

Chapitre 7. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de *Hyla molleri* (Bedriaga, 1889) – Rainette ibérique des lagunes du triangle landais et *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) – Rainette verte des mares, des landes et du bocage Picto-Limousin

Auteurs : Olivier Lourdais, Michaël Guillon, Maud Berroneau,
Contributeurs : Gaëlle Caublot, Gaëlle Micheli, Mariana Miranda

Résumé :

La capacité à élaborer des prédictions robustes sur la réponse des espèces aux changements globaux est un élément essentiel pour comprendre la dynamique de la biodiversité. Afin de prédire les effets à large échelle (répartition), il est nécessaire d'étudier les capacités de réponses des individus et des populations. La présence en Nouvelle-Aquitaine de trois espèces proches à affinités climatiques contrastées (*Hyla molleri*, *H. arborea*, *H. meridionalis*) est une opportunité rare d'étudier la réponse différenciée de ces espèces au changement climatique. Nos travaux de recherches vont permettre d'aborder :

- les adaptations écophysologiques des trois espèces liées à leur affinité climatique et leurs effets dans un contexte de changement climatique,
- les effets du changement climatique sur la répartition de ces espèces en identifiant les déterminants de la présence reliés aux facteurs proximaux,
- l'effet des variations météorologiques et microclimatiques interannuelles sur la détectabilité/activité des espèces.

Les études préliminaires menées depuis 2018 permettent d'affiner les variables climatiques qui semblent définir la niche de ces espèces ainsi que les moyens d'y parvenir tout en faisant l'acquisition en parallèle de données de présence cruciales pour valider ces premiers résultats. Les résultats préliminaires des suivis naturalistes montrent une fluctuation interannuelle de l'activité des rainettes liée aux conditions météorologiques et d'assèchement des zones humides.

Mots clés : adaptations, climat, écophysologie, *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis*, *Hyla molleri*, perte hydrique, répartition.



7.1 Introduction

L'un des enjeux majeurs en écologie est de comprendre la répartition et l'abondance des organismes dans l'espace et dans le temps (ANDREWARTHA & BIRCH, 1954 ; KREBS, 1972 ; MACARTHUR, 1984). Cette problématique est au cœur des préoccupations actuelles de nos sociétés faisant face au changement climatique (AR4 Climate Change 2007: Synthesis Report; AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014) et à l'érosion de la biodiversité (THOMAS *et al.*, 2006). Afin d'évaluer l'impact des perturbations du climat sur la biodiversité, il est nécessaire de connaître les réponses des espèces tout en prenant en compte leur sensibilité propre. La répartition peut donc se définir comme étant le résultat d'une réponse dynamique d'une espèce face à un environnement donné (BROENNIMANN *et al.*, 2007).

En Nouvelle-Aquitaine, 3 espèces à affinités climatiques et répartitions contrastées sont présentes au sein du genre *Hyla* (REINO *et al.*, 2017) : deux espèces de climat tempéré, la Rainette verte, *Hyla arborea* (répartition médio européenne) et la Rainette ibérique, *Hyla molleri* (répartition ibérique) et une espèce de climat méditerranéen, la Rainette méridionale, *Hyla meridionalis*. Nos travaux de recherches sont menés sur les trois espèces où la Rainette méridionale nous permet de développer une approche intégrée à différents niveaux d'affinités climatiques (Atlantique/Médio-Européen vs. Méditerranéen).

Une première phase du programme consiste en l'étude sur le terrain de l'activité biologique, de la phénologie et de l'interaction possible, en fonction du secteur étudié, des 3 rainettes : *Hyla meridionalis* vs *Hyla molleri* dans le Massif landais et *Hyla meridionalis* vs *Hyla arborea* en plateau limousin. En effet, la Rainette ibérique est une espèce qui se reproduit dans les milieux humides frais du Massif landais, type « lagune ». En France, elle se cantonne au bassin aquitain. Ses habitats préférentiels sont sujets aux perturbations climatiques comme l'assèchement brutal et la modification de la flore représentative des zones humides du Massif landais (BERRONEAU, 2014a). La Rainette verte possède une répartition septentrionale étendue dont la limite sud atteint le Massif central. La Rainette méridionale est une espèce d'affinité méditerranéenne, et donc plus thermophile, qui pénètre toutefois sur certaines lagunes où deux des trois espèces citées s'observent alors en syntopie (BERRONEAU, 2014a).

Les variations d'activité/déteçtabilité observées entre la Rainette ibérique et la Rainette méridionale sont vraisemblablement liées aux conditions locales et pourraient évoluer en fonction du changement climatique. Les changements climatiques devraient fortement impacter la Rainette ibérique avec la disparition ou le mouvement de stations remarquables. Plusieurs hypothèses complémentaires peuvent être formulées :

- Hypothèse 1 : effets des changements climatiques en défaveur de la Rainette ibérique
- Hypothèse 2 : extinction locale suite à la disparition/dégradation de sites remarquables
- Hypothèse 3 : interactions compétitives dans les zones de coexistence en faveur de la Rainette méridionale.

Les objectifs des suivis naturalistes sur des sites d'étude sont de visualiser les tendances évolutives de la répartition et abondance de la Rainette ibérique dans le Massif landais et de la Rainette verte en Limousin, en lien avec d'éventuelles variations climatiques, mais aussi d'observer la progression de la Rainette méridionale.

En parallèle, l'objectif de nos travaux de recherches est de comprendre les déterminants de la répartition de ces trois espèces à partir des données de présence (observations) issues des différents



observatoires infra-régionaux. La répartition de ces espèces en France et en Région Nouvelle-Aquitaine est parapatrique (contiguë). Notre hypothèse principale est qu'un contraste des niches thermique/hydrique et physiologique permet d'expliquer cette répartition (« Physiological parapatry Hypothesis »). Dans ce contexte, il est important d'identifier les paramètres physiologiques et comportementaux proximaux qui sous-tendent les adaptations climatiques propres aux espèces, et également d'explorer les déterminants climatiques de la répartition et de l'importance des gradients environnementaux.

2 axes de recherches sont en cours de développement sur les trois espèces du genre *Hyla* :

(1) Clarification des adaptations écophysiologiques des trois espèces de rainettes de Nouvelle-Aquitaine :

- Mesures écophysiologiques entre espèces en conditions contrôlées : Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques et mesures des taux métaboliques entre les espèces.
- Études comportementales sur les trois espèces en conditions contrôlées : influence des conditions thermiques et hydriques.

(2) Déterminants de la répartition des trois espèces et effets des changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine :

- Modélisation corrélative de la répartition actuelle et future en Nouvelle-Aquitaine en s'appuyant sur les éléments de l'écophysiologie des espèces.

Afin de prédire avec robustesse les effets du changement climatique sur la répartition des espèces, l'objectif est d'identifier l'ensemble des variables climatiques qui définissent les niches climatiques de chacune des espèces. En s'appuyant d'une part sur la connaissance de l'écologie, de la biologie et de la physiologie des espèces, et d'autre part sur les hypothèses des effets proximaux des changements climatiques sur ces différents niveaux et leurs effets supposés sur la répartition observée de chaque espèce, un ensemble de variables identifié comme pertinent pour tester leur capacité à prédire la répartition actuelle et future des espèces. Une fois les variables climatiques identifiées, l'objectif suivant sera aussi de modéliser au plus près la répartition actuelle des espèces en injectant les variables topographiques et d'habitats par exemple.



7.2 Matériel et méthodes

7.2.1 Sites d'étude pour les suivis naturalistes et méthodologies de suivi

La sélection s'est portée sur des sites présents dans l'aire de répartition de la Rainette ibérique et de la Rainette verte (présence avérée ou non de ces dernières, BERRONEAU (2014), GMHL (2000), facilitant la mise en évidence d'éventuels mouvements populationnels (populations syntopiques ou proches) aussi bien au cœur du Massif landais (Rainette ibérique) qu'en contexte limousin (Rainette verte). Ces sites sont par conséquent occupés ou susceptibles de l'être à terme par la Rainette méridionale, espèce potentiellement en compétition localement. Ces sites coïncident autant que possible avec ceux d'autres suivis du programme les sentinelles du climat en milieu humide, notamment avec les sites de suivi du Lézard vivipare.

En 2021, l'ensemble des sites suivis en 2020 a pu être visité (Tab. XLI, Tab. XLII).

Niveau terminologie, pour la Rainette ibérique, un « site » de suivi correspond à une « lagune ».

12 sites ont ainsi été sélectionnés (7 en Gironde, 4 dans les Landes, et 1 en Lot-et-Garonne) à partir de la répartition connue de la Rainette ibérique et avec une homogénéité de répartition selon un gradient nord-sud, est-ouest.

4 sites ont été sélectionnés en Limousin sur la même commune (Brignac-la-Plaine) pour le suivi de la Rainette verte et de la Rainette méridionale (Tab. XLII).

Tab. XLI. Localisation des sites du triangle landais suivis en 2017 et 2021

o : site suivi X : site retiré

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi 2017	Suivi 2018	Suivis 2019 / 2020 / 2021
Captieux - Lucmaysouau	44,22372	-0,23059	o	o	o
Hostens - Gat Mort	44,51779	-0,61312	o	o	o
Houeillès	44,19964	-0,07166	o	o	o
Le Pian Médoc	44,95297	-0,73967	o	o	o
Lubiosse-Ychoux - Capdejus	44,39832	-1,03054	o	o	o
Lubiosse-Ychoux - Taron	44,39343	-1,00545	o	o	o
Martillac	44,69270	-0,58963	o	o	o
Saint-Magne - Lagune du Cam	44,54098	-0,65374	o	o	o
Saint Médard - Pilliole	44,89429	-0,80347	o	o	o
Le Porge - Saumos	44,89185	-1,03937	o	o	o
Tarnos	43,56339	-1,48089	o	o	o
<i>Pindères</i>	<i>44,24436</i>	<i>-0,017334</i>	o	X	X
Saint Médard - Lagunasse	44,89429	-0,80347	-	o	o

Tab. XLII. Localisation et description des sites du Limousin suivis entre 2017 et 2021

Département	Dénomination	Type d'habitat	Propriétaire/gestonnaire	Accord	Structure suivie	Latitude	Longitude
Corrèze (19)	Lescure	lagune	Jean-Claude Labarde	Oui	GMHL	45,167494	1,361559
Haute-Vienne (87)	les Paleines	lagune	SMABGA (Etienne Boury)	Oui	GMHL	46,151809	1,34252
Haute-Vienne (87)	Château Gaillard	lagune	Gaëlle Caublot	Oui	GMHL	45,597845	1,155438
Corrèze (19)	Bussac haut	lagune			GMHL	1,300467064	45,18114711

Cette étude se base sur un suivi annuel de présence des deux rainettes sur 12 sites pour le Massif landais (MALLARD, 2018b) et 4 sites pour le Limousin, couplés à des mesures de stations météorologiques. L'application du protocole type POP Amphibien (protocole national standardisé – SHF) permettra une estimation fine de la présence et de l'abondance de chaque espèce : Rainette ibérique, Rainette verte et Rainette méridionale. Cette abondance peut être mise en relation avec des facteurs extérieurs (évolution des températures, régime pluviométrique, etc.) et peut être comparée d'une année sur l'autre.

Chaque site est visité 3 fois par an durant la période d'activité des rainettes (passages de préférence entre mars et mai). Les points d'écoutes des mâles chanteurs sont assurés pendant 20 min sur chaque lagune. À la suite des points d'écoutes, différents relevés sont effectués sur les propriétés de la lagune et des mares (habitats aquatiques et rivulaires), les autres espèces observées (Grenouilles vertes, Alyte accoucheur et Crapaud épineux principalement), afin de mettre en évidence à terme des corrélations entre modification de l'habitat due au changement climatique, colonisation des sites par d'autres espèces aux biotopes différents des espèces cibles et présence/abondance de Rainette ibérique ou Rainette verte selon le site en question.

L'écoute des mâles chanteurs de Rainette ibérique (triangle landais) et Rainette verte (Limousin) s'effectue avec des conditions climatiques particulières :

- Visite nocturne (19h30 – 00h30)
- Éviter les nuits trop fraîches (gelées) en début de saison (Mars-Avril)
- Éviter les phases de pleine lune et nuits venteuses

L'étude sur la détermination des conditions optimales de suivis en lien avec les observations de 2016–2021 a été initiée en 2021 au cours des projets de recherche.

La récolte de données est réalisée à l'aide de la fiche de relevé standardisée. Trois fiches de renseignements doivent être remplies pour chaque site et chaque passage. La première fiche « Relevé » renseigne par lagune les observations de l'espèce, les indices de présence pour les trois passages. La deuxième fiche « Descriptif site » permet un descriptif précis de la lagune et de ses alentours pour les trois passages. Enfin, la fiche « Récapitulatif site » liste l'ensemble des lagunes à prospecter (MALLARD, 2017b).

Les suivis populationnels à long terme menés en parallèle dans le cadre du programme ont été mis à profit pour étudier les liens entre les conditions météorologiques annuelles et les différents paramètres liés à l'activité des espèces suivies tels que la phénologie de la reproduction ou les niveaux d'activité (abondance, chants). En effet un compromis existe entre l'activité de chant, la position dans la végétation et les pertes hydriques (CICCHINO *et al.*, 2020).



7.2.2 Écophysiologie comparée des espèces

Le travail de comparaison de l'écophysiologie des rainettes (LOURDAIS *et al.*, in prep.) n'a pu être mis en œuvre en 2020 comme programmé du fait des conditions sanitaires liées au Covid19. Ce volet écophysiologique a donc été reporté à 2021 avec le recrutement d'un étudiant en Master 2. Les objectifs étaient les suivants :

a) – comparer les pertes hydriques cutanées et respiratoires des trois espèces.

Notre hypothèse est que des distributions contrastées sont associées à des différences physiologiques marquées en termes de balance hydrique. Des pertes hydriques cutanées sur le dos moins élevées devraient être un net avantage pour des individus confrontés à des conditions environnementales chaudes et sèches. *Hyla meridionalis*, de par sa répartition, devrait être plus résistante aux pertes hydriques cutanées peu importe la région du corps.

Après la capture, les mesures de pertes hydriques évaporatives cutanées ont été effectuées sur les 104 mâles. Les pertes hydriques évaporatives cutanées ont été mesurées dans une pièce à 25 ± 1 °C. Avant chaque mesure, les individus ont été placés dans une boîte en plastique avec un sopalin humide et un abri pour être acclimaté pendant 30 minutes en enceinte à 25°C et à 80% hygrométrie. Nous avons mesuré la perte hydrique évaporative à l'aide d'un Aquaflux AF200 (Biox UK), qui dérive le flux de vapeur d'eau à partir des mesures d'un gradient d'humidité dans une chambre fermée. Un logiciel Aquaflux 6.2 a été utilisé pour calibrer et calculer la perte hydrique évaporative cutanée (g.m⁻².h⁻¹). Nous avons utilisé une sonde avec embout « O-Ring » de 3mm que nous avons maintenue en contact avec la peau des rainettes. Plusieurs répétitions ont été effectuées sur la zone pelvienne (face ventrale) et au niveau du milieu du dos. Pour tenir compte des variations intra-individuelles, 3 répétitions minimum sur chaque région ont été effectuées. Une calibration de l'Aquaflux a été effectuée avant chaque session de mesure.

b) – tester les effets de conditions desséchantes et du comportement sur la balance hydrique.

Notre seconde hypothèse est que des adaptations comportementales sont des éléments clés dans le mode de vie arboricole pour faire face aux contraintes hydriques fortes. En effet les Rainettes peuvent ajuster leur posture corporelle pour réduire l'exposition aux pertes hydriques quand un support adapté est disponible. Cette étude a été menée sur la Rainette ibérique seulement.

L'objectif est ici de quantifier les pertes hydriques évaporatives totales des rainettes en mesurant l'évolution de la masse au cours du temps, selon deux hygrométries, avec ou sans support afin de tester l'efficacité de la posture dans le maintien de la balance hydrique. Les individus à l'intérieur ont été placés en enceinte climatique (Vötsch Industrietechnik, VP 600, Balingen, Germany) à 25°C dans un air quasi saturé en humidité (~90% d'humidité relative) pendant 30 minutes pour permettre une acclimatation au nouvel environnement. Puis, les cages hébergeant les individus ont été placées dans différentes conditions climatiques : Sèche (30% d'hygrométrie relative) ou Humide (80% d'hygrométrie relative) pendant 45 minutes. Les individus ont été assignés aléatoirement à des cages, et l'ordre de passage était également aléatoire. De ce fait, chaque rainette est passée dans chacun des traitements: (Sec avec support, Sec sans support, Humide avec support, Humide sans support) dans un ordre différent.

7.2.3 Données de présence

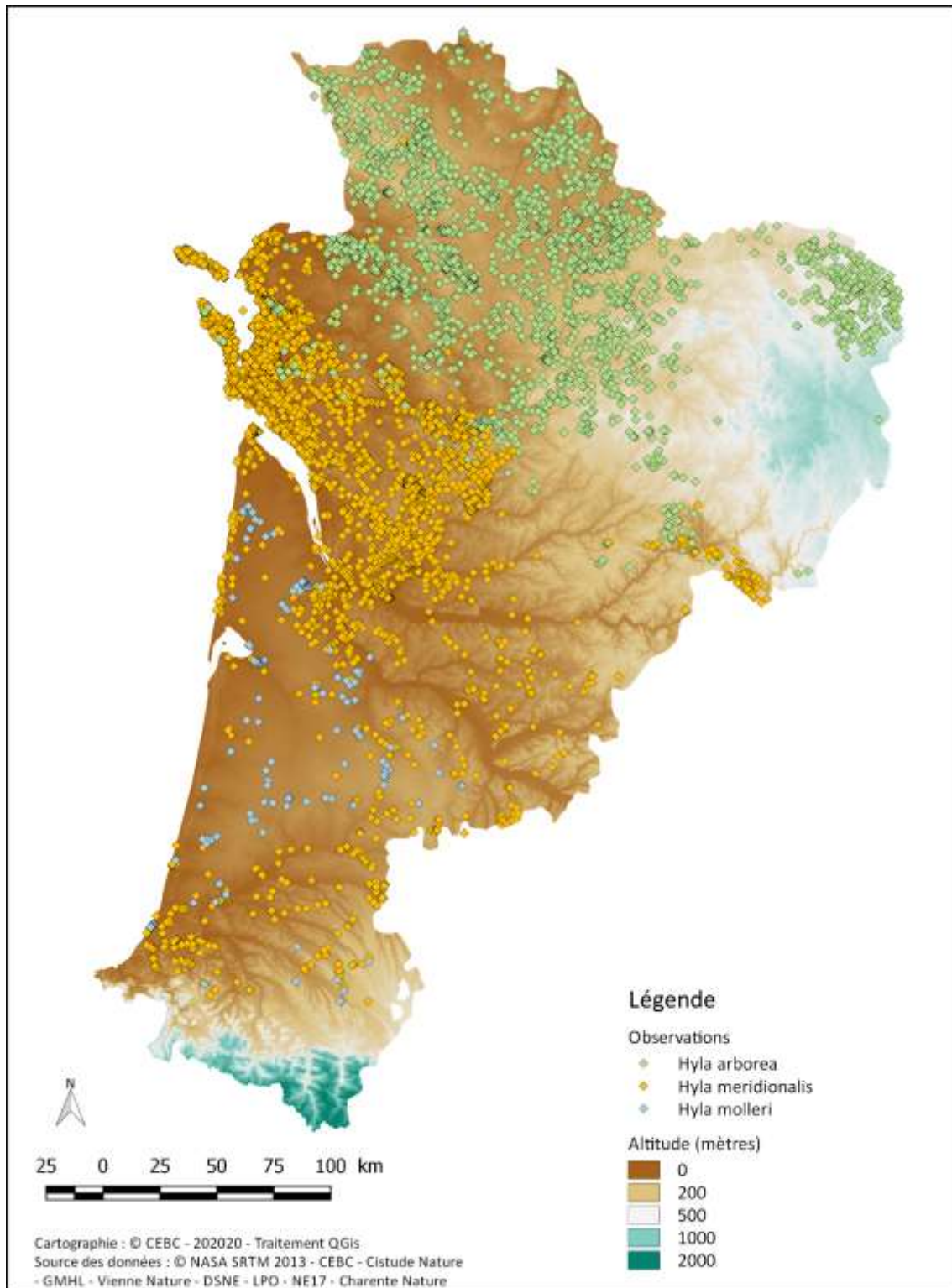
En 2020, nous avons pu réaliser un partenariat grâce au programme « Les Sentinelles du Climat » avec l'ensemble des partenaires associatifs de la région Nouvelle-Aquitaine qui sont : Cistude Nature

(ex-région Aquitaine), Charente-Nature (département de la Charente), Deux-Sèvres Nature Environnement (DSNE, département des Deux-Sèvres), Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (ex-région Limousin), Ligue de protection des oiseaux (Nationale et l'antenne Charente-Maritime) associée à Nature Environnement 17 (NE17, Charente-Maritime) et Vienne Nature (Département de la Vienne). Sur l'ensemble du territoire, cela représente 215 données pour la Rainette ibérique (dont 215 données précises), 8556 données pour la Rainette méridionale (dont 7009 données précises) et 5864 données pour la Rainette verte (dont 3553 données précises) (Tab. XLIII, Fig. 132).

Tab. XLIII. Bilan du volume total de données recueillies dans le cadre du programme « Les Sentinelles du Climat » et notamment par le conventionnement des partenariats avec les associations naturalistes du Poitou-Charentes

Espèces	Propriétaire données	Zone géographique	Nombre d'observations				
			Totales	Précises	Jardin	Lieu-dit	Sans précision
Rainette ibérique	Cistude Nature	Nouvelle-Aquitaine	215	215			
Rainette méridionale	Charente Nature	Charente	918	831		87	
	DSNE	Deux-Sèvres	23	3		1	19
	NE 17 / LPO 17	Charente-Maritime	6104	4700	84	1320	
	Cistude Nature	Ex Aquitaine	1410	1410			
	GMHL	Ex Limousin	101	65		36	
	Total	Nouvelle-Aquitaine	8556	7009	84	1444	19
Rainette verte	Charente Nature	Charente	690	588	11	91	
	DSNE	Deux-Sèvres	2626	1022	49	589	966
	NE 17 / LPO 17	Charente-Maritime	119	86		33	
	Vienne Nature	Vienne	1548	1548			
	Cistude Nature	Ex Aquitaine	29	29			
	GMHL	Ex Limousin	852	280	1	571	
	Total	Nouvelle-Aquitaine	5864	3553	61	1284	966





Répartition des observations des rainettes de Nouvelle-Aquitaine

Fig. 132. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des rainettes verte (*Hyla arborea*), méridionale (*H. meridionalis*) et ibérique (*H. molleri*) à l'échelle régionale (Nouvelle-Aquitaine) (GUILLON *et al.*, in prep. a).

En 2018, les analyses exploratoires de modélisation spatiale des trois espèces de rainettes se sont basées sur les bases de données restreintes aux anciennes régions Aquitaine et Limousin (MALLARD, 2018a). Pour les rainettes, le nombre d'observations correspondait à 310 pour *H. arborea*, 215 pour *H. molleri* et 1475 pour *H. meridionalis*. Les modélisations 2021 ont pu être réalisées sur l'ensemble du jeu de données disponible à l'échelle de toute la région Nouvelle-Aquitaine.

7.2.4 Variables environnementales

L'ensemble des variables climatiques disponibles et issues de différentes sources : Météo France (simulations ALADIN 52, (OUZEAU *et al.*, 2014), ALADIN 63 v2 (version EUROCORDEX, DANIEL *et al.*, (2019), version FR ajust par la méthode VERFAILLIE *et al.*, (2017)), Chelsa KARGER *et al.*, (2020), et PVGIS (© European Communities, 2001–2020, HULD *et al.*, (2012)) pourront être utilisées. L'ensemble représente des variables possédant une résolution spatiale de 8 km à 1 km.

Afin d'intégrer des variables d'habitats, deux informations seront également utilisées à l'échelle de la région afin d'avoir les données d'observations les plus précises spatialement : la fermeture du milieu et l'humidité des sols. La fermeture du milieu est issue de la densité de la biomasse ligneuse vivante aérienne pour l'année 2000 avec une précision de 30 m, dérivée de nombreuses études (SANTORO *et al.*, 2021). La probabilité pour l'habitat d'être une zone humide allant de 0 à 3, 4 étant les zones inondées, a été obtenue avec une précision de 50 m, calculé à partir d'informations pédologiques et hydrogéologiques (THIRY *et al.*, 2014).

Après un travail de sélection des variables, 3 variables climatiques et 2 variables habitats ont donc été utilisées pour modéliser la répartition des trois espèces de rainettes.

Pour le climat, ce sont les températures maximales estivales (moyenne), l'irradiation estivale moyenne et le cumul annuel des précipitations totales (liquides et solides) qui ont été retenus.

Pour les habitats, l'indice de fermeture du milieu n'a pas été modifié au contraire des zones humides où les données initiales ont été transformées pour obtenir par maille un pourcentage d'occupation de zones humides potentielles (catégories 1 à 3).

Afin de maximiser à la fois la qualité temporelle et spatiale des modélisations et ainsi valoriser l'ensemble des variables disponibles, notamment dans un objectif de projection temporelle, nous avons appliqué l'approche dites du « delta change method » d'après (MOSIER *et al.*, 2018). Cette approche permet d'utiliser à la fois les simulations ALADIN 52 et ALADIN 63 pour avoir les meilleurs scénarios de changements du climat en cohérence avec le programme et d'utiliser également les variables climatiques (décrivant le climat du passé récent) les plus précises spatialement. Par exemple, au niveau des Pyrénées (Fig. 133), l'utilisation de cette méthode de descente d'échelle permet de conserver la résolution spatiale la plus fine (1 km²) montrant l'effet du relief sur le climat alors que ces subtilités ne s'expriment pas dans les simulations ALADIN (8 km de résolution). Cette méthode permet au terme de faire une descente d'échelle spatiale des simulations ALADIN dans le futur de 8 km à 1 km de résolution spatiale en intégrant les effets du relief ainsi que les subtilités régionales présentes sur la période de référence du passé récent (Fig. 133).

7.2.5 Modélisation avec le package Biomod2

Afin de modéliser la répartition des espèces, deux méthodes ont été mise en œuvre via la dernière version du package BIOMOD2 (<https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>) (THUILLER *et al.*, 2009) par l'intermédiaire des logiciels R (version 4, R Core Team) et Rstudio.



La résolution spatiale finale correspond à une taille de pixel de 200 m de côté reflétant le compromis entre le profit d'avoir la meilleure précision spatiale des données environnementales tout en intégrant les besoins écologiques des espèces (taille des domaines vitaux par exemple). L'ensemble des variables environnementales ont été transformées à cette résolution. La colinéarité des variables a été vérifiée par le score de "Variance Inflation Factor" via le package USDM (<https://CRAN.R-project.org/package=usdm>) comme étant inférieure à 10 (NAIMI *et al.*, 2014 ; GUI SAN *et al.*, 2017b).

Seuls les Generalized Additive Models (GAM) et les Generalized Linear Models (GLM) ont été utilisés pour à la fois leur niveau de performance et leur similarité face aux hypothèses de génération des jeux de données de pseudo-absence. Les jeux de pseudo-absence (10 000 points par tirage) ont été générés aléatoirement dans la zone de calibration propre à chaque espèce mais à une distance minimale de 500m des données présence pour limiter les fausses absences et ainsi respecter le mieux possible les hypothèses statistiques inhérentes à ces deux méthodes (GLM et GAM). Les zones de calibration pour les espèces correspondent à l'ensemble de la région pour la Rainette méridionale mais pas pour les deux autres rainettes ibérique et verte. Pour ces dernières, la zone de calibration correspondait à la moitié régionale (sud-ouest ou nord-est) excluant l'autre partie du territoire présentant l'autre espèce sœur. Tous les modèles ont été calibrés (80% du jeu de données) et évalués (20% du jeu de données) via deux tirages au sort. Ainsi, l'ensemble des prédictions sont issues de seulement 8 modèles (2 méthodes, 2 jeux de Pseudo-absences et 2 répétitions) par espèce. Les méthodes ont été "bridées" pour permettre de minimiser le sur-ajustement des modèles et ainsi réduire au possible les biais issus de la distribution spatiale des données de présence (présence de cluster de points notamment).

La performance des 8 modèles a été évaluée grâce au TSS (true skill statistic, ALLOUCHE *et al.*, (2006)) et à l'AUC (area under the curve, HANLEY & McNEIL, (1982)). La qualité des modèles a été faite par la classification suivante : excellente (TSS > 0.8), bonne (TSS = 0.6–0.8), correcte (TSS = 0.4–0.6; AUC > 0.7), pauvre (TSS = 0.2–0.4), et sans valeur prédictive (TSS < 0.2) (SWETS, 1988 ; BEN RAIS LASRAM *et al.*, 2010 ; ENGLER *et al.*, 2011). Les cartes de prédictions pour les climats actuels et futurs résultent de la prévision d'ensemble dans le package BIOMOD2 en ne conservant que les modèles ayant un score de TSS > 0,4 (soit tous les 8 modèles). Les prédictions moyennes sont pondérées par la valeur relative du score de TSS de chaque modèle individuel et la binarisation des prédictions a été réalisée par la méthode de TSS (Annexe 9).

La période de référence choisie est 1981–2005 afin d'être en cohérence avec les périodes couvertes par les jeux de données de présence ainsi que les variables climatiques entrantes. Les projections futures ont été réalisées via les simulations Météo France/CNRM Aladin 52 et Aladin 63 corrigées à l'échelle France. Parmi les scénarios corrigés et disponibles à l'échelle France, ceux retenus ont été le RCP 4.5 (+1.1°C /+ 2.6°C – IC 90% au niveau globale entre 2081–2100 et 1986–2005) et RCP 8.5 (+2.6°C/+4.8°C – IC 90% au niveau global entre 2081–2100 et 1986–2005). Le scénario RCP 2.6 (+0.3°C/+1.7°C – IC 90% au niveau global entre 2081–2100 et 1986–2005) correspond environ au +1.5°C (entre 2081–2100 et 1850–1900) des objectifs de Paris à la fin du siècle (cf. Figure 4.35 dans ARIAS *et al.*, (2021), <https://www.ipcc.ch/sr15/>), objectif qui semble de moins en moins crédible face au bilan récent de la COP 26 qui viserait plutôt les 1.8°C à 2.4°C tout en sachant que nous sommes déjà à environ +1.1°C en 2021 (<https://public.wmo.int/>).

Trois horizons de projections ont été réalisés pour chaque simulation/scénario, un horizon "proche" 2021–2050 (horizon 1), "moyen" 2041–2070 (horizon 2) et "lointain" 2071–2100 (horizon 3).



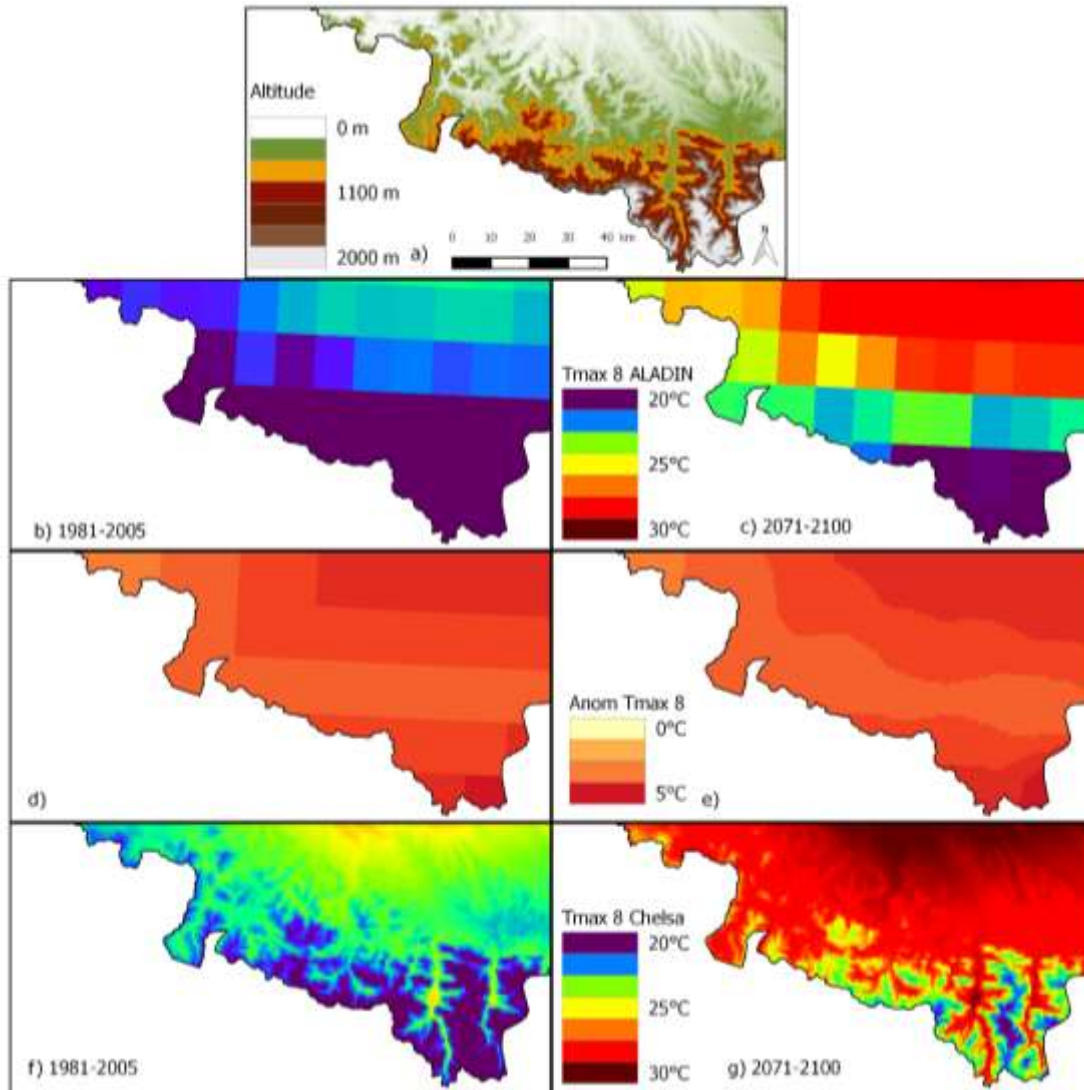


Fig. 133. Exemple de « delta change method » pour produire la température maximale mensuelle du mois d'août pour le scénario RCP8.5 dans la région Nouvelle-Aquitaine au niveau des Pyrénées. Les cartes sont (a) un modèle numérique d'altitude GTOPO30 pour la région test, (b) la simulation ALADIN pour la période 1981-2005, (c) la simulation ALADIN pour la période 1971-2100, (d) anomalie entre (b) et (c), (e) anomalie de (d) interpolée à la grille spatiale de Chelsa, (f) climatologie Chelsa 1981-2005, et (g) la simulation ALADIN à échelle réduite pour la période 2071-2100.



7.3 Résultats

7.3.1 Résultats des suivis naturalistes

Dans le Massif landais (Gironde, Landes et Lot-et-Garonne), les cinq années d’observation, de 2017 à 2021 permettent d’apporter un état de référence de la situation de la Rainette ibérique. Il s’agit d’analyses descriptives des données d’observation sur les 12 sites suivis. Il a été possible de voir l’évolution interannuelle des « io » des rainettes ibériques et des rainettes méridionales. En comparant les indices d’observation (io) des sites de 2017 à 2021, il est intéressant de noter la forte influence des conditions météorologiques sur les observations. Ainsi, deux années (2018 et 2020) avec des pics d’observation ont été identifiées (Fig. 134). Ces deux années correspondent également à des conditions pluviométriques fortes.

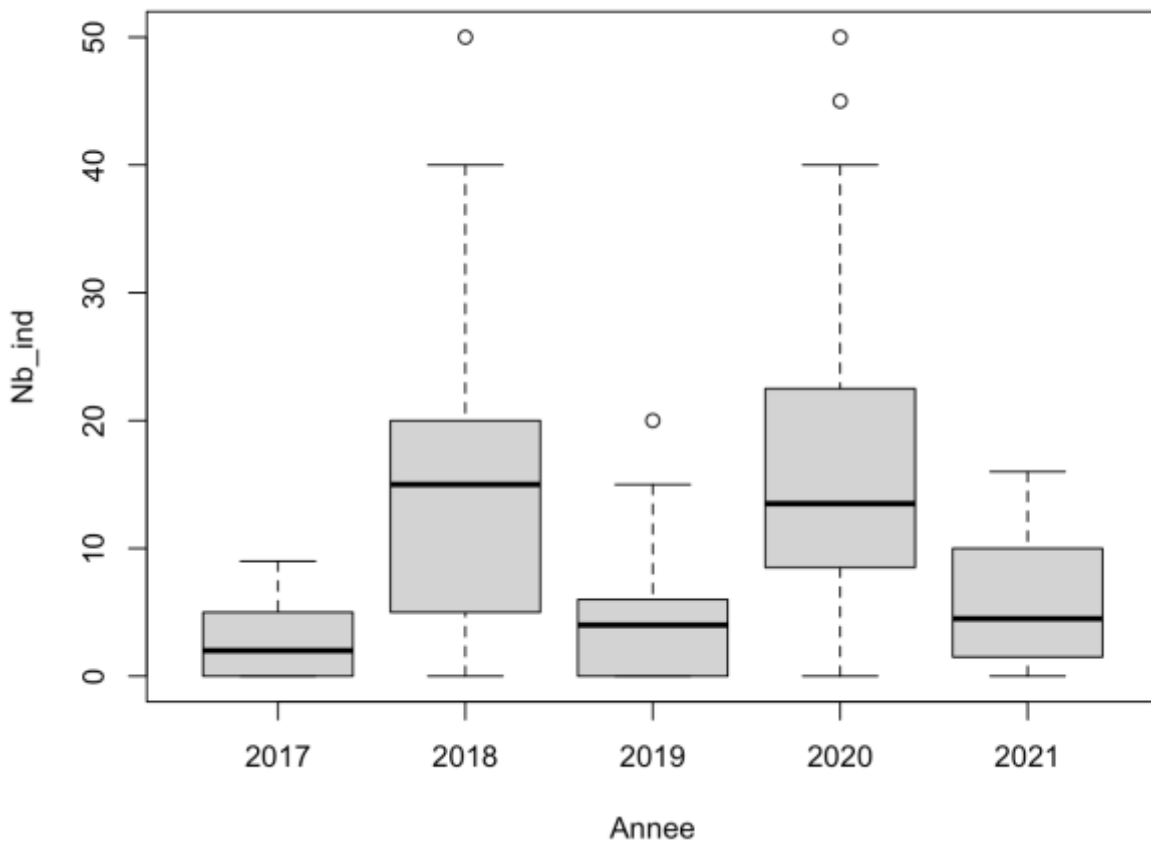


Fig. 134. Comptages annuels de l’activité pour la Rainette ibérique entre 2017 et 2021

Chez la Rainette méridionale, le nombre de contacts moyen est généralement moindre par rapport à l’ibérique. Les variations interannuelles sont moins marquées sans les différences majeures observées en 2018 et 2020 (Fig. 135).

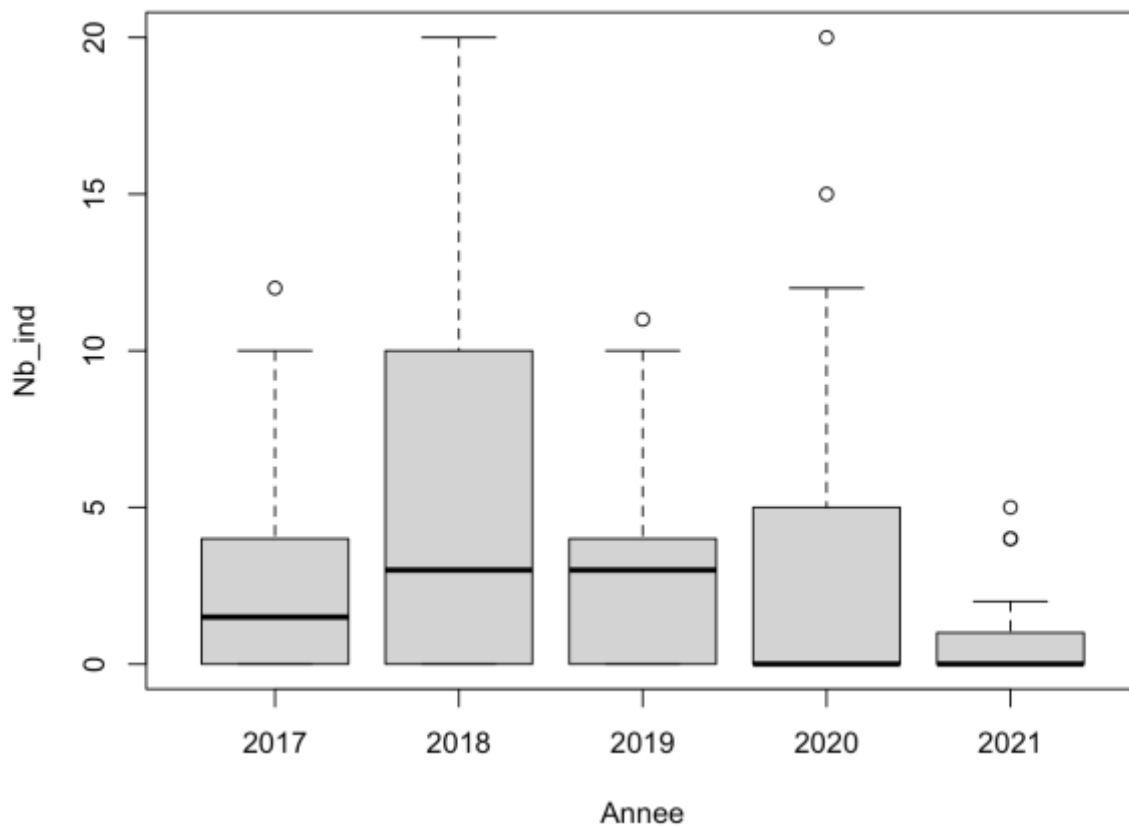


Fig. 135. Comptages annuels de l'activité pour la Rainette méridionale entre 2017 et 2021

Les deux espèces diffèrent dans les dates moyennes d'observation avec des comptages plus précoces chez la Rainette ibérique (Fig. 136) alors que les observations sont plus continues chez la Rainette méridionale (Fig. 137). Ces données suggèrent donc des différences phénologiques intrinsèques dans les déterminants de l'activité et reflètent des affinités climatiques contrastées. Ainsi la Rainette ibérique est capable de maintenir une activité de reproduction à des températures plus basses que la Rainette méridionale.

Les conditions hygrométriques lors des visites ont une influence déterminante sur les comptages mais ces effets sont différents selon les deux espèces. Chez la Rainette ibérique, le nombre de contact est plus élevé quand l'hygrométrie ambiante est forte et donc quand l'air est moins desséchant (Fig. 138). Cette influence n'est pas retrouvée chez la Rainette méridionale dont l'activité est moins dépendante des conditions hygrométriques (Fig. 139).



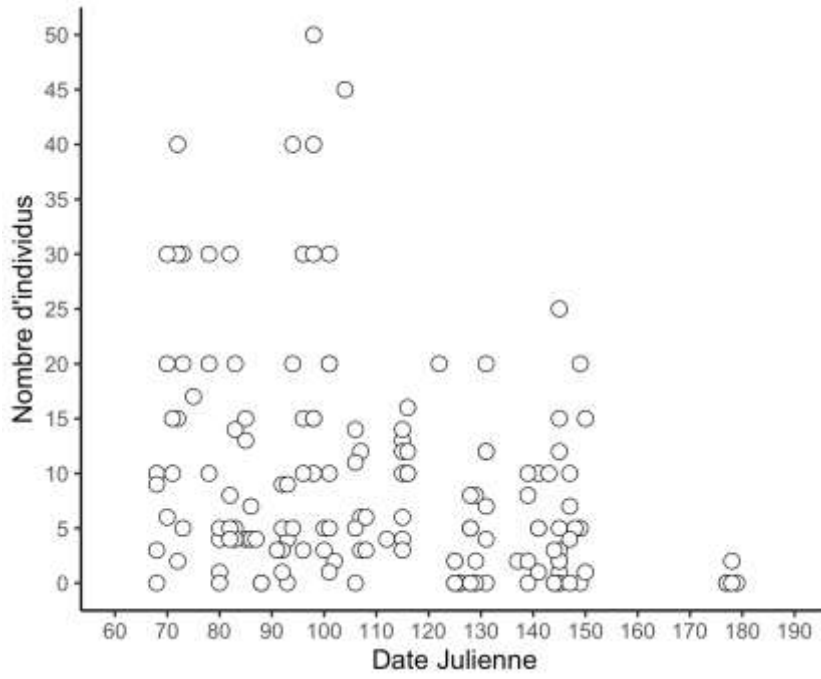


Fig. 136. Influence de la date sur les observations chez la Rainette ibérique entre 2017 et 2021

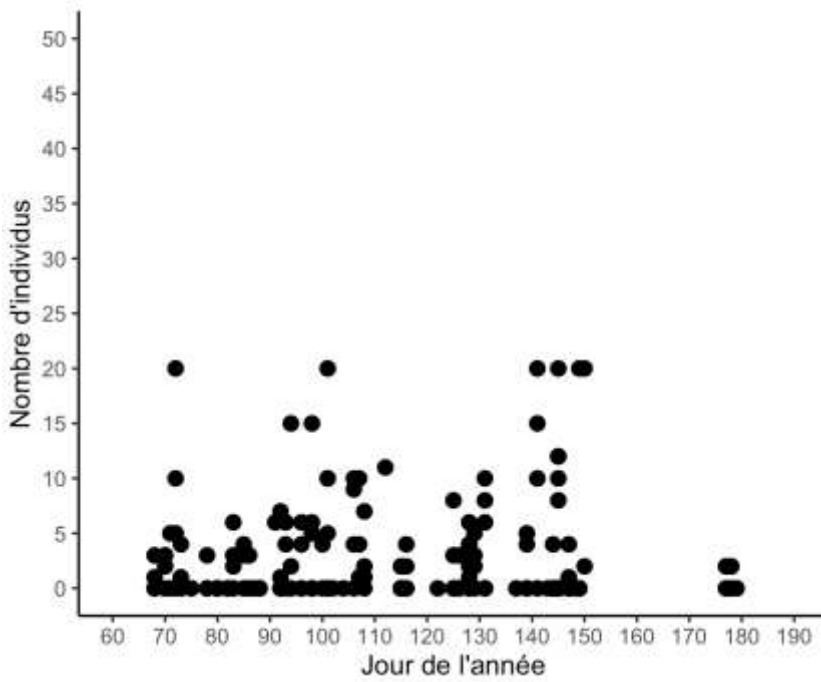


Fig. 137. Influence de la date sur les observations chez la Rainette méridionale entre 2017 et 2021



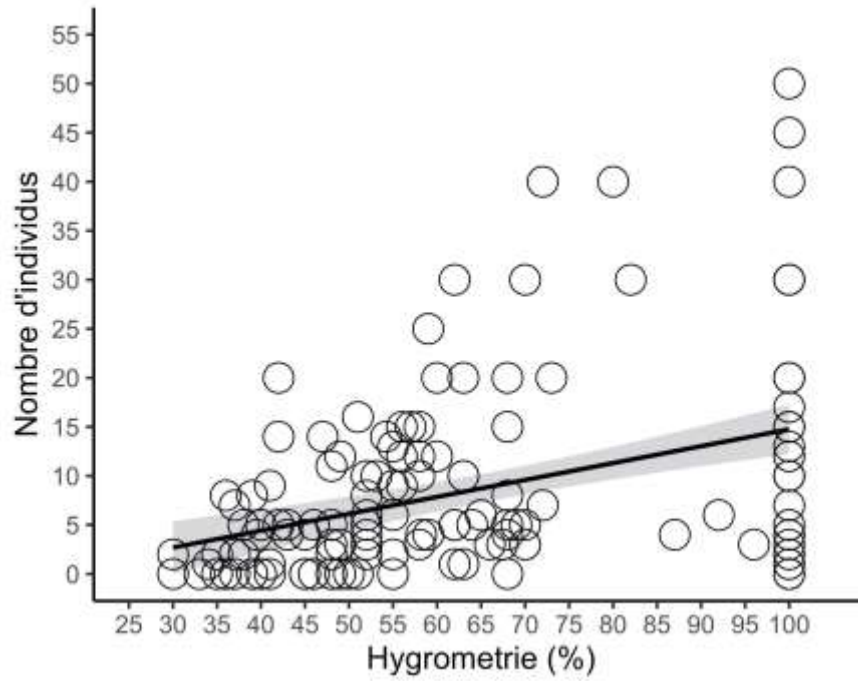


Fig. 138. Influence de l'hygrométrie sur les observations chez la Rainette ibérique entre 2017 et 2021

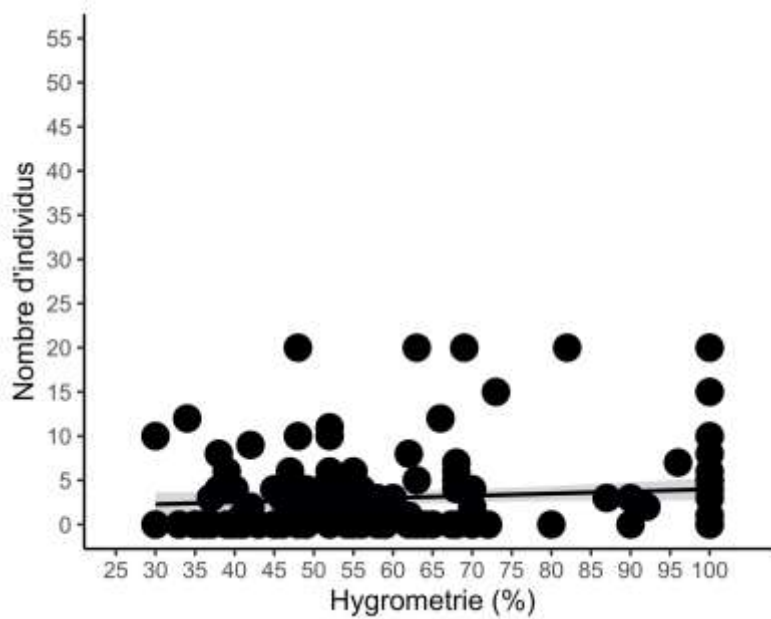


Fig. 139. Influence de l'hygrométrie sur les observations chez la Rainette méridionale entre 2017 et 2021



En Limousin, 2021 consiste en la 4^{ème} année de comptage effective sur 4 sites. Les données brutes (Tab. XLIV – Tab. XLV) très faibles et aléatoires seront exploitables plus probablement à partir du deuxième cycle Sentinelles du Climat.

Tab. XLIV. Nombre d'observations par année et par site de suivi pour la Rainette verte Limousin

Nb obs : nombre d'observation ; Rv : Rainette verte

Site	Nb obsRv 2018	Nb obsRv 2019	Nb obsRv 2020	Nb obsRv 2021
Bussac haut	3	4	11	14
Lescure	2	7	6	8
Château Gaillard	-	6	10	7
Les Paleines	-	6	6	9

Tab. XLV. Nombre d'observations par année et par mois pour chaque espèce en Limousin

Nb obs : nombre d'observation ; Rm : Rainette méridionale ; Rv : Rainette verte

mois	Nb obsRm 2018	Nb obsRv 2018	Nb obsRm 2019	Nb obsRv 2019	Nb obsRm 2020	Nb obsRv 2020	Nb obsRm 2021	Nb obsRv 2021
Avril	0	0	1	7	3	25	2	36
Mai	1	3	1	9	0	8	0	11
Juin	2	2	0	7	-	-	1	25

7.3.2 Études expérimentales et données physiologiques

- *Comparaison des pertes hydriques*

Les données collectées sur les pertes hydriques cutanées permettent de comparer les trois espèces (Fig. 140). Nous avons pu mettre en évidence des différences significatives avec des pertes plus marquées chez la Rainette verte et la Rainette ibérique en comparaison avec la Rainette méridionale. Ces différences révèlent des adaptations contrastées entre les espèces et des tolérances différentes à l'évaporation. La peau de la région dorsale est en contact avec l'air extérieur et les pertes cutanées élevées peuvent compromettre l'état physiologique et la balance hydrique.

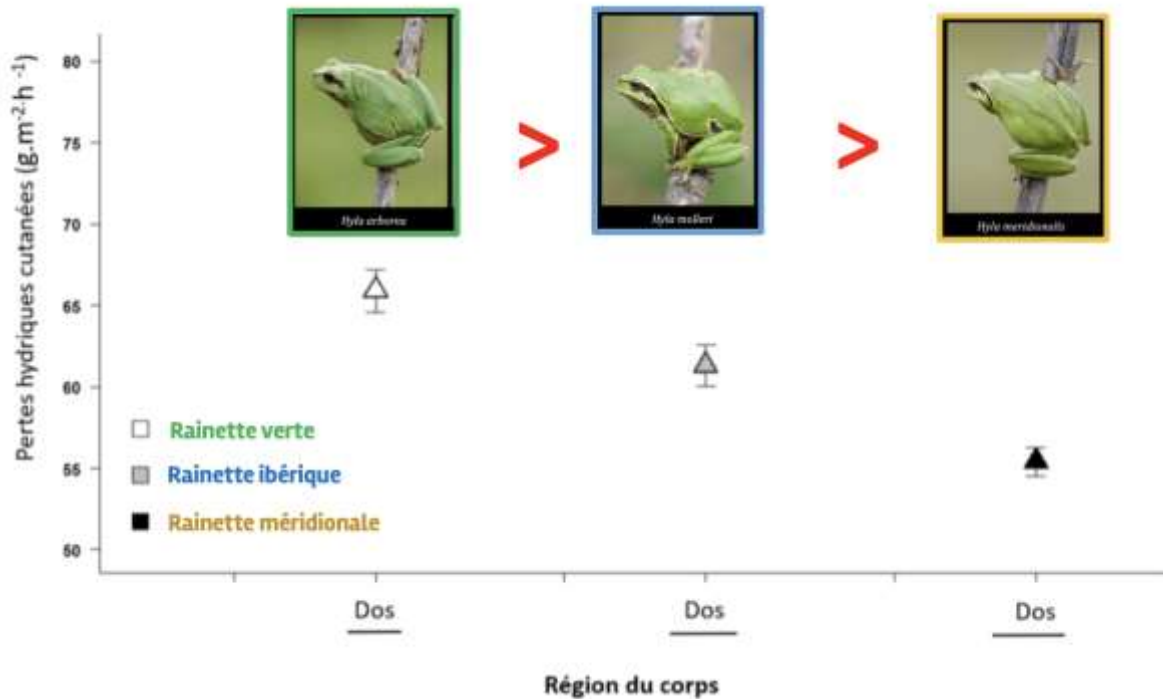


Fig. 140. Comparaison des pertes hydriques cutanées chez les 3 espèces de Rainettes au niveau de la région dorsale

- *Effets de conditions desséchantes et du comportement sur la balance hydrique.*

Les données expérimentales en enceintes climatiques démontrent chez la Rainette ibérique une très forte sensibilité aux conditions desséchantes (Fig. 141). Ainsi la perte de masse est plus élevée à une hygrométrie de 35% en comparaison avec 75%. La présence d'un support permet de réduire drastiquement les pertes hydriques. Ainsi, l'expression de comportements d'économie d'eau avec les ajustements posturaux ("water saving posture") semblent d'une importance déterminante comme moyen de résistance aux conditions desséchantes. Les micro-habitats de bonne qualité devraient donc jouer un rôle essentiel dans le maintien de la balance hydrique.



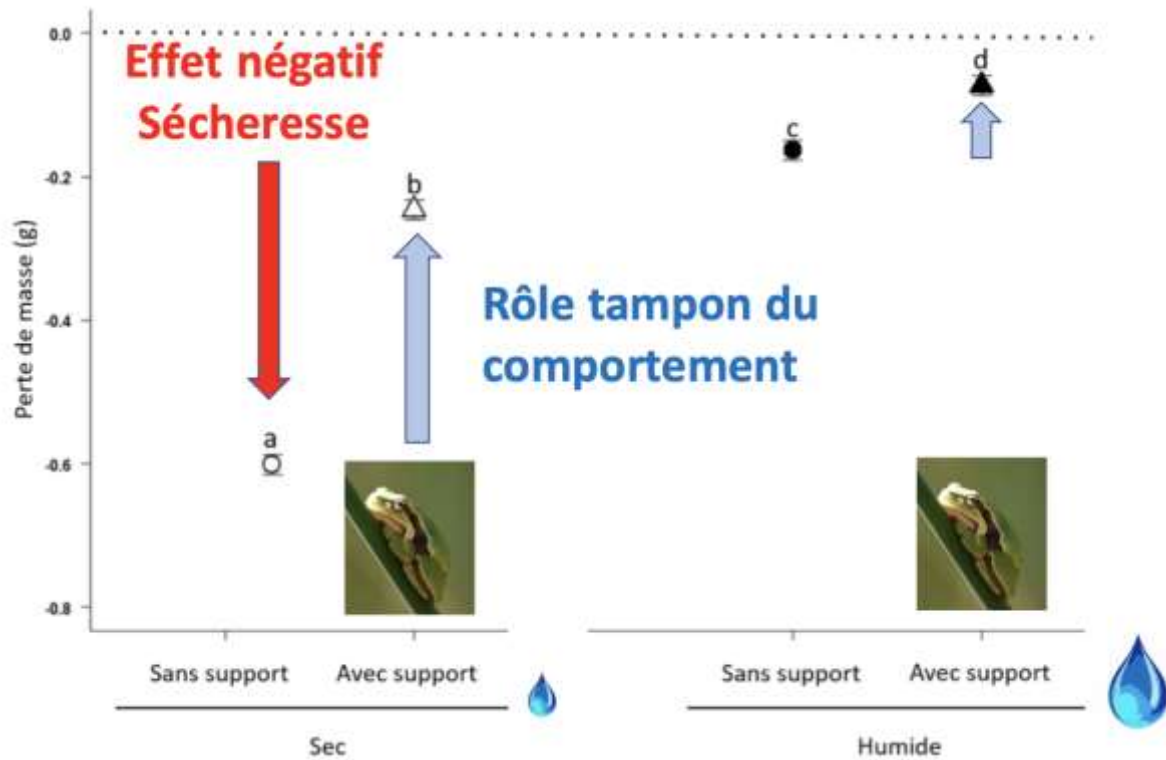


Fig. 141. Influence de l'hygrométrie (air sec : 35%, air humide : 75%) et de la présence de support sur la perte de masse chez la Rainette ibérique en laboratoire

7.3.3 Modélisation spatiale à l'échelle Nouvelle-Aquitaine

L'analyse préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine réalisée en 2018 avait été confrontée au jeu complet de données en 2020. De forts gradients climatiques ont été mis en évidence à l'échelle de la région. En particulier, les paramètres de pluviométrie, thermique et de nébulosité semblaient expliquer une partie de la répartition des espèces. Par ailleurs, la Rainette ibérique semblait associée à des conditions climatiques spécifiques du triangle landais avec une correspondance partielle avec les conditions occupées par la Rainette verte, exploitant des conditions plus fraîches que la Rainette ibérique.

Les modélisations 2021 (Annexe 34) ont permis de tester ces hypothèses. Les évaluations des modèles montrent des scores corrects et peu variables (pour la Rainette verte : ROC = 0,808 ± 0,006 TSS = 0,487 ± 0,011 ; pour la Rainette ibérique : ROC = 0,809 ± 0,018 TSS = 0,525 ± 0,044 ; pour la Rainette méridionale : ROC = 0,904 ± 0,002 TSS = 0,642 ± 0,009).

L'importance des variables explicatives dans les modèles montrent que ces variables climatiques (estivales et annuelles) sont les facteurs prépondérants pour expliquer la répartition trois espèces de rainettes à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine (Tab. XLVI).

Tab. XLVI. Tableau de l'importance relative des variables environnementales testées par méthode et dans l'ensemble

<i>H. arborea</i>	GLM	GAM	mean	sd
tasmax_S	0,598	0,513	0,556	0,046
pr_Y	0,351	0,338	0,345	0,015
irrad_S	0,086	0,097	0,091	0,007
ZHpa200m_S	0,060	0,061	0,061	0,004
Biomass_S	0,039	0,034	0,036	0,005
<i>H. molleri</i>				
irrad_S	0,466	0,527	0,496	0,070
ZHpa200m_S	0,476	0,469	0,472	0,065
tasmax_S	0,369	0,418	0,394	0,052
pr_Y	0,360	0,283	0,321	0,062
Biomass_S	0,221	0,163	0,192	0,035
<i>H. meridionalis</i>				
irrad_S	0,657	0,651	0,654	0,006
tasmax_S	0,291	0,401	0,346	0,061
pr_Y	0,167	0,148	0,158	0,011
Biomass_S	0,093	0,074	0,083	0,011
ZHpa200m_S	0,031	0,029	0,030	0,002

Toutefois, la Rainette ibérique se démarque par le fait que des variables habitats, tout particulièrement la présence de zones humides potentielles, sont primordiales pour mieux expliquer sa répartition. La biomasse ligneuse (indice de la structuration et du degré de fermeture des milieux) est également mais dans une moindre mesure une variable explicative de la répartition de la Rainette méridionale dans la région (Tab. XLVI).

Par ailleurs, la confrontation des courbes de réponses des espèces permet également de mieux comprendre les niches des espèces (Fig. 142, Annexe 7, Annexe 8). Concernant les variables climatiques, la Rainette ibérique présente une niche climatique intermédiaire aux deux autres. Elle utilise des conditions plus chaudes mais plus arrosées que la Rainette verte et des conditions plus nébuleuses que la Rainette méridionale. Ceci se visualise par le décalage des courbes de réponses entre les espèces.

Concernant les habitats, le pourcentage de zones humides potentielles est le deuxième facteur prépondérant permettant d'expliquer la répartition de la Rainette ibérique. Les courbes de réponse montrent une chute importante des probabilités de présence dès que la surface occupée en zone humide par maille devient trop basse. Ceci est associé pour la Rainette ibérique à un optimal des probabilités de présence au niveau du degré d'ouverture des milieux à des valeurs plus structurées comme les milieux landeux fortement corrélés sur le terrain à la présence de zones humides.



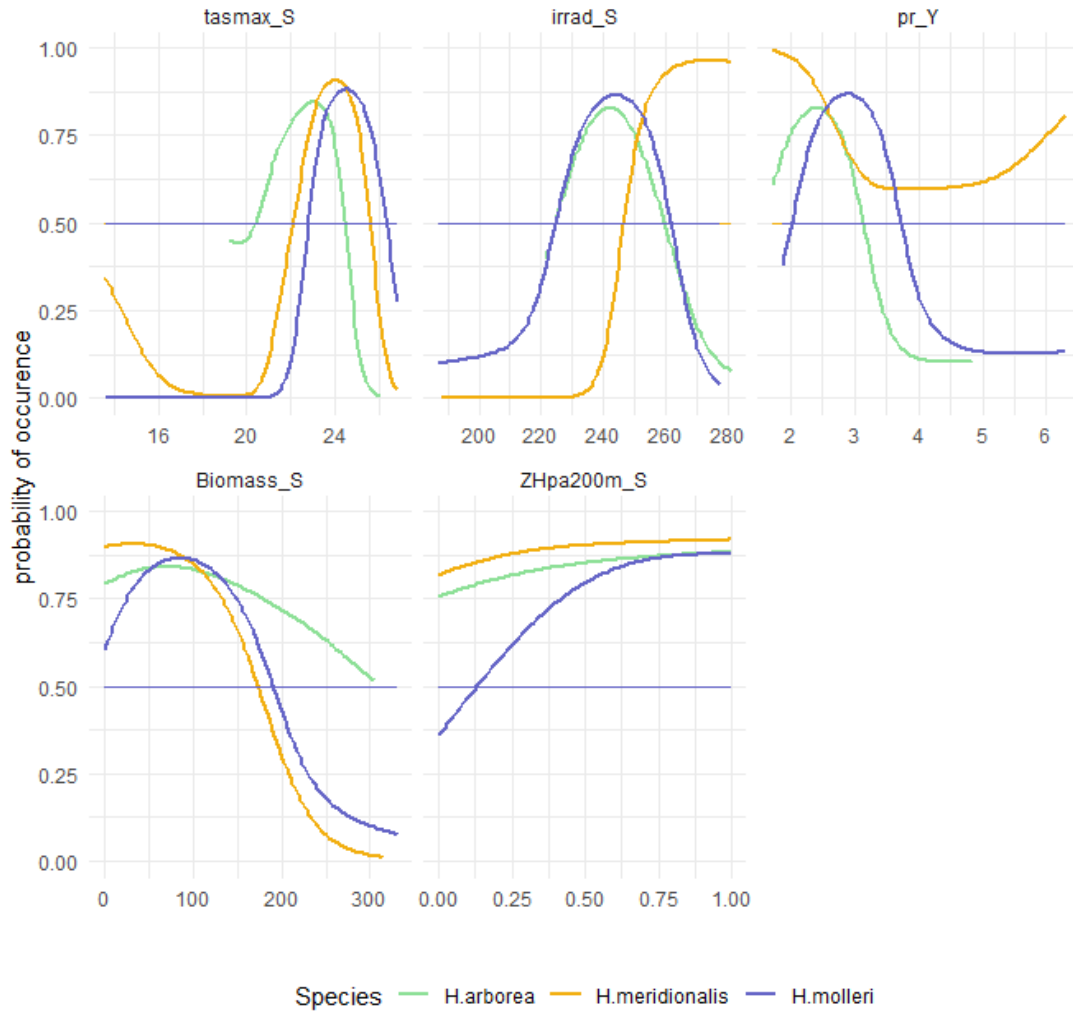


Fig. 142. Comparaison des courbes de réponse entre les Rainette verte (ligne verte), Rainette méridionale (ligne orange) et Rainette ibérique (ligne bleue).

Les nouvelles données en Poitou-Charentes permettent de confronter ces données de présence indépendantes avec les prédictions des modèles dans cette nouvelle zone géographique alors qu'ils ont été calibrés à partir des anciennes régions Aquitaine et Limousin.

Pour la Rainette méridionale, le gradient de conditions climatiques en Nouvelle-Aquitaine ne reflète pas la réalité de cette espèce méditerranéenne notamment d'un point de vue thermique où l'espèce semble de pas utiliser les zones les plus chaudes. Ainsi, la limite sud de cette espèce n'est pas présente dans la région ce qui ne permet pas de prédire correctement la répartition de celle-ci notamment dans les projections futures.

Les comparaisons des prédictions de la répartition actuelle des espèces montrent que les décalages de niches entre les rainettes verte et ibérique génèrent une différence importante des zones favorables propre à chacune une fois les prédictions spatialisées (Fig. 143). Les zones favorables à la Rainette verte ne représentent qu'une petite partie de la répartition de la Rainette ibérique et notamment la quasi absence de zones favorables dans le triangle landais. Les probabilités de présence les plus fortes pour la Rainette ibérique se limitent au contraire dans ce même secteur. Inversement, la Rainette ibérique présente des zones "favorables", dans le nord de la région mais avec des probabilités assez basses et correspondant à la frange sud de la Rainette verte. Ceci correspond bien à

la fois à un décalage mais aussi à une différence dans la composition même de leur niche tel qu'exposé dans les résultats précédents.

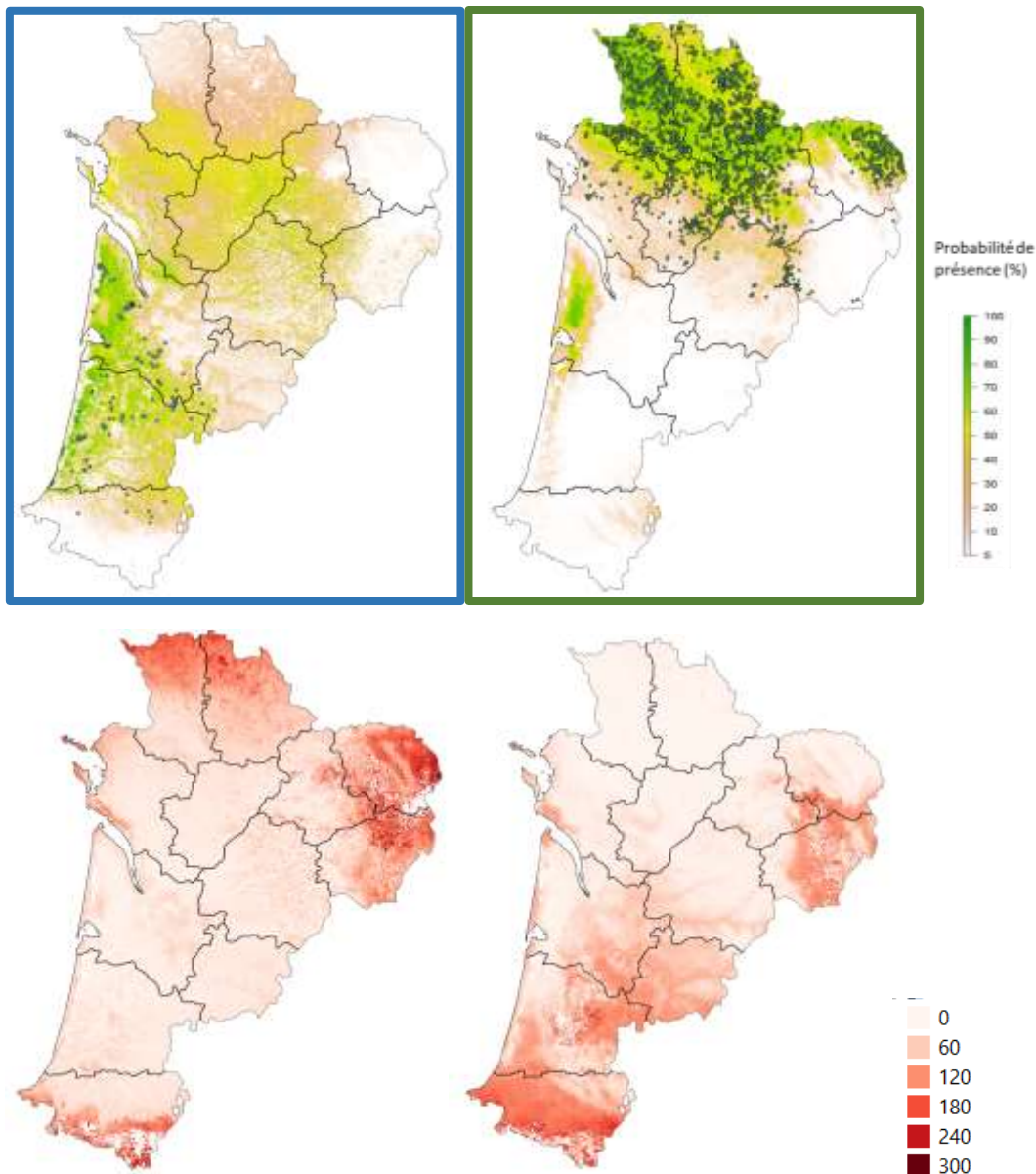


Fig. 143. Probabilités de présence moyennes pondérées (en haut) et coefficients de variations associés (en bas) de l'ensemble des modèles produits pour la Rainette ibérique (à gauche) et la Rainette verte (à droite) sur l'ensemble de la région. Les points représentent les observations des deux espèces.

Les projections futures pour ces deux espèces montrent les mêmes sensibilités extrêmes aux prévisions de modifications climatiques (Fig. 144, Annexe 11, Annexe 12). Dès l'horizon proche (H1 : 2021–2050), la réponse spatiale est très extrêmement importante avec par exemple pour le scénario RCP 4.5, une rétractation prédite de l'aire de répartition évaluée entre 88.77% (Aladin 52) et 99.17% (Aladin 63) pour la Rainette verte et entre 92.08% (Aladin 52) et 99.12% (Aladin 63) pour la Rainette ibérique alors que les gains de nouveaux territoires sont quasi nul (< à 1%) dans leur zone géographique propre.



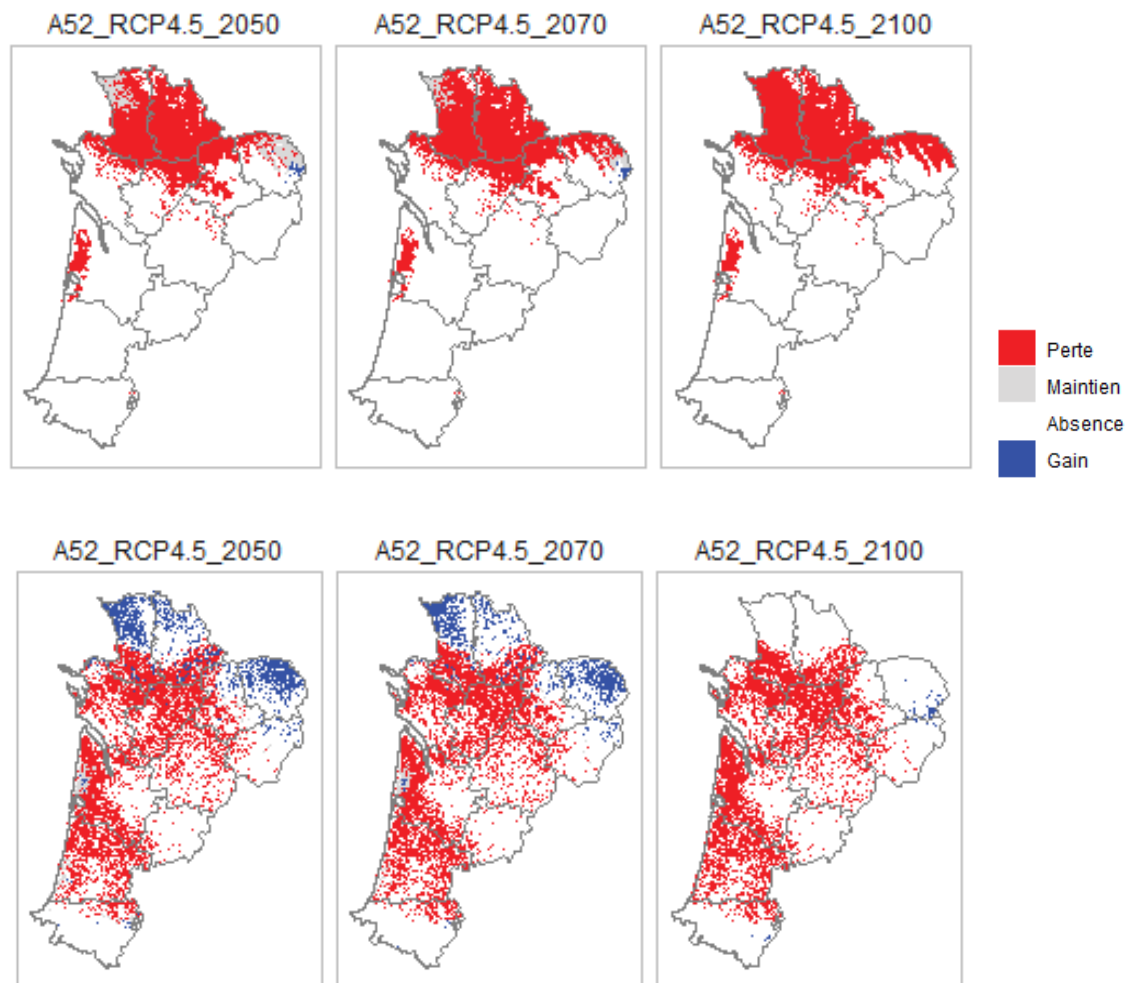


Fig. 144. Évolution prédites de la répartition de la Rainette verte (en haut) et de la Rainette ibérique (en bas) pour les simulations Aladin 52 et scénario RCP 4.5 pour les trois horizons de projections (H1 : 2021-2050, H2:2041-2070 et H3:2071-2100)

7.4 Discussion

En ce qui concerne l'analyse des suivis naturalistes, la représentation cartographique des indices d'observation entre 2017 et 2021 permet de voir que certains secteurs comme Saint-Magne et Le Pian-Médoc en Gironde concentrent le plus grand nombre d'observations annuelles et que cela est récurrent pour l'heure sur les différentes années de suivis.

De manière plus globale, l'ensemble des sites connaît une plus forte proportion d'observations de la Rainette ibérique que de la Rainette méridionale en 2018 et 2020. Ne pouvant s'agir d'apparition spontanée ou uniquement d'un pic de reproduction une année sur 2, cela signifie que ces populations étaient déjà présentes sur ces secteurs mais qu'elles sont passées inaperçues. En s'affranchissant de l'observateur interannuel (suivi protocolé), cela sous-entend que 2017 avait été une année particulière au niveau météorologique. L'étude des optimums thermiques des différentes rainettes abonde dans ce sens. La mise en parallèle de ces résultats et des conditions de températures et de pluviométries met en lumière cette corrélation significative avec l'activité des Rainettes ibériques.

L'indice d'observation moyen annuel sur l'intégralité des sites suivis était en forte augmentation pour la Rainette ibérique en 2018, puis baisse en 2019, pour remonter sensiblement en 2020. Les préférences thermiques et hydriques de la Rainette ibérique et de la Rainette méridionale semblent être différentes (plus humide et fraîche pour la Rainette ibérique), l'année 2018 correspondrait à une année avec des conditions abiotiques plus optimales à l'activité des Rainettes ibériques, et a contrario, 2017 était une année défavorable à l'activité de la Rainette ibérique. 2019 se positionne comme une année intermédiaire, suffisamment pluvieuse et fraîche en début de saison printanière pour assurer la reprise d'activité des rainettes ibériques et la mise en place de leur reproduction. La fin de saison s'est par contre arrêtée plus précocement qu'en 2018 avec un fort assèchement des zones humides constaté sur site, dès la fin mai. En ce qui concerne 2020, les conditions thermiques et hydriques ont été favorables mais plus précoces dans la saison. L'activité de reproduction de la Rainette ibérique a démarré dès février 2020 et l'assèchement des lagunes n'a eu lieu qu'en juin-juillet, laissant présager d'une bonne reproduction pour cette dernière. La saison de reproduction de la Rainette méridionale s'est vue également décalée avec de fortes chaleurs dès février-mars. La compétition associée aux chevauchements de phénologie sera à prendre en compte pour analyser les conséquences de ces variations. L'année 2021 s'annonçait quant à elle assez favorable à l'activité des rainettes du fait de bonne pluviométrie hivernale et printanière. Mais les faibles comptages de mâles chanteurs de Rainette ibérique sous-entendent qu'un facteur autre que les niveaux d'eau a freiné l'activité de reproduction. La cause est à chercher du côté de l'amplitude thermique jour/nuit qui a été particulièrement importante en 2021 avec une période de gel nocturne au cours du printemps.

En effet, un autre phénomène pouvant impacter fortement l'activité des rainettes et la réussite de leur reproduction est l'amplitude thermique jour/nuit au cours de la saison d'activité. Les rainettes mâles ayant leur comportement reproduction de chant essentiellement la nuit contrairement aux rainettes méridionales qui peuvent chanter même en journée, une très forte chute de température en fin de journée peut impacter l'activité reproductrice (BERRONEAU, 2014). Il sera bon d'étudier ce phénomène observé lors des premiers comptages de 2019 et de 2021.

L'analyse des indices d'observations par site et par session de comptage apportera également ces prochaines années des informations sur les changements de phénologie selon les conditions bioclimatiques évoluant au cours de la saison (haute température, perte hydrique du milieu, augmentation de l'ensoleillement).



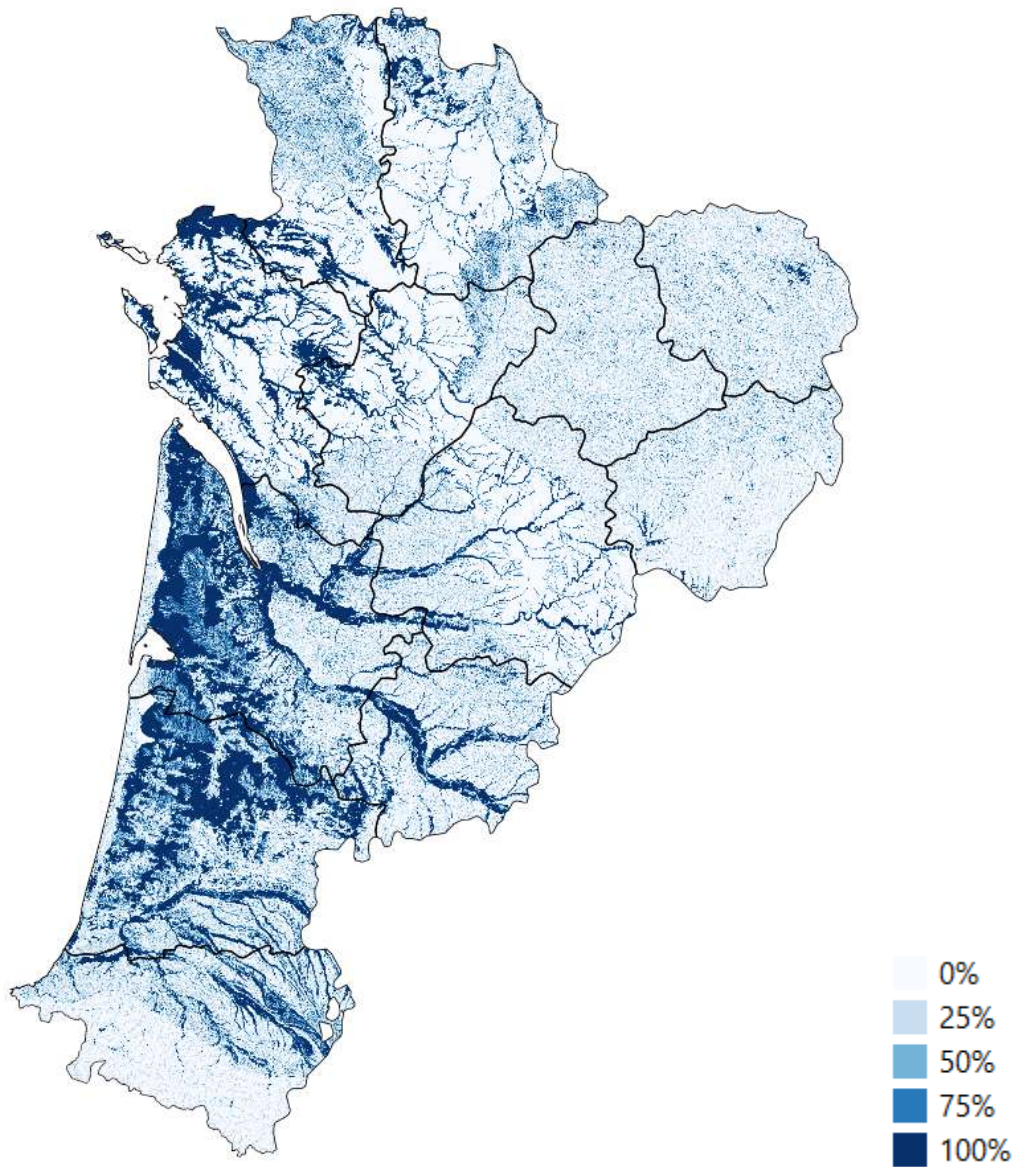
Concernant la répartition régionale des 3 rainettes, les données complémentaires de présence des espèces à l'échelle du Poitou-Charentes démontrent leur intérêt fort pour bien cerner la niche des espèces, élément essentiel pour réaliser des projections robustes. Elles nous ont permis de réaliser les premières modélisations de ces espèces ainsi que d'évaluer leur sensibilité aux changements futurs. Le programme « Les Sentinelles du Climat » a également permis le conventionnement d'un partenariat entre les associations naturalistes de l'ensemble du Poitou-Charentes (Vienne Nature, Nature Environnement 17, LPO, Deux-Sèvres Nature Environnement et Charente Nature) et le CEBC dans le cadre spécifique des travaux menés pour le programme pour constituer à terme la plus complète et précise base de données naturaliste pour ces espèces en région Nouvelle-Aquitaine. Les données écophysiologiques ont aussi permis de vérifier les hypothèses d'adaptation contrastées des trois espèces et ainsi avoir des hypothèses plus solides sur les variables climatiques ayant des relations proximales les plus fortes et déterminantes de la répartition des trois espèces de rainettes.

Le travail de modélisation de 2021 soulève un décalage et une différence de composition des niches climatiques des espèces. La Rainette ibérique semble capable d'exploiter des environnements plus chauds mais plus arrosés notamment en plaine (triangle landais) mais montre aussi l'importance majeure des zones humides pour la persistance de cette espèce alors que la Rainette verte est une espèce liée à des conditions plus fraîches tout en étant plus indépendante de ces milieux. Cet effet habitat n'a pu être montré qu'en réalisant des modélisations à une résolution fine en cohérence avec l'écologie des espèces (4ha) et où la configuration de la région permet également de tester cet effet.

Ces premières projections futures pour ces deux espèces permettent également de confirmer leurs sensibilités aux modifications climatiques extrêmement fortes et apporter un argument supplémentaire sur le besoin de conservation de ces espèces dans la région et même au-delà. Les refuges climatiques se limitent pour la Rainette verte dans le Limousin (notamment dans les combrailles limousine) et en Deux-Sèvres dans le bocage bressuirais alors que pour la Rainette ibérique, ces refuges sont très limités et localisés par exemple à des zones littorales ainsi qu'au piémont pyrénéen (Béarn). Ces éléments permettent, au moins d'un point de vue purement climatique, d'identifier des zones de conservation prioritaires potentielles spécifiques à ces deux espèces et d'apporter ainsi un éclairage supplémentaire à une stratégie régionale en construction. Toutefois, ces projections ont été réalisées avec des variables habitats (zones humides et structure de la végétation) qui décrivent grossièrement l'état de conservation des milieux et qui restent stables dans le temps (faute de scénario). L'incertitude de ces prédictions de ce point de vue doit être intégrée à la fois pour avoir du recul sur les réalités actuelle et future des modifications de répartition (notamment avec la combinaison de la réponse de la végétation face au changement mais aussi des actions humaines sur celle-ci) mais aussi (surtout) comme un véritable levier d'action immédiat pour améliorer la persistance actuelle et future des populations par la restauration/conservation des milieux favorables, d'autant plus où les potentialités régionales en zones humides sont les plus fortes (Fig. 145) comme le triangle landais et ainsi maximiser un possible effet de "capsule climatique" que ces milieux semblent être en mesure d'apporter.



Potentialités régionales en zones humides
(par mailles de 4ha)



Source: UMR 1069 SAS INRAE –
Agrocampus Ouest / US 1106 InfoSol INRAE

Fig. 145. Potentialités de zones humides régionales



7.5 Conclusion

Les résultats des suivis naturalistes montrent une fluctuation interannuelle de l'activité/déteçtabilité des rainettes liée aux conditions météorologiques et d'assèchement des zones humides.

L'acquisition de données complémentaires en 2020 sur le Poitou-Charentes a permis de projeter les effets du changement climatique chez les espèces sentinelles de la Région Nouvelle-Aquitaine. Les modélisations ont montré que les rainettes verte et ibérique sont des espèces particulièrement sensibles aux climats et que des modifications profondes de leur répartition est possible en lien avec l'amplitude des modifications. L'importance des zones humides pour la persistance de la Rainette ibérique est un des résultats majeurs de ce travail qui ouvre des perspectives très importantes pour la gestion conservatoire de ces milieux comme lutte active contre la disparition de cette espèce de la Nouvelle-Aquitaine. Ce travail ouvre des pistes de stratégies régionales de conservation en mettant en lumière des actions/priorités différentes suivant les contextes géographiques.

Les études écophysiologiques de 2021 au CEBC ont apporté un éclairage important sur la spécialisation écologique de la Rainette ibérique et de la Rainette verte. Nos résultats ont notamment montré une sensibilité à la déshydratation plus élevée chez ces deux espèces en comparaison avec la Rainette méridionale et où la Rainette ibérique est intermédiaire au deux autres. Le rôle du comportement est aussi clairement souligné et notamment des mécanismes d'économie de l'eau qui permettent de tamponner les effets des conditions asséchantes. Cette approche mécaniste est indispensable pour une meilleure compréhension de la dynamique des 3 espèces dans la région.

