



HAL
open science

Suivi des tendances de l'occupation de l'espace et de l'abondance des chenilles d'Apollon *Parnassius apollo lozerae* dans le Parc national des Cévennes en lien avec le changement climatique.

Thibaut Couturier, Jocelyn Fonderflick, Maïly Moschetti, Adrien Jailloux,
Aurélien Besnard

► To cite this version:

Thibaut Couturier, Jocelyn Fonderflick, Maïly Moschetti, Adrien Jailloux, Aurélien Besnard. Suivi des tendances de l'occupation de l'espace et de l'abondance des chenilles d'Apollon *Parnassius apollo lozerae* dans le Parc national des Cévennes en lien avec le changement climatique.. Coopération OFB-CEFE. 2023, 45p. hal-04281448

HAL Id: hal-04281448

<https://ofb.hal.science/hal-04281448v1>

Submitted on 12 Nov 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Suivi des tendances de l'occupation de l'espace et de l'abondance des chenilles d'Apollon *Parnassius apollo lozerae* dans le Parc national des Cévennes en lien avec le changement climatique



Rapport méthodologique, protocole version 1 (mai 2023)

Document élaboré dans le cadre de la coopération OFB-CEFE visant à fournir un appui méthodologique et statistique aux gestionnaires d'espaces naturels protégés

Thibaut COUTURIER (CEFE),
Jocelyn FONDERFLICK (Parc national des Cévennes),
Maily MOSCHETTI (Parc national des Cévennes),
Adrien JAILLOUX (OFB), Aurélien BESNARD (CEFE)

Thibaut COUTURIER, ingénieur de recherche, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive,
thibaut.couturier@cefe.cnrs.fr

Jocelyn FONDERFLICK, chargé de mission faune, Parc national des Cévennes,
jocelyn.fonderflick@cevennes-parcnational.fr

Maïly MOSCHETTI, stagiaire Master 2, Parc national des Cévennes.

Adrien JAILLOUX, chargé de mission recherche biodiversité terrestre, parcs nationaux et aires protégées, Office français de la biodiversité, adrien.jailloux@ofb.gouv.fr

Aurélien BESNARD, maître de conférences, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive,
aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr

PEER-REVIEW (RELECTURE CRITIQUE PAR DES PAIRS)

Bastien LOUBOUTIN, entomologiste, Office pour les insectes et leur environnement (OPIE)

CITATION CONSEILLÉE

Couturier T., Fonderflick J., Moschetti M., Jailloux A., Besnard A., 2021. Suivi des tendances de l'occupation de l'espace et de l'abondance des chenilles d'Apollon *Parnassius apollo lozerae* dans le Parc national des Cévennes en lien avec le changement climatique. Rapport méthodologique, protocole version 1. Coopération OFB-CEFE. 45 pages.

CREDIT PHOTO COUVERTURE

Chenille d'Apollon sur dalle à orpins © Thibaut Couturier

Droits d'usage : accès libre

Niveau géographique : national

Couverture géographique : France métropolitaine

Niveau de lecture : professionnels, experts

Suivi des tendances de l'occupation de l'espace et de l'abondance des chenilles d'Apollon *Parnassius apollo lozerae* dans le Parc national des Cévennes en lien avec le changement climatique

RESUME

L'Apollon (*Parnassius apollo*) exige des espaces ouverts, pelouses ou éboulis ensoleillés entre 600 et 2 500 mètres d'altitude. Ce papillon a vu ses populations françaises régresser, voire disparaître sur certaines parties du territoire national ces dernières décennies, potentiellement en raison des changements climatiques. L'évolution des pratiques pastorales pourrait également expliquer une partie de ce déclin, notamment sur les causses méridionaux.

Une étude-pilote a été lancée en 2018 sur plusieurs causses du Parc national des Cévennes. Elle se base sur un dénombrement des chenilles d'Apollon au cours de trois passages réalisés en mai sur 168 dalles à orpin. A partir des données collectées, nous avons estimé une probabilité d'occupation des dalles par les chenilles de 0,46 [IC95% 0,39-0,54] par une modélisation en site-occupancy et une abondance moyenne par dalle de 0,71 [IC95% 0,43-1,1] par des modèles en *N*-mixture. La probabilité de détection moyenne de l'espèce est de 0,77 [IC95% 0,71-0,83]. Elle augmente avec l'avancée de leur stade de développement. Sur la base de ces résultats, nous fournissons plusieurs recommandations pour le déploiement de ce protocole dans les prochaines années sur les causses du Parc national des Cévennes. Il permettra ainsi de renseigner les changements de répartition et d'abondance de cette espèce sur le long terme en lien avec le changement climatique. Certaines mesures pour maintenir les populations relictuelles pourraient être encouragées.

Ce document justifie les choix méthodologiques réalisés et propose un cadre pour le recueil, le stockage et l'analyse des données. Il fixe également les moyens logistiques nécessaires à la mise en œuvre du protocole proposé. L'ensemble de ces informations garantit la pérennité de l'étude sur le long terme.

L'élaboration de ce protocole s'inscrit dans le cadre d'une coopération entre l'Office Français de la Biodiversité et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive. Cette coopération lancée en 2018 vise à mettre en place un appui méthodologique et statistique pour un transfert continu de compétences, de savoirs, de méthodes, vers les gestionnaires des parcs nationaux et des autres aires protégées.

AUTEURS

Thibaut COUTURIER (CEFE), Jocelyn FONDERFLICK (Parc national des Cévennes), Maïly MOSCHETTI (Parc national des Cévennes), Adrien JAILLOUX (OFB), Aurélien BESNARD (CEFE)

MOTS CLES

Parc national, Cévennes, Lépidoptère rhopalocère, Apollon, chenille, orpins, distribution, abondance, colonisation-extinction, montagne, changement climatique, protocole

SOMMAIRE

Préambule.....	6
I) Introduction.....	8
1) Enjeux scientifiques et de conservation.....	8
2) Objectifs.....	11
3) Déroulement de la coopération entre le PNC, le CEFE et acteurs impliqués.....	11
II) Choix méthodologiques.....	12
1) Contraintes imposées par la biologie et l'écologie de l'espèce.....	12
2) Méthode retenue.....	13
III) Etude-pilote conduite en 2018.....	15
1) Stratégie d'échantillonnage.....	15
2) Techniques de collecte de données sur le terrain.....	17
3) Analyse des données.....	18
4) Résultats.....	20
IV) Discussion et poursuite du protocole.....	27
1) Discussion.....	27
2) Méthode retenue.....	28
3) Stratégie d'échantillonnage.....	29
4) Techniques de collecte de données.....	30
5) Stockage et analyse des données.....	30
V) Références citées.....	31
Annexes.....	36

Préambule

Coopération OFB-CEFE

L'élaboration de ce protocole s'inscrit dans le cadre d'une coopération entre l'Office Français de la Biodiversité et le Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (convention Réf. CNRS 169022). Cette coopération lancée en 2018 vise à mettre en place un appui méthodologique et statistique pour un transfert continu de compétences, de savoirs, de méthodes, vers les gestionnaires des parcs nationaux et des autres aires protégées.

Pour plus d'informations, consulter le portail technique de l'OFB (lien vers la page dédiée).

Périmètre et transférabilité du protocole

Cette opération scientifique de suivi des tendances de l'occupation de l'espace par l'Apollon *Parnassius apollo* est à l'initiative du Parc national des Cévennes. En France, cette espèce occupe encore actuellement les massifs montagneux du Massif central, des Pyrénées et des Alpes entre 600 m et 2500 m d'altitude (Descimon, 1995). Compte-tenu de la visée à « large échelle » de cette étude, d'autres structures, situées sur des aires protégées ou non, sont ainsi susceptibles d'être intéressées par l'opération scientifique détaillée dans ce rapport.

De nombreuses études menées chez les lépidoptères s'intéressent aux communautés d'espèces et à l'obtention d'indices de diversité (e.g. Levanoni et al., 2011). Elles mobilisent alors bien souvent des techniques d'inventaires de l'ensemble des espèces sur un ou plusieurs sites, ce qui implique de réaliser de nombreux passages pour détecter l'ensemble de la communauté d'espèces présentes. D'autres études se focalisent sur l'obtention d'indices d'abondance, comme c'est le cas en Grande-Bretagne et d'autres pays d'Europe où les tendances nationales des effectifs d'espèces sont estimées via des comptages sur des transects linéaires (Brereton et al., 2011; Roy et al., 2007; van Swaay et al., 2008). Là aussi, l'investissement sur le terrain peut s'avérer important, avec des passages répétés de nombreuses fois au cours de la saison de vol des différentes espèces. Assez peu d'études menées sur les lépidoptères mobilisent des relevés en présence-absence (voir toutefois Bried & Pellet, 2012; Dinsmore et al., 2019; Fernández-Chacón et al., 2014; Post van der Burg et al., 2020; Puntteney & Schorr, 2016; Schorr et al., 2020). Or de telles approches augmentent le nombre de sites qu'il est possible d'échantillonner à budget constant et donc potentiellement l'échelle spatiale couverte lors d'une étude pour un budget identique (Schulz et al., 2020). Des échelles spatiales étendues sont particulièrement pertinentes pour étudier les effets des changements globaux tels que le changement climatique. Cette question du choix des variables (comptages d'individus, présence-absence de l'espèce...) à mesurer sur le terrain au regard des enjeux peut ainsi intéresser tous les gestionnaires d'espaces naturels qui entreprennent la mise en place de suivis à long terme d'espèces nécessitant une approche sur de vastes territoires.

Une majorité des études réalisées sur les lépidoptères se focalisent sur les imagos, généralement plus faciles à détecter grâce à leur comportement de vol que d'autres stades de leur cycle de vie. Cependant, les déplacements des individus sont parfois importants chez certaines espèces (e.g. Loos et al., 2015) et les espèces contactées sur un site donné n'y sont pas toujours reproductrices. Cela peut ainsi conduire à une vision déformée des zones favorables à l'espèce. Par ailleurs, pour de nombreuses espèces de papillons, le développement de la chenille se fait exclusivement sur des plantes-hôtes spécifiques, ce qui les rend particulièrement sensibles à des modifications d'habitats. Il est donc important pour les gestionnaires de pouvoir recueillir des informations concernant la localisation précise des chenilles et de leurs plantes-hôtes (e.g. Moschetti et al., 2020). Néanmoins, encore plus que pour les imagos (Pellet et al., 2012), la détection des chenilles peut être difficile et variable dans le temps, notamment du fait de l'évolution de la taille des individus liée au développement des chenilles aux différents stades, entraînant des biais potentiels dans l'estimation des paramètres d'intérêt tels que l'occupation spatiale ou l'abondance.

La correction des biais engendrés par les problèmes de détection d'espèces passe par l'utilisation de méthodes telles que le « *site-occupancy* » (MacKenzie et al., 2003, 2002) qui implique de passer plusieurs fois sur les mêmes unités d'échantillonnage (quadrats, sites...). Cette répétition représente un coût non négligeable pour les gestionnaires et doit donc être optimisée. Le plan d'échantillonnage dit en « *removal sampling* » a été proposé pour des espèces suffisamment communes et ne nécessitant pas une modélisation fine de la probabilité de détection (Mackenzie & Royle, 2005). Elle consiste à ne pas répéter les visites sur unité dès lors que l'espèce y a été détectée. L'économie en termes d'efforts à déployer sur le terrain peut alors s'avérer importante étant donné que les unités d'échantillonnage « positives » ne sont pas revisitées. Cette approche peut intéresser d'autres gestionnaires concernés par des estimations d'occupation spatiale chez des espèces suffisamment communes au sein de l'emprise étudiée et à faibles variations spatio-temporelle de la probabilité de détection.

Avertissement

Ce document justifie les choix méthodologiques réalisés lors de la définition de cette étude et propose un cadre pour le recueil, le stockage et l'analyse des données. Il fixe également les moyens logistiques nécessaires à la mise en œuvre du protocole proposé. L'ensemble de ces informations garantissent la pérennité de l'étude sur le long terme. Le protocole proposé pourra évoluer dans le temps pour de multiples raisons : évolution des questions, de l'échelle de l'étude, des techniques, des moyens disponibles, développement de nouvelles méthodes d'analyse, etc. Il sera important de référencer dans ce document toute modification apportée dans le futur et de s'assurer d'un versioning clair des documents.

I) Introduction

1) Enjeux scientifiques et de conservation

Le climat global de la planète se réchauffe en moyenne de 0,15-0,20°C par décennie depuis 1975 (Stocker et al., 2013). Ce changement climatique est responsable d'adaptations chez les espèces végétales et animales telles que des modifications de phénologie (Parmesan, 2006) ou encore des changements d'aires de distribution (e.g. Chen et al., 2011; Devictor et al., 2012; Lenoir & Svenning, 2015; Pereira et al., 2010). Une des stratégies possibles pour les espèces consiste alors à se maintenir dans les mêmes gammes de température en se déplaçant vers une latitude et une altitude plus élevées (Parmesan & Yohe, 2003). Cependant, pour les espèces montagnardes, le risque d'extinction augmente à mesure de leur remontée en altitude en raison de la diminution de la surface en habitats disponibles liée à la forme conique intrinsèque des montagnes (Elsen & Tingley, 2015) (ou concept d'« île froide »). L'augmentation du niveau de fragmentation des populations associée à cette perte d'habitats entraîne des risques d'extinction locale des petites populations par stochasticité démographique, mais aussi en limitant les possibilités de dispersion, en réduisant le flux génique, en augmentant la consanguinité ou encore en réduisant la capacité d'adaptation des espèces (van Strien et al., 2014).

Les patrons de changements de distribution à large échelle biogéographique sont bien documentés pour certains taxa mais restent peu étudiés pour d'autres (Lenoir & Svenning, 2015). Depuis le début des années 2000, l'attention des scientifiques s'est tournée vers les plantes et les animaux, surtout les vertébrés supérieurs, notamment les oiseaux (e.g. Freeman et al., 2018; Popy et al., 2009; Thomas & Lennon, 1999). Ces taxons endothermes présentent généralement des capacités de dispersion importantes et des domaines vitaux de grande taille. La compréhension de leur réponse au changement climatique ne peut donc être suffisante pour prédire l'évolution des écosystèmes. Il est de fait important d'intégrer des connaissances sur des taxons aux traits d'histoire de vie et écologies variés, notamment chez des taxons non endothermes (Wilson & Maclean, 2011).

Les insectes, ectothermes, ont des cycles de vie courts fortement influencés par la température et les précipitations (Bale et al., 2002; Ubach et al., 2022). Leurs capacités d'adaptation comportementale et physiologique sur des pas de temps relativement courts en font des organismes d'étude privilégiés des effets des changements climatiques (Devictor et al., 2012; Hodkinson, 2005; Wilson & Maclean, 2011). Chez certains insectes, papillons notamment, une synchronisation phénologique étroite avec une plante-hôte est souvent nécessaire dans le cycle de développement des individus (Bale et al., 2002; Feeny, 1970). Selon les scénarios de changements climatiques, un accroissement de l'asynchronie entre certaines espèces d'insectes et leur plante hôte pourrait entraîner des conséquences négatives importantes sur certaines populations (Dewar & Watt, 1992). L'étude de ces espèces est donc susceptible de permettre de mieux comprendre ces mécanismes et de mieux prédire la réponse des écosystèmes aux changements globaux.

Chez les papillons, plusieurs études sur les différents continents ont documenté des changements d'aires de distribution imputables aux changements climatiques (Parmesan et al., 1999; Devictor et al., 2012). En Europe, certains scénarios prévoient que la plupart des espèces devront déplacer considérablement leur aire de répartition vers le nord et perdront une grande surface de leur niche climatique (Settele et al., 2008). Ainsi, parmi 35 espèces européennes non migratrices, 63% se sont déjà déplacées vers le nord d'une amplitude comprise entre 35 et 240 km au cours du dernier siècle, contre seulement 3% qui se sont déplacées vers le sud (Parmesan et al., 1999). En Australie, des projections à l'horizon 2050 ont pu montrer la vulnérabilité d'espèces face au réchauffement climatique, y-compris chez celles ayant des aires de distribution étendues (Beaumont & Hughes, 2002). Aux Etats-Unis, l'aire de répartition de l'espèce *Euphydryas editha* a glissé vers le nord, avec des extinctions de populations dans le sud et à basse altitude (Parmesan, 2006). Outre ces déplacements latitudinaux, une étude en Espagne centrale a mis en évidence des remontées altitudinales de 293 m des communautés de papillons entre 1967–1973 et 2004–2005 (Wilson et al., 2007).

En termes de phénologie, des avancées dans les dates des premières apparitions des adultes et un allongement des périodes de vol ont d'ores et déjà été mesurés chez plusieurs espèces en Grande-Bretagne en deux décennies (Roy & Sparks, 2000). Dans les régions méditerranéennes, les papillons apparaissent 11 jours plus tôt en 2000 qu'en 1952 (Peñuelas et al., 2002). On y enregistre également des avancées significatives des dates de vol moyennes pour huit espèces parmi dix-neuf échantillonnées entre 1988 et 2002 (Stefanescu et al., 2003).

En France, le genre *Parnassius* est représenté par trois espèces (*Parnassius mnemosyne*, *Parnassius phoebus* et *Parnassius apollo*) toutes protégées sur le territoire national (Arrêté du 23 avril 2007). Depuis une cinquantaine d'années, l'Apollon *Parnassius apollo*, comme de nombreuses autres espèces de lépidoptères, a vu ses populations françaises régresser, voire disparaître sur certains territoires (Descimon, 1995). Deux sous-espèces (*Parnassius apollo lozeræ* et *P. a. lioranus*) parmi les six présentes en France étaient considérées « en danger » dans la Liste rouge des rhopalocères de France métropolitaine de 2012 (UICN, 2012). Plus récemment, elles ont été évaluées régionalement *en danger* en Auvergne pour *P. a. lioranus* (Bachelard & Fournier, 2013) et *en danger critique d'extinction* pour *P. apollo lozeræ* en Occitanie (Louboutin et al., 2019), les deux régions où elles sont des endémiques. En 1950, l'Apollon était connu dans tous les massifs montagnards français (Alpes, Préalpes, Pyrénées, Massif central, Vosges, Jura). Des premières extinctions ont été documentées dans les Vosges et le Forez en 1976. Le Massif central a également subi en 1988-1989 une régression spectaculaire de l'espèce conduisant à des disparitions dans plusieurs secteurs, notamment le Causse Noir et le Causse du Larzac situés à des altitudes basses (entre 700 et 800 m d'altitude) (Descimon, 1995). En Auvergne-Rhône-Alpes, on a pu assister à une baisse de 84% des effectifs dans le Massif central entre 1960 et 2018, en particulier à basse altitude (Soissons et al., 2019).

Emblématique des milieux montagnards, l'Apollon vit sur des pelouses ou éboulis ensoleillés entre 600 et 2500 m d'altitude sous climats montagnards et continentaux. Son cycle de développement

est largement soumis aux conditions climatiques. Les chenilles au premier stade larvaire passent la saison hivernale en diapause à l'intérieur de l'œuf, et peuvent ainsi supporter des températures relativement basses. La diapause est levée par une exposition à des températures froides de 8 mois (Deschamps-Cottin, 1998). Par ailleurs, l'Apollon est fortement dépendant de la présence de plantes hôtes (*Sedum spp.* et *Sempervivum spp.*) pour le développement de ses chenilles, et à un niveau moindre des plantes nourricières pour les adultes (Astéracées et Dipsacacées violacées) (Deschamps-Cottin, 1998; Descimon, 1995).

Sous l'effet d'une élévation globale de la température, une éclosion prématurée des chenilles les exposerait à des risques de gelées tardives, augmentant ainsi leur taux de mortalité (Cosson, 1995). Par ailleurs, une plus forte précocité pourrait provoquer une asynchronie avec ses plantes nourricières, entraînant une mortalité accrue. Cette mortalité pourrait être renforcée par un niveau de toxicité de *Sedum album* plus élevé en hiver (Deschamps-Cottin, 1998). Enfin, les chenilles d'Apollon pourraient se développer plus rapidement et devenir adultes plus tôt, augmentant les risques d'asynchronie avec les plantes nourricières des adultes.

Ces mécanismes ont déjà été documentés dans les années 90. On peut notamment citer des cas d'observation d'imagos très tôt en saison (avril voire février-mars) lors d'hivers doux enregistrés au début des années 1990 dans le sud des Alpes (Lafranchis et al., 2015). L'effondrement des populations des Causses méridionaux après l'hiver 1988-1989 pourrait être lié aux températures anormalement chaudes enregistrées lors de cet hiver (Descimon, 1995). Dans le Puy-de-Dôme, l'altitude minimale des populations est passée de 600 à 1250 m au cours du demi-siècle dernier (Lafranchis et al., 2015).

L'examen de certaines cartes de répartition (Louboutin et al., 2019; Soissons et al., 2019) montre des régressions, voire extinctions locales de l'espèce à basse altitude et sur les causses méridionaux. Ce phénomène devrait s'amplifier dans les prochaines décennies. D'autres menaces viennent s'ajouter sur ces territoires. L'abandon du pâturage et la modification des pratiques agricoles ont en effet entraîné une fermeture progressive des milieux (Garbarino et al., 2014) qui est défavorable à la plante-hôte qui occupe les milieux ouverts. A contrario, le pâturage intensif constitue une cause possible à la régression de cette espèce. Dans le Parc régional du Luberon, une population semble en effet avoir disparue suite à un surpâturage (Deschamps-Cottin, 1998). De même, Cosson (1995) a mis en évidence qu'une forte pression de pâturage réduit le développement des plantes nourricières et augmente le taux de mortalité des chenilles par le biais du piétinement des animaux domestiques. Toutefois, la modification des habitats et le changement des pratiques pastorales ne semblent pas expliquer certaines baisses de populations observées notamment sur les Causses méridionaux, sur lesquels se trouvent des biotopes ouverts mais où les populations diminuent malgré tout (Deschamps-Cottin, 1998; Descimon, 1995). On peut ainsi suspecter que ces régressions soient davantage imputables aux changements climatiques.

Sur l'emprise du Parc national des Cévennes, l'Apollon demeure présent sur les Causses Méjean et Sauveterre avec plusieurs stations d'imagos connues. Sur ces territoires, les chenilles se nourrissent principalement d'Orpin blanc *Sedum album*, présent sur des dalles rocheuses en îlots fragmentés

situés entre 900 et 1150 m d'altitude, atteignant ainsi presque le point culminant de ces Causses à 1247 m. Aucun déplacement de ces populations à des altitudes plus hautes n'est donc possible, ce qui les rend particulièrement vulnérables à une élévation des températures, notamment hivernales.

2) Objectifs

Compte-tenu de l'élévation des températures et en l'absence de possibilité de translation des populations plus en altitude, on s'attend à une régression de l'occupation spatiale des chenilles d'Apollon sur les Causses Méjean et Sauveterre comme cela a déjà été observé pour les imagos sur le Mont Aigoual (document interne PNC) et sur d'autres causses méridionaux (extinctions sur le Causse du Larzac et Causse Noir) (Louboutin et al., 2019). On devrait par ailleurs assister à un décalage progressif de la phénologie des chenilles. Signalons que les chenilles sont plus difficiles à repérer sur le terrain que les imagos, ce qui peut être à l'origine de difficultés de détection. Il semble donc important de quantifier cette source de biais éventuel. Afin de travailler sur le long terme sur ces questions, nous avons lancé une étude-pilote en 2018, avec quatre objectifs fixés :

- 1) Tester des techniques standardisées de collecte des données de présence des chenilles d'Apollon sur les dalles à orpin ;
- 2) Estimer la probabilité d'occupation de ces dalles par l'espèce ;
- 3) Estimer la probabilité de détection moyenne de l'espèce et identifier les différents facteurs pouvant affecter sa détection, notamment en fonction de la phénologie de développement des chenilles et d'une possible hétérogénéité entre observateurs.
- 4) A partir des estimations obtenues lors de l'étude-pilote, proposer une stratégie d'échantillonnage spatiale et temporelle afin d'estimer les tendances d'occupation (colonisation-extinction) des populations d'Apollon sur les Causses Méjean et Sauveterre.

3) Déroulement de la coopération entre le PNC, le CEFE et acteurs impliqués

Ce sujet a été retenu lors du lancement de la coopération AFB-CEFE en février 2018. Maïly Moschetti, étudiante en Master 2 à l'université de Savoie a effectué son stage au Parc national des Cévennes, sous l'encadrement de Jocelyn Fonderflick (chargé de mission faune PNC). Son stage traitait deux sujets : cette étude sur l'Apollon, visant à mettre en place un protocole de suivi des tendances chez cette espèce ; et une étude des effets de la pression de pâturage sur l'Azuré des mouillères *Maculinea alcon* et la Gentiane pneumonanthe (Moschetti et al., 2020). Sur le sujet Apollon, Thibaut Couturier (ingénieur CEFE) et Aurélien Besnard (maître de conférences CEFE) ont contribué à la conception du protocole (mars-avril 2018) et à la phase d'analyse des données (juin 2018). Thibaut Couturier a accompagné l'étudiante et Jocelyn Fonderflick sur le terrain le 5 juin 2018 afin de prendre

connaissance de l'application du protocole. Maily a remis son mémoire de stage en septembre 2018 (Moschetti, 2018).

Une réunion entre Jocelyn Fonderflick, Aurélien Besnard et Thibaut Couturier le 22 septembre 2020 a permis d'élaborer une stratégie d'échantillonnage pour le déploiement du protocole à partir de 2022. La rédaction de ce présent rapport a démarré en février 2021 et s'est achevée en juin 2021. Elle a ensuite été soumise à la critique d'un reviewer, Bastien Louboutin, entomologiste à l'Office pour les insectes et leur environnement (OPIE). Ce rapport a été finalisé en mai 2023.

II) Choix méthodologiques

1) Contraintes imposées par la biologie et l'écologie de l'espèce

L'Apollon est inféodé aux climats montagnards et continentaux. Il affectionne les milieux ouverts, pelouses ou éboulis ensoleillés, généralement situés entre 600 et 2500 m d'altitude (Descimon, 1995).

Les imagos sont aisément reconnaissables et détectables à distance. Les individus, de grande taille, présentent des ailes blanches, avec des paires d'ocelles rouges entourées de noir et un point blanc central sur chaque aile postérieure (figure 1). Ils butinent sur de grandes inflorescences pourpres ou roses des Chardons, Centaurées et Scabieuses (Lafranchis et al., 2015), sans toutefois être dépendants de plantes nourricières spécifiques (Deschamps-Cottin, 1998 ; Descimon, 1995). Leur observation peut se faire à plusieurs centaines de mètres des stations de développement des chenilles. Celles-ci sont situées sur des zones rocailleuses où se développent les Crassulacées (*Sedum spp.* et *Sempervivum spp.*), plantes hôtes dont elles dépendent fortement (Deschamps-Cottin, 1998; Descimon, 1995). Les données précises de localisation des chenilles fournissent au PNC des éléments importants à prendre en compte, notamment dans les demandes d'autorisation de travaux ou encore de manifestations. Compte-tenu de ces différents éléments, nous proposons lors de cette étude de travailler sur le stade larvaire, plutôt que sur les imagos.

Les chenilles d'Apollon sont cylindriques, épaisses et noires, avec deux rangées de tâches jaunes à orangées sur les flancs (figure 1). Elles se développent pendant trois à douze semaines et passent successivement par cinq stades larvaires (Lafranchis et al., 2015). Elles mesurent moins de 1,5 mm de longueur au premier stade larvaire et peuvent atteindre plus de cinq centimètres au dernier stade. Leur niveau de détectabilité augmente donc ainsi au fur et à mesure du développement, ce qui peut être à l'origine de biais lors de comptages d'individus, mais également pour la détection de l'espèce. On peut en effet imaginer rater l'ensemble des individus présents au sein d'unités d'échantillonnage lors des premiers stades larvaires. Il est donc primordial de tenir compte de la phénologie de l'espèce pour fixer la période de recherche des individus sur le terrain. Ceci étant, les chenilles pourraient être moins sujettes à des variations journalières d'activité que les imagos en lien avec les conditions

météorologiques. Elles restent en effet assez exposées, sauf en cas de pluie ou d'extrême chaleur, périodes pendant lesquelles elles s'abritent du soleil (Moschetti, com pers.). Toutefois, Lafranchis et al. (2015) rapportent que les jeunes chenilles restent immobiles par temps couvert, tandis que plus grandes, elles se cachent sous les pierres ou dans les touffes d'herbe.



Figure 1 : Gauche : imagos d'apollons en alimentation dans la vallée d'Eyne (Pyrénées-Orientales) © Thibaut Couturier. Droite : chenille d'apollon dans les Pyrénées © Bastien Louboutin.

2) Méthode retenue

Chez les lépidoptères, le recueil d'indices d'abondance est couramment utilisé pour suivre les tendances des effectifs à large échelle. Dès les années 70, la technique de transects linéaires a ainsi été proposée en Grande-Bretagne (Pollard, 1977), donnant alors naissance à un vaste programme de suivi national (Pollard & Yates, 1993), dont le modèle a été repris dans plusieurs pays européens (Brereton et al., 2011; Roy et al., 2007; van Swaay et al., 2008). Ces études des abondances se focalisent donc sur le suivi de cortèges d'espèces, avec plusieurs passages pour couvrir les périodes de vol des différentes espèces, ce qui implique le déploiement d'un important effort de terrain.

Des approches en présence-absence, souvent espèces-centrées, permettent également de suivre les tendances, en estimant le taux d'occupation d'une espèce mais aussi les taux d'extinction-colonisation sur plusieurs années (MacKenzie et al., 2003). Les changements d'occupation mesurés peuvent alors refléter les changements d'abondance (Gaston et al., 2000; Pollock, 2006). De nombreuses espèces de papillons sont distribuées en populations structurées dans l'espace, ce qui en fait des modèles biologiques intéressants pour étudier les processus d'extinction-colonisation (Thomas & Hanski, 2004). Ces approches ont d'ailleurs été utilisées assez tôt pour mettre en évidence les effets de la fragmentation des habitats sur le fonctionnement en métapopulations,

illustré notamment par les travaux sur la Mélitée du plantain (*Melitaea cinxia*) (Hanski et al., 1995, 1994). Ces approches basées sur l'étude des processus d'extinction-colonisation sont de plus en plus favorisées chez les lépidoptères, notamment aux États-Unis sur le Monarque (Dinsmore et al., 2019), sur une espèce d'Hespérie (Post van der Burg et al., 2020) ou encore sur une espèce d'Azuré (Puntenney & Schorr, 2016; Schorr et al., 2020). Elles ont aussi été utilisées sur l'ensemble du cortège d'espèces en Catalogne (Fernández-Chacón et al., 2014). Ces méthodes permettent en effet de couvrir de larges étendues spatiales à moindre coût, ce qui les rend particulièrement intéressantes pour étudier les effets des changements globaux tels que le changement climatique dont les effets sont détectables par des changements de distributions autant que d'abondance.

Bon nombre d'études menées sur les dynamiques de colonisation-extinction de lépidoptères posent l'hypothèse d'une détection parfaite des espèces, et sous-estiment le fait qu'elles puissent être non-détectées alors que présentes sur un site (i.e. fausse absence), ce qui peut conduire à des conclusions erronées (Mackenzie, 2005). Il est donc crucial de prendre en compte ces difficultés de détection dans toute étude visant à estimer la probabilité d'occupation et les probabilités de colonisation-extinction d'une espèce dont la détection est imparfaite (MacKenzie, 2006). Les modèles d'occupation multi-saison (MacKenzie et al., 2003) permettent d'étudier cette dynamique d'occupation d'une espèce en prenant explicitement en compte la probabilité de détection. Ces modèles ont été utilisés dans plusieurs études récentes conduites sur des imagos (Bried & Pellet, 2012; Dinsmore et al., 2019; Fernández-Chacón et al., 2014; Schorr et al., 2020). Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a mobilisé ce type d'approche pour des suivis de tendances à partir de chenilles ou sur les œufs. Or, bien plus encore que les imagos (Pellet et al., 2012), on peut suspecter que la détection des chenilles soit imparfaite, car peu visibles et souvent immobiles. Cette détection est aussi variable dans le temps compte-tenu du cycle de développement des espèces.

La prise en compte de la détection implique la mise en place de réplicats temporels sur les unités d'échantillonnage, entraînant ainsi un coût pour le gestionnaire. Il est, dans ce contexte, important de définir le nombre d'unités d'échantillonnages à suivre, mais aussi le nombre de passages optimaux pour obtenir des estimations des paramètres d'occupation suffisamment précises (Field et al., 2005). De manière générale, il est recommandé pour les espèces communes d'effectuer beaucoup de passages sur peu de sites, tandis que pour les espèces rares il est préférable de réaliser peu de passages sur beaucoup de sites (Mackenzie & Royle, 2005). Pour les espèces rares, d'autres designs ont été récemment proposés, tels que la méthode des réplicats conditionnels (Specht et al., 2017). Elle consiste à répéter uniquement les unités d'échantillonnage positives. Néanmoins, nous estimons qu'elle n'est pas adaptée aux chenilles d'Apollon où l'on s'attend à un taux d'occupation des dalles à orpin relativement élevé. On suspecte par ailleurs une probabilité de détection des chenilles relativement constante dans le temps et l'espace. Dans ce cas, le *removal sampling* (Mackenzie & Royle, 2005) pourrait s'avérer plus adapté qu'un échantillonnage « standard ». Cette méthode consiste ne pas repasser sur les unités dès lors qu'elles sont positives. Les données produites par le *removal sampling* offrent cependant moins de flexibilité pour la modélisation, en particulier pour explorer les sources potentielles de variation de la probabilité de détection. Dans le cas de l'Apollon sur les Causses, les covariables environnementales semblent à priori peu

déterminantes pour la détection des chenilles. Les dalles à orpin offrent en effet des habitats globalement assez ouverts, avec peu de végétation susceptible de masquer les individus. Si les relevés sont réalisés en absence de pluie, il semble que les autres variables météorologiques (vent, ensoleillement, température...) auraient à priori peu d'effets sur la détection. Cette méthode d'échantillonnage du « *removal sampling* » semble donc appropriée. Nous proposons néanmoins lors de l'étude-pilote un plan d'échantillonnage basé sur un nombre de réplicats temporels fixe. Ce jeu de données pourra ensuite être « dégradé » en *removal sampling* lors d'une analyse afin de comparer les estimations produites par ces deux designs.

Dans le cas de l'Apollon, il est possible qu'une baisse des effectifs ne soit pas détectée uniquement par des approches basées sur des changements d'occupation des dalles. Nous proposons ainsi lors de l'étude-pilote d'estimer les effectifs présents au sein des dalles à partir de modèles nommés *N*-mixture (Royle, 2004). Ces modèles s'appuient sur des comptages d'individus répétés spatialement (plusieurs sites) et temporellement (plusieurs passages) et permettent alors d'estimer deux paramètres d'intérêt : l'abondance moyenne par site (λ) et la probabilité de détection des individus (p) sous condition de population fermée (pas de recrutement ou de mortalité). Comme pour les méthodes en *site-occupancy*, des évolutions méthodologiques ont conduit à développer des modèles dits « dynamiques » dits aussi « open *N*-mixture » ou « *multiseason* » (Dail & Madsen, 2011) qui reposent sur la collecte de données pendant plusieurs années et relâchent l'hypothèse de population fermée en inter-saison, en autorisant alors des événements de mortalité d'individus (survie apparente < 1) et le recrutement de nouveaux individus sur les sites.

III) Etude-pilote conduite en 2018

1) Stratégie d'échantillonnage

Echantillonnage spatial

Emprise des sites d'étude

En 2017, un travail de recensement des dalles à orpins sur des sites historiques d'observation d'imagos connus sur le Causse Méjean a été mené par le PNC dans l'objectif de caractériser et localiser les zones potentiellement propices au développement des chenilles d'Apollon. En 2018, le secteur échantillonné concerne uniquement les sites historiques d'observation d'imagos (figure 2).

Unités d'échantillonnage

Les unités d'échantillonnage sont des quadrats d'un mètre carré répartis sur la surface totale de dalles à orpins. Compte-tenu des moyens disponibles et du temps disponible pour réaliser plusieurs passages (voir plus bas), 6 à 25 dalles ont été sélectionnées sur chacun des sites historiques, totalisant ainsi 168 dalles sur les deux Causse. Ces dalles ont été sélectionnées de manière à respecter une surface minimale d'un m², une densité élevée en *Sedum album* et un écartement minimal de 15 mètres entre deux dalles afin d'éviter les erreurs de dalles sur le terrain. Les dalles sélectionnées

avaient une superficie comprise entre 1 et 77 m² (figure 3). Leur contour a été reporté sur un schéma (annexe 1).

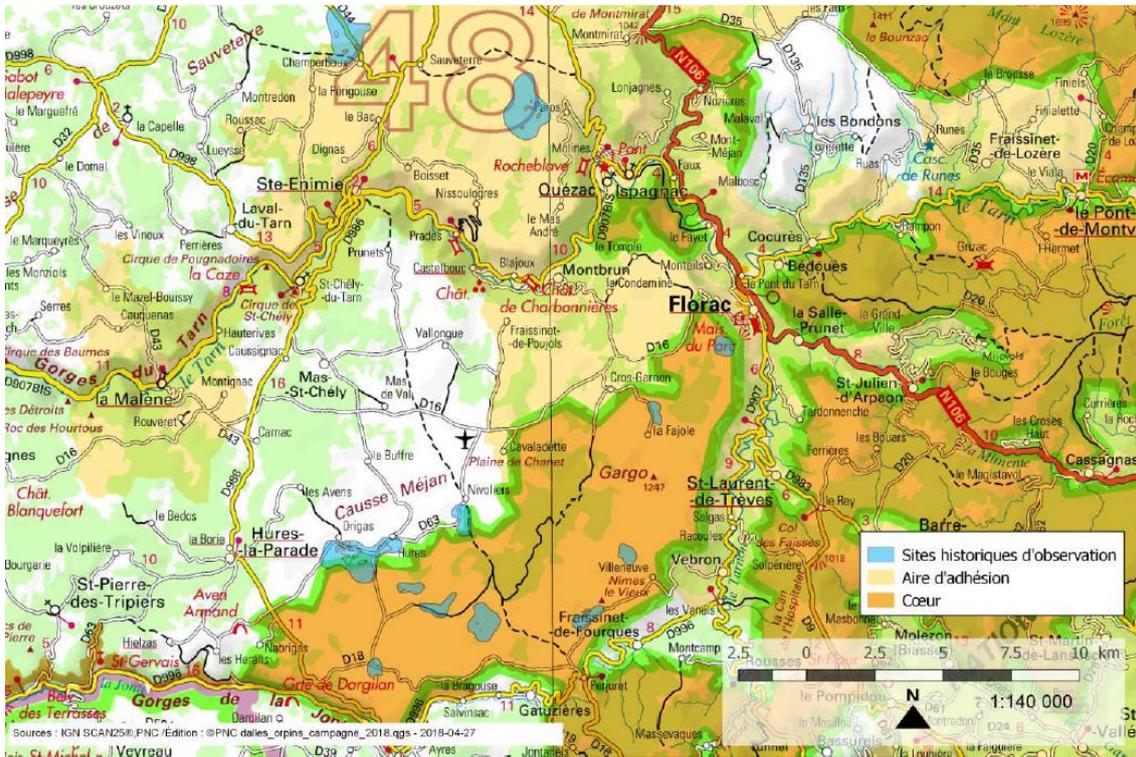


Figure 2 : Carte de distribution des sites historiques d'observation d'imagos sur les causses Méjean et de Sauveterre (source : Moschetti, 2018)

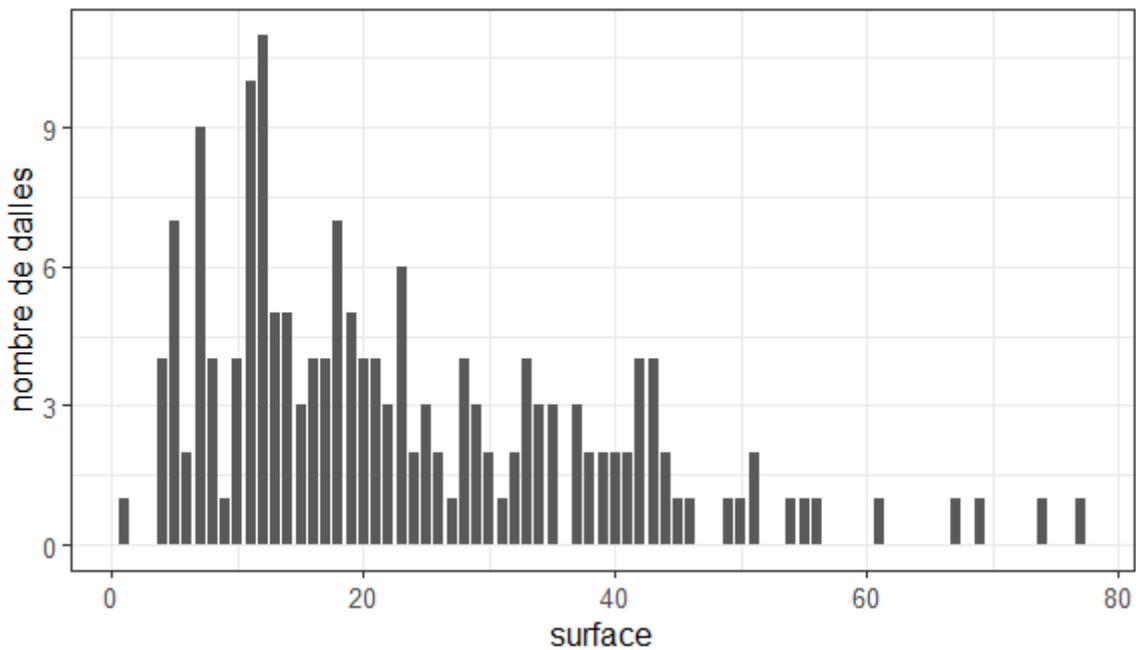


Figure 3 : surface des dalles à orpins (= nombre total de mailles d'un m²) échantillonnées lors de l'étude-pilote de 2018

Le découpage en quadrats d'un mètre carré permettait d'estimer la proportion d'occupation des mailles par les chenilles (nombre de mailles occupées/nombre de mailles non occupées), fournissant ainsi un indice d'abondance relative. Il permettait par ailleurs de s'assurer que la pression d'observation soit homogène sur l'ensemble de la surface des différentes dalles sélectionnées en fixant un temps minimum par maille. Au total, 3 836 mailles ont été échantillonnées sur 168 dalles, avec une moyenne de $22,8 \pm 15,2$ mailles par dalles. Le carroyage a été reporté sur chaque croquis de dalle (annexe 1).

Echantillonnage temporel

Les trois passages sur les « dalles à orpins » sélectionnées ont été réalisés au cours de trois semaines réparties sur la période de développement des chenilles, avec une semaine d'intervalle entre chaque passage. Le 1^{er} passage a eu lieu du 30 avril au 7 mai 2018, le 2^{ème} passage du 7 au 14 mai 2018 et le 3^{ème} passage du 14 au 21 mai 2018. Toutes les dalles ont été prospectées lors des trois passages.

Test d'hétérogénéité de détectabilité inter-observateurs

Quatre observateurs ont prospecté successivement dix dalles composées de 253 mailles, sans communiquer leurs résultats aux autres observateurs. Ces quatre passages successifs ont été réalisés le 18 mai (correspondant à la période du 3^{ème} passage) avec des chenilles aux stades de développement compris entre L3 et L5 (voir plus bas). Les chenilles ont été dénombrées et localisées sur les mailles correspondantes. Ces données sont utilisées pour évaluer l'hétérogénéité entre les observateurs.

2) Techniques de collecte de données sur le terrain

Conditions de mise en œuvre

Les chenilles semblent assez peu sujettes à des variations d'activité, et donc de détectabilité. Elles pourraient toutefois être plus actives par temps ensoleillé, mais sans que les températures n'excèdent 30°C (Deschamps-Cottin, 1998), et seraient inactives par temps pluvieux. Nous nous sommes placés dans des conditions favorables pour les prospections.

Déroulement des relevés

L'observateur a recherché en position penchée les chenilles d'Apollon sur la totalité de la surface de chaque dalle à orpins (figure 4). L'observation de chaque chenille a été retranscrite dans un tableau avec les références de la maille correspondante, puis reportée sur le plan de la dalle. Le stade larvaire de chaque chenille, compris entre L1 et L5 (annexe 2) a également été indiqué. Les mailles prospectées et sans observation figuraient également sur la fiche terrain (annexe 1).

La position GPS, la date et l'heure des passages ont été renseignées sur cette fiche terrain, ainsi que les conditions météorologiques (nébulosité et vent).



Figure 4 : recherche de chenilles d'apollon sur une dalle à orpins ©Thibaut Couturier

3) Analyse des données

Données collectées sur les dalles

Nous avons tout d'abord analysé les données de présence de chenilles collectées sur les 168 dalles au cours des trois passages avec un modèle de *site-occupancy single-season* (MacKenzie et al., 2002) qui estime la probabilité de détection p et la probabilité d'occupation psi . Nous avons testé plusieurs modèles avec des covariables sur ces deux paramètres. Sur le paramètre p , nous avons testé les effets du numéro de passage (entre 1 et 3) en linéaire et en catégoriel, ainsi que la surface de la dalle. Sur le paramètre d'occupation, nous avons testé les effets de la surface de la dalle. Nous avons ajusté des modèles à zéro, une voire deux covariables en additif en testant l'ensemble des différentes combinaisons de covariables possibles. Nous avons retenu le modèle le plus parcimonieux, i.e. celui avec le plus faible score d'AIC (Burnham & Anderson, 2002). Ces analyses ont été réalisées sous R v4.0.2 (R Core Team, 2017) avec le package *unmarked* (Fiske & Chandler, 2011).

Nous avons ensuite analysé les données de comptage de chenilles collectées sur les 168 dalles au cours des trois passages à l'aide de modèles nommés *N-mixture* (Royle, 2004) en loi de Poisson. Ces modèles permettent d'estimer la probabilité de détection des individus p et l'abondance moyenne $lambda$ des chenilles sur les dalles. Nous avons intégré les mêmes covariables que lors de l'analyse en *site-occupancy* (voir paragraphe précédent). Préalablement aux analyses, nous avons déterminé la valeur du « facteur d'intégration » K . A partir du modèle le plus complexe, nous avons fait varier cette valeur de K pour vérifier si la valeur d'AIC se stabilisait (Dennis et al., 2015). Nous

avons ensuite conservé cette valeur « stabilisée » pour les tests d'adéquation puis lors de la sélection de modèles. Ce facteur d'intégration a ainsi été fixé à $K = 25$. Nous avons par ailleurs réalisé des tests d'adéquation (« *goodness-of-fit test* ») selon une procédure combinant chi-carrés de Pearson et bootstrap. Ces tests permettent d'estimer le paramètre de surdispersion noté « $c\text{-hat}$ ». Des valeurs de $c\text{-hat} > 1$ indiquent une surdispersion des données d'abondance (variance $>$ moyenne). Des valeurs bien plus élevées que 1 (i.e., > 4) indiquent un manque d'ajustement du modèle. De la même façon, des valeurs de $c\text{-hat} < 1$ indiquent une sous-dispersion et des valeurs très inférieures à 1 peuvent également indiquer un manque d'ajustement. Ces tests d'adéquation ont été réalisés à l'aide du package AICcmodavg (Mazerolle, 2019) sous R. Les analyses en N -mixture ont été réalisées sous R v4.0.2 (R Core Team, 2017) avec le package unmarked (Fiske & Chandler, 2011).

Nous avons également analysé les données de comptage en N -mixture avec intégration d'effets aléatoires pour les différentes dalles. Pour cela, nous avons utilisé le package ubms (Unmarked Bayesian Models with Stan) v1.0.2 qui permet d'ajuster des modèles dans un cadre bayésien en utilisant Stan (Carpenter et al., 2017). Nous avons ajusté le meilleur modèle retenu lors de la procédure de sélection de modèles en maximum de vraisemblance (voir paragraphe précédent). Nous avons fixé le nombre d'itérations pour les deux chaînes de Markov à 10 000 avec une phase de « burn-in » de 5 000 itérations. Nous avons contrôlé la convergence du modèle graphiquement par le mélange des chaînes et en nous assurant que les valeurs de la statistique « $R\text{-hat}$ » étaient inférieures à 1,1. Nous avons également vérifié l'ajustement des modèles par des tests d'adéquation « *goodness-of-fit tests* ».

Données tests observateurs

Nous avons analysé les données collectées par les quatre agents (i.e. réplicats temporels) sous R v4.0.2 (R Core Team, 2017) avec un modèle de site-occupancy (MacKenzie et al., 2002) sous Unmarked et un modèle N -mixture avec effet aléatoire dalle sous ubms. Le facteur d'intégration a été fixé à $K = 20$. Nous avons ajusté un modèle constant (sans covariable) et un modèle avec un effet « observateur » (catégoriel).

Analyse en *removal sampling*

Nous nous sommes basés sur le jeu de données collecté sur les 168 dalles pour tester la mise en place d'un plan d'échantillonnage en *removal sampling* (Mackenzie & Royle, 2005). Pour cela, nous avons exclu du jeu de données le premier passage effectué (i.e. celui où la détection était la plus faible), conservé le second passage puis appliqué le principe du *removal sampling* au dernier passage. Ainsi, dès-lors qu'une dalle était positive lors du second passage (i.e. avec au moins une chenille détectée), nous avons exclu cette dalle du jeu de données au troisième passage (remplacement par une absence de données « NA »). Lorsque les dalles étaient négatives lors du second passage, les comptages effectués lors du troisième passage étaient conservés. Nous avons analysé le jeu de données ainsi obtenu en *site-occupancy* sous Unmarked puis en N -mixture avec ubms, selon la même procédure que celle appliquée au le jeu de données complet.

4) Résultats

3836 mailles au sein de 168 dalles ont été échantillonnées au cours des trois passages.

Données collectées sur les 168 dalles

Occupation des dalles

Entre le passage 1 et le passage 3, le nombre de dalles positives a légèrement augmenté (+31%), atteignant 40% de dalles positives au dernier passage (figure 5). Le nombre de mailles positives est passé de $n=102$ à $n=180$, soit une augmentation de +76%. Ceci se traduit par une légère augmentation du taux moyen de mailles positives par dalles, estimé à 4,2% lors du passage 1, 5,3% lors du passage 2 et 7,2% lors du passage 3.

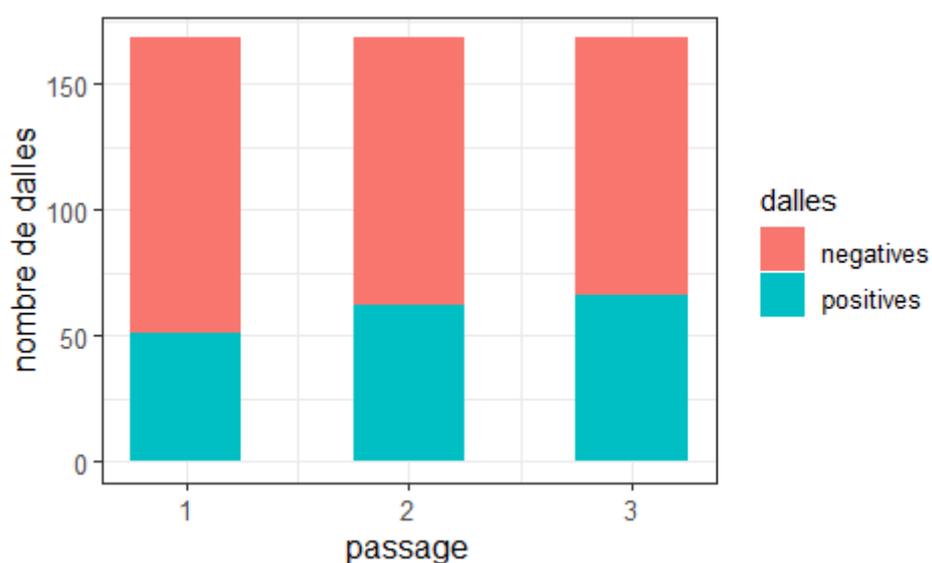


Figure 5 : nombre de dalles positives lors des trois passages

Lors de l'analyse en *site-occupancy*, le modèle le plus parcimonieux était celui qui prend en compte le numéro de passage avec effet linéaire sur la probabilité de détection p et la surface des dalles sur la probabilité d'occupation ψ (tableau 1).

Les prédictions issues du meilleur modèle montrent que la probabilité de détection des chenilles au sein des dalles augmente fortement entre le 1^{er} passage et le 3^{ème} passage (figure 6). La probabilité d'occupation des dalles par les chenilles diminue avec l'augmentation de la surface des dalles (figure 7).

Tableau 1 : sélection de modèles en *site-occupancy* à partir des données de présence des chenilles sur les 168 dalles

model	formula	nPars	AIC	delta	AICwt
res4	~passage ~ surf	4	465,696849	0	0,47097284
res8	~as.factor(passage) ~ surf	5	467,324754	1,62790488	0,2086896
res2	~passage ~ 1	3	467,758655	2,06180524	0,16798888
res3	~as.factor(passage) ~ 1	4	469,386537	3,68968749	0,07443726
res5	~passage + surf ~ 1	4	469,734182	4,03733259	0,0625605
res7	~1 ~ surf	3	473,340611	7,6437618	0,01030799
res1	~1 ~ 1	2	475,401477	9,70462728	0,00367843
res6	~surf ~ 1	3	477,384901	11,6880519	0,00136448

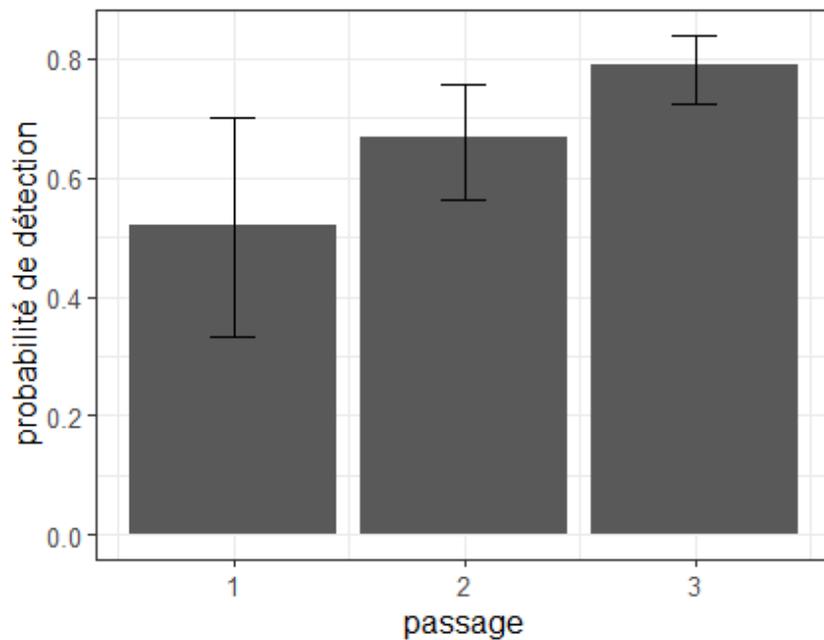


Figure 6 : Probabilité de détection (p) des chenilles sur les dalles estimées selon le meilleur modèle ajusté sur les données collectées en présence-absence.

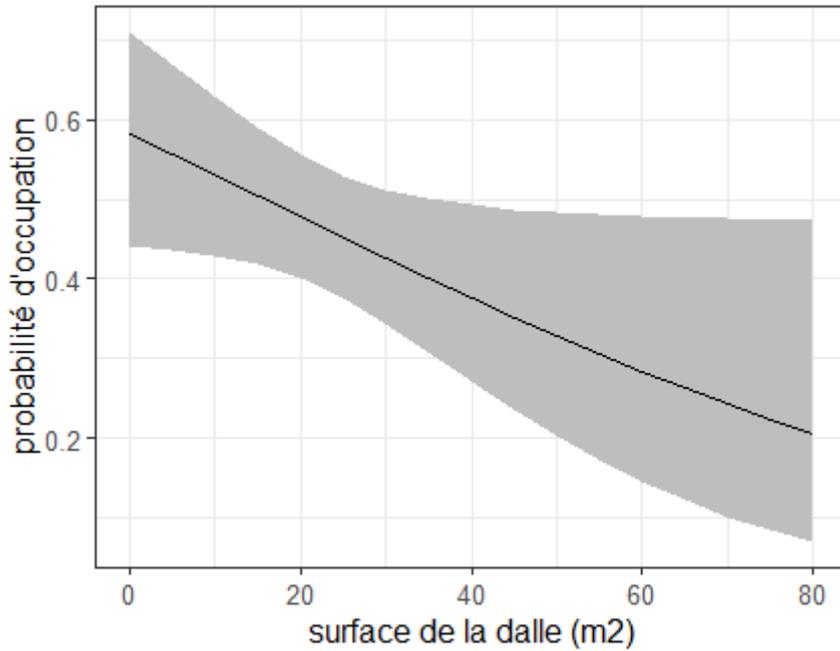


Figure 7 : Probabilité d'occupation (ψ) des dalles par les chenilles estimées selon le meilleur modèle ajusté sur les données collectées en présence-absence.

Abondance

159 chenilles ont été contactées lors du premier passage, 184 lors du second passage et 230 lors du troisième passage. Si l'on examine leurs stades larvaires, on observe une forte abondance de chenilles au stade L3 lors du passage 1 et dans une moindre mesure au stade L4 (figure 8). Lors du second passage, le nombre de chenilles au stade L4 est majoritaire, avec l'apparition de certaines chenilles au stade L5 tandis que le nombre de chenille au stade L3 a diminué. Au passage 3, le nombre de chenilles aux stades L4 et L5 continue d'augmenter, tandis que le stade L3 continue de diminuer. Aucune chenille au stade larvaire L1 ou L2 n'a été détectée lors des trois passages.

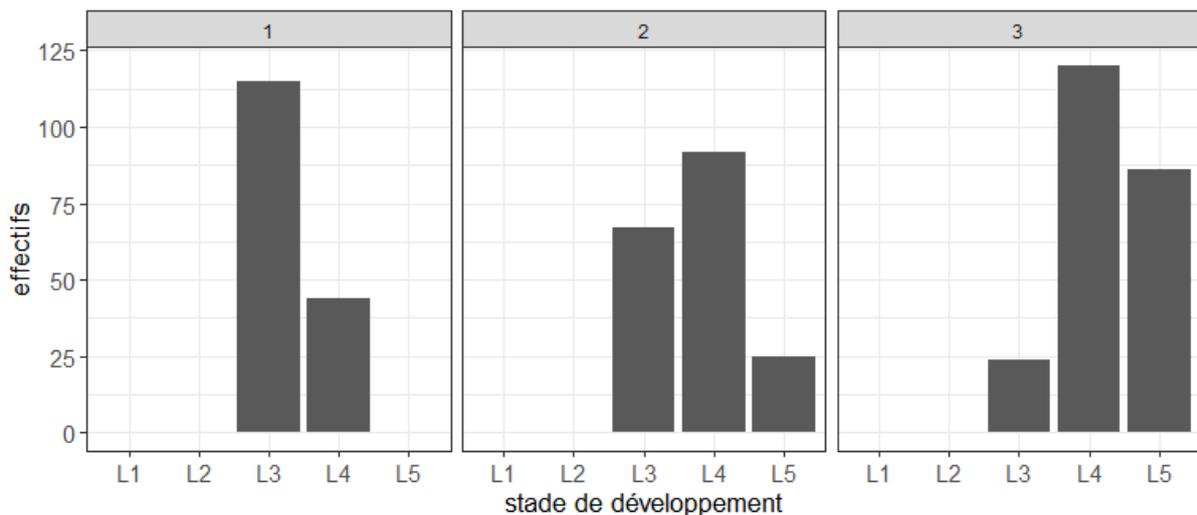


Figure 8 : abondances en chenilles selon leur stade de développement aux différents passages

Lors de l'analyse en N -mixture, le modèle le plus parcimonieux était celui qui prend en compte le numéro de passage en effet linéaire sur la probabilité de détection individuelle p et la surface des dalles sur l'abondance moyenne λ (tableau 2).

Tableau 2 : sélection de modèles en N -mixture à-partir des données de comptages collectées lors des trois passages

model	formula	nPars	AIC	delta	AICwt
res4	~passage ~ surf	4	1557,84275	0	6,72E-01
res8	~as.factor(passage) ~ surf	5	1559,27954	1,4367977	3,28E-01
res2	~passage ~ 1	3	1577,54881	19,7060618	3,53E-05
res3	~as.factor(passage) ~ 1	4	1578,98136	21,1386116	1,73E-05
res5	~passage + surf ~ 1	4	1579,23128	21,3885379	1,52E-05
res7	~1 ~ surf	3	1580,72935	22,8865991	7,21E-06
res1	~1 ~ 1	2	1600,51582	42,6730695	3,64E-10
res6	~surf ~ 1	3	1601,89814	44,055394	1,82E-10

Toutefois, les tests d'adéquation révèlent un manque d'ajustement de ces modèles en N -mixture et une surdispersion (P -value = 0 et $\hat{c} = 4,86$).

La prise en compte d'effets aléatoires dans un cadre bayésien permettait un meilleur ajustement du modèle qui prend en compte les effets du numéro de passage sur la détection et de la surface des dalles sur l'abondance (annexe 3). L'ensemble des paramètres issus de la distribution a posteriori présentaient des $R\text{-hat} < 1,1$. Les prédictions issues de ce modèle montrent une décroissance de l'abondance moyenne avec la surface des dalles (figure 9) et une augmentation de la probabilité de détection avec les numéros de passages (figure 10).

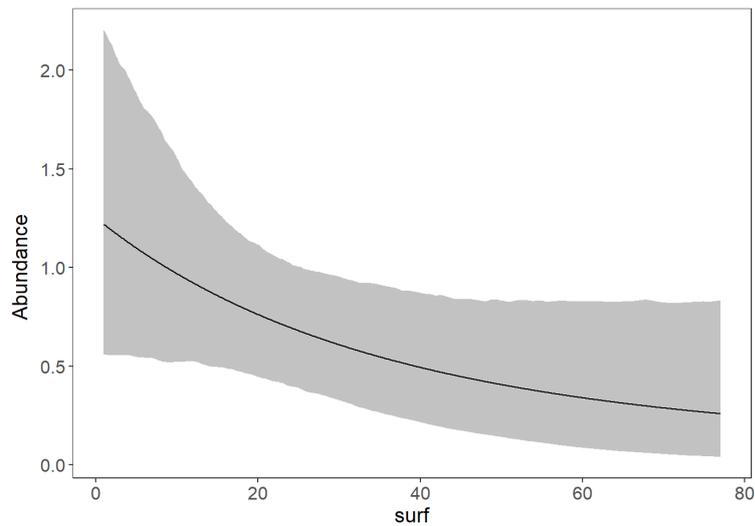


Figure 9 : Abondance moyenne (λ) des chenilles estimées selon le meilleur modèle ajusté sur les données collectées en N -mixture avec effet aléatoire de la dalle

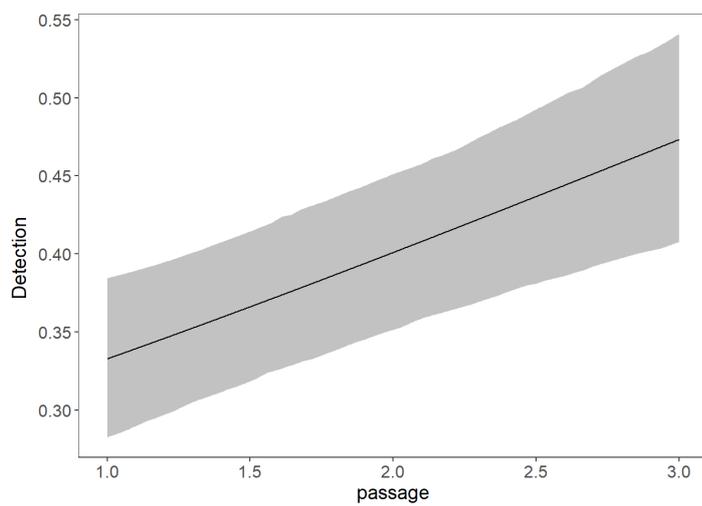


Figure 10 : Probabilité de détection individuelle (p) des chenilles estimées selon le meilleur modèle ajusté sur les données collectées en N -mixture avec effet aléatoire de la dalle

Si l'on examine les prédictions du modèle constant, l'abondance moyenne estimée est $\lambda = 0,71$ [IC95% 0,43-1,1]. La probabilité de détection estimée selon ce modèle constant est $p = 0,39$ [IC95% 0,34-0,45].

Tests de détection réalisés par les quatre agents

Occupation

Le nombre de mailles positives (présence-absence) au cours des tests de détection révèle des différences importantes entre les quatre agents (figure 11). Sur trois mailles, certains observateurs n'ont détecté aucune chenille alors qu'au moins une était présente et détectée par au moins un observateur (i.e. fausses-absences). On observe par ailleurs des différences importantes sur la maille 26, où le nombre de mailles positives varie entre 4 et 10 selon les observateurs.

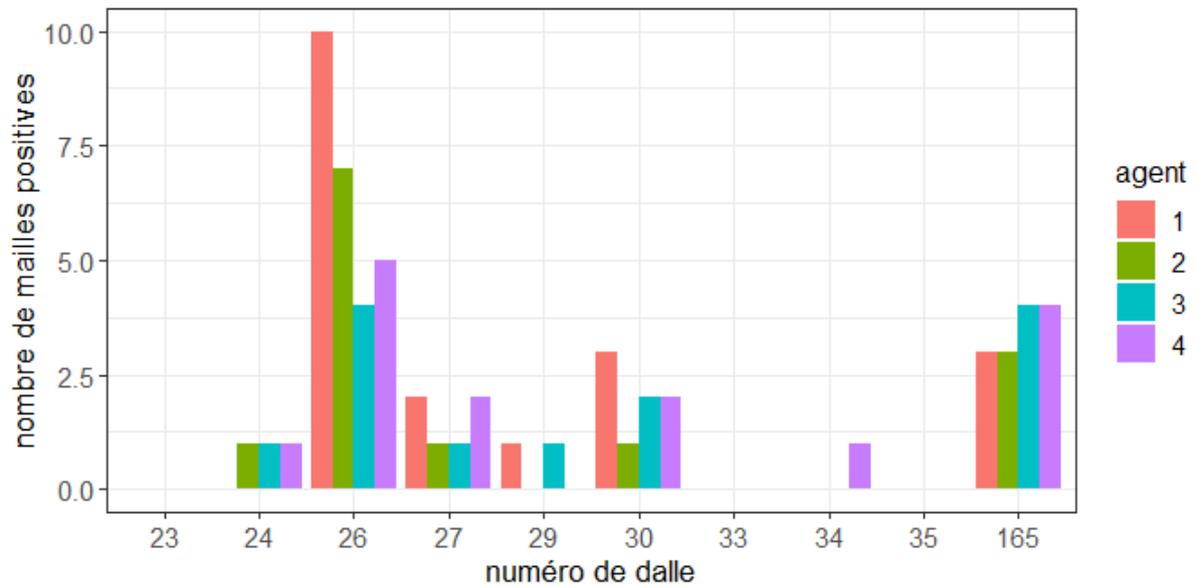


Figure 11 : nombre de mailles positives par dalle relevées par les quatre observateurs lors des tests de détection

Les analyses en *site-occupancy* montrent une absence d'effet observateur sur la probabilité de détection de l'espèce (delta AIC=3,6 avec le modèle constant). La probabilité de détection fournie par le modèle constant est $p = 0,34$ [IC95% 0,25 – 0,44]. Un observateur a ainsi une chance sur trois de détecter au moins une chenille sur une maille lorsque l'espèce est présente sur la maille en question. Nous avons estimé une probabilité d'occupation $\psi = 0,18$ [IC95% 0,13 ; 0,24], soit moins d'une maille positive parmi cinq parmi les dix dalles considérées.

Abondances

Les écarts d'effectifs en chenilles comptées par les quatre observateurs sont assez réduits, y-compris sur la maille 26 (figure 12). Cette compensation des effectifs alors que le nombre de mailles positives diffère entre observateurs est expliquée par l'obtention de valeurs de comptages plus élevées sur certaines mailles par les observateurs ayant obtenu moins de mailles positives. Cela pourrait alors être dû à des erreurs d'attribution des chenilles aux bonnes mailles.

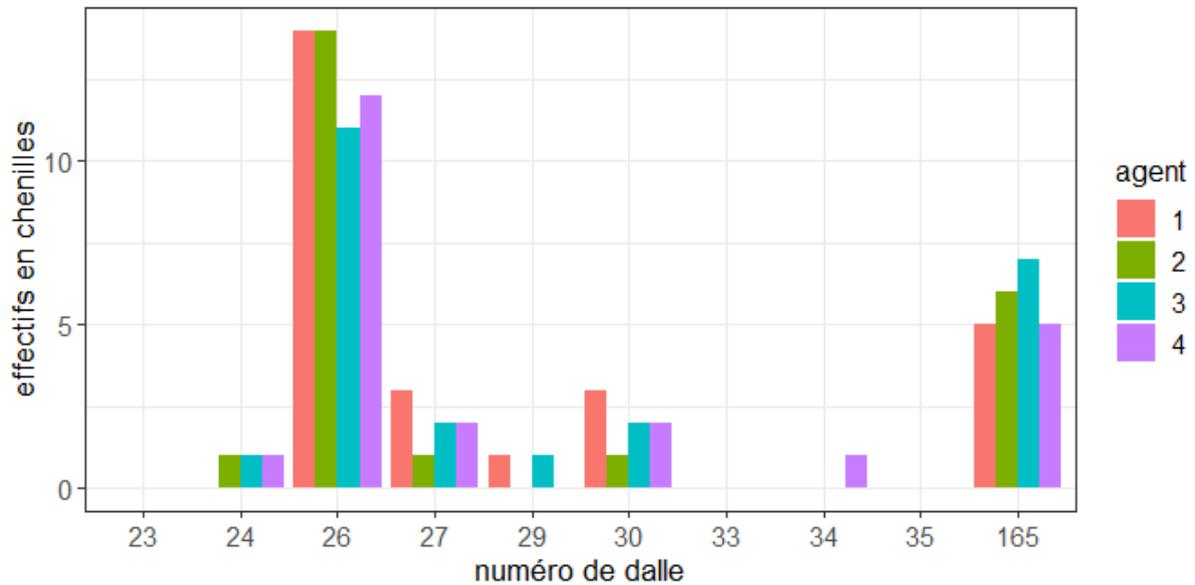


Figure 12 : effectifs en chenilles obtenus sur les mailles par les quatre observateurs lors des tests de détection

Modélisation en *N*-mixture

Nous n'avons pas détecté de différence significative entre observateurs (score AIC plus élevé que le modèle constant selon la procédure en fréquentiste). Comme pour l'analyse à l'échelle des 168 dalles, les tests d'adéquation révèlent un manque d'ajustement de ces modèles en *N*-mixture (P -value = 0, c -hat = 6,79). L'abondance moyenne pour le modèle constant estimée avec ubms en intégrant l'effet aléatoire dalle (voir les tests d'adéquation en annexe 4) est $\lambda = 1,13$ [IC95% 0,12-5,46]. La probabilité de détection estimée par le modèle constant est $p = 0,61$ [IC95% 0,46-0,76].

Analyse du jeu de données en *removal sampling*

L'effet du numéro de passage n'a pas d'effet sur la probabilité de détection des chenilles (score AIC plus élevé que le modèle constant). La probabilité de détection des chenilles au sein des dalles est estimée à $p = 0,84$ [IC95% 0,71 – 0,92] selon le modèle constant, soit une valeur supérieure à celle obtenue avec le modèle complet intégrant le premier passage. On note également une diminution de la probabilité d'occupation par les chenilles avec l'augmentation de la surface des dalles (figure 13), selon des valeurs de prédictions identiques à celles obtenues avec le jeu de données complet.

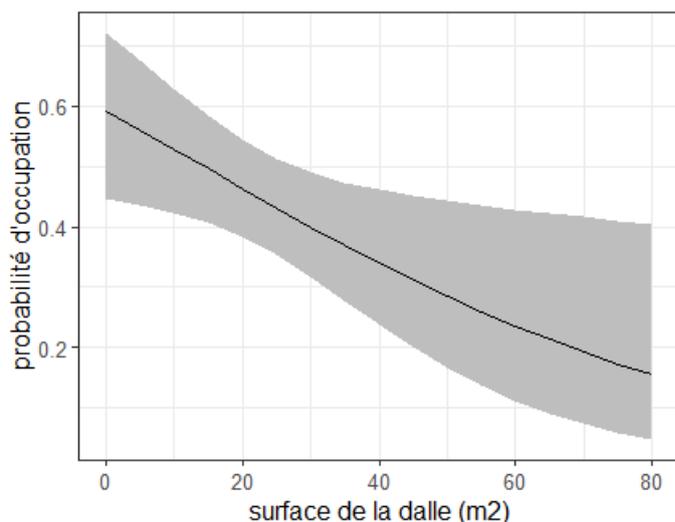


Figure 13 : Probabilité d'occupation des dalles par les chenilles estimées selon le meilleur modèle ajusté sur les données collectées en présence-absence selon le plan d'échantillonnage en *removal sampling*.

Les données de comptage obtenues en *N*-mixture avec effet aléatoire de la dalle (package *ubms*) ne révèlent pas de problème d'ajustement particulier (annexe 5). L'abondance moyenne estimée par le modèle constant en *removal sampling* est $\lambda = 0,57$ [IC95% 0,34-0,9]. La probabilité de détection estimée par le modèle constant est $p = 0,54$ [IC95% 0,41-0,68].

IV) Discussion et poursuite du protocole

1) Discussion

Nous avons pu détecter une augmentation significative de la probabilité de détection des chenilles avec l'avancée dans la saison. Ce résultat est à mettre en lien avec l'accroissement de la taille des chenilles qui deviennent ainsi plus facilement détectables par les observateurs. Il renforce donc l'intérêt d'utiliser des méthodes qui prennent en compte ces variations de détection.

Plus surprenant, nous avons mis en évidence une diminution de la probabilité d'occupation et de l'abondance des chenilles avec la taille des dalles. On pourrait en effet s'attendre au résultat contraire puisque l'augmentation de la surface tendrait à augmenter la capacité d'accueil des individus. Parmi d'éventuelles explications écologiques, on pourrait émettre l'hypothèse de différences micro-climatiques entre petites et grandes dalles, avec potentiellement une température plus élevée des grandes dalles, moins favorables à l'espèce. Nous pouvons sinon imaginer des artefacts liés à la détection. Les observateurs pourraient en effet être davantage attentifs lors de la prospection de petites dalles, mais relâcher leur vigilance sur des dalles de grande surface. Pour éviter un tel biais, nous recommandons d'utiliser des techniques (voir plus bas) qui permettent de s'assurer d'une certaine homogénéité dans la pression d'observation entre dalles, mais aussi au sein des dalles, notamment lorsqu'elles sont de taille élevée.

2) Méthode retenue

Nous avons pu exploiter les données collectées lors de l'étude-pilote selon deux approches méthodologiques : une estimation de la probabilité d'occupation des dalles en *site-occupancy* (MacKenzie et al., 2002) et une estimation de l'abondance moyenne des dalles par des modèles *N*-mixture (Royle, 2004). Ces deux méthodes prennent en compte la détection imparfaite de l'espèce ou des individus et permettent d'étudier les effets de covariables sur les différents paramètres étudiés. Elles peuvent être utilisées dans un cadre dynamique pour détecter des tendances à long-terme à partir de l'estimation des paramètres de colonisation-extinction (MacKenzie et al., 2003) ou de recrutements-mortalités (Dail & Madsen, 2011). La méthode en *site-occupancy* s'avère plus légère en termes d'investissement sur le terrain puisque l'observateur peut quitter la dalle prospectée une fois que l'espèce est détectée. Dans le cas des comptages, l'observateur doit investir le même effort sur l'ensemble des dalles prospectées.

Outre les différences d'effort à investir, le choix entre l'une et l'autre des deux approches repose sur la formulation d'hypothèses selon lesquelles pourrait se dérouler le déclin de cette espèce et la manière dont un tel déclin pourrait être détecté à partir des relevés des chenilles sur les dalles. Dans le cas où la baisse des effectifs se traduise rapidement par une baisse du taux d'occupation des dalles, alors la méthode en *site-occupancy* pourrait s'avérer la plus pertinente car la moins coûteuse. Mais on ne peut écarter l'hypothèse selon laquelle ces baisses d'effectifs puissent atteindre des niveaux très élevés avant d'aboutir à des extinctions totales des chenilles sur les dalles. Un autre intérêt notable du maintien des comptages des chenilles serait la possibilité de détecter d'éventuels décalages phénologiques en lien avec le réchauffement climatique via le recueil de leurs stades de développement. Outre ces décalages, on peut aussi imaginer des variations inter-annuelles dans les dates d'émergence, en lien avec les conditions météorologiques hivernales et printanières. Ces variations peuvent atteindre trois semaines chez certaines espèces (Louboutin, com. pers.). Nous proposons donc de maintenir des comptages des effectifs de chenilles aux différents stades de développement et d'analyser les données obtenues avec les modèles en *N*-mixture. Comme lors de l'étude-pilote, ces données pourront être « dégradées » en présences-absences pour une analyse en *site-occupancy*.

Nous avons pu voir que les estimations obtenues par le *removal-sampling* permettent d'obtenir des estimations d'occupation et d'abondance comparables à celles obtenues selon un plan d'échantillonnage temporel « classique ». Un tel plan d'échantillonnage permet de générer des économies importantes. Cependant, compte-tenu des fortes variations d'abondance obtenues entre les passages, notamment en cas d'observateurs différents, nous pensons préférable de maintenir un effort de deux passages sur l'ensemble des dalles. Ceci permettra d'obtenir une meilleure précision sur les estimations d'abondance, et donc une meilleure puissance pour détecter des déclin.

3) Stratégie d'échantillonnage

Echantillonnage spatial

Lors de la première année, 168 dalles ont été échantillonnées. Nous proposons de compléter cet échantillonnage avec 80 à 100 dalles supplémentaires pour atteindre un objectif d'environ 250 dalles à suivre sur l'ensemble du PN des Cévennes. Ces dalles supplémentaires ont été repérées en 2021-2022 par les agents du PNC au sein de mailles d'un km² sélectionnées aléatoirement sur le Causse de Sauveterre (n = 17 mailles) et sur le Causse Méjean (n = 19 mailles) (figure 14). Cinq à dix dalles par maille ont ainsi sélectionnées, en respectant une distance minimale de 15 mètres entre elles. Comme lors de l'étude-pilote, les contours de ces dalles ont été schématisés pour faciliter le repérage sur site.

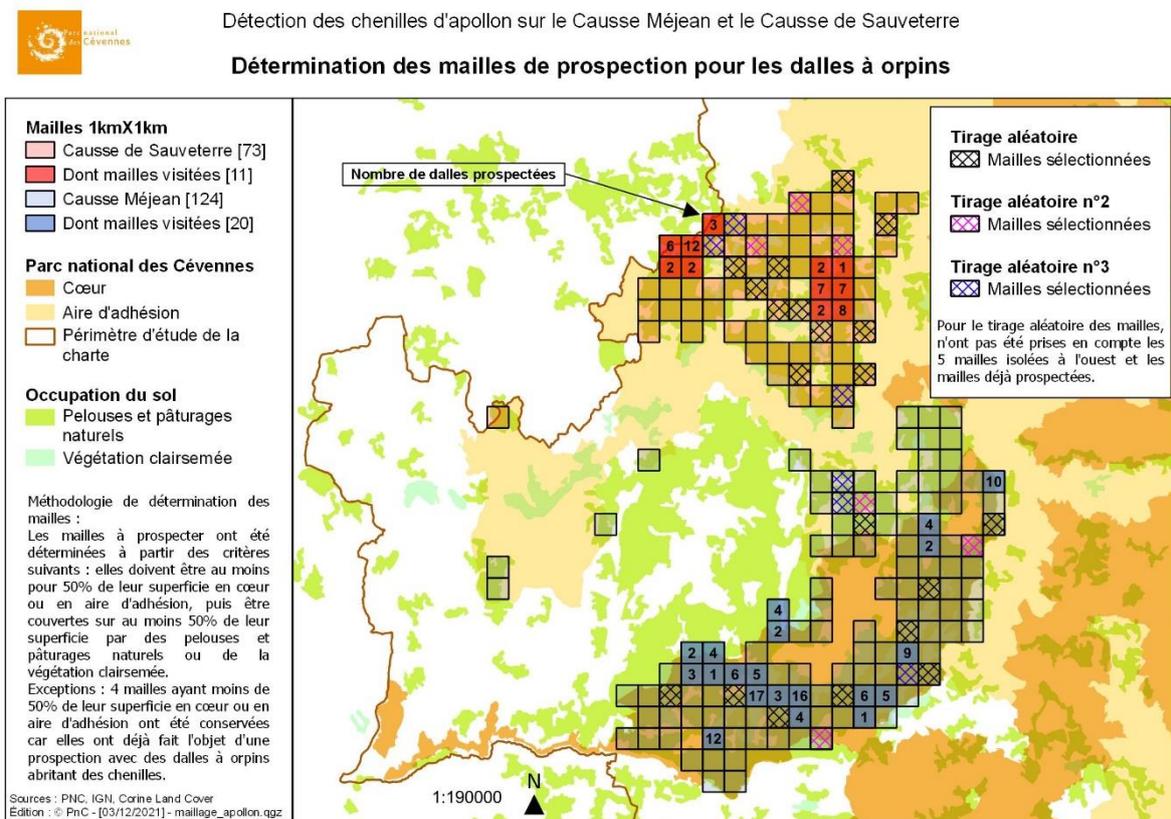


Figure 14 : Mailles de prospection pour le repérage des dalles à orpin en 2021 échantillonnées aux printemps 2022 et 2023.

Nous avons pu voir lors de l'étude-pilote qu'il était difficile de répéter des unités d'un m² à l'identique entre les différents passages compte-tenu des imprécisions cartographiques. Ces imprécisions peuvent conduire à des erreurs dans l'estimation du taux de mailles occupées au sein des dalles. Compte-tenu de ces difficultés, nous proposons d'utiliser les dalles comme unités d'échantillonnage plutôt que les mailles d'un m². Toutefois, dans un souci de répartir l'effort de manière homogène au sein de la dalle, nous proposons de maintenir ce maillage d'un mètre carré et de renseigner les chenilles contactées au sein de ces mailles. Les dalles échantillonnées sont de surface variable. Il conviendra alors de déterminer un temps de prospection proportionnel à la surface de la dalle afin

de standardiser l'effort. Une durée comprise entre 10 et 15 secondes par mètre-carré prospecté semble adaptée.

Echantillonnage temporel

Deux passages seront réalisés à chaque campagne : le premier passage sera réalisé entre le 9 et le 20 mai (effectué entre le 11 et le 21 mai en 2022) et le second passage du 21 au 31 mai (effectué entre le 17 et le 31 mai en 2022). Toutefois, compte-tenu des fluctuations possibles des dates d'émergence entre années dues aux variations météorologiques, nous laissons la possibilité d'ajuster ces périodes. Pour cela, un réseau de plusieurs dalles « témoins » sera échantillonné dès mi-avril (dalles et fréquence des passages encore à définir) pour observer d'éventuels avancements ou retards phénologiques.

Nous proposons de réaliser un échantillonnage des dalles tous les trois-quatre ans. Ainsi, 102 dalles prospectées en 2018 (parmi 168) ont fait l'objet d'un second passage en 2022. Les 66 mailles restantes seront prospectées en 2023. A cela s'ajoute l'échantillonnage de 80 à 100 dalles supplémentaires qui font l'objet de leur premier passage en 2023.

4) Techniques de collecte de données

Elles sont les mêmes que celles proposées lors de l'étude-pilote.

5) Stockage et analyse des données

Les données seront directement intégrées par les agents de terrain dans le module « Apollons » de la base de données « monitoring » de Géonature, conçu spécifiquement par le Parc national des Cévennes pour assurer ce suivi des chenilles sur les dalles à orpins sélectionnées. Cette base permet, par une interface cartographique, une localisation de chacune des 250 dalles à orpins sélectionnées pour ce suivi. Chaque dalle a un identifiant unique et une fiche de description associée avec une photo et un croquis (annexe 1). A chaque visite, l'observateur renseigne la date du relevé, le numéro de passage (1 ou 2), le nombre de chenilles contactées sur la dalle en renseignant le stade de développement (L1 à L5) de chaque chenille, l'heure du début de la prospection, l'heure du premier contact avec une chenille, ainsi que les conditions météorologiques (vent : 5 modalités ; ciel : 4 modalités).

L'ensemble des scripts utilisés pour l'analyse des données de l'étude-pilote est disponible sur un dépôt [github](#). Nous avons également intégré les scripts en site-occupancy et *N*-mixture dynamique. Ils ont été testés en mars 2023 à partir des données issues des prospections de 102 dalles communes aux sessions de 2018 et 2022.

V) Références citées

- Bachelard, P., Fournier, F., 2013. Liste rouge des espèces menacées en Auvergne Rhopalocères et zygènes (cotation selon la méthode UICN). Société d'Histoire naturelle Alcide-d'Orbigny, Association Entomologique d'Auvergne et DREAL Auvergne.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E.G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symrnioudis, I., Watt, A.D., Whittaker, J.B., 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob. Change Biol.* 8, 1–16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>
- Beaumont, L.J., Hughes, L., 2002. Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Glob. Change Biol.* 8, 954–971. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00490.x>
- Brereton, T.M., Cruickshanks, K.L., Risely, K., Noble, D.G., Roy, D.B., 2011. Developing and launching a wider countryside butterfly survey across the United Kingdom. *J. Insect Conserv.* 15, 279–290. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9345-8>
- Bried, J.T., Pellet, J., 2012. Optimal design of butterfly occupancy surveys and testing if occupancy converts to abundance for sparse populations. *J. Insect Conserv.* 16, 489–499. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9435-2>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach*, Springer. ed. New-York.
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M.D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M., Guo, J., Li, P., Riddell, A., 2017. Stan: A Probabilistic Programming Language. *J. Stat. Softw.* 76, 1–32. <https://doi.org/10.18637/jss.v076.i01>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cosson, E., 1995. *Étude sur la biologie, l'écologie et la répartition dans le Jura de Parnassius apollo (Mémoire de DEA)*. Université de Provence, Aix-Marseille,.
- Dail, D., Madsen, L., 2011. Models for estimating abundance from repeated counts of an open metapopulation. *Biometrics* 67, 577–587.
- Dennis, E.B., Morgan, B.J.T., Ridout, M.S., 2015. Computational Aspects of N-Mixture Models. *Biometrics* 71, 237–246.
- Deschamps-Cottin, M., 1998. *Facteurs écologiques de la distribution de Parnassius apollo L. (Lepidoptera: Papilionidae), du maintien et de l'extinction des populations en France. Conséquences pour l'établissement d'une politique de conservation efficace. (Thèse de doctorat)*. Université Aix-Marseille.
- Descimon, H., 1995. *La conservation des Parnassius en France: aspects zoogéographiques, écologiques, démographiques et génétiques. (Rapports d'études de l'OPIE No. 9)*. Office pour l'information écoentomologique.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., Jiguet, F., 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nat. Clim. Change* 2, 121–124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>

- Dewar, R.C., Watt, A.D., 1992. Predicted changes in the synchrony of larval emergence and budburst under climatic warming. *Oecologia* 89, 557–559. <https://doi.org/10.1007/BF00317163>
- Dinsmore, S.J., Vanausdall, R.A., Murphy, K.T., Kinkead, K.E., Frese, P.W., 2019. Patterns of Monarch Site Occupancy and Dynamics in Iowa. *Front. Ecol. Evol.* 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00169>
- Elsen, P.R., Tingley, M.W., 2015. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nat. Clim. Change* 5, 772–776. <https://doi.org/10.1038/nclimate2656>
- Feeny, P., 1970. Seasonal Changes in Oak Leaf Tannins and Nutrients as a Cause of Spring Feeding by Winter Moth Caterpillars. *Ecology* 51, 565–581. <https://doi.org/10.2307/1934037>
- Fernández-Chacón, A., Stefanescu, C., Genovart, M., Nichols, J.D., Hines, J.E., Páramo, F., Turco, M., Oro, D., 2014. Determinants of extinction-colonization dynamics in Mediterranean butterflies: the role of landscape, climate and local habitat features. *J. Anim. Ecol.* 83, 276–285. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12118>
- Field, S.A., Tyre, A.J., Possingham, H.P., 2005. Optimizing allocation of monitoring effort under economic and observational constraints. *J. Wildl. Manag.* 69, 473–482. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069\[0473:OAOMEU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069[0473:OAOMEU]2.0.CO;2)
- Fiske, I., Chandler, R., 2011. unmarked: Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *J. Stat. Softw.* 43. <https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- Freeman, B.G., Scholer, M.N., Ruiz-Gutierrez, V., Fitzpatrick, J.W., 2018. Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 11982–11987. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804224115>
- Garbarino, M., Sibona, E., Lingua, E., Motta, R., 2014. Decline of traditional landscape in a protected area of the southwestern Alps: The fate of enclosed pasture patches in the land mosaic shift. *J. Mt. Sci.* 11, 544–554. <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2666-9>
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.M., Lawton, J.H., 2000. Abundance-occupancy relationships. *J. Appl. Ecol.* 37, 39–59. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00485.x>
- Hanski, I., Kuussaari, M., Nieminen, M., 1994. Metapopulation Structure and Migration in the Butterfly *Melitaea Cinxia*. *Ecology* 75, 747–762. <https://doi.org/10.2307/1941732>
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M., Lei, G., 1995. Metapopulation Persistence of an Endangered Butterfly in a Fragmented Landscape. *Oikos* 72, 21–28. <https://doi.org/10.2307/3546033>
- Hodkinson, I.D., 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol. Rev.* 80, 489. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006767>
- Lafranchis, T., Jutzeler, D., Guillosson, J.-Y., Kan, P., Kan, B., 2015. La vie des papillons: écologie, biologie et comportement des Rhopalocères de France. Diatheo, Paris, France.
- Lenoir, J., Svenning, J.-C., 2015. Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38, 15–28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>
- Levanoni, O., Levin, N., Pe'er, G., Turbé, A., Kark, S., 2011. Can we predict butterfly diversity along an elevation gradient from space? *Ecography* 34, 372–383. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06460.x>
- Loos, J., Kuussaari, M., Ekroos, J., Hanspach, J., Fust, P., Jackson, L., Fischer, J., 2015. Changes in butterfly movements along a gradient of land use in farmlands of Transylvania (Romania). *Landsc. Ecol.* 30, 625–635. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0141-9>
- Louboutin, B., Jaulin, S., Charlot, B., Danflous, S., 2019. Liste rouge des Lépidoptères Rhopalocères et Zygènes d'Occitanie. Rapport d'évaluation. OPIE, CEN MP & CEN LR, Montferrier sur Lez.

- MacKenzie, D.I., 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species*, Elsevier. ed. Burlington, MA.
- Mackenzie, D.I., 2005. What are the issues with presence–absence data for wildlife managers? *J. Wildl. Manag.* 69, 849–860. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069\[0849:WATIWP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069[0849:WATIWP]2.0.CO;2)
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knutson, M.G., Franklin, A.B., 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84, 2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one *83*, 8.
- Mackenzie, D.I., Royle, J.A., 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort: Designing occupancy studies. *J. Appl. Ecol.* 42, 1105–1114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01098.x>
- Mazerolle, M.-J., 2019. R package AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c) version 2.2-2.
- Moschetti, M., 2018. Elaboration et mise en place de protocoles de suivi pour deux espèces de rhopalocères: *Parnassius apollo* et *Maculinea alcon* (rapport de Master 2). Université de Savoie.
- Moschetti, M., Besnard, A., Couturier, T., Fonderflick, J., 2020. Grazing intensity negatively affects the maintenance of *Gentiana pneumonanthe* and the survival of *Phengaris alcon* egg-laying. *J. Insect Conserv.* 24, 343–351. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00220-8>
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A., Warren, M., 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579–583. <https://doi.org/10.1038/21181>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pellet, J., Bried, J.T., Parietti, D., Gander, A., Heer, P.O., Cherix, D., Arlettaz, R., 2012. Monitoring Butterfly Abundance: Beyond Pollard Walks. *PLoS ONE* 7, e41396. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041396>
- Peñuelas, J., Filella, I., Comas, P., 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Glob. Change Biol.* 8, 531–544. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00489.x>
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330, 1496–1501. <https://doi.org/10.1126/science.1196624>
- Pollard, E., 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biol. Conserv.* 12, 115–134. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(77\)90065-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(77)90065-9)
- Pollard, E., Yates, T.J., 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation: the British Butterfly Monitoring Scheme*, Chapman&Hall. ed. Londres.

- Pollock, J.F., 2006. Detecting Population Declines over Large Areas with Presence-Absence, Time-to-Encounter, and Count Survey Methods. *Conserv. Biol.* 20, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00342.x>
- Popy, S., Bordignon, L., Prodon, R., 2009. A weak upward elevational shift in the distributions of breeding birds in the Italian Alps: Elevational shift in Alpine bird distributions. *J. Biogeogr.* 37, 57–67. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02197.x>
- Post van der Burg, M., Austin, J.E., Wiltermuth, M.T., Newton, W., MacDonald, G., 2020. Capturing Spatiotemporal Patterns in Presence-Absence Data to Inform Monitoring and Sampling Designs for the Threatened Dakota Skipper (Lepidoptera: Hesperidae) in the Great Plains of the United States. *Environ. Entomol.* 49, 1252–1261. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa081>
- Puntenney, C.P., Schorr, R.A., 2016. Patch occupancy and habitat of the hops azure (*Celastrina humulus*), a rare North American endemic butterfly: insights for monitoring and conservation. *J. Insect Conserv.* 20, 215–222. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9855-0>
- R Core Team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Roy, D.B., Rothery, P., Brereton, T., 2007. Reduced-effort schemes for monitoring butterfly populations. *J. Appl. Ecol.* 44, 993–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01340.x>
- Roy, D.B., Sparks, T.H., 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Glob. Change Biol.* 6, 407–416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x>
- Royle, J.A., 2004. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics* 60, 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>
- Schorr, R.A., Maison, R.M., Puntenney, C.P., 2020. Multi-year occupancy of the hops blue butterfly (*Celastrina humulus*): habitat patch colonization and extinction. *J. Insect Conserv.* 24, 927–934. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00264-w>
- Schulz, T., Vanhatalo, J., Saastamoinen, M., 2020. Long-term demographic surveys reveal a consistent relationship between average occupancy and abundance within local populations of a butterfly metapopulation. *Ecography* 43, 306–317. <https://doi.org/10.1111/ecog.04799>
- Settele, J., Kudrna, O., Harpke, A., Kühn, I., van Swaay, C., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Hanspach, J., Hickler, T., Kühn, E., van Halder, I., Veling, K., Vliegthart, A., Wynhoff, I., Schweiger, O., 2008. Climatic Risk Atlas of European Butterflies, Pensoft. ed. Sofia, Moscou.
- Soissons, A., Bal, B., Baillet, Y., Bachelard, P., 2019. Agir pour les papillons État des lieux des espèces du plan d’actions papillons menacés en Auvergne-Rhône-Alpes. CEN Auvergne, ASTERS, Flavia, SHNAO, Préfet région RA.
- Specht, H.M., Reich, H.T., Iannarilli, F., Edwards, M.R., Stapleton, S.P., Weegman, M.D., Johnson, M.K., Yohannes, B.J., Arnold, T.W., 2017. Occupancy surveys with conditional replicates: An alternative sampling design for rare species. *Methods Ecol. Evol.* 8, 1725–1734. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12842>
- Stefanescu, C., Peñuelas, J., Filella, I., 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Glob. Change Biol.* 9, 1494–1506. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00682.x>
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M.M.B., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M., 2013. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change 14.
- Thomas, C.D., Hanski, I., 2004. 20 - Metapopulation Dynamics in Changing Environments: Butterfly Responses to Habitat and Climate Change, in: Hanski, I., Gaggiotti, O.E. (Eds.), *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, Burlington, pp. 489–514. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50022-2>

- Thomas, C.D., Lennon, J.J., 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399, 213–213. <https://doi.org/10.1038/20335>
- Ubach, A., Páramo, F., Prohom, M., Stefanescu, C., 2022. Weather and butterfly responses: a framework for understanding population dynamics in terms of species' life-cycles and extreme climatic events. *Oecologia* 199, 427–439. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05188-7>
- UICN Comité français, MNHN, OPIE, Société entomologique de France, 2012. Papillons de jour de France métropolitaine (La Liste rouge des espèces menacées en France).
- van Strien, M.J., Keller, D., Holderegger, R., Ghazoul, J., Kienast, F., Bolliger, J., 2014. Landscape genetics as a tool for conservation planning: predicting the effects of landscape change on gene flow. *Ecol. Appl.* 24, 327–339. <https://doi.org/10.1890/13-0442.1>
- van Swaay, C.A.M., Nowicki, P., Settele, J., van Strien, A.J., 2008. Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodivers. Conserv.* 17, 3455–3469. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9491-4>
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Monserrat, V.J., 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Glob. Change Biol.* 13, 1873–1887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x>
- Wilson, R.J., Maclean, I.M.D., 2011. Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects. *J. Insect Conserv.* 15, 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9342-y>

Annexes

Annexe 1

Exemple de fiche de terrain avec localisation, photographie et croquis, et le carroyage associé représentant la dalle à orpin échantillonnée.



FICHE DE RELEVÉS

DALLE A ORPINS N°26

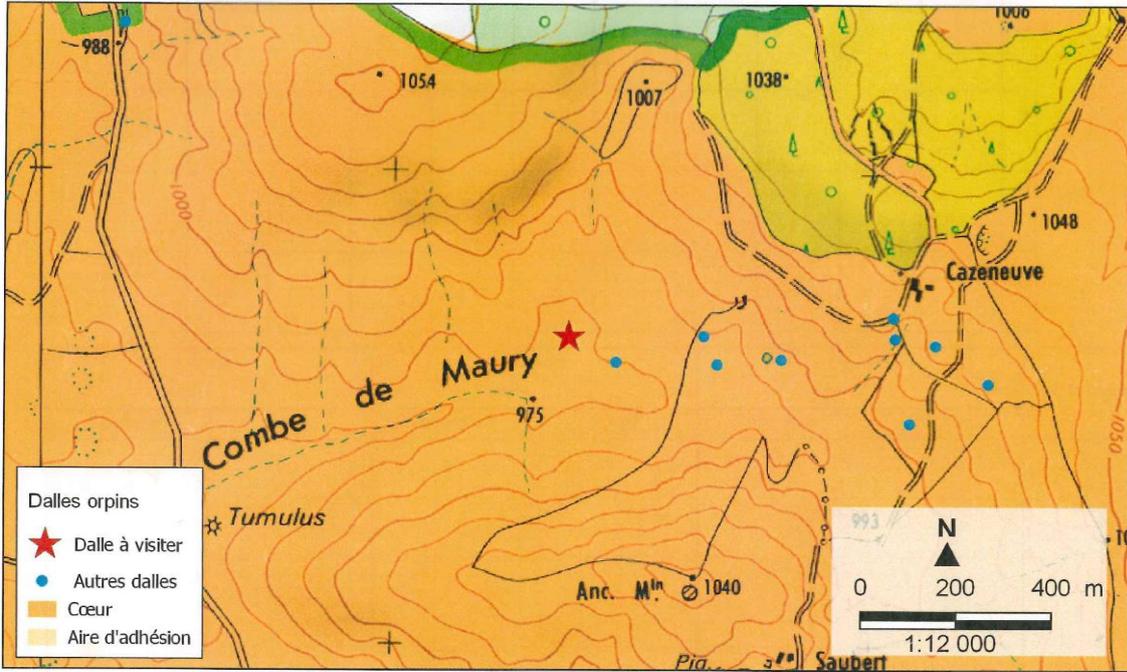
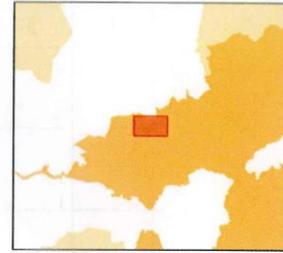
Coordonnées GPS : X: 3.43035 Y: 44.23561

Site : Cazeneuve

Météorologie : Nébulosité : nulle – qq.nuage – éclaircies – couvert

Vent : nul – faible – moyen – fort

Observateur :



Annexe 2

L1 : Chenille entièrement noire et de très petite taille (moins de 1,5 mm).

L2 : Apparition des deux rangées de tâches jaunes, chenille de plus grande taille que le stade 1 (plus de 1,5 mm).

L3 : Affirmation des tâches jaunes et du caractère pubescent (1,5 mm à 30 mm).

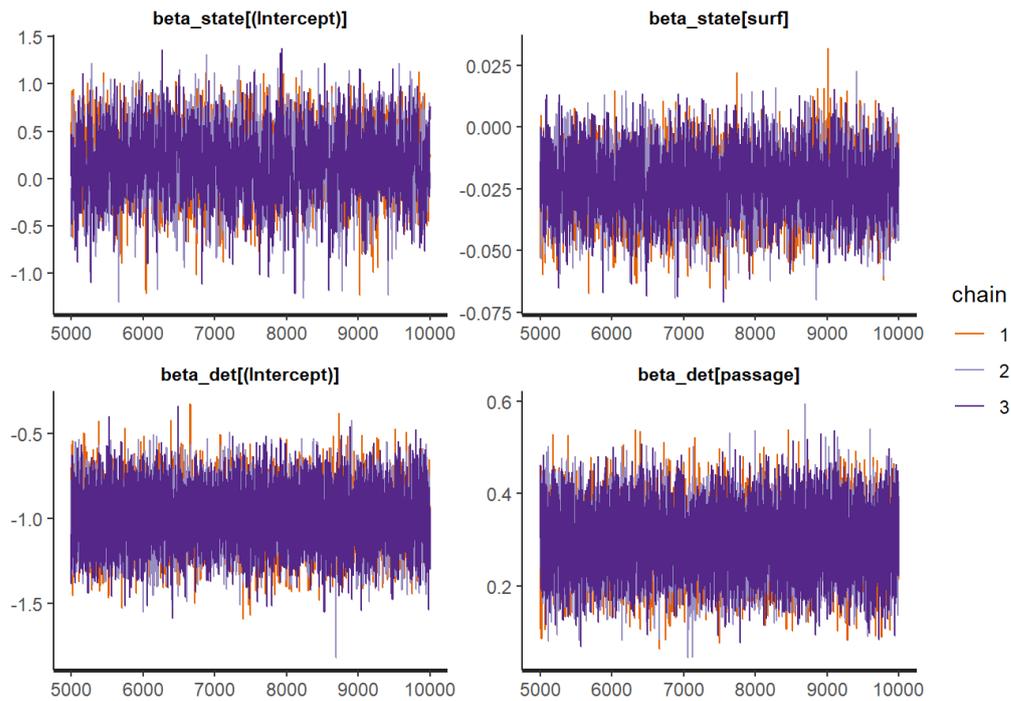
L4 : Croissance de la taille et du poids de la chenille environ 30 mm à plus.

L5 : Chenille de taille d'environ 50 mm.

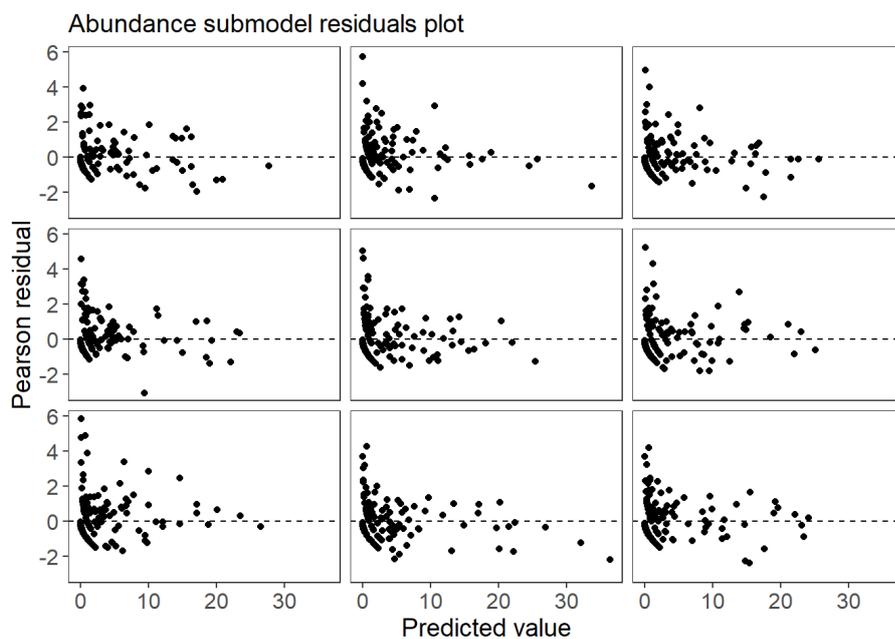
Annexe 3

Chaînes MCMC, distribution des résidus et tests d'adéquation (*goodness-of-fit tests*) obtenus sur le modèle en *N*-mixture basé sur les trois passages réalisés sur les 168 dalles et qui prend en compte les effets aléatoires « dalle » dans un cadre bayésien.

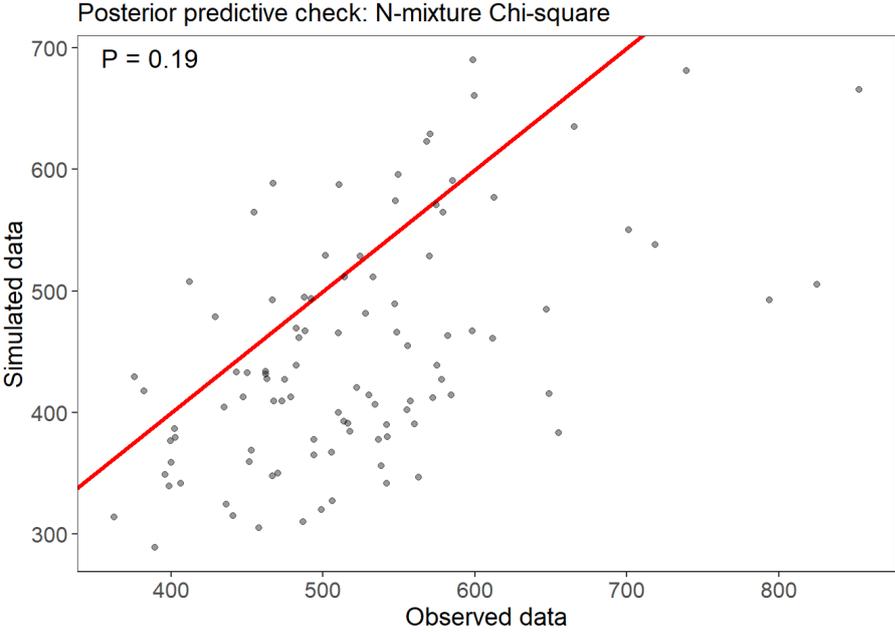
Les MCMC



Résidus



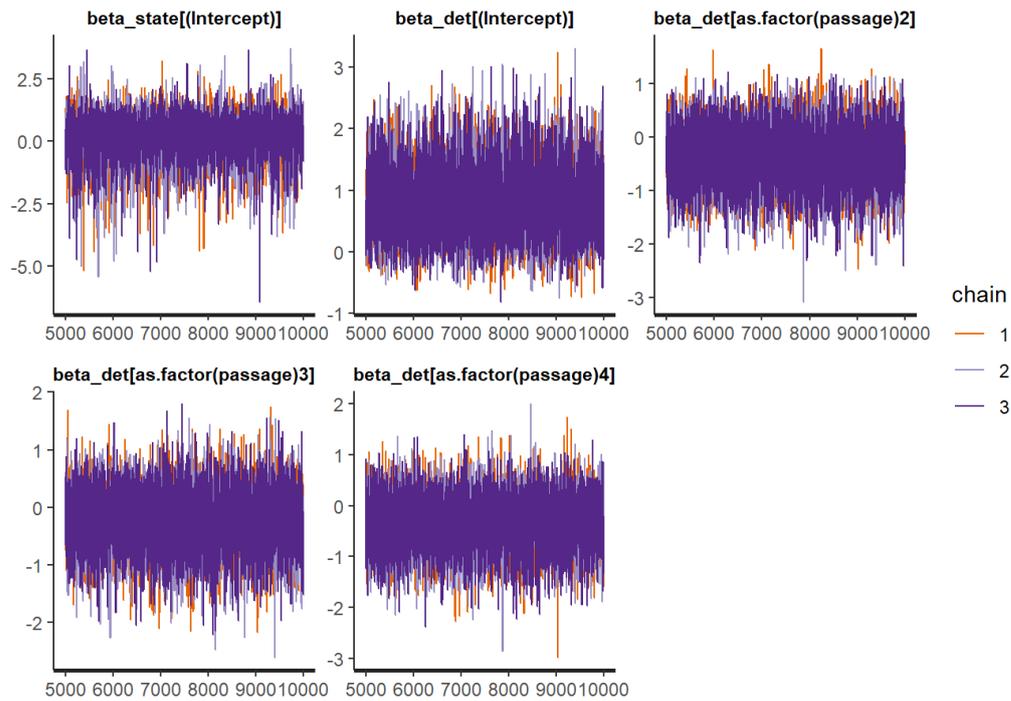
GOF



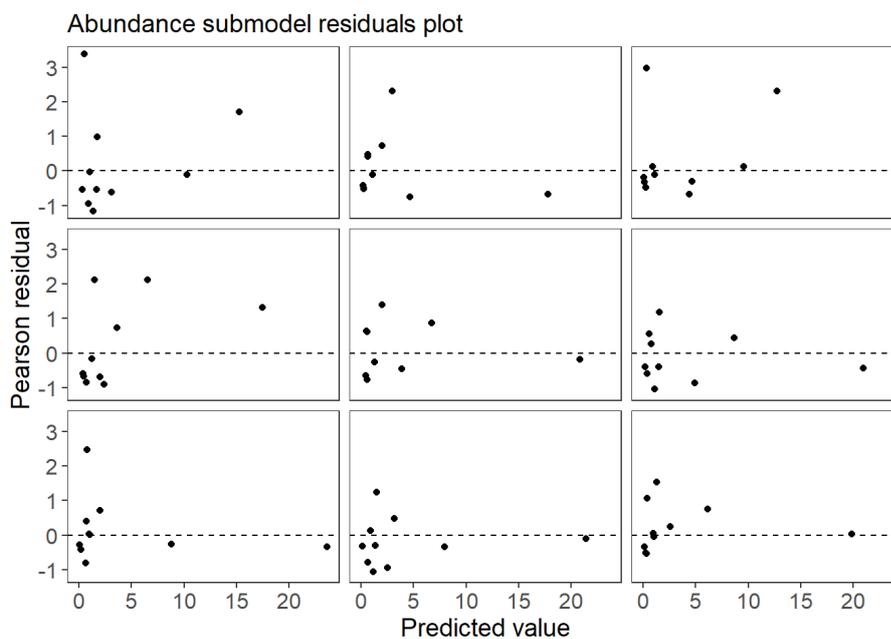
Annexe 4

Chaînes MCMC, distribution des résidus et tests d'adéquation (*goodness-of-fit tests*) obtenus sur le modèle en N-mixture basé sur les passages réalisés par les quatre agents et qui prend en compte les effets aléatoires « dalle » dans un cadre bayésien.

Les MCMC

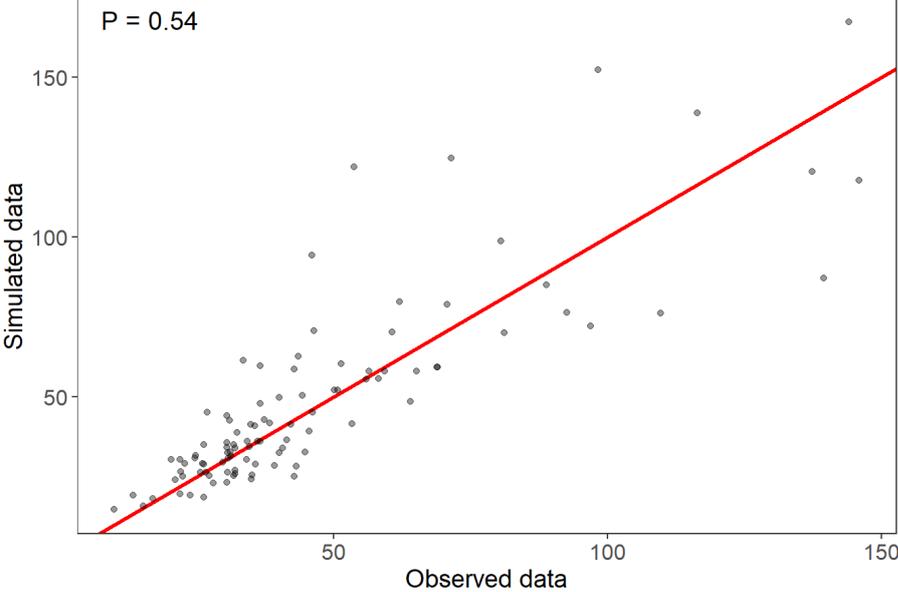


Résidus



GOF

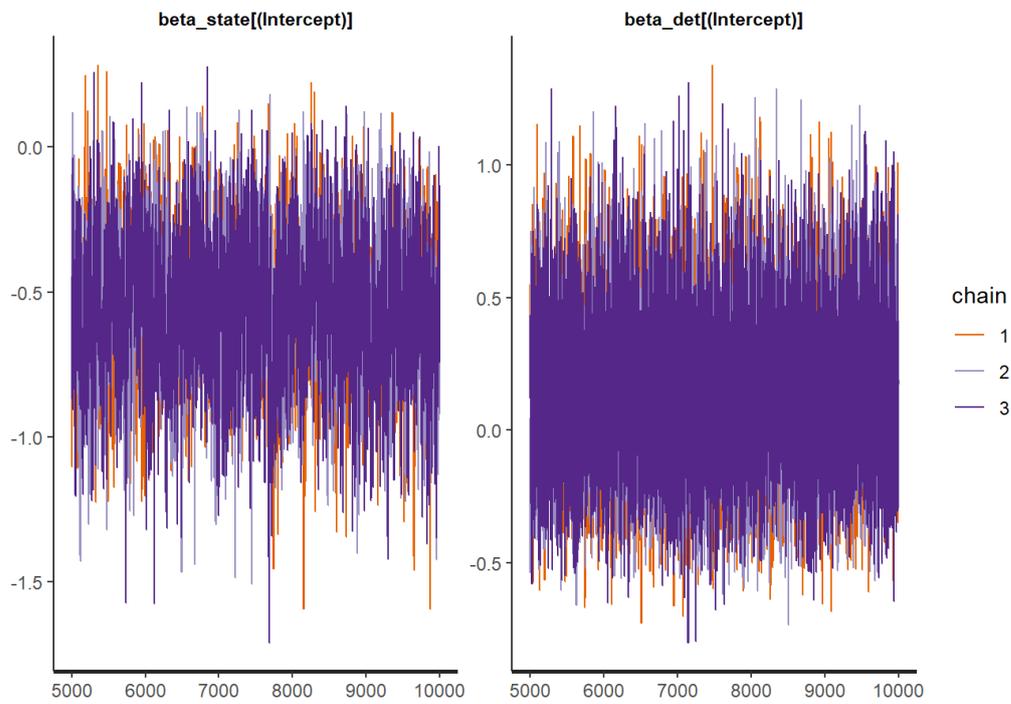
Posterior predictive check: N-mixture Chi-square



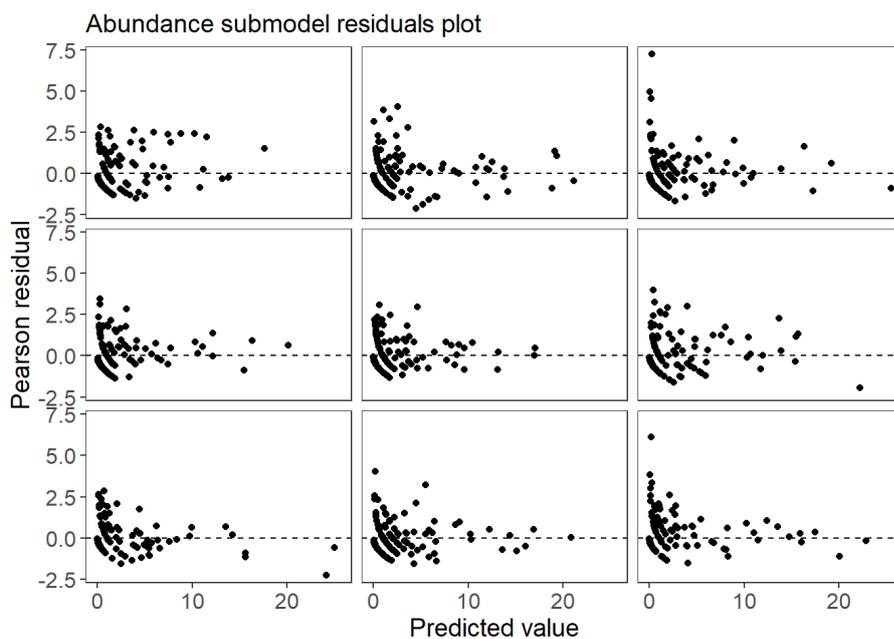
Annexe 5

Chaînes MCMC, distribution des résidus et tests d'adéquation (*goodness-of-fit tests*) obtenus sur le modèle en N-mixture basé sur les deux passages en *removal sampling* réalisés sur les 168 dalles et qui prend en compte les effets aléatoires « dalle » dans un cadre bayésien.

Les MCMC



Résidus



GOF

Posterior predictive check: N-mixture Chi-square

