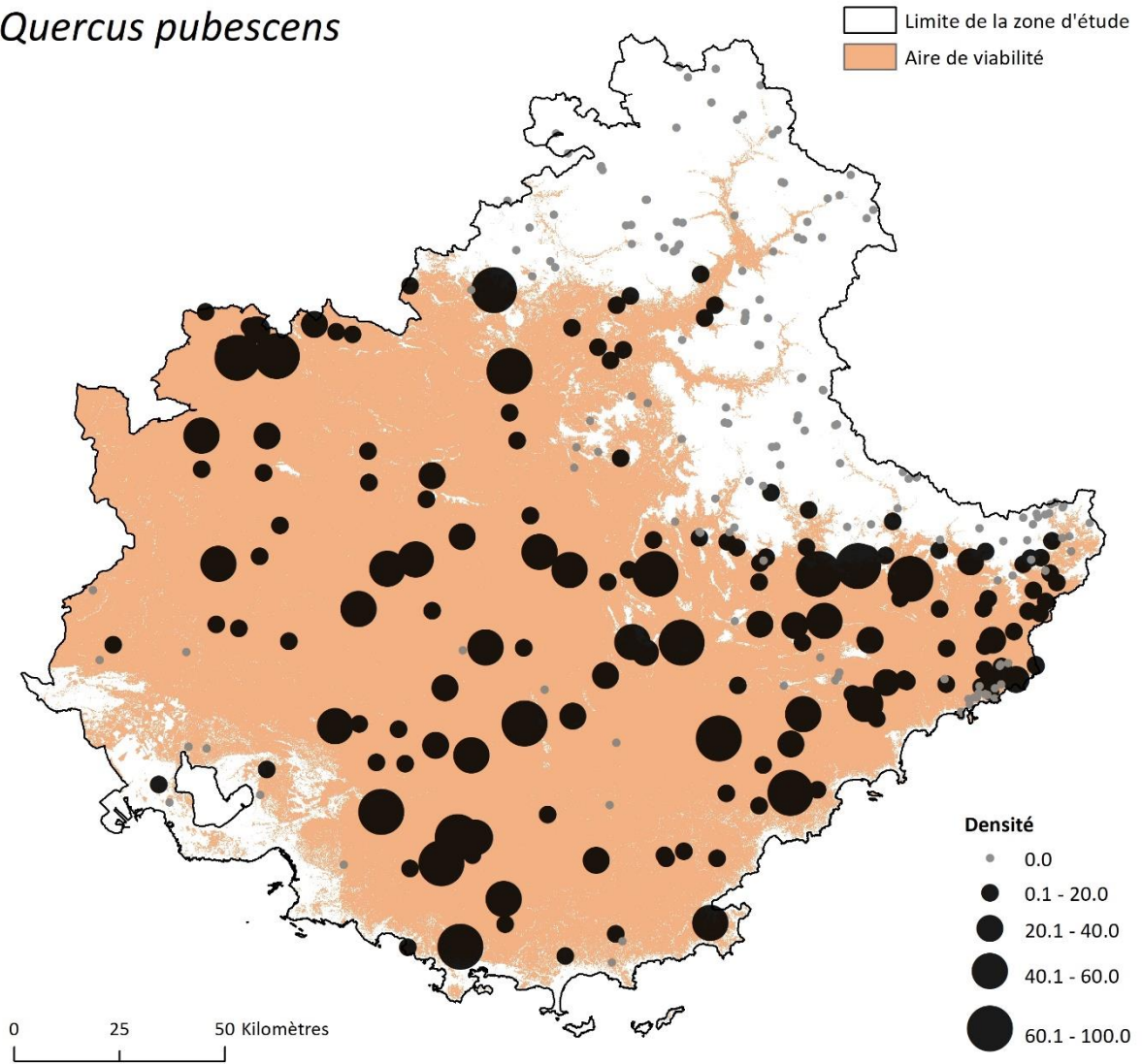


Figure A.4.2.22. Variabilité de la densité de *Quercus pubescens* à l'échelle régionale.

Sorbus aria

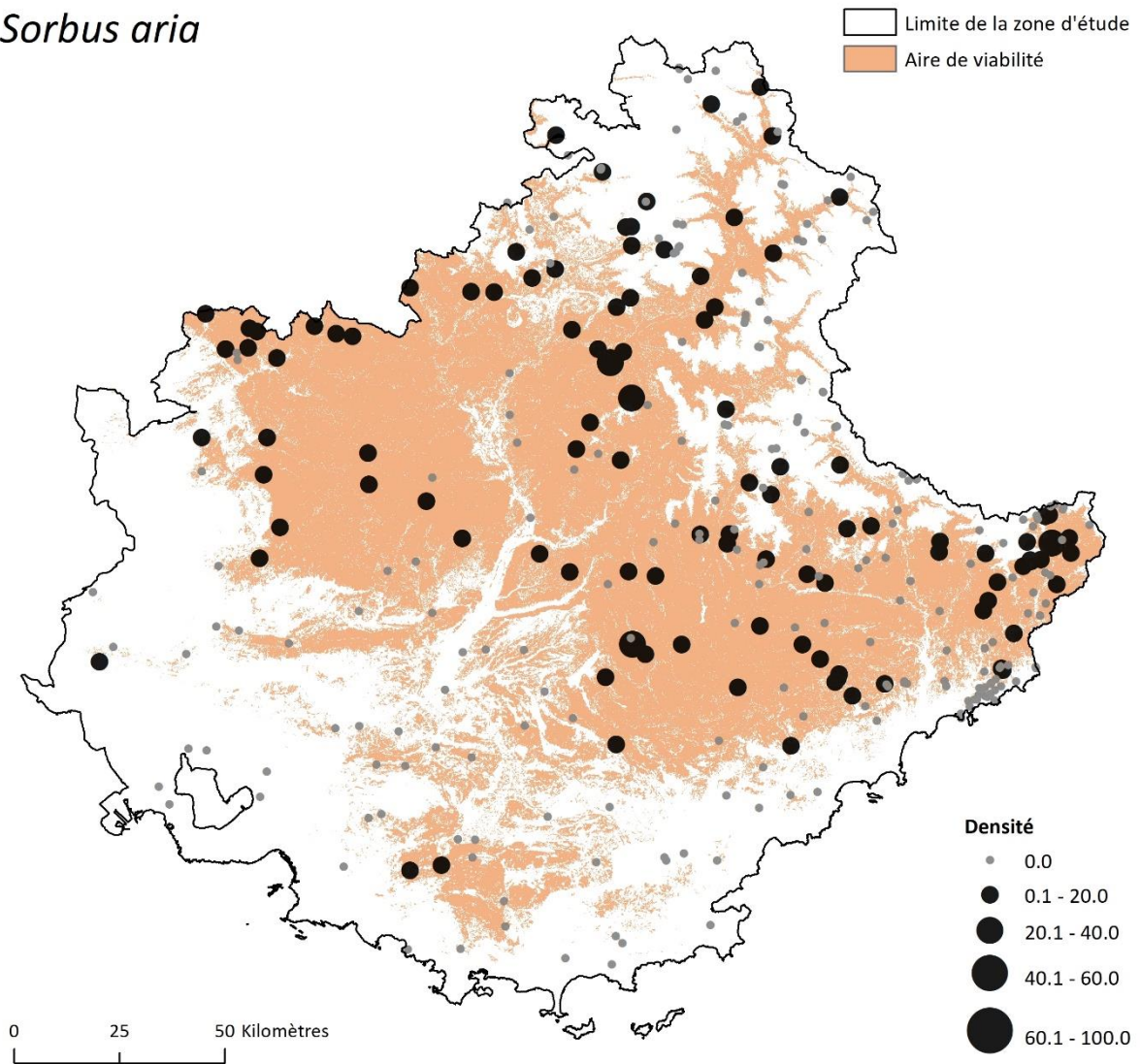


Figure A.4.2.23. Variabilité de la densité de *Sorbus aria* à l'échelle régionale.

Sorbus aucuparia

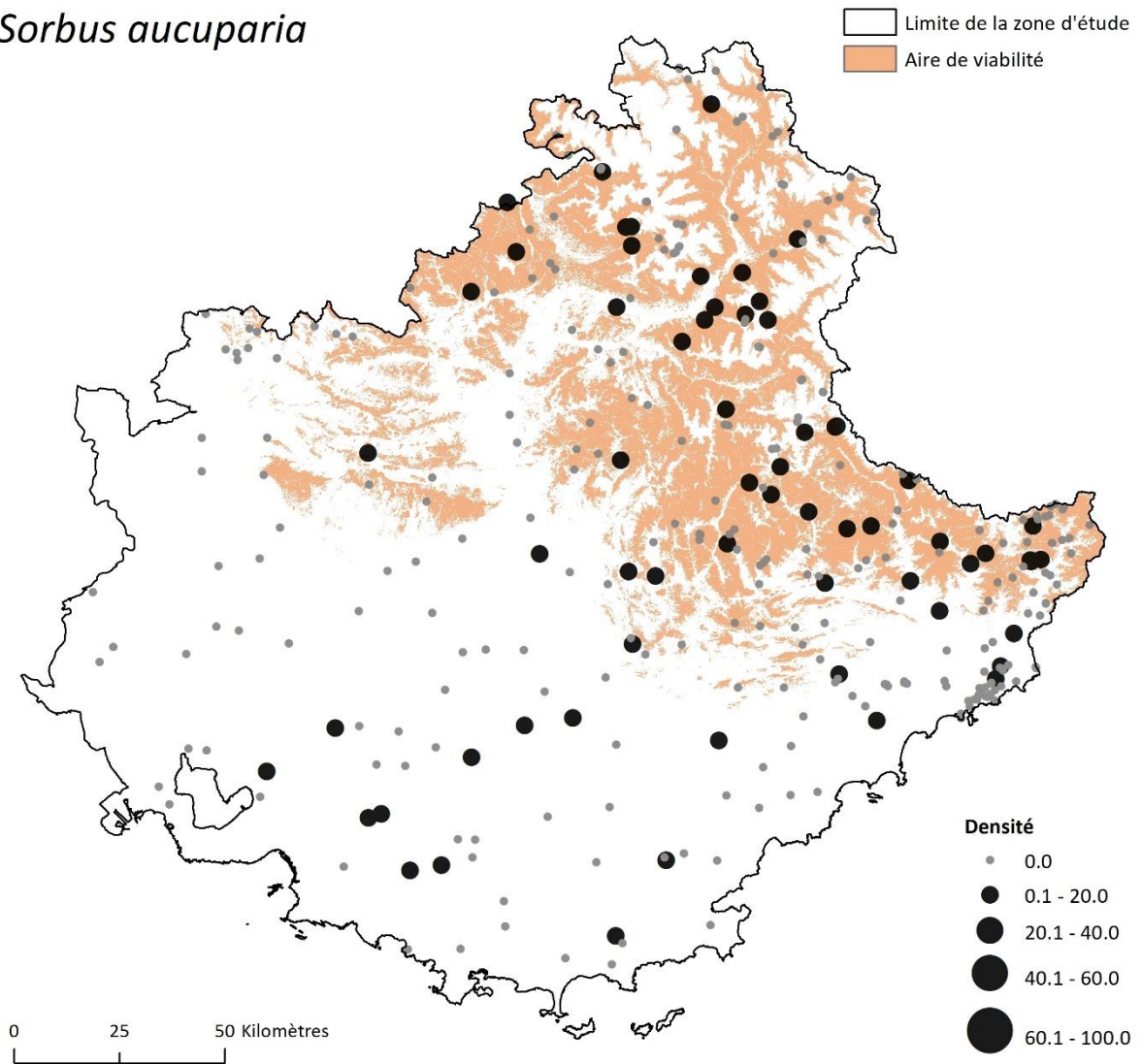


Figure A.4.2.24. Variabilité de la densité de *Sorbus aucuparia* à l'échelle régionale.

Vaccinium uliginosum

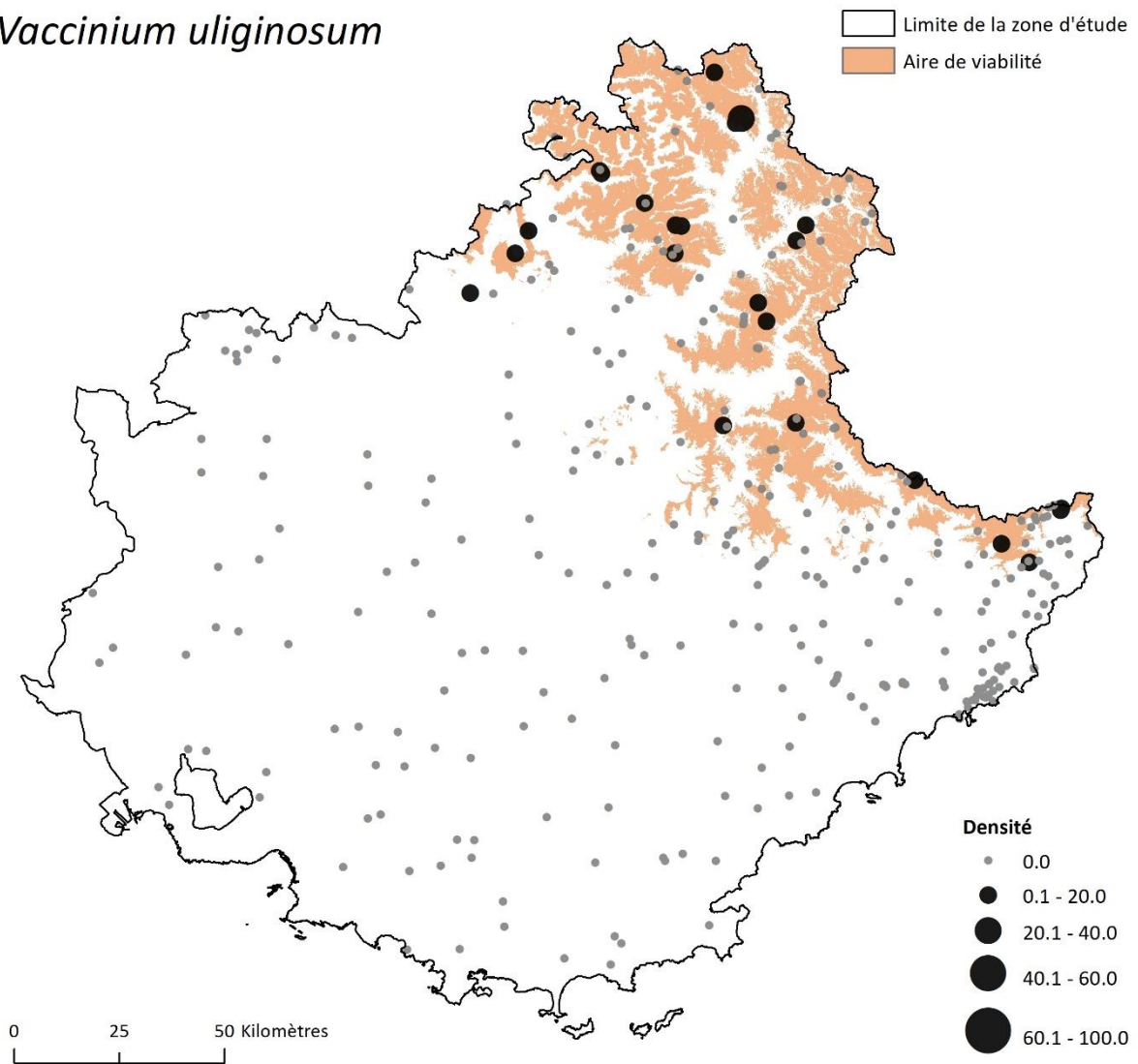


Figure A.4.2.25. Variabilité de la densité de *Vaccinium uliginosum* à l'échelle régionale.

Annexe 4.3. Probabilité de présence et densité des espèces végétales.

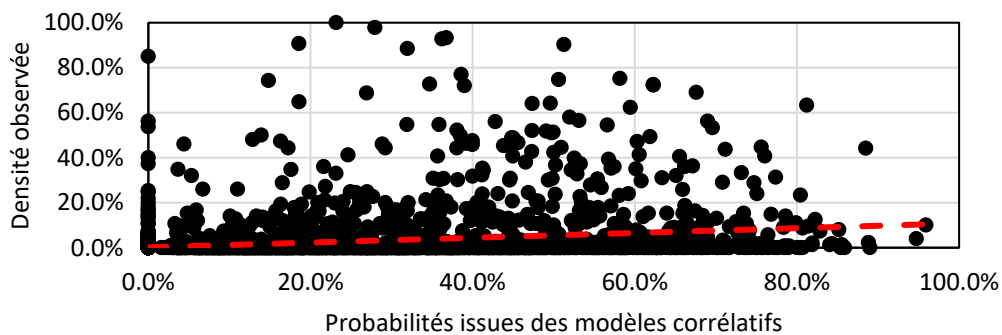
Le **chapitre 3** a démontré que les sorties probabilistes des modèles corrélatifs indiquaient le pourcentage de correspondance entre les conditions environnementales du milieu et les affinités environnementales de l'espèce. Une partie de la communauté scientifique interprète ces sorties comme une probabilité de présence de l'espèce (Franklin, 2010). Le postulat sous-jacent à cette interprétation est que plus le milieu est viable pour l'espèce plus la probabilité que l'espèce soit présente est élevée. Basé sur ce principe, et devant les difficultés d'estimer l'abondance des espèces (He et Gaston, 2007), plusieurs études (Pearce et Ferrier, 2001 ; Elmendorf et Moore, 2008 ; Gogol-Prokurat, 2011 ; Januchowski-Hartley *et al.*, 2011 ; Guarino *et al.*, 2012) se sont focalisées sur la relation entre les sorties des modèles corrélatifs et l'abondance des espèces, végétales notamment. Ces études reposent sur un postulat majeur (qui lui-même repose sur les théories fondamentales, formulées par Hutchinson (1957) et Brown (1984), sur la relation entre répartition et abondance des espèces) : les milieux viables pour une espèce ou qui ont probabilité de présence élevée abritent des populations plus abondantes, car les conditions locales favorisent la germination et la survie des individus, et diminuent le taux d'extinction (Morrison *et al.*, 2006). Pour autant, il n'existe pas encore aujourd'hui de consensus scientifique sur la relation entre les sorties des modèles corrélatifs et la densité des espèces. En fonction des études, des espèces étudiées et de l'échelle à laquelle est réalisée l'étude, les corrélations entre ces deux variables sont considérées fortes à modérées (Elmendorf et Moore, 2008) ou faibles à non significatives (Pearce et Ferrier, 2001).

Récemment, une méta-analyse réalisée par Weber *et al.* (2016) portant sur près de 450 espèces a conclu que les sorties des modèles corrélatifs pouvaient être considérées comme une « *approximation raisonnable de l'abondance* ». Ils insistent sur le fait que cela est particulièrement valable pour les vertébrés, et on comprend la nécessité de cette précision au regard des coefficients de corrélation entre les sorties des modèles corrélatifs et l'abondance des espèces végétales ($n = 151$) qui sont uniquement compris entre 0.25 et 0.45. Dans le cadre de cette étude, nous avons donc décidé d'étudier la relation entre les sorties probabilistes des

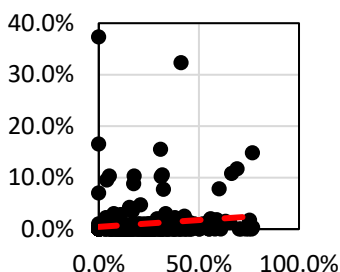
modèles corrélatifs et la densité observée sur le terrain. Pour ce faire, nous avons simplement calculé le coefficient de corrélation entre ces valeurs.

Les résultats nous indiquent que les sorties probabilistes des modèles corrélatifs ne sont pas une bonne approximation de l'abondance, en l'occurrence ici de la densité, des espèces végétales. En effet, la densité observée n'est pas corrélée aux probabilités issues des modèles corrélatifs. Le coefficient de corrélation est inférieur à 0.2 pour cinq espèces (*Lilium pomponium*, *Berardia lanuginosa*, *Cytisophyllum sessilifolium* (cf. **figure A.4.3.1 - b**), *Carlina acanthifolia*, *Primula marginata*), compris entre 0.2 et 0.4 pour quinze espèces (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Ostrya carpinifolia* (cf. **figure A.4.3.1 - c**), *Gentiana bavarica*, *Vaccinium uliginosum*, *Prenanthes purpurea*, *Juniperus oxycedrus*, *Acis nicaeensis*, *Abies alba*, *Pinus cembra*, *Sorbus aucuparia*, *Dryas octopetala*, *Atractylis cancellata*, *Argyrolobium zanonii*, *Pinus uncinata*, *Sorbus aria*), et compris entre 0.4 et 0.6 pour cinq espèces (*Gentiana verna*, *Brachypodium retusum* (cf. **figure A.4.3.1 - d**), *Aphyllanthes monspeliensis*, *Quercus pubescens*, *Antennaria dioica*). Pour l'ensemble des espèces étudiées, le coefficient de corrélation est de 0.30 (cf. **figure A.4.3.1 - a**).

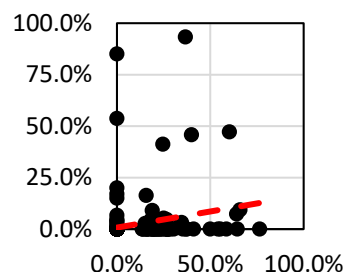
(a)



(b)



(c)



(d)

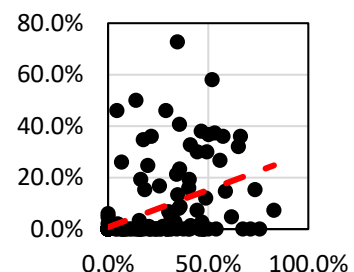


Figure A.4.3.1. Comparaison des sorties probabilistes des modèles corrélatifs et des valeurs de densité observées. Pour (a) les 25 espèces étudiées, (b) *Cytisophyllum sessilifolium*, (c) *Ostrya carpinifolia* et (d) *Abies alba*. Pour (a), les points noirs représentent 8 175 observations pour les 25 espèces étudiées, alors que ce sont 327 observations pour (b), (c) et (d). La courbe rouge montre la courbe de tendance linéaire.

- Brown, J. H. (1984), « On the relationship between abundance and distribution of species ». *The American Naturalist*, n°124, pp. 255-279.
- Elmendorf, S. C., Moore, K. A. (2008), « Use of community-composition data to predict the fecundity and abundance of species », *Conservation Biology*, n°22, pp. 1523-1532.
- Franklin, J. (2010), *Mapping species distributions: Spatial inference and prediction*, Ecology, Biodiversity and Conservation, Cambridge University Press, 340 p.
- Gogol-Prokurat, M. (2011), « Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model », *Ecological Applications*, n°21, pp. 33-47.
- Guarino, E. S. G. G., Barbosa, A. M., Waechter J. L. (2012), « Occurrence and abundance models of threatened plant species: applications to mitigate the impact of hydroelectric power dams », *Ecological Modelling*, n°230, pp. 22-33.
- He, F., Gaston, K. J. (2007), « Estimating abundance from occurrence: an underdetermined problem », *The American Naturalist*, n°170, pp. 655-659.
- Hutchinson, G. E. (1957), « Concluding remarks », *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, n°22, pp. 415-427.
- Januchowski-Hartley, S., VanDerWal, J., Sydes, D. (2011), « Effective control of aquatic invasive species in tropical Australia », *Environmental Management*, n°48, pp. 568-576.
- Morrison, M. L., Marcot, B., Mannan W. (2006), *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*, Island Press, 520 p.
- Pearce, J., Ferrier, S. (2001), « The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study », *Biological conservation*, n°98, pp. 33-43.
- Weber, M. M., Stevens, R. D., Diniz-Filho, J. A. F., Grelle, C. E. V. (2017), « Is there a correlation between abundance and environmental suitability derived from ecological niche modelling? A meta-analysis », *Ecography*, n°40, pp. 817-828.

Chapitre 5. Une modélisation de la densité des espèces : quelle contribution à l'étude des changements ?

Annexe 5.3. Équations des régressions logistiques et des régressions de Poisson appliquées aux 25 espèces étudiées.

Liste des tableaux

Tableau A.5.1.1. Équations des régressions logistiques.....	124
Tableau A.5.1.2. Équations des régressions de Poisson.....	127

Tableau A.5.1.1. Équations des régressions logistiques.

$Eq(\mathbf{AbAl}) = 1 / [1 + \exp [- [- 6.39 + (0.14 * \text{Phyf}) + (0.24 * \text{Phya}) + (0.05 * \text{Pente}) - (0.99 * \text{Expo}) + (1.13 * \text{Phy}'0) + (2.53 * \text{Phy}'3) - (15.54 * \text{Phy}'4) + (0.29 * \text{Phy}'5)]]]$	Eq. A.5.1.1
$Eq(\mathbf{AcNi}) = 1 / [1 + \exp [- [- 49.23 + (3.52 * \text{Tn}) - (3.40 * \text{Tmoy}) - (0.47 * \text{Prmin}) + (0.051 * \text{PrTot}) - (0.21 * \text{Phyf}) + (0.18 * \text{Phyd}) - (0.52 * \text{Phya}) + (0.049 * \text{Pente}) - (0.82 * \text{Expo}) - (1.58 * \text{Phy}'0) + (0.88 * \text{Phy}'3) - (11.14 * \text{Phy}'4) + (1.39 * \text{Phy}'5) - (20.47 * \text{Geol}'1) - (21.35 * \text{Geol}'6) + (1.02 * \text{Geol}'4) - (4.28 * \text{Geol}'7) + (30.07 * \text{Geol}'0) - (6.54 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.2
$Eq(\mathbf{AnDi}) = 1 / [1 + \exp [- [10.22 - (0.68 * \text{Tx}) - (0.34 * \text{Tn}) - (0.51 * \text{Tmoy}) + (0.02 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{PrTot}) - (0.02 * \text{Phyf}) - (2.06 * \text{Phyd}) - (0.10 * \text{Phya}) - (0.09 * \text{Pente}) - (0.26 * \text{Expo}) - (4.50 * \text{Phy}'0) - (2.01 * \text{Phy}'3) + (0.80 * \text{Phy}'4) - (0.10 * \text{Phy}'5) - (1.46 * \text{Geol}'1) - (1.07 * \text{Geol}'6) - (2.32 * \text{Geol}'4) - (13.25 * \text{Geol}'7) - (7.33 * \text{Geol}'0) - (11.92 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.3
$Eq(\mathbf{ApMo}) = 1 / [1 + \exp [- [- 8.04 - (1.19 * \text{Tn}) + (1.46 * \text{Tmoy}) - (0.07 * \text{Prmin}) - (0.17 * \text{Phya}) - (2.73 * \text{Geol}'1) - (4.39 * \text{Geol}'6) - (0.33 * \text{Geol}'4) - (14.35 * \text{Geol}'7) - (8.89 * \text{Geol}'0) - (0.73 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.4
$Eq(\mathbf{ArUv}) = 1 / [1 + \exp [- [- 32.15 + (2.46 * \text{Tx}) + (1.72 * \text{Tn}) - (4.86 * \text{Tmoy}) + (0.28 * \text{Prmin}) - (0.01 * \text{PrTot}) + (0.24 * \text{Phyf}) - (2.46 * \text{Phyd}) + (0.27 * \text{Phya}) + (0.08 * \text{Pente}) - (1.29 * \text{Expo}) + (7.13 * \text{Phy}'0) - (12.47 * \text{Phy}'3) + (7.07 * \text{Phy}'4) - (10.84 * \text{Phy}'5) - (3.74 * \text{Geol}'1) - (4.54 * \text{Geol}'6) - (24.20 * \text{Geol}'4) - (5.27 * \text{Geol}'7) + (2.60 * \text{Geol}'0) - (21.25 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.5
$Eq(\mathbf{ArZa}) = 1 / [1 + \exp [- [- 8.13 - (0.05 * \text{Prmin}) + (0.53 * \text{Expo}) - (17.61 * \text{Phy}'0) + (1.08 * \text{Phy}'3) - (15.75 * \text{Phy}'4) - (0.35 * \text{Phy}'5) - (17.71 * \text{Geol}'1) - (18.55 * \text{Geol}'6) - (0.68 * \text{Geol}'4) - (18.65 * \text{Geol}'7) + (5.75 * \text{Geol}'0) - (18.31 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.6
$Eq(\mathbf{AtCa}) = 1 / [1 + \exp [- [442.42 + (11.16 * \text{Tx}) + (44.31 * \text{Tn}) - (47.30 * \text{Tmoy}) + (1.48 * \text{Prmin}) - (0.22 * \text{PrTot}) - (1.37 * \text{Phyf}) - (87.38 * \text{Phyd}) + (2.44 * \text{Pente}) + (20.11 * \text{Expo}) - (0.43 * \text{Phy}'0) - (40.94 * \text{Phy}'3) - (39.61 * \text{Phy}'4) - (43.98 * \text{Phy}'5) + (27.09 * \text{Geol}'1) - (1.19 * \text{Geol}'6) + (13.24 * \text{Geol}'4) + (67.38 * \text{Geol}'7) - (465.93 * \text{Geol}'0) + (42.35 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.7
$Eq(\mathbf{BeSu}) = 1 / [1 + \exp [- [- 111.02 + (31.75 * \text{Tx}) + (42.55 * \text{Tn}) - (73.50 * \text{Tmoy}) + (0.12 * \text{Phyf}) - (14.29 * \text{Phyd}) + (6.30 * \text{Phya}) + (2.83 * \text{Pente}) - (9.05 * \text{Expo}) + (64.64 * \text{Phy}'0) + (56.89 * \text{Phy}'3) + (41.00 * \text{Phy}'4) + (25.12 * \text{Phy}'5) + (3.72 * \text{Geol}'1) - (41.96 * \text{Geol}'6) - (29.05 * \text{Geol}'4) - (28.70 * \text{Geol}'7) + (21.77 * \text{Geol}'0) + (6.60 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.8
$Eq(\mathbf{BrRe}) = 1 / [1 + \exp [- [13.63 - (0.02 * \text{PrTot}) - (0.08 * \text{Phyf}) + (0.14 * \text{Pente}) - (1.80 * \text{Geol}'1) - (5.14 * \text{Geol}'6) + (0.36 * \text{Geol}'4) + (2.04 * \text{Geol}'7) - (31.62 * \text{Geol}'0) - (12.03 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.9
$Eq(\mathbf{CaAc}) = 1 / [1 + \exp [- [- 3.63 + (1.31 * \text{Tx}) + (1.95 * \text{Tn}) - (2.99 * \text{Tmoy}) + (0.05 * \text{Prmin}) - (0.01 * \text{PrTot}) - (0.03 * \text{Phyf}) - (0.91 * \text{Phyd}) + (0.09 * \text{Phya}) - (0.06 * \text{Pente}) + (0.42 * \text{Expo}) - (16.93 * \text{Phy}'0) - (1.36 * \text{Phy}'3) - (2.84 * \text{Phy}'4) - (0.34 * \text{Phy}'5) - (15.56 * \text{Geol}'1) + (0.74 * \text{Geol}'6) + (0.96 * \text{Geol}'4) - (15.92 * \text{Geol}'7) + (1.39 * \text{Geol}'0) - (14.73 * \text{Geol}'3)]]]$	Eq. A.5.1.10

$$\text{Eq(CySe)} = 1 / [1 + \exp [- [- 2.46 + (0.66 * \text{Phyd}) - (0.85 * \text{Expo}) - (17.71 * \text{Geol}'1) - (0.84 * \text{Geol}'6) + (0.25 * \text{Geol}'4) - (17.03 * \text{Geol}'7) - (14.83 * \text{Geol}'0) + (0.65 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.11

$$\text{Eq(DrOc)} = 1 / [1 + \exp [- [- 2222 + (116.47 * \text{Tx}) + (64.17 * \text{Tn}) - (289.35 * \text{Tmoy}) + (4.25 * \text{Prmin}) - (0.34 * \text{Prtot}) + (26.07 * \text{Phyf}) - (918.80 * \text{Phyd}) + (135.03 * \text{Phya}) - (5.83 * \text{Pente}) - (327.83 * \text{Expo}) + (1422 * \text{Phy}'0) + (775.31 * \text{Phy}'3) + (941.65 * \text{Phy}'4) + (1504 * \text{Phy}'5) - (936.41 * \text{Geol}'1) - (877.80 * \text{Geol}'6) - (736.52 * \text{Geol}'4) + (1047 * \text{Geol}'7) + (798.80 * \text{Geol}'0) - (19.24 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.12

$$\text{Eq(GeBa)} = 1 / [1 + \exp [- [- 16.30 + (2.23 * \text{Tx}) + (4.23 * \text{Tn}) - (4.68 * \text{Tmoy}) + (0.83 * \text{Prmin}) - (0.02 * \text{Prtot}) - (0.57 * \text{Phyf}) - (14.23 * \text{Phyd}) + (0.49 * \text{Phya}) - (0.15 * \text{Pente}) - (1.37 * \text{Expo}) + (11.66 * \text{Phy}'0) - (15.52 * \text{Phy}'3) + (6.44 * \text{Phy}'4) - (9.08 * \text{Phy}'5) - (33.71 * \text{Geol}'1) - (11.10 * \text{Geol}'6) - (10.73 * \text{Geol}'4) + (7.39 * \text{Geol}'7) - (17.55 * \text{Geol}'0) + (2.29 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.13

$$\text{Eq(GeVe)} = 1 / [1 + \exp [- [- 16.91 + (1.70 * \text{Tx}) + (2.55 * \text{Tn}) - (4.53 * \text{Tmoy}) + (0.18 * \text{Prmin}) - (0.01 * \text{Prtot}) - (0.10 * \text{Phyf}) + (0.44 * \text{Phyd}) + (0.07 * \text{Phya}) - (0.01 * \text{Pente}) - (1.16 * \text{Expo}) + (14.03 * \text{Phy}'0) + (16.54 * \text{Phy}'3) + (16.15 * \text{Phy}'4) + (15.86 * \text{Phy}'5) - (3.05 * \text{Geol}'1) - (4.33 * \text{Geol}'6) - (2.78 * \text{Geol}'4) - (21.23 * \text{Geol}'7) - (17.40 * \text{Geol}'0) - (16.83 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.14

$$\text{Eq(JuOx)} = 1 / [1 + \exp [- [- 9.29 - (0.06 * \text{Prmin}) + (0.04 * \text{Pente}) - (2.32 * \text{Phy}'0) + (1.19 * \text{Phy}'3) - (15.63 * \text{Phy}'4) + (1.16 * \text{Phy}'5) - (1.02 * \text{Geol}'1) - (2.63 * \text{Geol}'6) + (0.08 * \text{Geol}'4) - (17.73 * \text{Geol}'7) - (7.78 * \text{Geol}'0) - (0.36 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.15

$$\text{Eq(LiPo)} = 1 / [1 + \exp [- [- 29.17 - (15.07 * \text{Tx}) - (17.61 * \text{Tn}) + (34.83 * \text{Tmoy}) + (0.03 * \text{Phyf}) - (8.58 * \text{Phyd}) - (2.63 * \text{Phya}) + (1.28 * \text{Pente}) + (3.81 * \text{Expo}) + (13.24 * \text{Phy}'0) - (11.07 * \text{Phy}'3) + (22.10 * \text{Phy}'4) + (8.87 * \text{Phy}'5) + (12.36 * \text{Geol}'1) - (2.67 * \text{Geol}'6) + (8.19 * \text{Geol}'4) + (36.20 * \text{Geol}'7) - (6.42 * \text{Geol}'0) + (0.21 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.16

$$\text{Eq(OsCa)} = 1 / [1 + \exp [- [- 24.90 + (1.44 * \text{Tx}) + (3.05 * \text{Tn}) - (3.38 * \text{Tmoy}) - (0.12 * \text{Prmin}) + (0.02 * \text{Prtot}) - (0.07 * \text{Phyf}) + (1.47 * \text{Phyd}) + (0.22 * \text{Phya}) + (0.06 * \text{Pente}) - (1.01 * \text{Expo}) - (15.29 * \text{Phy}'0) - (0.13 * \text{Phy}'3) - (18.27 * \text{Phy}'4) - (1.63 * \text{Phy}'5) - (0.81 * \text{Geol}'1) - (3.23 * \text{Geol}'6) - (1.71 * \text{Geol}'4) - (20.14 * \text{Geol}'7) + (19.72 * \text{Geol}'0) - (18.17 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.17

$$\text{Eq(PiCe)} = 1 / [1 + \exp [- [73.66 - (3.08 * \text{Tx}) + (0.71 * \text{Tn}) - (0.19 * \text{Tmoy}) + (0.41 * \text{Prmin}) - (0.02 * \text{Prtot}) + (0.37 * \text{Phyf}) - (7.51 * \text{Phyd}) - (2.44 * \text{Phya}) + (0.05 * \text{Pente}) - (1.33 * \text{Expo}) - (17.19 * \text{Phy}'0) + (0.74 * \text{Phy}'3) + (1.78 * \text{Phy}'4) + (0.73 * \text{Phy}'5) - (1.50 * \text{Geol}'1) - (0.52 * \text{Geol}'6) + (2.43 * \text{Geol}'4) + (0.64 * \text{Geol}'7) - (76.34 * \text{Geol}'0) - (12.29 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.18

$$\text{Eq(PiUn)} = 1 / [1 + \exp [- [4668 - (390.19 * \text{Tx}) - (273.59 * \text{Tn}) + (611.86 * \text{Tmoy}) + (42.69 * \text{Prmin}) - (3.94 * \text{Prtot}) - (3.32 * \text{Phyf}) + (95.65 * \text{Phyd}) - (66.53 * \text{Phya}) + (7.43 * \text{Pente}) + (510.53 * \text{Expo}) - (698.65 * \text{Phy}'0) - (565.53 * \text{Phy}'3) - (359.21 * \text{Phy}'4) - (561.07 * \text{Phy}'5) - (243.68 * \text{Geol}'1) - (248.92 * \text{Geol}'6) - (201.20 * \text{Geol}'4) + (1189 * \text{Geol}'7) - (3971 * \text{Geol}'0) + (265.70 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.19

$$\text{Eq(PrMa)} = 1 / [1 + \exp [- [- 40.02 - (1.67 * \text{Tx}) - (0.39 * \text{Tn}) + (2.87 * \text{Tmoy}) + (0.10 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.04 * \text{Phyf}) - (4.65 * \text{Phyd}) - (0.78 * \text{Phya}) - (0.01 * \text{Pente}) - (3.32 * \text{Expo}) + (24.92 * \text{Phy}'0) - (0.40 * \text{Phy}'3) + (25.87 * \text{Phy}'4) + (1.87 * \text{Phy}'5) - (1.50 * \text{Geol}'1) - (0.52 * \text{Geol}'6) + (2.43 * \text{Geol}'4) + (0.64 * \text{Geol}'7) - (76.34 * \text{Geol}'0) - (12.29 * \text{Geol}'3)]]]$$

Eq. A.5.1.20

$$\text{Phy}'5) + (2.84 * \text{Geol}'1) + (20.39 * \text{Geol}'6) + (22.16 * \text{Geol}'4) + (28.95 * \text{Geol}'7) + (13.48 * \text{Geol}'0) + (22.82 * \text{Geol}'3)]]]$$

$$\text{Eq}(\mathbf{PrPu}) = 1 / [1 + \exp [- [2.14 + (3.32 * \text{Tn}) - (5.01 * \text{Tmoy}) + (0.05 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.16 * \text{Phyf}) - (0.57 * \text{Phyd}) - (0.06 * \text{Phya}) + (0.06 * \text{Pente}) - (1.55 * \text{Expo}) - (15.24 * \text{Phy}'0) - (12.71 * \text{Phy}'3) - (13.83 * \text{Phy}'4) - (13.18 * \text{Phy}'5) - (3.14 * \text{Geol}'1) - (2.01 * \text{Geol}'6) - (1.30 * \text{Geol}'4) - (2.19 * \text{Geol}'7) - (7.12 * \text{Geol}'0) - (16.43 * \text{Geol}'3)]]]]]$$

Eq. A.5.1.21

$$\text{Eq}(\mathbf{QuPu}) = 1 / [1 + \exp [- [- 11.16 + (1.50 * \text{Tx}) + (1.61 * \text{Tn}) - (2.57 * \text{Tmoy}) - (0.04 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.01 * \text{Phyf}) + (0.32 * \text{Phyd}) - (0.05 * \text{Phya}) - (0.01 * \text{Pente}) - (0.72 * \text{Expo}) - (1.77 * \text{Phy}'0) - (0.06 * \text{Phy}'3) - (2.28 * \text{Phy}'4) - (0.77 * \text{Phy}'5) + (0.03 * \text{Geol}'1) + (0.01 * \text{Geol}'6) + (0.47 * \text{Geol}'4) - (16.78 * \text{Geol}'7) - (4.27 * \text{Geol}'0) + (0.33 * \text{Geol}'3)]]]]]$$

Eq. A.5.1.22

$$\text{Eq}(\mathbf{SoAr}) = 1 / [1 + \exp [- [- 12.77 + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.05 * \text{Phyf}) + (1.42 * \text{Phyd}) - (0.73 * \text{Expo}) - (0.89 * \text{Geol}'1) - (1.06 * \text{Geol}'6) - (0.49 * \text{Geol}'4) + (13.36 * \text{Geol}'7) + (12.57 * \text{Geol}'0) + (1.27 * \text{Geol}'3)]]]]]$$

Eq. A.5.1.23

$$\text{Eq}(\mathbf{SoAu}) = 1 / [1 + \exp [- [2.14 + (1.03 * \text{Tx}) + (2.04 * \text{Tn}) - (2.77 * \text{Tmoy}) + (0.04 * \text{Prmin}) - (0.01 * \text{Prtot}) + (0.03 * \text{Phyf}) + (0.50 * \text{Phyd}) + (0.06 * \text{Phya}) - (0.01 * \text{Pente}) - (1.21 * \text{Expo}) + (0.13 * \text{Phy}'0) + (0.17 * \text{Phy}'3) - (0.80 * \text{Phy}'4) - (1.09 * \text{Phy}'5) + (0.81 * \text{Geol}'1) - (0.28 * \text{Geol}'6) - (0.02 * \text{Geol}'4) + (17.60 * \text{Geol}'7) - (3.88 * \text{Geol}'0) + (0.87 * \text{Geol}'3)]]]]]$$

Eq. A.5.1.24

$$\text{Eq}(\mathbf{VaUI}) = 1 / [1 + \exp [- [- 2.35 - (0.83 * \text{Tx}) - (0.93 * \text{Tn}) + (1.31 * \text{Tmoy}) + (0.03 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.01 * \text{Phyf}) - (1.15 * \text{Phyd}) - (0.23 * \text{Phya}) - (0.02 * \text{Pente}) - (0.72 * \text{Expo}) - (0.03 * \text{Phy}'0) - (0.98 * \text{Phy}'3) + (0.46 * \text{Phy}'4) + (1.01 * \text{Phy}'5) - (0.41 * \text{Geol}'1) - (1.14 * \text{Geol}'6) - (0.16 * \text{Geol}'4) - (13.68 * \text{Geol}'7) + (0.77 * \text{Geol}'0) - (13.99 * \text{Geol}'3)]]]]]$$

Eq. A.5.1.25

Tableau A.5.1.2. Équations des régressions de Poisson.

Eq(AbAl) = exp [- 1.60 + (2.28 * Tx) + (2.88 * Tn) – (4.99 * Tmoy) + (0.10 * Prmin) – (0.54 * Phya) – (2.60 * Expo) – (1.63 * Phy'0) – (5.13 * Phy'3) – (17.35 * Phy'5) – (2.01 * Geol'1) – (1.63 * Geol'6) + (5.69 * Geol'0) – (0.02 * Geol'4) + (1.65 * Geol'3)]	Eq. A.5.1.26
Eq(AcNi) = exp [53.65 + (1.97 * Tx) – (1.36 * Phyd) – (1.59 * Expo) – (4.51 * Phy'3) – (1.15 * Phy'2) + (0.13 * Geol'5)]	Eq. A.5.1.27
Eq(AnDi) = exp [0.84 + (0.05 * Prmin) – (1.48 * Phyd) – (0.23 * Phya) – (0.06 * Pente) – (0.49 * Expo) – (2.01 * Phy'0) – (0.95 * Phy'3) + (1.87 * Phy'4) + (2.32 * Phy'5) – (1.45 * Geol'6) – (1.08 * Geol'4) – (1.19 * Geol'1)]	Eq. A.5.1.28
Eq(ApMo) = exp [2.96 + (0.20 * Tx) + (0.19 * Tn) – (0.45 * Tmoy) – (0.01 * Prtot) + (0.01 * Phyf) – (1.27 * Phyd) + (0.01 * Pente) + (0.22 * Expo) + (0.05 * Phy'3) – (0.55 * Phy'5) + (0.04 * Phy'0) + (1.18 * Phy'4) + (0.18 * Geol'4) – (16.31 * Geol'1) – (1.08 * Geol'3)]	Eq. A.5.1.29
Eq(ArUv) = exp [- 45.36 + (0.89 * Tx) – (6.65 * Tn) + (2.74 * Prmin) – (0.26 * Prtot) + (2.42 * Phyf) – (5.40 * Expo) + (138.92 * Phy'0) + (67.90 * Phy'4) – (15.88 * Geol'6) + (4.95 * Geol'1)]	Eq. A.5.1.30
Eq(ArZa) = exp [5.13 + (1.09 * Tx) + (1.92 * Tn) – (2.92 * Tmoy) + (0.06 * Phyf) – (0.93 * Phy'2) – (0.62 * Phy'5)]	Eq. A.5.1.31
Eq(AtCa) = exp [- 409.86 + (19.05 * Tx) – (18.07 * Tn)]	Eq. A.5.1.32
Eq(BeSu) = exp [67.60 – (6.28 * Tx) – (5.28 * Tn)]	Eq. A.5.1.33
Eq(BrRe) = exp [- 3.12 – (1.46 * Tx) – (2.75 * Tn) + (3.88 * Tmoy) – (0.08 * Prmin) – (0.01 * Prtot) + (0.02 * Phyf) + (0.39 * Phyd) + (0.80 * Expo) + (0.75 * Phy'5) + (0.37 * Phy'3) – (1.53 * Phy'0) – (0.94 * Geol'6) – (0.29 * Geol'4) – (0.94 * Geol'1)]	Eq. A.5.1.34
Eq(CaAc) = exp [- 14.61 + (1.13 * Tmoy) + (0.37 * Prmin) + (5.24 * Phy'5) – (13.27 * Phy'4) – (0.50 * Phy'3)]	Eq. A.5.1.35
Eq(CySe) = exp [- 9.32 – (0.42 * Tx) – (1.03 * Tn) + (1.40 * Tmoy) + (0.03 * Prmin) + (1.15 * Phyd) + (0.17 * Phya) – (0.02 * Pente) – (0.35 * Expo) – (0.14 * Phy'3) + (1.55 * Phy'5) – (0.95 * Phy'4) – (1.04 * Phy'0) + (1.04 * Geol'6) – (0.19 * Geol'4) + (0.61 * Geol'3)]	Eq. A.5.1.36
Eq(DrOc) = exp [- 1.79 – (1.11 * Tx) – (2.72 * Tn) + (3.11 * Tmoy) – (0.12 * Prmin)]	Eq. A.5.1.37
Eq(GeBa) = exp [- 6.28 – (0.10 * Tx) – (1.03 * Tn)]	Eq. A.5.1.38
Eq(GeVe) = exp [- 21.98 + (4.79 * Tx) + (6.08 * Tn) – (11.28 * Tmoy) + (0.30 * Prmin) – (0.33 * Phyf) + (0.76 * Phya) – (0.17 * Pente) – (3.44 * Expo) – (6.87 * Phy'4) – (9.14 * Phy'0) – (23.88 * Phy'5) + (2.13 * Geol'1) + (8.04 * Geol'5) + (0.16 * Geol'6)]	Eq. A.5.1.39

$\text{Eq(JuOx)} = \exp [0.08 + (0.58 * \text{Tx}) + (0.88 * \text{Tn}) - (1.26 * \text{Tmoy}) - (0.03 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{Prtot}) - (0.02 * \text{Phyf}) - (0.27 * \text{Phyd}) + (0.06 * \text{Phy}'3) - (0.75 * \text{Phy}'5) - (0.15 * \text{Geol}'5) - (0.54 * \text{Geol}'6) - (1.88 * \text{Geol}'1) - (0.84 * \text{Geol}'3)]$	Eq. A.5.1.40
$\text{Eq(LiPo)} = \exp [-250.64 + (11.20 * \text{Tx}) - (8.39 * \text{Tn})]$	Eq. A.5.1.41
$\text{Eq(OsCa)} = \exp [- 12.17 + (0.78 * \text{Tn}) + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.06 * \text{Phyf}) - (0.23 * \text{Phya}) - (0.30 * \text{Expo}) + (0.75 * \text{Phy}'3) + (1.82 * \text{Phy}'5) + (2.84 * \text{Geol}'5) + (2.85 * \text{Geol}'4)]$	Eq. A.5.1.42
$\text{Eq(PiCe)} = \exp [35.97 - (3.32 * \text{Tx}) - (1.87 * \text{Tn}) + (4.86 * \text{Tmoy}) + (0.41 * \text{Prmin}) - (0.02 * \text{Prtot}) - (0.08 * \text{Pente}) + (1.59 * \text{Expo}) - (0.48 * \text{Phy}'3) - (3.92 * \text{Phy}'4) - (2.39 * \text{Phy}'5) + (2.91 * \text{Geol}'6) - (0.83 * \text{Geol}'4) + (0.23 * \text{Geol}'1)]$	Eq. A.5.1.43
$\text{Eq(PiUn)} = \exp [246.43 - (5.33 * \text{Tx}) + (1.36 * \text{Prmin}) - (0.17 * \text{Prtot}) + (0.69 * \text{Phyf}) - (31.63 * \text{Phyd}) - (9.24 * \text{Phya})]$	Eq. A.5.1.44
$\text{Eq(PrMa)} = \exp [- 546.24 + (18.55 * \text{Tx}) - (37.18 * \text{Tn}) - (5.74 * \text{Prmin}) - (3.81 * \text{Phyf}) + (66.05 * \text{Phyd})]$	Eq. A.5.1.45
$\text{Eq(PrPu)} = \exp [536.28 - (25.30 * \text{Tx}) + (31.77 * \text{Tmoy}) + (1.38 * \text{Prmin}) - (0.23 * \text{Prtot}) - (6.35 * \text{Phya}) + (6.40 * \text{Geol}'6) + (9.79 * \text{Geol}'1) - (11.29 * \text{Geol}'4)]$	Eq. A.5.1.46
$\text{Eq(QuPu)} = \exp [- 11.16 + (1.50 * \text{Tx}) + (1.61 * \text{Tn}) - (2.57 * \text{Tmoy}) - (0.04 * \text{Prmin}) + (0.01 * \text{Prtot}) + (0.01 * \text{Phyf}) + (0.32 * \text{Phyd}) - (0.05 * \text{Phya}) - (0.01 * \text{Pente}) - (0.72 * \text{Expo}) - (1.77 * \text{Phy}'0) - (0.06 * \text{Phy}'3) - (2.28 * \text{Phy}'4) - (0.77 * \text{Phy}'5) + (0.03 * \text{Geol}'1) + (0.01 * \text{Geol}'6) + (0.47 * \text{Geol}'4) - (16.78 * \text{Geol}'7) - (4.27 * \text{Geol}'0) + (0.33 * \text{Geol}'3)]$	Eq. A.5.1.47
$\text{Eq(SoAr)} = \exp [- 0.84 + (0.29 * \text{Tx}) - (0.57 * \text{Tmoy}) + (0.04 * \text{Prmin}) - (0.01 * \text{Prtot}) + (0.03 * \text{Phyf}) + (0.61 * \text{Phyd}) - (0.06 * \text{Phya}) - (0.34 * \text{Expo}) - (1.30 * \text{Phy}'0) - (0.40 * \text{Phy}'3) - (1.15 * \text{Phy}'5) + (0.44 * \text{Phy}'4) - (0.19 * \text{Geol}'1) + (0.01 * \text{Geol}'6) - (0.09 * \text{Geol}'4) + (2.69 * \text{Geol}'7) + (2.85 * \text{Geol}'0) + (1.03 * \text{Geol}'3)]$	Eq. A.5.1.48
$\text{Eq(SoAu)} = \exp [1.11 + (1.25 * \text{Tx}) + (1.82 * \text{Tn}) - (2.85 * \text{Tmoy}) - (0.01 * \text{Prtot}) - (0.07 * \text{Phyf}) - (2.55 * \text{Phyd}) + (0.27 * \text{Phya}) + (0.08 * \text{Pente}) - (1.04 * \text{Expo}) - (13.34 * \text{Phy}'3) + (4.93 * \text{Phy}'0) + (0.09 * \text{Geol}'6) + (12.90 * \text{Geol}'7) - (16.45 * \text{Geol}'3) + (0.06 * \text{Geol}'4) + (0.58 * \text{Geol}'5)]$	Eq. A.5.1.49
$\text{Eq(VaUI)} = \exp [- 5.16 - (1.64 * \text{Tx}) - (1.77 * \text{Tn}) + (2.02 * \text{Tmoy}) + (0.01 * \text{Prtot}) - (0.80 * \text{Phya}) - (0.22 * \text{Pente}) - (3.44 * \text{Expo}) - (5.93 * \text{Phy}'0) - (4.67 * \text{Phy}'3) - (0.97 * \text{Phy}'4) + (2.42 * \text{Phy}'5) + (2.18 * \text{Geol}'6) + (3.45 * \text{Geol}'4) + (4.01 * \text{Geol}'1)]$	Eq. A.5.1.50

Annexe 5.2. Identification des descripteurs qui apportent une contribution significative aux prédictions des modèles de régression logistique et des modèles de régression de Poisson.

Liste des tableaux

Tableau A.5.2.1. Identification des descripteurs qui apportent une contribution significative aux prédictions des modèles de régression logistique. Deux seuils sont ici mentionnés pour le test de significativité, le seuil 0.01 et le seuil 0.05. 130

Tableau A.5.2.2. Identification des descripteurs qui apportent une contribution significative aux prédictions des modèles de régression de Poisson. Deux seuils sont ici mentionnés pour le test de significativité, le seuil 0.01 et le seuil 0.05. 131

Tableau A.5.2.1. Identification des descripteurs qui apportent une contribution significative aux prédictions des modèles de régression logistique. Deux seuils sont ici mentionnés pour le test de significativité, le seuil 0.01 et le seuil 0.05.

Espèces	Prtot	Prmin	Tmoy	Tn	Tx	Pente	Geol	Expo	Phy	Phya	Phyd	Phyf
AbAl						< 0.05		< 0.05	< 0.05	< 0.05		< 0.01
AcNi	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
AnDi	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
ApMo		< 0.05	< 0.05	< 0.05			< 0.01			< 0.05		
ArUv	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
ArZa		< 0.05					< 0.05	< 0.05	< 0.05			
AtCa	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01
BeSu			< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
BrRe	< 0.01					< 0.05	< 0.01					< 0.05
CaAc	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
CySe							< 0.05	< 0.05			< 0.05	
DrOc	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
GeBa	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
GeVe	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
JuOx		< 0.05				< 0.05	< 0.05		< 0.05			
LiPo			< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
OsCa	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
PiCe	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
PiUn	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
PrMa	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
PrPu	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
QuPu	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
SoAr	< 0.01						< 0.05	< 0.05			< 0.05	< 0.05
SoAu	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
VaUl	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01

Tableau A.5.2.2. Identification des descripteurs qui apportent une contribution significative aux prédictions des modèles de régression de Poisson. Deux seuils sont ici mentionnés pour le test de significativité, le seuil 0.01 et le seuil 0.05.

Espèces	Prtot	Prmin	Tmoy	Tn	Tx	Pente	Geol	Expo	Phy	Phya	Phyd	Phyf
AbAl		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		
AcNi					< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	
AnDi		< 0.01				< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	
ApMo	< 0.05		< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.05
ArUv	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.01			< 0.01
ArZa			< 0.01	< 0.01	< 0.01				< 0.05			< 0.01
AtCa				< 0.01	< 0.01							
BeSu				< 0.01	< 0.01							
BrRe	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01	< 0.01
CaAc		< 0.01	< 0.01						< 0.05			
CySe		< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	
DrOc		< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01							
GeBa				< 0.01	< 0.01							
GeVe		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01
JuOx	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01		< 0.01		< 0.05	< 0.01
LiPo				< 0.01	< 0.01							
OsCa	< 0.01			< 0.01			< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01
PiCe	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01			
PiUn	< 0.01	< 0.01			< 0.01					< 0.01	< 0.01	< 0.01
PrMa		< 0.01		< 0.01	< 0.01						< 0.01	< 0.01
PrPu	< 0.01	< 0.01	< 0.01		< 0.01		< 0.01			< 0.01		
QuPu	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05
SoAr	< 0.01	< 0.01	< 0.05		< 0.05		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01
SoAu	< 0.05		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01
VaUl	< 0.01		< 0.01	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01		

Annexe 5.3. Répartition des espèces étudiées et aires de viabilité

Liste des figures

Figure A.5.3.1. Aire de viabilité et répartition d' <i>Abies alba</i>	133
Figure A.5.3.2. Aire de viabilité et répartition d' <i>Acis nicaeensis</i>	134
Figure A.5.3.3. Aire de viabilité et répartition d' <i>Antennaria dioica</i>	135
Figure A.5.3.4. Aire de viabilité et répartition d' <i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	136
Figure A.5.3.5. Aire de viabilité et répartition d' <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	137
Figure A.5.3.6. Aire de viabilité et répartition d' <i>Argyrolobium zanonii</i>	138
Figure A.5.3.7. Aire de viabilité et répartition d' <i>Atractylis cancellata</i>	139
Figure A.5.3.8. Aire de viabilité et répartition de <i>Berardia lanuginosa</i>	140
Figure A.5.3.9. Aire de viabilité et répartition de <i>Brachypodium retusum</i>	141
Figure A.5.3.10. Aire de viabilité et répartition de <i>Carlina acanthifolia</i>	142
Figure A.5.3.11. Aire de viabilité et répartition de <i>Citysophyllum sessilifolium</i>	143
Figure A.5.3.12. Aire de viabilité et répartition de <i>Dryas octopetala</i>	144
Figure A.5.3.13. Aire de viabilité et répartition de <i>Gentiana bavarica</i>	145
Figure A.5.3.14. Aire de viabilité et répartition de <i>Gentiana verna</i>	146
Figure A.5.3.15. Aire de viabilité et répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i>	147
Figure A.5.3.16. Aire de viabilité et répartition de <i>Lilium pomponium</i>	148
Figure A.5.3.17. Aire de viabilité et répartition de <i>Ostrya carpinifolia</i>	149
Figure A.5.3.18. Aire de viabilité et répartition de <i>Pinus cembra</i>	150
Figure A.5.3.19. Aire de viabilité et répartition de <i>Pinus uncinata</i>	151
Figure A.5.3.20. Aire de viabilité et répartition de <i>Primula marginata</i>	152
Figure A.5.3.21. Aire de viabilité et répartition de <i>Prenanthes purpurea</i>	153
Figure A.5.3.22. Aire de viabilité et répartition de <i>Quercus pubescens</i>	154
Figure A.5.3.23. Aire de viabilité et répartition de <i>Sorbus aria</i>	155
Figure A.5.3.24. Aire de viabilité et répartition de <i>Sorbus aucuparia</i>	156
Figure A.5.3.25. Aire de viabilité et répartition de <i>Vaccinium uliginosum</i>	157

Abies alba

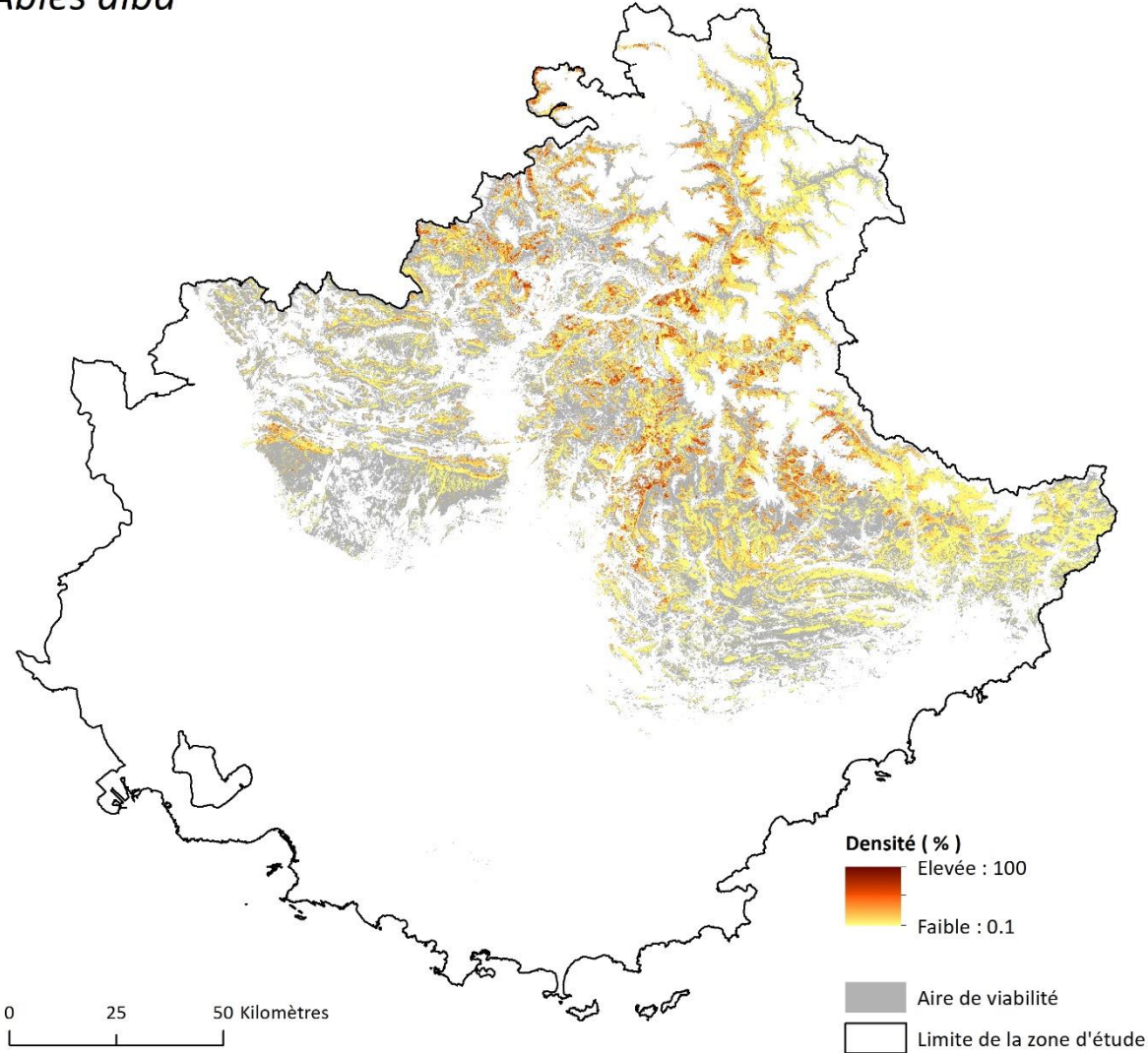


Figure A.5.3.1. Aire de viabilité et répartition d'*Abies alba*.

Acis nicaeensis

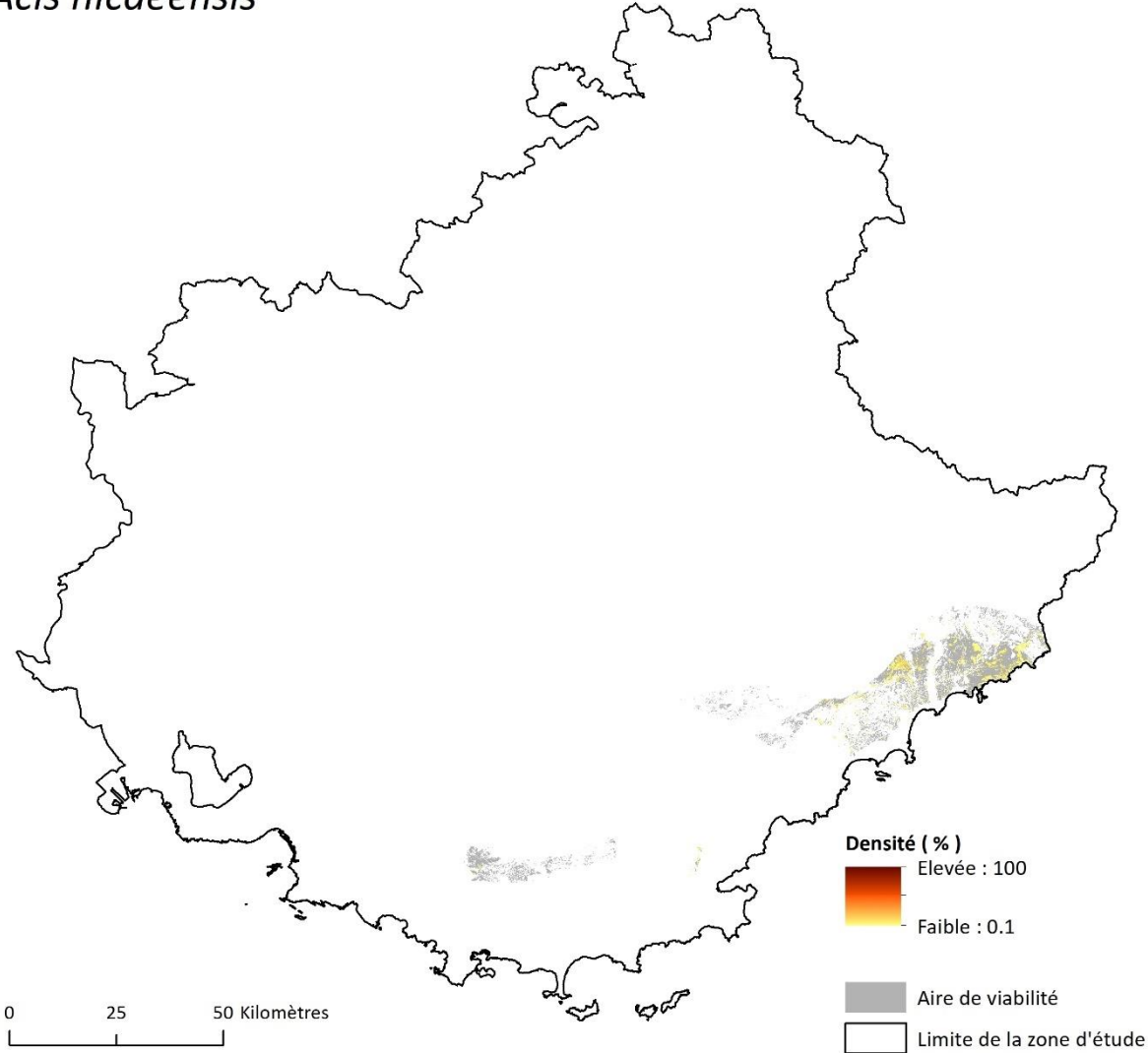


Figure A.5.3.2. Aire de viabilité et répartition d'*Acis nicaeensis*.

Antennaria dioica

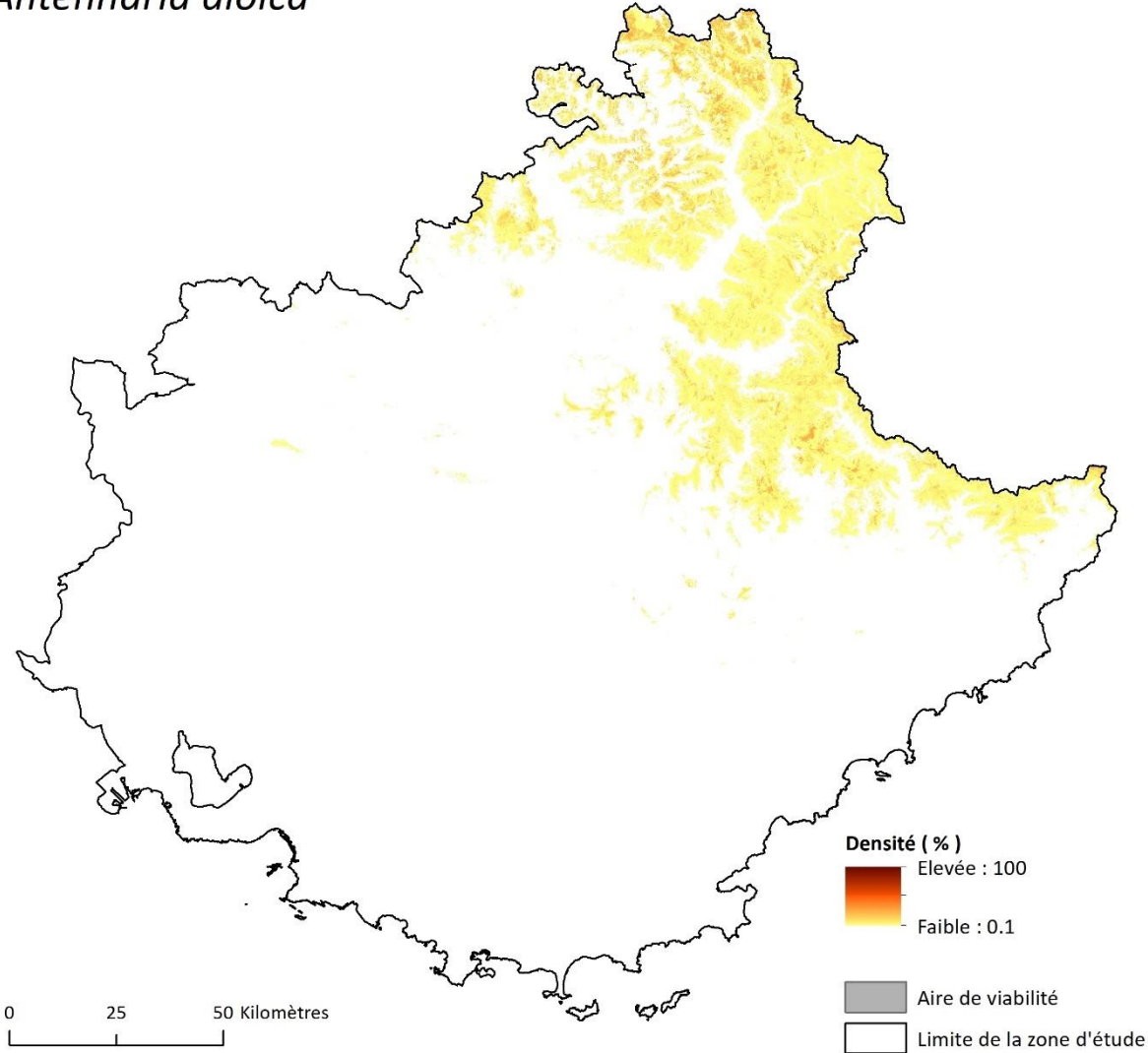


Figure A.5.3.3. Aire de viabilité et répartition d'*Antennaria dioica*.

Aphyllanthes monspeliensis

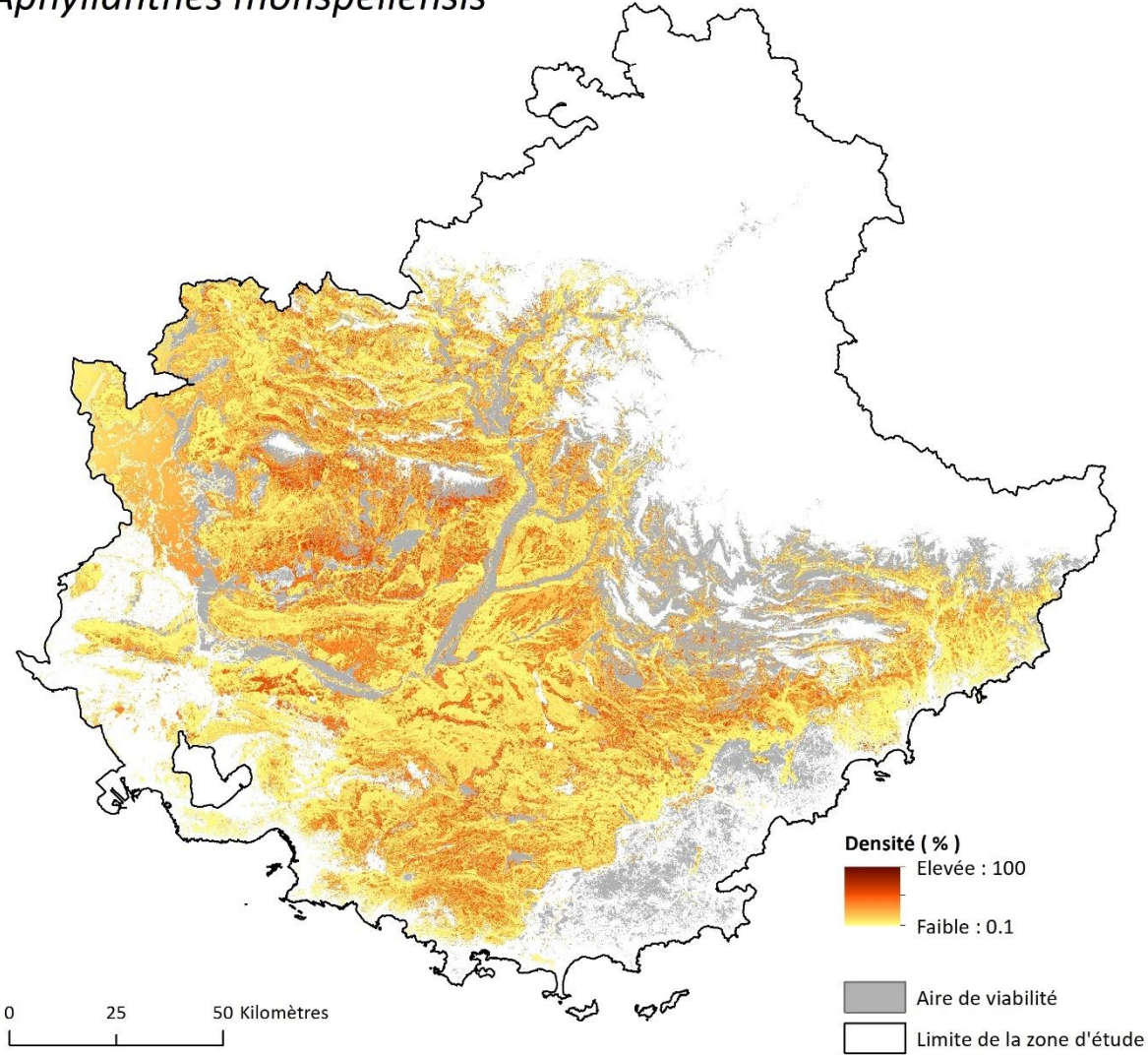


Figure A.5.3.4. Aire de viabilité et répartition d'*Aphyllanthes monspeliensis*.

Arctostaphylos uva-ursi

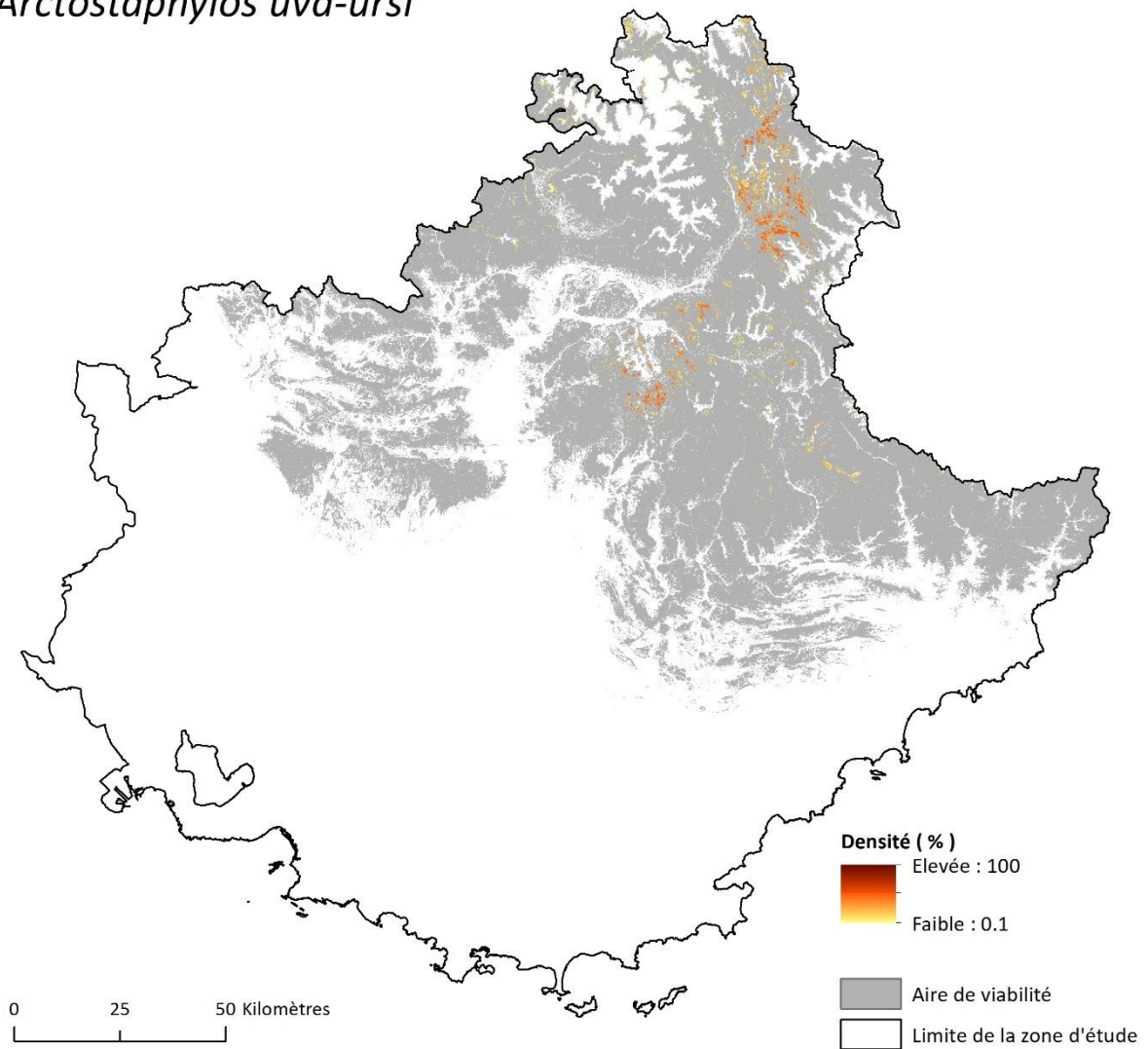


Figure A.5.3.5. Aire de viabilité et répartition d'*Arctostaphylos uva-ursi*.

Argyrolobium zanonii

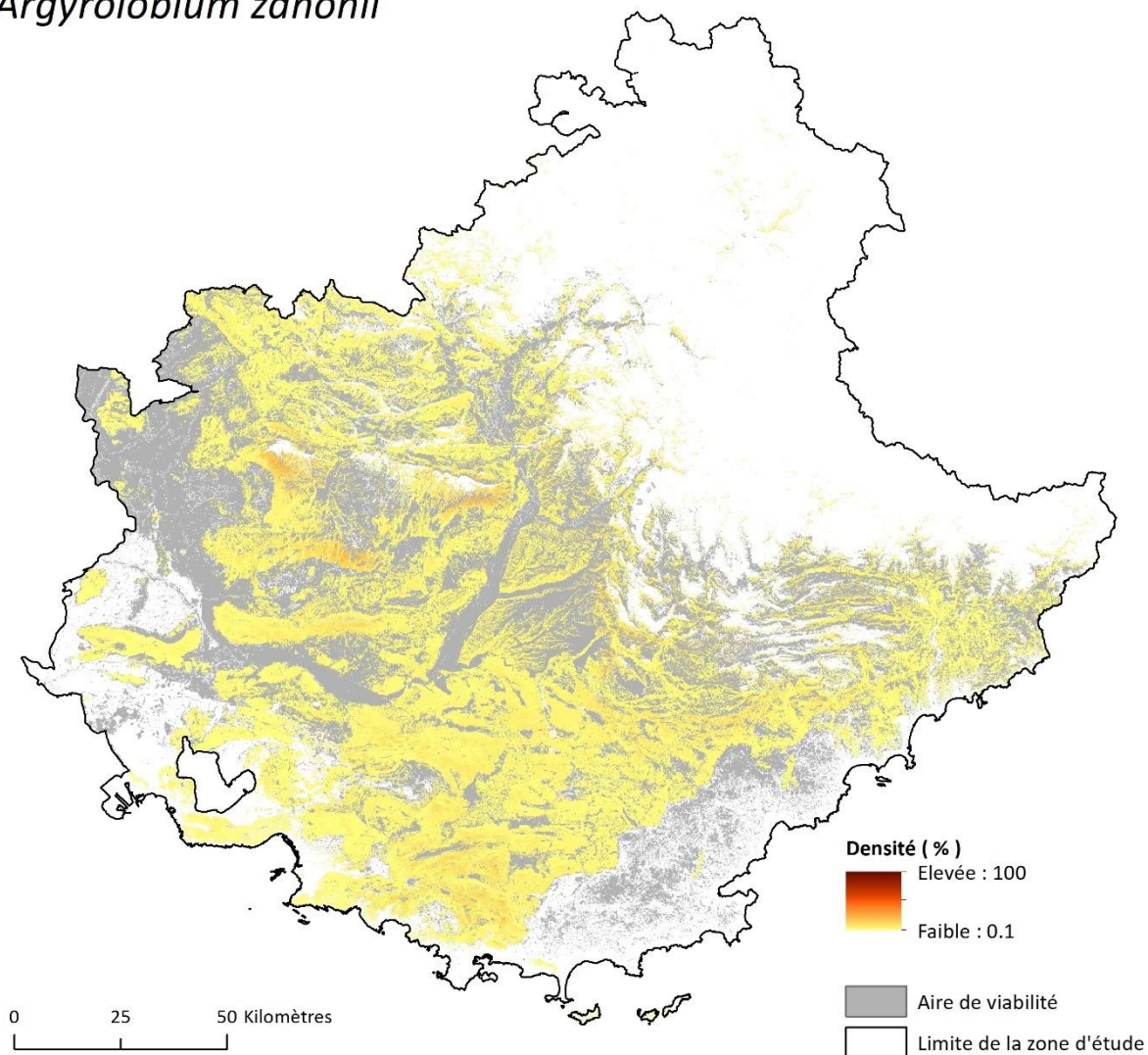


Figure A.5.3.6. Aire de viabilité et répartition d'*Argyrolobium zanonii*.

Atractylis cancellata

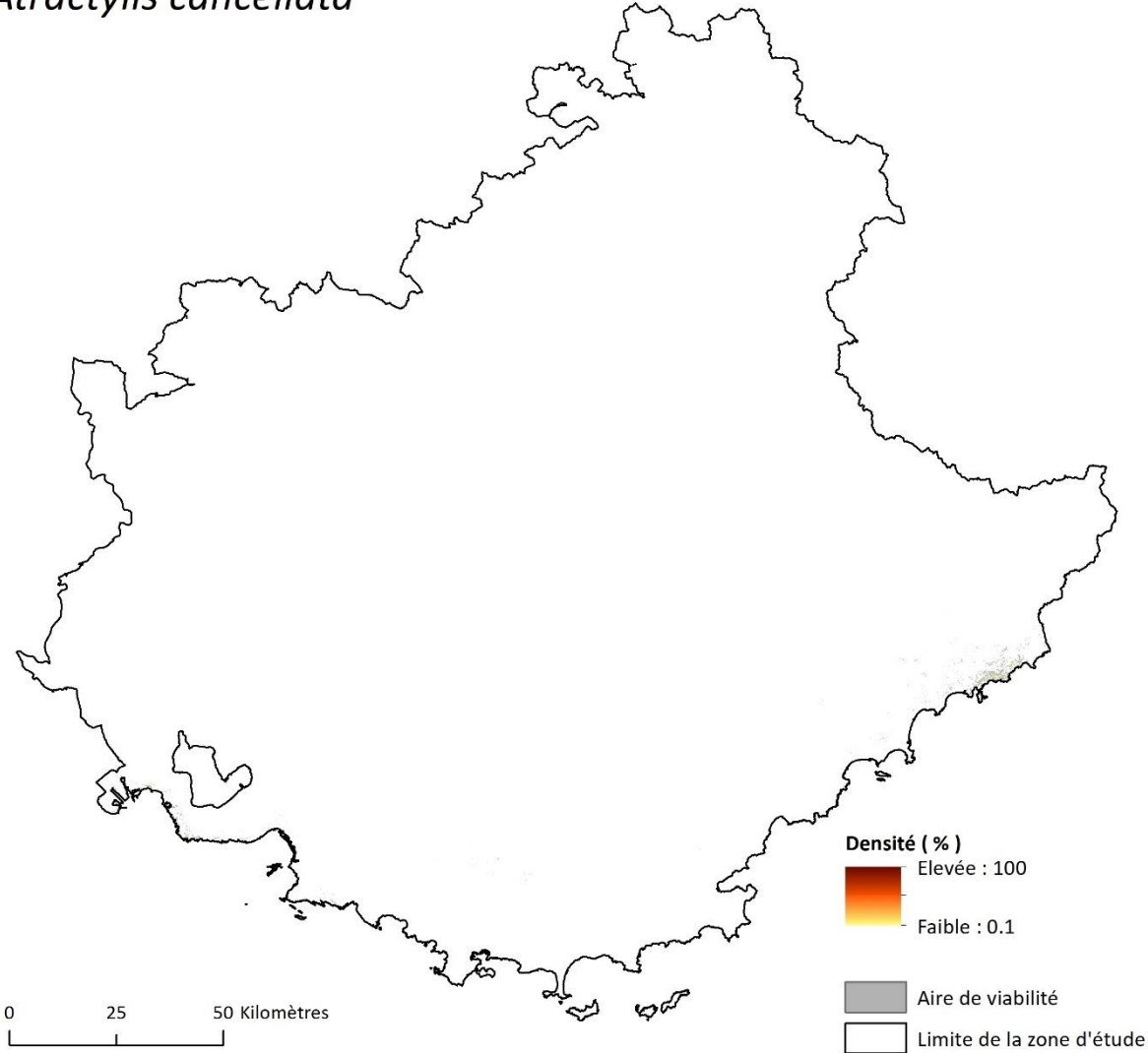


Figure A.5.3.7. Aire de viabilité et répartition d'*Atractylis cancellata*.

Berardia lanuginosa

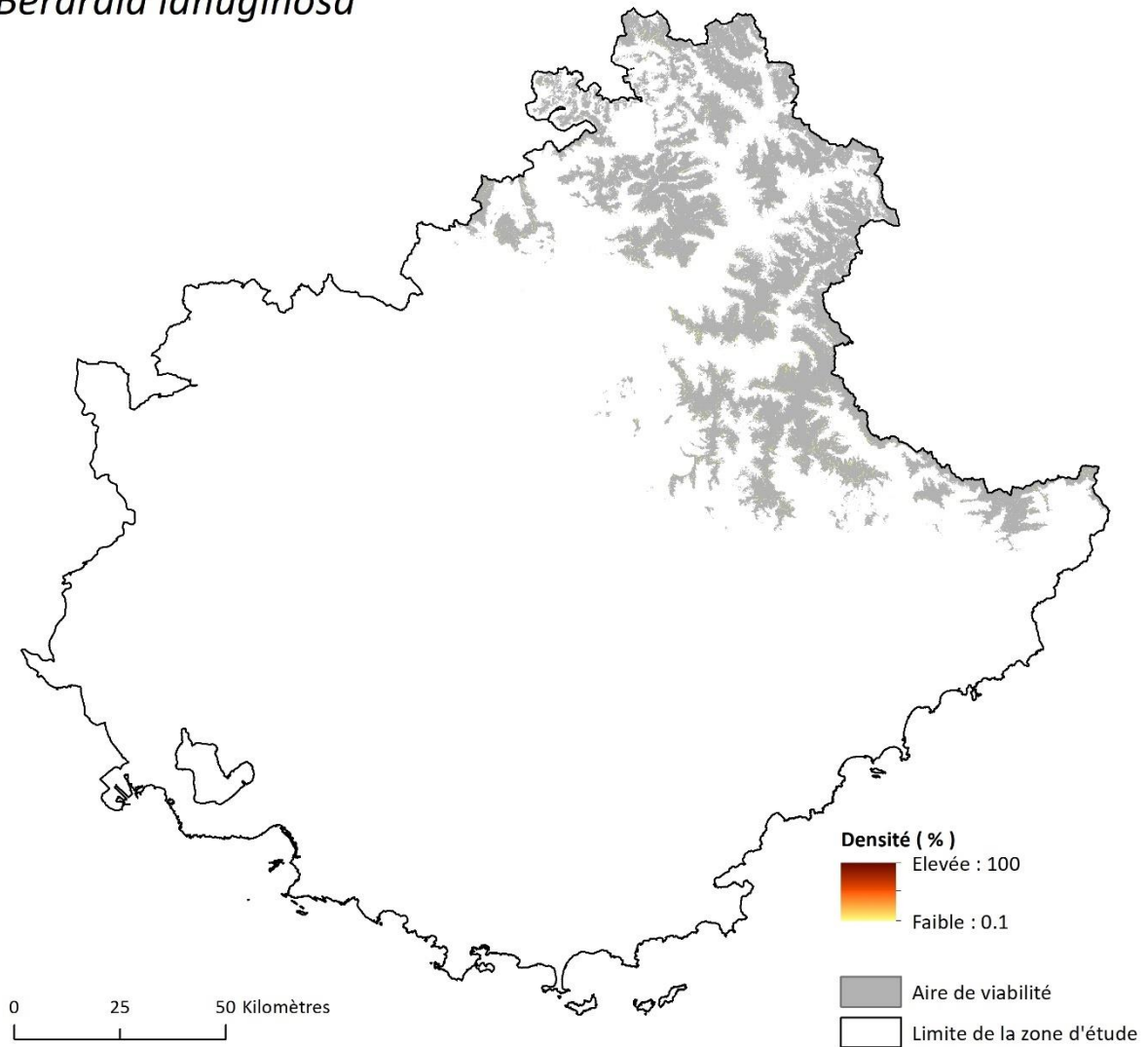


Figure A.5.3.8. Aire de viabilité et répartition de *Berardia lanuginosa*.

Brachypodium retusum

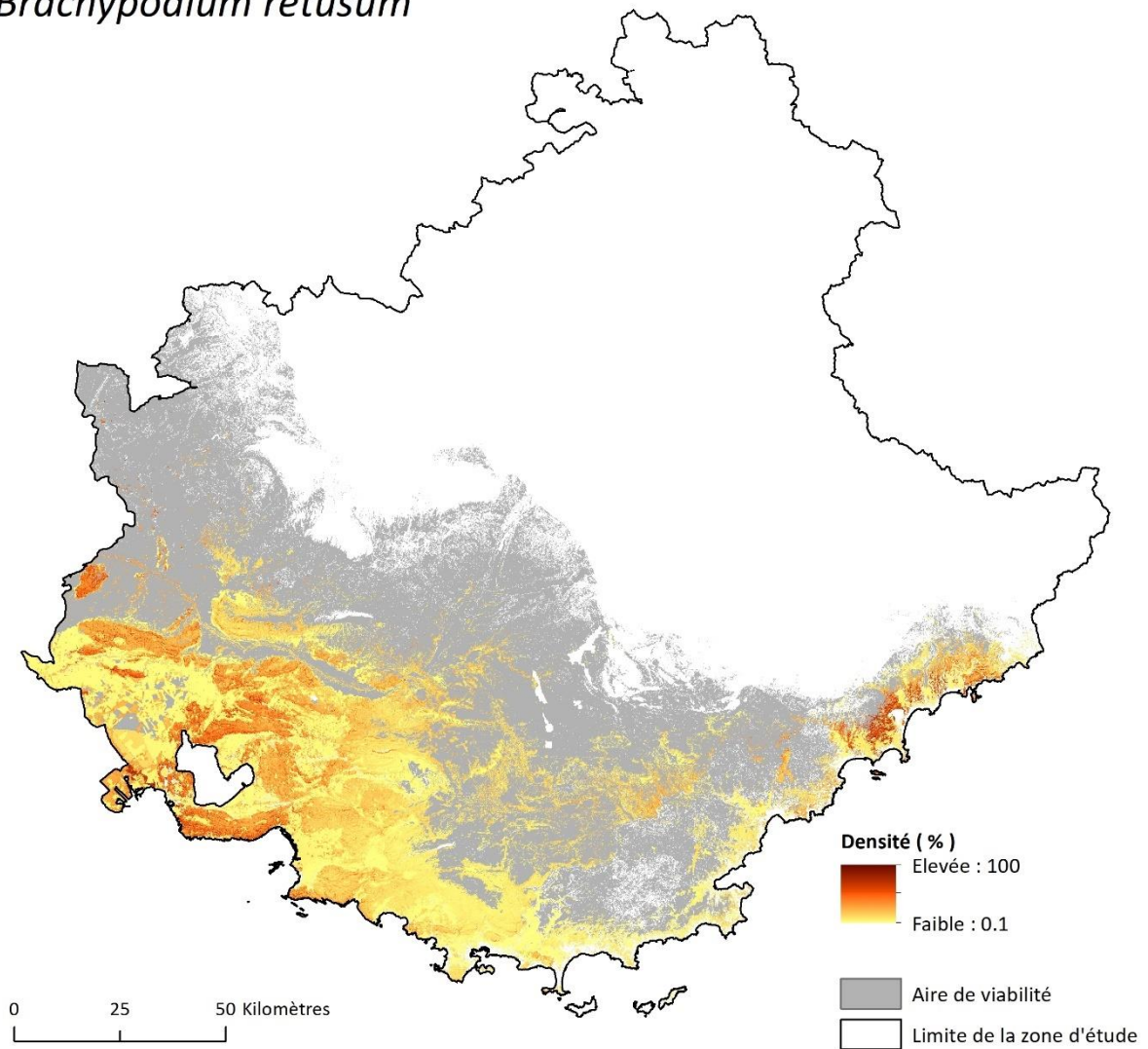


Figure A.5.3.9. Aire de viabilité et répartition de *Brachypodium retusum*.

Carlina acanthifolia

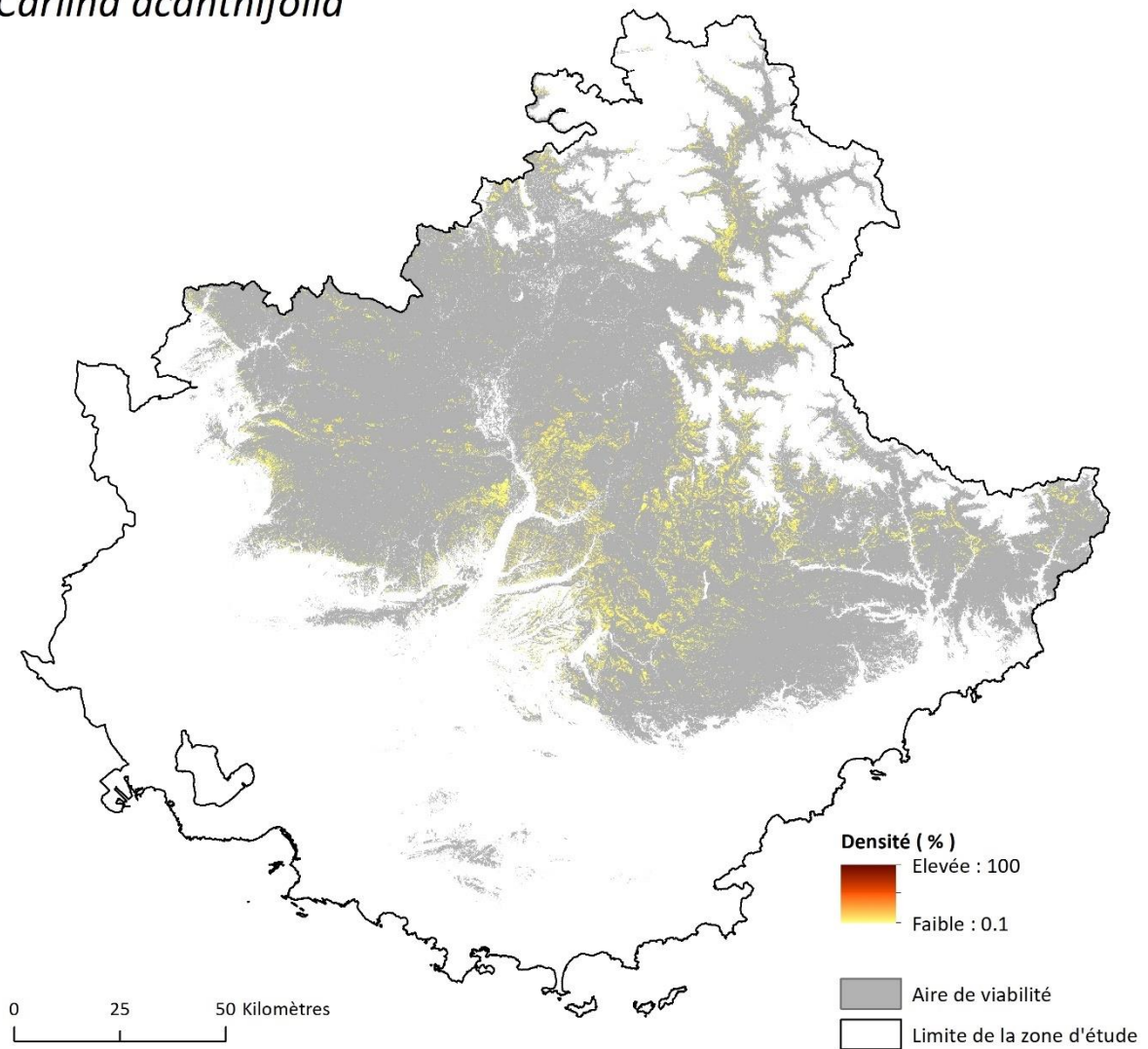


Figure A.5.3.10. Aire de viabilité et répartition de *Carlina acanthifolia*.

Cytisophyllum sessilifolium

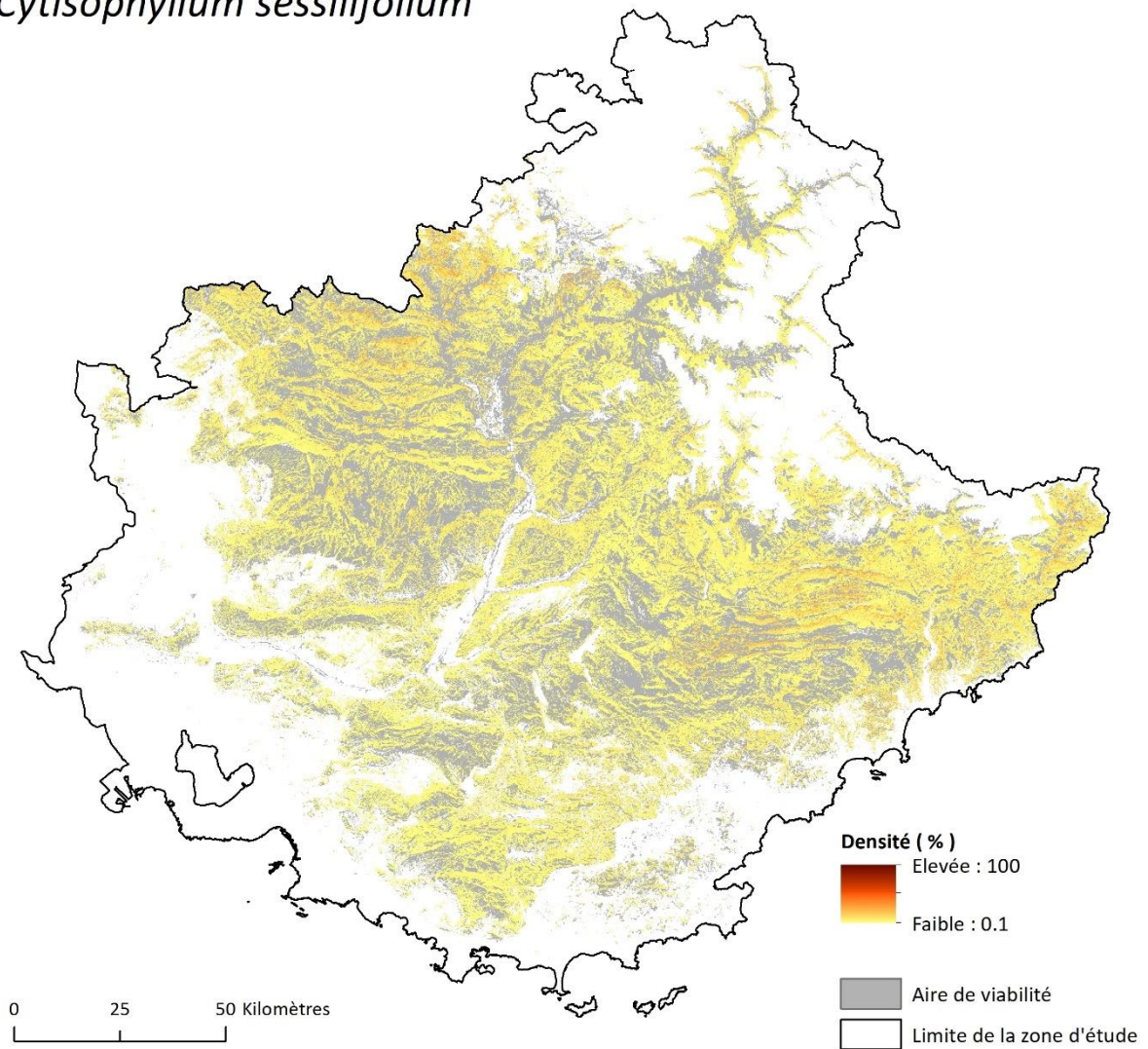


Figure A.5.3.11. Aire de viabilité et répartition de *Cytisophyllum sessilifolium*.

Dryas octopetala

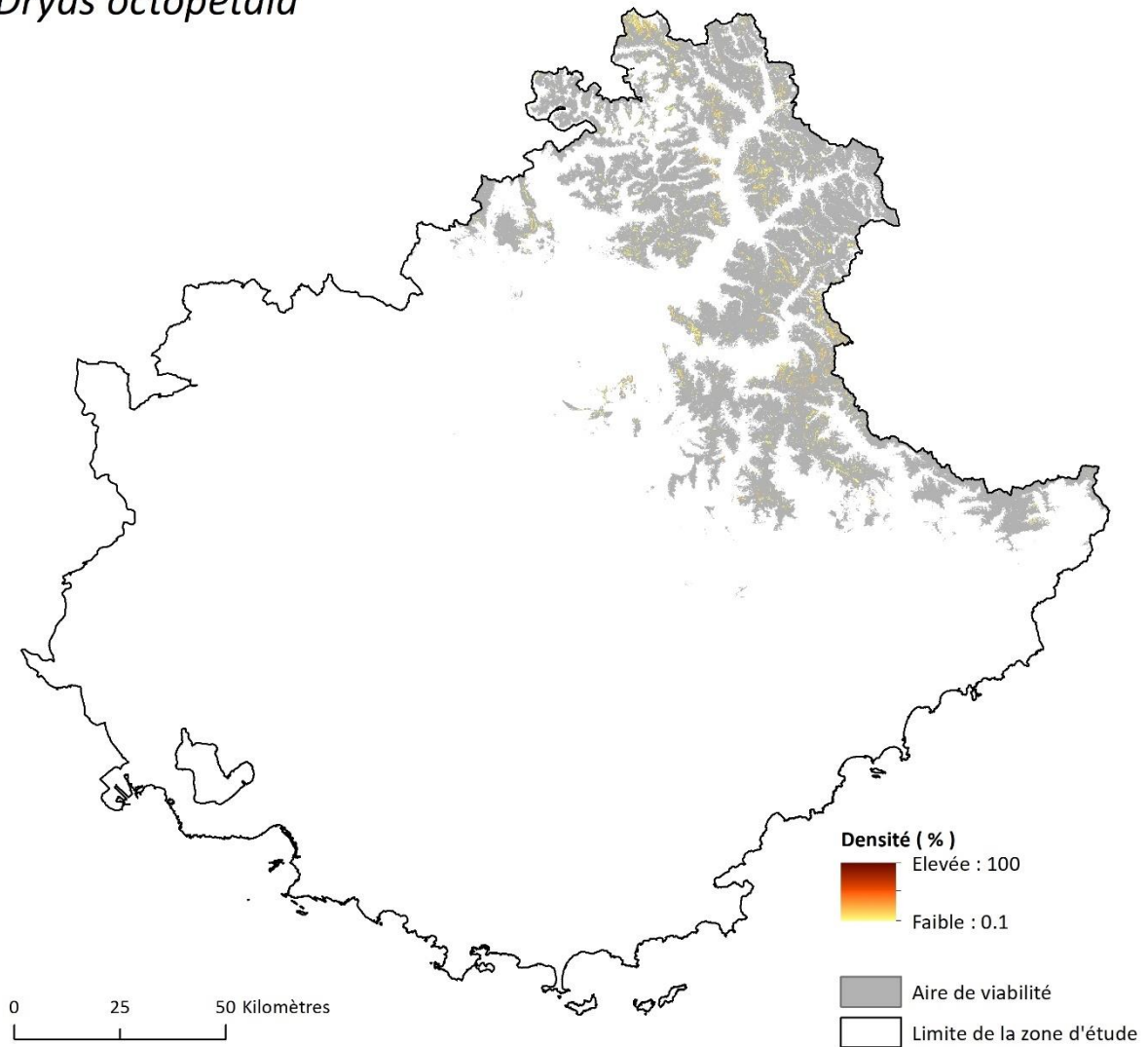


Figure A.5.3.12. Aire de viabilité et répartition de *Dryas octopetala*.

Gentiana bavarica

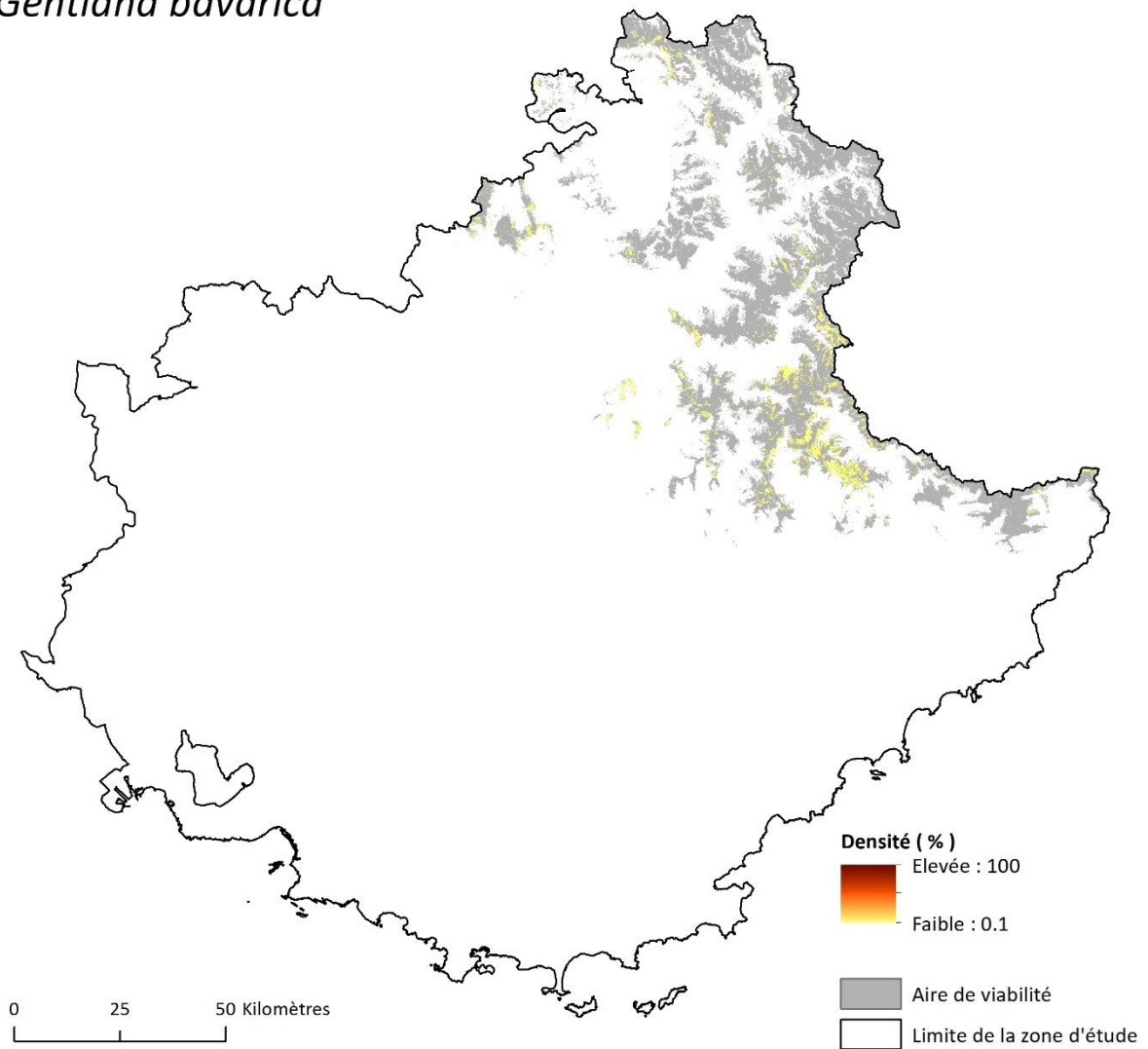


Figure A.5.3.13. Aire de viabilité et répartition de *Gentiana bavarica*.

Gentiana verna

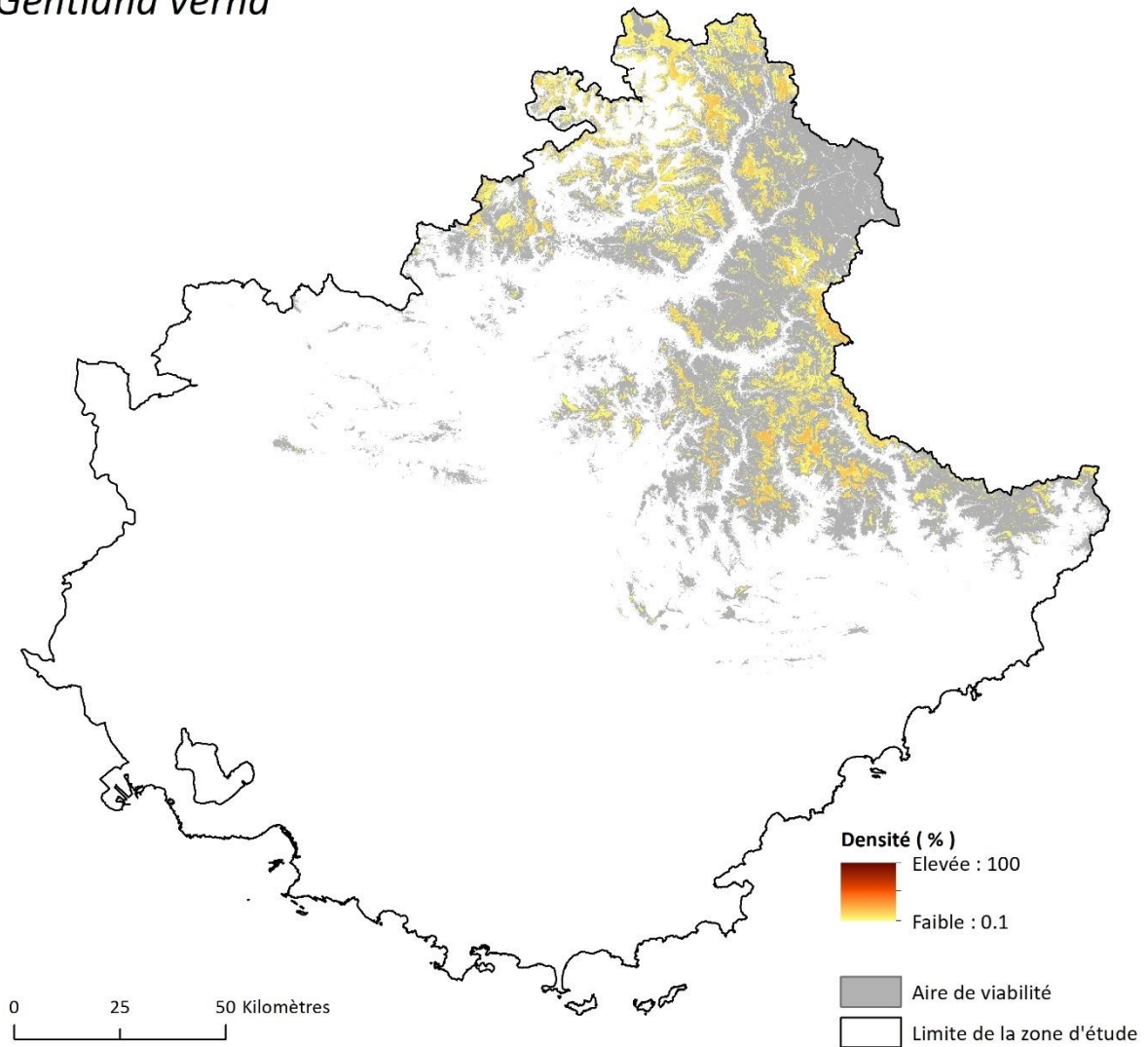


Figure A.5.3.14. Aire de viabilité et répartition de *Gentiana verna*.

Juniperus oxycedrus

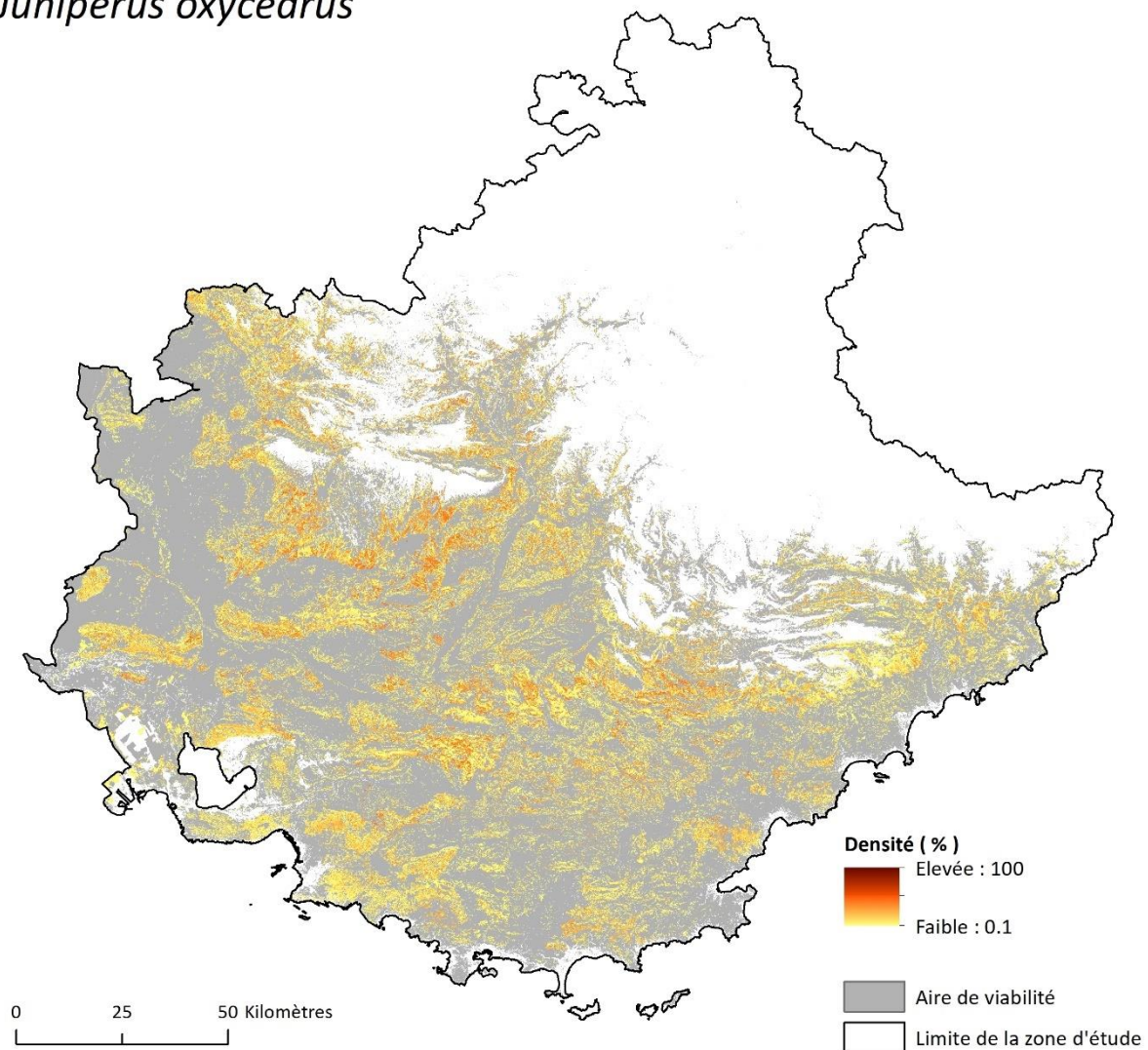


Figure A.5.3.15. Aire de viabilité et répartition de *Juniperus oxycedrus*.

Lilium pomponium

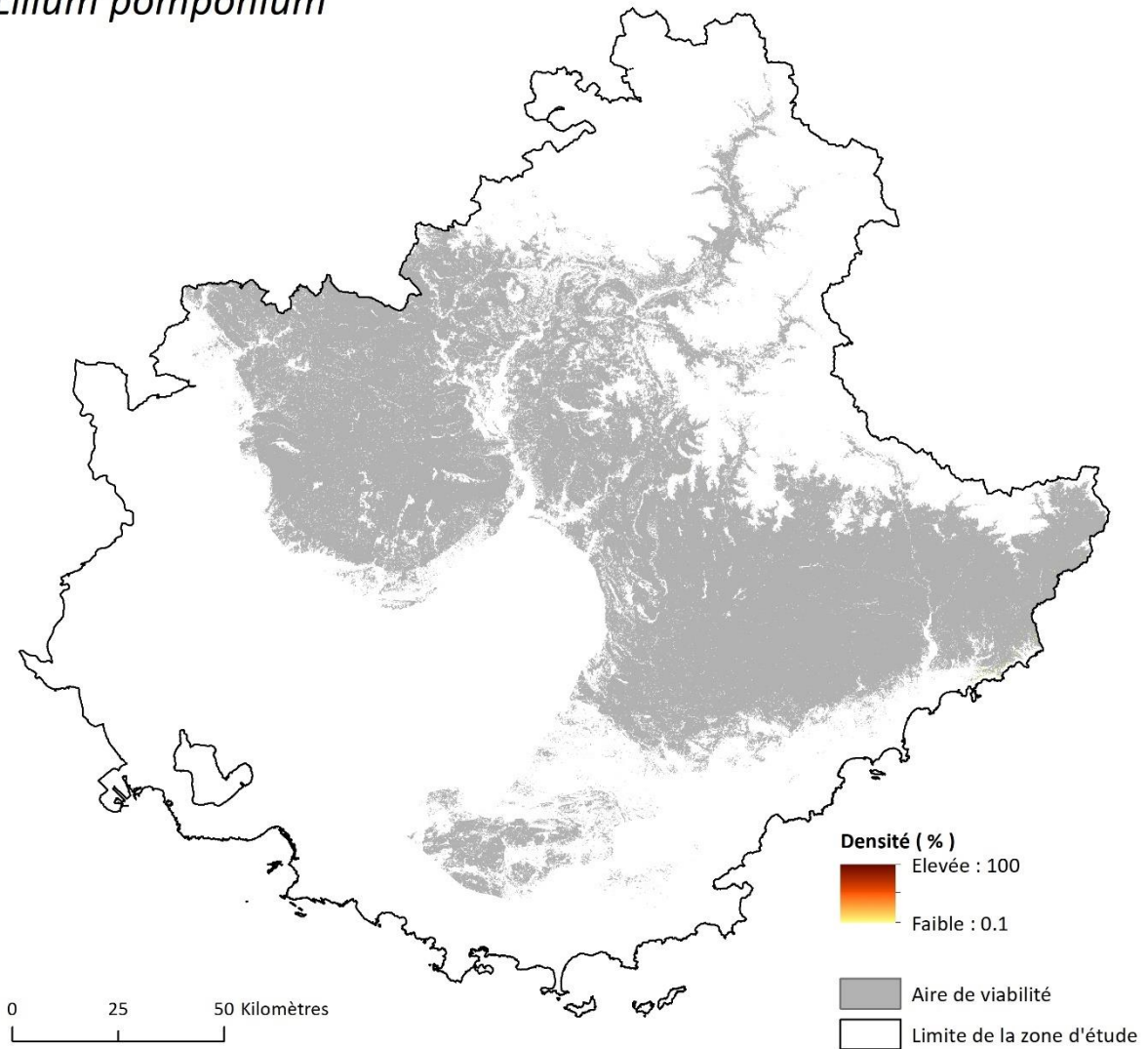


Figure A.5.3.16. Aire de viabilité et répartition de *Lilium pomponium*.

Ostrya carpinifolia

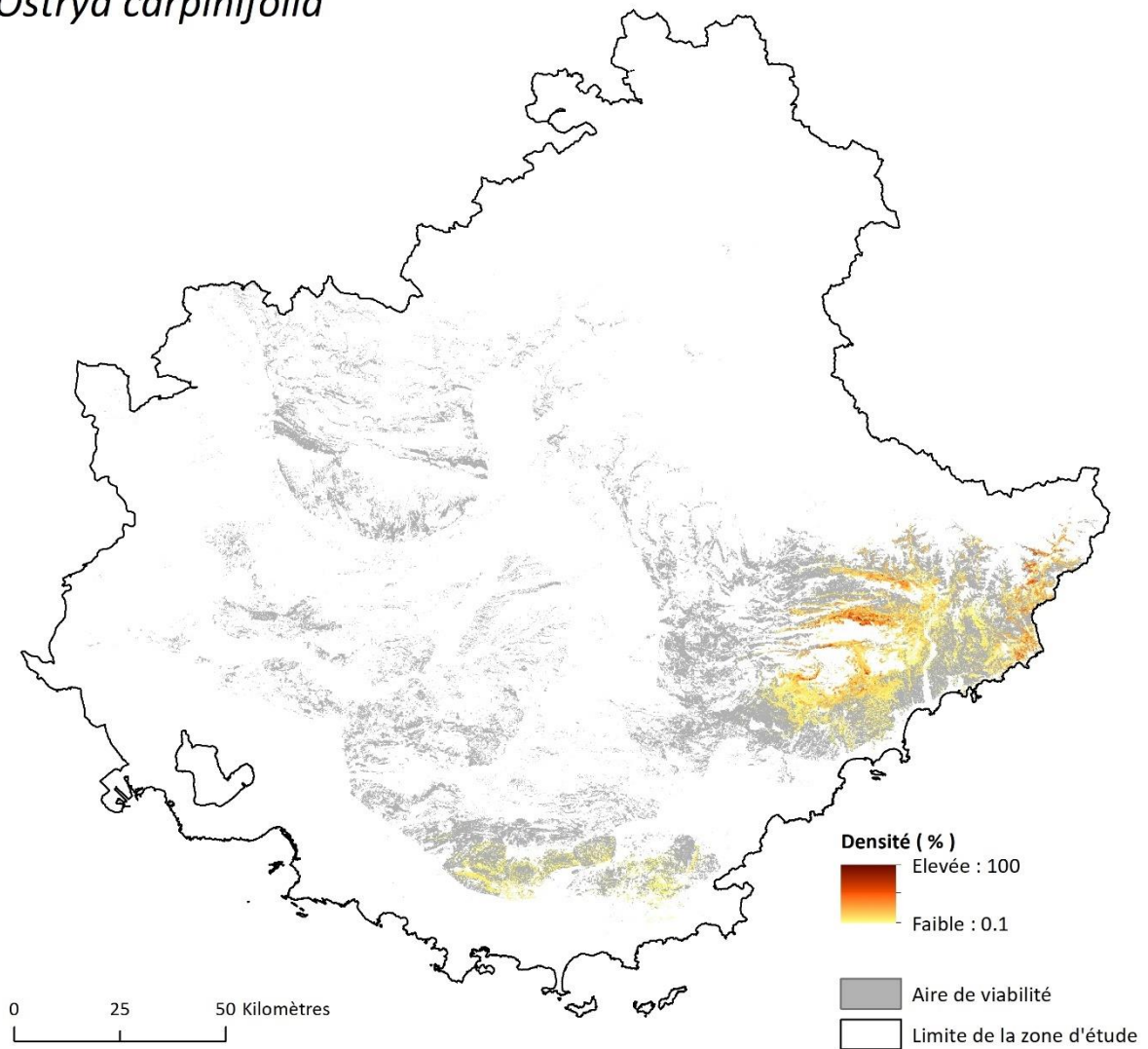


Figure A.5.3.17. Aire de viabilité et répartition de *Ostrya carpinifolia*.

Pinus cembra

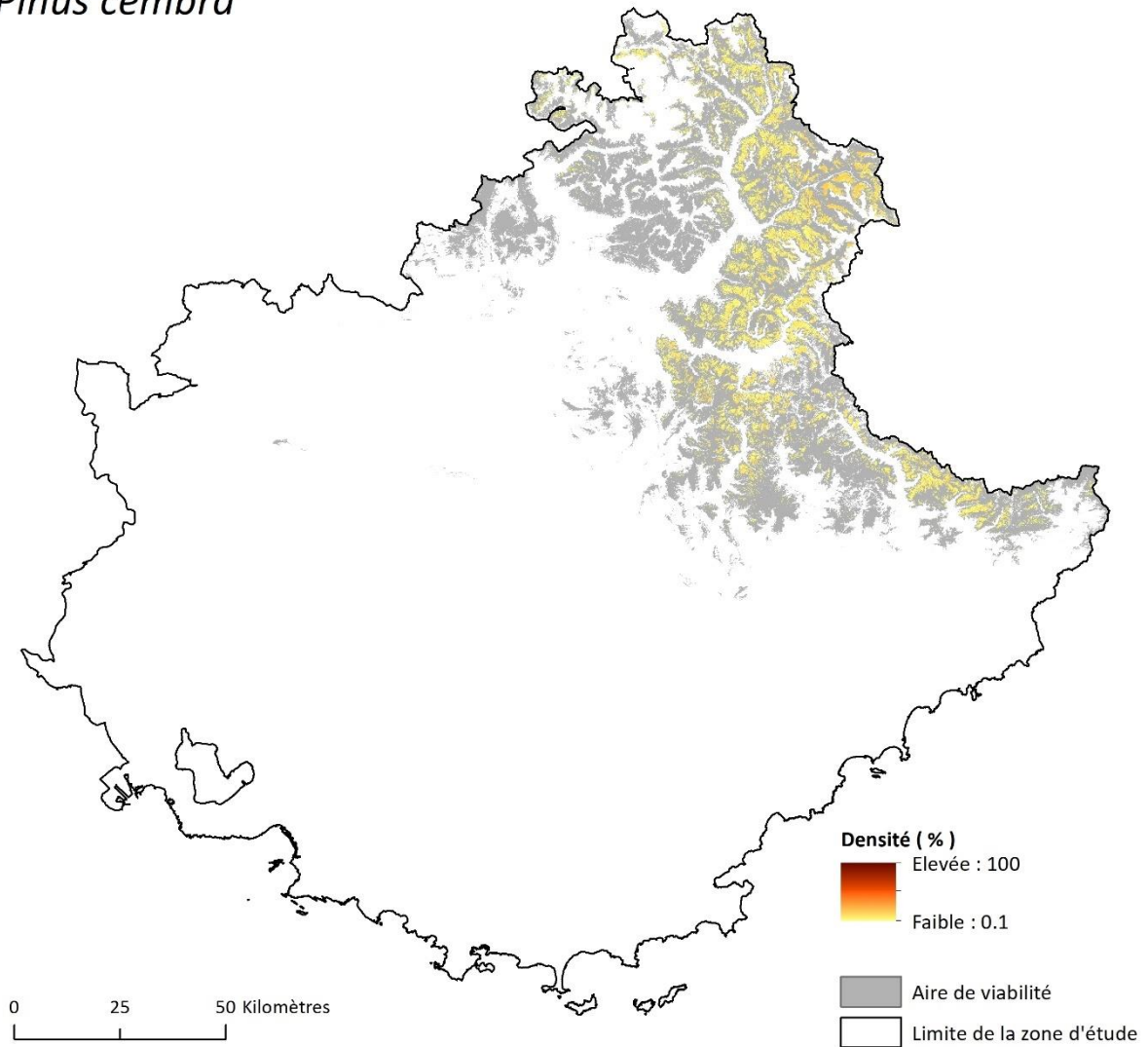


Figure A.5.3.18. Aire de viabilité et répartition de *Pinus cembra*.

Pinus uncinata

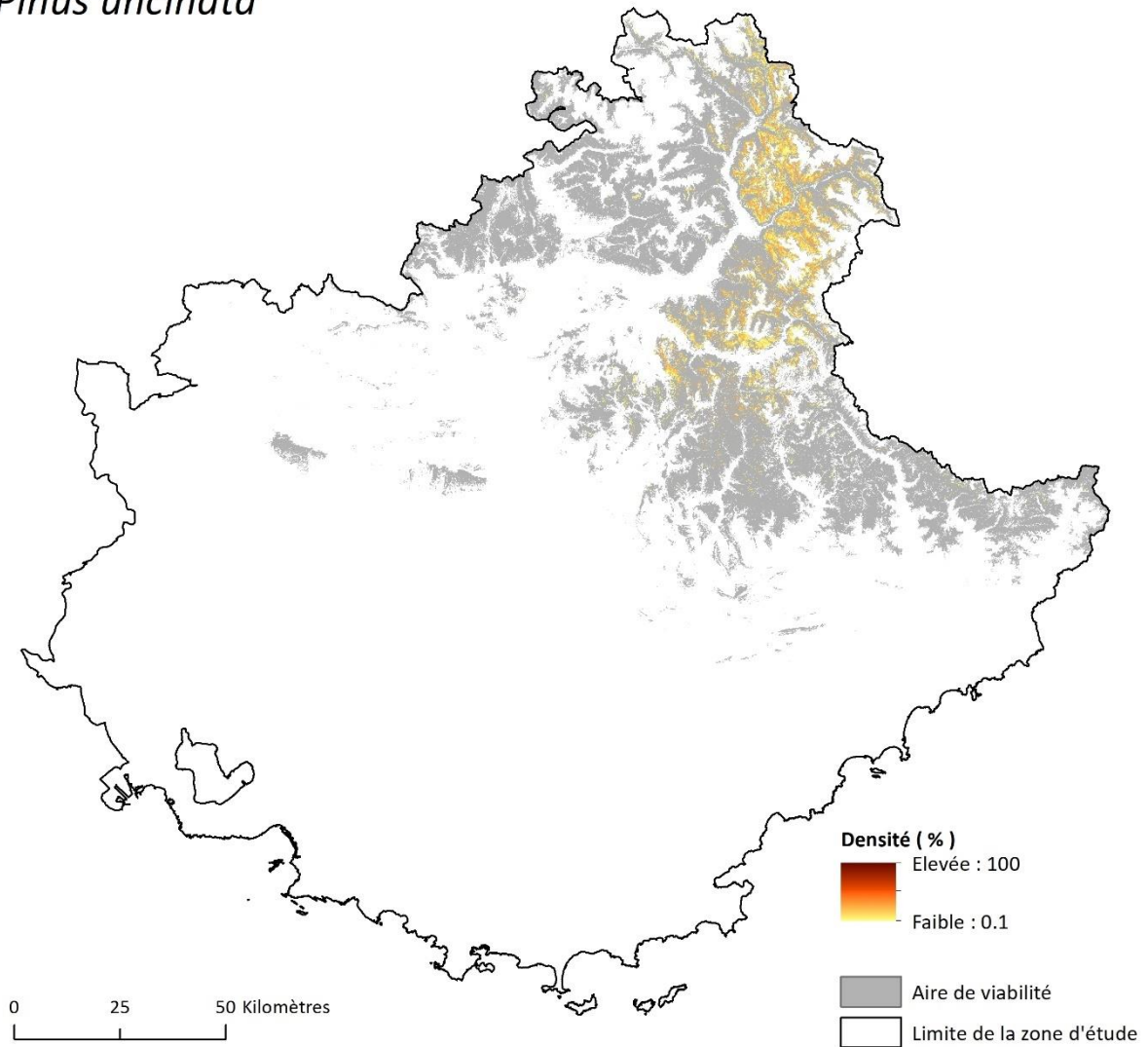


Figure A.5.3.19. Aire de viabilité et répartition de *Pinus uncinata*.

Primula marginata

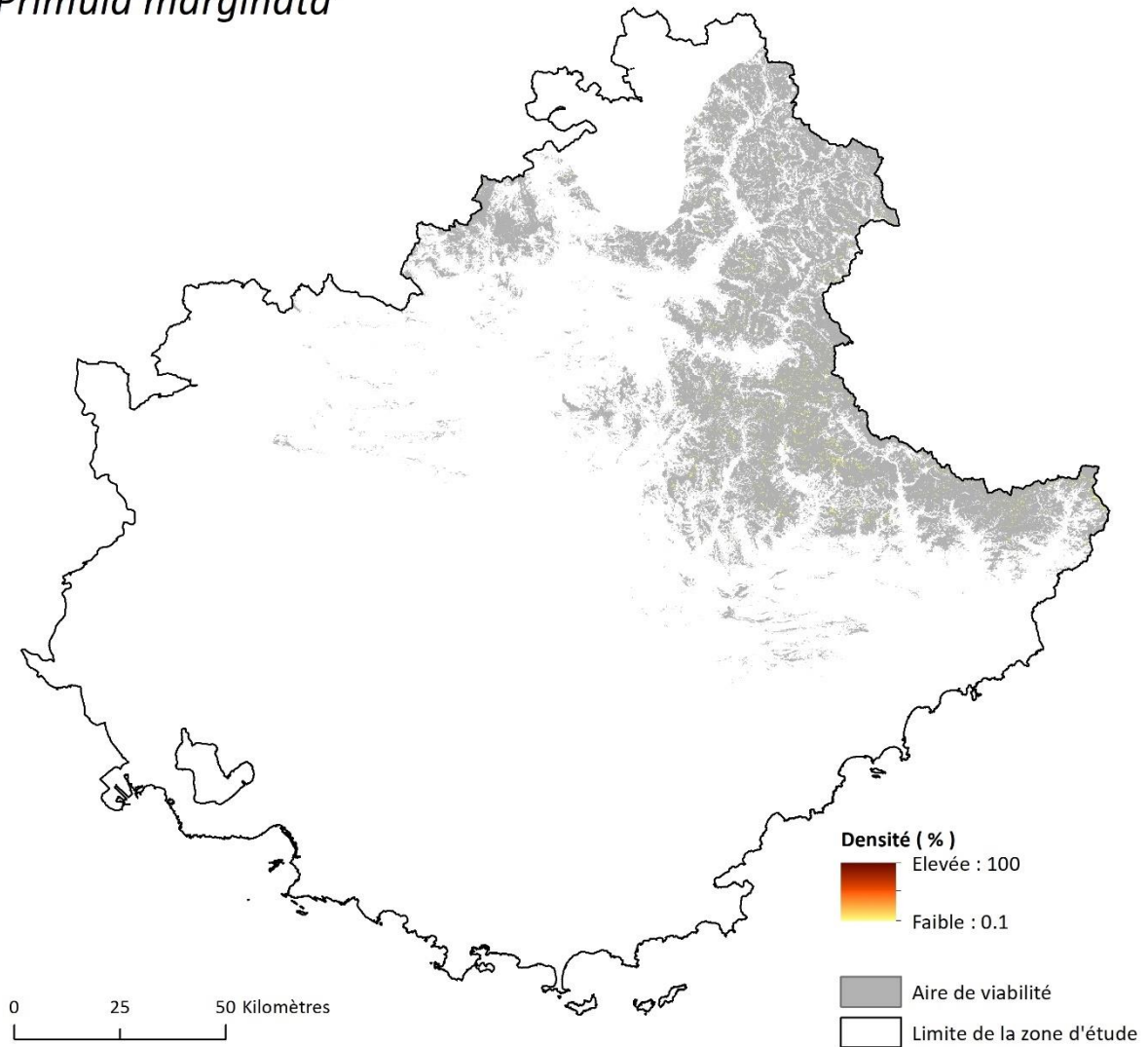


Figure A.5.3.20. Aire de viabilité et répartition de *Primula marginata*.

Prenanthes purpurea

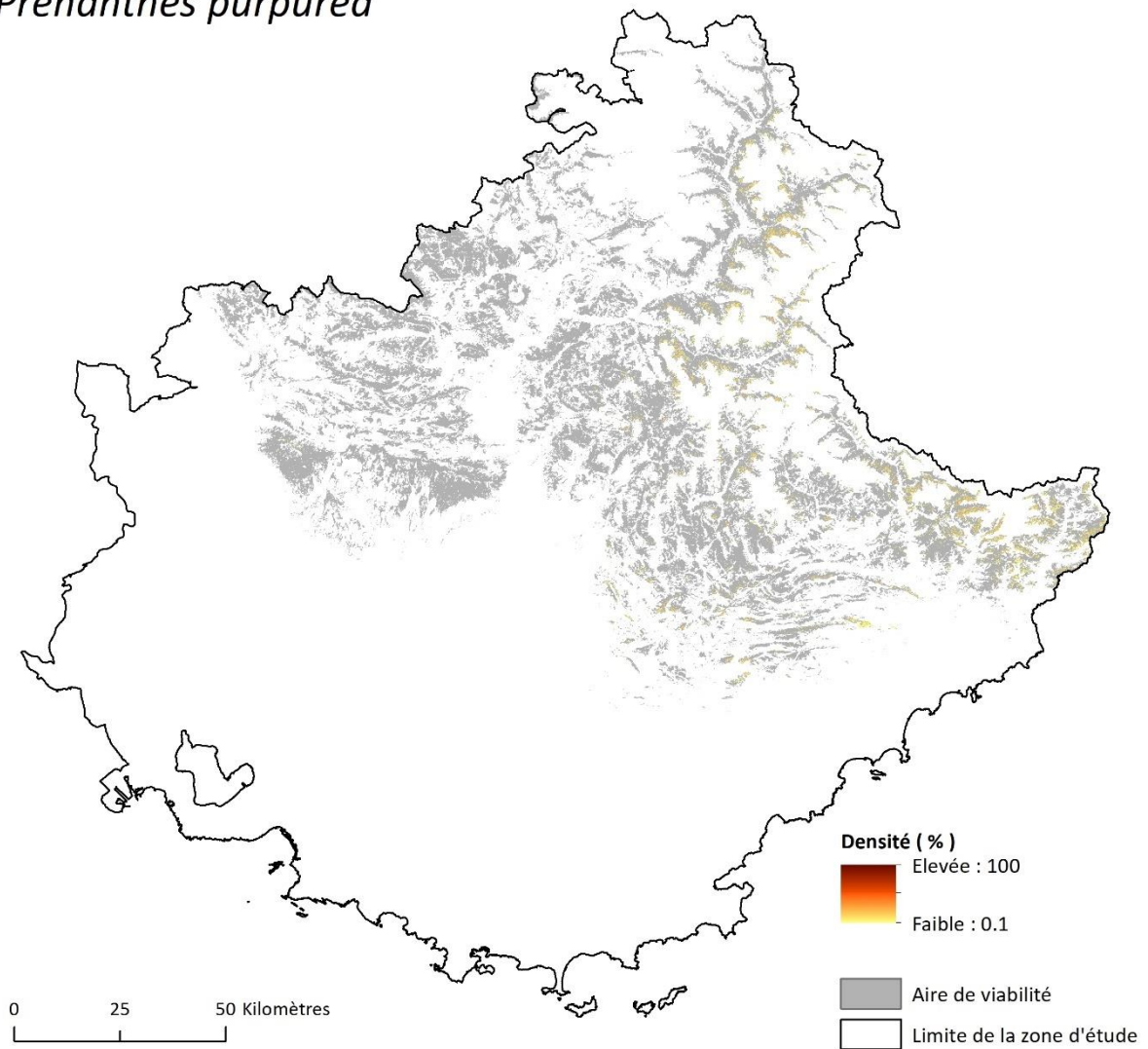


Figure A.5.3.21. Aire de viabilité et répartition de *Prenanthes purpurea*.

Quercus pubescens

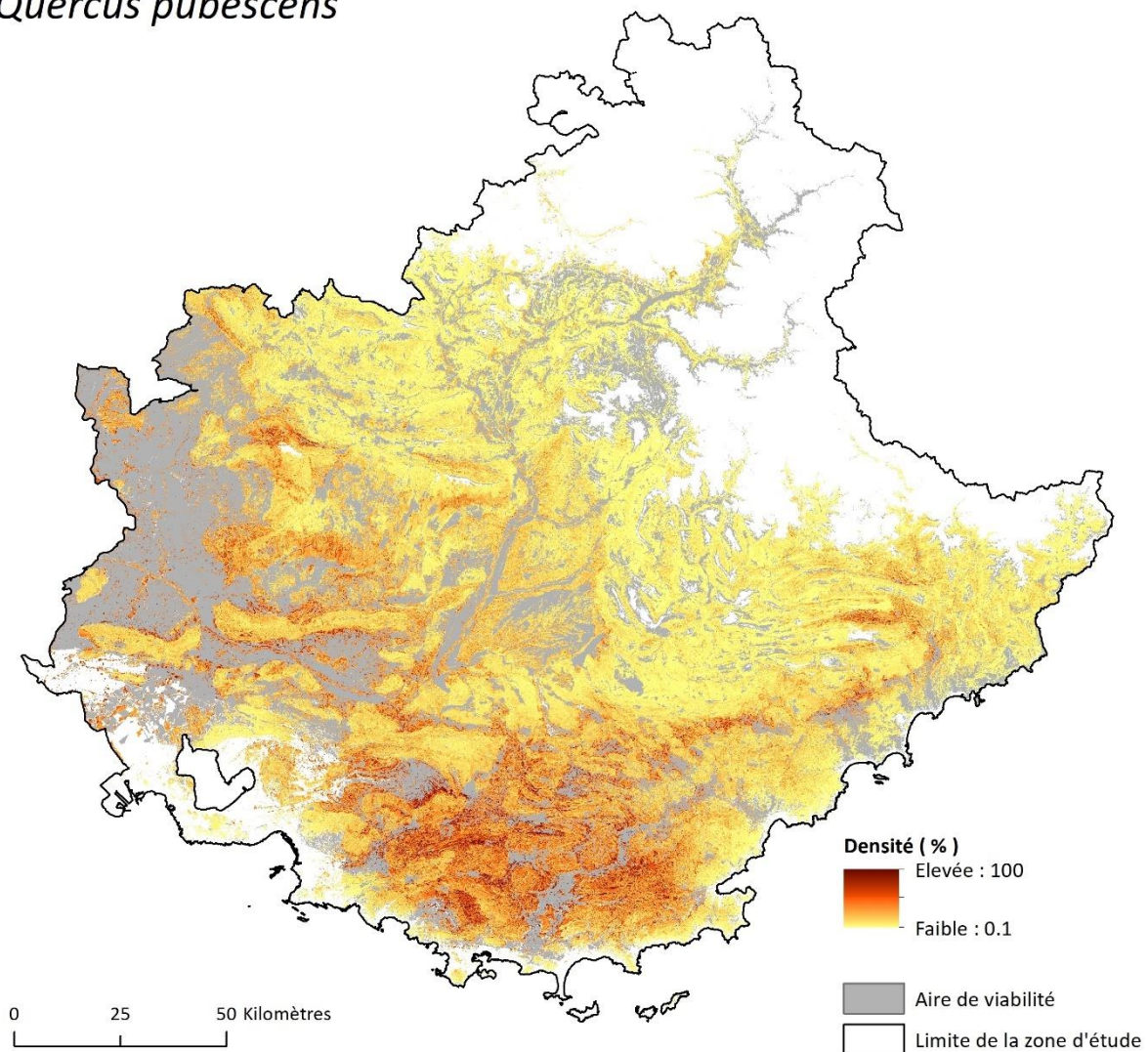


Figure A.5.3.22. Aire de viabilité et répartition de *Quercus pubescens*.

Sorbus aria

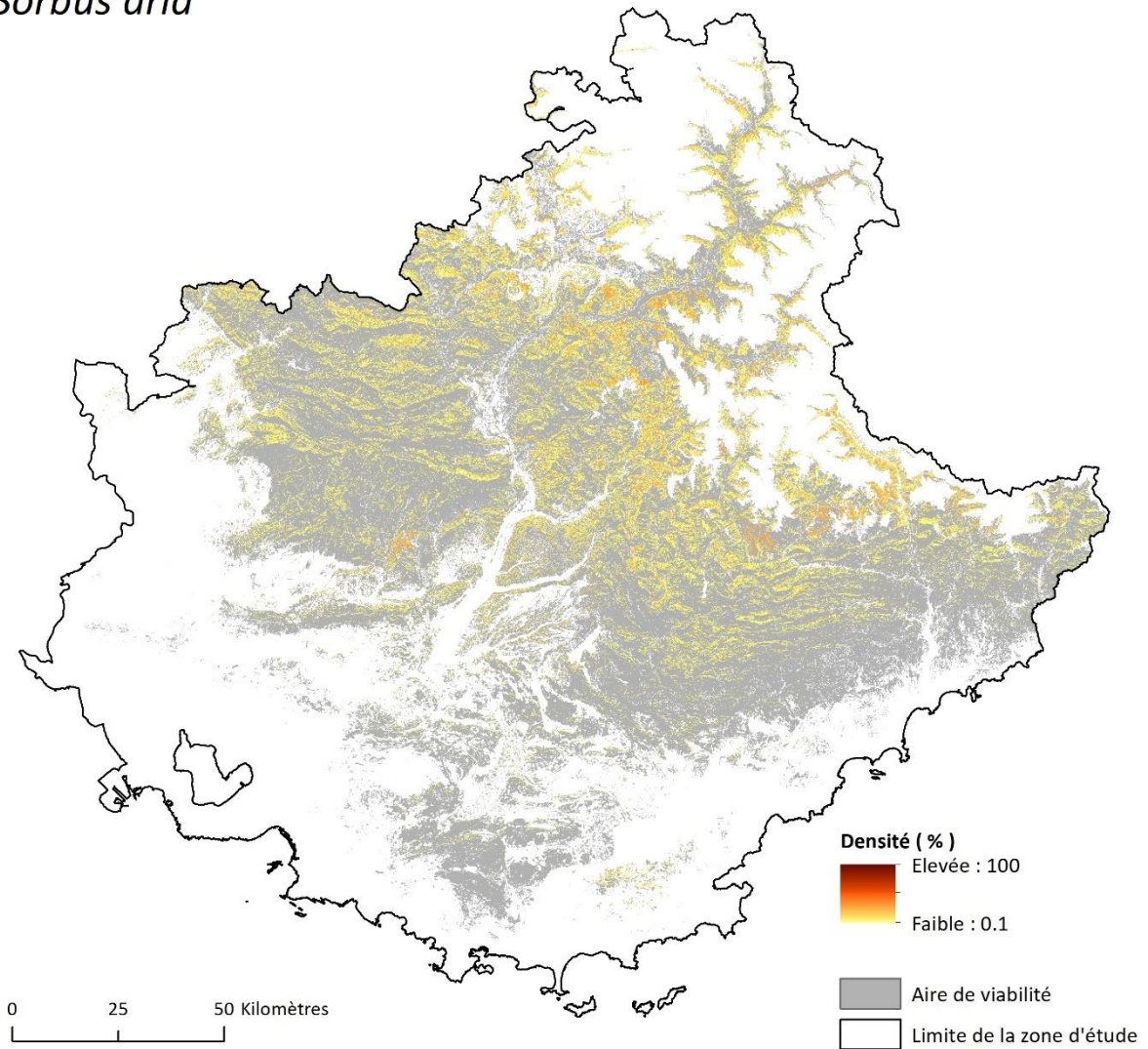


Figure A.5.3.23. Aire de viabilité et répartition de *Sorbus aria*.

Sorbus aucuparia

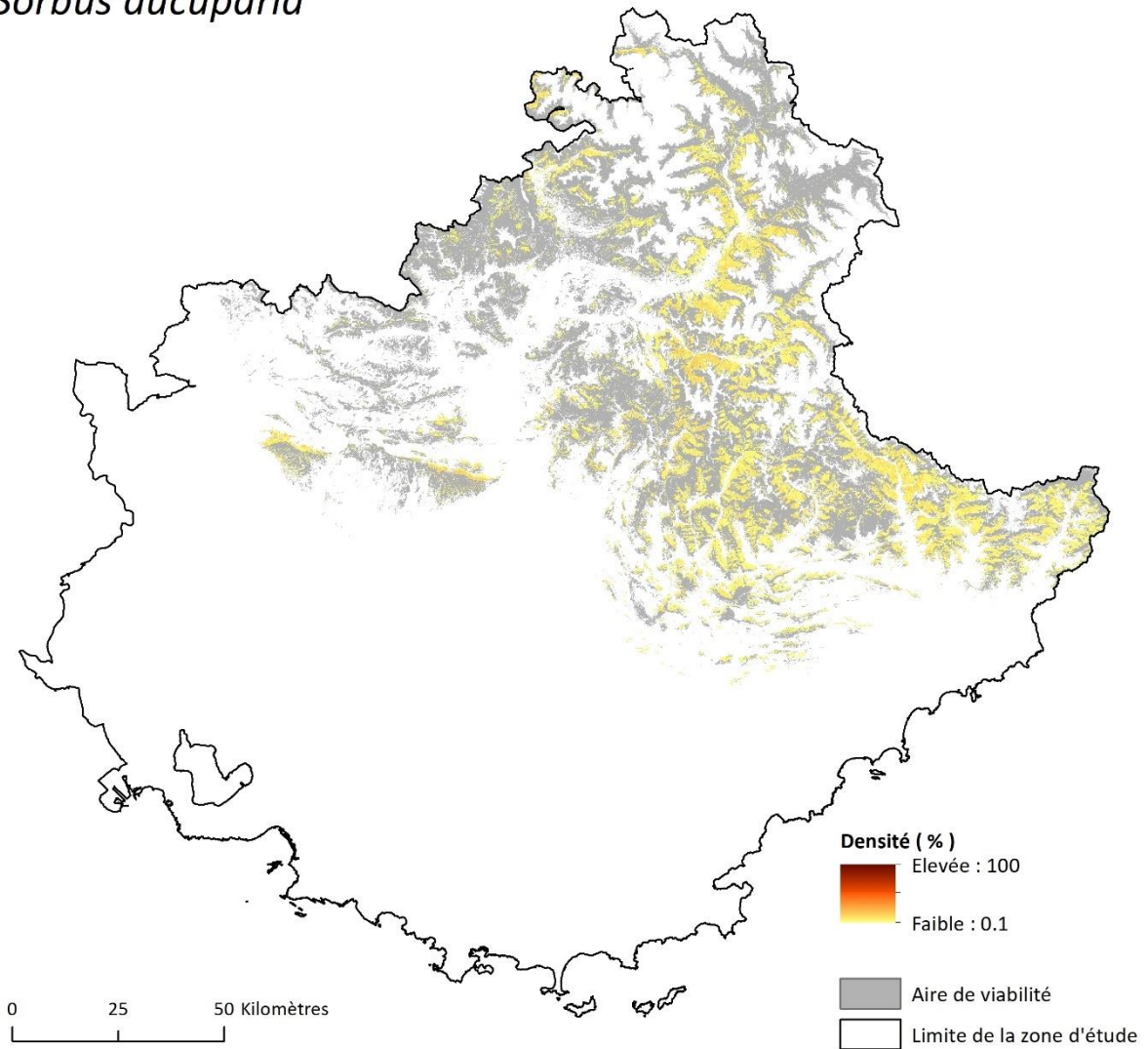


Figure A.5.3.24. Aire de viabilité et répartition de *Sorbus aucuparia*.

Vaccinium uliginosum

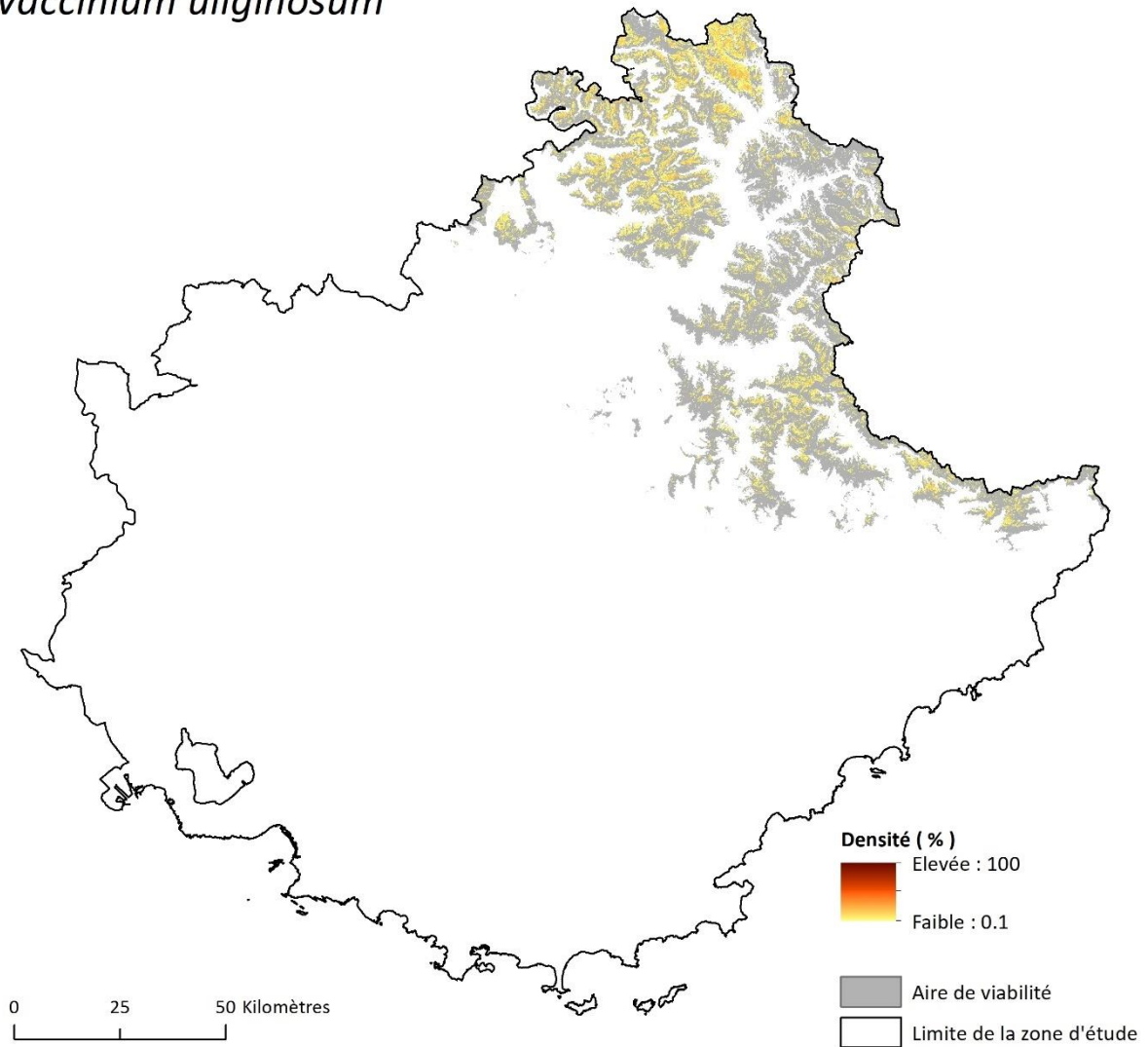


Figure A.5.3.25. Aire de viabilité et répartition de *Vaccinium uliginosum*.

Chapitre 6. Modélisation de l'impact du changement global sur les aires de viabilité des espèces et confrontation avec la répartition actuelle pour une meilleure compréhension des enjeux.

Annexe 6.1. Modèle d'évolution de l'occupation du sol.

Analyse des changements et identifications des processus.

L'analyse des changements d'occupation du sol est basée sur les cartes des changements issues de la base de données CLC (cf. **paragraphe 6.1.1.2**). Pour les quatre périodes étudiées, le nombre et la surface des taches de changements ont été analysés dans l'ensemble de la zone étudiée, ainsi que dans chacune des catégories d'aires protégées (visibles en **figure 2.7**). Cette analyse permet d'obtenir le nombre moyen annuel et la surface moyenne des taches de chacun des types de changements, mais également la tendance de ces paramètres. Ces valeurs ont été nécessaires pour calibrer le modèle. De cette analyse nous avons identifié cinq processus de changement que sont : l'artificialisation, le déboisement, l'enfrichement, la dynamique progressive, et la dynamique régressive de la végétation. La **figure A.6.1.1** détaille ces processus et les changements qui y sont associés.

Les localisations des probabilités de transition potentielle entre les différentes catégories d'occupation du sol résultent d'une analyse par réseau de neurones multicouches (MLP). Cette analyse a été paramétrée de telle sorte qu'un entraînement automatique et un taux d'apprentissage dynamique permettent à ce modèle d'estimer les facteurs les plus efficaces pour expliquer la localisation des changements. Les facteurs peuvent inclure l'altitude, la pente, et l'exposition, mais également la distance à la mer, aux routes et aux rivières, ainsi que la distance à chacune des catégories d'occupation du sol.

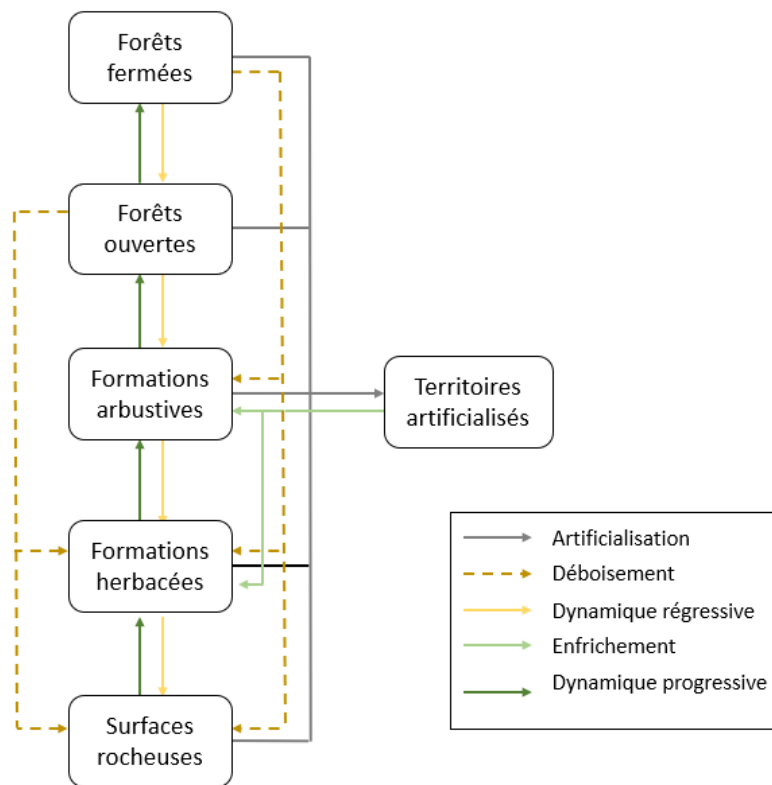


Figure A.6.1.1. Les processus de changements identifiés dans le sud-est de la France entre 1990 et 2018.

Le modèle dynamique et son fonctionnement.

Le modèle est dynamique, de type automate cellulaire avec une temporalité annuelle et une résolution spatiale de 100 m. Son fonctionnement repose sur les processus identifiés à l'étape précédente et décrits dans la **figure A.6.1.1**. Ainsi, à chaque pas de temps, le modèle détermine un nombre de pixels de changements pour tous les processus dans l'ensemble de la zone étudiée et dans chacune des catégories d'aires protégées. Ce nombre de pixels évolue dans le temps en fonction des paramètres, c'est-à-dire en fonction de la tendance observée.

La localisation des changements dépend du voisinage des pixels, et de la probabilité déterminée par les cartes de transitions potentielles. Une fois le pixel sélectionné, le modèle déterminera la surface de la zone de changement, c'est-à-dire, le nombre de pixels voisins également affectés par ce changement d'occupation du sol. La surface des changements est paramétrée sur la base de l'analyse des changements de l'étape précédente. Ainsi, les changements simulés par ce modèle ne sont pas à l'échelle du pixel, mais bien de la tache de pixels. Le schéma synthétique qui décrit le fonctionnement du modèle est visible en **figure A.6.1.2**.

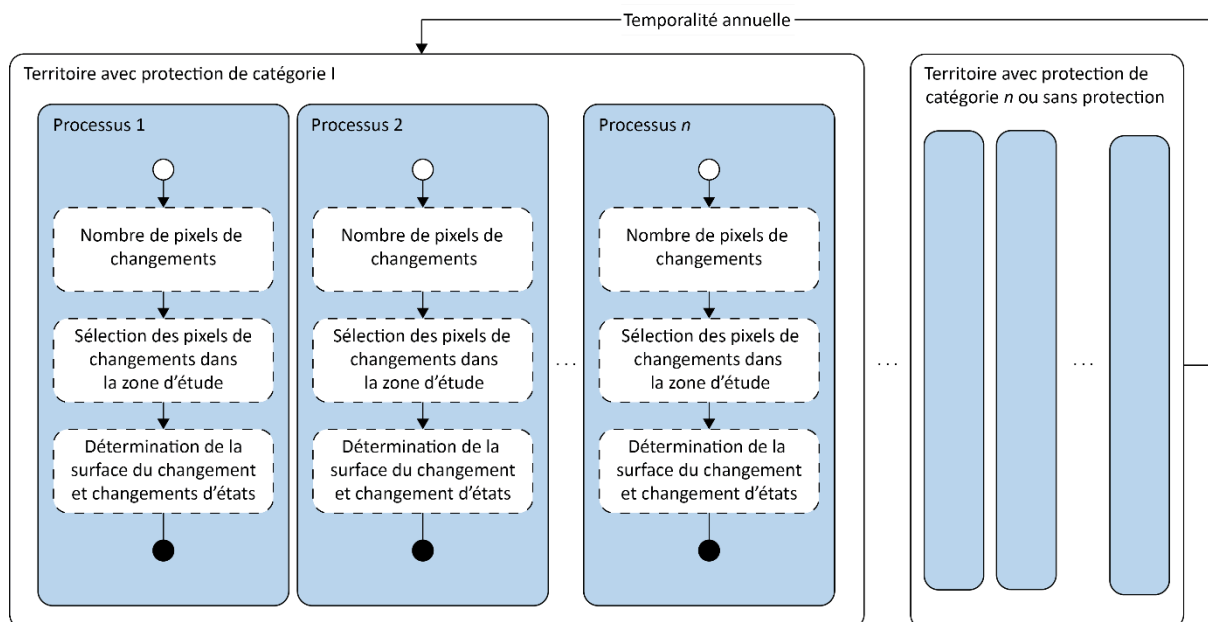


Figure A.6.1.2. Schéma synthétique du fonctionnement du modèle d'évolution de l'occupation du sol.

Le passage d'un type d'occupation du sol à un autre dépend du processus en cours, et seuls les changements matérialisés par les processus présentés en **figure A.6.1.1** sont paramétrés. Ainsi, l'occupation du sol futur d'un pixel dépend de l'occupation du sol actuel du pixel, et en partie, de l'occupation du sol actuel des pixels voisins. L'exécution des processus du modèle est conditionnée par le statut de protection ou son absence. Ainsi, tous les processus n'agissent pas, ou du moins pas de la même manière, sur l'ensemble de la zone d'étude. Le **tableau A.6.1.1** permet de visualiser les processus qui sont actifs dans chacune des catégories d'aires protégées. Le modèle est d'abord rétro prospectif puis prospectif. Les simulations débutent en 1990 et se terminent en 2100.

Tableau A.6.1.1. Processus activés en fonction des catégories d'aires protégées sur le territoire.

	Catégorie I	Catégorie II	Catégorie IV	Catégorie V	Aucune
Artificialisation	--	--	✓	✓	✓
Enfrichement	--	--	✓	✓	✓
Défrichement	--	✓	✓	✓	✓
Ouverture des milieux	--	✓	✓	✓	✓
Fermeture des milieux	✓	✓	✓	✓	✓
Évolution progressive	✓	✓	✓	✓	✓
Incendie de forêt	--	--	✓	✓	✓

Validation des résultats et projections d'occupation du sol.

Le pouvoir prédictif du modèle a été évalué par des indices statistiques et spatiaux qui déterminent le pourcentage de correspondance entre les simulations du modèle et la base de données CLC pour quatre années, à savoir 2000, 2006, 2012 et 2018.

L'indice de correspondance quantitative est une simple comparaison entre la surface de chacun des types d'occupation du sol sur les cartes CLC, et la surface de ces mêmes types d'occupation du sol dans les résultats des simulations. La valeur 1 indique une correspondance totale, en deçà le modèle sous-estime le type d'occupation du sol, et au-delà, il le surestime. Le premier indice de correspondance spatiale est le coefficient de similarité « simil » (cf. **équation A.6.1.1**), qui est le résultat issu de la division entre l'intersection et l'union de l'observation et de la simulation (Voiron-Canicio, 2006). Cet indice s'établit entre 0 et 1. La valeur 1 indique une correspondance spatiale totale. Cet indice permet d'obtenir une information sur la correspondance spatiale indépendamment pour chacun des types d'occupation du sol, au contraire du deuxième indice de correspondance spatiale utilisé, à savoir l'indice Kappa (cf. **équation A.6.1.2**). L'indice Kappa est un rapport entre le nombre de pixels correctement modélisés – noté $Pr(a)$ – et le nombre de pixels mal modélisés – noté $Pr(e)$ – (Cohen, 1960). Il s'établit entre 0 et 1.

$$simil(A, B) = \frac{\text{aire intersection}(A, B)}{\text{Aire union}(A, B)} \quad (\text{A.6.1.1})$$

$$\text{Indice Kappa} = \frac{Pr(a) - Pr(e)}{1 - Pr(e)} \quad (\text{A.6.1.2})$$

Il est nécessaire de rappeler que l'objectif est ici d'obtenir la bonne quantité de changements et une structure spatiale correcte des changements, et non une correspondance de type pixel à pixel. Une fois le modèle validé, un ensemble de simulations du modèle calibré sur la tendance observée des changements ont été réalisées jusqu'en 2100. Dix simulations ont été réalisées, et les résultats utilisés sont ceux qui présentent la plus grande correspondance quantitative et spatiale avec les changements observés. Le modèle nous permet ainsi d'obtenir des projections de l'occupation du sol à l'horizon 2050, 2070 et 2100.

Contrairement aux descripteurs des conditions climatiques, un seul scénario d'évolution de l'occupation du sol a été généré. En effet, bien que les scénarios climatiques reposent sur des hypothèses distinctes d'évolution des activités humaines, nous établissons l'hypothèse que cela ne devrait avoir que peu de conséquence sur les dynamiques paysagères dans le Sud-Est de la France. Nous estimons donc que le scénario d'occupation du sol pourrait être

indépendant des scénarios climatiques, et donc que l'évolution de l'occupation du sol jusqu'à l'horizon 2100 devrait suivre la tendance actuelle.

À partir des résultats du modèle, les métriques d'écologie du paysage présentées dans la **sous-section 3.2.1** ont été calculées, à savoir la surface, la diversité et la fréquence locale des grands types de formations végétales.

Cette étape de validation révèle que le modèle d'évolution de l'occupation du sol permet de reproduire assez fidèlement les dynamiques passées de l'occupation du sol dans le sud-est de la France. En effet, la correspondance quantitative est proche de 100 % pour la majorité des catégories d'occupation du sol (cf. **figure A.6.1.3**). L'écart entre l'observation et la simulation du modèle est de 0.1 % pour les surfaces artificialisées, 0.2 % pour les forêts fermées, 1.7 % pour les formations herbacées et 2.5 % pour les surfaces rocheuses. Toutefois, le modèle est à l'origine d'une sous-estimation des forêts ouvertes et d'une surestimation des formations arbustives (cf. **figure A.6.1.3**). En effet, l'écart entre l'observation et la simulation du modèle est de 3.5 % pour les forêts ouvertes, et 19.7 % pour les formations arbustives. La correspondance spatiale entre l'observation et la simulation du modèle dépasse 80 % pour l'ensemble des catégories d'occupation du sol. Seules les catégories des forêts ouvertes et des formations arbustives ne sont pas correctement prédites spatialement. En effet, la correspondance spatiale entre ces catégories et l'observation est, respectivement, de 35 % et 62 %. Cette mauvaise estimation de la localisation des changements résulte probablement de la confusion entre ces deux catégories d'occupation du sol (cf. **figure A.6.1.3**). L'indice Kappa est compris entre 0.93 et 0.82 (cf. **figure A.6.1.3**). La comparaison entre les dynamiques observées et les dynamiques simulées est visible **en figure A.6.1.4**.

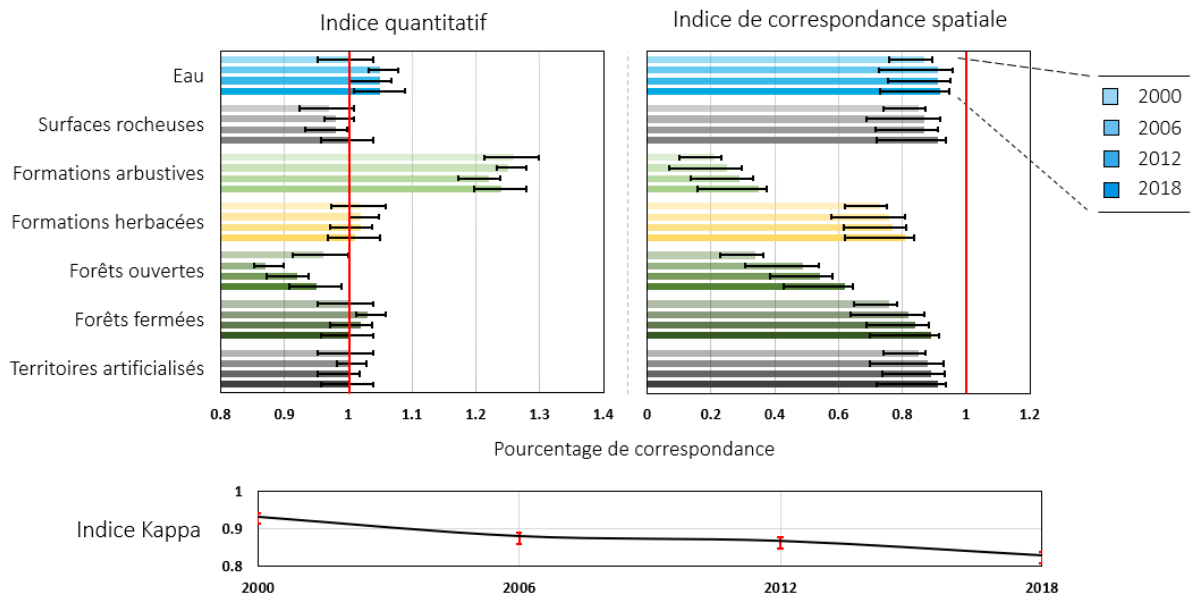


Figure A.6.1.3. Validation des sorties du modèle.

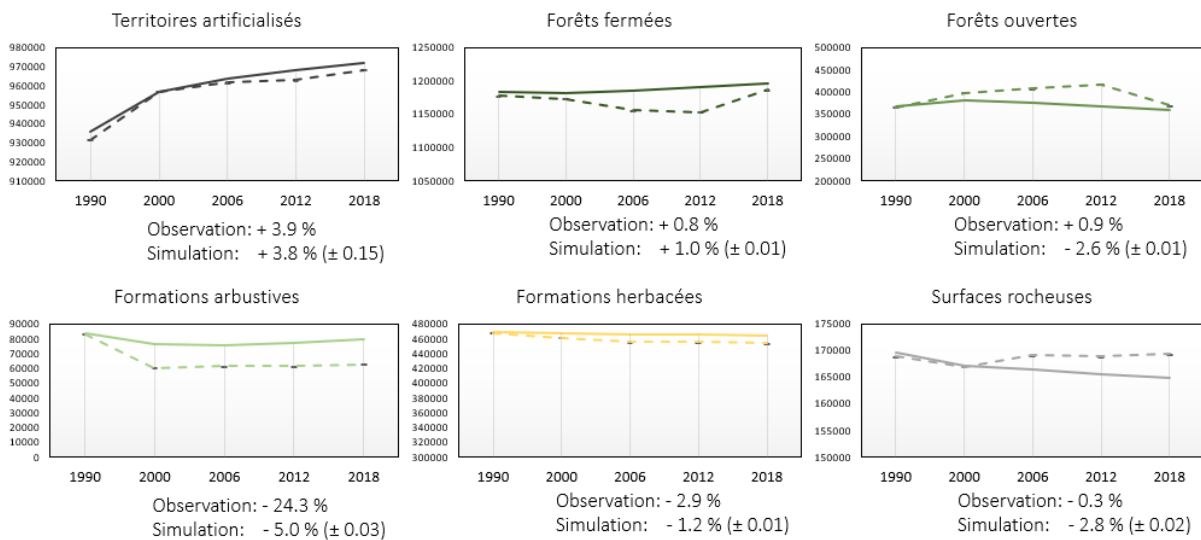


Figure A.6.1.4. Validation des sorties du modèle : les lignes en pointillés représentent les résultats du modèle.

Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales, *Educ. Psychol. Meas.*, Vol. 20, pp. 27-46.

Voiron-Canicio, C. (2006). Modélisation spatio-morphologique de l'urbanisation du littoral languedocien, *UMR Espace*, 15p.

Annexe 6.2. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon les différents scénarios étudiés.

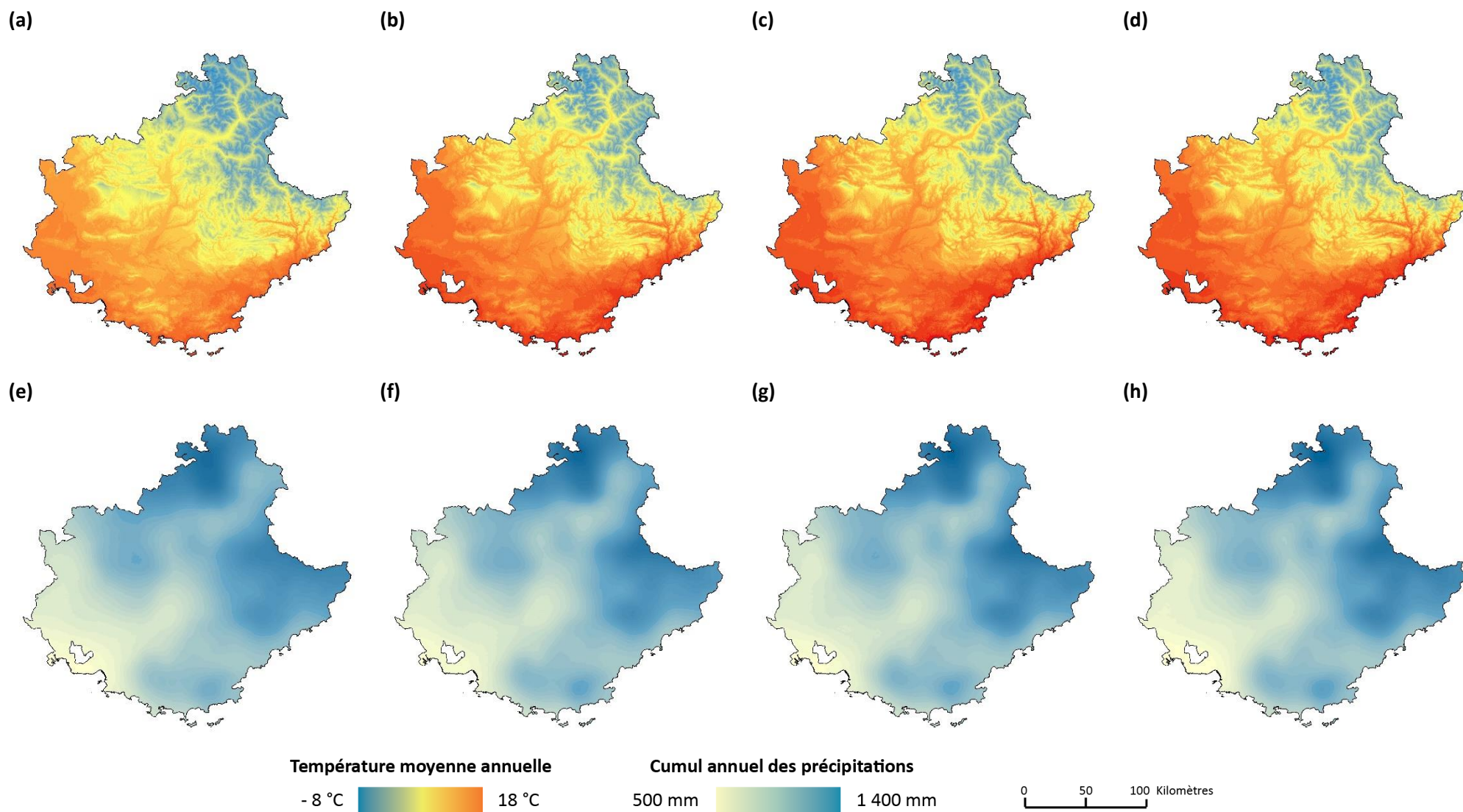


Figure A.6.2.1. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon le scénario RCP2.6 du GIEC. (a) et (e) période de référence. (b) et (f) horizon H1. (c) et (g) horizon H2. (d) et (h) horizon H3.

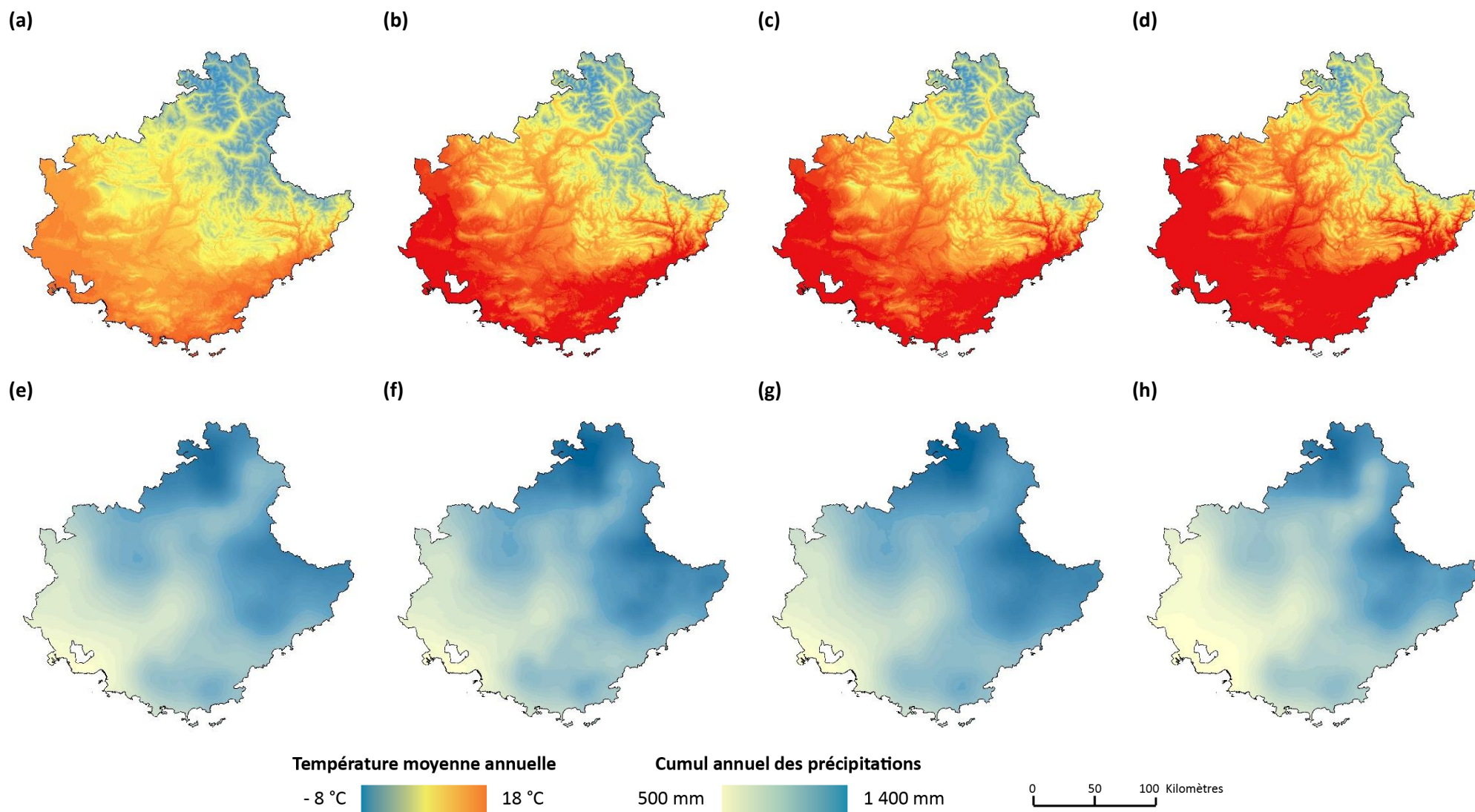


Figure A.6.2.2. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon le scénario RCP4.5 du GIEC. (a) et (e) période de référence. (b) et (f) horizon H1. (c) et (g) horizon H2. (d) et (h) horizon H3.

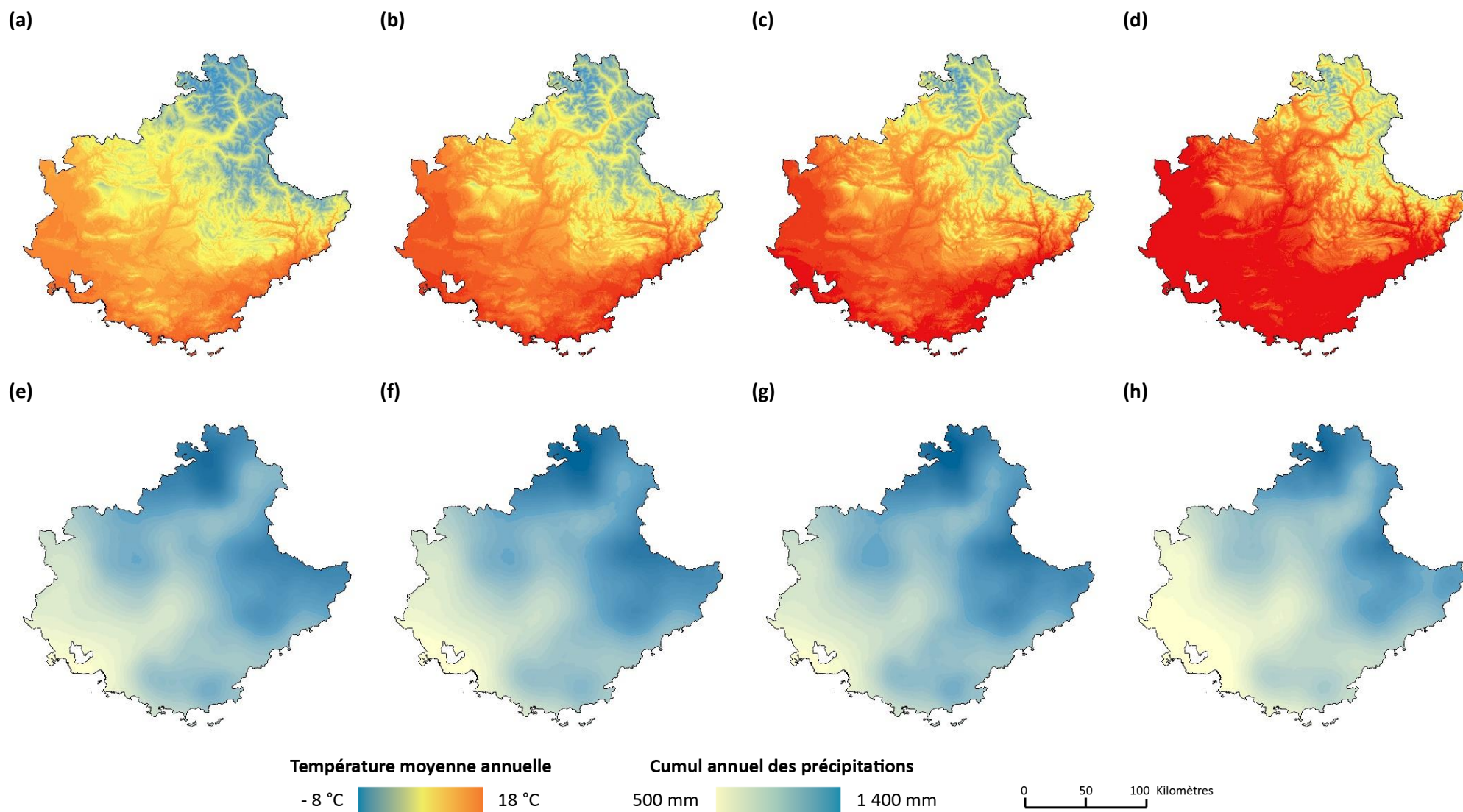


Figure A.6.2.3. Évolution de la température moyenne annuelle et du cumul annuel des précipitations du Sud-Est de la France selon le scénario RCP8.5 du GIEC. (a) et (e) période de référence. (b) et (f) horizon H1. (c) et (g) horizon H2. (d) et (h) horizon H3.

Annexe 6.3. Changements des aires de viabilité des espèces étudiées dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques.

Liste des figures

Figure A.6.3.1. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 180

Figure A.6.3.2. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 181

Figure A.6.3.3. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 182

Figure A.6.3.4. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 183

Figure A.6.3.5. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 184

Figure A.6.3.6. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 185

Figure A.6.3.7. Changements de l'aire de viabilité d'*Antennaria dioica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 186

Figure A.6.3.8. Changements de l'aire de viabilité d'*Antennaria dioica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 187

Figure A.6.3.9. Changements de l'aire de viabilité d'*Antennaria dioica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 188

Figure A.6.3.10. Changements de l'aire de viabilité d'*Aphyllanthes monspeliensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 189

Figure A.6.3.11. Changements de l'aire de viabilité d'*Aphyllanthes monspeliensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 190

Figure A.6.3.12. Changements de l'aire de viabilité d'*Aphyllanthes monspeliensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 191

Figure A.6.3.13. Changements de l'aire de viabilité d'*Arctostaphylos uva-ursi* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 192

Figure A.6.3.14. Changements de l'aire de viabilité d'*Arctostaphylos uva-ursi* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 193

Figure A.6.3.15. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	194
Figure A.6.3.16. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Argyrolobium zanonii</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	195
Figure A.6.3.17. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Argyrolobium zanonii</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	196
Figure A.6.3.18. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Argyrolobium zanonii</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	197
Figure A.6.3.19. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Atractylis cancellata</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	198
Figure A.6.3.20. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Atractylis cancellata</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	199
Figure A.6.3.21. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Atractylis cancellata</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	200
Figure A.6.3.22. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Berardia lanuginosa</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le	

dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	201
Figure A.6.3.23. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Berardia lanuginosa</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	202
Figure A.6.3.24. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Berardia lanuginosa</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	203
Figure A.6.3.25. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Brachypodium retusum</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	204
Figure A.6.3.26. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Brachypodium retusum</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	205
Figure A.6.3.27. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Brachypodium retusum</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	206
Figure A.6.3.28. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Carlina acanthifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	207
Figure A.6.3.29. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Carlina acanthifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	208

Figure A.6.3.30. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Carlina acanthifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	209
Figure A.6.3.31. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	210
Figure A.6.3.32. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	211
Figure A.6.3.33. Changements de l'aire de viabilité d' <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	212
Figure A.6.3.34. Changements de l'aire de viabilité de <i>Dryas octopetala</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	213
Figure A.6.3.35. Changements de l'aire de viabilité de <i>Dryas octopetala</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	214
Figure A.6.3.36. Changements de l'aire de viabilité de <i>Dryas octopetala</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	215
Figure A.6.3.37. Changements de l'aire de viabilité de <i>Gentiana bavarica</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le	

dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 216

Figure A.6.3.38. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana bavarica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 217

Figure A.6.3.39. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana bavarica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 218

Figure A.6.3.40. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana verna* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 219

Figure A.6.3.41. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana verna* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 220

Figure A.6.3.42. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana verna* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 221

Figure A.6.3.43. Changements de l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 222

Figure A.6.3.44. Changements de l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 223

Figure A.6.3.45. Changements de l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le

dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	224
Figure A.6.3.46. Changements de l'aire de viabilité de <i>Lilium pomponium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	225
Figure A.6.3.47. Changements de l'aire de viabilité de <i>Lilium pomponium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	226
Figure A.6.3.48. Changements de l'aire de viabilité de <i>Lilium pomponium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	227
Figure A.6.3.49. Changements de l'aire de viabilité de <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	228
Figure A.6.3.50. Changements de l'aire de viabilité de <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	229
Figure A.6.3.51. Changements de l'aire de viabilité de <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	230
Figure A.6.3.52. Changements de l'aire de viabilité de <i>Pinus cembra</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	231

Figure A.6.3.53. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 232

Figure A.6.3.54. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 233

Figure A.6.3.55. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 234

Figure A.6.3.56. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 235

Figure A.6.3.57. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 236

Figure A.6.3.58. Changements de l'aire de viabilité de *Primula marginata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 237

Figure A.6.3.59. Changements de l'aire de viabilité de *Primula marginata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 238

Figure A.6.3.60. Changements de l'aire de viabilité de *Primula marginata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2. 239

Figure A.6.3.61. Changements de l'aire de viabilité de *Prenanthes purpurea* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron

indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	240
Figure A.6.3.62. Changements de l'aire de viabilité de <i>Prenanthes purpurea</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	241
Figure A.6.3.63. Changements de l'aire de viabilité de <i>Prenanthes purpurea</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	242
Figure A.6.3.64. Changements de l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	243
Figure A.6.3.65. Changements de l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	244
Figure A.6.3.66. Changements de l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	245
Figure A.6.3.67. Changements de l'aire de viabilité de <i>Sorbus aria</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	246
Figure A.6.3.68. Changements de l'aire de viabilité de <i>Sorbus aria</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	247

Figure A.6.3.69. Changements de l'aire de viabilité de <i>Sorbus aria</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	248
Figure A.6.3.70. Changements de l'aire de viabilité de <i>Sorbus aucuparia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	249
Figure A.6.3.71. Changements de l'aire de viabilité de <i>Sorbus aucuparia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	250
Figure A.6.3.72. Changements de l'aire de viabilité de <i>Sorbus aucuparia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	251
Figure A.6.3.73. Changements de l'aire de viabilité de <i>Vaccinium uliginosum</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	252
Figure A.6.3.74. Changements de l'aire de viabilité de <i>Vaccinium uliginosum</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	253
Figure A.6.3.75. Changements de l'aire de viabilité de <i>Vaccinium uliginosum</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.	254

Abies alba

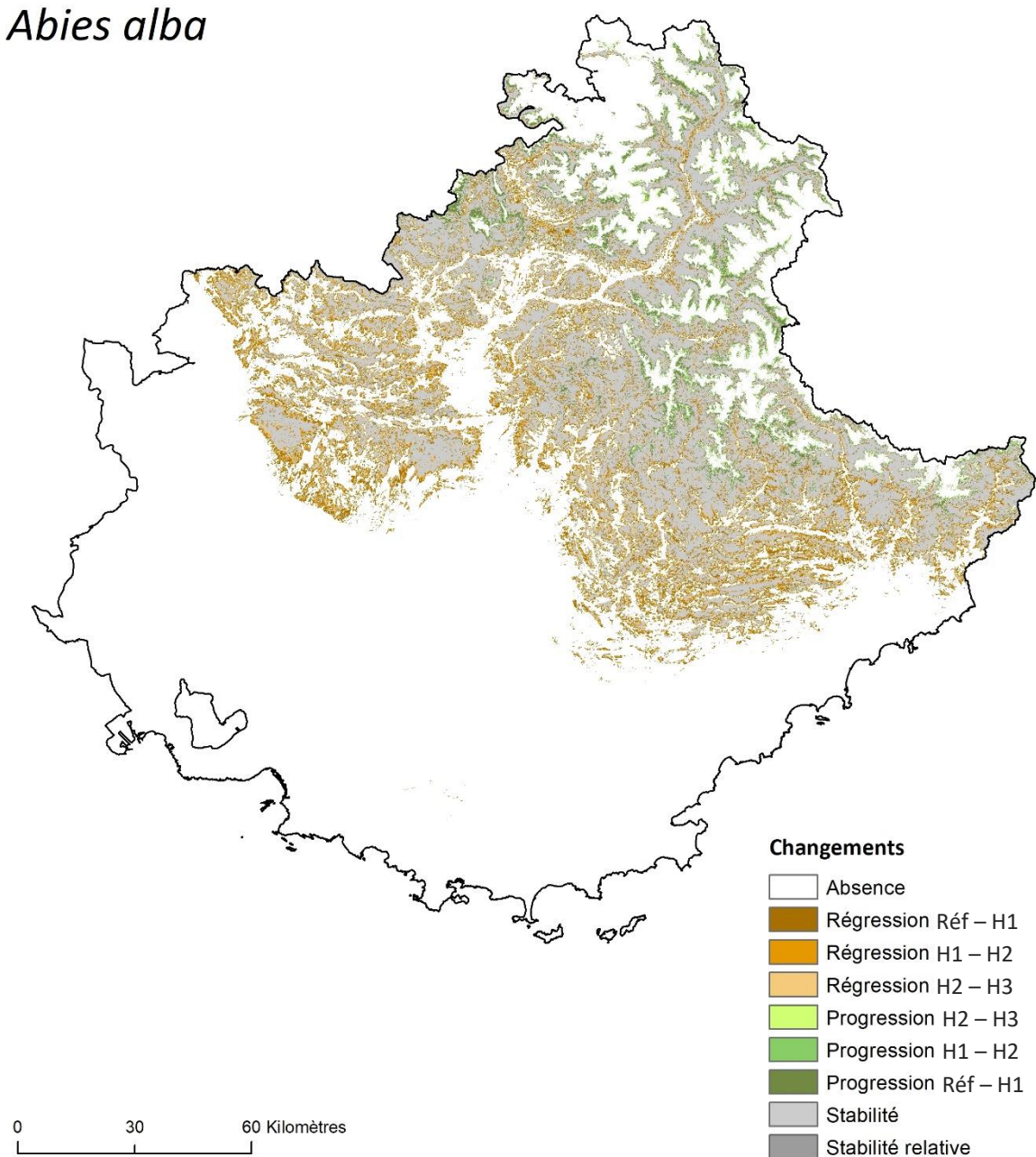


Figure A.6.3.1. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Abies alba

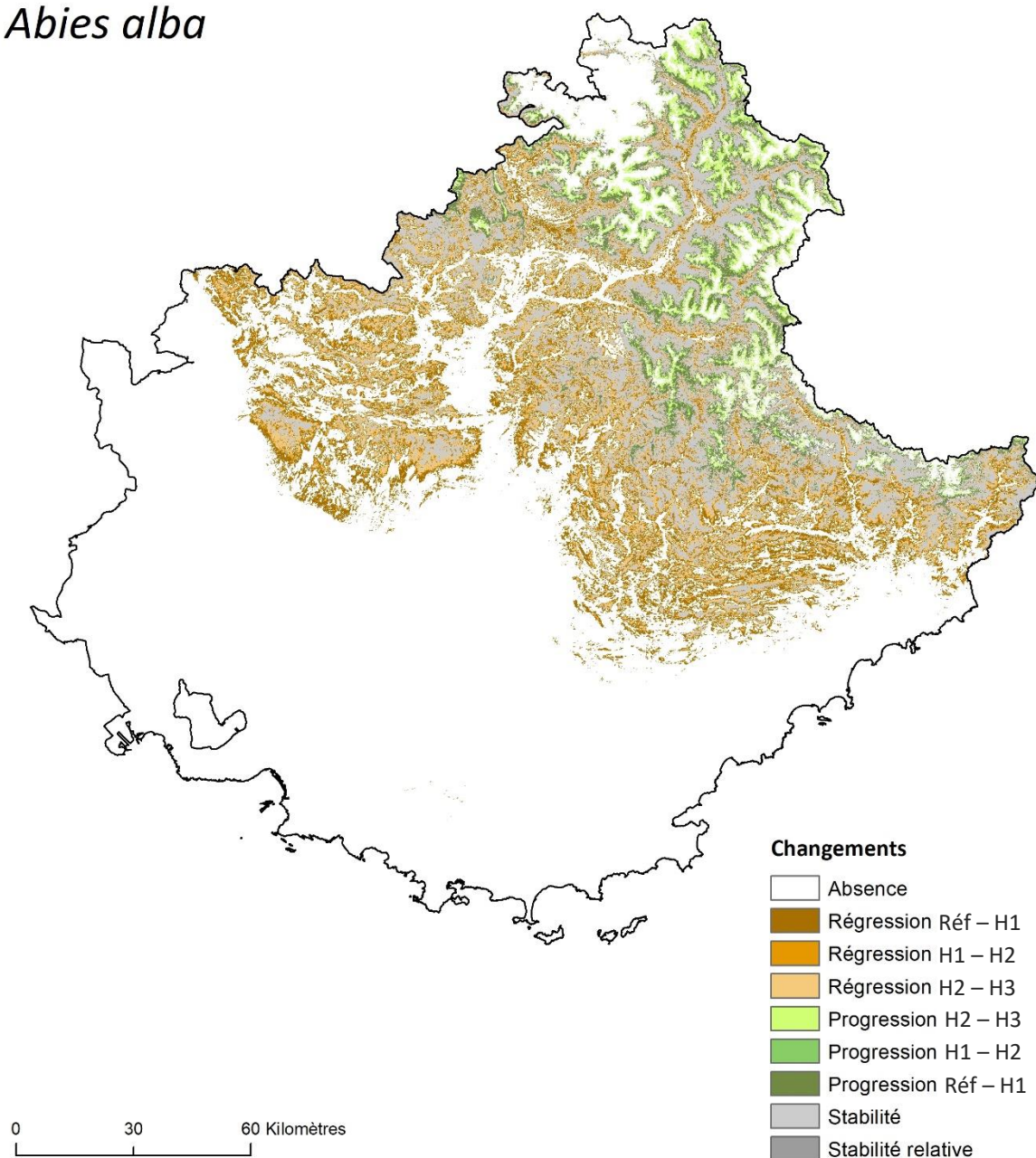


Figure A.6.3.2. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Abies alba

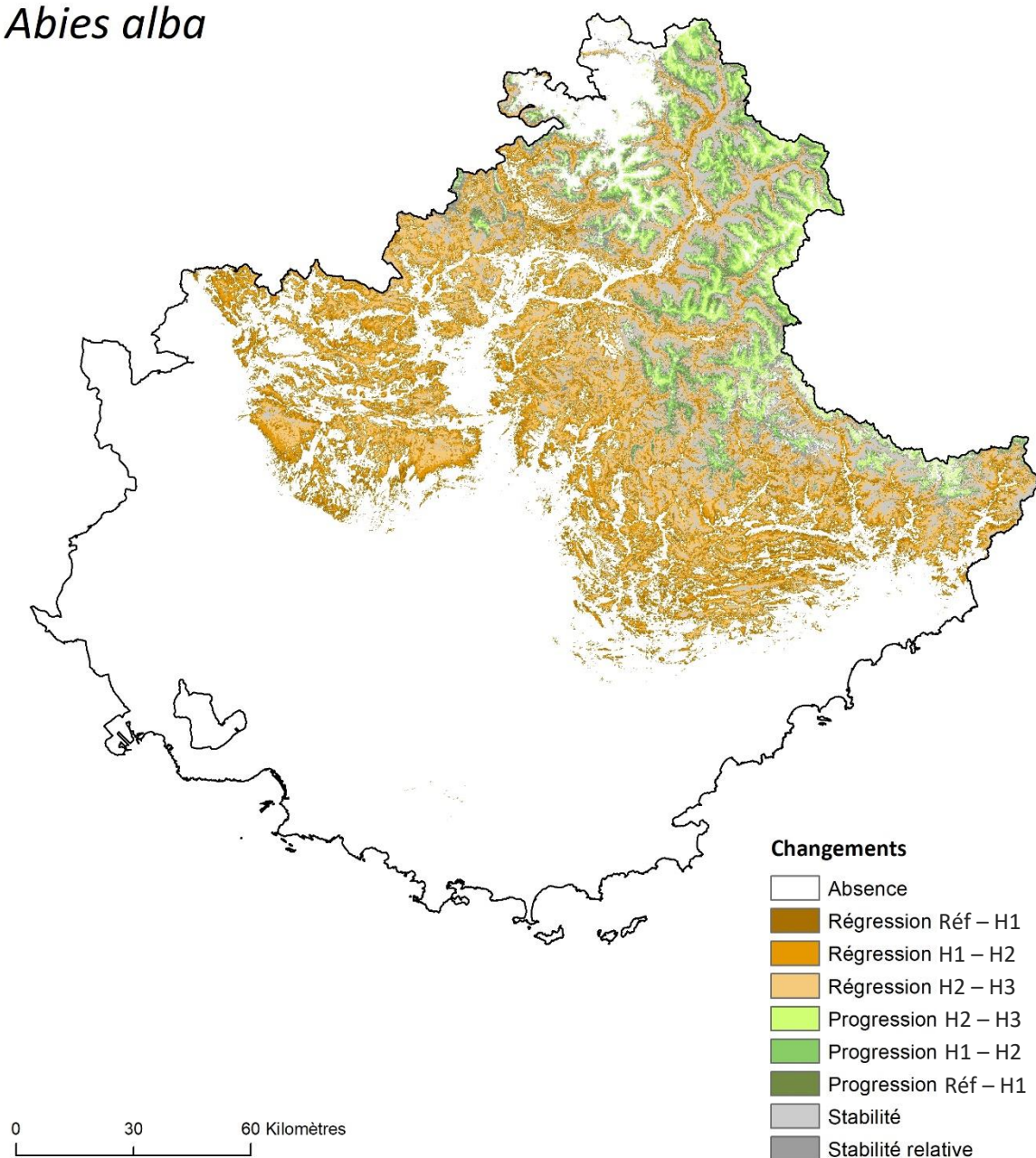


Figure A.6.3.3. Changements de l'aire de viabilité d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Acis nicaeensis

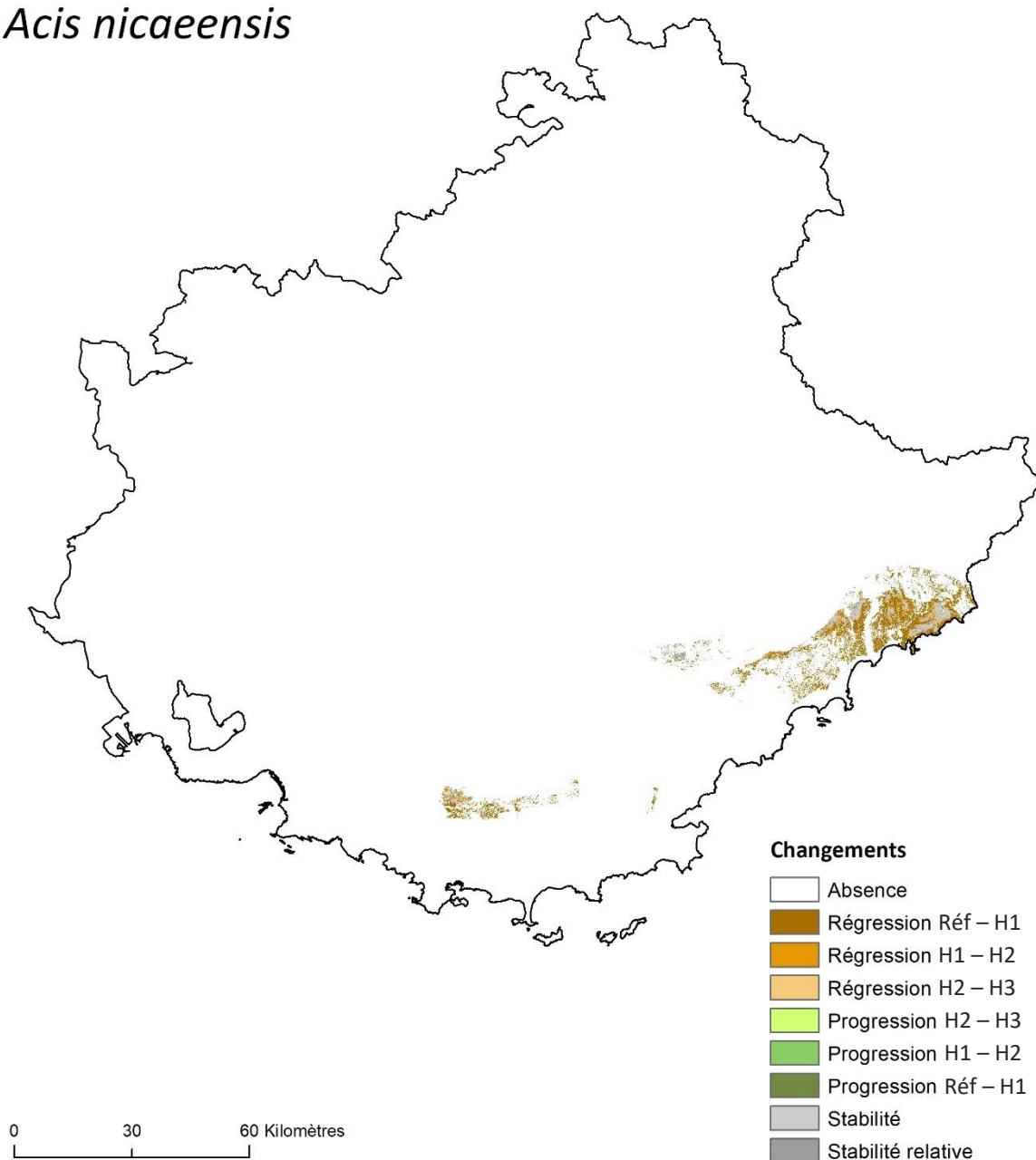


Figure A.6.3.4. Changements de l’aire de viabilité d’*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l’aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l’aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l’horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 ou H2.

Acis nicaeensis

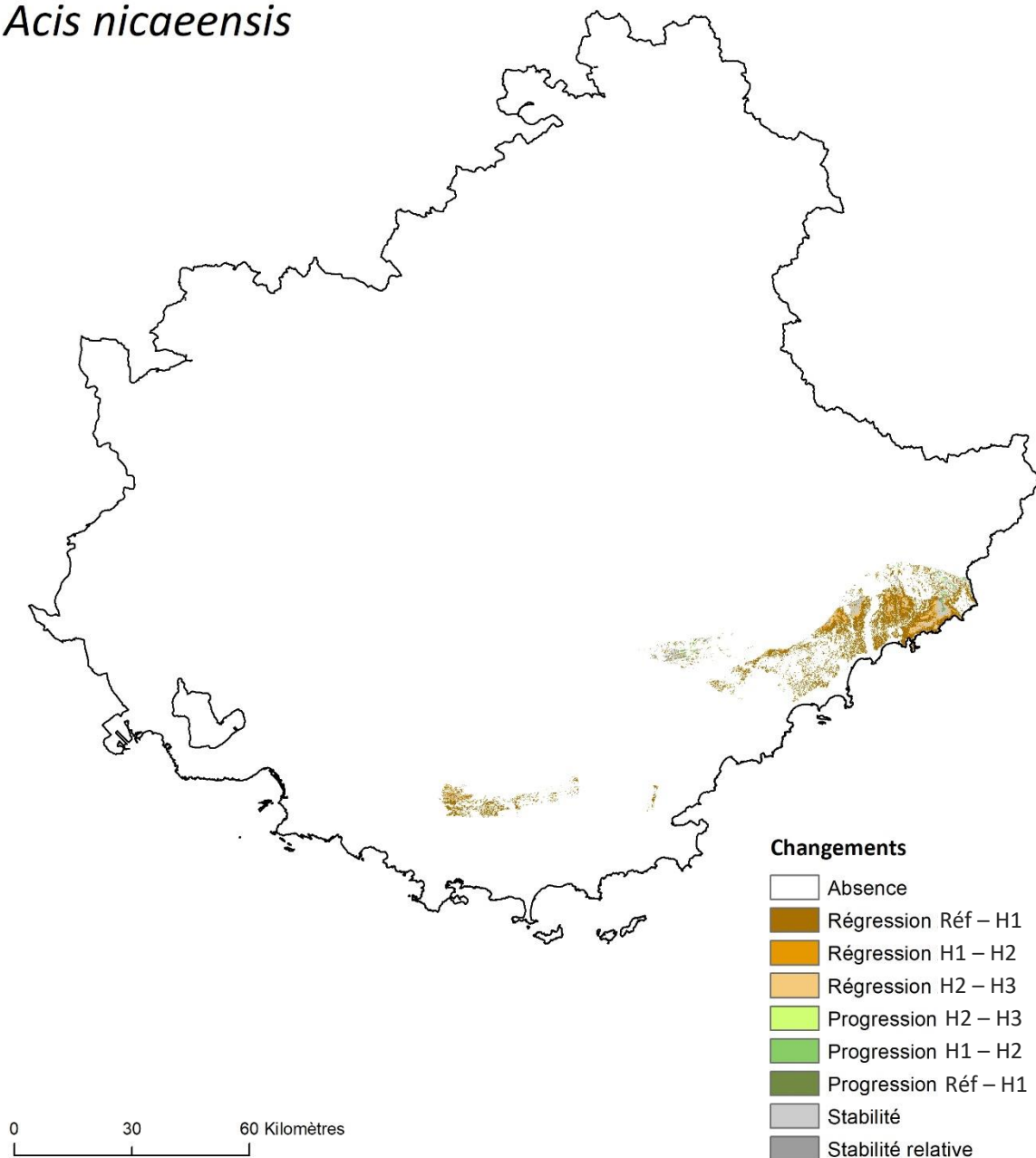


Figure A.6.3.5. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Acis nicaeensis

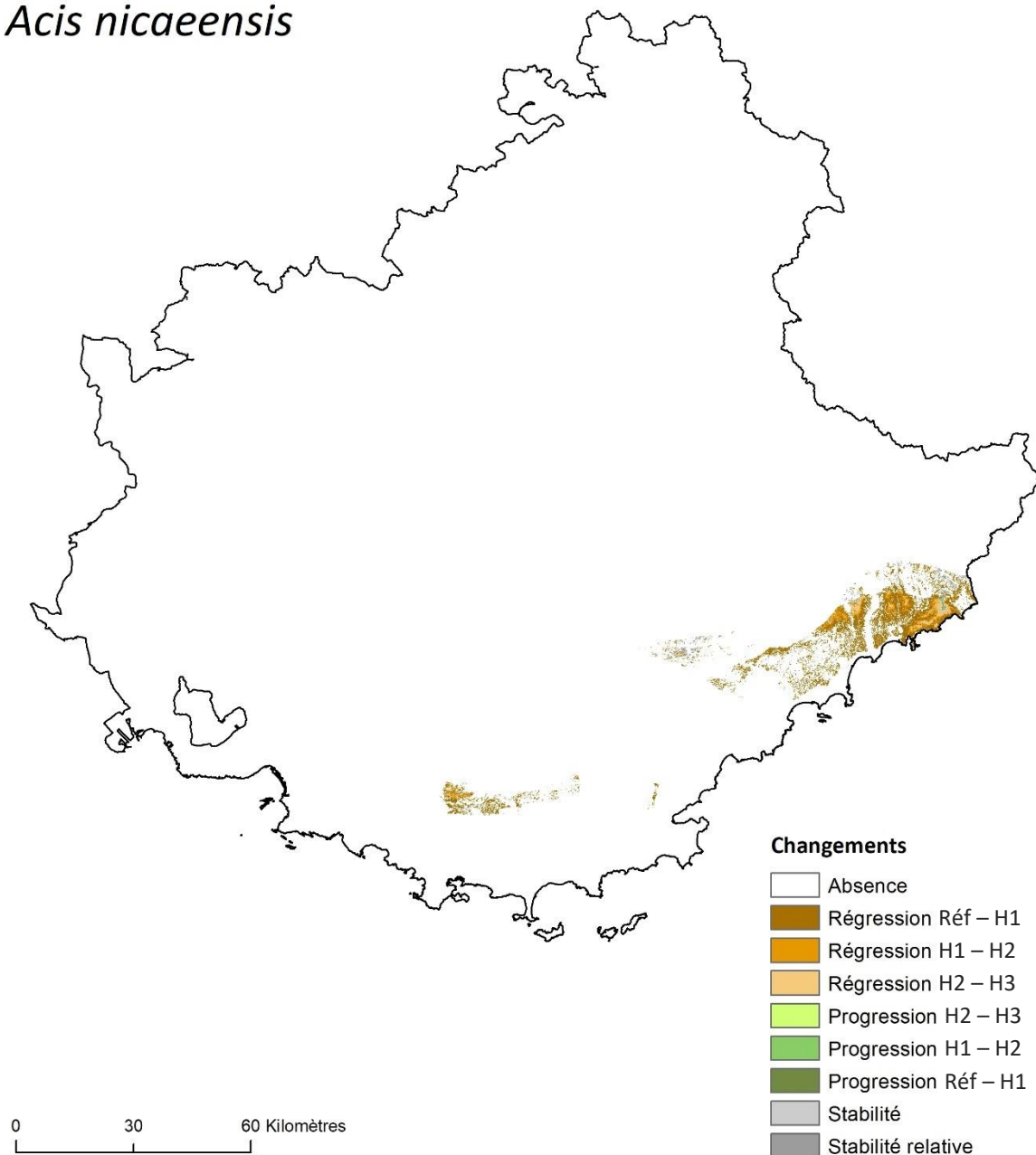


Figure A.6.3.6. Changements de l'aire de viabilité d'*Acis nicaeensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Antennaria dioica

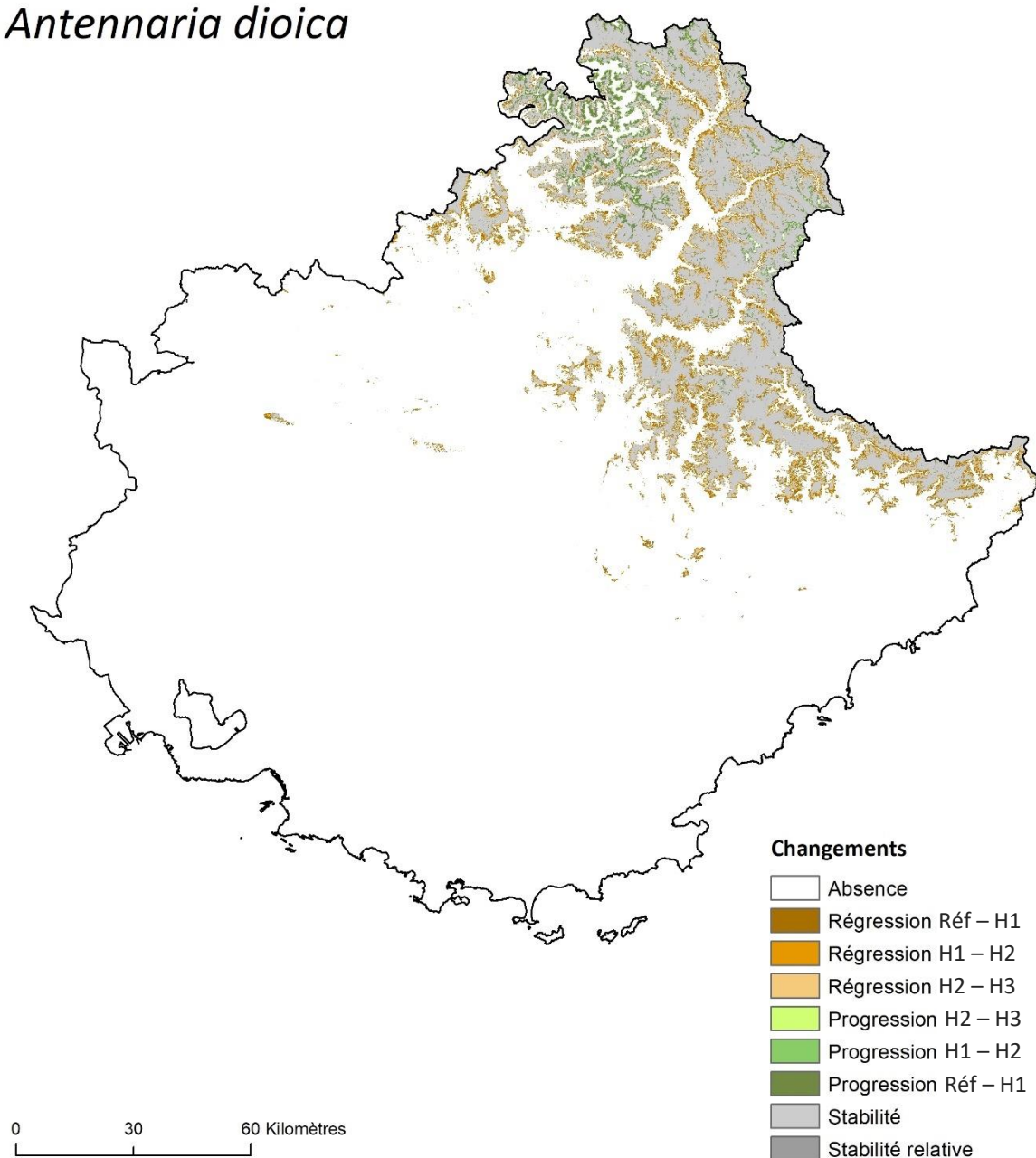


Figure A.6.3.7. Changements de l'aire de viabilité d'*Antennaria dioica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Antennaria dioica

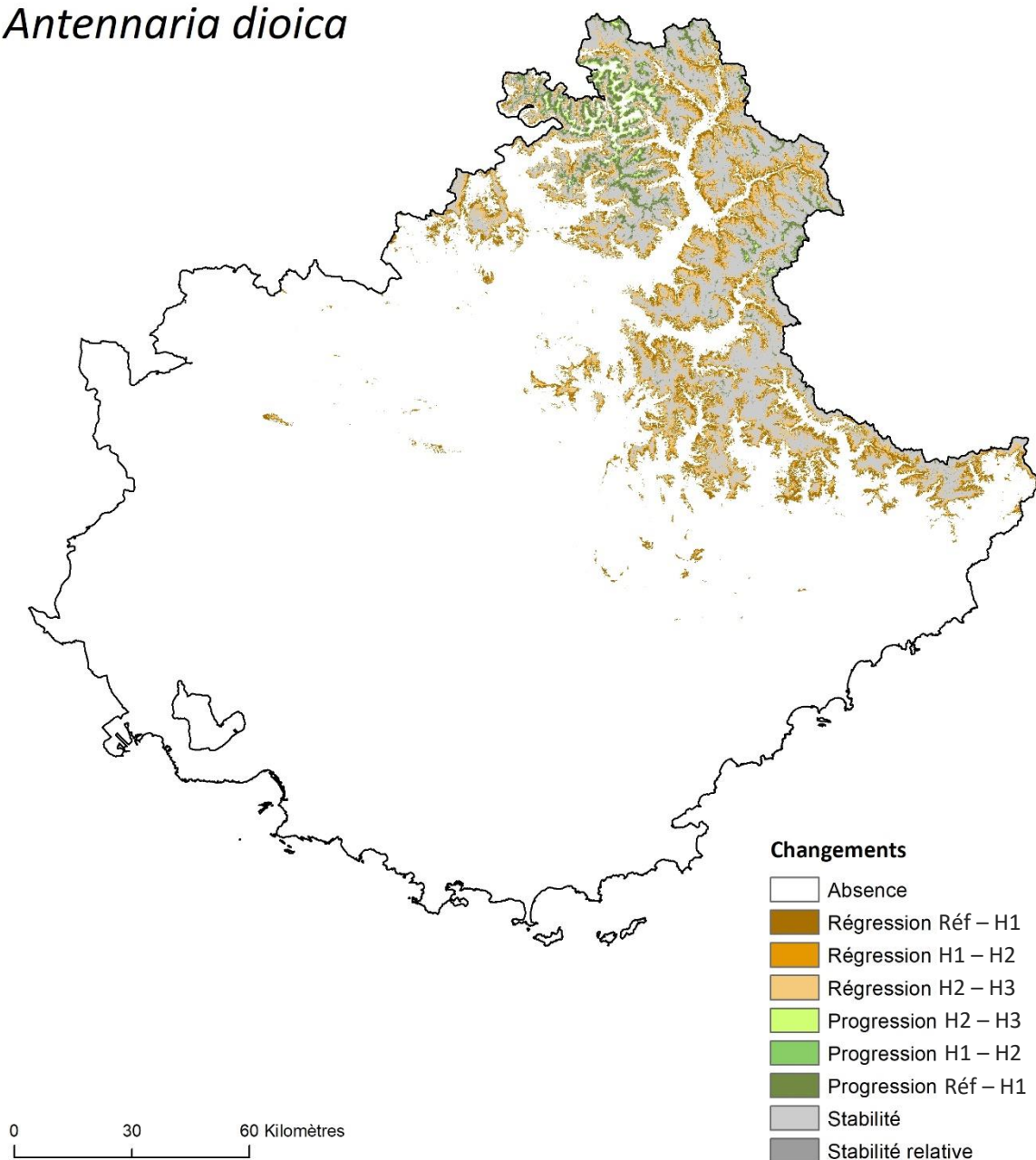


Figure A.6.3.8. Changements de l'aire de viabilité d'*Antennaria dioica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Antennaria dioica

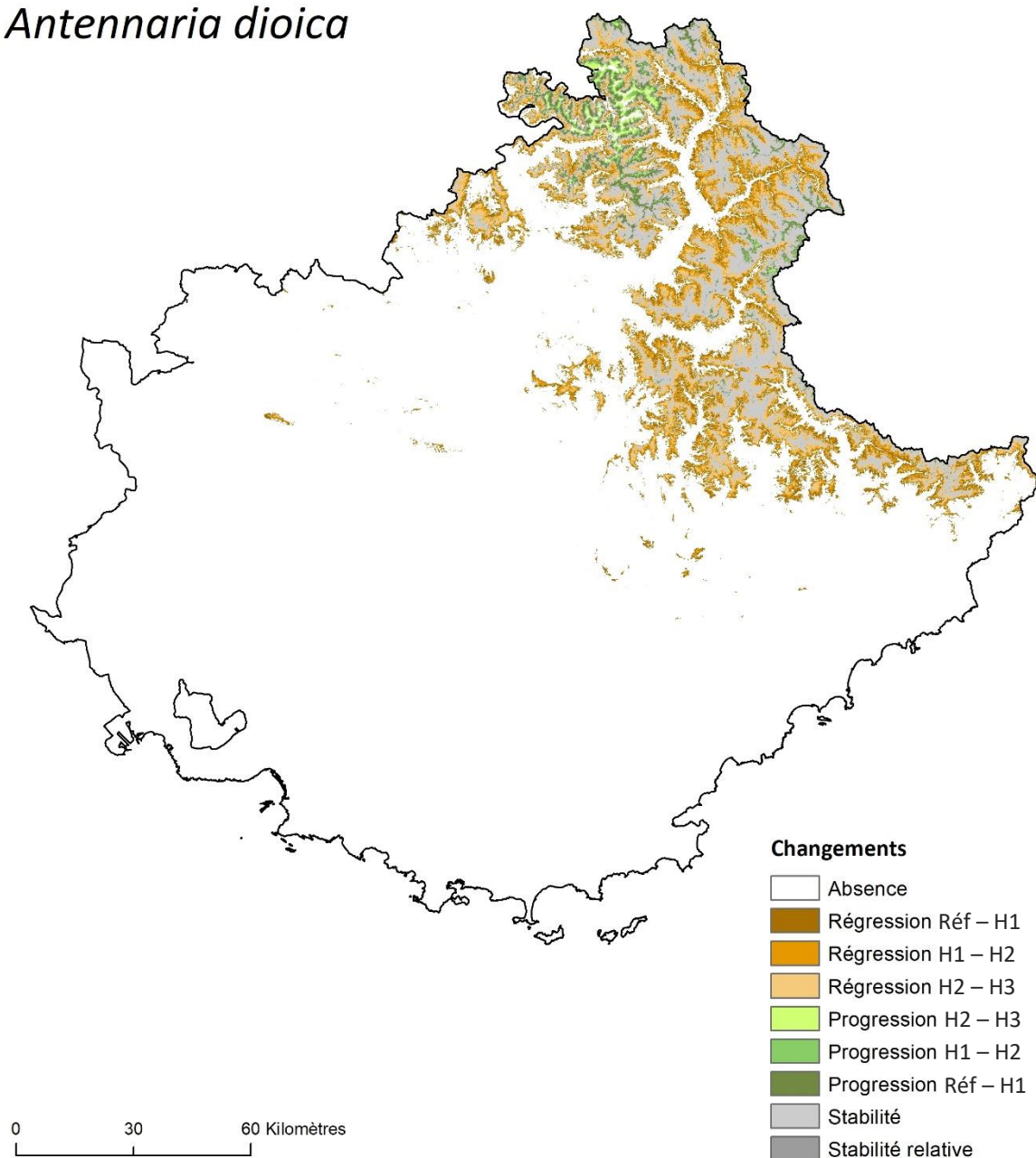


Figure A.6.3.9. Changements de l'aire de viabilité d'*Antennaria dioica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Aphyllanthes monspeliensis

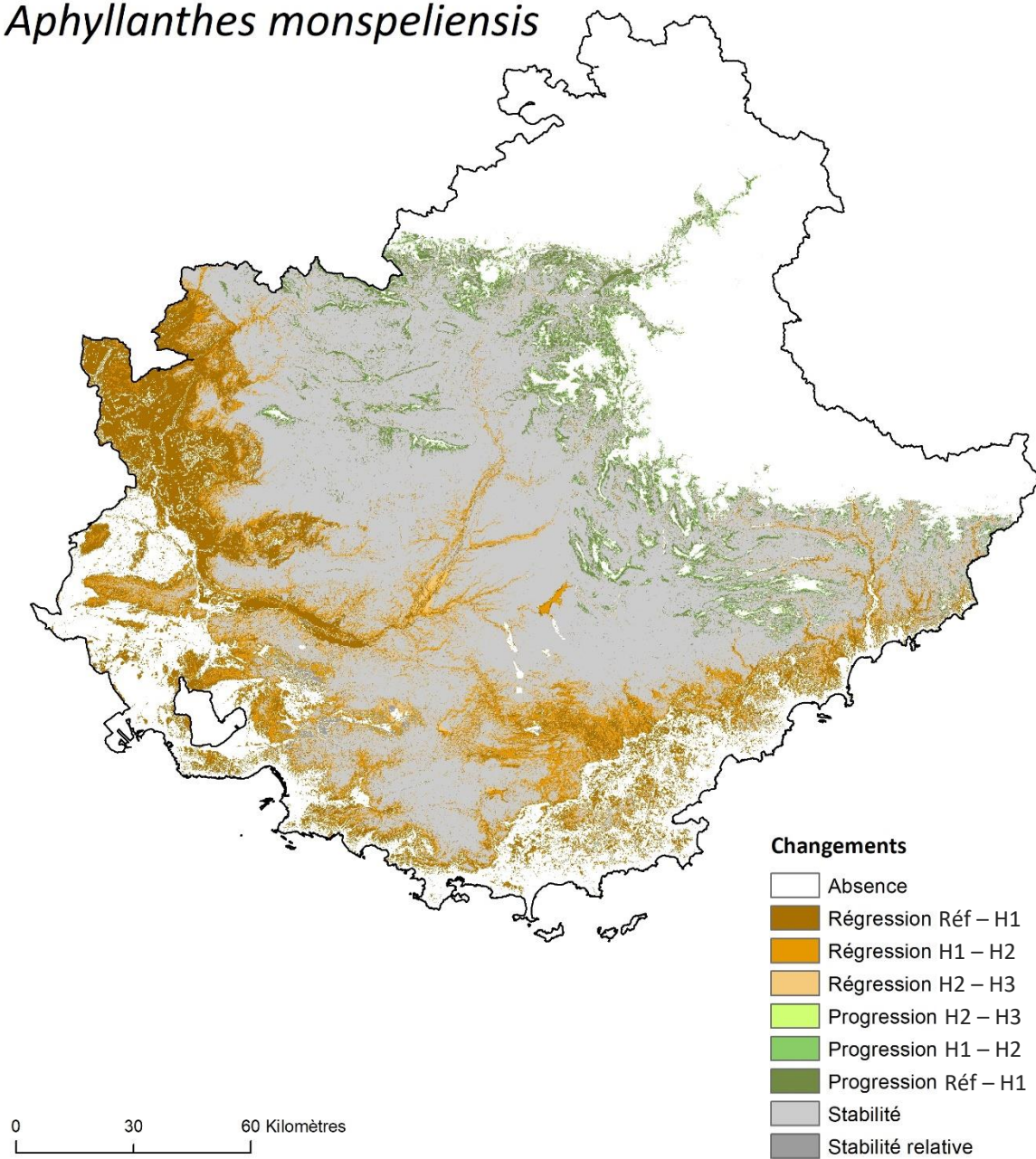


Figure A.6.3.10. Changements de l'aire de viabilité d'*Aphyllanthes monspeliensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Aphyllanthes monspeliensis

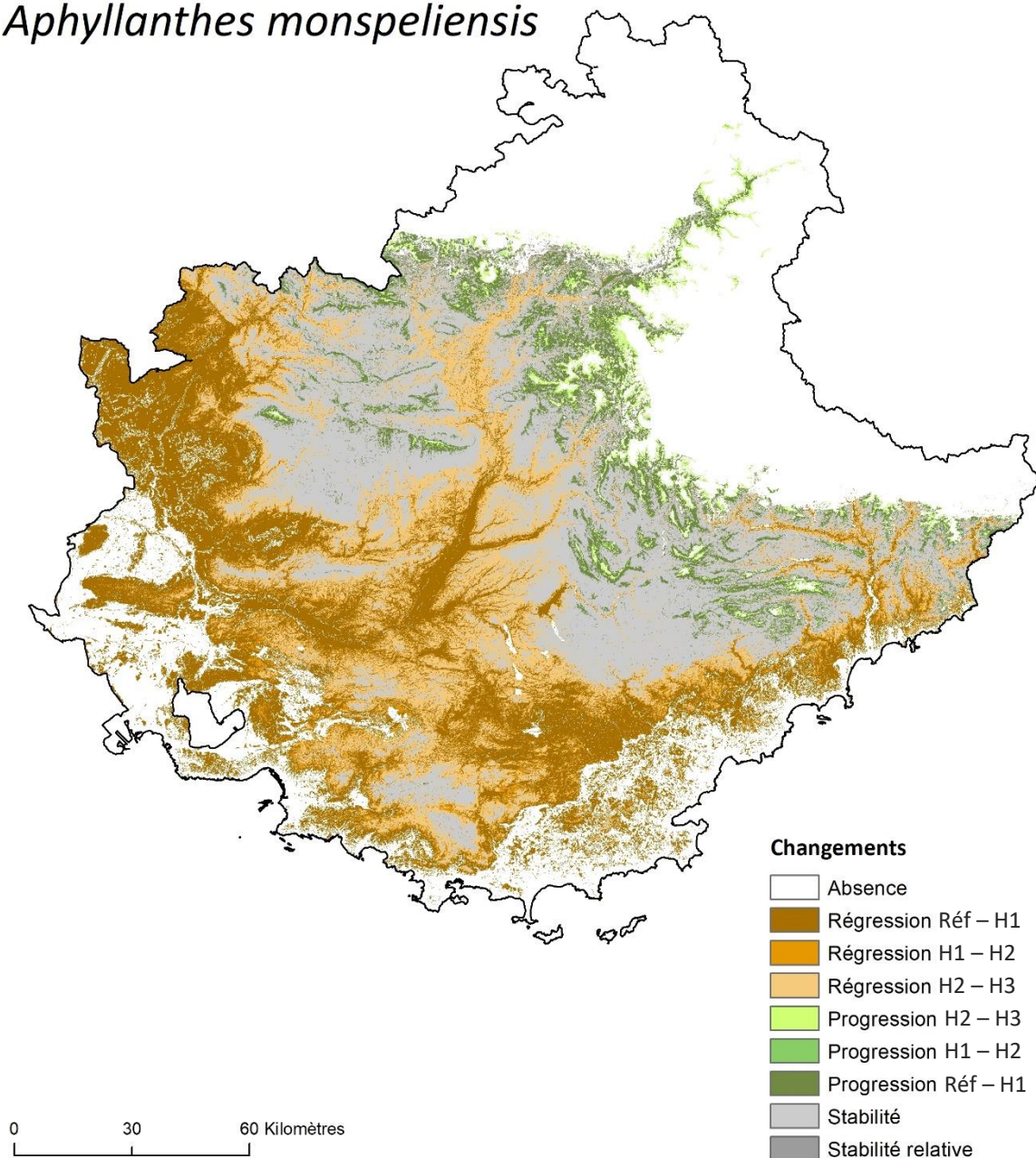


Figure A.6.3.11. Changements de l'aire de viabilité d'*Aphyllanthes monspeliensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Aphyllanthes monspeliensis

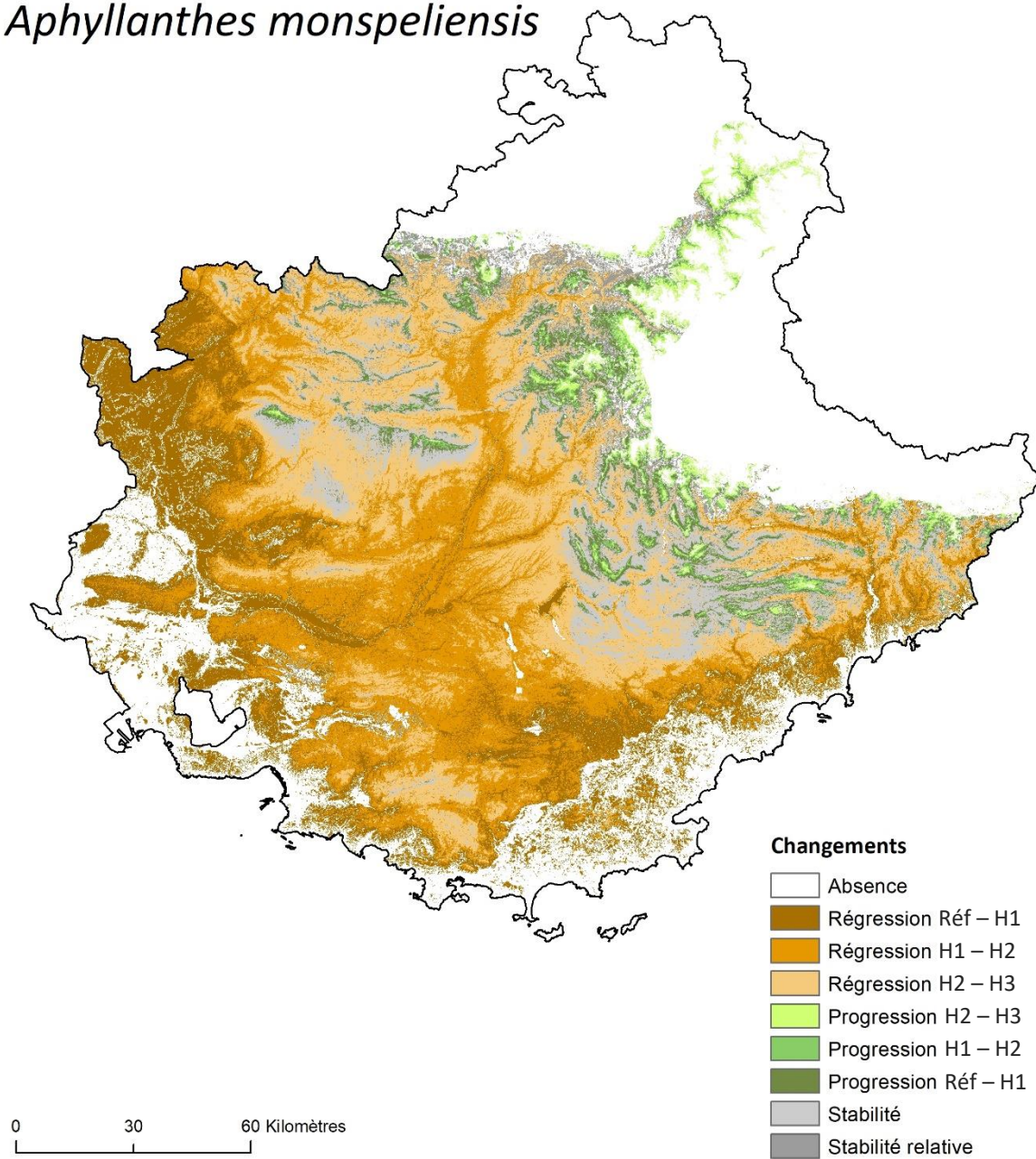


Figure A.6.3.12. Changements de l'aire de viabilité d'*Aphyllanthes monspeliensis* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Arctostaphylos uva-ursi

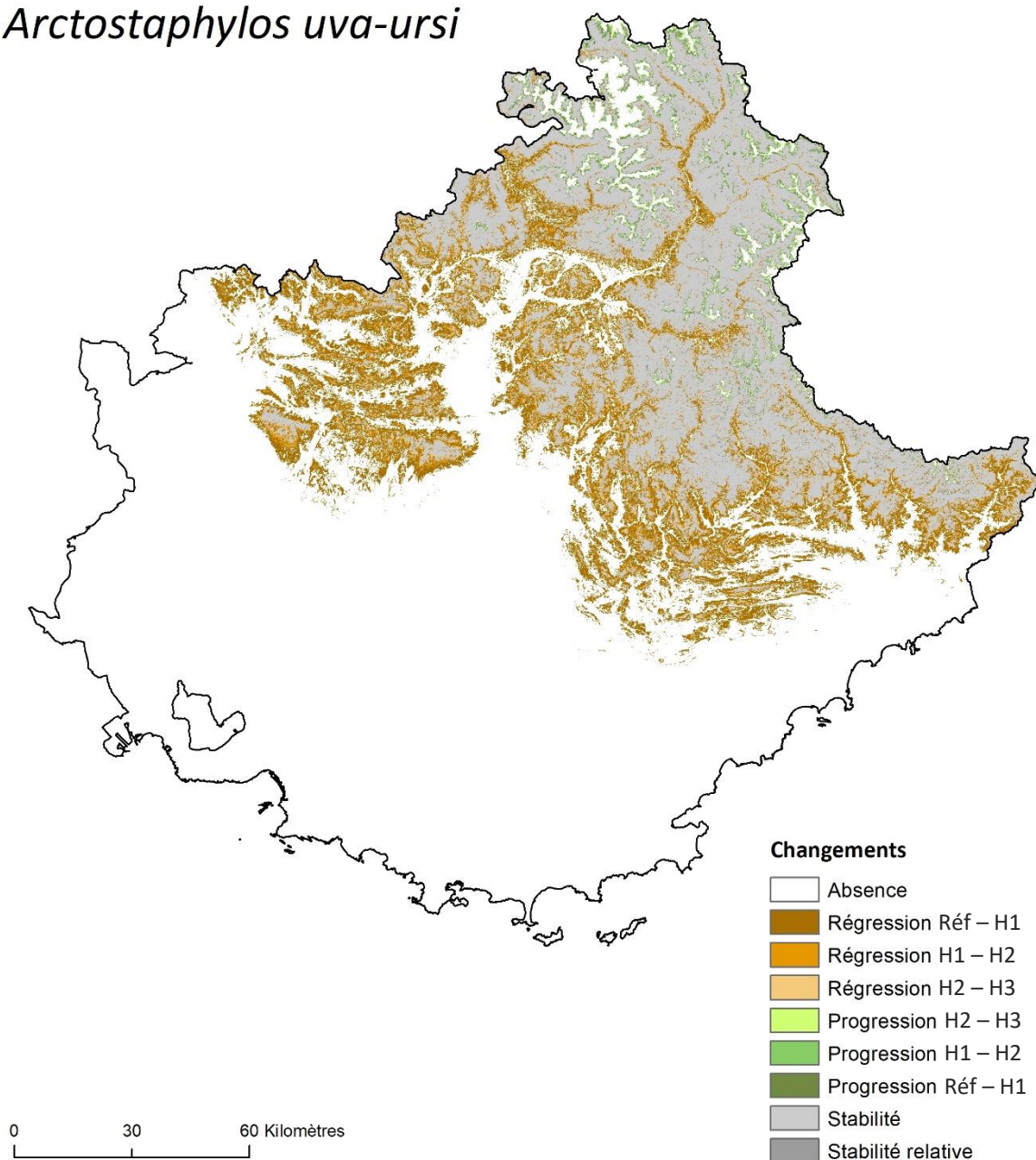


Figure A.6.3.13. Changements de l'aire de viabilité d'*Arctostaphylos uva-ursi* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Arctostaphylos uva-ursi

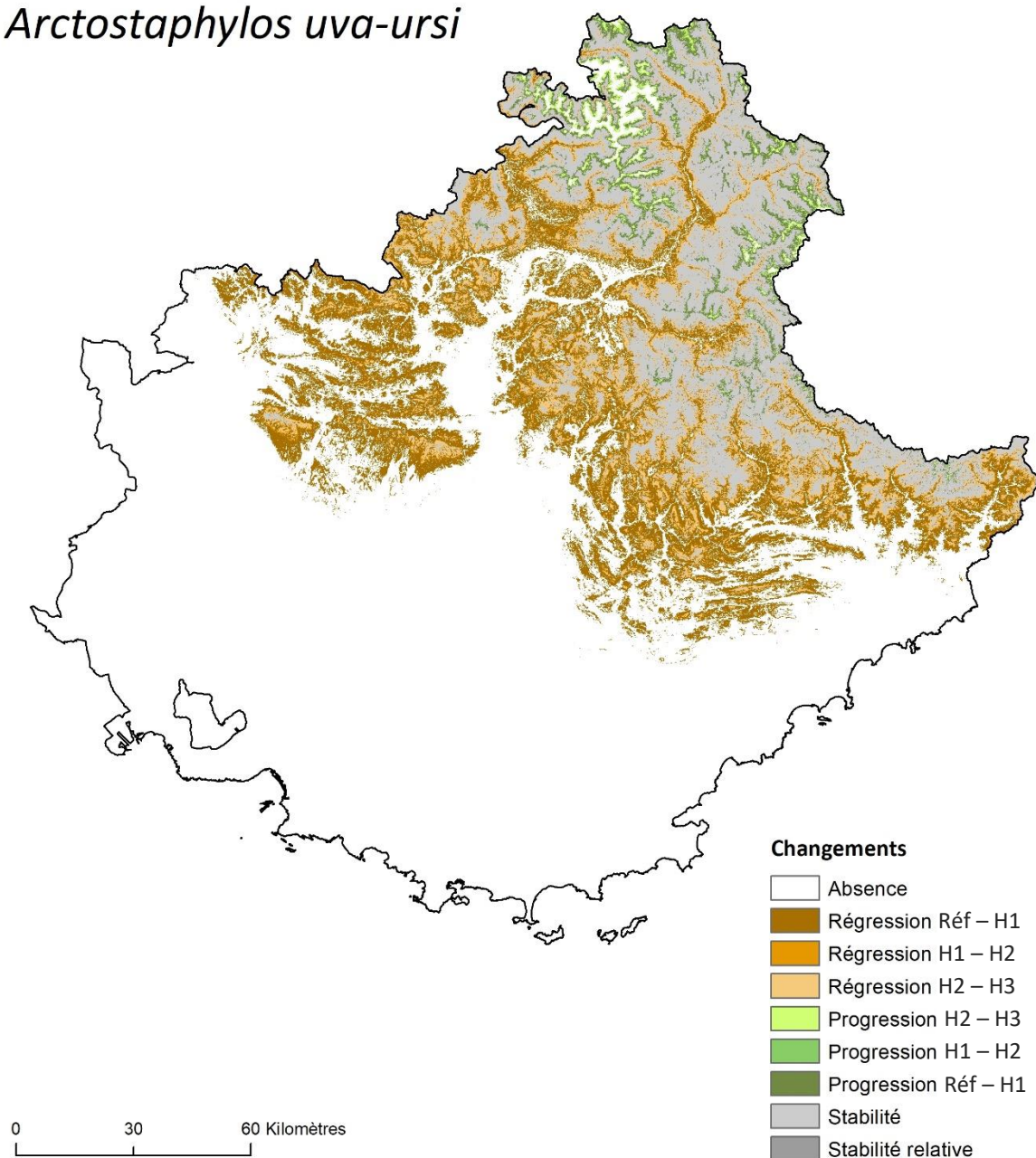


Figure A.6.3.14. Changements de l'aire de viabilité d'*Arctostaphylos uva-ursi* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Arctostaphylos uva-ursi

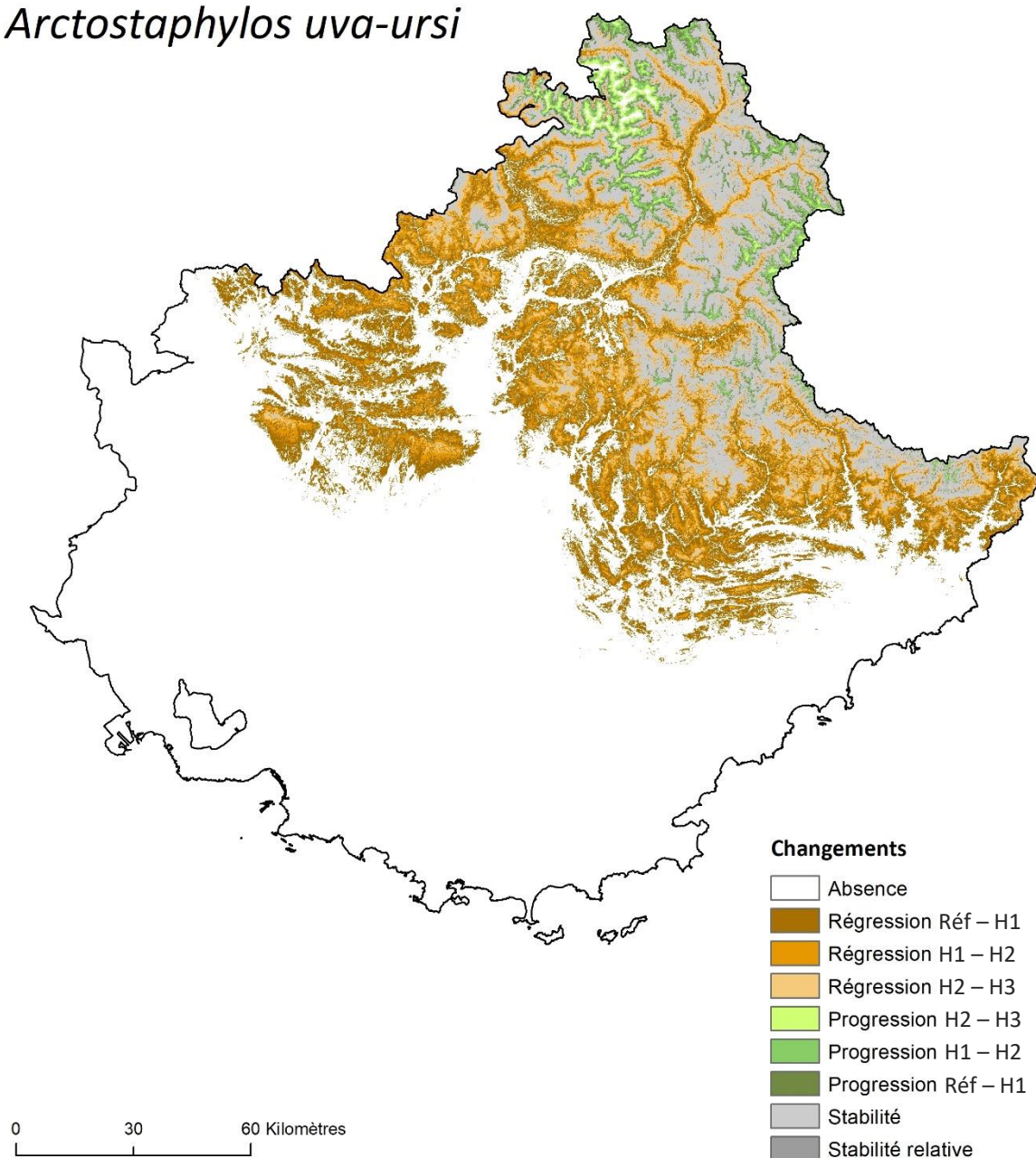


Figure A.6.3.15. Changements de l'aire de viabilité d'*Arctostaphylos uva-ursi* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Argyrolobium zanonii

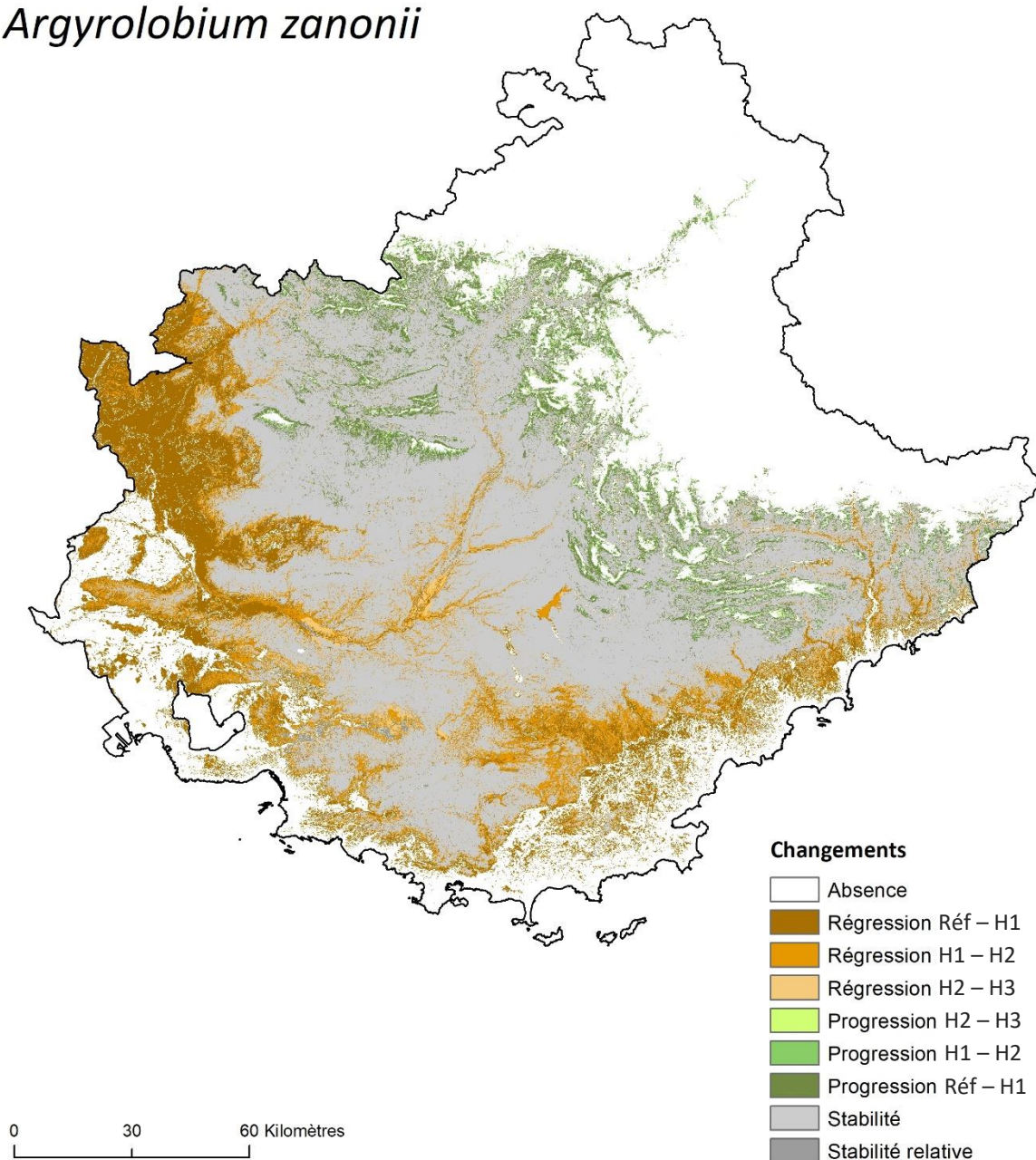


Figure A.6.3.16. Changements de l'aire de viabilité d'*Argyrolobium zanonii* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Argyrolobium zanonii

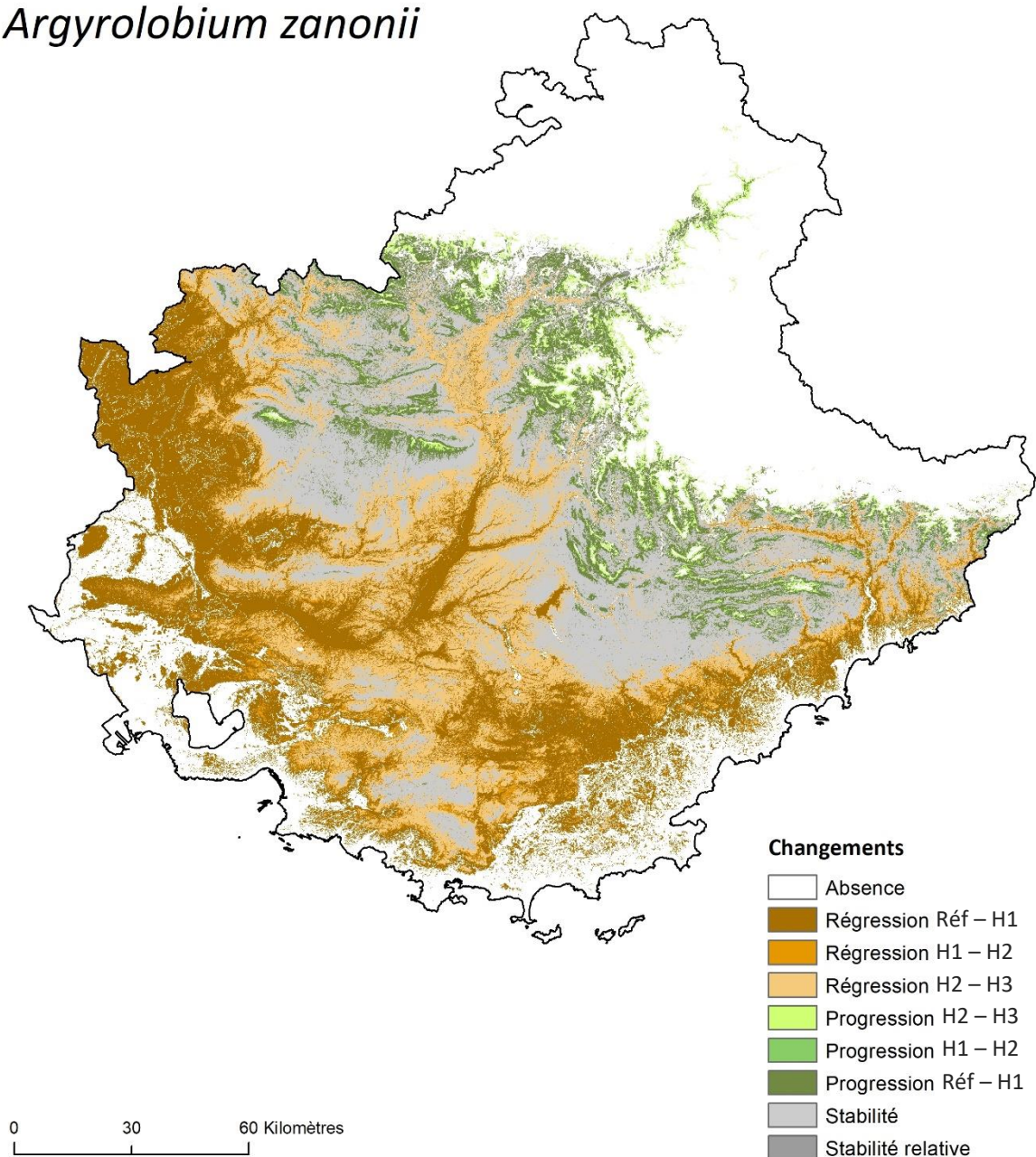


Figure A.6.3.17. Changements de l'aire de viabilité d'*Argyrolobium zanonii* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Argyrolobium zanonii

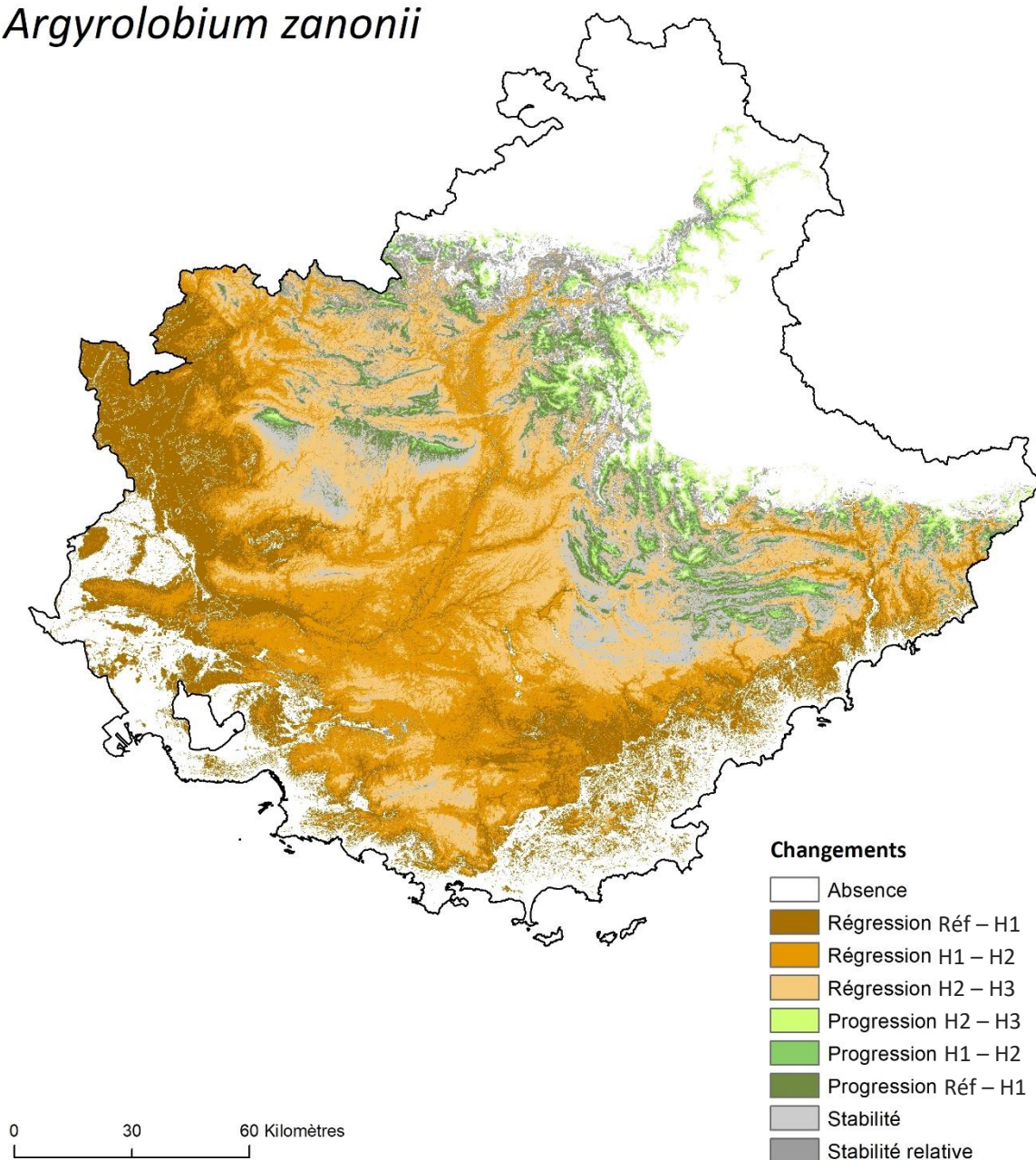


Figure A.6.3.18. Changements de l'aire de viabilité d'*Argyrolobium zanonii* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Atractylis cancellata

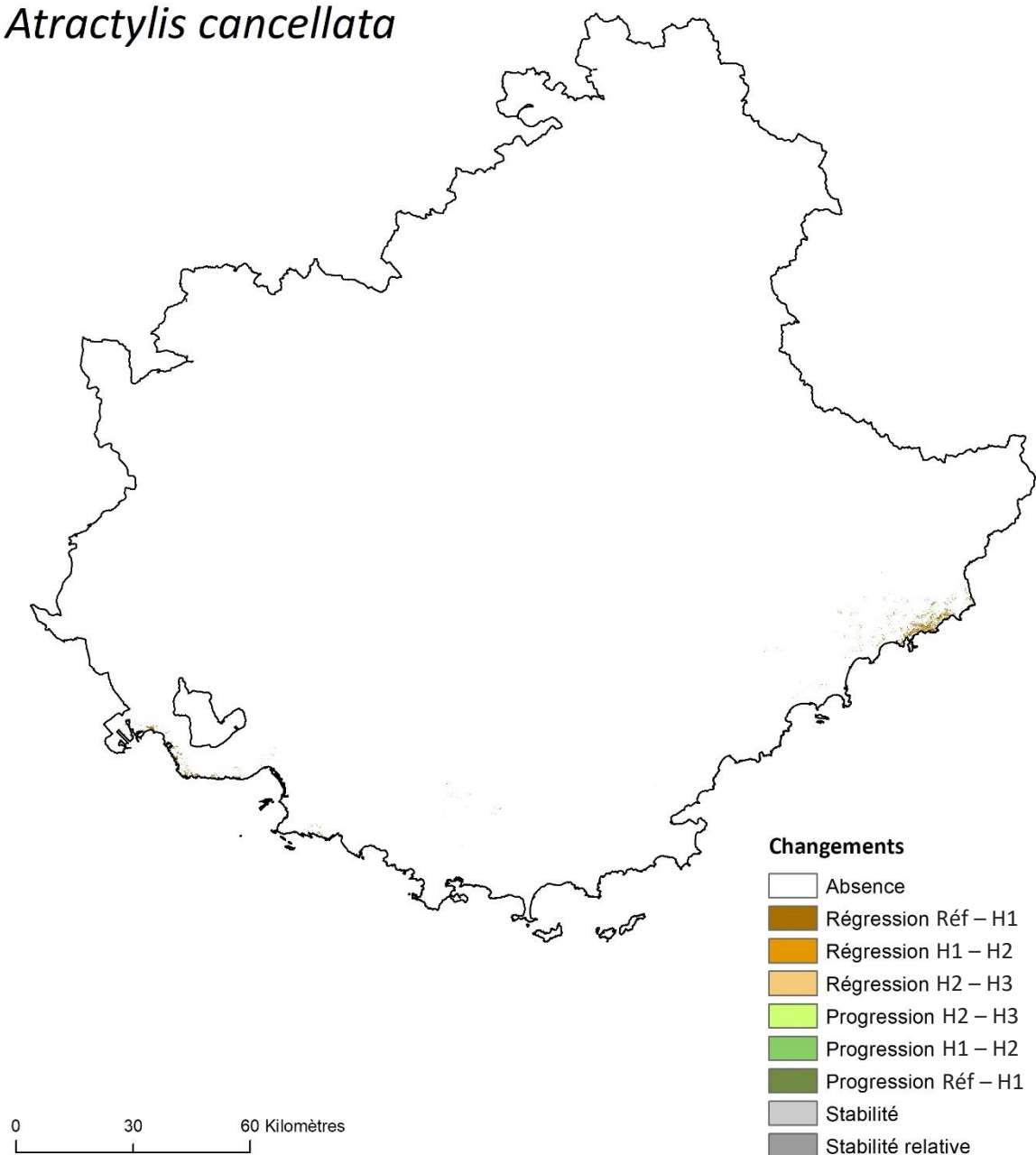


Figure A.6.3.19. Changements de l'aire de viabilité d'*Atractylis cancellata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Atractylis cancellata

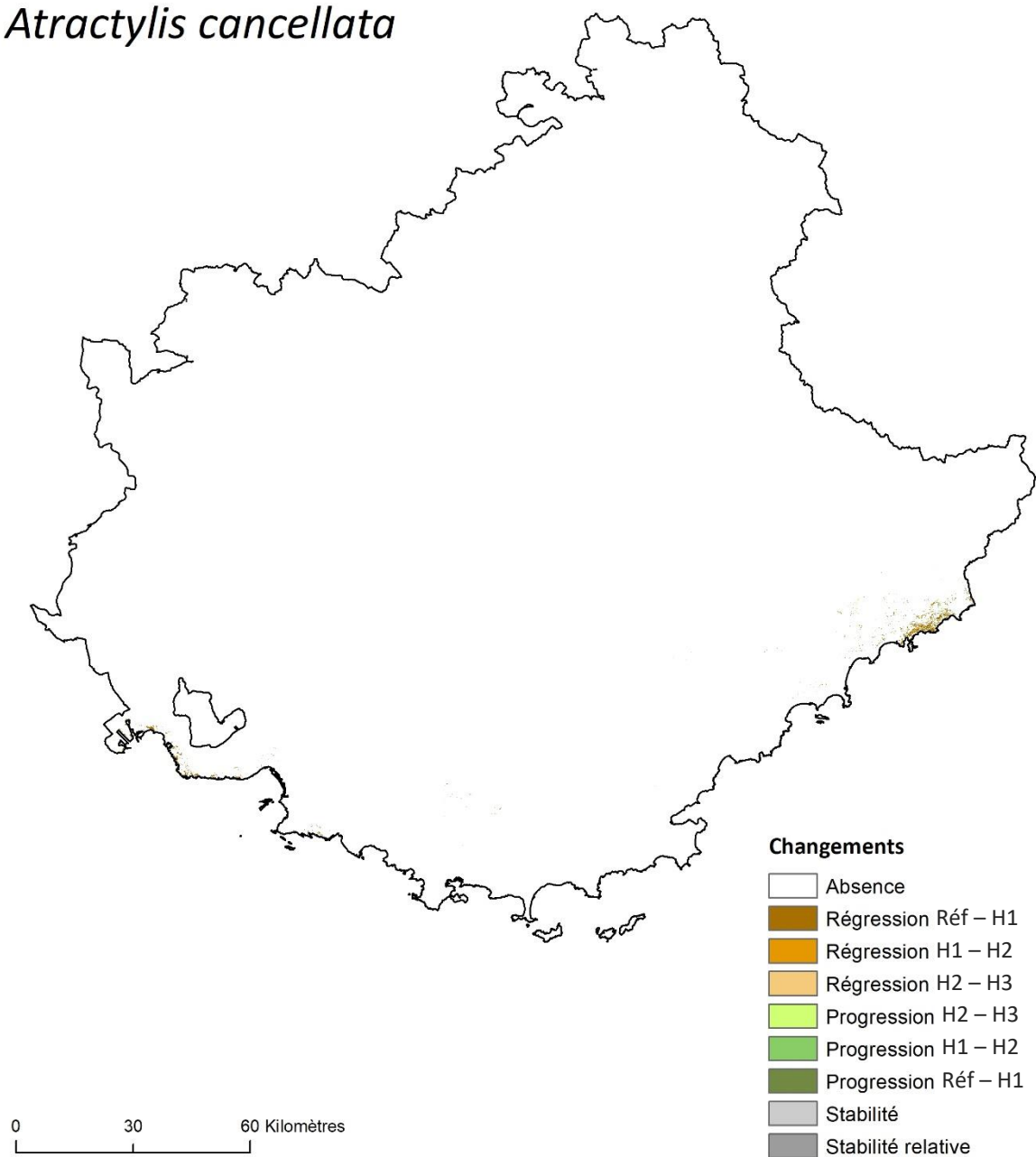


Figure A.6.3.20. Changements de l'aire de viabilité d'*Atractylis cancellata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Atractylis cancellata

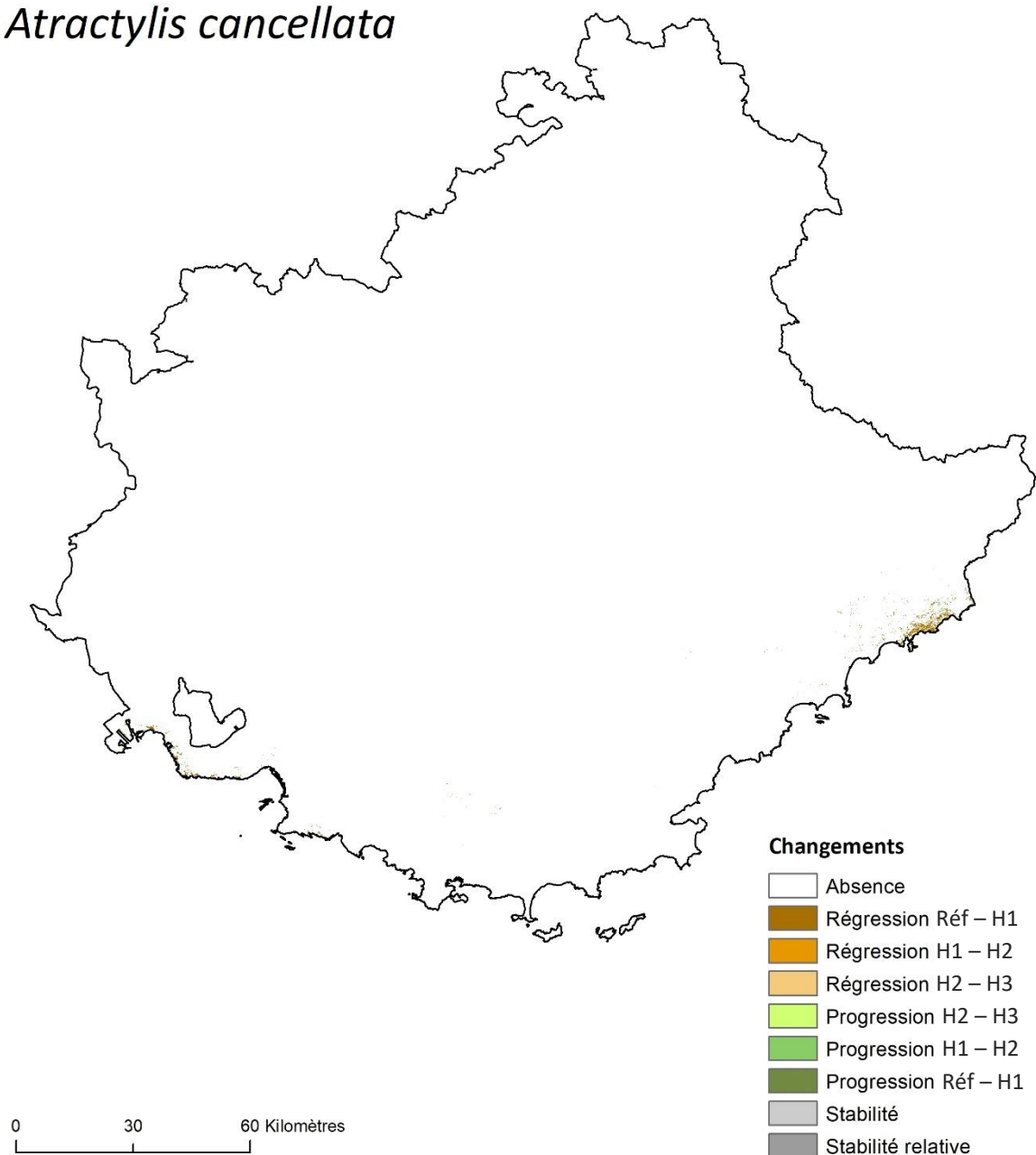


Figure A.6.3.21. Changements de l'aire de viabilité d'*Atractylis cancellata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Berardia lanuginosa

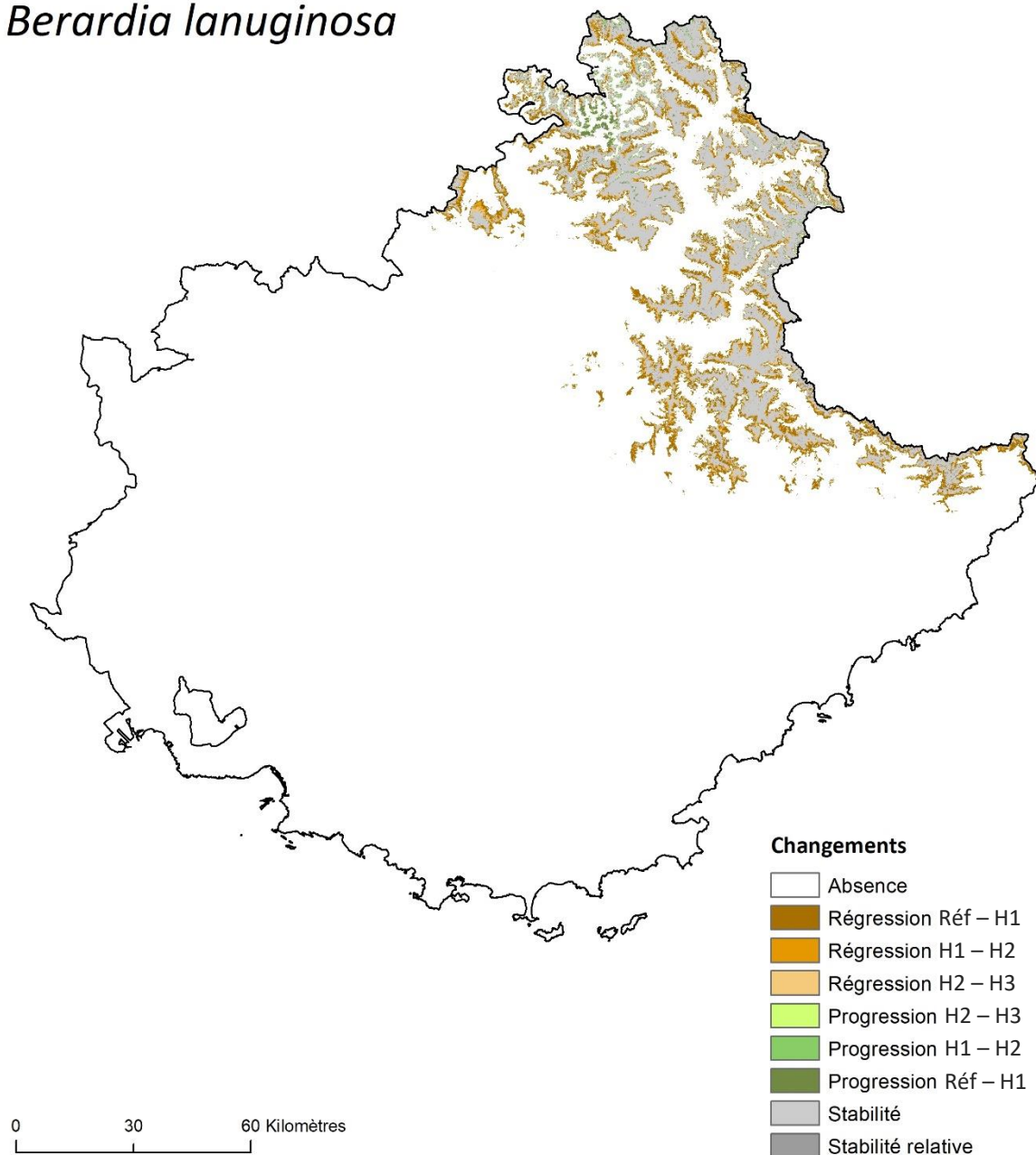


Figure A.6.3.22. Changements de l'aire de viabilité de *Berardia lanuginosa* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Berardia lanuginosa

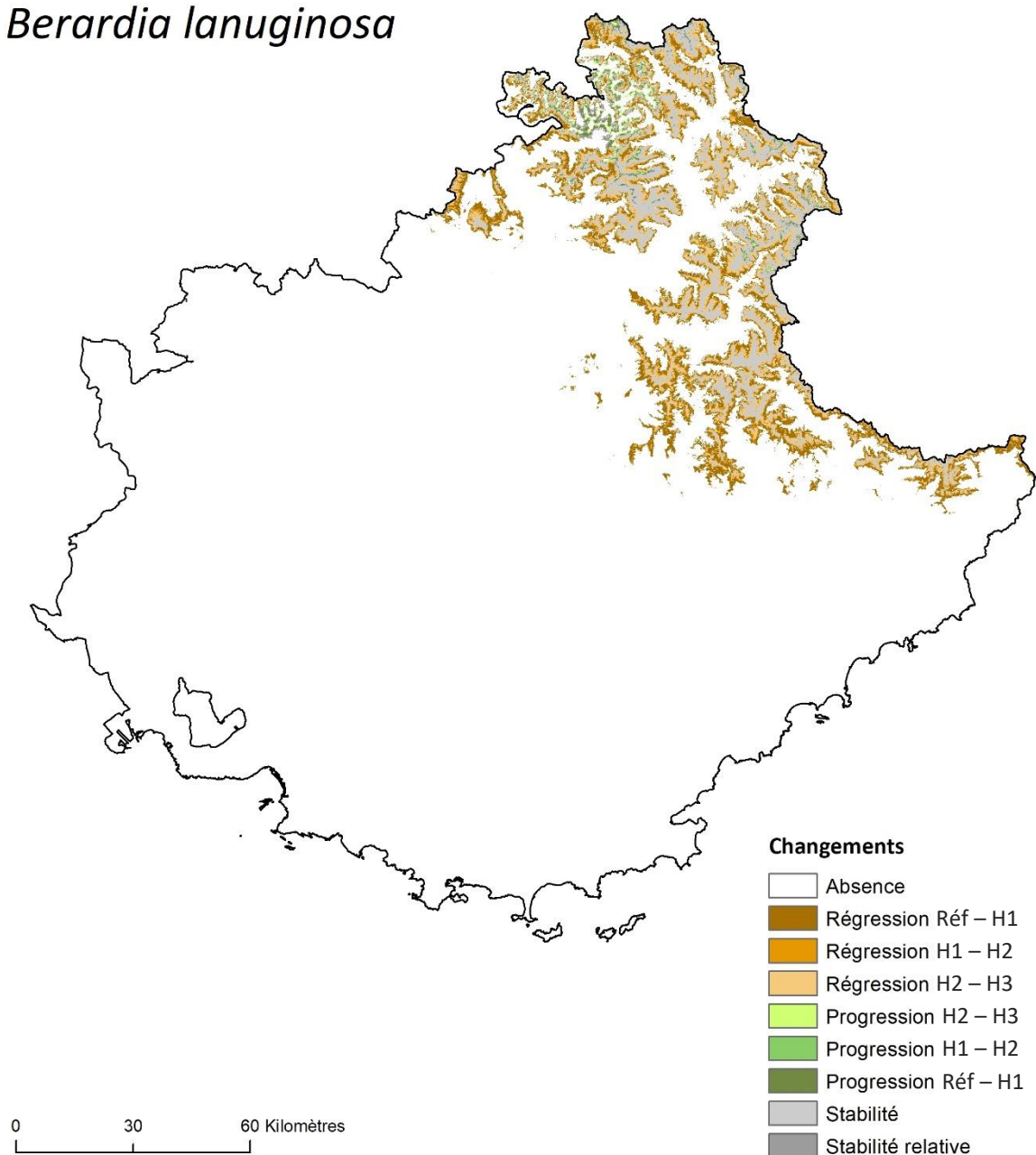


Figure A.6.3.23. Changements de l'aire de viabilité de *Berardia lanuginosa* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Berardia lanuginosa

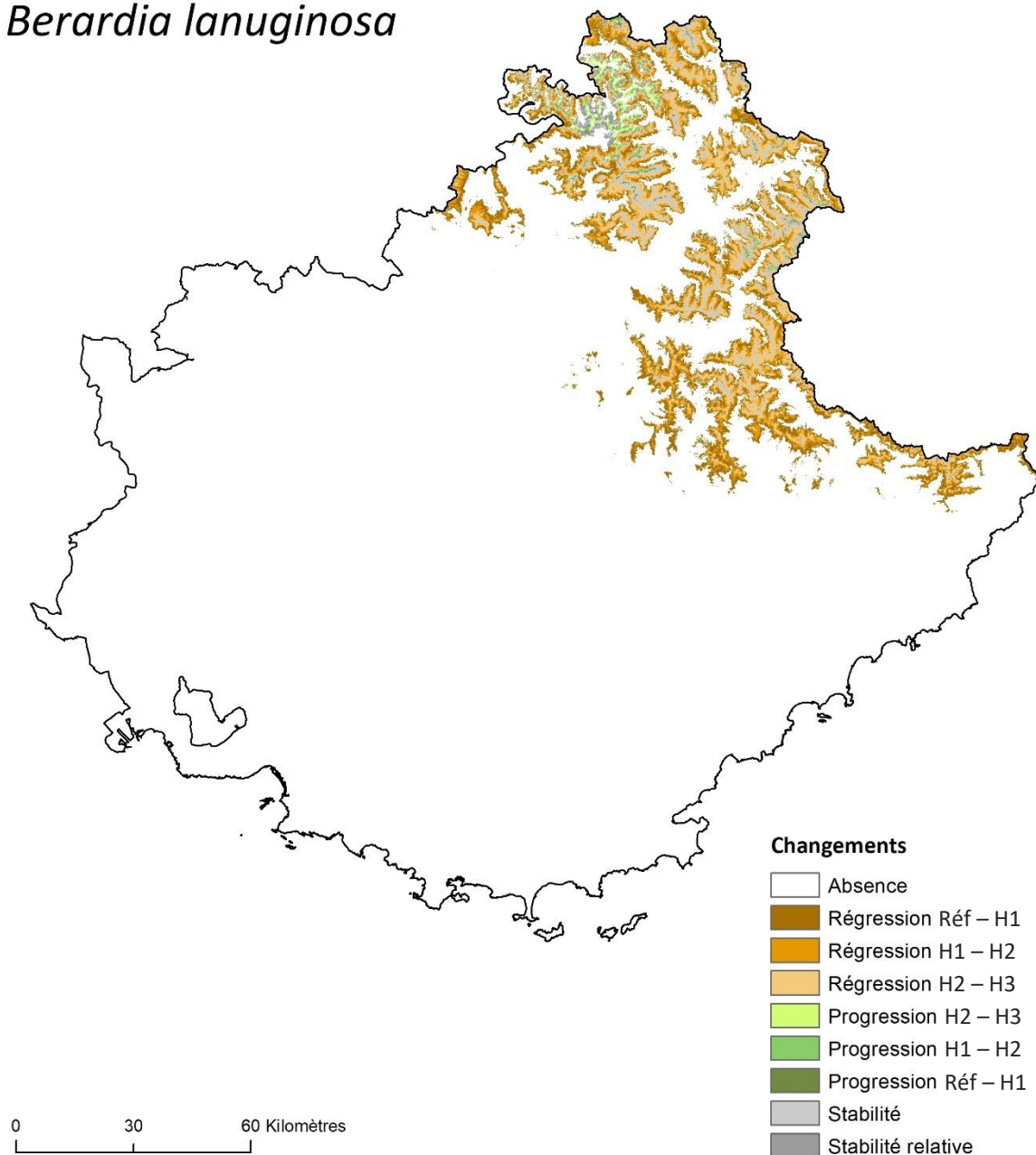


Figure A.6.3.24. Changements de l'aire de viabilité de *Berardia lanuginosa* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Brachypodium retusum

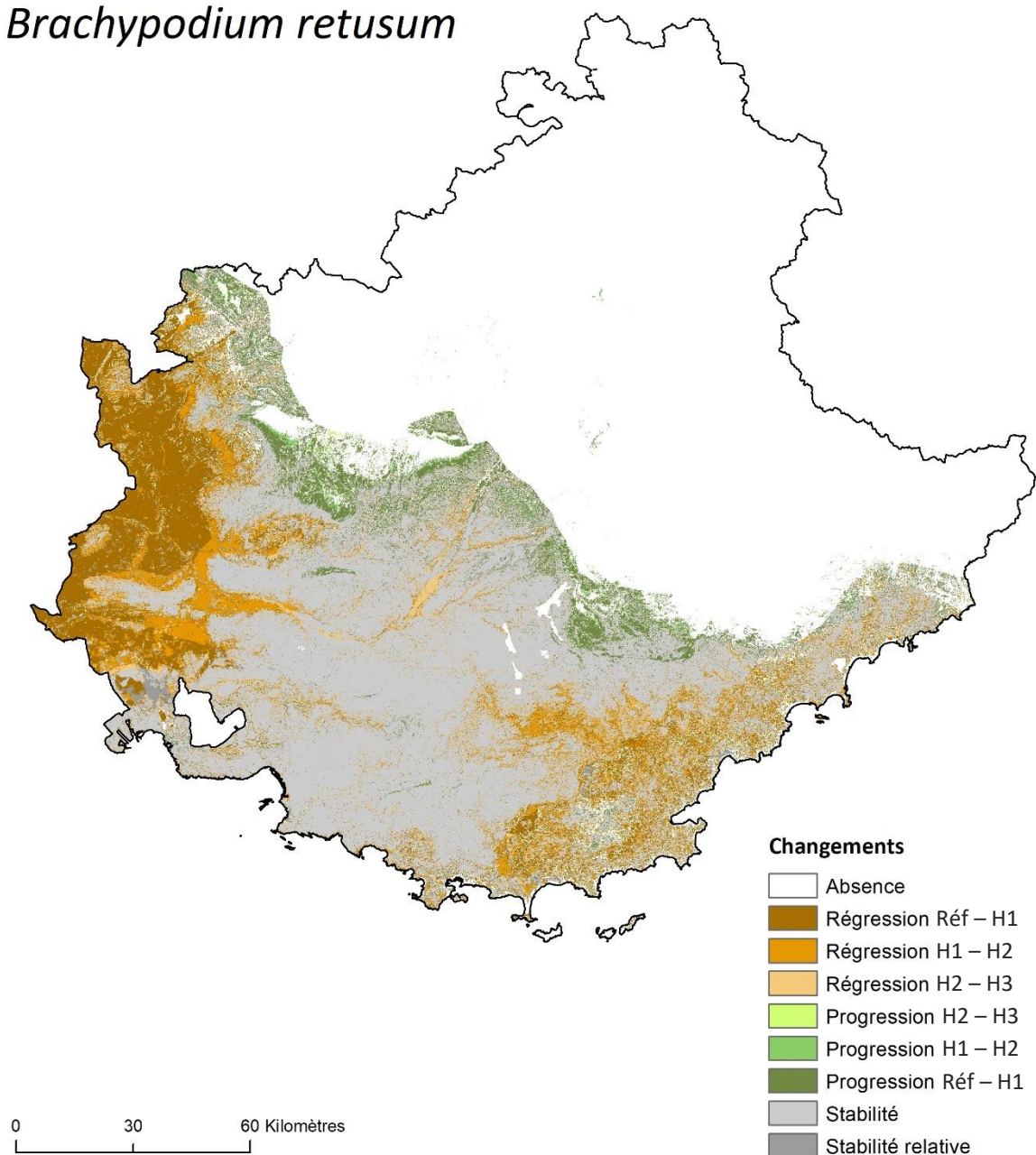


Figure A.6.3.25. Changements de l'aire de viabilité de *Brachypodium retusum* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Brachypodium retusum

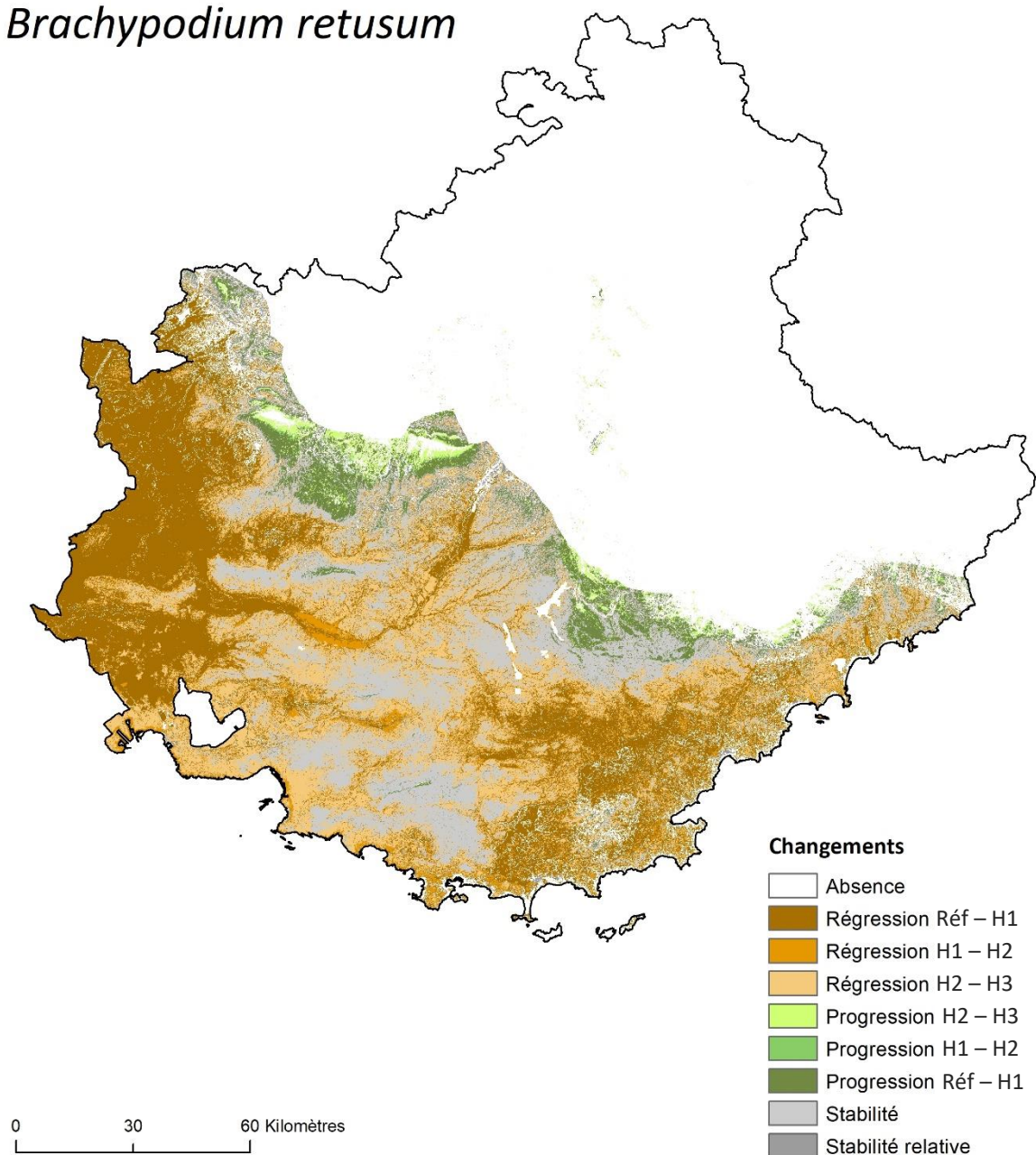


Figure A.6.3.26. Changements de l'aire de viabilité de *Brachypodium retusum* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Brachypodium retusum

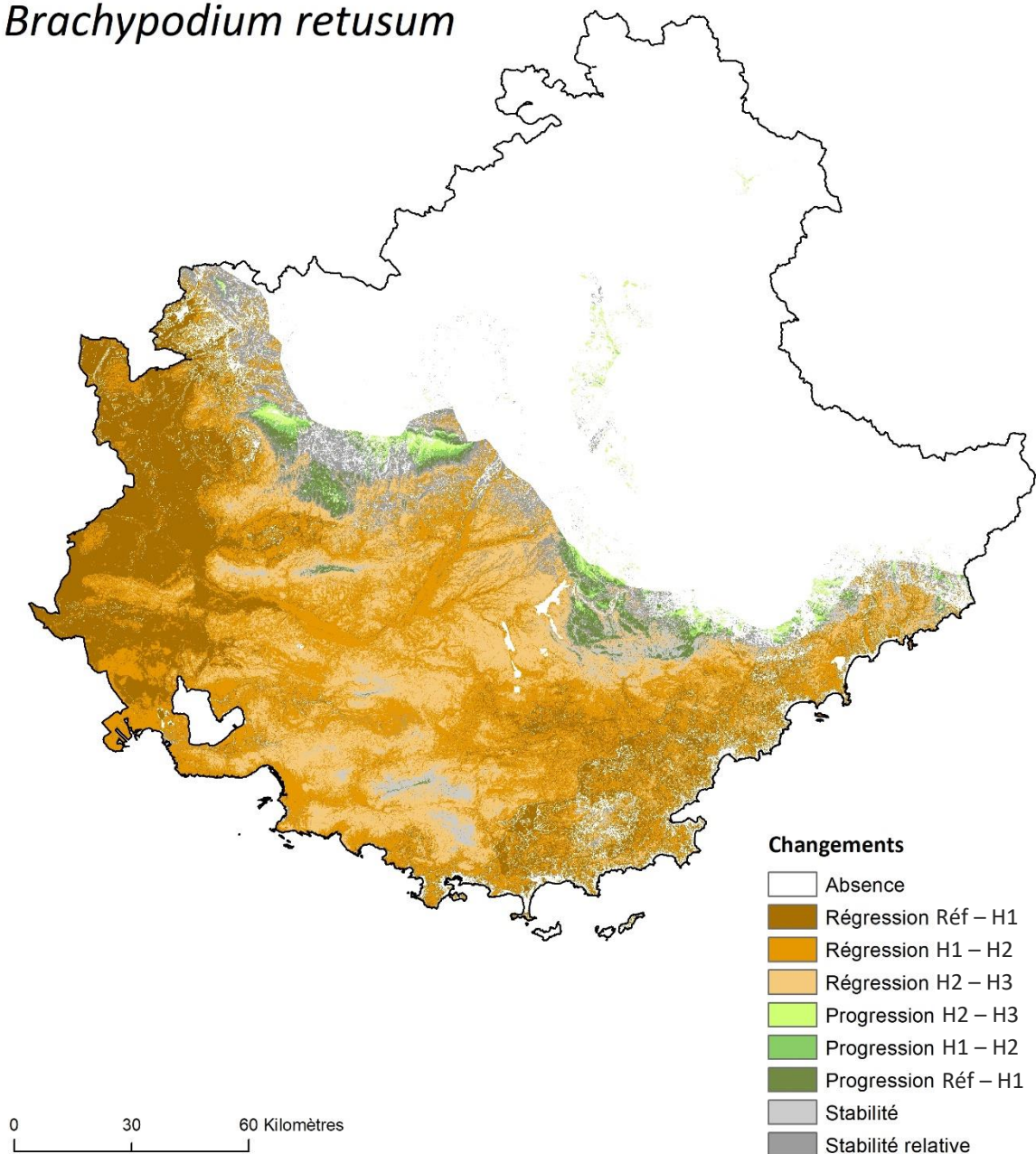


Figure A.6.3.27. Changements de l'aire de viabilité de *Brachypodium retusum* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Carlina acanthifolia

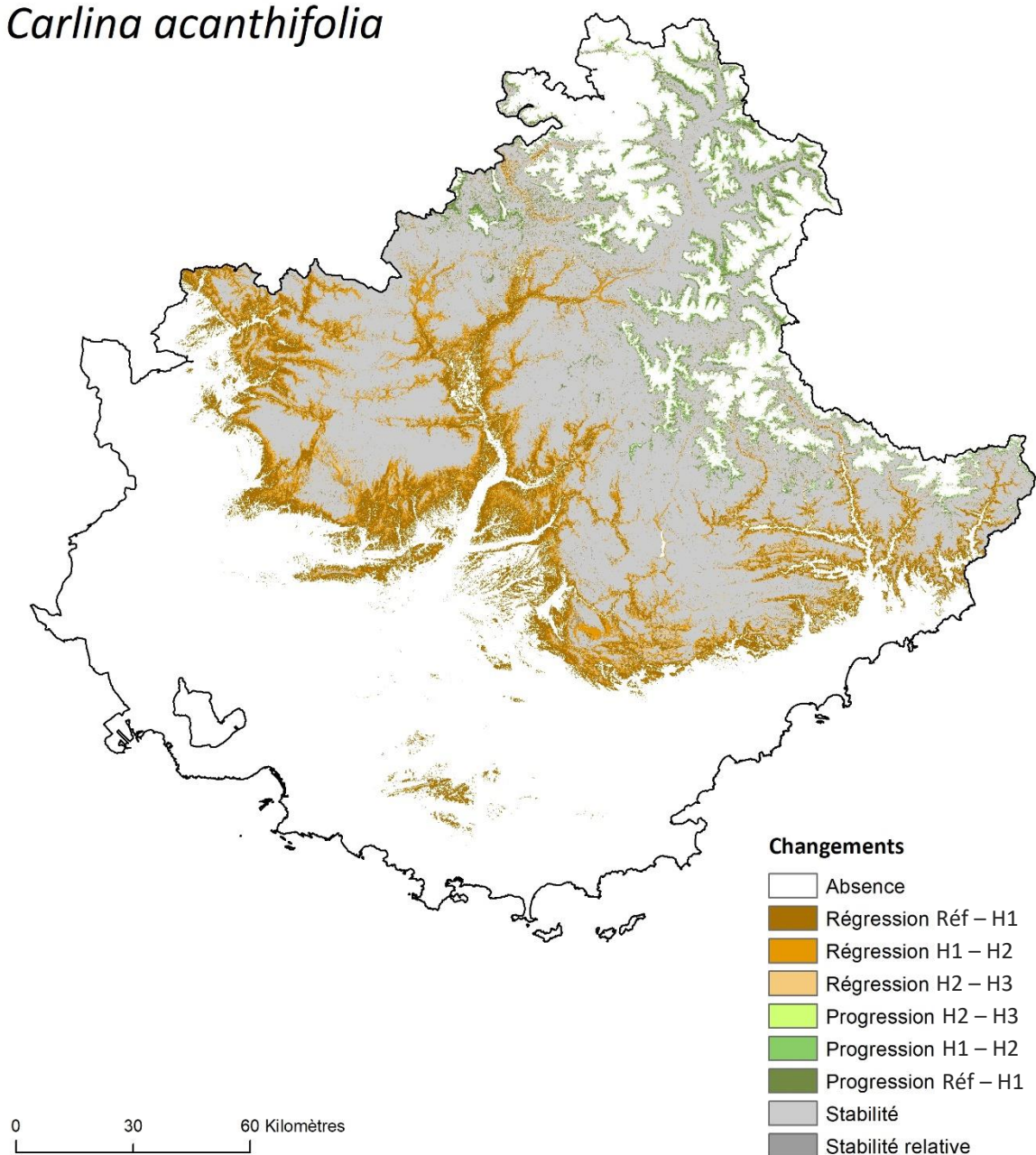


Figure A.6.3.28. Changements de l'aire de viabilité de *Carlina acanthifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Carlina acanthifolia

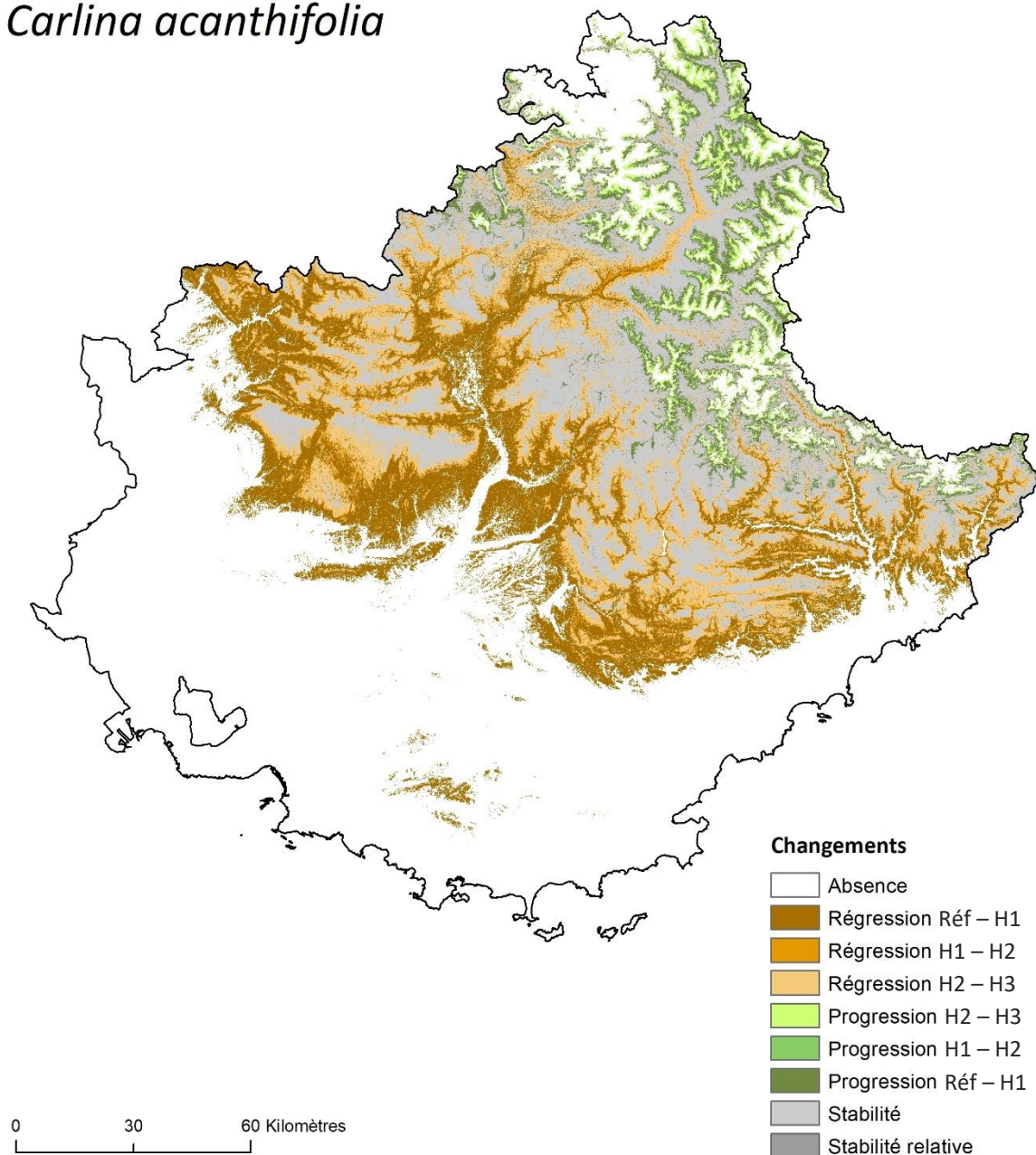


Figure A.6.3.29. Changements de l'aire de viabilité de *Carlina acanthifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Carlina acanthifolia

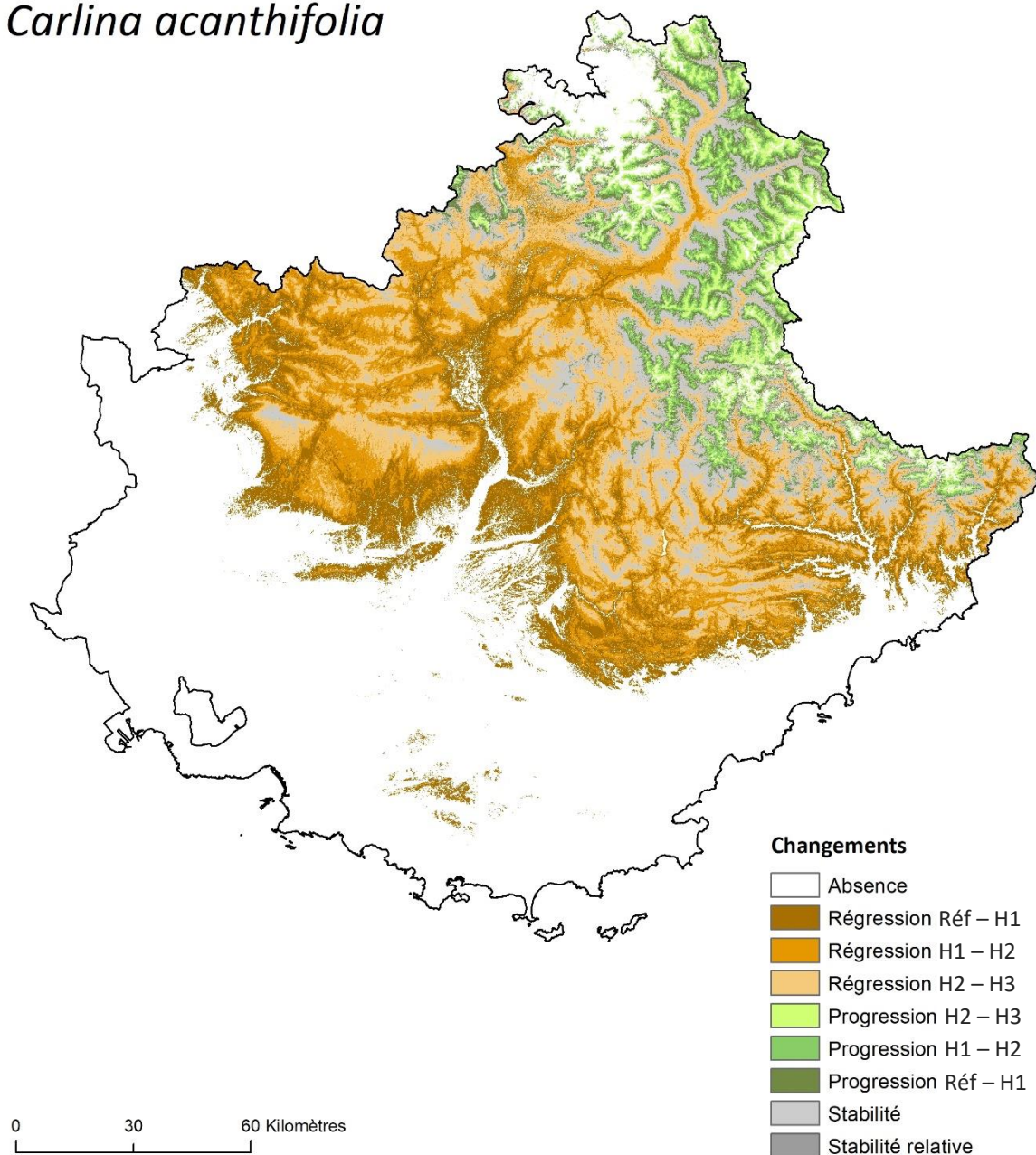


Figure A.6.3.30. Changements de l'aire de viabilité de *Carlina acanthifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Cytisophyllum sessilifolium

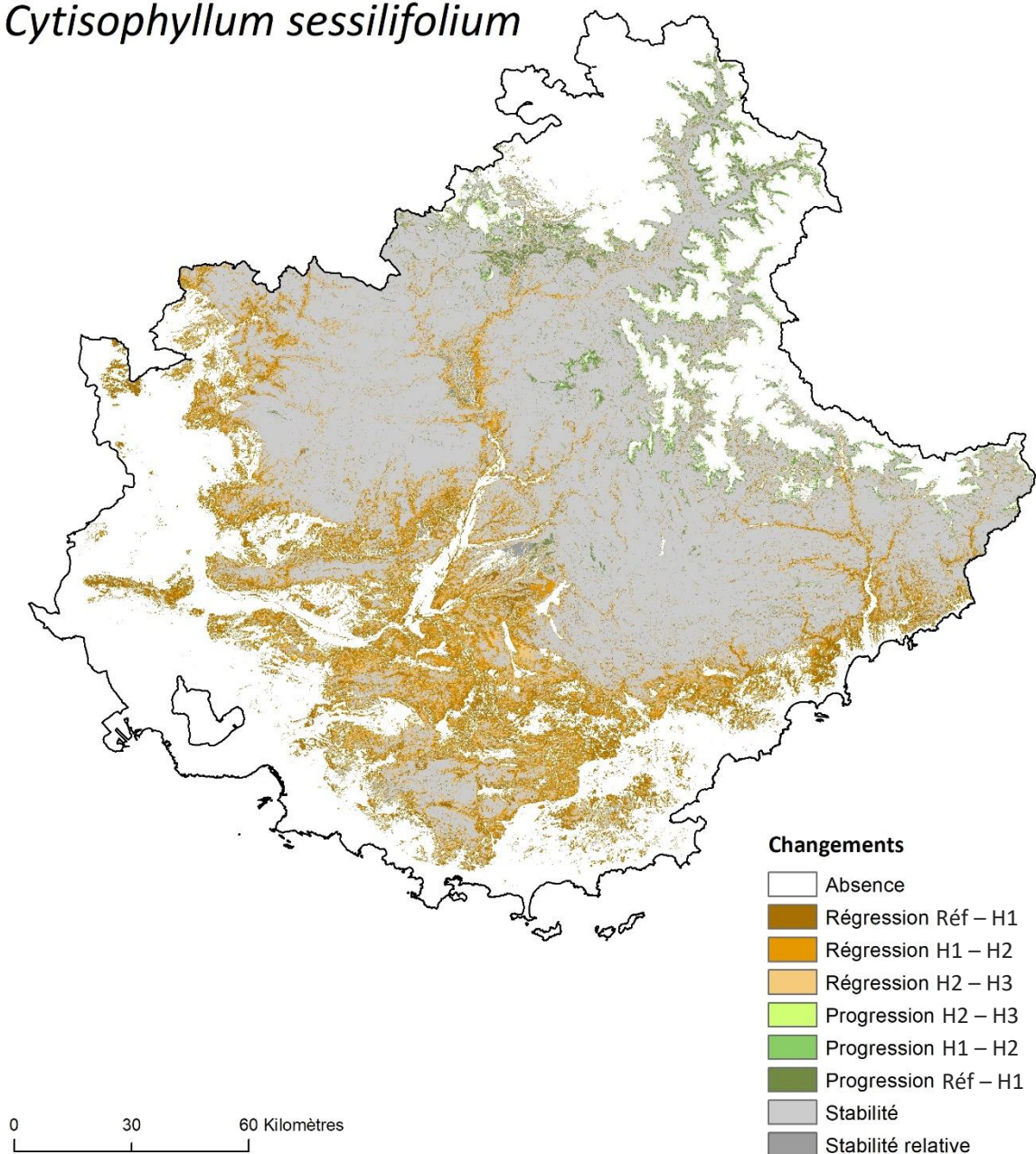


Figure A.6.3.31. Changements de l'aire de viabilité de *Cytisophyllum sessilifolium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Cytisophyllum sessilifolium

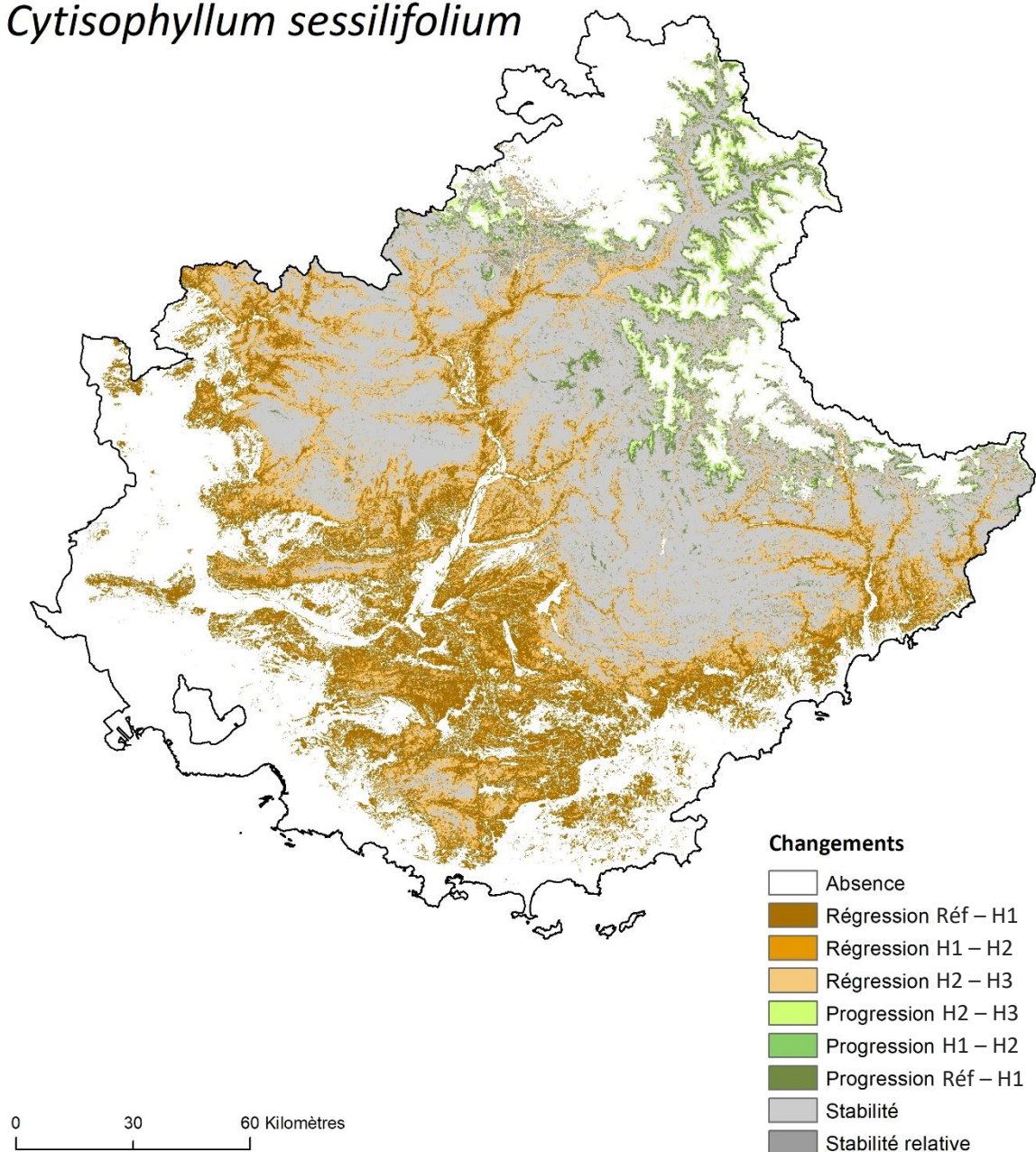


Figure A.6.3.32. Changements de l'aire de viabilité de *Cytisophyllum sessilifolium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Cytisophyllum sessilifolium

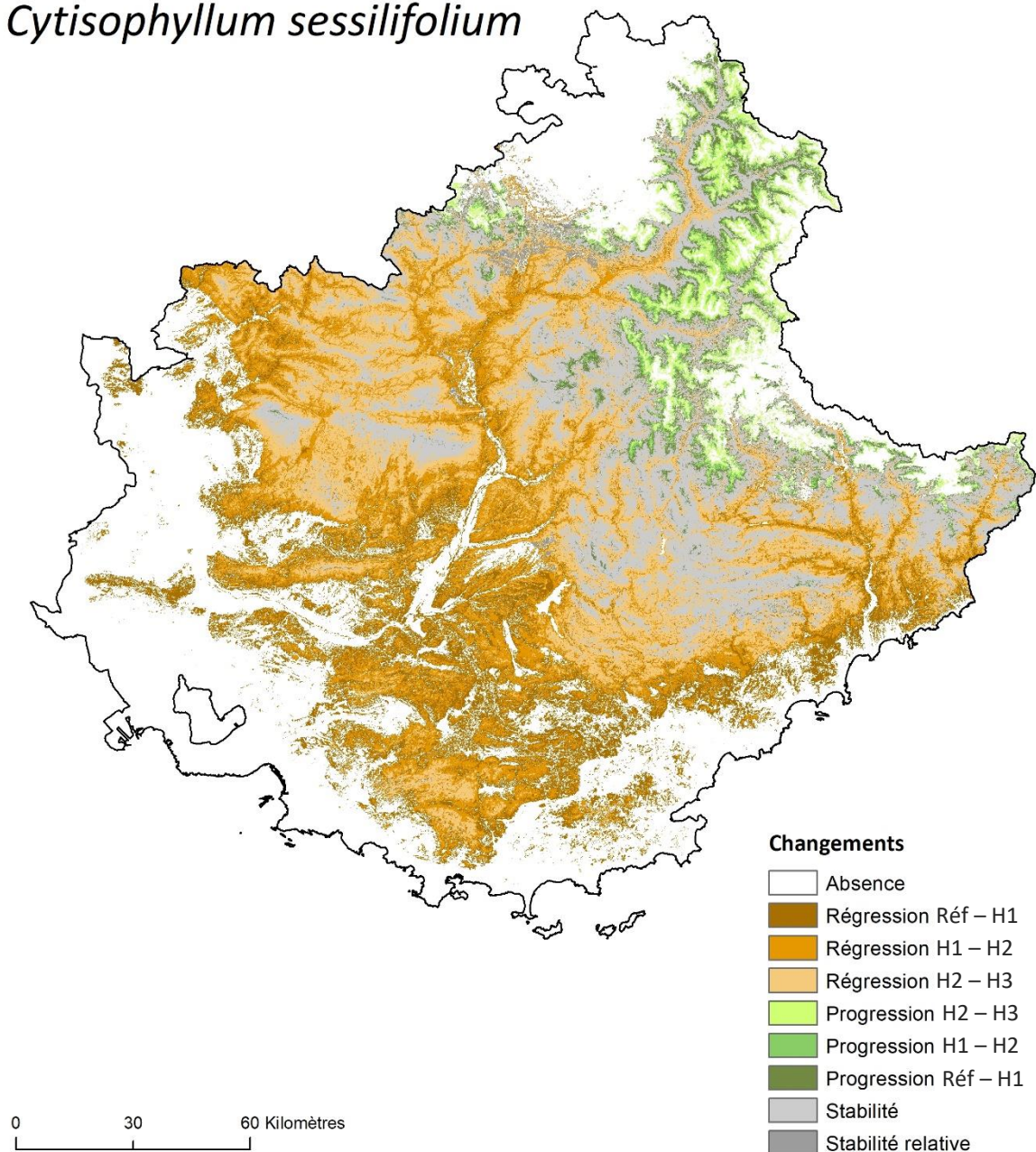


Figure A.6.3.33. Changements de l'aire de viabilité de *Cytisophyllum sessilifolium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Dryas octopetala

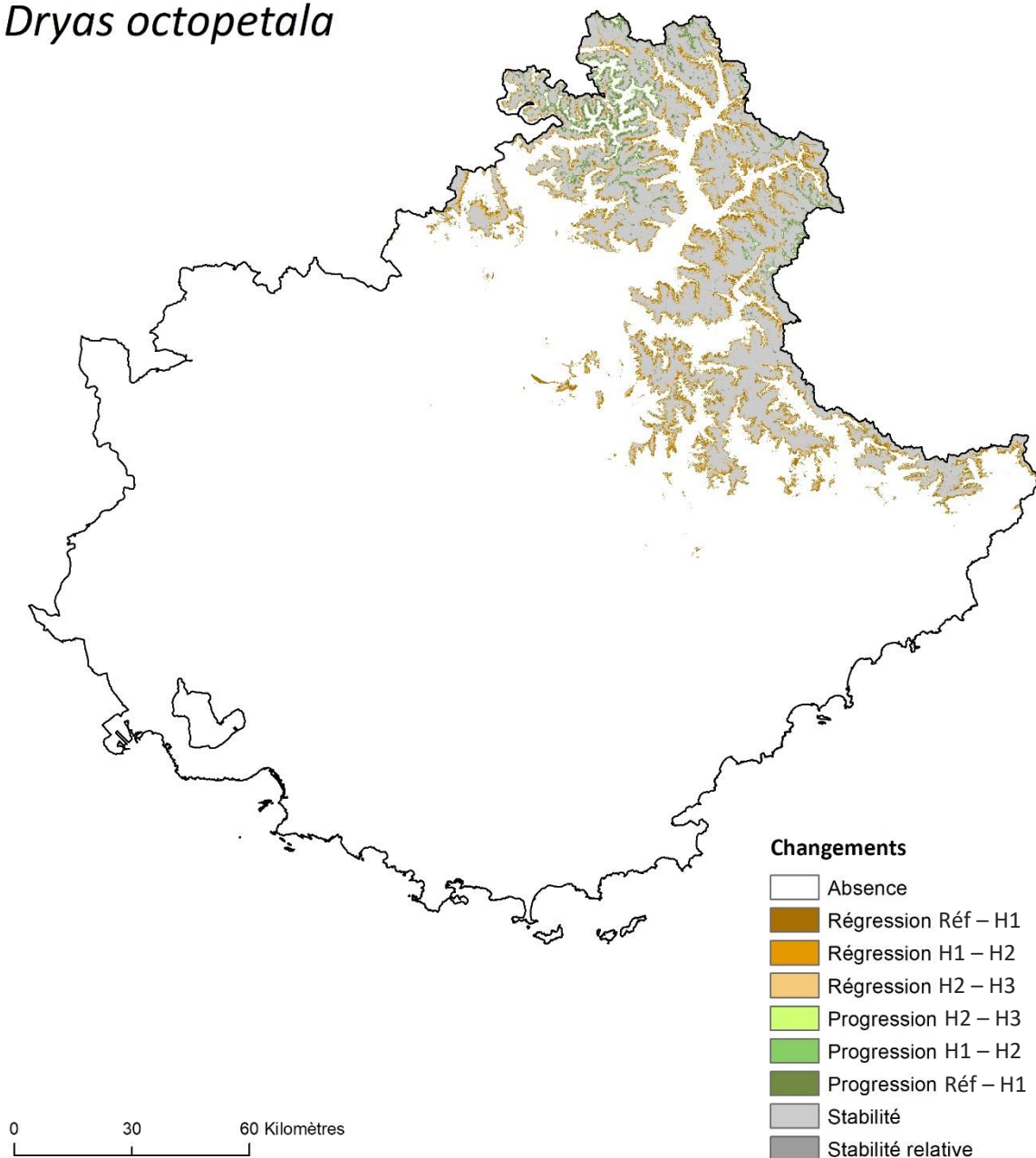


Figure A.6.3.34. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Dryas octopetala

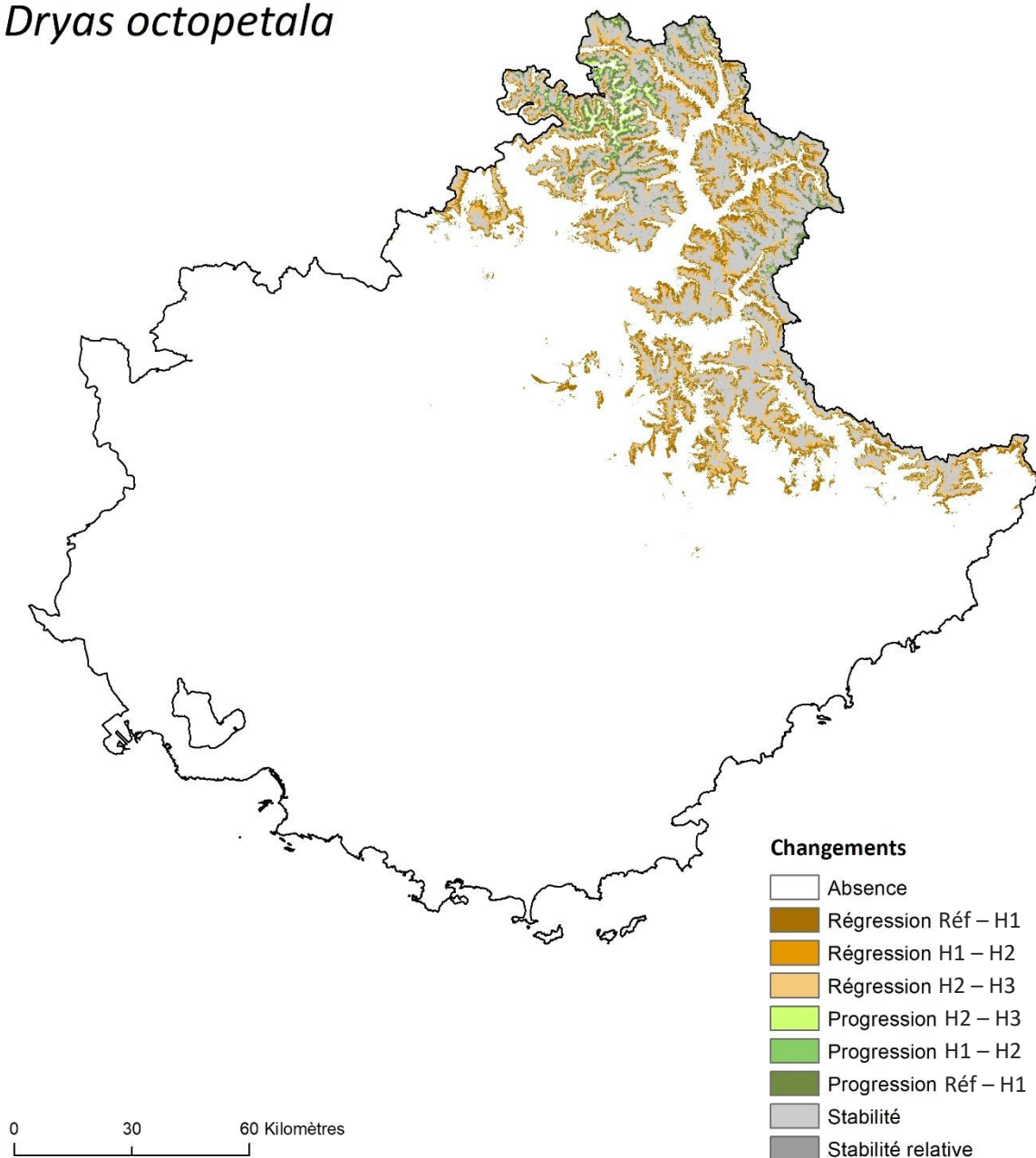


Figure A.6.3.35. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Dryas octopetala

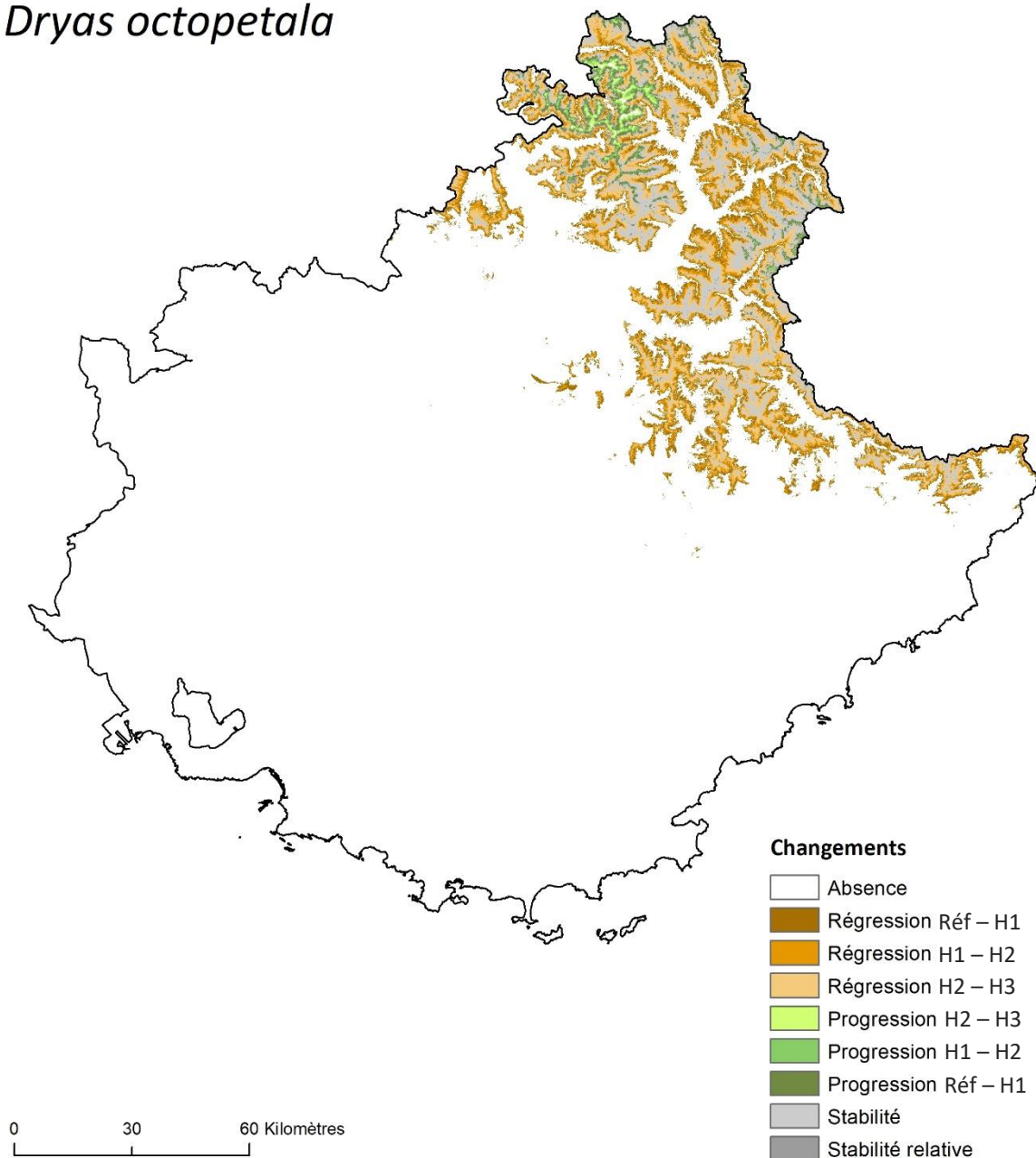


Figure A.6.3.36. Changements de l'aire de viabilité de *Dryas octopetala* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Gentiana bavarica

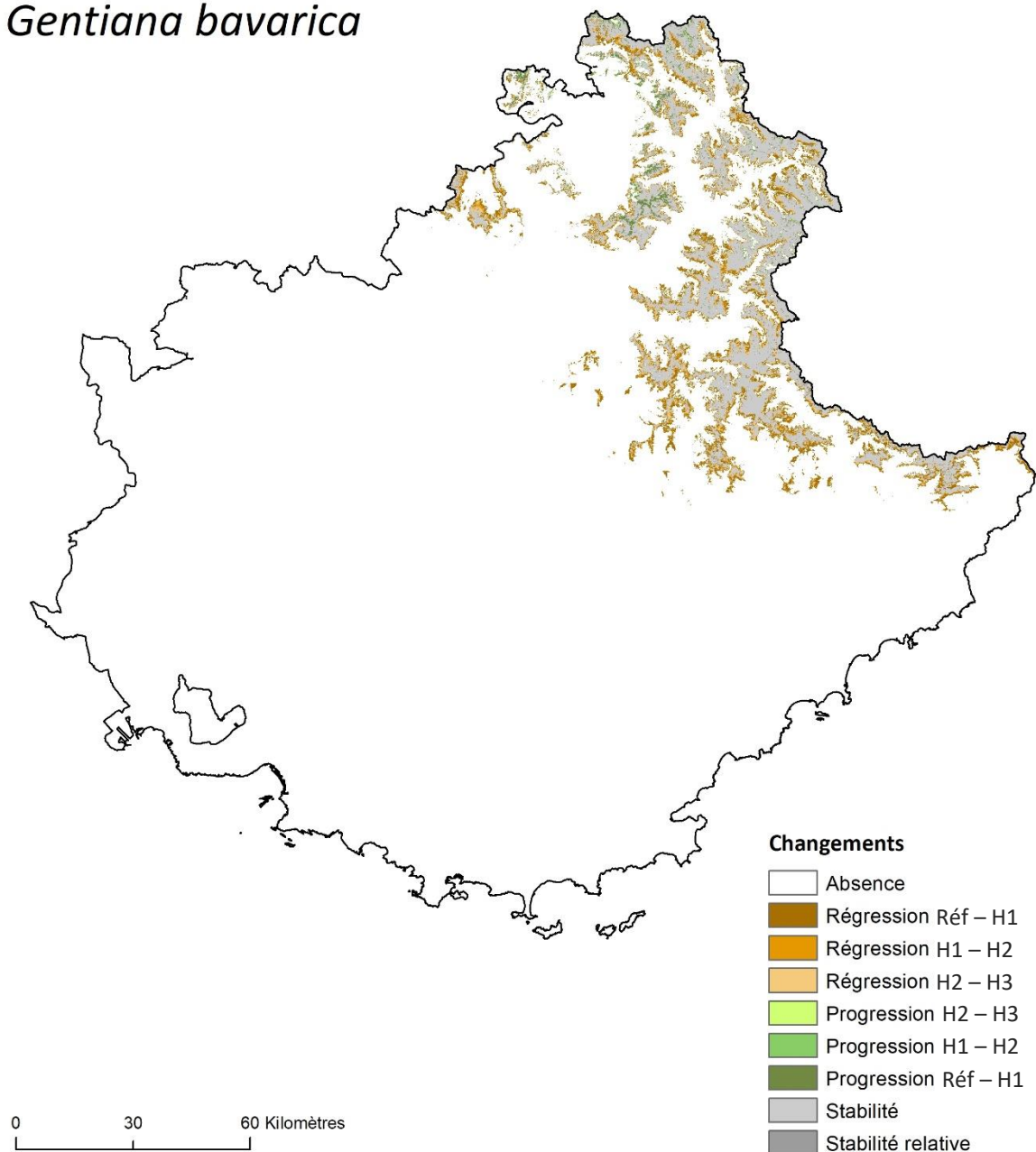


Figure A.6.3.37. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana bavarica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Gentiana bavarica

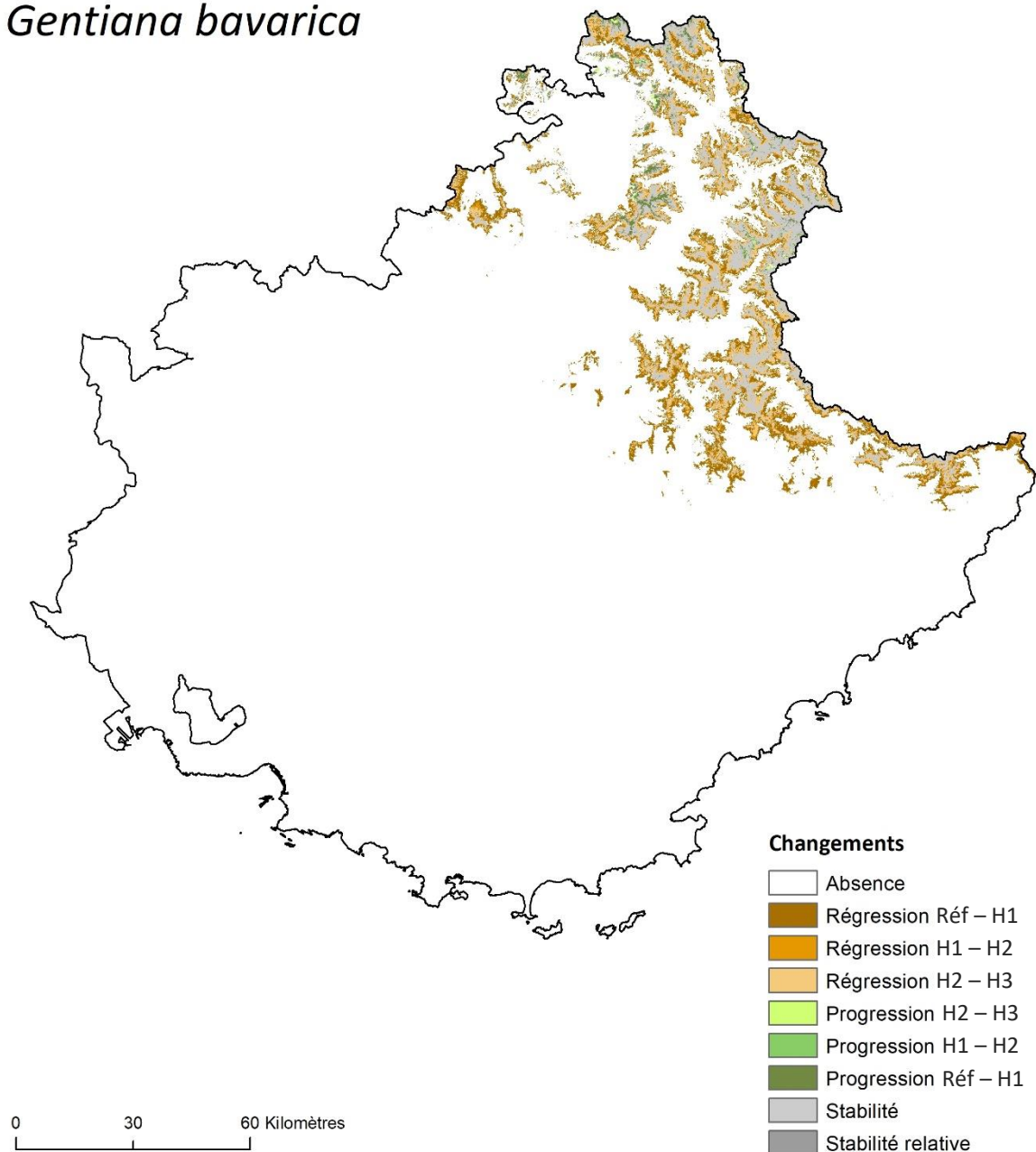


Figure A.6.3.38. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana bavarica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Gentiana bavarica

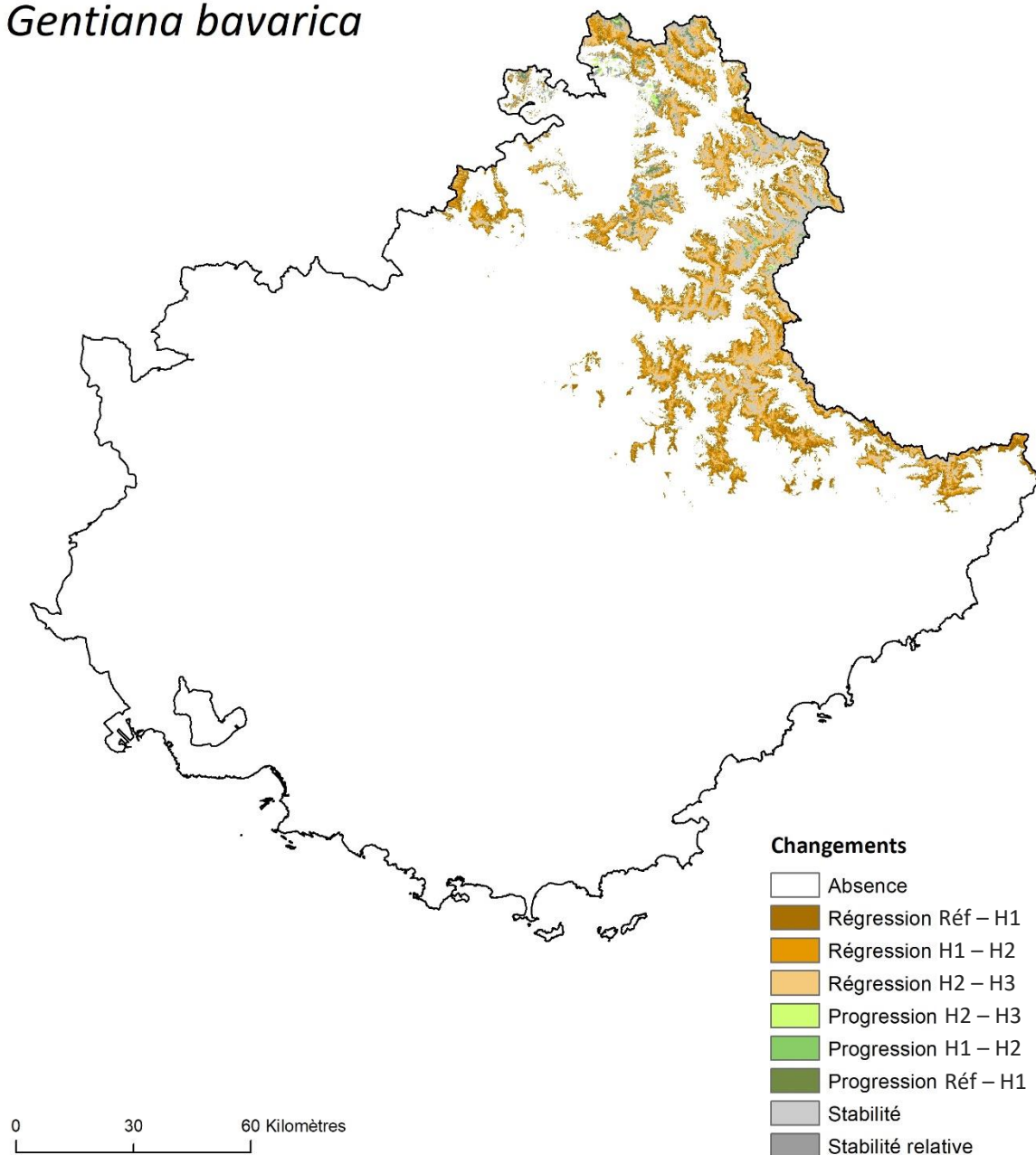


Figure A.6.3.39. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana bavarica* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Gentiana verna

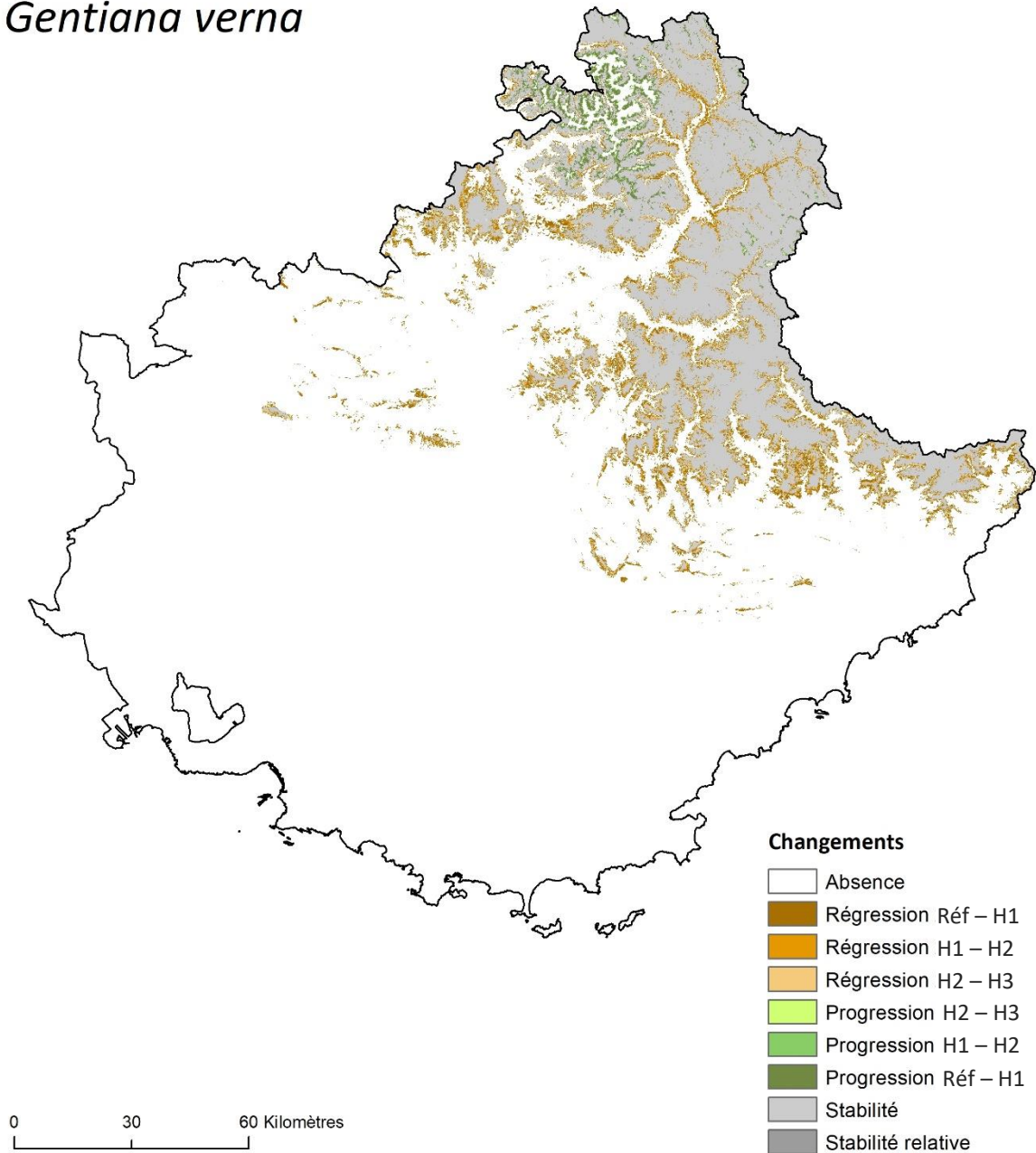


Figure A.6.3.40. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana verna* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Gentiana verna

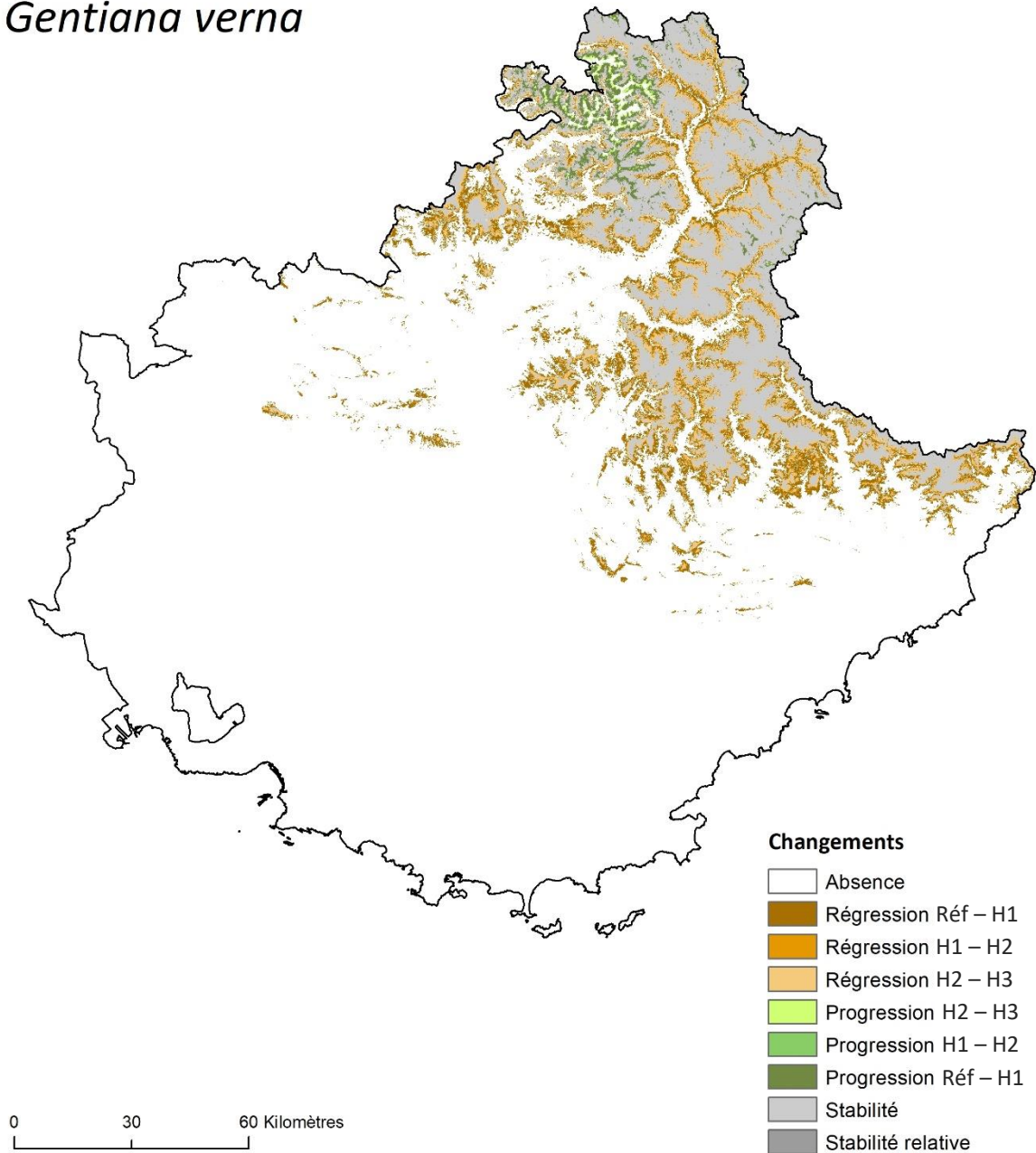


Figure A.6.3.41. Changements de l'aire de viabilité de *Gentiana verna* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Gentiana verna

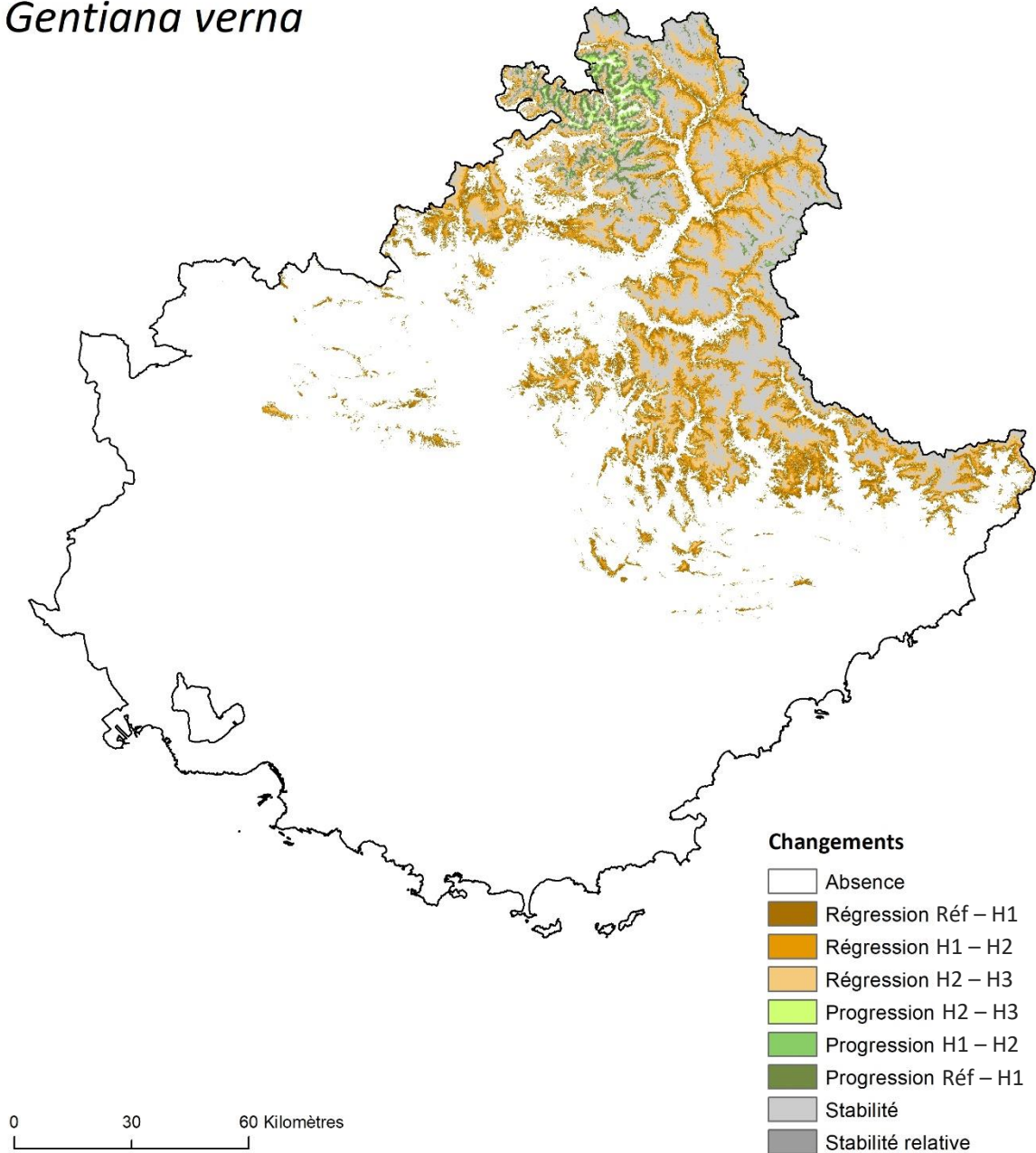


Figure A.6.3.42. Changements de l’aire de viabilité de *Gentiana verna* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l’aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l’aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l’horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 ou H2.

Juniperus oxycedrus

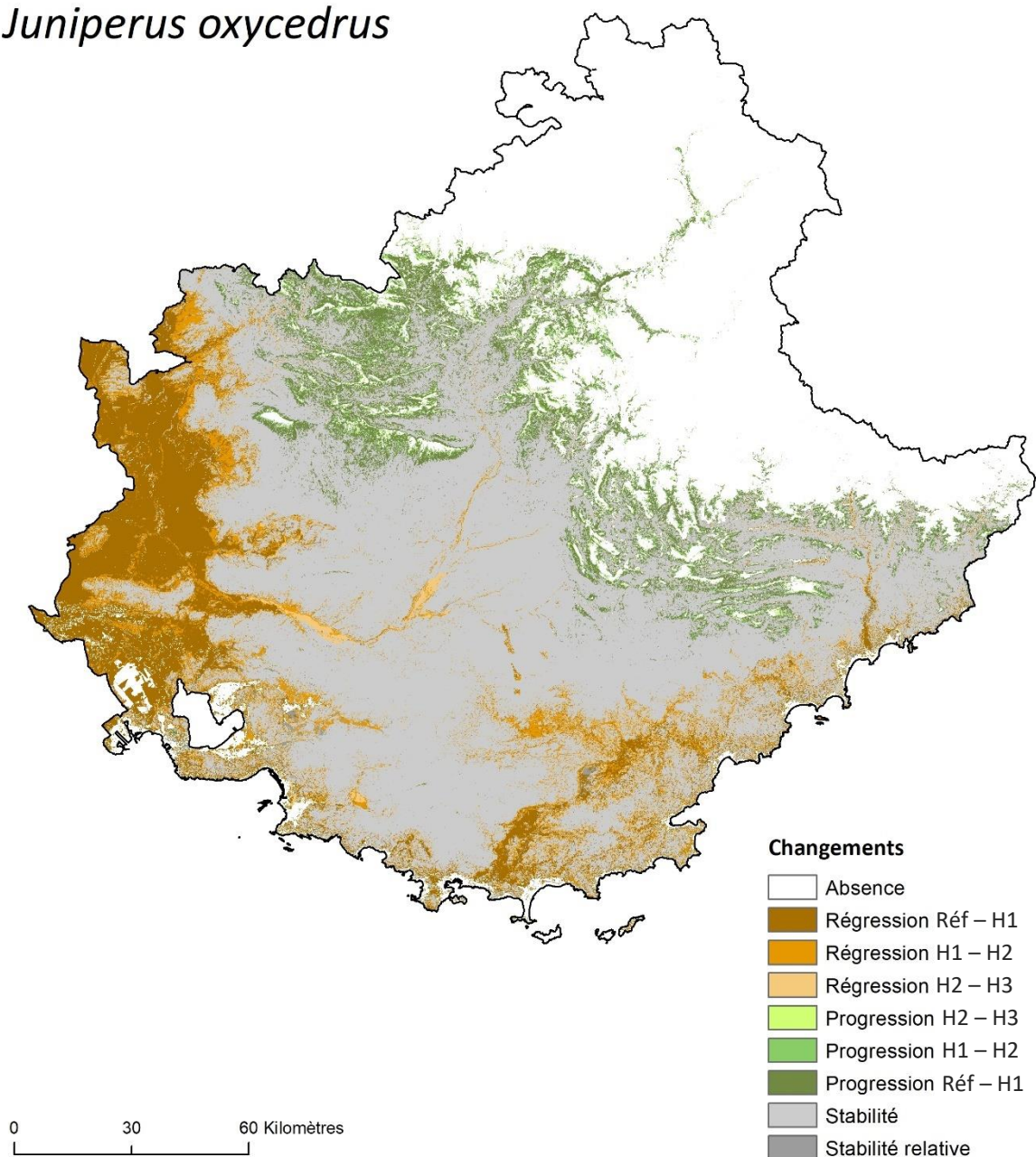


Figure A.6.3.43. Changements de l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Juniperus oxycedrus

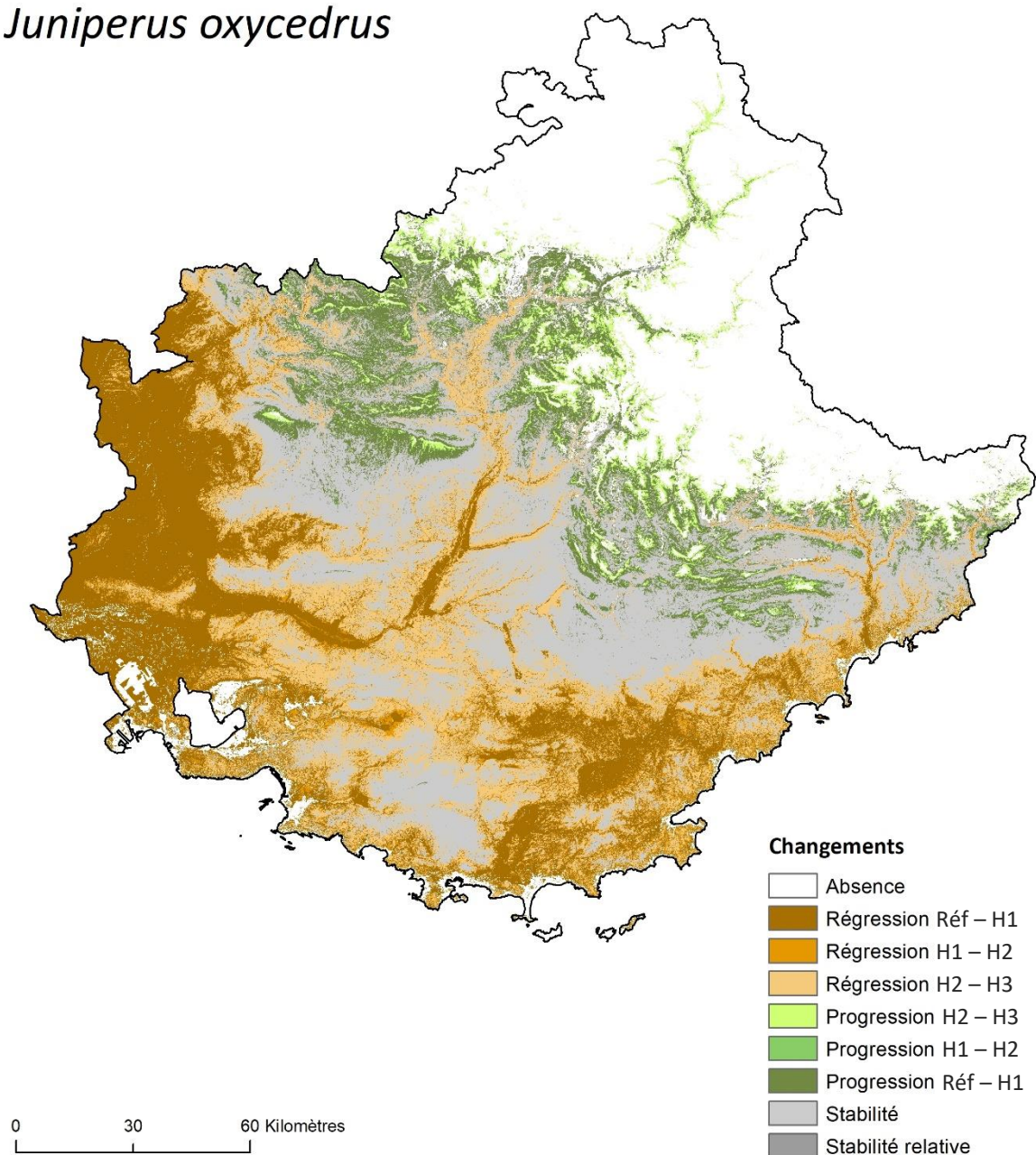


Figure A.6.3.44. Changements de l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Juniperus oxycedrus

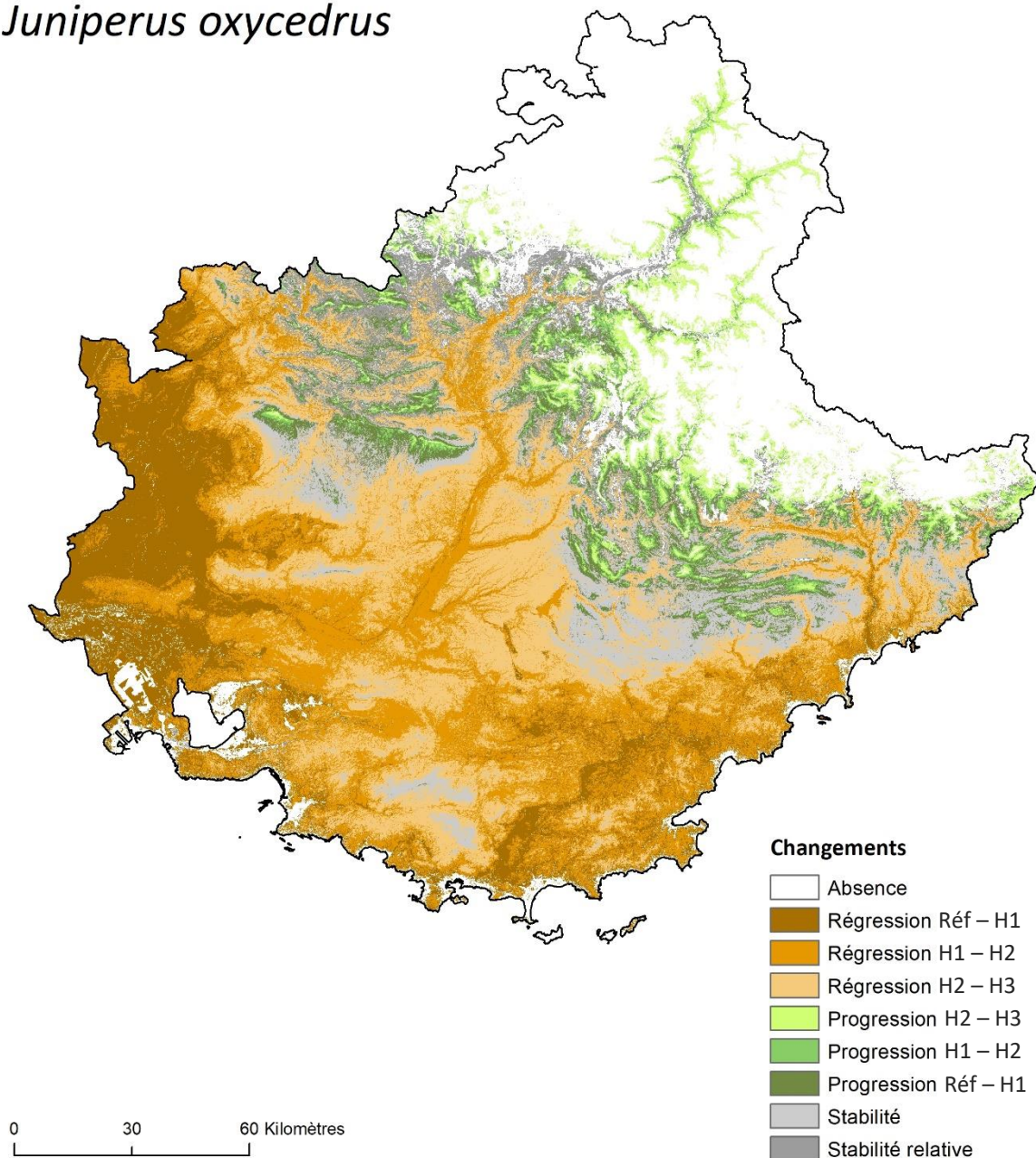


Figure A.6.3.45. Changements de l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Lilium pomponium

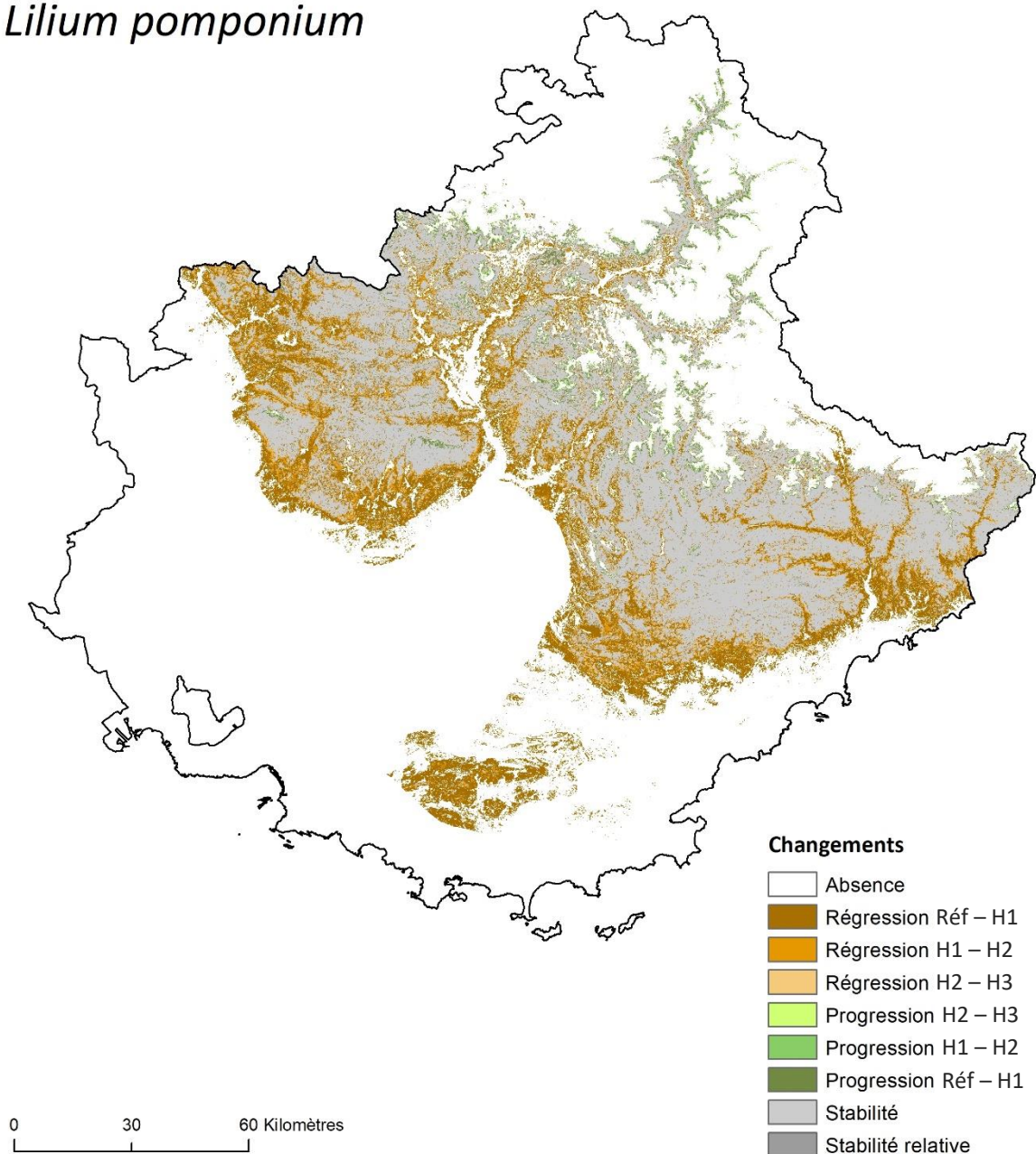


Figure A.6.3.46. Changements de l'aire de viabilité de *Lilium pomponium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Lilium pomponium

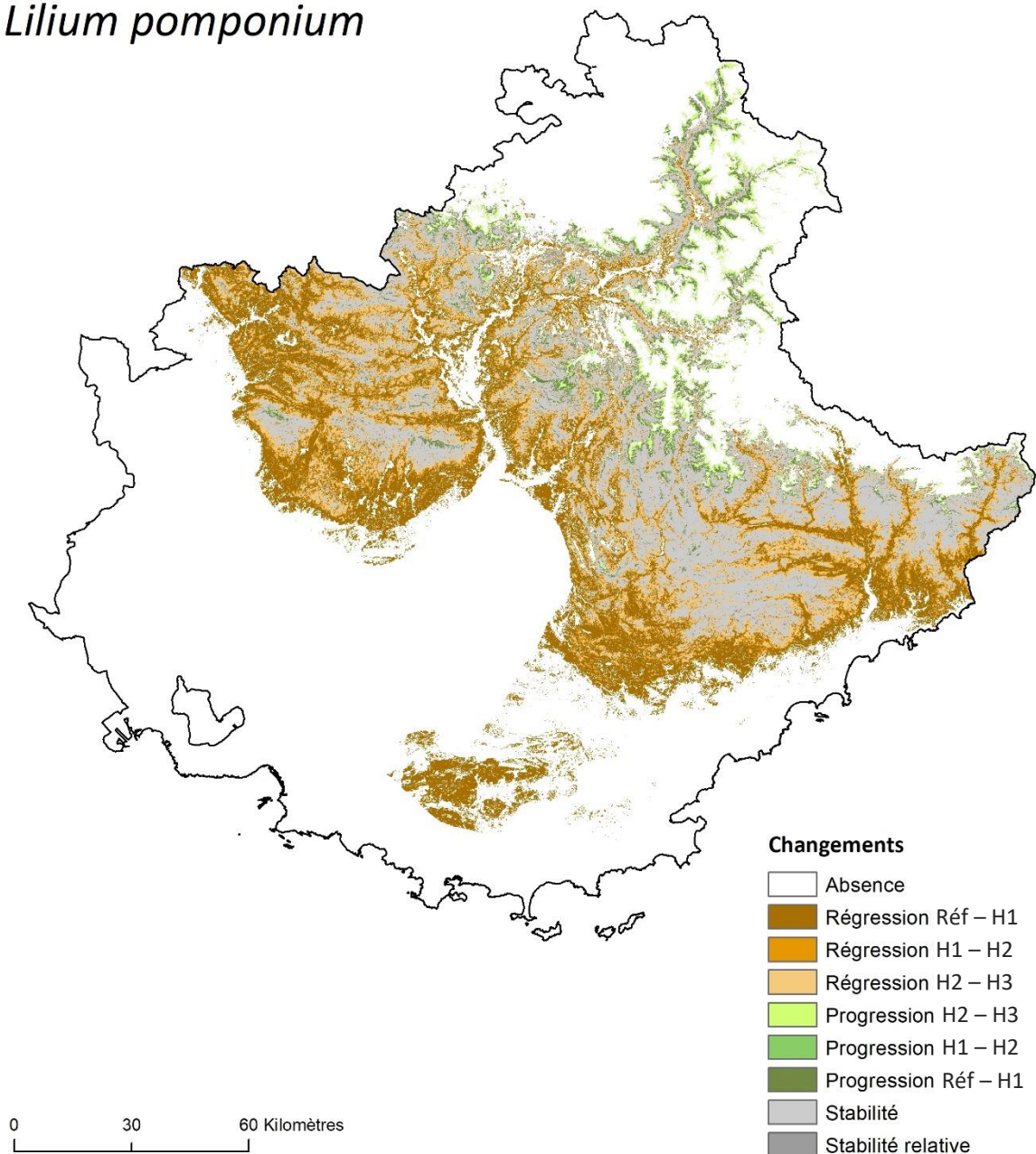


Figure A.6.3.47. Changements de l'aire de viabilité de *Lilium pomponium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Lilium pomponium

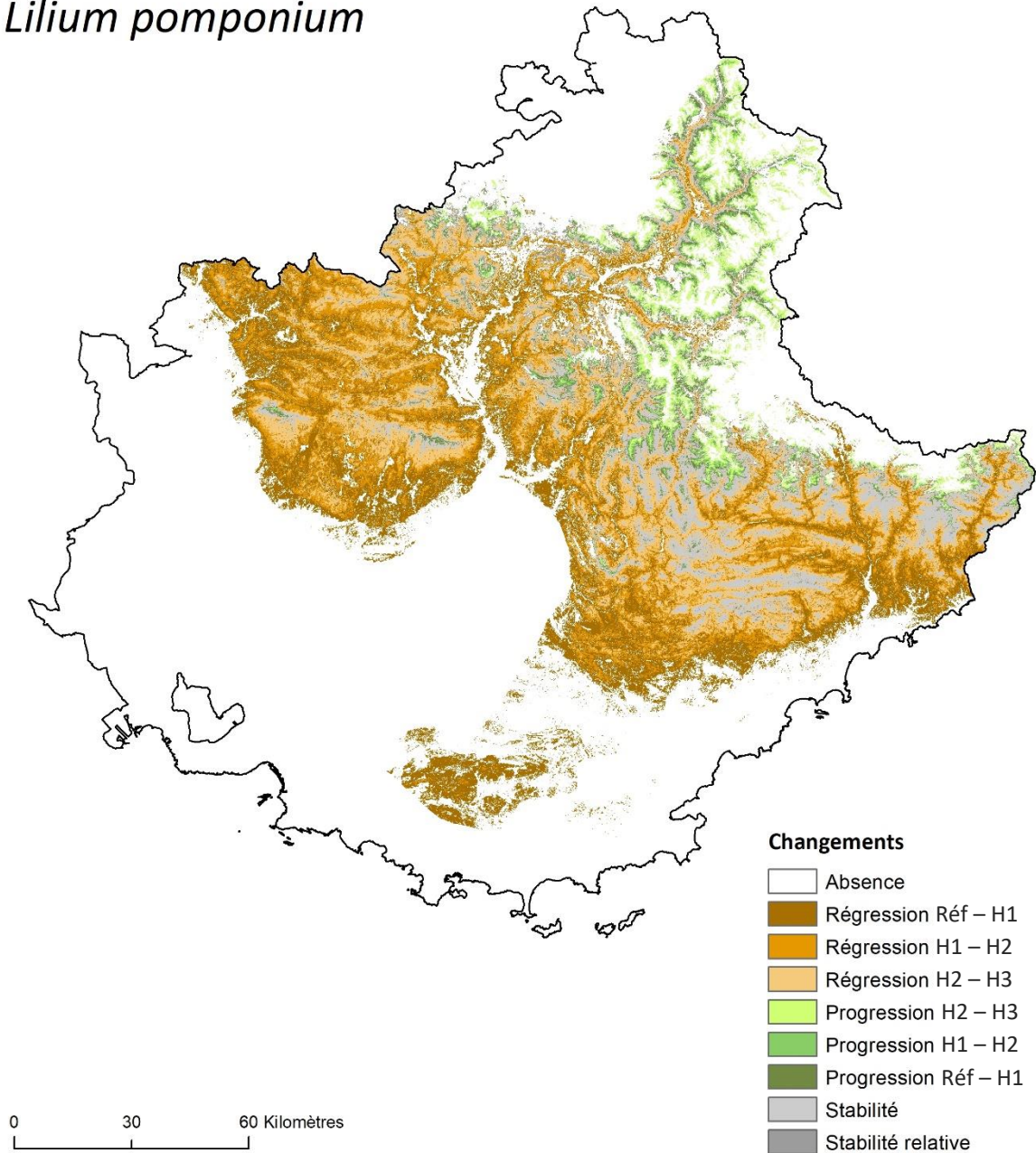


Figure A.6.3.48. Changements de l'aire de viabilité de *Lilium pomponium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Ostrya carpinifolia

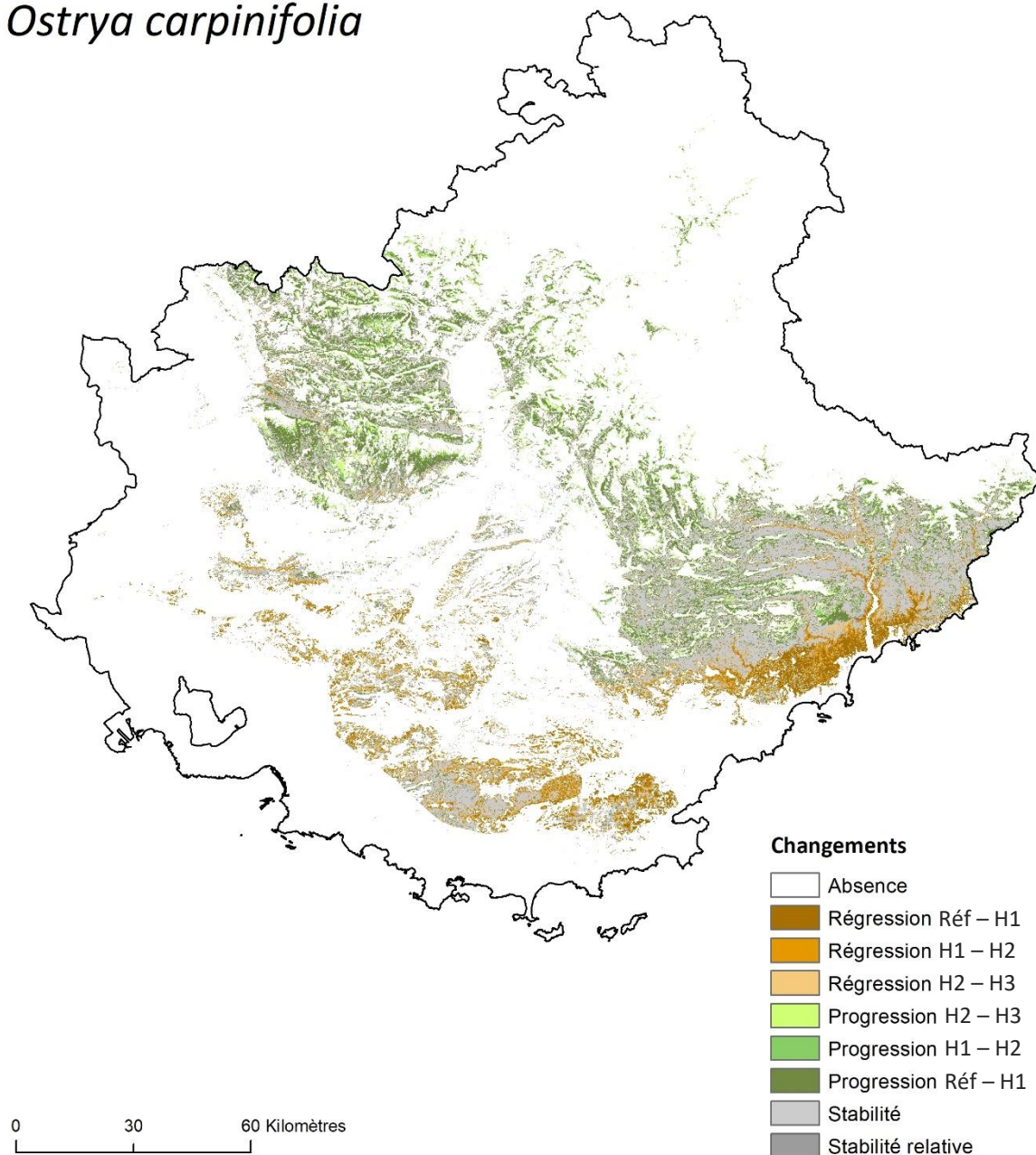


Figure A.6.3.49. Changements de l'aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Ostrya carpinifolia

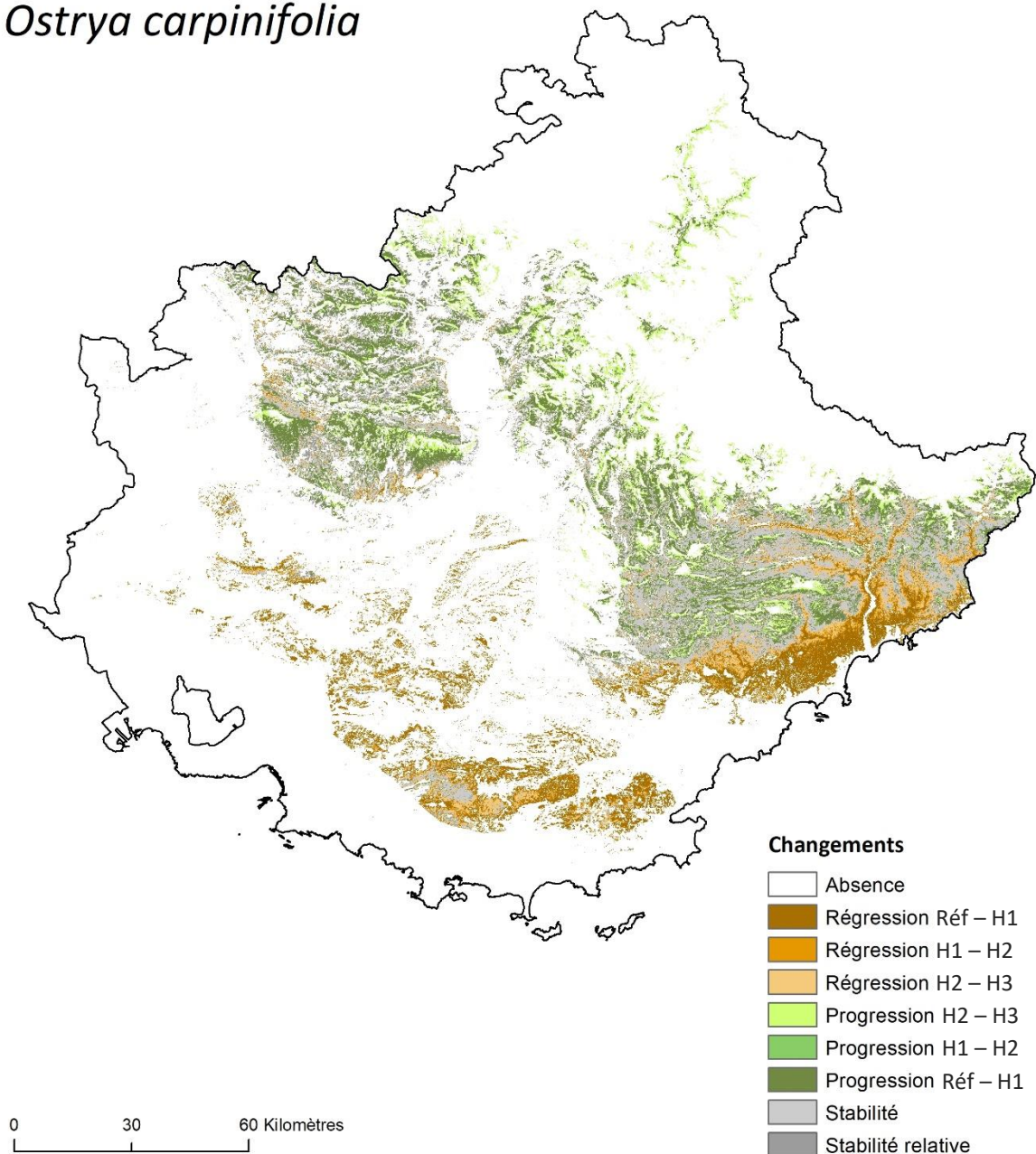


Figure A.6.3.50. Changements de l'aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Ostrya carpinifolia

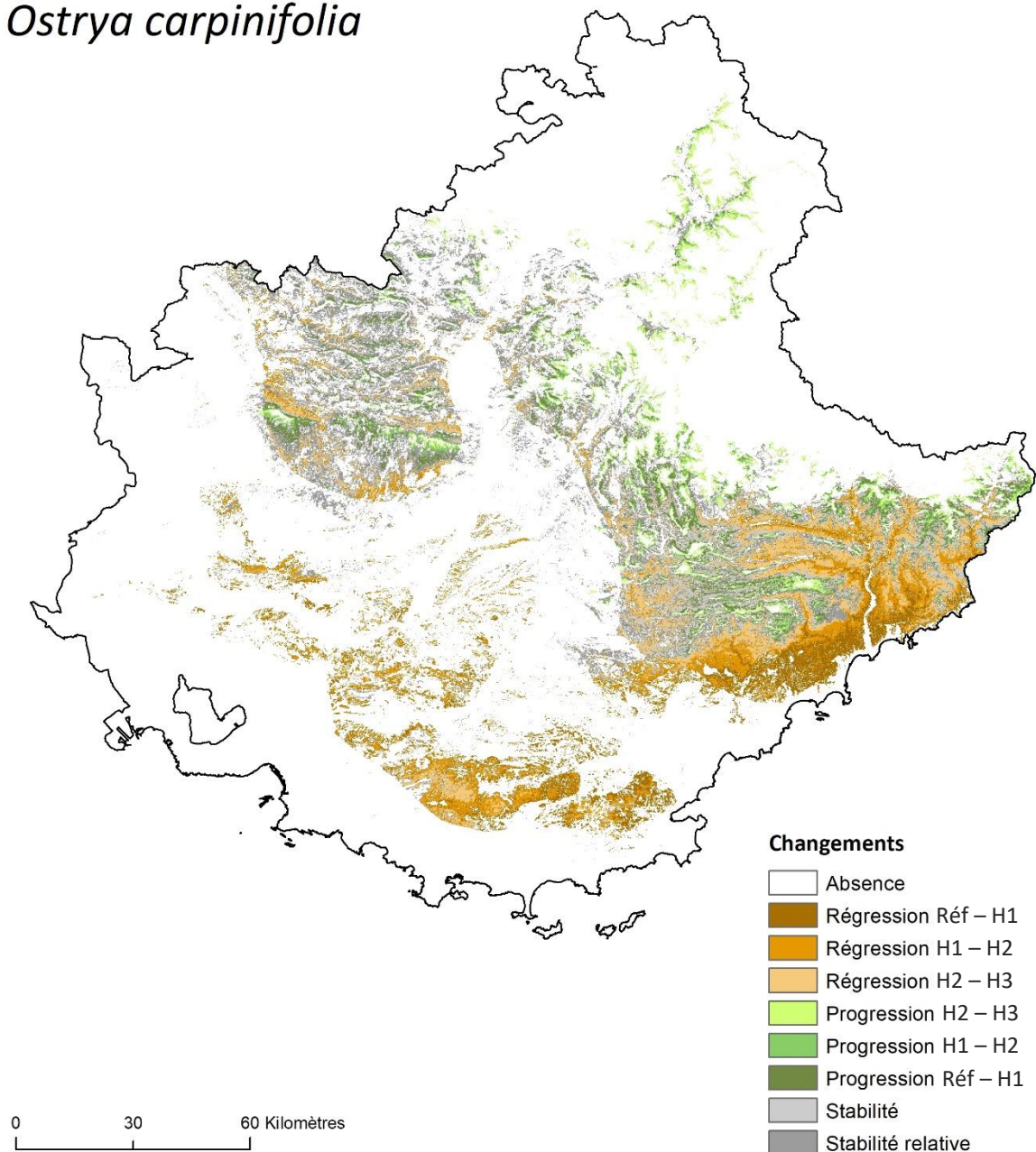


Figure A.6.3.51. Changements de l'aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Pinus cembra

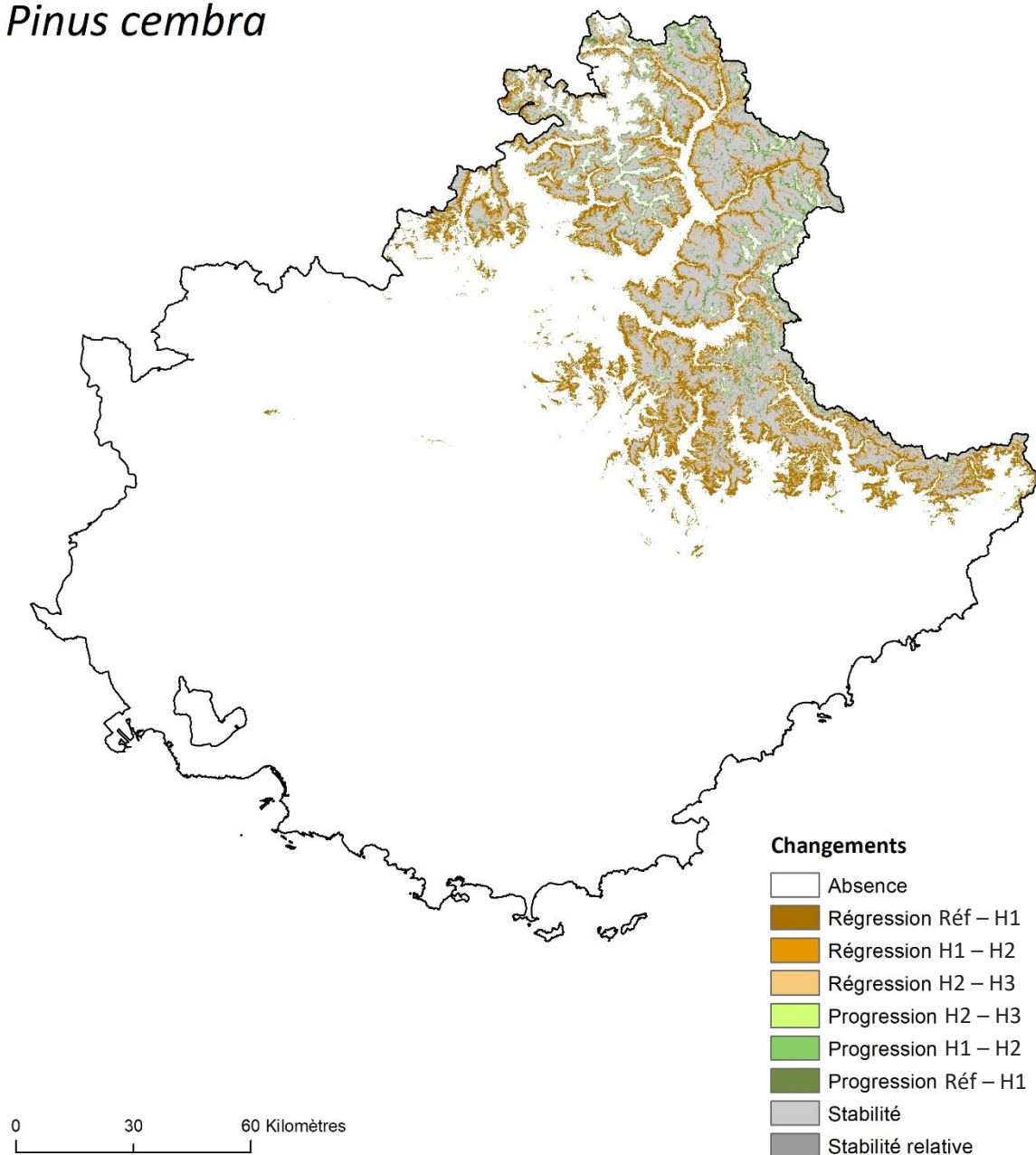


Figure A.6.3.52. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Pinus cembra

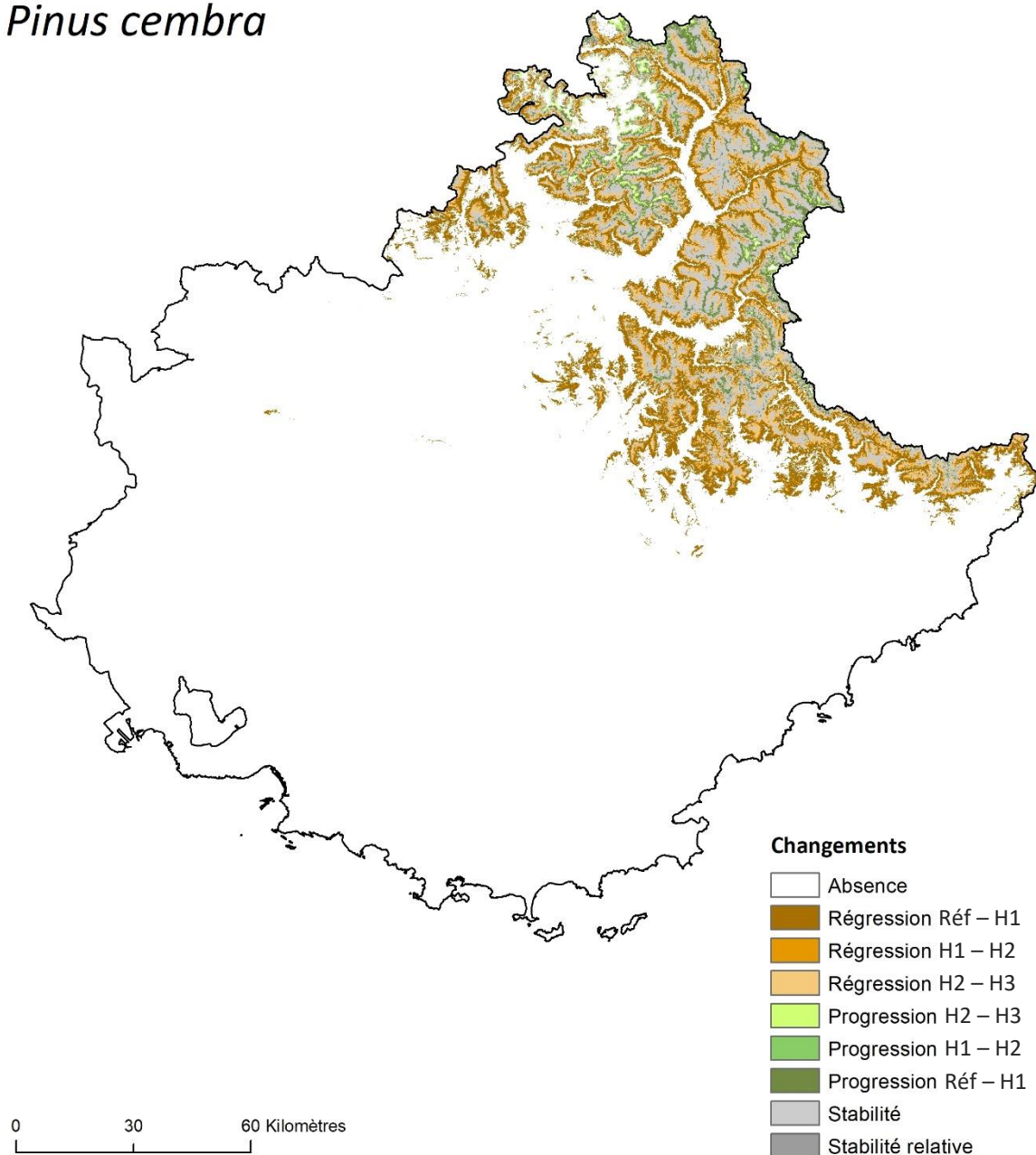


Figure A.6.3.53. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Pinus cembra

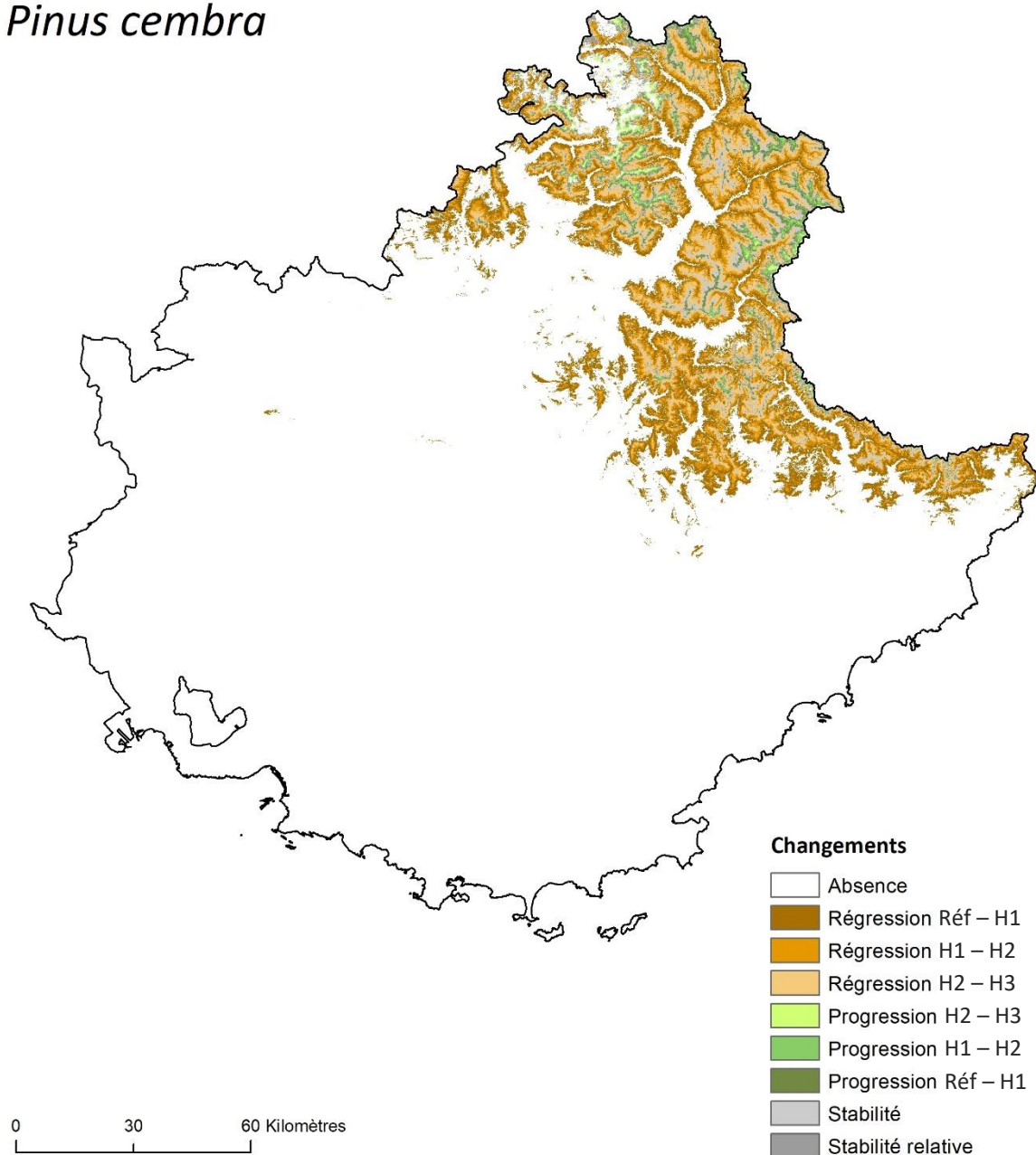


Figure A.6.3.54. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Pinus uncinata

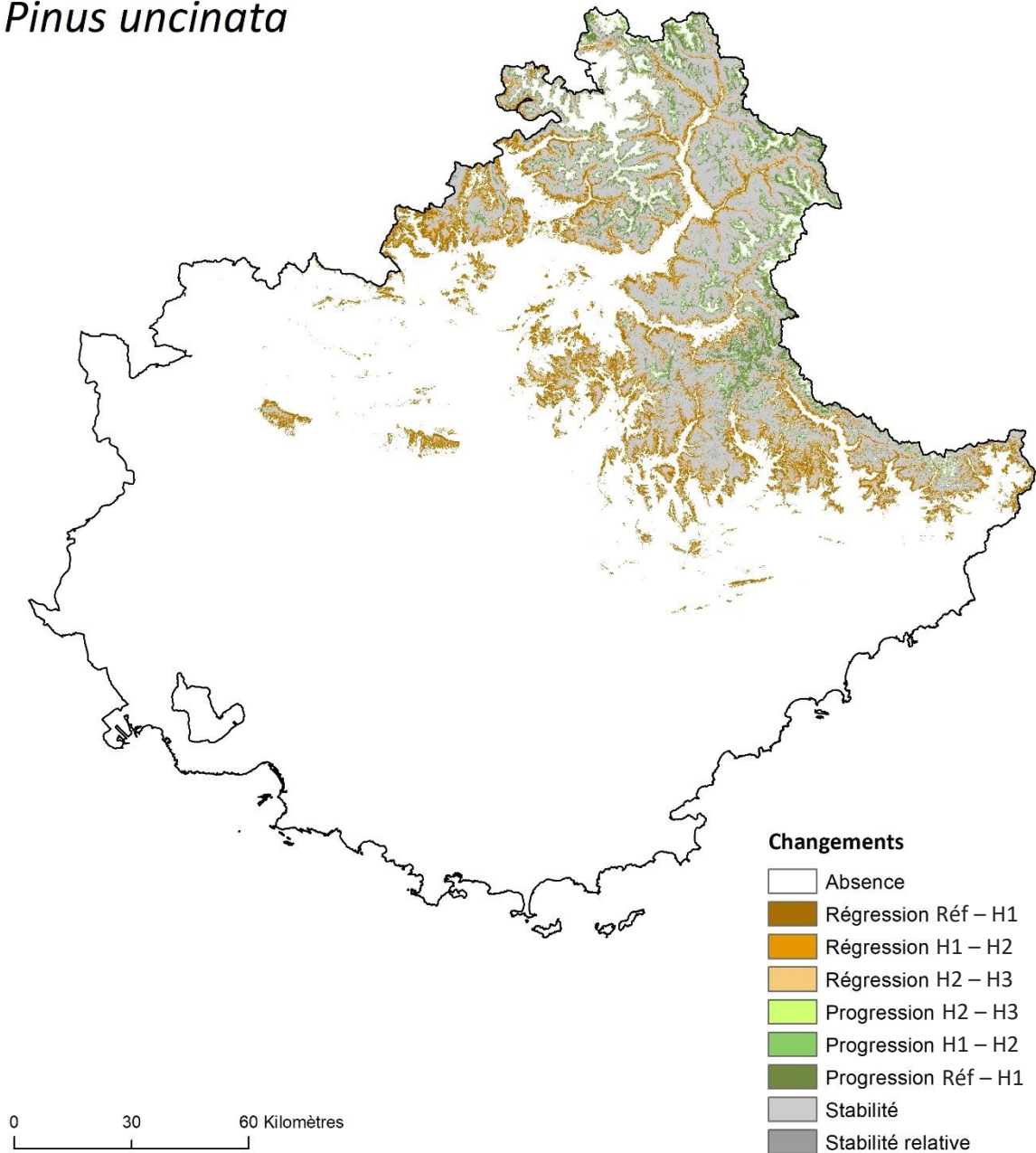


Figure A.6.3.55. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Pinus uncinata

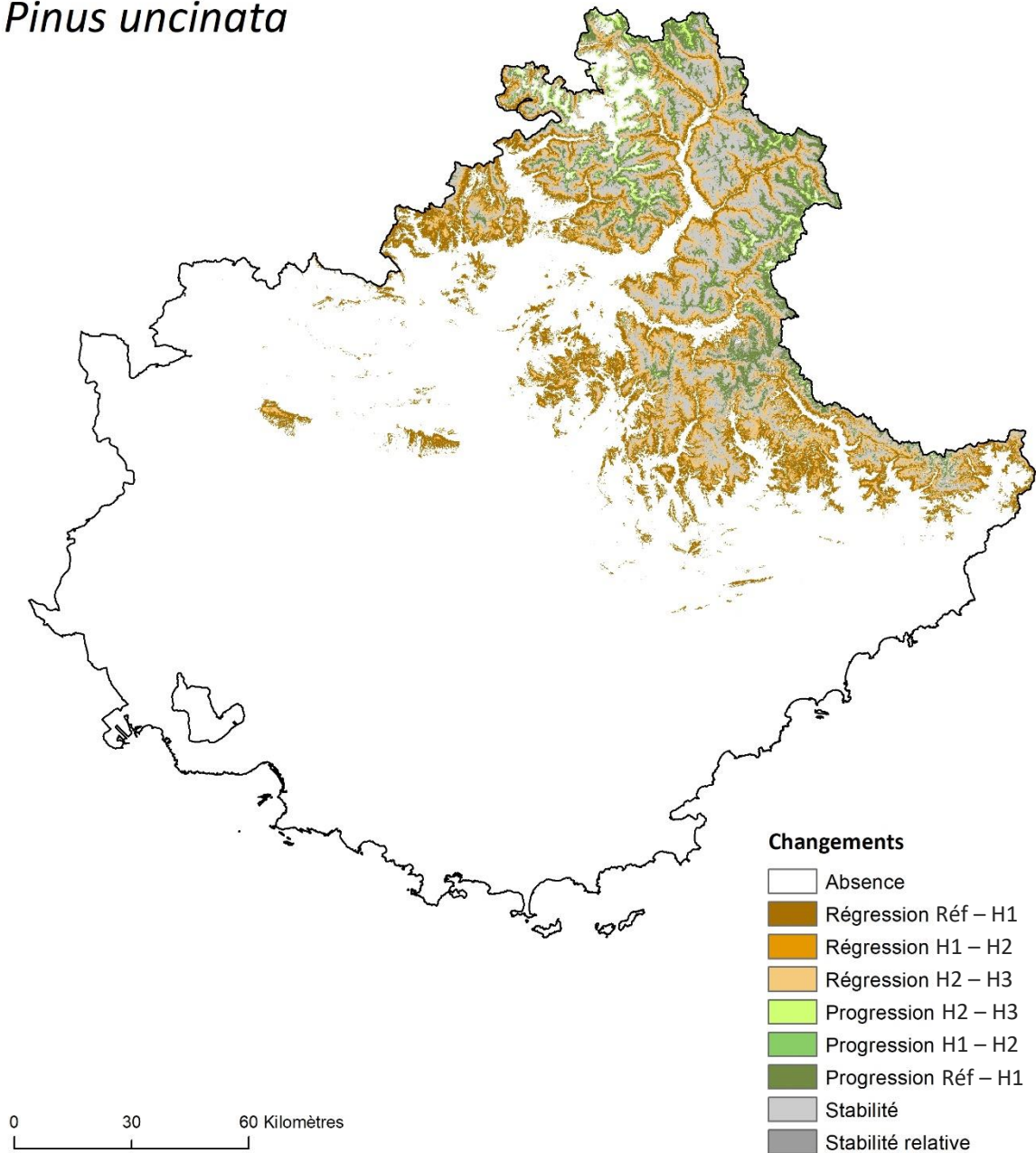


Figure A.6.3.56. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Pinus uncinata

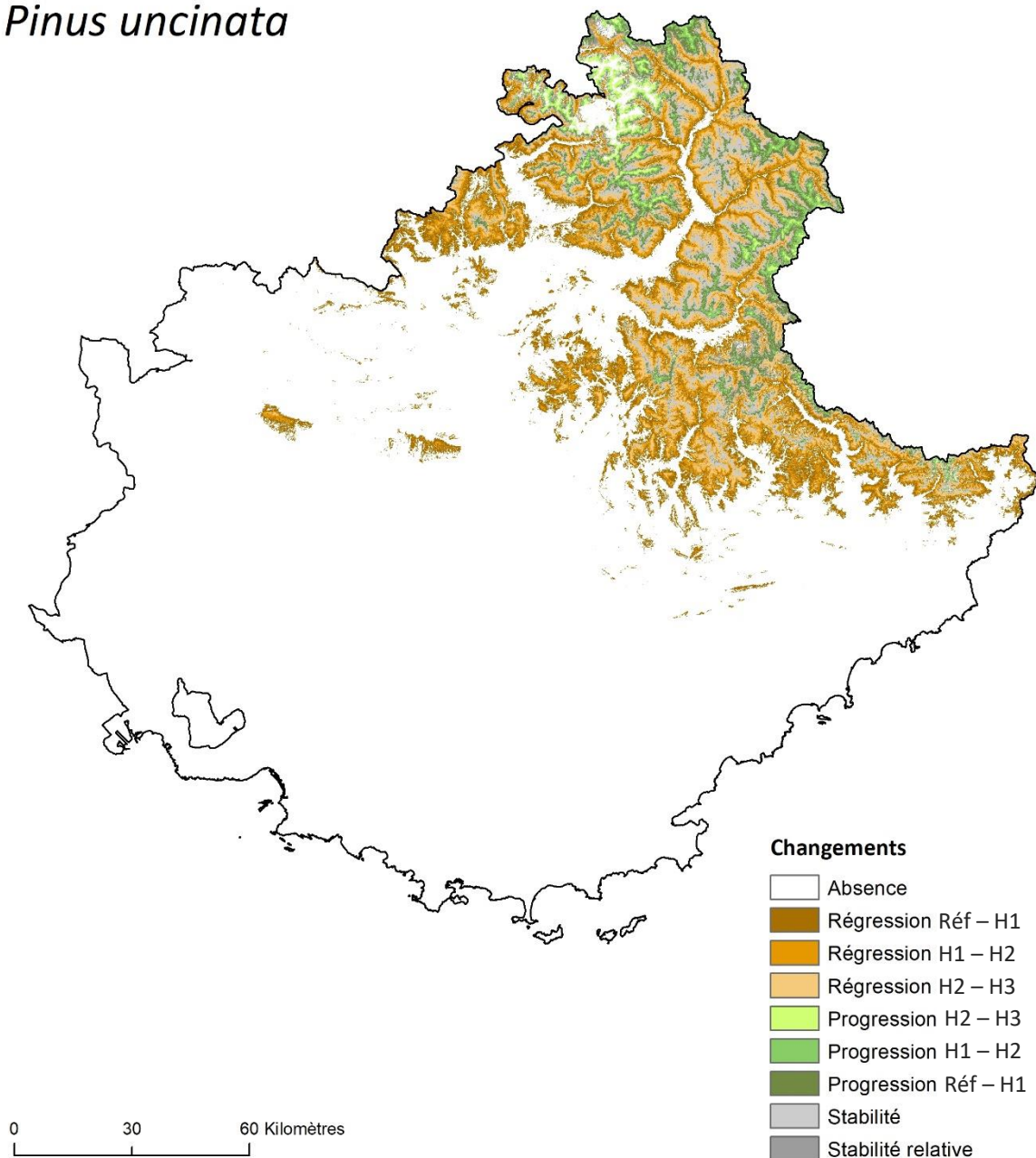


Figure A.6.3.57. Changements de l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Primula marginata

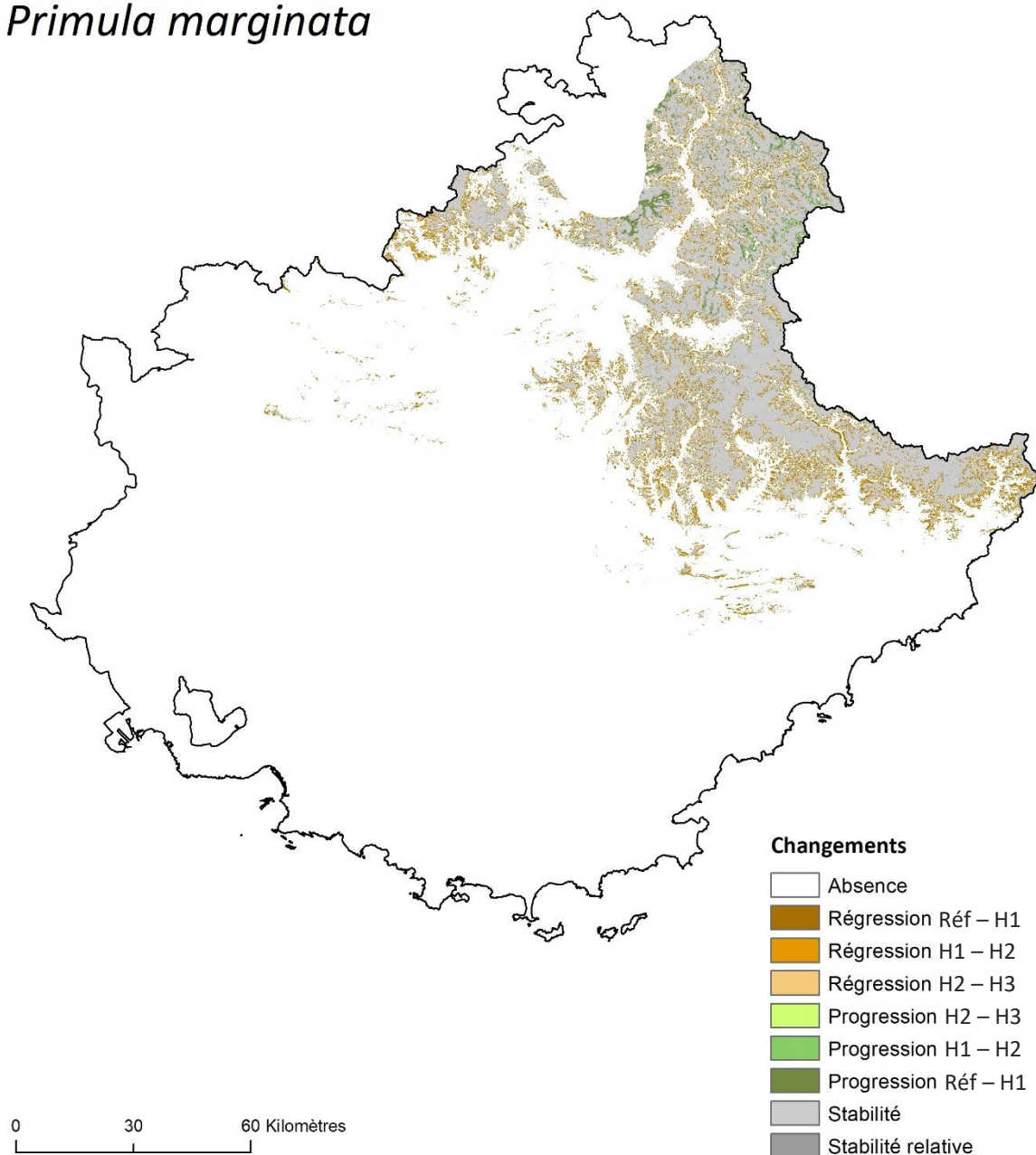


Figure A.6.3.58. Changements de l’aire de viabilité de *Primula marginata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l’aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l’aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l’horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 ou H2.

Primula marginata

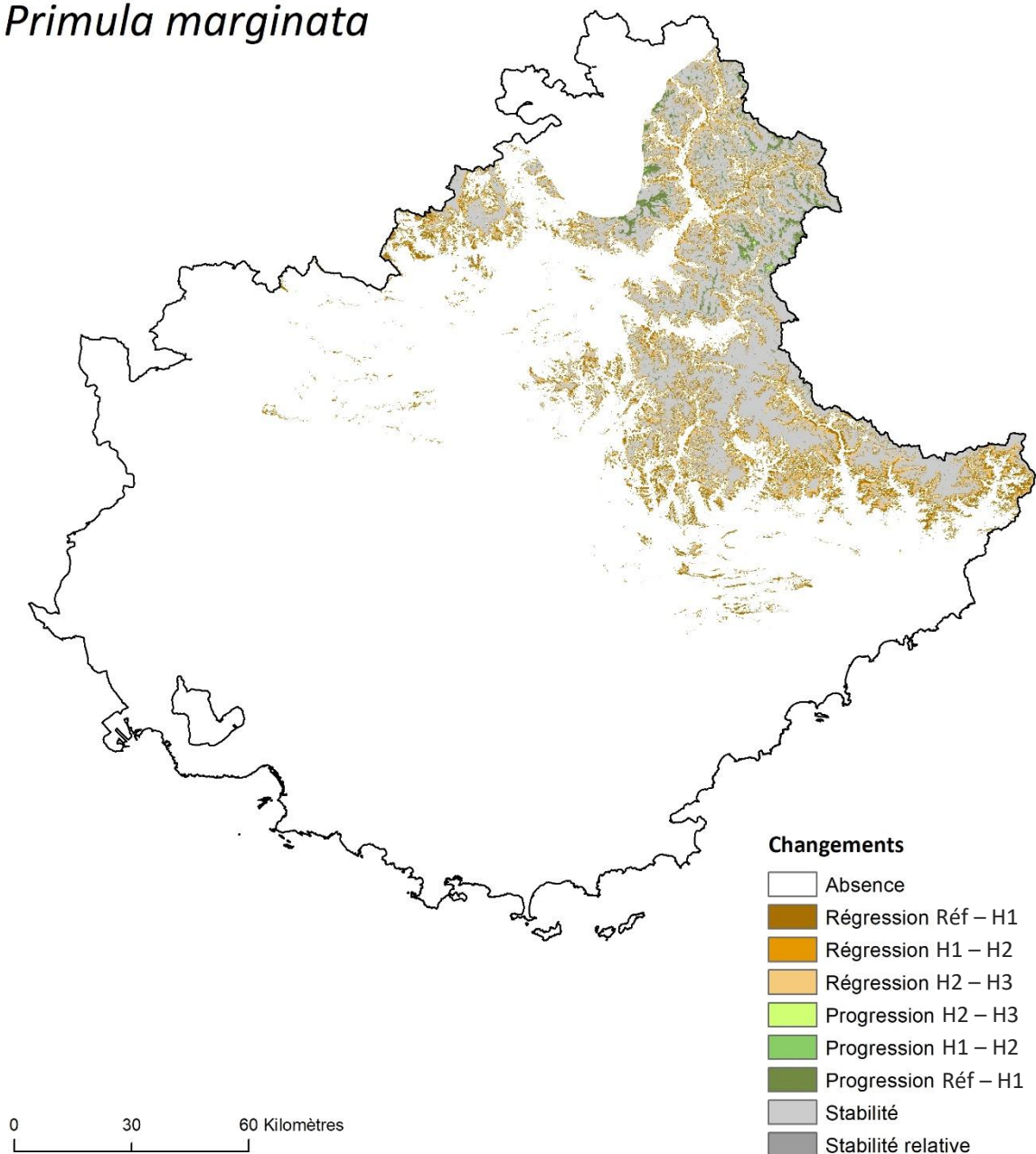


Figure A.6.3.59. Changements de l’aire de viabilité de *Primula marginata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l’aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l’aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l’horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 ou H2.

Primula marginata

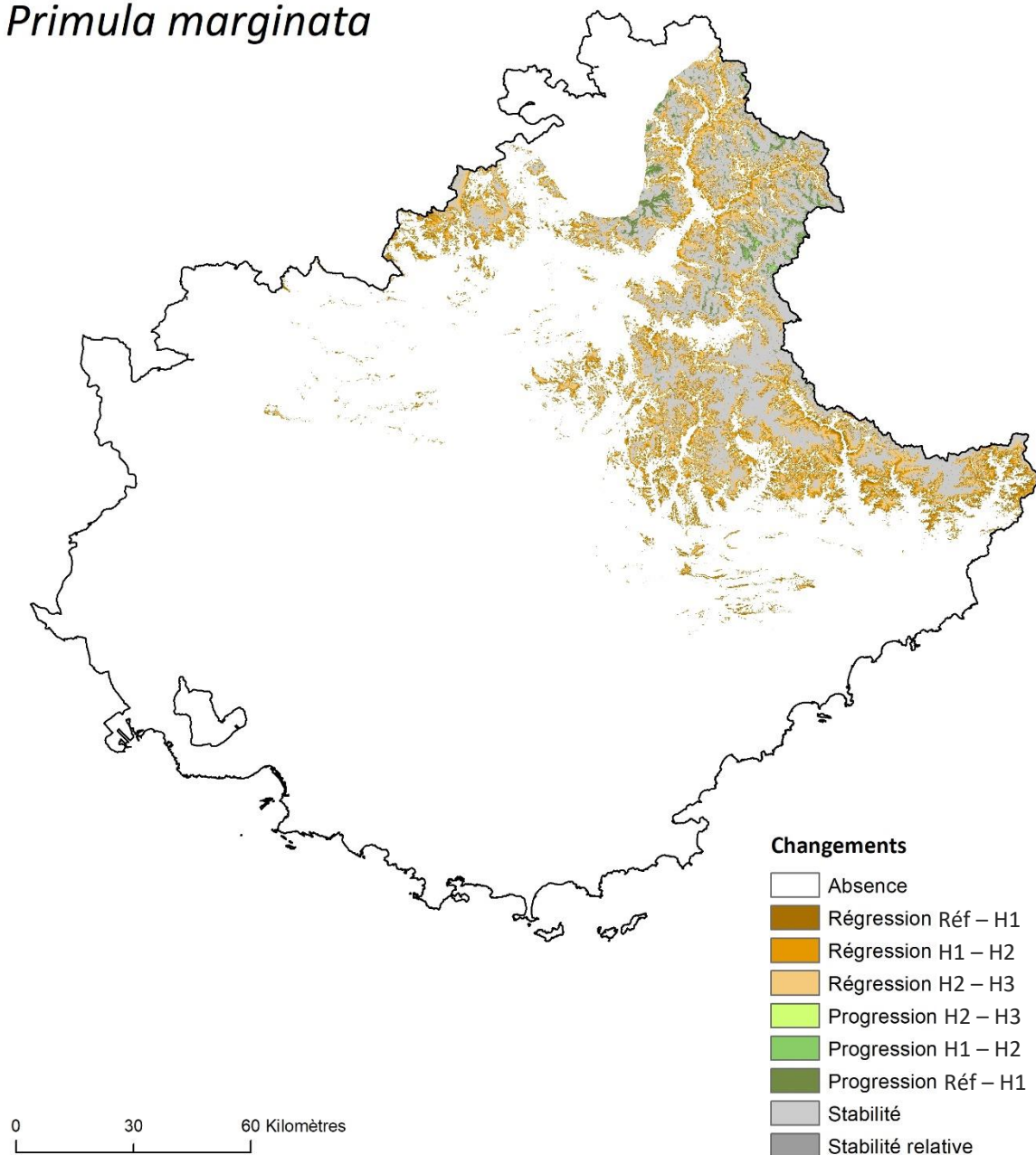


Figure A.6.3.60. Changements de l'aire de viabilité de *Primula marginata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Prenanthes purpurea

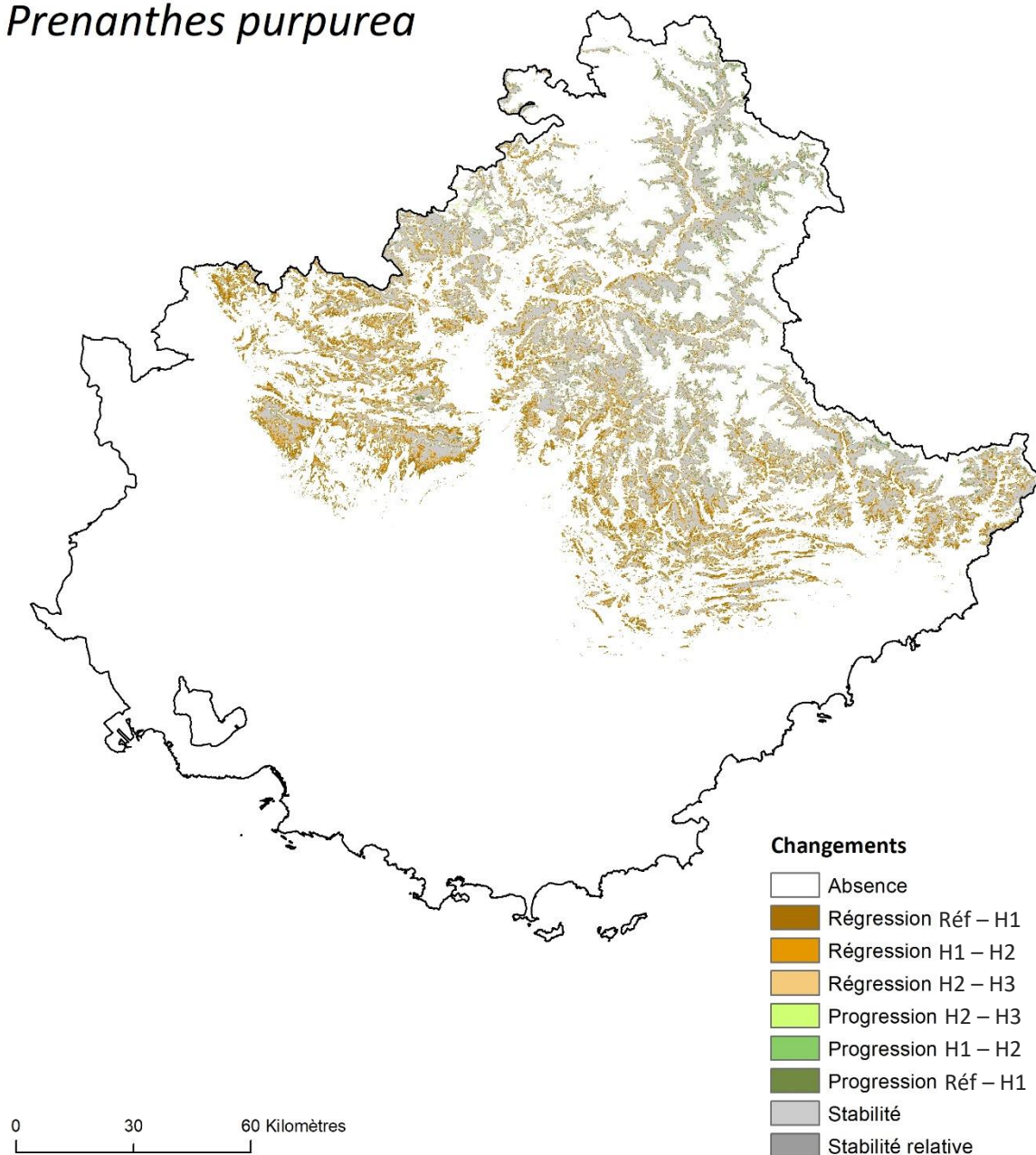


Figure A.6.3.61. Changements de l'aire de viabilité de *Prenanthes purpurea* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Prenanthes purpurea

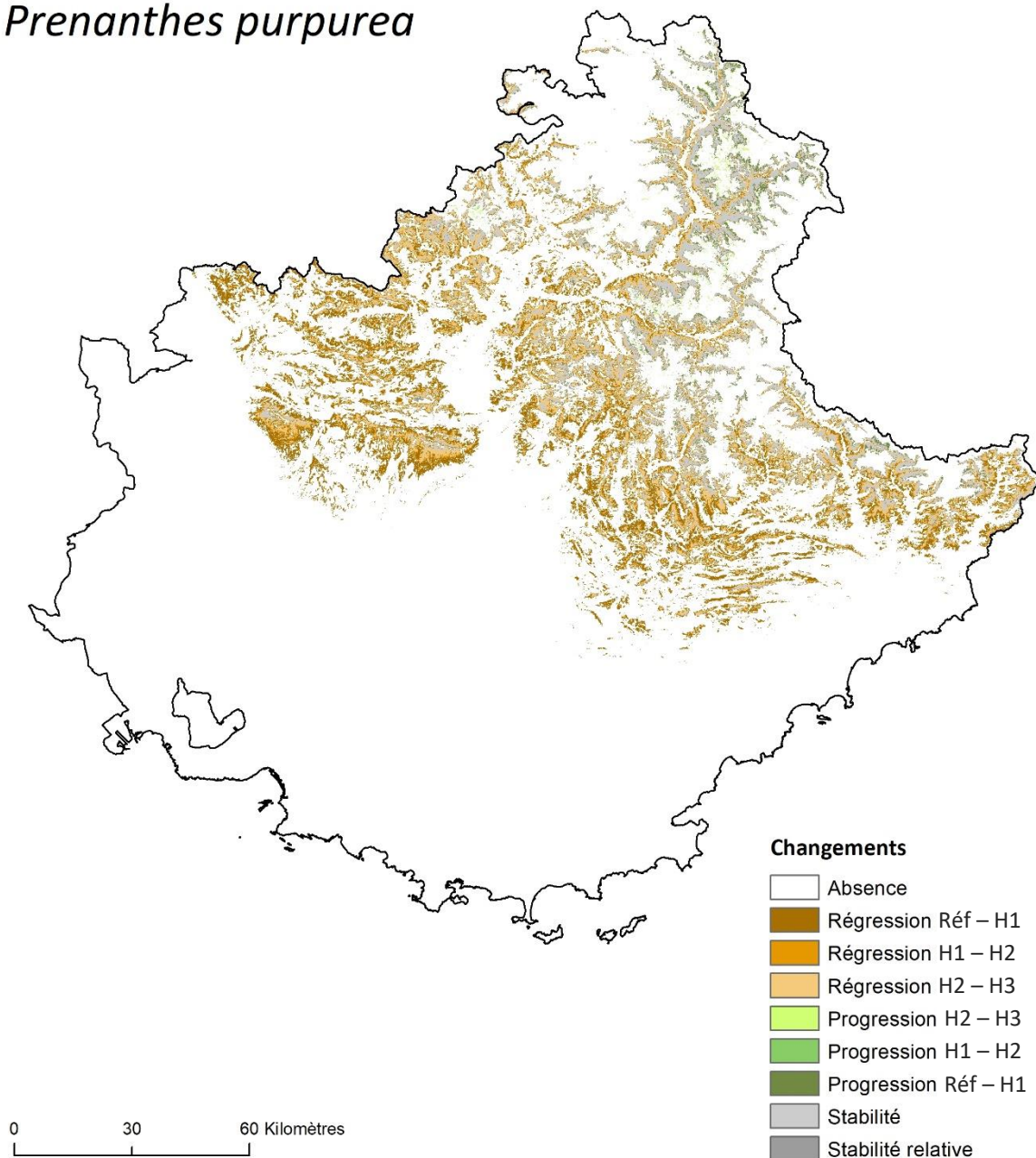


Figure A.6.3.62. Changements de l'aire de viabilité de *Prenanthes purpurea* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Prenanthes purpurea

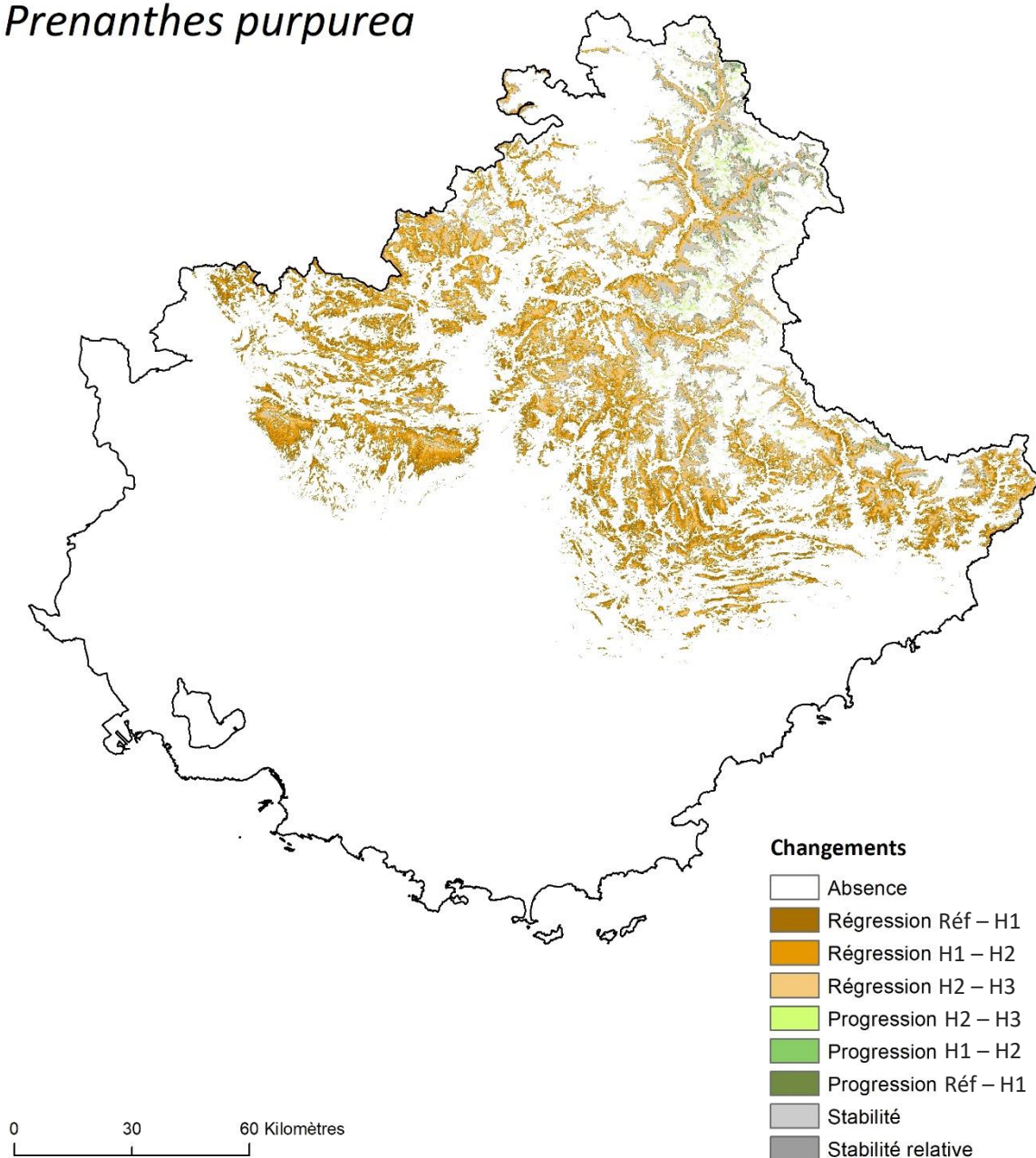


Figure A.6.3.63. Changements de l'aire de viabilité de *Prenanthes purpurea* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Quercus pubescens

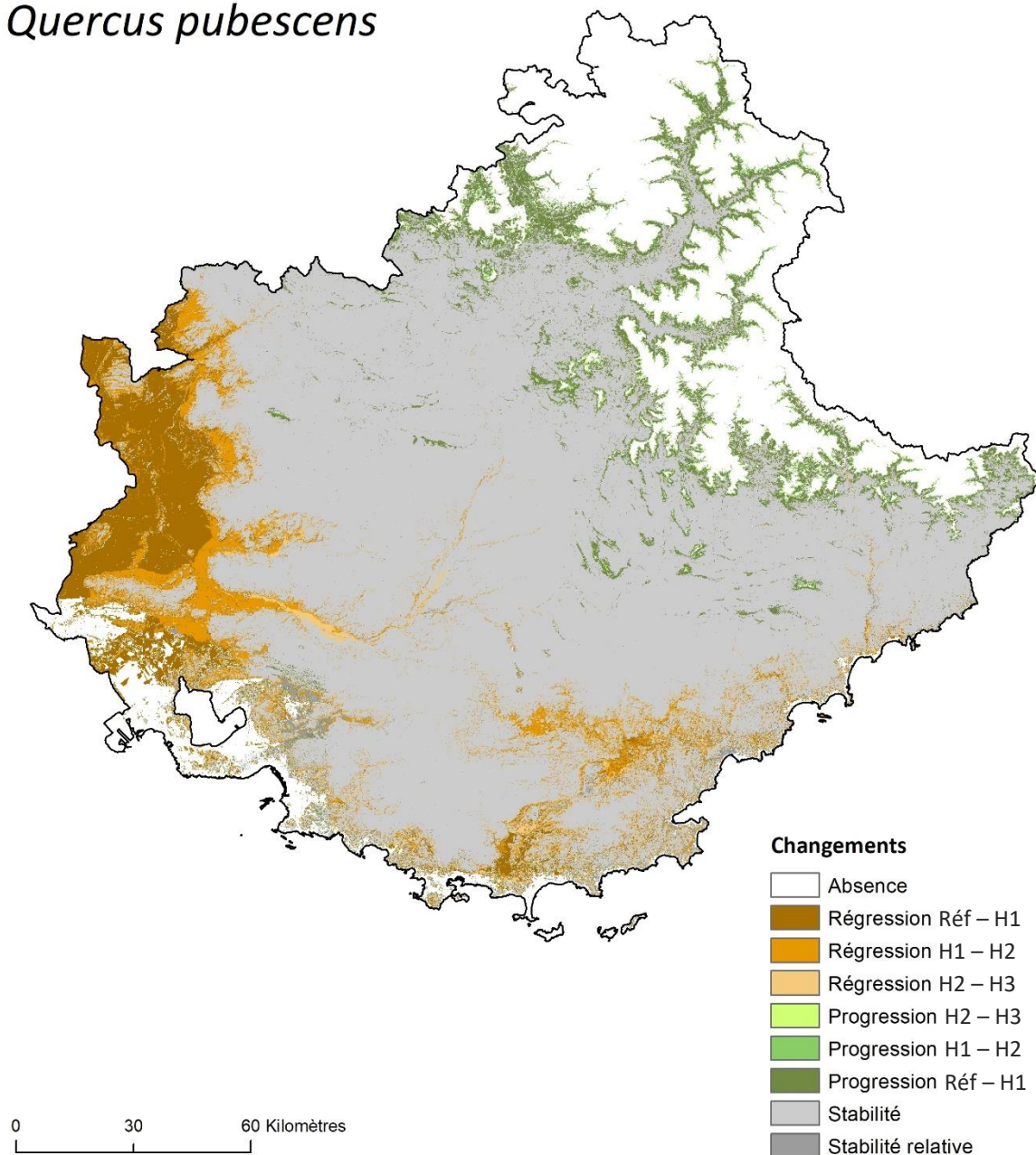


Figure A.6.3.64. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Quercus pubescens

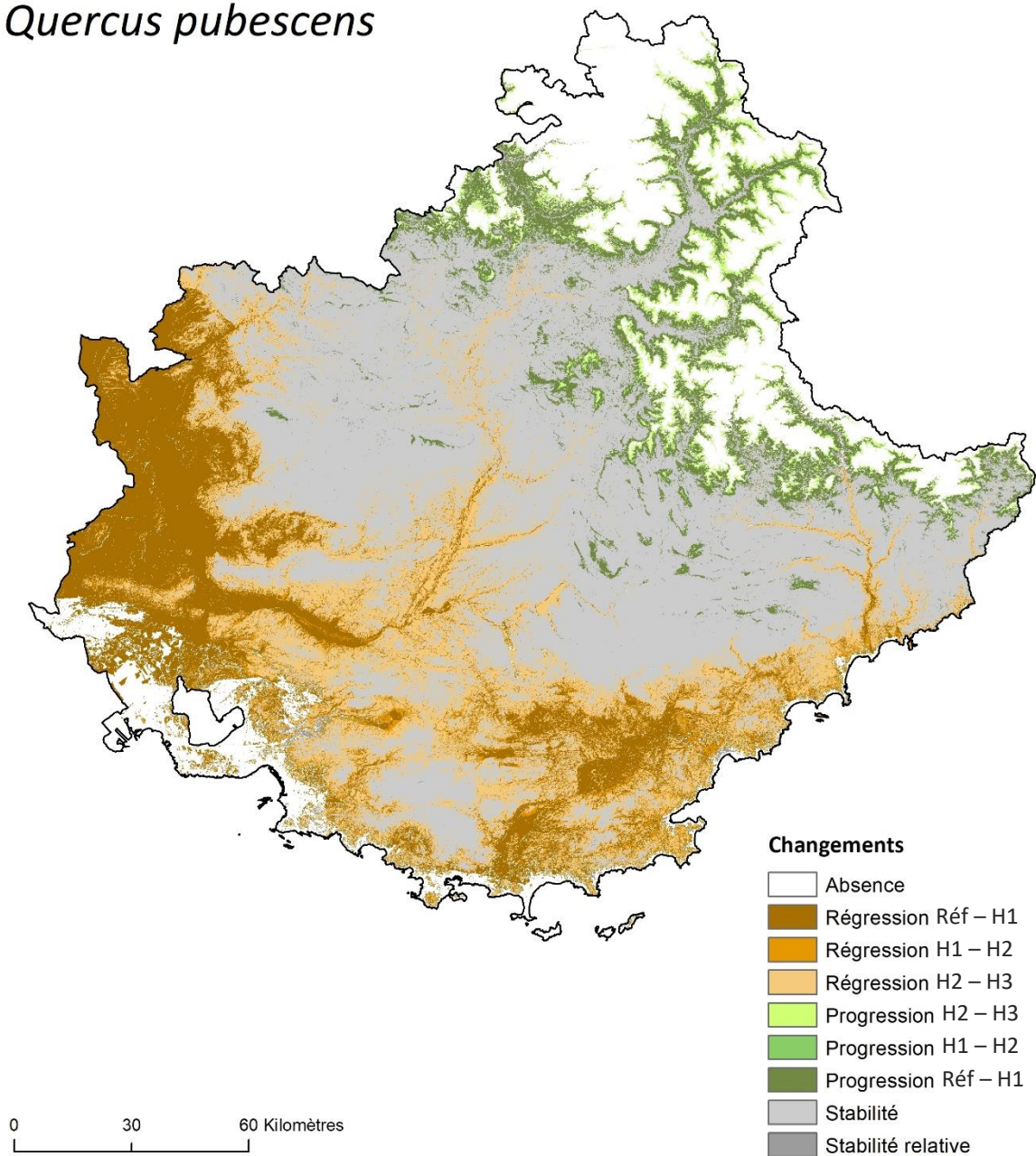


Figure A.6.3.65. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Quercus pubescens

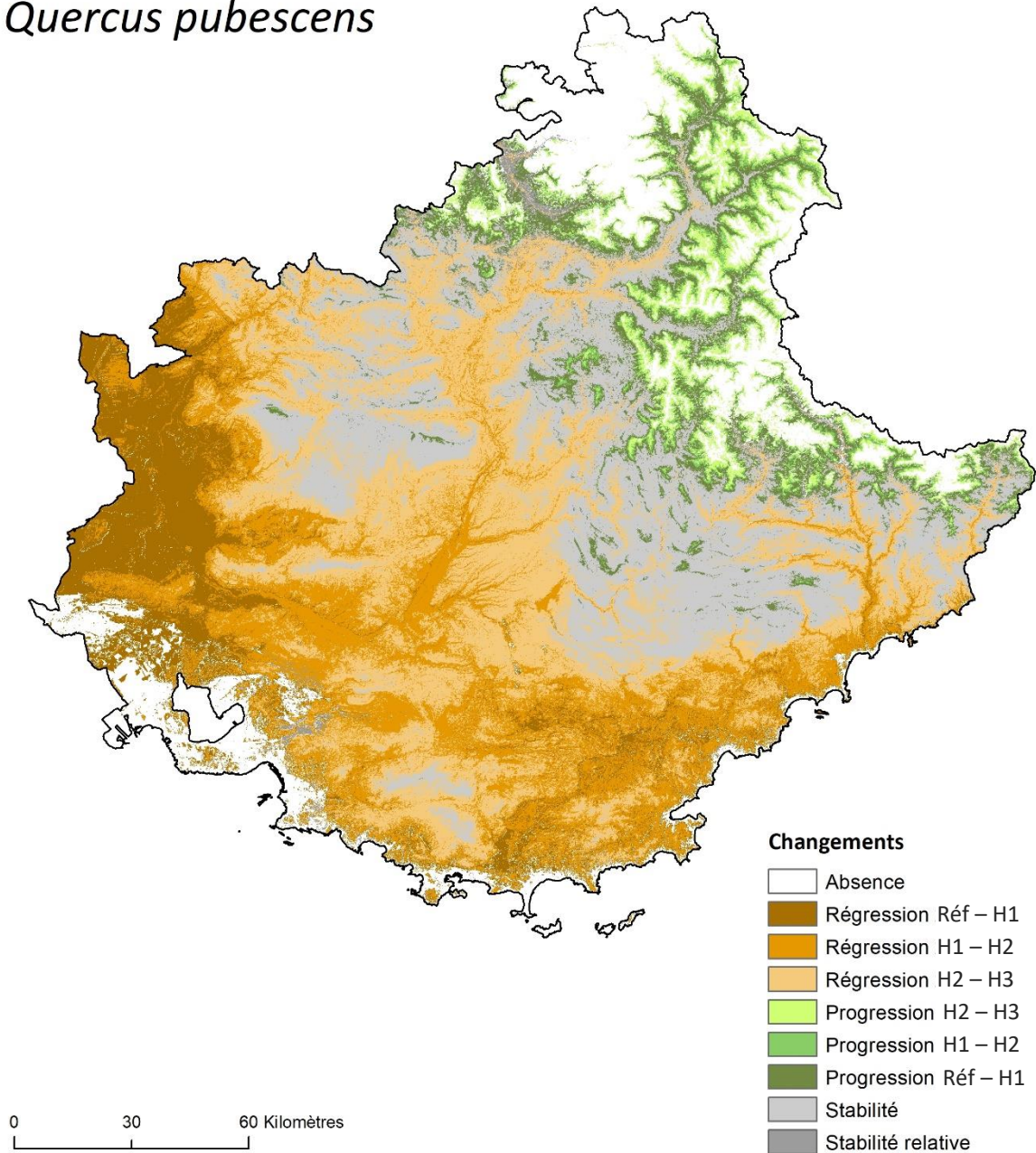


Figure A.6.3.66. Changements de l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Sorbus aria

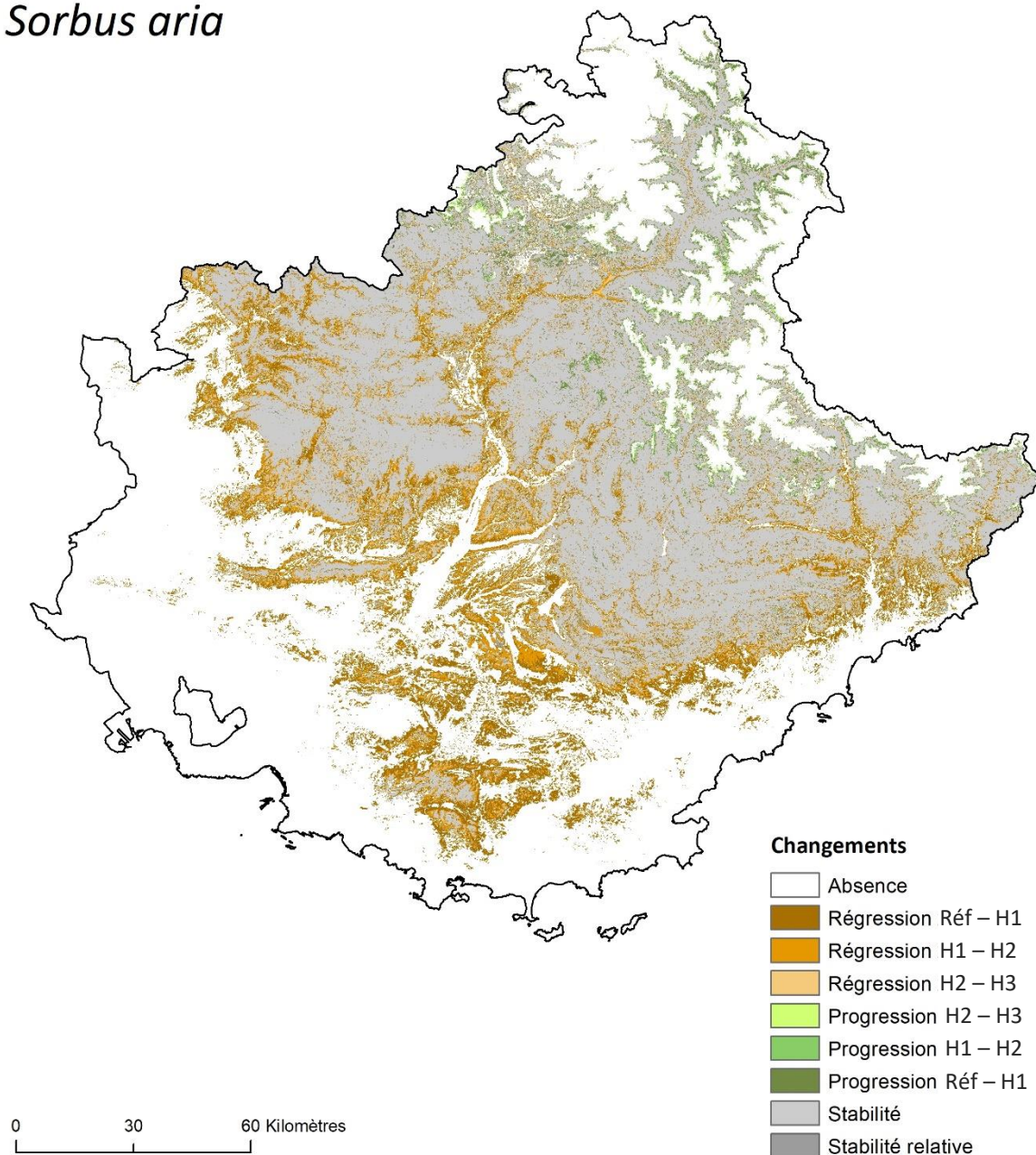


Figure A.6.3.67. Changements de l'aire de viabilité de *Sorbus aria* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Sorbus aria

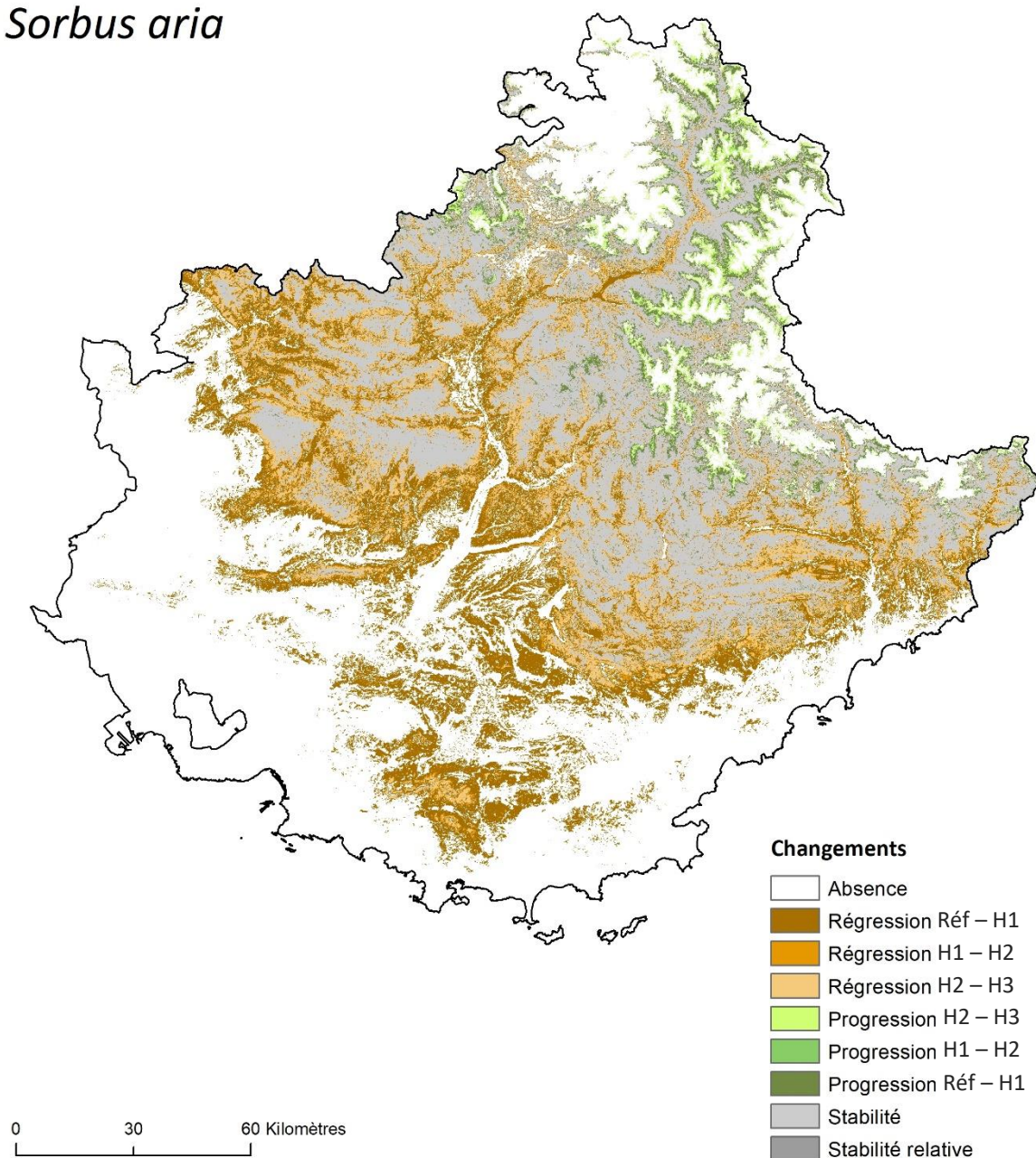


Figure A.6.3.68. Changements de l'aire de viabilité de *Sorbus aria* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Sorbus aria

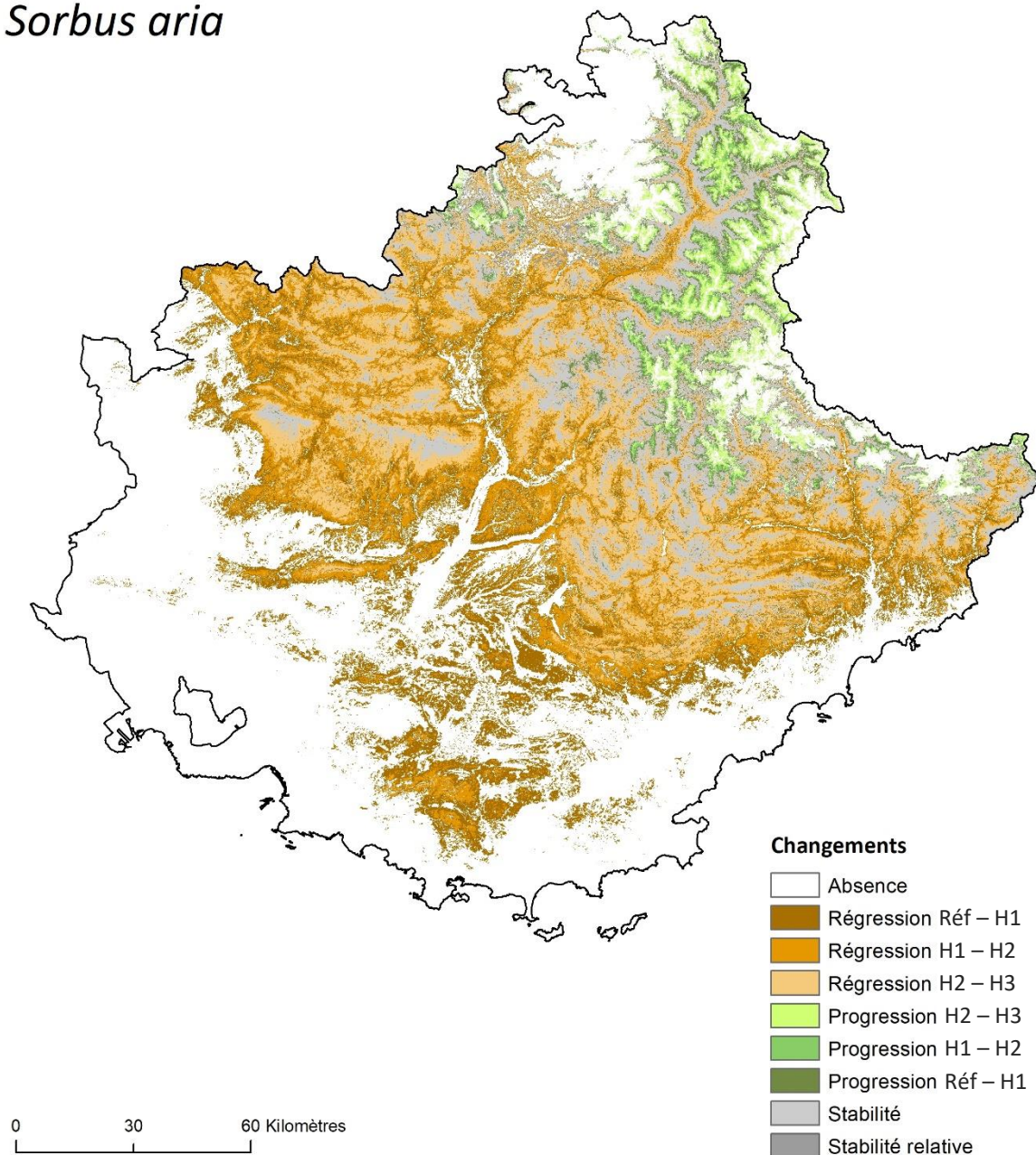


Figure A.6.3.69. Changements de l'aire de viabilité de *Sorbus aria* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Sorbus aucuparia

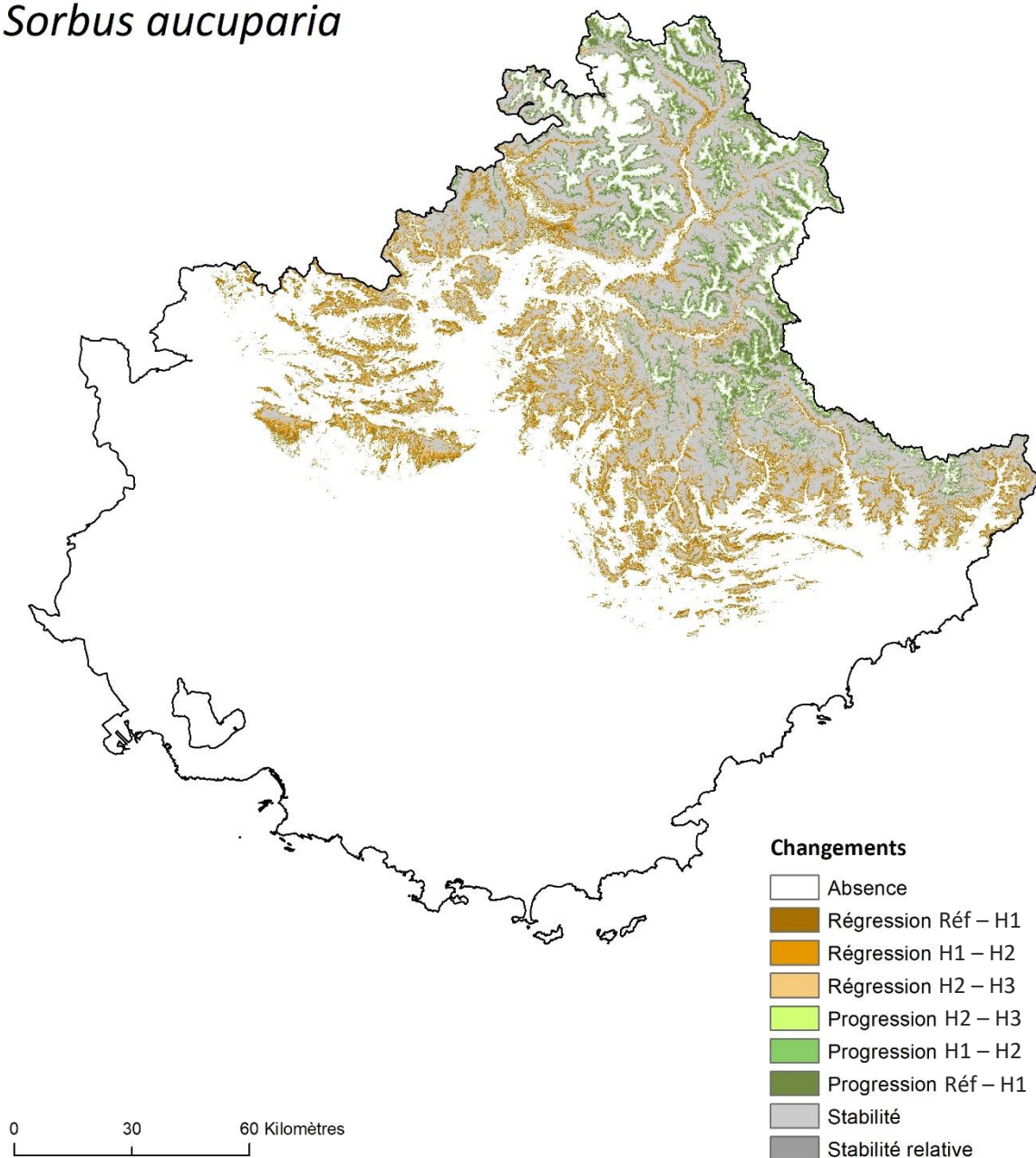


Figure A.6.3.70. Changements de l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Sorbus aucuparia

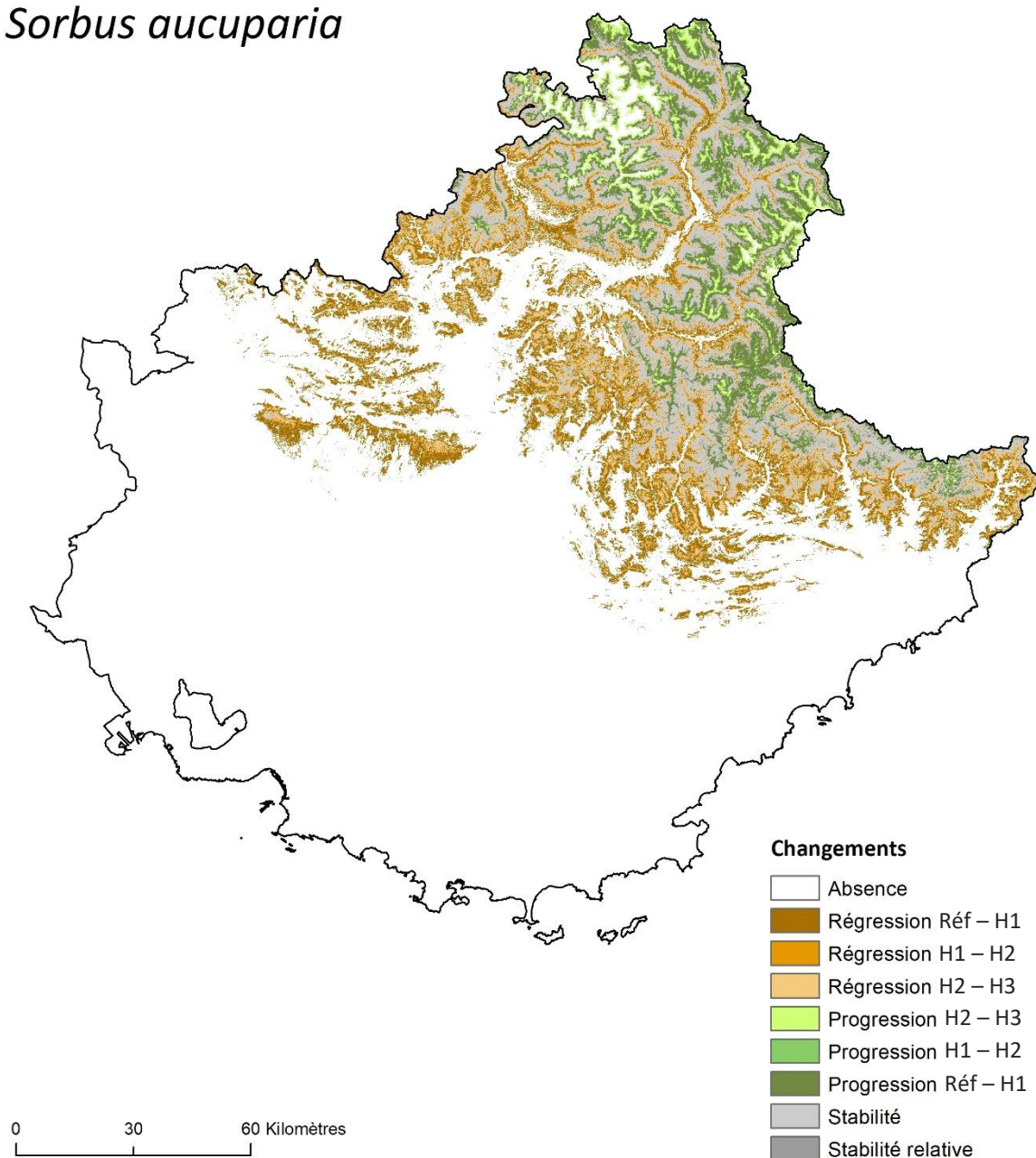


Figure A.6.3.71. Changements de l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Sorbus aucuparia

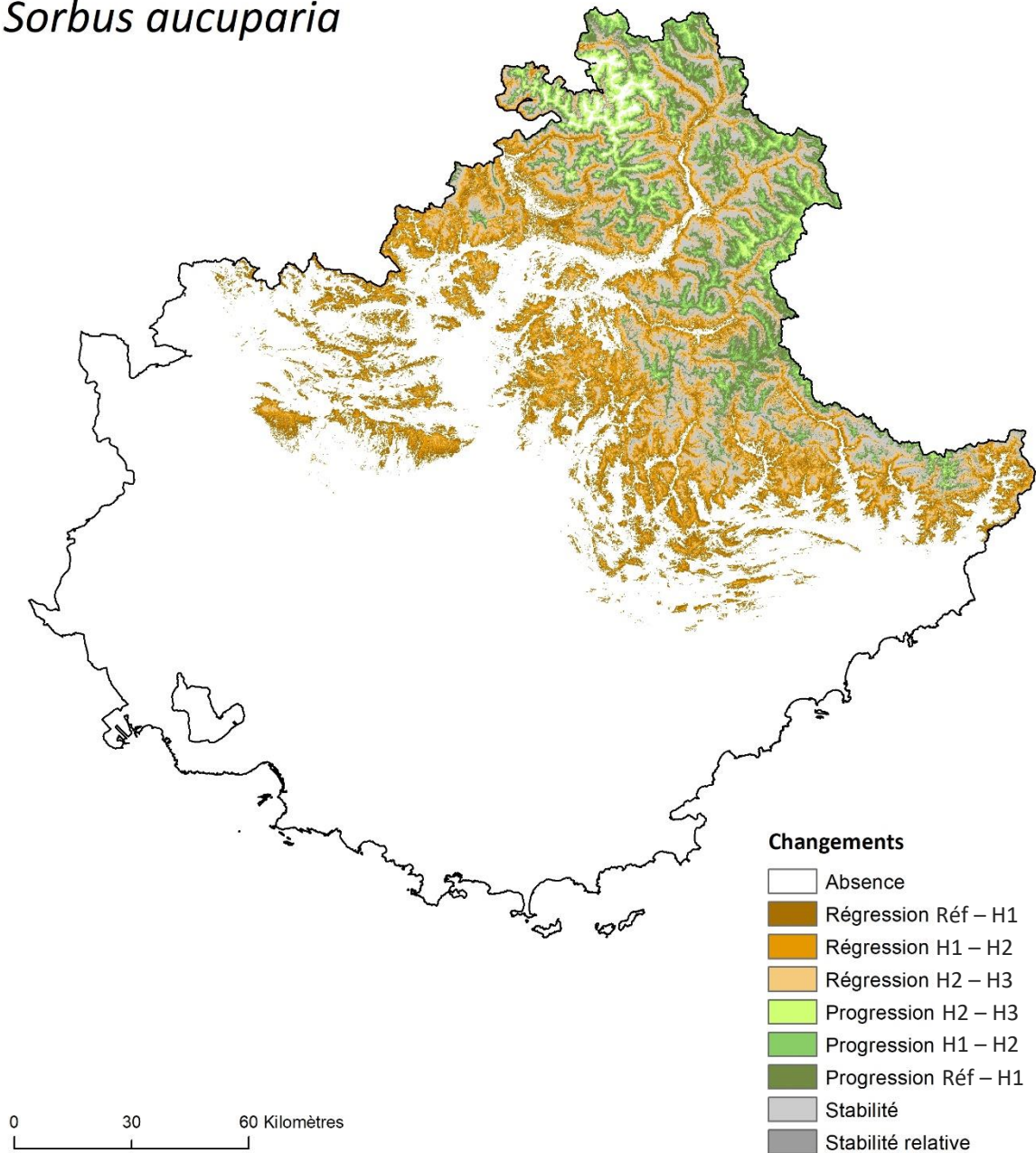


Figure A.6.3.72. Changements de l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Vaccinium uliginosum

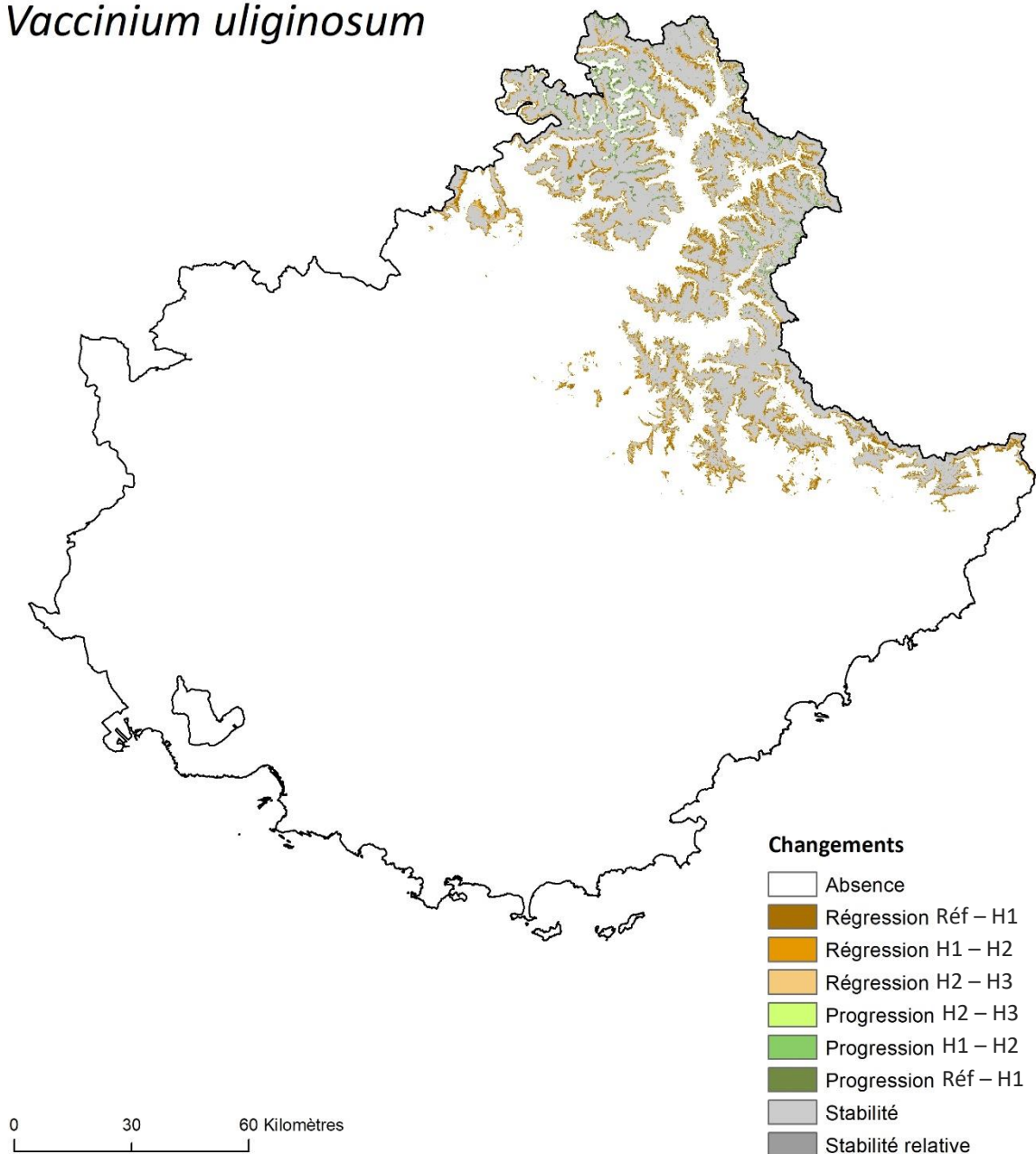


Figure A.6.3.73. Changements de l'aire de viabilité de *Vaccinium uliginosum* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Vaccinium uliginosum

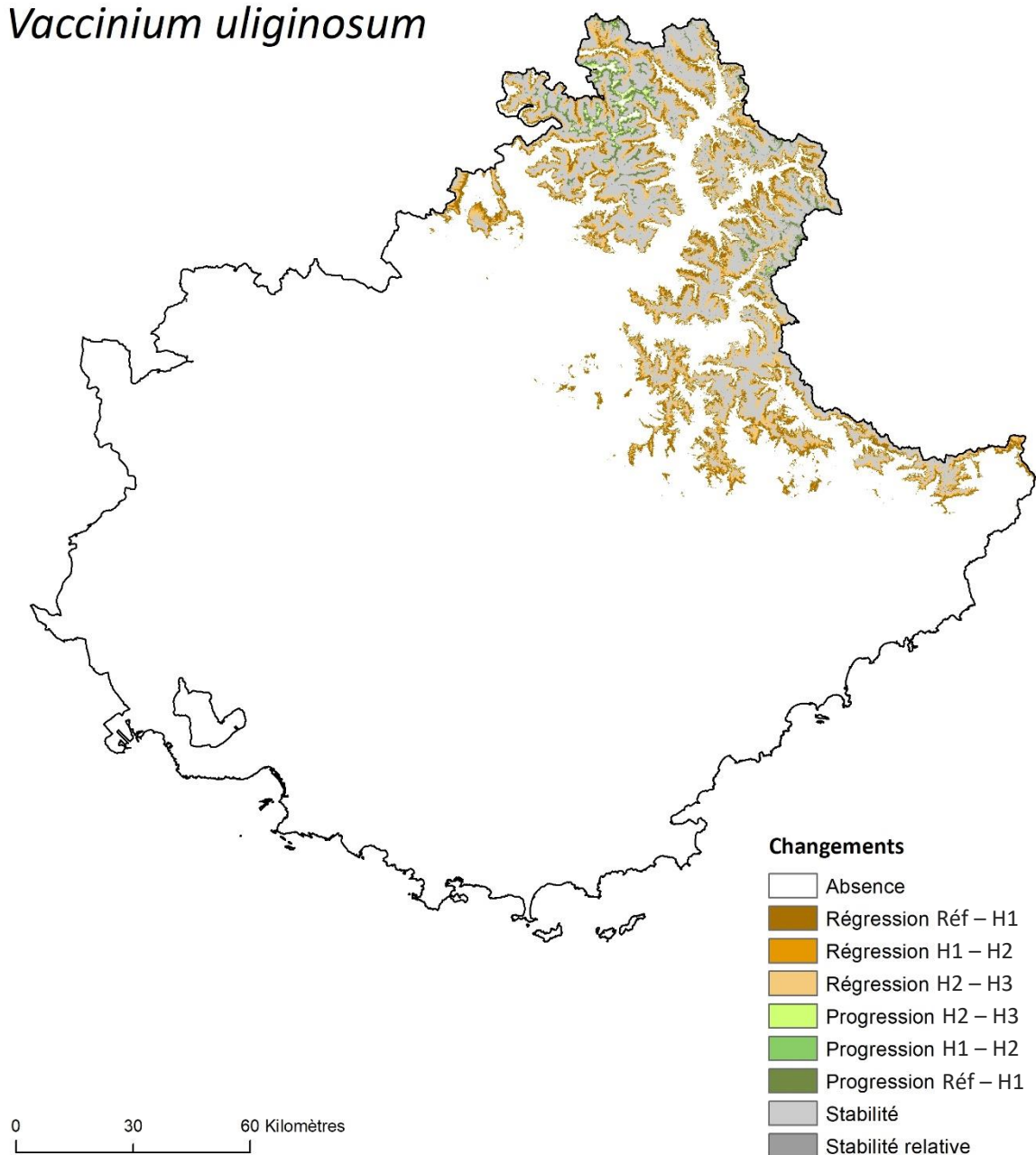


Figure A.6.3.74. Changements de l'aire de viabilité de *Vaccinium uliginosum* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Vaccinium uliginosum

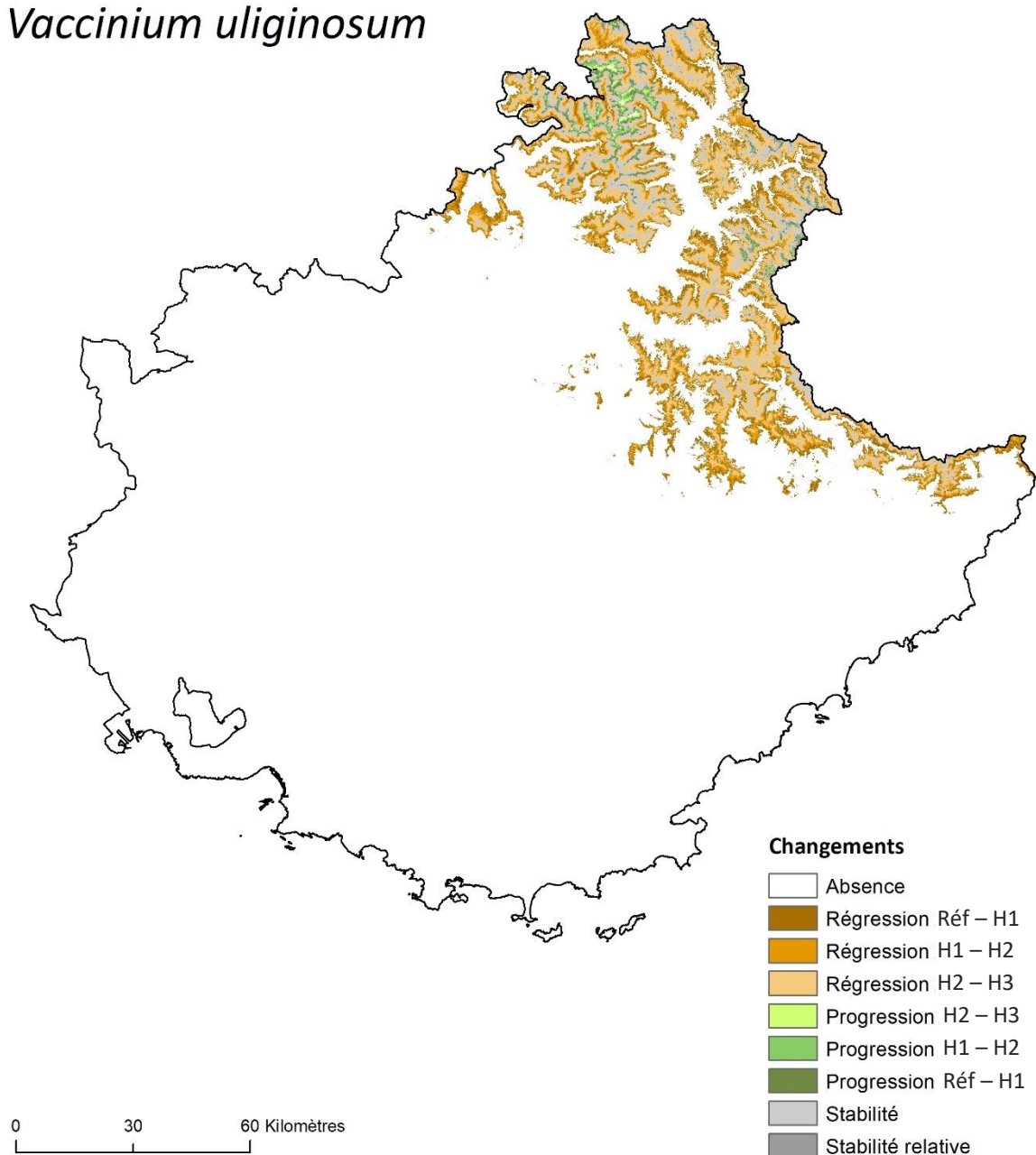


Figure A.6.3.75. Changements de l'aire de viabilité de *Vaccinium uliginosum* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5. Le dégradé de marron indique la régression de l'aire de viabilité entre les différentes périodes. De la même manière, le dégradé de vert indique la progression de l'aire de viabilité. La stabilité relative correspond aux milieux viables actuellement et à l'horizon H3, mais qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 ou H2.

Annexe 6.4. Identification des populations présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon les trois scénarios climatiques.

Liste des figures

Figure A.6.4.1. Identification des populations d’ <i>Abies alba</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	260
Figure A.6.4.2. Identification des populations d’ <i>Abies alba</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	261
Figure A.6.4.3. Identification des populations d’ <i>Acis nicaeensis</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	262
Figure A.6.4.4. Identification des populations d’ <i>Acis nicaeensis</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	263
Figure A.6.4.5. Identification des populations d’ <i>Antennaria dioica</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	264
Figure A.6.4.6. Identification des populations d’ <i>Antennaria dioica</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	265
Figure A.6.4.7. Identification des populations d’ <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être	

viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	266
Figure A.6.4.8. Identification des populations d’ <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	267
Figure A.6.4.9. Identification des populations d’ <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	268
Figure A.6.4.10. Identification des populations d’ <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	269
Figure A.6.4.11. Identification des populations d’ <i>Argyrolobium zanonii</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	270
Figure A.6.4.12. Identification des populations d’ <i>Argyrolobium zanonii</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	271
Figure A.6.4.13. Identification des populations d’ <i>Atractylis cancellata</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	272
Figure A.6.4.14. Identification des populations d’ <i>Atractylis cancellata</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	273
Figure A.6.4.15. Identification des populations de <i>Berardia lanuginosa</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	274
Figure A.6.4.16. Identification des populations de <i>Berardia lanuginosa</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	275
Figure A.6.4.17. Identification des populations de <i>Brachypodium retusum</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	276
Figure A.6.4.18. Identification des populations de <i>Brachypodium retusum</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être	

viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	277
Figure A.6.4.19. Identification des populations de <i>Carlina acanthifolia</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	278
Figure A.6.4.20. Identification des populations de <i>Carlina acanthifolia</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	279
Figure A.6.4.21. Identification des populations de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	280
Figure A.6.4.22. Identification des populations de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	281
Figure A.6.4.23. Identification des populations de <i>Dryas octopetala</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	282
Figure A.6.4.24. Identification des populations de <i>Dryas octopetala</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	283
Figure A.6.4.25. Identification des populations de <i>Gentiana bavarica</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	284
Figure A.6.4.26. Identification des populations de <i>Gentiana bavarica</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	285
Figure A.6.4.27. Identification des populations de <i>Gentiana verna</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	286
Figure A.6.4.28. Identification des populations de <i>Gentiana verna</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	287
Figure A.6.4.29. Identification des populations de <i>Juniperus oxycedrus</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables	

à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	288
Figure A.6.4.30. Identification des populations de <i>Juniperus oxycedrus</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	289
Figure A.6.4.31. Identification des populations de <i>Lilium pomponium</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	290
Figure A.6.4.32. Identification des populations de <i>Lilium pomponium</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	291
Figure A.6.4.33. Identification des populations de <i>Ostrya carpinifolia</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	292
Figure A.6.4.34. Identification des populations de <i>Ostrya carpinifolia</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	293
Figure A.6.4.35. Identification des populations de <i>Pinus cembra</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	294
Figure A.6.4.36. Identification des populations de <i>Pinus cembra</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	295
Figure A.6.4.37. Identification des populations de <i>Pinus uncinata</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	296
Figure A.6.4.38. Identification des populations de <i>Pinus uncinata</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	297
Figure A.6.4.39. Identification des populations de <i>Primula marginata</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.....	298
Figure A.6.4.40. Identification des populations de <i>Primula marginata</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables	

à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	299
Figure A.6.4.41. Identification des populations de <i>Prenanthes purpurea</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	300
Figure A.6.4.42. Identification des populations de <i>Prenanthes purpurea</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	301
Figure A.6.4.43. Identification des populations de <i>Quercus pubescens</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	302
Figure A.6.4.44. Identification des populations de <i>Quercus pubescens</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	303
Figure A.6.4.45. Identification des populations de <i>Sorbus aria</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	304
Figure A.6.4.46. Identification des populations de <i>Sorbus aria</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	305
Figure A.6.4.47. Identification des populations de <i>Sorbus aucuparia</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	306
Figure A.6.4.48. Identification des populations de <i>Sorbus aucuparia</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	307
Figure A.6.4.49. Identification des populations de <i>Vaccinium uliginosum</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	308
Figure A.6.4.50. Identification des populations de <i>Vaccinium uliginosum</i> présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.	309

Abies alba

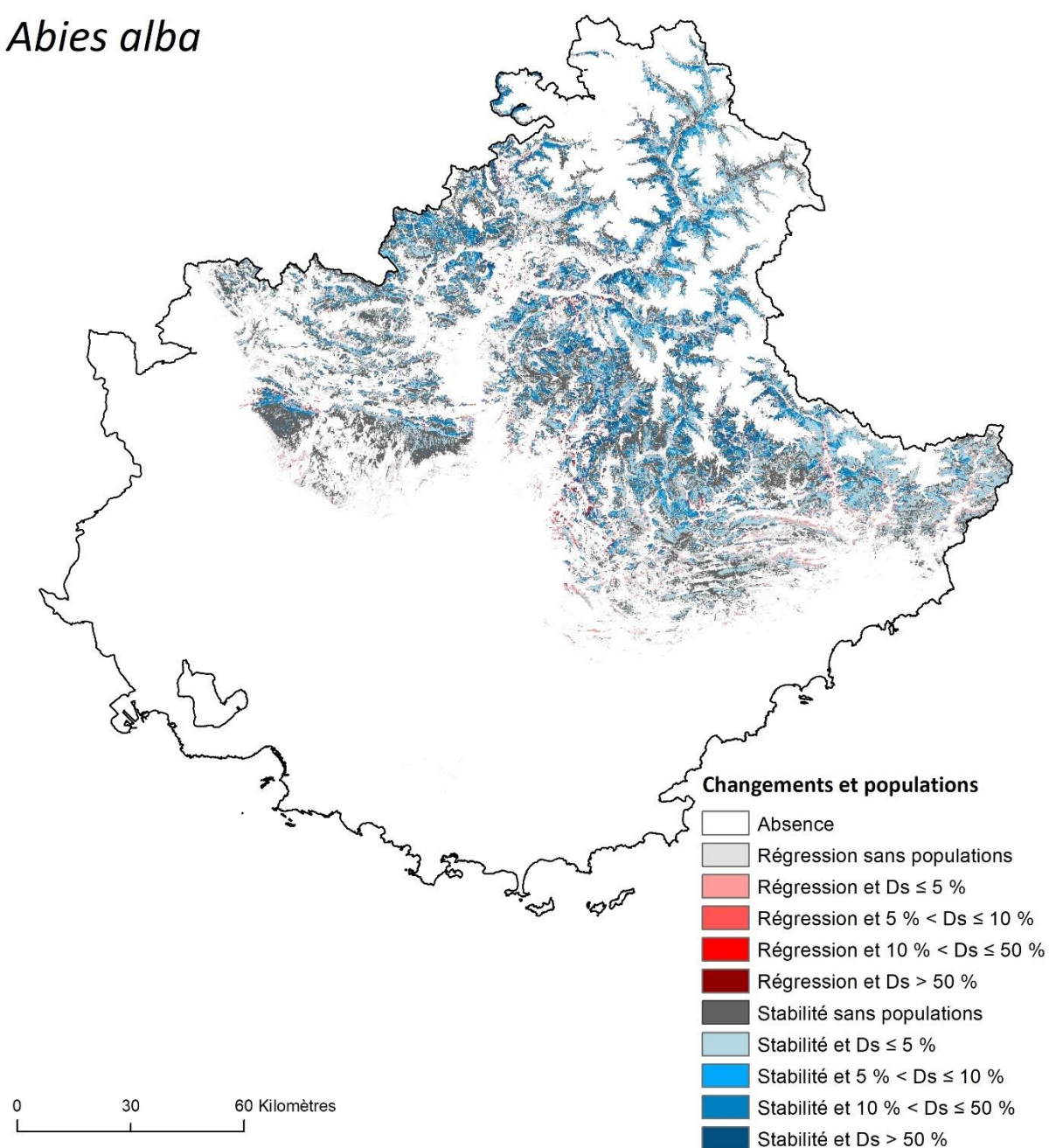


Figure A.6.4.1. Identification des populations d'*Abies alba* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Abies alba

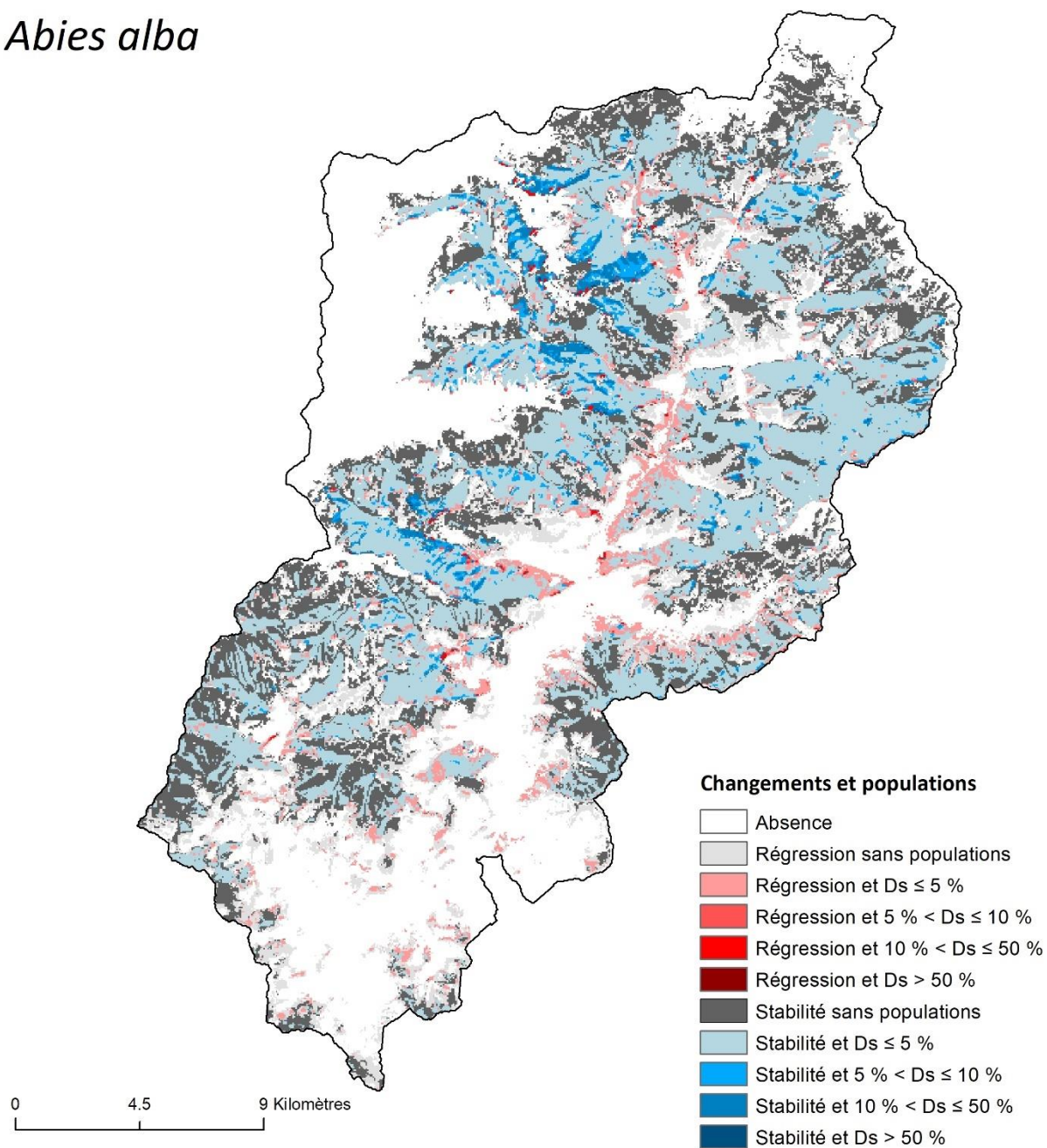


Figure A.6.4.2. Identification des populations d'*Abies alba* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Acis nicaeensis

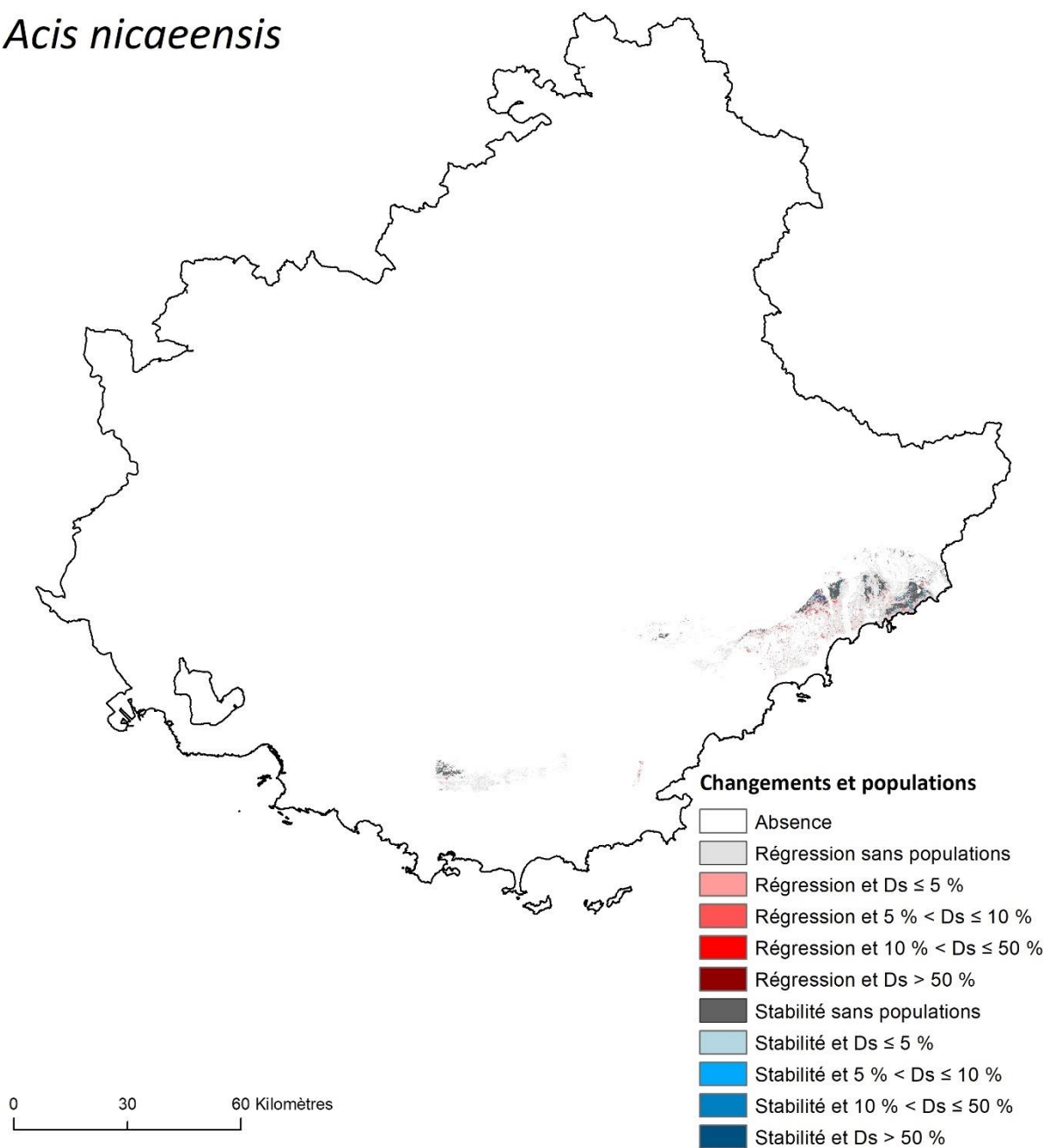


Figure A.6.4.3. Identification des populations d'*Acis nicaeensis* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Acis nicaeensis

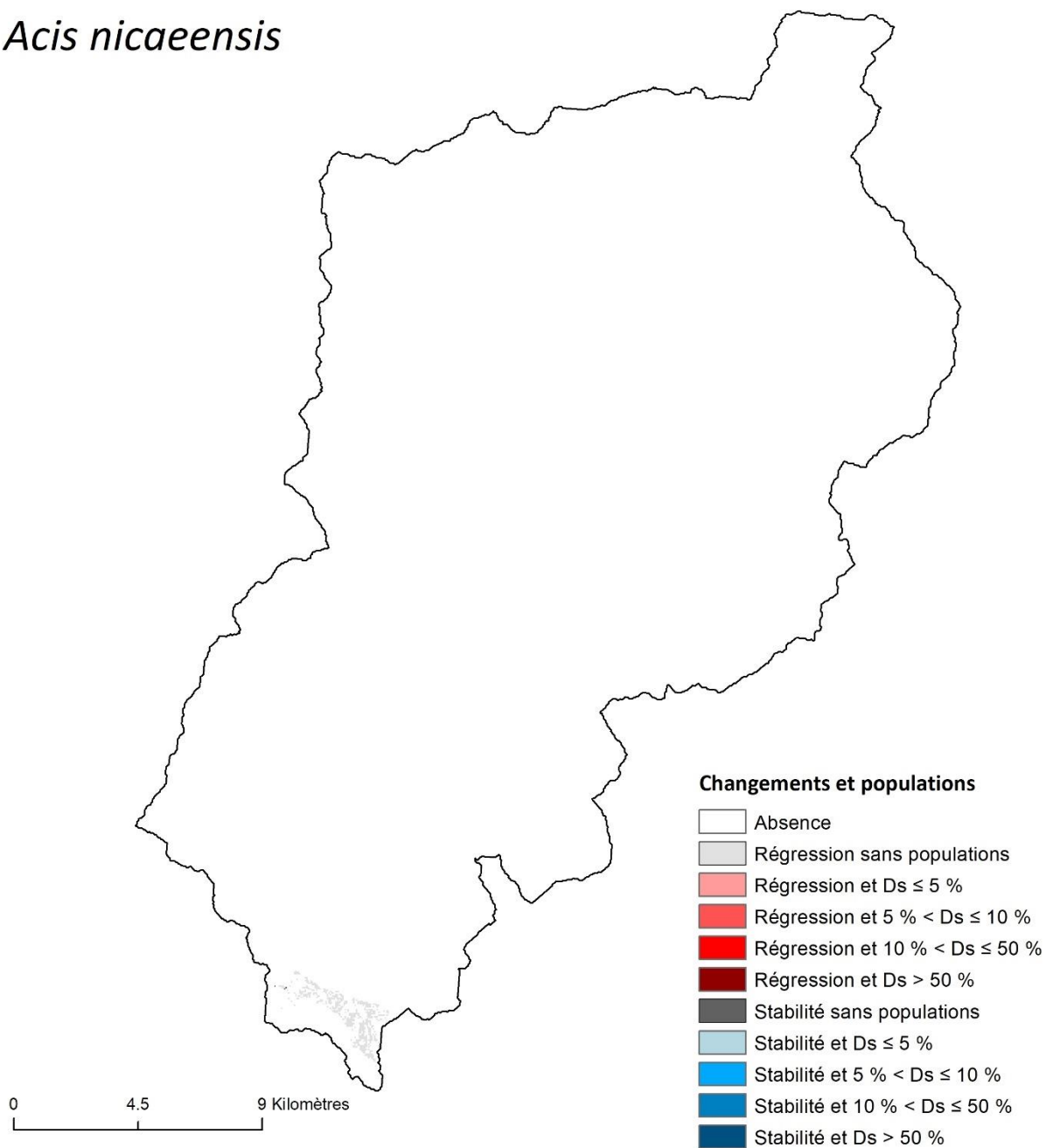


Figure A.6.4.4. Identification des populations d'*Acis nicaeensis* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Antennaria dioica

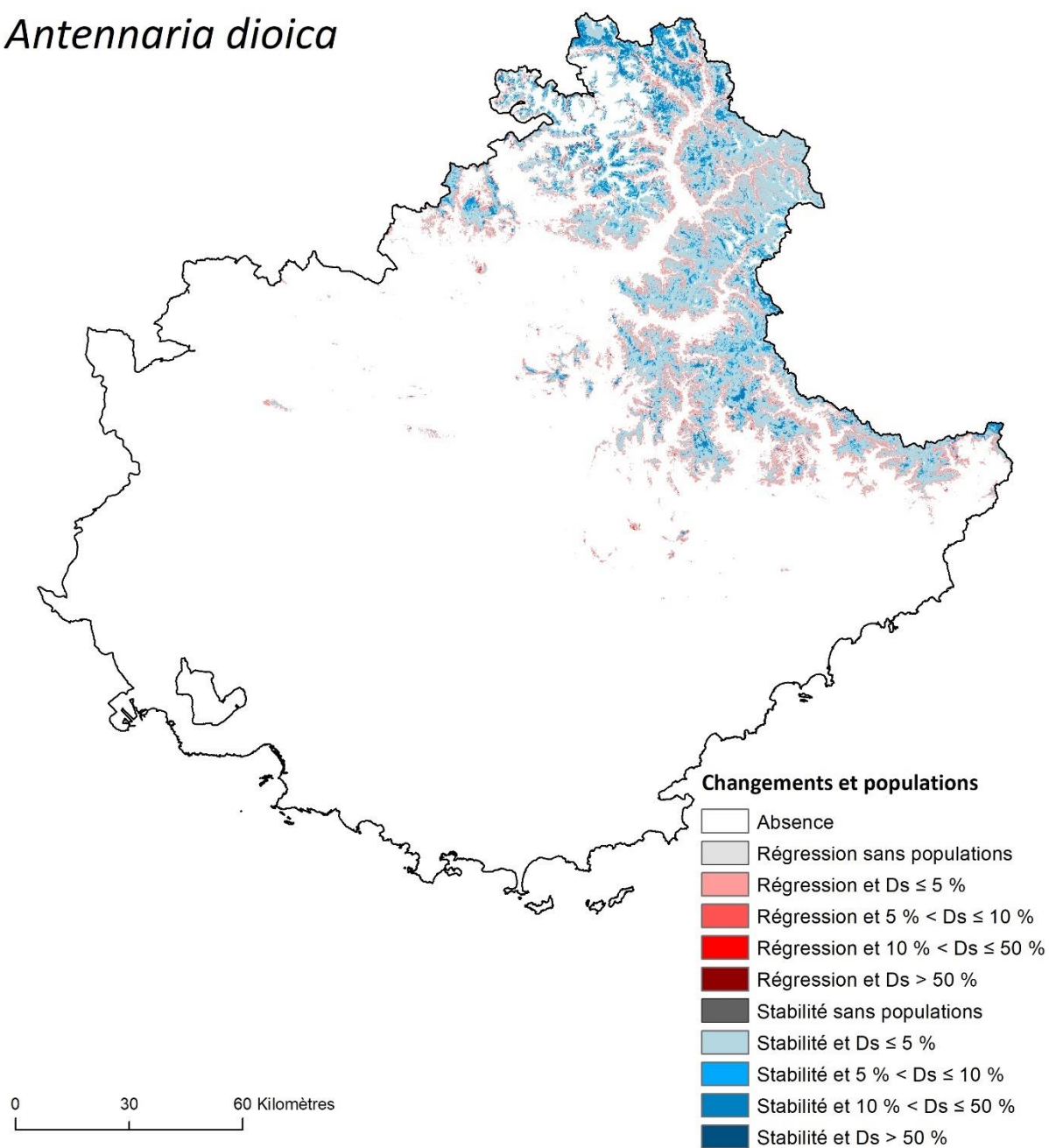


Figure A.6.4.5. Identification des populations d'*Antennaria dioica* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Antennaria dioica

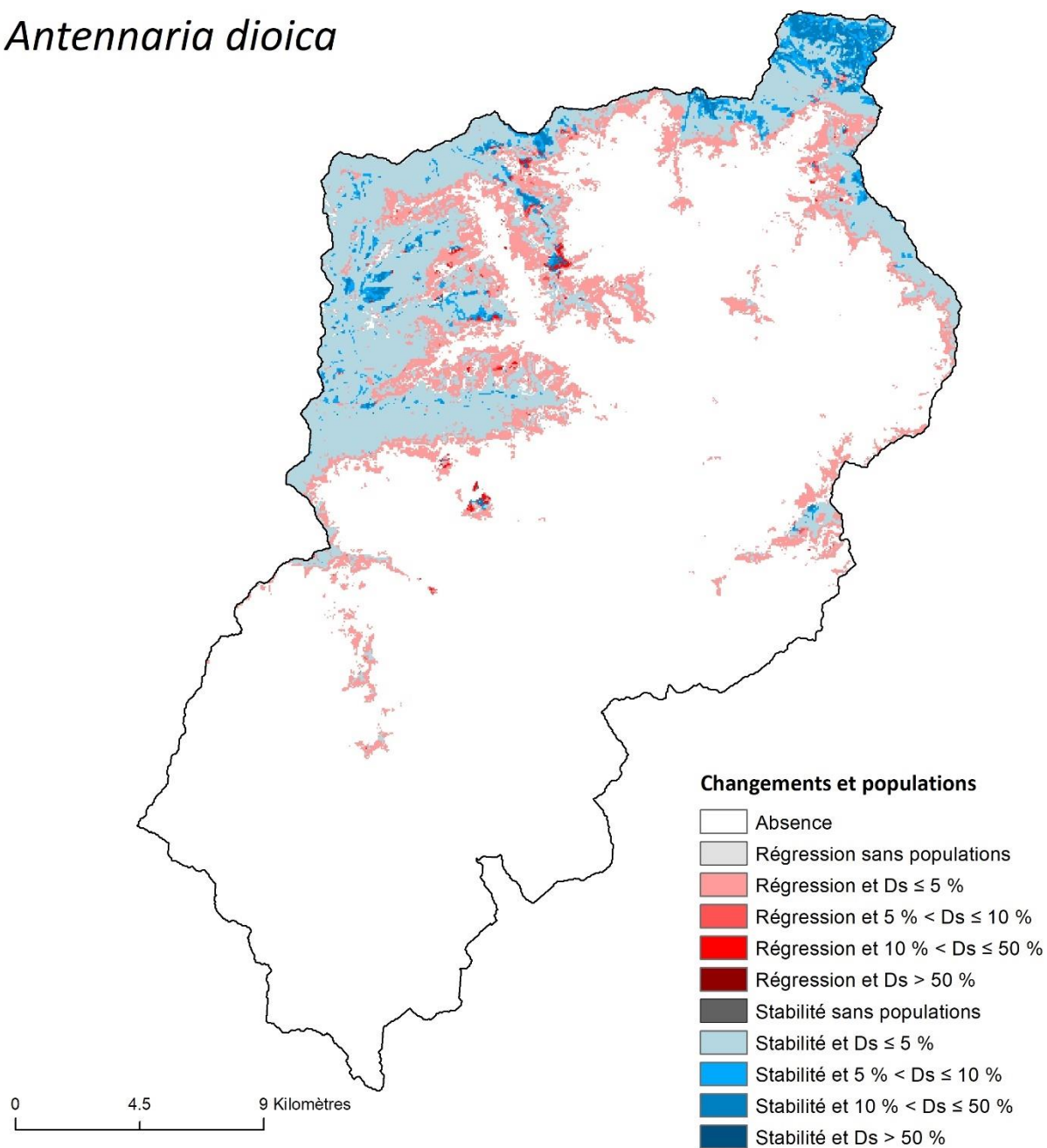


Figure A.6.4.6. Identification des populations d'*Antennaria dioica* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Aphyllanthes monspeliensis

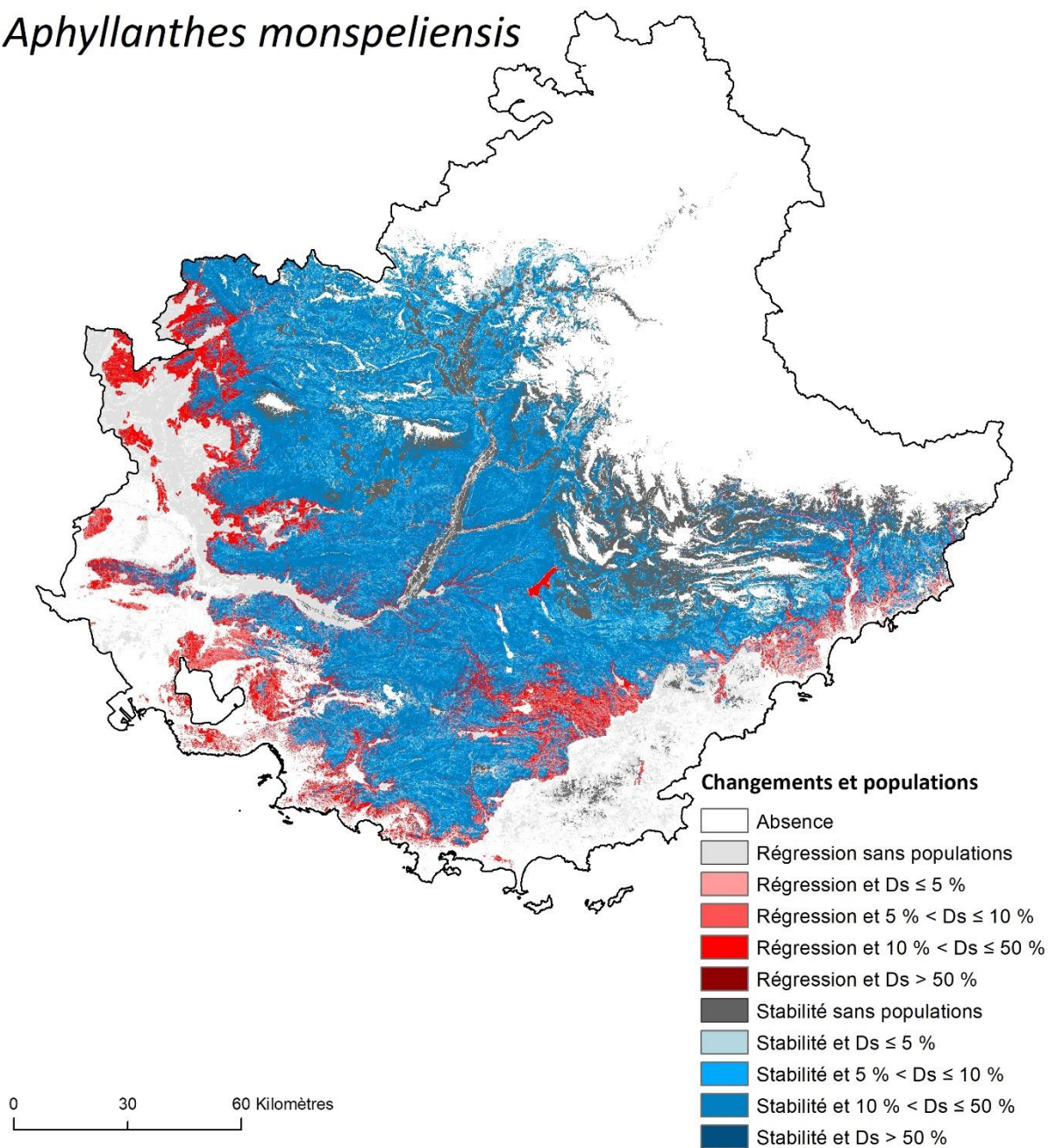


Figure A.6.4.7. Identification des populations d'*Aphyllanthes monspeliensis* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Aphyllanthes monspeliensis

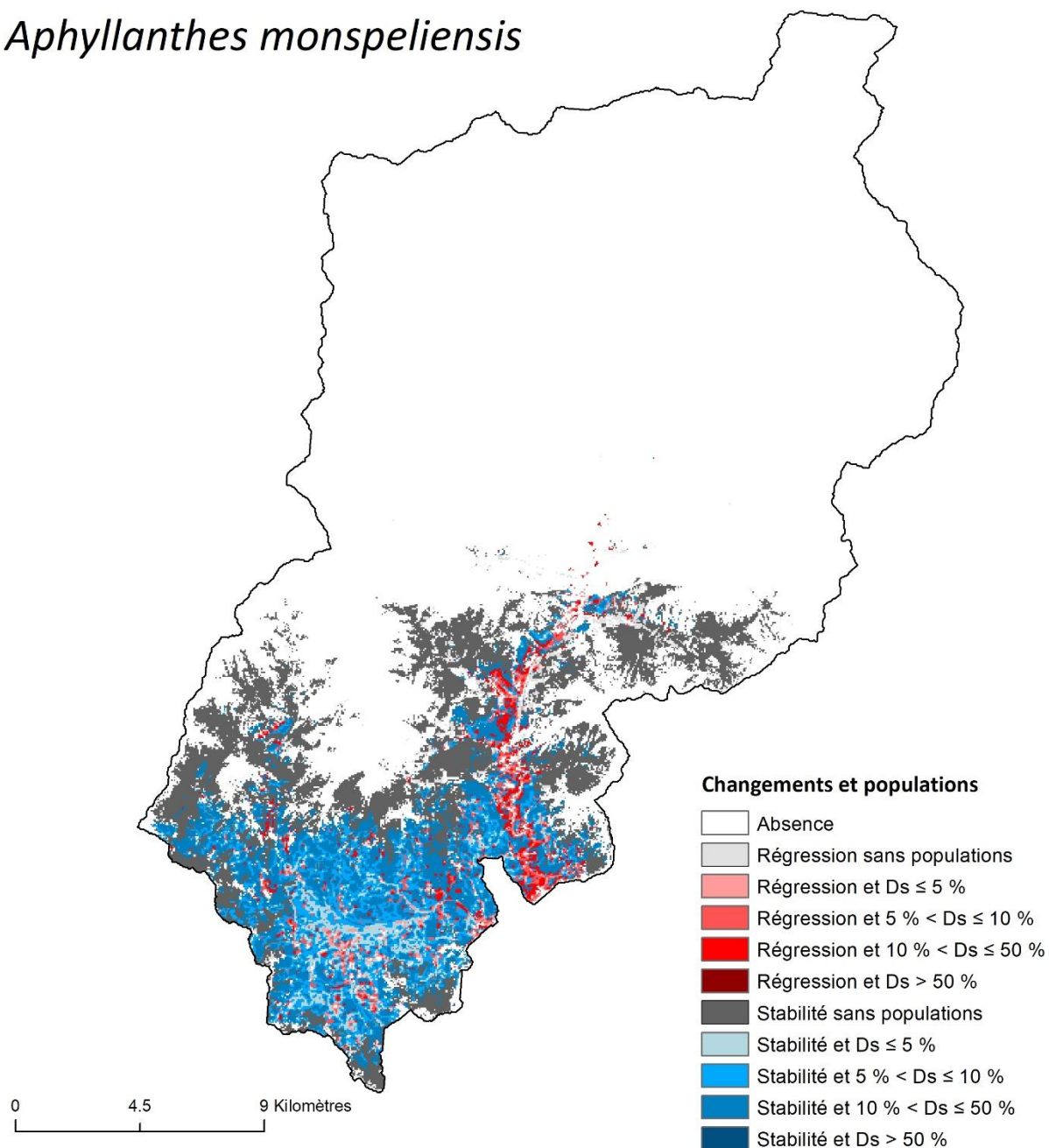


Figure A.6.4.8. Identification des populations d'*Aphyllanthes monspeliensis* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Arctostaphylos uva-ursi

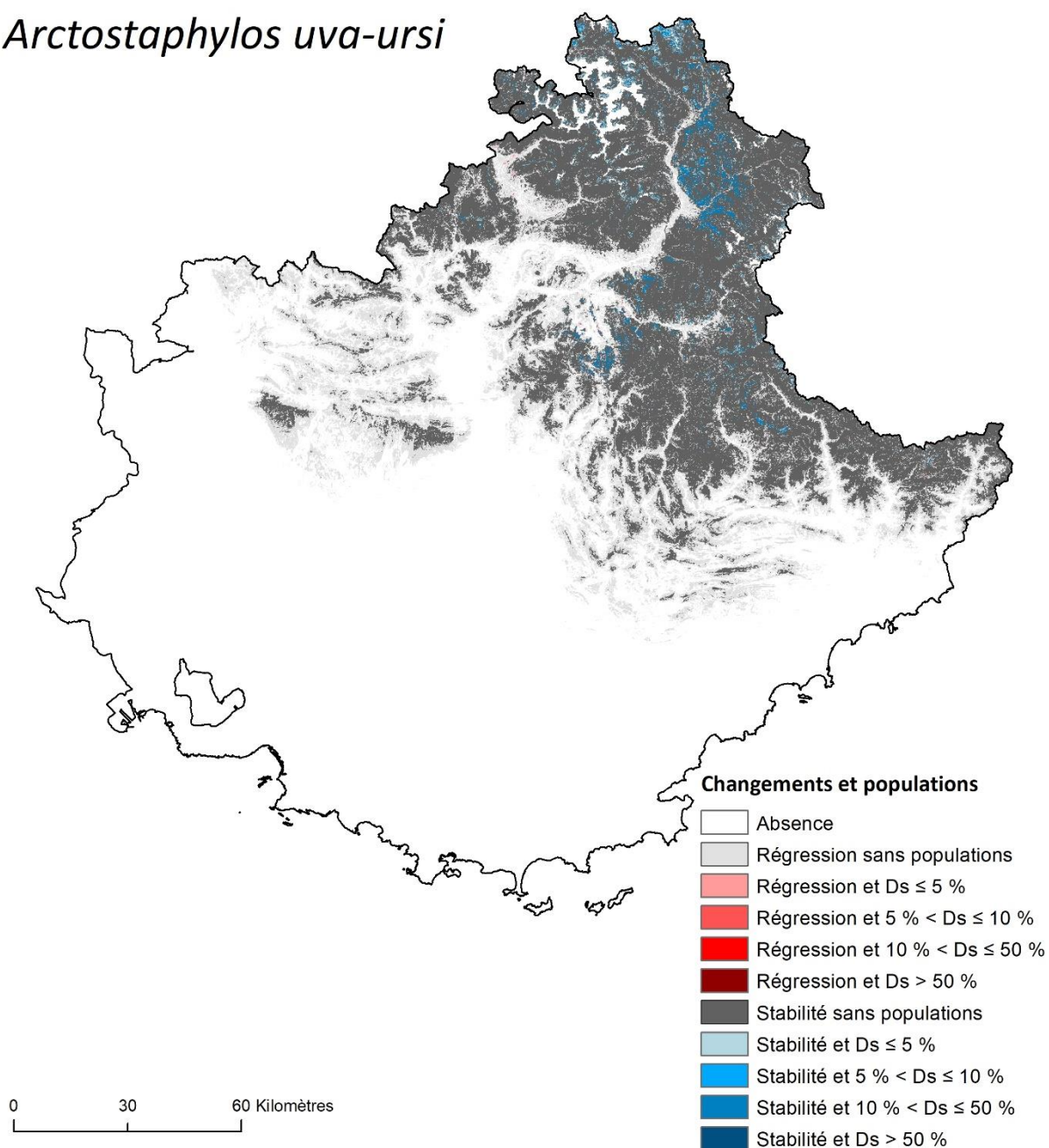


Figure A.6.4.9. Identification des populations d'*Arctostaphylos uva-ursi* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Arctostaphylos uva-ursi

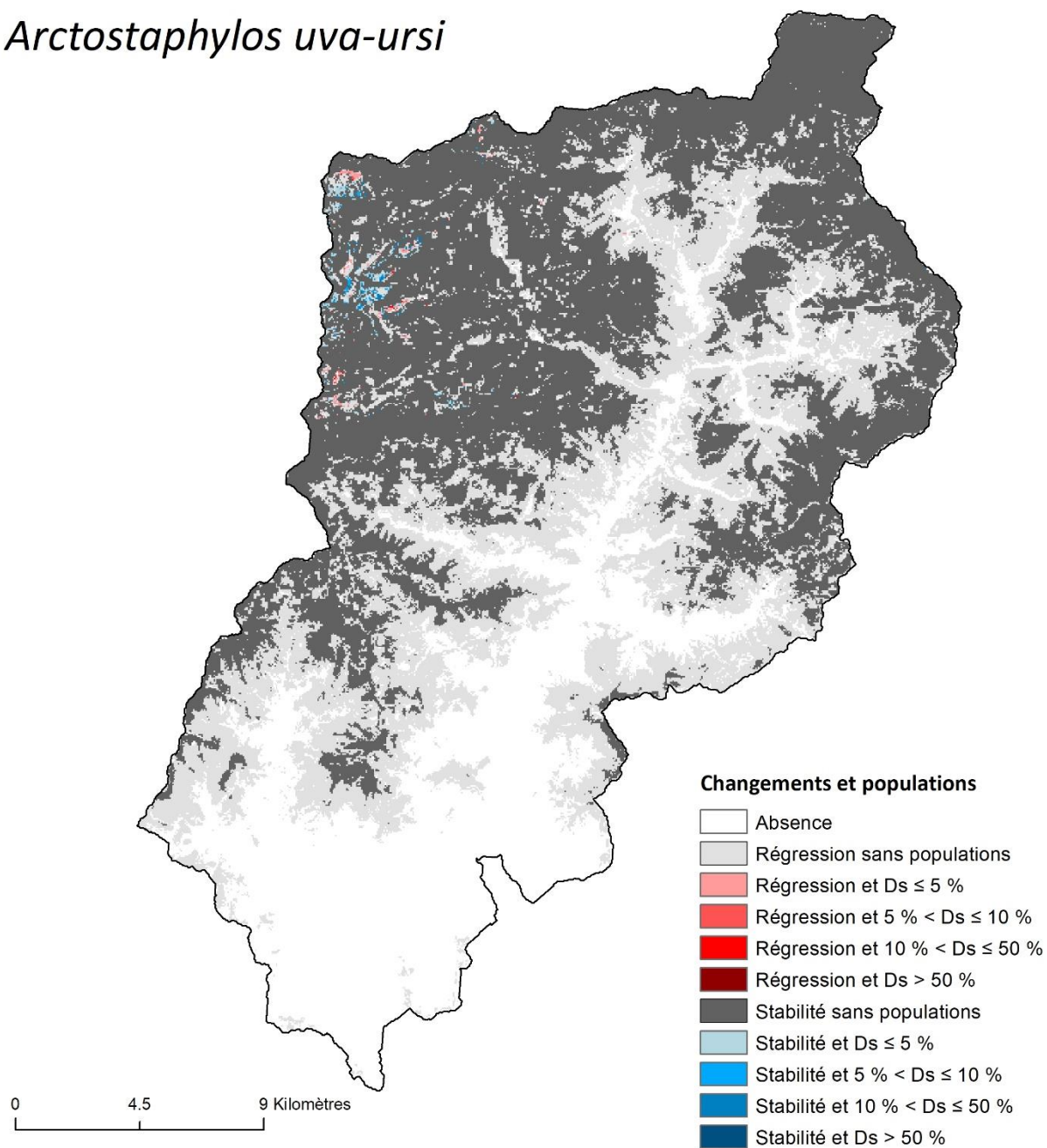


Figure A.6.4.10. Identification des populations d'*Arctostaphylos uva-ursi* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Argyrolobium zanonii

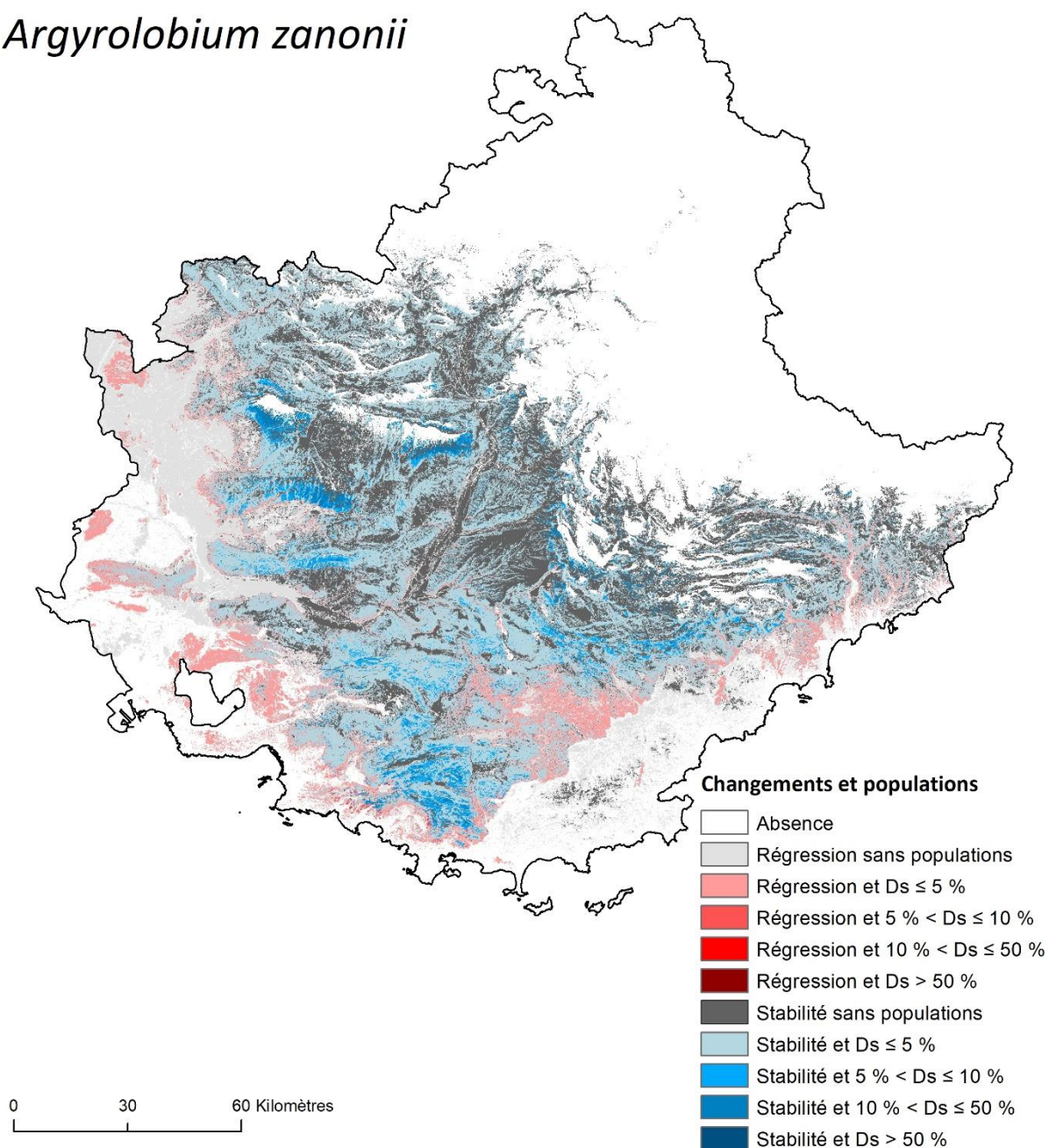


Figure A.6.4.11. Identification des populations d'*Argyrolobium zanonii* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (D_s) des populations concernées.

Argyrolobium zanonii

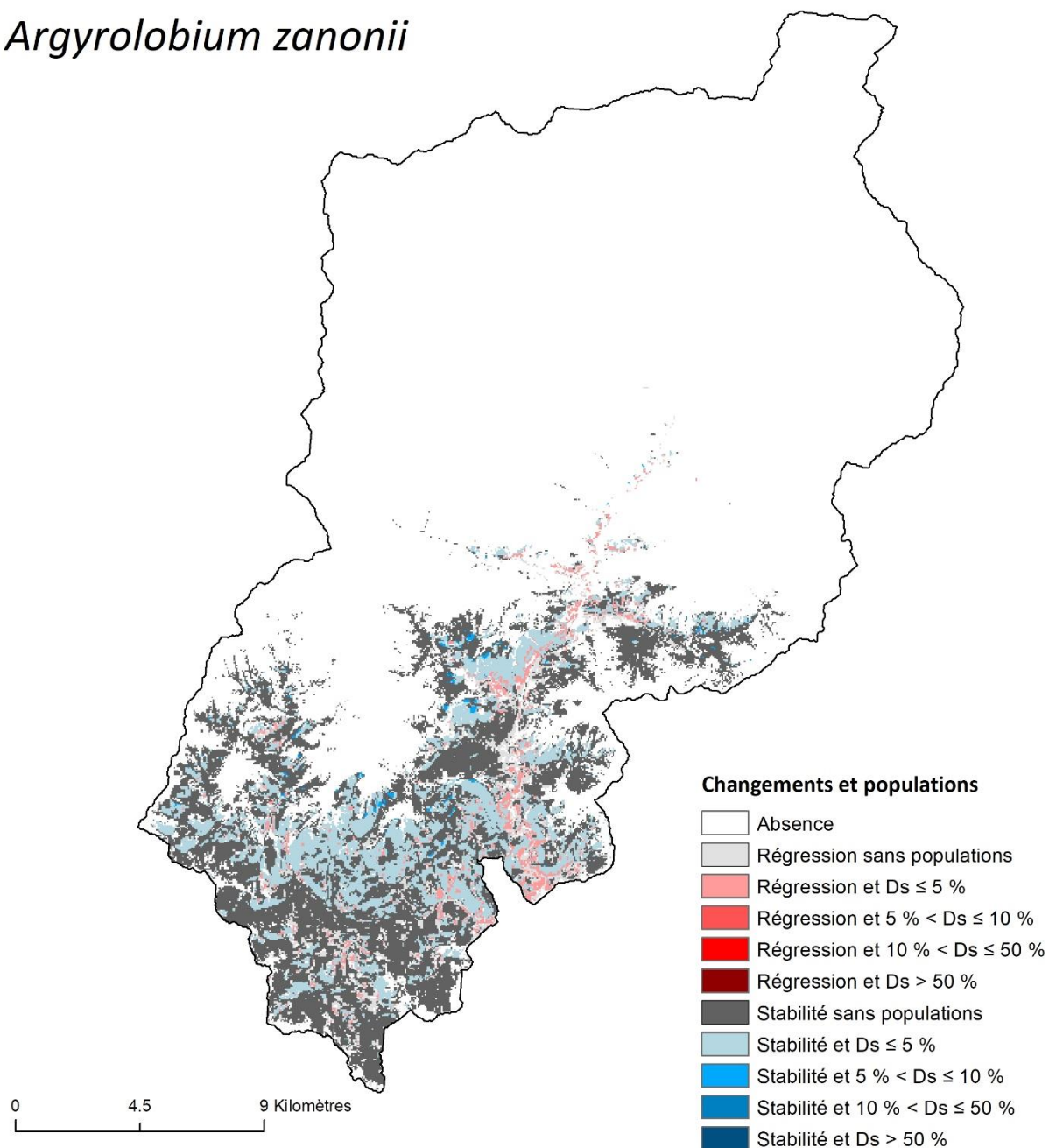


Figure A.6.4.12. Identification des populations d'*Argyrolobium zanonii* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Atractylis cancellata

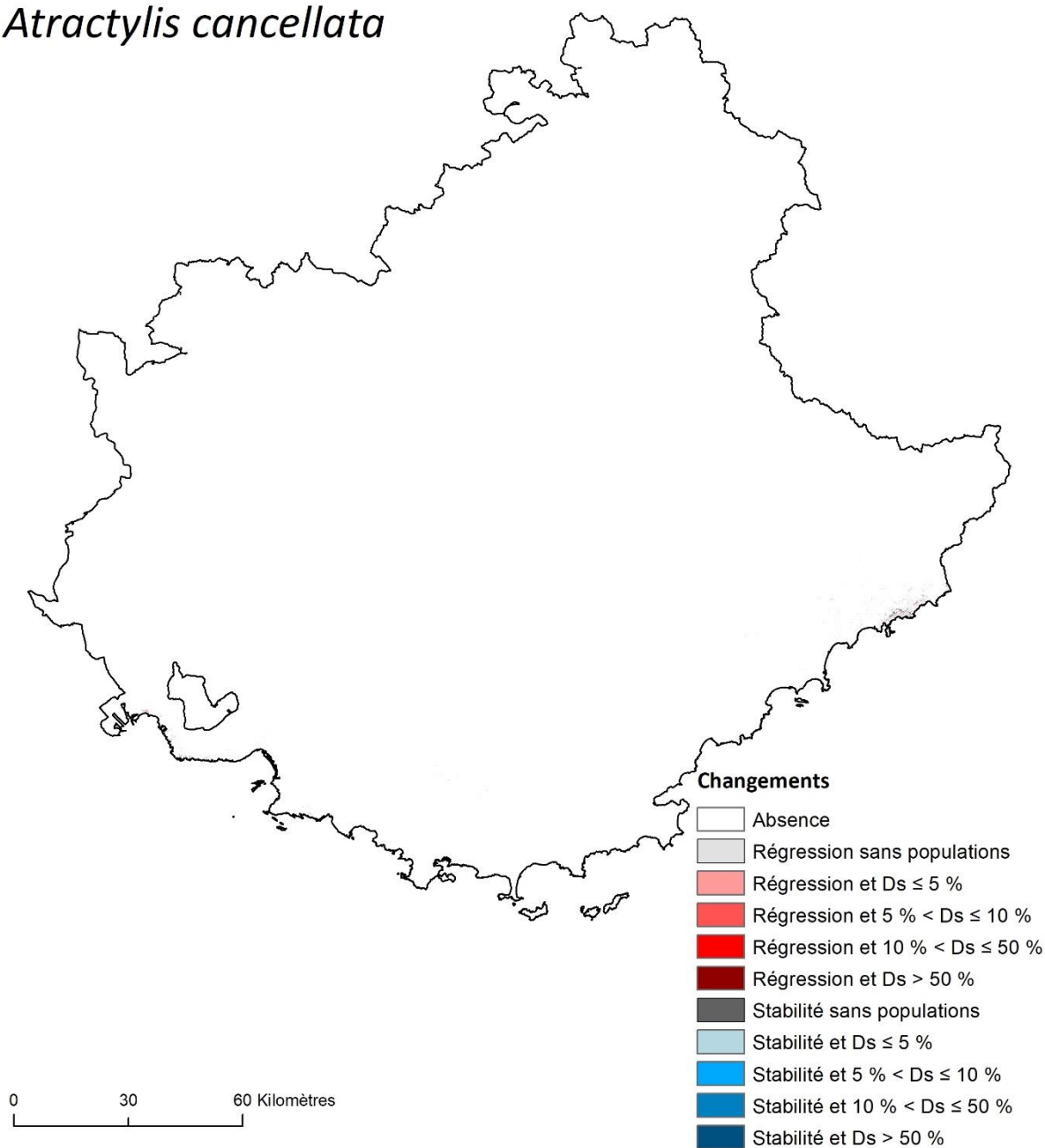


Figure A.6.4.13. Identification des populations d'*Atractylis cancellata* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Atractylis cancellata

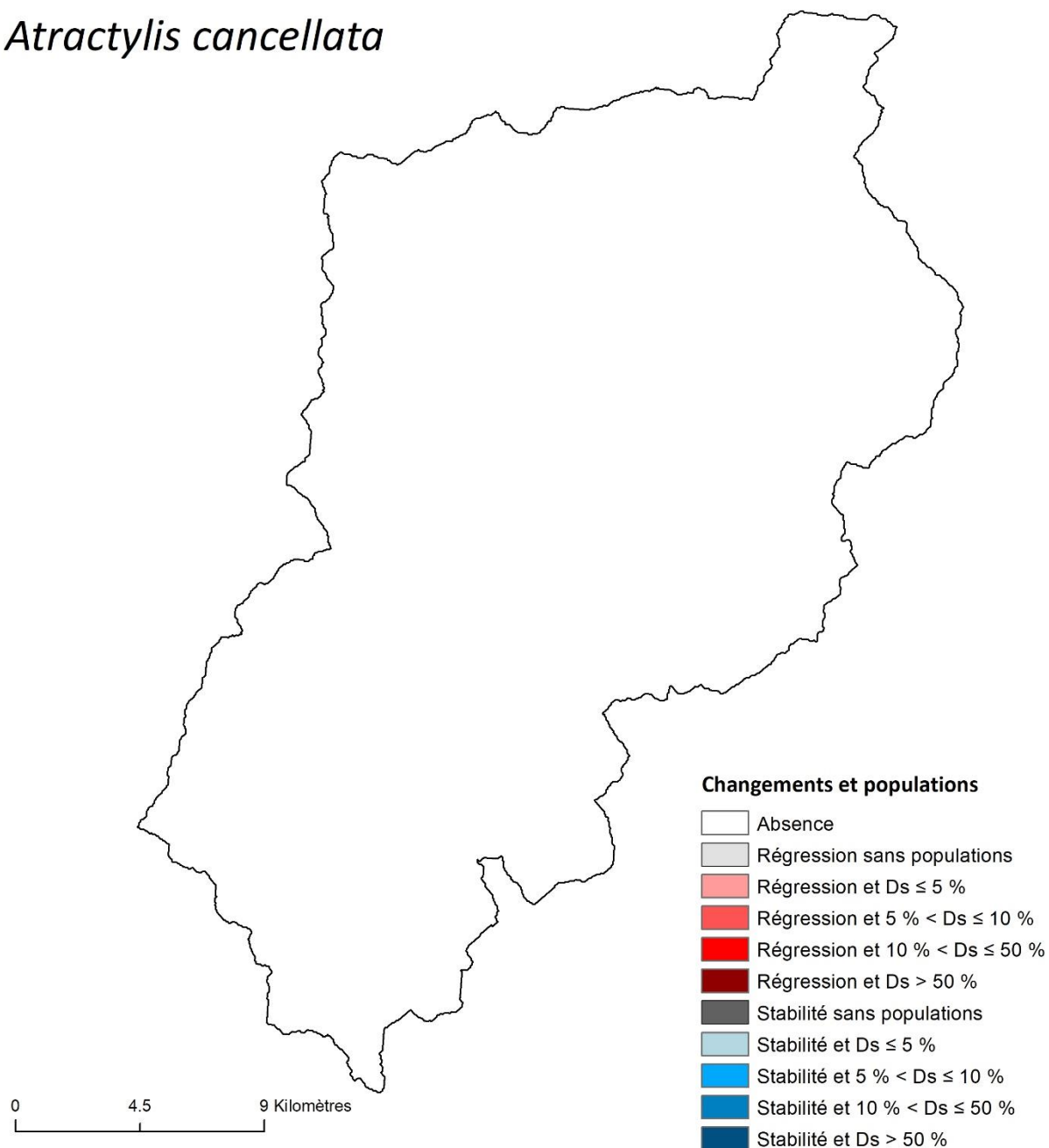


Figure A.6.4.14. Identification des populations d'*Atractylis cancellata* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Berardia lanuginosa

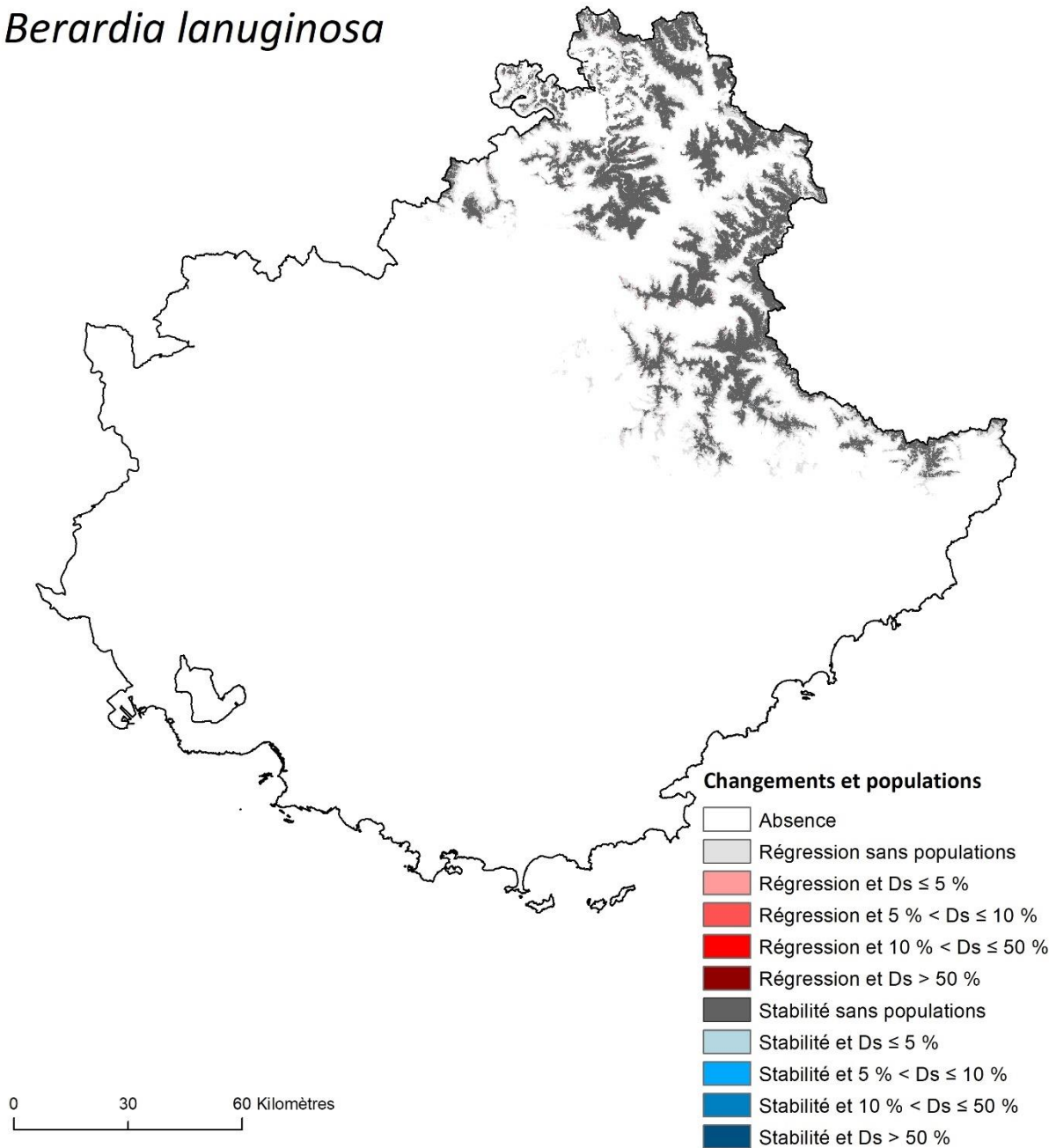


Figure A.6.4.15. Identification des populations de *Berardia lanuginosa* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Berardia lanuginosa

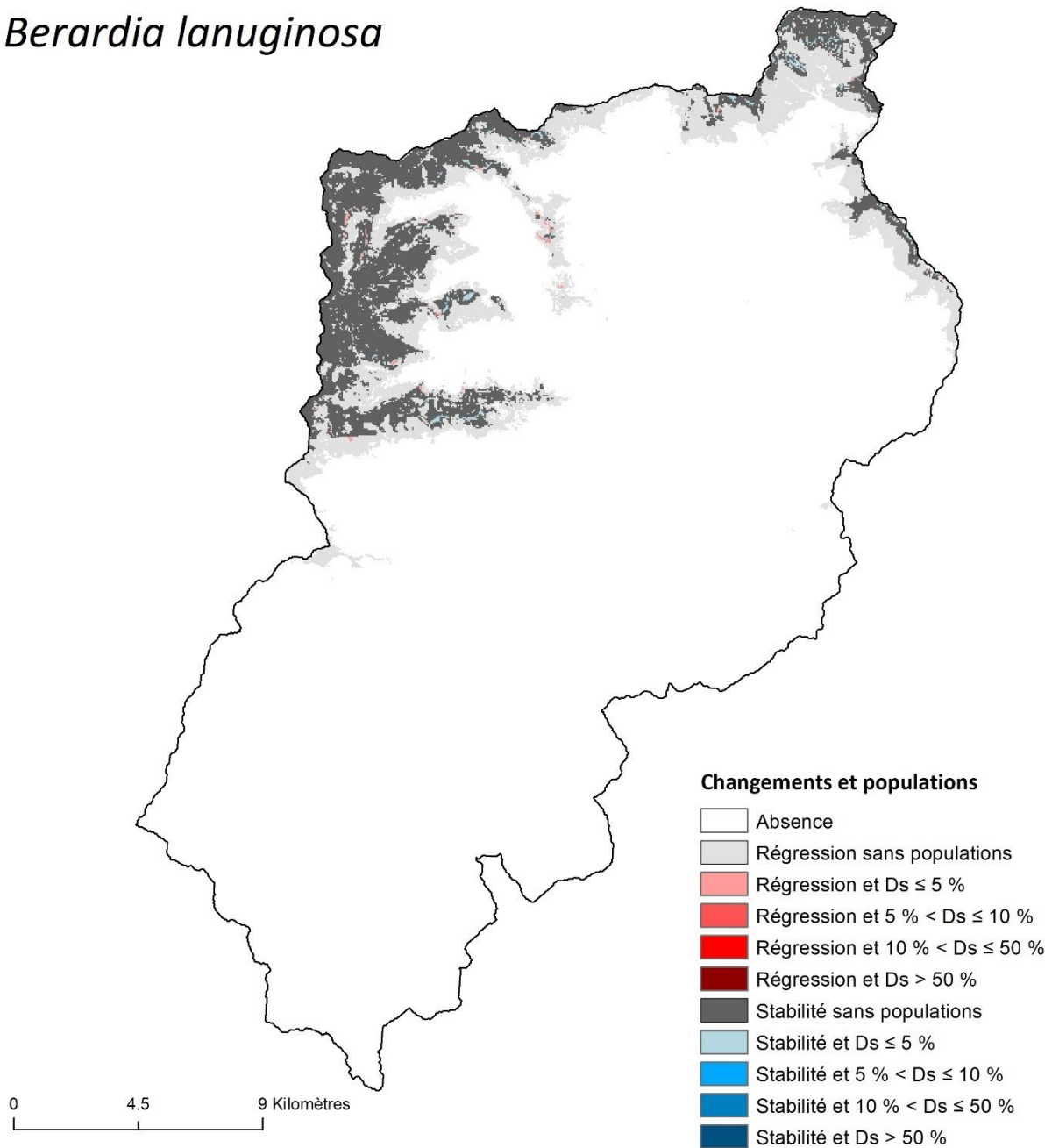


Figure A.6.4.16. Identification des populations de *Berardia lanuginosa* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Brachypodium retusum

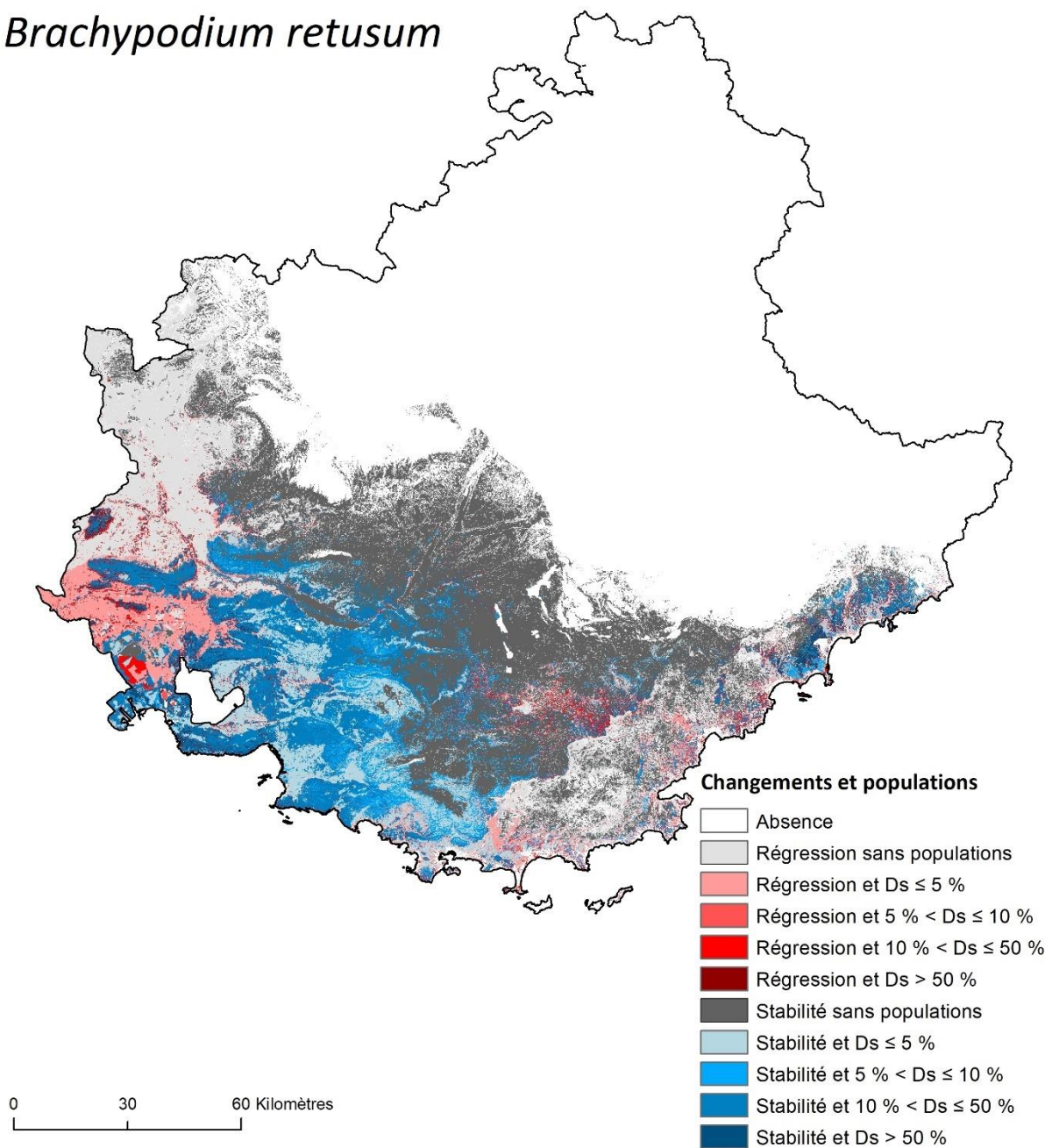


Figure A.6.4.17. Identification des populations de *Brachypodium retusum* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Brachypodium retusum

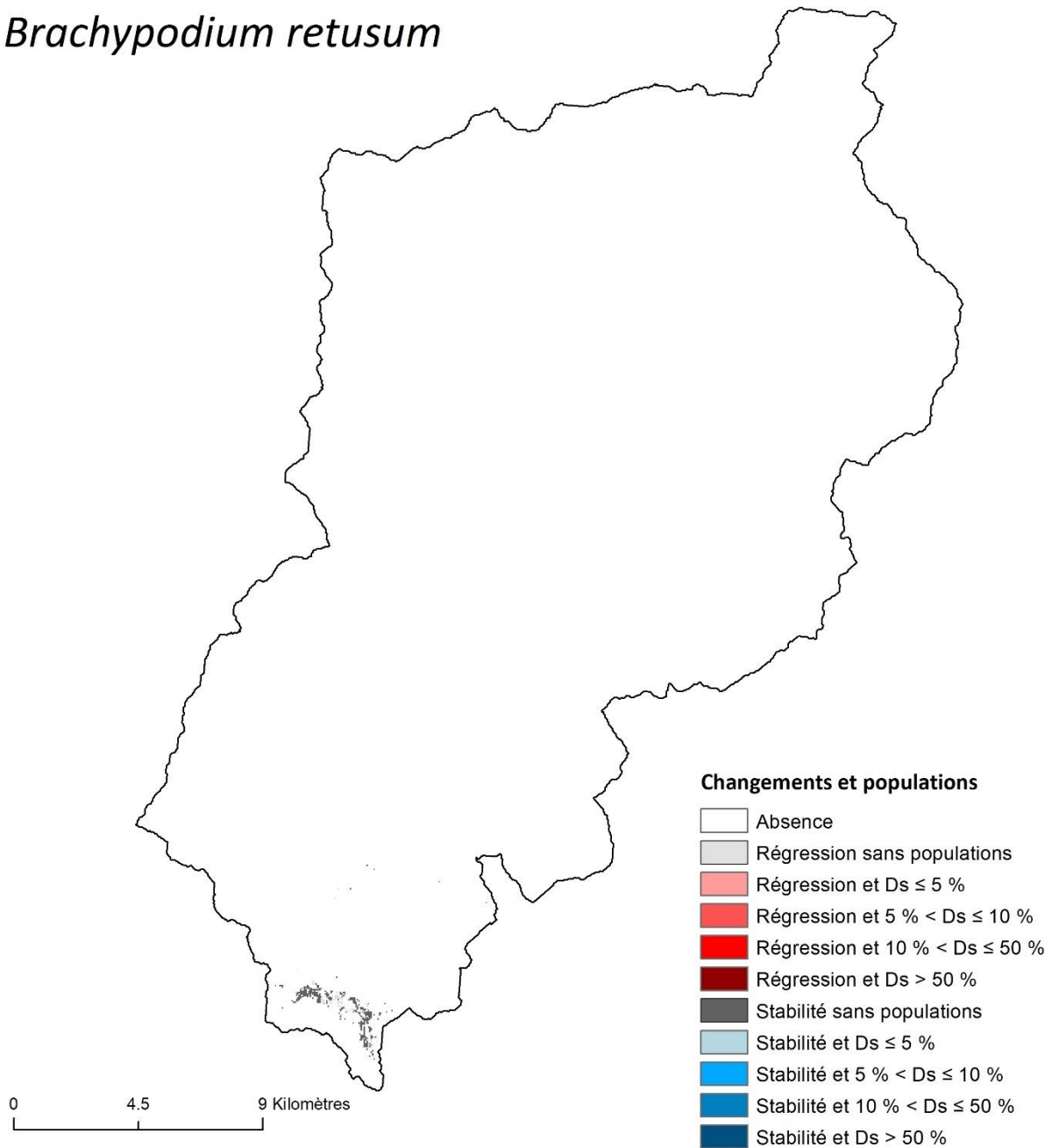


Figure A.6.4.18. Identification des populations de *Brachypodium retusum* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Carlina acanthifolia

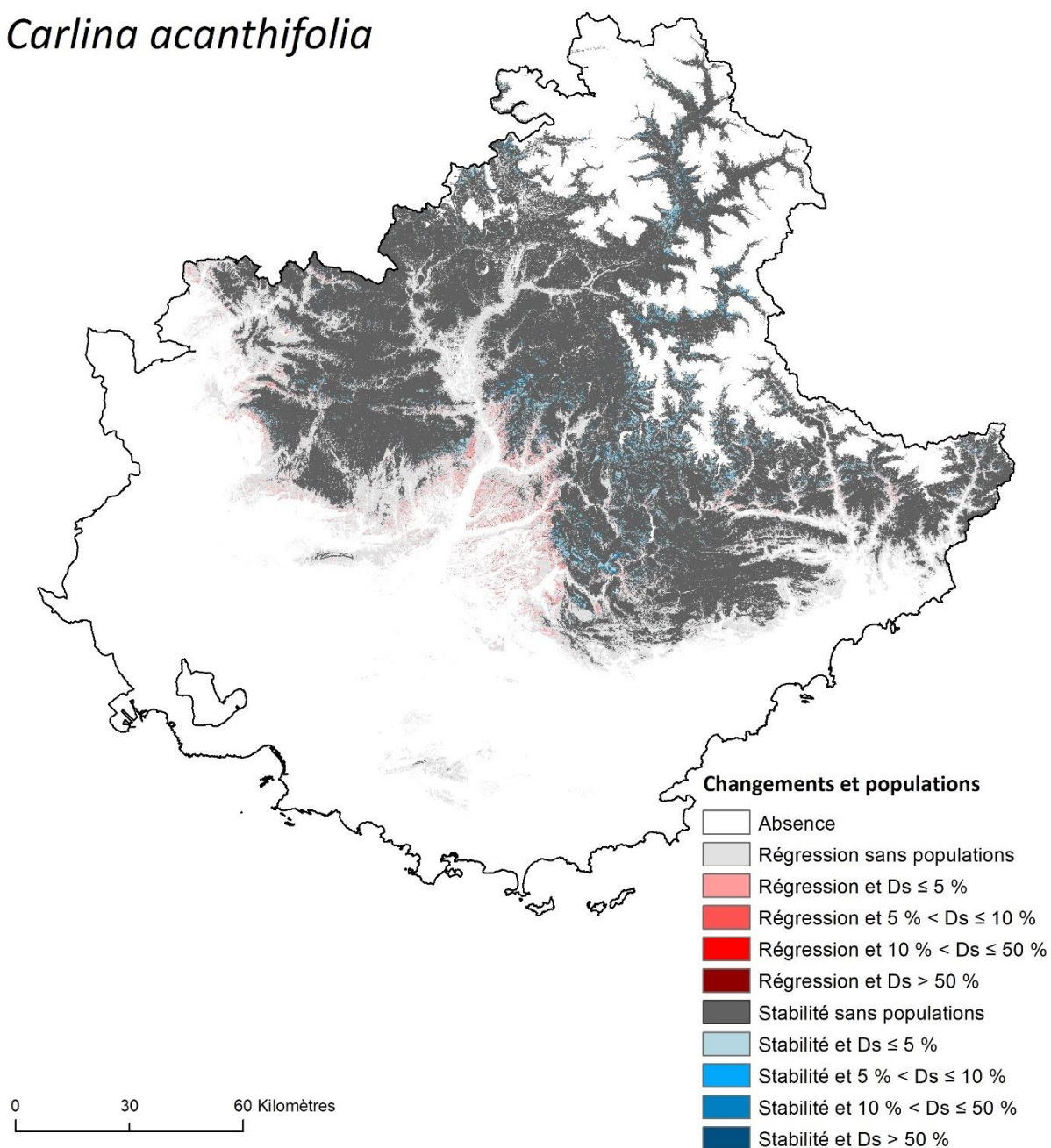


Figure A.6.4.19. Identification des populations de *Carlina acanthifolia* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Carlina acanthifolia

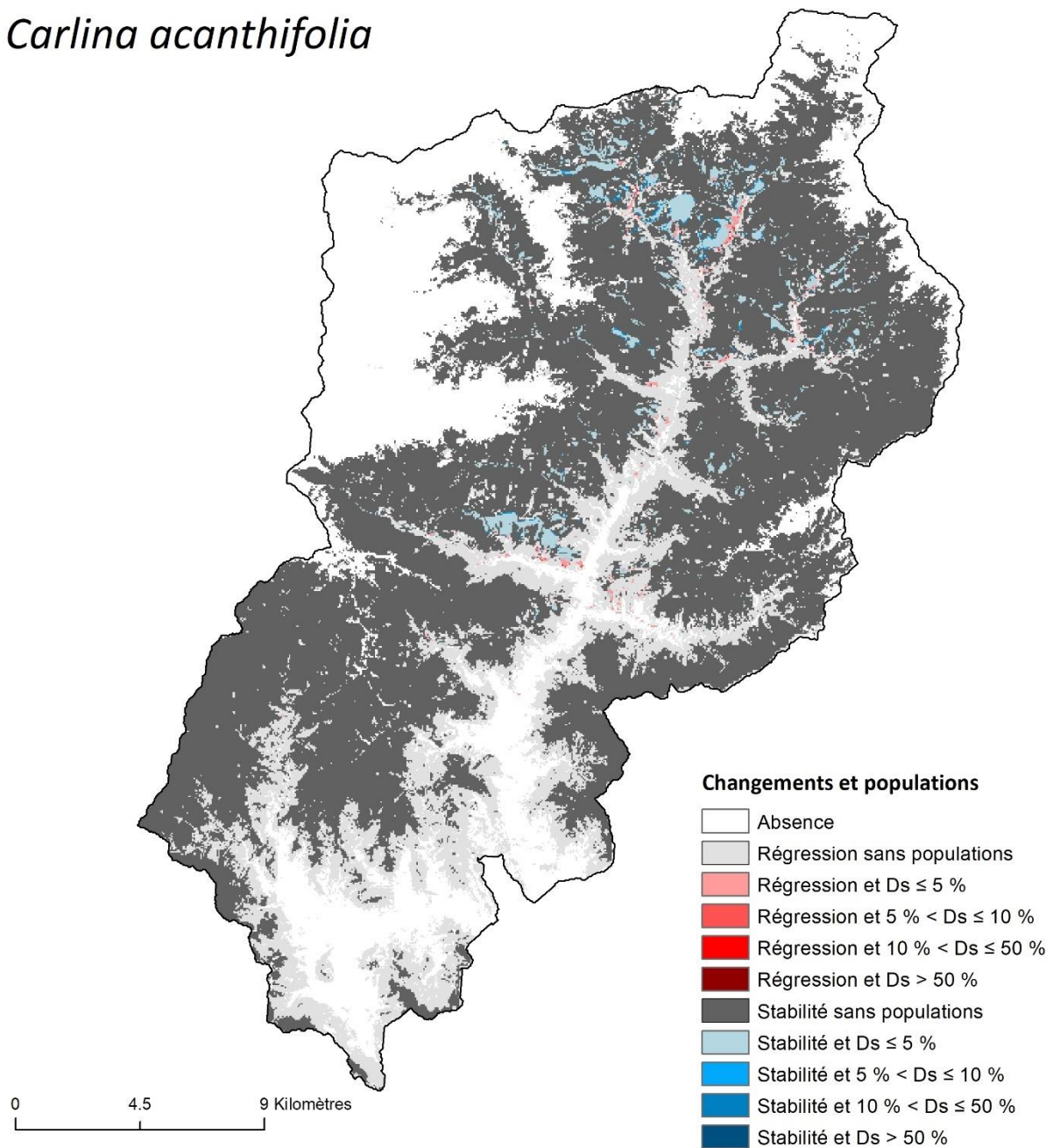


Figure A.6.4.20. Identification des populations de *Carlina acanthifolia* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Cytisophyllum sessilifolium

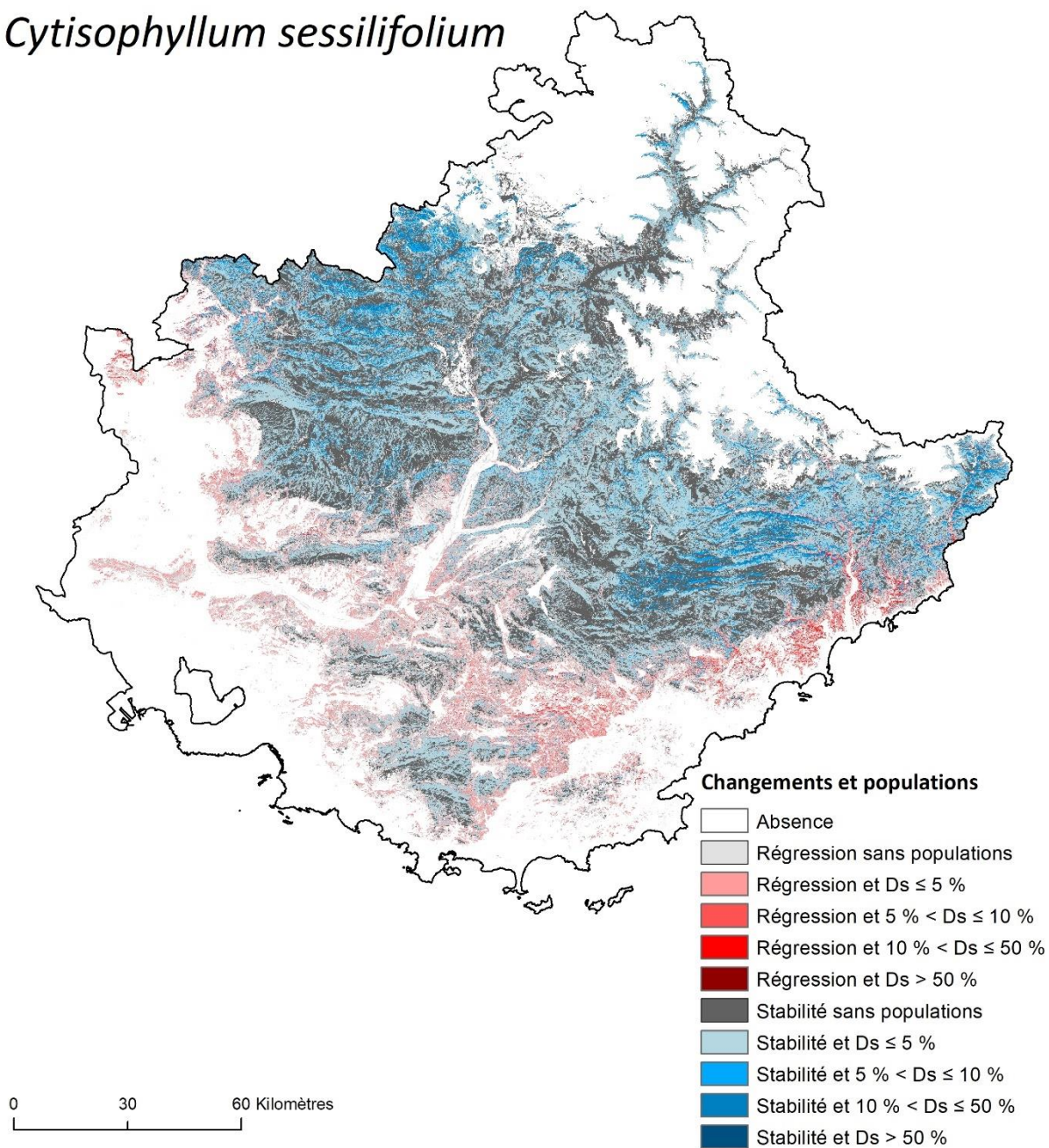


Figure A.6.4.21. Identification des populations de *Cytisophyllum sessilifolium* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Cytisophyllum sessilifolium

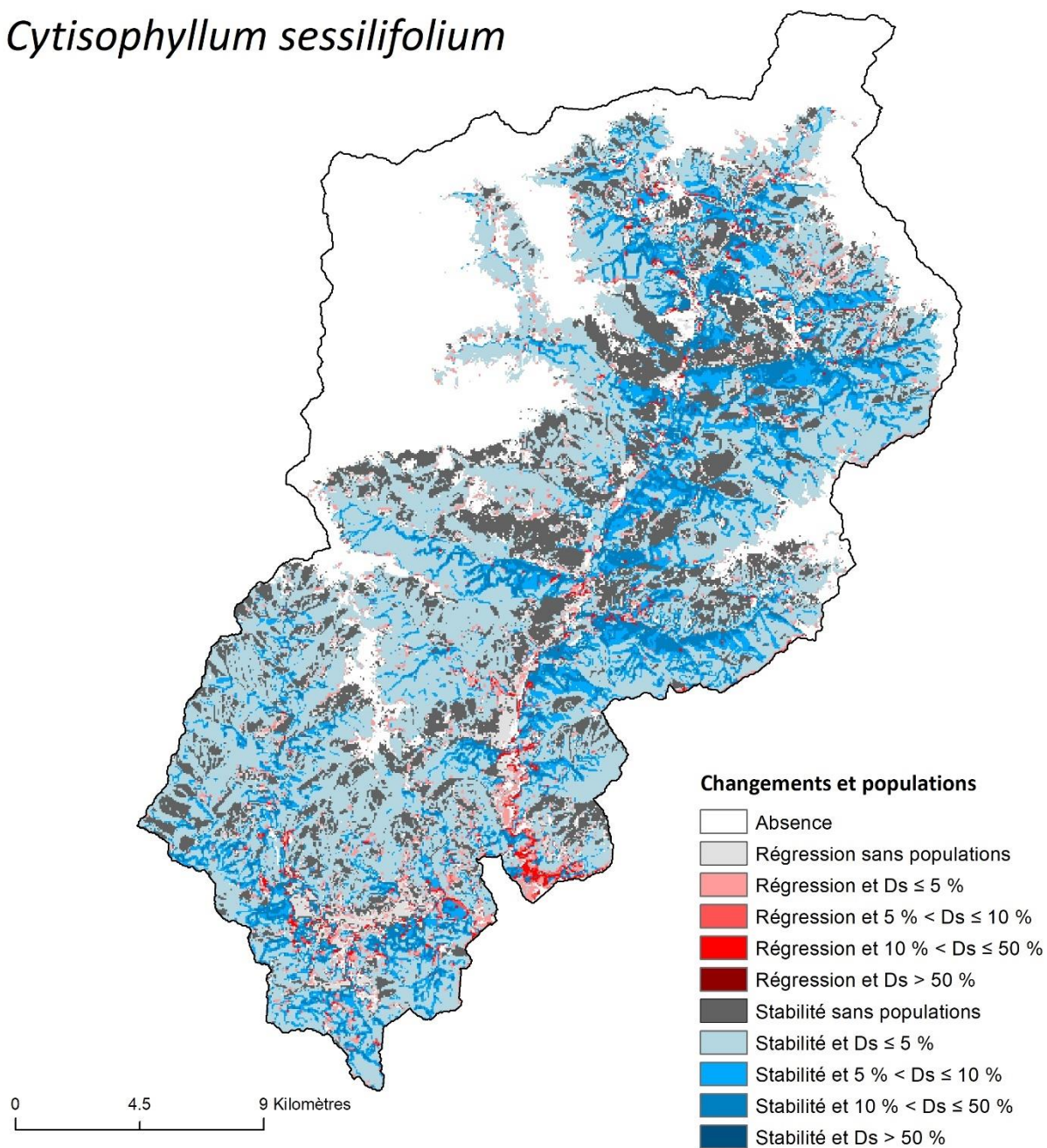


Figure A.6.4.22. Identification des populations de *Cytisophyllum sessilifolium* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Dryas octopetala

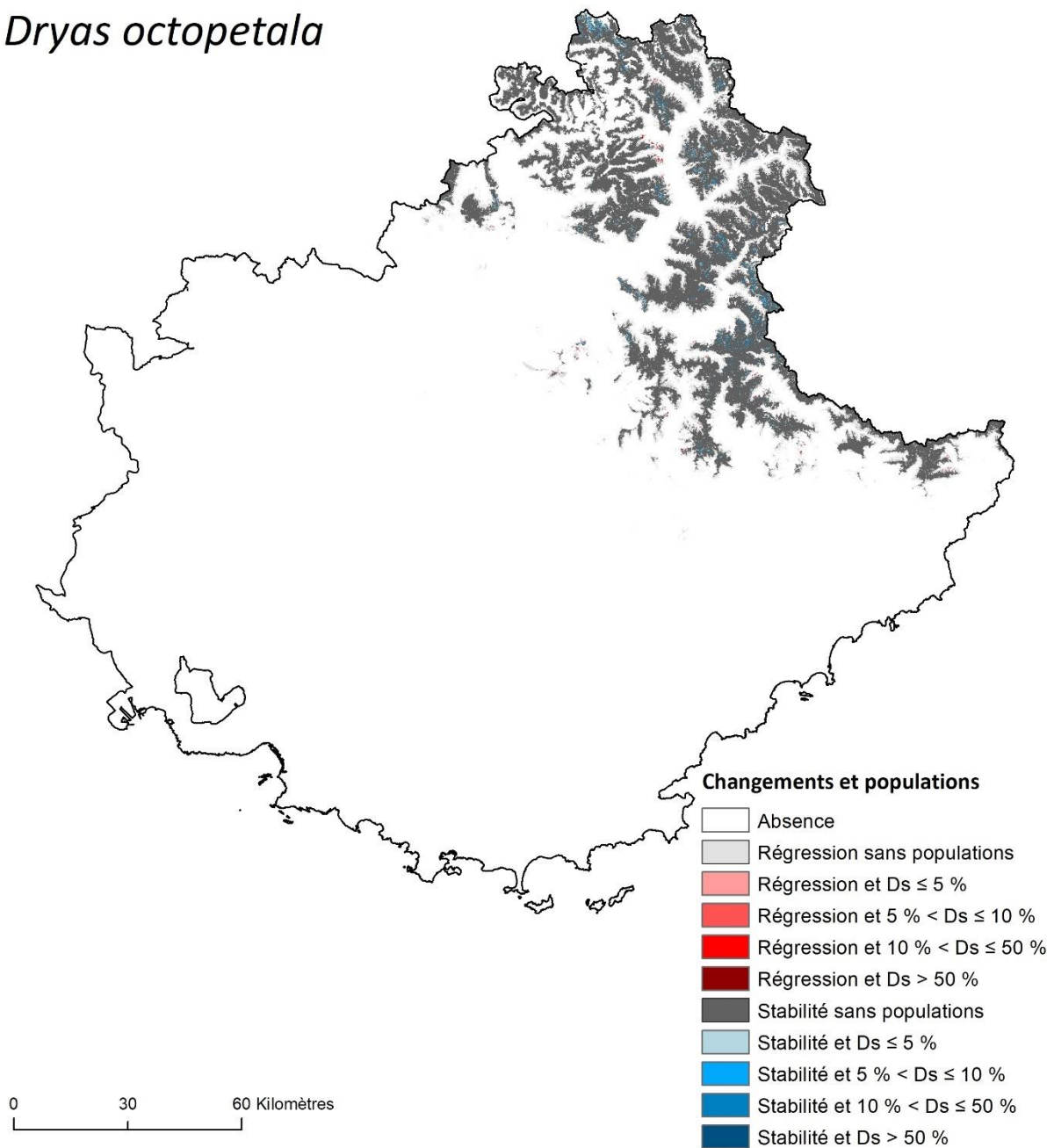


Figure A.6.4.23. Identification des populations de *Dryas octopetala* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (D_s) des populations concernées.

Dryas octopetala

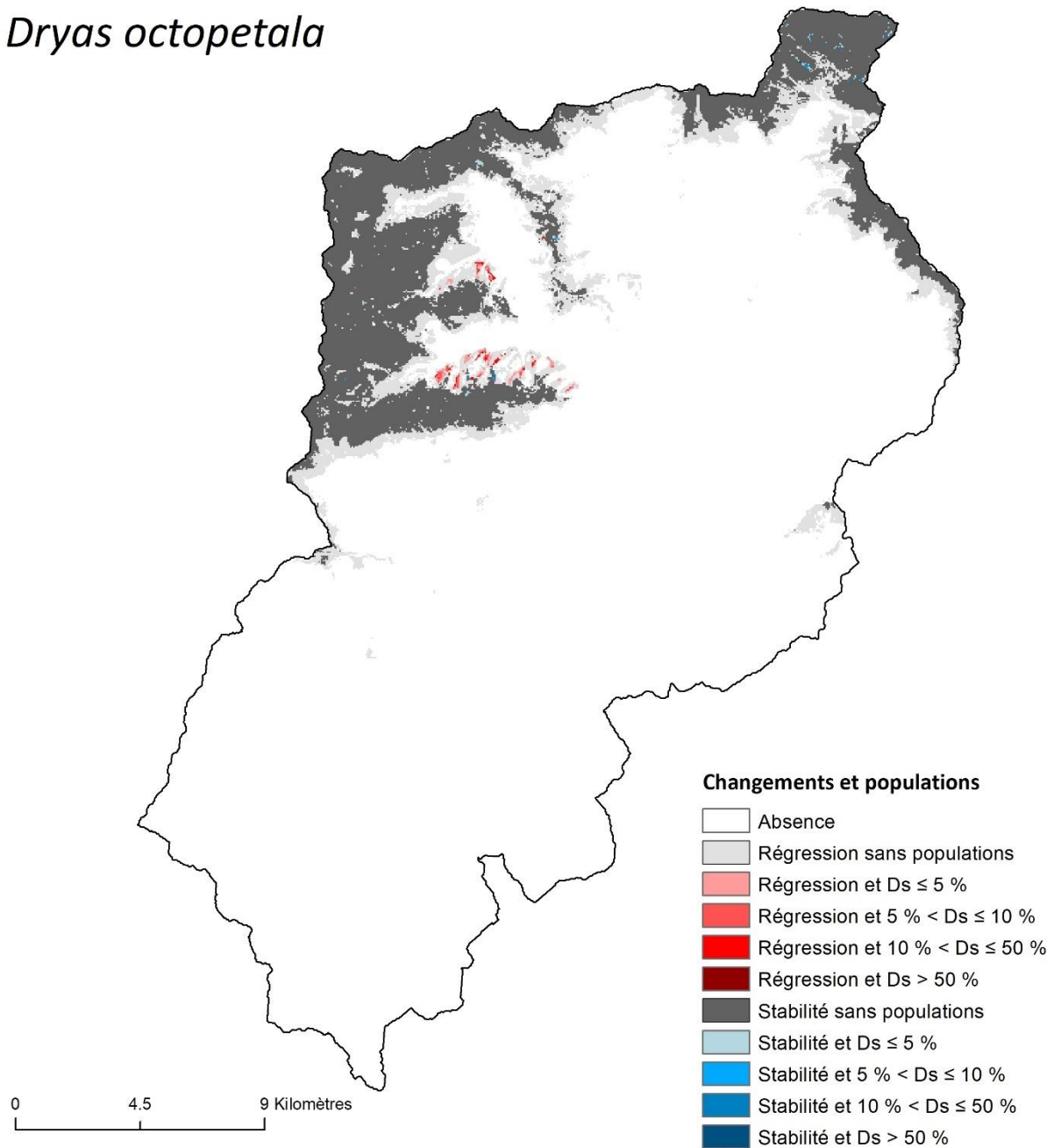


Figure A.6.4.24. Identification des populations de *Dryas octopetala* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Gentiana bavarica

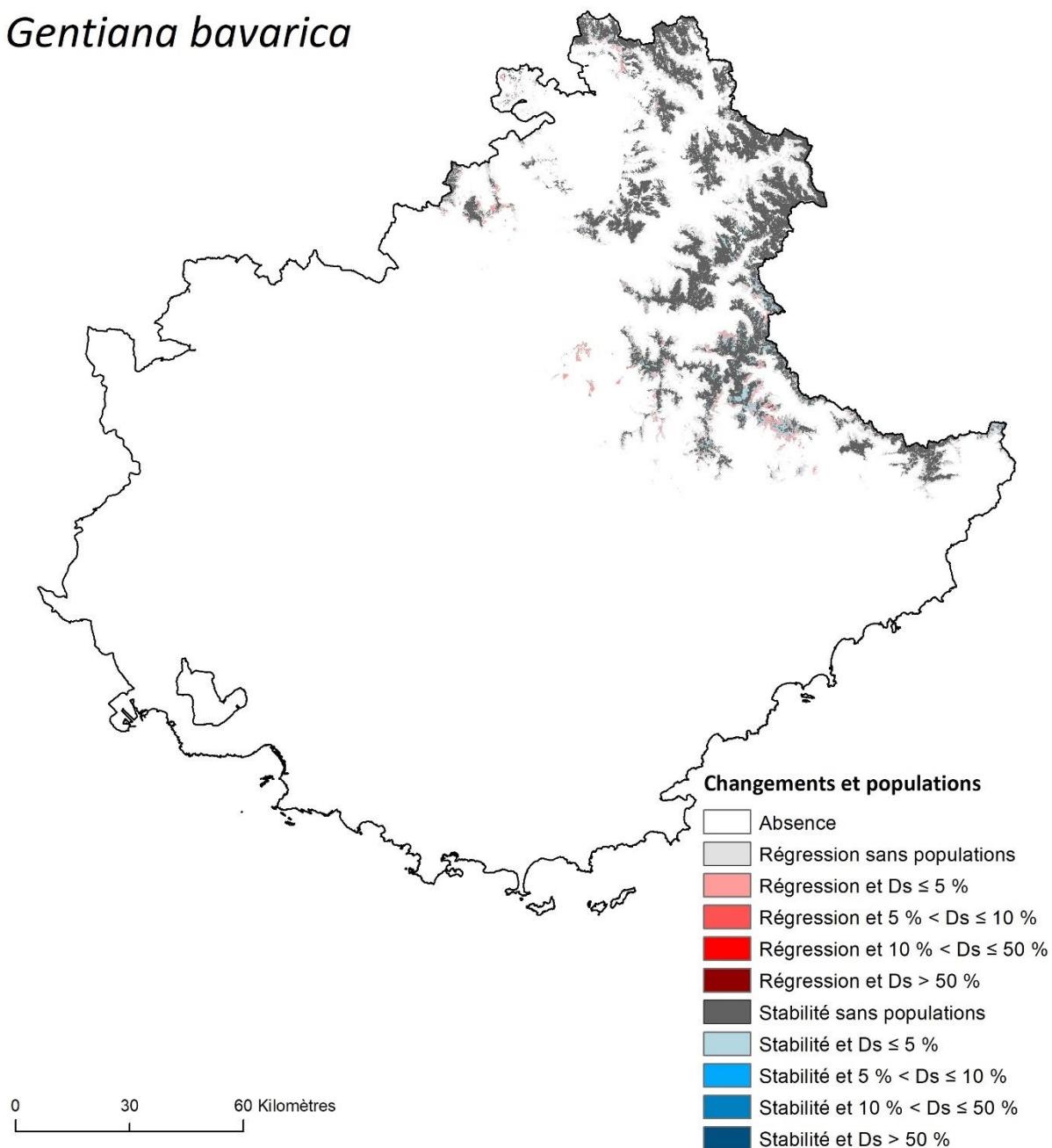


Figure A.6.4.25. Identification des populations de *Gentiana bavarica* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Gentiana bavarica

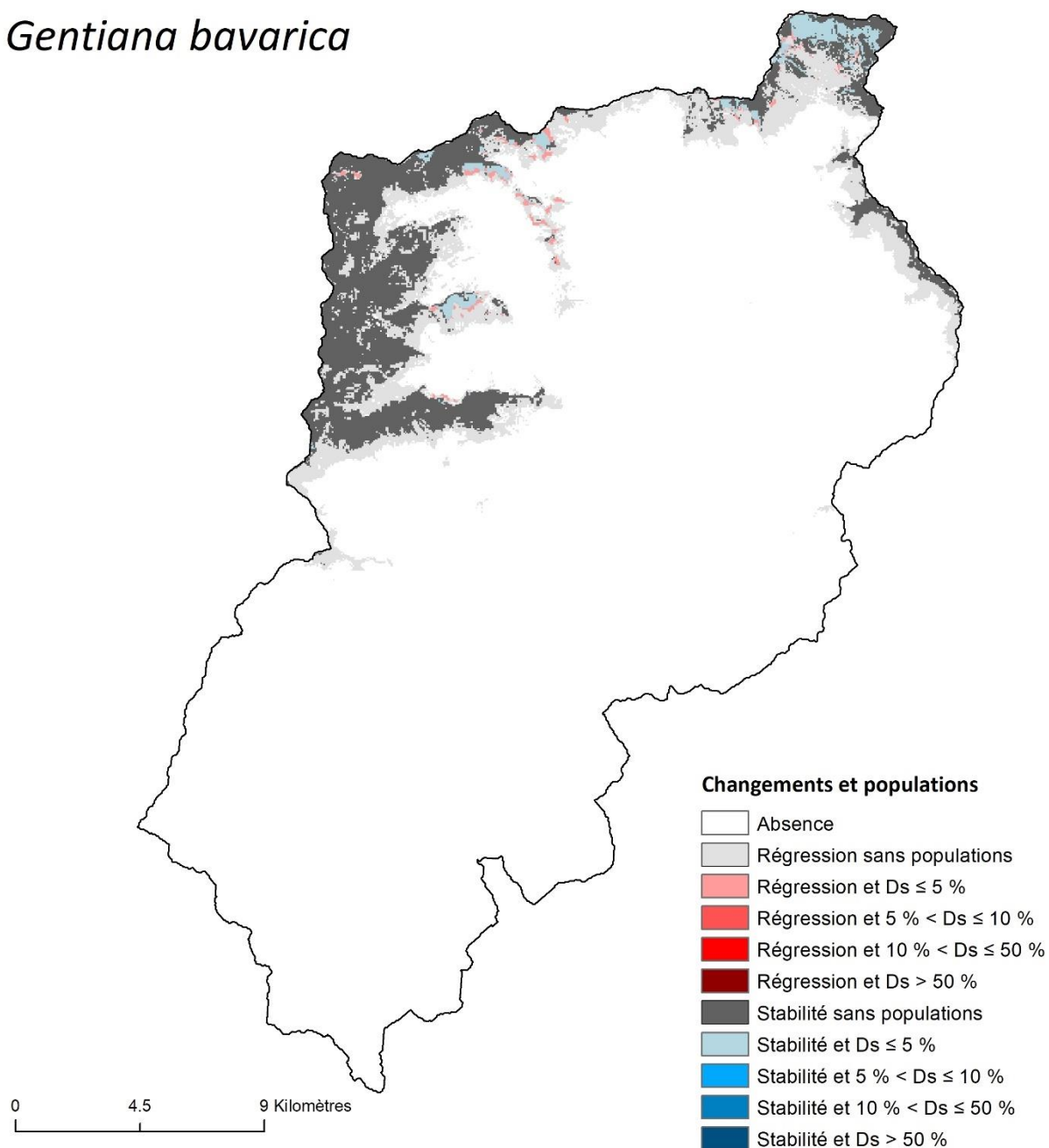


Figure A.6.4.26. Identification des populations de *Gentiana bavarica* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Gentiana verna

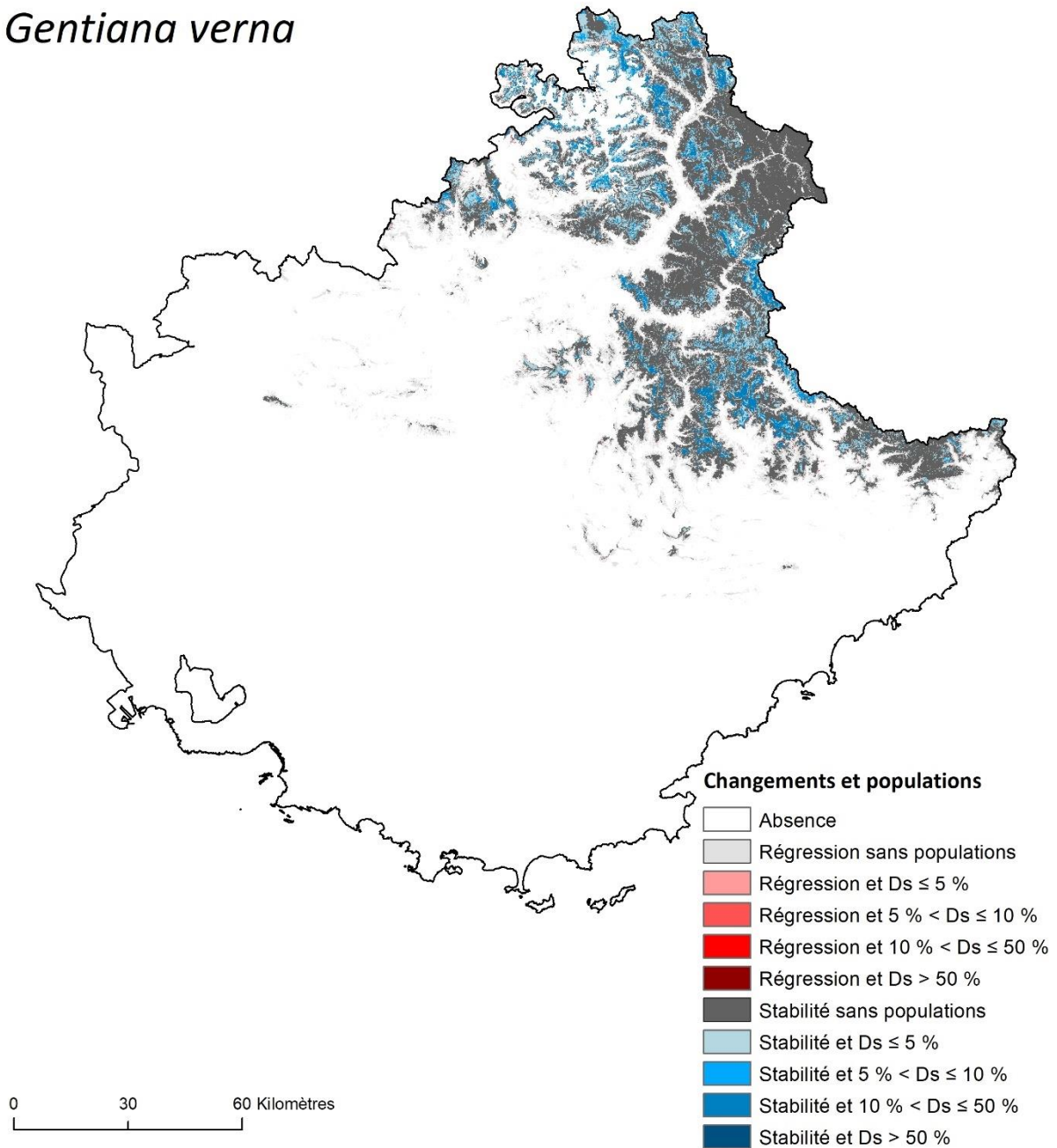


Figure A.6.4.27. Identification des populations de *Gentiana verna* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Gentiana verna

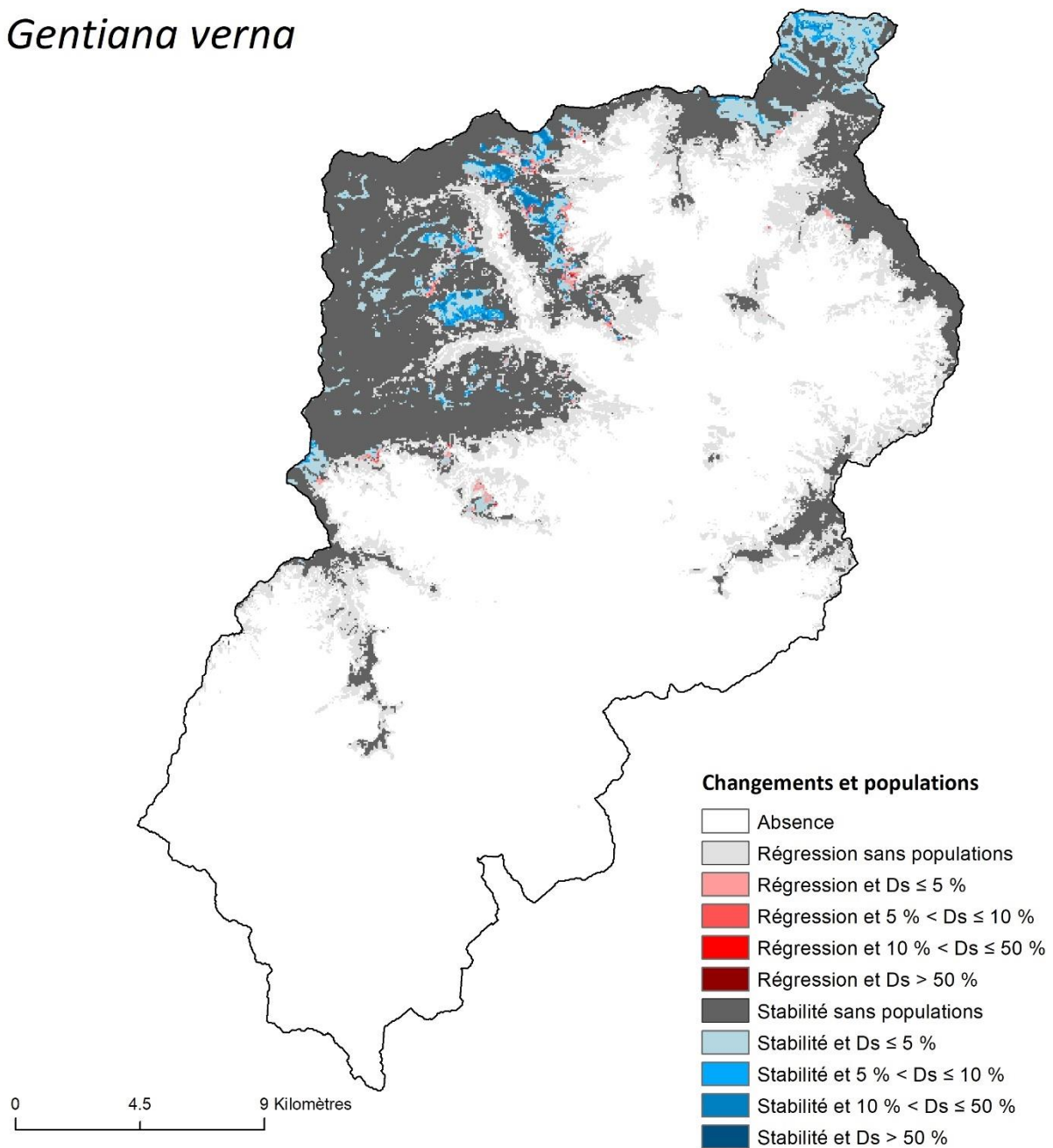


Figure A.6.4.28. Identification des populations de *Gentiana verna* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Juniperus oxycedrus

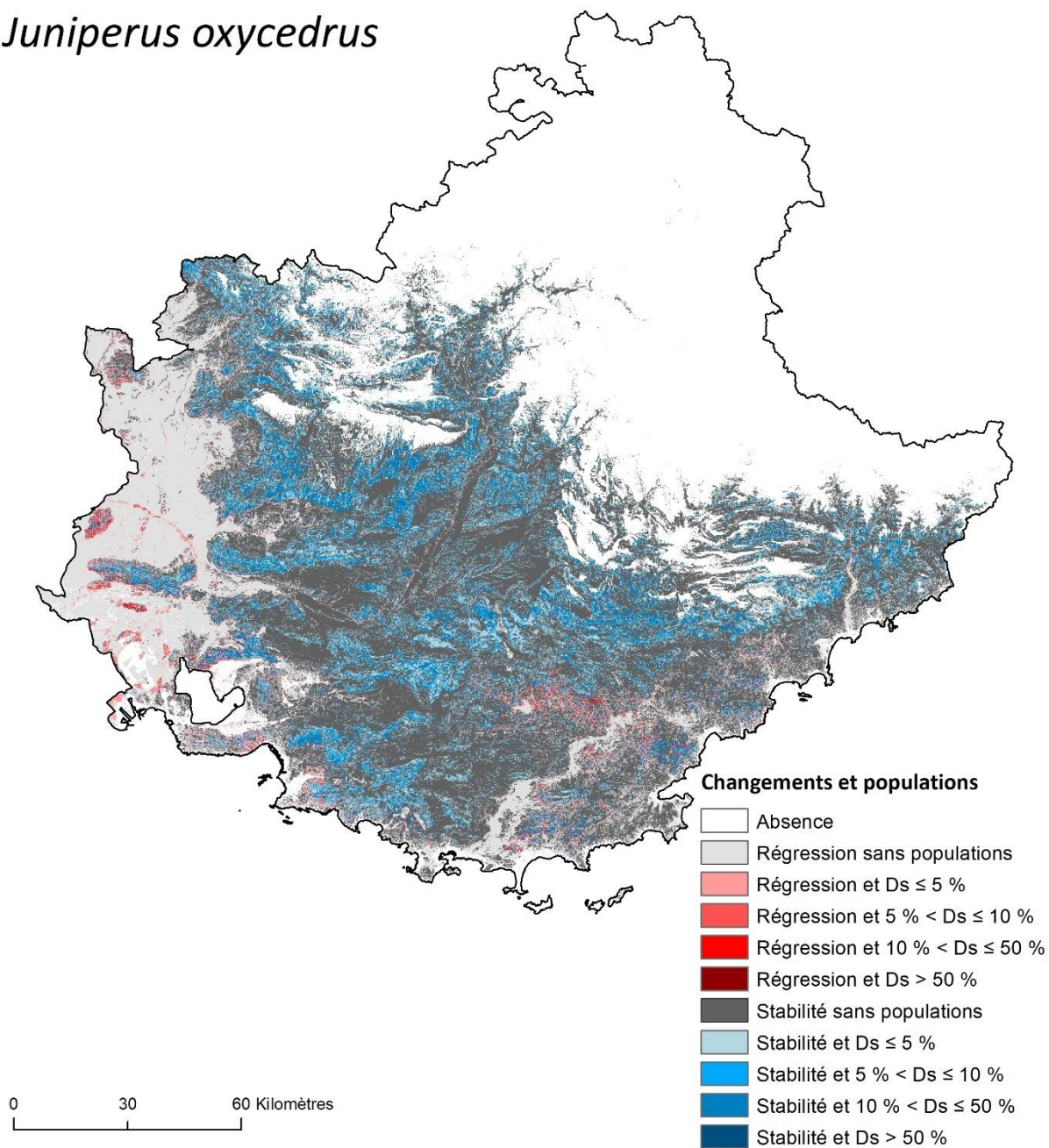


Figure A.6.4.29. Identification des populations de *Juniperus oxycedrus* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Juniperus oxycedrus

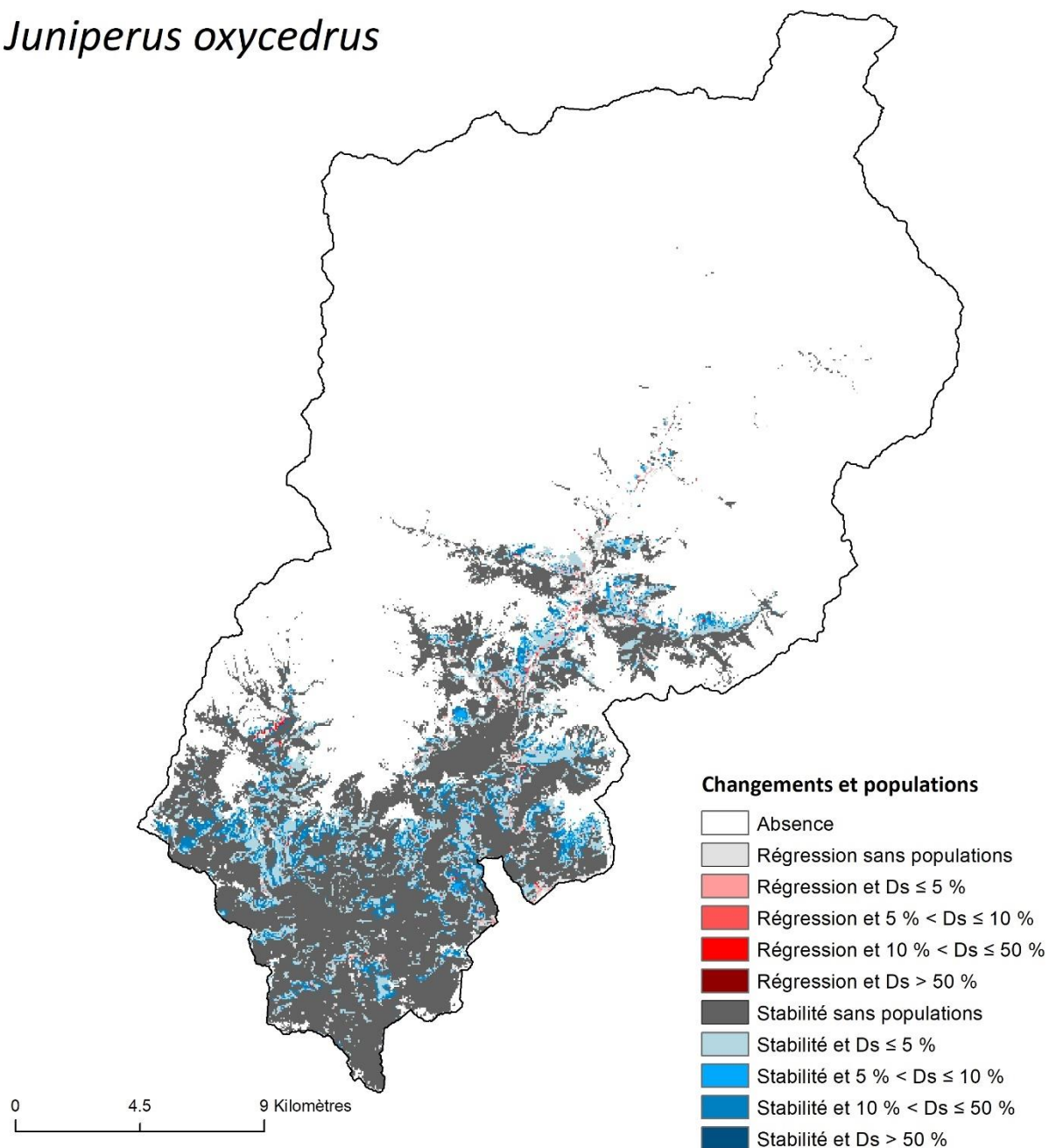


Figure A.6.4.30. Identification des populations de *Juniperus oxycedrus* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Lilium pomponium

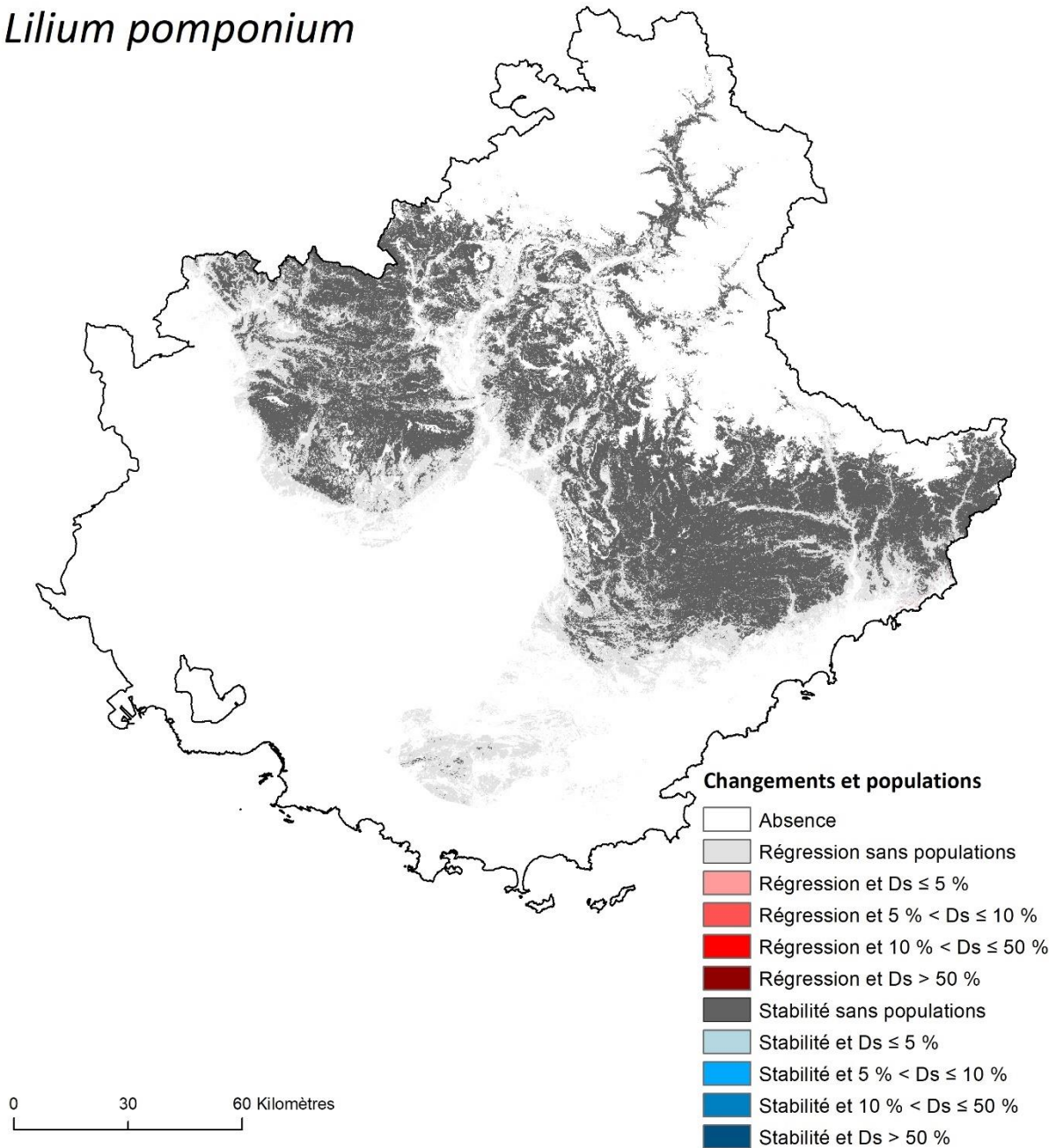


Figure A.6.4.31. Identification des populations de *Lilium pomponium* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Lilium pomponium

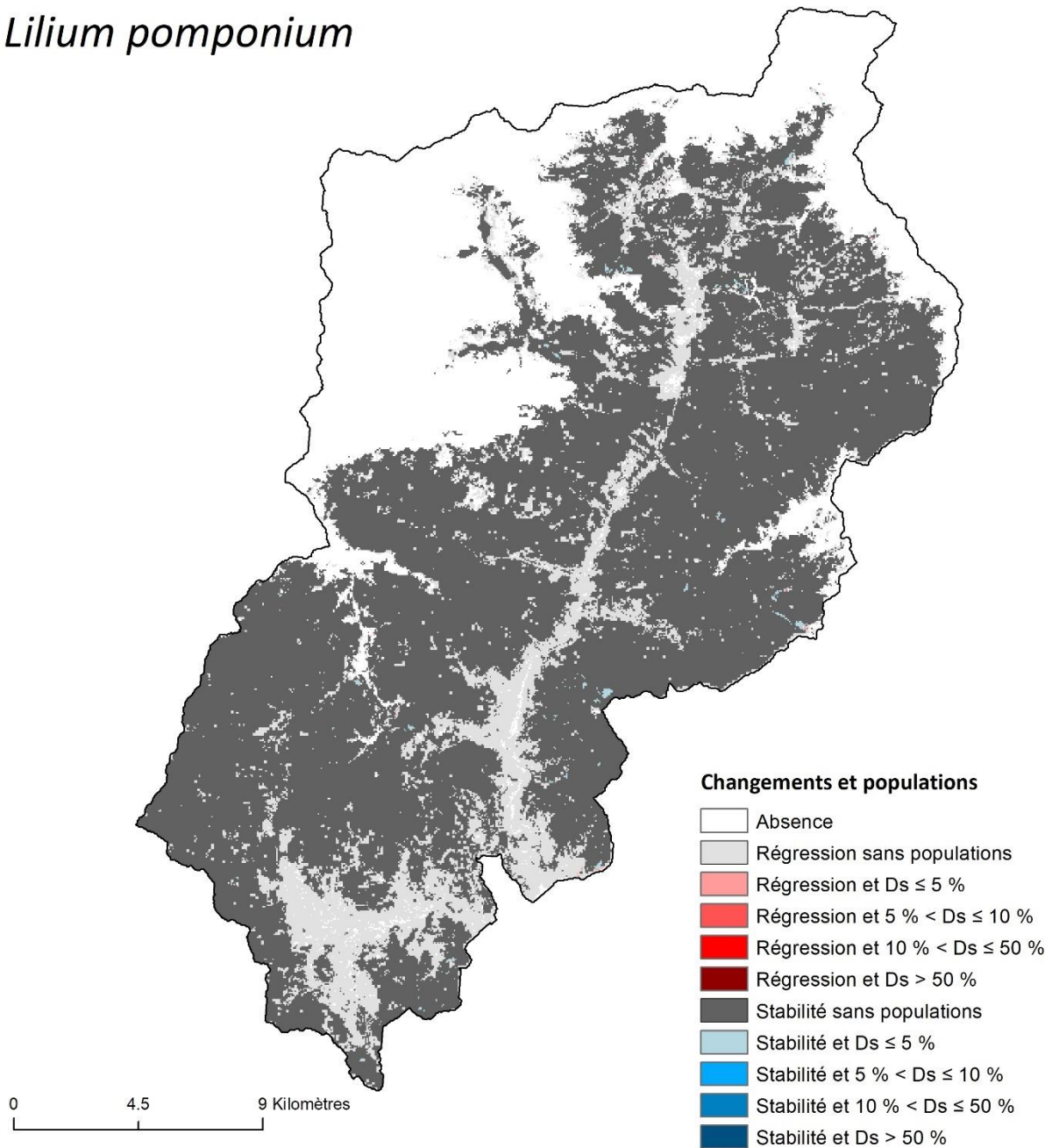


Figure A.6.4.32. Identification des populations de *Lilium pomponium* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Ostrya carpinifolia

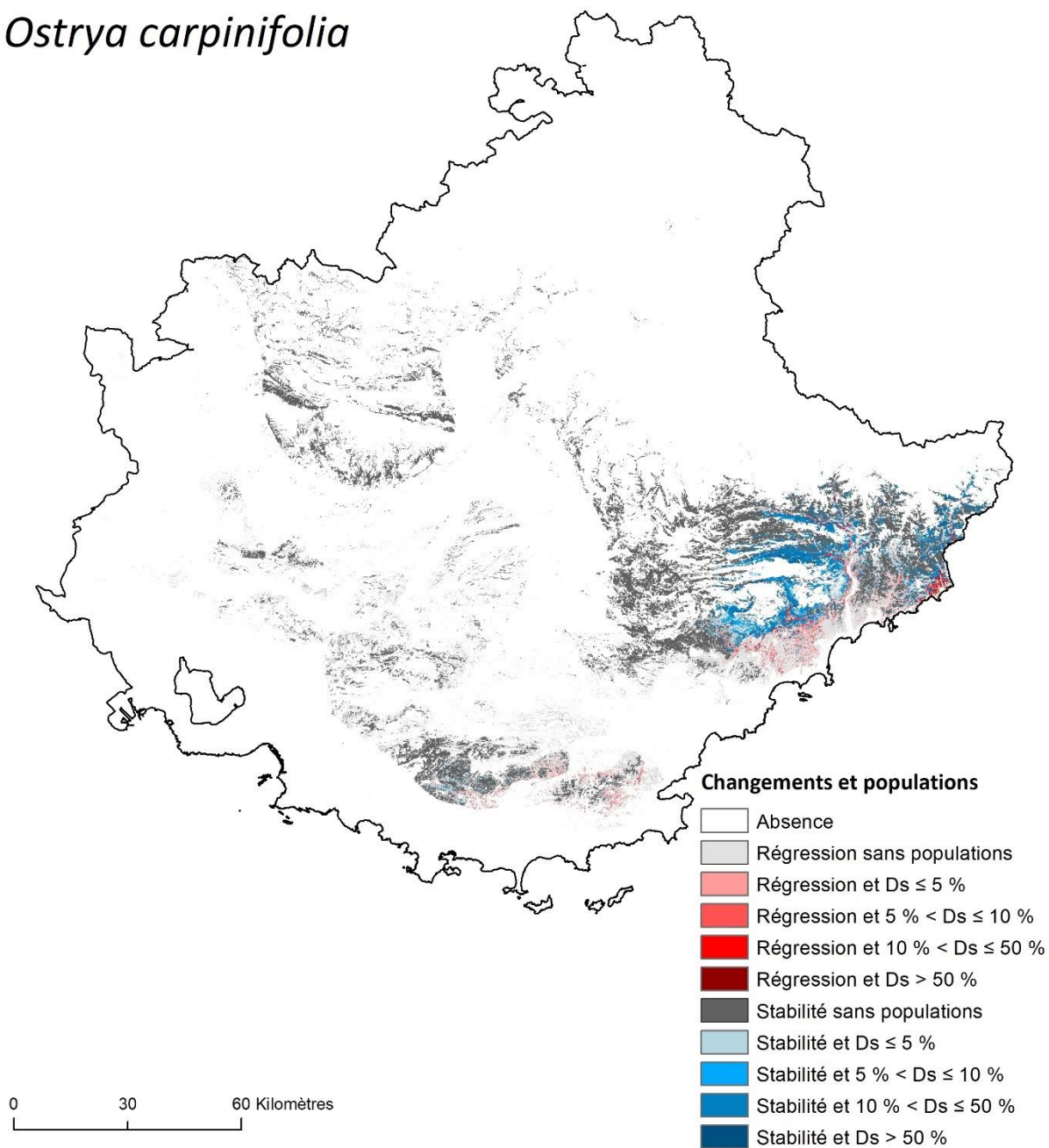


Figure A.6.4.33. Identification des populations de *Ostrya carpinifolia* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Ostrya carpinifolia

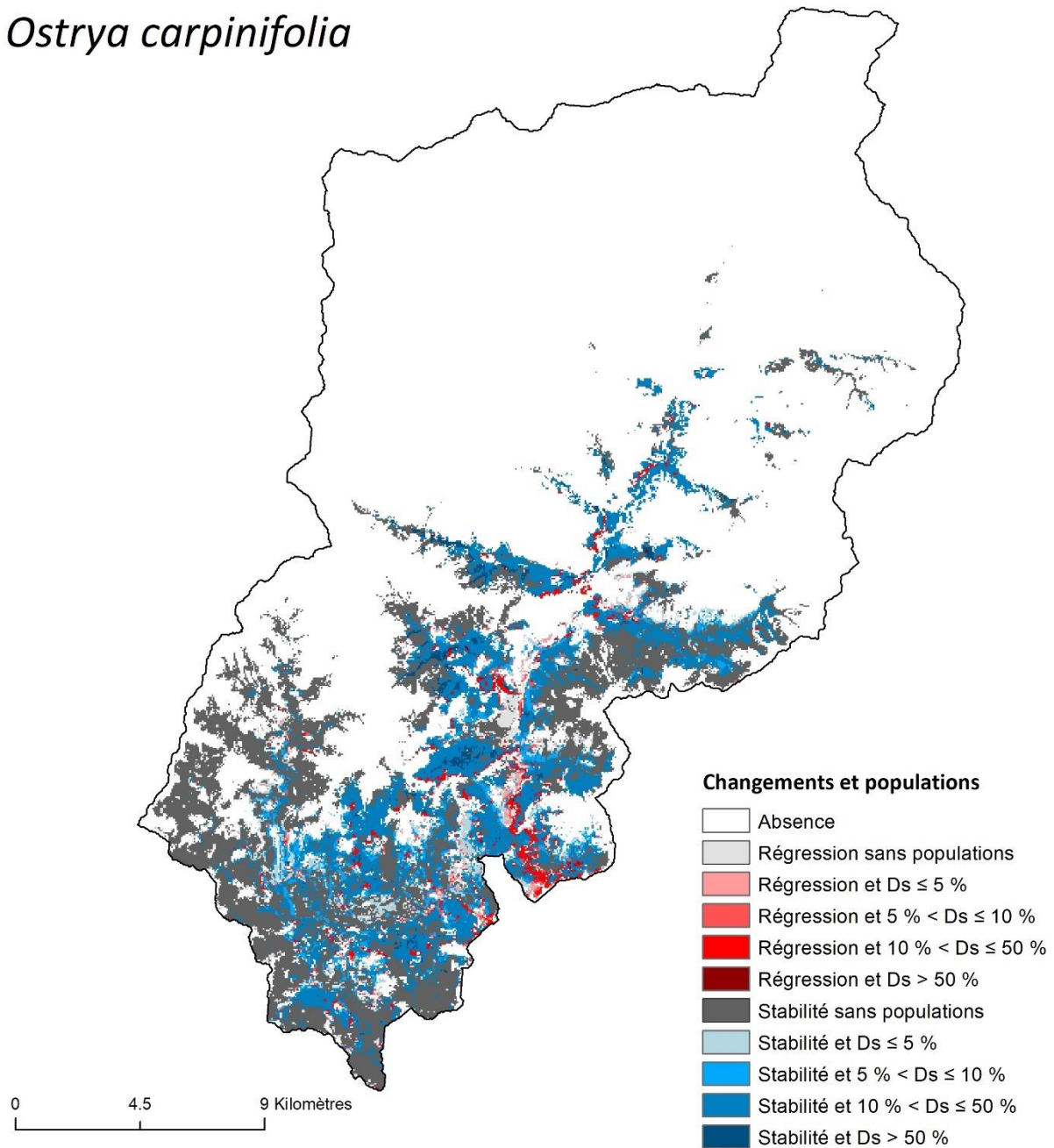


Figure A.6.4.34. Identification des populations de *Ostrya carpinifolia* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Pinus cembra

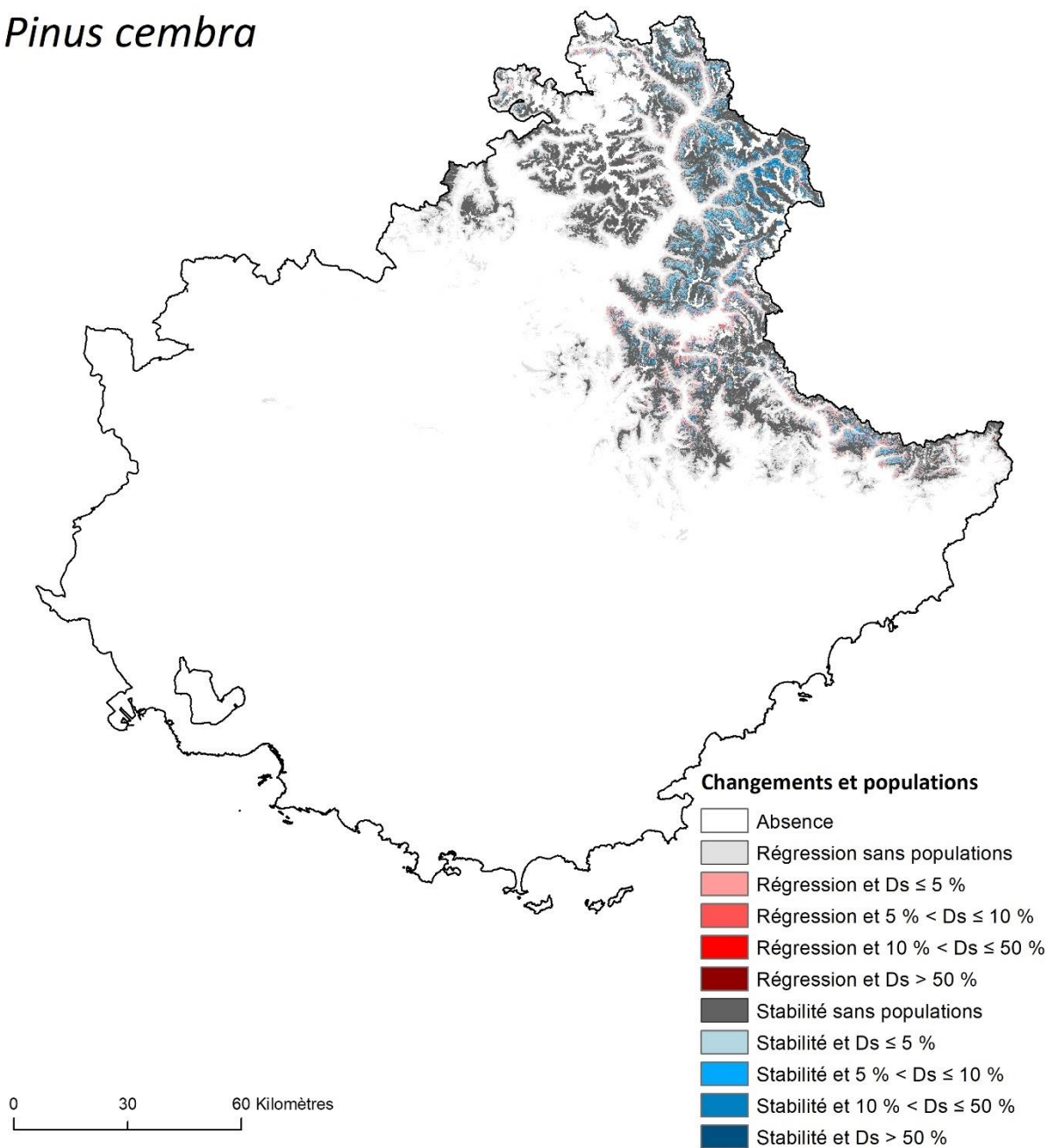


Figure A.6.4.35. Identification des populations de *Pinus cembra* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Pinus cembra

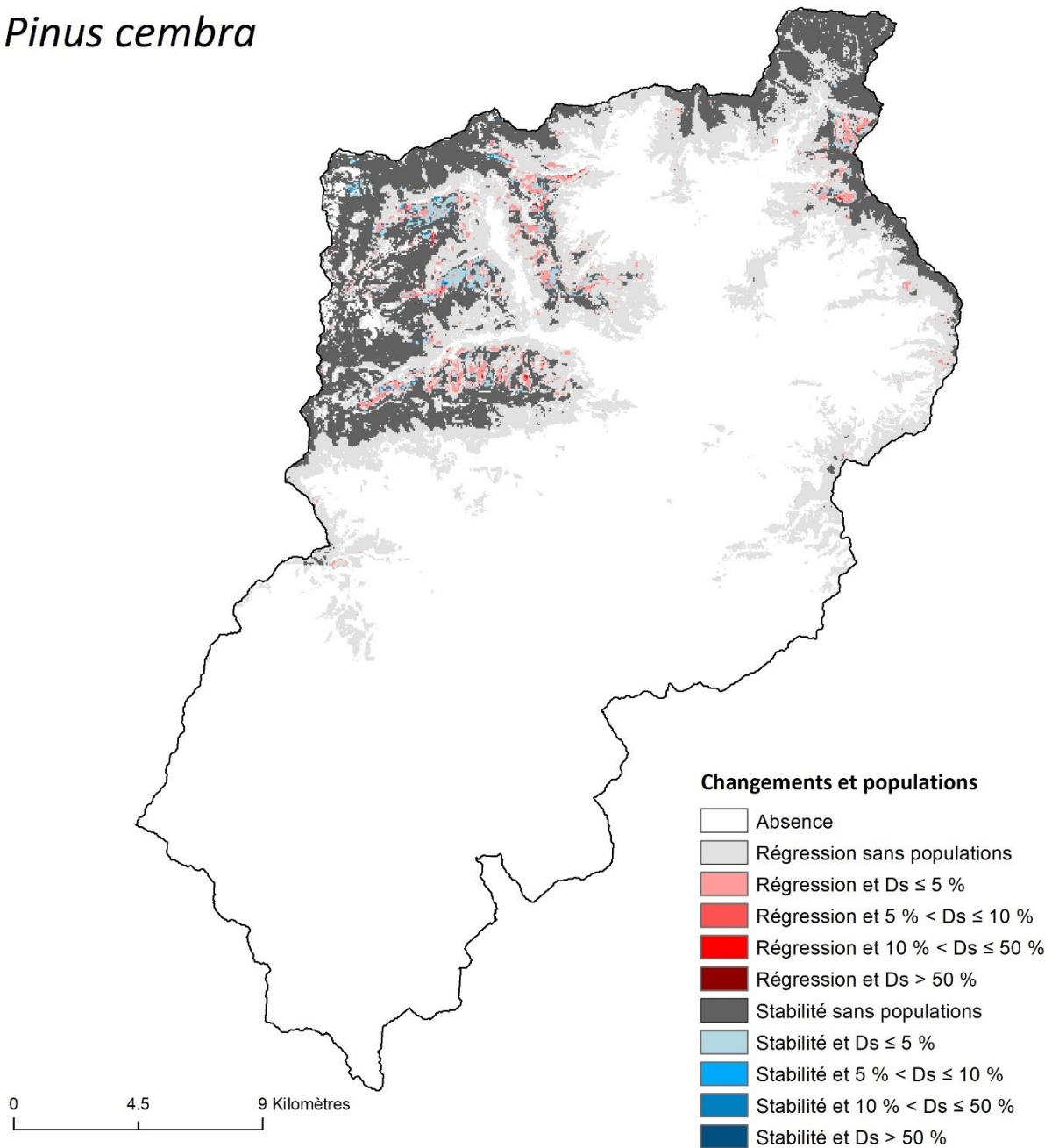


Figure A.6.4.36. Identification des populations de *Pinus cembra* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Pinus uncinata

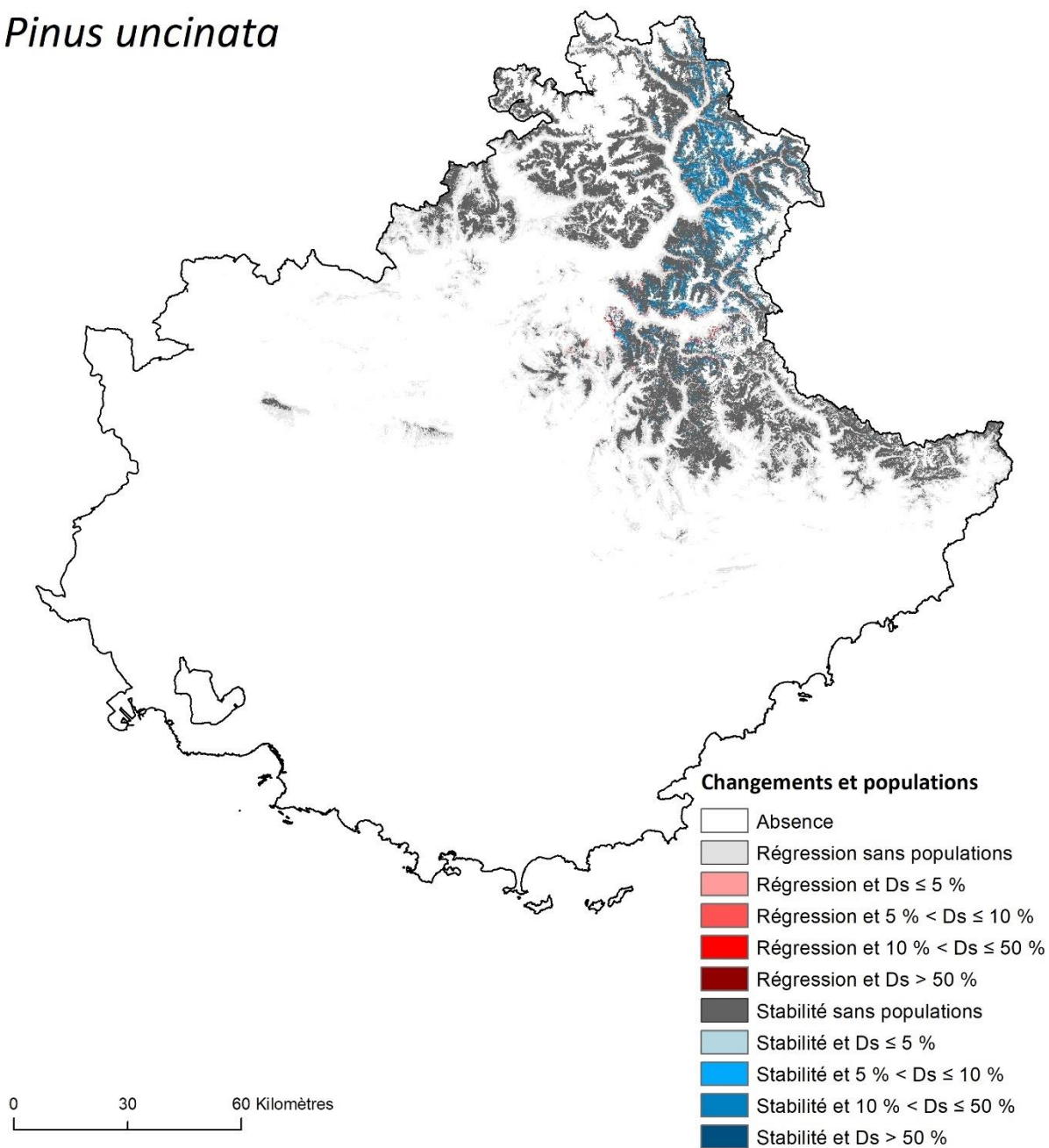


Figure A.6.4.37. Identification des populations de *Pinus uncinata* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l’horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Pinus uncinata

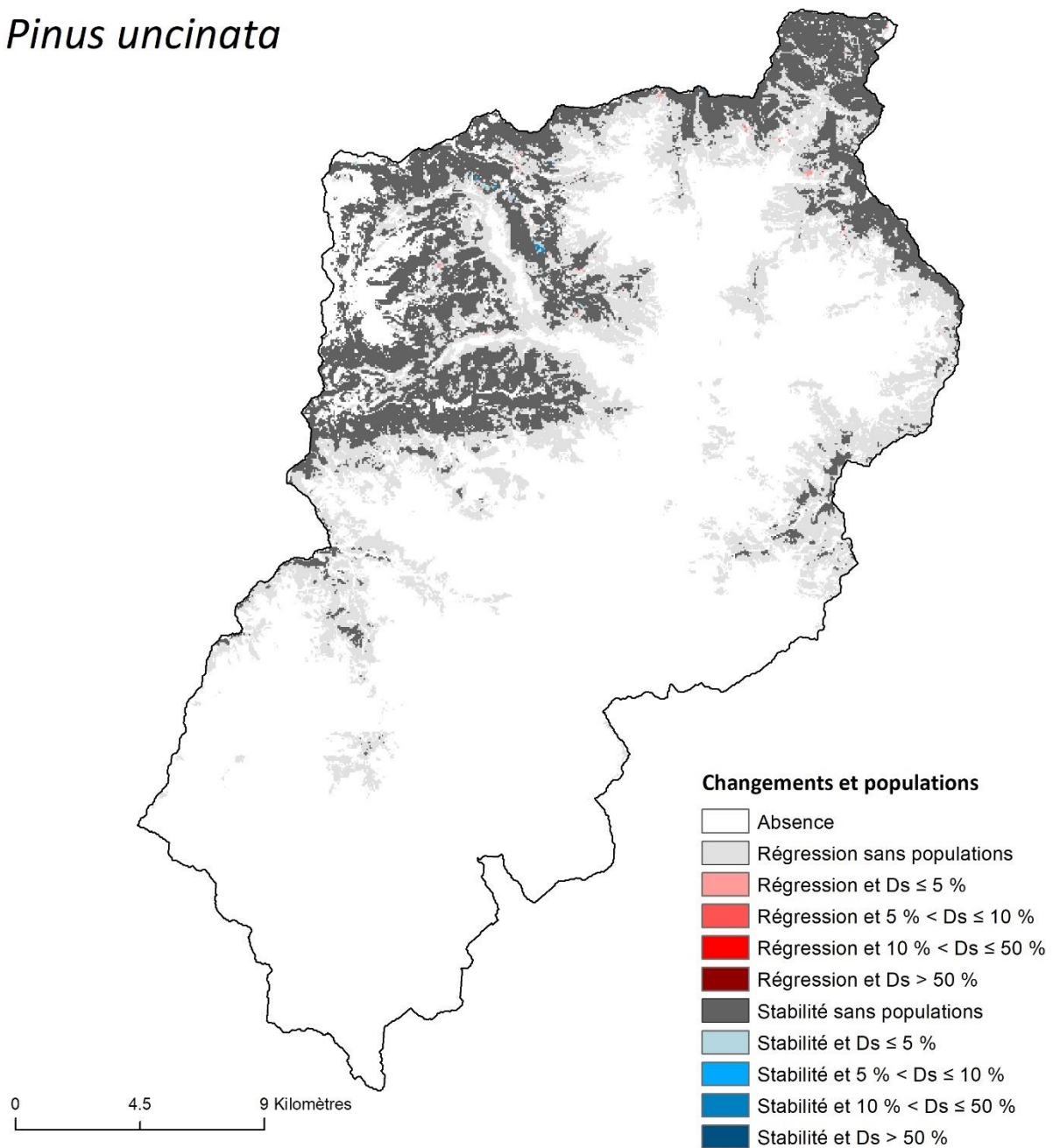


Figure A.6.4.38. Identification des populations de *Pinus uncinata* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Primula marginata

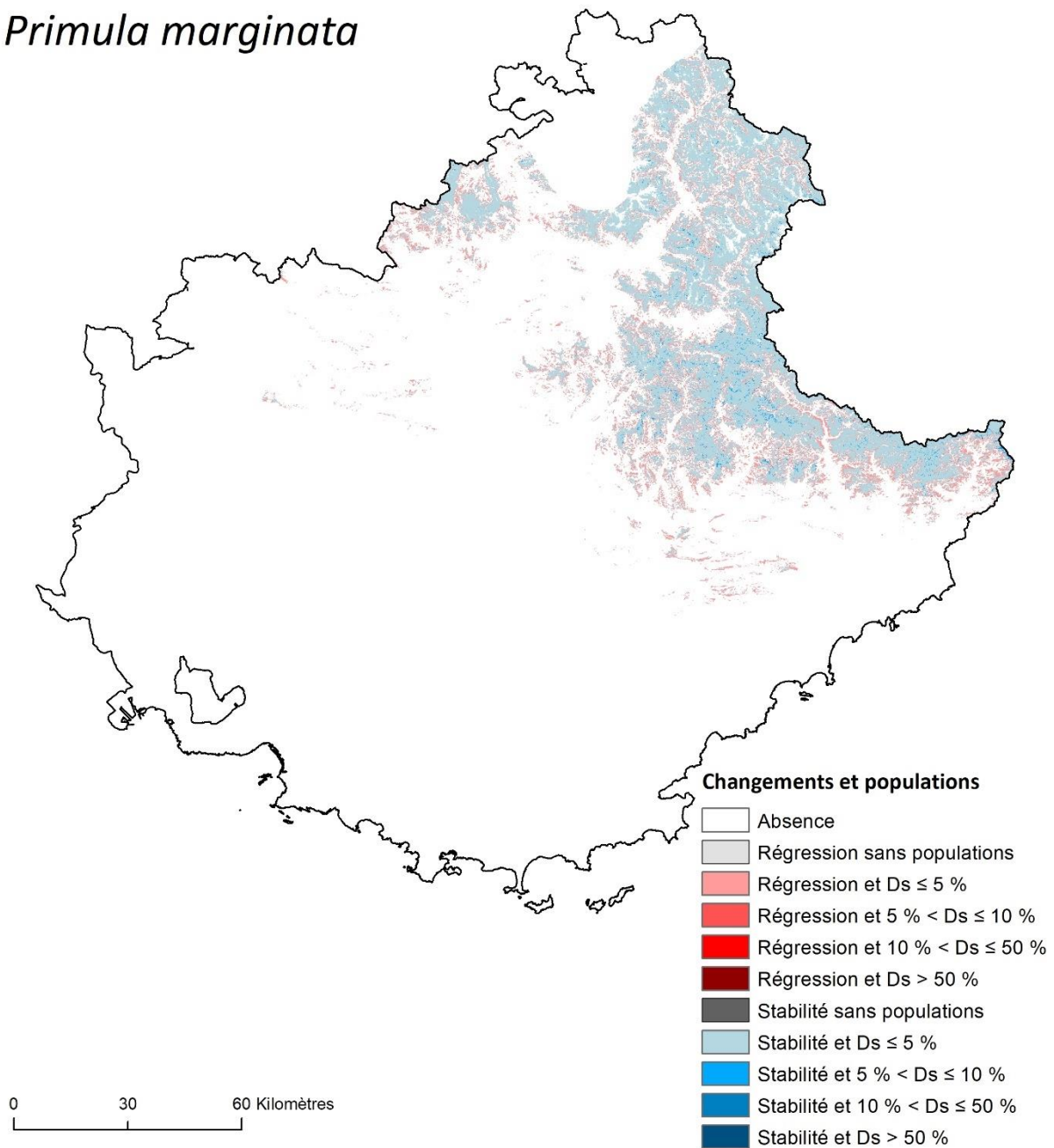


Figure A.6.4.39. Identification des populations de *Primula marginata* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Primula marginata

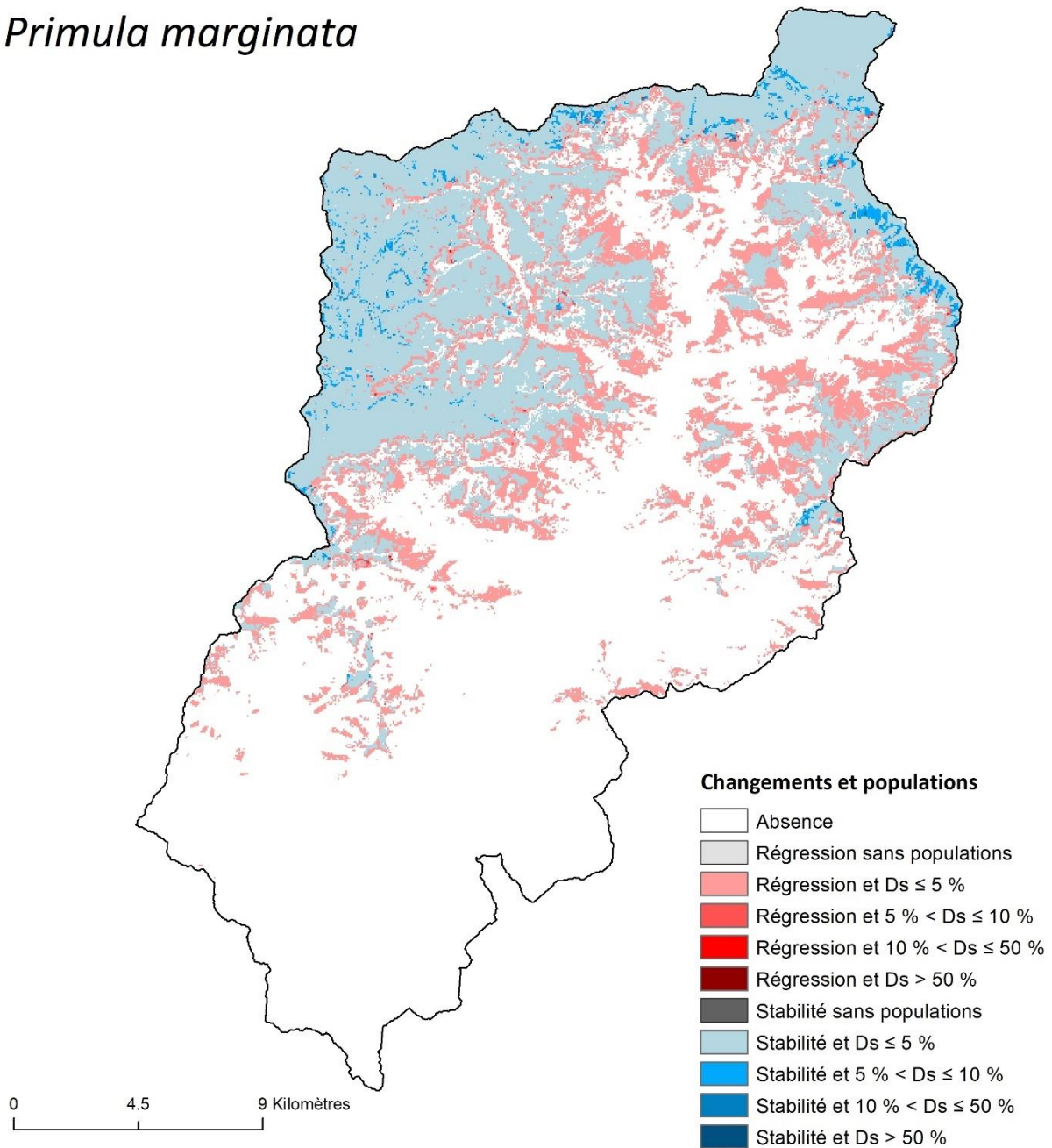


Figure A.6.4.40. Identification des populations de *Primula marginata* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Prenanthes purpurea

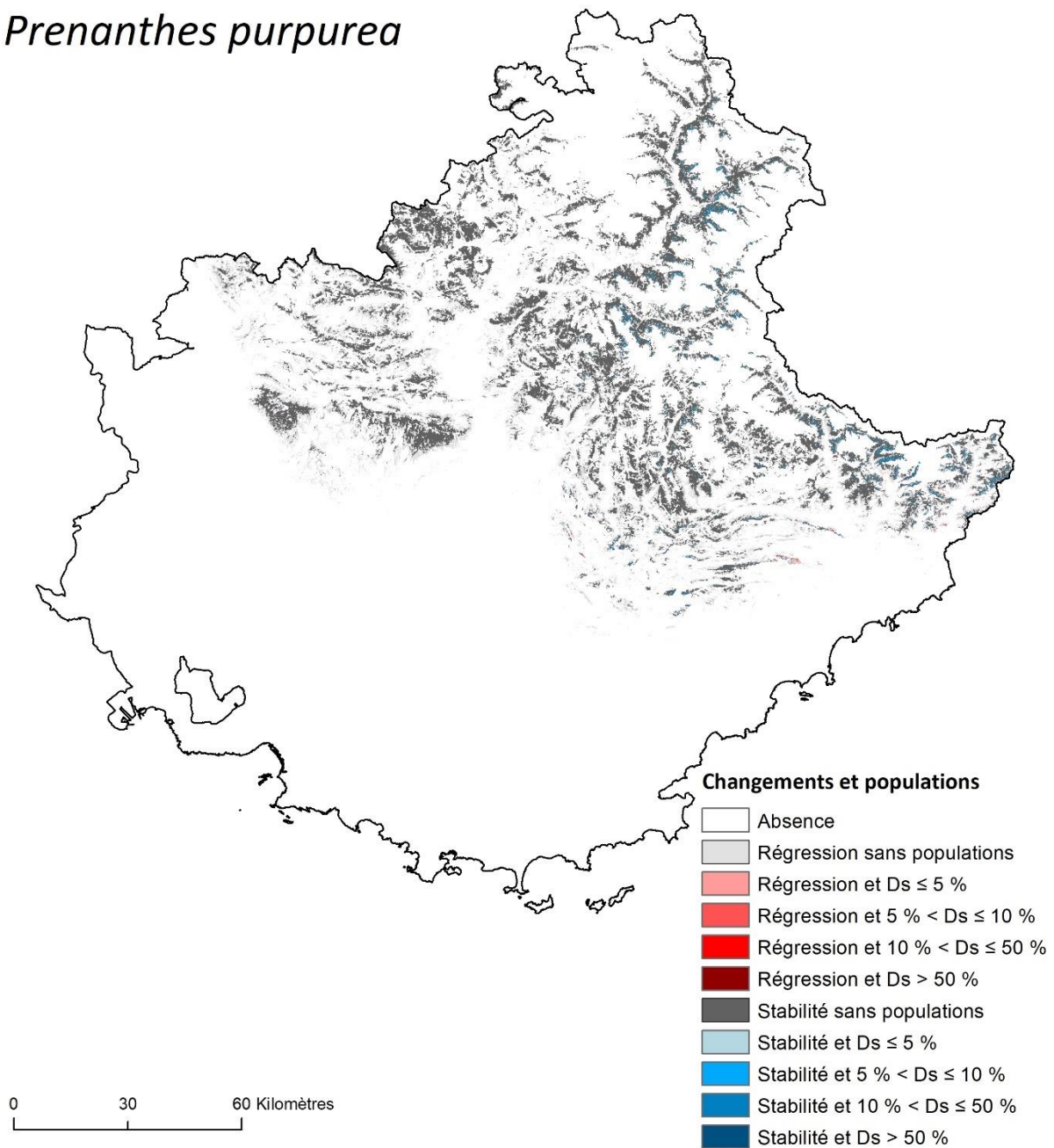


Figure A.6.4.41. Identification des populations de *Prenanthes purpurea* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Prenanthes purpurea

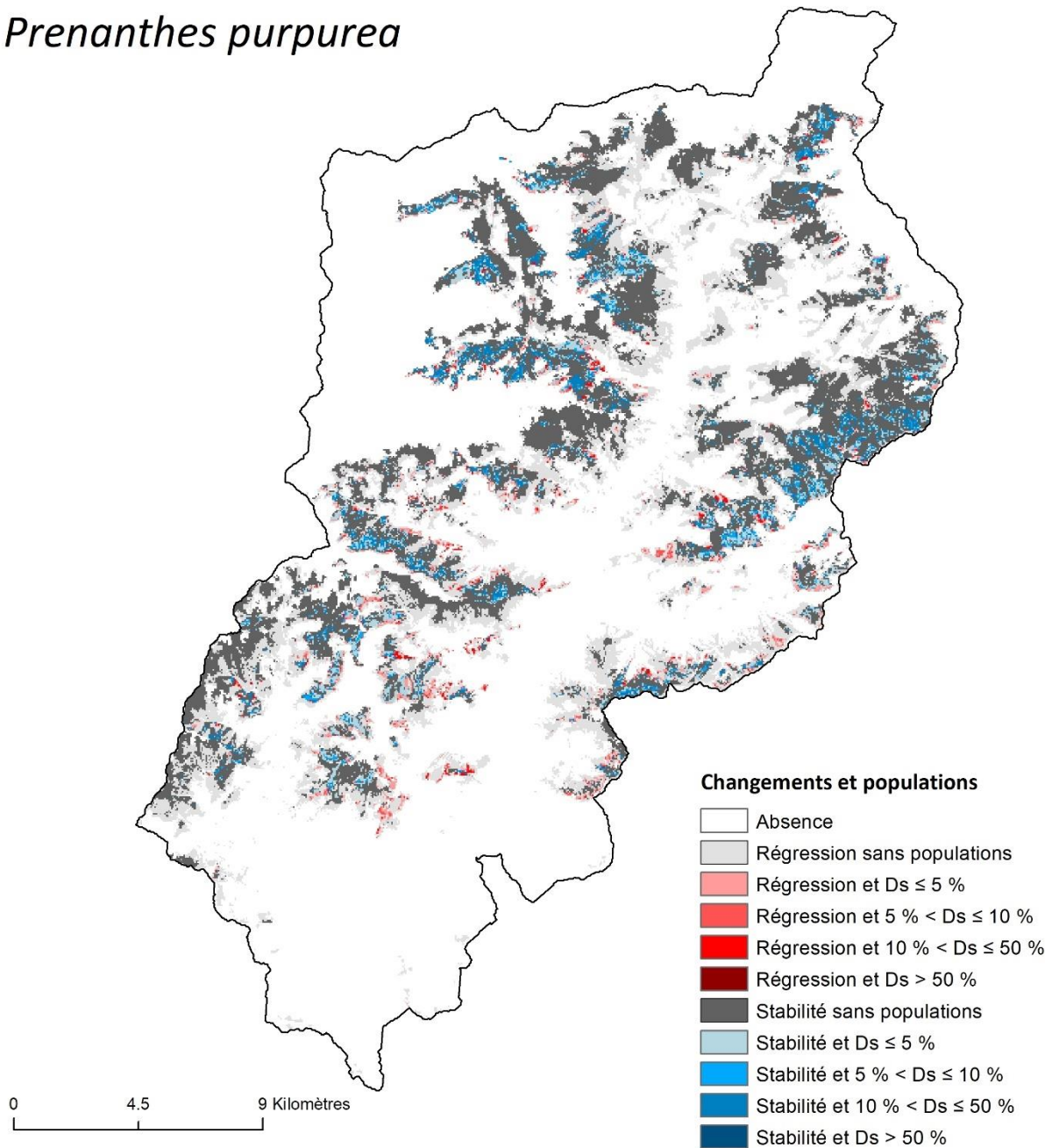


Figure A.6.4.42. Identification des populations de *Prenanthes purpurea* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Quercus pubescens

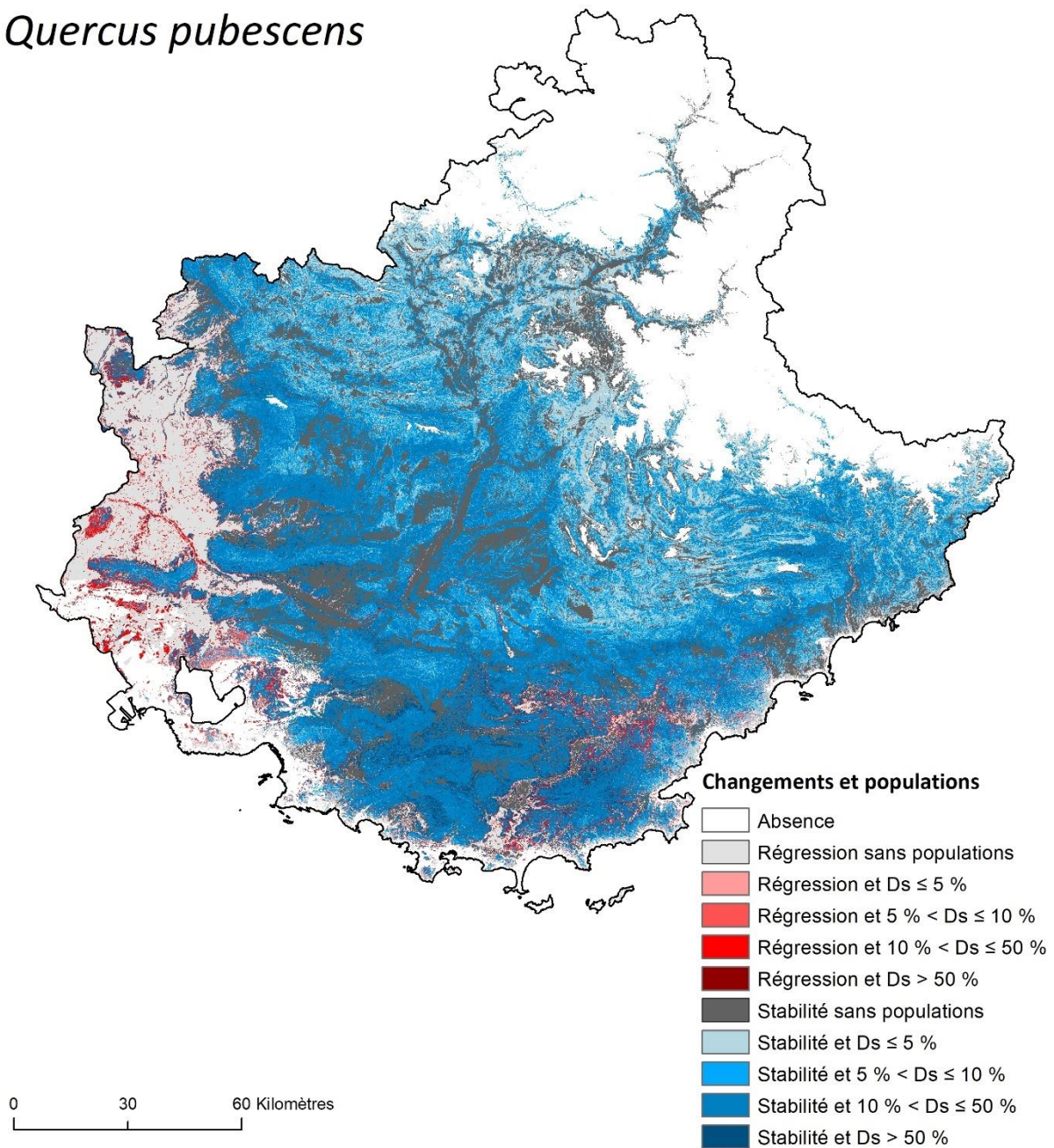


Figure A.6.4.43. Identification des populations de *Quercus pubescens* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Quercus pubescens

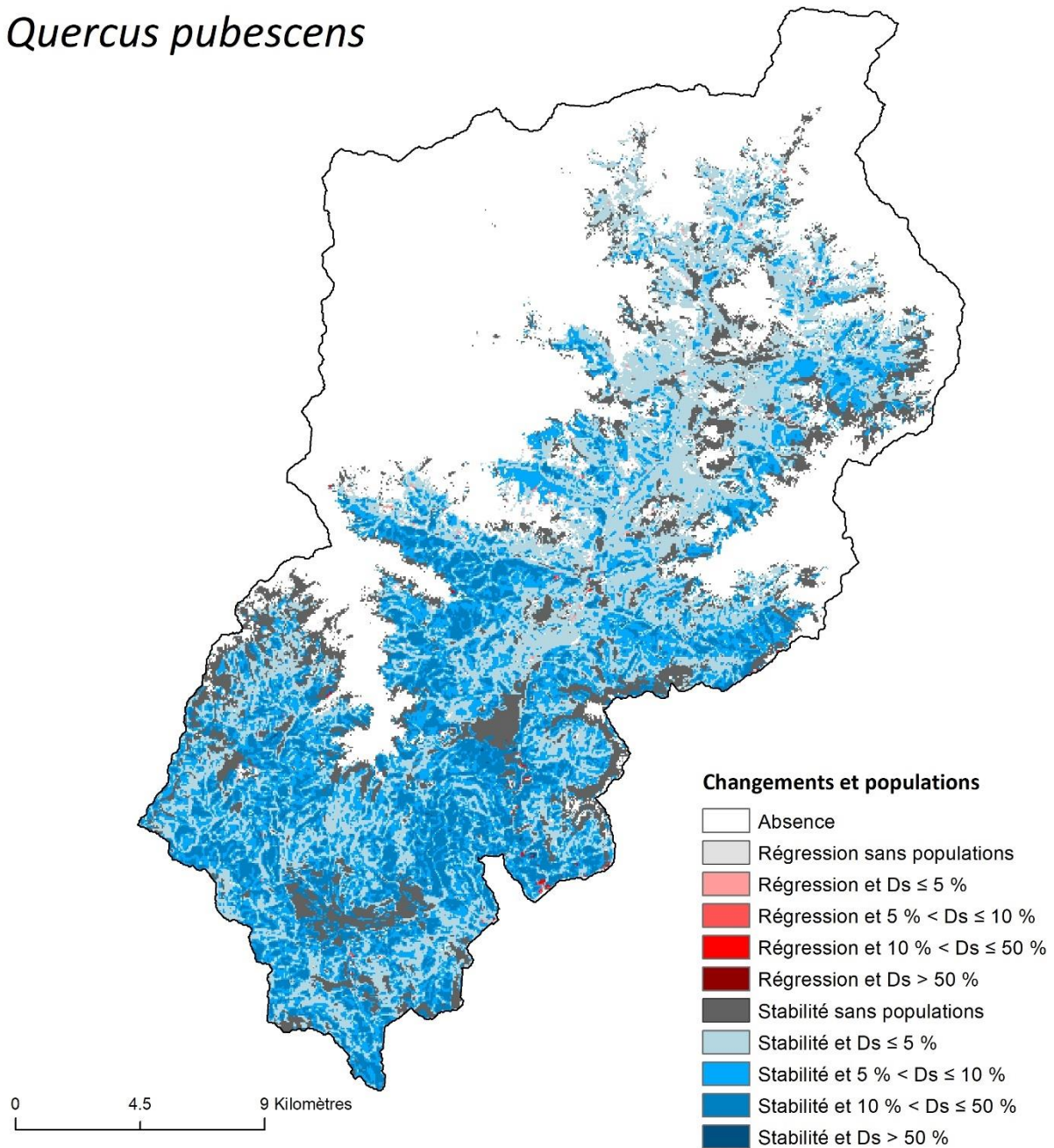


Figure A.6.4.44. Identification des populations de *Quercus pubescens* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Sorbus aria

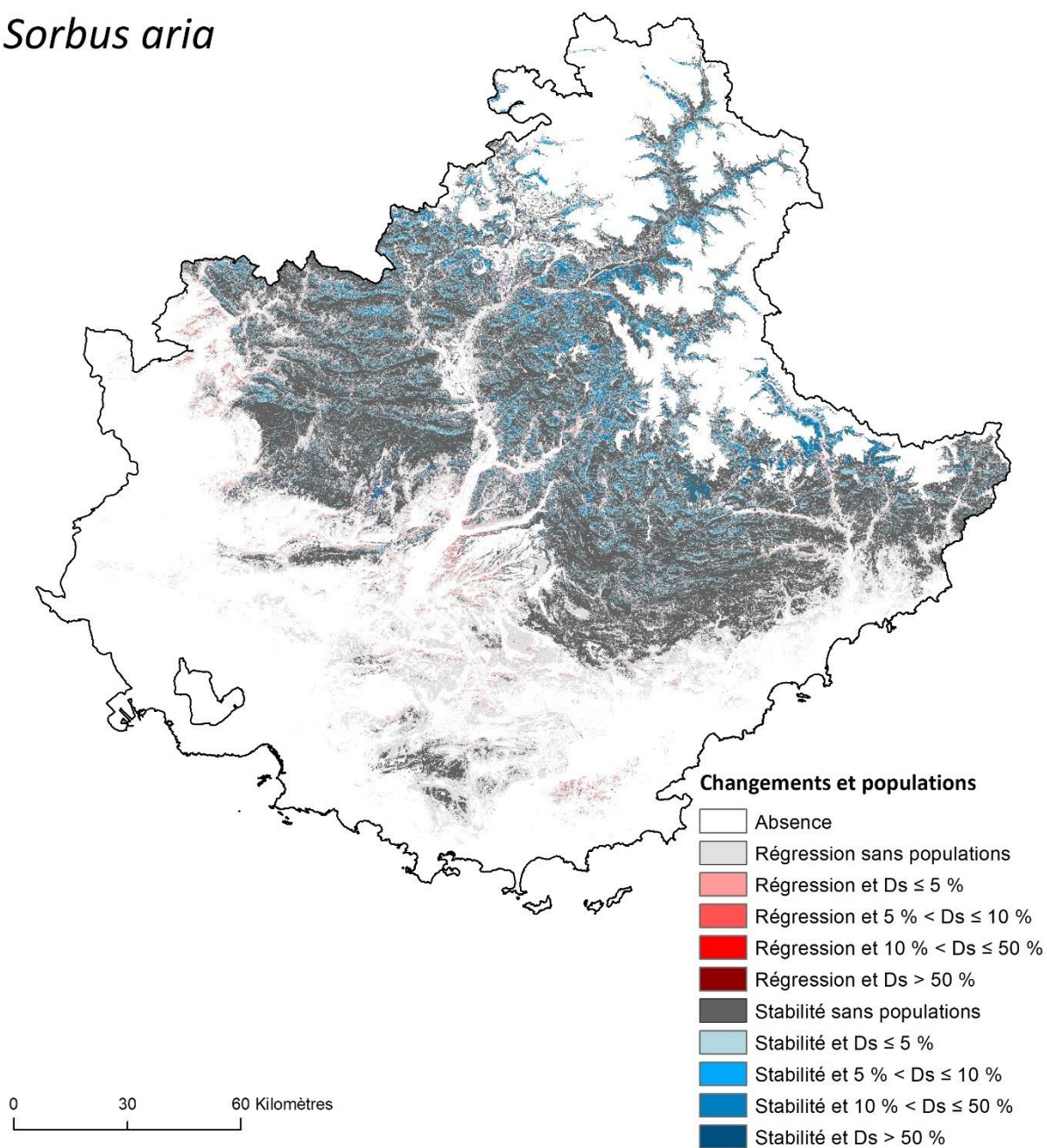


Figure A.6.4.45. Identification des populations de *Sorbus aria* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Sorbus aria

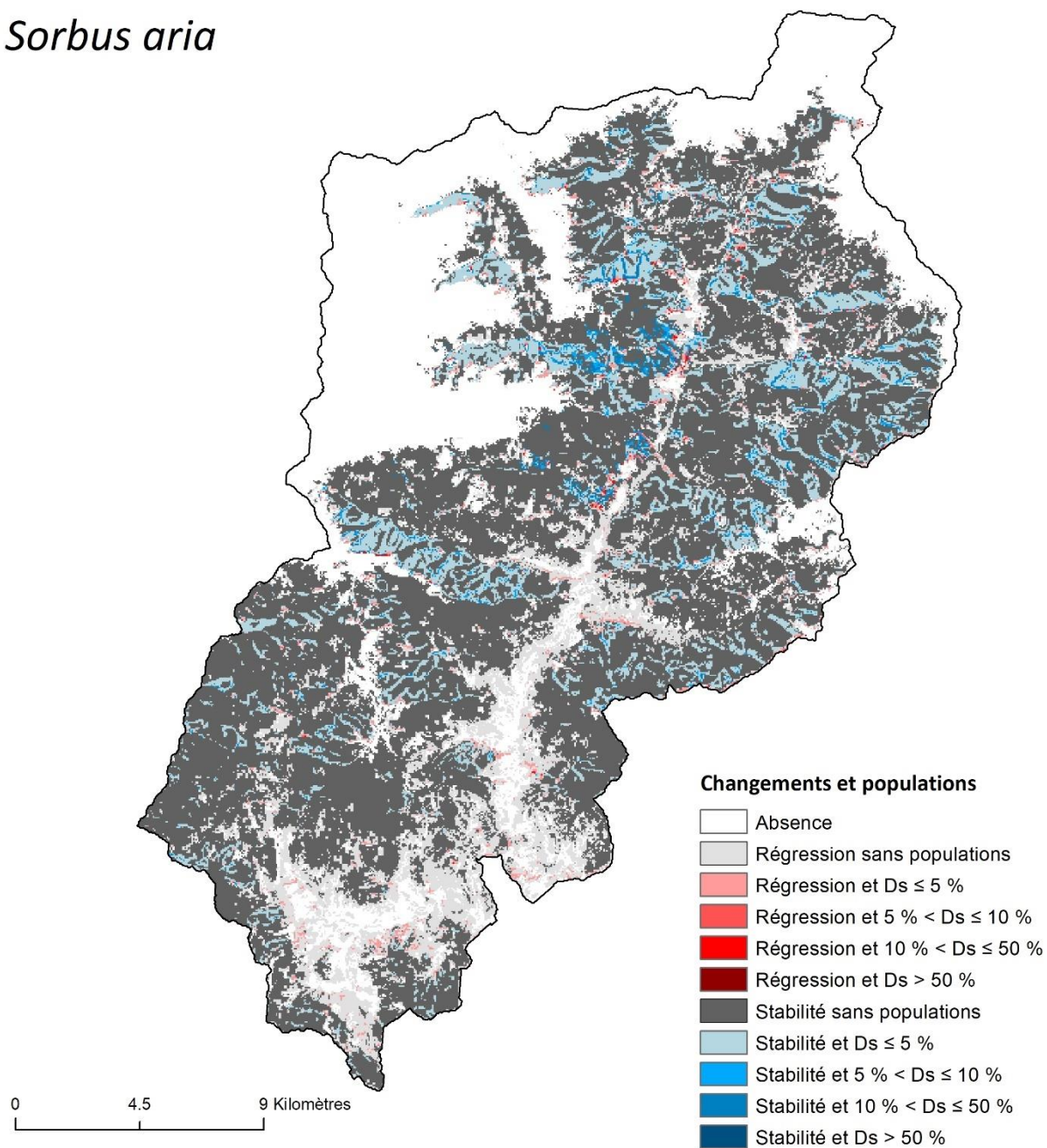


Figure A.6.4.46. Identification des populations de *Sorbus aria* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Sorbus aucuparia

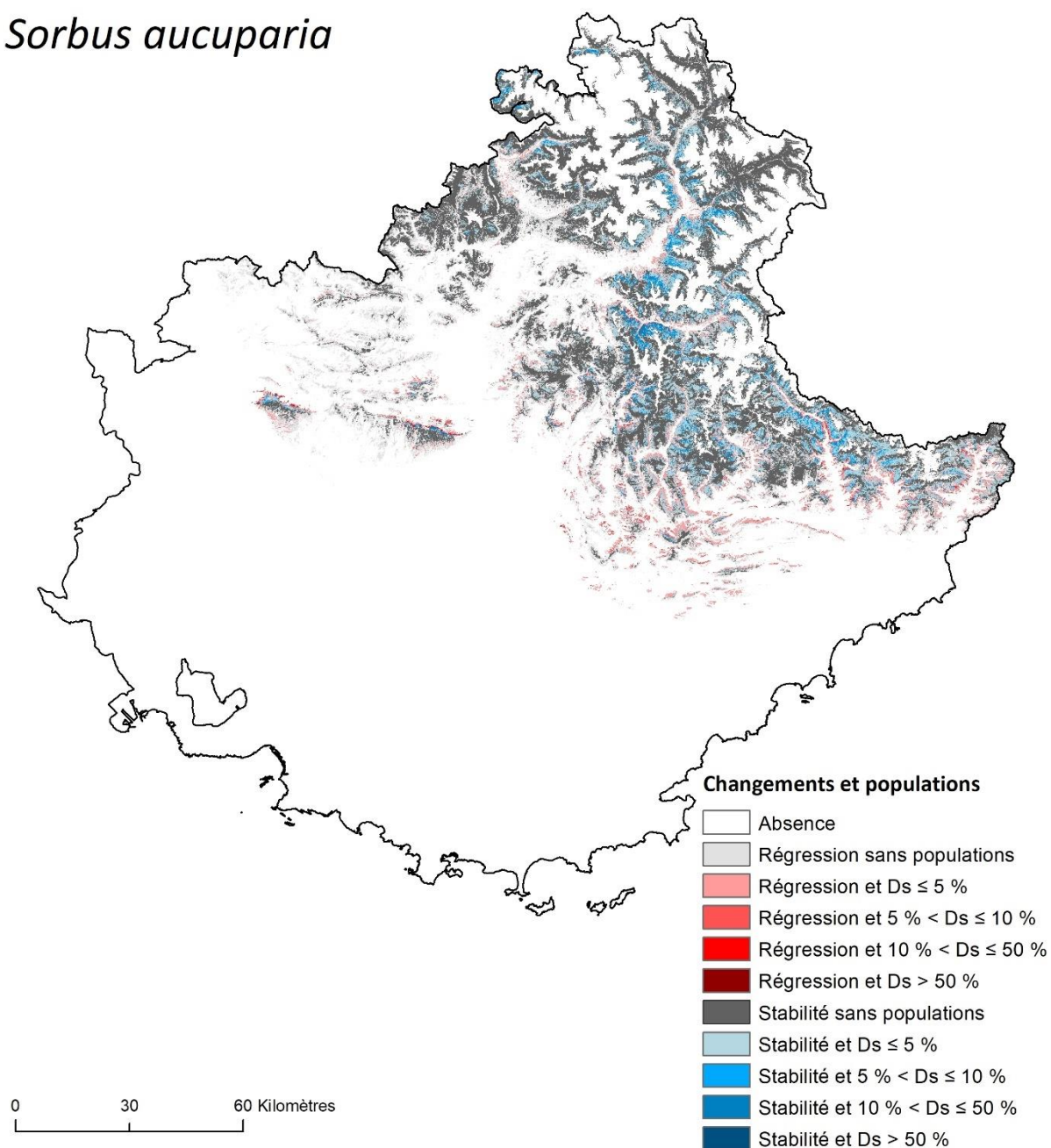


Figure A.6.4.47. Identification des populations de *Sorbus aucuparia* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Sorbus aucuparia

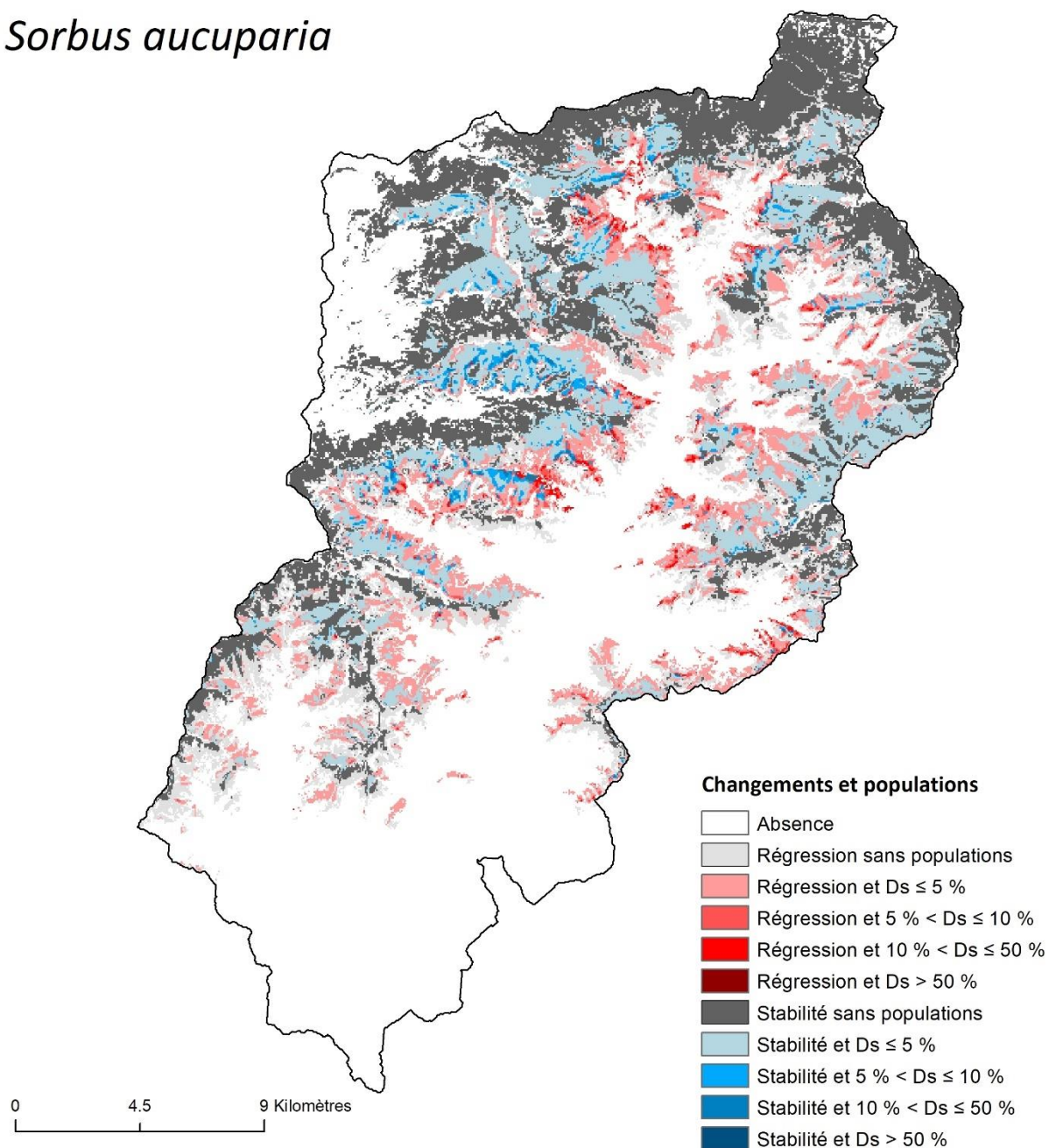


Figure A.6.4.48. Identification des populations de *Sorbus aucuparia* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Vaccinium uliginosum

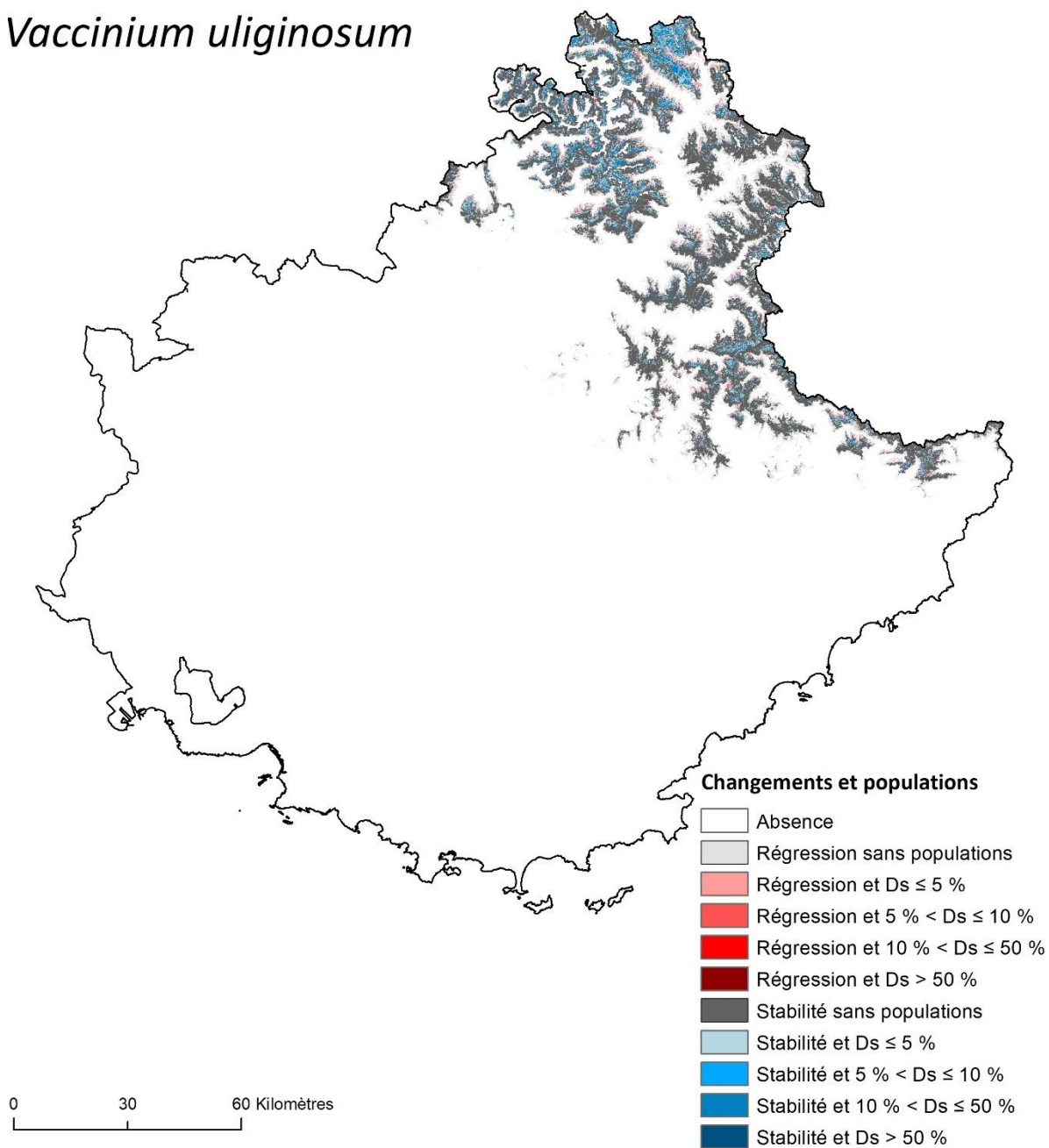


Figure A.6.4.49. Identification des populations de *Vaccinium uliginosum* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans le Sud-Est de la France. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Vaccinium uliginosum

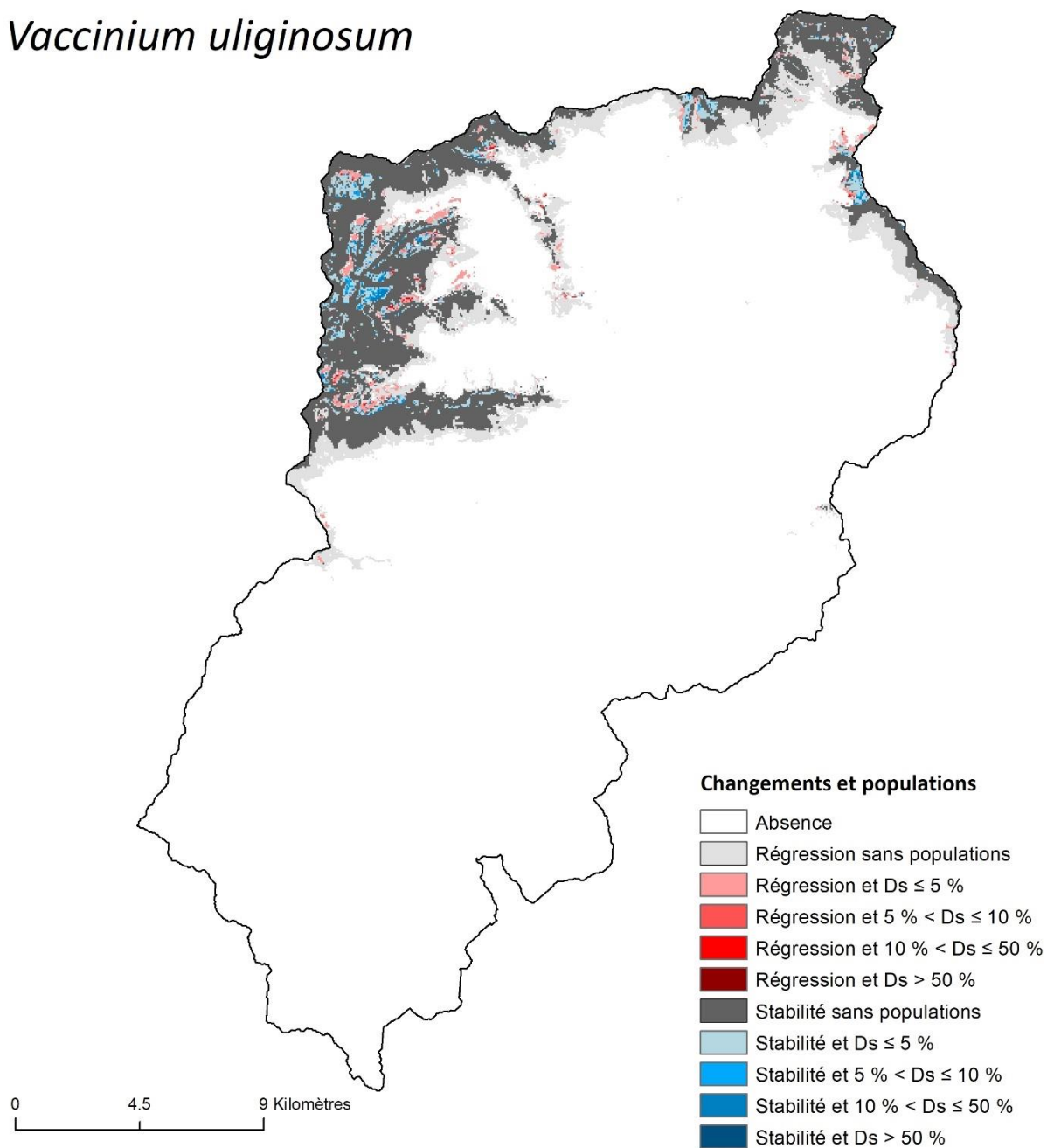


Figure A.6.4.50. Identification des populations de *Vaccinium uliginosum* présentes dans des milieux qui devraient rester viables, et celles présentes dans des milieux qui ne devraient plus être viables à l'horizon H1 selon le scénario RCP8.5 dans la vallée de la Roya. Les dégradés de couleurs indiquent la densité locale (Ds) des populations concernées.

Chapitre 8. Modélisation de l'impact du changement global sur la répartition des espèces : de l'intérêt de simuler les processus démographiques.

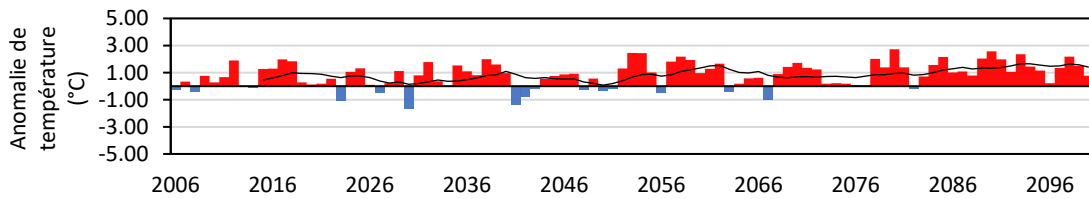
Annexe 8.1. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat.

Liste des figures

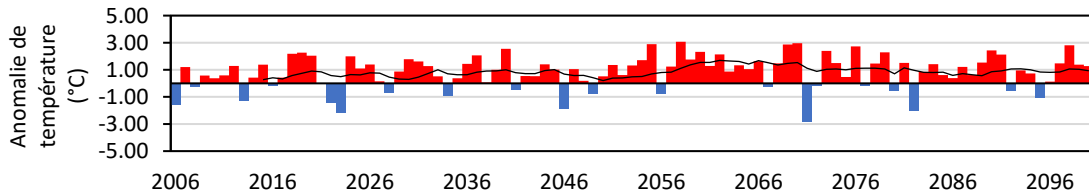
Figure A.8.1.1. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP2.6. Les couleurs représentent les anomalies de température par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.	314
Figure A.8.1.2. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP2.6. Les couleurs représentent les anomalies de précipitation par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.	316
Figure A.8.1.1. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP4.5. Les couleurs représentent les anomalies de température par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.	318
Figure A.8.1.2. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP4.5. Les couleurs représentent les anomalies de précipitation par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.	320

*Les données proviennent du modèle ALADIN-Climat récupéré sur le site DRIAS-Climat (cf. **annexe 2.2**). Les données représentent la moyenne de trois mailles de la grille du modèle ALADIN-Climat localisées sur la vallée de la Roya. Les anomalies de température et de précipitation présentées ici concernent la température moyenne mensuelle et le cumul mensuel des précipitations.*

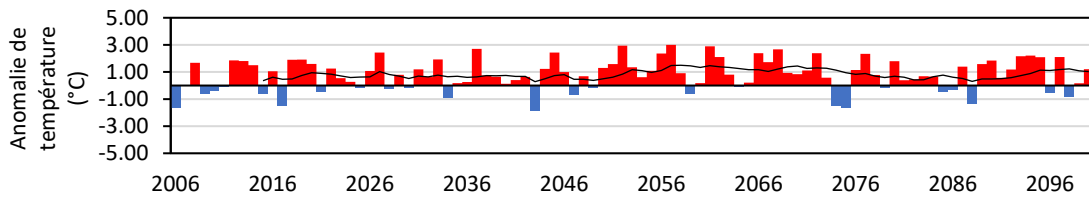
(a) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Janvier – Période de référence 1976-2005



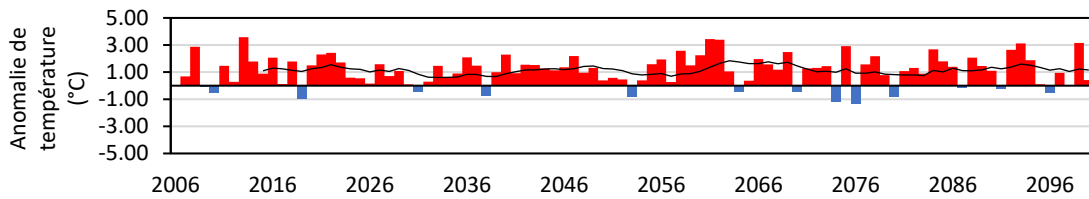
(b) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Février – Période de référence 1976-2005



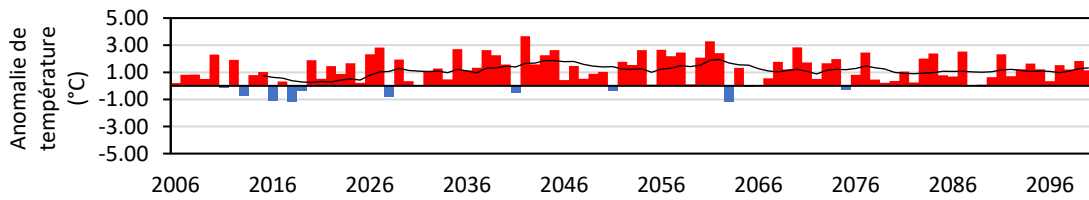
(c) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Mars – Période de référence 1976-2005



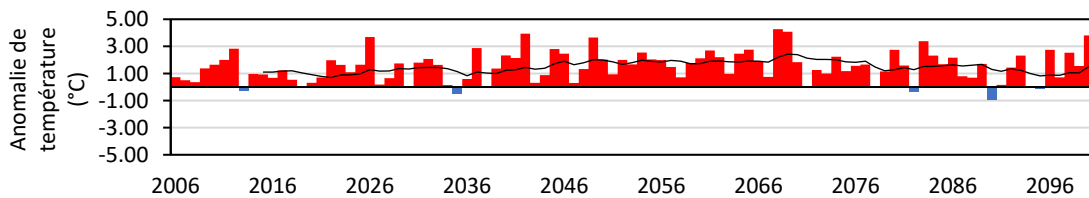
(d) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Avril – Période de référence 1976-2005



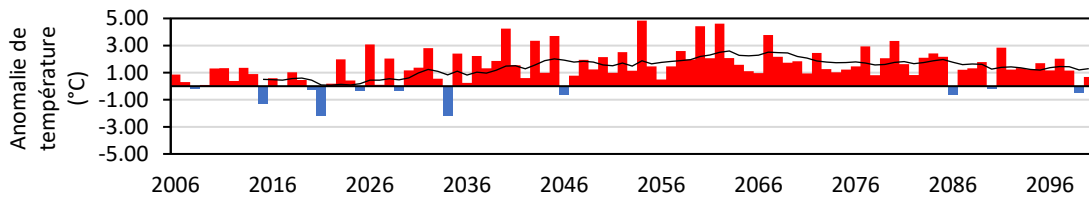
(e) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Mai – Période de référence 1976-2005



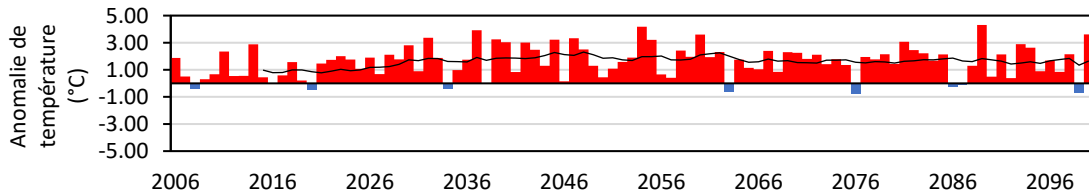
(f) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Juin – Période de référence 1976-2005



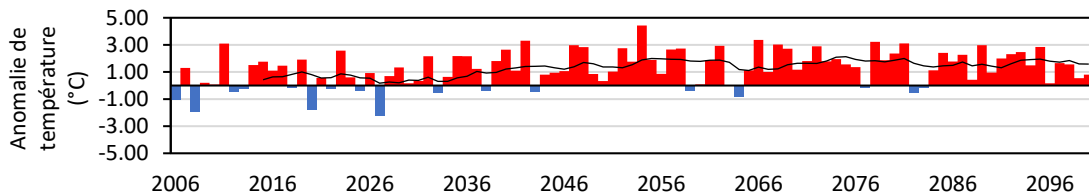
(g) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Juillet – Période de référence 1976-2005



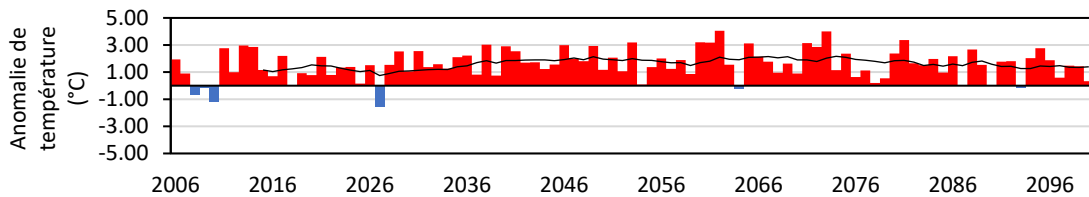
(h) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Août – Période de référence 1976-2005



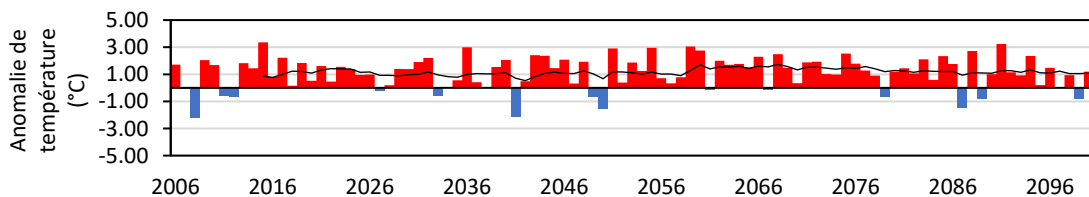
(i) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Septembre – Période de référence 1976-2005



(j) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Octobre – Période de référence 1976-2005



(k) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Novembre – Période de référence 1976-2005



(l) Vallée de la Roya – RCP2.6 – Décembre – Période de référence 1976-2005

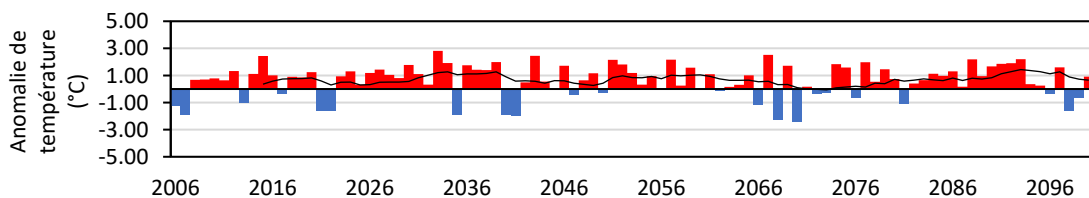
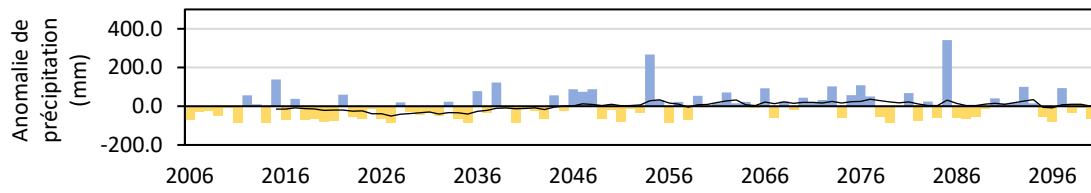
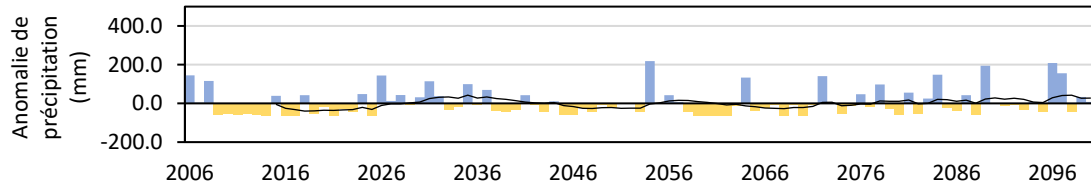


Figure A.8.1.1. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d’après le scénario RCP2.6. Les couleurs représentent les anomalies de température par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.

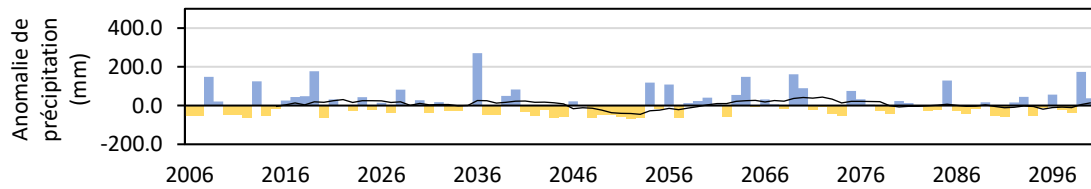
(a) RCP2.6 – Janvier – Période de référence 1976-2005



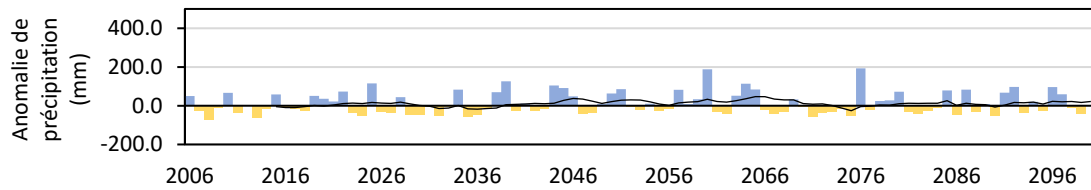
(b) RCP2.6 – Février – Période de référence 1976-2005



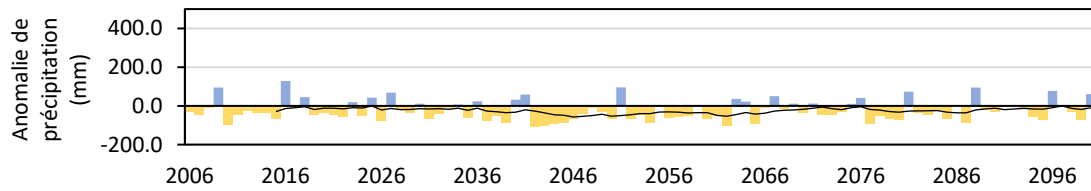
(c) RCP2.6 – Mars – Période de référence 1976-2005



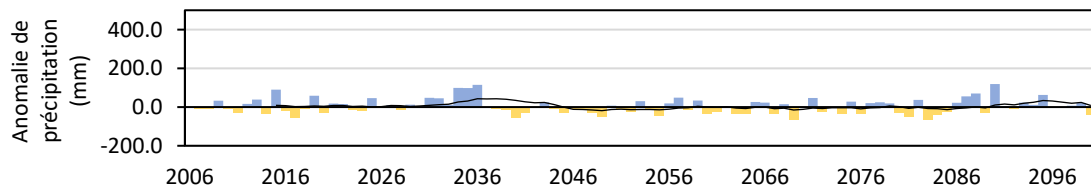
(d) RCP2.6 – Avril – Période de référence 1976-2005



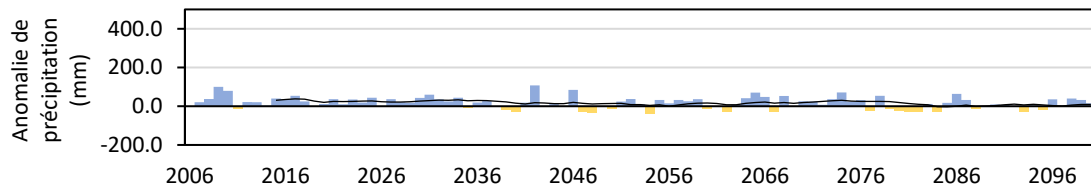
(e) RCP2.6 – Mai – Période de référence 1976-2005



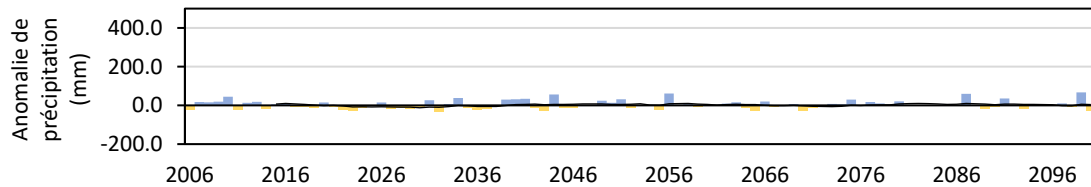
(f) RCP2.6 – Juin – Période de référence 1976-2005



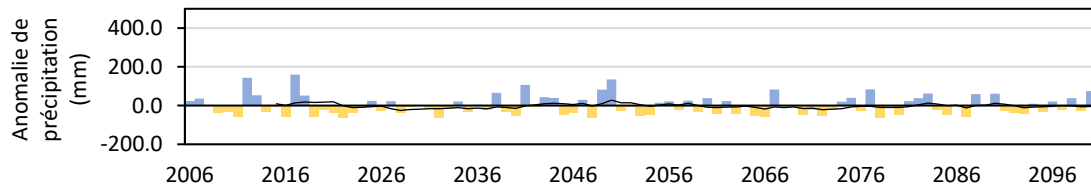
(g) RCP2.6 – Juillet – Période de référence 1976-2005



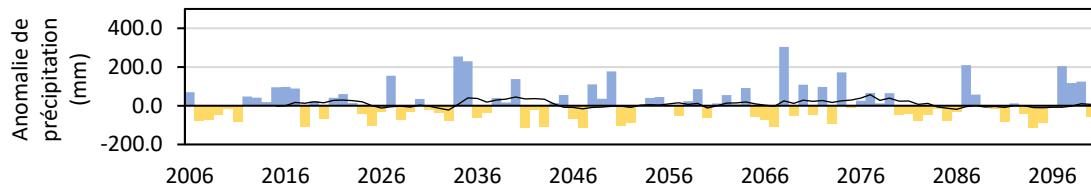
(h) RCP2.6 – Août – Période de référence 1976-2005



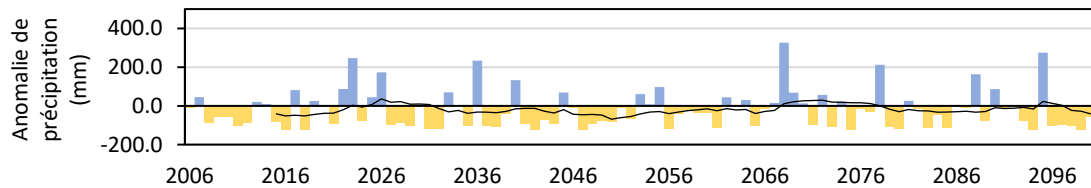
(i) RCP2.6 – Septembre – Période de référence 1976-2005



(j) RCP2.6 – Octobre – Période de référence 1976-2005



(k) RCP2.6 – Novembre – Période de référence 1976-2005



(l) RCP2.6 – Décembre – Période de référence 1976-2005

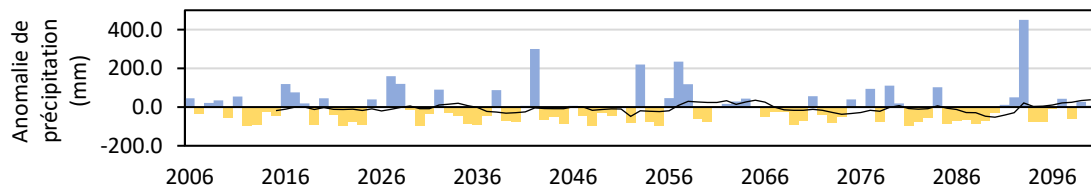
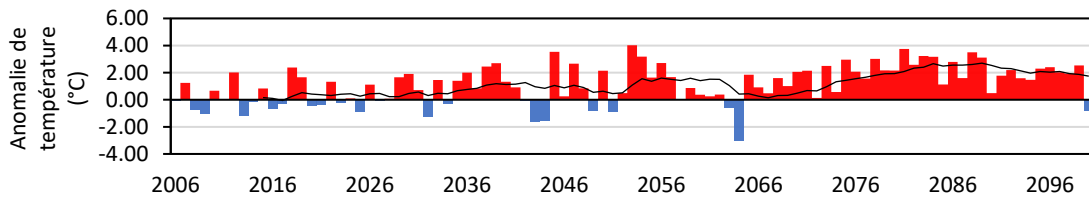
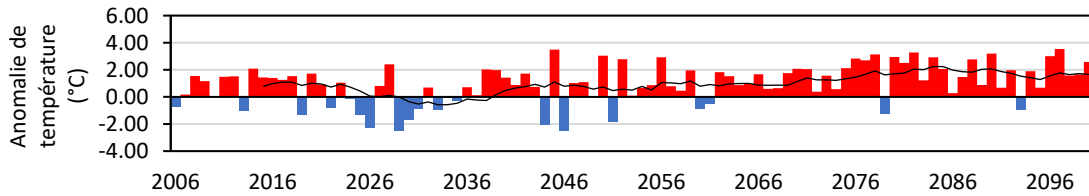


Figure A.8.1.2. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP2.6. Les couleurs représentent les anomalies de précipitation par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.

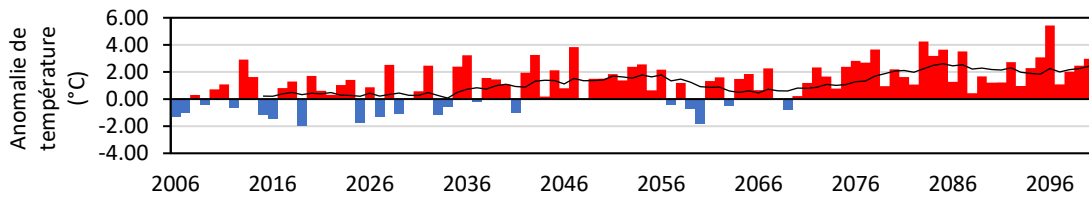
(a) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Janvier – Période de référence 1976-2005



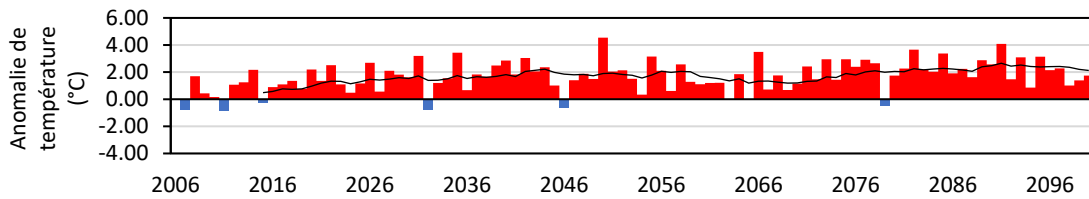
(b) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Février – Période de référence 1976-2005



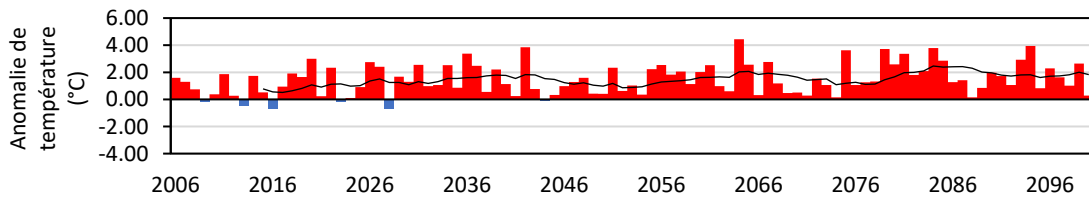
(c) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Mars – Période de référence 1976-2005



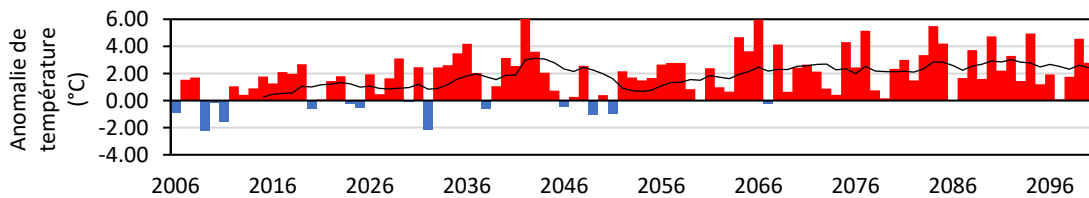
(d) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Avril – Période de référence 1976-2005



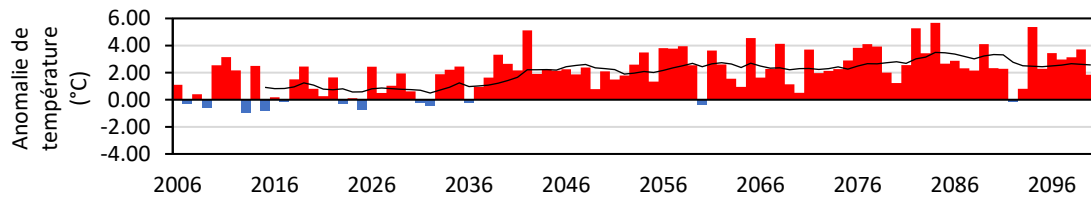
(e) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Mai – Période de référence 1976-2005



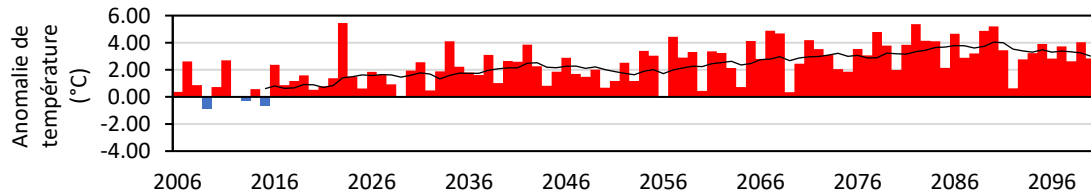
(f) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Juin – Période de référence 1976-2005



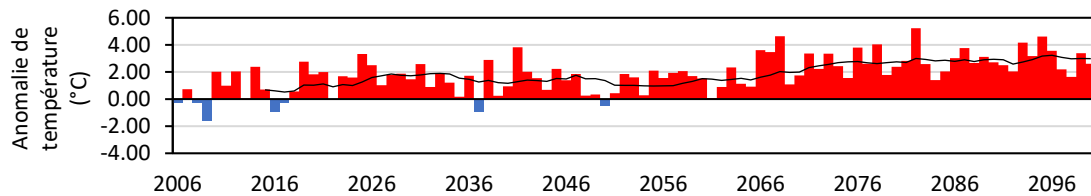
(g) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Juillet – Période de référence 1976-2005



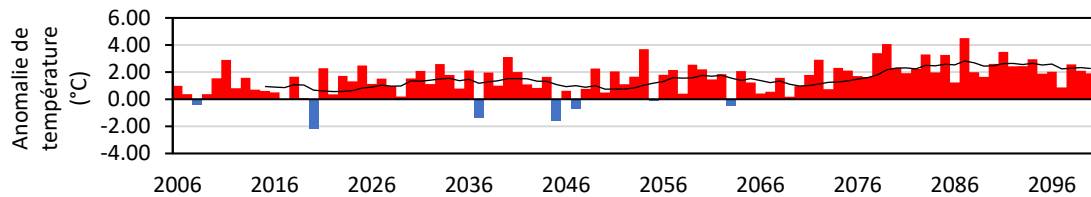
(h) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Août – Période de référence 1976-2005



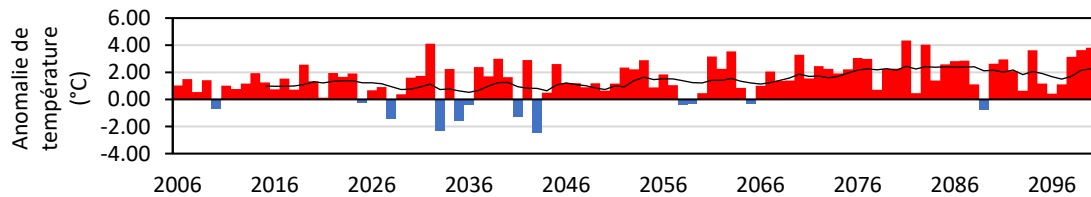
(i) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Septembre – Période de référence 1976-2005



(j) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Octobre – Période de référence 1976-2005



(k) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Novembre – Période de référence 1976-2005



(l) Vallée de la Roya – RCP4.5 – Décembre – Période de référence 1976-2005

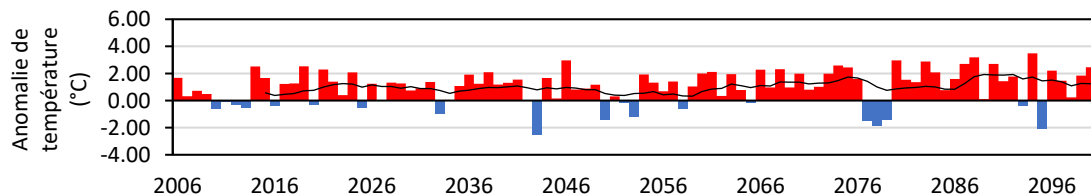
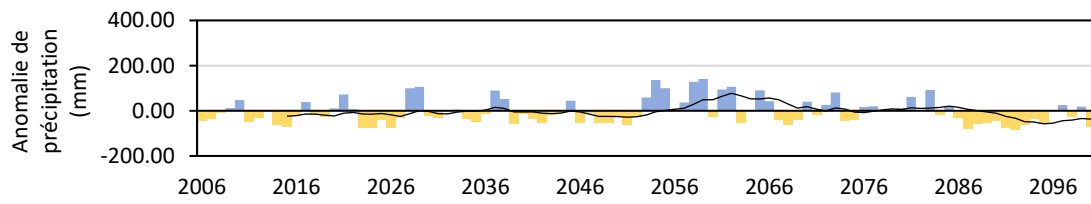
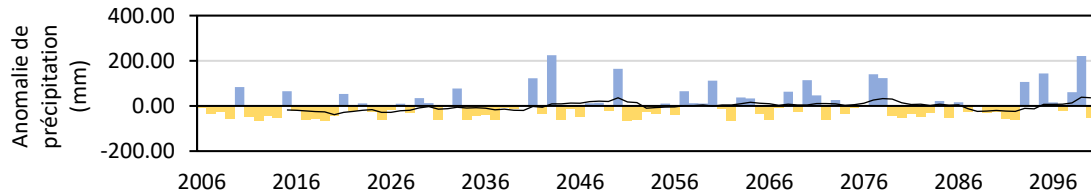


Figure A.8.1.3. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP4.5. Les couleurs représentent les anomalies de température par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.

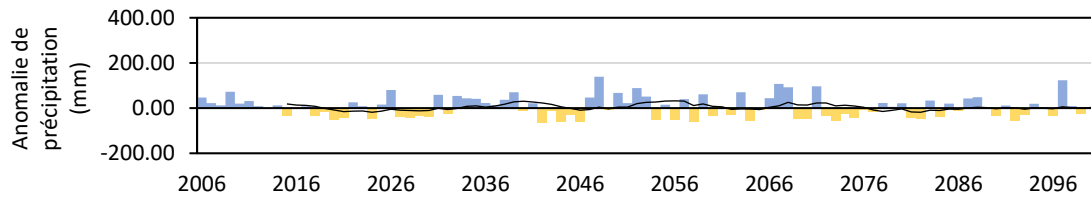
(a) RCP4.5 – Janvier – Période de référence 1976-2005



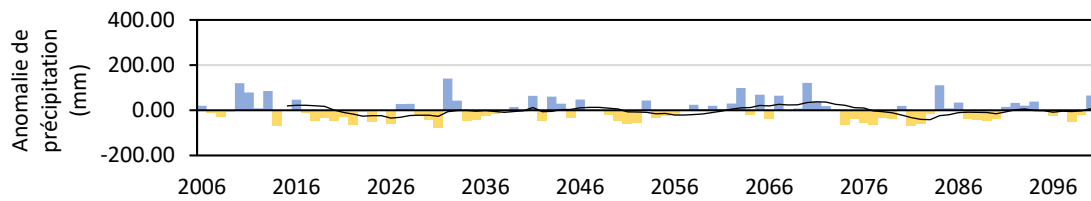
(b) RCP4.5 – Février – Période de référence 1976-2005



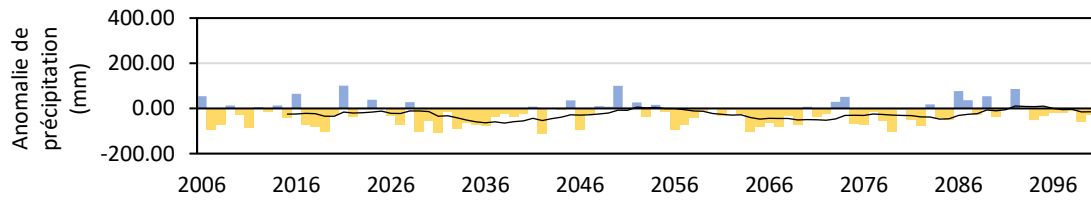
(c) RCP4.5 – Mars – Période de référence 1976-2005



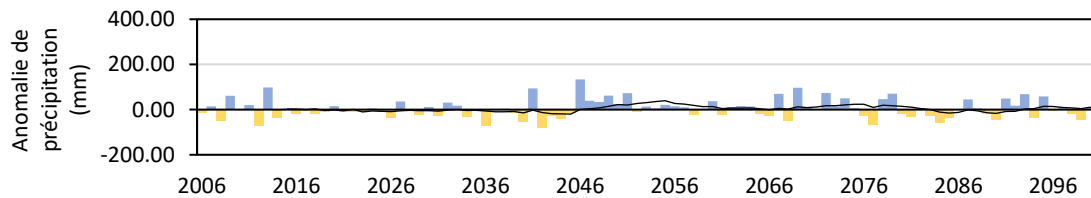
(d) RCP4.5 – Avril – Période de référence 1976-2005



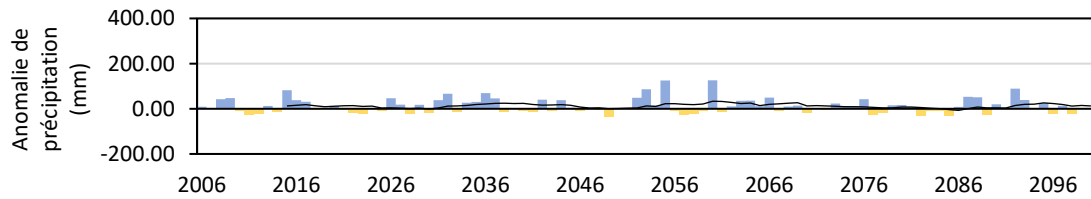
(e) RCP4.5 – Mai – Période de référence 1976-2005



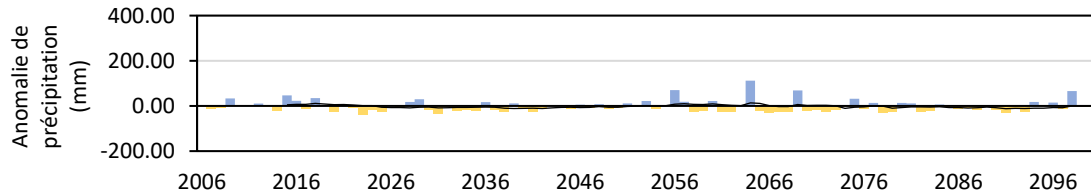
(f) RCP4.5 – Juin – Période de référence 1976-2005



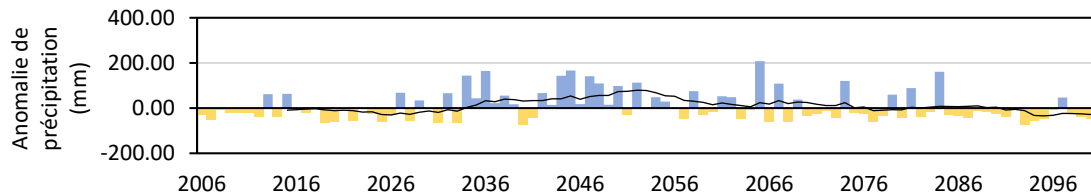
(g) RCP4.5 – Juillet – Période de référence 1976-2005



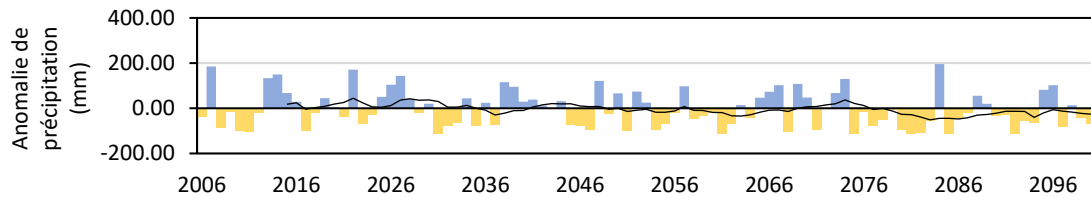
(h) RCP4.5 – Août – Période de référence 1976-2005



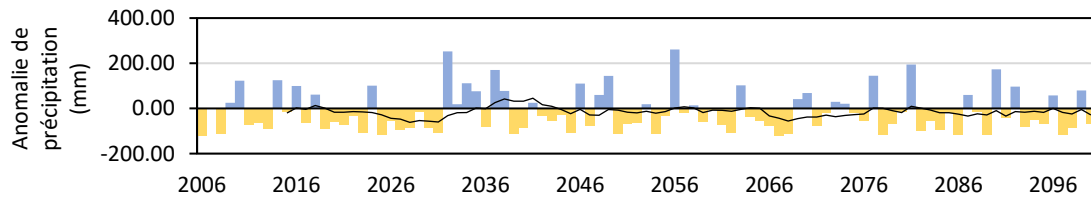
(i) RCP4.5 – Septembre – Période de référence 1976-2005



(j) RCP4.5 – Octobre – Période de référence 1976-2005



(k) RCP4.5 – Novembre – Période de référence 1976-2005



(l) RCP4.5 – Décembre – Période de référence 1976-2005

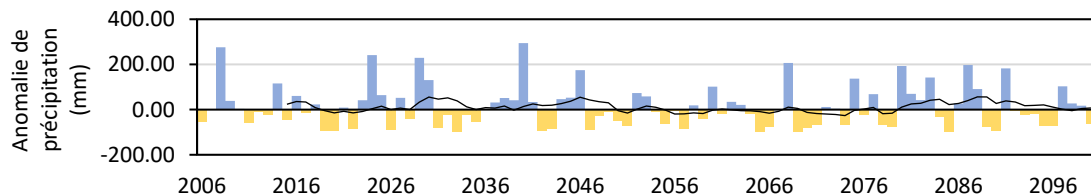
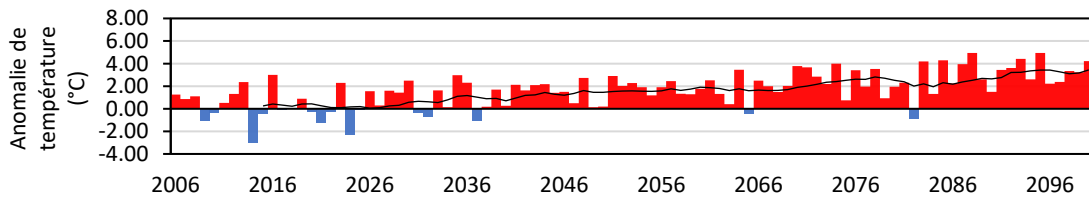
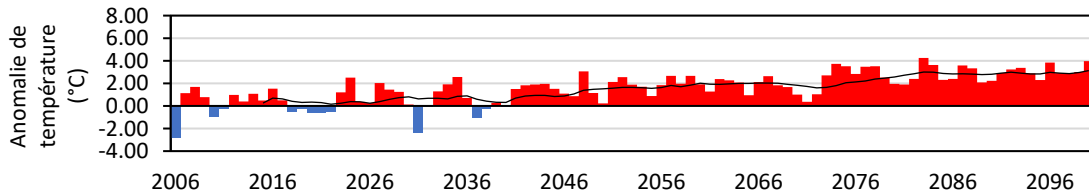


Figure A.8.1.4. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP4.5. Les couleurs représentent les anomalies de précipitation par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.

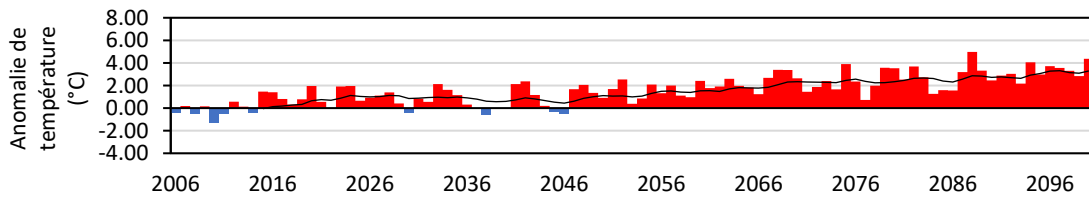
(a) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Janvier – Période de référence 1976-2005



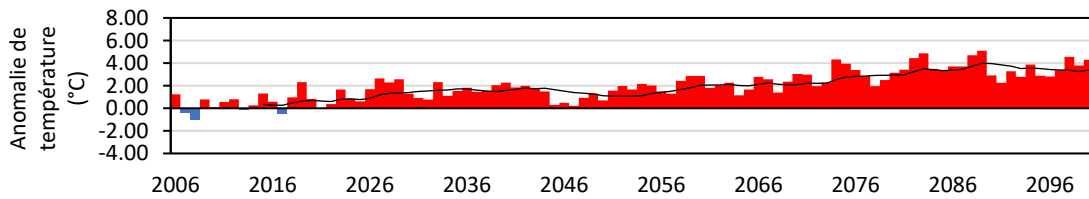
(b) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Février – Période de référence 1976-2005



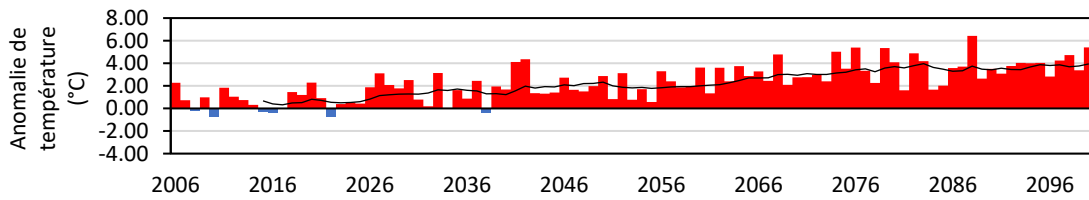
(c) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Mars – Période de référence 1976-2005



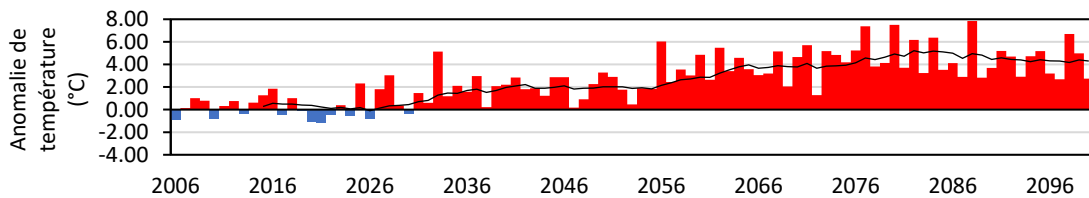
(d) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Avril – Période de référence 1976-2005



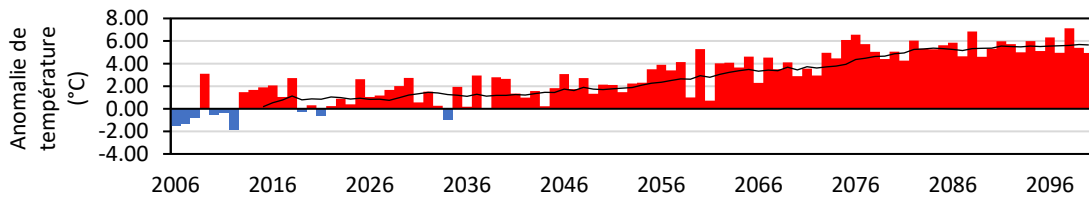
(e) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Mai – Période de référence 1976-2005



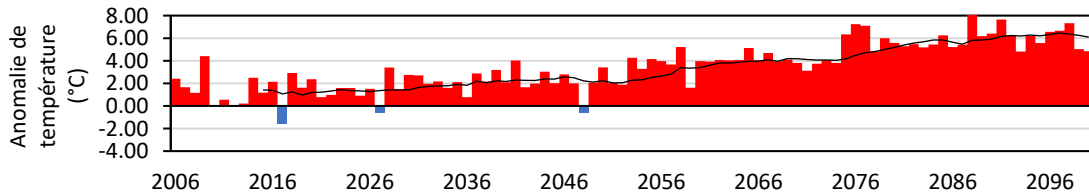
(f) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Juin – Période de référence 1976-2005



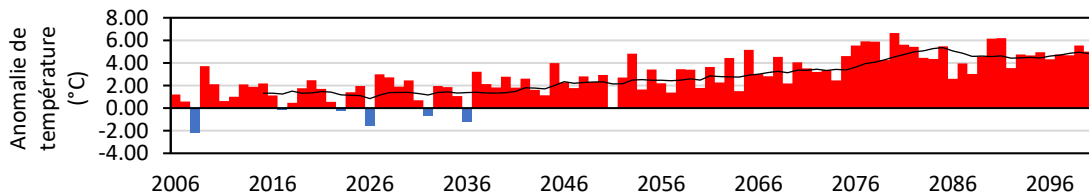
(g) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Juillet – Période de référence 1976-2005



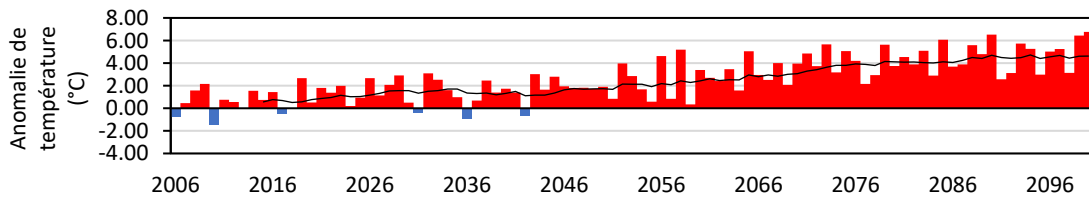
(h) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Août – Période de référence 1976-2005



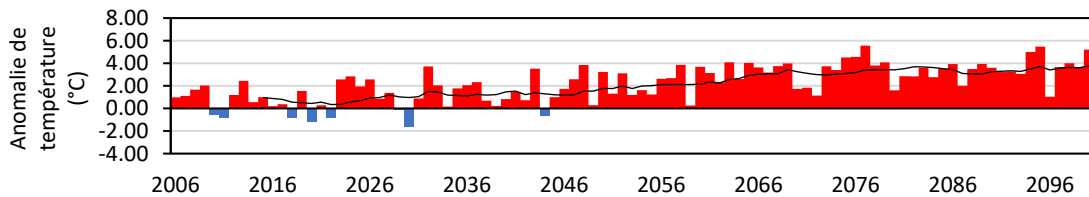
(i) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Septembre – Période de référence 1976-2005



(j) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Octobre – Période de référence 1976-2005



(k) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Novembre – Période de référence 1976-2005



(l) Vallée de la Roya – RCP8.5 – Décembre – Période de référence 1976-2005

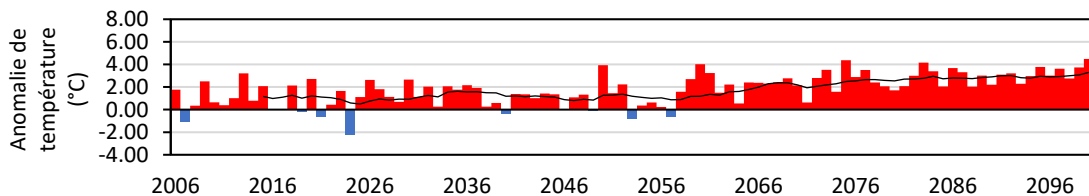
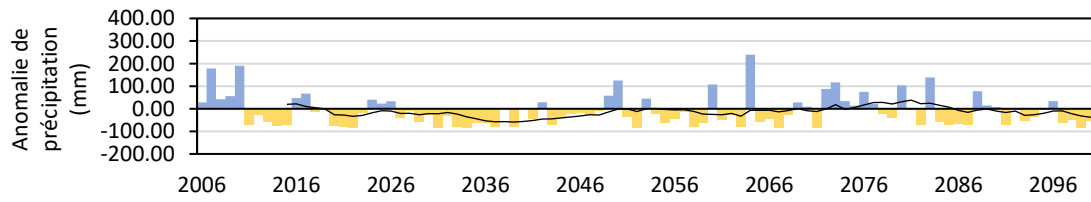
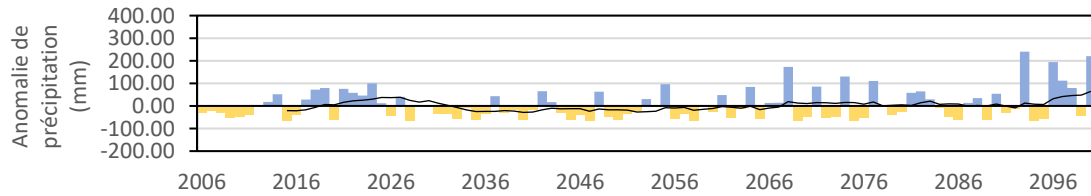


Figure A.8.1.5. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d’après le scénario RCP8.5. Les couleurs représentent les anomalies de température par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.

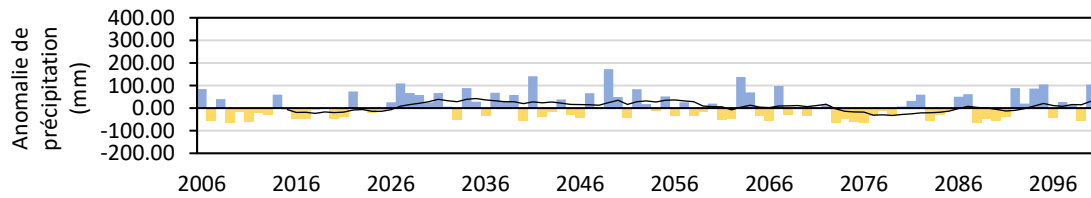
(a) RCP8.5 – Janvier – Période de référence 1976-2005



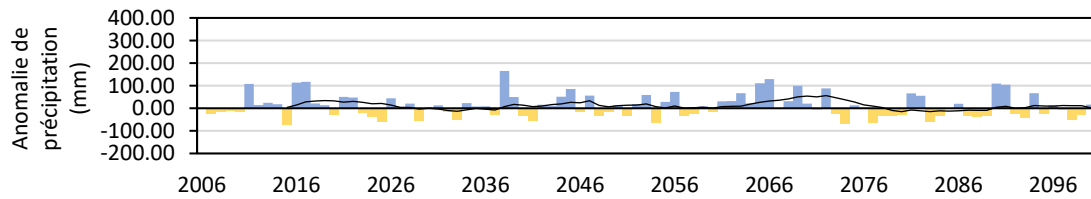
(b) RCP8.5 – Février – Période de référence 1976-2005



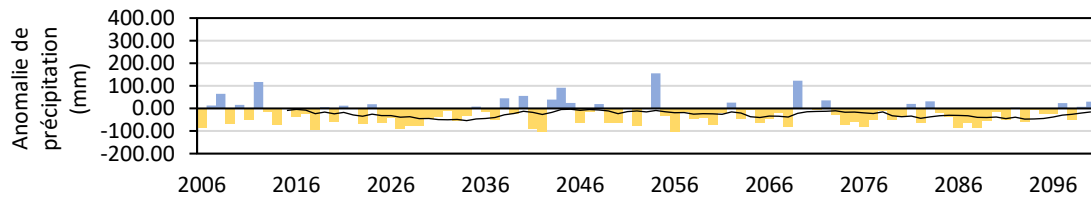
(c) RCP8.5 – Mars – Période de référence 1976-2005



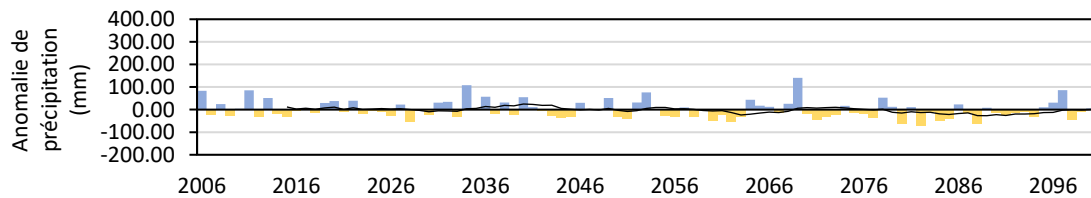
(d) RCP8.5 – Avril – Période de référence 1976-2005



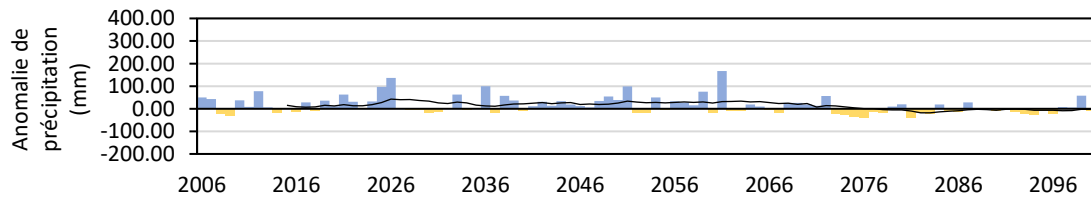
(e) RCP8.5 – Mai – Période de référence 1976-2005



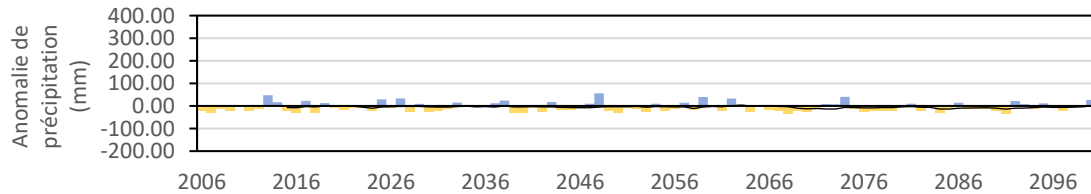
(f) RCP8.5 – Juin – Période de référence 1976-2005



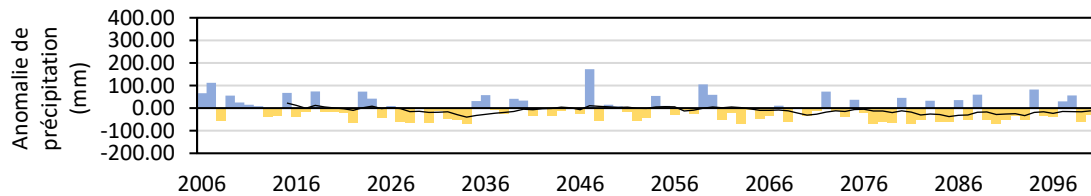
(g) RCP8.5 – Juillet – Période de référence 1976-2005



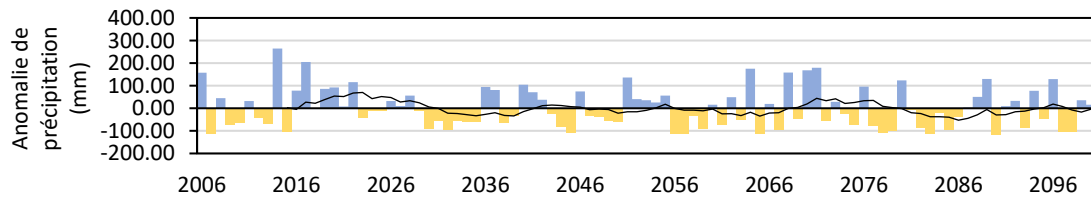
(h) RCP8.5 – Août – Période de référence 1976-2005



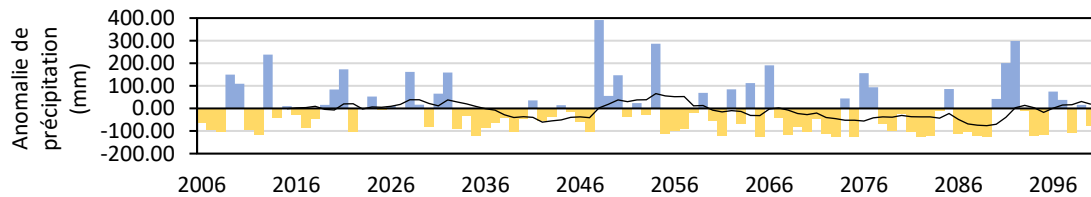
(i) RCP8.5 – Septembre – Période de référence 1976-2005



(j) RCP8.5 – Octobre – Période de référence 1976-2005



(k) RCP8.5 – Novembre – Période de référence 1976-2005



(l) RCP8.5 – Décembre – Période de référence 1976-2005

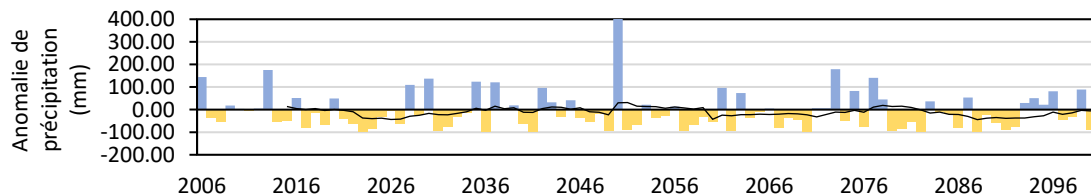


Figure A.8.1.6. Variabilité climatique annuelle des projections du modèle ALADIN-Climat dans la vallée de la Roya d'après le scénario RCP8.5. Les couleurs représentent les anomalies de précipitation par rapport à la période de référence 1976-2005, et la courbe, une moyenne mobile de période 10.

Annexe 8.2. Le modèle BiogeoProspect : détails techniques et tests de sensibilité.

Liste des figures

Figure A.8.2.1. Les sous-modèles du modèle BiogeoProspect.....	327
Figure A.8.2.2. Diagramme de lancement des sous-modèles.....	327
Figure A.8.2.3. Diagramme de classes du modèle climatique.....	328
Figure A.8.2.4. Diagramme de classes du modèle d'évolution de l'occupation du sol.....	329
Figure A.8.2.5. Diagramme de classes du modèle d'aire de viabilité.....	330
Figure A.8.2.6. Diagramme de classes du modèle processus.....	331
Figure A.8.2.7. Diagramme d'activité du modèle climatique.....	332
Figure A.8.2.8. Diagramme d'activité du modèle d'aire de viabilité.....	332
Figure A.8.2.9. Diagramme d'activité du modèle d'évolution de l'occupation du sol.....	332
Figure A.8.2.10. Diagramme d'activité du modèle processus.....	332
Figure A.8.2.11. Structure des dossiers de chacun des sous-modèles du modèle BiogeoProspect.	333
Tableau A.8.2.1. Exemple de fichier de paramétrage du modèle processus pour les espèces arborées. Moy : moyenne. Ec : écart-type.....	333
Tableau A.8.2.2. Exemple de fichier de paramétrage du modèle processus pour les espèces arbustives. Moy : moyenne. Ec : écart-type.....	335
Figure A.8.2.12. Tests de sensibilité du processus « production ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour <i>Abies alba</i> selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le nombre de graines produites. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le nombre de graines produites.	337
Figure A.8.2.13. Tests de sensibilité du processus « production ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour <i>Quercus pubescens</i> selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le nombre de graines produites. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le nombre de graines produites.	338
Figure A.8.2.14. Tests de sensibilité du processus « germination ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour <i>Abies alba</i> selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le taux de	

survie des graines. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le taux de survie des graines. 339

Figure A.8.2.15. Tests de sensibilité du processus « germination ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour *Quercus pubescens* selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le taux de survie des graines. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le taux de survie des graines.

..... 340

Tableau A.8.2.3. Tests de sensibilité du processus « dissémination ». La ligne *Sréf* montre la distance (en mètres) minimale, moyenne et maximale, entre les limites de la répartition actuelle et les limites de la répartition future à l'horizon 2100 selon les scénarios étudiés. La ligne *SMI2* montre ces mêmes valeurs pour une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 sur la distance maximale de dissémination. La ligne *SMI3* montre ces mêmes valeurs pour une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 sur la distance maximale de dissémination. Exemples pour *Abies alba* et *Quercus pubescens*. 341

Tableau A.8.2.4. Analyse du comportement d'un pixel tiré aléatoirement. Le tableau indique la structure de la population dans le pixel approximativement tous les six ans afin d'alléger les informations. Nb : nombre d'individus. CI1 : nombre d'individus de classe de hauteur 1. CI2 : nombre d'individus de classe de hauteur 2. CI3 : nombre d'individus de classe de hauteur 3. CI4 : nombre d'individus de classe de hauteur 4. CI5 : nombre d'individus de classe de hauteur 5. CI6 : nombre d'individus de classe de hauteur 6. CI7 : nombre d'individus de classe de hauteur 7. O.Bs : nombre d'individus âgés sains. O.Ms : nombre d'individus âgés atteints. Y.Bs : nombre de jeunes individus sains. Y.Ms : nombre de jeunes individus atteints. Sdl : nombre de jeunes pousses. 342

Tableau A.8.2.5. Analyse du comportement d'un pixel tiré aléatoirement. Le tableau indique la structure de la population dans le pixel approximativement tous les six ans afin d'alléger les informations. Nb : nombre d'individus. CI1 : nombre d'individus de classe de hauteur 1. CI2 : nombre d'individus de classe de hauteur 2. CI3 : nombre d'individus de classe de hauteur 3. CI4 : nombre d'individus de classe de hauteur 4. CI5 : nombre d'individus de classe de hauteur 5. CI6 : nombre d'individus de classe de hauteur 6. CI7 : nombre d'individus de classe de hauteur 7. O.Bs : nombre d'individus âgés sains. O.Ms : nombre d'individus âgés atteints. Y.Bs : nombre de jeunes individus sains. Y.Ms : nombre de jeunes individus atteints. Sdl : nombre de jeunes pousses. 342

Tableau A.8.2.6. Analyse du comportement d'un pixel tiré aléatoirement. Le tableau indique la structure de la population dans le pixel approximativement tous les six ans afin d'alléger les informations. Nb : nombre d'individus. CI1 : nombre d'individus de classe de hauteur 1. CI2 : nombre d'individus de classe de hauteur 2. CI3 : nombre d'individus de classe de hauteur 3. CI4 : nombre d'individus de classe de hauteur 4. CI5 : nombre d'individus de classe de hauteur 5. CI6 : nombre d'individus de classe de hauteur 6. CI7 : nombre d'individus de classe de hauteur 7. O.Bs : nombre d'individus âgés sains. O.Ms : nombre d'individus âgés atteints. Y.Bs : nombre de jeunes individus sains. Y.Ms : nombre de jeunes individus atteints. Sdl : nombre de jeunes pousses. 343

Figure A.8.2.16. Simulations du modèle dans des conditions initiales différentes pour une espèce (AbAI) et un scénario (RCP2.6) jusqu'à l'horizon 2100. Les graphiques montrent (a) le nombre de pixels de la répartition de l'espèce, (b) le nombre de jeunes pousses, et (c) le nombre de pixels avec germination d'au moins une jeune pousse. 344

Détails techniques

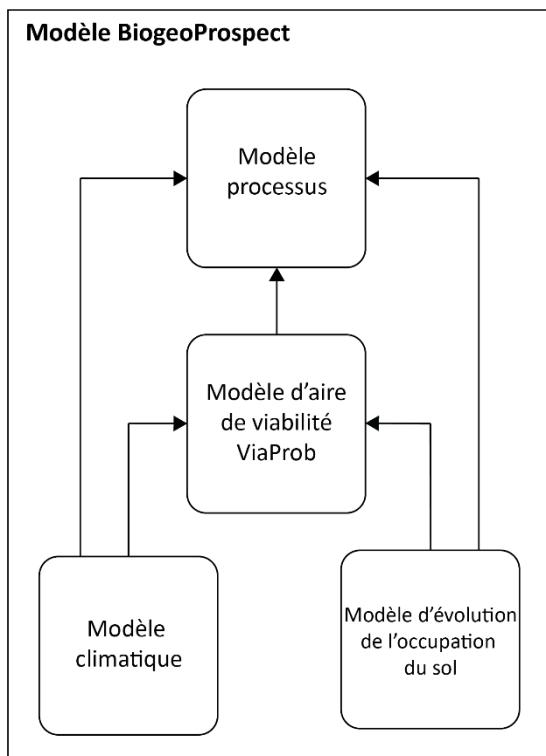


Figure A.8.2.1. Les sous-modèles du modèle BiogeoProspect.

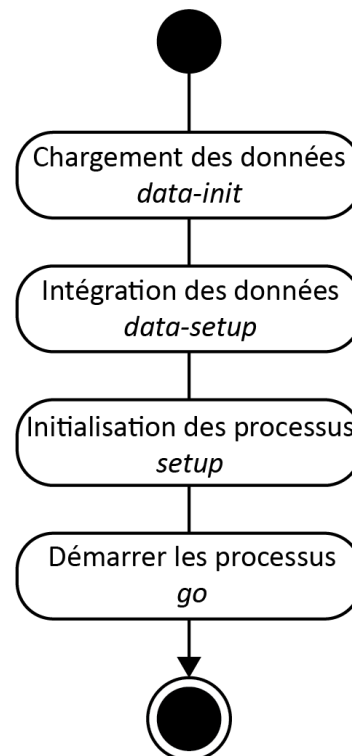


Figure A.8.2.2. Diagramme de lancement des sous-modèles.

Le modèle BiogeoProspect est composé de quatre sous-modèles, à savoir un modèle d'évolution des conditions climatiques, un modèle d'évolution de l'occupation du sol, un modèle d'aire de viabilité, et un modèle qui simule les processus démographiques des espèces végétales (qui intègre les sorties du modèle Hurdle). C'est donc un modèle hybride dont les quatre sous-modèles sont en interactions. Les sorties du modèle climatique et du modèle d'évolution de l'occupation du sol vont permettre la modélisation des aires de viabilité des espèces, et les sorties de ces trois modèles sont nécessaires au fonctionnement du modèle qui simule les processus démographiques des espèces végétales. Les relations entre ces modèles sont automatisées, de telle sorte que chaque modèle va, de façon autonome, récupérer les informations dont il a besoin dans les autres modèles.

La suite de cette annexe présente succinctement les digrammes de classes et d'activités de ces modèles. La structure des dossiers de chacun des modèles, ainsi que les paramètres du modèle processus sont ensuite exposés.

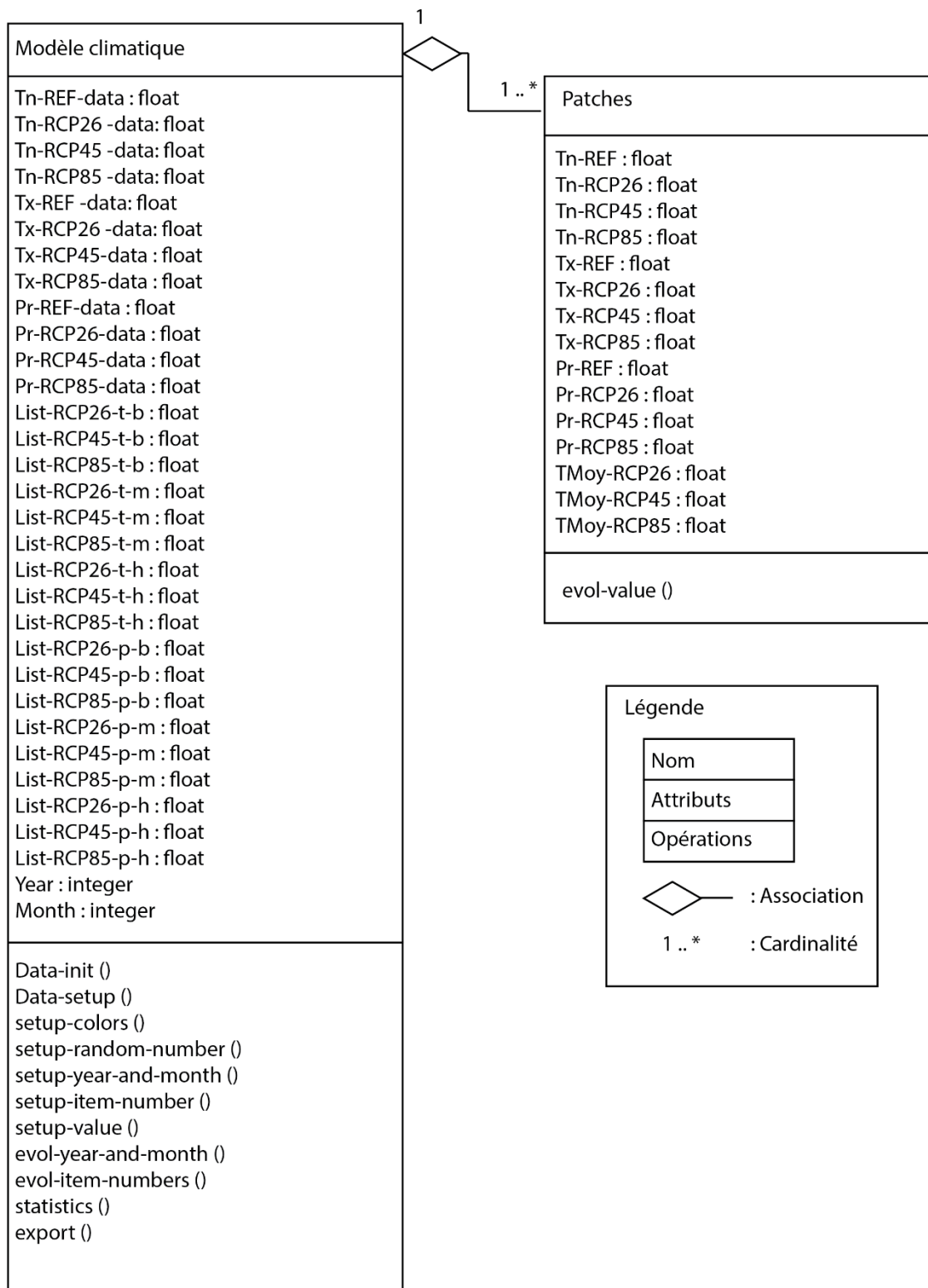


Figure A.8.2.3. Diagramme de classes du modèle climatique.

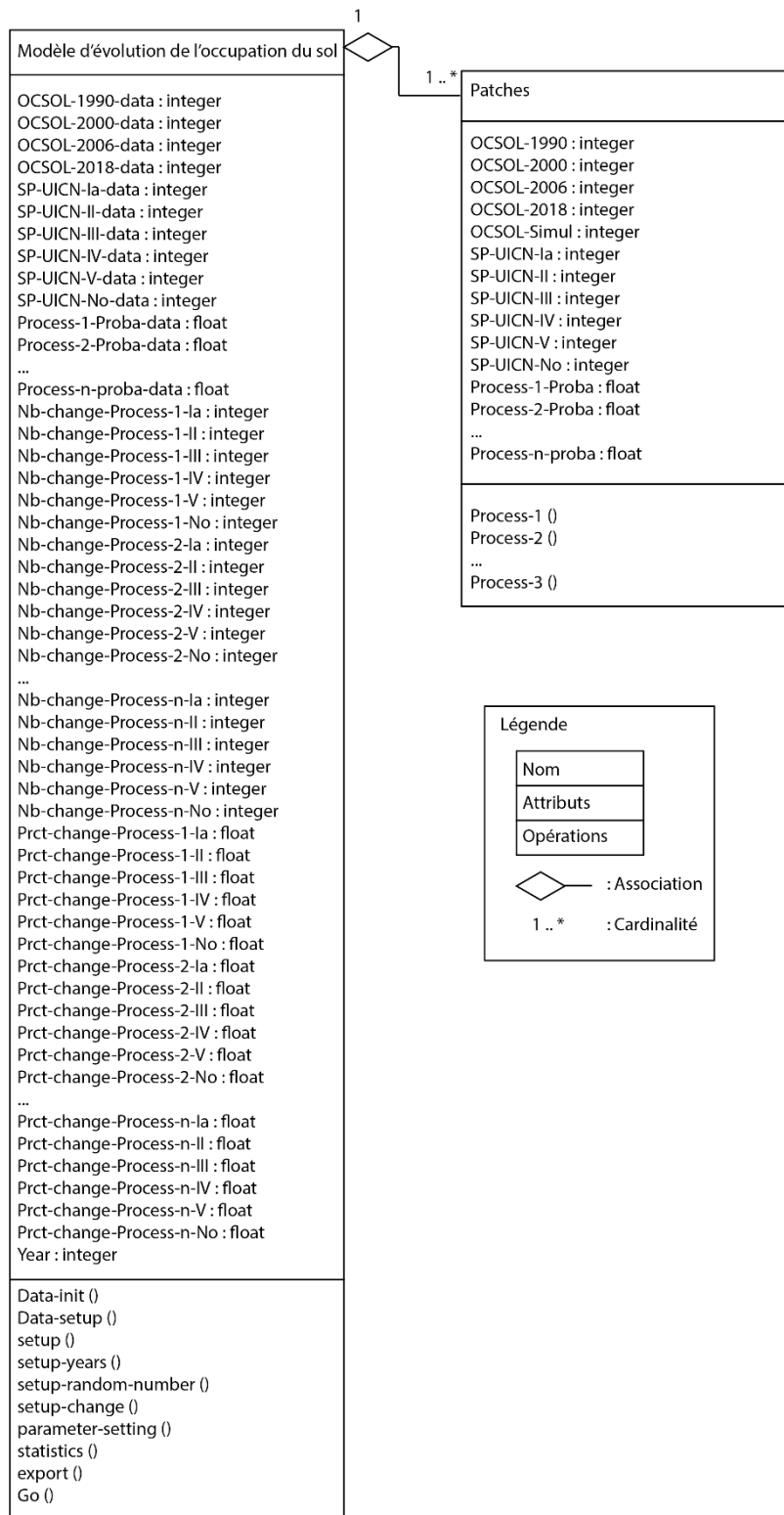


Figure A.8.2.4. Diagramme de classes du modèle d'évolution de l'occupation du sol.

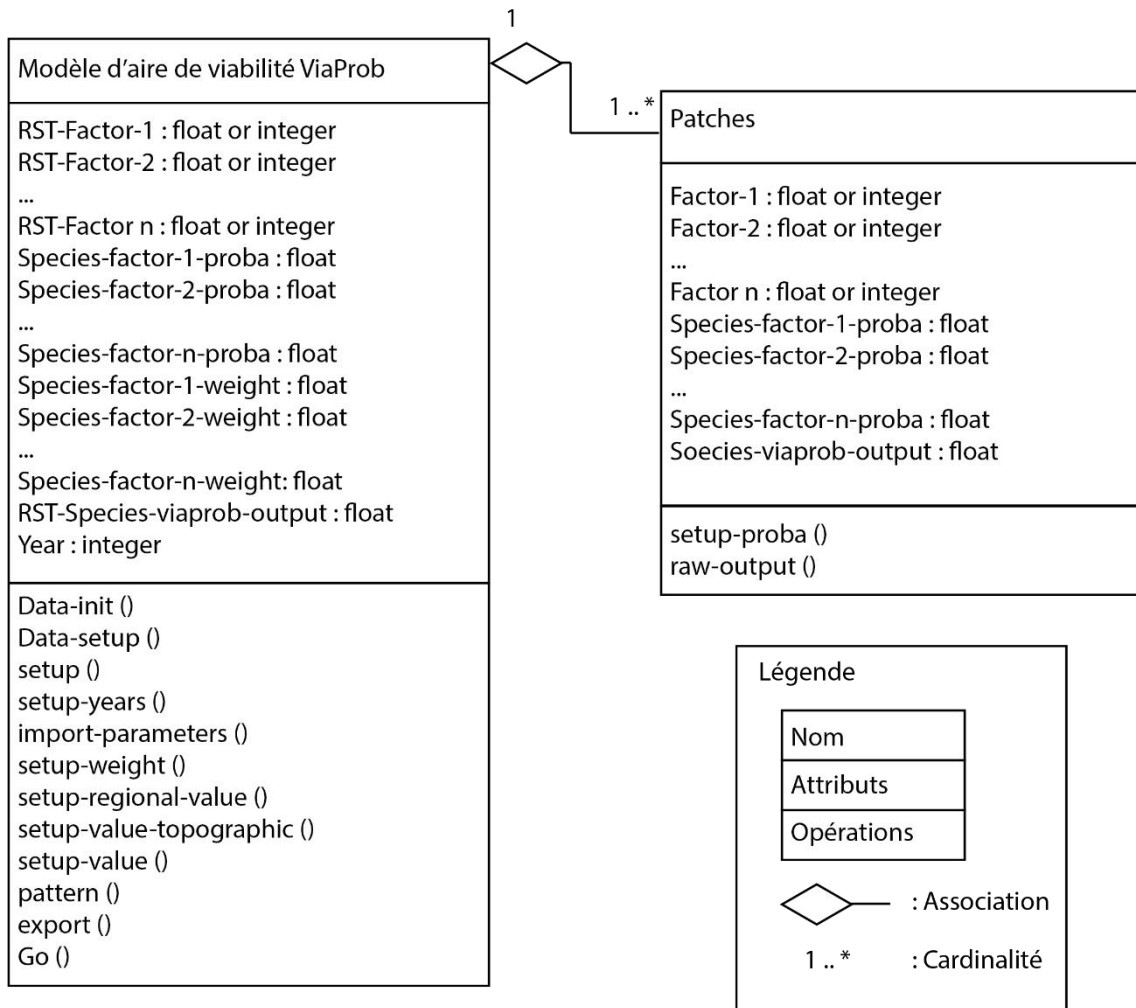


Figure A.8.2.5. Diagramme de classes du modèle d'aire de viabilité.

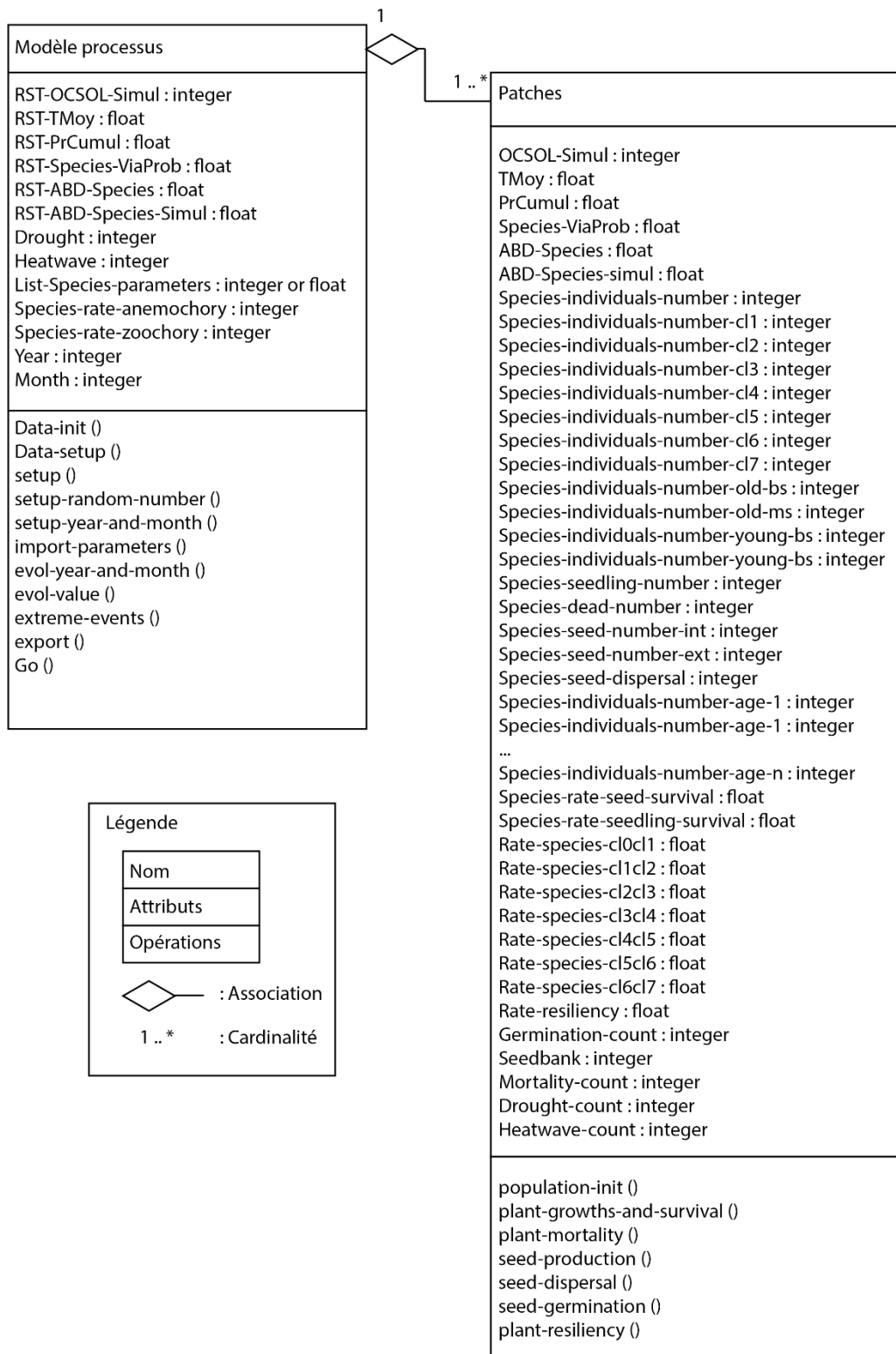


Figure A.8.2.6. Diagramme de classes du modèle processus.

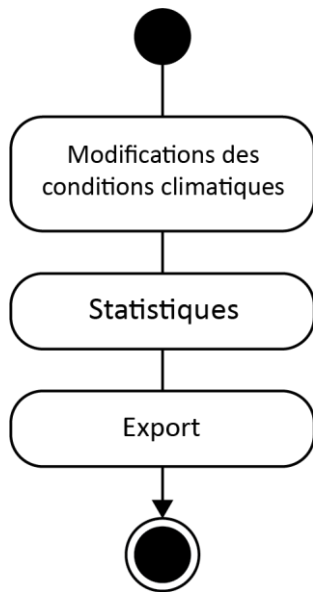


Figure A.8.2.7. Diagramme d'activité du modèle climatique.

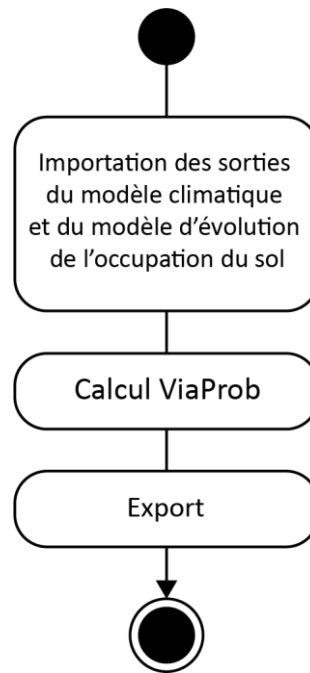


Figure A.8.2.8. Diagramme d'activité du modèle d'aire de viabilité.

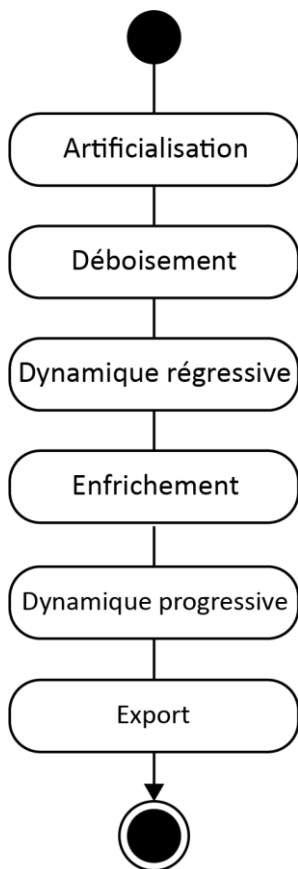


Figure A.8.2.9. Diagramme d'activité du modèle d'évolution de l'occupation du sol.

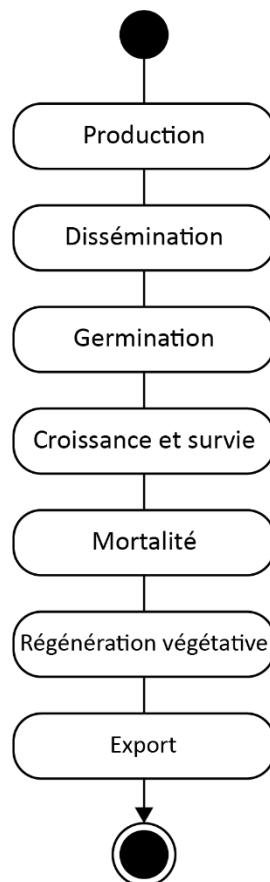


Figure A.8.2.10. Diagramme d'activité du modèle processus.

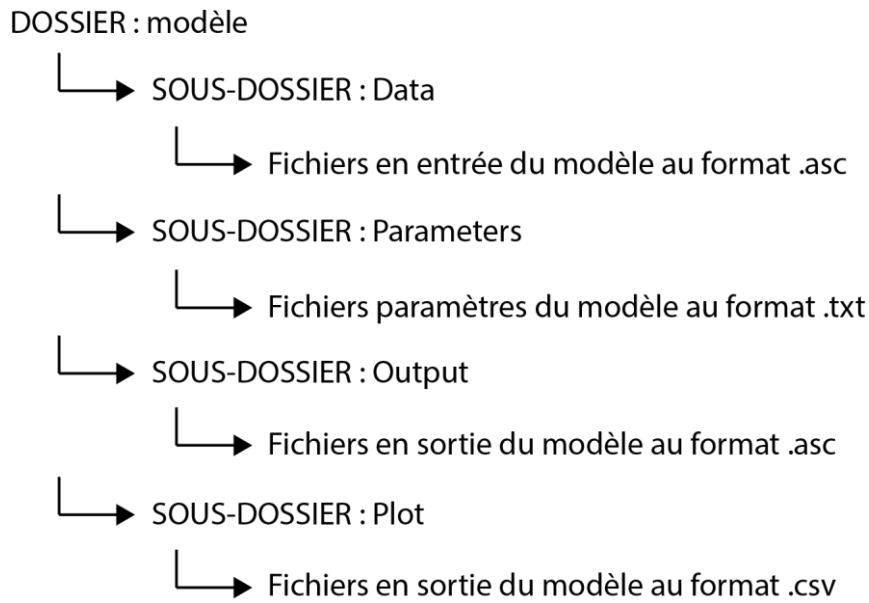


Figure A.8.2.11. Structure des dossiers de chacun des sous-modèles du modèle BiogeoProspect.

Tableau A.8.2.1. Exemple de fichier de paramétrage du modèle processus pour les espèces arborées. Moy : moyenne. Ec : écart-type.

Paramètres	AbAl	OsCa	PiCe	PiUn	QuPu	SoAr	SoAu
Taux d'individus cl1 (moy)	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1
Taux d'individus cl1 (ec)	0	0.1	0	0.2	0.24	0.21	0.2
Taux d'individus cl2 (moy)	0.11	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1
Taux d'individus cl2 (ec)	0.16	0.1	0	0	0.23	0.2	0.26
Taux d'individus cl3 (moy)	0.25	0.17	0	0	0.12	0.35	0.24
Taux d'individus cl3 (ec)	0.23	0.2	0	0	0.18	0.28	0.27
Taux d'individus cl4 (moy)	0.14	0.1	0.37	0	0.1	0.16	0.1
Taux d'individus cl4 (ec)	0.16	0.12	0.25	0	0.11	0.21	0.1
Taux d'individus cl5 (moy)	0.25	0.24	0.27	0.17	0.16	0.22	0.43
Taux d'individus cl5 (ec)	0.25	0.21	0.5	0.17	0.19	0.21	0.35
Taux d'individus cl6 (moy)	0.31	0.41	0.37	0.5	0.26	0.26	0.26
Taux d'individus cl6 (ec)	0.28	0.28	0.25	0.5	0.21	0.27	0.28
Taux d'individus cl7 (moy)	0.1	0.1	0	0.33	0.39	0.1	0
Taux d'individus cl7 (ec)	0.1	0.18	0	0.33	0.31	0.1	0
Taux jeunes individus sains (moy)	0.99	1	1	1	0.98	0.9	1
Taux jeunes individus sains (ec)	0.04	0	0	0	0.04	0.28	0
Taux individus âgés sains (moy)	0.95	0.95	1	0.83	0.92	0.91	0.89
Taux individus âgés sains (ec)	0.1	0.15	0	0.17	0.2	0.24	0.28
Taux jeunes individus sains / non viable (moy)	1	1	1	1	1	0.68	1
Taux jeunes individus sains / non viable (ec)	0	0	0	0	0	0.32	0
Taux individus âgés sains / non viable (moy)	0.86	1	1	0.9	1	0.94	1
Taux individus âgés sains / non viable (ec)	0.33	0	0	0.1	0	0.12	0
Nombre jeunes pousses (moy)	12	6	0	0	10	11	5

Nombre jeunes pousses (ec)	21	15	0	0	17	24	8
Nombre individus morts (moy)	1	1	0	0	1	1	1
Nombre individus morts (ec)	3	1	0	0	1	1	1
Nombre jeunes pousses / non viable (moy)	2	3	1	0	0	20	2
Nombre jeunes pousses / non viable (ec)	4	5	1	0	0	34	2
Nombre individus morts / non viable (moy)	1	0	0	8	0	1	1
Nombre individus morts / non viable (ec)	2	0	0	3	0	1	1
Taux survie cl0-cl1 (moy)	0.1	0.1	0.5	0.5	0.1	0.1	0.1
Taux survie cl0-cl1 (ec)	0.2	0.2	0.5	0.5	0.3	0.27	0.2
Taux survie cl1-cl2 (moy)	0.8	0.88	0.5	0.5	0.65	0.73	1
Taux survie cl1-cl2 (ec)	0.3	0.33	0.5	0.5	0.48	0.44	0
Taux survie cl2-cl3 (moy)	0.81	0.87	0.5	0.5	0.49	0.85	0.86
Taux survie cl2-cl3 (ec)	0.33	0.31	0.5	0.5	0.48	0.32	0.35
Taux survie cl3-cl4 (moy)	0.51	0.47	1	0.5	0.38	0.39	0.41
Taux survie cl3-cl4 (ec)	0.42	0.46	0	0.5	0.49	0.46	0.42
Taux survie cl4-cl5 (moy)	0.69	0.8	0.75	0.9	0.72	0.74	0.9
Taux survie cl4-cl5 (ec)	0.43	0.4	0.25	0.1	0.43	0.41	0.3
Taux survie cl5-cl6 (moy)	0.66	0.84	1	0.5	0.79	0.62	0.51
Taux survie cl5-cl6 (ec)	0.43	0.32	0	0.5	0.39	0.44	0.46
Taux survie cl6-cl7 (moy)	0.22	0.24	0.5	0.5	0.57	0.16	0.1
Taux survie cl6-cl7 (ec)	0.37	0.4	0.5	0.5	0.5	0.36	0.2
Taux survie cl0-cl1 / non viable (moy)	0.1	0.1	0.5	0.5	0.1	0.1	0.25
Taux survie cl0-cl1 / non viable (ec)	0.2	0.2	0.5	0.5	0.2	0.2	0.43
Taux survie cl1-cl2 / non viable (moy)	1	0.1	0.5	0.5	1	0.1	0.75
Taux survie cl1-cl2 / non viable (ec)	0	0.2	0.5	0.5	0	0.2	0.43
Taux survie cl2-cl3 / non viable (moy)	0.81	1	1	0.9	0.1	0.92	0.33
Taux survie cl2-cl3 / non viable (ec)	0.32	0	0	0.1	0.2	0.18	0.47
Taux survie cl3-cl4 / non viable (moy)	0.85	0.4	0.5	0.6	1	0.38	1
Taux survie cl3-cl4 / non viable (ec)	0.26	0.42	0.5	0.4	0	0.45	0
Taux survie cl4-cl5 / non viable (moy)	0.52	1	0.5	0.9	0.1	0.88	0.6
Taux survie cl4-cl5 / non viable (ec)	0.48	0	0.5	0.1	0.2	0.19	0.42
Taux survie cl5-cl6/ non viable (moy)	0.65	0.59	1	0.9	1	0.25	0.63
Taux survie cl5-cl6 / non viable (ec)	0.44	0.39	0	0.1	0	0.35	0.41
Taux survie cl6-cl7 / non viable (moy)	0.4	0.33	0.5	0.8	0.1	0.5	0.1
Taux survie cl6-cl7 / non viable (ec)	0.49	0.41	0.5	0.2	0.2	0.5	0.2
Nombre total jeunes pousses observées "graines" (moy)	13	6	2	2	10	12	5
Nombre total jeunes pousses observées "graines" (ec)	22	15	1	1	17	24	9
Nombre total jeunes pousses observées "graines" / non viable (moy)	4	3	1	3	1	20	2
Nombre total jeunes pousses observées "graines" / non viable (ec)	8	5	1	4	1	33	2
Taux mortalité jeunes pousses "graines" (moy)	0.07	0.02	0	0	0.03	0.02	0.03
Taux mortalité jeunes pousses "graines" (ec)	0.14	0.07	0	0	0.16	0.09	0.09
Taux mortalité jeunes pousses "graines" / non viable (moy)	0.02	0	0	0.5	0	0.02	0.03
Taux mortalité jeunes pousses "graines" / non viable (ec)	0.04	0	0	0.5	0	0.09	0.09
Densité maximale observée	76	100	17	29	100	32	16
Taux mortalité (moy)	0.1	0.11	0.1	0.1	0.12	0.1	0.1
Taux mortalité (ec)	0.2	0.23	0.2	0.2	0.28	0.12	0.1
Taux mortalité / non viable (moy)	0.04	0.1	0.1	0.44	0.1	0.1	0.1
Taux mortalité / non viable (ec)	0.07	0.1	0.2	0.04	0.2	0.2	0.1
Taux régénération veg (moy)	0	0.65	0	0	0.26	0.2	0.2

Taux régénération veg (ec)	0	0.39	0	0	0.37	0.3	0.3
Taux régénération veg / non viable (moy)	0	1	0	0	0	0	0
Taux régénération veg / non viable (ec)	0	0	0	0	0	0	0
Type végétatif (1 : arbre ; 2 : arbuste)	1	1	1	1	1	1	1
Type chorologique (1 : anémochore ; 2 : zoochore)	1	1	2	1	2	2	2
Taux de dispersion par le type chorologique principal	0.75	0.75	0.85	0.75	0.75	0.75	0.65
Distance maximale dispersion (en pixel)	7	10	100	5	10	50	50
Vitesse croissance	3	3	1	1	1	1	3
Longévité	600	100	1200	1000	500	200	150

Tableau A.8.2.2. Exemple de fichier de paramétrage du modèle processus pour les espèces arbustives. Moy : moyenne. Ec : écart-type.

Paramètres	CySe	JuOx
Taux d'individus cl1 (moy)	0.71	0.53
Taux d'individus cl1 (ec)	0.32	0.41
Taux d'individus cl2 (moy)	0.29	0.47
Taux d'individus cl2 (ec)	0.32	0.41
Taux jeunes individus sains (moy)	0.97	0.93
Taux jeunes individus sains (ec)	0.11	0.26
Taux individus âgés sains (moy)	0.81	0.95
Taux individus âgés sains (ec)	0.26	0.1
Taux jeunes individus sains / non viable (moy)	1	1
Taux jeunes individus sains / non viable (ec)	0	0
Taux individus âgés sains / non viable (moy)	0.95	1
Taux individus âgés sains / non viable (ec)	0.07	0
Nombre jeunes pousses (moy)	24	2
Nombre jeunes pousses (ec)	34	2
Nombre individus morts (moy)	1	1
Nombre individus morts (ec)	2	2
Nombre jeunes pousses / non viable (moy)	11	1
Nombre jeunes pousses / non viable (ec)	9	1
Nombre individus morts / non viable (moy)	1	1
Nombre individus morts / non viable (ec)	1	1
Taux survie cl0-cl1 (moy)	0.5	1
Taux survie cl0-cl1 (ec)	0.5	0
Taux survie cl1-cl2 (moy)	0.44	0.54
Taux survie cl1-cl2 (ec)	0.61	0.43
Taux survie cl0-cl1 / non viable (moy)	1	0.1
Taux survie cl0-cl1 / non viable (ec)	0	0.2
Taux survie cl1-cl2 / non viable (moy)	0.64	1
Taux survie cl1-cl2 / non viable (ec)	0.25	0
Nombre total jeunes pousses observées "graines" (moy)	24	2
Nombre total jeunes pousses observées "graines" (ec)	34	2
Nombre total jeunes pousses observées "graines" / non viable (moy)	11	1
Nombre total jeunes pousses observées "graines" / non viable (ec)	9	1
Taux mortalité jeunes pousses "graines" (moy)	0.06	0.07

Taux mortalité jeunes pousses "graines" (ec)	0.3	0.26
Taux mortalité jeunes pousses "graines" / non viable (moy)	0.06	0.1
Taux mortalité jeunes pousses "graines" / non viable (ec)	0.1	0.1
Densité maximale observée	38	48
Taux mortalité (moy)	0.11	0.1
Taux mortalité (ec)	0.18	0.1
Taux mortalité / non viable (moy)	0.1	0.1
Taux mortalité / non viable (ec)	0.1	0.1
Taux régénération veg (moy)	0	0
Taux régénération veg (ec)	0	0
Taux régénération veg / non viable (moy)	0	0
Taux régénération veg / non viable (ec)	0	0
Type végétatif (1 : arbre ; 2 : arbuste)	2	2
Type chorologique (1 : anémochore ; 2 : zoochore)	2	2
Taux de dispersion par le type chorologique principal	0.1	0.5
Distance maximale dispersion (en pixel)	2	5
Vitesse croissance	3	2
Longévité	20	200

Tests de sensibilité

Afin de garantir la robustesse du modèle BiogeoProspect, un ensemble d'opérations ont été réalisées. D'abord, des tests de sensibilité des paramètres ont été réalisés. Il s'est agi de faire varier chacun des paramètres un à un et de comparer les résultats des simulations avec une simulation dite de référence, afin d'attester que chacun des processus est en accord avec ce qui est attendu. Au regard de la quantité importante de résultats liés à ces tests, seuls quelques tests de sensibilité sont présentés dans cette annexe, sur certains processus et pour un nombre limité d'espèces (cf. **figure A.8.2.12, A.8.2.13, A.8.2.14, A.8.2.15, et tableau A.8.2.3**). Ensuite, une attention particulière a été portée sur l'ensemble des processus implémentés dans le modèle par la vérification précise du comportement de plusieurs pixels sélectionnés aléatoirement lors des simulations. Des exemples d'évolution de la structure de la population de trois pixels sont visibles dans les **tableaux A.8.2.4, A.8.2.5 et A.8.2.6**. Enfin, la dernière opération consiste à réaliser des simulations du modèle dans des conditions différentes afin d'observer son comportement. La **figure A.8.2.16** permet d'observer quelques résultats de simulations réalisées dans des conditions différentes pour une même espèce et un même scénario climatique. Pour ce faire, l'amorce du générateur de nombres pseudo-aléatoires du logiciel NetLogo a été modifiée entre chaque simulation. En effet, les nombres aléatoires dans ce logiciel sont issus d'un processus déterministe, ils ne sont donc que pseudo-aléatoires. Modifier l'amorce du générateur de nombres pseudo-aléatoires permet d'attester de la robustesse du modèle en vérifiant que les résultats de ce dernier sont relativement similaires pour chacune des amorces testées.

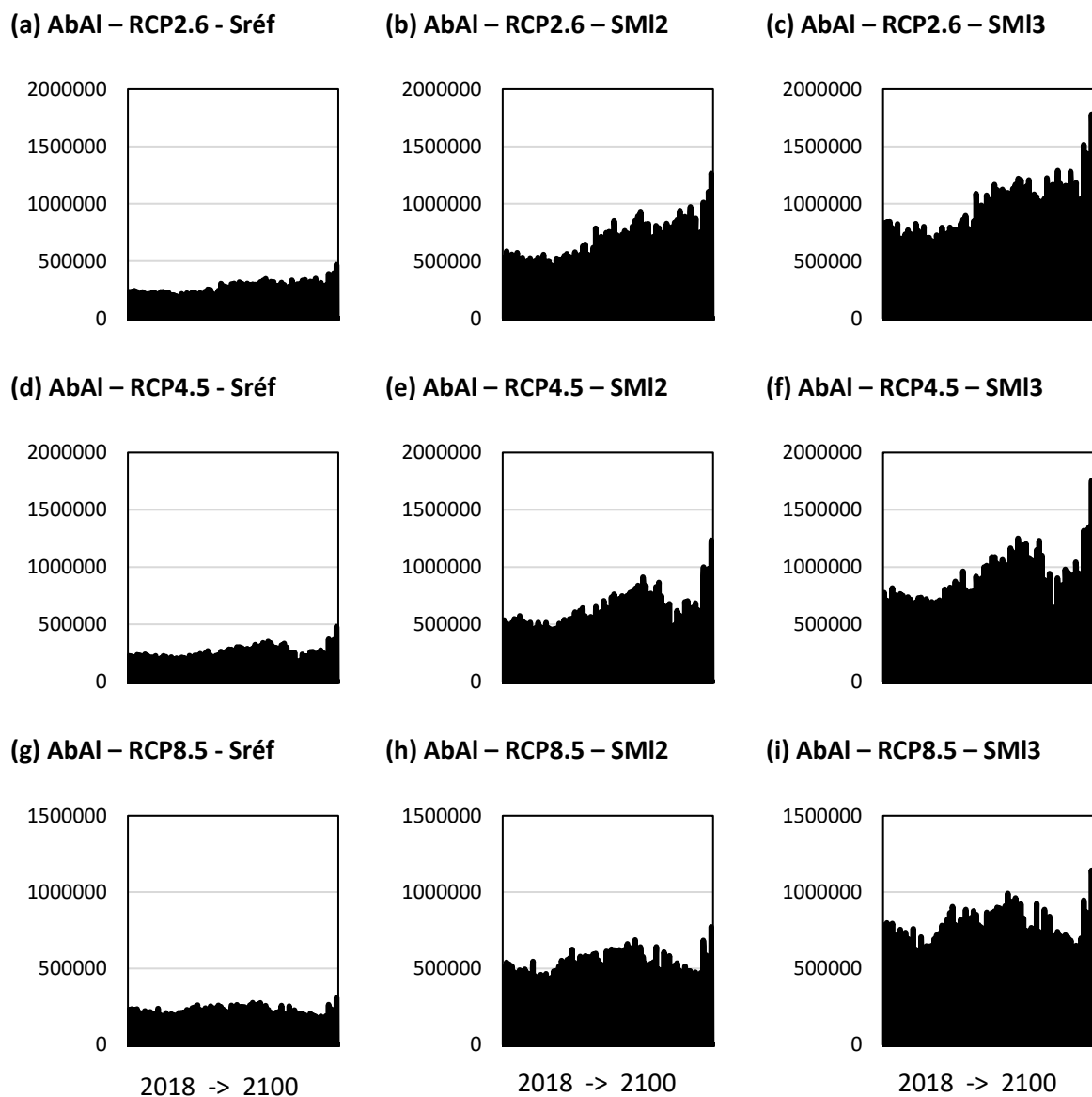


Figure A.8.2.12. Tests de sensibilité du processus « production ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour *Abies alba* selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le nombre de graines produites. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le nombre de graines produites.

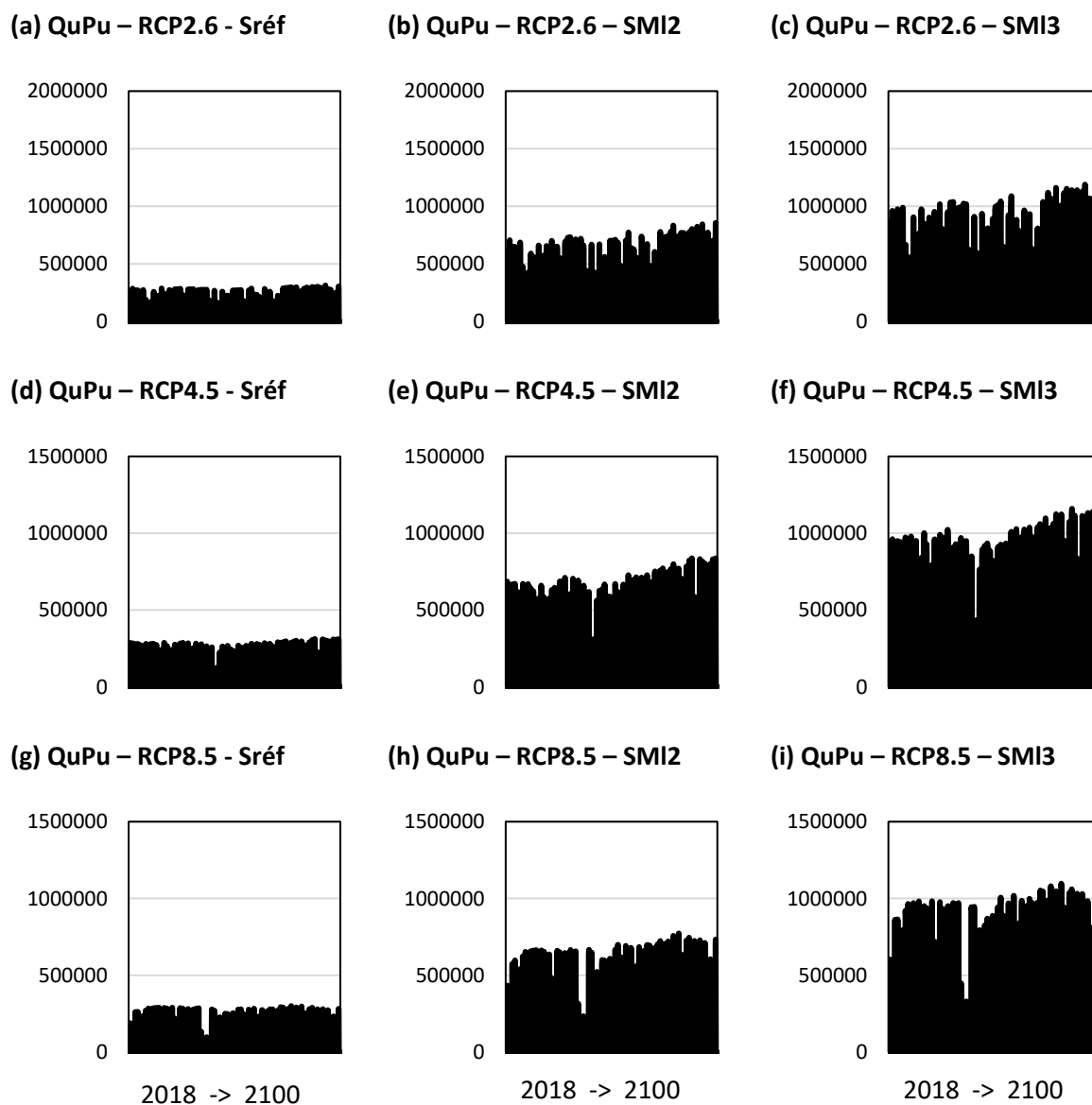


Figure A.8.2.13. Tests de sensibilité du processus « production ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour *Quercus pubescens* selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le nombre de graines produites. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de graines au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le nombre de graines produites.

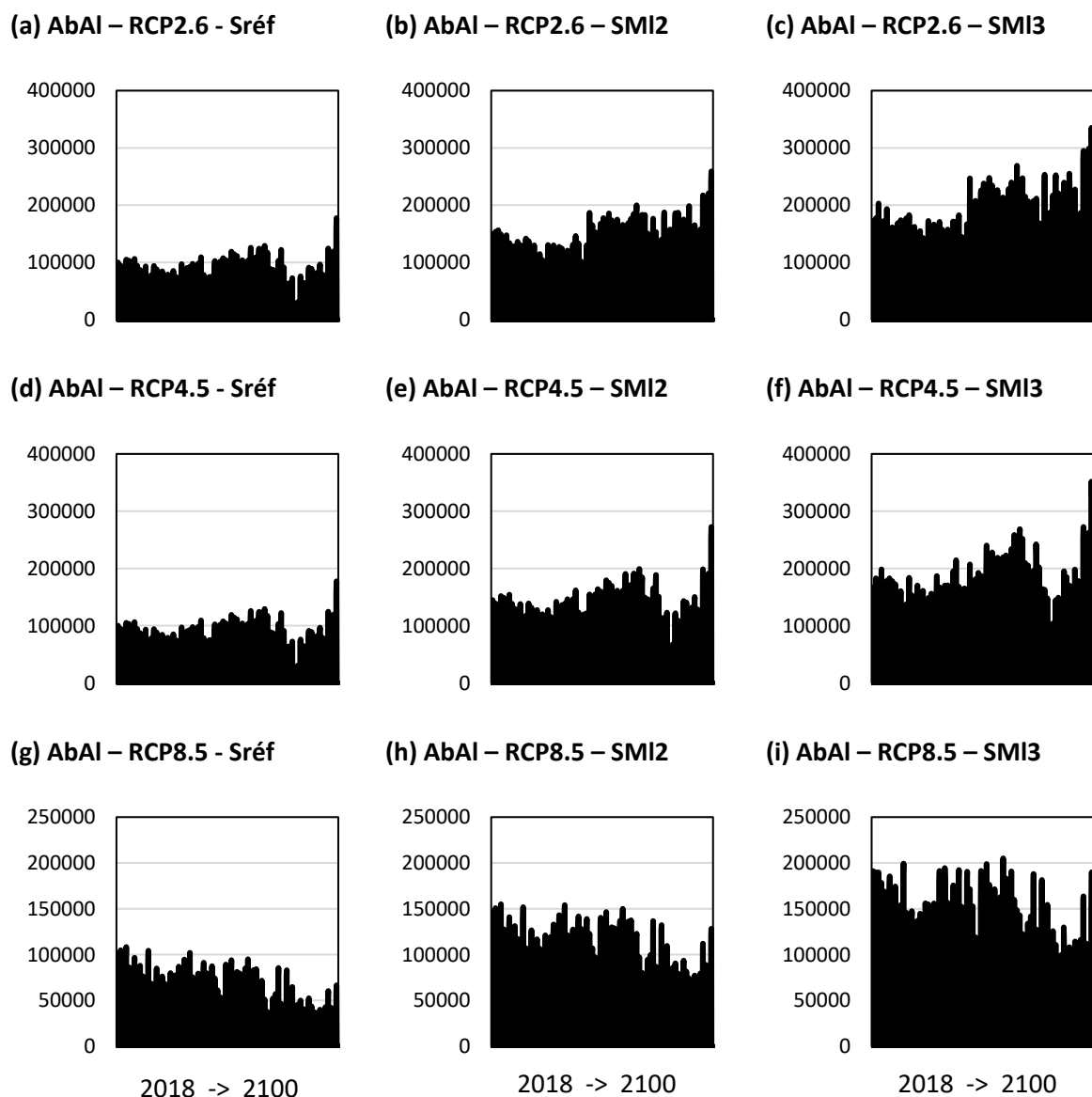


Figure A.8.2.14. Tests de sensibilité du processus « germination ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour *Abies alba* selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le taux de survie des graines. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le taux de survie des graines.

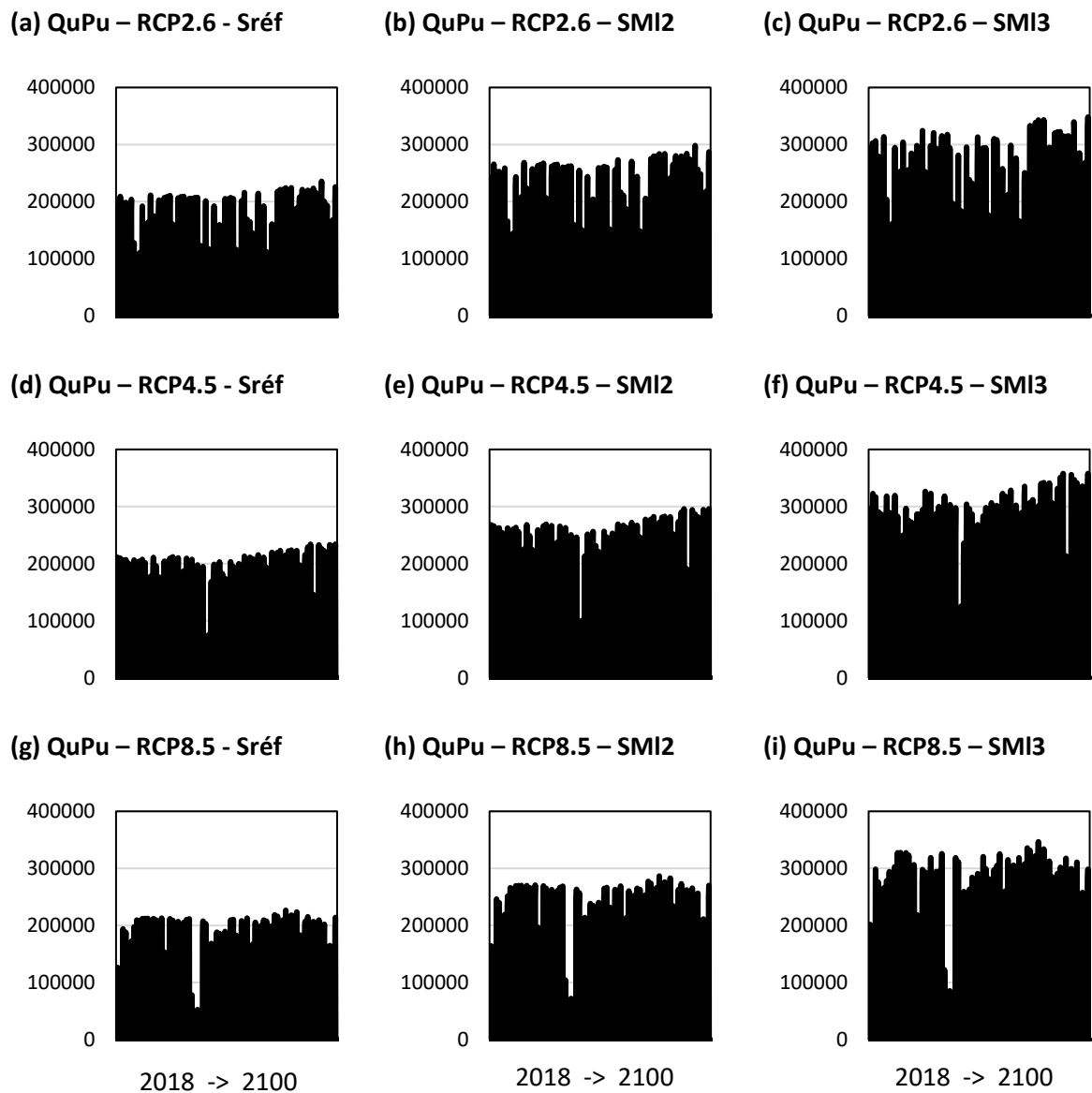


Figure A.8.2.15. Tests de sensibilité du processus « germination ». (a), (d) et (g) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation de référence (Sréf) pour *Quercus pubescens* selon les trois scénarios étudiés. (b), (e) et (h) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 (SMI2) sur le taux de survie des graines. (c), (f) et (i) montrent l'évolution du nombre de jeunes pousses au cours d'une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 (SMI3) sur le taux de survie des graines.

Tableau A.8.2.3. Tests de sensibilité du processus « dissémination ». La ligne *Sréf* montre la distance (en mètres) minimale, moyenne et maximale, entre les limites de la répartition actuelle et les limites de la répartition future à l'horizon 2100 selon les scénarios étudiés. La ligne *SMI2* montre ces mêmes valeurs pour une simulation avec un coefficient multiplicateur de 2 sur la distance maximale de dissémination. La ligne *SMI3* montre ces mêmes valeurs pour une simulation avec un coefficient multiplicateur de 3 sur la distance maximale de dissémination. Exemples pour *Abies alba* et *Quercus pubescens*.

	RCP2.6			RCP4.5			RCP8.5		
	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max	Min	Moy	Max
AbAl Sréf	50	93	350	50	92	350	50	90	300
AbAl SMI2	50	141	700	50	145	700	50	153	600
AbAl SMI3	50	234	1 000	50	210	950	50	287	850
QuPu Sréf	50	88	650	50	96	650	50	99	750
QuPu SMI2	50	99	850	50	103	900	50	129	1 000
QuPu SMI3	50	111	1 000	50	123	1 000	50	146	1 150

Tableau A.8.2.4. Analyse du comportement d'un pixel tiré aléatoirement. Le tableau indique la structure de la population dans le pixel tous les six ans afin d'alléger les informations. Nb : nombre d'individus. CI1 : nombre d'individus de classe de hauteur 1. CI2 : nombre d'individus de classe de hauteur 2. CI3 : nombre d'individus de classe de hauteur 3. CI4 : nombre d'individus de classe de hauteur 4. CI5 : nombre d'individus de classe de hauteur 5. CI6 : nombre d'individus de classe de hauteur 6. CI7 : nombre d'individus de classe de hauteur 7. O.Bs : nombre d'individus âgés sains. O.Ms : nombre d'individus âgés atteints. Y.Bs : nombre de jeunes individus sains. Y.Ms : nombre de jeunes individus atteints. Sdl : nombre de jeunes pousses.

Années	Nb	CI1	CI2	CI3	CI4	CI5	CI6	CI7	O.Bs	O.Ms	Y.Bs	Y.Ms	Sdl
1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
6	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2
12	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
18	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
24	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
30	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
36	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
42	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
48	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
54	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
60	3	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
66	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
72	3	0	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	1
80	2	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	2

Tableau A.8.2.5. Analyse du comportement d'un pixel tiré aléatoirement. Le tableau indique la structure de la population dans le pixel tous les six ans afin d'alléger les informations. Nb : nombre d'individus. CI1 : nombre d'individus de classe de hauteur 1. CI2 : nombre d'individus de classe de hauteur 2. CI3 : nombre d'individus de classe de hauteur 3. CI4 : nombre d'individus de classe de hauteur 4. CI5 : nombre d'individus de classe de hauteur 5. CI6 : nombre d'individus de classe de hauteur 6. CI7 : nombre d'individus de classe de hauteur 7. O.Bs : nombre d'individus âgés sains. O.Ms : nombre d'individus âgés atteints. Y.Bs : nombre de jeunes individus sains. Y.Ms : nombre de jeunes individus atteints. Sdl : nombre de jeunes pousses.

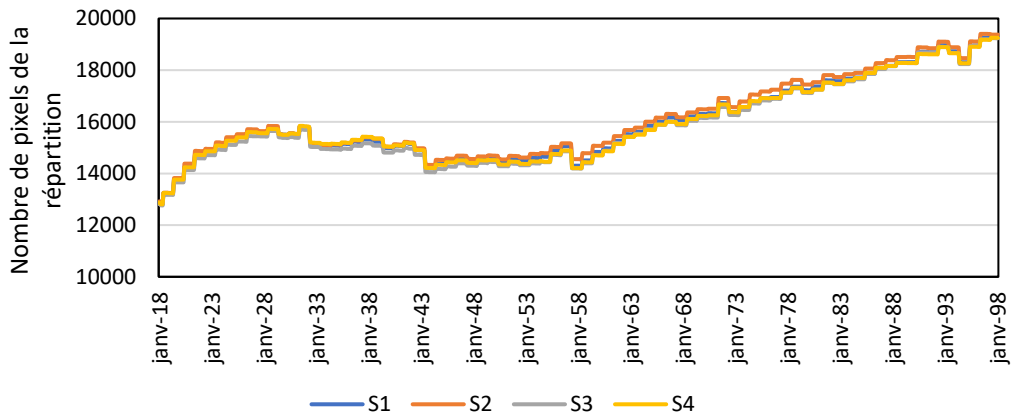
Années	Nb	CI1	CI2	CI3	CI4	CI5	CI6	CI7	O.Bs	O.Ms	Y.Bs	Y.Ms	Sdl
1	2	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0
6	3	1	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	2
12	4	2	1	0	0	0	1	0	1	0	3	0	2
18	5	0	3	1	0	0	1	0	2	0	2	1	1
24	6	0	1	3	1	0	1	0	5	0	0	1	1
30	8	2	0	2	3	0	1	0	5	1	2	0	1
36	8	1	3	0	3	0	1	0	3	1	4	0	1
42	7	0	1	3	1	1	1	0	4	2	0	1	1
48	6	2	0	1	2	1	0	0	1	3	2	0	5
54	8	1	3	0	3	1	0	0	1	3	3	1	3

60	4	0	0	2	1	0	1	0	4	0	0	0	1
66	3	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	3
72	4	0	2	0	1	0	1	0	2	0	2	0	3
80	3	0	1	1	0	0	1	0	2	0	1	0	2

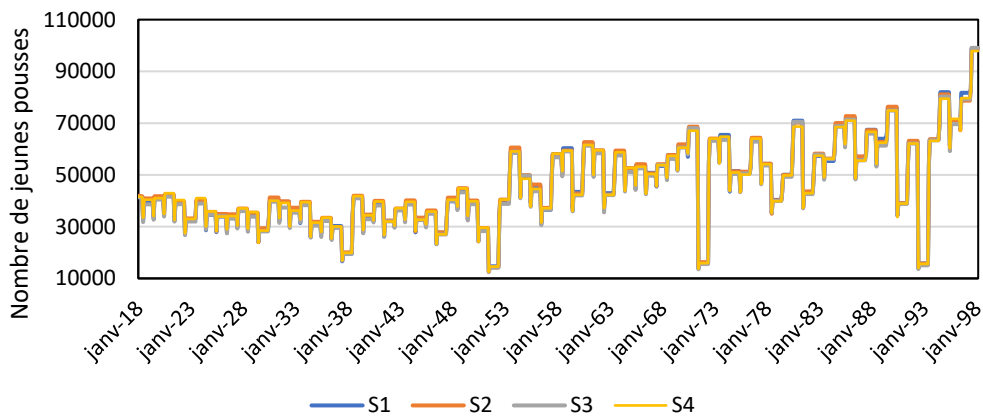
Tableau A.8.2.6. Analyse du comportement d'un pixel tiré aléatoirement. Le tableau indique la structure de la population dans le pixel tous les six ans afin d'alléger les informations. Nb : nombre d'individus. CI1 : nombre d'individus de classe de hauteur 1. CI2 : nombre d'individus de classe de hauteur 2. CI3 : nombre d'individus de classe de hauteur 3. CI4 : nombre d'individus de classe de hauteur 4. CI5 : nombre d'individus de classe de hauteur 5. CI6 : nombre d'individus de classe de hauteur 6. CI7 : nombre d'individus de classe de hauteur 7. O.Bs : nombre d'individus âgés sains. O.Ms : nombre d'individus âgés atteints. Y.Bs : nombre de jeunes individus sains. Y.Ms : nombre de jeunes individus atteints. Sdl : nombre de jeunes pousses.

Années	Nb	CI1	CI2	CI3	CI4	CI5	CI6	CI7	O.Bs	O.Ms	Y.Bs	Y.Ms	Sdl
1	19	0	1	3	2	1	11	1	17	1	1	0	0
6	36	11	6	3	3	1	11	1	18	1	13	4	9
12	40	11	8	5	2	2	11	1	12	9	19	0	15
18	61	25	9	10	2	2	12	1	11	16	28	6	0
24	58	0	24	12	6	3	12	1	19	15	5	19	0
30	48	0	0	25	7	2	11	3	21	27	0	0	0
36	29	0	0	0	14	4	8	3	11	18	0	0	24
42	41	12	2	0	12	4	8	3	8	19	14	0	0
48	35	0	14	2	0	10	3	6	7	14	14	0	12
54	50	22	1	8	0	7	6	6	6	21	21	2	0
60	46	0	22	1	4	6	7	6	2	22	12	10	0
66	40	10	1	8	5	0	10	6	10	19	8	3	0
72	50	13	11	1	5	4	10	6	5	21	22	2	0
80	43	0	13	9	3	4	8	6	10	20	10	3	3

(a)



(b)



(c)

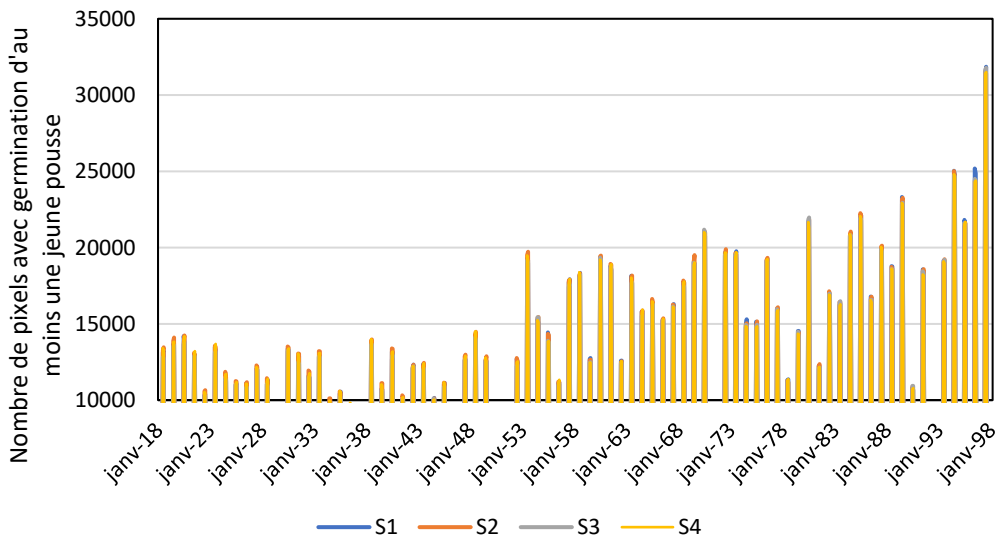


Figure A.8.2.16. Simulations du modèle dans quatre conditions initiales différentes pour une espèce (AbAI) et un scénario (RCP2.6) jusqu'à l'horizon 2100. Les graphiques montrent (a) le nombre de pixels de la répartition de l'espèce, (b) le nombre de jeunes pousses, et (c) le nombre de pixels avec germination d'au moins une jeune pousse.

Annexe 8.3. Informations issues de la base de données TRY.

Tableau A.8.3.1. Informations issues de la base de données TRY nécessaire au fonctionnement des processus du modèle.

	Type végétatif	Longévité maximum (en années)	Vitesse de croissance	Hauteur minimale de production (mètres)	Vecteur de propagation et pourcentage	Masses graines (mg)	Vitesse chute des graines	Distance maximale de dispersion (mètres)
AbAl	Arbre	600	rapide	20	Barochorie (25 %) Anémochorie (75%)	80	NA	350
QuPu	Arbre	500	lente	10	Barochorie (25 %) Zoochorie (75 %)	600	NA	500
OsCa	Arbre	100	rapide	10	Barochorie (25 %) Anémochorie (75 %)	11	1.15	500
PiCe	Arbre	1 200	lente	2	Barochorie (15 %) Zoochorie (85 %)	230	NA	5000
PiUn	Arbre	1 000	lente	2	Barochorie (25 %) Anémochorie (75 %)	10	NA	250
SoAr	Arbre	200	lente	2	Barochorie (25 %) Zoochorie (75 %)	20	4.2	2500
SoAu	Arbre	150	rapide	2	Barochorie (35 %) Zoochorie (65 %)	10	4.1	2500
JuOx	Arbustes	200	moyenne	1	Barochorie (35 %) Zoochorie (65%)	25	NA	250
CySe	Arbustes	20	rapide	1	Barochorie (90 %) Anémochorie (10%)	15	4.5	100

Les données proviennent de la base de données TRY (Kattge *et al.*, 2011). Cette base de données rassemble les principales bases de données (près de 400) qui renseignent sur les caractéristiques des traits spécifiques des plantes dans le monde, telles que les bases de données BROT (Paula *et al.*, 2009), BioFlor (Klotz *et al.*, 2002 ; Kühn *et al.*, 2004), LEDA (Kleyer *et al.*, 2008), ou encore la base de données sur les caractéristiques des graines des jardins botaniques royaux de Kew à Londres (Royal Botanic Gardens of Kew, Seed Information Database, 2008).

Voir la bibliographie dans le volume n°1 du manuscrit pour les références.

Annexe 8.4. Changements de la répartition des espèces dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon les trois scénarios climatiques.

Liste des figures

Figure A.8.4.1. Changements de la répartition d' <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	351
Figure A.8.4.2. Changements de la répartition d' <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	352
Figure A.8.4.3. Changements de la répartition d' <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	353
Figure A.8.4.4. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	354
Figure A.8.4.5. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	355
Figure A.8.4.6. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	356
Figure A.8.4.7. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	357
Figure A.8.4.8. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	358
Figure A.8.4.9. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	359
Figure A.8.4.10. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	360
Figure A.8.4.11. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	361
Figure A.8.4.12. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	362
Figure A.8.4.13. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	363
Figure A.8.4.14. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	364

Figure A.8.4.15. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	365
Figure A.8.4.16. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	366
Figure A.8.4.17. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	367
Figure A.8.4.18. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	368
Figure A.8.4.19. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.	369
Figure A.8.4.20. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.	370
Figure A.8.4.21. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.	371
Figure A.8.4.22. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	372
Figure A.8.4.23. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	373
Figure A.8.4.24. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	374
Figure A.8.4.25. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.	375
Figure A.8.4.26. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.	376
Figure A.8.4.27. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.	377
Figure A.8.4.28. Modifications de la densité d' <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	378
Figure A.8.4.29. Modifications de la densité d' <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	379
Figure A.8.4.30. Modifications de la densité d' <i>Abies alba</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	380
Figure A.8.4.31. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	381
Figure A.8.4.32. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	382
Figure A.8.4.33. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	383
Figure A.8.4.34. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	384

Figure A.8.4.35. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	385
Figure A.8.4.36. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	386
Figure A.8.4.37. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.	387
Figure A.8.4.38. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.	388
Figure A.8.4.39. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.	389
Figure A.8.4.40. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	390
Figure A.8.4.41. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	391
Figure A.8.4.42. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	392
Figure A.8.4.43. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	393
Figure A.8.4.44. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	394
Figure A.8.4.45. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	395
Figure A.8.4.46. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.	396
Figure A.8.4.47. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.	397
Figure A.8.4.48. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.	398
Figure A.8.4.49. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	399
Figure A.8.4.50. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	400
Figure A.8.4.51. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	401
Figure A.8.4.52. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.	402
Figure A.8.4.53. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.	403
Figure A.8.4.54. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.	404

Figure A.8.4.55. Changements de la répartition d' <i>Abies alba</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	405
Figure A.8.4.56. Changements de la répartition d' <i>Abies alba</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	406
Figure A.8.4.57. Changements de la répartition d' <i>Abies alba</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	407
Figure A.8.4.58. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	408
Figure A.8.4.59. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	409
Figure A.8.4.60. Changements de la répartition de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	410
Figure A.8.4.61. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	411
Figure A.8.4.62. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	412
Figure A.8.4.63. Changements de la répartition de <i>Juniperus oxycedrus</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	413
Figure A.8.4.64. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	414
Figure A.8.4.65. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	415
Figure A.8.4.66. Changements de la répartition d' <i>Ostrya carpinifolia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	416
Figure A.8.4.67. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	417
Figure A.8.4.68. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	418
Figure A.8.4.69. Changements de la répartition de <i>Pinus cembra</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	419
Figure A.8.4.70. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	420
Figure A.8.4.71. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	421
Figure A.8.4.72. Changements de la répartition de <i>Pinus uncinata</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	422
Figure A.8.4.73. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	423
Figure A.8.4.74. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	424

Figure A.8.4.75. Changements de la répartition de <i>Quercus pubescens</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	425
Figure A.8.4.76. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	426
Figure A.8.4.77. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	427
Figure A.8.4.78. Changements de la répartition de <i>Sorbus aria</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	428
Figure A.8.4.79. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.....	429
Figure A.8.4.80. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.....	430
Figure A.8.4.81. Changements de la répartition de <i>Sorbus aucuparia</i> dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.....	431

Abies alba

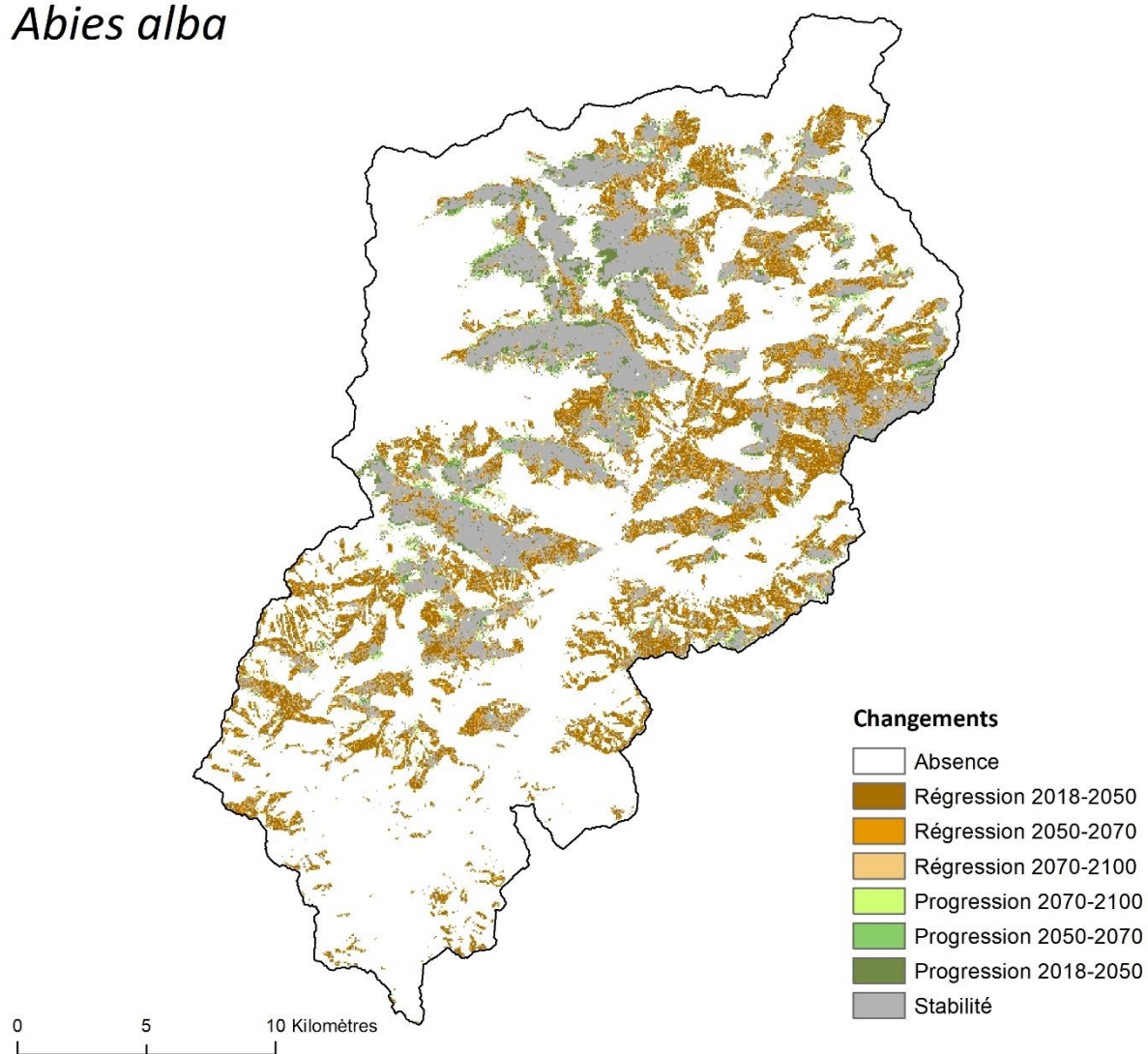


Figure A.8.4.1. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Abies alba

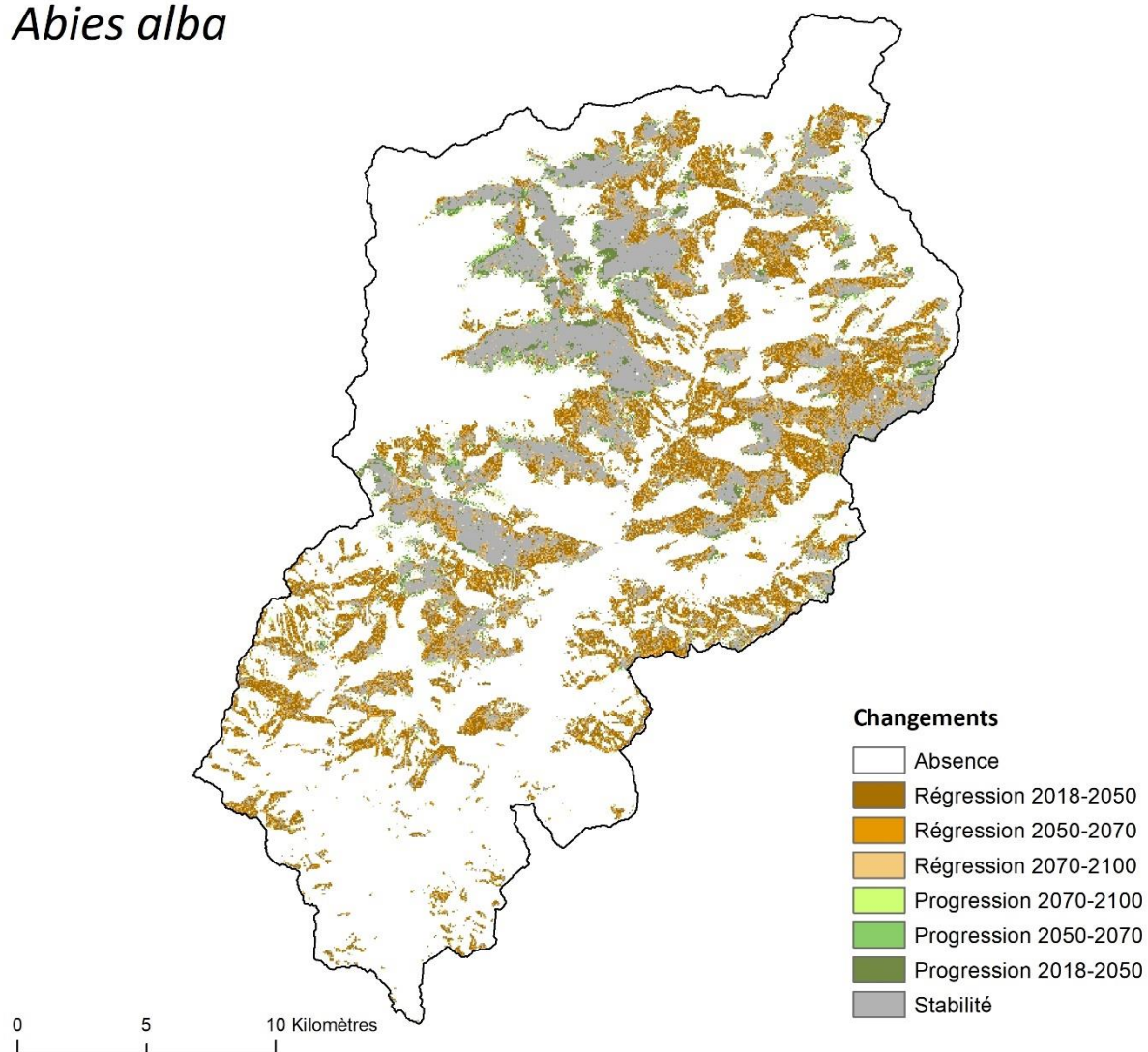


Figure A.8.4.2. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Abies alba

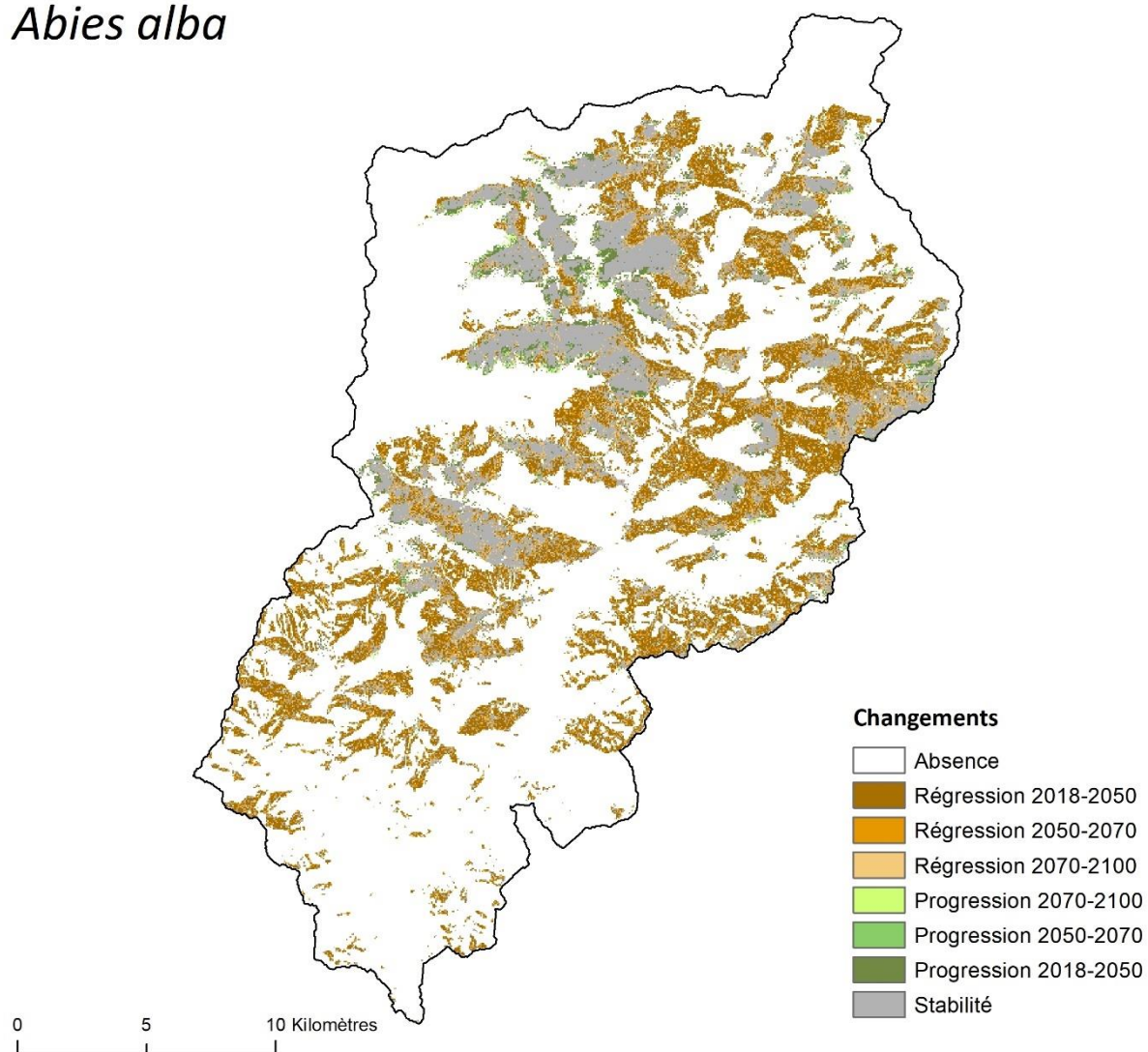


Figure A.8.4.3. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Cytisophyllum sessilifolium

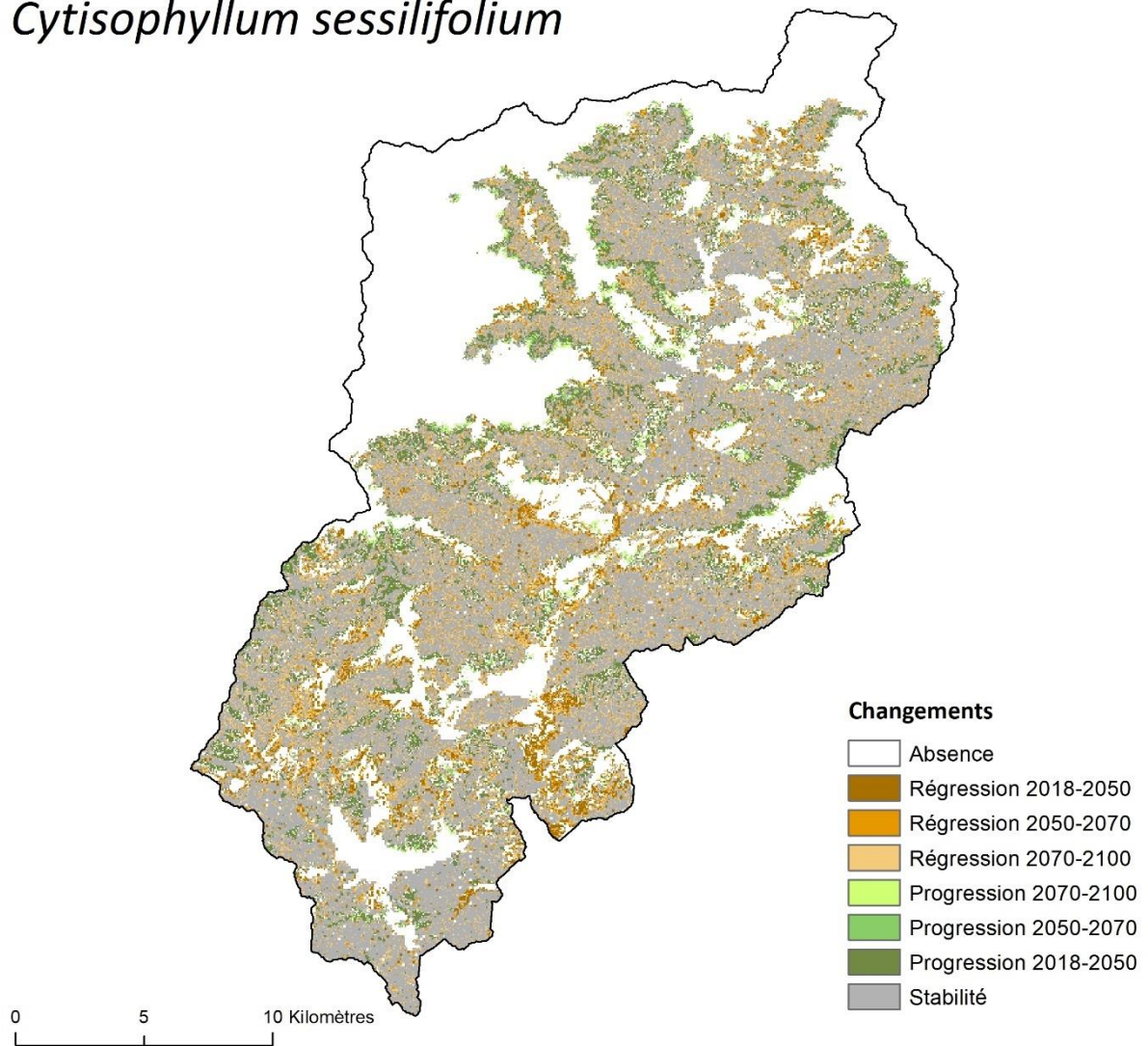


Figure A.8.4.4. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Cytisophyllum sessilifolium

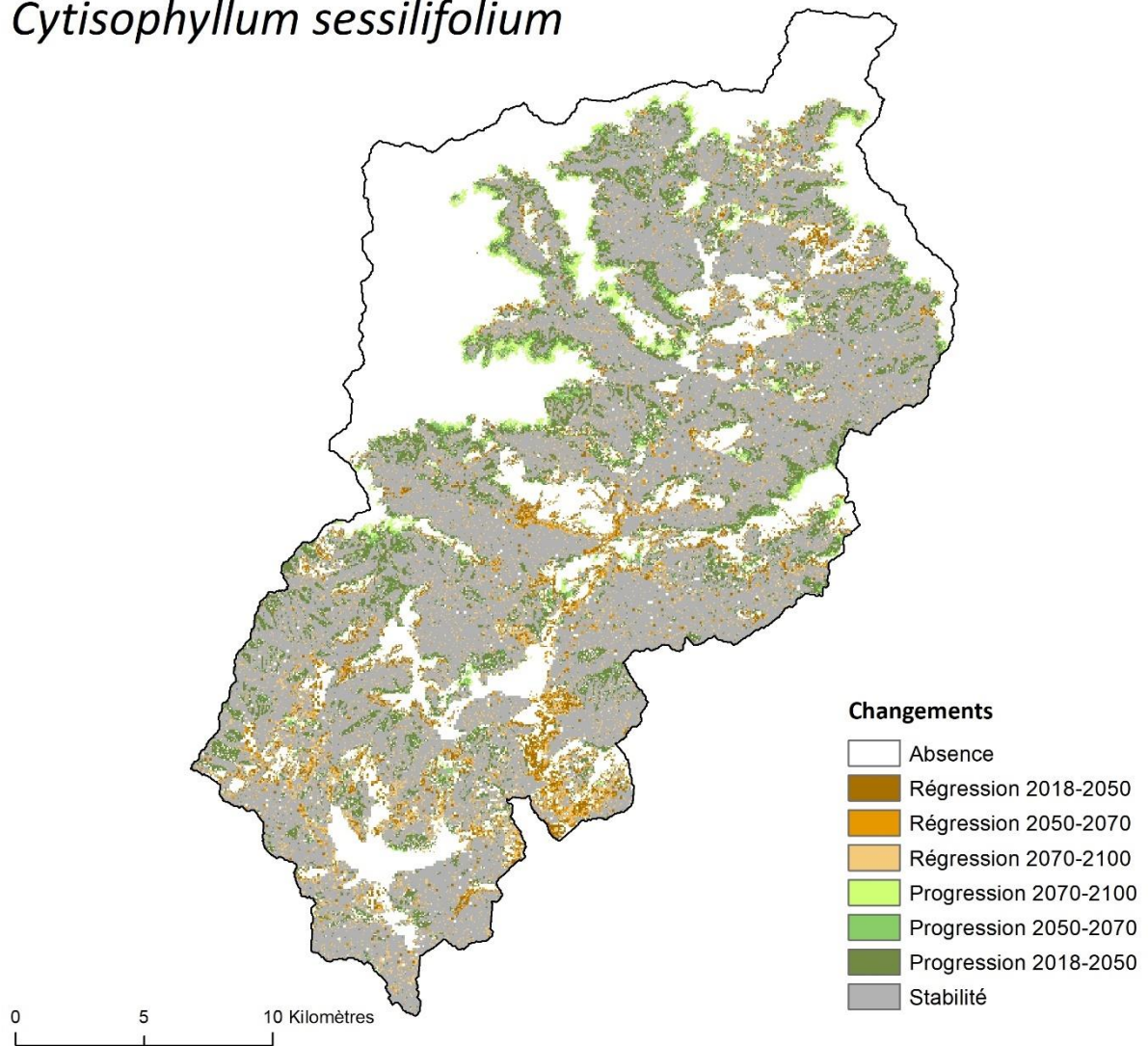


Figure A.8.4.5. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Cytisophyllum sessilifolium

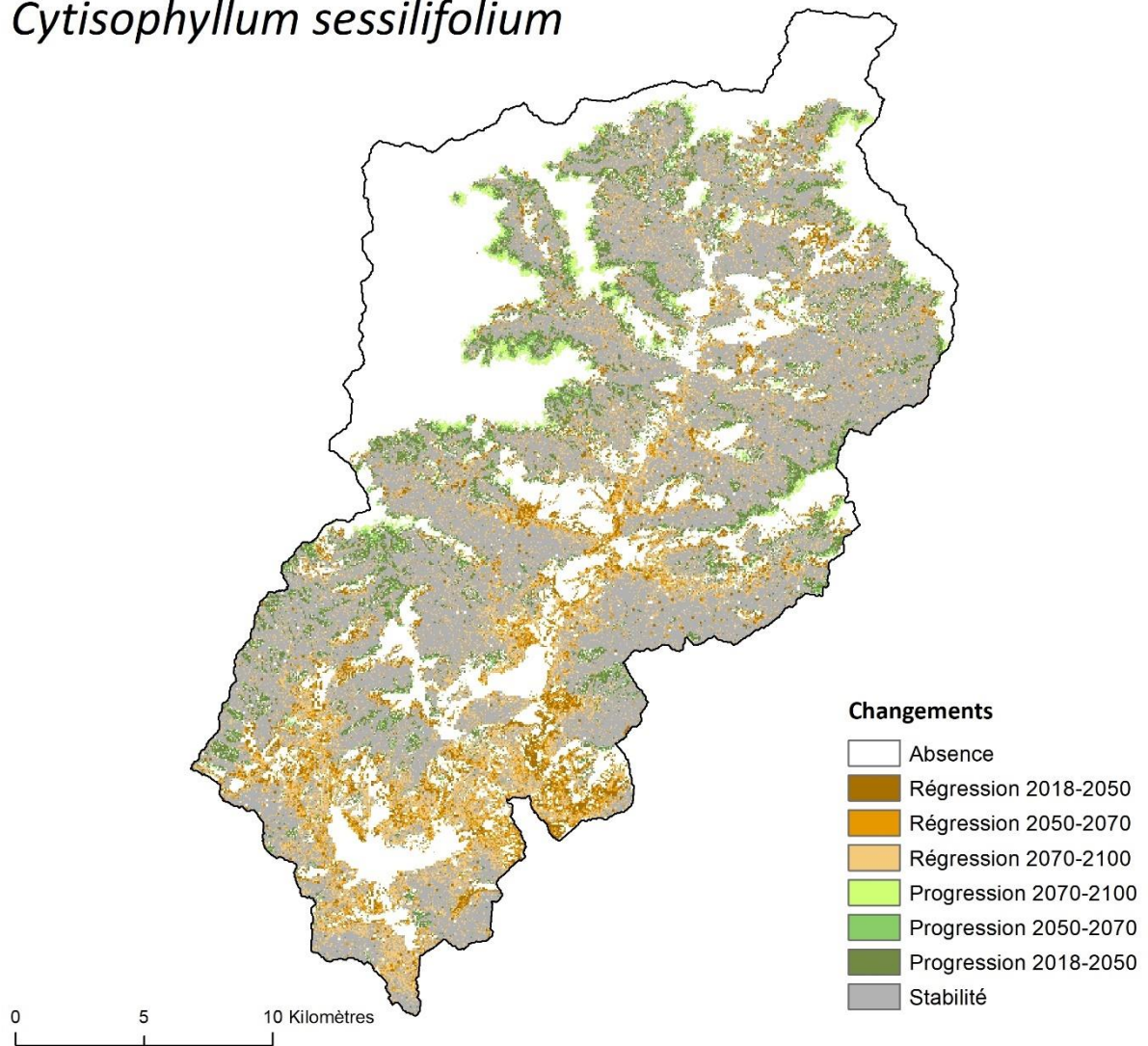


Figure A.8.4.6. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Juniperus oxycedrus

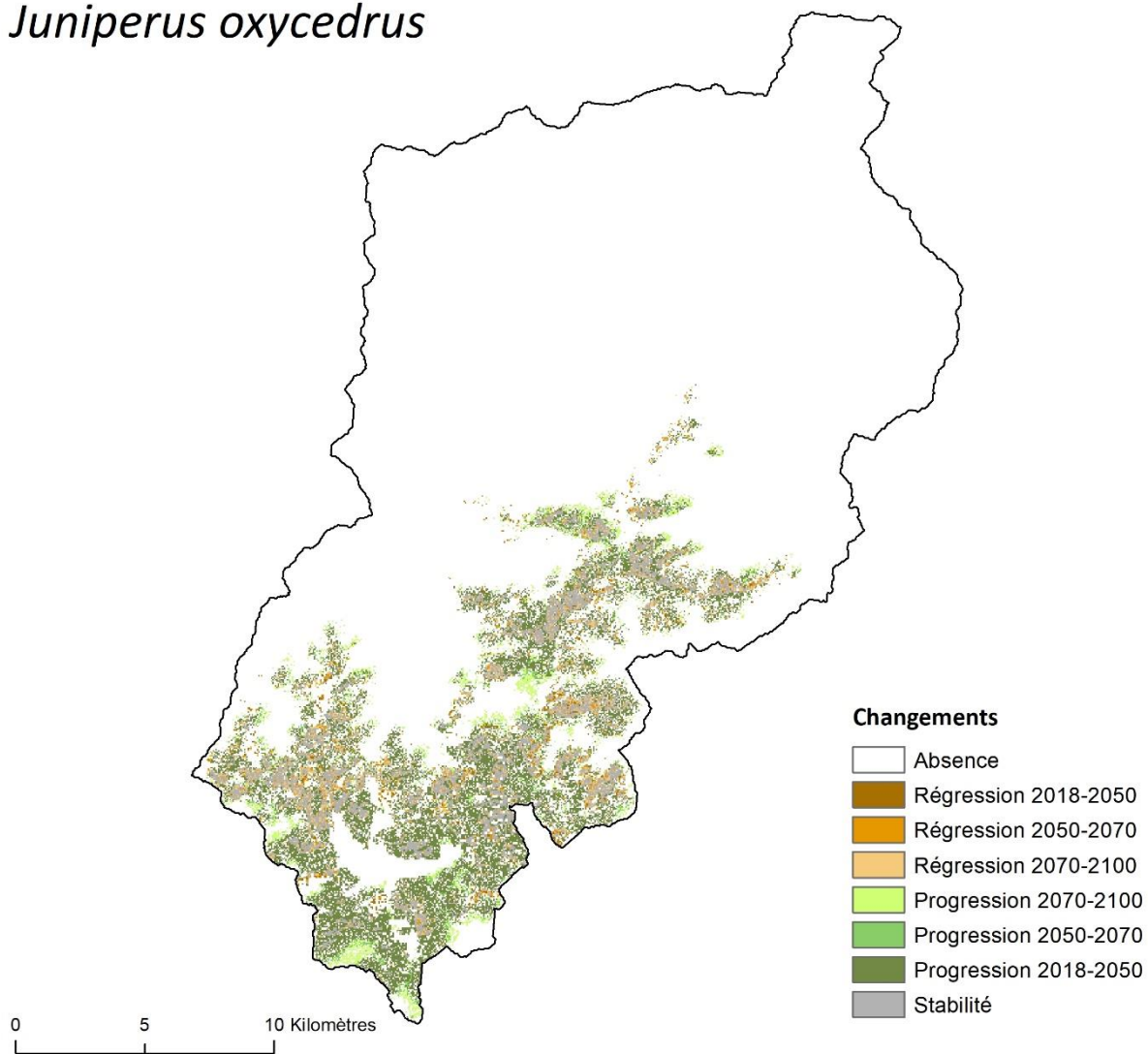


Figure A.8.4.7. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Juniperus oxycedrus

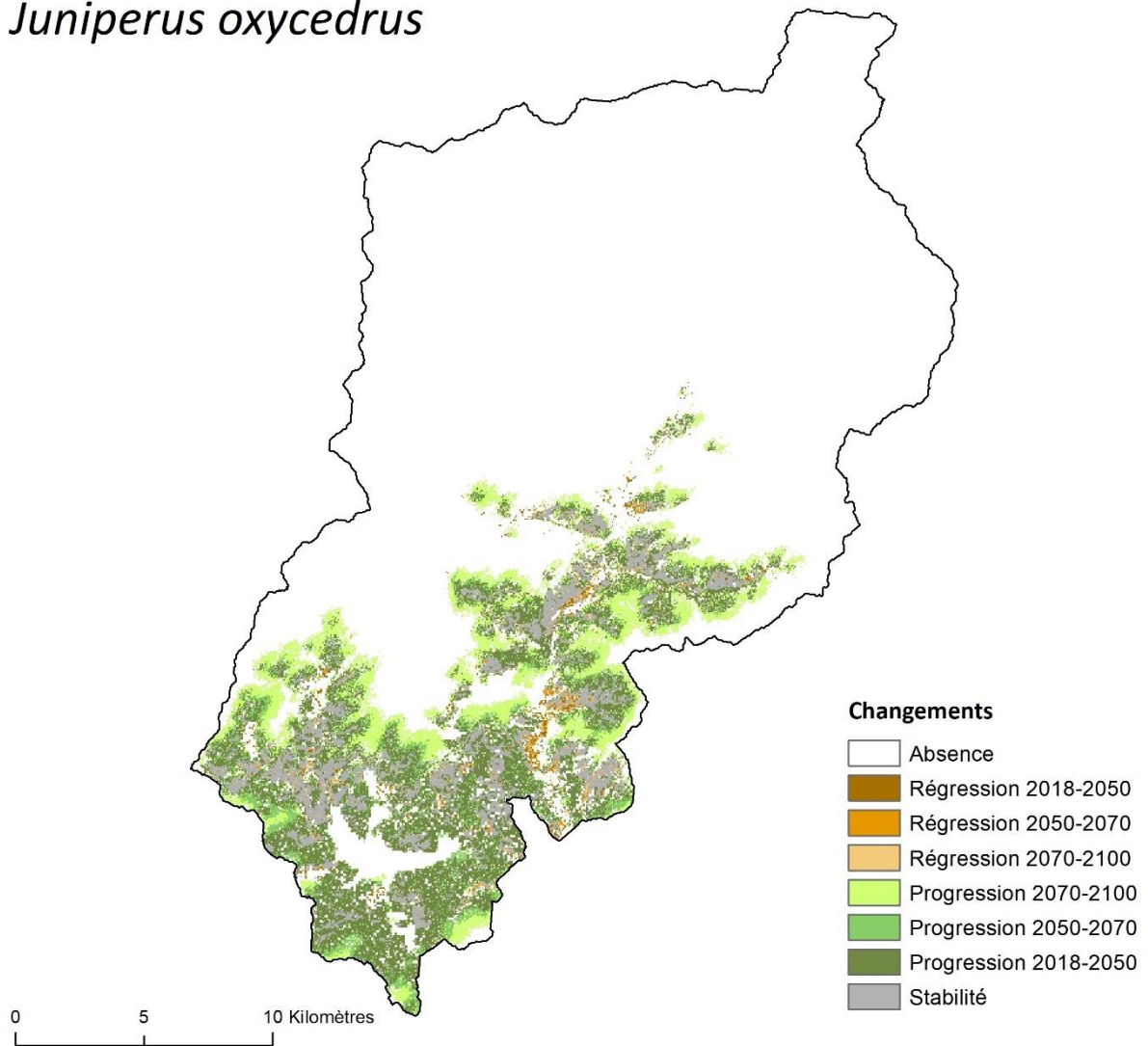


Figure A.8.4.8. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Juniperus oxycedrus

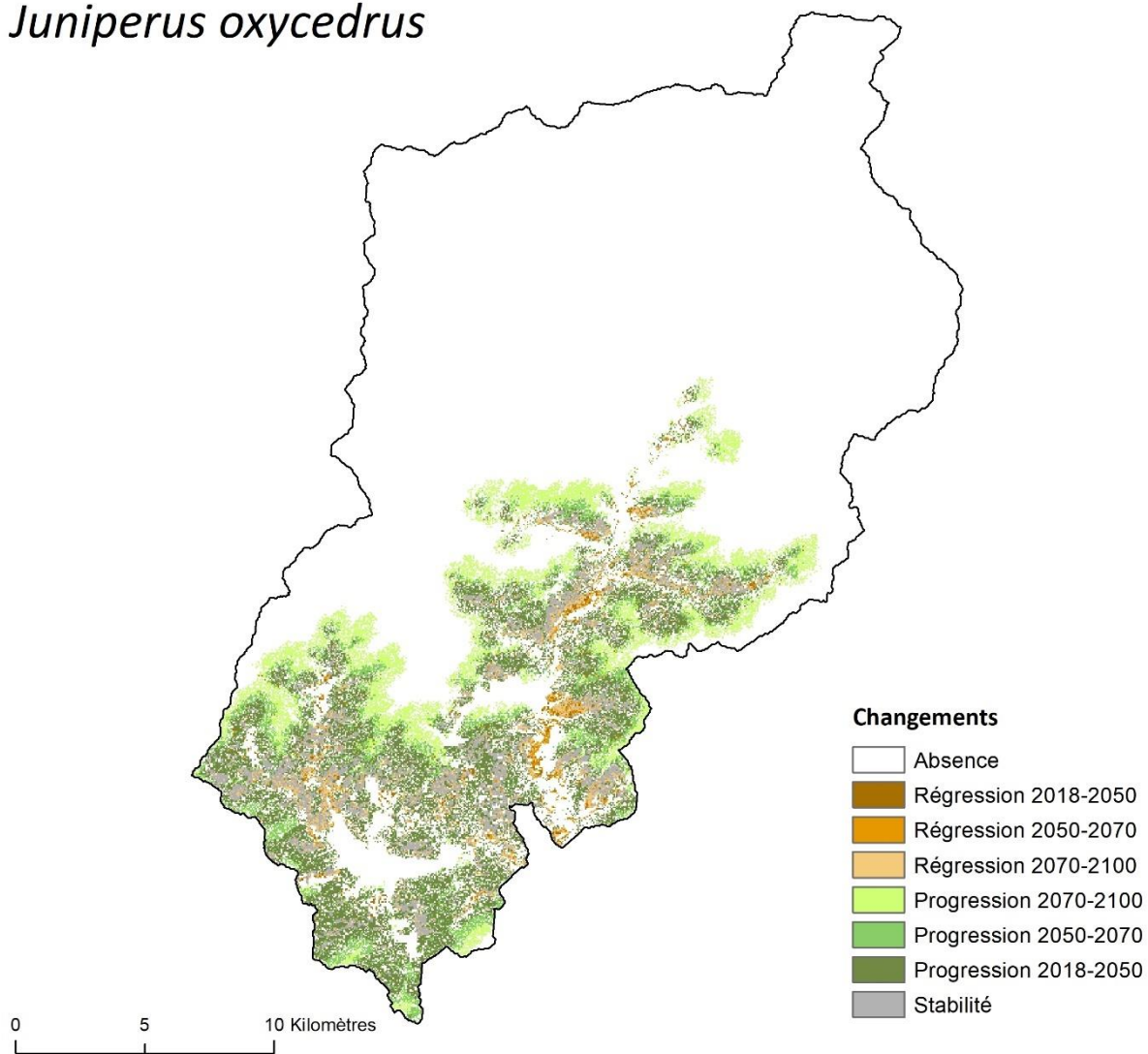


Figure A.8.4.9. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Ostrya carpinifolia

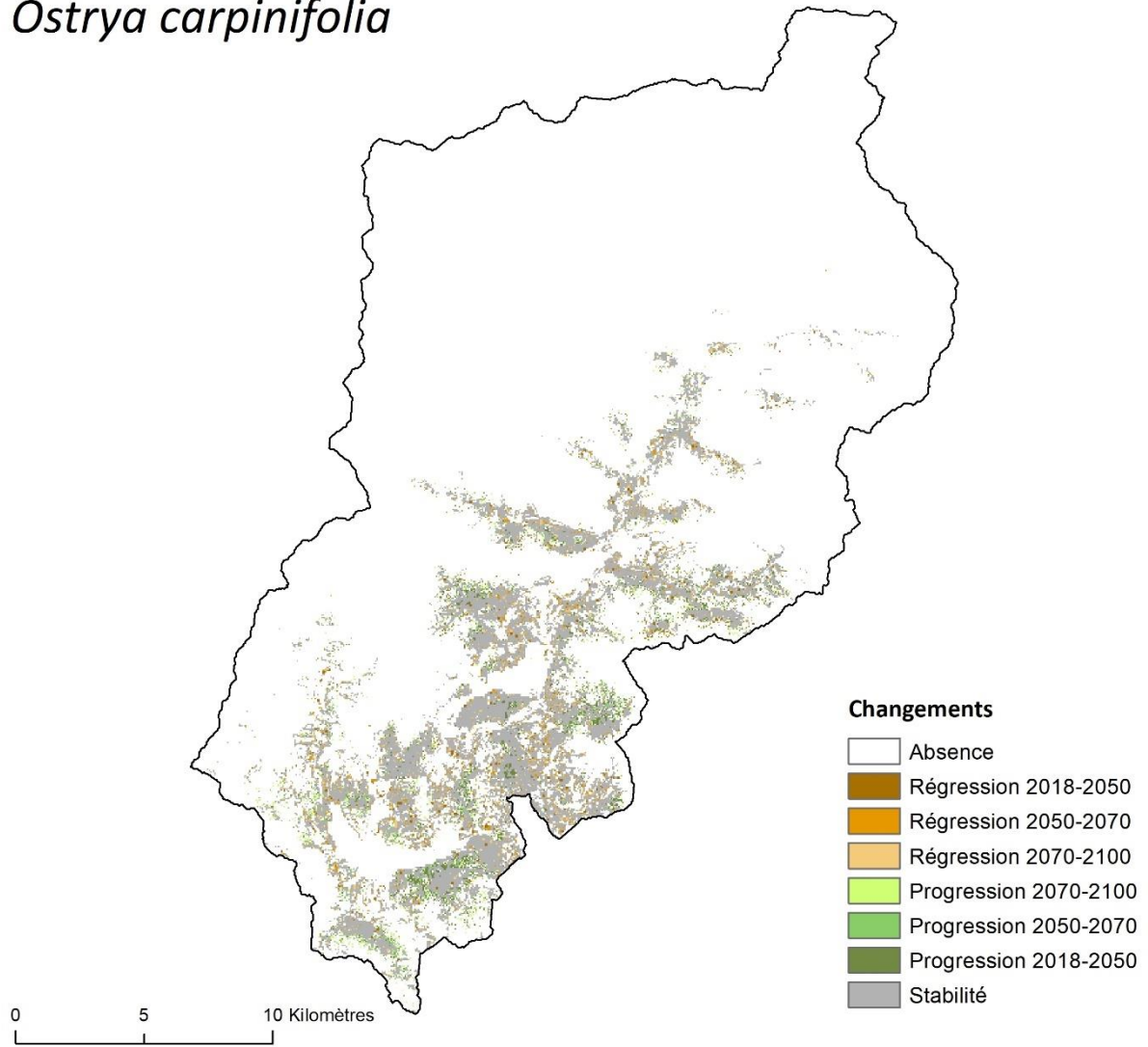


Figure A.8.4.10. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Ostrya carpinifolia

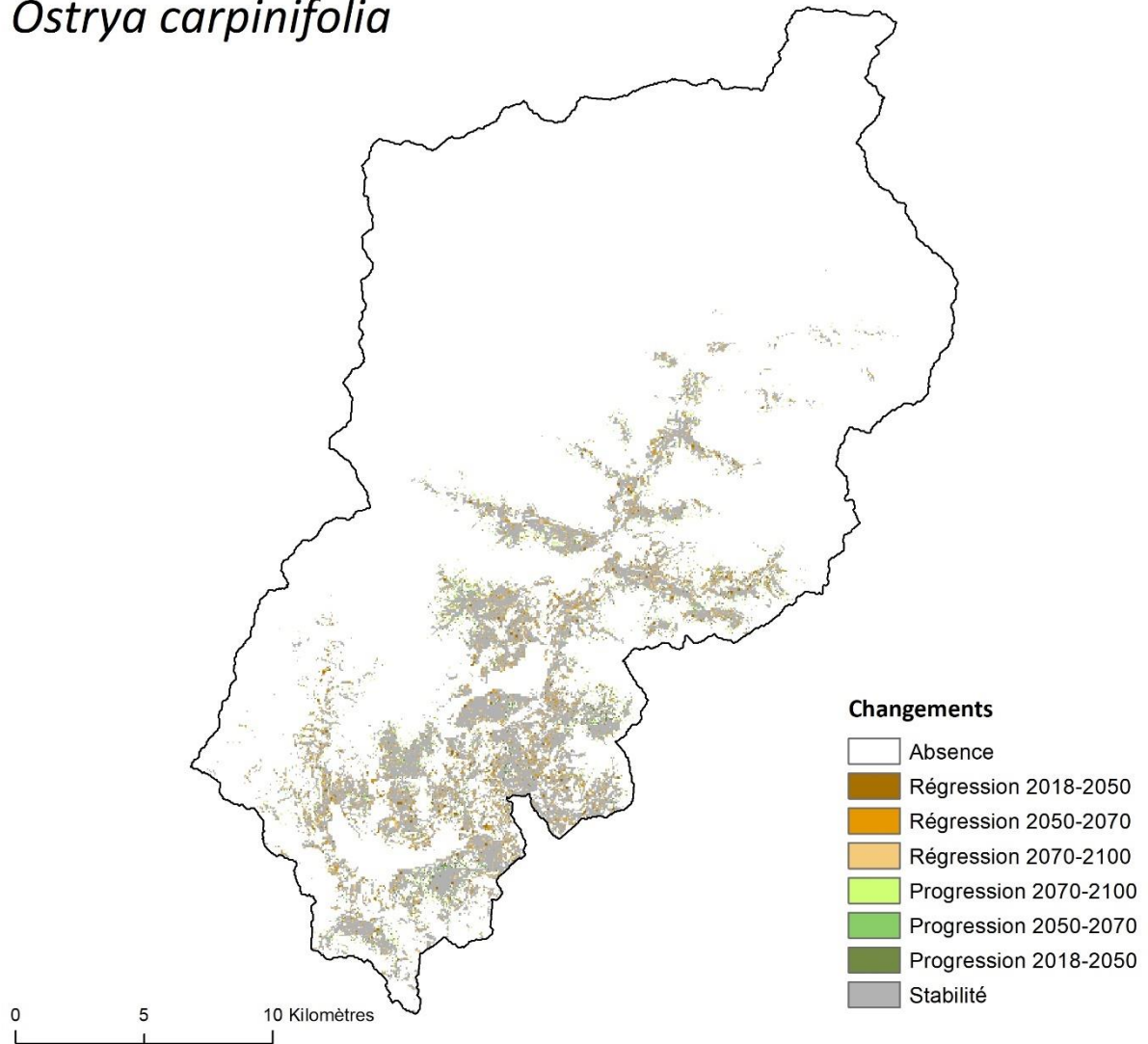


Figure A.8.4.11. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Ostrya carpinifolia

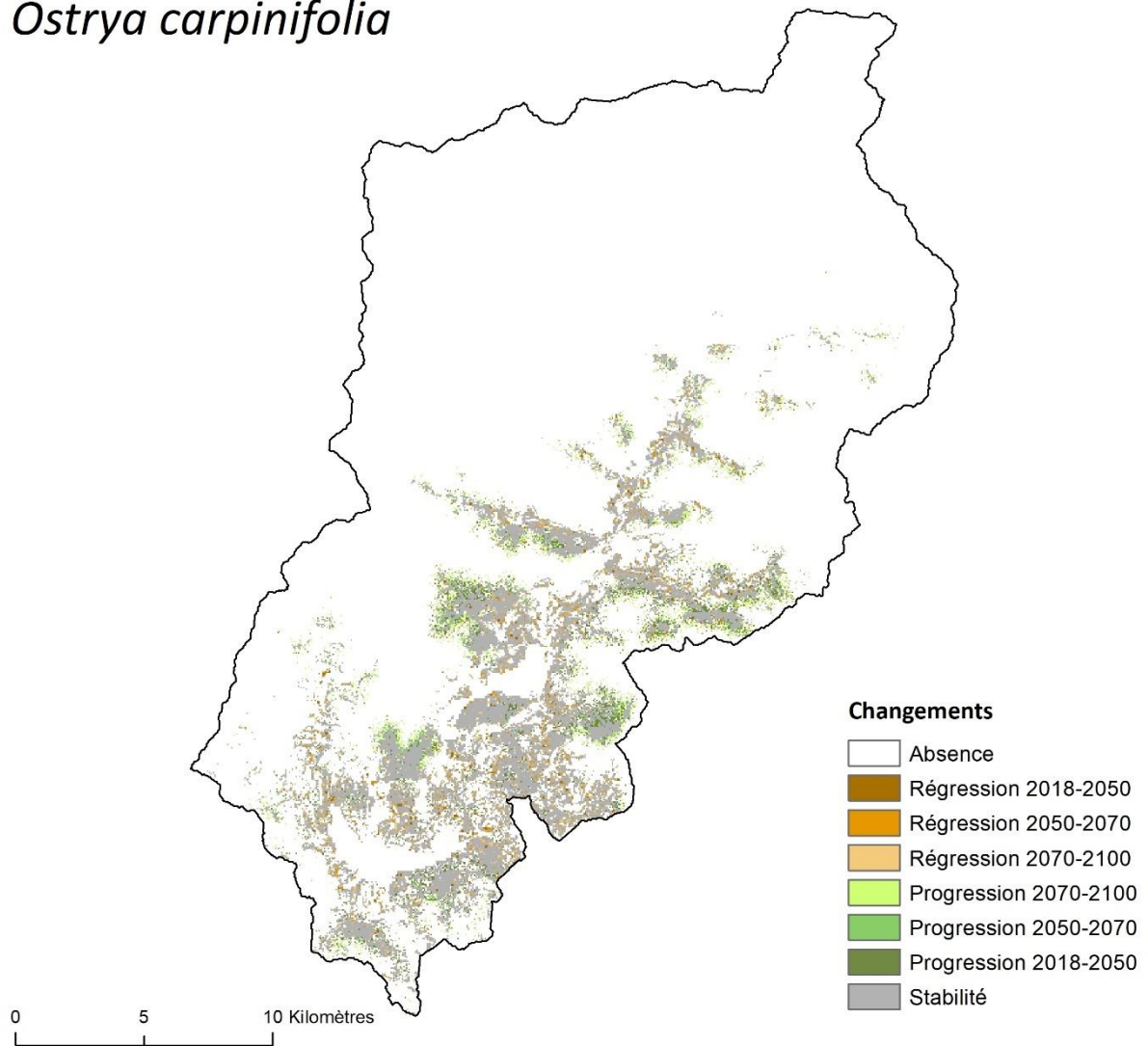


Figure A.8.4.12. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Pinus cembra

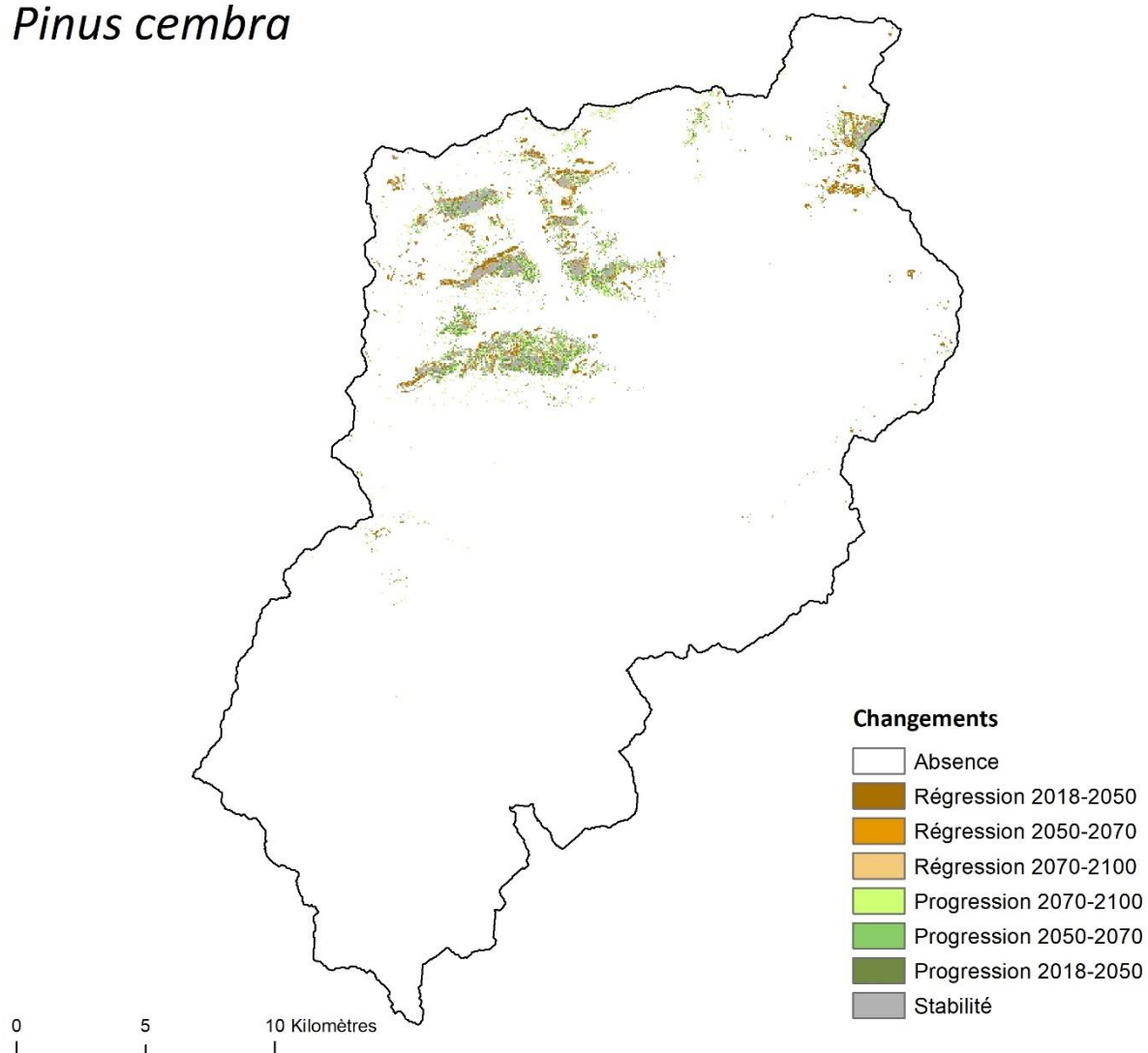


Figure A.8.4.13. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Pinus cembra

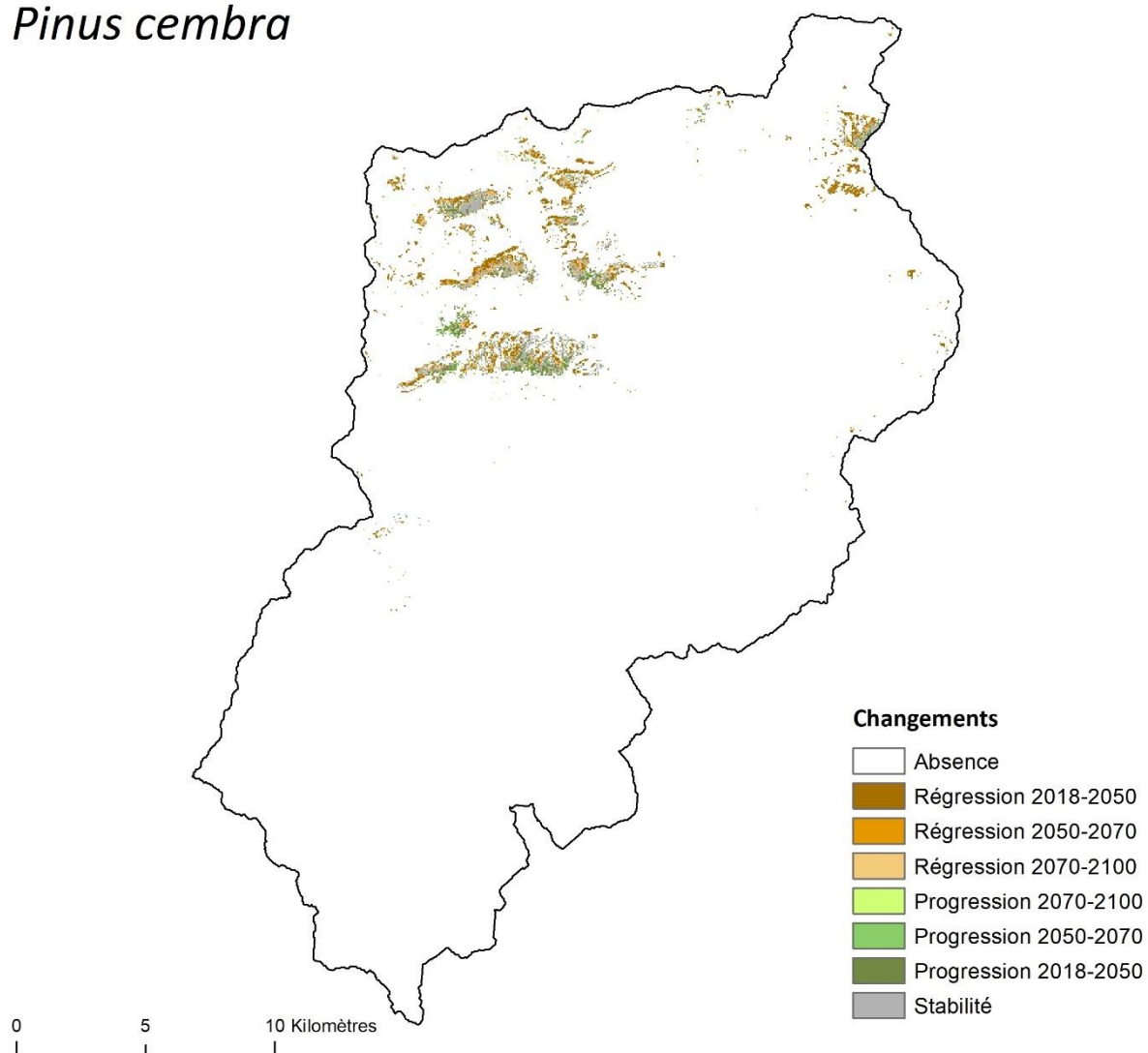


Figure A.8.4.14. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Pinus cembra

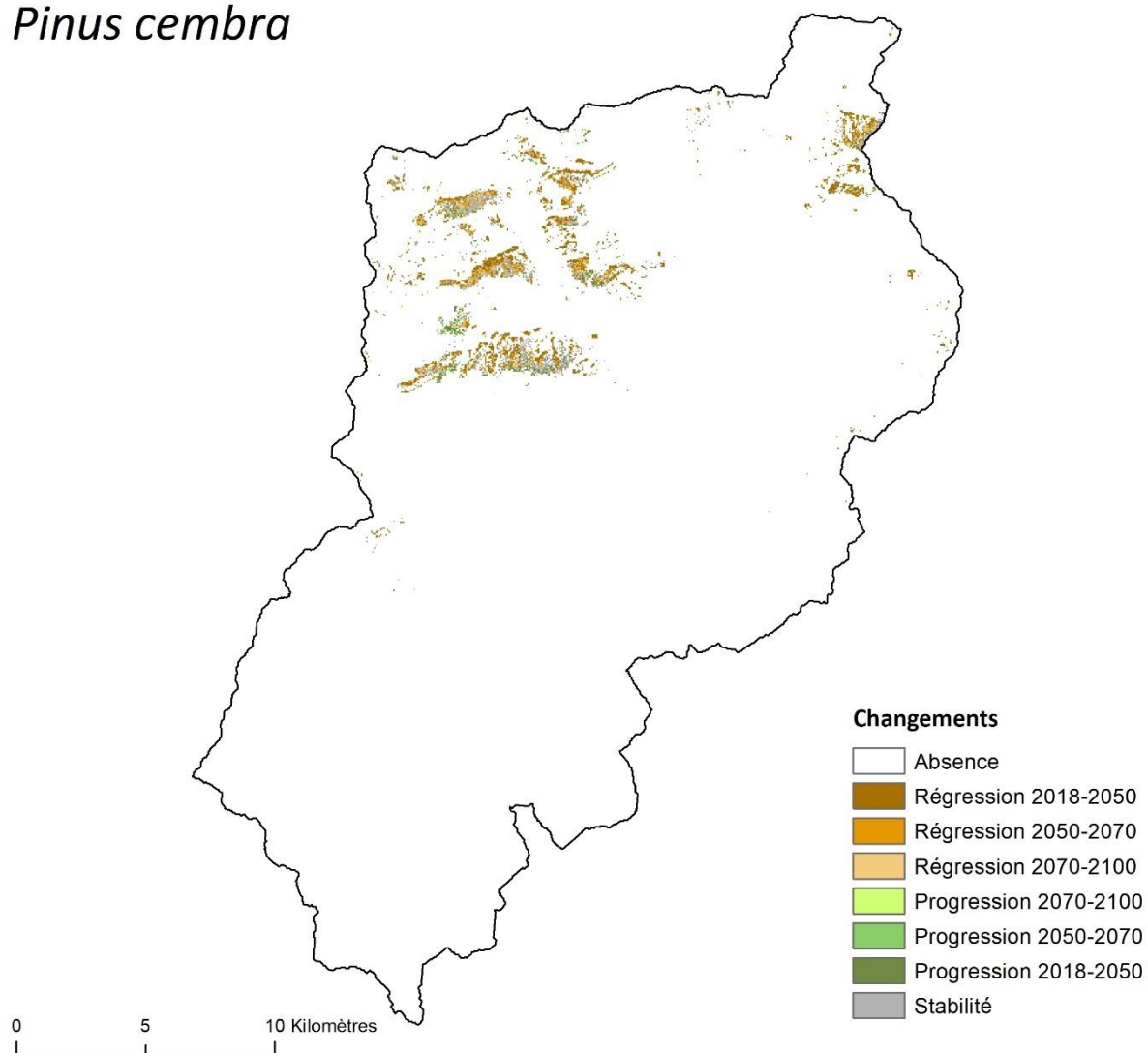


Figure A.8.4.15. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Pinus uncinata

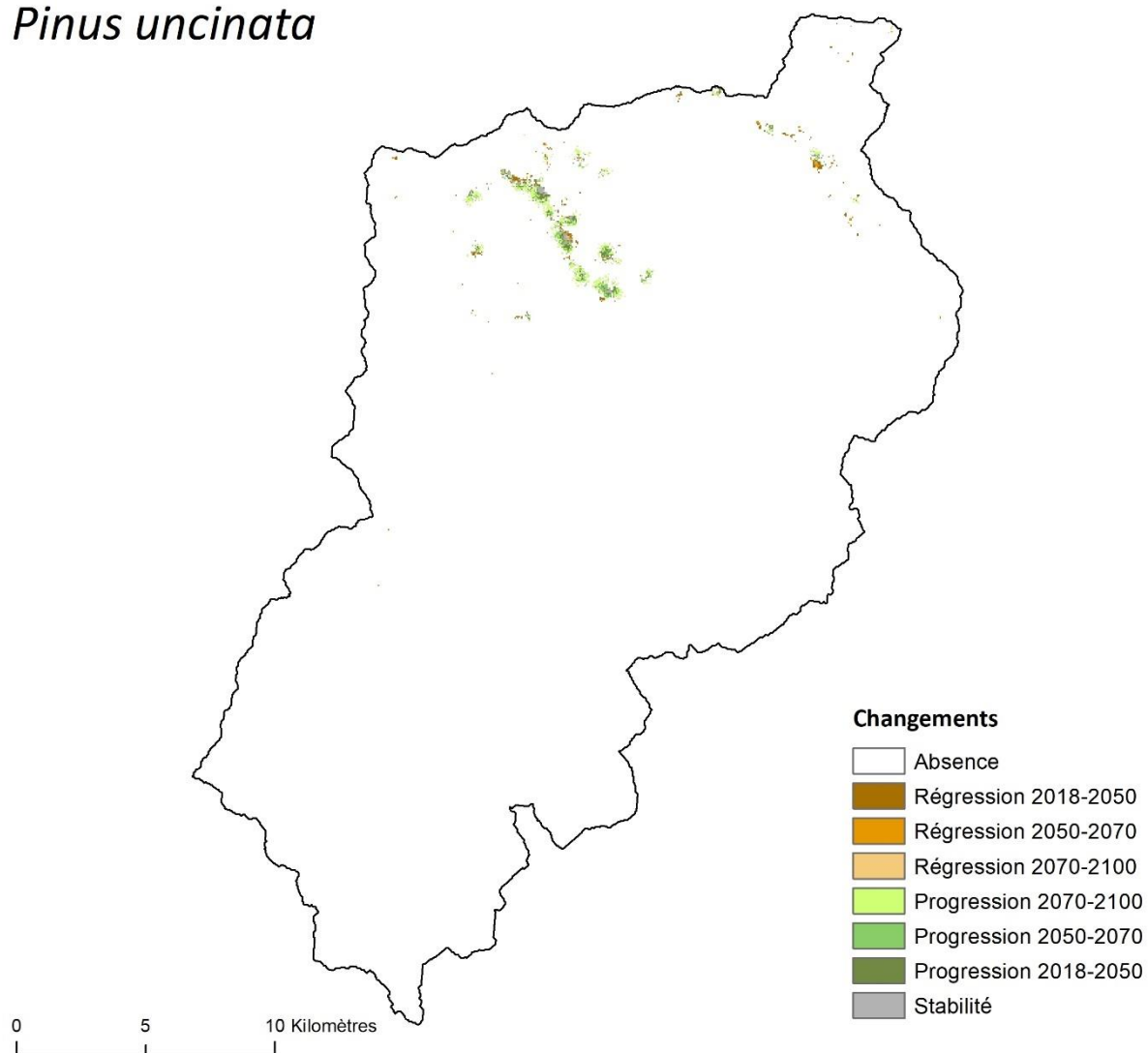


Figure A.8.4.16. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Pinus uncinata

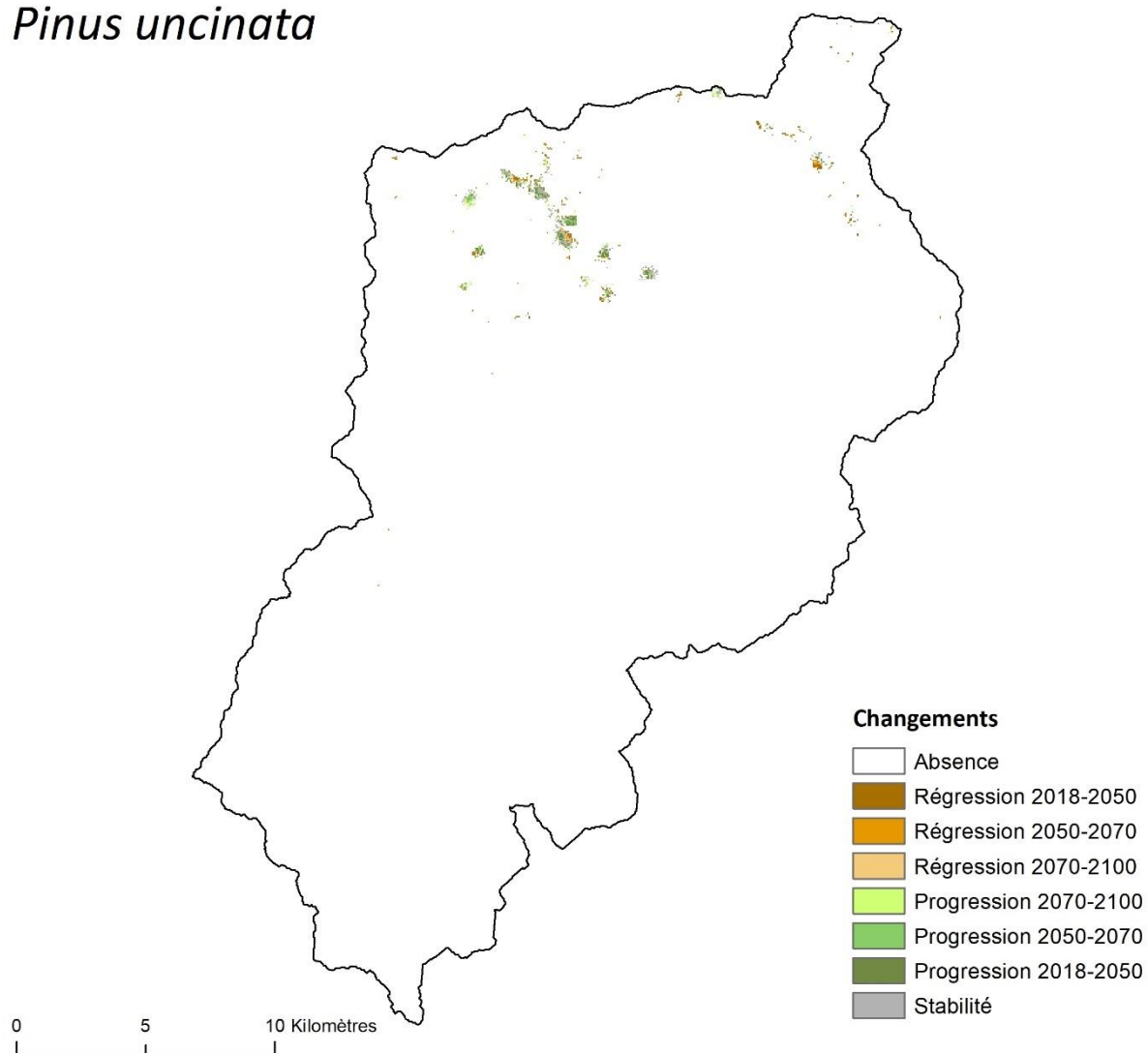


Figure A.8.4.17. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Pinus uncinata

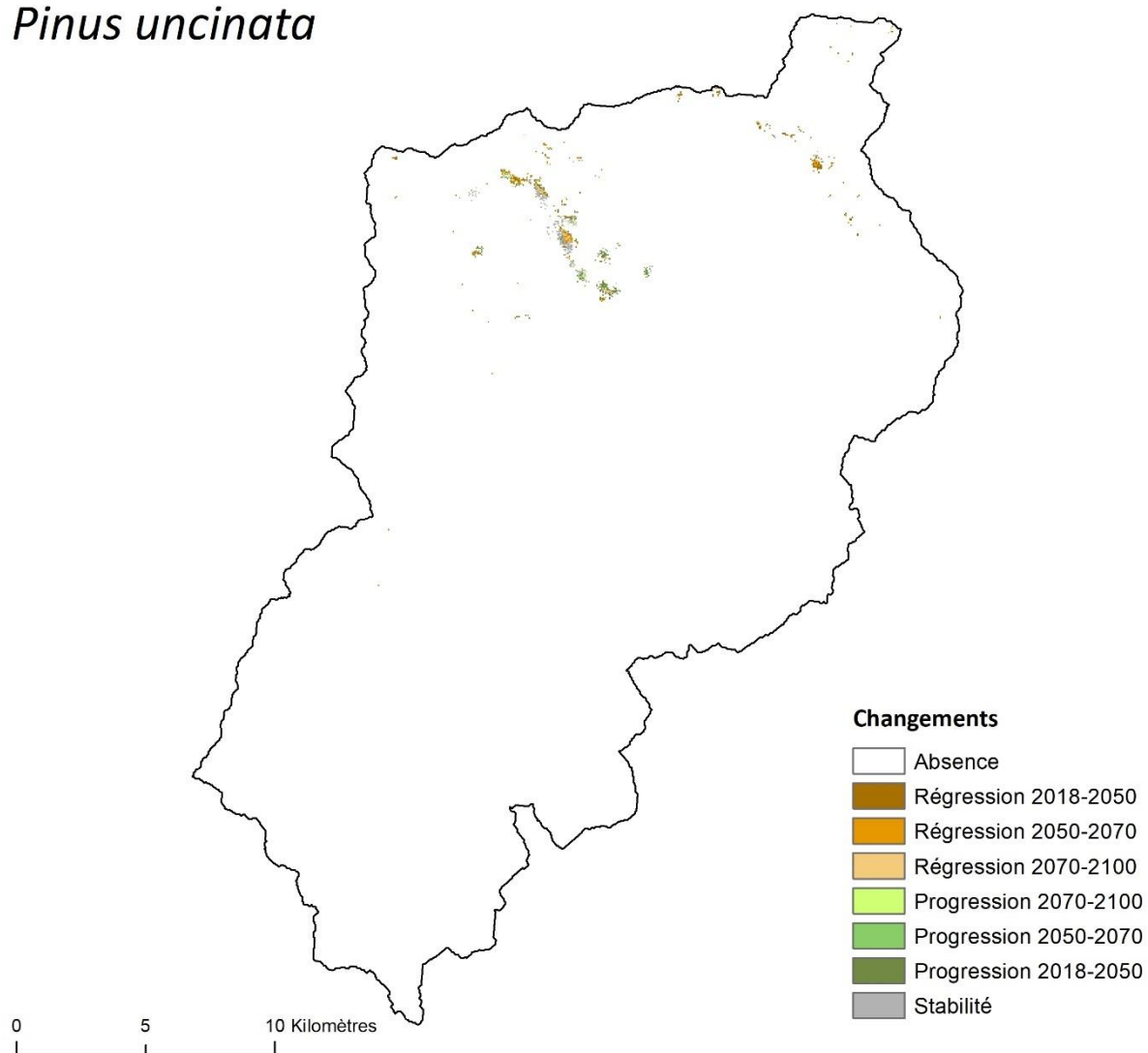


Figure A.8.4.18. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Quercus pubescens

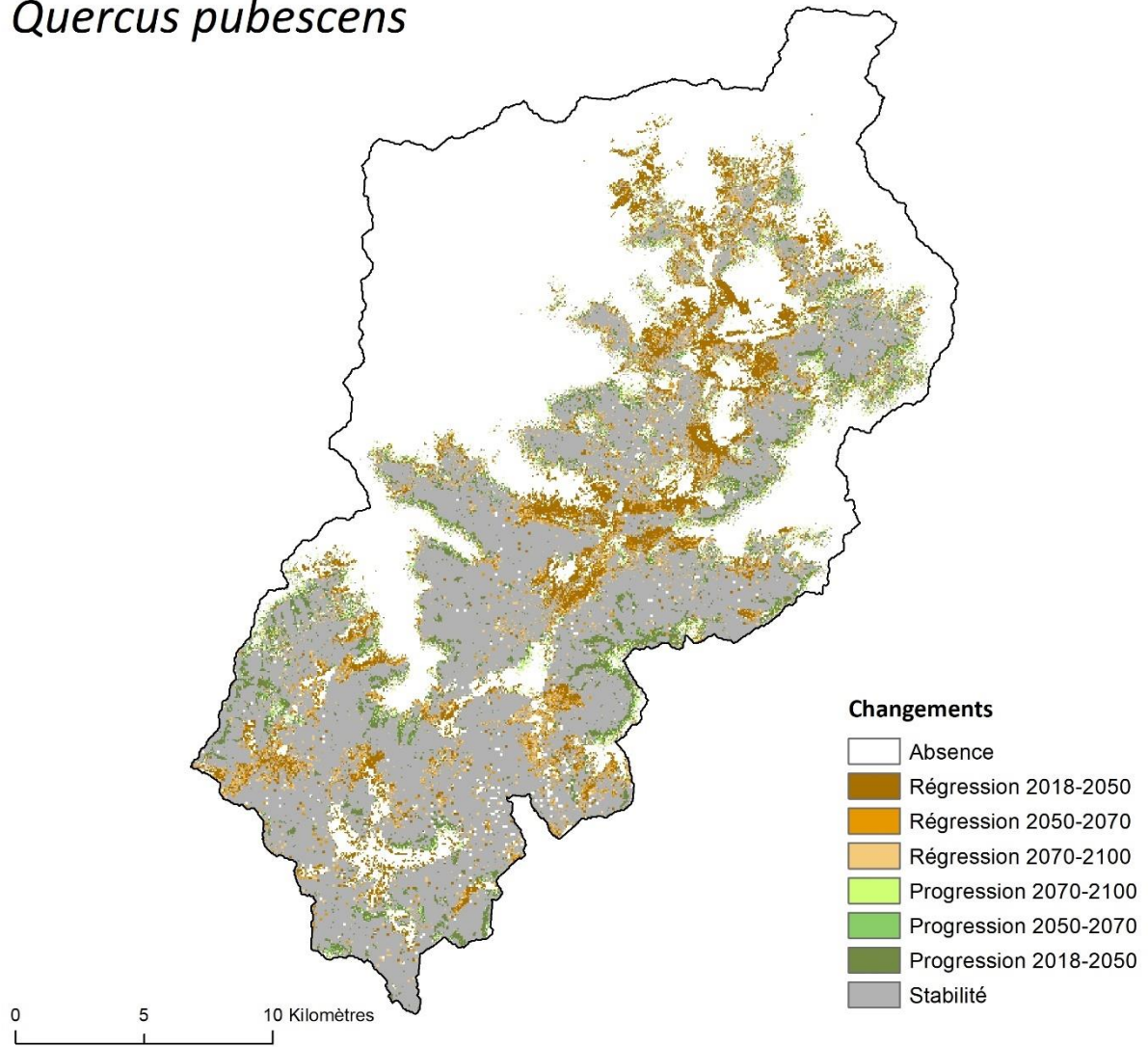


Figure A.8.4.19. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Quercus pubescens

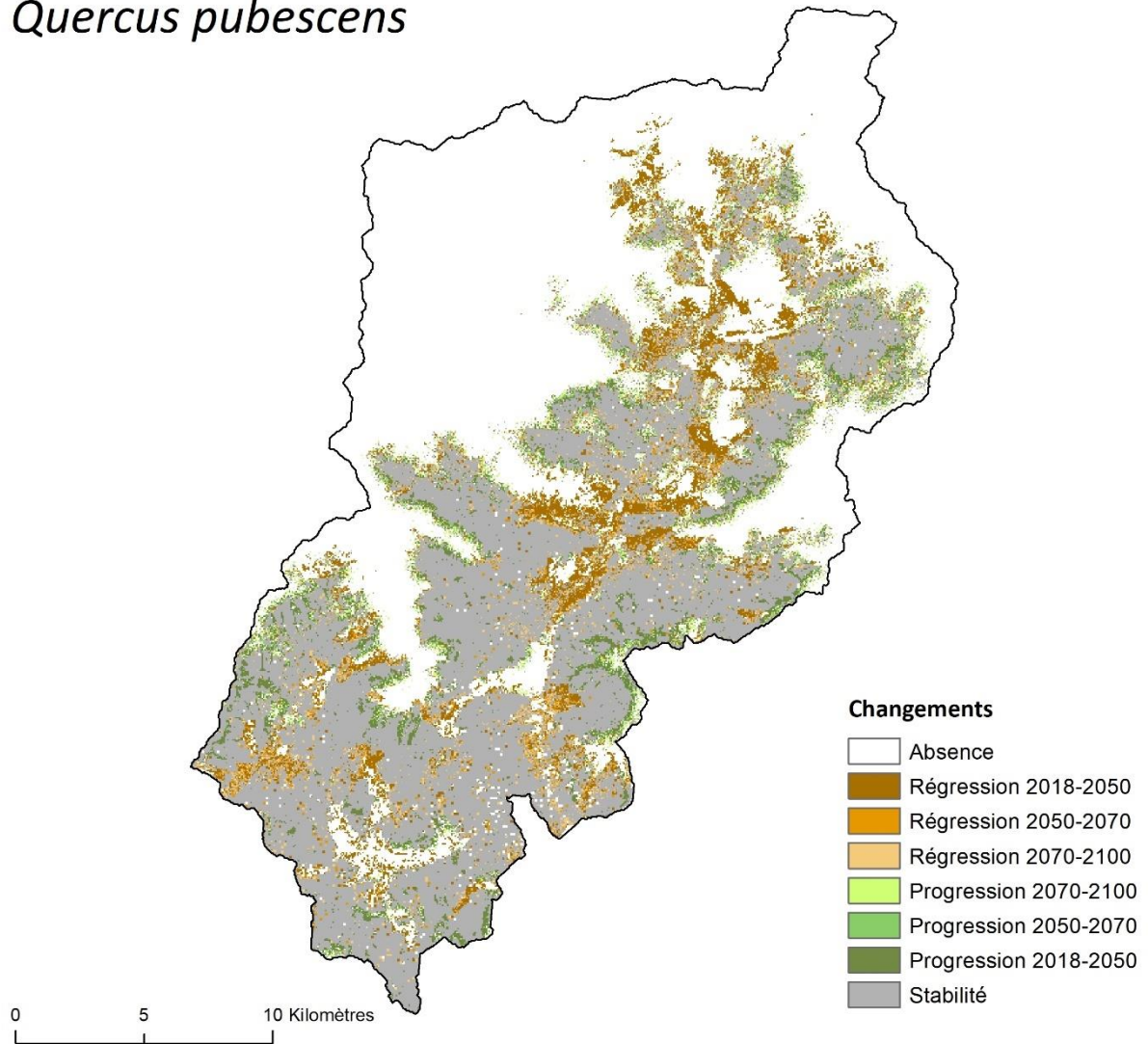


Figure A.8.4.20. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Quercus pubescens

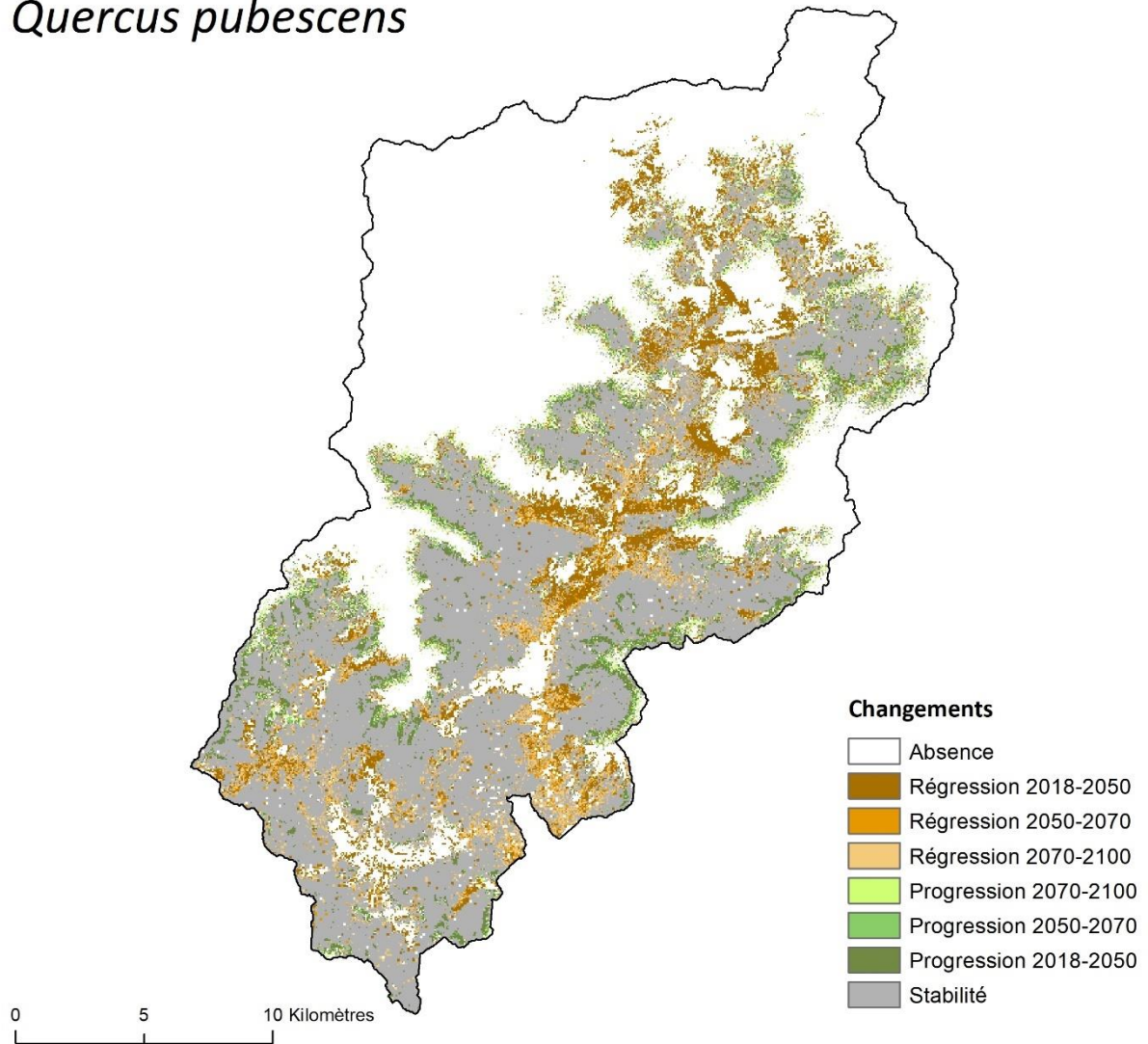


Figure A.8.4.21. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Sorbus aria

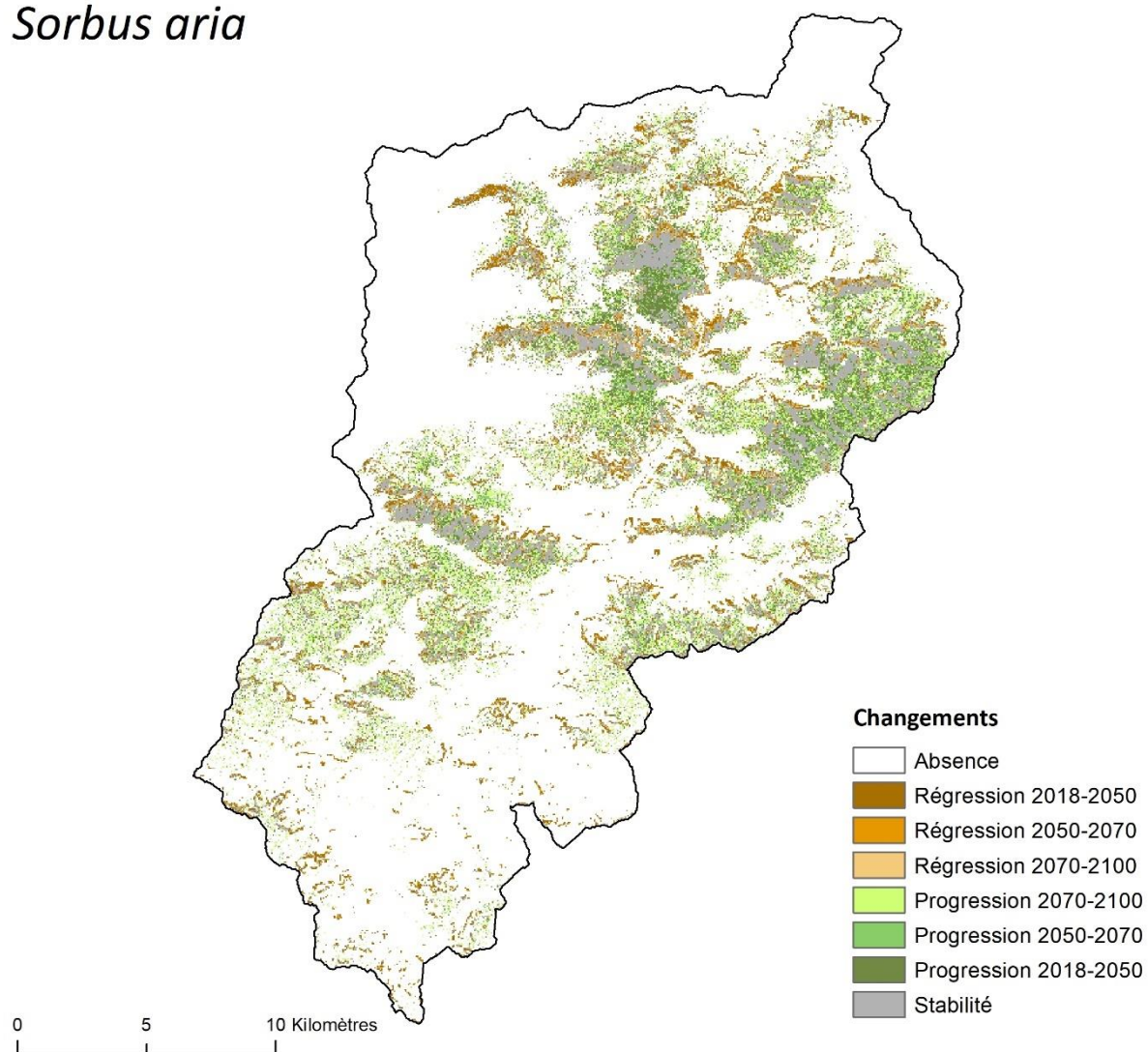


Figure A.8.4.22. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Sorbus aria

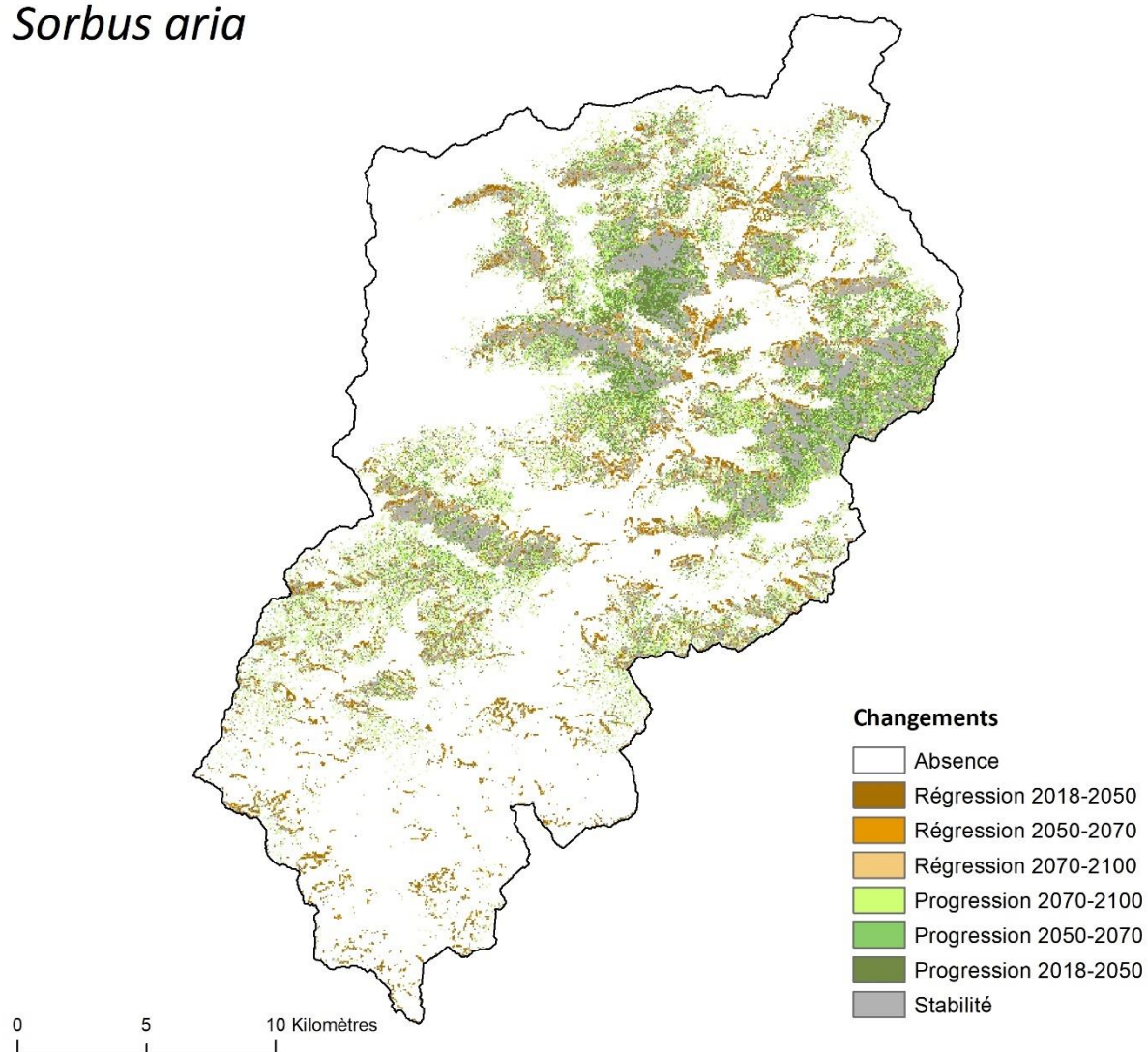


Figure A.8.4.23. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Sorbus aria

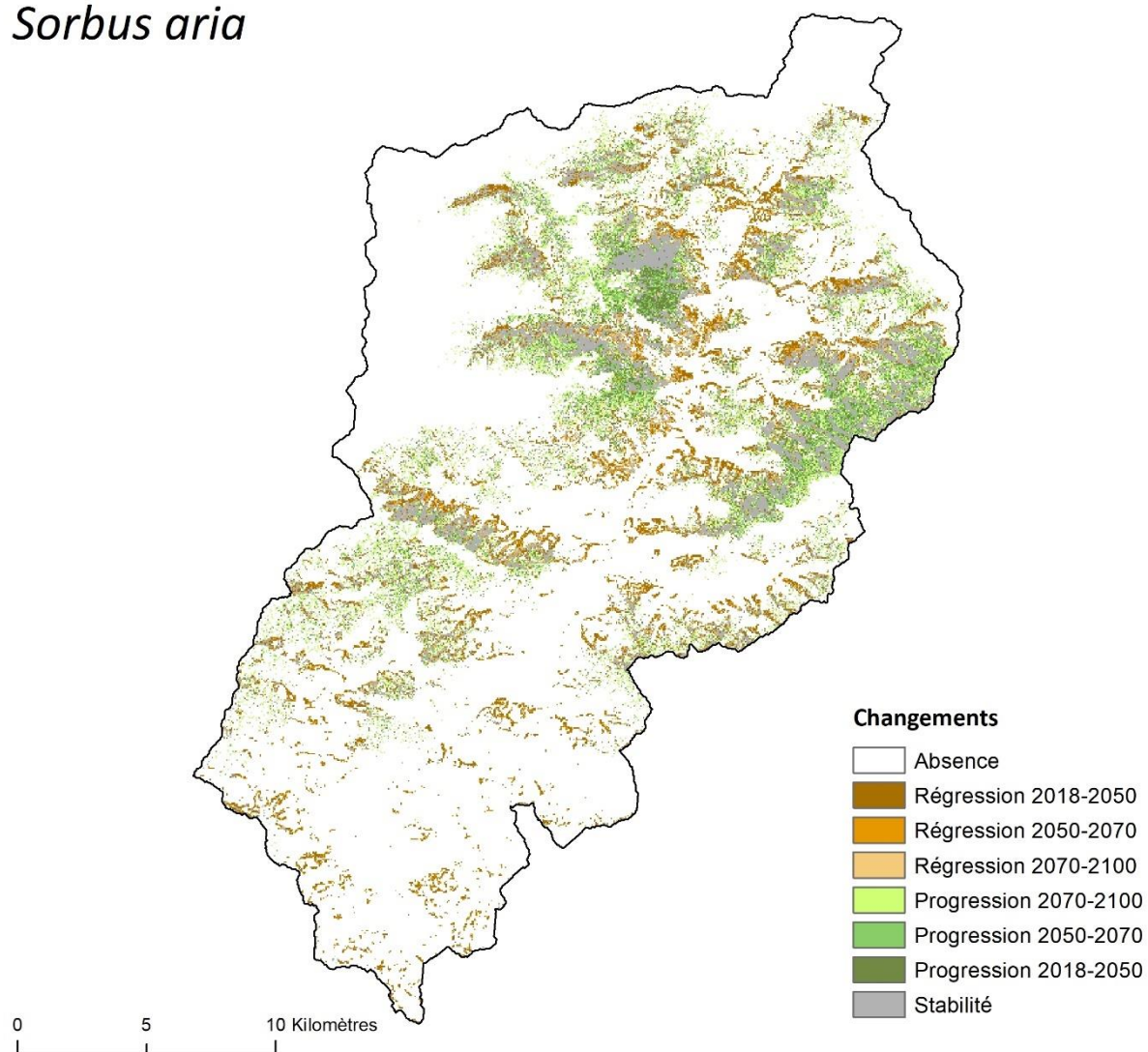


Figure A.8.4.24. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Sorbus aucuparia

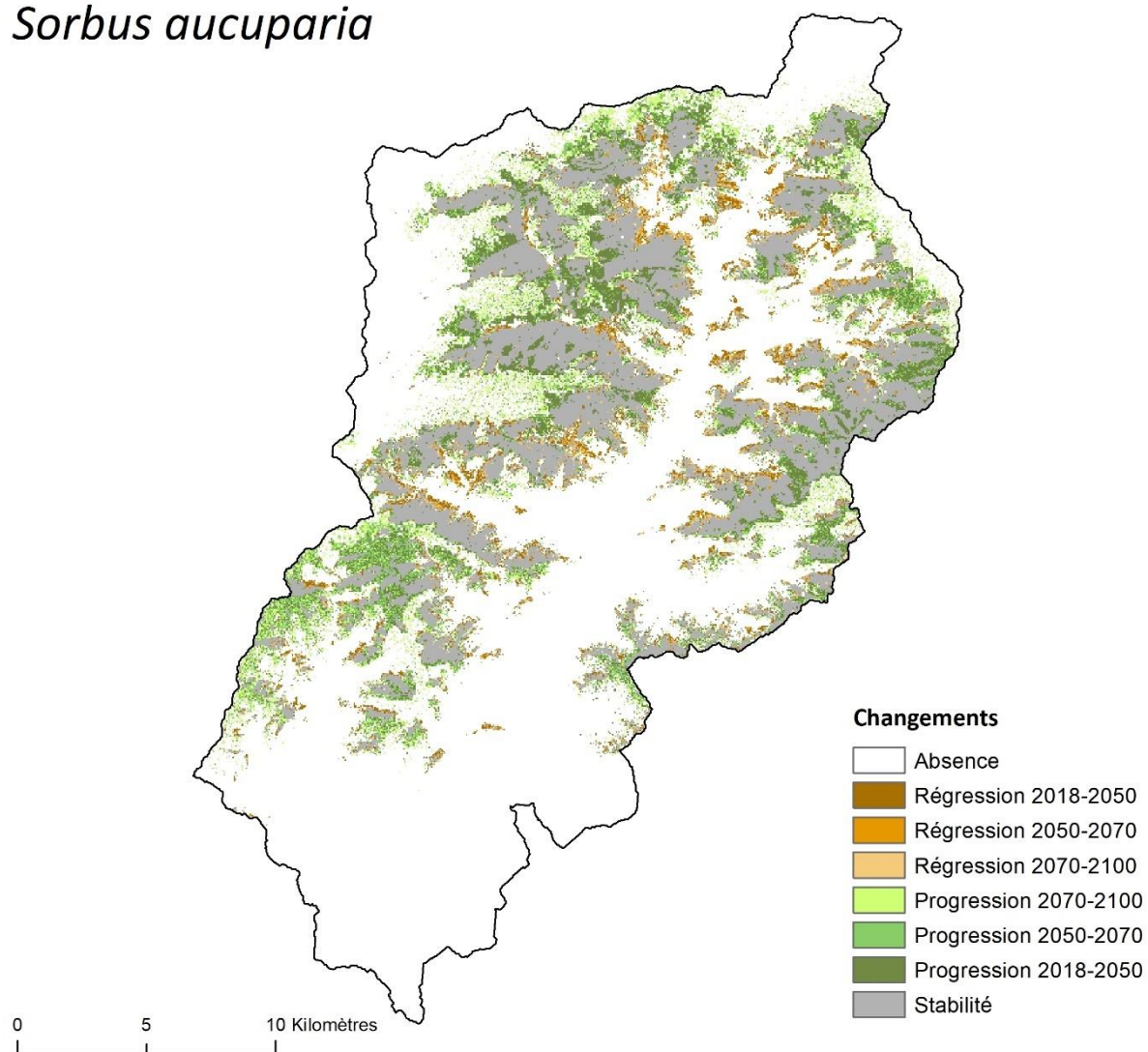


Figure A.8.4.25. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Sorbus aucuparia

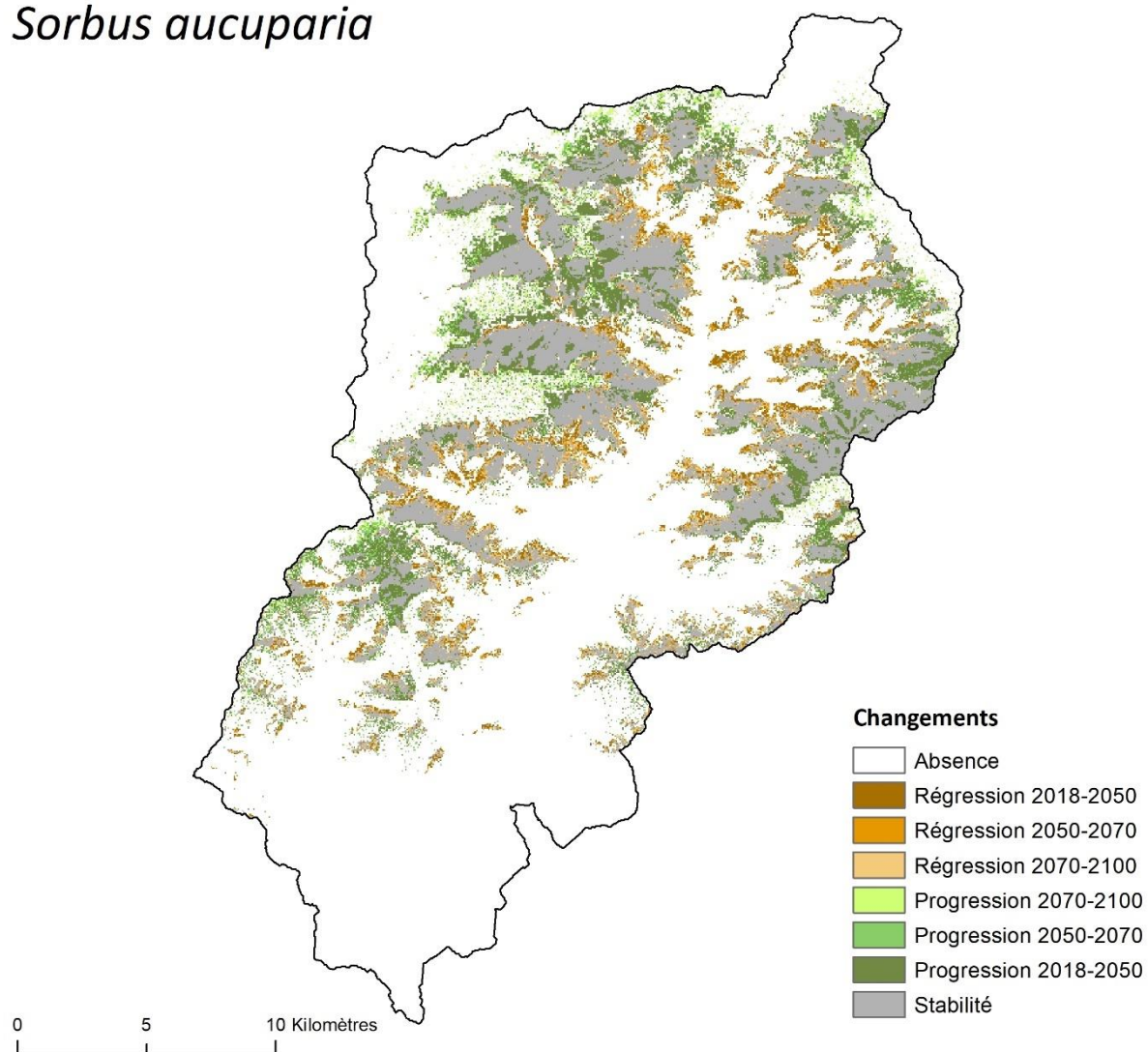


Figure A.8.4.26. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Sorbus aucuparia

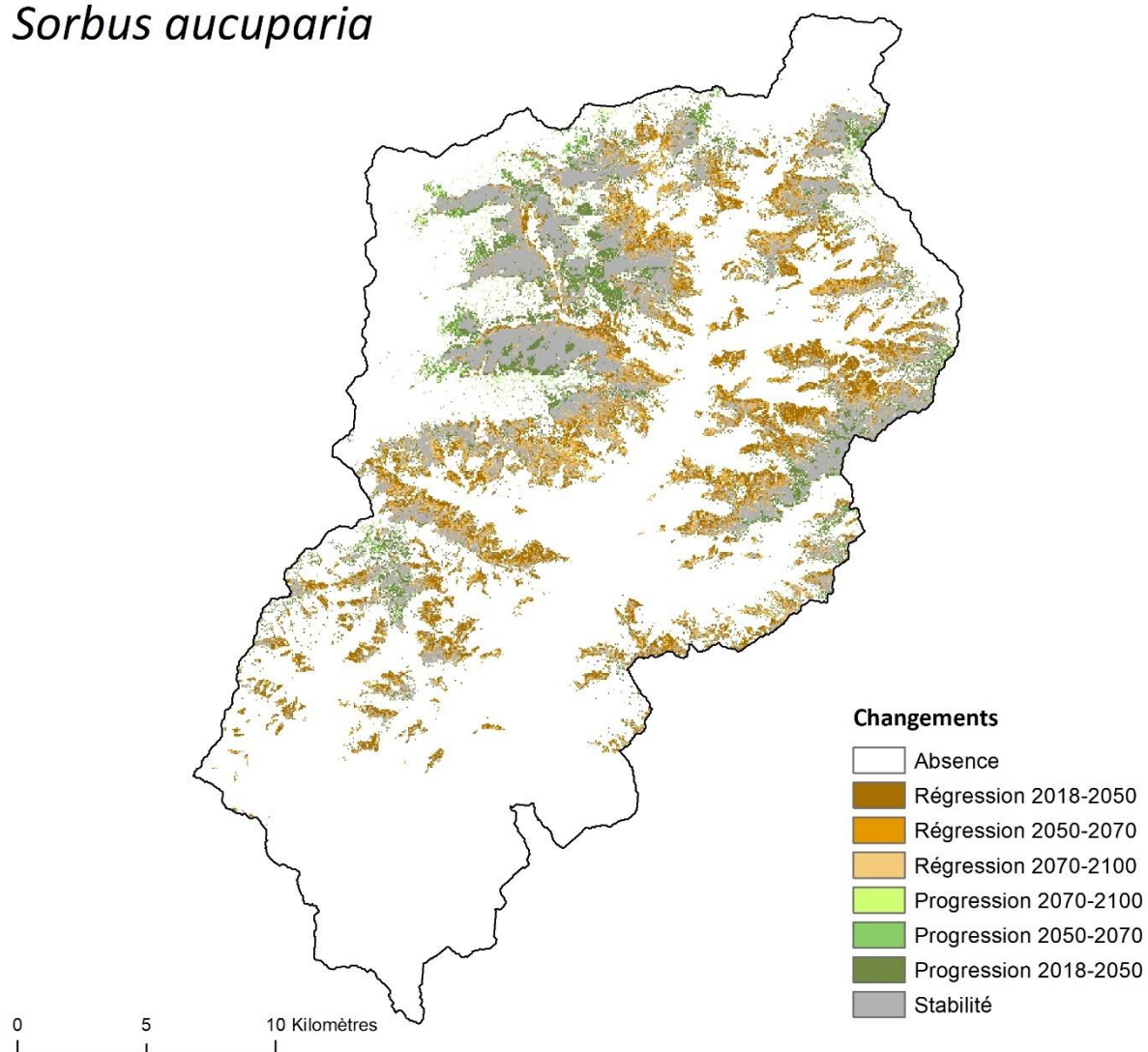


Figure A.8.4.27. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Abies alba

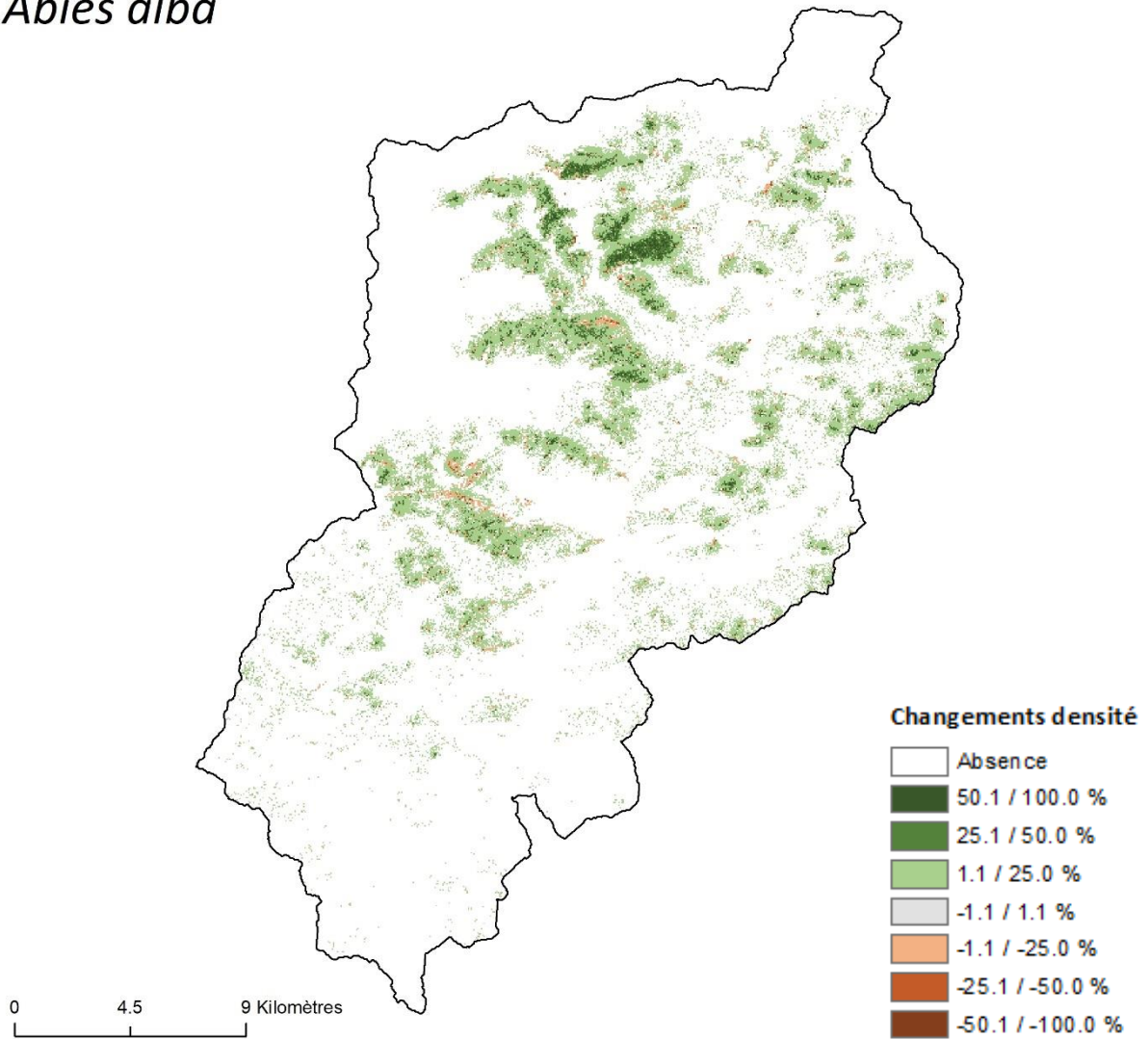


Figure A.8.4.28. Modifications de la densité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Abies alba

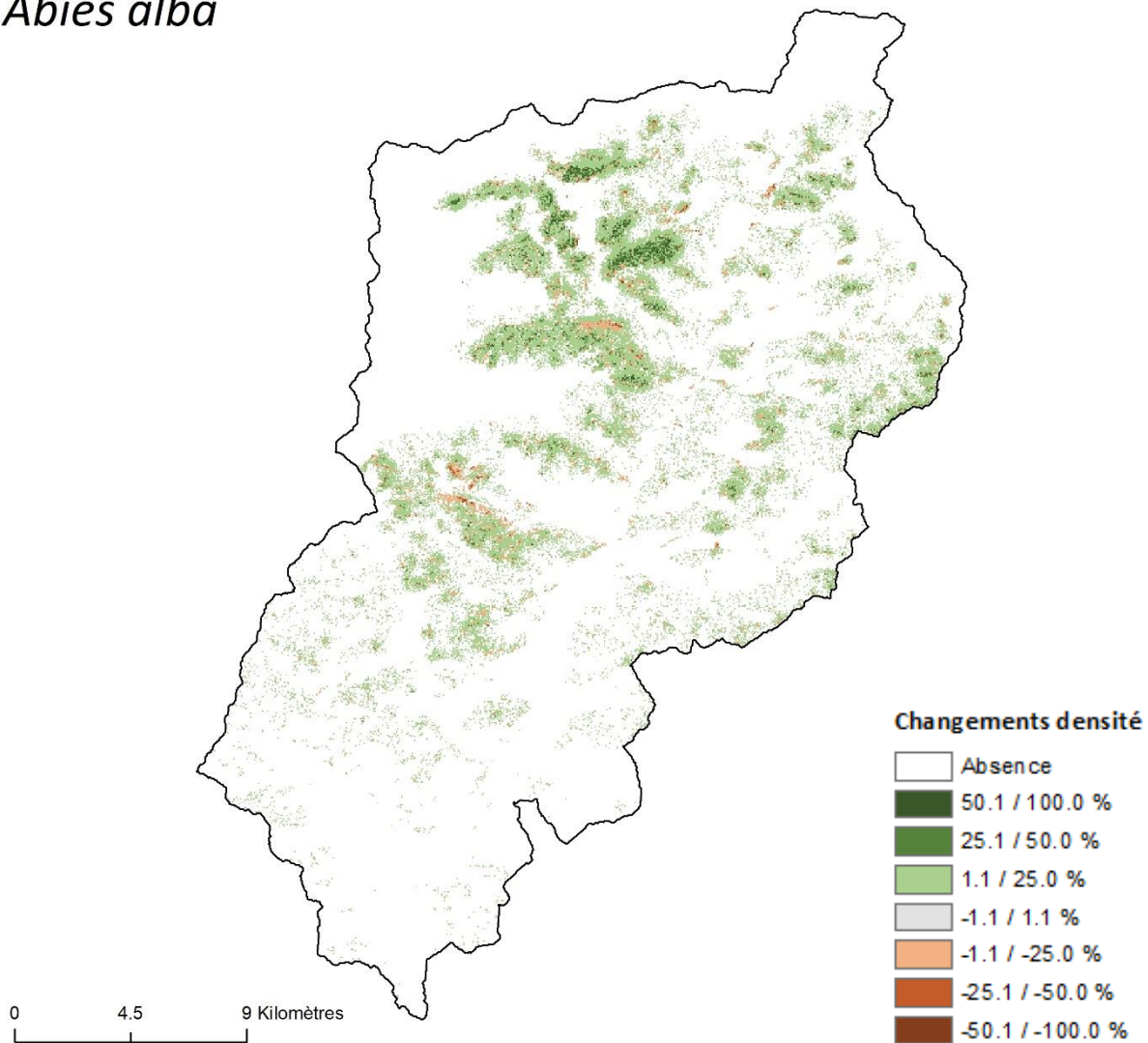


Figure A.8.4.29. Modifications de la densité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Abies alba

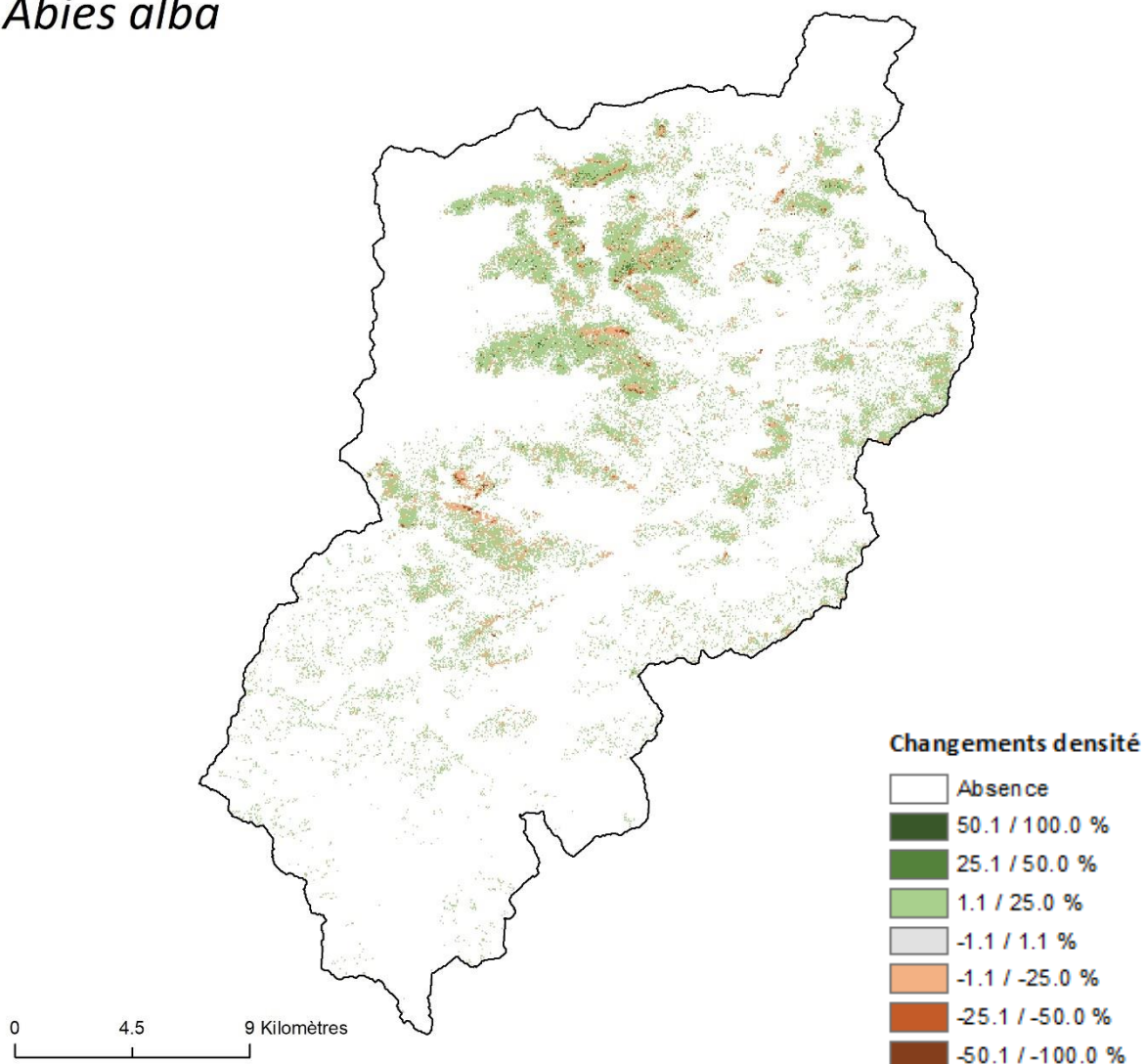


Figure A.8.4.30. Modifications de la densité d'*Abies alba* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Cytisophyllum sessilifolium

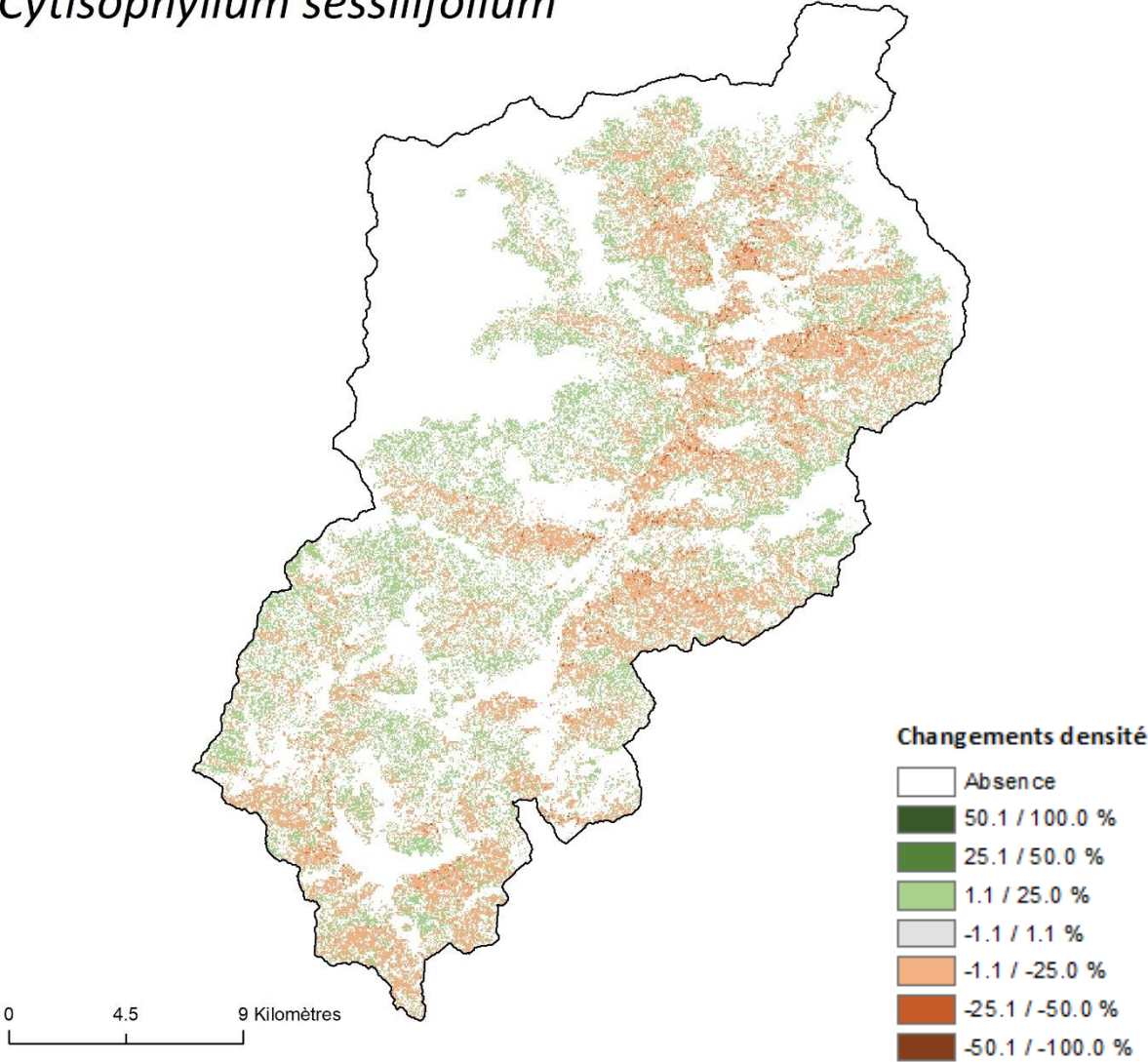


Figure A.8.4.31. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Cytisophyllum sessilifolium

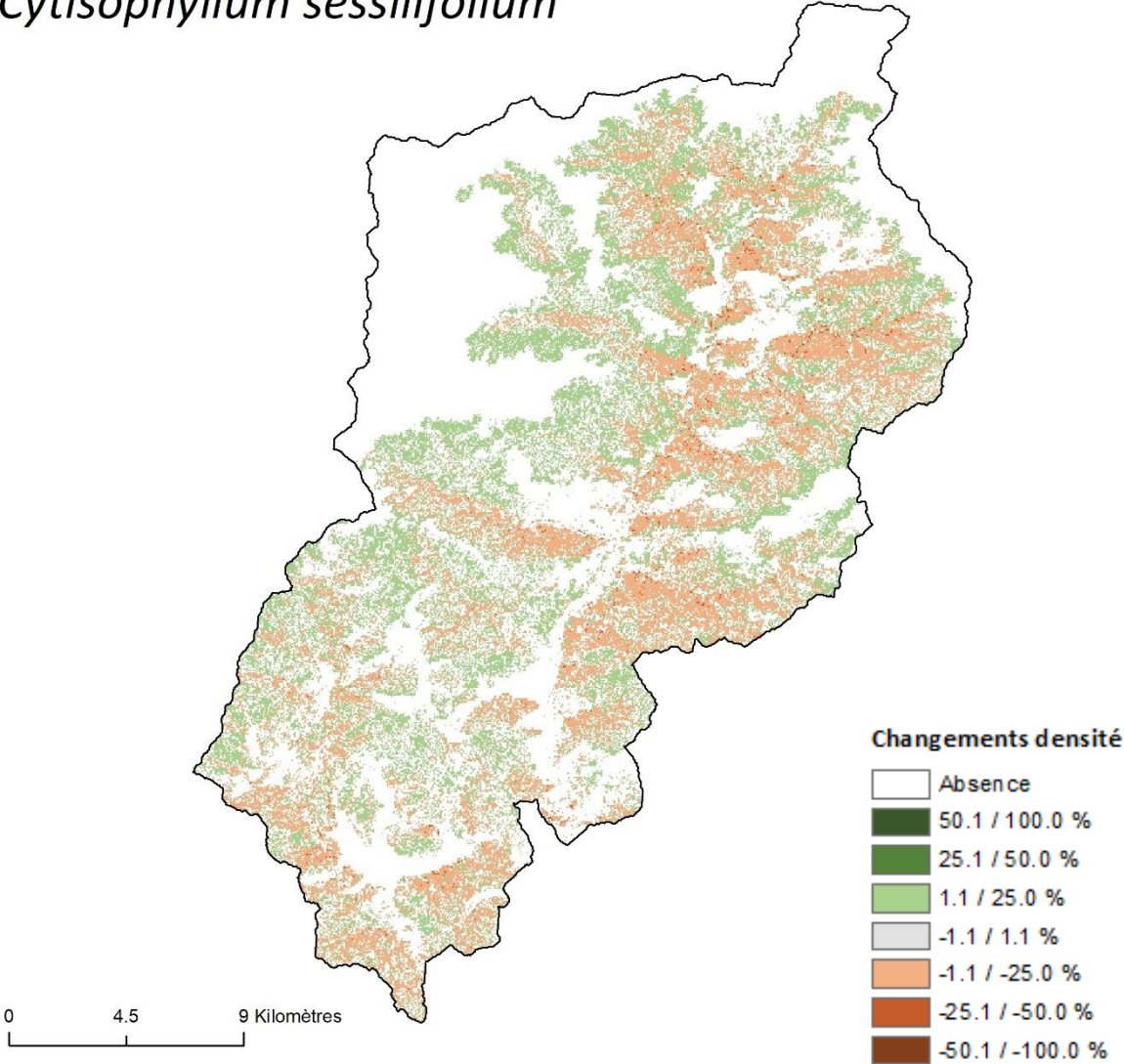


Figure A.8.4.32. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Cytisophyllum sessilifolium

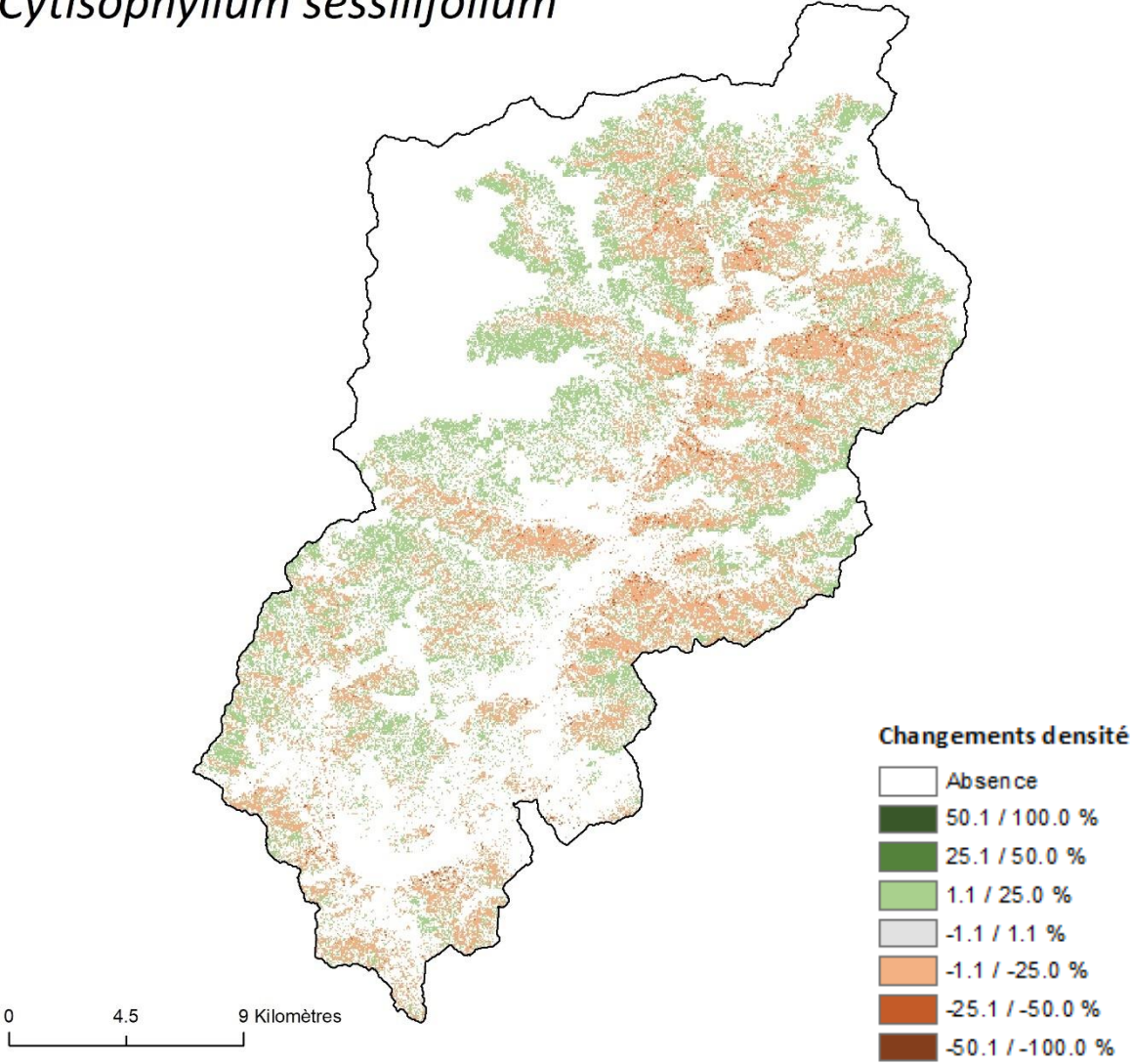


Figure A.8.4.33. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Juniperus oxycedrus

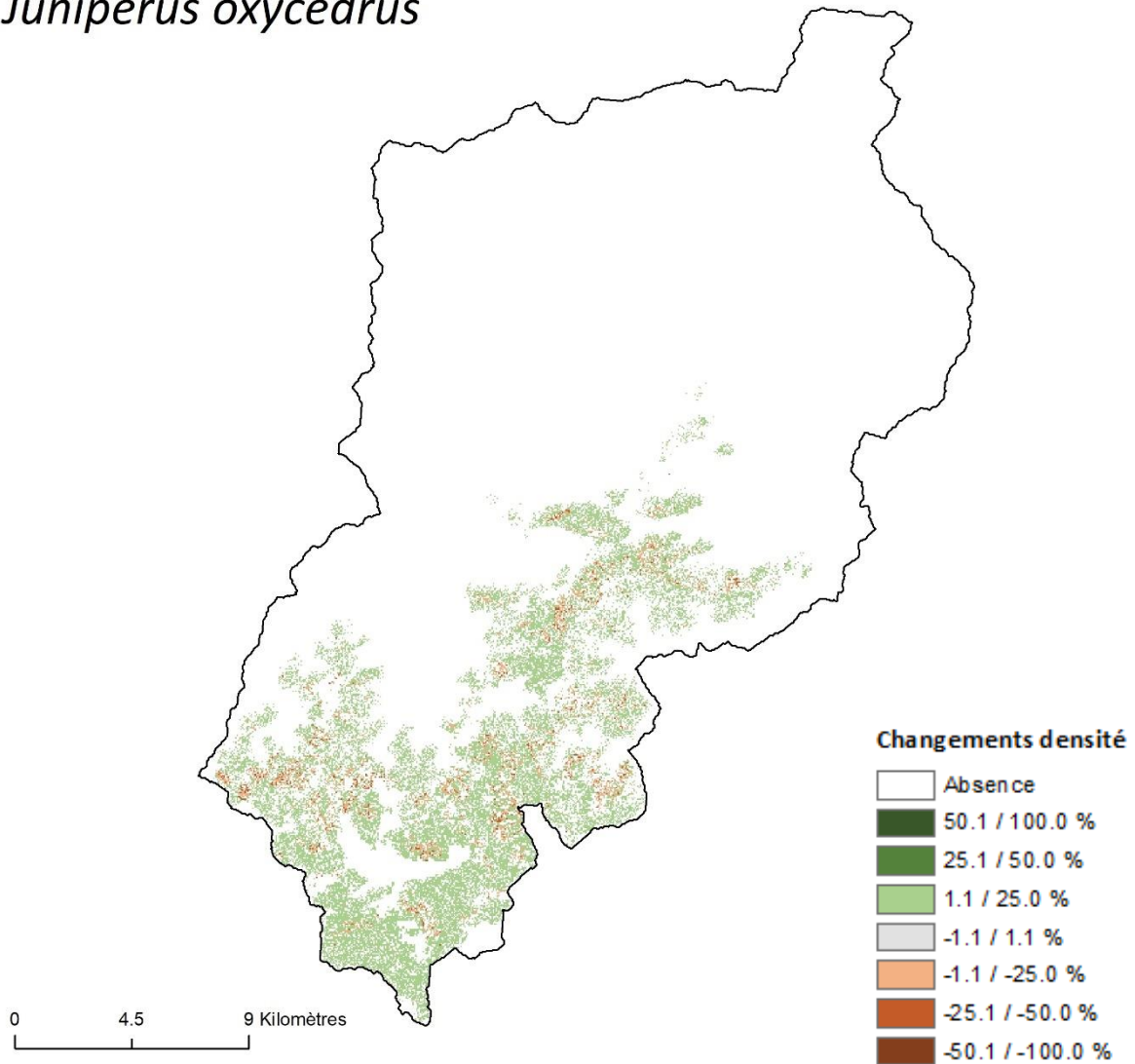


Figure A.8.4.34. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Juniperus oxycedrus

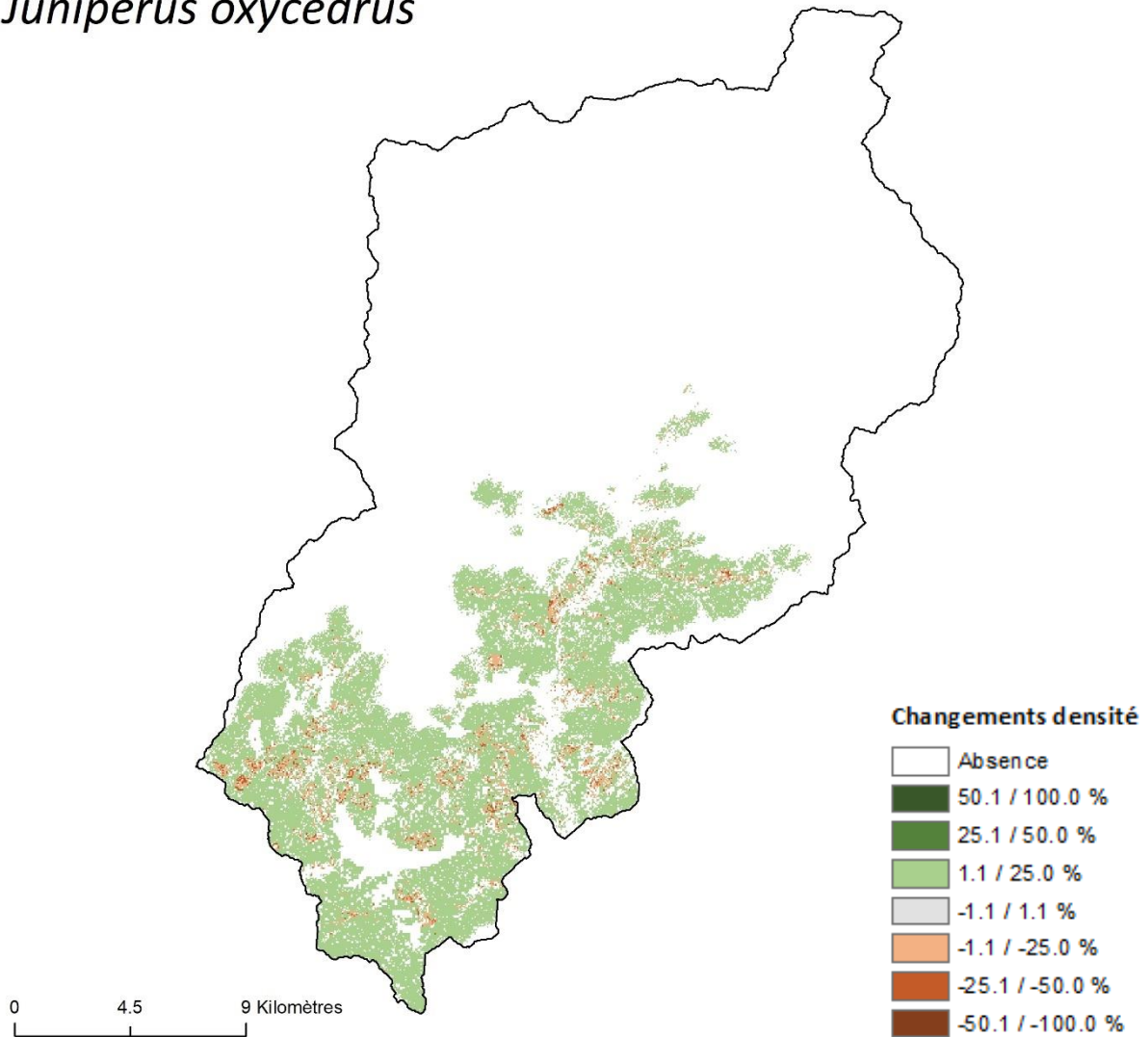


Figure A.8.4.35. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans la vallée de la Roy aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Juniperus oxycedrus

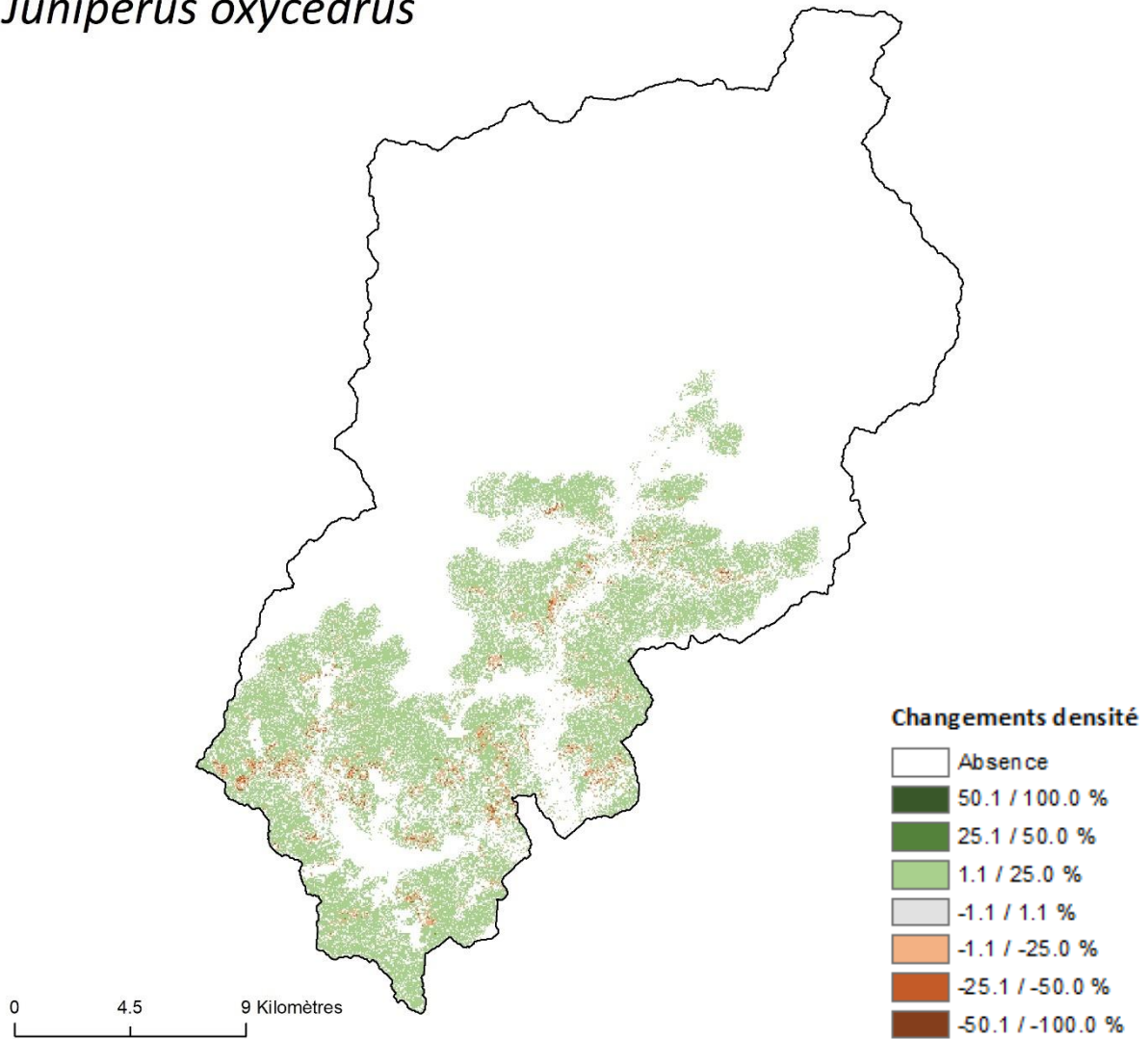


Figure A.8.4.36. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Ostrya carpinifolia

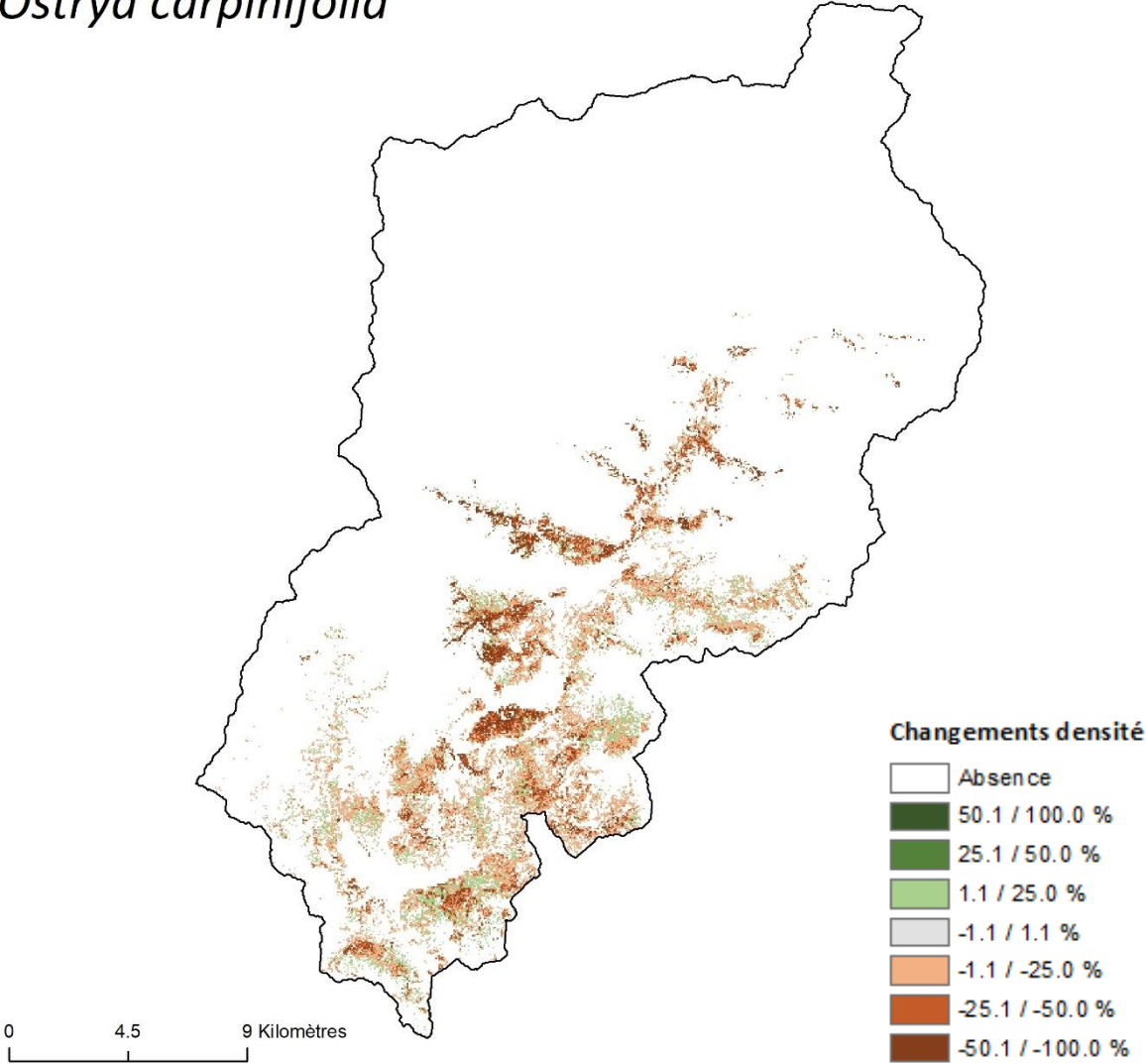


Figure A.8.4.37. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Ostrya carpinifolia

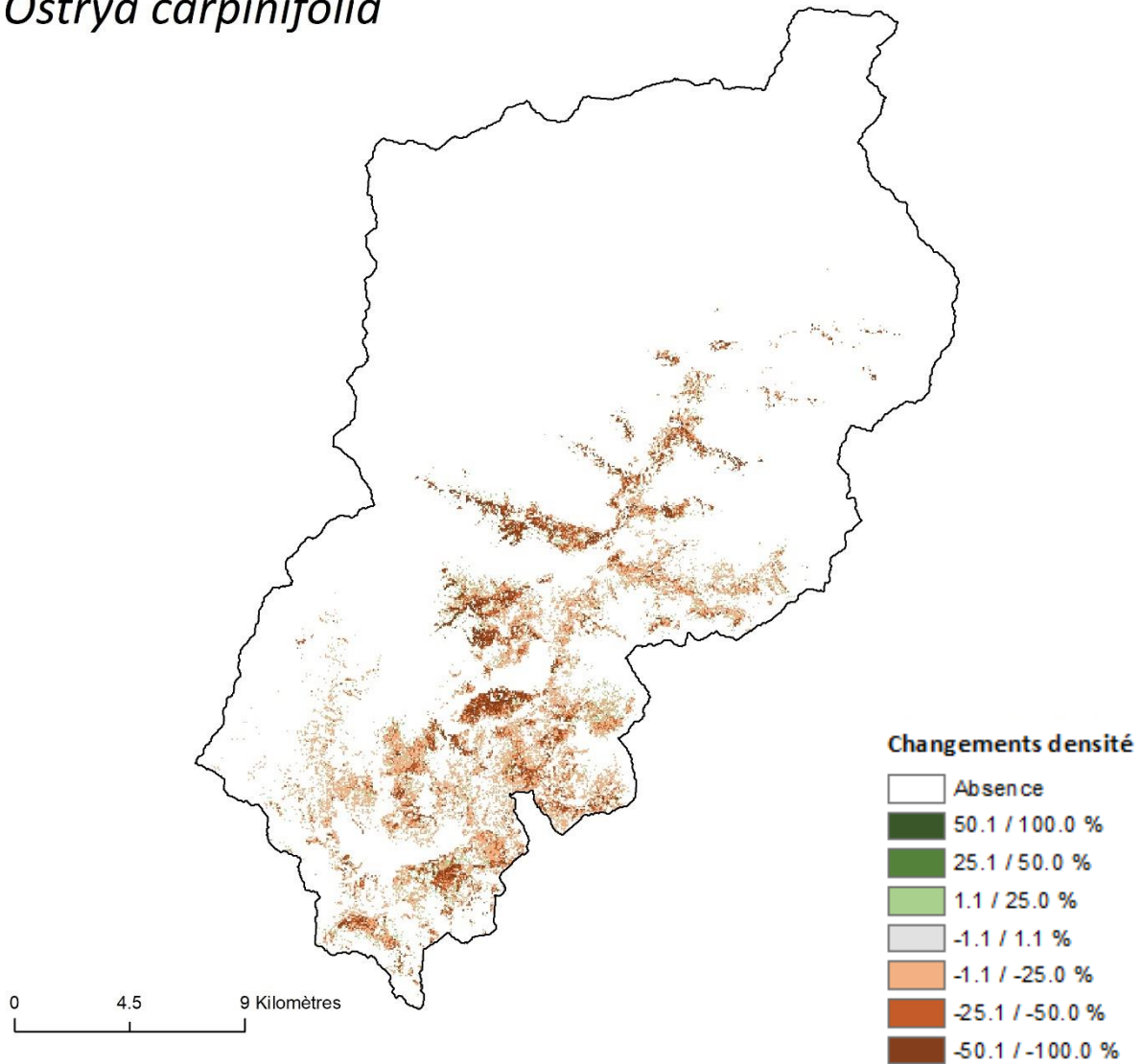


Figure A.8.4.38. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Ostrya carpinifolia

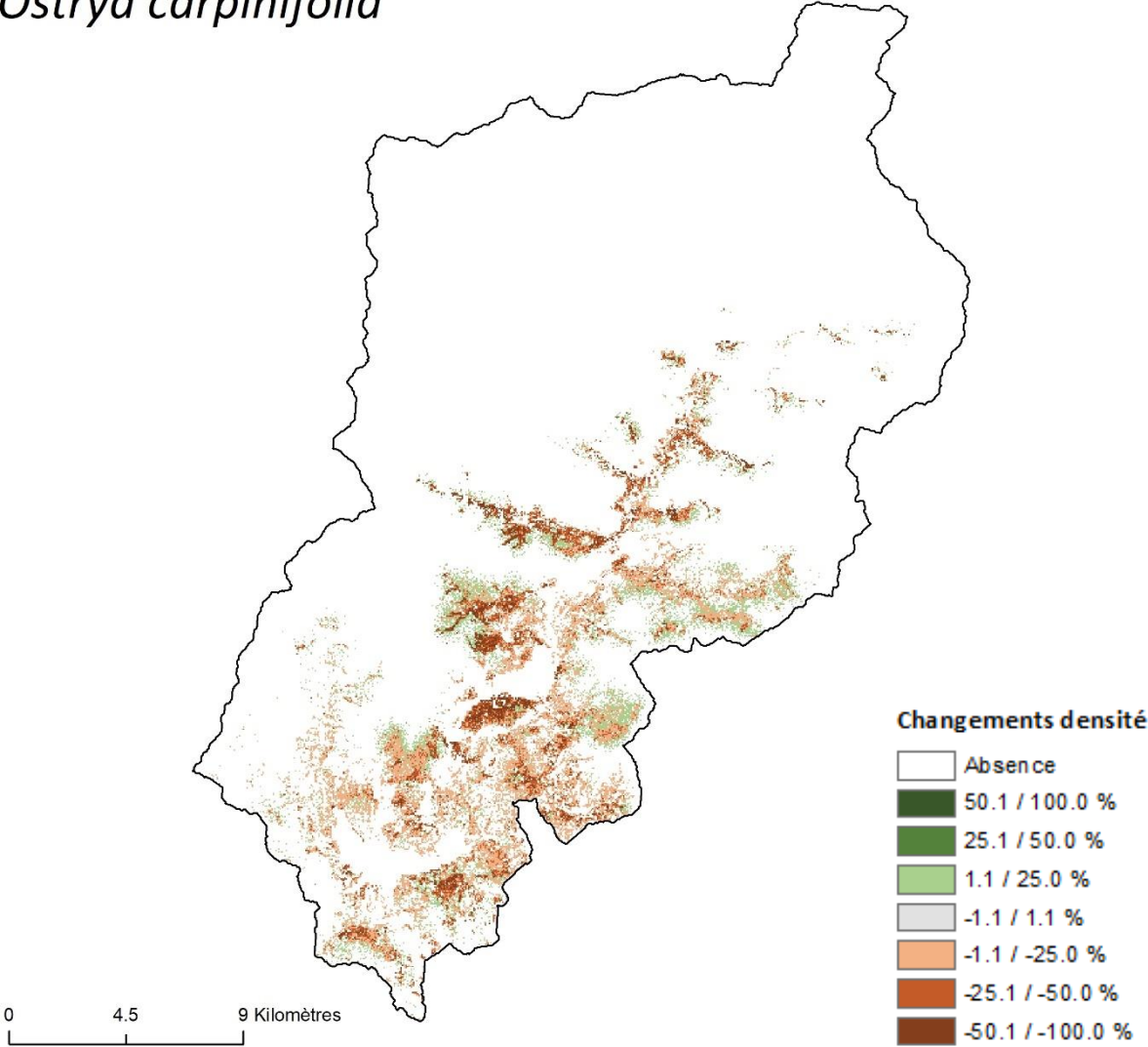


Figure A.8.4.39. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Pinus cembra

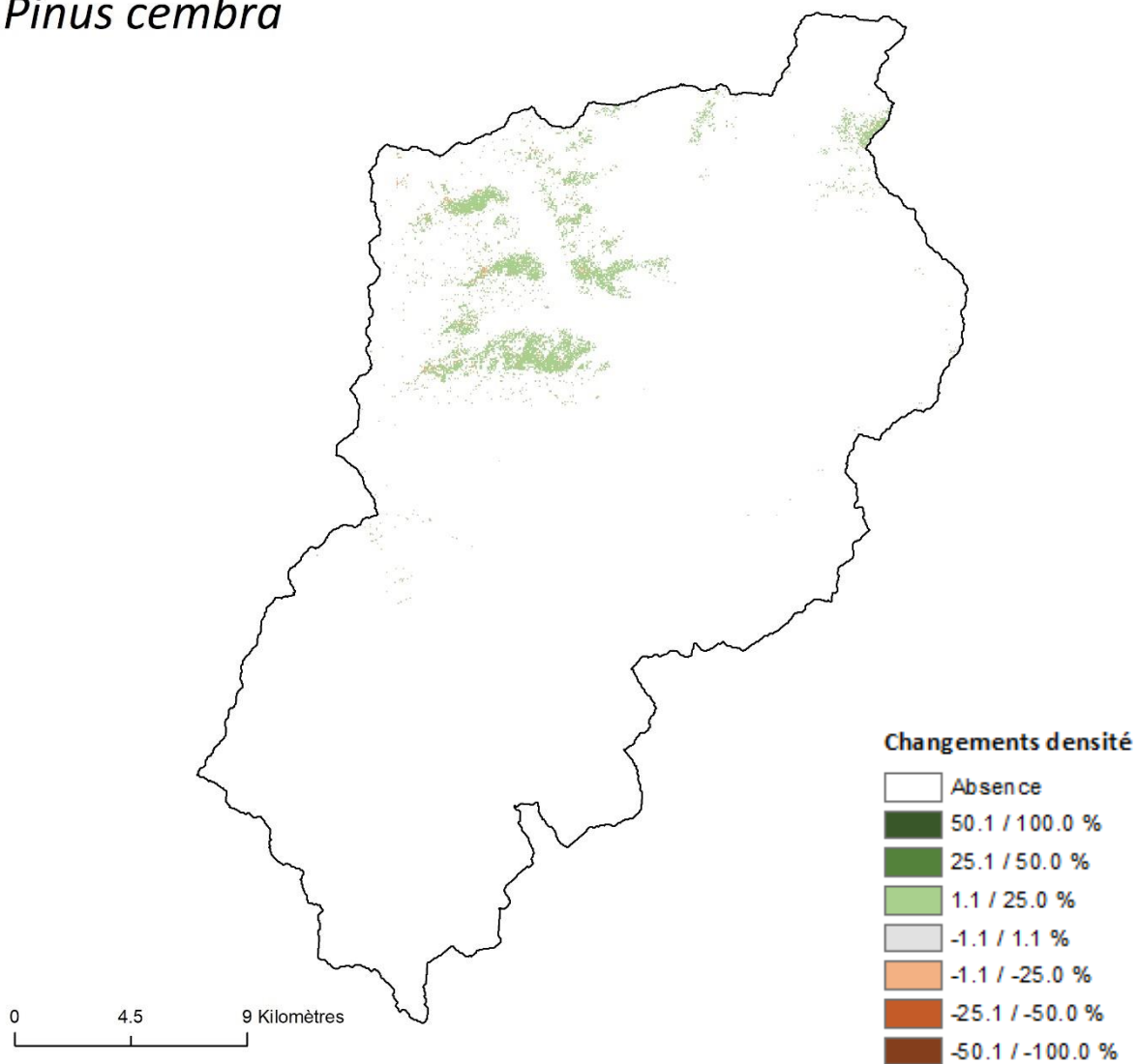


Figure A.8.4.40. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Pinus cembra

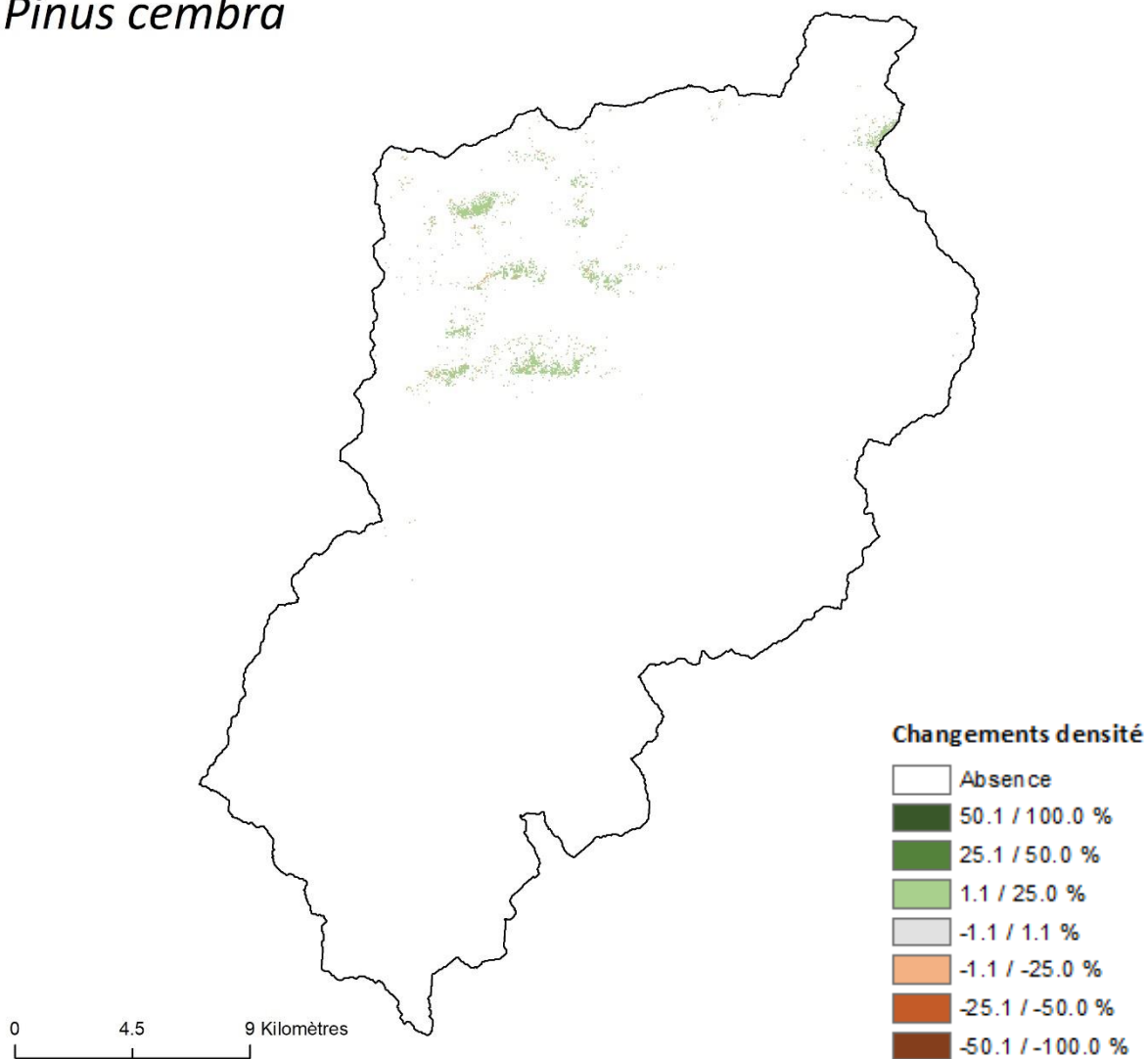


Figure A.8.4.41. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Pinus cembra

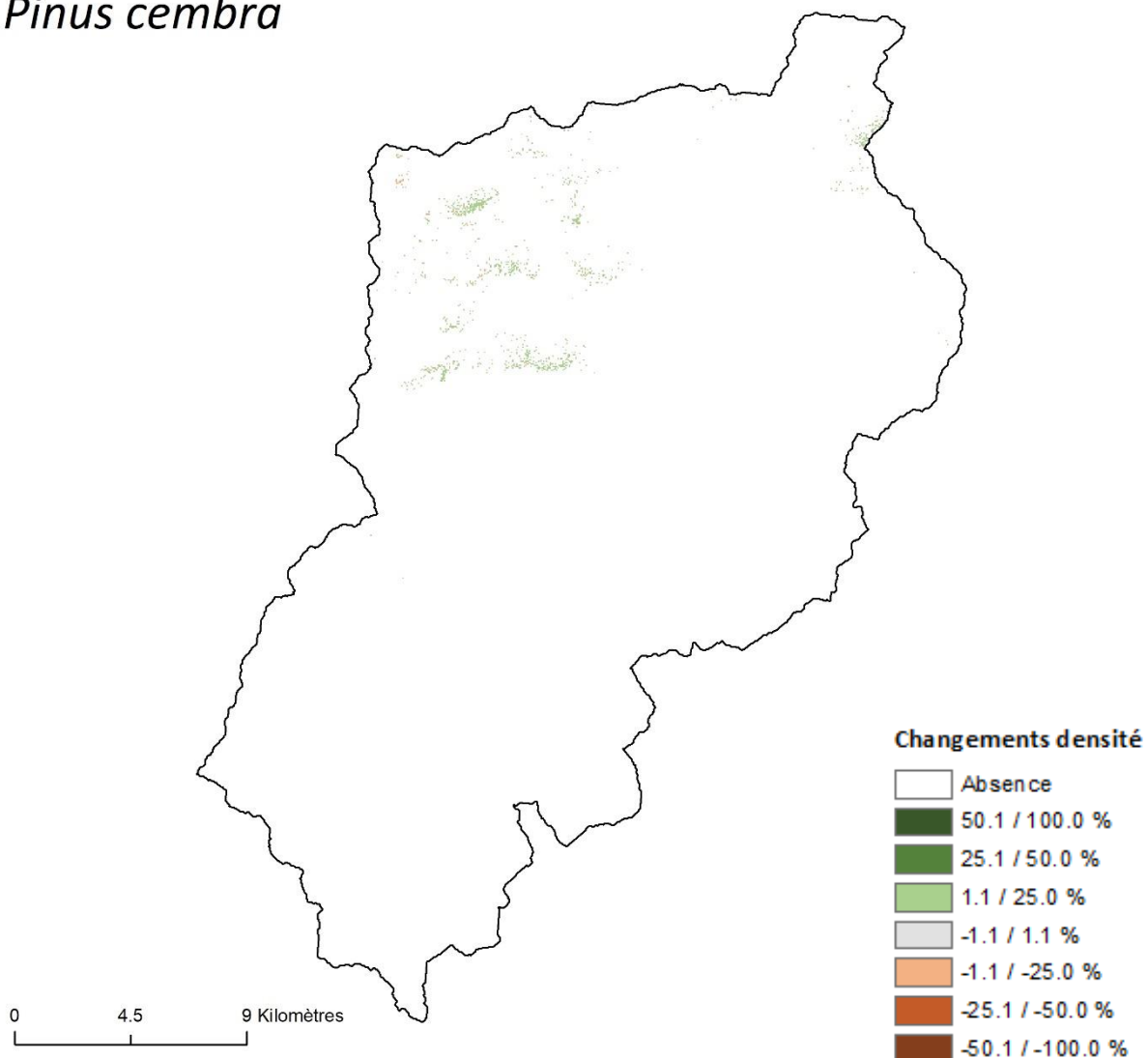


Figure A.8.4.42. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Pinus uncinata

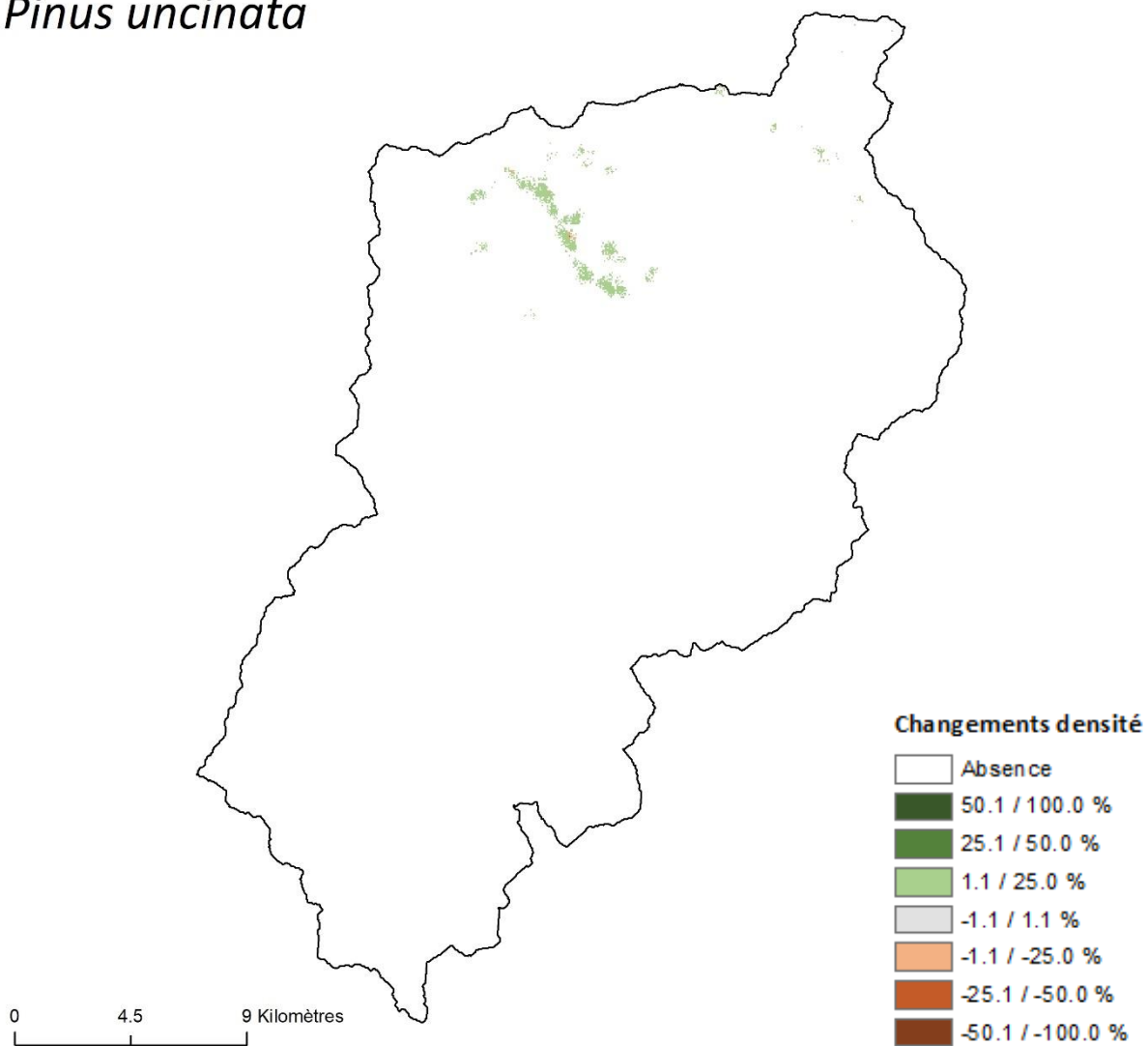


Figure A.8.4.43. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Pinus uncinata

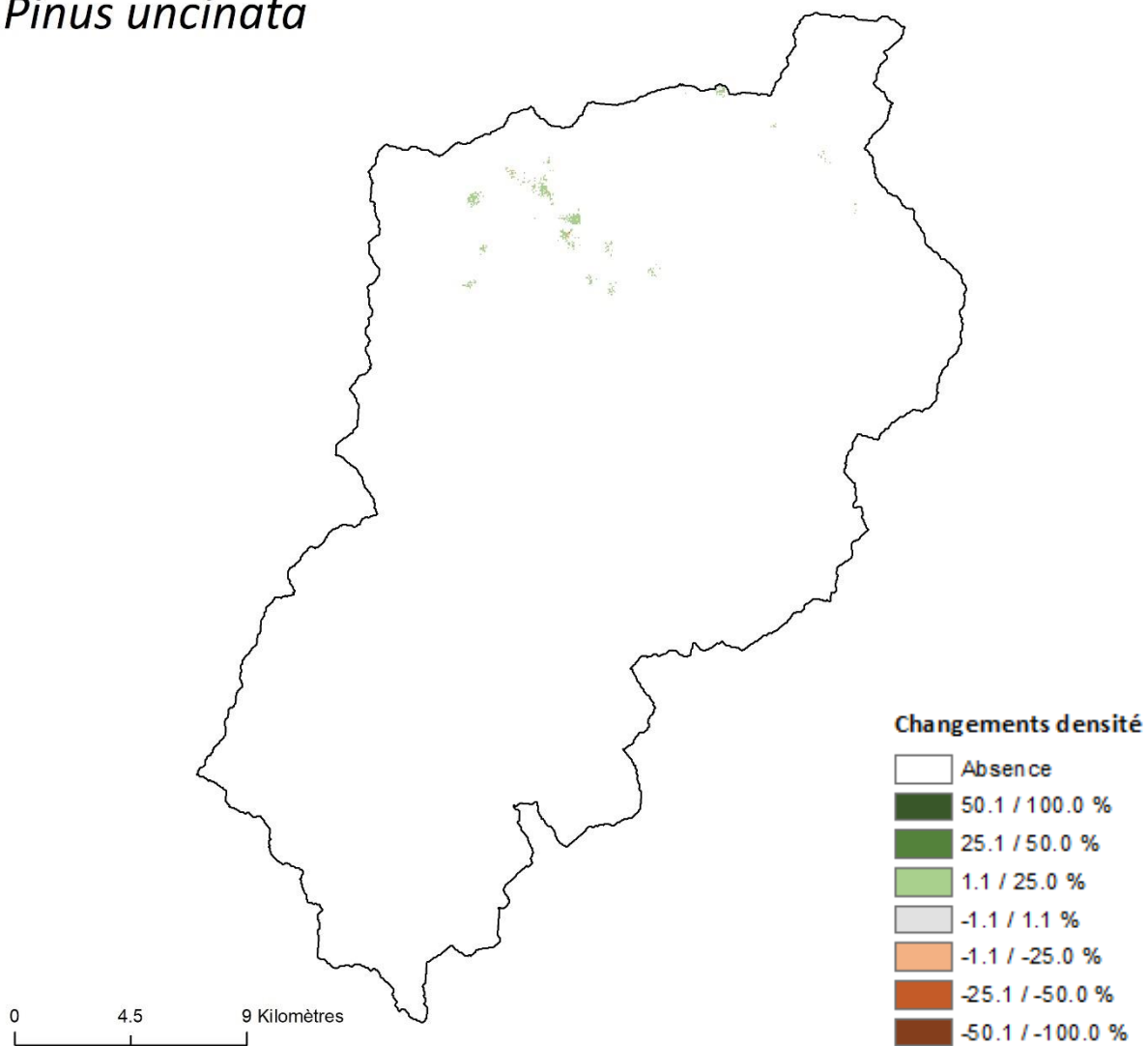


Figure A.8.4.44. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Pinus uncinata

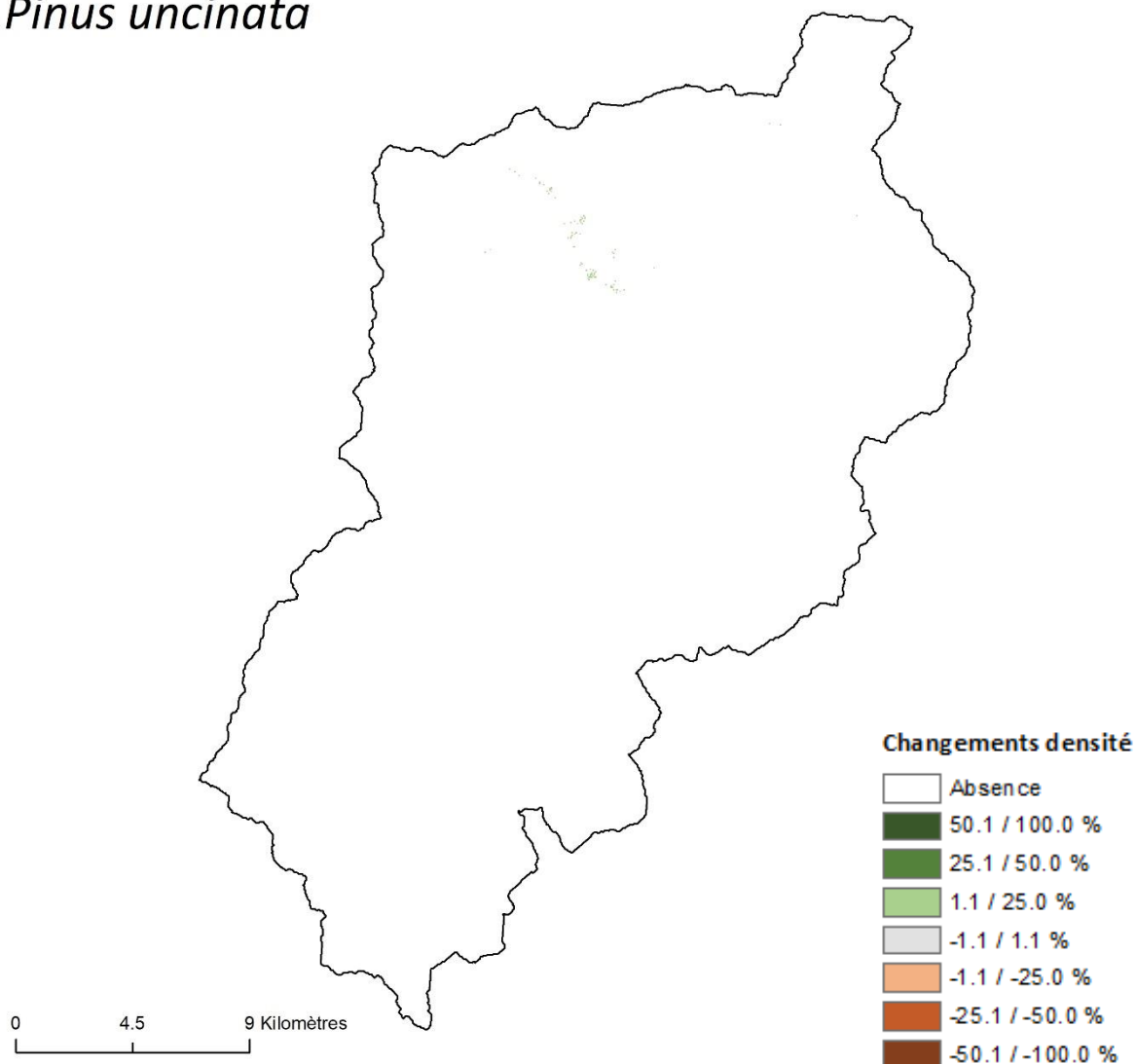


Figure A.8.4.45. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Quercus pubescens

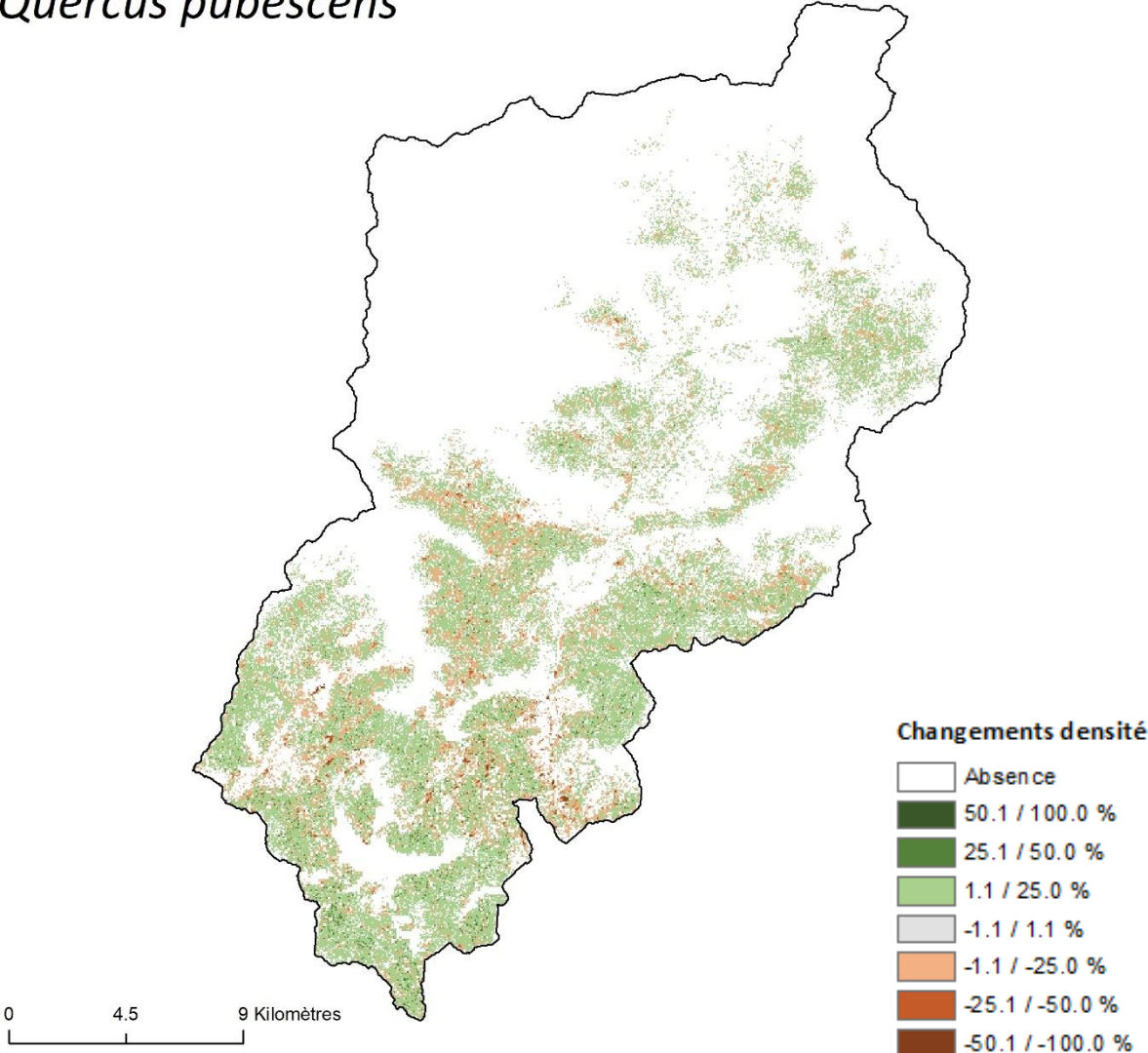


Figure A.8.4.46. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Quercus pubescens

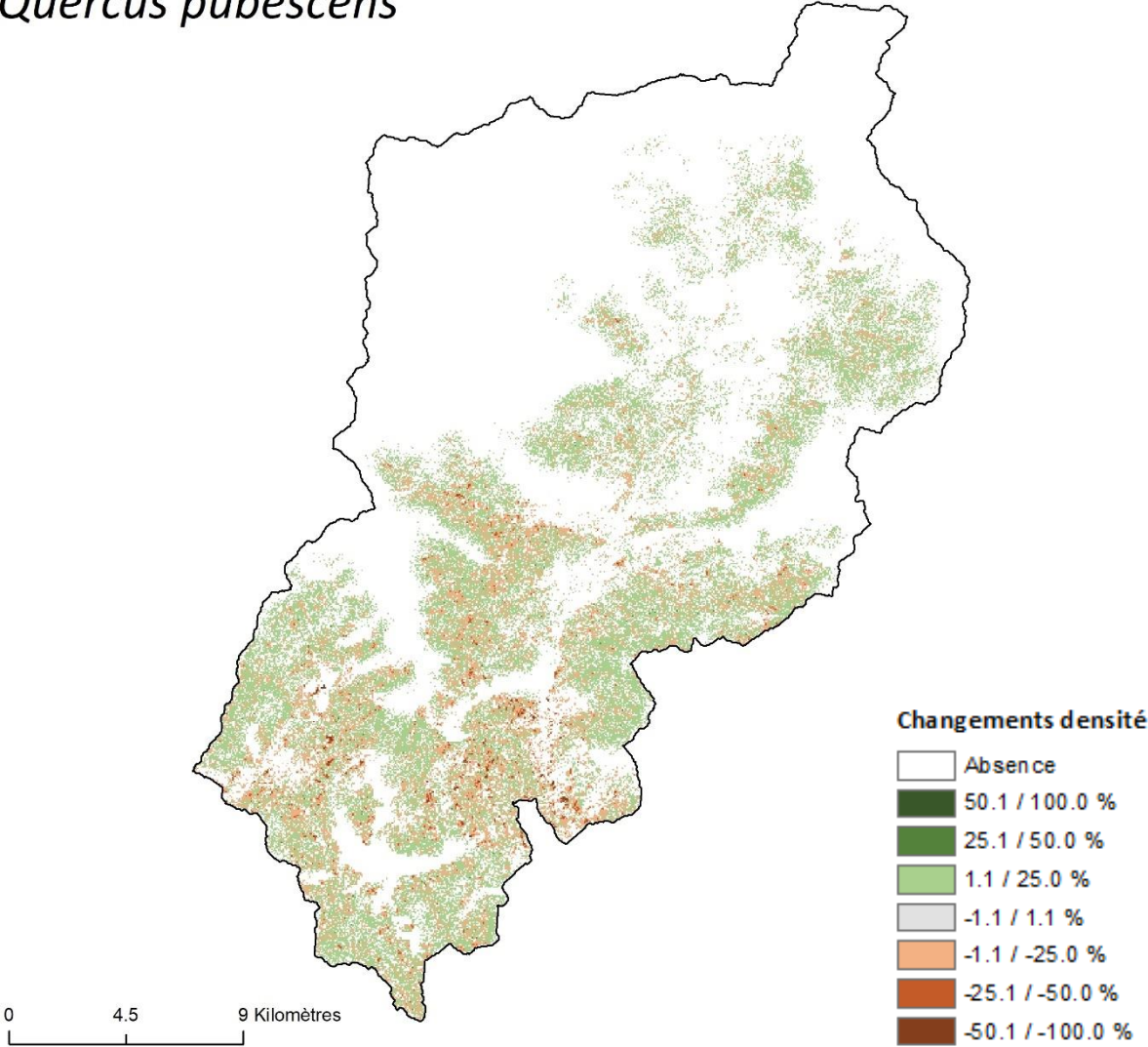


Figure A.8.4.47. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Quercus pubescens

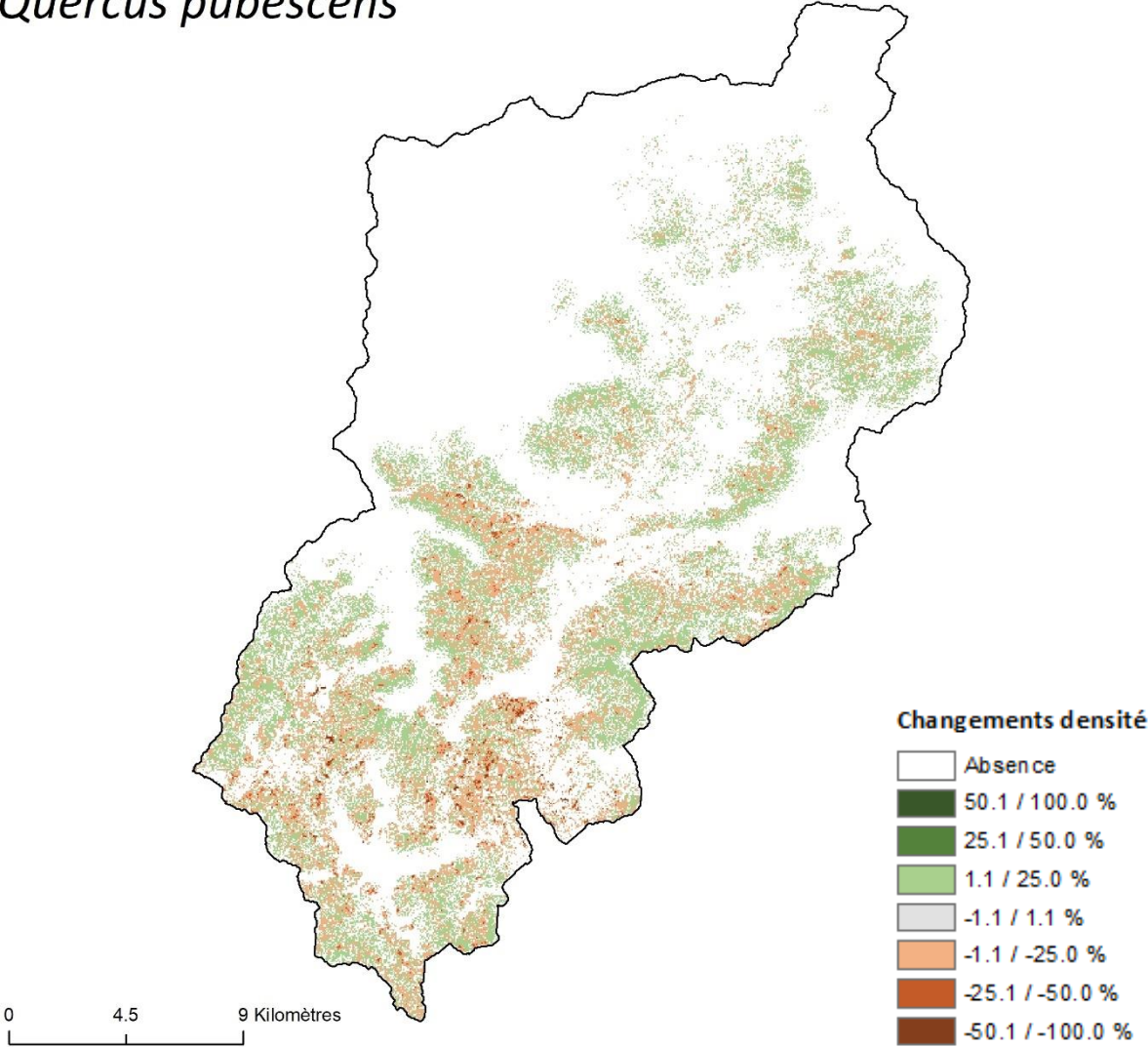


Figure A.8.4.48. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Sorbus aria

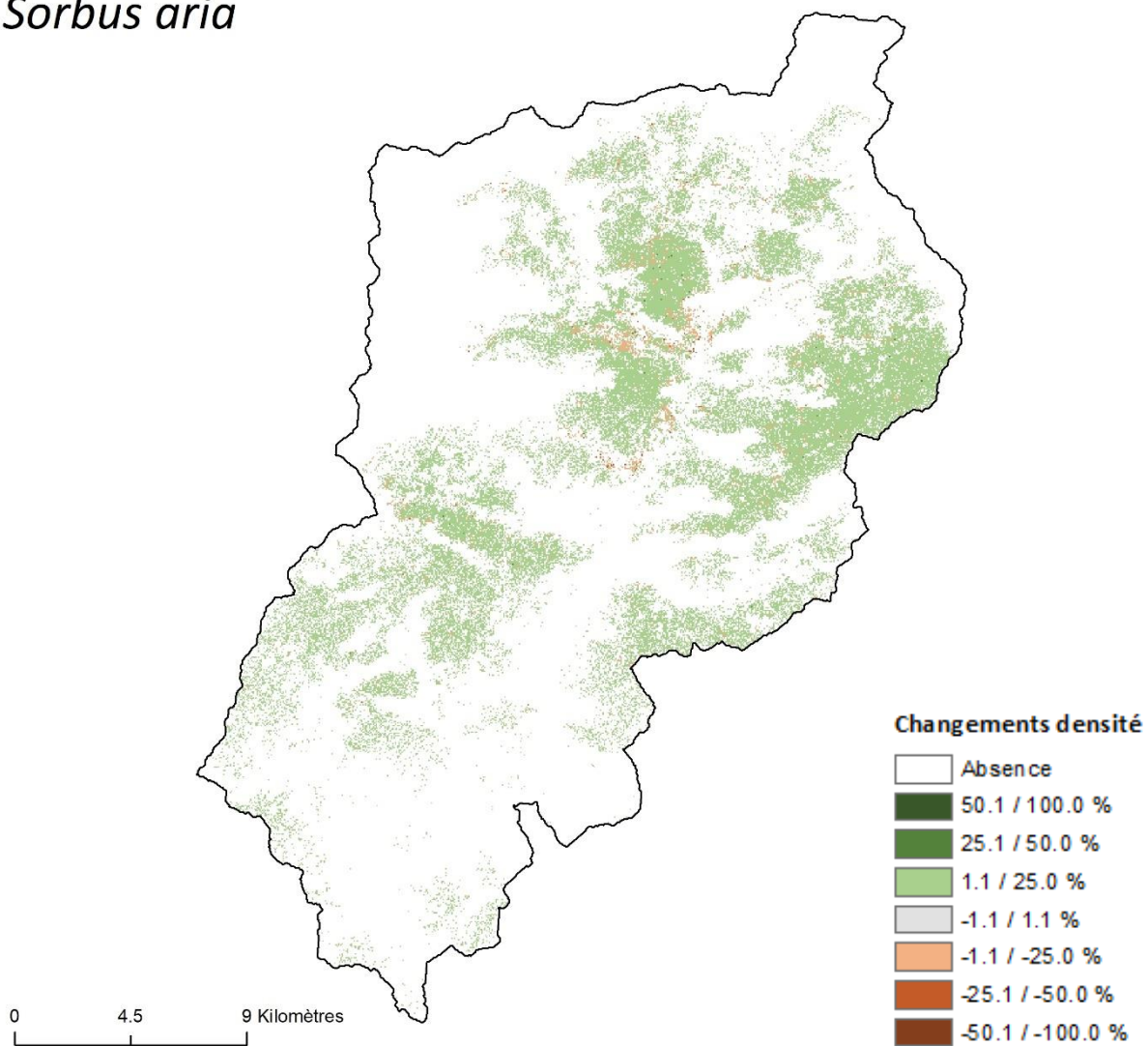


Figure A.8.4.49. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Sorbus aria

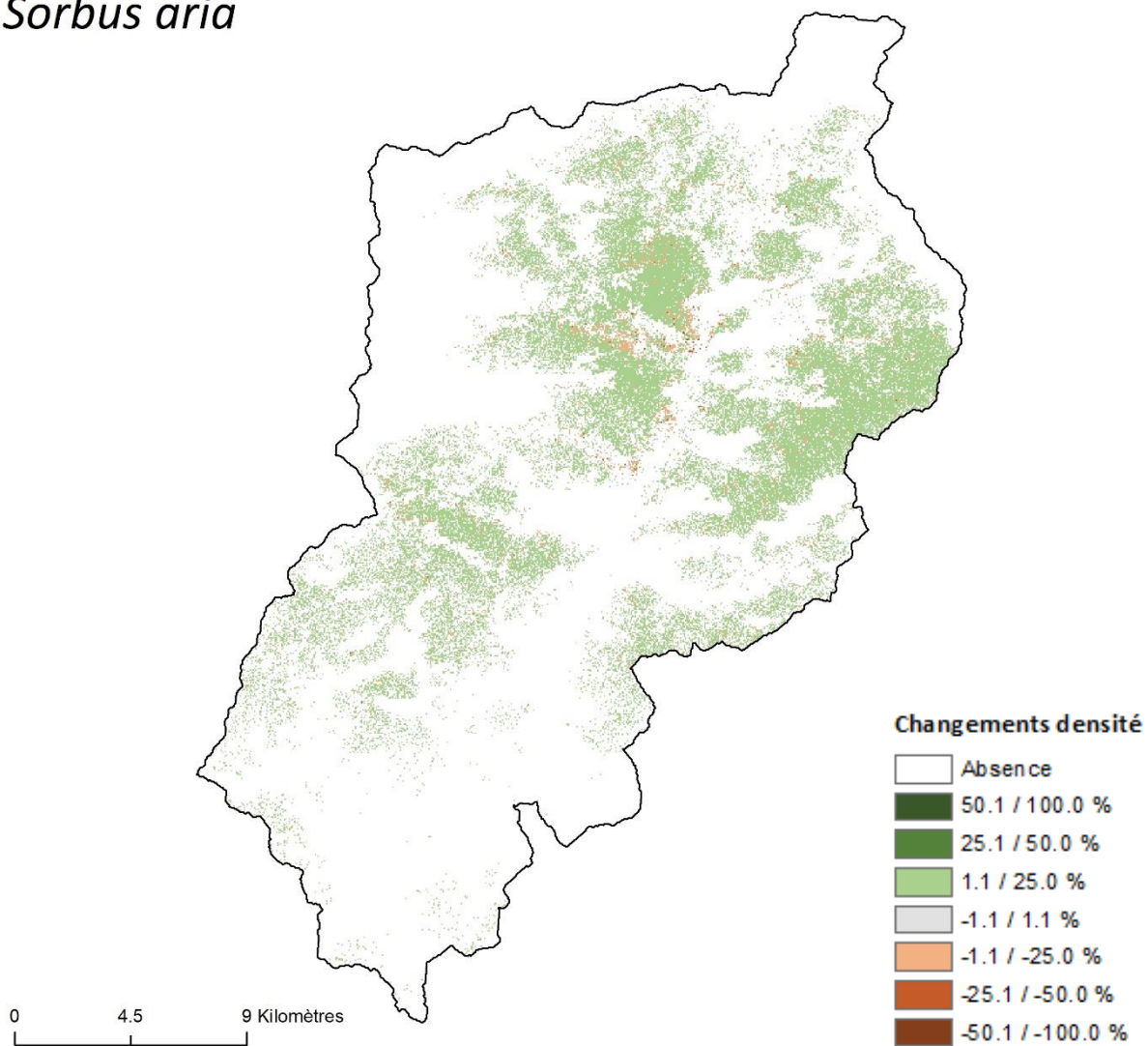


Figure A.8.4.50. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Sorbus aria

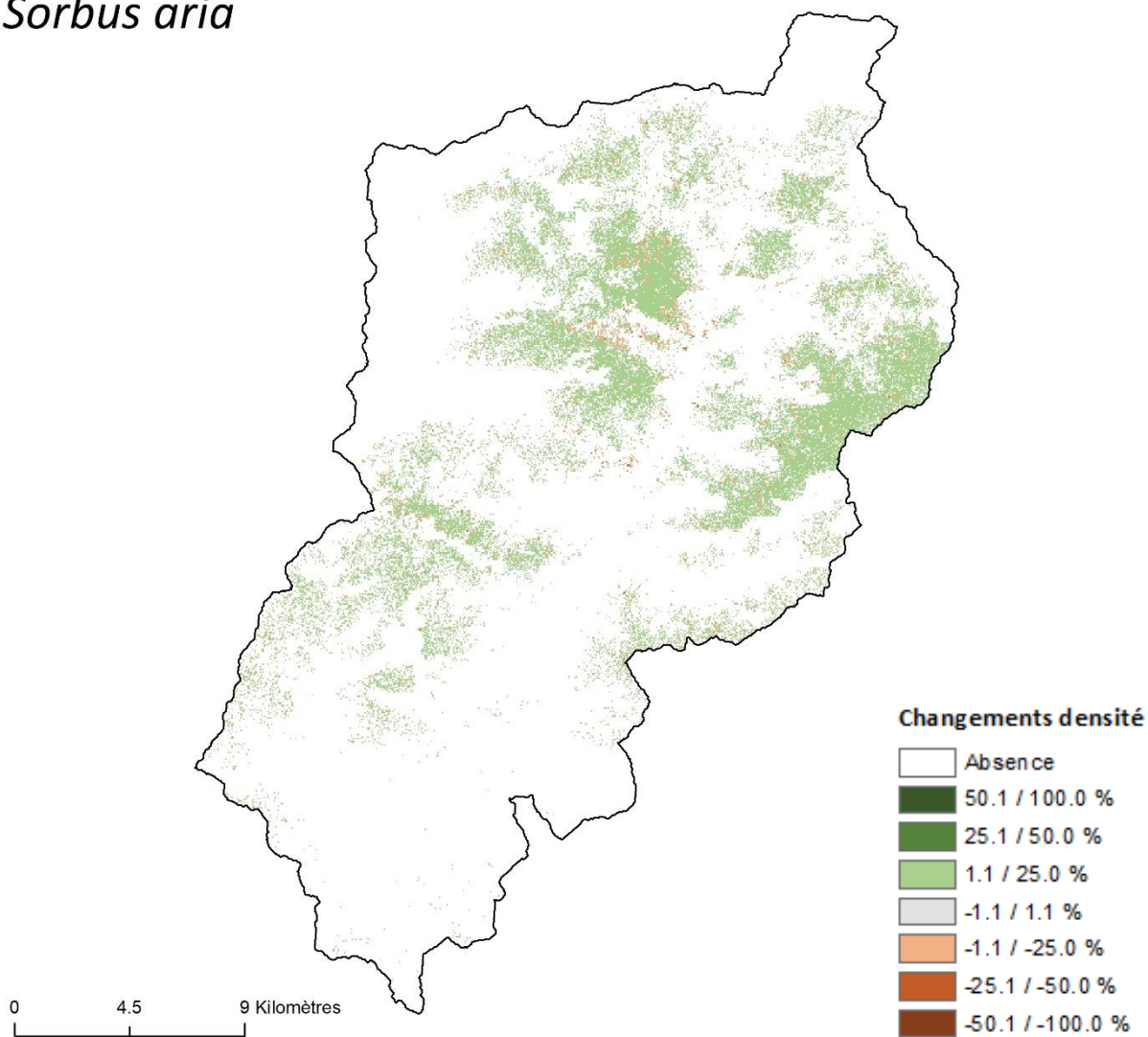


Figure A.8.4.51. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Sorbus aucuparia

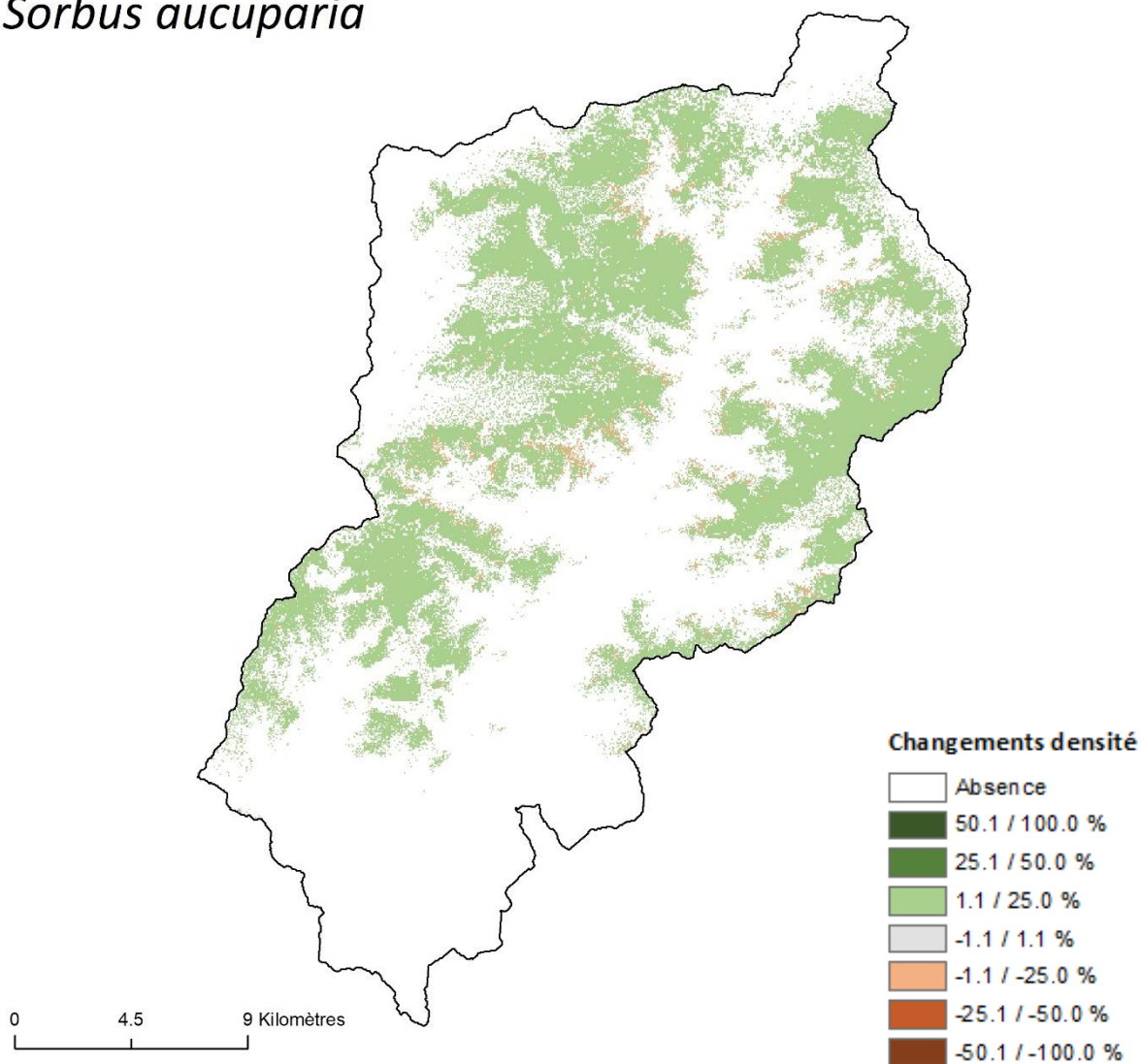


Figure A.8.4.52. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Sorbus aucuparia

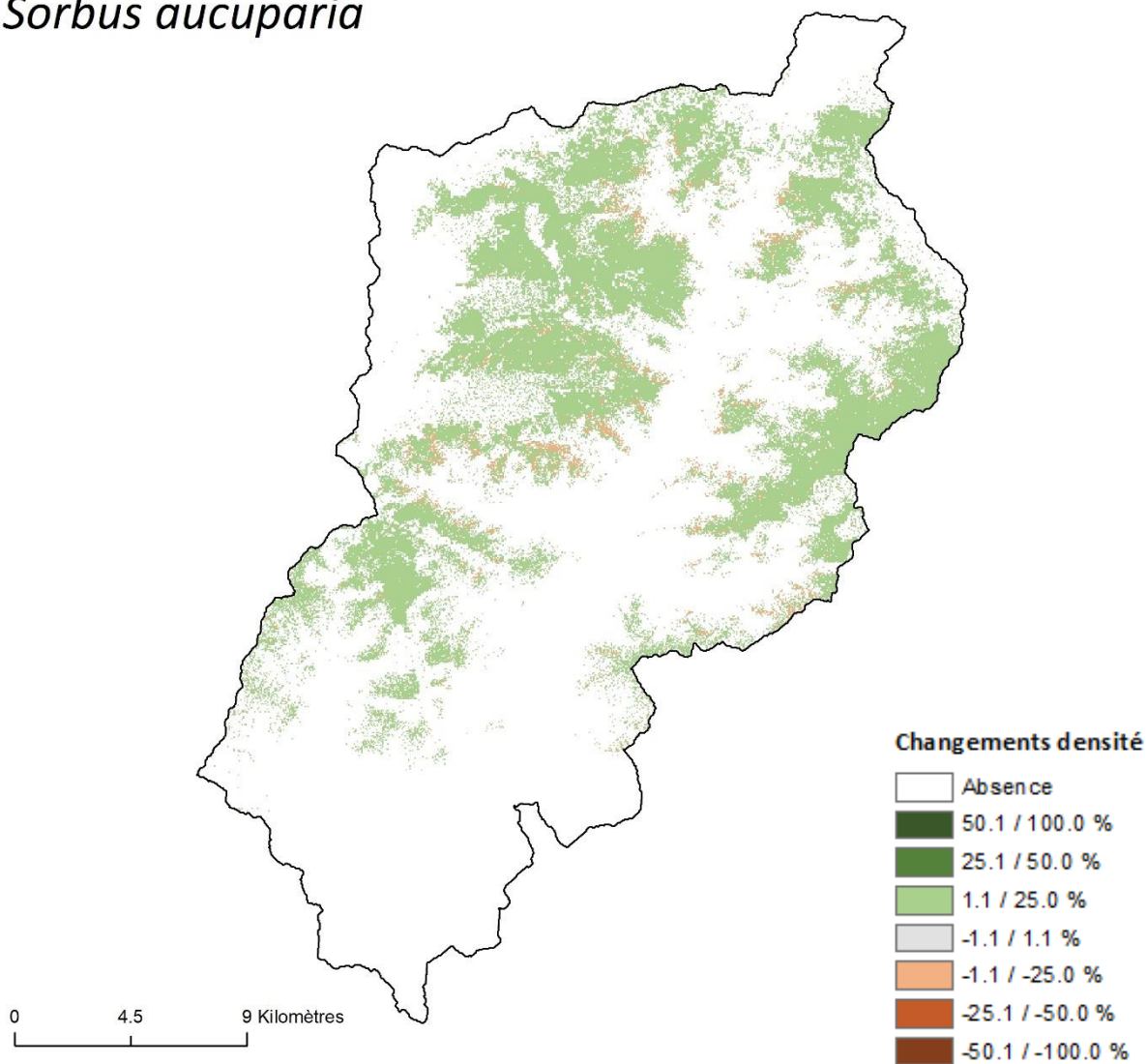


Figure A.8.4.53. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Sorbus aucuparia

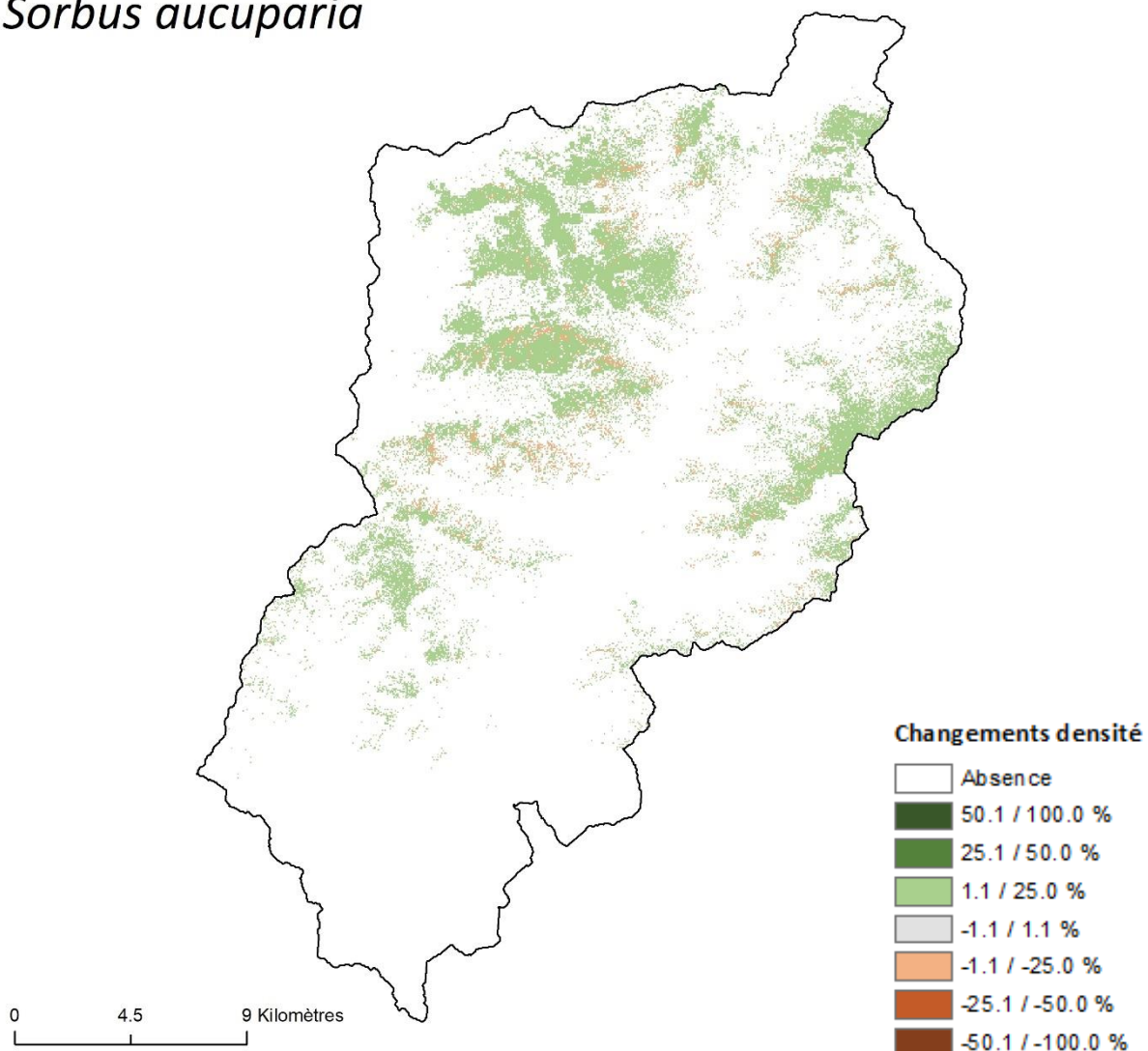


Figure A.8.4.54. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans la vallée de la Roya aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Abies alba

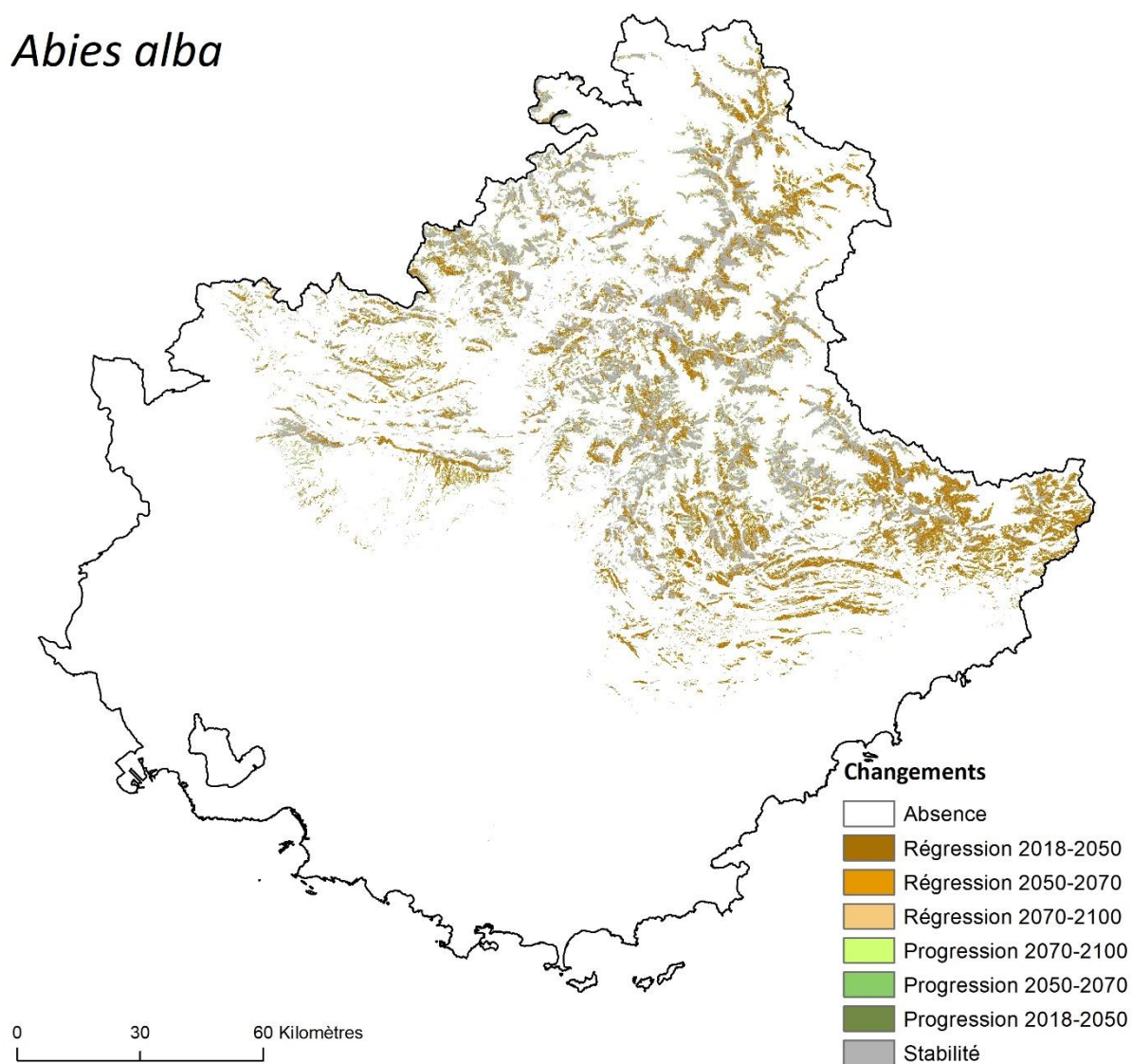


Figure A.8.4.55. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Abies alba

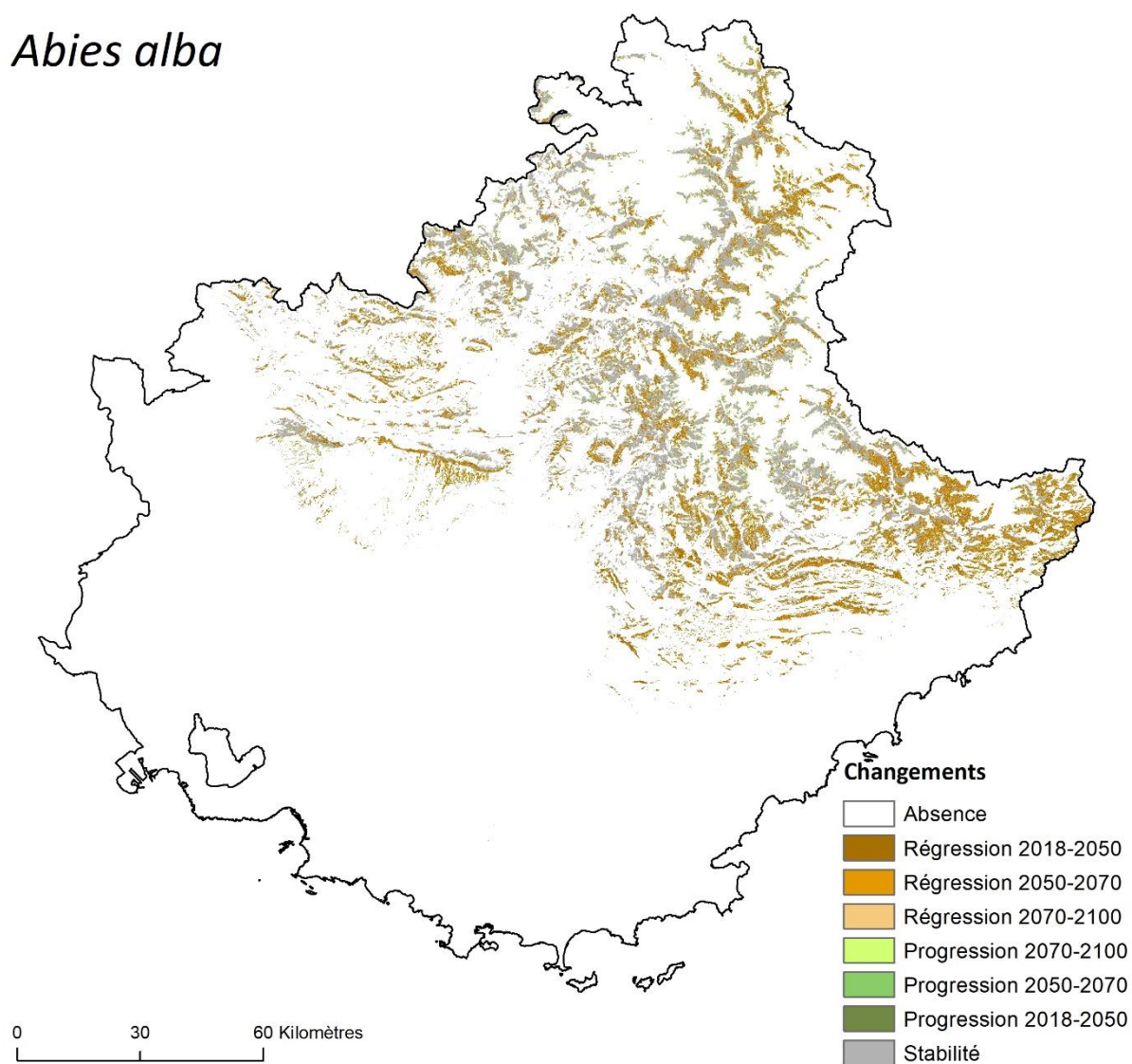


Figure A.8.4.56. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Abies alba

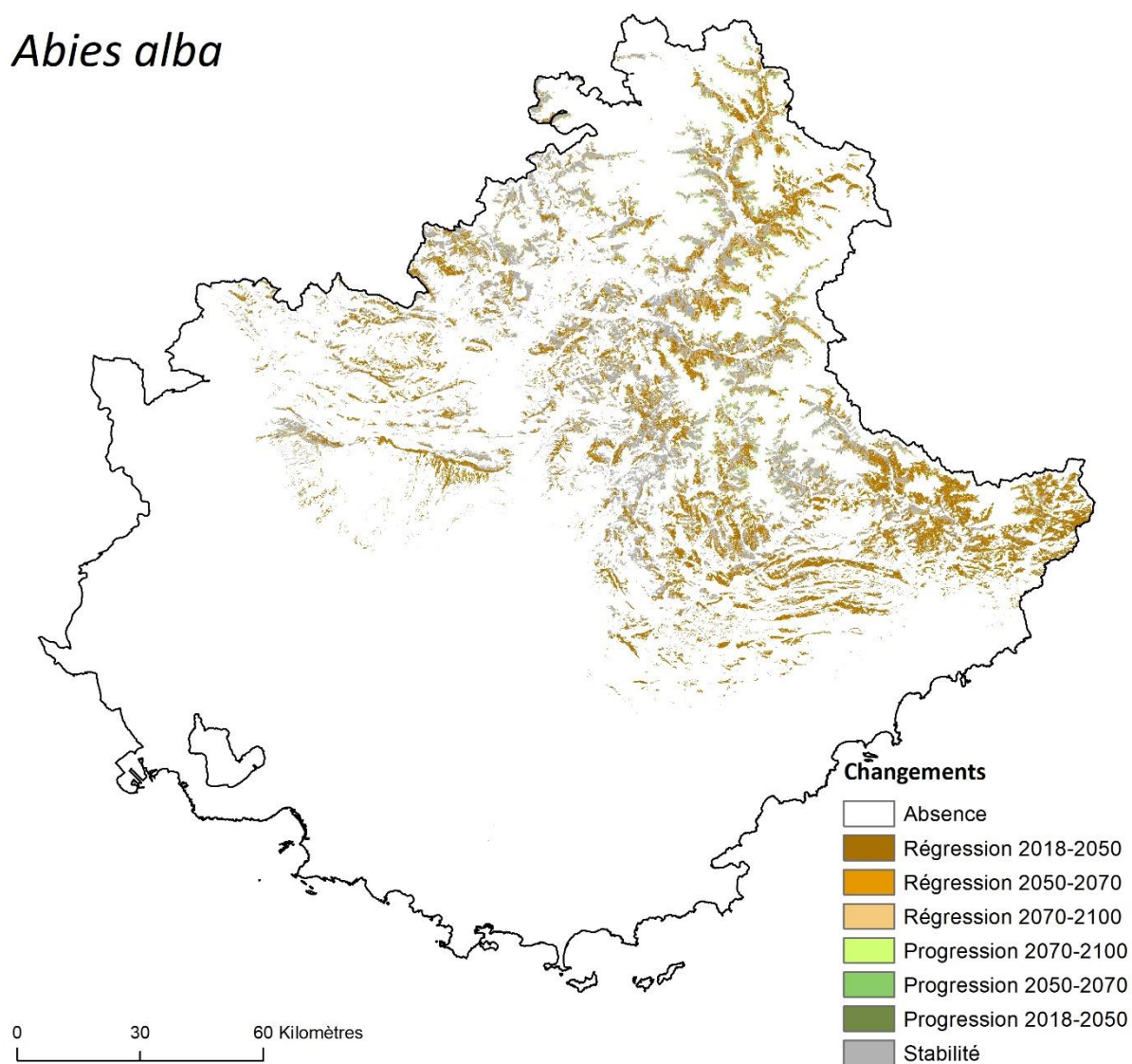


Figure A.8.4.57. Changements de la répartition d'*Abies alba* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Cytisophyllum sessilifolium

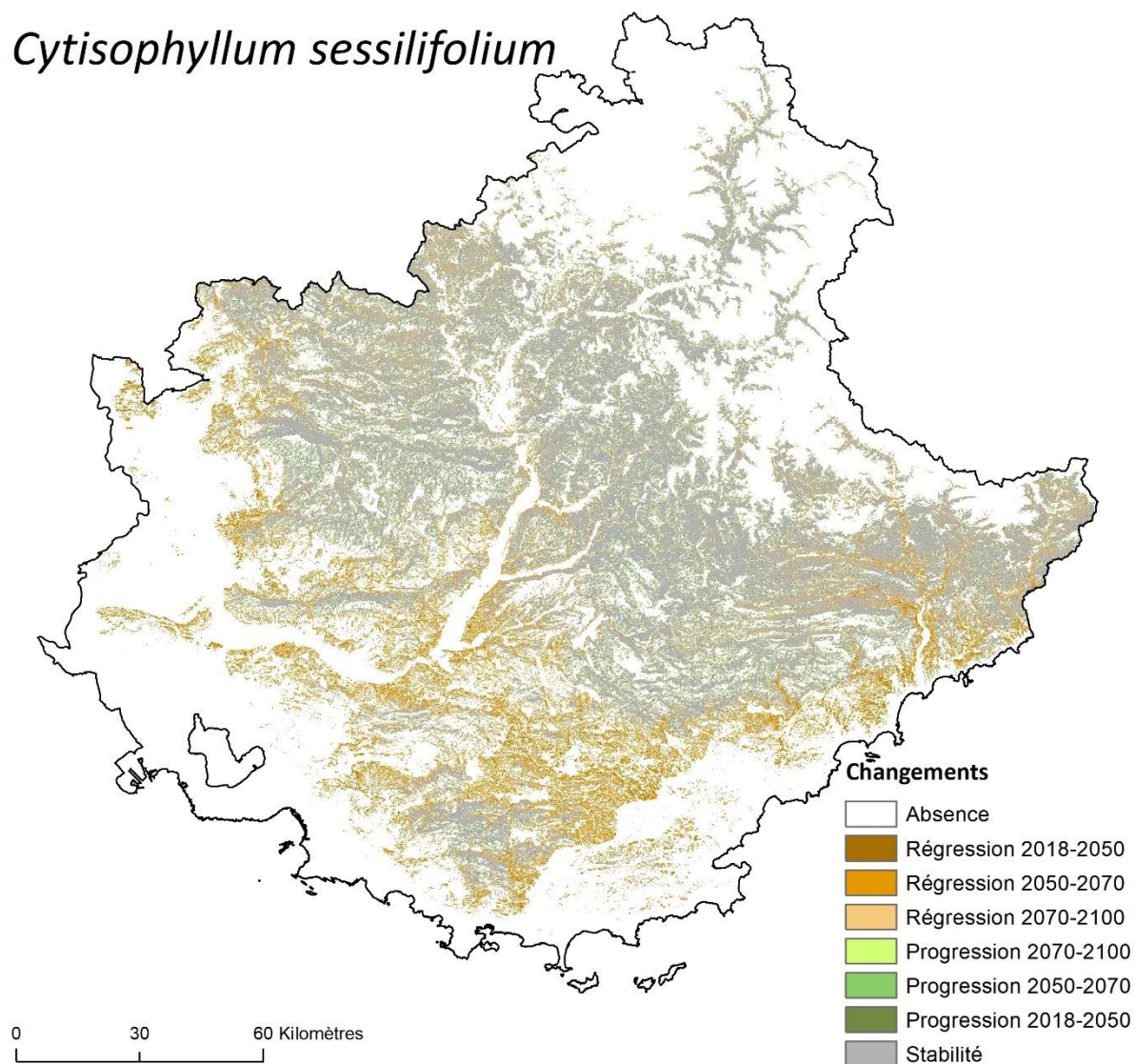


Figure A.8.4.58. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Cytisophyllum sessilifolium

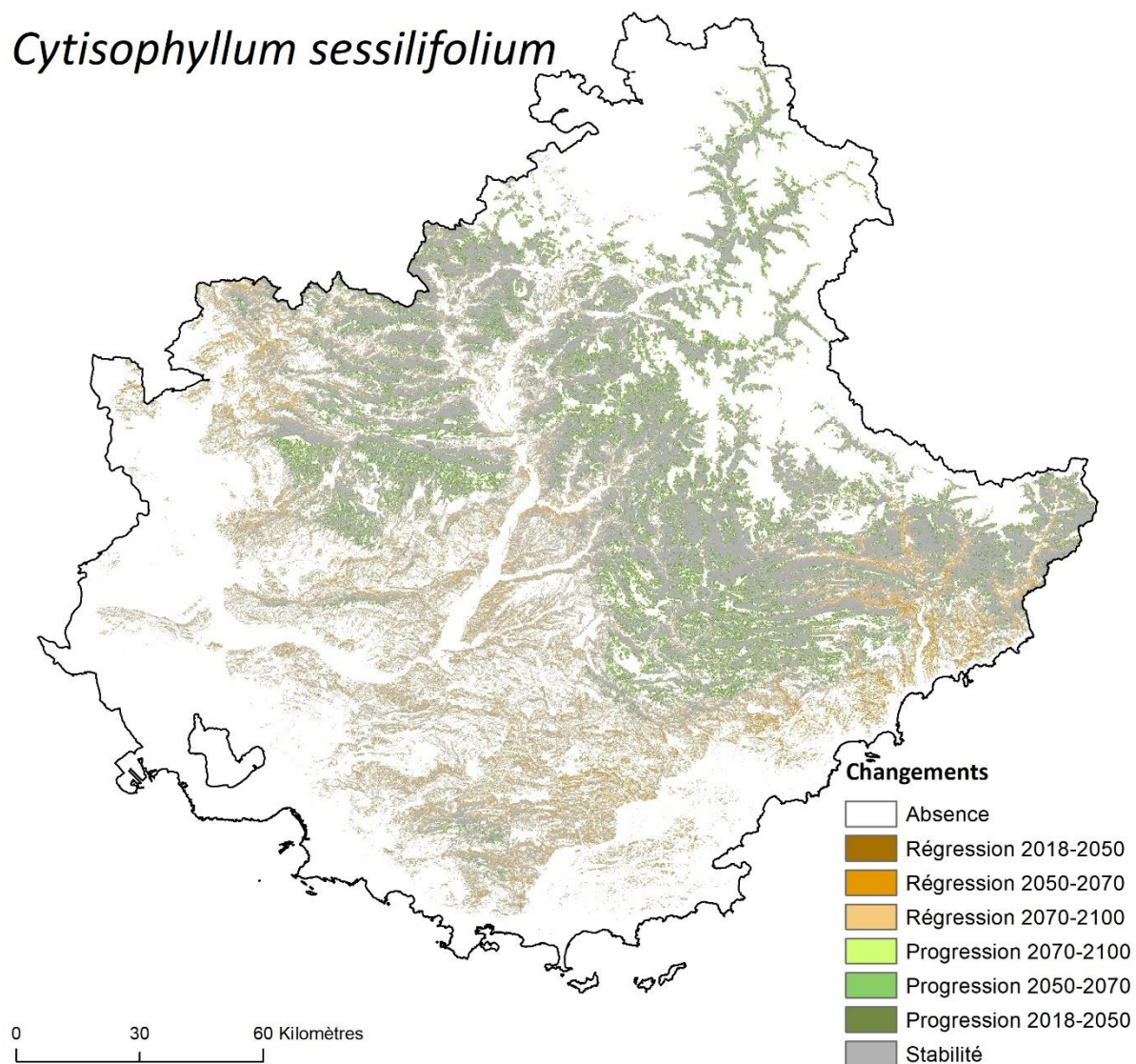


Figure A.8.4.59. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Cytisophyllum sessilifolium

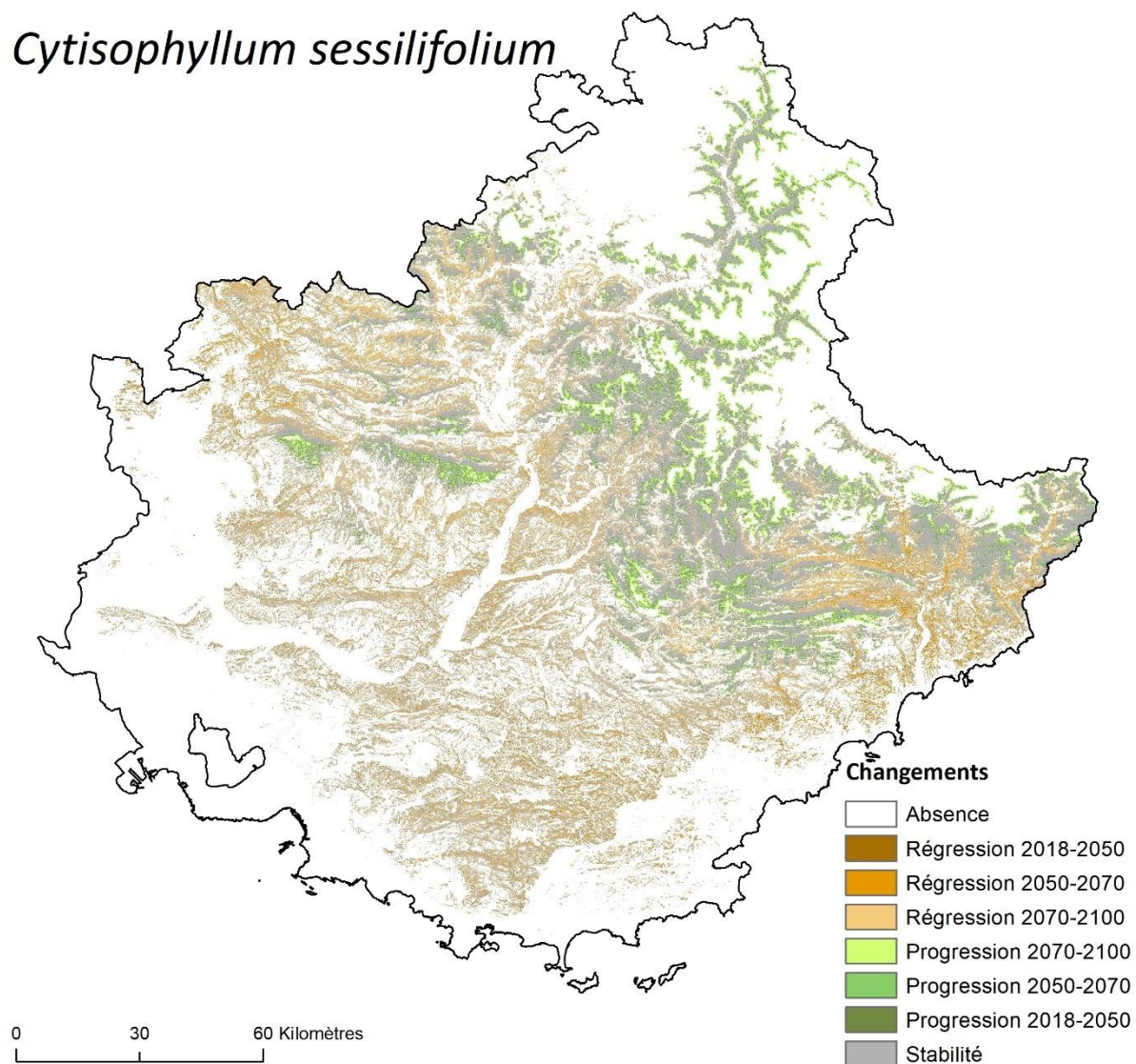


Figure A.8.4.60. Changements de la répartition de *Cytisophyllum sessilifolium* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Juniperus oxycedrus

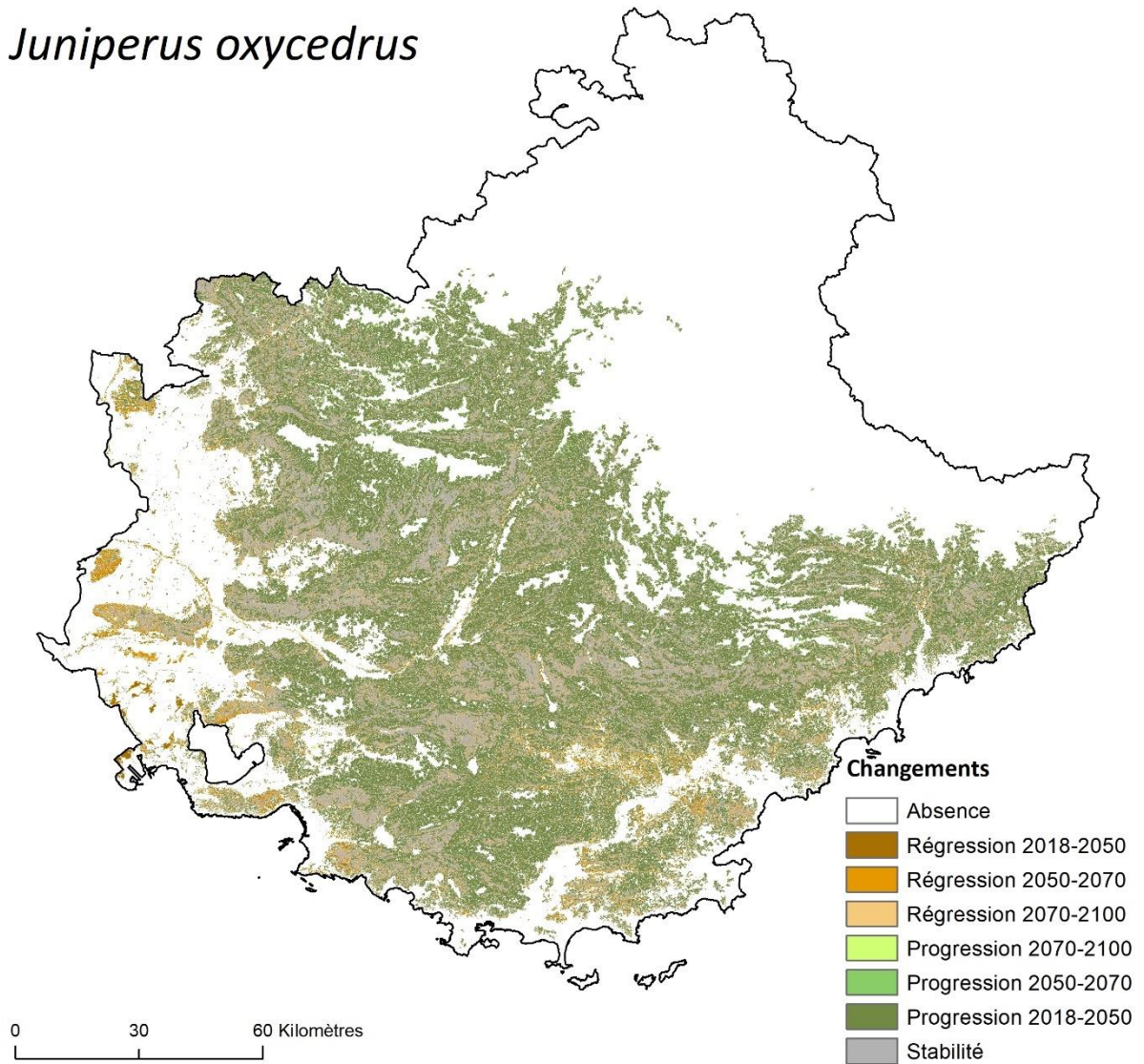


Figure A.8.4.61. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Juniperus oxycedrus

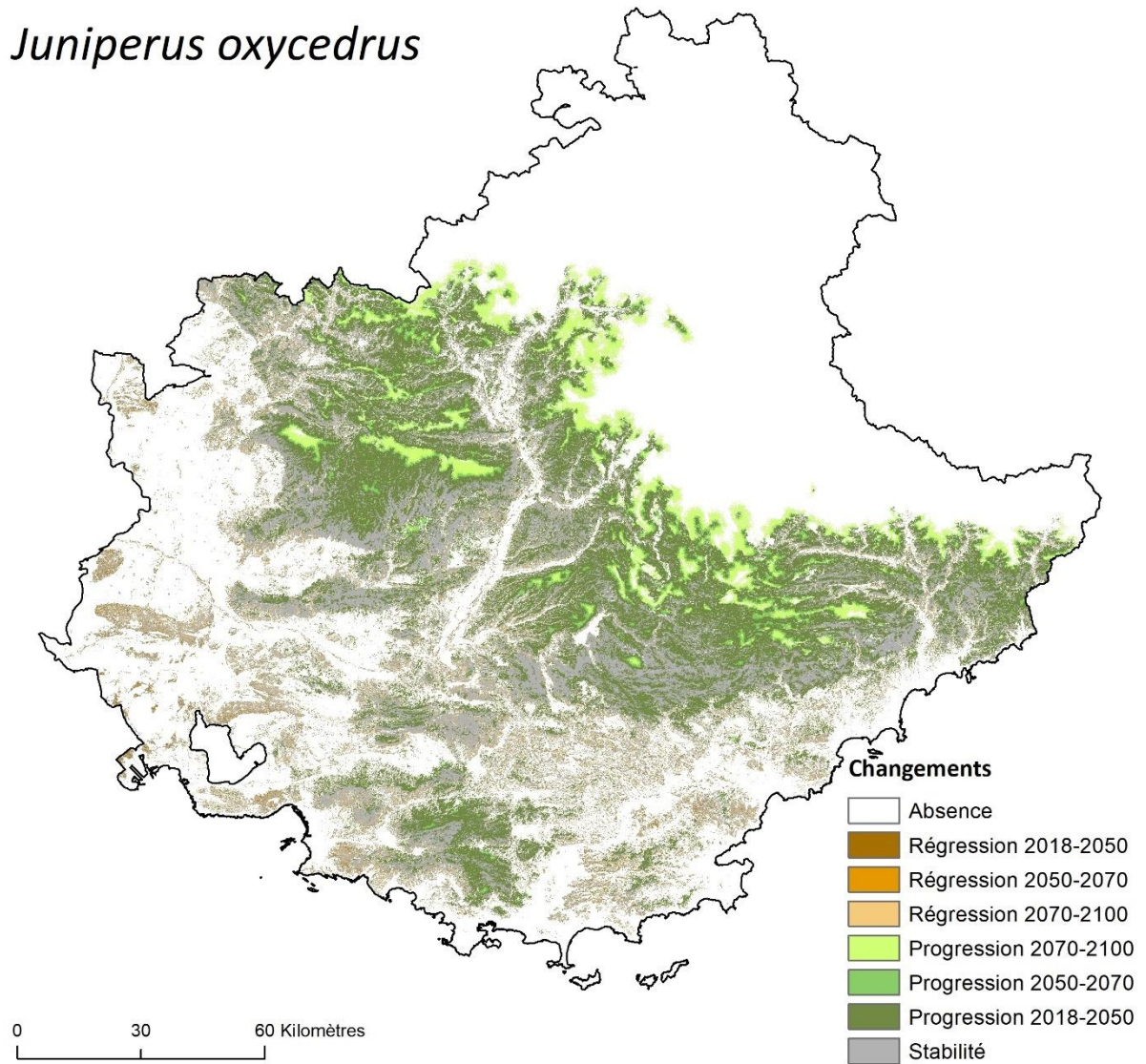


Figure A.8.4.62. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Juniperus oxycedrus

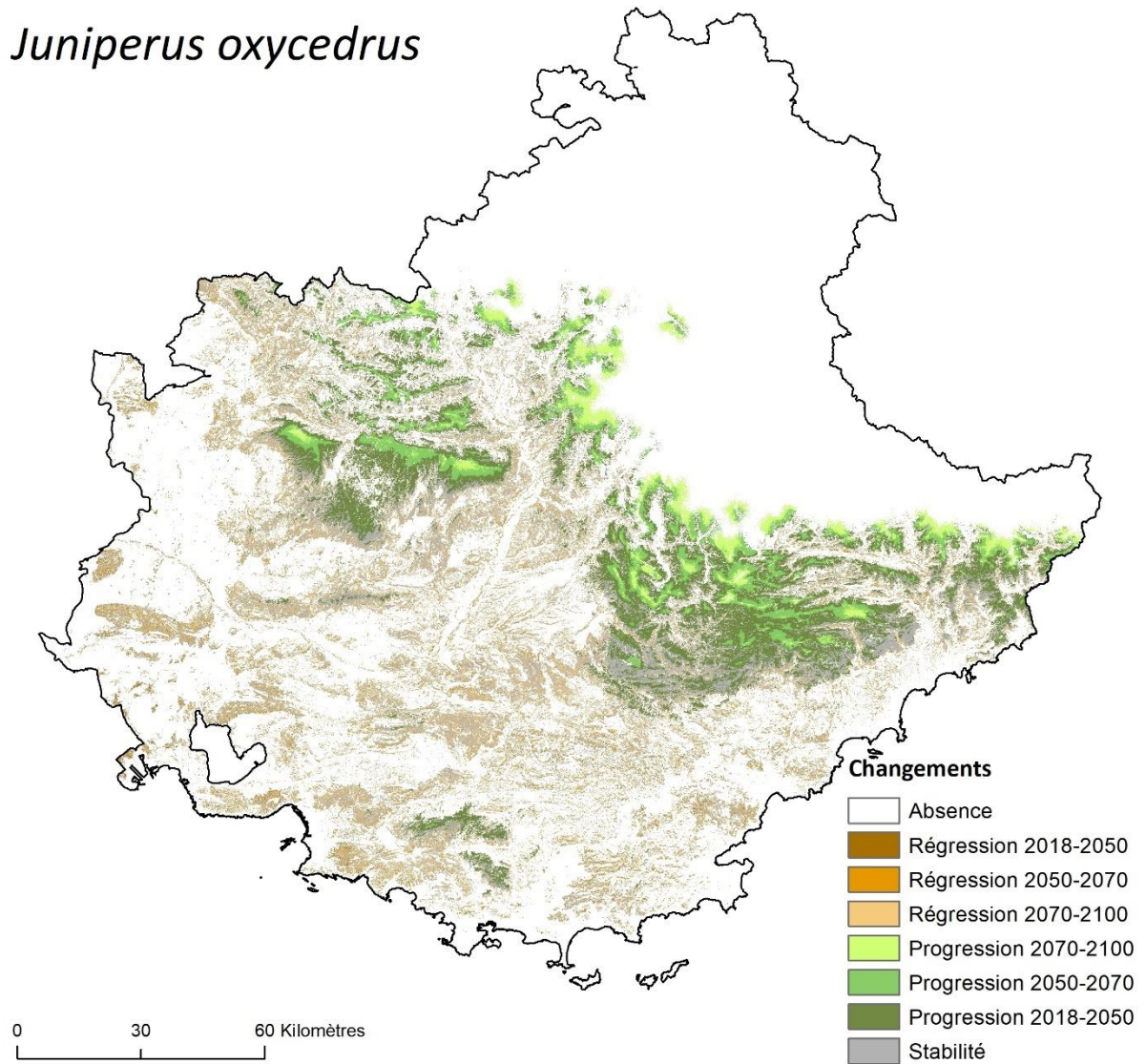


Figure A.8.4.63. Changements de la répartition de *Juniperus oxycedrus* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Ostrya carpinifolia

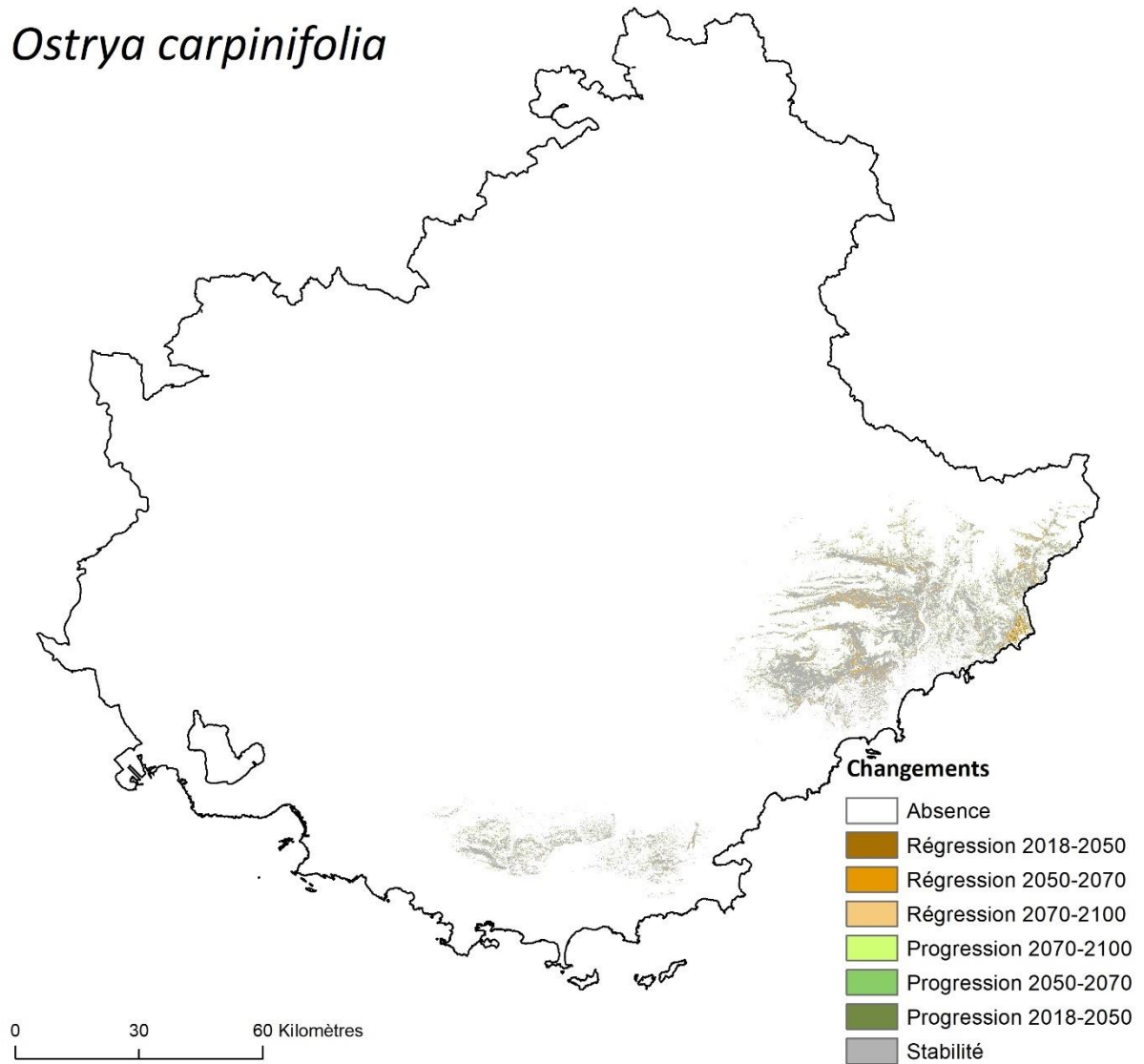


Figure A.8.4.64. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Ostrya carpinifolia

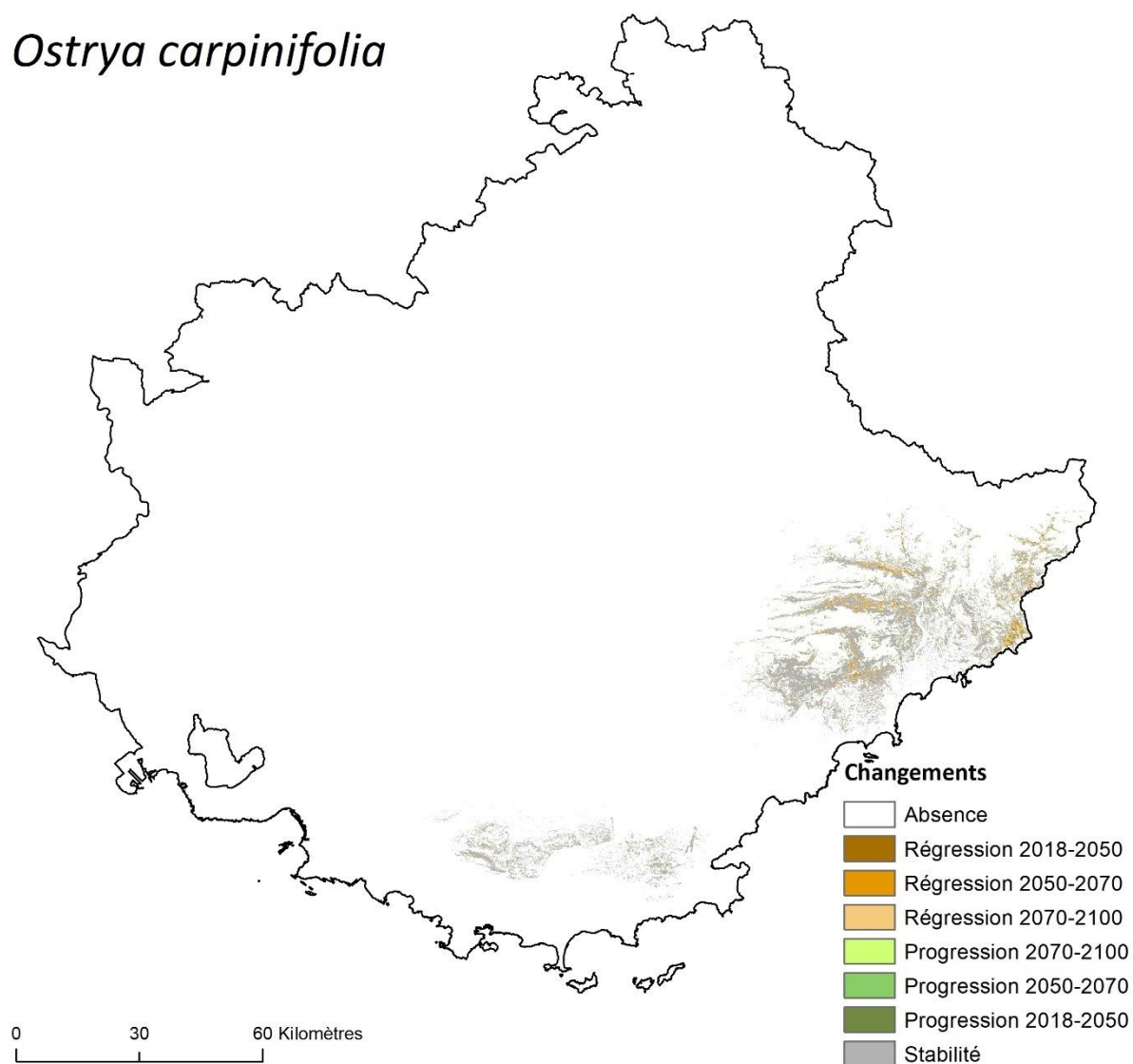


Figure A.8.4.65. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Ostrya carpinifolia

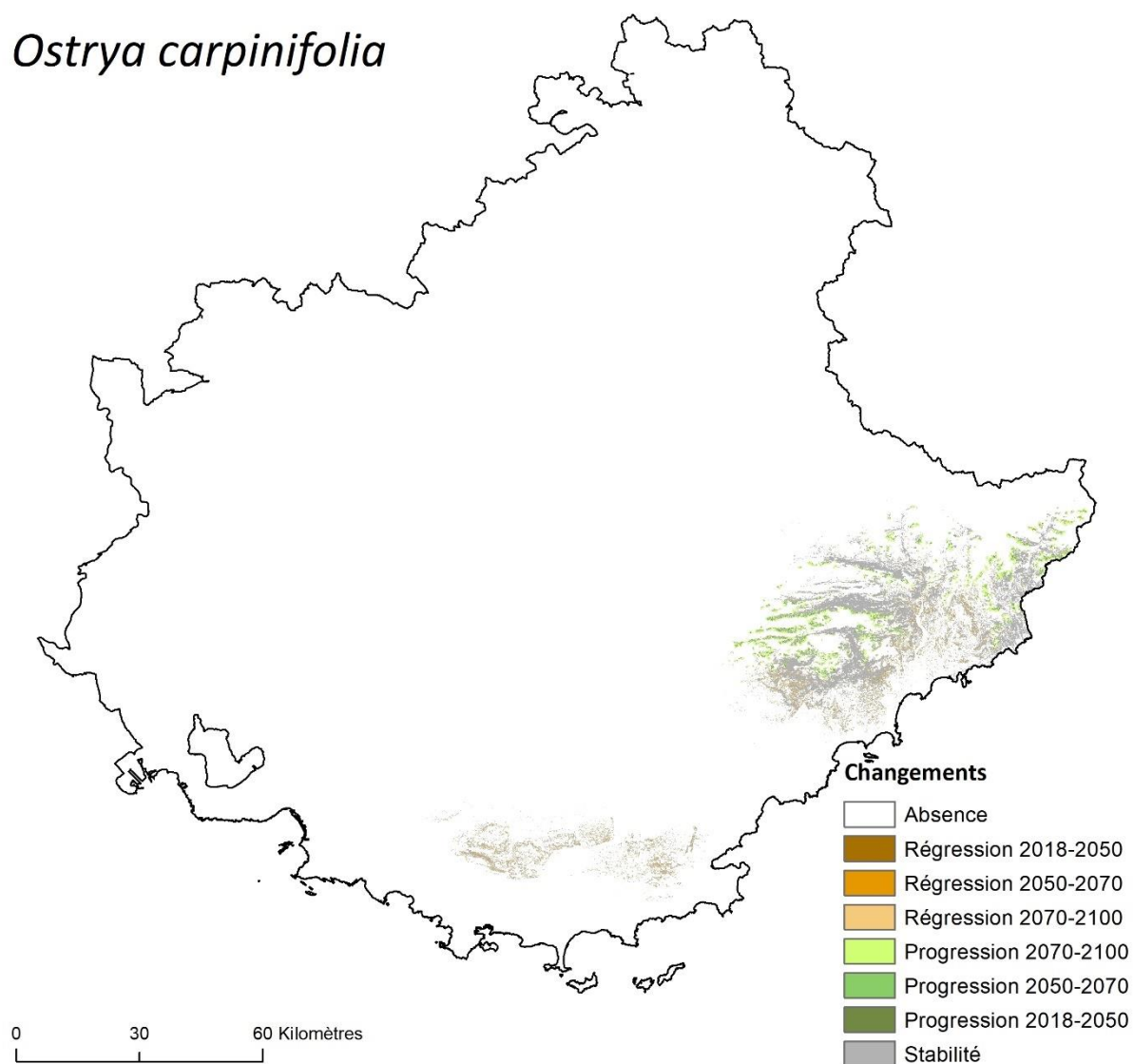


Figure A.8.4.66. Changements de la répartition d'*Ostrya carpinifolia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Pinus cembra

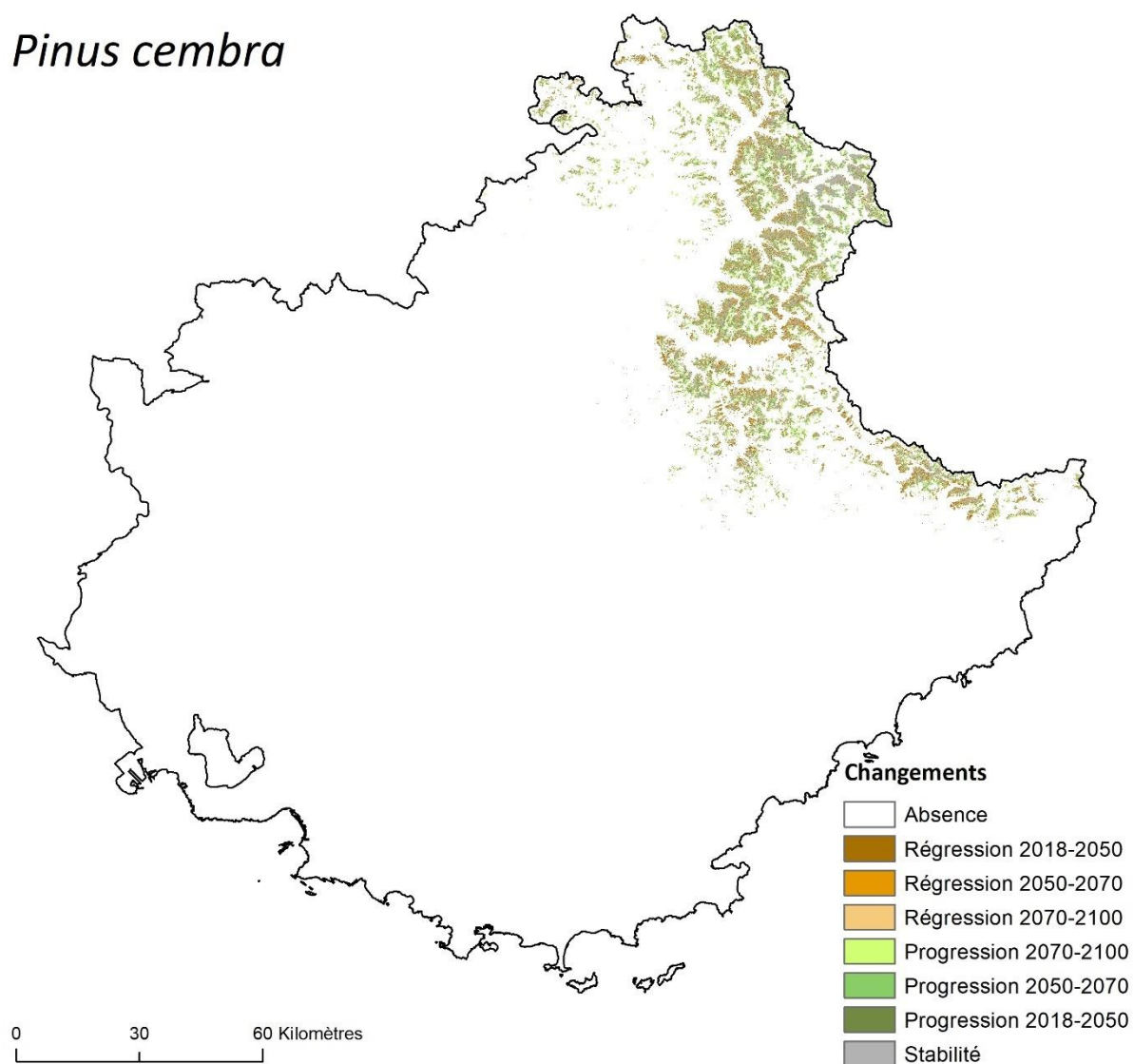


Figure A.8.4.67. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Pinus cembra

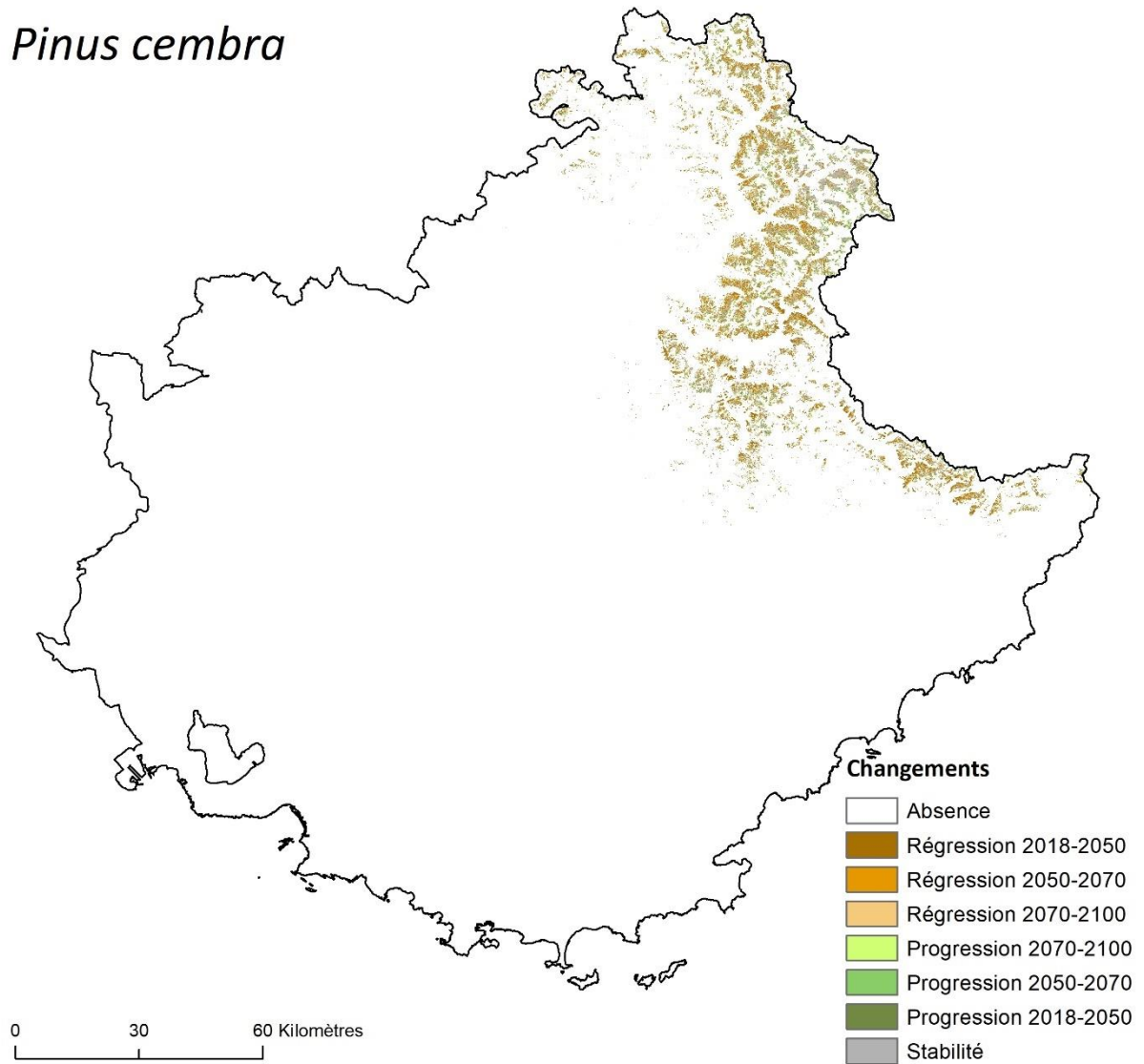


Figure A.8.4.68. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Pinus cembra

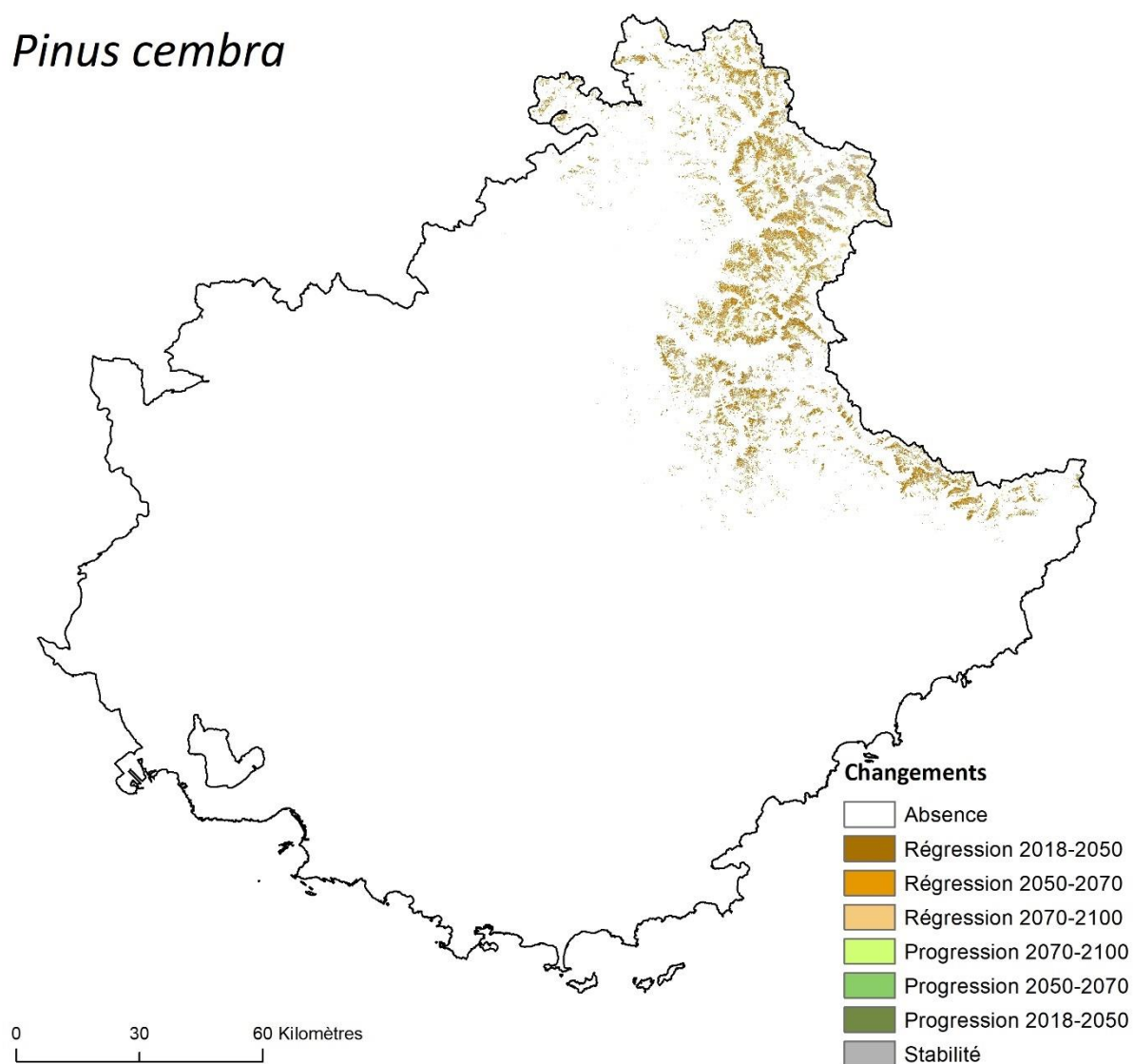


Figure A.8.4.69. Changements de la répartition de *Pinus cembra* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Pinus uncinata

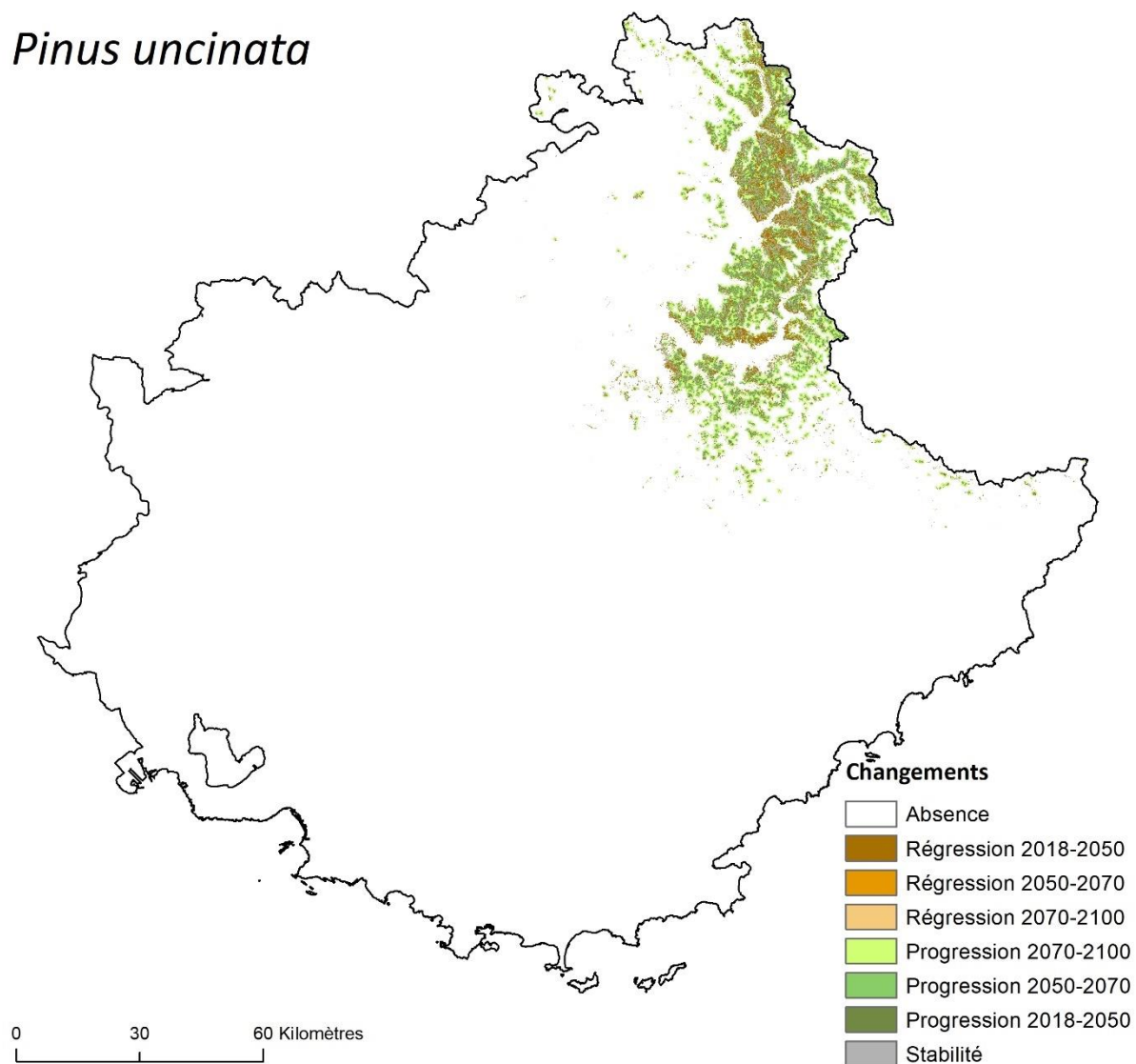


Figure A.8.4.70. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Pinus uncinata

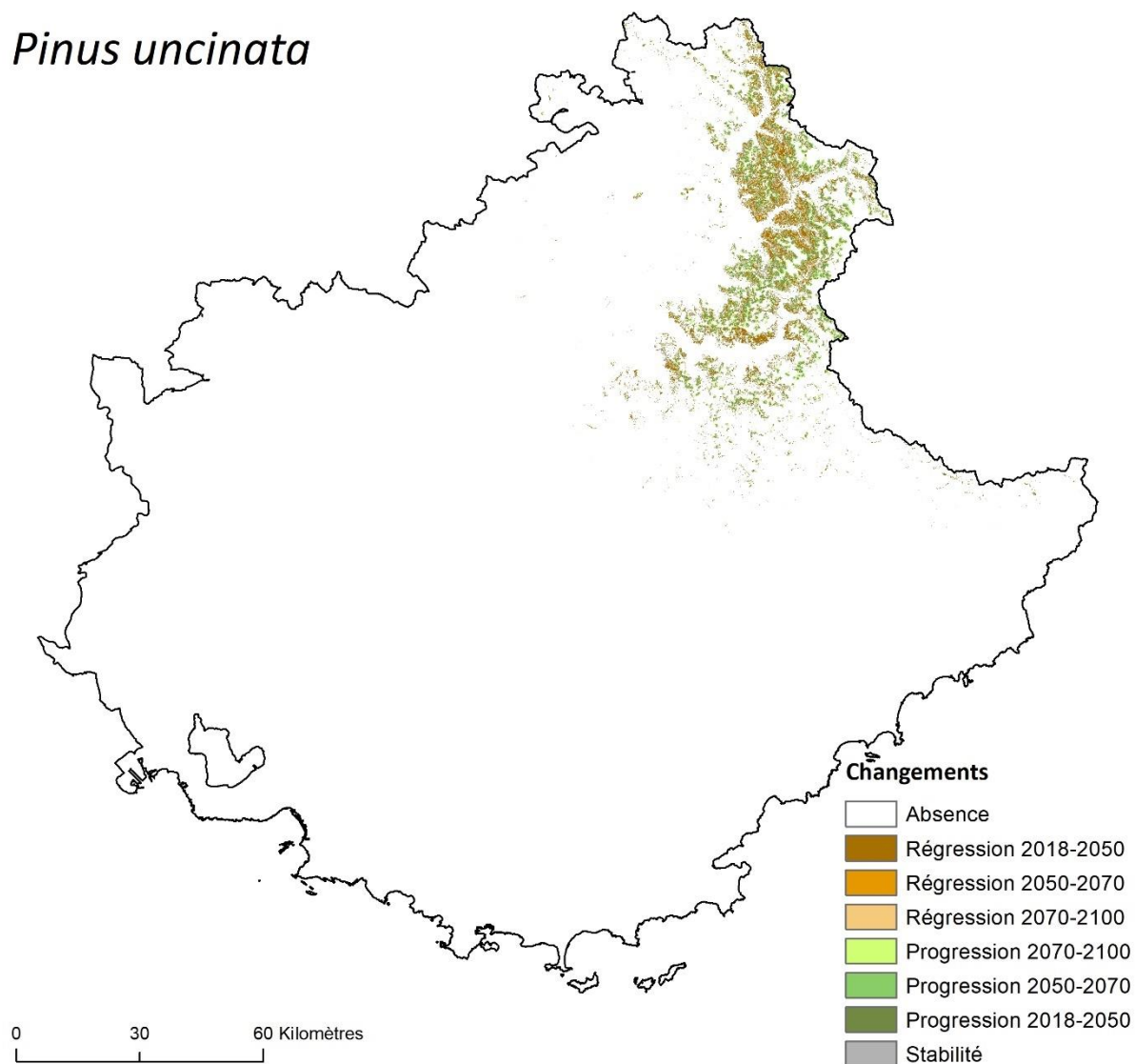


Figure A.8.4.71. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Pinus uncinata

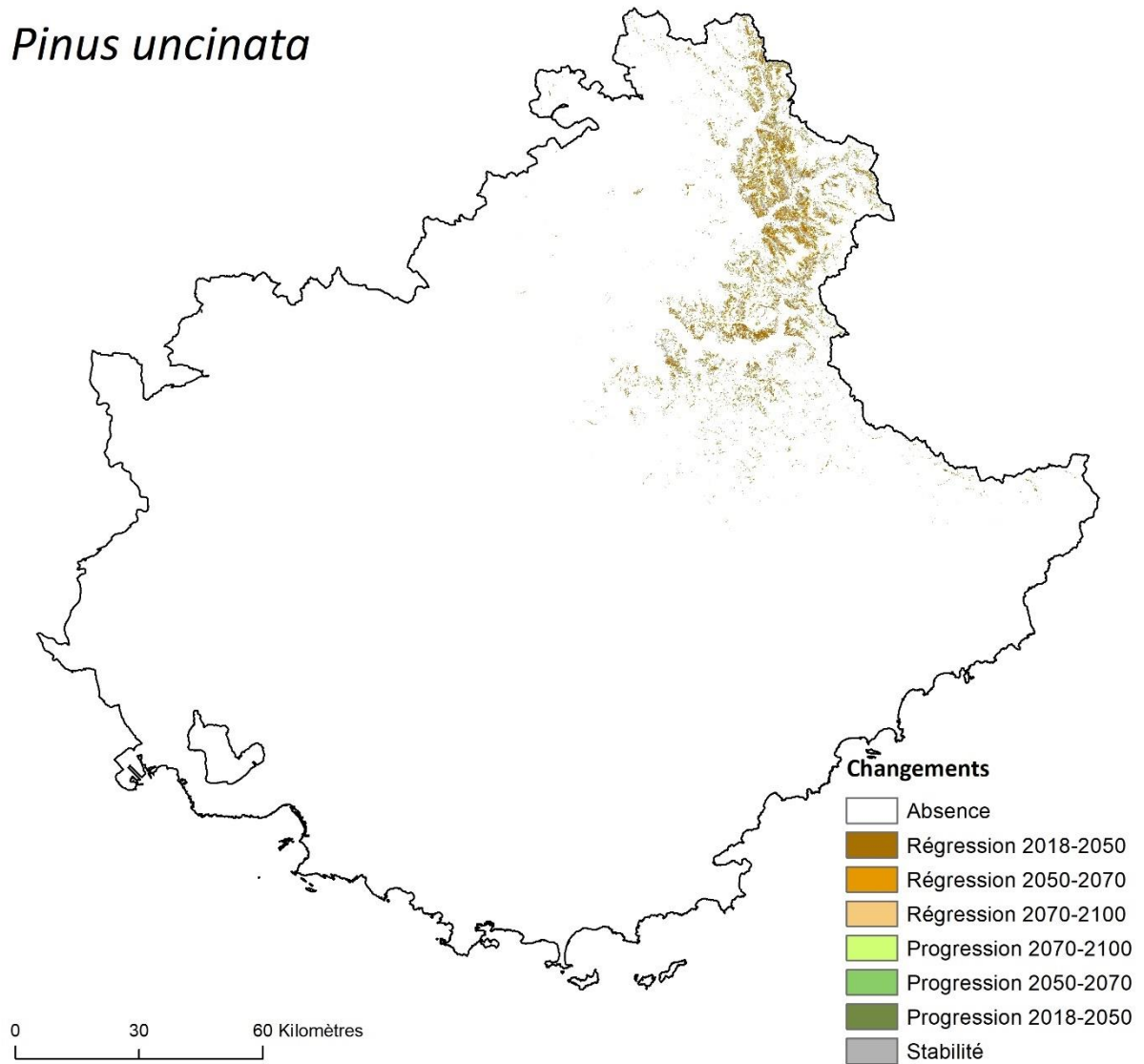


Figure A.8.4.72. Changements de la répartition de *Pinus uncinata* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Quercus pubescens

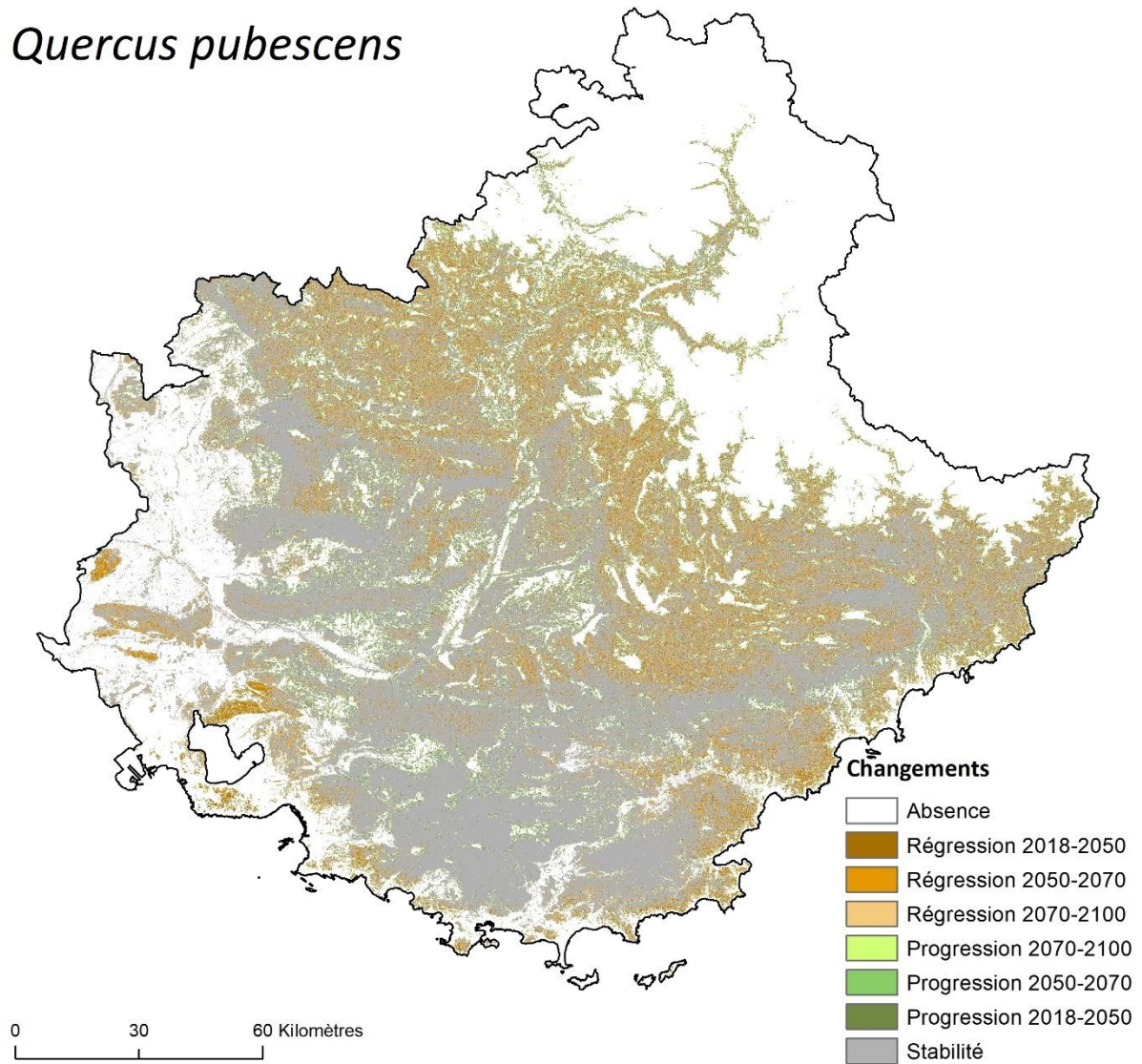


Figure A.8.4.73. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Quercus pubescens

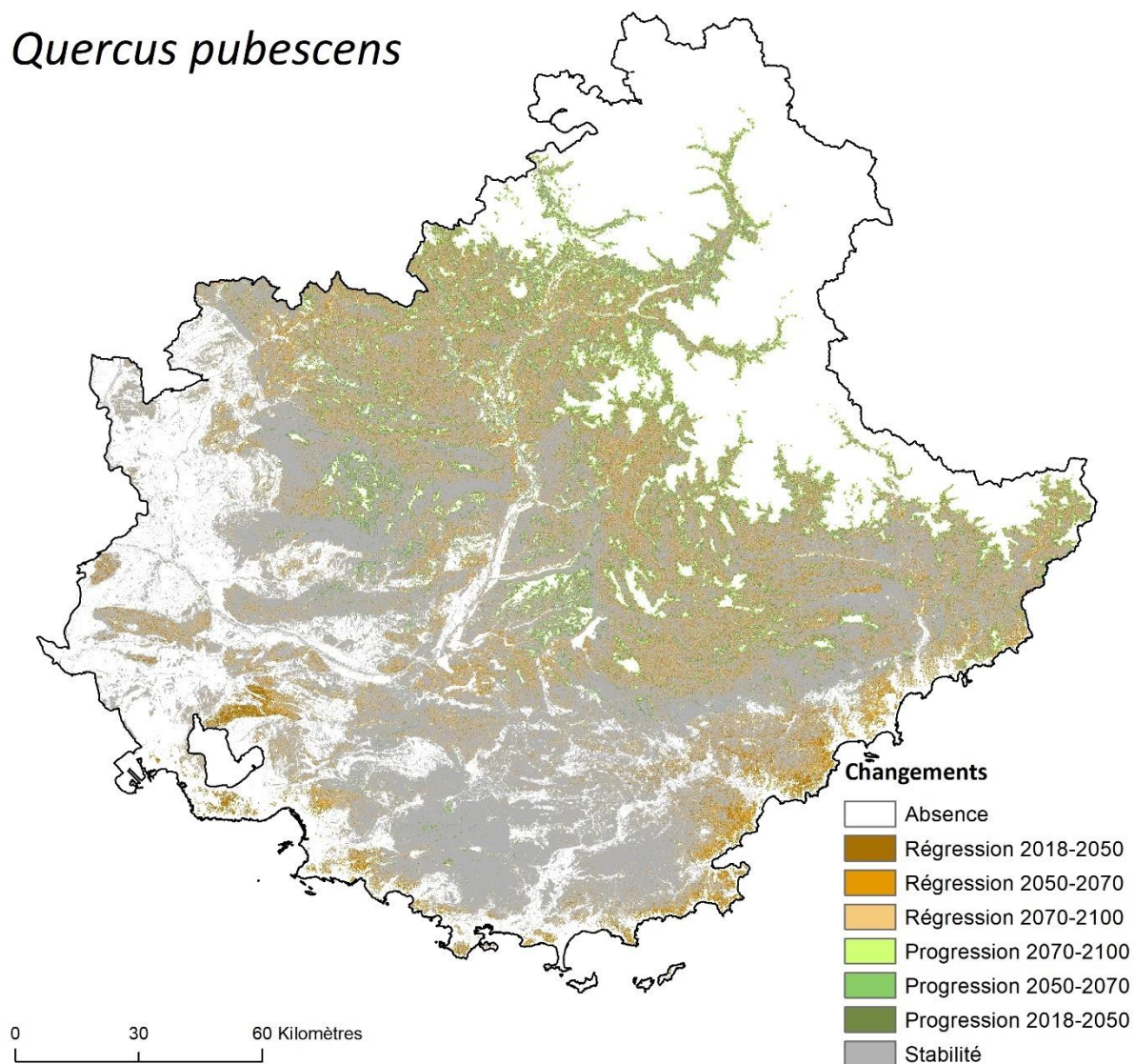


Figure A.8.4.74. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Quercus pubescens

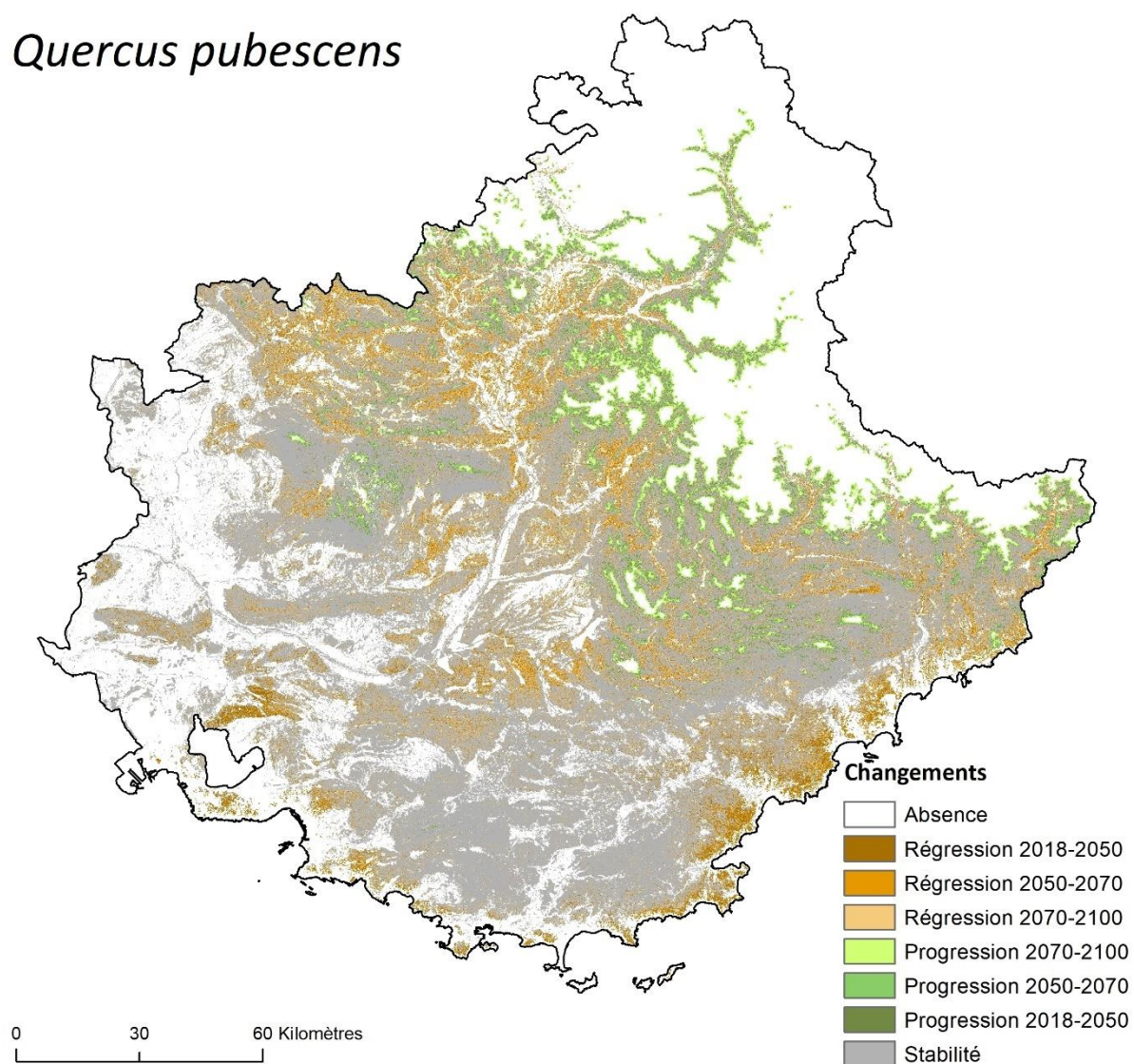


Figure A.8.4.75. Changements de la répartition de *Quercus pubescens* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Sorbus aria

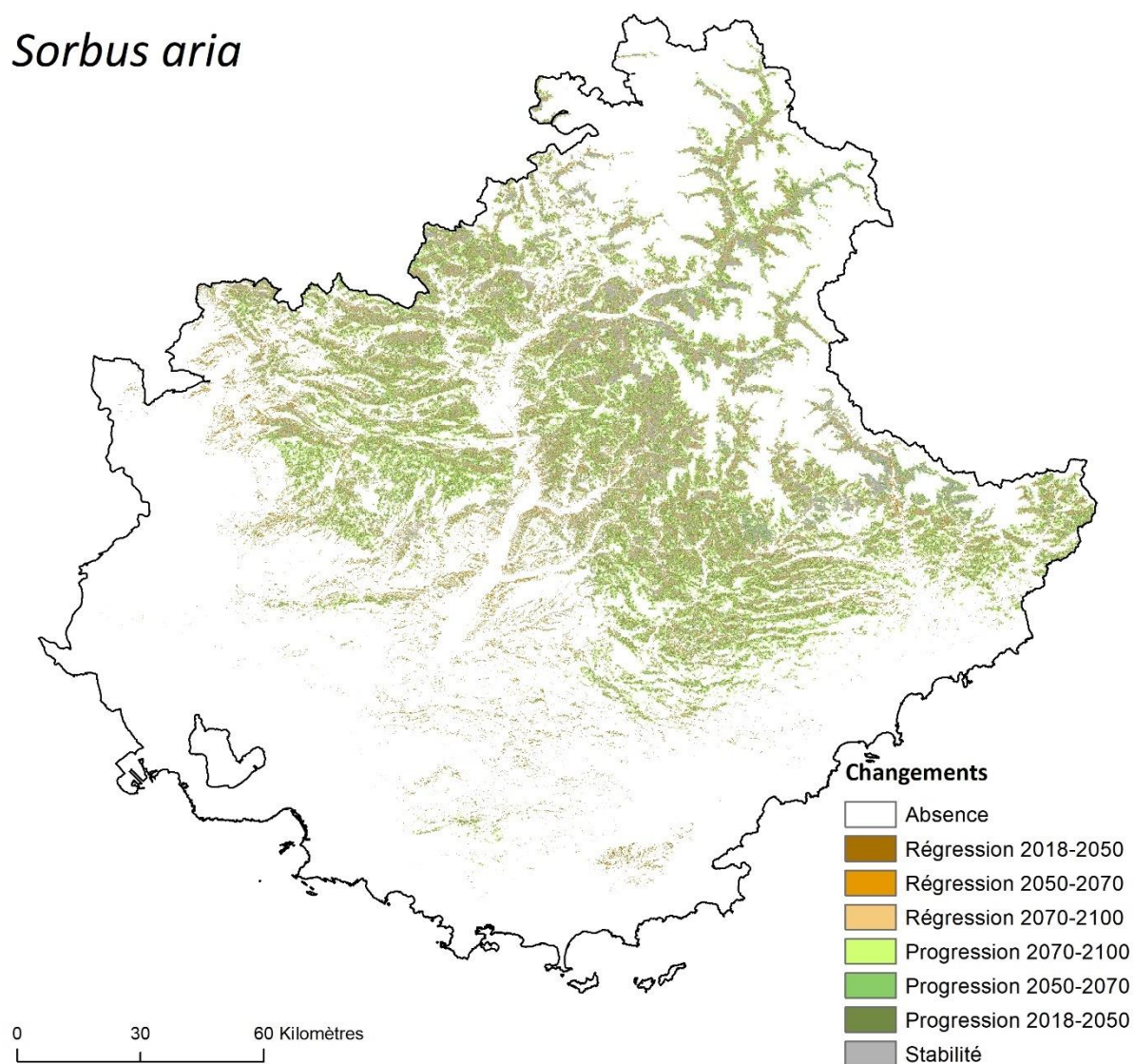


Figure A.8.4.76. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Sorbus aria

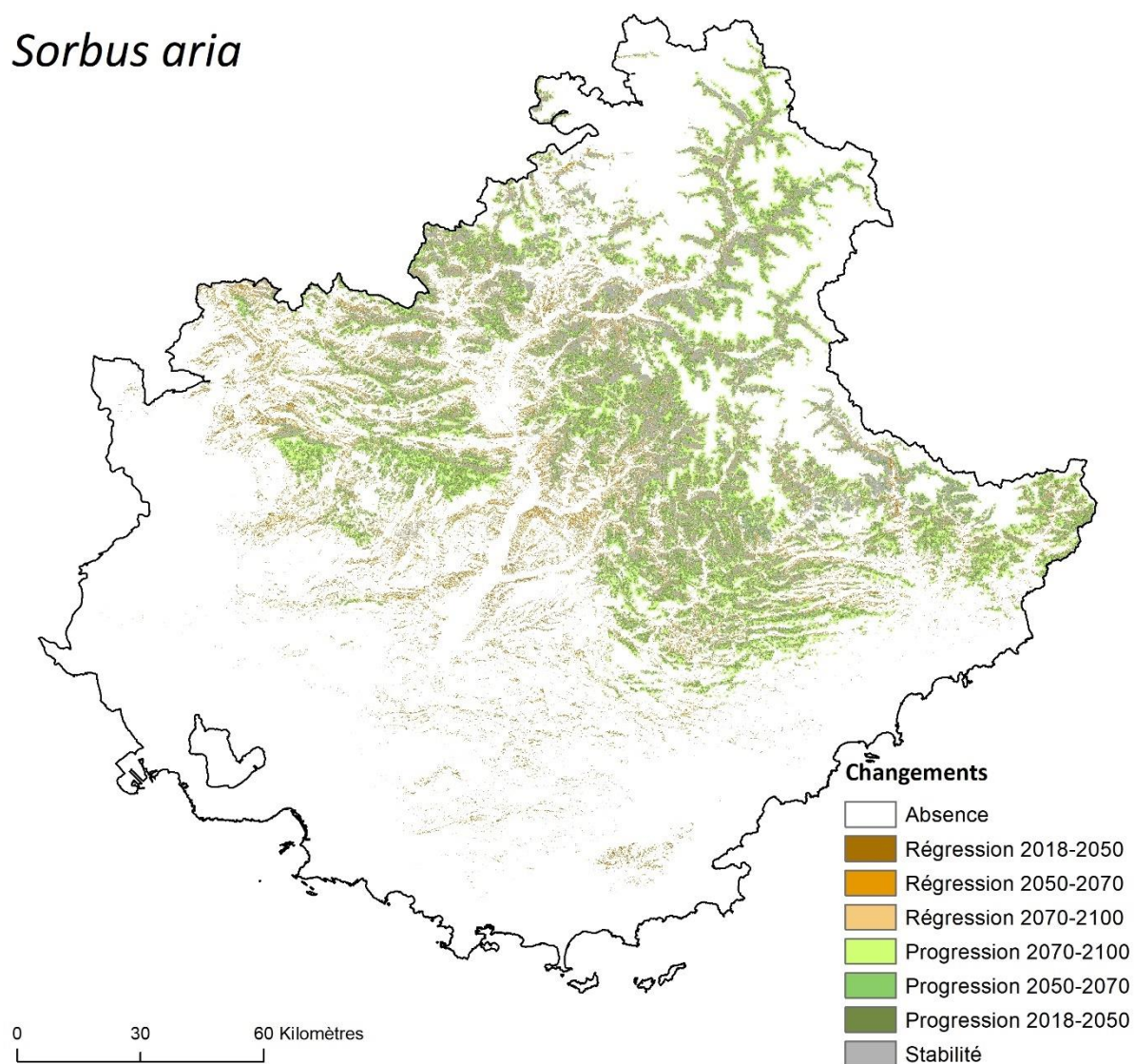


Figure A.8.4.77. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Sorbus aria

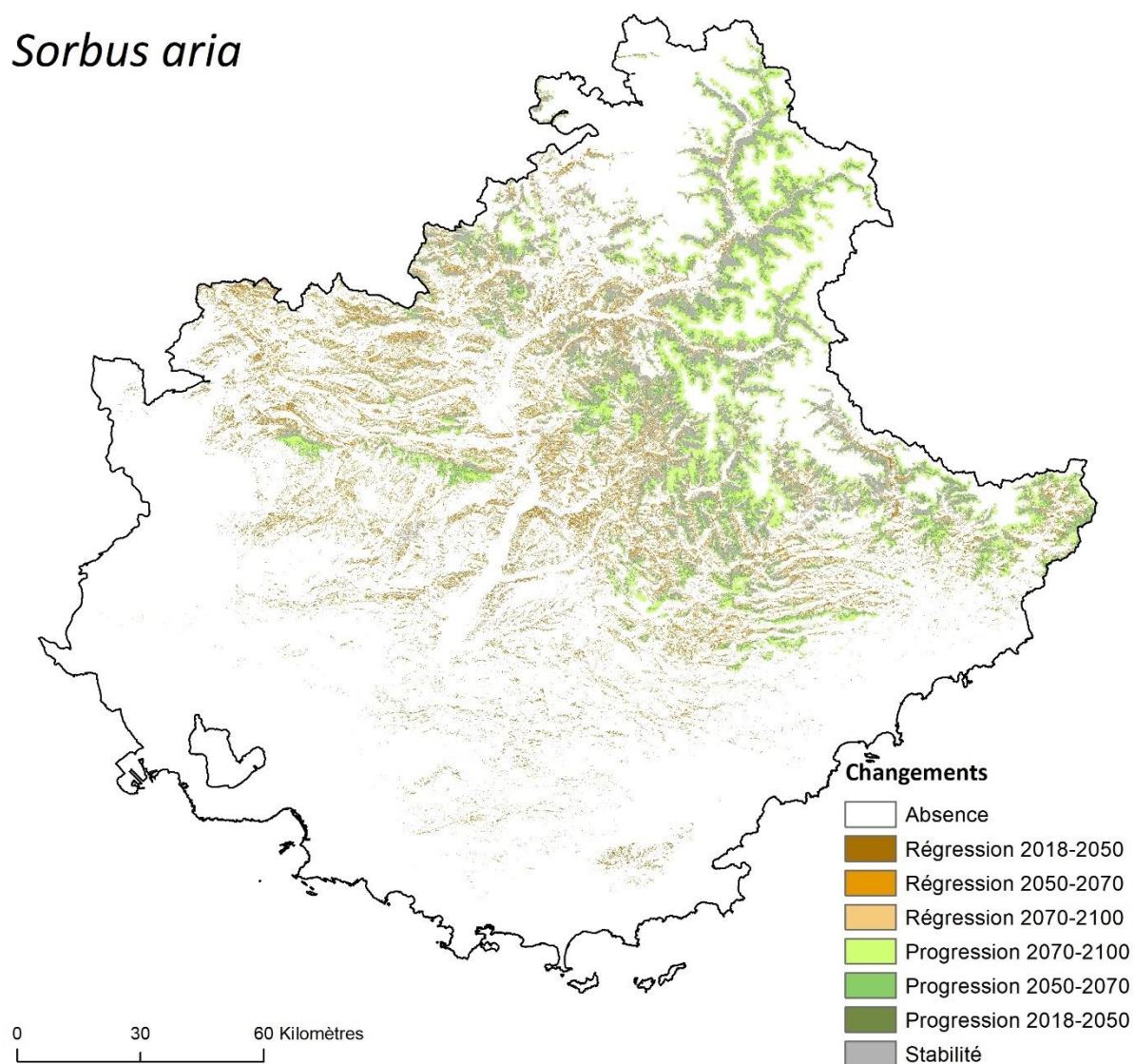


Figure A.8.4.78. Changements de la répartition de *Sorbus aria* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Sorbus aucuparia

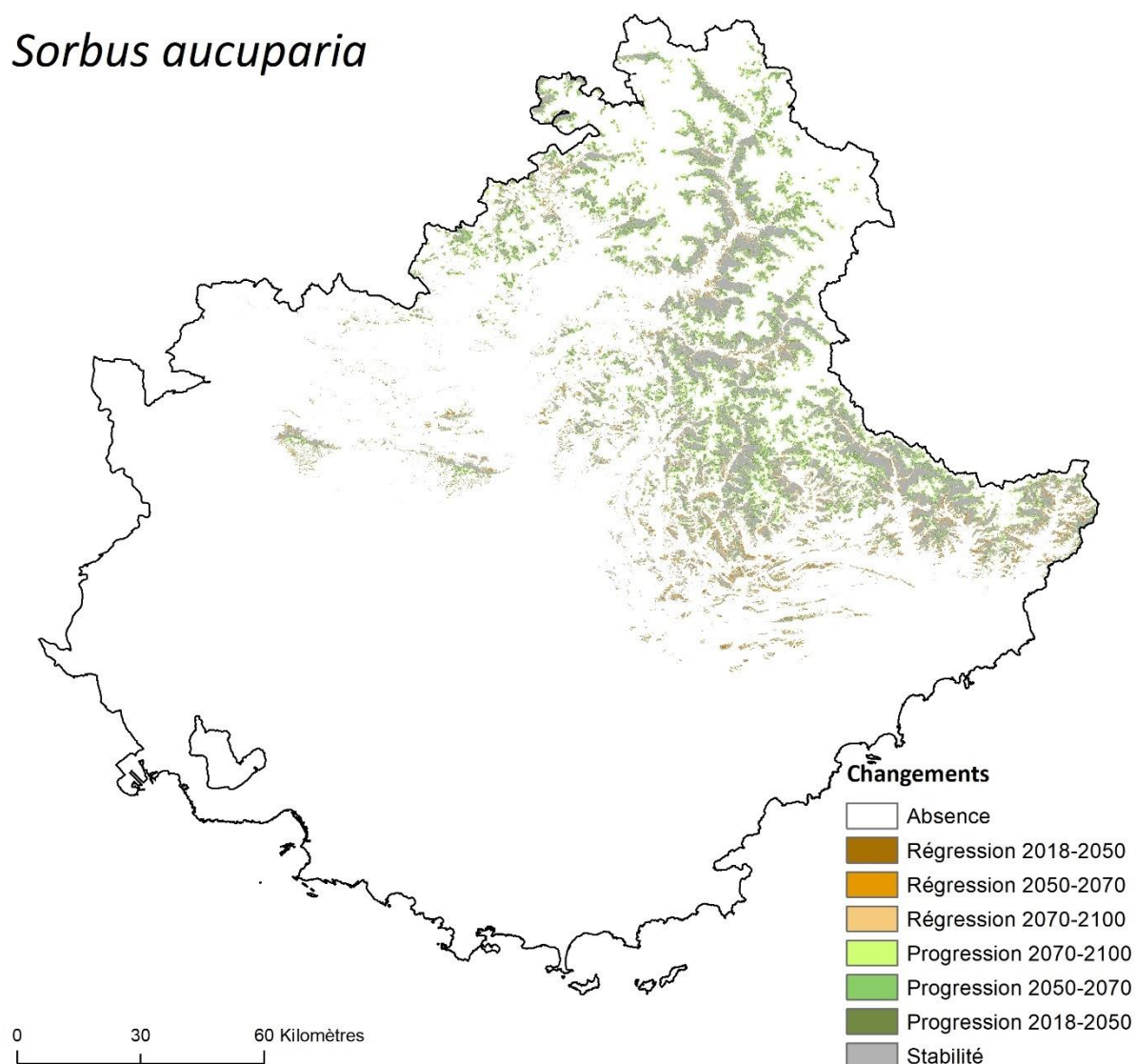


Figure A.8.4.79. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP2.6.

Sorbus aucuparia

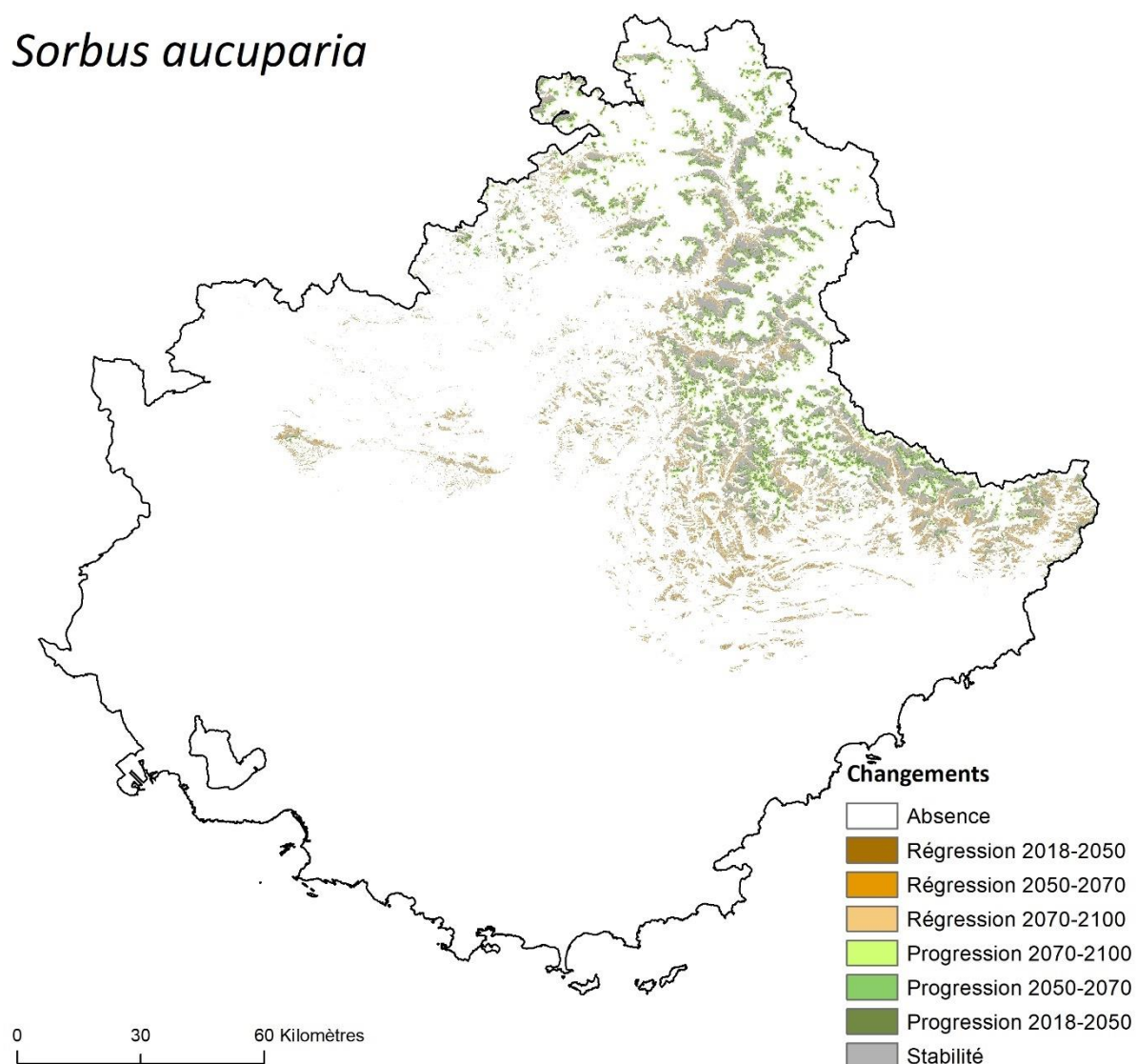


Figure A.8.4.80. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP4.5.

Sorbus aucuparia

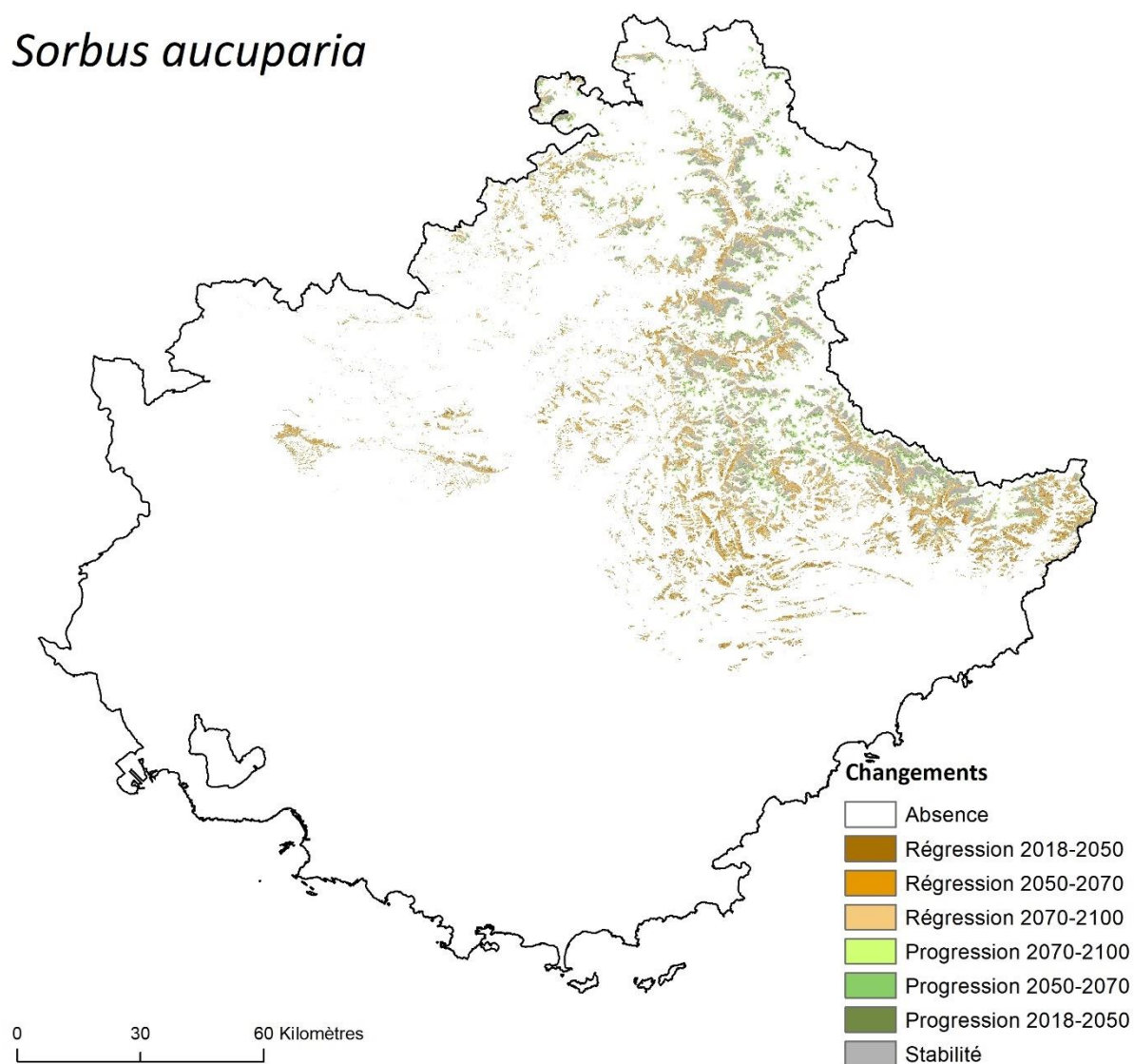
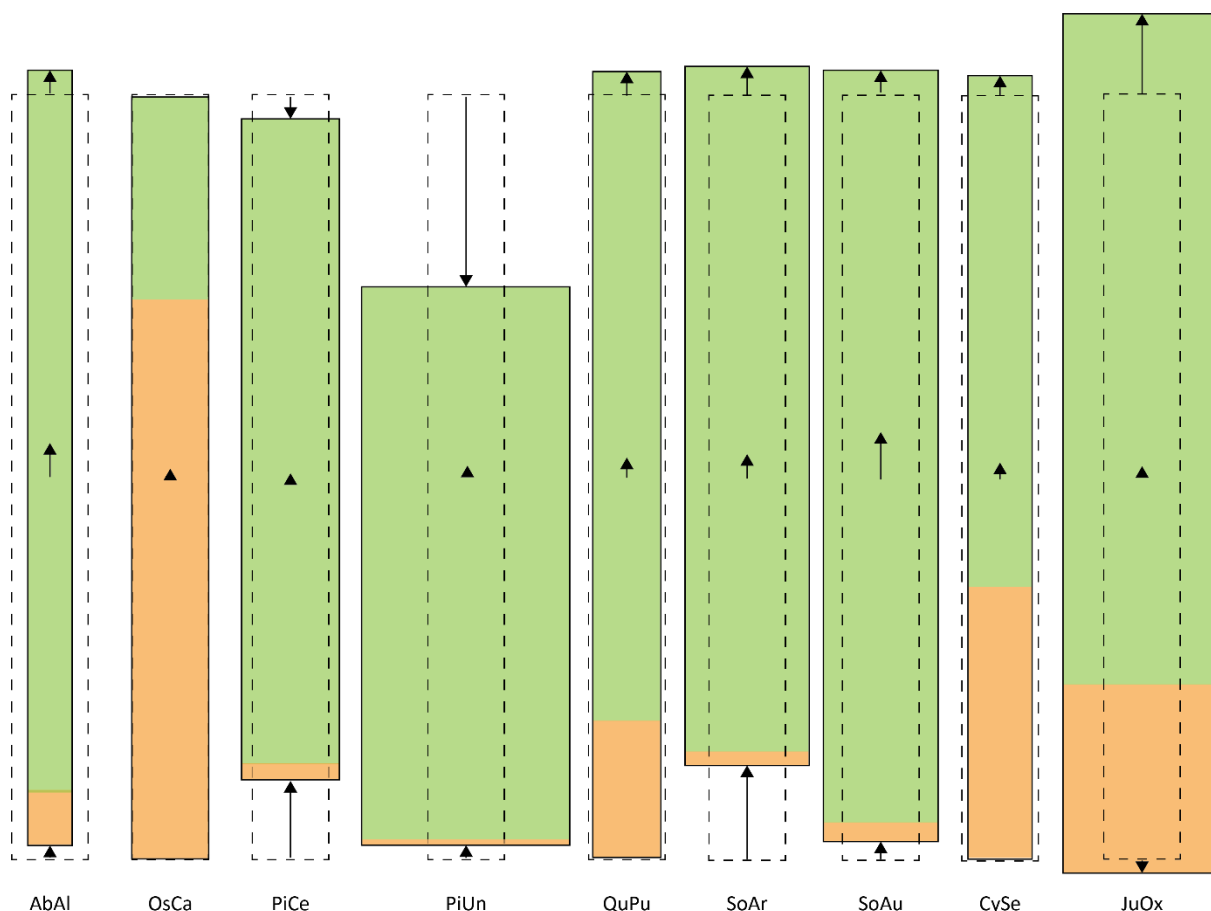


Figure A.8.4.81. Changements de la répartition de *Sorbus aucuparia* dans le Sud-Est de la France aux trois horizons temporels étudiés selon le scénario RCP8.5.

Annexe 8.5. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100.

Liste des figures

- Figure A.8.5.1. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP2.6..... 433
- Figure A.8.5.2. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP4.5..... 434
- Figure A.8.5.3. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP8.5..... 435



Aide à l'interprétation :

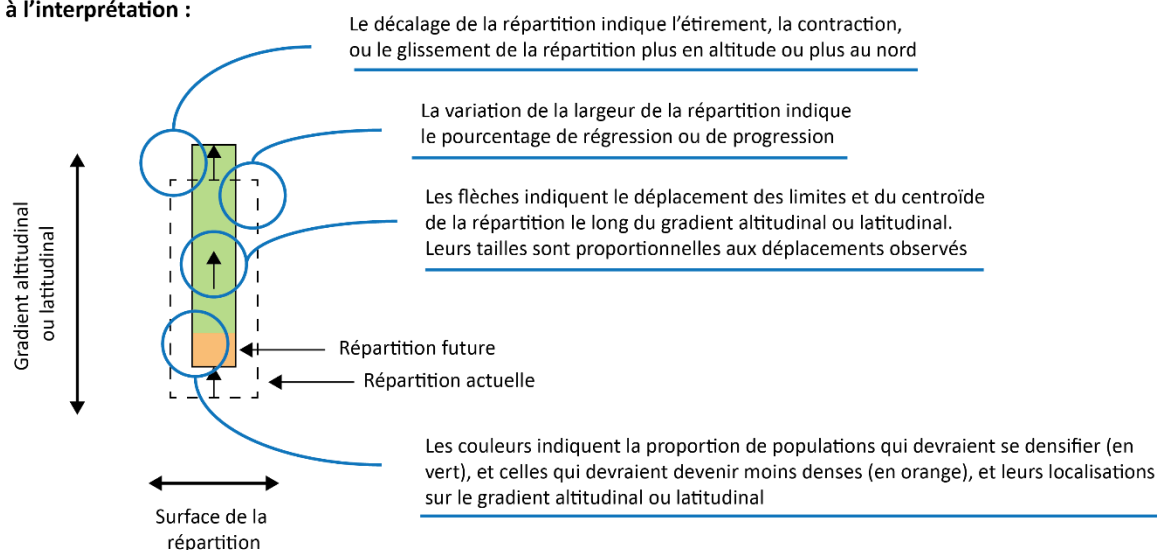
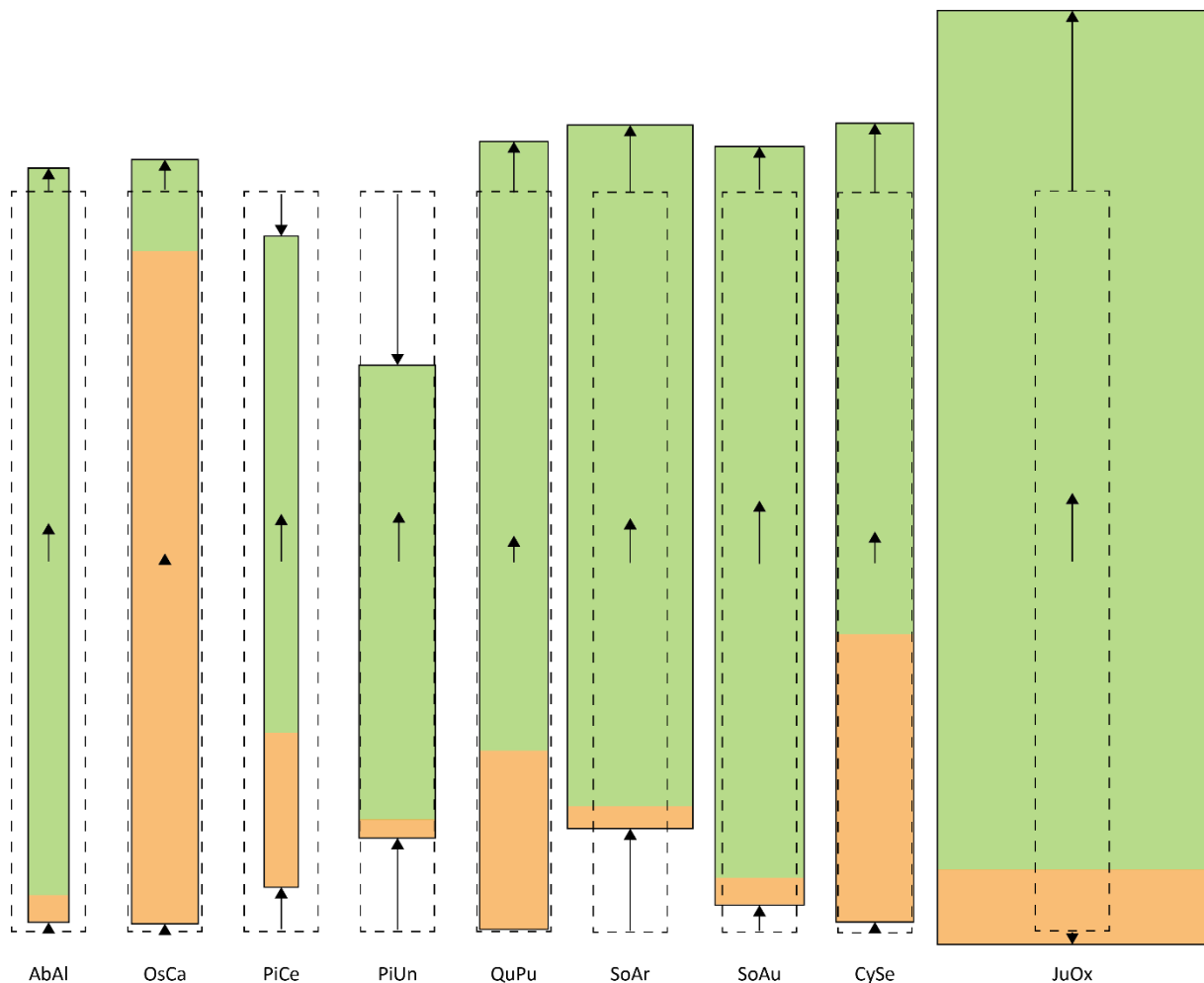


Figure A.8.5.1. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP2.6.



Aide à l'interprétation :

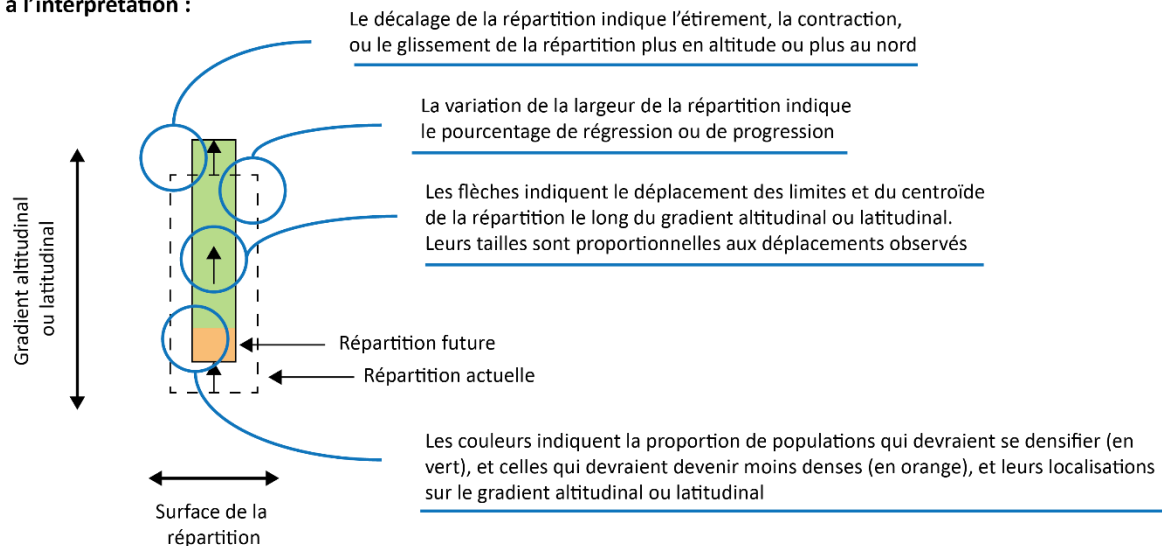
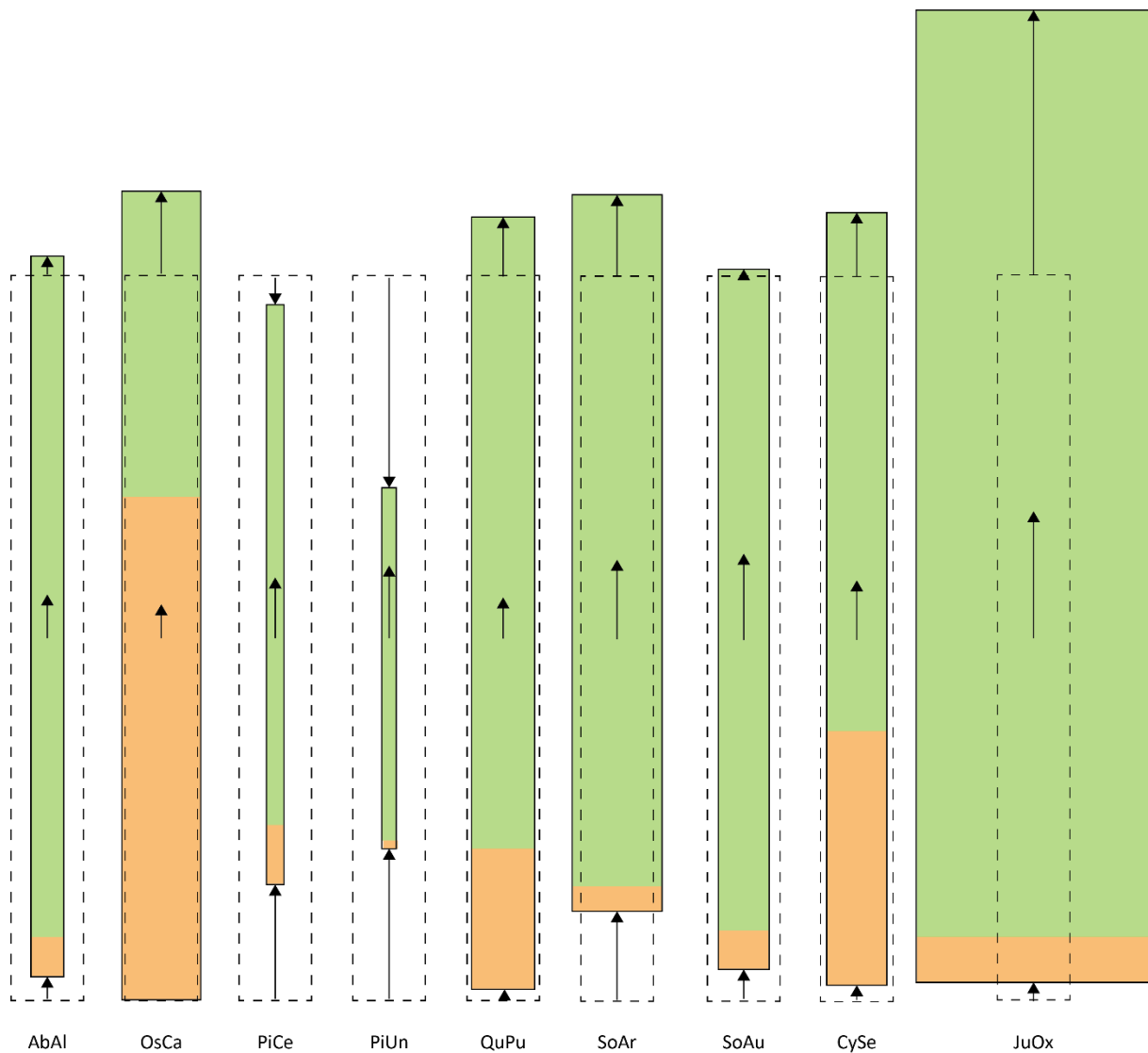


Figure A.8.5.2. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2100 d'après le scénario RCP4.5.



Aide à l'interprétation :

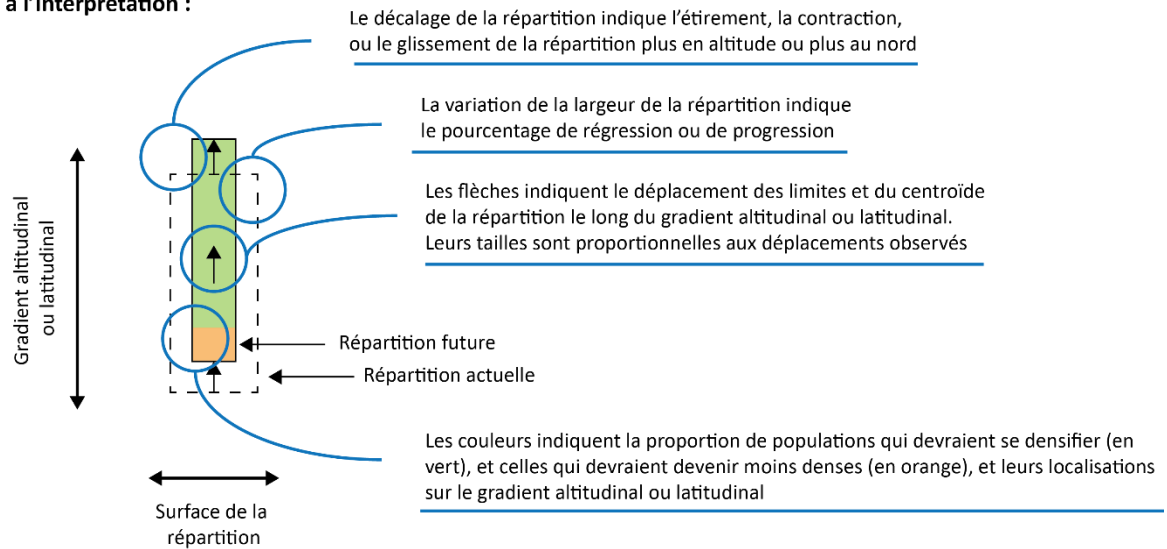


Figure A.8.5.3. Schéma synthétique des changements et des dynamiques spatiales engendrés par le changement global sur les espèces étudiées à l'horizon 2010 d'après le scénario RCP8.5.

Annexe 8.6. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité des espèces étudiées à l'horizon 2100.

Liste des figures

Figure A.8.6.1. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d' <i>Abies alba</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	439
Figure A.8.6.2. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d' <i>Abies alba</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	440
Figure A.8.6.3. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d' <i>Abies alba</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	441
Figure A.8.6.4. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	442
Figure A.8.6.5. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	443
Figure A.8.6.6. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Cytisophyllum sessilifolium</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	444
Figure A.8.6.7. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Juniperus oxycedrus</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	445
Figure A.8.6.8. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Juniperus oxycedrus</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	446
Figure A.8.6.9. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Juniperus oxycedrus</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	447
Figure A.8.6.10. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d' <i>Ostrya carpinifolia</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	448
Figure A.8.6.11. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d' <i>Ostrya carpinifolia</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	449

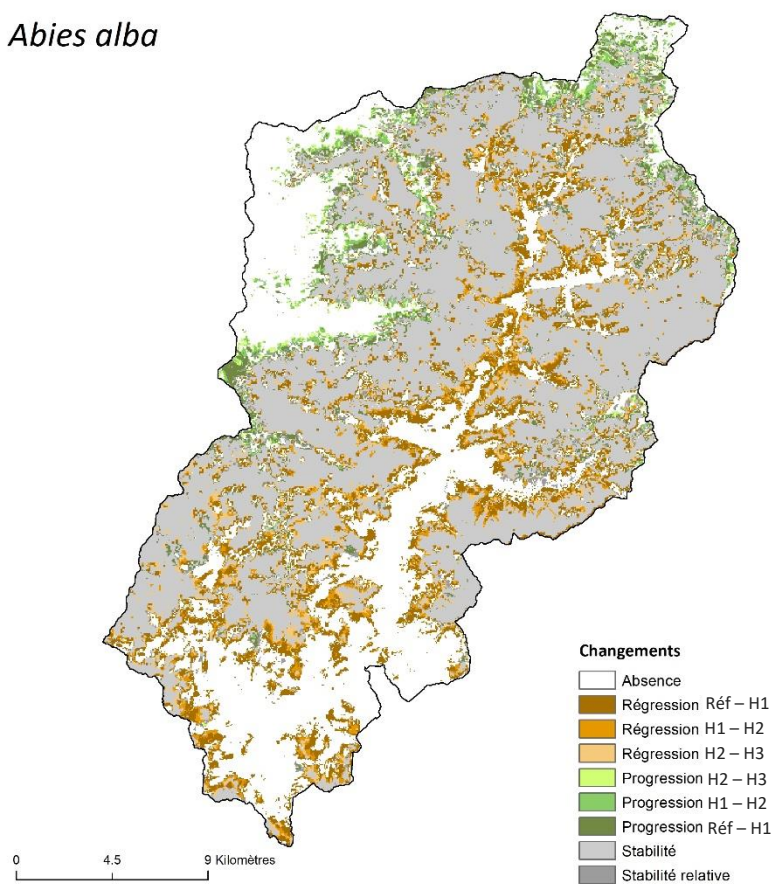
Figure A.8.6.12. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d' <i>Ostrya carpinifolia</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	450
Figure A.8.6.13. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Pinus cembra</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	451
Figure A.8.6.14. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Pinus cembra</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	452
Figure A.8.6.15. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Pinus cembra</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	453
Figure A.8.6.16. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Pinus uncinata</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	454
Figure A.8.6.17. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Pinus uncinata</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	455
Figure A.8.6.18. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Pinus uncinata</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	456
Figure A.8.6.19. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	457
Figure A.8.6.20. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	458
Figure A.8.6.21. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Quercus pubescens</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	459
Figure A.8.6.22. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Sorbus aria</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	460
Figure A.8.6.23. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Sorbus aria</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	461
Figure A.8.6.24. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Sorbus aria</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	462
Figure A.8.6.25. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de <i>Sorbus aucuparia</i> à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.	463

Figure A.8.6.26. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition. 464

Figure A.8.6.27. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition. 465

(a)

Abies alba



(b)

Abies alba

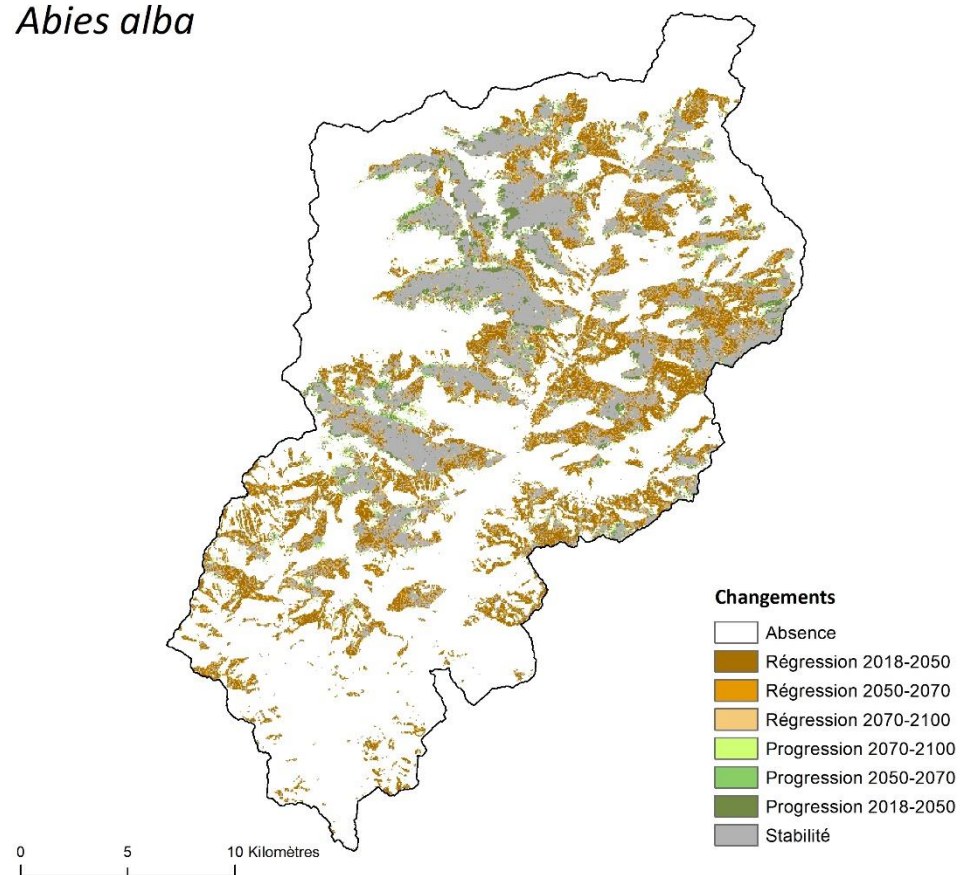
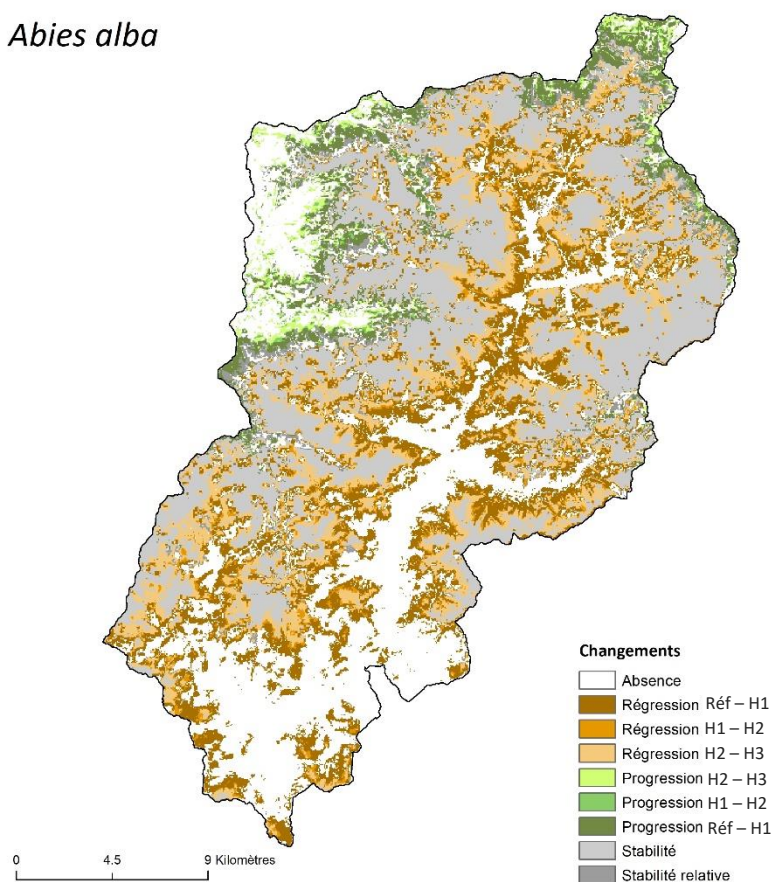


Figure A.8.6.1. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d'*Abies alba* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Abies alba



(b)

Abies alba

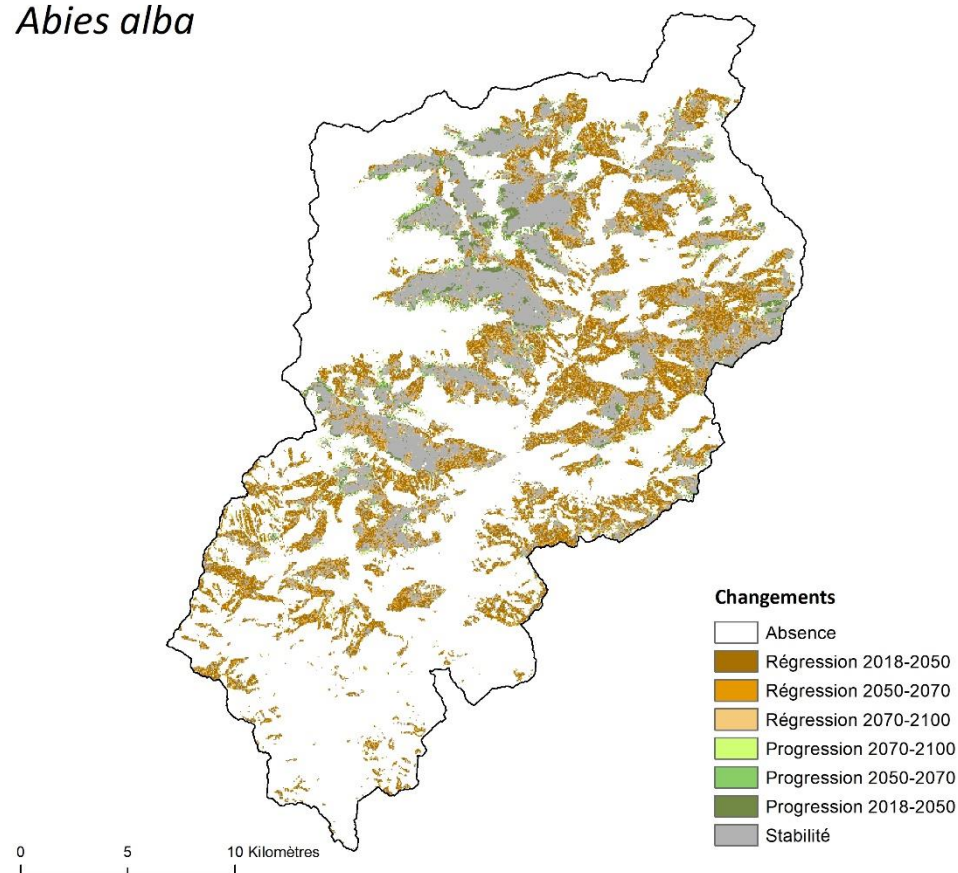
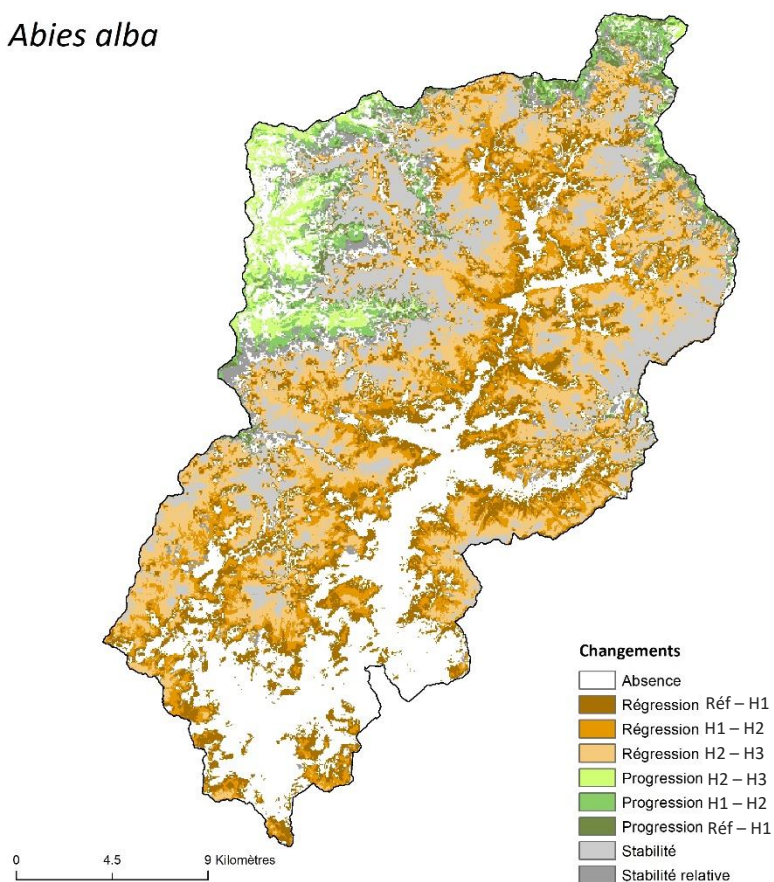


Figure A.8.6.2. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d'*Abies alba* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Abies alba



(b)

Abies alba

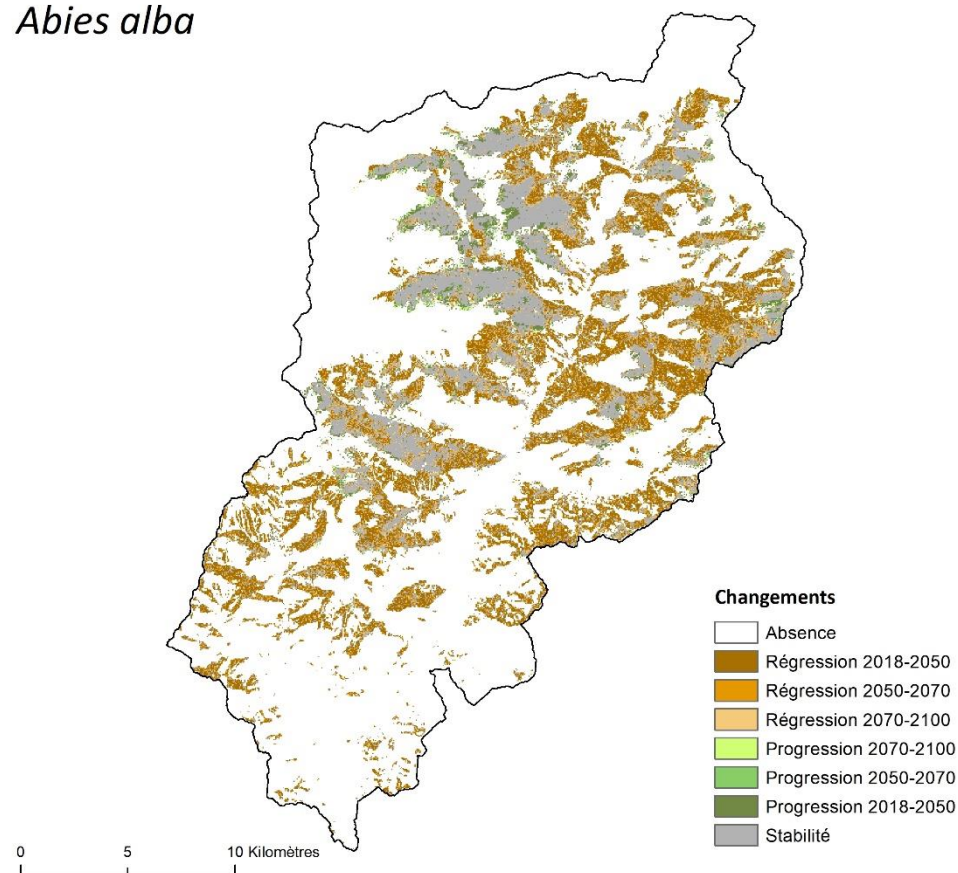
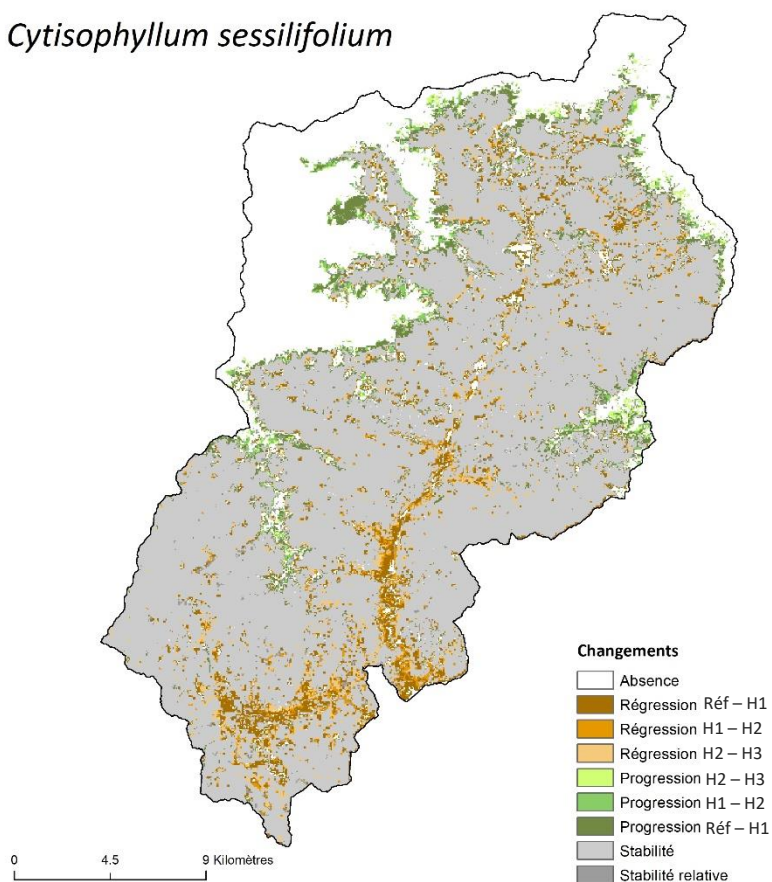


Figure A.8.6.3. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d'*Abies alba* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Cytisophyllum sessilifolium



(b)

Cytisophyllum sessilifolium

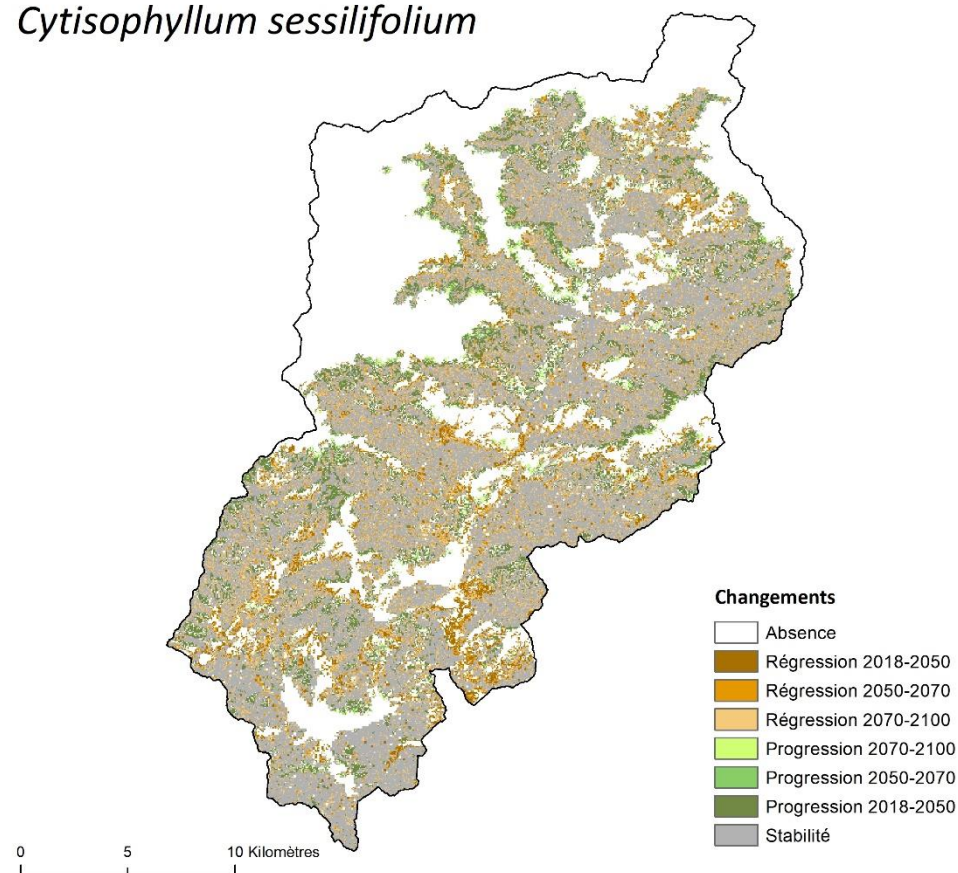
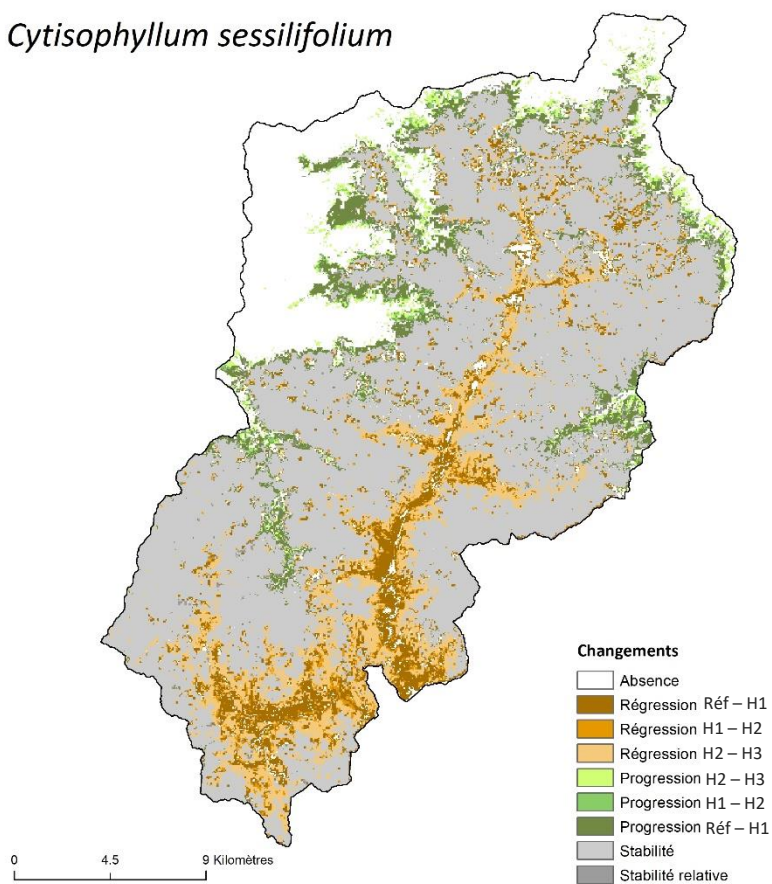


Figure A.8.6.4. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Cytisophyllum sessilifolium* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Cytisophyllum sessilifolium



(b)

Cytisophyllum sessilifolium

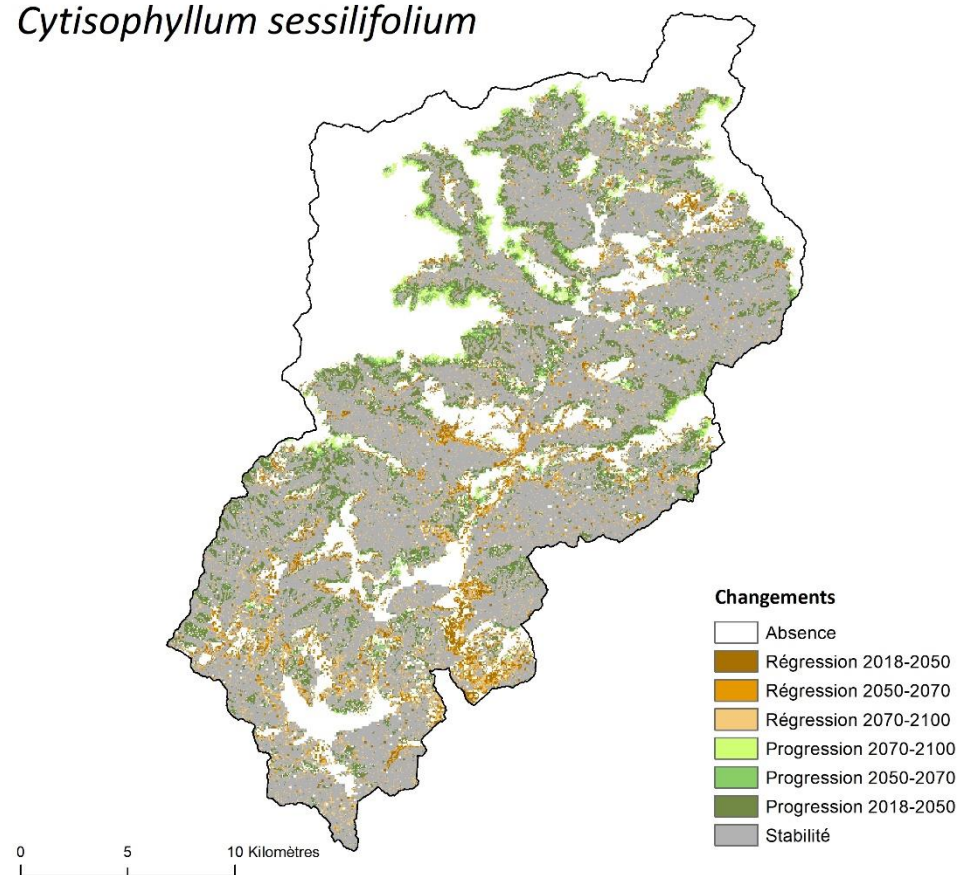
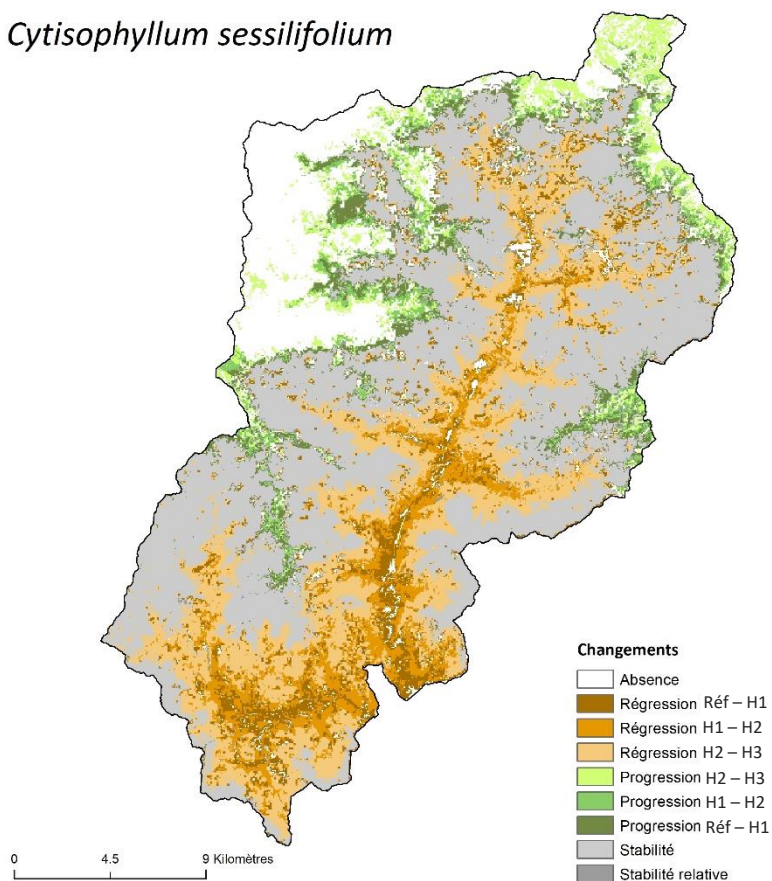


Figure A.8.6.5. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Cytisophyllum sessilifolium* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Cytisophyllum sessilifolium



(b)

Cytisophyllum sessilifolium

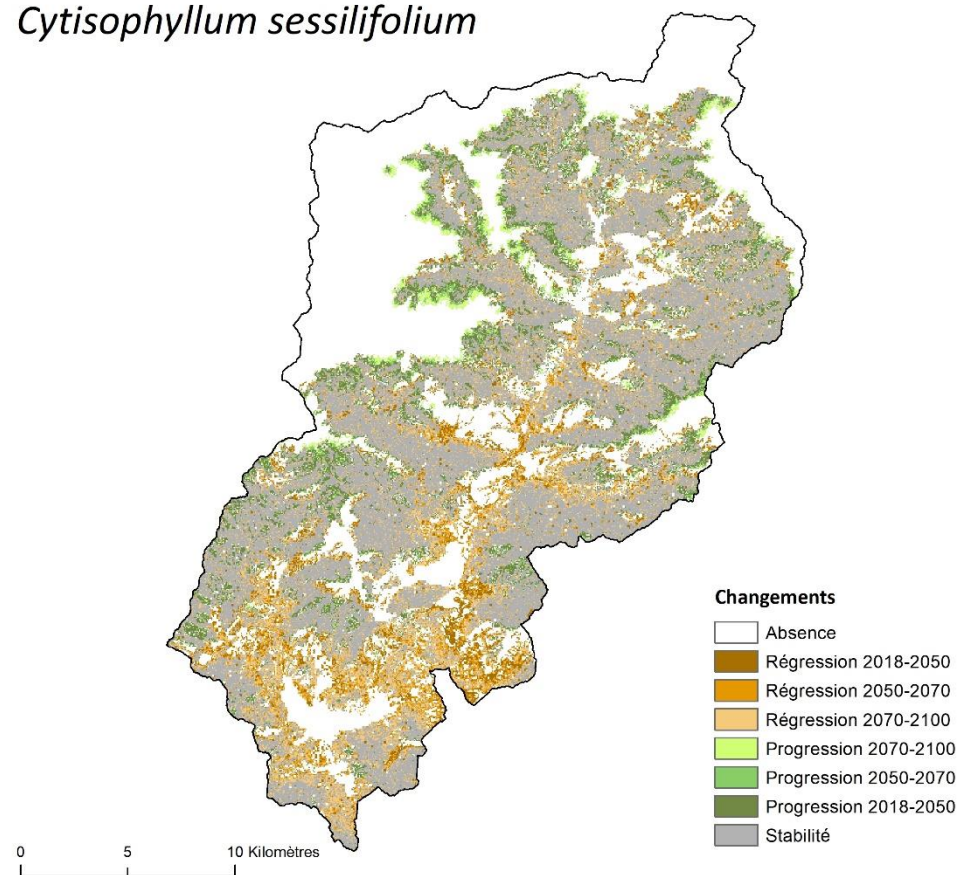
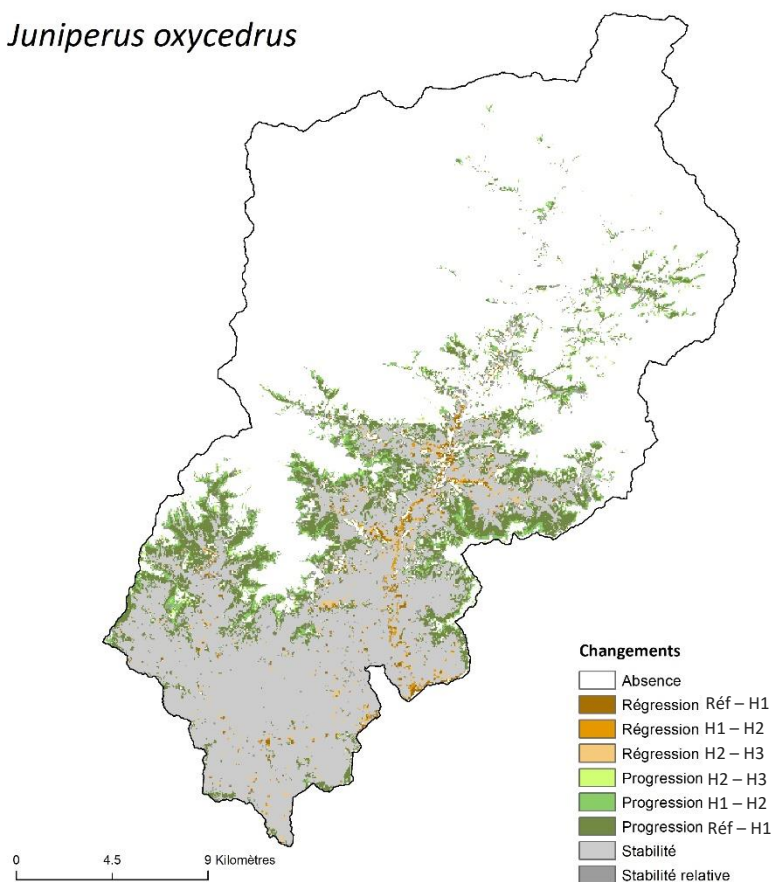


Figure A.8.6.6. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Cytisophyllum sessilifolium* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Juniperus oxycedrus



(b)

Juniperus oxycedrus

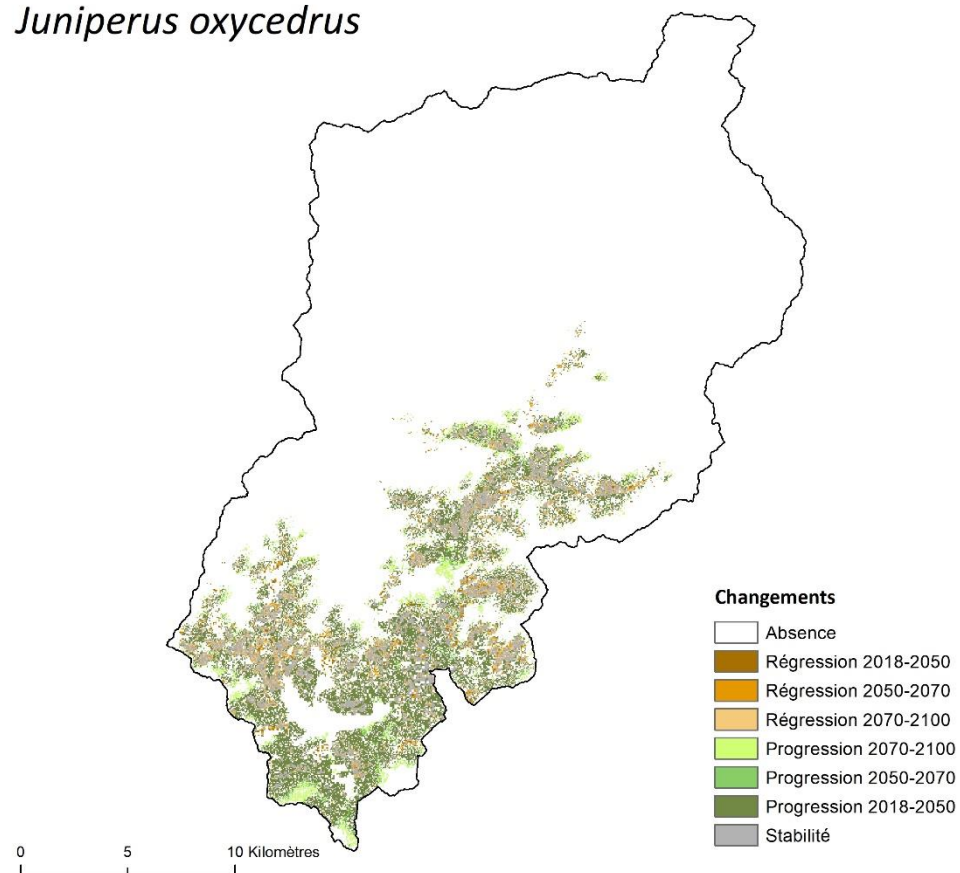
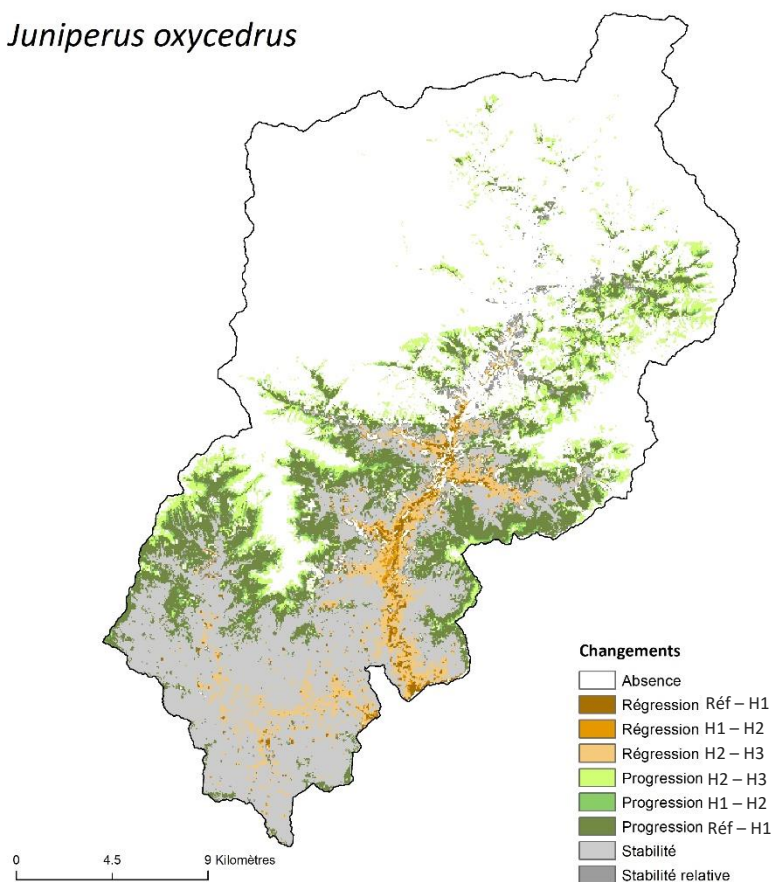


Figure A.8.6.7. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Juniperus oxycedrus



(b)

Juniperus oxycedrus

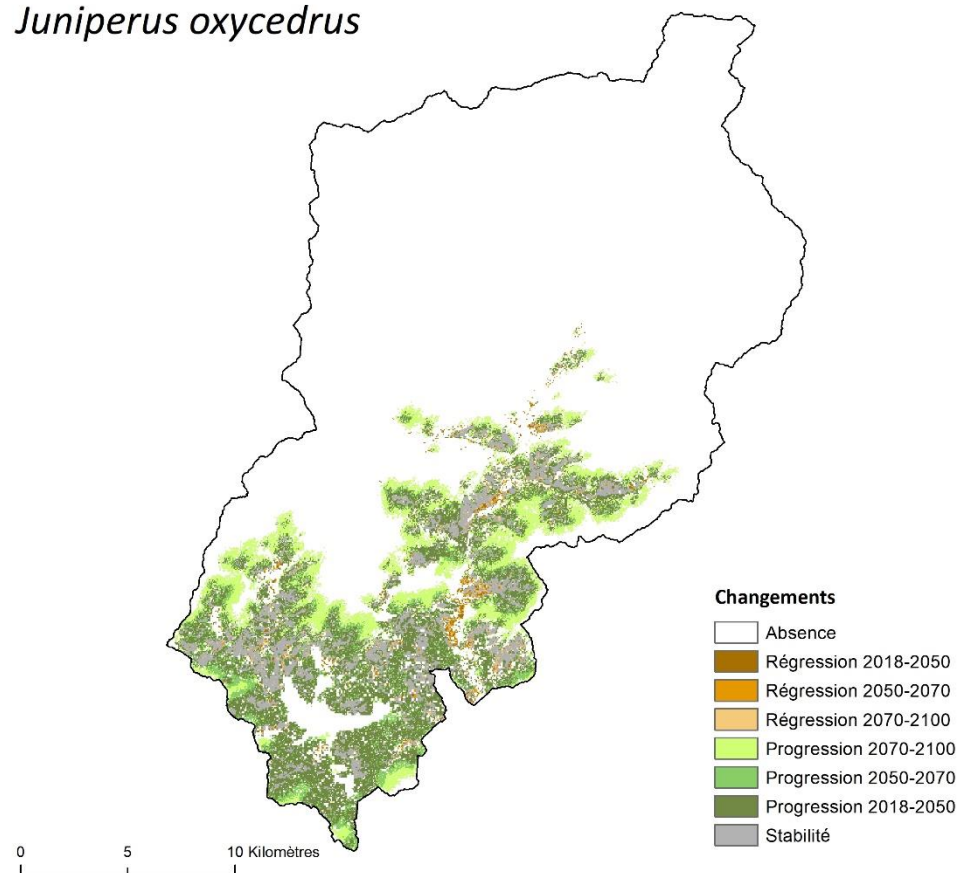
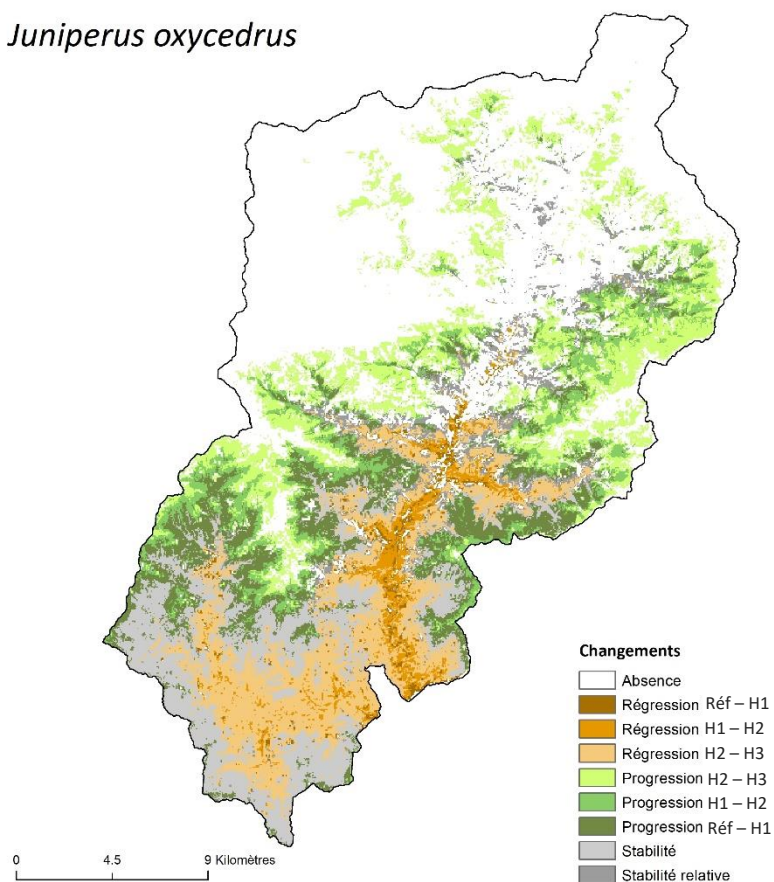


Figure A.8.6.8. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Juniperus oxycedrus



(b)

Juniperus oxycedrus

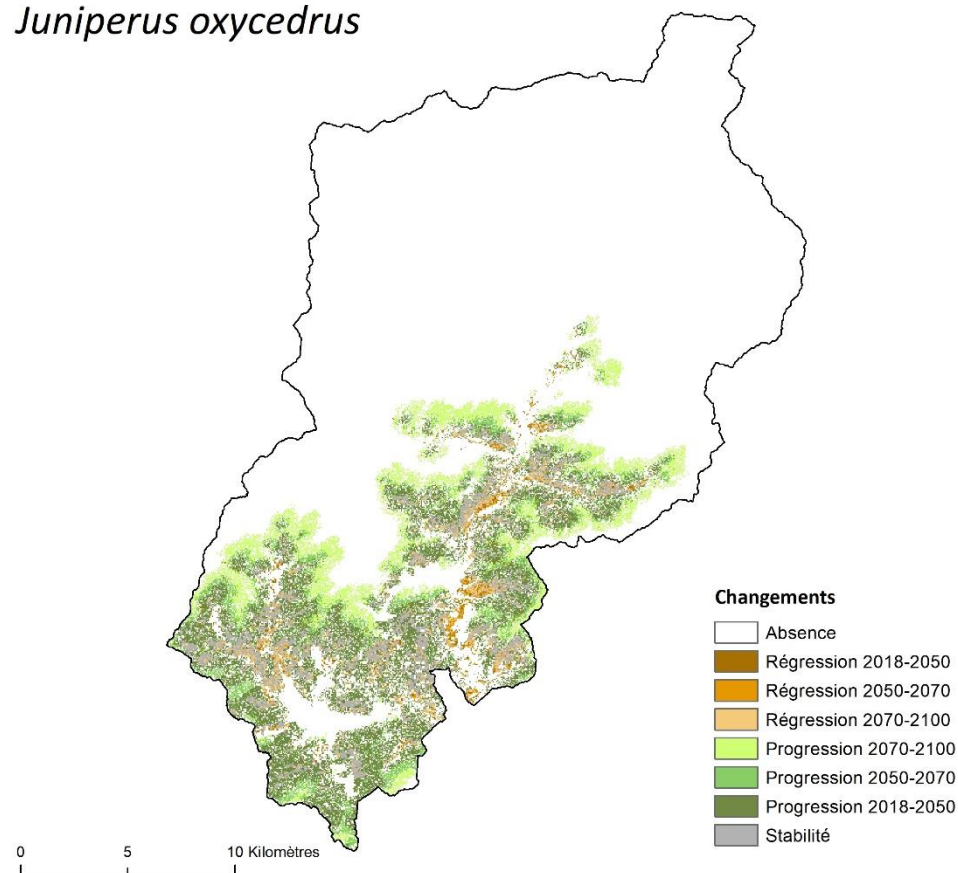
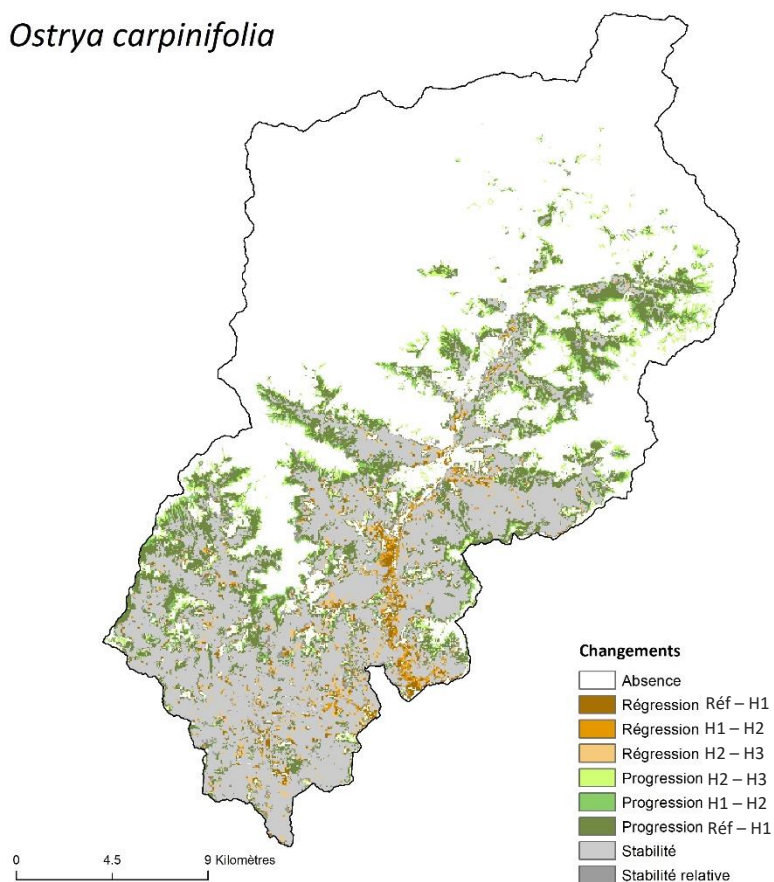


Figure A.8.6.9. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Juniperus oxycedrus* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Ostrya carpinifolia



(b)

Ostrya carpinifolia

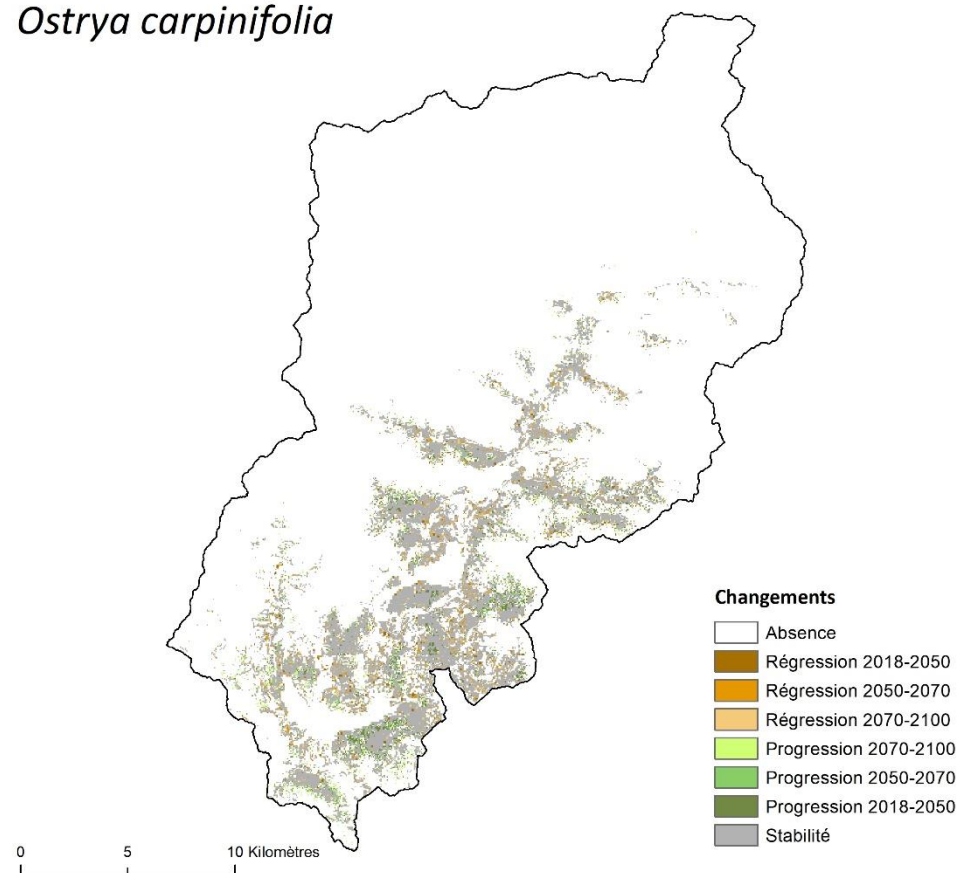
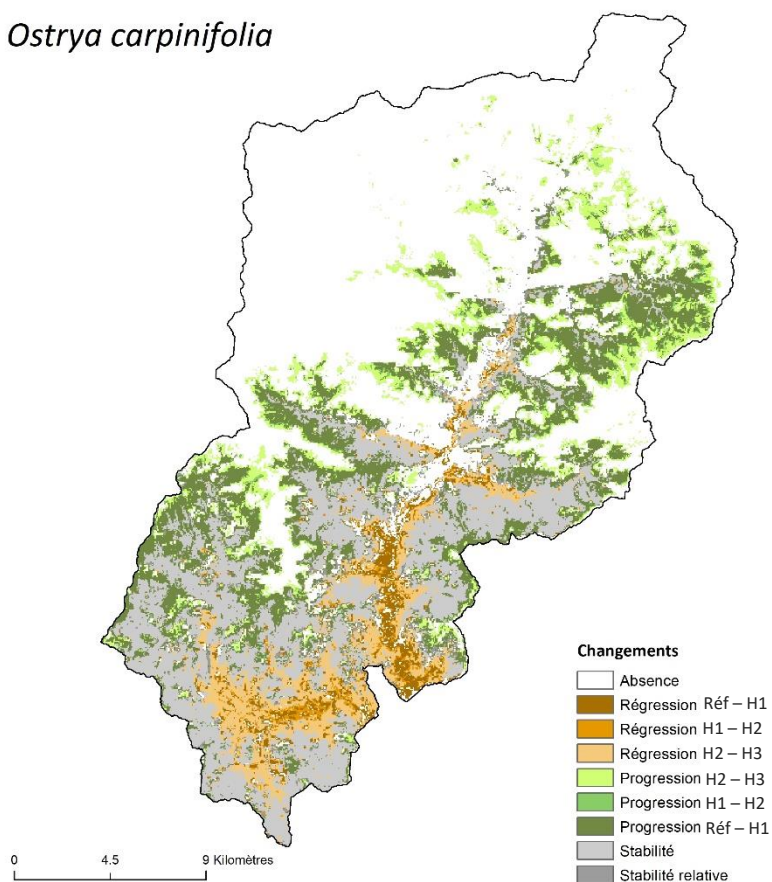


Figure A.8.6.10. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Ostrya carpinifolia



(b)

Ostrya carpinifolia

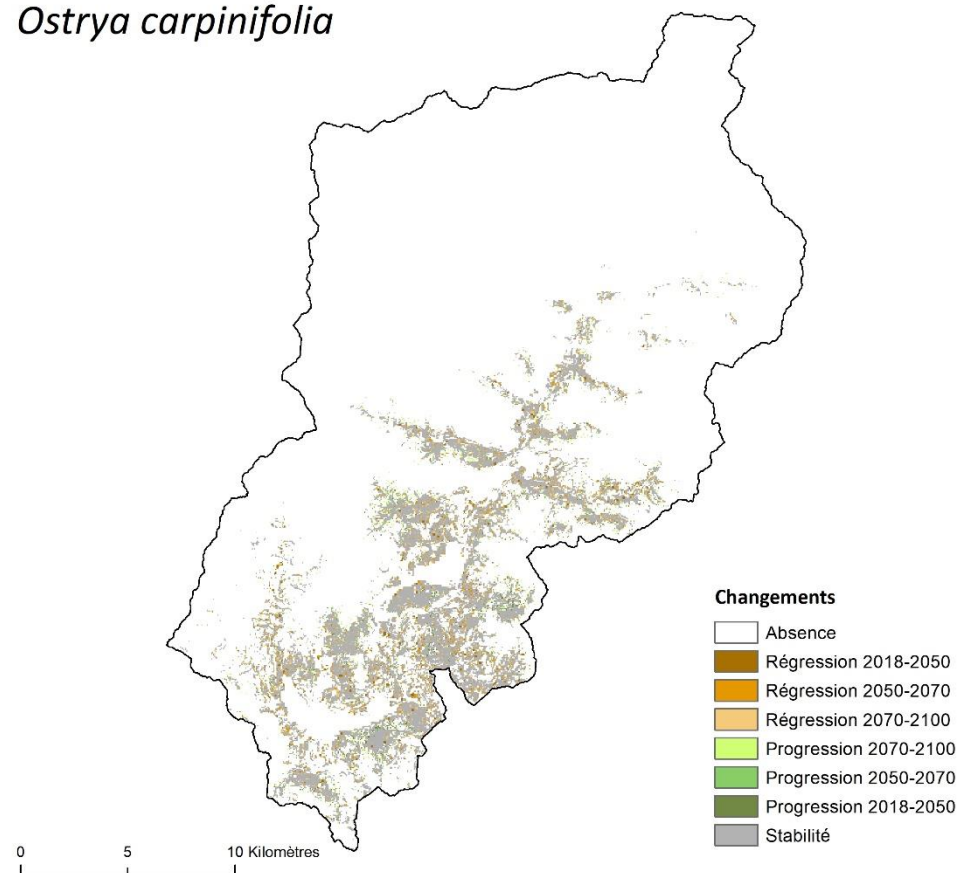
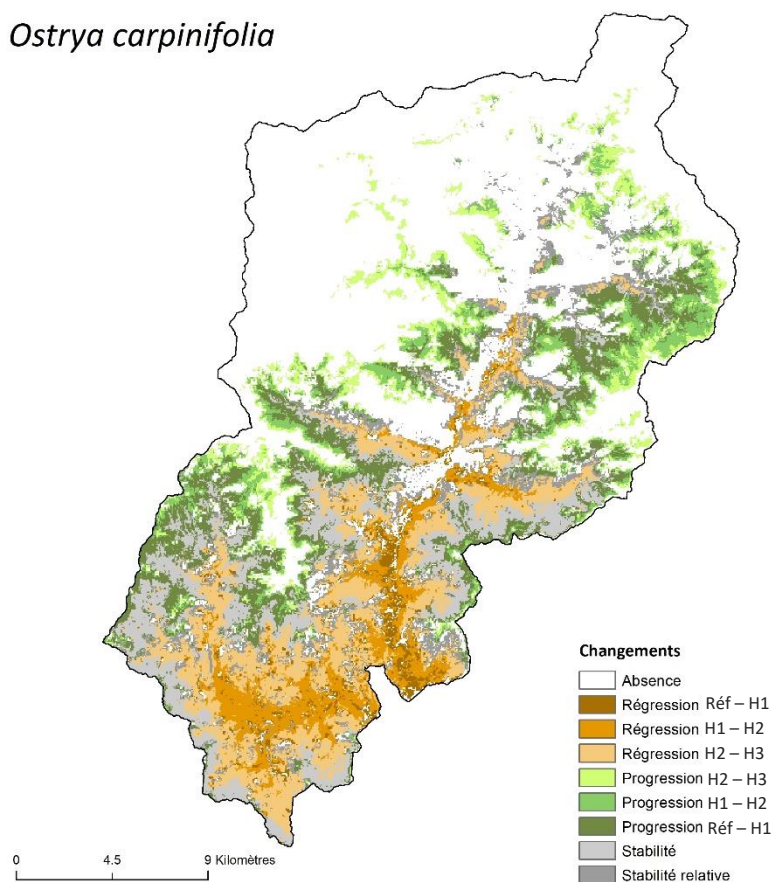


Figure A.8.6.11. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Ostrya carpinifolia



(b)

Ostrya carpinifolia

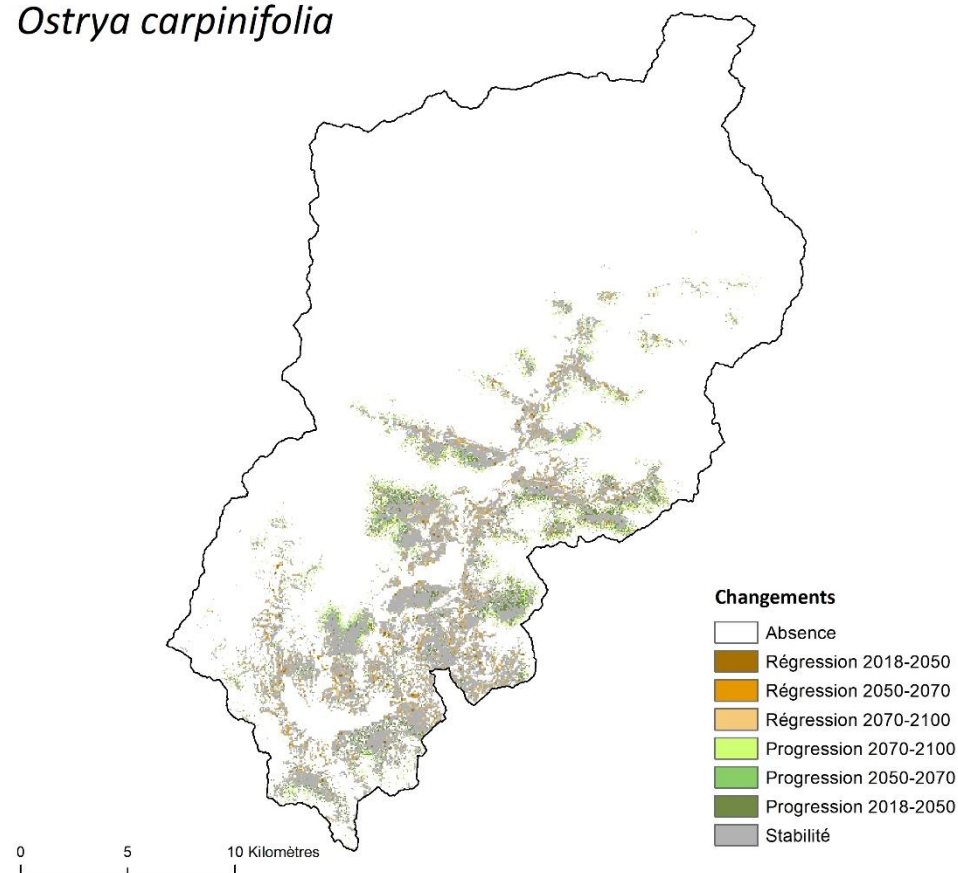
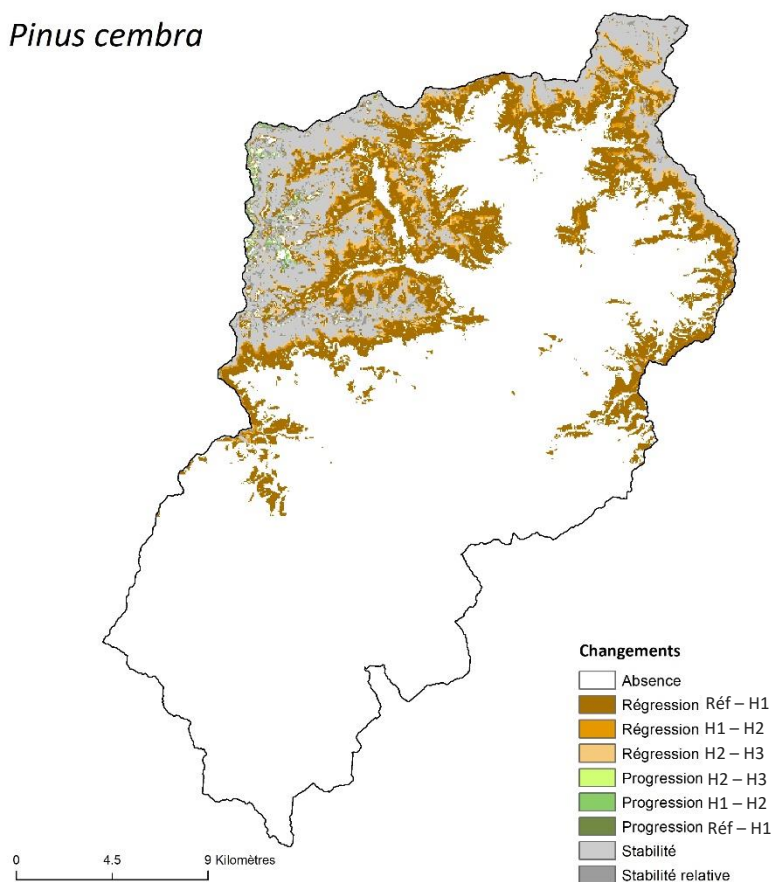


Figure A.8.6.12. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité d'*Ostrya carpinifolia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Pinus cembra



(b)

Pinus cembra

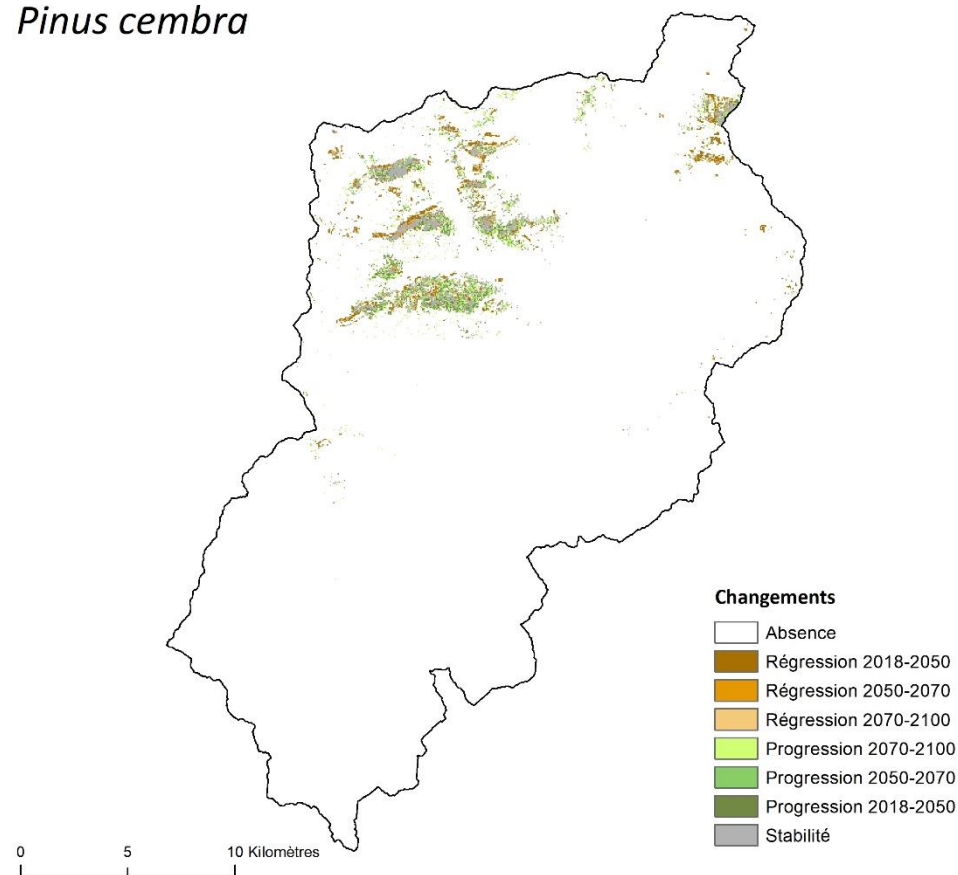
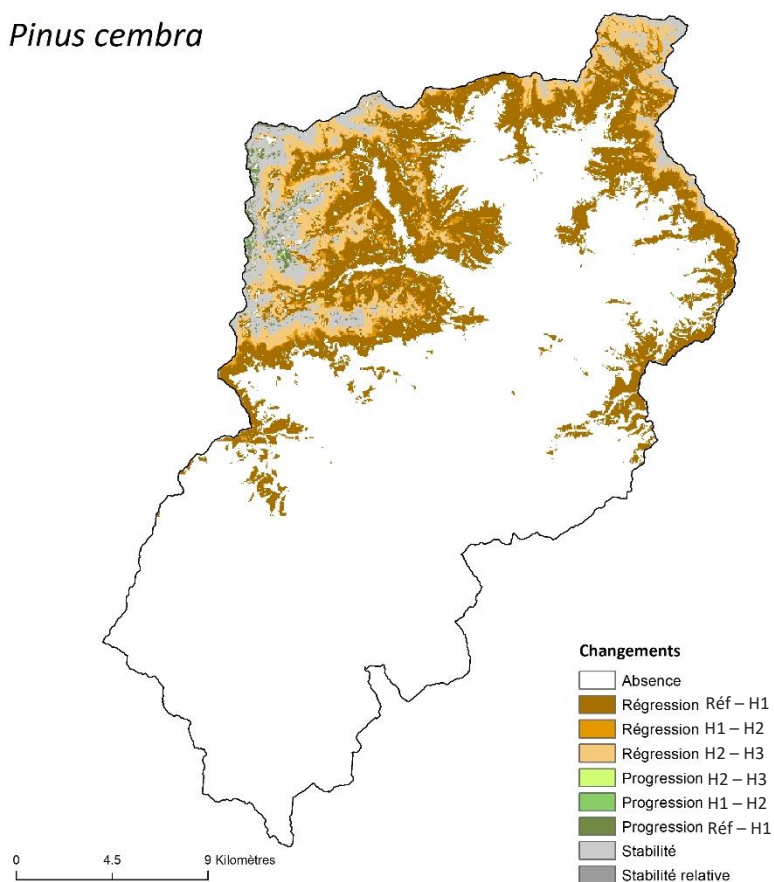


Figure A.8.6.13. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Pinus cembra* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Pinus cembra



(b)

Pinus cembra

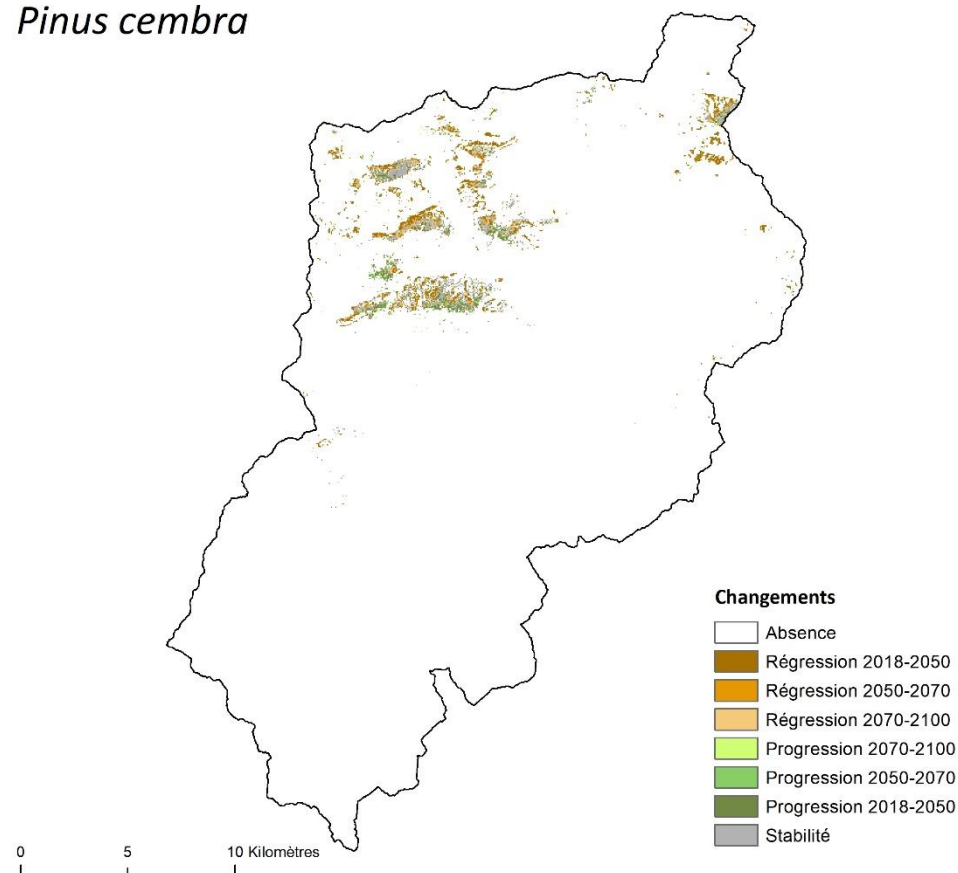
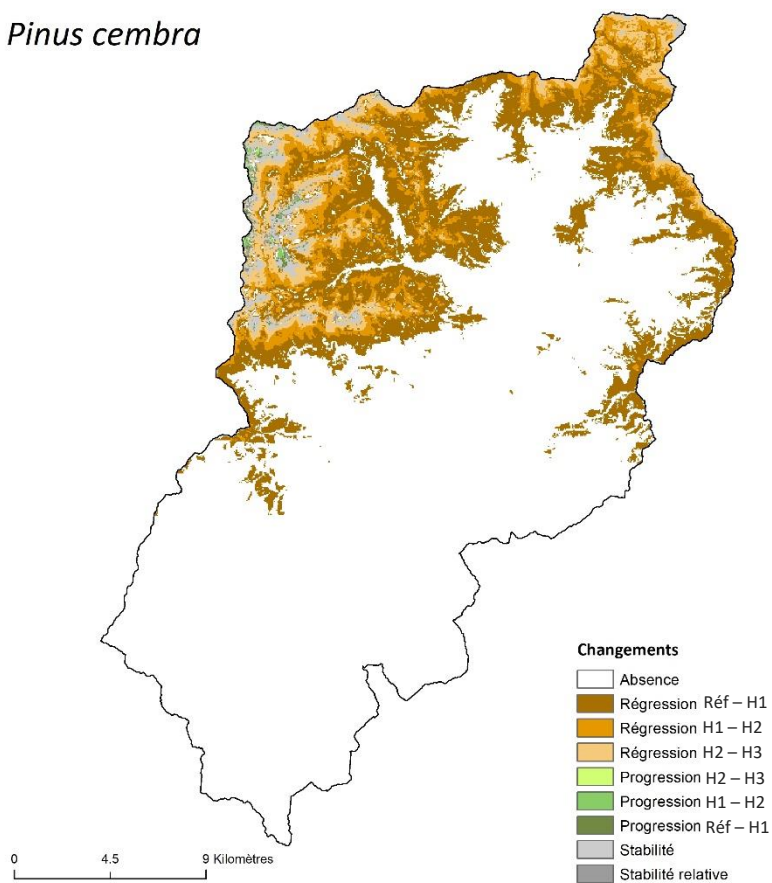


Figure A.8.6.14. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Pinus cembra* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Pinus cembra



(b)

Pinus cembra

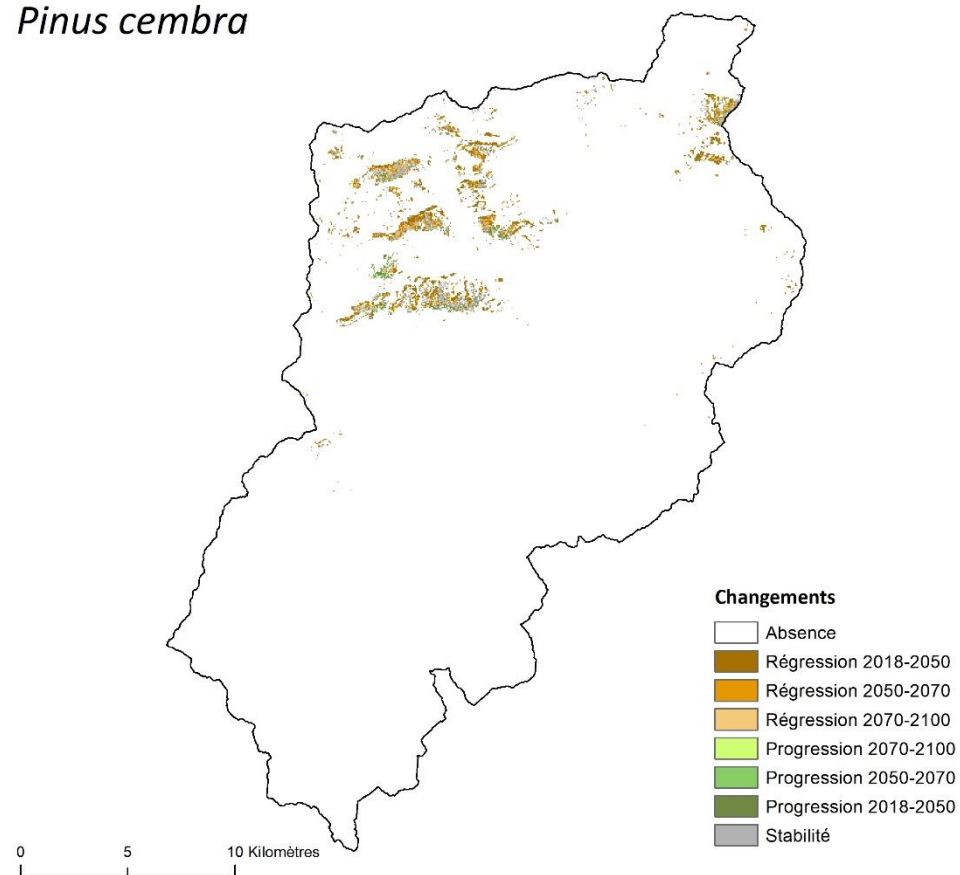
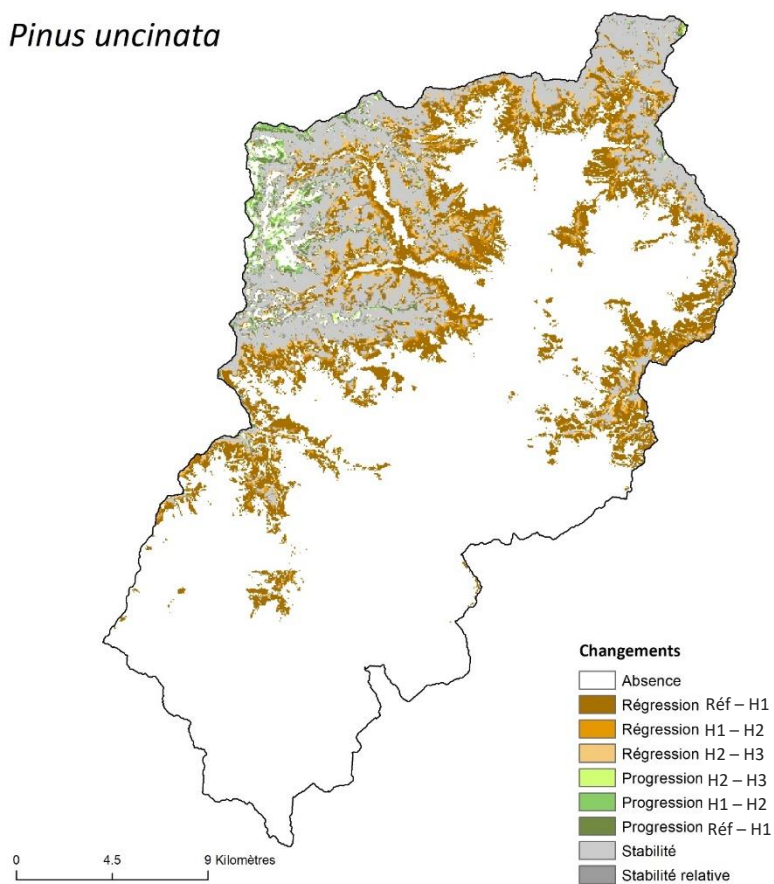


Figure A.8.6.15. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Pinus cembra* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Pinus uncinata



(b)

Pinus uncinata

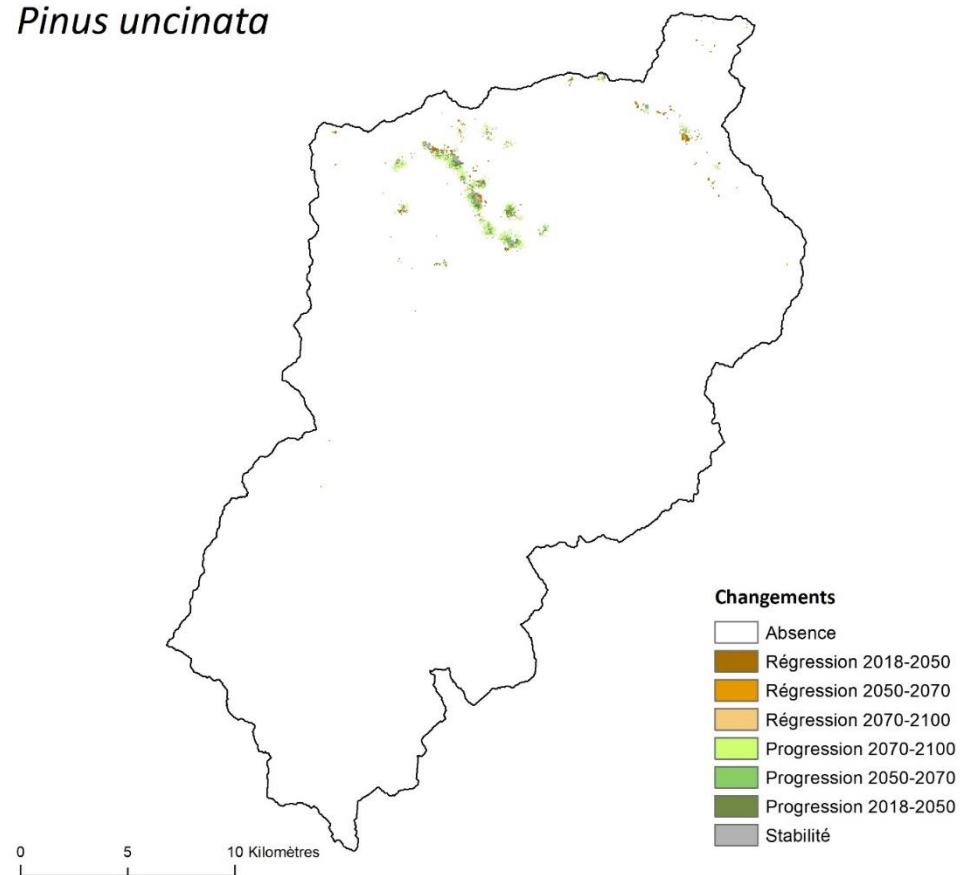
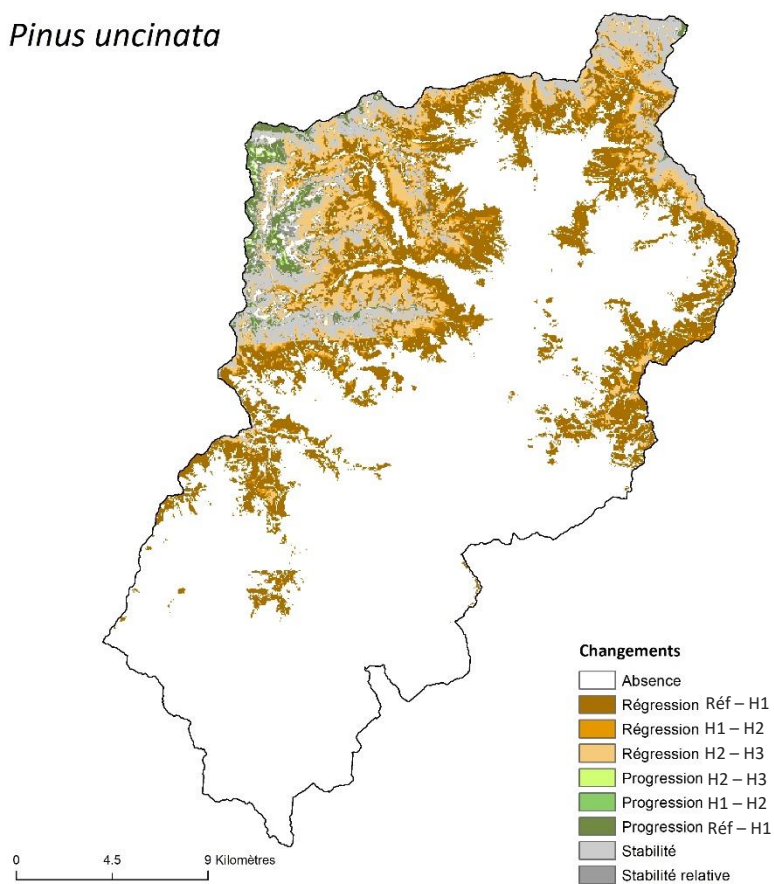


Figure A.8.6.16. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Pinus uncinata



(b)

Pinus uncinata

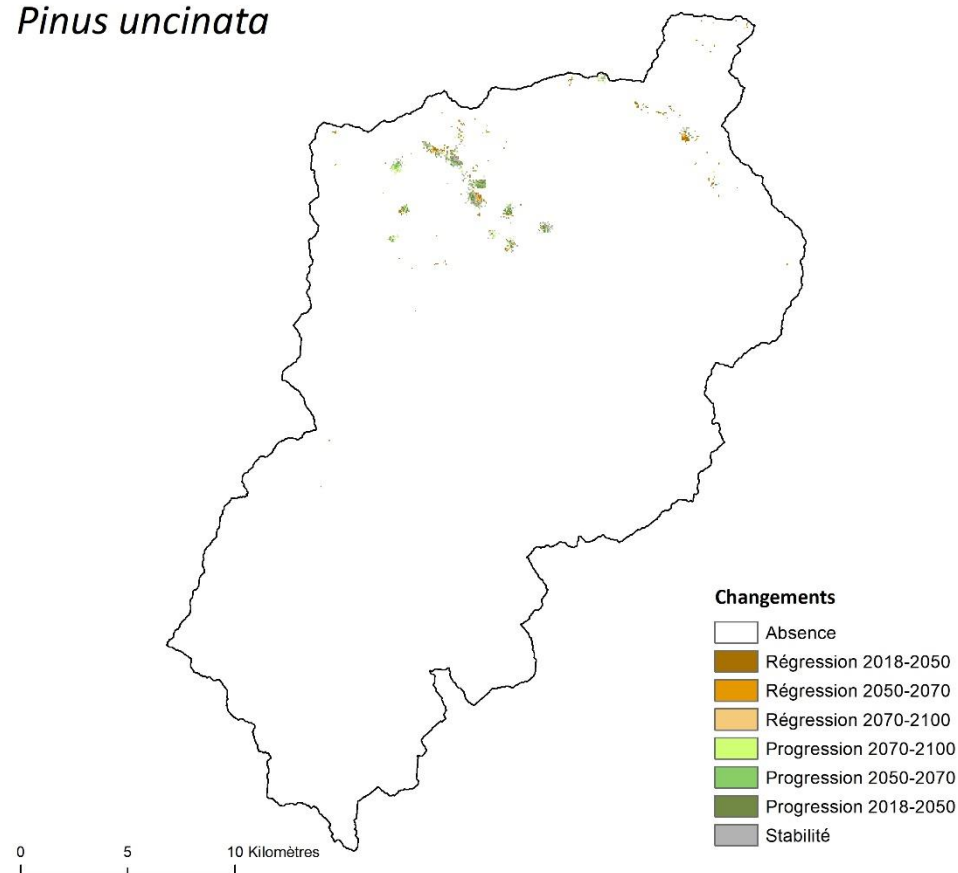
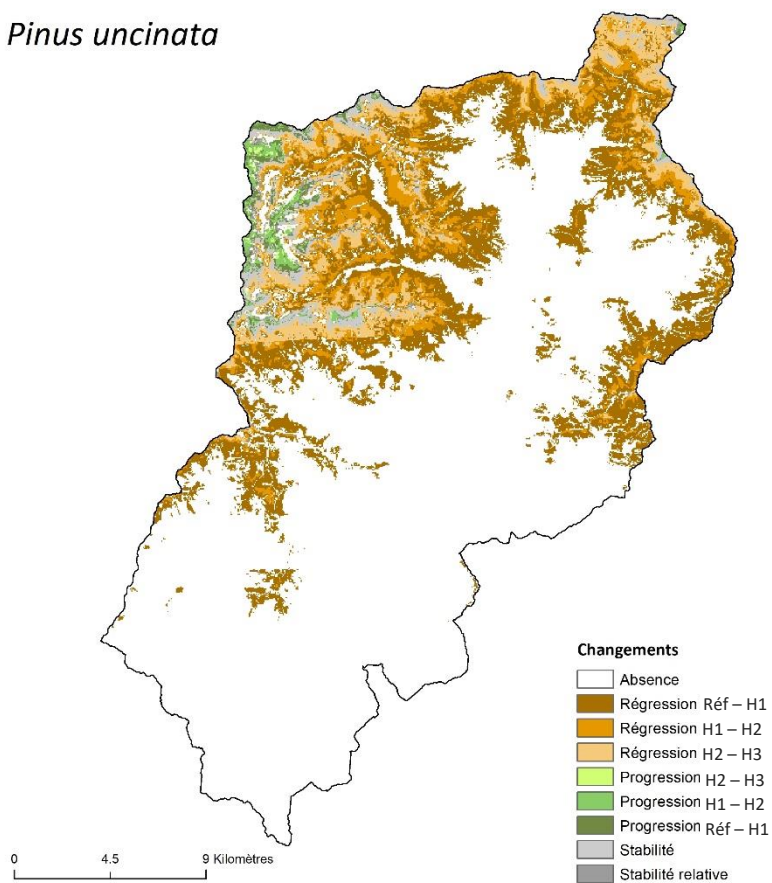


Figure A.8.6.17. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Pinus uncinata



(b)

Pinus uncinata

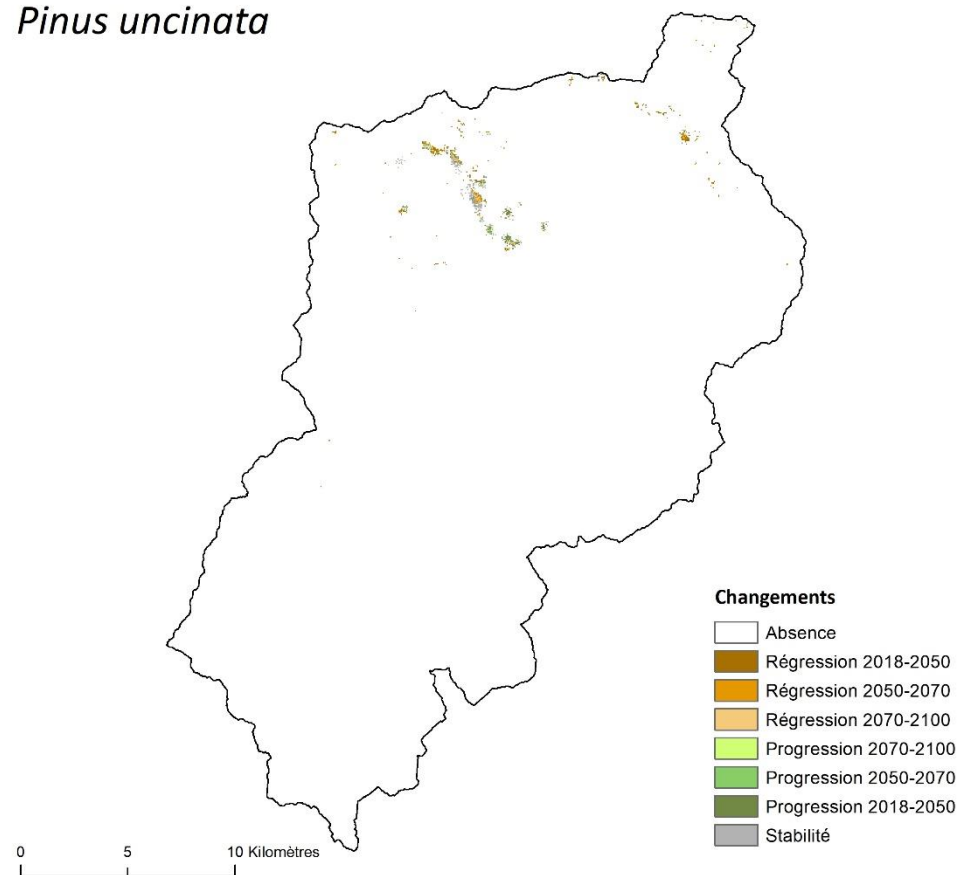
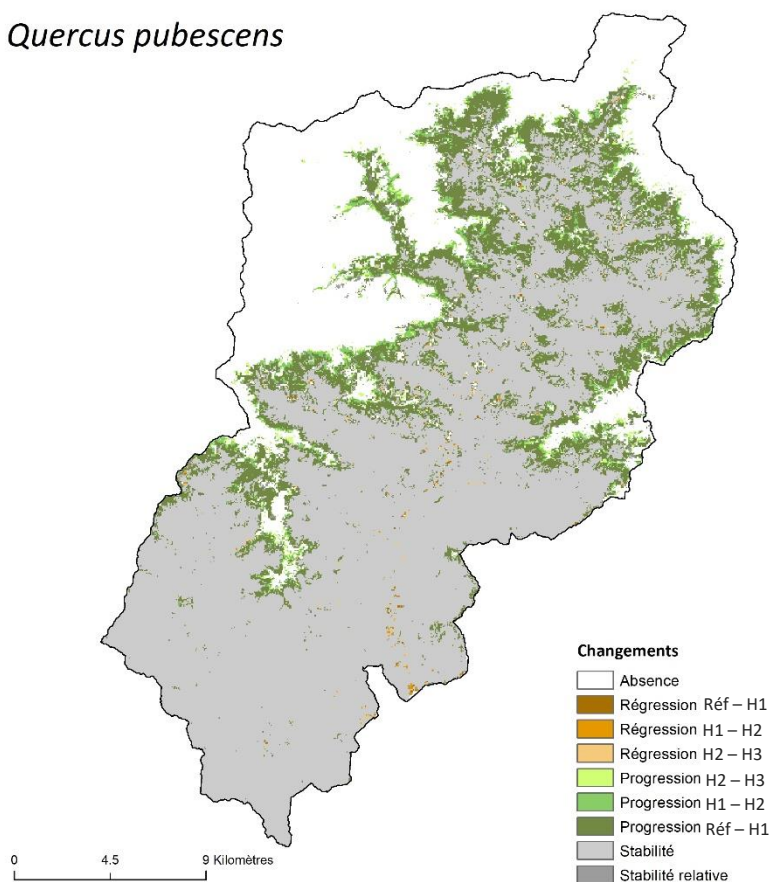


Figure A.8.6.18. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Pinus uncinata* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Quercus pubescens



(b)

Quercus pubescens

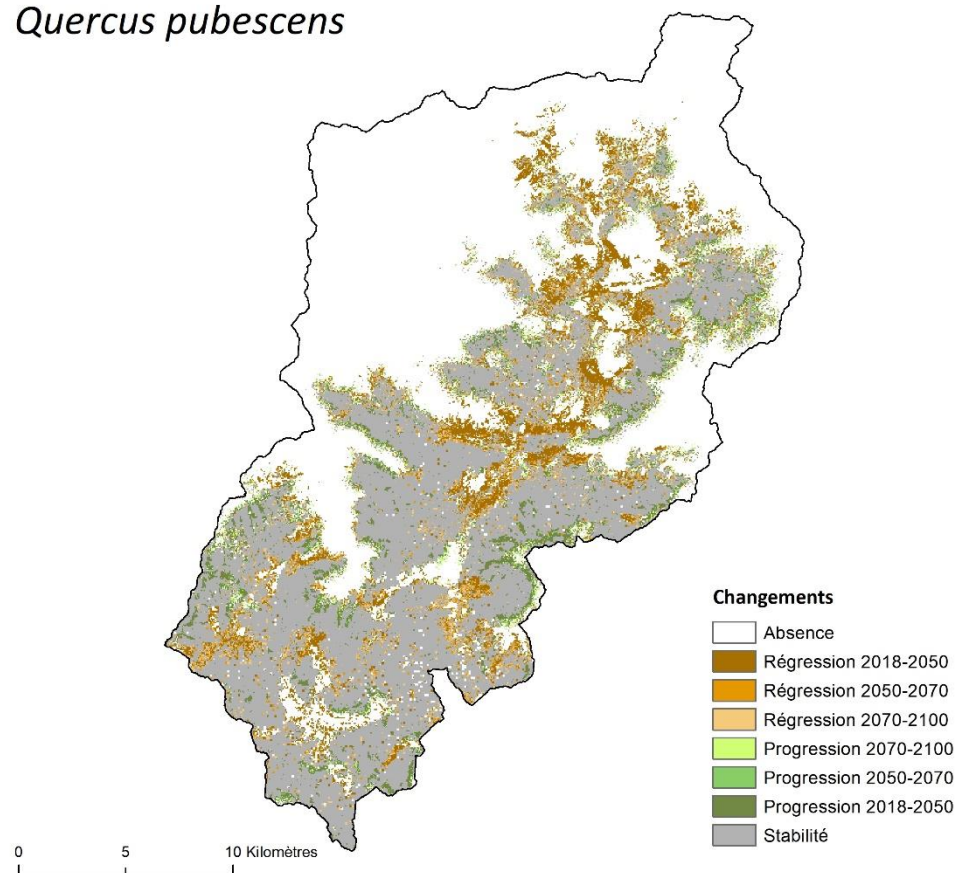
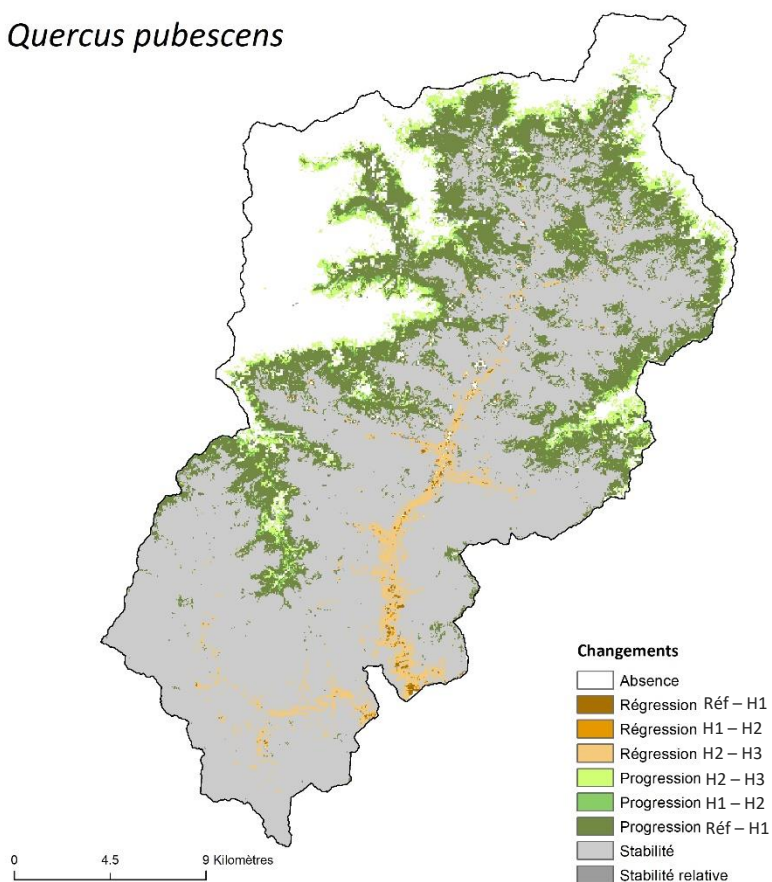


Figure A.8.6.19. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Quercus pubescens



(b)

Quercus pubescens

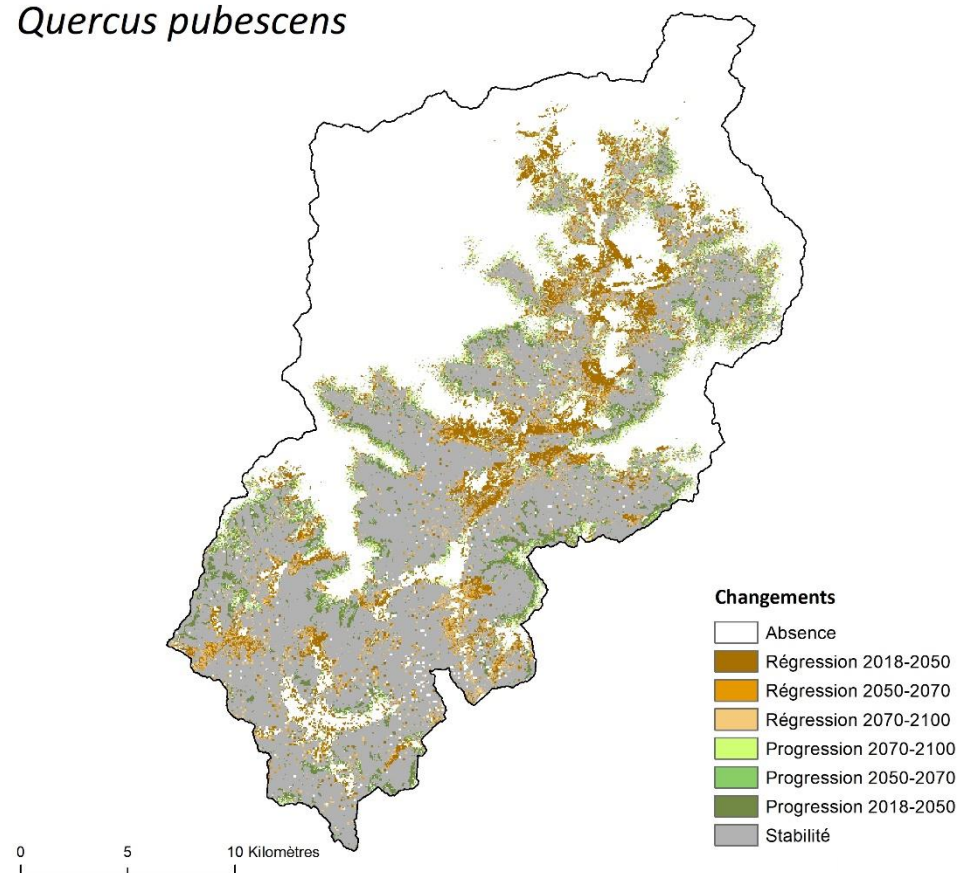
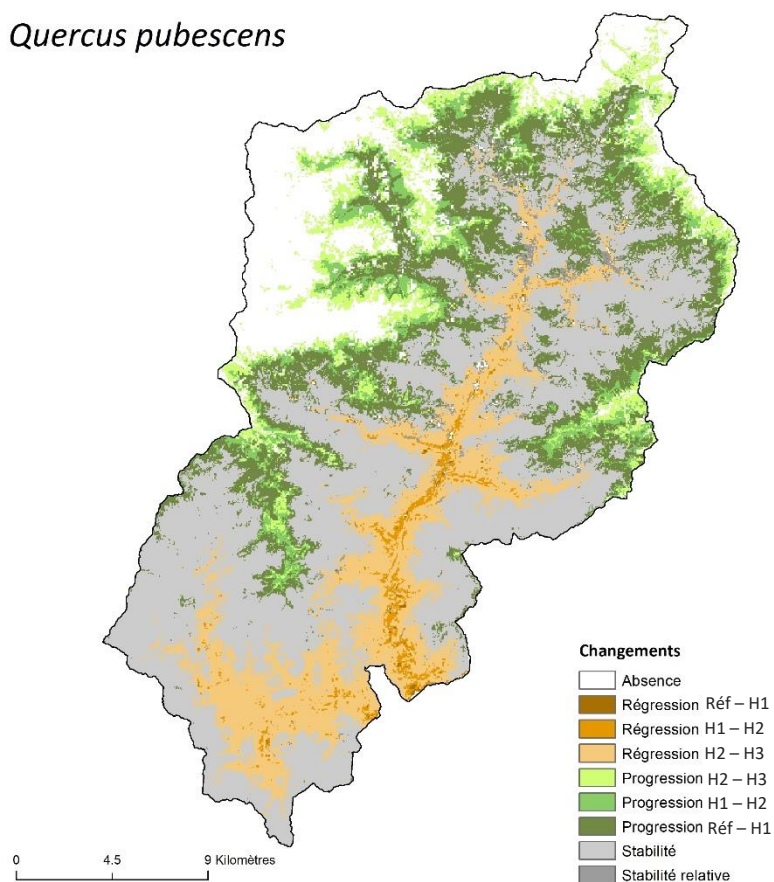


Figure A.8.6.20. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Quercus pubescens



(b)

Quercus pubescens

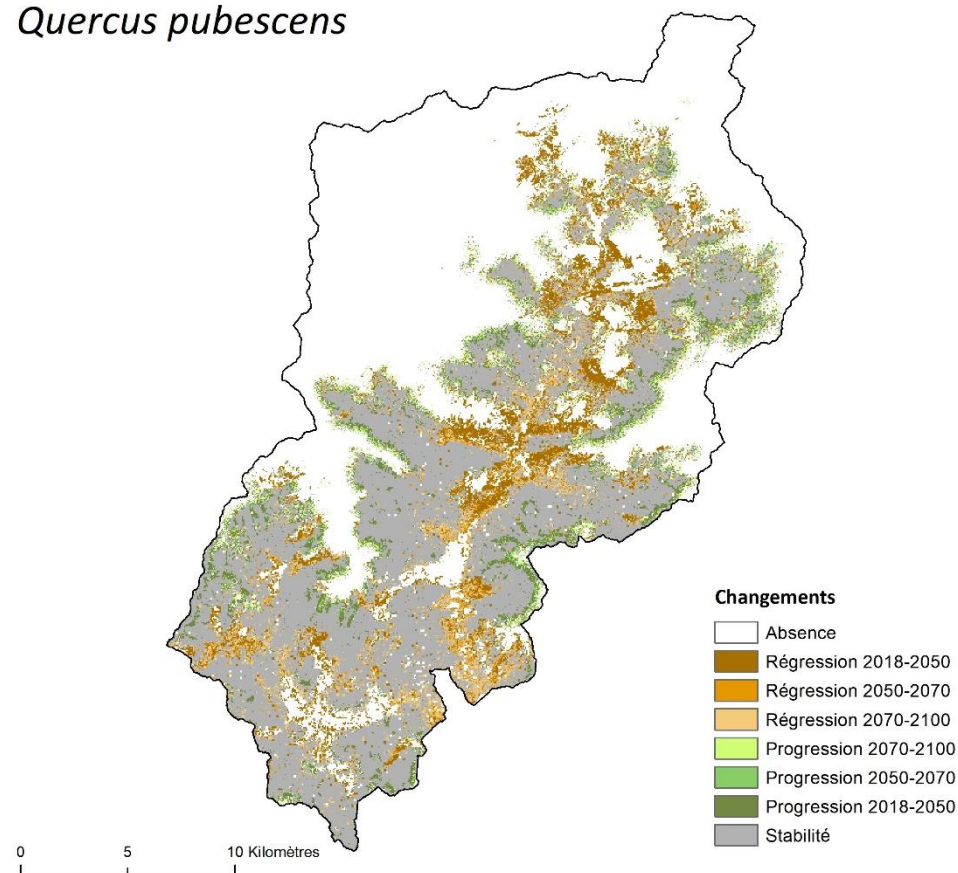
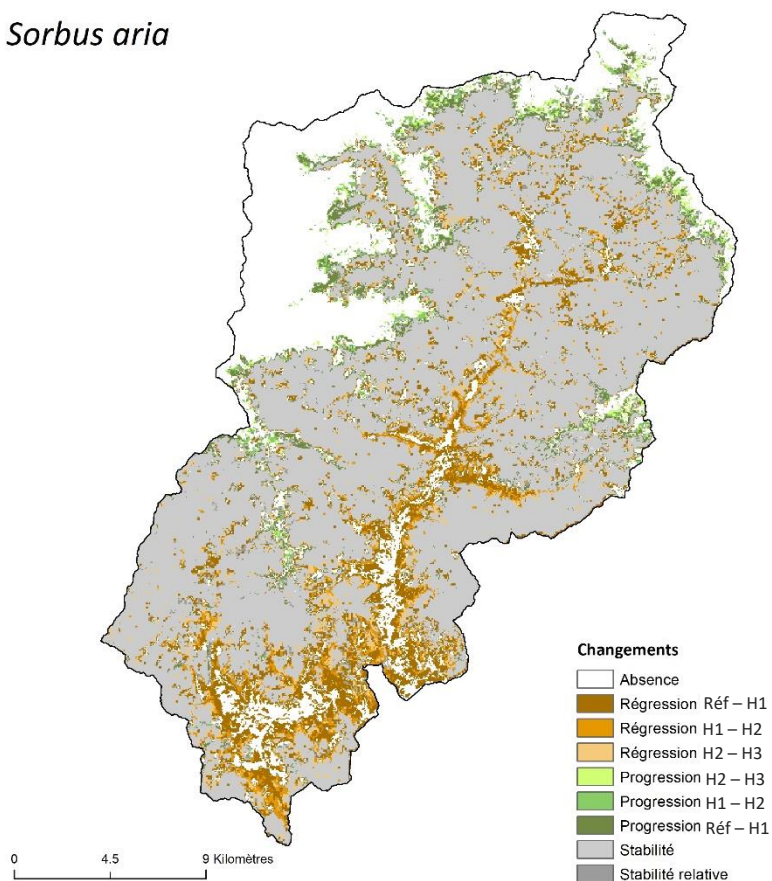


Figure A.8.6.21. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Quercus pubescens* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Sorbus aria



(b)

Sorbus aria

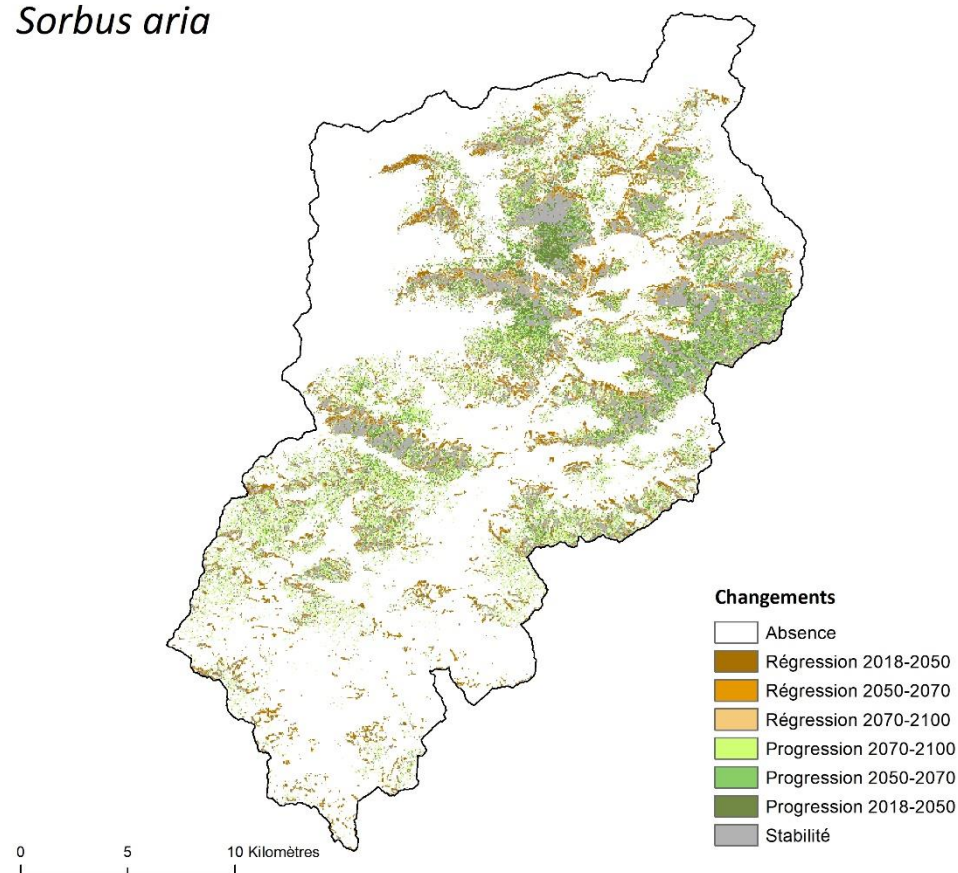
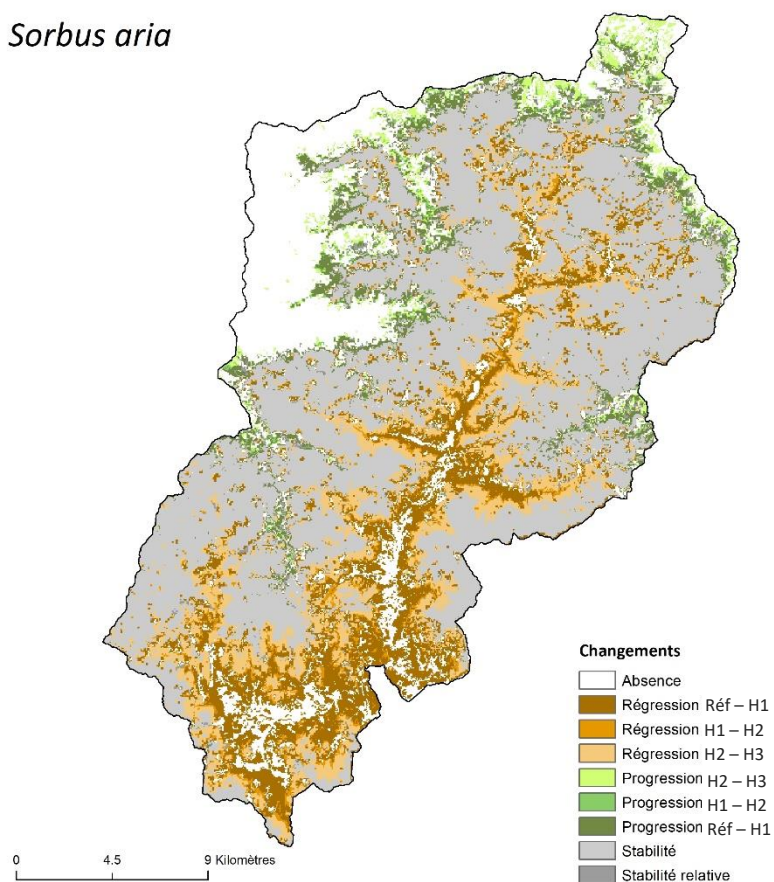


Figure A.8.6.22. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aria* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Sorbus aria



(b)

Sorbus aria

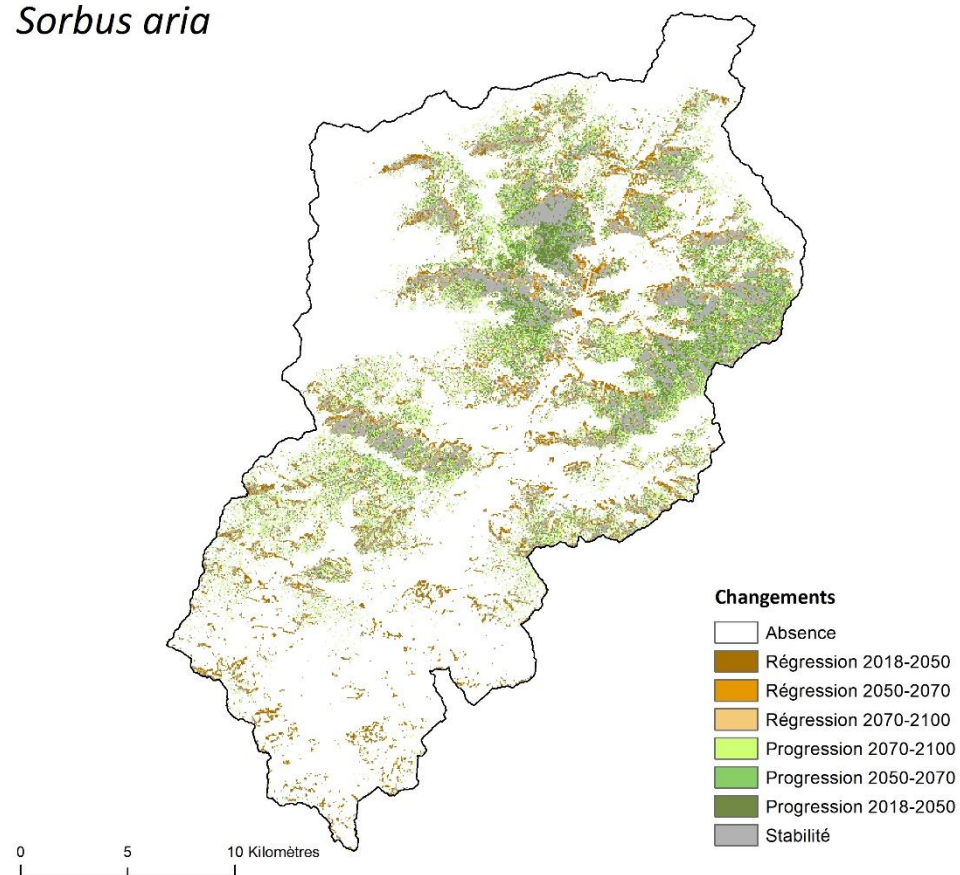
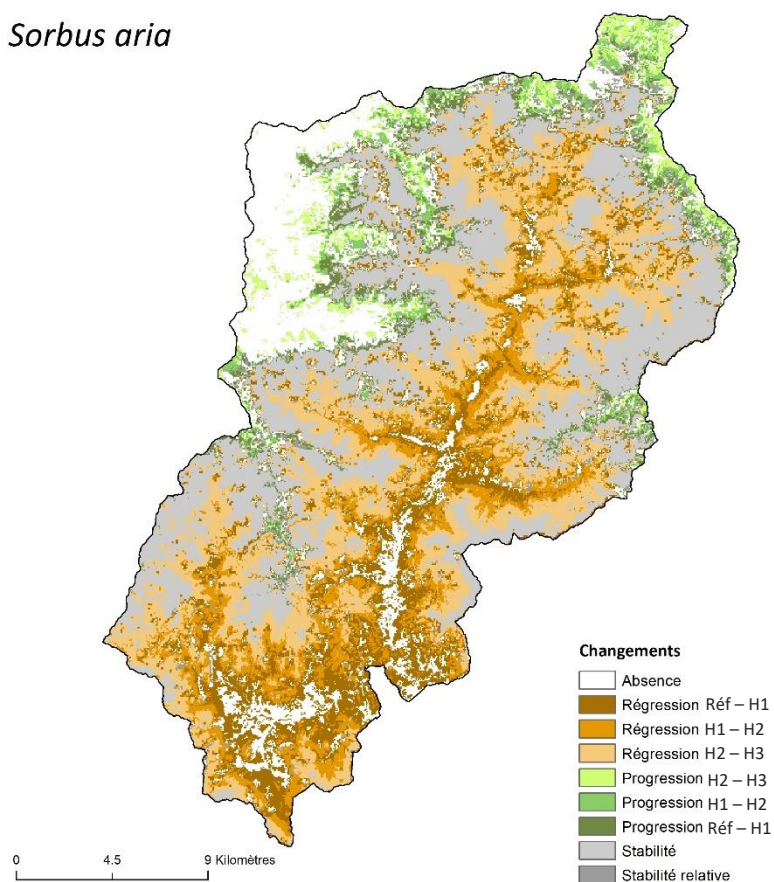


Figure A.8.6.23. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aria* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP4.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Sorbus aria



(b)

Sorbus aria

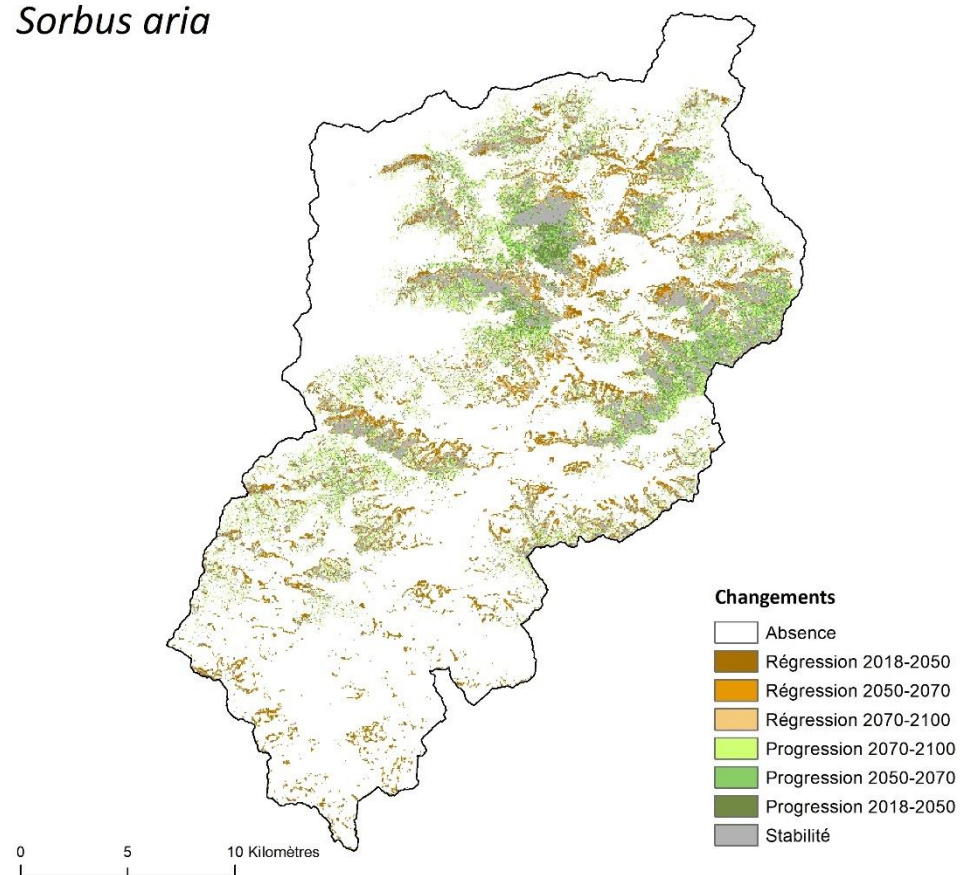
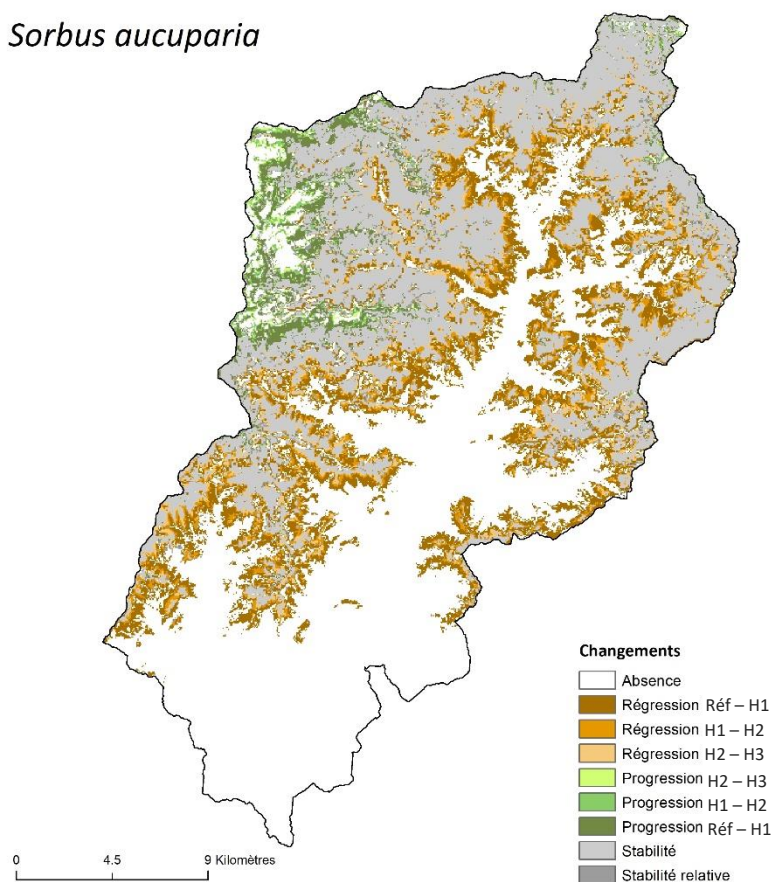


Figure A.8.6.24. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aria* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP8.5. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Sorbus aucuparia



(b)

Sorbus aucuparia

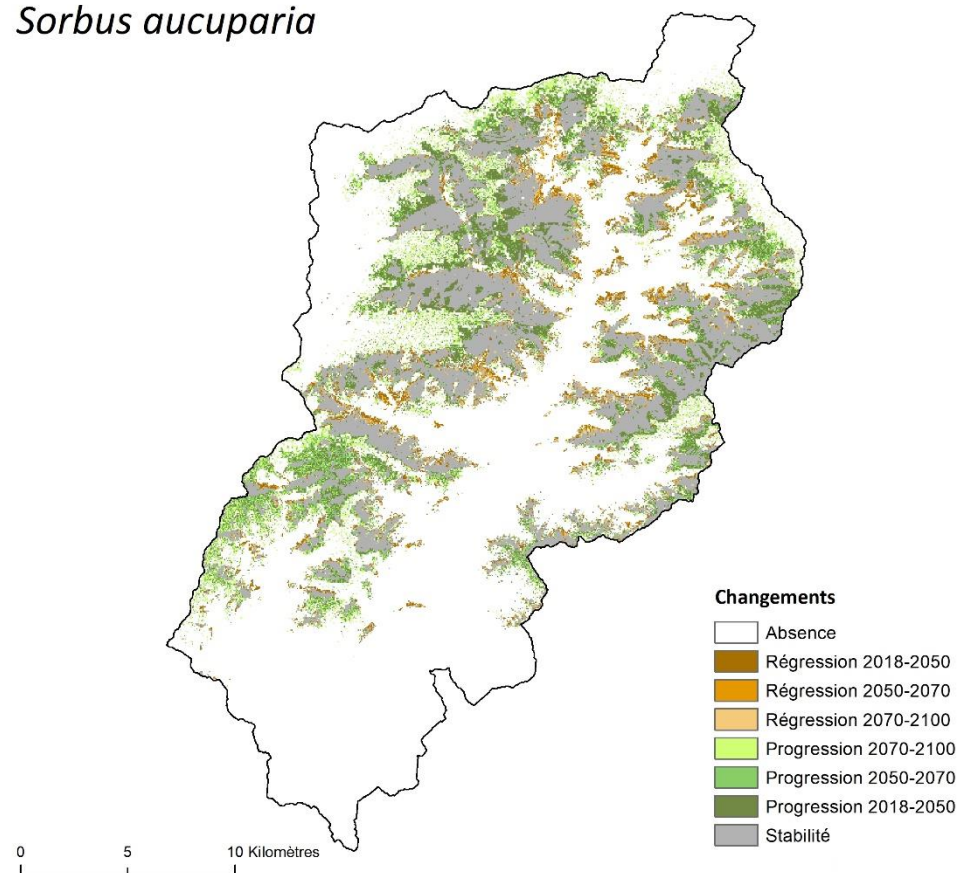
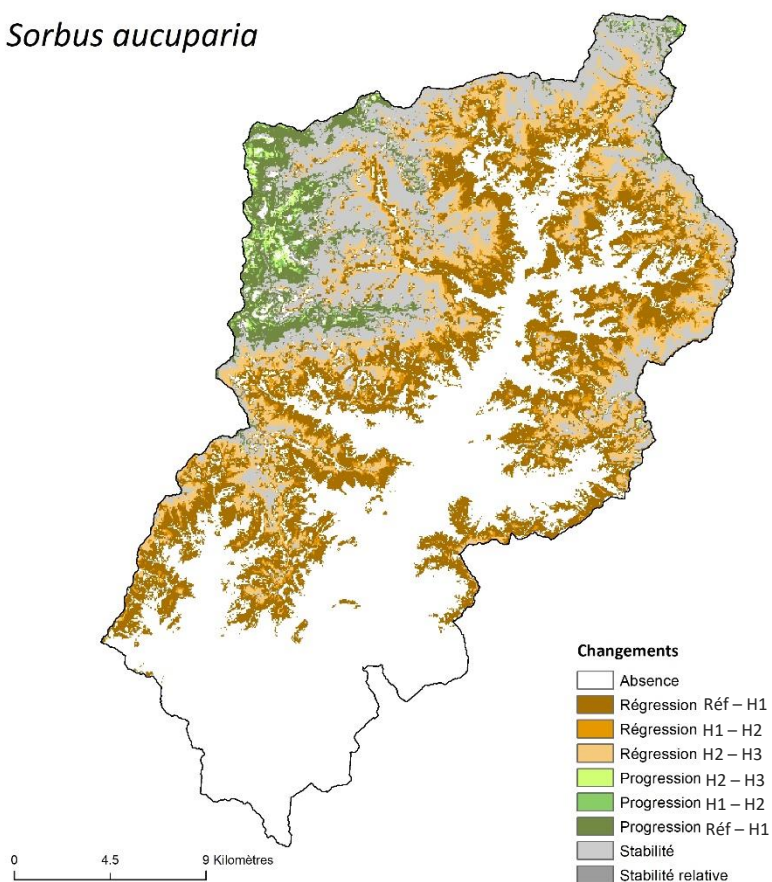


Figure A.8.6.25. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Sorbus aucuparia



(b)

Sorbus aucuparia

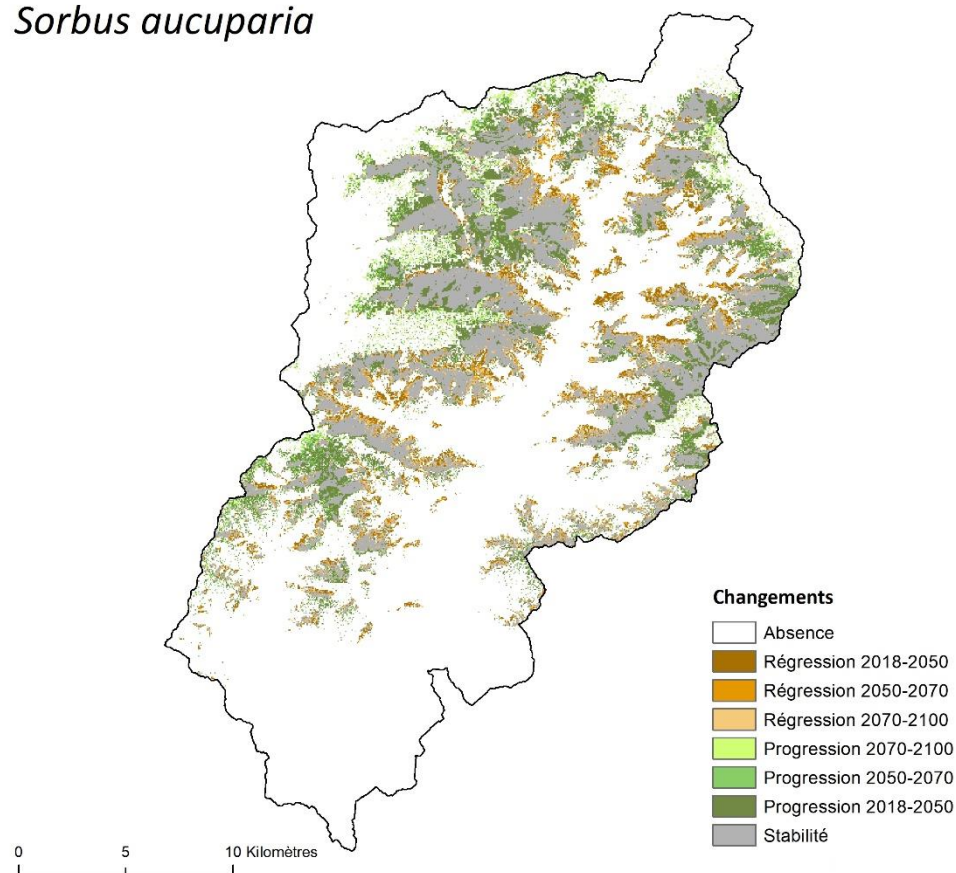
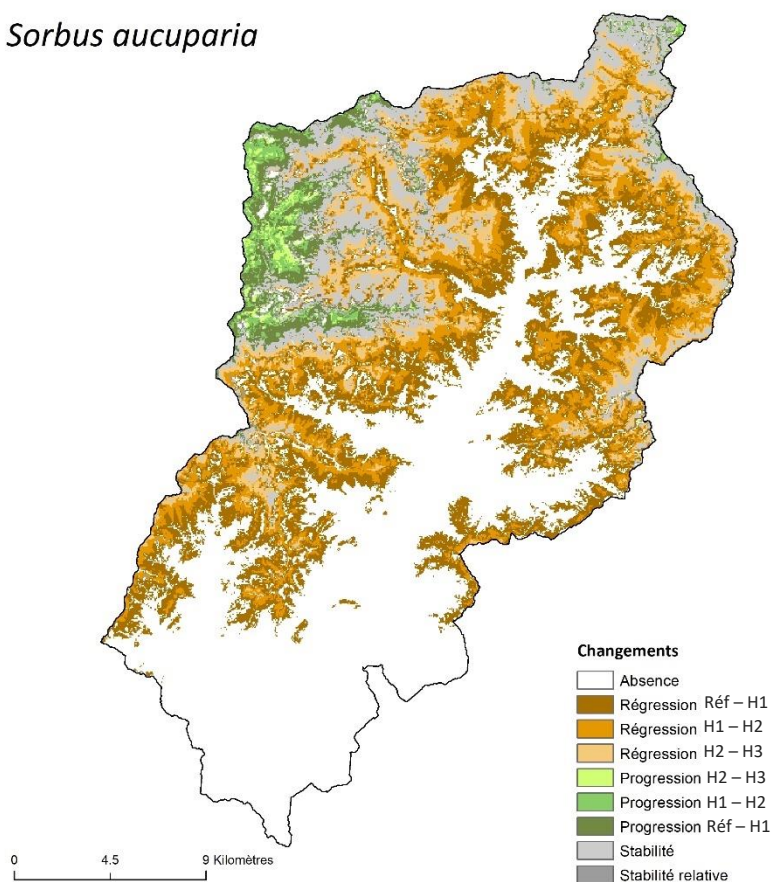


Figure A.8.6.26. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

(a)

Sorbus aucuparia



(b)

Sorbus aucuparia

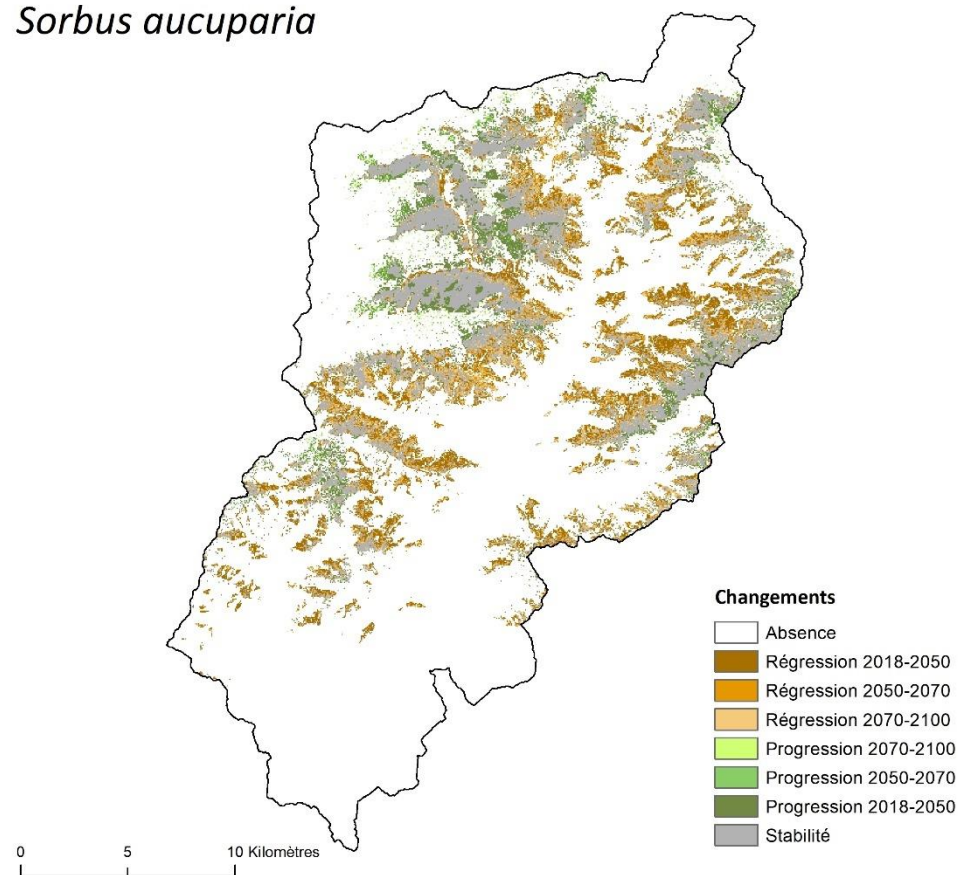


Figure A.8.6.27. Impact du changement global sur la répartition et l'aire de viabilité de *Sorbus aucuparia* à l'échelle de la vallée de la Roya et à l'horizon 2100 selon le scénario RCP2.6. (a) aire de viabilité. (b) répartition.

