

VetAgro Sup

Mémoire de fin d'études d'ingénieur

Etude des préférences de composition et de structure du paysage de deux espèces d'ectothermes à enjeu de conservation en France : *Lissotriton vulgaris* et *Lacerta agilis*

Gwenaëlle AUGER

Option *Agriculture, Environnement, Santé et Territoires*

2021

VetAgro Sup

Mémoire de fin d'études d'ingénieur

Etude des préférences de composition et de structure du paysage de deux espèces d'ectothermes à enjeu de conservation en France : *Lissotriton vulgaris* et *Lacerta agilis*

Gwenaëlle AUGER

Option *Agriculture, Environnement, Santé et Territoires*

2021

Tuteur de stage : Igor BOYER, UMR 7324 CITERES

Enseignant référent : Adrien PINOT, VetAgro Sup

L'étudiant conserve la qualité d'auteur ou d'inventeur au regard des dispositions du code de la propriété intellectuelle pour le contenu de son mémoire et assume l'intégralité de sa responsabilité civile, administrative et/ou pénale en cas de plagiat ou de toute autre faute administrative, civile ou pénale. Il ne saurait, en aucun cas, seul ou avec des tiers, appeler en garantie VetAgro Sup.

Remerciements

Je tiens avant tout à remercier mon tuteur de stage Igor BOYER, pour la confiance qu'il m'a accordée pour la réalisation de ce stage, son encadrement et ses conseils formateurs, ainsi que sa disponibilité et sa bienveillance constantes qui m'ont permis de progresser pendant six mois dans les meilleures conditions possibles. Merci d'avoir cru en moi même dans les moments difficiles, et pour tous ces « tu peux le faire » !

Merci également à Francis ISSELIN-NONDEDEU, chercheur à l'UMR CITERES, pour les quelques points d'avancement auxquels il a pris part, et qui ont su donner de nouveaux rebonds à mon travail.

Je remercie tout particulièrement Kamal SERRHINI, chercheur à l'UMR CITERES, pour le temps qu'il a pris à m'expliquer des notions qui me manquaient sous Excel et Python. Pour leurs conseils lors de l'analyse statistique de mes données, je remercie également mon enseignant référent Adrien PINOT, enseignant-chercheur à VetAgro Sup, ainsi que Louis PAILLER, doctorant à l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI) de Tours.

Mes remerciements s'adressent aussi à Benoît ALLARD, du CEN Centre-Val-de-Loire, pour ses données supplémentaires transmises sur le triton ponctué, et ses conseils de protocole qui ont sensiblement amélioré le succès de nos captures d'urodèles sur le terrain.

En parlant de terrain, je remercie Patricia GRENECHE au service administratif du laboratoire, pour sa compréhension et sa patience à recevoir et traiter des ordres de missions parfois un peu tardifs.

Enfin, et surtout, un énorme merci à mes incroyables collègues de bureau sans qui rien n'aurait été pareil : Clotilde, Salomé, Claire et Muhtabar, pour tous ces précieux moments passés ensemble, et à toute l'équipe du DAE, doctorants et enseignants : pour leur sympathie de tous les jours qui fait du laboratoire CITERES un endroit chaleureux où travailler, et décompresser quand nécessaire.

Table des matières

Table des figures	2
Table des tableaux.....	3
Table des abréviations.....	3
Introduction.....	4
Matériels et méthodes	6
1. Caractérisation du système d'étude.....	6
a. Présentation des espèces étudiées.....	6
b. Une approche par buffers à l'échelle de la répartition française des espèces	7
2. Acquisition, sélection et traitement des données	8
a. Données de présence des deux espèces	8
b. Génération de pseudo-absences de <i>L. vulgaris</i>	9
i. Modélisation de niche climatique.....	9
ii. Sélection aléatoire de mares de pseudo-absences.....	10
c. Données d'occupation du sol	11
3. Analyses des effets de la composition du paysage	13
a. Transformations des bases de données.....	13
b. Test des variables paysagères explicatives.....	13
4. Analyse descriptive de la structure du paysage	15
Résultats	16
1. Modélisation de la niche climatique de <i>L. vulgaris</i>	16
2. Variables paysagères explicatives.....	17
a. Sélection des variables pertinentes aux modèles.....	17
b. Contribution des variables à la présence ou l'absence de <i>L. vulgaris</i>	20
i. Résultats de l'analyse descriptive : ACM.....	20
ii. Résultats des modèles de régression : GLM.....	22
c. Préférences paysagères de <i>L. agilis</i>	26
3. Effets de la structuration du paysage	27
a. Fréquence des classes S2GLC dans les buffers.....	28
b. Structure paysagère dans les milieux favorables à <i>L. vulgaris</i>	28
c. Structure des paysages associés à une présence de <i>L. agilis</i>	31
Discussion	33
1. Mise en perspective des résultats	33
2. Biais et limites de l'étude.....	36
a. Composer avec les données disponibles	36

b. Classification des couches paysagères	37
c. Contraintes temporelles	37
3. Pistes à approfondir et préconisations.....	38
Conclusion	38
Bibliographie.....	40
Sitographie	45
Annexes.....	46

Table des figures

Figure 1. A gauche : Dispositif de capture des urodèles à l'aide de pièges-bouteilles de 5 L. A droite : Triton ponctué capturé à l'aide d'un piège-bouteille.	9
Figure 2. Indices d'agrégation et de compaction d'une classe paysagère selon trois structurations différentes.....	16
Figure 3. Carte binarisée des aires climatiquement favorables et défavorables à <i>L. vulgaris</i> au sein de son aire de répartition française. Projection selon le système de coordonnées LAEA 3035 (Lambert Azimuthal Equal Area).	17
Figure 4. Composition paysagère de l'ensemble des buffers pour les années 2000-2006.....	18
Figure 5. Diagramme de l'éboullis des valeurs propres de l'ACM pour la période 2000-2006.....	20
Figure 6. Représentation des variables paysagères dans le plan factoriel selon l'indice de présence. En rouge : ellipse de confiance autour de la modalité « pseudo-absence » de <i>L. vulgaris</i> . En bleu : ellipse de confiance autour de la modalité « présence » de <i>L. vulgaris</i>	21
Figure 7. Matrice de corrélation entre les surfaces des variables paysagères dans les buffers.....	22
Figure 8. Effets des classes paysagères du modèle sur la probabilité de présence de <i>L. vulgaris</i>	24
Figure 9. Diagramme Quantile-Quantile du modèle de prédiction de <i>L. vulgaris</i> , période 2000-2006	25
Figure 10. Diagramme Quantile-Quantile du modèle de prédiction de <i>L. vulgaris</i> , période 2006-2018	26
Figure 11. Proportions des buffers de présence de <i>L. agilis</i> dans lesquels on trouve chaque variable paysagère, période 2000-2006.	26
Figure 12. Boxplot des surfaces relatives des variables paysagères dans les buffers de présence de <i>L. agilis</i> , années 2000-2006.....	27
Figure 13. Représentation des classes S2GLC dans les buffers de chaque espèce.....	28
Figure 14. Indice d'agrégation des classes dans les buffers de <i>L. vulgaris</i> , selon les modalités de présence ou pseudo-absence de l'espèce.	29
Figure 15. Connectivité des classes dans les buffers de <i>L. vulgaris</i> , selon les modalités de présence ou pseudo-absence de l'espèce.	30
Figure 16. Indice de compaction des classes dans les buffers de <i>L. vulgaris</i> , selon les modalités de présence ou pseudo-absence de l'espèce.	31
Figure 17. Indices d'agrégation (a), de compaction (b) et connectivité (c) des classes dans les buffers de présence de <i>L. agilis</i>	32

Table des tableaux

Tableau 1. Relation entre années étudiées pour le paysage et périodes d'observation de <i>L. vulgaris</i> et <i>L. agilis</i>	12
Tableau 2. Proportion des variables dans la base de données 2000-2006, et répartition des variables dans les buffers de pseudo-absence (0) ou de présence (1) de <i>L. vulgaris</i> . En rouge : variables non retenues pour les tests statistiques.....	19
Tableau 3. Modèles explicatifs de la présence de <i>L. vulgaris</i> testés par la méthode de régression « stepwise » pour la période 2000-2006.	23
Tableau 4. Coefficients de régression pour la contribution des variables paysagères à la présence de <i>L. vulgaris</i> pour le modèle 2000-2006.	23

Table des abréviations

ACM	Analyse des correspondances multiples
ACP	Analyse en composantes principales
AIC	Critère d'information d'Akaike
AICc	Critère d'information d'Akaike corrigé
AUC	Aire sous la courbe (<i>Area Under the Curve</i>)
CHELSA	Climatologies à haute résolution pour les surfaces terrestres (<i>Climatologies at High resolution for the Earth's Land Surface Areas</i>)
CITERES	Cités, Territoires, Environnement et Sociétés
CLC	CORINE Land Cover
GLM	Modèle linéaire généralisé (<i>Generalised Linear Model</i>)
ONF	Office national des forêts
S2GLC	Sentinel-2 Global Land Cover
SHF	Société herpétologique de France
SHT	Société herpétologique de Touraine
SINP	Système d'information de l'inventaire du patrimoine naturel
UICN	Union internationale pour la conservation de la nature
UMR	Unité mixte de recherche

Introduction

Aux échelles locales comme à l'échelle planétaire, l'érosion massive de la biodiversité est l'un des enjeux majeurs auxquels l'humanité doit faire face au XXIème siècle (Kim et Byrne 2006). Si le déclin des oiseaux et mammifères est largement documenté, ces deux taxa faisant l'objet de 71% des recherches sur la biodiversité bien que représentant seulement 29% des vertébrés, les reptiles et les amphibiens (23% des vertébrés) sont en revanche sous-représentés dans la littérature scientifique, en cumulant seulement 14% des publications (Trimble et van Aarde 2012). Ces deux groupes sont pourtant parmi les plus menacés au monde (Cox et al. 2009). A l'échelle de l'Europe, l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) estime qu'une espèce de reptile sur cinq est menacée d'extinction tandis que 13% d'autres sont quasiment menacées. Le constat est encore plus alarmant chez les amphibiens, dont 59% des espèces sont en déclin et un quart risque de disparaître dans un futur proche (Temple et al. 2009). La perte et la fragmentation des habitats, causes principales des déclins et extinctions des populations, ont une origine anthropique qui n'est plus à débattre au sein de la communauté scientifique, que ce soit par l'impact direct des activités humaines ou l'accélération du changement climatique (Keil et al. 2015). D'autres cofacteurs, comme l'introduction d'espèces exotiques envahissantes, la propagation d'agents pathogènes ou encore la contamination des milieux par des substances polluantes (Blaustein et al. 2011) contribuent aussi dans une moindre mesure au déclin des reptiles et des amphibiens.

Ces espèces, regroupées sous le nom d'herpétofaune, sont des organismes ectothermes, c'est-à-dire qu'elles dépendent de sources de chaleur extérieures pour élever et réguler leur température corporelle, déterminant leur capacité à se mettre en activité (Vitt et Caldwell 2013). Les reptiles et les amphibiens évoluent donc dans des habitats et des aires géographiques qui leur permettent de se maintenir entre des valeurs critiques de tolérance de températures propres à chaque espèce, et au-delà desquelles les organismes ne peuvent plus fonctionner (Nowakowski et al. 2018). Ce sont donc des espèces particulièrement vulnérables dans un contexte de changement climatique, qui redistribue en latitude et en altitude les aires d'habitats favorables à ces espèces (Ljungström et al. 2015). Aux échelles locales, les environnements thermiques des populations d'ectothermes sont également affectés par les transformations des paysages (Nowakowski et al. 2018). Les microhabitats au sein d'un paysage donné peuvent agir en effet comme des refuges thermiques pour les ectothermes, en tamponnant localement des températures extrêmes (Scheffers et al. 2014). Ainsi, dans les régions tempérées du globe, marquées par des forts écarts de température entre l'été, saison chaude et l'hiver, saison froide, une large majorité des reptiles et des amphibiens passe la période critique hivernale dans un refuge terrestre (Vitt et Caldwell 2013). Les habitats forestiers, composés de feuillus et/ou de conifères, constituent alors un milieu privilégié pour un grand nombre de ces espèces (Gibbons et Buhlmann 2001a). Chez les amphibiens, Quesnelle et al (2015) constatent que la quantité de forêt contribue même davantage à l'abondance des individus dans les zones humides d'une matrice paysagère, que la quantité de zones humides en elles-mêmes, grâce aux nombreux microhabitats et microclimats associés offerts par les forêts. Or, ces microhabitats-refuges tendent à se raréfier dans les paysages qui sont transformés soit par fragmentation en patchs d'habitats discontinus, soit par conversion des habitats en terres agricoles, artificialisées ou autre (Nowakowski et al. 2018). Il a ainsi été montré que la réduction de la canopée dans les milieux forestiers augmente de façon proportionnelle avec la température d'abris potentiels pour les ectothermes terrestres (Pringle et al. 2003). De plus, la vulnérabilité des amphibiens aux transformations des paysages est accrue par leur cycle de vie particulier, biphasique, entre milieux terrestres et aquatiques. En phase terrestre, divers types d'habitats sont nécessaires pour permettre à la fois les migrations saisonnières des individus adultes entre leurs lieux d'hivernation et de reproduction, la dispersion des juvéniles, la prospection de nourriture ou encore la protection contre les prédateurs (Quesnelle et al. 2014). En sortie d'hiver,

les individus rejoignent un milieu aquatique dans lequel ils resteront durant toute leur période de reproduction, qui s'étend généralement jusqu'au début de l'été (Piha et al. 2007).

Quand leurs habitats se dégradent, dans le contexte actuel de changements climatiques et paysagers, les populations d'ectothermes terrestres ne peuvent alors que 1) se disperser dans des régions plus favorables, 2) persister dans environnement défavorable, ou 3) disparaître. Or, les amphibiens et les reptiles ont pour la majorité des capacités intrinsèques de dispersion très limitées. Si certains amphibiens sous nos latitudes peuvent parcourir une distance approchant les 5 km (Peter 2001; Kovar et al. 2009), les plus petites espèces de l'herpétofaune comme les salamandres, tritons, lézards et petits serpents sont pour la plupart adaptés pour ne parcourir que de courtes distances de l'ordre de plusieurs centaines de mètres (Gibbons et Buhlmann 2001b; Kovar et al. 2009). De plus, au sein d'une population donnée, tous les individus ne sont pas susceptibles de se disperser vers de nouveaux habitats. La dispersion d'un individu résulte notamment d'un compromis entre les coûts et les bénéfices associés aux choix de dispersion ou de non-dispersion (Bonte et al. 2012). Pour un individu, les coûts de dispersion, en temps et en énergie, sont d'autant plus élevés, et les chances de succès d'autant plus faibles que les habitats composant la matrice paysagère à traverser sont fragmentés (Bonte et al. 2012). Malgré leurs capacités de dispersion limitées, certaines espèces d'amphibiens ont déjà su se redistribuer par le passé, lors de changements climatiques majeurs comme au cours de la dernière glaciation (Zeisset et Beebe 2008). En revanche, au cours des cinq dernières décennies, le climat et les paysages se sont transformés à un rythme jusqu'alors inédit, et qui continue de s'intensifier (Barger et al. 2018). Face à des changements environnementaux s'opérant sur une si courte échelle de temps, et avec leurs capacités intrinsèques de dispersion limitantes, de nombreuses populations d'ectothermes risquent alors de se trouver piégées dans des régions qui leur sont peu favorables, donc contraintes de s'adapter ou de s'éteindre.

Afin de protéger au mieux ces espèces vulnérables, il apparaît donc nécessaire de comprendre de quelle manière elles sont directement affectées par les paysages dans lesquels elles se trouvent. Cette étude est centrée sur les deux principales caractéristiques d'un paysage décrites par Dunning et al. (1992), qui sont : (1) la composition du paysage, qui mesure la présence, l'absence ou les proportions relatives de chaque type d'habitat dans une matrice paysagère, et (2) la physionomie du paysage, c'est-à-dire l'agencement relatif d'un habitat par rapport à un autre, l'isolement d'un élément du paysage, ou au contraire la connectivité entre différents habitats. Une population peut être affectée autant par des changements de composition que de physionomie d'un paysage (Dunning et al. 1992). A Tours, en Indre-et-Loire, l'UMR (Unité mixte de recherche) 7324 « Cités, Territoires, Environnement et Société » du CNRS porte le projet « MODELISE » de modélisation des distributions spatiales d'habitats favorables à des espèces cibles. Dans le cadre de ce projet, on s'intéresse ici aux effets des caractéristiques des paysages sur deux espèces d'ectothermes : le triton ponctué (*Lissotriton vulgaris*), un amphibien, et le lézard des souches (*Lacerta agilis*), un reptile, tous deux en limite de leurs aires de répartition en Indre-et-Loire. Ces deux espèces souffrent d'un sévère déclin en France (Bird 2006; Denoël 2012). Dans la région Centre-Val-de-Loire, elles sont classées « en danger » sur les listes rouges régionales de l'UICN (INPN 2012), sur le critère de la régression « en surface, en étendue ou en qualité » de leurs habitats, mais les causes réelles de ces déclins ne sont pour l'heure pas connues (Marchadour et al. 2021). Pour déterminer quels aspects d'un paysage sont à préserver pour le maintien des populations en Indre-et-Loire, ce travail cherche à répondre à la problématique suivante :

Quels aspects dans la composition et la structure d'un paysage favorisent la présence ou l'absence de *Lissotriton vulgaris* et de *Lacerta agilis* dans un milieu ?

Pour répondre à cette question, différentes caractéristiques des paysages seront étudiées autour de points de présence connue des deux espèces, dans des zones tampons de la taille de leurs domaines vitaux respectifs. Le domaine vital est défini comme le territoire exploré par une espèce au cours de

sa vie pour l'ensemble de ses activités quotidiennes (Hundertmark 1998). La démarche du projet s'articule autour des deux axes suivants :

- L'étude de la composition des domaines vitaux de *L. vulgaris* et *L. agilis* doit permettre l'identification des variables paysagères clés qui impactent le plus la présence ou l'absence des deux espèces dans le paysage.
- Une étude de la structure du paysage dans les zones tampons étudiées, grâce à des indicateurs de l'agrégation et de la compaction des variables paysagères, permettra de comprendre comment les variables clés précédemment identifiées sont agencées dans l'espace dans les milieux favorables ou non aux deux espèces.

A partir des données connues sur les liens entre paysage et modes de vie des ectothermes terrestres, on s'attend à démontrer une relation positive entre habitat forestier et probabilité de présence de nos deux espèces. Nous distinguerons ici les différents types de milieux forestiers : forêts de feuillus, de conifères et mixtes. En plus de tester ces variables, nous chercheront dans quelle mesure d'autres éléments du paysage apparaissent favorables ou influencent les probabilités de présence des espèces, et de quelle manière. On fait également l'hypothèse que les éléments du paysage les plus favorables à *L. vulgaris* et *L. agilis* présentent une fragmentation minimale dans les paysages où ces espèces sont présentes.

Matériels et méthodes

La méthodologie de cette étude a globalement été segmentée en trois principales étapes, qui sont une phase continue d'appropriation du sujet par la recherche bibliographique, permettant de caractériser précisément le système à étudier, une deuxième phase de constitution et de manipulation des bases de données, et enfin, une phase finale d'analyse des données par traitements statistiques.

1. Caractérisation du système d'étude

a. Présentation des espèces étudiées

L'étude porte sur deux modèles biologiques qui sont les populations françaises de tritons ponctués (*Lissotriton vulgaris*) et de lézards des souches (*Lacerta agilis*).

Le triton ponctué est un petit amphibien de 7 à 10 cm de la famille des Salamandridae, qui appartient comme les salamandres à l'ordre des urodèles (INPN 2012). C'est une espèce européenne dont l'aire de répartition française, septentrionale, est grossièrement limitée au sud par la Loire, et s'étend à l'est jusqu'au département des Côtes d'Armor (Annexe 1a). Généralement associé à un cortège d'amphibiens de landes et tourbières de basse altitude, on observe tout de même cette espèce de plaines jusqu'à 1050m d'altitude dans le Jura (Duguet et Melki 2003). Comme tout amphibien en France, le triton ponctué dépend d'une diversité de milieux au cours de sa vie, en particulier de milieux aquatiques qu'il rejoint au printemps lors de sa migration annuelle pour sa reproduction (Bell 1977). La migration est définie chez les amphibiens comme le déplacement des adultes entre leurs habitats terrestres et aquatiques de reproduction (Cayuela et al. 2020). *L. vulgaris* se reproduit généralement dans des mares peu profondes (Denoël et al. 2013), mais se retrouve également dans une diversité de milieux aquatiques à eau douce et stagnante comme des bras d'eau, des marécages ou des petits ruisseaux (Legros et al. 2015). Si la présence du triton ponctué est documentée dans ces habitats aquatiques, il n'y a en revanche pas d'information connue sur la force de la relation entre ces

derniers et la présence de l'espèce (INPN 2012; Marchadour et al. 2021). Dans un milieu de reproduction, le triton ponctué apprécie la présence de plantes aquatiques (Rannap et al. 2012), dans lesquelles les femelles enroulent leurs œufs de façon à les protéger au mieux des prédateurs (Bell 1977). Sauf rares cas de déplacements entre différents sites observés par Griffiths (1984), le triton ponctué occupe généralement un même site aquatique durant toute sa période de reproduction pour une année donnée. Passée cette période, le triton ponctué réalise une migration de post-reproduction, et retourne hiverner dans un habitat terrestre (Bell 1977). En phase terrestre, le triton ponctué privilégie principalement les milieux ouverts ou de types forestiers, à proximité d'un plan d'eau, dans des habitats offrant également des abris contre les prédateurs (Legros et al. 2015).

Le lézard des souches (*Lacerta agilis*) est un lézard de taille moyenne pouvant tout de même atteindre 18cm de longueur (Bird 2006). En Europe de l'Ouest, on rencontre la sous-espèce *Lacerta agilis agilis*, mais au moins huit autres ont été décrites le long de son aire de répartition, qui est la deuxième plus large au monde pour un lézard de la famille des Lacertidae (Bischoff 1988; Andres et al. 2014). En France, elle s'étend, du nord au sud, de la région historique Picardie à la région Rhône-Alpes, et s'arrête à l'ouest aux anciennes régions Centre et Limousin (Annexe 1b). *L. agilis* est également distribué selon un large gradient altitudinal, puisqu'on observe cette espèce jusqu'à 2200 m d'altitude (Bischoff 1984). *L. agilis* est connu pour apprécier les environnements secs, et se rencontre dans une diversité de milieux ouverts comme les landes, les bordures de forêt, les prairies alpines ou même les dunes (Bischoff 1984), d'où son appellation anglophone de « Sand lizard ». Il est notamment inféodé aux milieux possédant un sol meuble, sableux, dans lequel les femelles pondent leurs œufs, généralement à partir de la fin du mois de juin (House et Spellerberg 1983). Toutefois, le lézard des souches peut aussi être trouvé dans des environnements anthropisés hétérogènes, comme des carrières, des cimetières de villages ou le long de voies ferroviaires (Heltai et al. 2015).

b. Une approche par buffers à l'échelle de la répartition française des espèces

On étudie l'effet des caractéristiques du paysage sur les espèces à l'échelle de leurs répartitions françaises respectives, grâce aux données de leur présence sur le territoire. Pour cela, une approche par zones tampons, ou « buffers », a été adoptée. Autour de points de présence ou d'absence des espèces, on s'intéresse à l'aire au sein de laquelle ces espèces sont susceptibles de se déplacer pour leurs activités quotidiennes, leurs migrations, leur reproduction et leur hibernation. Cette aire correspond au domaine vital d'une espèce (Hundertmark 1998). Après revue de la littérature, le rayon des buffers pour le triton ponctué a été établi à 866m : il s'agit de la distance à la mare en deçà de laquelle Kovar et al. (2009) observent 95% des individus adultes de *Lissotriton vulgaris* lors de leurs migrations de pré- et post-reproduction.

Contrairement aux amphibiens, les lézards des souches n'effectuent pas de réelle migration saisonnière (Olsson et al. 1997), et se déplacent peu lors de leurs activités quotidiennes. Pendant la saison de reproduction, les mâles occupent un domaine vital plus large que celui des femelles (Olsson 1986; Wiczorek et al. 2020), puis cette tendance s'inverse passée la reproduction (Wiczorek et al. 2020). Chez les lézards des souches, elle est très limitée, mais les principales études ayant cherché à estimer cette distance se sont basées sur des méthodes aussi peu fiables qu'éthiques, par marquage des individus par amputation de certaines phalanges. Or, la perte de phalanges peut d'une part se produire naturellement chez les lézards (Blanke et Fearnley 2015) et d'autre part affecter la survie des individus (Olivera-Tlahuel et al. 2017), donc conduire à des estimations biaisées de leur domaine vital. Dans une revue de littérature faite sur les capacités de mobilité du lézard des souches, et en considérant les limites méthodologiques des études, Blanke et Fearnley (2015) déterminent que la distance maximale la plus fiable pouvant être parcourue par *Lacerta agilis* s'élève à 500m. Pour le

lézard des souches, nos sites d'études seront donc des buffers de 500m de rayon autour des points de présence de l'espèce.

2. Acquisition, sélection et traitement des données

a. Données de présence des deux espèces

Les données de présence de nos deux espèces en France proviennent du dispositif SINP (Système d'information de l'inventaire du patrimoine naturel) du Muséum national d'Histoire naturelle. Pour le triton ponctué, les points de présence de la base de données Faune-France ont également pu être récupérés grâce à une convention signée avec la plateforme. Des données de la Société Herpétologique de Touraine (SHT) ont aussi été intégrées à notre base de données. Ces points de présence sont donc de nature qualitative, à la différence à des données d'abondance qui seraient quantitatives mais que nous n'avons pas à disposition, car impossibles à estimer empiriquement à l'échelle de la France.

Parmi l'ensemble des données de présence récupérées, un premier tri a été nécessaire : pour une question de fiabilité des observations, seules les données postérieures à l'année 2005 ont été conservées, car les données plus anciennes étaient souvent non vérifiables. D'autres points peu sûrs ont été éliminés, notamment dans les départements hors de l'aire de répartition connue du triton ponctué, compte-tenu des erreurs d'identifications récurrentes entre cette espèce et le triton palmé (*Lissotriton helveticus*). De même, pour *L. agilis*, des points aberrants ont été supprimés en Bretagne et en Camargue où l'espèce n'est pas connue, en raison de probables confusions avec le lézard à deux raies (*Lacerta bilineata*).

Afin de compléter la base de données de présence du triton ponctué, des prospections sur le terrain ont été menées entre avril et mai 2021, dans le respect d'un protocole de désinfection établi par la Société Herpétologique de France (SHF) afin d'éviter la propagation d'une maladie infectieuse fatale pour les amphibiens, la Chytridiomycose. Depuis l'année 2000, 30 mares du département d'Indre-et-Loire sont suivies annuellement pour le triton ponctué par la SHT. Dans ces 30 mares, des nasses ont été posées à la tombée de la nuit pour être relevées au lever du jour suivant (*Figure 1*). De l'ADN environnemental a également été prélevé et analysé en laboratoire, afin d'avoir des données de présence ou d'absence certaine de l'espèce dans 9 mares parmi les 30 visitées. Les prospections ont permis de confirmer la persistance du triton ponctué dans une mare où sa présence était connue, et a aussi infirmé l'hypothèse de sa possible disparition dans deux mares où il n'avait plus été vu depuis 2011, puisque recontacté en 2021.



Figure 1. A gauche : Dispositif de capture des urodèles à l'aide de pièges-bouteilles de 5 L. Le piège est positionné à l'envers dans la mare de façon à remplir d'eau les 9/10èmes de son volume, laissant environ 5 cm d'air pour le maintenir en flottaison et permettre la respiration des amphibiens. Des galets phosphorescents attirent les individus par le goulot. Ce dernier, coupé et retourné dans la bouteille, est maintenu en place à l'aide de deux à quatre points d'attache. A droite : Triton ponctué capturé à l'aide d'un piège-bouteille. Manipulation des amphibiens avec les mains toujours humides.

Les bases de données finales de nos deux espèces à l'échelle de la France sont composées respectivement de 3578 et 383 points de présence pour *L. vulgaris* et *L. agilis*.

L'examen des données Faune-France pour les amphibiens montre que 90,6% des observations de tritons sur la plateforme ont été faites entre les mois de février et juillet, toutes années confondues. Les tritons sont donc en très grande majorité observés lors de leur phase aquatique, quand ils sont présents dans leur mare de reproduction. Cette particularité du mode de vie biphasique des tritons va permettre d'étudier non seulement le paysage aux points où des populations sont présentes, mais aussi dans des mares où on les soupçonne absentes. Le paragraphe suivant détaillera la méthode suivie pour générer autant de points d'absences du triton ponctué au sein de son aire de répartition qu'il y a de points de présence. Contrairement à *L. vulgaris* qui retourne chaque année dans une mare caractérisée par des coordonnées géographiques connues, il est impossible de déterminer des coordonnées précises auxquelles on peut s'attendre à trouver *L. agilis* à un stade de son cycle de vie, puisque cette espèce reste présente toute l'année en milieu terrestre. Pour cette raison, pour le lézard des souches, le paysage ne peut être étudié qu'autour des 383 points de présence avérée de l'espèce.

b. Génération de pseudo-absences de *L. vulgaris*

i. Modélisation de niche climatique

En s'intéressant seulement aux effets du paysage sur un organisme ectotherme comme le triton ponctué, qui est directement influencé par les températures externes, il faut être sûr que son absence dans un paysage donné n'est pas attribuable à un climat qui lui serait localement défavorable. Pour

dissocier les influences du climat et du paysage, nous générons des points de pseudo-absences de *L. vulgaris* uniquement dans les zones de son aire de répartition qui lui sont climatiquement favorables. Pour cela, nous réalisons une modélisation des aires climatiquement favorables pour *L. vulgaris* sur la période 1979-2013, imposée par les périodes des données bioclimatiques à notre disposition.

Cette prise en compte du climat se base sur un travail préliminaire réalisé en 2020 sur la niche climatique de *L. vulgaris* en Europe (Arfeuille 2020). Une revue de littérature faite par l'auteur a permis de sélectionner pour cette espèce un ensemble de variables bioclimatiques pertinentes pour la modélisation des régions qui lui sont climatiquement favorables (Arntzen et al. 2015 ; Iannella et al. 2017 ; Kozak et al. 2012 ; Skorinov et al. 2016). Il s'agit des variables BIO2, BIO4, BIO7, BIO9, BIO10, BIO11, BIO12, BIO15, BIO16, BIO17 et BIO19 issues de CHELSA (Climatologies à haute résolution pour les surfaces terrestres), d'une résolution initiale de 1x1km, dont le descriptif est donné en Annexe 2.

Un test de colinéarité entre ces variables a d'abord été effectué sous RStudio (version 1.3.1093) avec la fonction *VIF* (Variance Inflation Factor) du package « usdm » (Naimi et al. 2014), afin d'éliminer celles dont la colinéarité avec d'autres pouvait biaiser la modélisation de la niche climatique. Les variables bioclimatiques conservées ont ensuite été testées grâce à la fonction *ENMevaluate* du package « ENMeval » (Muscarella et al. 2014). La fonction ENMeval évalue pour ces variables la robustesse statistique de différentes combinaisons de paramètres pouvant servir à la modélisation de niche climatique de *L. vulgaris* : il s'agit des paramètres Linear, Quadratic, Product, Threshold et Hinge features. La pertinence de ces combinaisons de paramètres pour le modèle est donnée par leur valeur d'AICc (critère d'information d'Akaike corrigé).

La modélisation de niche climatique est réalisée avec le logiciel MaxEnt, version 3.4.4 (Phillips et al. 2021), paramétré selon les résultats du test ENMeval. Des données de distribution européenne de *L. vulgaris* sont récupérées sur le site Global Biodiversity Information Facility (GBIF), et transformées en centroïdes de mailles de 10x10km. Les variables bioclimatiques CHELSA sont également agrégées en cellules de 10x10km pour correspondre à ces mêmes mailles. Avec ces données, un total de 50 répliques de modélisation de la niche climatique du triton ponctué est réalisé par MaxEnt. La performance de chaque modèle est évaluée grâce aux indices de Boyce et d'AUC (aire sous la courbe). Compris entre -1 et 1, l'indice de Boyce est d'autant plus proche de la valeur 1 que le modèle est bon, tandis qu'une valeur négative indique que le modèle est incorrect. L'AUC est compris entre 0 et 1. Avec l'interprétation proposée par Swets (1988), on considère que le modèle est valide pour un AUC > 0,75, tandis qu'une valeur inférieure à 0,5 indique que le modèle n'a pas plus de fiabilité qu'un modèle aléatoire. La modélisation finale est une carte de format raster de la niche climatique de *L. vulgaris* en Europe, qui synthétise les résultats des 50 modèles calculés. Cette carte est binarisée grâce à une valeur-seuil « maximum training sensitivity plus specificity threshold » (Liu et al. 2005) calculée à partir des 50 répliques du modèle : au-delà de ce seuil, on affecte aux pixels la valeur 1 = climatiquement favorable ; en dessous, ils prennent la valeur 0 = climatiquement défavorable. Cette carte binarisée a ensuite été découpée sur le logiciel de cartographie QGIS (version 3.10.11) avec l'aire de répartition connue du triton ponctué en France. Ce support obtenu permet, pour la suite de l'étude, de générer des points de pseudo-absences de l'espèce dans des zones où le climat lui est pourtant favorable, afin d'examiner comment le paysage peut expliquer de telles absences.

ii. Sélection aléatoire de mares de pseudo-absences

Dans les aires identifiées comme climatiquement favorables à *L. vulgaris* par les modèles MaxEnt, et comprises dans son aire de répartition française, les pseudo-absences du triton ponctué sont générées grâce aux données Faune-France des observations de tous les autres tritons de France

(genres *Triturus sp.*, *Lissotriton sp.* et *Ichthyosaura sp.*). Puisque les observations de tritons sont à 90% faites lors de leur phase aquatique, d'après analyse des données Faune-France, nous faisons la première hypothèse suivante :

- Les points d'observation des espèces de tritons autres que *L. vulgaris* correspondent à des coordonnées de sites aquatiques de reproduction des urodèles ;

De plus, contrairement à des anoues comme les grenouilles vertes (genre *Pelophylax sp.*), qui restent longtemps en surface des mares et émettent un chant sonore (Lukanov et al. 2015), les tritons sont peu repérables « par hasard », et sont plus susceptibles d'être trouvés lorsqu'ils sont sciemment cherchés. Cela permet de formuler cette deuxième hypothèse :

- Si d'autres tritons que *L. vulgaris* ont été observés dans un point d'eau, l'absence de donnée rapportée de *L. vulgaris* en ces points est probablement une absence effective de l'espèce dans ces sites aquatiques.

Sur le logiciel de cartographie QGIS 3.10.11, une première sélection est faite pour ne conserver que les points de tritons « non ponctués » présents dans les patchs climatiquement favorables à *L. vulgaris* dans son aire de répartition. Les données antérieures à 2010 sont écartées. Les points à moins de 866m d'un point de présence du triton ponctué sont également éliminés, ne pouvant être associés à une réelle absence de l'espèce. Parmi les nombreux points restants, on sélectionne aléatoirement autant de points de « pseudo-absences » que l'on a de données de présence de *L. vulgaris*, soit 3578. Ces points sont eux-aussi associés à un buffer de 866m de rayon et agrégés à la base de données de présence/absence du triton ponctué. Nous obtenons donc une base de données conséquente de 7 156 buffers, auxquels on attribue un indice « 1 » s'ils sont liés à une présence, ou « 0 » s'ils sont liés à une pseudo-absence de *L. vulgaris*.

c. Données d'occupation du sol

Les supports cartographiques pour l'analyse de la composition du paysage sont les couches CORINE Land Cover (CLC), d'une résolution de 100x100m, récupérées en ligne sur le site Copernicus. Les couches CLC sont récupérées pour trois des quatre années disponibles en ligne, à savoir 2000, 2006 et 2018. Les données paysagères pour ces différentes années permettent de segmenter l'étude en deux périodes distinctes, de façon à donner la même fiabilité à chacune des observations. En effet, une population peut très bien avoir été présente dans un paysage en 2005, et avoir disparu depuis. Par conséquent, si le paysage des années 2000 pouvait expliquer la présence de l'espèce sur cette période, le paysage des années 2010, s'il a changé, aurait plus de chance d'être explicatif de la disparition de la population, et ne doit pas être étudié en l'associant à une présence passée. Il serait donc inapproprié de tenter d'expliquer l'ensemble des données de présence des deux espèces avec la composition du paysage d'une seule année.

Pour les deux espèces, les données d'observations datées entre 2005 inclus et 2010 non-inclus sont ainsi étudiées avec la composition du paysage dans ces buffers aux années 2000 et 2006. Les buffers pour lesquels les deux espèces ont été vues depuis 2010 sont étudiés avec la composition du paysage aux années 2006 et 2018. Ce décalage temporel, illustré par le *Tableau 1*, permet de prendre en compte un éventuel effet retard de la réponse des populations à un changement de paysage (Metzger et al. 2009).

Pour le triton ponctué, on étudie en plus, pour chaque période, la composition du paysage dans autant de buffers de pseudo-absences que de buffers de présence de l'espèce.

Tableau 1. Relation entre années étudiées pour le paysage et périodes d'observation de *L. vulgaris* et *L. agilis*.

Données des espèces par période		Années du paysage	
<i>L. vulgaris</i>	2005 ≤ obs. < 2010	333 buffers « présence » 333 buffers « absence »	2000 ; 2006
	2010 ≤ obs. ≤ présent	3245 buffers « présence » 3245 buffers « absence »	2006 ; 2018
<i>L. agilis</i>	2005 ≤ obs. < 2010	92 buffers « présence »	2000 ; 2006
	2010 ≤ obs. ≤ présent	291 buffers « présence »	2006 ; 2018

Le paysage des couches CLC récupérées sur Copernicus est détaillé selon 44 types d'occupation du sol. Pour simplifier nos analyses, nous les regroupons en 17 catégories, dont le descriptif est donné en Annexe 3. Les catégories utilisées pour notre étude sont les suivantes :

- Territoires artificialisés
- Forêt de feuillus
- Forêt de conifères
- Forêt mélangée
- Forêt et végétation arbustive en mutation
- Pelouses et pâturages naturels
- Prairies
- Landes et broussailles
- Terres arables
- Vignobles
- Vergers, petits fruits, oliveraies
- Zones agricoles hétérogènes
- Espaces ouverts peu ou non végétalisés
- Zones humides
- Cours d'eau
- Plan d'eau
- Eaux maritimes

Les couches paysagères CLC de chaque année, de format raster, sont ensuite découpées avec les différentes couches des buffers des deux espèces grâce aux fonctions *crop* et *mask* du package « raster » sous RStudio (Hijmans et al. 2021).

Après analyse de la composition des buffers grâce aux couches cartographiques CLC, la structure des buffers dans lesquels les espèces sont présentes est étudiée grâce à un raster de paysage de meilleure résolution : la couche S2GLC (Sentinel-2 Global Land Cover), d'une résolution de 10x10m. Cette carte de l'occupation du sol en Europe est disponible en ligne sur le site [s2glc](https://s2glc.com/), pour l'année 2017 uniquement. Pour cette raison, ce support cartographique ne pouvait servir à la première étape d'analyse des buffers pour différentes dates.

La couche S2GLC comporte 13 classes paysagères, ainsi qu'une classe « nuages » due au protocole d'élaboration de la couche, par photographies satellites. Cette classe sera éliminée dans l'analyse de la structure des paysages dans les buffers. Les classes S2CLC sont les suivantes :

- Territoires artificialisés
- Surfaces cultivées
- Vignobles
- Forêt de feuillus
- Forêt de conifères
- Végétation herbacée
- Végétation sclérophylle
- Landes et broussailles
- Marais
- Tourbières
- Terres nues minéralisées
- Neiges éternelles
- Cours et plans d'eau
- Nuages

3. Analyses des effets de la composition du paysage

a. Transformations des bases de données

Après découpe des rasters de paysage avec chacun des buffers, nous obtenons des bases de données composées, pour chaque période (2000-2006 et 2006-2018), du détail de la composition paysagère des buffers associés à une présence (indice 1) ou pseudo-absence (indice 0) de *L. vulgaris* (Annexe 4a). Ces bases de données ont subi de multiples transformations. Dans un premier temps, les aires de chaque patch d'une même catégorie sont sommées dans chaque buffer afin de synthétiser les données (Annexe 4b). Puis, pour pouvoir comparer des modèles statistiques sur l'influence de chaque catégorie du paysage sur la présence ou pseudo-absence de l'espèce, la composition de chaque buffer est détaillée selon ces 17 catégories, en affectant une surface de 0 ha aux catégories absentes d'un buffer donné (Annexe 4c). Enfin, une dernière transformation a été effectuée afin que les aires totales associées à chacune des catégories paysagères deviennent des variables, et non plus de simples observations des variables « classe » et « aire_tot ». Des variables qualitatives binaires « OUI/NON » ont également été associées à chaque variable quantitative du paysage, selon la présence ou l'absence de ces catégories dans les buffers (Annexe 4d). Ces dernières transformations ont été réalisées grâce à Excel et le langage de programmation Python sur l'environnement de développement intégré (IDE) PyCharm.

Les bases de données des deux périodes pour *L. agilis* ont également été synthétisées pour obtenir les aires totales des classes paysagères dans chaque buffer, et non le détail de chaque patch d'habitat. Puisque ces bases de données ne concernent que des buffers de présence du lézard des souches, les classes absentes des buffers n'ont pas ici été ajoutées avec une valeur de surface nulle, car la seule modalité de présence de l'espèce ne suffit pas pour réaliser un modèle prédictif de sa présence dans un paysage.

b. Test des variables paysagères explicatives

Pour *Lissotriton vulgaris*, l'ajout, dans les bases de données des deux périodes, des variables de surfaces nulles dans chaque buffer (transformation de l'Annexe 4b en Annexe 4c), est nécessaire pour que toutes les variables possèdent un même nombre de degrés de liberté, et donc pour que les modèles effectués avec ces variables soient comparables. Les degrés de libertés sont définis comme le nombre d'observations indépendantes moins le nombre de paramètres estimés (Pandey et Bright 2008). Cette transformation des bases de données présente en revanche le désavantage de noyer les données de surfaces des catégories au milieu de valeurs nulles très nombreuses qui diminuent considérablement le potentiel explicatif de nos modèles.

Pour pallier ce problème, une analyse descriptive de l'ensemble des données paysagères permet d'écartier les variables les moins représentatives des deux bases de données (donc celles présentant le plus grand nombre de surfaces égales à 0 ha), ainsi que les variables qui sont réparties sans différence significative entre les buffers de présence et de pseudo-absence de *L. vulgaris*. Les variables paysagères conservées sont donc celles présentes à plus de 1% dans le jeu de données, et pour lesquelles on observe une différence de proportion d'au moins 10% entre les buffers de présence et de pseudo-absence de *L. vulgaris*.

La contribution des classes paysagères à la présence ou l'absence de *L. vulgaris* est ensuite testée par une Analyse des correspondances multiples (ACM) sur R avec la fonction *MCA* du package « FactoMineR » (Lê et al. 2008). Cette analyse descriptive permet d'étudier les liens qui existent, ou qui n'existent pas, entre plusieurs variables de nature qualitative. Ici, l'ACM cherche à établir des liens entre l'indice de présence (0 ou 1) de *L. vulgaris*, et la présence ou l'absence (OUI/NON) des différentes classes paysagères sélectionnées. La fonction *dimdesc* du même package « FactoMineR » indique la contribution des variables à la formation des axes et aide à leur interprétation.

L'ACM, qui décrit des relations entre les variables qualitatives, n'a cependant pas de pouvoir prédictif de la présence ou l'absence de *L. vulgaris* dans un paysage donné. Pour compléter cette première analyse, des modèles de régressions linéaires généralisés (GLM) sont ensuite réalisés. Ce type de régression est particulièrement adapté pour expliquer une variable qualitative binaire (0 ou 1) par des variables quantitatives : les aires de chaque catégorie du paysage au sein des buffers. La modalité de référence pour notre régression est la modalité « 1 : présence de l'espèce ». On considère que la présence ou l'absence d'une espèce dans un milieu donné suit une loi binomiale (Skei et al. 2006) : l'espèce est présente dans un milieu avec une probabilité p , et absente avec une probabilité $1-p$. Les GLM sont donc construits avec une distribution binomiale des erreurs, et la fonction de lien associée de type « logit ». Le lien logit renvoie à la fonction logistique suivante pour l'interprétation des GLM :

$$(1) p = \frac{1}{1+e^{-(ax+b)}}$$

Où p est la probabilité de présence de l'espèce en fonction de la surface x d'une classe paysagère donnée ; a un coefficient estimé par le modèle et propre à chaque classe paysagère ; b l'ordonnée à l'origine du modèle.

Le modèle GLM prédisant l'indice de présence de *L. vulgaris* dans les buffers est construit pas à pas selon une stratégie automatisée dite « stepwise ». On part pour cela d'un premier modèle vide qui teste la variable « indice de présence » avec une constante :

```
mod1 <- glm(formula = indice_presence ~ 1, data = dataquanti2000, family =
             binomial)
```

La régression pas à pas avec la fonction *step* de R ajoute successivement chaque variable qui contribue le plus à l'amélioration de la vraisemblance du modèle grâce au critère d'information d'Akaike (indice AIC) : pour deux modèles basés sur un même nombre de degrés de liberté, le meilleur modèle est celui dont l'indice AIC est le plus faible. A chaque étape, la régression « stepwise » vérifie que l'ajout d'une variable ne provoque pas la suppression d'une variable déjà introduite. A partir du modèle vide initialement créé, la méthode « stepwise » suivie pour l'analyse de nos données s'écrit ainsi :

```
mod_stepwise <- step(mod1, direction = "both", scope =
list(upper=formula("indice_presence ~ (Var_1 + Var_2 + Var_3 + ... +
Var_n)")))
```

La régression s'arrête lorsque chaque variable améliorant la vraisemblance du modèle de prédiction de *L. vulgaris* dans un paysage a été intégrée au modèle. Pour finir, les coefficients du

modèle complet obtenu en fin de régression sont affichés grâce à la fonction *summary* de R, et interprétés grâce à la formule (1). La fonction *predict.glm* teste cette formule avec les coefficients du modèle final, pour un nombre fini de valeurs de x , afin de visualiser rapidement l'effet d'une augmentation de la surface d'une variable paysagère sur la probabilité d'absence de *L. vulgaris*. Enfin, la validité du modèle est testée grâce au diagramme Quantile-Quantile obtenu avec la commande *plot(mod_stepwise)*.

Pour le lézard des souches, pour lequel on ne dispose pas d'information de pseudo-absences, l'étude des paysages dans lesquels il est présent se limite à une analyse descriptive de la composition de ses buffers.

4. Analyse descriptive de la structure du paysage

Les modèles précédemment décrits ont permis l'identification de variables paysagères qui contribuent le plus à la présence ou l'absence de nos espèces sur un territoire donné. Dans un second temps, des analyses spatiales ont été menées, afin de comprendre comment ces variables sont agencées dans les paysages où les espèces sont présentes. Les pseudo-absences générées pour le triton ponctué permettent en plus, pour cette espèce, de comparer les structures des paysages abritant ou non cette espèce.

Cette étape de l'étude utilise la couche paysagère S2GLC 2017 (résolution 10x10m), dont les catégories du paysage diffèrent légèrement de la couche CLC (100x100m). Pour cette raison, comme précédemment, une analyse descriptive du paysage est préalablement réalisée, afin d'éliminer les classes les plus marginales dans les buffers. Pour les deux espèces *L. vulgaris* et *L. agilis*, les buffers découpés avec la couche S2GLC sont ceux correspondant à des observations des espèces postérieures à l'année 2010.

Le package « *landscapemetrics* » (Hesselbarth et al. 2019) sous le logiciel R permet de calculer différentes métriques d'un raster de paysage. La fonction *sample_lsm* découpe dans le raster S2GLC 2017 les buffers qui nous intéressent autour des points de présence ou d'absence des espèces, et calcule dans ces buffers les métriques paysagères souhaitées. La fonction s'applique à différentes échelles spatiales : les échelles du paysage (ici, les buffers), des classes paysagères (somme de chaque patch d'une même classe dans un buffer), ou des patches de chaque classe paysagère, indépendamment des uns et des autres. Aux échelles des classes paysagères, nous calculons l'ensemble des indices suivants :

Agrégation & compaction :

c_AI , indice d'agrégation des classes, tend vers 100% pour une agrégation maximale des classes, et vers 0% pour une fragmentation maximale.

LSI (Landscape Shape Index) est le ratio entre la longueur totale observée des bordures des patches d'une même classe, et leur longueur minimale théorique si cette classe était agrégée au maximum en un seul patch carré. Cet indice est supérieur ou égal à 1, et augmente sans limite avec la longueur totale des bordures de tous les patches d'une même classe.

La *Figure 2* ci-dessous représente de façon schématique la signification de ces deux métriques d'agrégation et de compaction, qui peuvent sembler proches mais apportent des informations différentes quant à la structure d'un paysage.

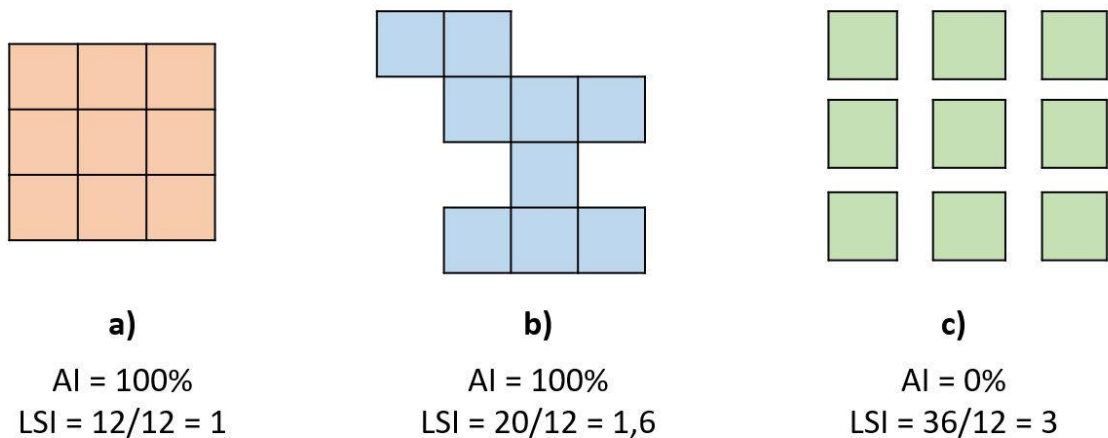


Figure 2. Indices d'agrégation et de compaction d'une classe paysagère selon trois structurations différentes.

Connectivité & isolement :

COHESION est un taux qui caractérise la connectivité entre les patches d'une même classe paysagère. Cet indice est d'autant plus proche de 0% que les patches d'une classe *i* sont isolés entre eux. L'augmentation de cet indice traduit un rapprochement des patches.

Résultats

1. Modélisation de la niche climatique de *L. vulgaris*

L'indice de Boyce moyen des 50 répliques de la modélisation de niche climatique de *Lissotriton vulgaris* est de 0,994, très proche de 1, et l'indice AUC est de 0,73. Ces deux indices indiquent que la modélisation de la niche climatique du triton ponctué est correcte. Les points de pseudo-absences du triton ponctué sont générés uniquement dans les aires climatiquement favorables de cette espèce, donc dans les aires colorées en vert foncé sur la *Figure 3* suivante.

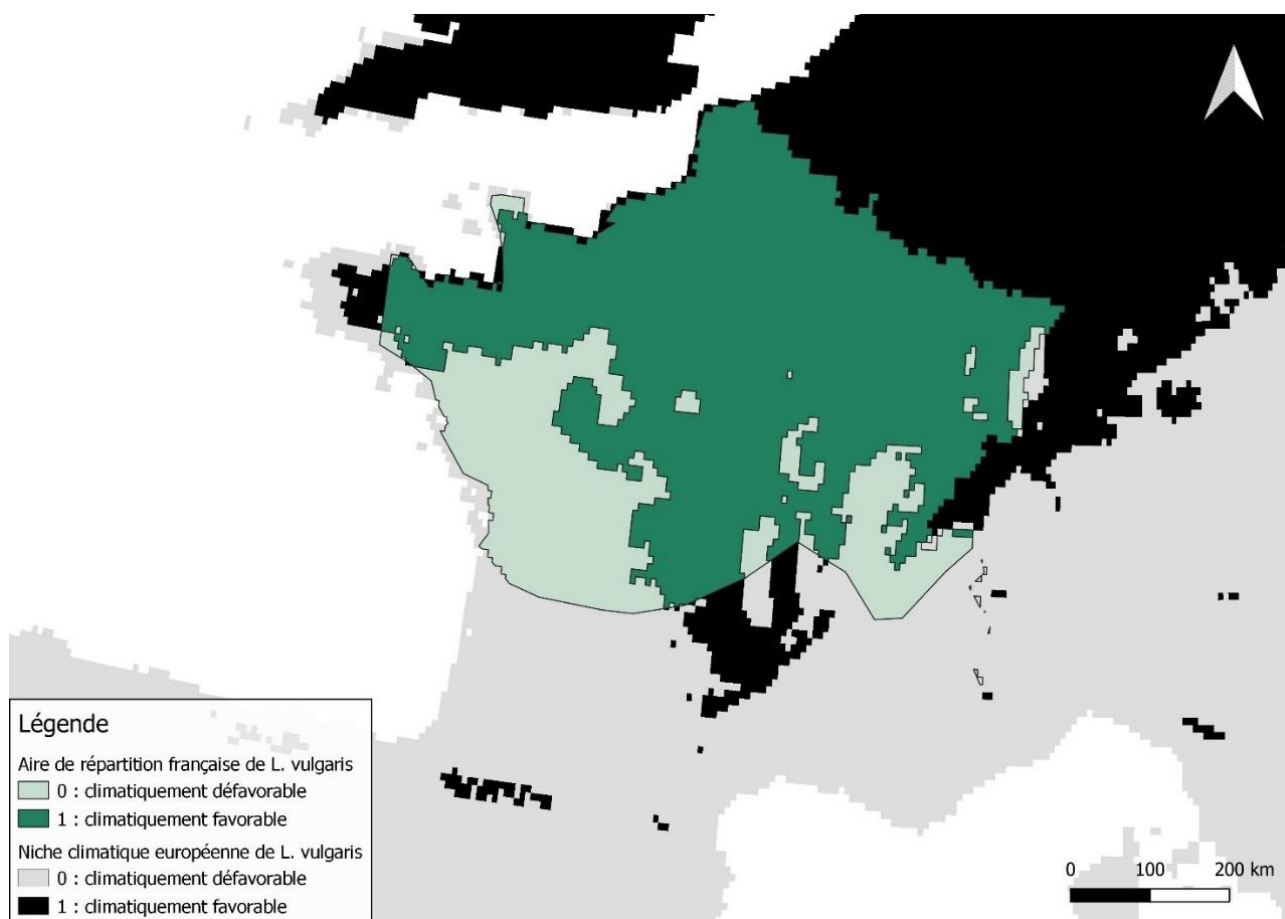


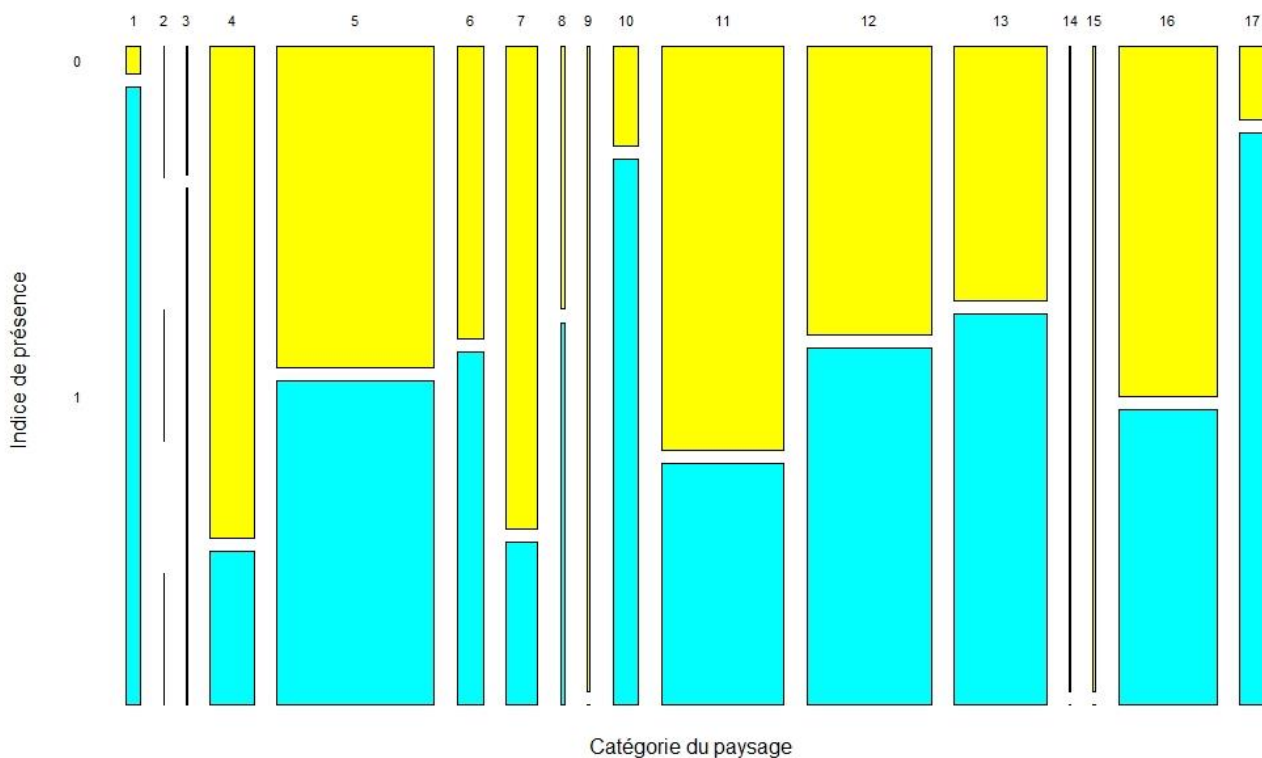
Figure 3. Carte binarisée des aires climatiquement favorables et défavorables à *L. vulgaris* au sein de son aire de répartition française. Projection selon le système de coordonnées LAEA 3035 (Lambert Azimuthal Equal Area).

2. Variables paysagères explicatives

a. Sélection des variables pertinentes aux modèles

Pour *Lissotriton vulgaris*, les proportions de chaque variable paysagère dans la base de données 2000-2006, et selon l'indice de présence des buffers, sont représentées par le diagramme en mosaïque présenté en Figure 4.

Horizontalement, ce diagramme représente la proportion de chaque catégorie du paysage dans la base de données étudiée. La variable « 5 : forêt de feuillus » est par exemple celle que l'on trouve dans le plus de buffers de *L. vulgaris*. Verticalement, on lit dans le diagramme les proportions des buffers de présence ou d'absence du triton ponctué dans lesquels on trouve chaque catégorie du paysage.



Légende :

- | | |
|---|---|
| 1 : Cours d'eau | 10 : Plan d'eau |
| 2 : Eaux maritimes | 11 : Prairies |
| 3 : Espaces ouverts peu ou non végétalisés | 12 : Terres arables |
| 4 : Forêt de conifères | 13 : Territoires artificialisés |
| 5 : Forêt de feuillus | 14 : Vergers, petits fruits, oliveraies |
| 6 : Forêt et végétation arbustive en mutation | 15 : Vignobles |
| 7 : Forêt mélangée | 16 : Zones agricoles hétérogènes |
| 8 : Landes et broussailles | 17 : Zones humides |
| 9 : Pelouses et pâturages naturels | |

Figure 4. Composition paysagère de l'ensemble des buffers pour les années 2000-2006.

On observe avec ce diagramme que les variables 2, 3, 8, 9, 14 et 15 sont très peu représentées par rapport aux autres, et que les variables 5, 6, et 16 semblent autant présentes dans les buffers de présence que d'absence de *L. vulgaris*. L'examen des fréquences des variables avec les fonctions *table* et *prop.table* du package de base de R, regroupées dans le *Tableau 2*, valide cette observation : les variables « Eaux maritimes », « Espaces ouverts peu ou non végétalisés », « Landes et broussailles », « Pelouses et pâturages naturels », « Vergers, petits fruits, oliveraies » et « Vignobles » représentent chacune moins de 1% du paysage compris dans l'ensemble des buffers de *L. vulgaris*. Les forêts de feuillus, végétations arbustives en mutation et les zones agricoles hétérogènes se répartissent en proportions égales à 10% près (intervalle entre 45% et 55%) dans les buffers de présence et d'absence de *L. vulgaris*. Nous éliminons donc ces 9 variables pour la suite de notre étude en supposant qu'elles ne contribuent pas à expliquer la présence ou l'absence de l'espèce dans un type de paysage.

Tableau 2. Proportion des variables dans la base de données 2000-2006, et répartition des variables dans les buffers de pseudo-absence (0) ou de présence (1) de *L. vulgaris*. En rouge : variables non retenues pour les tests statistiques.

Variable	Proportion dans le jeu de données 2000-2006 (%)	Dont part dans les buffers d'absence (%)	Dont part dans les buffers de présence (%)
1 : Cours d'eau	1,9	4,3	95,7
2 : Eaux maritimes	0,0	-	-
3 : Espaces ouverts peu ou non végétalisés	0,1	20,0	80,0
4 : Forêt de conifères	5,7	76,2	23,8
5 : Forêt de feuillus	20,3	49,7	50,3
6 : Forêt et végétation arbustive en mutation	3,4	45,2	54,8
7 : Forêt mélangée	4,0	74,7	25,3
8 : Landes et broussailles	0,5	40,7	59,3
9 : Pelouses et pâturages naturels	0,4	100	0
10 : Plans d'eau	3,3	15,4	84,6
11 : Prairies	15,8	62,6	37,4
12 : Terres arables	16,1	44,7	55,3
13 : Territoires artificialisés	12,0	39,4	60,6
14 : Vergers, petits fruits, oliverais	0,1	100,0	0,0
15 : Vignobles	0,33	100,0	0,0
16 : Zones agricoles hétérogènes	12,7	54,2	45,8
17 : Zones humides	3,24	11,3	88,7
Total = 100			

Dans la base de données du paysage 2006-2018, pour les tritons observés entre 2010 et 2020, les proportions obtenues sont très similaires et nous amènent à éliminer les mêmes 9 variables paysagères. Les valeurs des proportions des variables pour cette base de données sont disponibles en Annexe 5.

Au final, les variables conservées pour l'analyse des effets du paysage sur la distribution de *L. vulgaris*, pour les deux périodes étudiées, sont les huit variables suivantes :

- Cours d'eau
- Forêt de conifères
- Forêt mélangée
- Plan d'eau
- Prairies
- Terres arables
- Territoires artificialisés
- Zones humides

Pour *L. agilis*, toutes les variables paysagères sont conservées, puisqu'il s'agit d'observer seulement la composition de buffers de présence de l'espèce, afin d'identifier les variables les plus récurrentes qui seraient possiblement liées à une préférence de l'espèce pour ces milieux.

b. Contribution des variables à la présence ou l'absence de *L. vulgaris*

Entre les deux périodes étudiées pour l'influence du paysage sur le triton ponctué, les analyses faites montrent des résultats très semblables et concordants. Pour cette raison, nous présenterons dans cette partie, et pour chaque analyse faite, les résultats de la période pour laquelle on observe un maximum de significativité. Les résultats de la seconde période étudiée seront systématiquement joints en annexes.

i. Résultats de l'analyse descriptive

Le nombre de dimensions retenues pour l'interprétation de l'ACM est déterminé selon le critère du coude dans l'histogramme des valeurs propres. Selon ce critère, on sélectionne les dimensions situées avant le décrochement (ou « coude ») dans la décroissance de la variance expliquée par les axes. L'histogramme des valeurs propres de l'ACM réalisée pour la période 2000-2006 montre une décroissance plus lente de la variance expliquée à partir du troisième axe (*Figure 5*). Il en est de même pour l'ACM réalisée pour la période 2006-2018, qui est présentée en Annexe 6. L'interprétation de l'ACM se fera donc dans le plan formé par ses deux premiers axes factoriels.

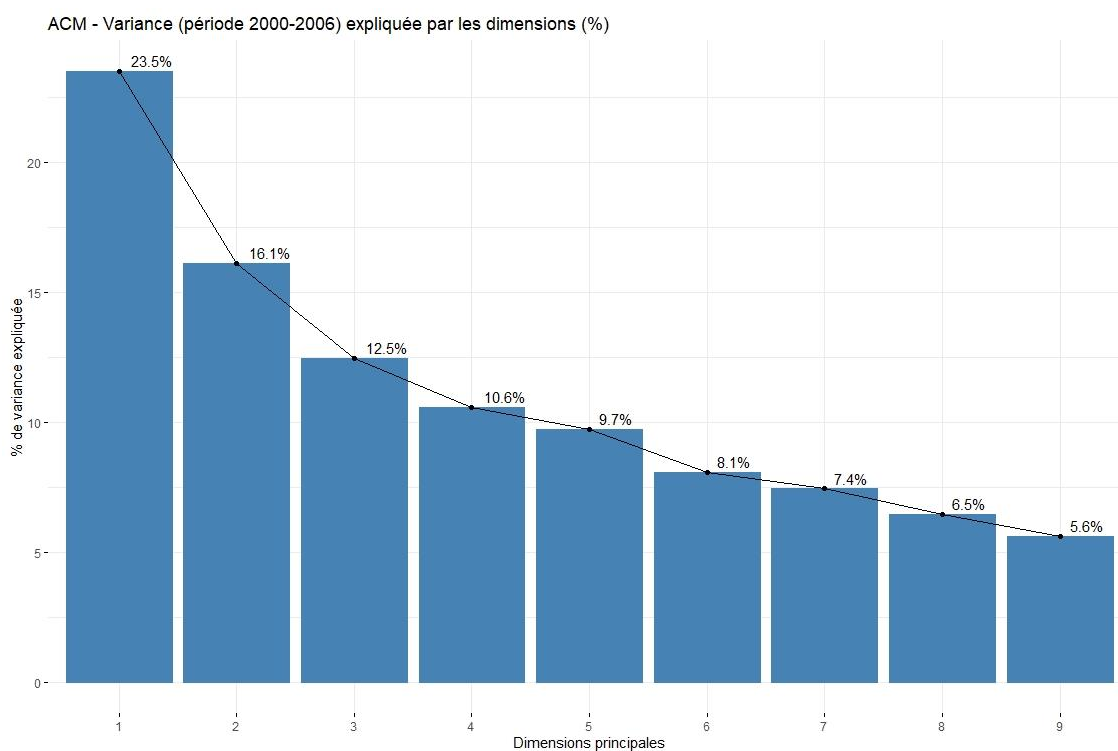


Figure 5. Diagramme de l'ébouilissement des valeurs propres de l'ACM pour la période 2000-2006.

Pour la période 2000-2006, les deux premiers axes de l'ACM réalisée sur l'indice de présence de *L. vulgaris* et la présence de variables paysagères dans ses buffers expriment 39,6% de l'inertie totale des variables testées. Cela signifie que 39,6% de la variabilité des observations de l'ensemble des variables est représentée dans un plan en deux dimensions. Ce pourcentage est correct pour une ACM compte tenu du nombre élevé de variables testées ici par l'analyse.

Le lien entre les variables de présence/absence de *L. vulgaris*, et de présence/absence des classes paysagères dans les axes 1 et 2, est illustré par la *Figure 6* suivante.



Figure 6. Représentation des variables paysagères dans le plan factoriel selon l'indice de présence. En rouge : ellipse de confiance autour de la modalité « pseudo-absence » de *L. vulgaris*. En bleu : ellipse de confiance autour de la modalité « présence » de *L. vulgaris*.

Après analyse de la contribution des variables à la formation des axes avec la fonction *dimdesc*, il apparaît que les forêts de conifères, forêts mélangées et terres arables contribuent le plus à la formation du premier axe, horizontal. La deuxième dimension, soit l'axe vertical, est construit principalement par les variables des zones humides, plans d'eau, terres arables et prairies.

Les ellipses de confiance tracées autour des variables selon l'indice de présence des buffers montrent que les compositions paysagères des buffers de présence et de pseudo-absence de *L. vulgaris* sont significativement différentes, puisque leurs centroïdes ne se superposent pas. Un certain nombre de variables se trouve tout de même dans la surface de chevauchement des deux ellipses de confiance.

On observe cependant que l'absence de *L. vulgaris* dans les buffers, représentée par l'ellipse rouge, est clairement associée à la présence de forêts (de conifères, ou mélangées avec des feuillus). La présence du triton ponctué est quant à elle associée à une absence de prairies, et une présence de zones humides, plans d'eau et cours d'eau. De façon plus surprenante, la variable de présence de terres arables se trouve ici dans l'ellipse de confiance associée à la présence de l'espèce. De même, l'absence de cette catégorie paysagère concorde avec l'absence du triton ponctué.

Les modèles GLM vont permettre de voir plus précisément comment les surfaces des classes paysagères jouent sur les probabilités de présence ou d'absence de *L. vulgaris* dans les buffers.

ii. Résultats des modèles de régression

La construction pas à pas d'un modèle de régression logistique peut être biaisée si deux variables de prédiction sont étroitement corrélées, car l'une d'elles pourrait alors être supprimée par l'algorithme bien que contribuant quand même significativement au modèle (Desjardins 2005). Un examen rapide de la matrice de corrélation entre les variables paysagères, avec la fonction *cor* du package « corrplot » (Wei et Simko 2021), montre que ces dernières sont très peu corrélées entre elles (Figure 7), et valide la démarche d'une régression automatisée.

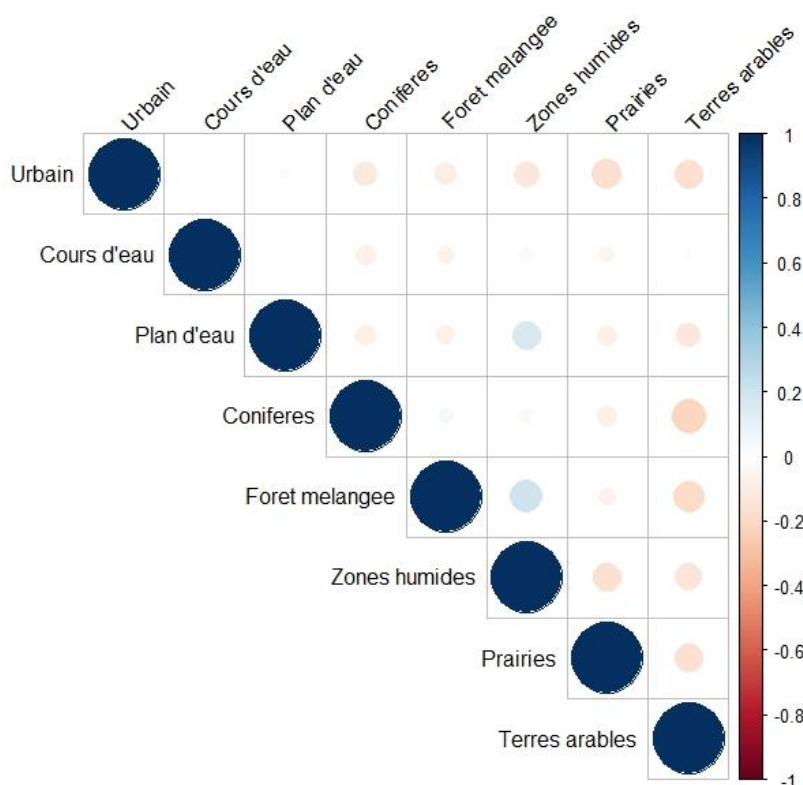


Figure 7. Matrice de corrélation entre les surfaces des variables paysagères dans les buffers.

La régression faite pour la première période d'étude a construit les modèles explicatifs de l'absence de *L. vulgaris* présentés par le Tableau 3. Le modèle associé au meilleur AIC comprend sept des huit variables paysagères testées, seule la variable « Forêt mélangée » a été éliminée.

Tableau 3. Modèles explicatifs de la présence de *L. vulgaris* testés par la méthode de régression « stepwise » pour la période 2000-2006.

Rang	Structure du modèle	AIC
7	~ Conifères	1744.1
6	~ Conifères, zones humides	1648.01
5	~ Conifères, zones humides, cours d'eau	1554,18
4	~ Conifères, zones humides, cours d'eau, prairies	1487,88
3	~ Conifères, zones humides, cours d'eau, prairies, plan d'eau	1437,65
2	~ Conifères, zones humides, cours d'eau, prairies, plan d'eau, urbain	1405
1	~ Conifères, zones humides, cours d'eau, prairies, plan d'eau, urbain, terres arables	1373,93

Dans le modèle au plus grand pouvoir explicatif, les p-values associées à chaque variable, toujours inférieures à 0.05, montrent que les coefficients de régression estimés sont très significatifs (Tableau 4).

Tableau 4. Coefficients de régression pour la contribution des variables paysagères à la présence de *L. vulgaris* pour le modèle 2000-2006.

	Estimation	Erreur standard	P-value	
Ordonnée à l'origine	0.42	0.16	0.007	**
Conifères	- 0.60	0.11	1.70 ^e -07	***
Zones humides	0.84	0.11	8.42 ^e -15	***
Cours d'eau	2.23	0.66	7.07 ^e -04	***
Prairies	- 0.33	0.07	4.87 ^e -06	***
Plan d'eau	0.80	0.15	8.12 ^e -08	***
Urbain	0.50	0.07	1.00 ^e -11	***
Terres arables	0.38	0.07	1.86 ^e -08	***

La Figure 8 rend compte de l'interprétation à donner à ces coefficients. Le modèle GLM a été réalisé sur les valeurs centrées et réduites prises par les surfaces des classes paysagères, initialement mesurées en m². Les axes des abscisses sur les graphiques de la Figure 8 représentent donc des gradients d'augmentation de ces surfaces, sans unité particulière. Les probabilités de présence de *L. vulgaris* en fonction de ces surfaces sont représentées avec leurs intervalles de confiance à 95%.

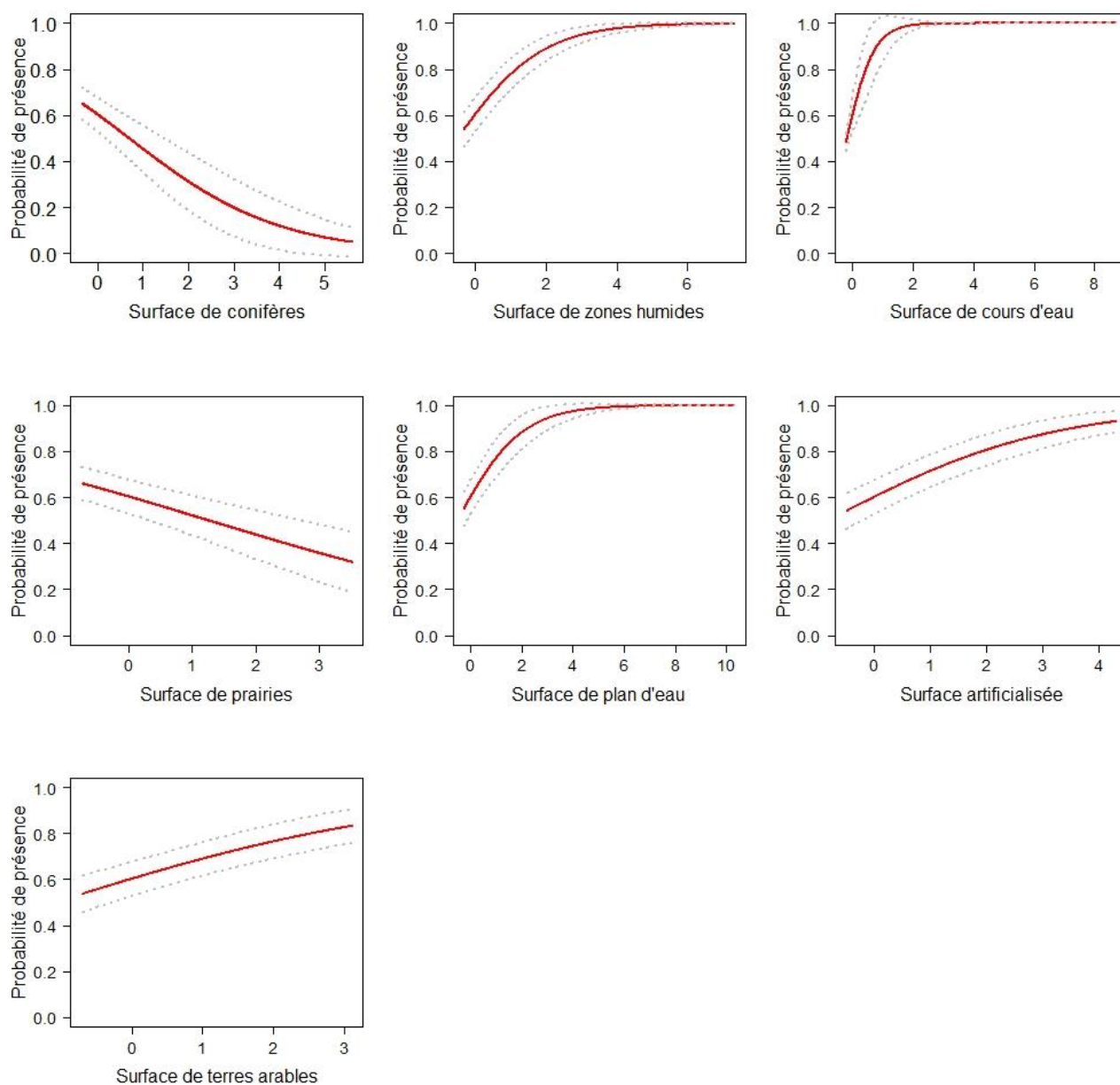


Figure 8. Effets des classes paysagères du modèle sur la probabilité de présence de *L. vulgaris*.

Ces représentations graphiques valident l'interprétation faite des ACM sur les seules modalités de présence/absence des classes paysagères. La probabilité de présence de *L. vulgaris* dans un paysage diminue bien avec l'augmentation des surfaces occupées par des forêts de conifères ou des prairies. De façon logique, plus un milieu présente une grande surface en eau (zones humides, cours d'eau ou plan d'eau), plus on peut s'attendre à y trouver le triton ponctué.

Selon ce modèle, la probabilité de présence de *L. vulgaris* augmente avec les surfaces artificialisées et les terres cultivées. L'ACM avait déjà suggéré cette tendance pour les terres arables. Pour les zones urbaines en revanche, l'ACM n'avait pas mis en évidence de réel lien entre présence ou absence de cette catégorie, et présence ou absence de *L. vulgaris*.

Les résidus standardisés de Pearson sont dans l'ensemble bien alignés avec la droite théorique (*Figure 9*) qui indique un bon ajustement du modèle avec la distribution binomiale choisie. L'équivalent du R^2 pour le modèle GLM s'élève à 0,265, ce qui signifie que la déviance expliquée par le modèle est de 26,5%.

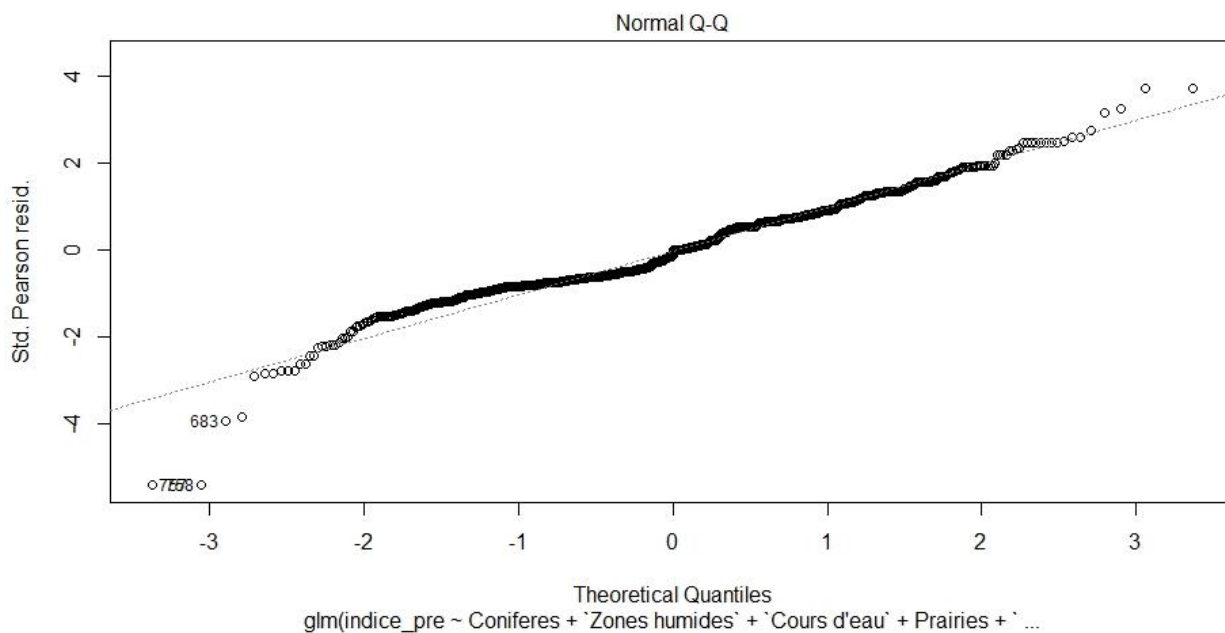


Figure 9. Diagramme Quantile-Quantile du modèle de prédiction de L. vulgaris, période 2000-2006

Les modèles de régression effectués pour la période paysagère 2006-2018 donnent un ordre différent des variables prédisant la présence de *L. vulgaris* (Annexe 7), avec toujours des coefficients de régression très significatifs. Selon le modèle présenté précédemment, les variables aux plus forts effets sur la présence ou l'absence de *L. vulgaris* étaient, dans l'ordre, les conifères suivis des zones humides, des cours d'eau, des prairies, des plans d'eau et des terres artificialisées ou arables. Selon le deuxième modèle pour la période 2006-2018, l'ordre des variables est cette fois le suivant :

Conifères ; plans d'eau ; cours d'eau ; terres arables ; terres artificialisées ; prairies ; zones humides et forêt mélangée.

Le point commun aux modèles des deux périodes un effet majeur de la variable « conifères » suivi de l'effet d'un milieu aquatique. Dans le modèle pour la période 2006-2018 (Annexe 7), les probabilités de présence de *L. vulgaris* en fonction des surfaces des classes paysagères vont également dans le même sens que celles présentées en *Figure 8*, pour la première période étudiée. Les deux modèles se prêtent donc à une même interprétation des effets de chaque classe du paysage, malgré un ordre différent des variables.

Le modèle de régression pour la période 2006-2018 est en revanche beaucoup moins pertinent que celui obtenu pour la période 2000-2006 pour l'explication des points de présences et de pseudo-absences de *L. vulgaris*. Son AIC est largement supérieur à celui calculé pour le modèle 2000-2006 (respectivement 13703,5 et 1373,9), mais son nombre de degrés de liberté bien plus élevé (respectivement 12977 et) ne permet pas de rejeter le modèle 2006-2018 sur la base de ce critère. Le diagramme Quantile-Quantile du modèle GLM (*Figure 10*) montre par contre un mauvais ajustement de ce modèle qui explique 24% de la déviance. Le premier modèle est donc celui qui sera conservé pour discuter des résultats dans une troisième partie, au regard des résultats qui pouvaient être attendus et des facteurs de biais possibles.

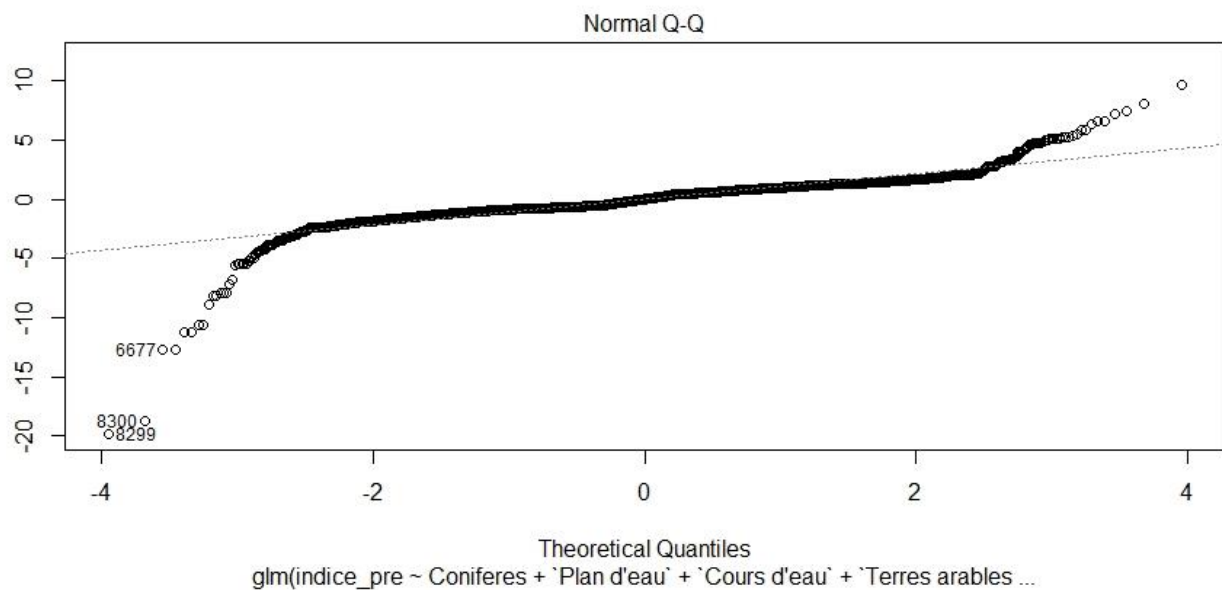


Figure 10. Diagramme Quantile-Quantile du modèle de prédiction de *L. vulgaris*, période 2006-2018

c. Préférences paysagères de *L. agilis*

Pour *Lacerta agilis*, l'étude descriptive du paysage aux points où la présence de l'espèce était connue entre 2005 et 2010 montre des proportions des variables paysagères illustrées par la Figure 11 suivante. Le paysage aux points de présence de *L. agilis* depuis 2010 est présenté en Annexe 8.

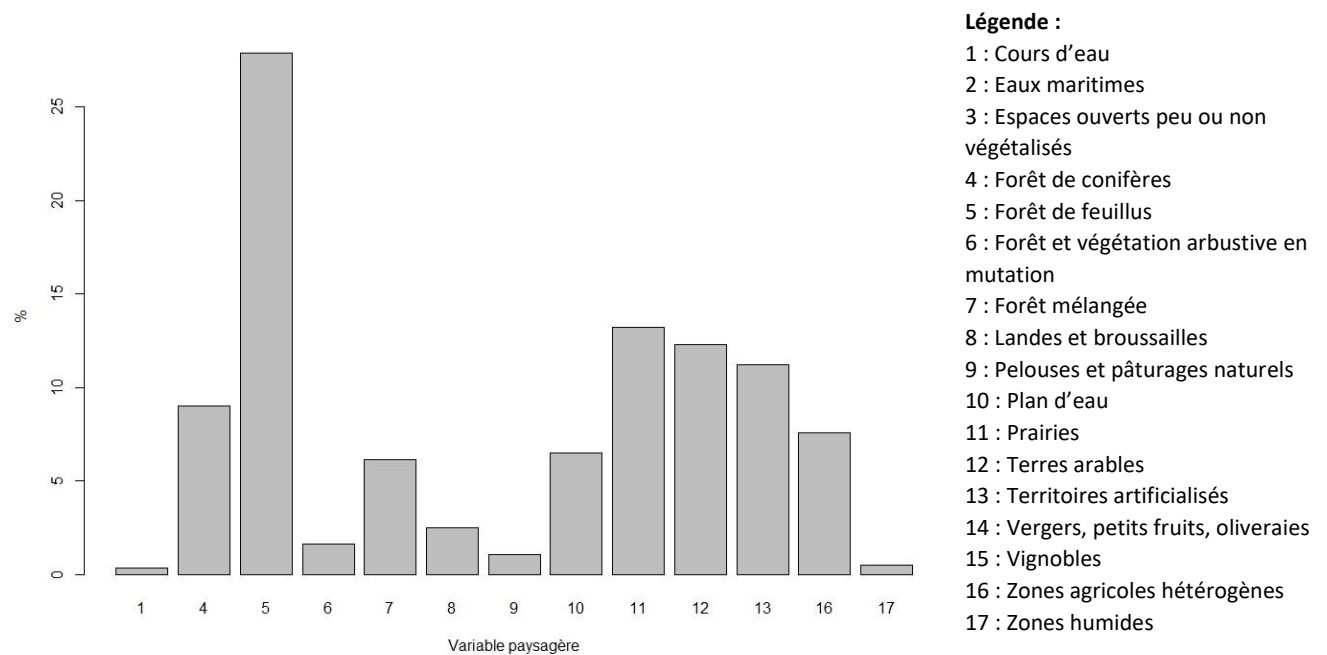


Figure 11. Proportions des buffers de présence de *L. agilis* dans lesquels on trouve chaque variable paysagère, période 2000-2006.

Plus d'un quart (28%) des buffers dans lesquels le lézard des souches a été observé entre 2005 et 2010 contient une surface en forêt de feuillus. Il en est de même pour la seconde période paysagère (2006-2018) dans les buffers où *L. agilis* a été vu depuis 2010 (Annexe 8). Certaines variables paysagères apparaissent de façon très marginale dans les buffers de présence de *L. agilis*, voire en sont complètement absentes pour au moins une des deux périodes considérées. C'est le cas notamment des milieux humides : cours d'eau, eaux maritimes et zones humides, que l'on trouve dans moins de 2% des buffers. Les vergers et les vignobles sont également absents des 383 paysages étudiés pour *L. agilis*.

En examinant cette fois les surfaces relatives occupées par les classes paysagères dans les buffers de *L. agilis* (Figure 12), plusieurs choses se dégagent. La plus haute médiane est celle de la variable « Landes et broussailles », suivie des deux classes forestières, composées de feuillus et de conifères, et des zones agricoles hétérogènes. Cette analyse descriptive montre cependant une très grande variabilité pour chacune de ces différentes classes. Les surfaces en eau, qui étaient présentes dans très peu de buffers de l'espèce (Figure 11), sont sans surprise les plus petites entités paysagères dans ces buffers.

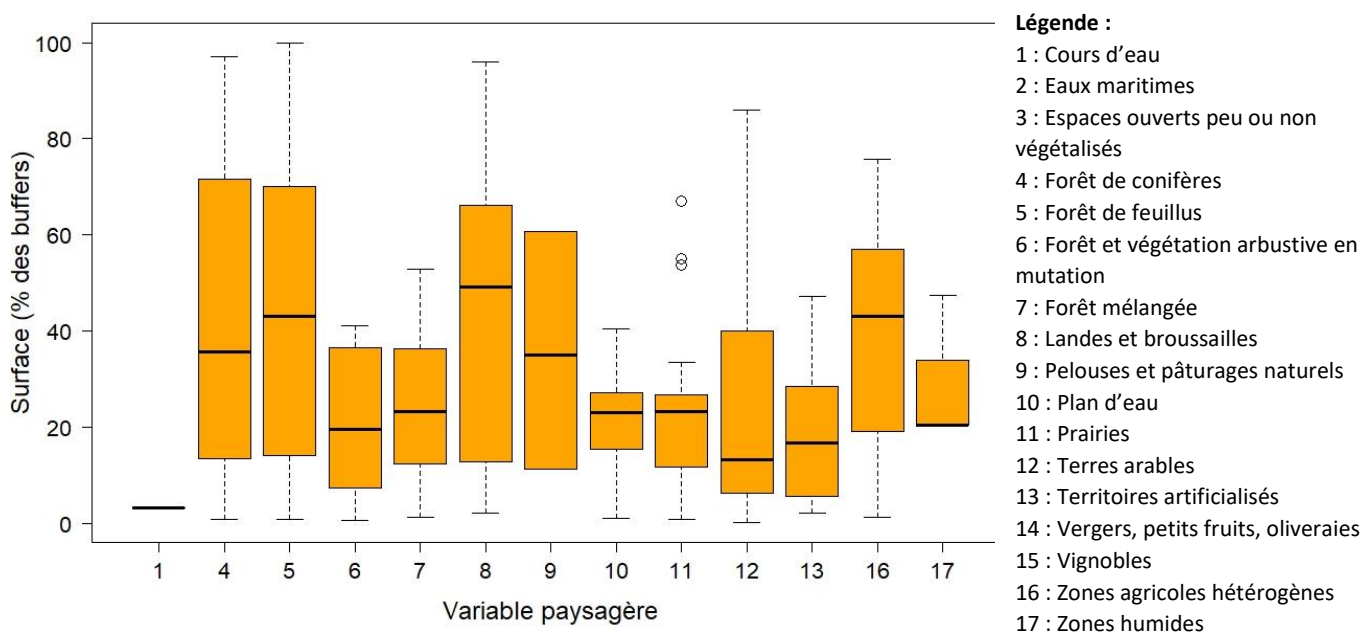


Figure 12. Boxplot des surfaces relatives des variables paysagères dans les buffers de présence de *L. agilis*, années 2000-2006

3. Effets de la structuration du paysage

Après les résultats sur la composition des paysages associés aux deux espèces étudiées, nous allons dans cette partie examiner la façon dont ces paysages sont structurés sur la base des divers métriques paysagères calculées. Puisque cette partie se base sur une couche paysagère différente de celles étudiées jusqu'à présent, il est à nouveau nécessaire de regarder d'abord la façon dont chaque variable paysagère est représentée dans les buffers des deux espèces.

a. Fréquence des classes S2GLC dans les buffers

Les barplots en *Figure 13* illustrent le pourcentage des buffers dans lesquels on trouve chaque catégorie du paysage selon la classification S2GLC. La végétation sclérophylle (7) est absente des buffers de *Lissotriton vulgaris*, ce qui est non surprenant puisque ce type de végétation sèche se trouve dans les climats méditerranéens, et que le triton ponctué est une espèce septentrionale en France. Dans les buffers de *Lacerta agilis*, cette classe est présente dans moins de 1% des buffers. Les métriques paysagères propres à cette classe ne seront donc pas étudiées.

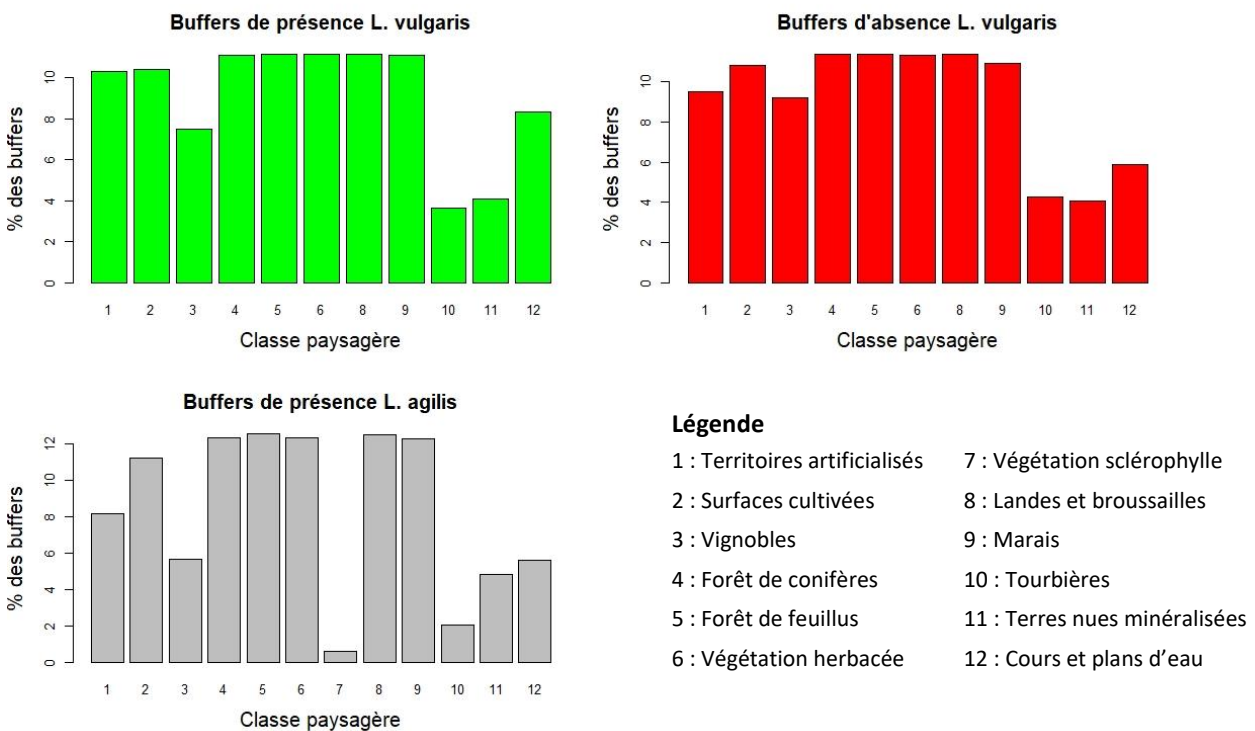


Figure 13. Représentation des classes S2GLC dans les buffers de chaque espèce.

b. Structure paysagère dans les milieux favorables à *L. vulgaris*

L'indice d'agrégation des classes (AI) dans les buffers de présence et de pseudo-absence du triton ponctué montre d'une part une très forte variabilité, représentée par les distances interquartiles et les moustaches des diagrammes en *Figure 14*. Pour une majorité des variables, on n'observe pas de différence de médiane notable pour l'indice d'agrégation des classes entre les buffers de présence ou d'absence.

L'indice AI tend vers 100% pour une agrégation maximale des classes, et vers 0% pour une fragmentation maximale. Le bord supérieur de la boîte à moustaches de la classe « marais » pour les buffers de pseudo-absences se situe à une valeur de AI de 50%. Concrètement, cela signifie que parmi les buffers où le triton ponctué est absent, les trois premiers quartiles, donc 75% des buffers possédant des marais, présentent un taux de fragmentation de ces marais supérieur à 50%. A l'inverse, dans les buffers de présence du triton ponctué, les marais sont agrégés à plus de 50% dans 75% des buffers possédant des marais.

On observe également que la classe « forêt de conifères » est plus fragmentée dans les buffers dans lesquels *L. vulgaris* est présent, avec un indice médian d'agrégation de 60%, contre 76% dans les buffers de pseudo-absences de l'espèce.

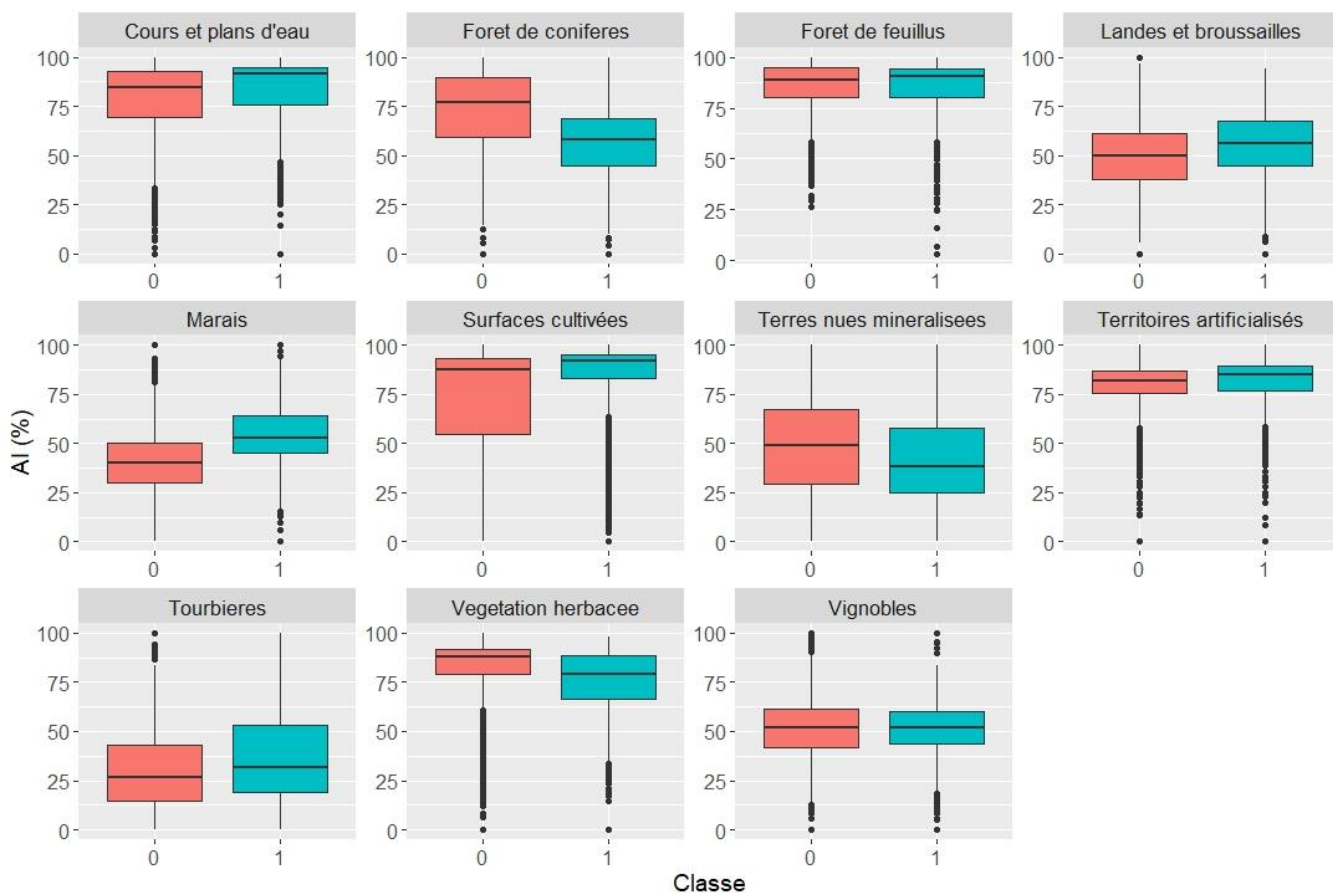


Figure 14. Indice d'agrégation des classes dans les buffers de *L. vulgaris*, selon les modalités de présence ou pseudo-absence de l'espèce.

L'indice COHESION en Figure 15 représente la connectivité entre les différents patches d'un même type d'habitat. Dans un milieu fragmenté, cet indice permet de savoir dans quelle mesure les patches d'habitats sont isolés, donc distants les uns par rapport aux autres. On observe que les forêts de conifères, qui sont plus fragmentées dans les domaines vitaux de *L. vulgaris*, sont aussi moins connectées entre elles dans les buffers de l'espèce par rapport aux buffers de pseudo-absence étudiés en comparaison. De même, la connectivité entre des patches d'habitats aquatiques (cours d'eau, plan d'eau ou marais) est plus forte dans les buffers de présence du triton ponctué que dans les milieux où

on suppose l'espèce absente. Les tourbières font exception puisqu'elles ne montrent aucun effet de structure (agrégation ou connectivité) sur l'indice de présence ou absence du triton ponctué.

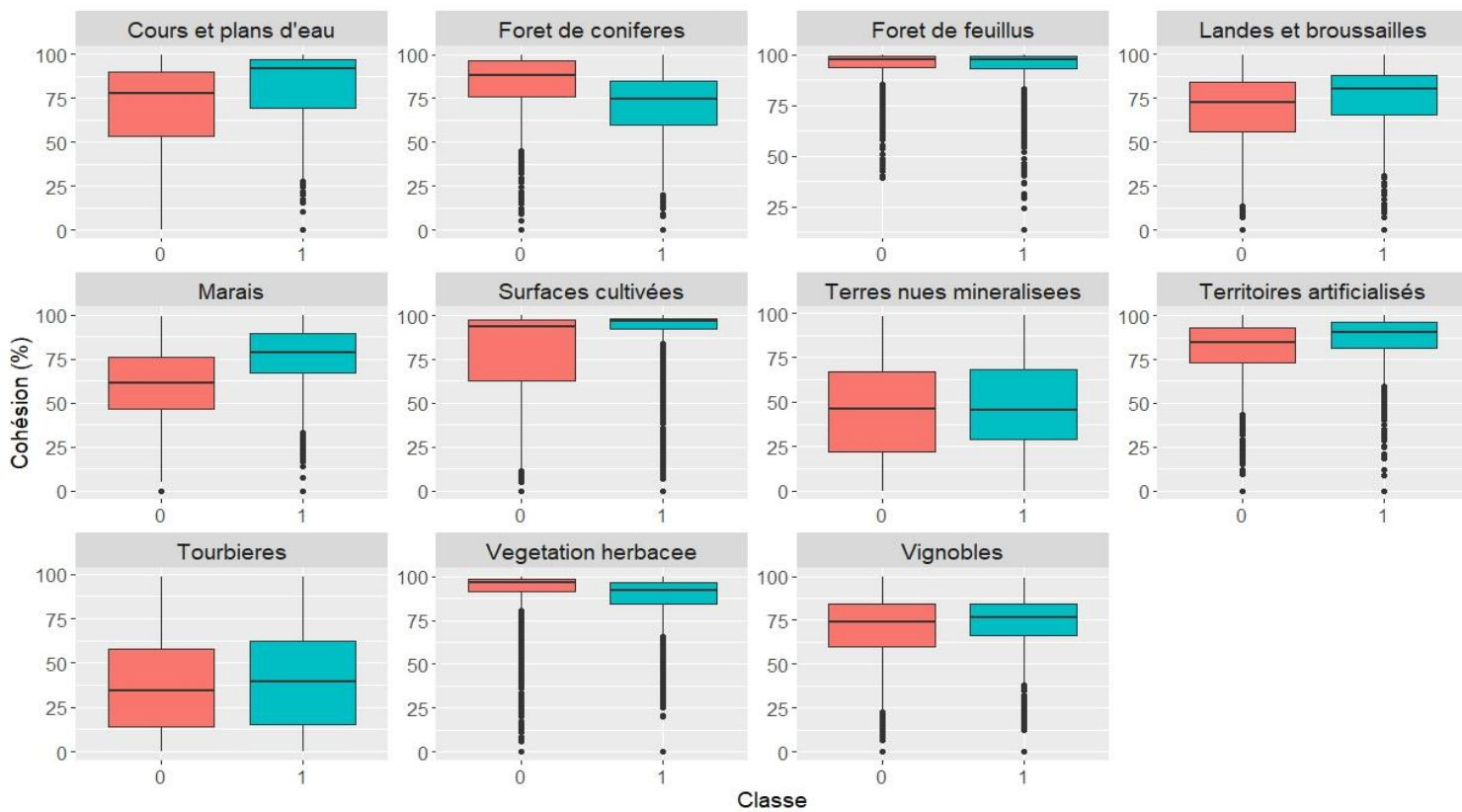


Figure 15. Connectivité des classes dans les buffers de *L. vulgaris*, selon les modalités de présence ou pseudo-absence de l'espèce.

Enfin, comme pour les deux indices AI et COHESION, le Landscape Shape Index (LSI) ne montre pas de différence flagrante entre les paysages où *L. vulgaris* est présent et ceux où il ne l'est pas pour la plupart des classes paysagères (Figure 16). La variable montrant le plus d'écart entre les médianes selon l'indice de présence de l'espèce est la variable « marais » qui apparaît plus compactée dans les milieux où *L. vulgaris* est absent (LSI = 10%) que dans ceux où il est présent (LSI = 15%).

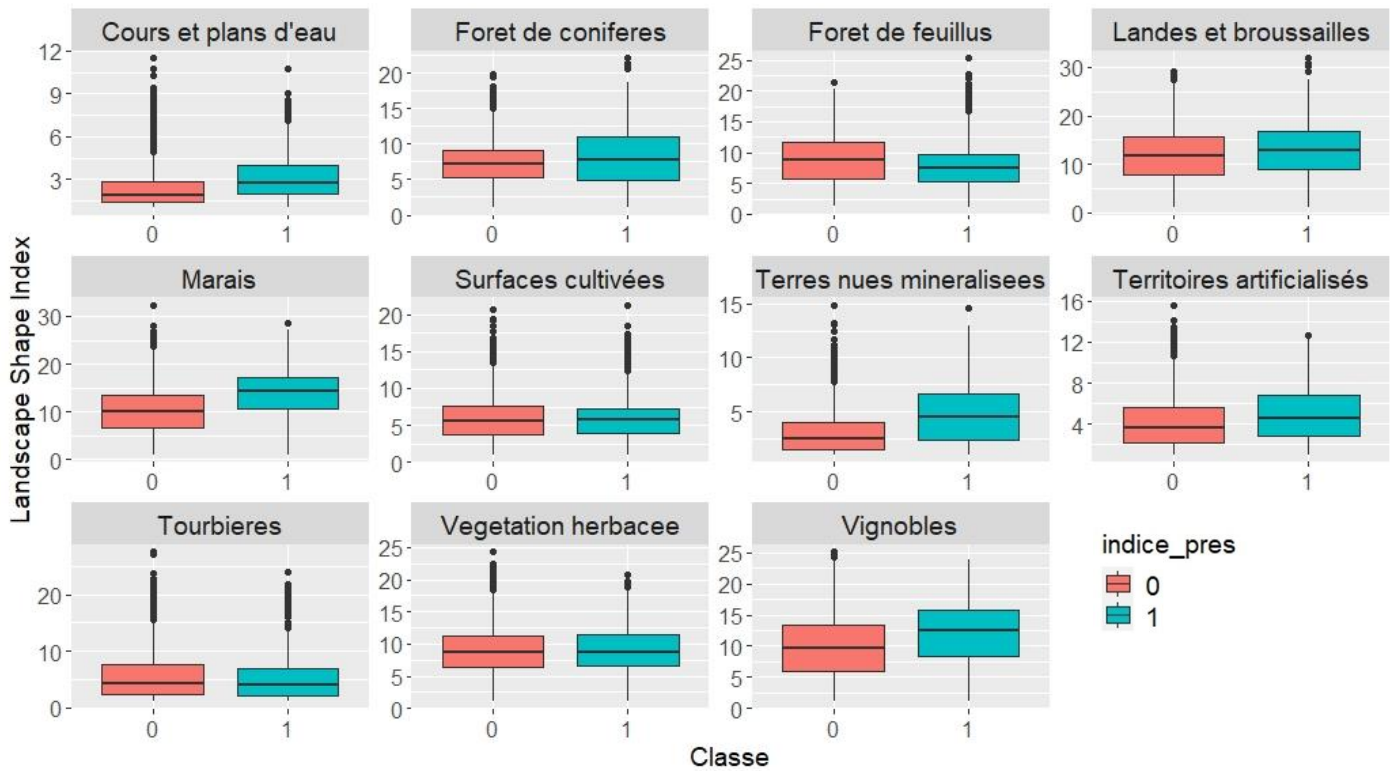
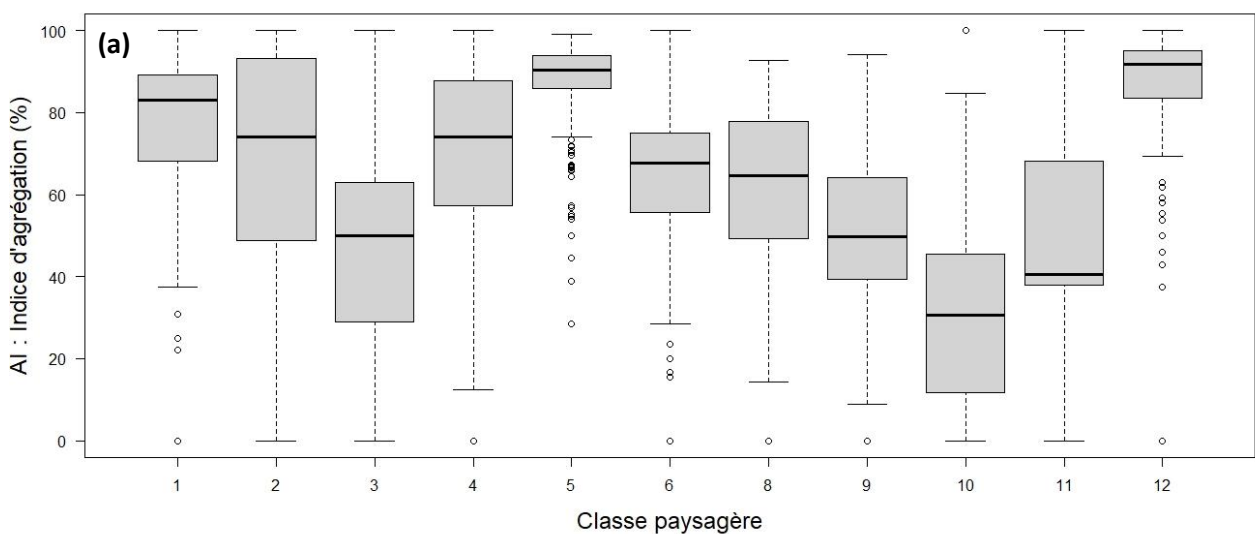
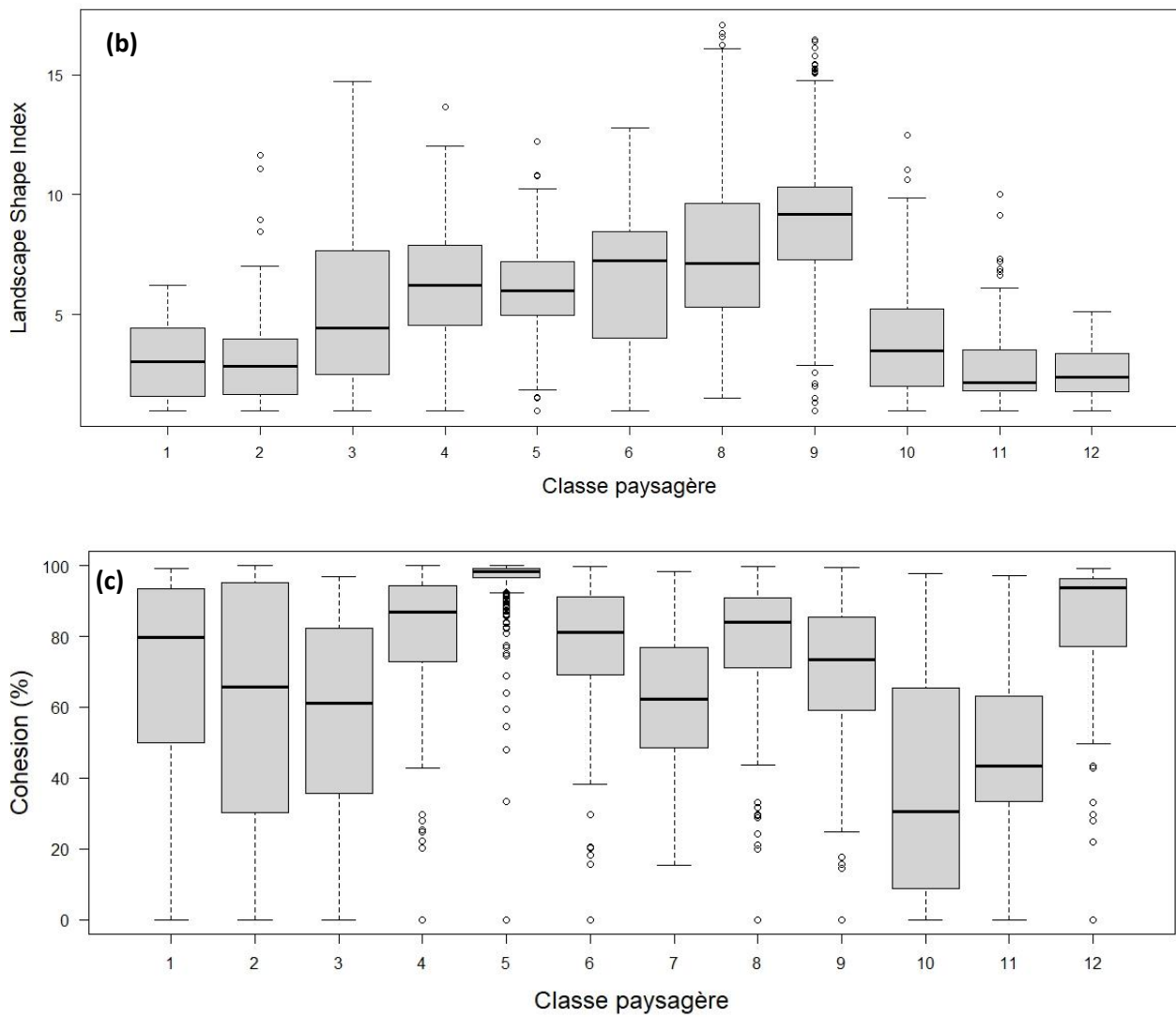


Figure 16. Indice de compaction des classes dans les buffers de *L. vulgaris*, selon les modalités de présence ou pseudo-absence de l'espèce.

c. Structure des paysages associés à une présence de *L. agilis*

Dans les buffers de *Lacerta agilis* comme dans ceux de *Lissotriton vulgaris*, les métriques paysagères calculées montrent tout d'abord une variabilité très forte dans la structure des 283 buffers de présence de l'espèce (Figure 17).





Légende

- | | |
|--------------------------------|-------------------------------|
| 1 : Territoires artificialisés | 8 : Landes et broussailles |
| 2 : Surfaces cultivées | 9 : Marais |
| 3 : Vignobles | 10 : Tourbières |
| 4 : Forêt de conifères | 11 : Terres nues minéralisées |
| 5 : Forêt de feuillus | 12 : Cours et plans d'eau |
| 6 : Végétation herbacée | |

Figure 17. Indices d'agrégation (a), de compaction (b) et connectivité (c) des classes dans les buffers de présence de *L. agilis*.

Dans les buffers de présence de *L. agilis*, les classes paysagères les plus agrégées, et pour lesquelles on observe le moins de variabilité, sont les feuillus et les cours d'eau / plans d'eau (Figure 17a), comme ce qui était observé dans les buffers de *L. vulgaris* (Figure 14). Les patches de feuillus

sont particulièrement bien connectés entre eux avec un taux de cohésion de cette classe paysagère qui approche 100% dans presque tous les buffers, au vu de l'espace inter-quartiles extrêmement resserré autour de la médiane (*Figure 17c*). Par comparaison avec les métriques calculées pour *L. vulgaris*, la classe « Landes et broussailles » présente une structure plus compacte dans les buffers de présence de *L. agilis* que dans ceux de *L. vulgaris*, avec des indices LSI médians (longueur de bordures observée / longueur minimale théorique) de 7 et 12,5 dans leurs buffers de présence respectifs (*Figure 17b, Figure 16*), sachant que les landes et broussailles représentent presque 12% du paysage observé dans les buffers des deux espèces (*Figure 13*). Entre les milieux de présence des deux espèces, on n'observe en revanche pas de différence dans les indices d'agrégation et de connectivité des landes et broussailles.

Discussion

1. Mise en perspective des résultats

Les analyses menées sur les compositions et structures des paysages associés à nos deux espèces permettent de faire plusieurs conclusions en soulevant certains questionnements quant à leurs préférences paysagères.

Tout d'abord, les modèles GLM réalisés révèlent les contributions dans différentes mesures de nombreuses variables paysagères pour prédire la présence ou l'absence du triton ponctué dans un milieu. Cette première observation met en évidence l'importance d'une hétérogénéité d'habitats dans le domaine vital de *Lissotriton vulgaris*, importance qui était déjà suggérée par le mode de vie connu de cette espèce entre milieux terrestres et aquatiques (Quesnelle et al. 2015). L'analyse des correspondances multiples (ACM) comme les modèles GLM montrent un effet répulsif fort des forêts de conifères pour le triton ponctué. Ce résultat apparaît d'abord surprenant et contraire à celui auquel on aurait pu s'attendre, puisque plusieurs études ont mis en évidence l'importance d'habitats forestiers pour différents amphibiens (Gibbons et Buhlmann 2001b; Quesnelle et al. 2015), sans cependant préciser les types de forêts ou sans s'intéresser au triton ponctué spécifiquement. Comme l'importance des microhabitats pour les amphibiens et les reptiles a été vue en introduction, une première hypothèse pour expliquer ce résultat consiste à imaginer que les forêts de conifères offrent moins de possibilités de refuges thermiques ou de refuges contre les prédateurs que des forêts de feuillus ou des forêts mixtes pour les petites espèces de l'herpétofaune comme le triton ponctué. Une étude de 1992 conduite à New York donne une autre piste d'explication de ce résultat. Wyman et Jancola (1992) ont étudié les liens entre la quantité d'humus dans le sol d'un milieu terrestre, son degré d'acidification et les structures de communautés d'amphibiens. Grâce à leurs feuilles qui tombent massivement et se dégradent au sol, une forêt de feuillus sous climat tempéré amène dans le sol une quantité d'humus, donc de matière organique en décomposition, que l'on retrouve très peu dans les sols des forêts de conifères. Or le pH de l'humus du sol, bien qu'acide, reste plus élevé que le pH des sols de forêts de conifères, peu profonds et très minéralisés. Les auteurs montrent que la densité et la richesse spécifique d'amphibiens en milieu terrestre diminuent avec le niveau de pH du sol dans un habitat forestier. Ainsi, ils observent de plus grandes densités et richesses spécifiques d'amphibiens dans des forêts de hêtres que dans des forêts de conifères. On peut donc supposer que le triton ponctué est sensible à l'acidité prononcée des sols dans les forêts de conifères, et que ce type de forêt dans son domaine vital est défavorable pour sa présence dans le paysage. Cependant, on observe tout de même des conifères dans 11% des buffers où *L. vulgaris* est présent selon les données cartographiques S2GLC 2017. Avec les données CLC, moins précises, on trouve entre 2000 et 2018

des conifères dans 5,7 à 6,2% des buffers de présence de l'espèce. Quand des conifères sont présents dans le domaine vital de *L. vulgaris*, on observe qu'ils sont plus fragmentés que dans les paysages où l'espèce est absente, et que les patches de conifères sont aussi moins connectés entre eux. Ces observations de structure sont cohérentes avec les résultats des ACM et GLM qui montraient un effet négatif des conifères sur la présence de l'espèce. A partir de l'explication proposée précédemment, on peut supposer qu'une fragmentation des conifères crée une variabilité de pH dans le sol en offrant localement des conditions favorables au passage de *L. vulgaris*, et à son hibernation entre deux migrations saisonnières pour la reproduction. De même, bien qu'il préfère éviter ce type de milieu forestier, le triton ponctué est également plus susceptible de se trouver dans une matrice paysagère qui contient des conifères si ces patches de conifères sont peu connectés entre eux, donc relativement isolés les uns par rapport aux autres.

Nos résultats ne montrent rien de significatif en revanche pour les forêts de feuillus, que l'on trouve autant dans les buffers de présence que d'absence de *L. vulgaris*. Or, puisque la littérature scientifique montre que les milieux forestiers sont des milieux de prédilection pour bon nombre d'amphibiens (Quesnelle et al. 2015), et que nos résultats s'interprètent comme une aversion du triton ponctué pour les conifères, on pouvait s'attendre à observer un fort effet bénéfique des feuillus pour cette espèce, notamment lié aux nombreux refuges thermiques potentiels offerts par ce type de milieu (Scheffers et al. 2014). Les analyses de structure des forêts de feuillus ne montrent pas non plus de différence, en termes d'agrégation, de compaction ou de connectivité, pouvant expliquer la présence ou l'absence du triton ponctué. Ce résultat est également étonnant, puisqu'on pouvait s'attendre à trouver des forêts de feuillus significativement moins fragmentées dans les milieux où *L. vulgaris* est présent. Face à cette observation, on peut émettre la remarque que notre étude ne prend pas en compte des données d'abondance des espèces. Pour un buffer d'indice de présence « 1 », il est autant possible de se trouver avec une population de tritons ponctués dense et bien établie dans un milieu forestier peu fragmenté, qu'avec un seul couple d'individus si la fragmentation du milieu ne permet pas d'en accueillir plus. Cela explique notamment la très forte variabilité observée dans l'indice de fragmentation des feuillus, que ce soit dans les buffers d'absence ou de présence du triton ponctué.

Pour *Lacerta agilis* en revanche, l'analyse descriptive des paysages où l'espèce est présente montre qu'on y trouve des forêts de feuillus dans plus d'un quart des cas, dans respectivement 27,8% et 28% des buffers pour les deux périodes étudiées. Ces fréquences sont significativement plus importantes que dans les buffers de *Lissotriton vulgaris*, dont 20% contenaient des feuillus. En comparant ces observations, il semble que le lézard des souches soit plus sensible à la présence de forêt de feuillus dans son domaine vital que le triton ponctué. Cette observation est cependant à nuancer. Si les feuillus sont également la première variable observée dans les buffers de *L. vulgaris*, la comparaison avec des buffers de pseudo-absence a montré qu'ils ne sont pas plus présents dans les buffers de présence que de pseudo-absence de l'espèce. Pour *L. agilis*, nous n'avons pas de comparaison possible avec des paysages dans lesquels l'espèce est supposée absente. En revanche, compte tenu de la taille des buffers de *L. agilis* (500m de rayon) et de ceux de *L. vulgaris* (866m de rayon), et du nombre de buffers de présence bien plus élevé pour *L. vulgaris* que pour *L. agilis* (respectivement 3578 et 383), il est raisonnable d'émettre l'hypothèse que la différence observée pour les quantités de forêts de feuillus entre les buffers de présence de chaque espèce n'est pas due à un simple hasard, et que les feuillus sont un type de milieu favorable à la présence de *L. agilis*. Avec les indices d'agrégation et de cohésion des classes, on observe également que la forêt de feuillus est la classe paysagère la moins fragmentée dans les domaines vitaux des individus de *L. agilis*, et présente une connectivité maximale entre ses différents patches. A nouveau, cette observation est à nuancer par le fait que les feuillus ont également un indice de connectivité maximal dans les buffers de présence de *L. vulgaris*, sans différence marquée avec les buffers où l'espèce est supposée absente.

L'interprétation des métriques paysagères dans les buffers de *L. agilis* est donc limitée par le manque de comparaison possible avec des milieux où l'espèce est absente. Toutefois, par comparaison avec la structure paysagère des buffers de présence de *L. vulgaris*, la variable « landes

et broussailles » paraît intéressante à expliquer. On sait grâce aux données de la littérature que le lézard des souches apprécie les milieux ouverts, de transition, comme les landes que l'on peut trouver par exemple en bordures de forêt (Bischoff 1984). La classe « landes et broussaille » apparaît autant agrégée et connectée dans les buffers des deux espèces. Elle est en revanche plus compacte dans les milieux associées à la présence de *L. agilis*. En sachant que le lézard des souches ne se déplace que très peu au sein de son domaine vital (Olsson 1986; Blanke et Fearnley 2015; Wieczorek et al. 2020), on comprend qu'un habitat qu'il affectionne lui est d'autant plus favorable qu'il est compacté, car une longueur élevée de bordure d'un habitat par rapport à sa surface le forcerait parcourir plus de distance pour explorer cet habitat sans en sortir.

La quasi-absence de milieux humides dans les buffers où *L. agilis* est présent confirme sa préférence pour les habitats secs (Amat et al 2003; Ceir ns 2007). Au contraire, pour *L. vulgaris*, les classes paysag res associ es   des milieux aquatiques (zones humides, cours d'eau, plans d'eau) apparaissent tr s li es   la probabilit  de pr sence de l'esp ce dans un paysage, ce qui n'est pas surprenant compte tenu de son mode de vie biphasique. Avec les indices d'agr gation et de compaction des classes paysag res pour les milieux aquatiques, en particulier pour les marais pour lesquels les r sultats sont plus flagrants, on observe que le triton ponctu  se trouve davantage dans les milieux aquatiques agr g s mais peu compacts. L'indice d'agr gation a ici assez peu de sens pour la variable « cours et plans d'eau », car ces deux entit s paysag res sont trait es ensembles par d faut par la classification S2GLC, et il est logique qu'un cours d'eau ne soit pas fragment . L'indice de compaction LSI montre en revanche que les milieux aquatiques fr quent s par *L. vulgaris* poss dent une longueur de bordure importante par rapport   leur surface. Pour visualiser cette interpr tation, la pr f rence de structure de milieux aquatiques pour *L. vulgaris* se rapproche donc du cas illustr  pr c demment par la *Figure 2.b*. Cette analyse est toutefois   nuancer puisqu'on a ici  tudi  un paysage selon des donn es cartographiques d'une r solution de 10x10m. Or, le triton ponctu  est capable de se reproduire m me dans des mares isol es et de petite taille ne d passant pas ces 10m de diam tre, d'apr s les observations faites sur le terrain dans le cadre de ce travail. Dans un buffer de pr sence de *L. vulgaris*, on peut donc ne trouver qu'un seul pixel, ou patch correspondant   un milieu aquatique, et ce dernier aura alors une agr gation et une compaction maximale (*Figure 2.a*), d'o  la forte variabilit  observ e dans les diagrammes en bo tes   moustaches. L'interpr tation de l'indice de compaction est donc valable pour les plans d'eau et les marais qui occupent une surface plus conséquente. Cela semble logique puisqu'on sait d j  que le triton ponctu  appr cie les milieux aquatiques peu profonds (Deno l et al. 2013). En effet, la profondeur augmente avec la distance au bord du plan d'eau. Pour une m me surface, un milieu aquatique avec une grande longueur de bordure sera donc g n ralement moins profond, et donc plus favorable, qu'un milieu tr s compact .

Les prairies sont le quatri me pr dicteur de la pr sence ou absence de *L. vulgaris* dans un paysage, apr s les conif res qui lui sont d favorables, et les zones humides et les cours d'eau qui lui sont essentiels. Une augmentation des surfaces en prairies r duit de fa on lin aire la probabilit  de pr sence de *L. vulgaris*. On peut supposer que les prairies repr sentent un habitat trop homog ne pour le triton ponctu , et n'offrent pas assez de microhabitats dans lesquels les individus peuvent se prot ger des temp ratures extr mes et des pr dateurs.

Enfin, deux r sultats apparaissent tr s surprenants et contre-intuitifs dans les mod les de GLM de *Lissotriton vulgaris*. Selon ces mod les, la probabilit  de pr sence de l'esp ce dans un milieu augmenterait avec les surfaces artificialis es et les terres arables, alors que l'inverse aurait  t  bien plus compr hensible. Une  tude de 2001 a notamment montr  une corr lation n gative entre la proportion de terres occup e par des champs cultiv s et l'abondance de tritons palm s (*Lissotriton helveticus*) et de tritons cr t s (*Triturus cristatus*) dans un paysage (Joly et al. 2001). Ces deux variables, terres artificialis es et terres arables, sont les deux derni res   contribuer au mod le de pr diction de *L. vulgaris* dans un paysage, elles sont donc les moins explicatives dans ce mod le. Il appara t donc raisonnable de penser que ces deux r sultats sont dus   des biais et des limites dans notre  tude, que nous allons   pr sent chercher   expliciter.

2. Biais et limites de l'étude

a. Composer avec les données disponibles

Un biais majeur dans l'étude provient des données de présence utilisées, qui proviennent de plateformes de science participative. Les données anciennes (antérieures à l'année 2005) sont peu fiables car difficilement vérifiables, ou provenant de sources inconnues. Si les informations transmises sur les plateformes comme Faune-France sont de plus en plus fiables grâce à un nombre croissants de validateurs des données (Faune-France, s. d.), des aberrations restent présentes dans les données collectées, même parmi les plus récentes. Afin de limiter ces biais, les observations des espèces renseignées en dehors de leur aire de répartition connue en France ont été supprimées avant toute analyse. Malgré cette précaution, nous n'avons pas de garantie que tous les points conservés au sein des aires de répartition des deux espèces soient des observations correctes, et non des confusions avec des espèces proches comme le triton palmé (*Lissotriton helveticus*) ou le lézard à deux raies (*Lacerta bilineata*). Parmi l'ensemble des données à disposition, beaucoup se sont également avérées inexploitable en raison de leur référencement avec des coordonnées de centroïdes de mailles ou de communes. Des points pouvaient ainsi être localisés à une grande distance du lieu d'observation réel de l'espèce, donc sortir de l'aire du buffer approprié, voire se retrouver localisés dans un autre buffer. Afin d'éviter ces erreurs, ces points à coordonnées de centroïde ont aussi été supprimés des bases de données, réduisant d'autant plus le nombre d'observations prises en compte dans notre étude.

Un autre biais lié aux données de présence des espèces est la non-continuité des observations transmises sur les plateformes naturalistes. A l'échelle de la France, les données sont des observations ponctuelles dans l'espace et dans le temps : leur fiabilité n'est généralement pas confirmée par des suivis réguliers aux points où les espèces ont été observées. Pour cette raison, le parti a été pris de segmenter l'étude par périodes afin de confronter les données des espèces avec la composition du paysage aux moments où les observations ont été faites. Toutefois, cette approche est encore limitée par les années disponibles en ligne pour les rasters CLC. Pour une étude des relations entre paysage et occurrence des espèces, une relation entre observation d'une espèce pour une année X et composition du paysage pour la même année aurait été préférable. Les seules années disponibles en ligne obligent donc à faire un postulat critiquable, à savoir que *L. vulgaris* et *L. agilis* réagissent aux changements du paysage avec un effet retard, qui serait de plus identique pour les deux espèces. On compare en effet des périodes d'observation de ces deux espèces (2005-2010 et 2010-2020) avec un même décalage pour les années du paysage (2000 ; 2006 et 2006 ; 2018).

La résolution des couches raster CLC (100x100m), utilisées pour l'analyse des effets de composition des paysages, crée des biais non négligeables qui sont sûrement ceux qui limitent le plus notre étude. Cette résolution affecte notamment la détection des cours d'eau, qui, sauf fleuves majeurs, n'atteignent que très rarement la largeur de 100m nécessaire pour figurer dans les rasters. Il en est de même pour des patches d'habitats très réduits qui pourraient constituer des microhabitats favorables aux espèces, mais qui sont « invisibles » dans les rasters. C'est le cas par exemple des chemins forestiers, autour desquels se trouvent parfois des bandes enherbées ou des landes trop étroites pour figurer dans les rasters CLC de paysage. L'étude des structures des paysages utilise la couche raster S2GLC d'une bien meilleure résolution (10x10m) mais qui est également sujette à des erreurs d'interprétation du paysage. En effet, la construction de cette couche se base sur une méthode d'interprétation de photographies satellites par un algorithme. Cette méthode est donc également susceptible d'« oublier » des microhabitats cachés par exemple sous la canopée d'une forêt, ou de mal interpréter des rayonnements transmis par une entité paysagère.

b. Classification des couches paysagères

Les couches CLC récupérées sur Copernicus étaient initialement détaillées en 44 classes. Pour cette étude, des regroupements ont été réalisés, car un nombre aussi élevé de variables aurait considérablement réduit le pouvoir explicatif des tests et des modèles réalisés. Cependant, au vu des résultats obtenus sur la contribution des variables à la présence des espèces, certains regroupements étaient probablement excessifs. La variable « Territoires artificialisés » englobe par exemple un certain nombre de catégories : des tissus urbains continus ou discontinus, des zones industrielles ou commerciales, les réseaux routiers et ferroviaires, des mines, décharges et chantiers, ainsi que des espaces verts artificialisés, inclus dans le tissu urbain. Le modèle prédictif des probabilités de présence de *L. vulgaris* montre un effet positif des surfaces urbanisées sur cette espèce, ce qui peut paraître très surprenant, voire contre-intuitif. Or, toutes les variables regroupées dans l'appellation « Territoires artificialisés » n'ont pas nécessairement le même impact sur les possibilités de présence de l'espèce. Pour améliorer la pertinence du modèle, on pourrait notamment envisager de dissocier les tissus urbains continus des tissus discontinus et des espaces verts artificialisés. Il en est de même pour la variable « Terres arables », englobant différents types d'occupation du sol, et qui ne dissocie par exemple pas les effets potentiellement opposés des cultures et des jachères sur nos deux espèces.

c. Contraintes temporelles

Une limite importante à cette étude est inhérente au temps imparti pour sa réalisation. Durant les premiers mois du projet de stage, l'étude était centrée sur les données des espèces dans le seul département de l'Indre-et-Loire. Pour le triton ponctué, le suivi régulier des mares par la SHT permettait d'étudier des données de présence, d'absence mais aussi de disparition, où l'on considérait l'espèce disparue dans les mares où elle n'avait plus été recontactée depuis 10 ans. Pour expliquer ces possibles disparitions, une étude par les taux de changements des variables paysagères dans chaque buffer a été initiée, grâce aux registres parcellaires graphiques (RPG) des années 2006, 2010, 2013 et 2015. L'objectif était alors de comprendre quelles variables du paysage étaient associées à la présence ou l'absence de l'espèce, et comment les changements observés dans la composition et la structure du paysage pouvait être explicatifs de telles disparitions. Cette approche a cependant été abandonnée à l'issue des prospections menées sur le terrain. Contre toute attente, le triton ponctué a été retrouvé dans deux mares dans lesquelles il n'avait plus été vu depuis 2011. Cette découverte a remis en question notre critère de définition d'une disparition de population. De plus, les autres données de disparition supposée de *L. vulgaris* se sont alors retrouvées trop peu nombreuses pour mener des analyses statistiquement fiables à l'échelle du département. Pour cette raison, le projet s'est orienté vers une échelle plus large, celle de la répartition française des espèces, malgré les biais vus précédemment.

Le travail de terrain ainsi que l'analyse des données de *L. vulgaris* et du paysage en Indre-et-Loire n'auront finalement pas été valorisés à la hauteur du temps qui leur a été consacré. De plus, le projet d'étudier les deux espèces, *L. vulgaris* et *L. agilis*, sur à la fois des aspects de composition et de structure des paysages, s'est avéré ambitieux dans la limite du temps restant après la redéfinition du sujet d'étude. Le volet sur le lézard des souches a ainsi été réalisé sur une période très minime comparée à celle passée sur le triton ponctué. Avec le recul, il aurait sûrement été plus judicieux de concentrer les efforts seulement sur cette dernière espèce, afin de pousser plus loin les analyses statistiques réalisées, et explorer d'autres méthodes d'analyses qui auraient pu fournir des résultats plus significatifs que ceux obtenus.

3. Pistes à approfondir et préconisations

Pour cette étude, le choix a été fait d'étudier l'ensemble des données de présence des espèces avec le paysage observé sur la période correspondante. Au vu des résultats obtenus, il serait judicieux de tester la même démarche d'analyses pour les seules observations récentes des deux espèces, avec la couche paysagère S2GLC 2017 d'une résolution de 10x10m. Les résultats seraient à nouveau discutables, en raison de la classification du paysage plus grossière pour la couche S2GLC que pour les couches CLC (respectivement 13 et 17 classes paysagères, dont une classe « nuages » dont on ne tient pas compte dans la couche S2GLC). Toutefois, une meilleure résolution que les couches CLC permettrait de mieux détecter la diversité des patches d'habitats présents dans un milieu donné.

Comme pour *Lissotriton vulgaris*, il serait également intéressant de pousser la réflexion vers un moyen de générer des pseudo-absences de *Lacerta agilis* au sein de son aire de répartition. Ceci permettrait d'aller plus loin dans les analyses qui sont à ce stade limitées à un aspect descriptif du paysage dans lequel l'espèce est rencontrée. Des modèles prédictifs de sa présence ou absence en fonction du paysage sont nécessaires afin d'établir de réelles préconisations de gestion des milieux pour la préservation de l'espèce.

Pour les modèles prédictifs de la présence de *L. vulgaris* dans un buffer, une méthode de « bootstrap » avait été envisagée afin de répéter les modèles de régression un grand nombre de fois, avec à chaque fois un échantillon aléatoire de buffers de pseudo-absences différent, mais toujours égal au nombre de buffers de présence étudiés. Selon le paysage des buffers de pseudo-absences tirés au sort (sans remise), on peut s'attendre à ce que différentes variables sortent comme les plus explicatives dans un certain nombre de GLM. A l'issue de n répétitions des GLM, avec n suffisamment grand, une analyse statistique des fréquences d'apparition des variables paysagères à chaque position du modèle validerait alors un ordre définitif des variables paysagères les plus explicatives. Cette méthode permettrait donc de confirmer ou de nuancer l'interprétation des GLM réalisés au cours de ce stage, puisqu'on a vu que l'ordre des variables différait selon la période étudiée pour le triton ponctué. En raison du temps imparti pour la réalisation de cette étude, cette méthode de bootstrap n'a pas été mise en œuvre, mais constitue une piste d'amélioration du travail réalisé jusqu'à présent. Enfin, afin de valider ou d'infirmer les conclusions tirées de cette étude, il serait pertinent de confronter le modèle prédictif final obtenu pour *L. vulgaris* avec de vraies données d'évolution des surfaces paysagères, dans des départements où les tendances évolutives des densités de populations de *L. vulgaris* sont connues.

L'interprétation des métriques paysagères calculées pour la structure des buffers des deux espèces serait également améliorable, en réalisant par exemple le test de Mood de comparaison de médianes afin de commenter davantage les résultats obtenus.

Conclusion

L'objectif de ce stage était d'identifier, dans un paysage, les éléments de composition et de structure favorables à nos deux espèces étudiées, afin de déterminer des leviers de protection et d'enrayement de leur déclin particulièrement prononcé en Indre-et-Loire, en limite de leurs aires de répartition. Premièrement, cette étude a mis en avant un attrait du lézard des souches pour les forêts de feuillus. Pour cette espèce aux capacités de dispersion très limitées, et vivant dans un domaine vital de taille minimale (Olsson 1986; Blanke et Fearnley 2015; Wieczorek et al. 2020), une structure compactée de ses habitats, notamment des landes et des broussailles, semble déterminante pour la présence de l'espèce dans un milieu donné. L'étude pour *Lissotriton vulgaris* a davantage mis en évidence des

variables paysagères qui lui sont défavorables, notamment les forêts de conifères qui semblent être fortement évitées. Les forêts de conifères en France sont essentiellement des plantations, et vice-versa, 80% des forêts françaises plantées sont des résineux, principalement du pin maritime et du douglas (IGN 2017). La sylviculture s'accroît à l'échelle mondiale avec des pratiques particulièrement intensives dans les plantations de conifères en raison d'une demande en bois de plus en plus forte (Haggerty et al. 2019). Une gestion raisonnée et durable des forêts, en limitant le couvert et les densités de plantation des conifères serait à recommander pour limiter le déclin du triton ponctué. Les milieux aquatiques : zones humides, cours d'eau, plans d'eau, marais, sont sans surprise indispensables à la persistance du triton ponctué dans un paysage, puisque cette espèce dépend directement de ces types habitats pour sa reproduction annuelle (Bell 1977). Au-delà des fortes contributions de ces deux types de milieux pour prédire la présence ou l'absence de *L. vulgaris*, les analyses multivariées réalisées montrent avant tout l'importance d'une hétérogénéité d'habitats pour cette espèce. La simplification actuelle des paysages, notamment avec l'intensification de l'agriculture et de la sylviculture (Keil et al. 2015), menace donc fortement les possibilités de persistance du triton ponctué dans son environnement. Un enjeu majeur pour la conservation des espèces, comme le triton ponctué et le lézard des souches, est de convaincre les décideurs de l'importance de protéger leurs habitats, ce qui nécessite un effort d'investissement important pour un bénéfice souvent difficile à percevoir. Les tritons ponctués et les lézards des souches n'ont pas d'utilité directe pour l'humanité comme en ont par exemple les mammifères d'élevage, dont on prélève du lait, de la viande, de la matière pour les textiles, etc. Si *Lissotriton vulgaris* ou *Lacerta agilis* disparaissait demain, notre espèce *Homo sapiens* n'en serait pas immédiatement impactée. En revanche, chaque espèce, animale, végétale, bactérienne ou mycorhizienne, fait partie d'un maillage très serré mais fragile que l'on nomme la biodiversité, auquel appartient *Homo sapiens*. Cette biodiversité est source de nombreux services, dits écosystémiques, directement bénéfiques et parfois indispensables au fonctionnement de nos sociétés (Crossman et al. 2018). A chaque espèce « non fondamentale » qui disparaît, ce maillage se délite un peu plus, en dégradant sensiblement la qualité des services écosystémiques desquels nous dépendons (Crossman et al. 2018). La pandémie qui frappe le monde depuis fin 2019, malgré des incertitudes liées à ses origines, est un rappel à l'humanité du rôle fondamental de chaque maillon de la biodiversité dans la question de santé globale : animale, végétale, environnementale et sociétale.

Bibliographie

- Amat, Fèlix, Gustavo A. Llorente, et Miguel A. Carretero. 2003. « A preliminary study on thermal ecology, activity times and microhabitat use of *Lacerta agilis* (Squamata: Lacertidae) in the Pyrenees. *Folia Zool* ».
- Andres, Claudia, Franziska Franke, Christoph Bleidorn, Detlef Bernhard, et Martin Schlegel. 2014. « Phylogenetic Analysis of the *Lacerta Agilis* Subspecies Complex ». *Systematics and Biodiversity* 12 (1): 43-54. <https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878000>.
- Arfeuillere, Nathan. 2020. « Modélisation de la niche climatique présente et future du triton ponctué, *Lissotriton vulgaris* en Europe ».
- Arntzen, Jan W., Wouter Beukema, Fritson Galis, et Ana Ivanović. 2015. « Vertebral Number Is Highly Evolvable in Salamanders and Newts (Family Salamandridae) and Variably Associated with Climatic Parameters ». *Contributions to Zoology* 84 (2): 85-113. <https://doi.org/10.1163/18759866-08402001>.
- Barger, N. N, T. A Gardner, M. Sankaran, J. Belnap, L. Broadhurst, V. Brochier, F. Isbell, et al. 2018. « Chapter 3 : Direct and indirect drivers of land degradation and restoration ». In *IPBES (2018): The IPBES assessment report on land degradation and restoration*, Montanarella, L., Scholes, R., and Brainich, A., 137-218. Bonn, Germany.
- Bell, Graham. 1977. « The Life of the Smooth Newt (*Triturus Vulgaris*) after Metamorphosis ». *Ecological Monographs* 47 (3): 279-99. <https://doi.org/10.2307/1942518>.
- Bird, David Richard. 2006. « Action Plan for the Conservation of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*) in Northwest Europe ».
- Bischoff, Wolfgang. 1984. « *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 Zauneidechse ». *Böhme W. (ed.). Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas* 2: 23-68.
- . 1988. « Zur Verbreitung und Systematik des Zauneidechse, *Lacerta agilis*, Linnaeus, 1758. » *Mertensiella*.
- Blanke, Ina, et Helen Fearnley. 2015. *The Sand Lizard, between light and shadow*.
- Blaustein, Andrew, Barbara Han, Rick Relyea, Pieter Johnson, Julia Buck, Stephanie Gervasi, et Lee Kats. 2011. « The complexity of amphibian population declines: Understanding the role of cofactors in driving amphibian losses ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223 (mars): 108-19. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05909.x>.
- Bonte, Dries, Hans Van Dyck, James M. Bullock, Aurélie Coulon, Maria Delgado, Melanie Gibbs, Valerie Lehouck, et al. 2012. « Costs of Dispersal ». *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87 (2): 290-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>.
- Cayuela, Hugo, Andrés Valenzuela-Sánchez, Loïc Teulier, Íñigo Martínez-Solano, Jean-Paul Léna, Juha Merilä, Erin Muths, et al. 2020. « Determinants and Consequences of Dispersal in Vertebrates with Complex Life Cycles: A Review of Pond-Breeding Amphibians ». *The Quarterly Review of Biology* 95 (1): 1-36. <https://doi.org/10.1086/707862>.

- Ceirâns, Andris. 2007. « Microhabitat characteristics for reptiles *Lacerta agilis*, *Zootoca vivipara*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix* and *Vipera berus* in Latvia ». *Russian Journal of Herpetology* 14 (3): 172-76.
- Cox, Neil A., Helen J. Temple, IUCN Red List Programme, IUCN Regional Office for Europe, IUCN Species Survival Commission, IUCN--The World Conservation Union, European Commission, et Office for Official Publications of the European Communities, éd. 2009. *European Red List of Reptiles*. [Gland, Switzerland] : Luxembourg: IUCN ; Office for Official Publications of the European Communities.
- Crossman, Neville, Onil Banerjee, Luke Brander, Peter Verburg, et Jennifer Hauck. 2018. « Global Socio-Economic Impacts of Future Changes in Biodiversity and Ecosystem Services: State of Play and Approaches for New Modelling », 107.
- Denoël, Mathieu. 2012. « Newt Decline in Western Europe: Highlights from Relative Distribution Changes within Guilds ». *Biodiversity and Conservation* 21 (11): 2887-98. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0343-x>.
- Denoël, Mathieu, Amélie Perez, Yves Cornet, et Gentile Francesco Ficetola. 2013. « Similar Local and Landscape Processes Affect Both a Common and a Rare Newt Species ». *PLOS ONE* 8 (5): e62727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062727>.
- Desjardins, Julie. 2005. « L'analyse de régression logistique ». *Tutorials in Quantitative Methods for Psychology* 1 (1): 35-41. <https://doi.org/10.20982/tqmp.01.1.p035>.
- Duguet, Rémi, et Frédéric Melki. 2003. *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. BIOTOPE.
- Dunning, John B., Brent J. Danielson, et H. Ronald Pulliam. 1992. « Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes ». *Oikos* 65 (1): 169-75. <https://doi.org/10.2307/3544901>.
- Gibbons, J., et Kurt Buhlmann. 2001a. « Amphibians and Reptiles ». In , 372-90.
- . 2001b. « Amphibians and Reptiles ». In , 372-90.
- Griffiths, R. A. 1984. « Seasonal Behaviour and Intrahabitat Movements in an Urban Population of Smooth Newts, *Triturus Vulgaris* (Amphibia: Salamandridae) ». *Journal of Zoology* 203 (2): 241-51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02330.x>.
- Haggerty, Christopher J. E., Thomas L. Crisman, et Jason R. Rohr. 2019. « Direct and Indirect Effects of Pine Silviculture on the Larval Occupancy and Breeding of Declining Amphibian Species ». *Journal of Applied Ecology* 56 (12): 2652-62. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13493>.
- Heltai, Botond, Péter Sály, Dániel Kovács, et István Kiss. 2015. « Niche Segregation of Sand Lizard (*Lacerta Agilis*) and Green Lizard (*Lacerta Viridis*) in an Urban Semi-Natural Habitat ». *Amphibia-Reptilia* 36 (4): 389-99. <https://doi.org/10.1163/15685381-00003018>.
- Hesselbarth, Maximilian H. K., Marco Sciaini, Kimberly A. With, Kerstin Wiegand, et Jakub Nowosad. 2019. « Landscapemetrics: An Open-Source R Tool to Calculate Landscape Metrics ». *Ecography* 42 (10): 1648-57. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>.

- Hijmans, Robert J., Jacob van Etten, Michael Sumner, Joe Cheng, Dan Baston, Andrew Bevan, Roger Bivand, et al. 2021. *raster: Geographic Data Analysis and Modeling* (version 3.4-13). <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- House, Susan M., et Ian F. Spellerberg. 1983. « Ecology and Conservation of the Sand Lizard (*Lacerta agilis* L.) Habitat in Southern England ». *Journal of Applied Ecology* 20 (2): 417-37. <https://doi.org/10.2307/2403517>.
- Hundertmark, Kris. 1998. « Home Range, Dispersal and Migration ». In *Ecology and management of the North American moose, Second Edition*, AW Franzmann & CC Schwartz, eds., 303-35. <https://doi.org/10.13140/2.1.4757.9843>.
- Iannella, Mattia, Francesco Cerasoli, et Maurizio Biondi. 2017. « Unraveling Climate Influences on the Distribution of the Parapatric Newts *Lissotriton Vulgaris Meridionalis* and *L. Italicus* ». *Frontiers in Zoology* 14 (1): 55. <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0239-4>.
- IGN. 2017. « La forêt plantée en France : état des lieux ». *La feuille de l'inventaire forestier*.
- Joly, Pierre, Claude Miaud, Anthony Lehmann, et Odile Grolet. 2001. « Habitat Matrix Effects on Pond Occupancy in Newts ». *Conservation Biology* 15 (1): 239-48. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99200.x>.
- Keil, Petr, David Storch, et Walter Jetz. 2015. « On the Decline of Biodiversity Due to Area Loss ». *Nature Communications* 6 (1): 8837. <https://doi.org/10.1038/ncomms9837>.
- Kim, Ke Chung, et Loren B. Byrne. 2006. « Biodiversity Loss and the Taxonomic Bottleneck: Emerging Biodiversity Science ». *Ecological Research* 21 (6): 794. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0035-7>.
- Kovar, Roman, Marek Brabec, Radomir Bocek, et Radovan Vita. 2009. « Spring Migration Distances of Some Central European Amphibian Species ». *Amphibia-Reptilia* 30 (3): 367-78. <https://doi.org/10.1163/156853809788795236>.
- Kozak, Kenneth H., et John J. Wiens. 2012. « Phylogeny, Ecology, and the Origins of Climate-Richness Relationships ». *Ecology* 93 (sp8): S167-81. <https://doi.org/10.1890/11-0542.1>.
- Lê, Sébastien, Julie Josse, et François Husson. 2008. « FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis ». *Journal of Statistical Software* 25 (1): 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Legros, Benoît, Renaud Puissavre, et Jean-Christophe de Massary. 2015. « Fiches d'information sur les espèces aquatiques protégées : Triton ponctué, *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758). Service du patrimoine naturel du MNHN & Onema. », 4.
- Liu, Canran, Pam M. Berry, Terence P. Dawson, et Richard G. Pearson. 2005. « Selecting Thresholds of Occurrence in the Prediction of Species Distributions ». *Ecography* 28 (3): 385-93. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>.
- Ljungström, Gabriella, Erik Wapstra, et Mats Olsson. 2015. « Sand Lizard (*Lacerta Agilis*) Phenology in a Warming World ». *BMC Evolutionary Biology* 15 (1): 206. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0476-0>.
- Lukanov, Simeon, Nikolay Tzankov, et Daniela Simeonovska-Nikolova. 2015. « A comparative study of the mating call of *Pelophylax ridibundus* and *Pelophylax kurtmuelleri* (Anura:

- Ranidae) from syntopic and allotopic populations ». *Journal of Natural History* 49 (5-8): 257-72. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.791942>.
- Marchadour, B, D Angot, R Batard, E Beslot, M Bonhomme, P Evrard, G Guiller, et al. 2021. « Liste rouge des amphibiens et reptiles continentaux des Pays de la Loire et responsabilité régionale ». *Coordination régionale LPO Pays de la Loire, Angers*, 20.
- Metzger, Jean Paul, Alexandre Camargo Martensen, Marianna Dixo, Luis Carlos Bernacci, Milton Cezar Ribeiro, Ana Maria Godoy Teixeira, et Renata Pardini. 2009. « Time-Lag in Biological Responses to Landscape Changes in a Highly Dynamic Atlantic Forest Region ». *Biological Conservation*, Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest, 142 (6): 1166-77. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.033>.
- Muscarella, Robert, Peter J. Galante, Mariano Soley-Guardia, Robert A. Boria, Jamie M. Kass, María Uriarte, et Robert P. Anderson. 2014. « ENMeval: An R Package for Conducting Spatially Independent Evaluations and Estimating Optimal Model Complexity for Maxent Ecological Niche Models ». *Methods in Ecology and Evolution* 5 (11): 1198-1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>.
- Naimi, Babak, Nicholas A. S. Hamm, Thomas A. Groen, Andrew K. Skidmore, et Albertus G. Toxopeus. 2014. « Where Is Positional Uncertainty a Problem for Species Distribution Modelling? » *Ecography* 37 (2): 191-203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>.
- Nowakowski, A. Justin, Luke Frishkoff, Mickey Agha, Brian Todd, et Brett Scheffers. 2018. « Changing Thermal Landscapes: Merging Climate Science and Landscape Ecology through Thermal Biology ». *Current Landscape Ecology Reports* 3 (décembre). <https://doi.org/10.1007/s40823-018-0034-8>.
- Nowakowski, A. Justin, James I. Watling, Michelle E. Thompson, George A. Bruschi, Alessandro Catenazzi, Steven M. Whitfield, David J. Kurz, et al. 2018. « Thermal Biology Mediates Responses of Amphibians and Reptiles to Habitat Modification ». *Ecology Letters* 21 (3): 345-55. <https://doi.org/10.1111/ele.12901>.
- Olivera-Tlahuel, Claudia, Hibrain Pérez-Mendoza, J Zúñiga-Vega, Laura Rubio-Rocha, Brian Bock, R. Rojas-González, Gaston Zamora, et al. 2017. « Effect of toe-clipping on the survival of several lizard species *Herpetological Journal* ». *Journal of Herpetology* 27 (juillet): 266-75.
- Olsson, Mats. 1986. « Spatial distribution and home range size in the Swedish sand lizard (*Lacerta agilis*) during the mating season ». In *Studies in Herpetology*, 597-600. Roček Z., Ed., Praha.
- Olsson, Mats, Annica Gullberg, et Håkan Tegelström. 1997. « Determinants of Breeding Dispersal in the Sand Lizard, *Lacerta Agilis*, (Reptilia, Squamata) ». *Biological Journal of the Linnean Society* 60 (2): 243-56. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01494.x>.
- Pandey, Shanta, et Charlotte Lyn Bright. 2008. « What Are Degrees of Freedom? » *Social Work Research* 32 (2): 119-28. <https://www.jstor.org/stable/42659677>.
- Peter, Anna-Katherina Holenweg. 2001. « Dispersal Rates and Distances in Adult Water Frogs, *Rana lessonae*, *R. ridibunda*, and Their Hybridogenetic Associate *R. esculenta* ». *Herpetologica* 57 (4): 449-60. <https://www.jstor.org/stable/3893052>.

- Phillips, Steven J., Miroslav Dudik, et Robert E. Schapire. 2021. « Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1) ». https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/.
- Piha, Henna, Miska Luoto, et Juha Merilä. 2007. « Amphibian Occurrence Is Influenced by Current and Historic Landscape Characteristics ». *Ecological Applications* 17 (8): 2298-2309. <https://doi.org/10.1890/06-1509.1>.
- Pringle, Robert M., Jonathan K. Webb, et Richard Shine. 2003. « Canopy Structure, Microclimate, and Habitat Selection by a Nocturnal Snake, *Hoplocephalus Bungaroides* ». *Ecology* 84 (10): 2668-79. <https://doi.org/10.1890/02-0482>.
- Quesnelle, Pauline, Kathryn Lindsay, et Lenore Fahrig. 2015. « Relative effects of landscape-scale wetland amount and landscape matrix quality on wetland vertebrates: a meta-analysis ». 2015. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/14-0362.1>.
- Rannap, Riinu, Asko Lõhmus, et M. Linnamägi. 2012. « Geographic variation in habitat requirements of two coexisting newt species in Europe ». *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 58 (janvier): 69-86.
- Scheffers, Brett R., David P. Edwards, Arvin Diesmos, Stephen E. Williams, et Theodore A. Evans. 2014. « Microhabitats Reduce Animal's Exposure to Climate Extremes ». *Global Change Biology* 20 (2): 495-503. <https://doi.org/10.1111/gcb.12439>.
- Skei, Jon, Thor Ringsby, Lars Rønning, et Dag Dolmen. 2006. « Habitat Use during the Aquatic Phase of the Newts *Triturus Vulgaris* (L.) and *T. Cristatus* (Laurenti) in Central Norway: Proposition for a Conservation and Monitoring Area ». *Amphibia-Reptilia* 27 (3): 309-24. <https://doi.org/10.1163/156853806778189972>.
- Skorinov, Dmitriy, et Spartak Litvinchuk. 2016. « Tracing Glacial Refugia of the Smooth Newt (*Lissotriton Vulgaris*) Based on Species Distribution Modelling ». *Biological Communications*, n° 3 (septembre): 136-143-136-43. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.323>.
- Swets, J. A. 1988. « Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems ». *Science* 240 (4857): 1285-93. <https://doi.org/10.1126/science.3287615>.
- Temple, Helen J., Neil A. Cox, IUCN Red List Programme, IUCN Regional Office for Europe, IUCN Species Survival Commission, IUCN--The World Conservation Union, European Commission, et Office for Official Publications of the European Communities, éd. 2009. *European Red List of Amphibians*. [Gland, Switzerland] : IUCN ; Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- Trimble, Morgan, et Rudi van Aarde. 2012. « Geographical and taxonomic biases in research on biodiversity in human-modified landscapes ». *Ecosphere* 3 (décembre): art119. <https://doi.org/10.1890/ES12-00299.1>.
- Wei, Taiyun, et Viliam Simko. 2021. « corrplot: Visualization of a Correlation Matrix ». <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- Wieczorek, Magdalena, Robert Rektor, Bartłomiej Najbar, et Federico Morelli. 2020. « Tick Parasitism Is Associated with Home Range Area in the Sand Lizard, *Lacerta Agilis* ». *Amphibia-Reptilia* 41 (4): 479-88. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10018>.

Zeisset, I., et T. J. C. Beebee. 2008. « Amphibian Phylogeography: A Model for Understanding Historical Aspects of Species Distributions ». *Heredity* 101 (2): 109-19. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.30>.

Sitographie

« Chelsa Climate | Bioclim ». 2016. Chelsa Climate. 7 octobre 2016. <https://chelsa-climate.org/bioclim/>.

« CORINE Land Cover — Copernicus Land Monitoring Service ». s. d. Land Section. Consulté le 12 août 2021. <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover>.

« Faune-France : les points marquants de 2020 ». s. d. Consulté le 12 août 2021. https://www.faune-france.org/index.php?m_id=1164&a=2000#FN2000.

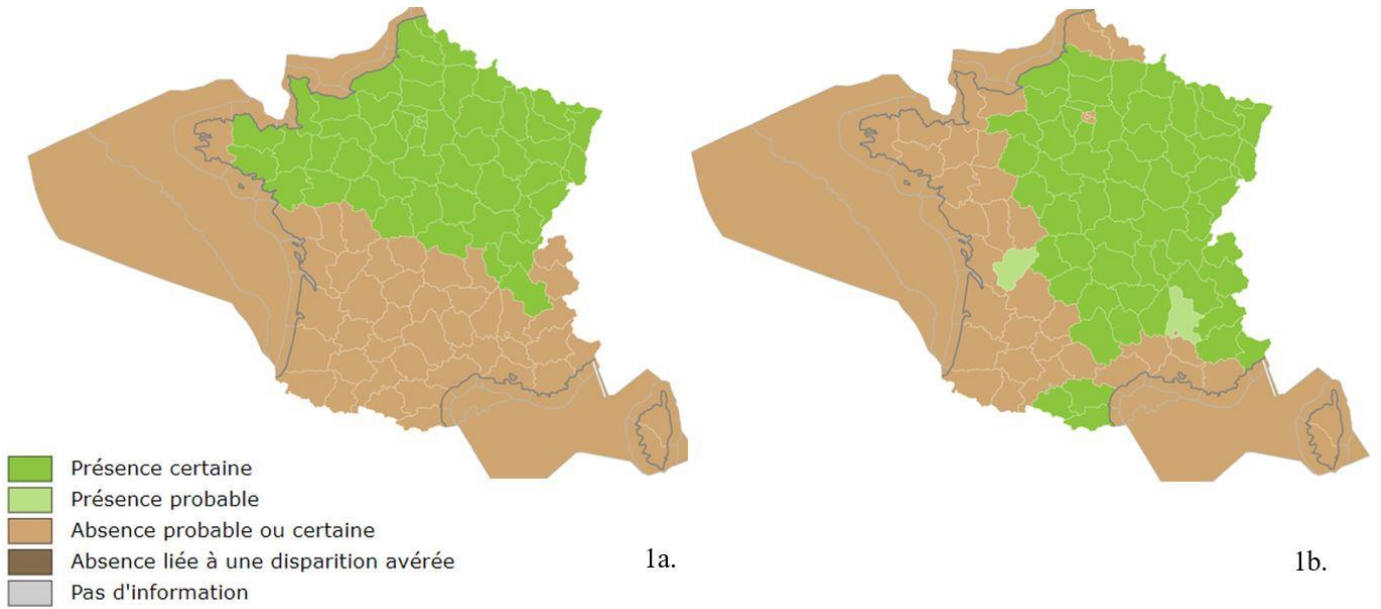
« Gérer les forêts ». 2021. Office national des forêts. 12 avril 2021. <https://www.onf.fr/onf/lonf-agit/+/15::gerer-les-forets.html>.

« INPN - Le SINP, Système d'information de l'inventaire du patrimoine naturel - Présentation générale ». s. d. Consulté le 12 août 2021. <https://inpn.mnhn.fr/informations/sinp/presentation>.

« TÉLÉCHARGEMENT | Géoservices ». s. d. Consulté le 12 août 2021. https://geoservices.ign.fr/telechargement?fbclid=IwAR2YdQhU79_xoqa7mlQKI5Hu-7kRDMM20wU-7QRQrqgHfYB4QrrmISF17ac.

Annexes

ANNEXE 1. Aires de répartition de *Lissotriton vulgaris* (1a) et *Lacerta agilis* (1b) en France.
Source : MNHN.



ANNEXE 2. Variables bioclimatiques CHELSA. *Source :« Chelsa Climate / Bioclim » 2016.*

Nom	Signification
BIO1	Annual mean temperature
BIO2	Mean diurnal range
BIO3	Isothermality
BIO4	Temperature seasonality
BIO5	Max temperature of warmest month
BIO6	Mean temperature of coldest month
BIO7	Temperature annual range
BIO8	Mean temperature of wettest quarter
BIO9	Mean temperature of driest quarter
BIO10	Mean temperature of warmest quarter
BIO11	Mean temperature of coldest quarter
BIO12	Annual precipitation
BIO13	Precipitation of wettest month
BIO14	Precipitation of driest month
BIO15	Precipitation seasonality
BIO16	Precipitation of wettest quarter
BIO17	Precipitation of driest quarter
BIO18	Precipitation of warmest quarter
BIO19	Precipitation of coldest quarter

ANNEXE 3. Descriptif des catégories du paysage faites sur les données de CORINE Land Cover.

Catégories	Descriptif des catégories
Territoires artificialisés	Zones urbanisées (tissu urbain continu ou discontinu) ; zones industrielles ou commerciales ; réseaux de communication ; mines, décharges et chantiers ; espaces verts artificialisés non agricoles
Forêt de feuillus	Formation végétale principalement constituée par des arbres, dominée par des espèces forestières feuillues
Forêt de conifères	Formation végétale principalement constituée par des arbres, dominée par des espèces forestières de conifères
Forêt mélangée	Formation végétale principalement constituée par des arbres, où ni les feuillus ni les conifères ne dominent
Forêt et végétation arbustive en mutation	Végétation arbustive ou herbacée avec arbres épars
Pelouses et pâturages naturels	Herbages de faible productivité
Prairies	Surfaces enherbées denses de composition floristique, principalement pâturées
Landes et broussailles	Formations végétales basses et fermées, principalement composées de buissons, d'arbustes et de plantes herbacées
Terres arables	Céréales ; légumineuses de plein champ, cultures fourragères, plantes sarclées, jachères ; rizières
Vignobles	Surfaces plantées de vignes
Vergers, petits fruits, oliveraies	Arbres et arbustes fruitiers, oliviers
Zones agricoles hétérogènes	Cultures annuelles associées aux cultures permanentes ; systèmes culturaux et parcellaires complexes ; surfaces essentiellement agricoles interrompues par des espaces naturels importants : territoires agroforestiers
Espaces ouverts peu ou non végétalisés	Plages, dunes et sables ; roches nues ; zones incendiées ; glaciers et neiges éternelles
Zones humides	Marais intérieurs ; tourbières ; marais maritimes ; marais salants ; zones intertidales
Cours d'eau	Cours d'eau naturels ou artificiels, largeur minimale : 100m
Plan d'eau	Etendues d'eau naturelles ou artificielles, surface minimale : 25 ha
Eaux maritimes	Lagunes littorales ; estuaires

ANNEXE 4. Extrait des bases de données du paysage, ici pour les années 2000 et 2006, dans les buffers de pseudo-absence et de présence de *L. vulgaris* entre 2005 et 2010, à chaque étape de leur transformation.

- a) Version initiale détaillée de la base de données (aire de chaque patch des différentes classes, dans chaque buffer, et par année)

annee	id_buffer	indice_presence	date	classe	code	aire
2000	1	1	2005	Foret de feuillus	5	139266.526948339
2006	1	1	2005	Foret de feuillus	5	139266.526948339
2000	1	1	2005	Plan d'eau	10	239752.256300632
2006	1	1	2005	Plan d'eau	10	239752.256300632
2000	1	1	2005	Prairies	11	209709.554537032
2000	1	1	2005	Prairies	11	6591.36388651095
2000	1	1	2005	Prairies	11	9638.02630023275
2000	1	1	2005	Prairies	11	9979.45930753821
2000	1	1	2005	Prairies	11	174028.757824862
2006	1	1	2005	Prairies	11	55033.9077425899
2006	1	1	2005	Prairies	11	98397.2357618569
2006	1	1	2005	Prairies	11	60000
2006	1	1	2005	Prairies	11	6591.36388651095
2006	1	1	2005	Prairies	11	9638.02630023275
2006	1	1	2005	Prairies	11	174028.757824862
2006	1	1	2005	Prairies	11	15309.8773915088
2000	1	1	2005	Territoires artificialises	13	1190029.5949602
2000	1	1	2005	Territoires artificialises	13	22051.4695892058
2006	1	1	2005	Territoires artificialises	13	1180977.58790857
2006	1	1	2005	Territoires artificialises	13	22051.4695892058
2000	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	254995.043960952
2000	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	10000
2006	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	254995.043960952
2006	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	10000

- b) Version résumée (aire totale occupée par chaque classe dans chaque buffer, *i.e* somme des aires de chaque patch de même catégorie dans un même buffer)

annee	id_buffer	indice_presence	date	classe	code	aire_tot
2000	1	1	2005	Foret de feuillus	5	139266.526948339
2006	1	1	2005	Foret de feuillus	5	139266.526948339
2000	1	1	2005	Plan d'eau	10	239752.256300632
2006	1	1	2005	Plan d'eau	10	239752.256300632
2000	1	1	2005	Prairies	11	409947.16185617587
2006	1	1	2005	Prairies	11	418999.1689075612
2000	1	1	2005	Territoires artificialises	13	1212081.0645494056
2006	1	1	2005	Territoires artificialises	13	1203029.0574977756
2000	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	264995.04396095197
2006	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	264995.04396095197
2000	2	1	2005	Plan d'eau	10	902574.873980469
2006	2	1	2005	Plan d'eau	10	902574.873980469
2000	2	1	2005	Prairies	11	474576.2110265899
2006	2	1	2005	Prairies	11	487465.01085933764
2000	2	1	2005	Territoires artificialises	13	932517.5330622003
2006	2	1	2005	Territoires artificialises	13	919628.7332294503
2000	3	1	2005	Plan d'eau	10	906592.667880492
2006	3	1	2005	Plan d'eau	10	906592.667880492
2000	3	1	2005	Prairies	11	1151768.45752321

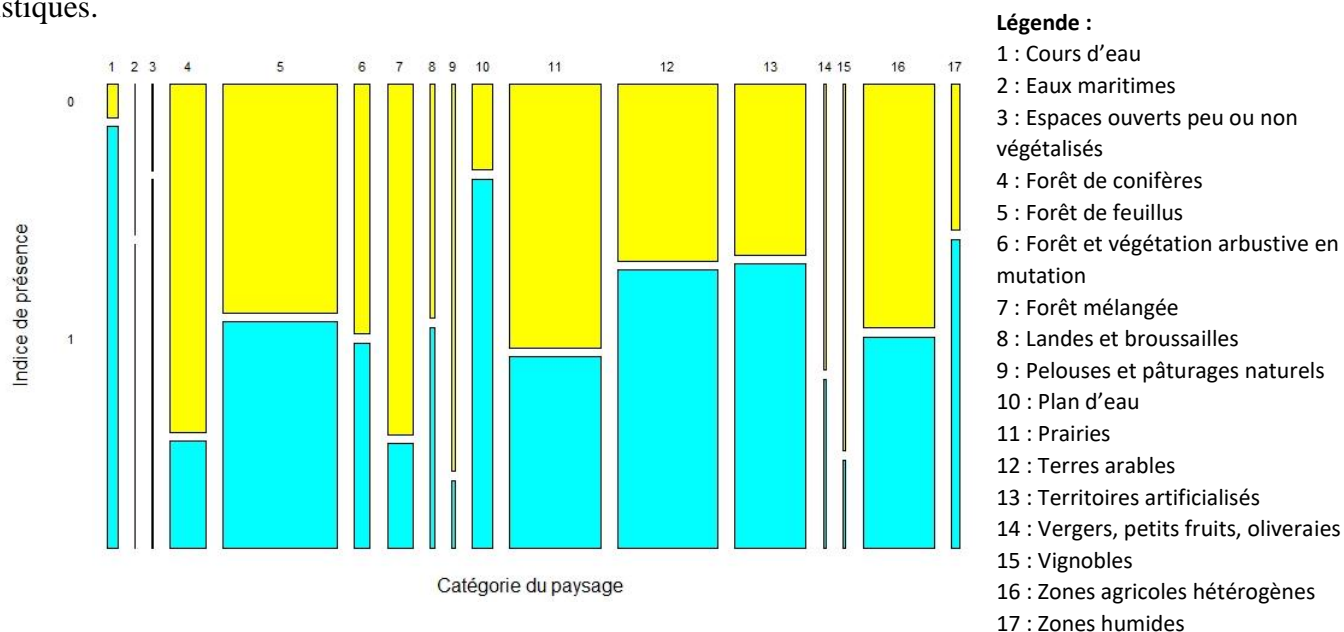
c) Ajout, dans chaque buffer, des catégories absentes associées à une surface nulle

annee	id_buffer	indice_presence	date	classe	code	aire_tot
2000	1	1	2005	Cours d'eau	1	0
2006	1	1	2005	Cours d'eau	1	0
2000	1	1	2005	Eaux maritimes	2	0
2006	1	1	2005	Eaux maritimes	2	0
2000	1	1	2005	Espaces ouverts peu ou non vegetalises	3	0
2006	1	1	2005	Espaces ouverts peu ou non vegetalises	3	0
2000	1	1	2005	Foret de coniferes	4	0
2006	1	1	2005	Foret de coniferes	4	0
2000	1	1	2005	Foret de feuillus	5	139266.526948339
2006	1	1	2005	Foret de feuillus	5	139266.526948339
2000	1	1	2005	Foret et vegetation arbustive en mutation	6	0
2006	1	1	2005	Foret et vegetation arbustive en mutation	6	0
2000	1	1	2005	Foret melangee	7	0
2006	1	1	2005	Foret melangee	7	0
2000	1	1	2005	Landes et broussailles	8	0
2006	1	1	2005	Landes et broussailles	8	0
2000	1	1	2005	Pelouses et paturages naturels	9	0
2006	1	1	2005	Pelouses et paturages naturels	9	0
2000	1	1	2005	Plan d'eau	10	239752.256300632
2006	1	1	2005	Plan d'eau	10	239752.256300632
2000	1	1	2005	Prairies	11	409947.161856176
2006	1	1	2005	Prairies	11	418999.168907561
2000	1	1	2005	Terres arables	12	0
2006	1	1	2005	Terres arables	12	0
2000	1	1	2005	Territoires artificialises	13	1212081.06454941
2006	1	1	2005	Territoires artificialises	13	1203029.05749778
2000	1	1	2005	Vergers, petits fruits, oliveraies	14	0
2006	1	1	2005	Vergers, petits fruits, oliveraies	14	0
2000	1	1	2005	Vignobles	15	0
2006	1	1	2005	Vignobles	15	0
2000	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	264995.043960952
2006	1	1	2005	Zones agricoles heterogenes	16	264995.043960952
2000	1	1	2005	Zones humides	17	0
2006	1	1	2005	Zones humides	17	0

d) Restructuration de la base de données, ajout de variables qualitatives binaires OUI/NON pour la présence/absence de chaque catégorie Xn dans les buffers.

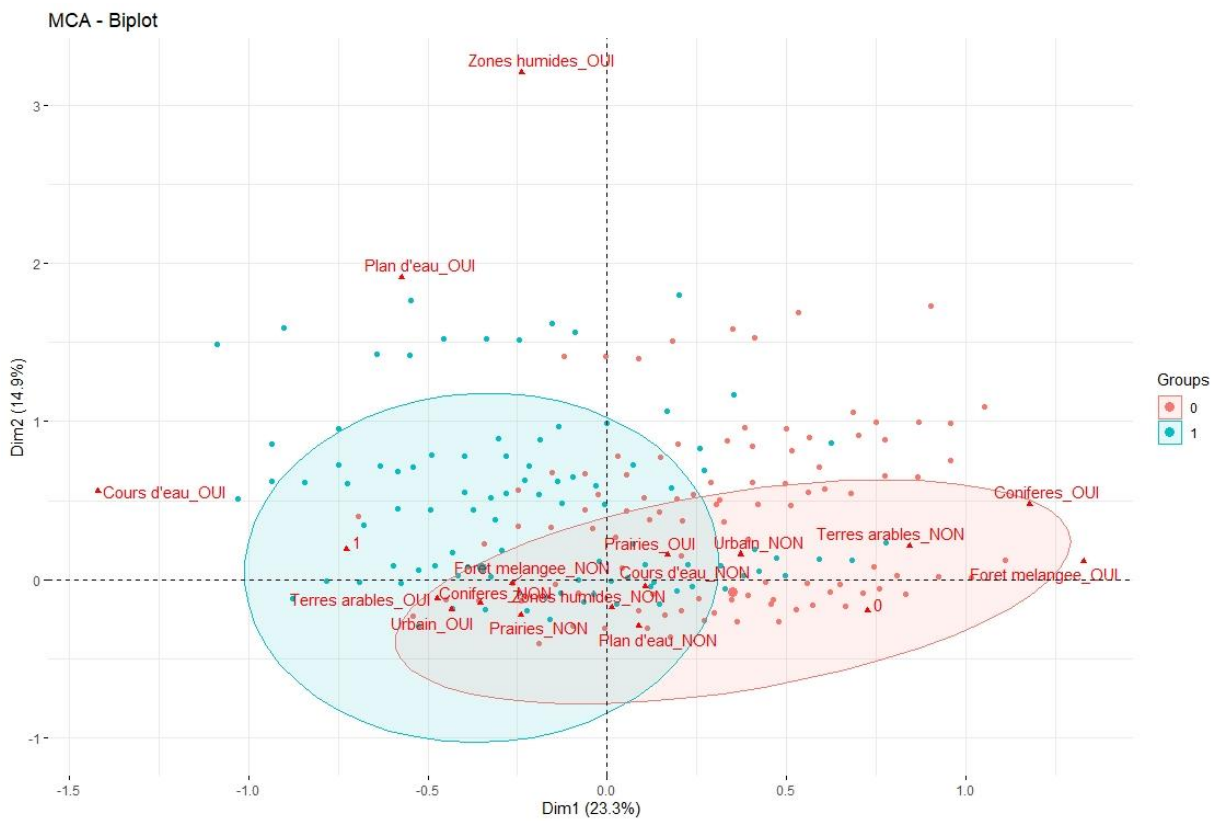
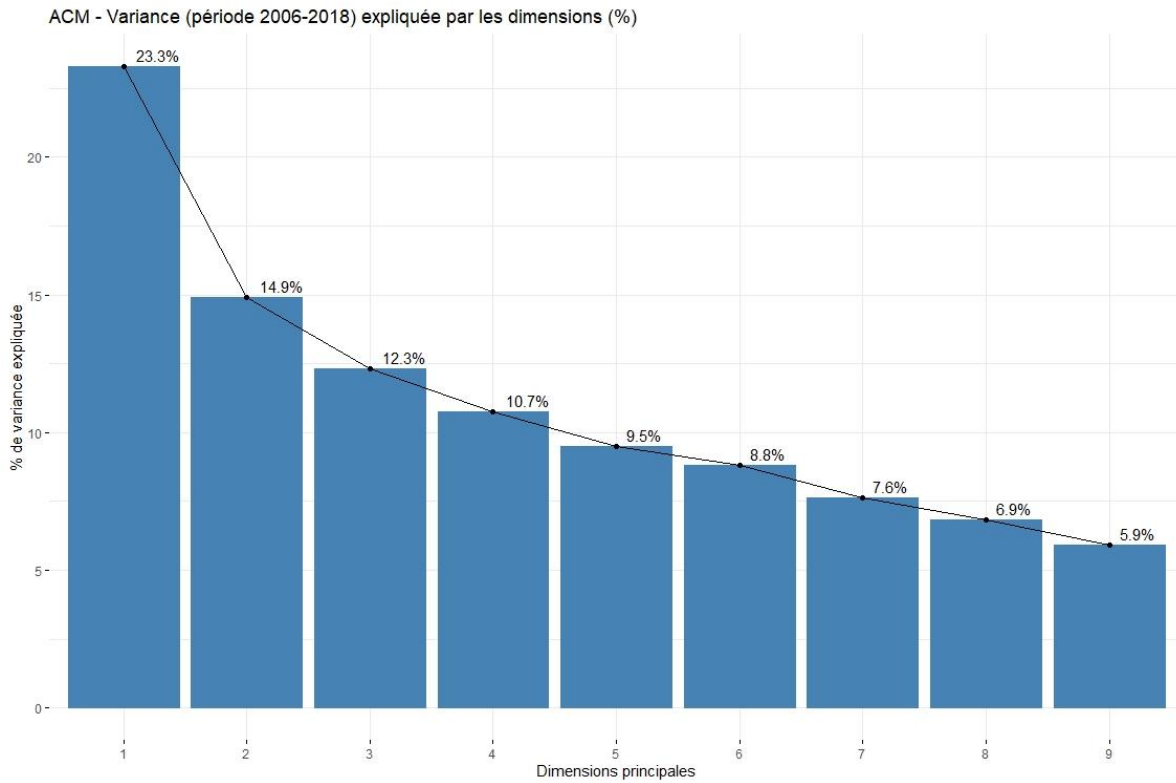
annee	id	indice_pre	pre1	X1	pre3	X3	pre4	X4	pre5	X5	pre6	X6	pre7	X7
2000	1	1	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 3266.526948	NON	0	NON	0	
2006	1	1	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 3266.526948	NON	0	NON	0	
2000	2	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0
2006	2	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0
2000	3	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0
2006	3	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0
2000	4	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0
2006	4	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0
2000	5	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 121.096105	0
2006	5	1	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 121.096105	0
2000	6	1	NON	0	NON	0	OUI 995.785542	NON	0	NON	0	NON	0	0
2006	6	1	NON	0	NON	0	OUI 995.785542	NON	0	NON	0	NON	0	0
2000	7	1	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 3349.971791	NON	0	OUI 4603.064284	0	0
2006	7	1	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 3349.971791	NON	0	OUI 4603.064284	0	0
2000	8	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 9939.293652	NON	0	NON	0	NON	0
2006	8	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 7058.112584	NON	0	NON	0	NON	0
2000	9	1	OUI 1527.587051	NON	0	NON	0	OUI 79082.60099	OUI 9538.405651	NON	0	NON	0	0
2006	9	1	OUI 1527.587051	NON	0	NON	0	OUI 79082.60099	OUI 9538.405651	NON	0	NON	0	0
2000	10	1	NON	0	NON	0	OUI 2353.636223	NON	0	NON	0	NON	0	0
2006	10	1	NON	0	NON	0	OUI 2353.636223	NON	0	NON	0	NON	0	0
2000	11	1	NON	0	NON	0	OUI 396.09735601	OUI 2968.773539	NON	0	NON	0	NON	0
2006	11	1	NON	0	NON	0	OUI 396.09735601	OUI 2968.773539	NON	0	NON	0	NON	0
2000	12	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 9939.293652	NON	0	NON	0	NON	0
2006	12	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 7058.112584	NON	0	NON	0	NON	0
2000	13	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 9939.293652	NON	0	NON	0	NON	0
2006	13	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 7058.112584	NON	0	NON	0	NON	0
2000	14	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 9939.293652	NON	0	NON	0	NON	0
2006	14	1	NON	0	NON	0	OUI 3967.017403	OUI 7058.112584	NON	0	NON	0	NON	0
2000	15	1	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 9246.59865	NON	0	NON	0	0
2006	15	1	NON	0	NON	0	NON	0	OUI 3364.343930	NON	0	NON	0	0

ANNEXE 5. Diagramme en mosaïque et proportions associées pour la composition paysagère des buffers de *L. vulgaris* pour les années 2006-2018. En rouge : variables écartées des tests statistiques.



Variable	Proportion dans le jeu de données 2006-2018 (%)	Dont part dans les buffers d'absence (%)	Dont part dans les buffers de présence (%)
1 : Cours d'eau	1,85	7,5	92,5
<i>2 : Eaux maritimes</i>	<i>0,04</i>	33,3	66,7
<i>3 : Espaces ouverts peu ou non végétalisés</i>	<i>0,22</i>	19,0	81
4 : Forêt de conifères	6,18	76,5	23,5
<i>5 : Forêt de feuillus</i>	19,67	<i>50,3</i>	<i>49,7</i>
<i>6 : Forêt et végétation arbustive en mutation</i>	2,76	<i>54,9</i>	<i>45,1</i>
7 : Forêt mélangée	4,45	77,1	22,9
<i>8 : Landes et broussailles</i>	<i>0,71</i>	51,6	48,4
<i>9 : Pelouses et pâturages naturels</i>	<i>0,66</i>	85,2	14,8
10 : Plans d'eau	3,56	19,0	81,0
11 : Prairies	15,71	58,0	42,0
12 : Terres arables	17,17	38,9	61,1
13 : Territoires artificialisés	12,36	37,6	62,4
<i>14 : Vergers, petits fruits, oliveraies</i>	<i>0,43</i>	63,0	37,0
<i>15 : Vignobles</i>	<i>0,54</i>	80,6	19,4
<i>16 : Zones agricoles hétérogènes</i>	12,30	<i>53,7</i>	<i>46,3</i>
17 : Zones humides	1,38	32,1	67,9
Total = 100			

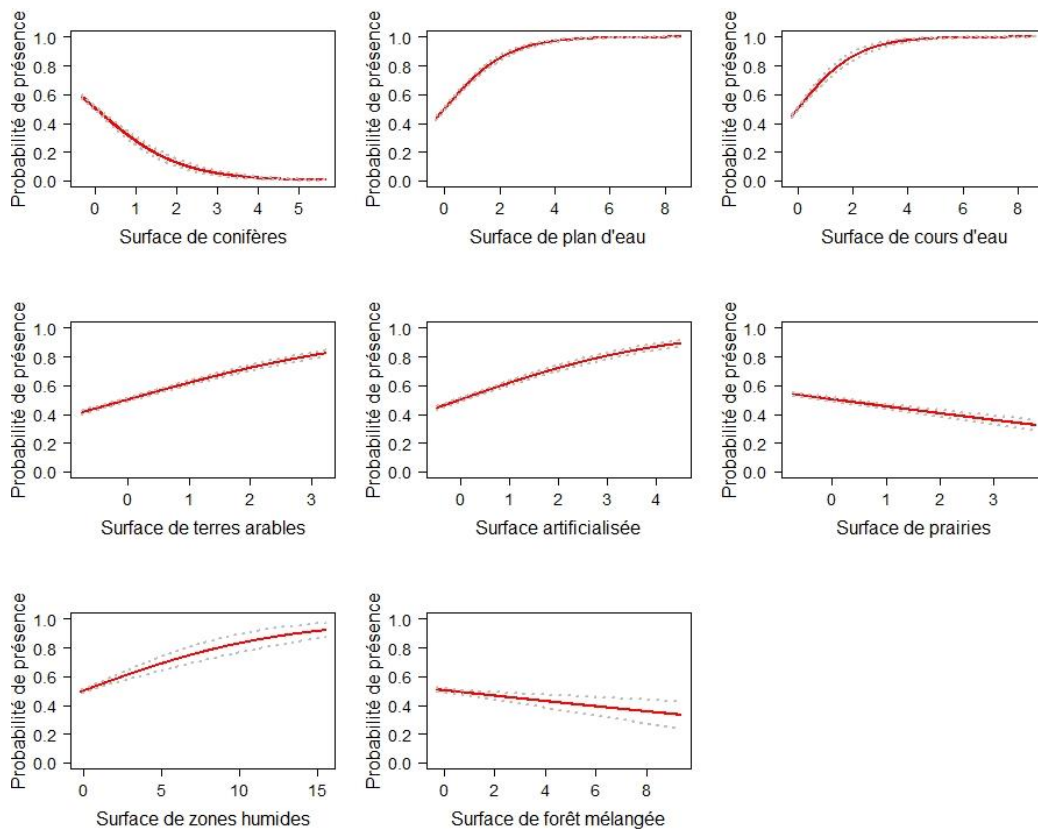
ANNEXE 6. Analyse des correspondances multiples pour le lien entre présence/absence de *L. vulgaris* entre 2010 et 2020, et composition du paysage aux années 2006 et 2018 : éboulis des valeurs propres et représentation des variables dans les dimensions 1 et 2.



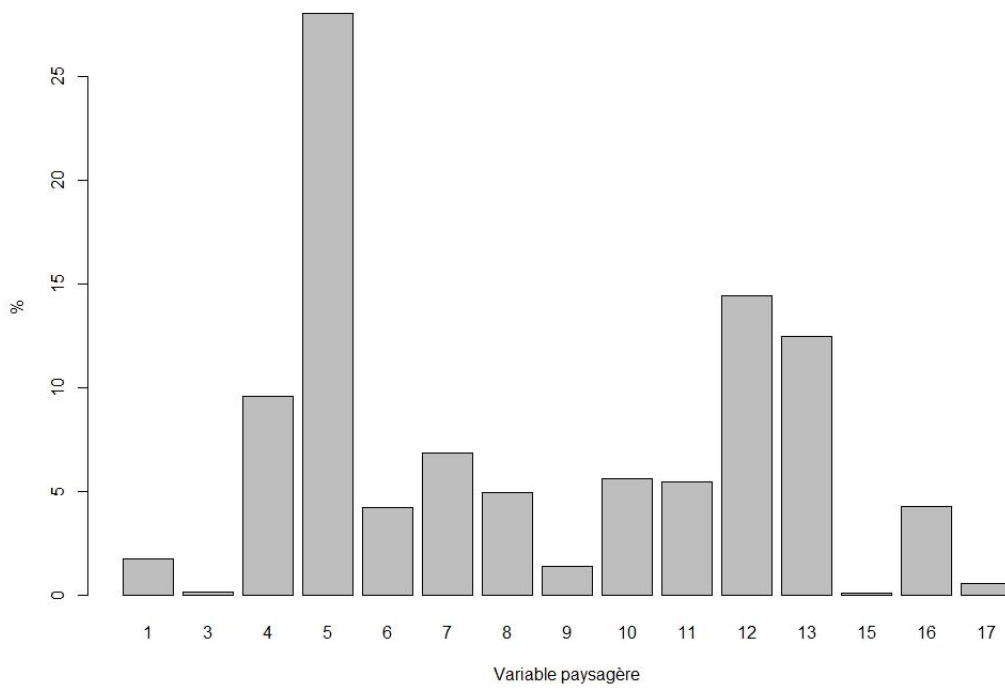
ANNEXE 7. Résultats des modèles GLM de prédiction de la présence de *L. vulgaris* en fonction du paysage, période 2006-2018.

Rang	Structure du modèle	AIC
8	~ Conifères	16321,15
7	~ Conifères, plan d'eau	15572,53
6	~ Conifères, plan d'eau, cours d'eau	14974,22
5	~ Conifères, plan d'eau, cours d'eau, terres arables	14485,65
4	~ Conifères, plan d'eau, cours d'eau, terres arables, urbain	13834,58
3	~ Conifères, plan d'eau, cours d'eau, terres arables, urbain, prairies	13766,48
2	~ Conifères, plan d'eau, cours d'eau, terres arables, urbain, prairies, zones humides	13712,98
1	~ Conifères, plan d'eau, cours d'eau, terres arables, urbain, prairies, zones humides, forêt mélangée	13703,51

	Estimation	Erreur standard	P-value	
Ordonnée à l'origine	0.01	0.03	0.65	
Conifères	- 0.98	0.05	< 2 ^e -16	***
Plan d'eau	0.88	0.03	< 2 ^e -16	***
Cours d'eau	0.93	0.06	< 2 ^e -16	***
Terres arables	- 0.47	0.02	< 2 ^e -16	***
Urbain	0.47	0.02	< 2 ^e -16	***
Prairies	- 0.20	0.02	< 2 ^e -16	***
Zones humides	0.15	0.02	5.58 ^e -12	***
Forêt mélangée	- 0.07	0.02	8.97 ^e -4	***



ANNEXE 8. Proportions des buffers de présence de *Lacerta agilis* dans lesquels on trouve chaque variable paysagère, période 2006-2018.





VetAgro Sup

AUGER Gwenaëlle, 2021, « Etude des préférences de composition et de structure du paysage de deux espèces d'ectothermes à enjeu de conservation en France : *Lissotriton vulgaris* et *Lacerta agilis* », 35 pages, mémoire de fin d'études. Soutenance à VetAgro Sup, campus agronomique de Clermont-Ferrand, le 24 septembre 2021.

STRUCTURE D'ACCUEIL ET INSTITUTIONS ASSOCIEES :

- ♦ UMR 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés)
- ♦ Université de Tours

ENCADRANTS :

- ♦ Maître de stage : BOYER Igor (CITERES)
- ♦ Tuteur pédagogique : PINOT Adrien (VetAgro Sup)

OPTION : Agriculture, Environnement, Santé et Territoires

RESUMÉ

Le triton ponctué (*Lissotriton vulgaris*) et le lézard des souches (*Lacerta agilis*) sont deux espèces d'ectothermes à fort enjeu de conservation en France. Dans un contexte de changements globaux du climat et des paysages, des populations disparaissent, d'autres persistent dans leur milieu. Pour protéger au mieux ces populations, il est nécessaire de comprendre quelles variables paysagères prédisent au mieux leur présence ou leur absence dans un milieu donné, et de quelle façon.

Dans cette étude, la composition et la structure des paysages sont étudiés au sein de zones « tampons » où la présence des espèces est avérée. Ces zones tampons couvrent une superficie égale au domaine vital connu des espèces. Pour *Lissotriton vulgaris*, des zones tampons associées à des pseudo-absences de l'espèce permettent en plus d'étudier les possibles effets répulsifs de certaines variables du paysage, expliquant au mieux l'absence ou la disparition de populations.

Les résultats suggèrent un effet répulsif fort des forêts de conifères pour *L. vulgaris*. Les milieux humides essentiels à la reproduction de *L. vulgaris* sont très significatifs pour expliquer sa présence dans un milieu, et sont en revanche évités par *L. agilis* qui préfère les milieux secs, comme les forêts de feuillus, les landes et les broussailles, de structure compacte dans son domaine vital.

Mots clés : Paysage – composition – structure - *Lissotriton vulgaris* – *Lacerta agilis* - distribution

ABSTRACT

The Smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) and the Sand lizard (*Lacerta agilis*) are two ectotherm species, both experiencing a sharp decline in France. In the face of climate and landscape changes, their populations can only adapt to persist where they are or disappear. A better understanding of their landscape preferences is the key to protect what is best for their persistence.

Landscapes composition and structure are studied within buffer zones where the species are known to be present or suspected absent.

Results show a repulsive effect of coniferous forests for *L. vulgaris*. Aquatic environments are essential for this species, whereas dry habitats like deciduous forests, moors or scrubs rather seem to be preferred by *L. agilis*. Heterogeneous habitats seem necessary *L. vulgaris*. *L. agilis* on the contrary seem more sensitive to compact habitats within its home range.

Key words : Landscape – composition – structure - *Lissotriton vulgaris* – *Lacerta agilis* – distribution