

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

Auteurs : Florèn Hugon, Maud Berroneau, Chloé Dugast, **Contributeurs :** Frank D'Amico, Mégane Chapelet, Michaël Guillon, Maximilien Lavagna.

Résumé : Le maintien de l'activité biologique du Lézard ocellé, espèce ectotherme indicatrice du changement climatique en milieu dunaire littoral, dépend de facteurs climatiques. De plus, ces lézards sont des reptiles à faible capacité de dispersion et représentent donc de bons modèles quant au seuil d'acceptation de modifications abiotiques. Le suivi 2019 des populations de Lézard ocellé est à mi-programme, avec 2 années précédemment analysées. Ce chapitre 9 répertorie les différents constats perçus au cours des trois premières années de suivis, de 2017 à 2019 et apporte des pré-analyses des observations face aux conditions abiotiques. Des cartes de répartition de l'espèce sont comparées afin d'observer les déplacements potentiels de noyaux de populations. Afin de connaître la probabilité d'occupation, des modèles d'occupation à une saison et à multi saisons ont été réalisés par la méthode Mackenzie. Également, un travail sur les optimums de détection est proposé suite aux analyses statistiques visant à corrélérer les observations effectuées avec les facteurs climatiques prélevés sur le terrain. Ces analyses permettent de faire ressortir des tendances sur les préférences thermiques de l'espèce dans différents contextes météorologiques.

Mots-clés : activité biologique, écophysiologie, facteurs climatiques, Lézard ocellé, modèle corrélatif, modèle d'occupation, optimum de détection, préférences thermiques, seuil d'acceptation.

9.1 Introduction

Le Lézard ocellé a été sélectionné comme reptile indicateur du changement climatique dans le cadre du programme Sentinelles du Climat car il s'agit d'une espèce thermophile qui colonise la quasi-totalité du milieu dunaire entre l'embouchure de l'Adour et la pointe du Verdon-sur-Mer. Cela en fait un bon modèle pour étudier les capacités d'adaptation ou non face aux modifications des conditions abiotiques de l'habitat d'accueil (RUGIERO *et al.*, 2013 ; KENNETH DODD JR, 2016).

Hors, les habitats préférentiels du Lézard ocellé en dune grise sont fragiles et soumis à différents risques et perturbations dus au changement climatique (érosion, submersion marine, etc.) (LE TREUT, 2013). Les hypothèses de l'impact du changement climatique sur le Lézard ocellé sont donc :

- Mouvement de noyaux et extinction locale possible de populations suite à la disparition de stations remarquables
- Adaptation éco-physiologique jusqu'à un certain seuil

L'objectif du suivi de cet indicateur est la mise en évidence d'une tendance évolutive de la répartition et de l'abondance du Lézard ocellé en lien avec d'éventuelles variations climatiques.

Dans cet objectif, des suivis d'occurrence sont mis en place depuis 2016 pour évaluer l'occupation des sites suivis et la qualité de l'habitat disponible. Le Lézard ocellé est l'une des espèces qui devrait

répondre le plus rapidement au réchauffement climatique local du fait notamment de son caractère ectotherme. Cette particularité force les individus à vivre sur des milieux bien spécifiques qui leur permettent de réaliser leur cycle de vie dans les meilleures conditions. Des tests en captivité ont été réalisés sur le Lézard ocellé : il s'est avéré qu'il maintenait une activité lorsque la température de son corps se trouvait entre 21.2 et 34.5 °C. En dessous de cette température plusieurs fonctions vitales sont ralenties et au-dessus il risquerait un choc thermique (BUSASK & VISNAW, 1989). De plus, il a de faibles capacités de dispersion en raison de son exigence écologique ce qui ne lui permet pas de pouvoir coloniser facilement d'autres milieux et l'astreint donc à un secteur de quelques kilomètres sur le cordon dunaire (ARAUJO *et al.*, 2006 ; HUEY *et al.*, 2012).

Chaque suivi protocolé est accompagné de prises de mesures climatiques : température, humidité relative, vitesse du vent, précipitations et radiation solaire. Ces informations seront mises en relation à terme avec les modifications phénologiques, écophysiological ou de comportements observés. Pour obtenir le climat local, un réseau de stations météorologiques à 1,50m du sol est implanté le long du littoral girondin et landais. Des stations au ras du sol permettront quant à elles d'apporter la température locale à hauteur de lézard.

En ce qui concerne l'expectative des optimums thermiques et de l'utilisation des niches thermiques par ces lézards, des sondes sont installées dans des gîtes et à l'extérieur de ceux-ci pour mimer un Lézard ocellé au cours de son activité d'ectotherme. Cette démarche tendra à améliorer les connaissances sur les préférences thermiques de l'espèce mais aussi la caractérisation des niches thermiques réalisées et fondamentales afin de répondre à la deuxième hypothèse de l'impact du changement climatique sur le Lézard ocellé, à savoir le seuil d'adaptation éco-physiologique de l'animal face aux modèles de changements climatiques.

9.1.1 L'espèce étudiée face au contexte climatique dunaire

Le Lézard ocellé, *Timon lepidus*, est le plus grand lézard d'Europe. En Gironde, l'individu le plus imposant capturé mesurait 46 cm et pesait 164 grammes (BERRONEAU, 2012). Cette corpulence pour un reptile de zone tempérée à méditerranéenne fait qu'il occupe principalement des milieux ouverts qui présentent un recouvrement végétal faible ou nul.

Sur le reste de son aire de répartition française, il est également présent sur des pelouses calcaires, landes sèches, bois clairs, affleurements rocheux, etc. Il apprécie particulièrement les milieux complexes lui procurant des abris et zones d'insolation comme du branchage, des buissons, des cailloux. Pour que le Lézard ocellé colonise un milieu, il faut que l'habitat lui soit favorable, cela est principalement dû aux nombres d'abris disponibles (DORE *et al.*, 2011). Le Lézard ocellé ne fabrique pas son abri, il a tendance à utiliser les cavités existantes comme par exemple des souches d'arbres ou des terriers de lapin. Une étude sur l'île d'Oléron a montré que la présence du Lézard ocellé était corrélée à celle du Lapin de garenne (DORE *et al.*, 2014). Au plus jeune âge, le Lézard ocellé peut se servir de trous de criquets, de rongeurs, ou encore de débris anthropiques telles que les reliques de pistes allemandes en béton présentes sur une grande partie du littoral girondin et landais.

Sur la côte atlantique, son habitat de prédilection est la dune grise, entre dune blanche non stabilisée et frange forestière. Comme énoncé précédemment pour les juvéniles, le Lézard ocellé adulte est aussi opportuniste en profitant des vestiges de la seconde guerre mondiale : les blockhaus et pistes allemandes abandonnés sont très souvent colonisés. Plus étonnant, ces sites sont parfois colonisés par plusieurs mâles, alors que ceux-ci sont territoriaux pendant la période de reproduction.

Ces aménagements leur procureraient un substrat parfait pour thermoréguler dès les premiers rayons de soleil ainsi qu'une multitude de cachettes pérennes.

La première menace auquel fait face le Lézard ocellé est la perte de son habitat. Sur l'ensemble de son aire de répartition, les quatre principales raisons sont la fermeture du milieu suite à la déprise agricole, l'extension des zones urbaines et périurbaines, l'extension des cultures intensives (sylviculture) et la fragmentation par densification du réseau routier (BERRONEAU, 2012). D'importantes menaces proviennent également de l'utilisation de pesticides, la présence de gibier et de prédateurs domestiques (chiens et chats) ou encore les prélèvements illégaux pour la terrariophilie. En ce qui concerne le secteur dunaire, les phénomènes climatiques telles que l'érosion éolienne et la submersion marine menacent dangereusement l'habitat du Lézard ocellé : la submersion marine peut effectivement modifier brutalement le trait de côte en quelques heures, rognant le littoral jusqu'à sa dune grise et emportant ainsi des populations de Lézard ocellé lors des périodes d'hivernation.

Le climat en littoral aquitain est plutôt méditerranéen, chaud et sec mais la succession dune blanche – dune grise – massif forestier offre une diversité de niches écologiques et thermiques permettant aux reptiles tels que les lézards ocellés de trouver sur quelques mètres la température et l'humidité ambiante optimales à leur activité biologique saisonnière. La modification de quelques degrés du climat global ou la perte de diversité d'habitats et de gammes de températures au sein d'un domaine vital peuvent donc affecter l'activité individuelle et plus largement la dynamique des populations. Il s'agit alors d'évaluer l'échelle d'adaptabilité de l'espèce face au gradient des modifications climatiques et d'habitats sur ce secteur littoral.

9.1.2 Suivi de l'occupation le long du littoral aquitain

Depuis 2017, des suivis naturalistes ont été mis en place afin d'étudier l'occupation du littoral aquitain par le Lézard ocellé et d'éventuels changements de répartition au cours du temps (MALLARD, 2017b). Ces suivis sont effectués par 3 passages au cours de la saison d'activité sur 79 placettes entre la pointe médocaine (Gironde) et l'embouchure de l'Adour (Landes) : ils permettent d'identifier les noyaux de population, leur expansion et/ou leur réduction, mais aussi d'avoir une vision fine de l'effet concret de phénomènes climatiques pouvant être très localisés (érosion, mouvement de dunes, submersion, modification floristique drastique, etc.).

Les données récoltées sont ensuite analysées à l'aide de modèles d'occupation. Les modèles d'occupation dits uni-saison permettent, à partir d'un jeu de données récoltées sur une saison, d'estimer l'occupation et la probabilité de détection en tenant compte de l'imperfection de la détection (MACKENZIE *et al.*, 2002). Les modèles dits multi-saison sont construits à partir de plusieurs saisons de suivis ce qui permet d'estimer en plus les probabilités de colonisation et d'extinction (MACKENZIE *et al.*, 2003). Ceci permet de suivre l'évolution de l'occupation des sites au cours du temps (ASTRUC *et al.*, 2017 ; ASTRUC *et al.*, 2018). Enfin, *via* l'utilisation de covariables de sites telles que la température de l'air ou la nébulosité et d'échantillonnage telles que la caractérisation de l'habitat, ces modèles intègrent facilement les effets spatio-temporels (ZIPKIN *et al.*, 2017).

9.1.3 Niche thermique

Toutes les espèces sont inféodées à une niche thermique. La niche thermique correspond à la gamme de température permettant un taux de croissance positif de la population (GVOZDIK, 2018). Deux autres publications la définissent comme un hyper-volume à n-dimensions, chacune correspondant à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment

(JORCIN & CHEYLAN, 2017 ; SOBERON & ARROYO-PEÑA, 2017). Nous distinguons ensuite la niche écologique fondamentale et la niche écologique réalisée. La niche fondamentale est l'ensemble des conditions permettant à l'espèce de vivre en absence d'interactions. La niche réalisée correspond à la niche fondamentale réduite par les interactions compétitrices, prédatrices et les facteurs limitants ou agrandie par les interactions bénéfiques telles que la symbiose ou le mutualisme (SOBERON & ARROYO-PEÑA, 2017 ; GVOZDIK, 2018). Ainsi, la niche réalisée est souvent incluse dans la niche fondamentale (SOBERON & ARROYO-PEÑA, 2017). Lors de la modélisation corrélative de la répartition, les données d'occurrence offrent un aperçu de la niche réalisée et le modèle utilisé tente de l'expliquer. Il est intéressant de prospecter l'ensemble de la zone d'étude et de décrire ainsi proprement l'ensemble de la niche réalisée sur cette zone (FELDMIEIER *et al.*, 2018).

9.1.4 Modélisation de la répartition

Pour modéliser la répartition d'une espèce, deux approches sont communément utilisées, la modélisation corrélative – très répandue et la modélisation mécanistique – plus difficile à mettre en œuvre mais plus informative. Les modèles corrélatifs établissent un lien statistique entre des données de présence-absence et des variables environnementales. Faciles d'utilisation, ils permettent d'identifier les variables environnementales qui expliquent la répartition (DORMANN *et al.*, 2012). Il existe aussi des modèles mécanistiques qui expliquent la répartition de l'espèce en incluant des paramètres propres à celles-ci (KEARNEY & PORTER, 2009 ; SINERVO *et al.*, 2010). Parmi ces modèles, le modèle mécanistique de Sinervo permet de modéliser l'extinction d'une population selon le temps d'inactivité journalier moyen au cours de la saison de reproduction (SINERVO *et al.*, 2010).

Dans le cadre du programme, la thèse de Florèn HUGON a commencé en octobre 2018, elle s'intitule « Intégration de la variabilité thermique dans un modèle écophysiological d'extinction ». Ce travail a pour objectif de réaliser la modélisation de la répartition de quatre espèces en Nouvelle-Aquitaine dont le Lézard ocellé via une approche mécanistique. Cette approche mécanistique sera développée à partir du modèle de Sinervo *et al.* (2010) qui présente de nombreuses possibilités d'amélioration. Le modèle mécanistique sera mise en relation avec la modélisation corrélative des espèces. La confrontation des deux méthodes permettra de discuter des projections des deux modèles, de leurs similitudes et de leurs différences afin de proposer une modélisation tenant compte des deux approches (CEIA-HASSE *et al.*, 2014a).

9.1.5 Modélisation corrélative

Les modèles corrélatifs de répartition permettent de construire des liens entre des données de présence-absence et des variables environnementales. Ils favorisent l'identification des variables qui orientent la répartition (DORMANN *et al.*, 2012). Les processus qui définissent les limites d'aires sont fixes dans le temps et l'espace, les modèles effectuent des projections statiques (EVANS *et al.*, 2015) et décrivent plutôt un habitat, soit une niche réalisée, plutôt que la niche fondamentale (KEARNEY & PORTER, 2009). La définition de l'espace spatio-temporel sur lequel la niche réalisée est modélisée n'est pas triviale puisque l'environnement change au cours du temps et que les données d'occurrence collectées sur différentes années ne sont donc pas soumises aux mêmes conditions. Dans cette situation, il convient de se demander quel jeu de variables environnementales doit-on considérer et sur quelles résolutions spatiales et temporelles (GUISAN *et al.*, 2017).

Ce type de modélisation a permis d'obtenir un atlas de la répartition européenne des amphibiens et des reptiles qui a été actualisé en 2014 (SILLERO *et al.*, 2014). Cet atlas est sans cesse en évolution avec l'acquisition de nouvelles données. Un atlas a également été réalisé sur la Nouvelle-Aquitaine par Cistude Nature (BERRONEAU, 2014b). La modélisation de la répartition du Lézard ocellé en France a été

réalisée en 2017 sur les régions PACA et Languedoc–Roussillon dans le cadre du plan inter-régional d’actions Lézard ocellé de 2013 à 2017 (ASTRUC *et al.*, 2017). Les auteurs disposaient d’un jeu de données de présence seulement. Ils ont effectué une modélisation à la résolution un hectare et n’ont retenu qu’une seule donnée par pixel de cette maille pour réduire l’effet des biais d’échantillonnage (ASTRUC *et al.*, 2017). La modélisation a été réalisée *via* l’utilisation de modèles additifs généralisés (GAM). Des variables autres qu’environnementales peuvent être intégrées, telle que la dispersion, la couverture végétale ou les degrés jours (HEIKKINEN *et al.*, 2006). Le lien habitat – paysage – démographie peut également permettre une amélioration des projections réalisées (KEITH *et al.*, 2008).

9.1.6 Modélisation mécanistique

L’objectif de l’étude écophysiological est de projeter des cartes de répartition les plus fiables possibles en utilisant une méthodologie originale qui prendra en compte la variabilité des événements climatiques ; notamment les variations de température. Pour répondre à cet objectif, un modèle mécanistique écophysiological inspiré du modèle de Sinervo *et al.* (2010) est utilisé. Les modèles mécanistiques permettent d’obtenir des cartes de répartition en explicitant les processus qui définissent les limites des aires de répartition des espèces (KEARNEY & PORTER, 2009 ; EVANS *et al.*, 2015). Les données écophysiological sont des variables propres à l’espèce et sous dépendance de l’environnement ; par exemple une gamme de température sur laquelle l’individu peut se reproduire. Chez les ectothermes, le temps d’activité, en particulier pendant le printemps est déterminant pour la fitness de l’organisme (SINERVO *et al.*, 2010). Lors de périodes d’inactivité, l’individu est contraint de rester dans son refuge, ne peut pas rechercher de l’énergie *via* le foraging ou un partenaire sexuel (Fig. 158). Cette réduction du temps d’activité résultant de l’augmentation des températures entraîne une réduction de l’énergie acquise en vue de la reproduction qui conduit à une baisse du succès reproducteur et enfin participe à l’augmentation de la probabilité d’extinction de la population (SINERVO *et al.*, 2010). Le modèle initial est modifié afin de prendre en compte les variations spatiales et temporelles dans le calcul du temps de restriction d’activité.

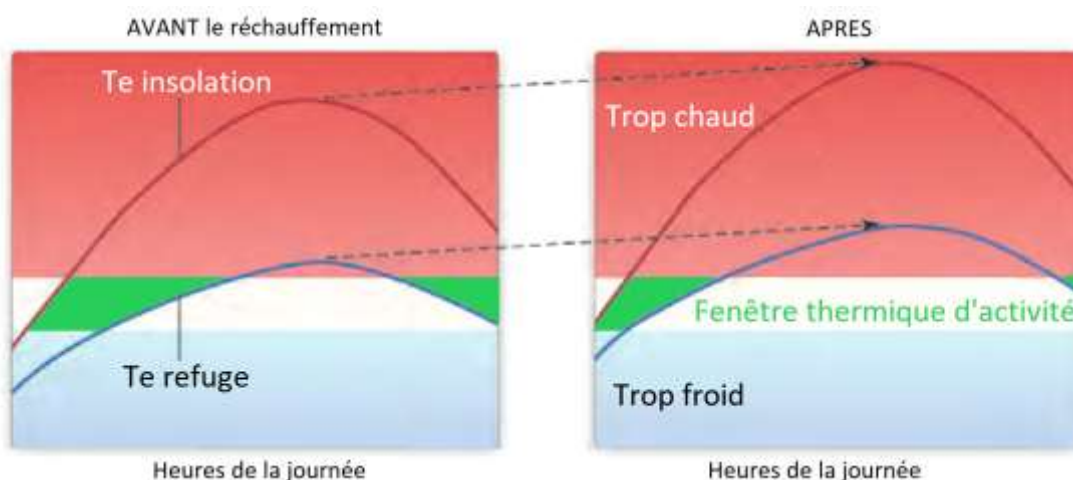


Fig. 158. Fenêtre d’activité thermique en fonction des températures opérantes d’insolation (courbe rouge) et de refuge (courbe bleue), modifié de Huey *et al.* 2010.

Sinervo *et al.* (2010) ont proposé en 2010 un modèle mécanistique fondé sur le calcul des temps de restriction d’activité. Ce modèle calcule sur la période de reproduction le temps pendant lequel les températures extérieures ressenties par un lézard en insolation (Te_{Sup}) sont trop élevées –

supérieures au seuil de la température préférée (T_{pref}) – pour lui permettre d’être actif. Par comparaison des temps calculés sur les sites étudiés avec le seuil limite de temps de restriction conduisant à l’extinction ($Hr\text{-limit}$), Sinervo *et al.* peuvent définir la persistance ou l’extinction de l’espèce sur le site étudié (HUEY *et al.*, 2010 ; SINERVO *et al.*, 2010). Pour projeter le calcul des heures de restriction dans le futur et donc établir l’extinction ou la persistance des populations, l’équation $Hr = a \cdot (T_{max} - T_{pref}) + b$ est proposée. Les coefficients a et b sont déterminés selon l’espèce étudiée. T_{max} correspond à la température maximale de l’air et T_{pref} correspond à la température préférée de l’espèce étudiée. T_{max} peut être obtenu via les projections du modèle Microclim (KEARNEY *et al.*, 2014). Cependant, le seuil $Hr\text{-limit}$, obtenu suite à l’observation de l’extinction de certaines populations, n’est pas connu pour toutes les espèces. Ainsi, nous projeterons dans un premier temps Hr sur l’aire de répartition étudiée puis dans un second temps, nous tenterons de déterminer une relation entre Hr et la probabilité d’extinction.

9.1.7 Améliorations du modèle de Sinervo *et al.* (2010)

Le modèle de Sinervo *et al.* (2010) reste très simpliste et a été de nombreuses fois critiqué. Il ne prend pas en compte divers éléments tels que la capacité d’adaptation des espèces (CAMPBELL-STATION *et al.*, 2017 ; SINERVO *et al.*, 2018) ou la structure des microhabitats (CLUSELLA-TRULLAS & CHOWN, 2011). Ainsi, il y a de nombreuses améliorations à proposer dont la compréhension des **variabilités temporelles et spatiales** des données et de leurs rôles sur les prédictions (KEARNEY *et al.*, 2012 ; FELDMIEIER *et al.*, 2018). Les suivis de températures opérantes, proxy de la température corporelle, depuis 2017 permettent l’étude de la variabilité temporelle sur les années 2017 et 2018 pour le moment, et à terme sur les années 2017 à 2021. La disposition des sondes mesurant ces températures permet l’étude de la variabilité spatiale à l’échelle de différents sites d’étude et de différentes localités d’étude sur un site ; les localités sont situées à différentes altitudes et/ou différentes expositions. Il sera également intéressant de caractériser l’amplitude et de la fréquence des événements extrêmes.

De plus, les notions d’activité et d’inactivité sont réduites à un processus on-off alors que c’est un processus continu (GUNDERSON & LEAL, 2015). Gunderson et ses collaborateurs considèrent l’activité comme un processus qui a lieu sur une certaine gamme de température et qui peut varier en intensité. Ils définissent ainsi un cadre conceptuel pour comprendre les contraintes thermiques sur l’activité à l’aide de quatre composantes ; des seuils pour définir la fenêtre d’activité thermique ; le type d’activité ; une distribution de probabilité d’activité selon la température et une vigueur d’activité qui définit l’intensité de l’activité et qui varie également selon la température (GUNDERSON & LEAL, 2015 ; GUNDERSON & LEAL, 2016). Selon le type d’activité, les seuils, la distribution de probabilité et la vigueur d’activité sont susceptibles d’être modifiés. Ce modèle permet ainsi d’être plus précis sur les définitions des temps d’activité et d’inactivité et semblerait plus approprié pour projeter les extinctions liées à cette réduction du temps d’activité. Cependant, les définitions des distributions de probabilité et des vigueurs d’activité nécessitent des données issues de nombreux suivis comportementaux et sont donc difficiles à obtenir. Ainsi, il est envisagé de modéliser un proxy du **taux d’activité en fonction de la température** de l’air à l’aide des données de la bibliographie et des mesures de température corporelle.

Enfin, Sinervo *et al.* proposent une amélioration de leur modèle en 2018. Ils décident de travailler à une résolution plus fine, celle du kilomètre, ce qui leur permet d’observer que les sites les plus frais pourraient devenir des refuges thermiques. Ils affinent aussi le lien entre Hr , T_{max} et T_{pref} à l’aide d’une **fonction sinusoïdale** et définissent $Hr\text{-limit}$ comme le 95ème percentile des valeurs de Hr . Enfin, ils quantifient les erreurs de prédiction (SINERVO *et al.*, 2018).

9.1.8 Problématiques

Ce rapport tente de répondre aux questions suivantes : Quels sont les variations d'occupation le long du littoral ? Quelle est la niche thermique du Lézard ocellé ? Quelle est la répartition actuelle du Lézard ocellé selon la modélisation corrélative ? Quelle est la variabilité entre les différentes séries d'heures de restriction ?

Il s'articule d'abord sur les suivis naturalistes et leurs analyses puis sur la modélisation corrélative de la répartition. Tout d'abord, il présente les sites d'étude et les méthodes mise en place pour analyser l'occupation le long du littoral. Puis, il aborde la caractérisation de la niche thermique puis présente une ébauche de la modélisation corrélative. Ensuite, il présente le calcul des heures de restriction à partir des températures opérantes mesurées. Enfin, il discute des résultats obtenus et propose de nouvelles perspectives pour les deux dernières années du programme 2020-2021.

9.2 Matériel et Méthodes

9.2.1 Sites d'étude pour les suivis naturalistes

Les sites sont répartis selon la distribution connue du Lézard ocellé entre les départements de la Gironde et des Landes : 79 placettes sur l'ensemble du cordon dunaire (depuis la dune blanche jusqu'à la frange forestière) (MALLARD, 2018b). Niveau terminologie, pour ce suivi Lézard ocellé et dans la suite du rapport, un « site » équivaut à une « placette ».

Une partie du littoral en nord Landes ne comporte pas de placette car il s'agit d'une zone militaire dont l'accès est restreint voire interdit pour essai de munitions, malgré les populations connues de lézard ocellés sur ce secteur. Ne permettant pas le respect du protocole (nombre et fréquence des passages d'observation), ce secteur n'a pu être retenu pour l'étude. Une absence d'information est donc visible cartographiquement pour cette zone, bien que les populations de Lézard ocellé y soient importantes (Fig. 159).

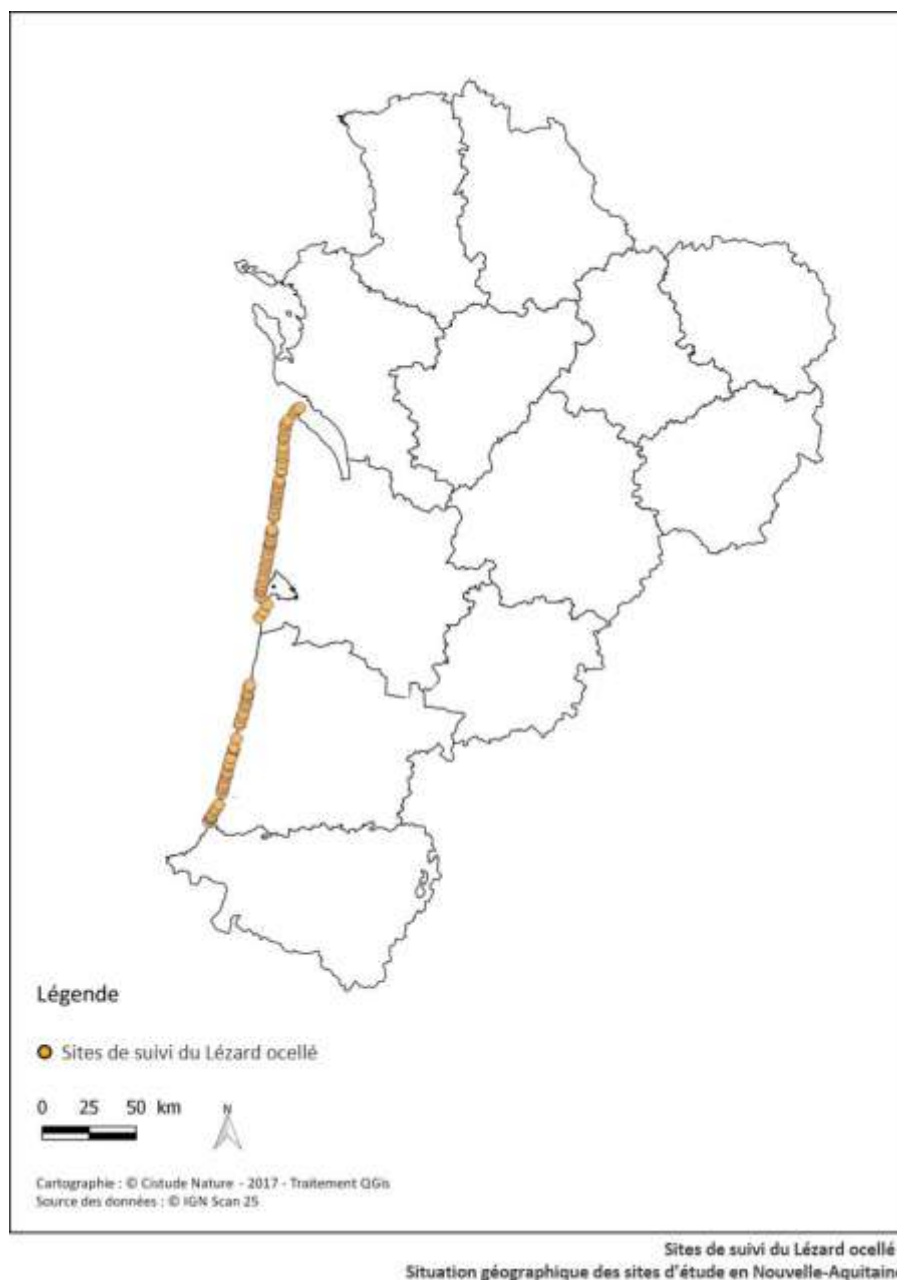


Fig. 159. Situation géographique des sites d'études validés pour le suivi Lézard ocellé en milieu littoral dunaire.

Les visites de terrain du début de saison printanière sont l'occasion de faire état de la situation de chacune des placettes et de leur qualité d'accueil pour le Lézard ocellé, suite aux potentiels événements climatiques hivernaux : modification drastique de la placette par mouvement de la dune blanche sur la végétation de la dune grise, disparition de l'habitat par érosion ou submersion marine, etc. Si suite à ces intempéries, la placette se trouve profondément modifiée au niveau de ses habitats et de sa disponibilité en gîtes, un décalage de quelques mètres jusqu'à la zone jouxtant la plus propice à l'accueil du Lézard ocellé est effectuée. Dans les tableaux ci-après sont synthétisées les placettes concernées par une modification des coordonnées GPS en 2018 (17 placettes dont 5 identifiés à la fin de la saison 2017) et en 2019 (2 placettes) (Tab. LXXI, Tab. LXXII).



Tab. LXXI. Localisation des placettes repositionnées en début de saison 2018

Placettes	Coord NO Lat	Coord NO Long	Coord NE Lat	Coord NE Long	Coord SO Lat	Coord SO Long	Coord SE Lat	Coord SE Long
LO_33_47	45,56316	-1,08817	45,5631	-1,08753	45,56273	-1,08839	45,56268	-1,08776
LO_33_42	45,46024	-1,15092	45,46019	-1,15032	45,45978	-1,15104	45,45977	-1,15039
LO_33_40	45,41784	-1,15773	45,41788	-1,15709	45,4174	-1,15768	45,41743	-1,15703
LO_33_38	45,35088	-1,15717	45,35087	-1,15651	45,35128	-1,15711	45,35131	-1,15648
LO_33_23	45,04677	-1,19564	45,04667	-1,195	45,04633	-1,19566	45,04625	-1,19508
LO_33_22	45,03053	-1,1969	45,03049	-1,19634	45,03009	-1,19698	45,03006	-1,19641
LO_33_19	44,94278	-1,20809	44,94278	-1,2075	44,9423	-1,20813	44,94231	-1,2075
LO_40_32	44,20478	-1,29836	44,20476	-1,29778	44,20432	-1,29833	44,20433	-1,29776
LO_40_30	44,16604	-1,3062	44,16597	-1,30556	44,16561	-1,30635	44,16545	-1,30576
LO_40_29	44,15475	-1,15475	44,15479	-1,3067	44,15432	-1,3073	44,15434	-1,30667
LO_40_28	44,13713	-1,31161	44,13704	-1,31099	44,13672	-1,31181	44,13662	-1,3112
LO_40_26	44,10085	-1,32032	44,10071	-1,31969	44,10041	-1,32036	44,10027	-1,31974
LO_40_22	44,00604	-1,34763	44,00604	-1,34701	44,00562	-1,34787	44,00562	-1,34743
LO_40_09	43,68977	-1,43805	43,6897	-1,43742	43,68932	-1,43814	43,68926	-1,43753
LO_40_08	43,6702	-1,44022	43,67028	-1,43955	43,66973	-1,44017	43,66973	-1,43955
LO_40_07	43,61438	-1,46027	43,6143	-1,45965	43,61395	-1,46044	43,61387	-1,45983
LO_40_06	43,59125	-1,4759	43,59102	-1,47538	43,59087	-1,47623	43,59063	-1,47569

Tab. LXXII. Localisation des placettes repositionnées en début de saison 2019

Placettes	Coord NO Lat	Coord NO Long	Coord NE Lat	Coord NE Long	Coord SO Lat	Coord SO Long	Coord SE Lat	Coord SE Long
LO_33_16	44,897479	-1,214332	44,897961	-1,213623	44,897479	-1,214332	44,897479	-1,214332
LO_33_04	44,639852	-1,259694	44,639835	-1,259059	44,639506	-1,259887	44,639379	-1,259157

9.2.2 Prospection des placettes et comptages des individus

Le Lézard ocellé est une espèce dont le principal comportement observable est l'activité d'insolation. Cette espèce ectotherme a besoin de se chauffer au soleil afin de réguler sa température interne. La prospection du Lézard ocellé consiste en l'observation directe de l'espèce, mais également en la recherche de ses indices de présence (traces de pattes dans le sable et fèces caractéristiques), et de ses abris potentiels.

L'application du protocole type « POP Reptile » (élaboré au niveau national par un collège scientifique : SHF, MNHN, EPHE Montpellier, ONF, Lourdaï et Miaud 2016) (LOURDAÏ & MIAUD, 2016) permet une estimation fine de la présence ou de l'abondance du Lézard ocellé. Cette abondance peut être mise en relation avec des facteurs extérieurs (évolution des températures, etc.) et peut être comparée d'une année sur l'autre.

Il est préconisé d'attendre 10 minutes après l'arrivée de l'observateur sur la placette pour commencer l'observation effective et les relevés en cas de perturbations et/ou fuite des lézards présents à l'arrivée de l'observateur.

Les placettes ont une dimension de 50X50 mètres, elles sont visitées 3 fois entre avril et juin ce qui correspond à la période d'activité la plus importante de l'espèce, avec au minimum deux semaines d'intervalles entre chaque visite successive. Chaque observation doit se dérouler dans les meilleures conditions possibles pour maximiser la probabilité de détection, c'est-à-dire, une faible densité nuageuse, une température de l'air comprise entre 15 et 27 °C et un vent faible.

En début de saison, et en fonction de la météorologie, les relevés peuvent être réalisés toute la journée. Les horaires optimaux préconisés se situent généralement après 10h du matin en début de saison (mars à mai), et entre 9h30 et 11h ou entre 16h30 et 19h en fin de saison (juin à septembre).

La prospection se déroule en deux temps sur une période de 20 min (MALLARD, 2017b):

- Observation aux jumelles, durant les dix premières minutes, l'observateur recherche la présence d'un individu (observation directe). L'observateur ne rentre pas à l'intérieur de la placette il se contente d'en faire le tour afin d'obtenir différents angles d'observation.
- Recherche d'indices de présence (observation indirecte), durant les dix minutes restantes l'observateur entre dans la placette et recherche de manière aléatoire des traces, fèces ou mues laissées par un lézard ocellé (Fig. 160).



Fig. 160. Fèces (à gauche) et trace caractéristique d'adulte de Lézard ocellé dans le sable (à droite)

Ensuite, l'observateur remplit deux fiches de terrain. Sur la première qui indique les caractéristiques de la placette, l'observateur relève le nom de la placette, le faciès, le taux de recouvrement, le nombre d'abris et zones de thermorégulation potentiels (MALLARD, 2017b). Cette fiche permet d'expliquer les raisons de l'occupation de l'espèce, ce sont « les covariables de site » ajoutées dans les modèles d'occupation, celles-ci ne se modifient pas sur la saison de prospection. La seconde fiche terrain indique la période de prospection (date, horaire), présence ou l'absence de l'espèce, le nombre d'individu contactés, les observations indirectes ainsi que les conditions climatiques (nébulosité, température, humidité, vent). Sur cette fiche sont intégrées aussi les autres espèces de reptiles à titre d'information (MALLARD, 2017b). Ces variables permettent d'affiner la probabilité de détection de l'espèce, ce sont « les covariables d'échantillonnage » ajoutées dans les modèles d'occupation permettant d'expliquer la probabilité de détection. Celles-ci sont différentes à chaque passage pour chaque visite.

9.2.3 Noyaux de population et occupation le long du trait de côte

Les noyaux de population sont identifiés en calculant l'indice d'observation qui correspond à la somme des contacts directs et indirects divisés par le nombre de passages. Cet indice est calculé pour chaque placette.

Les données d'observation pour les modèles d'occupation se présentent sous forme d'un tableau avec une placette par ligne et une colonne par visite. A l'intérieur du tableau, le système binaire est utilisé, 1 indique la détection de l'espèce et 0 indique sa non-détection. Il est important de bien nuancer les termes détection-non détection et présence-absence. En effet, ce n'est pas parce que l'espèce n'est pas détectée qu'elle est absente car la probabilité de détection est imparfaite, d'où la préférence de l'utilisation des termes « détection » et « non-détection ».

L'occupation est analysée en premier lieu pour les données de 2019 en uni-saison puis sur les données de 2017–2018–2019 en multi-saison. Les modèles sont construits à partir de jeu de données binaires qui prennent en compte les observations directes et indirectes, telles que des traces, des crottes ou des mues qui indiquent la présence de l'espèce. Toutes les analyses sont réalisées avec le package *unmarked* sous R.

Le modèle sur les données de 2019 est réalisé en prenant en compte trois covariables d'échantillonnage, le vent, la nébulosité et la température de l'air ; et deux covariables de sites, le nombre de terriers de lapins et le nombre de structure en pierre ou en béton (blockhaus y compris). Ces covariables de site sont étudiées car les terriers offrent des cachettes au Lézard ocellé et les structures en pierre ou béton peuvent être des sites d'insolation et/ou des cachettes. Afin de simplifier la modélisation, seuls les effets additifs entre les covariables sont étudiés. Pas à pas, les différents modèles sont construits et comparés. Après la sélection des meilleurs modèles dont le delta AIC est inférieur ou égal à 4, un test d'ajustement est réalisé avec 500 simulations. Une p-value non significative indique que le modèle est ajusté et un c-hat proche de 1 indique qu'il n'y a pas de sur-dispersion des données et que le modèle est bel et bien ajusté. Si plusieurs modèles sont ajustés, il est possible de faire de la modélisation d'ensemble avec le package *AICmodavg* mais cette méthode n'a pas encore été mise en œuvre. Ainsi, le meilleur modèle sélectionné sur AIC et sur les tests d'ajustement sera utilisé pour quantifier la probabilité d'occupation et la probabilité de détection.

Pour la modélisation multi-saison, seules les covariables d'échantillonnage nébulosité et visite sont homogènes sur les trois années de suivi. Concernant les covariables de site, elles sont considérées fixes entre les saisons, celles obtenues en 2019 sont retenues pour cette analyse. De la même façon que pour l'analyse uni-saison, les modèles sont construits au fur et à mesure afin de limiter le nombre de modèles à construire. Dans cette même logique, seuls les effets additifs des variables sont testés. Un test d'ajustement est également réalisé pour définir le modèle le plus ajusté parmi les meilleurs modèles sélectionnés. Enfin, les paramètres sont estimés, les probabilités de détection, d'occupation, de colonisation et d'extinction.

9.2.4 Détermination des niches thermiques réalisée et fondamentale

Les niches thermiques réalisées et fondamentales sont mesurées par un protocole mis en place en 2018 par Frank D'AMICO et réalisé par les différents observateurs qui effectuent les suivis de l'espèce (D'AMICO, 2018).

Dès lors qu'un individu est observé, qu'il soit sur une placette ou hors placette, l'observateur tente de s'approcher au maximum pour prendre 5 mesures de température sur le corps du lézard. S'il a fui, il prend ces 5 mesures sur la zone où le lézard se chauffait, très rapidement après son départ afin de faire l'hypothèse que la température mesurée soit la température corporelle de l'individu (D'AMICO, 2018). Ensuite, il décrit un cercle de 50 centimètres de rayon autour de l'individu et prend 5 mesures de températures, ces mesures correspondent à la niche réalisée. Enfin, il décrit un cercle de 5 mètres de rayon et prend 10 mesures de température, ces mesures correspondent à la niche fondamentale (D'AMICO, 2018). Toutes les mesures de température sont réalisées avec un thermomètre infrarouge. Cette méthode présente l'avantage d'être non invasive et plutôt fiable (BARROSO *et al.*, 2016).

Ces données permettront de comparer les niches réalisées et les niches fondamentales par un test de comparaison de moyenne. Pour que la puissance soit assez élevée, il est nécessaire de réaliser ce protocole sur 64 individus au minimum (D'AMICO, 2018). Les jeux de données comparés sont les moyennes des 5 mesures de niche réalisée et les moyennes des 10 mesures de niche fondamentale

pour chaque individu. Pour le moment, seulement 33 individus ont fait l'objet de ce protocole. Les températures des niches sont également comparées aux moyennes des températures corporelles.

9.2.5 Préférences thermiques du Lézard ocellé

Les températures corporelles permettent de définir quelles sont les préférences thermiques du Lézard ocellé. En effet, la représentation en fréquence des températures corporelles mesurées pourrait permettre de définir une gamme de température corporelle préférée. La température préférée est la température à laquelle les coûts de thermorégulation sont minimaux (HERTZ *et al.*, 1993). Pour l'estimer, les individus sont placés dans un vivarium avec un gradient de température et leurs températures corporelles sont mesurées au cloaque à intervalle de temps régulier, en général toutes les heures sur une journée complète. En définissant T_{pref} comme la médiane de la distribution des températures corporelles mesurées (BAUWENS *et al.*, 1995), il est possible de la déterminer pour la population de Lézard ocellé du littoral aquitain. De cette façon, il est également possible d'estimer la fenêtre de température préférée (PTR) avec les quantiles 25% et 75% pour obtenir le PTR50 et les quantiles 10% et 90% pour obtenir le PTR80 (BAUWENS *et al.*, 1995 ; GVOZDIK, 2002). La moyenne des cinq températures par individu sera également mise en relation avec la température de l'air mesurée au moment de l'observation.

9.2.6 Prise en main des outils de modélisation corrélative

La modélisation corrélative se réalise selon plusieurs étapes : (i) l'identification des prédicteurs, (ii) le choix de l'échelle spatio-temporelle, (iii) le choix de la méthode, (iv) la calibration du modèle, (v) l'évaluation du modèle et enfin (vi) la projection spatiale (GUISAN *et al.*, 2017). Récemment développé, le package biomod2 permet de toutes les réaliser. Anciennement, le package biomod était utilisé (THUILLER *et al.*, 2009). Toutes les étapes sont décrites ci-après.

(i) Identification des prédicteurs

Lister l'ensemble des variables environnementales qui nous semblent pertinentes pour expliquer la répartition de notre espèce d'étude.

(ii) Choix de l'échelle spatio-temporelle

Il s'agit de réfléchir à la disponibilité des variables environnementales, aux échelles auxquelles elles sont disponibles en se référant aux data-bases existantes et à nos propres données. Dans un second, il faut se questionner sur le choix de l'échelle des données environnementales mais aussi naturalistes (FELDMEIER *et al.*, 2018). L'échelle spatiale de ces données doit être en accord avec les caractéristiques de l'espèce, notamment avec ses capacités de dispersion. Également, la variabilité des données environnementales et des extrêmes est importante à considérer d'où le choix d'une échelle adaptée (HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; KRITICOS & LERICHE, 2010 ; FELDMEIER *et al.*, 2018). Ensuite, il s'agit de réfléchir au plan d'échantillonnage mise en place pour la collecte des données d'occurrence et à son accord avec le modèle que l'on souhaite produire. Enfin, il est intéressant de se questionner sur l'auto-corrélation spatiale, la pseudo-réplication, les biais d'échantillonnage et la précision des données naturalistes. Il est primordial de choisir une résolution écologique et statistique adaptée.

(iii) Choix de la méthode

Seules les méthodes d'enveloppe climatique n'utilisent que des données de présence, BIOCLIM par exemple (FELDMEIER *et al.*, 2018). Les autres méthodes ont besoin de données de présence et d'absence et génèrent des données de pseudo-absence si ce n'est pas le cas. Il existe des méthodes de régressions

qui font des liens entre la variable réponse et les prédicteurs : GLM, GAM, MARS et des méthodes de classification et machine learning qui font de la classification : MDA et ANN. Mais aussi, des méthodes dites "boosting and bagging" qui font de la classification selon un optimum local par ré-échantillonnage et qui réduisent ainsi l'over-fitting et améliorent la qualité des prédictions : RF, GBM et CTA. Enfin, la méthode MaxEnt estime la distribution de probabilité qui représente au mieux les données ; cette méthode a tendance à over-fitter les projections.

Ces différentes méthodes sont régulièrement comparées entre elles (ELITH *et al.*, 2006b ; HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; HAO *et al.*, 2019). Les papiers comparatifs indiquent l'importance de tester plusieurs fois le modèle et ses erreurs de projection (ELITH *et al.*, 2006b). Il est également souvent proposé de combiner plusieurs modèles corrélatifs entre eux pour obtenir un modèle d'ensemble et diminuer ainsi les incertitudes de chacun (HEIKKINEN *et al.*, 2006). Dans la méthode cross-validation, l'AUC est calculé sur l'étape d'évaluation, réalisée sur le jeu de données restants après l'utilisation d'une première partie pour calibrer le modèle. Dans la méthode model-averaging, les prédictions et les incertitudes des modèles peuvent être agrégées dans un modèle moyen. Ce modèle est construit soit par une moyenne simple soit par une moyenne pondérée par le poids des modèles et l'AUC est calculé. En comparant les AUC, il est possible de déterminer quelle méthode semble la plus adaptée à notre jeu de données. Dans la littérature, les GAM sont largement utilisés (ASTRUC *et al.*, 2018 ; DAY *et al.*, 2018 ; FELDMIEIER *et al.*, 2018), mais aussi les GLM (FELDMIEIER *et al.*, 2018), le random forest (DAY *et al.*, 2018) et MaxEnt (FELDMIEIER *et al.*, 2018 ; BYEON *et al.*, 2018).

(iv) Calibration du modèle

En premier lieu, nous effectuons la sélection des variables environnementales *via* le tableau d'importance des variables, les courbes de réponses et leurs corrélations entre elles, tout en gardant en tête leur pertinence avec l'écologie de l'espèce. Nous choisissons les variables les plus importantes, les plus explicatives et les moins corrélées entre elles pour réaliser le modèle avec celles-ci seulement. Différents jeux de variables environnementales pourront conduire à des résultats différents qu'il peut être pertinent de discuter ensemble (FELDMIEIER *et al.*, 2018). Puis, nous réalisons les modèles avec différents jeux de paramètres et identifions ceux qui permettent le meilleur pouvoir explicatif.

(v) Évaluation du modèle

L'évaluation du modèle commence par le rappel des objectifs du modèle, puis vient le choix de la mesure d'accord entre l'observé et le prédit puis celui de la méthode de validation du modèle final utilisé. Pour effectuer la comparaison « observé – prédit », il est préférable de lancer le modèle obtenu sur des données indépendantes ou semi-indépendantes de celles utilisées pour calibrer le modèle. Nous réalisons alors une évaluation interne si elles sont une part du jeu de données initial ou une évaluation externe si elles résultent d'un échantillonnage sur une autre partie de la niche. Différentes métriques existent pour évaluer les modèles, l'AUC, la TSS et le Kappa de Cohen. L'AUC représente l'aire sous la courbe de réponse, il varie entre 0,5 et 1 et est considéré bon lorsqu'il est au-dessus de 0,7. La TSS permet de grouper la sensibilité et la spécificité du modèle, elle est comprise entre 0 et 1, considérée bonne à partir de 0,4 (GUILLON, 2012). Le kappa de Cohen est un test d'accord non paramétrique qui mesure le degré de concordance entre deux propositions par rapport au hasard. Cette troisième métrique est plus rarement utilisée. D'autres métriques sont disponibles mais sont encore moins utilisées, le coefficient de corrélation biséries ou les métriques AVI, MPA, CVI et Index de Boyce pour les données de présence uniquement.

(vi) Projection spatiale

Enfin, après avoir établi le modèle d'ensemble à partir des modèles sélectionnés, nous pouvons effectuer les projections de la répartition. L'interprétation des sorties des modèles corrélatifs doit toujours se faire avec prudence car il y a de nombreuses sources d'incertitude sur les variables climatiques, les techniques de modélisation, les seuils qui permettent de définir le passage de la probabilité de présence calculée par les modèles à la binarité présence-absence sur les cartes (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009).

En collaboration étroite avec Michaël GUILLON, Florèn HUGON a débuté la modélisation corrélative du Lézard ocellé en Nouvelle-Aquitaine. A l'aide du livre de Guisan *et al.* 2017, en lançant les scripts proposés, les différentes fonctions de biomod2 ont été comprises petit à petit. Dans un objectif de compréhension, la répartition du Lézard ocellé en France a été modélisée à partir des données d'observation disponibles sur GBIF et des données environnementales disponibles sous WorldClim à la résolution de 10 minutes. Les projections ont été réalisées sous le modèle BCC CSM1-1 RCP 4.5. La modélisation d'ensemble a été effectuée à partir de quatre algorithmes, un GAM, un GLM, un GBM et un RF.

9.2.7 Mesure des températures opérantes et statistiques descriptives associées

Les températures opérantes sont mesurées par une sonde placée dans un tube en PVC imitant le lézard afin de mesurer un proxy de la température corporelle du lézard. Un tube est placé sur un site d'insolation, un autre en refuge, enfoui sous une quinzaine de centimètres de sable. Le dispositif est installé depuis 2017 sur quatre placettes, la placette n° 04 à Tarnos (LO4004), celle de Contis (LO4026), celle de Carcans (LO3324) et celle de Montalivet (LO3338). Ces quatre placettes s'étendent le long du littoral aquitain ce qui permet l'étude de l'effet du gradient nord-sud. Selon les placettes et les années, les sondes effectuent des mesures toutes les 10 à 30 minutes.

Sur chacune de ces placettes, sauf à Tarnos où la station est sur la placette LO4002, une station météorologique mesure la température de l'air et l'humidité relative toutes les heures à 1 m10-1m50 et à 20-50 centimètres du sol. Les stations météorologiques à 1m50 ont été installées en avril 2017 et les stations météorologiques à 20 centimètres ont été installées en juin 2018. Le déploiement des sondes plus proches du sol a été réalisé afin de mesurer les conditions météorologiques que pourraient ressentir les espèces vivant au sol comme le Lézard ocellé. Les différences de température et d'humidité relatives des sondes à 20 centimètres et à 1 mètre seront étudiées en utilisant des tests de comparaison de moyenne sur la période du 24 juillet au 24 septembre pour les sites de Contis, Carcans et Montalivet. Le déploiement des sondes est détaillé dans le Tab. LXXIII.

Tab. LXXIII. Déploiement des sondes biomimétiques et des stations météorologiques enregistreuses de la température et de l'humidité relative pour l'étude écophysiological du Lézard ocellé

(HR-T = humidité relative et température de l'air à 1 mètre, HR-T-bas = idem HR-T à 20 centimètres, TeSup et Telnf = températures opérantes en insolation et en refuge)

	Data, Localité, Id sonde	Mise en place, pas de temps
Tarnos	TeSup et Telnf, L04004, 43,560874 ; -1,497497	Annuelle depuis 2015, 15 min // 30 min à partir du 16 octobre 2019
	HR-T, L04002, 10957016	Novembre 2016, 1 heure
	HR-T-bas, L04002, 20323826	Juin 2018, 1 heure
Contis	TeSup et Telnf, L04026, 44,10067 ; -1,31969	2018, 10 min // 2019, 15 min // Annuelle à partir du 16 octobre 2019, 30 min
	HR-T, L04026, 20106507	Avril 2017, 1 heure
	HR-T-bas, L04026, 20323820	Juin 2018, 1 heure
Carcans	TeSup et Telnf, L03324, 45,07447 ; -1,19126	2018, 10 minutes // 2019, 15 min // Annuelle à partir de 2020, 30 min
	HR-T, L03324, 10953474 puis 10957022	Novembre 2016, 1 heure
	HR-T-bas, L03324, 20323834	Avril 2018, 1 heure
Montalivet	TeSup et Telnf, L03338, 45,35106 ; -1,15682	2018, 10 minutes // 2019, 15 min // Annuelle à partir de 2020, 30 min
	HR-T, L03338, 20114878	Avril 2017, 1 heure
	HR-T-bas, L0338, 20323807	Avril 2018, 1 heure

En 2018, les températures opérantes sont mesurées toutes les dix minutes par deux sondes biomimétiques sur chaque site d'étude, Tarnos, Contis, Carcans et Montalivet. Les sondes de Montalivet et Carcans sont posées le 07 juin et la sonde de Contis est retirée le 01 octobre. Ainsi, la période d'étude commune des séries des températures opérantes s'étend du 08 juin au 30 septembre 2018. La représentation des séries de températures opérantes et le calcul de statistiques descriptives permet l'étude de la variabilité spatiale. Les statistiques calculées sont l'étendue, les quartiles, les quantiles 0,025 et 0,975, l'écart type et la moyenne.

9.2.8 Calcul des temps de restriction, relation $Hr=f(T_{max}-T_{pref})$

Le modèle de Sinervo permet de calculer les temps de restriction journaliers. Cette année, il a été utilisé dans sa version initiale de 2010, dénommée méthode un seuil par Gunderson et al. (2015). Ainsi, le temps de restriction est défini dès que la température corporelle des individus est au-dessus de T_{pref} . Concrètement, pour chaque intervalle de temps de 10 ou 15 minutes, la température opérante d'insolation, notée TeSup est comparée à T_{pref} . Dès lors que TeSup est supérieure à T_{pref} , les 10 ou 15 minutes sont définies en tant que temps de restriction. Ces comparaisons sont effectuées pour chaque journée afin d'obtenir par somme le temps de restriction journalier Hr.

Pour effectuer ce calcul, il faut d'abord définir T_{pref} . Une recherche bibliographique sur Google Scholar avec les termes « preferred temperature », « CTmin », « CTmax », « PTR », « Tsel », « T_{pref} », « preferred thermal range » a permis d'obtenir cinq articles qui ont été étudiés les préférences thermiques de cette espèce (BUSASK & VISNAW, 1989 ; FERRI-YAÑEZ, 2007 ; FEI et al., 2008 ; MATEO, 2011 ; CHABANIER, 2013). Seulement deux de ces articles quantifient T_{pref} comme la température moyenne à laquelle les individus sont actifs, elle serait égale à 30,4°C d'après l'étude de Mateo et al. (2011) et à 31,6°C d'après l'étude de Ferri-Yanez (2007). Cette grandeur est encore peu étudiée dans la littérature pour le Lézard ocellé et semble varier entre les études. Au cours du protocole de caractérisation de la

niche thermique, les températures corporelles des individus sont mesurées. La médiane de ces températures sera utilisée en tant que température préférée.

Les résultats des différents sites d'étude pourraient suggérer l'importance de la prise en compte de la variabilité spatiale à fine échelle, c'est pourquoi quatre sites sont suivis. Initialement, le modèle de Sinervo *et al.* (2010) ne permet pas d'inclure la variabilité des T_{eSup} . En effet, il considère une valeur moyenne mensuelle sur un site étudié pour calculer une valeur de temps de restriction et établir la persistance ou l'extinction. Or, la variabilité des températures joue un rôle clé dans la réponse des organismes au changement climatique et sur leurs performances (VASSEUR *et al.*, 2014 ; BUCKLEY & HUEY, 2016 ; HERRANDO-PÉREZ *et al.*, 2019).

Les valeurs de temps de restriction journaliers ont été calculées sur la période du 24 juillet au 30 septembre 2018. Ces temps sont calculés sur la durée de la journée seulement puisque le Lézard ocellé est strictement diurne. Les relations linéaires $Hr=f(T_{max}-T_{pref})$ ont été modélisées pour chaque site, T_{max} étant la température de l'air maximale journalière mesurée à 20 centimètres du sol. Cette température était disponible sur tous les sites seulement à partir du 24 juillet d'où l'étude des temps de restriction à partir de cette date-là. Initialement, il était prévu de travailler avec les températures de l'air mesurées à 1 mètre mais les données pour le site de Tarnos n'étaient disponibles que jusqu'au 30 juillet et les données de Contis étaient manquantes du 18 juin au 24 juillet.

9.3 Résultats

9.3.1 Observations directes des modifications d'habitats et de structure des placettes

En premier résultat de suivi, il convient de faire état des déplacements de placettes de comptage survenus au cours des 3 années de suivis (2017–2019).

Les déplacements de placettes se justifient par le fait que l'objectif de l'étude est d'étudier les réponses de l'espèce face aux pressions météorologiques : il est donc important que l'habitat reste favorable chaque année. Cependant, comme le milieu dunaire est peu stable face aux aléas climatiques, il a été décidé de déplacer les placettes de quelques mètres lorsque celles-ci se trouvaient modifiées morphologiquement d'une année à l'autre. La disparition d'une placette est aussi envisageable si l'habitat original a disparu sur une distance importante autour du centroïde de la placette. Les données historiques de toutes les placettes d'une saison à une autre sont prises en compte.

Ainsi pour la première année de suivi (2017), les placettes venaient du réseau élaboré lors du programme 2008–2012. Très peu d'entre elles avaient été déplacées par manque de connaissances du contexte local et des mouvements des habitats qu'il y avait pu avoir durant ce laps de temps de 5 ans.

Lors de la deuxième année (2018), un réajustement non négligeable s'est imposé d'une part suite à la connaissance acquise du terrain en 2017 et d'autre part suite à des intempéries violentes survenues durant l'hiver 2017–2018, induisant de fortes modifications d'habitats sur 17 placettes (Fig. 161).



Fig. 161. Photographies du recul de la dune blanche dans l'hiver 2017-2018 sur placette LO_33_24 en Gironde (à gauche) et sur placette LO_40_11 dans les Landes (à droite)

En 2019, pour la 3^{ème} année de suivi, peu d'incidents hivernaux ont été rapportés, seulement 2 placettes ont été décalées légèrement de leur coordonnées d'origine afin de retrouver un contexte favorable à l'observation du Lézard ocellé (Tab. LXXII).

9.3.2 Répartition des noyaux de population

Les trois années d'observation (2017, 2018 et 2019) permettent d'apporter un état de référence de la situation du Lézard ocellé sur le littoral aquitain.

La variation de l'indice d'abondance ou indice d'observation (indice observation = nombre observations / nombre de passages) apporte une information sur les tendances évolutives des populations suivies sur plusieurs années et pointe du doigt les événements annuels qui justifieraient une baisse d'observations certaines années puis une hausse d'observations l'année suivante. A ce jour, il est possible de comparer les indices d'observations obtenus sur les 79 placettes de suivi du Lézard ocellé en milieu dunaire entre 2017 et 2019. Il est ainsi possible de visualiser la dynamique des noyaux d'abondance depuis 2017 sur les deux départements aquitains (Fig. 162-Fig. 163). Cela permet d'avoir une vision rapide des secteurs avec les plus grandes observations ainsi que la variation interannuelle.

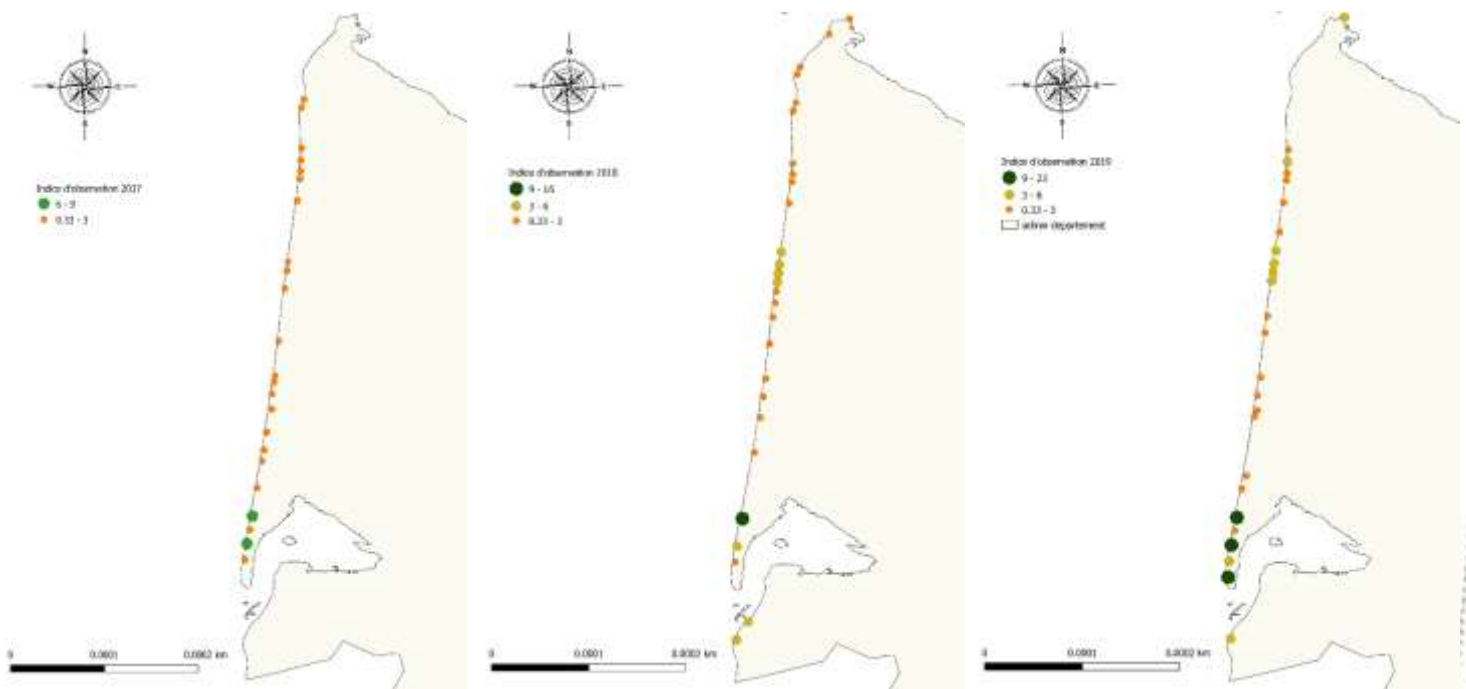


Fig. 162. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard ocellé en milieu dunaire, partie girondine, entre 2017 et 2019

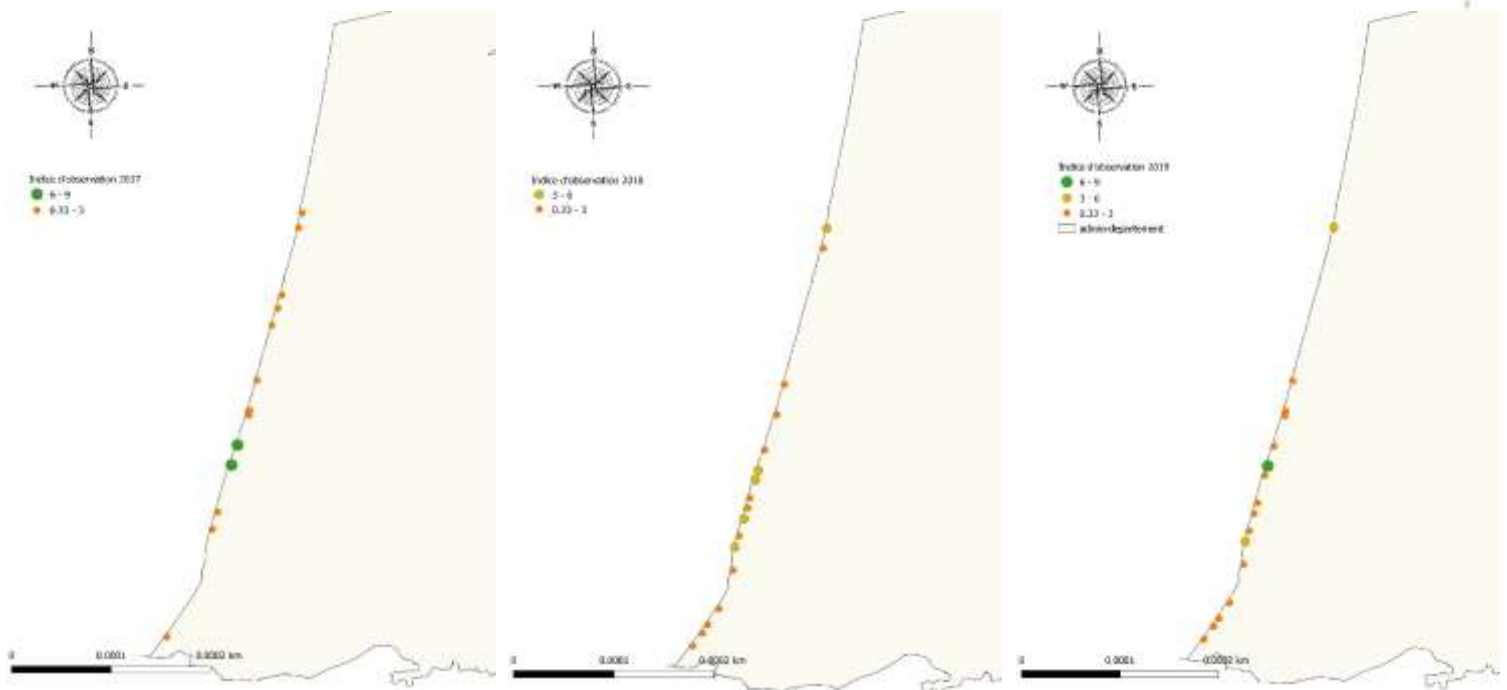


Fig. 163. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard ocellé en milieu dunaire, partie landaise, entre 2017 et 2019

En Gironde, on constate que les noyaux phares, détectés en 2017, ne se sont pas déplacés au cours des 3 années mais les indices d'observations ont nettement augmenté. De plus, depuis 2018, il est constaté une progression de l'indice d'observation situé au nord du département (Fig. 162).

Dans les Landes, on constate une augmentation des zones de présence au sud du département. En 2018, le nombre de contacts avec l'espèce était plus conséquent sur la zone de Soustons qu'en 2019. Aucun phénomène climatique direct n'explique pour autant cette diminution. Il est possible que les conditions de détection fussent plus favorables lors des passages d'observation en 2018. Cependant la découverte de nouveaux sites de présence est réalisée en 2019, ces observations pourraient être dues à une expansion de la population. Par contre, l'absence d'observation au nord des Landes est inquiétante depuis 2017. Aucune observation n'a été réalisée sur les communes de Lit-et-Mix et Contis-les-bains, ce qui pourrait sous-entendre une discontinuité des populations nord et sud. En local sur Mimizan, une augmentation de l'indice d'observation est observée en 2019 (Fig. 163). Pour résumer, les noyaux essentiels le long du littoral aquitain sont ceux situés au Cap ferret (33), à Carcans (33) et à Soustons (40), ils ne semblent pas s'être déplacés depuis 2017.

Les moyennes d'indices d'observations (Fig. 164) montrent que sur les 3 années les indices d'observations ont augmenté. L'écart observé entre 2018 et 2017 ne peut pas provenir d'une colonisation ou d'une augmentation de l'abondance soudaine, la période est trop courte. Cette progression est donc en partie due à de meilleures conditions de détection de l'espèce en 2018 et en 2019. De plus, le nombre d'observations a augmenté en 2019 sur des zones déjà connues en 2018, cette information est donc un bon présage pour l'abondance de l'espèce sur les secteurs comportant semble-t-il de bonnes populations stables.

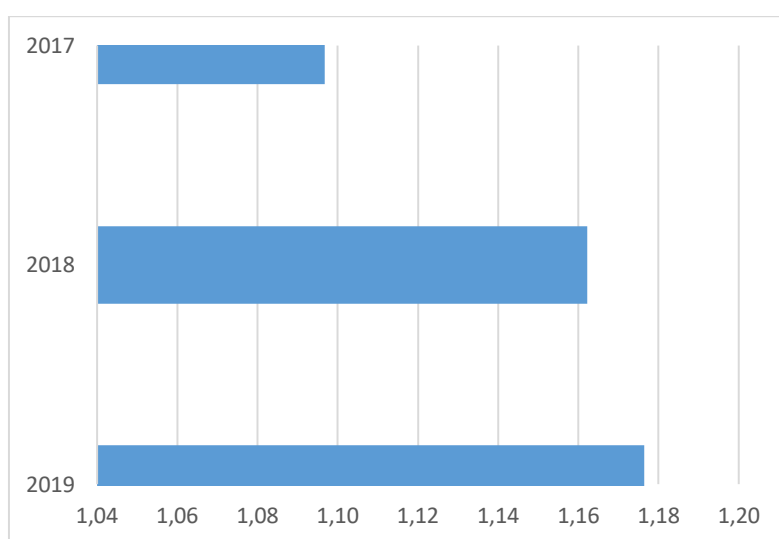


Fig. 164. Comparaison des moyennes d'indices d'observations entre 2017, 2018 et 2019

En parallèle, si l'on se fie aux observations directes de lézards ocellés, il semble que quelles que soient les années, les contacts établis (directs ou indirects) soient faibles (Fig. 165). C'est pourquoi il est important de prendre en compte les indices d'observations afin de ne pas sous-estimer la répartition de l'espèce.

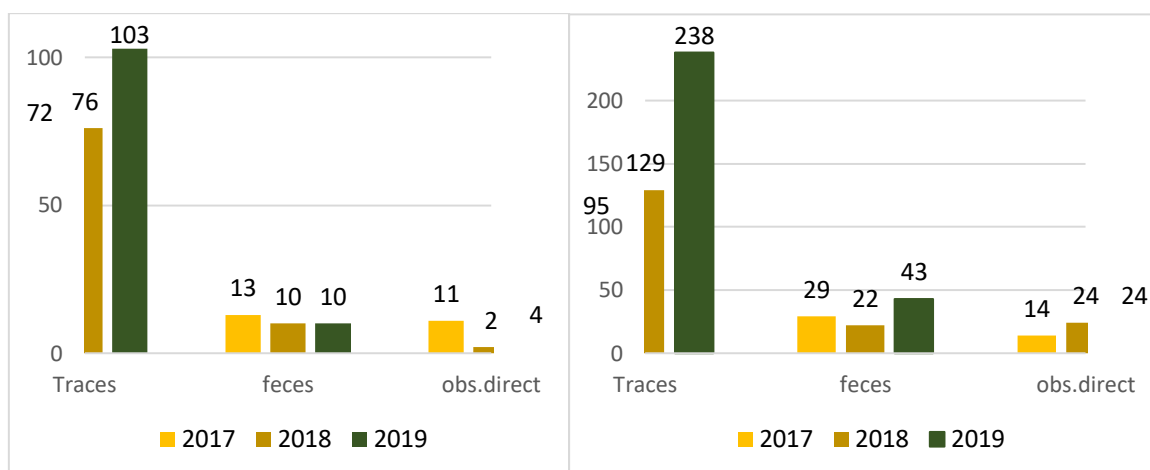


Fig. 165. Comparaison du nombre d'observations directes et indirectes cumulées entre 2017, 2018 et 2019, en Gironde (à gauche) et dans les Landes (à droite)

Les graphiques ci-dessus montrent qu'il existe une progression positive en Gironde : il y a eu plus d'indices de présence effectués depuis 2018, ce qui pourrait montrer une augmentation de la population ou une amélioration de la détectabilité de l'espèce. Cela peut être également engendré par le réajustement des placettes par déplacements légers vers les zones les plus favorables en 2018.

Le nombre d'observations directes a presque doublé entre 2017 et 2019. Il est important de préciser que sur les 24 individus observés en 2018, 12 ont été vus le même jour sur un même site. En 2019, le nombre maximal d'observations réalisé sur un même site est de 3 ; les 24 individus contactés en 2019 sont donc plus représentatifs de la distribution des populations sur le littoral.

A l'inverse, dans les Landes, on observe une nette diminution des observations directes depuis 2017. Bien que le nombre d'observations indirectes ait augmenté en 2018 et 2019. Il semblerait que les lézards ocellés soient plus difficiles à observer lors de cette dernière année et sur ces secteurs landais.

Au vu des indices d'observations réalisés sur les 3 années, il semblerait que la Gironde soit plus attractive pour le Lézard ocellé ou bien la détection y est plus aisée. Dans les Landes certaines placettes sont plus près des villes et des routes, moins sauvages que celles positionnées en Gironde, les corridors en sont diminués. Il est possible que l'artificialisation de la côte et le dérangement des activités touristiques soient des obstacles à l'expansion de l'espèce. En revanche, les événements climatiques hivernaux semblent toucher plus fortement les côtes girondines. Les amplitudes thermiques jour-nuit sont également à étudier afin d'apporter des pistes d'explication sur l'activité biologique des individus sur certains spots d'observations et par conséquent sur leur détectabilité mais aussi sur leur résilience face à ces perturbations climatiques.

9.3.3 Modélisation de l'occupation

Pour la modélisation de 2019, les premiers modèles testés sont ceux qui considèrent l'occupation constante. Pour la probabilité de détection, les effets des différentes covariables sont testés et c'est le modèle prenant en compte les effets visites et nébulosité qui semble le meilleur avec un AIC de 257,08. Ensuite, les modèles avec la probabilité de détection constante sont testés, le modèle prenant en compte les deux covariables de sites semble être le meilleur avec un AIC de 260,29. Puis, les meilleurs modèles de la première étape sont construits avec les meilleurs de la seconde étape. Au total, 24 modèles sont construits, les meilleurs, dont le delta AIC est inférieur à 4 sont indiqués dans le Tab. LXXIV Les tests d'ajustement sont menés sur les meilleurs modèles sélectionnés et semblent indiquer

que le modèle $p(\text{visite}+\text{nuage}) \text{psi}(\text{terriers})$ serait le plus ajusté car c'est celui dont le $c\text{-hat}$ est le plus proche de 1. Ainsi, selon les sites, la probabilité d'occupation varie de 0,405 à 1,000 avec respectivement un intervalle de confiance de 0,272 à 0,553 et de 0,186 à 1,000. La probabilité de détection est estimée pour chaque visite et pour chaque site et varie de 0,231 à 0,819 avec respectivement un intervalle de confiance de 0,103 à 0,440 et de 0,653 à 0,916.

Tab. LXXIV. Modèles d'occupation uni-saison pour 2019

Modèle	AIC	Δ AIC	$p\text{-value}$	$c\text{-hat}$
$p(\text{visite}+\text{nuage}) \text{psi}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$	246,15	0,00	0,646	0,63
$p(\text{visite}) \text{psi}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$	246,83	0,68	0,740	0,53
$p(\text{visite}+\text{vent}+\text{nuage}) \text{psi}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$	248,00	1,85	0,632	0,61
$p(\text{visite}+\text{vent}) \text{psi}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$	248,83	2,68	0,730	0,48
$p(\text{visite}+\text{nuage}) \text{psi}(\text{terriers})$	249,94	3,79	0,582	0,70

Pour la modélisation multi-saison, les premiers modèles testés sont ceux avec une colonisation et une extinction constante au cours du temps. Le meilleur modèle retenu est celui qui prend en compte les covariables visite et nuage sur la probabilité de détection avec un AIC de 795,59. Le second lot de modèle permet l'étude des covariables de site sur les probabilités de colonisation. Le meilleur modèle est toujours celui qui considère seulement des covariables pour la probabilité de détection. Il est suivi par celui qui considère un effet des éléments en pierre et en béton sur la probabilité de colonisation. Le troisième lot de modèles permet l'étude des covariables de site sur les probabilités d'extinction. Le meilleur modèle est celui qui considère que la probabilité d'extinction est liée aux éléments en pierre et en béton ainsi qu'à la présence de terriers. Enfin, les derniers modèles testés permettent l'étude des effets des covariables sur les probabilités de colonisation et d'extinction. Au total, 22 modèles ont été construits. Les meilleurs ont fait l'objet de tests d'ajustement, les résultats sont reportés dans le Tab. LXXV. Les deux meilleurs modèles sont très proches, nous conserverons le premier, $p(\text{visite}+\text{nuage}) \text{psi}(\cdot) \text{gam}(\cdot) \text{eps}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$ pour les estimations. Ainsi, la probabilité d'occupation est de 0,644 avec un intervalle de confiance de 0,468 à 0,788. La probabilité de détection diffère selon les sites, selon les visites et selon les saisons et varie de 0,190 à 0,850 avec respectivement un intervalle de confiance de 0,093 à 0,350 et de 0,711 à 0,929. La probabilité de colonisation est de 0,259 avec un intervalle de confiance de 0,133 à 0,443. Enfin, la probabilité d'extinction varie selon les sites entre 0 et 0,407 avec un intervalle de confiance de 0,267 et 0,564.

Tab. LXXV. Modèles d'occupation multi-saison pour 2017-18-19 V=vent, N=nuage, terriers=terriers de lapin, piebetblo=éléments en pierre, béton et blockhaus

Modèle	AIC	Δ AIC	$p\text{-value}$	$c\text{-hat}$
$p(V+N) \text{psi}(\cdot) \text{gam}(\cdot) \text{eps}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$	780,98	0,00	0,64	0,8
$p(V+N) \text{psi}(\cdot) \text{gam}(\cdot) \text{eps}(\text{terriers})$	781,13	0,15	0,674	0,78
$p(V+N) \text{psi}(\cdot) \text{gam}(\text{terriers}+\text{piebetblo}) \text{eps}(\text{terriers})$	783,92	2,94	0,68	0,78
$p(V+N) \text{psi}(\cdot) \text{gam}(\text{terriers}) \text{eps}(\text{terriers}+\text{piebetblo})$	784,10	3,12	0,612	0,82
$p(V+N) \text{psi}(\cdot) \text{gam}(\text{terriers}) \text{eps}(\text{terriers})$	784,18	3,20	0,648	0,81

9.3.4 Définition de la niche thermique du Léopard ocellé

La normalité des moyennes des niches réalisées et des niches fondamentales a été vérifiée avec les graphiques quantiles. Le test d'égalité des variances renseigne une $p\text{-value}$ de 0,6583 qui permet de ne pas rejeter l'hypothèse de l'égalité des variances. Ainsi, le test de Student peut être réalisé. Ce test

est réalisé sur des données dites appariées puisque les températures sont associées à chaque individu, cela est indiqué avec l'argument `paired = TRUE`. La p-value de 0,2472 indique qu'il n'y aurait pas de différence significative entre la niche réalisée et la niche fondamentale. La moyenne des différences est de -1,02 degrés avec un intervalle de confiance de -2,77 à 0,74. Les moyennes des températures corporelles ont été également comparées aux niches réalisée et fondamentale avec un test de Student. Les données respectaient l'hypothèse de la normalité et les tests d'égalité des variances ne réfutaient pas l'hypothèse nulle. Les tests ont également été réalisés avec l'argument `paired = TRUE`. Le premier test qui évalue l'égalité des températures entre la niche réalisée et la température corporelle indique une p-value significative de 0,0216. La moyenne des différences est de -1,95 degrés avec un intervalle de confiance de -3,59 à -0,31. Le second test, vis à vis de la niche fondamentale indique une p-value non significative de 0,4225. La moyenne des différences est de -0,97 degrés et l'intervalle de confiance de -3,41 à 1.47 (Fig. 166).

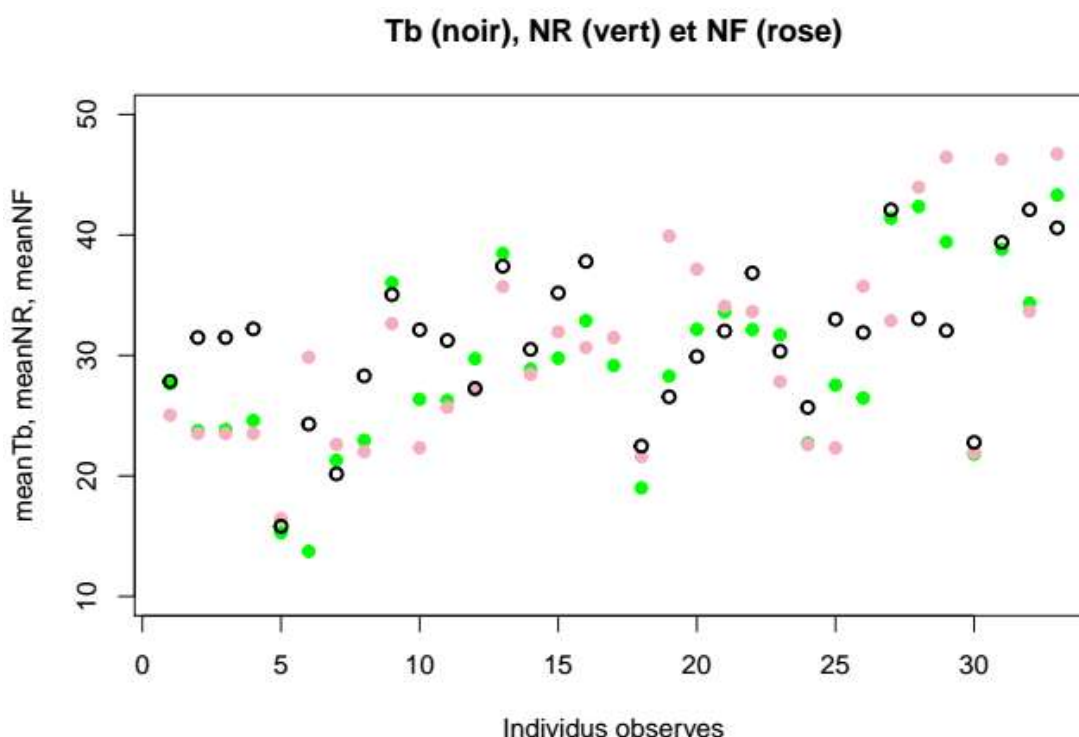


Fig. 166. Moyennes de la température corporelle Tb (noir), de la niche réalisée NR (vert) et de la niche fondamentale NF (rose) pour chacun des 33 individus observés

9.3.5 Préférences thermiques du Lézard ocellé

Le pic d'observation de Lézard ocellé est obtenu lorsque la température corporelle est comprise entre 29 et 33 degrés (Fig. 1). La moyenne est de 30,22°C, la médiane est de 30,90°C. Le PTR50 définit par les quartiles 25% et 75% est [25,85 ; 33,95°C] et le PTR80 définit par les quantiles 10% et 90% est [21,10 ; 38,86]. La relation entre la température corporelle moyenne de chaque individu et la température de l'air mesurée à 20 centimètres du sol peut être modélisée de manière linéaire par l'équation $Tb(\text{moyenne}) = 0.9077 * T_{\text{air}} + 8.4168$ (Fig. 167). Cette relation indique que la température corporelle des individus est toujours supérieure à celle de l'air, au moins sur la gamme de température de l'air de 15 à 35 degrés.

Distribution des températures corporelles du lézard ocellé

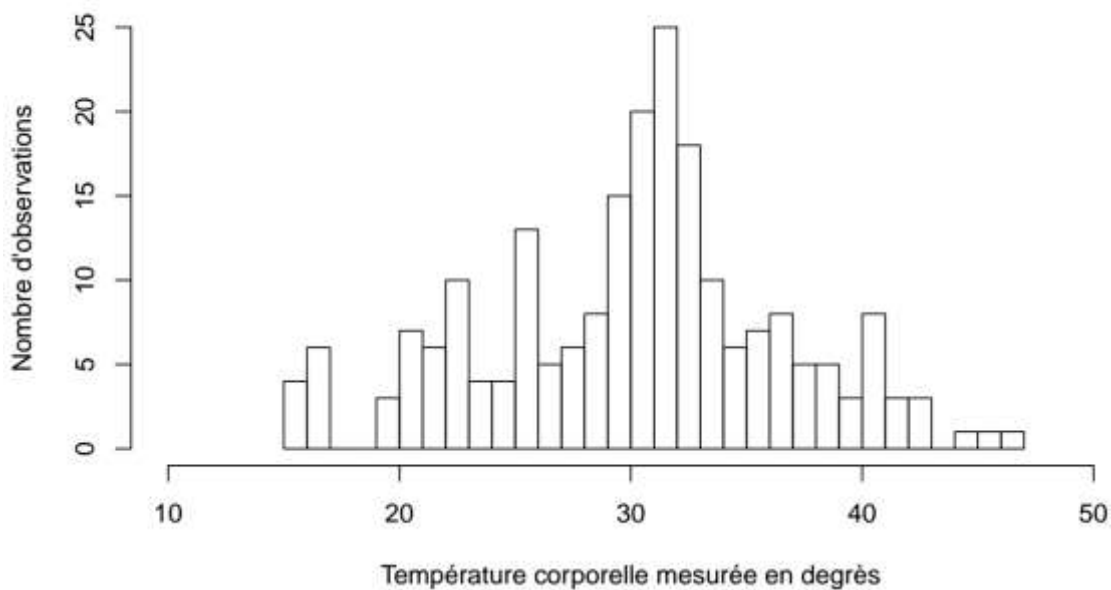


Fig. 1. Températures corporelles des lézards ocellés observés

Relation entre la température corporelle et la température de l'air

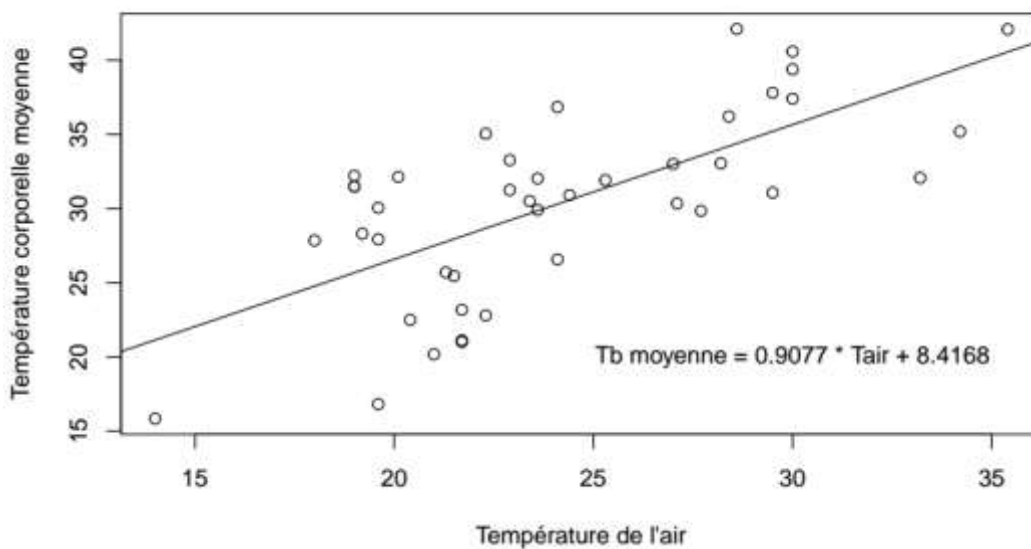


Fig. 167. Relation linéaire entre la température corporelle moyenne et la température de l'air

9.3.6 Ébauche de la modélisation corrélative de la répartition

Lors de cette modélisation, nous avons suivi les indications du livre de Guisan et *al.* (2017), en particulier celle du chapitre 19.1. Premièrement, les données GBIF pour la France ont été extraites. Au 05 juillet 2019, 3064 observations étaient enregistrées sur cette base de données. Pour les données environnementales, les données des 19 variables disponibles sous Worldclim (WORDCLIM, 2019) sont téléchargées pour le temps actuel et futur puis extraites uniquement pour la France. Les corrélations entre les variables environnementales sont déterminées par une analyse en composante principale. Celles qui semblent les plus explicatives et les moins corrélées entre elles sont retenues. Ainsi, les variables suivantes ont été sélectionnées, bio1 = moyenne annuelle des températures, bio4 = l'écart type des températures saisonnières, bio18 = les précipitations au cours du trimestre le plus chaud, bio9 = les températures du trimestre le plus sec et bio16 = les températures du trimestre le plus humide.

Ensuite, les données sont formatées à l'aide de la fonction *BIOMOD_FormatingData*. Dans cette fonction, il est indiqué entre autres, les données d'occurrence, les variables environnementales et les coordonnées XY des occurrences. Elle permet aussi de générer des jeux de données de pseudo-absence lorsque les jeux de données n'ont que des données de présence. Les pseudo-absences sont réparties aléatoirement sur l'aire étudiée. Puis, les différents modèles sont réalisés en utilisant la fonction *BIOMOD_Modeling*. Cette fonction permet d'indiquer quels modèles sont construits, quel pourcentage du jeu de données est utilisé pour calibrer le modèle (l'autre partie étant utilisée pour l'évaluation du modèle) et combien de réplicas sont réalisés pour construire le modèle. Dans cet exemple de modélisation, les modèles GAM (modèle additif généralisé), GLM (modèle linéaire généralisé), RF (forêt aléatoire) et GBM (modèle par boosting) ont été utilisés, quatre cross validation ont été menés à partir de trois jeux de pseudo-absence ce qui a conduit à la construction de 48 modèles au total.

Vient ensuite l'étape d'évaluation des modèles à l'aide de la fonction *get_evaluations* qui calcule les scores Kappa de Cohen, TSS et ROC pour chaque modèle. La fonction *models_scores_graph* permet ensuite de sélectionner les meilleurs modèles sur ces critères. Dans ce cas d'étude, le meilleur modèle est celui obtenu par la méthode des forêts aléatoires, il n'y a de différences ni selon les réplicats, ni selon les jeux de pseudo-absence. L'importance des variables peut être évaluée avec la fonction *get_variables_importance* mais les courbes de réponse sont également de très bons outils, on les obtient avec la fonction *biomod2::response.plot2* (Fig. 168). Sur chaque graphique, 12 courbes de réponses sont représentées, pour les 4 réplicats et les 3 jeux de données de pseudo-absence. Ces courbes représentent la probabilité de présence en fonction du gradient de la variable étudiée. Ainsi, par exemple, une courbe horizontale montre que la variable n'est pas explicative de la présence de l'espèce. La variable bio4 qui représente la saisonnalité des températures semble très explicative quelles que soient les méthodes. En revanche, les autres variables ne semblent pas permettre d'expliquer la présence ou l'absence de l'espèce.

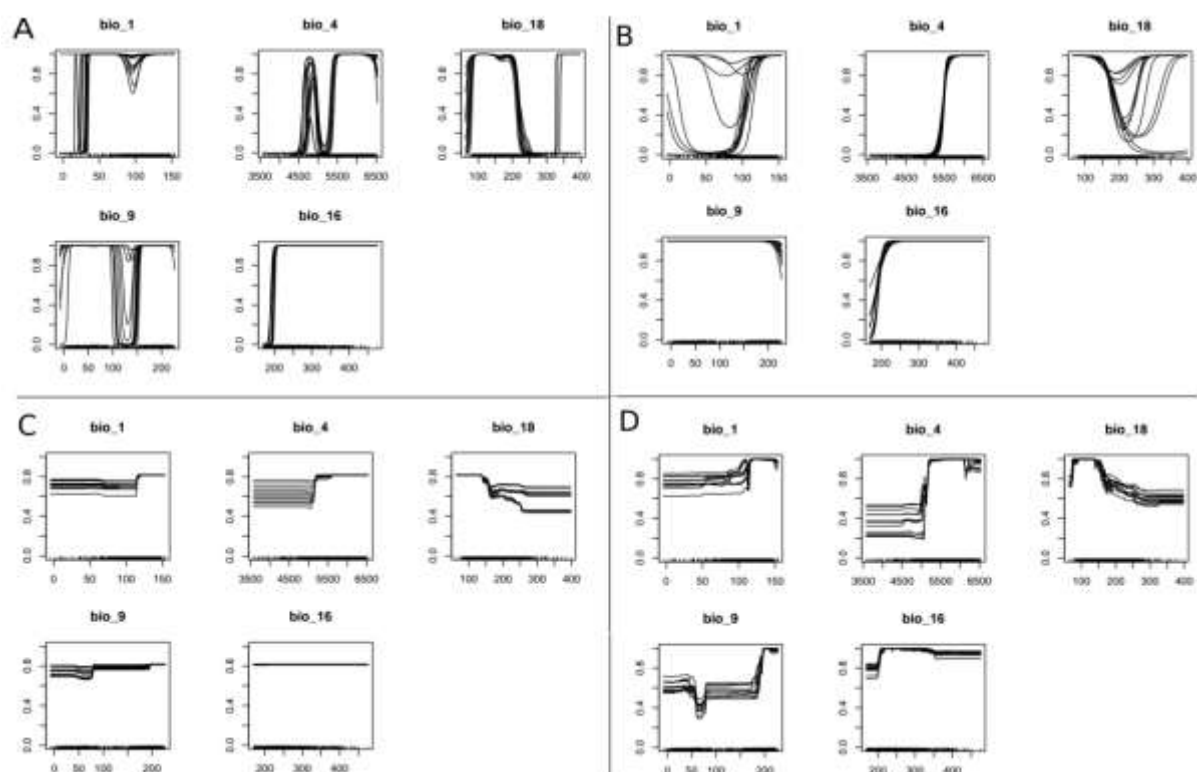


Fig. 168. Courbes de réponses des cinq variables sélectionnées pour les quatre algorithmes utilisés, probabilité de présence en fonction du gradient de chaque variable étudiée, pour les quatre modélisations GAM (A), GLM (B), GBM (C) et RF (D)

La modélisation d'ensemble est réalisée à partir de tous les modèles ayant une TSS supérieure ou égale à 0,8 avec la fonction *BIOMOD_EnsembleModeling*. La méthode moyenne pondérée semble être la meilleure, c'est donc celle qui est sélectionnée pour réaliser les projections. Le cadre de la projection dans le présent et le futur est réalisé avec la fonction *BIOMOD_Projection* dans laquelle il est indiqué les modèles, les données environnementales et le nom du projet. Ensuite, les projections d'ensemble dans le présent et le futur sont réalisées avec la fonction *BIOMOD_EnsembleForecasting*.

Enfin, la fonction *get_predictions* permet d'obtenir des projections de la répartition que l'on peut présenter sous forme graphique (Fig. 169). La probabilité de présence est représentée sur l'échelle 0-1000, les zones vertes indiquent une colonisation prochaine dans les terres de Nouvelle-Aquitaine et en Midi Pyrénées Languedoc-Roussillon à l'horizon 2050 sous le scénario BCC CSM1, RCP 4.5.

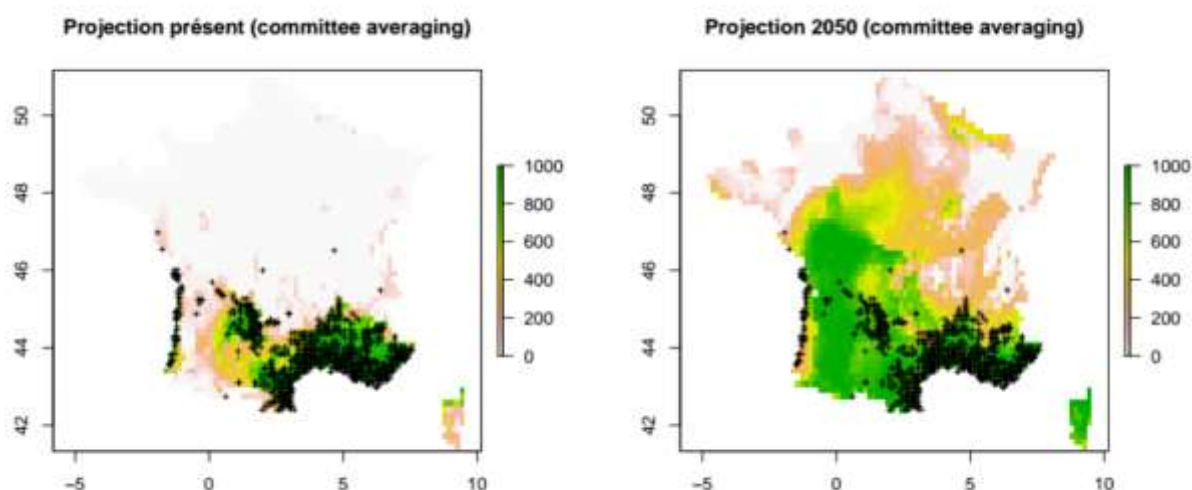


Fig. 169. Projections présent et future à l'horizon 2050 de la répartition du Lézard ocellé en France. Les croix noires représentent les points d'observation.

9.3.7 Variabilité spatiale des températures opérantes

Quels que soient les sites, nous observons l'alternance jour nuit qui définit une saisonnalité sur 24h (Fig. 170). Les températures mesurées au refuge présentent une variabilité très inférieure à celle mesurée en insolation. Jusqu'à mi-juillet, les températures semblent particulièrement élevées sur le site de Contis.

Le calcul des étendues montre que quel que soit le site d'étude, les températures mesurées en refuge sont dans la gamme des températures mesurées en insolation. Les maximums et les minimums des séries TeSup pour Contis et Montalivet sont très différents de ceux des séries TeInf. Les moyennes et les médianes sont similaires sur les TeInf mais ce n'est pas le cas pour les TeSup où la moyenne est supérieure à la médiane, notamment pour Contis et Montalivet. Carcans semble être le site avec les températures opérantes les plus faibles alors que les moyennes des températures des trois autres sites semblent similaires et un peu plus élevées (Fig. 171).

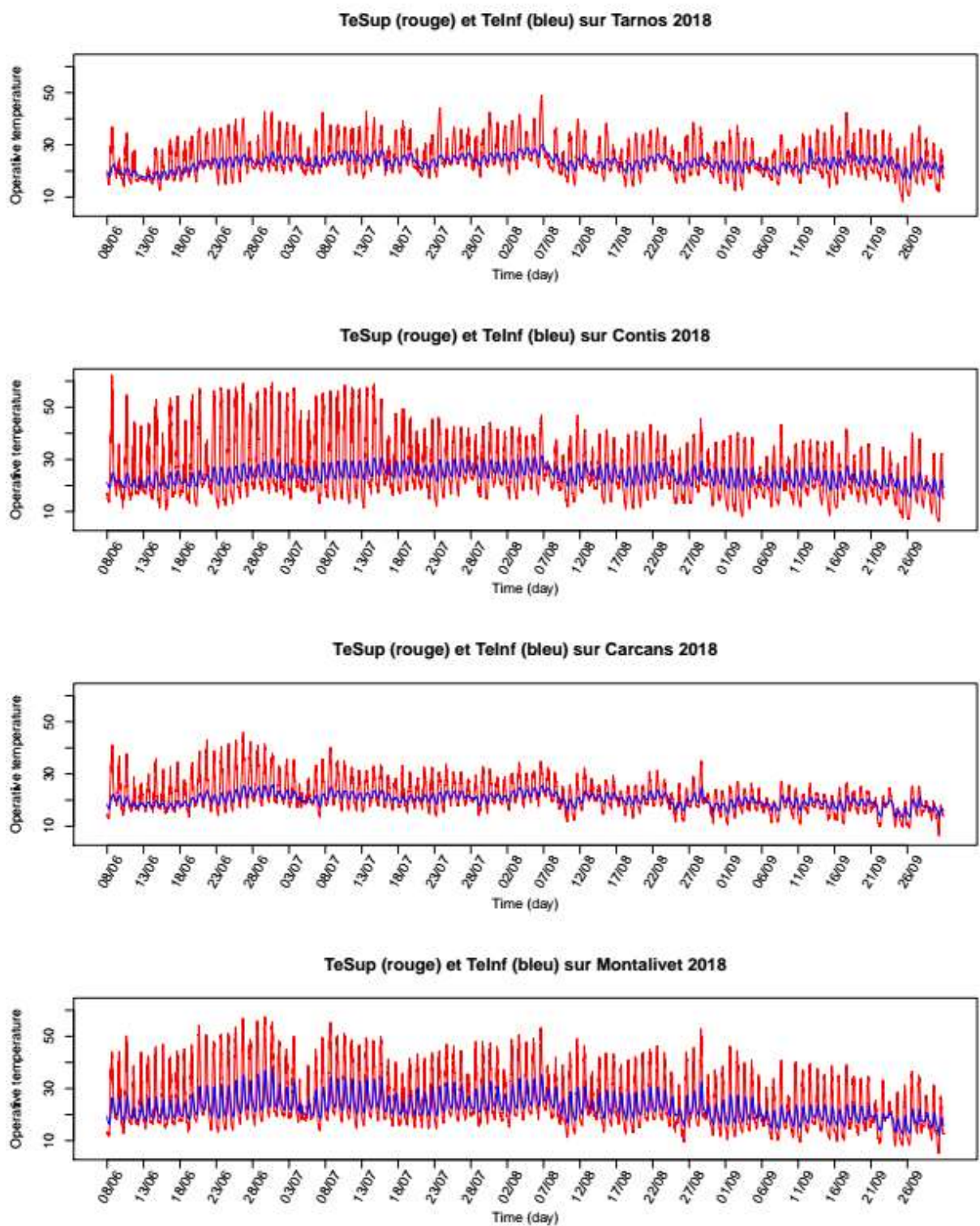


Fig. 170. Températures opérantes mesurées en 2018 sur les sites de Tarnos, Contis, Carcans et Montalivet

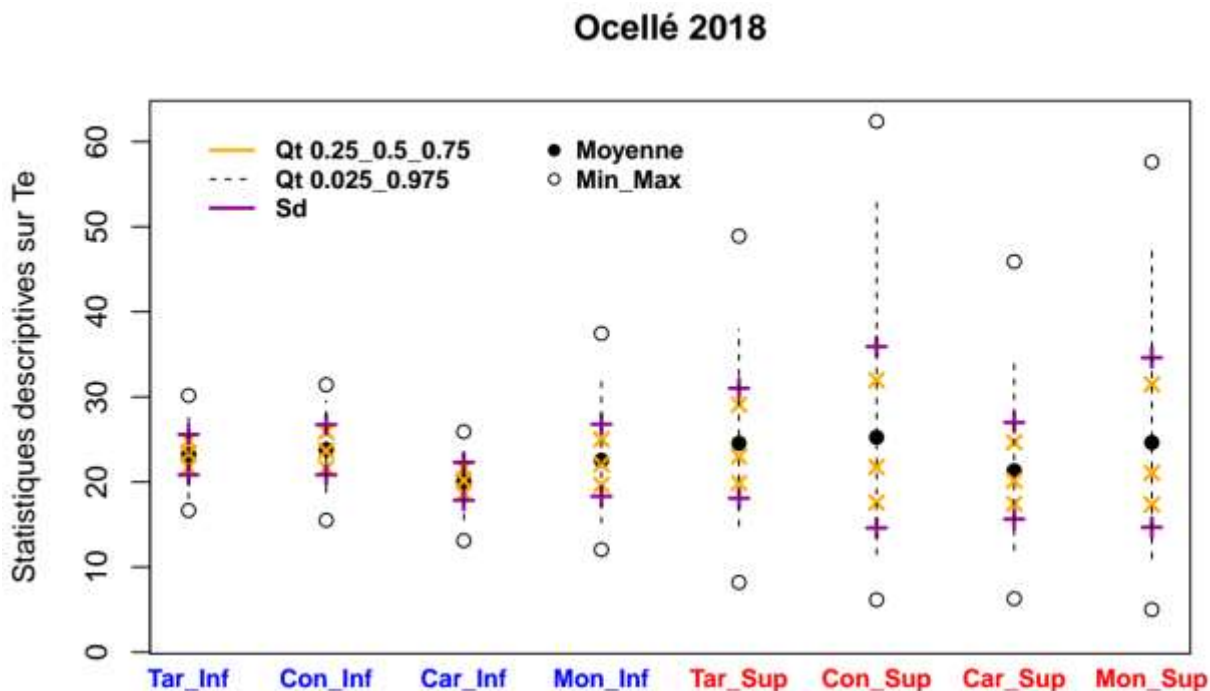


Fig. 171. Statistiques descriptives des températures opérantes mesurées en 2018

9.3.8 Temps de restriction en fonction de la température maximale de l'air mesurée à 20 centimètres du sol

Le lien linéaire $Hr = a(T_{max} - T_{pref}) + b$ montre que les équations obtenues diffèrent selon le site d'étude (Fig. 172).

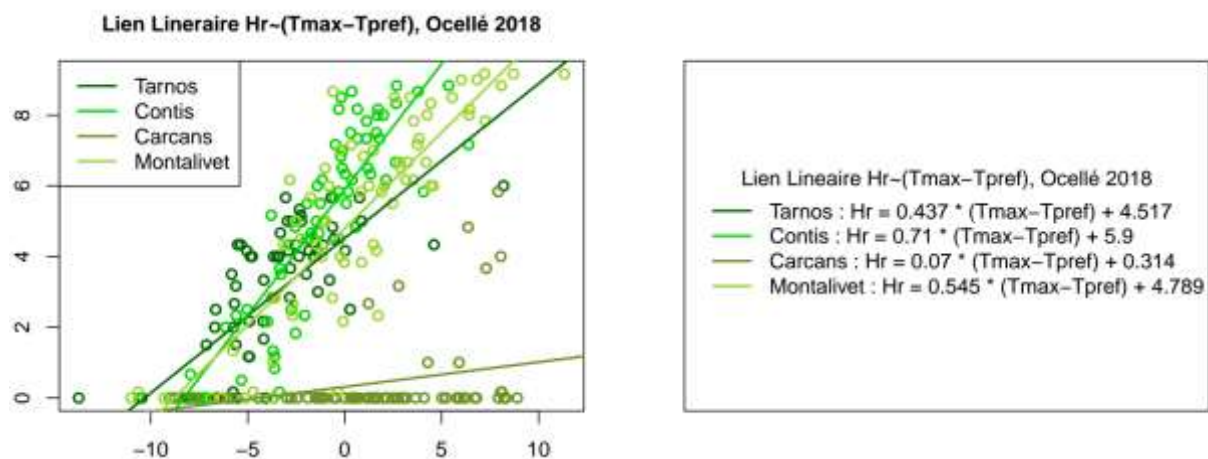


Fig. 172. Lien linéaire entre le temps de restriction et la température maximum de l'air mesurée à 20 centimètres du sol

La représentation des temps de restriction journaliers calculés pour chaque site, du 24 juillet au 30 septembre met une nouvelle fois en lumière les différences importantes qu'il existe entre les différents sites (Fig. 173). Les temps de restriction les plus courts sont ceux du site de Carcans où sur la grande majorité des journées, le temps de restriction est nul. Le site de Tarnos présente en moyenne 3,5 heures de restriction. Les sites avec les plus longs temps de restriction sont ceux de Contis et Montalivet avec une moyenne de 6 heures de restriction journalières.

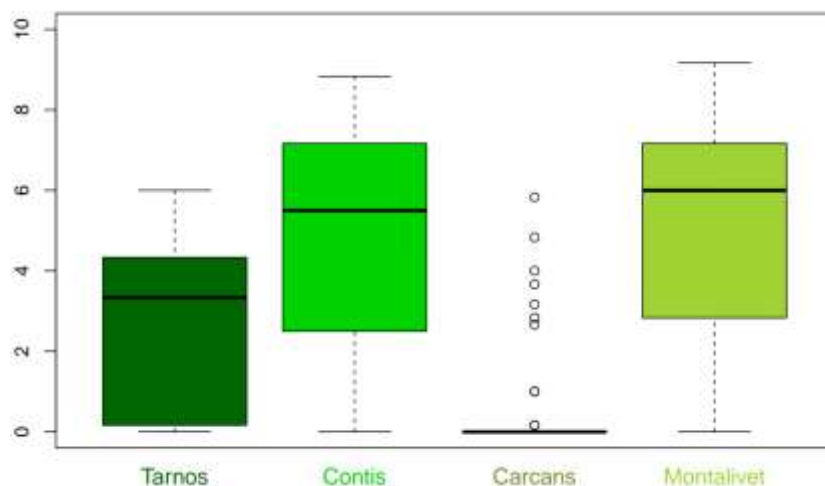


Fig. 173. Heures de restriction en fonction des sites d'étude

9.3.9 Conditions météorologiques à vingt centimètres et à un mètre du sol

Pour les températures, les tests statistiques uni-latéraux de Student, sous l'hypothèse alternative que les températures mesurées à 20 centimètres seraient plus chaudes sont tous les trois significatifs avec une p-value de $2,2 \cdot 10^{-16}$. Pour Contis, la moyenne des différences est de $0,31^\circ\text{C}$, pour Carcans de $6,65^\circ\text{C}$ et pour Montalivet de $1,52^\circ\text{C}$ (Fig. 174).

Pour l'humidité relative, les tests statistiques uni-latéraux de Student, sous l'hypothèse alternative que l'humidité relative serait plus élevée à 20 centimètres qu'à 1 mètre sont tous les trois non significatifs. Pour Contis, la moyenne des différences est de $-1,94\%$, pour Carcans de $-18,59\%$ et pour Montalivet de $-4,87\%$. Ces résultats signifient que l'humidité relative à 20 centimètres du sol n'est pas plus importante que celle à 1 mètre.

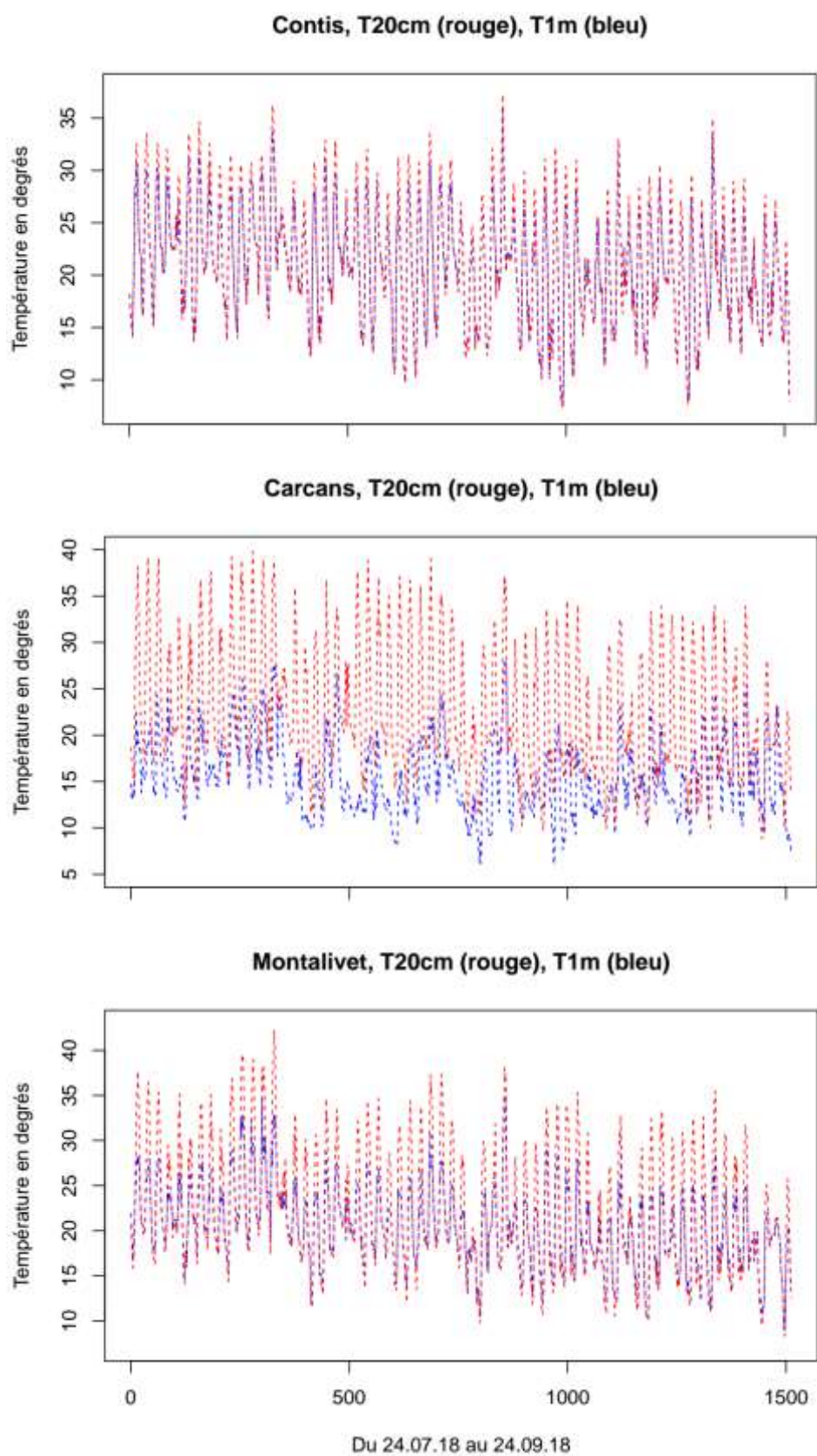


Fig. 174. Séries temporelles horaires des températures de l'air mesurées à 1 mètre et à 20 centimètres du sol

9.4 Discussion

9.4.1 Méthodologie d'observation et déplacements de placettes

Avoir positionné les placettes sur l'intégralité des faciès du cordon dunaire était primordial pour obtenir une gamme d'habitats dunaires potentiellement accueillants ou non pour le Lézard ocellé. Cette diversité permettra au fil du temps de valider des hypothèses portant sur l'écologie de l'espèce. De plus, la dune grise est un habitat vulnérable, sa disparition impose à l'espèce de s'adapter et d'utiliser d'autres habitats pour survivre. L'apparition du Lézard ocellé sur un habitat qui est dit défavorable permettrait de conclure à un changement écophysologique lié à une modification importante des paramètres climatiques comme la hausse des températures. Le fait de déplacer les placettes lorsque celles-ci ont été modifiées au niveau de leur structure végétale par les aléas climatiques implique une connaissance morphologique des différentes placettes originelles afin de replacer la placette sur le faciès similaire et de ne pas biaiser le protocole. Un premier passage « P0 » en amont de la saison d'activité et post saison hivernale (en mars par exemple), effectué par une seule et même personne au travers des années, permettra de vérifier l'état des placettes et de les déplacer si cela est nécessaire avant le suivi en tant que tel. Cette démarche permettrait d'étudier l'évolution des faciès et ainsi de pouvoir conclure à un lien de cause à effet de la chute d'observation avec la perte d'habitats favorables directement liée aux aléas climatiques.

L'autre réflexion étant la prise en compte du déplacement de ces placettes dans les traitements et analyses statistiques. Pour l'heure, une placette déplacée change de coordonnées GPS mais garde la même dénomination. Elle est censée contenir le même type d'habitat qu'à son origine au départ du programme. Mais les modélisations des aléas climatiques à venir amènent l'hypothèse d'une disparition totale de la dune blanche et de la dune grise par secteur littoral. Jusqu'à quand le déplacement raisonnable des placettes sera-t-il envisageable ? Ne pourrions-nous pas tester l'analyse de répartition de l'espèce en gardant en mémoire les placettes historiques et les déplacements annuels afin d'obtenir une cartographie dynamique de l'évolution du trait de côte et des populations de Lézard ocellé contiguës ? Voici deux des questions que nous allons traiter dans les prochaines années du programme.

9.4.2 Evolution des noyaux de populations de Lézard ocellé face aux changements climatiques annuels

Les résultats d'observation sur certains secteurs ne sont pas du tout représentatifs de la répartition de l'espèce. Par exemple depuis le début du suivi, aucun Lézard ocellé n'a été contacté sur les placettes de Tarnos alors qu'une population importante est présente dans le secteur. De nombreux individus sont contactés sur le chemin entre les placettes dunaires (présence d'abris type pierre, blockauss, etc. sur ce chemin). Ainsi, les lézards ocellés sont concentrés sur le chemin et moins présents sur la dune en elle-même, bien que l'habitat des placettes soit favorable. Pareillement, la pointe du Médoc en nord Gironde semble être une zone avec quasi aucune présence alors que des traces et individus ont été observés juste aux abords des placettes. Cela nous fait comprendre que dans le cadre d'une recherche sur la répartition de l'espèce, un échantillonnage strictement aléatoire n'est pas adapté étant donné que la présence de l'espèce elle-même n'est pas aléatoire. L'objectif premier du programme les Sentinelles du Climat n'est pas l'obtention d'une répartition de l'espèce la plus juste possible, mais plutôt l'étude de la dynamique des noyaux de population ; en cela l'échantillonnage et le protocole coïncident avec les objectifs. Cependant, dans l'idée de prendre en compte le maximum de stations de Lézard ocellé connues sur le littoral, il serait envisageable d'intégrer le noyau de

population présent à Tarnos et d'ajuster les placettes en pointe médocaine pour intégrer ces populations aux suivis et être plus proche de la réalité de présence.

Les trois premières années du programme sont significativement différentes niveau météorologie sur le milieu dunaire. Notamment, l'année 2017 ressort comme plus sèche que 2018 et 2019. Au vu des moyennes d'indices d'observations (io) qui prouvent une différence significative entre 2017 et les deux autres années, il semblerait que des conditions de sécheresse trop importantes nuiraient à l'observation de l'espèce. Il semblerait qu'en 2017 les individus étaient moins actifs et donc ont laissé moins de traces sur leurs passages. L'étude réalisée au Mexique par Sinervo et collaborateurs (SINERVO *et al.*, 2010) a montré que lors de fortes chaleurs les lézards étudiés ne pouvaient pas réaliser leurs activités journalières de risque d'atteindre la surchauffe et qu'ils se retiraient dans des abris frais pour éviter une exposition extérieure dangereuse. Il est possible qu'en 2017 les Lézards ocellés aient adopté ce comportement, contrairement à 2018, année plus fraîche et pluvieuse, et 2019, année intermédiaire, relativement sèche mais pas caniculaire au moment des suivis.

Malgré ces fluctuations d'indices d'observations interannuels, les noyaux de populations identifiés dès la première année de suivi persistent les années suivantes. Les 3 années de suivi ne permettent pas pour l'heure d'apporter de conclusion quant à la colonisation ou à l'inverse à la disparition de populations. Les intempéries de l'hiver 2017-2018 ayant modifié drastiquement plus d'une dizaine de placettes de suivi, n'ont pas pour autant coupé la continuité des habitats sur la dune, permettant probablement un glissement des populations de Lézard ocellé sur les habitats favorables en proximité directe. C'est sur ce phénomène de discontinuité écologique liée aux intempéries et aléas climatiques qu'une attention particulière sera portée ces prochaines années afin de suivre l'évolution des noyaux de populations de Lézard ocellé.

9.4.3 Répartition du Lézard ocellé face aux prédictions du BRGM — horizons 2050

Bien qu'il soit encore tôt pour démontrer l'existence d'une pression climatique sur le Lézard ocellé par les suivis naturalistes seuls, la menace du réchauffement climatique est bien présente. La prédiction de la montée du niveau des océans et l'augmentation des tempêtes accentuent le risque de la destruction d'habitat sur le relief littoral. La dernière actualisation du rapport de l'Observatoire Aquitain conclut à une hausse globale de ces valeurs et fait état de reculs moyens du trait de côte de 2,5 m/an en Gironde et de 1,7 m/an dans les Landes. Sur la côte sableuse (de la Pointe du Médoc à l'embouchure de l'Adour), l'érosion chronique ainsi estimée est de l'ordre en moyenne de 20 et 50 mètres respectivement pour les horizons 2025 et 2050 à laquelle s'ajoute un recul lié à un événement majeur en général de l'ordre de 20 mètres (BRGM, 2016). En comparant la carte des prédictions des zones d'érosion d'ici 2050 publiée par le BRGM avec celles des noyaux de population de Lézard ocellé identifiés lors des suivis Sentinelles du Climat, deux noyaux de population ressortent particulièrement et se trouvent alors situés sur une zone à fort risque d'érosion (Fig. 175).

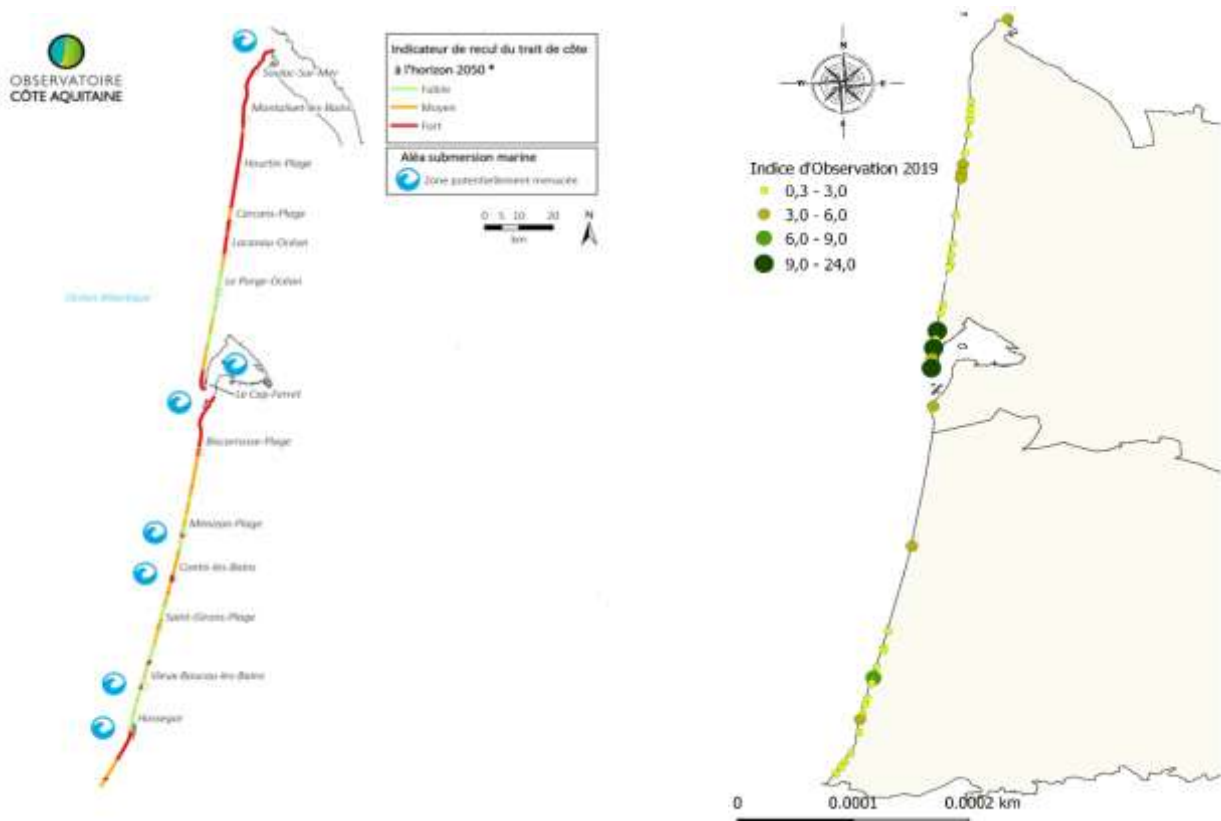


Fig. 175. Modélisation 2019 du risque d'érosion dunaire d'ici 2025-2050 par l'Observatoire du Littoral Aquitain (à gauche) et Distribution des noyaux de populations de Lézard ocellé en 2019 par les suivis Sentinelles du Climat (à droite)

Bien qu'il soit encore tôt pour démontrer l'existence d'une pression climatique sur le Lézard ocellé par les suivis naturalistes seuls, la menace du réchauffement climatique est belle et bien présente. Le site de Biscarrosse, au sud des Landes, ne rentre pas dans la zone d'étude mais le programme réalisé par Cistude Nature en 2011 avait mis en avant l'existence d'une forte population. Ce secteur est fortement concerné par les prédictions d'érosion à l'horizon 2050. De la même manière, le secteur de Lacanau en Gironde est aussi une zone à haut risque d'érosion : bien que les indices d'abondance ne soit pas excessifs en 2019, de nombreuses observations indirectes ont été relevées aux abords des placettes sur la dune ainsi qu'en frange forestière.

9.4.4 Perspectives de colonisation dans les terres — vers un suivi intra-côtier

Suite aux observations réalisées de Lézard ocellé en frange forestière depuis plusieurs années, il est envisagé de travailler en collaboration avec l'ONF et avec les gestionnaires de réserves naturelles en arrière-dune dans le but de réaliser un plan stratégique de protection de l'espèce, englobant des secteurs dans les terres à la potentialité d'accueil forte et après identification d'entrées et corridors possibles entre dune et terre.

Un premier travail serait d'accompagner les gestionnaires forestiers de l'ONF en mettant en place des coupes rases en arrière dune dans des secteurs identifiés à forte potentialité pour la colonisation de l'espèce.

Un second travail consiste en la recherche spécifique de l'espèce dans les terres sur des anciens reliquats dunaires tels que présents sur les abords des grands lacs médocains. Ce travail a été engagé dès cette année 2019 sur la Réserve naturelle nationale de Cousseau, suite à quelques observations ponctuelles mais régulières de lézards ocellés depuis 2017. Une placette de suivi ainsi qu'une station météorologique ont été mis en place en début de saison 2019. De nouvelles données d'observations se sont ajoutées aux abords de la Réserve, ouvrant vers la recherche des continuités écologiques et la compréhension du fonctionnement de ces populations sur des habitats similaires aux milieux dunaires mais non soumis aux aléas climatiques côtiers.

9.4.5 Modélisation de l'occupation

Le modèle sélectionné définit une probabilité d'occupation propre à chaque site qui varie de 0,405 à 1,000 et une probabilité de détection qui varie de 0,231 à 0,819. Ces premiers résultats montrent que la probabilité de détection est très imparfaite ce qui soulève l'importance de l'estimer pour ensuite modéliser correctement l'occupation sur les sites d'étude. Les analyses pour les données 2017 et 2018 ont été partiellement menées mais elles ne permettent pas en l'état d'effectuer des comparaisons. Il faudrait les ré-effectuer en utilisant la même méthodologie suivie pour les données de 2019. Cependant, les covariables de site et d'échantillonnage n'ont pas été relevées de la même façon. En 2017, le vent n'est pas mesuré, toutes les autres covariables sont mesurées. En 2018, les covariables d'échantillonnage sont mesurées mais la caractérisation des placettes n'est pas réalisée, nous n'avons donc pas de données concernant le nombre de terriers et les éléments en pierre et en béton.

Pour la modélisation multi-saison, le meilleur modèle considère une probabilité d'occupation de 0,644 et une probabilité de colonisation de 0,259 constantes. La probabilité d'extinction varie entre 0 et 0,407 ce qui suggère que certains sites se sont éteints et que d'autres ont été colonisés. La probabilité de détection varie beaucoup entre les sites, de 0,190 à 0,850 ce qui montre qu'il est important d'expliquer une part de sa variation via la prise en compte de covariables d'échantillonnage. Prochainement, cette modélisation devra être menée sur les placettes qui n'ont pas été déplacées depuis 2017 afin de mieux rendre compte de la dynamique d'occupation. Ceci permettra aussi de mieux valider l'hypothèse de l'habitat constant au cours des saisons.

Pour les deux types de modélisation, il faudra standardiser les covariables (FISKE & CHANDLER, 2019). Enfin, afin d'homogénéiser l'ensemble des analyses d'occupation et de proposer une modélisation cohérente avec les années précédentes, il serait intéressant que les observateurs qui effectueront les suivis et les analyses en 2020 et 2021 soient co-encadrés par Florèn HUGON.

9.4.6 Niche thermique du Lézard ocellé

Les résultats indiquent qu'il y a une différence significative de température entre la niche réalisée et la température corporelle du lézard, ceci pourrait indiquer que l'individu choisirait un endroit bien précis de la niche réalisée pour se chauffer. Il n'y a pas de différence significative entre la niche réalisée et la niche fondamentale, la niche réalisée serait donc un échantillon de la niche fondamentale. Enfin, il n'y a pas non plus de différence significative entre la température corporelle et la niche fondamentale ce qui indiquerait qu'il y aurait d'autres aires disponibles pour se chauffer dans la niche fondamentale. Ces résultats sont exploratoires et d'autres mesures seront nécessaires pour les valider. En effet, pour détecter un effet moyen $d=0,5^{\circ}\text{C}$ de différences de température, avec une puissance de 80% et un niveau de signification de 0,05, il faut effectuer ces mesures sur au moins 64 individus (D'AMICO, 2018). Dans cette première analyse, seuls 33 individus ont fait l'objet de mesures.

9.4.7 Préférences thermiques

Nos résultats indiquent que la température préférée des individus serait 30,90°C. Les travaux de Fei et al. 2008 montrent que la température préférée d'un individu mâle est de 31,6°C en faisant la moyenne des températures corporelles mesurées pendant cinq jours toutes les deux secondes. Également, l'article de Ferri-Yanez et al. publié en 2007 indique une température corporelle d'activité de 29,8°C. Ces références sont proches des résultats obtenus sur notre population d'étude (FERRI-YAÑEZ, 2007). Pour la population du Léopard ocellé du littoral aquitain, nos résultats indiquent que le PTR50 serait [25,85 ; 33,95] et le PTR80 serait [21,10 ; 38,86]. Une étude a déterminé des températures corporelles pour les individus actifs comprises entre 21,2 et 34,5°C, ce qui est proche des températures que nous avons mesurées. De plus, elle quantifie 98 % d'activité à 24°C et 85 % d'activité à 32°C (MATEO, 2011). La relation obtenue entre la température de l'air et la température corporelle permet de calculer la température corporelle associée à la température de l'air de 24°C qui semble permettre un taux d'activité des plus importants. La température corporelle correspondante est 30,20°C, elle est très similaire à la température préférée obtenue sur notre population d'étude. Cette étude indique aussi une température critique à 41,5°C. Pour la population du littoral aquitain, la plus importante température corporelle mesurée est 46,3°C. Une autre étude menée sur des populations espagnoles et françaises indique des températures corporelles comprises entre 15,6 et 42,0°C (BUSASK & VISNAW, 1989) ce qui est aussi en accord avec nos mesures. Enfin, une étude montre que la température de l'air et la température corporelle sont corrélées avec le coefficient 0,64 (FERRI-YAÑEZ, 2007). Dans notre étude, nous obtenons un coefficient similaire de 0,687 avec l'intervalle de confiance à 95% [0,485 ; 0,820]. Ces mesures, propres à la population du littoral aquitain, pourront permettre de définir une courbe de préférence thermique afin de moduler le calcul du temps d'activité et d'inactivité dans le modèle de Sinervo et al. (2010).

9.4.8 Modélisation corrélative de la répartition

La modélisation corrélative proposée ici est une approche pour mieux comprendre l'utilisation du package biomod 2, elle est donc grandement critiquable. Les courbes de réponses montrent que les variables environnementales choisies sont pour la plupart non-explicatives. Pour la prochaine modélisation, il faudra représenter les courbes de réponse et effectuer la sélection à partir de celles-ci. Cependant, malgré ce choix a priori inadéquat, la modélisation d'ensemble semble proposer des projections plutôt réalistes. Il faut rester très prudent quant à l'utilisation de ces cartes car elles ne sont pas encore abouties et de nombreuses possibilités d'amélioration existent.

D'autres jeux de données pourront être utilisés, les données de présence recueillies pour la Nouvelle-Aquitaine fournies par Matthieu BERRONEAU de Cistude Nature ou les données de suivis des placettes. Sur ce deuxième jeu de données, il faudra être prudent quant à la définition des absences qui pourraient être des pseudo-absences liées à une détection faible de cette espèce très farouche. La sélection des variables environnementales sera aussi plus réfléchie en lien avec les caractéristiques de l'espèce et selon leurs disponibilités. Il s'agit de déterminer quelles variables environnementales sont pertinentes pour expliquer la répartition du Léopard ocellé et à quelle résolution spatiale et temporelle elles peuvent être explicatives. Différents jeux de données de variables environnementales sont disponibles, les données Safran de Météo France à la résolution spatiale 8km et à la résolution temporelle mensuelle, les données mensuelles Worldclim à la résolution 1km, ou encore les données Aurhely également mensuelles à la résolution 1km. Les données issues de Météo France, Safran ou Aurhely sont disponibles à l'échelle de la France alors que les autres sont disponibles à l'échelle mondiale. Ainsi, la plus grande part du travail pour réaliser la modélisation corrélative consiste à sélectionner des variables pertinentes, tant au niveau de leur résolution spatiale que de leur résolution

temporelle. Ceci sera mis en œuvre dès le début de l'année 2020 au cours de la thèse de Florèn HUGON en collaboration avec Michaël GUILLON.

9.4.9 Variabilité des températures opérantes

Les données de températures opérantes sont communes aux quatre sites du 08 juin au 30 septembre ce qui correspond à la période de reproduction et de post-reproduction. Les représentations des séries temporelles et le calcul des statistiques descriptives permettent tout d'abord de montrer la grande variabilité spatiale qu'il existe entre les sites d'étude. Elles mettent aussi en évidence le rôle tampon des refuges, les températures mesurées en refuge ont une variance très inférieure à celles mesurées en insolation. De plus, les différences entre les médianes et les moyennes sur les mesures en insolation traduisent une fréquence plus haute des températures chaudes en situation d'insolation, voire des extrêmes de températures chaudes. Ces analyses sont à approfondir et à compléter par d'autres méthodes pour quantifier les différences entre les séries et étudier leur significativité.

9.4.10 Variabilité du calcul des temps de restriction

Les analyses du lien $Hr=f(T_{max}-T_{pref})$ ont pu être réalisées seulement à partir du 24 juillet jusqu'au 30 septembre ce qui correspond à la période de post-reproduction uniquement. Le modèle de Sinervo (2011) étudie les temps de restriction d'activité sur la période de reproduction ainsi il faudra réfléchir à la pertinence de cette fonction vis à vis de la modélisation de la persistance de la population. Les relations linéaires obtenues pour chacun des sites sont très différentes. La pente des relations varie de 0,07 à 0,71 ce qui montre que le temps de restriction n'est pas forcément lié à la température maximum de l'air pour Carcans alors qu'il semble l'être fortement pour Contis, voire pour Tarnos et Montalivet où les coefficients sont respectivement de 0,437 et 0,545.

Si un gradient nord-sud des températures était présent et agissait sur le calcul des heures de restriction, il serait attendu que le temps de restriction augmente avec la latitude des sites, c'est à dire qu'il serait plus fort à Tarnos qu'à Contis qu'à Carcans et enfin qu'à Montalivet. Cette hypothèse ne semble pas être vérifiée puisque les temps de restriction les plus faibles sont à Carcans. Les heures de restriction journalières sont anecdotiques sur ce site, seuls 9 jours sur les 69 jours d'étude présentent des temps de restriction.

9.4.11 Mesures des conditions météorologiques

Les analyses des séries de température de l'air et d'humidité relative mesurées à 1 mètre et à 20 centimètres du sol permettent de montrer que les conditions météorologiques sont différentes. La température est plus importante à 20 centimètres qu'à 1 mètre ce qui pourrait s'expliquer par un vent plus faible proche du sol. L'humidité relative est plus importante à 1 mètre qu'à 20 centimètres. Pour l'étude d'espèce qui vit au niveau du sol comme le Lézard ocellé, les prises de mesure à 1 mètre ou à hauteur d'homme ne sont donc pas adaptées. Ceci suggère que les mesures de la vitesse du vent et de la température de l'air réalisées lors des suivis des placettes soient désormais faites à une hauteur au sol de 20 centimètres maximum et non plus à hauteur d'homme comme jusqu'à présent.

9.5 Conclusion

Les 3 premières années de suivi Sentinelles du Climat sur le Lézard ocellé en milieu dunaire apportent des informations concrètes sur l'existence de phénomènes climatiques intenses et assez localisés. Les modèles de prédictions corroborent les analyses et estimations faites à partir des suivis de terrain. Bien que pour l'heure les indices d'observations de l'espèce soient relativement stables mais faibles, l'impact de ces événements climatiques – érosion et submersion marine en hiver, températures excessives et sécheresse en été – se visualise directement par le changement de faciès de certaines placettes et par conséquent agit sur la dynamique des populations de Lézard ocellé inféodées. La modélisation de l'occupation en multi-saisons pour l'ensemble des années de suivis permettra également d'étayer les phénomènes de colonisation et d'extinction au cours du temps en les expliquant via l'intégration de covariables dans les modèles.

La poursuite du suivi et le développement d'axes de travail tels que sur les zones forestières en arrières dunes ou encore les reliquats dunaires autour des grands lacs médocains vont élargir la vision actuelle de la situation du Lézard ocellé à l'échelle de l'Aquitaine mais aussi sur des secteurs focus, mis en lumière par la présence d'un fort noyau de population ou au contraire par une faible densité voire absence d'observation directe.

Les premières analyses écophysiologiques montrent que le Lézard ocellé choisit au sein de la niche réalisée un endroit précis pour se chauffer. Ce comportement permet aux individus d'atteindre des températures leur permettant d'être performants métaboliquement. La température préférée de la population du littoral aquitain serait de 30,90°C et la gamme de température préférée de 21,10 à 38,86°C. Ces données permettent d'établir les préférences thermiques de l'espèce et seront prochainement intégrées dans la modélisation mécanistique de la répartition. En particulier, elles permettront de moduler le calcul du temps d'activité afin de définir l'extinction ou la persistance des populations sur les zones d'étude. Également, nous réfléchissons comment inclure la variabilité spatiale, détectée à présent sur les 4 sites d'étude et qui serait probablement dépendante de l'exposition et du vent.