



Programme les sentinelles du climat. Tome III: Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine

Fanny Mallard

► To cite this version:

Fanny Mallard. Programme les sentinelles du climat. Tome III: Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine. 2017. hal-01804160v2

HAL Id: hal-01804160

<https://hal.science/hal-01804160v2>

Submitted on 18 Feb 2019

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.

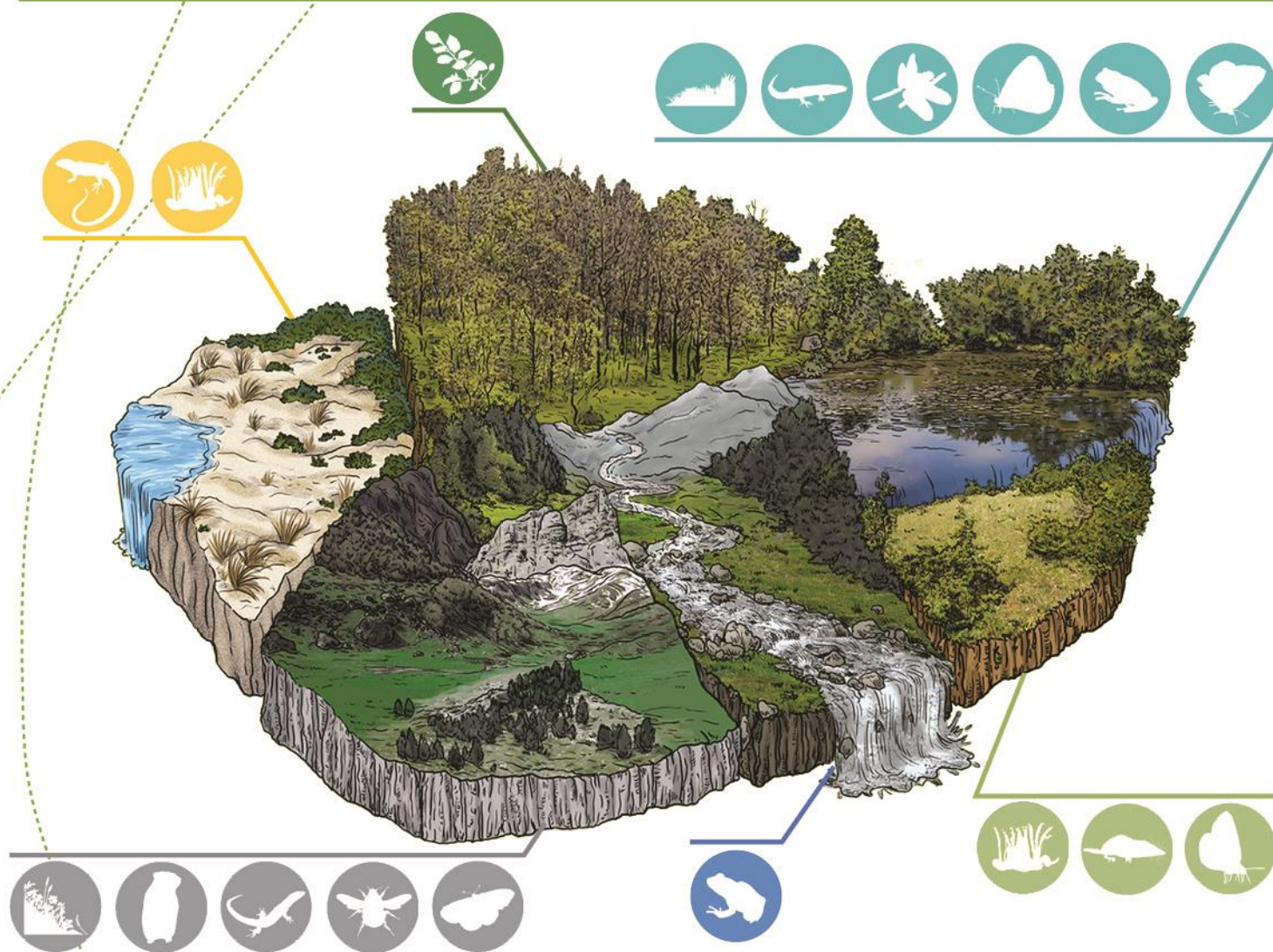


Décembre 2017

les sentinelles du climat

Programme « Les sentinelles du climat »

Tome III : Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine



Fanny Mallard

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





Référence bibliographique à utiliser :

Mallard F. (coord.), 2017. Programme les sentinelles du climat. Tome III : Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine, C. Nature : Le Haillan, Gironde, France, 90 p.

Coordination :

Fanny Mallard

Auteurs :

Fanny Mallard, Docteur, coordinatrice du programme de recherche les sentinelles du climat, Association Cistude Nature, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan, France, Tél : 05 56 28 47 72, Email : fanny.mallard@cistude.org,

Carine Corn, diplômée de Master 2 en géographie, Association Cistude Nature, Chemin du Moulinat, 33185 Le Haillan, France, Tél : 05 56 28 47 72,

Contributeurs :

Laurent Couderchet Professeur des Universités, Université Bordeaux-Montaigne, PASSAGES – UMR 5319, Maison des Suds, 12, Esplanade des Antilles, 33607 Pessac Cedex, Tél. : 05 57 12 44 41, Email : laurent.couderchet@u-bordeaux-montaigne.fr,

Sébastien Nageleisen, Maître de conférence, Université Bordeaux-Montaigne, PASSAGES – UMR 5319, Maison des Suds, 12, Esplanade des Antilles, 33607 Pessac Cedex, Tél. : 05 57 12 44 41, Email : sebastien.nageleisen@u-bordeaux-montaigne.fr.

Avant-propos

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

Pour plus d'informations :

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

Production du programme les sentinelles du climat 2016–2017

Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine

Tome II : Protocoles d'échantillonnage des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine

Tome III : Cadre de la modélisation prédictive des réponses des espèces face au changement climatique en Nouvelle-Aquitaine

Tome IV : Ajustement des protocoles d'échantillonnage et analyses exploratoires des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle-Aquitaine

Résumé

La compréhension des effets locaux du changement climatique sur la biodiversité est essentielle pour orienter les politiques environnementales et de gestion des espaces naturels. Le manque de connaissances au niveau régional a conduit au développement d'un programme de recherche « les sentinelles du climat ». L'hypothèse principale est que les effets sur la biodiversité sont particulièrement détectables chez des espèces ou groupes d'espèces qui ont de faibles capacités de déplacements. Ces espèces « sentinelles du climat » seraient les premières à répondre aux variations climatiques locales par adaptation ou par extinction locale. La région Nouvelle-Aquitaine est un contexte géographique intéressant car à la fois elle est exposée à l'évolution du climat et elle offre une grande variété d'écosystèmes naturels. A partir du territoire, une vingtaine d'indicateurs du changement climatique ont été développés dans différents écosystèmes suivant une méthode basée sur la production scientifique internationale et les connaissances empiriques naturalistes. Dans le cadre de la mise en place de l'analyse des données résultantes, un premier travail a été réalisé sur une synthèse bibliographique permettant de lister et de caractériser différents modèles existants et utilisés spécifiquement dans la recherche sur le changement climatique et ses impacts sur la répartition de la biodiversité. Des articles de revue à impact factor ont été sélectionnés et exploités afin de déterminer leurs pertinences pour les indicateurs choisis dans le programme. Un grand nombre de modèles ont été recensés allant des plus simples aux plus complexes. Chaque modèle possède ses avantages et ses limites, une combinaison de modèles est souhaitable pour consolider les hypothèses et permet d'obtenir des cartes prédictives plus fiables. Par conséquent, la modélisation d'ensemble a été considérée comme la meilleure solution pour réduire les incertitudes et les biais. La prochaine phase est de développer et de tester l'outil retenu en intégrant peu à peu les données recueillies sur le terrain pour les analyser et aborder leurs extrapolations.

Mots clés : donnée, indicateur, protocole, modèle empirique – mécaniste – analytique – hybride, projection, species distribution modeling (SDM).

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Union européenne, la région Nouvelle-Aquitaine, le Département de Gironde et le Département des Pyrénées Atlantiques pour leur soutien et le financement du programme « les sentinelles du climat ».

Nous remercions également les membres du conseil scientifique 2017 pour leur avis, leur analyse, et leurs conseils sur les méthodes, les protocoles, les modèles et les résultats de l'ensemble du programme :

- Hervé Le Treut, Président d'honneur du conseil scientifique, Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie ;
- Yohana Cabaret, docteur, chargée de mission à AcclimaTerra, comité scientifique régional sur le changement climatique en Nouvelle-Aquitaine,
- Sylvain Delzon, chercheur à l'INRA / Université de Bordeaux, UMR Biodiversité Gènes et Ecosystèmes ;
- Didier Grimal, responsable Etudes et Climatologie, DIRSO/EC/D, Météo-France - Direction Interrégionale Sud-Ouest, Etudes et Climatologie,
- Oliver Lorvelec chercheur à l'INRA / Université de Rennes, UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes ;
- Claude Miaud, chercheur au CNRS, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive ;
- Benoît Sautour, Professeur - Université Bordeaux - UMR EPOC, Station Marine,
- Inge Van Halder, chercheur à l'INRA / Université de Bordeaux, UMR Biodiversité Gènes et Ecosystèmes.

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	7
1.1 Changement climatique et biodiversité	7
1.2 Démarche de recherche	8
1.3 Plan du rapport	9
2. DEVELOPPEMENT DES INDICATEURS SENTINELLES DU CLIMAT	12
2.1 Etat de l'art des effets du changement climatique	12
2.2 Choix de la zone d'étude	16
2.3 Région Nouvelle-Aquitaine et espèces sentinelles du climat	18
3. DEMARCHE DE MODELISATION	25
3.1 Données écologiques des observatoires régionaux	27
3.2 Données protocolées de suivis	27
3.3 Systématique climatique	29
3.4 Autres facteurs	31
3.5 Scénarios du GIEC	32
3.6 Etat de l'art sur la modélisation changement climatique et biodiversité	34
4. PRESENTATION DES MODELES	38
4.1 Les modèles empiriques	39
4.2 Les modèles mécanistes	47
4.3 Les modèles analytiques	52
5. DEVELOPPEMENT DES MODELES HYBRIDES	54
5.1 Les modèles de répartition des espèces et leurs composants	55
5.2 Fonctionnement d'un modèle	61
5.3 Limites des modèles	67
6. APPLICATION DE LA MODELISATION AU PROGRAMME	69
6.1 Modèle IPSL	69
6.2 Modèle mécanistique SAVANNA	70
6.3 Modèle hybride MIGCLIM	71
6.4 Modélisation des projections SDM	71
7. CONCLUSION	74
8. BIBLIOGRAPHIE	76



1. Introduction

1.1 Changement climatique et biodiversité

La communauté scientifique admet que le déclin de la biodiversité est actuellement de 100 voire jusqu'à 1 000 fois supérieur au rythme naturel de base. Les dernières estimations confirment cette perte exceptionnellement rapide de la biodiversité en lien avec les pressions des activités humaines. Ce qui indique qu'une sixième extinction de masse est déjà en cours (CEBALLOS *et al.*, 2015). Par sa rapidité et son niveau, le changement climatique deviendra l'une des principales pressions (SALA *et al.*, 2000). Cette rapidité est une préoccupation majeure à prendre en compte pour les espèces sauvages de flore et de faune, et pour leurs écosystèmes associés. Le niveau prévisible d'une augmentation de quelques degrés est ainsi en lui-même un impact significatif perceptible chez les populations animales et végétales (ROOT *et al.*, 2003). Indirectement, par couplage, ce changement alimentera et amplifiera les impacts d'autres causes du déclin de la biodiversité, telles que la modification, la fragmentation de l'habitat, la surexploitation, la pollution, l'appauvrissement des écosystèmes et la propagation des espèces envahissantes (IPCC, 2014).

Les projections du changement climatique indiquent que des espèces végétales et animales seront sujettes à un risque accru d'extinction (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999 ; THOMAS *et al.*, 2004 ; FEEHAN *et al.*, 2009). En Europe, la richesse et l'abondance de la biodiversité terrestre baissent de façon significative, en partie à cause du changement climatique (FEEHAN *et al.*, 2009). La combinaison de la vitesse du changement climatique et des autres facteurs anthropiques réduira la capacité d'adaptation et la résilience de nombreuses espèces. Cette combinaison modifiera les écosystèmes et les paysages dans les régions tempérées comme l'Europe par exemple où elle conduira à des extinctions locales et régionales (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999 ; THOMAS *et al.*, 2004 ; FEEHAN *et al.*, 2009). Corriger la décroissance dramatique de la biodiversité est possible grâce à des efforts de conservation intensifiés, mais cette fenêtre d'opportunité se referme d'autant plus vite que la décroissance perdure (CEBALLOS *et al.*, 2015).

Les relations complexes de la biodiversité avec le climat, les réponses adaptatives intrinsèques de la biodiversité restent encore largement peu suivies et méconnues (BERTEAUX *et al.*, 2010). Les effets liés spécifiquement au changement climatique sont toujours difficiles à mettre en évidence à cause de la difficulté de mesure, du manque de connaissances sur les interactions, de résultats d'observations effectués localement et sur des temps courts. L'ensemble des pressions se combinent dans le temps et elles sont plus ou moins couplées entre elles. Elles agissent sur le fonctionnement des composantes des écosystèmes liées aussi entre elles. Le cas des écosystèmes terrestres illustre particulièrement les combinatoires des pressions et les couplages associés. Les impacts des pressions directes de l'aménagement, de la gestion des écosystèmes brouillent considérablement les effets du changement climatique seul (MALLARD, 2016a).

La quantification des effets du changement climatique sur les écosystèmes terrestres, leurs extrapolations sont contraintes en qualité par les incertitudes induites dans et par les campagnes de mesures, les variabilités liées au climat futur, les réponses adaptatives des espèces, le fonctionnement des écosystèmes et leur représentation par un modèle (MASSU & LANDMANN, 2011 ; MALLARD, 2016a), etc. Ces incertitudes en relation avec un déficit de connaissances et des données limitées sont progressivement réduites grâce à l'amélioration des compréhensions des processus écologiques, des techniques de traitements des données, de choix de modèles complémentaires. Comprendre la réponse de la biodiversité au changement climatique afin de mettre en place des stratégies de biologie

de la conservation nécessite : 1) de travailler à des échelles régionales ou locales (ROOT & SCHNEIDER, 2006), 2) des observations de terrain expérimentées en lien avec les modèles, 3) des données validées, des campagnes évolutives en fonction de ces données, des observations pertinentes liées aux échelles de temps et d'espace, 4) des informations agrégées communicables.

1.2 Démarche de recherche

À ce jour, il n'existe pas d'analyse globale de suivi sur le long-terme, d'un suivi répertorié, normalisé, communiqué sur les effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle d'une région. Ces carences ouvrent la voie à de nouvelles démarches de recherche. Conscient que ces lacunes doivent être comblées en priorité, Cistude Nature s'est entourée de nombreux partenaires pour mettre en place un programme d'étude pluriannuel : les sentinelles du climat (2016-2021). Le défi est de développer la connaissance scientifique en raisonnant en terme de fonctionnement multi-échelles, en prenant en compte les variables couplées d'espace et de temps, en reliant différentes disciplines d'études théoriques et de terrain, et en adaptant, facilitant l'analyse et la circulation multi-publics des connaissances. Dans ce programme, l'expression du manque de connaissance des conséquences de l'évolution du climat sur la biodiversité amène à poser en liminaire la question suivante : comment évaluer et prédire la réponse de la biodiversité régionale face au changement climatique ?

Répondre à la problématique posée nécessite d'identifier des indicateurs à l'échelle régionale pour évaluer et prédire la réponse de la biodiversité face au changement climatique. Les indicateurs permettent une réduction du nombre de mesures et de paramètres nécessaires pour rendre compte d'une situation avec des indéterminations, des incertitudes, simplifiant ainsi l'approche de phénomènes complexes, interdépendants. Les indicateurs deviennent ou alimentent des critères permettant de mesurer indirectement, puis de résumer des phénomènes complexes. Ils ont pour fonction de décrire, distinguer, simplifier, agréger, prédire et évaluer les impacts de l'activité humaine sur l'environnement (LEVREL, 2006). Leur objectif est d'évaluer certains états par le recueil de données nécessaires à la description des écosystèmes analysés, à l'identification et à la quantification ultérieure des impacts (BOUZILLE, 2007). La fonction générale d'un indicateur de biodiversité est d'évaluer l'état de santé de la biodiversité (sa viabilité, sa durabilité, sa résilience, sa productivité, etc.), afin de permettre aux utilisateurs de prendre des décisions et d'en évaluer les conséquences.

Les indicateurs utilisés seront d'ordre « biologique » c'est-à-dire vivants et concerneront des espèces (ou groupes d'espèces) de flore et de faune étudiées dans leur milieu. L'état et l'évolution de ces indicateurs sont à relier à un ensemble de paramètres environnementaux, à des échelles de temps et d'espace différentes, et concerne la température, l'hygrométrie, la pluviométrie, la radiation solaire, la vitesse du vent, afin de dégager des tendances de l'impact des variations environnementales sur l'état de la biodiversité.

Trois réponses de la biodiversité aux effets du changement climatique rapide sont reconnues au niveau international : (1) la persistance de l'espèce au climat modifié dans l'habitat (adaptation génétique, plasticité phénotypique), (2) la migration vers des climats plus appropriés ou (3) l'extinction locale (DAVIS & SHAW, 2001). A l'échelle régionale ou locale, les espèces les plus menacées sont les spécialistes, c'est-à-dire celles qui ont des restrictions spatiales latitudinales et altitudinales, des capacités de dispersion limitées (FEEHAN *et al.*, 2009). Nous posons ainsi l'hypothèse qu'il s'agit de petites espèces n'effectuant pas de déplacements quotidiens ou saisonniers importants et/ou dont le domaine vital est limité géographiquement. En majorité, les amphibiens, les reptiles, les micromammifères et certains invertébrés ont des capacités de déplacement inférieures comparativement aux espèces animales de grande taille (grands mammifères) ou aux espèces

volantes ayant de très bonnes capacités de déplacement (oiseaux). Ces espèces dites « sentinelles » devraient être les premières à répondre aux variations climatiques locales. En effet, les espèces très mobiles sont plus susceptibles de changer leurs aires de répartition en réponse au changement climatique que de s'adapter *in situ* ou par disparition face à cette évolution de pression. Le changement climatique actuel peut être plus rapide que l'adaptation génétique (BRADSHAW & HOLZAPFEL, 2006). Par conséquent, le nombre d'extinctions locales dépendra fortement de la capacité des espèces à se déplacer (FODEN *et al.*, 2008). Ces espèces sentinelles pourraient ainsi s'adapter ou être sujettes à des extinctions locales.

Les espèces ou groupes d'espèces retenus dans le programme ont une sensibilité particulière et attendue comme indicateur face au changement climatique, une facilité d'application des protocoles et d'analyse des résultats, une optimisation des coûts et de la coordination des suivis avec les études existantes, ils ont un aspect patrimonial.

De nombreuses études au cours des dernières années ont abordé les effets du changement climatique sur l'avenir de la biodiversité (BELLARD *et al.*, 2012). Trois effets sont pris en compte. Ils correspondent aux impacts les plus sensibles dus au changement climatique. Ils ont déjà été observés et reconnus au niveau international : changements de d'aire de répartition, de la physiologie et de la phénologie (DAUFRESNE *et al.*, 2009).

Une hypothèse de recherche est que les effets du changement climatique sur la biodiversité peuvent être étudiés à partir d'indicateurs qui utiliseront des espèces ou groupes d'espèces ayant des capacités de déplacements faibles. Cette hypothèse de recherche, basée sur un choix d'indicateurs adaptés, implique ensuite d'atteindre deux objectifs principaux. Le premier objectif écologique est de déterminer les effets potentiels du changement climatique en dissociant les effets des autres facteurs anthropiques en suivant l'état de ces espèces sentinelles. La plupart des effets du changement climatique sur les espèces se produiront dans l'avenir, lorsque le changement climatique s'intensifiera, et, par conséquent, ne peuvent pas encore être détectés sur le terrain. A partir de ces données et de modèles, le deuxième objectif biogéographique est d'évaluer, à différentes échelles, la réponse prévisionnelle des espèces sentinelles du climat dans divers milieux naturels.

1.3 Plan du rapport

Répondre à la problématique posée nécessite de poser une démarche en écologie du changement climatique structurant la modélisation des effets du changement climatique sur la biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine.

Une première partie pose une démarche de recherche d'indicateurs des sentinelles du climat (§2.). Pour identifier des indicateurs biologiques, une étude préalable pose un état de l'art des connaissances des effets du changement climatique sur la biodiversité des écosystèmes terrestres. Trois effets reconnus par la recherche internationale sont analysés et concernent les changements d'aire de répartition, de phénologie et de physiologie des espèces végétales et animales. Cette analyse est basée sur les articles de recherche reconnus au niveau international, c'est-à-dire publiés dans des revues à impact factor. Cette analyse permet d'identifier les perspectives scientifiques pour le développement d'indicateurs de suivi des effets du changement climatique sur les écosystèmes terrestres par la recherche d'indicateurs de groupes d'espèces sensibles au changement climatique (§2.1). L'identification d'espèces sentinelles du climat nécessite de choisir une zone d'étude. Les écosystèmes terrestres de la région Nouvelle-Aquitaine en France sont choisis selon des critères écologiques et climatologiques (§2.2). Des espèces et groupes d'espèces sont identifiés dans les groupes taxonomiques plantes, invertébrés, amphibiens, reptiles, petits mammifères (§2.3).

La construction d'une modélisation des effets du changement climatique sur la biodiversité ne se résume pas à recueillir des données et à les soumettre à de modèles différents. La démarche qui aboutit au choix et à la construction d'un modèle est très importante, elle constitue le premier grand pas vers la modélisation des données. La deuxième partie présente donc la démarche d'analyse globale des indicateurs du programme et la modélisation des projections futures des espèces (§3.). La modélisation des réponses des espèces sentinelles prendra en compte des données écologiques historiques des observatoires sur la biodiversité (présence des espèces) (§3.1.) et climatologiques de Météo-France mais également les données biologiques et météorologiques protocolées recueillies lors du programmes (§3.2.) et d'autres facteurs tels que la fragmentation (§3.3.). Les scénarios climatiques envisagés du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental pour l'évolution du climat) seront utilisés pour les futures projections (§3.4.). En s'appuyant sur des articles publiés dans des revues à impact factor reconnus au niveau international (base bibliographique consultée Web of Science, Science directe, Cairn...), les modèles existants sont recensés pour l'élaboration de la démarche de modélisation pour analyser les réponses des espèces ou groupes d'espèces sentinelles du climat face au changement climatique (§3.5.).

En quatrième partie, le ou les modèles recherchés doivent prendre en compte de nombreux indicateurs biologiques, climatologiques et anthropologiques afin d'émettre des hypothèses de prédiction les plus précises pour la réalisation de cartes prédictives de la répartition des espèces en Nouvelle-Aquitaine. L'objectif de cette synthèse bibliographique est de faire le point sur les différents modèles existants permettant de combiner de nombreux indicateurs afin d'obtenir des réponses phénologiques, éco-physiologiques et spatiales des espèces sentinelles et de dissocier le facteur changement climatique des autres facteurs ayant des impacts sur la biodiversité (§4.). Les différents modèles et algorithmes informatiques actuellement utilisés dans les études sont présentés suivant 3 grandes catégories: les modèles empiriques (§4.1.), modèles mécanistes (§4.2.), modèles analytiques (§4.3.).

La cinquième partie présente les modèles « hybrides » qui permettent de combiner plusieurs modèles présentés dans la partie précédente (§5.). Un type de modèle est particulièrement utilisé dans les articles de recherche : répartition des espèces, le Species Model répartition ou SDM. Il permet de combiner de nombreux indicateurs. Dans cette synthèse bibliographique, il est ainsi choisi de présenter ce modèle (§5.1.) et son fonctionnement (§5.2.). Enfin le dernier paragraphe présente une analyse critique des modèles (§5.3.).

Les modèles retenus ont été choisis pour combiner des indicateurs de différente nature (flore et faune), différentes échelles spatiale (répartition), temporelle (phénologie), physiologique (et comportementale), des données de nature différente (observatoires et données protocolées) et des données historiques et actuelles. Ces modèles choisis sont appliqués au programme les sentinelles du climat (§6.). Ce premier travail est un point départ à la construction de la modélisation pour obtenir des cartes prédictives de qualité à partir des données récoltées dans le cadre du programme.

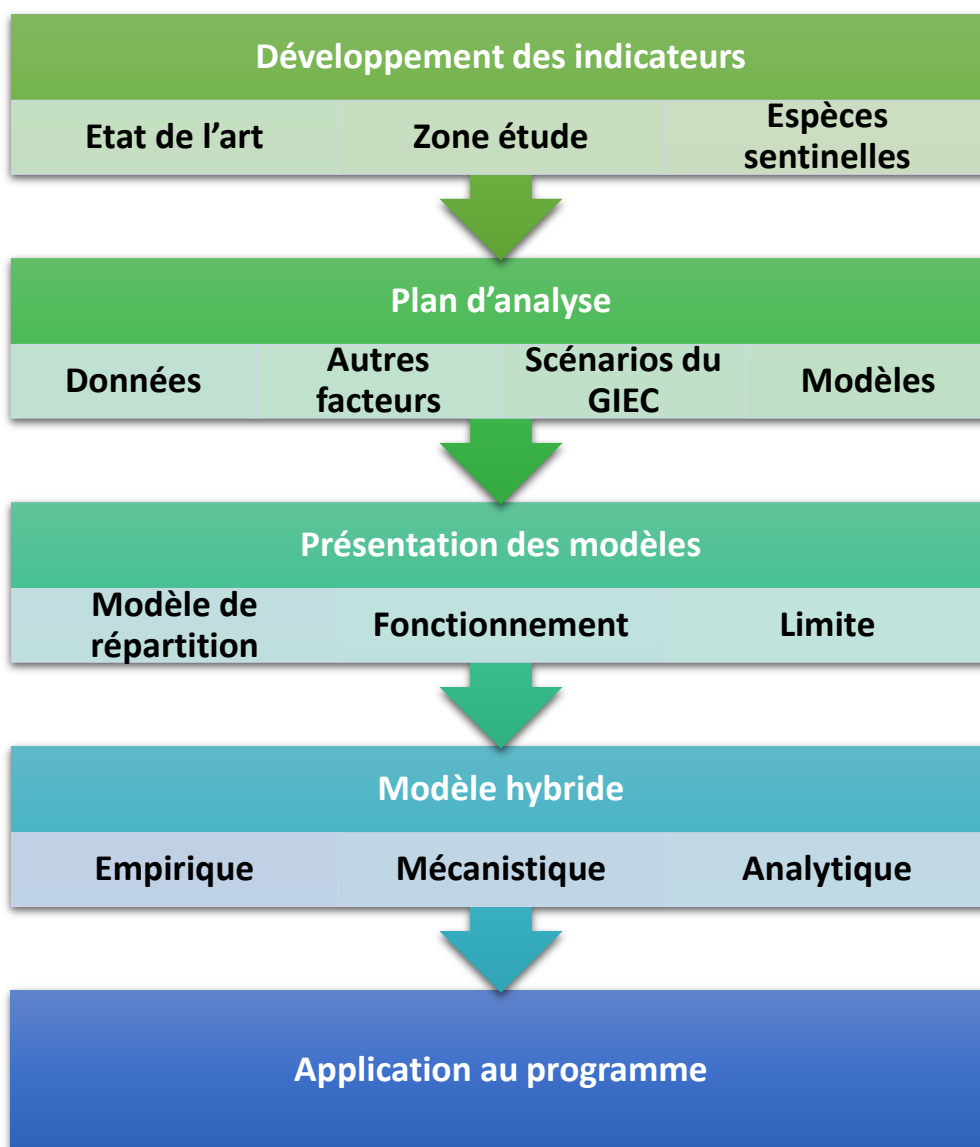


Fig. 1. Plan du rapport sur la mise en place d'une modélisation des effets du changement climatique sur la biodiversité.

2. Développement des indicateurs sentinelles du climat

2.1 Etat de l'art des effets du changement climatique

Un état de l'art de la connaissance des effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle mondiale réalisée dans le cadre du programme a permis de lister des groupes d'espèces indicateurs couramment utilisés pour caractériser l'état des milieux : mousses, fougères, Gymnospermes et plantes à fleurs, insectes (bourdons, odonates, lépidoptères), amphibiens, reptiles (lézards) et petits mammifères (rongeurs, Marmotte des Alpes) (MALLARD, 2016a). Cette synthèse bibliographique s'appuie sur les articles scientifiques reconnus au niveau international par l'indicateur « impact factor » ou IF (bases bibliographiques consultées : ScienceDirect complétée par Web of science). En pratique, les recherches bibliographiques ont été réalisées sur les articles parus jusqu'au mois de mars 2016. Le croisement des termes identifiés selon notre hypothèse de départ définissant les espèces sentinelles du climat a conduit à :

- Climate change, Impact, Effect, Biodiversity, France,
- Flora, Vegetation, Host plant, Insect, Butterfly, Dragonfly, Bombus, Amphibian, Lizard, Reptile, Mammal, Rodent, Marmota.

Cette bibliographie montre que la compréhension générale des réponses biologiques aux changements climatiques augmente rapidement depuis une vingtaine d'années (MALLARD, 2016a). Le changement climatique est une pression qui affecte la structure et la dynamique du fonctionnement des écosystèmes par un large éventail d'effets qui peuvent être classés selon leur nature et leurs caractéristiques : directs, indirects, induits, temporaires, permanents et cumulés (Fig. 2).

Les effets directs sont les effets majeurs liés directement au changement climatique qui influent de manière non équivoque sur les processus clés des écosystèmes. Les conditions environnementales jouent un rôle clé direct dans les changements de phénologie, d'aires de répartition et d'écophysiologie. Le changement climatique affecte la phénologie d'un large éventail de taxons (PARMESAN, 2006). Elle devient une pression pouvant provoquer des extinctions d'espèces (BELLARD *et al.*, 2012). Les espèces vont également changer leur répartition vers des latitudes et des altitudes plus élevées. Compte tenu de ces déplacements spatiaux, les réponses spécifiques ont le potentiel de créer des décalages temporels ou spatiaux entre les espèces interagissant (SCHWEIGER *et al.*, 2008 ; VAN DER PUTTEN *et al.*, 2010 ; BARTOMEUS *et al.*, 2011). En raison des interdépendances biotiques au sein des réseaux trophiques, la perte ou l'ajout d'espèces dans les assemblages de flore et de faune locales peuvent provoquer des changements en cascade dans la chaîne alimentaire (DUNNE & WILLIAMS, 2009 ; WALTHER, 2010 ; PRADERVAND *et al.*, 2014). Depuis 2009, une troisième réponse universelle au changement climatique a été identifiée, liée à l'écophysiologie, à savoir la réduction de la masse corporelle (DAUFRESNE *et al.*, 2009).

Les effets indirects viennent de la combinaison des effets directs, qui ont ainsi tendance à s'amplifier dans le temps et à différentes échelles, mais aussi de la combinaison des effets liés au changement climatique et ceux liés à d'autres perturbations telles que la dégradation et la fragmentation des écosystèmes. Les effets indirects comprennent l'adaptation du cycle de vie de l'espèce, le bouleversement des relations biotiques (concurrence, mutualisme...) affectant la chaîne trophique, les interactions avec de nouveaux pathogènes, des espèces invasives et la perte d'habitat.

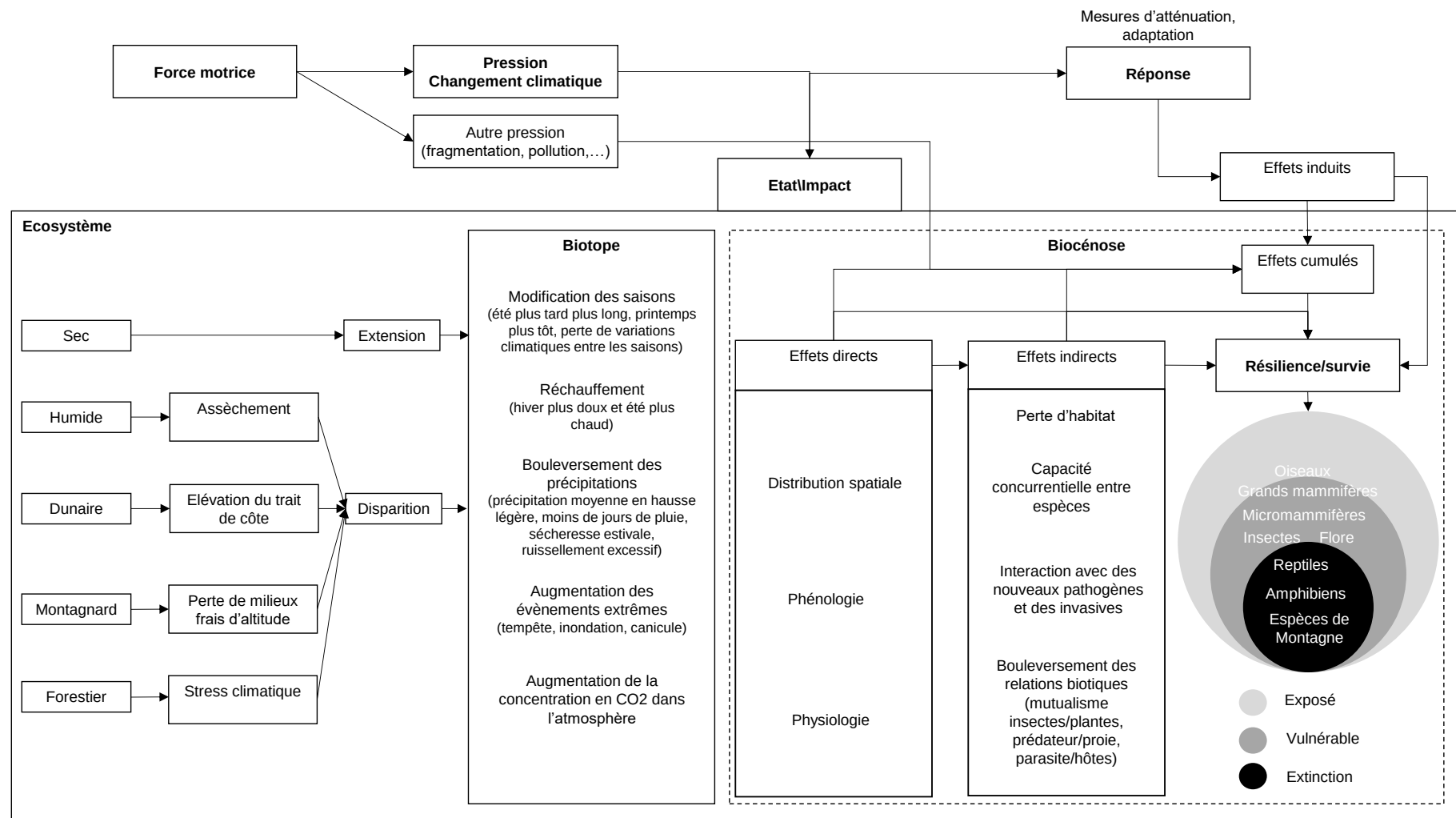


Fig. 2. Effets du changement climatique sur les composantes de l'écosystème biotope et biocénose.

Les effets induits sont dérivés des réponses anthropiques qui sont liées aux mesures mises en place liées aux décisions politiques. Une dynamique de publication scientifique sur le changement climatique a été identifiée depuis les années 1990. Elle correspond à des faits historiques, des travaux scientifiques mais également des conséquences de politiques. La « réponse » définie par les décisions politiques est un élément indirect essentiel au développement de la connaissance sur le changement climatique. La sensibilisation et la médiation pour tous les publics est ainsi un élément moteur indispensable pour orienter les décisions politiques dans le sens du développement de la connaissance.

Les effets cumulés comprennent en résumé l'interaction des effets directs, indirects, induits. Les autres facteurs anthropiques vont agir en synergie positive ou négative avec le changement climatique et augmenter la pression sur la survie des espèces (KREMEN & OSTFELD, 2005).

Les impacts retenus pour l'analyse concernent les réponses universelles reconnues : les changements d'aire de répartition, de phénologie et d'écophysiologie des espèces. L'ampleur et la direction des réponses au changement climatique varient selon les espèces (TAFANI *et al.*, 2013).

La répartition d'une espèce à un instant t est modelée par plusieurs dimensions écologiques : la répartition spatiale des conditions environnementales abiotiques et biotiques favorables à l'espèce dont l'intersection définit la projection spatiale de sa niche réalisée, et l'accessibilité du milieu passée et présente pour l'espèce, dépendant principalement de sa capacité de dispersion, de la fragmentation spatiale de l'habitat et la physiographie du milieu. La prise en compte de la seule niche écologique est donc insuffisante pour déterminer la répartition d'une espèce, elle décrit son habitat potentiel. Lorsque la niche écologique et les processus spatiaux (tels que la dispersion de l'espèce ou le contexte du paysage) sont inclus dans des modèles dynamiques, les prédictions définissent des aires géographiques potentielles (ARAUJO *et al.*, 2006).

Les changements environnementaux modifient la physiologie des espèces entraînant des changements phénologiques et à terme des déplacements d'aires de répartition d'espèces lorsque les conditions environnementales ne sont plus tolérées. Si la répartition est étudiée au cours de longs pas de temps, alors l'adaptation évolutive doit être aussi considérée (BERTRAND, 2012), la question du pas de temps doit également être prise en considération car les espèces ont, pour certaines des réponses courtes en terme d'adaptation au milieu ou non, alors que certaines auront des temps de réponses plus longs.

Ces trois effets ont des conséquences différentes selon la vulnérabilité et la résilience des espèces allant de la létalité aiguë à sublétales (MALLARD, 2016a). Du fait de l'importance des interactions dans l'écosystème, la disparition d'une espèce peut entraîner la modification de l'ensemble de l'écosystème, certaines espèces ayant en effet un rôle clé dans le fonctionnement écologique d'ensemble (ARNOULT & SIMON, 2007). Les colonisations et extinctions locales ou globales des espèces modifient les relations interspécifiques et aboutissent à un remaniement des communautés (Fig. 3).

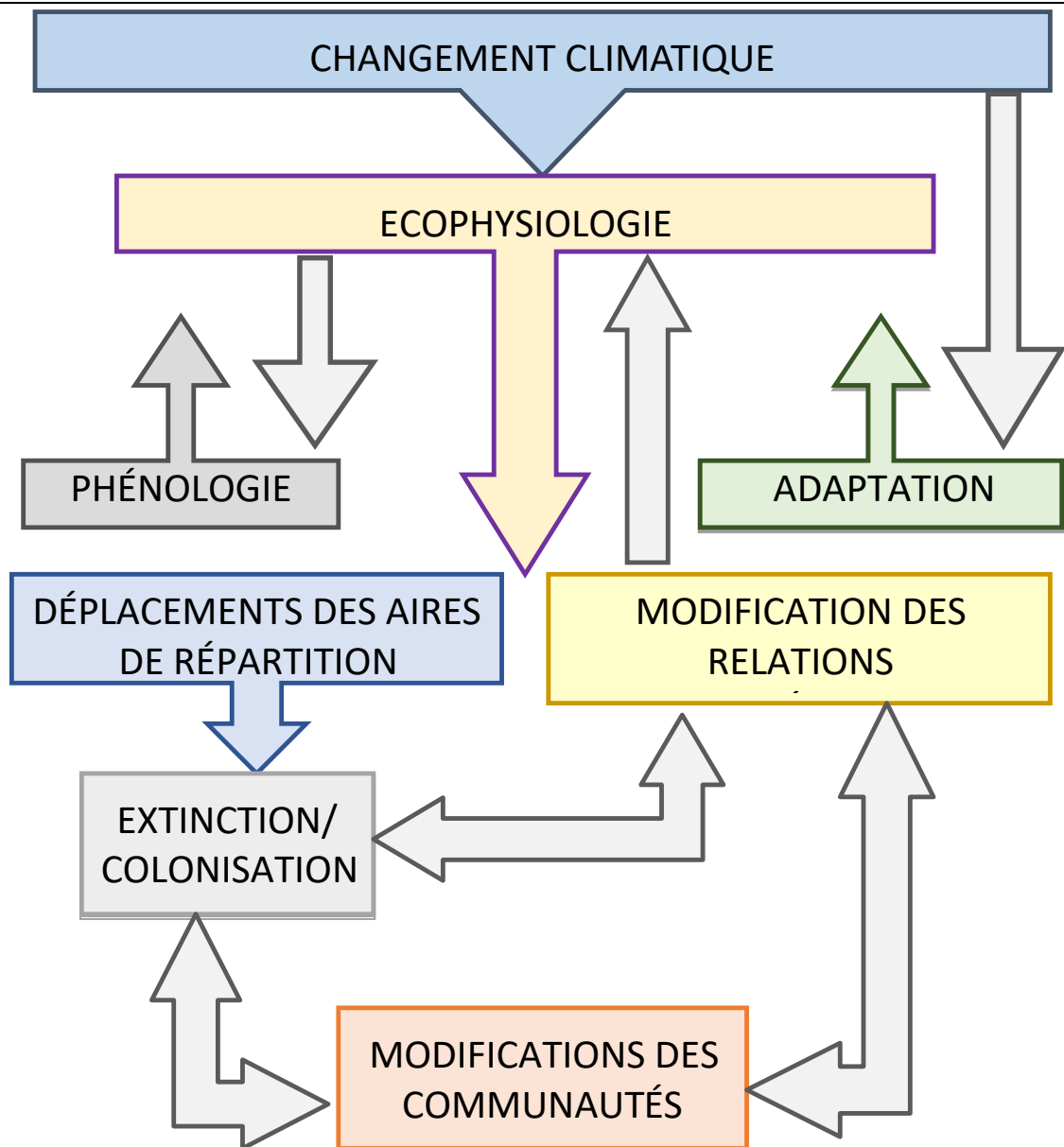


Fig. 3. Réponse écologique des végétaux aux changements Climatiques
(Modifié de (BERTRAND, 2012).

2.2 Choix de la zone d'étude

Le climat joue un rôle fondamental dans la répartition et la vie des êtres vivants. Il est caractérisé et résumé par plusieurs facteurs : température, précipitations, humidité, vent, lumière,... Ils sont définis sur des échelles d'espace et des pas de temps donnés. Ils sont à relier à la théorie de la hiérarchie des niveaux d'organisation des systèmes écologiques (BUREL & BAUDRY, 1999). En pratique, ils se retrouvent à l'échelle du globe (zone climatique-biome/peuplement), de la région (macroclimat-écosystème/communauté), du site d'étude (mésoclimat-habitat/population) ou de l'individu (microclimat-environnement immédiat/organisme) (FAURIE *et al.*, 2011 ; MALLARD, 2014). Des approches mixtes sont alors nécessaires pour étudier l'effet du changement climatique sur la biodiversité. Les prévisions de l'évolution du climat à l'échelle de la planète avec des modèles statistiques permettent un niveau de détail limité. Les résultats doivent être affinés à des domaines spécifiques (LE TREUT, 2013). Les différentes zones géographiques connaîtront des intensités variables du changement climatique (GIEC, 2013). Elles renferment des espèces avec des sensibilités différentes à la pression des modifications climatiques (BERTIN, 2008 ; LI *et al.*, 2013).

A l'intérieur de ces grandes zones, les conditions climatiques ne sont pas uniformes. Sous le climat tempéré de la France, plusieurs régions climatiques sont distinguées à l'échelle des climats régionaux ou macroclimats (FAURIE *et al.*, 2011). Elles renferment des espèces avec des sensibilités différentes à cette pression de la variation du climat (BERTIN, 2008 ; LI *et al.*, 2013). Par conséquent, l'identification d'état de biodiversité d'une zone géographique d'étude est une étape préalable au choix et développement d'indicateurs dites « espèces sentinelles du climat ».

En France, la région Nouvelle-Aquitaine est un laboratoire d'étude qui offre une sensibilité à l'évolution du climat et une variété d'écosystèmes naturels. Cette région du sud-ouest fera face à des sécheresses estivales récurrentes dans les décennies à venir, à un réchauffement général marqué par des vagues de chaleur plus nombreuses, précoces et à un accroissement d'épisodes de pluie intense en été. Les évolutions moyennes sont caractérisées par des vents hivernaux moins violents et des vents d'été plus énergétiques car associés à des tempêtes d'origine convective. À la différence des situations hivernales, le mécanisme qui peut amplifier les circulations atmosphériques d'été est connu : il s'agit de la condensation de la vapeur d'eau. Il s'agit de risques fortement étayés, mais pas de prévisions certaines. L'Aquitaine, avec sa très longue façade maritime, sera également particulièrement sensible au relèvement moyen du niveau de la mer. Un relèvement de quelques dizaines de centimètres est anticipé pour la fin de ce siècle (LE TREUT, 2013).

Géographiquement, cette région est constituée des écosystèmes naturels terrestres, dont les écosystèmes dunaires, montagnards, humides, secs et forestiers. A partir de l'état de l'art des connaissances (MALLARD, 2016a), de critères définis et d'une importante base de données empiriques des productions d'atlas de la flore (atlas en ligne : ofsa.fr) et de la faune en région Aquitaine (BERRONEAU, 2015 ; RUYS & COUZI, 2015 ; GOURVIL *et al.*, 2016), les espèces et groupes d'espèces indicateurs ont été développés pour ces 5 types d'écosystèmes sensibles au changement climatique (Fig. 4). Ils sont explicités dans les paragraphes suivants.



2.3 Région Nouvelle-Aquitaine et espèces sentinelles du climat

A l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine, les différents types d'écosystème choisis, dunaire, sec, humide, forestier et montagnard, ont des conditions climatiques spécifiques. Le changement climatique augmentera la caractéristique des milieux sec et dunaire, déficitaires en eau absorbable avec des sécheresses et des canicules. Le milieu dunaire est également soumis à l'érosion marine. Le changement climatique induira un déficit hydrique dans les milieux humides. Il dégradera les conditions fraîches du milieu forestier spécifique de hêtraies relictuelles de plaine. Les milieux montagnards seront soumis aux variations amorcées du régime des pluies, aux changements de températures estivales et aux modifications du manteau neigeux (LE TREUT, 2013 ; MALLARD, 2016a). A partir du territoire, en résumé, 20 indicateurs du changement climatique dans différents écosystèmes ont été choisis. L'évolution des indicateurs de cortèges floristiques sera suivie pour chacun de ces milieux. Au sein de ces écosystèmes, les espèces animales suivantes feront l'objet d'études : insectes (papillons, libellules, bourdons), amphibiens (Grenouille des Pyrénées, Rainette ibérique et Rainette verte), reptiles (Lézard de Bonnal, Lézard ocellé, Lézard vivipare, Cistude d'Europe, Vipère péliade) et petits mammifères (Marmotte des Alpes, micromammifères) (Fig. 5).

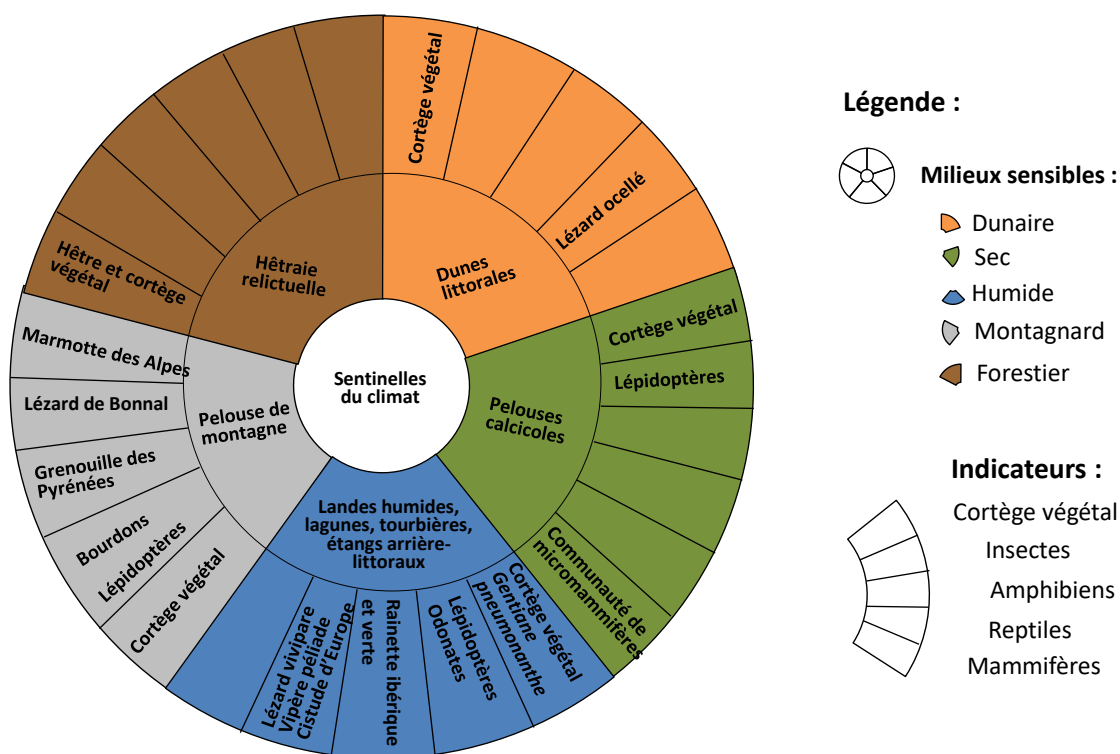


Fig. 5. Espèces ou groupes d'espèces sentinelles en région Nouvelle-Aquitaine.

2.3.1 Ecosystème dunaire

En Aquitaine, le milieu dunaire et la côte sableuse subissent directement l'influence des vents, du niveau de la mer et des marées. Les conditions du milieu sont donc liées à la salinité et la chaleur. L'augmentation d'épisodes ponctuels forts tels que les tempêtes peut rendre ce milieu vulnérable à l'érosion et au recul du trait de côte. Les phénomènes liés au changement climatique sont l'augmentation des températures moyennes et des chaleurs estivales, et une diminution des précipitations moyennes (LE TREUT, 2013)

D'après le CBNSA, certains cortèges floristiques des dunes littorales d'Aquitaine pourraient régresser ou disparaître. Les cortèges sont en partie composés d'espèces végétales thermophiles notamment d'affinités méditerranéennes (LAFON *et al.*, 2015) ; une progression de ces communautés végétales est également possible.

D'après les observations Cistude Nature, des espèces liées au cordon dunaire peuvent déplacer leur habitat en suivant le changement du trait de côte. Cependant, il est alors possible que ces espèces ne retrouvent plus leur type d'habitat comme par exemple le Lézard ocellé *Timon lepidus*. Cette espèce emblématique est thermophile et colonise le milieu dunaire entre l'embouchure de l'Adour et l'île d'Oléron. Elle se retrouve principalement sur ce cordon dunaire du littoral atlantique (BERRONEAU, 2015). Le Lézard ocellé et ses habitats apparaissent en conséquence menacés par les phénomènes d'érosion liés aux montées des eaux et aux épisodes de tempêtes. D'après l'UPPA, l'augmentation de périodes très chaudes peut entraîner une baisse de l'activité des lézards voire une augmentation de leur température interne dépassant le maximum thermique critique du Lézard. Pour se refroidir, les lézards se retirent dans les refuges plutôt que de subir ce risque entraînant des modifications de comportement, comme par exemple celui de la recherche de nourriture (SINERVO *et al.*, 2010).

2.3.2 Ecosystème sec

Les pelouses calcicoles sont assimilées à un milieu sec. Elles sont réparties majoritairement en Dordogne, dans le Lot-et-Garonne et, dans une moindre mesure, en Gironde et en Pyrénées atlantiques. Ces habitats se développent sur des substrats calcaires et hébergent une flore particulière avec des espèces, adaptées à des sols pauvres en nutriments et supportant un déficit hydrique important en période estivale, telles que *Rhaponiticum coniferum*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Argyrolobium zanonii*, *Fumana ericifolia*, *Anthericum liliago*, *Sideritis hyssopifolia* subsp. *guillonii* (ROYER, 1982 ; BOULLET & GEHU, 1984 ; LE FOULER, 2013 ; ABADIE *et al.*, 2014). D'après le CBNSA, le changement climatique pourrait modifier le cortège existant avec l'apparition et la propagation d'espèces thermophiles d'affinités méditerranéennes (LAVOREL & GARNIER, 2002 ; GRILLET *et al.*, 2006 ; VENNETIER & RIPERT, 2010 ; ZWICKE, 2013).

Les lépidoptères sont reconnus comme l'un des groupes indicateurs du changement climatique, car ils sont fortement liés aux plantes hôtes et nectarifères de l'habitat, car ils sont poïkilothermes. Ils font l'objet de programmes de surveillance approfondie en France et à travers la Nouvelle-Aquitaine. D'après Cistude Nature et le CEN Aquitaine, le cortège des lépidoptères des pelouses calcicoles (Azuré du serpolet *Maculinea arion*, Argus bleu céleste *Polyommatus bellargus*, Flambé *Iphiclidia podalirius*, Fluoré *Colias alfacariensis*, Soufre *Colias hyale*,...) peut évoluer en suivant le réchauffement climatique par l'apparition ou le développement des espèces à affinité méditerranéenne, telles que le Citron de Provence (*Gonepteryx cleopatra*), et, suivant la modification des espèces végétales hôtes, par des extinctions locales d'espèces de lépidoptères. Ils sont également dépendants de la température du milieu, la température locale, pour leur activité (KLECKOVA & KLECKA, 2016). Leur optimum de

développement, comme les autres insectes, sera influencé directement par le réchauffement du paramètre température (COLINET *et al.*, 2015).

D'après Cistude Nature, en milieu sec, les espèces thermophiles peuvent étendre leur aire de répartition selon les nouvelles conditions climatiques favorables. Par exemple, le plus petit mammifère du monde, la Pachyure étrusque (*Suncus etruscus*), et la Souris à queue courte (*Mus spretus*), de masse corporelle 1,8 g et 12–18 g respectivement (VOGEL, 2012), sont des espèces d'affinité méditerranéenne. Elles se retrouvent en Nouvelle-Aquitaine le long de la vallée de la Garonne. Un réchauffement global pourrait permettre une extension rapide vers le nord de leurs aires de répartition respectives. En effet, il semble que, de manière générale, les petits mammifères souffriront moins du changement climatique, par une adaptation physiologique et physiologique plus rapide (LEVINSKY *et al.*, 2007 ; MCCAIN & KING, 2014 ; HETEM *et al.*, 2014).

2.3.3 Ecosystème humide

Dans les milieux humides, et notamment dans les tourbières et les lagunes, les effets du changement climatique sont déjà constatés. A cause d'un réchauffement global et de périodes de sécheresse prolongée (LE TREUT, 2013), les espèces d'affinités boréales et humides risquent de disparaître au profit d'espèces à affinités plus chaudes et sèches.

La Nouvelle-Aquitaine offre de nombreux types de milieux humides de plaine. Les milieux les plus frais sont : les lagunes du plateau landais, les landes humides, les tourbières, les étangs arrière-littoraux et les marais côtiers.

Les lagunes du plateau landais sont notamment constituées de végétations amphibies au sein de pièces d'eau soumises naturellement aux variations du niveau des eaux. D'après le CBNSA, l'évolution de ces niveaux induite par le changement climatique pourrait entraîner la modification de l'emprise spatiale et topographique des communautés amphibies (BLANCHARD & LAMOTHE, 2003 ; LE FOULER & BLANCHARD, 2011a ; LE FOULER & BLANCHARD, 2011b).

Les odonates sont des espèces indicatrices des effets biologiques des changements climatiques (OTT, 2010). Les libellules réagissent rapidement, montrant des réponses fortes sur un laps de temps de 10 ans (FLENNER & SAHLEN, 2008). La plupart dépendent fortement des conditions de l'habitat, par exemple, la température de l'eau, la teneur en oxygène et la disponibilité de mares d'eau douce (JAESCHKE *et al.*, 2013). Les leucorrhines sont des odonates dépendants du milieu aquatique, notamment les lagunes landaises en Nouvelle-Aquitaine, pour leur reproduction. D'après les observations du CEN Aquitaine, certaines espèces vont voir leurs aires de répartition locales réduites avec la régression des lagunes. La Leucorrhine à front blanc (*Leucorrhinia albifrons*) est inscrite sur la liste rouge de l'IUCN et fait partie des espèces protégées en France et d'intérêt communautaire.

Certains amphibiens de milieux frais semblent fortement menacés par le changement climatique (ARAUJO *et al.*, 2006) tels que, d'après Cistude Nature, la Rainette ibérique (*Hyla molleri*) et la Rainette verte (*H. arborea*). La rainette méridionale (*Hyla meridionalis*) est une espèce d'affinité méditerranéenne plus thermophile qui pénètre dans certains milieux où *H. molleri* et *H. arborea* sont présentes (BERRONEAU, 2015). Un rapport de force entre ces deux espèces est très certainement lié aux conditions climatiques locales et pourrait évoluer en fonction du changement climatique en faveur de *H. meridionalis*.

D'après le CBNSA, les habitats de landes humides et tourbières sont particulièrement sensibles aux épisodes de sécheresse et de canicule intense. Les tourbières forment des reliques glaciaires en Nouvelle-Aquitaine. En effet, les végétations qui les composent trouvent leur optimum dans les

régions froides (boréo-montagnardes) où la décomposition de la matière organique en condition anaérobie est fortement réduite. Comme les landes humides et les bas-marais acidiphiles, elles sont adaptées à un engorgement plus ou moins régulier par des eaux pauvres en nutriments et acides. Ces contraintes permettent le développement d'une flore strictement inféodée à ces milieux (*Menyanthes trifoliata*, *Narthecium ossifragum*, *Gentiana pneumonanthe*, *Sphagnum fallax*, *Rhyncospora fusca*, *Drosera rotundifolia*, *Lycopodiella inundata*). Dans le contexte du changement climatique, ces végétations pourraient disparaître ou se raréfier au profit de végétations de landes plus sèches et de communautés moins oligotrophes.

D'après Cistude Nature et le CEN Aquitaine, les espèces du cortège de lépidoptères associé aux landes humides sont susceptibles d'être sujettes à des extinctions locales, par exemple le Fadet des laïches (*Coenonympha oedippus*) strictement protégé de l'annexe 2 de la Convention de Berne mentionné sur la liste des insectes strictement protégés de l'annexe IV de la Directive Habitats et inscrit sur la liste rouge des insectes de France métropolitaine. L'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*) est également une espèce qui pourra être fortement impactée. Le cycle de vie complexe de cette espèce dépend obligatoirement de plusieurs hôtes : plante-hôte Gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*) et fourmis-hôtes spécifiques *Myrmica scabrinodis*, *M. ruginodis* ou *M. rubra*. L'été, les femelles pondent de 50 à 100 œufs répartis sur les boutons floraux de la plante-hôte, la Gentiane pneumonanthe, plante hémicryptophyte vivace, inféodée aux zones humides : prairies humides et zones marécageuses (MAES et al., 2004). La Gentiane pneumonanthe est une plante à floraison tardive (août-septembre). Sa période de floraison risquant d'être plus précoce, la période de ponte de l'Azuré des mouillères pourrait être modifiée.

Les lézards, ectothermes, ont une phénologie contrainte par la température. La reprise d'activité post-hivernale et la vitesse de la gestation sont directement impactées par des variations climatiques qui déterminent les périodes propices aux activités de déplacement, d'alimentation et de reproduction. Le climat influence également la température corporelle de l'organisme et donc la vitesse des processus physiologiques. Les populations de Lézard vivipare (*Zootoca vivipara*), une espèce des milieux froids cantonnée aux landes à molinie, sont particulièrement sensibles au réchauffement (CHAMAILLE-JAMMES et al., 2006 ; MARQUIS et al., 2008 ; MASSOT et al., 2008). Abondante en altitude, l'espèce est beaucoup plus rare en plaine où elle se cantonne à des milieux de landes humides (BERRONEAU, 2015). D'après Cistude Nature, la modification et la disparition de ces milieux frais entraînerait une possible extinction locale de l'espèce.

Les ectothermes terrestres comme les vipères utilisent principalement des moyens comportementaux pour réguler leur température corporelle et optimiser leurs performances. La thermorégulation peut imposer des contraintes physiologiques et augmenter par exemple les pertes hydriques. En Nouvelle-Aquitaine, l'espèce boréale, la Vipère péliade *Vipera berus*, présente des pertes hydriques supérieures à une autre espèce, la Vipère aspis *V. aspis*. La Vipère péliade *V. berus* est plus vulnérable aux changements de précipitation en limite sud de son aire de distribution (LOURDAIS et al., 2004 ; GUILLON et al., 2013). *V. berus* devient espèce indicatrice de la modification de l'humidité et des températures dans les milieux humides du Plateau des Millevaches.

Les cortèges amphibies caractéristiques et spécifiques des étangs à substrat sableux, aux eaux acides oligotrophes, comme pour la végétation des lagunes du plateau landais, sont constitués de végétations des pièces d'eau soumises naturellement aux variations du niveau des eaux (LE FOULER, 2012). D'après le CBNSA, l'évolution des niveaux pourrait entraîner la modification de l'emprise spatiale et topographique des communautés. Les rives des étangs arrière-littoraux de l'Aquitaine hébergent une flore particulière (*Lobelia dortmanna*, *Isoetes boryana*, *Caropsis verticillatto-inundata*, *Littorella uniflora*). Ces étangs, isolés de la mer par un cordon dunaire, sont alimentés exclusivement

par les eaux des bassins versants. Issues du plateau sableux du triangle landais, ces eaux acides et oligotrophes favorisent le développement de communautés végétales originales. Ces végétations vivaces sont adaptées à des sols pauvres en nutriments et aux fluctuations des niveaux d'eaux qui déterminent leur agencement en ceinture le long d'un gradient topographique plus ou moins étendu. Selon le gradient hydrique, trois types de communautés végétales sont identifiées : aquatiques (immergées toute l'année), amphibies (immergées seulement une partie de l'année), terrestres (toujours émergées). D'après le CBNSA, dans le contexte du changement climatique avec des sécheresses et des canicules plus intenses, ces végétations amphibies et aquatiques pourraient disparaître ou se raréfier au profit des végétations strictement terrestres et moins oligotrophes.

La Nouvelle-Aquitaine est, à l'échelle du territoire national, la région accueillant le plus grand nombre de populations fonctionnelles de Cistude d'Europe *Emys orbicularis*. La cistude est une tortue d'eau douce exploitant majoritairement des habitats aquatiques stagnants ou peu circulants. Les marais côtiers où elle est présente pourront être impactés par la montée du niveau de la mer, la baisse des précipitations et des apports d'eau douce (LE TREUT, 2013). Elle est également tributaire du milieu terrestre pour assurer sa thermorégulation sur des sites d'insolation et pour sa reproduction sur des sites de ponte émergés. Par sa physiologie ectotherme, le cycle de vie de la Cistude d'Europe est directement tributaire des conditions thermiques. D'après Cistude Nature, la Cistude d'Europe est susceptible d'être directement impactée par la modification de salinité dans les marais côtiers et de l'augmentation de la température. La distribution pan-européenne de la Cistude d'Europe suggère que cette espèce présente une certaine capacité d'adaptation face aux conditions environnementales. Préciser les mécanismes adaptatifs (physiologique, comportemental et écologique) est un prérequis pour évaluer, d'une part l'impact du changement climatique sur l'espèce, d'autre part également les capacités de survie de celle-ci face au changement climatique.

2.3.4 Ecosystème montagnard

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

L'Apollon *Parnassius apollo* est une espèce de papillon sensible au changement climatique. La population *P. apollo* a diminué en Europe de près de 30% depuis 2000 (VAN SWAAY *et al.*, 2010), localement, en lien avec le changement climatique (DESCIMON *et al.*, 2005). Une baisse des populations depuis les années 1960 suggère un déclin général pour cette espèce de papillon dans la chaîne de montagnes de la Sierra de Guadarrama, dans le centre de l'Espagne, où la température moyenne annuelle a augmenté d'environ 0,4°C par décennie depuis 1970 (WILSON *et al.*, 2005). Le déclin observé à haute altitude entre 1967 et 2008 proviendrait d'une diminution globale des populations sur toute la région et sur toutes les gammes d'altitudes, liée au climat. Cela a réduit la taille des populations, même à des altitudes élevées, conduisant à des extinctions locales (WILSON *et al.*, 2015). Les résultats obtenus depuis 2006 indiquent l'importance de la qualité de l'habitat local pour la persistance de la population (WILSON *et al.*, 2015). D'après Cistude Nature, le suivi du cortège des lépidoptères de l'habitat de pelouses montagnardes à *Parnassius apollo* semble pertinent pour étudier l'évolution du cortège par rapport au changement climatique dans les Pyrénées.

Dans la littérature, il a été démontré que le changement climatique perturbe les interactions plante-pollinisateur par une homogénéisation de la diversité des proboscis (Corbet, 2000), pouvant entraîner une régression des populations de certaines espèces de bourdons (Bommarco et al, 2011), voire sur le long terme conduire à la disparition locale des espèces de bourdons, notamment celles adaptées au froid (Pradervand et al, 2014). D'après plusieurs experts dont DGe, sur le long terme, les bourdons de basse altitude (planitiaire) devraient remonter en haute altitude. Les bourdons à proboscis moyen et court devraient coloniser les étages supérieurs et sans doute s'adapter par l'évolution de traits éco-physiologiques. Les bourdons à proboscis court et moyen seront favorisés au détriment des espèces à proboscis longs et des espèces d'altitude à proboscis court. D'autres paramètres influenceront certainement les communautés de bourdons tels que la phénologie (espèces vernales vs espèces estivales) et la stratégie sur la collecte et la conservation au nid de la ressource (nourrissage des larves par régurgitation « pollen storers » par rapport au nourrissage par pelotes de pollen et nectar ou de miel « pocket makers ») (LEFEVRE & PIERRE, 2001).

Endémique de l'ouest des Pyrénées, la Grenouille des Pyrénées (*Rana pyrenaica*) est la seule grenouille strictement torrenticole de France métropolitaine. Elle se reproduit dans des torrents frais et oxygénés du Pays basque et de la vallée d'Aspe. Durant leur période de croissance, les têtards se réfugient dans les vasques des ruisseaux où ils tentent de résister à la force du courant (BERRONEAU et al., 2015). D'après Cistude Nature, l'évolution des débits de début de saison sous l'effet du changement climatique influencerait fortement la réussite de reproduction de cette espèce en entraînant la mortalité accrue des têtards.

Les espèces de lézards d'altitude, endémiques des Pyrénées telles que le Lézard de Bonnal *Iberolacerta bonnali*, semblent fortement menacées par le changement climatique (ARAUJO et al., 2006). Il vit principalement entre 1800 m et 2200 m d'altitude. La principale menace qui semble peser sur cette espèce est l'élévation des températures. D'après Cistude Nature et l'UPPA, celles-ci permettraient la remontée d'espèces compétitrices (par exemple le Lézard des murailles *Podarcis muralis*) entraînant à terme la disparition des espèces d'iberolézards, dont le Lézard de Bonnal (POTTIER et al., 2014). Une éventuelle hausse de température pourrait aussi favoriser une expansion altitudinale du Lézard catalan, un lézard d'affinité ibérique, dans les secteurs de présence du Lézard de Bonnal. Abondant en Espagne, le Lézard catalan *Podarcis liolepis* est localisé dans le sud-ouest de la France sur quelques affleurements rocheux du Pays basque et de la Vallée d'Aspe. Ce lézard n'a aujourd'hui été localisé qu'en dessous de 900 m d'altitude.

Des suivis dans les Alpes françaises ont permis de mettre en évidence que la diminution de l'épaisseur de la couche de neige, au cours des 20 dernières années, avait un impact négatif sur la taille des portées de la Marmotte des Alpes (*Marmota marmota*) (TAFANI et al., 2013). D'après Cistude Nature, les Pyrénées étant sujettes au même phénomène de diminution de l'épaisseur de la couche de neige, la reproduction de la Marmotte des Alpes pouvant être également impactée.

2.3.5 Ecosystème forestier

Le milieu forestier subira le changement climatique. C'est particulièrement le cas des hêtraies relictuelles de plaine et leur cortège de flore associé, qui semble, d'après le CBNSA, en voie de régression du fait de variations du climat (LEBOURGEOIS *et al.*, 2005 ; PIEDALLU *et al.*, 2009 ; MARAGE & GEGOUT, 2010 ; BERTRAND, 2012). Les forêts à hêtres de plaine sont particulièrement sensibles à des épisodes de sécheresse et de canicule plus intense. Au niveau de leur limite sud-ouest de répartition (bassin aquitain pour la présence en plaine), ces forêts sont très localisées et se développent à la faveur de conditions atmosphériques très fraîches sur des versants exposés au nord ou en fond de vallon. Les hêtraies sont des reliques glaciaires en plaine de Nouvelle-Aquitaine. Ces forêts abritent une flore particulière d'affinité montagnarde, avec de nombreuses espèces rares au niveau régional (*Carex digitata*, *Euphorbia hyberna*). A l'avenir, elles pourraient disparaître ou se raréfier au profit de végétations forestières plus sèches et plus thermophiles (BERTRAND, 2012).

3. Démarche de modélisation

Cette partie décrit la démarche de modélisation mise en place dans le cadre du programme, selon Roger Brunet, géographe français, « *il faut passer par un modèle pour comprendre et se faire comprendre* » (BRUNET, 2000). L'objectif de la modélisation est d'évaluer, à partir des données recueillies dans le cadre du programme, les réponses prévisionnelles des espèces sentinelles.

La modélisation ne commence pas avec le modèle informatique, elle commence comme une schématisation. Un modèle est une représentation simplifiée d'une réalité (CHAMUSSY, 2014). Pour que le modèle soit pertinent, il faut au préalable comprendre et justifier ses entrants et ses sortants. Ainsi, un modèle très flexible mais sans justification écologique donnera des prédictions biaisées et des incertitudes importantes (ARAUJO & PETERSON, 2012 ; BELL & SCHLAEPFER, 2016).

La construction d'un schéma modèle permet de poser la démarche de modélisation. Cette démarche est explicitée selon les intrants à différentes échelles spatiales et temporelles (données écologiques et climatologiques/météorologiques, autres facteurs pris en compte), les scénarios et modèles appliqués au programme (Fig. 6).

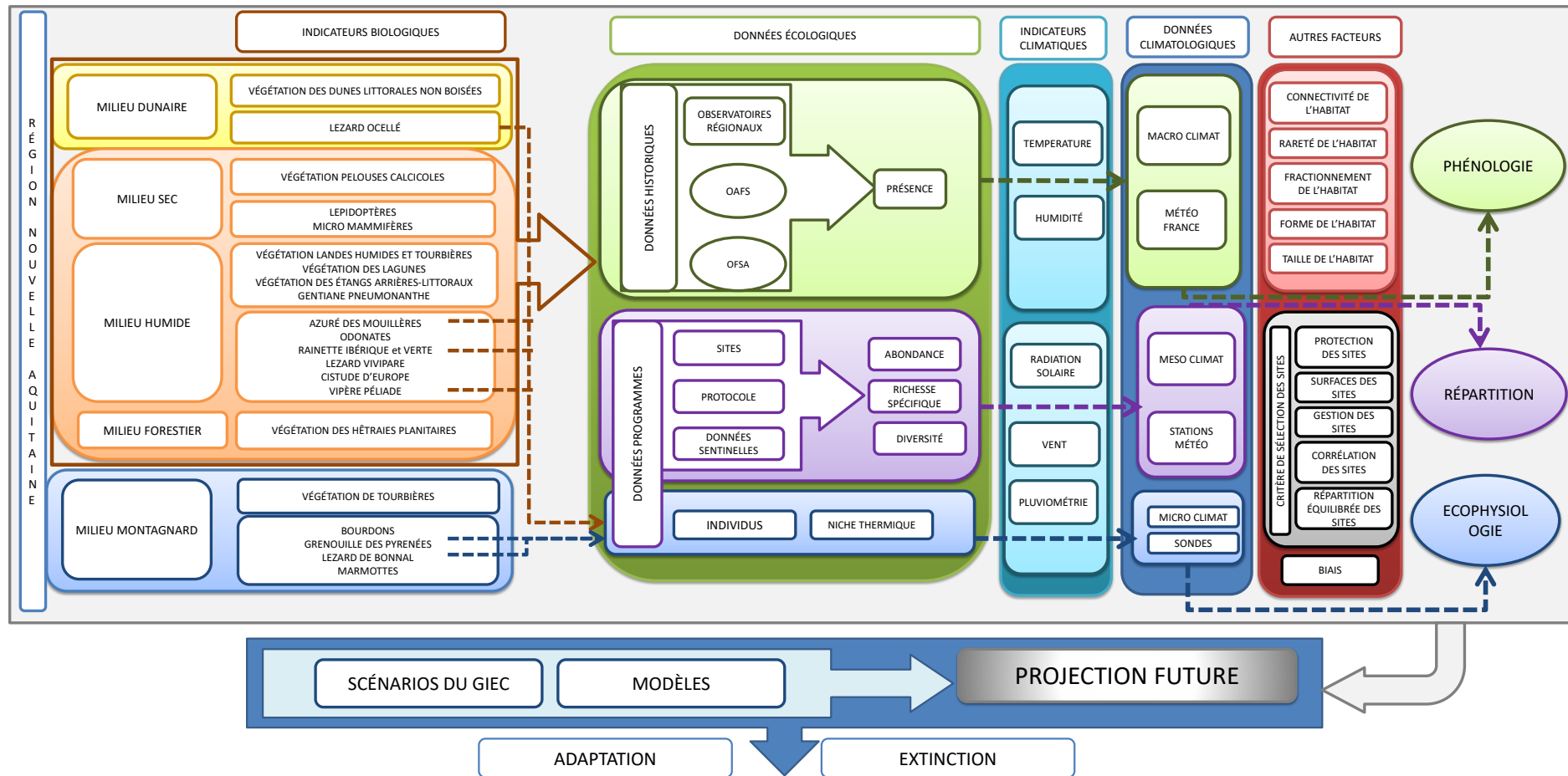


Fig. 6. Plan d'analyse global du programme les sentinelles du climat.

3.1 Données écologiques des observatoires régionaux

À l'échelle des climats régionaux ou macroclimats, les conditions climatiques ne sont pas uniformes dans les sites (FAURIE *et al.*, 2011). La région Nouvelle-Aquitaine fait partie de la zone climatique océanique et de montagne. Dans ce programme, un partenariat avec Météo France permet de travailler sur une relation entre les données climatiques et la biodiversité à l'échelle de la région. Les facteurs climatiques locaux étudiés sont la température, l'humidité relative, la vitesse du vent, les précipitations, la radiation solaire, et, en complément en milieu montagnard, l'épaisseur de la couche de neige.

Pour étudier les effets du changement climatique sur la biodiversité régionale, la collecte sur le terrain des informations à cette échelle nécessite de nombreuses observations afin d'obtenir des résultats significatifs. Les observatoires régionaux sont des outils permettant d'accéder à une masse d'observations naturalistes validées et réparties sur l'ensemble du territoire (Bœuf *et al.*, 2012). En région Nouvelle-Aquitaine, deux observatoires flore et faune forment des dispositifs visant à rassembler, gérer, valider et diffuser toutes les informations sur la biodiversité produites par les producteurs de données et notamment les partenaires techniques. L'Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage (OAFS) via SI_Faune compte 8000 données. L'Observatoire de la Biodiversité Végétale (OBV) de Nouvelle-Aquitaine via Lobelia compte 3 000 000 de données. Ces données d'atlas de la biodiversité peuvent être traitées sous la forme de présence d'espèces. L'effort d'observation est hétérogène sur le territoire et ne permet pas une vision pertinente de présence et d'absence d'espèces. Pour autant, ce type de données est utilisé dans la littérature scientifique. Par exemple, Brotons *et al.* (2004) ont utilisé les données d'atlas d'oiseaux en Catalogne. D'après les auteurs, les données de présence et absence d'espèces permettent des prévisions par des modèles linéaires généralisés (GLM) plus précises que l'analyse de facteur de niche écologique (ENFA) en utilisant uniquement les données de présence. Les espèces ayant des exigences écologiques moins restreintes sont modélisées avec moins de précision que les espèces ayant des exigences plus restreintes (BROTONS *et al.*, 2004).

3.2 Données protocolées de suivis

Les données d'abondances d'individus et de proportions relatives des espèces renferment également une richesse d'analyse importante. La combinaison de ce type de données complémentaires avec les données d'incidence ou de présence/absence des espèces permet d'enrichir et de valider les modèles pour l'analyse des effets des changements globaux sur la biodiversité. Les données d'incidence ou de présence/absence des espèces sont plus faciles à obtenir que les données d'abondances d'individus et de proportions relatives des espèces liées au nombre d'individus observés (HOWARD *et al.*, 2014). Ces dernières nécessitent des suivis protocolés des populations naturelles sur le terrain. Les suivis à long terme des populations naturelles sont généralement considérées comme indispensables. Les observations directes devront s'effectuer sur des périodes de plusieurs décennies. Rappelons qu'une période d'observation minimale de deux décennies est recommandée pour les espèces végétales (BERTIN, 2008). Dans une région climatique donnée, le climat n'est pas le même en tout lieu, les climats locaux sont variables suivant l'altitude et la latitude (FAURIE *et al.*, 2011). La mise en place de protocoles de suivis des indicateurs climatiques et biologiques standardisés et adaptés à la problématique du changement climatique est nécessaire. Dans ce cadre, des protocoles de suivis des indicateurs climatiques et biologiques ont été définis.

Pour chaque indicateur, le plan d'échantillonnage pose la définition des critères des sites d'études en région Nouvelle-Aquitaine. Étant donné que très peu d'espèces ont été étudiées en détail en ce qui concerne les réponses dynamiques aux changements environnementaux, la modélisation de la

répartition statique reste souvent la seule approche pour étudier les conséquences possibles d'un environnement en mutation sur la répartition des espèces (GUISAN & ZIMMERMANN, 2000). Une hypothèse de travail posée pour la sélection des sites d'étude est de s'appuyer sur un état de conservation des sites limitant autant que possible l'influence de facteurs anthropiques autres qui pourraient impacter la biodiversité et ne permettraient plus de dissocier l'effet du changement climatique de ces autres facteurs. Cet état de conservation est qualifié de "bon" dans cette étude. Ainsi, les réponses de la biodiversité observées dans un site protégé devraient être liées principalement aux effets du changement climatique.

Une première campagne de terrain en 2016 a permis la mise en place des matériels et le test des protocoles. Les protocoles validés en 2016 se basent sur des méthodes reconnues au niveau national (MALLARD, 2016b) :

- pour la flore, suivi du REseau National de suivi des ECosystèmes FOrestiers ou RENECOFOR (ULRICH, 1995) et les suivis de l'évaluation de l'état de conservation dans le cadre du suivi des Habitats d'Intérêts Communautaires pour Natura 2000 (LE FOULER & BLANCHARD, 2011b ; LE FOULER, 2012 ; LE FOULER & CAZE, 2012 ; LE FOULER, 2013 ; LAFON *et al.*, 2015),
- pour les lépidoptères le suivi temporel des Rhopalocères de France (STERF) (MANIL & HENRY, 2007), pour les odonates le Suivi Temporel des Libellules (STELI) (LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ODONATOLOGIE & MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE, 2017),
- pour les amphibiens et les reptiles, les suivis POPamphibiens (BARRIOZ & MIAUD, 2016) et POPreptiles (LOURDAIS & MIAUD, 2016),
- suivis selon des articles scientifiques pour les bourdons (BOMMARCO *et al.*, 2012 ; PRADERVAND *et al.*, 2014 ; KERR *et al.*, 2015 ; MILLER-STRUTTMANN *et al.*, 2015), pour les mammifères (TAFANI *et al.*, 2013).

Les conditions climatiques particulières du climat local contribuent à l'étude de la réponse physiologique de l'organisme aux variations climatiques. Plusieurs études en écophysiologie ont souligné l'importance croissante de l'étude de ces réponses, y compris leurs limites de tolérance aux changements environnementaux. L'écophysiologie peut contribuer à une vision globale des impacts des changements climatiques sur les organismes, les écosystèmes et leurs réponses évolutives (BOZINOVIC & PÖRTNER, 2015). Diverses approches conceptuelles et de modélisation traitent des questions de réaction thermique en se basant sur les limites de tolérance des organismes (ANGILLET, 2009).

Les espèces et leurs stades de vie ont des plages thermiques différentes reflétant la spécialisation à des régimes de température, des caractéristiques de l'habitat et du mode de vie. Leurs limites de température peuvent être modifiées par l'acclimatation ou l'adaptation évolutive jusqu'à certaines limites spécifiques. Les réponses physiologiques vont varier entre les espèces endothermes ou ectothermes et entre les espèces mobiles ou sédentaires. La température affecte l'ensemble des fonctions biologiques des organismes ectothermes qui ont la même température corporelle que celle du milieu. La capacité des organismes à se déplacer ou à surmonter les barrières géographiques peut les limiter à suivre le déplacement des zones climatiques et donc les rendre plus sensibles aux effets physiologiques. Selon les espèces, les effets des changements climatiques sont sublétaux ou létaux. La caractérisation de ces deux types d'effets sur les espèces est une condition préalable à la prédiction des effets écologiques sur les organismes, les populations et les espèces. Les individus exposés aux changements climatiques peuvent atteindre un état qui est au-delà de leur capacité à maintenir l'homéostasie, leurs performances de croissance, de reproduction, leurs comportements, ou à se défendre contre des stress biotiques et physicochimiques (BOZINOVIC & PÖRTNER, 2015).

Dans ce programme, les réponses d'individus sont étudiées au moyen de dispositifs expérimentaux sur le terrain en utilisant des sondes, des thermocouples placés dans des modèles biomimétiques permettant d'imiter les propriétés thermiques et hydriques des organismes (SINERVO *et al.*, 2010). Les modèles biologiques étudiés sont les organismes ectothermes de lézards et d'amphibiens. Les lézards ne peuvent pas évoluer assez rapidement pour suivre le changement climatique actuel en raison de contraintes liées à leur préférence thermique (ETTERSON & SHAW, 2001 ; HUEY *et al.*, 2003). L'activité en période chaude peut entraîner une température du corps dépassant le maximum thermique critique, conduisant à la mort. Pour se refroidir, les lézards se retirent dans des refuges plutôt que de subir le risque de surchauffe. Cependant, les durées de repli dans les refuges restreignent en conséquence la durée de recherche de nourriture. Cela limite les fonctions métaboliques coûteuses comme la croissance, l'entretien et la reproduction. Les taux de croissance de la population sont compromis et augmentent d'autant le risque d'extinction. Même s'ils peuvent s'adapter et tolérer des températures plus chaudes, ils se rapprochent du seuil léthal (SINERVO *et al.*, 2010). Les amphibiens ont besoin de milieux complémentaires proches entre terre et eau pour leur croissance, leur développement, leur recherche de nourriture, les périodes d'hibernation et de reproduction. Cette biologie spécifique est susceptible d'être particulièrement affectée par le changement rapide du climat (PARMESAN, 2007). Les amphibiens ont la peau perméable, les œufs n'ont pas de coquille et leurs cycles de vie sont complexes. Ce sont des animaux ectothermes, ce qui les rend vulnérables aux changements aquatiques et terrestres, à la température, aux précipitations et leurs combinaisons (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Plusieurs études rigoureuses ont démontré des effets létaux directs du changement climatique et indirects dus au changement de l'habitat qui en est la conséquence (POUNDS *et al.*, 1999 ; DASZAK *et al.*, 2005 ; CORN, 2007 ; WHITFIELD *et al.*, 2007 ; McMENAMIN *et al.*, 2008 ; SODHI *et al.*, 2008 ; ANCHUKAITIS & EVANS, 2010 ; LOWE, 2012 ; LI *et al.*, 2013). Par exemple, il a été démontré qu'il existe une corrélation entre les conditions plus chaudes et sèches et le déclin des amphibiens en Italie (D'AMEN & BOMBI, 2009).

3.3 Systématique climatique

Dans une région climatique, le climat n'est pas le même en tout lieu, les microclimats locaux sont variables suivant l'altitude et latitude. Les conditions climatiques sont particulières et résultent notamment de la topographie et du couvert végétal. L'action combinée des facteurs climatiques, et notamment du couple température-humidité, conditionne directement la répartition des espèces végétales et animales et le développement de leurs populations (FAURIE *et al.*, 2011). Ces facteurs sont à relier à la théorie de la hiérarchie des niveaux d'organisation (BUREL & BAUDRY, 1999) des systèmes écologiques à l'échelle du globe (zone climatique-biome/peuplement), de la région (macroclimat-écosystème/communauté), de la localité (mésoclimat-habitat/population) ou de l'individu (microclimat-environnement immédiat/organisme) (FAURIE *et al.*, 2011 ; MALLARD, 2014).

Zones climatiques – À l'échelle du globe, les grandes zones climatiques de l'équateur vers les pôles, sont les suivantes : zone à climat équatorial, tropical, subtropical, tempéré, subpolaire et polaire (FAURIE *et al.*, 2011).

La France est en zone tempérée. D'ici 2100, l'augmentation de la température moyenne se retrouvera dans une gamme comprise entre 3,4°C et 3,6°C en hiver, et 2,6°C et 5,3°C en été, selon les scénarios utilisés. L'augmentation de température sera également associée à une forte augmentation du nombre de jours de vagues de chaleur en été, des épisodes de sécheresse au sud du pays, du taux de précipitations extrêmes et à une diminution des extrêmes froids sur l'ensemble du territoire (OUZEAU *et al.*, 2014). Ce pays contient une grande richesse botanique liée à la diversité de climats, de reliefs et de types de sols, qui en font une zone d'étude avec une grande diversité d'écosystèmes naturels (GADANT, 2002) fermés, ouverts, aquatiques et terrestres bien documentés : forêts, prairies,

landes, milieux méditerranéens, zones humides et écosystèmes aquatiques (MALLARD, 2014). Cette biodiversité diversifiée est potentiellement impactée par le changement climatique.

Climat régional ou macroclimat – A l'intérieur de ces grandes zones, les conditions climatiques ne sont pas uniformes. Sous le climat tempéré de la France, plusieurs régions climatiques sont distinguées à l'échelle des climats régionaux ou macroclimats (FAURIE *et al.*, 2011).

La région Nouvelle-Aquitaine fait partie de la zone climatique océanique et de montagne. C'est une des régions où le réchauffement climatique sera parmi le plus important en France. Cette région du sud-ouest fera certainement face à des sécheresses estivales récurrentes dans les décennies à venir, un réchauffement général marqué par des vagues de chaleur plus nombreuses et un accroissement possible des épisodes de pluie intense en été. Les évolutions moyennes sont généralement caractérisées par des vents hivernaux moins violents et des vents d'été éventuellement plus violents car associés à des tempêtes d'origine convective. À la différence des situations hivernales, le mécanisme qui peut amplifier les circulations atmosphériques d'été est connu : il s'agit de la condensation de la vapeur d'eau. Il s'agit de risques fortement étayés, mais pas de prévisions certaines. L'Aquitaine, avec sa très longue façade maritime, sera également particulièrement sensible au relèvement moyen du niveau de la mer. Un relèvement de quelques dizaines de centimètres est anticipé pour la fin de ce siècle (LE TREUT, 2013).

L'augmentation des niveaux des données climatiques (3–4°C) sont à rapporter au domaine du vivant sauvage qui se situe entre 10°C et 35°C. Dans ce programme, un partenariat avec Météo France est en cours de développement et permettra de travailler sur une relation entre la simulation climatique future avec les projections des modèles de biodiversité. Rappelons que les facteurs climatiques étudiés seront la température, l'humidité relative, la vitesse du vent, les précipitations, la radiation solaire, et, en milieu montagnard, l'épaisseur de la couche de neige. La température et les précipitations représentent les facteurs les plus importants du climat. La température résultante dépend de la nébulosité jouant un rôle de filtre, de la latitude, de l'angle d'exposition du site à ce même rayonnement, de la présence d'une masse d'eau par son inertie, des courants marins (Gulf Stream, Labrador) apportant ou prélevant des calories, des caractéristiques de surface du sol (les roches claires renvoient plus de chaleur que les terres sombres), des formations végétales en place (les végétaux amortissant les variations de température). La quantité de précipitations (pluie, neige, brouillard, rosée etc.) indique une quantité d'eau disponible pour les êtres vivants. L'humidité dépend de plusieurs facteurs, de la quantité d'eau tombée par unité de temps (soit du nombre de jours de pluie), de la forme de ces précipitations (orage, ou pluie fine), de la température, des vents et de la morphologie de la station considérée, de l'évaporation depuis les masses d'eau présentes et de l'évapotranspiration des plantes. A chaque température, correspond une tension maximale de vapeur d'eau permettant de déterminer l'humidité relative. La vitesse du vent dépend fortement de la nature du terrain, de sa rugosité. La lumière joue un rôle fondamental dans la vie des plantes, mais également des animaux, par sa durée, son intensité et la qualité de ses radiations. La luminosité dépend de la latitude, de l'altitude, de la saison, de l'incidence locale des rayons, de la nébulosité, de la nature du substrat et du couvert végétal (FAURIE *et al.*, 2011). La période de fonte des neiges est influencée par la température mais également par la quantité de précipitations et d'autres facteurs (AHAS, 1999 ; BURNS *et al.*, 2007 ; HÜTTICH *et al.*, 2007). Le ressenti du vivant est une combinaison de ces facteurs.

Climat local ou méso climat – Dans une région climatique, le climat n'est pas le même en tout lieu. Les climats locaux sont variables suivant l'altitude et la latitude. Les conditions climatiques sont particulières et résultent notamment de la topographie et du couvert végétal. L'action combinée des facteurs climatiques, et notamment du couple température-humidité, conditionne directement la répartition des espèces végétales et animales et le développement de leurs populations (FAURIE *et al.*,

2011). La région Nouvelle-Aquitaine offre des sites d'étude privilégiés par ses écosystèmes diversifiés. Les différents types d'écosystème choisis, dunaire, sec, humide, forestier et montagnard, ont des conditions climatiques spécifiques. Le changement climatique augmentera la caractéristique des milieux sec et dunaire, déficitaires en eau absorbable avec des sécheresses et des canicules. Le milieu dunaire est également soumis à l'érosion marine. Le changement climatique induira un déficit hydrique dans les milieux humides. Il dégradera les conditions fraîches du milieu forestier spécifique de hêtraies relictuelles de plaine. Les milieux montagnards seront soumis aux variations amorcées du régime des pluies, aux changements de températures estivales et aux modifications du manteau neigeux (LE TREUT, 2013 ; MALLARD, 2016a).

Dans le programme, ce mésoclimat est mesuré par les données de stations météorologiques disposées localement sur la plupart des sites d'étude. Les suivis des espèces sentinelles sont complétés par des suivis climatiques (température et humidité) sur chaque site. Les facteurs climatiques locaux mesurés sont la température et l'humidité relative sur chaque site d'étude de suivis floristiques et faunistiques. Ces facteurs sont les plus représentatifs et les plus facilement mesurables des conditions climatiques des populations à cette échelle locale. Le matériel de base choisi est l'enregistreur de température/humidité relative externe avec interface USB optique HOBO datalogger U23 Pro V2 (HOBO U23 Pro v2, Hobo®, Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) et l'abri météorologique HOB00039 RS1. La station météorologique est une station autonome à faible consommation disposant d'une mémoire suffisante pour enregistrer au minimum une année de suivi. Ce matériel a déjà été utilisé, testé et validé dans le cadre d'études des effets du changement climatique sur la phénologie des essences d'arbres en zone tempérée européenne (VITASSE *et al.*, 2011).

Microclimats – Les conditions climatiques particulières du climat local contribuent à l'étude de la réponse physiologique de l'organisme aux variations climatiques. Plusieurs études en écophysiologie ont souligné l'importance croissante de l'étude de ces réponses y compris leurs limites de tolérance aux changements environnementaux. L'écophysiologie peut contribuer à une vision globale des impacts des changements climatiques sur les organismes, les écosystèmes et leurs réponses évolutives (BOZINOVIC & PÖRTNER, 2015). Diverses approches conceptuelles et de modélisation traitent des questions de réaction thermique en se basant sur les limites de tolérance des organismes (ANGILLET, 2009). Dans ce programme, les réponses des individus sont étudiées au moyen de dispositifs expérimentaux sur le terrain en utilisant des sondes, des thermocouples placés dans des modèles biomimétiques permettant d'imiter les propriétés thermiques et hydriques des organismes (SINERVO *et al.*, 2010).

3.4 Autres facteurs

Dans la démarche d'analyse globale du programme, il s'agit de replacer ces écosystèmes avec leur taux de dégradation dans leur paysage. Dans ce cadre, ils s'y retrouvent dispersés, chacun avec une aire, une forme de surface, des connexions... qui lui est propre. L'évaluation écologique résultante au sein du paysage nécessite la compréhension de leurs organisations et de leurs relations. Les paramètres de caractérisation spatiale de l'écosystème jouent un rôle important pour la conservation de la nature. C'est l'un des principaux thèmes que l'écologie du paysage aborde. Le paysage est un niveau d'organisation supérieur à l'écosystème, c'est un écosystème complexe. Pour comprendre le fonctionnement d'un système dynamique comme le paysage, il faut le replacer dans l'espace en étudiant les échanges entre des systèmes voisins (BUREL & BAUDRY, 1999).

Les études écologiques ont établi la relation principale quantitative suivante : plus les écosystèmes sont grands, (ROSENZWEIG, 1995 ; THOMPSON *et al.*, 2003 ; TJØRVE, 2003 ; VREUGDENHIL *et al.*, 2003 ; ROSENZWEIG, 2004), rapprochés (SAURA & RUBIO, 2010), plus ils peuvent maintenir leur biodiversité.

Plus la surface d'un écosystème dans un paysage est petite, plus son contenu en biodiversité est faible, toutes choses égales par ailleurs. Ce contenu en biodiversité diminue d'autant plus et d'autant plus vite que la surface est petite. Un effet de seuil limite en nombre d'individus fragilise la pérennité de l'espèce. Pour des raisons de conservation de la biodiversité, il est aussi nécessaire de conserver dans le paysage une diversité de milieux connectés avec plusieurs surfaces mutualisant les ressources. La présence d'espèces rares dans un milieu lui confère également une vulnérabilité plus importante. Un compromis doit s'établir dans le paysage (MALLARD, 2014). Les indicateurs suivants n'indiquent que des relations possibles, simples entre les variables citées et la perte de biodiversité.

Sur les cartes SIG, les taches des écosystèmes naturels ont une étendue qui est la première variable pertinente parce que, toutes choses étant égales par ailleurs, les sites avec une aire importante peuvent potentiellement accueillir un plus grand nombre d'individus, soit, statistiquement, un plus grand nombre d'espèces et avec une plus forte abondance relative que les petits sites. Mais la sensibilité potentielle de dégradation d'une tache par des pressions du climat, de pollution... est implicitement liée à une surface de forme « ramassée » (circulaire, carrée) dont le contenu en biodiversité a une valeur maximale par cette forme. Une forme ramassée est moins affectée par les effets de bord. Par contre une forme allongée de même surface ajoute un paramètre de fragilisation par la longueur de ses bords. A la limite, une tache très allongée devient plutôt un élément de corridor. Une grande tache « ramassée » peut servir de source à d'autres taches reliées par un corridor et surtout aux plus petites taches (MALLARD, 2014). Le cumul de type SAR (Species Area Relationship) permet d'estimer la fragilité du milieu avec quelques paramètres.

En résumé, les indicateurs spatiaux dans le paysage sont déterminés par la littérature scientifique et inclus dans des logiciels SIG avec leurs paramètres : taille/forme, rareté, diversité et connectivité (MALLARD, 2014). Parmi les logiciels développés dans le domaine de l'écologie du paysage, par exemple FRAGSTATS¹ (MCGARIGAL *et al.*, 2012), les métriques peuvent être calculées à différentes échelles, de l'élément élémentaire de surface, appelé tache, à une même classe de taches, et à l'échelle du paysage. Les métriques paysagères de caractérisation de formes, de connectivités définies dans cette partie sont disponibles dans ce type de logiciel. Il s'agit d'affecter des facteurs liés à la dégradation de la biodiversité.

3.5 Scénarios du GIEC

Un modèle climatique essaie d'approcher la réalité en représentant les mouvements atmosphériques, océaniques ou terrestres. Le modèle climatique décrit de manière quantitative l'évolution possible du climat dans une zone géographique donnée. Ce modèle se base sur les composants du système climatique, leurs interactions et les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre. L'espace géographique numérique considéré est composé de mailles. L'objet d'un maillage est de procéder à une simplification d'un système par un modèle représentant ce système et, éventuellement, son environnement (le milieu), dans l'optique de simulations, de calculs ou de représentations graphiques. Les interactions entre mailles sont modélisées par un certain nombre d'équations mathématiques. Les calculs obtenus sont positionnés sur chaque point d'une grille tridimensionnelle. Un modèle climatique est aussi la représentation numérique de la planète et des

¹ <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>

interactions entre ses différents réservoirs qui modulent le climat : l'atmosphère, l'océan et les surfaces continentales.

L'Institut Pierre et Simon Laplace (IPSL) de Paris est l'un des plus grands centres de recherche de modélisation climatique. Leur modèle climatique est l'un des modèles utilisés par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC). Il est constitué de 3 modèles qui, combinés ensemble, donne une prédiction assez fiable avec les différents scénarios issus du cinquième rapport du GIEC.

Sur la Fig. 7, les traits continus correspondent aux nouveaux scénarios Representative Concentration Pathways (RCP) et les traits pointillés aux scénarios antérieurs de 2001 appelés SRES. Les prédictions antérieures SRES se recouvrent partiellement avec les nouveaux scénarios RCP. Les RCP couvrent cependant une période plus longue : jusqu'à 2300 (2100 pour les anciens scénarios).

Le profil RCP 8.5 est le plus pessimiste. Ce scénario correspond à la prolongation de la situation actuelle. Il est un peu plus fort que le scénario le plus marqué utilisé dans les simulations du rapport du GIEC 2007 issu de la famille A2. Ce scénario prévoyait un monde beaucoup plus hétérogène avec une croissance économique et un développement des technologies énergétiques efficaces (variable néanmoins selon les régions) et une population de 15 milliards d'habitants à la fin du siècle en croissance continue (METEO FRANCE, 2015). Les profils RCP 6.0 et RCP 4.5 correspondent respectivement aux anciens scénarios A1B et B1. Ces scénarios s'accordent sur une démographie qui atteint son point culminant à 9 milliards d'habitants puis décroît, et sur un développement rapide de technologies énergétiquement efficaces. Mais elles diffèrent sur le plan économique car les scénarios A1 prévoient une utilisation plus ou moins intense des énergies fossiles, voire l'utilisation de toutes les énergies fossiles, alors que les B1 prévoient une économie dominée par les techniques de l'information et de la communication mais sans aucune initiative complémentaire pour la gestion du climat. Enfin, le profil RCP 2.6 est sans équivalent dans les anciennes propositions du GIEC, car il intègre les effets d'une politique de réduction des émissions susceptibles de limiter le réchauffement planétaire (Moss *et al.*, 2010). En effet, sa réalisation implique, et c'est une nouveauté importante, l'intégration des effets des politiques de réduction des émissions susceptibles de limiter le réchauffement planétaire.

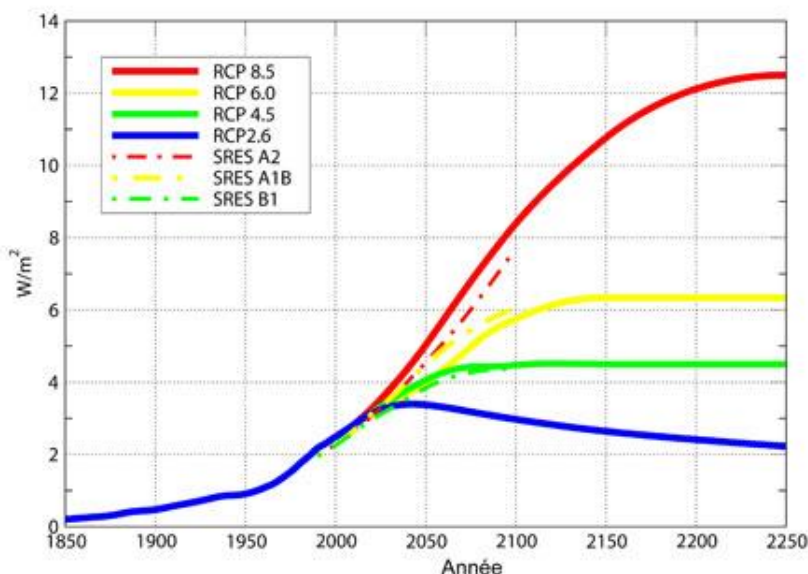


Fig. 7. Évolution du bilan radiatif de la terre ou « forçage radiatif » en W/m^2 selon différents scénarios RCP et SRES – 5^{ème} rapport du GIEC – (METEO FRANCE, 2015)

Pour obtenir ces différents scénarios d'évolution du climat, une méthode est de combiner plusieurs modèles incluant de nombreux facteurs pour obtenir une projection future du climat. Depuis 2006, le modèle climat IPSL (Fig. 8) utilisé pour prédire les différents scénarios combine 3 modèles différents : le modèle des surfaces continentales appelé ORCHIDEE, le modèle LMDz simule les interactions atmosphériques et le modèle Orcalim les interactions océaniques. Le modèle climatique résulte du couplage de ces trois modèles (FUTURA SCIENCES. COM, 2015).

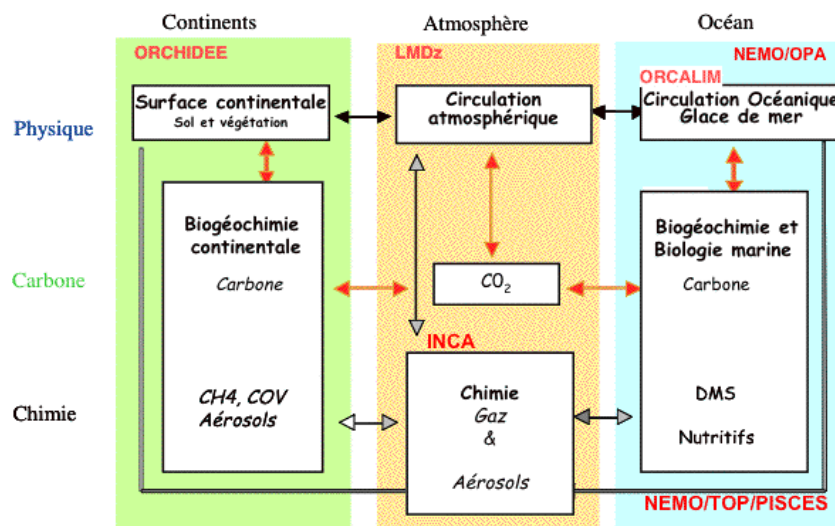


Fig. 8. Modèle IPSL (FUTURA SCIENCES. COM, 2015).

3.6 Etat de l'art sur la modélisation changement climatique et biodiversité

Cette démarche de modélisation repose sur les différents scénarios du GIEC et sur la modélisation écologique afin de prédire les changements de biodiversité en région Nouvelle-Aquitaine. Dans cette synthèse bibliographique, les modèles existants sur le changement climatique et la biodiversité ont été recensés et analysés. Cette synthèse bibliographique se base sur les milieux naturels, les espèces végétales et animales et, plus particulièrement, les espèces sentinelles du climat.

La méthode d'analyse est la même que celle sur l'état de l'art des effets du changement climatique sur les différents groupes d'espèces (MALLARD, 2016a). Les bases documentaires consultées (jusqu'en mai 2017) ont été Web of science, Science Direct, Cairn, avec en mots clés principaux :

- **Climate change** dans tous les champs de recherche,
- **Models** suivi du nom de l'indicateur recherché en anglais (milieux, espèces...) uniquement présents dans les titres des articles. Par exemple « Climate change + Models amphibians »

Le Web of Science est un service d'information universitaire en ligne produit par la société ISI – Institute for Scientific Information de Thomson Scientific. La base de données bibliographique compte plus de 8500 périodiques internationaux parmi les mieux cotés dans le monde répartis parmi 230 disciplines (<http://www.ulb.ac.be/bibliotheques/bst/wos.html>).

Les revues dont est issu le plus grand nombre d'article sont « Ecological modelling » dont l'impact factor était de 2,275 en 2015 et de 2,594 sur 5 ans et « Journal of biogeography » dont l'impact factor était de 3,997 en 2015 et de 4,723 sur 5 ans. L'Impact factor (Facteur d'impact) est un indicateur qui estime indirectement la visibilité d'une revue scientifique. Le FI d'une revue est le nombre moyen de citations de chaque article publié dans cette revue. Ces facteurs d'impact sont considérés par certains gestionnaires de la recherche et certains chercheurs comme des critères pertinents : une revue avec

un FI élevé serait ainsi considérée comme plus importante (parce que plus visible : plus lue et plus citée) qu'une revue avec un FI faible (PENDLEBURY, 2009)

Cet état des lieux des articles traitant de la modélisation de la répartition des espèces montre l'intérêt croissant depuis 2013 des études sur les relations entre le changement climatique et la répartition des espèces. Les liens entre le changement climatique et son impact sur les espèces sont étudiés depuis 20 ans de manière croissante. Ce qui montre le développement croissant de la connaissance sur la modélisation des effets du changement climatique sur la faune et la flore (Fig. 9).

Les articles sur le sujet ne cessent de progresser jusqu'en 2013 puis connaissent un ralentissement (Fig. 9). Le nombre d'articles consacrés à la modélisation des espèces est assez important et le détail de ces différents articles permet d'analyser dans les paragraphes suivants les différents modèles, leur fonctionnement mais aussi leurs limites.

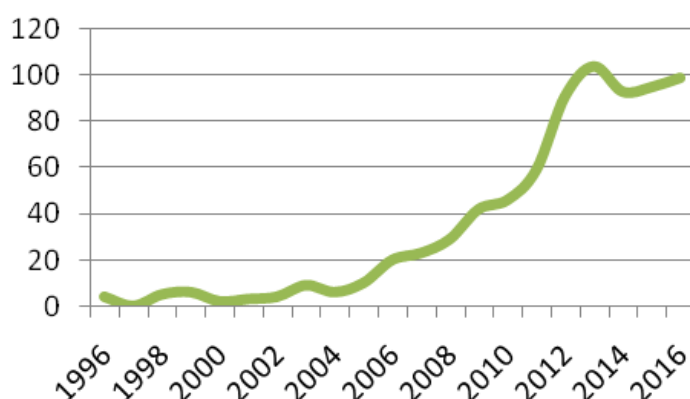


Fig. 9. Articles sur le changement climatique et les modèles de répartition des espèces – Sources Web of Science.

Les milieux forestiers, suivis des milieux montagnards, sont les plus étudiés (Fig. 10). La disparition des forêts, notamment tropicales, a été un sujet très largement traité dans les années 1990. Les milieux forestiers sont concernés par des plans de gestion des ressources, notamment pour l'industrie du bois, ce qui pourrait expliquer le nombre plus important d'études sur les forêts (ARNOULT & SIMON, 2007). Les forêts, notamment les forêts tropicales, sont les plus menacées. La fragmentation de l'habitat, la gestion sylvicole homogénéisante participent à la disparition des espèces d'arbres. La déforestation n'est pas un processus uniforme. Sur un long pas de temps historique, les forêts tempérées ont connu la plus forte déforestation, elles ont perdues les 2/3 de leurs surfaces en Europe de l'Ouest et aux États – Unis, alors que dans certaines régions d'Afrique les forêts ont gagné en surface depuis les années 50 (ARNOULT & SIMON, 2007). Les études sur la végétation en montagne sont également assez nombreuses.

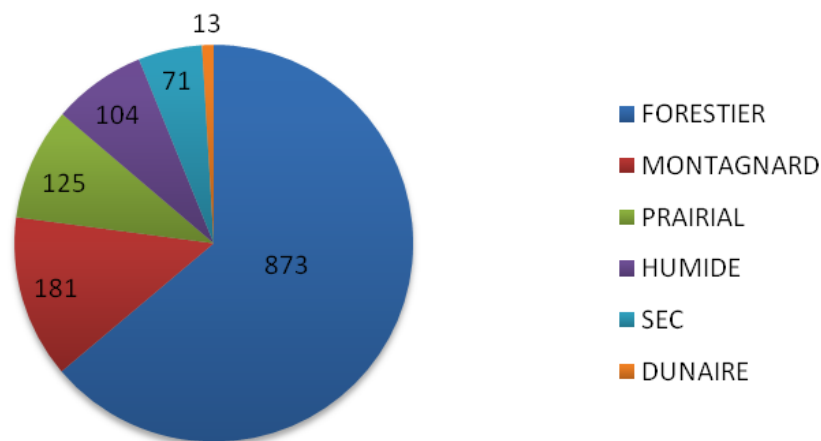


Fig. 10. Nombres d'articles répertoriés par milieu.

Au total 201 articles correspondant aux indicateurs faune et flore du programme sont retenus. Les articles concernant la flore sont moins nombreux que ceux concernant la faune. Néanmoins, le nombre d'articles concernant le changement climatique et l'impact sur la faune et la flore est sensiblement équivalent. En revanche, il est constaté qu'une disparité des traitements existe entre les différentes espèces. Certaines espèces apparaissent beaucoup plus fréquemment que d'autres. Les espèces endémiques ont été modélisées plus précisément que les espèces non endémiques (Fig. 11) (Guo *et al.*, 2015).

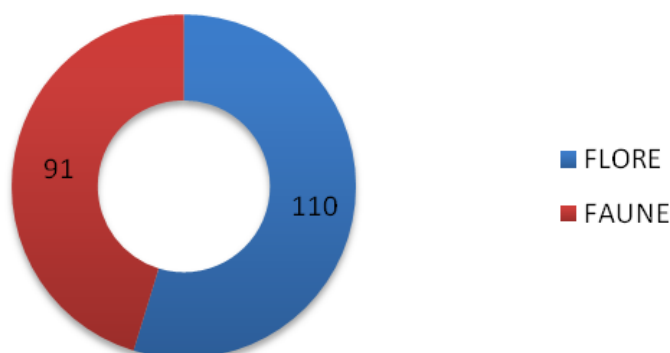


Fig. 11. Nombre d'articles comportant les mots clés « climat change » et « fauna » ou « flora ».

Les conifères, notamment les pins, sont très étudiés car la gestion des espaces forestiers est un enjeu anthropique des mesures pour la gestion et la conservation des espaces forestiers (Fig. 12) (ARNOULT & SIMON, 2007).

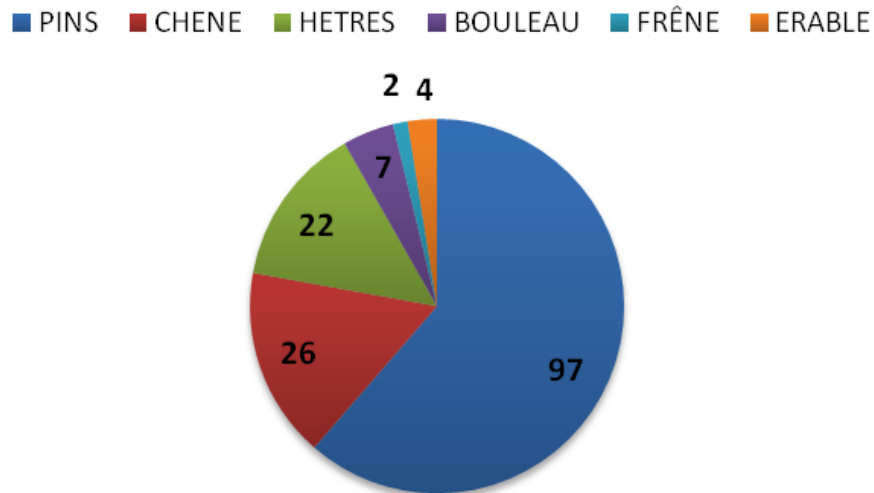


Fig. 12. Nombres d'articles répertoriés par essences d'arbres.

Les articles consacrés aux oiseaux et aux poissons sont les plus nombreux. Tout comme la gestion des ressources forestières est un thème important car des plans de gestion de conservation des forêts ont été mis en place par les instances politiques de nombreux pays, la gestion des réserves halieutiques est une question qui revient régulièrement et qui nécessite aussi des plans d'actions. De ce fait, les études sur les impacts du changement climatique sur les poissons ont été très importantes. De nombreuses études leur ont été consacrées. L'ornithologie est l'une des plus anciennes branches de la zoologie, ce qui peut expliquer que les études sur les oiseaux soient si nombreuses. Les oiseaux sont souvent considérés comme des indicateurs de l'état des milieux (Fig. 13).

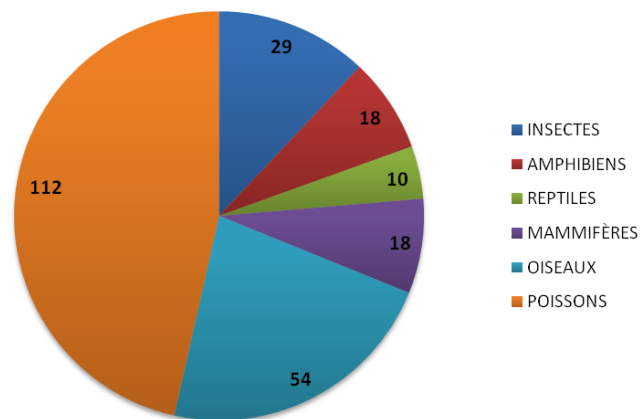


Fig. 13. Nombres d'articles répertoriés par catégories d'espèces.

L'objectif de cette synthèse bibliographique est de faire le point sur les différents modèles existants permettant de combiner de nombreux indicateurs afin d'obtenir des réponses phénologiques, éco-physiologiques et spatiales des espèces sentinelles et de dissocier le facteur changement climatique des autres facteurs ayant des impacts sur la biodiversité. Dans les parties suivantes, un état des lieux des différents types de modèles utilisés dans le cadre d'études scientifiques sur le changement climatique et ses impacts sur la faune et la flore sont listés et analysés.

4. Présentation des modèles

Par définition un modèle est une simplification de la réalité. Il existe 2 grandes catégories de modèles :

- Le **modèle descriptif** est une sorte de photographie de la réalité dans l'état où elle se présente à une période donnée. Les éléments retenus n'évoluent que très lentement. Lorsque la réalité aura évolué rendant son modèle caduc, une mise à jour sera effectuée. Les bases de données géographiques appartiennent à cette catégorie (CALOZ & COLLET, 2011).
- Un **modèle prédictif** s'attache à décrire l'évolution d'un phénomène de manière à pouvoir prédire un état futur à partir d'un état initial connu. Il s'applique généralement à des phénomènes à évolution rapide dans le temps et l'espace. Sa mise en œuvre repose sur une expression mathématiques liant les variables significatives (CALOZ & COLLET, 2011).

Dans le cadre du programme, un ou des modèles prédictifs sont recherchés et seront alimentés par une base des données recueillies sur le terrain mais aussi par des données historiques recueillies auprès de différents organismes partenaires comme le Conservatoire d'Espaces Naturels ou CEN ou le Conservatoire Botanique National Sud Atlantique ou CBNBSA.

Les différents modèles et algorithmes informatiques actuellement utilisés dans les études sur le changement climatique et la répartition des espèces seront présentés dans cette partie suivant 3 grandes catégories (Fig. 14):

- **Les modèles empiriques**, statistiques, sont des modèles qui s'appuient en premier lieu sur l'expérience et non pas sur la théorie. Ils se basent sur des observations indépendamment des mécanismes sous-jacents.
- **Les modèles mécanistes** sont à base de processus, c'est-à-dire des connaissances plus ou moins précises des mécanismes relatifs au fonctionnement du système considéré.
- **Les modèles analytiques** sont entièrement écrits sous forme d'équations mathématiques. Ils se basent sur les équations de base de la théorie régissant un phénomène et les étudient sur une représentation abstraite du système réel, prenant en compte tout ou partie de la géométrie de la structure analysée.

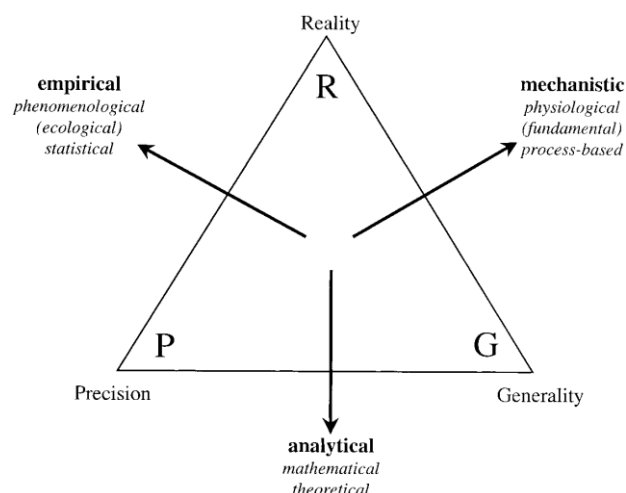


Fig. 14. Classification des modèles basée sur leurs propriétés intrinsèques (LEVINS, 1966 ; SHARPE, 1990 ; GUISAN & ZIMMERMANN, 2000).

4.1 Les modèles empiriques

Les modèles statistiques ou empiriques sont une manière simplifiée et formalisée mathématiquement d'approximer la réalité. Ils permettent de décrire les processus qui génèrent les données, mais également de faire des prédictions à partir de cette approximation. Ils s'appuient sur les concepts de postulat d'équilibre et de niche écologique :

- Le concept de postulat d'équilibre est défini comme suit : puisque les données environnementales et d'abondance d'espèces sont normalement échantillonnées sur une période de temps limitée ou sur des sites d'étude limités, les modèles ne reflètent qu'un cliché temporel de la relation attendue entre les conditions environnementales et la répartition des espèces. Ainsi, pour plus de commodité, les espèces modélisées se trouvent en pseudo-équilibre avec leur environnement (GUISAN & THUILLER, 2005).
- Le second concept est celui de niche écologique : Les modèles de répartition d'espèces, plus particulièrement les cartes résultantes, reposent sur une combinaison entre la niche fondamentale, où une espèce se trouve et où les conditions environnementales sont favorables à son existence et la niche réalisée, où une espèce est exclue dans un espace donné par prédation ou compétition avec d'autres espèces (GUISAN & THUILLER, 2005). Cette combinaison est due au fait que les modèles de répartition d'espèces, modèles de niche, utilisent des observations réelles pour identifier la niche écologique d'une espèce. Or, les observations réelles sont le fruit de la compétition et de la prédation des espèces. La niche réalisée sert donc indirectement à la conception des modèles (GAUDREAU *et al.*, 2015).

Les algorithmes exposés ci-dessous font partie des modèles statistiques les plus utilisés dans les études concernant le changement climatique et la répartition des espèces.

4.1.1 Modèles linéaires généralisés – GLM

Les Generalized Linear Model ou GLM sont des extensions mathématiques de modèles linéaires (MCCULLAGH & NELDER FRS, 1989). Les GLM peuvent gérer les relations non linéaires et les différents types de répartitions statistiques caractérisant les données spatiales et sont techniquement liés aux pratiques traditionnelles utilisées dans la modélisation linéaire et l'analyse de la variance – ANOVA. (Fig. 15). L'ANOVA a été utilisée sur le suivi des effets sur l'environnement des mines de métaux sur une population de poissons. Les données recueillies au cours de l'étude sur les poissons concernaient la croissance, la reproduction, la condition et la survie des espèces. L'ANOVA a été utilisée pour détecter les différences entre les sites d'étude sur ces données (ENVIRONNEMENT ET CHANGEMENT CLIMATIQUE AU CANADA, 2014).

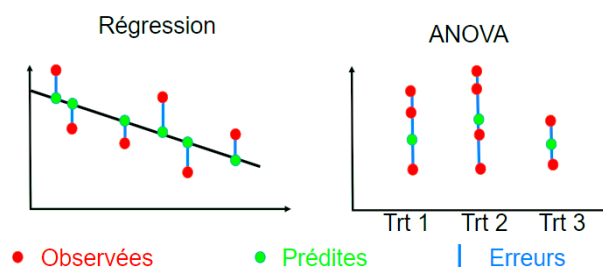


Fig. 15. Estimation des paramètres pour un modèle de régression non-linéaire (à gauche), et un modèle ANOVA de régression linéaire (à droite) (JACQUIN, 2017).

4.1.2 Analyse des arbres de classification – CART

La Classification And Regression Trees ou CART est une alternative aux techniques de régression et a été souvent utilisée dans des études biogéographiques et environnementales (FRANKLIN, 2002). CART utilise un partitionnement récursif pour diviser les données en sous-groupes de plus en plus petits, homogènes, jusqu'à ce qu'une terminaison soit atteinte. La longueur optimale de l'arbre est sélectionnée par une dérivation croisée de 50 fois.

Le CART est utilisé fréquemment pour des études biogéographiques et environnementales comme le montre la Fig. 16. L'arbre présente à chaque nœud les critères de division, utilisés pour la décision, le nombre d'observations et la classe prédite, en fonction du nombre d'observations le plus élevé trouvé sur ce nœud et des pourcentages d'observations correspondant à la classe prédite (DESPRAT *et al.*, 2015). L'avantage est qu'il permet de capturer des comportements non additifs et des interactions complexes. Cependant, il a tendance à produire des modèles trop complexes qui conduisent à des interprétations parasites (BREIMAN *et al.*, 1984).

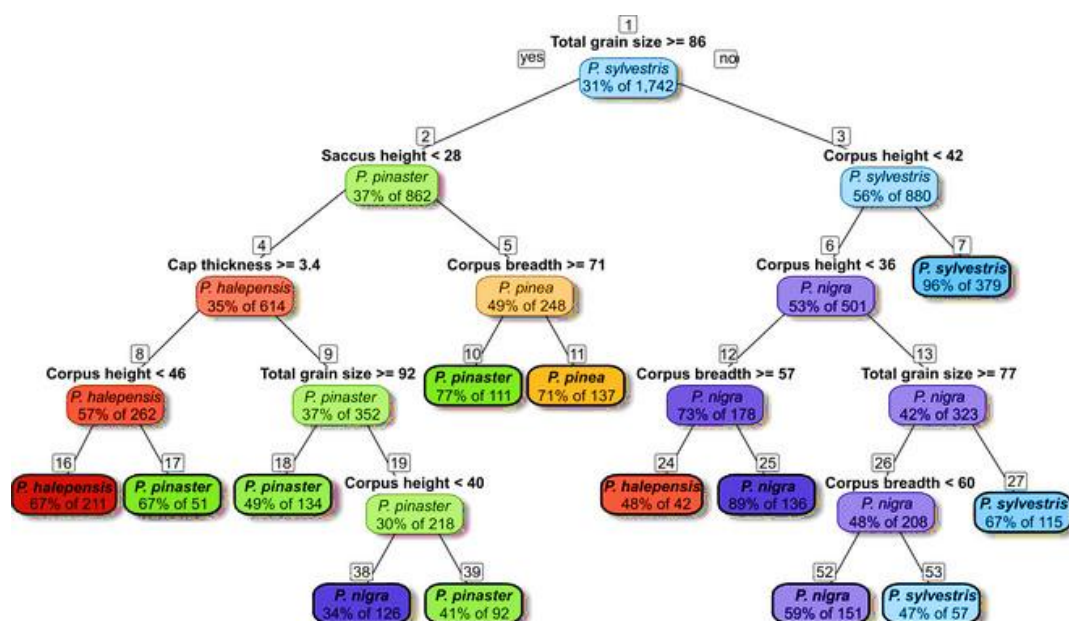


Fig. 16. Arbre de classification et de régression (CART) du pollen de *Pinus nigra*, *P. sylvestris*, *P. pinea*, *P. halepensis* et *P. pinaster* (DESPRAT et al., 2015).

4.1.3 Méthode d'impulsion générale – GBM

La méthode d'impulsion générale ou Général Boosting Method ou GBM est basée sur la Gradient Boosting Machine développée par FRIEDMAN (2001) qui est une technique d'optimisation numérique pour minimiser une fonction de perte, comme la déviation en ajoutant à chaque étape un nouvel arbre qui réduit au mieux la fonction de perte. GBM procède par des améliorations séquentielles. Les variables environnementales sont entrées dans un premier arbre de régression, ce qui réduit au maximum la fonction de perte. Pour chaque étape suivante, l'accent est mis sur les résidus. Par exemple, à la deuxième étape, un arbre est adapté aux résidus du premier arbre. Le modèle est ensuite mis à jour pour contenir deux arbres, et les résidus de ces deux arbres sont calculés (Fig. 17). La séquence est répétée aussi longtemps que nécessaire (LANDRY, 2014). Les GBM ont récemment été introduits dans l'écologie. Ils sont efficaces pour ajuster les données. Ils ne sont pas paramétriques et combinent les forces de différentes techniques statistiques modernes (MARMION *et al.*, 2009).

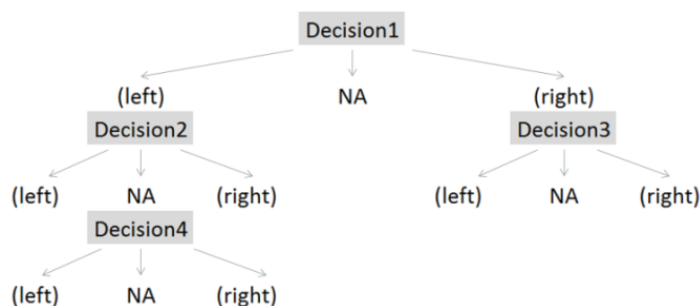


Fig. 17. Structure de Général boosting method (LANDRY, 2014).

4.1.4 Analyse discriminante de mélange – MDA

La MDA ou Mixture Discriminant Analysis est une extension de la Linear Discriminant Analysis ou LDA, l'analyse discriminante linéaire. MDA suppose que la distribution de la classe de chaque variable environnementale suit une distribution gaussienne (courbe en cloche). MDA améliore la LDA, permettant au classificateur de gérer différentes classes de prototypes comme un mélange de Gaussiens.

En Fig. 18, à partir des diagrammes de dispersion et des limites de décision donnés, le classificateur LDA a généré des limites de décision. Au contraire, le classificateur MDA permet de repérer les sous-classes. Il est important de noter que toutes les sous-classes de l'exemple suivant ont la même matrice de covariance, ce qui répond à l'hypothèse employée dans le classificateur MDA (RAMEY, 2013). Les modèles de mélange apportent des réponses rigoureuses, flexibles et interprétables pour les besoins de la classification.

Guo *et al.* (2015) montre que les paramètres environnementaux forment des classes primaires, qui sont divisées en sous-classes et, qu'avec MDA, la probabilité pour une classe d'appartenir à cette classe particulière parmi les autres est maximisée. Dans cette étude, le modèle MDA a été utilisé pour prédire la répartition de 92 espèces de poissons dans les écosystèmes lacustres chinois. La zone géographique de l'étude s'étendait sur 135 lacs et prenait en compte les indicateurs climatiques et environnementaux (Guo *et al.*, 2015).

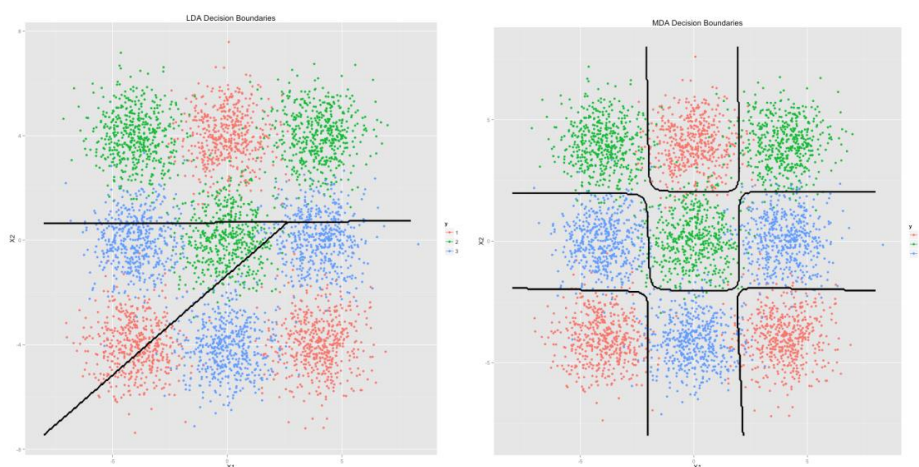


Fig. 18. Une représentation d'une analyse discriminante linéaire (LDA) (à gauche) et une analyse discriminante de mélange (MDA) (à droite) (RAMEY, 2013).

4.1.5 Random Forest – RF

Random Forest ou RF appartient aux méthodes d'apprentissage par machine. Il génère des centaines d'arbres aléatoires (Fig. 19) (KUMAR, 2016)(KUMAR, 2016). Un algorithme sélectif limite le nombre de paramètres implémentés dans chaque arbre. Un ensemble de formation pour chaque arbre est choisi autant de fois qu'il y a d'observations, parmi l'ensemble des observations. Pour chaque nœud d'arbres, la décision est prise selon des paramètres environnementaux sélectionnés au hasard. Les arbres ainsi construits ne sont pas « élagués » et sont aussi grands que possible. Une fois les arbres construits, les données y sont entrées et chaque grille sera classée par tous les arbres. Enfin, la classification donnée par chaque arbre est considérée comme un «vote», et le classement d'une grille correspond au vote majoritaire parmi tous les arbres (BREIMAN, 2001). Random Forest a été utilisée pour la cartographie de la végétation dans les scénarios climatiques actuels et futurs. Ce modèle corrélatif nécessite deux entrées principales de données: données d'occurrence (présence / absence d'espèces) et variables prédictives, dans notre cas, les données climatiques. (BRANDT *et al.*, 2017)

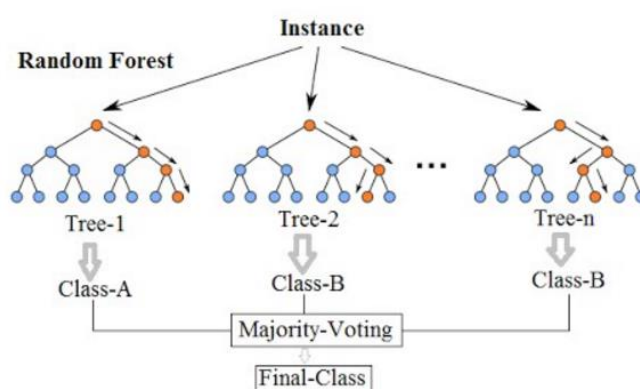


Fig. 19. Arbres aléatoires simplifiés de Random Forest (KUMAR, 2016).

Beaucoup de travaux de recherche et de rapports d'enquête liés à différents domaines ont utilisé l'algorithme de forêt aléatoire en raison de sa performance de qualité (KUMAR, 2016). Dans notre programme, le traitement de Random Forest est illustré suivant l'exemple des impacts du changement climatique sur la reproduction de la Marmotte des Pyrénées (Fig. 20). Après traitement par RF, il apparaît qu'un taux d'enneigement faible et de ce fait une hibernation plus courte peut entraîner une portée plus petite que lorsque l'enneigement est fort et l'hibernation plus longue.

Random Forest est régulièrement utilisé dans les études et montre de bonnes performances en comparaison d'autres modèles. Ainsi, Random Forest pourrait être une modélisation technique robuste pour la prédiction de la répartition des espèces. De nombreuses publications qui regroupaient ou comparaient plusieurs modèles uniques ont noté que l'algorithme sur lequel s'appuyait Random Forest donnait des résultats consensuels (Guo *et al.*, 2015).

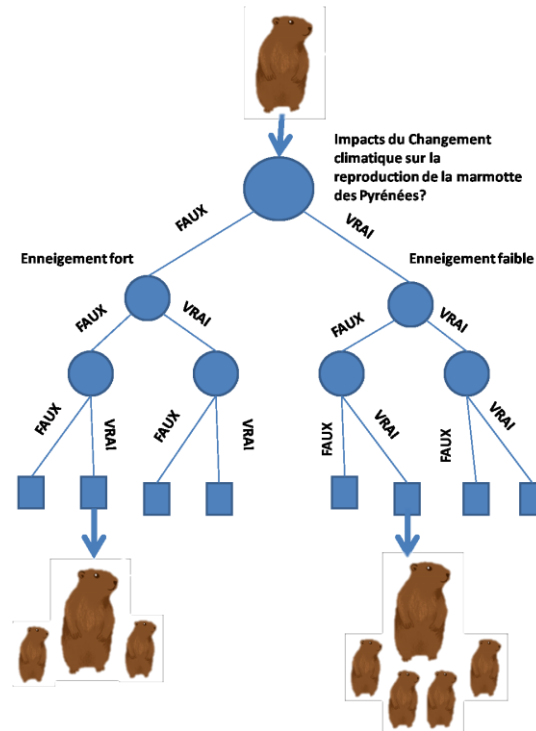


Fig. 20. Arbre aléatoire simplifié Random Forest appliqué aux impacts du changement climatique sur la Marmotte des Alpes.

4.1.6 Splines de régression adaptative multi variée – MARS

Les Multivariate Adaptive Regression Splines ou MARS combinent la régression linéaire classique, la construction mathématique des splines et le partitionnement récursif binaire pour produire un modèle local dans lequel les relations entre la réponse et les prédicteurs sont linéaires ou non linéaires. Un algorithme de prétraitement des variables explicatives utilise les fonctions de base pour transformer les variables environnementales en un nouvel ensemble de variables. La difficulté principale est de trouver des valeurs appropriées, mais un choix approprié permet d'approximer toute forme fonctionnelle. Ensuite, MARS effectue une approximation successive du système en utilisant différent intervalles (Guo *et al.*, 2015).

La Fig. 21 montre à titre de comparaison un modèle linéaire GAM et un modèle MARS réalisés avec les mêmes jeux de données sur l'analyse des relations entre les répartitions de 15 espèces de poissons d'eau douce et de leur environnement. Les résultats indiquent peu de différence entre la performance des modèles GAM et MARS, même lorsque les modèles MARS incluent des interactions entre les variables prédictives. Les résultats des modèles MARS sont cependant beaucoup plus facilement incorporés dans d'autres analyses que ceux des modèles GAM. De plus, la performance d'un modèle multi-réponses MARS est forte dans le cas de populations à faible état de santé à un moment donné (LEATHWICK *et al.*, 2006).

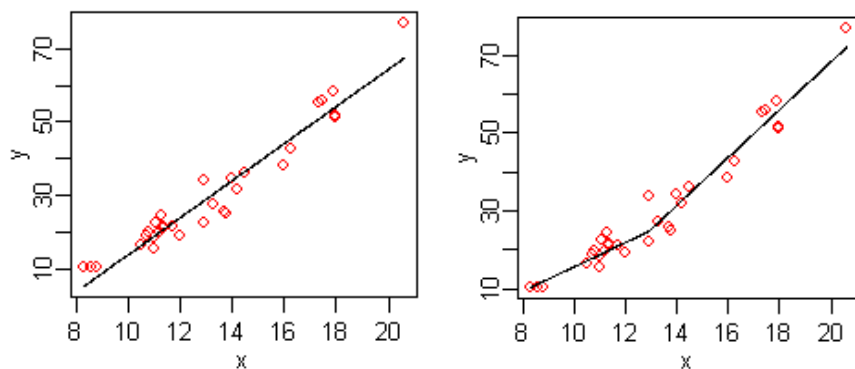


Fig. 21. Un exemple de modèle linéaire (à gauche) et un exemple de MARS réalisés avec les mêmes données (à droite) (FRIEDMAN, 1991).

Soit x une matrice de variables et un vecteur y de réponses observées avec une réponse pour chaque ligne de x . La relation entre x et y n'apparaît pas linéaire or le modèle linéaire de la figure à gauche ne le prend pas en compte alors que le modèle MARS de la figure à droite prend en compte automatiquement les non linéarités et crée un angle pour les marquer.

4.1.7 Réseaux de neurones artificiels – ANN

Les Artificial Neural Networks appelés ANN sont une puissante technique de modélisation qui est de plus en plus utilisée dans la modélisation d'enveloppes bioclimatiques.

Un réseau contient trois types de couches différentes (Fig. 22) :

- la couche d'entrée ou Input Layer (dans laquelle les variables environnementales sont entrées),
- les couches cachées ou Hidden layer (intermédiaires),
- la couche de sortie ou Out layer.

Les variables indépendantes ou prédicteurs sont alimentées en tant qu'entrées dans la couche entrée par les nœuds (neurones n à gauche Fig. 22). La couche cachée est représentée par les cercles intermédiaires, c'est l'endroit où le réseau neuronal est formé, c'est-à-dire que toutes les sorties de la couche d'entrée alimentent chaque nœud (BENYAHYA *et al.*, 2007).

Chaque couche est composée de neurones indépendants, chacun d'entre eux traite séparément les sorties de tous les neurones de la couche précédente comme entrées de fonctions linéaires multi-variées. Le processus se poursuit jusqu'au traitement de la couche de sortie. Afin d'éviter l'assemblage dans les réseaux de neurones, une méthode de validation croisée jusqu'à quatre fois a été mise en place pour arrêter la formation des réseaux. Une fois le réseau complet construit, les différents facteurs de pondération des fonctions linéaires multi-variées sont choisis en minimisant l'erreur quadratique d'estimation (LEATHWICK *et al.*, 2006). Les réseaux artificiels sont très utilisés pour la modélisation en hydrologie pour les prédictions sur la température de l'eau (BENYAHYA *et al.*, 2007). Ils sont devenus des outils intéressants pour la gestion des ressources aquatiques.

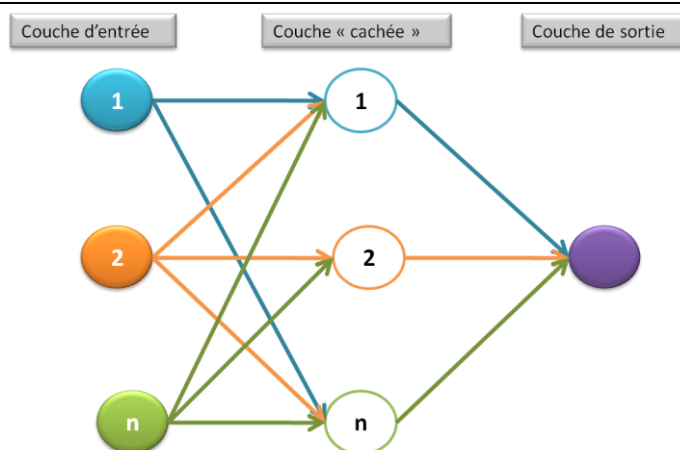


Fig. 22. Représentation d'un réseau de neurones artificiels (ANN)
(Modifié de (BENYAHYA *et al.*, 2007).

4.1.8 Modèle de Réseaux Bayésien

Les réseaux bayésiens sont une plate-forme de modélisation probabiliste qui relie les variables à une série de dépendances conditionnelles. Les réseaux bayésiens permettent de trouver une réponse correcte avec des données incomplètes. Ils sont particulièrement adaptés dans le cas de modèles complexes car ils offrent une forte flexibilité, et donc une possibilité de s'adapter à chaque situation, et à de petits échantillons (Fig. 23) (WILSON *et al.*, 2008).

Ces différents modèles utilisés permettent de faire des prédictions sur la répartition des espèces végétales ou animales en intégrant le facteur changement climatique. Les prédictions issues de ces modèles tout comme celles issues du modèle de l'Institut Pierre-Simon Laplace pour l'évolution du climat permettent de comprendre les réponses de la biodiversité face au changement climatique et de prendre des décisions quant aux actions à entreprendre.

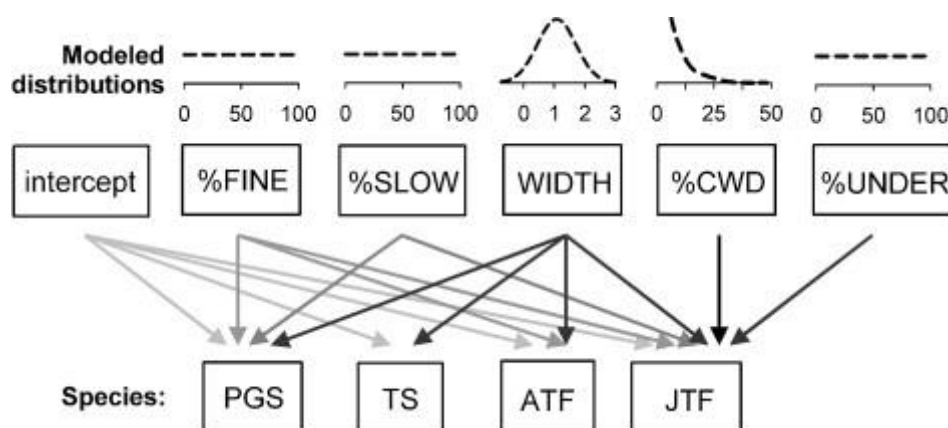


Fig. 23. Diagramme de réseau bayésien avec la structure du modèle indiquée pour les variables (boîtes) et les relations conditionnelles (flèches) (WILSON *et al.*, 2008).

4.1.9 Modèle de Maximum d'Entropie – MaxEnt

MaxEnt est un classificateur probabiliste linéaire et discriminant. Il maximise l'entropie pour prédire un phénomène aléatoire. L'entropie correspond à la caractéristique statistique de l'information manquante. Le maximum d'entropie correspond à la loi de probabilité permettant de prendre en compte un maximum d'incertitude dans le processus de modélisation. Cette modélisation est ensuite réalisée à partir des données observées et en fonction des contraintes connues (ELITH *et al.*, 2011).

MaxEnt est un programme de modélisation des répartitions d'espèces à partir uniquement des données de présence des espèces. L'objectif de MaxEnt consiste à estimer une répartition de probabilité cible en trouvant la répartition de probabilité de l'entropie maximale sous réserve d'un ensemble de contraintes qui représentent une information incomplète sur la répartition cible. Selon Kumar et Stohlgren (2009), le principe de l'entropie maximale fournit un moyen d'obtenir une inférence statistique moins biaisée lorsqu'une information insuffisante est disponible. MaxEnt peut prédire la répartition de probabilité d'une occurrence donnée en fonction des points de données et des prédicteurs. Ceci est un point fort de ce modèle car il n'a pas besoin des données d'absence pour fonctionner.

La Fig. 24 montre le fonctionnement du programme MaxEnt sur un exemple de répartition de zones humides. La modélisation entropique maximale dans le programme MaxEnt fonctionne en prenant la répartition connue des zones humides. Les conditions environnementales déterminent la répartition et les caractéristiques des zones humides. MaxEnt suppose que les conditions qui produisent et caractérisent des communautés de zones humides spécifiques sont répétées dans le paysage. Les zones humides prédites sont ensuite cartographiées en tant qu'habitats probables en utilisant un seuil de probabilité (RANEY *et al.*, 2013).

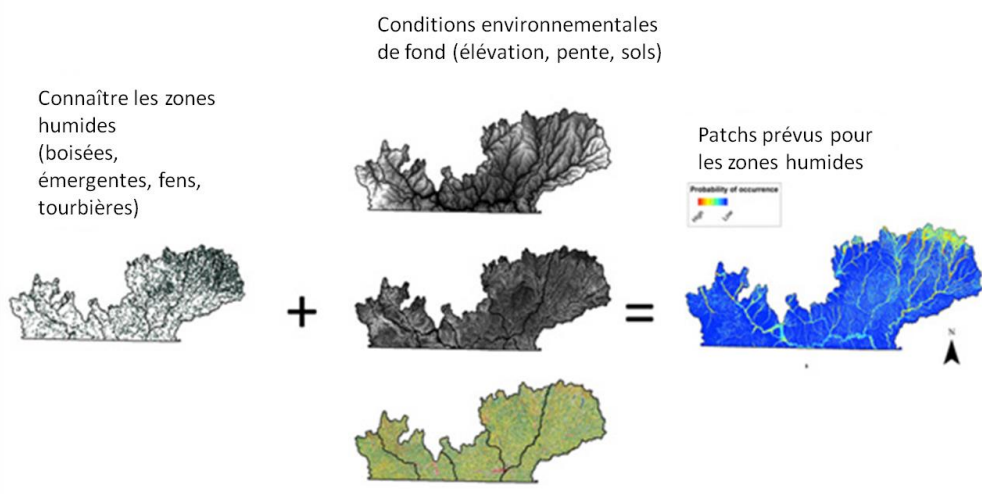


Fig. 24. Modélisation maximale de l'entropie dans le programme MaxEnt sur la répartition des zones humides du bassin de Chesapeake aux Etats-Unis (RANEY *et al.*, 2013).

4.1.10 Classification des modèles empiriques

Pour résumé, les différents modèles peuvent être classés selon leur type et leur degré de complexité (Fig. 25) (LANDRY, 2014).

Les modèles de régression linéaire sont les plus répandus et les plus simples d'utilisation. Ils se combinent particulièrement bien à la logique des Systèmes d'Information Géographique ou SIG. Les modèles MARS sont plus complexes dans le sens où ils prennent en compte les non linéarités.

Les CART représentent les arbres aléatoires simples par rapport à Random Forest ou aux GBM qui génèrent des ensembles d'arbres. CART est une alternative aux modèles de régression – GLM ou autres.

Les modèles ANN sont de puissantes techniques de modélisation avec des couches cachées. Les réseaux bayesiens tout comme les réseaux de neurones artificiels, font des calculs pour prévoir les sorties néanmoins ils sont plus simples car ils ne disposent pas de couches cachées.

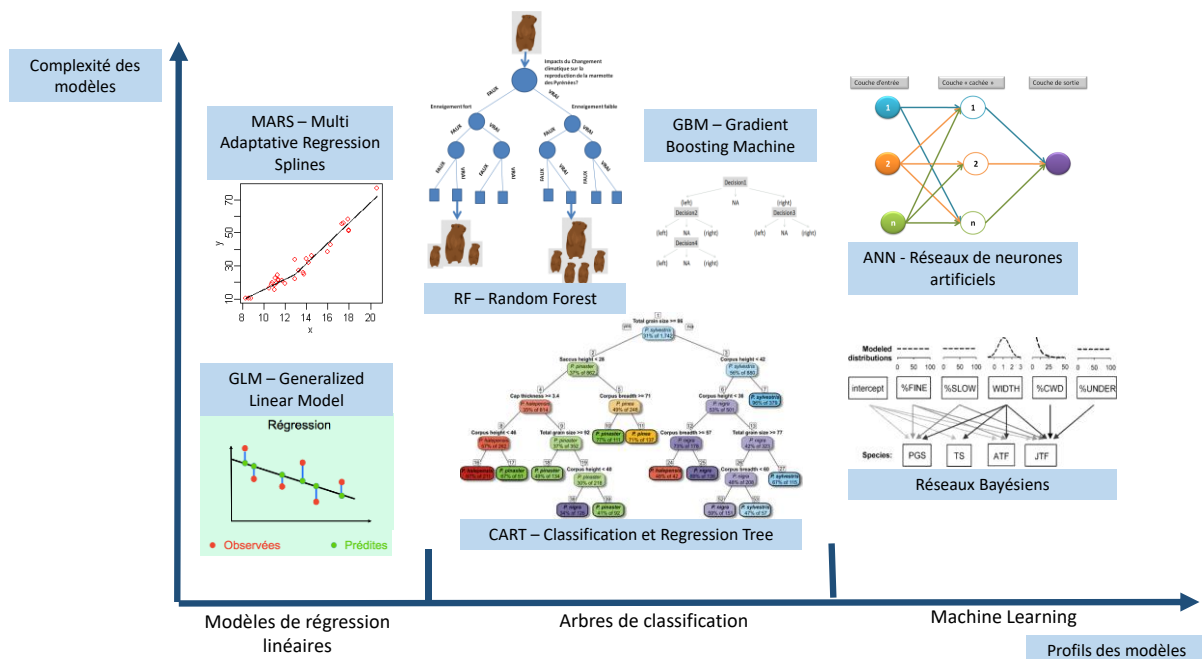


Fig. 25. Classification des modèles du plus simple au plus complexe (Modifié de (LANDRY, 2014)).

4.2 Les modèles mécanistes

Les modèles mécanistes incluent plus de mécanismes sous-jacents dans les systèmes écologiques que les modèles plus traditionnels basés sur des relations statistiques ou des paramètres de population. Le développement de l'informatique et le développement de logiciels a permis de développer et de gérer des modèles de plus en plus complexes. De nouvelles techniques pour tester ces modèles ont permis de les décrire de manière plus transparente et répétable (GRIMM *et al.*, 2006). Le schéma modifié de la Fig. 26 montre le cheminement d'un modèle mécaniste.

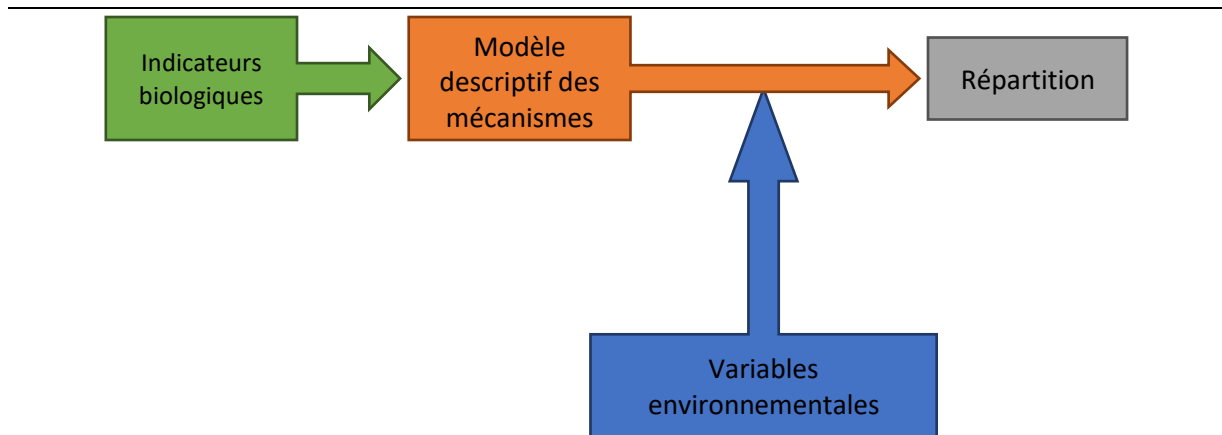


Fig. 26. Principes des modèles mécanistes (Modifié de (LERICHE, 2010))

Le schéma de la Fig. 27 présente trois principaux niveaux de dynamiques impliquées dans les modèles mécanistes: 1) dynamique environnementale spatiotemporelle, 2) dynamique des espèces individuelles selon les caractéristiques de l'espèce et dynamique stochastique des populations non linéaires, 3) dynamique communautaire selon les interactions entre espèces.

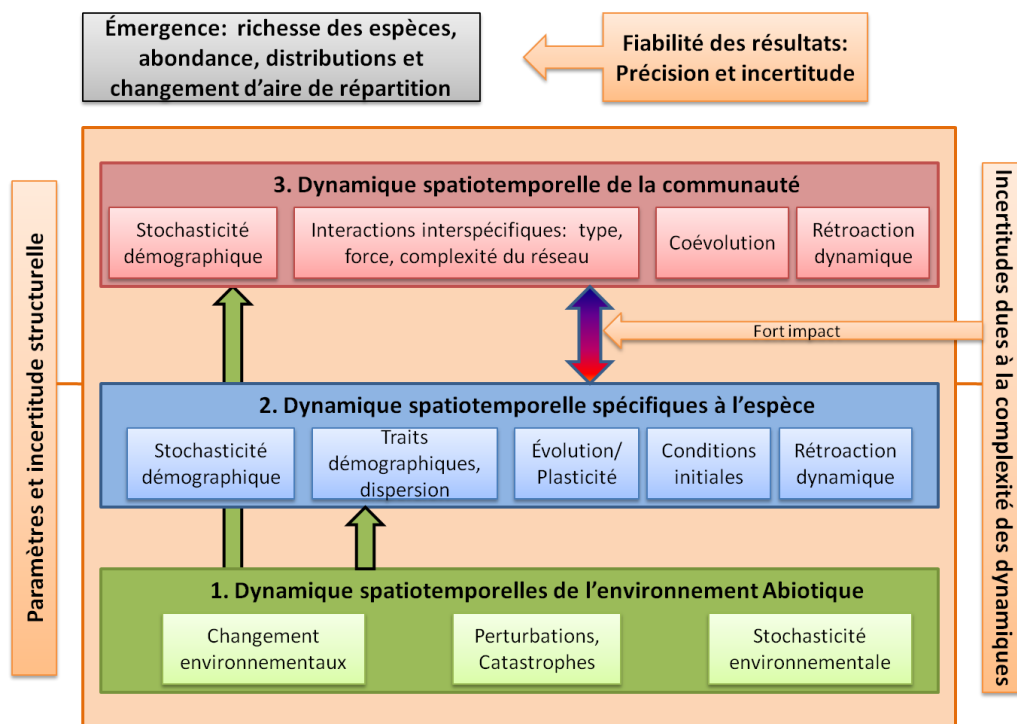


Fig. 27. La dynamique communautaire en matière de changement environnemental (SINGER *et al.*, 2016).

Les niveaux dynamiques sont les suivants:

Vert : niveau de la dynamique environnementale spatiotemporelle,

Bleu : niveau de la dynamique des espèces individuelles selon les caractéristiques de l'espèce et la dynamique stochastique des populations non linéaires,

Rouge : le niveau de la dynamique communautaire selon les interactions entre espèces.

Les boîtes indiquent les conditions, les mécanismes ou les conducteurs. Le premier niveau dynamique peut influencer directement sur le deuxième et le troisième niveau (flèches vertes). Les deuxième et troisième niveaux s'influencent fortement (visualisés par la double flèche). Tous les niveaux et leurs interactions sont soumis à l'incertitude (boîte sous-jacente orange). L'incertitude se distingue par les paramètres et l'incertitude structurelle (boîte à l'orange gauche) et l'incertitude inhérente à la complexité de la dynamique (boîte orange droite). Le résultat du modèle (zone grise gauche supérieure) émerge des processus dynamiques de niveau inférieur. Sa fiabilité peut être caractérisée par l'incertitude et la précision résultantes (boîte orange supérieure droite) (Fig. 27) (SINGER *et al.*, 2016).

4.2.1 Modèle stochastique

Ce modèle est basé sur la théorie neutre de la biodiversité, c'est-à-dire la théorie inspirée de la biogéographie insulaire. Elle remet complètement en cause l'idée d'une répartition selon les niches en considérant les espèces comme équivalentes. Cette théorie mécaniste est basée sur les mécanismes de base de dynamique des espèces (démographie, spéciation, extinction). La répartition des espèces est expliquée par la stochasticité démographique de la dispersion et le phénomène d'échantillonnage. La théorie neutraliste de la biodiversité tente d'expliquer et de prédire la répartition de la diversité des communautés (nombre et abondance relative aux espèces) au moyen d'un petit nombre de facteurs : l'espace, l'isolement géographique, le taux de spéciation et le hasard (HUBBELL, 2001). Un modèle stochastique représente souvent un modèle dans lequel les processus sont aléatoires, il peut produire des résultats différents même lorsque les conditions sont les mêmes, ainsi plusieurs sorties peuvent résulter du même intrant contrairement au modèle déterministe (Fig. 28).

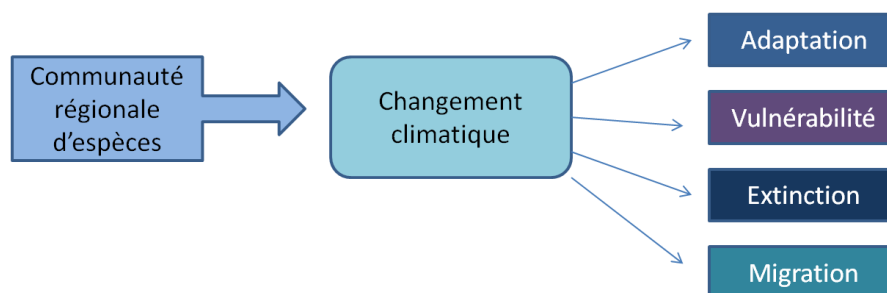


Fig. 28. Exemple de modèle stochastique avec plusieurs sorties possibles pour un intrant donné (FILOTAS, 2015).

Dans le domaine stochastique (qui utilise la probabilité), avec remplacement des individus au fil du temps, les communautés locales et régionales sont vues comme des systèmes dynamiques dont la composition varie avec l'intégration de nouveaux individus et la disparition d'autres appartenant à diverses espèces (COUVET & TEYSSÉDRE-COUVET, 2010). Les modèles stochastiques sont des modèles probabilistes à événements discrets, c'est-à-dire qui n'évoluent pas de façon continue au cours du temps, mais avec des pas temporels discrets (COQUILLARD & HILL, 1997).

4.2.2 Chaînes de Markov

Les chaînes de Markov font partie des méthodes les plus communément employées afin de prédire des changements entre plusieurs états de catégories. Elles ont été largement utilisées afin d'étudier les dynamiques de végétation. Ces modèles ont la capacité de regrouper des informations complexes permettant d'analyser des écosystèmes, même si leurs processus sous-jacents ne sont pas totalement compris (MAESTRIPIERI & PAEGELOW, 2013).

La présence d'un état « Début » sert à présenter les probabilités de commencer dans chacun des états du modèle (Fig. 29) : dans cet exemple, il y a 40% de chance (0,4) de commencer dans l'état 1 et 60% de chances (0,6) de commencer dans l'état 2. Par définition, il n'y a jamais de transition vers l'état de départ. La somme des probabilités des transitions partant d'un état est toujours égale à 1 (100%). Cette propriété doit toujours être vraie car si la somme n'était pas égale à 1 cela signifierait qu'il a existé une chance de ne pas opérer de transition ce qui est impossible dans un modèle Markov (RODON, 2000).

Ce modèle statistique est composé d'états et de transitions (Fig. 28). Une transition matérialise la possibilité de passer d'un état à un autre. Tous les états ont des transitions vers tous les autres états, y compris vers eux-mêmes. Chaque transition est associée à sa probabilité d'être empruntée et cette probabilité peut éventuellement être nulle (RODON, 2000). Mais plus généralement, ce modèle sert à déterminer l'évolution des proportions des trois états entre le premier et le deuxième instant, entre le deuxième et le troisième, etc., et l'évolution de ces proportions dans l'avenir. Ce type de modèle est intéressant par exemple pour l'étude de l'évolution d'une forêt, il permet de prédire les différents états sur un territoire donné à un instant « t ».

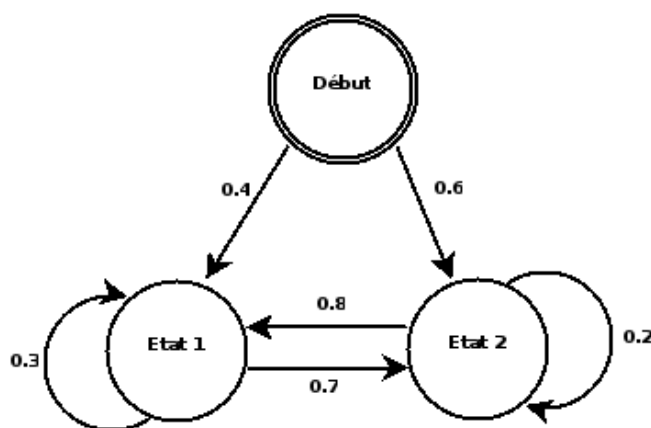


Fig. 29. Représentation d'un modèle de Markov simple avec 2 états (RODON, 2000).

4.2.3 Modèles déterministes – SAVANNA

Le processus déterministe considère que l'état présent du système est entièrement déterminé par l'état précédent. Une même cause produit le même effet (LERICHE, 2010). Un modèle est dit déterministe lorsque les résultats, « les sorties », sont entièrement déterminées par les intrants (Fig. 30) (FILOTAS, 2015).

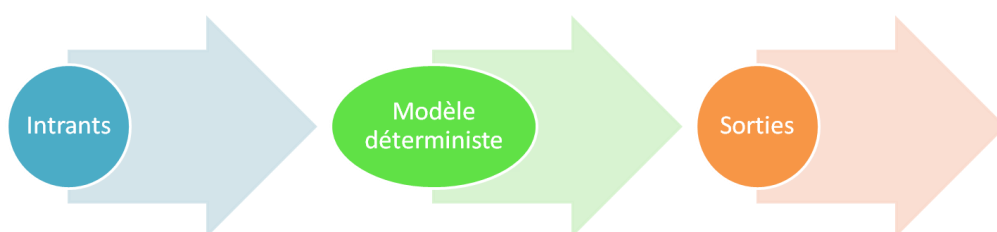


Fig. 30. Un modèle déterministe produit une sortie pour un intrant donné (FILOTAS, 2015).

Le modèle SAVANNA est un modèle déterministe, axé sur les processus spatialement explicite, qui vise à obtenir un équilibre de masse en incluant des intrants biotiques et abiotiques.

Le schéma de la Fig. 31 montre la manière dont ont été modélisées à la fois la végétation historique et future et les conditions de 6 espèces animales dans le parc Kruger : l'éléphant (*Loxodonta africana*), le buffle (*Syncerus caffer*), l'impala (*Aepyceros melampus*), l'antilope rouanne (*Hippotragus equinus*), le gnou (*Connochaetes taurinus*) et le zèbre (*Equus quagga*). Ce modèle constitué de sous enveloppes peut inclure de nombreux facteurs qui interagissent entre eux notamment liés aux intrants climatiques et aux régimes de gestion. Cette étude a permis d'analyser la résilience de la végétation de savane dans le cadre de plusieurs scénarios du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (BUNTING *et al.*, 2016). Il permet également de prendre en compte des données historiques. Le modèle de sous enveloppes pourrait être l'un des modèles adapté dans le cadre du programme les sentinelles du climat car des données historiques climatiques et de faune et flore seront intégrées à l'analyse globale.

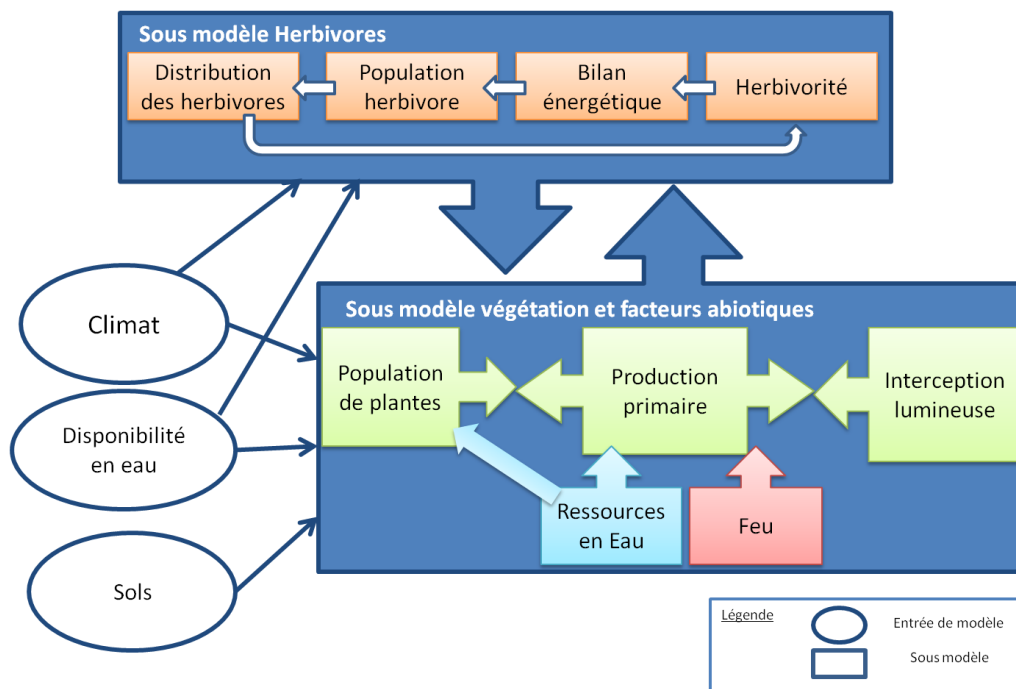


Fig. 31. Les composants, les sous-modèles et les relations entre eux du modèle SAVANNA dans l'analyse de couverture végétale dans le parc national Kruger (BUNTING *et al.*, 2016).

4.3 Les modèles analytiques

Ce sont des modèles continus dans l'espace et le temps, dont l'évolution est déterminée par un système d'équations différentielles.

4.3.1 Modèle de croissance logistique de Verhulst

Le modèle de croissance logistique de Verhulst est un bon exemple. Le modèle de Verhulst est utilisé dans le domaine de la biologie de conservation, puisqu'il permet par exemple une évaluation approximative de la rapidité d'accroissement d'une population d'espèce sauvage. Il propose d'ailleurs la notion de capacité limite du milieu, variant dans le temps et dans l'espace en fonction de l'abondance des ressources, ce qui permet de repérer les variations que subit le taux d'accroissement au fur et à mesure que la taille de la population s'approche de la capacité limite du milieu. Ainsi, une population va augmenter pendant un certain temps pour ensuite atteindre un plafond et ne varier que légèrement. Le principal avantage de ce modèle est de permettre une étude plus exhaustive des évolutions possibles du système (détermination des états d'équilibre par exemple). Par contre, l'étude devient très difficile dès que la complexité du modèle augmente et il prend difficilement en compte les effets spatiaux (DAVI, 2002).

4.3.2 Modèle sur la phénologie – Phenophit

Tous les modèles détaillés précédemment ont été utilisés dans des études concernant les impacts du changement climatique sur la répartition de la faune et de la flore. La prise en compte de la phénologie est souvent différenciée et fait l'objet d'une étude à part. De ce fait des modèles ont été créés uniquement pour mesurer les données phénologiques.

Phenophit est un process-based model, un modèle basé sur la représentation mathématique d'un ou de plusieurs processus caractérisant le fonctionnement de systèmes biologiques. Les exemples incluent des modèles biochimiques ou des modèles de dynamique de population (espèces isolées ou mixtes). Habituellement, ces modèles consistent en un ensemble d'équations différentielles ordinaires ou partielles qui définissent l'essence de chaque processus ainsi que leurs entrées et sorties, en fonction des premiers principes (Process Based Model générique) ou empiriques (Process Based Model descriptif). Les sorties d'un processus peuvent servir d'entrée à d'autres processus. PHENOPHIT est un modèle visant à prédire et spatialiser la niche fondamentale des végétaux à partir de l'impact de l'environnement (principalement climatique) sur la phénologie (débourrement, floraison et production de graines principalement) afin de définir la survie et la reproduction des espèces. La niche réalisée peut être estimée à partir de l'approche mécaniste en intégrant la dispersion et/ou les relations interspécifiques (principalement la compétition pour les ressources) dans des systèmes dynamiques (BERTRAND, 2012). Actuellement, ce type de combinaison est essentiellement applicable à l'échelle locale, trop lourde à paramétrer à l'échelle globale.

Le modèle se compose d'un ensemble de fonctions qui décrivent le développement, dépendant de la température, des différents stades de vie d'une espèce végétale afin d'obtenir des données de présence de cette espèce sur un territoire donné (Fig. 32). Ce modèle est intéressant car il permet d'établir un lien entre les changements de conditions climatiques et la phénologie des espèces.

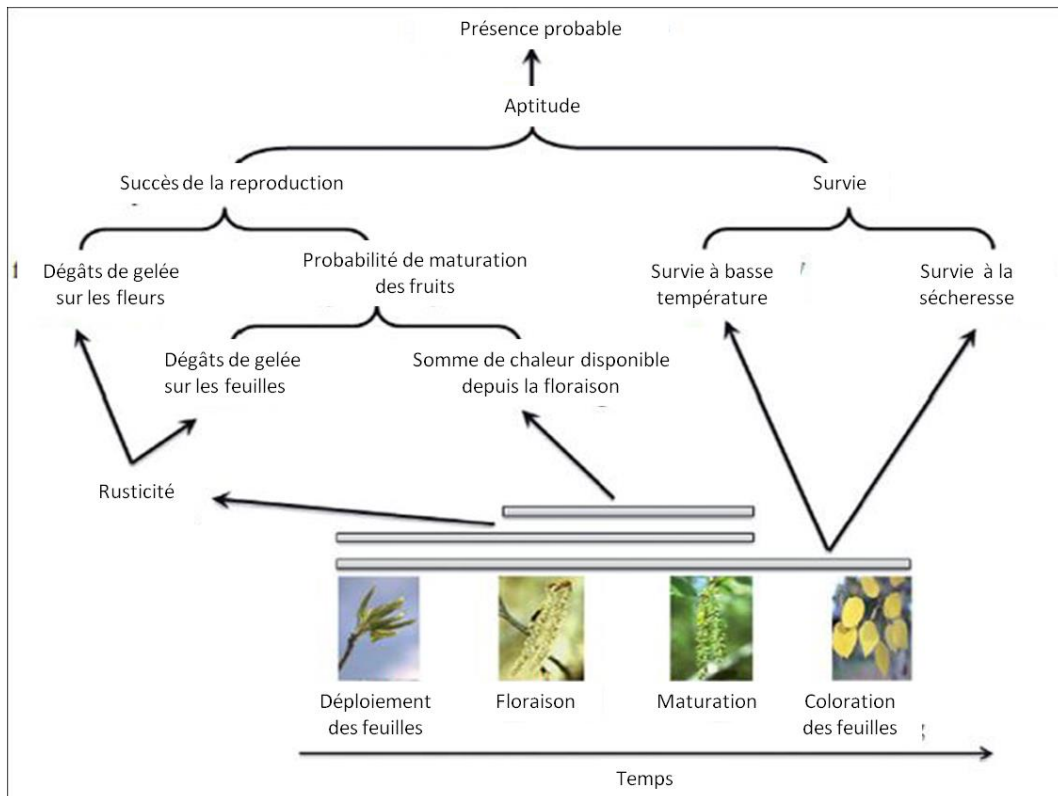


Fig. 32. Les fonctions et les paramètres utilisés pour décrire le développement, la mortalité et la reproduction (CHUINE, 2010).

5. Développement des modèles hybrides

Dans un même modèle, il est possible de conjuguer différents types de modèle empirique, mécanistique et analytique. Ainsi, un modèle de simulations permet d'intégrer des parties analytiques, stochastiques ou empiriques. Par exemple, pour simuler l'évolution d'un écosystème forestier, les flux peuvent être modélisés par un modèle de simulation déterministe (CA Markov) et discret, les processus de mortalité et de régénération de la population par un modèle probabiliste (stochastique), les caractéristiques annexes comme la hauteur par un modèle empirique (GLM) et la croissance des feuilles par un modèle analytique (Phenophit) (DAVI, 2002).

Le schéma de la Fig. 33 illustre le fonctionnement d'un modèle hybride, c'est-à-dire un modèle qui combine plusieurs modèles, ici un modèle empirique et un modèle mécaniste, afin d'obtenir des résultats robustes et fiables destinés à la fois à la recherche et à la mise en œuvre d'actions pour la gestion de la biodiversité (PENG, 2000).

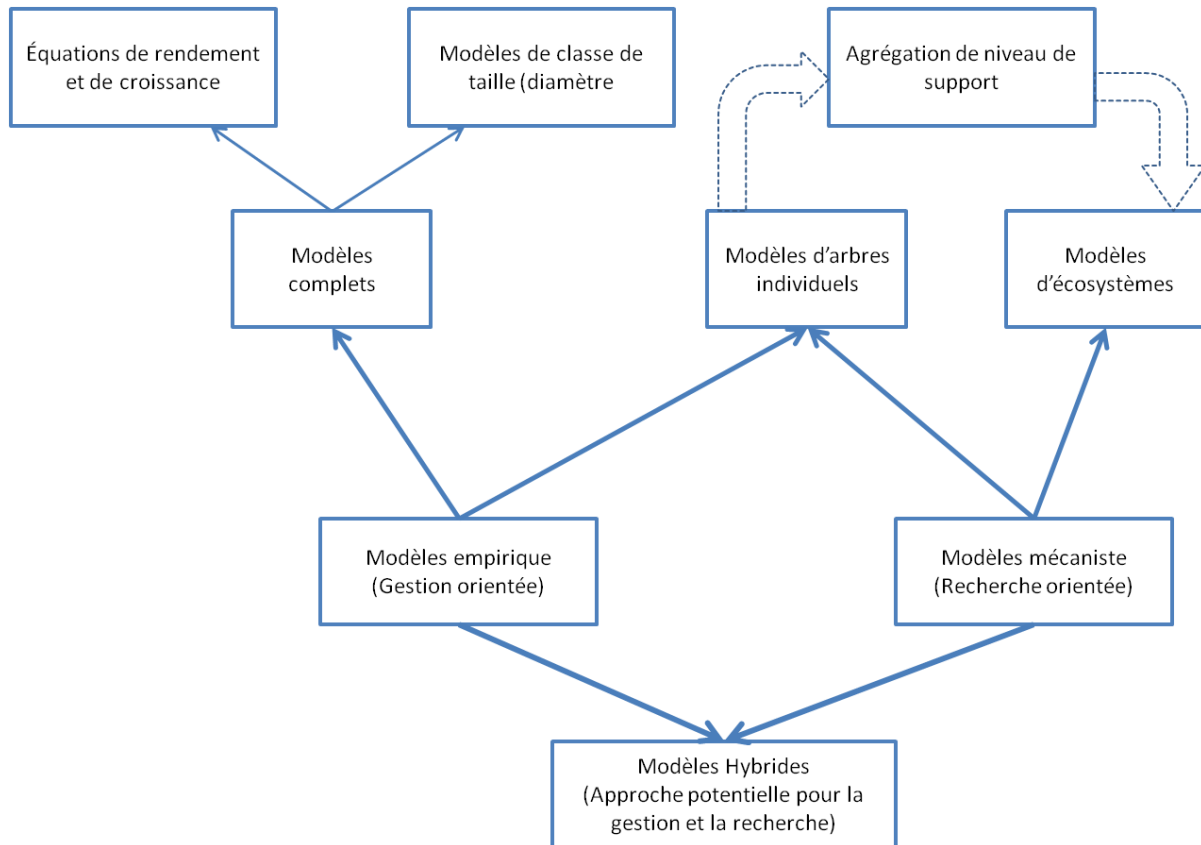


Fig. 33. Classification des modèles de croissance et de rendement de la forêt pour les peuplements inégaux (PENG, 2000).

Un type de modèle est particulièrement utilisé dans les articles de recherche : répartition des espèces, le Species Model répartition ou SDM. Il permet de combiner de nombreux indicateurs, il est flexible et les cartes de prédiction de ces modèles sont assez fiables. Dans cette synthèse bibliographique, il est ainsi choisi de présenter ce modèle et son fonctionnement.

5.1 Les modèles de répartition des espèces et leurs composants

Les modèles présentés précédemment étaient auparavant utilisés séparément. Actuellement, ces modèles sont incorporés à la modélisation appelée Species Distribution Modelling ou SDM qui permet l'utilisation de plusieurs types de données telles que la présence/absence des espèces afin d'obtenir une modélisation globale, c'est-à-dire une moyenne des résultats bruts ou pondérés des modèles utilisés. Les études les plus récentes utilisent dans leur grande majorité des modèles de répartition des espèces ou Species Model Distribution afin d'obtenir des réponses robustes et des cartes prédictives fiables (Fig. 34) (OKE & THOMPSON, 2015).

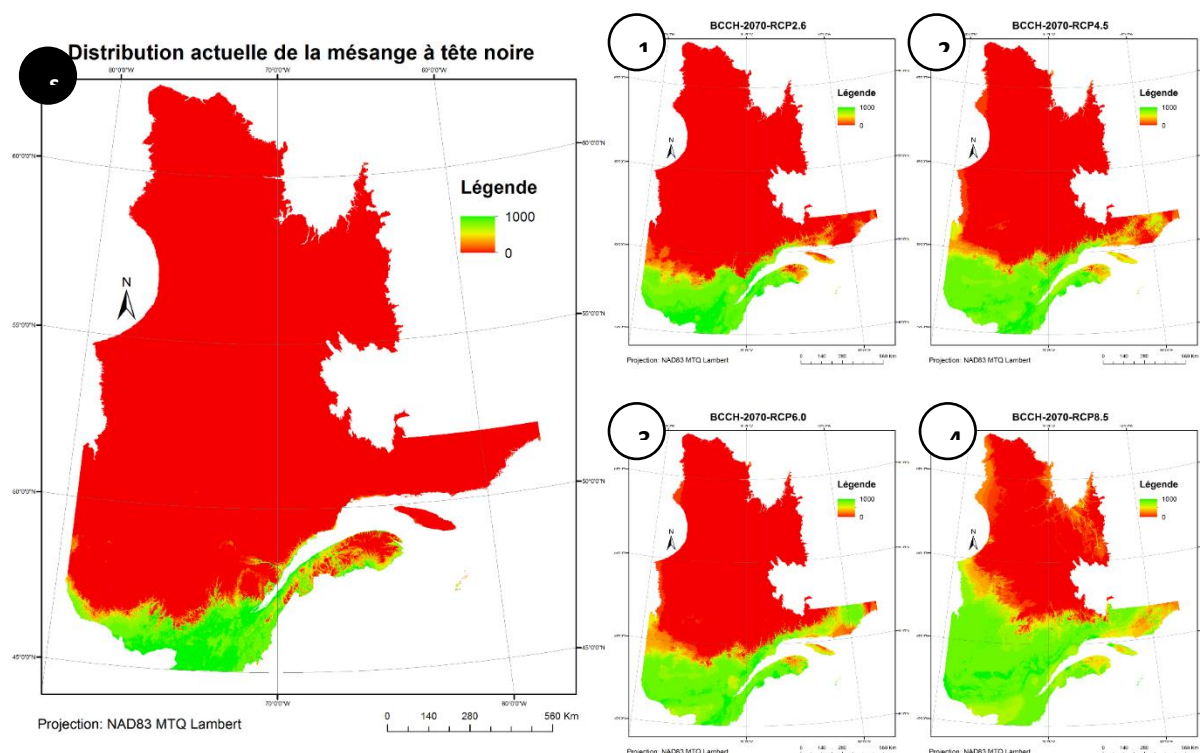


Fig. 34. Répartition actuelle et en 2070 de la mésange à tête noire (GAUDREAU et al., 2015).

La première carte (S) montre la distribution actuelle de la mésange à tête noire. Les cartes 1 à 4 représentent la probable distribution de la mésange à tête noire en 2070 selon les 4 scénarios RCP du GIEC. Les cartes 1 à 4 reprennent les différents scénarios du GIEC du plus optimiste (carte 1) au plus pessimiste (carte 4).

Le schéma de la Fig. 35 illustre le fonctionnement d'un modèle SDM utilisé pour l'étude phylogéographique d'une espèce de lépidoptère de ravageur des cultures céréales *Busseola fusca* (Noctuidae) en Afrique subsaharienne. Ce SDM inclut plusieurs modèles tels que GLM, Maxent ou encore GAM pour relier les variables environnementales à la répartition de l'espèce. Les indicateurs peuvent être nombreux et de nature très différentes ce qui explique l'utilisation importante de ce modèle en écologie et en biogéographie. Le modèle prend en compte les données d'abondance et les cartes de variables environnementales (1), il optimise les modèles de niche avec des modèles types GLM ou GAM et crée des distributions mosaïques dans le cas d'espèces comprenant des populations différentes (2), compare les modèles (GAM, GLM, mosaïque) et les sorties de MaxEnt à partir du critère AUC (Area under Receiver Operating Characteristic curve) ou de la corrélation entre données d'entraînement et observations sur données tests (3), exporte en utilisant le meilleur modèle des

cartes de projections de distribution à partir de scénarios climatiques (4), et enfin effectuée des tests de Mantel et des analyses pour tester le modèle de circuit et estimer la part de différenciation génétique expliqué (5). Ce modèle a pour objectif de prédire à partir de la modélisation de niche et la théorie des circuits, la différenciation génétique attendue à l'équilibre en milieu hétérogène avec migration de proche en proche (DUPAS *et al.*, 2014).

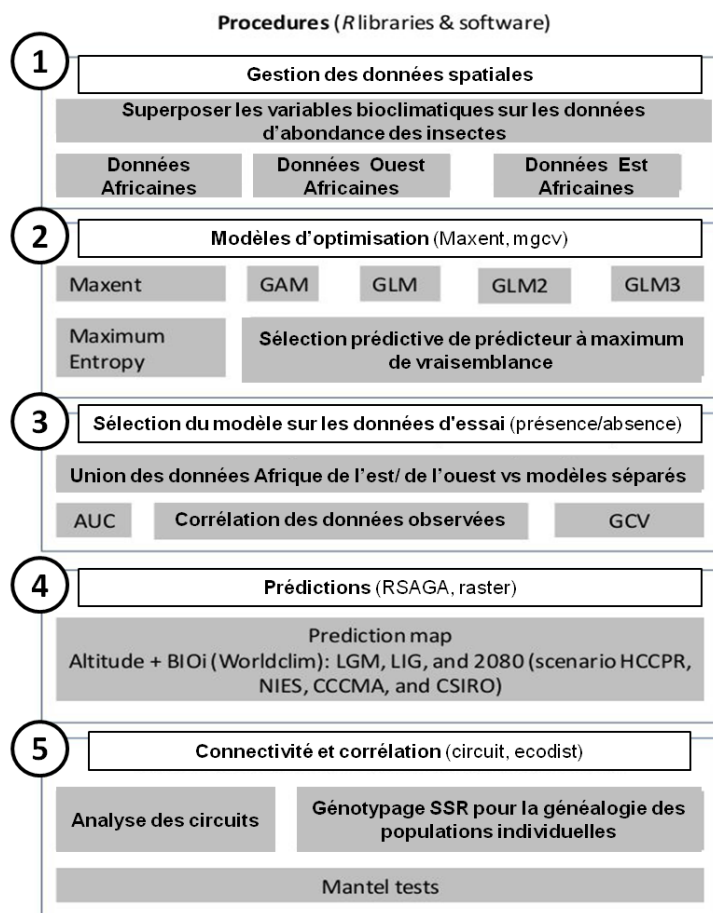


Fig. 35. Modèle SDM-Connectivity: diagramme de flux de travail pour l'analyse de connectivité basée sur la modélisation de la répartition de l'espèce *Busseola fusca* en Afrique (DUPAS *et al.*, 2014).

Les modèles de répartition des espèces reposent pour la plupart sur le postulat d'équilibre et sur le concept de niche écologique. Les cartes issues des SDM reposent sur une combinaison entre la niche fondamentale et la niche réalisée (Fig. 36) (GAUDREAU *et al.*, 2015). En effet, les SDM utilisent la niche écologique mais également les données de présence/absence pour la modélisation de répartition futures des espèces.

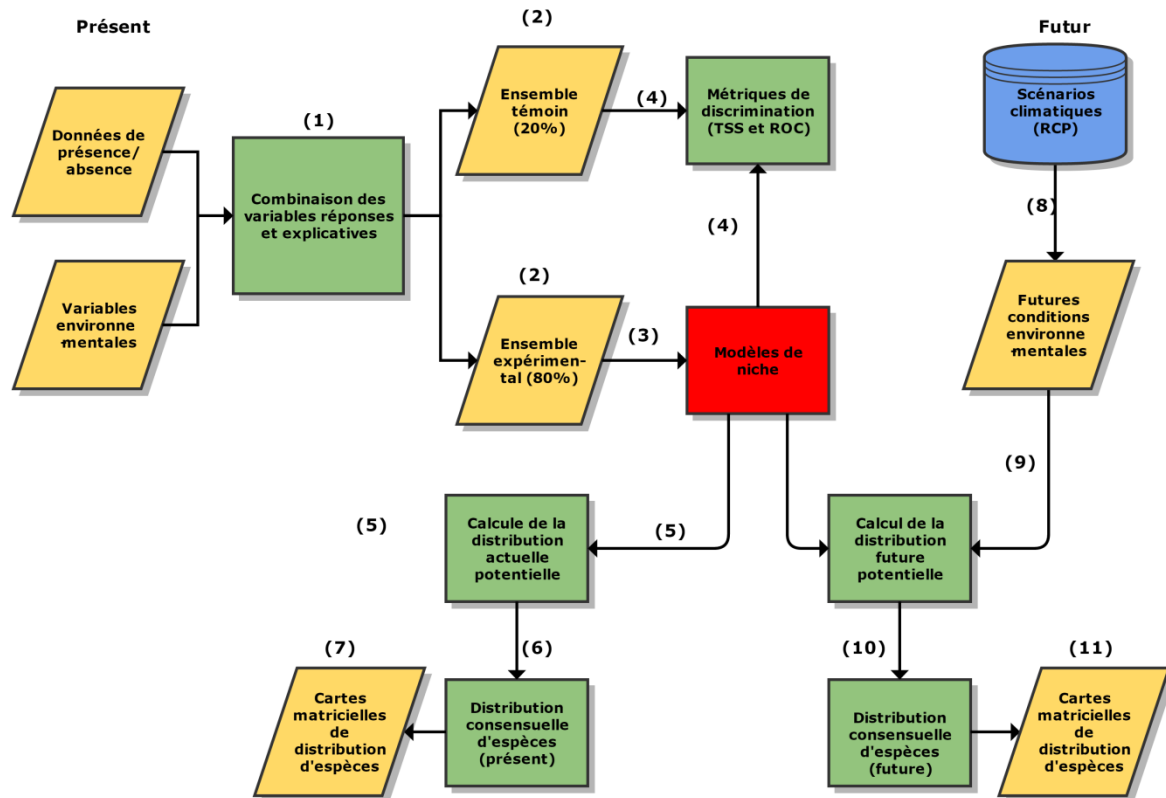


Fig. 36. Représentation simplifiée de la méthode de modélisation bioclimatique utilisée (GAUDREAU *et al.*, 2015).

5.1.1 Des modèles de répartition des espèces ou Species Models Distribution – SDM

L'approche corrélative pour déterminer la niche écologique des espèces permet de relier les données présence/absence ou abondance des espèces et les variables environnementales. Cette approche a été largement développée et utilisée depuis le milieu des années 90 en lien avec le développement de modèles statistiques performants, des atlas et observatoires avec des bases de données floristiques et faunistiques géoréférencées, de données environnementales spatialisées, et de Systèmes d'Information Géographiques (SIG). Ces modèles sont connus sous le nom de Species Distribution Model (ou SDM) ou Habitat Suitability Model ou Ecological Niche Model. Ce type d'approche ne nécessite pas de connaissance sur l'autécologie des espèces et permet de prédire la probabilité de présence d'une espèce en fonction des conditions environnementales. Ces modèles statiques cherchent à reproduire le déterminisme environnemental de la répartition des espèces à un instant t (BERTRAND, 2012).

L'intérêt des SDM réside dans le fait qu'ils sont très flexibles et permettent de combiner de nombreux facteurs. De ce fait, ils sont actuellement les modèles les plus utilisés par les chercheurs. Ils combinent plusieurs types de modèle et permettent de réaliser des cartes prédictives fiables (LEATHWICK *et al.*, 2006). Le modèle SDM est le plus couramment utilisé dans les cas d'étude portant sur des modèles pour estimer une corrélation entre la répartition des espèces animales et de l'environnement.

Les modèles de répartition d'espèces prédisent les occurrences d'espèces dans l'espace et le temps en fonction des relations statistiques entre les enregistrements de présence/absence des espèces et des variables environnementales. Ces relations sont projetées dans une région géographique spécifique en utilisant une couche environnementale maillée (Fig. 37). Le choix de la méthode SDM est influencé par l'accès au logiciel, par la multiplicité des algorithmes, par la disponibilité des données de présence/absence, mais aussi par les objectifs particuliers de l'étude (LEATHWICK *et al.*, 2006 ; ARAUJO & PETERSON, 2012 ; EL-GABBAS *et al.*, 2016). Bien que différentes disciplines et études sur des régions géographiques utilisent différentes techniques, celle des modèles de répartition des espèces s'impose dans de nombreuses études.

Plusieurs études ont suggéré que les méthodes SDM, avec une grande flexibilité dans la modélisation des relations complexes entre espèces et environnement, peuvent surpasser les méthodes plus simples. Par exemple, les algorithmes d'apprentissage en machine (tels que les Random forest, les arbres de régression élevés) dépassent fréquemment les approches basées sur la régression (Splines de régression adaptative multivariée et modèles linéaires généralisés). D'autres mettent en garde contre l'utilisation de méthodes complexes : bien qu'elles puissent prédire correctement les phénomènes d'occurrence observés, elles peuvent entraîner un dépassement et donc ne pas nécessairement prédire une représentation acceptable de la répartition potentielle de l'espèce (BEAUMONT *et al.*, 2016).

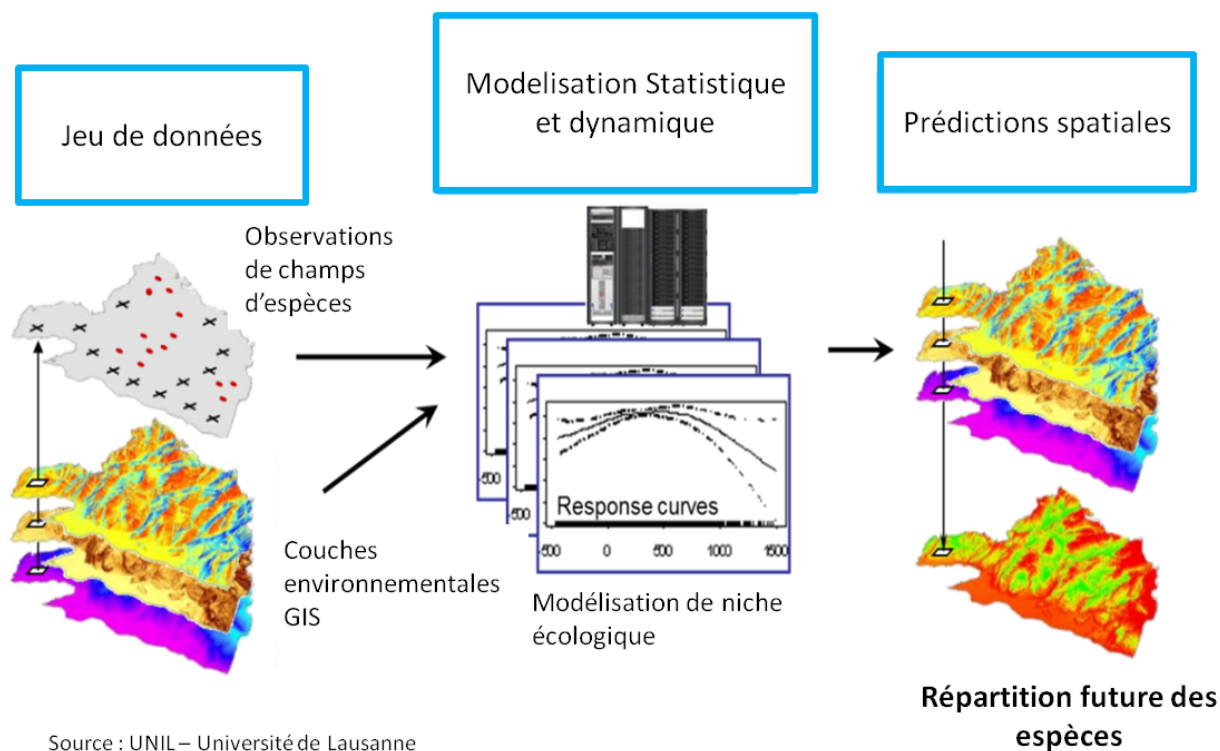


Fig. 37. Modèle de répartition des espèces (SANDOZ *et al.*, 2014).

5.1.2 Les enveloppes bioclimatiques

Les enveloppes bioclimatiques sont une classe de modèles de plus en plus utilisée et font partie des modèles SDM ou SDPM. Les modèles prédictifs de répartition d'espèces (SDPM), connus sous le nom de modèles d'enveloppes bioclimatiques, modélisations de niche écologique, modèles d'adéquation de l'habitat ou modèles de répartition d'espèces, sont devenus des outils importants pour prédire les conditions environnementales favorables pour les espèces dans l'espace et le temps. Les SDPM ont été largement appliqués dans de nombreux domaines, comme la biodiversité, les invasions d'espèces, les effets du changement climatique sur la répartition des espèces et la mise en place de stratégies de la biologie de conservation. L'augmentation de l'utilisation des SDPM s'est accompagnée de la disponibilité de plusieurs bases de données sur la biodiversité et de l'environnement et des méthodes de modélisation (BARBOSA & SCHNECK, 2015).

Les modèles d'enveloppe bioclimatique, qui peuvent être considérés comme un cas particulier de modèles de niche écologique pour les modèles de répartition d'espèces, mettent en corrélation entre les répartitions actuelles des espèces et les variables climatiques, et peuvent alors être utilisés pour projeter des changements spatiaux dans des enveloppes climatiques d'espèces selon des scénarios choisis sur le changement climatique (Fig. 38).

Un modèle de simulation a été développé pour prédire les changements dans les répartitions mondiales d'espèces commerciales de poissons dans différents scénarios de changement climatique (Fig. 38). Ce modèle est essentiellement un modèle d'enveloppe bioclimatique combiné aux dispersions dynamiques d'animaux. Le projet Sea Around Us utilise la répartition d'espèces commerciales (poissons et invertébrés) pour cartographier les pêches maritimes. Il a été supposé que les répartitions futures de ces espèces étaient prévisibles suivant les changements de température de l'océan, des dynamiques océaniques et des habitats (CHEUNG *et al.*, 2008).

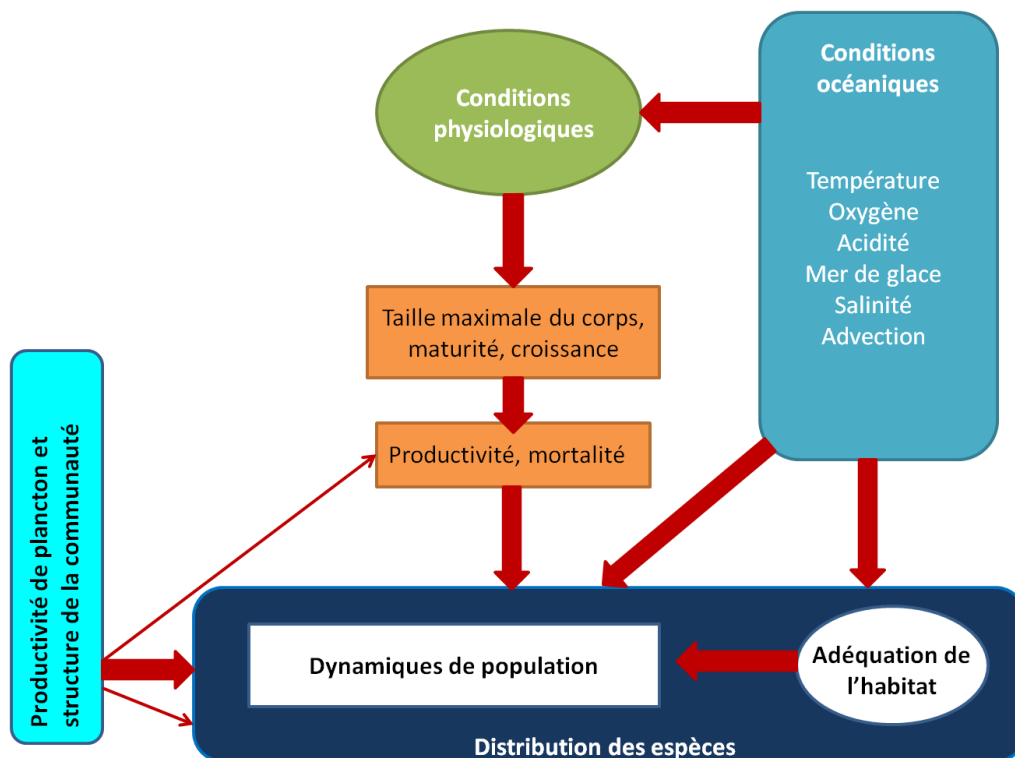


Fig. 38. Représentation schématique de la structure de l'enveloppe bioclimatique dynamique (modifié de (CHEUNG *et al.*, 2008 ; CHEUNG *et al.*, 2011 ; FERNANDES *et al.*, 2013))

Les modèles d'enveloppes bioclimatiques utilisent des associations entre le climat et les occurrences des espèces pour estimer les conditions qui conviennent pour maintenir des populations viables. Une fois que les enveloppes bioclimatiques sont caractérisées, elles peuvent être appliquées à diverses questions en matière d'écologie et de biologie de la conservation. Ces modèles nécessitent peu de données biologiques sur les espèces et peuvent être développés pour de nombreuses espèces dans de vastes zones géographiques.

L'élaboration de plans d'adaptation nécessite des outils pour évaluer les impacts des changements climatiques et les vulnérabilités des espèces et des habitats. Les modèles sont une façon de le faire, et les modèles d'enveloppes climatiques, un sous-ensemble de modèles de répartition d'espèces, sont de plus en plus utilisés dans les évaluations de la vulnérabilité et la planification de l'adaptation (BRANDT *et al.*, 2017).

Autre avantage de ces modèles, ils peuvent être utilisés pour décrire l'espace climatique potentiel historique, actuel et futur pour les espèces. Les cartes résultantes de l'espace climatique potentiel sont basées sur deux hypothèses: 1) les variables climatiques jouent un rôle important dans la définition d'une gamme géographique d'espèces et 2) les relations empiriques entre les répartitions contemporaines d'espèces et de climat peuvent être utilisées pour prévoir la répartition des espèces dans les scénarios futurs de changement climatique (BRANDT *et al.*, 2017).

Bien que les modèles d'enveloppes climatiques puissent fournir des informations utiles, ils sont également controversés en partie parce qu'ils n'incorporent pas d'informations biologiques spécifiques ou ne considèrent pas tous les facteurs pertinents qui déterminent une gamme d'espèces (ARAUJO & PETERSON, 2012).

5.1.3 Analyse écologique des facteurs de niche – ENFA

L'analyse écologique des facteurs de niche ou ENFA est une analyse multifactorielle, comparant la répartition des espèces à un environnement global disponible dans un hyper-espace défini par les variables éco-géographiques (EGV) qui décrivent les paramètres environnementaux. La transformation des EGV en un ensemble d'axes factoriels non corrélés introduit des concepts écologiques de marginalité et de spécialisation. Le principe de l'ENFA consiste à comparer les répartitions des EGV entre l'ensemble de données de présence (répartition d'espèces) et l'ensemble de la zone (répartition mondiale). Seules les données de présence sont nécessaires. Cela rend l'analyse ENFA particulièrement robuste pour la qualité des données. La marginalité, la spécialisation et les coefficients des axes factoriels donnent l'importance de chaque variable éco-géographique dans les différents axes, et la gamme relative des variables éco-géographique associée à l'espèce (FARASHI *et al.*, 2013).

Par exemple, pour construire la carte de la probable répartition de *Capra ibex* en Suisse, le modèle en Fig. 39 prend en compte quatre facteurs différents sous forme de couche SIG, une couche sur les sols, une sur l'altitude, la distance aux villes et les données de présence de l'espèce (Fig. 39).

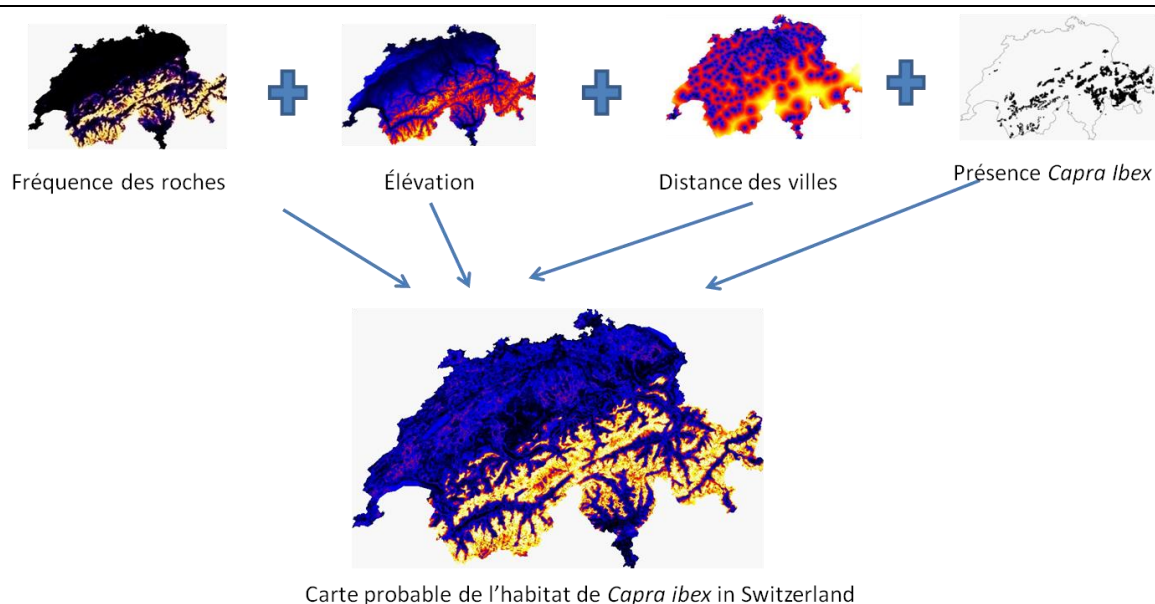


Fig. 39. Carte de l'habitat probable de *Capra ibex* en Suisse (HIRZEL, 2017).

5.2 Fonctionnement d'un modèle

Afin de comprendre le fonctionnement d'un modèle, il est choisi de détailler sommairement chaque étape du processus de modélisation. Le schéma ci-dessous décrit les différentes étapes du fonctionnement d'un modèle (Fig. 40). La justification de la démarche (1) est une étape cruciale dans la construction du modèle. La sélection des données (2) détermine les jeux de données qui vont être combinées dans le modèle (biologiques, climatologiques, anthropiques...) (3 et 4). La construction du modèle et choix des modèles d'optimisation sont très importants, le choix du package utilisé dans le modèle est différent selon les résultats attendus (5). Puis la plus grande partie des données (environ 80%) est intégrée dans le modèle choisi pour l'étude et la seconde partie des données (environ 20%) est testée afin de déterminer la performance du modèle (6) puis la validation du modèle (7). Enfin, la dernière étape consiste en la réalisation de cartes de prévisions et analyse des données issues du modèle (8).

Dans cette partie, le choix des algorithmes, les différents tests de performance du modèle sont présentés dans les paragraphes suivants. Pour illustrer le fonctionnement d'un modèle hybride, le modèle MigClim, basé sur un système SIG, est choisi car nos données dans le programme sont géoréférencées. Mais également, car il est un des seuls qui prend en compte la fragmentation de l'habitat. Or, ce facteur est un de nos indicateurs essentiel pour restituer les sites étudiés dans leur contexte paysager à l'élaboration de cartes prédictives.

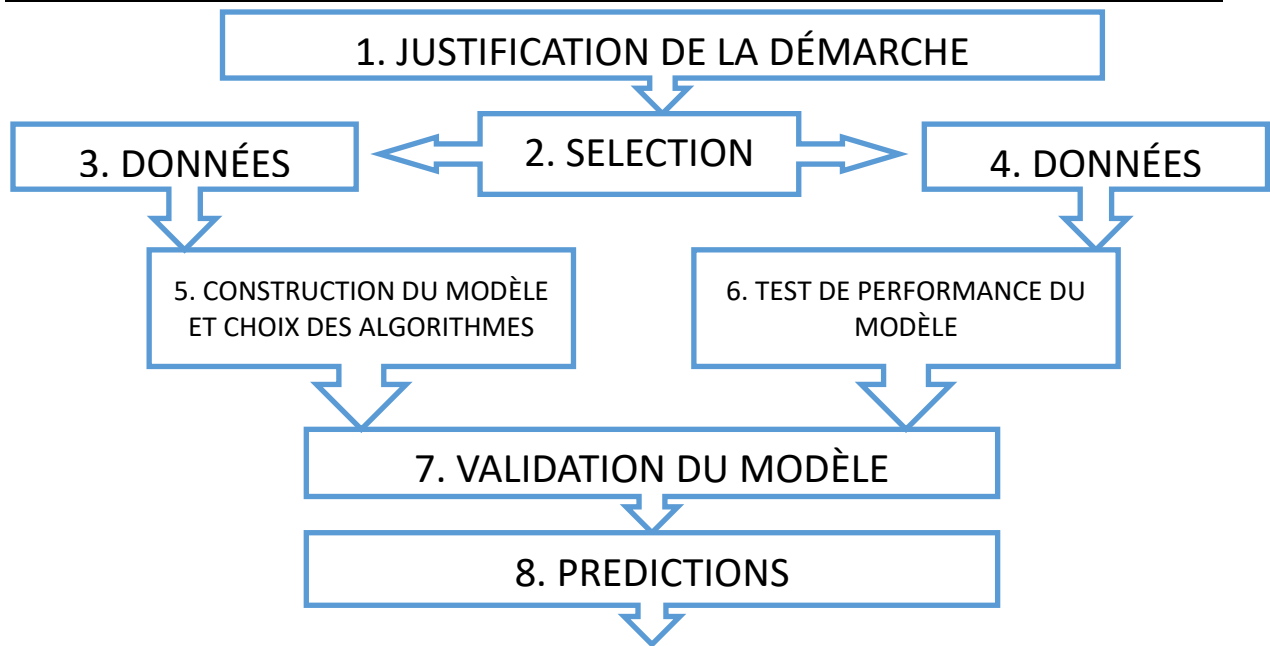


Fig. 40. Les grandes étapes du fonctionnement d'un modèle.

5.2.1 L'importance de la démarche de conception du modèle

Les études ont montré que tous les modèles sont soumis à des biais (MAHARAJ & NEW, 2013 ; FOURCADE, 2016), les principaux biais relevés sont l'accessibilité et l'attractivité du site pour les espèces. Mais d'autres biais peuvent affecter les prévisions des modèles en lien avec l'origine et la légitimité des données. Les données stockées dans les bases de données sur la biodiversité sont connues pour être affectées par de fortes contraintes géographiques qui peuvent influencer les prédictions de SDM, y compris les évaluations du risque de changement climatique. Ces biais sont principalement causés par un effort d'échantillonnage inégal en fonction de l'attractivité ou de l'accessibilité du site, ce qui entraîne des agrégations spatiales d'occurrences. Bien que la résolution de ce biais d'échantillonnage ait été une question longuement étudiée dans l'utilisation des SDM, à notre connaissance, il n'y a pas par définition de méthode qui peut résoudre ce biais lorsque les données sont incomplètes (FOURCADE, 2016). Un des problèmes majeurs en écologie reste l'absence de données et des données lacunaires. Ce biais reste difficile à résoudre d'où l'importance d'un suivi sur le long terme qui permet d'obtenir des données régulières et de même nature.

L'autocorrélation spatiale est un problème commun aux données environnementales et se produit lorsque les valeurs des variables échantillonnées à proximité ne sont pas indépendantes les unes des autres. L'autocorrélation spatiale des données d'occurrence peut entraîner des prédictions excessives des SDM. Par conséquent, les modèles qui ne tiennent pas compte de l'autocorrélation spatiale tendent à présenter des estimations de précision plus élevées (par exemple AUC) que ceux qui tiennent compte de l'autocorrélation spatiale (DUQUE-LAZO *et al.*, 2016).

Les biais résultent parfois d'une réflexion non aboutie lors de la conception du modèle et de la non prise en compte de certains facteurs comme la fragmentation de l'habitat. Le choix des indicateurs et des facteurs à inclure dans le modèle est donc crucial. Une étude a fait état de l'importance de la prise en compte des facteurs biotiques et des facteurs abiotiques dans les SDM et souligne que sans une réflexion poussée le modèle risque de donner des cartes faussées (LEACH *et al.*, 2016). Certains facteurs, comme l'altitude, sont des facteurs essentiels à prendre en compte notamment en milieux

montagnards. L'intégration de l'altitude avec des variables géographiques et climatiques donne plus de précision sur la végétation à haute altitude. Bien que le paramètre « altitude » n'influence pas directement la physiologie des plantes, il est associé à des changements dans les facteurs météorologiques tels que la pression atmosphérique, le rayonnement solaire, la couverture nuageuse, les précipitations et les rayons ultraviolets, qui sont connus pour influencer les organismes et sont très différents dans les habitats alpins que dans les habitats des plaines. Cela suggère que l'altitude peut apporter des informations environnementales qui ne peuvent être facilement prise en compte par les données climatiques seules. En fait, l'altitude a été reconnue comme le principal moteur de la persistance des espèces dans les régions montagneuses (OKE & THOMPSON, 2015).

5.2.2 Un exemple de modèle hybride – MIGCLIM

MigClim est un modèle SIG qui se concentre sur la simulation de la dynamique temporelle et spatiale des espèces. Dans le programme les sentinelles du climat, les données sont récoltées dans le temps (semaines, mois, années) et à des échelles différentes (région, sites, points d'échantillonnage).

Ce modèle est un automate cellulaire qui génère des prédictions qui tiennent compte des scénarios de changement climatique et des limites de dispersion. L'intérêt de ce modèle est qu'il combine un SDM avec des scénarios de fragmentation de l'habitat. La prise en compte de ce facteur est un des avantages des SDM car ils permettent d'inclure ce critère dans le modèle de prédiction. La fragmentation de l'habitat est un facteur important dans la répartition des espèces car plus l'habitat est fragmenté, plus les communautés seront isolées et exposées.

MigClim a été utilisé dans une étude pour évaluer, premièrement les effets possibles des changements globaux sur la dynamique de végétation, et deuxièmement pour combiner les projections des changements d'habitat sous les effets du changement climatique futur avec les simulations mécanistes de la dispersion des semences. MigClim est capable de prendre en compte différents paramètres tels que la distance de dispersion, le potentiel de reproduction au fil du temps et la fragmentation du paysage. La carte de patch d'habitat initial et les séries chronologiques des cartes d'habitat sont des données essentielles pour ce modèle (KESHTKAR & VOIGT, 2016).

Pour estimer les effets possibles de ces processus sur la dynamique de la végétation, un modèle de chaîne de Markov aux automates cellulaires (CA-Markov) a été utilisé dans cette étude comme alternative pour simuler des scénarios de changement de paysage au 21^{ème} siècle. Le modèle CA-Markov suppose que les mécanismes qui ont créé la situation actuelle du paysage, continueront à fonctionner comme auparavant (KESHTKAR & VOIGT, 2016). Dans de nombreuses études, la combinaison de la télédétection et du SIG est effectivement utilisée avec des modèles CA-Markov.

Ce modèle nécessite de nombreux paramètres et données afin de comparer différentes projections de dispersion en utilisant des scénarios de dispersion complète et des scénarios sans dispersion (Fig. 41). Cette notion de dispersion est essentielle pour la flore car la mobilité des espèces végétales se fait par dispersion. Les impacts de la fragmentation de l'habitat peuvent être plus importants que ceux du changement climatique d'où l'importance de ce facteur dans les modèles mais également dans les changements de répartition des espèces (KESHTKAR & VOIGT, 2016). L'enjeu sera aussi d'isoler et de mettre en avant les effets du changement climatique.

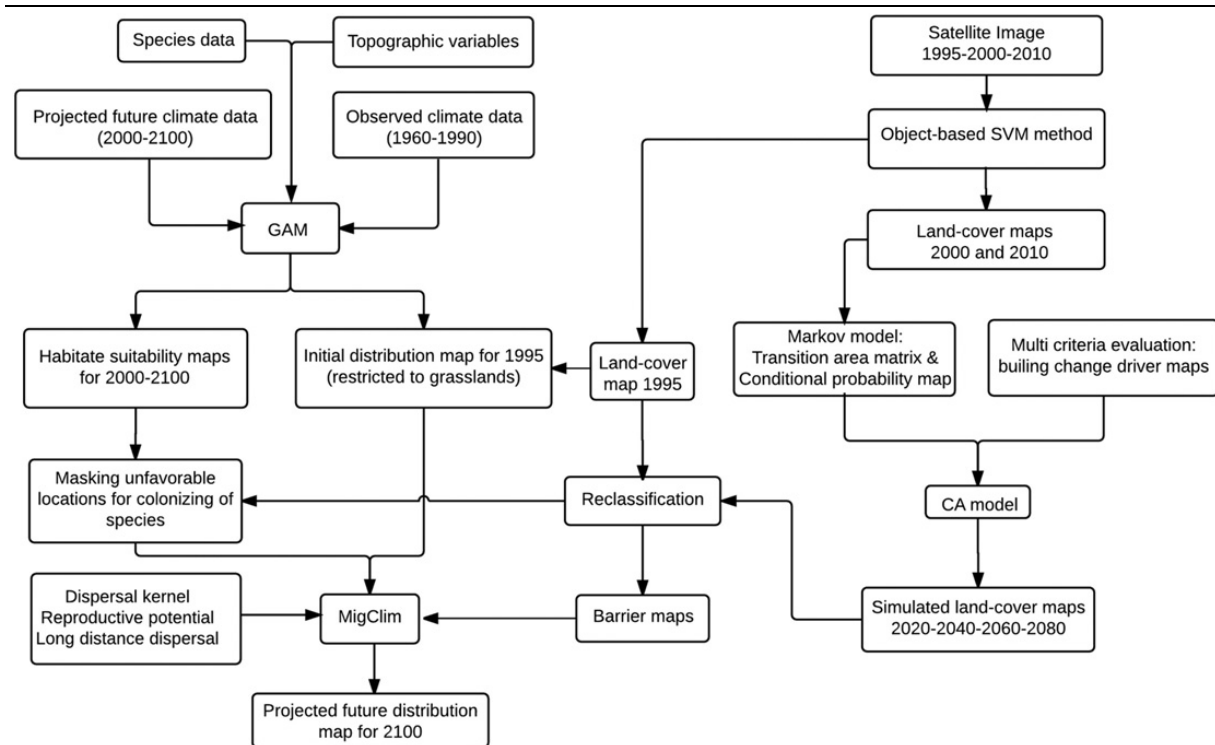


Fig. 41. Cadre conceptuel MigClim avec différentes bases de données utilisées dans les projections des modèles de répartition d'espèces suivants les scénarios de changements climatiques (KESHTKAR & VOIGT, 2016).

5.2.3 Choix d'un modèle d'optimisation – exemple du pack Biomod2

Le choix du modèle ou des modèles d'optimisation permet de vérifier les hypothèses et de faire des prédictions. Les algorithmes des modèles dans les paragraphes précédents permettent l'optimisation du modèle et prennent en compte des données de nature différente. Le pack Biomod2 est utilisé dans les SDM et regroupe 10 algorithmes différents. Biomod2 est une plate-forme informatique pour la prévision des répartitions d'espèces. Il comprend la possibilité de modéliser les répartitions d'espèces à partir de plusieurs techniques, plusieurs modèles de test à large gamme d'approches, de réaliser la répartition des espèces dans différentes conditions environnementales (par exemple avec les scénarios de changement climatique) et différentes fonctions de dispersion. Il permet d'évaluer le renouvellement temporel des espèces, de générer des courbes de réponses des espèces et de tester la force des interactions entre les espèces et les variables prédictives. Les études devraient utiliser des algorithmes multiples pour la modélisation plutôt que de s'appuyer sur des prédictions à partir d'un seul algorithme, investir des ressources dans la compilation d'un ensemble complet de présences d'espèces et évaluer explicitement l'incertitude dans les prédictions SDM aux principales marges de portée (WATLING *et al.*, 2015).

De nombreux articles ont comparé différents algorithmes (LEATHWICK *et al.*, 2006 ; FOURCADE, 2016 ; BRANDT *et al.*, 2017). Les différents algorithmes présents dans le pack Biomod2 se différencient par les nombreuses catégories des données qu'ils apportent. Les dix algorithmes inclus dans Biomod2 sont classés en quatre catégories : régression, méthodes d'apprentissage mécanique, méthodes de classification, méthode d'enveloppement (Tab. I). Le choix de l'algorithme étant la plus grande source d'incertitude de performances et dans les cartes prédictives des SDM, le choix de celui-ci en fonction des facteurs est donc primordial pour obtenir des cartes fiables (WATLING *et al.*, 2015).

Tab. I. Les différents algorithmes du pack BIOMOD2 (THUILLER *et al.*, 2009 ; DUQUE-LAZO *et al.*, 2016).

Catégorie	Algorithmes des modèles		Type de variables	Articles de référence
Régression	GAM	Generalized additive models	Présence/Absence	(GUISAN <i>et al.</i> , 2002)
	GLM	Generalized linear models	Présence/Absence	(GUISAN <i>et al.</i> , 2002)
Méthodes d'apprentissage mécanique	ANN	Artificial neural networks	Présence/Absence	(LEK & GUEGAN, 1999)
	BRT	Boosted regression trees	Présence/Absence	(ELITH <i>et al.</i> , 2008)
	MAXENT	Maximum entropy	Présence	(PHILLIPS <i>et al.</i> , 2006)
	MARS	Multivariate adaptive regression splines	Présence/Absence	(FRIEDMAN, 1991)
	RF	Random forest	Présence/Absence	(BREIMAN, 2001)
Méthodes de classification	CART	Classification and regression trees	Présence/Absence	(VAYSSIERES <i>et al.</i> , 2000)
	FDA	Flexible discriminant analysis	Présence/Absence	(HASTIE <i>et al.</i> , 1994)
Méthode d'enveloppement	SRE	Surface range envelope	Présence/Absence	(BUSBY, 1991)

5.2.4 Tester la performance du modèle

L'objectif des tests est de déterminer la performance des modèles informatiques. Ces tests ont pour but de mesurer entre autre les temps de réponses, mais aussi, de valider les hypothèses d'absence ou de présence de l'espèce. Les tests les plus utilisés dans les études sont la valeur de l'AUC et la TSS. Lorsque les tests ont été réalisés, le modèle est validé. Les données sortantes du modèle peuvent être analysées et les cartes prédictives réalisées.

- Valeur de corrélation de la zone sous courbe – AUC

Une approche pour évaluer la performance prédictive du modèle est d'avoir une donnée de test indépendante. Cette option permet de retenir un certain pourcentage de données de présence qui peuvent être utilisées pour évaluer le succès de la prédiction ou la performance du modèle. Cette performance est déterminée le plus souvent par la valeur de l'AUC. L'AUC fournit une mesure quantitative de la performance du modèle indépendamment de tout seuil de choix (PHILLIPS *et al.*, 2006). L'AUC est préférée comme mesure de la précision du modèle lorsque l'intérêt de celui-ci est de comparer et de classer les données de présence/absence. L'AUC est une méthode graphique évaluant la capacité d'un modèle à prédire l'absence ou la présence d'espèces sur la base de critères donnés comme les variables climatiques. Les tests AUC définissent un seuil de significativité qui correspond à la probabilité d'une présence ou d'une absence.

La gamme d'AUC est de 0 à 1. Un modèle offrant une excellente prédiction a une AUC supérieure à 0,9, un modèle équitable a une AUC entre 0,7 et 0,9, et un modèle est considéré comme faible si l'AUC est inférieur à 0,5. Sur la Fig. 42, la performance de 3 modèles (AUC) des algorithmes de modélisation de distribution des espèces est comparée pour les modèles linéaires généralisés (GLM), l'entropie maximale (MaxEnt) et les Random forest. L'étude portait sur 15 espèces de vertébrés rares du sud-est des États-Unis (WATLING *et al.*, 2015). Toutes les AUC sont au-dessus de 0,7 néanmoins le seuil minimal

de la courbe d'AUC peut être ajusté selon les besoins de l'étude. Par exemple, dans une étude sur l'identification des variables expliquant la répartition spatiale d'oiseaux en forêt boréale et la modélisation de tendances futures par une approche multi variée, les auteurs ont choisi de définir le seuil minimal à 0,7 (GAUDREAU *et al.*, 2015).

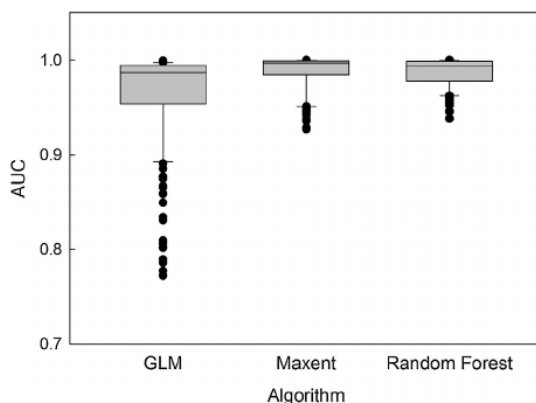


Fig. 42. Comparaison des AUC pour les modèles GLM, MaxEnt et RF (à gauche) (WATLING *et al.*, 2015).

- Statistique de la vraie compétence – TSS

Le TSS, également connu sous le nom d'Hanssen Kuipers discriminant ou True Skill Statistic compare le nombre de prévisions correctes à celle d'un ensemble hypothétique de prévisions parfaites. TSS est définie comme la moyenne du taux net de réussite de prédiction pour les sites de présence et les sites d'absence. Les valeurs varient de -1 à 1. La valeur 1 indique un accord parfait et les valeurs en dessous de zéro indiquent une performance moindre (Fig. 43). Cet indice est étroitement lié à la moyenne arithmétique de la sensibilité et de la spécificité (WATLING *et al.*, 2015).

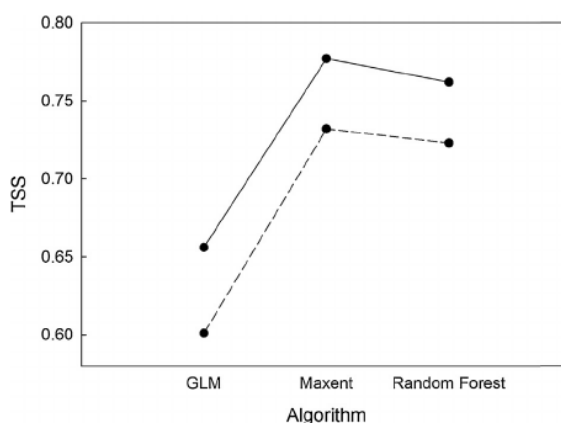


Fig. 43. Différences TSS de 3 algorithmes différents, ceux de GLM, de Maxent et de Random Forest (WATLING *et al.*, 2015).

5.3 Limites des modèles

Les modèles de répartition des espèces sont majoritairement utilisés dans les études scientifiques sur la modélisation du changement climatique et de la future répartition des espèces. Il existe de nombreux modèles listés précédemment dont le plus utilisé est le SDM, le modèle de répartition des espèces. Les mots clés utilisés pour la recherche bibliographique peuvent en partie expliquer le nombre d'articles concernant le SDM mais pas seulement car de nombreux articles montrent que ce modèle est très flexible et permet la prise en compte de nombreux paramètres (climat, altitude, présence...). Le SDM est souvent utilisé dans les études scientifiques pour prédire l'impact du changement climatique futur sur la répartition des espèces. Selon certains auteurs, il est assez précis et obtient de bons résultats lors de comparaison avec d'autres modèles. Cependant, il a aussi des limites et a été controversé dans certaines études (MARMION *et al.*, 2009).

L'incertitude du modèle peut résulter des hypothèses de départ (DORMANN *et al.*, 2008). Certaines études ont remis en question l'utilité de ces modèles, car ils peuvent être fondés sur des hypothèses peu plausibles ou peuvent être contredits par des preuves empiriques. Si les questions posées aux modèles ne sont pas suffisamment définies, les résultats seront biaisés et ne seront pas acceptables (ELITH & LEATHWICK, 2009). L'utilité de ces modèles dépend de leur utilisation appropriée et elles s'améliorent principalement grâce à une meilleure connaissance de leur base conceptuelle, de leurs forces et de leurs limites (ARAUJO & PETERSON, 2012). Une meilleure compréhension des forces, des faiblesses et de la sensibilité des cartes résultantes aux hypothèses et aux intrants initiaux est ainsi indispensable (BRANDT *et al.*, 2017).

Les limites de modèles simplifiés décrivent des processus complexes, tels que les modèles décrivant les conditions climatiques futures ou les algorithmes décrivant les relations espèces-environnement. L'algorithme reste la source d'incertitude la plus importante (DORMANN *et al.*, 2008). Le choix de la méthode SDM est influencé par l'accès au logiciel, par la disponibilité des données (par exemple présence uniquement ou enregistrement de présence/absence), par les compétences de l'utilisateur et des objectifs particuliers de l'étude (ELITH & LEATHWICK, 2009). Les comparaisons multi-modèles ont conclu à maintes reprises qu'il n'existe pas de méthode unique (BEAUMONT *et al.*, 2016) et si la combinaison de plusieurs modèles peut donner de bons résultats comme avec le modèle MIGCLIM, ils peuvent également être moins performants selon les modèles et indicateurs utilisés.

Le résultat de la modélisation doit être interprété prudemment. Les différentes techniques de modélisation et les différentes entrées peuvent donner des résultats différents. Étant donné que les modélisateurs de la répartition des espèces ne peuvent pas contrôler le recueil de données et ne contrôlent généralement pas l'échantillonnage des données. L'incertitude de mesure qui découle d'une imprécision ou d'une erreur dans l'obtention des données, qui peut se produire lorsque des coordonnées géographiques d'observations des espèces sont retranscrites de façon incorrecte (DORMANN *et al.*, 2008). Les modèles sont limités par l'absence de données ou les données manquantes. Cette absence de données est un réel biais dans la construction d'un modèle, ainsi de plus en plus de modèles prennent en compte les données lacunaires, et surévaluent leurs résultats. Dans le programme les sentinelles du climat, les données utilisées pour la modélisation sont en grande partie issues des protocoles établis ce qui permet de minimiser les erreurs de prédictions.

Les critiques les plus souvent émises concernent surtout la non prise en compte d'un facteur et de ce fait le résultat biaisé du modèle. La non prise en compte de certains facteurs peut influencer les résultats du modèle tels que l'altitude (OKE & THOMPSON, 2015), la dispersion (GONÇALVES *et al.*, 2016) ou les facteurs biotiques (SINGER *et al.*, 2016). La négligence du processus de dispersion est généralement considérée comme un défaut et une limitation dans les projets de changement climatique SDM. Il faut

considérer que la propagation des espèces dépend de la capacité de dispersion des espèces, de la présence de facteurs favorables ainsi que des obstacles à la dispersion. La fragmentation de l'habitat est également un facteur important dans la répartition des espèces car plus l'habitat est fragmenté plus les communautés seront isolées et exposées. MigClim permet la prise en compte de ce facteur comme vu précédemment (KESHTKAR & VOIGT, 2016). Ainsi, plusieurs études insistent sur l'importance de ne pas omettre dans la modélisation l'altitude (OKE & THOMPSON, 2015), la dispersion (GONÇALVES *et al.*, 2016), la fragmentation des habitats (KESHTKAR & VOIGT, 2016), les facteurs biotiques (SINGER *et al.*, 2016) et d'autres facteurs selon l'objectif de l'étude.

Le nombre important de facteurs est un biais retrouvé dans de nombreux modèles. Un petit nombre de facteurs ne permettra pas d'obtenir des résultats solides. Avec un trop grand nombre de facteurs, le modèle devient trop lourd à faire tourner. Les cartes prédictives sont alors biaisées et les résultats ne permettent plus d'isoler le facteur changement climatique. Cet état de fait a été pris en compte dans notre réflexion et intégrer aux modèles appliqués au programme les facteurs indispensables (biologiques, climatiques, spatiaux ou encore anthropiques) afin d'obtenir des résultats fiables et robustes permettant d'observer les modifications liées spécifiquement au changement climatique.

Le nombre de facteur peut également être un frein à la transférabilité des modèles car d'un territoire à un autre, même très similaire, les facteurs diffèrent et les résultats aussi. L'utilisation de paramètres indirects, ainsi que la combinaison de plusieurs facteurs directs, limite l'application à une autre région car la combinaison risque de changer. L'utilisation des facteurs directs/ressources rend le modèle plus généralisable et transférable mais, au regard des différentes échelles et des territoires variés présents dans le programme, il est fort probable que, pour chaque indicateur, le modèle doive être adapté selon l'échelle, le milieu, les conditions climatiques, c'est à dire que lors du modelage, des algorithmes soient plus performants selon les espèces et les espaces concernés.

La transférabilité des SDM est utile dans l'évaluation des impacts du changement climatique sur la biodiversité, la prédiction de la répartition des espèces menacées, la prédiction de la dynamique des forêts et l'évaluation des risques d'invasion par des espèces exotiques. Mais la transférabilité reste difficile car la performance des modèles diminue lorsqu'ils sont projetés sur différentes périodes ou régions géographiques, même présentant des caractéristiques similaires notamment climatiques. Les réponses des modèles testés (GAM, GLM, Random Forest, Maxent, ANN, BRT, MARS, FDA, CART et SRE) ont démontré que les performances prédictives élevées ne garantissent pas une grande transférabilité. Les tests ont été réalisés sur des territoires similaires en Australie et en Espagne. Les réponses des nombreux modèles testés présentaient de faibles indices de transférabilité malgré des performances prédictives élevées pour certains. Sur tous ces modèles, GLM a combiné une bonne performance *in situ* et une transférabilité dans les 2 sens. Le modèle Random Forest a une transférabilité inférieure à celle des autres méthodes SDM, telles que les modèles linéaires généralisés. MaxEnt a présenté des performances de transférabilité précises d'Australie vers l'Espagne mais pas dans le sens inverse. SRE a le moins bien interprété en termes de précision et de transfert (DUQUE-LAZO *et al.*, 2016). La transférabilité des modèles est donc très aléatoire et plutôt complexe suivant le nombre de paramètres à prendre en compte et les variables environnementales.

La transférabilité n'est pas la seule difficulté rencontrée lors de la transposition d'un modèle d'un territoire à un autre, l'extrapolation est aussi une source d'erreur probable surtout lorsque les modèles doivent prédire les conditions futures notamment, car les paysages futurs incluront probablement des données climatiques qui ne seront pas similaires. Des modèles trop complexes peuvent entraîner des prédictions biaisées lors de l'extrapolation. De ce fait les prédictions peuvent être biaisées et deviennent inutiles pour guider la prise de décision dans le cadre des mesures de gestion des milieux (BELL & SCHLAEPFER, 2016).

L'ensemble de ces critiques est indispensable dans l'amélioration du modèle. Les articles les plus récents proposent des améliorations, des ajustements des modèles afin de minimiser le plus possible les biais.

6. Application de la modélisation au programme

Au cours de la dernière décennie, le développement continu d'outils de modélisation statistique a conduit à une sophistication croissante des méthodes utilisées pour analyser les relations entre les espèces et leur environnement. D'après cette analyse bibliographique, certains modèles sont utilisés spécifiquement pour les études faune et d'autres pour les études flore. Ainsi, dans la grande majorité des études floristiques le modèle MaxEnt a été utilisé (GARCIA *et al.*, 2013 ; MAHARAJ & NEW, 2013 ; ZHOU *et al.*, 2016).

La modélisation écologique s'est construite sur le concept de niche écologique, sur la façon dont les organismes utilisent leurs habitats. La majorité des modèles prédictifs repose sur la répartition géographique potentielle d'une espèce déterminée par divers facteurs agissant à différentes échelles spatiales : des conditions abiotiques favorables (dont le climat), des conditions biotiques qui permettent à l'espèce de maintenir ses populations, et un contexte paysager qui permet la mobilité des communautés (par la dispersion). La théorie des niches suggère que l'adaptabilité ou la pertinence de l'habitat ne sont pas liées de façon monotone aux conditions ou aux ressources, mais diminuent d'un côté ou de l'autre d'une condition optimale (HIRZEL, 2002 ; SOBERON, 2007).

Dans le programme les sentinelles du climat, la modélisation prédictive s'appuie sur ce concept de niche écologique. Dans cette partie, les modèles appliqués au programme ont été choisis pour combiner des indicateurs de différente nature (flore et faune), différentes échelles spatiales (répartition), temporelle (phénologie), physiologie (et comportement), des données de nature différente (observatoire et données protocolées) et des données historiques et actuelles.

6.1 Modèle IPSL

Le modèle utilisé par l'Institut Pierre et Simon Laplace pour réaliser les scénarios climatiques du GIEC permet la prise en compte de 3 sous-modèles et de les combiner ensemble. Ainsi, ce modèle appliqué au programme donnerait un modèle combinant les sous-modèles suivants : phénologie, écohysiologie et répartition (Fig. 44). Ainsi, chaque sous-modèle combiné aux deux autres, donne des réponses prédictives sur la répartition future des espèces face au changement climatique. Mais ce type de modèle n'est pas en libre accès. Seul l'institut Pierre et Simon Laplace et Météo France le possèdent. Néanmoins, combiner plusieurs modèles afin d'obtenir des cartes prédictives solides est une solution approuvée par la littérature. De nombreux articles ont démontré que la combinaison de modèles améliore les performances de ceux-ci (LEATHWICK *et al.*, 2006 ; WATLING *et al.*, 2015 ; BRANDT *et al.*, 2017).

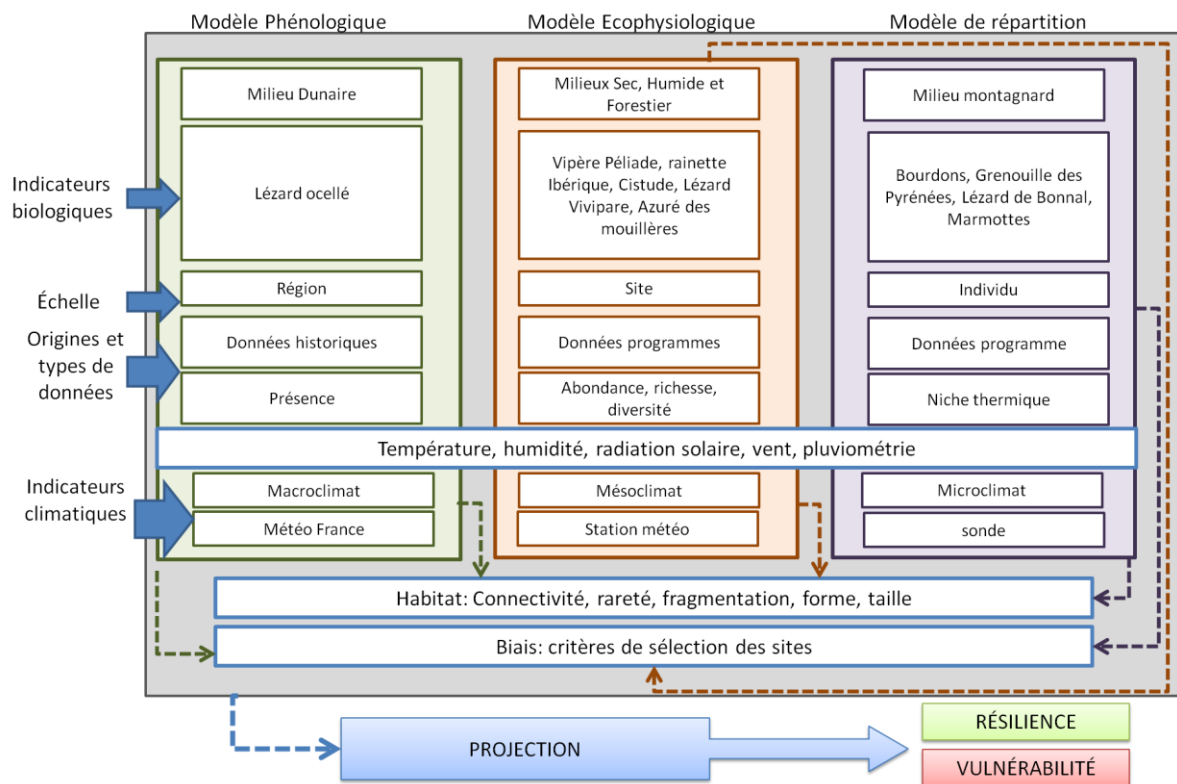


Fig. 44. Modèle IPSL appliqué au programme (adapté de (FUTURA SCIENCES. COM, 2015)).

6.2 Modèle mécanistique SAVANNA

Étant admis que la combinaison des modèles augmente leur performance et réduit les incertitudes et les biais du modèle unique (Guo *et al.*, 2015), les modèles composés de sous-enveloppes sont privilégiés. Ainsi, le modèle déterministe SAVANNA a été utilisé dans la modélisation future du couvert végétal dans le Parc Kruger en Afrique du Sud dans un contexte de changement climatique. L'intérêt de ce modèle est qu'il utilise des données climatiques historiques et peut être utilisé sur une échelle assez fine. Car si certains modèles fonctionnent bien sur une grande échelle, le résultat n'est plus aussi performant à une échelle plus fine.

Le modèle SAVANNA fonctionne sous forme d'enveloppe bioclimatique. Il peut inclure de nombreux indicateurs du programme les sentinelles du climat dans chaque sous enveloppe (Fig. 45). Toutefois, ces modèles composés de sous-modèles restent complexes et des études mettent en garde contre la trop grande complexité des modèles (BEAUMONT *et al.*, 2016). Bien qu'ils puissent prédire correctement les phénomènes d'occurrence observée, ils peuvent entraîner un dépassement et donc ne pas nécessairement donner une représentation acceptable de la répartition potentielle de l'espèce. De plus, bien qu'ils soient utilisés pour décrire l'espace climatique potentiel historique, actuel et futur pour les espèces, ils n'incorporent pas d'informations biologiques spécifiques et ne considèrent pas tous les facteurs déterminants pour l'espèce (ARAUJO & PETERSON, 2012). Les prédictions peuvent être biaisées et deviennent inutiles pour guider la prise de décision dans le cadre des mesures de gestion des milieux (BELL & SCHLAEPFER, 2016).

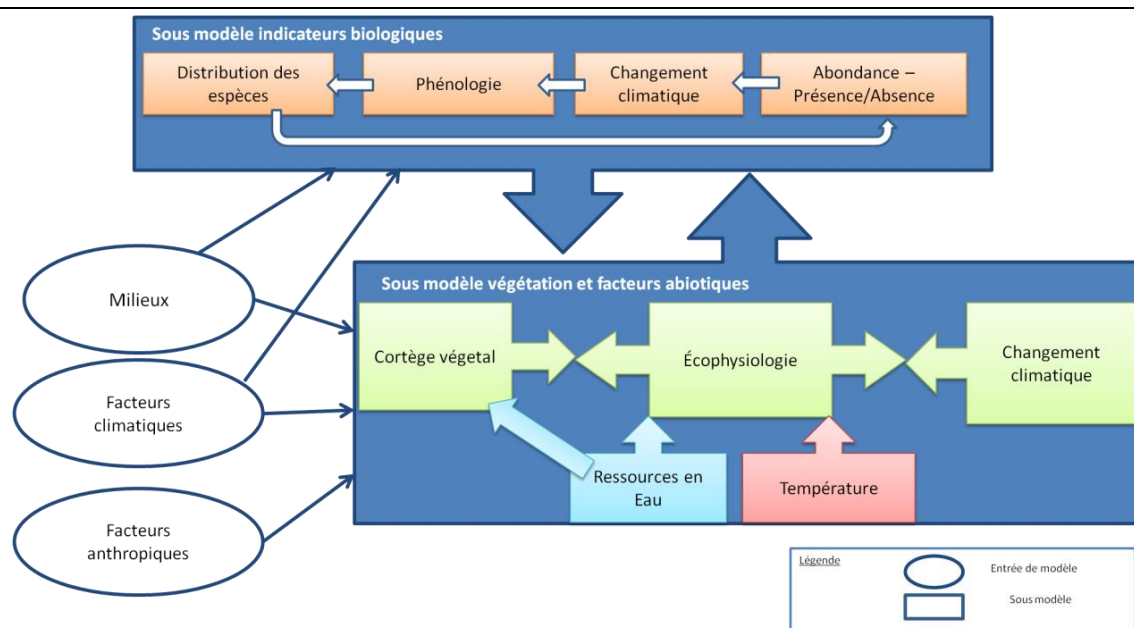


Fig. 45. Les composants du modèle SAVANNA, y compris les sous-modèles et les relations entre eux appliqués au programme (BUNTING et al., 2016)

6.3 Modèle hybride MIGCLIM

Cette analyse bibliographique a été orientée vers des modèles hybrides, c'est-à-dire des modèles qui en combinent d'autres de nature différentes (empiriques, analytiques et mécanistes) et pouvant prendre en compte des données diverses, tels que le modèle MigClim utilisé par exemple pour simuler l'évolution d'un écosystème forestier (DAVI, 2002). Ainsi MigClim permet de modéliser les flux de l'écosystème forestier avec une chaîne de Markov, un modèle de simulation déterministe, les processus de mortalité et de régénération de la population avec un modèle stochastique, les caractéristiques annexes comme la hauteur avec GLM, un modèle empirique, et la croissance des feuilles peut être forcée avec un modèle analytique tel que PHENOPHIT. Le second intérêt de ces modèles est qu'ils peuvent être utiles dans les études orientées sur la recherche scientifique mais également sur la gestion et pour des actions de conservation (ZHAO et al., 2013).

6.4 Modélisation des projections SDM

Lors du développement des modèles, chaque type était plus ou moins utilisé séparément. Une seule méthode ne peut révéler toutes les caractéristiques importantes des données spatialisées. Désormais, leur utilisation est souvent assimilée à la modélisation appelée « SDM » (Species Distribution Modeling ou modèle de distribution des espèces) qui consiste en l'utilisation de plusieurs modèles de présence/absence (voire pseudo-absence) pour en tirer une modélisation globale qui reprend une moyenne des résultats de tous les modèles utilisés, brute ou pondérée, suivant les auteurs et les espèces modélisées (LEATHWICK et al., 2006). Ce modèle est flexible et performant, il permet d'intégrer un grand nombre de facteurs tels que la fragmentation, la dispersion ou encore l'altitude mais aussi les scénarios climatiques et de combiner plusieurs modèles afin d'obtenir des résultats solides. Le SDM est ainsi un modèle hybride qui peut combiner des types de modèles différents empiriques, analytiques ou mécanistes.

Le choix d'une méthode dépend de nombreux facteurs et le développement des SDM ne doit pas faire oublier leurs nombreuses sources et composantes d'incertitudes. L'incertitude dans les SDM est

liée principalement : au manque de précision, aux erreurs des données, aux incertitudes du modèle simplifié et de l'algorithme (ELITH *et al.*, 2002), la non prise en compte d'un facteur ou à cause d'une utilisation inappropriée (OKE & THOMPSON, 2015 ; GONÇALVES *et al.*, 2016 ; SINGER *et al.*, 2016). Néanmoins, au fil des articles, et des années, l'ajout de différents facteurs dans les études a permis d'améliorer les performances des SDM de façon significative (BELL & SCHLAEPFER, 2016 ; ELITH & FRANKLIN, 2017). Ainsi, le modèle de distribution des espèces (SDM), même s'il est parfois controversé (HEIKKINEN *et al.*, 2007 ; Guo *et al.*, 2015), est intéressant et reste un outil dans une démarche de modélisation dans le cadre de la mobilité des espèces liée au changement climatique. Ces modèles ont monté leur robustesse dans les prédictions (BELL & SCHLAEPFER, 2016).

Le type de modèle adapté au programme est le SDM intégrant tous les indicateurs biologiques, climatiques, les données historiques et récentes ainsi que les scénarios du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) (Fig. 46). Les scénarios RCP (Representation Concentration Pathways) pris en compte dans le programme sont les RCP4.5 et 6 qui envisagent une stabilisation des émissions des gaz à effet de serre et le RCP8.5 qui reste le scénario le plus pessimiste et n'envisage aucune baisse des émissions de gaz à effet de serre mais plutôt une hausse de celles-ci. Ne pas prendre en compte ces scénarios fausserait les cartes prédictives. Des packs statistiques, tels que Biomod2, une plateforme de modélisation, de calibration et d'évaluation de modèles de répartition des espèces, donnant accès à plus de dix algorithmes de classification et de régression (GAUDREAU *et al.*, 2015), peuvent être utilisés dans ce type de modèles. La méthode MaxEnt a été choisie parmi différents SDM car elle offre les avantages suivants : « Il ne nécessite que des données de présence et des informations environnementales et fonctionne encore mieux avec des enregistrements limités, il peut utiliser à la fois des variables continues et catégorielles. Des algorithmes déterministes efficaces ont été développés qui sont censés converger vers la répartition de probabilité optimale (GARCIA *et al.*, 2013). Ainsi, MaxEnt peut être préféré dans le cas de données sur la végétation. Phénophit donnera de bons résultats sur la phénologie des plantes. Les modèles additifs généralisés tels que GAM et GLM sont pour leur part les plus utilisés dans les études. Bien que leur utilisation de fonctions de lissage non paramétriques permet une description flexible des réponses complexes des espèces à l'environnement, leur complexité informatique rend lourde la génération de prédictions pour des ensembles de données indépendants, comme dans un système d'information géographique (SIG) (Fig. 46) (LEATHWICK *et al.*, 2006).

Le fonctionnement du modèle de distribution des espèces peut se résumer ainsi (Fig. 46) :

- 1- Intégrations des données et des différents facteurs nécessaires,
- 2- Séparation des données en 2 jeux : 80% des données sont intégrés dans le modèle proprement dit, 20% sont analysés par différents tests (Courbe AUC, test statistique – TSS), la corrélation est également testée car c'est un biais important dans tous les modèles (MAHARAJ & NEW, 2013 ; FOURCADE, 2016),
- 3- Les données sont traitées par les différents modèles ou algorithmes choisis, bien souvent un package informatique de modèles est utilisé qui regroupe plusieurs modèles différents et complémentaires,
- 4- Des scénarios prédictifs sont ensuite ajoutés aux données pour obtenir la distribution potentielle actuelle puis la distribution potentielle projetée,
- 5- La dernière étape est celle de l'analyse des résultats et de la détection potentielle de changement de répartition.

Les performances prédictives et la corrélation du modèle sont évaluées par des mesures statistiques. L'AUC – Area Under Curve – et la TSS – True skill statistic appelé aussi Hanssen Kuipers

discriminant – permettent de tester la performance prédictive du modèle concernant la présence/absence des espèces (WATLING *et al.*, 2015 ; PHILLIPS–MAO *et al.*, 2016).

Au final, la définition de la démarche de modélisation et la recherche d'un modèle pour la réaliser, devraient permettre de réaliser des cartes prédictives comme celles de Gaudreau, Perez et Legendre, sur la distribution spatiale des espèces d'oiseaux dans la forêt boréale (GAUDREAU *et al.*, 2015) (Fig.14), leur démarche ayant été comparable à celle du projet « les sentinelles du climat ».

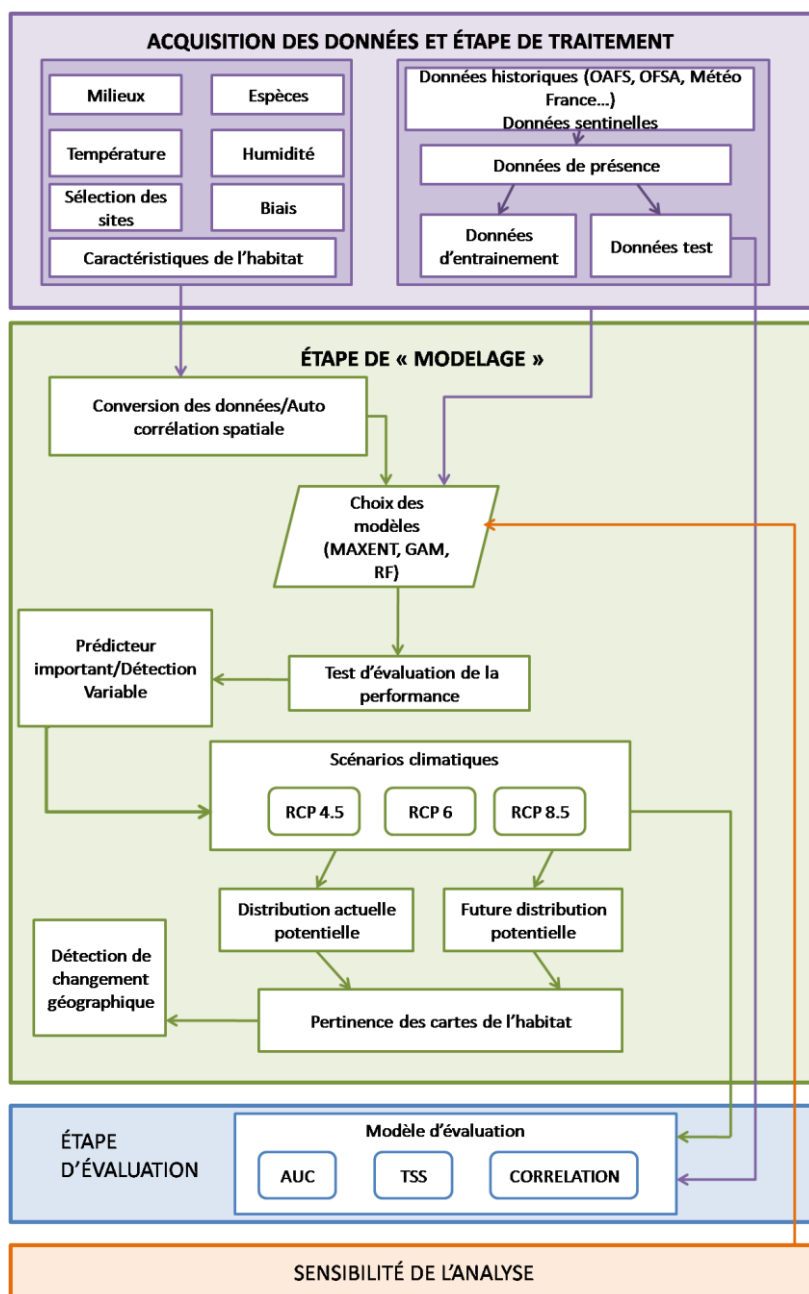


Fig. 46. Modèle de distribution des espèces intégrant les indicateurs du programme Les sentinelles du climat (Adapté de(GARCIA *et al.*, 2013).

7. Conclusion

Par leur rapidité et leur niveau, les évolutions climatiques pourront devenir l'une des pressions principales sur la biodiversité. Les observations et les projections du changement climatique indiquent que des espèces végétales et animales seront sujettes à un risque accru d'extinction. Cependant, les réponses adaptatives intrinsèques de la biodiversité restent encore largement peu suivies et méconnues. Le programme les sentinelles du climat propose une démarche globale de recherche en écologie appliquée sur une base scientifique forte pour comprendre les interactions entre les variations climatiques et la réponse de la biodiversité à une échelle pertinente pour la mise en place de mesures de conservation, au niveau de la région Nouvelle-Aquitaine. L'émergence de sous-branches de l'écologie liées aux activités anthropiques est relativement récente. Le concept d'écologie du changement climatique n'existe pas encore à notre connaissance. L'écologie du changement climatique est ainsi ancrée dans une approche pluridisciplinaire, à l'interface principalement entre l'écologie et la climatologie, à l'interface entre la recherche et l'expertise naturaliste.

Dans différents milieux de plaine, de littoral jusqu'aux milieux montagnards, à partir de critères liés à la problématique du changement climatique et de la biodiversité, des indicateurs de suivis d'état appelés sentinelles du climat ont été développés. L'hypothèse conduit à ce que les effets du changement climatique sur la biodiversité peuvent être étudiés à partir d'espèces ou groupes d'espèces listés dans cet article. Ils sont choisis comme étant parmi les plus sensibles au changement climatique et ayant des capacités de déplacements réduites, pour assurer un suivi au niveau d'une région. Les travaux de recherche sur le terrain sont essentiels pour l'étude de ces espèces sentinelles. Cela nécessite des efforts de cohérence pour mettre en place des méthodes, des référentiels partagés pour aborder, compléter ou poursuivre les recherches en cours. Avec l'ensemble des partenaires du programme, des protocoles scientifiques de suivis couplés climatiques et biologiques standardisés ont été mis en place, testés et validés.

Sur les 20 dernières années, les études réalisées sur la modélisation de la répartition des espèces et du changement climatique ont été très nombreuses et le travail est poursuivi. Les modèles informatiques utilisés dans les articles de revue à impact factor ont été listés et décrits afin de déterminer le ou les modèles pertinents en lien avec les indicateurs choisis dans le programme.

Dans cette synthèse bibliographique, il a été recensé un grand nombre de modèles utilisés dans les études, des plus simples comme les modèles généralisés linéaires (GLM – Generalized Linear Model ou Modèle Généralisé linéaire) aux plus complexes comme Random Forest (RF) ou les réseaux de neurones artificiels (ANN – Artificial Neural Networks ou réseaux de neurones artificiels). Ces modèles statistiques peuvent être classés en 4 grandes catégories : 1) les modèles de régression (GAM – Generalized Additive Model ou modèle additif généralisé, ou GLM), 2) les méthodes d'apprentissage mécanique (ANN, MaxEnt – Maximale Entropie, MARS – Multivariate Adaptive Regression Splines ou Spline de régression adaptative multi variée, RF) et 3) les méthodes de classification (CART – Classification And Regression Trees ou Arbre de classification et de régression) et 4) la méthode d'enveloppement (SRE – Surface Range Envelope ou enveloppe de surface). Les 3 premières catégories sont des modèles empiriques statistiques, c'est-à-dire qu'ils permettent de décrire les processus qui génèrent les données, mais également de faire des prédictions à partir de cette approximation de corrélation. Ils s'appuient sur les concepts de postulat d'équilibre et de niche écologique. Les modèles de la dernière catégorie sont des modèles mécanistes, c'est-à-dire qu'ils incluent des mécanismes sous-jacents présents dans les systèmes écologiques. Les dispersions font partie aussi des données et des hypothèses du modèle.

Chaque modèle possède ses avantages et ses limites. La combinaison de modèles stabilise l'ensemble et permet d'obtenir des cartes prédictives plus justifiées, plus fiables. Par conséquent, la modélisation d'ensemble est préférable pour réduire les incertitudes et les biais que le modèle unique. Pour conclure, le choix se porte sur un modèle de type SDM – Species Model Distribution ou modèle de répartition des espèces. Il est très largement utilisé dans les études scientifiques à cause de sa grande capacité à prendre en compte de nombreux facteurs et de sa flexibilité. Ces modèles peuvent prédire les sites favorables pour l'espèce en fonction des changements climatiques futurs. Ils restent critiqués mais, bien souvent, leur faible performance est due à un manque de justification ou à la non prise en compte de facteurs importants qui induisent des biais d'hypothèse dans le modèle. Intrinsèquement le modèle inclut ses améliorations au fil du temps si celles-ci sont déterminées.

La synthèse bibliographique a permis de lister et d'analyser les différents modèles existants et utilisés dans la recherche sur le changement climatique et ses impacts sur la répartition de la biodiversité ainsi que leurs limites.

Cette première étape de mise en place de la modélisation a apporté des pistes de choix de modèles à mettre en place avec les indicateurs sentinelles du climat afin de réaliser un probable futur modèle informatique. La prochaine phase est de le prendre en main, de l'adapter, de le tester en intégrant les premières données recueillies sur le terrain pour les analyser et pour réaliser des projections exploratoires.

8. Bibliographie

- ABADIE J.-C., CAZE G. & CASTAGNE H., 2014. – Plan de conservation de six espèces végétales des coteaux calcaires du département de la Dordogne : *Arenaria controversa*, *Ranunculus paludosus*, *Lactuca perennis*, *Euphorbia seguieriana*, *Hypericum montanum*, *Spiraea hypericifolia* subsp. *obovata*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique, 436 p.
- AHAS R., 1999. – Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *International Journal of Biometeorology*, **42** (3) : 119-123 doi : 10.1007/s004840050094.
- ANCHUKAITIS K. J. & EVANS M. N., 2010. – Tropical cloud forest climate variability and the demise of the Monteverde golden toad. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107** (11) : 5036-5040 doi : 10.1073/pnas.0908572107.
- ANGILLET M. J., 2009. – Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. OUP Oxford, 304 p.
- ARAUJO M. B. & PETERSON A. T., 2012. – Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, **93** (7) : 1527-1539 doi : 10.1890/11-1930.1.
- ARAUJO M. B., THUILLER W. & PEARSON R. G., 2006. – Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33** (10) : 1712-1728 doi : 10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x.
- ARNOULT P. & SIMON L., 2007. – Géographie de l'environnement. Belin, Atouts géographie., Paris, 303 p.
- BARBOSA F. G. & SCHNECK F., 2015. – Characteristics of the top-cited papers in species distribution predictive models. *Ecological Modelling*, **313** : 77-83 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2015.06.014.
- BARRIOZ M. & MIAUD C., 2016. – Protocoles de suivi des populations d'amphibiens de France, POPAmphibien. Société Herpétologique de France, 14 p.
- BARTOMEUS I., ASCHER J. S., WAGNER D., DANFORTH B. N., COLLA S., KORNBLUTH S. & WINFREE R., 2011. – Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108** (51) : 20645-20649 doi : 10.1073/pnas.1115559108.
- BEAUMONT L. J., GRAHAM E., DUURSMA D. E., WILSON P. D., CABRELLI A., BAUMGARTNER J. B., HALLGREN W., ESPERON-RODRIGUEZ M., NIPPERESS D. A., WARREN D. L., LAFFAN S. W. & VANDERWAL J., 2016. – Which species distribution models are more (or less) likely to project broad-scale, climate-induced shifts in species ranges? *Ecological Modelling*, **342** : 135-146 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2016.10.004.
- BELL D. M. & SCHLAEPFER D. R., 2016. – On the dangers of model complexity without ecological justification in species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **330** : 50-59 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2016.03.012.
- BELLARD C., BERTELSMEIER C., LEADLEY P., THUILLER W. & COURCHAMP F., 2012. – Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, **15** (4) : 365-377 doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x.
- BENYAHYA L., CAISSIE D., ST-HILAIRE A., OUARDA T. B. M. J. & BOBEE B., 2007. – A Review of Statistical Water Temperature Models. *Canadian Water Resources Journal / Revue canadienne des ressources hydriques*, **32** (3) : 179-192 doi : 10.4296/cwrj3203179.

- BERRONEAU M., 2015. – Guide des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine. C. Nature., Le Haillan, Gironde, France : Association Cistude Nature, 180 p.
- BERRONEAU M., D'AMICO F., FOURNIER A., DEVAUX B. & CHAZAL R., 2015. – Trois années de suivi des populations françaises de *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993 (Amphibia : Ranidae) : premières données d'abondance des têtards. Bulletin société herpétologique de France, **156** (4e trimestre 2015) : 31-44.
- BERTEAUX D., BLOIS S. DE., ANGERS J.-F., BONIN J., CASAJUS N., DARVEAU M., FOURNIER F., HUMPHRIES M. M., MCGILL B., LARIVÉE J., LOGAN T., NANTEL P., PERIE C., POISSON F., RODRIGUE D. ET AL., 2010. – The CC-Bio Project: Studying the Effects of Climate Change on Quebec Biodiversity. Diversity, **2** (11) : 1181-1204 doi : 10.3390/d2111181.
- BERTIN R. I., 2008. – Plant Phenology And Distribution In Relation To Recent Climate Change. The Journal of the Torrey Botanical Society, **135** (1) : 126-146 doi : 10.3159/07-RP-035R.1.
- BERTRAND R., 2012. – Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au réchauffement climatique–Évaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés. Nancy : AgroParisTech, 312 p.
- BLANCHARD F. & LAMOTHE T., 2003. – Premiers éléments pour servir à l'étude floristique, phytosociologique et typologique des « lagunes » du Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne (départements de la Gironde et des Landes). Volume 1 – Flore, habitats et fonctionnement écologique. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/PNR Landes de Gascogne, 164 p.
- BŒUF G., ALLAIN Y.-M. & BOUVIER M., 2012. – L'apport des sciences participatives à la connaissance de la biodiversité en France. La Lettre de l'OCIM. Musées, Patrimoine et Culture scientifiques et techniques, **144** : 8-18 doi : 10.4000/ocim.1119.
- BOMMARCO R., LUNDIN O., SMITH H. G. & RUNDLÖF M., 2012. – Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, **279** (1727) : 309-315 doi : 10.1098/rspb.2011.0647.
- BOULLET V. & GEHU J. M., 1984. – Première contribution à l'étude des pelouses calcaires du Crétacé des Charentes in La végétation des pelouses calcaires. GéoProdig, portail d'information géographique, <http://geoprodig.cnrs.fr/items/show/170802> Consulté le 20/12/2017.
- BOUZILLE J.-B., 2007. – Gestion des habitats naturels et biodiversité : Concepts, méthodes et démarches. Tec & Doc Lavoisier, 331 p.
- BOZINOVIC F. & PÖRTNER H.-O., 2015. – Physiological ecology meets climate change. Ecology and Evolution, **5** (5) : 1025-1030 doi : 10.1002/ece3.1403.
- BRADSHAW W. E. & HOLZAPFEL C. M., 2006. – Climate change. Evolutionary response to rapid climate change. Science (New York, N.Y.), **312** (5779) : 1477-1478 doi : 10.1126/science.1127000.
- BRANDT L. A., BENSCOTER A. M., HARVEY R., SPEROTERRA C., BUCKLIN D., ROMANACH S. S., WATLING J. I. & MAZZOTTI F. J., 2017. – Comparison of climate envelope models developed using expert-selected variables versus statistical selection. Ecological Modelling, **345** : 10-20 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2016.11.016.
- BREIMAN L., 2001. – Random Forests. Machine Learning, **45** (1) : 5-32 doi : 10.1023/A:1010933404324.

- BREIMAN L., FRIEDMAN J., STONE C. J. & OLSHEN R. A., 1984. – Classification and Regression Trees. Taylor & Francis, 372 p.
- BROTONS L., THUILLER W., ARAUJO M. B. & HIRZEL A. H., 2004. – Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, **27** (4) : 437-448 doi : 10.1111/j.0906-7590.2004.03764.x.
- BRUNET R., 2000. – Des modèles en géographie? Sens d'une recherche. *Bulletin de la Société de Géographie de Liège*, **2** : 21-30.
- BUNTING E. L., FULLMAN T., KIKER G. & SOUTHWORTH J., 2016. – Utilization of the SAVANNA model to analyze future patterns of vegetation cover in Kruger National Park under changing climate. *Ecological Modelling*, **342** : 147-160 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2016.09.012.
- BUREL F. & BAUDRY J., 1999. – *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Éd. Tec & doc, 359 p.
- BURNS D. A., KLAUS J. & MCHALE M. R., 2007. – Recent climate trends and implications for water resources in the Catskill Mountain region, New York, USA. *Journal of Hydrology*, **336** (1-2) : 155-170 doi : 10.1016/j.jhydrol.2006.12.019.
- BUSBY J., 1991. – BIOCLIM – a bioclimatic analysis and prediction system. Dans : *Nature Conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. Margul es, CR; Austin, MP. CSIRO Australia, p. 64-68.
- CALOZ R. & COLLET C., 2011. – *Analyse spatiale de l'information géographique*. PPUR, Science et ingénierie de l'environnement, 384 p.
- CEBALLOS G., EHRLICH P. R., BARNOSKY A. D., GARCIA A., PRINGLE R. M. & PALMER T. M., 2015. – Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, **1** (5) : e1400253 doi : 10.1126/sciadv.1400253.
- CHAMAILLE-JAMMES S., MASSOT M., ARAGON P. & CLOBERT J., 2006. – Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*, **12** (2) : 392-402 doi : 10.1111/j.1365-2486.2005.01088.x.
- CHAMUSSY H., 2014. – Modèle – Hypergéométrie. <http://www.hypergeo.eu/spip.php?article9> Consulté le 26/7/2017.
- CHEUNG W. W. L., DUNNE J., SARMIENTO J. L. & PAULY D., 2011. – Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, **68** (6) : 1008-1018 doi : 10.1093/icesjms/fsr012.
- CHEUNG W. W. L., LAM V. W. Y. & PAULY D., 2008. – *Modelling Present and Climate-shifted Distribution of Marine Fishes and Invertebrates*. Fisheries Centre Research Reports 16(3), Fisheries Centre, University of British Columbia, 72 p.
- CHUINE I., 2010. – Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365** (1555) : 3149-3160 doi : 10.1098/rstb.2010.0142.
- COLINET H., SINCLAIR B. J., VERNON P. & RENAULT D., 2015. – Insects in Fluctuating Thermal Environments. *Annual Review of Entomology*, **60** (1) : 123-140 doi : 10.1146/annurev-ento-010814-021017.

- COQUILLARD P. & HILL D. R. C., 1997. – Modélisation et simulation d'écosystèmes: des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson, Collection « Recherche en Ecologie », 273 p.
- CORN P. S., 2007. – Amphibians and disease: Implications for conservation in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Yellowstone Science*, **15** (2) : 11-16.
- COUVET D. & TEYSSÉDRE-COUVET A., 2010. – Ecologie et biodiversité. Belin Editions, Universitaire B., 288 p.
- D'AMEN M. & BOMBI P., 2009. – Global warming and biodiversity: Evidence of climate-linked amphibian declines in Italy. *Biological Conservation*, **142** (12) : 3060-3067 doi : 10.1016/j.biocon.2009.08.004.
- DASZAK P., SCOTT D. E., KILPATRICK A. M., FAGGIONI C., GIBBONS J. W. & PORTER D., 2005. – Amphibian Population Declines at Savannah River Site are Linked to Climate, Not Chytridiomycosis. *Ecology*, **86** (12) : 3232-3237.
- DAUFRESNE M., LENGFELLNER K. & SOMMER U., 2009. – Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106** (31) : 12788-12793 doi : 10.1073/pnas.0902080106.
- DAVI H., 2002. – Présentation des différents modèles en écologie. https://www.academia.edu/1742165/Pr%C3%A9sentation_des_diff%C3%A9rents_mod%C3%A8les_en_%C3%A9cologie Consulté le 31/3/2017.
- DAVIS M. B. & SHAW R. G., 2001. – Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, **292** (5517) : 673-679 doi : 10.1126/science.292.5517.673.
- DESCIMON H., BACHELARD P., BOITIER E. & PIERRAT V., 2005. – Decline and extinction of *Parnassius apollo* populations in France–continued. Dans : Kühn E, Feldmann R, Thomas JA, Settele J (2005) *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*, Vol. 1: General Concepts and Case Studies. Pensoft, Sofia/Moscow. , p. 114-115.
- DESPRAT S., DIAZ FERNANDEZ P. M., COULON T., EZZAT L., PESSAROSSI-LANGLOIS J., GIL L., MORALES-MOLINO C. & SANCHEZ GOÑI M. F., 2015. – *Pinus nigra* (European black pine) as the dominant species of the last glacial pinewoods in south-western to central Iberia: a morphological study of modern and fossil pollen. *Journal of Biogeography*, **42** (10) : 1998-2009 doi : 10.1111/jbi.12566.
- DORMANN C. F., PURSCHKE O., MARQUEZ J. R. G., LAUTENBACH S. & SCHRÖDER B., 2008. – Components of Uncertainty in Species Distribution Analysis: A Case Study of the Great Grey Shrike. *Ecology*, **89** (12) : 3371-3386 doi : 10.1890/07-1772.1.
- DUELLMAN W. E. & TRUEB L., 1994. – *Biology of Amphibians*. Baltimore : Johns Hopkins University Press, 670 p.
- DUNNE J. A. & WILLIAMS R. J., 2009. – Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **364** (1524) : 1711-1723 doi : 10.1098/rstb.2008.0219.
- DUPAS S., LE RÜ B., BRANCA A., FAURE N., GIGOT G., CAMPAGNE P., SEZONLIN M., NDEMAH R., ONG'AMO G., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2014. – Phylogeography in continuous space : coupling species distribution models and circuit theory to assess the effect of contiguous migration at different climatic periods on genetic differentiation in *Busseola fusca* (Lepidoptera : Noctuidae). *Molecular Ecology*, **23** (9) : 2313-2325 doi : 10.1111/mec.12730.

- DUQUE-LAZO J., VAN GILS H., GROEN T. A. & NAVARRO-CERRILLO R. M., 2016. – Transferability of species distribution models: The case of *Phytophthora cinnamomi* in Southwest Spain and Southwest Australia. *Ecological Modelling*, **320** : 62-70 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2015.09.019.
- EL-GABBAS A., BAH A EL DIN S., ZALAT S. & GILBERT F., 2016. – Conserving Egypt's reptiles under climate change. *Journal of Arid Environments*, **127** : 211-221 doi : 10.1016/j.jaridenv.2015.12.007.
- ELITH J., BURGMAN M. A. & REGAN H. M., 2002. – Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecological Modelling*, **157** (2) : 313-329 doi : 10.1016/S0304-3800(02)00202-8.
- ELITH J. & FRANKLIN J., 2017. – Species Distribution Modeling. Dans : Reference Module in Life Sciences. Elsevier doi : 10.1016/B978-0-12-809633-8.02390-6.
- ELITH J. & LEATHWICK J. R., 2009. – Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40** (1) : 677-697 doi : 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.
- ELITH J., LEATHWICK J. R. & HASTIE T., 2008. – A working guide to boosted regression trees. *The Journal of Animal Ecology*, **77** (4) : 802-813 doi : 10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x.
- ELITH J., PHILLIPS S. J., HASTIE T., DUDIK M., CHEE Y. E. & YATES C. J., 2011. – A statistical explanation of MaxEnt for ecologists: Statistical explanation of MaxEnt. *Diversity and Distributions*, **17** (1) : 43-57 doi : 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
- ENVIRONNEMENT ET CHANGEMENT CLIMATIQUE AU CANADA., 2014. – Environnement et Changement climatique Canada – Pollution et déchets – Guide technique pour l'étude de suivi des effets sur l'environnement des mines de métaux. <https://www.ec.gc.ca/eseeeem/default.asp?lang=Fr&n=AEC7C481-1&offset=10&toc=hide> Consulté le 3/8/2017.
- ETTERSON J. R. & SHAW R. G., 2001. – Constraint to Adaptive Evolution in Response to Global Warming. *Science*, **294** (5540) : 151-154 doi : 10.1126/science.1063656.
- FARASHI A., KABOLI M. & KARAMI M., 2013. – Predicting range expansion of invasive raccoons in northern Iran using ENFA model at two different scales. *Ecological Informatics*, **15** : 96-102 doi : 10.1016/j.ecoinf.2013.01.001.
- FAURIE C., FERRA C., MEDORI P., DEVAUX J. & HEMPTINNE J.-L., 2011. – *Ecologie: Approche scientifique et pratique*. Tec & Doc Lavoisier, 531 p.
- FEEHAN J., HARLEY M. & VAN MINNEN J., 2009. – Climate change in Europe. 1. Impact on terrestrial ecosystems and biodiversity. A review. *Agronomy for Sustainable Development (EDP Sciences)*, **29** (3) : 409-421 doi : 10.1051/agro:2008066.
- FERNANDES J. A., CHEUNG W. W. L., JENNINGS S., BUTENSCHÖN M., DE MORA L., FRÖLICHER T. L., BARANGE M. & GRANT A., 2013. – Modelling the effects of climate change on the distribution and production of marine fishes: accounting for trophic interactions in a dynamic bioclimate envelope model. *Global Change Biology*, **19** (8) : 2596-2607 doi : 10.1111/gcb.12231.
- FILOTAS E., 2015. – Module 1.2 | env6008. <http://env6008.teluq.ca/partie-i/module-1-2/> Consulté le 30/6/2017.

- FLENNER I. & SAHLEN G., 2008. – Dragonfly community re-organisation in boreal forest lakes: rapid species turnover driven by climate change? *Insect Conservation & Diversity*, **1** (3) : 169-179 doi : 10.1111/j.1752-4598.2008.00020.x.
- FODEN W., VIE J. C., ANGULO A., BUTCHART S., DEVANTIER L., DUBLIN H., GUTSCHE A., STUART S. & TURAK E., 2008. – Species susceptibility to climate change impact. Dans : J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor and S.N. Stuart (eds). *The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species*. Switzerland : IUCN Gland.
- FOURCADE Y., 2016. – Comparing species distributions modelled from occurrence data and from expert-based range maps. Implication for predicting range shifts with climate change. *Ecological Informatics*, **36** : 8-14 doi : 10.1016/j.ecoinf.2016.09.002.
- FRANKLIN J., 2002. – Enhancing a regional vegetation map with predictive models of dominant plant species in chaparral. *Applied Vegetation Science*, **5** (1) : 135-146 doi : 10.1658/1402-2001(2002)005[0135:EARVMW]2.0.CO;2.
- FRIEDMAN J. H., 1991. – Multivariate Adaptive Regression Splines. *The Annals of Statistics*, **19** (1) : 1-67 doi : 10.1214/aos/1176347963.
- FRIEDMAN J. H., 2001. – Greedy function approximation: A gradient boosting machine. *The Annals of Statistics*, **29** (5) : 1189-1232 doi : 10.1214/aos/1013203451.
- FUTURA SCIENCES. COM., 2015. – Définition | Modèle couplé – Modélisation numérique couplée – Modèle numérique couplé | Futura Planète. <http://www.futura-sciences.com/planete/definitions/climatologie-modele-couple-13368/> Consulté le 16/8/2017.
- GADANT J., 2002. – L'atlas des forêts de France. J.-P. de Monza, 240 p.
- GARCIA K., LASCO R., INES A., LYON B. & PULHIN F., 2013. – Predicting geographic distribution and habitat suitability due to climate change of selected threatened forest tree species in the Philippines. *Applied Geography*, **44** : 12-22 doi : 10.1016/j.apgeog.2013.07.005.
- GAUDREAU J., PEREZ L. & LEGENDRE P., 2015. – Identification des variables expliquant la distribution spatiale d'oiseaux de la forêt boréale et modélisation de tendances futures: une approche multivariée. *Cybergeo : European Journal of Geography*, doi : 10.4000/cybergeo.26969.
- GIEC., 2013. – Changements climatiques 2013 les éléments scientifiques : extraits de la contribution du groupe de travail I au cinquième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Geneva, Switzerland : Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, 204 p.
- GONÇALVES J., HONRADO J. P., VICENTE J. R. & CIVANTOS E., 2016. – A model-based framework for assessing the vulnerability of low dispersal vertebrates to landscape fragmentation under environmental change. *Ecological Complexity*, **28** : 174-186 doi : 10.1016/j.ecocom.2016.05.003.
- GOURVIL P.-Y., SOULET D., COUANON V., SANNIER M., DROUET E., SIMPSON D. & VAN HALDER I., 2016. – Pré-Atlas des rhopalocères et zygènes d'Aquitaine. Synthèse des connaissances 1995 – 2015. France : CEN Aquitaine, LPO Aquitaine, 217 p.
- GRILLET P., CHEYLAN M. & DUSOULIER F., 2006. – Évolution des habitats et changement climatique. *ecologia mediterranea*, **32** : 64.

- GRIMM V., BERGER U., BASTIANSEN F., ELIASSEN S., GINOT V., GISKE J., GOSS-CUSTARD J., GRAND T., HEINZ S. K., HUSE G., HUTH A., JEPSEN J. U., JØRGENSEN C., MOOIJ W. M., MÜLLER B. ET AL., 2006. – A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, **198** (1-2) : 115-126 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023.
- GUILLON M., GUILLER G., DENARDO D. F. & LOURDAIS O., 2013. – Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. *Canadian Journal of Zoology*, **92** (1) : 81-86 doi : 10.1139/cjz-2013-0189.
- GUISAN A., EDWARDS T. C. & HASTIE T., 2002. – Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **157** (2) : 89-100 doi : 10.1016/S0304-3800(02)00204-1.
- GUISAN A. & THUILLER W., 2005. – Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8** (9) : 993-1009 doi : 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x.
- GUISAN A. & ZIMMERMANN N. E., 2000. – Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135** (2-3) : 147-186 doi : 10.1016/S0304-3800(00)00354-9.
- GUO C., LEK S., YE S., LI W., LIU J. & LI Z., 2015. – Uncertainty in Ensemble Modelling of Large-Scale Species Distribution: Effects from Species Characteristics and Model Techniques. *Ecological Modelling*, **306** : 67-75 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2014.08.002.
- HASTIE T., TIBSHIRANI R. & BUJA A., 1994. – Flexible Discriminant Analysis by Optimal Scoring. *Journal of the American Statistical Association*, **89** (428) : 1255-1270 doi : 10.2307/2290989.
- HEIKKINEN R. K., LUOTO M., KUUSAAARI M. & TOIVONEN T., 2007. – Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: Impacts of scale and statistical technique. *Landscape and Urban Planning*, **79** (3-4) : 347-357 doi : 10.1016/j.landurbplan.2006.04.002.
- HETEM R. S., FULLER A., MALONEY S. K. & MITCHELL D., 2014. – Responses of large mammals to climate change. *Temperature*, **1** (2) : 115-127 doi : 10.4161/temp.29651.
- HIRZEL A., 2017. – BIOMAPPERA GIS-toolkit to model Ecological niche and habitat Suitability. <http://www.unil.ch/biomapper> Consulté le 20/12/2017.
- HIRZEL H., 2002. – Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, .
- HOWARD C., STEPHENS P. A., PEARCE-HIGGINS J. W., GREGORY R. D. & WILLIS S. G., 2014. – Improving species distribution models: the value of data on abundance. *Methods in Ecology and Evolution*, **5** (6) : 506-513 doi : 10.1111/2041-210X.12184.
- HUBBELL S. P., 2001. – The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press., Princeton, New Jersey, USA.
- HUEY R. B., HERTZ P. E. & SINERVO B., 2003. – Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist*, **161** (3) : 357-366 doi : 10.1086/346135.
- HÜTTICH C., HEROLD M., SCHMULLIUS C., EGOROV V. & BARTALEV S. A., 2007. – Indicators of Northern Eurasia's land-cover change trends from SPOT-VEGETATION time-series analysis 1998–2005. *International Journal of Remote Sensing*, **28** (18) : 4199-4206 doi : 10.1080/01431160701442054.

- IPCC., 2014. – Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Working Group II Contribution to the IPCC 5th Assessment Report. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- JACQUIN A., 2017. – Le modèle linéaire et l'approche multivariée en statistique. <http://slideplayer.fr/slide/1296293/> Consulté le 23/5/2017.
- JAESCHKE A., BITTNER T., REINEKING B. & BEIERKUHNLEIN C., 2013. – Can they keep up with climate change? – Integrating specific dispersal abilities of protected Odonata in species distribution modelling. *Insect Conservation and Diversity*, **6** (1) : 93-103 doi : 10.1111/j.1752-4598.2012.00194.x.
- KERR J. T., PINDAR A., GALPERN P., PACKER L., POTTS S. G., ROBERTS S. M., RASMONT P., SCHWEIGER O., COLLA S. R., RICHARDSON L. L., WAGNER D. L., GALL L. F., SIKES D. S. & PANTOJA A., 2015. – Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, **349** (6244) : 177-180 doi : 10.1126/science.aaa7031.
- KESHTKAR H. & VOIGT W., 2016. – Potential impacts of climate and landscape fragmentation changes on plant distributions: Coupling multi-temporal satellite imagery with GIS-based cellular automata model. *Ecological Informatics*, **32** : 145-155 doi : 10.1016/j.ecoinf.2016.02.002.
- KLECKOVA I. & KLECKA J., 2016. – Facing the Heat: Thermoregulation and Behaviour of Lowland Species of a Cold-Dwelling Butterfly Genus, *Erebia*. *PloS One*, **11** (3) : e0150393 doi : 10.1371/journal.pone.0150393.
- KREMEN C. & OSTFELD R. S., 2005. – A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3** (10) : 540-548 doi : 10.1890/1540-9295(2005)003[0540:ACTEMA]2.0.CO;2.
- KUMAR N., 2016. – Random Forest Algorithm, An Interactive Discussion. <https://www.linkedin.com/pulse/random-forest-algorithm-interactive-discussion-niraj-kumar> Consulté le 23/5/2017.
- LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ODONATOLOGIE. & MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE., 2017. – Suivi temporel des Libellules STELI. Dans le cadre du Plan National d'Actions en faveur des Odonates et du programme Vigie-Nature, 5 p.
- LAFON P., LE FOULER A., DUFAY J., HARDY F. & CAZE G., 2015. – Les végétations des dunes littorales non boisées d'Aquitaine : synsystème et synchorologie (*Euphorbio paraliae* – *Ammophiletea australis*, *Koelerio glaucae* – *Corynephoros canescentis* p.p., *Scheuchzerio palustris* – *Caricetea fuscae* p.p.). Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 114 p.
- LANDRY M., 2014. – GBM package in r. https://www.slideshare.net/mark_landry/gbm-package-in-r Consulté le 20/12/2017.
- LAVOREL S. & GARNIER E., 2002. – Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16** (5) : 545-556 doi : 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.
- LE FOULER A., 2012. – Le suivi des végétations des rives des étangs arrière-littoraux d'Aquitaine – Méthode et premiers éléments. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 79 p.
- LE FOULER A., 2013. – Le suivi des pelouses calcicoles d'Aquitaine – Méthodes et première lecture. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 104 p.

- LE FOULER A. & BLANCHARD F., 2011a. – Méthodologie d'évaluation et de suivi de l'état de conservation des lagunes du plateau landais et première lecture d'un échantillon de 86 lagunes. Vol. 1 : méthodologie et premiers résultats. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 38 p.
- LE FOULER A. & BLANCHARD F., 2011b. – Méthodologie d'évaluation et de suivi de l'état de conservation des lagunes du plateau landais et première lecture d'un échantillon de 86 lagunes. Vol. 2 : Fiches descriptives et cartes de localisation des lagunes. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 211 p.
- LE FOULER A. & CAZE G., 2012. – Schéma pluriannuel de suivi de l'état de conservation des habitats d'intérêt communautaire d'Aquitaine. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique/DREAL Aquitaine, 12 p.
- LE TREUT H., 2013. – Les impacts du changement climatique en Aquitaine : Un état des lieux scientifique. Pessac, France : Presses Universitaires de Bordeaux, 360 p.
- LEACH K., MONTGOMERY W. I. & REID N., 2016. – Modelling the influence of biotic factors on species distribution patterns. *Ecological Modelling*, **337** : 96-106 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2016.06.008.
- LEATHWICK J. R., ELITH J. & HASTIE T., 2006. – Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological Modelling*, **199** (2) : 188-196 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2006.05.022.
- LEBOURGEOIS F., BRED A., ULRICH E. & GRANIER A., 2005. – Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, **19** (4) : 385-401.
- LEFEVRE D. & PIERRE J., 2001. – La biologie des bourdons. *Bulletin Technique Apicole*, **28** (4) : 159-170.
- LEK S. & GUEGAN J. F., 1999. – Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. *Ecological Modelling*, **120** (2) : 65-73 doi : 10.1016/S0304-3800(99)00092-7.
- LERICHE A., 2010. – Introduction à la modélisation de la distribution des espèces.
- LEVINS R., 1966. – The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, **54** (4) : 421-431.
- LEVINSKY I., FLEMMING S., SVENNING J. C. & RAHBEK C., 2007. – Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, **16** (13) : 3803-3816.
- LEVREL H., 2006. – Biodiversité et développement durable : quels indicateurs ? Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales (EHESS), 406 p.
- LI Y., COHEN J. M. & ROHR J. R., 2013. – Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. *Integrative Zoology*, **8** (2) : 145-161 doi : 10.1111/1749-4877.12001.
- LOURDAIS O. & MIAUD C., 2016. – Protocoles de suivi des populations de reptiles de France, POPReptiles. Société Herpétologique de France, 26 p.
- LOURDAIS O., SHINE R., BONNET X., GUILLON M. & NAULLEAU G., 2004. – Climate Affects Embryonic Development in a Viviparous Snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, **104** (3) : 551-560.

- LOWE W. H., 2012. – Climate change is linked to long-term decline in a stream salamander. *Biological Conservation*, **145** (1) : 48-53 doi : 10.1016/j.biocon.2011.10.004.
- MAES D., VANREUSEL W., TALLOEN W. & DYCK H. V., 2004. – Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly *Maculinea alcon* in Belgium (Lepidoptera: Lycaenidae). *Biological Conservation*, **120** (2) : 229-241 doi : 10.1016/j.biocon.2004.02.018.
- MAESTRIPIERI N. & PAEGELOW M., 2013. – Validation spatiale de deux modèles de simulation : l'exemple des plantations industrielles au Chili. *Cybergeo : European Journal of Geography*, doi : 10.4000/cybergeo.26042.
- MAHARAJ S. S. & NEW M., 2013. – Modelling individual and collective species responses to climate change within Small Island States. *Biological Conservation*, **167** : 283-291 doi : 10.1016/j.biocon.2013.08.027.
- MALLARD F., 2014. – Développement d'une méthode d'évaluation quantitative des effets des projets d'infrastructures de transport terrestre sur les milieux naturels. France : Université Nantes Angers le Mans, 472 p.
- MALLARD F., 2016a. – Programme les sentinelles du climat. Tome I : Développement d'indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle Aquitaine. Le Haillan, France : C. Nature, 86 p.
- MALLARD F. (COORD.), 2016b. – Programme les sentinelles du climat. Tome II : Protocoles d'échantillonnage des indicateurs des effets du changement climatique sur la biodiversité en Nouvelle Aquitaine. Le Haillan, France : C. Nature, 453 p.
- MANIL L. & HENRY P.-Y., 2007. – Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) – Suivi Temporel des Insectes Communs (STIC) – Protocole national., 10 p.
- MARAGE D. & GEGOUT J.-C., 2010. – Réponses de quelques habitats naturels forestiers et de leurs espèces typiques au changement climatique. *Revue Forestière Française*, **LXII** (3-4) : 485-500.
- MARMION M., LUOTO M., HEIKKINEN R. K. & THUILLER W., 2009. – The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Ecological Modelling*, **220** (24) : 3512-3520 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2008.10.019.
- MARQUIS O., MASSOT M. & LE GALLIARD J. F., 2008. – Intergenerational Effects of Climate Generate Cohort Variation in Lizard Reproductive Performance. *Ecology*, **89** (9) : 2575-2583.
- MASSOT M., CLOBERT J. & FERRIERE R., 2008. – Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, **14** (3) : 461-469 doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01514.x.
- MASSU N. & LANDMANN G., 2011. – Connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité en France métropolitaine – Synthèse bibliographique. *Ecofor*, 180 p.
- MCCAIN C. M. & KING S. R. B., 2014. – Body size and activity times mediate mammalian responses to climate change. *Global Change Biology*, **20** (6) : 1760-1769 doi : 10.1111/gcb.12499.
- MCCULLAGH P. & NELDER FRS J. A., 1989. – Generalized linear models. Second Edition. London, New York : Chapman and Hall. Monographs on statistics and applied probability 37, p. 511.
- MCGARIGAL K., CUSHMAN S. & ENE E., 2012. – FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. University of Massachusetts, Amherst.

- McKINNEY M. L. & LOCKWOOD J. L., 1999. – Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (11) : 450-453 doi : 10.1016/S0169-5347(99)01679-1.
- McMENAMIN S. K., HADLY E. A. & WRIGHT C. K., 2008. – Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, **105** (44) : 16988.
- METEO FRANCE., 2015. – Les scénarios du GIEC. <http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/le-giec-groupe-dexperts-intergouvernemental-sur-levolution-du-climat/les-scenarios-du-giec> Consulté le 25/7/2017.
- MILLER-STRUTTMANN N. E., GEIB J. C., FRANKLIN J. D., KEVAN P. G., HOLDO R. M., EBERT-MAY D., LYNN A. M., KETTENBACH J. A., HEDRICK E. & GALEN C., 2015. – Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, **349** (6255) : 1541-1544 doi : 10.1126/science.aab0868.
- MOSS R. H., EDMONDS J. A., HIBBARD K. A., MANNING M. R., ROSE S. K., VAN VUUREN D. P., CARTER T. R., EMORI S., KAINUMA M., KRAM T., MEEHL G. A., MITCHELL J. F. B., NAKICENOVIC N., RIAHI K., SMITH S. J. ET AL., 2010. – The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, **463** (7282) : 747-756 doi : 10.1038/nature08823.
- OKE O. A. & THOMPSON K. A., 2015. – Distribution models for mountain plant species: The value of elevation. *Ecological Modelling*, **301** : 72-77 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2015.01.019.
- OTT J., 2010. – Dragonflies and climatic change – recent trends in Germany and Europe. *BioRisk: Biodiversity & Ecosystem Risk Assessment*, **5** : 253-286 doi : 10.3897/biorisk.5.857.
- OUZEAU G., DEQUE M., JOUINI M., PLANTON S. & VAUTARD R., 2014. – Le climat de la France au XXI^e siècle. Rapport de la Direction Générale de l'Energie et du Climat., 64 p.
- PARMESAN C., 2006. – Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37** (1) : 637-669 doi : 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
- PARMESAN C., 2007. – Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13** (9) : 1860-1872 doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- PENDLEBURY D. A., 2009. – The use and misuse of journal metrics and other citation indicators. *Archivum Immunologiae et Therapiae Experimentalis*, **57** (1) : 1 doi : 10.1007/s00005-009-0008-y.
- PENG C., 2000. – Growth and yield models for uneven-aged stands: past, present and future. *Forest Ecology and Management*. *Forest Ecology and Management*, **132** : 259-279.
- PHILLIPS S. J., ANDERSON R. P. & SCHAPIRE R. E., 2006. – Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190** (3) : 231-259 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.
- PHILLIPS-MAO L., GALATOWITSCH S. M., SNYDER S. A. & HAIGHT R. G., 2016. – Model-based scenario planning to develop climate change adaptation strategies for rare plant populations in grassland reserves. *Biological Conservation*, **193** : 103-114 doi : 10.1016/j.biocon.2015.10.010.

- PIEDALLU C., PEREZ V., GEGOUT J.-C., LEBOURGEOIS F. & BERTRAND R., 2009. – Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française*, **LXI** (6) : 567-593.
- POTTIER G., ARTHUR C. P., WEBER L. & CHEYLAN M., 2014. – Répartition des lézards du genre *Iberolacerta* Arribas, 1997 (Sauria : Lacertidae) en France : 3/3 : le Lézard de Bonnal, *Iberolacerta bonnali* (Lantz, 1927). *Bulletin société herpétologique de France*, **148** : 425-450.
- POUNDS J. A., FOGDEN M. P. L. & CAMPBELL J. H., 1999. – Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398** (6728) : 611-615 doi : 10.1038/19297.
- PRADERVAND J.-N., PELLISSIER L., RANDIN C. F. & GUISAN A., 2014. – Functional homogenization of bumblebee communities in alpine landscapes under projected climate change. *Climate Change Responses*, **1** (1) : 1-10 doi : 10.1186/s40665-014-0001-5.
- RAMEY J., 2013. – A Brief Look at Mixture Discriminant Analysis · John Ramey. <http://ramhiser.com/2013/07/02/a-brief-look-at-mixture-discriminant-analysis/> Consulté le 3/8/2017.
- RANEY P., HUNTER E., GIBBS J. & LEOPOLD D., 2013. – USC Wetland Modeling – MaxEnt. <http://www.u-s-c.org/html/Wetlandmodeling.html> Consulté le 1/8/2017.
- RODON J., 2000. – Hidden Markov Model. <http://igm.univ-mlv.fr/~dr/XPOSE2012/HiddenMarkovModel/description.html#top> Consulté le 9/6/2017.
- ROOT T. L., PRICE J. T., HALL K. R., SCHNEIDER S. H., ROSENZWEIG C. & POUNDS J. A., 2003. – Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421** (6918) : 57-60 doi : 10.1038/nature01333.
- ROOT T. L. & SCHNEIDER S. H., 2006. – Conservation and Climate Change: the Challenges Ahead. *Conservation Biology*, **20** (3) : 706-708 doi : 10.1111/j.1523-1739.2006.00465.x.
- ROSENZWEIG M. L., 1995. – *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, 462 p.
- ROSENZWEIG M. L., 2004. – Applying species-area relationships to the conservation of species diversity. http://www.eebweb.arizona.edu/Courses/Ecol406R_506R/RosenzweigIBS.pdf Consulté le 20/12/2017.
- ROYER J. M., 1982. – Contribution à l'étude phytosociologique des pelouses du Périgord et des régions voisines. *Doc. Phytosoc*, **6** : 203-220.
- RUYS T. & COUZI L., 2015. – *Atlas des Mammifères sauvages d'Aquitaine. Tome 6 : Les rongeurs, les érinacéomorphes et les soricomorphes*. Cistude Nature et LPO Aquitaine. France : C. Nature, 228 p.
- SALA O. E., CHAPIN F. S., III., ARMESTO J. J., BERLOW E., BLOOMFIELD J., DIRZO R., HUBER-SANWALD E., HUENNEKE L. F., JACKSON R. B., KINZIG A., LEEMANS R., LODGE D. M., MOONEY H. A., OESTERHELD M. ET AL., 2000. – Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287** (5459) : 1770-1774 doi : 10.1126/science.287.5459.1770.
- SANDOZ G., GUISAN A. & PRADERVAND J. N., 2014. – Support du cours de modélisation pour le Msc Biogéosciences. Département d'Ecologie et d'Evolution, Université de Lausanne, Suisse. https://www.unil.ch/files/live/sites/biogeosciences/files/shared/Journees_Grands_Temoins/2014/01Sandoz.pdf Consulté le 20/12/2017.

- SAURA S. & RUBIO L., 2010. – A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, **33** (3) : 523–537 doi : 10.1111/j.1600-0587.2009.05760.x.
- SCHWEIGER O., SETTELE J., KUDRNA O., KLOTZ S. & KÜHN I., 2008. – Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology*, **89** (12) : 3472–3479.
- SHARPE P. J. A., 1990. – Forest modeling approaches: compromises between generality and precision. In: Dixon, R.K., Meldahl, R.S., Ruark, G.A., Warren, W.G. (Eds.), *Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress*. Timber Press, Portland, OR, pp. 180–190. .
- SINERVO B., MENDEZ-DE-LA-CRUZ F., MILES D. B., HEULIN B., BASTIAANS E., VILLAGRAN-SANTA CRUZ M., LARA-RESENDIZ R., MARTINEZ-MENDEZ N., CALDERON-ESPINOSA M. L., MEZA-LAZARO R. N., GADSDEN H., AVILA L. J., MORANDO M., DE LA RIVA I. J., VICTORIANO SEPULVEDA P. ET AL., 2010. – Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, **328** (5980) : 894–899 doi : 10.1126/science.1184695.
- SINGER A., JOHST K., BANITZ T., FOWLER M. S., GROENEVELD J., GUTIERREZ A. G., HARTIG F., KRUG R. M., LIESS M., MATLACK G., MEYER K. M., PE'ER G., RADCHUK V., VOINOPOL-SASSU A.-J. & TRAVIS J. M. J., 2016. – Community dynamics under environmental change: How can next generation mechanistic models improve projections of species distributions? *Ecological Modelling*, **326** : 63–74 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2015.11.007.
- SOBERON J., 2007. – Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, **10** (12) : 1115–1123 doi : 10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x.
- SODHI N. S., BICKFORD D., DIEMOS A. C., LEE T. M., KOH L. P., BROOK B. W., SEKERCIOGLU C. H. & BRADSHAW C. J. A., 2008. – Measuring the Meltdown: Drivers of Global Amphibian Extinction and Decline. *PLOS ONE*, **3** (2) : e1636 doi : 10.1371/journal.pone.0001636.
- VAN SWAAY C., CUTTELOD A., COLLINS S., MAES D., LOPEZ MUNGUIRA M., ŠASIC M., SETTELE J., VEROVNIK R., VERSTRAEL T., WARREN M., WIEMERS M. & WYNHOF I., 2010. – European red list of butterflies. Gland, Switzerland : Luxembourg: Publications Office of the European Union, 47 p.
- TAFANI M., COHAS A., BONENFANT C., GAILLARD J.-M. & ALLAINE D., 2013. – Decreasing litter size of marmots over time: a life history response to climate change? *Ecology*, **94** (3) : 580–586 doi : 10.1890/12-0833.1.
- THOMAS C. D., CAMERON A., GREEN R. E., BAKKENES M., BEAUMONT L. J., COLLINGHAM Y. C., ERASMUS B. F. N., DE SIQUEIRA M. F., GRAINGER A., HANNAH L., HUGHES L., HUNTLEY B., VAN JAARSVELD A. S., MIDGLEY G. F., MILES L. ET AL., 2004. – Extinction risk from climate change. *Nature*, **427** (6970) : 145–148 doi : 10.1038/nature02121.
- THOMPSON G. G., WITHERS P. C., PIANKA E. R. & THOMPSON S. A., 2003. – Assessing biodiversity with species accumulation curves; inventories of small reptiles by pit-trapping in Western Australia. *Austral Ecology*, **28** (4) : 361–383.
- THUILLER W., LAFOURCADE B., ENGLER R. & ARAUJO M. B., 2009. – BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32** (3) : 369–373 doi : 10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x.
- TJØRVE E., 2003. – Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, **30** (6) : 827–835 doi : 10.1046/j.1365-2699.2003.00877.x.

- ULRICH E., 1995. – Le réseau RENECOFOR : Objectifs et réalisation. *Revue Forestière Française*, **XLVII** (2) : 107-124.
- VAN DER PUTTEN W. H., MACEL M. & VISSER M. E., 2010. – Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **365** (1549) : 2025-2034 doi : 10.1098/rstb.2010.0037.
- VAYSSIERES M. P., PLANT R. E. & ALLEN-DIAZ B. H., 2000. – Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science*, **11** (5) : 679-694 doi : 10.2307/3236575.
- VENNETIER M. & RIPERT C., 2010. – Impact du changement climatique sur la flore méditerranéenne: théorie et pratique. Dans : Barbault R., Foucault A., *Changement climatique et biodiversité*, Paris, éditions Vulbert. , p. 75-87.
- VITASSE Y., FRANÇOIS C., DELPIERRE N., DUFRENE E., KREMER A., CHUINE I. & DELZON S., 2011. – Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151** (7) : 969–980.
- VOGEL P., 2012. – New trapping method to survey for presence of the Etruscan shrew *Suncus etruscus*, the smallest mammal. *Mammal Review*, **42** (4) : 314-318 doi : 10.1111/j.1365–2907.2012.00215.x.
- VREUGDENHIL D., TERBORGH J., CLEEF A. M., SINITSYN M., BOERE G. C., ARCHAGA V. L. & PRINS H. H., 2003. – Comprehensive protected areas system composition and monitoring. WICE Shepherdstown, 106 p.
- WALTHER G.-R., 2010. – Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **365** (1549) : 2019-2024 doi : 10.1098/rstb.2010.0021.
- WATLING J. I., BRANDT L. A., BUCKLIN D. N., FUJISAKI I., MAZZOTTI F. J., ROMANACH S. S. & SPEROTERRA C., 2015. – Performance metrics and variance partitioning reveal sources of uncertainty in species distribution models. *Ecological Modelling*, **309** : 48-59 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2015.03.017.
- WHITFIELD S. M., BELL K. E., PHILIPPI T., SASA M., BOLAÑOS F., CHAVES G., SAVAGE J. M. & DONNELLY M. A., 2007. – Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104** (20) : 8352-8356 doi : 10.1073/pnas.0611256104.
- WILSON D. S., STODDARD M. A. & PUETTMANN K. J., 2008. – Monitoring amphibian populations with incomplete survey information using a Bayesian probabilistic model. *Ecological Modelling*, **214** (2–4) : 210-218 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2008.02.003.
- WILSON R. J., BENNIE J., LAWSON C. R., PEARSON D., ORTUZAR-UGARTE G. & GUTIERREZ D., 2015. – Population turnover, habitat use and microclimate at the contracting range margin of a butterfly. *Journal of Insect Conservation*, **19** (2) : 205-216 doi : 10.1007/s10841–014–9710–0.
- WILSON R. J., GUTIERREZ D., GUTIERREZ J., MARTINEZ D., AGUDO R. & MONSERRAT V. J., 2005. – Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change: Elevational shifts accompany climate change. *Ecology Letters*, **8** (11) : 1138-1146 doi : 10.1111/j.1461–0248.2005.00824.x.
- ZHAO M., PENG C., XIANG W., DENG X., TIAN D., ZHOU X., YU G., HE H. & ZHAO Z., 2013. – Plant phenological modeling and its application in global climate change research: overview and future challenges. *Environmental Reviews*, **21** (1) : 1-14 doi : 10.1139/er–2012–0036.

- ZHOU J., CAI W., QIN Y., LAI L., GUAN T., ZHANG X., JIANG L., DU H., YANG D., CONG Z. & ZHENG Y., 2016. – Alpine vegetation phenology dynamic over 16 years and its covariation with climate in a semi-arid region of China. *Science of The Total Environment*, **572** : 119-128 doi : 10.1016/j.scitotenv.2016.07.206.
- ZWICKE M., 2013. – Impacts d'une canicule sécheresse sur le fonctionnement et la structure des communautés végétales de l'écosystème prairial. Clermont-Ferrand : Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II, 305 p.

Avec le soutien de :

