



**HAL**  
open science

# Intégration de la variabilité thermique dans un modèle de répartition d'espèces fondé sur le temps d'activité

Florèn Hugon

► **To cite this version:**

Florèn Hugon. Intégration de la variabilité thermique dans un modèle de répartition d'espèces fondé sur le temps d'activité. Biologie cellulaire. Université de Pau et des Pays de l'Adour, 2021. Français. NNT : 2021PAUU3029 . tel-03519491

**HAL Id: tel-03519491**

**<https://theses.hal.science/tel-03519491>**

Submitted on 10 Jan 2022

**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.

École doctorale n° 211 : Sciences Exactes et leurs Applications

# THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**l'Université de Pau et des Pays de l'Adour**

**Spécialité “Physiologie et Biologie des Organismes - Populations - Interactions”**

*présentée et soutenue publiquement par*

**Florèn HUGON**

le 8 Octobre 2021

**Intégration de la variabilité thermique dans un modèle de répartition d'espèces fondé sur le temps d'activité**

Directeur de thèse : **M. Frank D'AMICO**  
Co-directeur de thèse : **M. Benoit LIQUET**

**Jury**

<b>Mme. Christelle ROBINET,</b>	Directrice de recherche	Rapporteure
<b>M. Jean-François LE GALLIARD,</b>	Directeur de recherche	Rapporteur
<b>Mme. Marie-Pierre ETIENNE,</b>	Maître de conférence	Examinatrice
<b>Mme. Fanny MALLARD,</b>	Docteure en Écologie	Examinatrice

**Université de Pau et des Pays de l'Adour**  
**Laboratoire de Mathématiques et leurs Applications de Pau, UMR CNRS 5142**  
Avenue de l'Université - BP 1155, 64013 PAU CEDEX, France



# Préface

*"A problem is a chance for you to do your best", Duke Ellington*

Le maintien de la biodiversité et l'expansion humaine semblent en conflit aujourd'hui. L'espèce humaine, au grand dam de toutes les autres, se multiplie, conquiert de nouveaux habitats ce qui entraîne la fragmentation et la destruction de ceux des autres espèces. Son développement sans limite crée de nouveaux modes de communication, de nouvelles technologies, conduisant à l'émission importante de gaz à effet de serre responsable du changement climatique. La biodiversité tente de répondre à ces nouvelles contraintes. Les espèces animales et végétales peuvent coloniser de nouveaux territoires, s'acclimater ou s'adapter. Cependant, parfois les changements sont si rapides que ces réponses ne peuvent être mises en place et les espèces s'éteignent. Sensibilisée à la beauté de la nature dès mon plus jeune âge, œuvrer pour la protéger est une évidence pour moi mais aussi un grand défi dans lequel je me suis engagée dès mes premières activités de recherche.

Lors de mon stage de fin d'étude au premier semestre 2018, j'ai goûté à la recherche. J'étudiais les conséquences démo-génétiques du fonctionnement en métapopulation chez le saumon atlantique. L'objectif était de comprendre comment l'échange d'individus entre populations aux pools génétiques différents pouvait favoriser ou non la capacité de réponse de la métapopulation au changement climatique. J'ai continué à m'intéresser à la biologie de la conservation en débutant ma thèse en octobre 2018. Mon défi? Intégrer la variabilité des températures dans des modèles de répartition d'espèces.

Ma thèse est scindée en six chapitres indépendants. L'introduction générale présente l'état de l'art et l'ensemble des concepts en écologie dans lesquels ma thèse s'inscrit. Le second chapitre aborde la modélisation corrélative en intégrant nouvellement des indices climatiques qui rendent compte de la variabilité climatique (Chapitre 2). Le troisième chapitre détaille une méthode novatrice : le calcul de la probabilité d'activité à partir des estimations d'un modèle d'abondance (Chapitre 3). Dans le quatrième chapitre, la variabilité spatio-temporelle des temps d'activité et du nouvel indice de persistance est étudiée (Chapitre 4). Le cinquième chapitre présente la construction d'un modèle mécanistique qui intègre la variabilité spatio-temporelle du temps d'activité (Chapitre 5). Le dernier chapitre est la discussion générale, clôturée par une conclusion générale.



# Remerciements

Je remercie chaleureusement mon directeur de thèse, Frank D'AMICO et mon co-directeur de thèse Benoit LIQUET pour leur écoute et leur soutien. Je vous remercie pour votre accompagnement sur ces trois années, vos mots justes, votre présence dans les moments plus difficiles, mais aussi pour la liberté que vous m'avez laissée. Ma thèse, c'est une expérience de vie dans laquelle je me suis pleinement épanouie, professionnellement et personnellement. Je suis convaincue que cette liberté donnée y a participé grandement. Merci.

Je remercie les financeurs du programme Les Sentinelles du Climat dans lequel s'est intégrée ma thèse, l'Union Européenne (FEDER), la Région Nouvelle-Aquitaine, le Département de la Gironde et le Département des Pyrénées-Atlantiques. Je remercie aussi Fanny MALLARD, la coordinatrice du programme et Christophe COÏC, le directeur de Cistude Nature, l'association qui a porté le projet.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à Christelle ROBINET, Jean-François LE GALLIARD, Marie-Pierre ETIENNE et Fanny MALLARD pour avoir accepté d'être membres du jury de ma thèse. Un merci particulier à Christelle pour son dévouement en tant que rapporteure malgré un planning très compliqué.

Merci également à toutes les personnes qui ont contribué à l'avancement scientifique de mes travaux de recherches. Merci à Noël CRESSIE, Hugo CAYUELA et Donald MILES pour leur précieux conseils. Merci à Barry SINERVO, le grand monsieur des lézards. Merci à Michaël GUILLON, Fabien AUBRET et Christian PAROISSIN pour nos nombreux échanges constructifs lors des comités de suivis et nos collaborations. Je tiens aussi à remercier Matthieu BERRONEAU, pour le partage de ses connaissances en herpétologie, la découverte des beaux lézards de montagne, le Lézard de Bonnal et le Lézard catalan et son appui naturaliste sans faille, si essentiel pour mes travaux de recherches. Mes remerciements s'adressent également à Maud BERRONEAU et Chloé DUGAST pour mes premières rencontres avec l'emblématique Lézard ocellé. Maintenant, je sais les repérer à Tarnos! Je remercie tous les stagiaires qui ont réalisé les suivis herpétologiques de 2017 à 2021, Maximilien, Mégane, Chloé, Oscar, Xavier, Pauline, Claire, Valentin, Anthony, Dylan et Maxime. Je souhaite aussi remercier Fabien MAZZOCCO, pour nos collaborations sur le terrain et la réalisation des vidéos de vulgarisation scientifique.

---

Un immense merci à tous les relecteurs de ma thèse, des amis mais aussi des connaissances, qui ont souhaité s'impliquer dans cette phase finale. Vos lectures m'ont toutes permis d'améliorer ce document, en le rendant plus intelligible et plus accessible. Merci à Camille B., Joachim, Elodie, Carole, Thibault, Stellia, Cathy, Agnès, Solène et Samantha. Un merci particulier à Lucie, Camille P. et Maylïs pour vos relectures scientifiques. Vos commentaires constructifs m'ont donné l'opportunité de clarifier de nombreux petits points. Merci à Michèle, ma chère correctrice orthographique sur plusieurs chapitres. Merci à David WS. pour l'amélioration des paragraphes en anglais, l'overview et l'abstract, rien ne vaut un natif! Enfin, un grand merci à Raphaël pour son aide précieuse lors de l'ultime étape de la compilation du document Latex.

Je remercie avec émotion toutes mes rencontres au Pays Basque. Je pense à Mathieu BUORO, mon encadrant de stage de master, à l'initiative de ma poursuite en thèse, trois années qui m'ont apporté bien plus que mes attentes. Louise, Lucie, Clément, mes collègues de bureau à l'INRAE, devenus mes modèles dans le monde des thésards puis des amis. Merci Lucie pour notre rencontre, nos écoutes, l'ouverture au développement personnel que tu m'as offerte. Merci à l'ensemble des doctorants de l'INRAE pour votre bonne humeur et tous les moments que nous avons partagés. Merci aux doctorants de mon équipe pour notre soutien mutuel; à Claire pour son accompagnement et son investissement auprès de nous; à Fabienne pour sa bienveillance.

Je pense aussi aux belles personnes rencontrées lors de mes nombreuses activités sportives, si bénéfiques à ma santé physique et mentale. La danse basque avec Carole et Michèle, le yoga avec Florence, le pilates avec Céline, le cross-fit avec Nolwen, la danse brésilienne avec Samantha, Davi, David L., Toni et Kévin et enfin ma grande passion depuis 16 ans, l'équitation, avec Mégane, Stéphanie, Damian, Camille B., Capucine, Ana, Mathilde B., Mathilde M., Ihintza, Sarah, Laura, Charlotte ...

Un dernier grand merci à mes amis et à ma famille, souvent loin des yeux, mais toujours proches du cœur, dans les bons moments et dans les coups durs. Je sais ce que vous m'avez donné, je vous remercie d'être là - Laure, Solène, Camille P., Elodie, Maylïs, Mélanie, Chloé, Natacha ... Une pensée spéciale pour mes deux sœurs Doriane et Loreena, le trio des FloDoLo si bienveillant et pour Lionel. Merci de m'accompagner.



# Résumé

## Intégration de la variabilité thermique dans un modèle de répartition d'espèces fondé sur le temps d'activité

Dans les études abordant les effets du changement climatique sur la biodiversité, la variabilité thermique est rarement considérée. Pourtant, elle est tout aussi pertinente que la moyenne pour expliquer la répartition des espèces. La mise en place des mesures de gestion de la biodiversité s'appuie sur des modèles de répartition d'espèces. Afin d'améliorer ces modèles, il est essentiel d'intégrer la variabilité thermique. C'est notre défi!

Un modèle mécanistique de la répartition a été construit pour chaque espèce ectotherme étudiée : le Léopard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*), le Léopard catalan (*Podarcis liolepis*) et le Léopard ocellé (*Timon lepidus*). Il est fondé sur le temps d'activité au cours de la période critique de la reproduction, une métrique corrélée au succès reproducteur. L'activité est souvent définie selon des méthodes à seuils alors qu'elle varie continuellement en fonction de la température corporelle. Ainsi, nous avons développé une méthode originale : l'estimation de la probabilité d'activité à partir de données d'abondance.

La variabilité spatio-temporelle des températures a été intégrée dans le temps d'activité, calculé à partir des séries temporelles de la température opérante enregistrées sur différents sites de 2016 à 2021. Ici, l'activité est définie lorsque la température opérante est incluse dans la fenêtre de températures volontaires. Afin d'évaluer l'état de conservation des populations et de projeter la future répartition des espèces, nous avons créé un indice de persistance. La variabilité spatio-temporelle du temps d'activité et de cet indice selon le micro-habitat, l'exposition, l'altitude, le site et l'année, a été démontrée.

Enfin, le temps d'activité a été modélisé selon la température moyenne, l'amplitude thermique, l'humidité relative et les interactions de ces variables. Les modèles additifs généralisés à effets mixtes indiquaient qu'il était plus élevé lors de journées fraîches et variables ou chaudes et peu variables ou fraîches et peu humides ou chaudes et très humides. Ainsi, le changement climatique devrait entraîner une réduction du temps d'activité. L'indice de persistance, calculé à partir des temps d'activité projetés sous différents scénarios de changement climatique, a permis d'obtenir des cartes de répartition des espèces étudiées. Pour chaque espèce, la carte obtenue a été comparée à celle issue du modèle corrélatif, qui intégrait aussi la variabilité thermique. Ces mises en regard suggèrent que le temps d'activité et l'indice de persistance sont des variables clés pour expliquer la répartition. Ainsi, elles pourraient prochainement être incluses dans un modèle hybride.

Mots-Clés : Changement climatique, Ecophysiologie, Ectothermes, Indice de persistance, Microclimat, Modèle corrélatif, Modèle mécanistique, Probabilité d'activité, Variabilité spatio-temporelle.





# Abstract

## **Integrating thermal variability into a species distribution model based on the activity time**

In studies regarding the effects of climate change on biodiversity, thermal variability is rarely considered. However, it is just as relevant as the average in explaining the species distribution. The implementation of biodiversity management measures is based on species distribution models. In order to improve these models, it is essential to integrate thermal variability. This is our challenge!

To do so, a mechanistic distribution model was built for each ectotherm species studied : the Pyrenean rock lizard (*Iberolacerta bonnali*), the catalonian wall lizard (*Podarcis liolepis*) and the ocellated lizard (*Timon lepidus*). It is based on activity time during the critical breeding period, a metric correlated with fitness. Activity is often defined according to threshold methods, whereas it continuously varies with body temperature. Thus, we have developed an original method : the estimation of the activity probability from abundance data.

Spatio-temporal variability of temperatures was integrated into the activity time, calculated from operative temperature time series data recorded at different sites from 2016 to 2021. Here, activity occurs when the operative temperature is within the voluntary temperature range. In order to assess the conservation status of populations and to project the future distribution of species, we created a persistence index. The spatio-temporal variability of activity time and of this index according to micro-habitat, exposure, altitude, site and year was demonstrated.

Finally, activity time was modelled according to mean temperature, thermal range, relative humidity and the interactions of these variables. Generalized additive mixed models indicated that it was longer on cool and variable or warm and little variable or cool and little humid or warm and very humid days. Thus, climate change is expected to lead to a reduction in activity time. The persistence index, calculated from the projected activity times under different climate change scenarios, was used to obtain distribution maps of the species studied. For each species, the produced map was compared with the one produced from the correlative model, which also accounted for thermal variability. These comparisons suggest that the activity time and the persistence index are key variables in explaining distribution. Thus, they should soon be included in a hybrid model.

Keywords : Climate change, Ecophysiology, Ectotherms, Persistence index, Microclimate, Correlative model, Mechanistic model, Activity probability, Spatio-temporal variability.



# Avant-Propos

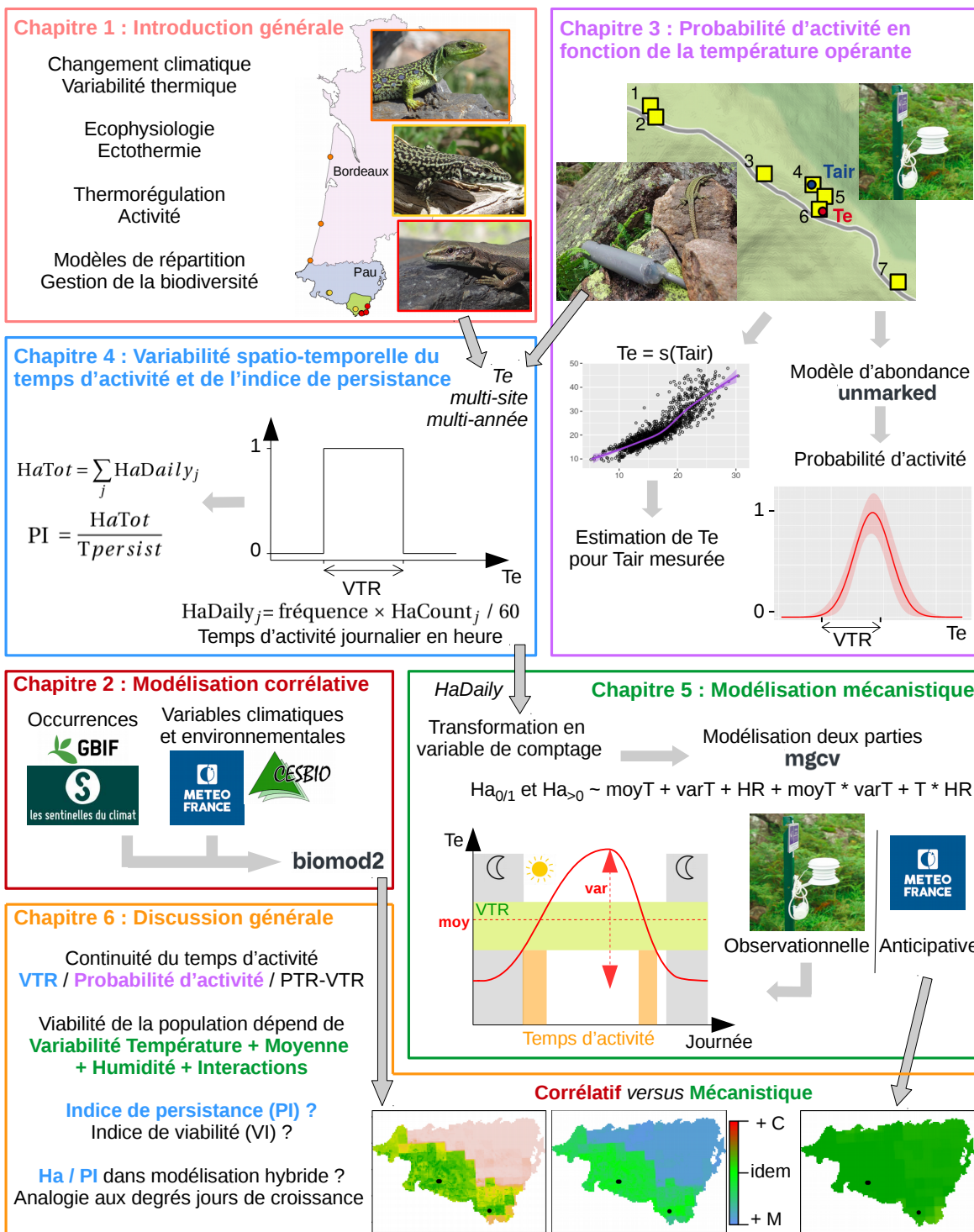
Cette thèse était intégrée dans le programme régional **Les Sentinelles du Climat** coordonné par Fanny MALLARD et mené de 2016 à 2021 en Nouvelle Aquitaine. Il a été financé par l'Union Européenne (FEDER), la Région Nouvelle-Aquitaine, le Département de la Gironde et le Département des Pyrénées-Atlantiques. Un ensemble de 19 espèces ou cortèges d'espèces a été étudié. Elles sont dites indicatrices car particulièrement sensibles au changement climatique. Ces espèces sont supposées être les premières à réagir du fait de leurs faibles capacités de dispersion et de leur évolution lente. Ces traits écologiques les contraindraient à rester sur leurs habitats actuels et à s'y adapter. Le programme étudiait les changements phénologiques et écophysologiques - c'est à dire le rythme du cycle de vie, le comportement et la physiologie des organismes - en lien avec la répartition des espèces.

Le programme a été porté par l'association **Cistude Nature** dirigée par Christophe COÏC. Cistude Nature a assuré le suivi annuel des différentes espèces afin de réaliser des inventaires, des suivis de l'occupation et de l'abondance et des mesures de variables environnementales pour la modélisation de la répartition. Au sein du programme, un ensemble d'acteurs scientifiques a également participé à la collecte de données et à leurs analyses, notamment l'Université de Pau et des Pays de l'Adour. Ainsi, outre les protocoles que nous avons mis en place dans le cadre de la thèse, nous avons bénéficié de l'ensemble des données récoltées par les naturalistes.

Le programme a la vocation de rendre accessible l'information à tous et de favoriser des communications vulgarisées. Les productions scientifiques sont en libre accès [ici](#). De manière plus ludique, les différents enjeux pour chaque espèce sont abordés en bande dessinée ou en vidéo [ici](#). Enfin, le traitement des données est également présenté [ici](#) selon cette même dynamique.



# Vue d'ensemble / Overview



---

## **Chapitre 2**

### **Intégrer la variabilité dans une modélisation corrélative de la répartition**

#### *Problématique*

Très souvent, dans les modèles corrélatifs, les variables explicatives de la répartition sont choisies selon leur disponibilité et non selon leur pertinence écologique. Bien que le pouvoir explicatif du modèle soit correct sur la modélisation au temps présent, si les variables sont biologiquement peu explicatives de la répartition, il est probable que les liens établis ne soient pas pérennes dans le futur. Cette erreur dans l'explication de la probabilité de présence engendre des erreurs de projections. Ainsi, la sélection de variables plus pertinentes écologiquement semble être un axe majeur d'amélioration de ce type de modélisation.

#### *Proposition*

Dans la modélisation corrélative, les variables sont calculées à partir de données journalières, ce qui permet d'intégrer la variabilité climatique mensuelle. Les variables climatiques sont obtenues pour la période d'activité, d'hivernation, ou annuellement, selon la phénologie des espèces étudiées. Les variables environnementales sont sélectionnées selon les préférences connues d'habitat des espèces étudiées. Ainsi, la modélisation corrélative s'appuie sur des variables pertinentes écologiquement et les projections obtenues sont plus fiables. Les méthodes pour chaque étape de modélisation ont été rigoureusement expliquées afin de permettre la reproductibilité de cette analyse.

## **Chapter 2**

### **Integrating variability into correlative species distribution models**

#### *Problematic*

Very often, in correlative models, distributional explanatory variables are chosen on the basis of their availability and not on their ecological relevance. Although model explanatory power is correct in the present time modelling, if the variables are biologically weak in explaining the distribution, it is likely that the links established will not be applicable in the future. This error in the occurrence probability explanation leads to projection mistakes. Thus, the selection of more ecologically relevant variables seems to be a major area for improvement this type of modelling.

#### *Proposition*

In the correlative modelling, the variables are calculated from daily data, which makes it possible to integrate the monthly climatic variability. The climatic variables are obtained over the period of activity, of wintering, or yearly, depending on the species phenology. Environmental variables are selected according to the known habitat preferences of studied species. Thus, correlative modelling is based on ecologically relevant variables and the resulting projections are more reliable. The methods for each modelling step are rigorously explained in order to allow the reproducibility of this analysis.

---

## **Chapitre 3**

### **Probabilité d'activité à partir des estimations d'un modèle d'abondance**

#### *Problématique*

Le temps d'activité est une variable continue mais bien souvent, il est défini selon des seuils de températures. L'unique méthode qui propose une définition continue est très coûteuse à mettre en place puisqu'elle nécessite le suivi focal de nombreux individus *in natura*. Pourtant, la définition continue de l'activité représente mieux la réalité car elle intègre les variations de la température corporelle dans le calcul du temps d'activité. Certains modèles de répartition sont fondés sur le temps d'activité, il convient ainsi de proposer une nouvelle méthode pour améliorer l'estimation de ce temps.

#### *Proposition*

Des données de comptages issues d'un protocole d'abondance sont utilisées pour modéliser la probabilité d'activité. En bénéficiant de la réplification spatio-temporelle de ce protocole, l'imperfection de la détection est quantifiée et les comptages d'individus sont corrigés. La probabilité d'activité est définie comme le ratio du nombre corrigé d'individus observés et de l'abondance. Cette probabilité est modélisée en fonction de la température corporelle des individus, calculée à partir de la relation entre la température de l'air et la température opérante. Outre le calcul du temps d'activité, la courbe de probabilité d'activité permet de discuter des préférences thermiques de l'espèce étudiée.

## **Chapter 3**

### **Activity Probability from Abundance Modeling Estimates**

#### *Problematic*

Activity time is a continuous variable but is often defined according to temperature thresholds. The only method that allow for a continuous definition is costly to implement, since it requires focused monitoring of many individuals. However, continuous activity better represents reality because it incorporates variations in body temperature into the calculation of activity time. As some species distribution models are based on activity time, it is necessary to develop new methods to improve this time estimation.

#### *Proposition*

Count data from an abundance protocol are used to model the activity probability. From the spatio-temporal replication of this protocol, the detection imperfection is quantified and the individual counts are corrected. The activity probability is defined as the ratio of the corrected number of observed individuals and the abundance. This probability is modelled as a function of the body temperature, calculated from the relationship between air temperature and operative temperature. In addition to calculating the activity time, the activity probability curve also allows to discuss the thermal preferences of the studied species.



---

## **Chapitre 4**

### **Variabilité spatio-temporelle du temps d'activité et de l'indice de persistance**

#### *Problématique*

Dans les études abordant les effets du changement climatique sur la biodiversité, la variabilité des températures est rarement considérée. Les études sont bien souvent menées sur une seule année et sur un seul site, de temps en temps sur plusieurs sites, mais les résultats sont moyennés. Pourtant, de nombreuses études ont montré que la variabilité spatio-temporelle des températures était tout aussi importante que la moyenne pour expliquer la répartition des espèces. La variabilité spatiale pourrait offrir des micro-habitats climatiques, constituants des refuges face au changement climatique. Il apparaît ainsi nécessaire d'évaluer la variabilité thermique spatio-temporelle et de la prendre en compte dans les études.

#### *Proposition*

Le déploiement de modèles biomimétiques permet l'enregistrement de séries de températures opérantes sur plusieurs sites et au cours de plusieurs années. Ici, nous définissons un indice de persistance fondé sur le temps d'activité total au cours de la période de reproduction des espèces étudiées, qui permet de statuer sur la viabilité locale d'une population. Nous démontrons la variabilité des temps d'activité et de l'indice de persistance selon les années et les sites, étudiés au niveau réplicat, localité, exposition, altitude et site. Ces résultats appuient sur la nécessité de réaliser des études multi-sites pluri-annuelles, au risque d'un manque de représentativité des résultats et à la mise en place de stratégies de gestion de la biodiversité inadaptées.

## **Chapter 4**

### **Spatio-Temporal Variability of Activity Time and Persistence Index**

#### *Problematic*

In studies regarding the effects of climate change on biodiversity, temperature variability is rarely considered. Studies are often conducted over one year or site, or across several sites, but then average the results. However, many studies have shown that the temperature spatio-temporal variation is as important as the mean in explaining species distribution. Variability across space could provide climatic micro-habitats, constituting refuges against climate change. Therefore, it is necessary to assess spatio-temporal thermal variability and to take it into account in the studies.

#### *Proposition*

The deployment of biomimetic models allows for the large-scale recording of operative temperature series, across several sites and years. Here, we define a persistence index based on the total activity time during the study species' breeding period, which makes it possible to assess local population viability. We show variability of activity time and persistence index across years and sites, conditional on replicate, locality, slope, altitude and site. Our results support the need to carry out multi-year and multi-site studies. Not doing so runs the risk of a misrepresenting the results and the implementation of inadequate biodiversity management strategies.

---

## **Chapitre 5**

### **Intégrer la variabilité dans une modélisation mécanistique de la répartition, fondée sur le temps d'activité**

#### *Problématique*

La modélisation mécanistique explique la répartition des espèces à partir de processus écologiques clés, par exemple le temps d'activité au cours de la période de reproduction. Dans les modèles existants, le temps d'inactivité est projeté seulement en fonction de la température maximale de l'air. Or, de nombreuses études indiquent que les performances thermiques des ectothermes dépendent non seulement de la température moyenne, mais aussi de sa variabilité et des conditions hydriques. Dans ce contexte, il est pertinent de modéliser le temps d'activité en fonction de ces variables météorologiques pour ensuite projeter la répartition des espèces.

#### *Proposition*

La modélisation observationnelle du temps d'activité en fonction de la température moyenne, de l'amplitude thermique et de l'humidité relative, toutes mesurées sur le terrain, montre que ces trois variables et leurs interactions sont explicatives. Le temps d'activité est plus élevé lors de journées fraîches et variables ou chaudes et peu variables; ou lors de journées fraîches et peu humides ou chaudes et très humides. La modélisation anticipative à partir des variables météorologiques simulées explique un faible pourcentage de variance, ce qui ne permet pas de projeter le temps d'activité de manière statistiquement correcte. L'évolution du temps d'activité dans le contexte du changement climatique futur est abordée à partir de la modélisation observationnelle.

## **Chapter 5**

### **Integrating variability into a mechanistic species distribution model, based on activity time**

#### *Problematic*

Mechanistic distribution models explain species distributions from key ecological processes, such as activity time during the breeding period. In existing models, inactivity time is only projected as a function of maximum air temperature. However, many studies indicate that the ectotherm thermal performance depends not only on average temperature, but also its variability and hydric conditions. In this context, it is relevant to model the activity time as a function of these meteorological variables in order to project the species distribution.

#### *Proposition*

Observational modelling of activity time as a function of mean temperature, thermal range and relative humidity, all measured in the field, shows that these three variables and their interactions are driving factors of activity time. Activity time is higher on cool and variable days or warm and low-variable or on cool and low-humidity days or hot and high-humidity. Predictive modelling based on simulated meteorological variables explains a low percentage of the variance and does not produce a statistically correct projection of activity time. The activity time evolution in the context of future climate change is discussed based on observational modelling.



# Table des matières

<b>Table des matières</b>	<b>xix</b>
<b>Liste des figures</b>	<b>xxv</b>
<b>Liste des tableaux</b>	<b>xxix</b>
<b>1 Introduction générale</b>	<b>1</b>
1.1 La biodiversité face au changement climatique	3
1.1.1 Variabilité spatio-temporelle des effets du changement climatique	3
1.1.2 Répondre au changement climatique	4
1.1.3 Vulnérabilité des espèces au changement climatique	5
1.2 Ecophysiologie des espèces ectothermes	6
1.2.1 Définitions	6
1.2.2 Performances thermiques	6
1.2.3 Préférences thermiques	7
1.2.4 La thermorégulation	8
1.3 Activité des espèces ectothermes	9
1.3.1 Activité, lézardage, inactivité	9
1.3.2 Temps d'activité <i>versus</i> temps de restriction	10
1.3.3 Activité et répartition	10
1.4 Répartition des espèces	11
1.4.1 Notions de niche	11
1.4.2 Modélisation de la répartition	11
1.5 Problématiques	13
1.5.1 Un modèle fondé sur le temps d'activité	13
1.5.2 Un modèle qui explicite la probabilité de persistance	13
1.5.3 Un modèle qui intègre la variabilité thermique	13
1.5.4 Hypothèses du modèle : absence de dispersion et d'adaptation	14
1.6 En Nouvelle-Aquitaine, trois lézards étudiés	15
1.6.1 La Nouvelle-Aquitaine, un territoire aux écosystèmes diversifiés	15
1.6.2 Le Lézard de Bonnal, une espèce perdante?	16
1.6.3 Le Lézard catalan, une espèce gagnante?	18
1.6.4 Le Lézard ocellé, une espèce perdante ou gagnante selon ses capacités de dispersion	20
1.7 Références	22
<b>2 Intégrer la variabilité dans une modélisation corrélative de la répartition</b>	<b>37</b>
2.1 Introduction	39
2.1.1 Répartition et conservation de la biodiversité	39

2.1.2	Modélisation corrélative de la répartition . . . . .	39
2.1.3	Vulnérabilité des Lézards de Bonnal, catalan et ocellé . . . . .	40
2.1.4	Problématique . . . . .	40
2.2	Matériels et méthodes . . . . .	41
2.2.1	Périodes et aires d'étude . . . . .	41
2.2.2	Données d'occurrence . . . . .	41
2.2.3	Indices climatiques . . . . .	42
2.2.4	Choix des variables environnementales et climatiques . . . . .	45
2.2.5	Corrélations des variables climatiques et environnementales . . . . .	47
2.2.6	Modélisation de la répartition . . . . .	48
2.2.7	Projections dans le présent et dans le futur . . . . .	50
2.3	Résultats . . . . .	50
2.3.1	En amont de la modélisation d'ensemble . . . . .	50
2.3.2	Répartition du Lézard de Bonnal . . . . .	53
2.3.3	Répartition du Lézard catalan . . . . .	56
2.3.4	Répartition du Lézard ocellé . . . . .	60
2.4	Discussion . . . . .	64
2.4.1	Le Lézard de Bonnal, une possible extinction dans le massif Aspe-Ossau . . . . .	64
2.4.2	Le Lézard catalan, d'abord bénéficiaire du changement climatique puis menacé par celui-ci . . . . .	64
2.4.3	Le Lézard ocellé, une persistance sous dépendance des capacités de dispersion . . . . .	65
2.4.4	Différentes sources de biais de modélisation . . . . .	66
2.4.5	D'autres outils pour construire des modèles corrélatifs . . . . .	68
2.5	Conclusion . . . . .	68
2.6	Références . . . . .	68
<b>3</b>	<b>Probabilité d'activité à partir des estimations d'un modèle d'abondance</b> . . . . .	<b>77</b>
3.1	Introduction . . . . .	79
3.1.1	Physiologie et activité des ectothermes . . . . .	79
3.1.2	Activité et répartition dans le contexte du changement climatique . . . . .	79
3.1.3	Différentes méthodes pour définir l'activité et l'inactivité . . . . .	80
3.1.4	Estimer le taux d'activité en fonction de la température corporelle, une méthode coûteuse . . . . .	80
3.1.5	Vers une modélisation simplifiée de l'activité comme une variable continue . . . . .	82
3.1.6	Utilisation opportuniste de données de comptage pour modéliser la probabilité d'activité . . . . .	82
3.1.7	Le modèle N-mélange pour modéliser l'abondance . . . . .	83
3.1.8	Problématique . . . . .	83
3.2	Matériels et méthodes . . . . .	84
3.2.1	Site d'étude et échantillonnage . . . . .	84
3.2.2	Modélisation de l'abondance . . . . .	85
3.2.3	Calcul des proxy d'activité . . . . .	86
3.2.4	Estimation des températures corporelles des individus observés . . . . .	86
3.2.5	Modélisation de la probabilité d'activité en fonction des températures corporelles . . . . .	87

3.3	Résultats	87
3.3.1	Proxys d'activité à partir des estimations issues des modèles d'abondance	87
3.3.2	Proxys de la température corporelle	88
3.3.3	Probabilité d'activité	89
3.4	Discussion	91
3.4.1	Grande variabilité des estimations issues du modèle d'abondance	91
3.4.2	Des proxys d'activité non bornés entre 0 et 1	91
3.4.3	Nature et variabilité de la relation entre la température de l'air et la température opérante	92
3.4.4	Sélection des proxys d'activité, valeurs nulles et aberrantes	93
3.4.5	Validation de la modélisation de la probabilité d'activité	93
3.4.6	Robustesse de l'approche	94
3.4.7	Vers une correction supplémentaire de la probabilité d'activité	95
3.5	Conclusion	96
3.6	Références	97
<b>4</b>	<b>Variabilité spatio-temporelle du temps d'activité et de l'indice de persistance</b>	<b>107</b>
4.1	Introduction	109
4.1.1	Variabilité spatio-temporelle du climat	109
4.1.2	L'enregistreur biomimétique, un outil quasiment autonome	109
4.1.3	Étude spatio-temporelle dans les milieux dunaires et montagnards	110
4.1.4	Variabilité spatio-temporelle des températures, étudiée à partir de deux métriques : le temps d'activité et l'indice de persistance	111
4.1.5	Problématique	112
4.2	Matériels et méthodes	112
4.2.1	Espèces étudiées	112
4.2.2	Description des modèles biomimétiques utilisés	112
4.2.3	Enregistrement multi-sites et multi-années des températures opérantes	114
4.2.4	Calcul du temps d'activité, à partir de VTmin, VTmax et des températures opérantes	119
4.2.5	Calcul de l'indice de persistance, à partir du temps d'activité total	121
4.2.6	Analyses statistiques	122
4.3	Résultats	123
4.3.1	Résultats préliminaires	123
4.3.2	Variabilité inter-répliat	125
4.3.3	Variabilité inter-localité	126
4.3.4	Variabilité inter-exposition	127
4.3.5	Variabilité inter-altitude	127
4.3.6	Variabilité inter-site	129
4.3.7	Variabilité inter-année	130
4.4	Discussion	133
4.4.1	Variabilité spatiale liée au micro-habitat	133
4.4.2	Variabilité spatiale liée à l'habitat	134
4.4.3	Variabilité spatiale liée à la topographie montagnarde	134
4.4.4	Variabilité spatiale liée au site	136
4.4.5	Variabilité temporelle	137

4.4.6	Indice de persistance et viabilité d'une population	138
4.5	Conclusion	138
4.6	Références	139
<b>5</b>	<b>Intégrer la variabilité dans une modélisation mécanistique de la répartition fondée sur le temps d'activité</b>	<b>153</b>
5.1	Introduction	155
5.1.1	Modélisation mécanistique	155
5.1.2	Le temps d'activité	155
5.1.3	Probabilité d'extinction ou de persistance	155
5.1.4	Intégration de la variabilité	156
5.1.5	Modèle observationnel <i>versus</i> modèle anticipatif	156
5.1.6	Problématique	157
5.2	Matériels et méthodes	158
5.2.1	Le temps d'activité, une variable écophysologique à expliquer et à projeter	158
5.2.2	Modélisation observationnelle	159
5.2.3	Modélisation anticipative	161
5.2.4	Méthode statistique	164
5.3	Résultats	166
5.3.1	Modélisation observationnelle	166
5.3.2	Modélisation anticipative	172
5.4	Discussion	177
5.4.1	La probabilité d'activité, principalement dépendante des niches thermiques des espèces	177
5.4.2	Le temps d'activité, une variable mécanistique	177
5.4.3	Des modélisations anticipatives insatisfaisantes	181
5.4.4	Projections dans un contexte de changement climatique, possibles grâce aux modèles observationnels	184
5.4.5	Atouts et limites de la méthode statistique	186
5.5	Conclusion	187
5.6	Références	188
<b>6</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>199</b>
6.1	Le temps d'activité, une variable originale pour comprendre la répartition	200
6.1.1	Le temps d'activité plutôt que le temps de restriction, un changement de paradigme?	200
6.1.2	Rendre compte de la continuité du temps d'activité	200
6.1.3	Mise en regard des modélisations mécanistiques et corrélatives	202
6.1.4	Intégrer le temps d'activité dans une modélisation hybride	205
6.2	L'indice de persistance, un outil pour modéliser la probabilité de présence issue d'une modélisation mécanistique	206
6.2.1	Une terminologie évolutive	206
6.2.2	Une forte dépendance à la période de reproduction et au temps d'activité journalier moyen	206
6.2.3	Intégrer l'indice de persistance dans une modélisation hybride	207
6.2.4	Une définition analogue à celle des degrés-jours de croissance	207
6.3	La variabilité thermique, tout aussi pertinente que la moyenne ou plus encore?	208

6.3.1	Intégration de la variabilité dans les modélisations . . . . .	208
6.3.2	Température moyenne et variabilité <i>versus</i> température maximale . . .	209
6.3.3	La variabilité et la moyenne, des indicateurs statistiques à considérer ensemble . . . . .	209
6.3.4	Étude du temps d'activité sachant la hausse en moyenne et en varia- bilité des températures . . . . .	210
6.4	Retour sur les hypothèses du modèle . . . . .	211
6.5	Conclusion générale . . . . .	212
6.6	Références . . . . .	215
<b>A</b>	<b>Annexes</b>	<b>221</b>
A	Calcul de l'humidité relative . . . . .	221
B	Projections futures du Lézard de Bonnal . . . . .	222
C	Changement de répartition du Lézard de Bonnal . . . . .	225
D	Projections futures du Lézard catalan . . . . .	227
E	Changement de répartition du Lézard catalan . . . . .	230
F	Projections futures du Lézard Ocellé . . . . .	232
G	Changement de répartition du Lézard Ocellé . . . . .	237
H	Programme informatique pour la mise en forme et le contrôle qualité de données . . . . .	241
I	Protocole simplifié de mesure thermique rapide à distance . . . . .	243
J	Températures opérantes mesurées sur les sites du Lézard de Bonnal pen- dant la période de reproduction . . . . .	245
K	Températures opérantes mesurées sur les sites du Lézard catalan pendant la période de reproduction . . . . .	250
L	Températures opérantes mesurées sur les sites du Lézard ocellé pendant la période de reproduction . . . . .	252
M	Variabilité du temps d'activité et de l'indice de persistance . . . . .	254
N	Distribution des temps d'activité transformés en variable de comptage . . .	255
<b>B</b>	<b>Glossaire</b>	<b>257</b>





# Liste des figures

1.1	Courbe de performance thermique	7
1.2	Courbe de performance thermique selon les températures préférées	8
1.3	Évolution du temps d'activité selon l'augmentation des températures	11
1.4	Région Nouvelle-Aquitaine	15
1.5	Diversité des paysages en région Nouvelle-Aquitaine	16
1.6	Morphes du Lézard de Bonnal	17
1.7	Répartition du Lézard de Bonnal	18
1.8	Morphes du Lézard catalan	19
1.9	Répartition du Lézard catalan	19
1.10	Morphes du Lézard ocellé	20
1.11	Répartition du Lézard catalan	21
2.1	Zones d'étude de la répartition en Nouvelle-Aquitaine	41
2.2	Observation des espèces dans le cercle des corrélations des indices climatiques	52
2.3	Contribution relative des variables lors de la modélisation corrélative du Lézard de Bonnal	53
2.4	Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble pour le Lézard de Bonnal	53
2.5	Projection présent de la probabilité de présence du Lézard de Bonnal	54
2.6	Projections futures de la probabilité de présence du Lézard de Bonnal	55
2.7	Changements de la répartition du Lézard de Bonnal	56
2.8	Contribution relative des variables lors de la modélisation corrélative du Lézard catalan	57
2.9	Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble pour le Lézard catalan	57
2.10	Projection présent de la répartition du Lézard catalan, modélisation corrélative	58
2.11	Projections futures de la probabilité de présence du Lézard catalan	58
2.12	Changements de la répartition du Lézard catalan	59
2.13	Contribution relative des variables lors de la modélisation corrélative du Lézard ocellé	60
2.14	Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble pour le Lézard ocellé	60
2.15	Projection présent de la répartition du Lézard ocellé	61
2.16	Projections futures de la probabilité de présence du Lézard ocellé	62
2.17	Changements de la répartition du Lézard ocellé, modèle corrélatif	63
3.1	Variation du taux d'activité selon la température corporelle	81

3.2	Site d'étude de Mendive . . . . .	84
3.3	Température opérante en fonction de la température de l'air . . . . .	89
3.4	Proxy d'activité en fonction de la température opérante . . . . .	90
3.5	Probabilité d'activité en fonction de la température opérante . . . . .	90
3.6	Proxys d'activité en fonction de la température opérante . . . . .	95
4.1	Modèles biomimétiques déployés sur les sites d'Anglas et de Contis . . . . .	113
4.2	Déploiement des modèles biomimétiques sur les sites du Lézard de Bonnal . . . . .	116
4.3	Déploiement des modèles biomimétiques sur les sites du Lézard catalan . . . . .	117
4.4	Déploiement des modèles biomimétiques sur les sites du Lézard ocellé . . . . .	118
4.5	Calcul du temps d'activité total du Lézard catalan pour différentes valeurs VTmin . . . . .	124
4.6	Probabilité d'observation du Lézard ocellé en fonction de l'heure de la journée . . . . .	124
4.7	Variabilité inter-répliat, p-valeurs des tests de Wilcoxon . . . . .	125
4.8	Variabilité inter-localité, p-valeurs des tests de Wilcoxon . . . . .	126
4.9	Variabilité inter-exposition, p-valeurs des tests de Wilcoxon . . . . .	127
4.10	Variabilité inter-altitude, p-valeurs des tests de Wilcoxon . . . . .	128
4.11	Variabilité inter-site, p-valeurs des tests de Wilcoxon . . . . .	129
4.12	Variabilité inter-année, p-valeurs des tests de Wilcoxon . . . . .	131
4.13	Habitats du Lézard de Bonnal sur le site d'Arrious et du Lézard catalan sur le chemin de la Mâtire . . . . .	133
4.14	Pourcentage de températures opérantes dans la VTR . . . . .	136
5.1	Relation théorique attendue entre le temps d'activité et un paramètre mé- téorologique . . . . .	157
5.2	Méthode pour le calcul du temps d'activité . . . . .	158
5.3	Déploiement d'une station et des modèles biomimétiques sur Contis . . . . .	159
5.4	Zones d'étude de la répartition en Nouvelle-Aquitaine . . . . .	162
5.5	Modélisation de la probabilité d'activité du Lézard de Bonnal . . . . .	167
5.6	Modélisation de la probabilité d'activité du Lézard catalan . . . . .	168
5.7	Modélisation de la probabilité d'activité du Lézard ocellé . . . . .	168
5.8	Modélisation du temps d'activité des populations montagnardes . . . . .	170
5.9	Modélisation du temps d'activité des populations thermophiles . . . . .	171
5.10	Modèles anticipatifs de la probabilité d'activité . . . . .	173
5.11	Modèles anticipatifs du temps d'activité . . . . .	173
5.12	Distribution des temps d'activité et de la moyenne mobile de l'indice de per- sistance . . . . .	174
5.13	Projection de la répartition du Lézard de Bonnal . . . . .	175
5.14	Projection de la répartition du Lézard catalan . . . . .	175
5.15	Projection de la répartition du Lézard ocellé . . . . .	176
5.16	Nombre de fois où la moyenne mobile de l'indice de persistance est infé- rieure à 1 . . . . .	176
5.17	Évolution théorique des températures opérantes en fonction des variables météorologiques . . . . .	178
5.18	Différences morphologiques chez deux populations de Lézard catalan . . . . .	179
5.19	Variation du temps d'activité selon l'interaction moyenne variabilité des tem- pératures . . . . .	180
5.20	Courbes de régression obtenues à l'issue de la modélisation GAM de la pro- babilité d'activité sur Tarnos . . . . .	183

5.21 Parties observées de la relation théorique entre le temps d'activité et un paramètre météorologique . . . . .	185
6.1 Probabilité d'activité en fonction de la température corporelle selon quatre méthodes de calcul . . . . .	201
6.2 Probabilité d'activité en fonction de la température corporelle, modèle conceptuel à quatre seuils . . . . .	202
6.3 Comparaison des projections corrélatives et mécanistiques pour le Léopard de Bonnal . . . . .	203
6.4 Comparaison des projections corrélatives et mécanistiques pour le Léopard catalan . . . . .	204
6.5 Comparaison des projections corrélatives et mécanistiques pour le Léopard ocellé . . . . .	205
6.6 Temps d'activité pour différents types de journées . . . . .	210



# Liste des tableaux

1.1	Atouts et limites des modèles corrélatifs et mécanistiques . . . . .	12
2.1	Indices climatiques sélectionnés pour la modélisation corrélative . . . . .	46
3.1	Définition du temps d'activité selon 4 méthodes . . . . .	80
3.2	Abondance du Lézard catalan sur le site de Mendive . . . . .	88
3.3	Proxys d'activité du Lézard catalan . . . . .	88
3.4	Couple des proxys d'activité et de la température opérante . . . . .	89
3.5	AIC et RMSE des modèles quadratique et gaussien . . . . .	90
4.1	Séries temporelles des Te . . . . .	114
4.2	Comparaisons pour les différents niveaux de variabilité . . . . .	115
4.3	Variabilité inter-réplicat, tests de Wilcoxon . . . . .	125
4.4	Variabilité inter-localité, tests de Wilcoxon . . . . .	126
4.5	Variabilité inter-exposition, tests de Wilcoxon . . . . .	127
4.6	Variabilité inter-altitude, tests de Wilcoxon . . . . .	128
4.7	Variabilité inter-site, tests de Wilcoxon . . . . .	130
4.8	Interprétation des indices de persistance . . . . .	131
4.9	Variabilité inter-année, tests de Wilcoxon . . . . .	132
5.1	Couple des données temps d'activité et météorologiques . . . . .	160
5.2	Couple des données temps d'activité et météorologiques du modèle ALA-DIN52 . . . . .	163
5.3	Tests de surdispersion des temps d'activité . . . . .	165
5.4	Exploration des variables des modèles observationnels . . . . .	166
5.5	Modèles sélectionnés pour expliquer la probabilité d'activité . . . . .	167
5.6	Modèles sélectionnés pour expliquer le temps d'activité . . . . .	169
5.7	Exploration des variables des modèles anticipatifs . . . . .	172
5.8	Modèles sélectionnés pour projeter la probabilité d'activité . . . . .	172
5.9	Modèles sélectionnés pour projeter le temps d'activité . . . . .	172
5.10	Grandes catégories de modèles hiérarchiques . . . . .	182
6.1	Déviance des modèles selon l'amplitude thermique et la moyenne ou selon la température maximale . . . . .	209



# Chapitre 1

## Introduction générale

### Sommaire

---

<b>1.1 La biodiversité face au changement climatique</b> . . . . .	<b>3</b>
1.1.1 Variabilité spatio-temporelle des effets du changement climatique	3
1.1.2 Répondre au changement climatique . . . . .	4
1.1.3 Vulnérabilité des espèces au changement climatique . . . . .	5
<b>1.2 Ecophysiologie des espèces ectothermes</b> . . . . .	<b>6</b>
1.2.1 Définitions . . . . .	6
1.2.2 Performances thermiques . . . . .	6
Fenêtre de tolérance thermique . . . . .	6
Asymétrie de la performance thermique autour de la température optimale . . . . .	6
1.2.3 Préférences thermiques . . . . .	7
Caractérisation de la distribution des températures préférées . . . . .	7
Le sous-optimal est optimal . . . . .	8
1.2.4 La thermorégulation . . . . .	8
Stratégies de thermorégulation . . . . .	8
Transferts thermiques au cours du lézardage . . . . .	9
<b>1.3 Activité des espèces ectothermes</b> . . . . .	<b>9</b>
1.3.1 Activité, lézardage, inactivité . . . . .	9
1.3.2 Temps d'activité <i>versus</i> temps de restriction . . . . .	10
1.3.3 Activité et répartition . . . . .	10
<b>1.4 Répartition des espèces</b> . . . . .	<b>11</b>
1.4.1 Notions de niche . . . . .	11
1.4.2 Modélisation de la répartition . . . . .	11
<b>1.5 Problématiques</b> . . . . .	<b>13</b>
1.5.1 Un modèle fondé sur le temps d'activité . . . . .	13
1.5.2 Un modèle qui explicite la probabilité de persistance . . . . .	13
1.5.3 Un modèle qui intègre la variabilité thermique . . . . .	13
1.5.4 Hypothèses du modèle : absence de dispersion et d'adaptation . . . . .	14
<b>1.6 En Nouvelle-Aquitaine, trois lézards étudiés</b> . . . . .	<b>15</b>
1.6.1 La Nouvelle-Aquitaine, un territoire aux écosystèmes diversifiés . . . . .	15
1.6.2 Le Lézard de Bonnal, une espèce perdante? . . . . .	16
1.6.3 Le Lézard catalan, une espèce gagnante? . . . . .	18



1.6.4 Le Lézard ocellé, une espèce perdante ou gagnante selon ses capacités de dispersion . . . . .	20
<b>1.7 Références . . . . .</b>	<b>22</b>

---

La biodiversité - le néologisme de la diversité et de la biologie - représente l'ensemble du vivant, la diversité des gènes, des espèces, des communautés ou encore des écosystèmes [Swingland, 2001]. Sa richesse, fruit d'une longue évolution continue, est en train de diminuer fortement sous l'importante pression exercée par une seule d'entre elles, *Homo sapiens* [Lenzen et al., 2012; Tilman et al., 2017]. Nous assistons à une nouvelle extinction de masse, succédant à celle de la crise Crétacé Tertiaire qui avait entraîné la disparition des dinosaures puis le développement de nombreuses nouvelles espèces de mammifères [Springer et al., 2003]. La crise que nous vivons est directement liée aux activités humaines qui dérèglent la dynamique apparition - extinction [Joppa et al., 2016]. Les émissions de gaz à effet de serre contribuent au réchauffement rapide de l'atmosphère et modifient le climat [Thomas et al., 2004]. L'exploitation non durable des ressources fossiles, animales et végétales ne permet pas la résilience du système et chaque année l'Homme vit de plus en plus à crédit. C'est un triste constat que l'espèce humaine dresse après tant d'années d'exploitation de la planète à son seul profit. Elle prend cependant conscience progressivement de ses responsabilités et propose des solutions pour réparer ces années d'insouciance [Joppa et al., 2016].

## 1.1 La biodiversité face au changement climatique

### 1.1.1 Variabilité spatio-temporelle des effets du changement climatique

La conservation de la biodiversité est un enjeu crucial lié au changement climatique qui entraîne un ensemble de conséquences. Les modifications de l'habitat, voire sa perte partielle, contribuent à la fragmentation des populations et aux invasions biologiques [Gunderson et al., 2017; Huey et al., 2012, 2010]. L'habitat est une aire géographique sur laquelle vit un individu, une population, une espèce ou un groupe d'espèces (**Définition Larousse**). Le cycle de vie et la phénologie des espèces sont également modifiés. Cela engendre des déséquilibres dans les assemblages de communautés, les systèmes hôtes-parasites et proies-prédateurs [Chemini et Rizzoli, 2014; Tito et al., 2020]. Ces conséquences contribuent à la dynamique d'extinction que nous observons aujourd'hui [Thomas et al., 2004]. Afin d'améliorer les mesures de gestion de la biodiversité, il est nécessaire d'élargir notre connaissance des écosystèmes [Leitão et Santos, 2019]. Généralement, lorsque les études traitent des effets statistiques du changement climatique sur la biodiversité, la manière trop simplifiée de les aborder est de se fonder sur la moyenne, bien que le changement climatique entraîne également une plus grande variabilité des températures. En effet, il est associé à des paramètres climatiques moyens plus élevés avec une plus grande variabilité [Rummukainen, 2012]. L'amplitude des températures quotidiennes est plus grande et les événements extrêmes peuvent être plus fréquents [Cattiaux et al., 2015; Suarez-Gutierrez et al., 2020; Vincze et al., 2017].

Le réchauffement plus rapide de l'Arctique par rapport au reste de la surface du globe pourrait mener à des hivers et des étés plus rudes [McSweeney, 2019]. Ces différences de réchauffement généreraient des masses d'air plus humides et plus chaudes, ce qui modifierait leur circulation notamment l'oscillation arctique. Le courant-jet (jet-stream en anglais) assure une faible oscillation entre les masses d'air froides, en provenance de l'Arctique, et les masses d'air chaudes, en provenance de l'équateur. Le vortex polaire crée une barrière entre ces deux masses d'air aux températures différentes. Cependant, avec le réchauffement plus rapide de la masse d'air froide, les différences de températures entre

les deux masses se réduisent. Cela entraîne une oscillation plus importante et un mouvement ondulatoire des vagues de froid sur l'hémisphère nord. Un troisième mécanisme, les vagues de résonance, amplifie l'onde et donc les périodes d'extrêmes froid et chaud [McSweeney, 2019].

En France, l'observation d'évènements extrêmes est plus fréquente depuis quelques années. En hiver 2019, la fin du mois de février a été l'une des plus chaudes de l'histoire [Meteo France, 2019]. Une canicule hivernale similaire a été observée au début du même mois en 2020, avec en plus un déficit d'enneigement [Meteo France, 2020]. Le changement climatique entraîne un début d'été plus précoce, de 10 jours par rapport à 1960, qui pourrait s'élever à 20 jours d'ici 2100 sous le scénario climatique RCP 8.5 [Cassou et Cattiaux, 2016]. D'après le comité scientifique AcclimaTerra, la Nouvelle-Aquitaine est soumise à un réchauffement plus important que les autres régions de France (+1,4°C de 1959 à 2016). Sur le littoral, le réchauffement climatique à hauteur de +2,5°C devrait entraîner une hausse du niveau de la mer, de +0,3 à +1,5m d'ici 2100. Le nombre de tempêtes et leur intensité devraient augmenter, ce qui entraînera des évènements de submersion plus fréquents et une érosion plus intense (Chapitre 12, [Le Treut et Rousset, 2018]). En montagne, une hausse de +0,27°C et une baisse de 2 à 3 jours de neige par décennie ont été observées. Selon le scénario le plus pessimiste (RCP 8.5), le réchauffement climatique pourrait atteindre +4°C d'ici 2100. Cette hausse des températures sera couplée à une raréfaction de l'enneigement. La réduction de l'épaisseur du manteau neigeux impactera négativement les conditions d'hivernation des espèces puisque son rôle d'isolant thermique sera réduit. Les strates végétales vont également s'élever, de 200 à 500 mètres, à l'horizon 2100 selon les scénarios climatiques RCP 2.6 et RCP 8.5 (Chapitre 14, [Le Treut et Rousset, 2018]).

### 1.1.2 Répondre au changement climatique

Face au changement climatique, il existe trois grands types de réponses de la biodiversité : la colonisation, l'adaptation et l'extinction. Elles gouvernent la répartition des espèces [Rohr et al., 2018]. La colonisation de nouveaux habitats vers des altitudes et des latitudes plus élevées est la réponse la plus observée [Araújo, 2009; Enriquez-Urzelai et al., 2019; Wingfield, 2003]. Le lien de cause à effet avec le changement climatique est clairement établi [Parmesan et Yohe, 2003]. Cette réponse est répandue chez les espèces présentant des capacités de dispersion importantes comme la capacité de vol ou utilisant les modes de dispersion par le vent ou par les animaux - anémochorie et zoochorie des graines par exemple [Araújo, 2009]. Le déplacement vers le nord ou la montée en altitude permet de conserver un environnement thermique adéquat pour le développement, la reproduction et la persistance de la population [Elsen et Tingley, 2015]. La colonisation d'autres aires grâce aux capacités de dispersion n'est pas toujours associée à un bon succès reproducteur, parfois, elle est simplement suffisante pour assurer la survie [Giezendanner et al., 2019]. D'autres espèces, notamment les reptiles ou les amphibiens, présentent de faibles capacités de dispersion [Enriquez-Urzelai et al., 2019]. Contraints à rester sur leur habitat, leur extinction pourrait être plus rapide [Carvalho et al., 2010].

Le changement climatique opère et entraîne la sélection naturelle des individus qui ont développé soit des acclimations phénotypiques, soit des adaptations génétiques [Gilbert et Miles, 2017]. Par exemple, des individus ayant des préférences thermiques plus

élevées pourraient être sélectionnés [Gilbert et Miles, 2017]. Cependant, les changements de température contemporains sont environ 10000 fois plus rapides que ceux de l'aire glaciaire [Sánchez-Fernández et al., 2016]. L'évolution *via* la mise en place de réponses adaptatives ne pourra probablement pas être aussi rapide [Araújo, 2009; Sánchez-Fernández et al., 2016]. Cela conduit à l'augmentation du risque d'extinction locale des populations, engendrée notamment par la perte et la fragmentation de l'habitat due à l'augmentation des températures [Thomas et al., 2004]. La probabilité d'extinction des espèces est très liée à leur aire de répartition. L'étude de Thomas et al. [2004] a projeté l'extinction de 15 à 37 % des espèces d'ici 2050. Elle est également dépendante des changements de l'utilisation des terres [Block et al., 2014] ou encore de la démographie et de la compétition intra et inter-espèces [Evans et al., 2015].

Le potentiel adaptatif des espèces est régi par le fonctionnement en métapopulation qui favorise des capacités de réponses différentes selon les populations. Le changement climatique, en entraînant la baisse des effectifs dans les différentes populations, entraîne une perte de diversité génétique qui conduit à une diminution des capacités adaptatives de la population [Carlson et al., 2014; Webster et al., 2017]. Cette perte de diversité génétique est particulièrement accentuée chez des espèces à faible capacité de dispersion, où les flux de gènes entre les populations sont très faibles [Thomas et al., 2004]. Ainsi, les populations soumises à un événement climatique extrême répondront de plus en plus de manière synchrone, causant à terme l'extinction de toutes les populations, soit de la métapopulation et donc de l'espèce [Hansen et al., 2019]. Ce phénomène est appelé vortex d'extinction, plus les effectifs sont faibles plus les réponses adaptatives sont faibles, ce qui réduit encore plus les effectifs, et ainsi de suite [Godwin et al., 2020].

### 1.1.3 Vulnérabilité des espèces au changement climatique

Afin de mieux comprendre les réponses des espèces au changement climatique, il est essentiel de connaître leur vulnérabilité au changement climatique [Kubisch et al., 2016b]. La vulnérabilité d'une espèce varie en fonction des ressources disponibles en terme d'habitat, de proies mais aussi selon les interactions inter-espèces telles que la compétition, la prédation, le parasitisme, tout ceci étant modifié par le changement climatique [Huey et al., 2012; Kearney et al., 2009; Thomas et al., 2004]. Elle dépend aussi des capacités adaptatives de l'espèce, physiologiques et comportementales [Huey et al., 2012; Kubisch et al., 2016b] et du stade ontogénique [Evans et al., 2015]. Par exemple, la performance métabolique d'un individu juvénile est différente de celle d'un individu adulte [Truebano et al., 2018; Wingfield, 2003]. Elle est accrue chez les espèces aux faibles capacités de dispersion, comme les reptiles et les amphibiens, car celles-ci sont contraintes d'adapter leur comportement et/ou leur physiologie selon les conditions environnementales [Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010]. En raison de la grande conservation de leur physiologie thermique, les lézards sont particulièrement sensibles aux changements de température [Kubisch et al., 2016b; Leal et Gunderson, 2012]. La famille des *Lacertidae*s est très étudiée et les liens entre la physiologie thermique et la vulnérabilité des espèces sont de mieux en mieux connus [Huey et al., 2012; Taylor et al., 2020]. L'étude de ces espèces ectothermes, dites indicatrices [Mallard, 2016a; Mallard et Couderchet, 2019], permet de mieux comprendre l'influence du climat sur la biodiversité, à travers les processus impliqués dans la thermorégulation.

## 1.2 Ecophysiology des espèces ectothermes

### 1.2.1 Définitions

L'écophysiology est l'étude des réponses comportementales et physiologiques des organismes face à leur environnement. Elle correspond à l'étude de processus mesurés à l'échelle de l'individu qui reflètent les conditions environnementales vécues [Briscoe et al., 2019]. Chez les espèces ectothermes, ces réponses sont mises en place afin de réguler leur état interne, notamment leur température corporelle et leur bilan hydrique [Huey et al., 2009; Rozen-Rechels et al., 2019; Theisinger, 2016]. À la différence des espèces endothermes, capables de transpirer pour évacuer de la chaleur ou d'augmenter leur métabolisme pour produire de la chaleur [Heldmaier et Ruf, 1992; McKechnie et Wolf, 2019], la température corporelle des ectothermes dépend de sources externes de fraîcheur ou de chaleur [Garrick, 2008]. Ainsi, l'état interne des ectothermes est intimement lié aux conditions abiotiques et soumis aux variations de celles-ci [Belasen et al., 2017]. La température corporelle est la variable la plus explicative des performances des ectothermes [Angilletta et al., 2002]. Elle est contrôlée par la physiologie et le comportement de l'individu [Theisinger, 2016].

### 1.2.2 Performances thermiques

#### Fenêtre de tolérance thermique

La courbe de performance thermique (TPC) caractérise les performances d'un individu selon sa température corporelle ( $T_b$ ) [Sinclair et al., 2016]. Les performances sont nulles lorsque  $T_b$  est en dehors de la fenêtre de tolérance thermique, bornée par les températures critiques létales minimum ( $CT_{min}$ ) et maximum ( $CT_{max}$ ) (Figure 1.1) [Huey et al., 2010]. Ces valeurs sont souvent déterminées en laboratoire par des expériences de retournement de l'individu sur le dos à des températures progressivement croissantes et décroissantes [Bauwens et al., 1995]. Dès lors que l'individu perd le réflexe de redressement, la température critique est considérée atteinte [Gvoždík et al., 2001; Neel et al., 2021]. Cette méthode pourrait sous-estimer  $CT_{max}$  et  $CT_{min}$  en raison de la fatigue de l'individu ou d'un comportement anti-prédation. Ces températures peuvent aussi être déterminées par la méthode des spasmes musculaires, plus fiable que la méthode de retournement, mais beaucoup plus invasive et entraînant parfois la mort des individus [Camacho et Rusch, 2017].

#### Asymétrie de la performance thermique autour de la température optimale

La température optimale ( $Topt$ ) est la température à laquelle les performances sont les plus élevées (Figure 1.1) [Sinclair et al., 2016]. Elle est déterminée par des expériences de locomotion. Les individus sont stimulés pour avancer dans un couloir de course et leur vitesse est mesurée. Cela est répété à des températures de plus en plus élevées [Neel et al., 2021]. Ainsi, la température optimale est définie comme la température permettant la vitesse de course la plus rapide [Camacho et Rusch, 2017]. L'asymétrie de la courbe de performance thermique rend compte des capacités des espèces à mieux supporter des températures fraîches que chaudes [Martin et Huey, 2008]. Elle est caractérisée par la fenêtre de tolérance thermique et une marge de sécurité thermique (TSM). Ici, la TSM est l'écart entre  $CT_{max}$  et  $Topt$  [Sinclair et al., 2016]. Elle représente la capacité de l'espèce

à faire face à des températures au-dessus de sa température optimale [Martin et Huey, 2008]. Ces deux fenêtres thermiques sont plus importantes chez les espèces généralistes, soumises à un environnement variable, que chez les espèces spécialistes, soumises à un environnement plus stable [Deutsch et al., 2008; Neel et al., 2021].

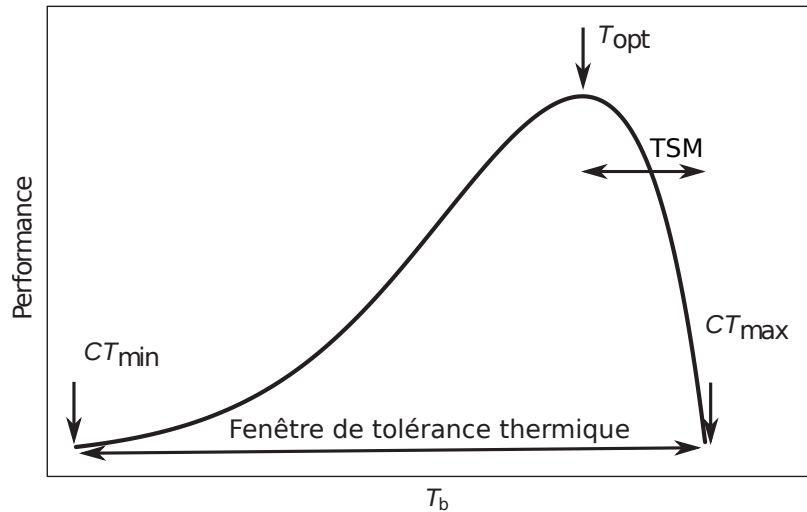


FIGURE 1.1 – Courbe de performance d’une espèce ectotherme en fonction de sa température corporelle ( $T_b$ ), modifiée de Sinclair et al. [2016].  $CT_{min}$  et  $CT_{max}$  sont les températures critiques létales, elles bornent la fenêtre de tolérance thermique.  $T_{opt}$  est la température optimale. L’écart entre  $T_{opt}$  et  $CT_{max}$  correspond à une marge de sécurité thermique (TSM).

### 1.2.3 Préférences thermiques

#### Caractérisation de la distribution des températures préférées

L’écophysiologie d’une espèce ectotherme est aussi caractérisée par les préférences thermiques de l’espèce : la température préférée ( $T_{pref}$ ), la fenêtre de température préférée (PTR) et les quantiles de la distribution des températures préférées (Figure 1.2). Les températures préférées sont mesurées expérimentalement en utilisant un vivarium présentant un gradient de température sur toute la fenêtre de tolérance thermique de l’espèce. Les individus sont placés chacun leur tour dans le vivarium et leur température corporelle est mesurée toutes les heures sur une journée complète. L’ensemble de ces mesures permet d’obtenir la distribution des températures préférées [Osojnik et al., 2013].

La température préférée est la température à laquelle le compromis coût-bénéfice de la thermorégulation est optimal [Hertz et al., 1993]. Elle est définie comme la médiane de la distribution des températures préférées [Camacho et Rusch, 2017]. La PTR est la fenêtre thermique sur laquelle les coûts de thermorégulation sont faibles et les performances élevées, de l’ordre de 80 à 95 % des performances optimales [Castilla et al., 1999; Hertz et al., 1993]. Cette fenêtre est communément bornée par les quantiles 25 et 75 % (PTR50) ou parfois par les quantiles 10 et 90 % (PTR80) [Camacho et Rusch, 2017]. La définition de la PTR80 permet d’élargir la fenêtre de températures préférées ce qui serait plus réaliste pour les *Lacertidaees* [Bauwens et al., 1995]. Peu de papiers discutent de ces définitions et justifient le choix de l’une ou de l’autre. Une étude sur le Lézard vivipare a montré que les PTR50 et PTR80 étaient cohérentes et qu’il existait une différence de 1 à 2,3 °C entre les bornes [Gvoždík, 2002]. Enfin, les quantiles 5 et 95 % sont utilisés pour définir la fenêtre de

températures volontaires pour l'activité (VTR) (Figure 1.2). Cette fenêtre correspond aux températures corporelles pour lesquelles un individu peut être actif. Les températures volontaires, minimale (VTmin) et maximale (VTmax), signalent la nécessité de se déplacer dans un micro-habitat plus chaud ou plus frais [Camacho et Rusch, 2017].

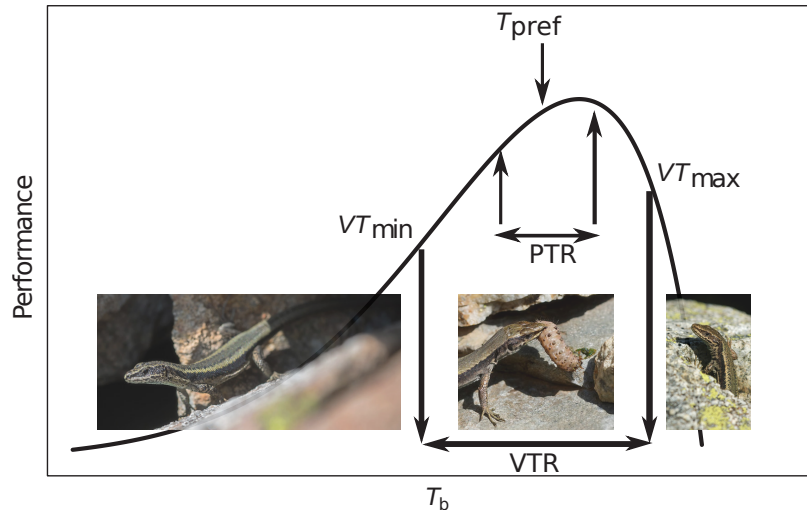


FIGURE 1.2 – Courbe de performance thermique d'une espèce ectotherme, selon les températures préférées, inspirée de Sinclair et al. [2016]. La température préférée ( $T_{pref}$ ) est incluse dans la fenêtre de températures préférées (PTR). L'activité est possible lorsque la température corporelle ( $T_b$ ) est incluse dans la fenêtre de températures volontaires (VTR), bornée par les températures volontaires minimale (VTmin) et maximale VTmax. Crédit photographique : Matthieu BERRONEAU.

### Le sous-optimal est optimal

*In natura*, les températures corporelles mesurées sont souvent inférieures à  $T_{opt}$  et plus proches de  $T_{pref}$  que de  $T_{opt}$  [Martin et Huey, 2008]. L'écart entre  $T_{pref}$  et  $T_{opt}$  permet de tamponner les variations de températures et d'optimiser les performances, même pour des températures corporelles éloignées de  $T_{opt}$  [Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2012; Neel et al., 2021]. Les espèces aux capacités de dispersion limitées présentent un écart plus grand entre  $T_{pref}$  et  $T_{max}$ , ce qui permet aussi de tamponner les variations environnementales [Sánchez-Fernández et al., 2016]. Ces écarts font référence à la notion de marge de sécurité thermique, qui peut être définie entre  $T_{pref}$  et  $T_{opt}$ , entre  $T_{pref}$  et  $T_{max}$  et entre  $T_{opt}$  et  $T_{max}$  (comme vu précédemment). La sélection de la température préférée permet de moduler la marge de sécurité thermique [Martin et Huey, 2008].

## 1.2.4 La thermorégulation

### Stratégies de thermorégulation

La thermorégulation est un ensemble de mécanismes comportementaux et physiologiques permettant de réguler la température corporelle [Kearney et al., 2009]. Elle permet de maintenir la température corporelle *a minima* dans la fenêtre de tolérance thermique et *a maxima* dans la fenêtre de températures préférées, afin d'optimiser les performances métaboliques. La thermorégulation a lieu lorsque les coûts liés à la thermoconformité deviennent plus importants que ceux liés à la thermorégulation [Blouin-Demers et Naudeau, 2005; Huey, 1974]. Selon les conditions environnementales et les préférences ther-

miques des espèces, certaines seront plutôt thermo-conformistes - elles supportent les variations de la température environnementale et d'autres plutôt thermo-régulatrices - elles modulent leur température corporelle dans un environnement thermique variable [Blouin-Demers et Nadeau, 2005; Vieira de Andrade, 2016]. Chez les lézards, l'ajustement du comportement individuel permet de contre-balancer la hausse des températures [Refsnider et al., 2018]; c'est la première méthode mise en place pour thermoréguler [Block et al., 2014]. La connaissance des stratégies de thermorégulation permet de comprendre les comportements d'évitement des fortes chaleurs et de conservation de la fraîcheur [Kearney et al., 2009]. La sélection du micro-habitat thermique, permis par le déplacement des individus, est aussi une méthode de thermorégulation [Block et al., 2014]. Les déplacements caractérisent le pattern d'activité de l'espèce [Attias et al., 2018], qui inclut des périodes d'activité, de lézardage et d'inactivité [Arribas, 2009]. D'après le dictionnaire Larousse, le terme « pattern » signifie « modèle spécifique représentant d'une façon schématique la structure d'un comportement individuel ou collectif »; il sera employé dans tout le développement.

### **Transferts thermiques au cours du lézardage**

Au cours du lézardage, « the basking behaviour » en anglais, c'est à dire lorsque l'individu reste immobile sur une surface, la température interne peut être régulée selon différentes stratégies de thermorégulation, qui impliquent les trois types de transferts thermiques [Garrick, 2008]. La thigmothémie est un transfert thermique par conduction avec le substrat, l'animal capte la chaleur au niveau de son abdomen [Grbac et Bauwens, 2001; Ortega, 2017]. En montagne, l'hétérogénéité des roches apporte une grande diversité micro-climatique, puisque la température des pierres peut être jusqu'à 30°C plus élevée que la température de l'air [Pottier, 2012]. L'héliothermie associe le transfert thermique par radiation, lorsque l'individu reçoit et absorbe l'énergie solaire, et par convection, lorsque des mouvements d'air chaud se forment au sein de l'organisme, ce qui permet de le réchauffer de manière homogène [Datcharry, 2014]. Enfin, l'aérothermie, lorsque la température corporelle est égale à la température de l'air, est un réchauffement par convection qui se met en place lors de journées très chaudes [Pottier, 2016]. Ces transferts thermiques sont complémentaires et peuvent opérer en même temps. Par exemple, la thigmothémie permet le réchauffement de la température corporelle malgré un air frais et peu de radiations [Ortega et al., 2017; Pottier, 2012]. Le lézardage est cependant associé à des risques de prédation plus importants [Brana, 1991] et représente un coût temporel, durant lequel l'individu ne chasse pas ou ne se reproduit pas [Grbac et Bauwens, 2001; Gvoždík, 2002]. Ainsi, la thermorégulation n'est pas toujours mise en place et la thermo-conformité peut être préférée.

## **1.3 Activité des espèces ectothermes**

### **1.3.1 Activité, lézardage, inactivité**

L'écophysiologie des espèces ectothermes permet de comprendre les patterns d'activité des espèces. Afin d'optimiser les performances métaboliques, la température interne doit être régulée. Cette régulation, par différents comportements, dessine le pattern d'activité d'un individu [Kearney et al., 2018]. Il est caractérisé par trois comportements majeurs, l'activité (un quelconque comportement dynamique), le lézardage et l'inactivité



[Arribas, 2010]. Les comportements dynamiques opèrent lorsque la température corporelle est dans la VTR. Le lézardage permet la thermorégulation pour augmenter la température corporelle [Kearney et al., 2009]. L'inactivité est moins bien définie dans la littérature. Implicitement, elle correspond au temps pendant lequel les températures corporelles sont en dehors de la fenêtre de tolérance thermique [Kubisch et al., 2016a; Sinervo et al., 2010].

### 1.3.2 Temps d'activité *versus* temps de restriction

Le temps de restriction d'activité est défini comme le temps pendant lequel un individu ne peut pas être actif à cause de températures extérieures trop élevées [Sinervo et al., 2010]. L'individu se réfugie alors au frais dans son abri pour éviter la surchauffe [Huey et al., 2010]. Il peut aussi être défini selon deux seuils, lorsque les températures sont trop fraîches ou trop chaudes [Kubisch et al., 2016a]. Il n'est jamais clairement explicité s'il se définit sur la période diurne ou diurne et nocturne. De plus, les méthodes de calcul semblent inclure le comportement de lézardage dans le temps de restriction. À l'inverse, le temps d'activité est défini de manière précise dans plusieurs travaux. Il a lieu lors de la période diurne de la journée, lorsque les individus sont engagés dans un comportement dynamique tel que la chasse, l'accouplement ou encore le déplacement [Arribas, 2009; Ferri-Yáñez, 2007].

### 1.3.3 Activité et répartition

Le temps d'activité au cours de la période de reproduction est une métrique directement liée au succès reproducteur de la population, *via* la fécondité annuelle [Adolph et Porter, 1993; Ceia-Hasse et al., 2014]. La période de reproduction est définie du début des accouplements jusqu'aux dernières pontes [Arribas, 2009]. Au cours de cette période critique, l'énergie acquise par l'alimentation et la probabilité de rencontrer un partenaire sexuel sont corrélées positivement au temps d'activité [Adolph et Porter, 1993]. La variable temps d'activité, dépendante des performances thermiques, permet de résumer l'effet du changement climatique sur le succès reproducteur [Evans et al., 2015]. L'augmentation des températures devrait entraîner une réduction du temps d'activité ou une augmentation du temps de restriction [Huey et al., 2010]. En effet, dans le but de tamponner cette augmentation, les individus passeront plus de temps dans leurs abris pour éviter la surchauffe ce qui réduira les périodes d'activité (Figure 1.3). Si le temps d'activité est restreint alors l'énergie acquise et la probabilité de rencontrer un partenaire sexuel sont restreintes. Cette réponse est efficace, simple à mettre en œuvre mais pourrait devenir inadéquate à long terme en entraînant une baisse du succès reproducteur de la population [Ortega et al., 2016]. Ainsi, les contraintes thermiques sur le temps d'activité peuvent modifier l'aire de répartition des espèces [Buckley et al., 2011]. Certaines modélisations éco-physiologiques de la répartition sont fondées sur le temps d'activité ou le temps de restriction d'activité [Ceia-Hasse et al., 2014; Kearney, 2013; Sinervo et al., 2010]. Ces temps peuvent être calculés à partir de la température opérante ( $T_e$ ) et des préférences thermiques des espèces (Figure 1.3). La température opérante est un proxy de la température corporelle, sous l'hypothèse que l'individu reste immobile à l'endroit où cette température est enregistrée [Sinervo et al., 2010].

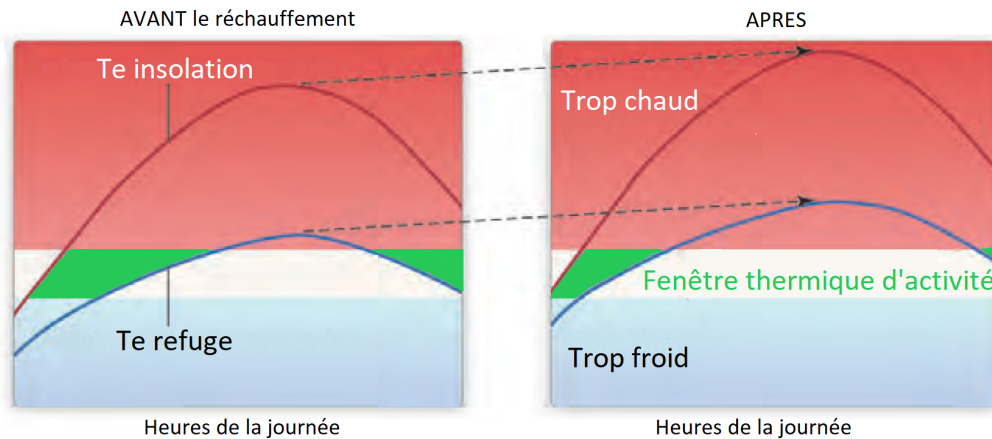


FIGURE 1.3 – Évolution du temps d'activité selon l'augmentation des températures opérantes ( $T_e$ ), un proxy de la température corporelle. Les courbes  $T_e$  insolation et  $T_e$  refuge représentent la température corporelle d'un individu à l'extérieur de son refuge et à l'intérieur. L'activité est possible seulement dans la fenêtre de températures volontaires (en blanc). Avec l'augmentation des températures, le temps d'activité est réduit (en vert). Modifié de Huey et al. [2010].

## 1.4 Répartition des espèces

### 1.4.1 Notions de niche

La niche écologique est définie comme un hyper-volume à n-dimensions, chacune correspondant à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment [Jorcin et Cheylan, 2017; Soberón et Arroyo-Peña, 2017]. Nous distinguons la niche fondamentale et la niche réalisée. La niche fondamentale représente l'ensemble des conditions permettant à l'espèce de vivre en absence d'interactions. La niche réalisée est la niche fondamentale, réduite par les interactions compétitrices et prédatrices ou agrandie par les interactions bénéfiques telles que la symbiose ou le mutualisme [Gvoždík, 2018; Soberón et Arroyo-Peña, 2017]. La modélisation mécanistique explicite la niche fondamentale alors que la modélisation corrélative explicite la niche réalisée [Dormann et al., 2012]. Les interactions entre espèces sont intégrées implicitement par les données d'occurrence qui offrent un aperçu de la niche réalisée [Kearney et Porter, 2009].

### 1.4.2 Modélisation de la répartition

La modélisation de la répartition est un axe de recherche majeur en biologie de la conservation. Les cartes de projection, à destination des gestionnaires de l'habitat, doivent permettre d'anticiper les mouvements de répartition des espèces afin de mettre en place des plans de conservation efficaces [Araújo, 2009; Enriquez-Urzelai et al., 2019]. Pour modéliser la répartition des espèces, trois grandes catégories de modèles existent : les modèles mécanistiques, les modèles corrélatifs et les modèles hybrides. Les modèles mécanistiques expliquent la répartition en étudiant les processus écologiques les plus sensibles au changement climatique [Evans et al., 2015]. Ils établissent un lien entre les traits fonctionnels des organismes et leur environnement [Buckley et al., 2011; Kearney et Porter, 2009]. Les modèles corrélatifs expliquent la répartition en établissant un lien statistique entre les données de présence / absence et les variables climatiques et environnementales [Buckley et al., 2011; Kearney et Porter, 2009]. Les modèles hybrides sont obtenus

par succession de modélisations [Dormann et al., 2012]. Ils expliquent la répartition en intégrant les sorties d'un modèle mécanistique dans un modèle corrélatif ou inversement [Buckley et al., 2011; Kearney et Porter, 2009]. Chaque modélisation présente des atouts et des limites, les principaux sont décrits dans le tableau 1.1. Un comparatif détaillé des méthodes est disponible dans l'article de Dormann et al. [2012].

	<b>Corrélatif</b>	<b>Mécanistique</b>
Données	Points d'observation Variables climatiques et environnementales	Relatives aux processus étudiés et besoins de l'espèce Nombreuses, origines différentes
Avantages	Rapide et Facile Identifie les variables explicatives Modélise la niche réalisée, par capture implicite des processus biotiques et abiotiques Projette la dynamique de répartition	Fiable et Robuste Explique et intègre les processus Indépendant de la distribution actuelle Modélise la niche fondamentale Modélise les marges de répartition Adapté pour des décisions de gestion
Inconvénients	Lien fixe dans l'espace et le temps, conduit à des projections statiques Fait de l'interpolation Manque de clarté sur le lien variables - présence/absence Dépend de la sélection des variables et des données d'occurrence Hypothèse de la répartition à l'équilibre Sous-estime les changements d'aires	Besoin de beaucoup de connaissances Effort expérimental important Besoin d'identifier les processus clés Fondée sur des observations réalisées sur quelques sites d'étude

TABLEAU 1.1 – Comparaison des modèles corrélatifs et mécanistiques, atouts et limites [Buckley et al., 2011; Ceia-Hasse et al., 2014; Dormann et al., 2012; Evans et al., 2015; Kearney et Porter, 2009; Taylor et al., 2020]

La confrontation des résultats des deux types de modèles, corrélatif et mécanistique, permet d'évaluer leur crédibilité et de vérifier la pertinence des projections corrélatives selon les besoins écophysiologiques des organismes [Ceia-Hasse et al., 2014]. La modélisation hybride combine les atouts respectifs de ces deux modélisations. Elle présente l'avantage d'être facile à mettre en œuvre tout en conservant les performances de la modélisation mécanistique [Buckley et al., 2011]. Également, elle tamponne les erreurs associées aux limites respectives des deux autres modélisations. Son utilisation est encouragée, notamment en biologie de la conservation, où les modèles produits sont des supports de décision pour la mise en place de mesures de gestion de la biodiversité [Elith et al., 2010; Srivastava et al., 2019]. Quelle que soit la méthode utilisée, les modèles de répartition d'espèces doivent être considérés comme une éventualité plausible et non comme une vérité en soi [Harris et al., 2013; Jarnevich et al., 2015].

## 1.5 Problématiques

### 1.5.1 Un modèle fondé sur le temps d'activité

Les modèles mécanistiques existants sont majoritairement fondés sur le temps de restriction d'activité, or, il est défini différemment selon les auteurs [Kubisch et al., 2016a; Sinervo et al., 2010]. La définition du temps d'activité est plus précise [Arribas, 2009; Ferri-Yáñez, 2007] et il semble davantage pertinent d'étudier la période où les individus sont actifs plutôt que celle où ils sont inactifs. Les études d'occupation et d'abondance sont menées pour comprendre ce qui explique l'observation des individus, soit l'activité, et pas ce qui explique leur non observation, soit l'inactivité [Brodie et al., 2018; Calambokidis et Barlow, 2004]. L'absence d'observation mesurée par un zéro, résulte soit d'une réelle inactivité (vrai zéro) soit d'une erreur de détection (faux zéro) [Berger et Zhang, 2005; Dénes et al., 2015; Ferguson et al., 2015]. Dans les modèles d'occupation et d'abondance, la modélisation des zéros est toujours plus complexe que celle des valeurs strictement positives [Blasco-Moreno et al., 2019; Tyre et al., 2003]. Les périodes d'activité sont observables sur le terrain alors que les périodes d'inactivité ne le sont pas. Ces différents éléments convergent vers l'utilisation du temps d'activité, plutôt que le temps de restriction, pour comprendre la répartition des espèces [Attias et al., 2018; Caetano et al., 2020; Gunderson et Leal, 2016]. Différentes méthodes de calcul du temps d'activité sont présentées dans Gunderson et Leal [2016]. Nous proposons l'amélioration de l'une d'entre elles dans le chapitre 3.

### 1.5.2 Un modèle qui explicite la probabilité de persistance

Dans la littérature, les modèles mécanistiques établissent une relation entre le temps de restriction d'activité et la température maximale ou moyenne de l'air. Celle-ci permet de projeter le temps de restriction qui est ensuite comparé à un seuil limite ( $Hr_{limit}$ ). L'extinction locale est définie s'il est supérieur au seuil [Sinervo et al., 2010]. La définition du seuil  $Hr_{limit}$  est possible à partir d'une étude sur le long terme d'une population actuellement éteinte, en raison seule du changement climatique [Sinervo et al., 2010]. Dans le but de pallier à cette information souvent manquante, il est proposé de le définir comme le 95ème quantile de la distribution des temps de restriction calculés [Ceia-Hasse et al., 2014; Sinervo et al., 2018]. L'utilisation de ce seuil rend compte d'un processus discret, soit persistance, soit extinction. Cette définition, plutôt que celle de la probabilité d'extinction, ne permet pas de projeter la répartition des espèces selon une probabilité de présence, comparable aux modèles corrélatifs [Ceia-Hasse et al., 2014]. Ainsi, il convient de définir une nouvelle méthode pour estimer une probabilité. Ce travail est abordé dans le chapitre 4.

### 1.5.3 Un modèle qui intègre la variabilité thermique

Malgré l'évolution en moyenne et en variabilité de la température, les études menées sur l'impact du changement climatique sur la biodiversité ne s'intéressent généralement qu'à la moyenne et ignorent la variabilité, qu'elle soit spatiale ou temporelle [Bozinovic et al., 2011; Estay et al., 2011; Vasseur et al., 2014]. De nombreuses études reconnaissent la variabilité spatiale et utilisent la réplification spatiale mais finissent par faire la moyenne des résultats des différents sites d'étude (Voir discussion de Sinervo et al. [2010]). Très peu abordent la variabilité temporelle; les expériences sont très souvent menées sur une seule

année (voir par exemple, [Arribas \[2009\]](#)). L'absence d'une véritable réplification temporelle et/ou spatiale, pour aborder explicitement les questions de variabilité, est souvent liée à des limitations budgétaires. Elle soulève néanmoins la question cruciale de la représentativité des résultats.

De nombreuses études démontrent le rôle important de la variabilité pour expliquer les réponses des espèces au changement climatique [[Buckley et Huey, 2016](#); [Cahill et al., 2012](#); [Campbell-Staton et al., 2017](#)]. Son effet serait tout aussi important, voire plus que celui de la moyenne [[Cattiaux et al., 2015](#); [Rummukainen, 2012](#); [Suarez-Gutierrez et al., 2020](#); [Vincze et al., 2017](#)]. Les réponses au changement climatique semblent être favorisées par les régimes thermiques plus que par la température moyenne elle-même [[Tourneur et Meunier, 2019](#); [Vieira de Andrade, 2016](#)]. Plusieurs études ont montré qu'il existait des interactions entre la moyenne et la variabilité. Par exemple, ces deux paramètres expliquent mieux les performances thermiques lorsqu'ils sont considérés ensemble dans le modèle plutôt que séparément, car ils agissent en synergie [[Vasseur et al., 2014](#)]. Également, la variabilité de la température a des impacts différents selon la température moyenne et la courbe de performance thermique des espèces. Si la moyenne est basse, l'augmentation de la variabilité de la température peut conduire à des températures permettant une meilleure performance [[Huey et al., 2009](#)]. Au contraire, si la moyenne est déjà proche de la température optimale, alors la hausse de la variabilité conduira plutôt à une diminution de la performance [[Bozinovic et al., 2011](#); [Paaijmans et al., 2013](#)]. Une variabilité accrue peut aussi provoquer un stress thermique, entraînant des coûts énergétiques plus élevés pour la maintenance des individus, et par conséquent réduire les performances de reproduction [[Estay et al., 2011](#); [Kingsolver et al., 2013](#)]. La variabilité climatique semble jouer un rôle majeur dans la persistance des espèces, il est donc crucial de l'intégrer dans les études traitant des effets du changement climatique sur la biodiversité [[Clusella-Trullas et Chown, 2011](#); [Vicente Liz et al., 2019](#)]. La prise en compte de la variabilité spatio-temporelle des températures dans la modélisation de la répartition des espèces est au cœur de ce travail de recherche. Elle est intégrée dans la modélisation corrélative (chapitre 2), le calcul du temps d'activité (chapitres 3 et 4) et la modélisation mécanistique (chapitre 5).

#### 1.5.4 Hypothèses du modèle : absence de dispersion et d'adaptation

Le programme Les Sentinelles du Climat, dans lequel est intégré cette thèse, étudie un ensemble d'espèces à mobilité réduite [[Mallard et Couderchet, 2019](#)]. Les faibles capacités de dispersion de ces espèces les rendent particulièrement sensibles au changement climatique. Elles subiront en premier l'effet du changement climatique sans la possibilité de le fuir en colonisant vers d'autres aires [[Mallard et Couderchet, 2019](#)]. La dispersion assure aussi la connectivité entre les populations, ce qui permet les flux de gènes et contribue à la diversité génétique [[Baguette et al., 2017](#)]. La diversité génétique corrélée positivement à la taille des populations [[Knaepkens et al., 2004](#)], favorise la mise en place de réponses adaptatives. Des populations de petites tailles et faiblement connectées ont une faible diversité génétique, ce qui conduit à de faibles capacités adaptatives [[Carlson et al., 2014](#); [Webster et al., 2017](#)]. Les trois espèces étudiées dans cette thèse appartiennent à la famille des *Lacertidae*. Elles présentent toutes des petites populations, plus ou moins isolées, le long du cordon dunaire ou bien selon un gradient altitudinal. Ainsi, pour la modélisation de leur répartition, les hypothèses d'absence de dispersion et d'adaptation sont crédibles.

## 1.6 En Nouvelle-Aquitaine, trois lézards étudiés

### 1.6.1 La Nouvelle-Aquitaine, un territoire aux écosystèmes diversifiés

La Nouvelle-Aquitaine est la plus grande région de France, elle s'étend sur 84000km<sup>2</sup> (Figure 1.4). Elle présente une grande diversité de territoires : des milieux forestiers, bocagers, ouverts (pelouses sèches, plaines agricoles), aquatiques et humides, un espace montagnard et un espace littoral [SRADDET, 2018] (Figure 1.5). Cette mosaïque paysagère abrite une importante biodiversité, des espèces généralistes mais aussi de nombreuses espèces endémiques [Berroneau, 2014]. Ainsi, la préservation des habitats et la protection de la biodiversité sont des enjeux forts en région Nouvelle-Aquitaine [SRADDET, 2018].

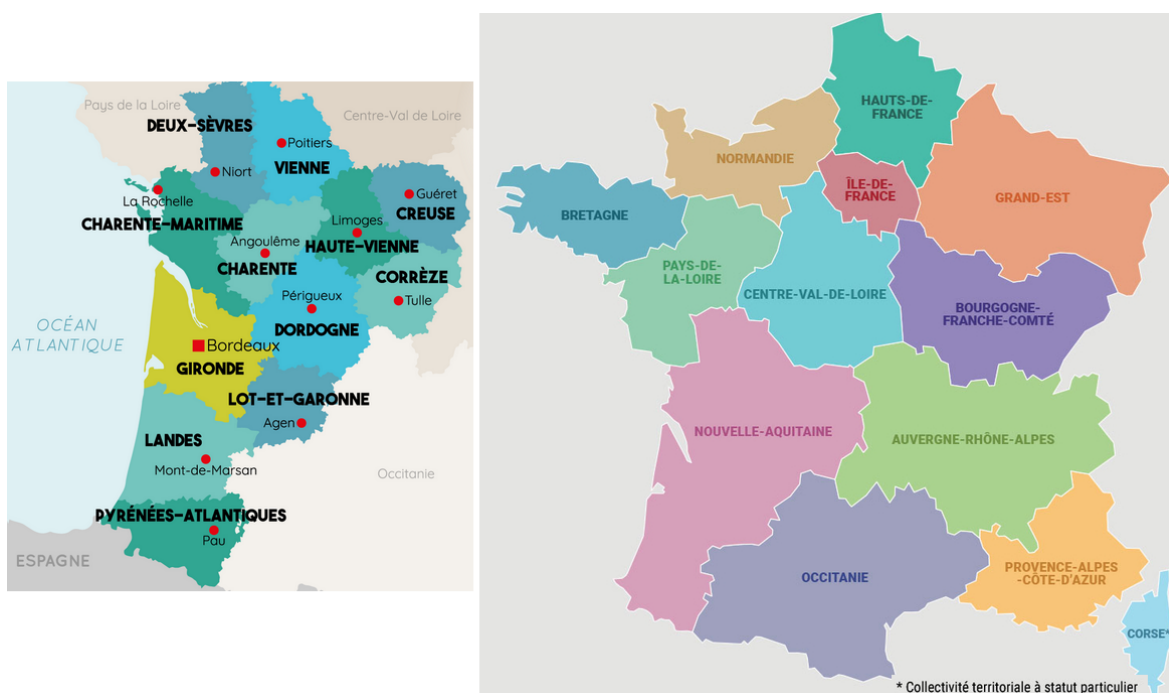


FIGURE 1.4 – Région Nouvelle-Aquitaine en France métropolitaine. Limites administratives des départements et préfetures. Sources : [www.interieur.gouv.fr](http://www.interieur.gouv.fr) et [www.touteurope.eu](http://www.touteurope.eu).

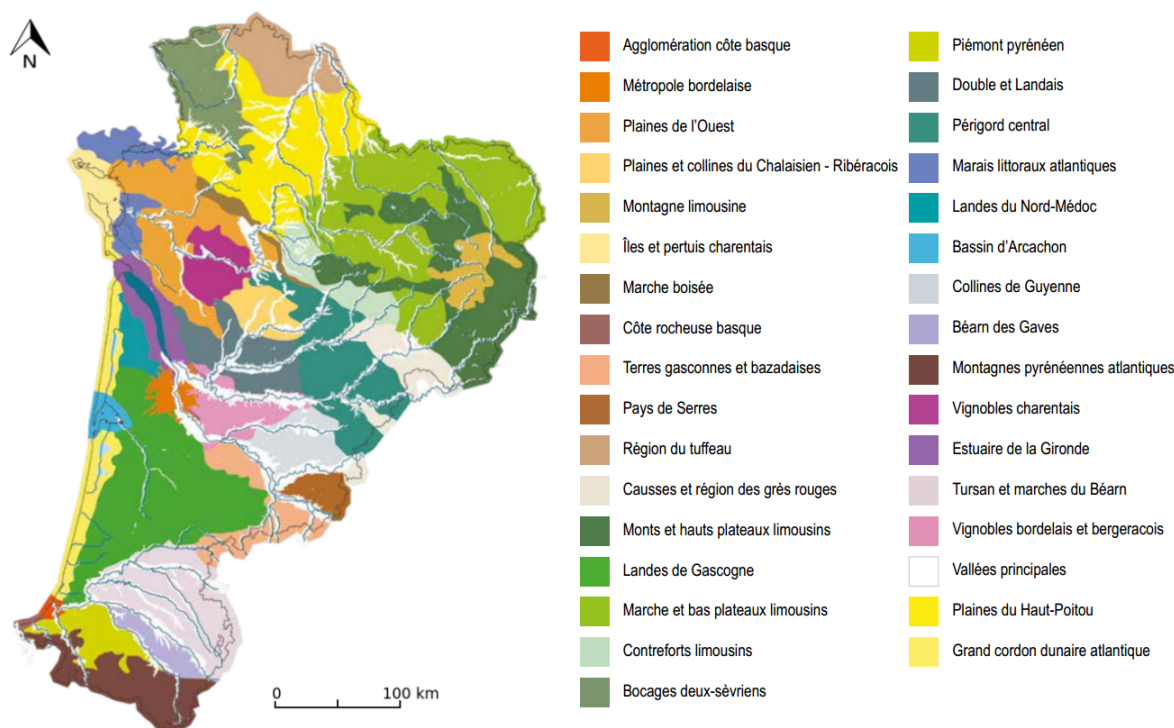


FIGURE 1.5 – Diversité des paysages en région Nouvelle-Aquitaine [CEN, 2019]

### 1.6.2 Le Lézard de Bonnal, une espèce perdante ?

Le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*, Lantz [1927]) est l'une des trois espèces d'Iberolézards endémiques des Pyrénées. Inféodé à l'étage alpin, ce lézard strictement rupicole vit entre 1550 et 3144 mètres, bien que les observations en dessous de 2000 mètres soient rares [Pottier, 2012; Pottier et al., 2008]. Les populations sont petites, isolées en raison de la fragmentation naturelle de l'étage alpin (insularité continentale) [Ortega, 2017; Pottier, 2016, 2018] et présentent une forte différenciation génétique [Mouret et al., 2011]. Ce petit lézard de 18 centimètres de la tête au bout de la queue et de 6,5 centimètres du museau au cloaque présente une robe marron unie à grise foncée avec des motifs dorsaux peu marqués et des reflets métallisés [Berroneau, 2015] (Figure 1.6). Son cycle de vie est conditionné par la couverture neigeuse et la photo-période. Les faibles capacités reproductives de l'espèce - une ponte par an, maturité sexuelle tardive (4 ans chez les mâles, 5 ans chez les femelles), oviparité, ne sont compensées que par sa longévité importante de 17 ans [Arribas et Galan, 2005; Pottier, 2018]. Sa période d'activité débute mi-mai pour les sites aux plus basses altitudes et se termine dès les premières chutes de neige en octobre, il hiberne le reste de l'année [Arribas, 2009; Arribas et Galan, 2005; Pottier et al., 2008]. La période critique de la reproduction débute dès la fonte des neiges et peut se poursuivre jusqu'à la fin de l'été [Pottier, 2012]. Ainsi, le succès de la reproduction dépend fortement des conditions environnementales, telles que l'épaisseur du manteau neigeux isolant pendant l'hivernation, la période de fonte et les amplitudes thermiques journalières à la fin de l'hivernation. La durée d'incubation est de 30 à 40 jours, les premières pontes de 2 à 4 œufs sont déposées dès mi-juin sur les sites aux plus basses altitudes [Pottier, 2012].



FIGURE 1.6 – Lézard de Bonnal, femelle (A), femelle gravide (C), mâle (C) et juvénile (D). Crédit photographique : Florèn HUGON (A,B,D) et Matthieu BERRONEAU (C).

Cette espèce est classée « quasi-menacée » sur la liste rouge nationale de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) [IUCN, 2008a] et « en danger » sur la liste rouge régionale de la Nouvelle-Aquitaine [Le Moigne et Jailloux, 2013]. Présent dans le Parc National des Pyrénées sur le massif Aspe-Ossau (Figure 1.7), les menaces de perte d'habitat liées à l'aménagement du territoire, telles que le développement des domaines skiables et les ouvrages hydroélectriques, semblent contrôlées [Berroneau, 2014]. L'aménagement de la montagne ne constitue pas une menace, au contraire, certaines populations se sont établies à proximité de barrages hydroélectriques ou de refuges [Pottier, 2016]. En revanche, la phénologie et les caractéristiques reproductives de l'espèce la rendent particulièrement vulnérable à l'augmentation des températures et à leurs variations [Arribas et Galan, 2005; Mallard, 2016b, 2019; Pottier, 2018]. Tout événement entraînant une baisse de la survie des adultes augmente fortement la vulnérabilité des populations [Arribas et Galan, 2005; Pottier, 2016]. Les études prévoient un réchauffement annuel continu, de  $+0,2^{\circ}\text{C}$  à  $+0,3^{\circ}\text{C}$  par décennie jusqu'en 2050 et une baisse légère de la couverture neigeuse, de 2 à 3 jours de chute de neige à 1800 mètres sur le massif d'Aspe-Ossau jusqu'aux années 2030, puis une nette accélération à partir des années 2050 [Le Treut et Rousset, 2018]. Même sous l'hypothèse d'une montée en altitude de cette espèce monticole, son habitat sera inévitablement réduit [Carvalho et al., 2010; Elsen et Tingley, 2015; Pottier, 2016]. L'étude de Sousa-Guedes et al. [2020] soulignait que les espèces avec une faible répartition en péninsule Ibérique étaient très vulnérables à la perte d'habitats froids. Sur un horizon proche, la topographie montagnarde pourrait fournir des refuges climatiques. Par exemple, des regroupements d'air froids sont observés sur les crêtes ou les fortes pentes [Daly et al., 2009]. Néanmoins, cela ne serait pas suffisant et tous les autres éléments indiquent que le Lézard de Bonnal pourrait s'éteindre prochainement.



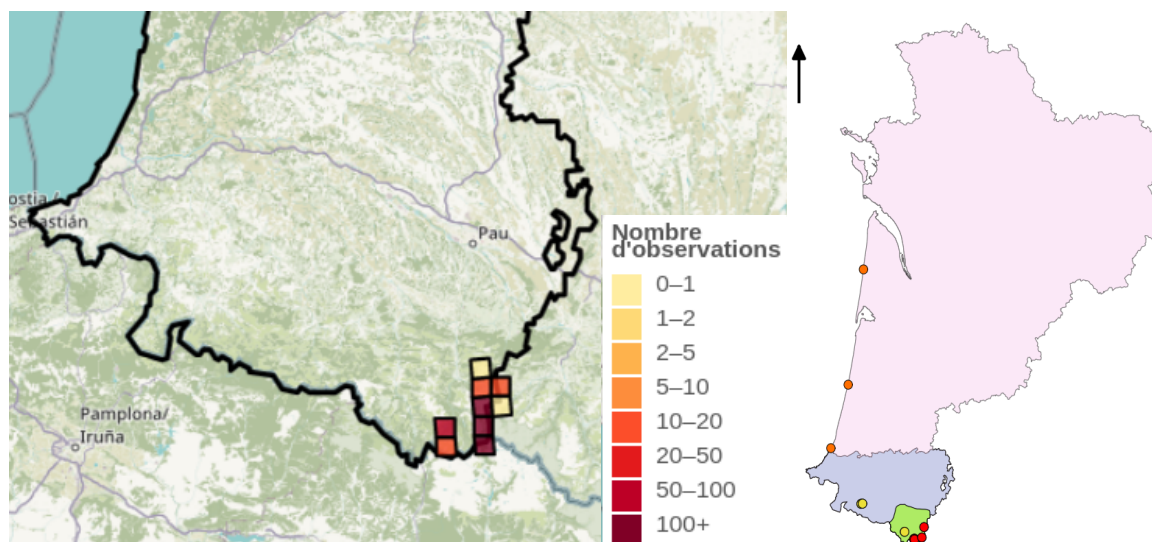


FIGURE 1.7 – Répartition du Léopard de Bonnal en Nouvelle-Aquitaine, en Pyrénées-Atlantiques, dans le massif montagnard Aspe-Ossau (en vert) où 2067 observations sont référencées pour la période 1991-2020 (source [Reptiles et Amphibiens de Nouvelle-Aquitaine](#)). Les points rouges sont les trois sites de suivi de l'espèce.

### 1.6.3 Le Léopard catalan, une espèce gagnante ?

Le Léopard catalan (*Podarcis liolepis*, [Boulenger \[1905\]](#)) est un petit léopard gris, élancé et plutôt aplati, présentant une robe marbrée chez les mâles (Figure 1.8). Il mesure 18 centimètres de la tête au bout de la queue et 6,5 centimètres du museau au cloaque. D'affinité méditerranéenne, il occupe des milieux xériques plus ou moins ouverts présentant des pentes importantes, voire verticales. Il se répartit en moitié nord de la péninsule ibérique et au sud de la France sur des altitudes allant jusqu'à 2650 mètres. En Nouvelle-Aquitaine, le Léopard catalan est présent dans le département des Pyrénées-Atlantiques avec une limite altitudinale proche de 900 mètres [[Berroneau, 2014](#); [Mallard, 2016b](#)] (Figure 1.9). *Podarcis liolepis* se distingue en trois sous espèces, *sebastiani* présente au Pays Basque, *liolepis* présente en Pyrénées Orientales et *cebennensis* présente sur le reste de l'aire de répartition [[Pottier et al., 2008](#)]. Ces différences seraient plutôt dues à des habitats différents qu'à une réelle divergence génétique [[Berroneau, 2014](#)]. En région Midi-Pyrénées, le Léopard catalan hiverne d'octobre à mars puis se reproduit à sa sortie d'hivernation. Les femelles pondent en mai environ 4 œufs qui éclosent en juillet août, la ponte peut être renouvelée [[Grisvard et Pottier, 2014](#)]. Au Pays Basque, les observations naturalistes indiquent que les premiers accouplements auraient lieu en avril.

Le Léopard catalan semble peu menacé mais les populations restent fragiles puisqu'elles sont isolées et de petites tailles [[Berroneau, 2015](#)]. Cette espèce est classée « préoccupation mineure » sur la liste rouge nationale de l'UICN [[IUCN, 2008b](#)] et « quasi-menacée » sur la liste rouge régionale de la Nouvelle-Aquitaine [[Le Moigne et Jailloux, 2013](#)]. Avec l'augmentation des températures, l'espèce pourrait coloniser de nouveaux habitats plus en altitude, jusqu'alors trop frais [[Mallard, 2018](#)]. L'étude de [Carvalho et al. \[2010\]](#) suppose aussi l'expansion de l'habitat de cette espèce. Cette hypothèse est plausible s'il n'y a pas de limitations de ressources alimentaires, si la prédation n'augmente pas et si les températures n'excèdent pas les limites thermiques physiologiques [[Day et al., 2018](#)].

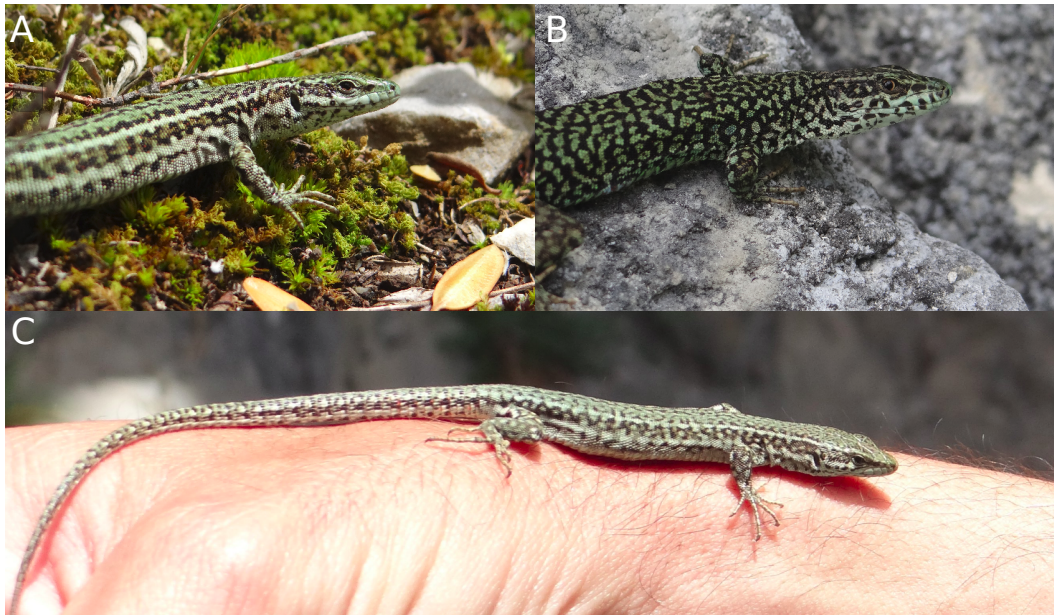


FIGURE 1.8 – Lézard catalan, femelle (A), mâle (B) et femelle gravide (C). Nous observons la robe marbrée chez le mâle, contrairement à celle de la femelle, davantage lignée. Crédit photographique : Florèn HUGON.

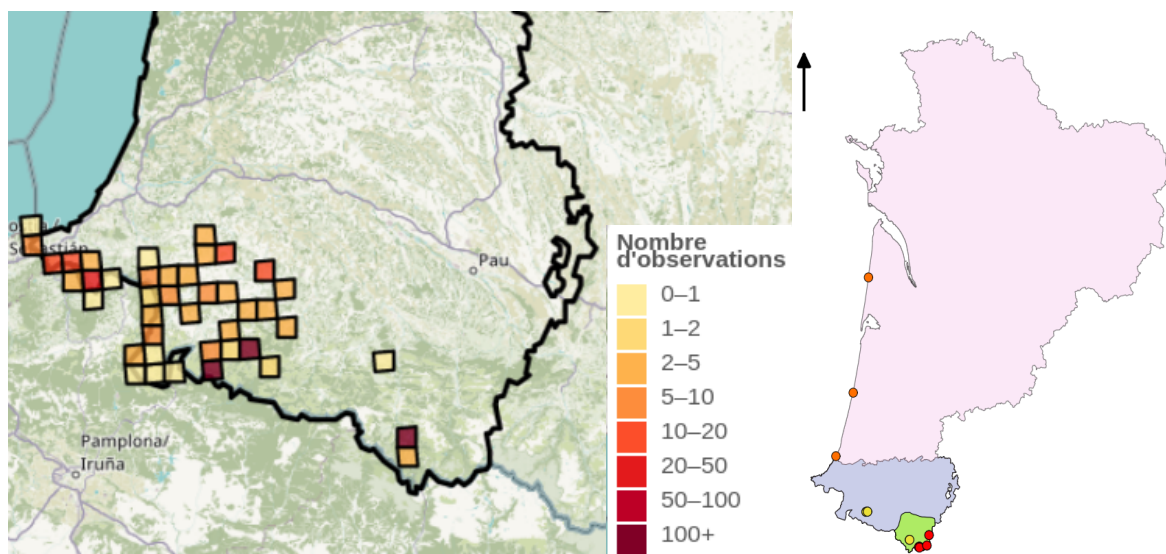


FIGURE 1.9 – Répartition du Lézard catalan en Nouvelle-Aquitaine dans le département des Pyrénées-Atlantiques (en bleu) où 1225 observations sont référencées pour la période 1991-2020 (source [Reptiles et Amphibiens de Nouvelle-Aquitaine](#)). Les points jaunes sont les deux sites de suivi de l'espèce.

### 1.6.4 Le Lézard ocellé, une espèce perdante ou gagnante selon ses capacités de dispersion

Le Lézard ocellé (*Timon lepidus*, Daudin [1802]) est un des plus grands lézards d'Europe, mesurant de 40 à 60 centimètres de la tête au bout de la queue et de 14 à 20 centimètres du museau au cloaque. Il arbore une robe jaune verdâtre, voire noirâtre, avec des ocelles bleues sur les flancs [Berroneau, 2015]. Le dimorphisme sexuel est marqué, les mâles sont plus grands et leur tête est plus imposante (Figure 1.10). Ce reptile est inféodé aux milieux secs et chauds, il est présent en habitat ouvert, dans la péninsule Ibérique, en zone méditerranéenne et dans le Sud-Ouest. En Nouvelle-Aquitaine, il se répartit sur les coteaux secs de Dordogne et du Lot et Garonne et sur le littoral atlantique en milieu arrière-dunaire [Berroneau, 2014; Mallard, 2016b; Pottier et al., 2008] (Figure 1.11). La disponibilité en abris pour se protéger et pondre explique en partie sa répartition sur ces milieux. Il trouve refuge dans les terriers de lapin ou de rongeurs, les rebuts de végétation ou encore dans les vestiges de blockhaus. Le Lézard ocellé hiverne d'octobre à mi-mars puis se reproduit d'avril à juin [Berroneau, 2012; Mateo, 2011]. Les femelles pondent entre fin mai et mi-juillet, 5 à 24 œufs, qui éclosent en septembre [Busask et Visnaw, 1989].

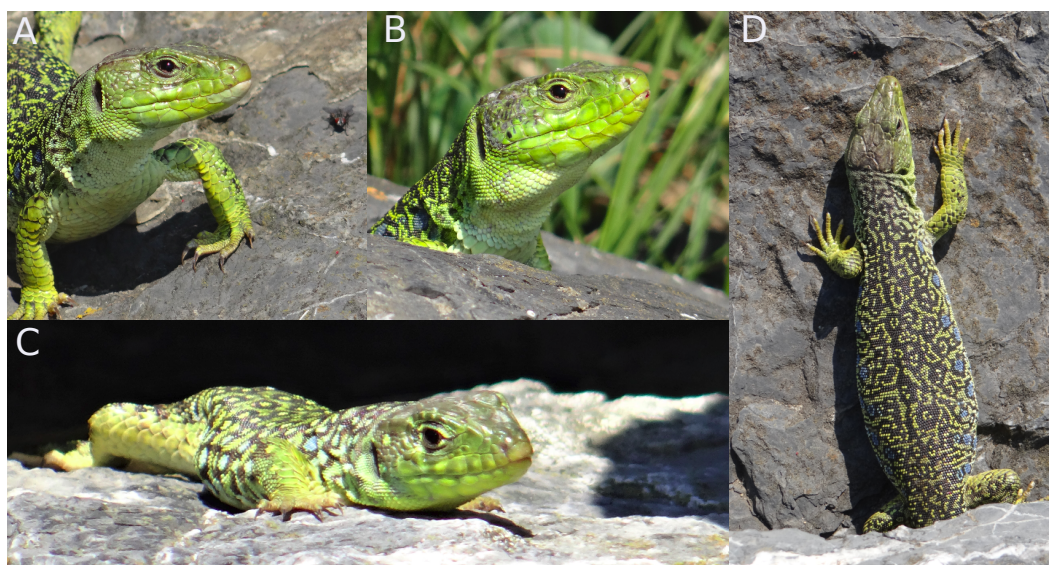


FIGURE 1.10 – Lézard ocellé, femelle (A), mâle (B), juvénile (C) et femelle gravide (D). Nous notons facilement le dimorphisme sexuel au niveau de la tête (A, B). Crédit photographique : Florèn HUGON.

Cette espèce est classée « quasi-menacée » sur la liste rouge nationale de l'UICN [IUCN, 2008c] et « en danger » sur la liste rouge régionale de la Nouvelle-Aquitaine [Le Moigne et Jailloux, 2013]. La perte de l'habitat est la principale menace pour le Lézard ocellé. De 1950 à aujourd'hui, l'espèce a perdu 45 % de son habitat, particulièrement à cause de la déprise agricole [Thienpont, 2019; Thirion et Doré, 2012]. Cette perte est aussi engendrée par l'érosion dunaire liée à l'urbanisation du littoral et à la hausse en fréquence et en intensité des tempêtes [Berroneau, 2012; Mateo, 2011]. D'après les prévisions émises par le groupe de recherche AcclimaTerra, le trait de côte devrait reculer *a minima* de 65 mètres d'ici 2050 pour le littoral sableux [Le Treut et Rousset, 2018]. Enfin, la perte d'habitat est également expliquée par l'envahissement de la dune blanche et de la dune grise par la végétation [Bonte et Hoffmann, 2005; Martínez et Psuty, 2008]. Quelques individus ont déjà été observés en frange forestière [Berroneau, 2012], ce qui suggère que les populations du

littoral pourraient se maintenir en se déplaçant vers des milieux plus stables. La plupart des milieux dunaires dégradés ne peuvent être restaurés et sont définitivement perdus d'où l'importance d'œuvrer pour leur maintien [Martínez et Psuty, 2008]. La fragmentation associée aux pertes d'habitat entraîne l'isolement des populations et la diminution de leur variabilité génétique, ce qui réduit leur potentiel adaptatif [Carlson et al., 2014; Webster et al., 2017]. Une autre menace importante est la baisse de la disponibilité en gîte, notamment des terriers de lapins de garenne suite au déclin de cette espèce. Cette espèce clé de voûte permet aussi l'entretien des prairies rases et assure la présence des communautés de coléoptères coprophages, source de nourriture des lézards [Mateo, 2011; Thirion et Doré, 2012]. La co-abondance des deux espèces a été démontrée sur l'Île d'Oléron [Cheylan et al., 2010]. Les autres menaces résultent de l'urbanisation du territoire, l'utilisation d'insecticides et de vermicides, les captures intentionnelles, la prédation par les animaux domestiques, le dérangement par les sports motorisés et la sur-fréquentation du littoral [Mateo, 2011; Thienpont, 2019; Thirion et Doré, 2012].

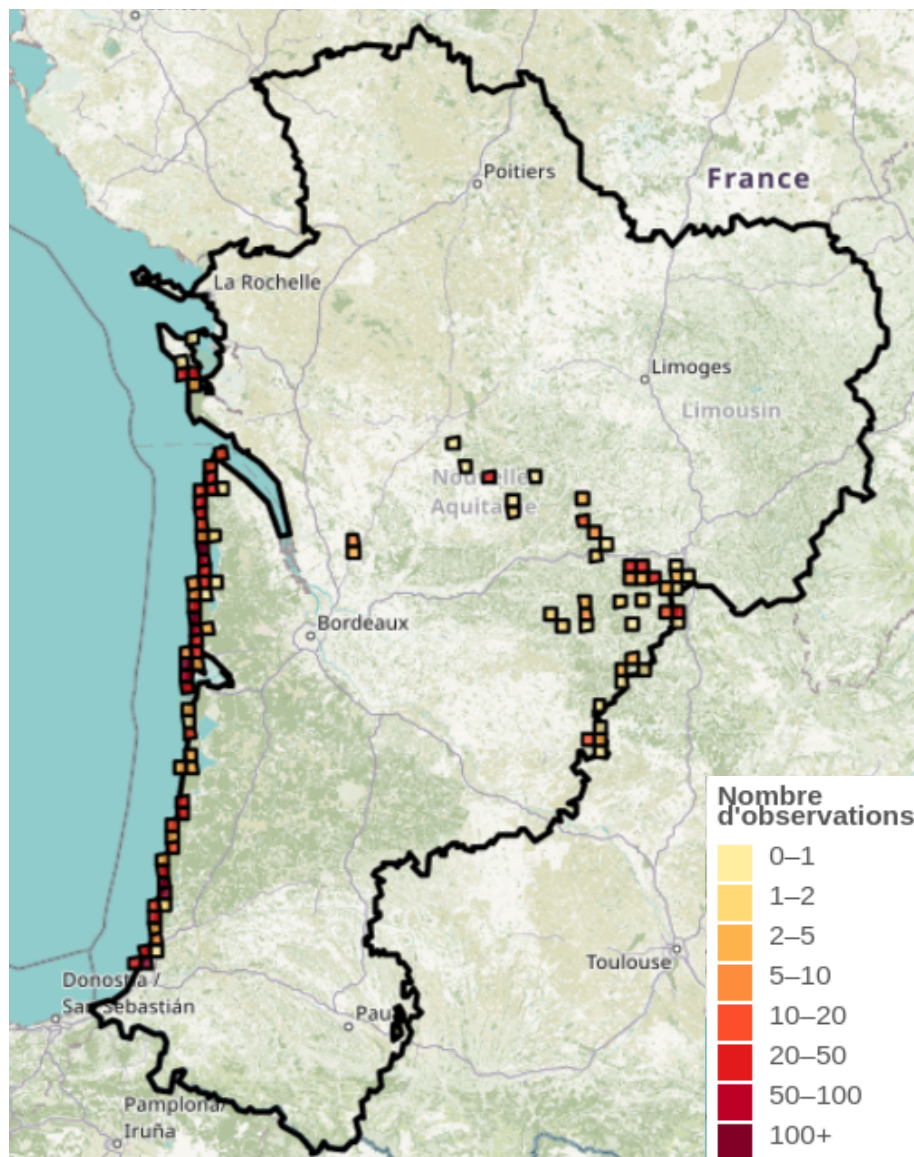


FIGURE 1.11 – Répartition du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine sur le littoral et les coteaux secs de Dordogne où 2180 observations sont référencées pour la période 1991-2020 (source Reptiles et Amphibiens de Nouvelle-Aquitaine).

## 1.7 Références

- Adolph, Stephen C. et Porter, Warren P. Temperature, Activity, and Lizard Life Histories. *The American Naturalist*, 142(2), p. 273–295, Août 1993. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/285538>. 10
- Angilletta, Michael J., Niewiarowski, Peter H., et Navas, Carlos A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4), p. 249–268, Août 2002. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456501000948>. 6
- Araújo, Miguel B. Climate change and spatial conservation planning (chapter 13). Dans *Spatial Conservation Prioritization*. Oxford University Press, 2009. 4, 5, 11
- Arribas, Oscar J. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, 22(3), p. 145–166, 2009. 9, 10, 13, 14, 16
- Arribas, Oscar J. Activity, microhabitat selection and thermal behavior of the Pyrenean Rock Lizards *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* and *I. bonnali*. *Herpetozoa*, 23, p. 3–23, 2010. 10
- Arribas, Oscar J. et Galan, Pedro. Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards : *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* and *I. bonnali*. *Animal Biology*, 55 (2), p. 163–190, 2005. 16, 17
- Attias, Nina, Oliveira-Santos, Luiz Gustavo Rodrigues, Fagan, William F., et Mourão, Guilherme. Effects of air temperature on habitat selection and activity patterns of two tropical imperfect homeotherms. *Animal Behaviour*, 140, p. 129–140, Juin 2018. ISSN 00033472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347218301209>. 9, 13
- Baguette, Michel, Michniewicz, Radika, et Stevens, Virginie M. Ecology : From genes to metapopulations. *Nature Ecology & Evolution*, 1(5), p. 0130, Mai 2017. ISSN 2397-334X. URL <http://www.nature.com/articles/s41559-017-0130>. 14
- Bauwens, Dirk, Garland, Theodore, Castilla, Aurora M., et Van Damme, Raoul. Evolution of sprint speed in Lacertif lizards : morphological, physiological and behavioral covariation. *Evolution*, 49(5), 1995. 6, 7
- Belasen, Anat, Brock, Kinsey, Li, Binbin, Chremou, Dimitra, Valakos, Efstratios, Pafilis, Panayiotis, Sinervo, Barry, et Foufopoulos, Johannes. Fine with heat, problems with water : microclimate alters water loss in a thermally adapted insular lizard. *Oikos*, 126(3), p. 447–457, Mars 2017. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.03712>. 6
- Berger, Vance W. et Zhang, Jialu. Structural Zeros. Dans *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science*, Everitt, Brian S. et Howell, David C. (éditeurs), page bsa656. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, Octobre 2005. ISBN 978-0-470-86080-9 978-0-470-01319-9. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/0470013192.bsa656>. 13
- Berroneau, Matthieu. Guide technique de conservation du Lézard Ocellé en Nouvelle Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2012. 20

- Berroneau, Matthieu. Atlas des Amphibiens et des Reptiles d'Aquitaine, 2014. [15](#), [17](#), [18](#), [20](#)
- Berroneau, Matthieu. Guide des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2015. [16](#), [18](#), [20](#)
- Blasco-Moreno, Anabel, Pérez-Casany, Marta, Puig, Pedro, Morante, Maria, et Castells, Eva. What does a zero mean? Understanding false, random and structural zeros in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(7), p. 949–959, Juillet 2019. ISSN 2041-210X, 2041-210X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.13185>. [13](#)
- Block, Carolina, Stelatelli, Oscar Aníbal, Vega, Laura E., Cruz, Félix B., Oscar, García Germán, et Isacch, Juan Pablo. Thermoregulation in coastal sand dunes : impacts of the habitat modification on the Wiegmann's lizard. 2014. URL <http://rgdoi.net/10.13140/2.1.5082.9760>. Publisher : Unpublished. [5](#), [9](#)
- Blouin-Demers, Gabriel et Nadeau, Patrick. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behaviour. *Ecology*, 86(3), p. 560–566, Mars 2005. ISSN 0012-9658. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/04-1403>. [8](#), [9](#)
- Bonte, Dries et Hoffmann, Maurice. Are coastal dune management actions for biodiversity restoration and conservation underpinned by internationally published scientific research? pages 165–178, 2005. [20](#)
- Boulenger, G.A. Description de Podarcis liolepis, Balearic Islands. Dans *A contribution to the knowledge of the varieties of the Wall-Lizard (Lacerta muralis) in western Europe and North Africa*, volume 17, pages 369–376. Transactions of the Zoological Society of London, 1905. [18](#)
- Bozinovic, Francisco, Bastías, Daniel A., Boher, Francisca, Clavijo-Baquet, Sabrina, Estay, Sergio A., et Angilletta, Michael J. The Mean and Variance of Environmental Temperature Interact to Determine Physiological Tolerance and Fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(6), p. 543–552, Novembre 2011. ISSN 1522-2152, 1537-5293. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/662551>. [13](#), [14](#)
- Brana, Florentino. Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, Podarcis muralis. *Herpetologica*, 1, p. 544–549, 1991. [9](#)
- Briscoe, Natalie J., Elith, Jane, Salguero-Gómez, Roberto, Lahoz-Monfort, José J., Camac, James S., Giljohann, Katherine M., Holden, Matthew H., Hradsky, Bronwyn A., Kearney, Michael R., McMahon, Sean M., Phillips, Ben L., Regan, Tracey J., Rhodes, Jonathan R., Vesk, Peter A., Wintle, Brendan A., Yen, Jian D.L., et Guillera-Arroita, Gurutzeta. Forecasting species range dynamics with process-explicit models : matching methods to applications. *Ecology Letters*, 22(11), p. 1940–1956, Novembre 2019. ISSN 1461-023X, 1461-0248. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13348>. [6](#)
- Brodie, Jediah E., Helmy, Olga E., Mohd-Azlan, Jayasilan, Granados, Alys, Bernard, Henry, Giordano, Anthony J., et Zipkin, Elise. Models for assessing local-scale co-abundance of animal species while accounting for differential detectability and varied responses to the environment. *Biotropica*, 50(1), p. 5–15, Janvier 2018. ISSN 00063606. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/btp.12500>. [13](#)

- Buckley, Lauren B. et Huey, Raymond B. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integrative and Comparative Biology*, 56 (1), p. 98–109, Juillet 2016. ISSN 1540-7063, 1557-7023. URL <https://academic.oup.com/icb/article-lookup/doi/10.1093/icb/icw004>. 14
- Buckley, Lauren B., Waaser, Stephanie A., MacLean, Heidi J., et Fox, Richard. Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, 92(12), p. 2214–2221, Décembre 2011. ISSN 0012-9658. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/11-0066.1>. 10, 11, 12
- Busask, Stephen D. et Visnaw, Jeanne A. Observations on the natural history of *Lacerta lepida* in Cádiz Province, Spain. *Amphibia-Reptilia*, 10(3), p. 201–213, Janvier 1989. 20
- Caetano, Gabriel H. O., Santos, Juan C., Godinho, Leandro B., Cavalcante, Vitor H. G. L., Diele-Viegas, Luisa M., Campelo, Pedro H., Martins, Lidia F., Oliveira, Alan F. S., Alvarenga, Júlio M., Wiederhecker, Helga C., de Novaes e Silva, Verônica, Werneck, Fernanda P., Miles, Donald B., Colli, Guarino R., et Sinervo, Barry R. Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. *Oikos*, Avril 2020. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.07123>. 13
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Yeong Ryu, H., Sbeglia, G. C., Spagnolo, F., Waldron, J. B., Warsi, O., et Wiens, J. J. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1750), p. 20121890–20121890, Novembre 2012. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2012.1890>. 14
- Calambokidis, John et Barlow, Jay. Abundance of blue and humpback whales estimated by capture-recapture and line-transect methods. *Marine Mammal Science*, 20(1), p. 63–85, Janvier 2004. ISSN 0824-0469, 1748-7692. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01141.x>. 13
- Camacho, Agustín et Rusch, Travis W. Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards. *Journal of Thermal Biology*, 68, p. 63–72, Août 2017. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456516303205>. 6, 7, 8
- Campbell-Staton, Shane C., Cheviron, Zachary A., Rochette, Nicholas, Catchen, Julian, Losos, Jonathan B., et Edwards, Scott V. Winter storms drive rapid phenotypic, regulatory, and genomic shifts in the green anole lizard. *Science*, 357(6350), p. 495–498, Août 2017. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aam5512>. 14
- Carlson, Stephanie M., Cunningham, Curry J., et Westley, Peter A.H. Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(9), p. 521–530, Septembre 2014. ISSN 01695347. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534714001372>. 5, 14, 21
- Carvalho, Sílvia B., Brito, José C., Crespo, Eduardo J., et Possingham, Hugh P. From climate change predictions to actions - conserving vulnerable animal groups in hotspots

- at a regional scale. *Global Change Biology*, 16(12), p. 3257–3270, Décembre 2010. ISSN 13541013. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2010.02212.x>. 4, 17, 18
- Cassou, Christophe et Cattiaux, Julien. Disruption of the European climate seasonal clock in a warming world. *Nature Climate Change*, 6(6), p. 589–594, Juin 2016. ISSN 1758-678X, 1758-6798. URL <http://www.nature.com/articles/nclimate2969>. 4
- Castilla, Van Damme, Raoul, et Bauwens, Dirk. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8(3), p. 253–274, 1999. 7
- Cattiaux, J., Douville, H., Schoetter, R., Parey, S., et Yiou, P. Projected increase in diurnal and interdiurnal variations of European summer temperatures. *Geophysical Research Letters*, 42(3), p. 899–907, Février 2015. ISSN 00948276. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/2014GL062531>. 3, 14
- Ceia-Hasse, Ana, Sinervo, Barry, Vicente, Luís, et Pereira, Henrique M. Integrating eco-physiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), p. 679–688, Juillet 2014. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x>. 10, 12, 13
- CEN. Portrait des paysages de Nouvelle Aquitaine, 2019. URL [http://www.cren-poitou-charentes.org/wp-content/uploads/2019/12/livret\\_paysages\\_NA\\_2019\\_.pdf](http://www.cren-poitou-charentes.org/wp-content/uploads/2019/12/livret_paysages_NA_2019_.pdf). 16
- Chemini, C. et Rizzoli, A. Land use change and biodiversity conservation in the Alps. *Journal of Mountain Ecology*, 7, p. 1–7, 2014. 3
- Cheyland, Marc, Doré, Florian, Thirion, Jean-Marc, et Besnard, Aurélien. Suivi à long terme de la population de Lézard ocellé *Timon lepidus* sur l'île d'Oléron. 2010. URL <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.16112.87046>. 21
- Clusella-Trullas, S. et Chown, S. L. Comment on "Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches". *Science*, 332(6029), p. 537–537, Avril 2011. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1195193>. 14
- Daly, Christopher, Conklin, David R., et Unsworth, Michael H. Local atmospheric decoupling in complex topography alters climate change impacts. *International Journal of Climatology*, pages n/a–n/a, 2009. ISSN 08998418, 10970088. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/joc.2007>. 17
- Datcharry, Romain. Détectabilité en montagne de deux lézards rupicoles : le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*) vs le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*). Rapport technique, Nature Midi-Pyrénées, 2014. 9
- Daudin, F.M. Description of *Lacerta lepida* (= *Timon lepidus*). Dans *Histoire Naturelle, générale et particulière des reptiles*, volume 3, pages 204–207. Dufart, 1802. 20



- Day, Paul B., Stuart-Smith, Rick D., Edgar, Graham J., et Bates, Amanda E. Species' thermal ranges predict changes in reef fish community structure during 8 years of extreme temperature variation. *Diversity and Distributions*, 24(8), p. 1036–1046, Août 2018. ISSN 13669516. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12753>. 18
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., et Martin, P. R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), p. 6668–6672, Mai 2008. ISSN 0027-8424, 1091-6490. URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0709472105>. 7, 8
- Dormann, Carsten F., Schymanski, Stanislaus J., Cabral, Juliano, Chuine, Isabelle, Graham, Catherine, Hartig, Florian, Kearney, Michael, Morin, Xavier, Römermann, Christine, Schröder, Boris, et Singer, Alexander. Correlation and process in species distribution models : bridging a dichotomy : Bridging the correlation-process dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), p. 2119–2131, Décembre 2012. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x>. 11, 12
- Dénes, Francisco V., Silveira, Luís Fábio, et Beissinger, Steven R. Estimating abundance of unmarked animal populations : accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(5), p. 543–556, Mai 2015. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12333>. 13
- Elith, Jane, Kearney, Michael, et Phillips, Steven. The art of modelling range-shifting species : The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), p. 330–342, Décembre 2010. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>. 12
- Elsen, Paul R. et Tingley, Morgan W. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Climate Change*, 5(8), p. 772–776, Août 2015. ISSN 1758-678X, 1758-6798. URL <http://www.nature.com/articles/nclimate2656>. 4, 17
- Enriquez-Urzelai, Urtzi, Bernardo, Nicola, Moreno-Rueda, Gregorio, Montori, Albert, et Llorente, Gustavo. Are amphibians tracking their climatic niches in response to climate warming? A test with Iberian amphibians. *Climatic Change*, 154(1-2), p. 289–301, Mai 2019. ISSN 0165-0009, 1573-1480. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10584-019-02422-9>. 4
- Enriquez-Urzelai, Urtzi, Kearney, Michael R., Nicieza, Alfredo G., et Tingley, Reid. Integrating mechanistic and correlative niche models to unravel range-limiting processes in a temperate amphibian. *Global Change Biology*, 25(8), p. 2633–2647, Août 2019. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14673>. 11
- Estay, Sergio A., Clavijo-Baquet, Sabrina, Lima, Mauricio, et Bozinovic, Francisco. Beyond average : an experimental test of temperature variability on the population dynamics of *Tribolium confusum*. *Population Ecology*, 53(1), p. 53–58, Janvier 2011. ISSN 1438-3896, 1438-390X. URL <http://doi.wiley.com/10.1007/s10144-010-0216-7>. 13, 14

- Evans, Tyler G., Diamond, Sarah E., et Kelly, Morgan W. Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation Physiology*, 3(1), p. cov056, 2015. ISSN 2051-1434. URL <https://academic.oup.com/conphys/article-lookup/doi/10.1093/conphys/cov056>. 5, 10, 11, 12
- Ferguson, Paige F.B., Conroy, Michael J., et Hepinstall-Cymerman, Jeffrey. Occupancy models for data with false positive and false negative errors and heterogeneity across sites and surveys. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(12), p. 1395–1406, Décembre 2015. ISSN 2041-210X, 2041-210X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.12442>. 13
- Ferri-Yáñez, Francisco. *Thermoregulation and use of Microhabitat by Timon lepidus*. PhD thesis, International Institute for Geo-information Science and Earth Observation, Enschede, 2007. 10, 13
- Garrick, D. Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. *Bioscience Horizons*, 1(2), p. 136–142, Juin 2008. ISSN 1754-7431. URL <https://academic.oup.com/biohorizons/article-lookup/doi/10.1093/biohorizons/hzn014>. 6, 9
- Giezendanner, Jonathan, Bertuzzo, Enrico, Pasetto, Damiano, Guisan, Antoine, et Rinaldo, Andrea. A minimalist model of extinction and range dynamics of virtual mountain species driven by warming temperatures. *PLOS ONE*, 14(3), p. e0213775, Mars 2019. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0213775>. 4
- Gilbert, Anthony L. et Miles, Donald B. Natural selection on thermal preference, critical thermal maxima and locomotor performance. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 284(1860), p. 20170536, Août 2017. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2017.0536>. 4, 5
- Godwin, Joanne L., Lumley, Alyson J., Michalczyk, Łukasz, Martin, Oliver Y., et Gage, Matthew J. G. Mating patterns influence vulnerability to the extinction vortex. *Global Change Biology*, 26(8), p. 4226–4239, Août 2020. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.15186>. 5
- Grbac, Irena et Bauwens, Dirk. Constraints on Temperature Regulation in Two Sympatric Podarcis Lizards during Autumn. *Copeia*, 2001(1), p. 178–186, Février 2001. ISSN 0045-8511, 1938-5110. URL <https://www.researchgate.net/publication/250067108>. 9
- Grisvard, Pierre et Pottier, Gilles. Léopard catalan, Avril 2014. URL <http://www.naturemp.org/Leopard-catalan.html>. 18
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. A conceptual framework for understanding thermal constraints on ectotherm activity with implications for predicting responses to global change. *Ecology Letters*, 19(2), p. 111–120, Février 2016. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12552>. 13
- Gunderson, Alex R., Tsukimura, Brian, et Stillman, Jonathon H. Indirect Effects of Global Change : From Physiological and Behavioral Mechanisms to Ecological Consequences.

- Integrative and Comparative Biology*, 57(1), p. 48–54, Juillet 2017. ISSN 1540-7063, 1557-7023. URL <https://academic.oup.com/icb/article-lookup/doi/10.1093/icb/icx056>. 3
- Gvoždík, Lumír. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata : Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 80(3), p. 479–492, Mars 2002. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/z02-015>. 7, 9
- Gvoždík, Lumír. Just what is the thermal niche? *Oikos*, 127(12), p. 1701–1710, Décembre 2018. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.05563>. 11
- Gvoždík, Lumír, Castilla, Aurora M., et Gvozdik, Lumir. A Comparative Study of Preferred Body Temperatures and Critical Thermal Tolerance Limits among Populations of *Zootoca vivipara* (Squamata : Lacertidae) along an Altitudinal Gradient. *Journal of Herpetology*, 35(3), p. 486, Septembre 2001. ISSN 00221511. URL <https://www.jstor.org/stable/1565967?origin=crossref>. 6
- Hansen, Brage Bremset, Pedersen, Åshild Ønvik, Peeters, Bart, Le Moullec, Mathilde, Albon, Steve D., Herfindal, Ivar, Sæther, Bernt-Erik, Grøtan, Vidar, et Aanes, Ronny. Spatial heterogeneity in climate change effects decouples the long-term dynamics of wild reindeer populations in the high Arctic. *Global Change Biology*, 25(11), p. 3656–3668, Novembre 2019. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14761>. 5
- Harris, Rebecca M. B., Porfirio, Luciana L., Hugh, Sonia, Lee, Greg, Bindoff, Nathan L., Mackey, Brendan, et Beeton, Nicholas J. To Be Or Not to Be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. *Ecological Management & Restoration*, pages n/a–n/a, Juillet 2013. ISSN 14427001. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/emr.12055>. 12
- Heldmaier, G. et Ruf, T. Body temperature and metabolic rate during natural hypothermia in endotherms. *Journal of Comparative Physiology B*, 162(8), p. 696–706, Décembre 1992. ISSN 0174-1578, 1432-136X. URL <http://link.springer.com/10.1007/BF00301619>. 6
- Hertz, Paul, Huey, Raymond B., et Stevenson, R.D. Evaluating Temperature Regulation By field-Active Ectotherms : The Fallacy of the Inappropriate Question. *The American Naturalist*, 142(5), p. 796–818, 1993. 7
- Huey, R. B. Behavioral Thermoregulation in Lizards : Importance of Associated Costs. *Science*, 184(4140), p. 1001–1003, Mai 1974. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.184.4140.1001>. 8
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., et Williams, S. E. Predicting organismal vulnerability to climate warming : roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 367(1596), p. 1665–1679, Juin 2012. ISSN 0962-8436, 1471-2970. URL <http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2012.0005>. 3, 5, 8

- Huey, R. B., Losos, J. B., et Moritz, C. Are Lizards Toast? *Science*, 328(5980), p. 832–833, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1190374>. 3, 5, 6, 10, 11
- Huey, Raymond B., Deutsch, Curtis A., Tewksbury, Joshua J., Vitt, Laurie J., Hertz, Paul E., Álvarez Pérez, Héctor J., et Garland, Theodore. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 276(1664), p. 1939–1948, Juin 2009. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2008.1957>. 6, 14
- IUCN. Iberolacerta bonnali : Valentin Pérez-Mellado, Marc Cheylan, Iñigo Martínez-Solano : The IUCN Red List of Threatened Species 2009. Rapport technique, International Union for Conservation of Nature, Décembre 2008a. URL <http://www.iucnredlist.org/details/61447/0>. type : dataset. 17
- IUCN. Podarcis hispanicus : Jose Antonio Mateo Miras, Marc Cheylan, M. Saïd Nouira, Ulrich Joger, Paulo Sá-Sousa, Valentin Pérez-Mellado, Iñigo Martínez-Solano : The IUCN Red List of Threatened Species 2009 : e.T61548A12513281. Rapport technique, International Union for Conservation of Nature, Décembre 2008b. URL <http://www.iucnredlist.org/details/61548/0>. type : dataset. 18
- IUCN. Timon lepidus : Juan M. Pleguezuelos, Paulo Sá-Sousa, Valentin Pérez-Mellado, Rafael Marquez, Marc Cheylan, Claudia Corti, Iñigo Martínez-Solano : The IUCN Red List of Threatened Species 2009 : e.T61583A12498949. Rapport technique, International Union for Conservation of Nature, Décembre 2008c. URL <http://www.iucnredlist.org/details/61583/0>. type : dataset. 20
- Jarnevich, Catherine S., Stohlgren, Thomas J., Kumar, Sunil, Morissette, Jeffery T., et Holcombe, Tracy R. Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 29, p. 6–15, Septembre 2015. ISSN 15749541. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1574954115000977>. 12
- Joppa, L. N., O'Connor, B., Visconti, P., Smith, C., Geldmann, J., Hoffmann, M., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Virah-Sawmy, M., Halpern, B. S., Ahmed, S. E., Balmford, A., Sutherland, W. J., Harfoot, M., Hilton-Taylor, C., Foden, W., Minin, E. D., Pagad, S., Genovesi, P., Hutton, J., et Burgess, N. D. Filling in biodiversity threat gaps. *Science*, 352(6284), p. 416–418, Avril 2016. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aaf3565>. 3
- Jorcin, Pierre et Cheylan, Marc. Modélisation de la distribution française du LO, 2017. 11
- Kearney, M. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecology Letters*, 16(12), p. 1470–1479, Décembre 2013. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12192>. 10
- Kearney, M., Shine, R., et Porter, W. P. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10), p. 3835–3840, Mars 2009. ISSN 0027-8424, 1091-6490. URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0808913106>. 5, 8, 9, 10

- Kearney, Michael et Porter, Warren. Mechanistic niche modelling : combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), p. 334–350, Avril 2009. ISSN 1461023X, 14610248. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>. 11, 12
- Kearney, Michael R., Munns, Suzanne L., Moore, Danae, Malishev, Matthew, et Bull, C. Michael. Field tests of a general ectotherm niche model show how water can limit lizard activity and distribution. *Ecological Monographs*, 88(4), p. 672–693, Novembre 2018. ISSN 00129615. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecm.1326>. 9
- Kingsolver, Joel G., Diamond, Sarah E., et Buckley, Lauren B. Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology*, 27(6), p. 1415–1423, Décembre 2013. ISSN 02698463. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.12145>. 14
- Knaepkens, Guy, Bervoets, Lieven, Verheyen, Erik, et Eens, Marcel. Relationship between population size and genetic diversity in endangered populations of the European bullhead (*Cottus gobio*) : implications for conservation. *Biological Conservation*, 115(3), p. 403–410, Février 2004. ISSN 00063207. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320703001563>. 14
- Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibarzüengoytía, N.R., et Sinervo, B. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), p. 49–59, Janvier 2016a. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjz-2015-0024>. 10, 13
- Kubisch, Erika Leticia, Fernández, Jimena Beatriz, et Ibarzüengoytía, Nora Ruth. Vulnerability to climate warming of *Liolaemus pictus* (Squamata, Liolaemidae), a lizard from the cold temperate climate in Patagonia, Argentina. *Journal of Comparative Physiology B*, 186(2), p. 243–253, Février 2016b. ISSN 0174-1578, 1432-136X. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00360-015-0952-2>. 5
- Lantz, L.A. Description of *Iberolacerta bonnali*, Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Revue d'Histoire Naturelle Appliquée*, 8, p. 58–61, 1927. 16
- Le Moigne, Charlotte et Jailloux, Adrien. Liste rouge régionale des amphibiens et reptiles d'Aquitaine. Rapport technique, Observatoire Aquitaine de la Faune Sauvage, Talence, 2013. 17, 18, 20
- Le Treut, Hervé et Rousset, Alain. *Anticiper les changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine : pour agir dans les territoires*. 2018. ISBN 978-2-9564516-1-7. OCLC : 1232857834. 4, 17, 20
- Leal, Manuel et Gunderson, Alex R. Rapid Change in the Thermal Tolerance of a Tropical Lizard. *The American Naturalist*, 180(6), p. 815–822, Décembre 2012. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/668077>. 5
- Leitão, Pedro J. et Santos, Maria J. Improving Models of Species Ecological Niches : A Remote Sensing Overview. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, p. 9, Janvier 2019. ISSN 2296-701X. URL <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2019.00009/full>. 3

- Lenzen, M., Moran, D., Kanemoto, K., Foran, B., Lobefaro, L., et Geschke, A. International trade drives biodiversity threats in developing nations. *Nature*, 486(7401), p. 109–112, Juin 2012. ISSN 0028-0836, 1476-4687. URL <http://www.nature.com/articles/nature11145>. 3
- Mallard, Fanny. Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2016a. 5
- Mallard, Fanny. Tome II : Protocoles d'échantillonnage des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2016b. 17, 18, 20
- Mallard, Fanny. Tome VI : Résultats exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle - Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2018. 18
- Mallard, Fanny. Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2019. 17
- Mallard, Fanny et Couderchet, Laurent. Climate Sentinels Research Program : Developing Indicators of the Effects of Climate Change on Biodiversity in the Region of New Aquitaine (South West, France). Dans *Handbook of Climate Change and Biodiversity*, Leal Filho, Walter, Barbir, Jelena, et Preziosi, Richard (éditeurs), pages 223–241. Springer International Publishing, Cham, 2019. ISBN 978-3-319-98680-7 978-3-319-98681-4. URL [http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-98681-4\\_14](http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-98681-4_14). 5, 14
- Martin, Tara Laine et Huey, Raymond B. Why “Suboptimal” Is Optimal : Jensen’s Inequality and Ectotherm Thermal Preferences. *The American Naturalist*, 171(3), p. E102–E118, Mars 2008. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/527502>. 6, 7, 8
- Martínez, M. L. et Psuty, Norbert P. (éditeurs). *Coastal dunes : ecology and conservation*. Numéro vol. 171 dans Ecological studies. Springer, Berlin ; New York, 2008. ISBN 978-3-540-74001-8. 20, 21
- Mateo, José A. Lagarto ocelado – Timon lepidus (Daudin, 1802). Dans *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2011. 20, 21
- McKechnie, Andrew E. et Wolf, Blair O. The Physiology of Heat Tolerance in Small Endotherms. *Physiology*, 34(5), p. 302–313, Septembre 2019. ISSN 1548-9213, 1548-9221. URL <https://www.physiology.org/doi/10.1152/physiol.00011.2019>. 6
- McSweeney. How is arctic warming linked to the « polar vortex » and other extreme weather?, 2019. URL <https://www.carbonbrief.org/qa-how-is-arctic-warming-linked-to-polar-vortex-other-extreme-weather>. 3, 4
- Meteo France. Bulletin Climatique Aquitaine Août 2019. Rapport technique, Meteo France, CMIR Bordeaux, 2019. URL [https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees\\_libres/bulletins/BCMR/BCMR\\_02\\_201908.pdf](https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees_libres/bulletins/BCMR/BCMR_02_201908.pdf). 4

- Meteo France. Bulletin Climatologique Nouvelle Aquitaine Février 2020. Rapport technique, Meteo France, 2020. URL [https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees\\_libres/bulletins/BCMR/BCMR\\_10\\_202002.pdf](https://donneespubliques.meteofrance.fr/donnees_libres/bulletins/BCMR/BCMR_10_202002.pdf). 4
- Mouret, V., Guillaumet, A., Cheylan, M., Pottier, G., Ferchaud, A.-L., et Crochet, P.-A. The legacy of ice ages in mountain species : post-glacial colonization of mountain tops rather than current range fragmentation determines mitochondrial genetic diversity in an endemic Pyrenean rock lizard : Post-glacial history of a Pyrenean mountain lizard. *Journal of Biogeography*, 38(9), p. 1717–1731, Septembre 2011. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2011.02514.x>. 16
- Neel, Lauren K., Logan, Michael L., Nicholson, Daniel J., Miller, Christina, Chung, Albert K., Maayan, Inbar, Degon, Zach, DuBois, Madeline, Curlis, John David, Taylor, Quinn, Keegan, Kaitlin M., McMillan, W. O., Losos, Jonathan B., et Cox, Christian L. Habitat structure mediates vulnerability to climate change through its effects on thermoregulatory behavior. *Biotropica*, page btp.12951, Mai 2021. ISSN 0006-3606, 1744-7429. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/btp.12951>. 6, 7, 8
- Ortega, Zaida. Aspects of the thermal ecology of the lizard *Iberolacerta monticola* of Serra da Estrela (Portugal). *Herpetologica Journal*, 27, p. 239–244, Juillet 2017. 9, 16
- Ortega, Zaida, Mencía, Abraham, et Pérez-Mellado, Valentín. Behavioral buffering of global warming in a cold-adapted lizard. *Ecology and Evolution*, 6(13), p. 4582–4590, Juillet 2016. ISSN 20457758. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ece3.2216>. 10
- Ortega, Zaida, Mencía, Abraham, et Pérez-Mellado, Valentín. Wind constraints on the thermoregulation of high mountain lizards. *International Journal of Biometeorology*, 61(3), p. 565–573, Mars 2017. ISSN 0020-7128, 1432-1254. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00484-016-1233-9>. 9
- Osojnik, Nadja, Žagar, Anamarija, Carretero, Miguel A., García-Muñoz, Enrique, et Vrezec, Al. Ecophysiological Dissimilarities of Two Sympatric Lizards. *Herpetologica*, 69(4), p. 445–454, Décembre 2013. ISSN 0018-0831, 1938-5099. URL <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00014>. 7
- Paaijmans, Krijn P., Heinig, Rebecca L., Seliga, Rebecca A., Blanford, Justine I., Blanford, Simon, Murdock, Courtney C., et Thomas, Matthew B. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, 19(8), p. 2373–2380, Août 2013. ISSN 13541013. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.12240>. 14
- Parmesan, Camille et Yohe, Gary. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), p. 37–42, Janvier 2003. ISSN 0028-0836, 1476-4687. URL <http://www.nature.com/articles/nature01286>. 4
- Pottier, Gilles. Plan national d’actions en faveur des Lézards des Pyrénées *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali*, 2013 - 2017, 2012. 9, 16
- Pottier, Gilles. Cahier Technique Lézards des Pyrénées, 2016. 9, 16, 17
- Pottier, Gilles. Bilan et évaluation, Plan national d’actions, en faveur des Lézards des Pyrénées, 2018. 16, 17

- Pottier, Gilles, Paumier, Jean Marc, Tessier, Marc, Barascud, Yannick, Talhoët, Samuel, Liozon, Rodolphe, D'Andurain, Peyo, Vacher, Jean Pierre, Barthe, Laurent, Heaulmé, Vincent, Esslinger, Marc, Arthur, C. Philippe, Calvet, Amaury, Maurel, Christophe, et Redon, Hugues. *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Nature Midi-Pyrénées, 2008. 16, 18, 20
- Refsnider, Jeanine M., Qian, Song S., Streby, Henry M., Carter, Sarah E., Clifton, Ian T., Siefker, Adam D., et Vazquez, Tyara K. Reciprocally transplanted lizards along an elevational gradient match light environment use of local lizards via phenotypic plasticity. *Functional Ecology*, 32(5), p. 1227–1236, Mai 2018. ISSN 02698463. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.13071>. 9
- Rohr, Jason R., Civitello, David J., Cohen, Jeremy M., Roznik, Elizabeth A., Sinervo, Barry, et Dell, Anthony I. The complex drivers of thermal acclimation and breadth in ectotherms. *Ecology Letters*, 21(9), p. 1425–1439, Septembre 2018. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.13107>. 4
- Rozen-Rechels, David, Dupoué, Andréaz, Lourdais, Olivier, Chamailé-Jammes, Simon, Meylan, Sandrine, Clobert, Jean, et Le Galliard, Jean-François. When water interacts with temperature : Ecological and evolutionary implications of thermohydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution*, 9(17), p. 10029–10043, Septembre 2019. ISSN 2045-7758, 2045-7758. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.5440>. 6
- Rummukainen, Markku. Changes in climate and weather extremes in the 21st century : Changes in climate and weather extremes. *Wiley Interdisciplinary Reviews : Climate Change*, 3(2), p. 115–129, Mars 2012. ISSN 17577780. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/wcc.160>. 3, 14
- Sinclair, Brent J., Marshall, Katie E., Sewell, Mary A., Levesque, Danielle L., Willett, Christopher S., Slotsbo, Stine, Dong, Yunwei, Harley, Christopher D. G., Marshall, David J., Helmuth, Brian S., et Huey, Raymond B. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19(11), p. 1372–1385, Novembre 2016. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12686>. 6, 7, 8
- Sinervo, B., Mendez-de-la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M. L., Meza-Lazaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibarquengoytia, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J., et Sites, J. W. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), p. 894–899, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1184695>. 5, 10, 13
- Sinervo, Barry, Miles, Donald B., Wu, Yayong, Méndez-De La Cruz, Fausto R., Kirchhof, Sebastian, et Qi, Yin. Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Integrative Zoology*, 13(4), p. 450–470, Juillet 2018. ISSN 17494877. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1749-4877.12315>. 13



- Soberón, J. et Arroyo-Peña, B. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLOS ONE*, 12(4), p. e0175138, Avril 2017. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0175138>. 11
- Sousa-Guedes, Diana, Arenas-Castro, Salvador, et Sillero, Neftalí. Ecological Niche Models Reveal Climate Change Effect on Biogeographical Regions : The Iberian Peninsula as a Case Study. *Climate*, 8(3), p. 42, Mars 2020. ISSN 2225-1154. URL <https://www.mdpi.com/2225-1154/8/3/42>. 17
- Springer, M. S., Murphy, W. J., Eizirik, E., et O'Brien, S. J. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(3), p. 1056–1061, Février 2003. ISSN 0027-8424, 1091-6490. URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0334222100>. 3
- SRADDET. Les continuités écologiques en Nouvelle Aquitaine. Etat des lieux et enjeux., 2018. URL [http://www.tvb-nouvelle-aquitaine.fr/IMG/pdf/note\\_synthese.pdf](http://www.tvb-nouvelle-aquitaine.fr/IMG/pdf/note_synthese.pdf). 15
- Srivastava, V, Lafond, Valentine, et C. Griess, Verena. Species distribution models (SDM) : applications, benefits and challenges in invasive species management. *CAB Reviews : Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 14 (020), Avril 2019. ISSN 17498848. URL <http://www.cabi.org/cabreviews/review/20193130720>. 12
- Suarez-Gutierrez, Laura, Müller, Wolfgang A., Li, Chao, et Marotzke, Jochem. Dynamical and thermodynamical drivers of variability in European summer heat extremes. *Climate Dynamics*, Avril 2020. ISSN 0930-7575, 1432-0894. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00382-020-05233-2>. 3, 14
- Swingland, Ian R. *Biodiversity, definition of*, volume 1 de *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, 2001. 3
- Sánchez-Fernández, David, Rizzo, Valeria, Cieslak, Alexandra, Faille, Arnaud, Fresneda, Javier, et Ribera, Ignacio. Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. *Scientific Reports*, 6(1), p. 23381, Septembre 2016. ISSN 2045-2322. URL <http://www.nature.com/articles/srep23381>. 5, 8
- Taylor, Emily N., Diele-Viegas, Luisa M., Gangloff, Eric J., Hall, Joshua M., Halpern, Bálint, Massey, Melanie D., Rödder, Dennis, Rollinson, Njal, Spears, Sierra, Sun, Baojun, et Telemeco, Rory S. The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians : A user's guide. *Journal of Experimental Zoology Part A : Ecological and Integrative Physiology*, page jez.2396, Juillet 2020. ISSN 2471-5638, 2471-5646. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/jez.2396>. 5, 12
- Theisinger, Old. *Thermal limits of reptiles. Ecological and environmental constraints on the thermal biology of Malagasy lizards*. PhD thesis, University of Hamburg, Hamburg, 2016. 6
- Thienpont, S. Plan National d'Actions en faveur du Lézard ocellé (*Timon lepidus*), 2020-2029., 2019. 20, 21

- Thirion, Jean-Marc et Doré, Florian. Plan National d'Actions, Lézard ocellé (*Timon lepidus*), 2012-2016, 2012. [20, 21](#)
- Thomas, Chris D., Cameron, Alison, Green, Rhys E., Bakkenes, Michel, Beaumont, Linda J., Collingham, Yvonne C., Erasmus, Barend F. N., de Siqueira, Marinez Ferreira, Grainger, Alan, Hannah, Lee, Hughes, Lesley, Huntley, Brian, van Jaarsveld, Albert S., Midgley, Guy F., Miles, Lera, Ortega-Huerta, Miguel A., Townsend Peterson, A., Phillips, Oliver L., et Williams, Stephen E. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), p. 145–148, Janvier 2004. ISSN 0028-0836, 1476-4687. URL <http://www.nature.com/articles/nature02121>. [3, 5](#)
- Tilman, David, Clark, Michael, Williams, David R., Kimmel, Kaitlin, Polasky, Stephen, et Packer, Craig. Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature*, 546(7656), p. 73–81, Juin 2017. ISSN 0028-0836, 1476-4687. URL <http://www.nature.com/articles/nature22900>. [3](#)
- Tito, Richard, Vasconcelos, Heraldo L., et Feeley, Kenneth J. Mountain Ecosystems as Natural Laboratories for Climate Change Experiments. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, p. 38, Mars 2020. ISSN 2624-893X. URL <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/ffgc.2020.00038/full>. [3](#)
- Tourneur, Jean-Claude et Meunier, Joël. The successful invasion of the European earwig across North America reflects adaptations to thermal regimes but not mean temperatures. preprint, *Evolutionary Biology*, Février 2019. URL <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/550319>. [14](#)
- Truebano, Manuela, Fenner, Phillip, Tills, Oliver, Rundle, Simon D., et Rezende, Enrico L. Thermal strategies vary with life history stage. *The Journal of Experimental Biology*, 221(8), p. jeb171629, Avril 2018. ISSN 0022-0949, 1477-9145. URL <http://jeb.biologists.org/lookup/doi/10.1242/jeb.171629>. [5](#)
- Tyre, Andrew J., Tenhumberg, Brigitte, Field, Scott A., Niejalke, Darren, Parris, Kirsten, et Possingham, Hugh P. Improving precision and reducing bias in biological surveys : estimating false-negative error rate. *Ecological Applications*, 13(6), p. 1790–1801, Décembre 2003. ISSN 1051-0761. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/02-5078>. [13](#)
- Vasseur, D. A., DeLong, J. P., Gilbert, B., Greig, H. S., Harley, C. D. G., McCann, K. S., Savage, V., Tunney, T. D., et O'Connor, M. I. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1779), p. 20132612–20132612, Janvier 2014. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2013.2612>. [13, 14](#)
- Vicente Liz, André, Santos, Vinicius, Ribeiro, Talita, Guimarães, Murilo, et Verrastro, Laura. Are lizards sensitive to anomalous seasonal temperatures? Long-term thermobiological variability in a subtropical species. *PLOS ONE*, 14(12), p. e0226399, Décembre 2019. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0226399>. [14](#)
- Vieira de Andrade, Denis. Temperature effects on the metabolism of amphibians and reptiles : Caveats and recommendations. Dans *Amphibian and Reptile Adaptations to the Environment : Interplay Between Physiology and Behavior*. CRC Press, Juin 2016. ISBN 978-1-4822-2204-3 978-1-4822-2206-7. [9, 14](#)

Vincze, Miklós, Borcia, Ion Dan, et Harlander, Uwe. Temperature fluctuations in a changing climate : an ensemble-based experimental approach. *Scientific Reports*, 7(1), p. 254, Décembre 2017. ISSN 2045-2322. URL <http://www.nature.com/articles/s41598-017-00319-0>. 3, 14

Webster, Michael S., Colton, Madhavi A., Darling, Emily S., Armstrong, Jonathan, Pinsky, Malin L., Knowlton, Nancy, et Schindler, Daniel E. Who Should Pick the Winners of Climate Change? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(3), p. 167–173, Mars 2017. ISSN 01695347. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534716302415>. 5, 14, 21

Wingfield, John C. Control of behavioural strategies for capricious environments. *Animal Behaviour*, 66(5), p. 807–816, Novembre 2003. ISSN 00033472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347203922986>. 4, 5

# Chapitre 2

## Intégrer la variabilité dans une modélisation corrélative de la répartition

Valorisé dans les chapitres 9 (Lézard Ocellé) et 11 (Lézards de Bonnal et catalan) du Tome IX : Connaître et Comprendre pour protéger les espèces animales et végétales face au changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine, Programme Les Sentinelles du Climat, en 2020  
HAL : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03130349/>

---

### Sommaire

---

<b>2.1 Introduction</b>	<b>39</b>
2.1.1 Répartition et conservation de la biodiversité	39
2.1.2 Modélisation corrélative de la répartition	39
2.1.3 Vulnérabilité des Lézards de Bonnal, catalan et ocellé	40
2.1.4 Problématique	40
<b>2.2 Matériels et méthodes</b>	<b>41</b>
2.2.1 Périodes et aires d'étude	41
2.2.2 Données d'occurrence	41
2.2.3 Indices climatiques	42
Source des variables climatiques	42
Téléchargement des simulations climatiques sur DRIAS	43
Mise en forme des données brutes	43
Calcul de variables climatiques quotidiennes supplémentaires	43
Description des indices climatiques	44
Calcul des indices climatiques et rasterisation	44
2.2.4 Choix des variables environnementales et climatiques	45
Variables environnementales	45
Indices climatiques	45
2.2.5 Corrélations des variables climatiques et environnementales	47
2.2.6 Modélisation de la répartition	48
Résolution et système de projection	48
Calibration de la modélisation avec BIOMOD2	48
Premières modélisations	49

Modélisation d'ensemble . . . . .	50
2.2.7 Projections dans le présent et dans le futur . . . . .	50
<b>2.3 Résultats</b> . . . . .	<b>50</b>
2.3.1 En amont de la modélisation d'ensemble . . . . .	50
Points d'occurrence et variables explicatives . . . . .	50
Sélection des variables importantes et des méthodes pertinentes . . . . .	51
2.3.2 Répartition du Lézard de Bonnal . . . . .	53
2.3.3 Répartition du Lézard catalan . . . . .	56
2.3.4 Répartition du Lézard ocellé . . . . .	60
<b>2.4 Discussion</b> . . . . .	<b>64</b>
2.4.1 Le Lézard de Bonnal, une possible extinction dans le massif Aspe-Ossau . . . . .	64
2.4.2 Le Lézard catalan, d'abord bénéficiaire du changement climatique puis menacé par celui-ci . . . . .	64
2.4.3 Le Lézard ocellé, une persistance sous dépendance des capacités de dispersion . . . . .	65
2.4.4 Différentes sources de biais de modélisation . . . . .	66
Méthodologie mise en œuvre . . . . .	66
Résolution spatio-temporelle des variables . . . . .	66
Protocole d'échantillonnage des points de présence . . . . .	67
Nombre de points de présence . . . . .	67
Sélection des variables . . . . .	68
2.4.5 D'autres outils pour construire des modèles corrélatifs . . . . .	68
<b>2.5 Conclusion</b> . . . . .	<b>68</b>
<b>2.6 Références</b> . . . . .	<b>68</b>

---

## 2.1 Introduction

### 2.1.1 Répartition et conservation de la biodiversité

Face au déclin de la biodiversité, différentes stratégies de conservation peuvent être mises en place. L'une des principales méthodes est la délimitation de réserves naturelles afin de conserver les habitats des espèces en déclin [Carvalho et al., 2010; Evans et al., 2015]. La définition des réserves à partir de modèles fiables, robustes dans le temps et l'espace, est essentielle pour la mise en place de mesures de gestion appropriées [Evans et al., 2015]. Face au changement climatique très rapide, les espèces ont tendance à coloniser de nouveaux habitats plutôt qu'à s'adapter dans leurs habitats devenus défavorables. Ceci implique des changements d'aires de répartition dans le futur, qu'il est nécessaire de modéliser pour mettre en œuvre des plans de gestion [Araújo, 2009]. L'habitat futur peut être projeté selon différentes méthodes de modélisation, détaillées en introduction générale (1.4.2). L'approche corrélative, abordée dans ce chapitre, est fondée sur des combinaisons de variables environnementales et climatiques qui définissent l'habitat potentiel de l'espèce [Dormann et al., 2012].

### 2.1.2 Modélisation corrélative de la répartition

Les modèles corrélatifs sont couramment utilisés dans les études de répartition d'espèces car les méthodes sont largement développées, accessibles et faciles à mettre en œuvre. Ils requièrent des observations spatialisées de l'espèce et des variables environnementales et/ou climatiques [Dormann et al., 2012]. Les méthodes de modélisation corrélative sont nombreuses et établissent toutes un lien statistique entre les données d'observations et les variables étudiées. Ce lien statique et fixe permet de projeter les répartitions futures, à différents horizons temporels et pour différents scénarios de changement climatique [Guisan et al., 2017]. En quantifiant l'importance des variables explicatives, cette modélisation permet leur sélection puis l'identification des plus explicatives de la répartition [Dormann et al., 2012]. Il existe un nombre illimité de variables climatiques et d'habitat et il peut être difficile d'en faire une première sélection. Harris et al. [2013] ont montré que la sélection des variables, pour différentes phases du cycle de vie d'une espèce, aboutissait à des projections de la répartition bien différentes. Ainsi, la connaissance des besoins physiologiques de l'espèce au cours de son cycle de vie constitue une aide essentielle pour la sélection des variables.

Plusieurs hypothèses sont associées à la mise en œuvre des modèles corrélatifs. La relation entre les occurrences (*i.e.* points d'observation) et les variables environnementales est à l'équilibre, fixe au cours du temps. L'auto-corrélation entre les variables sélectionnées est faible. La méthode utilisée - une dizaine existent - est adaptée aux données. Les données d'occurrence sont indépendantes et non biaisées [Dormann et al., 2012; Guisan et al., 2017]. Les cartes de répartition obtenues sont très dépendantes de la qualité des données et de la méthodologie utilisée. De plus, les hypothèses ne sont pas toujours respectées, ce qui peut conduire à de fausses représentations de la répartition. Enfin, il faut retenir que les modèles de répartition d'espèces doivent être considérés comme une éventualité plausible et non comme une vérité en soi [Harris et al., 2013; Jarnevich et al., 2015]. Les projections sont à interpréter avec prudence car elles sont fortement dépendantes des techniques de modélisation, des projections climatiques et des seuils du passage de la probabilité de présence au statut binaire présence / absence [Thuiller, 2003].

### 2.1.3 Vulnérabilité des Lézards de Bonnal, catalan et ocellé

Les conditions environnementales régissent le cycle de vie des lézards que nous étudions. Les performances métaboliques de ces espèces ectothermes sont liées à la température corporelle, qui résulte des comportements de thermo-régulation de l'individu dans son habitat [Arnold, 1987]. Le changement climatique est associé, entre autre, à l'augmentation des températures, en moyenne et en variabilité, et à la modification de l'habitat disponible. Cela impacte les comportements et l'accomplissement du cycle de vie de ces espèces [Thienpont, 2019]. Le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*, [Lantz, 1927]), inféodé à l'étage alpin des Pyrénées est présent en petites populations isolées. La faible mobilité des individus et la fragmentation naturelle de l'habitat par isolement altitudinal rend cette espèce particulièrement vulnérable à la hausse des températures [Ortega, 2017; Pottier, 2016, 2018]. Comme le Lézard de Bonnal, les populations de Lézard catalan (*Podarcis liolepis*, [Boulenger, 1905]) sont fragiles, car isolées et de petites tailles [Berroneau, 2015; Hugon et al., 2019]. Cependant, cette espèce pourrait bénéficier du changement climatique en s'établissant dans de nouveaux habitats, jusqu'alors trop frais [Mallard, 2018]. Le Lézard ocellé (*Timon lepidus*, [Daudin, 1802]) est principalement menacé par la fragmentation de l'habitat [Thirion et Doré, 2012]. Celle-ci résulte de la dégradation de l'habitat par l'érosion, la montée des eaux, les épisodes de tempêtes, la transformation du littoral ainsi que de la fermeture des milieux ouverts [Berroneau, 2014, 2015; Mallard, 2019; Mateo, 2011]. Ainsi, sa persistance sous l'effet du changement climatique serait sous dépendance de ses capacités de dispersion. La vulnérabilité de ces trois espèces face au changement climatique est davantage détaillée en introduction, aux sections 1.6.2, 1.6.3 et 1.6.4.

### 2.1.4 Problématique

Les modèles corrélatifs sont largement utilisés en biologie de la conservation. De nombreuses méthodes de modélisation statistique sont connues et explicitées [Guisan et al., 2017]. La modélisation corrélative sert de support de comparaison avec la modélisation mécanistique, développée dans les prochains chapitres. Dans le cadre du programme Les Sentinelles du Climat, elle constitue aussi un livrable, à destination des financeurs et des gestionnaires. En tant qu'utilisateurs de ces méthodes de modélisation, les étapes décrites dans Guisan et al. [2017] ont été rigoureusement suivies. Afin d'améliorer la pertinence des projections obtenues, les variables ont été sélectionnées en tenant compte du cycle de vie des espèces. Également, contrairement à la plupart des modélisations corrélatives, la variabilité climatique a été intégrée. Plusieurs auteurs avaient souligné l'importance de la considérer, pour expliquer la répartition des espèces [Buckley et Huey, 2016; Cahill et al., 2012; Campbell-Staton et al., 2017].

Nous présentons en premier lieu la méthodologie de la modélisation corrélative. Elle se décompose en de nombreuses étapes : le choix des données d'occurrence; le choix des variables environnementales et climatiques; la calibration et l'évaluation des modèles; la modélisation d'ensemble et les projections dans le présent et le futur [Guisan et al., 2017]. Nous précisons pour chacune des étapes les particularités nouvellement mises en œuvre. Puis, nous décrivons les projections obtenues et discutons du devenir de chaque espèce étudiée. Nous terminons en présentant les différents biais de modélisation et des propositions d'amélioration.

## 2.2 Matériels et méthodes

### 2.2.1 Périodes et aires d'étude

La période de référence « passé-présent » a été définie de 1991 à 2020. Les projections futures ont été obtenues sur trois horizons, proche 2021-2050, moyen 2041-2070 et lointain 2071-2100, selon trois scénarios de changement climatique, les RCP 2.6, 4.5 et 8.5. Les modélisations corrélatives sont réalisées sur les aires potentielles de répartition des trois espèces, soit le massif Aspe-Ossau pour le Lézard de Bonnal, le département des Pyrénées-Atlantiques pour le Lézard catalan et la région Nouvelle-Aquitaine pour le Lézard ocellé, à la résolution spatiale du kilomètre (Figure 2.1).

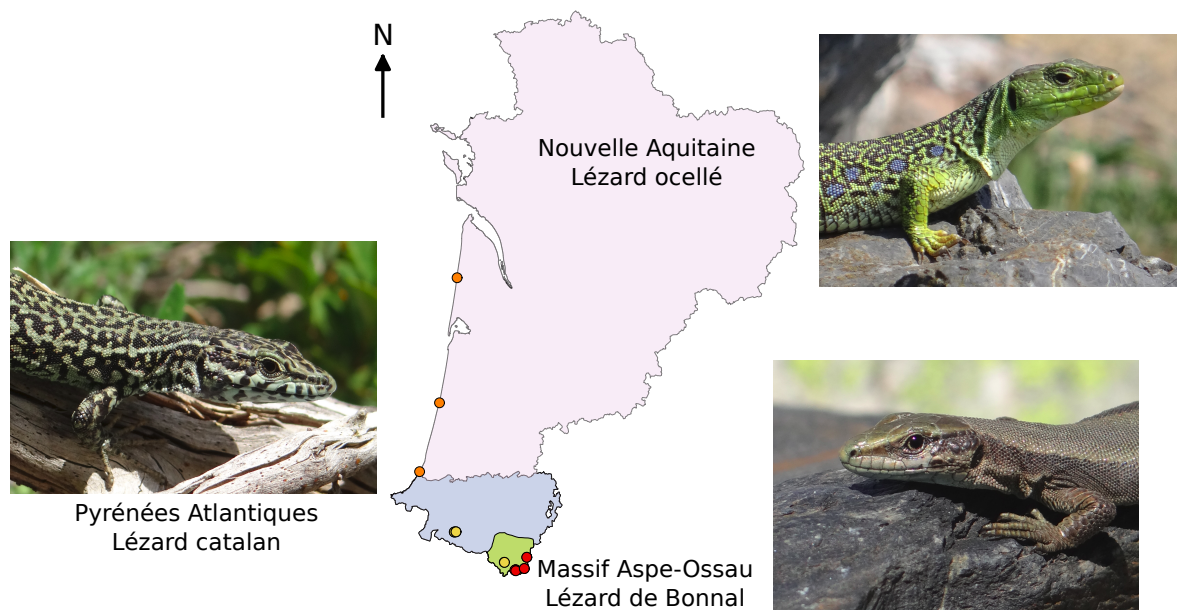


FIGURE 2.1 – Zones d'étude de la répartition du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe-Ossau (en vert), du Lézard catalan sur le département des Pyrénées-Atlantiques (en bleu) et du Lézard ocellé sur la région Nouvelle-Aquitaine (en rose). Les sites d'étude du Lézard ocellé sont représentés en orange, ceux du Lézard catalan en jaune et ceux du Lézard de Bonnal en rouge. Crédit photographique : Florèn HUGON.

### 2.2.2 Données d'occurrence

Dans le cadre du programme Les Sentinelles du Climat, un suivi de l'occupation de certains sites par le Lézard de Bonnal, le Lézard catalan et le Lézard ocellé a été mis en place. Ce suivi a participé à la collecte des données d'occurrence des espèces. Ces données ont été complétées par les occurrences référencées sur GBIF (Global Biodiversity Information Facility) de 1991 à 2020. Afin d'éviter la pseudo-réplication des données, un seul point d'observation a été sélectionné dans chaque maille d'1km<sup>2</sup> [Astruc et al., 2017; Guisan et al., 2017; Liang et al., 2018]. Pour le Lézard ocellé, des études menées antérieurement au programme ont permis d'obtenir des données de présence supplémentaires, seules les données postérieures à 1990 ont été retenues.



### 2.2.3 Indices climatiques

#### Source des variables climatiques

Communément, les simulations climatiques utilisées pour la modélisation corrélative sont les données WorldClim 1.4. Elles sont disponibles librement pour le monde entier, à différentes résolutions, de 30 sec à 10 min, équivalent à 1 km<sup>2</sup> et 340 km<sup>2</sup> au niveau de l'équateur ([Téléchargement données 30sec](#)). Les projections climatiques sont réalisées sur les quatre scénarios RCP, la période de projection présent est 1970-2000 et les périodes de projections futures sont 2050 (moyenne sur 2041-2060) et 2070 (moyenne sur 2061-2080). Les variables simulées sont les moyennes mensuelles des températures minimale et maximale, les précipitations totales mensuelles et les 19 variables bioclimatiques relatives à l'annuel, [décrites ici](#). Ces données sont obsolètes depuis janvier 2020, une nouvelle version WorldClim 2.1 a été mise partiellement à disposition [[Fick et Hijmans, 2017](#)]. D'autres variables ont été simulées, les radiations solaires, la vitesse du vent et la pression en vapeur d'eau ([Téléchargement données WorldClim 2.1](#)). Dans WorldClim 1.4, les périodes de projections ne correspondent pas à celles des horizons que nous étudions et les variables bioclimatiques ne sont pas pertinentes écologiquement pour les espèces étudiées [[Dormann, 2007](#); [Mod et al., 2016](#)]. De plus, ces données ne rendent pas compte des subtilités régionales. Il est en effet préférable d'utiliser des données climatiques adaptées à l'échelle d'une région plutôt que des données à l'échelle mondiale [[Dormann, 2007](#)]. Ainsi, les simulations climatiques de WorldClim n'ont pas été utilisées.

Météo France propose différents modèles climatiques pour la France. Le programme Les Sentinelles du Climat a décidé d'utiliser les données simulées par le modèle régional [ARPEGE - ALADIN52 CNRM 2014](#). Il résulte du couplage de deux modèles globaux, CNRM CM5 à la résolution de 1,4° et ARPEGE Climat à la résolution 0,5°. Les simulations climatiques sont obtenues sur la période de référence de 1950 à 2005 et sur la période future de 2006 à 2100. Cette période future est simulée pour trois scénarios d'émission de gaz à effet de serre, les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5. Les simulations ALADIN sont projetées sur une grille de mailles 8 kilomètres avec un pas de temps journalier pour la France. Cette haute résolution temporelle permet de calculer des indices climatiques sur les périodes d'étude présent et futures choisies et selon le cycle de vie des espèces [[Gardner et al., 2019](#)]. Neuf variables climatiques ont été simulées puis corrigées par la méthode quantile-quantile, en utilisant les données d'observation du modèle SAFRAN :

- la température minimale journalière à 2 m en °C (Tmin) ;
- la température maximale journalière à 2 m en °C (Tmax) ;
- les précipitations liquides en mm (P) ;
- les chutes de neige en mm (N) ;
- le rayonnement infra-rouge incident à la surface en W.m<sup>-2</sup> (RIR) ;
- le rayonnement visible incident à la surface en W.m<sup>-2</sup> (RV) ;
- l'humidité spécifique en g.kg<sup>-1</sup> (HS) ;
- la vitesse du vent à 10 mètres en m.s<sup>-1</sup> (V) ;
- la vitesse maximum du vent à 10 m en m.s<sup>-1</sup>.

### Téléchargement des simulations climatiques sur DRIAS

Drias est une plateforme de téléchargement des simulations climatiques à partir de l'espace « Données et Produits » ([Plateforme DRIAS](#)). Les simulations utilisées sont disponibles dans l'onglet Métropole - Anciennes Simulations - Données Corrigées CRNM 2014. Les données ont été téléchargées par variable pour l'ensemble des 1455 mailles qui couvrent la Nouvelle-Aquitaine. Pour la période « passé-présent » définie de 1991 à 2020, les données du scénario RCP 8.5 de 2006 à 2020 ont complété la série de données de référence 1991-2005. Les fichiers extraits étaient des tableaux à six colonnes avec la date du jour, l'identifiant du point centroïdes de la maille, sa latitude, sa longitude, son altitude et la valeur de la variable.

### Mise en forme des données brutes

La mise en forme des données brutes avait pour objectif de réunir toutes les données d'un même mois, d'une même année, d'un même point, sur la même ligne, afin d'appliquer des fonctions en ligne pour le calcul des indices mensuels. Le tableau mise en forme comportait 37 colonnes, l'identifiant du point, sa latitude, sa longitude, son altitude, le mois, l'année, puis 31 colonnes pour les données quotidiennes et 523.800 lignes pour la période 1991-2020 ou 1.396.800 pour les périodes 2021-2100 (1455 points \* 12 mois \* 30 ou 80 années).

### Calcul de variables climatiques quotidiennes supplémentaires

Pour obtenir certains indices climatiques, des variables quotidiennes supplémentaires ont été calculées :

- la température moyenne journalière à 2 m en °C (T),  $T = (T_{min} + T_{max})/2$ ;
- les degrés-jours de croissance en °C (DJ55),  
 $DJ55 = \sum_{i=1}^{24} (Th_i > T_{base} - T_{base})/24$ , avec  $T_{base}=5,5^{\circ}\text{C}$ , température métabolique de base et  $Th$  les températures horaires, estimées à partir de  $T_{min}$  et  $T_{max}$ ;
- les degrés-jours métaboliques en °C (DJ1035),  
 $DJ1035 = \sum_{i=1}^{24} (Th_i > T_{bmin} \text{ et } < T_{bmax} - T_{bmin})/24$ , avec  $T_{bmin}=10^{\circ}\text{C}$  et  $T_{bmax}=35^{\circ}\text{C}$ , températures qui bornent l'activité métabolique des ectothermes et  $Th$  les températures horaires, estimées à partir de  $T_{min}$  et  $T_{max}$ ;
- les précipitations totales en mm (PN),  $PN = P + N$ ;
- le rayonnement total en  $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$  (R),  $R = RIR + RV$ ;
- l'humidité relative en % (HR),  
 $HR = (HS \times 101325 / (psat \times (0.622 + HS))) \times 100$ , avec  $HS$  en  $\text{kg}\cdot\text{kg}^{-1}$  et  $psat$ , pression en vapeur d'eau saturante qui dépend de la température moyenne et de l'altitude [[Huang, 2018](#)] (voir annexe A);
- le point de rosée en °C (PtR),  
 $PtR = (B \times (\ln(HR) + (A \times T)/(B + T))) / (A - \ln(HR) - (A \times T)/(B + T))$ , avec  $A=17.625$  et  $B=243.04$  pour l'eau liquide.

### Description des indices climatiques

Les calculs des 59 indices climatiques mensuels et des 2 indices annuels ont été réalisés en collaboration avec Anouk GLAD, ingénieure sur le programme Les Sentinelles du Climat. L'indice moyenne mensuelle a été calculé pour toutes les variables. Pour caractériser la variabilité mensuelle, l'écart type a été calculé pour les variables distribuées normalement, soit les rayonnements, les températures, le point de rosée et les degrés-jours. Pour les précipitations, l'écart entre les percentiles 10 et 90 et la médiane ont été calculés. La quantité d'énergie totale reçue par rayonnement, la quantité totale des précipitations sur le mois et le nombre de degrés-jours mensuels ont été calculés par somme. Pour les variables relatives aux précipitations, des indices spécifiques ont été calculés, le nombre de jours de pluie, de neige, de pluie ou de neige, la moyenne mensuelle les jours de précipitations, le nombre de jours de fortes pluie (plus de 20mm en un jour), la période de sécheresse la plus longue (maximum du nombre de jours consécutifs pour lesquels  $PN \leq 1\text{mm}$ ) et la période de précipitation la plus longue (maximum du nombre de jours consécutifs pour lesquels  $PN \geq 1\text{mm}$ ). Pour les variables relatives aux températures, des indices spécifiques également ont été calculés, les extrêmes froid et chaud des températures maximale et minimale (10ème et 90ème percentiles des Tmax et Tmin quotidiennes), le nombre de jours de gel (jours où  $T_{min} \leq 0^\circ\text{C}$ ), le nombre de jours sans dégel (jours où  $T_{max} \leq 0^\circ\text{C}$ ), le nombre de journées pour lesquelles  $T_{max} \geq 10^\circ\text{C}$ , le nombre de journées estivales (jours où  $T_{max} \geq 25^\circ\text{C}$ ), le nombre de jours de forte chaleur (jours où  $T_{max} \geq 35^\circ\text{C}$ ) et le nombre de nuits tropicales (nuits où  $T_{min} \geq 20^\circ\text{C}$ ). Enfin, trois indices d'aridité ont été calculés, les indices mensuel et annuel d'aridité de Martonne et le quotient annuel pluviométrique d'Emberger selon les équations 2.1. Ces indices sont calculés à partir de la quantité totale mensuelle des précipitations solides et liquides (TotPN), la moyenne de la température mensuelle (MoyT), la quantité totale mensuelle des précipitations liquides (TotP) et les moyennes des températures mensuelles minimales et maximales (MoyTmin et MoyTmax).

$$\begin{cases} Mar & = 12 \times TotPN / (MoyT + 10) \\ MarAn & = \sum(TotPN) / (MoyT + 10) \\ EmbAn & = 100 \times \sum(TotP) / (max(MoyTmax)^2 - min(MoyTmin)^2) \end{cases} \quad (2.1)$$

### Calcul des indices climatiques et rasterisation

Tous les indices mensuels ont été calculés pour chaque année. Ils ont été regroupés dans un tableau d'indices pour chaque période, « passé-présent » 1991-2020, RCP 2.6 2021-2100, RCP 4.5 2021-2100 et RCP 8.5 2021-2100. Pour n'obtenir qu'une seule donnée par scénario et horizon, par point de grille, les indices ont été moyennés sur un horizon de 30 ans, proche 2021-2050, moyen 2041-2070 ou lointain 2071-2100. Les tableaux obtenus ont été transformés en fichiers rasters, sur la grille SAFRAN 8km\*8km, en projection Lambert II étendu, puis en projection Lambert 93. Les rasters ont ensuite été désagrégés à la résolution 1km\*1km sur la grille INPN, selon la méthode bilinéaire (moyenne pondérée par les distances des valeurs des mailles qui sont autour de la maille d'intérêt).

## 2.2.4 Choix des variables environnementales et climatiques

Dans la suite du développement, le terme « variable » a été utilisé pour désigner les variables environnementales et les indices climatiques, calculés à partir des variables climatiques simulées par ALADIN. Le choix des variables est une étape clé car la sélection des modèles les plus explicatifs et les décisions de gestion associées en dépendent fortement [Fourcade et al., 2018; Harris et al., 2013]. Lorsque cela est possible, il est préférable d'utiliser des variables environnementales, en plus des variables climatiques, pour modéliser la niche réalisée plutôt que la niche climatique ; les projections sont ainsi plus performantes [Austin et Van Niel, 2011; Lyons et Kozak, 2020]. Le choix des variables dépend à la fois des préférences d'habitat des espèces et de leur biologie.

### Variables environnementales

Les Lézards de Bonnal et catalan vivent tous deux en montagne sur des habitats rocheux et ouverts [Milhau et al., 2012; Pottier, 2012; Pottier et al., 2008]. Ils occupent les zones les plus ensoleillées et leur répartition est donc sensible à l'exposition du versant [Berroneau, 2014, 2015; Thirion et al., 2018]. Le Lézard de Bonnal semble se rapprocher des cours d'eau [Thirion et al., 2018] alors que le Lézard catalan semble plutôt les éviter [Berroneau et al., 2016]. Le Lézard catalan est un grimpeur, il est présent sur des pentes fortes jusqu'à verticales [Pottier et al., 2008]. Ainsi, pour ces deux espèces, nous avons sélectionné les variables « zone humide » [Berthier et al., 2014], « cours d'eau » issue de la BD CARTHAGE, « plan d'eau » issue de la BD TOPO, le pourcentage de fragments grossiers dans le sol [Ballabio et al., 2016], mais aussi l'altitude, la pente, l'ombrage et l'exposition. Ces variables topographiques ont été calculées à partir d'un modèle numérique de terrain à la résolution 100m, sous QGIS avec l'extension Raster Analyse de Terrain, puis agrégées pour la maille 1km. Pour l'occupation du sol, nous avons sélectionné les variables « prairies », « forêts » et « pelouses » calculées par le CESBIO en 2018. Le Lézard ocellé est présent sur des habitats ouverts ou semi-ouverts [Astruc et al., 2018; Busask et Visnaw, 1989; Thirion et Doré, 2012] et semble éviter ceux trop urbanisés [Berroneau, 2014; Thienpont, 2019]. En Nouvelle-Aquitaine, il occupe le littoral dunaire et les coteaux secs de Dordogne [Berroneau, 2012, 2014]. Ainsi, nous avons sélectionné les variables « exposition » et « ombrage » issues du modèle numérique de terrain ainsi que les variables « urbain », « cultures », « prairies », « forêts », « pelouses » et « dunes » calculées par le CESBIO.

### Indices climatiques

Pour le choix des indices climatiques, il est important de prendre en compte la phénologie et les besoins des espèces au cours de leur cycle de vie [Fourcade et al., 2018; Velez-Liendo et al., 2013; Wingfield, 2008]. Le calcul de prédicteurs saisonniers permet de capturer des requis écologiques propres à certains stades développement [Feldmeier et al., 2018; Gardner et al., 2019]. Par exemple, il n'est pas pertinent de calculer un indice de rayonnement total sur l'année pour une espèce qui hiverne [Pottier, 2016]. En revanche, il est intéressant de l'obtenir sur la période d'activité. Se soucier de la temporalité des variables explicatives est particulièrement important lorsque les capacités de thermorégulation de l'espèce sont faibles [Kearney et al., 2012]. La sélection des variables, en lien avec l'écologie, la phénologie et la physiologie, permet d'établir des liens robustes entre les indices et les données de présence pour la projection des répartitions futures [Braunisch et al., 2013; Elith et al., 2010; Mod et al., 2016].

Indice	Description	Période	Méthode
<b>MoyV</b>	Moyenne mensuelle de la vitesse du vent	Activité	Moyenne
<b>MoyR</b>	Moyenne de la quantité d'énergie reçue à la surface via le rayonnement total	Activité	Moyenne
<b>SdR</b>	Écart-type de la quantité d'énergie reçue à la surface via le rayonnement total	Activité	Moyenne
<b>TotR</b>	Quantité totale d'énergie reçue à la surface via le rayonnement total	Activité	Somme
<b>TotN</b>	Quantité totale de neige tombée	Hivernation	Somme
<b>NjN</b>	Nombre de jours de neige	Hivernation	Somme
<b>TotP</b>	Cumul des précipitations liquides	Annuel	Somme
<b>NjP</b>	Nombre de jours de pluie	Annuel	Somme
<b>NjS_Consec</b>	Période de sécheresse la plus longue	Activité	Moyenne
<b>NjPN_Consec</b>	Période de précipitation la plus longue	Activité	Moyenne
<b>MoyT</b>	Moyenne des températures moyennes	Activité et Hivernation	Moyenne
<b>SdT</b>	Écart type des températures moyennes	Activité	Moyenne
<b>MoyTmin</b>	Moyenne des températures minimales	Activité	Moyenne
<b>SdTmin</b>	Écart type des températures minimales	Activité	Moyenne
<b>MoyTmax</b>	Moyenne des températures maximales	Activité	Moyenne
<b>SdTmax</b>	Écart type des températures maximales	Activité	Moyenne
<b>ExF_Tmax</b>	Extrême froid de la température maximale	Activité	Moyenne
<b>ExC_Tmax</b>	Extrême chaud de la température maximale	Activité	Moyenne
<b>ExF_Tmin</b>	Extrême froid de la température minimale	Activité	Moyenne
<b>ExC_Tmin</b>	Extrême chaud de la température minimale	Activité	Moyenne
<b>NjGel</b>	Nombre de jours de gel	Annuel	Somme
<b>NjAbsDegel</b>	Nombre de jours sans dégel	Annuel	Somme
<b>NjForteC</b>	Nombre de jours de forte chaleur	Activité	Somme
<b>MoyHR</b>	Moyenne mensuelle de l'humidité relative	Activité	Moyenne
<b>MoyPtR</b>	Moyenne mensuelle du point de rosée	Activité	Moyenne
<b>SdPtR</b>	Écart-type mensuel du point de rosée	Activité	Moyenne
<b>Mar</b>	Indice mensuel d'aridité de Martonne	Activité	Moyenne
<b>TotDJ1035</b>	Nombre de degrés-jours métabolique	Activité	Somme

TABLEAU 2.1 – Indices climatiques sélectionnés pour la modélisation corrélative pour les périodes d'activité et/ou d'hivernation et/ou annuelle. Tous les indices sont calculés pour les trois espèces à l'exception de TotN et NjN calculés seulement pour les Lézards de Bonnal et catalan. Les méthodes de calcul des indices sélectionnés sont présentées dans le paragraphe 2.2.3.

Le cycle de vie des lézards que nous étudions est scindé en deux périodes, une période d'activité et une période d'hivernation définies par les conditions environnementales [Wingfield, 2008]. Chez le Lézard de Bonnal, la période d'activité débute dès la fonte des neiges et prend fin dès les premières chutes de neiges [Arribas et Galan, 2005; Berroneau, 2015]. Cette période varie selon l'altitude du site d'étude. Nous avons définis la période d'activité commune entre les sites, du 01 mai au 31 octobre et la période d'hiver-

nation du 01 octobre au 31 mai. Pour les Lézards catalan et ocellé, leurs périodes d'activité sont bornées par la fin de l'hiver et le milieu de l'automne [Berroneau, 2012, 2015; Thirion et Doré, 2012]. Nous avons définis la période d'activité du 01 mars au 31 octobre et la période d'hivernation du 01 novembre au 31 mars. Nous n'avons pas distingué la période de reproduction et la période d'activité car la période post-reproduction permet le renouvellement des réserves énergétiques pour la période de reproduction de l'année suivante [Bonnet, 2011; Kuhn, 1994].

Le Lézard de Bonnal est présent sur des habitats soumis aux vents avec de forts contrastes thermiques et hydriques. La pluviométrie est élevée, la neige est présente de 6 à 8 mois sur l'année [Pottier, 2012]. La température de l'air et le rayonnement solaire expliqueraient en partie son activité [Datcharry, 2014]. Le Lézard catalan est soumis à des conditions climatiques similaires, mais moins humides [Carneiro, 2012]. Pour le Lézard ocellé, divers travaux de modélisation corrélative ont déjà été menés sur d'autres régions en France. Ceux de Guillon et al. [2016] et Astruc et al. [2018] ont montré que les variables importantes étaient les conditions thermiques, l'insolation, le bilan hydrique et les degrés-jours de croissance. Une dépendance aux gîtes a été relatée par plusieurs auteurs [Astruc et al., 2018; Cheylan et al., 2010; Thirion et Doré, 2012]. Le Lézard ocellé utilise notamment les terriers du lapin de Garenne, une espèce qui entretient les milieux ouverts [Thienpont, 2019]. Ainsi, les indices climatiques sélectionnés pour ces trois espèces sont similaires et indiqués dans le tableau 2.1. Ils sont calculés pour les périodes d'activité, d'hivernation ou annuellement, par somme ou par moyenne des valeurs mensuelles.

### 2.2.5 Corrélations des variables climatiques et environnementales

Les variables sélectionnées précédemment peuvent être corrélées entre elles, notamment les indices associés à une même variable, minimum, maximum, écart-type et moyenne [Dormann, 2007]. Ces corrélations peuvent cacher les effets d'autres variables pertinentes qui présenteraient un indice d'importance plus faible dans les modèles [Braunisch et al., 2013; Heikkinen et al., 2006]. Également, des indices corrélés peuvent conduire à une surparamétrisation du modèle, à cause de la redondance de l'information [Astruc et al., 2018; Harris et al., 2013]. Une étude de simulation a montré qu'au delà d'un coefficient de corrélation de 0,7, il y avait un effet important sur les estimations et donc sur les projections [Dormann et al., 2013]. Cependant, les études utilisent des seuils variant de 0,7 [Braunisch et al., 2013] à 0,85 [Elith et al., 2010] en passant par 0,75 [Carneiro, 2012; Guillon et al., 2016; Sousa-Guedes et al., 2020] et 0,8 [Liang et al., 2018]. Dans notre cas d'étude, le seuil de 0,7 a été utilisé.

Des tests de corrélation de Pearson ont été réalisés en deux à deux pour toutes les variables et le nombre de coefficients de corrélation supérieurs à 0,7 a été compté pour chaque variable. Les variables présentant le plus de corrélation avec les autres ont été éliminées, tout en prenant garde de ne pas en éliminer plus que le nombre de corrélations minimal observé parmi celles éliminées. Par exemple, pour le Lézard de Bonnal, 14 variables présentaient un nombre de coefficients de corrélation entre 12 et 16. L'élimination des 14 variables aurait entraîné une perte d'information puisque certaines d'entre elles n'étaient corrélées au delà du seuil de 0,7 qu'à 12 autres. Après une première élimination raisonnée, le nombre de corrélations supérieures à 0,7 a été recalculé. Puis, de la même manière, les variables qui présentaient les nombres de corrélations les plus élevés

ont été éliminées et ainsi de suite jusqu'à obtenir des nombres de corrélations de 2 ou 3. Pour les corrélations par duo, nous avons choisi la variable qui présentait la plus faible moyenne absolue des coefficients de corrélation avec toutes les autres. Pour les corrélations en trio, nous avons choisi la variable qui présentait les coefficients de corrélation les plus élevées avec les deux autres, susceptible de les représenter au mieux toutes les deux. Enfin, les variables sélectionnées ont été représentées dans un cercle des corrélations obtenu par analyse en composante principale (ACP). L'ACP a permis d'identifier la position des mailles occupées par l'espèce dans le premier plan de l'ACP. Les variables issues de l'ACP auraient pu être sélectionnées [Braunisch et al., 2013], mais nous avons préféré privilégier la sélection de variables existantes, plus faciles à interpréter écologiquement.

## 2.2.6 Modélisation de la répartition

### Résolution et système de projection

Les modélisations corrélatives ont été réalisées à la résolution du kilomètre qui permet un bon compromis entre les variables climatiques et environnementales. Toutes les variables initialement projetées en Lambert 93 ont été re-projetées en WGS84, le système géodésique mondial, à l'aide de la fonction *projectRaster* du package *raster* [Hijmans, 2021]. Pour la latitude, la relation  $1^\circ = 111,11 \text{ km}$  permet d'obtenir  $1 \text{ km} = 0,009^\circ$ . Pour la longitude, la correspondance entre kilomètre et degrés dépend de la latitude selon l'équation suivante :  $1^\circ = 111,11 \text{ km} \times \cos(\text{latitude})$ . Pour une latitude centrale de la Nouvelle-Aquitaine de  $45^\circ$ , nous avons obtenu la relation  $1^\circ = 78,57 \text{ km}$  soit  $1 \text{ km} = 0,0127^\circ$ . Ces calculs nous ont permis de vérifier que les rasters obtenus en WGS84 étaient bien à la résolution de  $0,009^\circ \times 0,0127^\circ$ .

### Calibration de la modélisation avec BIOMOD2

Pour modéliser la répartition des espèces étudiées, le package *BIOMOD2* a été utilisé [Guisan et al., 2017; Thuiller et al., 2020], c'est une version plus aboutie du package *BIOMOD* [Thuiller, 2003; Thuiller et al., 2009]. Ce package, facile d'utilisation, permet de sélectionner les variables selon leur importance, *i.e.* leur pouvoir explicatif, et les méthodes selon les courbes de réponses des variables, puis de construire des modèles d'ensemble et de projeter les répartitions au présent et au futur, selon différents scénarios climatiques [Ceia-Hasse et al., 2014].

Lors du formatage des données (fonction *BIOMOD\_FormatingData*), la méthode de sélection des pseudo-absences, leur nombre et le nombre de jeux de données, doit être définie. La méthodologie employée peut affecter grandement les résultats des modélisations [Iturbide et al., 2015], d'où la nécessité de faire des choix adaptés au jeu de données de présence et aux méthodes de modélisation choisies. Selon les méthodes de modélisation, le nombre de jeux de données et le nombre de pseudo-absences à sélectionner varient [Barbet-Massin et al., 2012]. Par exemple, pour les méthodes GAM - Modèle Additif Généralisé et GLM - Modèle Linéaire Généralisé, la meilleure méthode serait de générer aléatoirement 10000 pseudo-absences sans répétition ou 10 fois 1000 pseudo-absences. Pour les méthodes MARS - Régression Multivariée par Spline Adaptative et FDA - Analyse Discriminante Flexible, les auteurs conseillent de générer au moins 10 fois 100 pseudo-absences. Également, la stratégie aléatoire avec exclusion des mailles de présence serait la meilleure pour les méthodes GLM, GAM, MARS et FDA, notamment dans le cas où les

présences sont spatialement biaisées (échantillonnage non aléatoire sur la zone d'étude) [Barbet-Massin et al., 2012; Iturbide et al., 2015; Wisz et Guisan, 2009]. Par consensus, nous avons choisi de générer aléatoirement 10 jeux de pseudo-absences de 1000 points. Pour éviter de générer une pseudo-absence dans une maille de présence, nous avons indiqué que la sélection des pseudo-absences devait être réalisée à distance d'au moins 1 km d'un point de présence, ce qui correspond à la taille de la maille.

Pour la modélisation (fonction *BIOMOD\_Modeling*), nous avons utilisé des méthodes de régression (GAM, GLM, MARS), de classification (ANN - Réseau Artificiel de Neurones, FDA) et de ré-échantillonnage (CTA - Analyse par Arbre de Classification, GBM - Modèle Généralisé par Boosting et RF - Forêt Aléatoire) [Guillon, 2012; Guisan et al., 2017]. Toutes ces méthodes requièrent des données d'absences [Hao et al., 2019], qui n'ont pas été relevées, ce pourquoi nous avons généré des jeux de pseudo-absence dans l'étape précédente. Les méthodes qui n'utilisent que des données de présence n'ont pas été réalisées car les projections obtenues sont moins qualitatives [Elith et al., 2006]. Pour évaluer la qualité des modèles, il est nécessaire d'utiliser un nouveau jeu de données, indépendant de celui utilisé pour construire le modèle. Si aucun autre jeu de données n'est disponible, l'évaluation est réalisée par validation croisée. Cette méthode consiste à séparer le jeu de données initial en deux parties, l'une destinée à l'entraînement du modèle, l'autre à son évaluation [Guisan et al., 2017; Hao et al., 2019]. Ici, le jeu de données a été scindé en 70 % pour l'apprentissage et 30 % pour l'évaluation, selon 10 runs [Astruc et al., 2018; Liang et al., 2018; Sousa-Guedes et al., 2020]. Au total, nous avons réalisé 800 modélisations, 8 modèles \* 10 jeux de pseudo absence \* 10 runs. Cette réplication permet de réduire l'effet de la sélection des pseudo-absences et du fractionnement apprentissage - évaluation [Carvalho et al., 2010; Chapman et al., 2019]; et de quantifier la précision des résultats obtenus [Astruc et al., 2018]. Le critère TSS - True Skill Statistic a été utilisé pour évaluer les modèles, ils étaient considérés corrects si le TSS était supérieur à 0,7 [Fourcade et al., 2018; Guisan et al., 2017; Lyons et Kozak, 2020]. Enfin, pour déterminer l'importance des variables, 10 permutations ont été réalisées [Astruc et al., 2018; Liang et al., 2018; Sousa-Guedes et al., 2020].

### Premières modélisations

Une première modélisation a été réalisée à partir des 8 méthodes et des variables sélectionnées selon le critère de corrélation maximal de 0,7. Les méthodes pour lesquelles les variables présentaient des courbes de réponses lisses ou en escalier ont été supprimées. Ensuite, à partir des coefficients d'importance des variables, les variables les plus explicatives ont été sélectionnées. Cette sélection est essentielle pour obtenir des projections futures correctes. En effet, bien que la visualisation des projections présent soit très souvent correcte, quelles que soit les variables sélectionnées [Lyons et Kozak, 2020], si la sélection des variables est inappropriée, la relation statistique entre les points d'observation et les variables ne sera pas robuste dans le temps et l'espace et les projections futures seront alors grandement erronées [Braunisch et al., 2013; Lyons et Kozak, 2020]. Les coefficients d'importance des variables ont été moyennés sur l'ensemble des runs et des jeux de pseudo-absences, pour n'obtenir qu'une valeur par méthode de modélisation et par variable. Les 10 variables les plus importantes, définies selon leur ordre d'importance dans chaque méthode retenue, ont été sélectionnées. Une seconde modélisation a été réalisée pour évaluer la pertinence des variables et des méthodes sous-sélectionnées.



Pour le calcul de la contribution des variables, seules les valeurs obtenues sur les modèles dont le critère TSS était supérieur à 0,7 ont été utilisées. Ils sont appelés modèles « corrects » dans la suite du développement. Les contributions ont été standardisées pour chaque modèle, puis moyennées pour chaque méthode, puis moyennées sur l'ensemble des méthodes, en pondérant par le nombre de modèles par méthode.

### Modélisation d'ensemble

La modélisation d'ensemble (fonction *BIOMOD\_EnsembleModeling*) permet de considérer les résultats de plusieurs modèles (tous ou une sélection) pour obtenir un ou plusieurs modèles consensus selon la ou les méthodes employées [Araujo et New, 2007; Guisan et al., 2017; Hao et al., 2019]. La prise en compte de plusieurs modèles réduit l'incertitude liée à chaque modèle [Heikkinen et al., 2006; Lyons et Kozak, 2020]. Les modèles consensus peuvent être obtenus en calculant la moyenne des probabilités des modèles, la médiane, la moyenne pondérée par les scores d'évaluation des modèles et la moyenne par *committee averaging*. Cette quatrième méthode renseigne également de la convergence des modèles puisqu'elle consiste à calculer la moyenne des probabilités transformées en 0 pour une absence ou 1 pour une présence. Si tous les modèles indiquent la présence, la valeur sera 1, au contraire si tous indiquent l'absence, la valeur sera 0. Plus les valeurs sont proches de 0,5, plus les différents modèles divergent. Enfin, la méthode coefficient de variation des probabilités permet d'estimer l'incertitude entre tous les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Cette méthode n'est pas bornée à l'intervalle [0,1] comme le sont les autres [Thuiller et al., 2020]. La modélisation d'ensemble a été réalisée à partir des modèles « corrects » selon les cinq méthodes.

### 2.2.7 Projections dans le présent et dans le futur

Les projections dans le présent et dans le futur ont été réalisées en deux étapes. La première étape consiste à calculer les projections individuelles de chaque modèle issu de la seconde modélisation pour la période « passé-présent » et les neuf conditions futures (fonction *BIOMOD\_Projection*). La deuxième étape permet l'obtention des projections d'ensemble, à partir des projections individuelles, selon les méthodes d'ensemble conservées (fonction *BIOMOD\_EnsembleForecasting*). Pour les méthodes d'ensemble moyenne, médiane, moyenne pondérée, *committee averaging*, les pourcentages de changement d'aire de répartition ont été calculés, entre la projection « passé-présent » et les projections futures obtenues. La fonction *BIOMOD\_RangeSize* calcule les pourcentages de perte d'habitat, de gain d'habitat et des habitats qui restent occupés ou inoccupés.

## 2.3 Résultats

### 2.3.1 En amont de la modélisation d'ensemble

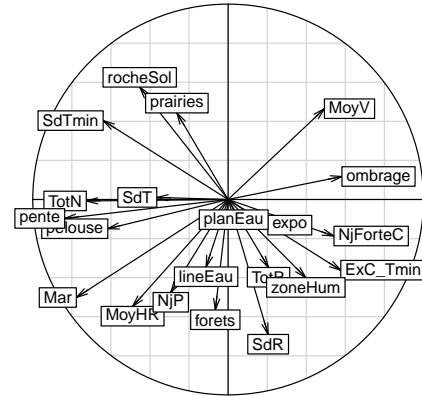
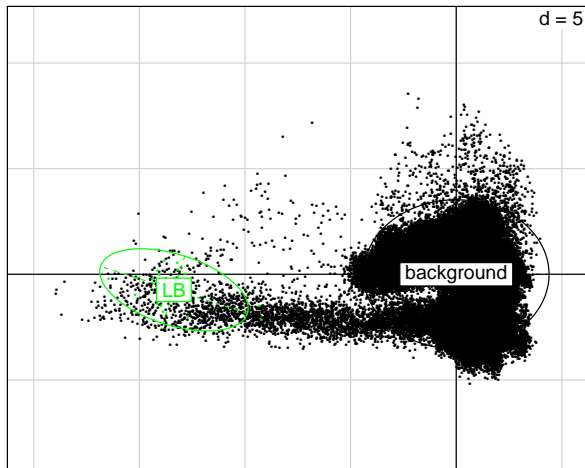
#### Points d'occurrence et variables explicatives

Les modélisations corrélatives ont été réalisées à partir de 968, 455 et 1326 points d'observation résumés en 18, 26 et 273 mailles occupées pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. Sur critère de corrélation, 21 variables ont été sélectionnées pour les Lézards de Bonnal et catalan : *ExC\_Tmin*, *Mar*, *MoyHR*, *MoyV*, *NjForteC*, *NjP*, *SdR*, *SdT*, *SdTmin*, *TotN*, *TotR*, *exposition*, *forêts*, *lineEau*, *ombrage*, *pelouse*, *penne*, *planEau*, *prairies*, *rocheSol* et

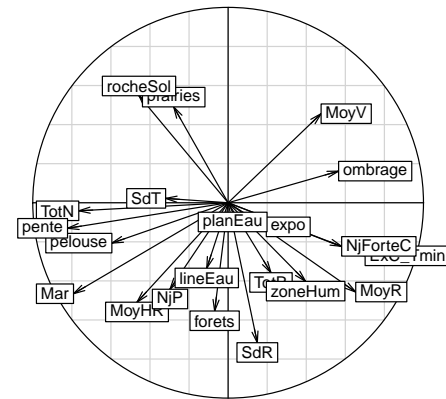
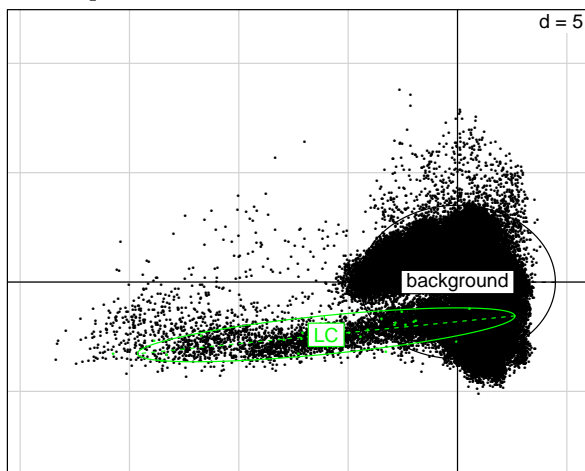
zoneHum (Tableau 2.1). Pour le Lézard ocellé, 18 variables ont été sélectionnées : ExC\_Tmin, Mar, MoyHR, MoyV, NjForteC, NjP, SdR, TotR, expo, forêts, ombrage, pelouse, prairies (à l'identique des deux autres espèces) et les variables MoyR, SdPtR, cultures, dunes, urbain. La répartition des points centroïdes des mailles occupées dans le premier plan de l'ACP qui représente environ 40 % de la variabilité pour les trois espèces, montre que le Lézard de Bonnal occupe un habitat très spécifique, le Lézard catalan un peu moins et le Lézard ocellé encore moins (Figure 2.2). D'après l'ACP, la présence des Lézards de Bonnal et catalan est principalement expliquée par les variables pente, pelouse, TotN, SdT et Mar (Sous-figures 2.2a et 2.2b) et celle du Lézard ocellé par les variables NjForteC, ExC\_Tmin, MoyR et TotR (Sous-figure 2.2c).

### **Sélection des variables importantes et des méthodes pertinentes**

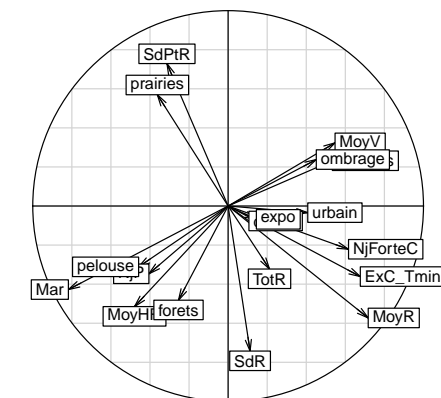
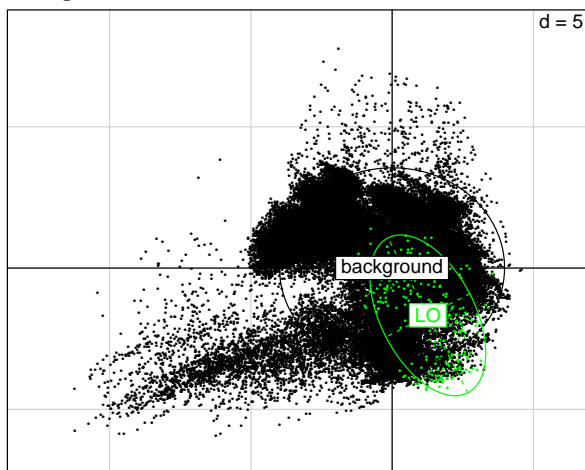
Les méthodes CTA, GBM et RF ont été éliminées pour les trois espèces car les courbes de réponse étaient non explicatives. La méthode ANN a également été supprimée car les modèles rencontraient fréquemment une erreur lors de leur construction (11, 32 et 10 modèles) et que l'ordre d'importance des variables était très différent de celui obtenu par les autres méthodes. Pour les méthodes retenues, GLM, GAM, FDA et MARS, selon le calcul de la contribution des variables, les plus importantes communes aux trois espèces sont l'extrême chaud de la température minimale (ExC\_Tmin), l'humidité relative moyenne (MoyHR), l'indice d'aridité de Martonne (Mar), le nombre de jours de pluie (NjP) et le pourcentage de surface occupée par les pelouses. Pour le Lézard de Bonnal, la quantité de neige totale (TotN), l'écart type des températures moyennes (SdT), la pente, le pourcentage de fragments grossiers dans le sol (rocheSol) et le pourcentage de surface occupée par les prairies sont les cinq autres variables les plus importantes. Pour le Lézard catalan, ce sont la quantité de neige totale (TotN), le nombre de jours de fortes chaleurs (NjForteC), la moyenne de la vitesse du vent (MoyV), la pente et le pourcentage de fragments grossiers dans le sol (rocheSol). Enfin, pour le Lézard ocellé, ce sont la moyenne de la vitesse du vent (MoyV), le rayonnement moyen et total reçu (MoyR et TotR) et les pourcentages de surface occupée par les dunes et les cultures.



(a) Observation des points d'occurrence du Lézard de Bonnal dans le cercle des corrélations des indices climatiques sélectionnés



(b) Observation des points d'occurrence du Lézard catalan dans le cercle des corrélations des indices climatiques sélectionnés



(c) Observation des points d'occurrence du Lézard ocellé dans le cercle des corrélations des indices climatiques sélectionnés

FIGURE 2.2 – Observation des points d'occurrence des espèces dans le cercle des corrélations des indices climatiques sélectionnés

### 2.3.2 Répartition du Lézard de Bonnal

Parmi les 400 modèles construits dans la seconde modélisation, 119 avaient un critère TSS inférieur à 0,7 et n'ont donc pas été retenus pour la modélisation d'ensemble. Les scores d'évaluation indiquent qu'il s'agit majoritairement de modèles GAM et GLM; 62 et 61 modèles GLM et GAM étaient « corrects » contre 77 et 81 modèles FDA et MARS. Les courbes de réponse montrent que les 10 variables retenues sont explicatives quelle que soit la méthode de modélisation (GLM, GAM, FDA ou MARS). La variable quantité de neige totale « TotN » contribue à presque un tiers (31,8 %), elle est suivie par l'humidité relative moyenne « MoyHR » qui contribue à plus d'un quart (25,5 %) puis par l'extrême chaud de la température minimale « ExC\_Tmin » et l'indice de Martonne « Mar » qui contribuent respectivement à 11,3 % et 10,9 % (Figure 2.3).

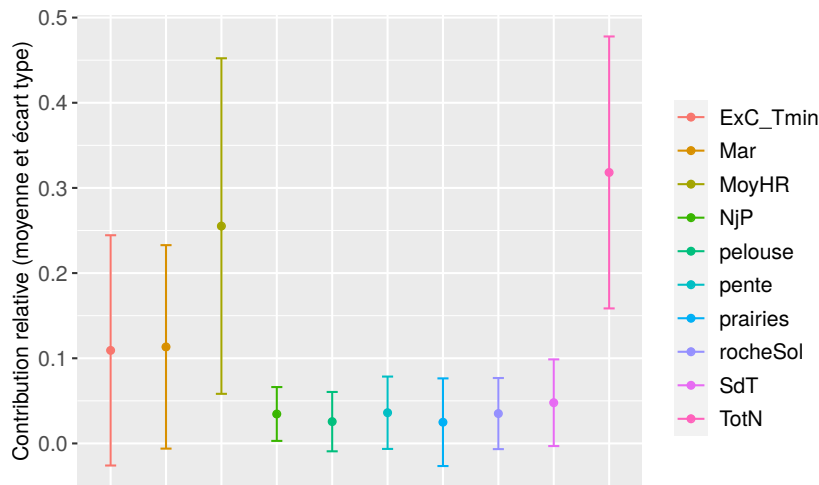


FIGURE 2.3 – Contribution relative des variables, moyennée sur tous les modèles lors de la seconde modélisation corrélative pour le Lézard de Bonnal

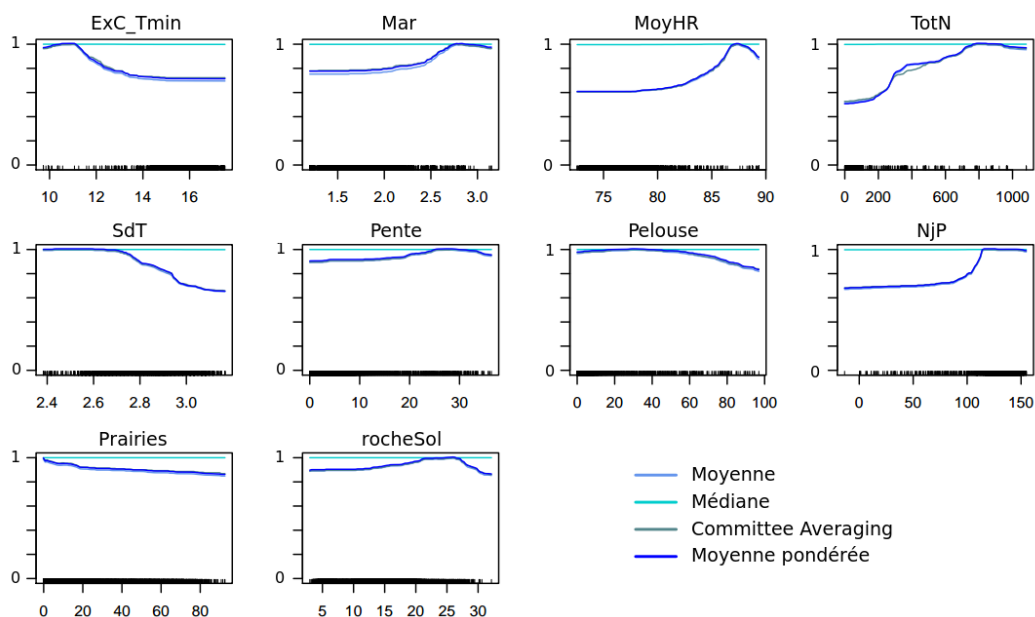


FIGURE 2.4 – Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble corrélative pour le Lézard de Bonnal, pour les 10 variables sélectionnées, selon les quatre méthodes, moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée.

Quelle que soit la méthode, la modélisation d'ensemble présente un score TSS de 0,997, une sensibilité - capacité à détecter les vraies présences parmi les présences - égale à 100 % et une spécificité - capacité à détecter les vraies absences parmi les absences - égale à 99,7 %. Ces trois paramètres indiquent que les méthodes peuvent toutes être considérées « correctes ». Les courbes de réponse sont explicatives pour les méthodes moyenne, moyenne pondérée et committee averaging mais pas pour la méthode médiane où elles sont d'équation  $y=1$  pour toutes les variables (Figure 2.4). La probabilité de présence augmente avec la quantité de neige totale tombée sur la période d'hivernation, elle atteint la valeur de 1 à partir d'un cumul de 75 centimètres. La présence est aussi favorisée dans un habitat présentant une humidité relative proche de 88 %, un extrême chaud de la température minimale inférieur à 12°C, un indice de Martonne supérieur à 2,5, un écart-type des températures inférieur à 2,7 et un nombre de jours de pluie sur l'année supérieur à 100. Les variables environnementales sont peu explicatives, la probabilité de présence serait un peu plus importante dans un milieu rocheux et pentu (Figure 2.4).

Selon toutes les méthodes d'ensemble, les projections « passé-présent » reflètent les points d'observation de l'espèce en indiquant sa présence en Vallée d'Ossau. La méthode coefficient de variation indique que les 281 modèles sont en accord, particulièrement dans la zone de présence où les coefficients sont proches de 0,1 (Figure 2.5). Quel que soit le scénario climatique, les projections futures indiquent toutes une contraction progressive de l'habitat de l'ouest vers l'est (Figure 2.6 et Annexe B). Selon la méthode moyenne pondérée, sous les scénarios RCP 2.6 et 4.5 (sauf horizon lointain), la perte d'habitat varie entre 18,2 et 27,6 %. Sous le scénario RCP 8.5, les pertes sont de plus en plus importantes au cours des horizons, -40,9 % d'ici 2050, -52,8 % d'ici 2070 et -89,2 % d'ici 2100. Sous le scénario 4.5, la perte d'habitat est plus importante que sous le scénario 8.5 aux horizons proche et moyen. Selon le scénario le plus pessimiste, seules les populations inféodées tout au sud-est du département pourraient se maintenir en 2100 (Figure 2.7 et Annexe C).

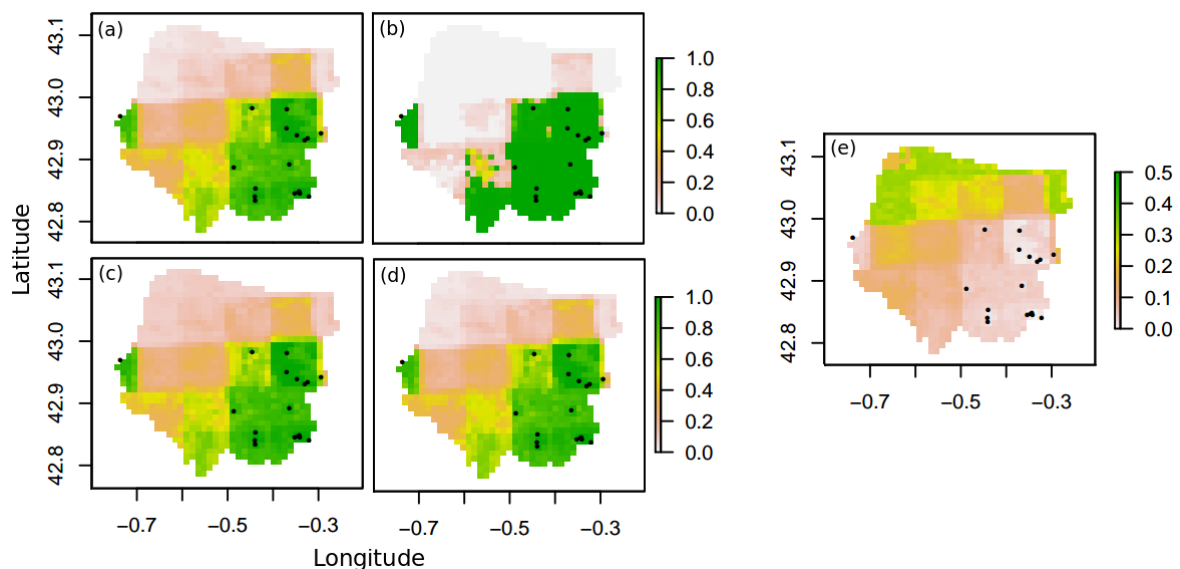


FIGURE 2.5 – Projection « passé-présent » de la probabilité de présence du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe-Ossau, selon les méthodes d'ensemble : moyenne (a), médiane (b) - non explicative, committee averaging (c) et moyenne pondérée (d). La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les points noirs représentent les occurrences observées.

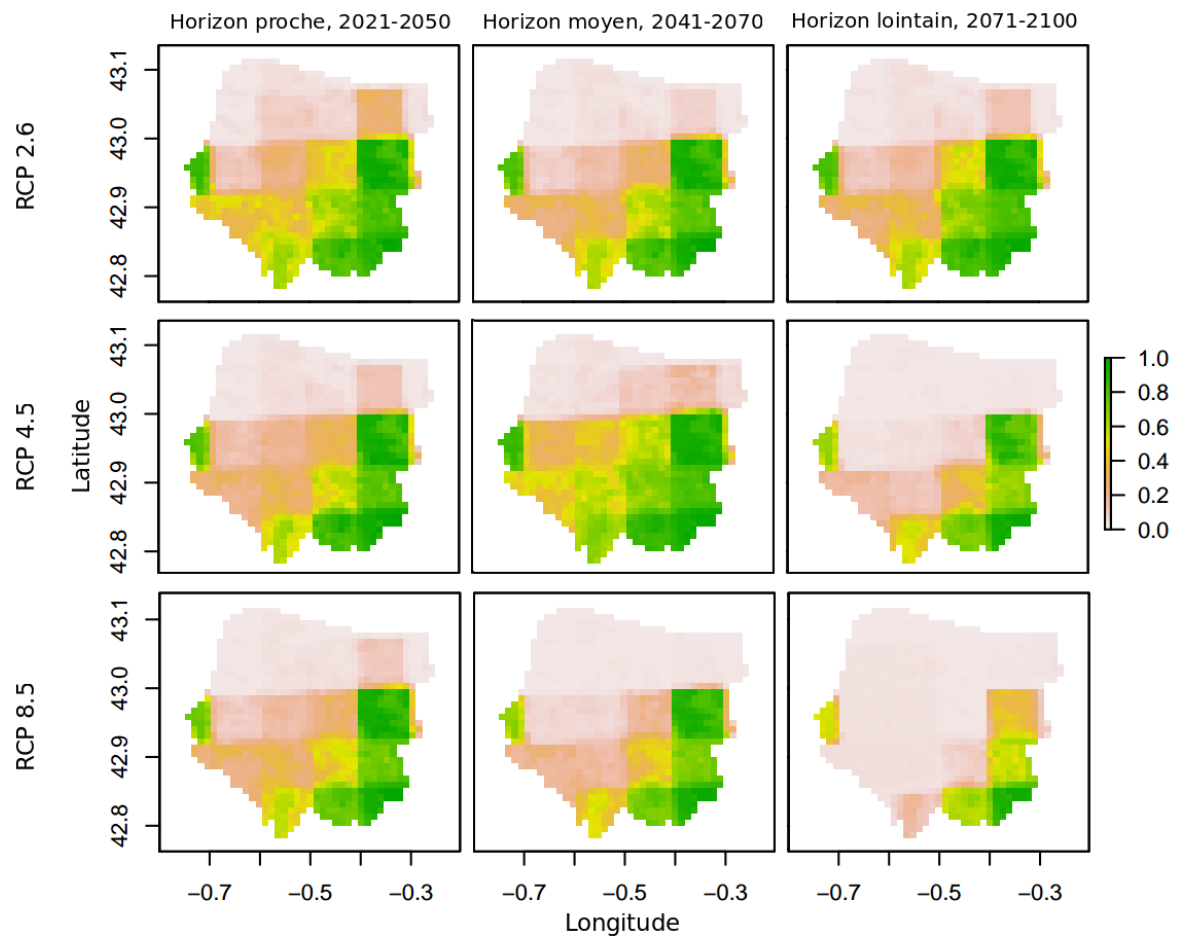


FIGURE 2.6 – Projections futures de la probabilité de présence du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe-Ossau, selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée.

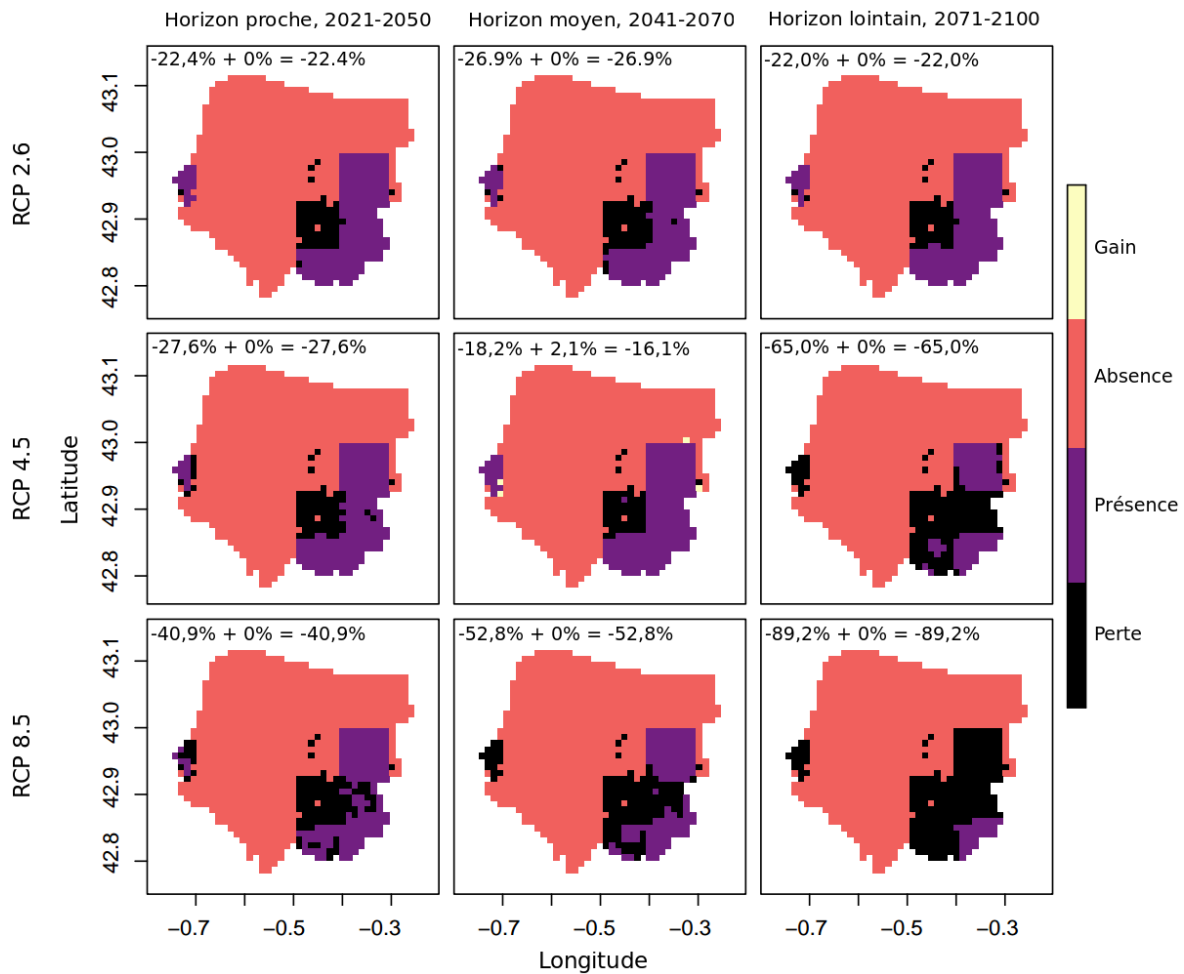


FIGURE 2.7 – Changements de la répartition du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe-Ossau, selon la méthode d’ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain.

### 2.3.3 Répartition du Lézard catalan

Lors de la seconde modélisation, 2 modèles GAM n’ont pas été réalisés et 122 modèles avaient un critère TSS inférieur à 0,7. Les scores d’évaluation indiquent qu’il s’agit majoritairement de GAM; seulement 23 GAM étaient « corrects » contre 75 GLM, 92 FDA et 86 MARS. Les courbes de réponse montrent que les 10 variables retenues sont explicatives quelle que soit la méthode de modélisation (GLM, GAM, FDA ou MARS). La variable « indice de Martonne » est trois fois plus explicative (36,8 %) que les quatre variables suivantes par ordre de contribution, nombre de jours de pluie « NjP » (12,3 %), extrême chaud de la température minimale « ExC\_Tmin » (10,2 %), surface occupée par de la pelouse (9,7 %) et quantité de neige totale « TotN » (9,4 %). Les cinq autres variables contribuent de 2,7 % à 6,2 % (Figure 2.8).

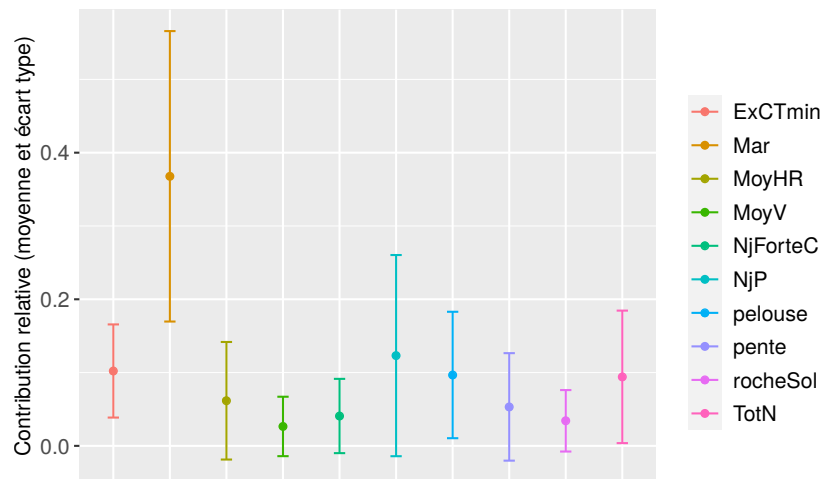


FIGURE 2.8 – Contribution relative des variables, moyennée sur tous les modèles lors de la seconde modélisation corrélative pour le Lézard catalan

Les scores TSS pour l'évaluation des méthodes de modélisation d'ensemble sont compris entre 0,976 et 0,978. La sensibilité est égale à 100 % pour toutes les méthodes alors que la spécificité varie entre 97,6 et 97,8 %. Ces trois paramètres indiquent que les méthodes peuvent toutes être considérées « correctes ». Les courbes de réponse sont explicatives pour les quatre méthodes. Les résultats des méthodes moyenne et moyenne pondérée sont confondus. La probabilité de présence est proche de 1 lorsque l'indice de Martonne est supérieur à 2,3, l'extrême chaud de la température minimale au-dessus de 14°C et un nombre de jours de pluie sur l'année supérieur à 130. La probabilité de présence semble aussi plus importante sur un habitat présentant une humidité relative proche de 79 %. La présence est également favorisée par une couverture végétale composée majoritairement de pelouse et de roches. L'optimum de la probabilité de présence est atteint pour 60 % de pelouse et 15 à 20 % de roches dans le sol (Figure 2.9).

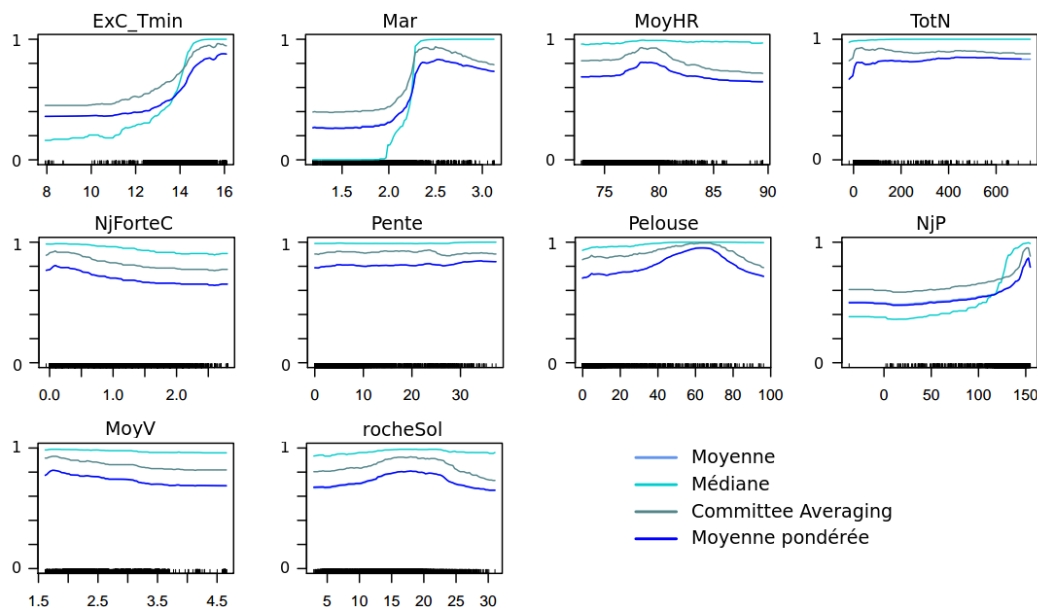


FIGURE 2.9 – Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble corrélative pour le Lézard catalan, pour les 10 variables sélectionnées, selon les quatre méthodes, moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée.



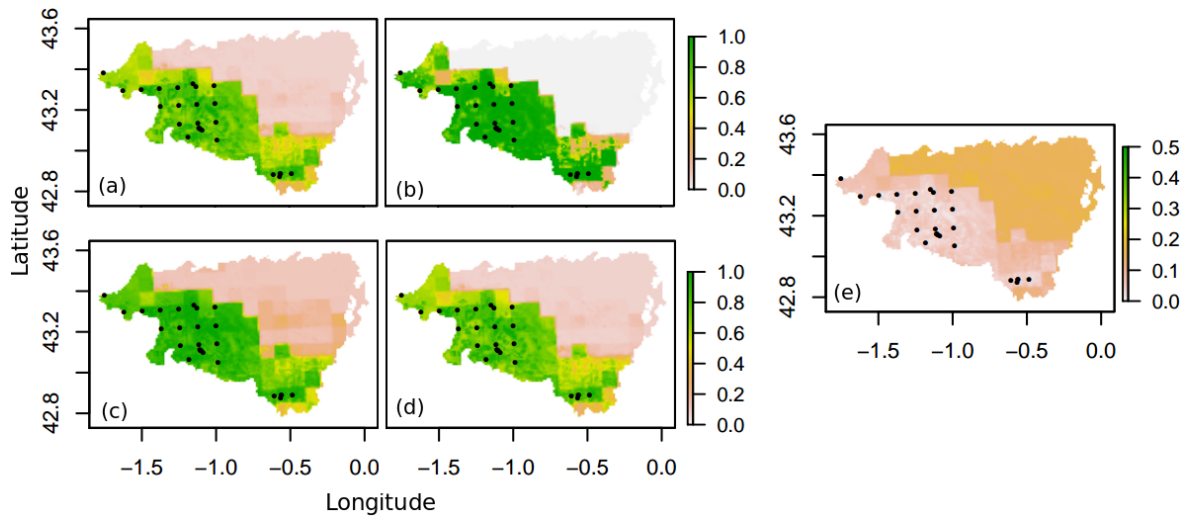


FIGURE 2.10 – Projection « passé-présent » de la répartition du Léopard catalan en Pyrénées-Atlantiques, selon les méthodes d'ensemble : moyenne (a), médiane (b), committee averaging (c) et moyenne pondérée (d). La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les points noirs représentent les occurrences observées.

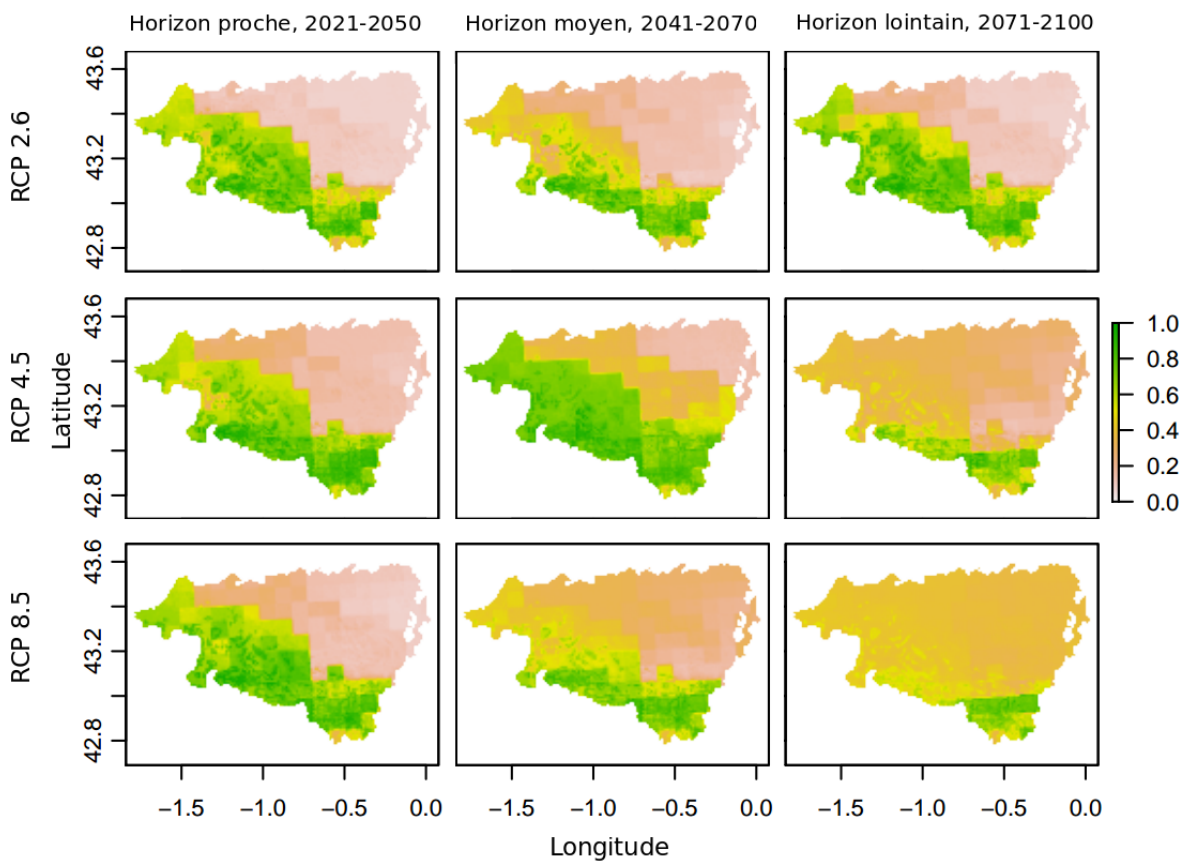


FIGURE 2.11 – Projections futures de la probabilité de présence du Léopard catalan en Pyrénées-Atlantiques, selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée.

Les projections « passé-présent » montrent que la probabilité de présence est importante sur toute la chaîne des Pyrénées françaises mais aussi sur le littoral des Pyrénées-Atlantiques. La méthode coefficient de variation indique que les 276 modèles sont en accord, particulièrement dans la zone de présence où les coefficients sont proches de 0,1 (Figure 2.10). Les projections futures obtenues avec les quatre méthodes sont similaires. Elles montrent une expansion de l'habitat puis une contraction (Figure 2.11 et Annexe D). Selon la méthode moyenne pondérée, la condition future la plus intermédiaire (scénario 4.5 à l'horizon moyen) est la plus favorable avec un gain net de 52,5 % d'habitat favorable. Sous les autres scénarios pour les autres horizons, les gains varient entre 4,3 % (RCP 2.6 à horizon proche) et 18,5 % (RCP 4.5 à l'horizon proche). Sous le scénario le plus pessimiste, les pertes sont de plus en plus importantes et les gains de plus en plus faibles. La perte nette s'élève à 61,7 % d'ici 2070 et à 83,5 % d'ici 2100. Sous le scénario RCP 4.5, à l'horizon lointain, la perte nette est similaire à celle sous le scénario 8.5 (82,2 %) (Figure 2.12 et Annexe E).

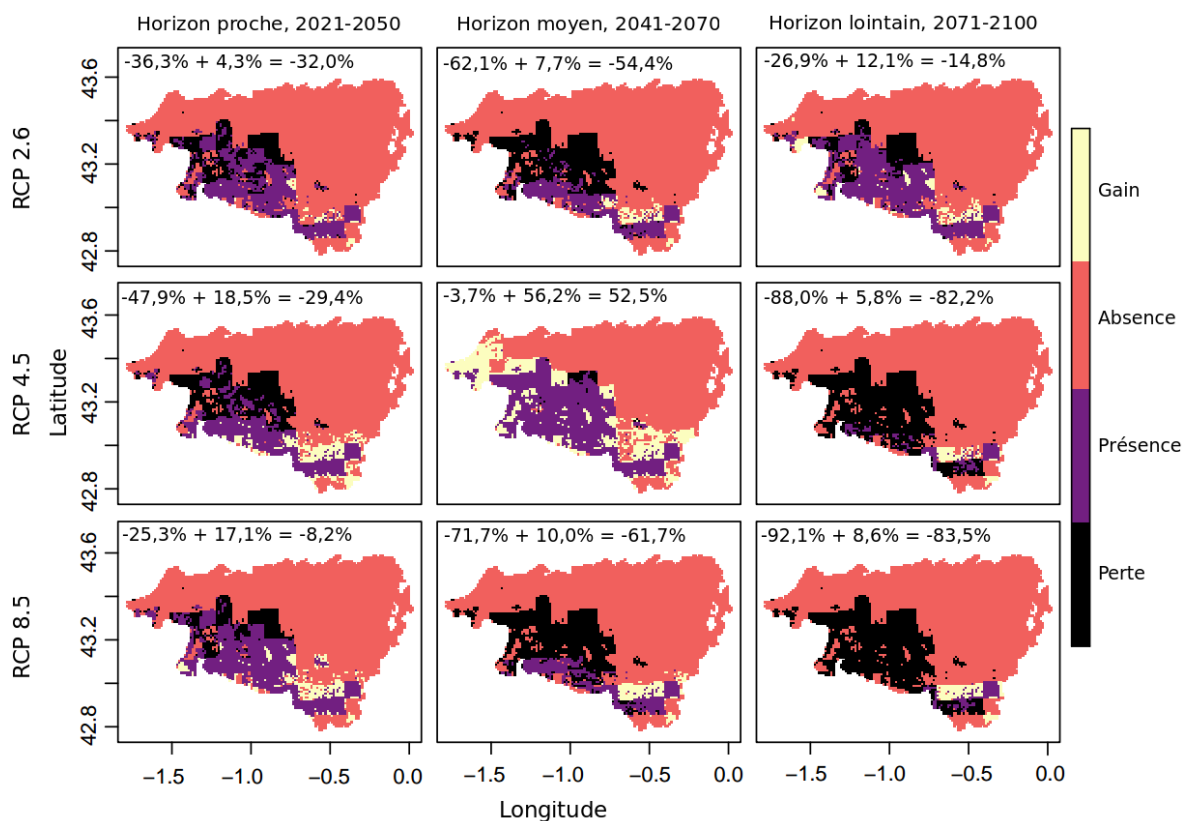


FIGURE 2.12 – Changements de la répartition du Lézard catalan en Pyrénées-Atlantiques, selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain.

### 2.3.4 Répartition du Lézard ocellé

Au cours de la seconde modélisation, 2 modèles GAM n'ont pas été construits et 11 autres modèles présentaient un critère TSS inférieur à 0,7. Les scores d'évaluation indiquent que les modèles exclus sur critère TSS sont 10 GLM et 1 GAM. Les courbes de réponse montrent que les 10 variables retenues sont explicatives quelle que soit la méthode de modélisation (GLM, GAM, FDA ou MARS). Les variables « dunes », rayonnement moyen « MoyR » et « pelouse » sont celles qui contribuent le plus, respectivement 20,3 %, 17,1 % et 13,9 %. La variable extrême chaud de la température minimale « ExC\_Tmin » et l'indice de Martonne « Mar » contribuent aussi à plus de 10 %; les autres variables contribuent de 4,0 % à 7,2 % (Figure 2.13).

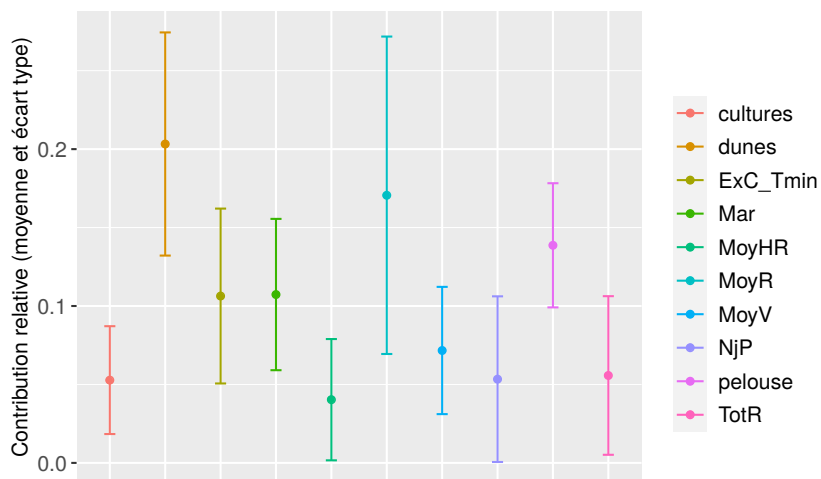


FIGURE 2.13 – Contribution relative des variables, moyennée sur tous les modèles lors de la seconde modélisation corrélative pour le Lézard ocellé.

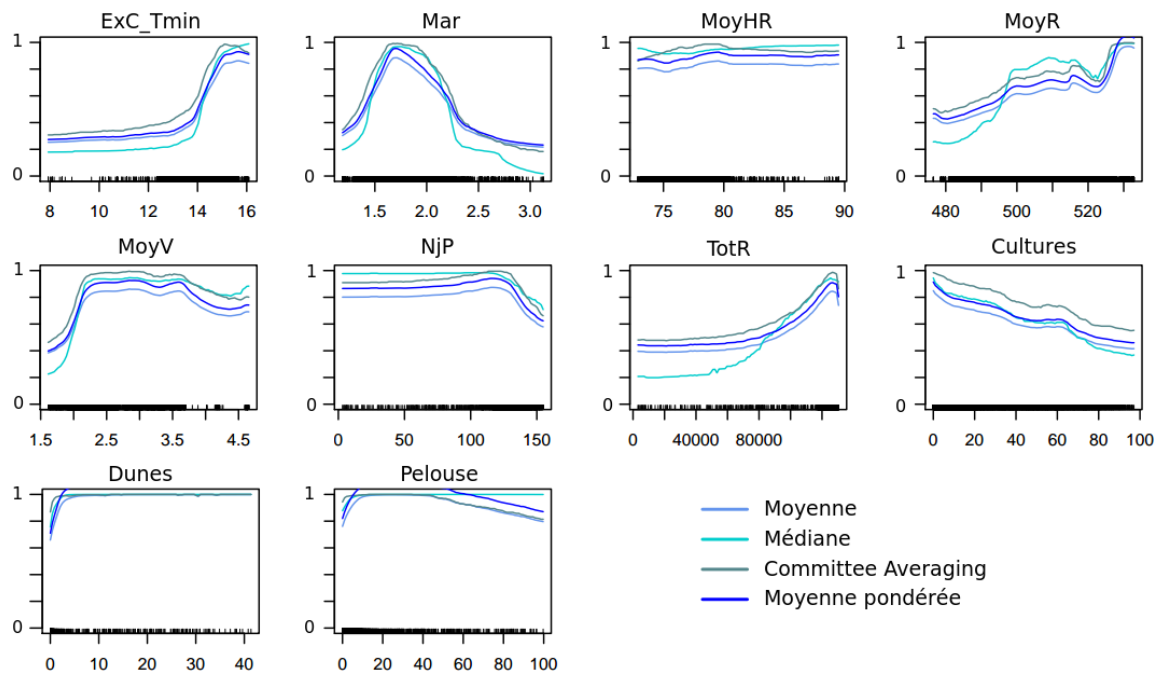


FIGURE 2.14 – Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble corrélative pour le Lézard ocellé, pour les 10 variables sélectionnées, selon les quatre méthodes, moyenne, médiane, committee averaging et moyenne pondérée.

Les scores TSS de la modélisation d'ensemble varient entre 0,851 et 0,857 indiquant que les quatre méthodes - moyenne, médiane, committee averaging, moyenne pondérée - sont « correctes ». La sensibilité et la spécificité sont presque toujours supérieures à 90 %. Les courbes de réponse sont cohérentes selon les quatre méthodes. La présence de surface dunaire à hauteur de 5 % minimum et celle de pelouse entre 10 et 50 % est favorable à la présence de l'espèce. La présence est également favorisée par un extrême chaud de la température minimale supérieur à 15°C et un indice d'aridité entre 1,5 et 2. La probabilité de présence augmente avec le rayonnement moyen et le rayonnement total et diminue avec la hausse du pourcentage de cultures. Au delà de 130 jours de pluie sur l'année, la probabilité de présence de l'espèce diminue. Enfin, l'humidité relative moyenne ne semble pas influencer la présence de l'espèce (Figure 2.14).

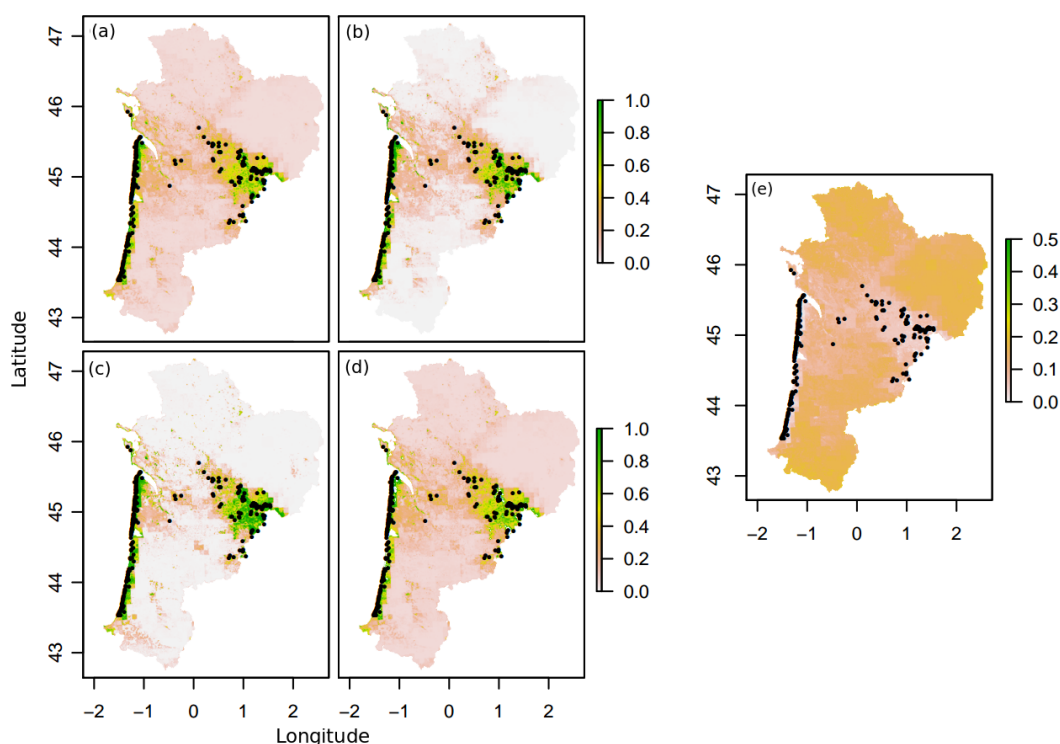


FIGURE 2.15 – Projection « passé-présent » de la répartition du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine, selon les méthodes d'ensemble : moyenne (a), médiane (b), committee averaging (c) et moyenne pondérée (d). La méthode coefficient de variation (e) indique l'accord entre les modèles utilisés pour la modélisation d'ensemble. Les points noirs représentent les occurrences observées.

Les projections « passé-présent » reflètent les points d'observation de l'espèce en indiquant sa présence sur le littoral de Tarnos à l'île d'Oléron et en Dordogne. La méthode coefficient de variation indique que les 387 modèles sont en accord (Figure 2.15). La méthode coefficient de variation indique que les projections futures sont similaires, en particulier sur les zones de présence où le coefficient est inférieur à 0,1. Selon la méthode moyenne pondérée, les projections suggèrent un déplacement progressif des populations du littoral vers l'intérieur des terres (tous les scénarios à l'horizon proche et le scénario RCP 2.6 à tous les horizons) et de celles de Dordogne vers le centre et le nord de la région (scénarios RCP 4.5 et 8.5 - horizons moyen et lointain) (Figure 2.16 et Annexe F). Par rapport à la surface de l'habitat sur la période « passé-présent », il y aurait des gains de 160 à 770 % et des pertes de 1 à 38 %. Les projections obtenues sous les scénarios 4.5 à l'ho-

rizon lointain et sous le scénario 8.5 aux horizons moyen et lointain indiquent la colonisation progressive des Pyrénées-Atlantiques et du nord-est de la région (Corrèze, Creuse et Haute-Vienne). Les gains pour ces conditions sont les plus élevés, respectivement de 590,4 %, 521,0 % et 767,1 % (Figure 2.17 et Annexe G).

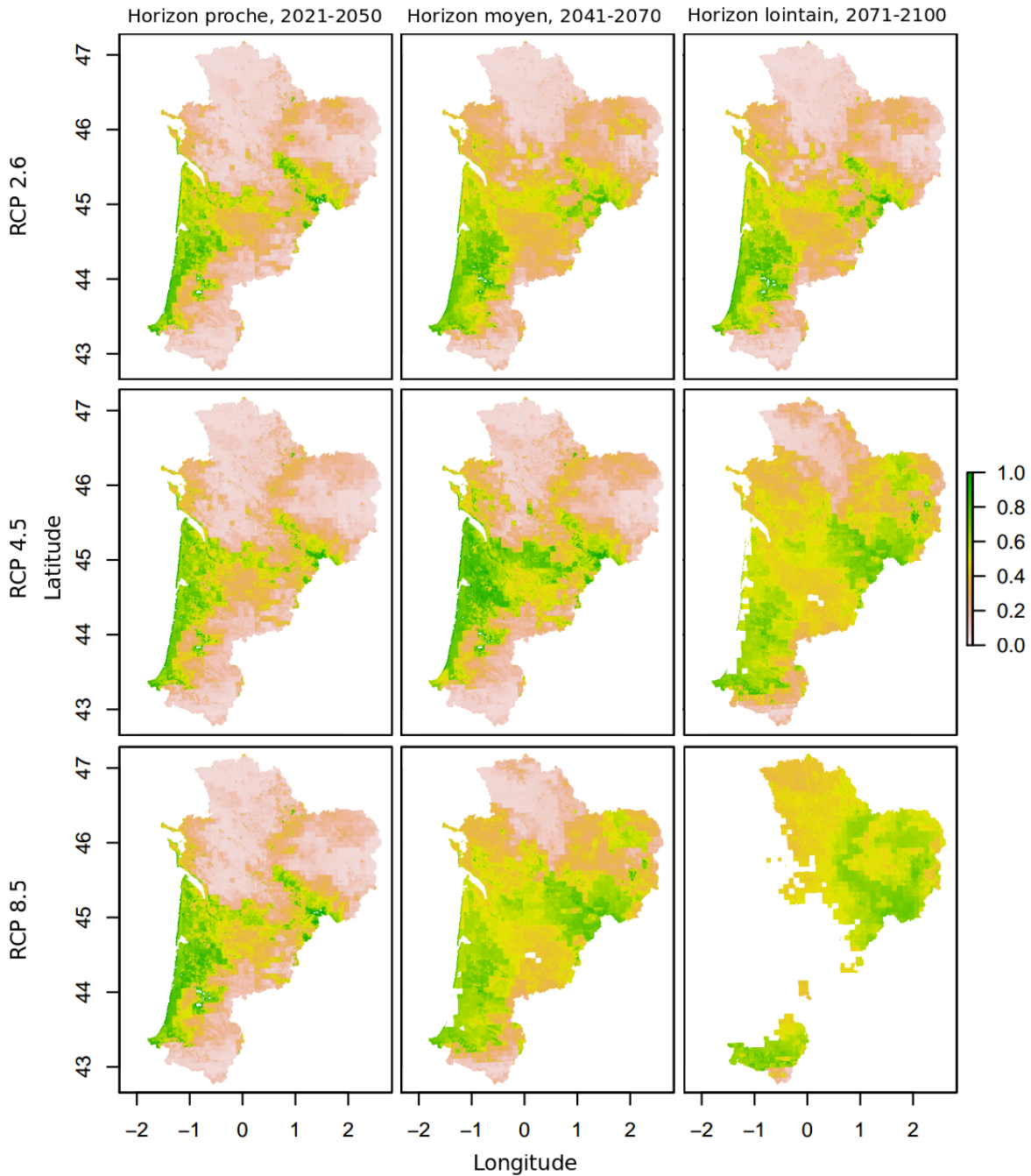


FIGURE 2.16 – Projections futures de la probabilité de présence du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine, selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pour le scénario RCP 8.5 à horizon lointain, les probabilités de présence ne sont pas estimées sur une certaine zone, de même pour le scénario RCP 4.5 au même horizon sur le littoral.

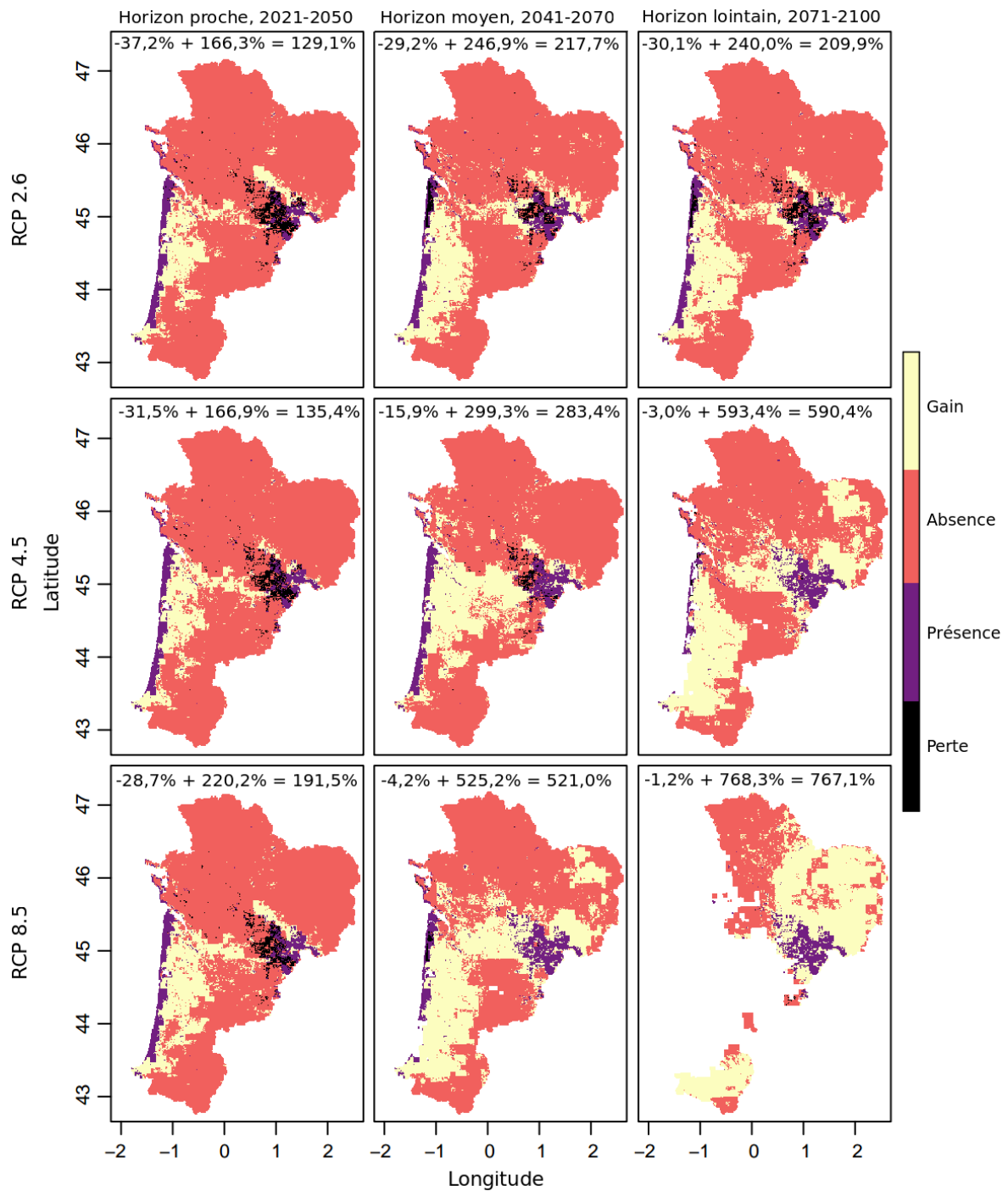


FIGURE 2.17 – Changements de la répartition du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine, selon la méthode d'ensemble moyenne pondérée. Pourcentages de perte, de gain et de changement total selon les scénarios RCP 2.6, 4.5 et 8.5 aux horizons proche, moyen et lointain. Pour le scénario RCP 8.5 à horizon lointain, les taux de changement ne sont pas estimés sur une certaine zone, de même pour le scénario RCP 4.5 au même horizon sur le littoral.

## 2.4 Discussion

Les modèles de répartition sont très dépendants du choix des variables sélectionnées, des protocoles d'échantillonnage et des techniques de modélisation [Thuiller, 2003; Thuiller et al., 2009]. Ainsi, les cartes obtenues doivent toujours être interprétées comme des hypothèses de la répartition [Harris et al., 2013; Jarnevich et al., 2015].

### 2.4.1 Le Lézard de Bonnal, une possible extinction dans le massif Aspe-Ossau

La représentation des points de présence du Lézard de Bonnal au sein de la région Nouvelle-Aquitaine montre que l'espèce est inféodée à un habitat très spécifique. Cet habitat est rencontré dans le sud-est des Pyrénées-Atlantiques sur le massif Aspe-Ossau, mais aussi en Pyrénées-Occitan et en Espagne [Arribas, 2009; Ortega et al., 2016; Pottier et al., 2014]. Selon la modélisation corrélative, la répartition du Lézard de Bonnal est majoritairement expliquée par une couverture neigeuse importante (minimum 75 centimètres de neige sur l'hiver) et un milieu frais et humide (humidité relative proche de 88 %, extrême chaud des températures minimales inférieur à 12°C, indice de Martonne supérieur à 2,5). Ces conditions climatiques caractérisent le milieu montagnard dans lequel il est observé, souvent au delà de 2000 mètres d'altitude [Pottier et al., 2008]. Les variables d'habitat contribuent moins à l'explication de la présence. Un habitat rocheux et pentu semble cependant plus favorable comme décrit dans la littérature [Thirion et al., 2018].

Les projections obtenues indiquent que le Lézard de Bonnal devrait subir une contraction massive de son aire de répartition en Pyrénées-Atlantiques, jusqu'à un habitat résiduel à l'extrême sud-est du département, aux frontières de l'Espagne et des Hautes-Pyrénées. Les projections futures montrent une contraction progressive de l'habitat, d'abord à l'ouest puis à l'est, jusqu'à une quasi-disparition de l'habitat favorable sous le scénario RCP 8.5 à l'horizon 2100. Ces résultats sont en cohérence avec les hypothèses formulées. La perte de chaque population représente une perte de diversité génétique puisque toutes sont très isolées génétiquement [Pottier, 2018]. Les populations en Haute-Pyrénées présentent une plus grande diversité génétique que les populations en marge de répartition en Pyrénées-Atlantiques et Haute-Garonne [Mouret et al., 2011], cela pourraient augmenter leur capacité de résilience. Il serait intéressant de réaliser cette modélisation sur l'ensemble de la chaîne des Pyrénées pour observer l'évolution de la contraction de l'habitat disponible et définir la potentielle limite ouest en 2100, sous le scénario de changement climatique le plus défavorable.

### 2.4.2 Le Lézard catalan, d'abord bénéficiaire du changement climatique puis menacé par celui-ci

La représentation des points de présence du Lézard catalan au sein de la région Nouvelle-Aquitaine montre que l'espèce est inféodée à un habitat moins spécifique que le Lézard de Bonnal mais plus spécifique que le Lézard ocellé. Selon la modélisation corrélative, sa répartition est majoritairement expliquée par un indice de Martonne supérieur à 2,3, caractéristique d'un milieu avec peu de précipitations et de fortes températures. Cet indice est supérieure à la moyenne observée en Nouvelle-Aquitaine. Comparativement au Lézard de Bonnal, en accord avec la littérature [Berroneau et al., 2016; Carneiro, 2012], les

résultats montrent que le Lézard catalan préfère un habitat plus chaud (extrême chaud supérieur à 14°C *versus* inférieur à 12°C) et moins humide (humidité relative proche de 79 % *versus* proche de 88 %). Comme explicité par de précédentes études, la présence majoritaire de pelouses et de roches caractérisent son habitat [Berroneau, 2014]. La modélisation sur la période « passé-présent » suggère une probabilité de présence forte sur l'ouest des Pyrénées-Atlantiques, comme indiqué dans Berroneau [2014]. Cependant, ce même document indique que l'espèce ne serait pas présente au centre du département comme suggéré par les cartes obtenues.

Les projections aux horizons futurs sont cohérentes avec nos hypothèses. Le Lézard catalan bénéficierait dans un premier temps du changement climatique puis il serait menacé par celui-ci. La condition future la plus intermédiaire (scénario 4.5 à l'horizon moyen) est la plus favorable à l'expansion de l'espèce. Une modélisation réalisée du nord de Barcelone à la frontière française montre également que le changement climatique sera favorable au Lézard catalan [Carneiro, 2012]. Bien que l'espèce ait de faibles capacités de dispersion, environ un kilomètre par an (comm. perso. Matthieu BERRONEAU), les nouvelles aires d'habitat favorables sont contiguës à l'habitat actuel, ce qui permettrait à l'espèce de les coloniser. Pour des conditions de changement climatique plus intenses (RCP 4.5 horizon lointain et RCP 8.5 horizons moyen et lointain), l'aire de répartition du Lézard catalan devrait subir ensuite une importante contraction, jusqu'à se réduire aux vallées d'Aspe et d'Ossau. L'espèce étant largement répartie sur toutes les Pyrénées, il serait intéressant de reproduire cette modélisation sur l'ensemble de la chaîne Pyrénéenne. En Ariège, l'espèce a été détectée à 2750 mètres d'altitude dans un milieu dépourvu de végétation [Milhau et al., 2012]. Cela montre la large gamme d'habitat à laquelle elle peut être inféodée et suggère de potentielles capacités d'adaptation.

### 2.4.3 Le Lézard ocellé, une persistance sous dépendance des capacités de dispersion

Comparativement aux deux lézards de montagne, le Lézard ocellé occupe un large éventail de conditions biotiques et climatiques. Ce résultat est en accord avec les nombreuses observations de l'espèce en France et en Europe [Astruc et al., 2017; Cheylan et al., 2010]. Selon la modélisation corrélative, sa probabilité de présence est plus importante dans les milieux dunaires, herbeux et arides avec un fort rayonnement et des températures élevées. D'autres modélisations révélaient l'importance de variables similaires, les degrés-jours et les milieux ouverts [Astruc et al., 2017], le bilan hydrique [Guillon et al., 2016] mais aussi celles des milieux forestiers [Astruc et al., 2017] et du nombre de terriers de lapins faisant office de gîtes [Astruc et al., 2018]. Cette variable, bien que non explicitée, pourrait être implicitement liée à la présence de pelouses, habitat privilégié du lapin de Garenne. Les travaux de Guillon et al. [2016] et de Ceia-Hasse et al. [2014] avaient aussi considérés des variables liées à l'humidité, respectivement le bilan hydrique et les précipitations entre juillet et septembre. Dans notre étude, seul l'indice de Martonne semble fortement contribuer (10,8 %), les variables humidité relative moyenne et nombre de jours de pluie contribuent seulement à 4,2 et 5,5 %.

Sous l'hypothèse d'une dispersion possible, les projections climatiques indiquent un déplacement progressif des populations du littoral vers l'intérieur des terres et une expansion des populations de Dordogne vers le nord. D'après une étude de radio-pistage



menée en 2012 sur une population du littoral, la dispersion serait de 80 mètres par jour pour les individus les plus mobiles. Certains déplacements étaient dirigés vers la forêt et des individus ont été observés jusqu'à 5 km du littoral [Berroneau, 2012]. Ces premières observations appuient l'hypothèse d'une possible colonisation comme suggéré par les cartes de répartition. Pour cette espèce largement répartie en France, une modélisation à l'échelle nationale pourrait permettre d'obtenir plus de précision à la petite échelle de la Nouvelle-Aquitaine [Kriticos et Leriche, 2010]. Les points d'observations dans les autres régions apporteraient une information de présence sur des biotopes présentant des combinaisons de variables différentes. Par exemple, dans les Alpes du sud, la présence du Lézard ocellé est rapportée jusqu'à au moins 750 mètres d'altitude [Renet et al., 2018]. Cette observation est liée au contexte particulier de la présence de l'espèce sur le pourtour méditerranéen. Elle démontre les capacités de colonisation de ce petit reptile sur un milieu *a priori* défavorable car trop en altitude.

#### 2.4.4 Différentes sources de biais de modélisation

##### Méthodologie mise en œuvre

Les méthodes GAM, GLM, MARS et FDA ont été conservées après la première modélisation. Ces méthodes fondées sur des données de présence et de pseudo-absences sont meilleures que celles fondées sur des présences seules mais aussi meilleures que celles fondées à partir d'arbres de décision [Heikkinen et al., 2006], telles que les forêts aléatoires (méthode RF), les analyses par arbre de classification (méthode CTA) et les modèles généralisés par boosting (méthode GBM) [Elith et al., 2006]. L'utilisation des GAM et des GLM est fréquente alors que l'utilisation des méthodes MARS et FDA est plus rare [Astruc et al., 2018; Day et al., 2018; Feldmeier et al., 2018], possiblement car les premières peuvent être implémentées plus facilement. Concernant les méthodes de modélisations d'ensemble, dans notre cas d'étude, elles sont toutes équivalentes. Le *committee averaging* aurait pu apporter des résultats moins pertinents du fait de la conversion des probabilités de présence en système binaire présence / absence [Guillera-Arroita et al., 2015], cela n'a pas été observé. Pour une nouvelle modélisation, il serait intéressant d'utiliser un jeu de données indépendant pour l'évaluation afin d'éviter le sur-ajustement produit par la validation croisée [GREGG et al., 2019; Matutini et al., 2020].

##### Résolution spatio-temporelle des variables

Le manque de concordance entre la réalité vécue par les organismes et la résolution des variables peut affecter grandement les projections obtenues. Ainsi, il est crucial de se questionner sur la résolution spatio-temporelle utilisée [Heikkinen et al., 2006]. Le modèle ALADIN projette les données sur la grille SAFRAN, à la résolution 8km en Lambert II étendu. Pour obtenir les données sur la grille INPN à la résolution de 1km en Lambert 93, les données ont été désagrégées puis re-projetées. Seules les données des mailles 1km à l'interface de deux mailles de 8km ont été recalculées par la méthode bilinéaire. Ainsi, les points de présence initialement présent dans une maille de 8km portent une information climatique similaire. De plus, la résolution de 1km n'est pas forcément adaptée à la réalité climatique vécue par les organismes, notamment en montagne où la topographie qui régit le microclimat est complexe et variée [Kriticos et Leriche, 2010]. Lorsque la résolution spatiale est plus petite, la distribution des données est plus variable et les projections discriminent mieux les habitats favorables et défavorables, particulièrement pour les ha-

bitats fractionnés [Kriticos et Leriche, 2010] - comme cela est le cas les espèces étudiées ici. D'après la modélisation de Carvalho et al. [2010] à la résolution de 10km, le Lézard de Bonnal aurait dû disparaître dès 2020. Or, les observations et nos projections montrent que l'espèce sera encore présente au moins jusqu'aux années 2100, tout en déclinant fortement. Ces différences entre les projections obtenues et la réalité observée montrent que la résolution spatiale influence grandement les cartes de répartition obtenues. Cela pourrait expliquer les projections d'une expansion importante des espèces dans des habitats très différents des habitats actuels. La résolution d'un hectare, utilisée pour la modélisation de la répartition du Lézard ocellé en région PACA [Astruc et al., 2018], semble plus pertinente. Elle requière cependant l'amélioration des méthodes de désagrégation des variables climatiques. La résolution temporelle utilisée est plus adaptée puisque les indices ont été calculés selon la phénologie de l'espèce à partir de données journalières. Elle pourrait être encore améliorée en prenant en compte les variations au cours de la journée [Sillero et al., 2014], ce qui éviterait de lisser les extrêmes vécus [Heikkinen et al., 2006].

### **Protocole d'échantillonnage des points de présence**

Les points de présence obtenus *via* le protocole de suivi du programme les Sentinelles du Climat ne résultent pas d'une stratégie d'échantillonnage aléatoire. Les sites de suivi ont été définis sur des aires de présence de l'espèce ou au moins d'habitat favorable. Les visites des sites n'ont eu lieu que lorsque les conditions climatiques étaient favorables à l'observation des individus. Ainsi, les présences éventuellement non détectées peuvent résulter de la discrétion des espèces étudiées ou de leur caractère farouche comme pour le Lézard ocellé. Cette hétérogénéité de l'effort de prospection pourrait être un biais limitant dans la modélisation, notamment sur les marges de la répartition [Astruc et al., 2018]. En effet, les modèles sont améliorés lorsque l'espèce est suivie sur toute l'aire de répartition étudiée, mais aussi particulièrement lorsqu'elle est suivie sur ses limites d'aires [Heikkinen et al., 2006]. Les points d'observation étant également issus de la base de données participative GBIF, il existe une incertitude spatiale des observations et de l'identification des espèces [Sillero et al., 2014], non prise en compte ici.

### **Nombre de points de présence**

Les données d'observation sont notées selon leurs coordonnées GPS, plusieurs points de présence sont relevés sur les mailles d'1km et aucun point d'absence. Pour éviter la pseudo-réplication de l'information, nous avons effectué la sélection d'un seul point d'observation dans chaque maille et avons obtenus respectivement 18, 26 et 270 mailles occupées pour 968, 455 et 1326 points d'observation pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. Un échantillonnage faible réduit la précision des modèles [Iturbide et al., 2015]. Il est conseillé d'utiliser au moins 50 points pour éviter l'effet de taille d'échantillonnage [Guisan et al., 2017]. De plus, le nombre de variables ne devraient pas dépasser un dixième du nombre de données de présence [Wisz et Guisan, 2009], ce qui n'est pas le cas pour les modélisations des Lézards de Bonnal et catalan où 10 variables sont retenues alors qu'il n'y a que 18 et 26 mailles occupées. Pour des espèces dont l'aire de répartition est petite, la résolution de 1km est très limitante; une résolution à 100 mètres aurait permis d'obtenir plus de mailles occupées.

## Sélection des variables

La sélection des variables *a priori* est déjà un biais. Leur choix, selon leur disponibilité et l'écologie de l'espèce est dépendant des connaissances du modélisateur. À partir des variables ALADIN, une infinité d'indices est calculable, ce qui permet d'obtenir des indices en lien avec l'écologie et la phénologie de l'espèce étudiée. Ceci constitue un réel atout en comparaison aux données Worldclim, déjà moyennées sur les mois, calculées sur des périodes définies et pas toujours cohérentes avec la biologie des espèces. Cependant, aucun jeu de données initial n'est objectif. Le choix est toujours associé à une incertitude qu'il est important de garder en mémoire au moment de l'interprétation des résultats [Braunisch et al., 2013].

### 2.4.5 D'autres outils pour construire des modèles corrélatifs

La modélisation de la répartition est une discipline sans cesse améliorée. De nouveaux packages R sont développés ainsi que des plateformes. Le package *fuzzySim* développé par Barbosa [2014] permet d'étudier la similarité des distributions de plusieurs espèces, ce qui permet de mieux appréhender les patterns d'occupation multi-espèces. La sélection des variables peut aussi s'opérer selon un critère de favorabilité et les occurrences peuvent être simulées en prenant en compte l'incertitude des données d'absences [Barbosa, 2015]. Les avantages de cet outil pourront être expérimentés dans une future étude.

## 2.5 Conclusion

Les cartes de répartition obtenues corroborent avec les hypothèses formulées pour les trois espèces étudiées. Elles indiquent une contraction progressive de l'aire de répartition de l'espèce inféodée à l'habitat le plus spécifique, le Lézard de Bonnal. Pour une espèce dont les habitats sont plus diversifiés et dans un contexte de plaine, comme le Lézard ocellé, les projections suggèrent une expansion de l'espèce sous dépendance de la dispersion de celle-ci. Les projections sont fortement dépendantes des choix réalisés dans les différentes étapes de la modélisation. Ainsi, les cartes ne sont qu'une hypothèse de l'évolution de la répartition. Les variables les plus importantes communes aux trois lézards étudiés sont liées aux besoins thermiques et hydriques. Ainsi, pour améliorer la modélisation de la répartition, il apparaît central de considérer les contraintes thermiques, hydriques et leur interaction.

## 2.6 Références

- Araujo, M et New, M. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(1), p. 42–47, Janvier 2007. ISSN 01695347. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S016953470600303X>. 50
- Araújo, Miguel B. Climate change and spatial conservation planning (chapter 13). Dans *Spatial Conservation Prioritization*. Oxford University Press, 2009. 39
- Arnold, E. N. Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology*, 1(4), p. 739–782, Mars 1987. ISSN 09528369. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1096-3642.1987.tb00753.x>. 40

- Arribas, Oscar J. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, 22(3), p. 145–166, 2009. 64
- Arribas, Oscar J. et Galan, Pedro. Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards : *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* and *I. bonnali*. *Animal Biology*, 55 (2), p. 163–190, 2005. 46
- Astruc, Guillelme, Guillon, Michaël, Lourdais, Olivier, Marchand, Marc-Antoine, et Besnard, Aurélien. Apport de la modélisation de la distribution du LO dans la région PACA et Languedoc Roussillon pour les politiques publiques de conservation, 2017. 41, 65
- Astruc, Guillelme, Guillon, Michaël, Lourdais, Olivier, Marchand, Marc-Antoine, et Besnard, Aurélien. Modélisation spatiale de la probabilité de présence relative du Lézard ocellé dans les régions Provence-Alpes-Côte d’Azur et ex-Languedoc-Roussillon. 2018. URL <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.18107.05923>. 45, 47, 49, 65, 66, 67
- Austin, Mike P. et Van Niel, Kimberly P. Improving species distribution models for climate change studies : variable selection and scale : Species distribution models for climate change studies. *Journal of Biogeography*, 38(1), p. 1–8, Janvier 2011. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x>. 45
- Ballabio, Cristiano, Panagos, Panos, et Monatanarella, Luca. Mapping topsoil physical properties at European scale using the LUCAS database. *Geoderma*, 261, p. 110–123, Janvier 2016. ISSN 00167061. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0016706115300173>. 45
- Barbet-Massin, Morgane, Jiguet, Frédéric, Albert, Cécile Hélène, et Thuiller, Wilfried. Selecting pseudo-absences for species distribution models : how, where and how many? : How to use pseudo-absences in niche modelling? *Methods in Ecology and Evolution*, 3 (2), p. 327–338, Avril 2012. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>. 48, 49
- Barbosa, A. Márcia. FuzzySim : an R (QGIS) package for analyzing fuzzy similarity in species occurrence patterns, 2014. 68
- Barbosa, A. Márcia. fuzzySim : applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(7), p. 853–858, Juillet 2015. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12372>. 68
- Berroneau, Matthieu. Guide technique de conservation du Lézard Ocellé en Nouvelle Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2012. 45, 47, 66
- Berroneau, Matthieu. Atlas des Amphibiens et des Reptiles d’Aquitaine, 2014. 40, 45, 65
- Berroneau, Matthieu. Guide des Amphibiens et Reptiles d’Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2015. 40, 45, 46, 47
- Berroneau, Matthieu, Reinach Hirtzbach, Jérôme, et Tillo, Stéphane. Répartition de *Podarcis liolepis sebastiani* (Klemmer 1964) en France. *Herpetofocus*, 2016. 45, 64

- Berthier, Lionel, Bardy, Marion, Chenu, Jean-Philippe, Guzmova, Lubomira, Laroche, Bertrand, Lehmann, Sébastien, Lemerrier, Blandine, Martin, Manuel, Mérot, Philippe, Squividant, Hervé, Thiry, Emmanuel, et Walter, Christian. Enveloppes des milieux potentiellement humides de la France métropolitaine. Nptice d'accompagnement., 2014. 45
- Bonnet, Xavier. Chapter 17, The Evolution of Semelparity. Dans *Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes*, volume 9 de *Reproductive Biology and Phylogeny*, page 812. Barrie G.M. Jamieson, 2011. ISBN 978-1-57808-701-3. 47
- Boulenger, G.A. Description de Podarcis liolepis, Balearic Islands. Dans *A contribution to the knowledge of the varieties of the Wall-Lizard (Lacerta muralis) in western Europe and North Africa*, volume 17, pages 369–376. Transactions of the Zoological Society of London, 1905. 40
- Braunisch, Veronika, Coppes, Joy, Arlettaz, Raphaël, Suchant, Rudi, Schmid, Hans, et Bollmann, Kurt. Selecting from correlated climate variables : a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography*, 36(9), p. 971–983, Septembre 2013. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00138.x>. 45, 47, 48, 49, 68
- Buckley, Lauren B. et Huey, Raymond B. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integrative and Comparative Biology*, 56(1), p. 98–109, Juillet 2016. ISSN 1540-7063, 1557-7023. URL <https://academic.oup.com/icb/article-lookup/doi/10.1093/icb/icw004>. 40
- Busask, Stephen D. et Visnaw, Jeanne A. Observations on the natural history of Lacerta lepida in Cádiz Province, Spain. *Amphibia-Reptilia*, 10(3), p. 201–213, Janvier 1989. 45
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Yeong Ryu, H., Sbeglia, G. C., Spagnolo, F., Waldron, J. B., Warsi, O., et Wiens, J. J. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1750), p. 20121890–20121890, Novembre 2012. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2012.1890>. 40
- Campbell-Staton, Shane C., Cheviron, Zachary A., Rochette, Nicholas, Catchen, Julian, Losos, Jonathan B., et Edwards, Scott V. Winter storms drive rapid phenotypic, regulatory, and genomic shifts in the green anole lizard. *Science*, 357(6350), p. 495–498, Août 2017. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aam5512>. 40
- Carneiro, Diana. *Assessing Ecophysiological Traits and Distribution Patterns of Two Podarcis Species in NE Iberia*. PhD thesis, Faculty of Biology, Research Center in Biodiversity and Genetic Resources, Porto, 2012. 47, 64, 65
- Carvalho, Sílvia B., Brito, José C., Crespo, Eduardo J., et Possingham, Hugh P. From climate change predictions to actions - conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16(12), p. 3257–3270, Décembre 2010. ISSN 13541013. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2010.02212.x>. 39, 49, 67

- Ceia-Hasse, Ana, Sinervo, Barry, Vicente, Luís, et Pereira, Henrique M. Integrating eco-physiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), p. 679–688, Juillet 2014. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x>. 48, 65
- Chapman, Daniel, Pescott, Oliver L., Roy, Helen E., et Tanner, Rob. Improving species distribution models for invasive non-native species with biologically informed pseudo-absence selection. *Journal of Biogeography*, 46(5), p. 1029–1040, Mai 2019. ISSN 0305-0270, 1365-2699. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jbi.13555>. 49
- Cheyland, Marc, Doré, Florian, Thirion, Jean-Marc, et Besnard, Aurélien. Suivi à long terme de la population de Lézard ocellé *Timon lepidus* sur l'île d'Oléron. 2010. URL <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.16112.87046>. 47, 65
- Datcharry, Romain. Déteçtabilité en montagne de deux lézards rupicoles : le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*) vs le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*). Rapport technique, Nature Midi-Pyrénées, 2014. 47
- Daudin, F.M. Description of *Lacerta lepida* (= *Timon lepidus*). Dans *Histoire Naturelle, générale et particulière des reptiles*, volume 3, pages 204–207. Dufart, 1802. 40
- Day, Paul B., Stuart-Smith, Rick D., Edgar, Graham J., et Bates, Amanda E. Species' thermal ranges predict changes in reef fish community structure during 8 years of extreme temperature variation. *Diversity and Distributions*, 24(8), p. 1036–1046, Août 2018. ISSN 13669516. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12753>. 66
- Dormann, Carsten F. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8(5), p. 387–397, Septembre 2007. ISSN 14391791. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S143917910600106X>. 42, 47
- Dormann, Carsten F., Elith, Jane, Bacher, Sven, Buchmann, Carsten, Carl, Gudrun, Carré, Gabriel, Marquéz, Jaime R. García, Gruber, Bernd, Lafourcade, Bruno, Leitão, Pedro J., Münkemüller, Tamara, McClean, Colin, Osborne, Patrick E., Reineking, Björn, Schröder, Boris, Skidmore, Andrew K., Zurell, Damaris, et Lautenbach, Sven. Collinearity : a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), p. 27–46, Janvier 2013. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>. 47
- Dormann, Carsten F., Schymanski, Stanislaus J., Cabral, Juliano, Chuine, Isabelle, Graham, Catherine, Hartig, Florian, Kearney, Michael, Morin, Xavier, Römermann, Christine, Schröder, Boris, et Singer, Alexander. Correlation and process in species distribution models : bridging a dichotomy : Bridging the correlation-process dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), p. 2119–2131, Décembre 2012. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x>. 39
- Elith, Jane, H. Graham, Catherine, P. Anderson, Robert, Dudík, Miroslav, Ferrier, Simon, Guisan, Antoine, J. Hijmans, Robert, Huettmann, Falk, R. Leathwick, John, Lehmann, Anthony, Li, Jin, G. Lohmann, Lucia, A. Loiselle, Bette, Manion, Glenn, Moritz, Craig,

- Nakamura, Miguel, Nakazawa, Yoshinori, McC. M. Overton, Jacob, Townsend Peterson, A., J. Phillips, Steven, Richardson, Karen, Scachetti-Pereira, Ricardo, E. Schapire, Robert, Soberón, Jorge, Williams, Stephen, S. Wisz, Mary, et E. Zimmermann, Niklaus. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), p. 129–151, Avril 2006. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>. 49, 66
- Elith, Jane, Kearney, Michael, et Phillips, Steven. The art of modelling range-shifting species : The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), p. 330–342, Décembre 2010. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>. 45, 47
- Evans, Tyler G., Diamond, Sarah E., et Kelly, Morgan W. Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation Physiology*, 3(1), p. cov056, 2015. ISSN 2051-1434. URL <https://academic.oup.com/conphys/article-lookup/doi/10.1093/conphys/cov056>. 39
- Feldmeier, Stephan, Schefczyk, Lukas, Hochkirch, Axel, Lötters, Stefan, Pfeifer, Manfred A., Heinemann, Günther, et Veith, Michael. Climate versus weather extremes : Temporal predictor resolution matters for future rather than current regional species distribution models. *Diversity and Distributions*, 24(8), p. 1047–1060, Août 2018. ISSN 13669516. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12746>. 45, 66
- Fick, Stephen E. et Hijmans, Robert J. WorldClim 2 : new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), p. 4302–4315, Octobre 2017. ISSN 0899-8418, 1097-0088. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/joc.5086>. 42
- Fourcade, Yoan, Besnard, Aurélien G., et Secondi, Jean. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecology and Biogeography*, 27(2), p. 245–256, Février 2018. ISSN 1466822X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/geb.12684>. 45, 49
- Gardner, Alexandra S., Maclean, Ilya M.D., et Gaston, Kevin J. Climatic predictors of species distributions neglect biophysiological meaningful variables. *Diversity and Distributions*, page ddi.12939, Mai 2019. ISSN 1366-9516, 1472-4642. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ddi.12939>. 42, 45
- Gregg, Edward J., Palacios, Daniel M., Thompson, Allison, et Chan, Kai M. A. Why less complexity produces better forecasts : an independent data evaluation of kelp habitat models. *Ecography*, 42(3), p. 428–443, Mars 2019. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ecog.03470>. 66
- Guillera-Aroita, Gurutzeta, Lahoz-Monfort, José J., Elith, Jane, Gordon, Ascelin, Kujala, Heini, Lentini, Pia E., McCarthy, Michael A., Tingley, Reid, et Wintle, Brendan A. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications : Matching distribution models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), p. 276–292, Mars 2015. ISSN 1466822X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/geb.12268>. 66

- Guillon, Michaël. *De la physiologie à la répartition : adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire*. PhD thesis, Université de Poitiers, Poitiers, 2012. 49
- Guillon, Michaël, Lourdais, Olivier, Astruc, Guillelme, et Besnard, Aurélien. Etude de la distribution du Lézard ocellé (*Timon lepidus*), intérêt d'une approche corrélative et mécanistique, présentation du projet dans le cadre du PNA, 2016. 47, 65
- Guisan, Antoine, Thuiller, Wilfried, et Zimmermann, Niklaus E. *Habitat Suitability and Distribution Models : With Applications in R*. Cambridge University Press, Cambridge, 2017. ISBN 978-1-139-02827-1. URL <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CB09781139028271>. 39, 40, 41, 48, 49, 50, 67
- Hao, Tianxiao, Elith, Jane, Guillera-Arroita, Gurutzeta, et Lahoz-Monfort, José J. A review of evidence about use and performance of species distribution modelling ensembles like BIOMOD. *Diversity and Distributions*, 25(5), p. 839–852, Mai 2019. ISSN 1366-9516, 1472-4642. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ddi.12892>. 49, 50
- Harris, Rebecca M. B., Porfirio, Luciana L., Hugh, Sonia, Lee, Greg, Bindoff, Nathan L., Mackey, Brendan, et Beeton, Nicholas J. To Be Or Not to Be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. *Ecological Management & Restoration*, pages n/a–n/a, Juillet 2013. ISSN 14427001. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/emr.12055>. 39, 45, 47, 64
- Heikkinen, Risto K., Luoto, Miska, Araújo, Miguel B., Virkkala, Raimo, Thuiller, Wilfried, et Sykes, Martin T. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography : Earth and Environment*, 30(6), p. 751–777, Décembre 2006. ISSN 0309-1333, 1477-0296. URL <http://journals.sagepub.com/doi/10.1177/0309133306071957>. 47, 50, 66, 67
- Hijmans, Robert J. Package "raster", 2021. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/raster/raster.pdf>. 48
- Huang, Jianhua. A Simple Accurate Formula for Calculating Saturation Vapor Pressure of Water and Ice. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 57(6), p. 1265–1272, Juin 2018. ISSN 1558-8424, 1558-8432. URL <https://journals.ametsoc.org/jamc/article/57/6/1265/68235/A-Simple-Accurate-Formula-for-Calculating>. 43
- Hugon, Florèn, Berroneau, Maud, et Dugast, Chloé. Chapitre 9. *Timon lepidus* (Daudin 1802) - Lézard Ocellé, Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2019. 40
- Iturbide, Maialen, Bedia, Joaquín, Herrera, Sixto, del Hierro, Oscar, Pinto, Miriam, et Gutiérrez, Jose Manuel. A framework for species distribution modelling with improved pseudo-absence generation. *Ecological Modelling*, 312, p. 166–174, Septembre 2015. ISSN 03043800. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S030438001500215X>. 48, 49, 67



- Jarnevich, Catherine S., Stohlgren, Thomas J., Kumar, Sunil, Morissette, Jeffery T., et Holcombe, Tracy R. Caveats for correlative species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 29, p. 6–15, Septembre 2015. ISSN 15749541. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1574954115000977>. 39, 64
- Kearney, M. R., Matzelle, A., et Helmuth, B. Biomechanics meets the ecological niche : the importance of temporal data resolution. *Journal of Experimental Biology*, 215(6), p. 922–933, Mars 2012. ISSN 0022-0949, 1477-9145. URL <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.059634>. 45
- Kriticos, Darren J. et Leriche, Agathe. The effects of climate data precision on fitting and projecting species niche models. *Ecography*, 33(1), p. 115–127, Février 2010. ISSN 09067590, 16000587. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2009.06042.x>. 66, 67
- Kuhn, Joachim. Life history and demography of female common toads *Bufo bufo bufo* (L.). *Magazine for field herpetology*, 1, p. 3–87, 1994. URL <https://shop.laurenti.de/media/pdf-Dateien%20-%20neu/1994-01%20Kuhn%20-%20abstract.pdf>. 47
- Lantz, L.A. Description of *Iberolacerta bonnali*, Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Revue d'Histoire Naturelle Appliquée*, 8, p. 58–61, 1927. 40
- Liang, Wanwan, Papeş, Monica, Tran, Liem, Grant, Jerome, Washington-Allen, Robert, Stewart, Scott, et Wiggins, Gregory. The effect of pseudo-absence selection method on transferability of species distribution models in the context of non-adaptive niche shift. *Ecological Modelling*, 388, p. 1–9, Novembre 2018. ISSN 03043800. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380018303156>. 41, 47, 49
- Lyons, Marta P. et Kozak, Kenneth H. Vanishing islands in the sky? A comparison of correlation- and mechanism-based forecasts of range dynamics for montane salamanders under climate change. *Ecography*, 43(4), p. 481–493, Avril 2020. ISSN 0906-7590, 1600-0587. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ecog.04282>. 45, 49, 50
- Mallard, Fanny. Tome VI : Résultats exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle - Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2018. 40
- Mallard, Fanny. Tome VIII : Écologie du changement climatique en région Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2019. 40
- Mateo, José A. Lagarto ocelado – *Timon lepidus* (Daudin, 1802). Dans *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2011. 40
- Matutini, Florence, Baudry, Jacques, Pain, Guillaume, Sineau, Morgane, et Pithon, Joséphine. How citizen science could improve Species Distribution Models and their independent assessment. preprint, Ecology, Juin 2020. URL <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2020.06.02.129536>. 66

- Milhau, Blandine, Delmas, Norbert, Vergne, Julien, et Pottier, Gilles. Nouveau record d'altitude chez le Lézard catalan, *Podarcis liolepis*, dans les Pyrénées. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, (144), p. 15–22, 2012. 45, 65
- Mod, Heidi K., Scherrer, Daniel, Luoto, Miska, et Guisan, Antoine. What we use is not what we know : environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), p. 1308–1322, Novembre 2016. ISSN 11009233. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/jvs.12444>. 42, 45
- Mouret, V., Guillaumet, A., Cheylan, M., Pottier, G., Ferchaud, A.-L., et Crochet, P.-A. The legacy of ice ages in mountain species : post-glacial colonization of mountain tops rather than current range fragmentation determines mitochondrial genetic diversity in an endemic Pyrenean rock lizard : Post-glacial history of a Pyrenean mountain lizard. *Journal of Biogeography*, 38(9), p. 1717–1731, Septembre 2011. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2011.02514.x>. 64
- Ortega, Zaida. Aspects of the thermal ecology of the lizard *Iberolacerta monticola* of Serra da Estrela (Portugal). *Herpetologica Journal*, 27, p. 239–244, Juillet 2017. 40
- Ortega, Zaida, Mencia, Abraham, et Pérez-Mellado, Valentín. The peak of thermo-regulation effectiveness : Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, *Iberolacerta bonnali* (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 56, p. 77–83, Février 2016. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456515301637>. 64
- Pottier, Gilles. Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali*, 2013 - 2017, 2012. 45, 47
- Pottier, Gilles. Cahier Technique Lézards des Pyrénées, 2016. 40, 45
- Pottier, Gilles. Bilan et évaluation, Plan national d'actions, en faveur des Lézards des Pyrénées, 2018. 40, 64
- Pottier, Gilles, Arthur, Christian Philippe, Weber, Lucienne, et Cheylan, Marc. Répartition des lézards du genre *Iberolacerta* Arribas, 1997 (Sauria : Lacertidae) en France. 3/3 : le Lézard de Bonnal, *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, (148), p. 425–450, 2014. 64
- Pottier, Gilles, Paumier, Jean Marc, Tessier, Marc, Barascud, Yannick, Talhoët, Samuel, Liozon, Rodolphe, D'Andurain, Peyo, Vacher, Jean Pierre, Barthe, Laurent, Heaulmé, Vincent, Esslinger, Marc, Arthur, C. Philippe, Calvet, Amaury, Maurel, Christophe, et Redon, Hugues. *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Nature Midi-Pyrénées, 2008. 45, 64
- Renet, Julien, Deso, Grégory, Gerriet, Olivier, Diebolt, Samuel, Marchand, Marc-Antoine, et Tatin, Laurent. L'occurrence du Lézard ocellé *Timon lepidus* (Daudin, 1802) (Sauria, Lacertidae) en altitude est-elle sporadique? Le cas du sud-est des Alpes françaises. *Naturae*, (1), 2018. URL <http://revue-naturae.fr/2018/1>. 66
- Sillero, Neftali, Campos, João, Bonardi, Anna, Corti, Claudia, Creemers, Raymond, Crochet, Pierre-Andre, Crnobrnja Isailović, Jelka, Denoël, Mathieu, Ficetola, Gentile Francesco, Gonçalves, João, Kuzmin, Sergei, Lymberakis, Petros, de Pous, Philip, Rodríguez, Ariel, Sindaco, Roberto, Speybroeck, Jeroen, Toxopeus, Bert, Vieites, David R., et

- Vences, Miguel. Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, 35(1), p. 1–31, 2014. ISSN 0173-5373, 1568-5381. URL [https://brill.com/view/journals/amre/35/1/article-p1\\_1.xml](https://brill.com/view/journals/amre/35/1/article-p1_1.xml). 67
- Sousa-Guedes, Diana, Arenas-Castro, Salvador, et Sillero, Neftalí. Ecological Niche Models Reveal Climate Change Effect on Biogeographical Regions : The Iberian Peninsula as a Case Study. *Climate*, 8(3), p. 42, Mars 2020. ISSN 2225-1154. URL <https://www.mdpi.com/2225-1154/8/3/42>. 47, 49
- Thienpont, S. Plan National d'Actions en faveur du Lézard ocellé (*Timon lepidus*), 2020-2029., 2019. 40, 45, 47
- Thirion, Jean-Marc et Doré, Florian. Plan National d'Actions, Lézard ocellé (*Timon lepidus*), 2012-2016, 2012. 40, 45, 47
- Thirion, Jean-Marc, Volette, Julie, Plisson, Christian, André, Christophe, Lafitte, Jérôme, et Sourp, Eric. Suivi d'une population de Lézard de Bonnal *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) dans le Val d'Arrious (Vallée d'Ossau). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, (166), p. 11–22, 2018. 45, 64
- Thuiller, Wilfried. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9(10), p. 1353–1362, Octobre 2003. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2003.00666.x>. 39, 48, 64
- Thuiller, Wilfried, Georges, Damien, Engler, Robin, et Breiner, Frank. Package "biomod2", 2020. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>. 48, 50
- Thuiller, Wilfried, Lafourcade, Bruno, Engler, Robin, et Araújo, Miguel B. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), p. 369–373, Juin 2009. ISSN 09067590, 16000587. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>. 48, 64
- Velez-Liendo, Ximena, Strubbe, Diederik, et Matthysen, Erik. Effects of variable selection on modelling habitat and potential distribution of the Andean bear in Bolivia. *Ursus*, 24(2), p. 127–138, 2013. 45
- Wingfield, John C. Organization of vertebrate annual cycles : implications for control mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363(1490), p. 425–441, Janvier 2008. ISSN 0962-8436, 1471-2970. URL <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2007.2149>. 45, 46
- Wisz, Mary S et Guisan, Antoine. Do pseudo-absence selection strategies influence species distribution models and their predictions? An information-theoretic approach based on simulated data. *BMC Ecology*, 9(1), p. 8, 2009. ISSN 1472-6785. URL <http://bmcecol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1472-6785-9-8>. 49, 67

# Chapitre 3

## Probabilité d'activité à partir des estimations d'un modèle d'abondance

Valorisé dans l'article "*Activity probability as a function of body temperature from abundance modelling estimates*"

En attente de soumission dans *Journal of Thermal Biology*

Valorisation du développement d'un programme informatique pour la mise en forme et le nettoyage de données récoltées selon un protocole répliqué spatialement et temporellement

En attente de publication dans *NATURAE*

Annexe [H](#)

---

### Sommaire

---

<b>3.1 Introduction</b> . . . . .	<b>79</b>
3.1.1 Physiologie et activité des ectothermes . . . . .	79
3.1.2 Activité et répartition dans le contexte du changement climatique . . . . .	79
3.1.3 Différentes méthodes pour définir l'activité et l'inactivité . . . . .	80
3.1.4 Estimer le taux d'activité en fonction de la température corporelle, une méthode coûteuse . . . . .	80
3.1.5 Vers une modélisation simplifiée de l'activité comme une variable continue . . . . .	82
3.1.6 Utilisation opportuniste de données de comptage pour modéliser la probabilité d'activité . . . . .	82
3.1.7 Le modèle N-mélange pour modéliser l'abondance . . . . .	83
3.1.8 Problématique . . . . .	83
<b>3.2 Matériels et méthodes</b> . . . . .	<b>84</b>
3.2.1 Site d'étude et échantillonnage . . . . .	84
3.2.2 Modélisation de l'abondance . . . . .	85
3.2.3 Calcul des proxy d'activité . . . . .	86
3.2.4 Estimation des températures corporelles des individus observés . . . . .	86
3.2.5 Modélisation de la probabilité d'activité en fonction des températures corporelles . . . . .	87
<b>3.3 Résultats</b> . . . . .	<b>87</b>

3.3.1	Proxys d'activité à partir des estimations issues des modèles d'abondance . . . . .	87
3.3.2	Proxys de la température corporelle . . . . .	88
3.3.3	Probabilité d'activité . . . . .	89
<b>3.4</b>	<b>Discussion</b> . . . . .	<b>91</b>
3.4.1	Grande variabilité des estimations issues du modèle d'abondance . . . . .	91
3.4.2	Des proxys d'activité non bornés entre 0 et 1 . . . . .	91
3.4.3	Nature et variabilité de la relation entre la température de l'air et la température opérante . . . . .	92
3.4.4	Sélection des proxys d'activité, valeurs nulles et aberrantes . . . . .	93
3.4.5	Validation de la modélisation de la probabilité d'activité . . . . .	93
3.4.6	Robustesse de l'approche . . . . .	94
3.4.7	Vers une correction supplémentaire de la probabilité d'activité . . . . .	95
<b>3.5</b>	<b>Conclusion</b> . . . . .	<b>96</b>
<b>3.6</b>	<b>Références</b> . . . . .	<b>97</b>

---

## 3.1 Introduction

### 3.1.1 Physiologie et activité des ectothermes

Les ectothermes sont des espèces qui régulent leur température corporelle selon leur comportement et leur physiologie. Les différents mécanismes de thermorégulation permettent de maintenir la température corporelle au sein de la fenêtre de tolérance thermique, définie par les températures critiques létales  $CT_{min}$  et  $CT_{max}$  [Blouin-Demers et Nadeau, 2005; Vicenzi et al., 2019]. Les performances métaboliques varient selon la température corporelle de l'individu [Angilletta et al., 2002; Sinclair et al., 2016]. Cela motive la régulation de la température corporelle, aux alentours de la température préférée ( $T_{pref}$ ) [Blouin-Demers et Nadeau, 2005].  $T_{pref}$  est incluse dans la fenêtre de températures préférées (PTR), elle-même incluse dans la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR) (Figure 1.2). La PTR est bornée par les quantiles 25 et 75 % (PTR50) ou 10 et 90 % (PTR80) de la distribution des températures préférées [Camacho et Rusch, 2017]. La VTR est délimitée par les températures corporelles minimum et maximum observées sur le terrain ( $VT_{min}$  et  $VT_{max}$ ) ou les quantiles 5 et 95 % de la distribution des températures préférées [Camacho et Rusch, 2017]. En régulant leur température interne, les individus alternent entre différents comportements, principalement, lézarder (« the basking behaviour »), chasser, rechercher un partenaire sexuel et se reposer. Lorsque les températures extérieures sont en dehors de la fenêtre de tolérance thermique, les individus se réfugient dans leurs abris [Sinervo et al., 2010]. De cette façon, au cours de la journée, des périodes d'activité et d'inactivité se succèdent.

### 3.1.2 Activité et répartition dans le contexte du changement climatique

L'activité des ectothermes en fonction de la température corporelle est une question centrale en écologie thermique depuis de nombreuses années [Brana, 1993; Busask et Visnaw, 1989]. Le comportement de thermorégulation est très sensible au changement climatique. L'augmentation continue des températures pourrait réduire le temps d'activité et augmenter le temps d'inactivité [Attias et al., 2018; McMunn, 2018] (Figure 1.3). Or, durant la période critique de la reproduction - définie du début des accouplements aux dernières pontes [Arribas, 2009] - le temps d'activité est corrélé positivement au succès reproducteur de la population. Sa diminution est associée à une baisse, d'une part, de la quantité d'énergie acquise lors des activités de chasse et d'autre part, de la probabilité de rencontrer un partenaire sexuel. Ainsi, une plus faible quantité d'énergie est allouée à la reproduction. Le succès reproducteur de la population est réduit, ce qui conduit à la hausse de la probabilité d'extinction locale [Sinervo et al., 2010]. De nombreux modèles mécanistiques de répartition sont fondés sur le temps d'activité ou le temps de restriction, *i.e.* temps d'inactivité, pour cartographier, parfois projeter, la présence / absence des espèces [Caetano et al., 2020; Ceia-Hasse et al., 2014; Gunderson et Leal, 2016]. Par exemple, le modèle de Sinervo développé en 2010 établit le maintien ou l'extinction des populations, à partir du temps de restriction au cours de la période de reproduction et d'un seuil de temps de restriction limite [Sinervo et al., 2010]. Ainsi, il est primordial de définir, du mieux possible, les temps d'activité et d'inactivité.

### 3.1.3 Différentes méthodes pour définir l'activité et l'inactivité

De nombreuses études ont démontré la propriété continue de l'activité, en établissant des courbes d'activité, en fonction de l'heure de la journée à partir de comptages d'individus [Brana, 1991; Pottier, 2012; Pérez-Mellado, 1982] ou en fonction de la température corporelle [Ferri-Yáñez, 2007; Mateo, 2011; Vicenzi et al., 2019]. Cependant, parmi les quatre méthodes proposées pour définir le temps d'activité et le temps d'inactivité, seule une d'entre elle considère l'activité comme un processus continu, dépendant de la température corporelle. Les trois autres méthodes sont fondées sur un ou deux seuils. Ces méthodes ont été détaillées et classées selon leur niveau de contrainte par Gunderson et Leal [2015] (Tableau 3.1).

Méthode	Définition
High constraint	Activité lorsque la température corporelle est comprise dans la PTR50.
Medium constraint	Activité lorsque la température corporelle est inférieure à la limite haute de la PTR50, méthodologie de Sinervo et al. [2010]
Low constraint	Activité lorsque la température corporelle est comprise dans la VTR, méthodologie de Caetano et al. [2020]
Organismal performance	Aucun seuil de températures, le taux d'activité varie selon la température corporelle, méthodologie associée à la courbe de vigueur d'activité (EAVC), développée dans Gunderson et Leal [2016]

TABLEAU 3.1 – Définition du temps d'activité selon quatre méthodes décrites dans Gunderson et Leal [2015]

La méthode « medium constraint » suggère que les individus peuvent être actifs même lorsque la température corporelle est inférieure à la température létale minimale (CTmin) [Sinervo et al., 2010]. La méthode « low constraint » permet de gérer ce non-sens en ajoutant un seuil minimal de température pour l'activité [Kubisch et al., 2016]. L'unique méthode continue, « organismal performance », permet d'intégrer les faibles variations de la température dans le calcul du temps d'activité [Gunderson et Leal, 2015] et d'améliorer la compréhension de la vulnérabilité des ectothermes face au changement climatique. L'intensité de l'activité serait maximale dans la PTR, diminuerait en s'en éloignant, jusqu'à devenir nulle pour des températures proches des températures létales, CTmin et CTmax [Gunderson et Leal, 2015].

### 3.1.4 Estimer le taux d'activité en fonction de la température corporelle, une méthode coûteuse

La méthode « organismal performance », seule méthode continue parmi les 4 existantes, semble la plus appropriée pour modéliser correctement le temps d'activité. Pour l'utiliser, il est nécessaire de modéliser le taux d'activité en fonction de la température corporelle. La modélisation des contraintes thermiques sur l'activité fait intervenir quatre composantes : les seuils qui définissent la fenêtre thermique d'activité, la probabilité d'activité, le type d'activité et la vigueur d'activité [Gunderson et Leal, 2016]. Le type d'activité

correspond à un comportement dynamique, par exemple défendre le territoire, se reproduire, se déplacer. La probabilité d'activité est la proportion d'individus engagés dans un type d'activité. Même si la température corporelle des individus permet un type d'activité, tous ne sont pas actifs et tous ne sont pas engagés dans ce type d'activité. Cette proportion qualifie l'intensité de l'activité. Enfin, la vigueur d'activité est quantifiée comme une proportion de temps engagé dans un type d'activité sur le temps d'activité global, soit le taux d'occurrence de chaque comportement [Gunderson et Leal, 2016]. Ces quatre composantes peuvent varier selon les variations spatiales et temporelles de l'environnement thermique. À partir de ces composantes, les auteurs obtiennent la courbe de vigueur d'activité efficace (EAVC) qui modélise le taux d'activité en fonction de la température corporelle. Elle résulte du produit de la probabilité et de la vigueur. Le maximum est fixé égal à 1 pour obtenir un taux d'activité. Cette grandeur décrit la vigueur d'activité attendue, à une température corporelle donnée, pondérée par la probabilité qu'un individu soit, à cette température, en dehors de son abri et engagé dans une activité [Gunderson et Leal, 2016] (Figure 3.1).

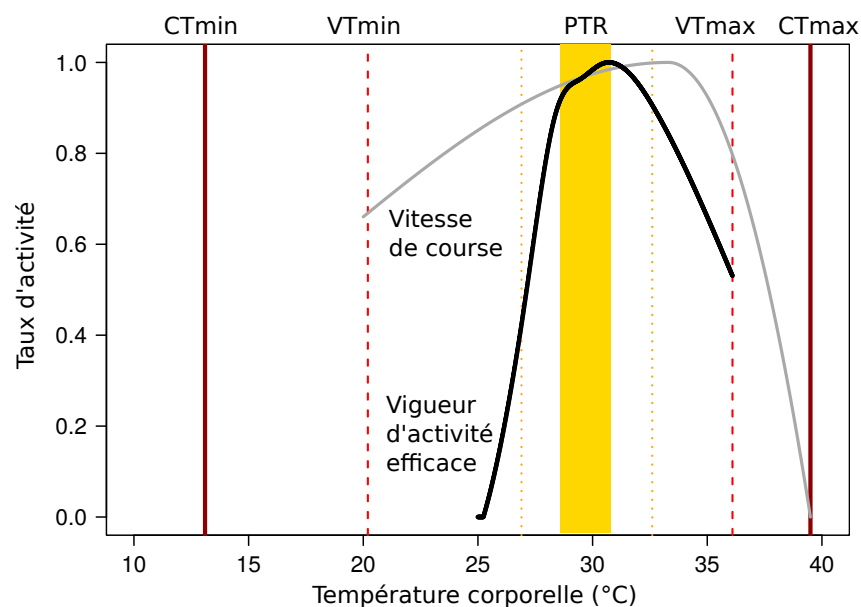


FIGURE 3.1 – Variation du taux d'activité selon la température corporelle. Le taux est maximal au sein de la fenêtre de températures préférées (PTR). Il diminue jusqu'à des valeurs nulles aux bornes de la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR), délimitée par les températures volontaires minimales (VTmin) et maximales (VTmax). Les températures critiques létales, CTmin et CTmax, bornent la fenêtre de tolérance thermique. Adapté de Gunderson et Leal [2016].

La mise en oeuvre de cette méthodologie requiert de nombreuses données comportementales. Gunderson et Leal [2015] quantifient la probabilité d'être actif et la vigueur de l'activité en observant 300 individus dans leur milieu naturel sur quinze minutes. La probabilité d'activité est modélisée par un polynôme de second degré dont le maximum est fixé à 1. Pour obtenir ce modèle, le nombre d'individus vus par heure est représenté en fonction de la température corporelle moyenne de ces individus. Pour chaque individu, la vigueur d'activité est quantifiée pour chaque type d'activité [Gunderson et Leal, 2016]. La mise en oeuvre de cette méthode présente des contraintes liées à la météorologie au moment des suivis mais aussi des contraintes temporelles. La recherche d'individus actifs et leur observation focale sur un total de 75 heures est chronophage. Ce coût important



justifie probablement sa faible utilisation. Seulement 108 articles ont cité les travaux de [Gunderson et Leal \[2015, 2016\]](#) alors que le papier de [Sinervo et al. \[2010\]](#), qui présente la méthode « medium constraint », a été cité 1353 fois (recherche Google Scholar, décembre 2020). Les auteurs eux-mêmes ont souligné la complexité d'obtenir des données d'activité dépendantes de la température [[Gunderson et Leal, 2015](#)].

### 3.1.5 Vers une modélisation simplifiée de l'activité comme une variable continue

Estimer l'activité de manière continue est la méthode d'avenir pour quantifier cette variable. Elle permet, entre autre, d'intégrer les variations de la température dans le calcul du temps d'activité. Une étude récente a montré que la prise en compte de la variation continue de la température permettait de mieux prédire l'activité [[Rozen-Rechels et al., 2020](#)], ce qui contribue à une meilleure compréhension de la vulnérabilité des ectothermes face au changement climatique. L'utilisation de l'EAVC complète celle de la courbe de performance thermique (TPC), fréquemment utilisée dans les modèles mécanistiques de répartition d'espèce [[Sinervo et al., 2010](#)]. La mise en relation des deux courbes montre que l'activité est possible en dehors de la PTR, limite pour l'activité selon la méthode « medium constraint » la plus utilisée. Comme l'ont souligné, à juste titre, [Gunderson et Leal \[2016\]](#), une performance importante peut être nécessaire mais pas suffisante pour que le taux d'activité soit fort (traduit à partir de « high physiological performance capacity may be necessary but not sufficient for high activity rates to occur »). Ainsi, l'utilisation seule de la TPC pour expliquer l'activité constitue une source d'erreur. Combiner les deux courbes permet, par exemple, d'expliquer l'absence d'une espèce dans des habitats où les conditions thermiques se situent dans la fenêtre de tolérance thermique mais en dehors de la fenêtre de températures volontaires pour la reproduction [[Gunderson et Leal, 2016](#)]. Dans ce contexte, il est tout à fait pertinent de fournir de nouvelles solutions pour estimer, au moins, la probabilité d'activité. Cette approche réduite permet de s'affranchir de la plus lourde tâche, le suivi focal des individus.

### 3.1.6 Utilisation opportuniste de données de comptage pour modéliser la probabilité d'activité

Nous proposons dans ce chapitre une simplification de la méthode « organismal performance », en quantifiant seulement la probabilité d'activité en fonction de la température corporelle. Le calcul de cette probabilité permet de conserver la nature continue de l'activité. Nous n'intégrons pas la vigueur d'activité, car celle-ci est trop complexe à mesurer. La nouvelle approche que nous présentons utilise de manière innovante des données de comptage, avec une réplification spatiale et temporelle pour l'estimation de l'abondance. Parmi les méthodes d'échantillonnage utilisées pour obtenir des estimations d'abondance - capture marquage recapture [[Ruiz de Infante Anton et al., 2013](#)], distance sampling [[Calambokidis et Barlow, 2004](#); [Thompson et al., 1994](#)], échantillonnage à observateurs multiples [[Kacolis et al., 2009](#); [Nichols et al., 2009](#)] - la modélisation N-mélange représente un bon compromis entre le contexte statistique et les questions pratiques. Elle tient compte avec précision des mécanismes écologiques sous-jacents et des erreurs d'observation. Elle est peu coûteuse puisqu'elle nécessite ni la capture, ni la manipulation des individus, ce qui facilite un suivi à grande échelle [[Ficetola et al., 2018](#)]. Ses avantages sont particulièrement intéressants pour le suivi d'espèces craintives et/ou

menacées. Cette modélisation intègre l'imperfection de la détection, centrale en écologie [Kellner et Swihart, 2014; Si et al., 2018]. La détection des ectothermes est très souvent imparfaite, principalement en raison de leur petite taille mais aussi parce que le taux d'activité dépend des températures environnementales [Kern et al., 2015] et de la structure de l'habitat [Schoener, 1970].

### 3.1.7 Le modèle N-mélange pour modéliser l'abondance

Le modèle N-mélange, développé par Royle [2004], est un modèle hiérarchique. Il estime deux paramètres, la probabilité de détection ( $p$ ) et l'abondance moyenne ( $\lambda$ ), ainsi que des covariables variant dans l'espace et dans le temps pour gérer l'hétérogénéité non modélisée. Le processus de détection est conditionné par le processus d'état, l'abondance [Royle et Nichols, 2003]. La variable latente, l'abondance, peut être modélisée selon différentes lois de distribution, les plus couramment utilisées sont les lois Poisson ( $P$ ), Poisson avec inflation de zéros (ZIP) et Négative Binomiale (NB) [Royle, 2004]. La plus simple est la distribution  $P$  qui suppose que la moyenne et l'écart-type sont similaires. La distribution ZIP permet de gérer un grand nombre de zéros dans les données de comptage, indépendamment de la distribution de Poisson effectuée sur les données strictement positives [Tu, 2006]. Enfin, la distribution NB prend en compte la surdispersion des données, *i.e.* lorsque la moyenne est supérieure à la variance [Royle et Nichols, 2003; Saunders et al., 2018]. Cependant, cette distribution peut conduire à la surestimation ou à l'estimation infinie de l'abondance, notamment lorsque la probabilité de détection est faible [Ficetola et al., 2018; Joseph et al., 2009]. La modélisation N-mélange nécessite un suivi répliqué spatio-temporellement, qui permet la prise en compte de la variabilité, en intégrant des covariables de sites et d'échantillonnage [Bötsch et al., 2019; Duarte et al., 2018; Ficetola et al., 2018]. Les covariables de site décrivent les différences entre les unités spatiales étudiées et les covariables d'échantillonnage décrivent les variations au cours de l'échantillonnage pour chaque visite [Royle, 2004].

### 3.1.8 Problématique

En s'appuyant sur la force du cadre de la modélisation N-mélange, nous améliorons la définition de la probabilité d'activité en tenant compte de l'imperfection de la détection; celle-ci étant précédemment estimée à partir des comptages naïfs [Pottier, 2012; Vicente Liz et al., 2019]. L'approche est réalisée à partir de données de comptage initialement non dédiées à ce type d'étude. Les individus disponibles pour le comptage sont détectables dès qu'ils sont sortis de leur terrier, c'est-à-dire dès qu'ils ne sont pas inactifs selon les définitions communément utilisées [Arribas, 2009; Ferri-Yáñez, 2007]. Ainsi, dans ce chapitre uniquement, le lézardage est inclus dans la définition de l'activité et la probabilité d'activité est modélisée comme le complémentaire de la probabilité d'inactivité. Nous supposons que la courbe de probabilité d'activité reflétera une fenêtre thermique incluse dans la fenêtre de tolérance et qui inclura la VTR, avec un optimum proche de la température préférée. Nous présentons d'abord la construction et la sélection du meilleur modèle d'abondance. Puis, nous estimons les probabilités d'activité à partir des estimations de la probabilité de détection et des abondances sur chaque site. Ensuite, nous établissons la relation entre les températures de l'air et les températures corporelles, puis nous calculons les températures corporelles ressenties pour ces températures de l'air. Enfin, nous obtenons la relation entre la probabilité d'activité et la température corporelle.

## 3.2 Matériels et méthodes

### 3.2.1 Site d'étude et échantillonnage

Le Lézard catalan (*Podarcis liolepis*) a été suivi en 2019 et 2020 sur le site de Mendive (Figure 3.2). Le suivi a été répliqué spatio-temporellement selon 8 parcelles de 2500m<sup>2</sup>, chacune visitées trois fois au cours de l'été de mi-juin à mi-août. Lors de chaque visite, le nombre d'individus vus par parcelle a été noté ainsi que des covariables de site - l'altitude, la couverture de l'habitat (exprimée en pourcentage de rochers, de mousses, de plantes herbacées, d'arbustes et d'arbres) et d'échantillonnage - la nébulosité, la température de l'air (mesurée à l'aide d'un enregistreur de données OnsetTM) [Mallard, 2016].

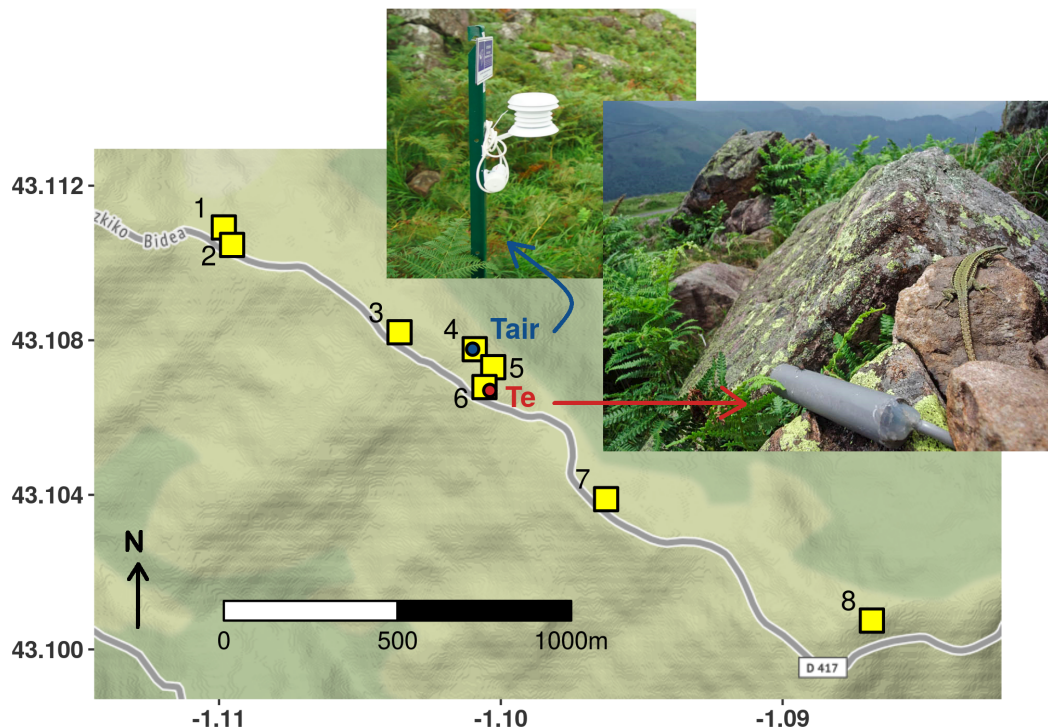


FIGURE 3.2 – Site d'étude de Mendive pour le suivi de l'abondance du Lézard catalan. Ce site est divisé en 8 placettes où des comptages sont effectués 3 fois par an. Une station météorologique est déployée sur la placette 4 à 727 mètres d'altitude, elle enregistre la température de l'air (Tair). Deux modèles biomimétiques sont déployés sur la placette 6 à 730 mètres d'altitude, ils enregistrent la température opérante (Te). Nous observons sur la photo en haut à droite, une femelle en insolation proche du modèle déployé. Crédit photographique : Matthieu BERRONEAU.

En parallèle du protocole d'abondance, pour établir la relation entre la température de l'air et la température corporelle, une station météorologique et deux modèles biomimétiques ont été déployés (Figure 3.2). La station enregistre la température de l'air (Tair) à 727 mètres sur la placette 4. La température opérante (Te), est mesurée par deux modèles biomimétiques, espacés d'un mètre, localisés sur la placette 6 à 730 mètres. Un modèle biomimétique mime les propriétés thermiques du lézard, la conduction, la convection et le rayonnement [Helmuth et al., 2016; Hugon et al., 2020; Wild et al., 2019]. L'insertion d'une sonde thermique à l'intérieur du modèle permet l'enregistrement de la température opérante [Erbakanov et al., 2015; Sinervo et al., 2010; Vicenzi et al., 2019]. La température opérante est un proxy de la température corporelle d'un individu à l'équilibre qui resterait là où le modèle est déployé [Chan et al., 2019; Helmuth et al., 2016].

Un proxy est une quantité mesurable corrélée à la température corporelle non mesurable [Upton et Cook, 2008]. De nombreux détails sont disponibles dans les sections 1.2 et 6.2 de Hugon et al. [2020]. Afin de mesurer une température corporelle réaliste, il est essentiel de déployer le modèle biomimétique sur un site d'insolation. Sur la photographie en haut à droite, nous observons une femelle qui lézarde proche du modèle déployé (Figure 3.2).

### 3.2.2 Modélisation de l'abondance

Le pré-requis à la modélisation de l'abondance, comme toute analyse de données, réside en la mise en forme et au nettoyage des données [Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019]. Il s'agit d'obtenir un tableau où les lignes représentent les unités spatiales et les colonnes représentent les variables [Wickham, 2014]. Ces étapes préliminaires sont souvent fastidieuses et chronophages [Kandel et al., 2011]. Pour améliorer l'efficacité de l'analyse, il est pertinent de les automatiser en utilisant un programme informatique [Carey et al., 2019; Michener et Jones, 2012]. Le développement d'un tel programme, adapté à ce besoin commun, a été réalisé par des étudiants en licence informatique sous notre encadrement. Ce travail est détaillé en Annexe H et fait l'objet d'un article scientifique accepté dans *NATURAE*.

La modélisation hiérarchique N-mélange a été réalisée avec le package *unmarked* [Fiske et Chandler, 2011, 2019]. Dans ce package, trois distributions sont disponibles pour modéliser l'abondance moyenne ( $\lambda$ ) : la distribution poisson (P), la distribution poisson avec inflation de zéros (ZIP) et la distribution négative binomiale (NB). Nous avons construit six modèles de base, les modèles  $p(\cdot)\lambda(\cdot)$  et  $p(\text{visite})\lambda(\cdot)$  pour chaque loi de distribution. Le premier s'appelle le modèle constant, le second explicite l'effet de la visite sur la probabilité de détection. Une étape importante, trop souvent oubliée lors de l'utilisation des options par défaut du package, est de fournir une limite supérieure au paramètre  $K$  de la distribution considérée. Négliger cette étape peut conduire à des estimations d'abondance infinies, en raison de procédures d'optimisation numérique qui se terminent à des valeurs arbitrairement grandes, en particulier lorsque la probabilité de détection et le nombre de visites sont faibles [Couturier et al., 2013; Dennis et al., 2015]. Pour estimer  $K$ , nous avons utilisé la somme du nombre d'observations, comme spécifié dans [Berroneau et al., 2015].

Pour chacun des 6 modèles, nous avons réalisé des tests d'ajustement avec 1000 échantillons échantillonnés par bootstrap. Si la  $p$ -valeur était supérieure à 0,05 et le  $\hat{c}$  proche de 1, alors le modèle était considéré ajusté [Duarte et al., 2018; Fiske et Chandler, 2011]. Les modèles retenus pour la sélection sont stabilisés, *i.e.* l'abondance moyenne estimée reste stable lorsque  $K$  augmente, et ajustés. Parmi ces modèles, le modèle sélectionné pour explorer l'effet des covariables était celui qui présentait le critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) le plus faible. Cet indicateur correspond à l'AIC corrigé pour les petites tailles d'échantillon [Burnham et al., 2002; Royle et Nichols, 2003]. D'abord, nous avons étudié de manière exhaustive, l'effet des covariables d'échantillonnage sur la probabilité de détection et sur l'abondance séparément puis l'effet des covariables de site sur l'abondance et sur la probabilité de détection, séparément aussi. Ensuite, nous avons exploré l'effet de l'ensemble des covariables sur la probabilité de détection, en se limitant à deux covariables. Les meilleurs modèles ont été identifiés lorsque le delta AICc était inférieur à 10 en utilisant des règles empiriques [Burnham et al., 2002]. Enfin, à partir des meilleurs

modèles, nous avons construits des modèles qui intégraient des covariables sur la probabilité de détection et sur l'abondance. Le meilleur des meilleurs modèles a été sélectionné sur critère AICc, en vérifiant sa stabilité et son ajustement. Il a été utilisé pour estimer l'abondance sur chacune des placettes.

### 3.2.3 Calcul des proxy d'activité

Le calcul des proxys d'activité est la seconde étape vers la modélisation de la probabilité d'activité. Ils sont calculés pour chaque  $i$  placette et chaque  $j$  visite. Ils résultent du ratio entre le nombre d'individus observés ( $n_{i,j}$ ) corrigé par la probabilité de détection ( $\hat{p}_{i,j}$ ), et le nombre d'individus estimés réellement présents sur la placette ( $\hat{N}_i$ ) (Équation 3.1).

$$pA_{i,j} = \frac{n_{i,j} / \hat{p}_{i,j}}{\hat{N}_i} \quad (3.1)$$

L'équation 3.1 prend en compte le nombre d'individus disponibles pour la détection et la probabilité de détection. Par exemple, si  $n_{i,j}=10$ ,  $\hat{p}_{i,j}=0,25$  et  $\hat{N}_i=50$ , le proxy sera égal à 0,8. Si on compte le même nombre d'individus avec la même probabilité de détection mais pour  $\hat{N}_i=100$ , le proxy sera égal à 0,4. De même, si on compte toujours le même nombre d'individus avec  $\hat{p}_{i,j}=0,5$  sur un site où  $\hat{N}_i=100$ , le proxy sera égal à 2. Ceci illustre la pertinence de prendre en compte dans le calcul du proxy, l'abondance sur chaque placette et la probabilité de détection pour chaque couple placette-visite. Pour calibrer les données entre les deux années, nous avons fixé les deux proxys maximaux à un en divisant les proxys par la valeur la plus élevée de chaque année.

### 3.2.4 Estimation des températures corporelles des individus observés

Pour construire une relation entre l'activité et la température corporelle, il est nécessaire d'estimer un proxy de la température corporelle des individus observés, la température opérante. Cette estimation est réalisée pour chaque couple placette-visite, à partir de la relation entre la température de l'air et la température opérante. Ces deux températures présentent plus ou moins une corrélation linéaire, par exemple estimée à 0,31 pour *Iberolacerta bonnali* [Ortega et al., 2016] ou à 0,64 pour *Timon lepidus* [Ferri-Yáñez, 2007]. Ainsi, établir cette relation n'est pas si triviale. Afin d'obtenir la relation la plus correcte possible, nous avons tronqué la série temporelle sur la période des visites, du 15 juin au 15 août. Nous avons utilisé les données de température de l'air et de températures opérantes enregistrées en 2018; les données n'étaient pas disponibles en 2019 et 2020. La moyenne des séries temporelles enregistrées par les deux modèles biomimétiques a été calculée et utilisée pour construire un modèle linéaire et un modèle additif généralisé (GAM) entre  $T_{air}$  et  $T_e$ . Les deux modèles ont été comparés selon le critère AIC et les résultats d'un test  $\chi^2$ , réalisé avec la fonction *anova*. Le meilleur des deux modèles a été utilisé pour estimer les températures corporelles, correspondantes aux températures de l'air mesurées sur les placettes à chaque visite. Les intervalles de confiance à 95 % ont été calculés avec l'équation  $IC = fit \pm sd$  [Wood, 2006].

### 3.2.5 Modélisation de la probabilité d'activité en fonction des températures corporelles

Avant de procéder à la modélisation, le jeu de données initial a fait l'objet d'un examen approfondi pour classer les valeurs zéros. Les proxys égaux à 0 résultent d'une abondance  $n_{i,j}$  estimée nulle. Il s'agissait d'identifier les origines multiples de ces valeurs, soit les faux zéros, les zéros structuraux et les zéros aléatoires [Blasco-Moreno et al., 2019]. La sélection des zéros, utilisés pour modéliser la probabilité d'activité, est réalisée selon la pertinence écophysiologique de la relation attendue. Un zéro encadré par des valeurs supérieures à 0, par ordre de température croissante, est probablement un faux zéro. En effet, les proxys calculés pour des températures inférieures et supérieures indiquent que l'activité est possible. Ainsi, cette valeur 0 n'explique pas l'inactivité en raison de la température. Elle résulterait soit d'une réelle absence de l'individu soit d'une imperfection de détection au cours des trois visites. Cette étape permet de minimiser la présence de faux zéros dans la modélisation.

Pour modéliser la probabilité d'activité en fonction de la température corporelle ( $Tb$ ), deux modèles ont été construits : un modèle quadratique de second ordre comme dans Gunderson et Leal [2016] et un modèle gaussien comme suggéré par les résultats de Vicenzi et al. [2019] (Equation 3.2). Ces modèles avaient été testés pour modéliser la TPC, qui a une forme similaire à la forme attendue de la courbe de probabilité d'activité [Angilletta, 2006]. Les modèles ont été comparés sur les critères AIC et la racine de l'erreur quadratique moyenne (RMSE - Root Mean Squared Error). Cette erreur est calculée à partir d'une méthode de validation croisée avec  $k=5$ . Elle divise l'ensemble du jeu de données en  $k$  groupes, puis le modèle est entraîné sur  $k-1$  groupes, puis testé sur le groupe restant [Berrar, 2019]. Différents critères d'évaluation peuvent être calculés, dont la RMSE, anti-corrélée à la qualité du modèle. Les intervalles de confiance autour des prédictions ont été calculés avec la fonction *predictNLS* du package *propagate* [Spiess, 2018]. Pour définir la courbe de probabilité d'activité, le maximum du meilleur modèle a été fixé égal à un.

$$y = k * e^{-\frac{1}{2} \times \frac{(Tb - \mu)^2}{\sigma^2}} \quad (3.2)$$

## 3.3 Résultats

### 3.3.1 Proxys d'activité à partir des estimations issues des modèles d'abondance

Les meilleurs modèles de base en 2019 et 2020 sont des modèles  $p(.)\lambda(.)$ , avec  $K=30$ , et la distribution ZIP en 2019 et P en 2020. Sur les données de 2019, les modèles incluant des covariables de site et d'échantillonnage ne sont pas meilleurs que le modèle de base. Le test d'ajustement indique que le modèle est ajusté (p-valeur=0,117 et  $\hat{c}=1,351$ ). La probabilité de détection est de 0,196 avec un intervalle de confiance à 5 % égal à [0,018; 0,766] et un écart type de 0,209. Le paramètre  $\lambda$  est égal à 5,72 [0,65; 50,19] avec un écart type de 6,34. Sur les données de 2020, la modélisation qui inclue les covariables a conduit à la sélection du modèle  $p(Tair)\lambda(.)$ . Ce modèle est stable mais non ajusté (p-valeur=0,021 et  $\hat{c}=1,713$ ). La probabilité de détection varie en fonction de la température de l'air, pour chaque couple placette - visite, entre 0,037 [0,003; 0,311] et 0,276 [0,024; 0,856]. Les abon-

dances estimées sur chaque placette ( $\hat{N}_i$ ) sont indiquées dans le tableau 3.2 pour les deux années. Les estimations issues des modèles d'abondance ont permis le calcul des proxys d'activité ( $pA_{i,j}$ ) (Tableau 3.3).

Placette i	$\hat{N}_{i, 2019}$ [IC]	$\hat{N}_{i, 2020}$ [IC]
1	0,29 [0; 4]	7,57 [3; 13]
2	5,57 [3; 9]	7,62 [3; 13]
3	4,72 [2; 9]	14,84 [11; 20]
4	10,04 [7; 14]	8,34 [4; 13]
5	0,29 [0; 4]	6,81 [6; 3]
6	9,91 [6; 14]	8,80 [4; 14]
7	5,57 [3; 9]	8,33 [4; 14]
8	0,29 [0; 4]	6,37 [2; 12]

TABEAU 3.2 – Abondance du Lézard catalan estimée sur chaque placette du site de Mendive ( $\hat{N}_i$ ) et intervalles de confiance associés (IC), en 2019 et en 2020.

Placette i	$pA_{i, 1, 2019}$	$pA_{i, 2, 2019}$	$pA_{i, 3, 2019}$	$pA_{i, 1, 2020}$	$pA_{i, 2, 2020}$	$pA_{i, 3, 2020}$
1	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,32 (1,23)	0,00 (0,00)
2	0,00 (0,00)	<b>0,60 (1,83)</b>	<b>0,30 (0,91)</b>	0,63 (2,43)	0,00 (0,00)	<b>0,40 (1,54)</b>
3	<b>0,35 (1,08)</b>	0,00 (0,00)	<b>0,35 (1,08)</b>	0,19 (0,72)	<b>0,51 (1,95)</b>	<b>0,60 (2,32)</b>
4	<b>0,17 (0,51)</b>	<b>1,00 (3,04)</b>	<b>0,33 (1,01)</b>	<b>1,00 (3,85)</b>	0,12 (0,47)	0,00 (0,00)
5	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	<b>0,16 (0,62)</b>	0,00 (0,00)
6	<b>0,67 (2,05)</b>	<b>0,51 (1,54)</b>	<b>0,51 (1,54)</b>	<b>0,79 (3,05)</b>	0,16 (0,60)	<b>0,36 (1,40)</b>
7	0,00 (0,00)	<b>0,60 (1,83)</b>	<b>0,30 (0,91)</b>	0,00 (0,00)	<b>0,44 (1,71)</b>	0,00 (0,00)
8	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)

TABEAU 3.3 – Proxys d'activité du Lézard catalan calculés pour chaque couple placette  $i$  - visite  $j$  ( $pA_{i,j}$ ). Les proxys non corrigés sont indiqués entre parenthèses, les valeurs les plus élevées pour chaque année sont en gras et les zéros sont en gris.

### 3.3.2 Proxys de la température corporelle

Du 15 juin à 00h00 au 15 août à 23h00, 1488 valeurs horaires de  $T_{air}$  et  $T_e$  ont été enregistrées. D'après un test de corrélation réalisé avec le méthode de Pearson,  $T_{air}$  et  $T_e$  sont corrélées avec un coefficient égal à 0,879 [0,867; 0,890], p-valeur  $< 2.2 \times 10^{-16}$ . L'AIC et le test du  $\chi^2$  révèlent que le modèle GAM est meilleur que le modèle linéaire (p-valeur  $< 2.2 \times 10^{-16}$ ) (Figure 3.3). Les proxys de températures corporelles, correspondantes aux températures de l'air mesurées, ont été calculés avec le modèle GAM (Tableau 3.4).

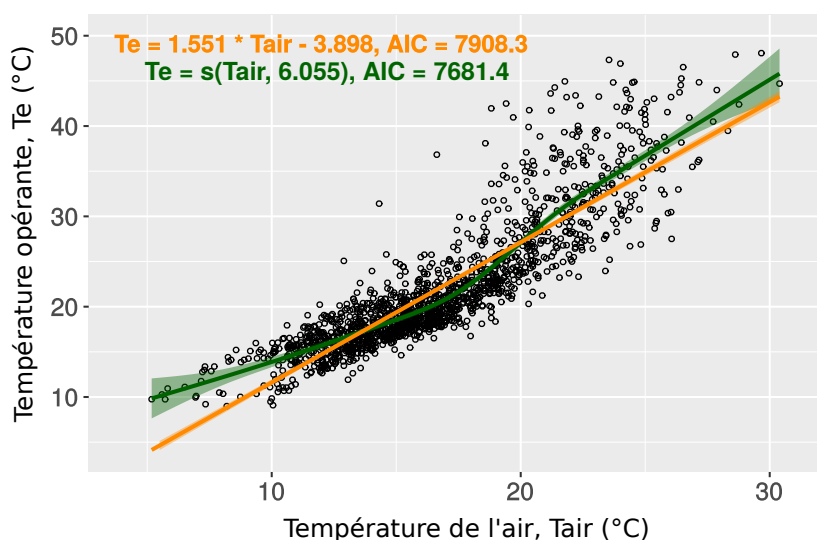


FIGURE 3.3 – Température opérante en fonction de la température de l’air, pour des séries enregistrées du 15 juin au 15 août 2018 sur le site de Mendive. Le modèle GAM est en vert et le modèle linéaire en orange. Les prédictions sont représentées par la ligne continue et les intervalles de confiance à 5 % sont en transparence.

### 3.3.3 Probabilité d’activité

Sur l’ensemble des 48 points - 8 placettes \* 3 visites \* 2 années, il y avait 23 zéros. Nous avons supprimé 19 zéros, calculés pour des températures opérantes variant de 23,84°C à 45,45°C. Le premier zéro à  $Te=21,67^{\circ}C$  a été conservé bien qu’il était encadré par deux valeurs supérieures à 0. Le dernier zéro à  $Te=49,78^{\circ}C$  a également été conservé. À  $Te=47,28^{\circ}C$ , les deux zéros ont été conservés car trois valeurs ont été enregistrées à cette température et une seule d’entre elle était supérieure à 0. L’observation en 2020 ( $pA_{3,2}=0,51$ ,  $Te=20,06^{\circ}C$ ) a été supprimée car semblait aberrante par rapport aux autres observations. Ainsi, nous avons obtenu 28 points pour construire les modèles (Tableau 3.4, Figure 3.4). L’AIC indique que le modèle gaussien est le meilleur. La RMSE n’est pas significativement différente entre les deux modèles (Tableau 3.5).

	(pA; Te) <sub>i,1</sub>	(pA; Te) <sub>i,2</sub>	(pA; Te) <sub>i,3</sub>	(pA; Te) <sub>i,1</sub>	(pA; Te) <sub>i,2</sub>	(pA; Te) <sub>i,3</sub>
1	<b>(0,00; 47,28)</b>	(0,00; 32,26)	(0,00; 33,68)	(0,00; 34,88)	(0,32; 22,03)	(0,00; 27,32)
2	<b>(0,00; 47,28)</b>	(0,60; 35,56)	(0,30; 30,07)	(0,63; 34,71)	<b>(0,00; 21,67)</b>	(0,40; 31,31)
3	(0,35; 42,62)	(0,00; 43,28)	(0,35; 28,50)	(0,19; 30,47)	<b>(0,51; 20,06)</b>	(0,60; 31,11)
4	(0,17; 47,28)	(1,00; 35,05)	(0,33; 25,90)	(1,00; 33,68)	(0,12; 20,59)	(0,00; 33,51)
5	<b>(0,00; 49,78)</b>	(0,00; 25,20)	(0,00; 27,32)	(0,00; 32,81)	(0,16; 21,18)	(0,00; 35,73)
6	(0,67; 43,62)	(0,51; 29,85)	(0,51; 26,37)	(0,79; 37,25)	(0,16; 23,20)	(0,36; 31,70)
7	(0,00; 45,45)	(0,60; 37,59)	(0,30; 25,90)	(0,00; 30,50)	(0,44; 26,37)	(0,00; 34,71)
8	(0,00; 39,78)	(0,00; 32,44)	(0,00; 26,61)	(0,00; 35,22)	(0,00; 23,84)	(0,00; 35,39)

TABLEAU 3.4 – Couple des proxys d’activité corrigés et de la température opérante du Lézard catalan. Le bloc à gauche correspond aux estimations pour l’année 2019, celui à droite pour l’année 2020. Chaque ligne correspond à une placette, de la placette 1 à la placette 8. Les zéros non conservés sont en gris et ceux conservés sont en gras, l’observation aberrante est en rouge.



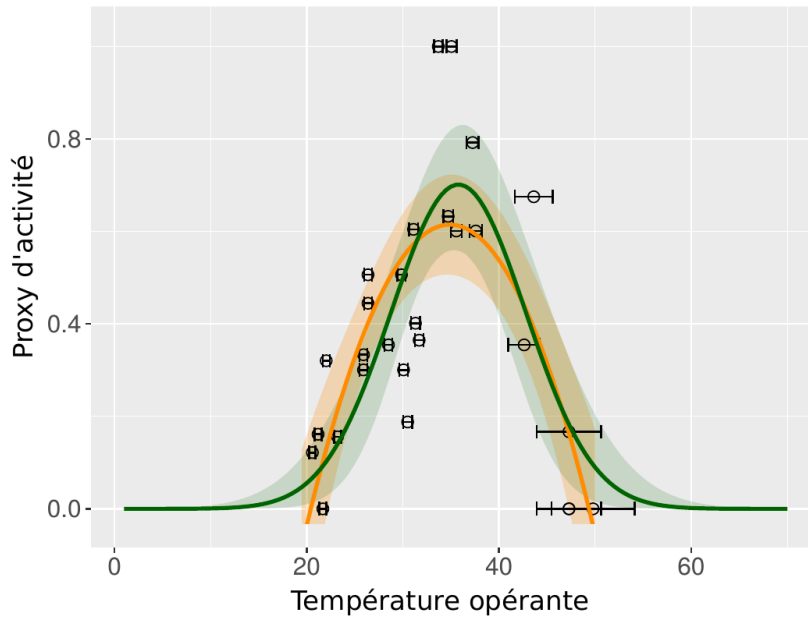


FIGURE 3.4 – Modélisation quadratique (en orange) et gaussienne (en vert) du proxy d'activité (cercles noirs) en fonction de la température opérante. Les prédictions des modèles sont représentées par la ligne continue et les intervalles de confiance à 5 % sont en transparence.

	AIC	RMSE
Quadratique	-9,67	0,194 ± 0,046
Gaussien	-12,33	0,192 ± 0,043

TABLEAU 3.5 – AIC (Akaike Information Criterion) et RMSE (Root Mean Square Error) des modèles quadratique et gaussien.

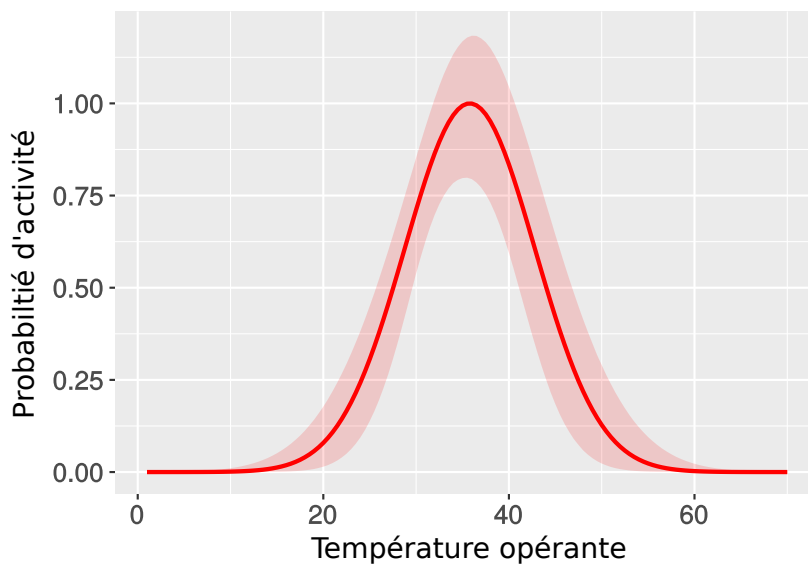


FIGURE 3.5 – Modélisation de la probabilité d'activité en fonction de la température opérante. La prédiction du modèle est représentée par la ligne continue et l'intervalle de confiance à 5 % est en transparence.

Pour obtenir la courbe de probabilité d'activité, les proxy d'activité ont été estimés par le modèle gaussien de paramètres  $k = 0,701$  [0,565; 0,838],  $\mu = 35,78$  [34,03; 37,54] et  $\sigma = 7,01$  [5,36; 9,65], puis ils ont été divisé par le paramètre  $k$ , valeur maximale de la courbe. La température au pic d'activité est la moyenne  $\mu$ . La probabilité d'activité est supérieure à 0,01 lorsque la température opérante est comprise entre 15,35°C et 56,22°C (Figure 3.5).

## 3.4 Discussion

### 3.4.1 Grande variabilité des estimations issues du modèle d'abondance

Quelle que soit l'année, il existe une variabilité considérable autour des estimations des modèles d'abondance. Les écarts-types sont plus grands que les estimations elles-mêmes ( $p = 0,196$  avec  $SE = 0,209$  en 2019,  $p_{i,j} \in [0,037; 0,276]$  avec  $SE_{i,j} \in [0,045; 0,280]$  en 2020). Cette variabilité indique que les modèles sélectionnés sont très imprécis, bien qu'ils soient les meilleurs parmi tous ceux qui ont été construits. La probabilité de détection est faible, ce qui peut expliquer la grande variabilité autour des estimations d'abondance [Rossman et al., 2016]. Également, la variabilité observée pourrait résulter de l'hétérogénéité non modélisée. Les données seraient insuffisantes pour révéler l'effet des covariables du site et d'échantillonnage [Zhao et Royle, 2019]. En effet, les covariables de sites n'ont été retenues dans aucune des deux modélisations, alors que biologiquement, la distribution des espèces dépend du type de couverture de l'habitat [Barlow, 2010; Guélat et Kéry, 2018]. Le Lézard catalan est inféodé aux milieux ouverts et rocheux [Berroneau, 2015], pourtant ni la variable roche ni la variable mousse n'ont été conservées. Également, afin de réduire l'imprécision, l'effort d'échantillonnage pourrait être renforcé [Dénes et al., 2015; Rossman et al., 2016] et conçu selon un design probabiliste [Kermorvant et al., 2017, 2019]. Contrairement à ce qui aurait dû être réalisé dans le cadre d'un design probabiliste, la définition des placettes a été faite sur des zones rocheuses propices à l'accueil de l'espèce [Mallard, 2017]. Cela réduit la collecte de données de non-détection, aussi indispensables que les données de détection pour identifier les covariables explicatives [Royle et Nichols, 2003; Zipkin et al., 2017]. Dans notre cas d'étude, ce n'est pas rédhibitoire, au contraire, cela réduit la quantité de faux zéros [Blasco-Moreno et al., 2019]. Enfin, les distributions P, ZIP et NB, implémentées dans *unmarked*, restent simples. Il serait intéressant de tester d'autres distributions telles que la négative binomiale avec inflation de Zéros (ZANB), la binomiale avec inflation de zéros (ZIB) ou encore les distributions Neymann et Tweedie [El-Shaarawi et al., 2011; Joseph et al., 2009; Tu, 2006]. Ces distributions nécessitent des hypothèses spécifiques et sont rarement implémentées dans les logiciels statistiques [Blasco-Moreno et al., 2019].

### 3.4.2 Des proxys d'activité non bornés entre 0 et 1

Bien que les estimations du modèle d'abondance présentent une grande variabilité, les erreurs associées sont constantes sur l'année. Ainsi, les résultats restent cohérents; les estimations reflètent les variations du nombre d'individus d'actifs en fonction de la température de l'air. L'équation 3.1 devrait conduire à l'estimation de proxy au plus égaux à 1. Le numérateur de l'équation permet d'obtenir le nombre d'individus observé, corrigé par la probabilité de détection. Ce nombre devrait être inférieur au nombre d'individus estimés sur la placette, le dénominateur. Pourtant, parmi les proxys strictement po-

sitifs, 72 % sont supérieurs à 1 et la valeur maximale est 3,84. Ce biais peut s'expliquer par les erreurs d'estimation de la probabilité de détection et de l'abondance, liées à la non significativité des covariables [Duarte et al., 2018; Ficetola et al., 2018]. Par exemple, lors du suivi de la placette 4 en 2019, 1 individu a été observé lors de la première visite, 2 lors de la troisième et 6 lors de la seconde. La température et la nébulosité lors de la deuxième visite étaient intermédiaires aux données des visites 1 et 3, suggérant un effet des covariables d'échantillonnage, non retenu dans le meilleur modèle sélectionné. Afin de comparer les proxys calculés sur les deux années, nous avons choisi de fixer la valeur maximale à 1 pour chaque année. Ainsi, nous avons fait l'hypothèse que le proxy d'activité maximal était équivalent entre les années. Ici, les deux valeurs maximales ont été calculées pour une température de l'air similaire et sur la même placette ( $pA_{(4,2,2019)}=3,04$  à  $24^{\circ}\text{C}$ ,  $pA_{(4,1,2020)}=3,85$  à  $23,2^{\circ}\text{C}$ ), ce qui renforce notre niveau de confiance dans cette hypothèse.

### 3.4.3 Nature et variabilité de la relation entre la température de l'air et la température opérante

Dans la littérature, la relation entre la température de l'air ( $T_{\text{air}}$ ) et la température opérante ( $T_e$ ) est souvent modélisée de façon linéaire, quel que soit le coefficient de corrélation. Dans l'étude de Ferri-Yáñez [2007], le coefficient de corrélation était égal à 0,64 avec  $T_{\text{air}}$  enregistrée par une station météo et  $T_e$  par une caméra thermique orientée sur l'individu étudié. Dans les travaux d'Ortega et al. [2016], le coefficient de corrélation était égal à 0,31 avec  $T_{\text{air}}$  et  $T_b$  mesurées juste après la capture. L'ajustement du modèle linéaire était très faible ( $R^2 = 0,094$ ). Dans notre étude, le coefficient de corrélation est supérieur à ceux estimés dans la littérature (0,879 [0,867 ; 0,890]). Cependant, la représentation des données montre une relation bi-linéaire, avec un point de rupture proche de  $T_{\text{air}} = 20^{\circ}\text{C}$ , plutôt que linéaire. Le modèle GAM prend en compte ce changement de tendance, ce qui explique probablement son meilleur ajustement. Le point de rupture pourrait s'expliquer par la capacité du substrat rocheux à stocker la chaleur lorsque la température de l'air est élevée, les modèles biomimétiques étant déployés sur les roches [Barry-Macaulay et al., 2013; Cho et al., 2009].

Notre approche suppose aussi que la relation entre  $T_{\text{air}}$  et  $T_e$  est constante dans l'espace et le temps. Cependant, [Hugon et al., 2020] ont démontré que les temps d'activité calculés à partir des températures opérantes étaient spatio-temporellement variables. La relation établie a été définie à partir de données enregistrées au cours d'une année différente de celle des années de suivi. La température maximale en 2018 était inférieure de  $2,5^{\circ}\text{C}$  à celle de l'un des deux années de suivi ( $30,39^{\circ}\text{C}$  en 2018 *versus*  $32,80^{\circ}\text{C}$  en 2019). Ainsi, le modèle GAM présente un large intervalle de confiance autour des estimations des températures opérantes correspondantes à des températures de l'air élevées, observées en 2019 mais rarement ou jamais enregistrées en 2018. Cela indique qu'il serait plus pertinent, lorsque cela est possible, d'utiliser la température de l'air enregistrée la même année que le suivi. Hugon et al. [2020] ont aussi montré qu'il existait une variabilité forte entre deux séries de températures opérantes mesurées seulement à un mètre de distance. Dans notre étude, nous avons utilisé la moyenne des deux séries de températures opérantes enregistrées. Pourtant, le test d'égalité des rangs de Wilcoxon indique que les séries sont différentes (p-valeur = 0,0028). Les écarts entre les minimums, les moyennes et les maximums sont  $0,64^{\circ}\text{C}$ ,  $0,09^{\circ}\text{C}$  et  $5,68^{\circ}\text{C}$ . Toutes ces observations indiquent l'existence

d'une variabilité forte, à l'échelle même de la placette. Nous recommandons, pour une future étude, de déployer un modèle biomimétique par placette, afin de capturer la variabilité spatiale à l'échelle de la parcelle.

#### 3.4.4 Sélection des proxys d'activité, valeurs nulles et aberrantes

Nous avons sélectionné 58 % des proxys pour modéliser la courbe de probabilité d'activité, en éliminant 83 % des zéros et un point aberrant. La sélection des zéros est délicate puisqu'il est difficile de déterminer si le zéro résulte d'une réelle absence de l'espèce, d'une erreur d'échantillonnage, d'une erreur de détection ou de conditions thermiques inadaptées [Dénes et al., 2015; Martin et al., 2005]. Dans les trois premiers cas, le proxy calculé à partir de ce zéro, doit être retiré du jeu de données puisqu'il ne résulte pas d'une température de l'air inadéquate pour l'activité. Par exemple, sur la placette 8, les deux années, aucun individu n'est observé. Nous remarquons aussi que les températures opérantes sont encadrées par des températures opérantes pour lesquelles des individus sont observés (Tableau 3.4). Ainsi, sur cette placette, les proxys égaux à zéros résultent probablement d'une réelle absence de l'espèce; ils ne sont pas informatifs pour la modélisation de la probabilité d'activité. Les zéros en queue de distribution sont probablement des zéros structuraux, expliqués par un environnement thermique inadapté [Blasco-Moreno et al., 2019]. Sous cette hypothèse, ils sont informatifs pour modéliser la fenêtre thermique d'observation des individus, *i.e.* la fenêtre thermique d'activité, ils ont donc été conservés.

Un point aberrant est une observation inhabituelle, probablement due à la variabilité de la dynamique de la population [Chen et Liu, 1993; Hodge et Austin, 2004]. La détection des points aberrants est une étape du processus de nettoyage des données [Hodge et Austin, 2004]. La suppression de ces valeurs isolées est pertinente car elles peuvent entraîner des biais dans l'estimation des paramètres du modèle et de l'intervalle de confiance [Chen et Liu, 1993; Wang et Feng, 2015], contrairement à un groupe de valeurs aberrantes, qui peut être informatif pour l'estimation de la variabilité des prédictions [Giordani et al., 2007; Wang et Feng, 2015]. Dans notre cas d'étude, le point que définissons comme aberrant, correspond à l'observation exceptionnelle de 8 individus sur la placette - en moyenne, 2 sont observés - à la température de l'air la plus faible 16,4°C. Cette valeur est isolée et semble peu pertinente par rapport aux autres observations obtenues à des températures légèrement plus élevées; un seul individu a été observé à 16,8°C et à 17,2°C et il n'y a aucune observation à 17,5°C. Cette façon de nettoyer les données avait également été effectuée dans l'étude de [Gunderson et Leal, 2015].

#### 3.4.5 Validation de la modélisation de la probabilité d'activité

Nos résultats montrent que la probabilité d'activité est une courbe en forme de cloche, comme suggéré par [Gunderson et Leal, 2015, 2016], ajustée par une fonction gaussienne. Le modèle conceptuel développé dans Gunderson et Leal [2016] indique que la température au pic de la courbe de vigueur d'activité efficace (EAVC) devrait être incluse dans la fenêtre de température préférée (PTR). La moyenne du modèle gaussien est 35,78°C [34,03; 37,54], soit supérieure de trois degrés par rapport aux estimations de  $T_{pref}$  obtenues dans la littérature,  $T_{pref} = 31,69^{\circ}\text{C} \pm 0,79$  [Carneiro, 2012],  $T_{pref} = 33,07^{\circ}\text{C} \pm 0,27$  [Carretero et al., 2006]. Elle est plus proche des estimations calculées à partir des mesures de  $T_{pref}$

d'individus collectés sur un site d'étude voisin,  $T_{pref} = 35,10^{\circ}\text{C}$  et  $PTR50 = [32,9^{\circ}\text{C}; 36,6^{\circ}\text{C}]$  (travail non publié, Barry SINERVO et Frank D'AMICO, 2015). Ces différentes informations montrent que la température corporelle estimée au pic de la courbe de probabilité d'activité semble correcte.

La fenêtre thermique pour l'activité déterminée dans notre étude est  $[15,35^{\circ}\text{C}; 56,22^{\circ}\text{C}]$ . Dans la littérature;  $VTR = [26,0^{\circ}\text{C}; 37,3^{\circ}\text{C}]$  dans Carretero et al. [2006] et  $VTR = [26,1^{\circ}\text{C}; 38,54^{\circ}\text{C}]$  dans les travaux non publiés de Barry SINERVO et Frank D'AMICO menés en 2015. Ces deux fenêtres thermiques d'activité sont incluses dans la fenêtre thermique définie dans notre étude, ce qui corrobore avec notre hypothèse. Les individus comptabilisés par le protocole d'abondance sont actifs au sens d'être observables, c'est à dire en dehors de leur refuge, donc pas inactifs. La détectabilité est associée au comportement de lézardage et à différentes activités, telles que définies en écophysiologie, lorsqu'un individu est impliqué dans un comportement dynamique [Arribas, 2009; Ferri-Yáñez, 2007; Pérez-Mellado, 1983]. Pour la définition de la VTR dans la littérature, seuls les vrais comportements actifs sont pris en compte, ce qui explique que la fenêtre thermique définie ici inclus la VTR.

La valeur inférieure de la fenêtre thermique est supérieure et proche de  $CT_{min} = 10,50^{\circ}\text{C}$  (travail non publié, Barry SINERVO et Frank D'AMICO 2015), comme attendu. En revanche, la valeur supérieure est supérieure de plus de 10 degrés à  $CT_{max} = 42,8^{\circ}\text{C}$   $[42,1^{\circ}\text{C}; 44,8^{\circ}\text{C}]$  [Herrando-Pérez et al., 2019] ou  $CT_{max} = 43,20^{\circ}\text{C}$  (travail non publié, Barry SINERVO et Frank D'AMICO 2015). L'erreur dans la détermination de la valeur supérieure peut être associée à la plus grande imprécision sur les estimations des températures corporelles élevées, par rapport aux estimations des températures corporelles plus faibles qui présentent moins d'imprécision. Nous pouvons aussi supposer que la sur-estimation de la valeur supérieure résulterait de la méthode de modélisation symétrique. La pertinence de la modélisation asymétrique est mise en avant dans le modèle conceptuel de [Gunderson et Leal, 2015] (Voir les figures 1D et 6) et par les courbes du nombre d'individus observés en fonction de la température corporelle [Ferri-Yáñez, 2007; Mateo, 2011; Vicenzi et al., 2019]. Ici, la modélisation asymétrique pourrait estimer la valeur supérieure proche de  $T_e = 47,28^{\circ}\text{C}$   $[43,93^{\circ}\text{C}; 50,63^{\circ}\text{C}]$ , qui correspond à la valeur la plus élevée pour laquelle il n'y a pas eu d'observation sur 2 des 3 visites.

### 3.4.6 Robustesse de l'approche

Pour évaluer la robustesse de cette nouvelle approche, nous avons mené la même analyse avec les deux seconds meilleurs modèles d'abondance,  $p(.)\lambda(.)$  avec la loi de distribution NB et  $p(T_{air+roche})\lambda(.)$  avec la loi de distribution P, pour les données enregistrées respectivement en 2019 et 2020. Le meilleur modèle pour expliquer le proxy d'activité en fonction de la température était également le modèle gaussien ( $AIC_{Gaussien} = 2,66$  versus  $AIC_{Quadratique} = 3,10$ ). La température au pic,  $36,31^{\circ}\text{C}$   $[33,96^{\circ}\text{C}; 38,66^{\circ}\text{C}]$ , et la gamme de température  $[14,85^{\circ}\text{C}; 57,77^{\circ}\text{C}]$ , étaient similaires aux résultats obtenus dans l'analyse précédente (Figure 3.6). Même si la sélection du modèle d'abondance est partiellement défectueuse, la méthode fournit des résultats qui restent cohérents, bien que les estimations soient associées à une plus grande variabilité (largeur de l'intervalle de confiance =  $4,70^{\circ}\text{C}$  versus  $3,51^{\circ}\text{C}$ ). Cette observation renforce le niveau de confiance dans l'utilisation de cette nouvelle méthode, pour le calcul de la probabilité d'activité.

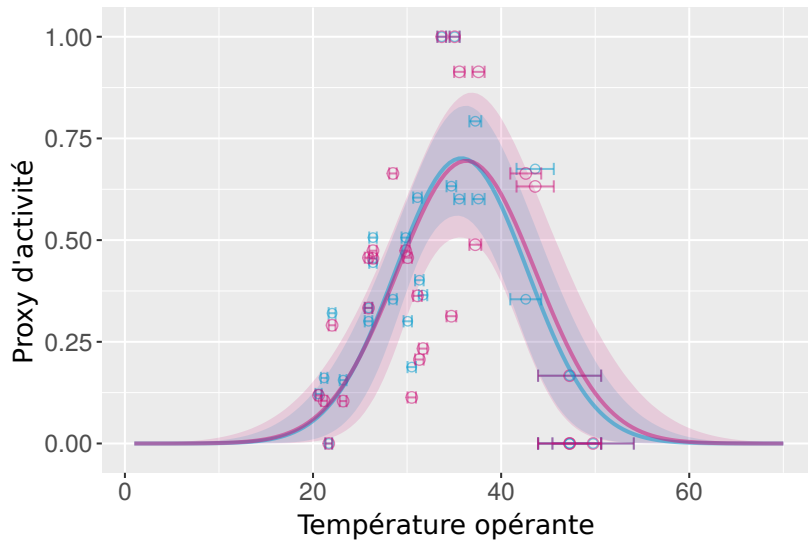


FIGURE 3.6 – Modélisation du proxy d'activité, calculé à partir des deux premiers et seconds meilleurs modèles d'abondance. Les prédictions des premiers modèles sont en bleu, celles des seconds en rose. La prédiction des modèles est représentée par la ligne continue et les intervalles de confiance à 5 % sont en transparence.

### 3.4.7 Vers une correction supplémentaire de la probabilité d'activité

Lors de la sélection des valeurs pour modéliser la probabilité d'activité, il peut arriver qu'une proportion importante de zéros doive être supprimée. Supprimer 83 % des zéros peut sembler être un problème, mais un tel tri peut en fait constituer une opportunité pour approfondir la méthodologie mise en œuvre. C'est l'occasion de revenir sur la définition de la vigueur de l'activité. Dans [Gunderson et Leal \[2016\]](#), c'est le temps consacré à une activité par rapport au temps total d'observation. Si le temps engagé dans une activité est réduit, alors la probabilité d'observer un individu actif est plus faible, ce qui peut expliquer les visites où il n'y a pas d'observations. La vigueur d'activité pourrait être définie comme la proportion de visites avec observations sur une fenêtre de température corporelle. Par exemple, si sur une fenêtre de température de 0,5°C, il y a 10 visites dont 7 sans observation, alors la vigueur d'activité serait de 0,3 pour ces températures.

Pour mettre en œuvre cette idée, il faut explorer soigneusement le jeu de données et examiner les significations des valeurs zéro. Il est primordial de conserver les zéros structuraux et aléatoires et d'éliminer les faux zéros. Les faux zéros sont ceux qui résultent d'une erreur d'échantillonnage, les zéros structurels sont ceux expliqués par les exigences écologiques et les zéros aléatoires sont ceux liés à la variabilité de l'échantillonnage [[Berger et Zhang, 2005](#); [Blasco-Moreno et al., 2019](#)]. Dans cette modélisation, les zéros structuraux se situent à l'extrémité de la distribution (voir paragraphe 3.4.4) et les zéros aléatoires sont ceux obtenus pour des températures adaptées aux observations. Les zéros structuraux et aléatoires contiennent l'information nécessaire pour ré-modéliser la vigueur d'activité. Dans cette approche, seuls les zéros obtenus sur la placette 8 ont été retirés - ils résultaient d'une réelle absence. Nous avons calculé la vigueur d'activité sur différentes largeurs de fenêtre thermique (1°C, 2°C, 2.5°C et 3°C). Les résultats les plus cohérents ont été obtenus pour la largeur 2,5°C, qui offrait un bon compromis entre les deux catégories de visite (sans et avec observations). Cependant, nous n'avons pas obtenu une

courbe en forme de cloche, similaire à la vigueur d'activité définie dans [Gunderson et Leal, 2016]. Nos données sont trop peu nombreuses pour réaliser cette nouvelle modélisation. Cette hypothèse pourra être testée avec plus de travail théorique et davantage de données empiriques d'abondance.

### 3.5 Conclusion

L'approche présentée montre qu'avec un simple protocole d'abondance et des relevés de température, il est possible de modéliser la probabilité d'activité pour une espèce ectotherme. Elle ne prend pas en compte la vigueur d'activité comme dans [Gunderson et Leal, 2016], mais elle détermine la proportion corrigée d'individus actifs et la met facilement en relation avec la température corporelle, sans qu'il soit nécessaire de capturer des individus, comme cela est habituellement fait. Ainsi, cette approche est très adaptée aux espèces menacées et craintives, dont la capture est risquée et à celles difficilement étudiées en laboratoire. Elle permet également l'utilisation opportuniste de données non dédiées à cet usage, très fréquemment collectées dans les études en écologie. Les protocoles d'abondance sont nombreux et réalisés par un ensemble de structures, telles que les associations Cistude Nature ou Naturemp ou le programme européen Enetwild par exemple. Pour la mettre en œuvre, il suffit de disposer de données répétées de comptage dans l'espace et dans le temps et de la mesure de la température de l'air pour chaque session de comptage, ce qui est souvent réalisé car la température est une covariable d'échantillonnage. Pour modéliser la relation entre la température de l'air et la température opérante, il suffit de déployer, *a minima*, un modèle biomimétique et une sonde enregistreuse de la température de l'air. Ainsi, notre approche peut être utilisée facilement, à moindre coût, par un public large.

Afin d'améliorer la modélisation de la probabilité d'activité, nous recommandons de renforcer le protocole d'abondance avec plus de visites et de sites et de modéliser la relation entre les températures de l'air et les températures opérantes pour chaque site. Nous soulevons aussi la pertinence de l'utilisation de modèles asymétriques pour mieux modéliser les probabilités associées à des températures élevées. La méthode, telle que proposée, identifie la fenêtre thermique sur laquelle les individus sont observables et non la fenêtre sur laquelle ils sont actifs, au sens écophysiologique strict. Elle permet néanmoins d'estimer la probabilité d'activité en fonction de la température corporelle ainsi que la température optimale. Nous soulignons que notre approche fonctionne si la détection dépend de l'activité. Ainsi, la méthode peut être utilisée pour toutes les espèces qui se cachent lorsque la température est inadaptée à leur activité, ce qui est le cas de toutes les petites espèces ectothermes.

Notre étude contribue à l'amélioration des connaissances sur l'activité et la physiologie des ectothermes. Elle ouvre la voie à une meilleure utilisation empirique du concept de vigueur d'activité efficace, développé par [Gunderson et Leal, 2016], dans le sens où elle simplifie son application. Elle facilite aussi la définition de l'activité comme une grandeur continue et permet d'intégrer les variations de la température corporelle dans le calcul du temps d'activité. Enfin, en calculant facilement l'activité comme une grandeur continue, les modèles mécanistiques de répartition d'espèces, fondés sur le temps d'activité, sont améliorés.

Pour assurer la reproductibilité de ce travail, l'ensemble des analyses a été conduit dans un projet R, versionné et organisé selon les normes en écologie. Les données, les fonctions, les scripts et les outputs seront prochainement disponibles sur GitHub.

### 3.6 Références

- Angilletta, Michael J. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology*, 31(7), p. 541–545, Octobre 2006. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456506000805>. 87
- Angilletta, Michael J., Niewiarowski, Peter H., et Navas, Carlos A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4), p. 249–268, Août 2002. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456501000948>. 79
- Arribas, Oscar J. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, 22(3), p. 145–166, 2009. 79, 83, 94
- Attias, Nina, Oliveira-Santos, Luiz Gustavo Rodrigues, Fagan, William F., et Mourão, Guilherme. Effects of air temperature on habitat selection and activity patterns of two tropical imperfect homeotherms. *Animal Behaviour*, 140, p. 129–140, Juin 2018. ISSN 00033472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347218301209>. 79
- Barlow, Jay. Cetacean Abundance in the California Current Estimated from a 2008 Ship-based Line-transect Survey. Rapport technique, 2010. 91
- Barry-Macaulay, D., Bouazza, A., Singh, R.M., Wang, B., et Ranjith, P.G. Thermal conductivity of soils and rocks from the Melbourne (Australia) region. *Engineering Geology*, 164, p. 131–138, Septembre 2013. ISSN 00137952. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S001379521300210X>. 92
- Berger, Vance W. et Zhang, Jialu. Structural Zeros. Dans *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science*, Everitt, Brian S. et Howell, David C. (éditeurs), page bsa656. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, Octobre 2005. ISBN 978-0-470-86080-9 978-0-470-01319-9. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/0470013192.bsa656>. 95
- Berrar, Daniel. Cross-Validation. Dans *Encyclopedia of Bioinformatics and Computational Biology*, pages 542–545. Elsevier, 2019. ISBN 978-0-12-811432-2. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978012809633820349X>. 87
- Berroneau, Matthieu. Guide des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2015. 91
- Berroneau, Matthieu, D'Amico, Frank, Fournier, Audrey, Desvaux, Baptiste, et Chazal, Romain. Trois années de suivi des populations françaises de *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993 (Amphibia : Ranidae) : premières estimations d'abondance des têtards. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 156, p. 31–44, 2015. 85



- Blasco-Moreno, Anabel, Pérez-Casany, Marta, Puig, Pedro, Morante, Maria, et Castells, Eva. What does a zero mean? Understanding false, random and structural zeros in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(7), p. 949–959, Juillet 2019. ISSN 2041-210X, 2041-210X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.13185>. 87, 91, 93, 95
- Blouin-Demers, Gabriel et Nadeau, Patrick. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behaviour. *Ecology*, 86(3), p. 560–566, Mars 2005. ISSN 0012-9658. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/04-1403>. 79
- Brana, Florentino. Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 1, p. 544–549, 1991. 80
- Brana, Florentino. Shifts in Body Temperature and Escape Behaviour of Female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*, 66(2), p. 216–222, 1993. 79
- Burnham, Kenneth P., Anderson, David Raymond, et Burnham, Kenneth P. *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. Springer, New York, 2nd ed édition, 2002. ISBN 978-0-387-95364-9. OCLC : ocm48557578. 85
- Busask, Stephen D. et Visnaw, Jeanne A. Observations on the natural history of *Lacerta lepida* in Cádiz Province, Spain. *Amphibia-Reptilia*, 10(3), p. 201–213, Janvier 1989. 79
- Bötsch, Yves, Jenni, Lukas, et Kéry, Marc. Field evaluation of abundance estimates under binomial and multinomial N-mixture models. *Ibis*, page ibi.12802, Décembre 2019. ISSN 0019-1019, 1474-919X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ibi.12802>. 83
- Caetano, Gabriel H. O., Santos, Juan C., Godinho, Leandro B., Cavalcante, Vitor H. G. L., Diele-Viegas, Luisa M., Campelo, Pedro H., Martins, Lidia F., Oliveira, Alan F. S., Alvarenga, Júlio M., Wiederhecker, Helga C., de Novaes e Silva, Verônica, Werneck, Fernanda P., Miles, Donald B., Colli, Guarino R., et Sinervo, Barry R. Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. *Oikos*, Avril 2020. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.07123>. 79, 80
- Calambokidis, John et Barlow, Jay. Abundance of blue and humpback whales estimated by capture-recapture and line-transect methods. *Marine Mammal Science*, 20(1), p. 63–85, Janvier 2004. ISSN 0824-0469, 1748-7692. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01141.x>. 82
- Camacho, Agustín et Rusch, Travis W. Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards. *Journal of Thermal Biology*, 68, p. 63–72, Août 2017. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456516303205>. 79
- Carey, Cayelan C., Ward, Nicole K., Farrell, Kaitlin J., Lofton, Mary E., Krinos, Arianna I., McClure, Ryan P., Subratie, Kensworth C., Figueiredo, Renato J., Doubek, Jonathan P., Hanson, Paul C., Papadopoulos, Philip, et Arzberger, Peter. Enhancing collaboration between ecologists and computer scientists : lessons learned and recommendations forward. *Ecosphere*, 10(5), Mai 2019. ISSN 2150-8925, 2150-8925. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecs2.2753>. 85

- Carneiro, Diana. *Assessing Ecophysiological Traits and Distribution Patterns of Two Podarcis Species in NE Iberia*. PhD thesis, Faculty of Biology, Research Center in Biodiversity and Genetic Resources, Porto, 2012. 93
- Carretero, Miguel A., Marcos, Elena, et Prado, Pablo de. Intraspecific variation of preferred temperatures in the NE form of *Podarcis hispanica*. Dans *Mainland and insular lacertid lizards : a mediterranean perspective*. Firenze university press édition, 2006. ISBN 978-88-8453-523-8. 93, 94
- Ceia-Hasse, Ana, Sinervo, Barry, Vicente, Luís, et Pereira, Henrique M. Integrating eco-physiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), p. 679–688, Juillet 2014. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x>. 79
- Chan, Shelley H.M., Loke, Lynette H.L., Crickenberger, Sam, et Todd, Peter A. Robone-rite : A low-cost biomimetic temperature logger to monitor operative temperatures of a common gastropod (*Nerita* spp.) in tropical urban seascapes. *HardwareX*, 6, p. e00075, Octobre 2019. ISSN 24680672. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2468067219300252>. 84
- Chen, Chung et Liu, Lon-Mu. Forecasting time series with outliers. *Journal of Forecasting*, 12(1), p. 13–35, Janvier 1993. ISSN 02776693, 1099131X. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/for.3980120103>. 93
- Cho, W.J., Kwon, S., et Choi, J.W. The thermal conductivity for granite with various water contents. *Engineering Geology*, 107(3-4), p. 167–171, Août 2009. ISSN 00137952. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0013795209001434>. 92
- Couturier, Thibaut, Cheylan, Marc, Bertolero, Albert, Astruc, Guillelme, et Besnard, Au-rien. Estimating abundance and population trends when detection is low and highly variable : A comparison of three methods for the Hermann's tortoise : Three Methods for Estimating *T. hermanni* Abundance. *The Journal of Wildlife Management*, 77(3), p. 454–462, Avril 2013. ISSN 0022541X. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/jwmg.499>. 85
- Dennis, Emily B., Morgan, Byron J.T., et Ridout, Martin S. Computational aspects of N-mixture models : Computational Aspects of N-Mixture Models. *Biometrics*, 71(1), p. 237–246, Mars 2015. ISSN 0006341X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/biom.12246>. 85
- Duarte, Adam, Adams, Michael J., et Peterson, James T. Fitting N-mixture models to count data with unmodeled heterogeneity : Bias, diagnostics, and alternative ap-proaches. *Ecological Modelling*, 374, p. 51–59, Avril 2018. ISSN 03043800. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380018300607>. 83, 85, 92
- Dénes, Francisco V., Silveira, Luís Fábio, et Beissinger, Steven R. Estimating abundance of unmarked animal populations : accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(5), p. 543–556, Mai 2015. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12333>. 91, 93
- Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Barrios-Montiel, R., Jiménez-Arcos, V.H., Bautista, A., et Bas-tiaans, E. High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the Mes-quite Lizard ( *Sceloporus grammicus* ). *Canadian Journal of Zoology*, 97(8), p. 659–668,

- Août 2019. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjz-2018-0263>. 85
- El-Shaarawi, Abdel H., Zhu, Rong, et Joe, Harry. Modelling species abundance using the Poisson-Tweedie family. *Environmetrics*, 22(2), p. 152–164, Mars 2011. ISSN 11804009. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/env.1036>. 91
- Erbakanov, Lenko, Atanassov, Krassimir, et Sotirov, Sotir. Generalized Net Model of a Body Temperature Data Logger Embedded System. *International Journal Bioautomation*, 19 (2), p. 237–244, Juin 2015. 84
- Ferri-Yáñez, Francisco. *Thermoregulation and use of Microhabitat by Timon lepidus*. PhD thesis, International Institute for Geo-information Science and Earth Observation, Enschede, 2007. 80, 83, 86, 92, 94
- Ficetola, Gentile Francesco, Barzaghi, Benedetta, Melotto, Andrea, Muraro, Martina, Lunghi, Enrico, Canedoli, Claudia, Lo Parrino, Elia, Nanni, Veronica, Silva-Rocha, Iolanda, Urso, Arianna, Carretero, Miguel Angel, Salvi, Daniele, Scali, Stefano, Scari, Giorgio, Pennati, Roberta, Andreone, Franco, et Manenti, Raoul. N-mixture models reliably estimate the abundance of small vertebrates. *Scientific Reports*, 8(1), p. 10357, Décembre 2018. ISSN 2045-2322. URL <http://www.nature.com/articles/s41598-018-28432-8>. 82, 83, 92
- Fiske, Ian et Chandler, Richard. Unmarked : An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(10), 2011. ISSN 1548-7660. URL <http://www.jstatsoft.org/v43/i10/>. 85
- Fiske, Ian et Chandler, Richard. Overview of unmarked, an R package for the analysis of data from unmarked animals. Rapport technique, 2019. 85
- Giordani, Paolo, Kohn, Robert, et van Dijk, Dick. A unified approach to nonlinearity, structural change, and outliers. *Journal of Econometrics*, 137(1), p. 112–133, Mars 2007. ISSN 03044076. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304407606000406>. 93
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. Patterns of Thermal Constraint on Ectotherm Activity. *The American Naturalist*, 185(5), p. 653–664, Mai 2015. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/680849>. 80, 81, 82, 93, 94
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. A conceptual framework for understanding thermal constraints on ectotherm activity with implications for predicting responses to global change. *Ecology Letters*, 19(2), p. 111–120, Février 2016. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12552>. 79, 80, 81, 82, 87, 93, 95, 96
- Guélat, Jérôme et Kéry, Marc. Effects of spatial autocorrelation and imperfect detection on species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(6), p. 1614–1625, Juin 2018. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12983>. 91
- Helmuth, Brian, Choi, Francis, Matzelle, Allison, Torossian, Jessica L., Morello, Scott L., Mislán, K.A.S., Yamane, Lauren, Strickland, Denise, Szathmary, P. Lauren, Gilman, Sarah E., Tockstein, Alyson, Hilbish, Thomas J., Burrows, Michael T., Power, Anne Marie, Gosling, Elizabeth, Mieszkowska, Nova, Harley, Christopher D.G., Nishizaki, Mi-

- chael, Carrington, Emily, Menge, Bruce, Petes, Laura, Foley, Melissa M., Johnson, Angela, Poole, Megan, Noble, Mae M., Richmond, Erin L., Robart, Matt, Robinson, Jonathan, Sapp, Jerod, Sones, Jackie, Broitman, Bernardo R., Denny, Mark W., Mach, Katharine J., Miller, Luke P., O'Donnell, Michael, Ross, Philip, Hofmann, Gretchen E., Zippay, Mackenzie, Blanchette, Carol, Macfarlan, J.A., Carpizo-Ituarte, Eugenio, Ruttenberg, Benjamin, Peña Mejía, Carlos E., McQuaid, Christopher D., Lathlean, Justin, Monaco, Cristián J., Nicastro, Katy R., et Zardi, Gerardo. Long-term, high frequency in situ measurements of intertidal mussel bed temperatures using biomimetic sensors. *Scientific Data*, 3(1), p. 160087, Décembre 2016. ISSN 2052-4463. URL <http://www.nature.com/articles/sdata201687>. 84
- Herrando-Pérez, Salvador, Ferri-Yáñez, Francisco, Monasterio, Camila, Beukema, Wouter, Gomes, Verónica, Belliure, Josabel, Chown, Steven L., Vieites, David R., et Araújo, Miguel B. Intraspecific variation in lizard heat tolerance alters estimates of climate impact. *Journal of Animal Ecology*, 88(2), p. 247–257, Février 2019. ISSN 00218790. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12914>. 94
- Hodge, Victoria et Austin, Jim. A Survey of Outlier Detection Methodologies. *Artificial Intelligence Review*, 22(2), p. 85–126, Octobre 2004. ISSN 0269-2821. URL <http://link.springer.com/10.1023/B:AIRE.0000045502.10941.a9>. 93
- Hugon, Florèn, Liquet, Benoit, et D'Amico, Frank. Multi-Site and Multi-Year Remote Records of Operative Temperatures with Biomimetic Loggers Reveal Spatio-Temporal Variability in Mountain Lizard Activity and Persistence Proxy Estimates. *Remote Sensing*, 12(18), p. 2908, Septembre 2020. ISSN 2072-4292. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/12/18/2908>. 84, 85, 92
- Joseph, Liana N., Elkin, Ché, Martin, Tara G., et Possingham, Hugh P. Modeling abundance using N-mixture models : the importance of considering ecological mechanisms. *Ecological Applications*, 19(3), p. 631–642, Avril 2009. ISSN 1051-0761. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/07-2107.1>. 83, 91
- Kacoliris, Federico P., Berkunsky, Igor, et Williams, Jorge D. Methods for Assessing Population Size in Sand Dune Lizards (*Liolaemus Multimaculatus*). *Herpetologica*, 65(2), p. 219–226, Juin 2009. ISSN 0018-0831, 1938-5099. URL <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1655/08-036R1.1>. 82
- Kandel, Sean, Paepcke, Andreas, Hellerstein, Joseph, et Heer, Jeffrey. Wrangler : interactive visual specification of data transformation scripts. Dans *Proceedings of the 2011 annual conference on Human factors in computing systems - CHI '11*, page 3363, Vancouver, BC, Canada, 2011. ACM Press. ISBN 978-1-4503-0228-9. URL <http://dl.acm.org/citation.cfm?doid=1978942.1979444>. 85
- Kellner, Kenneth F. et Swihart, Robert K. Accounting for Imperfect Detection in Ecology : A Quantitative Review. *PLoS ONE*, 9(10), p. e111436, Octobre 2014. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0111436>. 83
- Kermorvant, Claire, Caill-Milly, Nathalie, D'Amico, Frank, Bru, Noëlle, Sanchez, Florence, Lissardy, Muriel, et Brown, Jennifer. Optimization of a survey using spatially balanced sampling : a single-year application of clam monitoring in the Arcachon Bay (SW France). *Aquatic Living Resources*, 30, p. 37, 2017. ISSN 1765-2952. URL <http://www.alr-journal.org/10.1051/alr/2017036>. 91

- Kermorvant, Claire, D'Amico, Frank, Bru, Noëlle, Caill-Milly, Nathalie, et Robertson, Blair. Spatially balanced sampling designs for environmental surveys. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(8), p. 524, Août 2019. ISSN 0167-6369, 1573-2959. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10661-019-7666-y>. 91
- Kern, P., Cramp, R. L., et Franklin, C. E. Physiological responses of ectotherms to daily temperature variation. *Journal of Experimental Biology*, 218(19), p. 3068–3076, Octobre 2015. ISSN 0022-0949, 1477-9145. URL <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.123166>. 83
- Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibargüengoytía, N.R., et Sinervo, B. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), p. 49–59, Janvier 2016. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjz-2015-0024>. 80
- Mallard, Fanny. Tome II : Protocoles d'échantillonnage des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2016. 84
- Mallard, Fanny. Tome IV : Ajustement des protocoles d'échantillonnage et analyses exploratoires des indicateurs du CC en NA, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2017. 91
- Martin, Tara G., Wintle, Brendan A., Rhodes, Jonathan R., Kuhnert, Petra M., Field, Scott A., Low-Choy, Samantha J., Tyre, Andrew J., et Possingham, Hugh P. Zero tolerance ecology : improving ecological inference by modelling the source of zero observations : Modelling excess zeros in ecology. *Ecology Letters*, 8(11), p. 1235–1246, Novembre 2005. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2005.00826.x>. 93
- Mateo, José A. Lagarto ocelado – *Timon lepidus* (Daudin, 1802). Dans *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2011. 80, 94
- McMunn, Marshall S. Predicted asymmetrical effects of warming on nocturnal and diurnal ectotherms. preprint, Ecology, Octobre 2018. URL <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/441501>. 79
- Michener, William K. et Jones, Matthew B. Ecoinformatics : supporting ecology as a data-intensive science. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(2), p. 85–93, Février 2012. ISSN 01695347. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534711003399>. 85
- Nichols, James D., Thomas, Len, et Conn, Paul B. Inferences About Landbird Abundance from Count Data : Recent Advances and Future Directions. Dans *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, Thomson, David L, Cooch, Evan G., et Conroy, Michael J. (éditeurs), pages 201–235. Springer US, Boston, MA, 2009. ISBN 978-0-387-78150-1 978-0-387-78151-8. URL [http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-78151-8\\_9](http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-78151-8_9). 82

- Ortega, Zaida, Mencía, Abraham, et Pérez-Mellado, Valentín. The peak of thermoregulation effectiveness : Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, *Iberolacerta bonnali* (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 56, p. 77–83, Février 2016. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456515301637>. 86, 92
- Pottier, Gilles. Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali*, 2013 - 2017, 2012. 80, 83
- Pérez-Mellado, Valentín. Activity and thermoregulation patterns in two species of Lacertidae : *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) and *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884). *Sciences Biologiques*, 5, 1983. 94
- Pérez-Mellado, Valentín. Datos sobre *Lacerta monticola* en el oeste del Sistema Central. *Acta Vertebrata*, 9, p. 107–129, 1982. 80
- Rossmann, Sam, Yackulic, Charles B., Saunders, Sarah P., Reid, Janice, Davis, Ray, et Zipkin, Elise F. Dynamic N-occupancy models : estimating demographic rates and local abundance from detection-nondetection data. *Ecology*, 97(12), p. 3300–3307, Décembre 2016. ISSN 00129658. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecy.1598>. 91
- Royle, J. Andrew. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, 60(1), p. 108–115, Mars 2004. ISSN 0006-341X, 1541-0420. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>. 83
- Royle, J. Andrew et Nichols, James D. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, 84(3), p. 777–790, Mars 2003. ISSN 0012-9658. URL [http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0777:EAFRPA\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658(2003)084[0777:EAFRPA]2.0.CO;2). 83, 85, 91
- Rozen-Rechels, David, Farigoule, Pauline, Agostini, Simon, Badiane, Arnaud, Meylan, Sandrine, et Le Galliard, Jean-François. Short-term change in water availability influences thermoregulation behaviours in a dry-skinned ectotherm. *Journal of Animal Ecology*, 89(9), p. 2099–2110, Septembre 2020. ISSN 0021-8790, 1365-2656. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2656.13279>. 82
- Ruiz de Infante Anton, J., Rotger, A., Igual, J. M., et Tavecchia, G. Estimating lizard population density : an empirical comparison between line-transect and capture-recapture methods. *Wildlife Research*, 40(7), p. 552, 2013. ISSN 1035-3712. URL <http://www.publish.csiro.au/?paper=WR13127>. 82
- Saunders, Sarah P., Ries, Leslie, Oberhauser, Karen S., Thogmartin, Wayne E., et Zipkin, Elise F. Local and cross-seasonal associations of climate and land use with abundance of monarch butterflies *Danaus plexippus*. *Ecography*, 41(2), p. 278–290, Février 2018. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ecog.02719>. 83
- Schoener, Thomas W. Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. *Ecology*, 51(3), p. 408–418, Mai 1970. ISSN 00129658. URL <http://doi.wiley.com/10.2307/1935376>. 83

- Si, Xingfeng, Cadotte, Marc W., Zhao, Yuhao, Zhou, Haonan, Zeng, Di, Li, Jiaqi, Jin, Tinghao, Ren, Peng, Wang, Yanping, Ding, Ping, et Tingley, Morgan W. The importance of accounting for imperfect detection when estimating functional and phylogenetic community structure. *Ecology*, 99(9), p. 2103–2112, Septembre 2018. ISSN 00129658. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecy.2438>. 83
- Sinclair, Brent J., Marshall, Katie E., Sewell, Mary A., Levesque, Danielle L., Willett, Christopher S., Slotsbo, Stine, Dong, Yunwei, Harley, Christopher D. G., Marshall, David J., Helmuth, Brian S., et Huey, Raymond B. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19(11), p. 1372–1385, Novembre 2016. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12686>. 79
- Sinervo, B., Mendez-de-la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M. L., Meza-Lazaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibarquengoytia, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J., et Sites, J. W. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), p. 894–899, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1184695>. 79, 80, 82, 84
- Spieß, Andrej-Nikolai. Package "propagate", 2018. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/propagate/propagate.pdf>. 87
- Thompson, S. K., Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., et Laake, J. L. Distance Sampling : Estimating Abundance of Biological Populations. *Biometrics*, 50(3), p. 891, Septembre 1994. ISSN 0006341X. URL <https://www.jstor.org/stable/2532812?origin=crossref>. 82
- Tu, Wanzhu. Zero-Inflated Data. Dans *Encyclopedia of Environmetrics*, El-Shaarawi, Abdel H. et Piegorisch, Walter W. (éditeurs), page vaz000g. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, Septembre 2006. ISBN 978-0-471-89997-6 978-0-470-05733-9. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/9780470057339.vaz000g>. 83, 91
- Upton, Graham et Cook, Ian. *A Dictionary of Statistics*. Oxford University Press, 2 édition, Janvier 2008. ISBN 978-0-19-954145-4. URL <http://www.oxfordreference.com/view/10.1093/acref/9780199541454.001.0001/acref-9780199541454>. 85
- Vicente Liz, André, Santos, Vinicius, Ribeiro, Talita, Guimarães, Murilo, et Verrastro, Laura. Are lizards sensitive to anomalous seasonal temperatures? Long-term thermobiological variability in a subtropical species. *PLOS ONE*, 14(12), p. e0226399, Décembre 2019. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0226399>. 83
- Vicenzi, Nadia, Ibarquengoytia, Nora, et Corbalán, Valeria. Activity Patterns and Thermoregulation Behavior of the Viviparous Lizard *Phymaturus palluma* in Aconcagua Provincial Park, Argentine Andes. *Herpetologica Conservation and Biology*, 14(2), p. 337–348, 2019. 79, 80, 84, 87, 94
- Wang, Yutao et Feng, Hsi-Yung. Outlier detection for scanned point clouds using majority voting. *Computer-Aided Design*, 62, p. 31–43, Mai 2015. ISSN 00104485. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0010448514002413>. 93

- Wickham, Hadley. Tidy Data. *Journal of Statistical Software*, 59(10), 2014. ISSN 1548-7660. URL <http://www.jstatsoft.org/v59/i10/>. 85
- Wild, Jan, Kopecký, Martin, Macek, Martin, Šanda, Martin, Jankovec, Jakub, et Haase, Tomáš. Climate at ecologically relevant scales : A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, p. 40–47, Avril 2019. ISSN 01681923. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168192318304118>. 84
- Wood, Simon N. Low-Rank Scale-Invariant Tensor Product Smooths for Generalized Additive Mixed Models. *Biometrics*, 62(4), p. 1025–1036, Décembre 2006. ISSN 0006341X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1541-0420.2006.00574.x>. 86
- Zhao, Qing et Royle, J. Andrew. Dynamic N-mixture models with temporal variability in detection probability. *Ecological Modelling*, 393, p. 20–24, Février 2019. ISSN 03043800. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380018304186>. 91
- Zipkin, Elise F, Rossman, Sam, Yackulic, Charles B., Wiens, J. David, Thorson, James T., Davis, Raymond J., et Grant, Evan H. Campbell. Integrating count and detection-nondetection data to model population dynamics. *Ecology*, 98(6), p. 1640–1650, Juin 2017. ISSN 00129658. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecy.1831>. 91





# Chapitre 4

## Variabilité spatio-temporelle du temps d'activité et de l'indice de persistance

Valorisé en partie dans l'article "*Multi-site and multi-year remote records of operative temperatures with biomimetic loggers reveal spatio-temporal variability in mountain lizard activity and persistence proxy estimates*"  
Publié dans le numéro spécial de Remote Sensing "Remote Sensing for Biodiversity and Conservation in Mountain and Polar Regions" en 2020  
DOI : <https://doi.org/10.3390/rs12182908>  
Annexe M

---

### Sommaire

---

<b>4.1 Introduction</b>	<b>109</b>
4.1.1 Variabilité spatio-temporelle du climat	109
4.1.2 L'enregistreur biomimétique, un outil quasiment autonome	109
4.1.3 Étude spatio-temporelle dans les milieux dunaires et montagnards	110
4.1.4 Variabilité spatio-temporelle des températures, étudiée à partir de deux métriques : le temps d'activité et l'indice de persistance	111
4.1.5 Problématique	112
<b>4.2 Matériels et méthodes</b>	<b>112</b>
4.2.1 Espèces étudiées	112
4.2.2 Description des modèles biomimétiques utilisés	112
Caractéristiques techniques	112
Conditions de déploiement, dans l'espace et le temps	113
Contrôle qualité du matériel	114
4.2.3 Enregistrement multi-sites et multi-années des températures opérantes	114
Comparaisons pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle	114
Échantillonnage spatio-temporel des températures opérantes du Lézard de Bonnal	115
Échantillonnage spatio-temporel des températures opérantes du Lézard catalan	116
Échantillonnage spatio-temporel des températures opérantes du Lézard ocellé	118

4.2.4	Calcul du temps d'activité, à partir de VTmin, VTmax et des températures opérantes . . . . .	119
	Choix d'une méthode à deux seuils . . . . .	119
	Mise en équation . . . . .	119
	Détermination de VTmin et VTmax . . . . .	120
4.2.5	Calcul de l'indice de persistance, à partir du temps d'activité total . . . . .	121
	Définition de l'indice de persistance . . . . .	121
	Détermination de HaDaily <sub>ref</sub> et de Tpersist pour chaque espèce . . . . .	122
4.2.6	Analyses statistiques . . . . .	122
<b>4.3</b>	<b>Résultats</b> . . . . .	<b>123</b>
4.3.1	Résultats préliminaires . . . . .	123
	Détermination de VTmin et de HaDaily <sub>ref</sub> pour le Lézard catalan . . . . .	123
	Détermination de HaDaily <sub>ref</sub> pour le Lézard ocellé . . . . .	124
4.3.2	Variabilité inter-répliat . . . . .	125
4.3.3	Variabilité inter-localité . . . . .	126
4.3.4	Variabilité inter-exposition . . . . .	127
4.3.5	Variabilité inter-altitude . . . . .	127
4.3.6	Variabilité inter-site . . . . .	129
4.3.7	Variabilité inter-année . . . . .	130
<b>4.4</b>	<b>Discussion</b> . . . . .	<b>133</b>
4.4.1	Variabilité spatiale liée au micro-habitat . . . . .	133
4.4.2	Variabilité spatiale liée à l'habitat . . . . .	134
4.4.3	Variabilité spatiale liée à la topographie montagnarde . . . . .	134
4.4.4	Variabilité spatiale liée au site . . . . .	136
4.4.5	Variabilité temporelle . . . . .	137
4.4.6	Indice de persistance et viabilité d'une population . . . . .	138
<b>4.5</b>	<b>Conclusion</b> . . . . .	<b>138</b>
<b>4.6</b>	<b>Références</b> . . . . .	<b>139</b>

---

## 4.1 Introduction

### 4.1.1 Variabilité spatio-temporelle du climat

Généralement, lorsque les études traitent des effets statistiques du changement climatique sur la biodiversité, la façon courante et trop simplifiée de les aborder consiste à se fonder uniquement sur la moyenne des températures et à ignorer leur variabilité [Bozinovic et al., 2011; Estay et al., 2011; Vasseur et al., 2014]. Pourtant, le changement climatique entraîne aussi une plus grande variabilité des températures [Rummukainen, 2012]. De nombreuses études reconnaissent l'effet de la variabilité spatio-temporelle, dans la mise en place des réponses de la biodiversité face au changement climatique [Buckley et Huey, 2016; Cahill et al., 2012; Campbell-Staton et al., 2017]. Ce type d'étude est peu menée, principalement en raison de limitations budgétaires. Il convient ainsi de mettre en œuvre de nouvelles approches expérimentales qui faciliteront ces études.

L'étude de la variabilité spatio-temporelle requière la collecte des données à de multiples niveaux spatiaux et temporels. La conception d'études spatio-temporelles est souvent difficile, pour des raisons pratiques - contraintes de terrain, et techniques - analyse des données. Les données sont par essence auto-corrélées et violent donc l'hypothèse de base d'indépendance, ce qui rend leur analyse délicate. Pour réduire les contraintes et faciliter la mise en œuvre pratique de ce type d'étude, nous pouvons déjà utiliser des outils plus appropriés. Ceux-ci permettent de réduire le temps passé sur le terrain, ce qui diminue les coûts en ressources humaines et matérielles [Wang et Gamon, 2019].

### 4.1.2 L'enregistreur biomimétique, un outil quasiment autonome

Au sens large, les outils de télédétection permettent l'acquisition à distance de données concernant un objet sans contact avec celui-ci [Abd Allah et al., 2017; Campbell et Wynne, 2011; Wang et al., 2010]. Ces outils présentent de nombreux avantages, particulièrement intéressants pour la mise en œuvre d'études spatio-temporelles [Rocchini et al., 2019]. L'acquisition à distance permet de réduire les contraintes de terrain liées à l'isolement des sites d'étude, leur difficulté d'accès, les conditions météorologiques, *etcetera* [Abd Allah et al., 2017; Reinisch et al., 2020]. Également, ils fournissent des jeux de données à haute fréquence et de haute qualité, avec une grande efficacité en terme de temps [Rocchini et al., 2018; Wang et Gamon, 2019]. Également, les outils de télédétection mesurent les données toujours selon la même méthode dans le temps et l'espace, ce qui permet une grande reproductibilité des études [Gao et al., 2019; Munafò et al., 2017; Pettoirelli et al., 2014; Rocchini et al., 2019]. Ainsi, l'utilisation d'outils similaires aux outils de télédétection apparaît comme une nouvelle ressource pour étudier la biodiversité animale [Song et al., 2020]. La construction de modèles physiques qui miment l'espèce étudiée permet d'acquérir des données propres à l'espèce [Sinervo et al., 2010]. Le déploiement spatio-temporel de ces modèles, couplés à un enregistreur de données, offre la possibilité de mener, facilement et à moindre coût, des études multi-sites pluri-annuelles.

A l'heure actuelle, les enregistreurs biomimétiques sont les outils les plus utilisés pour collecter des données à distance sur des organismes biologiques. Un enregistreur biomimétique [Chan et al., 2016; Lathlean et al., 2015; Lathlean et McQuaid, 2017], également appelé capteur biomimétique [Chan et al., 2019; Wethey et al., 2011], est composé d'un enregistreur de données et d'un modèle biomimétique. Un enregistreur de données est

un dispositif électronique couplé à au moins une sonde qui mesure automatiquement des quantités physiques à intervalles de temps réguliers [Abd Allah et al., 2017; Erbakanov et al., 2015]. C'est un dispositif discret, miniaturisé, facile à utiliser, qui produit des données fiables à haute fréquence [Nishiomi et al., 2018; Shipley et al., 2018]. La petite taille des sondes permet leur insertion dans des modèles biomimétiques qui imitent les propriétés physiques de l'organisme [Bedi et al., 2019; Helmuth et al., 2016; Wild et al., 2019]. L'enregistreur biomimétique permet de mesurer différents proxys fiables [Chan et al., 2019], un proxy étant une variable mesurable en corrélation avec une variable non mesurable [Upton et Cook, 2008]. Par exemple, l'utilisation d'un enregistreur biomimétique, composé d'un enregistreur de données équipé d'une sonde thermique, insérée dans un modèle biomimétique, permet l'enregistrement d'un proxy de la température corporelle de l'espèce d'étude [Chan et al., 2016]. Cet ensemble est déployé sur le terrain. Les températures sont enregistrées de manière autonome, à intervalles de temps réguliers et stockées dans l'enregistreur de données jusqu'à leur collecte. Comme d'autres outils de télédétection, l'enregistreur biomimétique permet l'acquisition de données à faible coût, tout en garantissant une grande qualité des données enregistrées [McMunn, 2017; Pasquali et al., 2017]. En revanche, à la différence des outils classiques, il est nécessaire de déployer l'équipement sur le terrain puis, le plus souvent, de revenir sur le terrain pour collecter les données stockées. Dans notre étude, nous tirons partie des qualités de cet outil pour mener un suivi spatio-temporel des températures corporelles dans des environnements contraignants. Par abus de langage, l'enregistreur biomimétique est souvent appelé modèle biomimétique, ces deux termes seront utilisés indifféremment l'un de l'autre dans le développement.

### 4.1.3 Étude spatio-temporelle dans les milieux dunaires et montagnards

L'acquisition de données avec un enregistreur biomimétique est une technique non-invasive très appréciée pour l'étude des espèces menacées et discrètes. Leur utilisation, plutôt que le déploiement d'enregistreurs de données directement sur les animaux, permet d'étudier les organismes sans les capturer, évitant ainsi une source majeure de stress et l'effet de capture sur les mesures, nécessitant une correction *a posteriori* [Chan et al., 2019; Lamb et al., 2017]. Également, l'enregistrement indépendant continu permet de mener des études dans des environnements contraignants où les sites d'étude sont difficiles d'accès en termes de localisation et/ou de législation [Beddows et Mallon, 2018; Morley et al., 2019]. Cet outil facilite également l'acquisition de données à long terme en réduisant considérablement la durée des campagnes de terrain [Chan et al., 2016; Gilman et al., 2015]. Les données enregistrées sont plus réalistes que les mesures de laboratoire, plus précises et spécifiques à l'organisme [Chapperon et Seuront, 2011; Tagliarolo et McQuaid, 2016]. Cette technologie permet de capturer l'effet de l'environnement proximal, comme l'humidité du sol et la vitesse du vent, qui peuvent également influencer la température corporelle [Tito et al., 2020]. Les enregistreurs biomimétiques sont fréquemment utilisés en physiologie thermique, pour étudier le stress thermique, la tolérance à la chaleur ou la performance thermique [Gilman et al., 2015; Han et al., 2020; Helmuth et al., 2016; Monaco et al., 2016]. Les données recueillies permettent aussi de mieux comprendre le lien entre le rythme d'activité des espèces, les besoins thermo-hydriques et les conditions environnementales [Jiménez-Robles et De la Riva, 2019; McMunn, 2017].

Les milieux dunaires et montagnards présentent une biodiversité exceptionnelle, avec de nombreuses espèces endémiques, voire emblématiques, comme le Lézard ocellé (*Timon lepidus*, Daudin [1802]), le plus grand lézard d'Europe [Körner, 2004; Mallard, 2016; Tito et al., 2020]. Ces deux milieux sont soumis au changement climatique, plus intensément que les autres milieux. Sur le littoral dunaire, la répartition linéaire des espèces les rend particulièrement sensibles aux modifications du trait de côte, plus importantes et plus fréquentes avec le changement climatique [Carboni et al., 2009; Malavasi et al., 2018]. En montagne, le réchauffement est accéléré à haute altitude, en raison des changements de l'albédo de la neige, des régimes hydriques et des flux de radiations [Pepin et al., 2015]. Ainsi, ces deux milieux sont prioritaires pour la mise en œuvre de politiques de conservation [Elsen et Tingley, 2015]. Le littoral dunaire est classé comme un habitat prioritaire de conservation par la Directive Habitat [Bonte et Hoffmann, 2005]. Une partie des massifs montagneux Pyrénéens bénéficie des politiques de conservation du Parc National des Pyrénées. Les cartographies des sites et paysages protégés en Nouvelle-Aquitaine sont disponibles [ici](#). Bien que ces milieux abritent une grande richesse spécifique, les études abordant la question de la variabilité climatique sur la biodiversité dunaire et montagnarde sont rares. Une étude en montagne illustre la variation du temps d'activité des espèces de lézards en fonction de l'altitude [Jiménez-Robles et De la Riva, 2019]. Cependant, elle ne prend en compte que la variabilité spatiale et écarte la variabilité temporelle, bien qu'elle soit tout aussi importante. Les conditions de terrain contraignantes - sites éloignés, difficulté d'accès (parfois soumis à la législation des parcs ou des réserves naturelles), météo changeante - sont la principale raison avancée [Lehikoinen et al., 2019]. L'enregistreur biomimétique, pour sa facilité de déploiement et son autonomie d'enregistrement, est un outil approprié et puissant pour mener des études spatio-temporelles dans ces milieux, nécessaires pour mieux appréhender l'effet du changement climatique [Viterbi et al., 2013].

#### 4.1.4 Variabilité spatio-temporelle des températures, étudiée à partir de deux métriques : le temps d'activité et l'indice de persistance

Les espèces ectothermes, comme les reptiles, contrôlent leur température interne par leur comportement et leur physiologie [Huey et al., 2009; Theisinger, 2016]. La physiologie thermique d'une espèce ectotherme est modélisée par les courbes de performance thermique et de préférences thermiques (Figures 1.1 et 1.2). La fenêtre de tolérance thermique façonne le profil d'activité des individus [Caetano et al., 2020; Gunderson et Leal, 2015; Sinervo et al., 2010]. Avec l'augmentation en moyenne et en variabilité des températures, la réponse la plus observée est le changement du pattern d'activité quotidien [Theisinger, 2016]. L'enregistrement continu d'un proxy de la température corporelle à l'aide d'enregistreurs biomimétiques permet de calculer le temps d'activité des espèces étudiées selon leur physiologie thermique [Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010]. Nous rappelons, comme précisé en introduction générale, que le temps d'activité est le temps engagé dans des comportements dynamiques, tels que la chasse, la recherche d'un partenaire sexuel ou encore les déplacements [Arribas, 2009; Ferri-Yáñez, 2007; Pérez-Mellado, 1983]. Le temps d'activité étant positivement corrélé au succès reproducteur de la population, il peut être utilisé pour évaluer sa viabilité [Keogh et al., 2012]. Cependant, aucune relation statistique explicite n'a été pour le moment établie. Sinervo et al. [2010] ont utilisé un seuil de temps d'inactivité pour définir la persistance ou l'extinction. Cette méthode, utilisée dans de nombreux articles [Ceia-Hasse et al., 2014; Kubisch et al., 2016] ne permet

pas de calculer la probabilité d'extinction, plus pertinente pour modéliser la répartition. Nous proposons dans ce chapitre la définition d'un indice de persistance, fondé sur le temps d'activité, pour qualifier l'état de conservation des populations.

#### 4.1.5 Problématique

Comme explicité précédemment, la variabilité, qu'elle soit spatiale ou temporelle, est insuffisamment prise en compte dans les études sur la biodiversité, alors qu'elle joue un rôle majeur dans la mise en œuvre des réponses biologiques au changement climatique. Notre objectif premier est de quantifier l'effet de la variabilité spatio-temporelle sur le temps d'activité et l'indice de persistance. En second temps, nous démontrerons l'importance de sa prise en compte pour mener des politiques de conservation plus adaptées. Les hypothèses suivantes sont avancées. Les temps d'activité et les indices de persistance seraient différents selon l'exposition et l'altitude des sites d'étude. Ces deux paramètres pourraient également varier entre et au sein des sites, en raison de l'habitat et du microclimat généré par le micro-habitat. Enfin, la variabilité thermique serait également inter-annuelle. Cette diversité environnementale pourrait fournir des lieux de refuge, où le micro-habitat tamponnerait la hausse des températures [García et al., 2020]. Pour tester ces hypothèses, nous avons mesuré la température opérante à l'aide de modèles biomimétiques, déployés sur plusieurs sites et années, pour trois espèces de lézards. Puis, nous avons calculé le temps d'activité et l'indice de persistance. Enfin, nous avons réalisé une analyse statistique, en conduisant des tests d'égalité de médiane, pour évaluer la variabilité spatiale à différents niveaux - inter-répliat, inter-localité, inter-exposition, inter-altitude, inter-site - et la variabilité temporelle inter-annuelle. La nouveauté de cette étude réside en l'étude de la variabilité spatio-temporelle grâce au déploiement de modèles biomimétiques, ceci par l'intermédiaire d'un nouvel indice, l'indice de persistance. Sur la base de notre cas d'étude, nous démontrons l'intérêt des études multi-sites et multi-années et la pertinence de l'indice de persistance.

## 4.2 Matériels et méthodes

### 4.2.1 Espèces étudiées

Trois espèces de lézards sont étudiées, deux espèces montagnardes, le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*, [Lantz, 1927]), le Lézard catalan (*Podarcis liolepis*, [Boulenger, 1905]) et une espèce dunaire, le Lézard ocellé (*Timon lepidus*, [Daudin, 1802]). La description des espèces d'étude a été réalisée dans les sections 1.6.2, 1.6.3 et 1.6.4. Les températures opérantes ( $T_e$ ), données empiriques nécessaires au calcul du temps d'activité, sont enregistrées avec des enregistreurs biomimétiques, plus communément appelés modèles biomimétiques.

### 4.2.2 Description des modèles biomimétiques utilisés

#### Caractéristiques techniques

Les modèles biomimétiques sont associés à des enregistreurs de données HOBO U23-003 ONSET®, qui permettent de mesurer des températures extérieures puisqu'ils sont étanches (Fiche technique). Leur plage de fonctionnement est de -40 à 100°C, ce qui

couvre les fenêtres de tolérance thermiques des trois lézards étudiés (Lézard de Bonnal :  $CT_{min} = 6,1^{\circ}C$  and  $CT_{max} = 42,2^{\circ}C$ , travaux non publiés, étude d'individus capturés sur Anglas par Barry Sinervo; Lézard catalan :  $CT_{min} = 10,5^{\circ}C$  and  $CT_{max} = 43,2^{\circ}C$ , travaux non publiés, étude d'individus capturés sur le chemin de la Mâtre par Barry Sinervo et Lézard ocellé :  $CT_{max} = 41,5^{\circ}C$  [Mateo, 2011]). Les sondes thermiques de ces enregistreurs de données sont fines, ce qui facilite leur insertion dans les modèles biomimétiques. Les modèles biomimétiques sont des tubes en PVC de la même taille que les lézards étudiés et ayant les mêmes propriétés thermiques. Pour les lézards de montagne, les modèles mesurent 55 millimètres de long et ont un diamètre de 15 millimètres. Pour le Lézard ocellé, les modèles mesurent 20 centimètres de long et ont un diamètre de 4 centimètres (Figure 4.1). Pour collecter les températures opérantes, les enregistreurs ont été connectés à l'ordinateur à l'aide d'une navette portable HOBO®. La description de cet outil est davantage détaillée en section 6.2 de Hugon et al. [2020], voir Annexe M.



FIGURE 4.1 – Modèles biomimétiques déployés sur le site d'Anglas, habitat du Lézard de Bonnal (à gauche) et sur le site de Contis, habitat du Lézard ocellé (à droite). Crédit photographique : Florèn HUGON.

### Conditions de déploiement, dans l'espace et le temps

Les modèles biomimétiques mesurent la température opérante, un proxy de la température corporelle du lézard, sous l'hypothèse que l'individu reste là où le modèle a été déployé [Grbac et Bauwens, 2001; Huey et al., 2012; Sinervo et al., 2018]. En réalité, les individus présentent des comportements de thermorégulation adaptatifs, pour éviter les températures trop basses ou trop élevées et se déplacent dans leur habitat [Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010]. Cette méthodologie permet de quantifier les heures d'activité, lorsque l'individu est ni dans son refuge, ni en comportement de lézardage, et les heures d'inactivité, contraintes par des températures corporelles en dehors de la fenêtre de tolérance thermique [Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010]. Ainsi, il est important de déployer les modèles sur les zones d'insolation des lézards, par exemple sur des éboulis plutôt que sur la pelouse, pour les Lézards de Bonnal et catalan. Pour permettre l'étude de la variabilité du temps d'activité au cours de la période de reproduction, les modèles sont déployés sur cette période, définie du début des accouplements jusqu'aux dernières pontes [Arribas, 2009]. Afin de faciliter les comparaisons, nous avons défini une période de reproduction commune à tous les sites et à toutes les années pour une même espèce. Pour le Lé-



zard de Bonnal, la période de reproduction commence à la mi-juin sur Anglas et Arrious et à la mi-juillet sur Peyreget (site le plus haut des trois), nous avons décidé d'une date commune au 15 juillet. Pour le Léopard catalan, c'est le site de Mendive qui est limitant, avec des premiers accouplements qui se produiraient à partir de la mi-avril, plutôt que début avril comme sur le chemin de la Mâtore. La date commune du début de la période de reproduction a été décidée au 18 avril. Selon les espèces, l'enregistrement des données est effectué à une fréquence de 10, 15 ou 30 minutes. Cette fréquence résulte d'un compromis entre la capture fine des variations environnementales et la capacité de stockage du matériel. Les périodes de reproduction, la fréquence des enregistrements ainsi que la longueur des séries temporelles obtenues sont synthétisées dans le Tableau 4.1. Un complément sur la mise en pratique du déploiement des modèles biomimétiques est disponible dans les sections 6.3 et 6.4 de Hugon et al. [2020], voir Annexe M.

	<b>Période reproduction</b>	<b>Fréquence enregistrement</b>	<b>Longueur série Te</b>
Bonnal	15.07 - 02.09, 50 jours	10 min, 144 données/jour	7200 mesures
Catalan	18.04 - 30.06, 74 jours	10 ou 30 min*, 144 ou 48 données/jour	10656 ou 3552 mesures
Ocellé	04.04 - 29.06, 87 jours	15 min, 96 données/jour	8352 mesures

TABLEAU 4.1 – Séries temporelles des températures opérantes (Te). Les périodes de reproduction sont définies à partir des données de la littérature (voir 1.6.2, 1.6.3 et 1.6.4). \* La fréquence d'enregistrement est 30 minutes pour les modèles déployés sur le chemin de la Mâtore en 2019, sinon elle est égale à 10 minutes.

### Contrôle qualité du matériel

Le contrôle qualité des enregistrements est l'une des clés de réussite d'un déploiement massif pour quantifier la variabilité. Avant chaque période de déploiement, la fiabilité de la sonde de l'enregistreur de données a été vérifiée. Les enregistrements de températures, par les différentes sondes qui devaient être déployées, ont été lancés en même temps pendant trois jours, dans les mêmes conditions environnementales contrôlées. La comparaison des séries obtenues permet d'identifier les possibles erreurs dans les enregistrements et de quantifier l'éventuelle dérive Kubisch et al. [2016]. Ici, les différences observées résultaient uniquement du niveau de précision des capteurs des enregistreurs de données, 0,21°C pour les températures comprises entre 0°C et 50°C et de la dérive potentielle, inférieure à 0,1°C par an (Voir fiche technique U23-003).

### 4.2.3 Enregistrement multi-sites et multi-années des températures opérantes

#### Comparaisons pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle

Afin de quantifier la variabilité spatio-temporelle du temps d'activité et de l'indice de persistance, les températures opérantes sont enregistrées sur différents sites et années. Le suivi sur les sites du Léopard de Bonnal et du Léopard catalan a permis l'étude de tous les niveaux de variabilités, inter-répliat, inter-localité, inter-exposition, inter-altitude, inter-site et inter-année. Le suivi sur les sites du Léopard ocellé a permis l'étude de la variabilité

intra-site, inter-site et inter-année. L'ensemble des comparaisons pour l'étude de la variabilité est détaillée dans le Tableau 4.2. Le détail des déploiements est explicité dans les sous sections suivantes. Les séries temporelles des températures opérantes au cours de la période de reproduction sont représentées en Annexes J, K et L.

<b>Inter-réplicat</b>	
Bonnal	An <sub>1</sub> vs An <sub>2</sub> en 2017, 2018 et 2019 et Ar <sub>1</sub> vs Ar <sub>2</sub> en 2019, 3+1 comparaisons
Catalan	MB <sub>1</sub> vs MB <sub>2</sub> et MH <sub>1</sub> vs MH <sub>2</sub> , en 2018 et 2019, 2*2 comparaisons
<b>Inter-localité</b>	
Catalan	Ma <sub>AV</sub> vs Ma <sub>AM</sub> , en 2018 et 2019, 2 comparaisons
Ocellé	Tarnos <sub>SA</sub> vs Tarnos <sub>HE</sub> , en 2015, 1 comparaison
<b>Inter-exposition</b>	
Bonnal	NH vs SH et NB vs SB en 2017, 2018 et 2019, 2*3 comparaisons
<b>Inter-altitude</b>	
Bonnal	NH vs NB et SH vs SB en 2017, 2018 et 2019, 2*3 comparaisons
Catalan	MH <sub>1</sub> et MH <sub>2</sub> vs MB <sub>1</sub> et MB <sub>2</sub> en 2018 et 2019, 2*4 comparaisons
<b>Inter-site</b>	
Bonnal	P vs An <sub>1</sub> vs An <sub>2</sub> vs Ar <sub>1</sub> vs Ar <sub>2</sub> , en 2019, 8 comparaisons
Catalan	Ma <sub>AV</sub> vs MH <sub>1</sub> MH <sub>2</sub> et Ma <sub>AM</sub> vs MB <sub>1</sub> MB <sub>2</sub> en 2018 et 2019, 2*4 comparaisons
Ocellé	Contis vs Carcans en 2019, 1 comparaison
<b>Inter-année</b>	
Bonnal	2017 vs 2018 vs 2019, pour NH, NB, SH, SB, An <sub>1</sub> et An <sub>2</sub> , 3*6 comparaisons
Catalan	2018 vs 2019, pour Ma <sub>AV</sub> , Ma <sub>AM</sub> , MB <sub>1</sub> , MB <sub>2</sub> , MH <sub>1</sub> et MH <sub>2</sub> , 6 comparaisons
Ocellé	2015 vs 2016 vs 2017 vs 2018, pour Tarnos <sub>SA</sub> , 6 comparaisons

TABLEAU 4.2 – Comparaisons effectuées pour l'étude des différents niveaux de variabilité, inter-réplicat, inter-localité, inter-exposition, inter-altitude, inter-site et inter-année

### Échantillonnage spatio-temporel des températures opérantes du Lézard de Bonnall

Les températures opérantes du Lézard de Bonnall ont été enregistrées en Pyrénées françaises, dans le massif d'Aspe-Ossau, sur trois sites : Peyreget, Anglas et Arrious (Figure 4.2). Le déploiement des enregistreurs biomimétiques sur le site de Peyreget, réalisé en 2017, 2018 et 2019 a permis d'étudier les effets de l'exposition et de l'altitude. Quatre localités ont été sélectionnées, deux à environ 2280 mètres (basse altitude - B) et deux autres à environ 2430 mètres (haute altitude - H). Pour chaque paire d'altitude, l'une était située sur le versant sud (S) et l'autre sur le versant nord (N). Pour l'étude de la variabilité intra-site, deux répliquats, espacés d'un mètre seulement, ont été déployés sur le site d'Anglas au cours des trois mêmes années (An<sub>1</sub> et An<sub>2</sub>) et sur celui d'Arrious en 2019 (Ar<sub>1</sub> et Ar<sub>2</sub>). Un cinquième enregistreur biomimétique a été ajouté en 2019 sur Peyreget (P), à la même altitude que ceux des sites Anglas et Arrious, pour l'étude de la variabilité inter-site. Enfin, la variabilité annuelle a été étudiée grâce au déploiement pluri-annuel (Tableau 4.2).

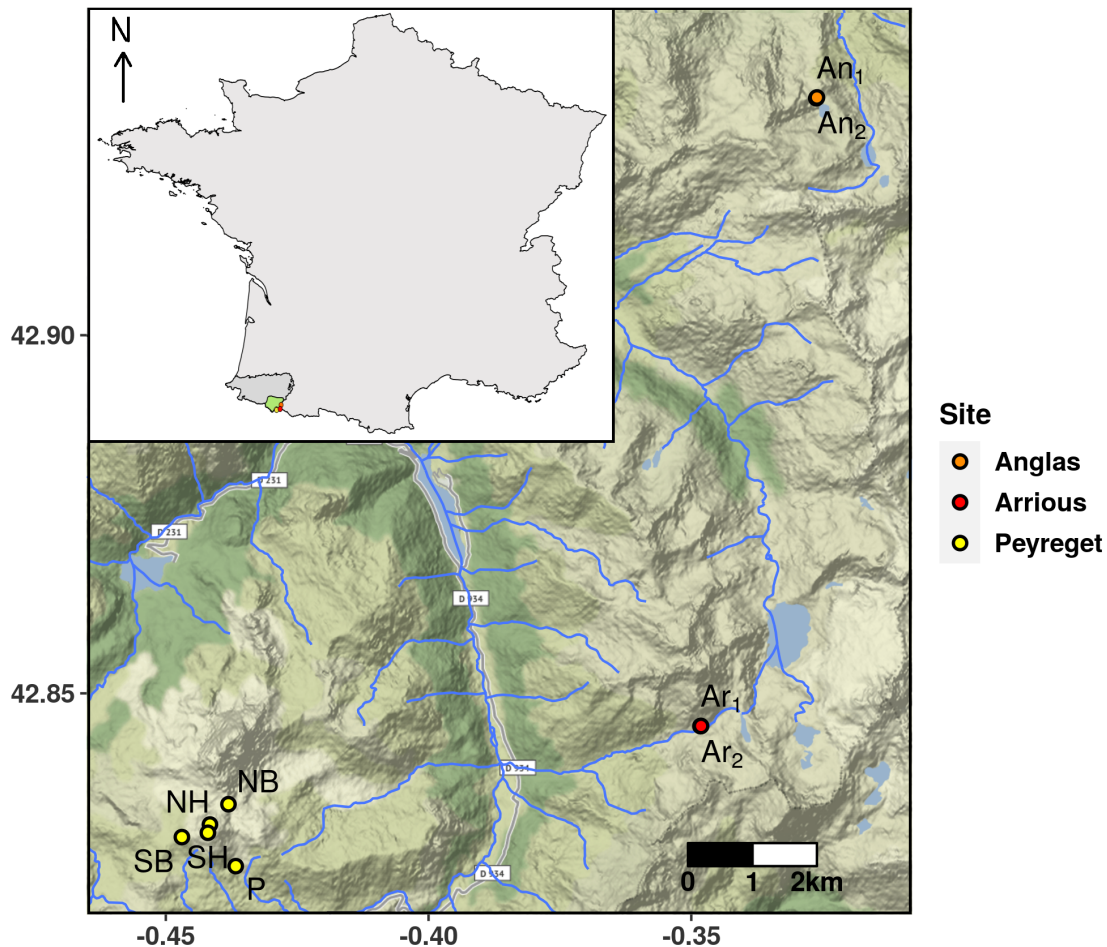


FIGURE 4.2 – Dans les Pyrénées-Atlantiques, au sein du massif Aspe-Ossau (en vert sur la carte de France métropolitaine), neuf enregistreurs biomimétiques ont été déployés sur les trois sites d'étude du Lézard de Bonnal, Anglas - An<sub>1</sub> et An<sub>2</sub>, Arrious - Ar<sub>1</sub> et Ar<sub>2</sub>, Peyreget - NL, NH, SL, SH et P. La densité la plus élevée est observée sur le site d'Arrious (en rouge), la plus faible sur le site de Peyreget (en jaune). Le site d'Anglas (en orange) a une densité moyenne. Le réseau hydrographique est représenté en bleu. Source de la carte : Stamen, extraite avec la fonction *get\_map* du package *ggmap* [Kahle, 2019].

### Échantillonnage spatio-temporel des températures opérantes du Lézard catalan

Les températures opérantes du Lézard catalan ont été enregistrées sur deux sites en Pyrénées françaises, le chemin de la Mâtüre et Mendive, en 2018 et 2019, ce qui a permis l'étude de la variabilité inter-site et inter-année (Figure 4.3). Sur le chemin de la Mâtüre, en bordure de falaise, l'espèce occupe la façade très exposée au sud. Un modèle biomimétique Ma<sub>AV</sub> est localisé en aval du chemin, sur la face ouest de la falaise, dans un couloir exposé au vent, où l'espèce est absente. Le second modèle Ma<sub>AM</sub> est plus en amont, sur la face sud, abrité du vent, là où l'espèce est présente. Ce déploiement a permis l'étude de la variabilité inter-localité. Sur le site de Mendive, le déploiement est réalisé à basse altitude - 735 mètres, où l'espèce est présente, selon deux répliqués espacés de 3 mètres (ML<sub>1</sub> et ML<sub>2</sub>). Le même déploiement est réalisé à haute altitude - 1045 mètres, où l'espèce est pour le moment absente (MH<sub>1</sub> et MH<sub>2</sub>). Le déploiement sur Mendive a permis l'étude de la variabilité inter-altitude. En inter-site, les comparaisons ont été réalisées entre les localités de présence (Ma<sub>AM</sub> et MB) et entre les localités d'absence (Ma<sub>AV</sub> et MH) (Table 4.2).

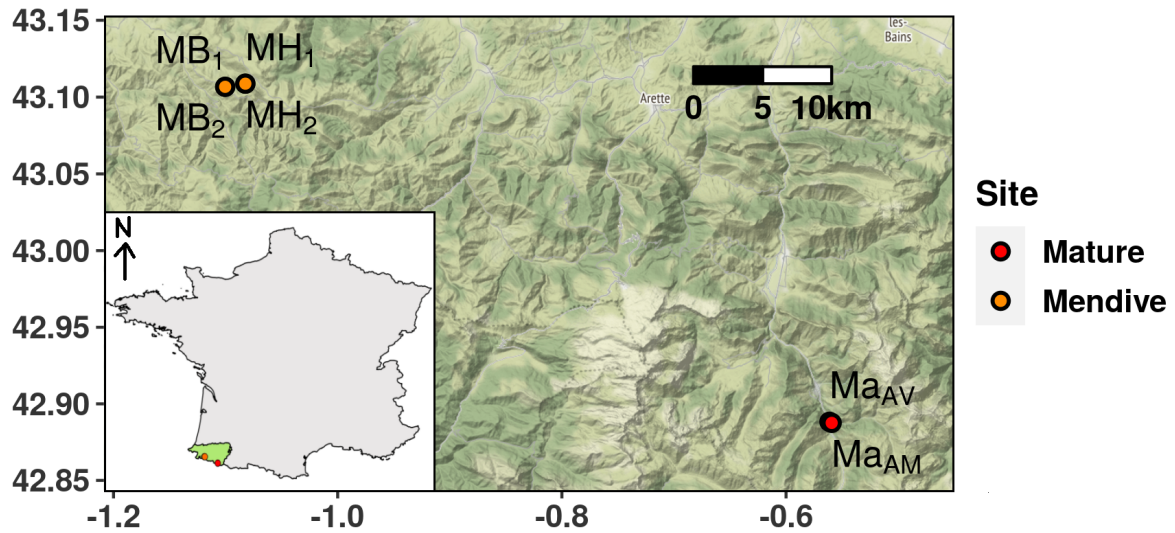


FIGURE 4.3 – Dans les Pyrénées-Atlantiques (en vert sur la carte de France métropolitaine en bas à gauche), six enregistreurs biomimétiques ont été déployés sur les deux sites d'étude du Lézard catalan, le chemin de la Mâture - Ma<sub>1</sub> et Ma<sub>2</sub> et Mendive - ML<sub>1</sub>, M<sub>2</sub>, MH<sub>1</sub> et MH<sub>2</sub>. L'espèce est présente abondamment sur le chemin de la Mâture (en rouge) et Mendive (en orange), cependant les individus n'atteignent pas encore les localités hautes. Source de la carte : Stamen, extraite avec la fonction `get_map` du package `ggmap` [Kahle, 2019].

### Échantillonnage spatio-temporel des températures opérantes du Léopard ocellé

Les températures opérantes du Léopard ocellé ont été enregistrées selon un gradient latitudinal, sur trois sites le long du littoral Aquitain, deux dans les Landes (Tarnos et Contis) et un en Gironde (Carcans), (Figure 4.4). Le déploiement d'un modèle biomimétique sur le sable et un autre sur l'herbe en 2015 sur le site de Tarnos, a permis l'étude de la variabilité inter-localité liée à la couverture du sol. La variabilité inter-site a été étudiée à partir des déploiements réalisés en 2019 sur les sites de Contis et Carcans. Enfin, les enregistrements pluri-annuels sur le site de Tarnos de 2015 à 2018 ont permis l'étude de la variabilité inter-année (Tableau 4.2).

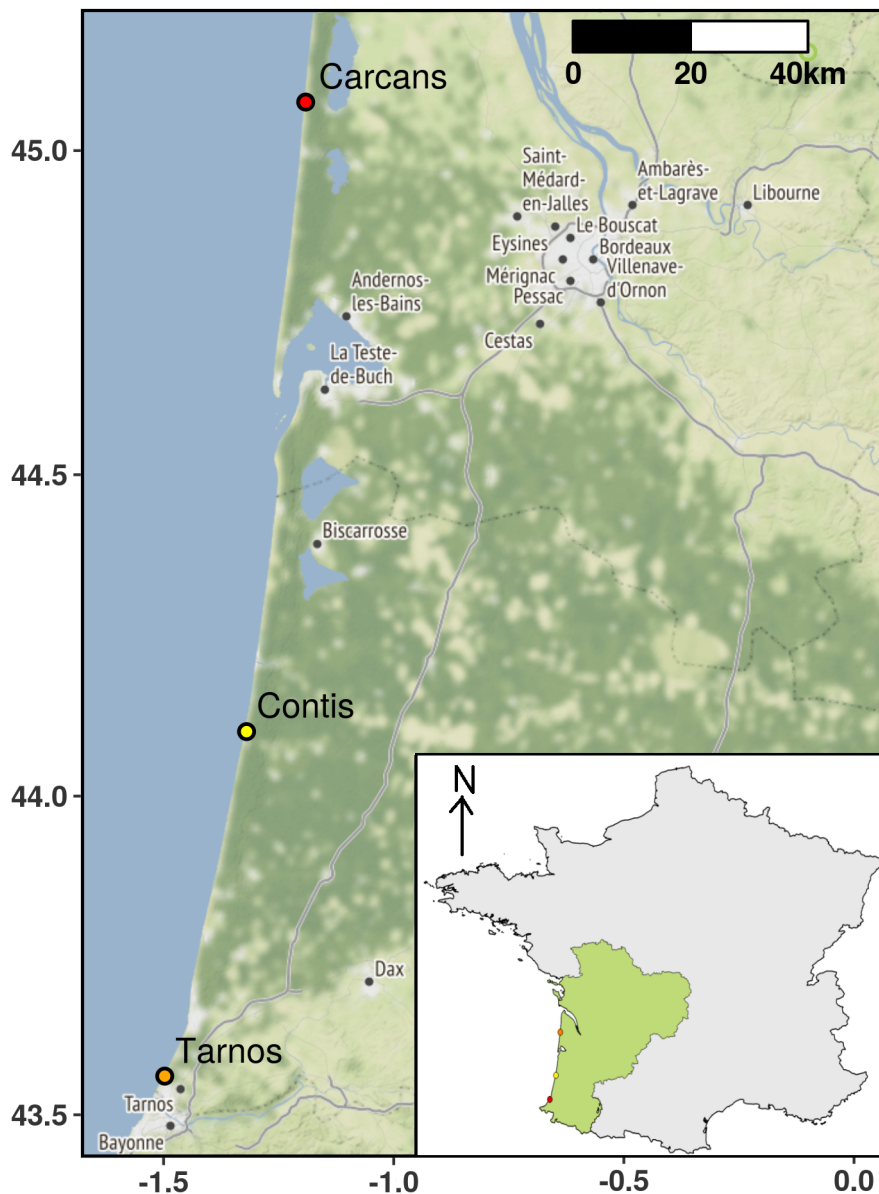


FIGURE 4.4 – Sur le littoral de la région Nouvelle-Aquitaine (en vert sur la carte de France métropolitaine en haut à gauche), trois enregistreurs biomimétiques ont été déployés sur les trois sites d'étude du Léopard ocellé, Tarnos (en rouge), Contis (en jaune) et Carcans (en orange). Les trois sites sont occupés, les observations sont fréquentes sur Tarnos et Carcans, moins sur Contis. Source de la carte : Stamen, extraite avec la fonction `get_map` du package `ggmap` [Kahle, 2019].

#### 4.2.4 Calcul du temps d'activité, à partir de $VT_{min}$ , $VT_{max}$ et des températures opérantes

##### Choix d'une méthode à deux seuils

Quatre méthodes de calcul du temps d'activité existent dans la littérature, les méthodes à seuils, « high constraint », « medium constraint », « low constraint » et la méthode « organismal performance », qui considère l'activité comme une grandeur continue (Tableau 3.1). Dans le chapitre précédent, nous avons développé un dérivé de la méthode continue, en modélisant la probabilité d'activité en fonction de la température corporelle à partir des estimations d'un modèle d'abondance. Cette méthode a été mise en œuvre pour le Lézard catalan, mais n'est pas réalisable pour les deux autres espèces. Les suivis de l'abondance du Lézard de Bonnal sur transect ne permettent pas, en l'état, de construire des modèles d'abondance. Il serait d'abord nécessaire de scinder fictivement le transect en plusieurs placettes afin d'obtenir une réplication spatiale et temporelle du suivi et permettre ensuite la modélisation. De plus, aucune covariable d'échantillonnage ou de site n'est récoltée selon ce protocole de découpage en placettes. Ce travail de modélisation reste pour le moment en suspens. Concernant le Lézard ocellé, les individus sont très farouches ce qui ne permet pas un protocole de comptage pour modéliser l'abondance. Pour utiliser une méthodologie commune de calcul du temps d'activité, nous avons choisi la méthode « low constraint », qui est la plus utilisée dans les études récentes [Caetano et al., 2020; Kubisch et al., 2016]. Elle définit l'activité sur la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR), bornée par les températures volontaires minimale ( $VT_{min}$ ) et maximale  $VT_{max}$ .

##### Mise en équation

Pour chaque mesure de  $Te$  au cours de la journée, définie du lever au coucher du soleil, si elle est incluse dans la VTR, les 10, 15 ou 30 minutes sont définies comme un temps d'activité. La fréquence d'enregistrement varie selon les espèces d'étude, elle est désignée par  $f$  dans l'équation 4.1. Cette méthode de calcul, pour chaque mesure, permet de considérer toute la variabilité de la série de températures opérantes au cours de la journée. Elle est prônée par Clusella-Trullas et Chown [2011] qui critiquait le modèle de Sinervo et al. [2010] où le temps de restriction d'activité était calculé à partir de la moyenne journalière des températures opérantes. Afin d'obtenir le temps d'activité journalier ( $HaDaily_j$ ), les petits temps d'activité sont sommés par jour. Enfin, pour obtenir le temps d'activité total ( $HaTot$ ), associé à chaque enregistrement de températures opérantes (21 pour le Lézard de Bonnal, 12 pour le Lézard catalan et 6 pour le Lézard ocellé), les temps d'activité journaliers sont sommés sur la période de reproduction (Équation 4.1).

$$HaDaily_j = \frac{f}{60} \times HaCount_j$$

où  $HaCount_j = \sum_i \mathbb{1}_{\{Te_{i,j} \in [VT_{min}, VT_{max}]\}}$ , avec  $\mathbb{1}_{\{\cdot\}}$  une fonction indicatrice et  $Te_{i,j}$  la  $i^{\text{ème}}$  mesure du jour  $j$ . Ainsi, le temps d'activité total est :

$$HaTot = \sum_j HaDaily_j \quad (4.1)$$

### Détermination de VTmin et VTmax

Les caractéristiques écophysiologiques, telles que les valeurs VTmin et VTmax, varient en fonction des populations [Herrando-Pérez et al., 2019]. VTmin et VTmax correspondent aux températures corporelles minimales et maximales mesurées sur des individus actifs observés sur le terrain [Gunderson et Leal, 2015] ou aux 5<sup>ème</sup> et 95<sup>ème</sup> quantiles de la distribution des températures préférées [Caetano et al., 2020; Camacho et Rusch, 2017]. Idéalement, il faudrait les déterminer à partir d'études menées sur les populations inféodées aux sites d'étude, où sont enregistrées les températures opérantes. La détermination expérimentale est chronophage, invasive et soumise à la réglementation pour la manipulation et les prélèvements d'individus. Dans le cas où aucune étude expérimentale n'est menée sur les populations que nous étudions, nous avons privilégié l'utilisation de résultats obtenus sur des populations proches spatialement, puisque les caractéristiques thermiques seraient similaires d'après les travaux de Castilla et al. [1999]

Pour le lézard de Bonnal, nous avons défini VTmin et VTmax comme le minimum et le maximum des températures corporelles mesurées sur des individus actifs, observés au Lac Bleu du massif de Bigorre [Arribas, 2009]. Cette étude était le meilleur compromis entre la distance géographique avec les sites d'étude et la disponibilité des données mesurées sur le terrain. Ainsi, VTmin = 20,8°C et VTmax = 35,2°C.

Pour le Lézard catalan, les températures préférées de 7 individus, capturés en juin 2016 sur le site du chemin de la Mâtre, ont été mesurées toutes les minutes pendant une heure par Barry Sinervo. Le calcul des quantiles 5 % et 95 % a permis de quantifier VTmin = 26,1°C et VTmax = 38,4°C. Une autre étude menée en mai en Catalogne, suggère des températures pour l'activité beaucoup plus faibles. La température corporelle minimum mesurée sur des individus actifs est 16,7°C parmi les 4 femelles et 20,30°C parmi les 4 mâles. Les maximums et les moyennes sont pour les femelles 24,10°C et 20,50°C, pour les mâles 30,40°C et 25,26°C [Carneiro, 2012]. Ces faibles températures seraient expliquées par les contraintes thermiques plus fortes en début de période d'activité [Carneiro, 2012]. Camacho et Rusch [2017] soutiennent cette hypothèse en expliquant que les seuils VTmin et VTmax sont variables dans l'espace et le temps, selon l'environnement thermique. Ainsi, les seuils définis à partir des mesures en juin seraient trop élevés, notamment VTmin, par rapport au début de la période de reproduction de l'espèce mi-avril. Pour déterminer VTmin, nous avons testé différentes valeurs par simulation, 16,7°C (Tb minimum, Carneiro [2012]), 18,5°C (moyenne des Tb minimums, Carneiro [2012]), 21,5°C (minimum des Tpref, Sinervo 2016 non publié), 22,88°C (moyenne des Tb, Carneiro [2012]) et 26,1°C (quantile 5 % des Tpref, Sinervo 2016 non publié). Pour VTmax, comparativement au Lézard de Bonnal également montagnard dont le VTmax=35,2°C, le Lézard catalan est une espèce plus thermophile; ainsi VTmax=38,4°C semble acceptable.

Pour le Lézard ocellé, nous avons utilisé les mesures d'un proxy de la température corporelle obtenu *via* le protocole niche thermique, mis en place dans le cadre du programme Les Sentinelles du Climat de 2017 à 2020 (Annexe I). Lorsqu'un individu est observé, l'observateur prend 5 mesures sur le corps du lézard à l'aide d'un thermomètre infrarouge. Si l'individu fuit, les mesures sont réalisées immédiatement après la fuite sur le substrat, en faisant l'hypothèse que la température du substrat est égale à la température corporelle de l'individu. Ce type de mesure est non-invasif et fiable [Barroso et al., 2016]. Ce protocole a été réalisé sur 44 individus, observés au cours du suivi annuel de

l'espèce sur le littoral aquitain. Seuls des comportements d'insolation ont été observés, ce qui n'est pas un comportement actif [Ferri-Yáñez, 2007]. Ainsi, nous ne pouvons pas considérer VTmin et VTmax comme les minimums et maximums des températures corporelles moyennes observées (moyennes individuelles des 5 mesures réalisées). La littérature concernant ces températures est limitée. L'article de Busask et Visnaw [1989] indiquait des températures corporelles mesurées sur des individus actifs variant de 21,1 à 34,5°C. Les travaux de Fei et al. [2008] indiquaient une température préférée égale à 31,6 ± 1,5°C et ceux de Ferri-Yáñez [2007] une température d'activité de 29,8°C. Compte tenu de ces éléments et après consultation des experts naturalistes, nous avons déterminé VTmin et VTmax comme les quantiles 10 % et 90 % de la distribution, soit VTmin = 21,5°C et VTmax = 37,7°C. Le minimum, les quantiles 5 % et 95 % et le maximum étaient respectivement 15,8°C, 20,3°C, 40,4°C et 42,1°C.

#### 4.2.5 Calcul de l'indice de persistance, à partir du temps d'activité total

##### Définition de l'indice de persistance

La définition d'un indice de persistance permet de discuter des effets de la variabilité spatio-temporelle, en terme d'état de conservation de la population et offre ainsi une interprétation plus concrète de la variabilité, que les temps d'activité eux-mêmes. Les anciennes méthodes utilisent un seuil de temps d'inactivité au delà duquel l'extinction est définie. Cependant, cette méthode est discrète et nous ne disposons pas de ce seuil pour les populations que nous étudions. La modélisation à partir du temps d'activité, plutôt que le temps d'inactivité, requière la définition d'un nouvel indice qui rendra compte de la probabilité d'extinction et qui ne sera pas dépendant d'évènements passés d'extinction.

L'indice de persistance (PI), nouvellement défini ici, est fondé sur un seuil de temps d'activité minimal nécessaire pour assurer la viabilité de la population à l'année suivante (Tpersist). Ce seuil résulte de la multiplication du temps d'activité journalier de référence (HaDaily<sub>ref</sub>) par le nombre de jours de la période de reproduction. HaDaily<sub>ref</sub> correspond au nombre moyen d'heures d'activité journalières, défini à partir des patterns d'activité observés sur le terrain et décrits dans la littérature. L'indice de persistance est le rapport entre HaTot et Tpersist. Il fournit une estimation ponctuelle, comparable au sein d'un site, entre les sites et entre les années. Calculé à partir des temps d'activité, de populations inféodées sur les sites étudiés, s'il est entre 0 et 1, il représente une probabilité de persistance, ou inversement une probabilité d'extinction. S'il est strictement supérieur à 1, il représente une marge de sécurité de temps d'activité (HaSM), par rapport à l'augmentation prochaine de la température moyenne et de sa variabilité (Équation 4.2).

$$\left\{ \begin{array}{l} T_{persist} = HaDaily_{ref} \times \text{nombre de jours de la période de reproduction} \\ PI = \frac{HaTot}{T_{persist}} \\ extP = 1 - PI \text{ si } PI \in [0, 1] \\ HaSM = (PI - 1) \times T_{persist} \text{ si } PI > 1 \end{array} \right. \quad (4.2)$$



### Détermination de $HaDaily_{ref}$ et de $Tpersist$ pour chaque espèce

Pour le lézard de Bonnal, [Arribas \[2009\]](#) indique un pic d'activité de 10h30 à 12h et une baisse importante de 13h à 18h. L'étude de [Pérez-Mellado \[1982\]](#) indique également un pic matinal puis un second pic en fin d'après midi. Enfin, [Pottier \[2012\]](#) indique que les individus sont actifs entre 8h et 12h30 seulement, avec un pic également de 9h à 11h. D'après ces diverses observations, effectuées sur des populations proches spatialement de celles que nous étudions, nous pouvons définir  $HaDaily_{ref} = 4,5$  heures et déduire  $Tpersist = 225$  heures (4,5 heures multipliées par 50, le nombre de jours de la période de reproduction).

Pour le Lézard catalan, l'étude de [Martin-Vallejo et al. \[1995\]](#) montre que le nombre de captures est plus important le matin de 8h à 12h puis aux alentours de 18h. [Carneiro \[2012\]](#) soulignent également que le pic d'activité du matin est plus long que celui de l'après midi. D'après Matthieu BERRONEAU, l'expert naturaliste qui suit les Lézards catalan et de Bonnal au cours du programme, le temps d'activité journalier du Lézard catalan devrait être plus long que celui du Lézard de Bonnal (4,5 heures). Cependant, la période de reproduction débute en avril, avec des contraintes thermiques plus fortes, ce qui pourrait réduire ce temps d'activité journalier [[Carneiro, 2012](#)]. Compte tenu de ces éléments, nous pouvons faire les hypothèses que  $HaDaily_{ref}$  serait égal à 4,5 ou 5 heures et déduire  $Tpersist = 333$  ou 370 heures (4,5 ou 5 heures multipliées par 74, le nombre de jours de la période de reproduction). Les deux hypothèses seront étudiées pour chaque VTmin testé.

Pour le lézard Ocellé, [Mateo \[2011\]](#) indique un pattern d'activité bi-modal, avec une concentrations des observations entre 10h et 13h puis de 15h à 19h. Le développement d'un modèle de rythme d'activité journalier par [Ferri-Yáñez \[2007\]](#) montrait que VTmin était atteinte sur un temps maximal de 8h34min et la température optimale, comprise entre VTmin et VTmax, sur un temps maximal de 5h45. Dans [Pérez-Mellado \[1983\]](#), le calcul du ratio du nombre de passages où un individu a été détecté sur le nombre de passages total, à chaque intervalle de temps, permet de déterminer le pattern d'activité journalier. Le suivi de l'occupation du Lézard ocellé, au sein du programme Les Sentinelles du Climat, peut être utilisé de manière opportuniste pour modéliser le pattern d'activité journalier de l'espèce et déduire  $HaDaily_{ref}$ . Pour chacune des 79 placettes, visitées trois fois par an, de 2016 à 2020, l'heure de passage est notée. La sélection des données des placettes, sur lesquelles au moins un individu a été vu au cours des trois visites, permet d'obtenir un jeu de données d'heures de passage avec et sans observation. La période d'observation est définie de 8h à 20h, les intervalles de temps testés sont la demi-heure et le quart d'heure. Par exemple, 15h12 a été comptabilisé dans la catégorie 15,5 ou 15,25. Le calcul de la probabilité d'observation, comme le ratio du nombre de visites avec observation sur le nombre de visites totales a permis d'obtenir le pattern d'activité des populations étudiées.

#### 4.2.6 Analyses statistiques

Les séries temporelles des temps d'activité journaliers sont comparées en deux à deux pour étudier les différents types de variabilité. La variabilité spatiale est étudiée aux niveaux inter-réplikat (8 tests), inter-localité (3 tests), inter-exposition (6 tests), inter-altitude (14 tests) et inter-site (17 tests). La variabilité temporelle est étudiée uniquement au ni-

veau interannuel (30 tests). Sachant que les distributions des temps d'activité journaliers n'étaient pas gaussiennes et que les valeurs des séries temporelles ont été obtenues pour les mêmes jours pour les deux séries comparées, nous avons réalisé des tests bilatéraux des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Pour tenir compte des zéros dans les séries de différence, nous avons utilisé la fonction *wsrTest* du package *asht* [Fay, 2018]. Les p-valeurs estimées sont associées à l'estimateur de Hodges-Lehmann et à son intervalle de confiance à 95 %. Il correspond à la pseudo-médiane de la série de différences et est cohérent avec la médiane, sous l'hypothèse que la distribution de la série de différences soit symétrique [Hodges et Lehmann, 1963]. Les 78 p-valeurs ont été corrigées avec la méthode du taux de fausse découverte (FDR, False Discovery Rate), plus puissante que celle de Bonferroni, pour identifier les comparaisons réellement significatives [Pike, 2011; White et al., 2019]. Les p-valeurs corrigées ont été transformées en base logarithme décimal et ont été comparées au seuil de 1,30, correspondant à  $-\log_{10}(0,05)$ . Les indices de persistance ont été comparés en parallèle des temps d'activité. Le calcul de la moyenne et de l'écart type interannuel de l'indice ont permis d'évaluer le risque d'erreur dans les estimations de la persistance, si les études ne sont menées que sur une seule année.

## 4.3 Résultats

### 4.3.1 Résultats préliminaires

#### Détermination de $VT_{min}$ et de $HaDaily_{ref}$ pour le Lézard catalan

Pour chaque série de températures opérantes, nous avons calculé le temps d'activité total selon différentes valeurs de  $VT_{min}$  (16,7°C, 18,5°C, 21,5°C, 22,88°C, 26,1°C), puis nous l'avons comparé aux seuils de persistance de 333 et 370 heures, calculé pour  $HaDaily_{ref}$  égal à 4,5 ou 5 heures ( $333 / 370 = 74 \text{ jours} \times 4,5 \text{ h} / \times 5 \text{ h}$ ) (Figure 4.5). Les bulletins Météo France soulignent que les mois de mai et juin en 2018 et 2019 ont été plus frais que la normale, à l'inverse du mois d'avril plus chaud (Avril, Mai, Juin 2018 et Avril, Mai, Juin 2019). Cela suggère que les temps d'activité seraient réduits par rapport aux autres années. Aucun des temps d'activité n'est supérieur à 333 heures pour  $VT_{min}$  égal à 21,5°C, 22,88°C ou 26,1°C, ce qui indique qu'ils sont tous les trois trop élevés. À l'inverse, pour le seuil  $VT_{min}=16,7^\circ\text{C}$ , tous les temps d'activité sont supérieurs à 370 heures à l'exception d'un seul. Ce seuil ne permet pas de nuancer les habitats plus favorables et moins favorables rencontrés sur les sites. Ainsi, le seuil  $VT_{min}=18,5^\circ\text{C}$  semble être le plus approprié. Sur les 12 temps d'activité totaux, 7 sont supérieurs à 333 heures et seulement 2 sont supérieurs à 370 heures. Sachant que les deux populations sont pérennes sur les sites étudiés, nous définissons  $HaDaily_{ref} = 4,5$  heures et  $T_{persist} = 333$  heures. Ces définitions seront désormais utilisées pour l'étude de la variabilité des temps d'activité totaux et de l'indice de persistance.

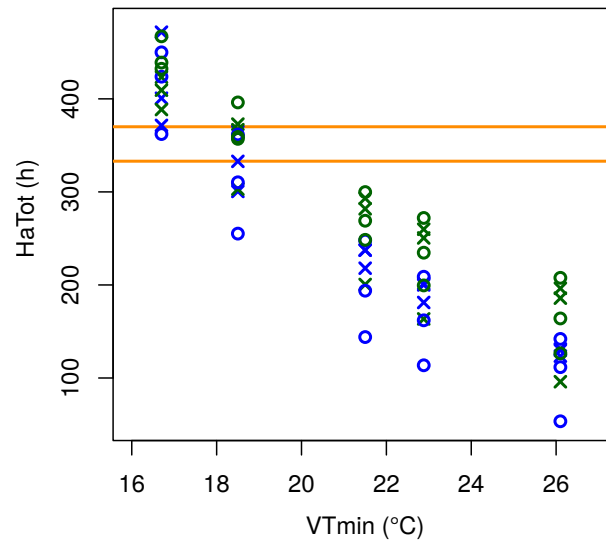


FIGURE 4.5 – Calcul du temps d'activité total du Lézard catalan pour différentes valeurs de la température volontaire minimale pour l'activité (VTmin). Comparaison de ce temps d'activité aux seuils de persistance de 333 et 370 heures (lignes orange). Les croix représentent les localités où l'espèce est absente (Ma<sub>AV</sub>, MH<sub>1</sub> et MH<sub>2</sub>) et les cercles, les localités où l'espèce est présente (Ma<sub>AM</sub>, ML<sub>1</sub> et ML<sub>2</sub>). La couleur bleue est associée aux enregistrements de 2018 et la couleur verte à ceux de 2019.

### Détermination de HaDaily<sub>ref</sub> pour le Lézard ocellé

Le calcul de la probabilité d'observation, selon l'heure de la journée, montre deux pics, l'un entre 8h30 et 10h, l'autre entre 16h et 19h et une chute d'activité entre 12h et 14h (Figure 4.6). Le regroupement par quart d'heure semble plus précis que celui par demi-heure pour décrire le pattern d'activité. Les probabilités d'observation sont supérieures à 0,7 pour 22 d'entre elles ce qui correspond à un temps d'activité journalier de 5,5 heures. Pour une probabilité d'observation au seuil de 0,6, le temps d'activité journalier serait de 7,25 heures. En tenant compte de ces résultats, de la littérature et de l'avis des experts naturalistes, nous avons défini HaDaily<sub>ref</sub> = 6 heures et calculé Tpersist = 522 heures (6 heures multipliées par 87, le nombre de jours de la période de reproduction).

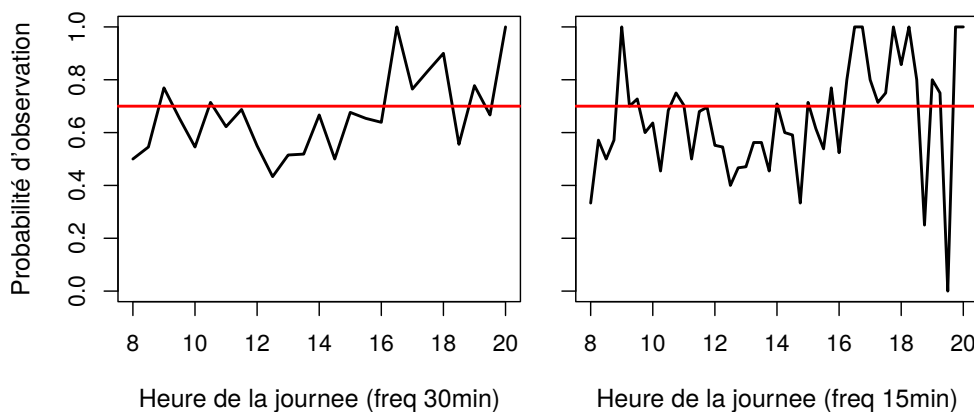


FIGURE 4.6 – Probabilité d'observation du Lézard ocellé en fonction de l'heure de la journée selon un regroupement par demi-heure et quart d'heure des heures d'observations. La ligne rouge représente une probabilité d'observation de 0,7.

### 4.3.2 Variabilité inter-répliat

Les comparaisons entre les deux répliat sur Anglas les trois années et sur Arrious en 2019 montrent des différences significatives (Figure 4.7). Sur le site d'Anglas, les différences de pseudo-médianes varient de 0,75h en 2019 à 2,08h en 2017. Ces différences représentent jusqu'à presque la moitié du temps d'activité journalier de référence,  $HaDaily_{ref}$  de 4,5 h. Elles se reflètent dans les indices de persistance, qui diffèrent de 0,171 en 2019 (1,073 – 0,902) et de 0,473 en 2017 (1,406 – 0,933). En 2018, les indices indiquent la persistance de la population selon les deux répliat alors qu'en 2017 et 2019, l'un des deux indique une probabilité d'extinction non nulle, respectivement de 0,067 et 0,098. Quelle que soit l'année, l'un des répliat présente toujours un indice de persistance plus élevé que l'autre. Sur le site d'Arrious, la différence de pseudo-médiane est 0,67 h et les indices de persistance sont inférieurs à 1, indiquant des probabilités d'extinction égale à 0,270 et 0,103 (Tableau 4.3).

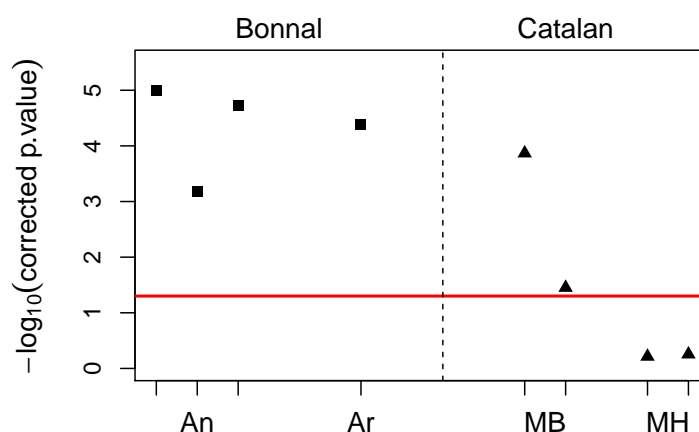


FIGURE 4.7 – Étude de la variabilité inter-répliat sur les sites d'Anglas (An), d'Arrious (Ar) et de Mendive, localité basse (MB) et haute (MH). P-valeurs des tests de Wilcoxon transformées en base logarithme décimal. Les trois graduations groupées correspondent à l'analyse des données de 2017 puis 2018 puis 2019 (An) ou 2018 puis 2019 (ML et MH). L'ordre des comparaisons est le même que celui du Tableau 4.3.

	<i>p</i> -Value	Pseudo-Médiane [IC <sub>95</sub> %]	PI
An <sub>1</sub> vs. An <sub>2</sub> , 2017	<b>1,05 × 10<sup>-5</sup></b>	<b>-2,08 [-3,00; -1,42]</b>	<b>An<sub>1</sub> : 0,933, An<sub>2</sub> : 1,406</b>
An <sub>1</sub> vs. An <sub>2</sub> , 2018	<b>6.65 × 10<sup>-4</sup></b>	<b>-1,67 [-2,42; -0,83]</b>	<b>An<sub>1</sub> : 1,136, An<sub>2</sub> : 1,510</b>
An <sub>1</sub> vs. An <sub>2</sub> , 2019	<b>1,90 × 10<sup>-5</sup></b>	<b>-0,75 [-1,00; -0,33]</b>	<b>An<sub>1</sub> : 0,902, An<sub>2</sub> : 1,073</b>
Ar <sub>1</sub> vs. Ar <sub>2</sub> , 2019	<b>4,07 × 10<sup>-5</sup></b>	<b>-0,67 [-1,00; -0,42]</b>	<b>Ar<sub>1</sub> : 0,730, Ar<sub>2</sub> : 0,897</b>
MB <sub>1</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2018	<b>1,36 × 10<sup>-4</sup></b>	<b>-0,58 [-0,92; -0,33]</b>	<b>ML<sub>1</sub> : 0,932, ML<sub>2</sub> : 1,086</b>
MB <sub>1</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2019	<b>3.53 × 10<sup>-2</sup></b>	<b>-0,50 [-0,83; -0,08]</b>	<b>ML<sub>1</sub> : 1,078, ML<sub>2</sub> : 1,190</b>
MH <sub>1</sub> vs. MH <sub>2</sub> , 2018	6,11 × 10 <sup>-1</sup>	-0,08 [-0,50; 0,17]	MH <sub>1</sub> : 0,902, MH <sub>2</sub> : 0,999
MH <sub>1</sub> vs. MH <sub>2</sub> , 2019	5,57 × 10 <sup>-1</sup>	-0,08 [-0,25; 0,08]	MH <sub>1</sub> : 1,102, MH <sub>2</sub> : 1,120

TABLEAU 4.3 – Étude de la variabilité inter-répliat sur les sites d'Anglas (An), d'Arrious (Ar) et de Mendive, localité basse (MB) et haute (MH). Tests des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Les p-valeurs sont représentées dans la Figure 4.7. Les différences des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers et leurs intervalles de confiance à 95 % sont indiqués, ainsi que l'indice de persistance associé. Les différences significatives sont en gras.

Sur le site de Mendive, les temps d'activité calculés à partir des répliquats déployés à la localité de basse altitude, sont significativement différents, les deux années étudiées (Figure 4.7). Les différences de médiane sont en moyenne de 0,54h ce qui correspond à un huitième de  $HaDaily_{ref}$  (4,5h pour le Lézard catalan). Sur les 4 indices de persistance calculés sur la localité basse occupée, seul un indice est inférieur à 1. La différence de 0,58h de temps d'activité journalier se traduit en 2018 par une différence en terme de conservation, *via* l'interprétation de l'indice de persistance, l'un étant supérieur à 1, l'autre non. Sur la localité de haute altitude, il n'y a pas de différence significative entre les deux répliquats. Les indices de persistance sont inférieurs à 1 pour les deux répliquats en 2018 alors qu'ils sont supérieurs à 1 en 2019, contrairement à l'attendu (Tableau 4.3).

### 4.3.3 Variabilité inter-localité

Les trois différences testées pour les variations inter-localité sont significatives (Figure 4.8). Sur le chemin de la Mâtüre, les différences de pseudo-médiane des différences de temps d'activité journaliers s'élèvent à 1,5h en 2018, soit un tiers de  $HaDaily_{ref}$ . Cet écart est réduit de moitié en 2019 par rapport à 2018 (0,75h *versus* 1,5h). Sachant que des individus sont présents sur la localité en amont mais absents sur la localité en aval, les indices de persistance sont cohérents pour l'année 2019 mais pas pour l'année 2018 (Tableau 4.4). Sur le site de Tarnos, la localité « sable » permet la persistance de la population, indiquée par un indice supérieur à 1 ( $PI=0,120$ ), alors que la localité « herbe » semble plus contraignante pour l'activité ( $PI=0,951$ ; Tableau 4.4).

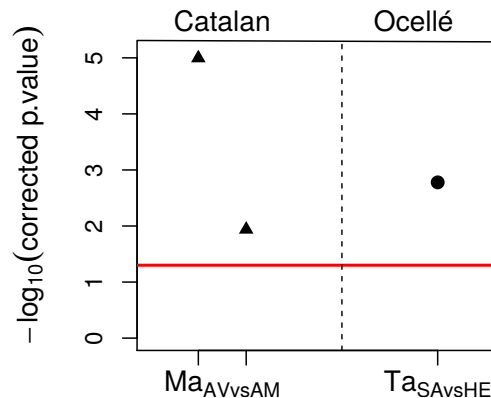


FIGURE 4.8 – Étude de la variabilité inter-localité sur les sites du chemin de la Mâtüre (Ma) et de Tarnos (Ta). P-valeurs des tests de Wilcoxon transformées en base logarithme décimal. Les deux graduations groupées correspondent à l'analyse des données de 2018 puis 2019. L'ordre des comparaisons est le même que celui du Tableau 4.4.

	<i>p</i> -Value	Pseudo-Médiane [IC <sub>95</sub> %]	PI
$Ma_{AV}$ vs. $Ma_{AM}$ , 2018	$1,01 \times 10^{-5}$	1,50 [0,92; 1,92]	$Ma_{AV}$ : 1,095, $Ma_{AM}$ : 0,766
$Ma_{AV}$ vs. $Ma_{AM}$ , 2019	$1,15 \times 10^{-2}$	-0,75 [-1,00; -0,25]	$Ma_{AV}$ : 0,910, $Ma_{AM}$ : 1,072
$Ta_{SA}$ vs. $Ta_{HE}$ , 2015	$1,67 \times 10^{-3}$	0,75 [0,25; 1,38]	$Ta_{SA}$ : 1,120, $Ta_{HE}$ : 0,951

TABEAU 4.4 – Étude de la variabilité inter-localité sur les sites du chemin de la Mâtüre (Ma) et de Tarnos (Ta). Tests des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Les *p*-values sont représentées dans la Figure 4.8. Les différences des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers et leurs intervalles de confiance à 95 % sont indiqués, ainsi que l'indice de persistance associé. Les différences significatives sont en gras.

### 4.3.4 Variabilité inter-exposition

L'effet de l'exposition est significatif pour la moitié des tests (Figure 4.9). À basse altitude, la pseudo-médiane des temps d'activité journalier est plus importante au sud qu'au nord en 2017, à hauteur de 1,83h. À haute altitude, l'inverse est observé en 2017 et 2019, les temps d'activité sont plus importants au nord qu'au sud, en moyenne de 1,25h, soit presque un tiers du temps d'activité journalier de référence,  $HaDaily_{ref}$ . Les indices de persistance reflètent ces disparités, allant de 0,750 sur NB en 2017 à 1,304 sur NH en 2019. Deux des trois différences significatives présentent un indice supérieur à 1 et l'autre inférieur, avec des écarts de 0,398 et 0,255 (Tableau 4.5).

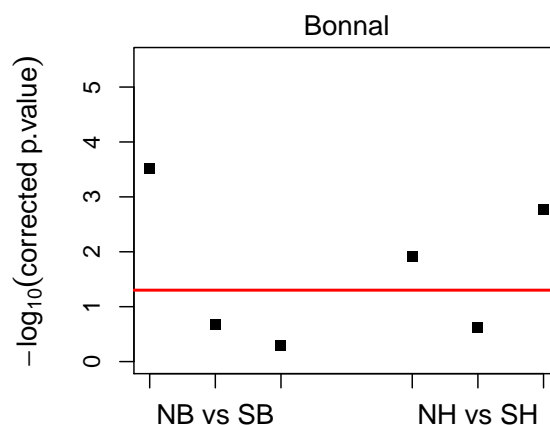


FIGURE 4.9 – Étude de la variabilité inter-exposition sur le site de Peyreget, localité basse (B) et haute (H). P-valeurs des tests de Wilcoxon transformées en base logarithme décimale. Les trois graduations groupées correspondent à l'analyse des données de 2017, 2018 puis 2019. L'ordre des comparaisons est le même que celui du Tableau 4.5.

	<b><i>p</i>-Value</b>	<b>Pseudo-Médiane [IC<sub>95</sub> %]</b>	<b>PI</b>
NB vs. SB, 2017	<b><math>3,01 \times 10^{-4}</math></b>	<b>-1,83 [-2,58; -1,00]</b>	<b>NB : 0,750, SB : 1,148</b>
NB vs. SB, 2018	0,207	0,42 [-0,17; 0,83]	NB : 1,047, SB : 0,999
NB vs. SB, 2019	0,502	0,25 [-0,33; 0,92]	NB : 1,021, SB : 0,968
NH vs. SH, 2017	<b><math>1,21 \times 10^{-2}</math></b>	<b>1,25 [0,50; 2,00]</b>	<b>NH : 1,130, SH : 0,875</b>
NH vs. SH, 2018	0,237	-0,58 [-1,33; 0,25]	NH : 1,050, SH : 1,154
NH vs. SH, 2019	<b><math>1,70 \times 10^{-3}</math></b>	<b>1,25 [0,58; 1,92]</b>	<b>NH : 1,304, SH : 1,032</b>

TABLEAU 4.5 – Étude de la variabilité inter-exposition sur le site de Peyreget, localités basse (B) et haute (H). Tests des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Les *p*-values sont représentées dans la Figure 4.9. Les différences des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers et leurs intervalles de confiance à 95 % sont indiqués, ainsi que l'indice de persistance associé. Les différences significatives sont en gras.

### 4.3.5 Variabilité inter-altitude

Sur le site de Peyreget, habitat du Léopard de Bonnal, l'effet de l'altitude est significatif pour deux tiers des tests (Figure 4.10). Sur le versant nord, la pseudo-médiane des temps d'activité journaliers est plus élevée à haute altitude qu'à basse altitude en 2017 et 2019. Ce résultat attendu est également observé sur le versant sud en 2018. En revanche, sur le

versant sud en 2017, la tendance inverse est observée, les temps d'activité sont plus importants sur la localité basse que haute. Les différences de temps d'activité varient entre 0,75 et 1,67h, ce qui correspond à 17–37 % de  $HaDaily_{ref}$ . Les indices de persistance sont également bien différents, l'un supérieur à 1, l'autre inférieur, pour 3 des 4 comparaisons, avec des écarts de 0,380, 0,273 et 0,155 (Tableau 4.6). Sur le site de Mendive, habitat du Lézard catalan, l'effet de l'altitude est significatif pour un quart des tests (Figure 4.10). Les différences significatives sont observées en 2018, entre les deux répliquats de la localité haute et le réplikat 2 de la localité basse. L'indice de persistance est inférieur à 1 sur les deux répliquats de la localité haute et supérieur à 1 sur la localité basse, comme attendu (Tableau 4.6).

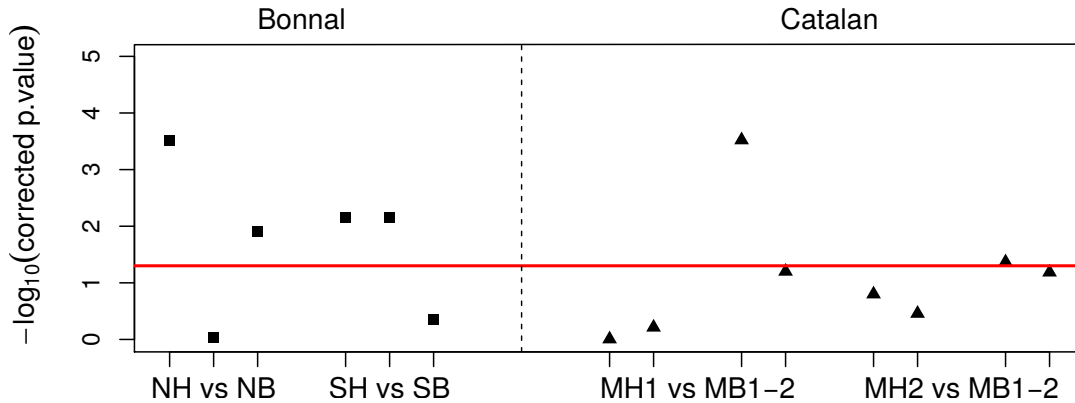


FIGURE 4.10 – Étude de la variabilité inter-altitude sur le site de Peyreget pour les localités nord (N) et sud (S) et sur le site de Mendive pour les deux répliquats. P-valeurs des tests de Wilcoxon transformées en base logarithme décimal. Les trois graduations groupées correspondent à l'analyse des données de 2017, 2018 puis 2019 (N-S) ou 2018 puis 2019 (M). L'ordre des comparaisons est le même que celui du Tableau 4.6.

	<i>p</i> -Value	Pseudo-Médiane [IC <sub>95</sub> %]	PI
NH vs. NB, 2017	<b><math>3,01 \times 10^{-4}</math></b>	<b>1,67 [0,83; 2,58]</b>	<b>NH : 1,130, NB : 0,750</b>
NH vs. NB, 2018	0,912	0,08 [-0,75; 0,92]	NH : 1,050, NB : 1,047
NH vs. NB, 2019	<b><math>1,26 \times 10^{-2}</math></b>	<b>1,33 [0,42; 2,25]</b>	<b>NH : 1,304, NB : 1,021</b>
SH vs. SB, 2017	<b><math>7,14 \times 10^{-3}</math></b>	<b>-1,25 [-2,00; -0,50]</b>	<b>SH : 0,875, SB : 1,148</b>
SH vs. SB, 2018	<b><math>7,02 \times 10^{-3}</math></b>	<b>0,75 [0,33; 1,17]</b>	<b>SH : 1,154, SB : 0,999</b>
SH vs. SB, 2019	0,447	0,25 [-0,25; 0,83]	SH : 1,032, SB : 0,968
MH <sub>1</sub> vs. MB <sub>1</sub> , 2018	0,986	0,00 [-0,42; 0,25]	MH <sub>1</sub> : 0,902, MB <sub>1</sub> : 0,932
MH <sub>1</sub> vs. MB <sub>1</sub> , 2019	0,611	0,08 [-0,17; 0,42]	MH <sub>1</sub> : 1,102, MB <sub>1</sub> : 1,078
MH <sub>1</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2018	<b><math>3,01 \times 10^{-4}</math></b>	<b>-0,75 [-1,17; -0,33]</b>	<b>MH<sub>1</sub> : 0,902, MB<sub>2</sub> : 1,086</b>
MH <sub>1</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2019	<b><math>6,30 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-0,33 [-0,67; 0,00]</b>	<b>MH<sub>1</sub> : 1,102, MB<sub>2</sub> : 1,190</b>
MH <sub>2</sub> vs. MB <sub>1</sub> , 2018	0,158	0,00 [-0,42; 0,25]	MH <sub>2</sub> : 0,999, MB <sub>1</sub> : 0,932
MH <sub>2</sub> vs. MB <sub>1</sub> , 2019	0,349	0,08 [-0,17; 0,42]	MH <sub>2</sub> : 1,120, MB <sub>1</sub> : 1,078
MH <sub>2</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2018	<b><math>4,30 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-0,25 [-0,50; 0,00]</b>	<b>MH<sub>2</sub> : 0,999, MB<sub>2</sub> : 1,086</b>
MH <sub>2</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2019	<b><math>6,50 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-0,25 [-0,58; 0,00]</b>	<b>MH<sub>2</sub> : 1,120, MB<sub>2</sub> : 1,190</b>

TABEAU 4.6 – Étude de la variabilité inter-altitude sur le site de Peyreget, localités nord (N) et sud (S). Tests des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Les *p*-valeurs sont représentées dans la Figure 4.10. Les différences des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers et leurs intervalles de confiance à 95 % sont indiqués, ainsi que l'indice de persistance associé. Les différences significatives sont en gras.

### 4.3.6 Variabilité inter-site

Pour les sites du Lézard de Bonnal, trois quarts des comparaisons indiquent des différences significatives (Figure 4.11). Les temps d'activité calculés sur le site de Peyreget sont supérieurs à ceux d'Arrious et à celui calculé pour un des répliquats d'Anglas. Les temps d'activité sur les sites d'Anglas et d'Arrious sont significativement différents sauf pour un des couples de répliquats. Les différences de pseudo-médiane varient de 0,83 à 2,17h, ce qui représente jusqu'à presque la moitié de  $HaDaily_{ref}$ . Ces différences sont associées à des indices de persistance qui varient entre 0,730 pour un des répliquats d'Arrious et 1,195 pour le site de Peyreget. À l'exception de la comparaison  $An_1 - Ar_1$ , un seul des deux indices est supérieur à 1, ce qui indique des différences de persistance entre les sites (Tableau 4.7).

Pour les sites du Lézard catalan, 5 tests sur 8 rendent compte de différences significatives (Figure 4.11). Sur les localités de présence de l'espèce, en 2018, le temps d'activité calculé pour le chemin de la Mâturation est inférieur à celui calculé pour le site de Mendive, de 0,50h ou 1,33h selon le réplikat. Sur les localités d'absence, la même tendance est observée entre les sites, à l'exception de la comparaison  $Ma_{AV} - MH_1$  en 2018, qui indique un temps d'activité plus important sur le site du chemin de la Mâturation (0,83h en plus). Ces différences représentent un cinquième de  $HaDaily_{ref} = 4,5h$ . Pour 4 des 5 comparaisons révélant une différence significative, les indices de persistance indiquent des différences en terme de viabilité des populations, puisque l'un des indices est supérieur à 1 et l'autre inférieur à 1 (Tableau 4.7).

Il n'y a pas de différence significative entre les temps d'activité journaliers calculés sur les sites de Contis et Carcans (Figure 4.11). Les deux sites sont associés à un indice de persistance supérieur à 1, ce qui corrobore avec l'attendu (Tableau 4.7).

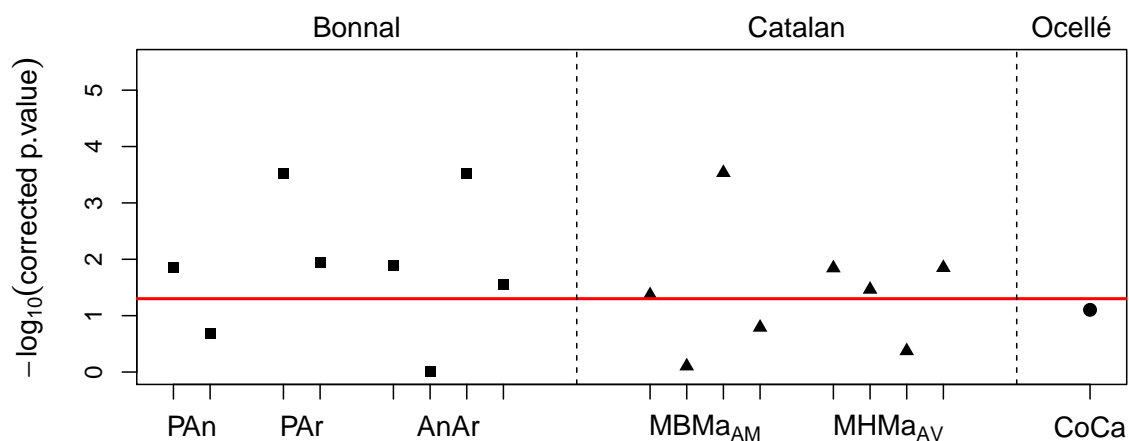


FIGURE 4.11 – Étude de la variabilité inter-site. P-valeurs des tests de Wilcoxon transformées en base logarithme décimal. Pour le Lézard de Bonnal, les graduations groupées correspondent à l'analyse des données pour chaque réplikat (PAn, PAr, AnAr). Pour le Lézard catalan, elles correspondent à celle des répliquats de Mendive pour les années 2018 et 2019. L'ordre des comparaisons est le même que celui du Tableau 4.7.



TABLEAU 4.7 – Étude de la variabilité inter-site. Tests des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Les  $p$ -values sont représentées dans la Figure 4.11. Les différences des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers et leurs intervalles de confiance à 95 % sont indiqués, ainsi que l'indice de persistance associé. Les différences significatives sont en gras.

	$p$ -Value	Pseudo-Médiane [IC <sub>95 %</sub> ]	PI
P vs. An <sub>1</sub>	<b><math>1,41 \times 10^{-2}</math></b>	<b>1,42 [0,42; 2,25]</b>	<b>P : 1,195, An<sub>1</sub> : 0,902</b>
P vs. An <sub>2</sub>	0,207	-0,58 [-0,25; 1,42]	P : 1,195, An <sub>2</sub> : 1,073
P vs. Ar <sub>1</sub>	<b><math>3,01 \times 10^{-4}</math></b>	<b>2,17 [0,92; 3,17]</b>	<b>P : 1,195, Ar<sub>1</sub> : 0,730</b>
P vs. Ar <sub>2</sub>	<b><math>1,15 \times 10^{-2}</math></b>	<b>1,25 [0,42; 2,17]</b>	<b>P : 1,195, Ar<sub>2</sub> : 0,897</b>
An <sub>1</sub> vs. Ar <sub>1</sub>	<b><math>1,27 \times 10^{-2}</math></b>	<b>0,83 [0,33; 1,33]</b>	<b>An<sub>1</sub> : 0,902, Ar<sub>1</sub> : 0,730</b>
An <sub>1</sub> vs. Ar <sub>2</sub>	0,986	0,00 [-0,50; 0,58]	An <sub>1</sub> : 0,902, Ar <sub>2</sub> : 0,897
An <sub>2</sub> vs. Ar <sub>1</sub>	<b><math>3,01 \times 10^{-4}</math></b>	<b>1,67 [0,92; 2,33]</b>	<b>An<sub>2</sub> : 1,073, Ar<sub>1</sub> : 0,730</b>
An <sub>2</sub> vs. Ar <sub>2</sub>	<b><math>2,77 \times 10^{-2}</math></b>	<b>0,92 [0,17; 1,42]</b>	<b>An<sub>2</sub> : 1,073, Ar<sub>2</sub> : 0,897</b>
Ma <sub>AM</sub> vs. MB <sub>1</sub> , 2018	<b><math>4,30 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-0,50 [-1,08; 0,00]</b>	<b>Ma<sub>AM</sub> : 0,766, MB<sub>1</sub> : 0,932</b>
Ma <sub>AM</sub> vs. MB <sub>1</sub> , 2019	0,787	-0,08 [-0,50; 0,42]	Ma <sub>AM</sub> : 1,072, MB <sub>1</sub> : 1,078
Ma <sub>AM</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2018	<b><math>2,92 \times 10^{-4}</math></b>	<b>-1,33 [-2,00; -0,67]</b>	<b>Ma<sub>AM</sub> : 0,766, MB<sub>2</sub> : 1,086</b>
Ma <sub>AM</sub> vs. MB <sub>2</sub> , 2019	0,162	-0,50 [-1,33; 0,08]	Ma <sub>AM</sub> : 1,072, MB <sub>2</sub> : 1,190
Ma <sub>AV</sub> vs. MH <sub>1</sub> , 2018	<b><math>1,43 \times 10^{-2}</math></b>	<b>0,83 [0,25; 1,42]</b>	<b>Ma<sub>AV</sub> : 1,095, MH<sub>1</sub> : 0,902</b>
Ma <sub>AV</sub> vs. MH <sub>1</sub> , 2019	<b><math>3,43 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-0,83 [-1,67; -0,08]</b>	<b>Ma<sub>AV</sub> : 0,910, MH<sub>1</sub> : 1,102</b>
Ma <sub>AV</sub> vs. MH <sub>2</sub> , 2018	0,422	0,33 [-0,33; 0,92]	Ma <sub>AV</sub> : 1,095, MH <sub>2</sub> : 0,999
Ma <sub>AV</sub> vs. MH <sub>2</sub> , 2019	<b><math>1,41 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-0,92 [-1,83; -0,25]</b>	<b>Ma<sub>AV</sub> : 0,910, MH<sub>2</sub> : 1,120</b>
Co vs. Ca	$7,88 \times 10^{-2}$	0,75 [0,00; 1,38]	Co : 1,136, Ca : 1,027

### 4.3.7 Variabilité inter-année

La variabilité inter-année est traduite par des différences significatives des temps d'activité journaliers pour 26 % des tests (Figure 4.12). Les temps d'activité étaient plus importants en 2018 qu'en 2017, sur deux localités de Peyreget (NB et SH), et que l'année 2019, sur un des répliqués du site d'Anglas (An<sub>2</sub>). Les indices de persistance pour 2018 étaient supérieurs à 1 alors que ceux pour 2017 étaient inférieurs à 1 (NB 1,047 vs. 0,750 / SH 1,154 vs. 0,875). Celui de 2019 était très inférieur à celui de 2018 (An<sub>2</sub> 1,510 vs. 1,073). À l'inverse, sur la localité en amont du chemin de la Matûre (Ma<sub>AM</sub>), le temps d'activité était plus important en 2019 qu'en 2018, avec des indices de persistance qui indiquaient la persistance en 2019 et une probabilité d'extinction non nulle en 2018 (Tableau 4.9). Sur la localité NB, le temps d'activité était plus important en 2019 qu'en 2017; l'inverse a été observé sur le répliquat An<sub>2</sub>; avec une nouvelle fois des indices de persistance très différents (NB 0,750 vs. 1,021 / An<sub>2</sub> 1,406 vs. 1,073) (Tableau 4.9). Pour les Lézards de montagne, les six différences significatives décrites étaient au moins de 1,08h, ce qui correspond à un quart du temps d'activité journalier de référence, HaDaily<sub>ref</sub>; et au plus de 2,25h, ce qui correspond à la moitié de HaDaily<sub>ref</sub> (Tableau 4.9). Sur le site de Tarnos, les deux différences significatives indiquent que la pseudo-médiane des temps d'activité journaliers était plus faible de 1,25h en 2016 qu'en 2015 et 2017, ce qui correspond à un cinquième de HaDaily<sub>ref</sub> = 6h. Cette observation est traduite dans les indices de persistance. Ils indiquent la persistance de la population en 2015 et 2017 alors qu'en 2016, la probabilité d'extinction serait égale à 0,089 (Tableau 4.9).

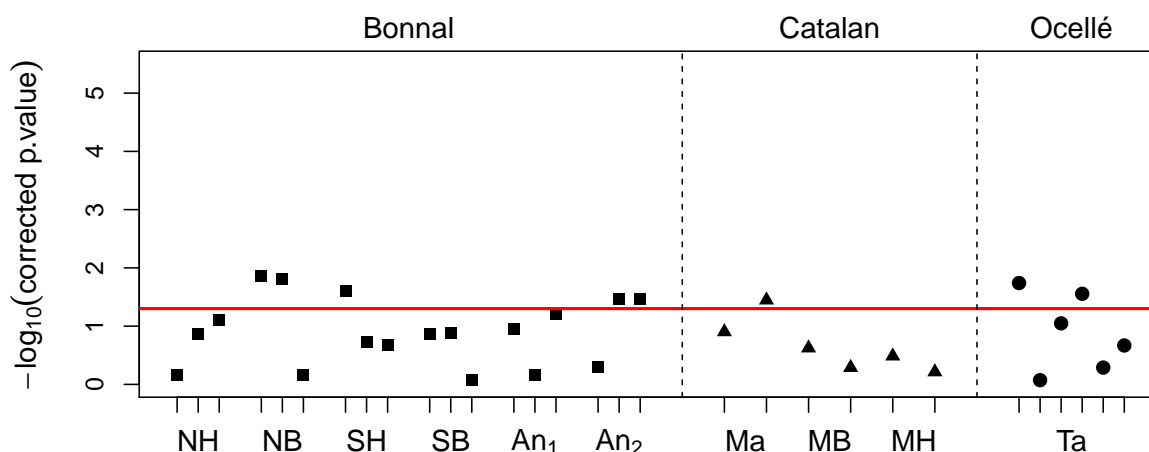


FIGURE 4.12 – Étude de la variabilité inter-année sur les sites de Peyreget (NH, NB, SH, SB), Anglas (An), Mâture (Ma), Mendive (MB, MH) et Tarnos (Ta). P-valeurs des tests de Wilcoxon transformées en base logarithme décimal. Pour le Lézard de Bonnal, les graduations groupées correspondent aux comparaisons 2017-2018, 2017-2019, 2018-2019. Pour le Lézard catalan, les comparaisons sont entre les années 2018 et 2019. Pour le Lézard ocellé, l'ordre des comparaisons est le suivant, 2015-2016, 2015-2017, 2015-2018, 2016-2017, 2016-2018, 2017-2018. Cet ordre est le même que celui du Tableau 4.9.

TABEAU 4.8 – Interprétation de l'indice de persistance, de sa moyenne et de son écart type, par le calcul de la probabilité d'extinction si l'indice est inférieur à 1 ou de la marge de sécurité de temps d'activité si l'indice est supérieur à 1; sur les sites de Peyreget (NH, NB, SH, SB), Anglas (An), Mâture (Ma), Mendive (MB, MH) et Tarnos (Ta). NA est indiqué lorsque l'indice moyen est inférieur à 1.

	Année <sub>n</sub>	Année <sub>n+1</sub>	Année <sub>n+2</sub>	Année <sub>n+3</sub>	Moyenne	Variation
NH	29,3h	11,3h	68,4h		36,2h	± 29,3h
NB	0,250	10,6h	4,7h		NA	± 36,9h
SH	0,125	34,7h	7,2h		4,5h	± 31,5h
SB	33,3h	0,001	0,032		8,6h	± 21,6h
An <sub>1</sub>	0,067	30,6h	0,098		NA	± 28,6h
An <sub>2</sub>	91,4h	114,8h	16,4h		74,25h	± 51,3h
Ma <sub>AV</sub>	21,4h	0,090			0,5h	± 29,5h
Ma <sub>AM</sub>	0,234	16,2h			NA	± 48,6h
MB <sub>1</sub>	0,068	17,6h			1,1h	± 23,2h
MB <sub>2</sub>	19,4h	42,8h			31,0h	± 16,7h
MH <sub>1</sub>	0,098	23,0h			0,5h	± 31,7h
MH <sub>2</sub>	0,001	27,0h			13,5h	± 19,4h
Ta	62,6h	0,089	70,5h	0,033	17,2h	± 57,9h

L'indice de persistance moyen est supérieur à 1 pour 70 % des localités qui présentaient des indices de persistance indiquant l'extinction certaines années (SH, SB, Ma<sub>AV</sub>, MB<sub>1</sub>, MH<sub>1</sub>, MH<sub>2</sub> et Ta) (Tableaux 4.9, 4.8). Les temps d'activité supérieurs certaines années, représentés par la marge de sécurité de temps d'activité (HaSM), permettent de compenser le déficit de temps d'activité des autres années. Par exemple, pour la localité sud en haute altitude (SH), la probabilité d'extinction de 0,125 en 2017 est compensée par le surplus de temps d'activité observé sur les années 2018 et 2019. Ainsi, sur les

trois années, le temps d'activité total sur la période de reproduction est supérieur de 4,5h (Tableau 4.8). Sur certaines localités, NB, An<sub>1</sub>, Ma<sub>AM</sub>, les probabilités d'extinction sont trop importantes ou trop fréquentes et les années suivantes ne permettent pas de les compenser. Les trois dernières localités, NH, An<sub>2</sub> et MB<sub>2</sub> présentent chaque année des marges de temps d'activité, allant de 11,3h à 114,8h (Tableau 4.8). Sur toutes les localités étudiées, nous observons une variation interannuelle minimale de 9,6 %, 7,4 % et 11,1 % de HaDaily<sub>ref</sub>, pour les sites de Léopard de Bonnal, du Léopard catalan et du Léopard ocellé. La variation maximale s'élève à 22,8 % et 21,6 % pour chaque espèce de montagne (Tableau 4.8).

TABLEAU 4.9 – Étude de la variabilité inter-année sur les sites de Peyreget (NH, NB, SH, SB), Anglas (An), Mâtüre (Ma), Mendive (MB, MH) et Tarnos (Ta). Tests des rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Les *p*-values sont représentées dans la Figure 4.12. Les différences des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers et leurs intervalles de confiance à 95 % sont indiqués, ainsi que les indices de persistance, la moyenne annuelle des indices et l'écart type associé. Les différences significatives sont en gras, un astérisque indique celles qui semblent également biologiquement pertinentes.

	<i>p</i> -Value	Pseudo-Médiane [IC <sub>95</sub> %]	PI
2017 vs. 2018, NH	0,697	0,25 [-0,58; 1,25]	1,130, 1,050, 1,304
2017 vs. 2019, NH	0,136	-0,92 [-2,08; 0,17]	1,161 ± 0,130
2018 vs. 2019, NH	$7,88 \times 10^{-2} *$	-1,08 [-2,33; -0,08] *	
2017 vs. 2018, NB	<b><math>1,39 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-1,33 [-2,25; -0,42]</b>	0,750, 1,047, 1,021
2017 vs. 2019, NB	<b><math>1,54 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-1,08 [-1,83; -0,33]</b>	0,939 ± 0,164
2018 vs. 2019, NB	0,697	0,17 [-0,50; 0,83]	
2017 vs. 2018, SH	<b><math>2,52 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-1,17 [-2,08; -0,42]</b>	0,875, 1,154, 1,032
2017 vs. 2019, SH	0,188	-0,75 [-1,58; 0,17]	1,020 ± 0,140
2018 vs. 2019, SH	0,208	0,50 [-0,25; 1,25]	
2017 vs. 2018, SB	0,136	0,83 [-0,17; 1,67]	1,148, 0,999, 0,968
2017 vs. 2019, SB	0,131 *	1,08 [-0,17; 2,17] *	1,038 ± 0,096
2018 vs. 2019, SB	0,856	0,08 [-0,83; 1,08]	
2017 vs. 2018, An <sub>1</sub>	0,111	-0,75 [-1,83; 0,08]	0,933, 1,136, 0,902
2017 vs. 2019, An <sub>1</sub>	0,685	0,25 [-0,67; 1,08]	0,990 ± 0,127
2018 vs. 2019, An <sub>1</sub>	$6,30 \times 10^{-2} *$	1,25 [0,17; 2,17] *	
2017 vs. 2018, An <sub>2</sub>	0,502	-0,50 [-1,83; 0,83]	1,406, 1,510, 1,073
2017 vs. 2019, An <sub>2</sub>	<b><math>3,48 \times 10^{-2}</math></b>	<b>1,83 [0,42; 2,92]</b>	1,330 ± 0,228
2018 vs. 2019, An <sub>2</sub>	<b><math>3,43 \times 10^{-2}</math></b>	<b>2,25 [0,50; 3,67]</b>	
2018 vs. 2019, Ma <sub>AV</sub>	0,125	0,92 [-0,08; 1,92]	1,095, 0,910 / 1,002 ± 0,131
2018 vs. 2019, Ma <sub>AM</sub>	<b><math>3,57 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-1,33 [0,42; 2,92]</b>	0,766, 1,072 / 0,919 ± 0,216
2018 vs. 2019, MB <sub>1</sub>	0,238	-0,75 [-1,92; 0,50]	0,932, 1,078 / 1,005 ± 0,103
2018 vs. 2019, MB <sub>2</sub>	0,515	-0,42 [-1,83; 0,83]	1,086, 1,190 / 1,138 ± 0,074
2018 vs. 2019, MH <sub>1</sub>	0,327	-0,83 [-2,08; 0,50]	0,902, 1,102 / 1,002 ± 0,141
2018 vs. 2019, MH <sub>2</sub>	0,611	-0,50 [-1,92; 0,92]	0,999, 1,120 / 1,060 ± 0,086
2015 vs. 2016, Ta	<b><math>1,82 \times 10^{-2}</math></b>	<b>1,25 [0,38; 2,25]</b>	1,120, 0,911, 1,135, 0,967
2015 vs. 2017, Ta	0,846	-0,12 [-0,88; 0,62]	1,033 ± 0,111
2015 vs. 2018, Ta	$8,96 \times 10^{-2}$	0,87 [-0,00; 2,00]	
2016 vs. 2017, Ta	<b><math>2,78 \times 10^{-2}</math></b>	<b>-1,25 [-2,25; -0,25]</b>	
2016 vs. 2018, Ta	0,515	-0,38 [-1,38; 0,88]	
2017 vs. 2018, Ta	0,215	0,75 [-0,25; 2,00]	

## 4.4 Discussion

### 4.4.1 Variabilité spatiale liée au micro-habitat

Contrairement à ce qui était attendu, toutes les comparaisons entre les réplicats déployés sur les sites de présence, ont montré des différences significatives. Les temps d'activité journaliers représentaient jusqu'à presque deux fois le temps d'activité journalier de référence,  $HaDaily_{ref}$ . De plus, les indices de persistance étaient très variables, indiquant parfois une probabilité d'extinction, parfois une marge de temps d'activité (à Anglas, PI variait entre 0,902 et 1,510, Tableau 4.3). Ces résultats mettent en évidence l'existence du microclimat ressenti par les lézards au niveau du sol et des éboulis. La composition des roches et leur densité modulent la conductivité thermique et donc la température du micro-habitat [Soberón et Arroyo-Peña, 2017]. Des roches foncées, telles que les schistes ou les ardoises, deviennent plus rapidement plus chaudes que des roches claires [Arribas, 2009]. Le Lézard de Bonnal vit sur des éboulis composés de grès, de schistes et de roches volcaniques alors que l'autre espèce montagnarde, le Lézard catalan, vit sur des roches calcaires et du grès (Figure 4.13). Ces roches ont des propriétés différentes, telles que leur minéralogie, leur granulométrie et leur teneur en eau, qui influencent la conductivité thermique [Barry-Macaulay et al., 2013]. Par exemple, la conductivité thermique augmente avec la densité des roches sèches, type grès et siltite [Barry-Macaulay et al., 2013]. Pour les granites composées de quartz et de feldspath, minéraux également présents dans les grès, les auteurs ont démontré que la conductivité thermique était plus élevée lorsque ces roches contiennent de l'eau [Cho et al., 2009]. Ainsi, toutes les roches des habitats des espèces étudiées ont des conductivités thermiques différentes, ce qui pourrait expliquer les différences observées sur les temps d'activité et les indices de persistance.

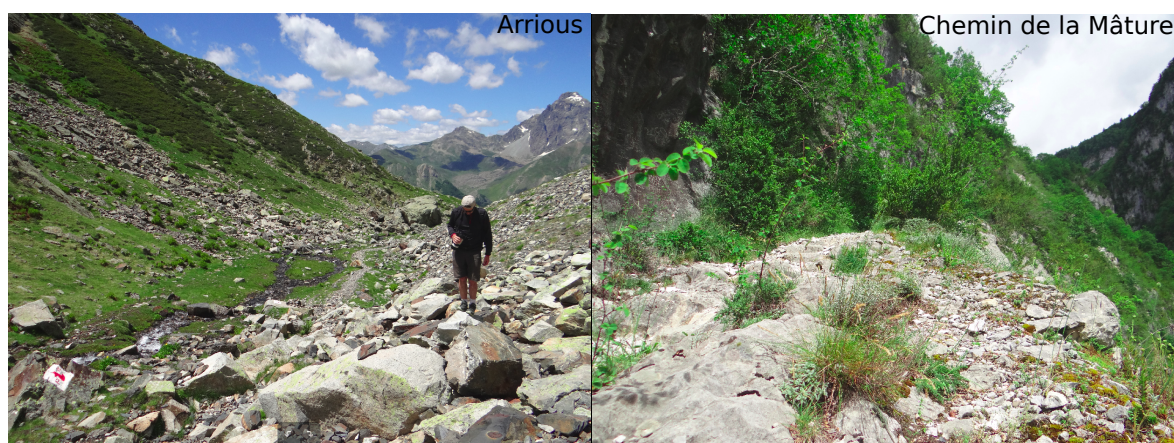


FIGURE 4.13 – Habitat du Lézard de Bonnal sur le site d'Arrious et du Lézard catalan sur le chemin de la Mâtüre. Les éboulis sur le site d'Arrious sont très diversifiés, composés de grès, de schistes et de roches volcaniques. Sur le chemin de la Mâtüre, les roches sont calcaires. Nous remarquons aussi la présence d'une rivière, le long du site de suivi du Lézard de Bonnal. Crédit photographique : Florèn HUGON.

La disponibilité de divers micro-habitats thermiques peut fournir des refuges thermiques, essentiels pour permettre l'activité et contribuer à la persistance de la population [Clusella-Trullas et Chown, 2011; Han et al., 2020; Kearney et al., 2009]. Quelle que soit l'année, l'un des réplicats avait toujours un indice de persistance plus élevé que l'autre,

ce qui indiquerait une certaine constance dans la qualité des micro-habitats. La variabilité spatiale, entre deux enregistreurs de données très proches l'un de l'autre, est rarement étudiée dans la littérature. L'étude de [Pincebourde et Salle \[2020\]](#), sur la variabilité de la température du sol, a montré que deux enregistreurs de données, distants de seulement 40cm, mesuraient des températures qui différaient de 4°C en moyenne. Cette étude et nos observations soulèvent l'importance de déployer un réseau de modèles biomimétiques, pour appréhender toute la variabilité du site étudié. Cela permettra aussi de minimiser la dépendance entre l'emplacement du modèle et les mesures [[Caetano et al., 2020](#)].

#### 4.4.2 Variabilité spatiale liée à l'habitat

L'habitat, en terme d'exposition au vent ou de couverture végétale, conduit à des différences significatives des temps d'activité et de l'indice de persistance pour 100 % des tests (3/3). Sur le littoral, si la population de Lézard ocellé reste constamment sur le sable, sa persistance serait assurée. En revanche, si elle est toujours présente sur l'herbe, le temps d'activité serait trop faible pour assurer son maintien (Tableau 4.4). Les températures opérantes mesurées sur le substrat herbe sont plus faibles que celles mesurées sur le substrat sable, en moyenne de 1,04°C. La température maximale atteinte sur le sable est 48,87°C alors qu'elle n'est que de 44,07°C sur l'herbe. Dans le contexte du changement climatique, avec une hausse attendue de +2,5°C d'ici 2100 [[Le Treut et Rousset, 2018](#)], les individus pourraient davantage utiliser l'habitat herbeux, pour maintenir des temps d'activité suffisants. L'utilisation de la dune grise proche de la frange forestière pourrait devenir un habitat de choix dans les années futures.

Sur le site du chemin de la Mâturation, nous rappelons que l'espèce est présente sur la localité en amont  $Ma_{AM}$ , abritée du vent, et absente sur la localité en aval  $Ma_{AV}$ , très exposée au vent. En 2018, l'indice de persistance indique que la population serait pérenne sur  $Ma_{AV}$  et non sur  $Ma_{AM}$ , ce qui est contraire à l'attendu. D'après les bulletins de Météo France de mai et juin, le vent a été plus fort en 2019 qu'en 2018 ([Mai, Juin 2018](#) et [Mai, Juin 2019](#)). Le vent contre-balance la chaleur des substrats et celle des individus par convection [[Ortega et al., 2017](#)]. Il est un facteur explicatif de la thermorégulation des espèces [[Gontijo et al., 2018](#)]. Chez *Iberolacerta aurelioi*, une autre espèce montagnarde, l'étude d'une population abritée et d'une sur les crêtes, a montré que le vent réduisait le temps d'activité [[Ortega et al., 2017](#)]. Outre le peu de vent, l'année 2018 a été particulièrement fraîche. La localité en aval bénéficie aussi d'un temps d'ensoleillement plus important que celle en amont. Toutes ces caractéristiques climatologiques et d'habitat expliquent probablement la persistance en aval et l'inverse en amont sur l'année 2018.

#### 4.4.3 Variabilité spatiale liée à la topographie montagnarde

Sur les 20 tests inter-exposition et inter-altitude, la moitié était significatifs pour l'effet de l'exposition, les deux tiers pour l'effet de l'altitude sur le site du pic de Peyreget et un quart pour ce même effet sur le site de Mendive. Sur le pic de Peyreget, les différences de pseudo-médiane correspondaient au moins à 17 % et au plus à 41 % du temps d'activité journalier de référence,  $HaDaily_{ref}$  (Tableaux 4.5 et 4.6). Pour 78 % des différences significatives, toutes espèces confondues, les écarts de pseudo-médiane sont conformes à l'attendu. Sur le pic de Peyreget où les quelques individus présents sont observés à haute altitude, nous attendions des temps d'activité plus importants au nord et en altitude haute.

Deux comparaisons sur les sept font exception à l'attendu. En 2017, nous observons que les temps d'activité sont plus importants de 1,83h sur la localité SB *versus* NB et de 1,25h sur la localité SB *versus* SH. Ce constat est aussi révélé dans les indices de persistance, inférieurs à 1 sur les localités SH (0,875) et NB (0,750) mais supérieur à 1 sur la localité SB (1,148). Comme le temps d'activité dépend de deux seuils, la faible qualité thermique de l'habitat s'explique par des températures soit trop basses soit trop élevées. En 2017, le pourcentage de températures opérantes ( $T_e$ ), comprises dans la fenêtre de températures volontaires pour l'activité, n'était que de 24 % et 28 % pour NB et SH, alors qu'il était de 37 % pour SB. Le pourcentage de  $T_e$  au-dessus de  $VT_{max}$  était plus élevé pour NB que pour SH que pour SB, alors qu'il était similaire en dessous de  $VT_{min}$  (Figure 4.14). Ces observations indiquent que le temps d'activité serait limité par des températures trop élevées sur les localités NB et SH. L'étude *in natura* n'a pas permis de définir des sites strictement exposés au nord et au sud. La localité SB est plutôt exposée sud-ouest, bénéficiant ainsi de températures plus douces qu'en plein sud, comme la localité SH. À l'inverse de nos résultats, l'étude de [Arribas \[2009\]](#) indiquait une absence de différence dans les temps d'activité selon le versant. Comme précisé dans le paragraphe 4.4.1, la conductivité thermique varie selon le type d'éboulis. Elle est plus faible lorsque la densité en roches est faible et que les blocs de pierre sont éloignés, ce qui correspond au type d'éboulis de la localité SB. À l'inverse, elle est plus élevée lorsque l'éboulis est compact, gros et étendu, comme ceux de la localité NH [[Barry-Macaulay et al., 2013](#)]. Ainsi, un habitat de basse altitude pourrait être plus favorable qu'un habitat de haute altitude. Ces résultats remettent partiellement en cause l'hypothèse selon laquelle, les espèces coloniseraient des habitats à des altitudes plus élevées, qui présentent des températures plus favorables [[Elsen et Tingley, 2015](#); [Tito et al., 2020](#)]. Ils mettent aussi en évidence le rôle accru de l'exposition et de l'habitat sur le microclimat ressenti par les individus [[Daly et al., 2009](#); [Ortega et al., 2019](#)].

Sur le site de Peyreget, nous soulignons également l'importante variabilité des indices de persistance, entre les localités, sur une même année. En 2017, la persistance était indiquée sur 2 localités parmi les 4 alors qu'en 2018 et 2019, trois localités étaient considérées comme persistantes *via* le calcul de cet indice. Ainsi, l'étude d'une seule localité n'est pas représentative du site d'étude [[Jiménez-Robles et De la Riva, 2019](#)]. Cela rend obligatoire la réplication spatiale de l'échantillonnage, pour mesurer la variabilité observée sur le site, et l'intégrer dans les décisions de gestion de la population [[Vicenzi et al., 2017](#)].

Sur le site de Mendive, sachant que le Lézard catalan n'est pas encore présent sur la localité de haute altitude (1045m), nous faisons l'hypothèse inverse que pour le Lézard de Bonnal, les temps d'activité devraient être plus importants sur la localité de basse altitude (735m). Cette hypothèse est soutenue par les deux différences significatives détectées. Les autres écarts de pseudo-médiane, non significatifs, montrent la même tendance sauf pour deux comparaisons, où un écart positif de 0,08h est observé, ce qui reste négligeable devant 4,5h. Les indices de persistance étaient attendus supérieurs à 1 sur la localité basse, c'est le cas pour les trois quarts, et inférieurs à 1 sur la localité haute, c'est le cas pour seulement la moitié (Tableau 4.6). Cela suggère que la localité de haute altitude pourrait être bientôt colonisée. De récentes observations en juin 2021 par Matthieu BERRONEAU, à 1100 mètres dans les Pyrénées-Atlantiques (plus précisément à Lourdios), indiquent que la limite altitudinale du Lézard catalan en Nouvelle-Aquitaine serait au delà de 900 mètres. Ces observations appuient la fiabilité des indices de persistance supérieurs à 1 sur les localités à 1045 mètres.

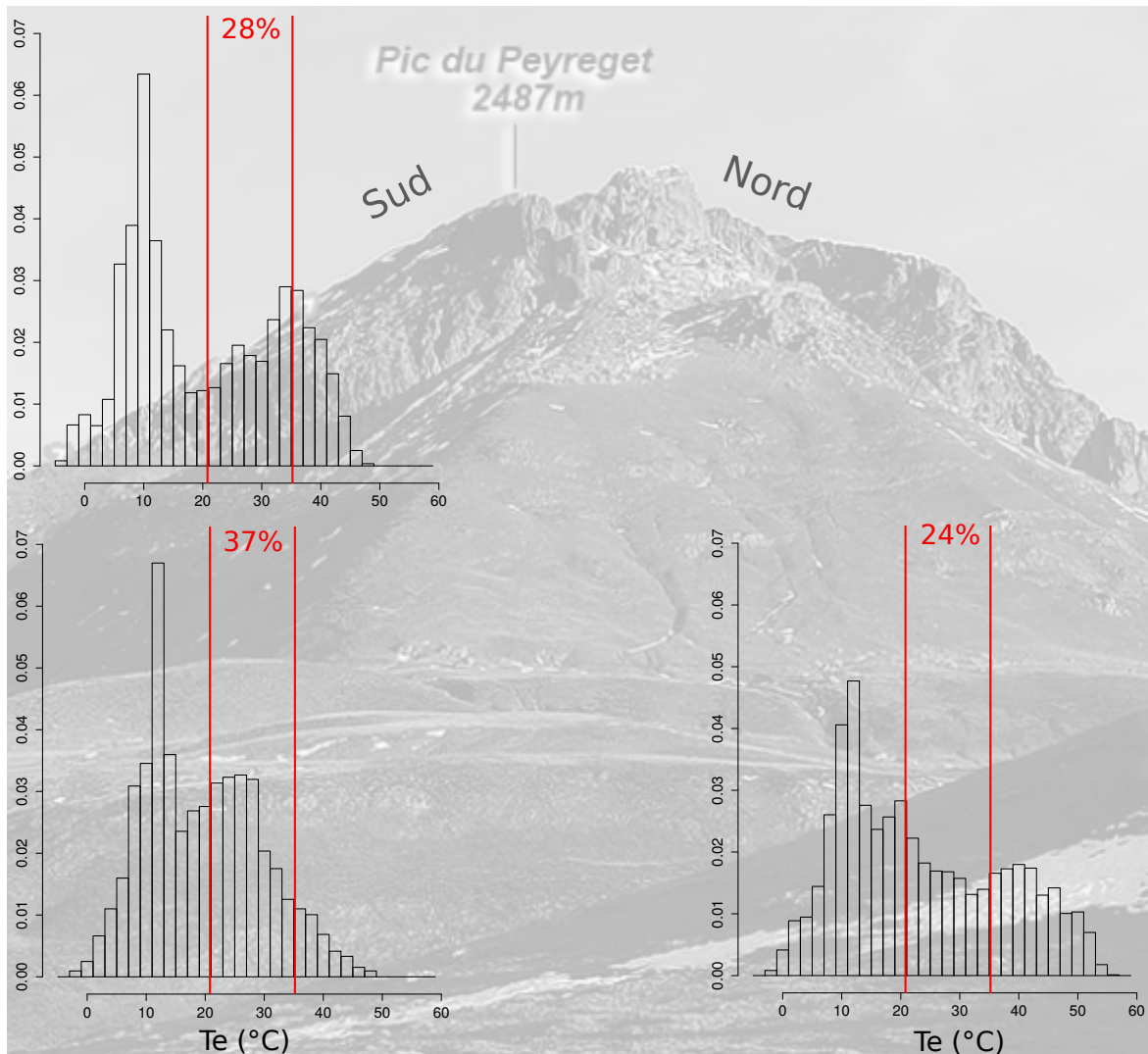


FIGURE 4.14 – Distribution des températures opérantes ( $T_e$ ), mesurées au cours de la journée, définie par le lever et le coucher du soleil, pendant la période de reproduction. Calcul du pourcentage des  $T_e$  dans la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR) pour les localités sud haut, sud bas et nord bas.

#### 4.4.4 Variabilité spatiale liée au site

Les sites des deux espèces montagnardes sont très différents, 69 % des différences testées étaient significatives, contrairement aux sites du littoral dunaire (une différence testée non significative). La pseudo-médiane était toujours plus élevée sur le site de Peyreget que sur les sites d'Anglas et d'Arrious et plus élevée sur Anglas que sur Arrious. De plus, l'indice de persistance était supérieur à 1 seulement pour le site de Peyreget et un réplicat d'Anglas (Tableau 4.7). Ces observations vont à l'encontre des connaissances sur les populations inféodées à ces sites. Le suivi annuel des populations du Lézard de Bonnal, réalisé depuis 2017 par le programme Les Sentinelles du Climat, indique que la densité locale est la plus faible sur le site de Peyreget, qui constitue la limite ouest de la répartition connue [Pottier et al., 2014], par rapport aux autres sites qui ont une densité moyenne (site Anglas) ou élevée (site Arrious) [Mallard, 2017]. Ici, l'indice de persistance n'est calculé qu'à partir du temps d'activité, qui lui-même n'est calculé qu'à partir des températures opérantes, alors que d'autres paramètres environnementaux l'influencent,

comme le vent et l'humidité [Clusella-Trullas et al., 2011; Gontijo et al., 2018; Ortega et al., 2017]. Sur le site d'Arrious, les naturalistes ont remarqué que les individus étaient plus proches de la rivière, lorsque les températures étaient plus élevées (Matthieu BERRO-NEAU et Gilles POTTIER, communication personnelle) (Figures 4.2 et 4.13). Les travaux de Kearney et al. [2018] montraient que le temps de restriction d'activité était parfois expliqué par des niveaux de dessiccation trop importants. Ces éléments soutiennent le récent concept de thermo-hydrorégulation, décrit dans Rozen-Rechels et al. [2019]. Une population proche d'une source d'eau serait plus tolérante aux températures élevées, car elle bénéficierait d'une hygrométrie plus importante qui réduirait le risque de déshydratation [Rozen-Rechels et al., 2019]. Ce concept, subtilement soulevé par les naturalistes [Pottier, 2016], pourrait expliquer les temps d'activité, trop faibles par rapport à l'attendu, sur le site d'Arrious, mais aussi sur celui d'Anglas, où le lac est présent à quelques mètres des éboulis où sont observés les individus (Figure 4.2). Concernant la variabilité spatiale observée sur les sites du Léopard catalan, les différences testées, à l'exception d'une seule, indiquent que le site de Mendive offre des temps d'activité plus importants. Cela est en cohérence avec la topographie des deux sites; le chemin de la Mâturation, à flanc de falaise, bénéficie de moins d'heures d'ensoleillement que le site de Mendive.

Plus généralement, la variabilité inter-site observée souligne la nécessité de prendre en compte des variables supplémentaires, telles que la distance au point d'eau le plus proche, l'humidité de l'air ou le bilan hydrique, pour évaluer la persistance des populations et la répartition des espèces [Enriquez-Urzelai et al., 2019; Guillon et al., 2016]. Les modèles de répartition sont plus fiables dès lors qu'ils intègrent des variables relatives à la structure et à la qualité de l'habitat [Dittrich et al., 2019; Leitão et Santos, 2019; Randin et al., 2020]. La variabilité observée révèle également la pertinence d'étudier plusieurs sites, pour caractériser les combinaisons de variables permettant la pérennité d'une espèce [Guillon et al., 2016; Soberón et Arroyo-Peña, 2017].

#### 4.4.5 Variabilité temporelle

Seulement 27 % des comparaisons pour l'étude de la variabilité temporelle, ont révélé une différence significative des pseudo-médianes des temps d'activité journaliers, alors que 60 % étaient significatives pour l'étude de la variabilité spatiale. Ceci pourrait suggérer que la variabilité spatiale serait plus importante que la variabilité temporelle. Cependant, la différence maximale non détectée pour les tests de variabilité temporelle est presque deux fois plus importante que celle des tests de variabilité spatiale (1,25h *versus* 0,75). De la même façon, la différence minimale détectée est quatre fois supérieure à celle détectée en variabilité spatiale (1,08h *versus* 0,25h). Les différences de pseudo-médianes sont donc tout aussi importantes pour la variabilité temporelle mais elles semblent être moins facilement détectées. Comme souligné dans Hurlbert et al. [2019], il serait approprié de ne pas tenir compte de la dichotomie « significatif »/ « non significatif » et de se concentrer sur les écarts de pseudo-médianes eux-mêmes. En outre, une valeur non significative peut résulter d'une grande variabilité au sein de la série étudiée et ne signifie pas nécessairement que l'hypothèse testée est vraie [Greenland et al., 2016]. Dans notre cas d'étude, sur Anglas, pour la comparaison 2018 *versus* 2019, la pseudo-médiane est de 1,25 h et est encadrée par l'intervalle de confiance [0,17; 2,17] (Tableau 4.9). Cette différence, bien que statistiquement non significative après la correction FDR, est biologiquement pertinente. Les tests associés à des différences de pseudo-médiane qui correspondent à environ 25 %



de  $\text{HaDaily}_{\text{ref}}$  pourraient être considérés comme biologiquement pertinents. Il s'agit ici des différences 2018 *versus* 2019 sur NH et 2017 *versus* 2019 sur SB. Ainsi, la variabilité inter-annuelle est représentée sur tous les sites étudiés, à l'exception peut-être, du site de Mendive, où la plus grande différence est de 0,83h, soit seulement un cinquième de  $\text{HaDaily}_{\text{ref}}$ .

Les différences de pseudo-médianes représentaient jusqu'à la moitié du temps d'activité journalier de référence de 4,5h. Ces différences étaient associées à des indices de persistance très variés selon les années. Par exemple, pour la localité SH, l'indice indiquait une probabilité d'extinction de 0,125 en 2017 et des marges de temps d'activité de 34,7h et 7,2h en 2018 et 2019 (Tableau 4.8). La réalisation de l'étude uniquement en 2017 aurait encouragé des politiques de protection de l'habitat, tandis que la réalisation de l'étude uniquement en 2018 ou 2019 aurait indiqué que les populations se maintiendraient. L'indice de persistance moyen sur les trois années était de  $1,020 \pm 0,140$ , ce qui n'excluait pas la possibilité d'une extinction locale de la population. Le même résultat a été observé sur la localité SB, l'indice moyen était de  $1,038 \pm 0,096$ . Nos résultats soulignent ainsi l'importance de prendre en compte la variabilité inter-annuelle dans les études de conservation de la biodiversité.

#### 4.4.6 Indice de persistance et viabilité d'une population

Sachant que les espèces étudiées sont itéropares [Pottier, 2012], plusieurs occasions de reproduction au cours de leur cycle de vie, la viabilité d'une population sur un habitat dépend de plusieurs années. Si une année est défavorable, temps d'activité total sur la période de reproduction insuffisant, d'où un indice de persistance inférieur à 1, cela pourra être compensé par l'année suivante. Cette hypothèse justifie l'importance de conserver toute l'information contenue dans l'indice de persistance et de ne pas le borner à 1. L'étude de la variabilité des indices de persistance et de leur moyenne sur les différentes années permet de mieux évaluer la persistance ou l'extinction locale des populations et participe à la mise en garde sur l'utilisation de résultats obtenus sur une seule année. Biologiquement, l'indice de persistance peut être assimilé au taux de croissance. Des estimations d'abondance pourraient permettre d'estimer ce taux et de vérifier empiriquement la définition de ce nouvel indice. Dans notre étude, les résultats obtenus sont cohérents pour les trois espèces étudiées. Ainsi, ils soutiennent l'utilisation de cet indice, dans les études qui souhaitent évaluer l'état de conservation des populations à partir du temps d'activité.

### 4.5 Conclusion

Nous avons mis en évidence l'effet de la variabilité spatio-temporelle de l'environnement sur un proxy de la température corporelle, la température opérante, enregistrée par un modèle biomimétique. En se fondant sur un niveau de réplication, au plus de trois sites ou de quatre années, nous avons montré que les temps d'activité, calculés à partir des températures opérantes et l'indice de persistance associé, variaient fortement entre les années et sur les différents niveaux spatiaux étudiés. La variabilité observée a mis en lumière le rôle du micro-habitat, de l'habitat, en particulier l'exposition au vent et la couverture végétale, mais aussi les effets de la topographie et de l'hydrographie. Notre étude alerte, une nouvelle fois, sur la nécessité de mener des études multi-sites pluri-annuelles,

la variabilité de l'habitat étant déterminante pour évaluer la vulnérabilité des espèces face au changement climatique [Neel et al., 2021]. Il ne fait aucun doute que les modèles biomimétiques, grâce à leur grande capacité de stockage, leur facilité d'utilisation, mais surtout leur collecte indépendante de données sur des sites distants, sont parfaitement adaptés pour ce type d'étude. De plus, le déploiement de ces équipements permet des études non invasives et reproductibles. Nous plaçons pour qu'ils trouvent une place indispensable dans la boîte à outils de toute personne impliquée dans des programmes de conservation de la biodiversité; en particulier pour les espèces menacées inféodées à des habitats contraints. L'indice de persistance, nouvellement défini, fournit une base intéressante et prometteuse, pour comprendre l'impact de différents niveaux de variabilité sur la viabilité de la population. Cependant, il devra être validé formellement par des études biologiques dédiées, sur le terrain ou expérimentales. Ainsi, nous encourageons vivement la poursuite des recherches sur l'utilisation de cette méthode, pour d'autres espèces et d'autres enregistrements de température. La poursuite des études pourra permettre de gagner en confiance dans sa définition et de montrer éventuellement qu'il peut devenir une nouvelle alternative simple et peu coûteuse pour étudier la viabilité des populations. Enfin, nous soulignons le manque de méthodes statistiques accessibles, pour étudier et comparer la variabilité de données interdépendantes, telles que les séries temporelles, et encourageons les mathématiciens à se saisir de ce domaine de recherche peu exploré.

## 4.6 Références

- Abd Allah, Osman, Abdalla, Mohammed, Abdalla, Suliman, Babiker, Amin, et Awad Allah, Alaa. Universal Data Logger System for Environmental Monitoring Applications. *Indonesian Journal of Electrical Engineering and Informatics (IJEI)*, 5(2), p. 131–136, Juin 2017. ISSN 2089-3272, 2089-3272. URL <http://section.iaasonline.com/index.php/IJEI/article/view/289>. 109, 110
- Arribas, Oscar J. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, 22(3), p. 145–166, 2009. 111, 113, 120, 122, 133, 135
- Barroso, Frederico M., Carretero, Miguel A., Silva, Francisco, et Sannolo, Marco. Assessing the reliability of thermography to infer internal body temperatures of lizards. *Journal of Thermal Biology*, 62, p. 90–96, Décembre 2016. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456516300766>. 120
- Barry-Macaulay, D., Bouazza, A., Singh, R.M., Wang, B., et Ranjith, P.G. Thermal conductivity of soils and rocks from the Melbourne (Australia) region. *Engineering Geology*, 164, p. 131–138, Septembre 2013. ISSN 00137952. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S001379521300210X>. 133, 135
- Beddows, Patricia A. et Mallon, Edward K. Cave Pearl Data Logger : A Flexible Arduino-Based Logging Platform for Long-Term Monitoring in Harsh Environments. *Sensors*, 18(2), p. 530, Février 2018. ISSN 1424-8220. URL <http://www.mdpi.com/1424-8220/18/2/530>. 110
- Bedi, Agatha, Dalle, Julien, Perrot, Martin, et Benoit, Michel. Mangrove restoration : biomimetic artificial mangrove roots and ecosystem-based management models., Juillet 2019. URL <hal-02568614>. 110

- Bonte, Dries et Hoffmann, Maurice. Are coastal dune management actions for biodiversity restoration and conservation underpinned by internationally published scientific research? pages 165–178, 2005. [111](#)
- Boulenger, G.A. Description de Podarcis liolepis, Balearic Islands. Dans *A contribution to the knowledge of the varieties of the Wall-Lizard (Lacerta muralis) in western Europe and North Africa*, volume 17, pages 369–376. Transactions of the Zoological Society of London, 1905. [112](#)
- Bozinovic, Francisco, Bastías, Daniel A., Boher, Francisca, Clavijo-Baquet, Sabrina, Estay, Sergio A., et Angilletta, Michael J. The Mean and Variance of Environmental Temperature Interact to Determine Physiological Tolerance and Fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(6), p. 543–552, Novembre 2011. ISSN 1522-2152, 1537-5293. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/662551>. [109](#)
- Buckley, Lauren B. et Huey, Raymond B. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integrative and Comparative Biology*, 56(1), p. 98–109, Juillet 2016. ISSN 1540-7063, 1557-7023. URL <https://academic.oup.com/icb/article-lookup/doi/10.1093/icb/icw004>. [109](#)
- Busask, Stephen D. et Visnaw, Jeanne A. Observations on the natural history of Lacerta lepida in Cádiz Province, Spain. *Amphibia-Reptilia*, 10(3), p. 201–213, Janvier 1989. [121](#)
- Caetano, Gabriel H. O., Santos, Juan C., Godinho, Leandro B., Cavalcante, Vitor H. G. L., Diele-Viegas, Luisa M., Campelo, Pedro H., Martins, Lidia F., Oliveira, Alan F. S., Alvarenga, Júlio M., Wiederhecker, Helga C., de Novaes e Silva, Verônica, Werneck, Fernanda P., Miles, Donald B., Colli, Guarino R., et Sinervo, Barry R. Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. *Oikos*, Avril 2020. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.07123>. [111](#), [119](#), [120](#), [134](#)
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Yeong Ryu, H., Sbeglia, G. C., Spagnolo, E., Waldron, J. B., Warsi, O., et Wiens, J. J. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1750), p. 20121890–20121890, Novembre 2012. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2012.1890>. [109](#)
- Camacho, Agustín et Rusch, Travis W. Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards. *Journal of Thermal Biology*, 68, p. 63–72, Août 2017. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456516303205>. [120](#)
- Campbell, James B. et Wynne, Randolph H. *Introduction to remote sensing*. Guilford Press, New York, 5th ed édition, 2011. ISBN 978-1-60918-176-5. OCLC : ocn666239609. [109](#)
- Campbell-Staton, Shane C., Cheviron, Zachary A., Rochette, Nicholas, Catchen, Julian, Losos, Jonathan B., et Edwards, Scott V. Winter storms drive rapid phenotypic, regulatory, and genomic shifts in the green anole lizard. *Science*, 357(6350), p. 495–498, Août 2017. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.aam5512>. [109](#)

- Carboni, Marta, Carranza, Maria Laura, et Acosta, Alicia. Assessing conservation status on coastal dunes : A multiscale approach. *Landscape and Urban Planning*, 91(1), p. 17–25, Mai 2009. ISSN 01692046. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S016920460800203X>. 111
- Carneiro, Diana. *Assessing Ecophysiological Traits and Distribution Patterns of Two Podarcis Species in NE Iberia*. PhD thesis, Faculty of Biology, Research Center in Biodiversity and Genetic Resources, Porto, 2012. 120, 122
- Castilla, Van Damme, Raoul, et Bauwens, Dirk. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8(3), p. 253–274, 1999. 120
- Ceia-Hasse, Ana, Sinervo, Barry, Vicente, Luís, et Pereira, Henrique M. Integrating eco-physiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), p. 679–688, Juillet 2014. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x>. 111
- Chan, Benny K. K., Lima, Fernando P., Williams, Gray A., Seabra, Rui, et Wang, Hui-Yu. A simplified biomimetic temperature logger for recording intertidal barnacle body temperatures : Simplified Biomimetic Temperature Logger. *Limnology and Oceanography: Methods*, 14(7), p. 448–455, Juillet 2016. ISSN 15415856. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/lom3.10103>. 109, 110
- Chan, Shelley H.M., Loke, Lynette H.L., Crickenberger, Sam, et Todd, Peter A. Robone-rite : A low-cost biomimetic temperature logger to monitor operative temperatures of a common gastropod (*Nerita* spp.) in tropical urban seascapes. *HardwareX*, 6, p. e00075, Octobre 2019. ISSN 24680672. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2468067219300252>. 109, 110
- Chapperon, Coraline et Seuront, Laurent. Space-time variability in environmental thermal properties and snail thermoregulatory behaviour : Variability in snail thermoregulatory behaviour. *Functional Ecology*, 25(5), p. 1040–1050, Octobre 2011. ISSN 02698463. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2011.01859.x>. 110
- Cho, W.J., Kwon, S., et Choi, J.W. The thermal conductivity for granite with various water contents. *Engineering Geology*, 107(3-4), p. 167–171, Août 2009. ISSN 00137952. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0013795209001434>. 133
- Clusella-Trullas, S. et Chown, S. L. Comment on "Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches". *Science*, 332(6029), p. 537–537, Avril 2011. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1195193>. 119, 133
- Clusella-Trullas, Susana, Blackburn, Tim M., et Chown, Steven L. Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American Naturalist*, 177(6), p. 738–751, Juin 2011. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/660021>. 137

- Daly, Christopher, Conklin, David R., et Unsworth, Michael H. Local atmospheric decoupling in complex topography alters climate change impacts. *International Journal of Climatology*, pages n/a–n/a, 2009. ISSN 08998418, 10970088. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/joc.2007>. 135
- Daudin, F.M. Description of *Lacerta lepida* (= *Timon lepidus*). Dans *Histoire Naturelle, générale et particulière des reptiles*, volume 3, pages 204–207. Dufart, 1802. 111, 112
- Dittrich, Andreas, Roilo, Stephanie, Sonnenschein, Ruth, Cerrato, Cristiana, Ewald, Michael, Viterbi, Ramona, et Cord, Anna F. Modelling Distributions of Rove Beetles in Mountainous Areas Using Remote Sensing Data. *Remote Sensing*, 12(1), p. 80, Décembre 2019. ISSN 2072-4292. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/12/1/80>. 137
- Elsen, Paul R. et Tingley, Morgan W. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Climate Change*, 5(8), p. 772–776, Août 2015. ISSN 1758-678X, 1758-6798. URL <http://www.nature.com/articles/nclimate2656>. 111, 135
- Enriquez-Urzelai, Urtzi, Kearney, Michael R., Nicieza, Alfredo G., et Tingley, Reid. Integrating mechanistic and correlative niche models to unravel range-limiting processes in a temperate amphibian. *Global Change Biology*, 25(8), p. 2633–2647, Août 2019. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14673>. 137
- Erbakanov, Lenko, Atanassov, Krassimir, et Sotirov, Sotir. Generalized Net Model of a Body Temperature Data Logger Embedded System. *International Journal Bioautomation*, 19 (2), p. 237–244, Juin 2015. 110
- Estay, Sergio A., Clavijo-Baquet, Sabrina, Lima, Mauricio, et Bozinovic, Francisco. Beyond average : an experimental test of temperature variability on the population dynamics of *Tribolium confusum*. *Population Ecology*, 53(1), p. 53–58, Janvier 2011. ISSN 1438-3896, 1438-390X. URL <http://doi.wiley.com/10.1007/s10144-010-0216-7>. 109
- Fay, Michael P. Package "asht", 2018. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/asht/asht.pdf>. R package version 0.9.4. 123
- Fei, Teng, Venus, Valentijn, Toxopeus, Bert, Skidmore, Andrew K., Schlerf, Martin, Liu, Yaolin, van Overdijk, Sjef, et Bian, Meng. Understanding lizard's microhabitat use based on a mechanistic model of behavioral thermoregulation. page 728508, Wuhan, China, Décembre 2008. URL <http://proceedings.spiedigitallibrary.org/proceeding.aspx?doi=10.1117/12.815981>. 121
- Ferri-Yáñez, Francisco. *Thermoregulation and use of Microhabitat by Timon lepidus*. PhD thesis, International Institute for Geo-information Science and Earth Observation, Enschede, 2007. 111, 121, 122
- Gao, Peichao, Cheng, Changxiu, et Song, Changqing. Satellite remote sensing for biodiversity conservation : exemplary practices and lessons learned : A. K. Leidner, G. M. Buchanan (eds.), *Satellite Remote Sensing for Conservation Action : Case Studies from Aquatic and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2018,

- 372 pp. *Landscape Ecology*, 34(8), p. 2045–2047, Août 2019. ISSN 0921-2973, 1572-9761. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10980-019-00874-z>. 109
- García, María B, Domingo, Darío, Pizarro, Manuel, Font, Xavier, Gómez, Daniel, et Ehr-lén, Johan. Rocky habitats as microclimatic refuges for biodiversity. A close-up thermal approach. *Environmental and Experimental Botany*, 170, p. 103886, Février 2020. ISSN 00988472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847219306434>. 112
- Gilman, S, Hayford, H, Craig, C, et Carrington, E. Body temperatures of an intertidal barnacle and two whelk predators in relation to shore height, solar aspect, and microhabitat. *Marine Ecology Progress Series*, 536, p. 77–88, Septembre 2015. ISSN 0171-8630, 1616-1599. URL <http://www.int-res.com/abstracts/meps/v536/p77-88/>. 110
- Gontijo, Ana Sofia Buza, Garcia, Camila Santos, Righi, Alexandre Ferreira, et Galdino, Conrado A.B. To warm on the rocks, to cool in the wind : Thermal relations of a small-sized lizard from a mountain environment. *Journal of Thermal Biology*, 76, p. 52–57, Août 2018. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456517304813>. 134, 137
- Grbac, Irena et Bauwens, Dirk. Constraints on Temperature Regulation in Two Sympatric Podarcis Lizards during Autumn. *Copeia*, 2001(1), p. 178–186, Février 2001. ISSN 0045-8511, 1938-5110. URL <https://www.researchgate.net/publication/250067108>. 113
- Greenland, Sander, Senn, Stephen J., Rothman, Kenneth J., Carlin, John B., Poole, Charles, Goodman, Steven N., et Altman, Douglas G. Statistical tests, P values, confidence intervals, and power : a guide to misinterpretations. *European Journal of Epidemiology*, 31(4), p. 337–350, Avril 2016. ISSN 0393-2990, 1573-7284. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10654-016-0149-3>. 137
- Guillon, Michaël, Lourdais, Olivier, Astruc, Guillaume, et Besnard, Aurélien. Etude de la distribution du Léopard ocellé (*Timon lepidus*), intérêt d'une approche corrélative et mécanistique, présentation du projet dans le cadre du PNA, 2016. 137
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. Patterns of Thermal Constraint on Ectotherm Activity. *The American Naturalist*, 185(5), p. 653–664, Mai 2015. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/680849>. 111, 120
- Han, Guodong, Wang, Wei, et Dong, Yunwei. Effects of balancing selection and microhabitat temperature variations on heat tolerance of the intertidal black mussel *Septifer virgatus*. *Integrative Zoology*, pages 1749–4877.12439, Avril 2020. ISSN 1749-4877, 1749-4877. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1749-4877.12439>. 110, 133
- Helmuth, Brian, Choi, Francis, Matzelle, Allison, Torossian, Jessica L., Morello, Scott L., Mislán, K.A.S., Yamane, Lauren, Strickland, Denise, Szathmary, P. Lauren, Gilman, Sarah E., Tockstein, Alyson, Hilbish, Thomas J., Burrows, Michael T., Power, Anne Marie, Gosling, Elizabeth, Mieszkowska, Nova, Harley, Christopher D.G., Nishizaki, Michael, Carrington, Emily, Menge, Bruce, Petes, Laura, Foley, Melissa M., Johnson, Angela, Poole, Megan, Noble, Mae M., Richmond, Erin L., Robart, Matt, Robinson, Jona-

- than, Sapp, Jerod, Sones, Jackie, Broitman, Bernardo R., Denny, Mark W., Mach, Katharine J., Miller, Luke P., O'Donnell, Michael, Ross, Philip, Hofmann, Gretchen E., Zippay, Mackenzie, Blanchette, Carol, Macfarlan, J.A., Carpizo-Ituarte, Eugenio, Ruttenberg, Benjamin, Peña Mejía, Carlos E., McQuaid, Christopher D., Lathlean, Justin, Monaco, Cristián J., Nicastro, Katy R., et Zardi, Gerardo. Long-term, high frequency in situ measurements of intertidal mussel bed temperatures using biomimetic sensors. *Scientific Data*, 3(1), p. 160087, Décembre 2016. ISSN 2052-4463. URL <http://www.nature.com/articles/sdata201687>. 110
- Herrando-Pérez, Salvador, Ferri-Yáñez, Francisco, Monasterio, Camila, Beukema, Wouter, Gomes, Verónica, Belliure, Josabel, Chown, Steven L., Vieites, David R., et Araújo, Miguel B. Intraspecific variation in lizard heat tolerance alters estimates of climate impact. *Journal of Animal Ecology*, 88(2), p. 247–257, Février 2019. ISSN 00218790. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12914>. 120
- Hodges, J. L. et Lehmann, E. L. Estimates of Location Based on Rank Tests. *The Annals of Mathematical Statistics*, 34(2), p. 598–611, Juin 1963. ISSN 0003-4851. URL <http://projecteuclid.org/euclid.aoms/1177704172>. 123
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., et Williams, S. E. Predicting organismal vulnerability to climate warming : roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 367(1596), p. 1665–1679, Juin 2012. ISSN 0962-8436, 1471-2970. URL <http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2012.0005>. 113
- Huey, R. B., Losos, J. B., et Moritz, C. Are Lizards Toast? *Science*, 328(5980), p. 832–833, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1190374>. 111, 113
- Huey, Raymond B., Deutsch, Curtis A., Tewksbury, Joshua J., Vitt, Laurie J., Hertz, Paul E., Álvarez Pérez, Héctor J., et Garland, Theodore. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 276(1664), p. 1939–1948, Juin 2009. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2008.1957>. 111
- Hugon, Florèn, Liquet, Benoit, et D'Amico, Frank. Multi-Site and Multi-Year Remote Records of Operative Temperatures with Biomimetic Loggers Reveal Spatio-Temporal Variability in Mountain Lizard Activity and Persistence Proxy Estimates. *Remote Sensing*, 12(18), p. 2908, Septembre 2020. ISSN 2072-4292. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/12/18/2908>. 113, 114
- Hurlbert, Stuart H., Levine, Richard A., et Utts, Jessica. Coup de Grâce for a Tough Old Bull : “Statistically Significant” Expires. *The American Statistician*, 73(sup1), p. 352–357, Mars 2019. ISSN 0003-1305, 1537-2731. URL <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00031305.2018.1543616>. 137
- Jiménez-Robles, Octavio et De la Riva, Ignacio. Lizards in the mist : Thermal niches constrained by habitat and microclimates in the Andes of southern Bolivia. *Journal of Biogeography*, 46(8), p. 1676–1686, Août 2019. ISSN 0305-0270, 1365-2699. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jbi.13660>. 110, 111, 135

- Kahle, David. Package "ggmap", 2019. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/ggmap/ggmap.pdf>. 116, 117, 118
- Kearney, M., Shine, R., et Porter, W. P. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10), p. 3835–3840, Mars 2009. ISSN 0027-8424, 1091-6490. URL <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0808913106>. 133
- Kearney, Michael R., Munns, Suzanne L., Moore, Danae, Malishev, Matthew, et Bull, C. Michael. Field tests of a general ectotherm niche model show how water can limit lizard activity and distribution. *Ecological Monographs*, 88(4), p. 672–693, Novembre 2018. ISSN 00129615. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecm.1326>. 137
- Keogh, J. Scott, Noble, Daniel W. A., Wilson, Eleanor E., et Whiting, Martin J. Activity Predicts Male Reproductive Success in a Polygynous Lizard. *PLoS ONE*, 7(7), p. e38856, Juillet 2012. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0038856>. 111
- Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibargüengoytía, N.R., et Sinervo, B. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), p. 49–59, Janvier 2016. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjz-2015-0024>. 111, 114, 119
- Körner, Christian. Mountain Biodiversity, Its Causes and Function. *AM-BIO : A Journal of the Human Environment*, 33(sp13), p. 11, Novembre 2004. ISSN 0044-7447. URL <https://bioone.org/journals/ambio-a-journal-of-the-human-environment/volume-33/issue-sp13/0044-7447-33.sp13.11/Mountain-Biodiversity-Its-Causes-and-Function/10.1007/0044-7447-33.sp13.11.full>. 111
- Lamb, Juliet S., Satgé, Yvan G., Fiorello, Christine V., et Jodice, Patrick G. R. Behavioral and reproductive effects of bird-borne data logger attachment on Brown Pelicans (*Pelecanus occidentalis*) on three temporal scales. *Journal of Ornithology*, 158(2), p. 617–627, Avril 2017. ISSN 2193-7192, 2193-7206. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10336-016-1418-3>. 110
- Lantz, L.A. Description of *Iberolacerta bonnali*, Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Revue d'Histoire Naturelle Appliquée*, 8, p. 58–61, 1927. 112
- Lathlean, Justin A., Ayre, David J., Coleman, Ross A., et Minchinton, Todd E. Using biomimetic loggers to measure interspecific and microhabitat variation in body temperatures of rocky intertidal invertebrates. *Marine and Freshwater Research*, 66(1), p. 86, 2015. ISSN 1323-1650. URL <http://www.publish.csiro.au/?paper=MF13287>. 109
- Lathlean, Justin A. et McQuaid, Christopher D. Biogeographic Variability in the Value of Mussel Beds as Ecosystem Engineers on South African Rocky Shores. *Ecosystems*, 20(3), p. 568–582, Avril 2017. ISSN 1432-9840, 1435-0629. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10021-016-0041-8>. 109



- Le Treut, Hervé et Rousset, Alain. *Anticiper les changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine : pour agir dans les territoires*. 2018. ISBN 978-2-9564516-1-7. OCLC : 1232857834. 134
- Lehikoinen, Aleksi, Brotons, Lluís, Calladine, John, Campedelli, Tommaso, Escandell, Virginia, Flousek, Jiri, Grueneberg, Christoph, Haas, Fredrik, Harris, Sarah, Herrando, Sergi, Husby, Magne, Jiguet, Frederic, Kålås, John Atle, Lindström, Ake, Lorrillière, Romain, Molina, Blas, Pladevall, Clara, Calvi, Gianpiero, Sattler, Thomas, Schmid, Hans, Sirkiä, Päivi M., Teufelbauer, Norbert, et Trautmann, Sven. Declining population trends of European mountain birds. *Global Change Biology*, 25(2), p. 577–588, Février 2019. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14522>. 111
- Leitão, Pedro J. et Santos, Maria J. Improving Models of Species Ecological Niches : A Remote Sensing Overview. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, p. 9, Janvier 2019. ISSN 2296-701X. URL <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2019.00009/full>. 137
- Malavasi, Marco, Bartak, Vojta, Carranza, Maria Laura, Simova, Petra, et Acosta, Alicia T. R. Landscape pattern and plant biodiversity in Mediterranean coastal dune ecosystems : Do habitat loss and fragmentation really matter? *Journal of Biogeography*, 45(6), p. 1367–1377, Juin 2018. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/jbi.13215>. 111
- Mallard, Fanny. Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2016. 111
- Mallard, Fanny. Tome IV : Ajustement des protocoles d'échantillonnage et analyses exploratoires des indicateurs du CC en NA, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2017. 136
- Martin-Vallejo, Francisco Javier, Villardon, José Luis V., et Pérez-Mellado, Valentín. Habitat selection and thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis muralis* and *Podarcis hispanica* in a mountain region of Central Spain. 1995. 122
- Mateo, José A. Lagarto ocelado – *Timon lepidus* (Daudin, 1802). Dans *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2011. 113, 122
- McMunn, Marshall S. A time-sorting pitfall trap and temperature datalogger for the sampling of surface-active arthropods. *HardwareX*, 1, p. 38–45, Avril 2017. ISSN 24680672. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2468067216300220>. 110
- Monaco, Cristián J., Wetthey, David S., et Helmuth, Brian. Thermal sensitivity and the role of behavior in driving an intertidal predator-prey interaction. *Ecological Monographs*, 86(4), p. 429–447, Novembre 2016. ISSN 00129615. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecm.1230>. 110
- Morley, Peter J., Donoghue, Daniel N.M., Chen, Jan-Chang, et Jump, Alistair S. Quantifying structural diversity to better estimate change at mountain forest margins. *Remote Sensing of Environment*, 223, p. 291–306, Mars 2019. ISSN 00344257. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425719300343>. 110

- Munafò, Marcus R., Nosek, Brian A., Bishop, Dorothy V. M., Button, Katherine S., Chambers, Christopher D., Percie du Sert, Nathalie, Simonsohn, Uri, Wagenmakers, Eric-Jan, Ware, Jennifer J., et Ioannidis, John P. A. A manifesto for reproducible science. *Nature Human Behaviour*, 1(1), p. 0021, Janvier 2017. ISSN 2397-3374. URL <http://www.nature.com/articles/s41562-016-0021>. 109
- Neel, Lauren K., Logan, Michael L., Nicholson, Daniel J., Miller, Christina, Chung, Albert K., Maayan, Inbar, Degon, Zach, DuBois, Madeline, Curlis, John David, Taylor, Quinn, Keegan, Kaitlin M., McMillan, W. O., Losos, Jonathan B., et Cox, Christian L. Habitat structure mediates vulnerability to climate change through its effects on thermoregulatory behavior. *Biotropica*, page btp.12951, Mai 2021. ISSN 0006-3606, 1744-7429. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/btp.12951>. 139
- Nishiumi, Nozomi, Matsuo, Ayane, Kawabe, Ryo, Payne, Nicholas, Huveneers, Charlie, Watanabe, Yuuki Y., et Kawabata, Yuuki. A miniaturized threshold-triggered acceleration data-logger for recording burst movements of aquatic animals. *The Journal of Experimental Biology*, 221(6), p. jeb172346, Mars 2018. ISSN 0022-0949, 1477-9145. URL <http://jeb.biologists.org/lookup/doi/10.1242/jeb.172346>. 110
- Ortega, Zaida, Mencía, Abraham, Giroux, Aline, et Pérez-Mellado, Valentín. Broad seasonal changes in thermoregulation of *Podarcis lilfordi* (Squamata, Lacertidae) at Binicodrell islet (Menorca, Spain). *Herpetozoa*, 32, p. 57–63, Mai 2019. ISSN 1013-4425. URL <https://herpetozoa.pensoft.net/article/35662/>. 135
- Ortega, Zaida, Mencía, Abraham, et Pérez-Mellado, Valentín. Wind constraints on the thermoregulation of high mountain lizards. *International Journal of Biometeorology*, 61(3), p. 565–573, Mars 2017. ISSN 0020-7128, 1432-1254. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00484-016-1233-9>. 134, 137
- Pasquali, V., D'Alessandro, G., Gualtieri, R., et Leccese, F. A new data logger based on Raspberry-Pi for Arctic Notostraca locomotion investigations. *Measurement*, 110, p. 249–256, Novembre 2017. ISSN 02632241. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0263224117304384>. 110
- Pepin, Nicholas, S Bradley, Raymond, F Diaz, Henry, et Mountain Research Initiative, EDW Working Group. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5(5), p. 424–430, Mai 2015. ISSN 1758-678X, 1758-6798. URL <http://www.nature.com/articles/nclimate2563>. 111
- Pettorelli, Nathalie, Safi, Kamran, et Turner, Woody. Satellite remote sensing, biodiversity research and conservation of the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 369(1643), p. 20130190, Mai 2014. ISSN 0962-8436, 1471-2970. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2013.0190>. 109
- Pike, Nathan. Using false discovery rates for multiple comparisons in ecology and evolution : False discovery rates for multiple comparisons. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), p. 278–282, Juin 2011. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2010.00061.x>. 123
- Pincebourde, Sylvain et Salle, Aurélien. On the importance of getting fine-scale temperature records near any surface. *Global Change Biology*, page gcb.15210, Juin 2020.

ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.15210>. 134

Pottier, Gilles. Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali*, 2013 - 2017, 2012. 122, 138

Pottier, Gilles. Cahier Technique Lézards des Pyrénées, 2016. 137

Pottier, Gilles, Arthur, Christian Philippe, Weber, Lucienne, et Cheylan, Marc. Répartition des lézards du genre *Iberolacerta* Arribas, 1997 (Sauria : Lacertidae) en France. 3/3 : le Lézard de Bonnal, *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, (148), p. 425–450, 2014. 136

Pérez-Mellado, Valentin. Activity and thermoregulation patterns in two species of Lacertidae : *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870) and *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884). *Sciences Biologiques*, 5, 1983. 111, 122

Pérez-Mellado, Valentín. Datos sobre *Lacerta monticola* en el oeste del Sistema Central. *Acta Vertebrata*, 9, p. 107–129, 1982. 122

Randin, Christophe F., Ashcroft, Michael B., Bolliger, Janine, Cavender-Bares, Jeannine, Coops, Nicholas C., Dullinger, Stefan, Dirnböck, Thomas, Eckert, Sandra, Ellis, Erle, Fernández, Néstor, Giuliani, Gregory, Guisan, Antoine, Jetz, Walter, Joost, Stéphane, Karger, Dirk, Lembrechts, Jonas, Lenoir, Jonathan, Luoto, Miska, Morin, Xavier, Price, Bronwyn, Rocchini, Duccio, Schaepman, Michael, Schmid, Bernhard, Verburg, Peter, Wilson, Adam, Woodcock, Paul, Yoccoz, Nigel, et Payne, Davnah. Monitoring biodiversity in the Anthropocene using remote sensing in species distribution models. *Remote Sensing of Environment*, 239, p. 111626, Mars 2020. ISSN 00344257. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425719306467>. 137

Reinisch, Elena C., Ziemann, Amanda K., Flynn, Eric B., et Theiler, James. Combining multispectral imagery and synthetic aperture radar for detecting deforestation. Dans *Algorithms, Technologies, and Applications for Multispectral and Hyperspectral Imagery XXVI*, Messinger, David W. et Velez-Reyes, Miguel (éditeurs), page 7, Online Only, United States, Mai 2020. SPIE. ISBN 978-1-5106-3561-6 978-1-5106-3562-3. URL <https://www.spiedigitallibrary.org/conference-proceedings-of-spie/11392/2558201/Combining-multispectral-imagery-and-synthetic-aperture-radar-for-detecting-deforestation.10.1117/12.2558201.full>. 109

Rocchini, Duccio, Luque, Sandra, Pettorelli, Nathalie, Bastin, Lucy, Doktor, Daniel, Faedi, Nicolò, Feilhauer, Hannes, Féret, Jean-Baptiste, Foody, Giles M., Gavish, Yoni, Godinho, Sergio, Kunin, William E., Lausch, Angela, Leitão, Pedro J., Marcantonio, Matteo, Neterler, Markus, Ricotta, Carlo, Schmidtlein, Sebastian, Vihervaara, Petteri, Wegmann, Martin, et Nagendra, Harini. Measuring  $\beta$ -diversity by remote sensing : A challenge for biodiversity monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(8), p. 1787–1798, Août 2018. ISSN 2041-210X, 2041-210X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.12941>. 109

Rocchini, Duccio, Marcantonio, Matteo, Da Re, Daniele, Chirici, Gherardo, Galluzzi, Marta, Lenoir, Jonathan, Ricotta, Carlo, Torresani, Michele, et Ziv, Guy. Time-lapsing

- biodiversity : An open source method for measuring diversity changes by remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 231, p. 111192, Septembre 2019. ISSN 00344257. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425719302056>. 109
- Rozen-Rechels, David, Dupoué, Andréaz, Lourdais, Olivier, Chamailé-Jammes, Simon, Meylan, Sandrine, Clobert, Jean, et Le Galliard, Jean-François. When water interacts with temperature : Ecological and evolutionary implications of thermohydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution*, 9(17), p. 10029–10043, Septembre 2019. ISSN 2045-7758, 2045-7758. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.5440>. 137
- Rummukainen, Markku. Changes in climate and weather extremes in the 21st century : Changes in climate and weather extremes. *Wiley Interdisciplinary Reviews : Climate Change*, 3(2), p. 115–129, Mars 2012. ISSN 17577780. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/wcc.160>. 109
- Shiple, J. Ryan, Kapoor, Julian, Dreelin, Richard A., et Winkler, David W. An open-source sensor-logger for recording vertical movement in free-living organisms. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(3), p. 465–471, Mars 2018. ISSN 2041-210X, 2041-210X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.12893>. 110
- Sinervo, B., Mendez-de-la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M. L., Meza-Lazaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibarquengoytia, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J., et Sites, J. W. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), p. 894–899, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1184695>. 109, 111, 113, 119
- Sinervo, Barry, Miles, Donald B., Wu, Yayong, Méndez-De La Cruz, Fausto R., Kirchhof, Sebastian, et Qi, Yin. Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Integrative Zoology*, 13(4), p. 450–470, Juillet 2018. ISSN 17494877. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1749-4877.12315>. 113
- Soberón, J. et Arroyo-Peña, B. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLOS ONE*, 12(4), p. e0175138, Avril 2017. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0175138>. 133, 137
- Song, Wen, Song, Wei, Gu, Haihong, et Li, Fuping. Progress in the Remote Sensing Monitoring of the Ecological Environment in Mining Areas. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 17(6), p. 1846, Mars 2020. ISSN 1660-4601. URL <https://www.mdpi.com/1660-4601/17/6/1846>. 109
- Tagliarolo, Morgana et McQuaid, Christopher D. Field Measurements Indicate Unexpected, Serious Underestimation of Mussel Heart Rates and Thermal Tolerance by Laboratory Studies. *PLOS ONE*, 11(2), p. e0146341, Février 2016. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0146341>. 110

- Theisinger, Old. *Thermal limits of reptiles. Ecological and environmental constraints on the thermal biology of Malagasy lizards*. PhD thesis, University of Hamburg, Hamburg, 2016. 111
- Tito, Richard, Vasconcelos, Heraldo L., et Feeley, Kenneth J. Mountain Ecosystems as Natural Laboratories for Climate Change Experiments. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, p. 38, Mars 2020. ISSN 2624-893X. URL <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/ffgc.2020.00038/full>. 110, 111, 135
- Upton, Graham et Cook, Ian. *A Dictionary of Statistics*. Oxford University Press, 2<sup>e</sup> édition, Janvier 2008. ISBN 978-0-19-954145-4. URL <http://www.oxfordreference.com/view/10.1093/acref/9780199541454.001.0001/acref-9780199541454>. 110
- Vasseur, D. A., DeLong, J. P., Gilbert, B., Greig, H. S., Harley, C. D. G., McCann, K. S., Savage, V., Tunney, T. D., et O'Connor, M. I. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1779), p. 20132612–20132612, Janvier 2014. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2013.2612>. 109
- Vicenzi, Nadia, Corbalán, Valeria, Miles, Donald, Sinervo, Barry, et Ibarguengoytía, Nora. Range increment or range detriment? Predicting potential changes in distribution caused by climate change for the endemic high-Andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biological Conservation*, 206, p. 151–160, Février 2017. ISSN 00063207. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320716311235>. 135
- Viterbi, R., Cerrato, C., Bassano, B., Bionda, R., Hardenberg, A., Provenzale, A., et Bogliani, G. Patterns of biodiversity in the northwestern Italian Alps : a multi-taxa approach. *Community Ecology*, 14(1), p. 18–30, Juin 2013. ISSN 1585-8553, 1588-2756. URL <http://www.akademai.com/doi/abs/10.1556/ComEc.14.2013.1.3>. 111
- Wang, Kai, Franklin, Steven E., Guo, Xulin, et Cattet, Marc. Remote Sensing of Ecology, Biodiversity and Conservation : A Review from the Perspective of Remote Sensing Specialists. *Sensors*, 10(11), p. 9647–9667, Novembre 2010. ISSN 1424-8220. URL <http://www.mdpi.com/1424-8220/10/11/9647>. 109
- Wang, Ran et Gamon, John A. Remote sensing of terrestrial plant biodiversity. *Remote Sensing of Environment*, 231, p. 111218, Septembre 2019. ISSN 00344257. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425719302317>. 109
- Wethey, David S., Brin, Lindsay D., Helmuth, Brian, et Mislán, K.A.S. Predicting intertidal organism temperatures with modified land surface models. *Ecological Modelling*, 222(19), p. 3568–3576, Octobre 2011. ISSN 03043800. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380011004376>. 109
- White, Tonya, van der Ende, Jan, et Nichols, Thomas E. Beyond Bonferroni revisited : concerns over inflated false positive research findings in the fields of conservation genetics, biology, and medicine. *Conservation Genetics*, 20(4), p. 927–937, Août 2019. ISSN 1566-0621, 1572-9737. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10592-019-01178-0>. 123

Wild, Jan, Kopecký, Martin, Macek, Martin, Šanda, Martin, Jankovec, Jakub, et Haase, Tomáš. Climate at ecologically relevant scales : A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, p. 40–47, Avril 2019. ISSN 01681923. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168192318304118>. 110



# Chapitre 5

## Intégrer la variabilité dans une modélisation mécanistique de la répartition fondée sur le temps d'activité

Sera valorisé dans un prochain article, titre provisoire "*Activity time, a mechanistic variable dependent on spatio-temporal variability of temperature*"

---

### Sommaire

---

<b>5.1 Introduction</b>	<b>155</b>
5.1.1 Modélisation mécanistique	155
5.1.2 Le temps d'activité	155
5.1.3 Probabilité d'extinction ou de persistance	155
5.1.4 Intégration de la variabilité	156
5.1.5 Modèle observationnel <i>versus</i> modèle anticipatif	156
5.1.6 Problématique	157
<b>5.2 Matériels et méthodes</b>	<b>158</b>
5.2.1 Le temps d'activité, une variable écophysiological à expliquer et à projeter	158
Séries de temps d'activité	158
Transformation en variable de comptage	158
5.2.2 Modélisation observationnelle	159
Variables explicatives	159
Couples de données météorologique et écophysiological	160
Différents modèles pour une espèce	160
5.2.3 Modélisation anticipative	161
Variables explicatives	161
Projection des données climatiques à la résolution 1 kilomètre	161
Couples de données météorologiques et écophysiological	162
Projection de la répartition à partir du temps d'activité	163
5.2.4 Méthode statistique	164
Exploration des données	164
Modélisation en deux parties	164



Modélisation généralisée additive mixte . . . . .	165
Construction et sélection de modèles . . . . .	165
<b>5.3 Résultats</b> . . . . .	<b>166</b>
5.3.1 Modélisation observationnelle . . . . .	166
Exploration des données . . . . .	166
Modélisation de la probabilité d'activité . . . . .	166
Modélisation du temps d'activité sachant qu'il est positif . . . . .	169
5.3.2 Modélisation anticipative . . . . .	172
Exploration des données . . . . .	172
Modélisations de la probabilité d'activité et du temps d'activité . . . . .	172
Distribution des temps d'activité projetés et des moyennes mobiles des indices de persistance . . . . .	174
Projection de la répartition . . . . .	174
<b>5.4 Discussion</b> . . . . .	<b>177</b>
5.4.1 La probabilité d'activité, principalement dépendante des niches ther- miques des espèces . . . . .	177
5.4.2 Le temps d'activité, une variable mécanistique . . . . .	177
Dépendante des conditions thermiques et hydriques chez les po- pulations montagnardes . . . . .	177
Dépendante seulement des conditions thermiques chez les popu- lations thermophiles . . . . .	179
Toujours dépendante de l'interaction moyenne - variabilité des tem- pératures . . . . .	180
5.4.3 Des modélisations anticipatives insatisfaisantes . . . . .	181
Des variables explicatives à une résolution spatiale inadaptée . . . . .	181
Une méthode reproductible, parfois trop simple, au risque d'un manque d'ajustement . . . . .	182
Ou trop libre, au risque d'un sur-ajustement . . . . .	183
Les cartes de projection, une lecture prudente . . . . .	184
5.4.4 Projections dans un contexte de changement climatique, possibles grâce aux modèles observationnels . . . . .	184
Conditions météorologiques optimales pour l'activité . . . . .	184
Perspectives d'améliorations des modèles observationnels . . . . .	186
5.4.5 Atouts et limites de la méthode statistique . . . . .	186
Modélisation des zéros . . . . .	186
Modélisation du temps d'activité comme une variable de comp- tage bornée . . . . .	187
Vers une modélisation qui intègre mieux la variabilité des données . . . . .	187
<b>5.5 Conclusion</b> . . . . .	<b>187</b>
<b>5.6 Références</b> . . . . .	<b>188</b>

---

## 5.1 Introduction

### 5.1.1 Modélisation mécanistique

La modélisation mécanistique permet d'expliquer la répartition d'une espèce en se fondant sur un processus écologique clé sensible au changement climatique [Evans et al., 2015]. Par exemple, les contraintes thermiques sur le développement peuvent modifier les aires de répartition [Buckley et al., 2011]. Ce type de modélisation requiert des connaissances approfondies sur les besoins physiologiques des espèces et sur les mécanismes qui expliquent leur existence. Les modèles mécanistiques sont développés en connexion avec les données d'observations et ne peuvent s'établir sans celles-ci [Kearney et al., 2018]. Ces données permettent d'enrichir la modélisation et d'améliorer les projections [Buckley et al., 2011]. Comprendre les causes mécanistiques des limites de répartition permet d'anticiper les changements de répartition et de produire des projections fiables [Enriquez-Urzelai et al., 2019]. Parmi les différentes méthodes développées, certaines sont fondées sur le budget énergétique [Kearney et Porter, 2009], d'autres sur le temps de restriction d'activité au cours de la période critique de la reproduction [Sinervo et al., 2010]. Dans cette thèse, nous proposons différents axes d'amélioration du modèle de Sinervo et al. [2010]. Après avoir étudié les différentes méthodes de calcul des temps d'activité (chapitre 3), la variabilité des temps d'activité et des indices de persistance associées (chapitre 4), nous nous intéressons à l'explication du temps d'activité et à sa projection.

### 5.1.2 Le temps d'activité

Le temps d'activité au cours de la période de reproduction est une métrique directement liée au succès reproducteur de la population *via* la fécondité annuelle [Adolph et Porter, 1993; Ceia-Hasse et al., 2014]. La période de reproduction est définie du début des accouplements aux dernières pontes [Arribas, 2009]. Selon la méthode retenue et utilisée dans le chapitre 4, le temps d'activité est défini lorsque la température corporelle est incluse dans la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR). Cette fenêtre est bornée par les températures volontaires minimales (VTmin) et maximales (VTmax). Selon les températures extérieures, des périodes d'activité et d'inactivité se succèdent au cours de la journée. Cela conduit à l'observation de patterns d'activité unimodaux ou bimodaux. Le pattern unimodal correspond à une seule période d'activité aux heures les plus chaudes de la journée. Il est plutôt observé au printemps et à l'automne contrairement au pattern bimodal. Ce dernier est davantage observé au cours de l'été, où l'activité est importante le matin et en fin d'après midi avec un évitement des heures les plus chaudes [Arribas, 2009; Brana, 1991]. D'après nos recherches, le temps d'activité n'a jamais été utilisé dans un modèle mécanistique de répartition, à l'inverse du temps de restriction [Kubisch et al., 2016; Sinervo et al., 2010]. Comme détaillé en introduction générale, l'utilisation du temps de restriction semble de moins en moins appropriée et celle du temps d'activité commence à être privilégiée [Attias et al., 2018; Gunderson et Leal, 2015].

### 5.1.3 Probabilité d'extinction ou de persistance

À partir du temps d'activité, l'indice de persistance (PI) peut être calculé. Cet indice est défini par le ratio du temps d'activité total au cours de la période de reproduction (HaTot) sur le temps d'activité minimal pour assurer le maintien de la population à l'année suivante (Tpersist). Tpersist est défini selon le pattern d'activité journalier observé

*in natura* et le nombre de jours de la période de reproduction [Hugon et al., 2020]. Lors du développement de la méthode au chapitre 4, l'indice de persistance a été défini à partir de l'étude de populations inféodées au milieu, d'où l'utilisation du terme « probabilité de persistance » lorsque celui-ci était inférieur ou égal à 1. Pour obtenir une carte de répartition, cet indice est calculé sur un habitat potentiel. Ainsi, lorsqu'il est borné à 1, il représente une probabilité de présence. Seule la terminologie change.

#### 5.1.4 Intégration de la variabilité

Le modèle de Sinervo et al. [2010] est fondé sur le temps de restriction. L'équation pour produire les projections indique que le temps de restriction ne dépend que du maximum de la température de l'air ( $T_{max}$ ). L'étude de Ceia-Hasse et al. [2014], qui utilise ce modèle, intègre au plus la variabilité mensuelle de  $T_{max}$  pour calculer la projection du temps de restriction sur la période de reproduction. De nombreuses études suggèrent l'importance de la variabilité climatique. Elles indiquent un effet de la variabilité dans les modèles et l'existence d'effets interactifs entre la moyenne et la variance, pour expliquer le succès reproducteur ou les performances thermiques [Bozinovic et al., 2011; Evans et al., 2015; Vasseur et al., 2014]. La variabilité journalière est elle aussi importante [Attias et al., 2018; Feldmeier et al., 2018]. Les travaux de Kearney et al. [2012] indiquaient qu'il était crucial d'utiliser des données à résolution temporelle journalière pour mieux inférer l'effet du changement climatique. Bartheld et al. [2017] ont démontré que les performances étaient réduites lorsque les variations de températures étaient importantes au cours de la journée. Enfin, Clusella-Trullas et al. [2011] ont souligné la pertinence de considérer différents indicateurs, tels que le minimum, le maximum et la médiane plutôt que la moyenne.

Bien que des modèles biomimétiques soient déployés à différents endroits, le temps de restriction ou d'activité est calculé à partir d'une unique série moyenne de températures opérantes [Sinervo et al., 2010]. Pourtant, comme démontré dans le chapitre 4, l'environnement thermique des lézards est très variable et conduit à des différences significatives dans les temps d'activité. Ainsi, la variabilité des températures opérantes conservée lors du calcul des temps d'activité (voir chapitre 4) devrait être également conservée lors de la modélisation du temps d'activité en fonction des variables météorologiques. C'est l'objectif premier de ce chapitre.

#### 5.1.5 Modèle observationnel *versus* modèle anticipatif

Pour modéliser le temps d'activité en fonction des variables météorologiques, deux modélisations sont possibles, l'une observationnelle, l'autre anticipative [Maris et al., 2018]. Elles répondent à des objectifs bien différents, pourtant, elles sont rarement distinguées en écologie [Maris et al., 2018]. Le modèle observationnel est un modèle fondé uniquement sur des données observées, souvent collectées localement. Il permet de comprendre et d'expliquer le processus biologique étudié. Le modèle anticipatif est construit pour projeter la variable à expliquer selon les mêmes variables explicatives, cette fois-ci issues de simulations climatiques. Le lien établi permet la projection de la variable d'intérêt dans l'espace et le temps selon les projections des variables explicatives. La précision locale du modèle observationnel est inadaptée pour réaliser des projections sur une aire spatio-temporellement importante. Ceci est bien souvent oublié; de nombreuses études utilisent le lien obtenu en modélisation observationnelle pour réaliser des projections.

Ainsi, celles-ci sont inévitablement erronées [Maris et al., 2018; Yates et al., 2018]. Les deux modélisations sont complémentaires. Dans notre étude, la modélisation observationnelle permet de définir les variables explicatives du temps d'activité, pertinentes biologiquement. Les variables sélectionnées sont ensuite utilisées dans le modèle anticipatif. La modélisation mécanistique de la répartition est réalisée *via* la modélisation anticipative qui projette le temps d'activité sur toute l'aire d'étude pour différentes périodes temporelles.

### 5.1.6 Problématique

Le premier objectif de ce chapitre est de déterminer quelles variables climatiques expliquent le temps d'activité journalier. Bien que notre objectif principal soit d'étudier la variabilité thermique, les résultats du chapitre 4 et différentes études indiquent l'importance de la disponibilité en eau pour expliquer le temps d'activité et la répartition des espèces [Kearney et al., 2018; Rozen-Rechels et al., 2020]. Considérer les conditions thermiques et hydriques permet l'amélioration des modèles mécanistiques [Lyons et Kozak, 2020]. Ainsi, les modèles observationnels sont construits à partir de la température de l'air et de l'humidité relative enregistrées sur les sites d'étude. Dans ces modèles, la variabilité spatiale est conservée en incluant l'effet répliat ou localité en tant que facteur aléatoire. Le second objectif de ce chapitre est de construire pour chaque espèce un modèle anticipatif du temps d'activité dans l'espace et le temps. Les temps d'activité projetés permettront de calculer l'indice de persistance. Celui-ci sera utilisé pour produire une carte de répartition des espèces étudiées, le Lézard de Bonnal (*Iberolacerta bonnali*, [Lantz, 1927]), le Lézard catalan (*Podarcis liolepis*, [Boulenger, 1905]) et le Lézard ocellé (*Timon lepidus*, [Daudin, 1802]). Nous nous attendons à ce que le temps d'activité dépende de la moyenne et de la variabilité des températures - représentée par l'amplitude thermique, et d'une interaction des deux variables. D'après les travaux de Rozen-Rechels et al. [2019], nous supposons également une interaction entre la température et l'humidité relative. Les relations observées seraient en forme de cloche, avec un maximum de temps d'activité pour une valeur optimale de température et d'humidité (Figure 5.1).

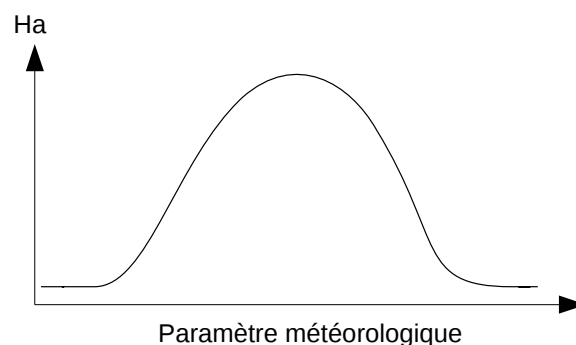


FIGURE 5.1 – Relation théorique attendue entre le temps d'activité ( $H_a$ ) et un paramètre météorologique

## 5.2 Matériels et méthodes

### 5.2.1 Le temps d'activité, une variable écophysiologique à expliquer et à projeter

#### Séries de temps d'activité

Pour chacune des trois espèces étudiées, le Lézard de Bonnal, le Lézard catalan et le Lézard ocellé, nous disposons des séries de temps d'activité journalier sur la période de reproduction pour différents sites, localités et réplicats. Le protocole d'enregistrement des températures opérantes pour le calcul des temps d'activité est détaillé dans la section 4.2.3. Les sites d'enregistrement sont succinctement présentés à la Figure 5.4. Le temps d'activité est calculé selon deux seuils,  $VT_{min}$  et  $VT_{max}$ , les températures minimales et maximales qui bornent la fenêtre de températures volontaires pour l'activité. Si la température opérante, un proxy de la température corporelle, est comprise entre  $VT_{min}$  et  $VT_{max}$  alors le temps associé à cette mesure de température est comptabilisé comme de l'activité (mise en équation dans la section 4.2.4) [Hugon et al., 2020]. Les périodes de reproduction et les seuils  $VT_{min}$  et  $VT_{max}$  des trois espèces sont rappelés dans la Figure 5.2.

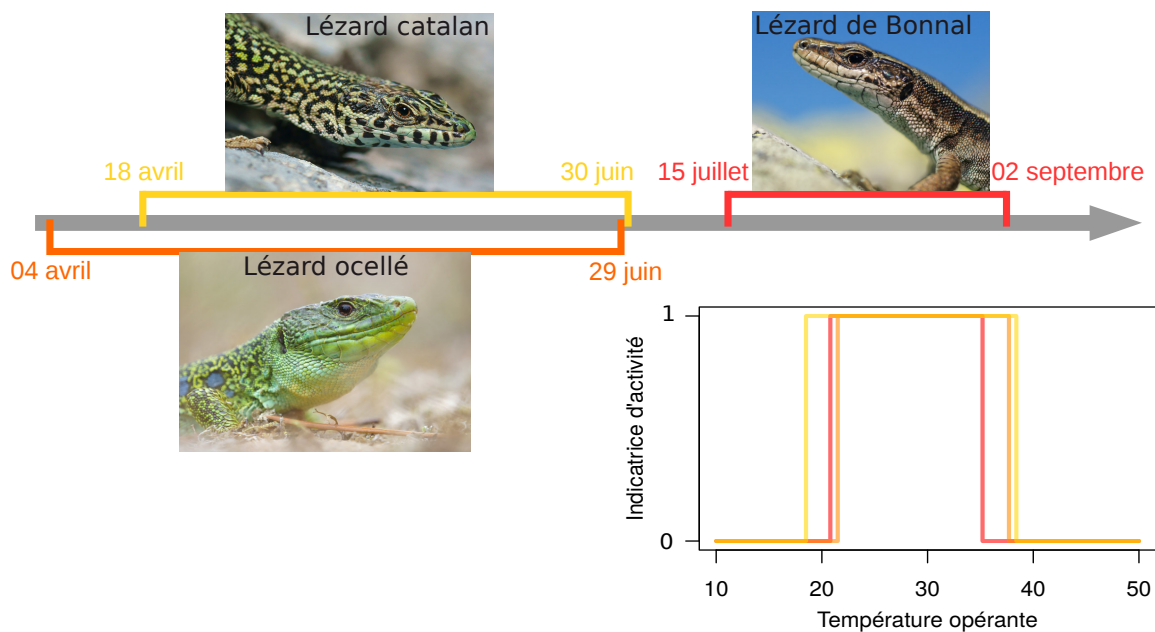


FIGURE 5.2 – Méthode pour le calcul du temps d'activité : définition de la période de reproduction et des seuils de températures permettant l'activité pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. Crédit Photographique : Matthieu BERRONEAU.

#### Transformation en variable de comptage

Le temps d'activité est une variable continue. Cependant, dans notre approche, elle résulte d'une somme de courtes périodes de temps où l'individu est considéré actif. Ces courtes périodes varient de 10 à 30 minutes en accord avec la fréquence des enregistrements de températures opérantes pour les trois espèces. Également, le temps d'activité peut être nul lorsque les températures opérantes sont inférieures à  $VT_{min}$  sur toute la journée. Ainsi, la méthode de calcul du temps d'activité conduit à sa discrétisation. C'est aussi une variable bornée entre 0 et le temps de jour, au plus 15h30 aux alentours du

20 juin. Aucune distribution statistique ne permet de gérer l'ensemble de ces caractéristiques. Le traitement de cette variable en tant que variable de comptage permet de la modéliser en prenant en compte les zéros. La catégorisation en demi-heure a été retenue. Elle permettait d'obtenir un nombre d'occurrence suffisamment important dans les différentes classes et était cohérente pour les trois espèces. Les données en heures ont été multipliées par 2 puis arrondies à l'entier le plus proche. Par exemple, un temps d'activité journalier de 4,67 heures a été comptabilisé comme égal à 9, pour 9 demi-heures dans 4,5 heures. Les temps réels de 10 ou 15 minutes ont été considérés comme une demi-heure, afin d'obtenir une valeur strictement positive du temps d'activité les jours où il y a eu de l'activité. L'hypothèse de l'égalité des médianes des deux séries, originale et demi-heure multipliée par deux, a été acceptée au risque 5 % selon des tests de Wilcoxon. Les p-valeurs étaient égales à 0,9276, 0,9322 et 0,9664 pour les temps d'activité des Lézards de Bonnal, catalan et ocellé.

## 5.2.2 Modélisation observationnelle

### Variables explicatives

Pour comprendre quels indices climatiques expliquent le temps d'activité, nous avons réalisé des modélisations observationnelles à partir des temps d'activité calculés et des variables météorologiques enregistrées. La température de l'air et l'humidité relative sont enregistrées par une station météorologique à 1m30 du sol. À l'exception de deux sites (Tarnos et Peyreget), la station météorologique est installée sur le même site que les modèles biomimétiques qui enregistrent la température opérante (Figure 5.3). La fréquence horaire des séries permet le calcul des indices climatiques journaliers suivants : la température moyenne ( $T = \hat{T}_i$ ), l'amplitude thermique ( $Ta = T_{max} - T_{min}$ ) et l'humidité relative moyenne ( $HR = \hat{HR}_i$ ). L'amplitude thermique rend compte de la variabilité de la température au cours de la journée.



FIGURE 5.3 – Déploiement d'une station météorologique et des modèles biomimétiques sur le site de Contis, habitat du Lézard ocellé. Crédit photographique : Florèn HUGON.

### Couples de données météorologique et écophysiologique

La gestion des 200 stations météorologiques, déployées depuis 2016 pour les plus anciennes, sur toute la Nouvelle-Aquitaine est complexe [Mallard, 2018]. Une station fixe dans l'espace peut être associée à différentes sondes enregistreuses. Lorsqu'un défaut d'enregistrement est observé, la sonde est changée. Cependant, ces erreurs ne sont pas toujours détectées suffisamment rapidement, ce qui conduit à l'indisponibilité des données pour une certaine période d'étude. En montagne, les stations ont parfois été renversées par les chutes de neige ou brûlées lors d'écobuages rendant les données inexploitable. Ainsi, nous ne disposons pas des séries de température de l'air et d'humidité pour toutes les séries de temps d'activité, ce qui réduit la quantité de données pour la modélisation observationnelle. Les couples des séries de temps d'activité et de variables météorologiques utilisés dans les modélisations sont présentés dans le Tableau 5.1. Les données sur le site d'Anglas sont disponibles sur 3 années (2017-2019), celles sur le site de Peyreget sur 4 années (2017-2020), celles sur les sites de Mendive, Mâtüre et Tarnos sur 2 années (2018-2019 ou 2017-2018) et celles sur le site de Contis sur une seule année (2019). Les données des différentes années sont considérées comme des observations indépendantes et enrichissent le jeu de données pour la modélisation. Les sites d'étude des Lézards de Bonnal et catalan présentent plusieurs répliqués ou localités d'étude.

Site, Répliqués / Localités	Station	Distance
Anglas, An <sub>1</sub> An <sub>2</sub> , 2035m	ANGLA, 2000m	212m et 197m
Peyreget, NH SH NB SB, 2280-2440m	POMBI, 2004m	991-1811m
Mâtüre, Ma <sub>AV</sub> Ma <sub>AM</sub> , 850m	MATUR, 903m	485m et 319m
Mendive, ML <sub>1</sub> ML <sub>2</sub> , 735m, MH <sub>1</sub> MH <sub>2</sub> , 1045m	PMEND, 727m	129m et 1521m
Contis	LO426	63m
Tarnos	LO402	2628m

TABLEAU 5.1 – Couple des séries de temps d'activité et des variables mesurées par les stations météorologiques. Indication de l'altitude pour les sites en montagne, Anglas et Peyreget pour le Lézard de Bonnal, Mâtüre et Mendive pour le Lézard catalan et de celle des stations déployées sur ces sites. Indication de la distance entre la station et le modèle biomimétique.

### Différents modèles pour une espèce

Pour une même espèce, différents modèles ont été construits selon les sites d'étude pour lesquels nous attendions des relations explicatives similaires. Sur un même site, les temps d'activité ont été calculés sur différents répliqués ou localités. Cette variabilité spatiale, démontrée en chapitre 4, a été incluse dans un terme aléatoire pour conserver toute la variabilité du temps d'activité, en s'affranchissant de la pseudo-réplication des données [Harrison et al., 2018].

Pour le Lézard de Bonnal, deux modèles sont construits :

- Site d'Anglas, effet aléatoire pour les répliqués An<sub>1</sub> et An<sub>2</sub>
- Site de Peyreget, effet aléatoire pour les localités NH, NB, SH, SB

Pour le Lézard catalan, trois modèles sont construits :

- Site du chemin de la Mâtüre, effet aléatoire pour les localités Ma<sub>AV</sub> et Ma<sub>AM</sub>

- Site de Mendive, basse altitude, effet aléatoire pour les réplicats MB<sub>1</sub> et MB<sub>2</sub>
  - Site de Mendive, haute altitude, effet aléatoire pour les réplicats MH<sub>1</sub> et MH<sub>2</sub>
- Pour le Lézard ocellé, deux modèles sont construits :
- Site de Contis, pas d'effet aléatoire
  - Site de Tarnos, pas d'effet aléatoire

### 5.2.3 Modélisation anticipative

#### Variables explicatives

Pour réaliser la modélisation anticipative des temps d'activité, les variables climatiques simulées par le modèle **CNRM-CM5 2014 ARPEGE / ALADIN 52** ont été utilisées. Les simulations sont disponibles à la résolution temporelle journalière et à la résolution spatiale 8km. Parmi les variables simulées, les températures de l'air minimales et maximales ainsi que l'humidité spécifique sont disponibles. À partir de celles-ci, les indices climatiques d'intérêt ont été calculées; la température moyenne  $T = (T_{max} + T_{min})/2$ , l'amplitude thermique  $T_a = T_{max} - T_{min}$  et l'humidité relative HR selon la méthode décrite en Annexe A.

#### Projection des données climatiques à la résolution 1 kilomètre

Les cartes de projection de la répartition des trois lézards étudiés ont été réalisées à la résolution du kilomètre, sur la période « passé-présent » définie de 1991 à 2020, comme pour la modélisation corrélative. La première étape a été de désagréger les données projetées sur la grille SAFRAN 8km en Lambert II étendu sur la grille INPN 1km projetée en Lambert93. La méthode bilinéaire a été utilisée. Elle calcule la moyenne pondérée par les distances des valeurs des mailles qui sont autour de la maille d'intérêt. Seuls les pixels à l'interface de deux pixels de 8km<sup>2</sup> présentent des valeurs différentes des pixels centraux. Les données à la résolution du kilomètre ont ensuite été projetées en WGS84, système de projection mondial. Ce travail a été réalisé sur les aires de répartition connues des trois espèces en Nouvelle-Aquitaine, soit le massif montagneux Aspe-Ossau pour le Lézard de Bonnal, les Pyrénées-Atlantiques pour le Lézard catalan et toute la région pour le Lézard ocellé (Figure 5.4) [Berroneau, 2014].



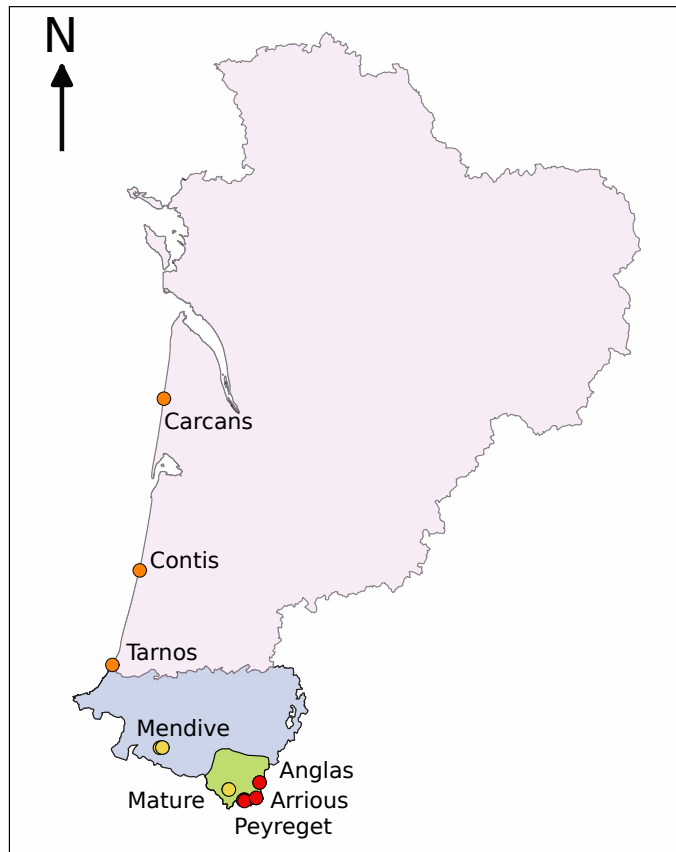


FIGURE 5.4 – Zones d'étude de la répartition du Léopard de Bonnal sur le massif Aspe-Ossau (en vert), du Léopard catalan sur le département des Pyrénées-Atlantiques (en bleu) et du Léopard ocellé sur la région Nouvelle-Aquitaine (en rose). Les sites d'étude du Léopard de Bonnal sont représentés en rouge, ceux du Léopard catalan en jaune et ceux du Léopard ocellé en orange.

### Couples de données météorologiques et écophysiologicals

L'obtention de la grille 1km projetée en WGS84 a permis d'établir la correspondance entre les points de grille et les sites d'étude. Pour le site de Peyreget, les localités d'étude sont associées à trois points de grille différents sur la maille 1km différents mais similaires sur la maille 8km. Les tests d'égalité des variables météorologiques ne sont pas significatifs. Pour éviter une pseudo-réplication des données, les données d'un seul point de grille 1km ont été conservées. Pour le site de Mendive, les localités basses et hautes sont associées à deux points grille 1km qui correspondent à deux points de grille 8km distincts; les deux ont donc été conservés. Pour chaque point de grille, la série de temps d'activité résulte de la moyenne des séries de temps d'activité calculées sur les différentes localités. Par exemple, pour le site de Peyreget, la diversité des séries obtenues sur les quatre localités, qui diffèrent selon l'altitude et l'exposition, est réduite à une série moyenne. Contrairement au modèle observationnel où nous étions tributaires du bon fonctionnement des stations météorologiques, les données de temps d'activité peuvent toutes être utilisées dans la modélisation anticipative. Seule la série des temps d'activité calculée pour la localité de Peyreget à 2000 mètres d'altitude en 2019 n'est pas utilisée. Nous résumons dans le Tableau 5.2, le nombre d'observations disponibles pour la construction des modèles et le nombre de données à projeter selon l'étendue de l'aire de répartition. Un seul modèle est construit par espèces.

Site, séries	$n_{\text{observation}}$	$n_{\text{projection}}$
Peyreget, 4 séries → moyenne × 4 ans	50 jours × 8 400	50 × 30 × 992 points 1488000
Anglas, 2 séries → moyenne × 3 ans		
Arrious, 2 séries → moyenne × 1 an		
Mâtüre, 2 séries → moyenne × 2 ans	74 jours × 6 444	74 × 30 × 1598 points 3547560
Mendive Bas, 2 séries → moyenne × 2 ans		
Mendive Haut, 2 séries → moyenne × 2 ans		
Tarnos <sub>SA</sub> , 1 série × 4 ans	87 jours × 7 609	87 × 30 × 84975 points 221784750
Contis, 1 série × 2 ans		
Carcans, 1 série × 1 an		

TABLEAU 5.2 – Couple des séries des temps d'activité et des variables météorologiques du modèle CNRM 2014 ALADIN 52.  $n_{\text{observation}}$  est le nombre d'observations pour l'apprentissage du modèle et  $n_{\text{projection}}$  est le nombre de données à projeter en utilisant le modèle. Pour chaque projection, la variable temps d'activité est calculée pour chaque jour de la période de reproduction (50, 74 ou 87), pour chacune des 30 années et pour chacun des points de grille (992, 1598 ou 84975).

### Projection de la répartition à partir du temps d'activité

A partir du modèle anticipatif et des indices climatiques, les projections des temps d'activité journaliers sont calculées pour chaque jour de la période de reproduction, pour chaque maille 1km et pour chaque année de 1991 à 2020. Le nombre de données projetées est environ de 1,5 millions, 3,5 millions et 222 millions pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. L'utilisation du package *dplyr* [Wickham et al., 2021] a été particulièrement efficace pour cette étape de calcul. Les projections journalières ont permis le calcul du temps d'activité total (HaTot) pour chaque année et chaque point de grille. Ce temps est comparé au seuil de temps d'activité minimal pour le maintien de la population (Tpersist) défini dans le chapitre 4. Il dépend du nombre de jours de la période de reproduction de l'espèce étudiée et du nombre moyen d'heures d'activité sur une journée, HaDaily<sub>ref</sub>. L'indice de persistance (PI) résulte du ratio de HaTot et de Tpersist [Hugon et al., 2020]. La dénomination de cet indice semble peu adaptée dans un contexte de projection puisque l'espèce n'est pas forcément présente sur les aires étudiées. Cette terminologie sera abordée en discussion générale.

Comme souligné dans le chapitre précédent, les espèces étudiées ont plusieurs occasions de reproduction au cours de leur vie. Par conséquent, le succès reproducteur d'une population est dépendant de plusieurs années d'où l'intérêt de ne pas tronquer l'indice de persistance à 1. Une année défavorable peut être compensée par les années précédentes ou suivantes. Le calcul de la moyenne mobile de l'indice sur le temps de génération d'une espèce permet d'en rendre compte. Le nombre de fois où ces moyennes sont inférieures à 1 constitue un indicateur de répartition de l'espèce. Pour un temps de génération de 3 ans, la moyenne mobile de l'indice de persistance pour l'année  $n$  est la moyenne des indices des années  $n-1$ ,  $n$  et  $n+1$ . Le temps de génération est de 5 ans pour le Lézard de Bonnal [Pottier, 2012] et de 3 ans pour les Lézards catalan et ocellé [Grisvard et Pottier, 2014; Thienpont, 2019]. Afin de quantifier la probabilité de présence (PP), les moyennes de l'indice de persistance et des bornes de l'intervalle de confiance sont calculées sur les 30 années d'étude. Si la moyenne ou la borne est inférieure à 1, alors la probabilité lui est égale;

si elle est supérieure à 1 alors la probabilité est égale à 1 (Équation 5.1). Quatre cartes de projection sont réalisées, l'une représente la probabilité de présence, deux autres représentent les bornes supérieures et inférieures de l'intervalle de confiance et une dernière représente le nombre de fois où les moyennes mobiles sont inférieures à 1.

$$\begin{cases} PP = PI & \text{si } PI \in [0, 1] \\ PP = 1 & \text{si } PI > 1 \end{cases} \quad (5.1)$$

## 5.2.4 Méthode statistique

### Exploration des données

Conformément à la méthodologie précisée dans [Zuur et Ieno \[2016\]](#), nous avons exploré les données avant de réaliser les modélisations observationnelle et anticipative. D'abord, nous avons visualisé la distribution des temps d'activité en tant que variable de comptage et estimé le pourcentage de zéros, soit le nombre de jours sans activité. Puis, nous avons représenté la variable temps d'activité en fonction des indices météorologiques, la température moyenne (T), l'amplitude thermique (Ta) et l'humidité relative moyenne (HR). Ensuite, les corrélations entre les variables explicatives ont été étudiées avec la fonction *cor.plot* du package *psych* [[Revelle, 2021](#)]. Des prédicteurs colinéaires expliquent la même variance donc leurs effets respectifs ne peuvent pas être estimés de manière indépendante, ce qui conduit à des erreurs d'estimation des paramètres [[Harrison et al., 2018](#)]. De plus, conserver une forte colinéarité peut conduire à une surparamétrisation du modèle [[Astruc et al., 2018](#); [Harris et al., 2013](#)]. Dans la littérature, les coefficients de corrélation validés statistiquement sont au plus égaux à 0,85 [[Elith et al., 2010](#)]. Il est cependant préconisé de ne conserver que des variables présentant un coefficient au plus égal à 0,7 [[Braunisch et al., 2013](#); [Dormann et al., 2013](#)].

### Modélisation en deux parties

Le temps d'activité est une variable de comptage de demi-heures d'activité. La modélisation des zéros selon leur source permet d'éviter de produire des inférences incorrectes [[Martin et al., 2005](#)]. Les vrais zéros, aussi appelés zéros structuraux correspondent à une réelle absence d'observations [[Berger et Zhang, 2005](#); [Blasco-Moreno et al., 2019](#)]. À l'inverse, les faux zéros peuvent résulter d'une erreur dans le protocole d'échantillonnage ou de la non-détection de l'espèce lors du comptage [[Blasco-Moreno et al., 2019](#); [Zuur et al., 2009](#)]. Pour modéliser les zéros, deux catégories de modèles existent, les modèles avec ajustement de zéros (ZA, zero-altered models), aussi appelés modèles à deux parties (two-part models) ou encore « hurdle models » et les modèles avec inflation de zéros (ZI, zero-inflated models) [[Hattab et al., 2019](#); [Zuur et al., 2009](#)]. Les modèles ZA expliquent dans une première partie la probabilité d'observation, puis dans une seconde partie, le nombre d'observations sachant qu'il y a eu observation. Tous les zéros sont modélisés d'une unique façon comme une absence d'observation sur la journée. Les modèles ZI modélisent les zéros selon deux processus, soit ils résultent d'une erreur (faux zéros), soit d'une réelle absence (vrais zéros) [[Zuur et al., 2009](#)]. Lorsque que le jeu de données contient des faux zéros, il est préférable de réaliser une modélisation ZI [[Martin et al., 2005](#)]. Dans notre étude, tous les zéros sont vrais puisqu'ils résultent de journées trop fraîches selon les températures opérantes mesurées *in natura*. Ainsi, l'utilisation des modèles ZA est plus en accord avec la source des zéros de nos données.

La variable à expliquer dans la première partie du modèle est la probabilité d'activité. Les données sont soit 0 si le temps d'activité est nul, soit 1 s'il est strictement positif. La distribution binomiale est utilisée. La variable à expliquer dans la seconde partie du modèle est le temps d'activité sachant qu'il est positif. Si les données de temps d'activité strictement positifs sont surdispersées, il est important de modéliser la surdispersion pour éviter d'obtenir des estimations biaisées des paramètres [Zuur et al., 2009]. Les tests de surdispersion réalisés avec la fonction *overdisp* du package *overdisp* [Freitas Souza et al., 2020] étaient toujours significatifs (Tableau 5.3). Cela justifie l'utilisation de la distribution négative binomiale (NB) plutôt que la distribution de poisson. La modélisation ZANB est réalisée en sélectionnant pour chaque partie un modèle additif généralisé à effet mixte (GAMM), comme dans l'étude de Hattab et al. [2019]. Pour les modélisations anticipatives sans effet aléatoire, seuls des modèles GAM sont construits.

Site	p-valeur
Anglas	$1,408 \times 10^{-7}$
Peyreget	$< 2,2 \times 10^{-16}$
Mâtire	$1,307 \times 10^{-7}$
Mendive Bas	$4,723 \times 10^{-7}$
Mendive Haut	$3,972 \times 10^{-7}$
Contis	$2,391 \times 10^{-3}$
Tarnos	$1,054 \times 10^{-4}$

TABLEAU 5.3 – Tests de surdispersion des temps d'activité strictement positifs.

### Modélisation généralisée additive mixte

La modélisation mixte explicite la structuration hiérarchique des données et permet l'étude de l'effet aléatoire [Pedersen et al., 2019]. Dans les modèles observationnels, nous explicitons l'effet réplikat ou localité dans un terme aléatoire. Cette méthode permet de conserver plusieurs séries de temps d'activité calculées alors qu'une seule série météorologique est enregistrée. Nous nous sommes concentrés sur l'effet global du facteur aléatoire sur le temps d'activité en construisant seulement des modèles G [Pedersen et al., 2019]. Ils modélisent une fonction de lissage par variable, commune à toutes les modalités du facteur et un terme aléatoire pour ce facteur (paramètre  $\xi$  dans l'équation 5.2).

### Construction et sélection de modèles

Pour les deux modélisations, la méthode REML plutôt que la méthode GCV a été utilisée, celle-ci étant plus stable [Pedersen et al., 2019]. Pour chaque modélisation observationnelle, le modèle complet a été construit pour les parties 1 et 2 (Équation 5.2). Afin de conserver la reproductibilité entre tous les modèles, aucune valeur du paramètre de régression  $k$  n'a été fixée dans les GAMs [Wood, 2006]. Les termes non significatifs ont été retirés un à un dans l'ordre des p-valeurs décroissantes. Dès lors qu'un modèle présentait toutes les p-valeurs significatives au seuil de 5 %, il était sélectionné. Ce choix parcimonieux constitue un compromis entre le pouvoir explicatif, soit l'ajustement du modèle, et sa complexité [Harrison et al., 2018; Pedersen et al., 2019].

$$y_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(HR_i) + f(T_i, Ta_i) + f(T_i, HR_i) + \xi_{facteur} + \varepsilon_i \quad (5.2)$$

## 5.3 Résultats

### 5.3.1 Modélisation observationnelle

#### Exploration des données

Le coefficient de corrélation maximal est égal à 0,85 entre la température moyenne et l'humidité relative moyenne (Tableau 5.4). Entre l'humidité relative et l'amplitude thermique sur les sites du Lézard catalan, il est au plus égal à 0,79. Le déséquilibre fort entre les pourcentages de zéros et de uns pour les sites de Peyreget et Contis (moins de 5 % de zéros) pourrait compliquer l'estimation de la probabilité d'activité.

Site	n	n Ha>0	% Ha=0	T × Ta	T × HR	HR × Ta
Anglas	300	269	10,33	0,45	-0,85	-0,50
Peyreget	800	766	4,25	0,31	-0,83	-0,45
Mature	296	234	20,95	0,47	-0,65	-0,72
Mendive Bas	148	111	25,00	0,43	-0,32	-0,79
Mendive Haut	148	117	20,95	0,43	-0,32	-0,79
Contis	87	85	2,30	0,08	-0,03	-0,49
Tarnos	174	146	16,09	0,15	-0,07	-0,63

TABLEAU 5.4 – Exploration des variables des modèles observationnels. Nombre d'observations (n), nombre de valeurs strictement positives (n Ha>0) et pourcentage de zéros dans la distribution des temps d'activité (% Ha=0). Coefficients de corrélations entre les variables explicatives; ce sont les mêmes pour les deux modèles du site de Mendive puisque les données météorologiques sont les mêmes.

#### Modélisation de la probabilité d'activité

La modélisation sur le site de Contis n'est pas retenue pour expliquer la probabilité d'activité car le pourcentage de déviance est inférieur à 50 %. La probabilité d'activité est expliquée par la température moyenne dans tous les modèles, par l'amplitude thermique dans 5 modèles sur 6, par l'interaction de ces deux variables dans un seul modèle et par l'humidité relative dans un tiers des modèles. Les résultats pour le Lézard de Bonnal indiquent qu'il serait actif pour des journées où la température moyenne est supérieure à 10°C ou l'amplitude thermique supérieure à 6°C (sur Peyreget, indifférent sur Anglas). Sur le site de Peyreget, l'interaction entre ces deux variables montre que la probabilité d'activité serait plus élevée sur des journées chaudes et variables ( $T > 15^\circ\text{C}$  et  $T_a > 11^\circ\text{C}$ ) plutôt que sur des journées fraîches et peu variables ( $T < 12^\circ\text{C}$  et  $T_a < 7^\circ\text{C}$ ) (Tableau 5.5, Figure 5.5). D'après les résultats obtenus sur les deux sites du Lézard catalan, l'espèce serait active les journées où la température moyenne excède 12°C ou lorsque l'amplitude thermique excède 7°C. Également, l'humidité relative pourrait être limitante pour l'activité si elle excède 92 % (Tableau 5.5, Figure 5.6). Pour le Lézard ocellé, les résultats obtenus sur le site de Tarnos indiquent que les individus seraient actifs les journées où la température moyenne est supérieure à 14°C, l'amplitude thermique supérieure à 5°C et l'humidité relative supérieure à 68 %. Bien que peu explicatif, le modèle sur le site de Contis indique également que la probabilité d'activité serait proche de 1 lorsque les températures moyennes sont supérieures à 14°C (Tableau 5.5, Figure 5.7).

Site	Déviante	Modèle
Anglas	56,9 %	$pA_i = f(T_i) + f(Ta_i) + \varepsilon_i$
Peyreget	57,8 %	$pA_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(T_i, Ta_i) + \xi_{localité} + \varepsilon_i$
Mâtüre	63,4 %	$pA_i = f(T_i) + f(Ta_i) + \xi_{réplicat} + \varepsilon_i$
Mendive Bas	63,9 %	$pA_i = f(T_i) + f(HR_i) + \varepsilon_i$
Mendive Haut	75,6 %	$pA_i = f(T_i) + f(Ta_i) + \varepsilon_i$
Contis	28,2 %	$pA_i = f(T_i) + \varepsilon_i$
Tarnos	77,0 %	$pA_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(HR_i) + \varepsilon_i$

TABEAU 5.5 – Modèles sélectionnés pour expliquer la probabilité d'activité (pA). T est la température moyenne, Ta est l'amplitude thermique et HR est l'humidité relative moyenne.

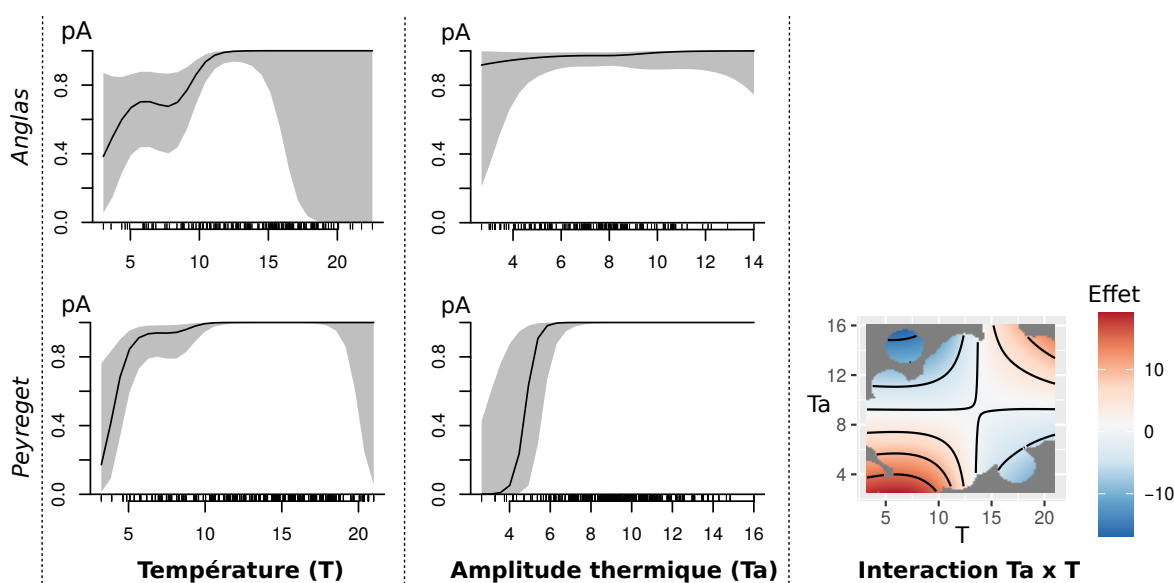


FIGURE 5.5 – Modélisation observationnelle de la probabilité d'activité (pA) du Lézard de Bonnal sur les sites de Peyreget et Anglas.

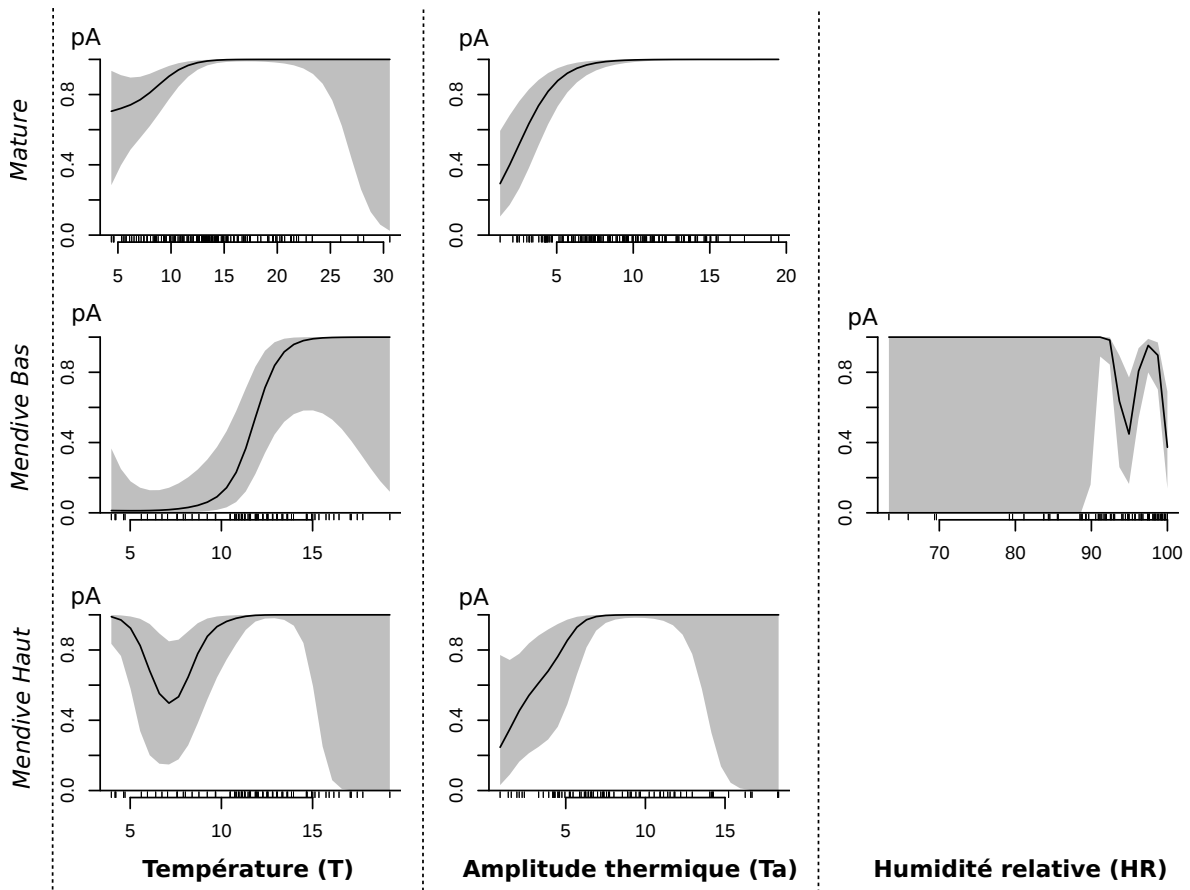


FIGURE 5.6 – Modélisation observationnelle de la probabilité d'activité (pA) du Léopard catalan sur les sites du chemin de la Mâturation et de Mendive.

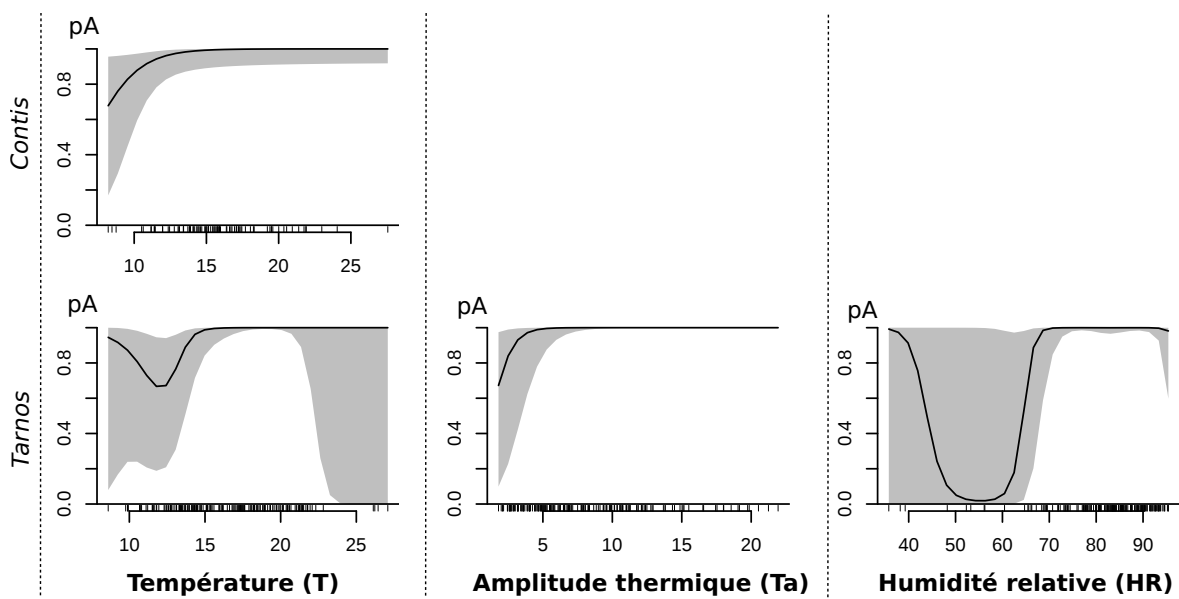


FIGURE 5.7 – Modélisation observationnelle de la probabilité d'activité (pA) du Léopard ocellé sur les sites de Tarnos et Contis.

### Modélisation du temps d'activité sachant qu'il est positif

Le modèle sur le site de Peyreget présente seulement 16,4 % de déviance expliquée contrairement à tous les autres qui ont un pourcentage de déviance supérieurs à 55 %. Les modèles pour les sites du Léopard catalan sont ceux qui présentent les pourcentages de déviance les plus importants, jusqu'à 81,4 %. La température moyenne est explicative dans tous les modèles et la variabilité des températures, reflétée par l'amplitude thermique, est quasiment toujours explicative (6 modèles sur 7). L'interaction de la moyenne et de la variabilité est toujours significative. L'humidité relative moyenne intervient en effet principal et/ou en effet interactif avec la température moyenne dans 4 des 5 modèles des espèces de montagne (Tableau 5.6).

Site	Déviance	Modèle
Anglas	55,7 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(T_i, Ta_i) + f(T_i, HR_i) + \xi_{réplicat} + \varepsilon_i$
Peyreget	16,4 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(HR_i) + f(T_i, Ta_i) + \varepsilon_i$
Mâtüre	74,6 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(T_i, Ta_i) + \varepsilon_i$
Mendive Bas	81,4 %	$Ha_i = f(T_i) + f(HR_i) + f(T_i, Ta_i) + f(T_i, HR_i) + \xi_{réplicat} + \varepsilon_i$
Mendive Haut	73 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(HR_i) + f(T_i, Ta_i) + f(T_i, HR_i) + \varepsilon_i$
Contis	69,7 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(T_i, Ta_i) + \varepsilon_i$
Tarnos	58,8 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + f(T_i, Ta_i) + \varepsilon_i$

TABLEAU 5.6 – Modèles sélectionnés pour expliquer le temps d'activité (Ha). T est la température moyenne, Ta est l'amplitude thermique et HR est l'humidité relative moyenne.

Le temps d'activité du Léopard de Bonnal augmente avec la température moyenne, plus fortement lorsque la température excède 12°C. Il augmente aussi avec l'amplitude thermique jusqu'à un maximum de 8h, les journées où la température moyenne atteint 22,5°C. L'interaction entre la moyenne et la variabilité des températures montre que le temps d'activité serait plus élevé les journées chaudes et peu variables ( $T > 15^\circ\text{C}$  et  $Ta < 6^\circ\text{C}$ ). L'interaction entre la température et l'humidité indique que l'activité est favorisée sur un continuum, allant de journées fraîches et peu humides à des journées chaudes et plus humides. Les conditions défavorables à l'activité sont des journées fraîches et humides ( $T < 10^\circ\text{C}$  et  $HR > 75\%$ ) ou chaudes et sèches ( $T > 15^\circ\text{C}$  et  $HR < 55\%$ ) (Tableau 5.6, Figure 5.8).

L'activité du Léopard catalan sur le site de Mendive est expliquée par les mêmes variables que pour l'autre espèce montagnarde. Le temps d'activité augmente avec la température moyenne et diminue avec l'humidité relative. Selon l'amplitude thermique, il atteint un plateau de 5h les journées moyennement variables où l'amplitude est entre 8 et 13°C. Les interactions entre la moyenne et la variabilité de la température et entre la température et l'humidité relative expliquent le temps d'activité comme pour le Léopard de Bonnal. Il est plus important les journées chaudes et peu variables ( $T > 14^\circ\text{C}$  et  $Ta < 6^\circ\text{C}$ ) mais aussi les journées fraîches et variables ( $T < 10^\circ\text{C}$  et  $Ta > 12^\circ\text{C}$ ) ainsi que les journées chaudes et très humides ( $T > 14^\circ\text{C}$  et  $HR > 94\%$ ) ou fraîches et moins humides ( $T < 12^\circ\text{C}$  et  $HR < 88\%$ ) (Tableau 5.6, Figure 5.8).



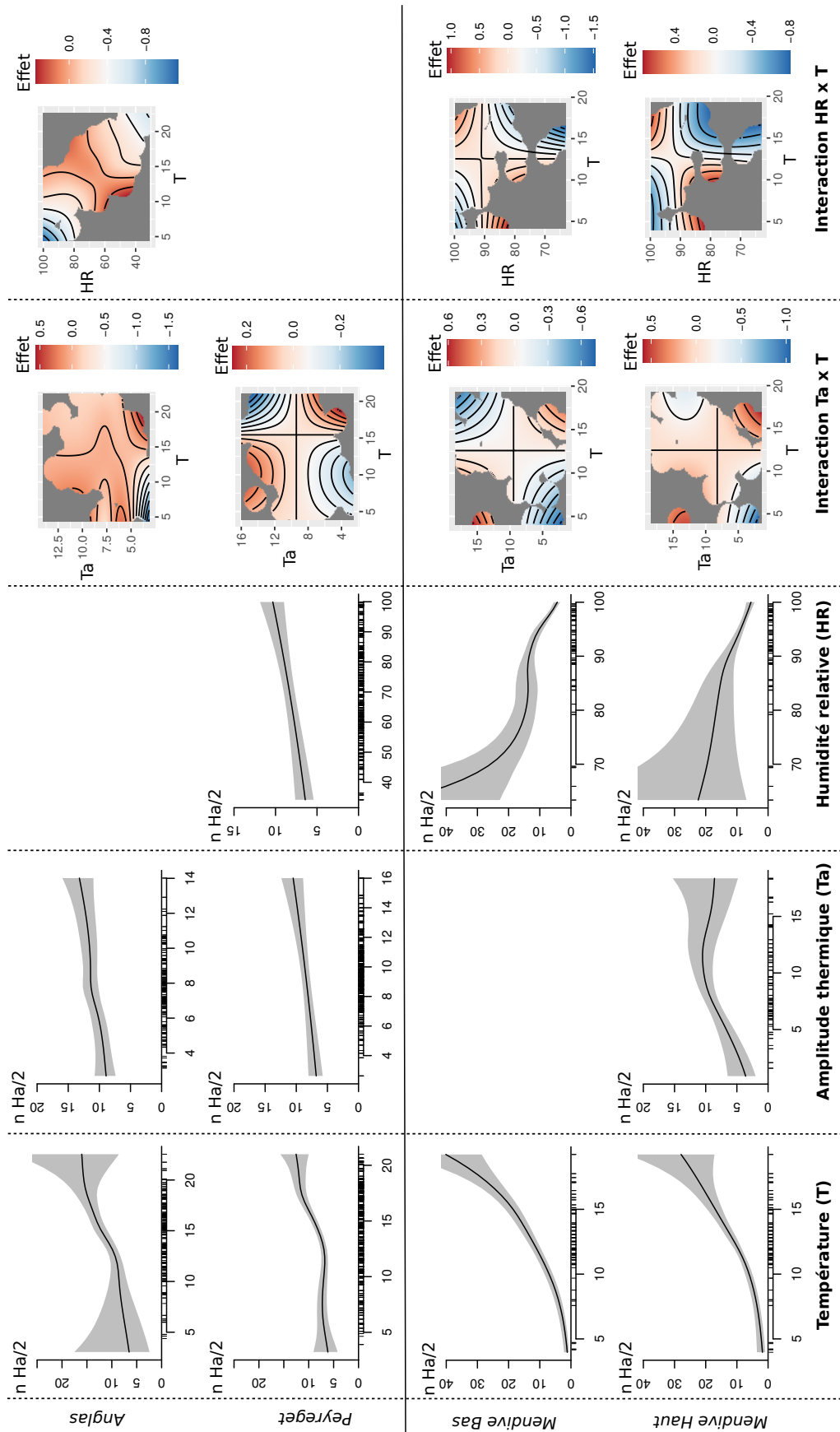


FIGURE 5.8 – Modélisation observationnelle du temps d'activité des populations montagnardes; de Léopard de Bonnal, sur les sites d'Anglas et de Peyreget et de Léopard catalan sur les localités de basse et haute altitude du site de Menvide. Le temps d'activité est exprimé en nombre de demi-heures ( $n \text{ Ha}/2$ ).

Pour la population de Lézard catalan inféodée au chemin de la Mâtüre, le temps d'activité ne dépend que des températures, comme pour l'espèce dunaire. Il augmente avec la température moyenne et semble atteindre un plateau de 15h pour des températures supérieures à 27°C. La même relation est observée avec l'amplitude thermique, un plateau de 7h est quasiment atteint pour une amplitude proche de 20°C. Comme sur les autres sites d'étude, le temps d'activité est plus important les journées chaudes et peu variables ( $T > 16^\circ\text{C}$  et  $Ta < 9^\circ\text{C}$ ) ou les journées fraîches et variables ( $T < 13^\circ\text{C}$  et  $Ta > 12^\circ\text{C}$ ) (Tableau 5.6, Figure 5.9).

Enfin, pour le Lézard ocellé, les deux modélisations montrent que le temps d'activité journalier atteint 9h pour des journées où la température moyenne est proche de 18°C ou l'amplitude thermique proche de 14°C. Sur le site de Tarnos, le temps d'activité atteindrait 11h lorsque la température moyenne est égale à 22°C. A l'identique des résultats obtenus pour les deux autres espèces, l'interaction de la moyenne et de la variabilité des températures indique que le temps d'activité est plus important sur des journées fraîches et variables ( $T < 13^\circ\text{C}$  et  $Ta > 16^\circ\text{C}$  sur Contis,  $T < 16^\circ\text{C}$  et  $Ta > 9^\circ\text{C}$  sur Tarnos) ou chaudes et peu variables ( $T > 18^\circ\text{C}$  et  $Ta < 6^\circ\text{C}$  sur Tarnos) (Tableau 5.6, Figure 5.9).

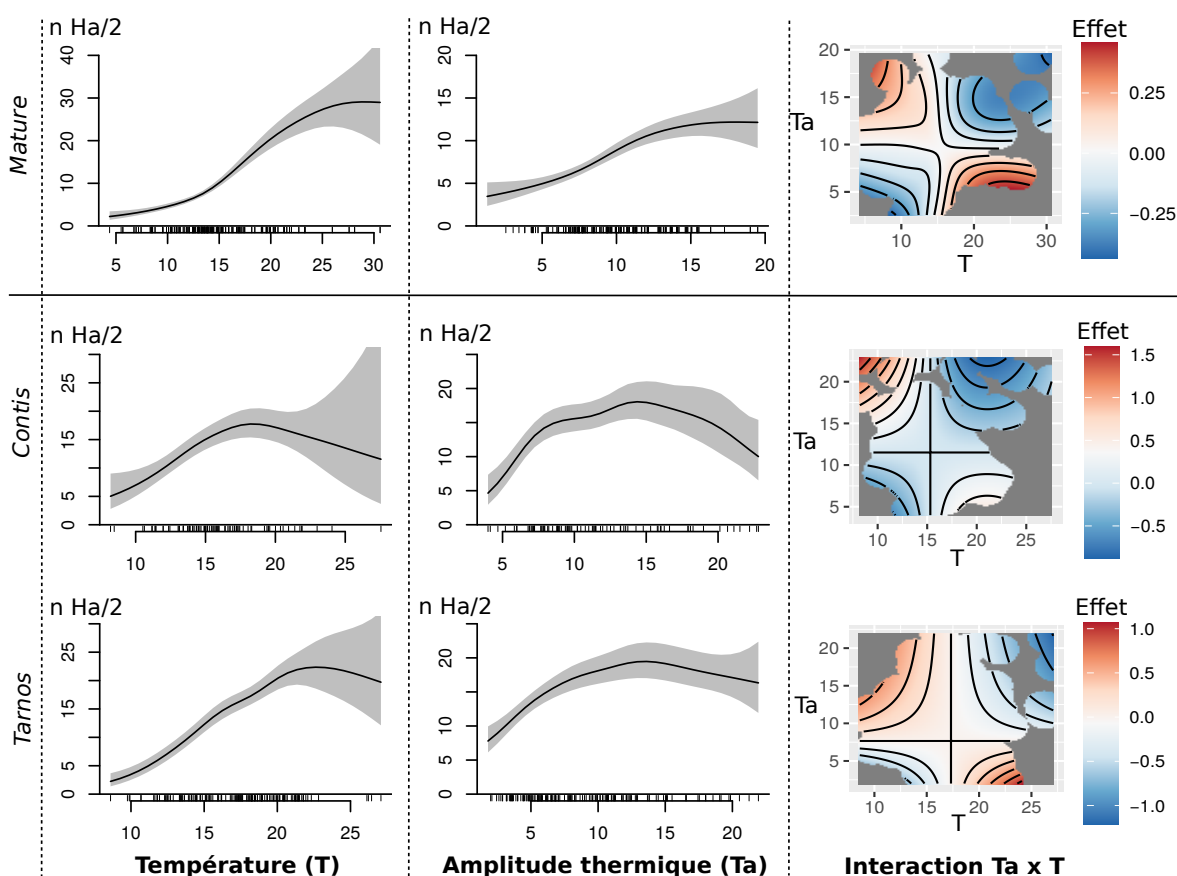


FIGURE 5.9 – Modélisation observationnelle du temps d'activité des populations thermophiles; de Lézard catalan sur le site du chemin de la Mâtüre et de Lézard ocellé sur les sites de Contis et Tarnos. Le temps d'activité est exprimé en nombre de demi-heures (n Ha/2).

### 5.3.2 Modélisation anticipative

#### Exploration des données

Le coefficient de corrélation maximal est égal à 0,66 entre l'amplitude thermique et l'humidité relative moyenne (Tableau 5.7). Comme en modélisation observationnelle, le déséquilibre important entre les pourcentages de zéros et de uns pour les Lézards de Bonnal et ocellé pourrait compliquer l'estimation de la probabilité d'activité.

Espèce	n	n Ha>0	% Ha=0	T × Ta	T × HR	HR × Ta
Bonnal	400	374	6,50	0,35	-0,32	-0,66
Catalan	444	350	21,17	0,11	-0,36	-0,23
Ocellé	609	552	9,36	0,29	0,00	-0,38

TABLEAU 5.7 – Exploration des variables des modèles anticipatifs. Nombre d'observations (n), nombre de valeurs strictement positives (n Ha>0) et pourcentage de zéros dans la distribution des temps d'activité (% Ha=0). Coefficients de corrélations des variables explicatives.

#### Modélisations de la probabilité d'activité et du temps d'activité

Tous les modèles sélectionnés présentent des déviations expliquées très faibles, au plus de 10,7 % pour la probabilité d'activité et 8,61 % pour le temps d'activité. La probabilité d'activité serait plus importante les journées chaudes et peu variables ou fraîches et variables chez les Lézards de Bonnal et catalan. Chez le Lézard ocellé, elle serait supérieure à 0,9 lorsque la température moyenne est supérieure à 15°C ou l'humidité relative supérieure à 80 % (Tableau 5.8, Figure 5.10). Le temps d'activité du Lézard de Bonnal diminuerait avec l'humidité relative. Pour le Lézard catalan, il augmenterait linéairement avec la température moyenne et diminuerait fortement lorsque l'amplitude thermique est supérieure à 11°C. Enfin, le temps d'activité du Lézard ocellé augmenterait avec la température moyenne jusqu'à atteindre un plateau de 7,5h pour des températures supérieures à 18°C (Tableau 5.9, Figure 5.11).

Espèce	Déviance	Modèle
Bonnal	10,70 %	$pA_i = f(T_i) + f(HR_i) + f(T_i, Ta_i) + \varepsilon_i$
Catalan	8,72 %	$pA_i = f(T_i, Ta_i) + \varepsilon_i$
Ocellé	4,48 %	$pA_i = f(T_i) + f(HR_i) + \varepsilon_i$

TABLEAU 5.8 – Modèles sélectionnés pour projeter la probabilité d'activité (pA). T est la température moyenne, Ta est l'amplitude thermique et HR est l'humidité relative moyenne.

Espèce	Déviance	Modèle
Bonnal	1,01 %	$Ha_i = f(HR_i) + \varepsilon_i$
Catalan	8,61 %	$Ha_i = f(T_i) + f(Ta_i) + \varepsilon_i$
Ocellé	8,06 %	$Ha_i = f(T_i) + \varepsilon_i$

TABLEAU 5.9 – Modèles sélectionnés pour projeter le temps d'activité (Ha). T est la température moyenne, Ta est l'amplitude thermique et HR est l'humidité relative moyenne.

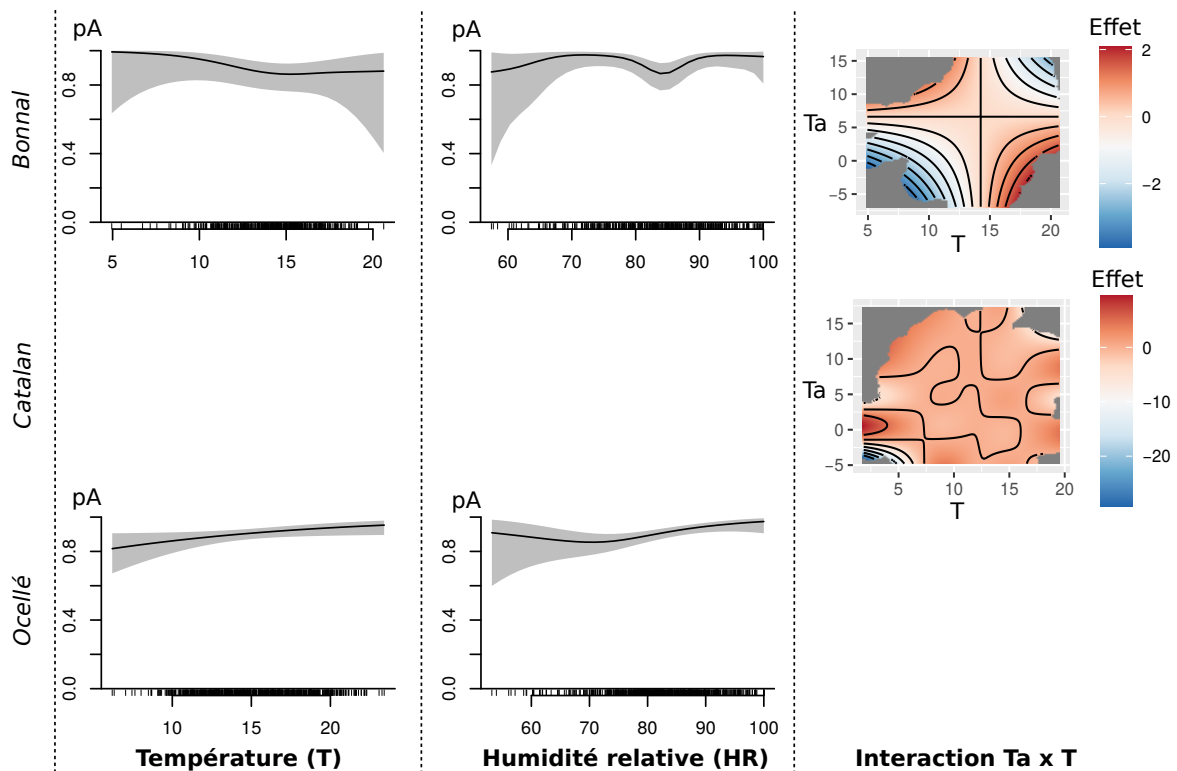


FIGURE 5.10 – Modèles anticipatifs pour projeter la probabilité d'activité (pA) pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé.

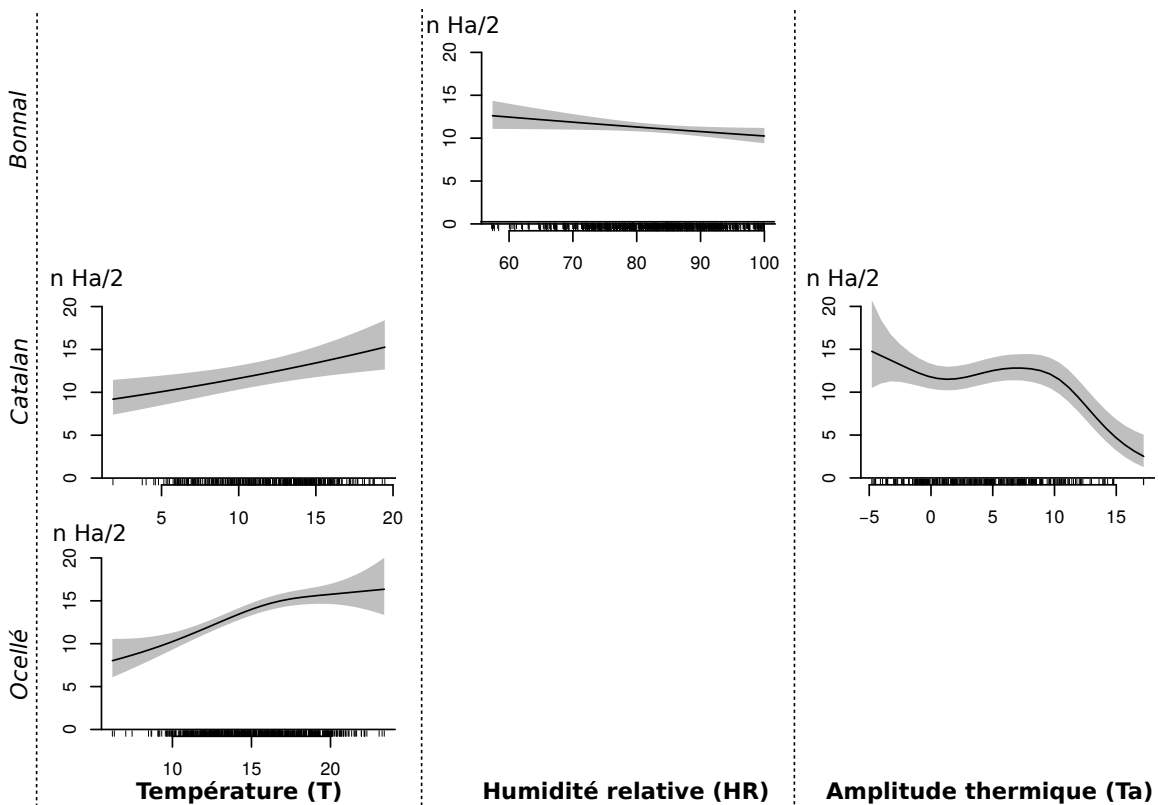


FIGURE 5.11 – Modèles anticipatifs pour projeter le temps d'activité pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. Le temps d'activité est exprimé en nombre de demi-heures (n Ha/2).

### Distribution des temps d'activité projetés et des moyennes mobiles des indices de persistance

Les distributions des temps d'activité journaliers (HaDaily), des temps d'activité totaux (HaTot) et de la moyenne mobile de l'indice de persistance renseignent sur la capacité du modèle à distinguer les habitats favorables et défavorables. Chez le Lézard de Bonnal, ces trois grandeurs sont presque toujours au-dessus des seuils du temps d'activité journalier de référence  $HaDaily_{ref}$  (91,7 %), du temps d'activité pour la persistance  $T_{persist}$  (94,9 %) et de 1 (96,0 %). Chez les Lézards catalan et ocellé, 59,1 % et 48,5 % des temps d'activité journaliers sont supérieurs à  $HaDaily_{ref}$ . En revanche, seulement 47,0 % et 28,4 % des années présentent des temps d'activité totaux supérieurs à  $T_{persist}$ . Enfin, 42,2 % et 26,2 % des moyennes mobiles sont supérieures à 1 (Tableau 5.12).

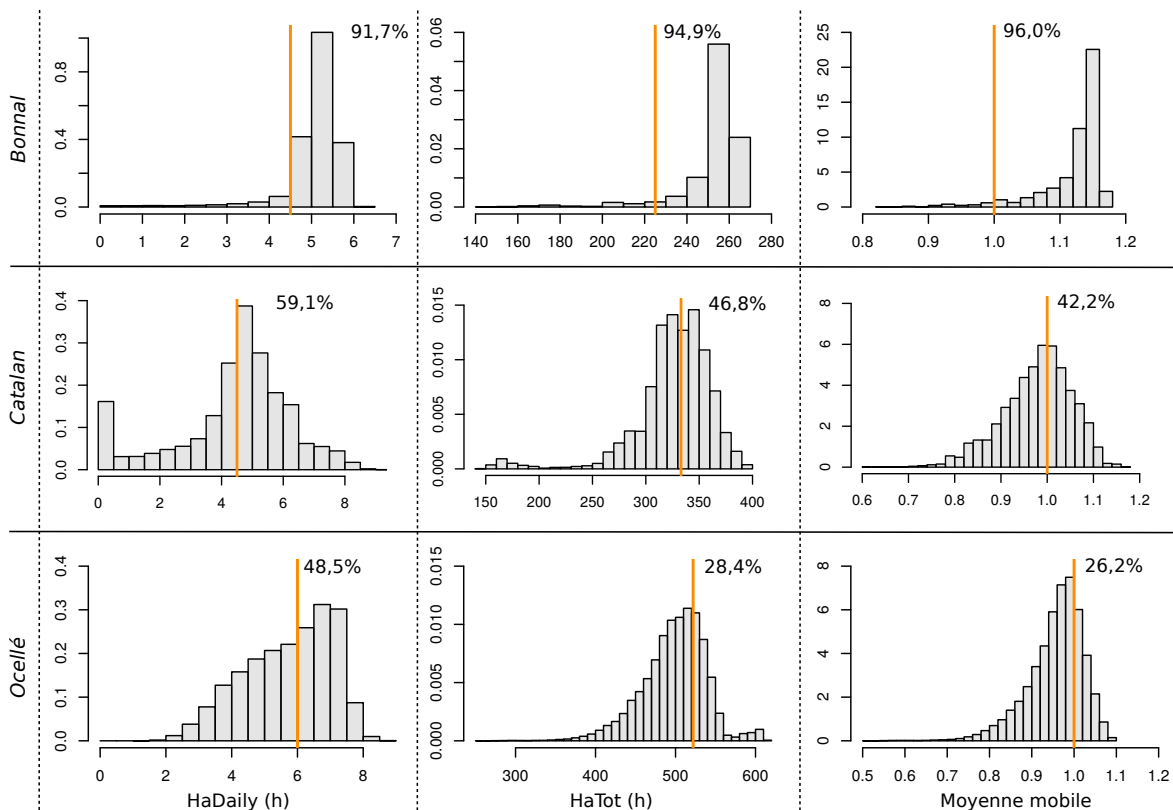


FIGURE 5.12 – Distribution des temps d'activité journaliers (HaDaily), totaux (HaTot), et de la moyenne mobile de l'indice de persistance. Les lignes verticales représentent les seuils au delà desquels l'espèce serait présente :  $HaDaily_{ref}$  (temps d'activité journalier de référence),  $T_{persist}$  (temps d'activité minimal sur la période de reproduction) et 1.

### Projection de la répartition

Les cartes de projection de la répartition indiquent que le Lézard de Bonnal serait réparti sur l'ensemble du massif Aspe-Ossau à l'exception de la zone la plus au Nord. Cette projection semble trop optimiste par rapport aux points de présence connus de l'espèce (Figure 5.13). Pour les deux autres espèces, malgré une déviance expliquée tout aussi faible que pour les modèles du Lézard de Bonnal, les cartes de projection sont plus cohérentes visuellement. Les points de présence observés sont positionnés sur des aires où la probabilité de présence est élevée (Figures 5.15 et 5.14).

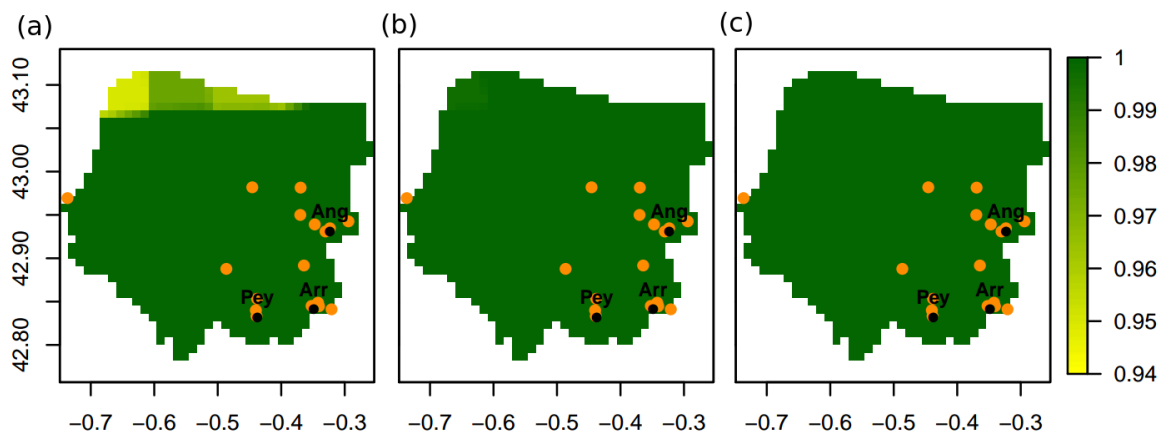


FIGURE 5.13 – Projection de la répartition du Lézard de Bonnal sur le massif Aspe-Ossau (voir carte 5.4). Moyenne (b) et intervalle de confiance (a, c) de la probabilité de présence sur 30 ans de 1991 à 2020. Les sites d'étude sont représentés en noir (Anglas - Ang, Arrious - Arr), Peyreget - Pey) et les points de présence en orange.

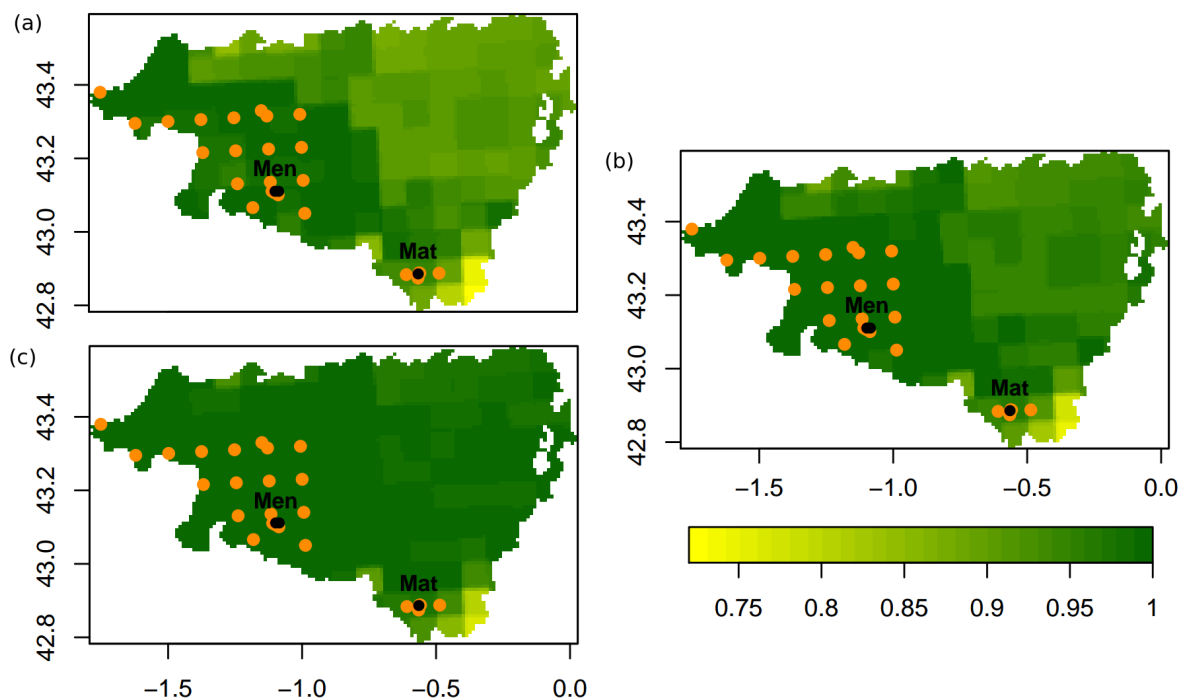


FIGURE 5.14 – Projection de la répartition du Lézard catalan sur les Pyrénées-Atlantiques (voir carte 5.4). Moyenne (b) et intervalle de confiance (a, c) de la probabilité de présence sur 30 ans de 1991 à 2020. Les sites d'étude sont représentés en noir (Mâtüre - Mat, Mendive - Men) et les points de présence en orange.

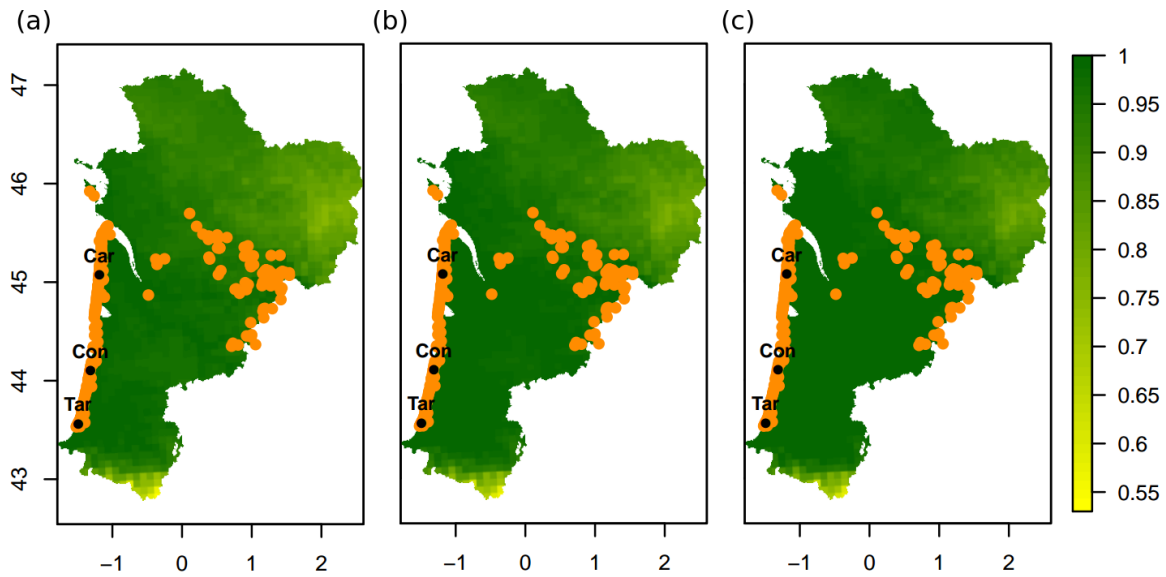


FIGURE 5.15 – Projection de la répartition du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine (voir carte 5.4). Moyenne (b) et intervalle de confiance (a, c) de la probabilité de présence sur 30 ans de 1991 à 2020. Les sites d'étude sont représentés en noir (Carcans - Car, Contis - Con, Tarnos - Tar) et les points de présence en orange.

La spatialisation du nombre de fois où la moyenne mobile est inférieure à 1 est cohérente avec les cartes de répartition des trois espèces (Figure 5.16). Ce nombre est minimal lorsque la probabilité de présence est importante et maximal lorsqu'elle est la moins importante. Pour le Lézard de Bonnal, ce nombre est presque toujours minimal, indiquant une répartition sur tout le massif montagnard, comme suggéré par les cartes de répartition. Pour les deux autres espèces, ce nombre semble en accord avec les points de présence connus.

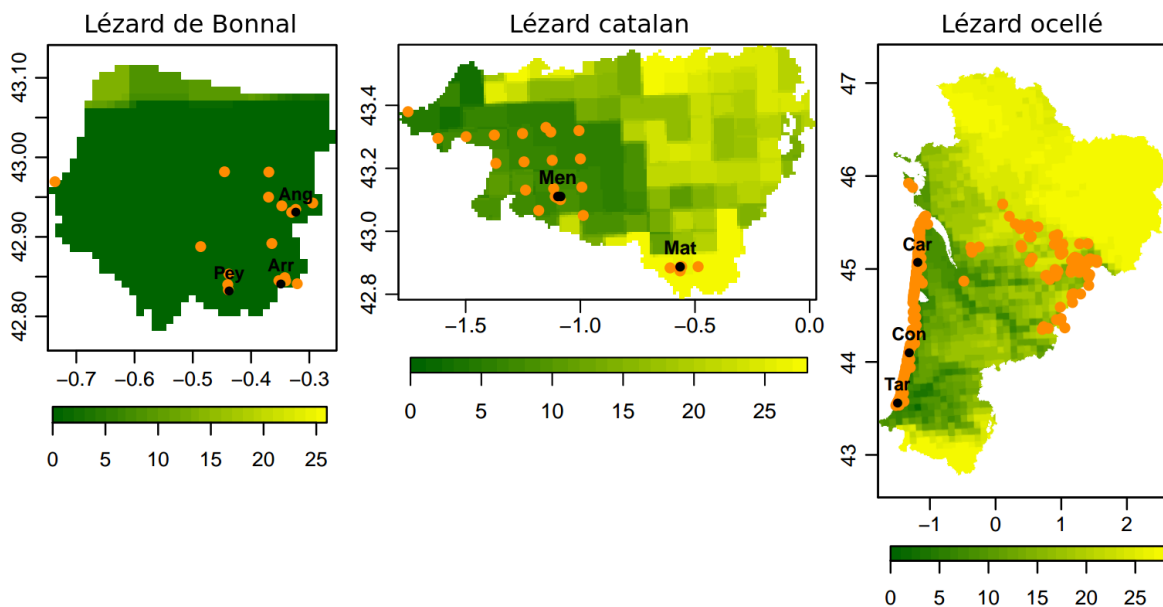


FIGURE 5.16 – Nombre de fois où la moyenne mobile de l'indice de persistance est inférieure à 1 pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. Les sites d'étude sont représentés en noir (Anglas - Ang, Arrious - Arr, Peyreget - Pey, Mâtre - Mat, Mendive - Men, Carcans - Car, Contis - Con, Tarnos - Tar) et les points de présence en orange.

## 5.4 Discussion

### 5.4.1 La probabilité d'activité, principalement dépendante des niches thermiques des espèces

Les modélisations de la probabilité d'activité convergent vers l'importance de la température, en moyenne et en variabilité et soulèvent parfois la pertinence de l'humidité relative. L'activité de l'espèce inféodée à l'étage alpin débute à partir d'un seuil thermique inférieur à celui de l'espèce inféodée aux étages montagnard et collinéen, lui-même inférieur à celui de l'espèce inféodée au littoral. L'activité du Lézard de Bonnal débute dès 10°C, celle du Lézard catalan dès 12°C et celle du Lézard ocellé dès 14°C. Ce résultat reflète la niche thermique des espèces, c'est à dire la fenêtre de températures qui permet un taux de croissance positif [Gvoždík, 2018]. L'amplitude thermique explique aussi la probabilité d'activité, parfois en interaction avec la température moyenne. Sur le site de Peyreget, la probabilité d'activité serait plus importante les journées chaudes et variables ou les journées fraîches et peu variables. Ce résultat est contraire à tous ceux obtenus sur les modélisations du temps d'activité, il n'est pas expliqué.

### 5.4.2 Le temps d'activité, une variable mécanistique

#### Dépendante des conditions thermiques et hydriques chez les populations montagnardes

Dans cette étude, nous mettons en évidence que le temps d'activité des populations montagnardes dépend souvent des températures et de l'humidité. Durant les journées plutôt chaudes ( $T > 15^\circ\text{C}$ ), le temps d'activité est plus important lorsque le taux d'hygrométrie est élevé ( $\text{HR} > 94\%$  sur Mendive,  $\text{HR} > 75\%$  sur Anglas). À l'inverse, durant les journées plutôt fraîches, le temps d'activité est plus important lorsque l'humidité relative est faible. À température constante, le taux d'évaporation augmente lorsque l'humidité relative diminue [Farhat, 2018]. Ainsi, lors de journées chaudes, l'humidité importante réduirait les pertes hydriques, ce qui permettrait des temps d'activité plus importants. Cette hypothèse est en accord avec les travaux de Rutschmann et al. [2020] et Rozen-Rechels et al. [2021] qui soulignaient que la thermorégulation était plus efficace lors de journées humides ou fraîches. Pour une température de l'air constante, la perception de fraîcheur est plus importante lorsque l'humidité relative est plus élevée - un froid humide est perçu plus froid qu'un froid sec par les organismes. La perception de fraîcheur serait intégrée dans la mesure des températures opérantes *via* l'humidité relative.

Le calcul du temps d'activité n'est fondé ni sur les pertes hydriques, ni sur l'humidité relative mais seulement sur les températures opérantes ( $T_e$ ), un proxy de la température corporelle des individus [Hugon et al., 2020]. Ces températures sont mesurées par des modèles biomimétiques. Ce sont des tubes en PVC qui miment les mouvements d'air dans le corps du lézard et les processus de radiation, convection et conduction de la chaleur [Chan et al., 2019; Helmuth et al., 2016; Sinervo et al., 2010]. Nos observations soutiennent l'hypothèse que la température opérante refléterait les conditions thermiques et hydriques. Quelques études ont déjà montré que le pattern d'activité variait selon les conditions thermiques et hydriques [Kearney et al., 2018; Rozen-Rechels et al., 2020b]. Par exemple, lorsque les ressources en eau sont réduites, l'activité est plus importante en début de matinée [Rozen-Rechels et al., 2020a]. Cependant, aucune n'a établi un lien entre les températures opérantes et les conditions météorologiques. Il serait pertinent de



mener des expériences en conditions contrôlées en laboratoire. Nous supposons qu'à humidité relative constante, la température opérante serait positivement corrélée à la température de l'air (Figure 5.17a). À l'inverse, résultat plus intéressant, à température de l'air constante, la température opérante serait négativement corrélée à l'humidité relative (Figure 5.17b). Ces deux modèles conceptuels indiquent que les températures opérantes conduiraient au calcul d'un temps d'activité plus faible durant des journées où la température de l'air est faible et l'humidité relative élevée (en bleu sur la Figure 5.17) ou bien durant des journées où la température de l'air est élevée et l'humidité relative faible (en jaune sur la Figure 5.17). Les journées fraîches et peu humides ou chaudes et humides seraient les plus favorables à l'activité, tout en conservant un continuum pour des températures et des humidités relatives moyennes (en vert sur la Figure 5.17).

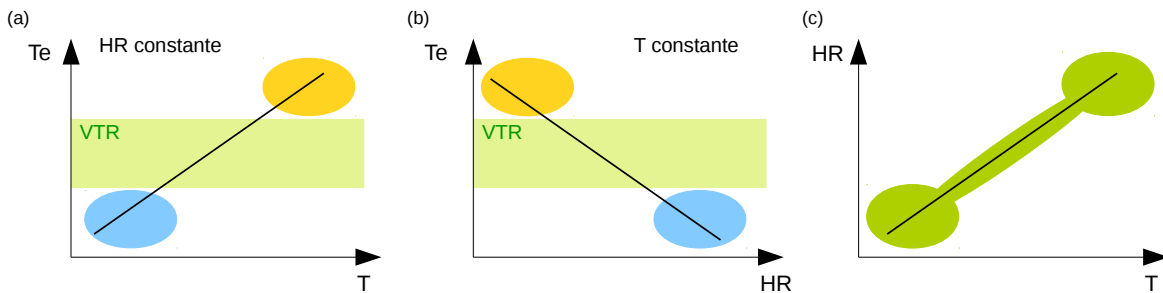


FIGURE 5.17 – Évolution théorique des températures opérantes en fonction de la température de l'air (T) à humidité relative constante (HR) (a) et en fonction de l'humidité relative à température de l'air constante (b). Les couples des conditions météorologiques « jaunes » et « bleues » ne permettent pas l'activité alors que leur combinaison « verte » est favorable à l'activité (c).

Sur le site d'Arrious, habitat du Lézard de Bonnal, nous avons observé des indices de persistance très inférieurs à 1 (0,730 et 0,897, Tableau 4.7). Or, la population présente une densité importante et est pérenne depuis de nombreuses années. Lors de journées chaudes, les individus sont observés plus proches du ruisseau. Nous avons émis l'hypothèse que l'humidité relative importante compenserait les températures élevées. Cette hypothèse est confirmée par la modélisation du temps d'activité. Lors de journées chaudes, si l'humidité relative est importante, l'activité est possible. L'hygrométrie de l'air permet de limiter la déshydratation des lézards Pyrénéens [Pottier, 2016]. Ainsi, considérer l'humidité relative dans les modèles mécanistiques de répartition semble désormais incontournable [Kearney et al., 2018].

L'utilisation de la température de rosée en tant que variable explicative, plutôt que l'humidité relative et la température de l'air a été testée. La température de rosée est la température à laquelle l'eau condense sous une certaine humidité relative [Ukhurebor et al., 2017]. Elle peut se lire sur une courbe de saturation, représentée sur un graphique de la température de l'air en fonction de l'humidité relative ou bien être calculée en fonction de ces deux grandeurs [Lawrence, 2005; Ukhurebor et al., 2017]. Bien que cette variable soit très corrélée à la température de l'air et à l'humidité relative, elle n'est pas autant explicative que la combinaison des deux variables. Ainsi, pour éviter d'y inclure de la multicolinéarité, elle n'a pas été prise en compte dans les modèles.

### Dépendante seulement des conditions thermiques chez les populations thermophiles

La population de Lézard catalan inféodée au site du chemin de la Mâtüre fait exception aux autres populations montagnardes. Le temps d'activité ne dépend que des températures, comme pour le Lézard ocellé. Ce site présente une géographie particulière, tout à fait différente de celle du site de Mendive. La population est présente sur un pan de falaise, essentiellement sur la partie exposée au sud (Figure 5.18). Les individus ont des morphes similaires à ceux de la sous espèce *Podarcis liolepis liolepis* inféodée à des habitats plus chauds en Pyrénées Orientales. Ils sont plus gros et présentent une robe plus claire que les individus du site de Mendive qui appartiennent à la sous espèce *Podarcis liolepis sebastiani* inféodée au Pays Basque [Pottier et al., 2008] (Figure 5.18).

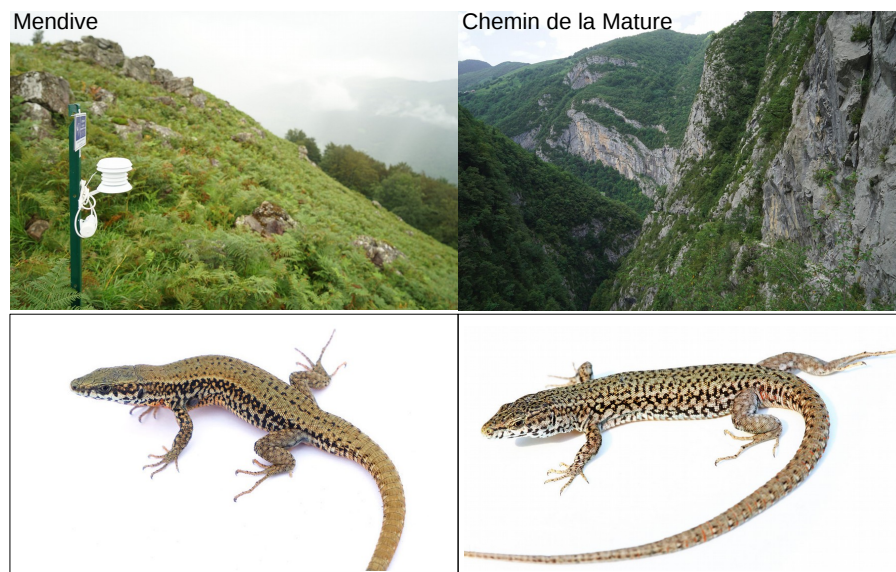


FIGURE 5.18 – Différences morphologiques chez deux populations de Lézard catalan inféodées à des contextes géographiques bien différents, le site de Mendive au contexte montagnard et le site du chemin de la Mâtüre à flan de falaise. Crédit photographique : Matthieu BERRONEAU

Le temps d'activité maximal est plus élevé sur le site du chemin de la Mâtüre, jusqu'à 15h sur des journées aux températures moyennes de 27°C, que sur le site de Mendive où il est de 14h pour la localité de haute altitude à 17°C. Il varie également en fonction des variations de températures, il est plus important lorsque l'amplitude thermique est plus large. Sur le chemin de la Mâtüre, le temps d'activité atteint un plateau de 6h pour une amplitude thermique de 15°C alors qu'il atteint un plateau de 5h pour une amplitude de 11°C sur le site de Mendive. Les températures plus chaudes ou plus variables sur le site du chemin de la Mâtüre permettraient des temps d'activité plus longs et une croissance plus importante. Les pertes hydriques, par gramme de poids, sont plus faibles chez des individus plus gros [Howard et al., 2020]. La population locale du chemin de la Mâtüre serait ainsi moins sensible aux pertes hydriques que la population de Mendive. Bien que les deux populations soient très différentes, la méthode de calcul des temps d'activité a été la même, les mêmes choix ont été fait pour les seuils  $VT_{min}$ ,  $VT_{max}$  et  $T_{persist}$ . Ainsi, les différences observées pour l'explication du temps d'activité reflètent la disparité existante entre les deux populations étudiées, tant en terme de contexte géographique que de morphe. Cela met en lumière les variations écophysiologiques entre les populations d'une même espèce, comme souligné dans l'étude de Herrando-Pérez et al. [2019].

### Toujours dépendante de l'interaction moyenne - variabilité des températures

Quelle que soit la population étudiée, le temps d'activité est toujours expliqué par les températures moyennes, leur variabilité et l'interaction moyenne - variabilité. La relation interactive est toujours la même : les temps d'activité sont plus importants lors de journées chaudes et peu variables ou fraîches et variables. Cette observation est probablement liée à l'existence de patterns d'activité unimodaux et bimodaux [Arribas, 2009]. Lors de journées fraîches et variables ou chaudes et peu variables, le temps d'activité journalier suivrait un pattern unimodal (Figure 5.19, a et d). En revanche, lors de journées chaudes et très variables, conditions météorologiques des journées estivales, l'activité serait concentrée en milieu de matinée et en fin de journée. Le temps d'activité suivrait alors un pattern bimodal, principalement limité par la température volontaire maximale  $V_{Tmax}$  (Figure 5.19b). Cette hypothèse est appuyée par les observations des patterns d'activité *in natura* au cours de l'été [Brana, 1991]. Enfin, lors de journées fraîches et peu variables, conditions météorologiques plutôt rencontrées aux limites de la période de reproduction, le temps d'activité journalier suivrait un pattern unimodal limité par la température volontaire minimale  $V_{Tmin}$  (Figure 5.19c). Les hypothèses présentées intègrent nouvellement la variabilité des températures plutôt que la moyenne uniquement, comme cela était réalisé dans Huey et al. [2010] (Figure 1.3 versus Figure 5.19). Elles mettent en lumière l'importance de la variabilité thermique dans la définition du temps d'activité au cours de la journée.

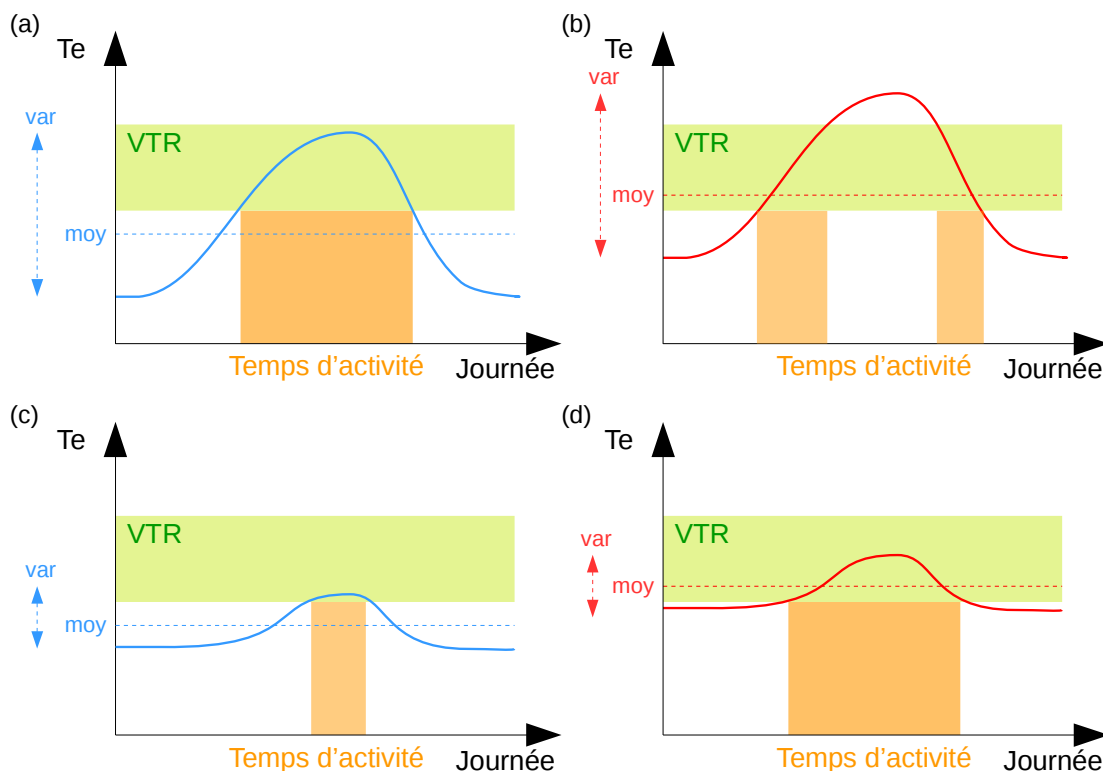


FIGURE 5.19 – Variation du temps d'activité en fonction de l'interaction entre la moyenne et la variabilité des températures. Mise en évidence des patterns bimodaux et unimodaux du temps d'activité journalier selon ces deux paramètres thermiques. Le polygone vert représente la fenêtre de températures volontaires pour l'activité, bornée par  $V_{Tmin}$  et  $V_{Tmax}$ . Le temps d'activité est important les journées fraîches et variables (a) ou chaudes et peu variables (d). Il est plus faible les journées fraîches et peu variables (c) et les journées chaudes et variables (b).

### 5.4.3 Des modélisations anticipatives insatisfaisantes

Les modèles anticipatifs du temps d'activité expliquent au plus 8,61 % de la variance observée dans les données, contrairement aux modèles observationnels qui expliquent au moins 16,4 % et au plus 81,4 %. Les modèles anticipatifs sont encore moins bons qu'un modèle aléatoire qui explique 50 % de déviance. Pour évaluer la qualité de la modélisation, une méthode de validation croisée aurait aussi pu être utilisée [Guisan et al., 2017]. Elle correspond à la séparation du jeu de données initial en un jeu d'entraînement utilisé pour construire le modèle et un jeu test utilisé pour évaluer les projections du modèle [Travel, 2019]. Différentes métriques sont ensuite calculées pour évaluer les erreurs entre les données projetées et les données observées [Chai et Draxler, 2014; Shono, 2008]. Le faible pouvoir explicatif des modèles anticipatifs peut d'abord s'expliquer par le nombre d'observations très faible par rapport au nombre de données à projeter, le ratio est égal à 0,0269 %, 0,0125 % et 0,0003 % pour les Lézards de Bonnal, catalan et ocellé (Tableau 5.2). D'autres hypothèses sont avancées, elles sont explicitées dans les sections suivantes.

#### Des variables explicatives à une résolution spatiale inadaptée

La source des variables explicatives est l'unique différence entre les modélisations observationnelle et anticipative. Les variables sont issues soit d'enregistrements *in natura* à proximité des sites d'étude, soit d'un modèle de projection national à la résolution spatiale 8km (CNRM-CM5 ALADIN52). À l'échelle d'un site d'étude, le temps d'activité sur le site de Peyreget n'était expliqué qu'à 16,4 % contrairement à tous les autres sites, expliqué *a minima* à 55,7 % (Tableau 5.6). La station météorologique était située à plus d'un kilomètre des localités où les températures opérantes étaient mesurées (de 900 à 1800m) et à une altitude plus basse (de 300 à 450m). Sur le site de Mendive, la localité haute présentait le même contexte. La station était située à quelques mètres de la localité basse et à une altitude similaire mais à 1500 mètres de la localité haute avec une différence d'altitude de 300m. Les modèles observationnels avaient une déviance supérieure pour la localité basse (81,4 %) mais restaient explicatifs pour la localité haute (73 %). En plaine pour le site de Tarnos, la station était distante de 2600m et le modèle présentait une déviance expliquée de 58,8 %. Ces observations indiquent qu'à l'étage alpin, la résolution spatiale 2km est inadaptée alors qu'elle semble l'être aux étages montagnard et collinéen ainsi que sur le littoral. Ainsi, elles soutiennent l'hypothèse que la résolution 8km utilisée dans les modèles anticipatifs n'est pas appropriée. Dans notre étude, les subtilités micro-climatiques vécues par les organismes - résultantes de l'altitude, de l'exposition et des couloirs de vents, ne sont pas intégrées dans les projections de Météo France, alors qu'elles le sont implicitement dans les enregistrements des stations météorologiques et le calcul des temps d'activité. L'absence de prise en compte de cette variabilité spatiale expliquerait le faible pouvoir prédictif des modèles anticipatifs [García et al., 2020]. En effet, la variabilité de l'habitat est un déterminant majeur de la vulnérabilité d'une espèce *via* son temps d'activité [Neel et al., 2021].

D'autres simulations climatiques existent et pourraient être plus appropriées que celles du modèle CNRM-CM5 ALADIN52. Les simulations de **Worldclim**, détaillées dans le chapitre 2, sont les plus utilisées. Cependant, elles sont disponibles à la résolution mensuelle et les périodes de projection ne correspondent pas à celles étudiées dans le programme Les Sentinelles du Climat. La nouvelle version, **Worldclim2**, n'est disponible que pour la période 1970-2000 et toujours à une résolution mensuelle [Fick et Hijmans, 2017]. De

plus, le modèle utilisé pour générer ces données est appliqué au monde. Ainsi, il ne reflète pas les subtilités régionales rencontrées en France. Il est préférable d'utiliser des données climatiques adaptées à l'échelle d'une région plutôt que des données à l'échelle mondiale [Dormann, 2007]. Pour les espèces pyrénéennes, les simulations climatiques Adamont pourraient être utilisées. Elles sont obtenues à l'issue d'une correction des données du modèle régional ALADIN 53, à la résolution journalière, pour chaque massif montagnard et chaque tranche d'altitude de 300 mètres. Elles sont ensuite incluses dans un modèle qui simule le manteau neigeux [Verfaillie et al., 2017]. Les variables températures moyenne, minimale, maximale sont disponibles mais pas l'humidité relative. Il pourrait malgré tout être intéressant de les utiliser pour réaliser la modélisation de la répartition du Lézard de Bonnal. Nous émettons cependant quelques réserves quant à la résolution spatiale par massif, encore plus importante que 8km. Le découpage tous les 300 mètres pourrait aussi être limitant. Une autre alternative réside en l'utilisation des simulations CHELSA calculées aux résolutions journalières et mensuelles [Karger et al., 2017]. Elles résultent d'une descente d'échelle jusqu'au kilomètre à partir d'un modèle à la résolution 75km. L'algorithme qui génère les précipitations prend en compte les reliefs montagneux dont le vent et l'exposition. Les variables températures moyenne, minimale, maximale et humidité relative sont disponibles pour la période 2006-2100 [Karger et al., 2020]. Enfin, les simulations du modèle CNRM-CM5 ALADIN52 pourraient être recalculées par une méthode de descente d'échelle au kilomètre, plutôt que par la méthode bilinéaire.

### Une méthode reproductible, parfois trop simple, au risque d'un manque d'ajustement

Afin que la modélisation soit reproductible entre tous les sites d'étude [Parker et al., 2016], le modèle complet a été construit puis les termes non significatifs ont été retirés par ordre décroissant des p-valeurs. Dans les modèles G construits, un terme global est estimé pour toutes les modalités du facteur aléatoire. Ainsi, les variables météorologiques et le facteur localité ou réplicat ont été étudiés indépendamment. L'effet des modalités du facteur sur les variables peut être étudié en construisant des modèles plus complexes. Les modèles GS et S modélisent une fonction de lissage par modalité selon une forme similaire. Les modèles GI et I modélisent une fonction de lissage par modalité en autorisant des formes différentes [Pedersen et al., 2019] (Tableau 5.10).

Modèle	Détails, Équation
G	Une fonction de lissage commune à toutes les modalités + Un facteur aléatoire $y_i = f(x_i) + \xi_{facteur} + \varepsilon_i$
GS / GI	Une fonction commune + Une fonction similaire / différente par modalité $y_i = f(x_i) + f_{facteur}(x_i) + \varepsilon_i$
S / I	Une fonction similaire / différente par modalité $y_i = f_{facteur}(x_i) + \varepsilon_i$

TABLEAU 5.10 – Grandes catégories de modèles hiérarchiques, d'après Pedersen et al. [2019]

A partir des données du site d'Anglas, des modèles GS, GI, S et I ont été construits. Le meilleur modèle était un modèle GS avec une déviance expliquée de 61,2 % et un critère d'information d'Akaike (AIC) de 1445. Les effets de l'humidité relative et de l'amplitude thermique différaient selon les réplicats (Équation 5.3).

$$Ha_i = f(T_i) + f(Ti_i, Ta_i) + f(T_i, HR_i) + f_{réplicat}(Ta_i) + f_{réplicat}(HR_i) + \varepsilon_i \quad (5.3)$$

La modélisation de l'effet du facteur réplicat sur les variables météorologiques permet d'expliquer 5,5 % de déviance supplémentaire et offre un meilleur ajustement que le modèle G (61,2 % *versus* 55,7 %, AIC=1445 *versus* AIC=1471. Les différences par modalité du facteur reflètent les différences significatives observées entre les séries des temps d'activité journaliers sur le site d'Anglas (Figure 4.7, Tableau 4.3). La construction de modèles plus complexes permet d'obtenir des modèles plus ajustés mais la méthodologie est moins reproductible. Ce résultat illustre le continuum complexité - ajustement de la sélection des modèles [Harrison et al., 2018].

### Ou trop libre, au risque d'un sur-ajustement

Pour faciliter la reproductibilité de l'analyse [Parker et al., 2016], aucune valeur du paramètre de régression  $k$  n'a été fixée. Ce paramètre représente le nombre de courbures maximum pour construire la régression [Van Rij, 2015; Wood, 2006]. Par exemple,  $k=1$  correspond à une relation linéaire alors que  $k=2$  autorise un changement de direction dans la forme de la fonction. Si  $k$  est trop important, il y a un risque de sur-ajustement du modèle [Zuur et al., 2009]. Ici, le sur-ajustement a été vérifié en observant les degrés de liberté (soit la valeur  $k$ ) et les courbes obtenues. D'après nos résultats, la probabilité d'activité sur le site de Tarnos serait proche de 1 pour les valeurs les plus faibles de température moyenne et d'humidité relative (Figure 5.7). Or, nous attendons une relation en forme de cloche où la probabilité d'activité serait presque nulle pour ces valeurs. Très peu d'observations permettent de modéliser la première partie de la courbe, ce qui suggère un problème de sur-ajustement. La lecture du résumé du modèle indique des degrés de liberté égaux à 3,17 pour la température moyenne et à 5,06 pour l'humidité relative. La visualisation des courbes de régression pour ces deux variables montre un effet décroissant pour les faibles valeurs puis un effet croissant, alors que seul un effet croissant est attendu (Figure 5.20). Ce résultat indique que le paramètre de régression serait trop important. Lorsque seule la première partie de la courbe en cloche est observée, la comparaison des résumés des modèles de probabilité d'activité invite à fixer le paramètre  $k$  égal à 1. Le modèle l'avait défini ainsi pour la variable amplitude thermique où seul l'effet croissant attendu était observé. Ceci permettrait de contraindre la modélisation d'une augmentation de la probabilité d'activité jusqu'au plateau à 1. Pour les relations interactives et celles des modèles des temps d'activité positifs,  $k$  serait plus difficile à déterminer car chaque forme de courbe est différente.

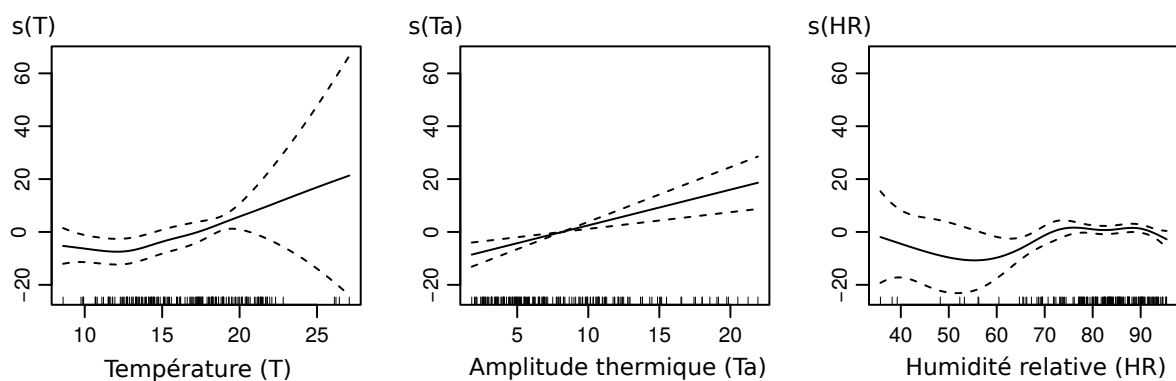


FIGURE 5.20 – Courbes de régression obtenues à l'issue de la modélisation additive généralisée (GAM) de la probabilité d'activité sur Tarnos. Les degrés de liberté sont respectivement égaux à 3,17, 1,00 et 5,06, ce qui suppose un sur-ajustement pour la température moyenne et l'humidité relative.

## Les cartes de projection, une lecture prudente

Bien que les cartes de projection de la probabilité de présence soient visuellement correctes pour deux des trois espèces étudiées, elles ne bénéficient d'aucun soutien statistique. La seule observation visuelle des cartes alerte sur l'utilisation naïve de celles-ci sans connaissance des modèles statistiques qui ont permis de les générer [Dormann, 2007]. L'objectif initial était de projeter la répartition future pour différents horizons temporels et scénarios climatiques. Cependant, le faible pouvoir prédictif des modèles anticipatifs ne permet pas de calculer des projections statistiquement correctes [Elith et Leathwick, 2009]. Les cartes que nous aurions pu obtenir n'auraient eu aucune crédibilité statistique. Ainsi, il aurait été inapproprié de les utiliser pour mettre en place des mesures de gestion et de conservation de la biodiversité. Pour comprendre l'évolution de la répartition des lézards étudiés, les résultats des modèles observationnels ont été utilisés, à défaut de ceux des modèles anticipatifs. Comme expliqué en introduction, leur force réside dans leur pouvoir explicatif [Maris et al., 2018].

### 5.4.4 Projections dans un contexte de changement climatique, possibles grâce aux modèles observationnels

#### Conditions météorologiques optimales pour l'activité

À l'exception d'une seule, toutes les courbes obtenues en modélisation observationnelle représentent partiellement la forme de cloche attendue (Figure 5.1). Les données enregistrées sur le terrain ne couvrent qu'une partie de la fenêtre des paramètres météorologiques puisque les populations étudiées sont supposées être présentes sur un habitat favorable. Ainsi, les valeurs des variables météorologiques enregistrées sur les sites devraient représenter au moins partiellement la fenêtre de valeurs sur laquelle le plateau de temps d'activité est atteint.

Pour la majorité des relations explicatives du temps d'activité, la partie ascendante de la courbe la plus proche du plateau est observée (Figure 5.21, partie droite du cadre orange). Cela démontre que les populations étudiées sont présentes sur des habitats plutôt favorables. La partie ascendante de la courbe est complètement observée sur 6 relations parmi les 29 étudiées (Figure 5.21, cadre orange) : l'amplitude thermique sur Peyreget, la température moyenne sur Mendive Bas, l'humidité relative sur Tarnos (modèles partie 1) et la température moyenne sur Mendive Bas, Mendive Haut et Mâtüre (modèles partie 2). Ce résultat montre que les variables météorologiques limitent le temps d'activité des espèces par des valeurs trop faibles. Ainsi, une hausse des températures pourrait dans un premier temps être bénéfique.

Le plateau de la courbe est toujours atteint dans les relations explicatives de la probabilité d'activité (Figure 5.21, cadre vert). Pour celles explicatives du temps d'activité, il est atteint pour la moitié d'entre elles : les températures moyennes sur tous les sites sauf Mendive et l'amplitude thermique sur Mendive Haut, Mâtüre, Contis et Tarnos. Ce résultat indique que les conditions thermiques optimales sont atteintes sur les trois sites des populations thermophiles. En revanche, en environnement montagnard, les conditions semblent sous-optimales. Sur les sites du Lézard de Bonnal, seules les températures moyennes optimales sont atteintes. Sachant l'interaction de la moyenne et de la variabilité des températures (voir Figure 5.19), nous supposons que la hausse de la variabilité cli-

matique pourrait dans un premier temps favoriser l'activité de cette espèce, puis la hausse trop importante des températures moyennes la contraindrait. Sur le site de Mendive, habitat du Lézard catalan, seule l'amplitude thermique optimale est atteinte. Ainsi, tant que l'amplitude thermique reste proche de l'optimal entre 8 et 13°C, la hausse des températures devrait être bénéfique, en entraînant une augmentation du temps d'activité.

L'observation rare de la partie descendante de la courbe indique que les populations étudiées sont peu confrontées à des conditions météorologiques limitantes par les valeurs supérieures (Figure 5.21, cadre rouge). La partie descendante est partiellement observée sur seulement deux relations : celles du temps d'activité en fonction de l'humidité relative pour les localités du site de Mendive. L'étude de l'interaction entre l'humidité relative et la température avait montré que l'activité était plus faible lors de journées chaudes et peu humides que lors de journées chaudes et très humides (Figure 5.17). Ainsi, avec le changement climatique qui entraîne une hausse de la température mais aussi une baisse de l'humidité, le temps d'activité sur ce site devrait se réduire. Dans les modélisations de la probabilité d'activité, la partie descendante de la courbe n'est suggérée que par les intervalles de confiance pour 61 % des relations.

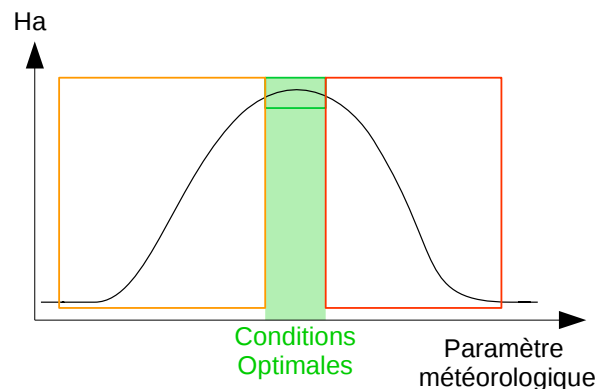


FIGURE 5.21 – Différentes parties observées de la relation théorique entre le temps d'activité et un paramètre météorologique. La partie ascendante est presque toujours observée mais rarement complètement (cadre orange). Le plateau est souvent atteint (cadre vert) : il correspond aux conditions météorologiques optimales pour l'activité. La partie descendante n'est quasiment jamais observée (cadre rouge).

L'étude des effets indépendants des variables météorologiques indique que les populations montagnardes vivent en conditions sous-optimales. Les interactions explicitées dans la Figure 5.17 viennent nuancer ces conclusions. La hausse de la variabilité couplée à une température moyenne inférieure à 13°C ou la hausse de la température moyenne couplée à une amplitude thermique inférieure à 8°C sont des conditions plus optimales pour le temps d'activité. À plus long terme, l'élévation conjointe attendue de la température moyenne et de sa variabilité devrait conduire à une réduction du temps d'activité et donc à la hausse de la probabilité d'extinction. Pour les populations thermophiles, celles-ci rencontrent déjà les conditions optimales pour l'activité (Figure 5.19). Ce résultat indique qu'elles devraient subir les effets du changement climatique avant les populations montagnardes.



### Perspectives d'améliorations des modèles observationnels

Les modèles observationnels pourraient être améliorés *via* l'amélioration de la qualité des données d'entrée [Yates et al., 2018]. Il serait intéressant d'obtenir une fenêtre de conditions météorologiques plus large et avec plus de données [Yates et al., 2018]. Pour cela, des modèles biomimétiques pourraient être déployés sur des sites où l'habitat serait favorable mais l'espèce absente, comme cela a été fait sur Mendive Bas. Nous soulignons l'importance de l'habitat favorable puisque nous souhaitons étudier l'absence de l'espèce expliquée par les conditions météorologiques et non par l'habitat. Ce déploiement complémentaire devrait permettre de caractériser le temps d'activité pour des conditions météorologiques sous-optimales (zones orange et rouge sur la Figure 5.21) et d'obtenir, dans l'idéal, la totalité de la courbe en cloche. Augmenter le nombre de données permettra aussi d'obtenir des relations statistiques plus robustes.

### 5.4.5 Atouts et limites de la méthode statistique

#### Modélisation des zéros

La modélisation en deux parties présente l'avantage majeur d'explicitement la probabilité d'activité et la durée du temps d'activité de manière indépendante. La première partie du modèle requiert un jeu de données constitué de 0 et de 1. Dans notre étude, les données pour les sites d'Anglas, de Peyreget et de Contis présentaient un pourcentage de zéros inférieur ou proche de 10 % (Tableau 5.4). Cela explique probablement le plus faible pouvoir explicatif de ces trois modèles, respectivement 46,3 %, 57,8 % et 28,2 %, comparativement aux quatre autres qui présentent des déviations expliquées de 63,4 % à 77 %. Même lorsque le pourcentage de zéros est inférieur à 20 %, les modèles zéro-ajustés (ZA) ou avec inflation de zéros (ZI) sont meilleurs que ceux qui n'expliquent pas le nombre important de zéros [Yang et al., 2017]. Ainsi, la modélisation ZA est justifiée pour les sites du Lézard catalan où le pourcentage de zéros excède 20 %. Pour les sites de Tarnos et Anglas où le pourcentage de zéros est égal à 16,1 % et 10,3 %, la distribution du temps d'activité transformé en variable de comptage suggère l'inflation de zéros et donc l'intérêt de la prendre en compte (Annexe N). En revanche, pour les sites de Contis et Peyreget présentant des pourcentages de zéros égaux à 2,3 % et 4,3 %, la distribution du temps d'activité ne montre pas l'inflation de zéros (Annexe N). Sachant que les distributions sont surdispersées, la modélisation avec une loi négative binomiale pourrait suffire.

Pour contourner la modélisation seule des zéros, nous avons envisagé d'utiliser la distribution Tweedie. Cette distribution est adaptée pour des données continues ou semi-continues non négatives [Foster et Bravington, 2013; Shono, 2008]. Elle permet la modélisation des zéros comme une masse de zéros, en les traitant comme les autres valeurs. Le modèle est estimé en deux temps : une partie modélise le processus de comptage avec une distribution poisson et une autre modélise les zéros et les valeurs non nulles avec une distribution gamma [Foster et Bravington, 2013]. D'après Shono [2008], le compromis coût-bénéfice de l'utilisation de la distribution Tweedie est intéressant par rapport à d'autres modèles plus classiques (ad-hoc, négatif binomial, delta-log normal) lorsque le pourcentage de zéros est supérieur à 33 %. Dans notre étude, les pourcentages de zéros étaient au maximum de 25 %, nous avons donc privilégié la modélisation en deux parties.

### Modélisation du temps d'activité comme une variable de comptage bornée

Le temps d'activité est modélisé comme une variable de comptage. La distribution négative binomiale ne permet pas de définir une limite supérieure au temps d'activité [Zuur et al., 2009]. Or, cette variable est au plus égale à 31 demi-heures les jours les plus longs, lorsque la durée du jour est de 15,5h à la mi-juin. Les modèles observationnels indiquent parfois des temps d'activité supérieurs à 15,5h, par exemple sur la localité basse du site de Mendive lorsque la température moyenne de l'air excède 17°C. La relation attendue correspond plutôt à celle obtenue sur le site du chemin de la Mâtire, où un plateau de temps d'activité est atteint pour les températures moyennes les plus élevées (15h d'activité entre 27°C et 30°C). La définition d'une limite haute lors de la modélisation du temps d'activité pourrait éviter ces erreurs de modélisation.

### Vers une modélisation qui intègre mieux la variabilité des données

Pour la modélisation observationnelle, les modèles additifs généralisés à effets mixtes (GAMM) semblent tout à fait adaptés. Leur grande flexibilité permet d'expliquer différentes relations, linéaires ou non [Hattab et al., 2019]. En revanche, pour la modélisation anticipative, les modèles additifs généralisés (GAM) produisent des projections très peu précises. Les données observées présentent une forte variabilité. De plus, le ratio du nombre de données observées et du nombre de données à projeter est égal au plus à 0,027 %. Ainsi, l'utilisation des GAMs dans l'étude de projection semble peu appropriée. Afin de prendre en compte la grande variabilité des données, une régression par processus gaussien pourrait être pertinente [Gramacy, 2020]. Cette méthodologie permettrait de modéliser la variabilité du temps d'activité *via* la modélisation du bruit [Bishop, 2006; Dorazio, 2016] et de l'intégrer dans le modèle anticipatif. Cette méthode peut cependant présenter des limites calculatoires selon la taille du jeu de données et les hyperparamètres choisis [Gramacy, 2020]. La modélisation bayésienne pourrait aussi être envisagée [Dormann et al., 2012], bien qu'elle demandera un investissement plus important que les processus Gaussiens [Gramacy, 2020]. L'avantage majeur de cette modélisation réside en l'intégration des connaissances *a priori* dans des lois de probabilité [Ellison, 2004]. C'est aussi sa principale limite puisque ces lois doivent être suffisamment informatives pour permettre la convergence du modèle [Dorazio, 2016]. Dans notre étude, la loi normale serait appropriée pour représenter l'évolution du temps d'activité selon les variables météorologiques. La modélisation bayésienne offre aussi l'opportunité de construire plusieurs modèles. L'incertitude entre les modèles peut être quantifiée et les meilleurs modèles sont sélectionnés pour construire un modèle d'ensemble [Ellison, 2004]. Enfin, la modélisation bayésienne est performante même lorsque le nombre d'observations est faible [Dorazio, 2016], ce qui constitue un réel atout dans notre étude.

## 5.5 Conclusion

Cette étude révèle l'importance de trois variables météorologiques pour expliquer le temps d'activité : la température moyenne, l'amplitude thermique et l'humidité relative, à la différence de l'utilisation seule de la température maximale de l'air [Sinervo et al., 2010]. Pour les trois espèces de lézards étudiées, l'interaction entre la variabilité et la moyenne des températures explique toujours le temps d'activité. Il est plus important lors de journées chaudes et peu variables ou fraîches et variables. La modélisation anticipative n'a

pas permis de produire des cartes de répartition fiables. Ainsi, les effets du changement climatique sur la répartition des espèces ont été discutés selon les résultats de la modélisation observationnelle. Nos résultats enrichissent le modèle de Huey et al. [2010] pour expliquer les changements de pattern d'activité dans le contexte du changement climatique. Les températures journalières devraient devenir plus variables et plus chaudes, ce qui devrait entraîner une réduction des fenêtres temporelles où l'activité est possible. En ne considérant que l'augmentation de la moyenne, la baisse du temps d'activité serait sous-estimée. Chez les populations inféodées à des milieux humides tel que le milieu montagnard, l'humidité relative et la température de l'air interagissent. Le temps d'activité est plus important lors de journées fraîches et peu humides ou chaudes et humides. Avec le changement climatique, la combinaison de la hausse des températures et de la baisse de l'humidité relative pourrait aussi entraîner une réduction de la fenêtre temporelle pour l'activité. En somme, la hausse en moyenne et en variabilité des températures ainsi que la baisse de l'humidité relative devraient conduire à une réduction du temps d'activité, donc à l'augmentation de la probabilité d'extinction, sur un horizon plus ou moins proche selon l'écophysiologie de chaque espèce.

## 5.6 Références

- Adolph, Stephen C. et Porter, Warren P. Temperature, Activity, and Lizard Life Histories. *The American Naturalist*, 142(2), p. 273–295, Août 1993. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/285538>. 155
- Arribas, Oscar J. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, 22(3), p. 145–166, 2009. 155, 180
- Astruc, Guillelme, Guillon, Michaël, Lourdais, Olivier, Marchand, Marc-Antoine, et Besnard, Aurélien. Modélisation spatiale de la probabilité de présence relative du Lézard ocellé dans les régions Provence-Alpes-Côte d'Azur et ex-Languedoc-Roussillon. 2018. URL <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.18107.05923>. 164
- Attias, Nina, Oliveira-Santos, Luiz Gustavo Rodrigues, Fagan, William F., et Mourão, Guilherme. Effects of air temperature on habitat selection and activity patterns of two tropical imperfect homeotherms. *Animal Behaviour*, 140, p. 129–140, Juin 2018. ISSN 00033472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347218301209>. 155, 156
- Bartheld, José L., Artacho, Paulina, et Bacigalupe, Leonardo. Thermal performance curves under daily thermal fluctuation : A study in helmeted water toad tadpoles. *Journal of Thermal Biology*, 70, p. 80–85, Décembre 2017. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456517300244>. 156
- Berger, Vance W. et Zhang, Jialu. Structural Zeros. Dans *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science*, Everitt, Brian S. et Howell, David C. (éditeurs), page bsa656. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, Octobre 2005. ISBN 978-0-470-86080-9 978-0-470-01319-9. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/0470013192.bsa656>. 164
- Berroneau, Matthieu. Atlas des Amphibiens et des Reptiles d'Aquitaine, 2014. 161

- Bishop, Christopher M. 6.4 Kernels Methods : Gaussian Processes. Dans *Pattern recognition and machine learning*, Information science and statistics, pages 303–323. Springer, New York, 2006. ISBN 978-0-387-31073-2. 187
- Blasco-Moreno, Anabel, Pérez-Casany, Marta, Puig, Pedro, Morante, Maria, et Castells, Eva. What does a zero mean? Understanding false, random and structural zeros in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(7), p. 949–959, Juillet 2019. ISSN 2041-210X, 2041-210X. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.13185>. 164
- Boulenger, G.A. Description de *Podarcis liolepis*, Balearic Islands. Dans *A contribution to the knowledge of the varieties of the Wall-Lizard (Lacerta muralis) in western Europe and North Africa*, volume 17, pages 369–376. Transactions of the Zoological Society of London, 1905. 157
- Bozinovic, Francisco, Bastías, Daniel A., Boher, Francisca, Clavijo-Baquet, Sabrina, Estay, Sergio A., et Angilletta, Michael J. The Mean and Variance of Environmental Temperature Interact to Determine Physiological Tolerance and Fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(6), p. 543–552, Novembre 2011. ISSN 1522-2152, 1537-5293. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/662551>. 156
- Brana, Florentino. Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 1, p. 544–549, 1991. 155, 180
- Braunisch, Veronika, Coppes, Joy, Arlettaz, Raphaël, Suchant, Rudi, Schmid, Hans, et Bollmann, Kurt. Selecting from correlated climate variables : a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change. *Ecography*, 36(9), p. 971–983, Septembre 2013. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00138.x>. 164
- Buckley, Lauren B., Waaser, Stephanie A., MacLean, Heidi J., et Fox, Richard. Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, 92(12), p. 2214–2221, Décembre 2011. ISSN 0012-9658. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/11-0066.1>. 155
- Ceia-Hasse, Ana, Sinervo, Barry, Vicente, Luís, et Pereira, Henrique M. Integrating eco-physiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), p. 679–688, Juillet 2014. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x>. 155, 156
- Chai, T. et Draxler, R. R. Root mean square error (RMSE) or mean absolute error (MAE)? – Arguments against avoiding RMSE in the literature. *Geoscientific Model Development*, 7(3), p. 1247–1250, Juin 2014. ISSN 1991-9603. URL <https://gmd.copernicus.org/articles/7/1247/2014/>. 181
- Chan, Shelley H.M., Loke, Lynette H.L., Crickenberger, Sam, et Todd, Peter A. Robone-rite : A low-cost biomimetic temperature logger to monitor operative temperatures of a common gastropod (*Nerita* spp.) in tropical urban seascapes. *HardwareX*, 6, p. e00075, Octobre 2019. ISSN 24680672. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2468067219300252>. 177

- Clusella-Trullas, Susana, Blackburn, Tim M., et Chown, Steven L. Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American Naturalist*, 177(6), p. 738–751, Juin 2011. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/660021>. 156
- Daudin, F.M. Description of *Lacerta lepida* (= *Timon lepidus*). Dans *Histoire Naturelle, générale et particulière des reptiles*, volume 3, pages 204–207. Dufart, 1802. 157
- Dorazio, Robert M. Bayesian data analysis in population ecology : motivations, methods, and benefits. *Population Ecology*, 58(1), p. 31–44, Janvier 2016. ISSN 1438-3896, 1438-390X. URL <http://doi.wiley.com/10.1007/s10144-015-0503-4>. 187
- Dormann, Carsten F. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8(5), p. 387–397, Septembre 2007. ISSN 14391791. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S143917910600106X>. 182, 184
- Dormann, Carsten F., Elith, Jane, Bacher, Sven, Buchmann, Carsten, Carl, Gudrun, Carré, Gabriel, Marquéz, Jaime R. García, Gruber, Bernd, Lafourcade, Bruno, Leitão, Pedro J., Münkemüller, Tamara, McClean, Colin, Osborne, Patrick E., Reineking, Björn, Schröder, Boris, Skidmore, Andrew K., Zurell, Damaris, et Lautenbach, Sven. Collinearity : a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), p. 27–46, Janvier 2013. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>. 164
- Dormann, Carsten F., Schymanski, Stanislaus J., Cabral, Juliano, Chuine, Isabelle, Graham, Catherine, Hartig, Florian, Kearney, Michael, Morin, Xavier, Römermann, Christine, Schröder, Boris, et Singer, Alexander. Correlation and process in species distribution models : bridging a dichotomy : Bridging the correlation-process dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), p. 2119–2131, Décembre 2012. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x>. 187
- Elith, Jane, Kearney, Michael, et Phillips, Steven. The art of modelling range-shifting species : The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), p. 330–342, Décembre 2010. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>. 164
- Elith, Jane et Leathwick, John R. Species Distribution Models : Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), p. 677–697, Décembre 2009. ISSN 1543-592X, 1545-2069. URL <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>. 184
- Ellison, Aaron M. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, 7(6), p. 509–520, Juin 2004. ISSN 1461-023X, 1461-0248. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2004.00603.x>. 187
- Enriquez-Urzelai, Urtzi, Kearney, Michael R., Nicieza, Alfredo G., et Tingley, Reid. Integrating mechanistic and correlative niche models to unravel range-limiting processes in a temperate amphibian. *Global Change Biology*, 25(8), p. 2633–2647, Août 2019. ISSN 1354-1013, 1365-2486. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14673>. 155

- Evans, Tyler G., Diamond, Sarah E., et Kelly, Morgan W. Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation Physiology*, 3(1), p. cov056, 2015. ISSN 2051-1434. URL <https://academic.oup.com/conphys/article-lookup/doi/10.1093/conphys/cov056>. 155, 156
- Farhat, Nasser. Effect of relative humidity on evaporation rates in Nabatieh Region. *Lebanese Science Journal*, 19(1), p. 59–66, Avril 2018. ISSN 15613410, 2413371X. URL <http://lsj.cnrs.edu.lb/2018/04/26/nasser-farhat/>. 177
- Feldmeier, Stephan, Schefczyk, Lukas, Hochkirch, Axel, Lötters, Stefan, Pfeifer, Manfred A., Heinemann, Günther, et Veith, Michael. Climate versus weather extremes : Temporal predictor resolution matters for future rather than current regional species distribution models. *Diversity and Distributions*, 24(8), p. 1047–1060, Août 2018. ISSN 13669516. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12746>. 156
- Fick, Stephen E. et Hijmans, Robert J. WorldClim 2 : new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), p. 4302–4315, Octobre 2017. ISSN 0899-8418, 1097-0088. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/joc.5086>. 181
- Foster, Scott D. et Bravington, Mark V. A Poisson–Gamma model for analysis of ecological non-negative continuous data. *Environmental and Ecological Statistics*, 20(4), p. 533–552, Décembre 2013. ISSN 1352-8505, 1573-3009. URL <http://link.springer.com/10.1007/s10651-012-0233-0>. 186
- Freitas Souza, Rafael, Cameron, A. Colin, et Trivedi, Pravin. Package "overdisp", 2020. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/overdisp/overdisp.pdf>. 165
- García, María B, Domingo, Darío, Pizarro, Manuel, Font, Xavier, Gómez, Daniel, et Ehrlén, Johan. Rocky habitats as microclimatic refuges for biodiversity. A close-up thermal approach. *Environmental and Experimental Botany*, 170, p. 103886, Février 2020. ISSN 00988472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847219306434>. 181
- Gramacy, Robert B. Gaussian Process Regression. Dans *Surrogates : Gaussian process modeling, design and optimization for the applied sciences*, pages 143–222. Chapman hall/crc édition, 2020. 187
- Grisvard, Pierre et Pottier, Gilles. Léopard catalan, Avril 2014. URL <http://www.naturemp.org/Leopard-catalan.html>. 163
- Guisan, Antoine, Thuiller, Wilfried, et Zimmermann, Niklaus E. *Habitat Suitability and Distribution Models : With Applications in R*. Cambridge University Press, Cambridge, 2017. ISBN 978-1-139-02827-1. URL <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CB09781139028271>. 181
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. Patterns of Thermal Constraint on Ectotherm Activity. *The American Naturalist*, 185(5), p. 653–664, Mai 2015. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/680849>. 155
- Gvoždík, Lumír. Just what is the thermal niche? *Oikos*, 127(12), p. 1701–1710, Décembre 2018. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.05563>. 177

- Harris, Rebecca M. B., Porfirio, Luciana L., Hugh, Sonia, Lee, Greg, Bindoff, Nathan L., Mackey, Brendan, et Beeton, Nicholas J. To Be Or Not to Be? Variable selection can change the projected fate of a threatened species under future climate. *Ecological Management & Restoration*, pages n/a–n/a, Juillet 2013. ISSN 14427001. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/emr.12055>. 164
- Harrison, Xavier A., Donaldson, Lynda, Correa-Cano, Maria Eugenia, Evans, Julian, Fisher, David N., Goodwin, Cecily E.D., Robinson, Beth S., Hodgson, David J., et Inger, Richard. A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, p. e4794, Mai 2018. ISSN 2167-8359. URL <https://peerj.com/articles/4794>. 160, 164, 165, 183
- Hattab, M W, de Souza, R S, Ciardi, B, Paardekooper, J-P, Khochfar, S, et Dalla Vecchia, C. A case study of hurdle and generalized additive models in astronomy : the escape of ionizing radiation. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 483(3), p. 3307–3321, Mars 2019. ISSN 0035-8711, 1365-2966. URL <https://academic.oup.com/mnras/article/483/3/3307/5232389>. 164, 165, 187
- Helmuth, Brian, Choi, Francis, Matzelle, Allison, Torossian, Jessica L., Morello, Scott L., Mislán, K.A.S., Yamane, Lauren, Strickland, Denise, Szathmary, P. Lauren, Gilman, Sarah E., Tockstein, Alyson, Hilbish, Thomas J., Burrows, Michael T., Power, Anne Marie, Gosling, Elizabeth, Mieszowska, Nova, Harley, Christopher D.G., Nishizaki, Michael, Carrington, Emily, Menge, Bruce, Petes, Laura, Foley, Melissa M., Johnson, Angela, Poole, Megan, Noble, Mae M., Richmond, Erin L., Robart, Matt, Robinson, Jonathan, Sapp, Jerod, Sones, Jackie, Broitman, Bernardo R., Denny, Mark W., Mach, Katharine J., Miller, Luke P., O'Donnell, Michael, Ross, Philip, Hofmann, Gretchen E., Zippay, Mackenzie, Blanchette, Carol, Macfarlan, J.A., Carpizo-Ituarte, Eugenio, Ruttenberg, Benjamin, Peña Mejía, Carlos E., McQuaid, Christopher D., Lathlean, Justin, Monaco, Cristián J., Nicastro, Katy R., et Zardi, Gerardo. Long-term, high frequency in situ measurements of intertidal mussel bed temperatures using biomimetic sensors. *Scientific Data*, 3(1), p. 160087, Décembre 2016. ISSN 2052-4463. URL <http://www.nature.com/articles/sdata201687>. 177
- Herrando-Pérez, Salvador, Ferri-Yáñez, Francisco, Monasterio, Camila, Beukema, Wouter, Gomes, Verónica, Belliure, Josabel, Chown, Steven L., Vieites, David R., et Araújo, Miguel B. Intraspecific variation in lizard heat tolerance alters estimates of climate impact. *Journal of Animal Ecology*, 88(2), p. 247–257, Février 2019. ISSN 00218790. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12914>. 179
- Howard, Jeremy M., Griffis, Hannah-Beth, Westendorf, Rachel, et Williams, Jason B. The influence of size and abiotic factors on cutaneous water loss. *Advances in Physiology Education*, 44(3), p. 387–393, Septembre 2020. ISSN 1043-4046, 1522-1229. URL <https://journals.physiology.org/doi/10.1152/advan.00152.2019>. 179
- Huey, R. B., Losos, J. B., et Moritz, C. Are Lizards Toast? *Science*, 328(5980), p. 832–833, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1190374>. 180, 188
- Hugon, Florèn, Liquet, Benoit, et D'Amico, Frank. Multi-Site and Multi-Year Remote Records of Operative Temperatures with Biomimetic Loggers Reveal Spatio-Temporal

- Variability in Mountain Lizard Activity and Persistence Proxy Estimates. *Remote Sensing*, 12(18), p. 2908, Septembre 2020. ISSN 2072-4292. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/12/18/2908>. 156, 158, 163, 177
- Karger, Dirk Nikolaus, Conrad, Olaf, Böhner, Jürgen, Kawohl, Tobias, Kreft, Holger, Soria-Auza, Rodrigo Wilber, Zimmermann, Niklaus E., Linder, H. Peter, et Kessler, Michael. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), p. 170122, Décembre 2017. ISSN 2052-4463. URL <http://www.nature.com/articles/sdata2017122>. 182
- Karger, Dirk Nikolaus, Schmatz, Dirk R., Dettling, Gabriel, et Zimmermann, Niklaus E. High-resolution monthly precipitation and temperature time series from 2006 to 2100. *Scientific Data*, 7(1), p. 248, Décembre 2020. ISSN 2052-4463. URL <http://www.nature.com/articles/s41597-020-00587-y>. 182
- Kearney, M. R., Matzelle, A., et Helmuth, B. Biomechanics meets the ecological niche : the importance of temporal data resolution. *Journal of Experimental Biology*, 215(6), p. 922–933, Mars 2012. ISSN 0022-0949, 1477-9145. URL <http://jeb.biologists.org/cgi/doi/10.1242/jeb.059634>. 156
- Kearney, Michael et Porter, Warren. Mechanistic niche modelling : combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), p. 334–350, Avril 2009. ISSN 1461023X, 14610248. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>. 155
- Kearney, Michael R., Munns, Suzanne L., Moore, Danae, Malishev, Matthew, et Bull, C. Michael. Field tests of a general ectotherm niche model show how water can limit lizard activity and distribution. *Ecological Monographs*, 88(4), p. 672–693, Novembre 2018. ISSN 00129615. URL <http://doi.wiley.com/10.1002/ecm.1326>. 155, 157, 177, 178
- Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibarguengoytia, N.R., et Sinervo, B. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), p. 49–59, Janvier 2016. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjz-2015-0024>. 155
- Lantz, L.A. Description of *Iberolacerta bonnali*, Quelques observations nouvelles sur l'herpétologie des Pyrénées centrales. *Revue d'Histoire Naturelle Appliquée*, 8, p. 58–61, 1927. 157
- Lawrence, Mark G. The Relationship between Relative Humidity and the Dewpoint Temperature in Moist Air : A Simple Conversion and Applications. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 86(2), p. 225–234, Février 2005. ISSN 0003-0007, 1520-0477. URL <https://journals.ametsoc.org/doi/10.1175/BAMS-86-2-225>. 178
- Lyons, Marta P. et Kozak, Kenneth H. Vanishing islands in the sky? A comparison of correlation- and mechanism-based forecasts of range dynamics for montane salamanders under climate change. *Ecography*, 43(4), p. 481–493, Avril 2020. ISSN 0906-7590, 1600-0587. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ecog.04282>. 157



- Mallard, Fanny. Tome VI : Résultats exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle - Aquitaine, Programme les sentinelles du climat. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2018. 160
- Maris, Virginie, Huneman, Philippe, Coreau, Audrey, Kéfi, Sonia, Pradel, Roger, et Devictor, Vincent. Prediction in ecology : promises, obstacles and clarifications. *Oikos*, 127 (2), p. 171–183, Février 2018. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.04655>. 156, 157, 184
- Martin, Tara G., Wintle, Brendan A., Rhodes, Jonathan R., Kuhnert, Petra M., Field, Scott A., Low-Choy, Samantha J., Tyre, Andrew J., et Possingham, Hugh P. Zero tolerance ecology : improving ecological inference by modelling the source of zero observations : Modelling excess zeros in ecology. *Ecology Letters*, 8(11), p. 1235–1246, Novembre 2005. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2005.00826.x>. 164
- Neel, Lauren K., Logan, Michael L., Nicholson, Daniel J., Miller, Christina, Chung, Albert K., Maayan, Inbar, Degon, Zach, DuBois, Madeline, Curlis, John David, Taylor, Quinn, Keegan, Kaitlin M., McMillan, W. O., Losos, Jonathan B., et Cox, Christian L. Habitat structure mediates vulnerability to climate change through its effects on thermoregulatory behavior. *Biotropica*, page btp.12951, Mai 2021. ISSN 0006-3606, 1744-7429. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/btp.12951>. 181
- Parker, Timothy H., Forstmeier, Wolfgang, Koricheva, Julia, Fidler, Fiona, Hadfield, Jarrod D., Chee, Yung En, Kelly, Clint D., Gurevitch, Jessica, et Nakagawa, Shinichi. Transparency in Ecology and Evolution : Real Problems, Real Solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(9), p. 711–719, Septembre 2016. ISSN 01695347. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534716300957>. 182, 183
- Pedersen, Eric J., Miller, David L., Simpson, Gavin L., et Ross, Noam. Hierarchical generalized additive models in ecology : an introduction with mgcv. *PeerJ*, 7, p. e6876, Mai 2019. ISSN 2167-8359. URL <https://peerj.com/articles/6876>. 165, 182
- Pottier, Gilles. Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali*, 2013 - 2017, 2012. 163
- Pottier, Gilles. Cahier Technique Lézards des Pyrénées, 2016. 178
- Pottier, Gilles, Paumier, Jean Marc, Tessier, Marc, Barascud, Yannick, Talhoët, Samuel, Liozon, Rodolphe, D'Andurain, Peyo, Vacher, Jean Pierre, Barthe, Laurent, Heaulmé, Vincent, Esslinger, Marc, Arthur, C. Philippe, Calvet, Amaury, Maurel, Christophe, et Redon, Hugues. *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Nature Midi-Pyrénées, 2008. 179
- Revelle, William. Package "psych", 2021. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/psych/psych.pdf>. 164
- Rozen-Rechels, David, Dupoué, Andréaz, Meylan, Sandrine, Qitout, Kenza, Decencière, Beatriz, Agostini, Simon, et Le Galliard, Jean-François. Acclimation to Water Restriction Implies Different Paces for Behavioral and Physiological Responses in a Lizard Species. *Physiological and Biochemical Zoology*, 93(2), p. 160–174, Mars 2020. ISSN 1522-2152, 1537-5293. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/707409>. 157

- Rozen-Rechels, David, Badiane, Arnaud, Agostini, Simon, Meylan, Sandrine, et Le Galliard, Jean-François. Water restriction induces behavioral fight but impairs thermoregulation in a dry-skinned ectotherm. *Oikos*, 129(4), p. 572–584, Avril 2020a. ISSN 0030-1299, 1600-0706. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/oik.06910>. 177
- Rozen-Rechels, David, Dupoué, Andréaz, Lourdaïs, Olivier, Chamaillé-Jammes, Simon, Meylan, Sandrine, Clobert, Jean, et Le Galliard, Jean-François. When water interacts with temperature : Ecological and evolutionary implications of thermohydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution*, 9(17), p. 10029–10043, Septembre 2019. ISSN 2045-7758, 2045-7758. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.5440>. 157
- Rozen-Rechels, David, Farigoule, Pauline, Agostini, Simon, Badiane, Arnaud, Meylan, Sandrine, et Le Galliard, Jean-François. Short-term change in water availability influences thermoregulation behaviours in a dry-skinned ectotherm. *Journal of Animal Ecology*, 89(9), p. 2099–2110, Septembre 2020b. ISSN 0021-8790, 1365-2656. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2656.13279>. 177
- Rozen-Rechels, David, Rutschmann, Alexis, Dupoué, Andréaz, Blaimont, Pauline, Chauveau, Victor, Miles, Donald B., Guillon, Michael, Richard, Murielle, Badiane, Arnaud, Meylan, Sandrine, Clobert, Jean, et Le Galliard, Jean-François. Interaction of hydric and thermal conditions drive geographic variation in thermoregulation in a widespread lizard. *Ecological Monographs*, 91(2), Mai 2021. ISSN 0012-9615, 1557-7015. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecm.1440>. 177
- Rutschmann, Alexis, Rozen-Rechels, David, Dupoué, Andréaz, Blaimont, Pauline, Villemeruil, Pierre, Miles, Donald B., Richard, Murielle, et Clobert, Jean. Climate dependent heating efficiency in the common lizard. *Ecology and Evolution*, 10(15), p. 8007–8017, Août 2020. ISSN 2045-7758, 2045-7758. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.6241>. 177
- Shono, Hiroshi. Application of the Tweedie distribution to zero-catch data in CPUE analysis. *Fisheries Research*, 93(1-2), p. 154–162, Septembre 2008. ISSN 01657836. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0165783608000945>. 181, 186
- Sinervo, B., Mendez-de-la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M. L., Meza-Lazaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Iburguengoytia, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J., et Sites, J. W. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), p. 894–899, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1184695>. 155, 156, 177, 187
- Thienpont, S. Plan National d'Actions en faveur du Léopard ocellé (*Timon lepidus*), 2020-2029., 2019. 163
- Travel. Accommodation Demand Forecasting : Model Diagnostics and Comparison. 2019. 181

- Ukhurebor, Ke, Batubo, Tb, Abiodun, Ic, et Enoyoze, E. The Influence of Air Temperature on the Dew Point Temperature in Benin City, Nigeria. *Journal of Applied Sciences and Environmental Management*, 21(4), p. 657, Août 2017. ISSN 1119-8362. URL <https://www.ajol.info/index.php/jasem/article/view/160193>. 178
- Van Rij, Jacolien. Overview GAMM analysis of time series data, Mai 2015. URL <https://jacolienvanrij.com/Tutorials/GAMM.html>. 183
- Vasseur, D. A., DeLong, J. P., Gilbert, B., Greig, H. S., Harley, C. D. G., McCann, K. S., Savage, V., Tunney, T. D., et O'Connor, M. I. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1779), p. 20132612–20132612, Janvier 2014. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2013.2612>. 156
- Verfaillie, Deborah, Déqué, Michel, Morin, Samuel, et Lafaysse, Matthieu. The method ADAMONT v1.0 for statistical adjustment of climate projections applicable to energy balance land surface models. *Geoscientific Model Development*, 10(11), p. 4257–4283, Novembre 2017. ISSN 1991-9603. URL <https://www.geosci-model-dev.net/10/4257/2017/>. 182
- Wickham, Hadley, François, Romain, Henry, Lionel, et Müller, Kirill. Package "dplyr", 2021. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/dplyr/dplyr.pdf>. 163
- Wood, Simon N. *Generalized additive models : an introduction with R*. Texts in statistical science. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL, 2006. ISBN 978-1-58488-474-3. OCLC : ocm64084887. 165, 183
- Yang, Si, Harlow, Lisa L, Puggioni, Gavino, et Redding, Colleen A. A comparison of different methods of zero-inflated data analysis and an application in health surveys. *Journal of Modern Applied Statistical Methods*, 16(1), p. 518–543, Mai 2017. ISSN 1538-9472. URL <http://digitalcommons.wayne.edu/jmasm/vol16/iss1/29>. 186
- Yates, Katherine L., Bouchet, Phil J., Caley, M. Julian, Mengersen, Kerrie, Randin, Christophe F., Parnell, Stephen, Fielding, Alan H., Bamford, Andrew J., Ban, Stephen, Barbosa, A. Márcia, Dormann, Carsten F., Elith, Jane, Embling, Clare B., Ervin, Gary N., Fisher, Rebecca, Gould, Susan, Graf, Roland F., Gregr, Edward J., Halpin, Patrick N., Heikkinen, Risto K., Heinänen, Stefan, Jones, Alice R., Krishnakumar, Periyadan K., Lauria, Valentina, Lozano-Montes, Hector, Mannocci, Laura, Mellin, Camille, Mesgaran, Mohsen B., Moreno-Amat, Elena, Mormede, Sophie, Novaczek, Emilie, Opper, Steffen, Ortuño Crespo, Guillermo, Peterson, A. Townsend, Rapacciuolo, Giovanni, Roberts, Jason J., Ross, Rebecca E., Scales, Kylie L., Schoeman, David, Snelgrove, Paul, Sundblad, Göran, Thuiller, Wilfried, Torres, Leigh G., Verbruggen, Heroen, Wang, Lifei, Wenger, Seth, Whittingham, Mark J., Zharikov, Yuri, Zurell, Damaris, et Sequeira, Ana M.M. Outstanding Challenges in the Transferability of Ecological Models. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(10), p. 790–802, Octobre 2018. ISSN 01695347. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534718301812>. 157, 186
- Zuur, Alain F. et Ieno, Elena N. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), p. 636–645, Juin 2016. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12577>. 164

Zuur, Alain F., Ieno, Elena N., Walker, Neil, Saveliev, Anatoly A., et Smith, Graham M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY, 2009. ISBN 978-0-387-87457-9 978-0-387-87458-6. URL <http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-87458-6>. 164, 165, 183, 187



# Chapitre 6

## Discussion générale

Sera peut être valorisé dans un article de synthèse, titre provisoire "*Activity time and persistence probability, from the one threshold method to the continuous method.*"

---

### Sommaire

---

<b>6.1 Le temps d'activité, une variable originale pour comprendre la répartition</b>	<b>200</b>
6.1.1 Le temps d'activité plutôt que le temps de restriction, un changement de paradigme? . . . . .	200
6.1.2 Rendre compte de la continuité du temps d'activité . . . . .	200
6.1.3 Mise en regard des modélisations mécanistiques et corrélatives . . . . .	202
6.1.4 Intégrer le temps d'activité dans une modélisation hybride . . . . .	205
<b>6.2 L'indice de persistance, un outil pour modéliser la probabilité de présence issue d'une modélisation mécanistique . . . . .</b>	<b>206</b>
6.2.1 Une terminologie évolutive . . . . .	206
6.2.2 Une forte dépendance à la période de reproduction et au temps d'activité journalier moyen . . . . .	206
6.2.3 Intégrer l'indice de persistance dans une modélisation hybride . . . . .	207
6.2.4 Une définition analogue à celle des degrés-jours de croissance . . . . .	207
<b>6.3 La variabilité thermique, tout aussi pertinente que la moyenne ou plus encore? . . . . .</b>	<b>208</b>
6.3.1 Intégration de la variabilité dans les modélisations . . . . .	208
6.3.2 Température moyenne et variabilité <i>versus</i> température maximale . . . . .	209
6.3.3 La variabilité et la moyenne, des indicateurs statistiques à considérer ensemble . . . . .	209
6.3.4 Étude du temps d'activité sachant la hausse en moyenne et en variabilité des températures . . . . .	210
<b>6.4 Retour sur les hypothèses du modèle . . . . .</b>	<b>211</b>
<b>6.5 Conclusion générale . . . . .</b>	<b>212</b>
<b>6.6 Références . . . . .</b>	<b>215</b>

---

## 6.1 Le temps d'activité, une variable originale pour comprendre la répartition

### 6.1.1 Le temps d'activité plutôt que le temps de restriction, un changement de paradigme ?

Les premiers modèles mécanistiques de répartition étaient fondés sur le temps de restriction. C'est le temps pendant lequel les individus se réfugient dans leur terrier pour éviter les températures trop élevées [Sinervo et al., 2010]. Il est calculé par la somme des temps pendant lesquels la température opérante est supérieure à la température préférée ( $T_{pref}$ ). Si le temps de restriction au cours de la période de reproduction dépasse un seuil limite ( $Hr_{limit}$ ), alors le modèle définit l'extinction de la population. Cette méthode, utilisée dans de nombreuses publications, a été testée sur les données des sites du Lézard ocellé, seule espèce pour laquelle nous disposons de  $Hr_{limit}$  estimé à 3,5h [Ceia-Hasse et al., 2014]. La température préférée du Lézard ocellé a été déterminée comme la médiane de la distribution des températures corporelles mesurées *in natura* lors du protocole niche thermique (Annexe I). Selon les sites et les années, le temps de restriction journalier moyen variait entre 0,96h (Tarnos en 2016) et 2,16h (Contis en 2019). Par comparaison à  $Hr_{limit}$ , ces calculs indiquent que ces populations ne sont pas éteintes. Bien que ce résultat soit en accord avec l'attendu, il repose sur le fait de considérer l'activité même lorsque les températures corporelles sont inférieures au seuil de température minimale pour l'activité (Figure 6.1, courbe rouge). De plus, les suivis naturalistes de ces populations indiquent que les individus sont très peu visibles sur un temps plus long que 2h, suggérant un temps d'inactivité plus important.

Notre approche est fondée sur le temps d'activité. Sa définition est plus précise que celle du temps de restriction. C'est le temps pendant lequel les individus sont engagés dans un comportement dynamique tel que la chasse, l'accouplement ou encore le déplacement [Arribas, 2009; Ferri-Yáñez, 2007]. À l'inverse du temps de restriction, le temps d'activité calculé peut être facilement vérifié par des études empiriques qui quantifient les temps d'observation des individus au cours de la journée. De plus, les seuils de températures volontaires pour l'activité,  $VT_{min}$  et  $VT_{max}$ , peuvent être définis à partir des observations naturalistes, soit par des mesures des températures préférées, soit par des mesures de températures corporelles d'individus observés actifs [Camacho et Rusch, 2017]. La méthode deux seuils du calcul du temps d'activité est ainsi plus en accord avec la biologie des espèces que la méthode un seuil de Sinervo et al. [2010] (Figure 6.1, courbes rouge et bleue). L'approche développée permet aussi d'estimer une probabilité d'extinction plutôt que l'extinction *via* le calcul de l'indice de persistance (voir paragraphe 6.2). Ainsi, nous pouvons projeter la répartition ce qui n'était pas possible avec l'ancien modèle [Ceia-Hasse et al., 2014].

### 6.1.2 Rendre compte de la continuité du temps d'activité

L'activité a été définie lorsque les températures corporelles étaient incluses dans la fenêtre de températures volontaires pour l'activité, bornée par  $VT_{min}$  et  $VT_{max}$ . Cependant, le calcul du temps d'activité selon deux seuils reste imparfait puisque l'activité est une grandeur continue. La modélisation de la probabilité d'activité en fonction de la température corporelle permet de conserver la propriété continue de l'activité (Figure 6.1,

courbe verte). Cette approche a été réalisée à partir de l'utilisation opportuniste des estimations de la modélisation d'abondance du Lézard catalan sur le site de Mendive (voir chapitre 3). À partir des séries de températures opérantes enregistrées, les temps d'activité totaux sur la période de reproduction ont été calculés puis comparés à ceux obtenus avec la méthode deux seuils. Selon la méthode nouvellement développée, ils varient entre 68h (Mâtüre Amont 2018) et 253h (Mendive Bas1, 2019) alors que selon la méthode deux seuils, ils varient entre 255h et 396h. D'après la figure conceptuelle 6.1, ces écarts très importants étaient attendus. Ce résultat indique que la méthode deux seuils surestimerait grandement le temps d'activité réel. Ainsi, nous conseillons vivement l'utilisation d'une méthode continue pour calculer le temps d'activité.

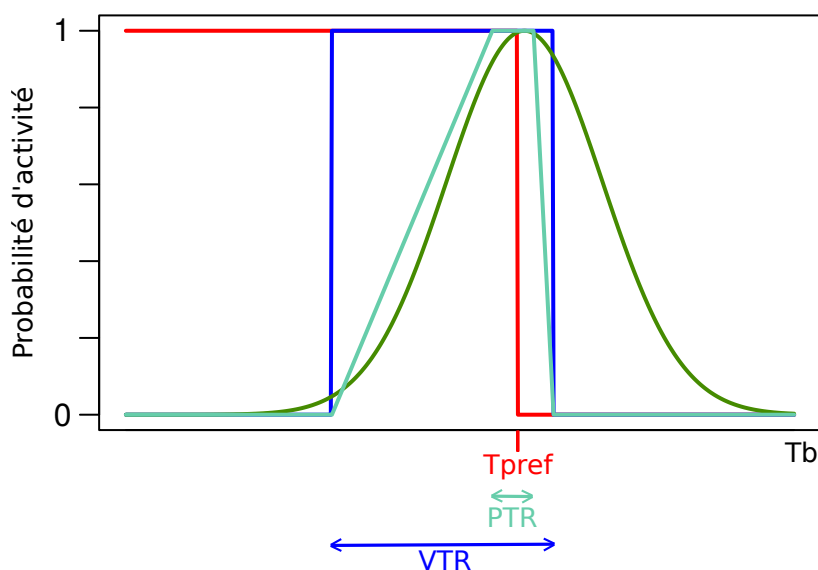


FIGURE 6.1 – Probabilité d'activité en fonction de la température corporelle ( $T_b$ ) selon quatre méthodes de calcul. La méthode de Sinervo définit l'activité à l'inverse du temps de restriction, lorsque  $T_b$  est inférieure à la température préférée ( $T_{pref}$ ) (courbe rouge). La méthode deux seuils définit l'activité lorsque  $T_b$  est incluse dans la fenêtre de températures volontaires d'activité (VTR), utilisée dans le chapitre 4 (courbe bleue). La méthode continue définit l'activité comme une fonction de  $T_b$ , elle est développée dans le chapitre 3 (courbe verte). Enfin, la méthode quatre seuils définit l'activité selon la VTR et la fenêtre de températures préférées (PTR) (courbe turquoise)

Une autre approche qui considérerait l'activité comme une variable continue serait l'utilisation de quatre seuils :  $VT_{min}$ ,  $VT_{max}$  et les bornes de la fenêtre de températures préférées (PTR),  $PT_{min}$  et  $PT_{max}$ . La probabilité d'activité serait nulle lorsque les températures corporelles seraient en dehors de la VTR et égale à 1 lorsque celles-ci appartiendraient à la PTR. Pour des températures corporelles entre  $VT_{min}$  et  $PT_{min}$  ou entre  $PT_{max}$  et  $VT_{max}$ , la probabilité d'activité serait modélisée par des fonctions affines (Figures 6.2 et 6.1, courbe turquoise). Cette approche illustre le modèle conceptuel présenté en Figure 6 dans Gunderson et Leal [2015]. Elle présente l'avantage de modéliser la probabilité d'activité encore plus simplement que la méthode précédemment décrite. Cependant, elle requière la définition de quatre seuils, au lieu de 2 déjà difficiles à définir. La littérature est peu fournie et montre que ces seuils varient en fonction de la saison, des populations, du stade de vie et du sexe [Carneiro, 2012; Herrando-Pérez et al., 2019; Martin-Vallejo et al., 1995]. Par exemple, pour le Lézard catalan, le seuil  $VT_{min}$  avait été défini par une étude de simulation (voir chapitre 4). Ainsi, nous conseillons d'expérimenter cette méthode, voire de la valider, sur des espèces dont les préférences thermiques sont déjà bien connues.



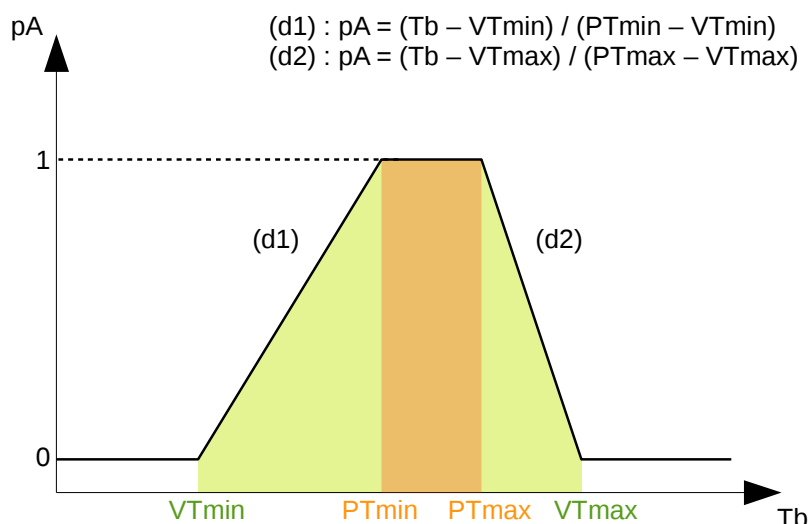


FIGURE 6.2 – Probabilité d’activité en fonction de la température corporelle, modèle conceptuel à quatre seuils. La probabilité est égale à 1 lorsque la température corporelle est incluse dans la fenêtre de température préférée (PTR en orange). Elle est égale à 0 lorsque la température est en dehors de la fenêtre de températures volontaires pour l’activité (VTR en vert). Entre deux seuils (VTmin-PTmin ou PTmax-VTmax), elle est définie par une fonction affine d’équation (d1) ou (d2).

A titre exploratoire, la méthode quatre seuils a été utilisée pour calculer le temps d’activité total des populations de Lézard catalan selon les seuils  $VTmin=18,5^{\circ}C$ ,  $PTmin=32,9^{\circ}C$ ,  $PTmax=36,6^{\circ}C$  et  $VTmax=38,4^{\circ}C$ . Les valeurs  $PTmin$  et  $PTmax$  sont les quantiles 25 et 75 % de la distribution des températures préférées, mesurées sur 7 individus prélevés sur le site du chemin de la Mâturation (travaux non publiés, réalisés par Barry SINERVO et Frank D’AMICO en 2015). Les estimations de temps d’activité total varient entre 79h (Mâturation Amont 2018) et 208h (Mendive Bas1, 2019). Comme attendu, ces résultats sont plus proches de ceux obtenus par la méthode probabilité d’activité (68h - 253h) que ceux obtenus par la méthode deux seuils (255h - 396h). Les deux méthodes continues présentées seraient toutes deux bien plus réalistes pour le calcul du temps d’activité.

### 6.1.3 Mise en regard des modélisations mécanistiques et corrélatives

Les modélisations corrélatives et mécanistiques présentent toutes deux des avantages et des inconvénients dans leur utilisation [Dormann et al., 2012]. Elles sont complémentaires, c’est pourquoi il est intéressant d’analyser conjointement les différentes cartes de répartition produites [Buckley et al., 2011]. La comparaison des cartes permet de discuter des points de convergence et de divergence et de diminuer l’incertitude liée aux projections [Ceia-Hasse et al., 2014; Heikkinen et al., 2006]. Ceci est particulièrement important lorsque les modèles construits sont utilisés pour définir des mesures de conservation des espèces [Evans et al., 2015]. Dans le cadre du programme Les Sentinelles du Climat, les cartes de projection sont à destination des gestionnaires de la région Nouvelle-Aquitaine et serviront de support pour la mise en place de politiques de conservation de la biodiversité.

Les cartes de répartition issues de la modélisation corrélative ont été obtenues en chapitre 2 et celles issues de la modélisation mécanistique en chapitre 5. La comparaison des deux projections a été réalisée pour la période « passé-présent » définie de 1991 à 2020, en soustrayant les probabilités de présence calculées lors de la modélisation corrélative par celles calculées lors de la modélisation mécanistique. Quelle que soit l'espèce étudiée, les cartes comparatives montrent que le modèle mécanistique estime très souvent des probabilités de présence plus importantes que celles estimées par le modèle corrélatif (Figures 6.3, 6.4 et 6.5). Les estimations issues de la modélisation corrélative sont plus en accord avec les points de présence connus de l'espèce que celles issues de la modélisation mécanistique (voir chapitres 2 et 5). Ainsi, la divergence des deux modélisations révèle une nouvelle fois le faible pouvoir prédictif de la modélisation mécanistique. Parmi les hypothèses proposées en chapitre 5, la trop grande résolution spatiale (8km) des variables explicatives est l'une des plus pertinentes. La modélisation avec une résolution plus petite au moins de l'ordre du kilomètre est préconisée, notamment pour les aires identifiées vulnérables et celles où il y a des incohérences entre les modèles [Ceia-Hasse et al., 2014].

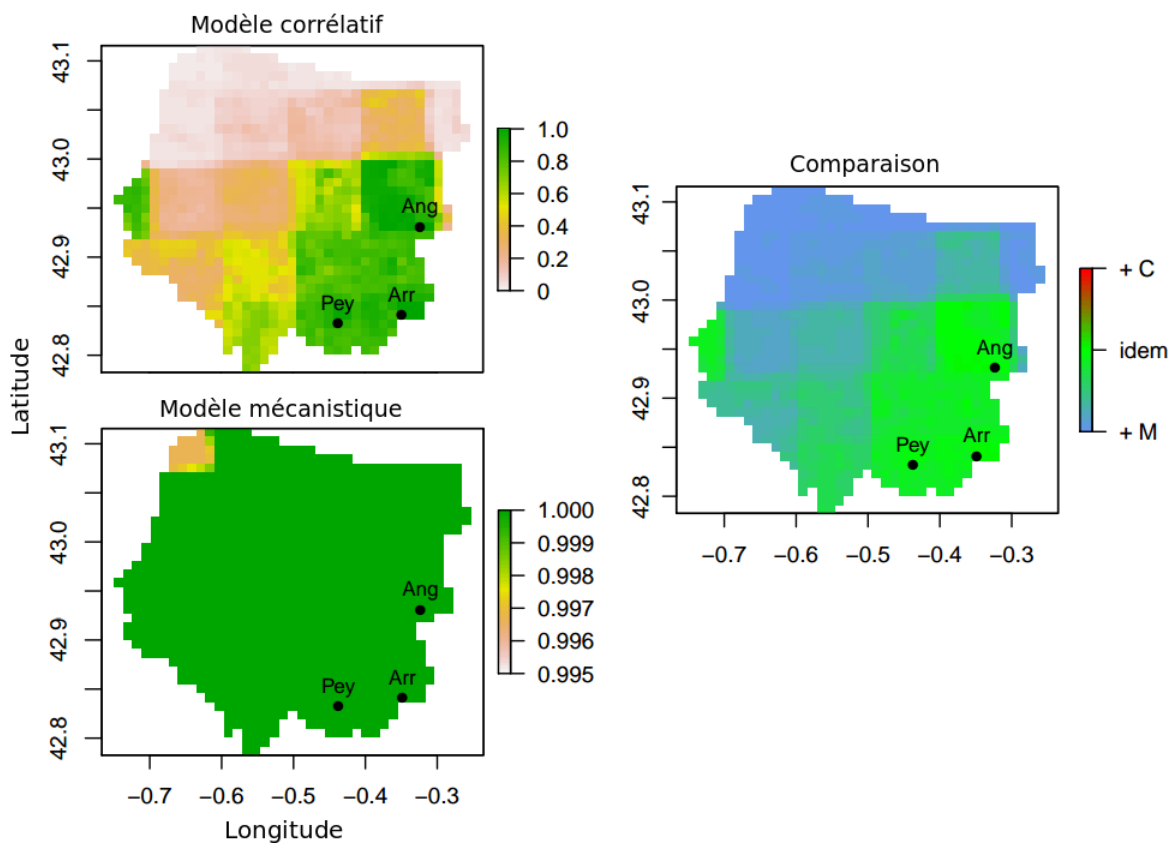


FIGURE 6.3 – Comparaison des projections de la répartition du Lézard de Bonnal, issues de la modélisation corrélative (méthode moyenne pondérée) et de la modélisation mécanistique, sur la période « passé-présent » de 1991-2020. L'espèce est suivie au pic de Peyreget (Pey), au lac d'Anglas (Ang) et au lac d'Arrious (Arr). Les zones bleues sont celles où le modèle mécanistique surestime la probabilité de présence par rapport au modèle corrélatif. Les zones vertes sont celles où les deux méthodes estiment des probabilités de présence similaires.

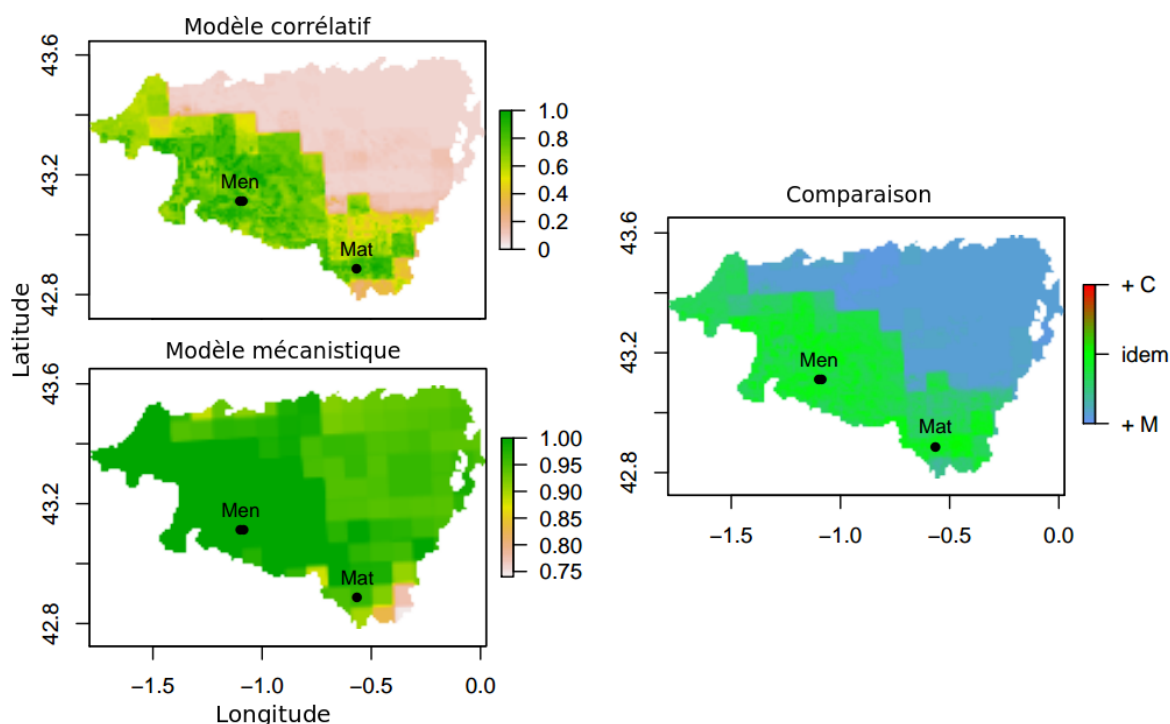


FIGURE 6.4 – Comparaison des projections de la répartition du Léopard catalan, issues de la modélisation corrélative (méthode moyenne pondérée) et de la modélisation mécanistique, sur la période « passé-présent » de 1991-2020. L'espèce est suivie sur le chemin de la Mâtore (Mat) et sur la commune de Mendive (Men). Les zones bleues sont celles où le modèle mécanistique surestime la probabilité de présence par rapport au modèle corrélatif. Les zones vertes sont celles où les deux méthodes estiment des probabilités de présence similaires.

Les cartes de répartition obtenues par les deux méthodes de modélisation semblent les meilleures pour le Léopard ocellé et les moins bonnes pour le Léopard de Bonnal. Ce gradient qualitatif pourrait s'expliquer par le gradient de complexité de l'habitat des trois espèces. L'habitat dunaire, celui du Léopard ocellé, est très homogène. Les affleurements rocheux, sur lesquels évoluent le Léopard catalan, sont également un milieu plutôt homogène. Au contraire, les pierriers en trois dimensions, habitat du Léopard de Bonnal, sont probablement bien plus hétérogènes que les deux autres habitats. Dans les modélisations corrélatives, la variable « dune » est la plus explicative de la répartition du Léopard ocellé, suivie par les variables « rayonnement moyen » et « pelouse ». En revanche, dans les modélisations de répartition des lézards de montagne, les variables les plus explicatives sont relatives au climat. Ainsi, dans les modélisations corrélatives, l'habitat conditionne fortement les projections de répartition du Léopard ocellé alors que seules des variables climatiques conditionnent celles des lézards de montagne. De plus, selon la modélisation mécanistique, un comportement actif est associé à la visibilité de l'individu. Pour les Lézards ocellés et catalan, cette définition paraît correcte, puisque dans leur refuge (terrier, faille rocheuse), les individus ne peuvent ni chasser, ni se reproduire, ni se déplacer. Or, au sein d'un pierrier, le Léopard de Bonnal peut se déplacer, rencontrer des partenaires sexuels et éventuellement chasser. Chez cette espèce, la non-observation n'est donc pas forcément associée à l'inactivité. Cette remarque soulève la nécessité de mieux comprendre la dynamique thermique de cet habitat si particulier. Des travaux exploratoires démontrent une hétérogénéité thermique importante au sein des pierriers. Les températures mesurées à 10cm de profondeur dépassent de temps en temps le seuil thermique maximal

pour l'activité (VTmax). Pour une profondeur de 20cm, le seuil VTmax n'est jamais atteint contrairement au seuil minimal (VTmin) fréquemment atteint. Enfin, à la profondeur de 30cm, le seuil VTmin n'est jamais atteint [Hugon et al., 2020a]. Ces travaux montrent que les conditions thermiques du pierrier jusqu'à 20 centimètres de profondeur permettent l'activité. En somme, la modélisation de la répartition d'espèces inféodées à des habitats homogènes est plus fiable et robuste que celle d'espèces inféodées à des habitats hétérogènes. L'étude de la répartition de ces dernières requière l'utilisation de variables environnementales à résolution encore plus petite que le kilomètre et l'amélioration de la compréhension des mécanismes qui sous-tendent la répartition.

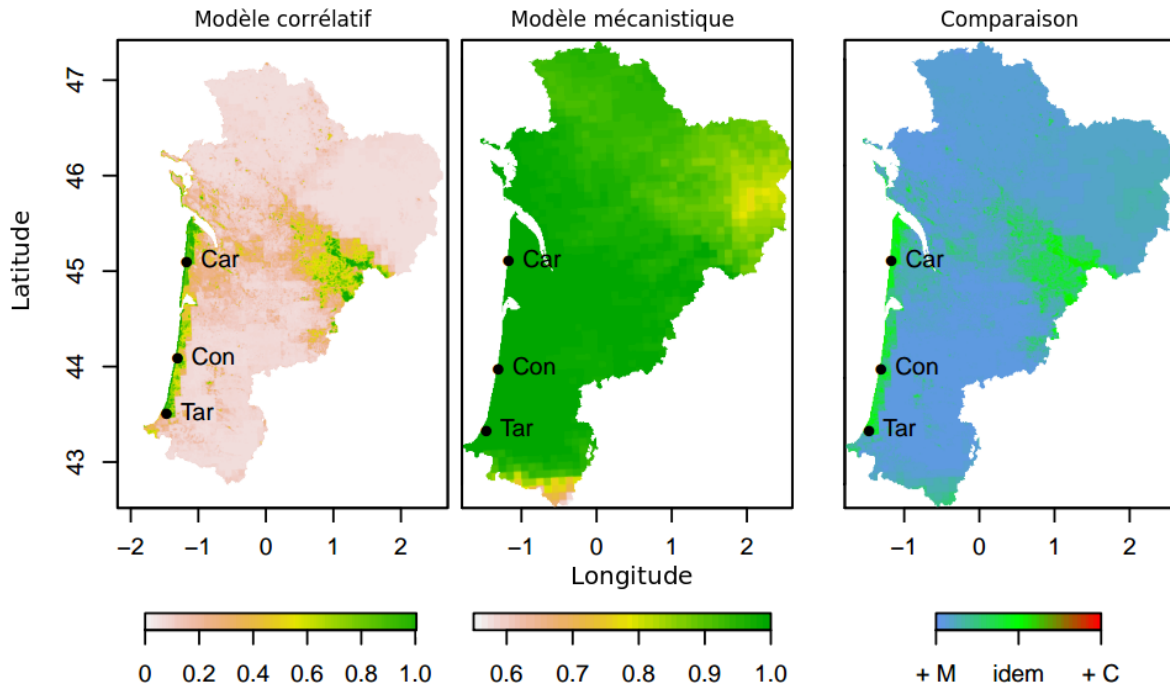


FIGURE 6.5 – Comparaison des projections de la répartition du Léopard ocellé, issues de la modélisation corrélative (méthode moyenne pondérée) et de la modélisation mécanistique, sur la période « passé-présent » de 1991-2020. L'espèce est suivie sur le littoral des communes de Tarnos (Tar), Contis (Con) et Carcans (Car). Les zones bleues sont celles où le modèle mécanistique sur-estime la probabilité de présence par rapport au modèle corrélatif. Les zones vertes sont celles où les deux méthodes estiment des probabilités de présence similaires.

#### 6.1.4 Intégrer le temps d'activité dans une modélisation hybride

Le temps d'activité peut être considéré comme une variable mécanistique qui explique la répartition des espèces. L'intégration de variables mécanistiques dans une modélisation corrélative, en plus des variables environnementales et climatiques correspond à une modélisation hybride [Elith et al., 2010]. Cette méthode est en plein essor car elle combine les avantages des deux principaux types de modèles, la facilité d'utilisation des modèles corrélatifs et le pouvoir explicatif des modèles mécanistiques [Dormann et al., 2012; Evans et al., 2015]. Le temps d'activité a déjà été utilisé dans un modèle de répartition d'espèce dans l'étude de Caetano et al. [2020]. Les auteurs ont montré que le temps d'activité et les précipitations liquides expliquaient mieux la présence de l'espèce que les seules variables météorologiques.

## 6.2 L'indice de persistance, un outil pour modéliser la probabilité de présence issue d'une modélisation mécanistique

### 6.2.1 Une terminologie évolutive

Le modèle développé dans [Sinervo et al. \[2010\]](#) faisait état d'un processus discret, soit persistance, soit extinction, selon si le temps de restriction dépassait ou non un seuil de temps de restriction limite. Le développement de l'indice de persistance a permis de s'affranchir de la définition du seuil de temps de restriction limite. Cependant, il implique la définition d'un autre seuil : le temps d'activité minimal pour assurer la pérennité de l'espèce à l'année suivante ( $T_{\text{persist}}$ ) [[Hugon et al., 2020b](#)]. Les termes « indice de persistance » et « seuil de persistance » ont été inspirés de la définition initiale de l'extinction / persistance du modèle de Sinervo. Lorsque l'indice est calculé à partir de l'étude de populations inféodées au site d'étude, ces termes font sens. En revanche, dans un contexte de projection, lorsque l'indice est calculé là où l'espèce n'est pas encore présente, ils semblent inappropriés. Dans ce contexte, l'indice défini a pour objectif d'évaluer si une population pourra s'installer ou se maintenir de manière viable. Ainsi, nous proposons une nouvelle terminologie, en nommant cet indice « indice de viabilité ». De la même façon, le seuil de persistance est renommé « seuil de viabilité ». Cette dénomination semble plus adaptée pour l'évaluation de la viabilité des populations déjà présentes et pour les projections.

### 6.2.2 Une forte dépendance à la période de reproduction et au temps d'activité journalier moyen

Le seuil de persistance, utilisé pour définir l'indice de persistance, résulte de la multiplication du nombre de jours de la période de reproduction et du temps d'activité journalier moyen. Ainsi, il est primordial de définir correctement ces deux paramètres.

La période de reproduction a été définie des premiers accouplements aux dernières pontes selon [Arribas \[2009\]](#). Pour chaque espèce, une période commune pour tous les sites d'étude a été décidée. Cependant, les observations naturalistes indiquent que les périodes de reproduction seraient différentes selon les sites. Pour le Lézard de Bonnal, la période de reproduction a été définie du 15 juillet au 2 septembre à partir du site de Peyreget. Ce site est le plus limitant car c'est celui le plus en altitude. Or, sur le site d'Arrious, des femelles gravides sont observées dès fin juin, suggérant des premiers accouplements dès le début du mois. Les populations des sites d'Anglas et d'Arrious présentent une densité importante alors que seulement quelques individus sont présents sur le site de Peyreget. Il serait intéressant de définir une période de reproduction commune pour ces deux sites et différente pour le site de Peyreget. Cette nouvelle définition pourrait permettre d'obtenir des temps d'activité totaux plus importants sur Arrious. Pour le moment, les temps d'activité calculés conduisaient à des indices de persistance inférieurs à 1 alors que la population est pérenne. Chez le Lézard catalan, les différences de projection observées entre la population du Pays Basque et celle du chemin de la Mâtre démontrent la divergence des populations. Sur le site du chemin de la Mâtre, très exposé au soleil, la reproduction pourrait commencer dès la fin du mois de mars alors que sur le site de Mendive, où le cli-

mat est plus montagnard, elle débiterait mi-avril (communication personnelle, Matthieu BERRONEAU). Dans le parc naturel régional du Pilat, les populations de Lézard catalan ont même deux périodes de ponte à partir du mois de mai ([Fiche LC](#)). Ainsi, quelle que soit l'espèce étudiée, les conditions climatiques de l'habitat conditionnent grandement la période de la reproduction. Sa définition n'est finalement pas si triviale et nécessite une réelle interrogation sur la variabilité existante entre les populations.

Le temps d'activité journalier moyen ( $\text{HaDaily}_{\text{ref}}$ ) est estimé à partir des patterns d'activité observés sur le terrain pendant la période de reproduction. La littérature sur les patterns d'activité est parfois très mince pour établir  $\text{HaDaily}_{\text{ref}}$  et différentes valeurs peuvent être discutées. Pour le Lézard catalan, quelques éléments de la littérature et les avis d'experts naturalistes nous ont orientés vers le choix de  $\text{HaDaily}_{\text{ref}}$  égal à 4,5h ou à 5h. En considérant un temps d'activité journalier moyen trop important (ici, 5h), les indices de persistance calculés pour les localités où l'espèce est présente étaient inférieurs à 1 dans 83 % des cas alors que pour un temps plus faible (ici, 4,5h), seulement 33 % d'entre eux étaient inférieurs à 1. Le choix du temps plus faible a permis la production de cartes de projection cohérentes visuellement, bien que statistiquement non robustes. La sur-estimation de  $\text{HaDaily}_{\text{ref}}$  entraîne une sous-estimation de l'indice de persistance et inversement, d'où l'importance d'étudier différentes valeurs par simulation.

### 6.2.3 Intégrer l'indice de persistance dans une modélisation hybride

L'indice de persistance est défini à partir du temps d'activité total sur la période de reproduction ( $\text{HaTot}$ ). En ce sens, il apparaît comme une variable informative de la répartition. Son calcul autorise une marge de sécurité de temps d'activité et rend compte de l'ensemble des variations de  $\text{HaTot}$ . Il renseigne de manière synthétique la qualité thermique de l'habitat pour l'activité. Le calcul de cet indice est dépendant de la période de reproduction, comme  $\text{HaTot}$ , mais également du temps d'activité journalier moyen dont  $\text{HaTot}$  est indépendant. Ainsi, de manière parcimonieuse, il semble préférable d'intégrer le temps d'activité total plutôt que l'indice de persistance dans les modèles hybrides. En revanche, si nous considérons l'évolution de l'indice de persistance au cours du temps, *via* le calcul des moyennes mobiles sur le temps de génération de l'espèce étudiée, son intégration paraît pertinente. La moyenne et la variance de la série des moyennes mobiles, calculées sur les 30 années de l'horizon de projection, pourraient être deux variables informatives dans la modélisation hybride.

### 6.2.4 Une définition analogue à celle des degrés-jours de croissance

L'indice de persistance est relatif à un temps d'activité minimal pour assurer la pérennité de la population à l'année suivante. Le temps d'activité est calculé lorsque les températures corporelles d'un individu appartiennent à une certaine fenêtre de températures. L'accumulation du temps d'activité au cours de la période de reproduction permet de quantifier la probabilité de persistance d'une population. Comme le temps d'activité, les degrés-jours de croissance résultent d'une somme cumulée des températures, soit incluses dans une fenêtre thermique bornée par deux températures de base, soit supérieures à une température de base [[Baskerville et Emin, 1969](#); [Chen et al., 2015](#)]. Différentes méthodes de calcul existent dont certaines sont détaillées dans le package *pollen* [[Baskerville et Emin, 1969](#)]. Les degrés-jours présentent un intérêt physiologique pour ex-

plier le taux de développement des plantes et de certains ectothermes - insectes, poissons [Baskerville et Emin, 1969; Neuheimer et Taggart, 2007]. Ainsi, ils sont fréquemment utilisés pour projeter les habitats potentiels dans le contexte du changement climatique et pour la mise en place de stratégies de gestion des populations [Bourque et Hassan, 2008; Cayton et al., 2015; Venturelli et al., 2010]. Par exemple, une étude spatio-temporelle des degrés-jours a montré que les périodes pour le développement se rallongeaient avec le changement climatique, ce qui aura des conséquences sur la phénologie des espèces [Yin et al., 2019]. Par analogie, le temps d'activité et l'indice de persistance pourraient devenir prochainement des métriques indispensables pour évaluer l'effet du changement climatique sur la biodiversité.

## 6.3 La variabilité thermique, tout aussi pertinente que la moyenne ou plus encore ?

### 6.3.1 Intégration de la variabilité dans les modélisations

La variabilité thermique, spatiale et temporelle, a été intégrée dans la modélisation mécanistique, mais aussi dans la modélisation corrélative. Grâce au déploiement répliqué des modèles biomimétiques dans l'espace et le temps, de nombreuses séries de températures opérantes ont été enregistrées. La variabilité journalière des températures opérantes, observable dans les séries à la fréquence de 10 à 30 minutes, a été prise en compte dans le calcul du temps d'activité. La comparaison des séries de temps d'activité journalier a démontré l'existence de la variabilité spatiale, du niveau micro-habitat au niveau site (voir chapitre 4). Deux séries de températures opérantes, enregistrées seulement à 1 mètre l'une de l'autre, conduisaient au calcul de temps d'activité très différents qui relaient parfois la persistance de la population ou parfois une probabilité d'extinction non nulle. L'étude de la variabilité thermique à très petite résolution spatiale montre l'existence de refuges thermiques au sein du micro-habitat. Le déploiement d'un seul modèle biomimétique ou le calcul du temps d'activité à partir de la moyenne des deux séries n'aurait pas permis de mettre en évidence l'hétérogénéité thermique du micro-habitat [Brown et al., 2018]. Celle-ci est pourtant essentielle dans la mise en place des réponses des espèces face au changement climatique [Clusella-Trullas et al., 2011].

La variabilité spatiale observée sur chaque site est intégrée dans un terme aléatoire dans les modélisations observationnelles du temps d'activité. Dans les modélisations anticipatives réalisées pour chaque espèce, la variabilité spatiale intra-site n'est pas étudiée en tant que telle; elle est intégrée *via* la moyenne des séries de temps d'activité mesurées sur le site (niveau localité ou réplikat). Pour évaluer l'effet de la variabilité des temps d'activité sur les projections de répartition, il avait été envisagé de construire différents modèles, certains avec la moyenne des temps d'activité (comme réalisé en chapitre 5) et d'autres avec chacune des séries localités ou réplikat. Les cartes de projection auraient probablement été différentes puisque les séries de temps d'activité calculées sur les sites variaient beaucoup (chapitre 4, Hugon et al. [2020b]). Ce travail n'a pas pu être réalisé car les résultats de la modélisation avec les temps d'activité moyens présentaient des pourcentages de déviance expliquée de 10 % au plus. La modification des données d'entrée n'aurait pas permis d'observer une différence dans les projections liée à cette modification.

### 6.3.2 Température moyenne et variabilité *versus* température maximale

La variabilité journalière de la température de l'air, représentée par l'amplitude thermique, était une variable toujours explicative du temps d'activité journalier. La moyenne des températures de l'air et l'interaction variabilité - moyenne étaient également significatives dans tous les meilleurs modèles retenus. Dans les modélisations proposées en 2010, seule la température maximale de l'air (Tmax) était prise en compte pour expliquer le temps de restriction d'activité [Sinervo et al., 2010]. Afin de quantifier l'apport de l'utilisation de l'amplitude thermique (Ta) et de la température moyenne (T), d'autres modèles ont été construits. Ils prenaient pour variables explicatives T, Ta et  $T \times Ta$  ou seulement Tmax. Pour 64 % des comparaisons, les modèles prenant en compte la moyenne, la variabilité et leur interaction présentaient une déviance expliquée plus importante, d'au moins 6,5 % et d'au plus 19,6 %, par rapport aux modèles qui n'intégraient que la température maximale (Tableau 6.1). Ces comparaisons démontrent que l'intégration de la variabilité et la moyenne des températures permet de mieux expliquer le temps d'activité.

Site	pA ~ T + Ta + T × Ta <i>vs</i> Tmax	Ha ~ T + Ta + T × Ta <i>vs</i> Tmax
Anglas	56,9 % <i>vs</i> 57 %	<b>50,8 % <i>vs</i> 44,3 %</b>
Peyreget	<b>57,8 % <i>vs</i> 43,1 %</b>	14,7 % <i>vs</i> 13,7 %
Mâture	<b>63,4 % <i>vs</i> 51,8 %</b>	74,6 % <i>vs</i> 71,3 %
Mendive Bas	<b>52,7 % <i>vs</i> 45,2 %</b>	<b>74,8 % <i>vs</i> 60,5 %</b>
Mendive Haut	<b>75,6 % <i>vs</i> 56 %</b>	<b>63,5 % <i>vs</i> 54,7 %</b>
Contis	28,2 % <i>vs</i> 64,6 %	<b>69,7 % <i>vs</i> 56,3 %</b>
Tarnos	<b>63,2 % <i>vs</i> 48,1 %</b>	58,8 % <i>vs</i> 54,3 %

TABLEAU 6.1 – Déviance des modèles sélectionnés pour les modélisations de la probabilité d'activité (pA) et du temps d'activité (Ha), selon l'amplitude thermique (Ta) et la moyenne (T) *versus* selon la température maximale (Tmax). Les comparaisons en gras sont celles où les modèles ne prenant en compte que Tmax présentent une plus faible déviance.

### 6.3.3 La variabilité et la moyenne, des indicateurs statistiques à considérer ensemble

La modélisation conceptuelle de l'évolution de la température opérante, au cours de différents types de journées, permet de comprendre le rôle de la moyenne, de la variabilité et de l'interaction des deux pour expliquer le temps d'activité. Si la température opérante augmente seulement en moyenne, les périodes d'activité ont lieu plus tôt dans la matinée et plus tard dans la fin de journée (Figure 6.6b). Même si les températures opérantes permettraient l'activité à l'aube et au crépuscule, pour des espèces diurnes comme celles étudiées, l'activité ne serait pas possible. Si la température opérante augmente seulement en variabilité - *i.e.* l'écart entre les températures minimale et maximale est plus important - alors les deux périodes d'activité sont réduites (Figure 6.6c). Enfin, si les températures opérantes augmentent en moyenne et en variabilité, les périodes d'activité se rapprochent des périodes nocturnes et le temps d'activité est encore plus réduit (Figure 6.6d). Cette modélisation conceptuelle démontre le rôle de la variabilité thermique pour expliquer le temps d'activité, en tant que variable indépendante et en interaction avec la moyenne. Une modélisation analogue des degrés-jours, en fonction de l'amplitude ther-



mique journalière et de la température moyenne a montré des résultats similaires [Chen et al., 2015]. Nous soulignons que ces modèles conceptuels sont construits selon l'évolution de la température opérante qui représente un proxy de la température corporelle si l'individu reste toujours au même endroit. En réalité, les individus se déplacent dans leur habitat et exploitent sa variabilité micro-climatique. Ainsi, selon les comportements de thermorégulation mis en place face à la hausse en moyenne et en variabilité des températures, le temps d'activité sera modulé différemment par chaque individu [Clusella-Trullas et Chown, 2011].

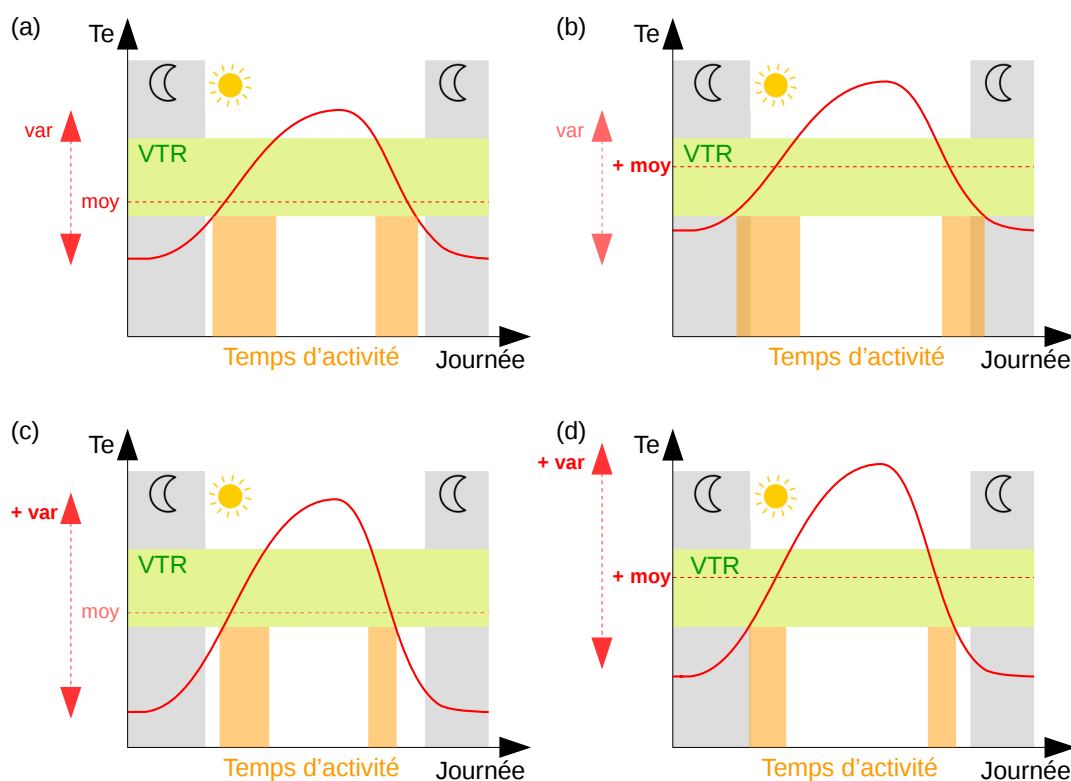


FIGURE 6.6 – Temps d'activité pour différents types de journées caractérisées par une hausse en moyenne (b), en variabilité (c) ou en moyenne et en variabilité (d) des températures opérantes au cours de la journée. Le polygone vert représente la fenêtre de températures volontaires pour l'activité (VTR). Les polygones gris représentent les périodes nocturnes.

### 6.3.4 Étude du temps d'activité sachant la hausse en moyenne et en variabilité des températures

Pour anticiper les temps d'activité qu'une espèce pourrait rencontrer dans les années futures, une méthode consiste à les calculer sur des habitats actuellement soumis aux variations de températures qui se produiront sur les habitats actuels de l'espèce dans quelques années. Cette méthode s'appelle la substitution du temps par l'espace, elle est expliquée dans Blois et al. [2013]. L'enregistrement des températures opérantes sur des sites de plus basse altitude, où les températures de l'air sont plus chaudes et plus variables, permettra de calculer les séries de temps d'activité journaliers et l'indice de persistance. Cette approche expérimentale offrira aussi l'opportunité de vérifier les modèles conceptuels précédemment décrits.

## 6.4 Retour sur les hypothèses du modèle

Nous reconnaissons que notre approche repose sur deux hypothèses fortes : l'absence de dispersion et l'absence d'adaptation. Ces hypothèses peuvent être nuancées. La dispersion des espèces, certes faible, pourrait quand même leur permettre de coloniser des habitats situés à des altitudes plus élevées. Sur un des sites du Lézard de Bonnal, la remontée altitudinale du Lézard des murailles (*Podarcis muralis*) est observée. Entre 2011 et 2020, l'altitude maximale des observations de cette espèce a augmenté de 120 mètres. En revanche, la tranche altitudinale occupée par le Lézard de Bonnal ne s'est pas élevée [Hugon et Berroneau, 2020]. Dans un contexte de changement climatique très rapide, il reste probable que la dispersion de cette espèce soit trop limitée pour permettre sa pérennité [Sánchez-Fernández et al., 2016].

Chez les Lézard des murailles et le Lézard vivipare *Zootoca vivipara*, la température préférée est négativement corrélée à l'altitude [Trochet et al., 2018]. Les individus seraient adaptés pour maximiser leur performance même lorsque les températures sont plus faibles en altitude. Au contraire, l'étude de Van Damme et al. [1990] montre qu'il n'y a pas de différence significative sur les seuils  $T_{pref}$ ,  $T_{opt}$ ,  $CT_{min}$  et  $CT_{max}$  entre une population à 25m et une autre à 2000m d'altitude. Toujours chez le Lézard vivipare, Le Galliard et al. [2021] montrent que les restrictions hydriques modifieraient les préférences thermiques des espèces. Enfin, d'autres études montrent qu'il existe que la température corporelle ( $T_b$ ) et les préférences thermiques dépendent parfois du statut reproducteur et du sexe. Chez le Lézard catalan, les  $T_{pref}$  des femelles gestantes sont plus faibles [Carneiro, 2012; Gvoždík et al., 2001]. À l'inverse, chez le Lézard de Bonnal, la  $T_b$  est similaire entre les mâles et les femelles [Ortega, 2017; Ortega et al., 2016] et selon les statuts reproducteurs [Pottier, 2012]. Chez les espèces où une variation est observée, la plus forte  $T_b$  des mâles coïnciderait avec la spermiogenèse et la plus faible  $T_b$  des femelles avec le développement des embryons [Patterson et Davis, 1978]. Ceci serait une acclimatation selon le statut reproducteur [Van Damme et al., 1986]. La modification des préférences thermiques pour l'activité constituerait une réponse au changement climatique.

Les modélisations mécanistiques, jusqu'alors mises en œuvre, ne prennent pas en compte les capacités évolutives des organismes. Il est très difficile de mesurer ces processus sur des espèces dont le temps de génération est de plusieurs années. Cependant, quelques études indiquent que les espèces inféodées à des habitats thermiques très variables, ce qui est le cas des Lézards de Bonnal et catalan, auraient une meilleure capacité de réponse que des espèces inféodées à des environnements thermiques stables [Gilbert et Miles, 2019]. Les mêmes auteurs expliquent qu'il y aurait de la sélection directionnelle des individus présentant des valeurs de  $T_{pref}$  plus élevées [Gilbert et Miles, 2017]. Les différents processus évolutifs, dérive génétique, dispersion, sélection et spéciation peuvent être étudiés grâce à l'utilisation de modèles individus centrés [Rapacciolo et Blois, 2019]. Ces modèles sont construits pour simuler une population ou plusieurs plus ou moins connectées qui fonctionnent en métapopulation [Piou et Prévost, 2012]. La modélisation d'une métapopulation offrira aussi l'opportunité d'étudier la synchronie des populations face à une perturbation environnementale, telle qu'une vague de froid ou un épisode caniculaire. Mêler physiologie et démographie en intégrant les processus évolutifs constituerait une nouvelle voie d'amélioration des modélisations de la répartition [Evans et al., 2015; Kearney et Porter, 2009; Keith et al., 2008].

## 6.5 Conclusion générale

L'objectif de cette thèse était l'intégration de la variabilité thermique dans un modèle écophysologique de répartition d'espèce fondé sur le temps d'activité. Ce travail a été développé pour améliorer le modèle de [Sinervo et al. \[2010\]](#) critiqué sur plusieurs points. Le temps de restriction d'activité était calculé à partir d'une série moyenne de températures opérantes (i) [[Clusella-Trullas et Chown, 2011](#)] et d'un unique seuil thermique (ii). Pour obtenir des projections du temps de restriction, celui-ci était modélisé seulement en fonction de la température maximale de l'air (iii). L'extinction ou la persistance était définie comme un processus discret selon un seuil de temps de restriction limite (iv), ce qui ne permettait pas de projeter la répartition (v) [[Ceia-Hasse et al., 2014](#)]. Les développements méthodologiques ont été réalisés pour l'étude de la répartition de trois lézards en Nouvelle-Aquitaine (v). Ils présentent encore de futures perspectives d'amélioration (vi).

### **(i et iv) Démonstration de la variabilité spatio-temporelle des températures opérantes à travers le temps d'activité et le nouvel indice de persistance**

Le modèle que nous avons développé est fondé sur le temps d'activité total au cours de la période de reproduction. Il intègre la variabilité des températures à travers le calcul du temps d'activité. Ce temps résulte de la somme des temps d'activité journaliers calculés à partir d'une série infra-horaire de températures opérantes. Pour discuter de l'état de conservation des populations lié au temps d'activité, l'indice de persistance a été défini de manière inédite. Il dépend d'un seuil de temps d'activité minimal pour assurer le maintien ou permettre la colonisation de l'espèce. Cet indice, lorsqu'il est inférieur à 1, correspond à une probabilité de persistance. Au delà de 1, il correspond à une marge de sécurité en terme de temps d'activité vis à vis du changement climatique. Le déploiement répliqué dans l'espace et dans le temps des modèles biomimétiques a conduit à l'enregistrement de nombreuses séries de températures opérantes. Ainsi, la variabilité des temps d'activité et des indices de persistance a été démontrée spatialement, du niveau micro-habitat au niveau site, et annuellement.

### **(ii) Définition de la probabilité de persistance à partir de méthodes à seuils et continues pour le calcul du temps d'activité**

Le temps d'activité peut être calculé selon différentes méthodes. Il existe des méthodes à un seuil [[Sinervo et al., 2010](#)], à deux seuils [[Hugon et al., 2020b](#); [Kubisch et al., 2016](#)] et des méthodes continues. Certaines estiment la vigueur d'activité [[Gunderson et Leal, 2016](#)] et d'autres la probabilité d'activité (voir chapitre 3 et 6.1.2). Toutes ces méthodes soulèvent la question récurrente de la définition d'un seuil pour établir la probabilité de persistance de la population [[Ceia-Hasse et al., 2014](#)]. Dans notre approche, le temps d'activité a été estimé par la méthode deux seuils. L'activité est définie lorsque la température corporelle est incluse dans la fenêtre de températures volontaires (VTR) bornées par des seuils estimés selon les patterns d'activité observés. Ils rendent compte des fenêtres temporelles où des individus sont vus actifs, c'est à dire les périodes sur lesquelles les températures corporelles peuvent être incluses dans la VTR. Le seuil de persistance correspond au temps d'activité minimal sur la période de reproduction pour assurer le maintien de l'espèce ou permettre la colonisation de l'habitat par l'espèce étudiée. Il est déterminé à partir des patterns d'activité observés et de la durée de la période de reproduction. Ainsi, l'indice de persistance défini ici est spécifique de la méthode deux seuils du calcul du temps d'activité. Rendre compte au mieux de la réalité du temps d'activité

est corrélé à une forte augmentation du niveau de complexité pour définir la probabilité de persistance. Si l'objectif est d'utiliser le temps d'activité pour projeter la répartition, il peut être judicieux de le calculer avec la méthode deux seuils et d'utiliser l'indice de persistance développé ici. En revanche, si l'objectif est de connaître le temps d'activité précis des espèces, il peut être plus pertinent de le calculer avec une méthode continue, comme celle développée en chapitre 3.

**(iii) Compréhension et modélisation du temps d'activité en fonction de la moyenne, de la variabilité et de l'interaction moyenne - variabilité des températures**

La modélisation du temps d'activité en fonction de l'amplitude thermique, de la température moyenne et de l'humidité relative a permis de mieux comprendre les effets de la variabilité thermique, de son interaction avec la moyenne et de l'interaction température - humidité, sur l'activité et la viabilité des ectothermes. Nos travaux indiquent que le temps d'activité est plus important les journées fraîches et variables ou chaudes et peu variables, et les journées fraîches et peu humides ou chaudes et humides. Dans un contexte de changement climatique, avec l'augmentation en moyenne et en variabilité des températures et la diminution de l'humidité relative, les temps d'activité devraient se réduire, plus ou moins intensément selon les préférences thermiques des espèces. Nous rappelons que le temps d'activité est corrélé au succès reproducteur de la population [Adolph et Porter, 1993; Ceia-Hasse et al., 2014]. Ainsi, améliorer l'estimation du temps d'activité est essentiel pour améliorer les projections de la répartition des espèces. Nous démontrons ici l'importance de considérer la variabilité des températures en tant que telle mais aussi leur interaction avec la moyenne, pour comprendre l'évolution du temps d'activité avec le changement climatique.

**(iv) Construction d'une carte de répartition à partir de la projection de la probabilité de présence, estimée via l'indice de persistance dépendant du temps d'activité**

L'indice de persistance offre aussi, de manière originale, la possibilité de projeter une carte de répartition à partir d'un modèle mécanistique de la répartition. La relation statistique entre le temps d'activité et les conditions thermiques et hydriques permet de calculer des projections selon différents scénarios de changement climatique sur différents horizons temporels. À partir des temps d'activité journaliers projetés, le temps d'activité total sur la période de reproduction est calculé et l'indice de persistance est estimé. En calculant la moyenne des indices de persistance annuels sur l'horizon temporel étudié, nous définissons la probabilité de présence. Ainsi, nous obtenons des cartes de projection comparables à celles obtenues par un modèle corrélatif. La mise en regard des deux méthodes montre que la modélisation mécanistique est encore plus sensible à l'hétérogénéité de l'habitat que la modélisation corrélatrice. Les projections obtenues pourront probablement être améliorées en utilisant des variables environnementales et climatiques à résolution spatiale de l'ordre du kilomètre voire de l'hectare [Astruc et al., 2018]. Enfin, la définition du temps d'activité est analogue à celle des degrés-jours, une variable très utilisée dans les modélisations corrélatrices. Ainsi, le temps d'activité pourrait être intégré dans une modélisation hybride de la répartition, combinant les atouts des méthodes corrélatrices et mécanistiques.

**(v) Répartition du Lézard de Bonnal, du Lézard catalan et du Lézard ocellé**

Les projections issues des modèles mécanistiques ne sont pas statistiquement robustes ce qui ne permet pas de discuter de la répartition des Lézards de Bonnal, catalan et ocellé. Celles issues de la modélisation corrélative confortent les hypothèses énoncées. L'aire de répartition de Lézard de Bonnal se contractera progressivement jusqu'à une aire résiduelle au sud-est des Pyrénées-Atlantiques, sous l'horizon 2100 selon le scénario climatique RCP 8.5. Celle du Lézard catalan sera en premier lieu en expansion puis se contractera à l'horizon le plus lointain sous le scénario RCP 4.5 et dès l'horizon moyen sous le scénario 8.5. Enfin, le Lézard ocellé, inféodé à un habitat moins spécifique que les deux espèces de montagne devrait bénéficier d'une expansion de son habitat, sous conditions que les individus se déplacent en frange forestière et au sein des coteaux secs. Ces hypothèses s'entendent en Nouvelle-Aquitaine seulement. Le Lézard de Bonnal, bien que menacé en Pyrénées-Atlantiques, devrait réussir à se maintenir en Pyrénées Centrales où l'aire de répartition couvre des sommets montagnards plus élevés [Pottier et al., 2008]. La modélisation de la répartition sur l'ensemble de la chaîne des Pyrénées, française et espagnole, permettrait de mieux statuer sur le devenir du Lézard de Bonnal; il en est de même pour le Lézard catalan. Le Lézard ocellé est une espèce emblématique du littoral, connue du grand public ce qui pourrait faciliter la mise en place des mesures de conservation de son habitat [Berroneau, 2012]. Pour des espèces moins connues, comme le Lézard de Bonnal et le Lézard catalan, il est prioritaire de sensibiliser le public à leur protection et de renforcer les sciences participatives [Pottier, 2018].

**(vi) Perspectives**

La croisée des domaines d'études, éthologie, physiologie, statistique, a permis de mieux comprendre la répartition des espèces *via* la modélisation du temps d'activité. Notre étude souligne l'importance de la mise en place de collaborations entre modélisateurs, naturalistes et physiologistes pour produire des modèles mécanistiques efficaces et précis [Evans et al., 2015]. La modélisation mécanistique présente de nombreuses perspectives d'amélioration, notamment en intégrant d'autres sources de variabilité. Les principales à prendre en compte seraient : la variabilité géographique pour la définition des dates de reproduction et la variabilité individuelle pour la définition des préférences thermiques. Les interactions biotiques, telles que la compétition ou la prédation devraient également être prochainement intégrées dans les modèles de répartition [Rapacciuolo et Blois, 2019]. Le taux de prédation pourrait contraindre le temps de lézardage, moment où l'individu est le plus exposé à la prédation et le moins performant pour réagir rapidement [Brana, 1991]. Pour améliorer la compréhension des mécanismes qui sous-tendent la répartition d'une espèce, des modélisations mécanistiques pourraient être réalisées pour chaque stade de vie [Wingfield, 2003, 2008]. Au moment de la période de reproduction, le temps d'activité est calculé selon les préférences thermiques des adultes. Or, la reproduction des adultes n'explique pas à elle seule la répartition; la ponte des œufs n'est qu'une étape parmi celles permettant d'assurer la pérennité de la population. Un modèle qui étudie seulement le stade adulte peut surestimer l'aire de répartition en sous-estimant la vulnérabilité des stades juvéniles [Truebano et al., 2018]. Le développement embryonnaire est une période du cycle de vie tout aussi critique que celle de la reproduction [Souchet, 2020]. Réaliser une modélisation mécanistique fondée sur cette période apporterait de nouveaux éléments de compréhension de la répartition. La multiplication des modèles, sur différents stades de vie, orientera de mieux en mieux les décisions de gestion.

## 6.6 Références

- Adolph, Stephen C. et Porter, Warren P. Temperature, Activity, and Lizard Life Histories. *The American Naturalist*, 142(2), p. 273–295, Août 1993. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/285538>. 213
- Arribas, Oscar J. Habitat selection, thermoregulation and activity of the Pyrenean Rock Lizard *Iberolacerta bonnali* (LANTZ, 1927). *Herpetozoa*, 22(3), p. 145–166, 2009. 200, 206
- Astruc, Guillelme, Guillon, Michaël, Lourdais, Olivier, Marchand, Marc-Antoine, et Besnard, Aurélien. Modélisation spatiale de la probabilité de présence relative du Lézard ocellé dans les régions Provence-Alpes-Côte d’Azur et ex-Languedoc-Roussillon. 2018. URL <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.18107.05923>. 213
- Baskerville, G. L. et Emin, P. Rapid Estimation of Heat Accumulation from Maximum and Minimum Temperatures. *Ecology*, 50(3), p. 514–517, Mai 1969. ISSN 00129658. URL <http://doi.wiley.com/10.2307/1933912>. 207, 208
- Berroneau, Matthieu. Guide technique de conservation du Lézard Ocellé en Nouvelle Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2012. 214
- Blois, Jessica L., Williams, John W., Fitzpatrick, Matthew C., Jackson, Stephen T., et Ferrier, Simon. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(23), p. 9374–9379, Juin 2013. ISSN 0027-8424, 1091-6490. URL <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1220228110>. 210
- Bourque, Charles P.-A. et Hassan, Quazi K. Projected impacts of climate change on species distribution in the Acadian Forest region of eastern Nova Scotia. *The Forestry Chronicle*, 84(4), p. 553–557, Août 2008. ISSN 0015-7546, 1499-9315. URL <http://pubs.cif-ifc.org/doi/10.5558/tfc84553-4>. 208
- Brana, Florentino. Summer activity patterns and thermoregulation in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 1, p. 544–549, 1991. 214
- Brown, Brittni J., McLaughlin, Blair C., Blakey, Rachel V., et Morueta-Holme, Naia. Future vulnerability mapping based on response to extreme climate events : Dieback thresholds in an endemic California oak. *Diversity and Distributions*, 24(9), p. 1186–1198, Septembre 2018. ISSN 13669516. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12770>. 208
- Buckley, Lauren B., Waaser, Stephanie A., MacLean, Heidi J., et Fox, Richard. Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, 92(12), p. 2214–2221, Décembre 2011. ISSN 0012-9658. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/11-0066.1>. 202
- Caetano, Gabriel H. O., Santos, Juan C., Godinho, Leandro B., Cavalcante, Vitor H. G. L., Diele-Viegas, Luisa M., Campelo, Pedro H., Martins, Lidia F., Oliveira, Alan F. S., Alvarenga, Júlio M., Wiederhecker, Helga C., de Novaes e Silva, Verônica, Werneck, Fernanda P., Miles, Donald B., Colli, Guarino R., et Sinervo, Barry R. Time of activity is a

- better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. *Oikos*, Avril 2020. ISSN 00301299. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/oik.07123>. 205
- Camacho, Agustín et Rusch, Travis W. Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards. *Journal of Thermal Biology*, 68, p. 63–72, Août 2017. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456516303205>. 200
- Carneiro, Diana. *Assessing Ecophysiological Traits and Distribution Patterns of Two Podarcis Species in NE Iberia*. PhD thesis, Faculty of Biology, Research Center in Biodiversity and Genetic Resources, Porto, 2012. 201, 211
- Cayton, Heather L., Haddad, Nick M., Gross, Kevin, Diamond, Sarah E., et Ries, Leslie. Do growing degree days predict phenology across butterfly species? *Ecology*, 96(6), p. 1473–1479, Juin 2015. ISSN 0012-9658. URL <http://doi.wiley.com/10.1890/15-0131.1>. 208
- Ceia-Hasse, Ana, Sinervo, Barry, Vicente, Luís, et Pereira, Henrique M. Integrating eco-physiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), p. 679–688, Juillet 2014. ISSN 09067590. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x>. 200, 202, 203, 212, 213
- Chen, Shi, Fleischer, Shelby J., Saunders, Michael C., et Thomas, Matthew B. The Influence of Diurnal Temperature Variation on Degree-Day Accumulation and Insect Life History. *PLOS ONE*, 10(3), p. e0120772, Mars 2015. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0120772>. 207, 210
- Clusella-Trullas, S. et Chown, S. L. Comment on "Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches". *Science*, 332(6029), p. 537–537, Avril 2011. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1195193>. 210, 212
- Clusella-Trullas, Susana, Blackburn, Tim M., et Chown, Steven L. Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American Naturalist*, 177(6), p. 738–751, Juin 2011. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/660021>. 208
- Dormann, Carsten F., Schymanski, Stanislaus J., Cabral, Juliano, Chuine, Isabelle, Graham, Catherine, Hartig, Florian, Kearney, Michael, Morin, Xavier, Römermann, Christine, Schröder, Boris, et Singer, Alexander. Correlation and process in species distribution models : bridging a dichotomy : Bridging the correlation-process dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), p. 2119–2131, Décembre 2012. ISSN 03050270. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x>. 202, 205
- Elith, Jane, Kearney, Michael, et Phillips, Steven. The art of modelling range-shifting species : The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), p. 330–342, Décembre 2010. ISSN 2041210X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>. 205

- Evans, Tyler G., Diamond, Sarah E., et Kelly, Morgan W. Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conservation Physiology*, 3(1), p. cov056, 2015. ISSN 2051-1434. URL <https://academic.oup.com/conphys/article-lookup/doi/10.1093/conphys/cov056>. 202, 205, 211, 214
- Ferri-Yáñez, Francisco. *Thermoregulation and use of Microhabitat by Timon lepidus*. PhD thesis, International Institute for Geo-information Science and Earth Observation, Enschede, 2007. 200
- Gilbert, Anthony L. et Miles, Donald B. Natural selection on thermal preference, critical thermal maxima and locomotor performance. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 284(1860), p. 20170536, Août 2017. ISSN 0962-8452, 1471-2954. URL <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2017.0536>. 211
- Gilbert, Anthony L. et Miles, Donald B. Antagonistic Responses of Exposure to Sublethal Temperatures : Adaptive Phenotypic Plasticity Coincides with a Reduction in Organismal Performance. *The American Naturalist*, 194(3), p. 344–355, Septembre 2019. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/704208>. 211
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. Patterns of Thermal Constraint on Ectotherm Activity. *The American Naturalist*, 185(5), p. 653–664, Mai 2015. ISSN 0003-0147, 1537-5323. URL <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/680849>. 201
- Gunderson, Alex R. et Leal, Manuel. A conceptual framework for understanding thermal constraints on ectotherm activity with implications for predicting responses to global change. *Ecology Letters*, 19(2), p. 111–120, Février 2016. ISSN 1461023X. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12552>. 212
- Gvoždík, Lumír, Castilla, Aurora M., et Gvozdik, Lumir. A Comparative Study of Preferred Body Temperatures and Critical Thermal Tolerance Limits among Populations of *Zootoca vivipara* (Squamata : Lacertidae) along an Altitudinal Gradient. *Journal of Herpetology*, 35(3), p. 486, Septembre 2001. ISSN 00221511. URL <https://www.jstor.org/stable/1565967?origin=crossref>. 211
- Heikkinen, Risto K., Luoto, Miska, Araújo, Miguel B., Virkkala, Raimo, Thuiller, Wilfried, et Sykes, Martin T. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography : Earth and Environment*, 30(6), p. 751–777, Décembre 2006. ISSN 0309-1333, 1477-0296. URL <http://journals.sagepub.com/doi/10.1177/0309133306071957>. 202
- Herrando-Pérez, Salvador, Ferri-Yáñez, Francisco, Monasterio, Camila, Beukema, Wouter, Gomes, Verónica, Belliure, Josabel, Chown, Steven L., Vieites, David R., et Araújo, Miguel B. Intraspecific variation in lizard heat tolerance alters estimates of climate impact. *Journal of Animal Ecology*, 88(2), p. 247–257, Février 2019. ISSN 00218790. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12914>. 201
- Hugon, Florèn et Berroneau, Matthieu. Chapitre 11. *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927) - Lézard de Bonnal et *Podarcis liolepis* (Boulenger, 1905) - Lézard catalan des affleurements et éboulis rocheux de montagne, Tome IX : Connaître et Comprendre pour protéger les espèces animales et végétales face au changement climatique en région



- Nouvelle Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2020. 211
- Hugon, Florèn, Berroneau, Maud, et Hadj-Bachir, Oscar. Chapitre 9. Timon lepidus - Lézard ocellé des dunes grises du littoral aquitain, Tome IX : Connaître et Comprendre pour protéger les espèces animales et végétales face au changement climatique en région Nouvelle Aquitaine. Rapport technique, Cistude Nature : Le Haillan, Gironde, France, 2020a. 205
- Hugon, Florèn, Liquet, Benoit, et D'Amico, Frank. Multi-Site and Multi-Year Remote Records of Operative Temperatures with Biomimetic Loggers Reveal Spatio-Temporal Variability in Mountain Lizard Activity and Persistence Proxy Estimates. *Remote Sensing*, 12(18), p. 2908, Septembre 2020b. ISSN 2072-4292. URL <https://www.mdpi.com/2072-4292/12/18/2908>. 206, 208, 212
- Kearney, Michael et Porter, Warren. Mechanistic niche modelling : combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), p. 334–350, Avril 2009. ISSN 1461023X, 14610248. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>. 211
- Keith, David A, Akçakaya, H. Resit, Thuiller, Wilfried, Midgley, Guy F, Pearson, Richard G, Phillips, Steven J, Regan, Helen M, Araújo, Miguel B, et Rebelo, Tony G. Predicting extinction risks under climate change : coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters*, 4(5), p. 560–563, Octobre 2008. ISSN 1744-9561, 1744-957X. URL <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2008.0049>. 211
- Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibarguengoytía, N.R., et Sinervo, B. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), p. 49–59, Janvier 2016. ISSN 0008-4301, 1480-3283. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjz-2015-0024>. 212
- Le Galliard, Jean-François, Rozen-Rechels, David, Lecomte, Anjélica, Demay, Clémence, Dupoué, Andréaz, et Meylan, Sandrine. Short-term changes in air humidity and water availability weakly constrain thermoregulation in a dry-skinned ectotherm. *PLOS ONE*, 16(2), p. e0247514, Février 2021. ISSN 1932-6203. URL <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0247514>. 211
- Martin-Vallejo, Francisco Javier, Villardon, José Luis V., et Pérez-Mellado, Valentín. Habitat selection and thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis muralis* and *Podarcis hispanica* in a mountain region of Central Spain. 1995. 201
- Neuheimer, Anna B et Taggart, Christopher T. The growing degree-day and fish size-at-age : the overlooked metric. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(2), p. 375–385, Février 2007. ISSN 0706-652X, 1205-7533. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/f07-003>. 208
- Ortega, Zaida. Aspects of the thermal ecology of the lizard *Iberolacerta monticola* of Serra da Estrela (Portugal). *Herpetologica Journal*, 27, p. 239–244, Juillet 2017. 211

- Ortega, Zaida, Mencía, Abraham, et Pérez-Mellado, Valentín. The peak of thermo-regulation effectiveness : Thermal biology of the Pyrenean rock lizard, *Iberolacerta bonnali* (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 56, p. 77–83, Février 2016. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456515301637>. 211
- Patterson, J.W. et Davis, P.M.C. Preferred body temperature : seasonal and sexual differences in the lizard *Lacerta vivipara*. 1978. 211
- Piou, Cyril et Prévost, Etienne. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations : Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological Modelling*, 231, p. 37–52, Avril 2012. ISSN 03043800. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380012000543>. 211
- Pottier, Gilles. Plan national d'actions en faveur des Lézards des Pyrénées *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi* et *I. bonnali*, 2013 - 2017, 2012. 211
- Pottier, Gilles. Bilan et évaluation, Plan national d'actions, en faveur des Lézards des Pyrénées, 2018. 214
- Pottier, Gilles, Paumier, Jean Marc, Tessier, Marc, Barascud, Yannick, Talhoët, Samuel, Liozon, Rodolphe, D'Andurain, Peyo, Vacher, Jean Pierre, Barthe, Laurent, Heulmé, Vincent, Esslinger, Marc, Arthur, C. Philippe, Calvet, Amaury, Maurel, Christophe, et Redon, Hugues. *Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de Midi-Pyrénées*. Nature Midi-Pyrénées, 2008. 214
- Rapacciuolo, Giovanni et Blois, Jessica L. Understanding ecological change across large spatial, temporal and taxonomic scales : integrating data and methods in light of theory. *Ecography*, page ecog.04616, Mai 2019. ISSN 0906-7590, 1600-0587. URL <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ecog.04616>. 211, 214
- Sinervo, B., Mendez-de-la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M. L., Meza-Lazaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Iburguengoytia, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J., et Sites, J. W. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), p. 894–899, Mai 2010. ISSN 0036-8075, 1095-9203. URL <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1184695>. 200, 206, 209, 212
- Souchet, Jérémie. *Effets de l'hypoxie d'altitude sur le développement embryonnaire et les performances juvénales chez la Couleuvre vipérine, *Natrix maura*, dans le contexte actuel du changement climatique*. PhD thesis, Université Toulouse III, Paul Sabatier, Toulouse, 2020. 214
- Sánchez-Fernández, David, Rizzo, Valeria, Cieslak, Alexandra, Faille, Arnaud, Fresneda, Javier, et Ribera, Ignacio. Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. *Scientific Reports*, 6(1), p. 23381, Septembre 2016. ISSN 2045-2322. URL <http://www.nature.com/articles/srep23381>. 211

- Trochet, Audrey, Dupoué, Andréaz, Souchet, Jérémie, Bertrand, Romain, Deluen, Marine, Murarasu, Sophie, Calvez, Olivier, Martinez-Silvestre, Albert, Verdaguer-Foz, Isabel, Darnet, Elodie, Chevalier, Hugo Le, Mossoll-Torres, Marc, Guillaume, Olivier, et Aubret, Fabien. Variation of preferred body temperatures along an altitudinal gradient : A multi-species study. *Journal of Thermal Biology*, 77, p. 38–44, Octobre 2018. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456518301736>. 211
- Truebano, Manuela, Fenner, Phillip, Tills, Oliver, Rundle, Simon D., et Rezende, Enrico L. Thermal strategies vary with life history stage. *The Journal of Experimental Biology*, 221(8), p. jeb171629, Avril 2018. ISSN 0022-0949, 1477-9145. URL <http://jeb.biologists.org/lookup/doi/10.1242/jeb.171629>. 214
- Van Damme, Raoul, Bauwens, Dirk, et Verheyen, Rudolf F. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara* : Variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology*, 11(4), p. 219–222, Décembre 1986. ISSN 03064565. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0306456586900069>. 211
- Van Damme, Raoul, Bauwens, Dirk, et Verheyen, Rudolf F. Evolutionary Rigidity of Thermal Physiology : The Case of the Cool Temperate Lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 57(1), p. 61, Février 1990. ISSN 00301299. URL <https://www.jstor.org/stable/3565737?origin=crossref>. 211
- Venturelli, Paul A., Lester, Nigel P., Marshall, Terry R., et Shuter, Brian J. Consistent patterns of maturity and density-dependent growth among populations of walleye (*Sander vitreus*) : application of the growing degree-day metric. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(7), p. 1057–1067, Juillet 2010. ISSN 0706-652X, 1205-7533. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/F10-041>. 208
- Wingfield, John C. Control of behavioural strategies for capricious environments. *Animal Behaviour*, 66(5), p. 807–816, Novembre 2003. ISSN 00033472. URL <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347203922986>. 214
- Wingfield, John C. Organization of vertebrate annual cycles : implications for control mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363(1490), p. 425–441, Janvier 2008. ISSN 0962-8436, 1471-2970. URL <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2007.2149>. 214
- Yin, Yunhe, Deng, Haoyu, et Wu, Shaohong. Spatial-temporal variations in the thermal growing degree-days and season under climate warming in China during 1960–2011. *International Journal of Biometeorology*, 63(5), p. 649–658, Mai 2019. ISSN 0020-7128, 1432-1254. URL <http://link.springer.com/10.1007/s00484-017-1417-y>. 208

# Annexe A

## Annexes

### A Calcul de l'humidité relative

L'humidité relative (HR) peut être calculée à partir de l'humidité spécifique (HS) et de la pression en vapeur d'eau saturante ( $psat$ ) en utilisant l'équation suivante :

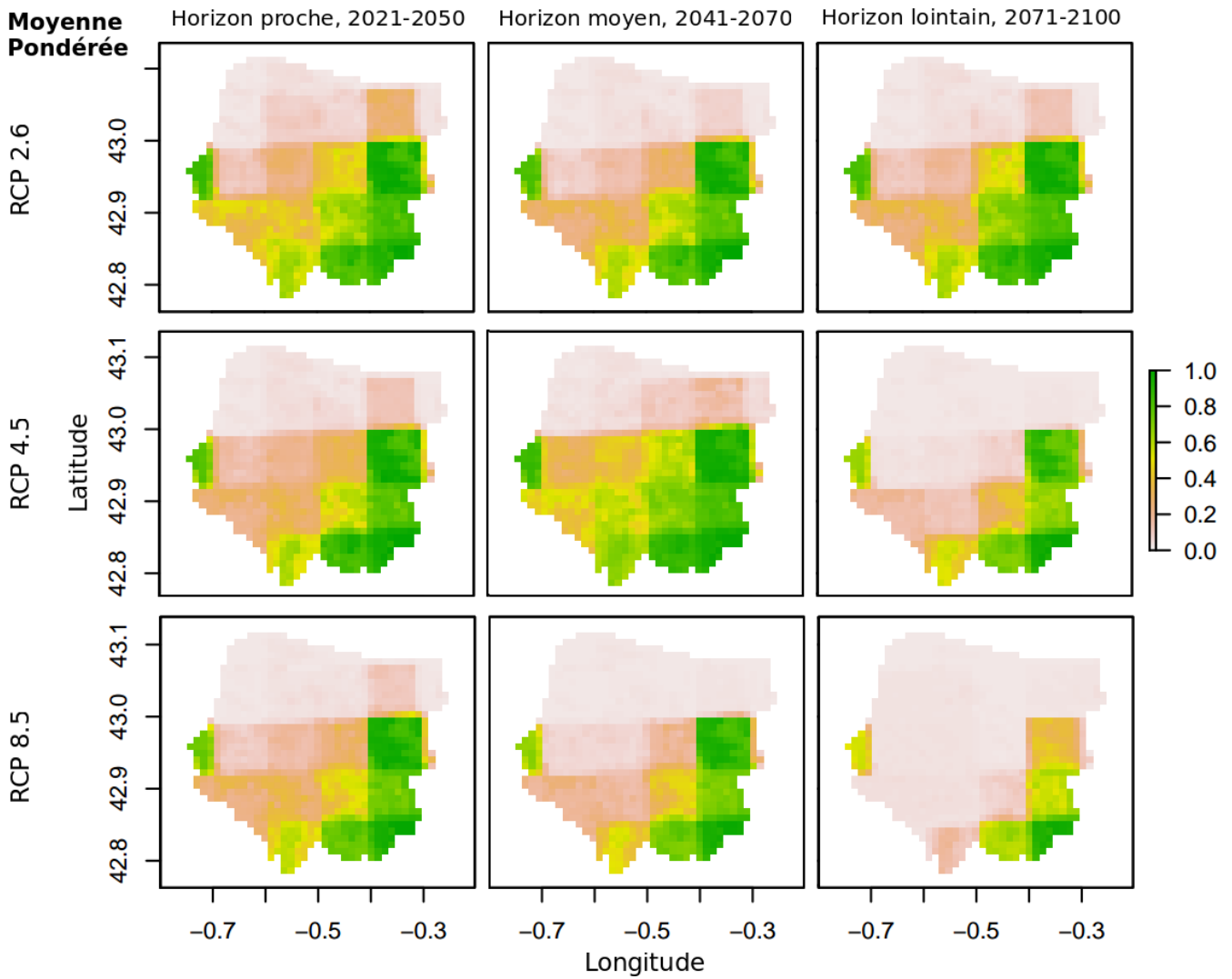
$$HR = HS \times \frac{101325}{psat \times (0.622 + HS)} \times 100 \quad (A.1)$$

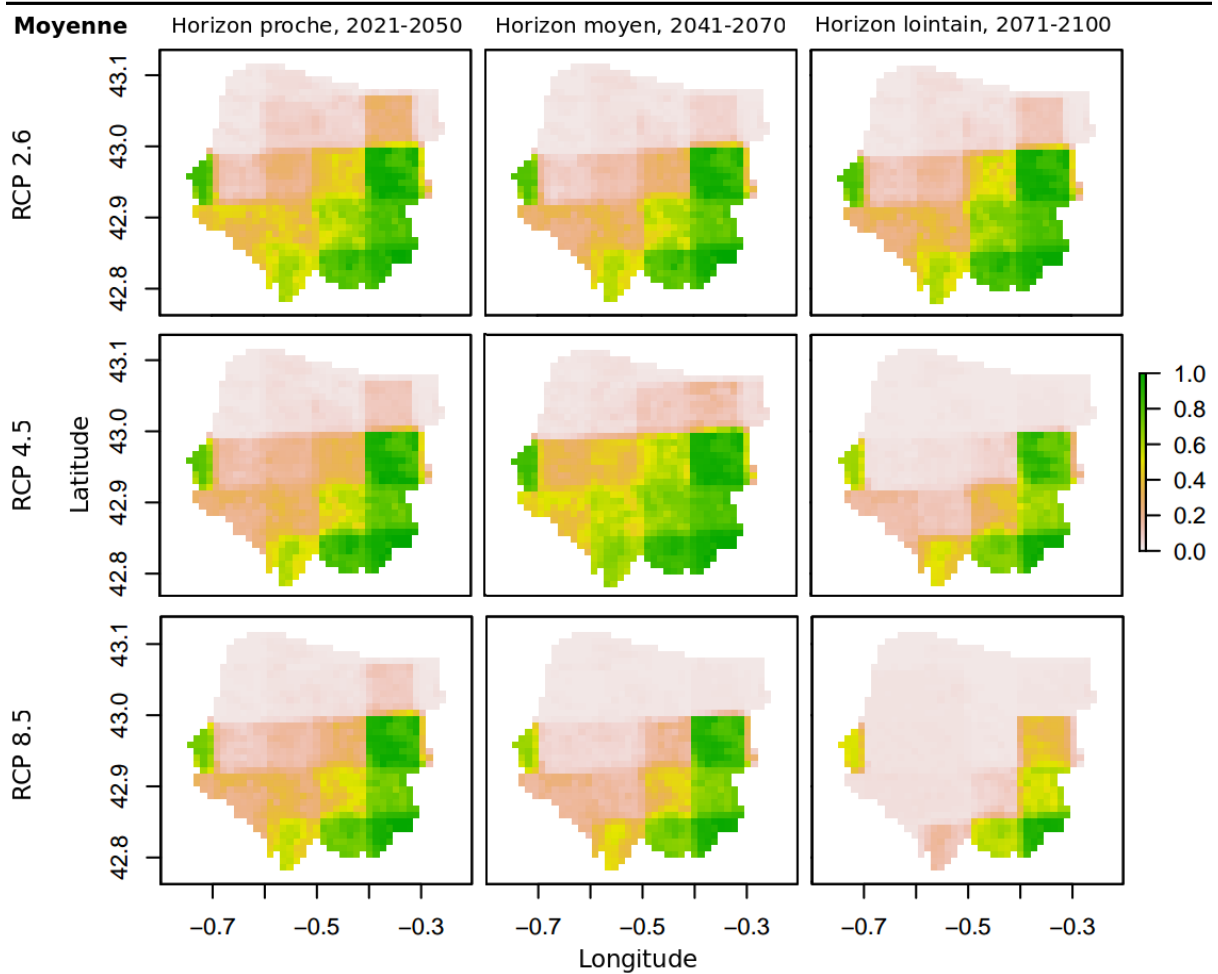
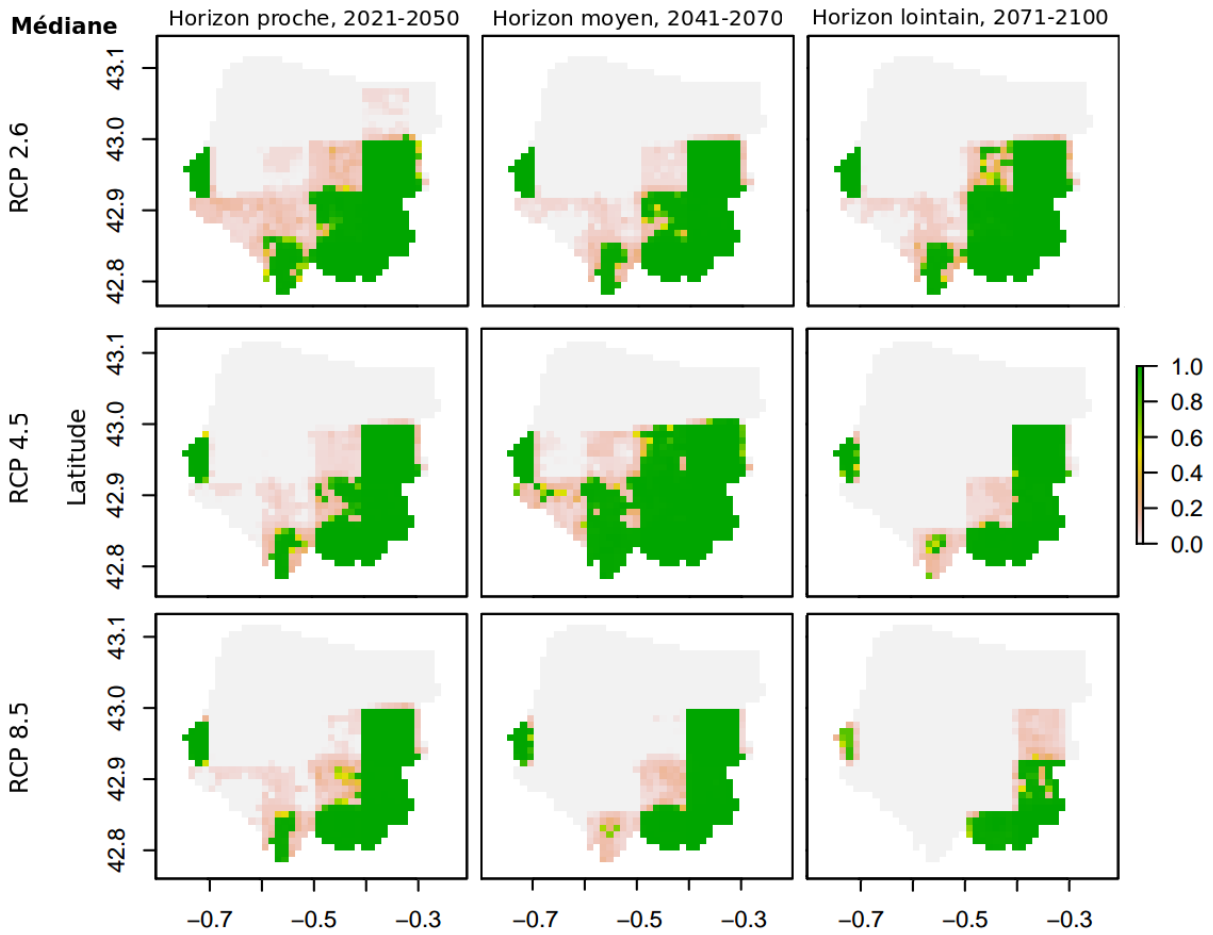
La pression en vapeur d'eau saturante, pour l'eau liquide, dépend de la température de l'air et de l'altitude (Huang, 2018). Elle est d'abord calculée selon la température, puis corrigée par l'altitude.

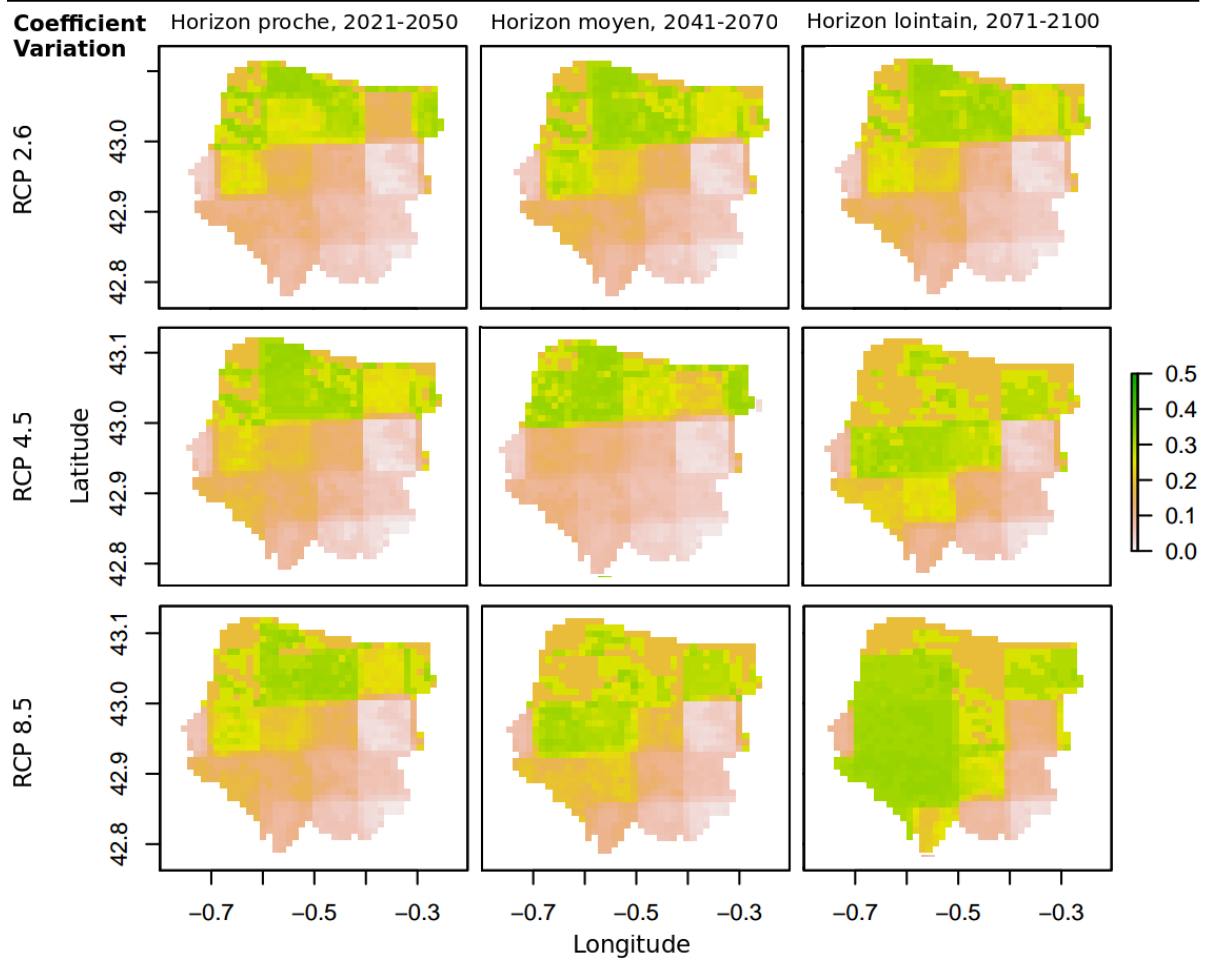
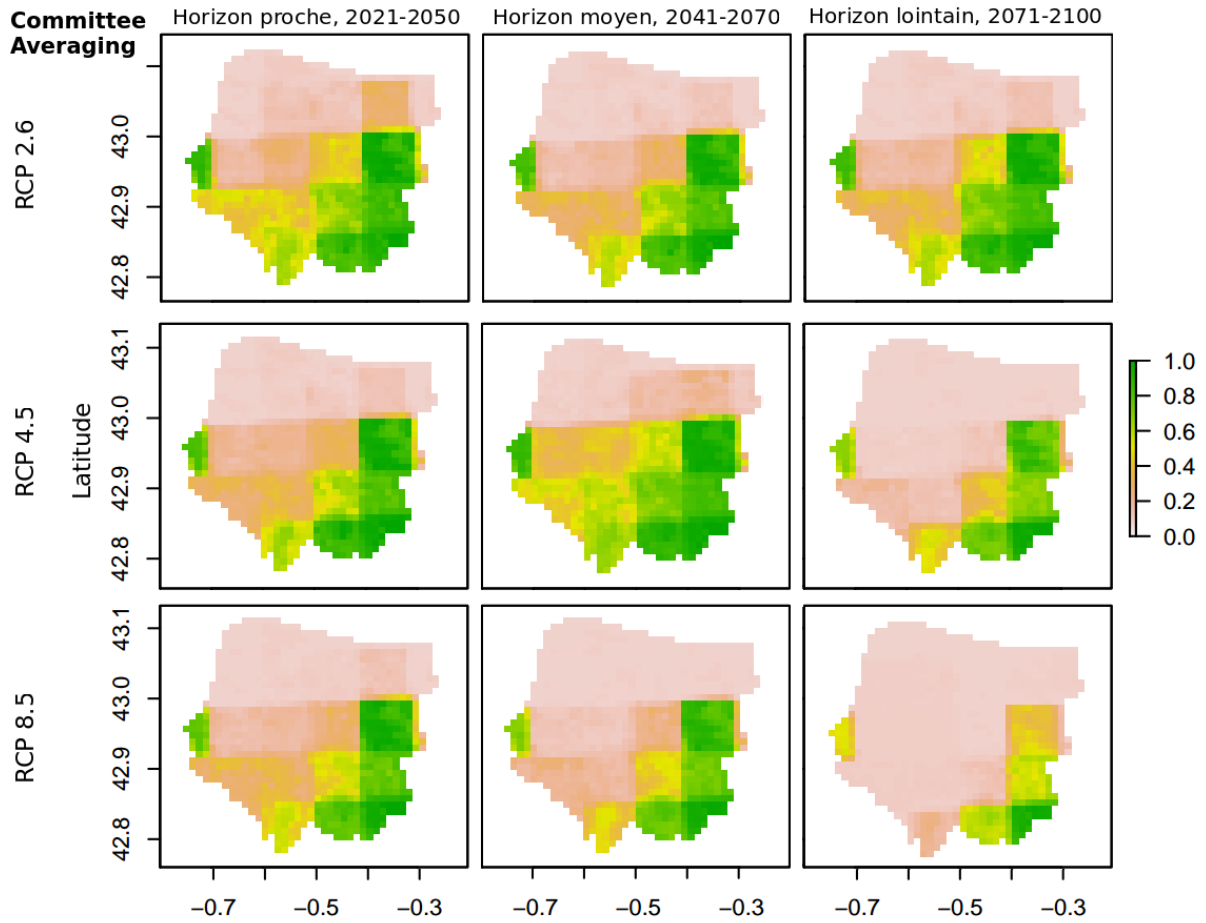
$$\begin{aligned} psatraw &= \frac{\exp(34.494 - \frac{4924.99}{t+237.1})}{(t+105)^{1.57}} \\ pression &= 101325 \times (1 - 0.0065 \times \frac{Alti}{288.15})^{5.255} \\ f &= 1.00071 * \exp(0.000000045 \times pression) \\ psat &= psatraw \times f \end{aligned} \quad (A.2)$$

Les valeurs au dessus de 100% ont été bornées à 100% pour permettre le calcul du point de rosée.

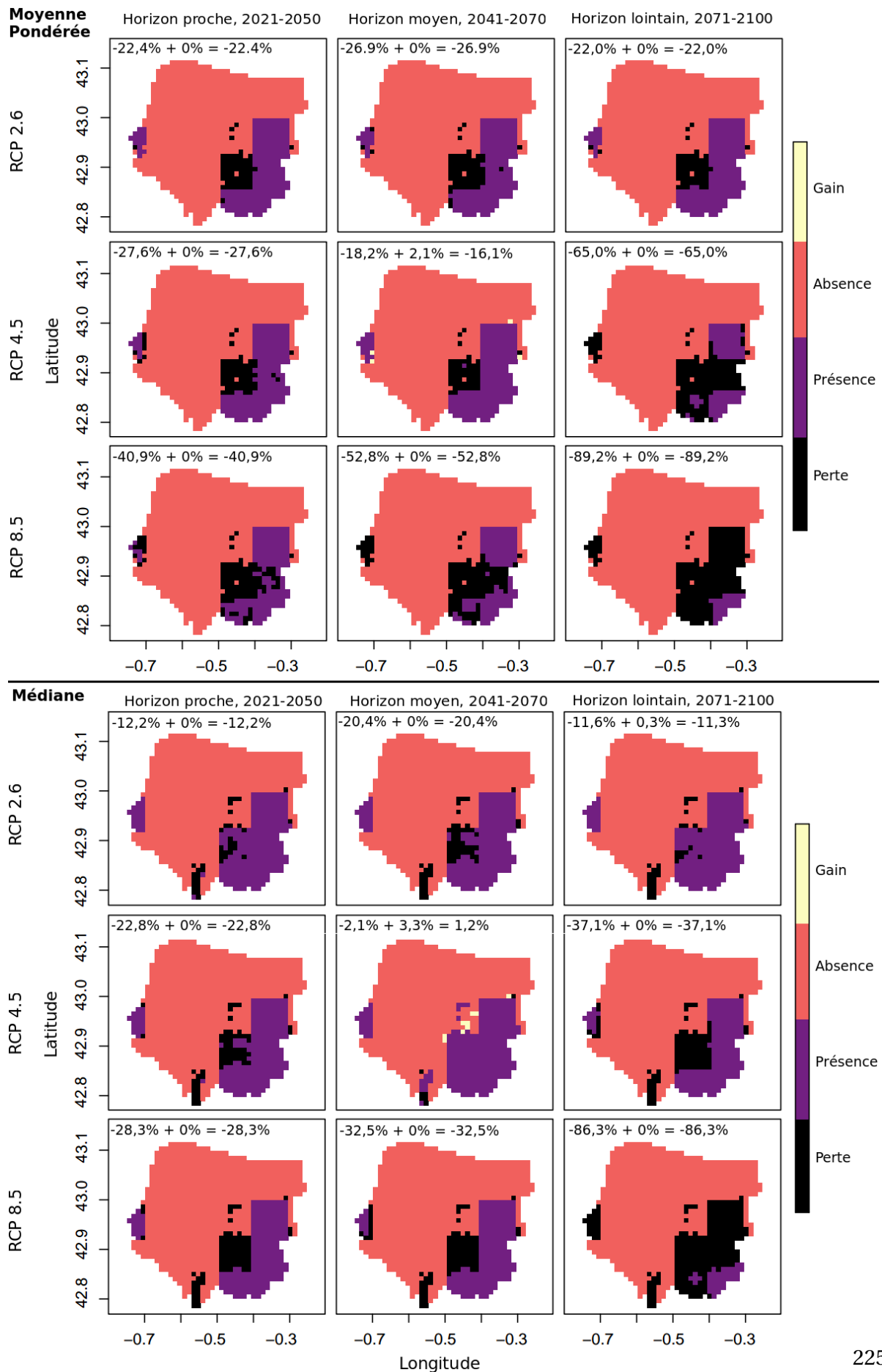
## B Projections futures du Lézard de Bonnal





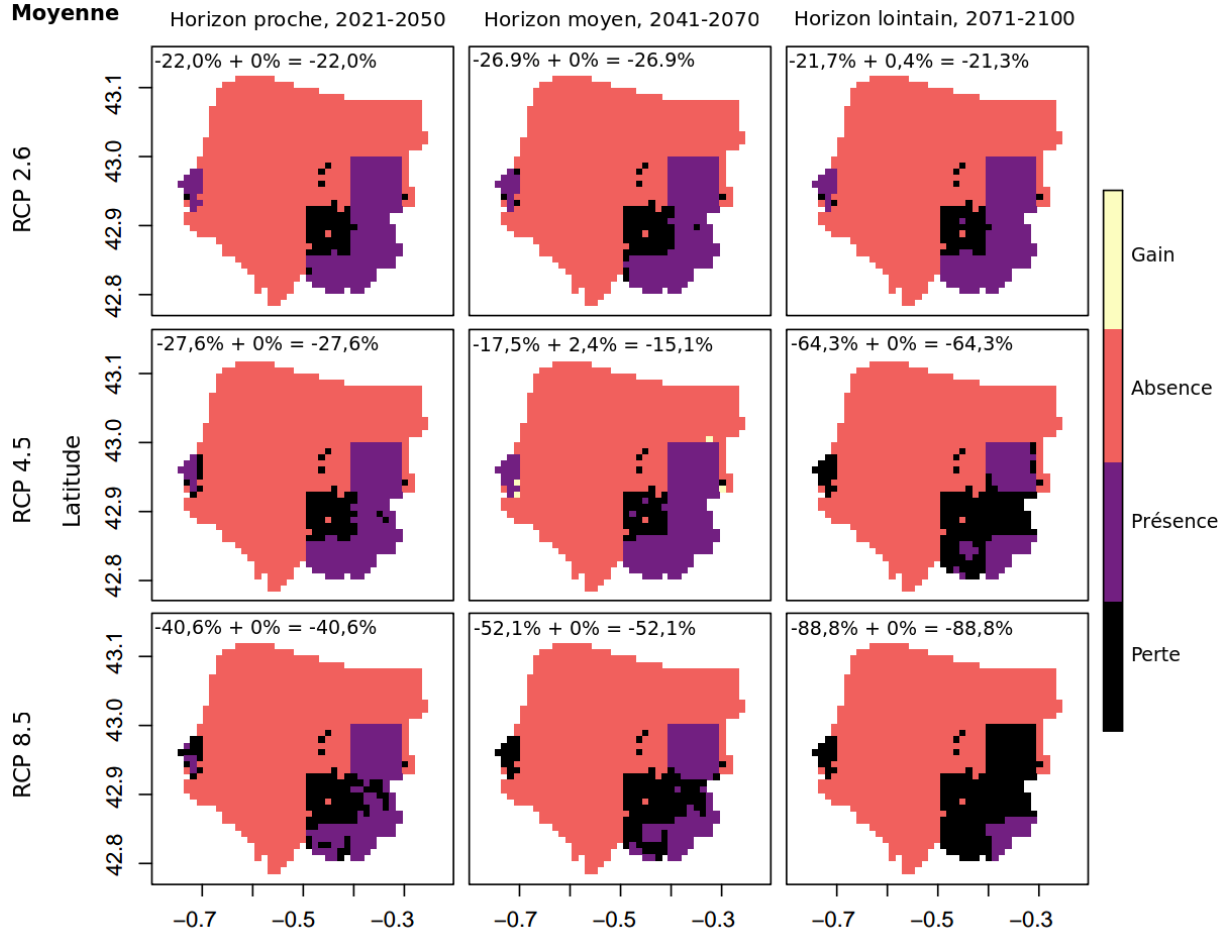


## C Changement de répartition du Lézard de Bonnal





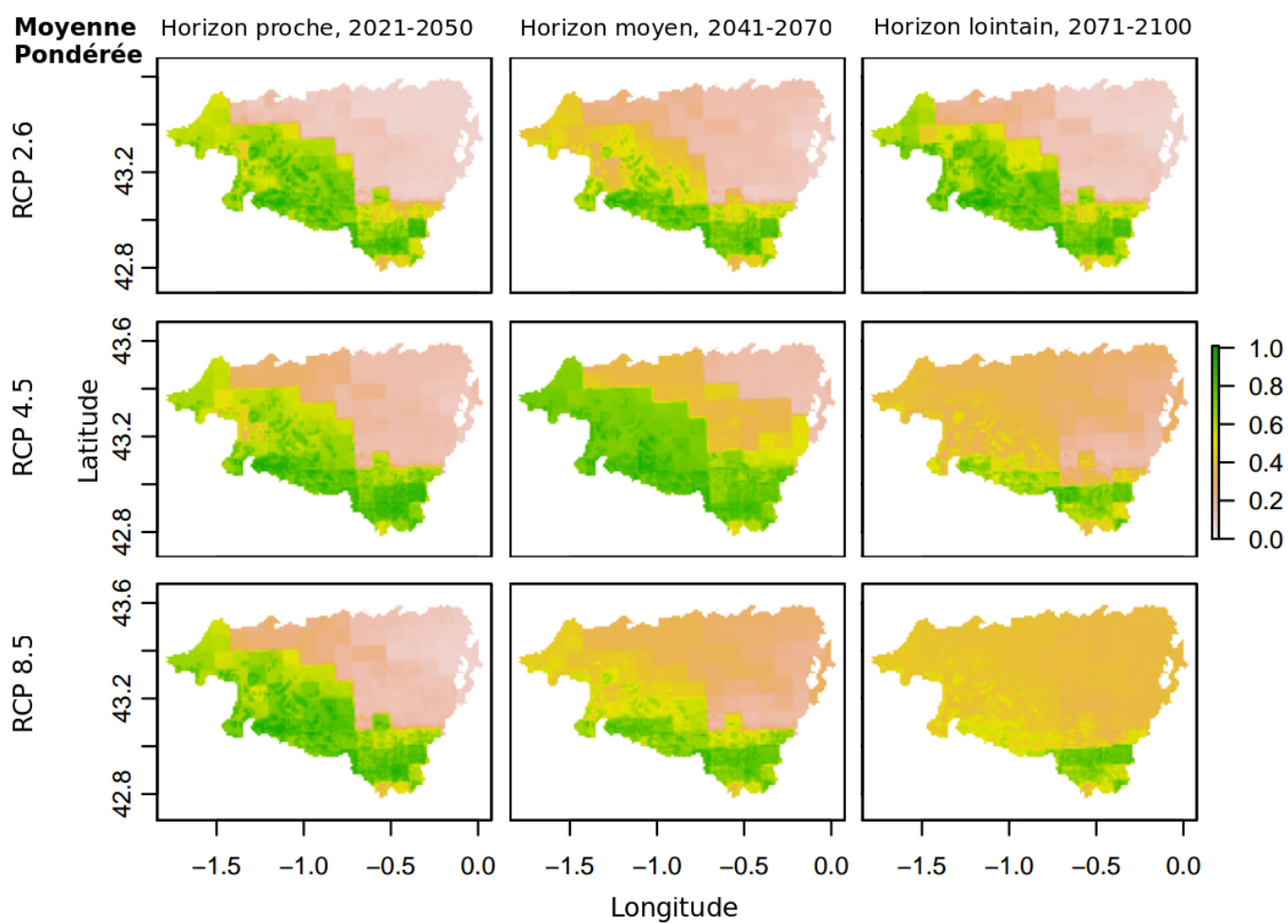
**Moyenne**

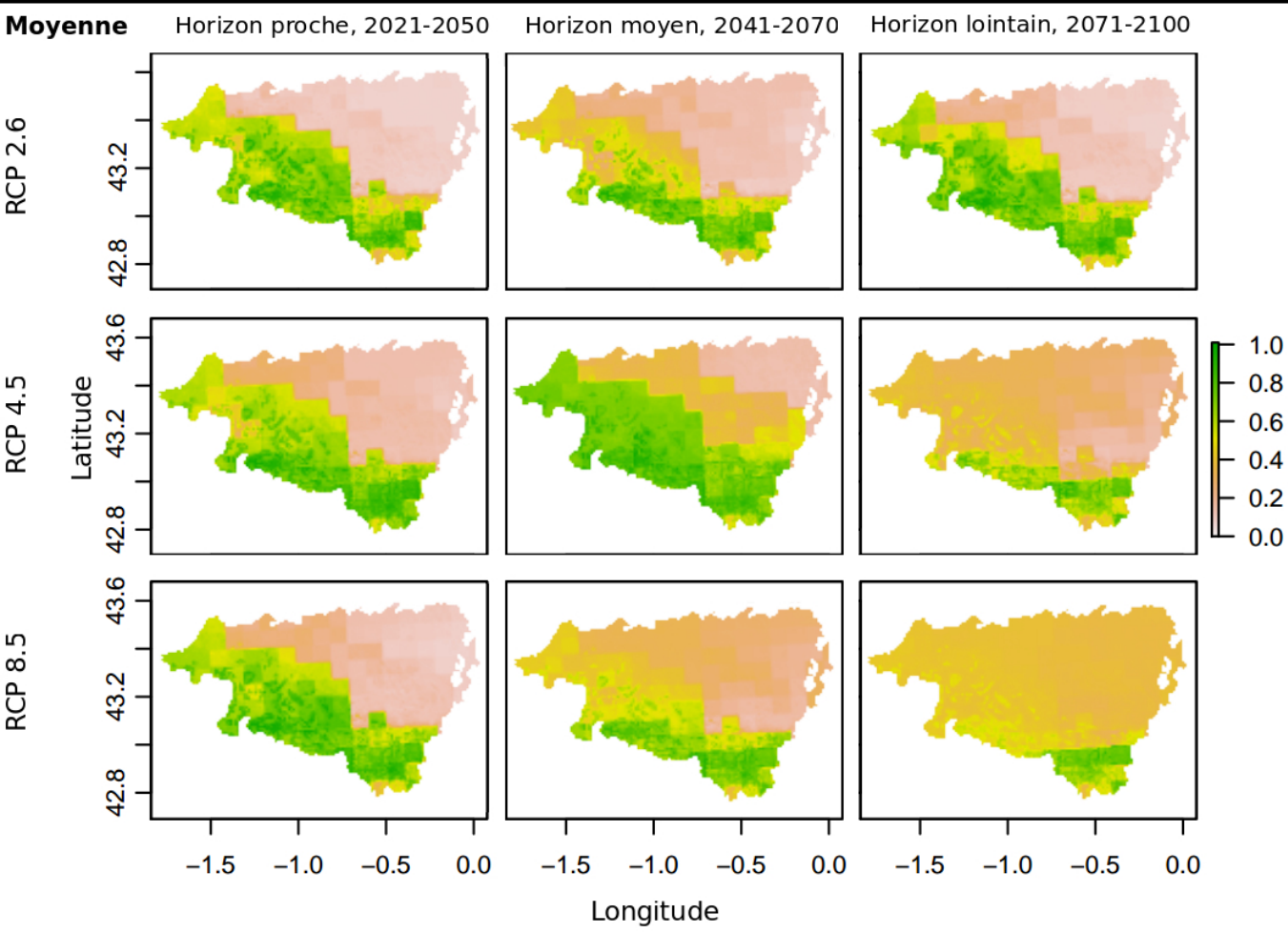
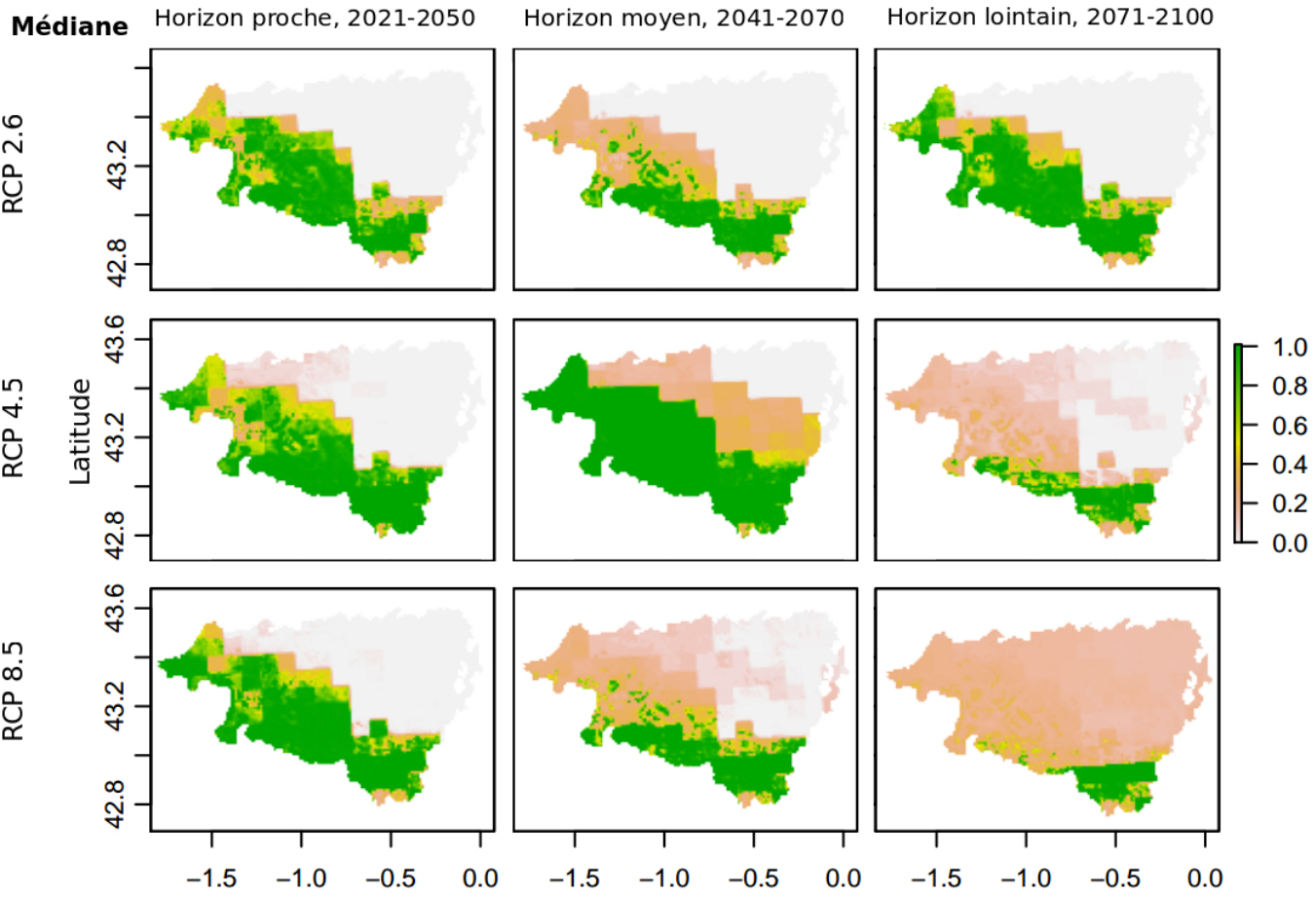


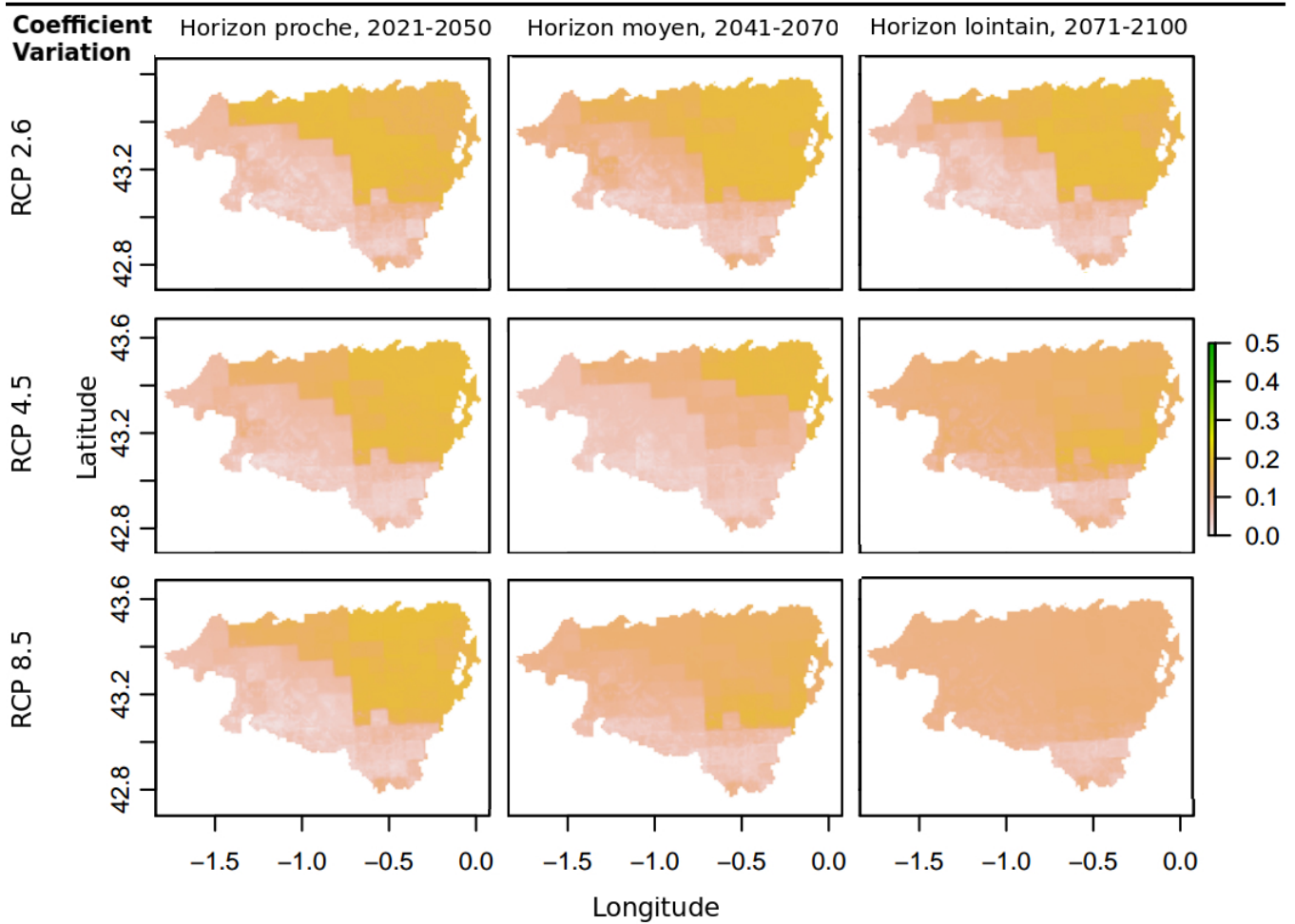
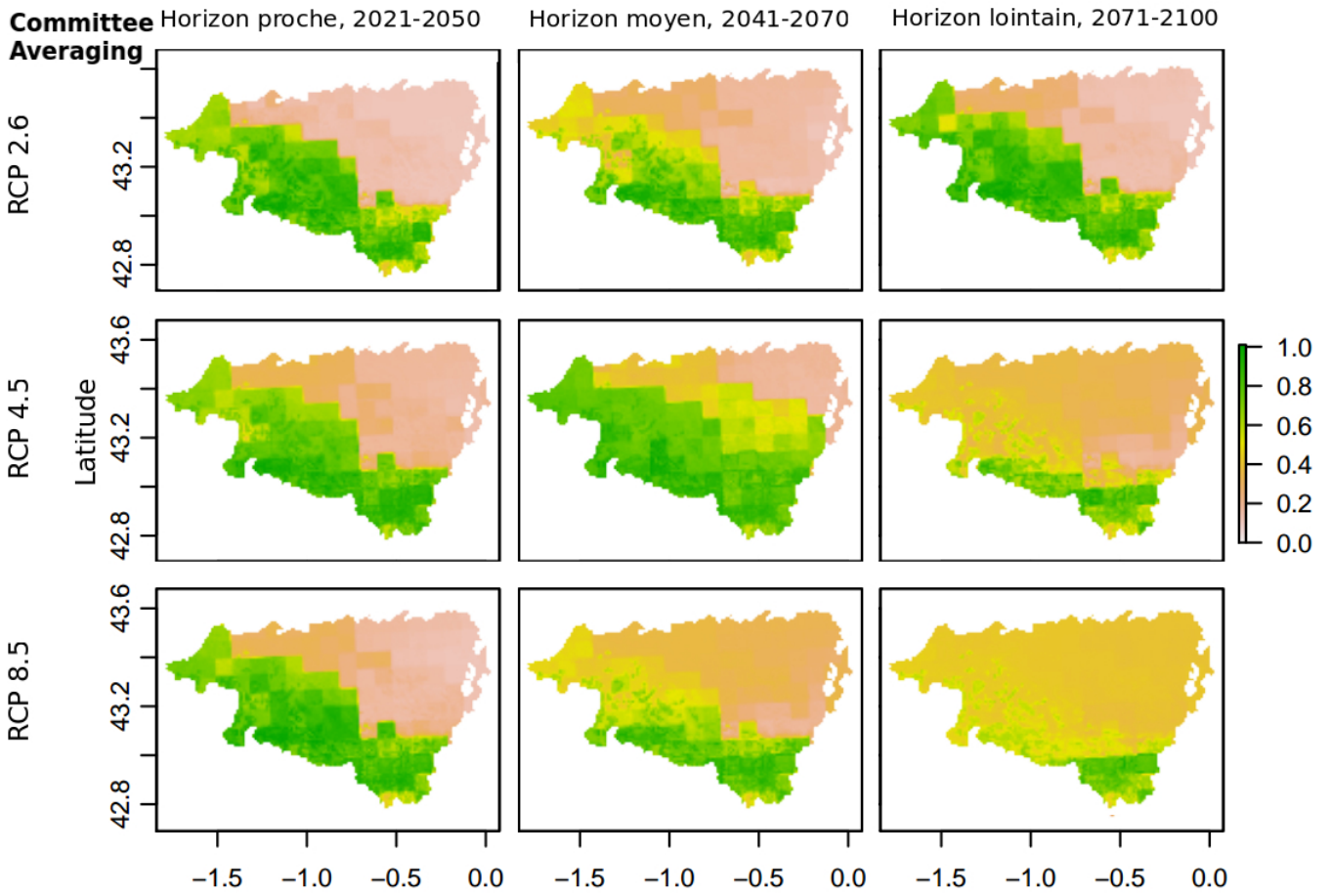
**Committee Averaging**



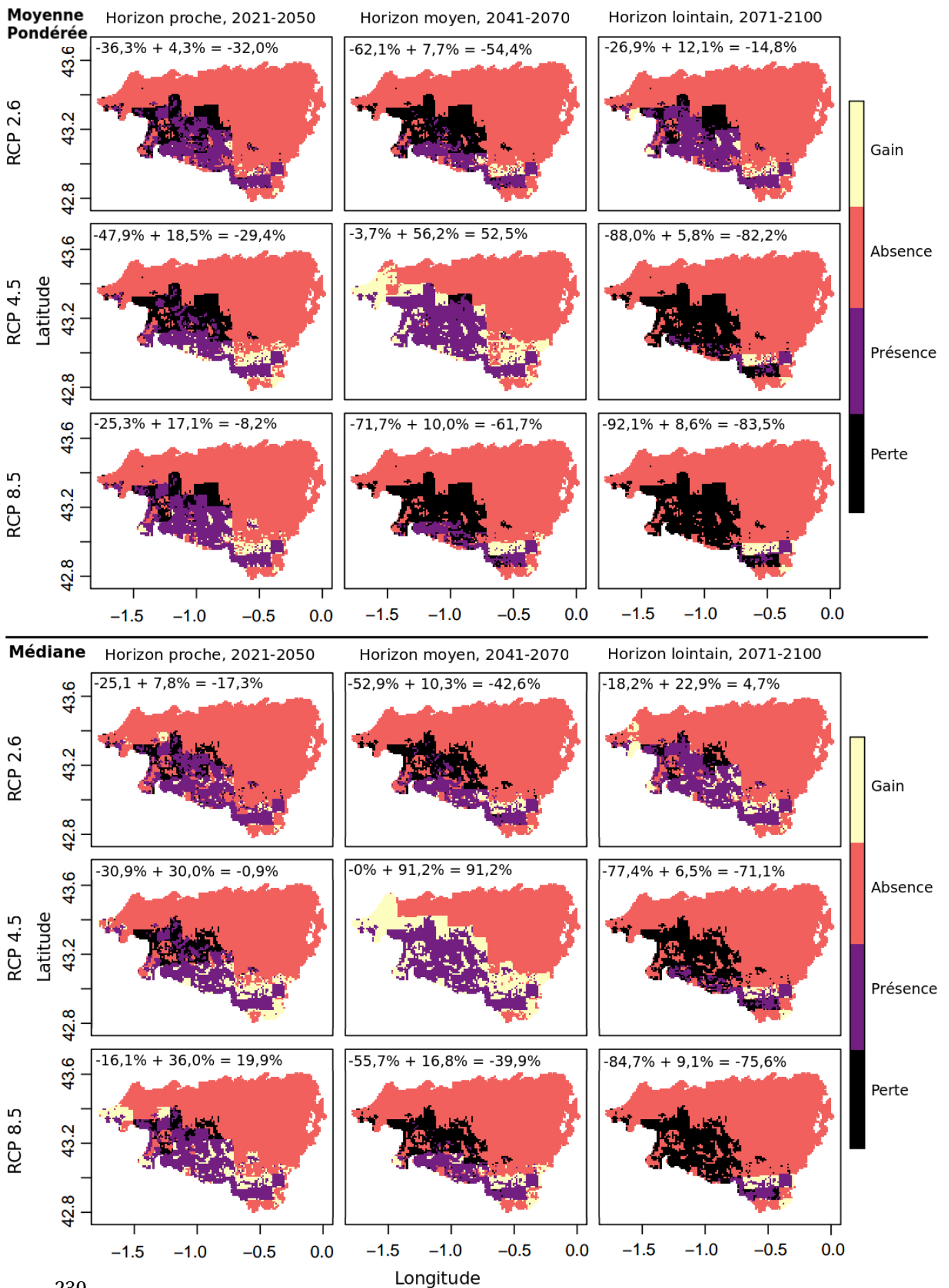
## D Projections futures du Lézard catalan

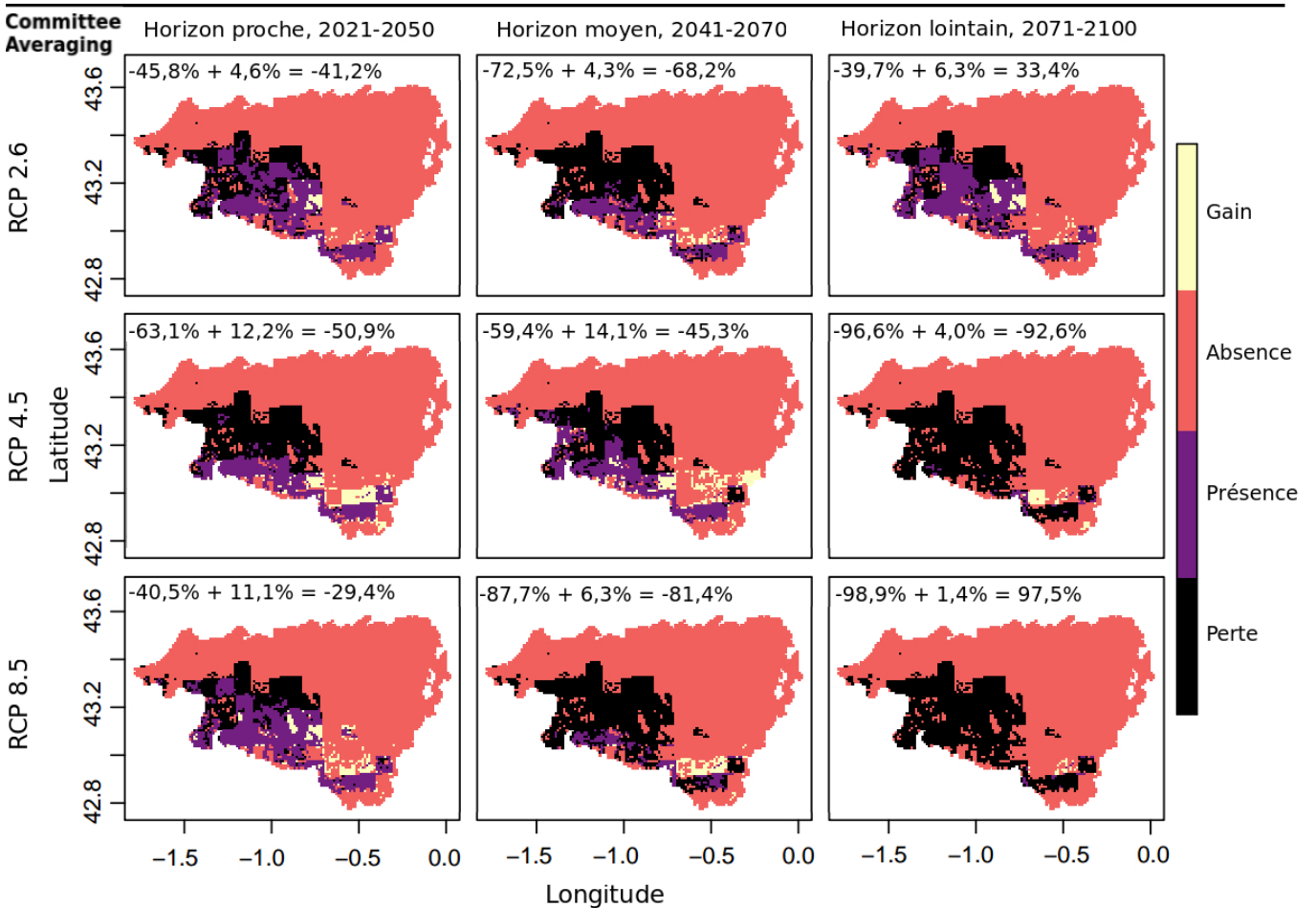
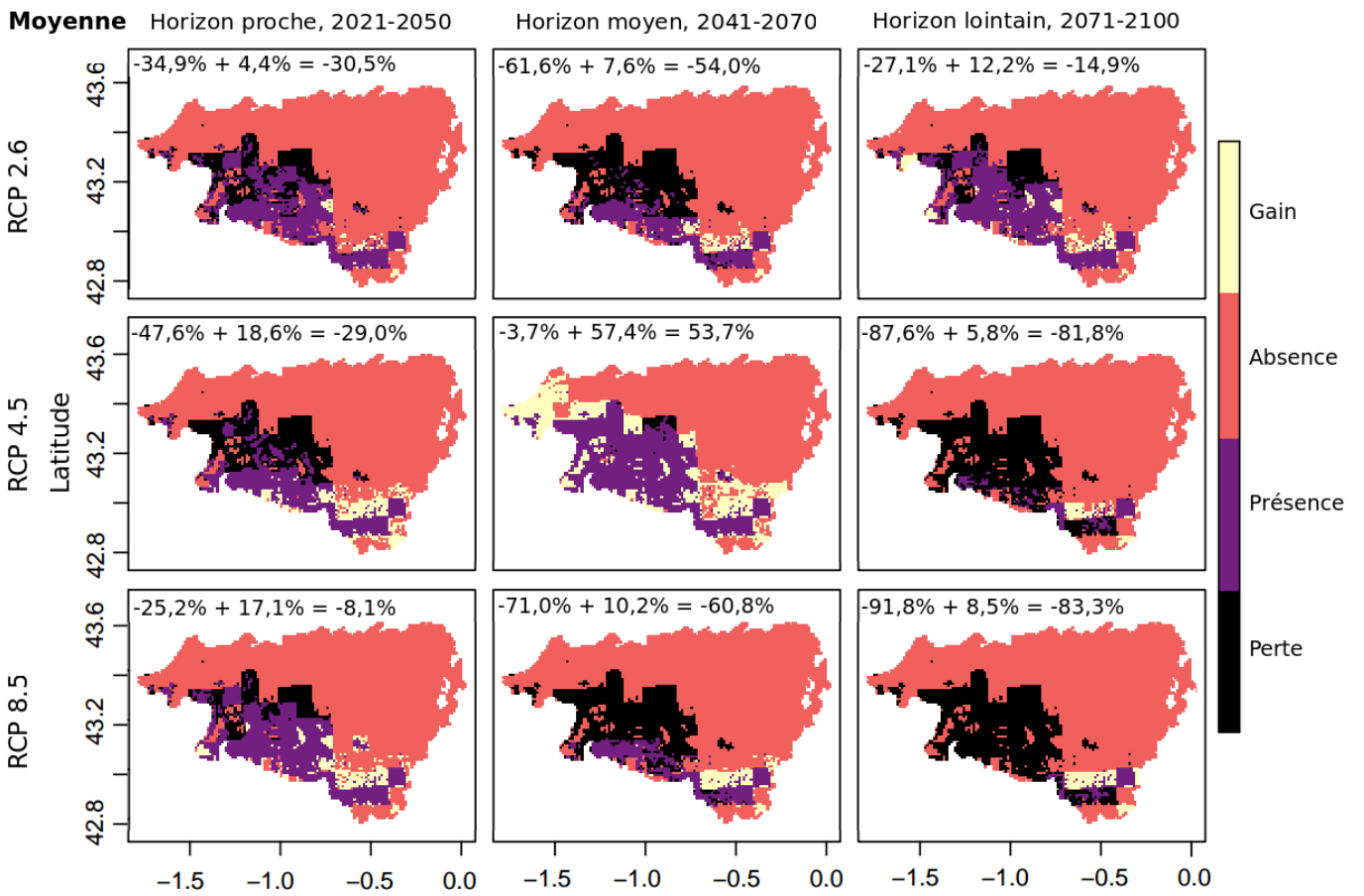




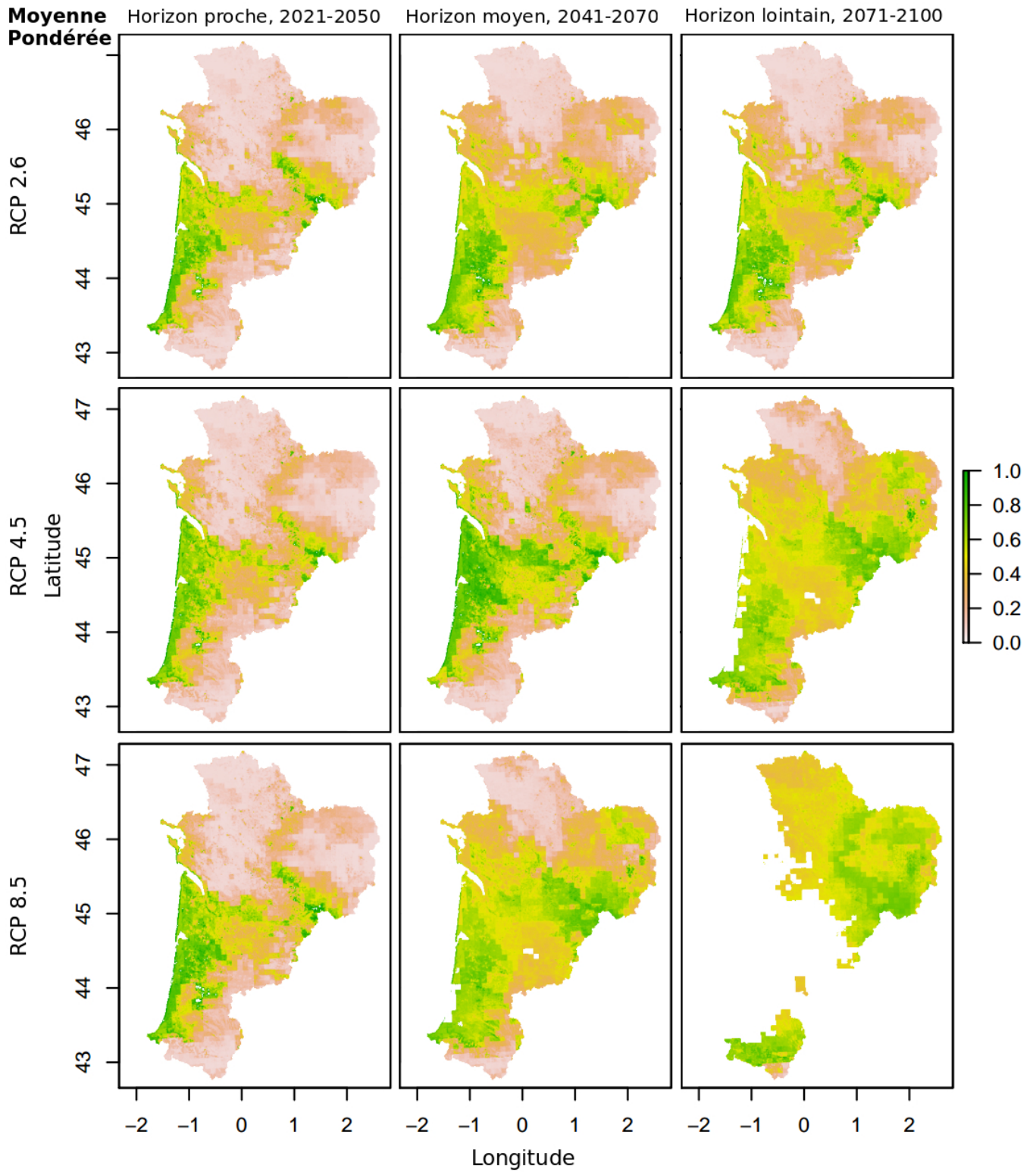


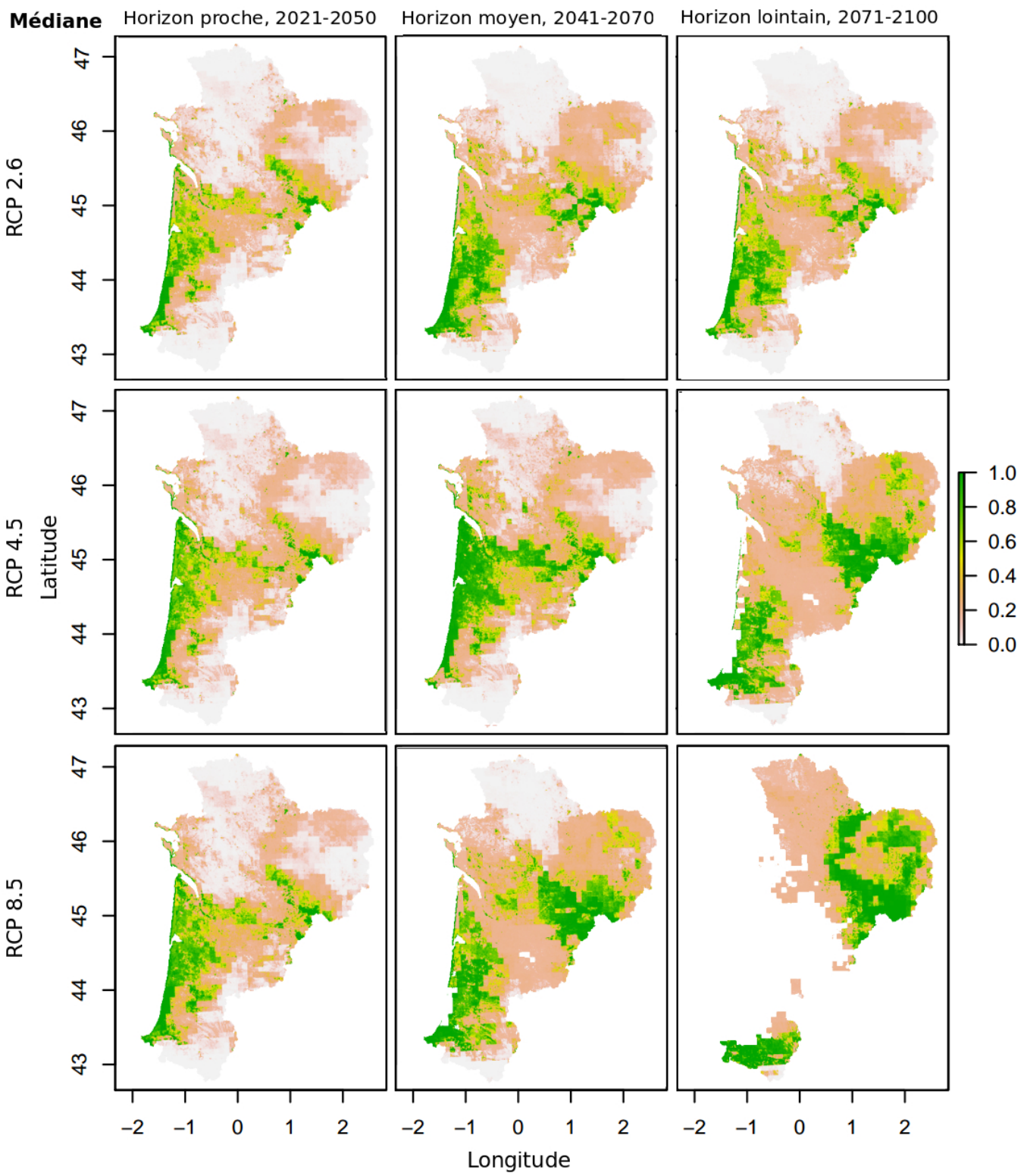
## E Changement de répartition du Lézard catalan





## F Projections futures du Lézard Ocellé





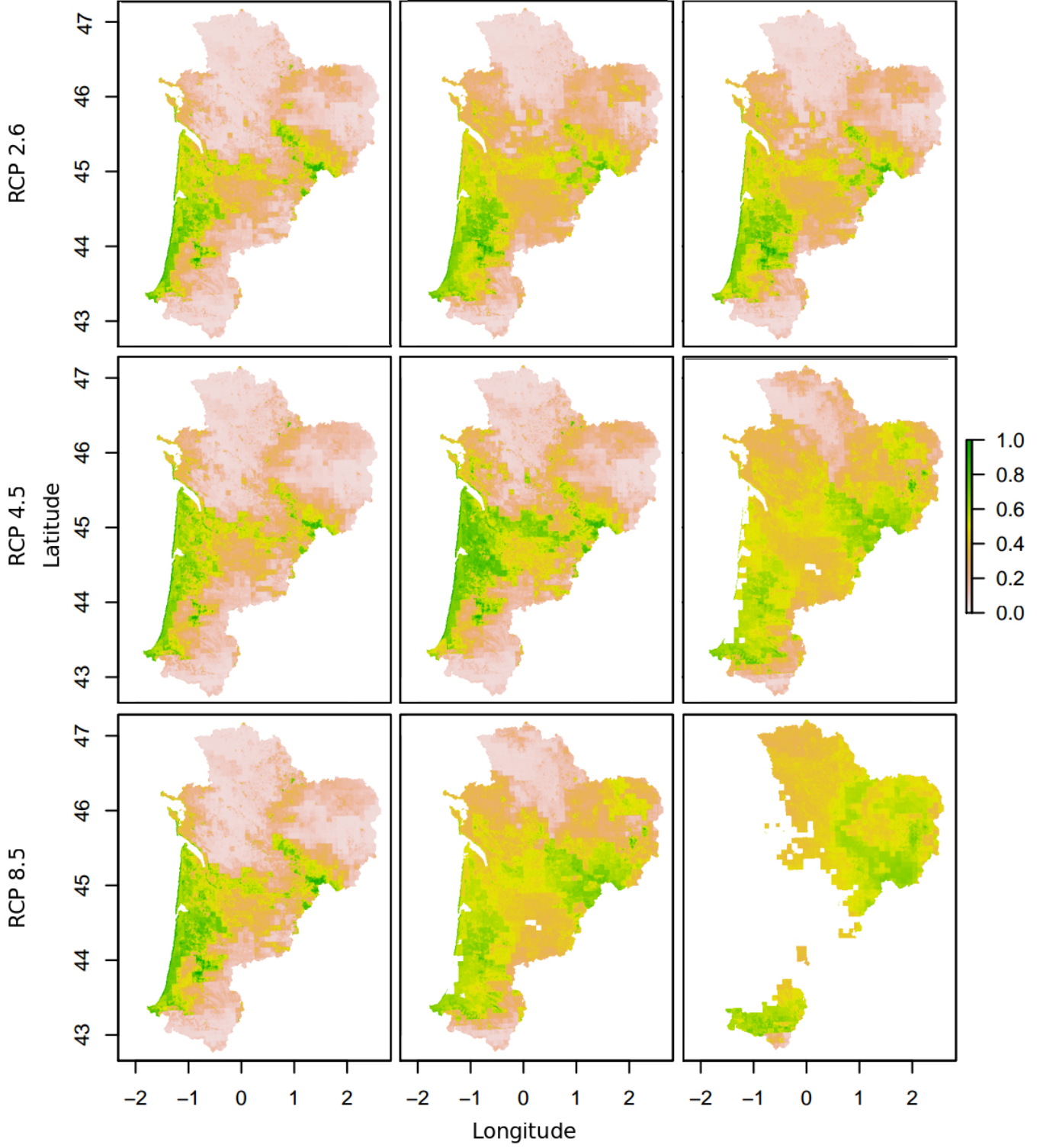


**Moyenne**

Horizon proche, 2021-2050

Horizon moyen, 2041-2070

Horizon lointain, 2071-2100

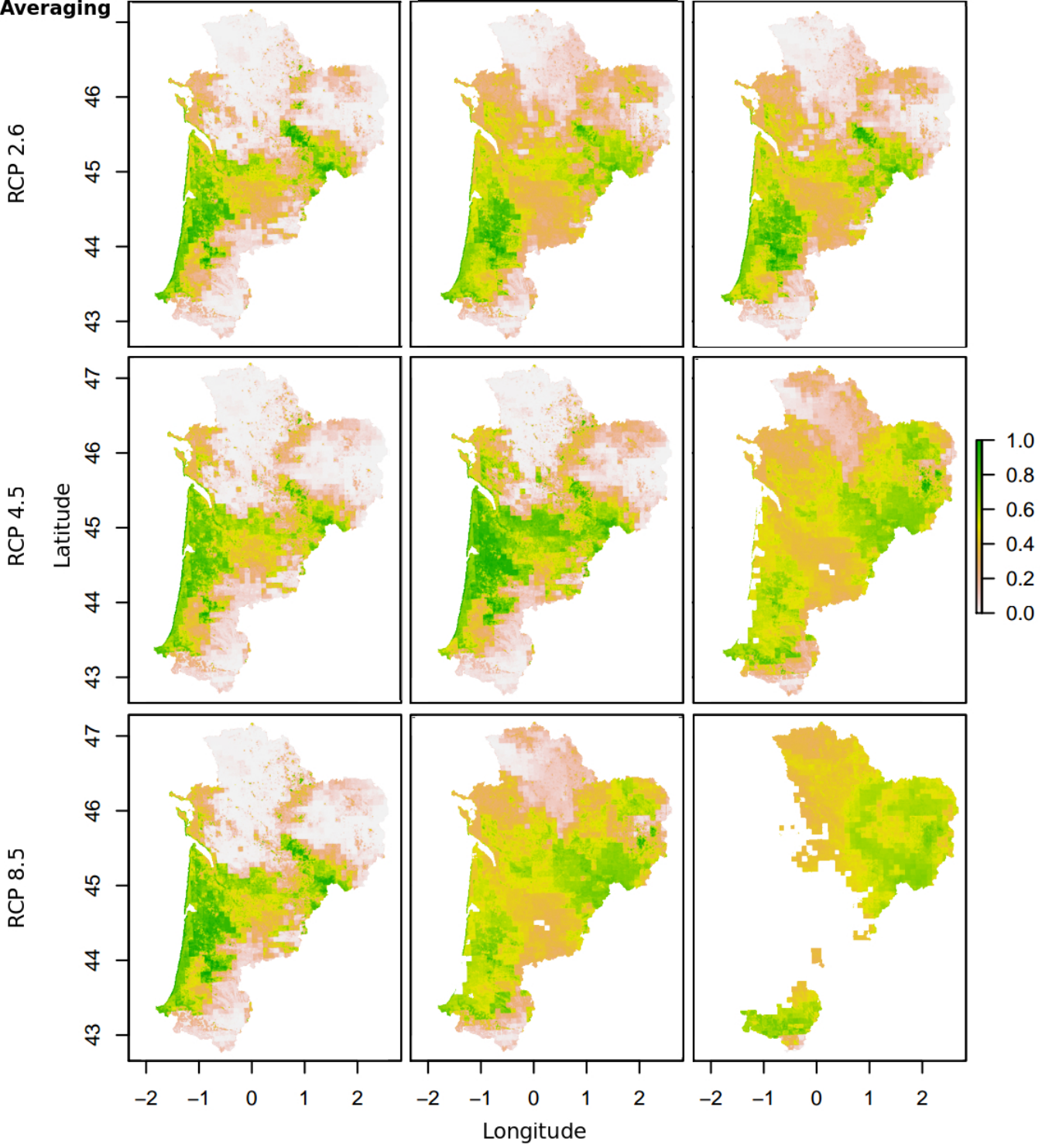


**Committee Averaging**

Horizon proche, 2021-2050

Horizon moyen, 2041-2070

Horizon lointain, 2071-2100

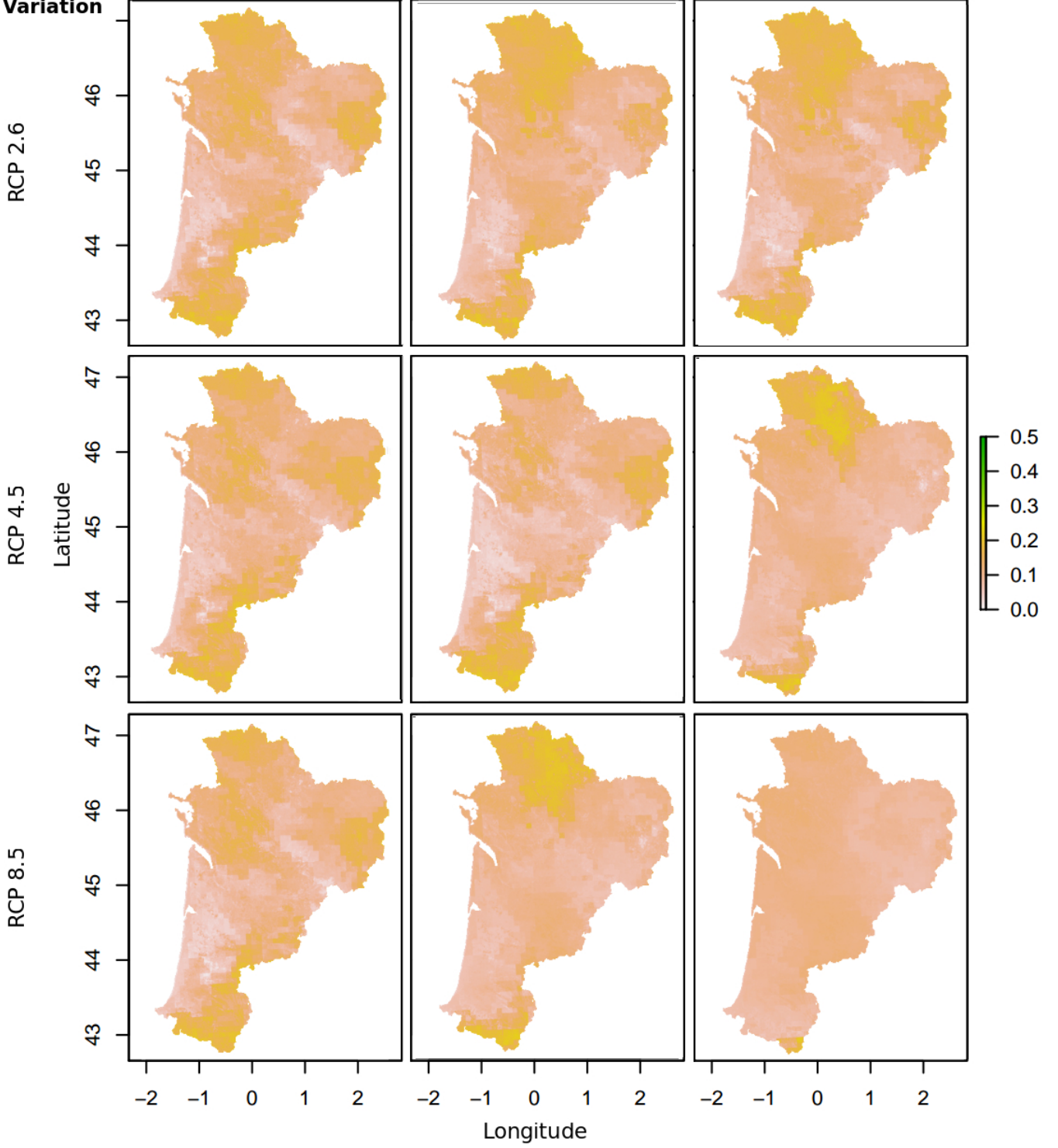


**Coefficient  
Variation**

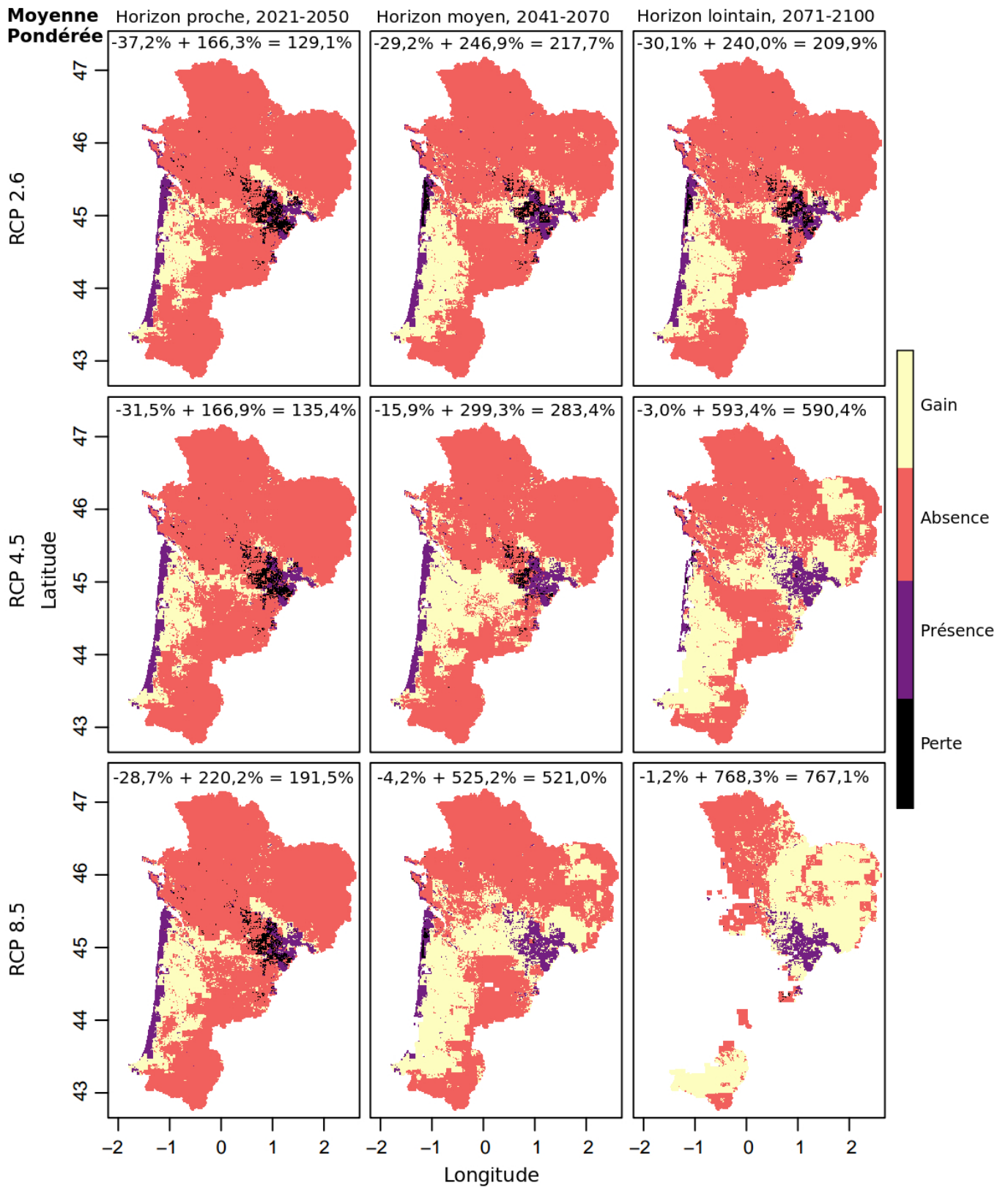
Horizon proche, 2021-2050

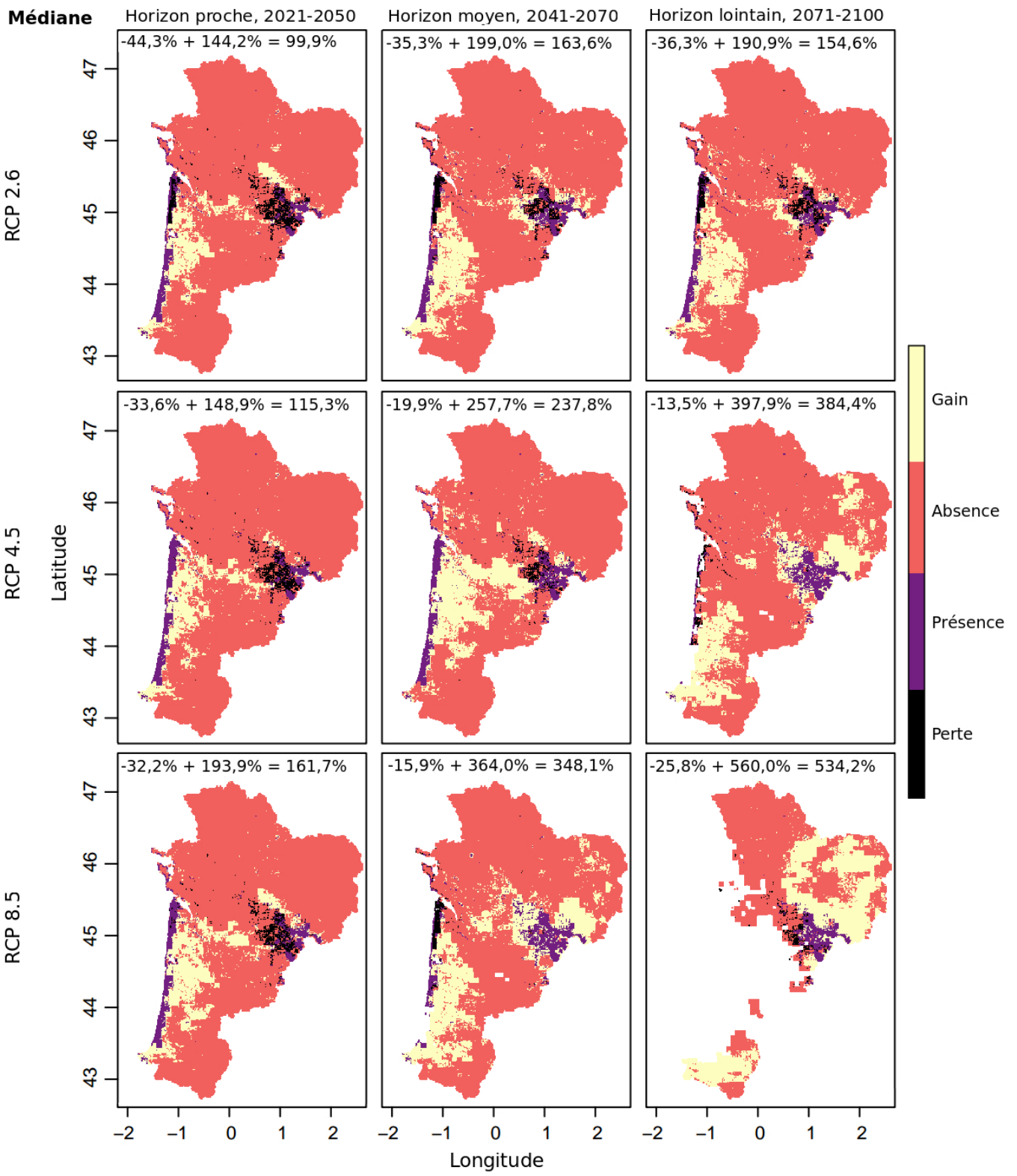
Horizon moyen, 2041-2070

Horizon lointain, 2071-2100

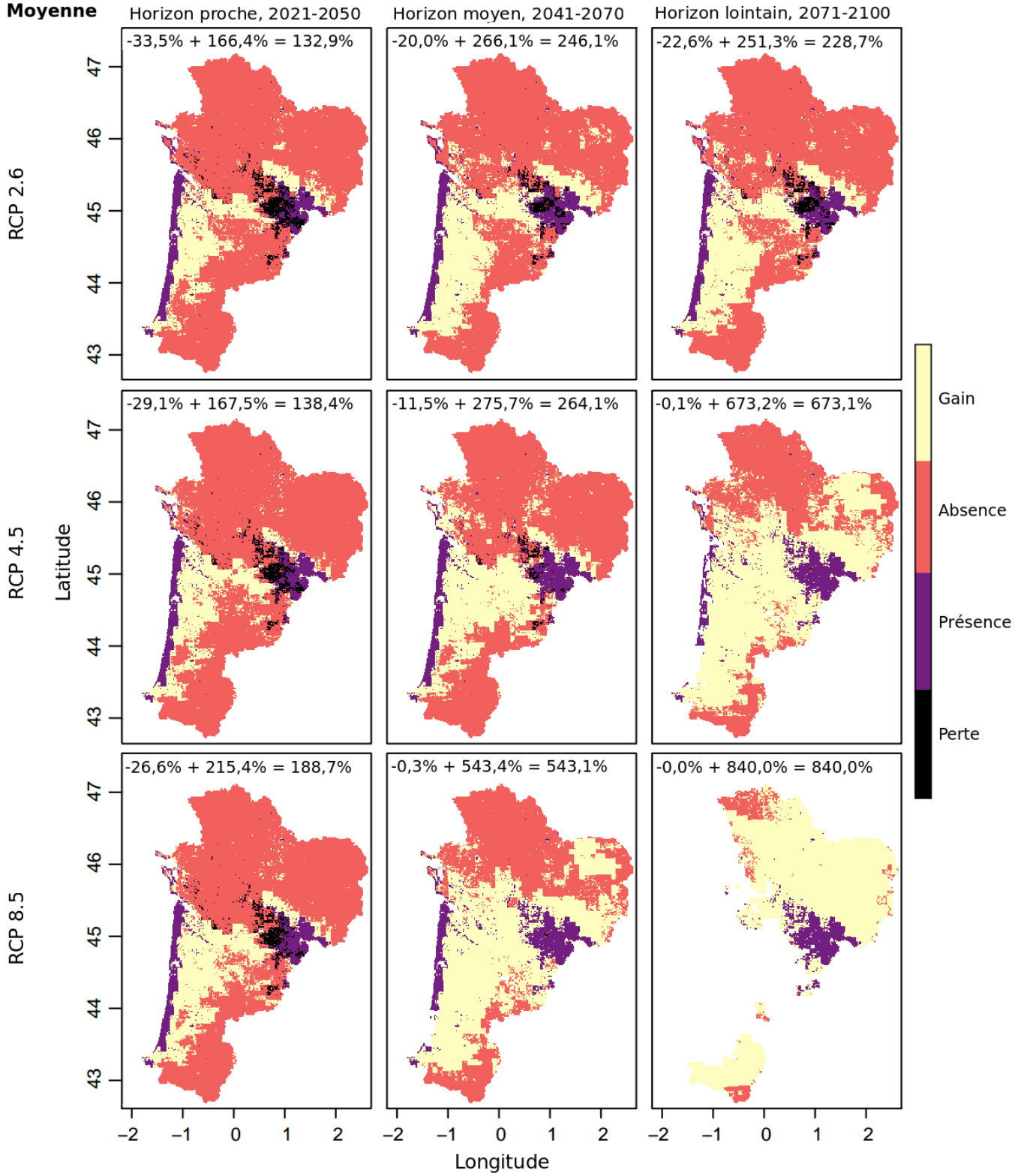


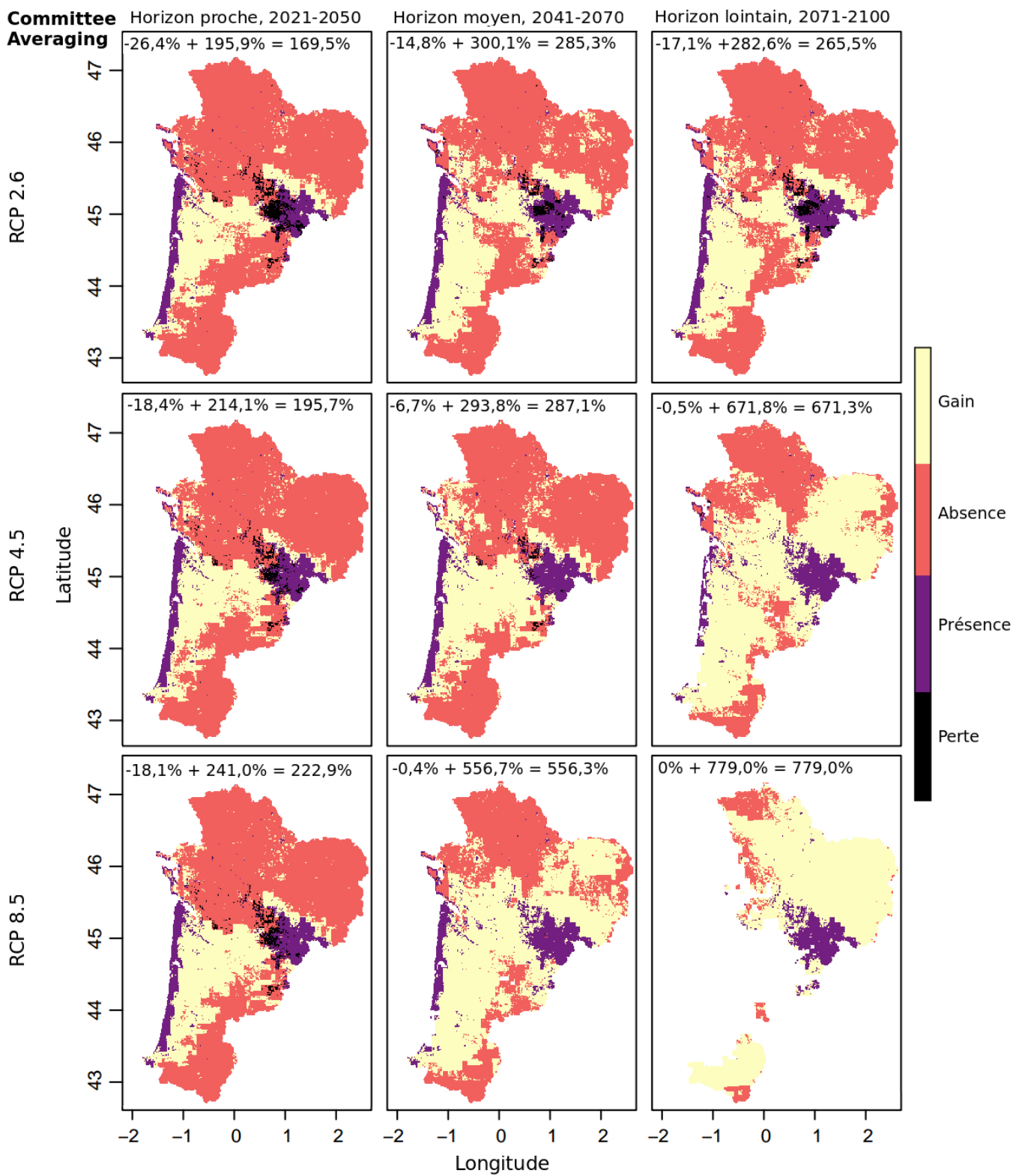
## G Changement de répartition du Lézard Ocellé





**Moyenne**





## H Programme informatique pour la mise en forme et le contrôle qualité de données

### Vers la mise en place d'une estimation d'une probabilité d'activité à partir de l'utilisation opportuniste des estimations d'abondance : l'étape de la mise en forme et du contrôle qualité des données de terrain

Cette annexe présente un développement connexe au travail de thèse. Initialement non planifié, le développement d'une méthode automatisée s'est présentée comme une nécessité lorsqu'il a paru novateur d'utiliser les résultats obtenus dans d'autres volets du programme les Sentinelles du Climat. Outre l'intérêt de connecter des volets en apparence indépendants d'un même programme de recherche, le développement proposé offre une généricité telle qu'elle fait l'objet d'un article accepté dans la revue *NATURAE*. Ce développement méthodologique sert à générer de façon automatique les données formatées utilisées dans le chapitre 3 et dans la publication, qui sera prochainement soumise à *Journal of Thermal Biology* (Activity probability as a function of body temperature from abundance modelling estimates, Hugon, Liquet, Berroneau, Miles et D'Amico).

Dans le cadre du programme les Sentinelles du Climat ([www.sentinelles-climat.org](http://www.sentinelles-climat.org)), l'association Cistude Nature réalise des suivis annuels diversifiés (abondance, détection / non-détection, présence...), sur différentes espèces pour modéliser les variables d'état utiles (ici, l'estimation de leur abondance au cours du temps). La modélisation de l'abondance requière un suivi réplicatif spatialement et temporellement, ce qui conduit à l'acquisition d'un grand nombre de données. Ces données sont stockées dans des fichiers, souvent non utilisables directement pour les analyses. De plus, le stockage des données peut être erroné – données absentes, erreurs de saisies par exemple.

Afin de faciliter la mise en œuvre de l'estimation de l'abondance des espèces, il était pertinent de produire un programme informatique qui gérait la mise en forme des données et leur contrôle qualité. Au cours de ma thèse, cette opportunité s'est présentée lors d'échanges avec un informaticien, Xavier NAVARRO, qui souhaitait proposer un projet informatique à des étudiants de Licence 1 en section Informatique, parcours « Numérique pour les environnements connectés », notamment Gabriel DAS NEVES RODRIGUES et Matt RODRIGUEZ. A l'issue de cette collaboration, qui s'est déroulée sur approximativement deux mois en 2020, nous proposons un programme informatique adapté à ce besoin, si fréquent en écologie, et pourtant très souvent fastidieusement réalisé à la main. Le programme réalise en quelques minutes ce qui prendrait plusieurs heures, voire jours manuellement. Il assure le traitement homogène et reproductible de mise en forme et contrôle qualité. Son développement *via* la méthode agile permet, entre autre, de visualiser chaque étape de formatage et de nettoyage, et donc de l'adapter facilement à d'autres jeux de données. Pour faciliter sa ré-appropriation, nous avons déposé des fichiers exemples et l'intégralité du programme dans le dépôt GitHub [DataFormatting](#).

Ce développement collaboratif sera prochainement publié dans *NATURAE*, une revue évaluée par les pairs. Cette revue à "caractère scientifique et technique, a pour objectif de favoriser le partage des connaissances sur la biodiversité terrestre et marine et sur le patrimoine géologique ainsi que celles sur les problématiques de gestion". Les lecteurs, Jocelyn CHAMPAGNON et Clément CALENGE, ont souligné la pertinence d'une



telle production dans le contexte très fréquent de la modélisation en écologie, avec des jeux de données de taille croissante. Ils indiquent que l'utilisation d'un programme informatique permet le traitement rigoureux des données récoltées sur le terrain. De plus, un informaticien est rarement disponible auprès d'écologues pour répondre aux problématiques de mise en forme et de nettoyage rencontrées. Ainsi, le programme informatique se distingue pour son accessibilité, qui permettra sa ré-utilisation par une personne non initiée. Le programme a été codé sous Visual Basic pour faciliter sa prise en main par des non-utilisateurs du logiciel R, afin d'être accessible au plus grand nombre. Nous pensons notamment aux petites structures – souvent associatives – qui réalisent majoritairement les suivis sur le terrain et se questionnent sur l'analyse de leurs données; dans notre cas d'étude, l'association Cistude Nature.

**Mise en forme et contrôle qualité de données, l'informatique au service de l'écologie.**

**Data Formatting and Quality Control, Computing for Ecology**

Florèn HUGON<sup>1</sup>, Xavier NAVARRO<sup>2</sup>, Matt RODRIGUEZ<sup>3</sup>, Gabriel DAS NEVES<sup>3</sup>,  
Matthieu BERRONEAU<sup>4</sup>, Frank D'AMICO<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université Pau et Pays Adour / E2S UPPA, Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications de Pau - LMAP, UMR CNRS 5142, UFR des Sciences et Techniques de la Côte basque, Allée du Parc Montaury, 64600 Anglet, France / [floren.hugon@univ-pau.fr](mailto:floren.hugon@univ-pau.fr),  
[frank.damico@univ-pau.fr](mailto:frank.damico@univ-pau.fr)

<sup>2</sup> Université Pau et Pays Adour / E2S UPPA, Laboratoire d'Informatique - LIUPPA, UFR des Sciences et Techniques de la Côte basque, Allée du Parc Montaury, 64600 Anglet, France / [xavier.navarro@univ-pau.fr](mailto:xavier.navarro@univ-pau.fr)

<sup>3</sup> Licence 1 Numérique pour les Sciences du Vivant, Université Pau et Pays Adour / E2S UPPA, UFR des Sciences et Techniques de la Côte basque, Allée du Parc Montaury, 64600 Anglet, France / [matt.rodriguez@etud.univ-pau.fr](mailto:matt.rodriguez@etud.univ-pau.fr), [gabriel.das-neves-rodrigues@etud.univ-pau.fr](mailto:gabriel.das-neves-rodrigues@etud.univ-pau.fr)

<sup>4</sup> Cistude Nature, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan, France / [matthieu.berroneau@cisture.org](mailto:matthieu.berroneau@cisture.org)

*Auteur de correspondance* : HUGON Florèn, [floren.hugon@univ-pau.fr](mailto:floren.hugon@univ-pau.fr)

# I Protocole simplifié de mesure thermique rapide à distance

## Protocole simplifié de mesure thermique à distance et rapide (flash IR sampling) pour les lézards

F. D'Amico - 2018

### **Objectif :**

Évaluation rapide et simplifiée i/ de la température corporelle des Lézards en insolation et ii/ de la température du microhabitat sélectionné dans l'environnement disponible.

### **Description :**

Les Lézards (comme la plupart des ectothermes) peuvent atteindre leur température corporelle préférée ( $T_{pref}$ ) en sélectionnant dans leur environnement thermique immédiat certains microhabitats pour leurs caractéristiques thermiques. On ne sait pas dans quelle mesure la complexité structurelle de l'habitat fournit des microhabitats thermiques pour la thermorégulation (e.g. Goller, Goller, & French 2014)) mais ce genre d'informations permet de caractériser certaines variables de la niche thermique de l'espèce étudiée. L'idée est de mesurer conjointement la structure thermique des microhabitats disponibles dans l'environnement (descripteur de l'hétérogénéité de la niche thermique disponible en théorie) et la température du substrat sélectionné préférentiellement par les individus (descripteur de la niche thermique spécifique – niche réalisée) en même temps que la température du lézard sur ce microhabitat préférentiel. Différentes approches statistiques seront utilisées pour caractériser niche thermique théorique et niche thermique réalisée, sur la base de comparaison de données mesurées rapidement au moyen d'une thermomètre IR à distance. Le principe opérationnel est de procéder à des mesures rapides pour ne pas alourdir les relevés d'abondance (comptages) prévus dans le protocole initial. L'objectif n'est pas une mesure précise et absolue des niches, et encore moins une estimation précise de la température corporelle des individus, mais plutôt une évaluation relative rapide des différences relatives.

On rappelle qu'il y a quelques études qui évaluent la corrélation entre mesure de température corporelle par contact direct (mesure cloacale) au moyen d'un thermocouple, fiable mais contraignante et invasive, et la mesure indirecte par thermographie ou pyrométrie infrarouge (IR) : selon la partie du corps, les corrélations entre ces mesures sont plus ou moins bonnes, les meilleures correspondances étant observées pour l'oeil puis la base de la queue (e.g. Barroso et al. 2016). L'idéal serait de procéder à une calibration préalable mais comme on ne cherche pas à mesurer la température absolue des Lézards, mais plutôt un écart relatif entre leur température corporelle et la température environnante, on peut utiliser la mesure pyrométrique IR à distance.

### **Aspects statistiques :**

Sous l'hypothèse de normalité des données, la comparaison des 3 types de température pourra être réalisée au moyen de tests paramétriques. Dans ces conditions, un test de puissance (1- $\beta$ ) indique qu'il faudra réaliser les mesures sur au moins 64 sites pour détecter un effet moyen ( $d = 0,5$ ) avec une puissance de 80 % et un niveau de signification de 0.05 ; cette taille d'échantillon monte à 394 sites pour détecter un effet faible ( $d = 0,2$ ) avec une puissance de 80 % et un niveau de signification de 0.05 (cf. Annexe).

Dans une logique adaptative, le traitement des données devrait être réalisé régulièrement pour évaluer la pertinence de l'approche de terrain et de l'adéquation des choix statistiques.

### Matériel :

Thermomètre portable à visée laser permettant une mesure simple et fiable à distance. Divers modèles existent, avec des résolutions optiques différentes (conditionnant le ratio distance/mesure) et la possibilité ou pas de connecter un thermocouple (de type *K* par exemple) permettant une mesure de la température par contact. Bien vérifier que le modèle émet un spot rouge bien visible.

### Mesures sur le terrain :

A chaque fois qu'un lézard est contacté, et qu'il peut être approché à moins de 10 mètres (idéalement 5 m), prendre les 3 types de mesures suivantes (Figure 1):

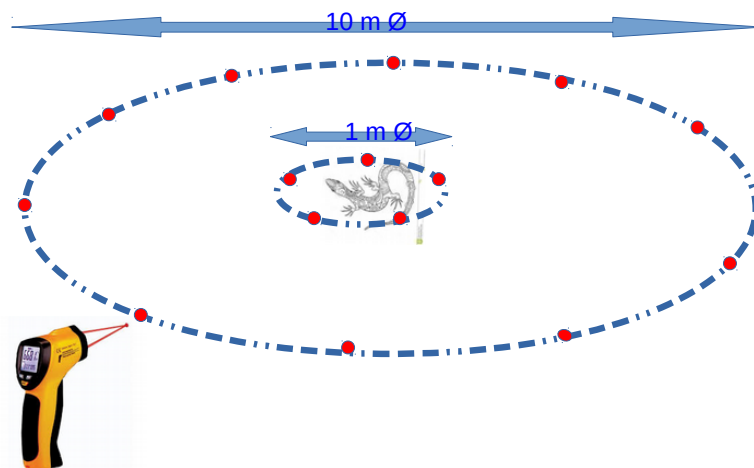
1- lézard : 5 mesures à différents endroits du corps (en évitant de pointer le laser dans l'œil de l'individu)

2- niche thermique réalisée : environnement immédiat du lézard (surface circulaire de 1 m de diamètre) : 5 mesures distinctes, à raison d'une mesure directe du substrat sur cinq points régulièrement espacés d'un cercle approximatif de 50 cm de rayon autour du lézard (les mesures doivent être rapides, « sans réfléchir »). Indiquer le substrat : sable, herbe...

3- niche thermique théorique: environnement éloigné du lézard (à plus de 10 mètres du lézard) : 10 mesures directes du substrat sur des points régulièrement espacés (les mesures doivent être rapides, « sans réfléchir »). Indiquer les substrats présents : sable, herbe...

Concrètement, visualiser approximativement un cercle de 5 m de rayon autour du lézard (circonférence = 31,4 m), et faire une mesure tous les 3 mètres environ. Si le lézard s'est déplacé, l'idéal est de pouvoir faire les mesures en se plaçant à l'emplacement précis occupé par le lézard. Si ce n'est pas le cas (lézard reste immobile) et si la distance est trop grande (> 10 m) entre l'observateur et le lézard, mesurer seulement les 5 points du cercle les plus proches.

Figure 1 :

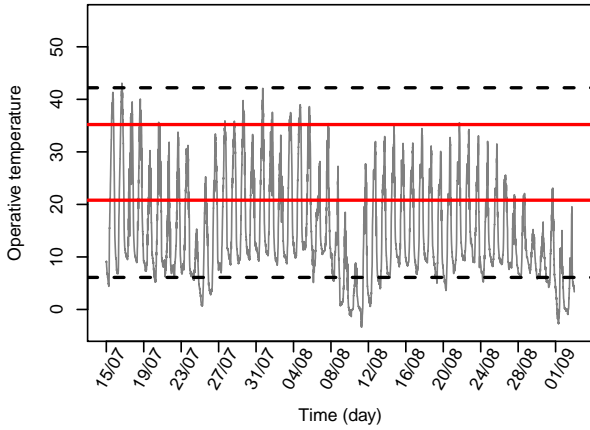


### Références :

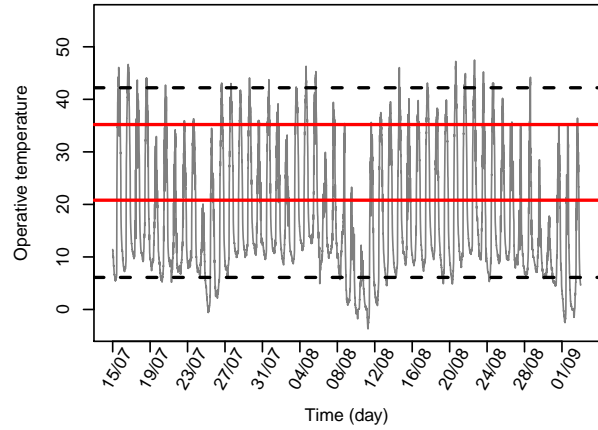
- Barroso F.M., Carretero M.A., Silva F. & Sannolo M. (2016). Assessing the reliability of thermography to infer internal body temperatures of lizards. *Journal of Thermal Biology*. 62(A) : 90-96. ISSN 0306-4565. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.10.004>.
- Goller, M., Goller, F., & French, S. S. (2014). A heterogeneous thermal environment enables remarkable behavioral thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution*, 4(17), 3319–3329. <http://doi.org/10.1002/ece3.1141>

## J Températures opérantes mesurées sur les sites du Lézard de Bonnal pendant la période de reproduction

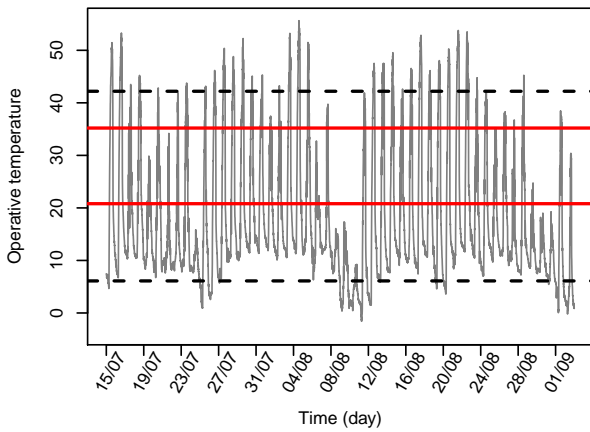
Te in insolation, on NH in 2017



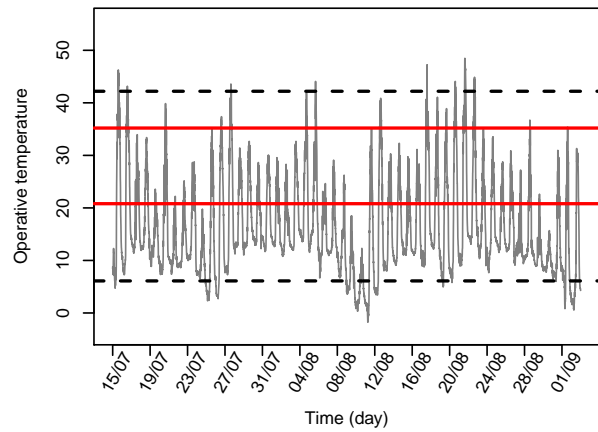
Te in insolation, on SH in 2017



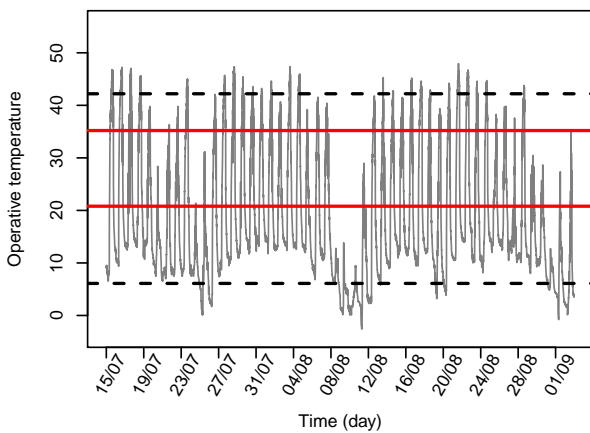
Te in insolation, on NB in 2017



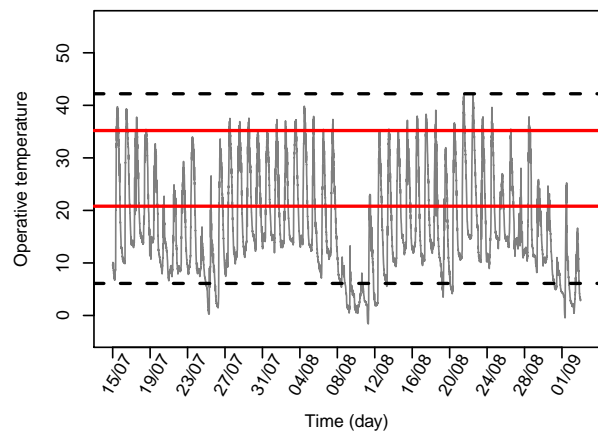
Te in insolation, on SB in 2017



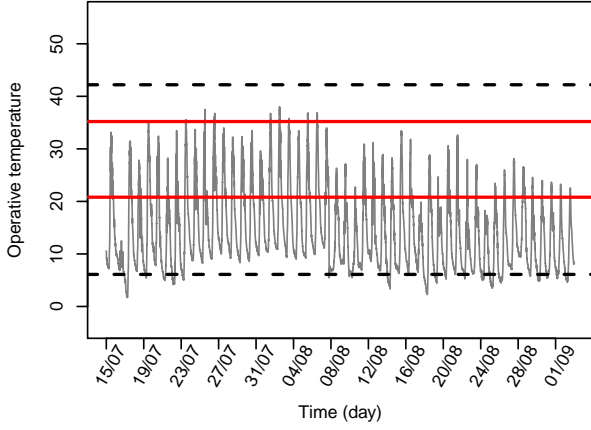
Te in insolation, on An1 in 2017



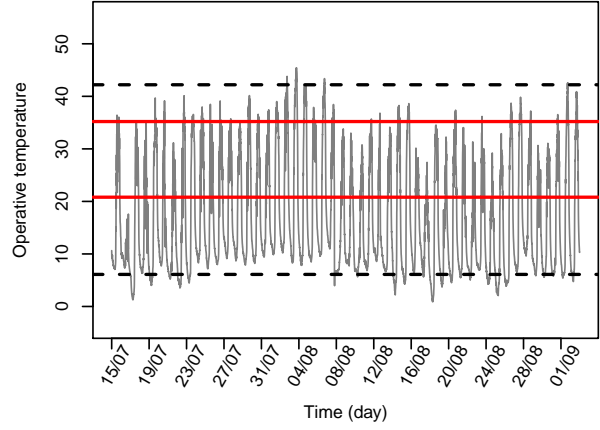
Te in insolation, on An2 in 2017



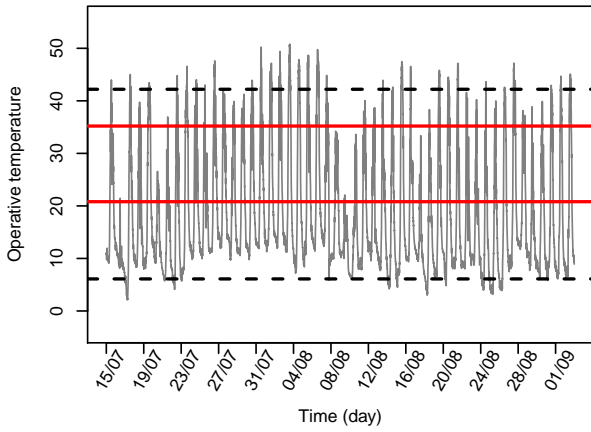
**Te in insolation, on NH in 2018**



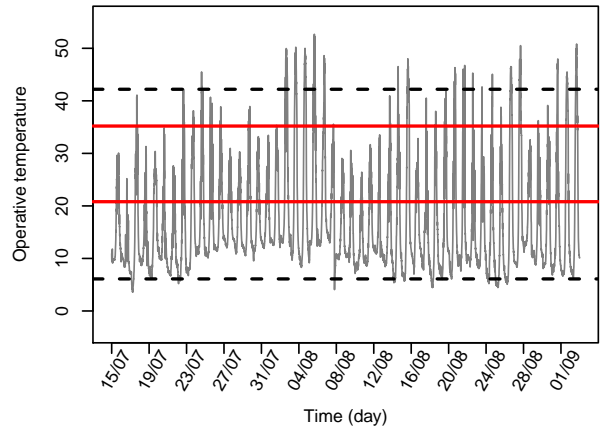
**Te in insolation, on SH in 2018**



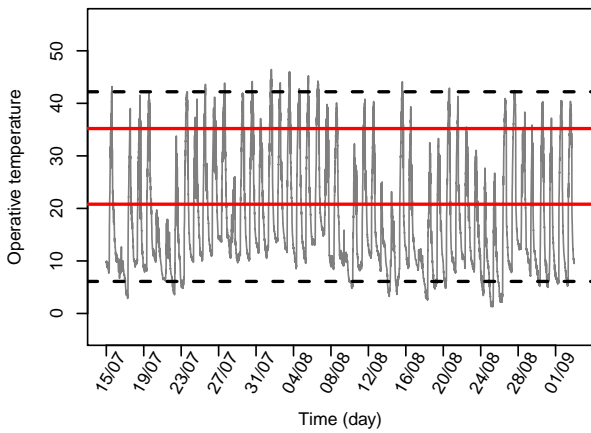
**Te in insolation, on NB in 2018**



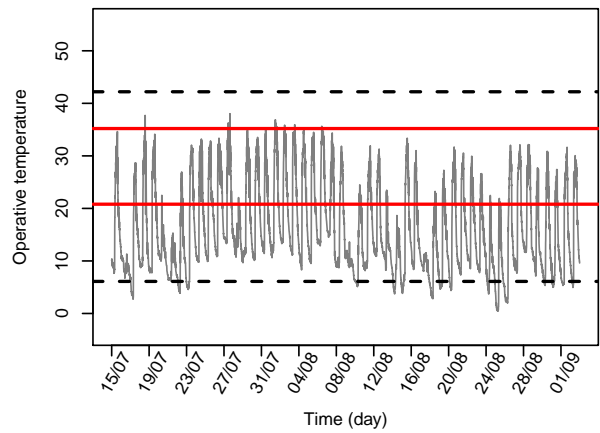
**Te in insolation, on SB in 2018**



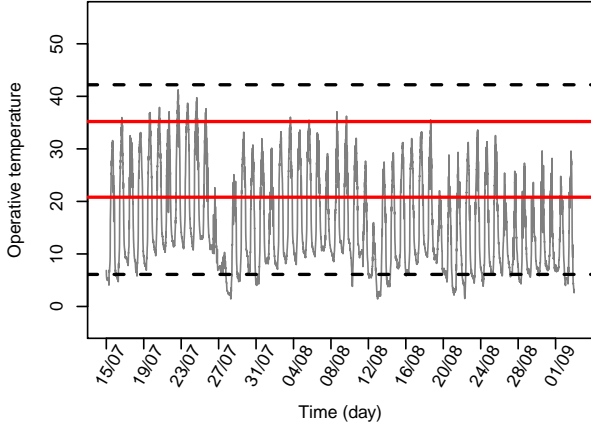
**Te in insolation, on 3127 in 2018**



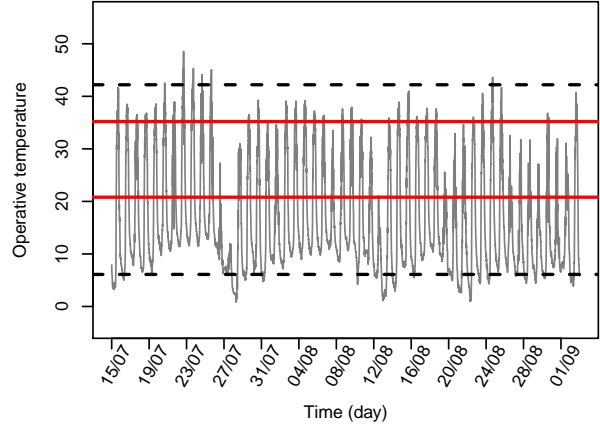
**Te in insolation, on 5059 in 2018**



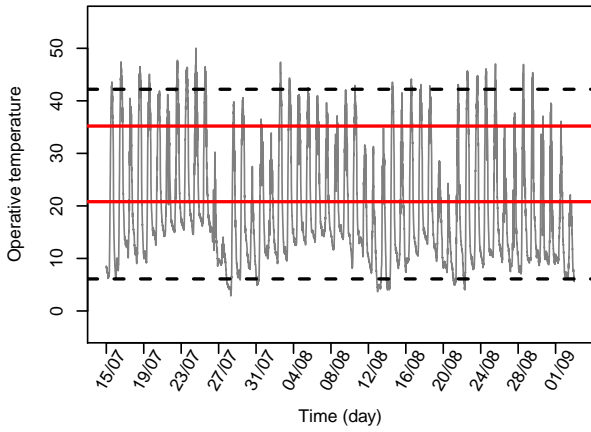
**Te in insolation, on NH in 2019**



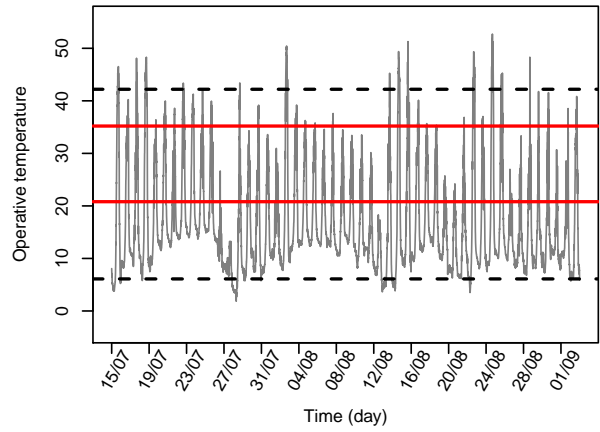
**Te in insolation, on SH in 2019**



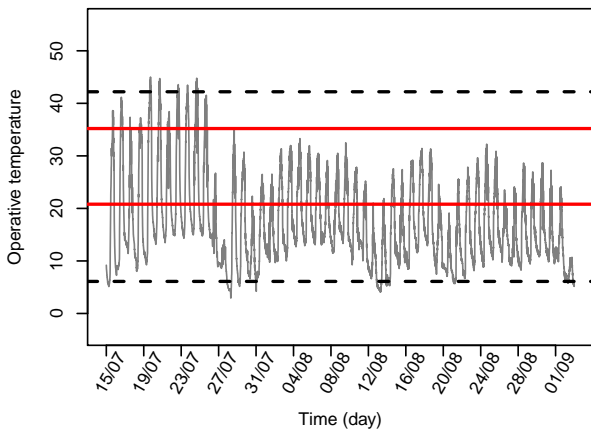
**Te in insolation, on NB in 2019**



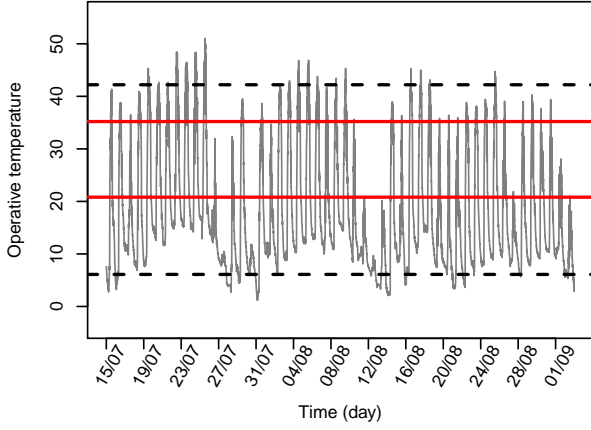
**Te in insolation, on SB in 2019**



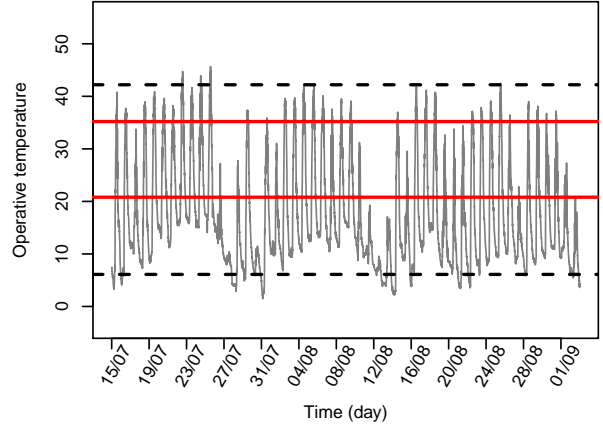
**Te in insolation, on Pey in 2019**



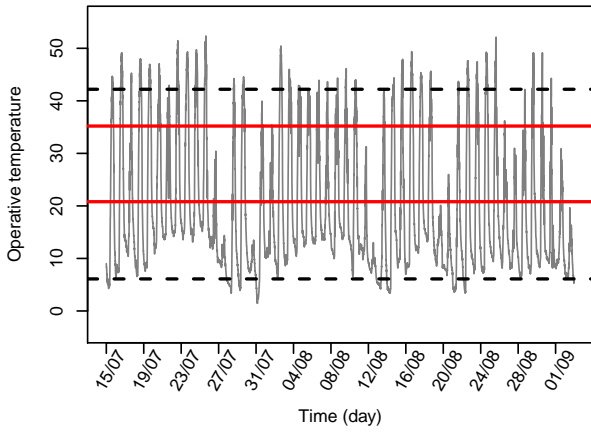
**Te in insolation, on An1 in 2019**



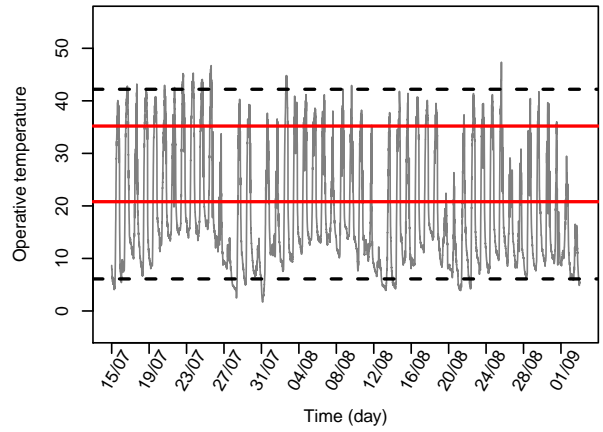
**Te in insolation, on An2 in 2019**



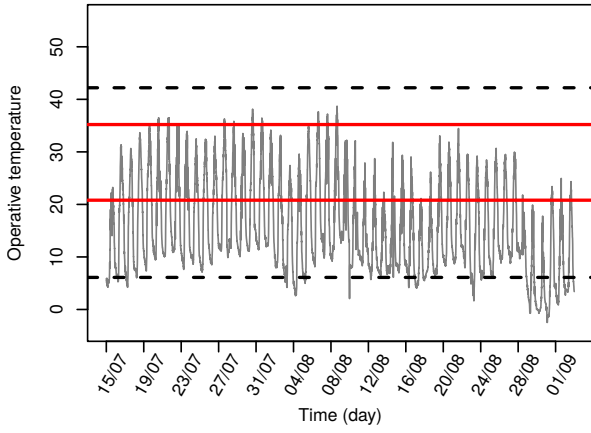
**Te in insolation, on Ar1 in 2019**



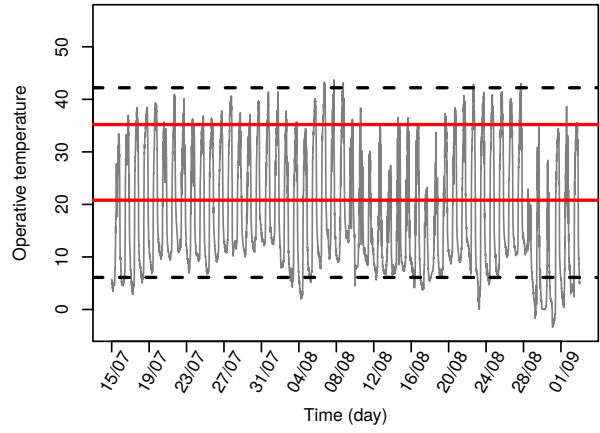
**Te in insolation, on Ar2 2019**



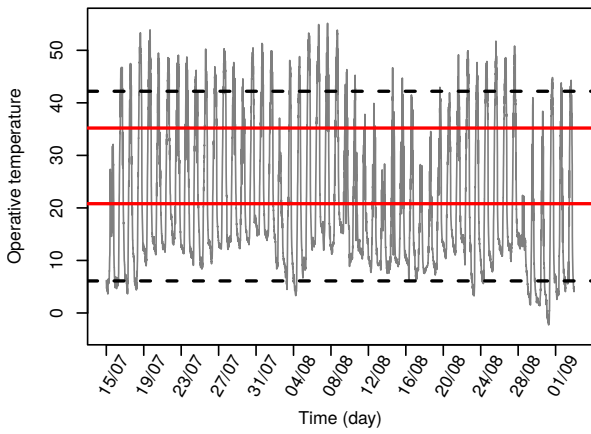
**Te in insolation, on NH in 2020**



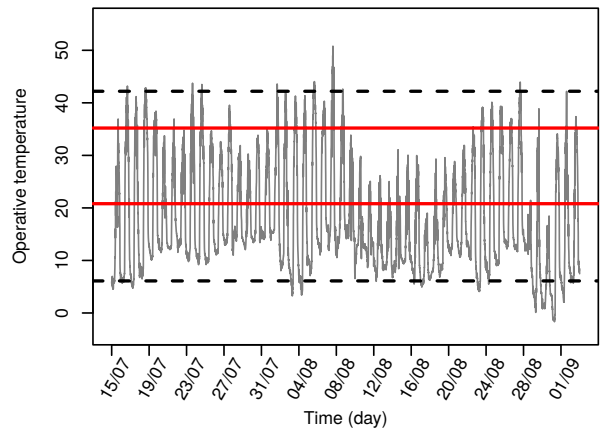
**Te in insolation, on SH in 2020**



**Te in insolation, on NB in 2020**



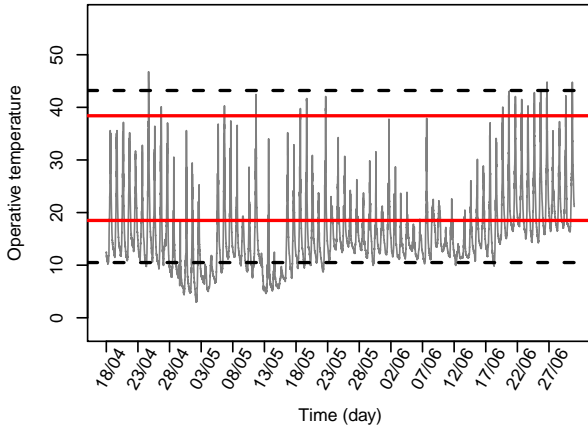
**Te in insolation, on SB in 2020**



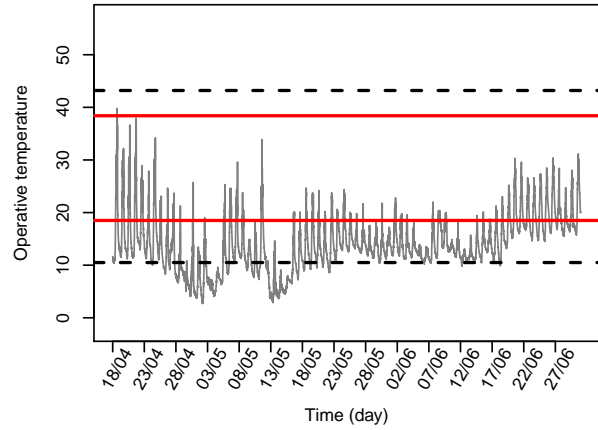


## K Températures opérantes mesurées sur les sites du Lézard catalan pendant la période de reproduction

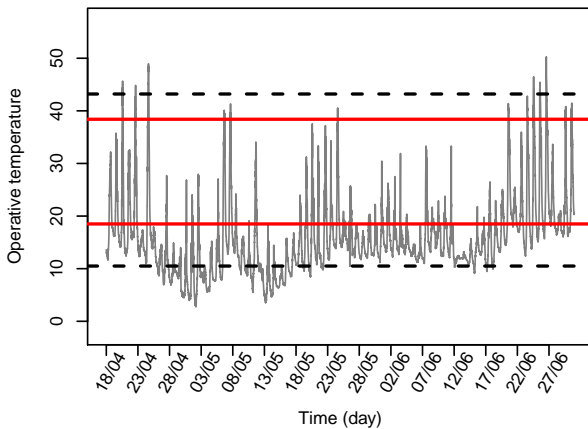
Te in insolation, on MaAV in 2018



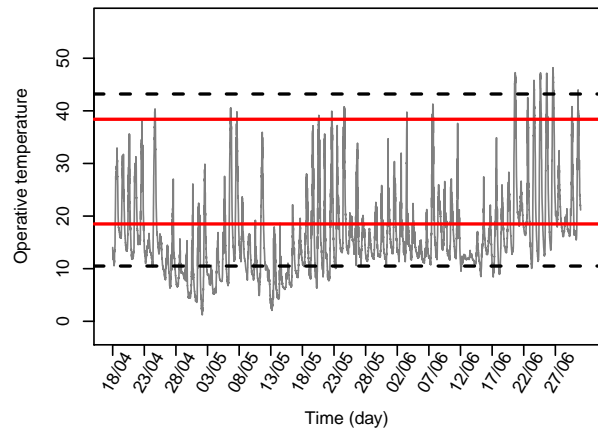
Te in insolation, on MaAM in 2018



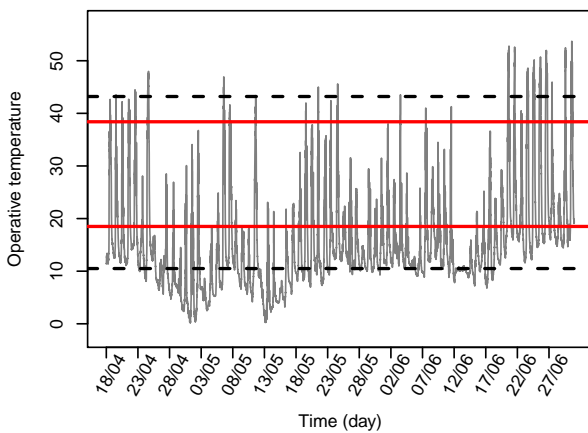
Te in insolation, on ML1 in 2018



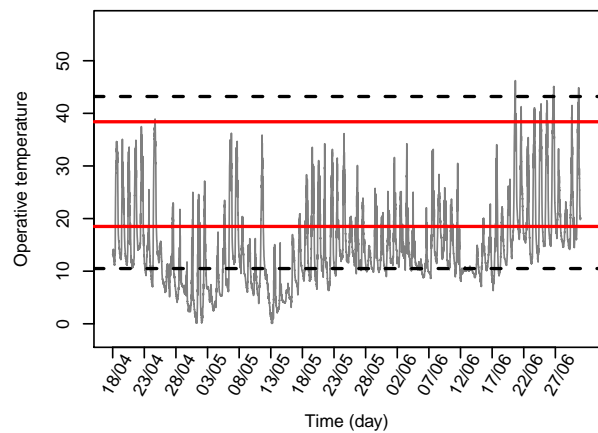
Te in insolation, on ML2 in 2018



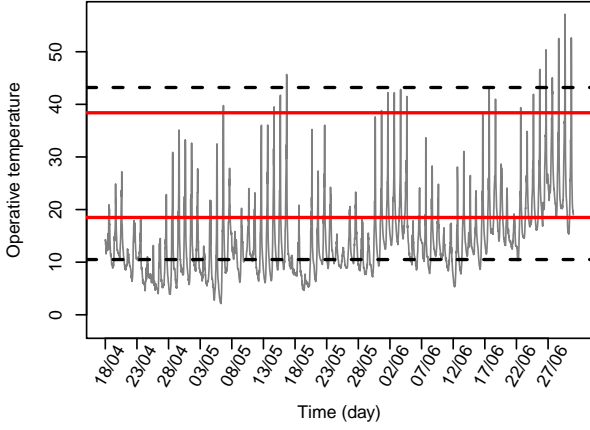
Te in insolation, on MH1 in 2018



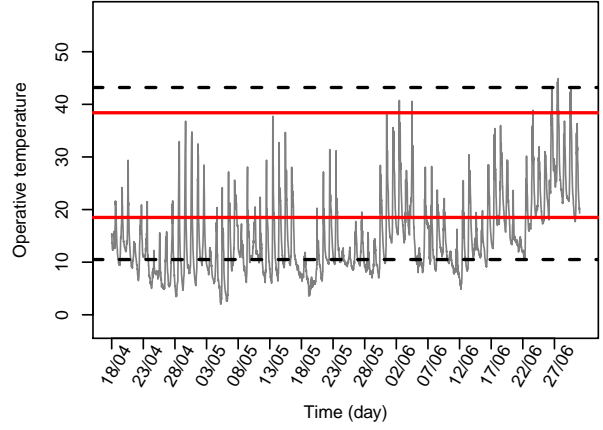
Te in insolation, on MH2 in 2018



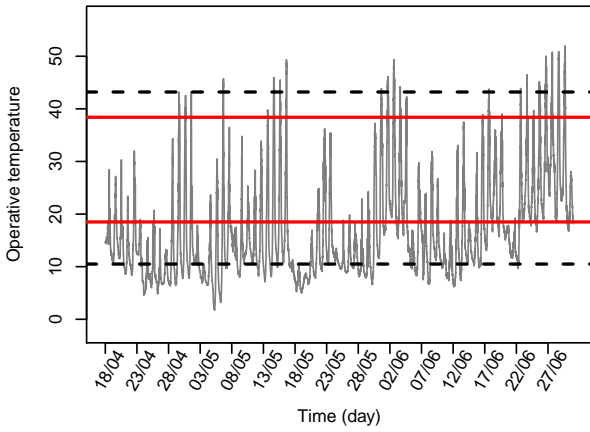
**Te in insolation, on MaAV in 2019**



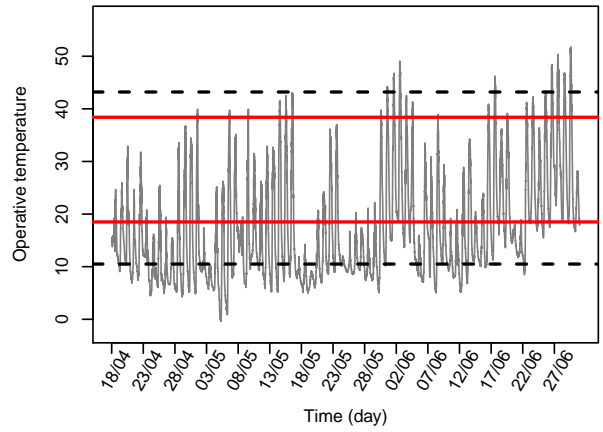
**Te in insolation, on MaAM in 2019**



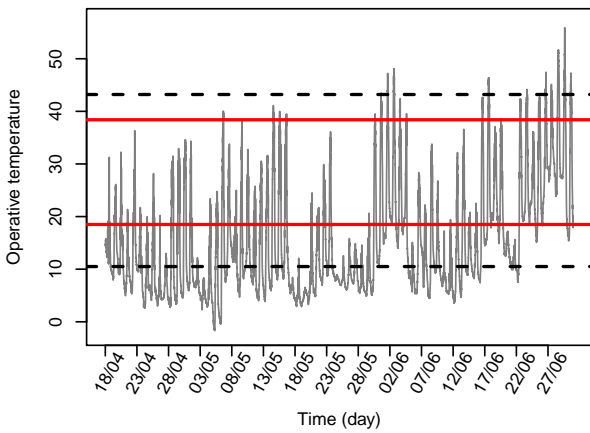
**Te in insolation, on ML1 in 2019**



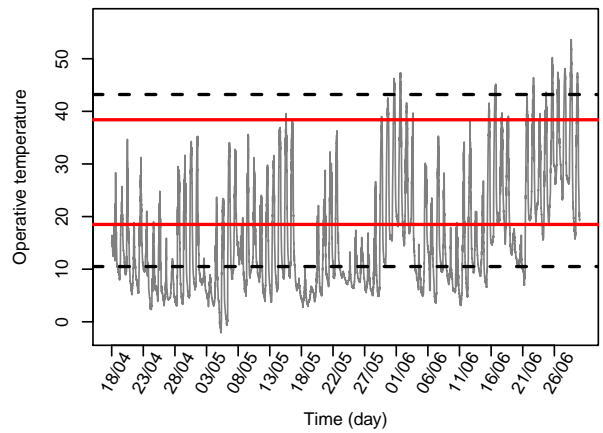
**Te in insolation, on ML2 in 2019**



**Te in insolation, on MH1 in 2019**

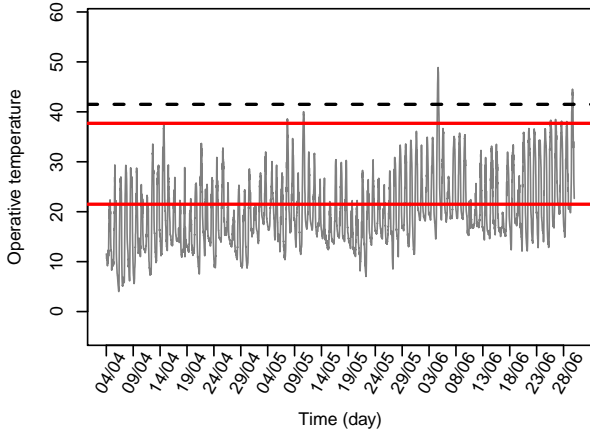


**Te in insolation, on MH2 in 2019**

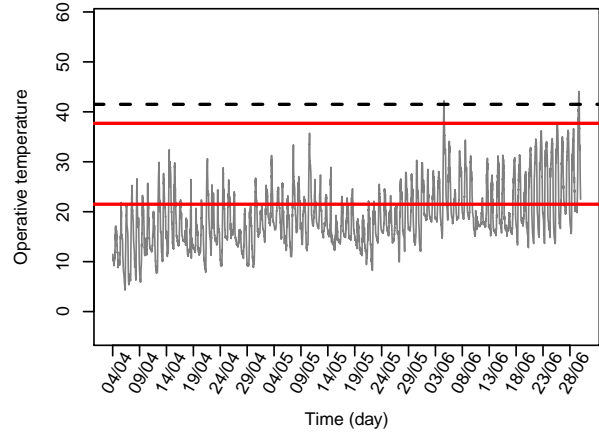


## L Températures opérantes mesurées sur les sites du Lézard ocellé pendant la période de reproduction

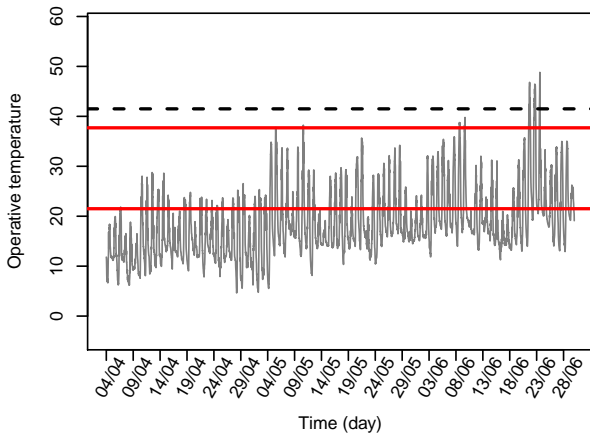
Te in insolation, on Tarnos sand in 2015



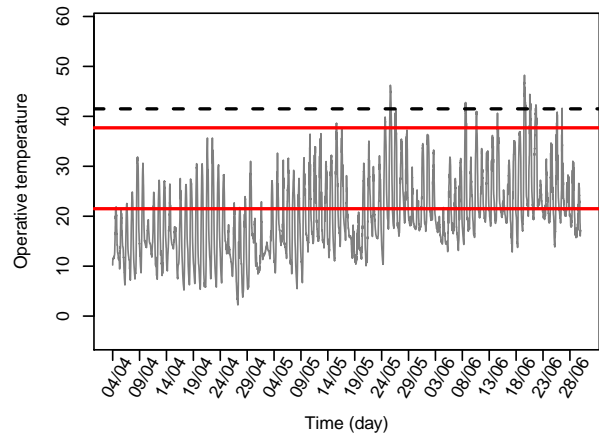
Te in insolation, on Tarnos grass in 2015



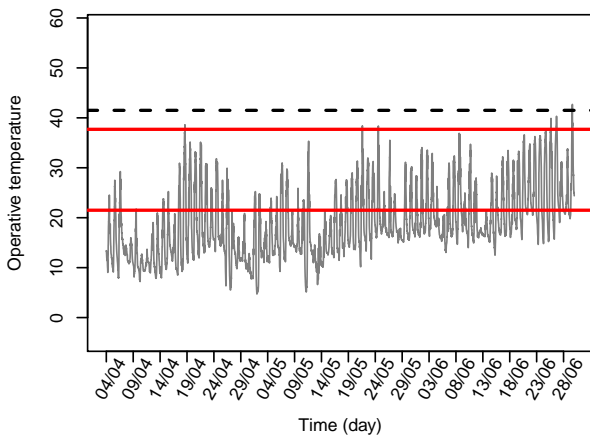
Te in insolation, on Tarnos in 2016



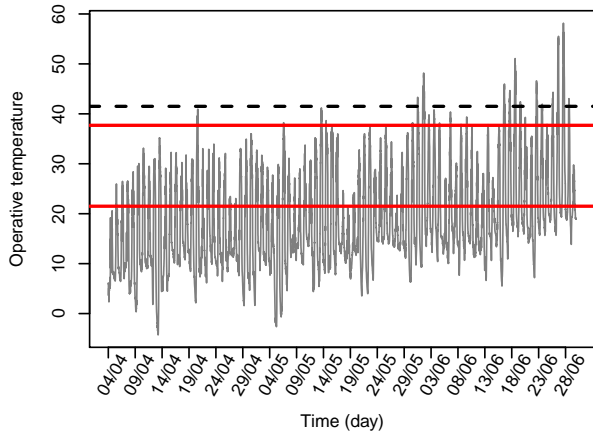
Te in insolation, on Tarnos in 2017



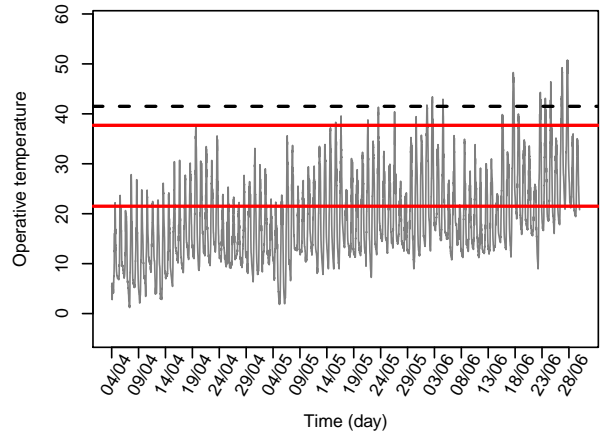
Te in insolation, on Tarnos in 2018



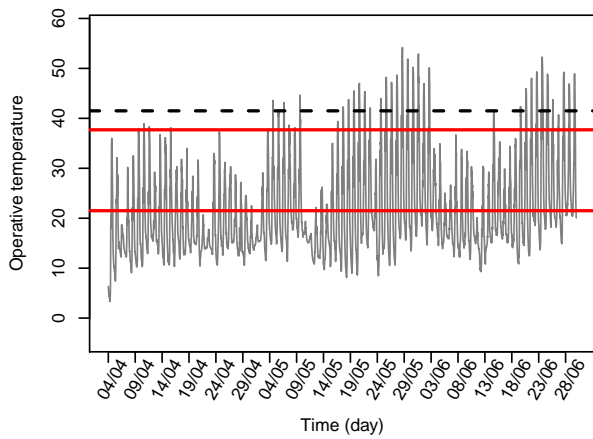
**Te in insolation, on Contis in 2019**



**Te in insolation, on Carcans in 2019**



**Te in insolation, on Contis in 2020**



# M Variabilité du temps d'activité et de l'indice de persistance



remote sensing



Article

## Multi-Site and Multi-Year Remote Records of Operative Temperatures with Biomimetic Loggers Reveal Spatio-Temporal Variability in Mountain Lizard Activity and Persistence Proxy Estimates

Florèn Hugon <sup>1,\*</sup> , Benoit Liquet <sup>1,2</sup> and Frank D'Amico <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Mathématiques et de Leurs Applications de Pau, UMR 5142, UFR des Sciences et Techniques de la Côte Basque, Allée du Parc Montauray, CNRS/Université Pau et Pays Adour/E2S UPPA, 64600 Anglet, France; benoit.liquet@univ-pau.fr (B.L.); frank.damico@univ-pau.fr (F.D.)

<sup>2</sup> Department of Mathematics and Statistics, Macquarie University, Sydney, NSW 2109, Australia

\* Correspondence: floren.hugon@univ-pau.fr

Received: 30 July 2020; Accepted: 4 September 2020; Published: 8 September 2020



**Abstract:** Commonly, when studies deal with the effects of climate change on biodiversity, mean value is used more than other parameters. However, climate change also leads to greater temperature variability, and many papers have demonstrated its importance in the implementation of biodiversity response strategies. We studied the spatio-temporal variability of activity time and persistence index, calculated from operative temperatures measured at three sites over three years, for a mountain endemic species. Temperatures were recorded with biomimetic loggers, an original remote sensing technology, which has the same advantages as these tools but is suitable for recording biological organisms data. Among the 42 tests conducted, 71% were significant for spatial variability and 28% for temporal variability. The differences in daily activity times and in persistence indices demonstrated the effects of the micro-habitat, habitat, slope, altitude, hydrography, and year. These observations have highlighted the great variability existence in the environmental temperatures experienced by lizard populations. Thus, our study underlines the importance to implement multi-year and multi-site studies to quantify the variability and produce more representative results. These studies can be facilitated by the use of biomimetic loggers, for which a user guide is provided in the last part of this paper.

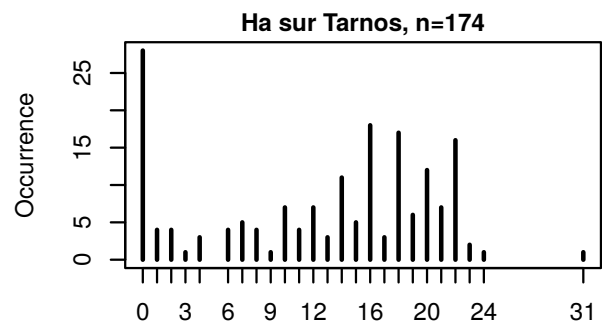
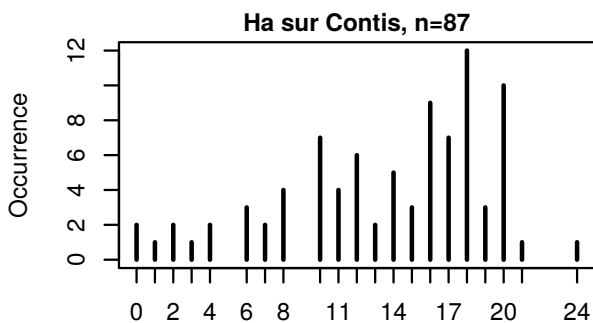
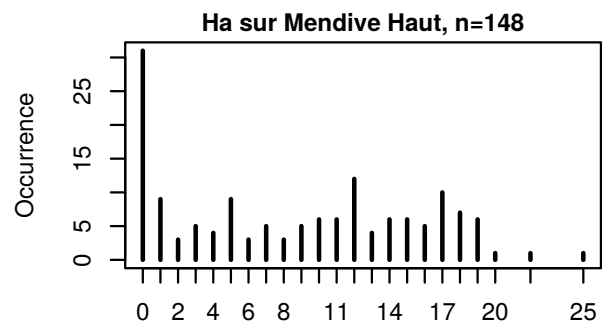
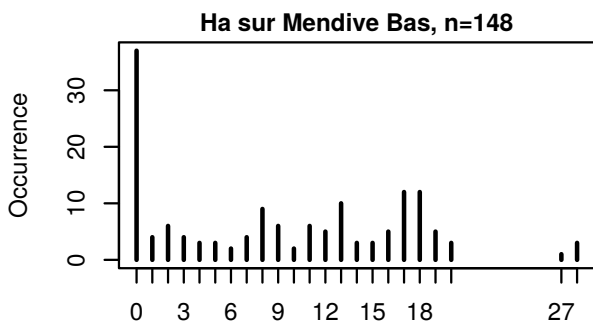
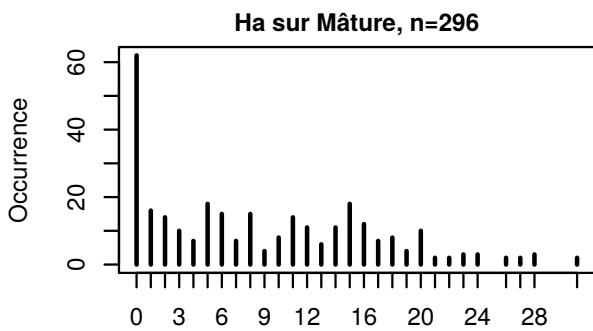
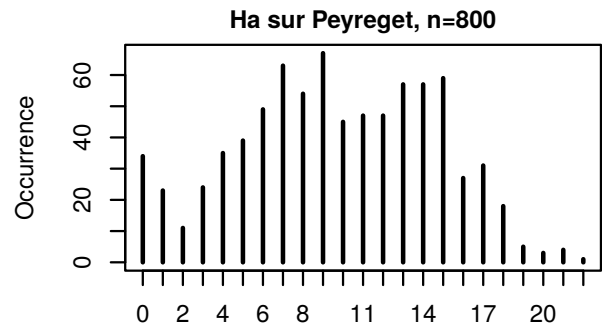
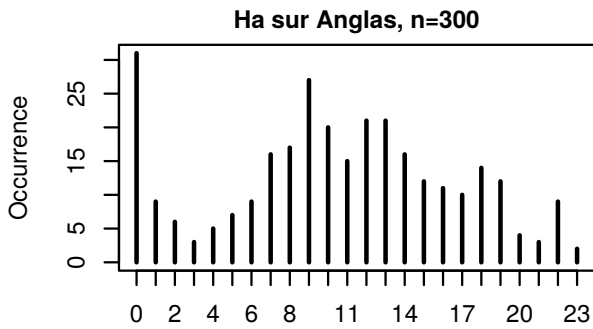
**Keywords:** activity time; biomimetic model; biomimetic logger; data logger; operative temperature; persistence; remote sensors; spatio-temporal variability

## 1. Introduction

### 1.1. Climate Change and Spatio-Temporal Variability

Biodiversity conservation is a crucial issue related to climate change. To improve management measures, it is necessary to broaden our ecosystem knowledge [1]. Commonly, when studies deal with the statistical effects of climate change on biodiversity, the common and oversimplified way of addressing them is to rely on the mean despite climate change also leads to greater temperature variability and is associated with higher average climate parameters with greater variability [2]. The amplitude of daily temperatures is often greater and extreme events may be more frequent [3–5]. For instance, in France, the end of February 2019 was one of the hottest in history [6]. In 2020, the same exceptional heat was observed at the beginning of the month and there was also a snow cover deficit [7]. However, typically, the literature on the impact of climate change on biodiversity addresses the issue

## N Distribution des temps d'activité transformés en variable de comptage





# Annexe B

## Glossaire

**CTmax** Température critique maximum (maximum Critical Temperature) : température critique létale qui borne par le haut la fenêtre de tolérance thermique. [6](#), [79](#)

**CTmin** Température critique minimum (minimum Critical Temperature) : température critique létale qui borne par le bas la fenêtre de tolérance thermique. [6](#), [79](#), [80](#)

**EAVC** Courbe de vigueur d'activité (Effective Activity Vigour Curve). [80](#), [81](#)

**PTR** Fenêtre des températures préférées (Preferred Thermal Range) : défini par les quantiles 25 et 75% pour le PTR50 et par les quantiles 10 et 90% pour le PTR80 de la distribution des températures préférées. [7](#), [79](#)

**Tb** Température corporelle (Body temperature). [6](#)

**Te** Température opérante (Operative temperature) : proxy de la température corporelle, mesurée à l'aide d'un modèle biomimétique qui imite les propriétés physiques de l'organisme étudié. [10](#), [84](#), [112](#)

**Topt** Température optimale (Optimal temperature), température à laquelle les performances sont maximales. [6](#)

**TPC** Courbe de performance thermique (Thermal Performance Curve). [6](#), [82](#)

**Tpref** Température préférée (Preferred temperature) : médiane (parfois moyenne) de la distribution des températures préférées. [7](#), [79](#)

**TSM** Marge de sécurité thermique (Thermal Safety Margin), fenêtre de température entre la température optimale, ou la température préférée, et la température critique maximale. [6](#)

**VTmax** Température volontaire maximum (maximum Voluntary Temperature) : température qui borne par le haut la fenêtre thermique d'activité. [7](#), [79](#), [119](#), [120](#), [153](#), [198](#)

**VTmin** Température volontaire minimum (minimum Voluntary Temperature) : température qui borne par le bas la fenêtre thermique d'activité. [7](#), [79](#), [119](#), [120](#), [153](#), [198](#)

**VTR** Fenêtre thermique d'activité (Voluntary Thermal Range). [7](#), [79](#), [119](#), [153](#)