

## Chapitre 4. Évolution phénologique de *Phengaris alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) écotype « *alcon* » et de sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe* (Linnaeus, 1753), en landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses

**Auteurs :** Sandy Bulté, Jérémy Rostan, Pierre-Yves Gourvil, **Contributeurs :** Imanol Amestoy, Carine Bidegaray, Lola Boile, Nicolas Bonnin, Bertrand Couillens, Nicolas Dejean, Florian Doré, Anaïs Dufau, Vincent Duprat, Andoni Ercinbengoa, Christophe Fréchaut, Emilie Fumey, Dominique Galand, Akaren Goudiaby, Gilles Granereau, Paul Haettel, Joan Hochet, Xenia Jost, Eric Lesparpe, Fanny Mallard, Séverine Marichal, Ennaloël Mateo-Espada, Martine Percelay, Justine Poujol, Mathilde Poussin, Audrey Ratié, Lisa Richard, Christal Robert, Kévin Romeyer, Yann Sellier, David Soulet, Paul Tourneur

---

**Résumé :** Face aux changements climatiques, les réponses des êtres vivants pour s'adapter aux nouvelles conditions peuvent être assez variées. L'une de ces réponses, et sûrement la plus documentée, concerne la modification de la phénologie des organismes. La question posée ici concerne l'adaptation des populations de *Phengaris alcon* faces aux possibles changements de répartition et phénologiques de son unique plante hôte en Nouvelle-Aquitaine, *Gentiana pneumonanthe*, en termes de répartition et de dynamique de ses populations et de maintien de la synchronie phénologique avec sa plante hôte. Ces deux espèces étant inféodées aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, la surface en habitat favorable à leur développement risque de diminuer dans le futur avec le changement climatique. Les résultats des modélisations corrélatives de répartition mettent en avant la possibilité de zones refuges climatiques pour les deux espèces, principalement dans les massifs pyrénéen et limousin. Mais des limites résident dans ces modèles qui nécessitent d'être ajustés afin de modéliser avec plus de précision leur potentielle répartition future. De plus, les insectes montrant des réponses plus importantes et plus rapides aux changements climatiques que d'autres groupes taxonomiques comme par exemple les plantes, la synchronie phénologique existante entre *Phengaris alcon* et sa plante hôte pourrait alors ne plus être maintenue avec le changement climatique, avec une période de vol du papillon devenant de plus en plus précoce et une floraison de sa plante hôte de plus en plus tardive, entraînant ainsi des impacts qualitatifs (positionnement des œufs sur la plante hôte), et quantitatifs (nombre d'œufs pondus) sur les populations de *Phengaris alcon*. Pour répondre à cette question, un protocole de suivis de la dynamique et de la phénologie des deux espèces a été mis en place sur 4 sites en Nouvelle-Aquitaine depuis 2018, avec l'ajout d'un cinquième site en 2021. Ces suivis reposent sur un comptage des pieds et des hampes de *Gentiana pneumonanthe* et des œufs du papillon dans des quadrats de 100m<sup>2</sup>. Les résultats des quatre années de suivis sur quatre sites en Nouvelle-Aquitaine ont montré des phénologies des deux espèces variables en fonction des sites, les sites girondins présentant une entrée au stade bourgeon de *Gentiana pneumonanthe* et un début de vol de *Phengaris alcon* plus tardifs par rapport aux sites des Pyrénées-Atlantiques. La synchronie phénologique des deux espèces sur ces derniers semble d'ailleurs moins bonne que sur les sites girondins, avec un début de vol souvent plus précoce que le début de bourgeonnement. Toutefois, le protocole présente certaines limites, notamment en ce qui concerne les métriques utilisées pour mesurer la synchronie phénologique des deux espèces. Sur la base du retour d'expérience des quatre années de suivis, des résultats et de la littérature, des ajustements du protocole sont proposés afin de

répondre plus spécifiquement à la problématique de synchronisation phénologique entre les deux espèces.

**Mots clés :** changement climatique, floraison, *Gentiana pneumonanthe*, quadrat, landes humides, *Phengaris alcon*, phénologie, asynchronie.

## 4.1 Introduction

De nombreux êtres vivants, végétaux ou animaux, montrent une schématisation saisonnière plus ou moins marquée de leur activité (VISSER & BOTH, 2005) qui relève de la phénologie. Celle-ci correspond à l'étude de l'évolution dans le temps des événements biologiques et périodiques qui caractérisent le cycle de vie d'un organisme (stades de développement, émergence, reproduction, entrée en dormance, etc.) et qui sont influencés par des paramètres climatiques variant au cours des saisons. Ces paramètres peuvent être nombreux et spécifiques, mais la photopériode reste le signal principal, qui, couplée à la température, détermine la phénologie chez notamment les insectes (BALE *et al.*, 2002). Dans un contexte de changement climatique, les phénophases des organismes, qui correspondent aux stades de développement et qui dépendent des variations climatiques, pourraient se voir perturbées, engendrant l'apparition de décalages phénologiques dans le temps chez les espèces (INOUE *et al.*, 2000). Ces décalages correspondent à des changements dans le temps de l'apparition des phénomènes du cycle de vie d'un organisme. De nouveaux jeux de données, provenant d'études menées sur le long terme apportent des preuves de l'existence d'un décalage général (mais non systématique) des phénologies printanières des insectes vers des dates plus précoces, au niveau des régions tempérées et polaires, à cause des hausses thermiques (FORREST, 2016). Les conséquences directes de ces décalages phénologiques, dus aux changements climatiques, sont nombreuses et peuvent aller jusqu'à la disparition de certaines espèces (COHEN *et al.*, 2018). En effet, puisque ces décalages ne se font pas aux mêmes rythmes selon les taxons ou le niveau trophique, les espèces s'en retrouvent affectées différemment (DAMIEN & TOUGERON, 2019). Cette affectation est tributaire de la nature de l'interaction qu'il existe entre les deux espèces. Ce phénomène s'illustre très bien pour les relations couple proie-prédateur chez les espèces, dont le cycle de développement d'une espèce va dépendre de l'autre espèce. Si la phénologie de l'espèce prédatrice vient à se décaler à un rythme différent de celle de sa proie, les conséquences pour les deux espèces en seront tout aussi différentes. On parle alors d'asynchronie phénologique entre les deux espèces qui correspond à un non-appariement dans le temps d'une partie de leur cycle de développement (VISSER & GIENAPP, 2019 ; MAGLIANESI *et al.*, 2020). Ce phénomène est notamment observable chez les lépidoptères, pour lesquels la phénologie avance jusqu'à trois fois plus rapidement que celle des plantes (PARMESAN, 2007), en raison de mécanismes respectivement différents (VISSER & BOTH, 2005). DONOSO *et al.* (2016), ont montré que chez des lépidoptères bivoltins méditerranéens, des conditions plus arides en hiver entraînaient une diminution de la synchronie lépidoptères-fleurs au printemps, tout comme des conditions plus arides au printemps avec la génération estivale, dans une relation mutualiste plante-pollinisateur.

Ces asynchronies phénologiques ne sont pas sans conséquence sur les espèces. Elles peuvent s'exprimer le long d'un continuum, allant d'espèces fortement impactées où aucune des phénologies ne se chevauchent dans le temps, à très faiblement touchées, où ce chevauchement dans le temps reste important (MILLER-RUSHING *et al.*, 2010). Les conséquences seront d'autant plus fortes pour les espèces qui possèdent déjà un chevauchement étroit de leurs phénologies (HALBRITTER *et al.*, 2015 in POSLEDOVICH *et al.*, 2015). De telles asynchronies sont donc susceptibles d'impacter non seulement l'interaction existante entre les organismes, mais aussi la communauté, voire les écosystèmes à plus large échelle (KHAROUBA *et al.*, 2018). L'importance de l'impact des asynchronies phénologiques semble dépendre du niveau de spécialisation entre les espèces (MAGLIANESI *et al.*, 2020). La spécialisation



écologique est le degré de tolérance des espèces face à une gamme de conditions environnementales donnée (l'habitat, le climat, la nature des ressources alimentaires), celle-ci étant étroite chez les espèces spécialistes (CHMURA *et al.*, 2019). Cette spécialisation peut également se décliner au niveau phénologique, comme c'est le cas chez certains insectes qui vont se nourrir exclusivement d'un stade phénologique spécifique d'une plante (tels que les bourgeons, les fruits, les jeunes feuilles ; (POSLEDOVICH *et al.*, 2015). Contrairement aux espèces généralistes, les espèces spécialistes impliquées dans une interaction, telle qu'une relation symbiotique ou parasitaire, seront davantage impactées par l'apparition d'une asynchronie phénologique, ne possédant pas la capacité de changer aisément de ressources alimentaires (MAGLIANESI *et al.*, 2020), constituant en ce sens un bon exemple d'étude des impacts du changement climatique (FILZ & SCHMITT, 2015). Ici est présenté le cas de l'Azuré des mouillères, *Phengaris alcon* écotype « *alcon* », Denis & Schiffermüller, 1775, espèce de rhopalocère considérée vulnérable en Aquitaine (OAFS, 2019a), en danger critique d'extinction en Poitou-Charentes (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019) et avec un statut précaire en Limousin, du fait de populations en déclin et localisées. En plus de la dégradation, la disparition et du morcellement de ses habitats, causes principales du déclin de ses populations, le changement climatique pourrait avoir un impact non négligeable sur les populations de *Phengaris alcon*.

Inféodé aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, voire mésophiles dans certains secteurs du Pays basque et des Pyrénées, ce papillon présente un cycle de vie complexe, puisqu'il dépend à la fois de la présence de fourmis hôtes du genre *Myrmica* et d'une plante hôte, *Gentiana pneumonanthe* L., 1753, qui sont toutes les deux nécessaires au développement de la chenille. Cette spécificité fait de ce papillon une espèce particulièrement exigeante, à la fois d'un point de vue écologique et phénologique, puisque les larves, monophages, se nourrissent exclusivement des bourgeons/fleurs de *G. pneumonanthe*, qui dépend donc en partie du développement de sa plante hôte. Espèce assez rare en Nouvelle-Aquitaine (LEBLOND *et al.*, 2019), *Gentiana pneumonanthe* est une plante hémicryptophyte, vivace, caractéristique des formations herbacées sur sols humides plus ou moins acides (prairies et landes humides, tourbières...) que l'on retrouve de façon localisée. Sa floraison est tardive : elle s'étale de juillet à octobre. Peu de données existent sur la phénologie de *G. pneumonanthe* en lien avec des gradients de latitude, d'altitude et d'humidité. À travers la modélisation de différents scénarios, CORMONT *et al.* (2013) ont notamment étudié les effets du changement climatique sur les populations de *G. pneumonanthe* et leurs répercussions sur les populations de *P. alcon*. Les auteurs ont montré que des températures plus élevées, entraînant des modifications dans l'aire de la répartition des populations de *G. pneumonanthe*, affectaient négativement les populations de *Phengaris alcon*. Le changement climatique pourrait également avoir des conséquences sur la phénologie de cette plante dont la floraison dépendrait de l'humidité atmosphérique, des précipitations et des températures (CERRATO *et al.*, 2016). Par conséquent, en réponse au changement climatique (températures plus élevées au printemps et des sécheresses de plus en plus précoces), l'aire de répartition de *G. pneumonanthe* pourrait s'en trouver modifiée en Nouvelle-Aquitaine et sa floraison pourrait également devenir de plus en plus tardive. Ainsi, se pose la question de l'adaptation des populations de *P. alcon* face aux possibles changements de répartition et phénologiques de son unique plante hôte en Nouvelle-Aquitaine, en termes de répartition des populations et de maintien de la synchronie phénologique avec sa plante hôte. Un protocole a donc été mis en place depuis 2017 pour suivre les populations de *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon* sur 4 sites en Nouvelle-Aquitaine (1 site ajouté en 2021). Le suivi de ces populations a pour objectif de connaître l'évolution de la phénologie des deux espèces et leurs dynamiques et de connaître quels sont les paramètres notamment climatiques qui influencent leurs différentes phases de développement.

Dans la première partie de ce chapitre, les effets du changement climatique sur la répartition de *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon* en Nouvelle-Aquitaine sont évalués pour les différents

scénarios climatiques du GIEC, à court, moyen et long terme à l'aide de modèles corrélatifs de répartition. Pour les deux espèces, une diminution de la proportion d'habitats favorables est attendue à moyen et long terme avec un effet négatif plus important pour le scénario le plus pessimiste et avec une occupation dans le futur de zones refuges telles que les massifs montagnards (dans les Pyrénées, en Limousin). *Phengaris alcon* étant une espèce dépendante de deux hôtes, il est supposé que ses populations en seront d'autant plus impactées. Dans une seconde partie, les effets climatiques sur la phénologie des deux espèces, à l'échelle locale et sur les quatre dernières années, sont étudiés. Les insectes montrant des réponses plus importantes et plus rapides aux changements climatiques que d'autres groupes taxonomiques (PARMESAN, 2007 ; STOECKLI *et al.*, 2012), l'hypothèse émise est l'apparition d'une asynchronie phénologique des populations de *Phengaris alcon* avec celle de sa plante hôte, d'intensité variable selon les régions, avec une période de vol du papillon devenant de plus en plus précoce et une floraison de sa plante hôte de plus en plus tardive, entraînant ainsi des impacts qualitatifs (positionnement des œufs sur la plante hôte), et quantitatifs (nombre d'œufs pondus) sur les populations de *Phengaris alcon*.

## 4.2 Matériel et méthodes

### 4.2.1 Zone d'étude

Les sites d'étude ont été sélectionnés en fonction de la répartition de *Phengaris alcon* en Nouvelle-Aquitaine, de la présence de populations plus ou moins importantes de *G. pneumonanthe* et d'une répartition spatialement équilibrée dans la région. La maîtrise foncière est également un élément fondamental à prendre en compte afin d'assurer la pérennité des suivis dans le temps (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a). Peu de sites réunissaient l'ensemble de ces critères.

En 2021, ce sont au total cinq sites qui sont étudiés pour les suivis de *P. alcon* et *G. pneumonanthe* en Nouvelle-Aquitaine (Fig. 91, Tab. XXII).

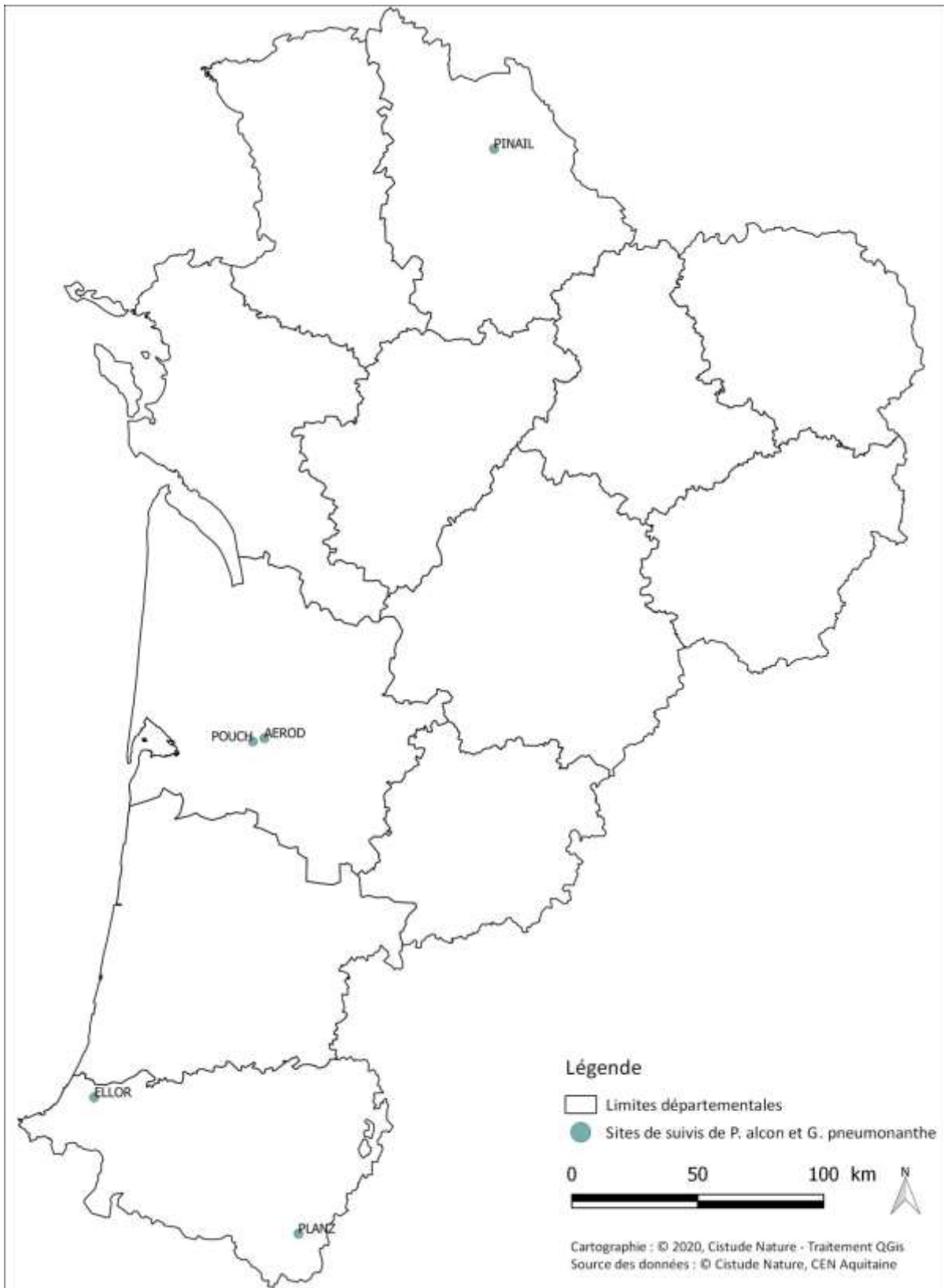
- 2 sites en Gironde : ces deux sites sont constitués tous les deux d'une végétation de type lande humide relevant de *Ulici minoris* – *Ericenion ciliaris* mais à la physiologie différente du fait d'une gestion différente et encadrée par des aspects réglementaires (nécessité d'avoir une végétation ne dépassant pas une certaine hauteur). L'un, situé sur un terrain d'un aérodrome, présente une végétation plutôt rase alors que l'autre, situé sous une ligne haute-tension, présente une végétation plus haute et plus fermée dominée par *Molinia caerulea*. Ces deux sites sont intégrés depuis 2016 et 2018 respectivement.
- 2 sites dans les Pyrénées-Atlantiques : l'un est situé à 840 m d'altitude et présente une végétation de type tourbière en mosaïque avec une lande humide ; l'autre site d'étude se situe au Pays basque, à 146m d'altitude et est constitué d'une végétation de landes humides relevant de *Ulici minoris* – *Ericenion ciliaris* en mosaïque avec une pelouse acidiphile thermo-atlantiques. Ces deux sites sont intégrés au programme depuis 2016.
- 1 site dans la Vienne, intégré au programme en 2021. Il se situe au sein de la réserve naturelle du Pinail et est soumis à une gestion constante depuis plusieurs années (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019).



Tab. XXII. Caractéristiques des sites étudiés dans le cadre du suivi de *P. alcon*.

Code site	AEROD	POUCH	PLANZ	ELLOR	PINAIL
<b>Dénomination</b>	Aérodrome de Bordeaux-Léognan-Saucats	Lande de Pouchau	Plateau d'Anzé	Ellorimendi	RNN du Pinail
<b>Dép.</b>	33	33	64	64	86
<b>Commune</b>	Léognan/Martillac	Saucats	Laruns	Mouguerre	Vouneuil-sur-Vienne
<b>Superficie</b>	15 ha	1.67 ha	1 ha	0.8 ha	20 ha
<b>Statut</b>	/	/	/	Site CEN	RNN
<b>Propriétaire/Gestionnaire</b>	Département de la Gironde/Aérodrome/Communauté de communes de Montesquieu	Privé/RTE - CEN Nouvelle-Aquitaine	Commune de Laruns	Privé géré par le CEN Nouvelle-Aquitaine	Etat
<b>Station météo</b>	Oui	Oui	2017-2020	Oui	Oui
<b>Structure</b>	Cistude Nature	Cistude Nature	CEN Nouvelle-Aquitaine	CEN Nouvelle-Aquitaine	RNN du Pinail
<b>Type de gestion</b>	Fauche/broyage	Fauche/broyage	Brûlis ponctuel/pâturage ponctuel	Fauche	Fauche/Pâturage/Brûli
<b>Altitude</b>	54	61	840	146	137
<b>Type de végétation</b>	Lande mésohygrophiles de l' <i>Ulici minoris</i> – <i>Ericenion ciliaris</i>	Lande mésohygrophile de l' <i>Ulici minoris</i> – <i>Ericenion ciliaris</i>	Lande mésohygrophile et végétations de tourbière	Lande mésohygrophile de l' <i>Ulici minoris</i> – <i>Ericenion ciliaris</i> /Pelouse acidiphile thermo-atlantique	Lande mésohygrophile
<b>Physionomie végétation</b>	Végétation rase, ouverte (présence de sol nu)	Végétation haute, fermée (présence de litière importante)	Végétation ouverte	Végétation rase, ouverte	Végétation rase à haute selon les quadrats
<b>Densité de gentianes (nb pieds/m<sup>2</sup>)</b>	0.15 pieds.m <sup>-2</sup> (en 2018)	0.02 pieds.m <sup>-2</sup> (en 2017)	0.14 pieds.m <sup>-2</sup> (en 2018)	0.09 pieds.m <sup>-2</sup> (en 2018)	NC





Sites validés pour les suivis de *Phengaris alcon* et *Gentiana pneumonanthe*.

Fig. 91. Situation géographique des sites d'études validés pour les suivis de *P. alcon* et *G. pneumonanthe*.

## 4.2.2 Matériel biologique

De répartition eurasiatique, l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon* écotype « *alcon* », Denis & Schiffermüller, 1775) est une espèce de papillon inféodée aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, voire mésophiles dans certains secteurs du Pays basque et des Pyrénées. Considéré comme vulnérable en Aquitaine (OAFS, 2019a), en danger critique d'extinction en Poitou-Charentes (POITOU-CHARENTES NATURE, 2019), avec un statut précaire en Limousin du fait de populations en déclin et très localisées, celles-ci apparaissent très fragmentées en Nouvelle-Aquitaine et semblent déconnectées les unes des autres du fait principalement de la dégradation, de la disparition et du morcellement de son habitat. Sa période de vol s'étale de la mi-juillet à fin août et occasionnellement jusqu'à mi-septembre et varie selon la latitude et l'altitude. C'est une espèce de papillon spécialiste du fait de son cycle de vie complexe. Il dépend à la fois de la présence de fourmis hôtes (principalement *Myrmica scabrinodis*, *M. ruginodis* ou *M. rubra*) et d'une seule plante-hôte connue en Nouvelle-Aquitaine, la Gentiane des marais (*Gentiana pneumonanthe* Linné, 1753), qui sont nécessaires au développement de la chenille.

Espèce présente dans une grande partie de la France, en plaine comme en montagne, les populations de *Gentiana pneumonanthe* restent localisées et tendent à devenir de plus en plus rares. Elle est considérée comme assez rare en Nouvelle-Aquitaine (LEBLOND *et al.*, 2019). C'est une plante hémicryptophyte, vivace, que l'on retrouve de façon localisée, dans des landes mésophiles à hygrophiles ou zones tourbeuses à paratourbeuses. Inféodée à des milieux humides de plus en plus menacés ou détruits (assèchement, apport d'engrais, fermeture du milieu, etc.) l'avenir de sa répartition pose donc question. Chaque pied de *G. pneumonanthe* se compose de une à une dizaine de tiges dressées, pouvant atteindre jusqu'à 60 cm de haut. Chaque tige peut comporter des fleurs bleues (1 à 20 fleurs) ou rester à l'état végétatif. Sa floraison est tardive : elle s'étale de juillet à octobre avec un pic de floraison généralement d'août à fin septembre et peut être qualifiée de presque automnale. Comme la majorité des autres espèces de gentianes bleues, *G. pneumonanthe* présente des mouvements marqués de ses corolles en réponses à des stimuli externes comme la luminosité, la température, la couverture nuageuse, l'humidité relative de l'air, la radiation solaire ainsi que la fécondation des fleurs (KOZUHAROVA & ANCHEV, 2006). Sa pollinisation est principalement entomophile et dans de rares cas se produit une autopolinisation (PETANIDOU *et al.*, 1995 ; PETANIDOU *et al.*, 2001). Sa dispersion est principalement barochore.

En Nouvelle-Aquitaine, *G. pneumonanthe* constitue l'unique plante hôte de *P. alcon* écotype « *alcon* ». Dès leur émergence, les femelles de *P. alcon* vont pondre des œufs préférentiellement au niveau des bourgeons et des fleurs, parfois sur la tige et les feuilles, et de préférence sur les hampes de *G. pneumomanthe* les plus grandes et les plus visibles parmi la végétation (BONELLI *et al.*, 2005 ; NOWICKI *et al.*, 2005). Ce comportement de pontes est supposé optimiser les chances de survie des larves puisque les trois premiers stades larvaires s'effectuent dans les fleurs de *G. pneumonanthe* (DUPONT, 2010). Au bout de la troisième mue, la chenille se laisse tomber au sol et est récupérée et adoptée par des fourmis du genre *Myrmica*. Les chenilles passent l'hiver dans la fourmilière où elles vont en partie s'attaquer aux larves, aux œufs ou aux nymphes de ses hôtes. Une fourmilière peut héberger jusqu'à 10 chenilles (LAFRANCHIS *et al.*, 2015) : une partie d'entre elles se développeront en 10 mois, et les autres y resteront près de deux ans. La nymphose se déroule tôt le matin avant que les fourmis ne soient trop actives (Fig. 92, Fig. 93).





Fig. 92. Cycle de vie de l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon alcon*) (OFFICE POUR LES INSECTES ET LEUR ENVIRONNEMENT, 2013).



Fig. 93. De gauche à droite, *Gentiana pneumonanthe*, imago de *Phengaris alcon*, chenille de *Phengaris alcon*.



### 4.2.3 Données de présence

Les données de présence utilisées pour produire les cartes de modélisation de *Phengaris alcon* proviennent de l'observatoire de la Faune Sauvage de Nouvelle-Aquitaine (observatoire-fauna.fr). La description et le traitement préalable de ces données sont décrits dans le chapitre 3. En ce qui concerne les données de présence de *Gentiana pneumonanthe*, les données utilisées sont celles provenant de l'Observatoire de la Biodiversité Végétale en Nouvelle-Aquitaine (obv-na.fr). La description et le traitement de ces données sont eux décrits dans le chapitre 1 et les tomes précédents du programme les sentinelles du climat (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a).

### 4.2.4 Variables environnementales

- **Cartes de modélisation**

Les variables environnementales utilisées pour l'établissement des cartes de modélisation de *Phengaris alcon* et leur traitement sont décrits dans le chapitre 3 et pour celles utilisées pour l'établissement des cartes de modélisation de *Gentiana pneumonanthe*, se reporter au chapitre 1 et aux tomes précédents de Sentinelles du climat (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a).

- **Caractérisation du macroclimat des sites d'études**

L'ensemble des traitements statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio version 4.0.4 (R Core Team 2021) et basés sur un seuil d'erreur  $\alpha=0.05$ .

Afin de caractériser la signature climatique des sites d'études (excepté le site dans la Vienne) et les comparer, les données météorologiques provenant du modèle ALADIN 52 (CNRM, 2014) ont été utilisées. Ces données présentent l'avantage d'être totalement disponibles depuis 1950 jusqu'à 2006, et prédites jusqu'à 2100 à une résolution de 8x8 km. Ces données ont été étudiées sur la période 1991–2021. Il est en effet recommandé par Météo-France, pour ce type de données climatiques, d'étudier les moyennes sur des périodes de 30 ans pour « lisser » la forte variabilité interannuelle aléatoire et naturelle, qui peut masquer les signaux des changements climatiques (OUZEAU *et al.*, 2014).

Les quatre sites sont localisés au sein de trois mailles différentes, POUCH et AEROD étant disposés dans une même maille en raison de leur proximité géographique. Une classification hiérarchique basée sur une métrique euclidienne a été réalisée sur les données mésoclimatiques (données provenant des stations météorologiques) de chaque site et chaque année. Le package 'Factoshiny' a été utilisé pour réaliser cette classification (VAISSIE *et al.*, 2021).

Une sélection préalable des différentes variables climatiques disponibles a été réalisée à l'aide de corrélations de Spearman, basées sur un seuil de coefficient de Spearman  $r_s=0.80$  et  $r_s=-0.80$  dans le but d'éliminer les variables fortement autocorrélées. Trois variables ont ainsi été sélectionnées, comprenant la température moyenne, l'humidité relative moyenne et la pluviométrie totale. Toutefois, les variables de températures minimales et maximales ont été conservées en raison de l'importance du facteur température pour l'étude phénologique chez les insectes, ou chez *G. pneumonanthe* d'après la littérature.

Les médianes de ces cinq variables climatiques de 1991 à 2020 ont été testées entre les trois mailles par des tests de comparaison de médiane, non paramétrique, de Kruskal-Wallis, après vérification de la non-normalité des données par des tests de Shapiro-Wilk. Des tests *a posteriori* de Nemenyi ont été réalisés pour différencier les groupes significativement différents.



- Mises en relation des données climatiques et phénologiques

L'ensemble des traitements statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio version 4.0.4 (R Core Team 2021) et basé sur un seuil d'erreur  $\alpha=0.05$ .

Afin de tester s'il existe un lien entre les dates de début de bourgeonnement ou de début de floraison de *G. pneumonanthe* et le climat, les données mésoclimatiques issues des stations météo ont été utilisées, ces données permettant une étude plus fine que les données macroclimatiques.

Chaque site étudié dispose de sa propre station météorologique (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018a) qui enregistre température, humidité relative et point de rosée toutes les heures. Les stations météorologiques ont été posées le 11/07/2016 sur le site AEROD, le 18/07/2016 sur ELLOR, le 18/08/2017 sur PLANZ et le 01/06/20218 sur POUCH.

Suite à des pannes de matériel, de vol ou de conditions extrêmes, il peut arriver que des données soient manquantes. C'est notamment le cas pour PLANZ en 2018 et en 2020. Si des stations proches appartenant au réseau météorologique du programme les sentinelles du climat ne présentent pas de différence significative dans les données qui précèdent les données manquantes, celles-ci peuvent être reconstituées en utilisant les données par heure de la station similaire. Ceci n'étant pas le cas pour PLANZ et POUCH, les données n'ont donc pas été remplacées.

Différentes variables climatiques ont été calculées à partir des paramètres climatiques bruts par heure : la moyenne quotidienne, le minimum et maximum quotidien pour la température, le point de rosée et l'humidité relative.

Les degrés-heure de croissance (DHC, entre 10°C et 35°C) ont été calculés en utilisant la formule suivante :

$$\text{DHC} = \frac{(T - T_{\text{baseMin}})}{24}$$

DHC=0 si  $T < T_{\text{baseMin}}$  OU  $T > T_{\text{baseMax}}$

Avec T, la température horaire en °C ;  $T_{\text{baseMin}}$ , la température de base minimale à 10°C pour le calcul des DHC ;  $T_{\text{baseMax}}$ , la température de base maximale égale à 35°C pour le calcul des DHC.

Les degrés-jour de croissance (DJC) ont ainsi été calculés en sommant les DHC par jour. Les DJC sont une mesure de l'accumulation de la chaleur dans le temps, pour des températures comprises entre des seuils (i.e  $T_{\text{baseMin}}$  et  $T_{\text{baseMax}}$  ; CAYTON *et al.*, 2015). Cette métrique a d'ailleurs été utilisée comme lien entre la phénologie chez les espèces et les changements climatiques (NUFIO *et al.*, 2010) puisqu'elle caractérise l'accumulation d'énergie nécessaire au développement des organismes, comme pour la transition d'un stade œuf à un stade chenille pour les lépidoptères par exemple. Pour les DJC, les températures de base minimale et maximale ont été fixées respectivement à 10°C et 35°C car il s'agit de la plage thermique principale permettant le développement de la faune et de la flore. Les températures au-delà de 35°C correspondent à la plage thermique létale pour les organismes.

Les variables climatiques associées aux températures, points de rosées et humidités relatives ont été moyennées et les DJC ont été sommés par saison (automne : septembre à novembre de l'année N-1 ; hiver : décembre de l'année N-1 à février de l'année N ; printemps : mars à mai de l'année N ; été : juin à août de l'année N) pour les mettre en relation avec les données de phénologie.



Ainsi, des données sont manquantes pour les saisons des sites suivants : PLANZ, toutes les saisons en 2018, printemps et été 2020, automne et hiver 2018 pour POUCH, ces données, incomplètes sur certaines saisons n'ont donc pas été prises en compte dans les analyses.

#### 4.2.5 Modélisation avec le package Biomod2

Les analyses réalisées pour la modélisation concernant *Phengaris alcon* sont décrites dans le chapitre 3 et celles réalisées pour la modélisation concernant *Gentiana pneumonanthe* sont décrites dans le chapitre 1 et les tomes précédents du programme les sentinelles du climat (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a).

#### 4.2.6 Suivi sur le long terme des effets du changement climatique sur les populations

Tous les deux ans, un recensement des pieds de *G. pneumonanthe* est réalisé sur tous les sites afin d'actualiser et d'évaluer l'évolution de leur répartition. La méthode de dénombrement consiste à parcourir l'ensemble de la zone favorable à *G. pneumonanthe*, par bande d'environ deux mètres, à faible allure et de pointer au GPS (précision maximale de 3m) tous les pieds détectables (à l'état végétatif, en bourgeons, en fleurs, etc.).

La phénologie de *G. pneumonanthe* et le nombre de ponte de *P. alcon* sont suivis au niveau de deux quadrats permanents de 100 m<sup>2</sup> qui ont été préalablement sélectionnés et positionnés sur chaque site (MALLARD, 2017b ; MALLARD, 2018b). La méthodologie de suivis consiste à recouper ces quadrats en 25 sous-quadrats de 4m<sup>2</sup> afin de faciliter le comptage des pieds de *G. pneumonanthe* et d'éviter les doubles comptages (Fig. 94). Pour chaque quadrat de 4m<sup>2</sup>, une recherche minutieuse des pieds de *G. pneumonanthe* est effectuée au sein de la végétation. Chaque pied et chaque hampe associée sont numérotés et pour chaque hampe, le nombre de bourgeons, de fleurs et de fruits sont notés ainsi que le nombre d'œufs de *Phengaris alcon* en fonction de leur position sur la plante (feuilles, tiges ou fleurs/bourgeons).

L'observateur peut annoter toute remarque jugée pertinente sur la phénologie de *G. pneumonanthe* ou tout autre élément (observation de hampes sèches par exemple).

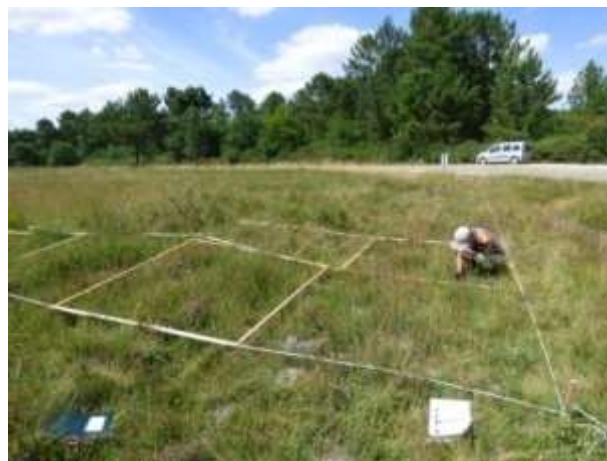


Fig. 94. Illustration de la méthode de relevé pour les suivis de *P. alcon* et de *G. pneumonanthe*. © Justine Poujol.

Chaque quadrat de 100m<sup>2</sup> est suivi une année sur deux (Fig. 95) afin d'éviter les impacts du surpiétinement sur le milieu et les espèces. La fréquence des suivis est un passage par semaine, en



privilégiant les mêmes dates d'une année sur l'autre (1 à 3 jours de décalage maximum). Les suivis débutent une semaine avant la date de première floraison de *G. pneumonanthe* connue sur le site ou avant la date de première émergence de *P. alcon* si celle-ci est antérieure à la date de première floraison. Les suivis se terminent à la fin du vol de *P. alcon*, c'est-à-dire dès lors que plus aucun individu n'est observé (dans des conditions météorologiques favorables d'observations).



Fig. 95. Illustration du système rotatoire pour les suivis de *P. alcon* et de *G. pneumonanthe*.

Afin de s'assurer de la viabilité des pontes de *P. alcon*, un suivi de la présence de nids de *Myrmica* à l'intérieur ou à proximité immédiate des quadrats de 100m<sup>2</sup> est réalisé. La méthodologie de suivis reprend en partie le protocole issu du Plan National d'Actions en faveur des *Maculinea*, (KAUFMANN *et al.*, 2014). Cela consiste à déposer au centre de chaque sous-quadrat, un appât composé de miel et de rillettes de saumon au centre d'un carré bristol (Fig. 96), soit un total de 25 appâts, et à vérifier la présence de *Myrmica* pour chaque appât, la détermination jusqu'à l'espèce n'étant pas nécessaire dans le cadre de ce suivi. Une première vérification est donc effectuée 30min après la pose du premier appât et un second relevé est effectué 1h après le premier relevé du premier appât. Les relevés des différents appâts se réalisent dans l'ordre de pose des appâts. Les appâts positifs à la présence de *Myrmica* sont alors renseignés. Ces relevés doivent être effectués à une température comprise entre 17 et 22°C qui semble être la gamme de températures idéale pour l'ensemble des espèces de fourmis du territoire français (KAUFMANN *et al.*, 2014). Une mesure de la température au sol et à l'ombre est donc réalisée avant la pose du premier appât afin de s'assurer des bonnes conditions d'application du protocole. Si les nids de *Myrmica* sont facilement observables sur l'ensemble du quadrat, il est possible de remplacer le suivi par appât par la notation de l'emplacement des nids au sein des sous-quadrats.



Fig. 96. *Myrmica sabuleti* sur un des appâts utilisés lors de l'inventaire des espèces de fourmis. © Christal Robert.



#### 4.2.7 Estimation des phénophases et relation avec les données mésoclimatiques

L'ensemble des traitements statistiques a été réalisé avec le logiciel RStudio version 4.0.4 (R CORE TEAM 2021) et basé sur un seuil d'erreur  $\alpha=0.05$ .

À chaque passage, la phénologie de chaque pied de *G. pneumonanthe* est mesurée à partir du nombre de bourgeons, de fleurs et de fruits permettant d'attribuer un stade phénologique à chaque pied. Cinq stades phénologiques peuvent être définis (Tab. XXIII) (CBNSA, 2017) :

- le stade « végétatif » : aucun bourgeon ni fleur ;
- le stade « bourgeon » : au moins un bourgeon et aucune fleur sur l'ensemble des hampes ;
- le stade « début de floraison » : une minorité de fleurs par rapport aux bourgeons ;
- le stade « pleine floraison » : plus de 50% de fleurs ;
- le stade « fruit » : présence d'au moins un fruit développé sur une tige.

Les stades « début de bourgeon » et « début de floraison » étant les stades préférentiels des femelles de *P. alcon* pour pondre, seuls ces stades sont considérés pour les analyses suivantes. À partir de ces données, des estimations des dates de début de ces phénophases ont été réalisées à partir d'un estimateur statistique développé par PEARSE *et al.* (2017) qui utilise une distribution de Weibull pour estimer le début d'une phénophase et qui semble être le meilleur modèle pour estimer le début de floraison (TAYLOR, 2019). Cette méthode a été utilisée à travers le package 'Phenese', qui permet de générer une estimation précise du jour de début de phénophase (BELITZ *et al.*, 2020). L'estimation a été calculée au 5<sup>ème</sup> centile, correspondant à 5% de la population ayant atteint le stade phénologique considéré, car il s'agit du centile qui offre l'estimation la plus précise pour ce modèle (LI *et al.*, 2021).

En ce qui concerne la phénologie de *P. alcon*, elle est mesurée à partir des observations des imagos réalisées sur le site lors des passages pour le suivi des œufs et de *Gentiana pneumonanthe*. Le début de vol du papillon correspond à la date de première observation d'imago sur le site et la fin de vol est déterminée comme étant la date à laquelle le dernier imago a été observé. Cette méthode de mesure de la phénologie est très couramment utilisée (BELITZ *et al.*, 2020), elle présente notamment l'avantage d'une investigation plus ou moins rapide sur le terrain. La durée de vol a été calculée à partir des dates de début et fin de vol et correspond à la période comprise entre ces deux dates (exprimée en nombre de jours). La synchronie phénologique entre les deux espèces est étudiée à travers la différence, en nombre de jours, qu'il existe entre le début de vol du papillon et le début de bourgeonnement de sa plante hôte.

Tab. XXIII. Liste des phénophases étudiées associés à leur méthode d'estimation/mesure, unité d'expression.

Espèce	Phénophases	Méthode(s) d'estimation/mesure	Unité	Précision de la mesure
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	Début de bourgeonnement	Date des 5% des individus en bourgeon estimée par une distribution de Weibull.	Jour calendaire	Jour
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	Début de floraison	Date des 5% des individus en début de floraison estimée par une distribution de Weibull	Jour calendaire	Jour
<i>Phengaris alcon</i>	Début de vol	Date de première observation d'imagos	Jour calendaire	Jour
<i>Phengaris alcon</i>	Fin de vol	Date de dernière observation d'imagos	Jour calendaire	Jour



<i>Phengaris alcon</i>	Durée de vol	Durée entre la première observation et la dernière observation d'imagos	Nombre de jours	Jour
<i>Phengaris alcon</i>	Synchronie	Différence entre le début de vol et le début de bourgeons	Nombre de jours	Jour

Afin d'étudier les paramètres qui agissent sur l'apparition des phénophases chez *G. pneumonanthe*, une mise en relation avec les données mésoclimatiques a été effectuée. Les données climatiques utilisées sont celles issues des stations météorologiques installées sur les sites d'étude, permettant une étude plus fine du climat que les données macroclimatiques (données modèle ALADIN 52).

Afin d'exclure les variables les plus autocorrélées entre elles, une première sélection des variables a été réalisée à l'aide de corrélations de Spearman, basées sur un seuil de coefficient de Spearman  $r_s=0.80$  et  $r_s=-0.80$ . Cela a conduit à la sélection des variables suivantes : températures minimales, températures maximales, humidités relatives moyenne et maximales. Bien que la température moyenne soit fortement corrélée à d'autres variables, celle-ci a été tout de même conservée en raison de l'importance du facteur température pour l'étude phénologique chez les insectes ou chez *G. pneumonanthe* d'après la littérature. L'association entre les dates de début de bourgeonnement et début de floraison chez *G. pneumonanthe* avec les variables climatiques moyennées par saison, a été testée à l'aide de corrélations de Spearman.

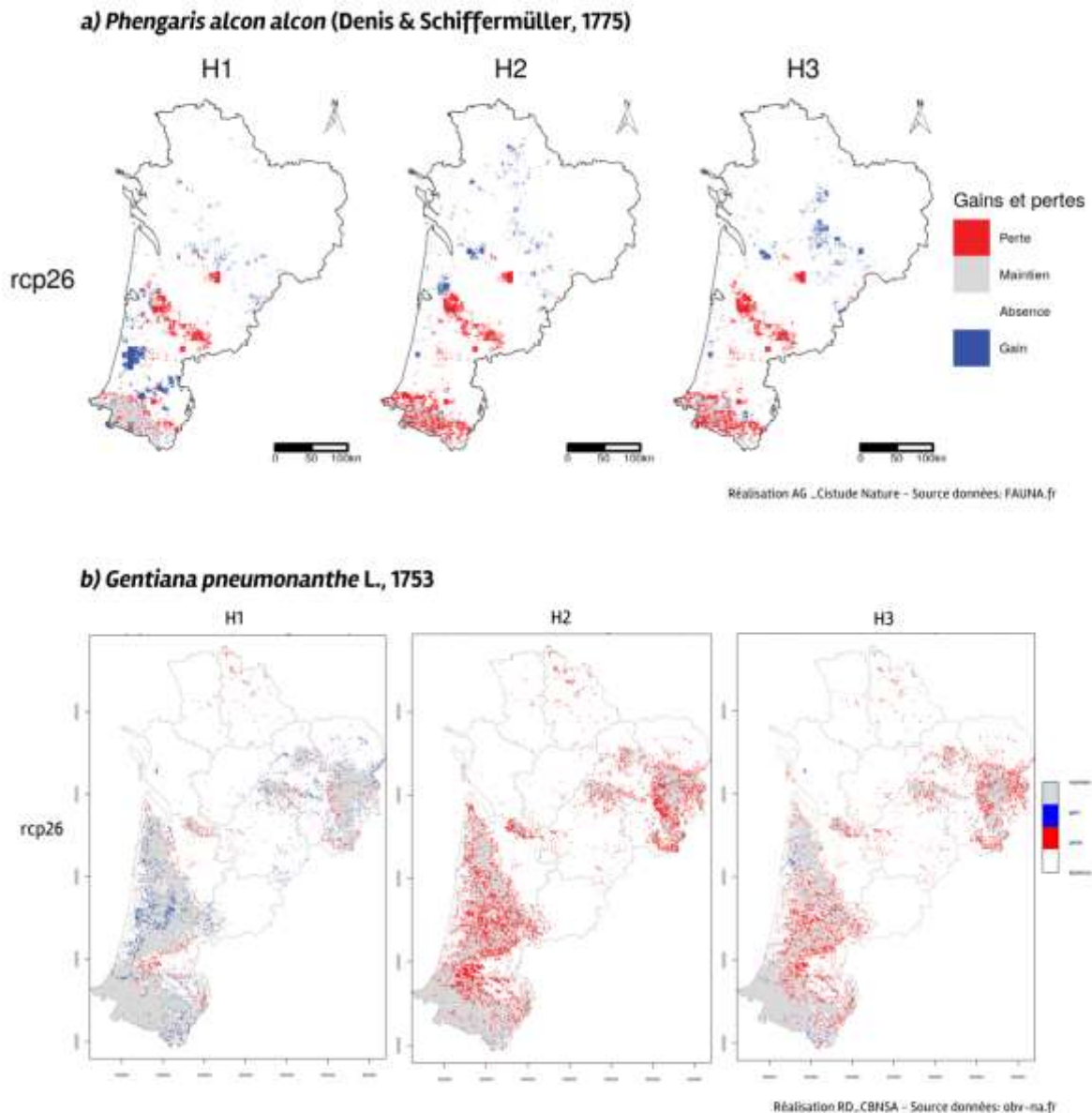
## 4.3 Résultats

### 4.3.1 Répartitions futures de *Phengaris alcon* et de *Gentiana pneumonanthe*

À partir de données environnementales préalablement sélectionnées, les répartitions futures de *Phengaris alcon* et de *Gentiana pneumonanthe* ont été modélisées et représentées selon les trois scénarios du GIEC (rcp2.6, rcp4.5 et rcp8.5) et à trois horizons différents (H1, H2 et H3) (Fig. 97, Fig. 98, Fig. 99).

Selon le scénario le moins pessimiste RCP2.6, les modèles prédisent un maintien des conditions climatiques favorables à *P. alcon* dans le massif Pyrénéen et des gains majoritairement dans le nord de la région Nouvelle-Aquitaine (Limousin, Poitou-Charentes) pour les trois horizons, ainsi que des gains au niveau du triangle landais à l'horizon H1 (Fig. 97.a). Cette même observation est réalisée pour sa plante hôte *Gentiana pneumonanthe* dont les modèles prédisent un maintien des conditions climatiques favorables à cette espèce, voire des gains au niveau du triangle landais, des Pyrénées et du Limousin mais seulement pour l'horizon H1 (taux d'évolution régional de 4.84%). En effet, pour les horizons H2 et H3, une régression des zones favorables pour *G. pneumonanthe* semble se dessiner (taux d'évolution régional : -36.15% et -19.5%, pour H2 et H3, respectivement) avec tout de même un maintien dans les zones de présence (Fig. 97.b).

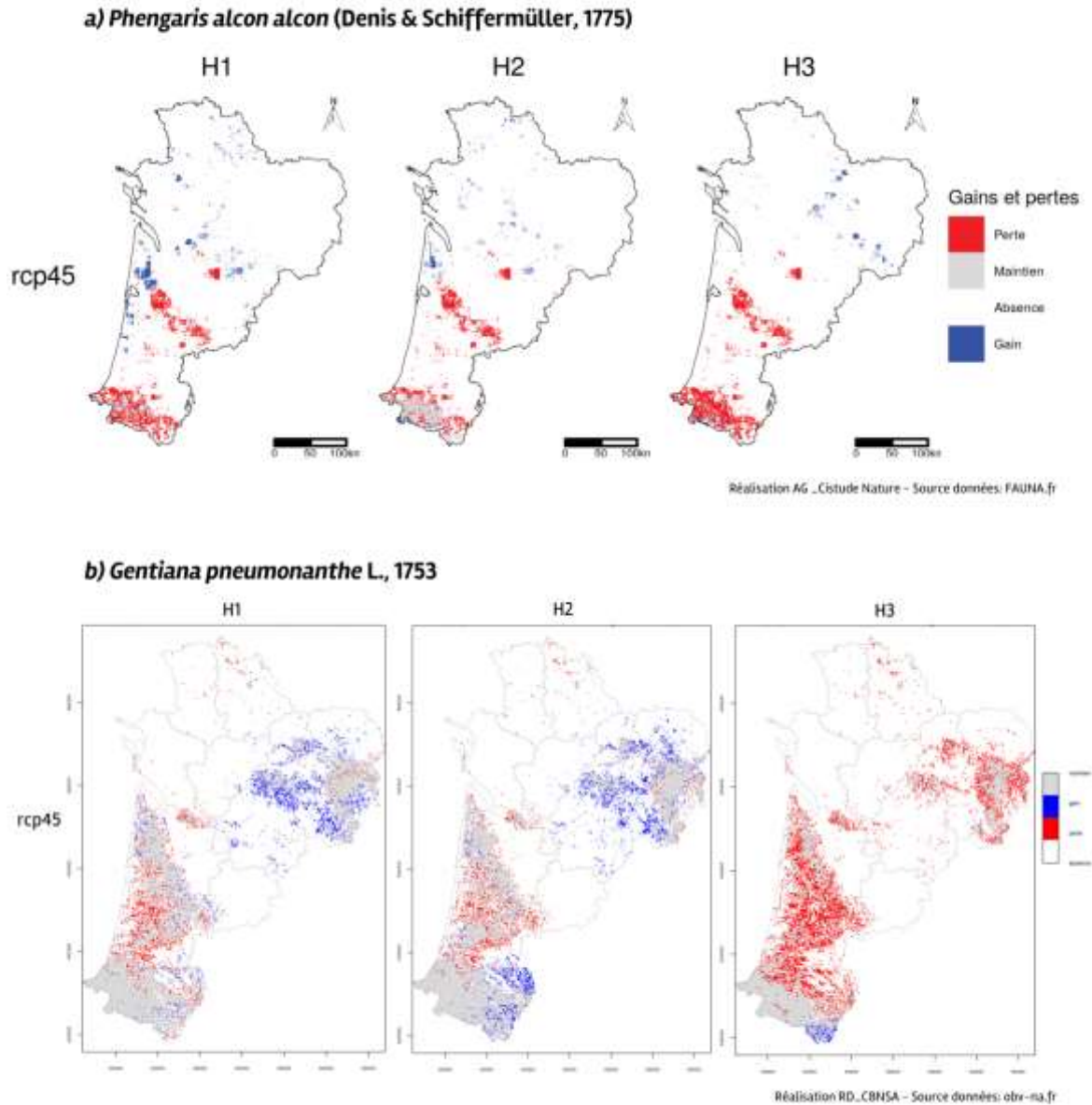




**Fig. 97.** Évolution de la répartition régionale entre l'actuel et le scénario RCP2.6 du GIEC pour a) *Phengaris alcon alcon* (© Cistude Nature – Chapitre 3) et b) *Gentiana pneumonanthe* (© CBNSA – Chapitre 1) pour l'horizon H1 : 2020–2050, l'horizon H2 : 2050–2070 et l'horizon H3 : 2070–2100.

D'après le scénario intermédiaire RCP4.5, pour l'ensemble des trois horizons, les modèles prédisent majoritairement une perte de zones aux conditions climatiques favorables pour les populations de *P. alcon* au niveau du massif pyrénéen, du triangle landais et en Dordogne mais des gains au nord de la région, principalement en Poitou–Charentes et au nord-ouest du triangle landais pour les horizons H1 et H2 et en Limousin pour l'horizon H3 (Fig. 98.a). Les prédictions rejoignent donc celles faites selon le scénario RCP2.6 mais de manière plus intense. Quant à la répartition de *G. pneumonanthe* sous le scénario RCP4.5, le maintien de zones favorables à ses populations à l'horizon H1, voire l'augmentation à l'horizon H2 au niveau du Limousin et du massif pyrénéen, semblent prédominés (Fig. 98.b). À contrario à l'horizon H3, les modèles prédisent majoritairement une perte de zones favorables aux populations de *Gentiana pneumonanthe* avec toutefois un gain à l'est du massif pyrénéen.





**Fig. 98.** Évolution de la répartition régionale entre l'actuel et le scénario RCP4.5 du GIEC pour a) *Phengaris alcon alcon* (© Cistude Nature – Chapitre 3) et b) *Gentiana pneumonanthe* (© CBNSA – Chapitre 1) pour l'horizon H1 : 2020–2050, l'horizon H2 : 2050–2070 et l'horizon H3 : 2070–2100.

Le même schéma se trouve sous le scénario RCP8.5 pour *P. alcon* avec une perte prédominante sur le maintien des conditions climatiques favorables aux populations à l'échelle régionale et un gain minoré au niveau Limousin et Poitou–Charentes par rapport aux deux autres scénarios (Fig. 99.a). En ce qui concerne la répartition de *G. pneumonanthe* sous ce scénario, il est prédit majoritairement une perte et ce pour tous les horizons (taux d'évolution : –11.9%, –14.84%, –62.34% pour H1, H2 et H3 respectivement). Il est toutefois prédit un gain dans la zone est du massif pyrénéen aux horizons H2 et H3 (Fig. 99.b).



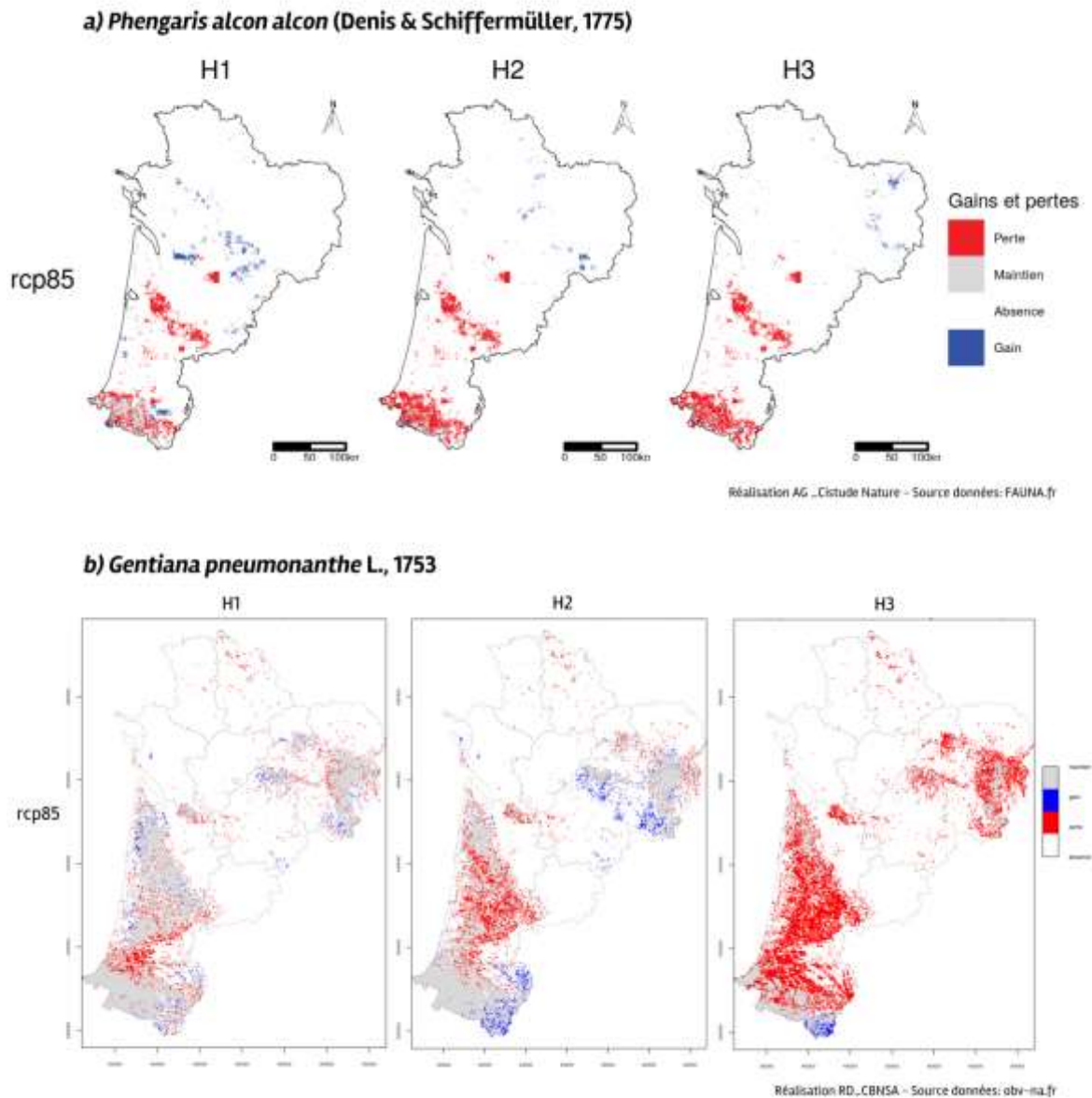
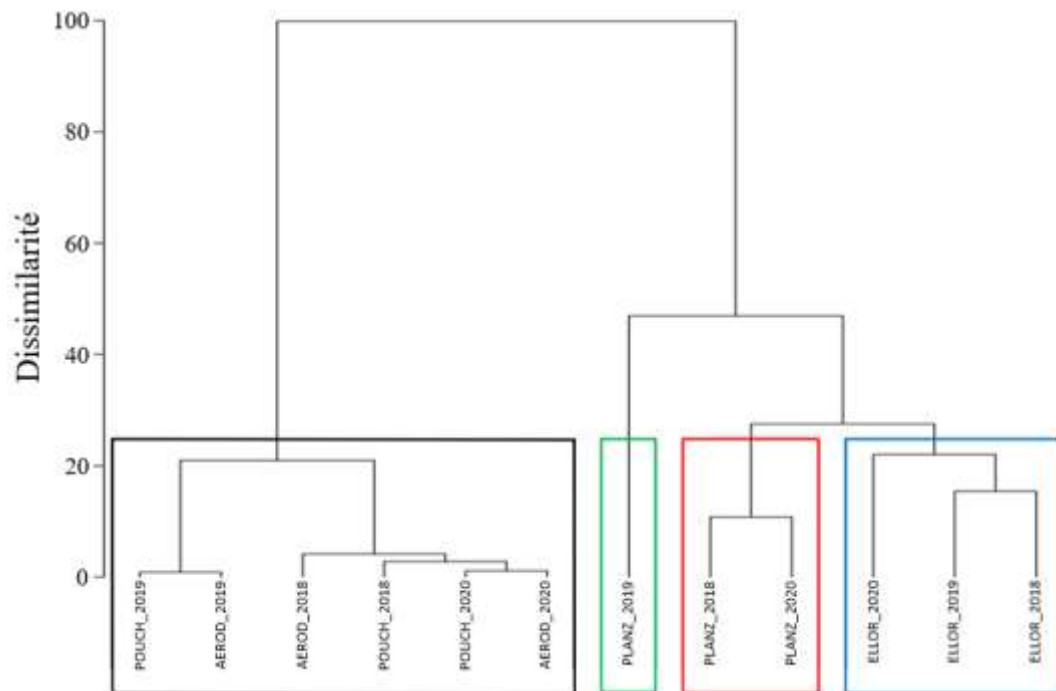


Fig. 99. Évolution de la répartition régionale entre l'actuel et le scénario RCP8.5 du GIEC pour a) *Phengaris alcon alcon* (© Cistude Nature – Chapitre 3) et b) *Gentiana pneumonanthe* (© CBNSA – Chapitre 1) pour l'horizon H1 : 2020–2050, l'horizon H2 : 2050–2070 et l'horizon H3 : 2070–2100.

#### 4.3.1 Caractérisation et comparaison du macroclimat des sites d'études

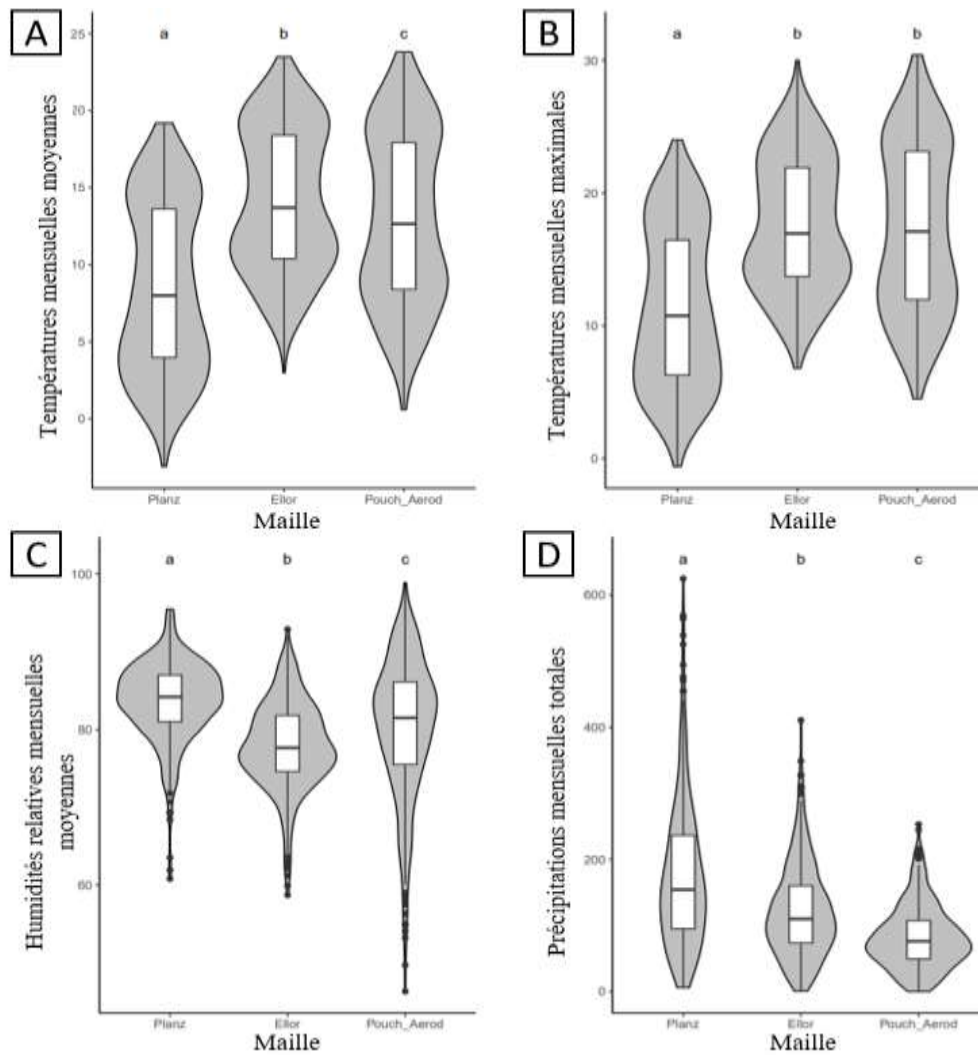
L'analyse des données mésoclimatiques a permis de distinguer quatre groupes avec des valeurs de dissimilarité allant de 20 à 45%. Les paramètres responsables de cette dissimilarité sont principalement les températures maximales et minimales en été ainsi que l'humidité relative minimale et moyenne en été. Les sites POUCH et AEROD sont inclus dans un même groupe alors que les deux autres sites, PLANZ et ELLOR, sont suffisamment différents pour appartenir à des groupes distincts. Les données mésoclimatiques saisonnières des sites POUCH et AEROD de chaque année sont les plus similaires entre elles (dissimilarité < 5%), étant toutes comprises dans un même groupe. Seule l'année 2019 du site PLANZ n'est pas regroupée avec les autres années, formant deux groupes distincts (Fig. 100).



**Fig. 100.** Classification hiérarchique basée sur une métrique euclidienne, donnant la dissimilarité (en %) entre chacun des quatre sites (POUCH, AEROD, PLANZ, ELLOR) pour les trois années de suivi de 2018 à 2020, selon les données mésoclimatiques moyennées par saison, en excluant les données saisonnières incomplètes.

Une analyse du climat des secteurs où se situent les sites (excepté PINAIL), utilisant les données du modèle ALADIN 52 (CNRM, 2014) (données macro-climatiques), a permis de mettre en évidence une distinction des sites entre eux en termes de températures et d'humidité relative (Fig. 101). Les trois mailles se distinguent donc à l'échelle macroclimatique selon plusieurs variables. La moyenne des températures mensuelles est différente entre chaque maille. Elle est la plus faible pour PLANZ et la plus forte pour ELLOR (respectivement  $8.48 \pm 5.48^{\circ}\text{C}$  et  $14.21 \pm 4.57^{\circ}\text{C}$ , Test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2=180.84$ ,  $p<0.0001$ , Fig. 101.A). Les températures mensuelles minimales répondent de la même manière, avec une valeur moyenne de  $5.59 \pm 5.13^{\circ}\text{C}$  pour PLANZ et  $10.77 \pm 4.32^{\circ}\text{C}$  pour ELLOR (Test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2=165.46$ ,  $p<0.0001$ ). La moyenne des humidités relatives mensuelles suit la tendance inverse pour les trois mailles. Elle est la plus faible pour ELLOR avec  $77.89 \pm 5.63\%$ , et la plus forte pour PLANZ ( $83.72 \pm 5.13$ , Test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2=164.29$ ,  $p<0.0001$ , Fig. 101.C.).





**Fig. 101.** Boxplots avec diagramme en violon des variables macroclimatiques mensuelles entre 1991 et 2020, comprenant les températures mensuelles moyennes en °C (A), les températures mensuelles maximales en °C (B), les humidités relatives mensuelles moyennes en % (C) et les précipitations mensuelles totales en mm (D) selon les trois mailles PLANZ, ELLOR et POUCH-AEROD. Les résultats des tests a posteriori de Nemenyi, suite aux tests de Kruskal-Wallis pour la comparaison des trois mailles pour chacune des variables macroclimatiques, sont modélisés par des lettres minuscules, une même lettre signifiant une différence non significative.

Les températures mensuelles maximales ne sont pas significativement différentes entre ELLOR et POUCH-AEROD, mais restent plus faible d'environ 6°C, avec au minimum  $11.37 \pm 5.93^{\circ}\text{C}$  sur PLANZ (Test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2=200.64$ ,  $p<0.0001$ , Fig. 101.B.). Les précipitations mensuelles totales sont les plus importantes sur PLANZ, qui est caractérisé par des valeurs extrêmes bien plus fortes que sur ELLOR, et que sur POUCH-AEROD (Test de Kruskal-Wallis,  $\chi^2=184.31$ ,  $p<0.0001$ , Figure 3.D.).

#### 4.3.2 Relations données mésoclimatiques et données phénologiques chez *Gentiana pneumonanthe*

Les résultats des tests de corrélation de Spearman entre les différents paramètres climatiques moyennés par saison et les dates estimées de début de bourgeonnement ou de début de floraison sont présentés dans le Tab. XXIV. Seules les corrélations pour lesquelles les tests sont ressortis significatifs sont présentées.



Le début de bourgeonnement est corrélé négativement aux humidités relatives minimales automnales, printanières et estivales, à l'humidité relative moyenne hivernale, ainsi qu'aux températures moyennes hivernales et printanières et maximales en hiver (Tab. XXIV). La date de début de bourgeonnement aura donc tendance à être plus précoce pour des valeurs élevées de ces paramètres. Inversement, la date de début de bourgeonnement est associée positivement aux humidités relatives moyennes et minimales hivernales (Tab. XXIV). La date aura donc tendance à être plus tardive pour des valeurs élevées de ces paramètres. Les paramètres prépondérants semblent toutefois être les températures moyennes et minimales hivernales (valeurs en rouge, Tab. XXIV).

Tab. XXIV. Résultats des tests de corrélation de Spearman entre les variables climatiques moyennées par saison et les dates estimées par une distribution de Weibull de début de bourgeonnement et de début de floraison de *Gentiana pneumonanthe* (T<sub>min</sub> : moyenne saisonnière des températures quotidiennes minimales ; T<sub>max</sub> : moyenne saisonnière des températures quotidiennes maximales ; T<sub>moy</sub> : températures moyennes ; HR<sub>min</sub> : moyenne saisonnière des humidités relatives quotidiennes minimales ; HR<sub>max</sub> : moyenne saisonnière des humidités relatives quotidiennes maximales ; HR<sub>moy</sub> : moyenne des humidités relatives).

Phénophases	Paramètres	rho	S	p.value
Début de bourgeonnement	HR_min_automne	-0.5517289	564.83	0.05061
	HR_moy_été	-0.7122851	489.71	0.009346
	HR_min_été	-0.6245652	464.63	0.02992
	T_moy_hiver	-0.8536042	674.71	0.0002055
	T_min_hiver	-0.823217	663.65	0.0005453
	T_max_hiver	-0.6270814	592.26	0.02179
	HR_moy_hiver	0.6823309	115.63	0.01018
	HR_min_hiver	0.718243	102.56	0.005687
	T_moy_printemps	-0.6961432	617.4	0.008216
	T_min_printemps	-0.671281	608.35	0.012
	HR_min_printemps	-0.5248699	555.05	0.06552
Début de floraison	HR_min_automne	-0.7290241	629.36	0.004695
	HR_max_automne	0.5529579	162.72	0.04999
	T_min_été	-0.5709291	449.29	0.05252
	T_max_été	0.8301239	48.585	0.0008314
	HR_moy_été	-0.8266212	522.41	0.000915
	HR_min_été	-0.8056054	516.4	0.001561
	T_min_hiver	-0.5289276	556.53	0.06309
	HR_moy_hiver	0.931133	25.068	3.788e-06
	HR_min_hiver	0.7438045	93.255	0.003558
	HR_max_hiver	0.6611595	123.34	0.01387
	T_moy_printemps	-0.6198371	589.62	0.02384
	T_min_printemps	-0.7052368	620.71	0.007089
	HR_moy_printemps	-0.6666692	606.67	0.01283
	HR_min_printemps	-0.881546	684.88	6.782e-05

Le début de floraison est quant à lui corrélé négativement aux humidités relatives minimales automnales et printanières, aux humidités relatives moyennes estivales et printanières, aux températures minimales estivales et hivernales et températures moyennes printanières. La date de début de floraison aura donc tendance à être plus précoce pour des valeurs élevées de ces paramètres. A l'inverse, le début de floraison est corrélé positivement aux humidités relatives maximales automnales, moyennes et minimales hivernales ainsi qu'aux températures maximales estivales. La date aura donc tendance à être plus tardive pour des valeurs élevées de ces paramètres. Les paramètres prépondérants expliquant le début de floraison semblent toutefois être (valeurs en rouge Tab. XXIV) :

- les températures maximales en été ;
- les humidités relatives moyennes et minimales estivales ;
- les humidités relatives moyennes hivernales ;
- les humidités relatives minimales printanières.

#### 4.3.3 Synchronie de *Phengaris alcon* avec sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe*, estimation par la méthode Weibull 5%

- Début de bourgeonnement chez *Gentiana pneumonanthe*

En comparant le début de bourgeonnement entre sites, il apparaît généralement comme plus tardif sur les sites AEROD et POUCH (en moyenne autour du 1<sup>er</sup> août) comparativement aux deux autres sites ELLOR et PLANZ (en moyenne autour 24–25 juillet) (Fig. 102). Sur AEROD et POUCH, le début de bourgeonnement semble relativement stable au cours des quatre années (1 à 5 jours de décalage selon les années pour AEROD ; 1 à 2 jours pour POUCH). À contrario, sur les sites PLANZ et ELLOR, la date de début de bourgeonnement semble être plus variable (19 à 34 jours de décalage selon les années pour PLANZ ; 4 à 18 jours pour ELLOR) (Fig. 102) en fonction des années, avec une valeur extrême en 2021 pour ELLOR (5 août) et en 2019 pour PLANZ (30 juillet). Sur ces deux sites, cette date semble devenir plus tardive au cours des années

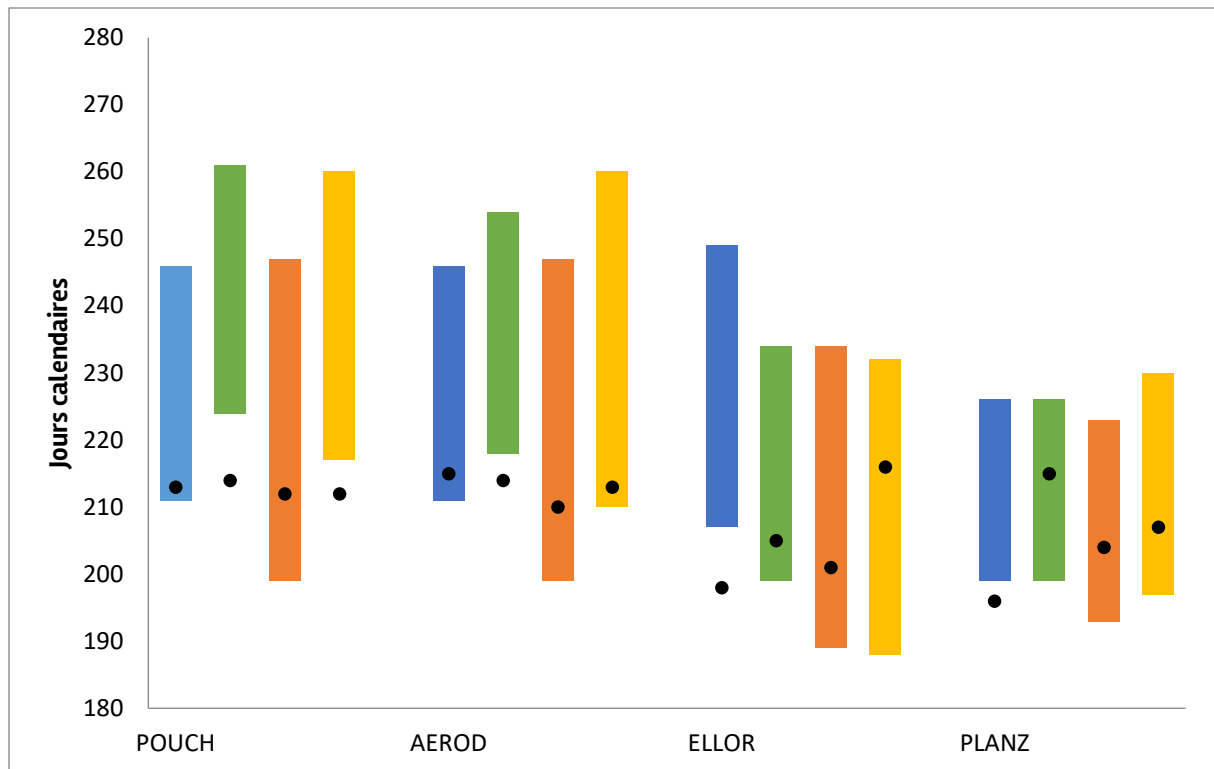


Fig. 102. Périodes d'activité de *Phengaris alcon* (en jours calendaires) et dates de début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* estimée à l'aide d'une distribution de Weibull (points noirs), pour les années 2018, 2019, 2020 et 2021 (respectivement les barres bleues, vertes, orange et jaunes) et pour chaque site.

Tab. XXV. Dates moyennes et écarts types de début de bourgeonnement de *G. pneumonanthe* et de début de vol de *P. alcon*, durées moyennes et écarts types de vol, calculées sur 4 années (2018 à 2021) sur 4 sites en Nouvelle-Aquitaine.

Sites	Début de bourgeon (date calendaire)	Début de vol (date calendaire)	Durée de vol (en nombre de jours)
POUCH	213 ± 1	213 ± 11	41 ± 6
AEROD	213 ± 2	210 ± 8	42 ± 8
ELLOR	205 ± 8	196 ± 9	42 ± 5
PLANZ	206 ± 8	197 ± 3	29 ± 3

#### • Début de vol chez *Phengaris alcon*

La date de début de vol de *Phengaris alcon* est plus précoce sur les sites ELLOR et PLANZ (en moyenne autour du 15-16 juillet, respectivement, Tab. XXV) et plus tardive sur POUCH et AEROD (en moyenne autour du 1<sup>er</sup> août et 29 juillet, respectivement, Tab. XXV). Sur ces deux sites girondins, cette date semble très variable entre les années (1 à 14 jours de décalage selon les années pour AEROD ; 1 à 15 jours pour POUCH) contrairement à PLANZ où elle semble rester stable et à ELLOR où le début de vol semble devenir plus précoce au cours du temps (Tab. XXV). En 2020, sur la plupart des sites (exception ELLOR), les premiers imagos de *Phengaris alcon* ont été observés plus tôt par rapport aux autres années (Tab. XXV).



- **Durée de vol chez *Phengaris alcon***

PLANZ est le site où l'activité des imagos est la plus courte avec en moyenne, sur les 4 années, une durée de vol de 29 jours (Tab. XXV) alors que sur les trois autres sites, elle est de l'ordre d'une quarantaine de jours (41 jours pour POUCH, 42 pour AEROD et 42 pour ELLOR, Tab. XXV), soit une différence d'une dizaine de jours.

En comparant la durée de vol entre année pour chaque site, des différences semblent notables. Sur PLANZ la durée de vol semble relativement stable au cours des ans, avec toutefois une durée plus longue de presque d'une semaine en 2021 par rapport à 2018 et 2019 (Tab. XXV). Sur le site ELLOR, la durée de vol semble également assez stable au cours du temps (Fig. 102) avec toutefois l'année 2019 qui se démarque par une période de vol légèrement plus courte que celle des autres années (7 à 10 jours de décalage selon les années). AEROD et POUCH présentent tous les deux le même schéma : une période de vol plus courte en 2018 et 2019 par rapport à 2020 et 2021 où la période d'activité des imagos est allongée d'une à deux semaines (6 à 13 jours de décalage selon les années pour POUCH ; 12 à 15 jours de décalage pour AEROD) (Fig. 102).

- **Synchronie des phénologies de *Phengaris alcon* et *Gentiana pneumonanthe***

Sur le site POUCH, pour quasiment l'ensemble des années, le début de vol de *Phengaris alcon* est postérieur ou simultané au début de bourgeonnement de sa plante hôte. Seule l'année 2020, montre un début de bourgeonnement postérieur au début de vol, avec un décalage d'environ deux semaines (Tab. XXVI, Fig. 102). Les mêmes observations peuvent être faites sur le site AEROD : en 2020, le début de bourgeonnement est plus précoce que le début de vol (11 jours de décalage, Tab. XXVI), alors que les autres années il est soit postérieur (en 2019) soit quasi simultané (2018 et 2020) (Fig. 102). Pour les deux autres sites, ELLOR et PLANZ, seule l'année 2018 présente un début de bourgeonnement plus précoce que le début de vol. Sinon, les autres années, un début de bourgeonnement plus tardif que le début de vol est observé avec un décalage plus ou moins important selon les années et le site considéré. Par exemple, en 2021, le début de bourgeonnement apparaît jusqu'à 28 jours plus tard que le début de vol sur le site ELLOR. Sur le site PLANZ, c'est en 2019 que le plus gros décalage est observé avec un début de bourgeonnement plus tardif de 16 jours par rapport au début de vol.

Tab. XXVI. Nombre de jours de différences entre la date de début de vol de *Phengaris alcon* et la date de début de bourgeonnement de sa plante hôte, *G. pneumonanthe*.

	POUCH	AEROD	ELLOR	PLANZ
<b>2018</b>	-2	-4	9	3
<b>2019</b>	10	4	-6	-16
<b>2020</b>	-13	-11	-12	-11
<b>2021</b>	5	-3	-28	-10



## 4.4 Discussion

### 4.4.1 Répartitions futures : confrontations et limites de la modélisation

En Nouvelle-Aquitaine, les populations de *Phengaris alcon* sont actuellement très fragmentées, avec principalement deux noyaux de population localisés dans le nord du triangle landais et le massif pyrénéen. Quelques populations sont également présentes localement en Dordogne, en Vienne et Haute-Vienne (GOURVIL *et al.*, 2017). En ce qui concerne les populations de *Gentiana pneumonanthe*, leur présence étant principalement liée aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, elles restent assez localisées en Nouvelle-Aquitaine avec une présence plus forte dans les Pyrénées. À partir de modèles corrélatifs de répartition, les effets du changement climatique sur la répartition de *Gentiana pneumonanthe* et *Phengaris alcon* ont été évalués pour les différents scénarios climatiques du GIEC à partir de l'actuel, à court, moyen et long terme. Quelque soit le scénario ou l'horizon, les modèles prédisent dans le futur une perte majoritaire de zones aux conditions climatiques favorables pour les populations de *Phengaris alcon* à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine, surtout au niveau du triangle landais, du massif pyrénéen et de la Dordogne, avec néanmoins un gain potentiel de zones refuges dans la partie nord de la région (Limousin et Poitou-Charentes), laissant supposer un possible déplacement de l'espèce vers le nord. En ce qui concerne la répartition future de *Gentiana pneumonanthe*, unique plante hôte de *P. alcon* en Nouvelle-Aquitaine, les modèles prévoient, à long terme, majoritairement une perte des zones favorables pour ses populations à l'échelle régionale, et ce quelque soit le scénario envisagé. Selon certains scénarios et horizons, il apparaît toutefois que l'est de la partie occidentale du massif pyrénéen et le massif du Limousin, par la prédiction de gain de zones aux conditions climatiques favorables à l'espèce, puissent devenir des zones refuges pour cette plante qui nécessite une hygrométrie assez élevée.

Néanmoins, ces modélisations présentent actuellement de nombreuses limites qui concernent surtout l'intégration de variables autres que climatiques. Parmi celles-ci, il y a notamment l'occupation du sol. Des pourcentages de forêts, de cultures, de prairies, de landes ligneuses et de pelouses ont été utilisés afin d'intégrer le facteur occupation du sol à ces modélisations. Or ces différentes catégories semblent assez peu précises pour pouvoir prendre en compte les habitats préférentiels de *Phengaris alcon* et de *Gentiana pneumonanthe*. De plus, aucun indice d'évolution de l'occupation future du sol n'a été pris en compte, or ce paramètre semble essentiel puisque susceptible d'interagir avec d'autres paramètres. Une autre limite de ces modèles est qu'ils ne prennent pas en compte l'évolution de la phénologie des espèces avec le changement climatique. Or, la phénologie joue un rôle primordial dans les interactions biotiques, notamment en permettant la synchronisation entre la floraison et la présence d'insectes pollinisateurs par exemple, et donc dans la survie et la reproduction des plantes. Plusieurs études l'ont d'ailleurs démontré en observant de rapides changements adaptatifs en réponse aux changements climatiques (PARMESAN & YOHE, 2003 ; FRANKS *et al.*, 2007) in SEGRESTIN, 2018) ou à une asynchronie avec les pollinisateurs (VISSER & HOLLEMAN, 2001 in SEGRESTIN, 2018). La pollinisation de *Gentiana pneumonanthe* étant essentiellement entomophile, c'est-à-dire qu'elle dépend de la visite d'insectes pollinisateurs, un décalage de sa floraison avec la présence de ses insectes pourraient à terme nuire aux populations qui pourraient alors régresser, voire disparaître de certaines localités. Toutefois, d'autres formes de reproduction existent chez cette espèce de plante, comme la reproduction végétative qui a eu lieu chez les pieds âgés de *Gentiana pneumonanthe* (BELENGUIER *et al.*, 2017). Des cas d'autogamie (autopollinisation spontanée) ont aussi été reportés au Pays-Bas et en Bulgarie mais ce type de pollinisation reste relativement rare et dépendraient des conditions météo : la fréquence du vent en secouant les fleurs et en faisant tomber du pollen sur les stigmates proches et la pluie et le froid qui provoquent la



fermeture prolongée des fleurs qui se resserrent favorisant l'autopollinisation (PETANIDOU *et al.*, 1995 ; PETANIDOU *et al.*, 2001). Cependant, ces formes de reproduction restent minoritaires et ne semblent pas adaptées à la survie sur le long terme d'une population. Quant à *Phengaris alcon*, une asynchronie phénologique du papillon avec sa plante hôte pourrait engendrer une régression des populations, voire leur disparition si le décalage devenait trop important. Les insectes et les plantes ne répondant pas de la même façon aux changements climatiques, il apparaît donc important de pouvoir identifier en premier lieu les facteurs influant sur la phénologie de chacune des deux espèces et dans un second temps les zones où ces synchronies phénologiques entre plantes et insectes seront conservées en fonction des conditions climatiques futures afin de prédire plus finement les zones refuges aux populations de *Phengaris alcon* et *Gentiana pneumonanthe*. Enfin, une autre limite concernant le modèle corrélatif de répartition de *Phengaris alcon* est qu'il ne prend pas en compte ni la répartition future de *Gentiana pneumonanthe*, ni celle des fourmis du genre *Myrmica*, qui sont deux éléments essentiels du cycle biologique du papillon. La capacité de dispersion de *P. alcon*, en lien avec l'état de conservation des populations sources pose également question. Sans population suffisamment importante pour fournir des dispersants qui iront coloniser de nouveaux habitats, les probabilités de gains dans des zones où l'espèce n'est actuellement pas ou très peu présente sont donc fortement réduites. Or, la grande majorité des populations girondines et les populations de Poitou-Charentes et du Limousin semblent trop faibles en effectifs pour assurer une dispersion efficace.

Toutefois, malgré ces nombreuses limites, ces cartes de répartitions futures ont le mérite de renseigner les zones qui seront potentiellement favorables du point de vue climatique aux deux espèces selon les différents scénarios du GIEC et horizons et permettent en ce sens de cibler les zones potentiellement à protéger pour conserver ou restaurer des zones refuges pour les espèces dans le futur.

#### 4.4.2 Phénologie de *Gentiana pneumonanthe* : quel(s) paramètre(s) en jeu ?

La majorité des études menées sur la phénologie des plantes concerne l'effet du climat et de ses variations temporelles sur le déroulement des stades de développement et mettent en évidence le rôle de la photopériode, la température ou encore la disponibilité en eau sur l'apparition des différentes phénophases des plantes (RATHCKE & LACEY, 1985 ; FENNER, 1998 in SEGRESTIN, 2018). Il existe très peu de données concernant l'étude des paramètres intervenant dans le déroulement de la floraison de *Gentiana pneumonanthe*. CERRATO *et al.* (2016), qui ont étudié la phénologie de deux populations de *Gentiana pneumonanthe* aux conditions stationnelles différentes en Italie (basse altitude vs haute altitude), ont observé une floraison plus précoce sur le site situé le plus en altitude et aux conditions plus humides et plus fraîches, témoignant du rôle des températures, de l'humidité atmosphérique et des précipitations sur la phénologie de cette plante. Nos résultats des corrélations de Spearman semblent également aller dans ce sens puisqu'ils montrent un début de bourgeonnement plus précoce (en moyenne autour du 24 juillet) sur PLANZ, site le plus en altitude et aux conditions plus humides et plus fraîches comparativement aux trois autres sites. En 2019, le début de bourgeonnement a été plus tardif sur ce site par rapport aux autres années. L'analyse des données mésoclimatiques a mis en évidence des conditions météo particulières pour 2019 durant laquelle des températures élevées et de faibles précipitations ont été enregistrées ce qui pourrait expliquer ce retard de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* cette année-là. A l'inverse, les deux populations girondines de *G. pneumonanthe* sont celles qui présentent une date moyenne de début de bourgeonnement la plus tardive (en moyenne autour du 1<sup>er</sup> août), ces deux sites étant caractérisés par des températures et humidités atmosphériques intermédiaires entre PLANZ et ELLOR mais des précipitations plus faibles. À l'instar de PLANZ, la date moyenne de début de bourgeonnement du site ELLOR, calculée sur les 4

années de suivis, se situe également autour du 24 juillet. Or, les analyses des données macroclimatiques ont identifié ELLOR comme étant le site aux températures les plus chaudes et aux humidités les plus faibles mais avec toutefois un régime de précipitations intermédiaires entre PLANZ et les sites girondins. Ces observations semblent donc aller à l'encontre de ce qu'il a été observé en Italie, soit une floraison plus précoce sur le site aux conditions plus fraîches et plus humides (CERRATO *et al.*, 2016), puisque la date moyenne de bourgeonnement est tout aussi précoce que PLANZ, site aux conditions les plus fraîches et les plus humides. Une hypothèse pouvant expliquer ces observations contradictoires serait que les données macroclimatiques, qui sont à une échelle d'une maille 8x8km et qui ont été utilisées pour caractériser et comparer le climat des sites, ne soient pas représentatives du site ELLOR. Cette hypothèse s'appuie notamment sur l'analyse des données mésoclimatiques provenant des stations météorologiques posées sur chaque site, qui a permis de montrer qu'ELLOR était plus proche de PLANZ en termes de températures et d'humidités relatives que des sites girondins notamment, démontrant la nécessité d'avoir des mesures *in-situ*. Il faut également prendre en considération l'habitat abritant la population de *Gentiana pneumonanthe* du site ELLOR qui est très différent des autres sites suivis. En effet, sur ce site, *Gentiana pneumonanthe* se développe sur une lande mésophile. L'humidité dont a besoin la plante est donc certainement principalement apportée par les précipitations et la présence de fougère favorisant le maintien d'une certaine humidité au niveau du sol.

Les études concernant l'influence des différents paramètres climatiques sur la floraison de *Gentiana pneumonanthe* sont peu nombreuses. ROSE *et al.* (1998) ont notamment étudiés les effets des températures et des précipitations sur le nombre de fleurs moyen produit par pied et ont montré qu'un hiver très pluvieux était défavorable à la floraison (le nombre moyen de fleurs par pieds fleuris) alors qu'une année sèche et chaude aura tendance à la favoriser pour les deux années suivantes. Mais aucune étude ne semble traiter de leur influence sur la phénologie de cette espèce. Cela a toutefois été étudié sur d'autres espèces de plantes. GORDO & SANZ (2005) ont analysé la réponse phénologique de 45 espèces de plantes sur le long terme face aux changements climatiques. Ils ont montré que chez la plupart des espèces à floraison printanière, celle-ci était corrélée de manière négative aux températures, c'est-à-dire que pour les années chaudes durant février et avril, la floraison serait avancée. En s'intéressant aux espèces à floraison automnale, ils ont montré, chez quelques espèces, que la floraison était affectée de manière positive par les températures maximales ou par les précipitations. Dans le cas de *Gentiana pneumonanthe*, il semblerait que le début de bourgeonnement soit surtout affecté négativement par les températures moyennes et minimales en hiver, c'est-à-dire que plus il fait chaud en hiver plus le début de bourgeonnement est susceptible d'être précoce. Le début de floraison est quant à lui surtout affecté négativement par l'humidité relative printanière et estivale et positivement par les températures maximales en été. Ainsi, la floraison serait d'autant plus précoce que l'humidité relative durant la période de croissance et de floraison de la plante sera élevée et que les températures maximales seront faibles, ce qui semble en accord avec les observations de CERRATO *et al.* (2016) et les observations faites sur nos sites. *Gentiana pneumonanthe* étant une espèce hygrophile, elle est particulièrement sensible au stress hydrique (GREVILLIOT *et al.*, 1998) et quand ce stress intervient au printemps, cela a des conséquences sur la densité et la vitalité de ses populations en influençant à la fois le nombre de pieds qui fleuriront et le nombre de fleurs par pieds (ROSE *et al.*, 1998 ; KESEL & URBAN, 1999) et auraient également des conséquences sur sa phénologie d'après les résultats obtenus ici. Par contre, une humidité relative hivernale élevée semblerait provoquer un retard du début de la floraison et des températures hivernales élevées provoqueraient au contraire une avancée de la date de début de bourgeonnement. ROSE *et al.* (1998) ont montré dans leur étude que la mortalité des pieds adultes qui fleurissent était significativement et positivement corrélée aux précipitations hivernales se produisant durant la période de dormance. D'après les résultats des

corrélations de Spearman, il est donc possible que les précipitations hivernales n'impactent pas seulement la vitalité de la plante mais aussi sa phénologie puisque qu'une corrélation positive et significative a été observée avec l'humidité relative hivernale, en supposant que les précipitations et l'humidité relative soient corrélées positivement.

Ces résultats sont encore très préliminaires et exploratoires mais ils semblent déjà montrer le rôle de la ressource en eau, que ce soit l'humidité atmosphérique ou les précipitations, à la fois sur la vitalité (ROSE *et al.*, 1998) et la phénologie des populations de *Gentiana pneumonanthe* ainsi que celui des températures qui est un paramètre déjà bien étudié dans la phénologie. La mise en place d'un système de mesures de l'hygrométrie du sol permettrait sans doute de préciser le rôle que joue la ressource en eau sur la phénologie de *Gentiana pneumonanthe*. Une limite subsiste toutefois à ces analyses : les données provenant de sites très différents en termes de conditions stationnelles et de végétations, il n'est pas impossible que certains effets soient masqués ou accentués. Une première solution serait de réaliser une analyse du lien entre données mésoclimatiques et données phénologiques propres à chaque site. Cependant, cela nécessiterait davantage de données par site pour effectuer de telles analyses et notamment plusieurs répliques par année pour avoir une variabilité de la date de début des phénophases. Une seconde solution serait éventuellement d'analyser ces données en regroupant les sites similaires entre eux en termes de climat (PLANZ avec ELLOR et POUCH et AEROD) lorsque les données seront suffisantes.

#### 4.4.3 Méthodes d'estimation de la phénologie : biais et limites du protocole de suivis

Différentes métriques existent pour évaluer l'évolution d'une phénologie dans le temps. Leur précision est souvent contexte-dépendante. D'après la littérature, deux métriques sont couramment utilisées. La première est la date moyenne des observations d'une année qui est reconnue comme précise mais pas forcément pertinente biologiquement (TAYLOR, 2019). La seconde est la date de première observation d'un évènement dans une année (TAYLOR, 2019) qui présente l'avantage d'une investigation assez rapide sur le terrain. Beaucoup d'études (anciennes ou récentes) utilisent par exemple la date de première floraison pour décrire le changement de phénologie d'une population d'une plante (MILLER-RUSHING *et al.*, 2010). Au-delà de ces deux métriques existent d'autres méthodes qui utilisent des modèles ou lois de distribution pour estimer la date de la phénophase considérée à partir des données de terrain. Ici, deux méthodes ont été employées pour étudier la phénologie de deux espèces : la méthode Weibull pour *Gentiana pneumonanthe* et la date de première observation pour *Phengaris alcon*. Chacune de ces méthodes présentent des avantages et inconvénients.

Afin de décrire et mesurer les changements de phénologie dans le temps de quatre populations de *Gentiana pneumonanthe*, l'estimateur statistique développé par PEARSE *et al.* (2017), qui utilise une distribution de Weibull pour estimer le début d'une phénophase, a été employé. Il s'agirait de la métrique la moins biaisée dès lors que les estimations se réalisent à 5% ou 10% des individus pour le début d'une phénophase et elle présente l'avantage d'estimer une date qui se rapproche de celle de la réalité (BELITZ *et al.*, 2020). VAN STRIEN *et al.* (2008), ont analysé la significativité des biais attribués aux différentes métriques en étudiant la date de première émergence chez les lépidoptères. Ils ont montré que seule la date utilisant un pourcentage de la population étudiée (25% des individus dans leur étude) n'était pas affectée ni par le nombre d'unités d'échantillonnage (transects dans leur cas) contrairement à la date des 25 premières observations, ni par la période d'observation, contrairement à la date où 25% des premières émergences ont été observées. En se basant sur un pourcentage de la population totale – ici 5%, étant le centile qui offre l'estimation la plus précise pour ce modèle (LI *et al.*, 2021) – cet estimateur statistique permet donc de prendre en compte la variabilité des individus



existante dans la population à l'inverse, par exemple, de la date de première observation qui représente généralement un extrême de la population. La variabilité individuelle peut être assez importante chez *Gentiana pneumonanthe*, du fait notamment de l'âge du pied qui va conditionner en partie sa capacité à fleurir. En effet, les pieds juvéniles, issus de la germination de graines resteront à l'état végétatif pendant quelques années avant de fleurir tandis que les pieds sénescents produiront pas ou peu de fleurs (OOSTERMEIJER *et al.*, 1994). Ainsi, la meilleure méthode pour étudier sa phénologie semble donc être l'estimateur statistique utilisant une distribution de Weibull et s'appuyant sur un pourcentage de la population. Cette méthode présente toutefois un inconvénient qui réside dans le fait qu'elle est sensible aux faibles effectifs et nécessite donc l'étude d'un grand nombre d'individus, sachant que, plus ce nombre sera élevé, plus l'estimation sera précise. Cela engendre donc de continuer à suivre un grand nombre d'individus, comme le protocole le permet actuellement mais avec un temps d'investigation important, et cela limite par conséquent la réalisation de réplicas sur le site, les sous-quadrats de 4m<sup>2</sup> du quadrat de 100m<sup>2</sup> ne pouvant être considérés comme de véritables réplicas puisque trop proches et pour certains n'étant pas assez fournis en pieds de *Gentiana pneumonanthe*.

Afin de décrire et de mesurer les changements de phénologie dans le temps de quatre populations de *Phengaris alcon*, la méthode de la date de première observation a été utilisée. Elle consiste à considérer la date à laquelle les premiers imagos du papillon ont été observés à l'échelle du site, comme étant la date de début d'activité de vol. Cette date de première observation apparaît souvent biaisée car elle représente un extrême de la période de la phénophase considérée et n'est donc pas vraiment représentative de la population étudiée. Toutefois chez *Phengaris alcon*, lorsque le premier individu émerge, les autres émergences ont tendance à se succéder rapidement ce qui limiterait ce biais. Par contre, cette méthode de mesure peut être affectée par plusieurs paramètres comme la taille de la population et l'effet de l'échantillonnage (nombre d'observateurs, surface échantillonnée, temps d'observation ou fréquence d'observations) (MILLER-RUSHING *et al.*, 2010). Si la fréquence d'observations augmente au cours de la période d'étude, passant par exemple d'une fois par semaine à une fois tous les jours, il sera fort probable de voir des imagos apparaître plus tôt sans que cela soit pour autant relié au changement climatique mais juste à la fréquence des observations, sachant que plus la fréquence sera importante, plus la mesure pourra être précise. Il en est de même concernant la taille de la population étudiée. Si celle-ci vient à diminuer au cours de la période d'étude, le premier imago pourrait apparaître plus tard même si le pic d'activité apparaît plus tôt. Il est donc nécessaire de réaliser en parallèle des suivis d'abondance afin de contrôler que la taille de la population ne varie pas. Actuellement, le protocole prévoit un suivi des œufs uniquement à l'échelle d'un seul quadrat de 100m<sup>2</sup> par an et par site. Or, malgré les nombreuses études qu'il existe sur la stratégie de pontes des femelles (MEYER-HOZAK, 2000 ; DYCK *et al.*, 2000 ; THOMAS & ELMES, 2001), les paramètres qui déterminent les hampes de *Gentiana pneumonanthe* sur lesquelles les femelles vont pondre restent encore assez mal connus. De ce fait, le dispositif d'échantillonnage actuel se concentrant sur une seule zone du site ne semble finalement donc pas assez représentatif de la population et nécessiterait une adaptation. La période d'observation peut également constituer un biais dans l'utilisation de cette métrique. En effet, si elle vient à commencer plus tôt en raison d'un printemps plus chaud par exemple, il y a forcément plus de chance de voir une émergence plus précoce que si l'on ne sortait pas. Actuellement, le protocole prévoit de commencer les suivis une semaine avant la date de première floraison de *G. pneumonanthe* connue sur le site, ou, si elle est antérieure, une semaine avant la date d'émergence connue de *P. alcon*. Nos observations ont montré que le début de vol était parfois plus précoce certaines années sur certains sites, avec parfois déjà des individus volants et des œufs présents sur les pieds de *Gentiana pneumonanthe* lors du premier suivi. Il est donc probable que, dans de telles situations, le papillon ait en réalité émergé plus tôt que la date retenue sans qu'il ait été possible de l'observer à cause de premiers passages trop tardifs ces années-là. Par la suite, il

conviendra donc de fixer une date de début d'observation qui prenne en compte cette variabilité interannuelle de phénologie et qui reste fixe afin de conserver une période d'observation constante et de limiter les biais de la mesure. Enfin, la date de première observation n'est pas un estimateur à proprement parler puisqu'il s'agit de considérer la date à laquelle la première observation est réalisée comme étant le début d'une phénologie. Or, si l'on prend la date d'apparition du premier imago, si celui-ci n'est pas présent lors de la première visite mais présent lors de la suivante, il est possible que le début d'activité du papillon soit apparu entre les deux visites. Le protocole prévoyant un passage par semaine, il permet donc de percevoir des décalages de l'ordre de la semaine. Cette précision semble toutefois être suffisante car l'objectif étant d'étudier la synchronie de période d'activité de *Phengaris alcon* avec la période de bourgeonnement et floraison de sa plante hôte, ce sont des décalages sur des périodes de l'ordre de la semaine qui deviendront problématiques pour l'espèce et non de l'ordre de quelques jours. La fin de vol a été mesurée de la même façon que le début de vol, c'est-à-dire qu'elle correspond à la date de passage où le dernier imago a été observé et est soumise de ce fait aux mêmes biais.

#### 4.4.4 Phénologie et climat : avenir de la synchronie de *Phengaris alcon* avec sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe*

Plusieurs auteurs ont étudié l'impact de l'évolution du climat sur les relations qu'il peut exister entre plantes et insectes. Certains ont démontré une diminution de la synchronie entre les lépidoptères et les fleurs au printemps (DONOSO *et al.*, 2016) avec une phénologie des lépidoptères qui avance jusqu'à trois fois plus rapidement que celle des plantes (PARMESAN, 2007). L'objectif ici était de voir si un tel décalage est observable entre une espèce de papillon spécialiste, *Phengaris alcon* et sa plante hôte, *Gentiana pneumonanthe*, en lien avec le changement climatique.

Sur les sites girondins, les résultats ont montré que *Phengaris alcon* émergeait soit de façon simultanée au début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* soit après, ce qui témoigne d'une bonne synchronie phénologique avec sa plante hôte. Seule durant l'année 2020, *Phengaris alcon* a émergé 2 semaines avant le début de bourgeonnement. A contrario, sur les sites situés dans les Pyrénées-Atlantiques, *Phengaris alcon* a commencé à voler après l'entrée au stade bourgeon de sa plante hôte seulement durant l'année 2018, les autres années, le papillon a émergé avant le début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe*. Un décalage de la phénologie de *Phengaris alcon* semble donc observable avec celle de sa plante hôte. L'année 2021 est l'année durant laquelle le décalage est le plus important pour ELLOR puisque le début de bourgeonnement arrive lors du dernier tiers de la période de vol du papillon. Pour PLANZ, le plus gros décalage est observable en 2019, sûrement dû aux conditions météorologiques exceptionnelles sur ce site par rapport aux autres années. Par contre sur l'ensemble des sites, la durée de vol du papillon a été allongée d'une à quelques semaines selon les sites, lors de ces deux dernières années. Cette augmentation de la période d'activité, en plus du décalage, pourrait également être une réponse aux changements climatiques dans le futur. Toutefois, les données actuelles ne renseignent pas sur le pic d'activité de *Phengaris alcon*. Il n'est donc pas possible de savoir si la majorité des individus ont déjà émergé avant l'entrée au stade bourgeon de *Gentiana pneumonanthe* ou si ce décalage entre les débuts des phénophases des deux espèces ne concerne finalement qu'une minorité des individus. Ainsi, pour étudier plus précisément la synchronie phénologique entre *P. alcon* et sa plante hôte, il serait intéressant de mesurer le pic d'activité des imagos. Cela permettrait de savoir, dans le cas où l'activité de *P. alcon* deviendrait plus précoce, si elle s'étale vraiment dans le temps ou non, afin d'en déduire s'il y aura ou non une véritable asynchronie entre les deux espèces.

#### 4.4.5 Perspectives : vers une recentralisation de la problématique et une simplification du protocole

Les résultats exploratoires des quatre années de suivis ont permis de mettre en évidence des variations sur le début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe* et la durée de la période de vol de *Phengaris alcon* entre et à l'intérieur des sites suivis. Cependant, certains biais et limites du protocole actuel mis en place pour étudier les effets du changement climatique sur les populations de *Phengaris alcon* en lien avec une possible modification phénologique de sa plante hôte sont apparus.

Un des objectifs de l'étude était donc d'étudier les populations de *Phengaris alcon* en se basant sur un comptage des œufs. Suite à des tests de mise en place de protocole réalisés en 2017 (MALLARD, 2017b), il avait été décidé de suivre les différents paramètres à l'intérieur d'un unique quadrat de 100m<sup>2</sup>, en raison du temps d'investigation qui s'était montré important et aussi pour limiter l'impact du piétinement qui peut être assez important avec un passage par semaine. Seulement, après quatre années de suivi (MALLARD, 2019 ; MALLARD, 2020 ; MALLARD, 2018a), il est apparu que le comptage des œufs au niveau d'une unique zone sur chaque site est peu représentatif de chaque population de *Phengaris alcon*. Il semble donc difficile à terme de pouvoir dégager des résultats concernant leur dynamique, c'est-à-dire de mettre en évidence des tendances d'évolution des populations (augmentation ou régression) en se basant uniquement sur un comptage des œufs sur 100m<sup>2</sup> en comparaison aux surfaces favorables par site souvent proche d'un hectare. De plus, de nombreux facteurs peuvent influencer sur la dynamique des populations de *Phengaris alcon*, comme une baisse dans la densité des pieds de *Gentiana pneumonanthe* ou des nids de *Myrmica* – des études suggèrent qu'une faible abondance en fourmis serait plus préjudiciable pour *P. alcon* qu'une faible abondance en *G. pneumonanthe* (GRIEBELER & SEITZ, 2002). Étant donné l'isolement des populations en Nouvelle-Aquitaine, nous ne sommes pas non plus à l'abri d'un effondrement des populations suivies lié à leur isolement génétique. Il apparaît donc difficile de pouvoir apporter des réponses en termes de dynamique des populations avec le protocole actuel quant à la question de la réponse de *Phengaris alcon* face au seul facteur changement climatique. Cela nécessiterait un protocole beaucoup plus lourd et des moyens plus importants. Par contre, la question du maintien de la synchronie phénologique de *Phengaris alcon* avec sa plante hôte reste à étudier plus précisément surtout que des différences entre site et entre année sont notables. Des ajustements du protocole peuvent donc être proposés afin de réorienter spécifiquement la problématique de l'étude sur cette question de la phénologie.

L'année 2021 a permis de tester une méthode d'estimation utilisant une distribution de Weibull et s'appuyant sur un pourcentage de la population pour estimer la date de début de bourgeonnement de *Gentiana pneumonanthe*. D'après la littérature, ce modèle semble être le meilleur modèle pour estimer un début d'une phénophase à condition que l'effectif soit suffisant, ce qui est le cas sur l'ensemble des quatre sites sur lequel la méthode a été testée. Par contre, le temps d'investigation sur le terrain étant important pour ce suivi phénologique, des réflexions pourront être menées afin de simplifier au maximum le suivi tout en conservant une taille d'échantillonnage convenable pour l'application de la méthode qui sera également appliquée sur le site PINAIL pour lequel les suivis ont débuté en 2021. La question des réplicas devra également être abordée au cours des réflexions afin d'anticiper les besoins en analyses statistiques.

En ce qui concerne l'étude des populations de *Phengaris alcon*, il conviendrait de réorienter les suivis sur l'étude de leur phénologie. Pour cela, la date de première observation d'imagos pour le début d'activité du papillon et la date de dernière observation d'imagos pour la fin d'activité semblent les deux métriques les plus appropriées malgré les biais que présente ce genre de mesure phénologique. Pour limiter au maximum ces biais, des propositions d'ajustements du protocole sont possibles. La période d'observation, en plus de se faire dans de bonnes conditions météorologiques, devra être

stable tous les ans, c'est-à-dire le premier passage pour la première observation devra se faire à la même période tous les ans et devra être fixé de sorte à prendre en compte des possibles variations de phénologie du papillon entre les années (cas des années d'un vol plus précoce). La fréquence doit également être constante d'une année sur l'autre. Plus elle sera élevée, plus la mesure sera précise. En tenant compte des moyens humains mobilisables, un passage par semaine semble être un bon compromis entre la précision de la mesure et les moyens qu'il est possible d'allouer. Il a également été souligné que la taille de la population devait être constante pour ce genre de mesure. Il apparaît donc nécessaire de conserver en parallèle un suivi d'abondance des populations de *Phengaris alcon*. Le suivi actuel n'étant pas approprié car non représentatif, cela pourrait consister à réaliser un comptage des œufs en plusieurs zones du site au moment du pic phénologique estimé du papillon à partir des années précédentes. Cette mesure semble d'ailleurs essentielle pour bien appréhender la question de la synchronie du papillon avec sa plante hôte et des suivis de l'abondance au cours du temps permettraient donc de déterminer le pic d'activité. L'utilisation des œufs est une méthode couramment utilisée pour estimer la taille des populations chez cette espèce mais cela nécessite un temps d'investigation important d'autant plus qu'il serait nécessaire de réaliser le comptage sur une grande partie du site. Une autre solution serait d'utiliser les imagos pour faire un suivi d'abondance. La CMR étant une méthode beaucoup trop contraignante en termes de temps, de moyens humains et d'autorisations nécessaires, elle n'est pas envisageable. Par contre, un comptage des imagos à partir d'un transect ou d'un point fixe serait à étudier bien que les imagos chez cette espèce puissent être parfois très discrets selon la configuration du site. Des réflexions devront ainsi être menées autour de la mesure du pic phénologique de *Phengaris alcon*.

## 4.5 Conclusion

Face aux changements climatiques, les réponses des êtres vivants pour s'adapter aux nouvelles conditions peuvent être assez variées. *Phengaris alcon* est une espèce spécialiste, au cycle biologique complexe, qui nécessite à la fois la présence d'une plante hôte, *Gentiana pneumonanthe*, et de fourmis hôtes du genre *Myrmica*. Inféodée aux landes et prairies humides, tourbeuses à paratourbeuses, cette espèce de papillon pourrait voir ses populations fortement régresser avec le changement climatique. Des zones refuges climatiques semblent se dégager dans les massifs montagneux comme le suggère les résultats des modèles corrélatifs de répartition, à condition qu'elle y trouve l'habitat favorable avec ses deux hôtes et qu'elle ait les capacités de disperser. *Gentiana pneumonanthe*, espèce de plante hygrophile, trouverait également refuge dans ces zones de massifs montagneux.

Outre le déplacement des populations vers des conditions plus favorables, la modification de la phénologie des organismes apparaît également comme une réponse aux changements climatiques. Ces décalages phénologiques peuvent conduire à des asynchronies d'une partie des cycles de développement entre certaines espèces en interaction, pouvant avoir des conséquences plus ou moins importantes selon, entre autres, l'intensité de ces décalages, du degré de spécialisation ou encore du niveau trophique des espèces. L'impact des changements climatiques sur la phénologie de nombreuses espèces est d'ailleurs désormais bien connu, mais l'interprétation de ces décalages reste souvent difficile et l'étude de ce phénomène semble présenter plusieurs lacunes comme c'est le cas dans cette étude, car de nombreux facteurs peuvent influencer les changements phénologiques, en plus des changements climatiques. Dans ses premiers stades larvaires, *Phengaris alcon* se nourrit exclusivement des bourgeons et fleurs de *Gentiana pneumonanthe*. Un important décalage avec la floraison de sa plante hôte pourrait à terme impacter négativement ses populations. Les résultats des quatre années de suivis sur quatre sites en Nouvelle-Aquitaine ont montré des phénologies des deux espèces variables en fonction des sites, les sites girondins présentant une entrée au stade bourgeon de



*Gentiana pneumonanthe* et un début de vol de *Phengaris alcon* plus tardifs par rapport aux sites des Pyrénées-Atlantiques. La synchronie phénologique des deux espèces sur ces derniers semble d'ailleurs moins bonne que sur les sites girondins, avec souvent un début de vol plus précoce que le début de bourgeonnement. Mais le protocole présente quelques limites quant à l'étude de cette synchronie puisque le pic phénologique n'est notamment pas pris en compte. De plus, en sus de l'asynchronie avec sa plante hôte, d'autres facteurs peuvent influencer sur la dynamique des populations de *Phengaris alcon*. Il apparaît donc difficile de pouvoir apporter des résultats en termes de dynamique des populations avec le protocole actuel quant à la question de la réponse de *Phengaris alcon* face au seul facteur changement climatique. De plus, cette problématique nécessiterait avant tout d'étudier plus précisément si la synchronie phénologique de *Phengaris alcon* avec sa plante hôte sera maintenue ou non. En conséquence, l'étude de la réponse de *Phengaris alcon* en termes de dynamique de populations, nécessitant un protocole bien trop lourd, est mise de côté au profit de l'étude de la phénologie des deux espèces et de leur synchronie. Des ajustements de protocoles ont donc été proposés dans ce sens.

