

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

**Auteurs :** Frank D'Amico, Matthieu Berroneau, Florèn Hugon,

**Contributeurs :** Anthony Prévost de Harchies, Valentin Lasserre, Claire Caldier, Loreyna Grégoire

### Résumé :

Au cours de son cycle biologique (œuf-têtard-adulte), *Rana pyrenaica* exploite différents milieux et affronte des changements importants liés de façon directe ou indirecte aux changements climatiques.

Températures locales et densités des têtards sont suivies sur 5 torrents de la vallée d'Aspe (400 m) et du pays basque (1000 m d'altitude). Collectées depuis 2002, les données de comptage de têtards sont traitées par modèle hiérarchique à N-mélange. Les contraintes sanitaires de l'année 2020 ont contrarié la mise en œuvre de plusieurs suivis.

Les résultats confirment année après année les variations fortes et contrastées dans la réussite de reproduction : au pays basque, les densités sont en forte baisse récente tandis qu'en vallée d'Aspe, celles-ci sont en hausse sur les trois sites suivis. Les hypothèses se construisent autour d'un impact des crues sur la survie et la dispersion des têtards vers l'aval d'une part et une influence possible des événements extrêmes chauds précoces. Entre 2018 et 2020, les températures moyennes de l'eau ( $8,7 < T_{\text{moy}} < 10,8$  °C) restent inférieures à la température optimale estimée pour les têtards ( $13,1 < T_{\text{opt}} < 14,2$  °C).

La modélisation corrélative d'ensemble indique un bilan de répartition gain-perte négatif quel que soit le scénario climatique. Les projections obtenues, qui supposent une dispersion possible sur plusieurs kilomètres, suggèrent la quasi extinction des populations de Nouvelle-Aquitaine d'ici 2100 sous le scénario climatique futur le plus pessimiste (RCP 8.5). Tandis que le scénario RCP 2.6 correspond à celui entraînant la perte potentielle d'habitat la mieux maîtrisée, l'interprétation est plus délicate pour les horizons moyens et lointains des scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5.

**Mots-clés :** estimation d'abondance, hydro-régulation, modèle à N-mélange, modèle corrélatif, perte hydrique, refuge, thermorégulation, série chronologique.

## 8.1 Introduction

Endémique de l'ouest des Pyrénées, la Grenouille des Pyrénées *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993 est la seule grenouille strictement torrenticole de France métropolitaine. Durant leur période de croissance, les têtards se réfugient dans les vasques des ruisseaux où ils tentent de résister à la force du courant (BERRONEAU *et al.*, 2015). C'est aussi l'un des amphibiens les plus rares de France. Dans l'état actuel des connaissances, l'espèce ne se reproduit que dans cinq torrents frais et oxygénés du département des Pyrénées-Atlantiques (DUCHATEAU *et al.*, 2012 ; BERRONEAU, 2014b ; BERRONEAU, 2014a).

De par sa biologie et son écologie, la Grenouille des Pyrénées est, comme de nombreux amphibiens (CAREY&ALEXANDER, 2003 ; CORN, 2005), naturellement exposée au changement climatique. C'est d'autant plus vrai chez cette espèce qui présente une répartition réduite et fragmentée et une écologie spécialisée.

Au vu des faibles capacités de déplacement de l'espèce et du faible nombre de torrents colonisés, les différentes populations sont probablement déconnectées et isolées les unes des autres. Un effet durable du changement climatique risque d'entraîner à moyen terme la disparition d'une ou plusieurs populations de Grenouille des Pyrénées.

Les impacts directs ou indirects du changement climatique touchant directement l'espèce sont potentiellement les suivants :

- modification des températures de l'eau et altération du développement larvaire,
- augmentation des fréquences de variations hydriques dites « exceptionnelles » (crues printanières) ayant un impact sur la réussite de la reproduction (BERRONEAU, 2014b ; BERRONEAU *et al.*, 2015),
- baisse des hauteurs de neige et des niveaux d'eau dans les torrents (et donc détérioration des habitats de reproduction),
- facilitation de l'émergence des maladies infectieuses (POUNDS&CRUMP, 1994 ; LAMPO *et al.*, 2006 ; MARTIN *et al.*, 2010),
- modification de la phénologie et des conditions physiologiques des individus (BEEBEE, 2002 ; CORN & MUTHS, 2002 ; READING, 2007 ; YANG & RUDOLF, 2010 ; LOWE, 2012 ; LI *et al.*, 2013).

Depuis 2012, l'association Cistude Nature effectue un suivi de la réussite de la reproduction annuelle de l'espèce, sur l'ensemble des sites français (BERRONEAU, 2014b ; BERRONEAU *et al.*, 2015). Ce suivi permet de répondre à certaines questions liées au changement climatique, plus précisément à la réussite de reproduction de l'espèce vis-à-vis de ces changements, et il se poursuit logiquement dans le cadre du programme les sentinelles du climat. Ces estimations sur la taille des populations sont couplées aux études de modélisation, sur la base des connaissances établies en parallèle sur la niche thermique de l'espèce, le but étant de comprendre quels procédés biologiques et physiologiques influent sur les résultats des comptages et d'améliorer, au final, la qualité des modélisations. Les données de comptage et les estimations qui en découlent sont utilisées comme proxy permettant de calculer le taux d'activité des têtards qui sert à modéliser, en particulier, les heures de restriction d'activité utiles à la modélisation. Par ailleurs, les informations géoréférencées issues du suivi de la réussite de la reproduction annuelle seront utilisées pour la modélisation de l'occupation de l'habitat par l'espèce aux différents stades de vie.

Les amphibiens (comme tous les ectothermes) sont dépendants de leur environnement vis-à-vis de la température et de l'hygrométrie ; ils sélectionnent donc vraisemblablement des habitats qui

fournissent les valeurs les plus appropriées de celles-ci. Étant donné que les températures corporelles (notées  $T_b$ ) sélectionnées affectent leur développement, leur physiologie et leur comportement, il est essentiel de suivre les variations de cette température corporelle pour comprendre leur écologie (ROZNIK & ALFORD, 2014).

Préalable indispensable à la modélisation du risque d'extinction, et à la compréhension des facteurs qui y sont liés, une connaissance approfondie de l'écophysiologie de l'espèce est nécessaire. Cette connaissance fait cruellement défaut pour la Grenouille des Pyrénées, une espèce découverte tout récemment. Qui plus est, les réponses des grenouilles (et des amphibiens en général) sont plus complexes et plus subtiles que celles des lézards : le risque de disparition est élevé quand des températures élevées de l'air ( $T_{air}$ ) restreignent l'activité pendant les périodes de reproduction, mais il dépend aussi des conditions thermiques ( $T_{sol}$ ) et hydriques ( $\Psi_{sol}$ ) du sol (les deux pouvant être liées aux impacts des sécheresses sur les plantes par exemple) et d'autres facteurs indépendants du changement climatique. Un autre défi lié à l'étude des amphibiens réside dans la réalisation d'un cycle vital qui intègre des stades aussi différents que le stade juvénile (têtards aquatiques) et que le stade adulte (en milieu terrestre) : à la différence des têtards, les adultes de cette espèce sont rares (effectifs faibles) et rarement observés du mois durant la journée. Qui plus est, leur inscription dans la liste rouge régionale au sein de la catégorie "en danger" confère à cette espèce un niveau particulier de soins apportés lors de toute étude, a fortiori si celle-ci implique une capture des individus. Pour ces raisons, les réponses des adultes sont étudiées de façon indirecte, non invasive et encore moins destructives au moyen de dispositifs expérimentaux transportables sur le terrain qui permettent, en répétant les observations sous différentes conditions climatiques de caractériser sous forme d'équations généralisables certains aspects de l'écophysiologie des individus et leur réponse face au réchauffement.

Comme indiqué dans les rapports précédents du programme les Sentinelles du climat (MALLARD, 2018a ; MALLARD, 2019) une première partie du travail a été réalisé dans ce cadre conceptuel structurant où la vulnérabilité des individus au stade adulte dépend des températures de l'air ( $T_{air}$ ) et des conditions thermiques ( $T_{sol}$ ) et hydriques ( $\Psi_{sol}$ ) du sol – sachant que les adultes peuvent être actifs au-dessus du sol (par exemple lorsqu'ils se déplacent pour rechercher des proies ou un partenaire pour la reproduction) ou être inactifs, dans le sol ou sous un abri (souche, branche d'arbre tombée au sol, pierre etc.). Une hypothèse forte est qu'une hausse de la température de l'air ( $T_{air}$ ) augmente les risques de déshydratation, qui peuvent être mesurés de façon directe ou indirecte. Pour mémoire, les premiers résultats obtenus dans ce cadre de recherche indiquaient que :

1/ si le taux de déshydratation observé est toujours plus fort chez les modèles en agarose de petite taille, cela traduirait une plus grande vulnérabilité des grenouilles de petite taille (par rapport à une grenouille d'une espèce de grande taille (RIQUELME *et al.*, 2016). Ramené à notre contexte, cela pourrait signifier que la Grenouille des Pyrénées, compte tenu de sa petite taille, serait plus sensible à la déshydratation (dont le risque est accru avec une élévation des températures) qu'un amphibien de plus grande taille comme le sont la Grenouille rousse et le Crapaud commun (dont les têtards se trouvent également dans les cours d'eau utilisés par la Grenouille des Pyrénées) ;

2/ si le taux de déshydratation observé varie au cours du cycle nyctéméral, en étant le plus prononcé l'après-midi, et le moins prononcé le matin, alors la vulnérabilité de la Grenouille des Pyrénées face à un environnement qui deviendrait en moyenne plus chaud (et donc plus contraignant en termes de risque de déshydratation, en gardant à l'esprit toutefois que l'évaporation engendre un effet « refroidissant ») pourrait dépendre de son cycle d'activités au cours du nyctémère. Contre

toute attente, mais cela reste à confirmer, une activité nocturne ne garantirait pas forcément la meilleure protection ; par contre, et de façon logique, le choix d'une activité aux heures chaudes de la journée (après-midi) serait la stratégie la pire face au risque de déshydratation, sauf si l'individu dispose de refuges faciles à utiliser ou modifie son comportement comme expliqué en discussion.

3/ si, à température ambiante comparable, le taux de déshydratation observé diffère selon l'habitat, (il pourrait être plus élevé en habitat ouvert), alors la vulnérabilité de la Grenouille des Pyrénées face au réchauffement climatique pourrait être exacerbé par une modification de l'habitat (déforestation par exemple). L'habitat de prédilection observé de la Grenouille des Pyrénées, à savoir des ruisseaux de montagne sous couvert forestier, conférerait dans ce cas les meilleures conditions de résilience de l'espèce face au changement climatique.

Les expériences réalisées sur les avatars en agarose pendant l'année 2019, caractérisée par plusieurs épisodes chauds, avaient permis de répondre à la question cruciale : les événements extrêmes chauds hivernaux ont-ils des effets différents de ceux survenant lors des canicules estivales ?

Les résultats préalables essentiels indiquent qu'en hiver comme en été :

i/ le taux de déshydratation chez un avatar exposé (individu supposé actif) est en moyenne plus élevé comparé à un avatar en situation de refuge (individu sensé être inactif). En été comme en hiver, ce taux est du même ordre de grandeur chez les avatars de petite taille (x 13.50 en hiver vs x 15.77 en été); chez les modèles de grande taille, ce ratio est quatre fois plus élevé en hiver ( $EWL_{actif}/EWL_{inactif} = 26.02$ ) qu'en été ( $EWL_{actif}/EWL_{inactif} = 8.66$ ) ce qui pourrait indiquer une vulnérabilité plus marquée des grenouilles de grosse taille si des individus étaient contraints de sortir de leur refuge ou d'être actives pendant la journée lors d'épisodes hivernaux de forte chaleur.

ii/ pour les avatars imitant des grenouilles actives, les pertes hydriques sont plus importantes pour les petits modèles (mimant *Rana pyrenaica*) que pour les modèles de grande taille, confirmant une plus grande vulnérabilité théorique des petites espèces (en hiver, ce rapport est en moyenne de 1.30 et en été de 1.39). Pour les avatars protégés par du bois (imitant des grenouilles inactives, en situation de refuge), les pertes hydriques sont également plus importantes pour les petits modèles, l'intensité variant du simple au double selon la saison (en hiver le ratio est de 1.90 alors qu'il n'est que de 1.12 en été).

iii/ les épisodes extrêmes chauds (type « canicule hivernale » ou « canicule estivale ») se caractérisent nettement non pas par une hausse des  $EWL_{actif}$  mais par une augmentation des  $EWL_{inactif}$  : autrement dit, les épisodes caniculaires, qu'elle que soit la saison, augmenteraient la déshydratation de façon proportionnellement plus importante chez des individus inactifs, cachés sous un abri sommaire tel que l'est une branche. Ce phénomène semble encore plus prégnant chez les avatars de petite taille.

iv/ les épisodes extrêmes chauds type « canicule hivernale » semblent, de façon absolue, avoir des effets sur les taux de perte hydrique moins marqués que pendant ceux de type "canicule estivale". De façon relative, les épisodes extrêmes chauds type « canicule hivernale » peuvent toutefois avoir des effets plus forts que les journées « normales » d'été.

Au cours de l'étude démarrée en 2017, un important paradoxe a été révélé : les têtards de *Rana pyrenaica* sont des généralistes (d'un point de vue thermique) avec une largeur de performance écophysiological très importante au vu de la gamme de température du milieu mais leur

développement des têtards s'effectue dans des eaux bien plus froides que les analyses écophysiologiques et comportementales l'indiqueraient a priori. Dans ce cas, comment expliquer que des têtards se développent dans une eau qui n'atteint jamais la température optimale d'activité mesurée sur le terrain, par deux approches complémentaires différentes ? Comme l'indiquent les suivis naturalistes faits (suivis de réussite annuelle de la reproduction), les têtards exploitent des vasques isolées ou des micro-habitats marginaux plus chauds que le chenal, et la réponse est donc à chercher en fait dans l'hétérogénéité des micro-habitats d'un cours d'eau et les stratégies d'utilisation de l'habitat par l'espèce au cours de son cycle vital (HUEY, 1991). Une hypothèse pourrait être que les populations nord-pyrénéennes sont actuellement confinées pour des raisons particulières (fragmentation d'habitat par exemple) à des cours d'eau trop froids pour l'espèce, où leur développement serait apparemment éloigné de l'optimalité celle-ci étant en fait compensée par l'exploitation de micro-habitats plus chauds. Dans le cas contraire, il existerait une sorte de « marge de sécurité écophysiologique » (en tout cas à l'état larvaire), dont l'existence reste à démontrer et qui en tout cas, invite à comprendre si elle pourrait conférer à l'espèce un avantage adaptatif vis-à-vis du changement climatique.

Comme perspective nouvelle, il était prévu d'explorer l'existence chez les têtards d'une stratégie de sélection de micro-habitats marginaux et peu profonds de bord de vasque comme stratégie de thermorégulation active permettant d'exploiter des températures plus proches de l'optimalité. Toutefois, les contraintes logistiques et financières de l'année 2020, ajoutées aux restrictions imposées par l'état d'urgence sanitaire Covid19, ont contrarié la mise en pratique de cette perspective. Par conséquent, l'effort a porté sur l'analyse des données et la modélisation statistique pour établir les premières cartes de répartition actuelle et future, sous différents scénarii, à partir de l'approche corrélative de la Grenouille des Pyrénées. Il est en effet pertinent de produire des projections de répartition à partir de ce type d'approche qui permet d'établir un lien statistique entre des données de présence-absence et des variables explicatives, climatiques et/ou environnementales. Facile d'utilisation, elle permet d'identifier les variables qui explicitent 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). 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). Un atlas a également été réalisé sur la Nouvelle-Aquitaine par Cistude Nature (BERRONEAU, 2014a). Cinq populations sont connues en Nouvelle-Aquitaine, sur deux localités différentes et totalement déconnectées, en forêt d'Iraty et en vallée d'Aspe. La modélisation corrélative permettra d'observer l'évolution de ces deux localités au cours du temps et selon différents scénarios de changement climatique. En fin de programme en 2021, les résultats seront mis en relation avec l'approche mécanistique.

## 8.2 Matériel et méthodes

### 8.2.1 Suivi de la reproduction de *Rana pyrenaica*

- *Sélection des sites*

La Grenouille des Pyrénées présente une répartition extrêmement réduite en Pyrénées-Atlantiques. Le suivi englobe l'ensemble des sites de présence connus de l'espèce (BERRONEAU, 2014b ; BERRONEAU *et al.*, 2015).

La zone d'étude correspond à 5 torrents situés entre 400 et 1000 m d'altitude : trois au Pays basque, respectivement sur les communes d'Estérençuby, de Lecumberry et de Larrau, et deux en vallée d'Aspe (Fig. 194). Pour des questions de vulnérabilité des populations, les localités ne sont pas davantage détaillées. Pour rappel, ces secteurs sont suivis depuis 2012 dans le cadre d'un programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées. L'analyse des premiers résultats avait d'ailleurs fait l'objet d'une publication (BERRONEAU *et al.*, 2015). Certains secteurs, ont été légèrement étendus, dans le but de confirmer d'éventuelles extensions d'aire de présence (MALLARD, 2017b). 7 sites (5 jusqu'à 2006) sont suivis au total.

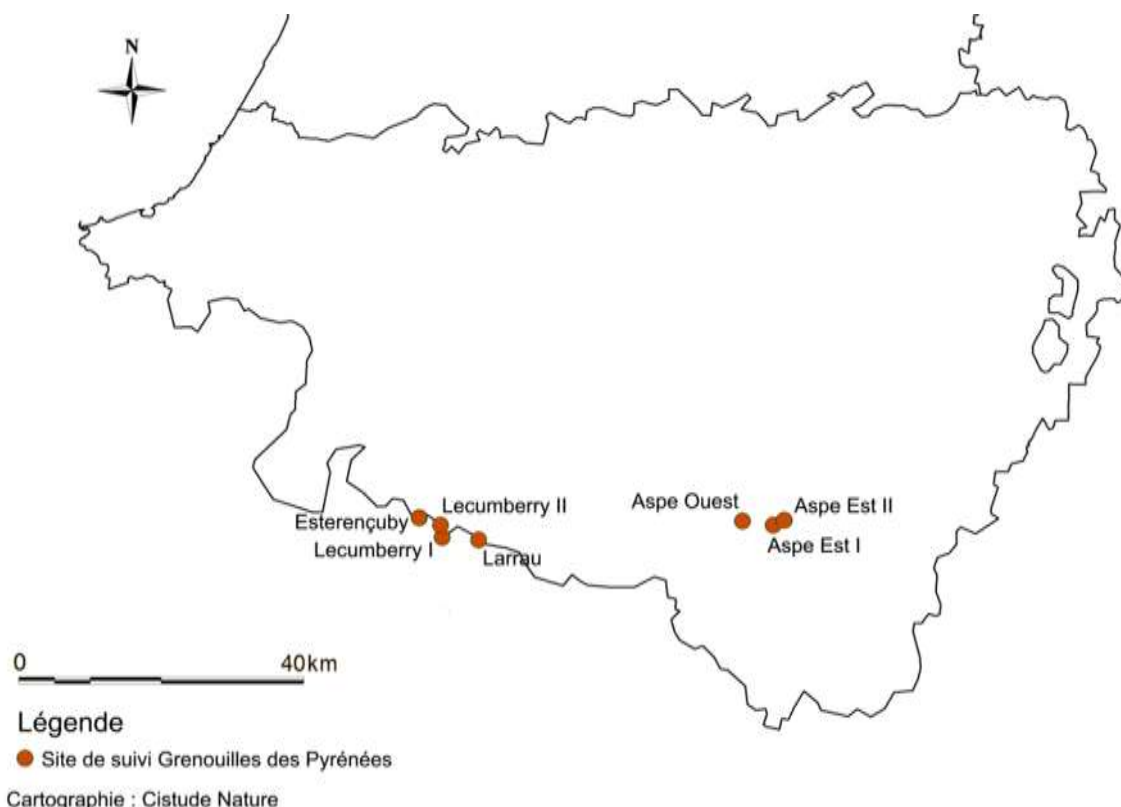


Fig. 194. Situation géographique des sites d'études validés dans le cadre du suivi de la Grenouille des Pyrénées.

### • Définition et positionnement des points d'échantillonnage

Le protocole de suivi est basé sur un comptage répété des têtards de Grenouille des Pyrénées au sein des différents sites, c'est-à-dire sur des tronçons des différents torrents utilisés pour la reproduction de l'espèce. Sur chaque site, des placettes de 5 x 5 m sont réparties aléatoirement (MALLARD, 2018b). Le nombre de placettes dépend de la longueur du tronçon de torrent concerné par le suivi (Tab. LXXVI, Fig. 195). Les différentes placettes sont géoréférencées et photographiées, afin de les délimiter facilement à chaque session de comptage (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b ; MALLARD, 2016b).

Tab. LXXVI. Caractéristiques des transects étudiés dans le cadre du suivi Grenouille des Pyrénées

Dénomination du site	Longueur (en m)	Altitude (en m)	Nbre placettes
Estérençuby	700	838-922	20
Lecumberry I	250	835-853	11
Lecumberry II	1200	830-843	9
Larrau	130	1017-1038	4
Aspe Ouest	700	388-440	28
Aspe Est I	180	538-613	16
Aspe Est II	500	580-610	9



Fig. 195. Emplacements des placettes du site "A0" en vallée d'Aspe.

### 8.2.2 Méthode de relevés et détermination des espèces

La méthode s'appuie sur le protocole développé dans le programme de conservation de la Grenouille des Pyrénées (BERRONEAU, 2015). Ce programme de trois ans (2012–2014) avait pour objectif de proposer des mesures efficaces pour la conservation de l'espèce. Ce protocole a pour but de caractériser de manière fiable et reproductible les populations de Grenouille des Pyrénées.

Les objectifs du protocole sont les suivants :

- Obtenir des données fiables d'abondance sur les différents sites identifiés,
- Mettre en relation les données d'abondance avec les caractéristiques du site d'accueil,
- Proposer une méthode reproductible dans le temps afin de mettre en place une veille écologique des sites de présence de l'espèce.

Ce protocole propose une méthode de prospection rigoureuse et systématique de sites de présence de la Grenouille des Pyrénées.

La recherche de la Grenouille des Pyrénées est basée sur le contact visuel des têtards. Ces derniers sont très caractéristiques de l'espèce, et sont aisément visibles dans les eaux claires des vasques des torrents (Fig. 196). C'est la méthode la plus aisée et la plus efficace pour conclure sur la présence de l'espèce sur un site.



Fig. 196. Têtards de Grenouille des Pyrénées.

Les torrents sont les uniques milieux de reproduction de la Grenouille des Pyrénées.

D'aval en amont, les têtards sont précisément dénombrés pour chaque placette, ainsi que différents relevés complémentaires (profondeur, débit, présence d'autres espèces, etc.).

Le protocole est une émanation du protocole PopAmphibien (BARRIOZ & MIAUD, 2016), proposé par la Société Herpétologique de France. Il a été adapté aux caractéristiques écologiques et biologiques de l'espèce (adultes rares et peu détectables, têtards peu discrets et aisément identifiables). Une clé de détermination est proposée dans le protocole (BERRONEAU, 2015).

Les têtards de Grenouille des Pyrénées doivent être recherchés en arpentant les berges des ruisseaux favorables. Les adultes et les pontes ne doivent pas être recherchés spécifiquement, mais



seront notés en cas d'observation. Dans la mesure du possible, il est préférable de limiter le piétinement au sein même du ruisseau, et de prospecter en remontant d'aval en amont.

Chaque placette doit être parcourue trois fois au cours de la période définie comme favorable. À chaque passage, la placette est prospectée avec attention afin d'y dénombrer précisément les têtards. Les observations sont notées et quantifiées pour chaque placette et chaque passage. Diverses variables associées (température de l'eau, profondeur des vasques, turbidité, etc.) potentiellement en lien avec la détection (variables « d'échantillonnage ») et la probabilité de présence (variables « de site ») sont également relevées (MALLARD, 2017b).

#### Détermination du têtard de *Rana pyrenaica* :

Très caractéristiques, les têtards de Grenouille des Pyrénées sont noirs pailletés de points blancs ou dorés. La nageoire caudale est largement développée et terminée en pointe (Fig. 197). Ils atteignent jusqu'à 30 mm.

Les risques de confusion sont faibles : les têtards de Crapaud commun sont gris sombre ou noirs (parfois légèrement tachetés de blanc pâle), mais de dimensions réduites (< 25 mm), et avec une nageoire caudale peu développée et arrondie.

Les têtards d'Alyte accoucheur sont gris ou beiges, généralement clairs, avec des taches foncées sur la nageoire caudale, et une face ventrale très claire. Ils atteignent parfois des dimensions importantes (> 70 mm).

Dans l'aire de répartition de la Grenouille des Pyrénées, les autres espèces d'Anoures n'utilisent pas les torrents comme sites de reproduction.



Fig. 197. Un têtard de Grenouille des Pyrénées.

- **Conditions météorologiques requises**

Le comptage des têtards ne nécessite pas de conditions météorologiques particulières. Il faut toutefois éviter les jours de pluie qui brouillent la surface de l'eau et compliquent le comptage, et les jours suivants les épisodes pluvieux importants qui peuvent entraîner une mise en suspension de particules trop importantes, là aussi défavorable à un comptage optimal.

- **Nombre de campagne de relevés**

Chaque année, les placettes sont prospectées trois fois durant la saison de reproduction de l'espèce (Tab. LXXVII). L'optimum de détection des têtards court depuis avril pour les secteurs de basse altitude jusqu'à juillet pour les secteurs les plus hauts. L'idéal est donc de réaliser le 1er comptage fin avril / début mai, le 2ème entre mi-mai et début juin, le 3ème entre mi-juin et début juillet.

Pour rappel, trois passages sont nécessaires pour l'ensemble des sites. Les comptages des têtards s'étalent d'habitude entre fin avril et fin juin sur l'ensemble des sites, mais en 2020, en raison des restrictions imposées par l'état d'urgence sanitaire Covid19, les comptages des têtards ont commencé mi-mai et se sont poursuivis jusqu'à fin juillet (au lieu de fin juin habituellement) sur l'ensemble des sites.

Tab. LXXVII. Dates de comptage sur l'ensemble des sites « Grenouille des Pyrénées » en 2020 (MB : Matthieu Berroneau, AP : Anthony Prévost de Harchies).

	Passage 1	Passage 2	Passage 3
Esterencuby	08/06/2020 AP + MB	07/07/2020 AP + MB	26/07/2020 AP
Lecumberry I	08/06/2020 AP + MB	02/07/2020 AP + MB	25/07/2020 AP
Lecumberry II	20/06/2020 AP + MB	02/07/2020 AP	25/07/2020 AP
Larrau	20/06/2020 AP + MB	02/07/2020 AP	24/07/2020 AP
Aspe Ouest	14/05/2020 AP + MB	25/05/2020 AP + MB	19/06/2020 AP
Aspe Est I	13/05/2020 AP + MB	26/05/2020 AP	22/06/2020 AP + MB
Aspe Est II	13/05/2020 AP + MB	26/05/2020 AP	22/06/2020 AP + MB

- **Analyses et statistiques**

Les données seront analysées par modèle N-mélange, à l'aide du logiciel R et du package unmarked. Cette méthode, sur la base d'un échantillonnage répété dans le temps (nombre de passages) et dans l'espace (nombre de placettes), propose une estimation du nombre de têtards par site, en fournissant une abondance estimée et une probabilité de détection. Le détail des analyses est rapporté dans Berroneau *et al.* (2015).

### 8.2.3 Caractérisation de sa niche thermique au cours de son cycle vital

Cette caractérisation se fait dans une logique dynamique, à la fois sur les sites fréquentés par les populations locales existantes mais aussi sur des sites où l'espèce est absente mais qui correspondent aux conditions qui seront vraisemblablement prévalentes dans le futur. À cet effet, outre l'instrumentation des quatre sites de présence actuelle connue, deux autres sites ont été équipés de sondes enregistreuses et correspondent d'une part à un ruisseau en milieu ouvert et, d'autre part, à un ruisseau en milieu fermé, les deux étant exposés à des températures plus élevées que sur les sites de présence connue et susceptibles de connaître un étiage estival prononcé voire un assèchement saisonnier. Pour mémoire, ces ruisseaux situés en vallée d'Ossau, juste à l'Est de la distribution connue sur le versant français et au Nord de l'Aragon, avaient été choisis de manière empirique pour être susceptibles de connaître un étiage estival prononcé et un assèchement saisonnier. Faute de pouvoir vérifier les sondes en question en raison des restrictions imposées par l'état d'urgence en 2020, celles-ci n'ont pas livré les résultats escomptés en raison de retraits intempestifs d'origine anthropique. Les séries chronologiques associées à ces relevés temporels s'interrompent donc en 2019 (cf. Figures 7 à 9 du rapport Les Sentinelles du climat 2019, Mallard (coord.) (2019).

Pour rappel (cf. les figures 18 à 20 pages 39–41 du rapport 2018 les sentinelles du climat, Mallard (2018a)), deux types de sondes de marque OnsetTM ont été utilisés ; il s'agit des modèles étanches HOBO Water Temp Pro v2 (U22–001) et Tidbit v2 (UTBI–001) dont l'installation a été illustrée aux Figures 18 à 20 (pages 39 & 40) du rapport 2018 (MALLARD, 2018a). L'enregistrement à haute fréquence fournit des séries temporelles avec un pas de temps de 15 minutes.

### 8.2.4 Modélisation corrélative de la répartition

Lors de cette modélisation, les indications du livre de Guisan *et al.* (2017), en particulier celles du chapitre 19.1 sont respectées scrupuleusement. La modélisation corrélative se réalise selon plusieurs étapes, présentées brièvement ci-dessous, détaillées dans la méthodologie décrite dans la thèse de Florèn HUGON (2018–2021).

La période de référence est 1991–2020 et les projections futures sont étudiées sur trois horizons, proche 2021–2050 (horizon 1), moyen 2041–2070 (horizon 2) et lointain 2071–2100 (horizon 3) pour trois scénarios RCP, 2.6, 4.5 et 8.5. Pour décrire ces périodes futures, nous avons utilisé le terme « couple scénario–horizon », nous distinguons ainsi les couples RCP26h1, RCP26h2, RCP26h3, RCP45h1, RCP45h2, RCP45h3, RCP85h1, RCP85h2 et RCP85h3.

Les points d'occurrence résultent des comptages des têtards qui indiqueraient la présence proche d'individus adultes et de la base de données GBIF (GBIF, 2020). Pour éviter la pseudo-réplication des données, un seul point d'observation est sélectionné dans chaque maille (ASTRUC *et al.*, 2017 ; GUIBAN *et al.*, 2017 ; LIANG *et al.*, 2018).

Les variables climatiques issues des simulations ALADIN52 (CNRM 2014) sont utilisées pour le calcul d'indices climatiques cohérents avec la biologie et le cycle de vie de l'espèce (GARDNER *et al.*, 2019). Ainsi, à partir de neuf variables – températures minimale et maximale journalière à 2 m en °C, précipitations liquides en mm, chutes de neige en mm, rayonnements infra-rouge et visible incident à la surface en W.m<sup>-2</sup>, humidité spécifique en g.kg<sup>-1</sup>, vitesse du vent à 10 mètres en m.s<sup>-1</sup>, vitesse maximum du vent à 10 m en m.s<sup>-1</sup> – 61 indices climatiques dont 59 mensuels et 2 annuels ont été calculés.

La sélection des indices climatiques pertinents par rapport au cycle de vie des espèces s'est faite sur la base d'un consensus associant connaissances publiées et avis d'experts. Le cycle de vie de la Grenouille des Pyrénées comporte une période d'activité et une période d'hivernation, définies par les conditions environnementales (WINGFIELD, 2008). La reproduction des adultes a lieu dès début février et la période d'activité se termine en octobre (SERRA-COBO *et al.*, 1998 ; BERRONEAU, 2014b). Nous avons défini la période d'activité du 01 février au 31 octobre et la période d'hivernation du 01 octobre au 28-29 février. Pour des raisons expliquées plus haut, pour la présentation des séries chronologiques de température de l'eau, un autre découpage du cycle de vie est adopté. Période de reproduction et période d'activité ne sont pas distinguées car la période post-reproduction permet le renouvellement des réserves énergétiques pour la période de reproduction de l'année suivante (KUHN, 1994 ; BONNET, 2011). Le développement des têtards dans les vasques des torrents dépend du régime hydrique, les phénomènes de crues peut entraîner leur descente du torrent et conduire à leur mort (BERRONEAU, 2015). La Grenouille des Pyrénées est également sensible à la température de l'eau, à la hauteur de neige, aux niveaux d'eau et à l'humidité (MALLARD, 2017b). Ainsi, les indices climatiques sélectionnés sur la période sont les mêmes que ceux des lézards des montagnes (Tab. LXXVIII) et deux indices sont ajoutés, le nombre de jours de fortes pluies (précipitations excédant 20 mm) et le nombre de nuits tropicales (nuits pour lesquelles  $T_{min} \geq 20^{\circ}C$ , calculés sur la période d'activité).

Tab. LXXVIII. Indices climatiques pour les périodes d'activité et/ou d'hivernation et/ou annuelle.

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

La modélisation statistique de la répartition, contemporaine et future, a été réalisée avec le package BIOMOD2 (GUISAN *et al.*, 2017 ; THUILLER *et al.*, 2020) qui est une version plus aboutie de BIOMOD (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009). Ce package, facile d'utilisation, permet de sélectionner les variables selon leur importance, i.e. leur pouvoir explicatif, et les méthodes selon les courbes de réponses des variables, puis de projeter les répartitions au présent et au futur selon différents scénarios (CEIA-HASSE *et al.*, 2014). Lors de cette modélisation, les indications du livre de Guisan *et al.* (2017), en particulier celle du chapitre 19.1 ont été respectées.

Les variables environnementales choisies tiennent compte de l'écologie de l'espèce et résultent du consensus expliqué plus haut. La Grenouille des Pyrénées est strictement torrenticole, les adultes occupent des habitats frais, de préférence forestiers (SERRA-COBO *et al.*, 1998 ; MANENTI & BIANCHI, 2011 ; DUCHATEAU *et al.*, 2012 ; BERRONEAU, 2015). Les pontes sont fixées sur des plaques rocheuses dans les torrents afin d'éviter qu'elles ne soient emportées par les crues (BERRONEAU, 2015). Ainsi, pour cette espèce, ont été sélectionnées les variables 'zone humide' (BERTHIER *et al.*, 2014), 'cours d'eau' issue de la BD CARTHAGE, 'plans d'eau' issue de la BD TOPO, 'pourcentage de fragments grossiers dans le sol' (Ballabio *et al.* 2016), 'altitude', 'pente', 'ombrage' et 'exposition' calculées à partir d'un MNT 100m puis obtenues pour la maille 1km. Pour l'occupation du sol, ont été sélectionnées les variables prairies, forêts et pelouses calculées par le CESBIO (CESBIO, 2020) en 2018.

L'ensemble des 40 variables a été obtenu à la résolution 1 km<sup>2</sup> ce qui représente un compromis entre les données climatiques et les données d'habitat et projeté dans le système géodésique mondial WGS84. Les tests de corrélation (méthode Pearson) ont été réalisés en deux en deux en ne conservant que les variables ayant un coefficient inférieur à 0,7.

Les méthodes de régression (GAM, GLM, MARS), de classification (ANN, FDA) et de ré-échantillonnage (CTA, GBM, RF) ont été utilisées. Toutes ces méthodes requièrent un jeu de pseudo-absence. À l'issue d'une étude bibliographique (WISZ & GUIBAN, 2009 ; BARBET-MASSIN *et al.*, 2012), nous avons décidé de générer 10 fois 1000 pseudo-absences afin de réduire l'effet du jeu de pseudo-absences (ITURBIDE *et al.*, 2015 ; CHAPMAN *et al.*, 2019).

Pour évaluer la qualité des modèles, il est nécessaire d'utiliser soit un autre jeu de données indépendant, soit la validation croisée, soit un jeu de données indépendant issu de notre jeu de données en scindant celui-ci en deux parties (GUIBAN *et al.*, 2017 ; HAO *et al.*, 2019). Nous ne disposons pas d'un autre jeu de données, ainsi, nous avons scindé notre jeu de données à 70% pour l'apprentissage et 30% pour l'évaluation selon 10 runs (ASTRUC *et al.*, 2018 ; LIANG *et al.*, 2018 ; SOUSA-GUEDES *et al.*, 2020). Les modèles ont été évalués selon le critère TSS – True Skill Statistic (LYONS & KOZAK, 2020), un modèle était bon si le critère était supérieur à 0,7 (GUIBAN *et al.*, 2017 ; FOURCADE *et al.*, 2018). Enfin, pour déterminer l'importance des variables, 10 permutations ont été réalisées.

Une première modélisation a été réalisée à partir des 8 méthodes et des variables sélectionnées selon le critère de corrélation maximal de 0,7. Les sorties obtenues ont permis d'effectuer une sous-sélection des variables et des méthodes selon les coefficients d'importance des variables et les courbes de réponses. Les méthodes dont les courbes de réponses étaient lisses ou en escalier ont été supprimées. Les 10 premières variables par ordre d'importance pour les méthodes retenues ont été sélectionnées.

Les différentes méthodes de modélisation sont régulièrement comparées entre elles (ELITH *et al.*, 2006 ; HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; HAO *et al.*, 2019). Les articles scientifiques comparatifs indiquent l'importance de tester plusieurs fois le modèle et ses erreurs de projection (ELITH *et al.*, 2006). Il est également souvent proposé de combiner plusieurs modèles entre eux pour obtenir un modèle d'ensemble et diminuer ainsi les incertitudes de chacun (HEIKKINEN *et al.*, 2006). Les modèles d'ensemble peuvent être obtenus en calculant la moyenne des probabilités des modèles, la médiane, la moyenne pondérée et par 'committee averaging' (à savoir par transformation des probabilités de présence en système binaire 0/1 puis moyenne) (GUIBAN *et al.*, 2017). La méthode dite du 'coefficient de variation des probabilités' permet d'estimer l'incertitude, une valeur élevée indiquant que l'incertitude est importante ; il est à noter que cette méthode n'est pas bornée dans l'intervalle [0 ;1] comme le sont les autres (THUILLER *et al.*, 2020). Ici, les 5 méthodes ont été réalisées avec les modèles ayant un critère

TSS au-dessus de 0,7. À partir du modèle d'ensemble, les projections pour le temps présent et pour les périodes futures sont dégagées et mises en forme. Enfin, les pourcentages de changement d'aire de répartition entre la projection « présent » (contemporaine donc) et les projections futures ont été calculés, c'est à dire les pourcentages de perte et de gain d'habitat ainsi que les pourcentages d'habitat qui restaient inoccupés ou occupés.

## 8.3 Résultats

### 8.3.1 Suivi de la reproduction de *Rana pyrenaica* : Variation d'abondance des têtards

Depuis 2012, le même type d'indice d'abondance des têtards et son écart-type associé sont calculés pour chaque saison de reproduction. Celui-ci est alors comparable d'année en année pour chaque site. La Fig. 198 restitue ces estimations, par année et par site.

Les effectifs estimés (nombre de têtards au m<sup>2</sup>) varient fortement d'un site à l'autre et d'une année à l'autre. Les sites d'Estérençuby à l'ouest, et d'Aspe Est à l'est, sont les sites où les ruisseaux sont les plus densément peuplés par les têtards de l'espèce (de 2 à 12 têtards au m<sup>2</sup>). À l'inverse, le nombre de têtards est faible à nul sur Lecumberry et Larrau notamment. D'une année sur l'autre, les densités estimées peuvent varier d'un simple au triple (exemple d'Estérençuby, années 2015 et 2016). À noter : les sites « Lecumberry II » et le site « Aspe Est II » ne sont suivis que depuis 2017. Depuis 2017, aucune reproduction n'a été observée sur le site Lecumberry II.

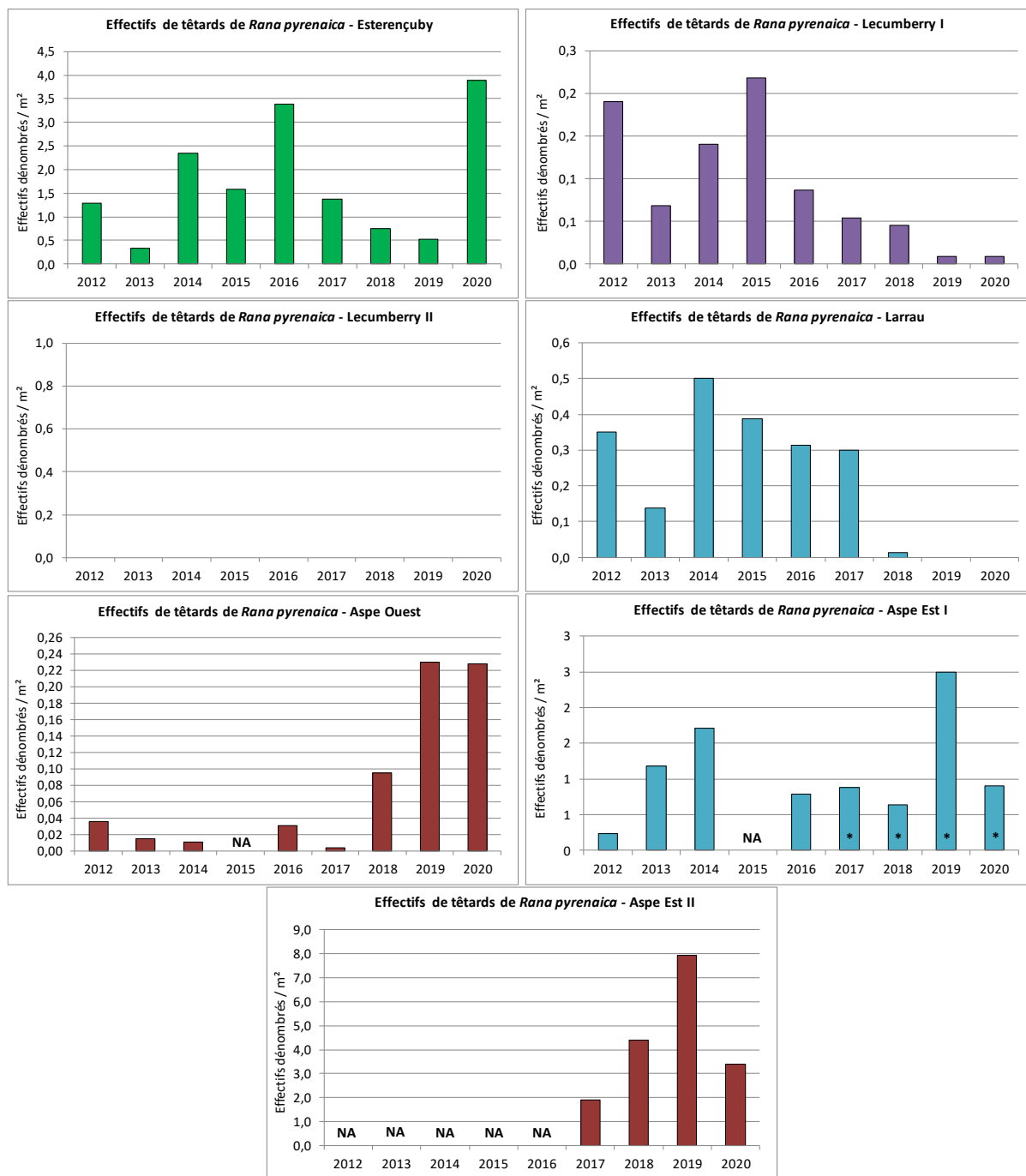


Fig. 198. Évolution des estimations de l'abondance des têtards sur les sept sites suivis, années 2012 à 2020 (effectifs maximum comptabilisés rapportés au m<sup>2</sup>).

### 8.3.2 Influence des phénomènes des paramètres climatiques sur la reproduction

Les données de reproduction ont été mises en lien avec les variables climatiques. Voici les variables retenues, sur la base desquelles une série d'analyse type Analyse par Composantes Principales (ACP) ont été réalisées (Tab. LXXIX).



Tab. LXXIX. Tableau récapitulatif des valeurs météorologiques annuelles.

Année		2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Densités de têtards au m <sup>2</sup>	Esterençuby	26	7	47	32	68	27	15	10	78
	Lecumberry I	4	1	3	4	2	1	1	0	0
	Larrau	7	3	10	8	6	6	0	0	0
	Aspe Ouest	1	0	0	NA	1	0	2	5	5
	Aspe Est I	5	24	34	NA	16	18	13	50	18
	Aspe Est II	NA	NA	NA	NA	NA	38	88	159	68
Crues printanières (Précipitation Max entre Avril et Juin à Pau - mm)		28	49	36	45	23	32	91	23	70
Chute de neige (total précipitation entre nov. Et février - mm)		345	625	671	556	448	289	531	349	557
Douceur printanière (moyenne des T° max entre mars et juillet)		21	20	21	22	20	22	21	21	22
Ensoleillement printanier (durée d'ensoleillement entre mars et juillet - h)		970	886	948	935	837	1022	837	1036	961
Froid hivernal (moyenne des T° mini entre novembre et février)		3	3	4	4	5	3	3	4	5
Froid au printemps (moyenne des T° mini entre mars et juillet)		10	10	11	11	11	11	11	10	11
Température minimale au printemps (T° mini enregistrée entre mars et juillet)		-1	-2	1	-1	0	1	-3	0	1

L'année 2020 semble confirmée la tendance observée sur les différents sites. Ceux-ci semblent réagir de façon différente aux variations climatiques annuelles. Les sites de la forêt d'Iraty (le site d'Esterençuby plus précisément, c.a.d. le seul qui présente un nombre important de têtard chaque année) semblent ainsi fortement corrélés positivement aux froids hivernaux et printaniers (hauteur de neige hivernale, etc.). À l'inverse, les stations de la vallée d'Aspe semblent principalement corrélées négativement par les crues printanières (Fig. 199).

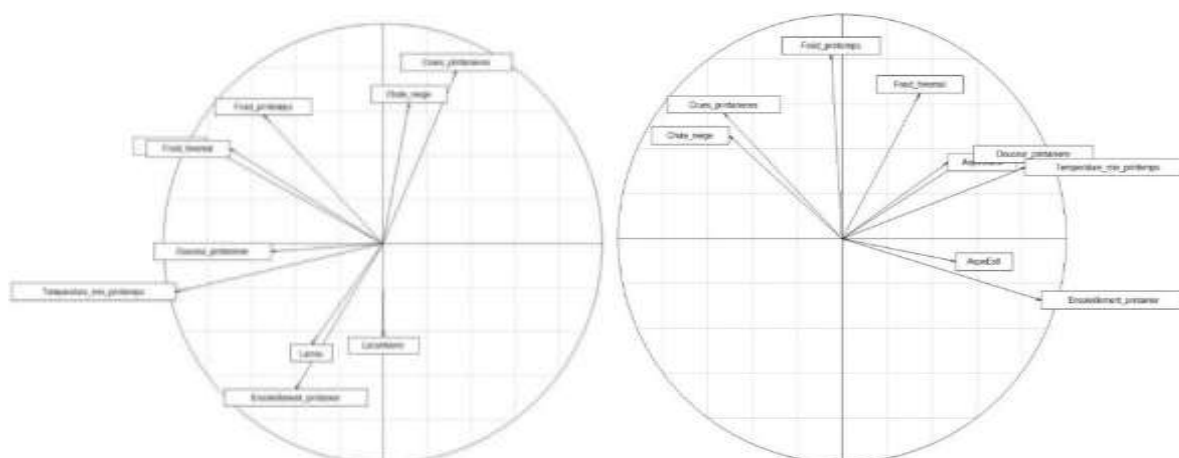


Fig. 199. Analyse par Composantes Principales pour les sites de la forêt d'Iraty (à gauche) et la vallée d'Aspe (à droite) sur la base des résultats des années 2012 à 2020.

### 8.3.3 Caractérisation du microclimat et de la variabilité spatio-temporelle du milieu des différents habitats utilisés lors du cycle vital

Sur les quatre sites équipés depuis 2017, seules les sondes étanches installées sur les sites d'Estérençuby et d'Aspe ouest ont continué à livrer des résultats, avec des imperfections en 2018. En effet, les autres sondes installées, que ce soient des Hobo Water Temp Pro v2 Logger (OnsetTM), sur les sites de Lecumberry I et d'Aspe Est I et Aspe Est II ont été perdues, emportées par les crues importantes de l'année hydrologique 2018 ou enfouies sous plusieurs m3 de sédiments mobilisés par ces crues. Les relevés effectués en 2017 et 2018 étaient émaillés de nombreux artefacts de mesure (matérialisés par les variations importantes (pointillés rouges notamment sur la courbe des températures de la Figure 22.2. page 44 du rapport 2018, Mallard (2018a)) en raison d'exondations passagères de la sonde thermique. Compte tenu des leçons du passé, une meilleure sécurisation et une amélioration de l'installation des sondes dans le lit mineur ont permis d'éviter tout phénomène parasite d'exondation passagère des sondes et donc d'obtenir des séries chronologiques dénuées d'erreurs.

Les séries chronologiques pour chacun des deux sites sécurisés sont présentées sous forme de 3 séries (Fig. 200), chacune couvrant le cycle considéré ici comme démarrant le 01 septembre (marquant ainsi le début de la vie adulte pour les individus les plus tardifs après leur métamorphose) et finissant le 31 août (marquant ainsi la fin de la vie larvaire pour les individus les plus tardifs après leur métamorphose). Les trois séries sont donc :

- cycle 1 : 01/09/2017 à 31/08/2018
- cycle 2 : 01/09/2018 à 31/08/2019
- cycle 3 : 01/09/2019 à 31/08/2020

Pour chaque cycle annuel (n= 17280 mesures), les statistiques des températures dans chaque cours d'eau sont les suivantes, exprimées en °C :

$T_{Q1}$  = premier quartile (noté Q1) des températures, valeur d'une série qui est supérieure ou égale à au moins 25 % des données de la série ordonnée de valeurs statistiques (exprimé en °C),

$T_{moy}$  = moyenne des températures et,

$T_{Q3}$  = troisième quartile (noté Q3) des températures, valeur d'une série qui est inférieure ou égale à au moins 75 % des données de la série ordonnée de valeurs statistiques (exprimé en °C).

Les températures minimales et maximales ne sont pas mentionnées, en raison des artefacts de mesure jusqu'au 26/09/2018.

Site d'Estérençuby (en bordure nord-ouest du massif forestier d'Iraty au pays basque) : au moment de la rédaction du rapport, la série chronologique couvre la période du 23/08/2017 au 24/09/2020 (avec comme indiqué plus haut, des artefacts de mesure jusqu'au 26/09/2018).

- cycle 1 : 01/09/2017 à 31/08/2018  $T_{Q1}$  = 6,23 °C,  $T_{moy}$  = 8,69 °C,  $T_{Q3}$  = 10,96 °C
- cycle 2 : 01/09/2018 à 31/08/2019  $T_{Q1}$  = 6,33 °C,  $T_{moy}$  = 8,87 °C,  $T_{Q3}$  = 11,54 °C

- cycle 3 : 01/09/2019 à 31/08/2020 TQ1 = 6,96 °C, Tmoy = 9,29 °C, TQ3 = 11,43 °C

Site d'Aspe ouest : pour cette rivière béarnaise, la série chronologique couvre la période du 16/08/2017 au 08/09/20 (avec comme indiqué plus haut, des artefacts de mesure jusqu'au 26/08/2018).

- cycle 1: 01/09/2017 à 31/08/2018 TQ1 = 6,81 °C, Tmoy = 9,98 °C, TQ3 = 12,75 °C
- cycle 2: 01/09/2018 à 31/08/2019 TQ1 = 7,65 °C, Tmoy = 10,36 °C, TQ3 = 13,36 °C
- cycle 3: 01/09/2019 à 31/08/2020 TQ1 = 8,44 °C, Tmoy = 10,80 °C, TQ3 = 13,09 °C

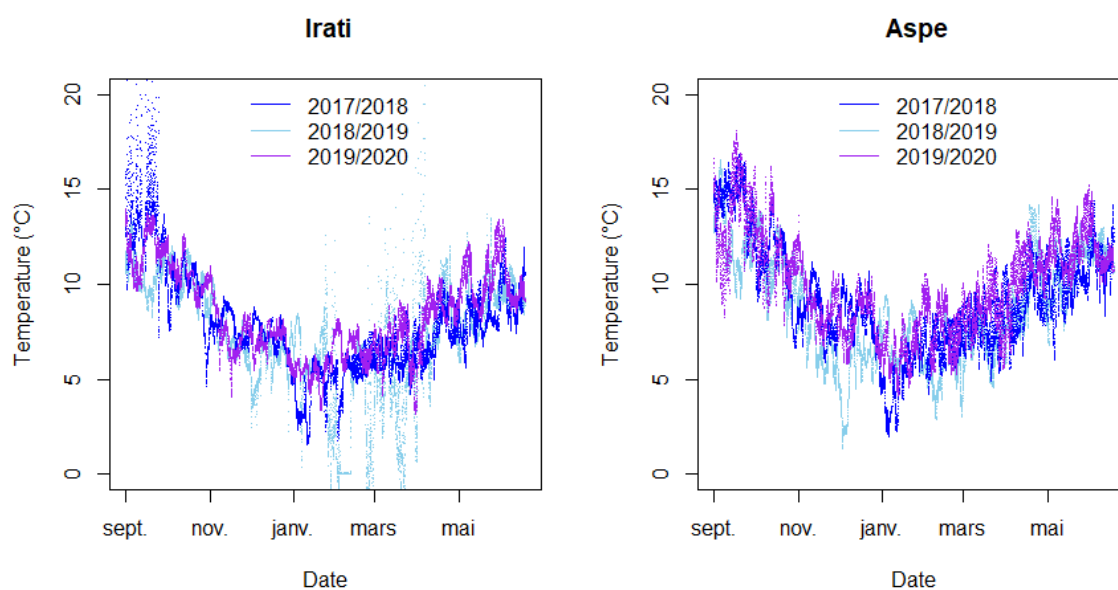


Fig. 200. Séries chronologiques de température enregistrée dans le lit mineur de deux sites de présence connue de *Rana pyrenaica*: en bas pour le site Aspe ouest pour la période du 16/08/2017 au 08/09/20; en haut pour le site d'Estérençuby (massif d'Irati au pays basque) pour la période du 23/08/2017 au 24/09/20. Les artefacts de mesure jusqu'au 26/09/2018 sont particulièrement visibles.

Comme pour les cycles hydrologiques précédents (2017–2018 et 2018–2019), dont la métrologie était entachée de valeurs artéfactuelles liées à des exondations, le suivi réalisé sur le cycle confirme que la température moyenne de l'eau est plus élevée sur le site de la vallée d'Aspe en Béarn (Tmoy = 9,98°C à 10,80 °C de 2018 à 2020 respectivement) par rapport au site d'Estérençuby au Pays basque (Tmoy = 8,69°C à 9,29 °C de 2018 à 2020 respectivement), ce qui est un résultat attendu compte tenu de l'altitude différente de ces sites (Aspe : 750 m versus Pays basque = 900 mètres).

En comparant chaque site d'un cycle à l'autre, de 2018 à 2020, toutes les statistiques indiquent une augmentation des températures (sans préjuger de l'existence d'artefacts sur le cycle 1).

Les variations de température des cours d'eau sur les sites de présence de *Rana pyrenaica* au cours d'un cycle annuel suivent la variation saisonnière attendue sous ce type de climat atlantique, avec des températures minimales pendant l'hiver 2019–2020 plus nettement plus élevées que les années précédentes car bien supérieures à 2°C (4,11 °C sur le site d'Aspe ouest ; 3,14 °C sur le site d'Estérençuby)

et des températures maximales au cours de l'été 2020 de l'ordre de 20 °C (18.89 °C sur le site d'Aspe ouest ; 16,94 °C sur le site d'Estérençuby).

Les graphes superposés, cycle après cycle, pour les deux sites sont fournis à la Fig. 201 ci-dessous. Attention, il s'agit des températures journalières moyennes cette fois-ci.

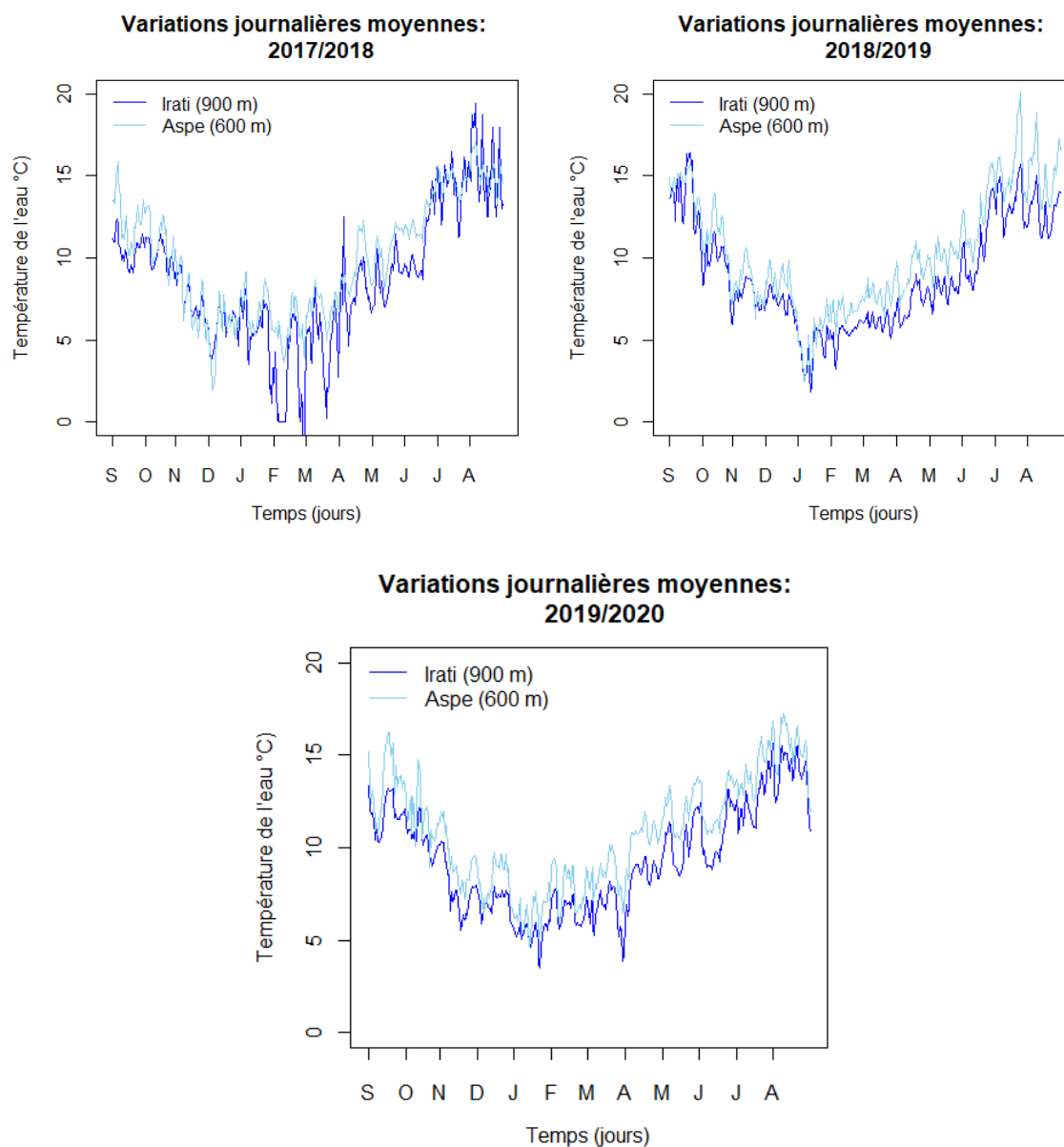


Fig. 201. Comparaison inter-sites, année après année, des températures journalières moyennes enregistrées dans le lit mineur de deux sites de présence connue de *Rana pyrenaica*. Aspe et Irati indiquent le nom des sites de présence de *Rana pyrenaica*. En haut : cycle 1 (01/09/2017 à 31/08/2018), au milieu : cycle 2 (01/09/2018 à 31/08/2019) et en bas : cycle 3 (01/09/2019 à 31/08/2020).

### 8.3.4 Répartition contemporaine de l'espèce et scenarii futurs

Les données du programme et des programmes précédents (BERRONEAU *et al.*, 2015) ont permis d'obtenir 85 observations et celles issues de GBIF pour la période 1991–2020 étaient de 230 observations. La sélection d'une donnée par maille de 1 km a conduit à obtenir un jeu de données de 20 mailles occupées. L'étude des corrélations par un test de corrélation (méthode Pearson) en deux à deux a permis de sélectionner 22 variables. À l'issue de la première modélisation, l'évaluation a conduit à l'élimination de la méthode ANN et les courbes de réponses ont conduit à l'élimination des méthodes CTA, RF et GBM. Les 10 variables sélectionnées par ordre d'importance étaient l'indice mensuel d'aridité de Martonne (Mar), la quantité de neige totale (TotN), la pente, l'humidité relative moyenne mensuelle (MoyHR), le nombre de jours de gel (NjGel), la vitesse moyenne mensuelle du vent (MoyV), le nombre de nuits tropicales (NnTropique), le pourcentage de surface occupée par de la pelouse, le rayonnement moyen mensuel (MoyR) et le nombre de jours de pluie (NjP).

Parmi les 400 modèles construits dans la seconde modélisation, 117 ont un critère TSS inférieur à 0,7 et n'ont donc pas été retenus pour la modélisation d'ensemble. Les scores d'évaluation indiquent qu'il s'agit majoritairement de modèles GAM ; 39 modèles étaient « corrects » contre 83, 92 et 69 modèles GLM, FDA et MARS. Les courbes de réponse montrent que les 10 variables retenues sont explicatives quel que soit la méthode de modélisation (GLM, GAM, FDA ou MARS). La variable indice de Martonne « Mar » contribue le plus, à hauteur de 30,9 %. Elle est suivie par la quantité totale de neige « TotN » qui contribue à plus d'un cinquième (22,3%), puis par la pente (10,3 %) et l'humidité relative (9,5%). Les autres variables contribuent entre 2,8 (nombre de jours de pluie « NjP ») et 6,2 % (nombre de jours de gel « NjGel »)

La modélisation d'ensemble a été réalisée à partir des 283 « bons modèles ». Les scores TSS variaient entre 0,992 et 0,993 indiquant que les quatre méthodes étaient « correctes ». La sensibilité – capacité à détecter les vraies présences parmi les présences est égale à 100 pour les quatre méthodes et la spécificité – capacité à détecter les vraies absences parmi les absences est égale à 99,3 % (Annexe 14). Les courbes de réponses sont similaires pour les méthodes moyenne, moyenne pondérée et « committee averaging ». Pour la méthode médiane, elles sont souvent d'équation  $y=1$  sauf pour les variables « MoyHR » et « NjGel ». Ces courbes représentent la probabilité de présence en fonction du gradient de la variable étudiée. Elles indiquent que la probabilité de présence est plus importante dans diverses conditions : l'indice de Martonne est proche de 2,6, la quantité de neige tombée sur la période d'hivernation est de 8 à 30 centimètres, la pente est supérieure à 20°C et l'humidité relative moyenne est proche de 82 %. Également, la présence de la Grenouille des Pyrénées semble favorisée par un vent inférieur à 2km/h, un nombre de jours de gel inférieur à 50 et une à quatre tropicales (Fig. 202).

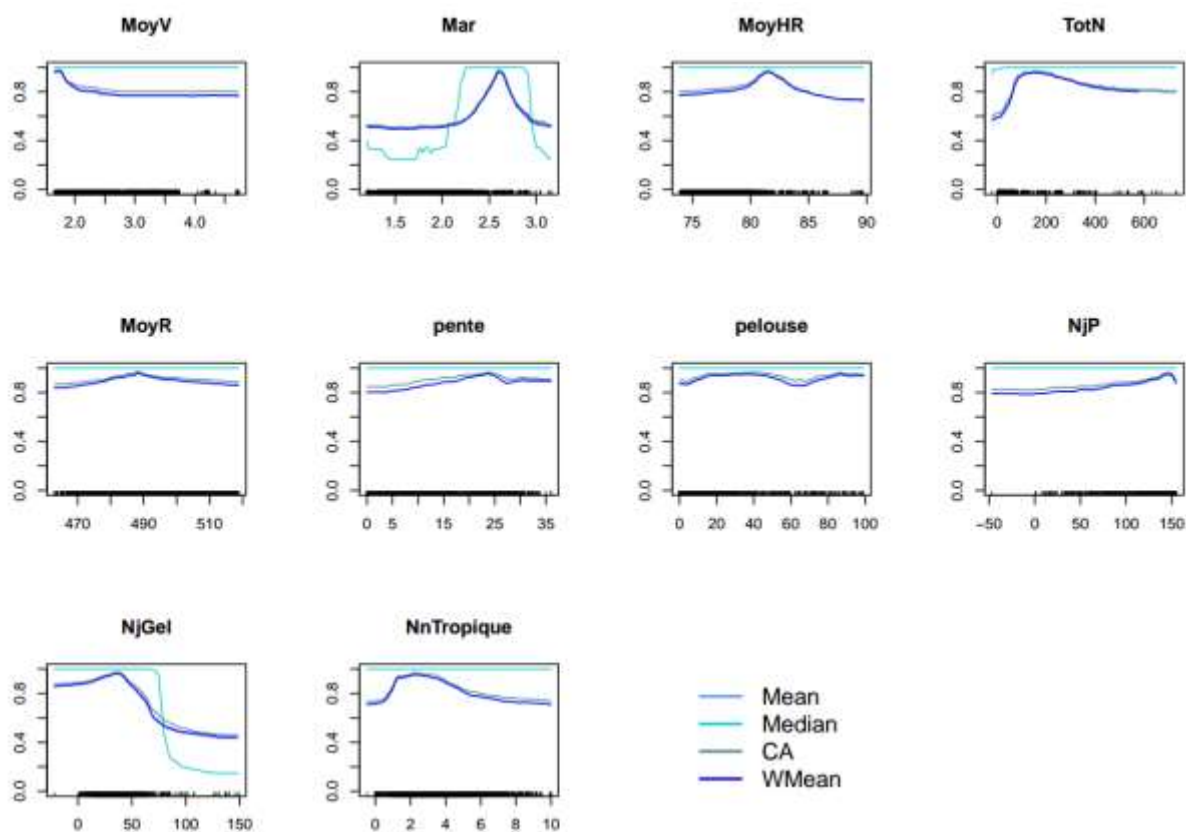


Fig. 202. Courbes de réponses issues de la modélisation d'ensemble.

Les projections pour la période contemporaine (« présent ») reflètent les points d'observation de l'espèce, ils indiquent la présence dans la zone de la forêt d'Iraty et en vallée d'Aspe. La méthode coefficient de variation indique que les 283 modèles sont en accord (Fig. 203). Les projections futures indiquent toutes une perte d'habitat quasi totale selon les couples scénario RCP 4.5 – horizon moyen (perte nette de -92,2%) et RCP 8.5 – horizons lointain (perte nette de -95,15%). Sous les scénarios RCP 4.5 – horizon lointain et RCP 8.5 – horizon moyen, la même perte d'habitat est projetée mais un gain d'habitat au sud-est du département est également projeté (+43,3 % et +15,3%). Ce gain tamponne partiellement la perte ce qui aboutit à une perte nette de -55,5 % et -81,8 %. Sous les scénario RCP 2.6 et scénario 4.5 à l'horizon proche, les pertes sont minimales (34,4 % et 36,6%) et les gains relativement « importants » (28,7 % et 24,6%), notamment entre les deux patchs existants et au sud du département. Ces deux couples scénario-horizon sont les plus favorables (Fig. 204, Tab. LXXX). Enfin, les couples RCP 2.6 – horizon moyen, RCP 2.6 – horizon lointain et RCP 8.5 – horizon proche sont intermédiaires à ces deux « extrêmes ».

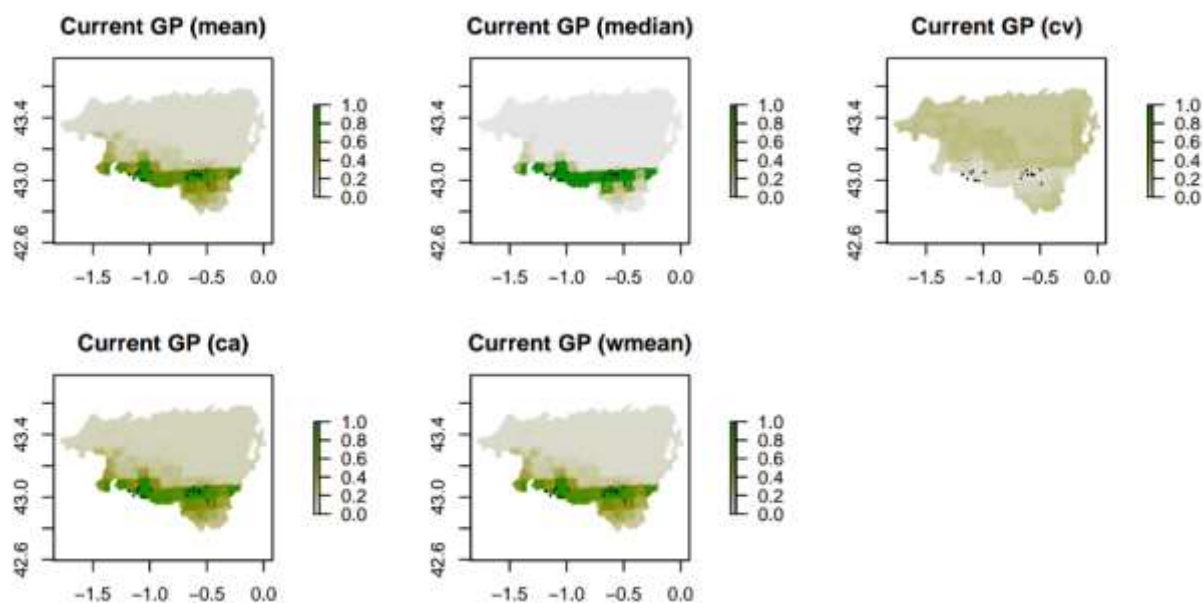


Fig. 203. Projection de la répartition potentielle de *Rana pyrenaica* dans le présent en Pyrénées-Atlantiques.

Tab. LXXX. Changement de répartition

Scénario-Horizon	Perte (%)	Gain (%)	Changement Total (%)
RCP26h1	34,49	28,73	-5,76
RCP26h2	77,08	36,06	-41,02
RCP26h3	51,40	19,66	-31,74
RCP45h1	36,62	24,56	-12,06
RCP45h2	92,96	0,76	-92,20
RCP45h3	98,84	43,29	-55,54
RCP85h1	48,01	19,97	-28,04
RCP85h2	97,04	15,26	-81,78
RCP85h2	99,92	4,77	-95,15

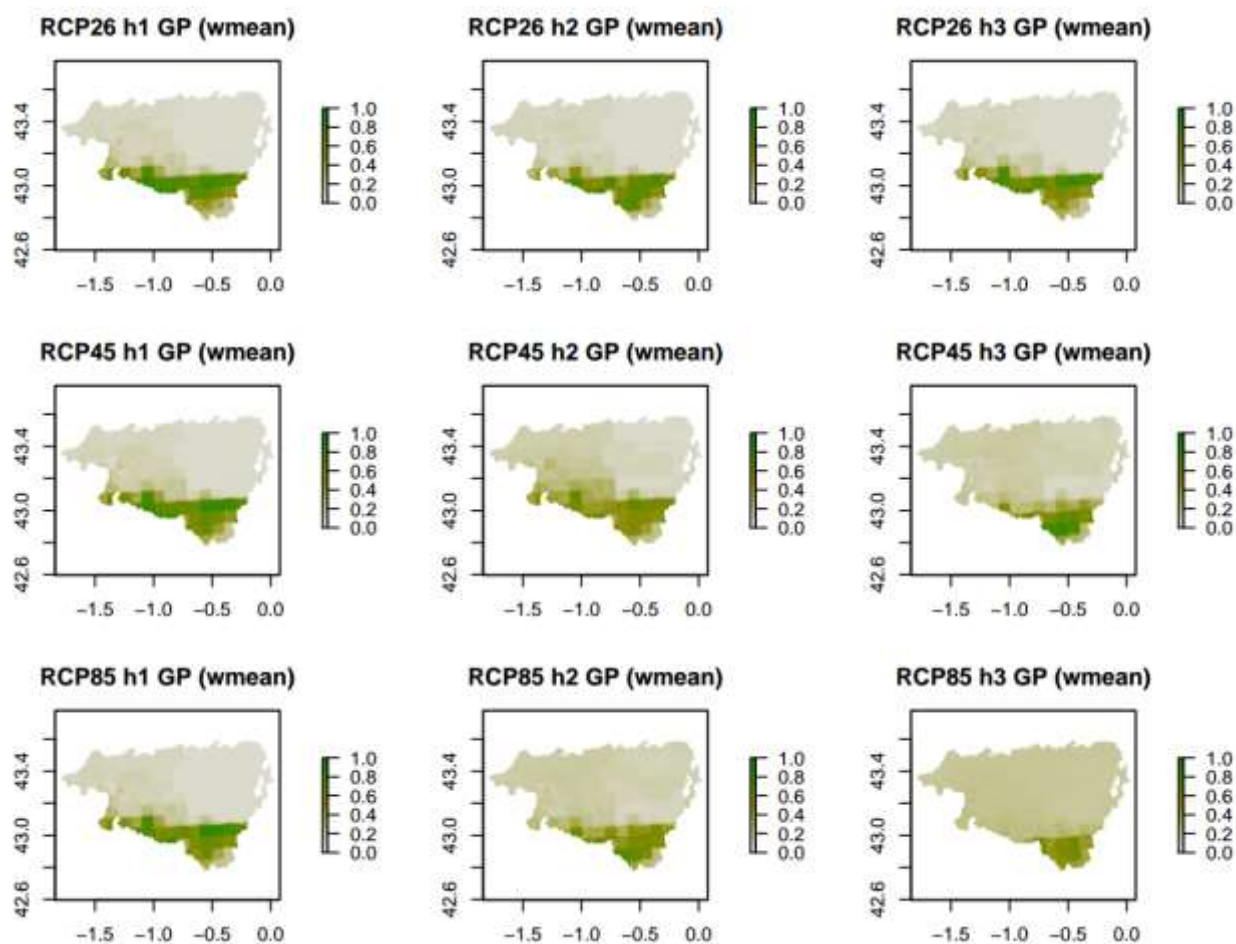


Fig. 204. Projection des répartitions futures selon la méthode moyenne pondérée de *Rana pyrenaica* en Pyrénées-Atlantiques.

## 8.4 Discussion

### 8.4.1 Changement climatique et réussite de la reproduction chez *Rana pyrenaica*

Les résultats sont corrélés en fonction des sites à diverses variables climatiques. Les sites de la forêt d'Iraty semblent donc fortement corrélés positivement aux froids hivernaux et printaniers (hauteur de neige hivernale, etc.). Quand les stations de la vallée d'Aspe semblent principalement corrélées négativement par les crues printanières.

Les résultats de comptage mettent en évidence de fortes variations dans la réussite de reproduction annuelle. Le constat est assez inquiétant dans le secteur de la forêt d'Iraty : la reproduction est en forte baisse sur les sites historiques de Larrau (pas de reproduction depuis 2018) et de Lecumberry. Seul le site d'Estérençuby continue de se maintenir en effectifs a priori importants.

En vallée d'Aspe, le constat semble meilleur, avec des effectifs en hausse sur les trois sites suivis. Attention toutefois à l'analyse aux résultats obtenus sur « Aspe Ouest », probablement biaisé. Les



phénomènes de crues impactent en effet de façon différente les comptages en fonction des sites, ce qui s'explique aisément par leurs dispositions respectives :

- Aspe Ouest correspond en effet à un transect situé en marge d'une population plus importante en amont. Des phénomènes de crues printaniers entraînent donc des phénomènes de lessivage et de dévalaison probablement défavorables à l'échelle de la population. Mais à l'échelle du site et d'un point strictement comptable, ce phénomène entraîne une corrélation positive entre crues et nombres de têtards, puisque le transect « reçoit » alors des individus venant de l'amont, qui, s'ils survivent, finissent leur croissance plus en aval (Fig. 205).
- C'est exactement l'inverse qui se produit en Aspe Est, où les sites suivis sont situés en tête de bassin. Les phénomènes de lessivage font donc baisser mécaniquement le nombre de têtards sur le site suivi, sans recrutement possible en aval.

Ces deux phénomènes ont à nouveau été observés en 2020 (Fig. 205).

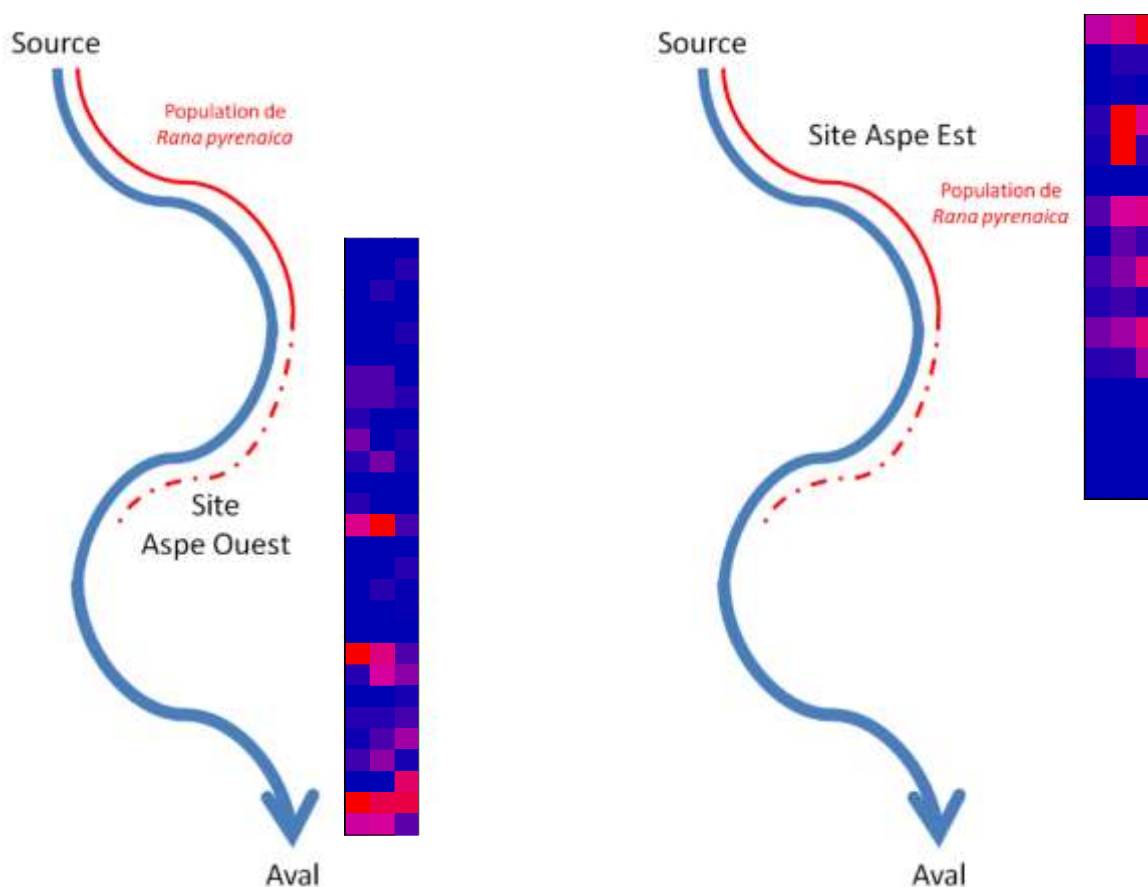


Fig. 205. Représentation schématique des placettes de suivi sur les sites Aspe Ouest et Aspe Est.

Les couleurs indiquent l'abondance des têtards (bleu = absence, rouge = présence) sur les différentes placettes de suivis et les trois colonnes indiquent les trois passages de l'année 2020. L'apport depuis l'amont de têtards est très visible aux passages 2 et 3 sur Aspe Ouest. La disparition progressive des têtards au cours des passages est visible sur Aspe Est.

Les conséquences de cette dérive vers l'aval peuvent être importantes sur les estimations d'abondance au moyen des modèles à N-mélanges, déjà assorties d'une incertitude non négligeable (traduite par un grand intervalle de confiance). Ces aspects ont été discutés en détail par Berroneau *et al.* (2015). Rappelons que ces modèles à N-mélanges (décrits initialement par (ROYLE, 2004) requièrent un certain nombre de conditions d'application, qui, lorsqu'elles ne sont pas respectées, peuvent conduire à des biais importants (COUTURIER *et al.*, 2013) et évoquent des sous-estimations possibles d'un facteur x 2.19 comparées aux estimations par CMR pour une population de Tortue d'Hermann). Cela ne remet pas en question l'intérêt des modèles à N-mélanges (BERRONEAU *et al.*, 2015), qui restent incontournables pour l'étude d'espèces aussi menacées que *Rana pyrenaica* et ne peuvent être remplacées par des méthodes alternatives comme les méthodes de CMR (COUTURIER *et al.*, 2013). Ces modèles fournissent des éléments solides sur la dynamique à moyen et long terme permettant une analyse de tendances ; toutefois, l'existence de crues plus ou moins importantes selon les années, et selon les sites (vallée d'Aspe versus forêt d'Iraty), pourrait donc amener un biais dont l'ampleur reste à apprécier avant la fin du programme en 2021.

#### 8.4.2 Répartition de la Grenouille des Pyrénées face au changement climatique

En matière de répartition spatiale, les impacts du changement global sur la Grenouille des Pyrénées, comme pour les lézards (et la biodiversité en général) peuvent être estimés à l'aide de modèles qui peuvent être classés en deux grandes catégories : 1/ les modèles phénoménologiques et 2/ les modèles basés sur des processus biologiques. La plupart des modèles phénoménologiques sont des modèles corrélatifs (« correlative models » en anglais) qui reposent sur l'établissement de relations statistiques entre les répartitions actuelles des espèces et les variables climatiques pour projeter la répartition future d'une espèce dans le cadre d'un changement environnemental prévu. Les modèles mécanistiques (« mechanistic models » en anglais), autrement dit ceux qui sont basés sur des processus biologiques ou écophysiologiques, déterminent les interactions mécanistes entre la croissance ou l'aptitude d'un organisme et son environnement, en utilisant des inférences théoriques, des expériences, ou les deux. La fiabilité des prévisions des SDM corrélatifs a été mise en doute car les modèles manquent souvent du fondement mécanistique (basé sur l'écophysiologie et les traits de vie sélectifs) qui apporte le réalisme biologique et évolutif requis. Ces SDM corrélatifs reposent d'ailleurs souvent sur des hypothèses qui ne sont pas tenables dans le contexte du changement climatique. Beaucoup de travaux divergent quant à la cohérence des prévisions issues de stratégies de modélisation fondamentalement différentes (le long du continuum corrélatif – mécanistique). Certains concluent que les deux approches font des prévisions congruentes et précises de la distribution actuelle et des prévisions similaires sur l'impact d'un scénario de réchauffement (KEARNEY *et al.*, 2010) mais d'autres défendent que ces modèles puissent être utilisés seuls ou de manière complémentaire (MEINER *et al.*, 2014 ; GUILLERA-ARROITA *et al.*, 2015 ; PETERSON *et al.*, 2015 ; HIGGINS *et al.*, 2020).

Au plan méthodologique et épistémologique, l'idéal reste néanmoins que des lignes convergentes de preuves indépendantes issues de méthodes indépendantes (MUNAFO & DAVEY SMITH, 2018), pour une discussion sur la "triangulation" des résultats de recherche à travers de multiples sources de preuves) fournissent une base solide pour la prévision et la prise de décision en matière de risques d'extinction dans le cadre du changement climatique (GUISAN *et al.*, 2013 ; SOFAER *et al.*, 2019).

Jusqu'à ce jour, aucun travail de modélisation n'a été entrepris pour établir des scénarios de changement dans la répartition spatiale de la Grenouille des Pyrénées face aux impacts du changement global. Les connaissances récentes pour les autres amphibiens pyrénéens sont basées sur des modèles prédictifs pour l'Europe et pour la péninsule ibérique (ENRIQUEZ-URZELAI *et al.*, 2019); ils confirment que l'impact futur du changement climatique sur les amphibiens dépendra de leur capacité à modifier leur répartition en suivant le réchauffement climatique et que les montagnes constitueront des zones refuges cruciales. Pour la péninsule ibérique, Enriquez-Urzelai et ses collègues (2019) ont comparé les répartitions des amphibiens entre deux périodes (1901–1990 vs. 2000–2015), à l'exclusion de la Grenouille des Pyrénées. Ils suggèrent que, bien que les conditions climatiques aient changé entre les deux périodes, les amphibiens ibériques ont à peine déplacé leurs aires de répartition vers le nord, à l'exception de l'espèce la plus méridionale (*Alytes dickhilleni*) alors que la plupart des espèces semble avoir déplacé leurs limites d'altitude vers le haut, dans les montagnes. En outre, ces auteurs émettent l'hypothèse que la disparition des conditions climatiques froides (par exemple celles que l'on trouve au sommet des montagnes) limite la répartition potentielle des espèces adaptées au froid, notamment les espèces européennes répandues dont la marge méridionale se trouve dans la péninsule ibérique, et les espèces endémiques. La combinaison d'une capacité limitée à déplacer leurs aires de répartition et de profonds changements climatiques pourrait constituer un défi pour la persistance à long terme des populations d'amphibiens ibériques (ENRIQUEZ-URZELAI *et al.*, 2019).

Jusqu'à ce jour donc, il était impossible de savoir si ces hypothèses s'appliqueront également à la Grenouille des Pyrénées, en l'absence de modèles construits. Les résultats de modélisation corrélative présentés dans ce rapport constituent le premier pas vers ce travail de projection essentiel. Pour les couples scénarios-horizons les plus favorables (RCP 2.6 – horizon proche, moyen et lointain, RCP 4.5 et RCP 8.5 horizon proche), les modélisations futures suggèrent un gain d'habitat de 19,7 à 36,1% entre les deux patches et pour certains une colonisation vers le sud des Pyrénées. Ce résultat semble contre-intuitif de prime abord, puisque les répartitions des espèces sont supposées se déplacer plutôt vers le nord. Cependant, comme indiqué par Enriquez-Urzelai *et al.* (2019) ce ne semble pas être le cas pour la Péninsule ibérique, et un déplacement vers le sud doit être interprété comme un déplacement vers les sommets, ce qui est cohérent avec les observations pour les autres amphibiens de la Péninsule ibérique. Ce gain ne compense pas la perte observée sur ces mêmes scénarios, estimée entre 34,5 et 77,1% ; le bilan net du changement d'aire de répartition reste négatif. Pour le scénario le plus pessimiste (RCP 8.5), ce bilan net atteint -95,2 % et suggère la quasi extinction de l'espèce en 2100 en Nouvelle-Aquitaine. Le mouvement modélisé de populations pour la Grenouille des Pyrénées en tant que conséquence directe du changement climatique, serait à nuancer (ou à explorer par modélisation impliquant adaptation et interactions interspécifiques) car il paraît de façon intrigante moindre sur l'horizon moyen du scénario RCP 4.5 et lointain du scénario RCP8.5 que sur les autres couples scénario-horizon. Bien d'autres variables exogènes influentes (comme l'introduction de poissons ou arthropodes dans les torrents, la dégradation des habitats, etc.), non prises en compte dans le travail de modélisation, viennent inéluctablement compliquer l'effort de projection consenti.

Toutefois, il importe de rappeler que l'interprétation des sorties des modèles corrélatifs doit toujours se faire avec prudence car il y a de nombreuses sources d'incertitude techniques – variables climatiques, techniques de modélisation, seuils permettant le passage de la probabilité de présence à la binarité présence-absence (THUILLER, 2003 ; THUILLER *et al.*, 2009). Il faut considérer que ces sorties de modèles restent des hypothèses probables mais en aucun cas une vérité en soi (HARRIS *et al.*, 2013 ; JARNEVICH *et al.*, 2015). Cette modélisation ne prend pas en compte les éventuels processus d'adaptation qui pourrait permettre la persistance des populations ni les processus importants de dispersion des individus. L'influence des interactions entre espèces (parasites, proies, prédateurs, compétiteurs) ne

sont également pas pris en compte. Les aspects liés à la transférabilité sont aussi importants à considérer (ZANINI *et al.*, 2009 ; WERKOWSKA *et al.*, 2016 ; MANZOOR *et al.*, 2018).

Certains traits de vie des amphibiens, comme la diversité du cycle de vie (avec stades œuf, larves et adultes occupant des micro-habitats différents) et l'étendue du cycle nyctéméral (activité nocturne importante, contrairement aux lézards), ne sont pas pris en compte dans la modélisation non plus. Un trait de vie caractéristique de la Grenouille des Pyrénées, à savoir l'utilisation stricte du milieu torrenticole au moment de sa reproduction, n'est pas intégré non plus dans la modélisation car aucune des trois variables d'habitat renseignant la présence d'eau ou de zones humides n'a été retenue dans l'analyse pour les raisons discutées plus haut. Des questions restent d'ailleurs en suspens quant à la pertinence de certaines variables : l'humidité du milieu est-elle bien reflétée par l'indice d'aridité, les chutes de neiges et l'humidité relative qui font partie des quatre variables les plus importantes dans la modélisation (pour mémoire elles contribuent respectivement à 30,9 %, 22,3 % et 9,5 % de. Les difficultés de modélisation de la répartition d'espèces d'amphibiens spécialisées, dans des habitats rares et éphémères, ont été rapportées récemment par Filer *et al.* (2020), et le challenge est encore plus grand quand l'espèce est endémique, comme l'est la Grenouille des Pyrénées. En outre, le faible nombre d'observations et la résolution de 1 km<sup>2</sup> ne facilitent pas l'interprétation des résultats ; il pourrait être pertinent de réaliser ces cartes à la résolution de 100 mètres sur les Pyrénées-Atlantiques uniquement, ce qui permettrait de conserver toute la variabilité de l'habitat (HEIKKINEN *et al.*, 2006 ; KRITICOS & LERICHE, 2010) et d'identifier peut-être des liens plus forts entre la présence et les variables explicatives, notamment d'habitat.

Comme expliqué précédemment, en rapport avec le paradoxe soulevé (décalage entre grandeurs statistiques caractéristiques des cours d'eau exploités et température optimale des larves), si les conditions thermiques rencontrées actuellement sont suboptimales, il est possible que les pertes estimées via la modélisation corrélative ne soient que fictives. Pour le vérifier, il reste à construire les modèles mécanistiques évoqués en utilisant l'information croisée inédite entre températures environnementales dans l'eau et température préférée de l'espèce, à l'état larvaire.

L'idéal aurait été de pouvoir développer un modèle hybride, complet, tenant compte des changements ontogéniques (œufs→têtards→adultes) mais cela ne sera pas possible. En effet, l'absence de données pour le stade adulte répond à une triple réalité : i/ absence de données de températures environnementales compte tenu du manque d'informations sur l'utilisation spatio-temporelle des différents types d'habitat disponibles, ii/ difficulté à mettre en place un protocole spécifique de terrain pour ce stade en raison de la rareté et de la haute vulnérabilité des individus adultes et iii/ impossibilité de réaliser des expérimentations *ex situ* pour des raisons déontologiques en premier lieu mais aussi en raison de l'absence totale de connaissance sur les possibilités de maintien en captivité des individus adultes (ce qui vaut aussi pour les larves).

## 8.5 Conclusion

Au cours de son cycle biologique, *Rana pyrenaica* exploite différents milieux et affronte des changements importants liés de façon directe ou indirecte au changement climatique. L'eau de la rivière est l'unique environnement pour les œufs et les têtards, mais cet environnement connaît d'importantes modifications dont on commence seulement à envisager l'importance : impact des crues sur la dispersion et la survie des têtards vers l'aval d'une part, et importance des événements extrêmes chauds précoces (printemps et hivers plus chauds) d'autre part semblent déterminants. Les informations sont lacunaires encore pour le premier élément, mais la connaissance progresse pour le second aspect. L'étude du stade "œuf", véritable défi au plan méthodologique et déontologique, difficile et délicate, est écartée. Pour les têtards, la compréhension des effets directs et indirects relève d'observations comportementales et de comptages directs sur le terrain tandis que pour les adultes, le choix a été fait pour des raisons méthodologiques et déontologiques surtout, d'envisager une approche indirecte basée sur le comportement d'avatars, autrement dit de modèles biophysiques imitant les propriétés thermo- et hydro-régulatrices des amphibiens adultes. Ces expérimentations faites en 2018 et 2019 indiquent que la thermorégulation comportementale devrait conduire tout individu adulte, d'une part à fuir les habitats très exposés à la chaleur extrême et d'autre part, à limiter leur activité en passant plus de temps dans un micro-habitat refuge. En 2019, il était établi (et ce fait est de nouveau confirmé en 2020) que le développement des têtards de *Rana pyrenaica* s'effectue dans des eaux bien plus froides que les analyses écophysiologiques et comportementales l'indiqueraient *a priori*, en soulevant une question cruciale : comment expliquer que des têtards se développent dans une eau qui n'atteint jamais la température optimale d'activité mesurée sur le terrain ? De même, avec la baisse observée des effectifs sur certains sites, les observations de 2020 confirment celles de 2019 sur l'impact négatif (printemps et hivers chauds, crues printanières) d'un changement du climat sur les populations de Grenouille des Pyrénées.

Réalisées en 2020, les projections faites à partir des travaux de modélisation corrélative, qui reposent sur l'établissement de relations statistiques entre les répartitions actuelles des espèces et les variables climatiques pour projeter la répartition future d'une espèce dans le cadre d'un changement environnemental prévu, constituent un élément supplémentaire ; en effet, selon le scénario climatique le plus pessimiste, elles suggèrent l'extinction des populations de Nouvelle-Aquitaine d'ici 2100.

En perspective, pour l'année 2021, il s'agira de se concentrer sur l'apport des modèles mécanistiques, ceux qui sont basés sur des processus biologiques ou écophysiologiques et déterminent les interactions mécanistes entre la croissance ou l'aptitude d'un organisme et son environnement, en utilisant des inférences théoriques, des expériences, ou les deux. En l'occurrence, pour la Grenouille des Pyrénées, il s'agira de mettre en regard l'information acquise sur les températures de l'eau (maintenant qu'une série chronologique s'étalant sur 3 cycles annuels, de 2018 à 2020, est obtenue, en permettant la prise en compte de la variabilité inter-annuelle *a minima*) et sur les préférences thermiques de cette espèce (notamment la température optimale notée  $T_{opt}$  bâtie autour de deux approches complémentaires : la courbe de performance thermique (abrégées en TPC) et la vigueur d'activité (abrégées en EAVC), comme alternative à la performance sur la niche thermique des adultes. Pour mémoire, la première approche (basée sur les TPCs) conduisait à une  $T_{opt}$  estimée de 13,1 °C et une gamme de tolérance de 26,4 à 37,4 °C (selon la performance testée) tandis que la deuxième approche (construite autour des EAVCs) fournissait une  $T_{opt}$  estimée supérieure de 1,1 °C (à savoir 14,2 °C) et une fenêtre thermique d'activité de 11,6 °C. La plus petite fenêtre thermique obtenue à partir de l'EAVC contraste avec la plus grande gamme de tolérance thermique révélée par les TPCs. Les différences

s'expliquent simplement par le fait que les organismes ne se livrent pas à des activités sur toute la gamme de température qu'ils peuvent tolérer et que les deux approches ne mesurent pas exactement les mêmes phénomènes. Des deux informations, seule la deuxième correspond à une mesure de l'activité volontaire, plus révélatrice de la réalité biologique ; son intégration dans un modèle écophysiologique mécanistique inédit, en cours de développement, devrait être plus pertinente et plus à même de construire des scénarii réalistes (plus que les modèles corrélatifs présentés ci-dessus). De façon ultime, il s'agit de combiner les approches existantes car il n'est pas toujours facile de faire une distinction claire entre ces deux types de modèles, et encore moins de les mettre en opposition, car la plupart des modèles sont intermédiaires en ce qui concerne l'inclusion explicite des processus. Il est donc envisagé, comme compromis, d'intégrer les résultats d'un modèle physiologique spatialement explicite d'extinction et de modèles corrélatifs de distribution des espèces pour évaluer les changements de répartition induits par le changement climatique. Au plan technique, le challenge passe par l'intégration numérique continue (ou discrète) de tous les processus biologiques et physiques énumérés ci-dessus, au stade larvaire en tout cas, et pour lesquels la variabilité pourra être intégrée à minima (2018 – 2020).