

**MILIEUX EXTRÊMES  
et  
CRITIQUES  
face au  
CHANGEMENT  
CLIMATIQUE**

**Climat, territoire,  
environnement**



**Marianne Cohen & Christian Giusti (dir.)**





**MILIEUX EXTRÊMES ET CRITIQUES  
FACE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE**

<p><i>Le Sacre de la nature</i> Bertrand Sajaloli &amp; Étienne Grésillon (dir.)</p>	
<p><i>Îles rêvées. Territoires et identités en crise dans le Pacifique insulaire</i> Dominique Guillaud, Christian Huetz de Lempis &amp; Olivier Sevin (dir.)</p>	<p><i>La Rue à Rome. Entre l'émotion et la norme</i> Brice Gruet, Prix Charles Maunoir de la Société de géographie</p>
<p><i>L'Hiver au Siècle d'or hollandais</i> Alexis Metzger</p>	<p><i>L'Asie-Pacifique des crises et des violences</i> Christian Huetz de Lempis &amp; Olivier Sevin (dir.)</p>
<p><i>Les Campagnes en France et en Europe. Outils, techniques et sociétés, du Moyen Âge au XX<sup>e</sup> siècle</i> Jean-René Trochet Prix Antoine Alexandre Bouteau de la Société de géographie</p>	<p><i>Comme un parfum d'îles. Florilège offert à Christian Huetz de Lempis</i> Olivier Sevin (dir.)</p>
	<p><i>Atlas des pays du Golfe</i> Philippe Cadène &amp; Brigitte Dumortier</p>
<p><i>Atlas du Proche-Orient arabe</i> Fabrice Balanche</p>	<p><i>La Privatisation de Chicago. Idéologie de genre et constructions sociales</i> Laurence Gervais</p>
<p><i>Les Forêts de la Grande Guerre. Histoire, mémoire, patrimoine</i> Jean-Paul Amat</p>	<p><i>De l'Empire à la tribu. États, villes, montagnes en Albanie du Nord (VI<sup>e</sup>-XV<sup>e</sup> siècle)</i> Jean-René Trochet</p>

**Marianne Cohen  
& Christian Giusti (dir.)**

**Milieus extrêmes  
et critiques face  
au changement  
climatique**

**Climats, territoires,  
environnement**

**SORBONNE UNIVERSITÉ PRESSES**  
Paris

Ouvrage publié avec le concours de l'Institut de la transition environnementale de Sorbonne Université (SU-ITE) et de la faculté des Lettres de Sorbonne Université

Sorbonne Université Presses est un service général  
de la faculté des Lettres de Sorbonne Université.

© Sorbonne Université Presses, 2021  
PDF complet : 979-10-231-0642-8

Introduction – 979-10-231-1809-4  
I Ronchail *et al.* – 979-10-231-1810-0  
  I Quénot – 979-10-231-1811-7  
  I Chionne – 979-10-231-1812-4  
I Liziard & Voiron – 979-10-231-1813-1  
  II Sultan *et al.* – 979-10-231-1814-8  
  II Courault *et al.* – 979-10-231-1815-5  
**II Vignal & Andrieu – 979-10-231-1816-2**  
III Beuzen-Waller *et al.* – 979-10-231-1817-9  
  Conclusion – 979-10-231-1818-6  
  Appendice – 979-10-231-1819-3

Mise en page Emmanuel Marc DUBOIS/3D2S, Issigeac/Paris  
d'après le graphisme de Patrick VAN DIEREN

**SUP**

Maison de la Recherche  
Sorbonne Université  
28, rue Serpente  
75006 Paris

tél. : (33)(0)1 53 10 57 60

sup@sorbonne-universite.fr

sup.sorbonne-universite.fr

DEUXIÈME PARTIE

**Milieus extrêmes  
et changement climatique**



# MODÉLISATION DE L'IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR TROIS AIRES DE DISTRIBUTION VÉGÉTALES DANS LE MERCANTOUR

*Matthieu Vignal & Julien Andrieu*  
*Université Nice-Sophia-Antipolis – UMR ESPACE*

Le changement climatique est l'une des multiples causes de la réduction de la biodiversité<sup>1</sup>. En effet, depuis le développement de la vie sur Terre, plusieurs extinctions massives ont eu lieu, majoritairement causées par des changements climatiques trop rapides<sup>2</sup>. Aujourd'hui, un changement climatique – d'origine anthropique cette fois – est à l'œuvre, très rapide, et dont il est important d'étudier l'impact. Le bassin méditerranéen est un *hotspot* de biodiversité<sup>3</sup> mondialement reconnu, en particulier au contact des Alpes qui sont classées comme foyer pour la diversité des plantes<sup>4</sup>. La biodiversité y est donc exceptionnelle et justifie la présence de nombreux outils territoriaux de protection de la biodiversité et une attention particulière aux facteurs qui la menacent.

L'approche ici mise en place est une étude des aires de distribution des espèces végétales et de l'impact du changement climatique sur celles-ci. Pour cela, pour chaque espèce, il s'agit d'étudier, dans l'espace, l'autoécologie et – en particulier – l'optimum écologique et les limites de tolérance<sup>5</sup>. La synécologie<sup>6</sup> est étudiée pour les limites d'aires expliquées par des

- 1 Jean-Christophe Vandevelde & Frédéric Denhez, « Synthèse de la conférence scientifique », communication au colloque « Climat et biodiversité, rencontre avec les experts français du GIEC et de l'IPBES », Maison des Océans Paris, novembre 2014.
- 2 GIEC, *Changements climatiques 2014 : Rapport de synthèse*, Genève, IPCC, 2014 ; Gilles Ramstein, *Voyage à travers les climats de la Terre*, Paris, Odile Jacob Sciences, 2015 ; David M. Raup, *De l'extinction des espèces. Sur les causes de la disparition des dinosaures et de quelques milliards d'autres*, Paris, Gallimard, 1993.
- 3 Norman Myers, Russell A. Mittermeier, Cristina G. Mittermeier, Gustavo A. B. Fonseca & Jennifer Kent, « Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities », *Nature*, n° 403, 2000, p. 853-858.
- 4 Stephen D. Davis & Vernon Heywood, *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for Their Conservation*, Cambridge, WWF/IUCN, 1997.
- 5 Georges Lemée, *Précis d'écologie végétale*, Paris/New York/Barcelone, Masson, 1978.
- 6 La synécologie est l'étude des communautés d'espèces végétales et de leurs relations avec l'ensemble des conditions environnantes.

concurrences interspécifiques. Les limites de ces aires ne sont pas stables dans le temps : par exemple, à une échelle pluricentenaire pour les réactions aux cycles de glaciations ou à l'échelle annuelle pour les espèces invasives actuelles. L'objectif est ici de proposer une méthode qui repose sur une démarche modélisatrice afin de définir l'emprise spatiale à l'horizon 2100 de trois espèces. Or, si ces modifications sont dues à une augmentation ou diminution de la viabilité de l'habitat pour l'espèce, certains processus biologiques seront à l'origine de possibles modifications de l'aire de distribution. Il est donc nécessaire d'étudier les capacités de propagation et de survie au-delà de l'aire de distribution actuelle<sup>7</sup>.

196

En effet, dans le cadre spécifique des régions montagnardes et notamment des Alpes du Sud, les espèces végétales sont principalement distribuées à travers le gradient bioclimatique altitudinal<sup>8</sup>. L'évolution des températures va alors entraîner des modifications climatiques qui vont déplacer les optimums écologiques des espèces végétales<sup>9</sup>. En montagne, la modification d'une aire de distribution en réponse à un réchauffement serait, *a priori*, une augmentation en altitude de ses limites d'aires (inférieure et supérieure)<sup>10</sup>, dans la mesure de la capacité de propagation de chaque espèce<sup>11</sup>.

La démarche modélisatrice, représente un domaine actif dans les études de l'impact du changement climatique. Elle permet d'aller au-delà de l'observation de terrain en s'émancipant des contraintes de celle-ci. C'est un outil de recherche grâce auquel de nombreux processus peuvent être compris, expérimentés, testés et simulés<sup>12</sup>. Un grand nombre d'études intègre cette approche modélisatrice. Certaines prennent en compte les facteurs climatiques, notamment sur les relations climat-espèce<sup>13</sup> et procèdent principalement d'un décalage linéaire

7 Georges Lemée, *Précis d'écologie végétale*, op. cit. ; Alain Lacoste & Robert Salanon, *Éléments de biogéographie et d'écologie, une compréhension de la biosphère par l'analyse des composantes majeures des écosystèmes*, Paris, Armand Colin, 2006.

8 Frédéric Alexandre & Alain Génin, *Géographie de la végétation terrestre*, Paris, Armand Colin, 2012.

9 Gabriele Casazza, Elena Zappa, Mauro G. Mariotti, Frédéric Médail & Luigi Minuto, « Distribution Pattern and Richness of Endemic Plant Species in Maritime and Ligurian Alps », *Bolletino dei Museo et degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, n° 72, 2010, p. 130-136, en ligne : <https://riviste.unige.it/BMIB/article/view/595/567> ; Jonathan Lenoir, Jean-Claude Gégout, Pablo A. Marquet, Patrice de Ruffray & Henry Brisse, « A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century », *Science*, vol. 320, n° 5884, 2008, p. 1768-1771, en ligne : <https://doi.org/10.1126/science.1156831>.

10 *Ibid.*

11 Antoine Guisan & Wilfried Thuiller, « Predicting Species Distribution: Offering more than Simple Habitat Models », *Ecology Letters*, n° 8, 2005, p. 993-1009.

12 John Wainwright & Mark Mulligan, *Environmental Modelling: Finding Simplicity in Complexity*, Chichester, John Wiley & Sons, 2004.

13 Elgene Owen Box, David Wilson Crumacker & Dennis E. Hardin, « A Climatic Model for Location of Plant Species in Florida, U.S.A. », *Journal of Biogeography*, vol. 20, n° 6, 1993, p. 629-644, DOI: 10.2307/2845519 ; Emmanuel Garbolino, « Modélisation de la répartition

de l'aire de distribution proportionnel au réchauffement climatique supposé<sup>14</sup>. Il apparaît en outre que les facteurs topographiques, géologiques et édaphiques sont également essentiels car ils participent directement à la niche écologique et indirectement génèrent des phénomènes de compensation entre facteurs<sup>15</sup>. Cependant, ces modèles qui ne prennent en compte que l'habitat reposent sur l'hypothèse d'une étroite concordance entre les aires de distribution et les habitats. Or, selon Antoine Guisan et Wilfried Thuiller cette démarche est limitée par des verrous scientifiques, et la recherche doit désormais intégrer les facteurs biotiques et les processus de migration dans des modélisations dynamiques<sup>16</sup>. Cette intégration permet d'envisager la possible future discordance entre les aires de distribution et les habitats<sup>17</sup> en modélisant les processus biotiques dans la réponse au changement climatique.

L'objectif est ici de proposer une méthode qui repose sur une démarche modélisatrice fondée sur la simulation des processus biotiques qui conditionnent la modification de l'aire de distribution. Le parti pris est d'élaborer un modèle, calibré par la littérature, des dynamiques spatiotemporelles des aires de distribution des espèces végétales étudiées. Il intègre tant les facteurs écologiques que les processus biotiques. Les automates cellulaires ici employés permettent, grâce à l'application de règles simples, de simuler les processus de diffusion<sup>18</sup>. Ce type de modélisation constitue un outil efficace pour simuler les processus qui conditionnent la diffusion des espèces végétales. Afin d'être validé, ce modèle en cours de développement méthodologique doit être confronté à des observations issues d'un ensemble de campagnes de terrain, notamment pour l'observation des processus biotiques en question. Il n'a donc pas encore vocation à produire des résultats visant à anticiper l'impact du changement

---

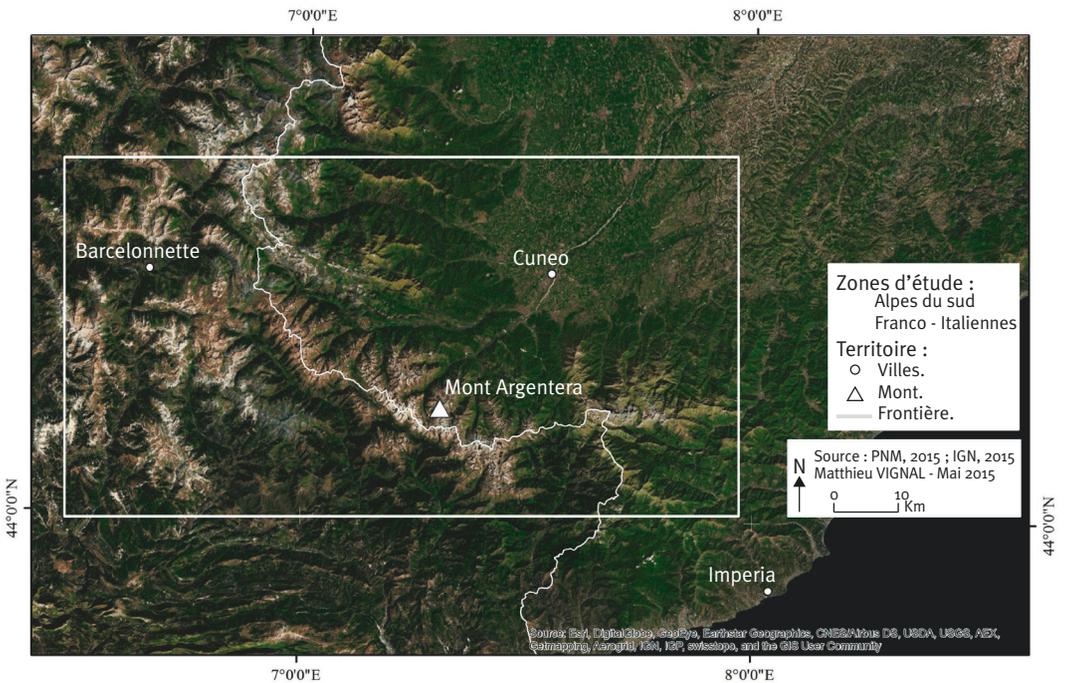
future de la végétation en Corse », *InfoDFCI, CEMAGREF éditions*, n°65, 2012, p. 5, en ligne : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00753849/>.

- 14 Antoine Guisan & Wilfried Thuiller, « Predicting Species Distribution », art. cit.
- 15 Antoine Guisan & Niklaus E. Zimmermann, « Predictive Habitat Distribution Models in Ecology », *Ecological Modelling*, n°135, 2000, p. 147-186; Christophe Coudun, *Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France*, thèse sous la dir. de Jean-Claude Gégout, École nationale du génie rural des eaux et forêts, 2005; Gabriele Casazza, Elena Zappa, Mauro G. Mariotti, Frédéric Médail & Luigi Minuto, « Distribution Pattern and Richness of Endemic Plant Species in Maritime and Ligurian Alps », art. cit.
- 16 Antoine Guisan & Wilfried Thuiller, « Predicting Species Distribution », art. cit.
- 17 Christophe Coudun, *Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France*, op. cit.; Marietta Wilhelm, *How Much Can we Predict Alpine Plant Species Distribution at a Very High Resolution?*, mémoire de maîtrise sous la dir. de Christophe Randin & Antoine Guisan, université de Lausanne, 2007.
- 18 Louis R. Iverson, Anantha Prasad & Mark W. Schwartz, « Modeling Potential Future Individual Tree-Species Distributions in the Eastern United States Under a Climate Change Scenario: a Case Study With *Pinus virginiana* », *Ecological Modelling*, n° 115, 1999, p. 77-93, en ligne : [https://www.fs.fed.us/ne/newtown\\_square/publications/other\\_publishers/OCR/ne\\_1999\\_iverson001.pdf](https://www.fs.fed.us/ne/newtown_square/publications/other_publishers/OCR/ne_1999_iverson001.pdf).

climatique sur la végétation mais s'inscrit dans ce champ de recherche, avec dans un premier temps la réalisation de l'outil. La confrontation au terrain est envisagée dans un futur proche.

## SITE D'ÉTUDE, ESPÈCES ET DONNÉES

### Le site d'étude



1. Secteur d'étude : les Alpes du Sud franco-italiennes

Le site d'étude, dans les Alpes du Sud franco-italiennes (fig. 1) entre 300 et 3 200 m, est caractérisé par le contact entre le climat méditerranéen et le climat semi-continental dans le Piémont italien et, bien évidemment, un large étagement altitudinal des milieux de part et d'autre de ce contact. La topographie est très escarpée, tant depuis la mer jusqu'au sommet du massif de l'Argentera-Mercantour que de ces derniers à la plaine du Pô, ce qui crée un étagement altitudinal de forte amplitude dans un espace géographique restreint. Cette configuration biogéographique justifie l'intérêt de ce site pour une étude des aires de distributions et de leurs possibles modifications. Cette multitude de climats (alpin, continental et méditerranéen) associée à une grande diversité géologique est responsable d'une grande richesse spécifique<sup>19</sup>. Les évolutions

<sup>19</sup> Frédéric Alexandre & Alain Génin, *Géographie de la végétation terrestre*, op. cit.

tectoniques, les changements climatiques depuis le Tertiaire, et plus récemment l'hétérogénéité du paysage liée aux transformations anthropiques sont d'autres facteurs expliquant cette biodiversité<sup>20</sup>.

### Les espèces

Trois espèces sont étudiées. Ce nombre se justifie par la volonté de modéliser avec précision les processus régissant les dynamiques de ces populations. Ce qui ne peut être réalisé sur un grand nombre d'espèces. Les espèces qui feront l'objet de cette étude sont :

- La dryade à huit pétales (*Dryas octopetala* L., 1753 – **fig. 2**) ;
- Le pin cembro (*Pinus cembra* L., 1753 – **fig. 3**) ;
- Le pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex. Mirb., 1805 – **fig. 4**).

Le choix s'est porté sur ces espèces car les limites de leurs aires de distribution, dans le massif Argentera-Mercantour, sont clairement expliquées par des seuils climatiques et parce que leurs modes de dissémination des graines diffèrent (anémochores et ornithochores). Un autre argument important est qu'elles sont liées par une forme de compétition entre elles, permettant de tester une modélisation synécologique. En effet, *Dryas octopetala* est une espèce définie comme artico-alpine héliophile<sup>21</sup>, cependant, les relevés ici étudiés montrent une distribution de 1 200 à 3 000 mètres. Le déplacement de *Pinus cembra* et de *Pinus uncinata* (et des autres espèces arborées subalpines), à la limite entre les étages subalpin et alpin, pourrait conduire à l'augmentation de l'oree supérieure de la forêt. Or, l'ombre des formations arborées serait néfaste pour *Dryas octopetala*. Enfin, ces trois espèces ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches et publications<sup>22</sup>, il existe donc une riche bibliographie sur leurs caractéristiques et leurs distributions (**tableau 1**).

20 John Thompson, *Plant Evolution in the Mediterranean*, Oxford, OUP, 2005.

21 Jean-Claude Rameau, Dominique Mansion & Gérard Dumé, *Flore forestière française*, t. II, *Montagne*, Paris, Institut pour le développement forestier, 1999.

22 Pierre Fourchy, « Notes sur le pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans les Alpes françaises », *Revue forestière française*, n° 2, 1968, p. 77-94, en ligne : [http://documents.irevues.inist.fr/bitstream/handle/2042/24930/RFF\\_1968\\_2\\_77.pdf?sequence=1](http://documents.irevues.inist.fr/bitstream/handle/2042/24930/RFF_1968_2_77.pdf?sequence=1); Jean-Claude Rameau, Dominique Mansion & Gérard Dumé, *Flore forestière française*, *op. cit.*; Naoya Wada, « Factors Affecting the Seed-setting Success of *Dryas octopetala* in Front of Broggerbreen (Brogger Glacier) in the High Arctic, Ny-Alesund, Svalbard », *Polar Research*, vol. 18, n° 2, 1999, p. 261-268; Lilja Karlsdottir & Asa L. Aradottir, « Propagation of *Dryas octopetala* L. and *Alchemilla alpina* L. by Direct Seeding and Planting of Stem Cuttings », *Icelandic Agricultural Sciences*, n° 19, 2006, p. 25-32; Sabine Brodbeck & Felix Gugerli, « Sombre sentinelle des chemins : un roi dans les Alpes », *Les Alpes*, n° 6, 2010, p. 33-37; Eike Müller, Elisabeth J. Cooper et Inger G. Alsos, « Germinability of Arctic Plants is High in Perceived Optimal Conditions but Low in the Field », *Botany*, vol. 89, n° 5, 2011, p. 337-348; Jean-Paul Theurillat & Antoine Guisan, « Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review », *Climate Change*, vol. 50, n° 1-2, 2001, p. 77-109, en ligne : <https://pdfs.semanticscholar.org/4ce6/aadb31016470ae6c0fadcc717562a4752428.pdf>;



2. *Dryas octopetala* L., 1753  
(©Matthieu Vignal, 2017)



3. *Pinus cembra* L., 1753  
(©Matthieu Vignal, 2017)



4. *Pinus uncinata* Mill. ex-Mirb., 1805  
(©Matthieu Vignal, 2017)

Tableau 1. Caractères des espèces étudiées

Espèces	<i>Dryas octopetala</i>	<i>Pinus cembra</i>	<i>Pinus uncinata</i>
Caractères biologiques	Longévité de cent ans. Floraison de juillet à août, pollinisée par les insectes ou autogame et dispersée par le vent (anémochore).	Longévité de mille ans. Arbre à croissance juvénile très lente, fructification dès l'âge de soixante ans. Floraison de juin à juillet, pollinisée par le vent et disséminée par le Casse-noix moucheté (ornithochore).	Longévité de mille ans. Fructification dès l'âge de dix ans. Floraison de mai à juin, pollinisée par le vent et disséminée par le vent (anémochore) bien que ses graines lourdes en font une espèce également barochore (dissémination grâce à la gravité).
Distribution géographique	Espèce commune dans le Jura, les Pyrénées et les Alpes. Distribuée de 1 200 à 3 000 m. Espèce arctico-alpine.	Espèce limitée aux Alpes internes et à la partie orientale des Alpes intermédiaires. Distribuée de 1 400 à 2 500 m. Espèce périalpine.	Espèce commune aux Alpes et Pyrénées, plus rare dans le Jura, le Massif central et les Vosges. Distribuée de 1 500 et 2 700 m.
Données autoécologiques	Espèce héliophile sur humus encore peu développé. Présente sur des rochers, des pierriers dans des stations à bilan hydrique variable. Optimum à l'étage subalpin.	Espèce de demi-ombre ou héliophile localisée en expositions fraîches et ventées sur humus plus ou moins acide. Sols modérément secs à frais, profonds et meubles. Optimum à l'étage subalpin.	Espèce héliophile présente dans des milieux très variés là où les autres essences d'altitudes sont absentes. Très résistante à la sécheresse, au vent, au froid et aux substrats minéraux pauvres en éléments nutritifs. Optimum à l'étage subalpin.
Biotope; formations végétales	Rocher, pentes rocailleuses mais également pelouses à <i>Seslerion albicans</i> , éboulis à <i>Thlaspietea rotundifolii</i> , pineraies à <i>Erico-Pinetalia</i> , mélézins à <i>Rhododendro-Vaccinion</i> .	Cembraies, mélézins-cembraies à <i>Rhododendro-Vaccinion</i> , sapinières à <i>Fagion sylvatica</i> , pessières à <i>Piceion abietis</i> .	Pineraies subalpines à <i>Vaccinio-Piceion</i> , <i>Rhododendro-Vaccinion</i> et <i>Juniperion nanae</i> .

## Données

Les relevés botaniques proviennent de la base de données SILENE Flore<sup>23</sup>. Présente sur la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur et la région Languedoc-Roussillon, cette base de données est gérée par le Conservatoire botanique national de Porquerolles et le Conservatoire botanique national alpin. Les relevés proviennent de l'activité de ces conservatoires botaniques et de leurs organismes partenaires (parcs nationaux, office national des forêts, etc.) mais également des botanistes amateurs et des recherches universitaires. Les Conservatoires assurent

Lucienne C. De Witte, George F. J. Armbruster, Ludovic Gielly, Pierre Taberlet & Jürg Stöcklin, « ALFP Markers Reveal High Clonal Diversity and Extreme Longevity in Four Key Arctic-alpine Species », *Molecular Ecology*, vol. 21, n° 5, 2012, p. 1081-1097; Jayme N. Viglas, Carissa D. Brown & Jill F. Johnstone, « Age and Size Effects on Seed Productivity of Northern Black Spruce », *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 43, 2013, p. 534-543.

<sup>23</sup> La base de donnée SILENE Flore est accessible en ligne, à l'adresse suivante : <http://flore.silene.eu/index.php?cont=accueil>.

le formatage informatique et la validation taxonomique avant de les diffuser sur SILENE Flore. Les relevés présents sur cette base de données ont été réalisés entre 1860 et 2016. Pour les trois espèces cumulées, 2 780 relevés ont eu lieu entre 1860 et 1985 et 2 650 entre 1987 et 2016. Il convient de préciser que la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et la période 1985-1986 présentent un faible nombre de relevés botaniques. Ils fournissent la base de connaissance ponctuelle des présences des trois espèces. Les vingt-neuf variables écologiques ci-après (climatique, géologique et topographique) permettent d'assoir statistiquement l'approche autoécologique :

- Vingt-quatre données climatiques ont été générées par régression multiple<sup>24</sup> des sorties de modèle ALADIN actuel (1961-1990) et futur (2071-2100) selon le scénario A1B. Il s'agit, à partir de données de référence que sont les sorties du modèle climatique ALADIN-Climat à 12 km de résolution et de variables dites explicatives représentées par des données topographiques et géographiques, de créer des variables climatiques telles que les températures minimales, maximales et les précipitations à une résolution de 200 m. C'est une méthode « pas à pas », c'est-à-dire qu'elle se réalise en rajoutant progressivement différentes variables, amenant à des allers-retours multiples entre calculs statistiques et construction des cartes climatiques. Les résultats sont validés en comparant les valeurs estimées par la régression avec les valeurs réellement observées sur la période 1961-1990 dans 28 stations aux situations topographiques diverses.
- Quatre variables ou données topographiques sont dérivées d'un MNT créé *ad hoc* par la concaténation et le rééchantillonnage des MNT de l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN) et du Geoportale nazionale (GN)<sup>25</sup>.

Un jeu de données géologiques provient du programme international de surveillance géologique OneGeology. Les données météorologiques (Meteo-France) décrivent les directions et forces des vents de la station de Millefont (données récoltées à 14 heures et 5 heures des mois de mai à août pour l'année 2014)<sup>26</sup>. Une image satellitaire (Landsat8) du 1<sup>er</sup> août 2013 (USGS)<sup>27</sup> a été traitée pour produire une carte d'occupation du sol selon la méthode Andrieu et Mering<sup>28</sup>.

24 Nicolas Martin, Pierre Carrega & Cyriel Adnés, « Downscaling statistique des températures et des précipitations 2071-2100 du modèle ALADIN-Climat pour les scénarios A1B, A2 et B1 dans les Alpes-Maritimes », communication au « Colloque de l'Association internationale de climatologie », Cotonou, 2013.

25 <http://www.pcn.minambiente.it/GN/fr/>.

26 <http://www.meteofrance.com/accueil>.

27 <http://earthexplorer.usgs.gov/>.

28 Julien Andrieu & Catherine Mering, « Cartographie par télédétection des changements de la couverture végétale sur la bande littorale ouest-africaine : exemple des rivières du sud du delta du Saloum au Rio Geba », *Télédétection*, vol. 8, n° 2, 2008, p. 93-118.

Ces données ont été collectées ou générées puis harmonisées sous forme d'un jeu d'images géoréférencées de même résolution. Après les analyses statistiques décrites plus bas, certaines sont converties en variables de conditions environnementales en entrée du modèle. La première variable d'entrée définissant les conditions environnementales est un indice de viabilité permettant d'évaluer la probabilité du pixel à être potentiellement colonisé par une espèce (voir la méthode).

Certaines valeurs climatiques et topographiques brutes sont intégrées dans le modèle afin de paramétrer les autres processus biotiques selon les hypothèses suivantes :

- les températures minimales actuelles et futures des mois de juin et de septembre conditionneraient l'entrée et la sortie en période végétative des espèces étudiées. Ainsi, des températures trop froides entraîneraient l'activation du processus de mortalité infantile ;
- la pente conditionnerait le processus d'évolution de l'occupation du sol ;
- l'occupation du sol, réalisée par analyse de l'image satellitaire, serait liée aux conditions nécessaires à la germination des graines. La probabilité de germination d'une graine dépendra de l'adéquation entre l'espèce et le type d'occupation du sol ;
- Le vent, décrit au moyen d'une rose des vents, conditionne le processus de dissémination des graines.

#### MÉTHODE DES SPÉCIFICITÉS ÉCOLOGIQUES AUX AIRES DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES

L'analyse statistique est la première étape de cette méthode, de façon à déterminer les spécificités écologiques des espèces. Elle permet de caractériser la distribution de ces espèces selon vingt-neuf descripteurs écologiques. Au vu des problèmes que poserait la représentativité de ces données selon les méthodes descriptives classiques<sup>29</sup>, l'analyse fréquentielle s'est avérée plus pertinente.

L'analyse fréquentielle utilise des méthodes statistiques probabilistes qui ne font pas référence à l'inférence statistique, indiquant ainsi de manière plus précise l'écologie des espèces<sup>30</sup>. Cette analyse fréquentielle est divisée en deux étapes. La première concerne l'étude des profils écologiques des espèces selon les différents descripteurs. Cela permet d'identifier la distribution statistique d'une espèce à travers les différentes classes d'un descripteur, donc

<sup>29</sup> Michel Godron, *Écologie et évolution du monde vivant*, Paris, L'Harmattan, 2012.

<sup>30</sup> *Ibid.*

d'observer des relations écologiques<sup>31</sup>. La seconde quantifie l'efficacité de ces descripteurs, retenus comme facteurs dans le modèle si l'efficacité est démontrée. L'analyse de l'efficacité permet donc une réelle hiérarchisation de l'importance des facteurs dans la distribution des espèces. Ces analyses statistiques ont ainsi permis d'établir les profils écologiques des différentes espèces : optimums et limites ; lesquels conditionnent la mortalité et la viabilité futures d'individus en cas de dissémination d'une graine en un lieu. En l'absence de données similaires en Italie, ces analyses statistiques sont menées uniquement sur la partie française de la zone d'étude. La partie ligure et le sud du Piémont sont considérés comme aisément comparables aux zones françaises frontalières. Une plus grande distance serait à prendre pour les parties basses et septentrionales du Piémont mais les espèces ici étudiées en sont absentes. La définition de ces profils forme une étape préalable dans le processus de détermination des aires de distribution. L'indice de viabilité prend en compte les facteurs séparément et les compensations entre facteurs. Chaque facteur retenu est réévalué entre 0 (seuils létaux) et 1 (optimum). Une pondération est établie en fonction du calcul de l'efficacité<sup>32</sup>. La moyenne pondérée produit l'indice final. Le **tableau 2** présente les règles de calculs de l'indice (sur des valeurs théoriques pour un pixel et une espèce) dont la formule est :

$$I = \frac{(f_1 \times e_1) + (f_2 \times e_2) + \dots + (f_n \times e_n)}{n}$$

Tableau 2. Règles de calcul de l'indice de viabilité

Facteurs	Valeurs du pixel	Distance au seuil de viabilité	Efficacité (Pondération)	Valeur pondérée
f1	Tn janvier 7 °C	7/10 = 0,7	0,93	f1 = 0,7 x 0,93
f2	Tn février 5 °C	6/8 = 0,75	0,91	f2 = 0,75 x 0,91
...	...	...	...	...
fn	Pente 20°	20/40 = 0,5	0,24	fn = 0,5 x 0,24

Les profils écologiques permettent de spatialiser les aires de distribution des espèces, de part et d'autre de la frontière. La détermination de ces aires de distribution résulte du seuillage d'une carte de probabilité d'occurrence des espèces par le calcul de la distance de Mahalanobis<sup>33</sup>. Les probabilités sont comprises dans l'intervalle 0-1. C'est le seuil 0,9 qui a été sélectionné, car les fréquences les plus élevées sont observées au-delà de ce dernier. Cette

<sup>31</sup> *Ibid.*

<sup>32</sup> *Ibid.*

<sup>33</sup> Florencia Sangermano & Ronald Eastman, « A GIS Framework for the Refinement of Species Geographic Ranges », *International Journal of Geographical Information Science*, vol. 26, n° 1, 2011, p. 1-17.

première définition spatiale de l'aire de distribution est améliorée par la morphologie mathématique dans le but de réduire le bruit et d'éliminer les irrégularités que comportent les aires de distribution ainsi cartographiées<sup>34</sup>. Cette chaîne de traitements produit l'état actuel des aires pour l'élaboration du modèle dynamique.

#### Modélisation des processus expliquant les aires de distribution futures

Afin de modéliser les aires de distribution futures, le modèle va s'appuyer sur les processus qui régissent les dynamiques de population comme la production, la dispersion et la germination des graines, mais également la prise en compte de la mortalité<sup>35</sup>. Le modèle est dynamique, de type automate cellulaire. Il possède une démarche prospective et surtout exploratoire. Les aires de distribution actuelles sont modifiées, au fil du changement climatique, à condition que les processus biotiques (mortalité et dissémination des graines) le permettent. La production des graines et leur dissémination sont modélisées sous forme de pixel producteur et de pixel récepteur sans que la graine soit une entité à part entière.

Les processus biotiques ne se réalisent pas à chaque itération d'où la modélisation temporelle de résolution mensuelle, de janvier 2015 à janvier 2100. Les processus de ce modèle s'enchaînent au fil des mois (**tableau 3**) : celui de production de graines se réalise aux mois de fructification qui diffèrent selon les espèces. La dissémination suit directement la temporalité de la production. Quant au processus de germination, il se réalise pendant les mois de printemps/été. La mortalité par passage du seuil léthal est engendrée par les températures froides des mois de juin et de septembre. Au contraire, la mortalité liée au grand âge ne possède pas de contrainte de date, elle peut, tout comme les processus génériques, survenir tout au long de l'année.

34 Christine Voiron-Canicio, *Analyse spatiale et analyse d'images*, Montpellier, Reclus, 1995.

35 Virginie Roussel, *Modélisation des dynamiques spatio-temporelles du pin à crochets dans la vallée de Bassies (Ariège)*, maîtrise sous la dir. de Thomas Houet, université de Toulouse, 2014.

Tableau 3. Succession des processus dans le temps

Processus	Mois de l'année											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Évolution de la date	■											
Évolution des températures	■											
Évolution de l'indice	■											
Évolution de l'occ. du sol	■											
Production <i>Dryas octopetala</i>	■							■				
Production <i>Pinus cembra</i>	■					■						
Production <i>Pinus uncinata</i>					■							
Dispersion	■											
Germination				■								
Mortalité infantile												
Mortalité	■											

Processus actif:	■
Processus inactif:	■

208

Le modèle n'intègre pas ici une vraie population au sens biologique du terme et, pour cette raison, ne sont modélisés ni le processus de pollinisation ni celui de production de graines. En effet, dans le modèle, les pixels représentent un ensemble d'individus auquel est attribuée une capacité de production de graines sans avoir modélisé le processus de production de ces graines ni le nombre de graines. Les implications de cette limite sont l'incapacité de prévoir le possible impact du réchauffement climatique sur la pollinisation ou la production de graines.

#### La modification des conditions écologiques

Les conditions écologiques concernent l'évolution du climat, l'évolution de l'indice de viabilité et l'évolution de l'occupation du sol. L'évolution du climat est paramétrée de la manière suivante : à chaque itération, les valeurs climatiques augmentent ou diminuent jusqu'à atteindre les valeurs des températures futures, en 2100. L'évolution de l'indice suit la même logique. Afin que ces évolutions soient progressives, le modèle calcule la différence entre la valeur future et la valeur présente, qu'il divise par le nombre d'itérations nécessaires pour arriver à l'année 2100. La variabilité interannuelle n'est donc pas ici prise en compte. La troisième condition écologique concerne l'accumulation de matière organique (simulé par la mort successive d'individus) qui va participer à la constitution du sol avec d'autres facteurs, notamment la pente. Ce facteur rentre en compte dans la probabilité de germination.

## Les processus biotiques

Sans rentrer dans une description technique du modèle, voici les principales règles :

- chaque pixel où une espèce est présente est caractérisé par un âge dont on peut considérer qu'il correspond à l'âge de l'individu le plus jeune de la population du pixel ;
- chaque pixel ou ensemble continu de pixels est également caractérisé par une capacité ou incapacité de produire des graines en fonction de l'âge (population ni trop jeune ni trop âgée) et/ou du milieu. Il est en plus considéré que, plus la tâche est grande, meilleure est la reproduction, donc la production de graines ;
- au sein des pixels fertiles, chaque mois de production, un certain nombre de graines est produit. Les valeurs proviennent des études de Naoya Wada, « Factors affecting the seed-setting success of *Dryas octopetala* » pour *Dryas octopetala*<sup>36</sup> ; de Pierre Fourchy, « Notes sur le pin cembro [*Pinus cembra* L.] dans les Alpes françaises », pour *Pinus cembra*<sup>37</sup> ; et de Virginie Roussel, *Modélisation des dynamiques spatio-temporelles du pin à crochets dans la vallée de Bassies (Ariège)*, pour *Pinus uncinata*<sup>38</sup>.
- ces graines vont alors être disséminées dans le modèle selon les distances et orientations correspondant aux modalités de dispersion décrites dans la littérature ;
- chaque pixel est caractérisé par l'indice de viabilité, l'occupation du sol et les variables climatiques et en fonction de ces facteurs, peut ou ne peut pas accueillir la présence de l'espèce au fil du temps. Si une graine tombe dans tel pixel, se déclenche une probabilité de germination puis le cas échéant une probabilité de survie juvénile avec leurs temporalités propres. Si l'individu survit, l'espèce déclenche pour le pixel une présence d'âge 0 ;
- si dans un pixel l'âge du plus jeune individu d'une espèce dépasse la longévité de celle-ci sans qu'une graine ne germe, le pixel est éliminé de l'aire de distribution jusqu'à ce qu'une graine ne germe dans le pixel ;
- si le seuil d'incapacité de germination est passé, le pixel est caractérisé par une population relictuelle où les graines ne sont plus produites *in situ* ;
- si l'indice diminue en dessous du seuil léthal de l'espèce, alors la population meurt, sans attendre le laps de temps égal à la variable « longévité moins âge de l'individu le plus jeune ».

<sup>36</sup> Naoya Wada, « Factors Affecting the Seed-setting Success of *Dryas octopetala* », art. cit.

<sup>37</sup> Pierre Fourchy, « Notes sur le pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans les Alpes françaises », art. cit.

<sup>38</sup> Virginie Roussel, *Modélisation des dynamiques spatio-temporelles du pin à crochets dans la vallée de Bassies (Ariège)*, op. cit.

*Dryas octopetala* et *Pinus uncinata* se disséminent par le vent alors que *Pinus cembra* se dissémine grâce au casse-noix moucheté. Le modèle simule la dissémination par le vent de la manière suivante : à partir de chaque pixel qui produit, est calculée une aire de dissémination potentielle de chaque graine selon une direction et une distance donnée. Au sein de celle-ci, un pixel est choisi aléatoirement. La direction est fournie par la rose des vents où la fréquence devient une probabilité. La distance est conditionnée par les caractéristiques des graines des espèces anémochores. Ainsi, la capacité de dissémination de *Dryas octopetala* est de 2 km contre 500 m pour *Pinus uncinata*<sup>39</sup>. En ce qui concerne *Pinus cembra*, le modèle simule également la dissémination par les animaux et notamment le casse-noix moucheté. Ce dernier crée ses réserves sous les arbres. Ainsi, un pixel pris aléatoirement dans une distance inférieure à 15 km seulement si ce pixel est voisin d'au moins un pixel où une espèce d'arbre est présente, peu importe son espèce<sup>40</sup>.

210

Les conditions de germination dépendent de l'indice de viabilité de l'espèce, la viabilité des graines<sup>41</sup> et enfin l'occupation du sol. Ainsi, tous les pixels qui possèdent la capacité de germination ne vont pas forcément entamer ce processus. Si toutes ces conditions sont réunies, ces pixels intègrent l'aire de distribution.

Les dix premières années, la présence d'espèce est soumise à la mortalité infantile. Ce processus régit cette mortalité en appliquant un seuil correspondant aux températures minimales de la zone de tolérance de ces espèces pour les mois de juin et de septembre. Si les températures du pixel sont inférieures, alors la jeune population meurt.

La modélisation a également été réalisée en tenant compte de la compétition interspécifique. Il s'est agi d'intégrer le processus de mise en place de l'ombre d'un couvert arboré comme facteur limitant de la germination et de la survie des espèces. Dans cet article seul un scénario de compétition maximale est présenté où la présence d'une espèce compétitive élimine totalement ses concurrents. Ainsi, *Pinus cembra* et *Pinus uncinata* concurrencent *Dryas octopetala*, *Pinus cembra* concurrence *Pinus uncinata* et *Dryas octopetala*. Dès lors, *Pinus cembra* n'est jamais concurrencé et *Dryas octopetala* n'est jamais compétiteur. Ce paramétrage, excessif au regard de la réalité des interactions entre ces espèces, a été choisi pour contraster les résultats et tester la méthode.

39 Jean-Claude Rameau, Dominique Mansion & Gérard Dumé, *Flore forestière française*, op. cit.

40 Sabine Brodbeck & Felix Gugerli, « Sombre sentinelle des chemins », art. cit.

41 Voir l'étude de Naoya Wada, (« Factors affecting the seed-setting success of *Dryas octopetala* », art. cit.) pour *Dryas octopetala* et celle de Virginie Roussel (*Modélisation des dynamiques spatio-temporelles du pin à crochets dans la vallée de Bassies [Ariège]*, op. cit.) pour *Pinus uncinata*.

## RÉSULTATS

### Analyse statistique

Pour chaque espèce ont été calculées les limites de tolérance et les limites de l'optimum écologique ainsi que l'efficacité des descripteurs (tableau 4).

L'analyse de l'efficacité des descripteurs met en évidence qu'au sein des facteurs abiotiques, de manière générale, les facteurs climatiques possèdent des efficacités bien plus importantes que les facteurs topographiques ou géologiques.

Cependant, ces facteurs climatiques ne possèdent pas tous la même efficacité selon le mois et l'espèce. Globalement, pour les trois espèces, il apparaît que les températures en hiver possèdent une importance capitale.

Ainsi pour *Dryas octopetala*, les efficacités des températures minimales du mois d'avril (92) et de mai (92) sont importantes, ce qui conduit à paramétrer le modèle avec un besoin préalable de températures suffisamment hautes afin de mettre en place le processus de floraison au mois de mai à août. L'efficacité de la température maximale du mois de juin (96) indique que les températures chaudes sont importantes pour le déroulement de ce processus (tableau 4). Le modèle est paramétré de sorte à prendre en compte cette particularité.

En ce qui concerne *Pinus uncinata*, les températures minimales du mois de mai (58) et les températures maximales du mois de juin (58) possèdent une efficacité élevée. On peut paramétrer le modèle avec pour cette espèce un besoin que les températures ne soient pas trop froides pour amorcer le processus de floraison et un besoin de températures chaudes pour réaliser ce même processus (tableau 4). Les descripteurs topographiques et géologiques apparaissent bien moins efficaces exception faite de la géologie qui, pour *Pinus cembra*, correspond au descripteur le plus efficace avec des présences principalement liées aux roches siliceuses. Pour cette espèce, les efficacités des facteurs climatiques présentent des valeurs plus ou moins identiques qui nous permettent difficilement d'établir des conclusions sur leurs rôles respectifs. Cependant les valeurs des mois d'hiver sont légèrement plus efficaces que celles des mois d'été (55, 55, 54 pour respectivement Tn09, Tn12 et Tx12).

### Aires de distributions actuelles

La détermination des aires de distribution de ces espèces a été cartographiée (fig. 5, 6 et 7). Elle permet de passer d'une information ponctuelle non disponible en Italie à un objet géographique surfacique complet sur la zone d'étude. Les deux aires de distribution des pins couvrent l'ensemble des versants de montagnes de 1 100 à 3 000 m pour *Pinus cembra* et de 900 à 2 800 m pour *Pinus uncinata*.

Tableau 4. Spécificités écologiques des espèces étudiées

	Dryas octopetala					Pinus cembra					Pinus uncinata				
	Min ZT	Min O	Max O	Max ZT	Eff	Min ZT	Min O	Max O	Max ZT	Eff	Min ZT	Min O	Max O	Max ZT	Eff
Altitude	1700	2000	2400	2800	88	1600	1800	2200	2400	47	1400	1700	2000	2300	54
Pente	5	15	30	40	24	8	20	35	45	18	6	20	35	45	13
Tn 01	-16	-14	-12	-8	93	-14	-12	-10	-8	53	-14	-12	-10	-7	53
Tn 02	-17	-15	-12	-9	91	-16	-14	-11	-8	53	-16	-13	-10	-7	50
Tn 03	-16	-14	-11	-8	91	-15	-12	-10	-6	53	-14	-11	-9	-6	53
Tn 04	-13	-11	-9	-5	92	-12	-10	-7	-4	51	-11	-9	-6	-3	56
Tn 05	-9	-7	-5	0	92	-8	-5	-3	1	51	-7	-4	-1	2	58
Tn 06	-10	-7	-4	1	87	-8	-5	-2	2	50	-7	-4	0	4	55
Tn 07	-6	-4	-1	4	91	-4	-2	1	5	51	-4	0	3	6	54
Tn 08	-4	-2	1	5	91	-2	0	3	6	53	-2	1	4	8	57
Tn 09	-4	-2	0	4	95	-3	-1	2	5	55	-2	0	3	6	57
Tn 10	-7	-5	-2	2	93	-5	-3	0	2	53	-5	-2	1	3	55
Tn 11	-11	-9	-6	-3	93	-10	-7	-5	-2	53	-9	-6	-4	-1	53
Tn 12	-13	-12	-10	-7	99	-12	-11	-9	-6	55	-12	-10	-8	-6	55
Tx 01	-3	-1	1	4	99	-2	0	2	4	52	-1	1	3	5	55
Tx 02	-3	-1	1	5	96	-1	1	3	6	51	0	2	4	7	56
Tx 03	-2	0	3	7	97	0	2	4	8	48	1	3	6	9	56
Tx 04	1	3	6	10	91	3	5	8	11	48	4	6	9	12	51
Tx 05	4	7	9	13	88	6	9	11	14	48	7	10	12	16	48
Tx 06	9	11	13	17	96	10	12	15	18	48	11	14	16	20	58
Tx 07	11	14	16	20	92	13	15	18	21	45	14	17	20	23	57
Tx 08	11	14	16	20	89	12	15	18	21	47	14	17	19	23	49
Tx 09	8	10	13	17	90	9	12	14	18	45	10	13	16	19	55
Tx 10	4	6	8	12	96	5	8	10	13	49	6	9	11	14	59
Tx 11	0	1	3	7	99	1	3	5	8	53	2	4	6	9	63
Tx 12	-1	0	2	5	99	0	2	3	5	54	1	2	4	6	60
Enc.	Peu encaissé				18	Peu encaissé				20	Peu encaissé				16
Exp.	Nord; nord-ouest; nord-est; est; ouest				18	Nord; nord-ouest; nord-est; est; ouest				15	Sud; sud-ouest; nord; nord-ouest; ouest				12
Géologie	Calcaires lités, marnes; conglomérats, grès, pélites vertes ou violacées; quartzites, schistes, dolomies, cargneules				21	Calcaires, schistes, grès d'Annot; conglomérats, grès, pélites vertes ou violacées; socle cristallin ancien: micaschistes, gneiss, granite				77	Calcaires lités, marnes				13

Tn : températures minimales ;

Tx : températures maximales ;

Enc. : encaissement ;

Exp. : exposition ; 01 : janvier ; 02 : février ; 03 : mars ; 04 : avril ; 05 : mai ; 06 : juin ;

07 : juillet ; 08 : août ; 09 : septembre ; 10 : octobre ; 11 : novembre ; 12 : décembre ;

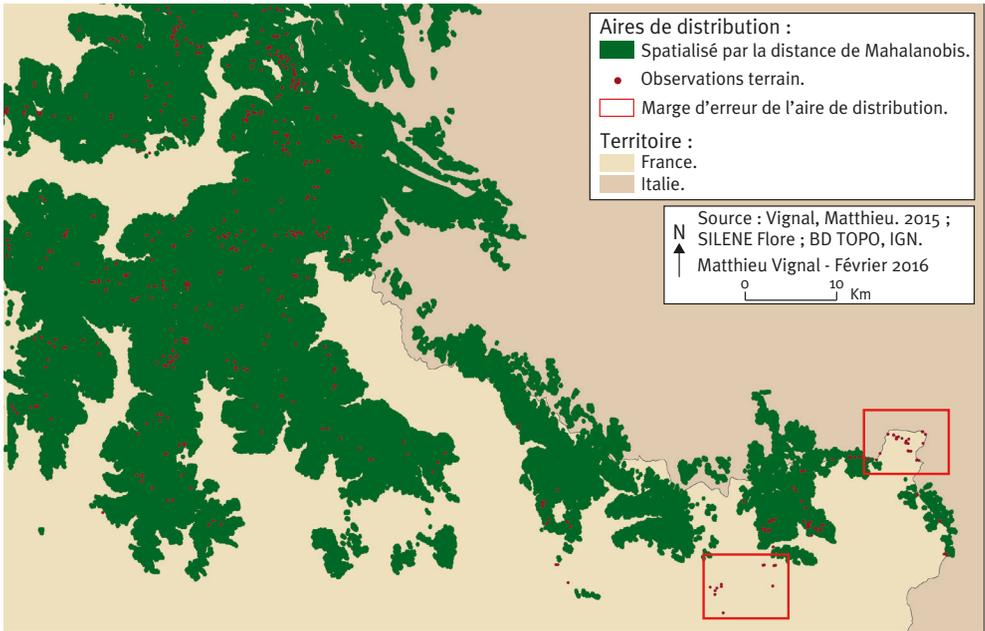
Min. ZT : minimum de la zone de tolérance ;

Max. ZT : maximum de la zone de tolérance ;

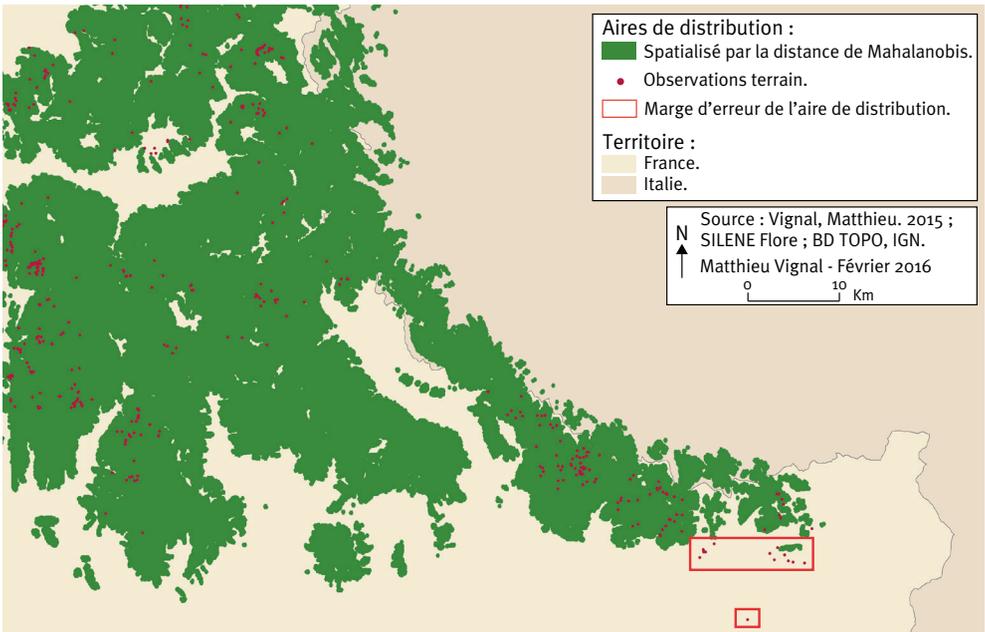
Min. O : minimum de l'optimum écologique ;

Max. O : maximum de l'optimum écologique ;

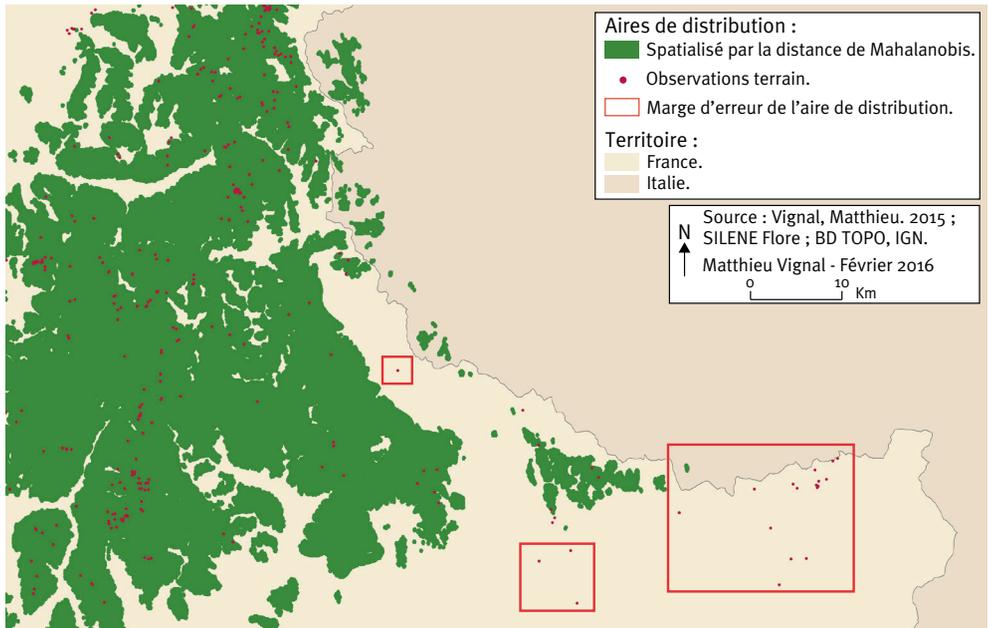
Eff. : efficacité des descripteurs



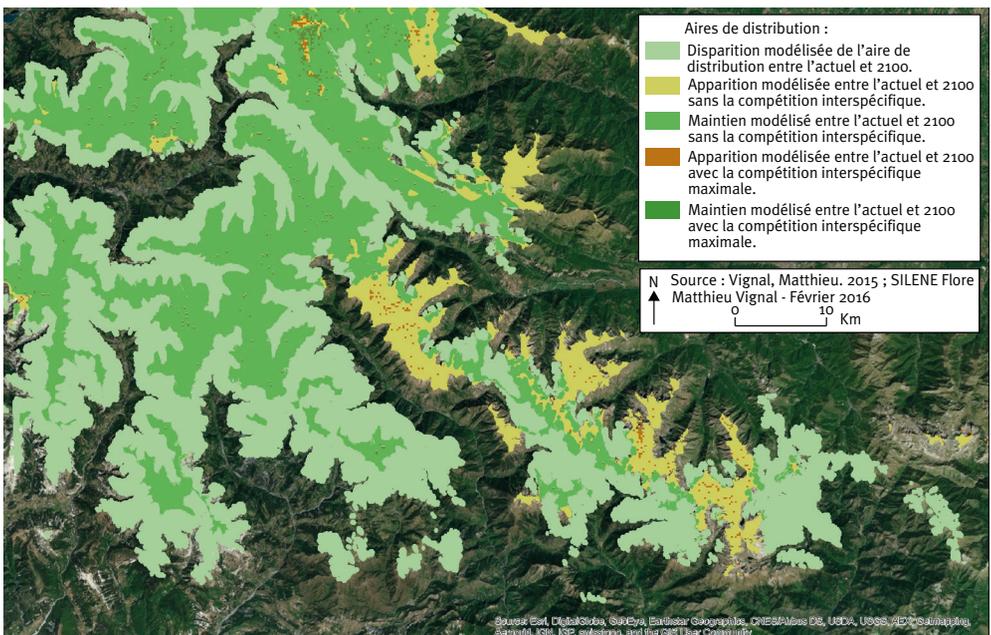
5. Présence (base de données SILENE) et aire de distribution actuelle de *Dryas octopetala*



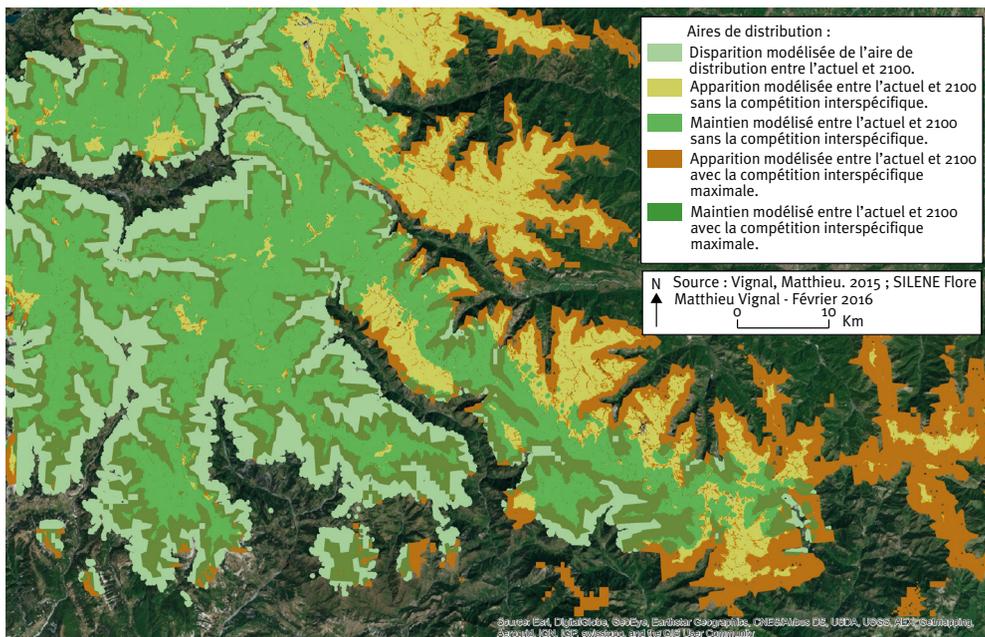
6. Présence (base de données SILENE) et aire de distribution actuelle de *Pinus cembra*



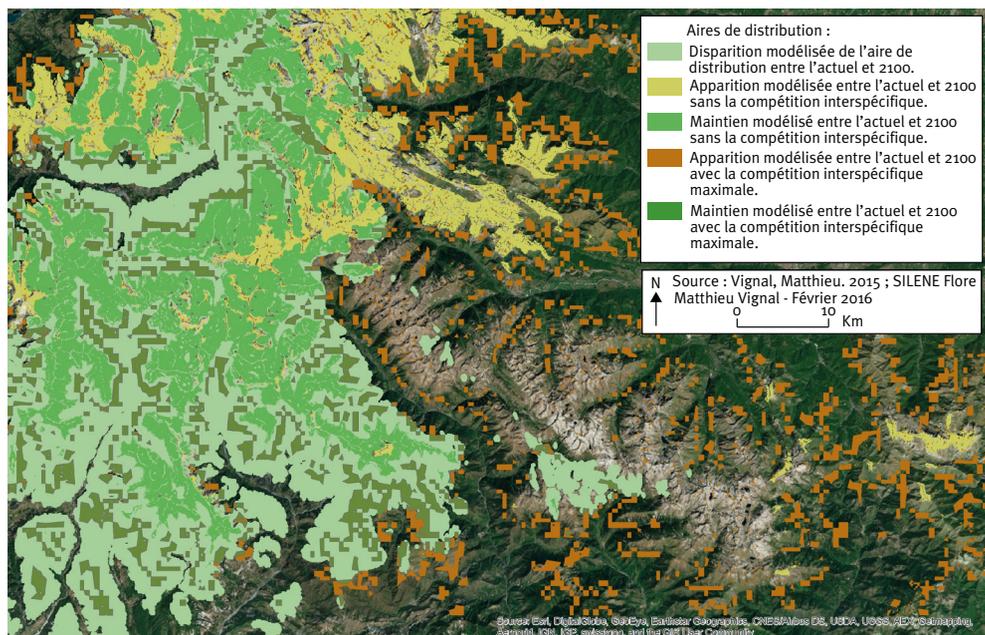
7. Présence (base de données SILENE) et aire de distribution actuelle de *Pinus uncinata*



8. Simulation des effets de la compétition sur l'aire de distribution simulée (2100) selon le scénario A1B de *Dryas octopetala*



9. Simulation des effets de la compétition sur l'aire de distribution simulée (2100) selon le scénario A1B de *Pinus cembra*



10. Simulation des effets de la compétition sur l'aire de distribution simulée (2100) selon le scénario A1B de *Pinus uncinata*

La modélisation de l'impact du changement climatique, sans tenir compte de la compétition interspécifique, indique que la répartition des modifications d'aires de distribution de ces trois espèces se retrouveraient, en 2100, davantage en altitude et davantage au nord. Plus exactement, les superficies de disparition de l'espèce en limite chaude d'aire de distribution seraient, selon ce paramétrage, supérieures à celles de l'apparition de l'espèce en limite froide d'aire de distribution. Les aires devraient se réduire de 33 % pour *Dryas octopetala*, 29 % pour *Pinus cembra* et 27 % pour *Pinus uncinata*. La distance moyenne entre les limites d'aires actuelles et futures serait de 3,5 km, 2 km et 1,2 km en soixante-quinze ans, pour, respectivement, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra* et *Pinus uncinata*.

216

La disparition de ces espèces en limite chaude de leurs aires de distribution est exacerbée lors des simulations qui tiennent compte de la compétition interspécifique maximale. En effet, la modélisation de l'impact du changement climatique entraînerait, selon ce scénario volontairement excessif, une réduction de 99 % pour *Dryas octopetala* et de 58 % pour *Pinus uncinata*. En revanche, *Pinus cembra* devrait voir son aire de distribution augmentée de 30 %. La distance moyenne entre les limites d'aires actuelles et futures serait de 5,5 km, 6,5 km et 3 km en soixante-quinze ans pour, respectivement, *Dryas octopetala*, *Pinus cembra* et *Pinus uncinata*. Néanmoins, ce paramétrage relève uniquement d'un intérêt méthodologique.

Les résultats montrent que *Dryas octopetala* connaîtrait une réduction de son aire. Cependant, cette réduction est associée à un déplacement, possible grâce à une capacité de propagation vers les sommets des massifs montagneux (de 1 200-3 000 m au présent à 1 800-3 300 m d'altitude en 2100), jusqu'à d'infimes superficies où les conditions écologiques sont trop rudes pour qu'une colonisation par les arbres, même paramétrée avec excès, soit envisageable (fig. 8).

*Pinus cembra* se propagerait dans cette simulation sans concurrence interspécifique (fig. 9). Les zones d'extension de l'aire de distribution se situent essentiellement côté italien. Ceci pourrait s'expliquer, d'une part, en raison d'un biais méthodologique où l'absence de points d'observation en Italie générerait une sous-estimation qui serait corrigée dans le temps par la simulation de la dispersion. D'autre part, il est tout de même nécessaire de noter que cette espèce a été pénalisée par les pratiques sylvopastorales. Elle est dans une dynamique de recolonisation en particulier sous le climat légèrement plus humide et plus continental côté Piémont qui lui est plus favorable. La carte (fig. 9) démontre une fois encore que le paramétrage qui prend en compte la compétition interspécifique nécessite des corrections, notamment par le fait que

l'aire simulée forme une sorte de liseré autour des zones d'extension simulées sans tenir compte de la compétition interspécifique.

*Pinus uncinata* connaît en revanche une diminution conséquente de son aire de distribution (fig. 10). Cette dernière se restreindrait d'une part, à de plus hautes altitudes là où les conditions écologiques sont limitantes pour *Pinus cembra* et, d'autre part, à un semis de points, dispersés plus bas dans les vallées, engendré par la modélisation dynamique de la dissémination et germination des graines entre 2015 et 2100.

En paramétrant les modèles selon les connaissances actuelles de la biologie de ces espèces, le déplacement est possible et les pixels qui seront viables dans le futur semblent susceptibles d'être colonisés. Cependant, il faut insister sur le fait que le décalage spatial des milieux viables entre l'actuel et le futur est suffisamment faible pour laisser une assez grande part de lieux viables tant aujourd'hui qu'en 2100. Ainsi, même sans colonisation de nouveaux milieux, le changement climatique leur permettrait apparemment de subsister dans de nombreux espaces malgré l'évolution du climat. La concurrence interspécifique pourrait probablement contredire ce résultat.

## DISCUSSION

Les données en entrée sont à prendre avec un certain nombre de précautions. La base de données SILENE Flore est un ensemble d'observations ponctuelles ne résultant pas d'un échantillonnage réfléchi et présente donc des problèmes de représentativité. Les données climatiques comportent des marges d'erreurs<sup>42</sup>.

Si les analyses statistiques ont montré une certaine robustesse en ce qui concerne les présences d'espèces, il apparaît pertinent d'insister ici sur la grande plus-value qu'offrirait les analyses statistiques des liaisons entre les variables écologiques et les processus biologiques dans le détail (floraison, pollinisation, fructification, germination, etc.).

Les aires de distributions actuelles sont issues d'un traitement de données générant une certaine marge d'erreur, comme le montrent les points d'observation SILENE hors de l'aire de distribution (fig. 5, 6 & 7). Ces points se situent dans l'extrémité chaude de la distribution de l'espèce, et le seuil strict de probabilité ici choisi a exclu ces zones de l'aire de distribution – bien que la présence y soit attestée. Les erreurs dans l'aire de distribution sont non négligeables pour *Pinus uncinata*. Cela est lié à une distribution spatiale et

42 Nicolas Martin, Pierre Carrega & Cyriel Adnés, « Downscaling statistique des températures et des précipitations 2071-2100 du modèle ALADIN-Climat pour les scénarios A1B, A2 et B1 dans les Alpes-Maritimes », art. cit.

écologique des observations SILENE avec des queues de distributions plus étirées, rendant le seuillage à 0,9 moins pertinent.

Concernant le modèle, il convient de rappeler que le but de cet article est de présenter un outil de modélisation original, novateur, fonctionnel et reproductible. Or, le modèle a montré une grande robustesse dans la mesure où :

- il engendre des modifications comparables à celles exposées dans la littérature, en simulant la persistance ou bien la migration de ces espèces végétales dans le cadre du changement climatique pour les espèces ici étudiées<sup>43</sup> ;
- la modélisation selon un scénario de climat stable génère, après une dizaine d'années de l'ensemble des processus (production de graine, germination, stérilité, mortalité), des aires de distribution significativement stables. Ces aires tendent à augmenter faiblement au-delà des dix ans, montrant une légère surestimation de la capacité de reproduction – notamment aux limites d'aire –, ce qui est cohérent avec la limite exprimée sur les aires de distribution actuelles modélisées avec une sous-représentation ;
- la modélisation par les processus biotiques génère une aire de distribution qui ne présente pas de grande contradiction avec l'aire de distribution potentielle future calculée par simple « décalage thermique » de l'aire actuelle.

218

Premièrement, l'absence de points d'observation en Italie et un scénario peu probable en ce qui concerne la concurrence interspécifique rendent les résultats discutables, sans remettre en question l'outil créé. Deuxièmement, si l'outil de modélisation semble tout à fait satisfaisant, nous sommes tout à fait conscients que les paramétrages fondés sur la littérature sans confrontation au terrain limitent fortement la fiabilité des résultats. Les paramétrages – et donc les résultats – sont donc ici à prendre comme des tests de la robustesse de l'outil et pas encore comme des anticipations probables des aires de répartition.

En outre, il apparaît important de rappeler que la production de graines est engendrée par la pollinisation. Or, le choix de réaliser un modèle par automate cellulaire a ici contraint la capacité de modéliser ce processus. Pour intégrer ce paramètre ainsi que pour en affiner d'autres ici intégrés (par exemple comportement de la graine), un système multiagents semblerait être une forme plus adaptée. L'association entre un automate cellulaire et un système multiagents permettrait alors de considérer que ce sont les individus qui possèdent le pouvoir de se propager, tout en considérant que cette propagation est conditionnée par les caractéristiques de l'environnement. En outre, cela

---

43 Jean-Paul Theurillat & Antoine Guisan, « Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review », art. cit.

permettrait d'introduire dans ce modèle, une variable quantitative décrivant la dynamique de population. Cet article présente la première étape d'une recherche scientifique plus ambitieuse dont la deuxième étape serait d'entreprendre prudemment une calibration du modèle en s'appuyant premièrement sur des observations de terrain, et en mettant en place un ensemble de tests.

#### VERS UNE INTÉGRATION D'OBSERVATIONS DE TERRAIN

Les affinités écologiques des espèces ont été déterminées par l'analyse statistique à travers la définition de l'optimum écologique et des limites de tolérances. Les aires de distribution ont été définies même en Italie, où les points d'observations manquaient. Afin de modéliser les aires de distribution futures, la production, la dispersion et la germination des graines mais également la prise en compte de la mortalité ont été implémentées dans un automate cellulaire. Le modèle fonctionne et permet bien la modélisation avec des itérations mensuelles pour simuler la dynamique de modification d'une aire de distribution. Globalement, les paramétrages sélectionnés grâce à la littérature permettent déjà des simulations relativement crédibles avec des modifications des aires de distribution vers les milieux plus froids et des pertes de superficies des aires de distribution futures. Celles-ci diffèrent selon que l'on intègre la compétition interspécifique ou non. Or, c'est le paramétrage ici le moins bien pris en compte. Il sera intéressant de poursuivre l'étude en intégrant au modèle les observations de terrain sur la population (variation dans l'espace de la densité et des pyramides des âges) et les processus biotiques (production de graine, survie).

Le dernier rapport du GIEC fait état de nombreuses conséquences possibles sur la biodiversité terrestre, induites par l'élévation des températures. En effet, lors des phases où le climat change, les espèces risquent de s'éteindre si leurs aires de distribution ne connaissent pas la modification qui leur permette de trouver, en un autre lieu, les conditions écologiques qui leur sont favorables. Ces modifications sont dues à une augmentation ou une diminution de la viabilité de l'habitat pour l'espèce, mais dépendent également des processus biologiques des espèces végétales. Cette étude présente les apports de la démarche modélisatrice pour la détermination des aires de distribution futures des espèces végétales, au sein du territoire transfrontalier du massif du Mercantour – Argentera. Les trois espèces étudiées sont : *Dryas octopetala*, *Pinus cembra* et *Pinus uncinata*. La méthode élaborée permet, à partir de relevés d'espèces issus de la base de données SILENE et de descripteurs de l'environnement (climatiques, géologiques, topographiques), de spatialiser l'aire de distribution d'une espèce afin de l'intégrer dans un modèle dynamique, comme foyer émetteur de graine. Le modèle dynamique, de type automate cellulaire, cherche à formaliser la modification des aires de distribution par la simulation des processus de production, de dissémination et de germination des graines, mais également la prise en compte de la mortalité. Le parti pris est d'élaborer un modèle, calibré par la littérature, des dynamiques spatio-temporelles des aires de distribution des espèces végétales étudiées. Ces dernières sont donc modifiées, au fil du changement climatique, à condition que les processus biotiques le permettent. En effet, la modélisation tente de tenir compte, par exemple, de la compétition interspécifique par l'intégration d'un processus de mise en place de l'ombre d'un couvert arboré comme facteur limitant de la germination et survie des espèces. Ce modèle simule la persistance et la migration des espèces végétales dans le cadre du changement climatique pour les espèces ici étudiées. Cependant, les paramétrages basés sur la littérature sans confrontation au terrain sont une limite forte dans la fiabilité des résultats. Les paramétrages, et donc les résultats, sont donc ici à prendre comme des tests de la robustesse de l'outil, et pas encore comme des anticipations probables des aires de distribution.

The latest IPCC report presents numerous consequences of temperature elevations on terrestrial biodiversity. Indeed, during climate changes periods, species can become extinct if their distribution areas do not evolve in a way that enables them to find another space with more favorable ecological conditions. These changes are the consequence of an increase or a decrease of the viability of the habitat for the species, but also depend on the biological processes of plant species. This study presents the contributions of the model-building approach to determining future distribution ranges of plant species, in the border territory of Mercantour - Argentera. The three species studied here are: *Dryas octopetala*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata*. The chosen method allows, thanks to data found in the SILENE database and to environmental descriptors (climate, geological, topographical), to spatialize a species' distribution area for integration in a dynamic model, as a seed transmitter. This dynamic model, of the cellular automaton type, seeks to formalize the change of distribution areas by simulating the production processes, as well as dissemination and seed germination, all the while considering mortality. The goal is to develop a model, calibrated by existing works, of the spatiotemporal dynamics of distribution areas of the studied plant species. Modifications are applied as climate changes, if the biotic processes allow it. Indeed, modeling attempts to account, for example, for interspecific competition by integrating an implementation process of the shade of a tree cover as a limiting factor for germination and species survival. This model simulates the studied species' persistence and migration of plant species in the context of climate change. However, data based on literature are a strong limit to the reliability of the results, as they have not been confronted to field studies. The settings, and therefore the results are here to consider as tests of the robustness of the tool, and not yet as probable expectations of range.



## TABLE DES MATIÈRES

Milieux extrêmes et critiques face au changement climatique. Climats, Territoires, Environnement Marianne Cohen & Christian Giusti .....	9
Encadré. Climat : étymologie, signification locale et questions autour d'un mot.....	14

### PREMIÈRE PARTIE

#### MILIEUX CRITIQUES ET CHANGEMENT CLIMATIQUE

Hydrologie et production agricole dans le nord-ouest de l'Amazonie Josyane Ronchail, Tatiana Schor, Jhan Carlo Espinoza, Manon Sabot, Heitor Pinheiro, Percy Gomez, Guillaume Drapeau, Véronique Michot, Naziano Filizola, Jean-Loup Guyot, Benjamin Sultan, Jean-Michel Martinez.....	27
Changement climatique et viticulture Hervé Quénot .....	57
Perception des aléas côtiers. Le cas de la société insulaire oléronaise (France) David Chionne.....	79
Utilité d'un diagnostic systémique pour appréhender l'adaptabilité d'un système territorial : application à la Camargue sous la menace de la montée des eaux Sophie Lizard & Christine Voiron-Canicio .....	105

### DEUXIÈME PARTIE

#### MILIEUX EXTRÊMES ET CHANGEMENT CLIMATIQUE

Changements climatiques et agriculture : impacts et adaptation en Afrique de l'Ouest Benjamin Sultan, Richard Lalou, Laurent Kergoat, Bénédicte Gastineau & Théo Vischel ...	139
Impacts de la variabilité climatique sur la démographie des rennes en Laponie suédoise : de l'intérêt du calendrier pastoral Romain Courault, Marianne Cohen, Sonia Saïd & Josyane Ronchail .....	155

Modélisation de l'impact du changement climatique sur trois aires de distribution végétales dans le Mercantour Matthieu Vignal & Julien Andrieu.....	195
---	-----

TROISIÈME PARTIE  
LONGUE DURÉE QUATERNAIRE

Occupations humaines et dynamiques environnementales du Paléolithique à l'âge du bronze, secteur d'Adam, sultanat d'Oman. Conséquences régionales de la variation du signal hydroclimatique sur le long terme Tara Beuzen-Waller, Guillaume Gernez, Jessica Giraud, Stéphane Desruelles, Anaïs Marrast, Stéphanie Bonilauri, Marion Lemée, Amir Beshkani, Julien Guery, Raphaël Hautefort & Éric Fouache .....	225
Conclusion Laurence Eymard.....	271

APPENDICE

Changement climatique et ressource en eau en Himalaya. Enquêtes auprès de villageois dans quatre unités géographiques du bassin de la Koshi, Népal Olivia Aubriot, Joëlle Smadja, Ornella Puschiasis, Thierry Duplan, Juliette Grimaldi, Mickaël Hugonnet & Pauline Buchheit .....	273
Rôle du climat et de l'agriculture dans l'étiologie de la maladie de Kawasaki Joseph Boyard-Micheau, Xavier Rodó, Roger Curcoll, Joan Ballester & Josep Anton Morgui.....	274
Changement climatique et occupation humaine en Arabie du Sud au cours du Quaternaire récent Anne-Marie Lézine.....	275
Reconstitution des interactions entre l'évolution climatique et l'anthropisation de la vallée d'Ambato (nord-ouest de l'Argentine) depuis 2000 ans Bernarda Marconetto.....	276
L'impact des crises hydroclimatiques passées sur la gestion de l'eau en zones urbaines : le cas de Marseille aux XVIII <sup>e</sup> et XIX <sup>e</sup> siècles Nicolas Maughan.....	277
L'observatoire lyonnais du climat : premiers retours sur une approche pluridisciplinaire d'adaptation au changement climatique Dominique Soto, Florent Renard, Emmanuel Thimonier-Rouzet, Frédéric Kuznik, Luce Ponsar, Corinne Hooge, Lionel Soulhac, Christina Aschan-Leygonie, Alain Brisson, Ph. Mary & D. Saulnier .....	278