THÈSE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Écologie et biologie des interactions - EBI (Poitiers)
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

École doctorale : Chimie, Écologie, Géosciences et AgroSciences Théodore Monod (Poitiers)
Secteur de recherche : Biologie des populations et écologie

Présentée par :
Clémentine Préau

Identification et modélisation des habitats d'espèces à enjeux et évolution de leur aire de répartition avec le changement climatique

Directeur(s) de Thèse :
Frédéric Grandjean, Francis Isselin-Nondedeu

Soutenue le 11 décembre 2019 devant le jury

Jury :

Président	**Claude Miaud**	Directeur d'études, EPHE, Montpellier
Rapporteur	**Claude Miaud**	Directeur d'études, EPHE, Montpellier
Rapporteur	**Sandra Luque**	Directrice de recherche, IRSTEA, Montpellier
Membre	**Frédéric Grandjean**	Professeur, EBI, Université de Poitiers
Membre	**Francis Isselin-Nondedeu**	Maître de conférences, Université de Tours
Membre	**Yann Sellier**	Chargé de missions, GEREPI
Membre	**Boris Leroy**	Maître de conférences, MNHN, Paris

Pour citer cette thèse :
Clémentine Préau. *Identification et modélisation des habitats d'espèces à enjeux et évolution de leur aire de répartition avec le changement climatique* [En ligne]. Thèse Biologie des populations et écologie. Poitiers : Université de Poitiers, 2019. Disponible sur Internet <http://theses.univ-poitiers.fr>

THESE

Pour l'obtention du Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

École Doctorale : Chimie Écologie Géosciences Agrosciences « *Théodore Monod* »

Secteur de Recherche : Biologie des populations et écologie

Présentée par :

Clémentine PRÉAU

****

IDENTIFICATION ET MODELISATION DES HABITATS D'ESPECES A ENJEUX ET EVOLUTION DE LEUR AIRE DE REPARTITION AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE

****

Directeurs de Thèse :

Frédéric GRANDJEAN, Francis ISSELIN-NONDEDEU

****

Soutenue le 11 décembre 2019 devant la Commission d'Examen

****

JURY

Claude Miaud	Directeur d'études, EPHE Montpellier	Rapporteur
Sandra Luque	Directrice de recherche, IRSTEA Montpellier	Rapporteur
Boris Leroy	Maître de conférences, MNHN Paris	Examinateur
Yann Sellier	Chargé de missions, GEREPI	Encadrant
Frédéric Grandjean	Professeur, Université de Poitiers	Directeur
Francis Isselin-Nondedeu	Maître de conférences, Université de Tours	Co-Directeur

Cette thèse a été cofinancée par la Communauté d'agglomération de Grand Châtellerault, l'agence de l'eau Loire-Bretagne par le biais du contrat territorial Vienne Aval 2014-2018 et l'association nationale de la recherche et de la technologie par le biais de la convention CIFRE n° 2016/0710.

REMERCIEMENTS

Durant cette thèse j'ai eu la chance de mettre un pied dans le monde de la protection de la nature et l'autre dans celui de la recherche et ainsi de participer, à mon échelle, à la sauvegarde de la biodiversité, et en particulier de celle des zones humides. Je voudrais remercier toutes les personnes qui ont rendu cela possible et avec qui j'ai partagé de près ou de loin cette enrichissante expérience.

Tout d'abord, je voudrais remercier Claude Miaud, Sandra Luque et Boris Leroy pour avoir accepté d'évaluer mon travail en participant au jury de cette thèse.

Je remercie mes directeurs de thèse Frédéric Grandjean et Francis Isselin-Nondedeu pour leur investissement et les multiples relectures des articles et de ce manuscrit, et Yann Sellier pour s'être largement investi dans ce rôle. Je remercie les personnes avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer, notamment Romain Bertrand pour son aide et sa disponibilité durant ces trois ans, ainsi que les membres de mon comité de thèse pour leur expertise. Je remercie les nombreuses associations et les structures avec qui nous avons travaillé, les bénévoles et les salariés qui permettent l'existence des données grâce auxquelles j'ai pu réaliser mes analyses, et ceux qui ont consenti à les partager.

Je remercie toute l'équipe des boute-en-train de GEREPI qui m'ont accompagné durant ces trois années de thèse et avant durant mon service civique. Pour toutes les blagues douteuses et surtout pour la bonne humeur qui règne au moulin de Chitré. David Beaune, grâce à qui cette thèse a été possible. Yann, bien sûr, pour son soutient et son expertise. Kévin, chef des bras cassés que nous sommes. Nathalie, pour m'avoir réprimandé à chaque fois que je mettais mon nom au lieu de GEREPI sur les factures. Christophe, toujours d'attaque qu'il vente ou qu'il neige et toute la troupe de CDD, VSC, stagiaires et membres du bureau que j'ai eu la chance de côtoyer durant mon passage à la réserve du Pinail. Je remercie bien évidemment aussi toute l'équipe du CPIE Seuil-du-Poitou pour leur sympathie, même s'ils n'ont pas redescendu la photocopieuse après l'avoir perdue au Mölkky… mais on ne va pas pinailler.

Je remercie les stagiaires que j'ai eu la chance d'encadrer, Iris, Mathieu et Coralie, pour leur implication et leur entrain. Je suis ravie d'avoir pu travailler avec vous.

Je remercie bien évidemment toute l'équipe EES, chercheurs, enseignants-chercheurs, ingénieurs, techniciennes, post-docs, doctorants et stagiaires, qui m'ont accueilli alors que je ne travaille même pas sur les cloportes. Notamment Bouziane et Marius pour m'avoir permis de squatter le serveur. Merci à Christelle pour son aide du côté administratif. Et merci à Isabelle pour encourager toutes les petites victoires des doctorants avec tes billes ! Je tenais aussi à remercier l'équipe pour m'avoir permis de participer aux enseignements en tant que vacataire, et notamment à Joanne, qui m'a secouru lors de ma première dissection. Un très grand merci aux collègues successifs du bureau des doctorants, qui m'avaient fait une place avant même que j'arrive et auprès desquels j'ai trouvé un humour et un soutien sans faille, là aussi pas mal de blagues douteuses. Margot, Sylvine et Thomas, merci à vous pour avoir partagé votre sagesse de jeunes docteurs. Sylvine, c'est quand tu veux pour trier des bacs d'os de micromammifères, et Thomas c'est quand tu veux pour boire une bière au PLB ! Hélène, Charlotte et Cybèle, parce que ça fait toujours du bien d'avoir des copines, je vous adore même si vous êtes un peu « tabayo ». Marius, mon unique collègue de la promotion 2016-2019, et des soirées dégustation du Chai, on est plutôt bien tombés finalement ! Jérémy, toujours de bonne humeur (ou pas) malgré toutes tes galères, on se la fait quand tu veux cette soirée jeux ! Bon courage aux nouveaux arrivants, Junior, Elie et Cécilia, je ne m'inquiète pas trop pour vous, j'ai l'impression que l'avenir des blagues pourries est assuré. Je vous souhaite beaucoup de réussite, et surtout prenez soin de Sala ! Et comme si ce n'était pas suffisant d'avoir six doctorants dans une même pièce, un petit mot pour les autres animaux qui peuplent le bureau, les phasmes, les vers et surtout les blattes malodorantes. Et merci à toi Salamèche, tu es sans aucun doute le gecko le plus affectueux que j'ai côtoyé.

Je remercie en particulier mes amies de toujours Amandine, Adeline, Elise, Lauréline, Marlène et Noémie, je vous mets par ordre alphabétique mais pour moi vous êtes toutes n°1. Je remercie tous mes amis, que j'adore même si on a beaucoup moins l'occasion de se retrouver, n'est-ce pas Mathilda ? Et un petit mot pour ceux avec qui j'ai les meilleurs souvenirs de la fac, Nina, Constance, et Nico mon cher parrain.

Je remercie mes parents qui m'ont toujours soutenu dans mes études, mon frère et plus largement toute ma famille pour leur présence et leur soutien, malgré un intérêt plus ou moins prononcé pour « les petites grenouilles ». Et enfin, Gautier, merci pour ta présence, ton soutien, ta confiance et ton amour. Merci aussi pour ne pas m'avoir abandonné en haut du Puigmal, j'ai hâte de vivre de nouvelles aventures avec toi.

SOMMAIRE

Introduction générale 1

1. La biodiversité en déclin 2

1.1 La biodiversité face à une sixième crise 2

1.2 Les changements globaux et la biodiversité 4

1.2.1 Les changements d'occupation et d'usage du sol 5

1.2.2 Les pollutions 5

1.2.3 La surexploitation des ressources 6

1.2.4 Le changement climatique 6

1.2.5 Les invasions biologiques 10

1.2.6 Le déclin de la biodiversité 10

1.3 La protection de la biodiversité en France 10

2. Les impacts des changements globaux sur les amphibiens 12

2.1 Les impacts du changement climatique sur les amphibiens 14

2.1.1 Les effets du changement climatique sur la physiologie 14

2.1.2 Les effets du changement climatique sur la phénologie 15

2.1.3 Les effets du changement climatique sur les aires de répartition 16

2.2 Les impacts des changements d'occupation/usage du sol sur les amphibiens 18

2.2.1 La perte et la fragmentation des habitats 18

2.2.2 Les effets sur la connectivité des habitats 21

2.3 Les interactions avec les autres causes du déclin des amphibiens 22

3. Les modèles de niche en biologie de la conservation 24

3.1 La modélisation de la niche écologique 24

3.1.1 Le cadre conceptuel 24

3.1.2 Les étapes de la modélisation 26

3.1.3 Hypothèses sous-jacentes 27

3.2 La distribution potentielle des espèces comme outil pour la conservation 32

3.2.1 Les ENM pour évaluer la niche et prédire la distribution des amphibiens 33

3.2.2 Les ENM pour identifier des zones favorables aux amphibiens et évaluer leur intégration dans les espaces protégés 34

3.2.3 Les ENM pour évaluer la distribution potentielle d'amphibiens exotiques 35

3.2.4 Exemples sur un autre taxon 35

4. Problématique et objectifs de la thèse 36

Chapitre 1 Quels effets de facteurs environnementaux, et de changements globaux sur la distribution des aires favorables à l'échelle régionale ? 38

Introduction du chapitre 1 39

Modeling Potential Distributions of Three European Amphibian Species Comparing ENFA and MAXENT 41

Predicting suitable habitats of four range margin amphibians under climate and land-use changes in southwestern France 53

Synthèse du chapitre 1 65

Chapitre 2 Quels effets du changement climatique sur la distribution et la connectivité des habitats à l'échelle départementale ? 67

Introduction du chapitre 2 68

Habitat patches for newts in the face of climate change: local scale assessment combining niche modelling and landscape graph 70

Synthèse du chapitre 2 96

Chapitre 3 Les populations peuvent-elles suivre le déplacement des aires favorables à l'échelle nationale ? 99

Introduction 100

Matériel et méthodes 105

Résultats 110

Discussion 116

Chapitre 4 Quels effets du changement climatique sur la distribution des aires favorables dans un contexte d'invasion biologique à l'échelle nationale ? 121

Introduction du chapitre 4 122

Niche modelling to guide conservation actions for the endangered crayfish *Austropotamobius pallipes* in relation to the invasive *Pacifastacus leniusculus* 124

Synthèse du chapitre 4 136

Discussion Générale 138

1. Prise en compte des incertitudes 140
2. Limite des approches et pistes d'amélioration 145
3. Implication pour la conservation, la gestion et l'évaluation de la biodiversité 149
4. Conclusion et perspectives 153

Références bibliographiques 158

Annexes 183

Annexe 1 183

Annexe 2 185

Annexe 3 207

Annexe 4 216

Annexe 5 224

Annexe 6 232

INTRODUCTION GENERALE



Alytes obstetricans, © Yann Sellier

1. LA BIODIVERSITE EN DECLIN

1.1 LA BIODIVERSITE FACE A UNE SIXIEME CRISE

Le terme « biodiversité », contraction de « diversité biologique », comme défini par l'article 2 de la convention sur la diversité biologique, issue du sommet de la Terre de Rio de 1992, est un concept faisant référence à « la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris entre autres, les écosystèmes terrestres et marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces, entre les espèces et celle des écosystèmes ». Elle se décline selon trois niveaux, la diversité des écosystèmes (diversité écologique), la diversité des espèces (diversité spécifique) et la diversité des gènes (diversité génétique) (Nations Unies 1992).

Au cours du Phanérozoïque, c'est-à-dire des 541 derniers millions d'années, la Terre a connu cinq « extinctions massives » qualifiées de « crises de la biodiversité », à la fin de l'Ordovicien (il y a 440 millions d'années), du Dévonien (il y a 370 millions d'années), du Permien (il y a 245 millions d'années), du Triasique (il y a 210 millions d'années) et du Crétacé (il y a 65 millions d'années). Ces cinq crises sont caractérisées par une accélération du taux d'extinction des espèces par rapport au taux d'apparition, de sorte que plus de 75% des espèces disparaissent dans un intervalle géologiquement court, généralement inférieur à 2 millions d'années, parfois beaucoup moins (Barnosky et al. 2011). Les extinctions d'espèces sont naturellement communes et normalement contrebalancées par la spéciation, il en résulte que 99% des espèces ayant vécu sur Terre ont aujourd'hui disparu (Barnosky et al. 2011).

Bien qu'il soit difficile d'en déterminer le point de départ, l'Homme a sans aucun doute laissé sa trace dans le registre géologique, façonnant une nouvelle époque nommée Anthropocène (Lewis & Maslin 2015). Par ailleurs, la communauté scientifique s'accorde sur l'importance de la perte de biodiversité engendrée par les activités humaines. Actuellement, on observe un taux d'extinction 100 à 1000 fois plus élevé que le taux d'extinction naturel (Barnosky et al. 2011), qui pourrait même être jusqu'à 10000 fois plus élevé (De Vos et al. 2015). En 2018, plus de 93500 espèces, sur les 1,7 millions d'espèces décrites, ont été évaluées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Parmi elles, plus de 26000 espèces sont menacées d'extinction (https://uicn.fr/liste-rouge-mondiale/, 2018). Selon l'UICN (UICN 2018a), les espèces dites « menacées » regroupent celles ayant les statuts « en danger critique d'extinction » (CR), « en danger d'extinction » (EN)

et « vulnérable » (VU). Les espèces évaluées dans la liste rouge comportent 67% des espèces de vertébrés décrites, contre seulement 2% des espèces d'invertébrés, 8% des espèces de plantes et 0,14% des champignons et protistes. Ainsi, les meilleures évaluations de l'UICN estiment que 25% des mammifères, 14% des oiseaux, 40% des amphibiens, et 40% des gymnospermes sont menacés (UICN, 2018a).

En conséquence, il est admis que la Terre subit actuellement une sixième extinction de masse, directement liée aux activités humaines (Ceballos & Ehrlich 2018; Ceballos et al. 2015). D'après Avise et al. (2008), cette sixième crise de la biodiversité aurait commencé lorsque les hommes modernes ont entamé leur dispersion à travers les continents il y a 50000 à 10000 ans. Elle aurait atteint une deuxième étape lors de la révolution néolithique, caractérisée par la sédentarisation et le début de l'agriculture. Puis, l'industrialisation constituerait l'entrée dans une troisième phase de modification de notre environnement, accroissant la perte de biodiversité.

C'est la comparaison entre le taux d'extinction naturel, courant, des espèces dans le registre fossile et celui observé actuellement qui permet de déterminer que l'ampleur de la crise de biodiversité actuelle est comparable aux cinq précédentes, même en prenant en compte des estimations basses de la différence entre les taux d'extinction naturels et actuels (Ceballos et al. 2015). En effet, Ceballos et al. (2015) ont montré que bien que les taux d'extinction varient entre les groupes de vertébrés, ils ont considérablement augmenté au cours des 200 dernières années (Figure 1), alors que le nombre d'espèces éteintes durant le dernier siècle aurait mis 800 à 10000 ans pour disparaitre suivant un taux d'extinction standard de deux extinctions/million d'espèces par an. Par ailleurs, le déclin des populations de vertébrés en termes d'abondance et d'étendue géographique est très élevé, y compris pour les espèces dites communes, comme le décrivent Ceballos et al. (2017). Ces auteurs ont montré que la quasi-moitié des espèces de vertébrés subissent un déclin de leurs populations, ce qu'ils décrivent comme une « annihilation biologique » causée par l'homme. Aujourd'hui, il est admis que la chute de la biodiversité, devenue globale, est liée aux conséquences conjointes des changements globaux induits par l'homme.

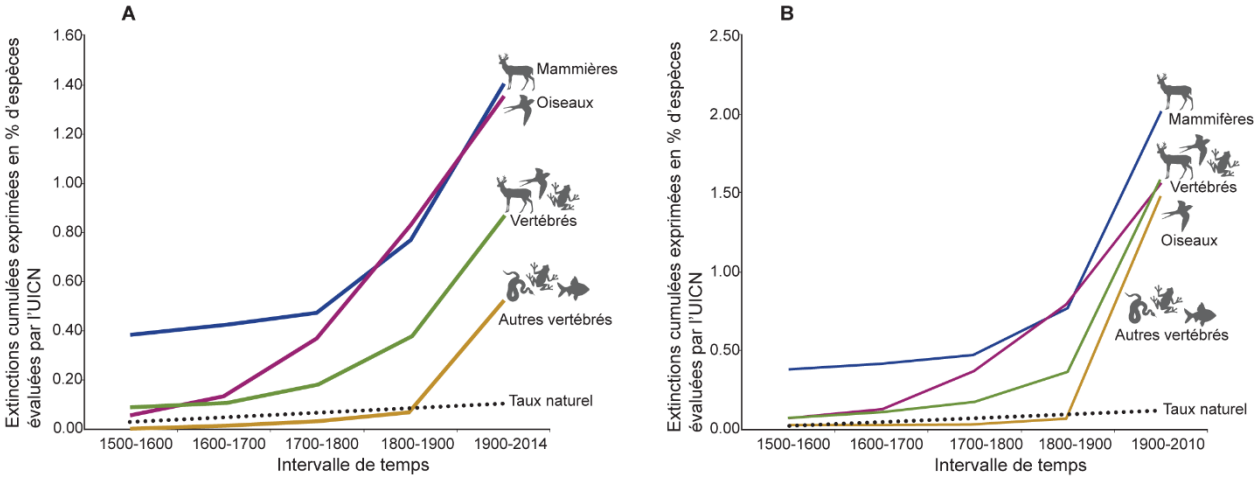


Figure 1 Cumul des espèces de vertébrés considérées comme éteintes ou éteintes à l'état sauvage par l'UICN (2012). Les graphiques montrent le pourcentage d'extinction des espèces évaluées parmi les mammifères (5513 ; 100%), les oiseaux (10 425 ; 100%), les reptiles (4414 ; 44%), les amphibiens (6414 ; 88%), les poissons (12 457 ; 38%), et tous les vertébrés combinés (39 223 ; 59%). Les courbes pointillées représentent le nombre d'extinctions attendues sous un taux naturel standard constant de 2 extinctions/million d'espèces par an. A) Estimation très conservatrice. B) Estimation conservatrice. *Traduit à partir de Ceballos et al. (2015)*

1.2 LES CHANGEMENTS GLOBAUX ET LA BIODIVERSITE

Les changements globaux désignent différentes composantes, affectant la structure et le fonctionnement de la Terre en tant que système, ils peuvent se produire sur de larges échelles spatiales ou être largement répandus, mais dans des sites distincts (Vitousek 1992). Ces processus, identifiés à l'échelle mondiale, se renforcent à la fois par des rétroactions positives et par la synergie de leurs effets (Brook et al. 2008; Vitousek 1994). Ils ont entraîné un changement global de la composition de l'atmosphère et une modification des cycles biogéochimiques de la Terre (i. e carbone, oxygène, eau, azote, phosphore et soufre) (Doney 2010; Rockström et al. 2009; Vitousek 1994). Les principaux changements globaux sont présentés ci-après : les changements d'occupation et d'usage du sol, les pollutions, la surexploitation des ressources, le changement climatique, les invasions biologiques et le déclin de la biodiversité.

1.2.1 Les changements d'occupation et d'usage du sol

L'augmentation de la population mondiale, l'intensification de l'agriculture, l'industrialisation ou encore la mondialisation, sont autant de facteurs ayant conduits à d'intenses modifications de l'occupation et de l'usage du sol, ce qui a contribué à la modification des cycles biogéochimiques (Lambin et al. 2001; Pielke Sr et al. 2011). Les changements d'occupation/usage du sol sont aussi globalement impliqués dans la chute de la biodiversité (Heinrichs et al. 2016; Newbold et al. 2015). La conversion des espaces naturels implique une perte directe d'habitats qui peut impacter le réseau trophique, modifier les interactions entre espèces et réduire le nombre d'espèces spécialistes (Fahrig 2003; Haila 2002). D'autre part, les changements d'occupation/usage du sol entraînent une fragmentation des habitats des espèces, qui modifie la configuration spatiale du paysage, en séparant les patches d'habitat en plusieurs patches, plus petits et isolés, avec pour conséquence une rupture de la connectivité, et donc une diminution des flux entre les populations (Fletcher et al. 2018; Haila 2002; Wu 2009). Les changements d'occupation/usage du sol sont en cause dans la régression des populations de nombreux oiseaux (Marzluff 2001), mammifères (Rodríguez & Delibes 2003), amphibiens (Arntzen et al. 2017), reptiles (Gibbons et al. 2000), poissons et invertébrés aquatiques (Harding et al. 1998), invertébrés terrestres (Cane & Tepedino 2001), ou encore des plantes (Hughes et al. 2008). Par ailleurs, des projections des effets des changements d'occupation/usage futurs du sol ont mis en lumière la vulnérabilité de certaines espèces, globalement menacées par une régression de leur aire de répartition selon les scénarios (Barbet-Massin et al. 2012; Powers & Jetz 2019).

1.2.2 Les pollutions

Les changements d'occupation/usage du sol entraînent aussi une augmentation globale des pollutions, notamment celles d'origine industrielle ou agricole. Elles touchent l'ensemble des écosystèmes, et les écosystèmes aquatiques sont particulièrement affectés. L'apport accru de nutriments dans l'environnement participe à l'eutrophisation, notamment des eaux continentales et marines, avec des conséquences sur la qualité de l'eau, des habitats naturels et sur la diversité spécifique (Porter et al. 2013; Smith & Schindler 2009). Les pesticides et fongicides participent au déclin de la biodiversité (Gibbs et al. 2009). Avec les intrants

agricoles, ils ont été mis en cause dans l'appauvrissement de la faune, de la fonge et de l'activité microbienne du sol (Habig & Swanepoel 2015; Tsiafouli et al. 2015).

1.2.3 La surexploitation des ressources

Une autre composante du changement global est liée à la surexploitation des ressources naturelles. Cela comprend une exploitation directe des espèces, par la chasse, pour l'alimentation ou le commerce ou encore les collections, qui excède la capacité de régénération des populations, participant à l'extinction d'espèces (Courchamp et al. 2006; Rosser & Mainka 2002). La surexploitation des ressources naturelles, notamment des énergies fossiles, couplée aux rejets industriels, participe activement à la modification des cycles biogéochimiques de la Terre par la libération des stocks de dioxyde de carbone et autres gaz à effets de serre (GES) dans l'atmosphère (IPCC 2014).

1.2.4 Le changement climatique

Ces libérations de GES entraînent un forçage radiatif. Celui-ci représente une modification du bilan radiatif de la Terre, c'est-à-dire de la différence entre le rayonnement solaire entrant et le rayonnement infrarouge sortant de la troposphère. Le bilan des forçages radiatifs est négatif lorsque les émissions d'infrarouges sont supérieures aux quantités reçues, et positif lorsque la Terre retient plus d'infrarouges qu'elle n'en émet. Les rayonnements sont notamment retenus par des gaz à effet de serre. Ce bilan radiatif est un proxy utilisé par le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) pour mesurer le bilan énergétique de la Terre, étroitement lié à l'évolution de la température. La croissance économique et démographique a entraîné une augmentation des concentrations de gaz à effet de serre depuis l'époque préindustrielle, principalement le dioxyde de carbone (CO_2), le méthane (CH_4) et l'oxyde nitreux (N_2O) (Figure 2) (IPCC 2014).

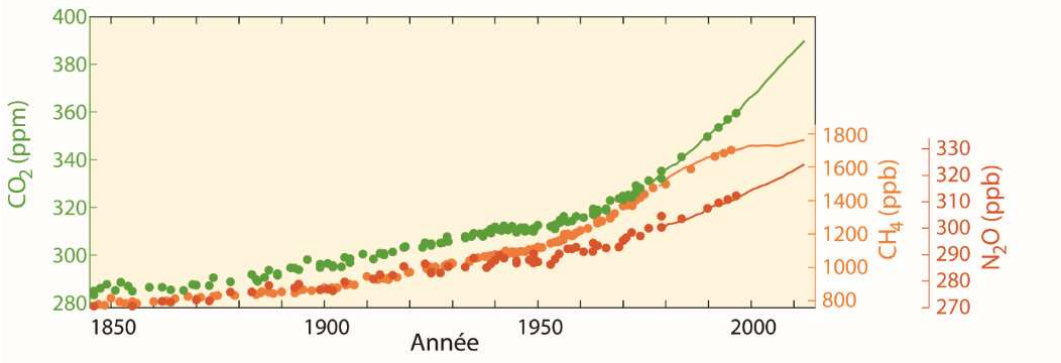


Figure 2 Moyenne mondiale des concentrations en dioxyde de carbone (CO_2, vert), en méthane (CH_4, orange) et en oxyde nitreux (N_2O, rouge) déterminées à partir de l'analyse de carottes de glace (points) et obtenues par mesure directe dans l'atmosphère (courbes). *Tiré de IPCC (2014)*

Ces facteurs sont impliqués dans la modification de toutes les composantes du système climatique, ce qui aboutit à un réchauffement global du climat. En effet, il existe un consensus scientifique sur l'importance du changement climatique et sur le lien entre celui-ci et les activités humaines (Anderegg et al. 2010; Cook et al. 2013). D'après le 5ème rapport du GIEC sur le changement climatique, la température à la surface des terres émergées et des océans s'est réchauffée de 0,85 [0,65 à 1,06] degrés Celsius en moyenne pendant la période 1880-2012 (IPCC 2014). Ce réchauffement s'accompagne globalement d'une modification du régime des précipitations, d'une élévation du niveau marin et d'une augmentation de la fréquence des évènements météorologiques extrêmes.

Quatre grandes trajectoires de forçage radiatif ont été identifiées parmi une multitude de scénarios, elles sont appelées trajectoires représentatives de concentration (RCP, pour Representative Concentration Pathways) (Figure 3). Les scénarios RCP sont nommés en fonction du forçage radiatif atteint en 2100 ; le RCP 2.6 W/m² décrit un pic des émissions avant 2100, suivi par un déclin, les RCP 4.5 W/m² et RCP 6.0 W/m² décrivent des trajectoires avec stabilisation des émissions, alors que le RCP 8.5 W/m² décrit une trajectoire croissante des émissions (Moss et al. 2010).

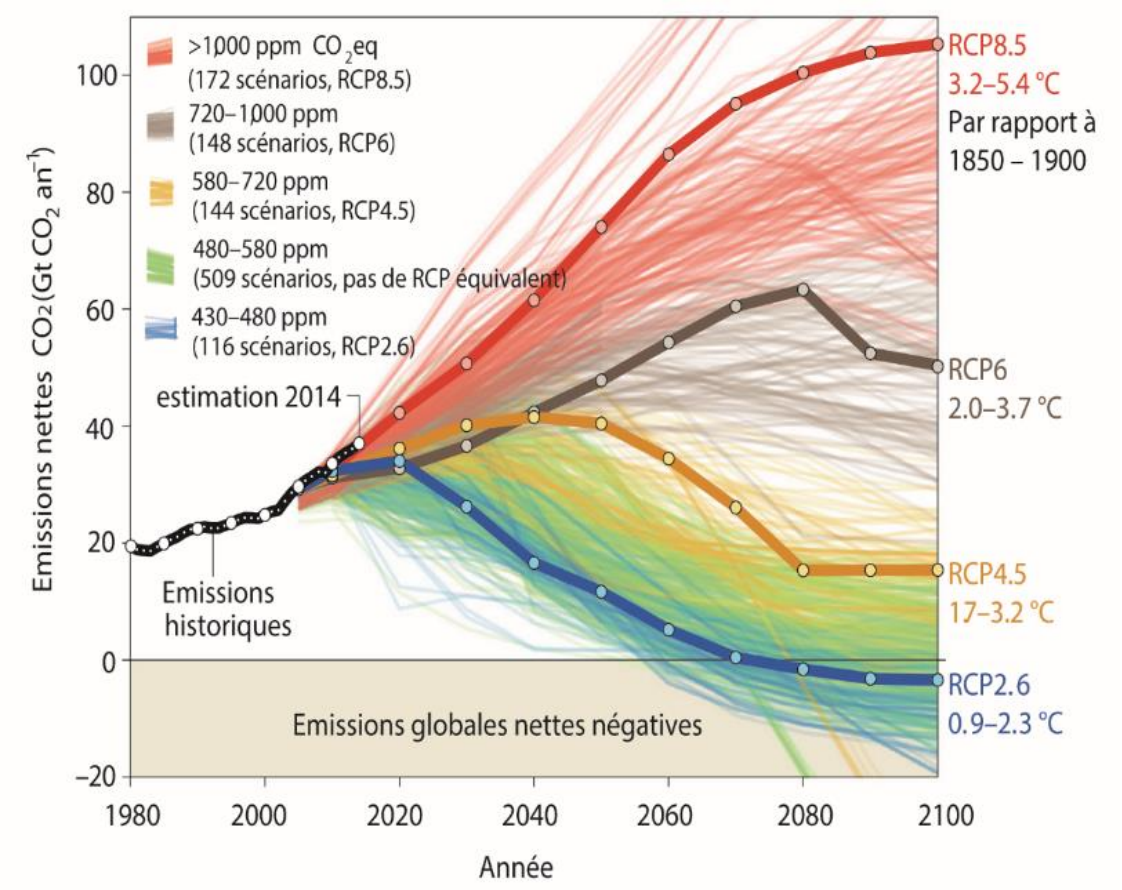


Figure 3 Les émissions historiques provenant de la combustion des combustibles fossiles et de l'industrie (en noir) proviennent principalement du « Carbon Dioxide Information Analysis Center » (Boden et al. 2013; IPCC 2014). Elles sont comparées aux scénarios d'émissions du cinquième rapport d'évaluation du groupe de travail 3 du GIEC (couleurs pâles) et aux quatre RCP utilisés pour projeter le changement climatique par le groupe de travail 1 du GIEC (couleurs foncées). *Traduit à partir de Fuss et al. (2014)*

Le changement climatique a de nombreuses conséquences sur la biodiversité (Figure 4). Il affecte notamment la physiologie et la phénologie des individus et entraîne des déplacements de la distribution des espèces (Bellard et al. 2012). Par ailleurs, des projections utilisant les scénarios futurs de changement climatique ont mis en exergue la sensibilité de nombreux taxons, comme des amphibiens, des oiseaux, des mammifères ou des plantes, avec notamment des mouvements des aires qui leur sont climatiquement favorables (Araújo et al. 2006; Barbet-Massin et al. 2012; Thuiller et al. 2011; Thuiller et al. 2005).

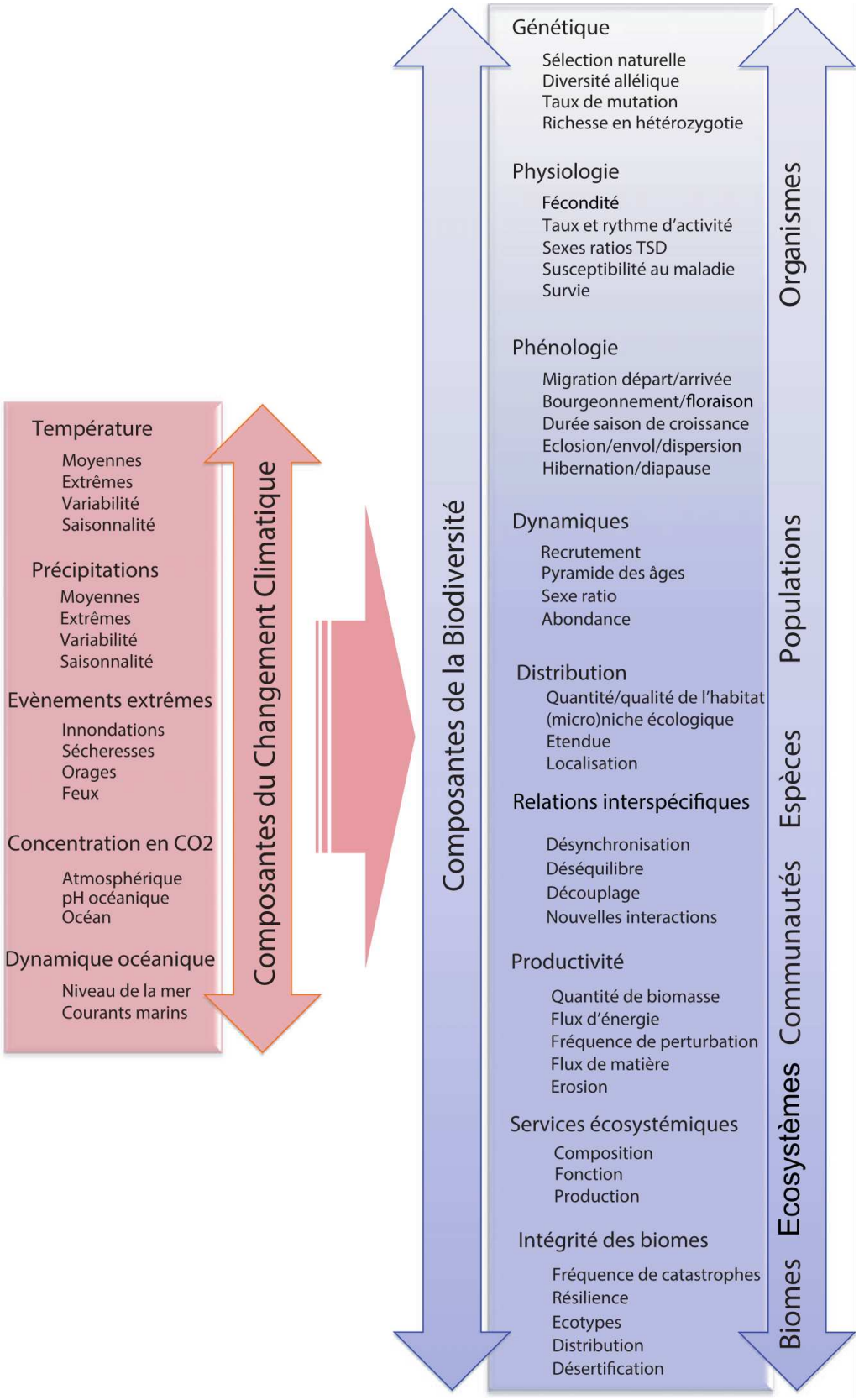


Figure 4 Résumé des composantes du changement climatique et des éléments de la biodiversité qui peuvent en être impactés. *Traduit à partir de Bellard et al. (2012)*

1.2.5 Les invasions biologiques

Une autre composante du changement global est caractérisée par les invasions biologiques. En effet, la mondialisation a entraîné le déplacement de nombreuses espèces, dont certaines, généralistes, peuvent rapidement coloniser de nouveaux milieux et s'y reproduire (Bellard et al. 2016b; Bradley et al. 2012). Elles touchent l'ensemble des écosystèmes et sont la cause de nombreuses extinctions d'espèces à travers le monde (Bellard et al. 2016a; Clavero & García-Berthou 2005). Elles entraînent souvent des déséquilibres dans les écosystèmes (Vilà et al. 2011), notamment via des phénomènes de prédation, de compétition, d'hybridation, ainsi que des effets sur la structure des communautés et la diversité génétique (McGeoch et al. 2010). Les espèces invasives peuvent aussi véhiculer des pathogènes, participant au déclin de la biodiversité (Roy et al. 2017). Par ailleurs, le changement climatique et les changements d'occupation/usage du sol pourraient faciliter la colonisation et l'établissement de certaines espèces invasives (Bellard et al. 2018; Bellard et al. 2013; Walther et al. 2009).

1.2.6 Le déclin de la biodiversité

L'actuelle chute de la biodiversité est causée par les changements globaux. Au point qu'elle est aussi considérée comme un changement global (Vitousek 1992), entraînant des changements majeurs dans le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al. 2012; Hooper et al. 2012). Ces déséquilibres renforcent la vulnérabilité des écosystèmes face aux autres changements globaux (Chapin III et al. 2000). De ce fait, les écosystèmes sont de moins en moins résilients, avec des conséquences négatives sur les biens et les services fournis par les écosystèmes (Cardinale et al. 2012; Chapin III et al. 2000).

1.3 LA PROTECTION DE LA BIODIVERSITE EN FRANCE

Pour lutter contre l'érosion de la biodiversité, des politiques à l'échelle internationale et nationale se mettent en place. En France, différents outils complémentaires ont été créés pour protéger et conserver la biodiversité. Des outils juridiques permettent la protection règlementaire de certaines zones géographiques, comme les réserves naturelles régionales, nationales ou de Corse, les réserves biologiques dirigées ou intégrales, les réserves de chasse et de faune sauvage, les cœurs de parcs nationaux, et les sites classés et inscrits. La protection peut

aussi concerner certaines espèces et leurs habitats grâce aux articles L411-1 et L411-2 du code de l'environnement qui fixent une liste nationale, complétée par des arrêtés régionaux, et permettent de préserver des secteurs menacés par la mise en place d'arrêtés de protection de biotope. La maîtrise foncière exercée par les conservatoires d'espaces naturels, du littoral et dans les espaces naturels sensibles, ainsi que des outils contractuels comme Natura 2000, les parcs naturels régionaux et les parcs naturels marins permettent un contrôle de la gestion et des activités dans ces espaces. Par ailleurs, la France métropolitaine fait l'objet d'une Stratégie de Création d'Espaces Protégés (SCAP), visant à atteindre 2% d'espaces sous protection forte sur le territoire terrestre métropolitain d'ici fin 2019, ainsi que d'une Stratégie nationale de Création et de gestion des Aires Marines Protégées (SAMP) visant à protéger 20% des eaux territoriales françaises d'ici 2020 (Loi n°2009-967).

La France a aussi mis en œuvre une politique de Trame Verte et Bleue (TVB), un outil d'aménagement du territoire, dont l'objectif est de « contribuer à enrayer la perte de biodiversité, maintenir et restaurer ses capacités d'évolution et préserver les services rendus, en prenant en compte les activités humaines » (Code de l'environnement 2019). La Trame verte et bleue consiste en l'identification d'un réseau écologique, constitué de deux éléments majeurs, les réservoirs de biodiversité qui sont des zones où les espèces peuvent accomplir leur cycle de vie, et les corridors écologiques qui relient les réservoirs de biodiversité en étant favorables au déplacement des espèces. L'identification des éléments de la TVB se concrétise au moyen de documents d'urbanisme dans lesquels ils peuvent être cartographiés et faire l'objet de préconisations et d'orientations. En France, il existe une variété de documents d'urbanismes, la TVB est déclinée dans plusieurs d'entre eux selon une imbrication d'échelles. Elle est notamment traduite dans les Schémas Régionaux de Cohérence Écologique (SRCE), qui identifient les continuités écologiques à l'échelle des régions. Le SRCE se retrouve aussi dans le Schéma Régional d'Aménagement, de Développement Durable et d'Égalité des Territoires (SRADDET). Les Schémas de Cohérence Territoriale (SCoT) prennent en compte les orientations des SRCE et traduisent les enjeux de la TVB à l'échelle de supra-communale. Enfin, les plans locaux d'urbanismes (PLU) et les plans locaux d'urbanisme intercommunaux (PLUi) permettent la traduction des enjeux définis dans les SRCE à l'échelle communale et intercommunale.

Par ailleurs la biodiversité doit être prise en compte dans les travaux d'aménagement. Les projets, plans ou programmes sont soumis à évaluation des impacts sur la biodiversité. S'en suit une séquence « ERC » pour « Éviter, Réduire, Compenser » dont les étapes ont pour

objectif une « non-perte-nette » de biodiversité (Müller et al. 2017). Dans un premier temps, il s'agit d'éviter les impacts environnementaux des projets, par exemple en modifiant le tracé d'une route. Si les impacts ne peuvent être évités, de solutions doivent être mises en place pour réduire les impacts, par exemple en choisissant la période de réalisation des travaux. Enfin, les impacts restants doivent être compensés par l'application de mesures compensatoires devant présenter un effet positif sur la biodiversité (principe d'additionnalité) à minima sur les espèces ou habitats concernés par la dégradation (principe d'équivalence). Plus récemment, le gouvernement a mis en place un plan biodiversité ayant notamment pour objectif de renforcer la prise en compte et la protection de la biodiversité (Comité ministériel biodversité 2018).

2. LES IMPACTS DES CHANGEMENTS GLOBAUX SUR LES AMPHIBIENS

Alors que la classe des amphibiens a survécu aux quatre dernières crises de la biodiversité, les espèces actuelles subissent actuellement un large déclin de leurs populations, dont les causes identifiées par la communauté scientifique rejoignent les facteurs de changements globaux précédemment cités (Hof et al. 2011a; Wake & Vredenburg 2008). En effet, si l'on s'intéresse aux études publiées sur les amphibiens entre 1900 et 2018, selon la base de données Web of Science, avec une recherche basée sur les mots clés « amphibian decline » ou « amphibian threats », on retrouve 4730 résultats dont les thèmes abordés se répartissent comme sur la Figure 5. Cinq clusters (couleurs) se dégagent, et font écho aux composantes du changement global développées dans la section précédente. En rouge, un cluster relatif à l'habitat, aux éléments du paysage et de l'occupation/usage du sol dont l'effet sur les amphibiens est beaucoup étudié. Le cluster vert met l'accent sur les études relatives aux effets des contaminants. Le cluster violet met en lumière les études où l'effet de la température sur les amphibiens est étudié. Le cluster en jaune est lié aux impacts des prédateurs. Le cluster bleu est lié aux infections/maladies qui touchent les amphibiens. Différentes publications scientifiques font le bilan des menaces liées au déclin des amphibiens. Les causes principalement identifiées sont ; la perte et la fragmentation de l'habitat due à l'occupation/usage du sol ; les invasions biologiques, notamment la propagation du champignon pathogène *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) (O'Hanlon et al. 2018) et plus récemment *Batrachochytridium salamandrivorans* (Bsal) (Farrer 2019) ainsi que des espèces d'amphibiens invasifs comme le xénope du cap *Xenopus laevis* (Lillo et al. 2011) et la grenouille-taureau *Lithobates catesbeianus* (Leivas et al. 2012) ou encore

des écrevisses invasives, comme l'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii* ; les pollutions ; le changement climatique et l'exploitation commerciale (Alford & Richards 1999; Collins 2010; Falaschi et al. 2019; Hof et al. 2011a; Stuart et al. 2004; Whittaker et al. 2013). Par ailleurs, les interactions et la synergie des facteurs de déclin amplifient les effets sur les amphibiens (Alford & Richards 1999; Falaschi et al. 2019; Hof et al. 2011a; Whittaker et al. 2013). **Comme l'objet de la thèse porte principalement sur les effets du changement climatique et des changements d'occupation/usage du sol sur la distribution des amphibiens, ces deux facteurs sont détaillés dans la suite de cette section.**

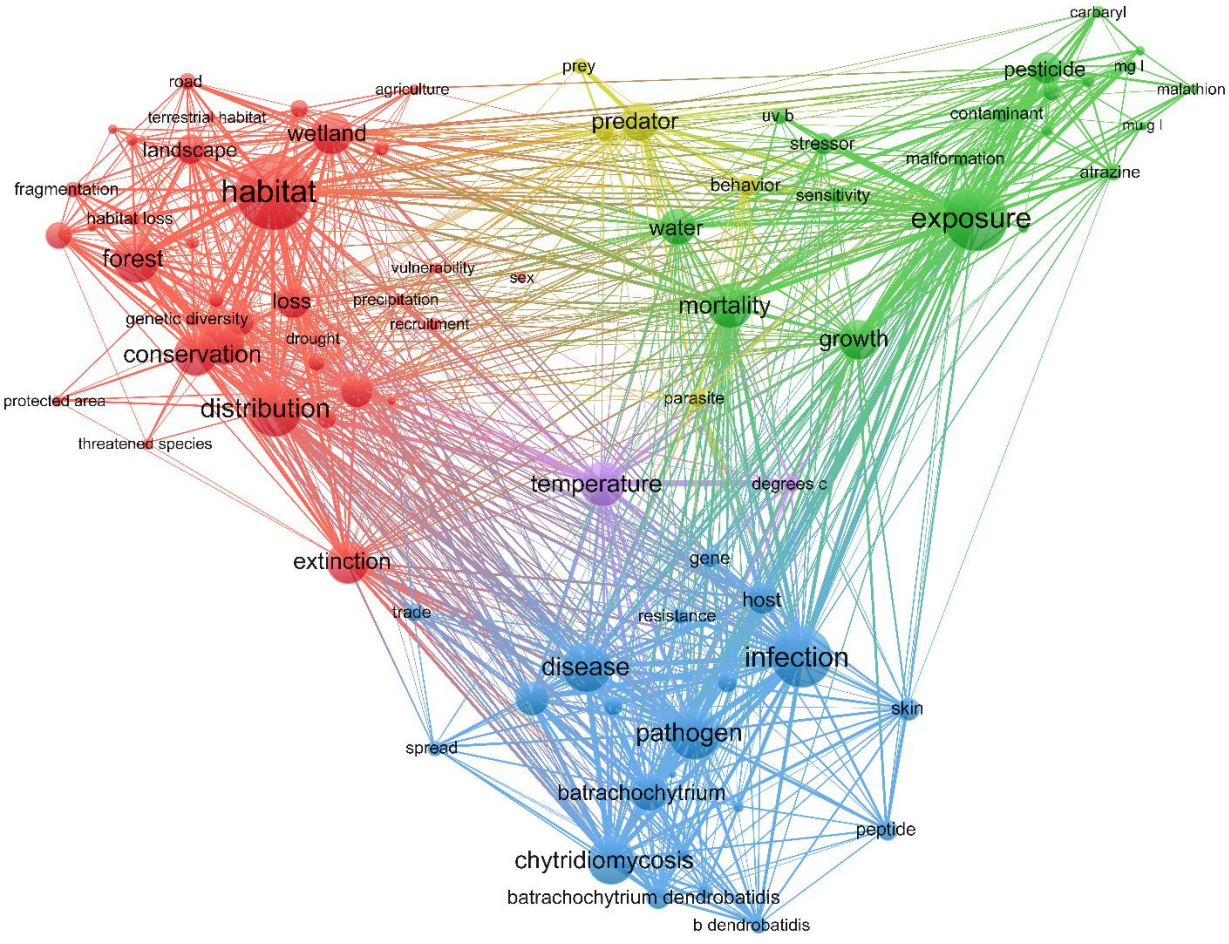


Figure 5 Analyse du texte des titres et résumés des publications (n=4730) recensées dans Web of Science, avec les mots clés « amphibian decline » et « amphibian threats ». Analyse réalisée avec VOS Viewer, avec un seuil de 100 répétitions par terme et importance de 60%.

2.1 LES IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES AMPHIBIENS

Le changement climatique, notamment l'augmentation des températures, la modification des régimes de précipitations ainsi que l'augmentation de la fréquence des évènements climatiques extrêmes, représente une menace pour les populations actuelles d'amphibiens. En effet, ces organismes ectothermes dont la température du corps est influencée par la température extérieure sont particulièrement susceptibles de subir les conséquences délétères des variations importantes de la température, bien qu'ils soient capables d'adaptations comportementales (Rohr & Palmer 2013). Le réchauffement a plusieurs conséquences, plus ou moins variables au niveau local, comme le rallongement des périodes de sécheresse, l'évaporation rapide des plans d'eau, ou encore d'importantes variations des précipitations annuelles alors même que celles-ci sont un facteur important régissant la répartition des amphibiens (Girardello et al. 2010). Ils contribuent à une raréfaction des habitats aquatiques ou de leur disponibilité, ce qui pourrait avoir des conséquences négatives sur les populations d'amphibiens (Carey & Alexander 2003). Ainsi, comme pour la plupart des espèces, les amphibiens risquent d'être impactés par le changement climatique principalement au niveau de leur physiologie, de leur phénologie et de la répartition de leurs aires de distribution.

2.1.1 Les effets du changement climatique sur la physiologie

Puisque la température de leur corps détermine la plupart des processus physiologiques, les amphibiens ont une température optimale pour laquelle leurs performances sont maximales, ainsi qu'un minimum et un maximum thermique critique au-delà duquel l'activité est compromise (Catenazzi 2015). La thermorégulation comportementale peut compenser les changements du climat faibles et graduels, cependant son rôle lors d'événements climatiques extrêmes reste incertain (Catenazzi 2015). Il a été montré que les épisodes de sécheresse peuvent avoir un impact néfaste sur la dynamique des populations du sonneur à ventre jaune *Bombina variegata*, notamment sur la fécondité et la survie post métamorphique, et que l'augmentation de leur fréquence peut influencer négativement le taux de croissance d'une population (Cayuela et al. 2016). En effet, l'augmentation de la température de l'eau et l'augmentation de la vitesse d'assèchement des mares influenceraient la vitesse de croissance et la métamorphose des larves d'amphibiens (O'Regan et al. 2013). Cependant, chez les juvéniles de crapaud commun *Bufo bufo*, l'augmentation des températures en hiver et le

raccourcissement de la période froide pourraient améliorer la survie des crapauds pendant l'hibernation, ce qui pourrait atténuer les effets négatifs du changement climatique perçus lors de la période d'activité (Üveges et al. 2016). Les besoins énergétiques accrus des ectothermes exposés à des climats plus chauds peuvent entraîner une réduction de la taille du corps, car l'augmentation des températures oblige les organismes à allouer plus d'énergie pour le maintien du métabolisme et la reproduction, laissant moins d'énergie disponible pour la croissance (Catenazzi 2015; Sheridan & Bickford 2011). Cette hypothèse est soutenue par plusieurs études de la taille du corps chez les amphibiens (Caruso et al. 2014; Neveu 2009; Reading 2007). Cependant, d'après Green & Middleton (2013), la taille du corps peut être influencée par d'autres facteurs comme l'abondance, plutôt que par le climat.

2.1.2 Les effets du changement climatique sur la phénologie

Li *et al*. (2013) se sont intéressés à 14 études de long-terme de la phénologie de la reproduction, réalisées dans l'hémisphère nord et concernant 44 populations de 31 espèces d'amphibiens. Parmi celles-ci, 28 populations ont montré une reproduction précoce (entre 2 et 59,5 jours), 13 populations n'ont pas montré de changement et 3 populations ont montré un retard entre 15,3 et 76,4 jours dans la phénologie de la reproduction. Chez une vingtaine d'espèces de crapauds, grenouilles et salamandres, While & Uller (2014) ont démontré que la phénologie de la reproduction a, en moyenne, avancé de 6 jours par décennie dans les 50 dernières années, avec un passage à une reproduction précoce plus prononcé chez les populations de hautes latitudes que celles de basses latitudes. Entre 1998 et 2007, le UK Phenology Network a recueilli près de 70 000 enregistrements des premières dates d'apparition de la grenouille commune *Rana temporaria*. Chez cette espèce, le réchauffement climatique a entraîné un avancement des dates de ponte au niveau national, de 5,1 ± 0,9 jours en moyenne à chaque augmentation de température de 1 C ° et de nouvelles avancées de dates de ponte de grenouilles sont à prévoir (Carroll et al. 2009). En Bretagne, Neveu (2009) a trouvé une précocité de la reproduction de 26,6 jours chez *Rana temporaria* entre 1984 et 2007. D'après Galloy & Denoel (2010), les femelles de *Lissotriton helveticus* produisent moitié moins d'œufs dans des eaux à haute température qu'à une température plus faible. Cette étude souligne que les changements dans la phénologie peuvent ne pas être induits que par des températures plus chaudes et plus précoces, mais aussi par une contre-sélection de la reproduction tardive, en particulier chez les tritons (Galloy & Denoel 2010).

Il a été montré que le changement climatique peut affecter les comportements d'appels liés à la reproduction ainsi que le développement des larves (Corn & Muths 2002; Gibbs & Breisch 2001; Kiesecker et al. 2001; Kiesecker & Skelly 2001; Todd et al. 2010). Tout effet du changement climatique sur la phénologie de reproduction est pertinent, car il impacte directement la dynamique des populations. Des phénologies de reproduction altérées peuvent surexposer les amphibiens à des événements climatiques extrêmes (Catenazzi 2015). Ainsi des individus arrivés trop tôt dans la saison pourraient être victimes d'un regain de l'hiver et notamment d'épisodes de gel ou encore du risque de dessiccation avant les pluies de printemps (Li et al. 2013).

Le changement climatique, en provoquant des changements asynchrones de la phénologie de la reproduction des espèces, peut augmenter l'impact de la prédation sur les individus et affecte les relations de compétition, de manière plus ou moins importante selon les régions et les espèces (Beebee & Griffiths 2005; Li et al. 2013; Ryall & Fahrig 2006). L'inadéquation écologique entre les amphibiens et leurs proies, concurrents et prédateurs, contribue directement à la mortalité et à une réduction du recrutement (Catenazzi 2015). Cependant, en Australie, il a été montré que *Litoria olongburensis*, une grenouille se reproduisant dans des zones humides temporaires pouvait montrer des stratégies d'adaptation au changement climatique, ce qui pourrait aussi s'appliquer à d'autres espèces (Lowe et al. 2015). La variation des précipitations annuelles modifie le moment de la reproduction et l'espèce semble capable d'adaptation en se reproduisant lorsque les conditions hydrologiques sont susceptibles de durer le plus longtemps. Ces périodes correspondent également à une faible densité de prédateurs. Ces auteurs ont également montré que la période allouée à l'éclosion et la métamorphose était aussi plus courte. Le changement climatique peut aussi influer sur la prédation par des changements dans la distribution et l'abondance des espèces prédatrices agissant ainsi sur la dynamique prédateur/proie (Eck et al. 2014).

2.1.3 Les effets du changement climatique sur les aires de répartition

La niche climatique d'une espèce correspond à l'ensemble des conditions climatiques (e. g. température, précipitations) où on la retrouve (Quintero & Wiens 2013). Il est possible de modéliser les niches climatiques des amphibiens et d'évaluer l'influence des changements climatiques sur celles-ci. D'après Bonetti & Wiens (2014), la plupart des espèces d'amphibiens se retrouvant dans des niches climatiques étroites seront particulièrement sensibles au

changement climatique induit par les activités humaines. En effet, une grande proportion d'espèces risque d'être exposée à des températures inférieures ou supérieures à leur température optimale d'ici les années 2080 avec des conséquences sur les performances physiologiques. Cela risque d'affecter notamment les populations situées en limite de répartition des espèces (Gerick et al. 2014). Par exemple, Blank *et al*. (2013) ont modélisé la répartition potentielle de la grenouille rousse *Rana temporaria* au nord de la Fennoscandie, correspondant à la limite nord de sa répartition selon trois méthodes de modélisation. Ils ont montré que l'augmentation des températures en été pourrait augmenter significativement son aire de répartition dans cette zone.

L'impact du changement climatique dépend des conditions locales qui varient fortement en particulier selon la latitude et l'altitude. Le changement climatique peut induire des mouvements des aires de distribution selon un axe latitudinal ou altitudinal, qui selon Godet (2015) peuvent prendre la forme d'un glissement, d'une contraction ou d'un étirement vers les pôles ou en altitude, d'un basculement du noyau de l'aire de répartition, d'une diminution ou d'une progression des populations au sein de l'aire de répartition. Ces phénomènes représentent aujourd'hui un champ d'études largement exploré en biogéographie, y compris chez les amphibiens. Par exemple, Girardello et al. (2010) ont montré que parmi les 17 espèces italiennes d'amphibiens dont ils ont modélisé la répartition, celles dont l'aire serait la plus réduite par le réchauffement climatique seront les espèces des zones montagneuses et méditerranéennes. Sutton et al. (2014) ont aussi montré qu'au nord-est des États-Unis, la totalité des espèces de salamandres qu'ils ont étudié (24 espèces) risque de perdre une partie de leur aire climatiquement favorable. Lourenco-de-Moraes et al. (2019) ont prédit que 60% des espèces d'amphibiens du hotspot de biodiversité de la forêt atlantique en Amérique du sud pourraient être menacés ou s'éteindre à cause de la réduction de leur répartition due au changement climatique d'ici 2080. Alors que des espèces d'amphibiens pourraient voir leur aire de distribution réduite sous l'effet du changement climatique, certains auteurs ont montré que les aires favorables à d'autres espèces peuvent s'étendre dans certaines régions, comme pour *Triturus karelinii* dans son aire de répartition (Kafash et al. 2018). La réponse des organismes diffère en effet fortement selon les espèces. Certaines auront une vulnérabilité plus ou moins importante en fonction de l'intensité du changement climatique. Par ailleurs, Araújo et al. (2006) ont étudié la distribution potentielle de 42 espèces d'amphibiens et suggèrent que, dans l'hypothèse extrême d'une dispersion illimitée, la plupart des espèces élargiraient leur distribution vers le nord de l'Europe d'ici 2050 alors qu'avec l'hypothèse inverse, sans

dispersion, la plupart des espèces perdraient une partie de leur aire de répartition. Cependant, d'après Hellmann et al. (2016), présumer de capacités de dispersion nulles ou illimitées implique respectivement une sous-estimation et une surestimation des prédictions de mouvement des distributions des amphibiens. En effet, Enriquez-Urzelai et al. (2019) ont étudié les différences de répartition de 22 amphibiens ibériques entre les périodes 1901-1990 et 2000-2015 et ont montré que la plupart des espèces ont plutôt étendu leur répartition en altitude qu'en latitude alors que les conditions climatiques ont changé entre les deux périodes, et que les espèces étudiées présentaient vraisemblablement une capacité limitée à s'accommoder du changement climatique en étendant leur distribution. Les capacités de dispersion des amphibiens sont généralement réduites, par exemple au maximum à quelques kilomètres pour les espèces françaises (Trochet et al. 2014). **Cela pose inévitablement la question de leur capacité à faire face au déplacement des aires qui leur sont climatiquement favorables. Celle-ci risque d'être déterminante pour la survie et le maintien du flux génétique entre les populations de nombre espèces d'amphibiens. Cette capacité de déplacement sera notamment dépendante des capacités de dispersion propres aux espèces, mais aussi de la connectivité et de la contiguïté des habitats qui leur sont favorables, et donc de la perméabilité de la matrice paysagère face aux déplacements des individus.**

2.2 LES IMPACTS DES CHANGEMENTS D'OCCUPATION/USAGE DU SOL SUR LES AMPHIBIENS

2.2.1 La perte et la fragmentation des habitats

Les changements d'occupation/usage du sol induisent la perte et la fragmentation des habitats naturels, et sont un facteur majeur du déclin des populations d'amphibiens à travers le monde. Dans les territoires urbanisés, l'occupation et l'utilisation du sol conditionnent la modification des milieux terrestres et des zones humides. Cela se traduit notamment par le drainage des zones humides, la transformation de milieux naturels pour l'agriculture et la construction d'infrastructures urbaines (Mushet et al. 2014). L'alternance des phases aquatiques et terrestres du cycle de vie des amphibiens les rend d'autant plus vulnérables à la perte et la fragmentation de leur habitat terrestre, ainsi qu'à la régression des zones humides qui sont indispensables à leur reproduction (Baldwin & deMaynadier 2009). L'altération des milieux naturels entraîne une perte d'habitat et une modification de sa qualité, avec des répercussions sur la richesse

spécifique et la probabilité d'occurrence des amphibiens (Simon et al. 2008). Par exemple, l'étude de Price et al. (2011) sur les effets de cinq ans d'urbanisation sur deux espèces de salamandres, a montré que celle-ci était négativement corrélée à la probabilité de survie des larves et des adultes chez *Eurycea cirrigea,* et à la capacité de colonisation des larves de *Desmognathus fuscus*. Cela représente un risque pour le maintien des populations. L'intensification peut également impacter l'hydrologie des zones humides, en transformant des étangs en réservoirs d'eau permanents pour l'irrigation, ce qui nuit à l'abondance des espèces d'amphibiens (Beja & Alcazar 2003). Selon Houlahan & Findlay (2003), dans l'Ontario, l'intensification des pratiques agricoles impacte la qualité de l'eau et l'accroissement de la probabilité d'exposition des amphibiens à des substances toxiques. L'abondance de *Lissotriton helveticus* et *Triturus cristatus* a été négativement corrélée à la proportion de cultures (Joly et al. 2001). Dans le Nord-Pas-de-Calais, la disparition des mares, associée à la conversion des prairies et à l'augmentation des terres arables sur une trentaine d'années, a largement réduit la disponibilité des milieux de reproduction des amphibiens (Curado et al. 2011). Dans cette même région, la réduction du nombre de mares a aussi été associée au déclin de *Alytes obstetricans* et *Triturus cristatus* et à l'extinction locale de *Rana arvalis* (Arntzen et al. 2017). Dans le Nord-est de la France, la conversion des forêts en terres agricoles a été mise en cause dans la régression de *Bombina variegata* (Cayuela et al. 2015). Par ailleurs, la gestion des forêts par des pratiques comme le débroussaillage et les coupes à blanc ont des effets significativement négatifs sur les populations d'amphibiens, causant notamment une forte mortalité des juvéniles par dessiccation (Jacobs & Houlahan 2011; Rittenhouse et al. 2008). D'autre part, bien qu'on puisse s'attendre à ce que la présence des amphibiens soit positivement corrélée à la présence de forêts et de zones humides (Houlahan & Findlay 2003), et négativement corrélée à l'urbanisation et au développement de l'agriculture (Lehtinen et al. 1999) et des infrastructures routières (Kobylarz 2001), la manière dont les populations sont influencées dépend des caractéristiques des espèces (Carr & Fahrig 2001; Guerry & Hunter 2002; Herrmann et al. 2005). Dans les Deux-Sèvres, Boissinot et al. (2019) ont montré que la présence de cultures et une forte densité de routes influençaient négativement la richesse spécifique en amphibiens, et étaient négativement corrélées à la probabilité de présence de *Pelophylax kl. esculentus*, *Hyla arborea*, *Rana dalmatina*, *Triturus marmoratus* et *Salamandra salamandra terrestris*, alors que par la présence de haies et de boisements avait une influence positive.

Les infrastructures routières sont un paramètre important de la fragmentation des habitats. En plus d'entraîner une perte directe d'habitat naturel, elles ont un impact significatif

sur les communautés d'amphibiens. Les effets peuvent être directement liés à la mortalité par écrasement, notamment lors des migrations post et prénuptiales, induisant une diminution du nombre d'individus plus ou moins importante selon les espèces (Carr & Fahrig 2001; Fahrig et al. 1995; Hels & Buchwald 2001; Karraker & Gibbs 2011; Matos et al. 2012; Sillero 2008). Par exemple, au nord du Portugal, Matos et al. (2012) ont montré que le crapaud commun *Bufo bufo* et la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* subissaient une mortalité directe, due au trafic routier, la plus importante parmi les espèces qu'ils ont étudiées. La richesse spécifique, l'abondance, le comportement des espèces, les préférences d'habitats ainsi que la position des routes par rapport aux voies de migrations des espèces conditionnent la variation de mortalité directe selon les espèces (Matos et al., 2012). La perturbation induite par les routes peut se diviser en deux composantes, qui sont le volume du trafic et la densité des routes. Elles impactent la richesse spécifique ainsi que la distribution des amphibiens (Boissinot et al. 2019; Cosentino et al. 2014). Les effets des routes sur les amphibiens peuvent aussi être indirects. Elles peuvent agir comme des barrières physiques, affectant les différentes espèces lors des phénomènes de dispersion ou des migrations vers et à partir des sites de reproduction, isolant ainsi les populations et affectant les flux génétiques (Bouchard et al. 2009; Garcia-Gonzalez et al. 2012; Gravel et al. 2012; Pope et al. 2000; Van Buskirk 2012). D'après Garcia-Gonzalez et al., (2012) même de petites routes à faible trafic agissent comme barrières aux flux de gènes pour *Alytes obstetricans* contrairement à *Lissotriton helveticus*. L'intensité du trafic a été mise en relation avec une diminution de la taille du corps et de la condition corporelle chez *B. variegata*, ainsi qu'avec une faible production de corticostérone, hormone liée au stress (Cayuela et al. 2017). Les nuisances associées aux infrastructures de transport sont aussi responsables de modifications comportementales ayant notamment des effets sur la reproduction et la locomotion des amphibiens (Bouchard et al. 2009; Gravel et al. 2012; Lukanov et al. 2014). Par exemple, Vargas-Salinas et al. (2014) ont montré que le comportement d'appel de *Lithobates clamitans* et *Lithobates catesbeianus* était réduit quand l'intensité du trafic augmentait.

2.2.2 Les effets sur la connectivité des habitats

Chez les amphibiens, beaucoup d'espèces sont organisées en métapopulations, c'est-à-dire en un ensemble de populations séparées géographiquement et interconnectées via la dispersion (Smith & Green 2005). Les espèces ont des capacités de dispersion, de migration, de colonisation et des risques d'extinction locale différents et donc des sensibilités différentes à la fragmentation du paysage (Marsh & Trenham 2001). De ce fait, la fragmentation du paysage pourrait être ressentie de manière inégale selon les espèces. Certaines espèces pouvant se maintenir dans des milieux perturbés alors que le maintien de milieux naturels est essentiel à la survie des espèces (Guerra & Araoz 2015). La connectivité des habitats représente le degré auquel des habitats séparés sont reliés, plus la connectivité est grande, plus les individus sont capables de se déplacer entre les habitats. Selon Cushman (2006), la connectivité de l'habitat joue un rôle clé pour la viabilité régionale des populations d'amphibiens. Par son impact sur la dispersion des espèces, elle est impliquée dans la colonisation de nouveaux habitats par les amphibiens. Une forte capacité de dispersion des individus pourrait être un avantage pour la survie des populations (Brown & Kodric-Brown 1977; Ficetola & De Bernardi 2004; Kareiva & Wennergren 1995). Cependant, chez les amphibiens, de nombreuses espèces ont un stade de vie dédié à la dispersion (Pittman et al. 2014), ce qui peut accroitre l'impact de la fragmentation de l'habitat (Funk et al. 2005; Gibbs 1998). En effet, dans la plupart des cas, les juvéniles d'amphibiens disperseraient de manière aléatoire vers de nouveaux sites de reproduction, ainsi la probabilité de colonisation de ces sites serait dépendante de leur densité dans le paysage, de la distance parcourue et de la résistance du paysage (Semlitsch 2008).

Lorsqu'une population se retrouve isolée, elle est encline au phénomène de dérive génétique, ce qui conduit à une perte de diversité génétique au sein de celle-ci, et donc à une augmentation de la consanguinité qui affecte négativement les performances individuelles : la croissance, la survie ainsi que le potentiel de recolonisation (Rowe & Beebee 2003). Cette réduction de l'hétérozygotie au sein de populations d'amphibiens a été mise en relation avec le degré de fragmentation et l'isolement des populations dû à l'action de l'homme (Eterovick et al. 2016). Par ailleurs, bien que les migrations se fassent à une échelle spatiale et temporelle plus restreinte que la dispersion (Semlitsch 2008), elles peuvent aussi être risquées, car la mortalité augmente lors de ces déplacements entre les habitats terrestres et les sites aquatiques de reproduction (Becker et al. 2007).

La connectivité est essentielle pour maintenir les flux entre les populations et permettre la colonisation de nouveaux habitats. Elle est donc nécessaire pour permettre le déplacement des populations face à d'éventuels déplacements de leurs aires favorables, notamment dus au changement climatique. En effet, les changements d'occupation/usage du sol, en amplifiant la perte et la fragmentation des habitats, risquent d'impacter la distribution future des amphibiens (Hof et al. 2011a; Powers & Jetz 2019; Titeux et al. 2016).

2.3 LES INTERACTIONS AVEC LES AUTRES CAUSES DU DECLIN DES AMPHIBIENS

Les changements climatique et d'occupation/usage du sol ont des effets combinés sur les populations d'amphibiens, et des effets indirects, en interaction avec d'autres facteurs de changements globaux (Blaustein et al. 2010)(Figure 6). Les changements climatique et d'occupation du sol peuvent impacter la capacité de colonisation des espèces invasives. Par exemple, la distribution de la grenouille-taureau *Lithobates catesbeianus* a globalement été positivement corrélée aux précipitations et à la présence de rizières en Italie (Ficetola et al. 2010; Ficetola et al. 2007). Il a été montré que les aires favorables au Xénope du cap *Xenopus laevis* pourraient augmenter en Europe suite au changement climatique (Ihlow et al. 2016). Il a aussi été montré que la virulence des pathogènes, véhiculés par les espèces invasives, comme Bd et Bsal, augmentait avec l'élévation de la température (Berger et al. 2016). D'autre part, la conversion des milieux naturels en zones agricoles ou urbanisées peut augmenter le risque d'exposition des amphibiens à des substances polluantes, dégrader la qualité des habitats, notamment des milieux aquatiques de reproduction, avec par exemple des conséquences sur la croissance et la survie des larves (Relyea 2004, 2005).

L'implication des différents facteurs dans le déclin des populations est variable localement et dans le temps (Blaustein & Kiesecker 2002) et les effets, comme les réponses des amphibiens, peuvent varier entre communautés, espèces, populations d'une même espèce, et même entre les différents stades de vie des organismes (Blaustein et al. 2011; Grant et al. 2016). D'après Hof et al. (2011a), les efforts de conservation doivent être fondés sur la connaissance de la distribution spatiale des espèces et de la distribution des menaces. Grant et al. (2016) ont testé l'effet de quatre facteurs (Bd, le changement climatique, un indice de l'influence humaine, l'exposition aux pesticides) sur 83 espèces dans 61 zones d'études en Amérique du Nord. Ils en

ont déduit que le déclin observé à l'échelle continentale était le résultat de différents processus locaux et de l'interaction de multiples facteurs, mettant en lumière l'importance de concentrer les travaux de recherche à l'échelle des métapopulations et des populations afin de mettre en place des actions de conservation locales, adaptées et efficaces (Grant et al. 2016). Les effets combinés du changement d'occupation/usage du sol, qui conditionnent la disponibilité des habitats et les mouvements des populations, et du changement du climat sont des éléments déterminants de la distribution des amphibiens à l'échelle continentale (Falaschi et al. 2019; Mantyka-Pringle et al. 2012).

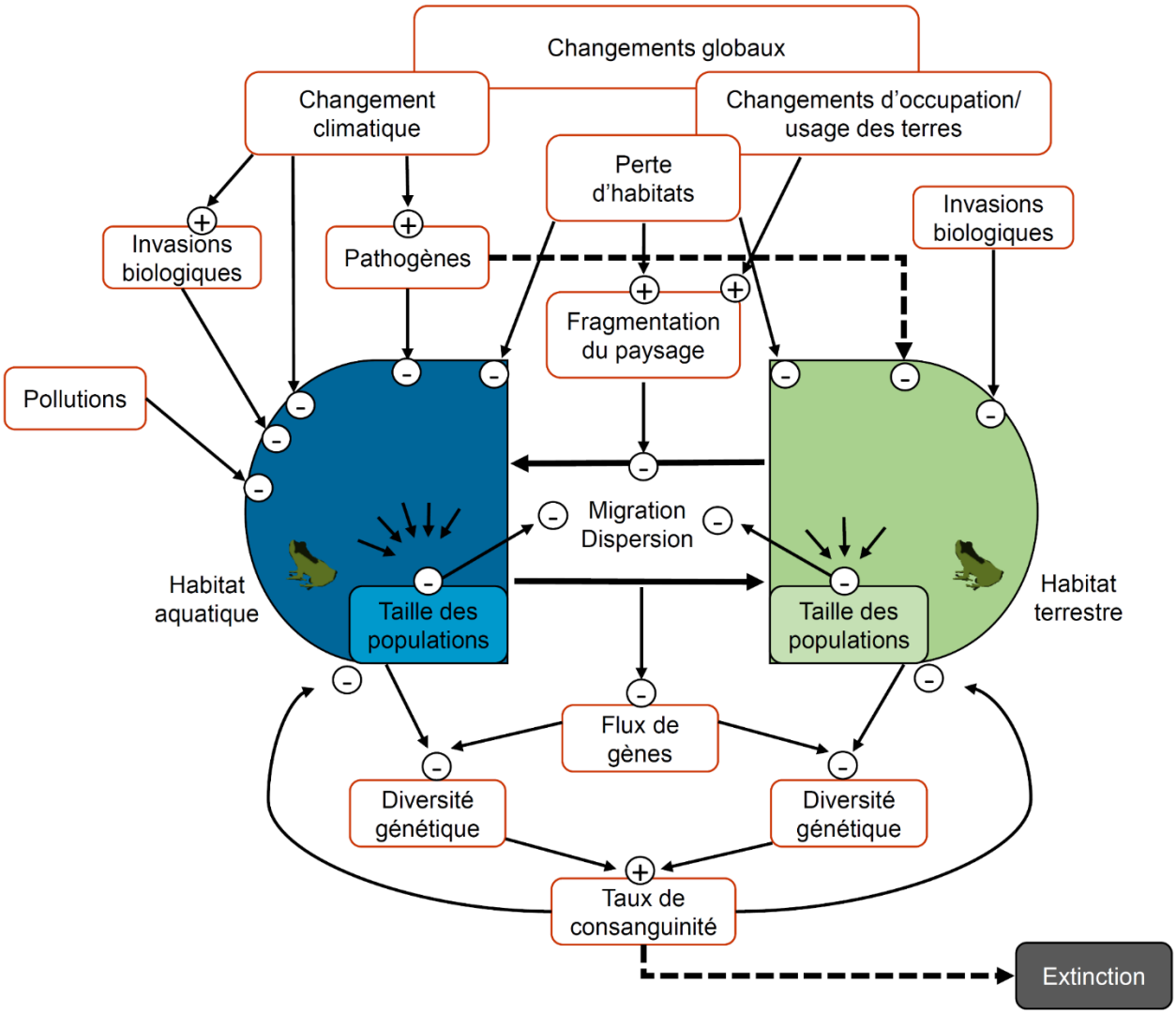


Figure 6 Interactions entre les changements climatique et d'occupation/usage du sol avec des facteurs de déclin des amphibiens, dans leurs habitats terrestres et aquatiques. *Adapté à partir de Préau et al. (2017)*

3. LES MODELES DE NICHE EN BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

3.1 LA MODELISATION DE LA NICHE ECOLOGIQUE

3.1.1 Le cadre conceptuel

Les modèles de niche écologique sont des méthodes statistiques, empiriques, permettant de mettre en corrélation des données relatives à la présence et à l'absence d'espèces dans une zone géographique, avec des facteurs environnementaux. Ces modèles sont basés sur le concept de niche écologique, qui peut se décomposer en plusieurs concepts (Figure 7). Hutchinson (1957) a défini la niche fondamentale comme un « hypervolume défini par un ensemble de points dans un espace à N dimensions, qui représente la réponse physiologique d'une espèce par rapport à un ensemble de N variables écologiques indépendantes ». Jackson & Overpeck (2000) ont défini une niche potentielle, comme étant la « partie de l'espace environnemental capable de supporter les populations d'une espèce au temps t, définie comme l'intersection de la niche fondamentale de l'espèce avec l'espace environnemental réalisé au temps t. La niche potentielle changera de forme, de taille et de position dans l'espace environnemental à mesure que l'espace environnemental réalisé changera au fil du temps et que la niche fondamentale changera au fil de l'évolution », avec l'espace environnemental réalisé étant « la partie de l'espace environnemental total à n dimensions qui est effectivement représentée sur Terre (ou dans une région donnée) à un moment t donné ». La niche réalisée est alors un sous-ensemble de la niche fondamentale, c'est la « réponse de l'espèce lorsqu'elle n'est plus isolée mais en interaction avec d'autres espèces » (Hutchinson 1957), ou de la niche potentielle (Jackson & Overpeck 2000). De plus, la niche occupée est une extension du concept de niche réalisée qui permet d'inclure les éléments liés aux mouvements des espèces, à leurs capacités de colonisation ainsi qu'à des contraintes géographiques et historiques (Soberon & Nakamura 2009; Soberón & Peterson 2005). Ainsi, les modèles de niche écologique corrélatifs permettent la modélisation d'une niche située quelque part entre la niche fondamentale et la niche réalisée, ou plutôt entre la niche potentielle et la niche réalisée, notamment en fonction des données de présence ou de présence/absence disponibles (Sillero 2011).

Il existe différentes terminologies faisant référence à ce type de méthodes. On les appelle « ecological niche models » pour des modèles de niche écologique, « climate envelope models » pour des modèles prenant en compte les facteurs du climat uniquement, « species distribution models » pour des modèles de distribution, ou encore « habitat suitability models »

pour des modèles de qualité d'habitat. Bien qu'il existe un débat à la fois sémantique et lié à leur utilisation (McInerny & Etienne 2013; Peterson & Soberón 2012; Sillero 2011; Warren 2012), en réalité, ces différents termes désignent des modèles basés sur les mêmes algorithmes et sur les mêmes types de données d'occurrence et de variables environnementales (Peterson & Soberón 2012). D'après Peterson & Soberón (2012), la formulation « modèle de niche écologique » (ENM) doit être utilisée lorsque l'accent est mis sur l'estimation de la niche fondamentale ou potentielle ou de la distribution potentielle dans des conditions et circonstances différentes, alors que la formulation « modèle de distribution » (SDM) doit inclure des étapes pour transformer les zones estimées en zones réelles, pour reconstruire les distributions actuelles avec précision. Sillero (2011) propose d'utiliser la formulation modèle de niche écologique plutôt que modèle de distribution car c'est la distribution des habitats favorables à l'espèce qui est modélisée plutôt que la distribution de l'espèce directement. C'est cette formulation qui a été choisie dans ce manuscrit, ainsi que le terme « carte de potentiel favorable » pour faire référence aux sorties issues de nos ENM.

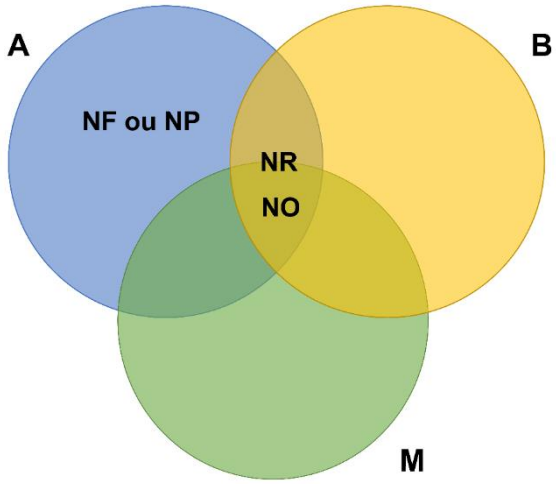


Figure 7 Diagramme BAM (abiotique, biotique, mouvement). (A) représente la région géographique comprenant les facteurs abiotiques pour l'espèce et peut représenter l'expression géographique de la niche fondamentale (NF) ou de la niche potentielle (NP) au sens de Jackson & Overpeck (2000). (B) représente les facteurs biotiques pour l'espèce. (M) représente l'environnement accessible par l'espèce, sans obstacle au mouvement ou à la colonisation. (NR) est la niche réalisée, i. e. l'intersection entre les conditions abiotiques (A) et biotiques (B) pour l'espèce. (NO) est la niche occupée, i. e. la partie de la niche réalisée réellement accessible pour l'espèce et donc la distribution réelle de l'espèce. *A partir de (Peterson & Soberón 2012; Sillero 2011; Soberón & Peterson 2005)*

3.1.2 Les étapes de la modélisation

La modélisation corrélative de la niche écologique d'une espèce s'effectue en plusieurs étapes. Les données à intégrer dans le modèle peuvent être relatives à la présence, à la présence et à l'absence ou encore à l'abondance de l'espèce considérée. La formulation du modèle détermine le choix de l'approche statistique et du ou des algorithmes à utiliser. Il en existe une variété, une liste non exhaustive de ces méthodes et une brève description sont détaillées dans le tableau 1. La calibration du modèle permet l'ajustement du modèle mathématique sur les données sélectionnées. Les données qui peuvent être corrélées à l'occurrence de l'espèce sont des variables environnementales, supposées pouvoir expliquer la répartition de l'espèce par leur interaction avec ses besoins éco-physiologiques. Il peut s'agir de variables ressources, consommées par les organismes, de variables régulatrices ou limitantes, en lien avec le métabolisme de l'espèce, ou encore variables relatives aux perturbations de l'environnement (Guisan et al. 2017). Le plus souvent, les variables utilisées dans les ENM concernent le climat, l'occupation/usage du sol et la topographie. Par ailleurs, l'implication des différentes variables dans la distribution des espèces varie selon l'échelle considérée (Figure 8). En effet, il a été montré que le climat est le principal facteur (par opposition à l'occupation du sol) dans la distribution des espèces à l'échelle continentale, notamment parce qu'à cette échelle, l'occupation du sol est aussi déterminée par le climat (Thuiller et al. 2004).

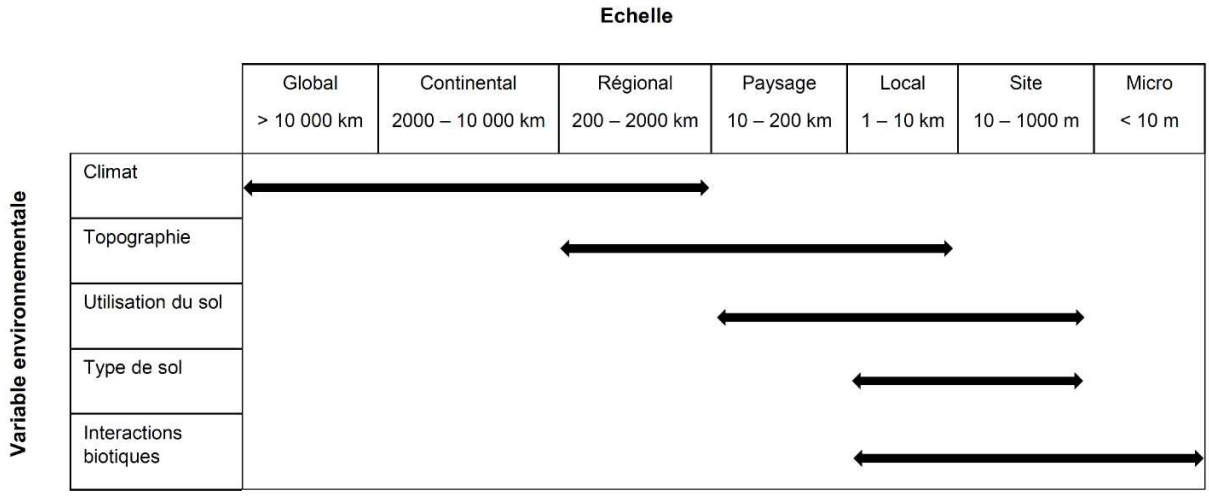


Figure 8 Exemple schématique de la façon dont différents facteurs peuvent affecter la distribution des espèces à différentes échelles spatiales. Des « domaines d'échelle » caractéristiques sont proposés dans lesquels certaines variables peuvent être identifiées comme ayant un contrôle dominant sur la distribution des espèces. L'étendue spatiale approximative a été assignée à des catégories d'échelle fondées en partie sur Willis & Whittaker (2002). On suppose que les grandes étendues spatiales sont associées à des résolutions de données grossières et les petites étendues à des résolutions de données fines. *Traduit à partir de Pearson & Dawson (2003)*

Les prédictions du modèle permettent ensuite d'obtenir une carte du potentiel favorable à l'espèce. Le modèle peut être projeté dans les conditions qui ont permis sa calibration ou dans des conditions changeantes, que ce soit dans le temps ou dans l'espace. Puis, l'évaluation du modèle permet d'analyser le succès de prédiction du modèle. Parmi les méthodes d'évaluation, le calcul de l'aire sous la courbe ROC (AUC) et du True Skill Statistics (TSS) sont largement répandues dans la littérature (Shabani 2018). Un meilleur succès de prédiction du modèle permet souvent d'augmenter sa transférabilité dans de nouvelles conditions (Randin et al. 2006). D'après Araújo & New (2007), une approche consistant à assembler plusieurs modèles plutôt que de sélectionner le meilleur permet de prendre en compte une gamme de prédictions et ainsi de créer un modèle consensus, en calculant une tendance centrale (la moyenne ou la médiane par exemple) à partir des différents modèles. Les modèles à assembler peuvent être sélectionnés de plusieurs manières comme en fonction du seuil d'une métrique d'évaluation, en donnant un poids relatif à chaque modèle selon le score donné par une métrique d'évaluation ou encore simplement comprendre tous les modèles. La meilleure manière de créer un modèle d'ensemble semble encore aujourd'hui être une question ouverte (Guisan et al. 2017).

3.1.3 Hypothèses sous-jacentes

Un élément important dans la compréhension des ENM est qu'ils sont basés sur plusieurs hypothèses (Guisan et al. 2017). Premièrement, l'utilisation des ENM implique de faire l'hypothèse que l'espèce considérée est en équilibre avec son environnement, c'est-à-dire qu'elle occupe tout l'espace favorable auquel elle a accès et n'est pas présente dans l'espace défavorable, c'est ce qui garantit la modélisation de la niche réalisée de l'espèce. Ensuite, l'hypothèse de conservatisme de la niche, suppose que la niche de l'espèce est stable ce qui permet de la projeter dans le temps et dans l'espace. Par ailleurs, l'utilisation des ENM implique aussi de faire l'hypothèse que les variables choisies pour la modélisation ne comportent pas d'erreur de mesure et qu'elles permettent d'expliquer la distribution de l'espèce. Une autre hypothèse sous-jacente suppose que l'échantillonnage des données d'observations de l'espèce est suffisant, non biaisé et que les observations ne sont pas spatialement auto-corrélées, c'est-à-dire qu'elles sont indépendantes.

En pratique, ces hypothèses sont souvent transgressées ce qui est à l'origine de biais dans les modèles et par conséquent dans les prédictions. Par exemple, l'hypothèse d'équilibre entre l'espèce et son environnement peut ne pas être vraie dans le cas d'une espèce en déclin

(Hepinstall et al. 2002). Le conservatisme de la niche n'est pas toujours vrai lorsque l'on modélise la niche écologique d'une espèce invasive ce qui peut poser un problème pour la transférabilité du modèle dans les zones où l'espèce est introduite (Wiens & Graham 2005). L'échantillonnage des données d'occurrence de l'espèce est souvent biaisé, par exemple à cause de la détectabilité de l'espèce ou de l'accessibilité des zones échantillonnées (Costa et al. 2010). Ainsi la prise en compte des incertitudes liées aux différents biais inhérents à la modélisation est une étape complémentaire essentielle (Boria et al. 2014; Elith et al. 2010; Guisan et al. 2017; Naimi et al. 2014).

Type	Algorithme	Nom	Description	Référence
Enveloppes	BIOCLIM ou SRE	Bioclim ou Surface Range envelope	Enveloppe bioclimatique simple définissant la tolérance environnementale d'une espèce pour de multiples prédicteurs. L'enveloppe est définie en identifiant les valeurs maximales et minimales pour chaque variable d'entrée de l'ensemble des sites contenant la présence d'une espèce observée. Tout site avec toutes les variables comprises entre ces limites maximales et minimales est inclus dans la gamme. C'est la méthode la plus simple pour modéliser la répartition des espèces ou des biomes.	(Nix 1986)
Approches basées sur la distance	ENFA	Ecological Niche Factor Analysis	Compare la distribution des variables dans les localités où l'espèce a été observée à un ensemble de référence décrivant l'ensemble de la zone d'étude.	(Hirzel et al. 2002)
	MD	Mahalanobis Distance	Méthode de distance qui trouve des similitudes avec les conditions dans lesquelles l'espèce est présente. N'estime pas l'importance des prédicteurs.	(Farber & Kadmon 2003)
Régressions statistiques	GLM	Generalized Linear Models	Méthode de régression paramétrique avec plusieurs fonctions de réponse comme les termes linéaires, polynomiaux, par morceaux et d'interaction. Les GLM sont des extensions de modèles linéaires qui peuvent faire face à des distributions non normales de la variable réponse.	(McCullagh & Nelder 1989)
	MARS	Multivariate Adaptive Regression Splines	MARS est une généralisation de la régression linéaire par étapes, également liée aux arbres de régression et aux GAM.	(Friedman 1991)

	GAM	Generalized Additive Models	Méthodes de régression non paramétrique avec fonction de lissage, estimation par régression locale ou autre méthode. Les GAM sont une extension non paramétrique des GLM.	(Hastie & Tibshirani 1987)
Approches par classification hiérarchique ou apprentissage	CART ou CTA	Classification and Regression Tree Analysis ou Classification Tree Analysis	Partitions récursives de l'espace dimensionnel défini par les prédicteurs en groupes aussi homogènes que possible en termes de réponse. L'arbre est construit en divisant à plusieurs reprises les données, défini par une simple règle basée sur une seule variable explicative. À chaque division, les données sont divisées en deux groupes exclusifs, chacun étant aussi homogène que possible. L'algorithme cherche à diminuer autant que possible la variance dans le sous-ensemble. L'hétérogénéité d'un nœud peut être interprétée comme une déviation d'un modèle gaussien (arbre de régression) ou d'un modèle multinomial (arbre de classification). Le résultat est un graphique représentant la fonction de déviation du paramètre coût-complexité. Le meilleur arbre est un compromis entre une forte diminution de la déviance et le plus petit nombre de feuilles.	(Breiman et al. 1984)
	LDA	Linear Discriminant Analysis	Les analyses discriminantes sont des méthodes utilisées dans les statistiques et l'apprentissage automatique pour classer les individus en groupes en fonction d'un ensemble de caractéristiques. LDA suppose que la combinaison linéaire de variables environnementales peut séparer ces groupes.	(Fisher 1936)
	FDA	Flexible Discriminant Analysis	Algorithme de classification non-linéaire par score optimal. Il s'agit d'une extension de l'analyse discriminante linéaire. Permet à l'utilisateur de remplacer les combinaisons linéaires par des fonctions non paramétriques comme MARS par exemple.	(Hastie et al. 1994)
	ANN	Artificial Neural Networks	Méthode qui tente de simuler la structure et/ou les aspects fonctionnels d'un réseau neuronal biologique afin de classifier des objets et de faire des prédictions. ANN utilise des ensembles de poids adaptatifs, qui sont des paramètres numériques ajustés avec	(Hopfield 1982)

			précision à l'aide d'un algorithme d'apprentissage, afin de lier la réponse aux prédicteurs. ANN tient compte des relations non linéaires entre les variables de réponse et la variable explicative.	
	RF	Random Forests	Méthode qui combine les concepts de sous-espaces aléatoires et de bagging. L'algorithme des forêts aléatoires effectue un apprentissage sur de multiples arbres de décision entraînés sur des sous-ensembles de données légèrement différents. Mesure l'importance des variables via de multiples permutations.	(Breiman 2001)
	MAXENT	Maximum Entropy	Méthode basée sur un principe de la mécanique statistique et de la théorie de l'information. Il indique que la distribution de probabilité la plus étendue et la plus proche d'une distribution uniforme, sous réserve de contraintes connues, est la meilleure approximation d'une distribution inconnue. Dans Maxent, les fonctions de réponse non linéaire peuvent être décrites.	(Phillips et al. 2004)
	GBM ou BRT	General Boosting Models ou Boosted Regression Trees	Méthode par arbre de régression renforcé, c'est-à-dire un classificateur basé sur une règle qui consiste en des partitions récursives de l'espace dimensionnel défini par les prédicteurs en groupes aussi homogènes que possible en termes de réponse.	(Elith et al. 2008) (Ridgeway 1999)

Tableau 1 Liste non exhaustive d'algorithmes utilisés pour la modélisation de niche écologique.

3.2 LA DISTRIBUTION POTENTIELLE DES ESPECES COMME OUTIL POUR LA CONSERVATION

Les méthodes d'ENM sont aujourd'hui largement utilisées en écologie et en biologie de la conservation, avec des applications variées telles que ; quantifier la niche des espèces, prédire la distribution spatiale des espèces en fonction des conditions environnementales, guider l'échantillonnage pour détecter une espèce, définir ou évaluer l'efficacité des aires protégées, guider la réintroduction d'espèces protégées ou évaluer les risques liés aux invasions biologiques. Si l'on s'intéresse aux publications scientifiques ayant pour sujet les modèles de niche écologique pour des espèces d'amphibiens en effectuant une recherche dans la base de données Web of Science, basée sur les mots clés « amphibian », « ecological niche models », « species distribution models », « habitat suitability models », « climate envelope models », « enm » ou « sdm », il en résulte 697 publications entre 2000 et 2018, avec une augmentation linéaire du nombre de publications par année (Figure 9). Quelques exemples sont détaillés dans cette section. Par ailleurs, nous verrons aussi, dans la dernière partie de cette section, que les ENM ont également été développés chez d'autres espèces aquatiques, notamment pour modéliser la répartition potentielle d'écrevisses natives en danger, ainsi que d'écrevisses invasives, en particulier en Europe.

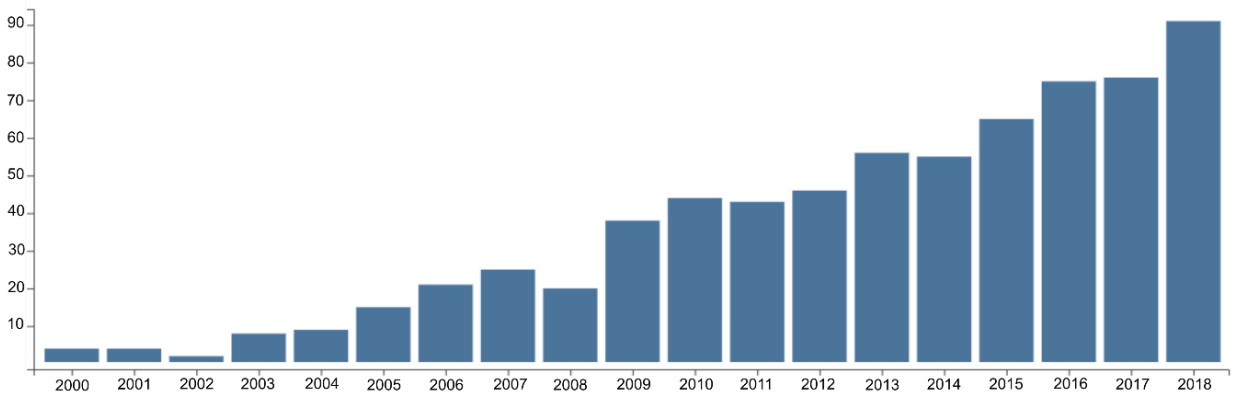


Figure 9 Nombre de publications par année entre 2000 et 2018 avec d'après la base de données Web of Science sur le sujet des modèles de niche écologique et concernant les amphibiens (n=697).

3.2.1 Les ENM pour évaluer la niche et prédire la distribution des amphibiens

Une variété d'études appliquant ces approches de modélisation a permis de quantifier la niche d'espèces d'amphibiens et de prédire leur distribution en fonction de conditions environnementales actuelles, ainsi que de projeter des modèles dans des conditions changeantes afin d'évaluer par exemple les effets de potentiels scénarios de changement climatique et/ou de changement d'occupation/usage du sol. Cela a notamment permis d'estimer les risques liés à la perte de zones favorables pour diverses espèces, dans différentes régions et à différentes échelles.

Par exemple, en Amérique du Sud, Zank et al. (2014) ont estimé à 40% le nombre d'espèces du genre *Melanophryniscus* risquant de perdre 50% de leur distribution potentielle et 28% risquant d'en perdre moins de 10%, ce qui leur a permis de déterminer des priorités de conservation pour ces espèces. Dans la région du Midwest aux États-Unis, Struecker & Milanovich (2017) ont prédit une diminution des habitats favorables pour plus de 60% des 33 espèces d'amphibiens qu'ils ont étudié d'ici 2050 ou 2070. Au Brésil, Lemes & Loyola (2013) ont identifié un réseau de sites prioritaires permettant de minimiser les distances entre les sites potentiellement favorables actuellement et en fonction du changement climatique pour 431 espèces d'amphibiens. Au Portugal, Goncalves et al. (2016) ont utilisé des modèles de niche écologique notamment pour *Epidalea calamita* et *Chioglossa lusitanica*, pour évaluer les éventuels gains ou pertes d'habitat, ainsi que la connectivité fonctionnelle, et in fine la vulnérabilité de ces espèces en termes d'extinction ou d'isolation dues aux changements climatique et d'utilisation du sol à l'échelle nationale. Cela a permis d'identifier les zones prioritaires pour la conservation des espèces et les potentiels corridors garantissant leur connectivité. Au nord de l'Israël, Blank & Blaustein (2012) ont réalisé des cartes de distribution potentielle pour deux espèces en danger, *Salamandra infraimmaculata* et *Bufo viridis*, permettant d'identifier les zones prioritaires pour la restauration et les suivis concernant ces espèces. Aux États-Unis, dans le Dakota du Nord, Mushet et al. (2012) ont utilisé des ENM pour évaluer les effets des programmes de conservation des zones humides et des prairies sur cinq espèces d'amphibiens. Par ailleurs, l'identification des habitats favorables à une espèce endémique de Colombie dans la Cordillère des Andes, a permis de suggérer un changement de son statut UICN, de « en danger » à « vulnérable » (Ramos et al. 2018).

3.2.2 Les ENM pour identifier des zones favorables aux amphibiens et évaluer leur intégration dans les espaces protégés

Les ENM sont aussi particulièrement utilisés pour évaluer la prise en compte des amphibiens dans les aires protégées ou définir des zones potentiellement candidates pour bénéficier de mesures de protection relatives à l'enjeu amphibien. Par exemple, dans le sud-est du Mexique, qui comprend 80% de la richesse du pays en herpétofaune, les modèles de distribution issus de Maxent ont permis d'identifier un réseau d'aires à protéger pour améliorer la conservation de toutes les espèces, les espèces menacées ou les espèces endémiques (Urbina-Cardona & Flores-Villela 2010). Dans le hotspot de biodiversité de la forêt atlantique en Amérique du sud, Loyola et al. (2013) ont utilisé des ENM pour réaliser une analyse dynamique de la distribution de 444 espèces d'amphibiens et établir des priorités de conservation pour aider les acteurs de la planification d'aires protégées à identifier les endroits importants à la fois actuellement et pour les scénarios futurs de changement climatique. Ayebare et al. (2018) ont évalué l'efficacité des aires protégées pour 162 espèces endémiques (dont 14 amphibiens) de la région du rift Albertin en Afrique de l'est, pour les conditions actuelles et des conditions futures prenant en compte des scénarios de changement climatique. Ainsi, ils ont pu faire des recommandations quant aux zones où étendre la protection. Ils ont aussi déterminé que les aires de distributions utilisées par l'UICN pour évaluer les statuts des espèces tendaient à être surestimées. Dans le sud-est des États-Unis, Barrett et al. (2014) ont utilisé un modèle corrélatif pour projeter la distribution potentielle de 21 espèces d'amphibiens pour évaluer leur vulnérabilité au changement climatique. Ces résultats ont permis de classer les aires protégées existantes en fonction de leur capacité à fournir des refuges climatiques pour les espèces considérées en 2050.

Les ENM permettent aussi de mettre en relation les facteurs environnementaux avec la richesse spécifique comme cela a été fait par Soares & Brito (2007) au nord-est du Portugal. Ces auteurs ont ainsi identifié cinq zones avec un fort potentiel pour la richesse en amphibiens dans le parc national Peneda-Gerês. De la même manière, en Chine, Chen (2013) a identifié six « hotspots » potentiels grâce à des analyses ENFA sur 51 espèces. La détection des espèces rares ou mal connues a aussi pu être améliorée grâce à des outils d'ENM, ce qui a ensuite permis de cibler des zones d'échantillonnage. Par exemple, Groff et al. (2014) ont développé un modèle permettant de guider les échantillonnages pour *Rana pretiosa* et de la détecter dans un site où elle n'était pas connue.

3.2.3 Les ENM pour évaluer la distribution potentielle d'amphibiens exotiques

Modéliser la distribution potentielle d'espèces non natives peut aussi permettre d'évaluer leur potentiel invasif comme au Brésil, où Forti et al. (2017) ont déterminé que les zones favorables à six espèces d'amphibiens invasifs risquaient de s'étendre avec le changement climatique. Barbosa et al. (2017) ont quantifié le degré d'exposition des aires protégées sud-américaines à l'invasion par *Lithobates catesbeianus* et *Xenopus laevis*. Au Canada, Murray et al. (2015) ont aussi pu identifier des zones à risque quant à la colonisation par *Lithobates clamitans* et *Lithobates catesbeianus*.

3.2.4 Exemples sur un autre taxon

Les ENM ont permis d'évaluer la niche écologique et la distribution potentielle de nombreuses espèces aquatiques, y compris d'invertébrés. En France et en Europe, plusieurs espèces d'écrevisses natives sont menacées, notamment par la dégradation et la fragmentation de leurs habitats, par le réchauffement climatique et les invasions biologiques par des espèces d'écrevisses provenant d'Amérique du nord. La modélisation de la niche écologique de l'espèce native *Austropotamobius pallipes* dans le nord et le centre de l'Italie a permis de déterminer que la température moyenne des mois les plus chauds semblait être une variable critique pour le maintien de l'espèce. Capinha et al. (2013) ont modélisé la répartition potentielle des cinq espèces d'écrevisses natives d'Europe, *Austropotamobius pallipes*, *Austropotamobius torrentium*, *Astacus astacus*, *Astacus pachypus* et *Astacus leptodactylus*, et de trois espèces invasives, *Procambarus clarkii*, *Pacifastacus leniusculus* et *Faxonius limosus*. Ils ont constaté que les zones climatiquement favorables aux espèces natives devraient diminuer de 19% à 72% et que la majorité des zones favorables seraient inaccessibles d'ici 2080. Ils ont également prédit que la superposition de la distribution des espèces natives et invasives augmenterait en Europe, même si les zones favorables aux invasives diminuent aussi. Chucholl (2016) a utilisé des ENM couplés à des analyses multivariées pour déterminer que *P. leniusculus* était l'espèce la plus menaçante pour les écrevisses natives en Europe. Il a aussi modélisé la répartition potentielle d'*A. pallipes* en Allemagne, ce qui a conduit à la découverte de cinq populations inconnues et de sites favorables à la réintroduction de cette espèce.

4. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THESE

À l'heure actuelle, les questions relatives aux changements globaux, et en particulier au changement climatique sont de plus en plus mises en avant dans divers secteurs, y compris l'environnement et le développement des territoires. La chute de la biodiversité est un facteur découlant, mais aussi aggravant des effets des changements globaux, et notamment du changement climatique. Il semble donc essentiel d'intégrer la notion de chute de la biodiversité dans les politiques de développement des territoires. Cependant, cette prise en compte est ralentie à la fois par la difficulté à quantifier la perte de biodiversité localement, à l'échelle des territoires, ainsi que par la complexité et la non-linéarité des impacts de la perte de biodiversité.

Ce projet de thèse s'inscrit dans une démarche transversale de collaboration entre différents acteurs d'un territoire, alliant décideurs, chercheurs et acteurs de la protection de la nature, pour qui la conservation de la biodiversité est un enjeu important dans l'atténuation des effets des changements globaux. Cette volonté d'améliorer la prise en compte de la biodiversité à l'échelle locale s'est traduite par l'évaluation de l'enjeu relatif à la préservation des espèces de zones humides. Alors que l'évaluation des impacts du changement climatique sur la distribution des espèces est largement étudiée à de larges échelles, l'évaluation à l'échelle nationale ou infranationale est moins systématique bien qu'elle soit plus appropriée pour être prise en compte dans les stratégies de conservation. Ainsi, dans le présent manuscrit, nous utilisons des approches basées sur la modélisation de niche écologique pour évaluer la vulnérabilité d'espèces emblématiques des zones humides au changement climatique. Nous évaluons l'impact potentiel du changement climatique sur la distribution des espèces à différentes échelles administratives, afin de fournir des éléments pouvant être utilisés dans une démarche territoriale d'intégration des enjeux relatifs à la biodiversité, dans un contexte de changement climatique. Nous présentons les apports de l'outil de modélisation de niche écologique pour mettre en évidence des changements potentiels de distribution d'espèces à des échelles permettant une prise en compte dans les stratégies et politiques de conservation et de gestion.

Nous nous sommes intéressés aux amphibiens, taxon emblématique des zones humides, pour étudier l'impact du changement climatique sur la distribution d'espèces présentes dans le département de la Vienne (Nouvelle-Aquitaine). La vulnérabilité des amphibiens face aux changements affectant les milieux aquatiques et terrestres, et notamment la disparition des zones humides, ainsi que les faibles capacités de dispersion de ces espèces, en font un groupe

pertinent pour l'évaluation des impacts liés aux changements climatique et d'occupation du sol. Dans l'ex-région Poitou-Charentes, qui comprend la Vienne, alors que les espèces et leurs habitats sont protégés en France et en Europe (Ministère de l'écologie et al. 2007; Council of the European Union 1992), quatre espèces d'amphibiens (16%) sont menacées (catégories CR, EN, VU) et sept espèces d'amphibiens sont quasi menacées (catégorie NT) (Poitou-Charentes Nature 2016). Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à une autre espèce emblématique des milieux humides et des cours d'eau, l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes*. Cette espèce est protégée et évaluée comme vulnérable en France et comme en danger au niveau mondial. Nous avons ainsi étudié le contexte particulier à cette espèce en appliquant notre méthodologie pour évaluer la menace conjointe du changement climatique et d'une invasion biologique par l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus*.

La question générale de cette thèse est : Quelles seront les réponses de différentes espèces emblématiques des zones humides face à des changements globaux, à différentes échelles spatiales ? Nous faisons l'hypothèse que les espèces risquent, à l'horizon 2100, de perdre tout ou partie des aires leur étant favorables sous différents scénarios de changement climatique, et que cette réponse négative pourrait être aggravée par d'autres changements globaux comme le changement d'occupation du sol ou les invasions biologiques. Les différents chapitres y répondront grâce à des approches basées sur la modélisation de niche écologique portant sur des espèces d'amphibiens et d'écrevisses.

Les questions abordées successivement au fil des chapitres sont :

-Quelles sont les corrélations entre les facteurs environnementaux et la présence des espèces, et quels sont les effets de changements globaux sur la distribution potentielle des amphibiens à l'échelle régionale ?

-Quels sont les effets du changement climatique sur la distribution potentielle et la connectivité des habitats favorables aux amphibiens à l'échelle départementale ?

-Les populations peuvent-elles suivre le déplacement des aires favorables dans un contexte de changement d'occupation du sol à l'échelle nationale ?

-Quels sont les effets du changement climatique sur la distribution potentielle de l'écrevisse à pattes blanches *A. pallipes* dans un contexte d'invasion biologique à l'échelle nationale ?

CHAPITRE 1

Quels effets de facteurs environnementaux, et de changements globaux sur la distribution des aires favorables à l'échelle régionale ?



Bombina variegata, © Yann Sellier

INTRODUCTION DU CHAPITRE 1

La distribution des espèces, et notamment des amphibiens, est en partie régie par l'environnement disponible (Peterson & Soberón 2012). Certains facteurs de l'environnement sont favorables à la survie et à l'accomplissement du cycle de vie des espèces. Il s'agit notamment de la présence de forêts ou d'éléments boisés fournissant des refuges en hiver et en été et protégeant les individus de la dessiccation, ou des zones humides qui sont les milieux préférentiels de reproduction des amphibiens (Jehle 2000; Rittenhouse & Semlitsch 2007). Cependant, beaucoup d'espèces d'amphibiens sont vulnérables face à la modification du paysage entraînant la perte et la fragmentation des habitats (Cushman 2006; Ficetola & De Bernardi 2004), ainsi qu'aux conditions dépassant leur tolérance physiologique comme des températures trop élevées (Duarte et al. 2012; Gerick et al. 2014; Sunday et al. 2014). La compréhension des facteurs influençant la distribution des amphibiens, ainsi que leurs préférences d'habitat, est essentielle pour mettre en place des mesures de protection de leurs populations.

Ce chapitre comporte deux études publiées dans des revues internationales. Ces études sont basées sur des données de présence des espèces à l'échelle de plusieurs départements, issues de prospections de terrain compilées grâce à des partenariats avec plusieurs associations naturalistes. Pour le premier article, il s'agit de : l'association naturaliste d'étude et de protection des écosystèmes (ANEPE)CAUDALIS et la Société d'étude, de protection et d'aménagement de la nature en Touraine (SEPANT) en Indre-et-Loire, Indre Nature en Indre, le Groupe mammalogique et herpétologique du Limousin (GMHL) en Limousin et l'association des naturalistes de l'Ariège (ANA) en Ariège. Pour le second article, il s'agit de : Vienne Nature en Vienne, Deux-Sèvres Nature Environnement dans les Deux-Sèvres, Charente Nature en Charentes, Nature environnement 17 et la Ligue de protection des oiseaux (LPO) en Charente-Maritime, le GMHL, ainsi que Cistude Nature dans le cadre de leur programme « les sentinelles du climat » en Aquitaine.

Le premier article, publié dans la revue Herpetological Conservation and Biology, s'intitule « Modeling potential distributions of three European amphibian species comparing ENFA and MAXENT ». Nous y explorons les interactions entre la présence de plusieurs espèces d'anoures et différents facteurs environnementaux. La question principale de cette étude est : **quelles sont les variables environnementales expliquant la présence du crapaud accoucheur *Alytes obstetricans*, du crapaud épineux *Bufo spinosus* et de la grenouille**

rousse *Rana temporaria* ? Cette étude décrit l'importance de variables climatiques, topographiques et d'occupation du sol dans la distribution des trois espèces. L'objectif était également de comparer deux méthodes de modélisation de niche régulièrement utilisées, l'ENFA et MAXENT. Le matériel supplémentaire de cette étude est disponible en annexe 1.

Le deuxième article, publié dans la revue Regional Environmental Change, s'intitule « Predicting suitable habitats for four range margin amphibians under climate and land-use changes in southwestern France ». Il se concentre principalement sur des espèces dont les limites de répartition se situent en région Nouvelle-Aquitaine, afin d'étudier l'évolution de la distribution des aires favorables en fonction des scénarios de changements climatique et d'occupation du sol. Nous avons fait le choix de quatre espèces, dont les populations se trouvant en marge de répartition dans la région, peuvent présenter des adaptations locales, et sont les plus susceptibles d'être affectées par les effets du changement climatique. La question soulevée dans cet article est donc : **quelles peuvent être les effets conjoints des changements climatique et d'occupation du sol sur la distribution potentielle du sonneur à ventre jaune *Bombina variegata*, de la rainette arboricole *Hyla arborea*, de la rainette méridionale *Hyla meridionalis* et du triton crêté *Triturus cristatus* ?** Nous avons fait l'hypothèse que la distribution de ces espèces serait réduite sous l'effet des températures croissantes des scénarios climatiques et que l'utilisation du sol pourrait intensifier ou réduire cette tendance. Dans cette deuxième étude, les algorithmes utilisés sont ceux disponibles dans la plateforme Biomod2 sur R : GLM, GAM, MARS, ANN, FDA, CTA, MAXENT, GBM et RF. Le matériel supplémentaire de cette étude est disponible en annexe 2.

Herpetological Conservation and Biology 13(1):91–104.
Submitted: 20 January 2018; Accepted: 16 February 2018; Published 30 April 2018.

Modeling Potential Distributions of Three European Amphibian Species Comparing ENFA and MaxEnt

Clémentine Préau[1,2,3,8], Audrey Trochet[4,5], Romain Bertrand[6], and Francis Isselin-Nondedeu[3,7]

[1]*Réserve Naturelle Nationale du Pinail, GEREPI, Moulin de Chitré, 86210 Vouneuil-sur-Vienne, France*
[2]*Université de Poitiers, UMR CNRS 7267 (Laboratoire Ecologie et Biologie des Interactions), 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex, France*
[3]*Ecole Polytechnique de l'Université François Rabelais, UMR 7324 CNRS CITERES (Département d'Aménagement et d'Environnement), 33-35 allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France*
[4]*CNRS, ENFA, Université Paul Sabatier, UMR 5174 EDB (Laboratoire Evolution et Diversité Biologique), 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France*
[5]*CNRS, Université Paul Sabatier, UMR 5321 SETE (Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale), 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France*
[6]*CNRS, Université Paul Sabatier, CTMB (Centre de théorisation et de modélisation de la biodiversité), UMR 5321 SETE (Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale), 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France*
[7]*UMR CNRS/IRD 7263 IMBE Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, 84029 Avignon Cedex 09, France*
[8]*Corresponding author, e-mail: clementine.preau@univ-poitiers.fr*

***Abstract.*—Understanding the distribution and habitat preferences of amphibians is crucial to protecting their declining populations. It remains a challenge because most species are difficult to detect, enough data on their occurrence are needed, and the contribution of climatic and habitat factors is not well known. Various modeling approaches exist both to infer habitat preferences based on known locations, and to extrapolate species geographic distributions. We used presence-only data of three anuran species from original naturalist databases covering 34,750 km² in the western part of France, including 660 occurrences for the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricans*), 1,910 for the Spined Toad (*Bufo spinosus*), and 975 for the Common Brown Frog (*Rana temporaria*). We compared two current modeling approaches, the Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) and Maximum Entropy (MaxEnt) to model their potential distributions by including high resolution climate variables, and habitat and landscape variables. For each species, both analyses allowed a refined understanding of the relationships between habitat factors and the species distribution. We showed that climate and natural grasslands are key factors in explaining the species distributions and that the surrounding environment of aquatic habitats is an important driver of amphibian presence. The two models gave different predictions of distributions, which may lead to different planning of conservation areas. Our study confirms the importance of using and comparing several models, and evidenced the importance of collecting field data at a regional scale.**

Key Words.—anurans; climate; ecological niche models; land-use

***Résumé.*—Comprendre la répartition et les préférences d'habitat des amphibiens est crucial pour protéger leurs populations en déclin. Cela reste un défi car la plupart des espèces sont difficiles à détecter, les données d'occurrence doivent être suffisantes et l'importance des facteurs climatiques et de l'habitat n'est pas bien connue. Différentes approches de modélisation existent à la fois pour inférer les préférences de l'habitat en fonction des emplacements connus et pour extrapoler les distributions géographiques des espèces. Nous avons utilisé des données de présence pour trois anoures, provenant de bases naturalistes couvrant 34,750 km² dans la partie ouest de la France. Nous avons utilisé 660 points géoréférencés pour l'alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*), 1910 pour le crapaud épineux (*Bufo spinosus*) et 975 pour la grenouille rousse (*Rana temporaria*). Nous avons comparé deux approches de modélisation actuelles, l'analyse des facteurs de niche écologique (ENFA) et l'entropie maximale (MaxEnt) pour modéliser leurs distributions potentielles en incluant des variables climatiques à haute résolution spatiale, des variables de l'habitat et du paysage. Pour chaque espèce, les deux analyses ont permis une compréhension affinée des relations entre les facteurs de l'habitat et leur répartition. Nous avons montré que le climat et la proximité aux prairies naturelles sont des facteurs clés pour expliquer les répartitions des espèces et que les milieux environnant les habitats aquatiques sont une variable importante de la présence d'amphibiens. Les deux modèles ont donné des prédictions différentes des distributions qui peuvent conduire à une planification très différente des zones de conservation. Notre étude confirme l'importance d'utiliser et de comparer plusieurs modèles et a mis en évidence l'importance de collecter des données de terrain à l'échelle régionale.**

Mots-clés.—anoures; climat; modèles de niche écologiques; occupation du sol

Copyright © 2018. Clémentine Préau
All Rights Reserved.

Introduction

Several modeling approaches and tools mainly known as species distribution models (SDMs), ecological niche models (ENMs), and species niche models have been developed to estimate the actual and potential distribution of a species. All these approaches are used to investigate issues in biogeography, to analyze biodiversity patterns over space and time, and to understand relationships between species and abiotic and biotic environment factors. Moreover, all have applications in conservation biology (Thorn et al. 2009; Syfert et al. 2014), such as in predicting impacts associated with invasive species (Lobos et al. 2013; Fernández and Hamilton 2015). The term ENM refers to mechanistic and correlative models. Correlative models are presence/absence approaches, as well as presence/pseudo-absence and presence-only approaches, that result in different representations of realized niches of the species (Sillero 2011). An ENM relies on the species niche concept in environmental and geographical space (Hirzel and Le Lay 2008). Hutchinson (1957) defined the concept of fundamental niche as a multidimensional hypervolume determined by the set of environmental factors that allows a species to live and persist and the realized niche as the occupied part of the fundamental niche when niche exclusion by competition occurs.

Presence/absence correlative models forecast the probability of finding the species in a particular place. A presence-only correlative model predicts the suitability of habitats across the landscape. Many ENM methods exist and it is beyond the scope of this article to cite all the modeling methods that have been developed or applied to amphibian and reptile studies. Nevertheless, one can refer to the synthesis by Guisan and Thuiller (2005) who cited the most currently used software and related algorithms, including generalized linear models (GLM), generalized additive models (GAM), genetic algorithms (GARP), artificial neural networks (ANN), ecological niche factor analysis (ENFA), and maximum entropy (MaxEnt). Among these, ENFA (Hirzel et al. 2002) and MaxEnt (Phillips et al. 2006) have been successfully applied in situations where absence data were not available (Elith et al. 2006).

Due to the continuing worldwide amphibian decline (Beebee and Griffiths 2005; Hof et al. 2011), there is an urgent need to better understand the habitat relationships of amphibians and to develop methods to predict habitat suitability for amphibians in the landscape (Torres et al. 2016). European amphibians are a challenging group for ENM because of the bi-phasic life cycle of most species. To understand their distributions we must take into account environmental and climate variables that are linked both to aquatic and terrestrial habitats (Blaustein and Kiesecker 2002). Among climate variables, temperature and precipitation are two fundamental drivers of amphibian distribution (Otto et al. 2007). The type of habitat plays an important role by acting on the microclimate; for instance, dense vegetation and forests provide enough air moisture for many species (Nöllert and Nöllert 2003). Precipitation has also great importance because it regulates the availability of water bodies within the landscape, therefore contributing to breeding success and to the development of larvae. Patterns of species diversity and distribution are linked to the number and spatial distribution of permanent and temporary ponds and streams (Barnaud et al. 1996; Wood et al. 2003) but also to the availability and suitability of terrestrial habitats in past and present climates (Araújo et al. 2006). However, besides these general relationships with environmental variables, habitat preferences are species-specific and need further understanding.

In this study, we aimed to model the potential distributions of three species by comparing ENFA and MaxEnt, and to identify the environmental factors related to their occurrence. We used georeferenced field observations of the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricians*), the Spined Toad (*Bufo spinosus*), and the Common Brown Frog (*Rana temporaria*) in six administrative departments of the western part of France and analyzed several ecological, landscape, and topographical variables. These species are protected by law in France (Bern convention, European habitat directives, regional protections).

Materials and Methods

Study site.—We worked with a set of presence-only data covering six administrative departments in western and central western France for a total area of 34,989 km². From north to south the departments were: Indre-et-Loire (I&L), Indre (I), Creuse (Cr), Haute-Vienne (HV), Corrèze (Co), and Ariège (A). The distance between the northern part of Indre-et-Loire and the southern part of Ariège is about 650 km, with an altitude ranging from 80 m to 3,147 m (above sea level). This area combines different landscapes of hills, mountains, agricultural lands, valleys, plains, and urban and semi-urban zones. There is a main climatic north-south gradient and west-east gradient due to the influence of the Atlantic Ocean. The mean annual temperature and precipitation for each department is 11.8° C/696 mm (I&L), 11° C/728 mm (I), 10.7° C/1,050 mm (Cr), 11.4° C/1,023 mm (HV), 10.5° C/901 mm (Co), 12° C/992 mm (A; data from the National Center of Meteorology, MeteoFrance).

Species data.—We used occurrence data for three anuran species: *Alytes obstetricans*, *Bufo spinosus*, and *Rana temporaria*. We collaborated with five

naturalist associations that gathered data from over 15 y of field investigations conducted by trained people: The Naturalist Association of Study and Protection of Ecosystems CAUDALIS (9, rue du Nouveau Calvaire, 37100 Tours, France), the Society of Study, Protection and Planning of Nature in Touraine (7, rue Charles Garnier, 37200 Tours, France), Indre-Nature (44, avenue François Mitterrand, Parc Balsan, 36000 Châteauroux, France), the Mammalogical and Herpetological Group of the Limousin (Pôle Nature Limousin, ZA du Moulin Cheyroux, 87700 Aixe-sur-Vienne, France), and the Association of Naturalists of Ariège (Vidalac, 09240 Alzen, France). We also participated to the inventory for Indre-et-Loire and Ariège beginning in 2013. To minimize sampling bias, which is known to influence model accuracy, we only used data from 2000 to 2015 because the majority of the data acquired before 2000 came from opportunistic observations. Observers investigated systematically subdivisions (grid cells) of the departments. As a result of this first down-sampling, we used 660, 1,910, and 975 verified georeferenced occurrence points for *A. obstetricans*, *B. spinosus* and *R. temporaria*, respectively (1, subsampled dataset). There were many points represented in all the provinces for all species, except there were relatively few points for *R. temporaria* in the northern two provinces. We used two approaches to reduce spatial autocorrelation between occurrence points. First, we performed spatial filtering: the process of removing spatially autocorrelated points to improve calibration and evaluation of the model (Boria et al. 2014). We used the SDMtoolbox (Brown 2014) with multiple rarefying distance (from 1 to 10 km) and a heterogeneity raster for topography (10 km being the default value) based on high spatial heterogeneity measured for moderately mountainous to mountainous regions (see Boria et al. 2014 and references therein; our study region includes high mountains in the south, and low mountains, hills, and valleys in the center). This resulted in 329, 444, and 490 filtered occurrence points for *A. obstetricans*, *B. spinosus*, and *R. temporaria*, respectively (2, spatially filtered dataset). Second, we constructed bias grid files for each species to reduce potential locally dense sampling (3, bias file). The bias grid consisted of Gaussian kernel density maps of the species occurrences (Elith et al. 2010).

Ecological and landscape variables.—We initially selected 23 ecological and landscape variables, all being potentially related to species preferences and requirements within the study area. We applied pairwise Pearson's correlation test on these variables using ENMtools (Warren et al. 2010) to avoid high collinearity between the variables (Elith et al. 2011). When $|r| \geq 0.7$, the variable within the pair having less relevance to the ecology of the focal species (based on expert knowledge) was removed. We kept 20 variables of the 23 for modeling (Appendix 1). We divided the study area into cells of 500 × 500 m, each representing a resource unit (RU) potentially exploitable by the studied species. We calculated the distance between the centroid of each RU and the nearest environmental variable using GIS tools in ArcGIS 10.3 (Esri, Redlands, California, USA). Consequently, each RU was defined by a value of distance to each habitat and habitat fragmentation variable.

Concerning climate variables, we used a set of raw climatic data provided by the national agency for meteorology and climate (MeteoFrance, Paris, France) and the European Climate Assessment & Dataset (ECA&D; Available from http://www.ecad.eu/ [Accessed 2 February 2009). We did not use Bioclim datasets (WorldClim) in this study mainly because the time period (1960–1990) for which the bioclimatic variables were calculated did not fit our field observations, multicollinearity exist between the derived bioclimatic variables, and we worked with a better spatial resolution dataset. We used annual means of monthly maximum and minimum temperatures, mean annual temperatures, and mean precipitation over the 2002–2014 period. We inferred such climate variables at a spatial resolution of 1 km² by downscaling two climate data sets having complementary spatio-temporal characteristics (Tabor and Williams 2010). First, we computed the climate anomalies between coarse European climate grids (Haylock et al. 2008) for 2002–2014 and 1961–1990 as absolute and relative differences for temperature and precipitation, respectively. Second, we re-sampled the anomaly grids through bilinear interpolation to achieve 1 km² grids covering the French territory. Third, we added these 1 km² climate anomaly grids to a second set of 1 km² French climate grids of temperature and precipitation averaged over 1961–1990 to achieve an accurate estimation of the climate conditions for 2002–2014 (i.e., the time period corresponding to the years for which amphibian occurrence records were available). The second set of 1 km² French climate grids used for this step is part of a spatio-temporal climate data set computed through a modeling approach predicting temperatures ($r^2 = 0.93$ and Root-Mean-Square Deviation [RMSD] = 0.56 for 13,620 independent temperature observations) and precipitation ($r^2 = 0.83$ and RMSD = 132 for 17,865 independent precipitation observations) from solar radiation, geographical, physiographical, and habitat variables (Bertrand et al. 2011; Bertrand 2012).

Species distribution modeling with ENFA and MaxEnt.—We performed ENFA using R 3.3.2 software (R Core Team 2015) through the adehabitatHS 0.3.12 package (https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHS/index.html). This modeling approach

evaluates the species ecological niche based on the magnitude of the difference between the unbounded distance from the average environmental conditions where the species is found and the entire range of environmental conditions observed in the study area. The ENFA summarizes all environmental variables related to the species occurrence into independent factors called marginality and specialization (see Hirzel et al. 2002 for details). We can identify the contribution of each environmental variable to the axis of marginality by calculating the correlation coefficient for each variable on it. A positive correlation indicates preference for the environmental variable whereas a negative correlation means the contrary. A high absolute value of this coefficient indicates that environmental conditions used by the species differ strongly from those encountered in the study area. We used an absolute value of 0.25 to determine if the species is considered as marginal for each variable. Specialization measures the narrowness of the niche. It is the difference in the magnitude of the standard deviation of a variable within the available ecological space to the standard deviation of the same variable within the realized ecological niche of the species. A species is specialist if it occupies strict environmental conditions compared to the extent of a variable in the study area. We used an absolute value of 0.25 to determine if the species is considered as specialist for each variable. For each species, we performed the ENFA first on the subsampled dataset of occurrence points and second on the spatially filtered dataset of occurrence point. We used Monte-Carlo test to assess the significance of the difference between the values obtained for the marginality and specialization axes using a Monte-Carlo procedure of 999 permutations. This test compares the distribution of simulated RU with actual scores of RU used (from the 999 random draws) on the axes of marginality and specialization (Fonderflick et al. 2015).

The MaxEnt software (Phillips et al. 2004) uses the method of maximum entropy and is extensively used for analyzing presence-only data. MaxEnt estimates the potential distribution of a species in a geographical area which is closest to uniform but concurrently constrained by some environmental conditions (Phillips et al. 2006). This permits identification of species requirements and environmental preferences. The software allows us to study the importance of each variable in predicting the distribution of the species using two coefficients: the percentage contribution assigned to each variable in the model and the importance of permutation based on the random permutation of the values of each variable among the training points, which may be more relevant if the variables are correlated. For each species, we ran 10 replicates with 30% of test data (subsample, random seed), and we set the other parameters by default (Phillips et al. 2006). We used an average of the 10 replicates to have a single prediction of presence probabilities for each the species. We ran the models with only (1) subsampled dataset, or (2) spatially filtered dataset, with subsampled dataset and bias file (1)(3), and with spatially filtered dataset and bias file (2)(3).

Graphical outputs of the models.—We used the Mahalanobis distance (Package adehabitatHS. https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHS/adehabitatHS.pdf) for ENFA to predict habitat suitability across the six departments. This produced a spatial representation of the relative habitat suitability values from 0 to 1 calculated for every cell. MaxEnt also produces suitability maps based on the prediction of the probability distribution of the species.

Model evaluation and comparisons.—For both ENFA and MaxEnt, we assessed model performance with Receiver Operating Characteristic (ROC) curves, calculated for each model (Hanley and McNeil 1982; Lobo et al. 2010; Robin et al. 2011). We used the area under the ROC curve (Area Under the Curve, AUC), calculated from 30% of the occurrence points, as an estimate of the performance of each model. We calculated AUC with the pROC-package in R for the ENFA model and in MaxEnt for the MaxEnt model (Phillips et al. 2004; Robin et al. 2011). A random prediction gets an AUC value of 0.5 whereas an AUC value close to 1 indicates higher performance of the model (Dolgener et al. 2013). The predictions are described as excellent for AUC between 0.9 and 1, good between 0.8 and 0.9, fair between 0.7 and 0.8, and poor below 0.7. For better evaluation of model accuracy and precision (Lobo et al. 2008) we also used the maximum True Skill Statistics (TSS = sensitivity + specificity – 1; Allouche et al. 2006). The TSS ranges from -1 to 1, where -1 to 0.4 = poor, 0.4 to 0.5 = fair, 0.5 to 0.7 = good, 0.7 to 0.85 = very good, 0.85 to 0.9 = excellent, 0.9 to 1 = almost perfect to perfect.

Results

Model evaluation and comparisons.—We used test AUC and maximum TSS to evaluate the performance of the models run either with subsampled dataset (1), after the spatial filtering (2), or with the bias file (3; Appendix 2). The best model according to AUC and TSS were: for *A. obstetricans*, ENFA (2) and MaxEnt (1); for *B. spinosus*, ENFA (2) and MaxEnt (2; best TSS and second best AUC); and for *R. temporaria*, ENFA (1) and MaxEnt (2). AUC showed fair predictive performance for *A. obstetricans* and *R. temporaria* for MaxEnt models, fair predictive performance for *A. obstetricans* ENFA model, and good for *R. temporaria* ENFA model.

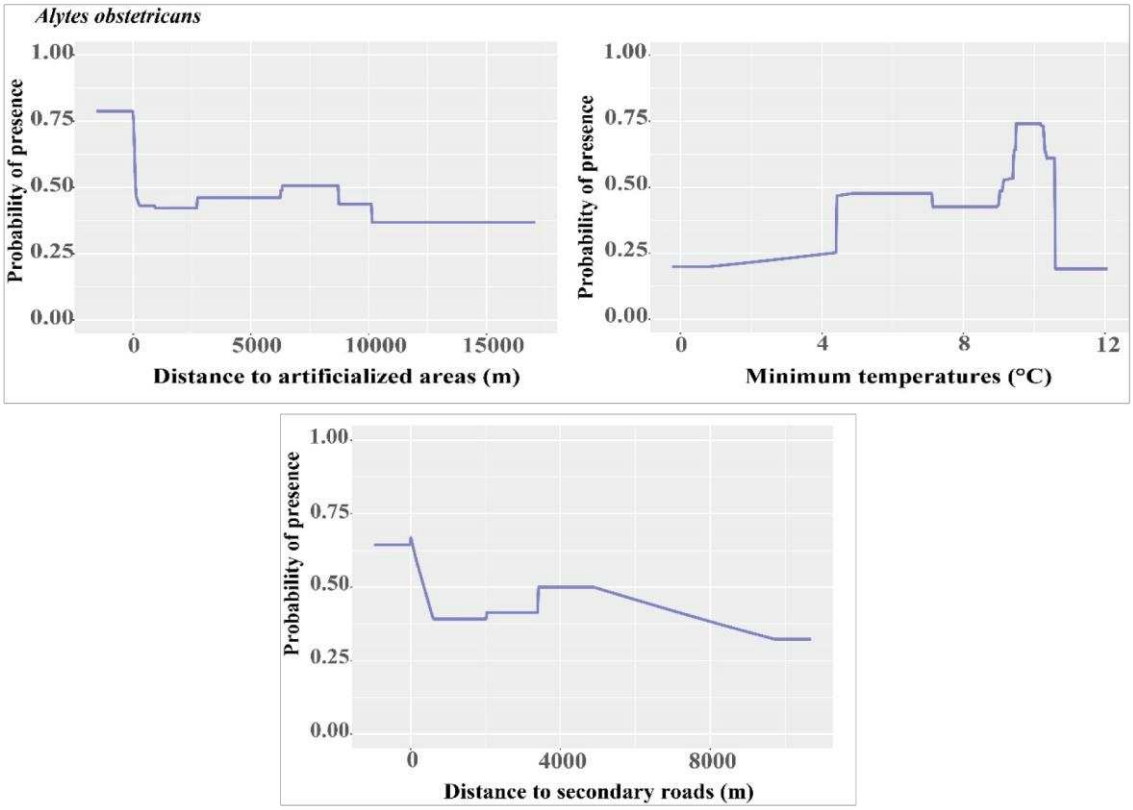


Figure 1. MaxEnt response curves of the most contributive variables for the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricians*).

AUC also showed poor predictive performance for *B. spinosus* MaxEnt and ENFA models. TSS showed poor performances of prediction for all ENFA models and MaxEnt models for *A. obstetricans* and *B. spinosus*. TSS evaluated *R. temporaria* MaxEnt model as fair.

ENFA and MaxEnt analysis.—Monte-Carlo tests showed significant differences ($P < 0.001$) for both marginality and specialization, which indicates that the three species are not randomly distributed across the study area. According to the results of the best selected ENFA models of each species (Appendix 3), *A. obstetricans* and *B. spinosus* showed preferences for short distance to natural grasslands and long distance to wetlands. *Rana temporaria* showed preferences for short distance to natural grasslands as well, but also appeared to avoid orchards. For each best selected MaxEnt model, we ranked predictor variables according to their percent contribution to model gain. Starting with the variable that contributed the most, we proceeded down this ranked list, and identified the subset of variables required to achieve a summed contribution of at least 50%. For *A. obstetricans*, distance to urban areas, minimum temperature, and distance to secondary roads contributed the most to the distribution model (Appendix 3). For *B. spinosus*, the most contributive variables were distance to water bodies, minimum temperature, and distances to natural grasslands and secondary roads. For *R. temporaria*, the most contributive variables were precipitation, minimum temperature, distance to natural grasslands, and the maximum temperature. The response curves showed that *A. obstetricans* (Fig. 1) seemed to be favored by short distances to urban areas and secondary roads. The probability of presence for the species was higher between 9.5° C and 10.5° C for minimum temperature. The probability of presence of *B. spinosus* (Fig. 2) was higher at short distances to natural grasslands. For water bodies and secondary roads, the probability of presence was higher at short distances to those elements, but increased again at greater distances. The probability of presence dropped between 4° C and 10° C for minimum temperatures. The probability of presence of *R. temporaria* (Fig. 3) was also higher at short distances to natural grasslands. The probability of presence was the highest with high precipitation, around 3° C for minimum temperature, and around 6° C for maximum temperature.

Patterns of habitat suitability.—Comparing the ENFA and MaxEnt methods, all maps show dissimilar distribution patterns of habitat suitability. With the ENFA (Fig. 4), moderate to high values of suitability

Préau et al.—MaxEnt and ENFA modeling on three amphibian species.

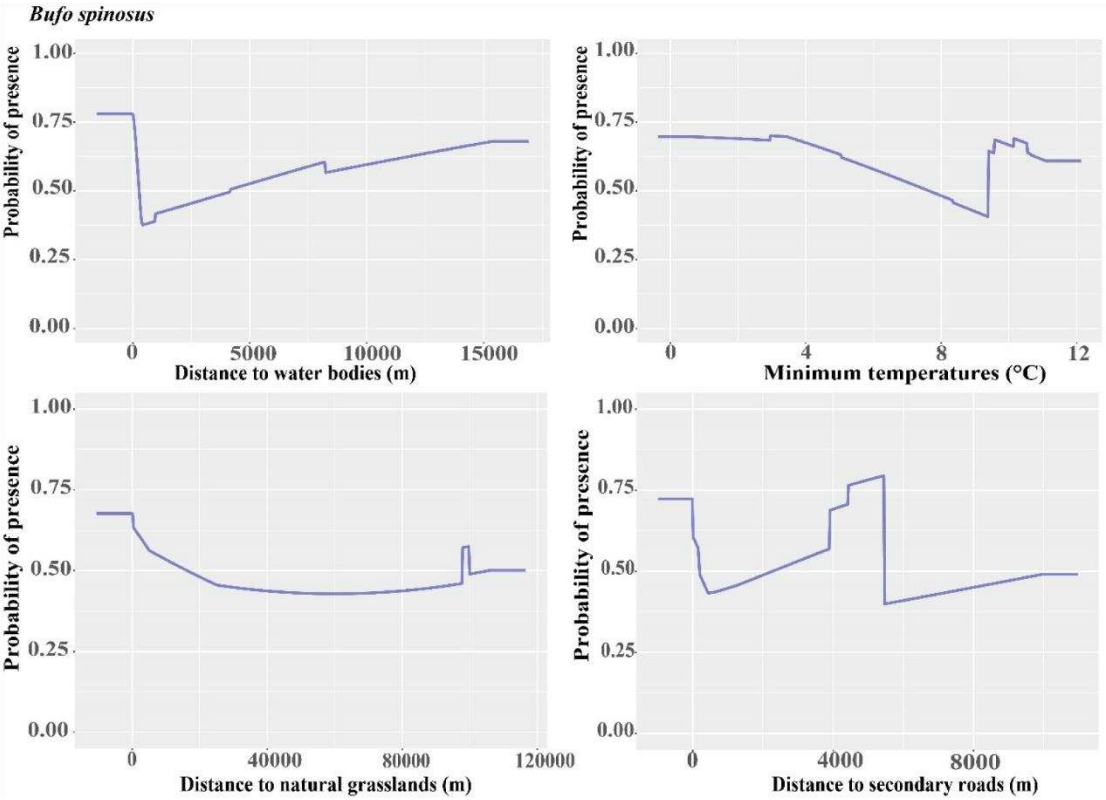


Figure 2. MaxEnt response curves of the most contributive variables for the Spined Toad (*Bufo spinosus*).

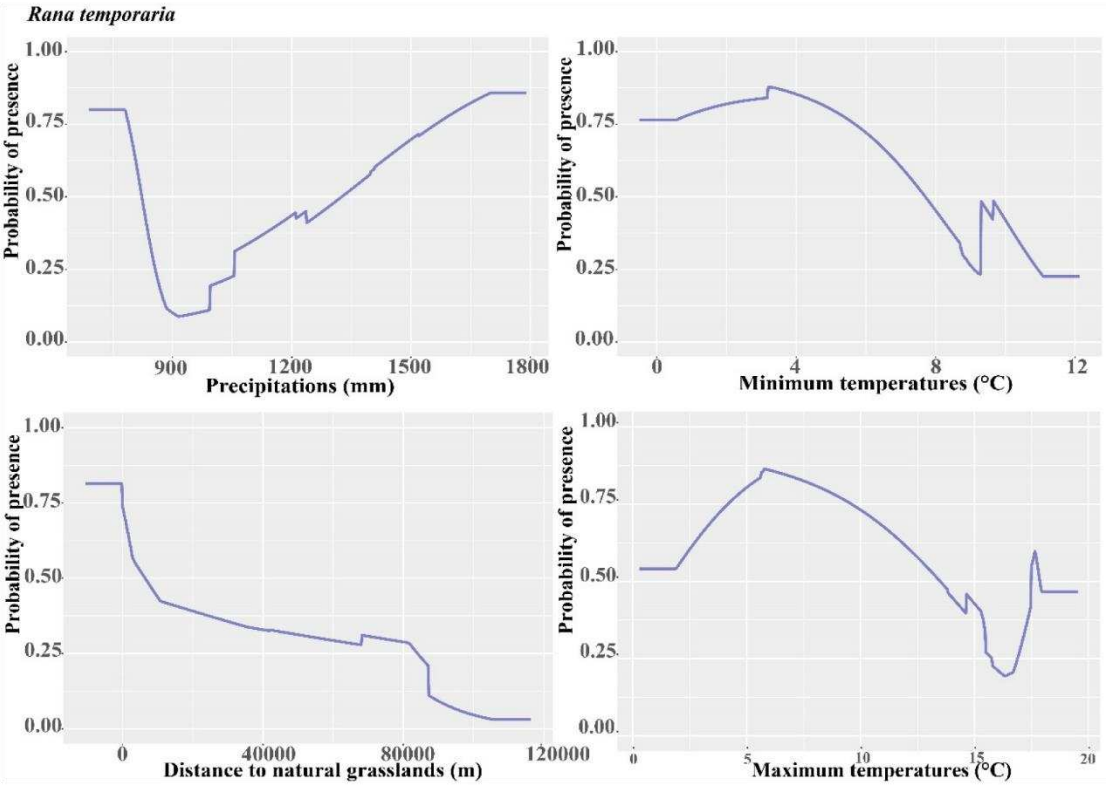


Figure 3. MaxEnt response curves of the most contributive variables for the Common Brown Frog (*Rana temporaria*).

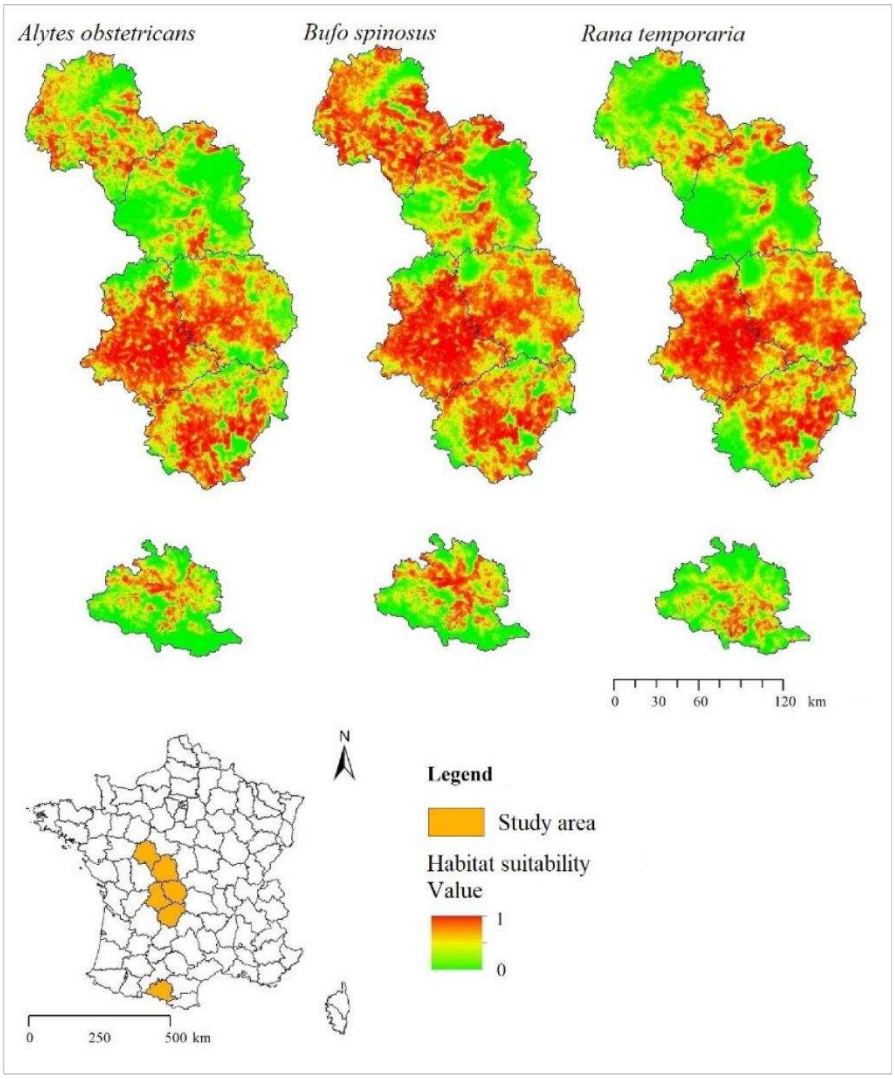


Figure 4. Maps of relative habitat suitability predicted by the ENFA for the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricans*), the Spined Toad (*Bufo spinosus*), and the Common Brown Frog (*Rana temporaria*) across the six French administrative departments. The relative habitat suitability is represented by a gradient, from very low suitability (0, in green) to very high suitability (1, in red).

(yellow to red) occupy very large areas whereas maps with MaxEnt (Fig. 5) are dominated by areas with low values of habitat suitability (yellow to green).

Discussion

Model performance and comparison.—Common problems to produce accurate ENMs are (1) the limited number of occurrence data, (2) the sampling bias related to field observations, and (3) the model-based uncertainty in predictions. In this study, we were able to use a large database of 3,545 amphibian presence points over a large area (34,989 km²) with various types of habitats and differences in climate. The spatial rarefying process improved the performance of four of six of our models, whereas the use of the bias file did not improve the models. For more discrimination between models it has been recommended to use complementary statistics for evaluation of model performance (Allouche et al. 2006; Lobo et al. 2008); therefore, we used both the AUC and TSS. However, we obtained different predictive performances depending both on the model, the evaluation method, and the species, but overall the differences were small. Other studies on different taxa found better performance of MaxEnt over ENFA (Fonderflick et al. 2015; González-Irusta et al. 2015), which was not obvious in our results.

Our AUC scores were not very high: AUC scores > 0.8 are common in many ENM studies. However, it was demonstrated that running ENM without correcting or

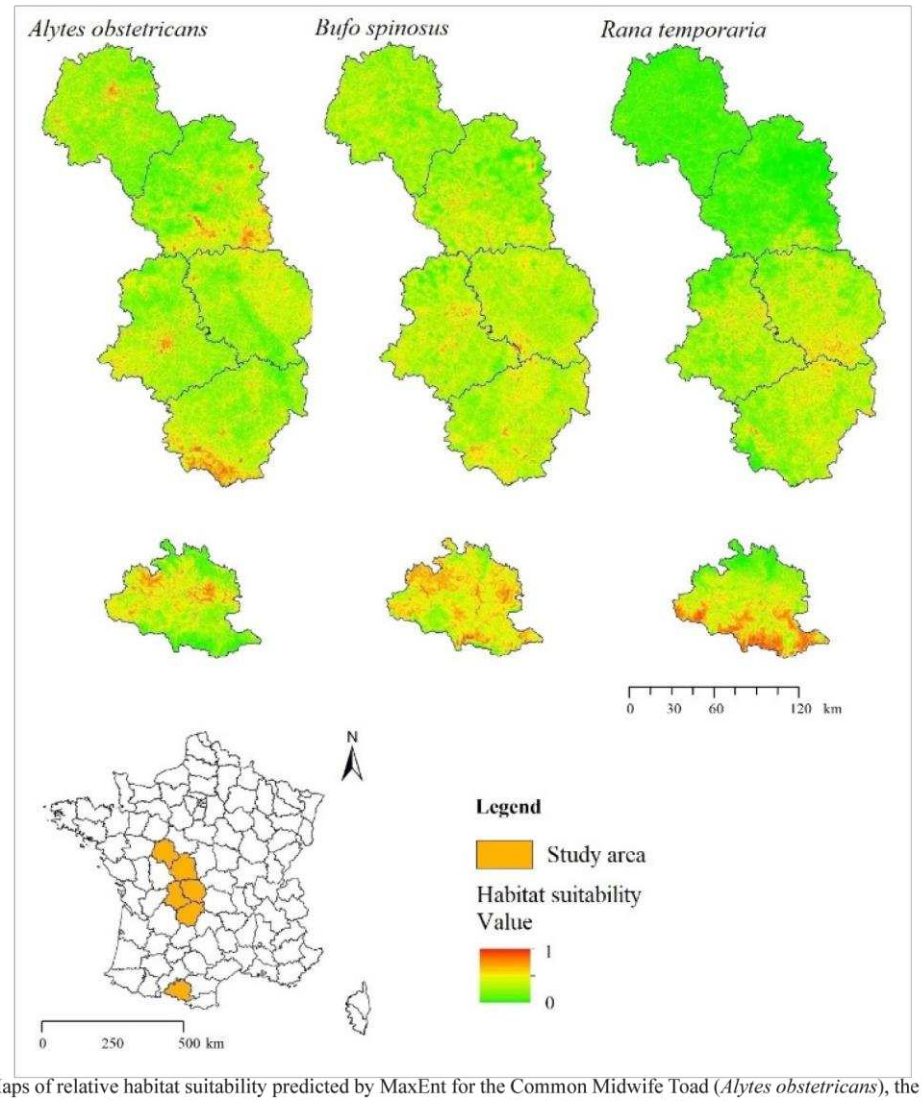


Figure 5. Maps of relative habitat suitability predicted by MaxEnt for the Common Midwife Toad (*Alytes obstetricans*), the Spined Toad (*Bufo spinosus*), and the Common Brown Frog (*Rana temporaria*) across the six French administrative departments. The relative habitat suitability is represented by a gradient, from very low suitability (0, in green) to very high suitability (1, in red).

checking for sampling bias and/or spatial autocorrelation leads to inflated measures of performance statistics (see for instance Boria et al. 2014). The downsampling and spatial filtering contributed to limit this kind of inflation. The AUC scores should be interpreted with caution and should not be directly compared between the species. In our results, the models for *B. spinosus* had the lowest AUC, but in fact, in the situation where background data are used instead of true absence (in case of presence-only data), AUC values indicate whether a species is widespread or restricted in range within the study area. Species with a low number of occurrence data are more specialist species, which leads to a better adjustment of the fit and as a consequence to a better disentanglement of presence/absence (Lobo et al. 2008). Thus, the low AUC value for the *B. spinosus* model is consistent with the ecology of this species, which tends to be a generalist species. *Bufo spinosus* is more of a generalist than the other two species in the study, it is able to exploit various environments, it is distributed widely, and it occurs commonly in our study area (Brotons et al. 2004; Hernandez et al. 2006). For each model, TSS values were lower than AUC, which is often the case because this statistic is more rigorous and is supposed to be a less biased evaluation statistic than the AUC (Allouche et al. 2006). TSS is more sensitive and will decrease as sensitivity and specificity of the model decreases, along with the increase of omission errors and commission errors. The differences between the AUC values for each model were less than the differences between the TSS,

which makes this statistic more discriminant. Although the use of AUC has been criticized (see Allouche et al. 2006 and Lobo et al. 2008), it is still extensively used for ENM evaluation. Besides statistical considerations, we must take into account coherence with the biology and ecology of the species.

Habitat and species distribution.—The use of ENM often helps to better understand the biology and ecology of the species. Such tools may be particularly useful for amphibians such as our studied species because they live in both aquatic and terrestrial habitats and may respond to landscape changes at several scales. We also found contradictory results compared to what is usually known about the ecology of our species. ENFA results showed a negative relationship between presence of *A. obstetricans* and *B. spinosus* and wetlands (this variable included inland marshes and peatlands larger than 25 ha), whereas MaxEnt results showed that water bodies contributed to the presence of *B. spinosus*. These results seem to contradict the biology of these two species (Lescure and De Massary 2012), especially because the species require water bodies for breeding. However, *A. obstetricans* is known to shelter near urban areas, far from wetlands and natural water bodies (Nöllert and Nöllert 2003). During migration *B. spinosus* can travel several kilometers around its reproduction site (Nöllert and Nöllert 2003) and can be observed in habitats near or far away from the aquatic site. Very often these three species breed in small water bodies, like permanent and temporary ponds in forests, quarries, or grasslands, but these wetland types were not included in the categories water bodies and wetland in the present study. In many regions, small wetland features play a crucial role in amphibian conservation, but they are rarely included in geographic databases because expensive technologies (e.g., Light Detection and Ranging [LiDAR]) are required to remotely detect this habitat (Tiner et al. 2015). We expect that adding geographic information about small wetland features in our models would have changed the contribution between the variables and would also have changed some distribution patterns. Otherwise, our results argue that the environment near aquatic habitats could be an important driver determining the ability of individuals to reach aquatic sites.

We also expected the presence of the species to be correlated with short distances to forests because forests can provide shelter during winter (Le Garff 1991; Lescure and De Massary 2012). A species like *R. temporaria* may be difficult to model accurately over large areas because of its varyiable ecology. In France, the species is ubiquitous in the north; whereas in the rest of the country, it prefers either forests or grasslands on plains, or grasslands, and meadows above treeline (Duguet and Melki 2003). At the scale of our study area, the two models for *R. temporaria* stressed the importance of natural grasslands variable.

Based on the negative effects of intense agriculture on amphibian populations, including related habitat fragmentation and intensive use of pesticides (Beja and Alcazar 2003; Beebee and Griffiths 2005; Duguet and Melki 2003; Smalling et al. 2015), we expected negative relationships between agricultural features and the presence of most of the species. For *A. obstetricans* and *B. spinosus*, the results of the models showed very poor contributions and absence of relationships with orchards, crops, and pastures variables, but showed a negative association with orchards variable for *R. temporaria*. Many of the variables included here as habitat fragmentation variables have negative impacts on the survival and persistence of amphibian populations.

Despite numerous studies showing the impact of roads on amphibian mortality (Fahrig et al. 1995; Hels and Buchwald 2001; Kobylarz 2001) and urbanization on population persistence (Hamer and McDonnell 2008), the presence of *A. obstetricans* seemed to be favored near areas with non-natural elements. This agrees with the ecology of species as a pioneer species that prefers habitats that are open, disturbed, and even close to urban and industrial areas, and can breed in ponds found in quarries (Brown and Crespo 2000). With MaxEnt, contribution of secondary roads variable was found to explain the distribution of *A. obstetricans* and *B. spinosus*, whereas primary roads variable had very low contribution. In addition, these two species can use ditches, ruts, and retention ponds that are located close to roads for their reproduction (Scher 2005). *Bufo spinosus* is frequently found near roads during migration (Nöllert and Nöllert 2003). These results support the idea that large roads, such as four lane roads and related infrastructure, can have much more detrimental effects than smaller roads. Species with greater dispersal abilities are expected to be more sensitive to the impact of roads (Carr and Fahrig 2001). However, a study in northern Spain showed that *A. obstetricans* and the urodele *Lissotriton helveticus* are affected differently by secondary roads, whereas both species have low dispersal capacities (Garcia-Gonzalez et al. 2012).

The ENFA analysis did not show relationships between climate variables and the presence of amphibians, whereas MaxEnt showed the importance of minimum temperature for all three species and the importance of maximum temperature and precipitation for *R. temporaria*. Regarding minimum temperature *A. obstetricans* seemed to prefer temperatures around 10° C. *Rana temporaria* seemed to prefer low temperatures and high precipitation. This is consistent with studies showing that the species can live in cold environments (Nöllert and Nöllert 2003; Grosselet et al. 2011). The importance of climate variables in the distribution of the

three species argues that the species could show limited tolerance to changing temperatures, especially to long-lasting extreme events of warm and dry days, which are predicted to increase in frequency during winter with climate change (Meehl et al. 2000). It would be interesting to model habitat suitability maps for these species under changing climatic conditions. In fact, applying scenarios corresponding to global warming forecasts would allow us to predict the distribution shifts of these species in France and identify priority areas for future conservation. To build more accurate predictions with the type of models we have used, however, will require more occurrence points in a larger area.

Conclusions.—Our results have allowed us to map potential habitat suitability for three anuran species at fine spatial scale with high resolution climate variables using two different modeling methods, ENFA and MaxEnt. Using the same landscape and climate variables with presence-only data, different estimates of habitat suitability and relationships with the environmental variables resulted from the two methods. The results provided by the MaxEnt modeling were more consistent with the ecology of the three species than those provided by the ENFA, which did not highlight many habitat relationships that were expected. This reinforces the good performance and accuracy of MaxEnt (Elith et al. 2006) that should be preferred over the ENFA. Such differences could be problematic for local scale conservation or management decisions because there is risk they could lead to arbitrary conclusions (Elith et al. 2006; Olivier and Wotherspoon 2006; Navarro-Cerrillo et al. 2011; Fonderflick et al. 2015). However, we recommend the use two or more modeling methods together. Even if one model appears to outperform the other, the advantage of running two or more models with the same datasets represents a cautious approach. Because all models have flaws, and are only estimations of reality, management decisions should be made based on as much information as possible. The issue of sampling bias also needs to be taken into account as much as possible during the field sampling and with statistical methods.

Acknowledgments.—We are very grateful to Anne Tinchant (Société d'Etude, de Protection et d'Aménagement de la Nature en Touraine), Gilbert Pagé (Société Herpétologique de Touraine), Julien Jémin (Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin) Romuald Dohogne (Indre Nature), Eric Sansault (Caudalis), and Boris Baillat (Association des Naturalistes de l'Ariège), who supervised field observations and data collections, and to all the observers and field assistants. The study was supported in part by the Région Centre (Interactions entre Routes et Mosaïques Agricoles / Génie Écologique pour la Restauration de Zones Humides project) and the Ministry of Ecology. RB's work was supported by the TULIP (Towards a Unified theory of biotic Interactions: the roLe of environmental) Laboratory of Excellence (ANR-10-LABX-41). Authors' contributions: FIN and AT designed the project; CP and FIN collected some field data; CP analyzed the main part of the data; CP, FIN, and AT co-wrote the manuscript; and RB worked on the climate datasets and reviewed the manuscript.

Literature Cited

Allouche, O., A. Tsoar, and R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of Applied Ecology 43:1223–1232.

Araújo, M.B., W. Thuiller, and R.G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. Journal of Biogeography 33:1712–1728.

Barnaud, G., F. Le Bloch, and A. Lombardi. 1996. Fiches techniques sur les zones humides. Entre terre et eau - agir pour les zones humides - plan d'actions pour les zones humides. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, Ministère de l'environnement, Paris France, Société Nationale de Protection de la Nature, Paris, France.

Beebee, T.J., and R.A. Griffiths. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? Biological Conservation 125:271–285.

Beja, P., and R. Alcazar. 2003. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. Biological Conservation 114:317–326.

Bertrand, R. 2012. Spatio-temporal response of the forest vegetation to climate warming - assessment of the vegetation reshuffling and characterisation of the effect of ecological and geographical factors modulating this process at the species and community scales. Ph.D. Dissertation, AgroParisTech, Nancy, France. 305 p.

Bertrand, R., J. Lenoir, C. Piedallu, G. Riofrio-Dillon, P. de Ruffray, C. Vidal, J.-C. Pierrat, and J.-C. Gegout. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479:517–520.

Blaustein, A.R., and J.M. Kiesecker. 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. Ecology Letters 5:597–608.

Boria, R.A., L.E. Olson, S.M. Goodman, and R.P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. Ecological Modelling 275:73–77.

Brotons, L., W. Thuiller, M.B. Araújo, and A.H. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. Ecography 27:437–448.

Brown, J.L. 2014. Sdmtoolbox: A python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. Methods in Ecology and Evolution 5:694–700.

Brown, L.E., and E.J. Crespo. 2000. Burrowing behavior of the midwife toads *Alytes cisternasii* and *Alytes obstetricans* (Anura, Discoglossidae). Alytes 17:101–113.

Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecological Modelling 197:516–519.

Carr, L.W., and L. Fahrig. 2001. Effect of road traffic on two amphibian species of differing vagility. Conservation Biology 15:1071–1078.

Dolgener, N., L. Freudenberger, M. Schluck, N. Schneeweiss, P.L. Ibisch, and R. Tiedemann. 2013. Environmental niche factor analysis (ENFA) relates environmental parameters to abundance and genetic diversity in an endangered amphibian, the Fire-bellied-toad (*Bombina bombina*). Conservation Genetics 15:11–21.

Duguet, R., and F. Melki. 2003. Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. Biotope Éditions, Mèze, France.

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29:129–151.

Elith, J., M. Kearney, and S. Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. Methods in Ecology and Evolution 1:330–342.

Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee, and C.J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. Diversity and Distributions 17:43–57.

Fahrig, L., J.H. Pedlar, S.E. Pope, P.D. Taylor, and J.F. Wegner. 1995. Effect of road traffic on amphibian density. Biological Conservation 73:177–182.

Fernández, M., and H. Hamilton. 2015. Ecological niche transferability using invasive species as a case study. PLos ONE 10:e0119891. 10.1371/journal.pone.0119891

Fonderflick, J., C. Azam, C. Brochier, E. Cosson, and D. Quékenborn. 2015. Testing the relevance of using spatial modeling to predict foraging habitat suitability around bat maternity: a case study in Mediterranean landscape. Biological Conservation 192:120–129.

Garcia-Gonzalez, C., D. Campo, I.G. Pola, and E. Garcia-Vazquez. 2012. Rural road networks as barriers to gene flow for amphibians: species-dependent mitigation by traffic calming. Landscape and Urban Planning 104:171–180.

González-Irusta, J.M., M. González-Porto, R. Sarralde, B. Arrese, B. Almón, and P. Martín-Sosa. 2015. Comparing species distribution models: a case study of four deep sea urchin species. Hydrobiologia 745:43–57.

Grosselet, O., L. Gouret, and F. Dusoulier. 2011. Les Amphibiens et les Reptiles de la Loire-Atlantique à l'Aube du XXIe Siècle: Identification, Distribution, Conservation. Editions de mare en mare, Saint-Sébastien-sur-Loire, France.

Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8:993–1009.

Hamer, A.J., and M.J. McDonnell. 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: a review. Biological Conservation 141:2432–2449.

Hanley, J.A., and B.J. McNeil. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. Radiology 143:29–36.

Haylock, M.R., N. Hofstra, A.M.G. Klein Tank, E.J. Klok, P.D. Jones, and M. New. 2008. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 113:D20.

Hels, T., and E. Buchwald. 2001. The effect of road kills on amphibian populations. Biological Conservation 99:331–340.

Hernandez, P.A., C.H. Graham, L.L. Master, and D.L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. Ecography 29:773–785.

Hirzel, A.H., and G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. Journal of Applied Ecology 45:1372–1381.

Hirzel, A.H., J. Hausser, D. Chessel, and N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? Ecology 83:2027–2036.

Hof, C., M.B. Araujo, W. Jetz, and C. Rahbek. 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. Nature 480:516–519.

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415–427.

Kobylarz, B. 2001. The effect of road type and traffic intensity on amphibian road mortality. Journal of Service Learning in Conservation Biology1:10–15.

Le Garff, B. 1991. Les Amphibiens et les Reptiles dans leur Milieu. Bordas, Paris, France.

Lescure, J., and J.-C.c. De Massary (Coordinators). 2012. Atlas des Amphibiens et Reptiles de France. Biotope Editions, Mèze, France.

Lobo, J.M., A. Jiménez-Valverde, and J. Hortal. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography 33:103–114.

Lobo, J.M., A. Jiménez-Valverde, and R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Global Ecology and Biogeography 17:145–151.

Lobos, G., P. Cattan, C. Estades, and F.M. Jaksic. 2013. Invasive African Clawed Frog *Xenopus laevis* in southern South America: key factors and predictions. Studies on Neotropical Fauna and Environment 48:1–12.

Meehl, G.A., F. Zwiers, J. Evans, T. Knutson, L. Mearns, and P. Whetton. 2000. Trends in extreme weather and climate events: issues related to modeling extremes in projections of future climate change. Bulletin of the American Meteorological Society 81:427–436.

Navarro-Cerrillo, R.M., J.E. Hernández-Bermejo, and R. Hernández-Clemente. 2011. Evaluating models to assess the distribution of *Buxus balearica* in southern Spain. Applied Vegetation Science 14:256–267.

Nöllert, A., and C. Nöllert. 2003. Guide des Amphibiens d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris, France.

Olivier, F., and S.J. Wotherspoon. 2006. Modelling habitat selection using presence-only data: case study of a colonial hollow nesting bird, the Snow Petrel. Ecological Modelling 195:187–204.

Otto, C.R.V., J.W. Snodgrass, D.C. Forester, J.C. Mitchell, and R.W. Miller. 2007. Climatic variation and the distribution of an amphibian polyploid complex. Journal of Animal Ecology 76:1053–1061.

Phillips, S.J., R.P. Anderson, and R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190:231–259.

Phillips, S.J., M. Dudık, and R.E. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Pp. 655–662 *In* Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning. Brodley, C.E. (Ed.). ACM Press, New York, New York, USA.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org.

Rebelo, H., and G. Jones. 2010. Ground validation of presence-only modelling with rare species: a case study on Barbastelles *Barbastella barbastellus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Journal of Applied Ecology 47:410–420.

Robin, X., N. Turck, A. Hainard, N. Tiberti, F. Lisacek, J.-C. Sanchez, and M. Müller. 2011. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. BMC Bioinformatics 12:1–8.

Scher, O. 2005. Les bassins d'eau pluviale autoroutiers en région méditerranéenne: fonctionnement et biodiversité évaluation de l'impact de la pollution routière sur les communautés animales aquatiques. Ph.D. Dissertation, Université de Provence - Aix-Marseille I, Marseille, France. 168p.

Sillero, N. 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. Ecological Modelling 222:1343–1346.

Smalling, K.L., R. Reeves, E. Muths, M. Vandever, and W.A. Battaglin. 2015. Pesticide concentrations in frog tissue and wetland habitats in a landscape dominated by agriculture. Science of the Total Environment 502:80–90.

Syfert, M.M., L. Joppa, M.J. Smith, D.A. Coomes, S.P. Bachman, and N.A. Brummitt. 2014. Using species distribution models to inform IUCN Red List assessments. Biological Conservation 177:174–184.

Tabor, K., and J.W. Williams. 2010. Globally downscaled climate projections for assessing the conservation impacts of climate change. Ecological Applications 20:554–565.

Thorn, J.S., V. Nijman, D. Smith, and K.A.I. Nekaris. 2009. Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: *Nycticebus*). Diversity and Distributions 15:289–298.

Tiner, R.W., M.W. Lang, and V.V. Klemas. 2015. Remote sensing of wetlands: applications and advances. Taylor and Francis Group, LLC, Boca Raton, Florida, USA.

Torres, I., M. Matos, M. Alves, C. Fonseca, and E. Ferreira. 2016. Amphibians in a human-altered wetland landscape: water matters, even when there is plenty. The Herpetological Journal 26:277–286.

Warren, D.L., R.E. Glor, and M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. Ecography 33:607–611.

Wood, P.J., M.T. Greenwood, and M. Agnew. 2003. Pond biodiversity and habitat loss in the UK. Area 35:206–216.

Zaniewski, A.E., A. Lehmann, and J.M. Overton. 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. Ecological Modelling 157:261–280.

Regional Environmental Change
https://doi.org/10.1007/s10113-018-1381-z

ORIGINAL ARTICLE

Predicting suitable habitats of four range margin amphibians under climate and land-use changes in southwestern France

Clémentine Préau[1,2,3] · **Francis Isselin-Nondedeu**[4,5] · **Yann Sellier**[1] · **Romain Bertrand**[6] · **Frédéric Grandjean**[2]

Received: 3 January 2018 / Accepted: 29 June 2018
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

Abstract
Whereas the effects of climate change on the potential range shifts of amphibians have been modeled at various scales, exploring the future impacts of land-use changes has rarely been considered. We modeled the potential distribution of *Bombina variegata*, *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis*, and *Triturus cristatus* using ecological niche modeling, in the French administrative region Nouvelle-Aquitaine. The species are all at range margin in the study area which makes them interesting model species to study range shifts because of their potential local adaptations to their marginal habitat. We used Dyna-CLUE modeling framework to produce land-use change scenarios and combined them with RCP 2.6 and RCP 8.5 climate change scenarios to predict their impact on local amphibian distributions. *B. variegata*, *H. arborea*, and *T. cristatus* were predicted to shift eastward and northward. *H. meridionalis* was predicted to increase its probability of presence in the study area. The effect of climate determined the general pattern of distribution and was modulated depending on the scenarios of land-use change.

Keywords Ecological niche modeling · Global change · Landscape change · Range margin amphibians

Introduction

Habitat loss and fragmentation combined with recent climate change have already imperiled many amphibian species worldwide (Cushman 2006; Hof et al. 2011). Future climate changes related to warming and increase in the intensity and duration of drought periods may have strong impacts on amphibians that will find less suitable conditions (Araújo et al. 2006; Hof et al. 2011). Therefore, many studies have focused on their potential range shifts in response to climate change

Editor: Ülo Mander

Electronic supplementary material The online version of this article (https://doi.org/10.1007/s10113-018-1381-z) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Clémentine Préau
clementine.preau@univ-poitiers.fr

Francis Isselin-Nondedeu
francis.isselin@univ-tours.fr

Yann Sellier
gerepi@free.fr

Romain Bertrand
rbertrand.ecoex.cnrs@gmail.com

Frédéric Grandjean
frederic.grandjean@univ-poitiers.fr

[1] Réserve Naturelle Nationale du Pinail, GEREPI, Moulin de Chitré, 86210 Vouneuil-sur-Vienne, France

[2] Laboratoire Ecologie et Biologie des Interactions – UMR CNRS 7267 Equipe Ecologie Evolution Symbiose, Bâtiment B8-B35, 6, rue Michel Brunet, TSA 51106, 86073 Poitiers Cedex, France

[3] Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, CNRS; UMR CNRS 7324 CITERES, 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

[4] Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université François Rabelais de Tours, CNRS; UMR CNRS 7324 CITERES, 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

[5] Université Avignon, Aix Marseille, UMR 7223-CNRS, IRD, IMBE, Avignon, France

[6] CNRS, Centre for Biodiversity Theory and Modelling, Theoretical and Experimental Ecology Station, UMR5321 CNRS-Université Paul Sabatier Toulouse III, 2 route du CNRS, 09200 Moulis, France

Published online: 10 July 2018

scenarios, predicting either a range reduction due to the loss of suitable areas (de Pous et al. 2016; Ochoa-Ochoa et al. 2012; Toranza and Maneyro 2013) or a potential expansion of their range (Iosif et al. 2014; Sillero 2010).

Most of these predictions were based on ecological niche and species distribution modeling approaches (ENM and SDM) that used occurrence data and climate scenarios. In general, these models allow identification of key environmental factors for species distribution across their range, to predict their current, past, or future distributions according to the geographic distribution of suitable habitats (Booth et al. 2014; Sillero 2011). Among ecological niche modelings (ENMs), presence-only approaches are developed to study the realized niche of species for which true absences are not available (Sillero 2011). Few studies have considered landscape structure and land-use data in combination with climate change scenarios to forecast species distribution (Titeux et al. 2016). In addition, when landscape data were incorporated into the models, future distributions were often predicted on current landscape structure (Dolgener et al. 2013; Sirami et al. 2017). However, landscape structure and composition have greatly changed in the last 50 years and will change in the future, affecting both availability and suitability of natural habitats (Fahrig 2003; Stürck et al. 2015). Land-use changes are also responsible for amphibian decline through habitat loss, degradation, and landscape fragmentation (Arntzen et al. 2017; Trochet et al. 2016), and therefore, for reducing amphibian distribution at local scale. However, the integration of land-use data at a regional scale in ENM may add valuable information to assess future range shifts of amphibians and improve conservation planning (Gonçalves et al. 2016).

Changes in landscape structure and composition depend on several interacting factors that encompass socio-economic, politics, and environmental variables. Software such as the Dyna-CLUE modeling framework or Dinamica EGO allow one to model scenarios of land-use change at local scale, by computing algorithms of stochastic allocation procedure, based on demand-driven scenarios and on the correlation of land-use type with factors driving change (Anputhas et al. 2016; Gago-Silva et al. 2017).

The aim of this study was to predict the combined effects of potential regional land-use and climate changes on distribution of suitable habitats for four amphibian species: *Bombina variegata*, *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis*, and *Triturus cristatus*. These species are at the limit of their distribution range in the southwest French region of Nouvelle-Aquitaine. When we consider species at their range margin, they might display marginal adaptations that differ from the general adaptations interacting with environmental factors identified by a global model (Braunisch et al. 2008; Trivedi et al. 2008). Continental, broad-scale modeling might not be optimal to downscale for local-scale conservation planning because accuracy tends to decrease when grid size increases (Guisan et al. 2007; Seo et al. 2009) and when the extent of modeling increases (Barbosa et al. 2010; Wiens and Bachelet 2010). Local-scale ENM seems more realistic at range margins since they allow consideration of suboptimal habitats that would be discarded with large-scale modeling (Anderson and Raza 2010). This also improves accuracy by avoiding overestimation of the ecological niche, which would prevent the detection of isolated microhabitats and fragmented distributions (Fjeldsa and Tushabe 2005; Hernandez et al. 2006; Stockwell and Peterson 2002). According to Vale et al. (2014), at regional scale, local models should be preferred over continental models, because they give more detailed predictions of suitable areas that could optimize reserve design approaches for local-scale conservation planning. We modeled the potential future suitable habitats of these species, coupling land cover and climate change scenarios in ENMs in the 2050 horizon. We hypothesize that the distribution of these range margin species might decrease under the increasing temperatures of climate scenarios and that land-use could intensify or reduce this pattern.

Methods

Study area

The study area is the "Nouvelle-Aquitaine" administrative region of France. It covers a great part of the southwest of France for a total area of about 86,000 km^2 with an altitude ranging from 0 to 2479 m (asl). This area combines different landscapes of hills, agricultural lands, moors, forests, valleys, plains, urban and semi-urban zones, a large seafront of about 720 km, and a part of the Pyrenean massif. An oceanic climate covers most of the territory, but in the northeast, the climate has semi-continental influences. The southwest has a more humid oceanic microclimate and the Pyrenean massif benefits from a mountain climate that varies according to altitude.

Studied species and species data

We studied the distribution of four amphibian species being at the limit of their range in the study area (Online Resource 1); the yellow-bellied toad *Bombina variegata* is at its western limit, the European tree frog *Hyla arborea* is at its southern limit, the Mediterranean tree frog *Hyla meridionalis* is at its northern limit, and the great crested newt *Triturus cristatus* is at both its western and its southern limit. Seven naturalist associations (listed in the "Acknowledgment" section) provided occurrence data of amphibians from 2000 to 2016 (Berroneau 2014). Each presence point represented an observation of a species in the field and was detailed at the GPS coordinates of the observations. We used 755 georeferenced occurrence points for *B. variegata*, 2665

points for *H. arborea*, 3642 points for *H. meridionalis*, and 383 points for *T. cristatus*.

Current and future land cover and climate data

We selected a set of nine predictor variables to describe land cover and climate across the study area: distance to crop areas, distance to urban areas, distance to forests, distance to open or semi-open areas, distance to streams, mean monthly precipitation, mean monthly minimum temperature, mean monthly maximum temperature, mean monthly average temperature (see Online Resource 2). We divided the study area into 85,776 pixels of 1 km^2 and assigned a value of distance from the center of the pixel to each land cover type and a value of each climate variable in each pixel. We computed land-use and climate change scenarios for eight of the nine variables in horizon 2050. We did not predict change for the "distance to streams." The resolution of 1 km^2 did not allow modeling the changes of wetlands and ponds in the study area. Knowing that they are highly regressing, we could not consider them as fixed features so we considered them only indirectly, through the presence of streams and precipitation, and through the changes of urban and crop configuration which also greatly impact on wetland loss and degradation.

We reclassified classes from the European CORINE Land Cover (CLC) Database into five general land-use types. We used the maximum combined area to rasterize the land cover classes in cells of 1 km^2. We used the Dyna-CLUE to compute future land cover data for urban areas, crop areas, forests, and open or semi-open areas and the category "others" regrouping the other land codes of CLC. Dyna-CLUE combines the top-down allocation of land-use change to grid cells with a bottom-up determination of conversions for specific land-use transitions (Verburg and Overmars 2009). Dyna-CLUE is an adapted version of CLUE-S model, which is based on the spatial allocation of demands for different land-use types to individual grid cells (Verburg and Overmars 2009; Verburg et al. 2002). We calibrated the model with 2000, 2006, and 2012 land maps with a resolution of 250 m from CLC and seven driving factors of land-use change (Online Resource 3), including four dynamic climatic factors. We attributed a value of conversion elasticity to each land-use type (i.e., relative elasticity to change, ranging from 0, easy conversion, to 1, irreversible change, see Online Resource 4). Logistic regressions were computed with R 3.3.2 (R Core Team 2014) to reveal and quantify the relations between land-use types and the driving factors. The model was run for the years 2000 to 2050 with five scenarios of demand (i.e., land-use requirements). The first scenario followed the trend of land-use changes observed from 2000 to 2012, to account for the continuity of the actual landscape planning policies. The four others were developed from the outlines of scenarios A1, A2, B1, and B2 of the IPCC Special Report on Emission Scenarios (Nakicenovic et al. 2000) (Table 1). In the models, 895,825 ha of protected and managed areas (biotope protection decrees, national parks, biological reserves, national and regional natural reserves, sites of the littoral and natural areas conservatories, Ramsar sites, and Natura 2000 sites) were left unchanged no matter what the scenarios (Online Resource 5).

Current (i.e., the 2000–2016 period for which amphibian observations were made) and future (i.e., the 2051–2060 period) climate conditions were extracted from 1-km^2 grids covering France. These climate grids were computed by downscaling two climate datasets having complementary spatio-temporal characteristics (using the delta method; e.g., Tabor and Williams (2010)). First, we computed the climate anomalies between coarse European climate grids for the 2000–2016 period (Haylock et al. 2008) or for the 2051–2060 period (Oldenborgh et al. 2013) and the 1961–1990 period (i.e., the climate reference period) as absolute and relative differences for temperature and precipitation, respectively. Second, we resampled these current and future anomaly grids through bilinear interpolation to achieve 1-km^2 grids covering the French territory. Third, we added the 1-km^2 climate anomaly grids to a second set of 1-km^2 French climate grids of temperature and precipitation averaged over the 1961–1990 period in order to achieve an accurate estimation of the climate conditions for the 2000–2016 period. The second set of 1-km^2 French climate grids used for this step are part of a high spatio-temporal resolution climate dataset computed through a modeling approach predicting temperatures (R^2 = 0.93 and root-mean-square deviation [RMSD] = 0.56 for 13,620 independent temperature observations) and precipitation (R^2 = 0.83 and RMSD = 132 for 17,865 independent precipitation observations) from the statistical link existing between meteorological observations (from the national agency for meteorology and climate MeteoFrance) and a set of geographical and physiographical variables (e.g., Bertrand et al. (2016)). We used two Representative Concentration Pathway (RCP) scenarios to depict future climate conditions: the RCP 2.6 (the most optimistic scenario) and RCP 8.5 (the most pessimistic scenario) which are based on possible radiative forcing values up to 2100, of + 2.6 and + 8.5 W/m^2, respectively, and correspond to increases in global mean surface air temperature of + 1.0 and + 2.0 °C for the period 2051–2060, respectively (IPCC 2013).

Species distribution modeling

We modeled potential current and future distribution of the four amphibian species with Biomod 2 under R software version 3.3.2. First, we reduced the collinearity in predictor variables with variance inflation factors (VIF; Online Resource 6). This allowed the exclusion of "mean temperatures" in every model (VIF > 10). We ran all models with distance to urban areas, distance to crops,

Table 1 Scenarios of land-use/land cover change computed with Dyna-CLUE modeling framework

Scenario	Description	Urban areas (ha/y)	Crop areas (ha/y)	Forest areas (ha/y)	Open or semi-open areas (ha/y)
No change	No change	No change	No change	No change	No change
Trend of 2000–2012	The evolution of land-use follows that observed between 2000 and 2012 in France.	+ 2547	− 2726	− 18,487	+ 18,667
A1	Rapid economic growth, rapid population growth. New and more efficient technology. Low political consideration for agriculture and environment.	+ 4000	− 6000	+ 9000	− 7000
A2	High population growth, high crop demand. Low political concerns for the environment.	+ 6000	+ 15,000	− 6000	− 15,000
B1	Same population growth as in A1 scenario. Rapid change in economic structure toward a services and information economy, introduction of clean and resource-efficient technologies. Political concerns toward the environment.	+ 5000	− 5000	+ 1000	− 1000
B2	Development of local solutions to economic, social, and environmental sustainability. Intermediate economic development and moderate growth of population.	+ 4000	− 6000	+ 2000	Stable

distance to forests, distance to open or semi-open areas, distance to streams, mean minimum temperatures, mean maximum temperatures, and mean precipitation. We ran the models with the nine algorithms available in the package Biomod 2 (Thuiller et al. 2012); three regression methods: a generalized linear model (GLM), generalized additive model (GAM), and multivariate adaptative regression splines (MARS); three classification methods: artificial neural networks (ANN), flexible discriminant analysis (FDA), and classification tree analysis (CTA); and three machine-learning methods: maximum entropy analysis (MAXENT), generalized boosting models (GBM), and random-forest (RF). We ran the models with randomly selected pseudo-absence (PA), the same number of PA as presence points, 10 runs per model, and equal weight for presence and PA (Barbet-Massin et al. 2012). We split the observation dataset into 70% of data for training and 30% for the evaluation of models. We used ensemble modeling, with 10 runs and with all models with True Skill Statistics (TSS; Allouche et al. (2006)) superior to 0.7 to obtain a consensus model per species. We forecast the probability of presence of each species from the ensemble models for current conditions and for every land-use and climate scenario combinations. We evaluated the resulting ensemble forecasts with AUC-ROC (Hanley and McNeil 1982) and TSS. AUC-ROC ranks predictions as "poor" below 0.7, "fair" between 0.7 and 0.8, "good" between 0.8 and 0.9, and "excellent" between 0.9 and 1. TSS considers predictions as "poor" between 0 and 0.4, "fair" between 0.4 and 0.5, "good" between 0.5 and 0.7, "very good" between 0.7 and 0.85, "excellent" between 0.85 and 0.9, and "almost perfect to perfect" between 0.9 and 1. For mapping suitable habitats of the species, we chose to categorize graphically the predictions of presence probability from 0 to 0.25, 0.25 to 0.50, 0.50 to 0.75, and 0.75 to 1. Suitable habitats are represented by the probability of species presence in each pixel of the study area. We compared the results of ensemble forecasting for land-use change scenarios with constant actual climate, combined land-use change with RCP 2.6 and RCP 8.5 climate change scenarios and no land-use change with RCP 2.6 and RCP 8.5 climate change scenarios to highlight the effects of climate change and land-use changes separately and their mixed effects.

Results

Modeling of land-use changes

Land-use modeling with Dyna-CLUE modeling software resulted in six different potential future land cover maps representing our scenarios (Fig. 1, Table 2). Urban areas increased in all scenarios and had the highest percentage of cover of the study area in A2 and B1 scenarios. They tended to develop mostly around pre-existing cities in all scenarios. Crop areas tended to decrease in all scenarios or to be converted mostly into urban areas or open areas, except in scenario A2, where they have been converted to forests and open areas. Forest areas decreased by more than half in the scenario trend of 2000–2012, where they generally turned into open areas. They also decreased in scenario A2 and were mainly converted into crops. Forest areas increased in scenarios A1, B1, and B2, they mostly spread to the south of the study area. Open areas increased in scenario trend of 2000–2012 where they replaced forests and crops. They decreased in scenarios

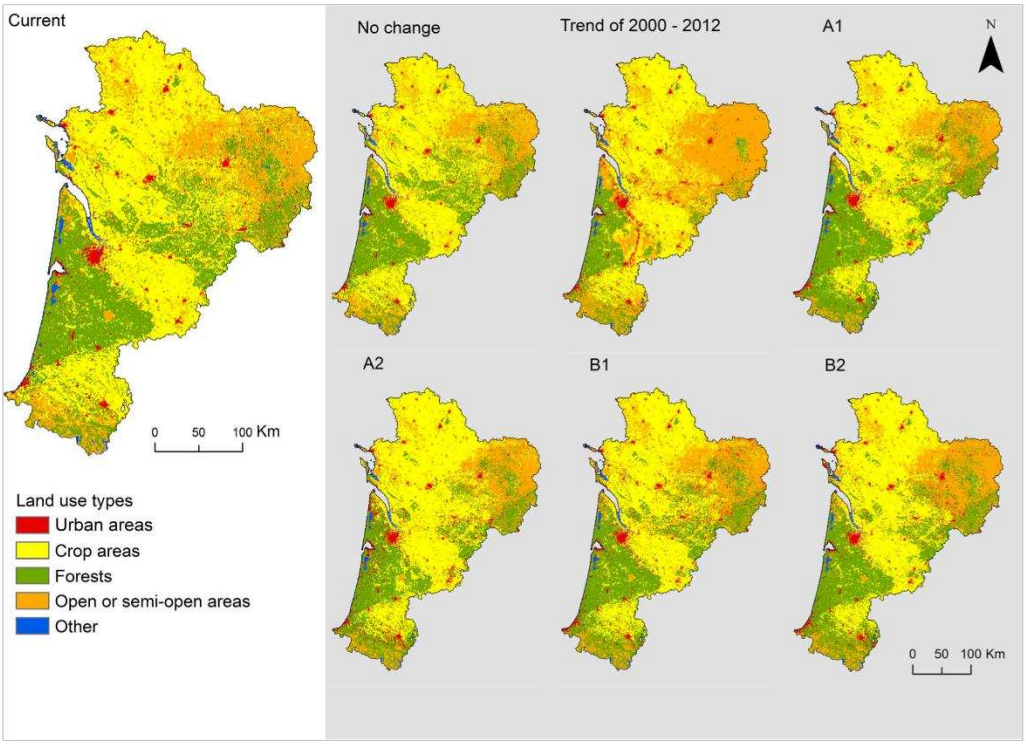


Fig. 1 Results of land-use modeling with six scenarios for 2050 (see description of each scenario in the Table 1)

A1, A2, and slightly in B1 to be converted into forests and urban areas or mostly into crops in scenario A2. The amount of open areas remained quite stable in scenario B2.

Ecological niche models

Among all approaches, random-forest showed the best AUC-ROC and TSS for each species (Online Resource 7). The ensemble models were "excellent" for the four species according to AUC and "very good" according to TSS (Table 3).

Climate variables showed more importance in the models than land-use variables (Fig. 2). The distance to open areas showed great importance for *B. variegata* and *H. arborea*, which were also more impacted by the distance to streams and agricultural areas than were *H. meridionalis* and *T. cristatus*. Climate variables showed comparable importance in the models except for *T. cristatus*, for which precipitation showed more importance, and *H. meridionalis*, for which minimum temperatures showed more importance.

Maps of model projections allowed comparison of scenarios with land-use change alone, combined land-use change with RCP 2.6 and RCP 8.5 climate change and climate change alone (Online Resources 8 and 9) and their integration within existing protected and managed areas (Online Resource 10). The impact of land-use change on the potential distribution varied according to the species (Figs. 3 and 4). All scenarios of land-use change with constant climate (analogue as current conditions) predicted a contraction of the suitable habitats of

Table 2 Land-use changes across scenarios for 2050 and percentage of change within the study area

Scenario	Urban areas (km^2)	Crop areas (km^2)	Forest areas (km^2)	Open or semi-open areas (km^2)
Actual/no change	2544 (2.97%)	41,268 (48.12%)	22,890 (26.69%)	17,915 (20.89%)
Trend of 2000–2012	4159 (4.85%)	39,639 (46.22%)	10,713 (12.49%)	30,106 (35.1%)
A1	4019 (4.69%)	39,037 (45.1%)	26,347 (30.72%)	15,214 (17.74%)
A2	4872 (5.68%)	46,546 (54.27%)	20,761 (24.2%)	12,438 (14.5%)
B1	4379 (5.1%)	39,446 (45.99%)	23,253 (27.11%)	17,539 (20.45%)
B2	4014 (4.68%)	39,095 (45.58%)	23,635 (27.56%)	17,873 (20.84%)

Table 3 AUC-ROC and TSS means ± SE of ensemble forecasting of the six scenarios and for the four species computed from the independent evaluation dataset

	Bombina variegata	*Hyla arborea*	*Hyla meridionalis*	*Triturus cristatus*
AUC-ROC	0.939 ± 0.007	0.943 ± 0.006	0.962 ± 0.001	0.959 ± 0.005
TSS	0.745 ± 0.016	0.733 ± 0.023	0.784 ± 0.006	0.815 ± 0.013

B. variegata toward the center of the studied region that is currently potentially favorable. The scenario trend of 2000–2012 reduced by most the amount of probabilities of presence between 0.5 and 1, from 14,631 to 2458 km^2 scattered in small areas (Fig. 4). All land-use change scenarios reduced the predicted suitable habitats of *H. arborea* and *T. cristatus*, with low variation between scenarios (1139 km^2 of difference for probabilities between 0.75 and 1 between the scenarios B1 and trend of 2000–2012 for *H. arborea* and 533 km^2 of difference between the scenarios B1 and trend of 2000–2012). The suitable habitats of *H. meridionalis* increased in the study area with all scenarios of land-use change. The scenario A2 was the most favorable to the presence of *H. meridionalis* in the study area.

With land use unchanged, the scenario RCP 8.5 highly reduced the suitable habitats of *B. variegata*, *H. arborea*, and *T. cristatus* and increased the suitable habitats of *H. meridionalis*, compared to scenario RCP 2.6. For all species, the scenario RCP 8.5 had more effect, as much on the amount of high probabilities of presence (Fig. 3) as on their localization (Fig. 4, Online Resources 8). The pattern of suitable habitats of all species showed substantial shift with RCP 8.5. The study of climate variable changes alone showed a decrease in the suitable habitats of *B. variegata*, *H. arborea*, and *T. cristatus* more than with land-use change alone. In addition, the range of *H. meridionalis* was more extended with changes in climate variables only than with land-use change. This pattern was intensified by the scenario of climate change RCP 8.5.

Our results showed a combined effect of land-use and climate change (Figs. 3 and 4). The effect of climate determined the general pattern of suitable habitats and was modulated depending on the scenarios of land-use change (Fig. 4, Online Resources 8). All our projections with RCP 2.6 predicted a contraction of the range of *B. variegata* to its eastern part. This pattern was more intense in the predictions with RCP 8.5 where the potential range retreated to the most eastern part of the study area. We predicted a reduction of the most suitable areas for *H. arborea* with RCP 2.6, with the loss of the most southern ones. In the predictions with RCP 8.5, the potential range was limited to the most eastern part of the study area, as for *B. variegata*. For *T. cristatus*, the model outputs showed very little change under RCP 2.6. Conversely, the projections with RCP 8.5 predicted the almost complete disappearance of suitable areas. For *H. meridionalis*, the predictions with RCP 2.6 showed a conservation of the highest

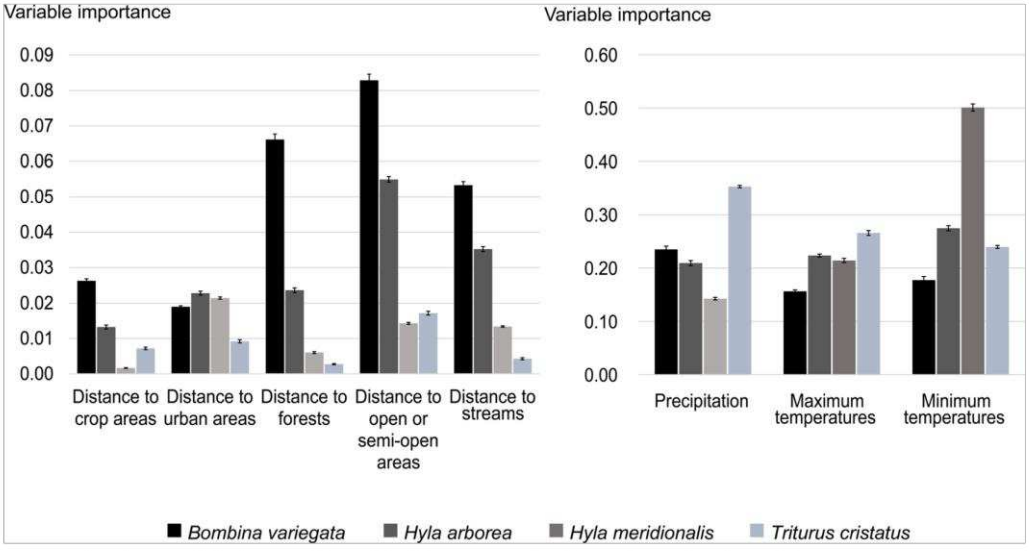


Fig. 2 Importance of predictor variables in ensemble models of *B. variegata*, *H. arborea*, *H. meridionalis*, and *T. cristatus*. Bars represent mean between runs ± SE ($n = 10$)

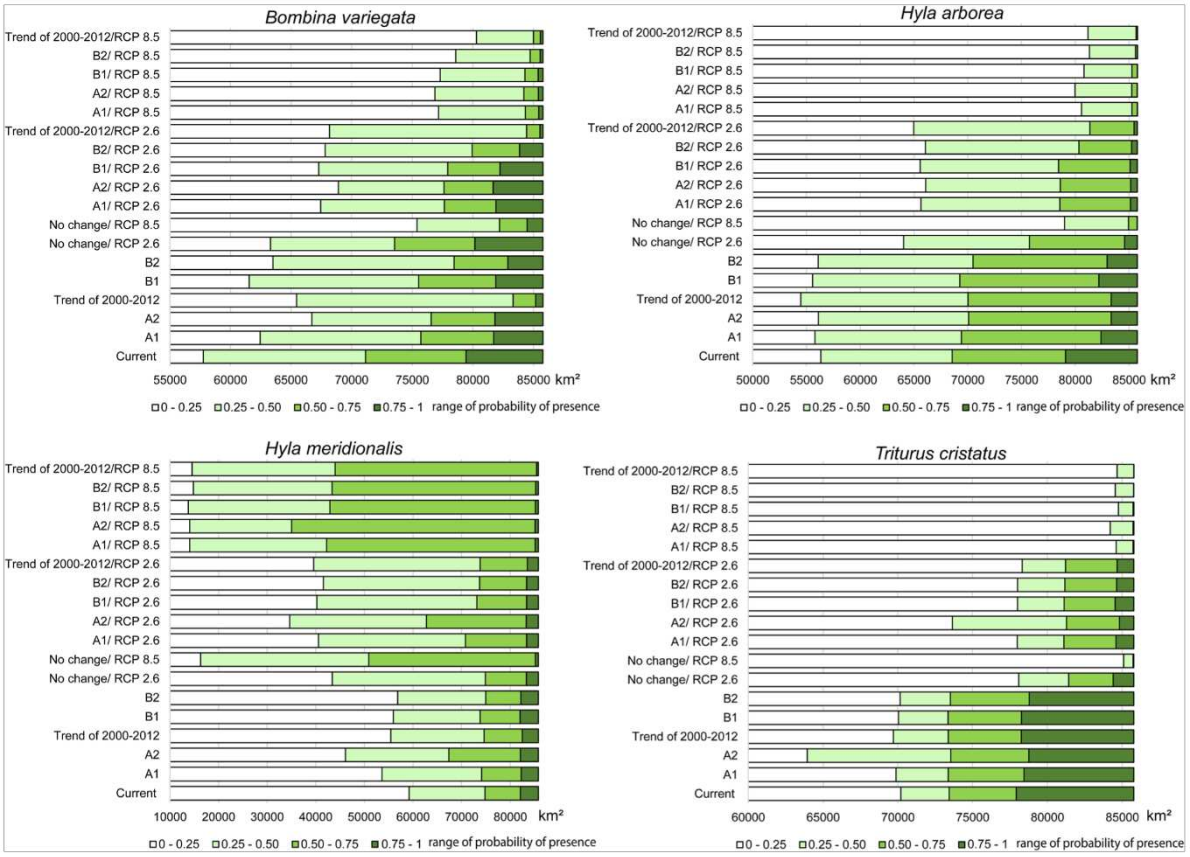


Fig. 3 Predicted changes of area of suitable habitats according to the range of probability of presence

suitable areas in the eastern part of its current range. This was combined with an increase of suitable areas across the study area. With RCP 8.5, the highest probabilities of presence tended to shift southward and the ones between 0.5 and 0.75 were mostly in the south part of the study area.

Discussion

Land-use and climate effect on amphibian-suitable habitats

Like other studies (Marshall et al. 2017; Sohl 2014), our results showed greater importance of climate variables than land-use variables in the models. The increase of maximum and minimum temperatures and the decrease of precipitation seem to be key features in the future suitability of the study area for these four species. However, the addition of land-use data resulted in differences between projections with climate change only and projections of land-use change only or climate change combined with land-use change. The different scenarios of land-use modified the predicted suitable habitats of the species. They globally predicted contractions of the ranges of *B. variegata*, *H. arborea*, and *T. cristatus* and expansion of the range of *H. meridionalis*, through the study area. We also found these effects with the combinations of climate and land-use change, climate change scenarios took over and determined the global pattern of distribution but the differences due to land-use change highlight the importance of landscape composition. The integration of land-use scenarios allowed to account for amplified habitat loss in our models which was also found by Ye et al. (2018). The importance of land-use differed with the species; *B. variegata* showed more variation between land-use-only models than the other species and *T. cristatus* seemed to be the less affected by land-use changes at this scale. Species-specific effects of land-use change were also found in bumblebees by Marshall et al. (2017). Even with the quite coarse resolution of land-use data in this study, we showed that land-use can impact the projections of potential suitable habitats. Indeed, the distribution of the probabilities of species presence varied according to the land-use configuration displayed by the five scenarios, which still stresses the importance of land-use at regional scale. Adding land-use change data improved ecological niche

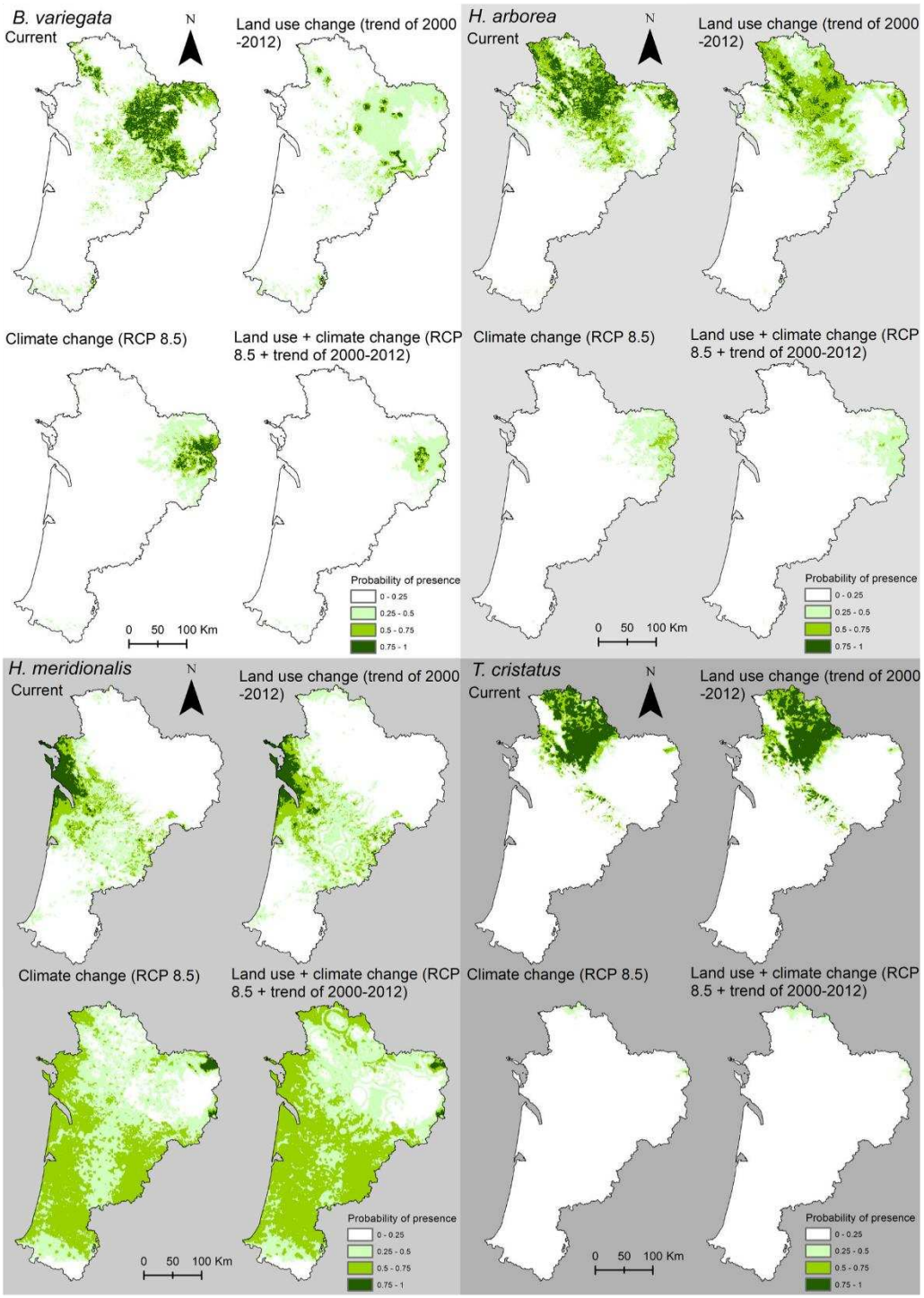


Fig. 4 Examples of output maps of suitable habitats according to the probability of presence of the species, for current conditions, projection of land-use change with scenario trend of 2000–2012, projection of climate change with scenario RCP 8.5, and projection of land-use change and climate change with scenario trend of 2000–2012/RCP 8.5

modeling in various taxa (Aguirre-Gutiérrez et al. 2017; Marshall et al. 2017; Ye et al. 2018). Indeed, studies have shown the negative effect of urban expansion, crops, loss of open areas, and the importance of forests (Arntzen et al. 2017; Cayuela et al. 2015; Mushet et al. 2014) on amphibian distribution. Otherwise, Aguirre-Gutiérrez et al. (2017) showed in bees, butterflies, and hoverflies that the importance of the environmental variables in ENM can change over time, giving more importance to land-use or climate variables depending on occurring conditions. This would be interesting to study in amphibians.

Patterns of future suitable habitats of the four amphibian species

In this study, we projected the potential future suitable habitat distribution of four range margin species at regional scale, using a set of climate and land-use data at a resolution of 1 × 1 km. Studies on global change in a variety of animals and plants tend to show a global pattern of range shifts with species distributions moving toward the expected directions of latitudinal and altitudinal changes (Bonino et al. 2015; Root et al. 2003; Thomas 2010). Range retraction can also be experienced by some species (Lenoir and Svenning 2015). Our results seemed to confirm these observations. Indeed, all combinations of climate and land-use scenarios predicted the decrease of the highest probabilities of presence (between 0.75 and 1) that is to say, the decrease of the highest suitable habitats for the four species in 2050. *B. variegata* is currently at the eastern limit of its range in the study area. Our projections predicted a contraction of the range to its eastern part. For *H. arborea* which is at its southern limit, we predicted a reduction of the most suitable areas for 2050, with the loss of the most southern ones. Even though the model outputs for *T. cristatus* showed very little changes under RCP 2.6, the projections with RCP 8.5 predicted the almost complete disappearance of suitable areas. *H. meridionalis* is a more southern species, being at its northern limit in the study area. The predictions for 2050 globally showed an increase in the probabilities of presence across the study area. Our results showed that the habitat suitability of the species seemed constrained by the climatic niche at first, then depended on the landscape combinations. *B. variegata* and *H. arborea* followed the same pattern of climatic niche shift in the study area and sustenance in areas close to the remains of forest and open areas. This seems coherent with the biology of these species which currently inhabit a mosaic of habitats composed of forest, wet meadows, and grasslands and benefit from streamside vegetation (Thirion and Evrard 2012). *T. cristatus* inhabits open areas and related ponds; it is less associated with distance to streams than the other species (Thirion and Evrard 2012). The projections of its distribution follow the loss of open areas predicted by our land-use scenarios in its current range within the study area, and the climatic preferences of this more northern species. *H. meridionalis* is more ubiquitous than *H. arborea* and more adapted to the Mediterranean climate, which is consistent with an expansion of its range in the study area (Berroneau 2014; Thirion and Evrard 2012). For *B. variegata*, *H. arborea*, and *T. cristatus*, the percentage of high probabilities of presence in protected and managed areas compared to the whole study area slightly increased with the scenarios of land-use change. This showed that protected and managed areas were more suitable for these species than areas affected by land-use changes. Although the proportion of high probabilities of presence covered by protected and managed areas increased for *B. variegata* and *H. arborea* under scenarios with RCP 8.5, the results showed that, like for *T. cristatus*, protected and managed areas may no longer be suitable species under RCP 2.6 and 8.5 scenarios. Similarly, Araújo et al. (2011) found that among the 1883 European plant and vertebrate species they studied, 58 ± 2.6% were predicted to lose suitable climate in protected areas by 2080 and 63 ± 2.1% in Natura 2000 areas.

Modeling uncertainties

The results of AUC-ROC and TSS of our models give credit to our representations of current distributions. However, there remain a lot of uncertainties in the future projection of climate change and land-use changes, as our scenarios for future land cover are quite subjective, because of the difficulty to accurately anticipate land cover at this scale. Yet, not using dynamic land cover scenarios is equivalent to a presumption that land cover will not change by 2050, which is the most unlikely scenario (Stanton et al. 2012). However, the finer the scale, the more land-use variables are important to characterize the patterns of distribution (Thuiller et al. 2004). For example, Miro et al. (2017) have studied the favorable habitat of *T. cristatus* at the northern limit of its range at the scale of 88 ponds; they found associations of variables that differed from the core range. At fine scale, the pattern of land cover governs the existence of microclimates whose change is essential in the distribution of amphibian species. Indeed, the ability of microhabitats to buffer climate extremes have been studied (Keppel et al. 2017; Scheffers et al. 2014; Sears et al. 2011). The characterization of microclimates and thermal suitability of habitats would help provide a better account of the impact of combined climate and land-use changes (Nowakowski et al. 2017). Adding information on amphibian physiology could also increase the accuracy of our approach by accounting for vulnerability to thermal conditions and adaptation potential of these ectotherm species (Cruz et al. 2016). Whereas the models for *T. cristatus* predicted a contraction of its range, the results with RCP 8.5 predicted complete shift of ranges for *B. variegata* and

H. arborea. This range shift will rely on the dispersal ability of the species and how landscape structure will be modified. Knowing dispersal abilities for amphibians is challenging, generally considered low, but may have been underestimated for many species (see for instance Isselin-Nondedeu et al. (2017) for small-bodied species). Nonetheless, dispersal abilities are estimated at around 1 km per year for *B. variegata* and 4 km for *H. arborea* according to Thirion and Evrard (2012). It means that, between 2012 and 2050, *B. variegata* and *H. arborea* could disperse about 38 and 152 km respectively, away from their current distributions. We assessed the shifts of the geographic center of their predicted range of 73 km for *B. variegata* and 118 km for *H. arborea* with the scenario: trend of land-use change 2000–2012/RCP 8.5. Thus, some most eastern populations might be able to follow the range shifts, but dispersal ability seems to be an important limiting factor for *B. variegata* to face climate and land-use changes. Given the reduction of the suitable area, the remaining population risk is to be isolated, especially for *H. arborea*. Besides, population size and their persistence under short-term unfavorable conditions can also govern the ability of species to follow the shift of their range, interacting with dispersal ability of the species (Early and Sax 2011). Landscape permeability is also crucial to account for species capacity to cope with range shift (Van Buskirk 2012).

Conclusion

We recommend using ENM with both climate and land-use change as it allows visualization of the possible mitigation that land-use control would allow regarding amphibian conservation. Such studies acknowledge the possible effects of climate and land-use changes on local amphibian populations. The various possibilities of amphibian distribution according to our different scenarios might provide useful content to engage in dialog with stakeholders across the territory. Features like human population growth and political decisions on landscape planning are directly related to urban and agricultural sprawl, conservation of forests, open and semi-open areas, and wetlands and thus might limit the suitability of the territory for such amphibious species. The use of local, precise amphibian observations gives consistent support to suggestions for conservation actions and can also be valuable information to integrate in local politics of landscaping. Together, combining dispersal abilities and connectivity analyses with ENM might improve our predictions by taking landscape permeability into account (Gonçalves et al. 2016; Mestre et al. 2017). Moreover, this could add knowledge on the resilience of these range margin species by indicating if they would be able to disperse before habitat suitability shifts.

Acknowledgments We thank Vienne Nature (Miguel Gailledrat), Deux-Sèvres Nature Environnement (Alexandre Boissinot and Florian Doré), Nature Environnement 17 (Olivier Roques), the Ligue de Protection des Oiseaux de Charente-Maritime (Eric Brugel), Charente Nature (Matthieu Dorfiac), the Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (Gaëlle Caublot), and Cistude Nature (Matthieu Berroneau, via their program "Sentinelles du climat" coordinated by Fanny Mallard) for their contributions to our work. We thank Julian Reynolds for assistance with the English. We thank the anonymous reviewers and the Editor for their comments and improvements on the manuscript.

Funding information The study was supported by the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie, the Agence de l'eau Loire Bretagne, and the Communauté d'agglomération de Grand Châtellerault. RB's work was supported by the TULIP Laboratory of Excellence (ANR-10-LABX-41).

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

Aguirre-Gutiérrez J, Kissling WD, Biesmeijer JC, Wallis De Vries MF, Reemer M, Carvalheiro LG (2017) Historical changes in the importance of climate and land use as determinants of Dutch pollinator distributions. J Biogeogr 44:696–707. https://doi.org/10.1111/jbi.12937

Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). J Appl Ecol 43:1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Anderson RP, Raza A (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. J Biogeogr 37:1378–1393. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02290.x

Anputhas M, Janmaat JA, Nichol CF, Wei X (2016) Modelling spatial association in pattern based land use simulation models. J Environ Manag 181:465–476. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.06.034

Araújo MB, Thuiller W, Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. J Biogeogr 33:1712–1728. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x

Araújo MB, Aldagador D, Cabeza M, Nogués-Bravo D, Thuiller W (2011) Climate change threatens European conservation areas. Ecol Lett 14:484–492. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x

Arntzen JW, Abrahams C, Meilink WRM, Iosif R, Zuiderwijk A (2017) Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38 year period. Biodivers Conserv 26:1411–1430. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1307-y

Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? Methods Ecol Evol 3:327–338. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Barbosa AM, Real R, Vargas JM (2010) Use of coarse-resolution models of species' distributions to guide local conservation inferences. Conserv Biol 24:1378–1387. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01517.x

Berroneau M (2014) Atlas des Amphibiens et Reptiles d'Aquitaine. Ed Association Cistude Nature, Le Haillan

Bertrand R, Riofrio-Dillon G, Lenoir J, Drapier J, de Ruffray P, Gegout JC, Loreau M (2016) Ecological constraints increase the climatic debt in forests. Nat Commun 7:12643. https://doi.org/10.1038/ncomms12643

Bonino MF, Moreno Azócar DL, Schulte JA, Cruz FB (2015) Climate change and lizards: changing species' geographic ranges in Patagonia. Reg Environ Chang 15:1121–1132. https://doi.org/10.1007/s10113-014-0693-x

Booth TH, Henry AN, John RB, Hutchinson MF (2014) BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. Divers Distrib 20:1–9. https://doi.org/10.1111/ddi.12144

Braunisch V, Bollmann K, Graf RF, Hirzel AH (2008) Living on the edge—modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche. Ecol Model 214:153–167. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.02.001

Cayuela H, Lambrey J, Vacher JP, Miaud C (2015) Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape. Popul Ecol 57:433–443. https://doi.org/10.1007/s10144-015-0483-4

Cruz MJ, Robert EMR, Costa T, Avelar D, Rebelo R, Pulquério M (2016) Assessing biodiversity vulnerability to climate change: testing different methodologies for Portuguese herpetofauna. Reg Environ Chang 16:1293–1304. https://doi.org/10.1007/s10113-015-0858-2

Cushman SA (2006) Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. Biol Conserv 128:231–240. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.031

de Pous P, Montori A, Amat F, Sanuy D (2016) Range contraction and loss of genetic variation of the Pyrenean endemic newt *Calotriton asper* due to climate change. Reg Environ Chang 16:995–1009. https://doi.org/10.1007/s10113-015-0804-3

Dolgener N, Freudenberger L, Schneeweiss N, Ibisch PL, Tiedemann R (2013) Projecting current and potential future distribution of the fire-bellied toad *Bombina bombina* under climate change in North-Eastern Germany. Reg Environ Chang 14:1063–1072. https://doi.org/10.1007/s10113-013-0468-9

Early R, Sax DF (2011) Analysis of climate paths reveals potential limitations on species range shifts. Ecol Lett 14:1125–1133. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01681.x

Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annu Rev Ecol Evol Syst 34:487–515. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419

Fjeldsa J, Tushabe H (2005) Complementarity of species distributions as a tool for prioritising conservation actions in Africa: testing the efficiency of using coarse-scale distribution data. In: African Biodiversity. Springer, Boston, MA, pp 1–24

Gago-Silva A, Ray N, Lehmann A (2017) Spatial dynamic modelling of future scenarios of land use change in Vaud and Valais, western Switzerland. Int J Geo-Information 6:115. https://doi.org/10.3390/ijgi6040115

Gonçalves J, Honrado JP, Vicente JR, Civantos E (2016) A model-based framework for assessing the vulnerability of low dispersal vertebrates to landscape fragmentation under environmental change. Ecol Complex 28:174–186. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.05.003

Guisan A, Graham CH, Elith J, Huettmann F, Distri NS (2007) Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. Divers Distrib 13:332–340. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00342.x

Hanley JA, McNeil BJ (1982) The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. Radiology 143:29–36. https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747

Haylock MR, Hofstra N, Klein Tank AMG, Klok EJ, Jones PD, New M (2008) A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. J Geophys Res Atmos 113:D20. https://doi.org/10.1029/2008JD010201

Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. Ecography 29:773–785. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x

Hof C, Araujo MB, Jetz W, Rahbek C (2011) Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. Nature 480:516–519. https://doi.org/10.1038/nature10650

Iosif R, Papes M, Samoila C, Cogalniceanu D (2014) Climate-induced shifts in the niche similarity of two related spadefoot toads (genus *Pelobates*). Org Divers Evol 14:397–408. https://doi.org/10.1007/s13127-014-0181-7

IPCC (2013) Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge

Isselin-Nondedeu F, Trochet A, Joubin T, Picard D, Etienne R, Le Chevalier H, Legrand D, Ribéron A (2017) Spatial genetic strucutre of *Lissotriton helveticus* L. following the restoration of a forest ponds network. Conserv Genet 18:853–866. https://doi.org/10.1007/s10592-017-0932-z

Keppel G, Anderson S, Williams C, Kleindorfer S, O'Connell C (2017) Microhabitats and canopy cover moderate high summer temperatures in a fragmented Mediterranean landscape. PLoS One 12:18. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183106

Lenoir J, Svenning JC (2015) Climate-related range shifts—a global multidimensional synthesis and new research directions. Ecography 38:15–28. https://doi.org/10.1111/ecog.00967

Marshall L, Biesmeijer JC, Rasmont P, Vereecken NJ, Dvorak L, Fitzpatrick U, Francis F, Neumayer J, Odegaard F, Paukkunen JPT, Pawlikowski T, Reemer M, Roberts SPM, Straka J, Vray S, Dendoncker N (2017) The interplay of climate and land use change affects the distribution of EU bumblebees. Glob Chang Biol 23:1354–1013. https://doi.org/10.1111/gcb.13867

Mestre F, Risk BB, Mira A, Beja P, Pita R (2017) A metapopulation approach to predict species range shifts under different climate change and landscape connectivity scenarios. Ecol Model 359:406–414. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.013

Miro A, O'Brien D, Hall J, Jehle R (2017) Habitat requirements and conservation needs of peripheral populations: the case of the great crested newt (*Triturus cristatus*) in the Scottish Highlands. Hydrobiologia 792:169–181. https://doi.org/10.1007/s10750-016-3053-7

Mushet DM, Neau JL, Euliss NH (2014) Modeling effects of conservation grassland losses on amphibian habitat. Biol Conserv 174:93–100. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.001

Nakicenovic N, Alcamo J, Grubler A, Riahi K, Roehrl R, Rogner HH, Victor N (2000) Special Report on Emissions Scenarios (SRES), A Special Report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. https://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/emissions_scenarios.pdf. Accessed 9 November 2017

Nowakowski AJ, Watling JI, Whitfield SM, Todd BD, Kurz DJ, Donnelly MA (2017) Tropical amphibians in shifting thermal landscapes under land-use and climate change. Conserv Biol 31:96–105. https://doi.org/10.1111/cobi.12769

Ochoa-Ochoa LM, Rodriguez P, Mora F, Flores-Villela O, Whittaker RJ (2012) Climate change and amphibian diversity patterns in Mexico. Biol Conserv 150:94–102. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.010

Oldenborgh GJV, Reyes FJD, Drijfhout SS, Hawkins E (2013) Reliability of regional climate model trends. Environ Res Lett 8:014055. https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/1/014055/meta

R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna http://www.R-project.org/. Accessed 8 September 2017

Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421:57–60. https://doi.org/10.1038/nature01333

Scheffers BR, Edwards DP, Diesmos A, Williams SE, Evans TA (2014) Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. Glob Change Biol 20:495–503. https://doi.org/10.1111/gcb.12439

Sears MW, Raskin E, Angilletta JMJ (2011) The world is not flat: defining relevant thermal landscapes in the context of climate change. Integr Comp Biol 51:666–675. https://doi.org/10.1093/icb/icr111

Seo C, Thorne JH, Hannah L, Thuiller W (2009) Scale effects in species distribution models: implications for conservation planning under climate change. Biol Lett 5:39–43. https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0476

Sillero N (2010) Modelling suitable areas for *Hyla meridionalis* under current and future hypothetical expansion scenarios. Amphibia-Reptilia 31:37–50. https://doi.org/10.1163/156853810790457948

Sillero N (2011) What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. Ecol Model 222:1343–1346. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.01.018

Sirami C, Caplat P, Popy S, Clamens A, Arlettaz R, Jiguet F, Brotons L, Martin JL (2017) Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. Glob Ecol Biogeogr 26:385–394. https://doi.org/10.1111/geb.12555

Sohl TL (2014) The relative impacts of climate and land-use change on conterminous United States bird species from 2001 to 2075. PLoS One 9:e112251. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112251

Stanton JC, Pearson RG, Horning N, Ersts P, Akcakaya HR (2012) Combining static and dynamic variables in species distribution models under climate change. Methods Ecol Evol 3:349–357. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00157.x

Stockwell DRB, Peterson AT (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. Ecol Model 148:1–13. https://doi.org/10.1016/s0304-3800(01)00388-x

Stürck J, Levers C, Zanden vEH, Schulp CJE, Verkerk PJ, Kuemmerle T, Helming J, Lotze-Campen H, Tabeau A, Popp A, Schrammeijer E, Verburg PH (2015) Simulating and delineating future land change trajectories across Europe. Reg Environ Change 18:733–749. https://doi.org/10.1007/s10113-015-0876-0

Tabor K, Williams JW (2010) Globally downscaled climate projections for assessing the conservation impacts of climate change. Ecol Appl 20:554–565. https://doi.org/10.1890/09-0173.1

Thirion JM, Evrard P (2012) Guide des Reptiles et Amphibiens de France. Editions Belin, Paris

Thomas CD (2010) Climate, climate change and range boundaries. Divers Distrib 16:488–495. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00642.x

Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? J Biogeogr 31:353–361. https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x

Thuiller W, Georges D, Engler R, Georges MD, Thuiller CW (2012) Package 'biomod2'. https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf. Accessed 9 September 2012

Titeux N, Henle K, Mihoub JB, Regos A, Geijzendorffer IR, Cramer W, Verburg PH, Brotons L (2016) Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. Glob Change Biol 22:2505–2515. https://doi.org/10.1111/gcb.13272

Toranza C, Maneyro R (2013) Potential effects of climate change on the distribution of an endangered species: *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). Phyllomedusa 12:97–106. https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v12i2p97-106

Trivedi MR, Berry PM, Morecroft MD, Dawson TP (2008) Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. Glob Change Biol 14:1089–1103. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01553.x

Trochet A, Dechartre J, Chevalier HL, Baillat B, Calvez O, Blanchet S, Ribéron A (2016) Effects of habitat and fragmented-landscape parameters on amphibian distribution at a large spatial scale. Herpetol J 26:73–84

Vale CG, Tarroso P, Brito JC (2014) Predicting species distribution at range margins: testing the effects of study area extent, resolution and threshold selection in the Sahara-Sahel transition zone. Divers Distrib 20:20–33. https://doi.org/10.1111/ddi.12115

Van Buskirk J (2012) Permeability of the landscape matrix between amphibian breeding sites. Ecol Evol 12:3160–3167. https://doi.org/10.1002/ece3.424

Verburg PH, Overmars KP (2009) Combining top-down and bottom-up dynamics in land use modeling: exploring the future of abandoned farmlands in Europe with the Dyna-CLUE model. Landsc Ecol 24:1167–1181. https://doi.org/10.1007/s10980-009-9355-7

Verburg PH, Soepboer W, Veldkamp A, Limpiada R, Espaldon V, Mastura SS (2002) Modeling the spatial dynamics of regional land use: the CLUE-S model. Environ Manag 30:391–405. https://doi.org/10.1007/s00267-002-2630-x

Wiens JA, Bachelet D (2010) Matching the multiple scales of conservation with the multiple scales of climate change. Conserv Biol 24:51–62. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01409.x

Ye X, Yu X, Yu C, Tayibazhaer A, Xu F, Skidmore AK, Wang T (2018) Impacts of future climate and land cover changes on threatened mammals in the semi-arid Chinese Altai Mountains. Sci Total Environ 612:775–787. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.191

SYNTHESE DU CHAPITRE 1

Les études présentées dans ce chapitre ont fait appel à différents algorithmes pour caractériser les relations entre la présence d'amphibiens et les variables environnementales. Dans le premier article, dont la question portait sur l'identification des variables environnementales liées à la présence des espèces, les résultats ont montré une corrélation entre la présence d'*A. obstetricans* et les zones urbanisées, et l'importance des prairies pour *Bufo spinosus* et *Rana temporaria*. En revanche, les relations négatives avec les variables représentant les zones humides et les étangs indiquent que ces variables ne sont pas adaptées pour prédire la présence des espèces. En effet, ces données ne semblent pas suffisamment précises pour représenter correctement les milieux de reproduction des amphibiens. Par ailleurs, les résultats assez différents entre les approches ENFA et MAXENT, mettent en lumière l'importance de considérer différentes méthodes pour identifier les relations entre les espèces et l'environnement, notamment car seule l'approche MAXENT a permis de détecter l'importance des variables climatiques dans la répartition des espèces. Les résultats obtenus sont à prendre avec précaution car pour cette étude, les données de présence disponibles n'ont porté que sur quelques départements pour lesquels nous avions établi des partenariats avec des associations naturalistes.

Dans le deuxième article, nous avons aussi travaillé à l'échelle de plusieurs départements, correspondants à la région Nouvelle-Aquitaine, cette fois sur des espèces en limite d'aire dans la région. Les résultats ont montré une plus grande contribution des variables climatiques à la distribution des espèces par rapport aux catégories d'occupation du sol prises en compte. Nos projections sous les différents scénarios de changement climatique et d'occupation du sol ont en effet montré l'importance du climat dans la distribution des espèces, celle-ci pouvant ensuite être modulée par l'occupation du sol. La prise en compte des localisations géographiques des milieux de reproduction, mares ou étangs, permanents ou temporaires, aurait permis d'améliorer les prédictions. Cependant, ces données ne sont pas disponibles avec une précision suffisante à l'échelle de la région. Les résultats ont montré que selon l'intensité des changements climatique et d'occupation du sol, les espèces en limite sud de leur aire de répartition (*B. variegata*, *H. arborea* et *T. cristatus*) risqueraient de subir une régression plus ou moins importante de leur aire favorable. À l'inverse, la surface de l'aire favorable à *H. meridionalis* pourraient potentiellement augmenter dans la région. Les résultats des projections sous le scénario RCP 8.5, qui entraînerait un réchauffement important, posent question quant à la capacité des populations à atteindre les zones favorables prédites sous ce

scénario. Celle-ci dépend des capacités de dispersion des individus, de l'occupation du sol et de la connectivité des habitats qui séparent les zones favorables actuellement et dans les conditions futures.

Au niveau des anciennes régions Aquitaine, Limousin et Poitou-Charentes, les SRCE identifient les trames vertes et bleues qui doivent permettre la préservation des réseaux écologiques et le déplacement des espèces. Nos résultats peuvent améliorer la prise en compte des amphibiens dans les documents d'urbanisme existants à l'échelle régionale comme les SRCE, qui sont ensuite déclinés aux échelles infrarégionales. Les résultats de la deuxième étude présentée dans ce chapitre seront mis à disposition des acteurs locaux et du grand public grâce à une intégration des cartes obtenues dans le portail géographique de l'Agence Régionale de la Biodiversité Nouvelle-Aquitaine (http://geoportail.biodiversite-nouvelle-aquitaine.fr/).

Avec ce chapitre, nous avons notamment identifié des éléments nécessaires pour améliorer l'évaluation de la vulnérabilité des amphibiens face au changement climatique et d'occupation du sol. En effet, il semble nécessaire de pallier le manque de données sur les milieux de reproduction des amphibiens, qui expliquent sans doute les faibles scores des métriques d'évaluation des modèles de la première étude. Nous avons aussi identifié la nécessité d'intégrer des éléments relatifs aux mouvements possibles des individus à travers le paysage. Ainsi, les chapitres 2 et 3 permettront d'évaluer les impacts du changement climatique sur la connectivité à l'échelle locale et la capacité à suivre de potentiels déplacements des zones favorables à l'échelle nationale.

CHAPITRE 2

Quels effets du changement climatique sur la distribution et la connectivité des habitats à l'échelle départementale ?



Triturus cristatus, ©Yann Sellier

INTRODUCTION DU CHAPITRE 2

Les mouvements de distribution engendrés par le changement climatique sont souvent appréhendés sur de larges échelles géographiques, à partir de variables environnementales générales, comme nous l'avons montré dans le chapitre 1. Cependant, les conséquences peuvent être étudiées à une échelle plus locale, avec une résolution plus fine permettant d'intégrer des variables précises comme la localisation des mares, essentielles à la reproduction des amphibiens. Dans ce chapitre, nous avons étudié les effets du changement climatique sur le potentiel favorable et la connectivité des habitats des amphibiens à l'échelle du département de la Vienne. Pour cette étude, nous avons sélectionné deux espèces de tritons, le triton crêté *Triturus cristatus* et le triton marbré *Triturus marmoratus*. La question associée à ce chapitre est donc : **quels sont les effets du changement climatique sur la distribution potentielle et la connectivité des habitats favorables aux amphibiens à l'échelle départementale ?** Nous avons fait l'hypothèse que le changement climatique entraînerait une réduction de la distribution de ces deux espèces dans le département et que la connectivité des patches d'habitat serait aussi négativement impactée.

Dans cette partie de la thèse, nous avons calibré des modèles de niche écologique à l'échelle de l'aire de répartition des espèces en prenant en compte des variables climatiques, car le climat structure la distribution des espèces à large échelle. Nous avons projeté ces modèles sous deux scénarios de changement climatique, le RCP 2.6 qui simule un pic puis un déclin des émissions à l'horizon 2100 et le RCP 8.5 qui décrit une trajectoire croissante des émissions. Nous avons couplé ces ENM calibrés sur des données climatiques avec des ENM prenant en compte des variables d'occupation du sol, puisque celles-ci conditionnent le maintien des populations à l'échelle locale. Cela nous a permis de prendre en compte des données relatives à la présence des mares, des étangs et des sources dans le département de la Vienne, qui n'étaient pas disponibles à une plus large échelle comme nous l'avons vu dans le chapitre 1. Une grande partie des données de présence des espèces utilisées proviennent de partenariats avec des associations naturalistes, il s'agit de Vienne Nature à l'échelle locale et des associations faisant partie du réseau Faune-France, qui centralise des données naturalistes d'un grand nombre d'associations en France depuis 2017 (https://www.faune-france.org/).

Après combinaison des ENM aux échelles globales et locales, nous avons analysé la connectivité des habitats déterminés comme favorables à chaque espèce, via des graphes paysagers. Les graphes paysagers sont des outils développés à partir de la théorie des graphes. Celle-ci permet d'étudier la connectivité potentielle des habitats d'une espèce, grâce à un compromis entre l'étude de la connectivité réelle, qui nécessite des moyens importants, et l'étude de la connectivité structurelle, qui ne tient pas compte des caractéristiques de l'espèce (Calabrese & Fagan 2004). La théorie des graphes est notamment basée sur les concepts de « nœuds » représentant les patches d'habitats et de « liens » représentant les connexions entre les nœuds (Urban & Keitt 2001). En général, les liens sont déterminés à partir d'une matrice de résistance qui informe sur la perméabilité du paysage situé entre les nœuds. Un graphe paysager peut donc être construit à partir des informations sur la localisation des patches d'habitat d'une espèce et de la capacité de dispersion de l'espèce au sein du paysage. Cette dernière fait appel à la fois à la capacité intrinsèque de dispersion de l'espèce, mais aussi à la résistance de la matrice paysagère face aux mouvements de l'espèce. Une fois le graphe construit, il est possible de calculer des indices de connectivité, globalement ou au niveau des patches ou des liens. Dans cette étude, nous avons utilisé cette approche, à la suite de la combinaison de nos deux types de modèles de niche écologique, pour évaluer la connectivité des habitats potentiels identifiés. Les cartes de potentiel favorable nous ont permis de déterminer les patches d'habitat et la matrice de résistance nécessaires à la construction des graphes pour chaque espèce, dans des conditions actuelles, mais aussi avec des projections sous les scénarios de changement climatique.

Cette étude est l'objet d'un article intitulé « Habitat patches for newts in the face of climate change : local scale assessment combining niche modelling and landscape graph », soumis à la revue Scientific Reports. Le matériel supplémentaire de cette étude est disponible en annexe 3.

HABITAT PATCHES FOR NEWTS IN THE FACE OF CLIMATE CHANGE: LOCAL SCALE ASSESSMENT COMBINING NICHE MODELLING AND LANDSCAPE GRAPH

Clémentine Préau[1,2,3,*], Frédéric Grandjean[2], Yann Sellier[1], Miguel Gailledrat[4], Romain Bertrand[5] and Francis-Isselin-Nondedeu[3,6]

[1]Réserve Naturelle Nationale du Pinail, GEREPI, Moulin de Chitré, 86210 Vouneuil-sur-Vienne, France.

[2]Laboratoire Ecologie et Biologie des Interactions – UMR CNRS 7267 Equipe Ecologie Evolution Symbiose, Bâtiment B8-B35, 6, rue Michel Brunet, TSA 51106, 86073 Poitiers Cedex, France.

[3]Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, CNRS; UMR CNRS 7324 CITERES; 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France.

[4]Vienne Nature, 14 rue Jean Moulin, 86240 Fontaine-le-Comte, France.

[5]CNRS, Centre for Biodiversity Theory and Modelling, Theoretical and Experimental Ecology Station, UMR5321 CNRS-Université Paul Sabatier Toulouse III, 2 route du CNRS, FR-09200 Moulis, France.

[6]Institut Méditerranéen de Biodiversité et Ecologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Mainajariés, Site Agroparc PB 61207, 84911 Avignon, cedex 09 France.

[*]corresponding author, clementine.preau@univ-poitiers.fr, +33 (0)5 49 02 33 47

Abstract

Context *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* are two protected and declining newts occurring in the administrative department of Vienne, in France. They have limited dispersal abilities and rely on the connectivity between habitats and of their quality. With climate warming, location of suitable habitats is expected to change, so as the connectivity.

Objectives Here, we wondered how climate change might affect shifts in habitat suitability and connectivity of habitat patches, as it is a key element enabling species to realize a potential range shift.

Methods We used ecological niche modelling (ENM), combining large-scale climate suitability with local scale, high-resolution habitat features, to identify suitable areas for the two species, under low and high warming scenarios (RCP 2.6 and RCP 8.5). We associated it with connectivity assessment through graph theory.

Results Small ponds highly contributed to land cover-only ENMs for both species. Projections with climate change scenarios revealed a potential impact of warming on newts' suitable habitat patches, especially for *T. cristatus*. We observed a decrease in connectivity following the decrease of patches' suitability.

Conclusions Our results allowed to highlight the important areas for newt connectivity within the study area, and to sum up the ones potentially threatened by climate warming. We provide information for prioritizing sites for acquisition, protection or restoration, and to advise landscape policies. Our framework is a useful and easily reproducible way to combine global climate requirements of the species with detailed information on species habitats and occurrence when available.

Keywords ENM; graph theory; amphibians; connectivity; range shift

Acknowledgments

We thank Vienne Nature and all associations of Faune-France network. The study was supported by the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (CIFRE n°2016/0710), the Agence de l'eau Loire Bretagne, and the Communauté d'Agglomération de Grand Châtellerault. RB's work was supported by the TULIP Laboratory of Excellence (ANR-10-LABX-41). We thank Marius Bredon for his help and Coralie Garron for assistance with the English.

Introduction

Amphibians are globally undergoing population decline and have become a high-priority group in conservation (Nori et al. 2015). The multiple threats on amphibians include loss and fragmentation of habitats, invasive species, diseases, human-induced pollutions or climate change (Blaustein et al. 2011; Hof et al. 2011). Climate change, through its effects on temperature and water availability is likely to affect amphibian survival, phenology and distribution (Carey and Alexander 2003; Li et al. 2013; O'Regan et al. 2013). Ecological niche modelling (ENM) allowed to model potential range shifts in amphibians at several scales, forecasting range expansion or reduction depending on species (Araujo et al. 2006; Dolgener et al. 2014; Girardello et al. 2010). ENM can provide useful information to plan conservation actions in the face of climate and/or land use change (Aguirre-Gutiérrez et al. 2017; Marshall et al. 2017).

Whereas climate change is a driver of range shift at global (Thuiller et al. 2004) and regional scales (Préau et al. 2018), amphibian conservation at local scale is closely related to landscape mosaic, connectivity and degree of fragmentation (Arntzen et al. 2017; Piha et al. 2007). Landscape connectivity is defined as "the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches" (Taylor et al. 2006) and is a key parameter that should be taken into account in conservation planning (Rudnick et al. 2012). Urban and Keitt (2001) advocated the study of landscape connectivity through graph theory, considering habitat patches as "nodes" connected by "edges" referring to ecological corridors. Landscape graphs can be used to represent ecological networks and to analyse connectivity between habitats, with, for instance, the purposes of prioritizing sites for protection, improving connectivity, or assessing potential effect of an urban development project (Foltête et al. 2014; Tarabon et al. 2019). In this approach, the landscape between habitat patches is represented by a "resistance" or "cost" surface which estimates the relationships between environmental variables and movement of the considered species (Zeller et al. 2012). Resistance surfaces can be either categorical, with a cost associated to land cover types (Clauzel et al. 2015), continuous, for example from an output of ENM, where resistance increases when habitat suitability decreases (Duflot et al. 2018; Le Roux et al. 2017), or binary, assuming that the influence of the matrix on species' movement is homogenous between patches (Baranyi et al. 2011). Ziółkowska et al. (2014) have compared the efficiency of such resistance surface representation on landscape connectivity assessment and recommended using continuous resistance surface whenever possible. Indeed, using a habitat suitability map from ENM allows overcoming lack of

sufficient data. The use of ENM output is also a way to explore predictions of changes in high habitat suitability sites and the associated connectivity of species populations in the face of climate change (Gonçalves et al. 2016). In addition, combining connectivity analyses for a group of species allows accounting for the variability of ecological requirements and movements through the landscape matrix (Sahraoui et al. 2017).

Newts, like most amphibians, display both aquatic and terrestrial life stages. The sustain of their populations depends on the presence of suitable habitats for wintering and breeding seasons, as well as on movements allowing migration to breeding sites and the dispersal of juveniles. The great crested newt, *Triturus cristatus* is a boreal species ranging from Western Europe (France, United Kingdom) to Eastern Russia (Arntzen et al. 2009b). The marbled newt, *Triturus marmoratus* has a smaller range covering north of Spain and Portugal and Western France (Arntzen et al. 2009a). Both species and their habitat are protected in France and Europe (Ministère d'Etat et al. 2007; Council of the European Union 1992), and classified as near threatened by national and regional red lists (PCN 2016), and as least concern at global scale (Arntzen et al. 2009a; Arntzen et al. 2009b). Here, we expected climate warming to reduce the distribution of newts' suitable habitats within Vienne, an administrative department of the region Nouvelle-Aquitaine, in France. We also expected a decrease of the related connectivity of habitat patches, as it is a key element enabling species to track their climatic niche, especially for low mobile species such as newts. The two newt species co-occur in Vienne, *T. cristatus* being at the southern limit of its range, with some sites sheltering the hybrid *Triturus blasii* (*T. cristatus* x *T. marmoratus*). We benefited from high-resolution data on the presence of these two species, to produce detailed identification of suitable habitats for newts and exploration of the related connectivity. This study has the particularity of accounting for relevant landscape data that are often lacking at larger scales, such as small ponds (Préau et al. 2018), and to provide a valuable tool for environmental planning at the scale of an administrative department.

We used ecological niche modelling, combining large-scale climate suitability with local scale, high-resolution habitat features to identify suitable habitat patches, within a detailed map of the study area (50x50 m). We associated it with connectivity assessment through graph theory to identify key areas for maintaining connectivity for newts. Such a tool can help defining a conservation action strategy.

Materials and Methods

Studied area and species data

The study area corresponded to the administrative department of Vienne (Nouvelle-Aquitaine, France). We divided the 7,308 km² study area into 50x50 m cells.

Our method consisted of five steps (Fig. 1). The steps 1, 2, 3 and 4 were repeated for each species (see next sections). For the first step, we used georeferenced data, gathered at a 10x10km grid, across the full range of each species, from the Faune-France database (www.faune-france.org) and from the GBIF (www.gbif.org/) database, compiling 8,599 points for *T. cristatus* and 3,708 points for *T. marmoratus*, from 1970 to 2018.

Night surveys are organised every year in Vienne, during amphibian breeding season (February to May), by the naturalist association Vienne Nature (www.vienne-nature.fr/), as part of monitoring, inventorying and improving knowledge on amphibian distribution. In order to homogenize the prospecting effort, the department of Vienne was divided into a 10x10 km grid. So far, 430 contributors collected more than 15,000 geo-referenced data on several amphibian species in 90 of the 99 cells of the grid. The nine cells not visited yet are located at the limit of the department. For the step 2, we used georeferenced observations for the two newt species within the study area, collected by the volunteer and professional naturalists of Vienne Nature between 2000 and 2018, during these field prospections. The database compiled 187 points for the great crested newt *Triturus cristatus* and 435 points for the marbled newt *Triturus marmoratus*.

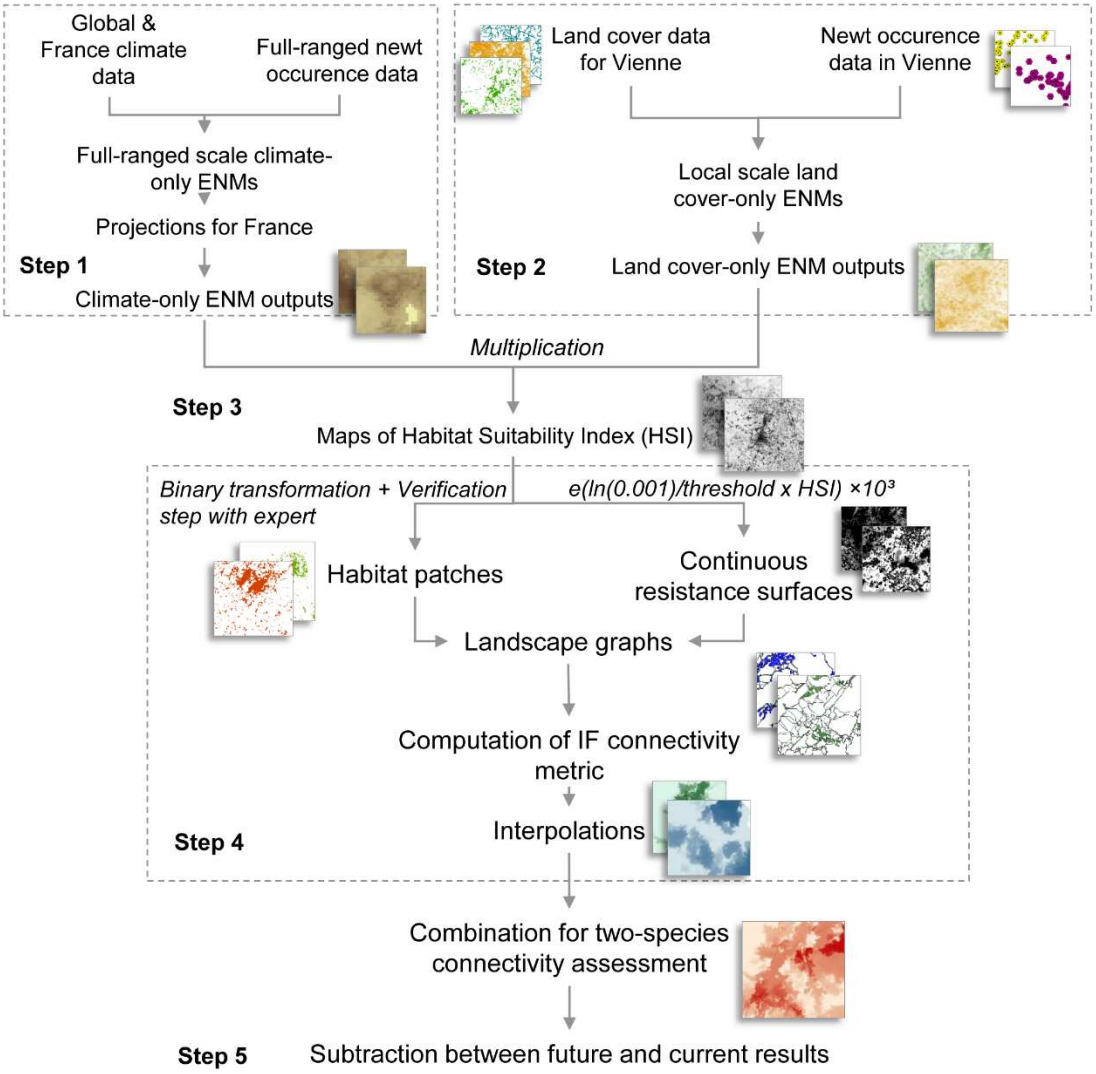


Fig. 1 Workflow showing data integration in full-ranged scale ENMs, local scale ENMs, connectivity analyses through landscape graphs and assessment of climate change effects on connectivity of suitable sites for the studied species

Modelling approach and connectivity analysis

Step 1: Global climate-only ENMs

First, we ran full-ranged scale ENMs for each species to account for their global climatic niche. We used the Biomod2 platform for ensemble modelling (Thuiller et al. 2012) under R software version 3.3.2, including full-ranged occurrence data on species within a 10x10 km grid and bioclimatic variables from Worldclim (Fick and Hijmans 2017). We applied a selection procedure proposed by Leroy et al. (2014) to select a set of uncorrelated variables based on Pearson correlation and variable importance for each species (see ESM 1 for variable

description and retained variables per species). We ran the models with eight algorithms, grouping generalized additive model (GAM), generalized linear model (GLM), and multivariate adaptative regression splines (MARS), artificial neural networks (ANN), flexible discriminant analysis (FDA), classification tree analysis (CTA), generalized boosting models (GBM) and, random-forest (RF). We ran the models with five sets of 10,000 randomly selected pseudo-absences (PA), five runs per model and equal weight for presence and PA. This resulted in a total of 200 models. We split the observation dataset into 70% for training and 30% for the evaluation by the area under the ROC curve (AUC-ROC; Hanley and McNeil (1982)) and True skill statistic (TSS; Allouche et al. (2006)). We used ensemble modelling, including all runs with TSS over 0.7, to display central tendency across modelling algorithms (Araújo and New 2007). We assessed uncertainty in our ensemble models by figuring the coefficient of variation (i. e. standard deviation) among single models used for ensemble modelling.

To increase the resolution of our outputs, we used variables at higher resolution to project our climate-only ENMs throughout Vienne (Meller et al. 2014; Takolander et al. 2019; Thuiller et al. 2005). According to Guisan et al. (2017), reducing resolution when projecting species distribution should be cautiously done because the span of potential values across the range decreases when the resolution of the data decreases. Thus, prior to projections, we verified that the range of values found for each selected variable within the full range of the species actually contained the range of values of the corresponding variable within our study area (see ESM 2 for values). This way, we projected the ensemble models to current and future climate conditions at 1 km² grid, using datasets different from Worldclim data, initially calculated for France (datasets of maximum temperature; minimum temperature and precipitation calculated for France for current and future conditions, see ESM 1 for description (Bertrand et al. 2016; Préau et al. 2018)). This allowed us to increase the spatial resolution of our results. We calculated the bioclimatic variables from this sets of data using the dismo package (Hijmans and Elith 2017). We verified that correlation between Worldclim bioclimatic variables and our set of variables in current conditions allowed using the later to project our models (see ESM 3 for correlation values between bioclimatic variables). We forecasted the climate suitability for the species under future conditions accounting for two scenarios of climate change. The RCP 2.6 scenario forecasts a peak in radiative forcing followed by a decline to remain under 500 ppm by 2100, allowing to keep global mean temperature increase below 2°C (IPCC 2013). The RCP 8.5 scenario forecasts a rise of radiative forcing up to more than 1,300 ppm by 2100, upon no specific climate mitigation (IPCC 2013). We assessed the transferability of our ensemble

models to this sets of data by calculating the dissimilarity between variables used for calibrating the models and variables used to project the models through multivariate environmental similarity surface (MESS, Elith et al. (2010)), for both current and future conditions, using dismo package (Hijmans and Elith 2017). MESS allows comparing the values of the variables used for calibrating the models at reference points (i. e. at occurrence of the species) to their values in all cells of the study area, and thus identifies where extrapolation can be an issue. The more the values are negative, the more the dissimilarity (Elith et al. 2010).

Step 2: Local land cover-only ENMs

For step 2, we ran local scale ENMs with the same eight algorithms of Biomod2, including a set of 15 land cover variables (see ESM 1 for variable description, source and original resolution) to account for land cover suitability for the species within the study area. Vienne Nature inventoried data on small ponds, large ponds and springs through remote sensing across Vienne, by crossing mapped information and orthophotos (ESM 1). The use of this specific data on the study area did not allow investigating land-use change scenarios in this study. We defined coniferous forests, broad-leaf forests, woody moorlands, hedges, crops, large ponds, beaches, dunes and sand, natural grasslands, pastures, orchards and vineyards variables by a surface-compactness index (SC) calculated in each cell of a grid of 50x50 m, using ArcGIS 10.3. This index is commonly used to characterize the shape of habitat patches in landscape connectivity assessments, particularly in urban planning. The compactness of a patch is related to its shape: the more the compactness, the more the heart of the patch is wide, increasing its potential to be a core habitat. Compactness = (4*Pi*surface of the patch)/(perimeter of the patch²) (Miller 1953). The SC is the produce of the total compactness of the patch and the surface of a given variable in a cell, allowing to account of both the surface and the shape of these variables. We defined water courses, small ponds and springs variables by a value of distance to the closest from each cell. We ran all models with the 15 variables and selected the most important ones for each species according to the method of Leroy et al. (2014), resulting in a selection of five variables according to the species (see ESM 1 for retained variables per species). We spatially rarefied presence points of the species within a distance of 50 m around each point to minimize sampling bias and point clustering (Boria et al. 2014). We ran the models with ten sets of 1,000 PA selected at a minimal distance of 50 m from our occurrences (disk method), as this method has shown to perform well with few presence data (Barbet-Massin et al. 2012). We used five runs per model and equal weight for presence and PA. This resulted in a total of 450 models. We used ensemble models to forecast the land cover suitability of the

species under current conditions and displayed the related coefficient of variation between single models. We assessed the extent of extrapolation of the ensemble model through MESS (Elith et al. 2010). We used 70% of the data for training and 30% for the evaluation of models by AUC-ROC and TSS.

Step 3: Habitat suitability index

At step 3, we calculated a map of habitat suitability index (HSI) accounting for both climate-only ENMs and land cover-only ENMs outputs from steps 1 and 2. We considered the probability from the output of climate-only ENM and from the output of land cover-only ENM as independent events, thus the probability of habitat suitability was the produce of these (Fournier et al. 2017; Hattab et al. 2014). This way, we obtained a HSI varying from 0 to 1 for current conditions by multiplying climate-only outputs for current conditions and land cover-only outputs, and we obtained HSI for future conditions by multiplying climate-only outputs for future conditions with land cover-only outputs. We computed global Moran's I index on the residuals of current HSI maps (Moran 1950) to assess the spatial autocorrelation at species location. This index ranges from -1 to 1, respectively standing for strong negative and strong positive spatial autocorrelation. A value of 0 indicates random pattern.

Step 4: Landscape graphs and connectivity analysis

At step 4, we transformed the HSI map into a binary map using a threshold defined by the 10th percentile of training presence points (Capinha et al. 2013; Pearson et al. 2007). We extracted habitat patches from cells with HSI score greater than the threshold. We used Graphab 2.2.6 to compute connectivity analysis (Foltête et al. 2012). We defined the nodes of the graph as the habitat patches and associated a value of quality of the patch, named capacity, to each habitat patch; the capacity is considered as an indicator of the demographic potential of a patch. The value of capacity attributed to each habitat patch was equal to the mean of the HSI within the cells of each habitat patch, thus a value between 0 and 1. We calculated the resistance surface from the continuous HSI resulting from step 3, as: resistance =1 when HSI was ≥ threshold; and resistance = $e(\ln(0.001)/\text{threshold} \times \text{HSI}) \times 10^3$ when HSI was < threshold (Duflot et al. 2018; Keeley et al. 2016). The resulting resistance values range from 1 to 1000.

We then computed the landscape graph in Graphab (Foltête et al. 2012). The graph allows to network the suitable habitat patches, connected by the least costly path between patches. The paths were calculated in cost distance from the resistance values previously defined. Once the

graph was computed, we calculated a measure of landscape connectivity on the graph. We used the local metric of interaction flux (IF) to quantify the potential connectivity at the level of habitat patches. IF is the sum of the products of one habitat patch capacity to those of all other habitat patches, weighted by their probability of interaction, and it ranges from 0 to the sum of capacities (Foltête et al. 2014; Sahraoui et al. 2017). IF represents the local contribution of each habitat patch to the global connectivity within the study area (Sahraoui et al. 2017). The calculation of the IF involves specifying a distance relative to species' dispersal. While dispersal is mostly achieved by juveniles in pond breeding amphibians (Pittman et al. 2014), most studies on amphibians are conducted on adult individuals, where radio tracking is easier, and movements attributed to newts are in the order of a few hundred meters (Jehle and Arntzen 2000; Sahraoui et al. 2017; Trochet et al. 2017). Based on our field experience, we decided to use a maximum dispersal distance of 1 km for both newt species. We used the interpolation tool of Graphab to compute a spatial generalization of the IF in every pixel of the study area, using a decreasing weighting function from the edge of the patches (Foltete et al. 2012; Sahraoui et al. 2017). By assuming that individuals can be found outside habitat patches (Hirzel and Le Lay 2008), interpolation allows assigning a value of the patch-based connectivity metric IF outside the patches considered as suitable to the species and thus the assessment of the potential connectivity of any pixel within the study area. This value decreases when distance to the patches increases (Sahraoui et al. 2017).

Step 5: Two-species combination and assessment of potential changes

Finally, at step 5, we combined the interpolations of the IF for each species in a two-species map by averaging the single maps of IF values computed for the two species at step 4 (Sahraoui et al. 2017). Because values of the IF depends on different graphs, we normalized the results by the mean and standard deviation, prior to combination, following the method of Sahraoui et al. (2017), to obtain comparable values for the two species, for current and future conditions. We evaluated the potential effect of climate change on overall connectivity for newts by computing the difference between two-species connectivity for current and future conditions.

Results

Global climate-only and local land cover-only ENMs

For global climate-only ENMs, we respectively obtained a value of TSS and AUC of 0.788 and 0.964 for the ensemble model of *T. cristatus* and 0.921 and 0.985 for the ensemble model of *T. marmoratus*. We found little variation (± 0 to 0.1) between models combined in the final climate-only ensemble models (ESM 4). We did not find dissimilarity between values used to calibrate the models and values used to project the models in current conditions (0 to 50; ESM 5). For *T. marmoratus*, we did not find dissimilarity for projections for 2050 and 2100 under RCP 2.6 nor for 2050 under RCP 8.5 and we found little dissimilarity leading to little extrapolation in projection for 2100 under RCP 8.5 (-50 to 0; ESM 6). For *T. cristatus*, we found high dissimilarity leading to high extrapolation in all projections with future scenarios (-8000 to -4000; ESM 7).

For *T. cristatus*, maximum temperature of the warmest month and temperature annual range showed the highest variable importance, whereas the most important variables were temperature seasonality and mean temperature of the driest quarter for *T. marmoratus* (ESM 8).

For local land cover-only ENMs, we respectively obtained a value of TSS and AUC of 0.769 and 0.96 for the ensemble model of *T. cristatus* and 0.687 and 0.926 for the ensemble model of *T. marmoratus*. We found very little deviation between models (± 0 to 0.2) in the suitable areas identified in final ensemble models for both species (ESM 4). We found dissimilarity leading to little extrapolation for the land cover-only ENMs, especially in some areas in the northern quarter of the study area for both species and in the southeast for *T. cristatus* (-163 to 0; ESM 5). Distance to small ponds showed high variable importance compared to other land cover variables for both species (ESM 8).

Expected change in habitat suitability index

After combining climate-only and land cover-only ENMs, we found about 15% of the study area to be suitable to *T. cristatus* and about 24% to be suitable to *T. marmoratus* (Fig. 2). With climate change scenarios, we forecasted a decrease to less than 5% of the study area for *T. cristatus* under RCP 2.6 and we did not find any cell suitable to *T. cristatus* under RCP 8.5. The decrease of suitable areas was less important for *T. marmoratus* for which suitable cells were mostly conserved under RCP 2.6. However, under RCP 8.5, the suitability of the study area

decreased to about 20% in 2050 then was reduced to zero in 2100, as for *T. cristatus*. The suitable habitats of the two species overlapped on 10% of the study area in current climate conditions. The overlap was reduced to about 2% under RCP 2.6 and null under RCP 8.5. We did not find any significant spatial auto-correlation in models whatever the species considered (Moran's I index=0.0797 for *T. cristatus* (p-value=0.118) and Moran's I index=0.008 for *T. marmoratus* (p-value=0.078) (ESM 9)).

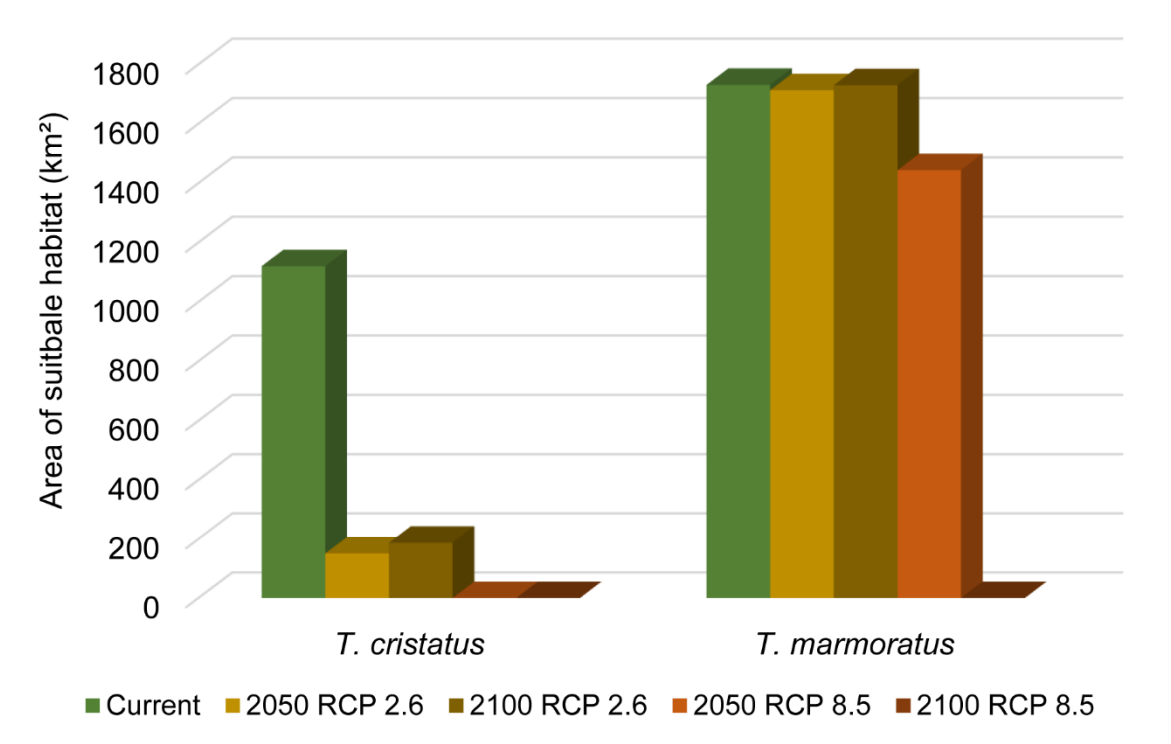


Fig. 2 Area of total suitable habitat in km² (climate-only ENM output x land cover-only ENM output) for the two species within the study area, for current conditions and scenarios of future conditions

Landscape graphs and connectivity analysis

In current conditions, the northeast quarter of the study area seemed to hold a part of the most suitable habitat patches (i. e. with highest capacity) for the two newt species, in addition to those of the centre-east of the study area for *T. marmoratus* (Fig. 3 and 4). The southwest quarter of the study area seemed less suitable for both species, but there were generally more habitat patches for *T. marmoratus* than for *T. cristatus* in the south of the study area. As the resistance of the landscape increased, the number and capacity of habitat patches decreased under RCP 2.6 for *T. cristatus* (Fig. 3) and we did not find any habitat patch suitable for *T. cristatus* under RCP 8.5. For *T. marmoratus*, although the resistance of the landscape increased under RCP 2.6

and in 2050 under RCP 8.5, the habitat patches seemed more sustainable for this species than for *T. cristatus* (Fig. 4). However, the high resistance of the landscape and low suitability did not allow any remaining of habitat patches for *T. marmoratus* in 2100 under RCP 8.5. The high resistance of the landscape and the lack of suitable habitat patches for 2050 and 2100 for *T. cristatus* and for 2100 for *T. marmoratus* when we considered the scenario RCP 8.5 did not allow computing landscape graph under such conditions.

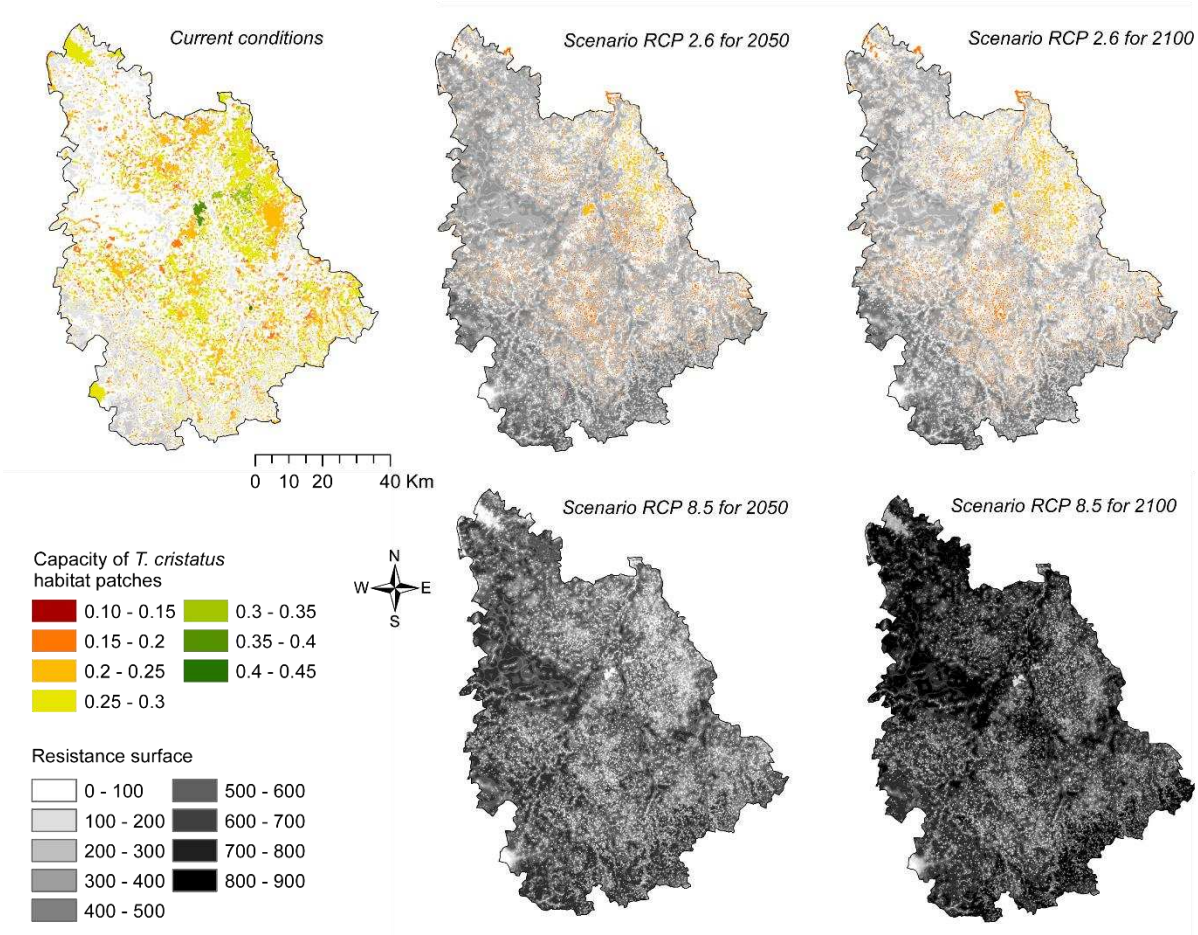


Fig. 3 Habitat patches and resistance surfaces resulting from habitat suitability maps of *T. cristatus*, for use in landscape graphs. Capacity is the mean value of HSI within a habitat patch

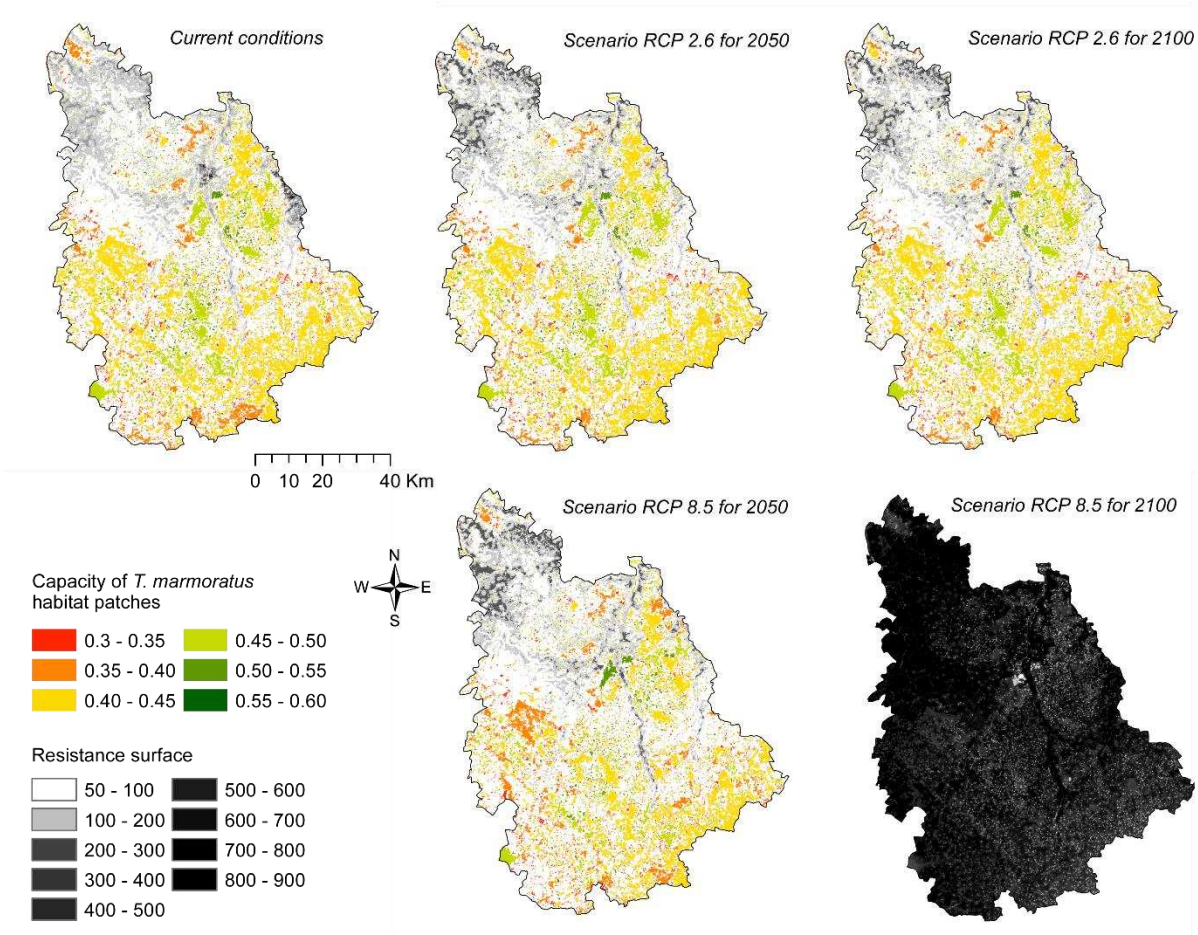


Fig. 4 Habitat patches and resistance surfaces resulting from habitat suitability maps of *T. marmoratus*, for use in landscape graphs. Capacity is the mean value of HSI within a habitat patch

The calculation of the IF metric at the level of habitat patches showed that the most connected habitat patches were located in the northeast quarter of the study area for *T. cristatus* whereas they were on the southeast part of the study area for *T. marmoratus* (Fig. 5 and 6). These areas were highly impacted by the decrease in patch number in *T. cristatus* forecasts, where most patches underwent a decline in interaction flux and thus of their potential of connectivity (Fig. 5). On the other hand, the best-connected areas persisted as such in 2050 and 2100 under the RCP 2.6 scenario for *T. marmoratus* (Fig. 6). The potential of connectivity of habitat patches generally decreased following the reduction of habitat patches number. For *T. marmoratus*, the pattern of importance of patch connectivity in the southeast compared to the other patches within the study area was no longer that obvious in 2050 under the RCP 8.5 scenario, where some habitat patches reached the connectivity level of other patches in the northeast and west of the study area.

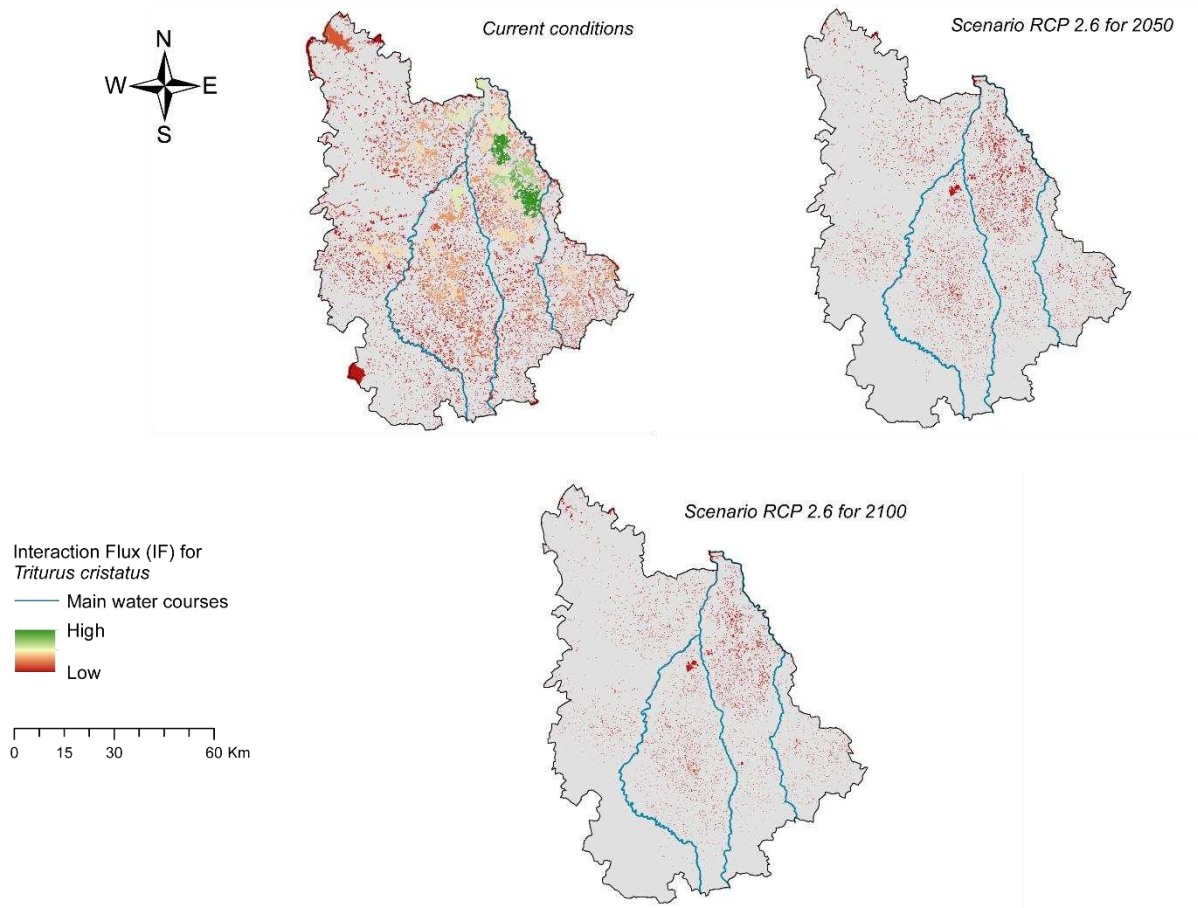


Fig. 5 Contribution of habitat patches to global connectivity through the study area identified through the interaction flux (IF, see materials and methods section for explanation) for *T. cristatus*

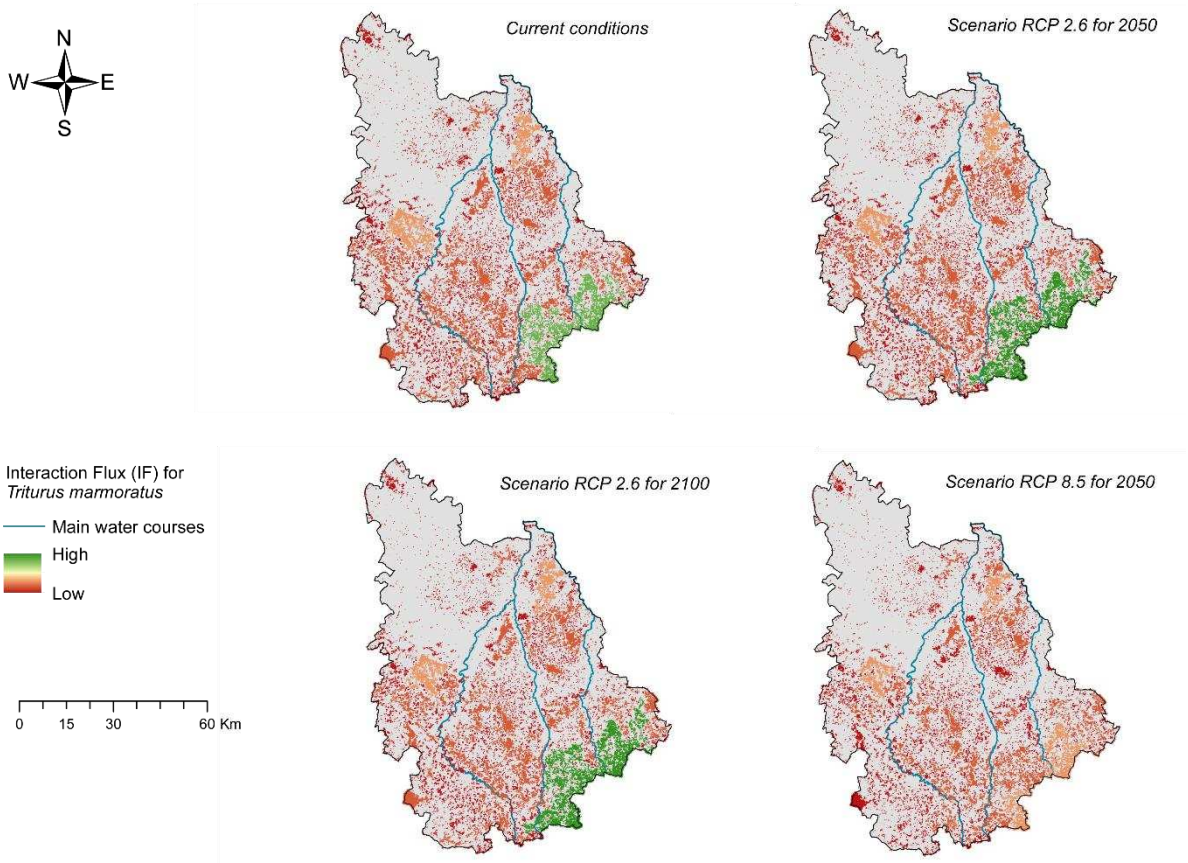


Fig. 6 Contribution of habitat patches to global connectivity through the study area identified through the interaction flux (IF) for *T. marmoratus*

Two-species combination and assessment of potential changes

The interpolations and combination of the IF through the study area allowed summing up the potential of connectivity for the two-species in a single map for newts, for each condition where we found suitable habitat patches for both species (i. e. current conditions and future scenario RCP 2.6 for 2050 and 2100) (Fig. 7).

We found a high potential of connectivity for newts in some patches located in the east, south-eastern and mid-western parts of the study area in current conditions (Fig. 7). The results showed an overall contraction of the most connected areas and a reduction in connectivity potential. Most of these changes happened between current conditions and conditions projected for 2050, mostly in the north-eastern part of the study area. Variation of connectivity according to the interaction flux seemed quite stable between 2050 and 2100 in this scenario. Despite the loss of connectivity, we did not actually find any spatial shift of the areas considered as best connected according to the IF within the study area.

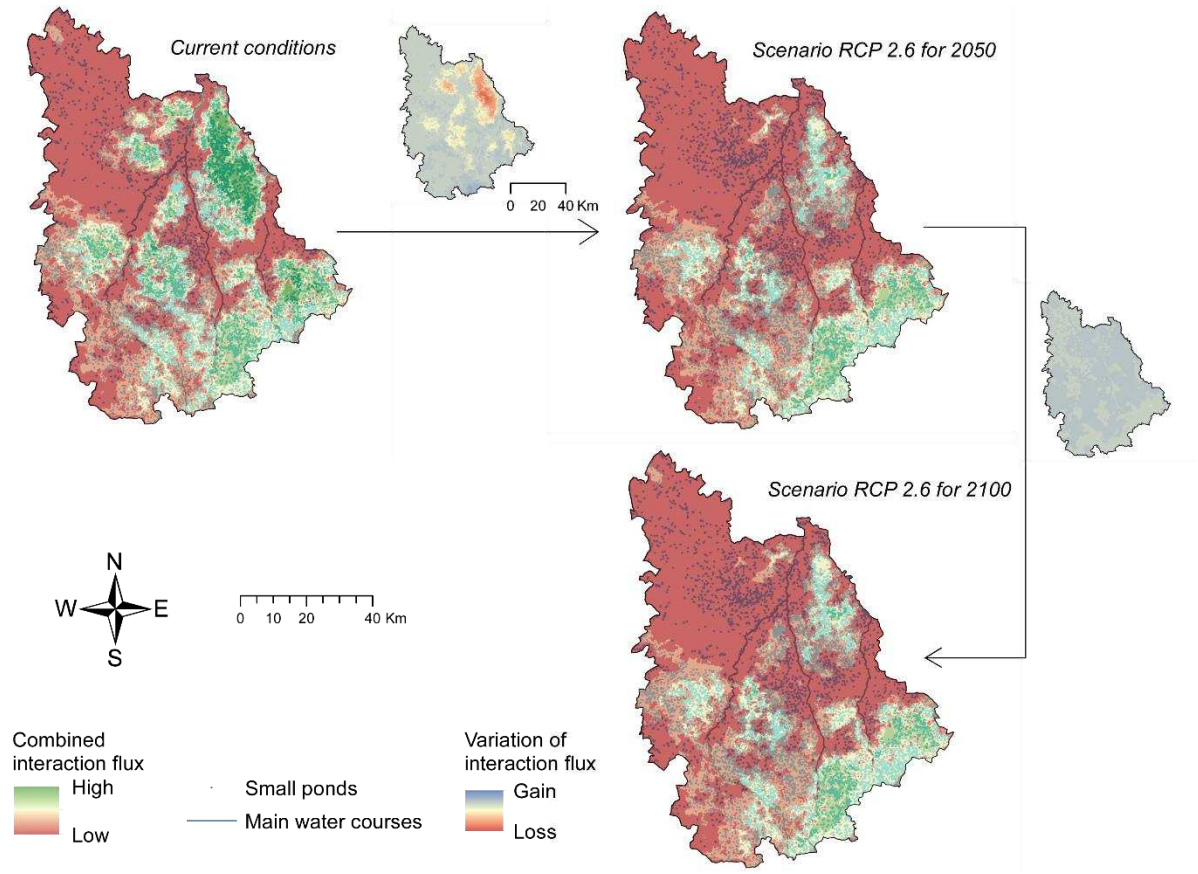


Fig. 7 Potential of landscape connectivity resulting from the combination of interaction flux for the two newt species within the study area. Small maps represent the variation of IF between large maps

Discussion

Newts' habitat suitability and effect of climate change

The study allowed accounting for both large-scale climate tolerances and fine-scale information on land cover to identify areas potentially suitable for *T. cristatus* and *T. marmoratus*. We found suitable patches across the whole study area for both species, except in the northwest quarter, where the combination of land cover-only and climate-only ENMs revealed fewer proper conditions for the presence of newts. Closeness to small ponds took high importance in land cover-only ENMs for both species, and thus in the identification of habitat patches. This makes sense because small ponds are an important habitat for the species' survival and represent preferential spots for breeding, which is a key phase in the life of newts. This emphasizes the relevance of integrating high-resolution data for modelling suitable habitats for species at this scale (Trumbo et al. 2012). Especially for *T. cristatus*, for which climate change might have a

high impact, our results emphasized that small ponds are key landscape elements to maintaining newt presence within the study area (Curado et al. 2011).

Projections with climate change scenarios revealed a potential impact of warming on newts' suitable habitat patches. Indeed, under RCP 2.6, the scenario leading to the lowest greenhouse gas concentration levels through a "peak-and-decline" succession for 2050 and 2100, we still found decline in habitat suitability in the study area for *T. cristatus* (from 24% to less than 5%), while habitat suitability for *T. marmoratus* was only slightly impacted. However, with the scenario RCP 8.5, leading to high greenhouse gas concentration levels through rising radiative forcing, habitat patches of *T. cristatus* disappeared from 2050 when those for *T. marmoratus* remained until 2050, and disappeared in 2100. The reduction in suitability for *T. cristatus* is probably related to the fact that it is at the southern limit of its range in our study area. Indeed, it has already been shown that climate change could lead to the displacement of species ranges at higher latitudes, particularly for *T. cristatus* (Préau et al. 2018; Walther et al. 2002).

Connectivity for newts under current and future climate

The calculation of the IF index informed upon the local contribution of each patch to overall connectivity within the study area, accounting for both the capacity (i. e. suitability) of the patch and its contribution to overall interactions in the network. Despite rather high number of suitable patches for both species in current conditions, graph analyses showed that most patches were poorly connected. However, IF calculations and interpolations showed high contribution to overall connectivity for areas in the north-east for *T. cristatus* and in the south-east for *T. marmoratus*, and for a few patches in the south-western quarter of the study area, that showed higher IF when accounting for both species. These areas, seemed to hold relatively high intrinsic quality (i. e. capacity), and to be well connected to other patches. Consequently, the largest flux of newt individuals could occur in these areas, which could act as source populations within the study area (Stevens and Baguette 2008). These results could be further developed through genetic analyses to confirm the potential for connectivity among patches (Luque et al. 2012).

With climate change scenarios, we observed a decrease in connectivity following the decrease of patches' capacity. The variation of the IF has made possible to highlight the important areas for newt connectivity and to sum up the ones potentially threatened by climate warming. In addition, we found that climate change might increase landscape resistance toward newt species. Climate warming is indeed assumed to have direct effects on amphibian ability to move through the landscape, for instance by increasing desiccation risk (Li et al. 2013). However,

habitat loss and fragmentation remains a main threat to biodiversity and the related land cover is also subject to constant changes (Titeux et al. 2016), with impacts on landscape connectivity for amphibians (Decout et al. 2012; Sahraoui et al. 2017). In our forecasts, the increase of landscape resistance is only the result of climate change scenarios, because we did not account for any scenario of land cover change. At this time, there is no coherent scenario of land cover change at the scale of our study area allowing the use of high-resolution data such as the ponds inventory. It would have been opportune to simulate changes in land cover and the evolution of preferential breeding areas for newts such as ponds, whose sustainment in the landscape depends on both land use and water supply. Indeed, global warming is likely to affect the persistence of wetlands and ponds and therefore their availability for amphibian reproduction (McMenamin et al. 2008). Still, land use/ land cover can be a possible lever to buffer impacts of climate warming on landscape connectivity, by ensuring functional connectivity between suitable habitat patches (Albert et al. 2017). Actually, Quesnelle et al. (2015) have found forest amount to be more important for amphibians than the amount of wetland, because it provides wintering and summer shelters and because survival and dispersal is favoured in forested landscapes compared to open areas (Rothermel and Semlitsch 2002; Todd et al. 2014; Todd et al. 2009).

Inclusion in local environmental policies

The graphs and maps produced in this study are functional tools for environmental planning. The areas identified as suitable and well connected are valuable to the local actors of biodiversity conservation by informing a species conservation strategy; by highlighting areas where to focus conservation actions like prioritizing sites for protection, land control and management, or restoring connectivity.

With the combination of both species' connectivity assessments, we have identified connectivity patches for newts, which would be interesting to connect in the perspective of climate change. Indeed, the area identified in the north-western quarter of the study area was forecasted to decrease in connectivity under RCP 2.6. Improving the flow of individuals with the surrounding patches might help buffering this variation. Our results reaffirmed the importance of ponds for amphibians, however, the sustaining functionality of the pond network also depends on the conservation of features favouring the species' overwintering, protection against dehydration and seasonal breeding movements such as hedgerows or deciduous patches (Jehle 2000; Trochet et al. 2017). In parallel, relevant actors in the field of biodiversity

protection such as NGOs or other associations could systematically bring up the results when consulted on land planning and urban projects, and aware of any risk of habitat destruction or connectivity disruption, particularly in areas identified as sources for these species. Our results can argue the proposal of measures such as small wildlife crossings to preserve the functionality of the pond network. The inclusion of our results in urban planning documents, for instance, schemes for territorial coherence (as defined by the French urban code) at the level of the administrative department, or local urban development plan (as defined by the French urban code) at the level of municipalities, which have the power to control the destruction of ponds in their respective territories, would improve newt protection. Moreover, maintaining functional connectivity for these low-mobile species would also favour connectivity for other more mobile amphibians and species that depend on small ponds.

Uncertainty

Uncertainty in ENM can come from various sources such as, choice of variables, of algorithms, correlation among predictor variables, spatial autocorrelation at species occurrences, transferability of the models in space and time etc. (Guisan et al. 2017). Here, both land cover-only and climate-only ENMs obtained satisfying evaluations according to TSS and AUC, which tends to confirm the choice of predictor variables. We used poorly correlated variables in either climate-only and land cover-only ENMs and reduced spatial autocorrelation and potential uneven sampling using a single occurrence data in each grid-cell containing presence information. We did not find significant spatial autocorrelation on the residuals of our final habitat suitability outputs. In addition, since our models intend to help species conservation in the study area, we estimated areas where individual predictions of the different algorithms could vary, in order to inform practitioners about potential uncertainties. We also provided MESS maps to inform about uncertainty within our projections. We found little extrapolation for current conditions which allows confidence in models' transferability. However, we found much more extrapolation in future projections for *T. cristatus* than for *T. marmoratus*. Indeed, *T. cristatus* is at the southern limit of its range in our study area and its climate-only ENM was calibrated on data from colder regions than the one of *T. marmoratus*. Thus, extrapolation detected for *T. cristatus* under climate warming was the result of projection under inexistent conditions in its current range. Another point of uncertainty comes from the dispersal distance used to assess the potential connectivity of the species. The choice of this distance for amphibians is not obvious because of little literature on this topic. Dispersal (i. e. active or passive attempt to move from a natal / breeding site to another breeding site (Clobert et al.

2009)), generally occurs during the juvenile stages in pond-breeding amphibians (Pittman et al. 2014), which is why it is difficult to quantify travelled distances. Here we used 1 km as maximal dispersal distance for newts based on expert opinion but it could be appropriate to test the effect of a range of dispersal distances (Avon and Bergès 2016; Duflot et al. 2018).

Conclusion

Combining land cover-based and climate-based ENMs in a single output for graph analyses allowed determining patches with high capacity (i. e. mean of HSI) for each species. We also determined patches with high interaction flux, which were not necessarily the ones with highest capacity, but which stood apart by a relatively high capacity and high connectivity potential. We consider these latest as key patches to maintain connectivity and flux of individuals through the study area. Thus, after field verifications, these patches could be the subject of protection measures or land control in order to maintain their high potential (Shoo et al. 2011).

Furthermore, improving patch connectivity of high capacity patches that seemed poorly connected should be considered to promote stepping-stone connectivity allowing to follow a potential range shift, for instance for *T. cristatus* (Kujala et al. 2013; Préau et al. 2018). We believe that our framework is a useful and easily reproducible way to combine global climate tolerance of the species with detailed data on species habitats and occurrence when available. It provides information for prioritizing sites for conservation and advises landscape policies. Our graphs can be reused to simulate potential risks associated with new urban developments or to select areas where to create new ponds to promote newt persistence and connectivity.

Conflict of Interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

Aguirre-Gutiérrez J, Kissling WD, Biesmeijer JC, WallisDeVries MF, Reemer M, Carvalheiro LG (2017) Historical changes in the importance of climate and land use as determinants of Dutch pollinator distributions. J Biogeogr 44(3):696-707. https://doi.org/10.1111/jbi.12937

Albert CH, Rayfield B, Dumitru M, Gonzalez A (2017) Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. Conser Biol 31(6):1383-1396. https://doi.org/10.1111/cobi.12943

Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). J Appl Ecol 43(6):1223-1232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol Evol 22(1):42-47. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010

Araujo MB, Thuiller W, Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. J Biogeogr 33(10):1712-1728. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x

Arntzen JW, Abrahams C, Meilink WRM, Iosif R, Zuiderwijk A (2017) Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38 year period. Biodivers Conserv 26(6):1411-1430. https://doi.org/10.1007/s10531-017-1307-y

Arntzen JW, Jehle R, Bosch J et al (2009a) *Triturus marmoratus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T59477A11949129. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T59477A11949129.en. Accessed 2 July 2019

Arntzen JW, Kuzmin S, Jehle R et al (2009b) *Triturus cristatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T22212A9365894. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T22212A9365894.en. Accessed 2 July 2019

Avon C, Bergès L (2016) Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. Landscape Ecol 31(7):1551-1565. https://doi.org/10.1007/s10980-015-0336-8

Baranyi G, Saura S, Podani J, Jordán F (2011) Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. Ecol Indic 11(5):1301-1310. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.003

Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? Methods Ecol Evol 3(2):327-338. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Bertrand R, Riofrio-Dillon G, Lenoir J et al (2016) Ecological constraints increase the climatic debt in forests. Nat Commun 7:12643. https://doi.org/10.1038/ncomms12643

Blaustein AR, Han BA, Relyea RA et al (2011) The complexity of amphibian population declines: understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. In: Ostfeld R. S. andSchlesinger W. H. (eds), Year in Ecology and Conservation Biology, Annals of the New York Academy of Sciences. Blackwell Science Publ, Oxford, pp. 108-119

Boria RA, Olson LE, Goodman SM, Anderson RP (2014) Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. Ecol Model 275:73-77. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012

Capinha C, Larson ER, Tricarico E, Olden JD, Gherardi F (2013) Effects of climate change, invasive species, and disease on the distribution of native European crayfishes. Conserv Biol 27(4):731-40. https://doi.org/10.1111/cobi.12043

Carey C, Alexander MA (2003) Climate change and amphibian declines: is there a link? Divers Distrib 9(2):111-121. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00011.x

Clauzel C, Bannwarth C, Foltete J-C (2015) Integrating regional-scale connectivity in habitat restoration: An application for amphibian conservation in eastern France. J Nat Conserv 23:98-107. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.07.001

Clobert J, Le Galliard J-F, Cote J, Meylan S, Massot M (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. Ecol Lett 12(3):197-209. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x

Curado N, Hartel T, Arntzen JW (2011) Amphibian pond loss as a function of landscape change – A case study over three decades in an agricultural area of northern France. Biol Conserv 144(5):1610-1618. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.011

Decout S, Manel S, Miaud C, Luque S (2012) Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. Landscape Ecol 27(2):267-279. https://doi.org/10.1007/s10980-011-9694-z

Dolgener N, Freudenberger L, Schneeweiss N, Ibisch PL, Tiedemann R (2014) Projecting current and potential future distribution of the Fire-bellied toad *Bombina bombina* under climate change in north-eastern Germany. Reg Environ Change 14(3):1063-1072. https://doi.org/10.1007/s10113-013-0468-9

Duflot R, Avon C, Roche P, Bergès L (2018) Combining habitat suitability models and spatial graphs for more effective landscape conservation planning: An applied methodological framework and a species case study. J Nat Conserv 46:38-47. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.08.005

Elith J, Kearney M, Phillips S (2010) The art of modelling range-shifting species. Methods Ecol Evol 1(4):330-342. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. Int JClimatol 37(12):4302-4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Foltête J-C, Clauzel C, Vuidel G (2012) A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. Environ Modell Softw 38:316-327. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.07.002

Foltête J-C, Girardet X, Clauzel C (2014) A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. Landscape Urban Plan 124:140-150. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.12.012

Foltête JC, Clauzel C, Vuidel G, Tournant P (2012) Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. Landscape Ecol 27(4):557-569. https://doi.org/10.1007/s10980-012-9709-4

Fournier A, Barbet-Massin M, Rome Q, Courchamp F (2017) Predicting species distribution combining multi-scale drivers. Global Ecology and Conservation. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.11.002

Girardello M, Griggio M, Whittingham MJ, Rushton SP (2010) Models of climate associations and distributions of amphibians in Italy. Ecol Res 25(1):103-111. https://doi.org/10.1007/s11284-009-0636-z

Gonçalves J, Honrado JP, Vicente JR, Civantos E (2016) A model-based framework for assessing the vulnerability of low dispersal vertebrates to landscape fragmentation under environmental change. Ecol Complex 28:174-186. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.05.003

Guisan A, Zimmermann NE, Thuiller W (2017) Habitat Suitability and Distribution ModelsWith Applications in R. Cambridge University Press, Cambridge

Hanley JA, McNeil BJ (1982) The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. Radiology 143(1):29-36. https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747

Hattab T, Albouy C, Lasram FBR, Somot S, Le Loc'h F, Leprieur F (2014). Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. Global Ecology and Biogeography 23:1417-1429. https://doi.org/10.1111/geb.12217

Hijmans RJ, Elith J (2017) package 'dismo'. https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf. Accessed 4 September 2018

Hirzel AH, Le Lay G (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. J Appl Ecol 45(5):1372-1381. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x

Hof C, Araujo MB, Jetz W, Rahbek C (2011) Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. Nature 480(7378):516-519. https://doi.org/10.1038/nature10650

IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WG1AR5_all_final.pdf. Accessed 15 February 2019

Jehle R (2000) The terrestrial summer habitat of radio-tracked great crested newts (*Triturus cristatus*) and marbled newts (*T. marmoratus*). Herpetol J 10(4):137-142

Jehle R, Arntzen JW (2000) Post-breeding migrations of newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*) with contrasting ecological requirements. J Zool 251:297-306. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb01080.x

Keeley ATH, Beier P, Gagnon JW (2016) Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. Landscape Ecol 31(9):2151-2162. https://doi.org/10.1007/s10980-016-0387-5

Kujala H, Moilanen A, Araujo MB, Cabeza M (2013) Conservation Planning with Uncertain Climate Change Projections. Plos One 8(2):12. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053315

Le Roux M, Redon M, Archaux F, Long J, Vincent S, Luque S (2017) Conservation planning with spatially explicit models: a case for horseshoe bats in complex mountain landscapes. Landscape Ecol 32(5):1005-1021. https://doi.org/10.1007/s10980-017-0505-z

Leroy B, Bellard C, Dubos N et al (2014) Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. Divers Distrib 20(6):686-697. https://doi.org/10.1111/ddi.12191

Li YM, Cohen JM, Rohr JR (2013) Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. Integr Zool 8(2):145-161. https://doi.org/10.1111/1749-4877.12001

Luque S, Saura S, Fortin M-J (2012) Landscape connectivity analysis for conservation: insights from combining new methods with ecological and genetic data. Landscape Ecol 27(2):153-157. https://doi.org/10.1007/s10980-011-9700-5

Marshall L, Biesmeijer JC, Rasmont P et al (2017) The interplay of climate and land use change affects the distribution of EU bumblebees. Glob Chang Biol 24(1):101-116. https://doi.org/10.1111/gcb.13867

McMenamin SK, Hadly EA, Wright CK (2008) Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. P Nat Acad Sci USA 105(44):16988-16993. https://doi.org/10.1073/pnas.0809090105

Meller L, Cabeza M, Pironon S et al (2014) Ensemble distribution models in conservation prioritization: from consensus predictions to consensus reserve networks. Divers Distrib 20(3):309-321, https://doi.org/10.1111/ddi.12162

Miller VC (1953) A Quantitative Geomorphic Study of Drainage Basin Characteristics in the Clinch Mountain Area, Virginia and Tennessee Department of Geology Columbia University, New York, pp. 389-402

Ministère d'Etat, Ministère de l'écologie du développement et de l'aménagement durables, pêche Mdlaedl (2007) Arrêté du 19 novembre 2007 fixant les listes des amphibiens et des reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. Journal Officiel n°0293 du 18 décembre 2007

Moran PAP (1950) A Test for the Serial Independence of Residuals. Biometrika 37(1/2):178-181. https://doi.org/10.2307/2332162

Nori J, Lemes P, Urbina-Cardona N, Baldo D, Lescano J, Loyola R (2015) Amphibian conservation, land-use changes and protected areas: A global overview. Biol Conserv 191:367-374. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.07.028

O'Regan SM, Palen WJ, Anderson SC (2013) Climate warming mediates negative impacts of rapid pond drying for three amphibian species. Ecology 95(4):845-855. https://doi.org/10.1890/13-0916.1

PCN (2016) Liste rouge du Poitou-Charentes : chapitre Amphibiens et Reptiles. http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/wp-content/uploads/2019/06/Liste_Rouge_AMPHIBIENS-REPTILES_PC_2016.pdf. Accessed 05 July 2019

Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend Peterson A (2007) ORIGINAL ARTICLE: Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. J Biogeogr 34(1):102-117. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x

Piha H, Luoto M, Merilä J (2007) Amphibian occurrence is influenced by current and historic landscape characteristics. Ecol Appl 17(8):2298-2309. https://doi.org/10.1890/06-1509.1

Pittman SE, Osbourn MS, Semlitsch RD (2014) Movement ecology of amphibians: A missing component for understanding population declines. Biol Conserv 169:44-53. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.020

Préau C, Isselin-Nondedeu F, Sellier Y, Bertrand R, Grandjean F (2018) Predicting suitable habitats of four range margin amphibians under climate and land-use changes in southwestern France. Reg Environ Change 19(1):27-38. https://doi.org/10.1007/s10113-018-1381-z

Quesnelle PE, Lindsay KE, Fahrig L (2015) Relative effects of landscape-scale wetland amount and landscape matrix quality on wetland vertebrates: a meta-analysis. Ecol Appl 25(3):812-825. https://doi.org/10.1890/14-0362.1

Rothermel BB, Semlitsch RD (2002) An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. Conserv Biol 16(5):1324-1332. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01085.x

Rudnick D, Ryan SJ, Beier P et al (2012) The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. Issues in Ecology 16:1-20.

Sahraoui Y, Foltete J-C, Clauzel C (2017) A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. Landscape Ecol 32(9):1819-1835. https://doi.org/10.1007/s10980-017-0551-6

Shoo LP, Olson DH, McMenamin SK et al (2011) Engineering a future for amphibians under climate change. J Appl Ecol 48(2):487-492. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01942.x

Stevens VM, Baguette M (2008) Importance of Habitat Quality and Landscape Connectivity for the Persistence of Endangered Natterjack Toads. Conserv Biol 22(5):1194-1204. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00990-x

Takolander A, Hickler T, Meller L, Cabeza M (2019) Comparing future shifts in tree species distributions across Europe projected by statistical and dynamic process-based models. Reg Environ Change 19(1):251-266. https://doi.org/10.1007/s10113-018-1403-x

Tarabon S, Bergès L, Dutoit T, Isselin-Nondedeu F (2019) Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. J Environ Manage 241, 439-449. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.02.031

Taylor PD, Fahrig L, With KA (2006) Landscape connectivity: a return to the basics. In: Crooks K. R. andSanjayan M. (eds), Connectivity Conservation, Conservation Biology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 29-43

Thuiller W, Araujo MB, Lavorel S (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? J Biogeogr 31(3):353-361. https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x

Thuiller W, Georges D, Engler R, Georges MD, Thuiller CW (2012) Package 'biomod2'. https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/biomod2.pdf. Accessed 15 September 2018

Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes MT, Prentice IC (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. P Nat Acad Sci USA 102(23):8245. https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102

Titeux N, Henle K, Mihoub JB et al (2016) Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. Glob Change Biol 22(7):2505-2515. https://doi.org/10.1111/gcb.13272

Todd BD, Blomquist SM, Harper EB, Osbourn MS (2014) Effects of timber harvesting on terrestrial survival of pond-breeding amphibians. Forest Ecol Manage 313:123-131. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.011

Todd BD, Luhring TM, Rothermel BB, Gibbons JW (2009) Effects of forest removal on amphibian migrations: implications for habitat and landscape connectivity. J Applied Ecol 46(3):554-561. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01645.x

Trochet A, Le Chevalier H, Calvez O et al (2017) Postbreeding Movements in Marbled Newts (Caudata, Salamandridae): A Comparative Radiotracking Study in Two Habitat Types. Herpetologica 73(1):1-9. https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-15-00072

Trumbo DR, Burgett AA, Hopkins RL, Biro EG, Chase JM, Knouft JH (2012) Integrating local breeding pond, landcover, and climate factors in predicting amphibian distributions. Landscape Ecol 27(8):1183-1196. https://doi.org/10.1007/s10980-012-9770-z

Council of the European Union (1992) Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. pp. 0007 - 0050

Urban D, Keitt T (2001) Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective Ecology 82(5):1205-1218. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1205:LCAGTP]2.0.CO;2

Walther G-R, Post E, Convey P et al (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature 416(6879):389-395. https://doi.org/10.1038/416389a

Zeller KA, McGarigal K, Whiteley AR (2012) Estimating landscape resistance to movement: a review. Landscape Ecol 27(6):777-797. https://doi.org/10.1007/s10980-012-9737-0

Ziółkowska E, Ostapowicz K, Radeloff VC, Kuemmerle T (2014) Effects of different matrix representations and connectivity measures on habitat network assessments. Landscape Ecol 29(9):1551-1570. https://doi.org/10.1007/s10980-014-0075-2

SYNTHESE DU CHAPITRE 2

Dans ce chapitre, nous avons étudié les effets du changement climatique sur la distribution potentielle et la connectivité des habitats favorables à *T. cristatus* et *T. marmoratus* dans le département de la Vienne. Nous avons identifié des zones favorables au triton crêté et au triton marbré dans le département de la Vienne à partir de variables globales sur le climat et de variables locales sur l'occupation du sol.

Nous avons ainsi déterminé que 15% du département semblait être favorable à la présence de *T. cristatus* et 24% à celle de *T. marmoratus*, dans l'espace environnemental représenté par les variables prises en compte dans nos modèles, et dans les conditions climatiques actuelles. Comme nous nous y attendions, la distance à la mare la plus proche s'est avérée essentielle pour prédire la répartition des tritons dans la zone d'étude. Les variables climatiques les plus importantes pour expliquer la distribution de *T. cristatus* étaient la température maximale du mois le plus chaud et l'écart annuel des températures, alors que pour *T. marmoratus*, les variables les plus importantes étaient la saisonnalité des températures et la température moyenne du trimestre le plus sec.

L'utilisation de scénarios de changement climatique a permis de simuler l'évolution potentielle de la distribution des zones favorables à ces deux espèces dans le département. Nos résultats ont mis en évidence la vulnérabilité de *T. cristatus*, qui à l'échelle du département se trouve en limite sud de son aire de répartition et pour lequel nos projections ont montré une réduction de la surface des habitats potentiellement favorables (i. e du potentiel favorable) dès 2050, sous le scénario RCP 2.6. Les populations de *T. marmoratus* pourraient être davantage en capacité de faire face au changement climatique dans le département puisque les zones favorables semblent se maintenir jusqu'en 2050 sous le scénario RCP 8.5. L'étude de la connectivité entre les patches d'habitat favorable a permis de déterminer les zones avec le meilleur potentiel de connectivité pour ces espèces. Les projections avec les scénarios de changement climatique ont montré que le potentiel de connectivité risquait de diminuer en suivant la réduction du potentiel favorable des patches et dans les mailles entre les patches.

Nous avons réalisé différentes analyses d'incertitude afin d'informer sur la fiabilité de nos résultats. Bien que nos modèles aient obtenu de bons résultats s'agissant des métriques d'évaluation, de la variation entre les modèles et de l'autocorrélation spatiale dans les résidus, la transférabilité de l'ENM-climat pour *T. cristatus* s'est avérée moins satisfaisante que celle

de l'ENM-climat pour *T. marmoratus*. En effet, comme *T. cristatus* est en limite sud de son aire dans la Vienne, les conditions climatiques prévues dans les scénarios de changement climatique, et notamment le RCP 8.5, se trouvent en dehors des limites climatiques avec lesquels le modèle a été calibré, et la projection sous de telles conditions nécessite l'extrapolation du modèle. Par ailleurs, nous avons fait le choix d'une distance de dispersion maximale de 1 km pour calculer la métrique de connectivité, alors que les connaissances sur les capacités de dispersion des grands tritons sont limitées. Ainsi, il semble essentiel de mettre en place des étapes de validation de terrain afin de confronter nos résultats à la réalité. Grâce à notre partenariat avec l'association naturaliste Vienne Nature, les zones identifiées sur nos cartes comme possédant un potentiel favorable et un potentiel de connectivité élevés pourraient faire l'objet de prospection, afin de confirmer leur adéquation pour l'accomplissement du cycle de vie des tritons, ainsi que la connectivité avec les zones alentours. En ce qui concerne la connectivité, des analyses complémentaires sur la structuration génétique des populations de tritons pourraient permettre de valider l'importance de certaines zones pour le maintien des populations dans le département.

Par la suite, l'approche utilisée dans ce chapitre pourrait permettre une prise en compte détaillée de ces espèces dans les documents d'urbanismes et de planification mis en place dans le département. Les SCOT intègrent une déclinaison à l'échelle départementale des trames vertes et bleues identifiées dans le SRCE. Le département de la Vienne est actuellement concerné par deux SCOT. Le SCOT Seuil-du-Poitou s'étend sur quatre intercommunalités et le SCOT Sud-Vienne, en cours d'élaboration, sur deux intercommunalités. Ils couvrent une grande partie du département. Ces documents doivent permettre de prendre en compte la biodiversité dans l'aménagement du territoire et ont pour objectif de préserver les réservoirs de biodiversité et les fonctionnalités écologiques, notamment grâce à l'identification de périmètres de vigilance. Les PLU et les PLUi régissent l'occupation du sol à l'échelle communale et intercommunale et peuvent délimiter les sites à protéger. Nos résultats peuvent être portés par les acteurs du territoire comme Vienne Nature et pourraient ainsi être pris en considération et servir de support dans la définition des réservoirs et des corridors dans ces documents d'urbanisme pour identifier précisément des zones à préserver, ainsi que lors des projets d'aménagements urbains futurs sur le territoire. Ils peuvent être utilisés pour appuyer le choix de zones à protéger où sur lesquels exercer une maîtrise foncière, par exemple par le réseau d'acteurs locaux et porteurs de projets signataires du contrat territorial Vienne Aval, afin de mettre en place une stratégie de conservation cohérente sur le territoire. Les zones identifiées

comme ayant un fort potentiel de connectivité doivent être mises en relation avec les éléments fragmentant du paysage, comme la ligne à grande vitesse, l'autoroute A10, et les zones les plus urbanisées, afin de cibler des mesures de conservation, de reconquête, comme la préservation ou la restauration de la matrice paysagère, de milieux ou de corridors fonctionnels. Par ailleurs, nos projections sous les scénarios de changement climatique ont permis d'identifier les zones les plus vulnérables, ce qui peut permettre une vision à long terme de la protection des grands tritons en Vienne.

Bien que nous n'ayons pas été en mesure d'intégrer de scénario d'occupation du sol, du fait de la haute résolution des variables utilisées dans notre étude, la communication de nos résultats peut permettre d'améliorer la protection des habitats des grands tritons, puisque les différents acteurs du territoire sont largement impliqués dans l'évolution de l'occupation du sol. Cependant, le changement climatique risque d'affecter les habitats des amphibiens, et notamment la disponibilité des zones humides, ce qui n'était pris en compte qu'indirectement via les variables climatiques. Celle-ci sera intégrée dans le chapitre 3.

CHAPITRE 3

Les populations peuvent-elles suivre le déplacement des aires favorables à l'échelle nationale ?



Triturus marmoratus, ©Yann Sellier

INTRODUCTION

Il est largement admis que le changement climatique peut influencer les espèces à différents niveaux, entraînant des changements dans la physiologie, la phénologie et la distribution des espèces (Bellard et al. 2012; Mooney et al. 2009). Les organismes ectothermes comme les amphibiens sont liés à la température et l'accomplissement de leur cycle de vie est régi par la disponibilité en eau dans le milieu, qui sont deux facteurs directement impactés par le changement climatique. Par exemple, l'augmentation de la température et les changements de précipitations ont des effets néfastes sur la phénologie, la condition physique, le développement ou la survie des amphibiens (Cayuela et al. 2016; Ficetola & Maiorano 2016; Galloy & Denoel 2010; Weinbach et al. 2018). En outre, le changement climatique contribue à la diminution de la quantité et de la qualité des ressources en eau (Erwin 2008), et le déclin corrélé des zones humides a déjà été décrit comme une menace pour la survie des populations d'amphibiens (Haubrock & Altrichter 2016). En plus de l'aspect physiologique et phénologique, les principaux effets du changement climatique sur la répartition des espèces se traduisent par des déplacements latitudinaux et altitudinaux des aires de répartition. Il peut s'agir soit de l'extension de l'aire de répartition vers les hautes latitudes et vers des altitudes plus élevées à la suite du réchauffement climatique (Bellard et al. 2013) ; soit de la réduction de l'aire de répartition vers les sommets et les pôles suivant les climats froids et le retrait des glaciers (Bertrand et al. 2011; Parmesan et al. 1999). Il peut également y avoir des mouvements du littoral vers l'intérieur des terres, suite au recul du trait de côte (Tougou et al. 2009). Chez les amphibiens, les faibles capacités de dispersion, peuvent être limitantes dans la réponse au changement climatique, et entraîner une réduction de l'aire de répartition (Araujo et al. 2006). Par exemple, dans plusieurs régions, un certain nombre d'espèces d'amphibiens risque, dans le futur, de subir la contraction et/ou le déplacement de leur aire de répartition à cause du changement climatique (Lawler et al. 2010; Loyola et al. 2014; Parra-Olea et al. 2005).

Les ENM sont couramment utilisés pour prospecter les changements de distribution des espèces qui subissent un changement global (Araújo et al. 2019), notamment grâce à l'utilisation de scénarios de réchauffement climatique. Les scénarios de réchauffement climatique décrivent des trajectoires potentielles d'augmentation de la température, qui peuvent avoir des conséquences différentes sur les changements de distribution, selon les espèces et leur relation avec des facteurs climatiques ou dépendants du climat (Thuiller et al. 2011; van Vuuren et al. 2011). Si le climat structure en partie la répartition des espèces sur de larges échelles

(continents, régions), la composition des paysages influence la répartition locale des populations au travers de l'utilisation et de l'occupation du sol. En effet, celle-ci reflète à la fois la sélection de l'habitat et la capacité des individus à se déplacer dans la matrice paysagère (Fournier et al. 2017; Préau et al. 2018; Thuiller et al. 2004). Ainsi, les menaces liées aux changements d'occupation du sol s'ajoutent à celle du changement climatique, et leur évaluation exige des données à haute résolution. Les changements d'occupation du sol entraînent localement la perte, la fragmentation et la dégradation des habitats aquatiques, humides et terrestres nécessaires à l'achèvement du cycle de vie des amphibiens (Fischer & Lindenmayer 2007). Des études ont montré que les changements d'occupation du sol pourraient réduire globalement la distribution des amphibiens, en particulier dans des conditions de fort réchauffement (Newbold 2018; Powers & Jetz 2019). L'évaluation de l'impact du changement climatique sur la distribution des amphibiens sous les différents scénarios de réchauffement est rarement mise en lien avec les données correspondantes concernant les changements d'occupation du sol, et cela ne peut souvent se faire qu'à une résolution grossière (Newbold 2018; Powers & Jetz 2019). Dans le chapitre 1, nous avons modélisé les aires favorables à des amphibiens avec des variables d'occupation du sol et projeté les modèles sous des scénarios relativement simples élaborés pour la région Nouvelle-Aquitaine à l'aide du logiciel CLUE. Nous avons identifié de potentiels déplacements des aires favorables à plusieurs espèces ce qui posait question quant à la capacité des espèces à suivre ces déplacements. Dans ce chapitre, nous ne prenons pas en compte les catégories d'occupation du sol dans les ENM, car comme nous l'avons vu, le rôle de l'occupation du sol dans la structuration de la distribution des amphibiens est secondaire à large échelle. Cependant, l'occupation du sol détermine la capacité des individus à se déplacer à travers le paysage. Ainsi, pour évaluer la capacité d'une espèce à suivre de potentiels déplacements de son aire favorable, nous avons choisi de simuler les déplacements de l'espèce à partir des résultats d'un modèle de niche écologique, en prenant en compte des changements d'occupation du sol. En effet, la capacité des espèces à se disperser et à se déplacer, plus ou moins facilement, selon les types d'occupation du sol rencontrés, influencera fortement leur capacité à suivre un changement de la répartition des aires favorables (Araujo et al. 2006; Travis et al. 2013).

Les modèles d'évaluation intégrés (IAM pour Integrated Assessment Models) prennent en compte des représentations simplifiées du système climatique et des écosystèmes, calibrés sur des modèles climatiques et d'impacts plus complexes. Les IAM représentent des éléments clés des sociétés humaines tels que la démographie, la consommation d'énergie, la technologie,

l'économie, la foresterie, l'agriculture et l'utilisation du sol (Moss et al. 2010) (Figure 10). C'est grâce à ces modèles développés par différentes équipes de chercheurs, appelés : IMAGE (pour Integrated Model to Assess the Global Environment, Agence d'évaluation environnementale néerlandaise, Pays-Bas), GCAM (pour Global Change Assessment Model, Laboratoire national du Nord-Ouest du Pacifique, États-Unis), AIM (pour Asia-Pacific Integrated Model, Institut national d'études environnementales, Japon) et MESSAGE (pour Model for Energy Supply Strategy Alternatives and their General Environmental impact, Institut international d'analyse de systèmes appliqués, Autriche), que les quatre grandes trajectoires de forçage radiatif (RCP ; Representative Concentration Pathways) identifiées en tant que RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 et RCP 8.5 ont été sélectionnées (Moss et al. 2010). Le RCP 2.6 présente un scénario de faibles émissions, axé sur la limitation du forçage radiatif à 3 Wm-2 pour 2050, suivie d'une diminution à 2,6 Wm-2 en 2100, ce qui limiterait le changement climatique à moins de 2°C. Dans l'IAM connexe « IMAGE », le changement d'occupation du sol tend à délocaliser les terres agricoles des régions à revenu élevé vers les régions à faible revenu et à développer la production de bioénergie (Hurtt et al. 2011). Le RCP 4.5 est un scénario de faible stabilisation des émissions à 4,5 Wm^{-2} avant 2100. Parallèlement, dans le cadre de l'IAM « GCAM », le changement d'affectation des terres serait caractérisé en particulier par le reboisement et la diminution des surfaces agricoles (Hurtt et al. 2011). Le RCP 6.0 met l'accent sur les mesures d'atténuation tardives prises pour stabiliser les émissions à 6 Wm-2 après 2100. Dans l'IAM connexe « AIM », l'occupation du sol subit une augmentation des zones urbaines et des surfaces cultivées et un déclin des surfaces herbacées alors que la superficie forestière reste constante (Hurtt et al. 2011). Le RCP 8.5 est un scénario d'émissions élevées où le forçage radiatif atteint 8,5 Wm-2 d'ici 2100. Dans l'IAM « MESSAGE » correspondant, les surfaces agricoles augmentent globalement tandis que les surfaces forestières diminuent globalement (Hurtt et al. 2011).

Dans ce chapitre, les données de changement d'occupation du sol que nous utilisons sont les données associées à chacune de ces trajectoires, issues des IAM correspondants (Hurtt et al. 2011). Nous les avons obtenus grâce à une équipe de chercheurs qui ont travaillé à augmenter la résolution de ces données (Li et al. 2016).

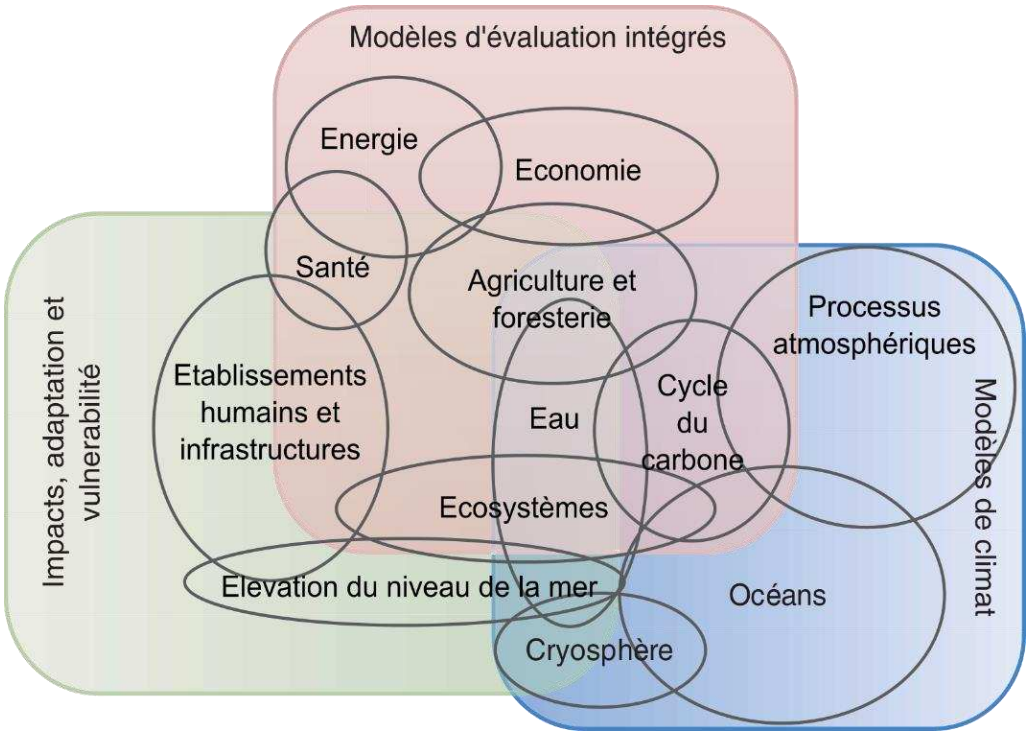


Figure 10 Superposition entre les différents modèles utilisés en recherche sur le changement climatique. *Traduit à partir de Moss et al. (2010)*

Les résultats des ENM peuvent être améliorés en simulant de manière explicite la colonisation de nouvelles zones par des individus et leur extinction à partir de zones favorables perdues (Elith et al. 2010; Fordham et al. 2018; Kearney et al. 2010). Cela est rendu possible grâce à des approches complémentaires, tenant compte de la démographie et des capacités de dispersion des espèces (Zurell et al. 2016). Des modèles comme MigClim (Engler et al. 2012) ou SimRShif (Bertrand et al. 2012) permettent de considérer la dispersion des espèces à travers une matrice paysagère et de simuler les effets des changements potentiels de configuration du paysage. Afin d'évaluer si une espèce d'amphibien peut suivre un potentiel déplacement de son aire favorable dans un contexte de changements climatique et d'occupation du sol, nous avons associé des projections issues d'ENM à des simulations de la dynamique de colonisation de l'espèce grâce à automate cellulaire : SimRShift. Celui-ci permet de prendre en compte différents processus intervenant dans la colonisation de nouveaux habitats : la survie/mortalité, la reproduction, la capacité de dispersion, la capacité d'installation (environnement favorable ou non). Cela nous a permis de simuler le déplacement des populations année par année, selon les deux scénarios de changement d'occupation du sol correspondants aux RCP 4.5 et RCP 8.5, et ainsi de passer des prédictions continues de potentiel favorable représentant la répartition potentielle de l'espèce à des prédictions de présence/ absence potentielles.

Par ailleurs, les chapitres 1 et 2 ont montré l'importance de la prise en compte de milieux de reproduction des amphibiens dans la modélisation de leur aire favorable et la nécessité d'avoir accès à des données précises, que l'on puisse utiliser avec une résolution élevée, ce qui devient difficile lorsque l'on considère de grandes zones géographiques. Dans ce chapitre, nous avons fait le choix d'utiliser une variable de bilan hydrique édaphique comme proxy de la disponibilité en eau. Le bilan hydrique édaphique varie de +∞ à -∞. Lorsque la valeur est supérieure à 0, cela signifie qu'il y a un excès d'eau dans le sol, donc un engorgement, qui traduit potentiellement la présence d'une zone humide ou d'une mare. À l'inverse, lorsque la valeur est inférieure à 0, cela signifie que le sol n'est pas saturé en eau. Comme le bilan hydrique édaphique est notamment calculé grâce aux précipitations, nous avons pu élaborer des scénarios d'évolution du bilan hydrique édaphique grâce aux scénarios de changement climatique dont nous disposions. Nous avons ainsi réalisé un modèle de niche écologique prenant en compte des variables climatiques et de bilan hydrique édaphique, et l'avons projeté dans les conditions actuelles et futures selon deux scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5.

L'espèce étudiée dans ce chapitre est le triton marbré *Triturus marmoratus*. Cette espèce et son habitat sont protégés en France et en Europe. Elle figure comme quasi menacée sur la liste rouge nationale et comme préoccupation mineure, vulnérable ou en danger sur les listes rouges régionales (UICN et al. 2015). Son aire de répartition couvre l'ouest de la France et le nord de l'Espagne et du Portugal et il est entouré par le triton marbré du sud *Triturus pygmaeus* en Espagne et au Portugal, par le triton crêté *Triturus cristatus* en France et par leurs hybrides respectifs dans les zones parapatriques (Wielstra et al. 2014). Le changement climatique est susceptible d'induire un changement dans l'aire de répartition du triton marbré et de bouleverser cet assemblage.

La question que nous nous posons est la suivante : **les populations peuvent-elles suivre le déplacement des aires favorables dû au changement climatique dans un contexte de changement d'occupation du sol à l'échelle nationale ?** Nous avons fait l'hypothèse que la capacité de *T. marmoratus* à se maintenir dans son aire de distribution face aux déplacements potentiels des aires favorables diminuerait à mesure que les changements globaux s'intensifieraient. Nous avons modélisé la distribution du triton marbré en France en tenant compte de deux scénarios de changement climatique et de disponibilité de l'eau, le RCP 4.5 et le RCP 8.5. La suite de l'analyse correspondant aux scénarios RCP 2.6 et RCP 6.0 est en cours. Nous avons également utilisé une approche mécaniste, tenant compte à la fois des capacités de dispersion du triton marbré et de la résistance de l'espèce face aux types d'utilisation du sol, en

prenant en compte les quatre scénarios correspondants en termes de changements d'occupation du sol, pour évaluer la résilience, c'est-à-dire la capacité de l'espèce à retrouver un équilibre, face à des changements de distribution potentiels.

Les premiers résultats de cette étude sur les scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5 sont présentés ci-dessous. Le matériel supplémentaire de cette étude est disponible en annexe 4.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude et espèce étudiée

La zone d'étude était la France métropolitaine. Nous avons divisé la zone d'étude en cellules de 1 x 1 km pour obtenir une grille de 547 873 cellules.

Triturus marmoratus est une espèce de plaine et de colline ; cette espèce habite les bois, les forêts, les landes humides, les tourbières et les bosquets, à proximité de mares ou étangs pour la reproduction (Lescure & De Massary 2012; Thirion & Evrard 2012). Son aire de répartition couvre l'ouest de la France, du nord au sud, ainsi que le nord de l'Espagne et du Portugal (annexe 4.1). Des études ont déterminé l'âge à maturité de *T. marmoratus* entre 2 et 5 ans selon les études, pour une longévité allant jusqu'à 15 ans, avec une espérance de vie variant de 3,5 à 6,1 ans (Castanet & Caetano 1993; Francillon-Vieillot et al. 1990; Jakob et al. 2003). La dispersion chez les amphibiens semble généralement effectuée par les juvéniles (Pittman et al. 2014). Bien que les études informant sur les distances parcourues par les amphibiens concernent principalement des adultes (Trochet et al. 2019), les distances parcourues par les urodèles ; et notamment chez les tritons, seraient de l'ordre de centaines de mètres (Kupfer & Kneitz 2000; Smith & Green 2005; Trochet et al. 2017). Ainsi, dans cette étude, nous avons considéré l'âge de la maturité sexuelle à 3 ans, avec une dispersion effectuée de la naissance à 3 ans, une espérance de vie de 6 ans, et une distance de dispersion maximale de 1 km par an (Arntzen & Espregueira Themudo 2008).

Nous avons compilé plusieurs bases de données regroupant des points de présence de *Triturus marmoratus*, à travers son aire de répartition. Nous avons utilisé les données du Global Biodiversity Information Facility (https://www.gbif.org/), principalement pour obtenir des données hors de France. En France, nous avons utilisé les données de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN, https://inpn.mnhn.fr/accueil/index) et des bases de données d'un

réseau français d'associations naturalistes nommé Faune-France (https://www.faune-france.org/). Au total, nous avons compilé 14853 points géo-référencés datant de 1970 à 2018 dans toute l'aire de répartition de *T. marmoratus* dont 10461 points en France.

Approche de modélisation

Nous avons utilisé une approche en trois étapes pour évaluer le potentiel favorable de la zone d'étude pour *T. marmoratus* dans les conditions actuelles et futures (Figure 11). Nous avons d'abord créé un ENM basé sur le climat pour l'ensemble de l'aire de répartition de *T. marmoratus* en utilisant les centres des mailles où l'espèce était présente sur une grille de 10 x 10 km, au lieu des coordonnées originales issues de nos multiples bases de données, permettant l'utilisation de 3708 centres de mailles pour cette étape (Figure 11a). Cela a permis de réduire les biais potentiels dus à un échantillonnage inégal et à l'autocorrélation spatiale au niveau des points d'échantillonnage (Boria et al. 2014).

Nous avons utilisé des variables bioclimatiques pour la période 1979-2013, tirées de la base de données CHELSA (Karger et al. 2017) (http://chelsa-climate.org/downloads/)(annexe 4.2). Nous avons sélectionné 9 des 19 variables bioclimatiques non corrélées entre elles selon le coefficient de corrélation de Pearson (avec un seuil de 0,3), selon la méthode de sélection de variables décrite par Leroy et al. (2014) (annexe 4.3). Ces données ont été agrégées à une résolution de 10 x 10 km grâce à la version 3.6.0 du logiciel R (R Development Core Team 2018) pour correspondre à la résolution de notre maillage. Nous avons utilisé le package Biomod2 (Thuiller et al. 2012). Nous avons sélectionné au hasard dix sets de pseudo-absences (PA), à travers l'aire de répartition de *T. marmoratus*. Nous avons calculé dix répétitions pour chaque set de PA en utilisant neuf algorithmes : modèle additif généralisé (GAM), modèle linéaire généralisé (GLM), splines de régression adaptative multivariée (MARS), réseaux neuronaux artificiels (ANN), analyse discriminante flexible (FDA), analyse par arbre de classification (CTA), modèles de boosting généralisés (GBM), random-forest (RF) et maximum entropy (MAXENT). Nous avons donc réalisé un total de 900 modèles individuels pour cette étape. Nous avons divisé l'ensemble des données d'observation en 70% pour la calibration et 30% pour l'évaluation par les métriques AUC-ROC (Hanley & McNeil 1982) et TSS (Allouche et al. 2006). Pour tenir compte de la tendance centrale des modèles individuels, nous avons calculé un modèle d'ensemble comprenant tous les modèles ayant un TSS supérieur à 0,7, et pondéré les modèles individuels en fonction de leur score de TSS (Araújo & New 2007). Cette première étape a donné lieu à la production d'une carte de potentiel favorable pour *T.*

marmoratus dans les conditions actuelles, sur l'ensemble de son aire de répartition, informant de la tolérance globale de l'espèce vis-à-vis des conditions climatiques.

Lors de la deuxième étape, nous avons créé un ENM tenant compte à la fois du climat et de la disponibilité de l'eau en France métropolitaine, à la résolution de 1 km² (Figure 11b). Nous avons utilisé des variables bioclimatiques calculées en France pour la période 2000-2016 (Bertrand et al. 2016), et de bilan hydrique édaphique moyenné sur la période février à août (voir description des données dans l'annexe 4.2). Les variables bioclimatiques ont été sélectionnées par la méthode de Leroy et al. (2014)(annexe 4.3). Nous avons raréfié spatialement les points de présence de l'espèce dans un rayon de 3 km pour réduire l'effet d'un potentiel échantillonnage inégal ou de l'autocorrélation spatiale en conservant un nombre suffisant de points, ce qui a réduit notre jeu de données à 2642 points. Nous avons sélectionné cinq sets de 2642 PA à une distance minimale de 3 km des points de présence. Nous avons ensuite attribué un poids à chaque PA à l'aide de la carte des résultats de la première étape de notre analyse selon la méthode de Gallien et al. (2012). Cela a permis de tenir compte des besoins climatiques de l'espèce à l'échelle mondiale dans l'ENM à l'échelle nationale. De cette manière, nous avons attribué un poids plus élevé aux PA situées dans une maille avec un score de potentiel favorable faible, dans la carte issue de l'ENM issu de l'étape 1, qu'à celles situées dans une maille à fort potentiel favorable. Nous avons ainsi calculé 450 modèles en utilisant les neuf mêmes algorithmes de Biomod2, et en réalisant dix répétitions pour chaque jeu de données de PA. Nous avons également évalué les modèles à l'aide de l'AUC-ROC et du TSS et nous avons utilisé un TSS supérieur à 0,7 pour assembler les modèles en fonction de leur score de TSS. Nous avons réalisé des projections du modèle d'ensemble pour les conditions actuelles et pour chaque année entre 2020 et 2100 selon deux scénarios de changement climatique et de bilan hydrique : le RCP 4.5 et le RCP 8.5. À l'issue de cette étape, nous avons obtenu des cartes de potentiel favorable (représenté par une probabilité de 0 à 1) à *T. marmoratus* en France, dans les conditions actuelles et pour chaque année entre 2020 et 2100 selon les deux scénarios de changement climatique et de bilan hydrique.

Nous avons réalisé des analyses d'incertitudes pour les étapes 1 et 2. Nous avons utilisé une analyse de surface de similarité environnementale multivariée (MESS, Elith et al. (2010)), pour évaluer la transférabilité des modèles d'ensemble réalisés dans les conditions actuelles (aux étapes 1 et 2) et futures (à l'étape 2). L'analyse MESS permet de comparer les valeurs des variables utilisées pour calibrer les modèles au niveau points de présence de l'espèce à leurs valeurs dans toutes les cellules de la zone d'étude, et ainsi d'identifier où l'extrapolation peut

être un problème. Plus les valeurs sont négatives, plus cela traduit l'extrapolation du modèle (Elith et al. 2010). Nous avons aussi calculé les coefficients de variation entre les modèles individuels utilisés pour produire les modèles d'ensemble. Enfin, nous avons calculé un indice I de Moran global (Moran 1950) sur les résidus issus des modèles d'ensemble réalisés aux étapes 1 et 2, pour évaluer l'autocorrélation spatiale au niveau des points de présence de l'espèce. Le I de Moran varie de -1 à 1, indiquant respectivement une forte autocorrélation spatiale négative ou une forte autocorrélation spatiale positive.

Pour la troisième étape de notre analyse, nous avons utilisé l'automate cellulaire SimRShift sur R (Bertrand et al. 2012) afin de simuler la survie, la reproduction et la dispersion de l'espèce pour chaque année à partir des conditions actuelles de potentiel climatique favorable et d'occupation du sol, jusqu'en 2100 (Figure 11c). Cette étape a permis de passer des prédictions continues de potentiel favorable à *T. marmoratus* en France obtenues à l'étape 2, à des prédictions binaires de présence/absence conditionnées par l'occupation du sol. Nous avons utilisé des scénarios de changement d'occupation du sol correspondant aux scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5 à une résolution de 1 km² (Li et al. 2016)(annexe 4.4). Une valeur de résistance a été attribuée à chacune des neuf classes d'occupation du sol afin de déterminer la capacité de l'espèce à survivre, se reproduire et à disperser dans chaque maille de la zone d'étude. Les valeurs de résistance attribuées sont faibles dans les classes supposées favorables comme les forêts et les zones humides, et fortes dans les classes défavorables comme les zones urbaines (Trochet et al. 2017), le détail des valeurs de résistance est disponible en annexe 4.5. Afin d'identifier les effets respectifs des changements climatique et d'occupation du sol sur la distribution de l'espèce, nous avons testé sept scénarios prenant en compte différentes combinaisons de changement climatique et de changement d'occupation du sol (Tableau 2). Chaque scénario a été simulé dix fois.

Scénario	*Projection du potentiel favorable dans les conditions actuelles*	*Occupation du sol dans les conditions actuelles*	*Projection du potentiel favorable selon le RCP 4.5*	*Projection du potentiel favorable selon le RCP 8.5*	*Occupation du sol selon le RCP 4.5*	*Occupation du sol selon le RCP 8.5*
Référence	X	X				
RCP 4.5 CC LUC			X		X	
RCP 4.5 CC		X	X			
RCP 4.5 LUC	X				X	
RCP 8.5 CC LUC				X		X
RCP 8.5 CC		X		X		
RCP 8.5 LUC	X					X

Tableau 2 Scénarios réalisés avec SimRShift.

Pour débuter les simulations, une distribution binaire initiale de l'espèce a été définie via une loi binomiale à partir des probabilités issues de la carte continue du potentiel favorable obtenue à l'étape 2 et pondérée par la valeur associée à l'occupation du sol dans les conditions actuelles. Cette distribution initiale potentielle a été limitée par l'aire de répartition connue de l'espèce identifiée par l'UICN (https://www.iucnredlist.org/species/59477/11949129). Lors de chacune des dix simulations, la survie, la reproduction et la dispersion de l'espèce sont calculées pour chaque année entre les conditions actuelles et 2100. Pour chaque année, et dans chaque maille, la réussite de chaque évènement de survie, reproduction et dispersion est conditionnée à la fois par la probabilité associée à la projection du modèle réalisé à la deuxième étape et par la probabilité associée à l'occupation du sol. Les résultats des dix simulations sont ensuite moyennés pour tenir compte des processus aléatoires et de l'incertitude propre aux différentes simulations. À l'issue de cette étape, nous avons obtenu des prédictions de la présence potentielle de *T. marmoratus* en France, selon sept scénarios concernant l'évolution du climat et de l'occupation du sol, relatifs aux deux scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5.

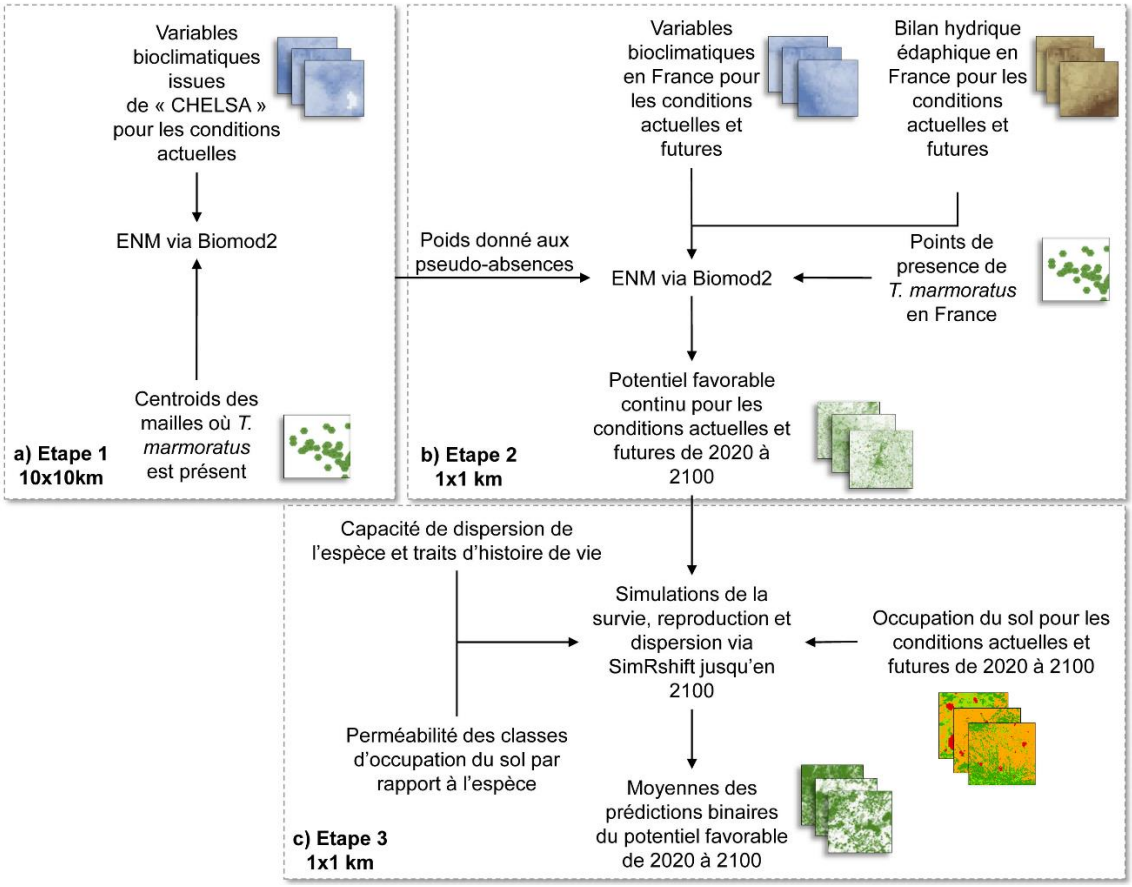


Figure 11 Schéma de l'intégration des données dans un ENM à l'échelle de l'aire de répartition de *T. marmoratus*, dans un ENM à l'échelle de la France et de l'analyse avec SimRShift, pour les conditions actuelles et futures.

RESULTATS

Le modèle d'ensemble réalisé sur l'aire de répartition de *T. marmoratus* a obtenu un score de TSS de 0,919 et une valeur d'AUC-ROC de 0,982. Le modèle d'ensemble réalisé sur la France a obtenu un TSS de 0,692 et une valeur d'AUC-ROC de 0,928. Les analyses MESS ont montré peu d'extrapolation des modèles pour les conditions actuelles et futures (annexe 4.6). De plus, nous avons obtenu de faibles coefficients de variations des modèles individuels à l'étape 1 et à l'étape 2 (± 0 à 0,35) (annexe 4.7). Le calcul des indices I de Moran globaux sur les résidus des modèles d'ensemble a montré de faibles valeurs d'autocorrélation spatiale ; I= -0,00027 pour le modèle global et I=0,131 pour le modèle France. La température moyenne du trimestre le plus sec a pris le plus d'importance dans la construction du modèle calibré sur la France (41%, Figure 12). La deuxième variable la plus importante était la température moyenne annuelle (16%) et le bilan hydrique a montré une faible importance dans la construction du modèle (3%, Figure 12).

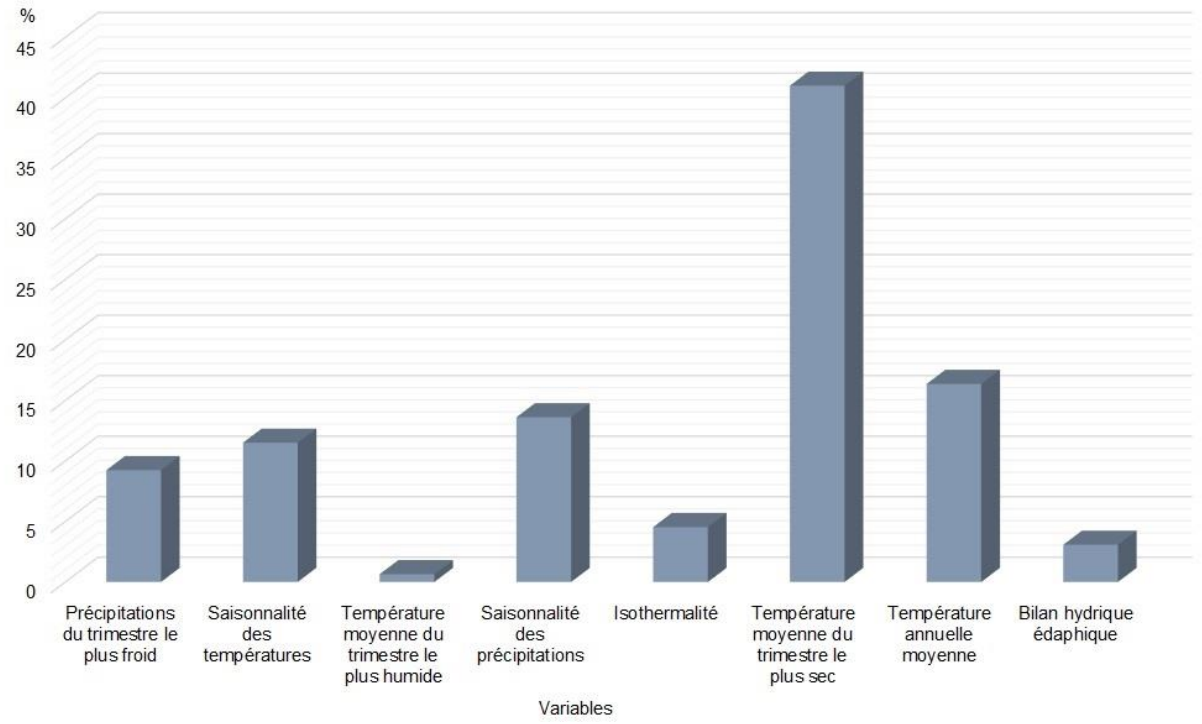


Figure 12 Importance relative des variables dans le modèle France.

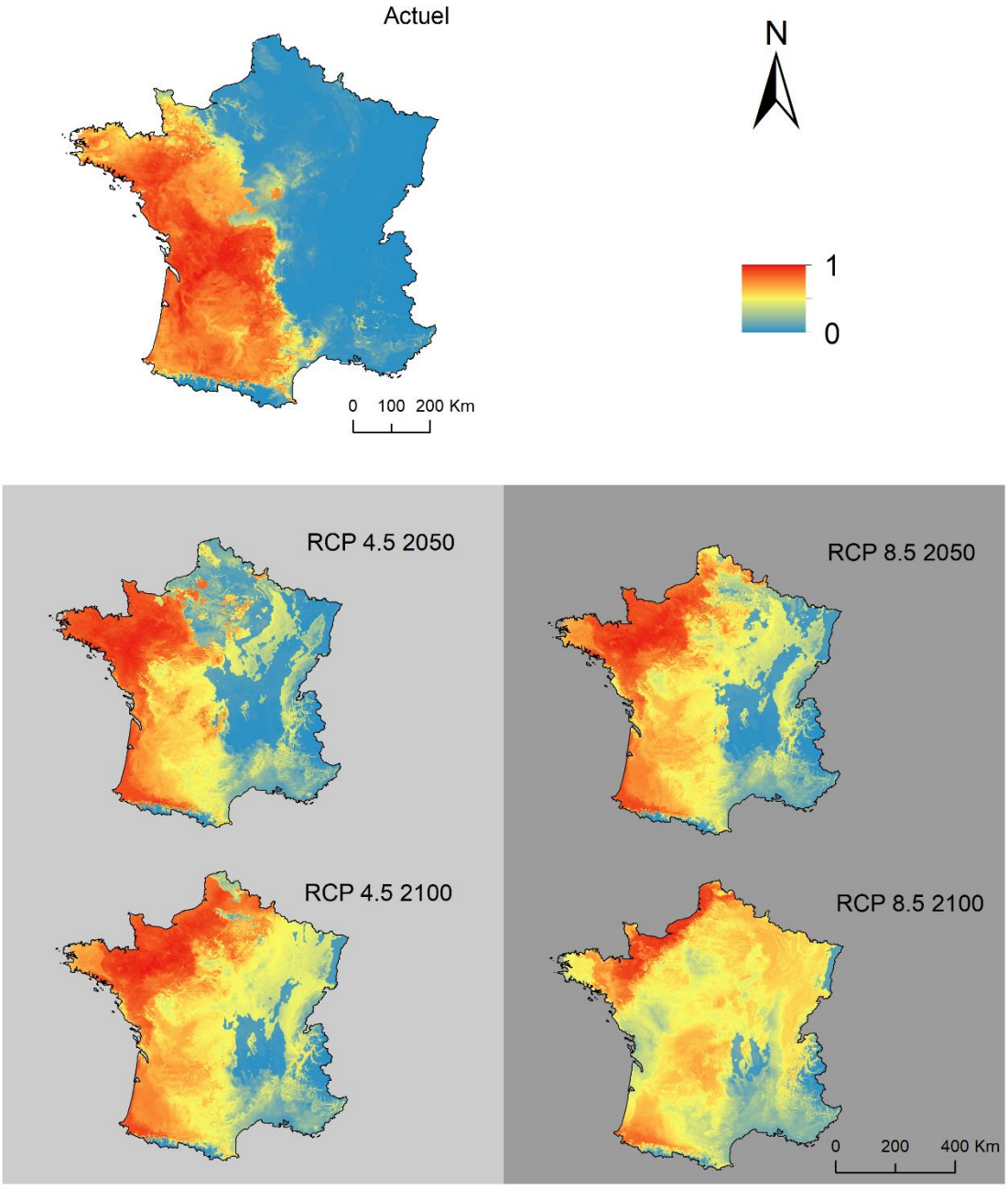


Figure 13 Cartes continues du potentiel favorable à *T. marmoratus* dans les conditions actuelles, et pour les conditions futures correspondant aux projections pour les scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5 en 2050 et 2100. Ces cartes sont issues de la deuxième étape de l'analyse.

La carte issue de la projection du modèle France a montré un potentiel favorable au triton marbré dans la partie ouest de la France. Les cartes issues des projections du modèle France sous des conditions de changement climatique et de bilan hydrique correspondant aux RCP 4.5 et 8.5 ont montré un déplacement des zones au plus fort potentiel favorable vers le nord-ouest de la France. Ces zones ont été contraintes à la limite nord-ouest de la zone d'étude sous les conditions correspondant au RCP 8.5 (Figure 13).

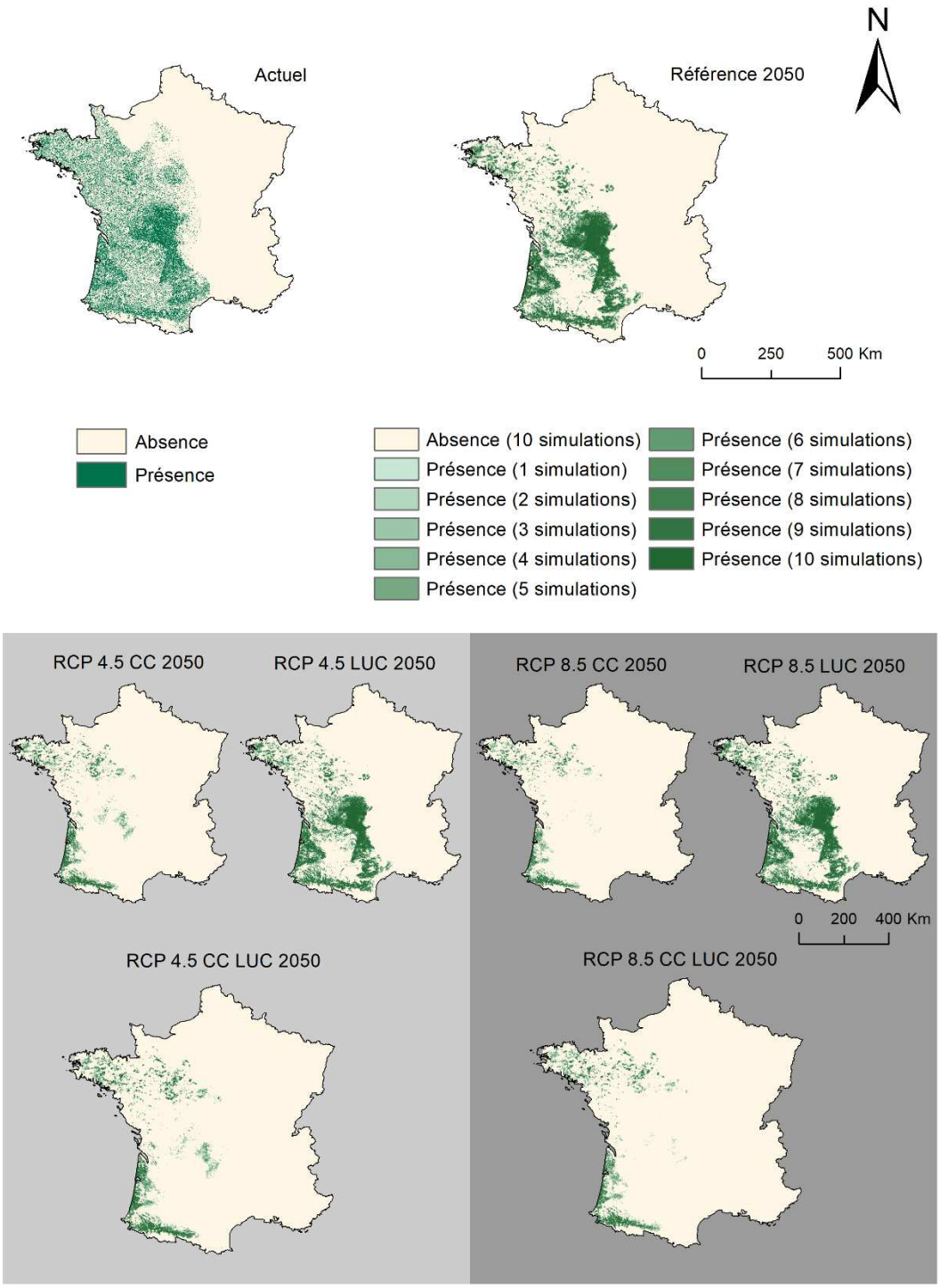


Figure 14 Cartes pour l'année 2050 issues des simulations de survie, reproduction et dispersion réalisées à l'étape 3 de l'analyse. La condition actuelle représente la carte de présence/absence calculée comme condition initiale pour les simulations. Les cartes correspondant au scénario de référence et aux RCP 4.5 et 8.5 représentent les prédictions de présence/absence issues des dix simulations. Le scénario de référence est basé sur une occupation du sol constante et un climat constant pendant toute la durée des simulations. CC correspond à changement climatique combiné à une occupation du sol constante, LUC correspond à changement d'occupation du sol combiné à un climat constant, et CC LUC à la combinaison du changement climatique avec le changement d'occupation du sol.

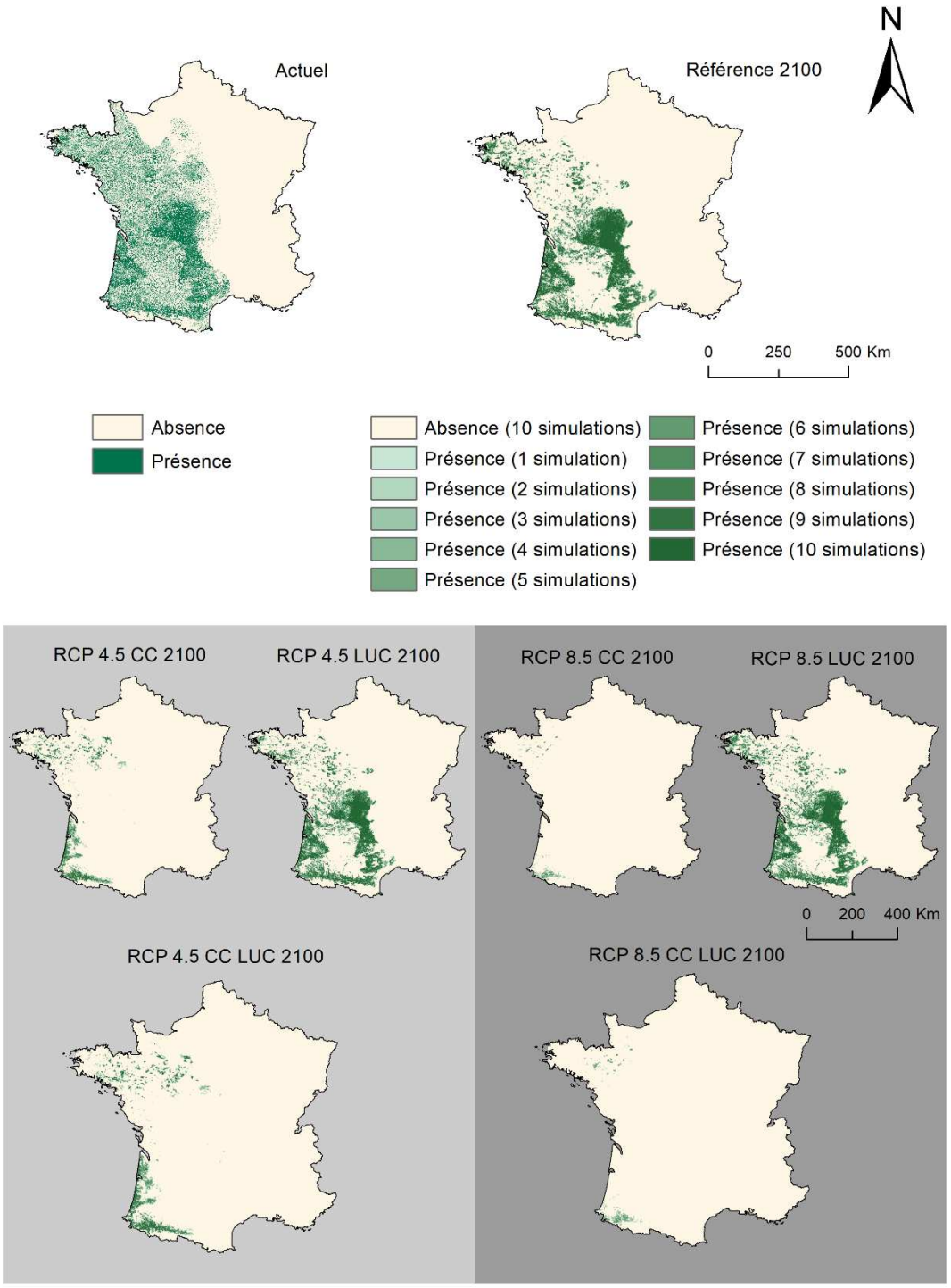


Figure 15 Cartes pour l'année 2100 issues des simulations de survie, reproduction et dispersion réalisées à l'étape 3 de l'analyse. La condition actuelle représente la carte de présence/absence calculée comme condition initiale pour les simulations. Les cartes correspondant au scénario de référence et aux RCP 4.5 et 8.5 représentent les prédictions de présence/absence issues des dix simulations. Le scénario de référence est basé sur une occupation du sol constante et un climat constant pendant toute la durée des simulations. CC correspond à changement climatique combiné à une occupation du sol constante, LUC correspond à changement d'occupation du sol combiné à un climat constant, et CC LUC à la combinaison du changement climatique avec le changement d'occupation du sol.

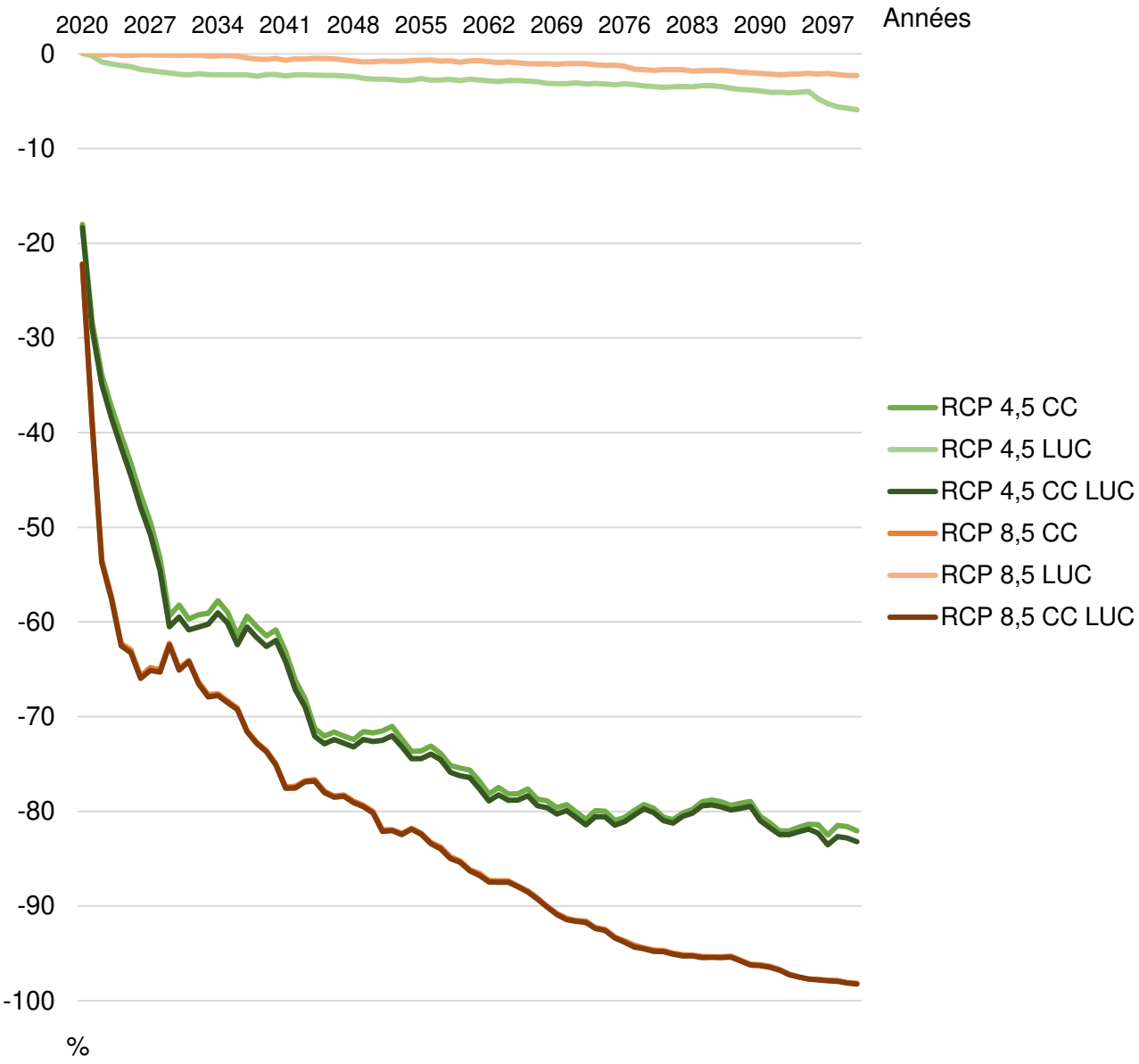


Figure 16 Pourcentage de différence par rapport au scénario de référence. Le scénario de référence est basé sur une occupation du sol constante et un climat constant pendant toute la durée des simulations. CC correspond à changement climatique combiné à une occupation du sol constante, LUC correspond à changement d'occupation du sol combiné à un climat constant, et CC LUC à la combinaison du changement climatique avec le changement d'occupation du sol.

Les simulations de survie, reproduction et dispersion réalisées sous les conditions du scénario de référence ont montré une présence potentielle de *T. marmoratus* se maintenant dans une grande partie de son aire de distribution actuellement observée en France et concentrée dans des zones présentant une occupation du sol avec une faible résistance (annexes 4.4 et 4.5) pour les années 2050 et 2100 (Figures 14 et 15). Les scénarios RCP 4.5 LUC et 8.5 LUC ont montré une faible variation par rapport au scénario de référence (Figures 14, 15 et 16). Les

scénarios combinant le changement climatique au changement d'occupation du sol ont montré une variation similaire par rapport au scénario de référence pour le RCP 4.5 et le RCP 8.5 (Figure 16). Les scénarios 4.5 CC et 4.5 CC LUC ont montré une diminution de la présence potentielle de *T. marmoratus* allant jusqu'à -73% en 2050 et -83% en 2100 (Figure 16), avec des zones de présence potentielles concentrées en Bretagne et Pays-de-la-Loire et sur la façade ouest et au sud de la Nouvelle-Aquitaine (Figure 14 et 15). Les scénarios 8.5 CC et 8.5 CC LUC ont montré une diminution de la présence potentielle de *T. marmoratus* allant jusqu'à -80% en 2050 et -98% en 2100 (Figure 16), avec des zones de présence potentielles concentrées en Bretagne et Pays-de-la-Loire et sur la façade ouest et au sud de la Nouvelle-Aquitaine en 2050 et dans de rares mailles de Bretagne et des Pyrénées en 2100 (Figure 14 et 15).

DISCUSSION

Dans ce chapitre, nous avons modélisé la distribution de *T. marmoratus* en France et l'avons projeté dans des conditions de changement climatique. Puis, nous avons simulé la capacité de l'espèce à se déplacer à travers le paysage, représenté par neuf classes d'occupation du sol dans un maillage d'1x1 km. Cette méthode permet une évaluation plus réaliste de la distribution potentielle future de l'espèce qu'avec un ENM seul, notamment car elle tient compte de sa capacité à se disperser et à coloniser de nouveaux habitats (Fordham et al. 2018). Les évaluations de la performance des ENM réalisées dans cette étude, via les indices AUC-ROC et TSS, ainsi que l'analyse MESS de la transférabilité des modèles, semblent indiquer la pertinence de nos modèles. Par ailleurs, nos analyses comprennent une évaluation de potentielles incertitudes telles que l'autocorrélation spatiale au niveau des points de présence de l'espèce ou la variation entre les prédictions des modèles individuels.

Contrairement à nos attentes, la variable de bilan hydrique édaphique moyen de février à août, que nous avons utilisé comme proxy de la disponibilité des milieux humides, qui sont essentiels à la reproduction des amphibiens, a montré une faible importance dans le modèle France. Cela peut être dû à une interaction trop indirecte entre cette variable et la présence de l'espèce. D'après nos résultats, la température moyenne du trimestre le plus chaud est un facteur déterminant dans la distribution de *T. marmoratus* en France. Cependant, la disponibilité de l'eau risque tout de même de devenir un facteur limitant dans des conditions de réchauffement climatique, car elle conditionne la présence de milieux propices à la reproduction des

amphibiens, le succès reproductif, et peut affecter la survie des adultes (Carey & Alexander 2003). La disponibilité de données sur la présence effective de milieux de reproduction potentiels pour *T. marmoratus* comme des mares à l'échelle nationale, et de scénario d'évolution de ces milieux pourrait permettre d'améliorer nos modèles.

Les simulations suivant le scénario de référence ont montré que la distribution potentielle initialement calculée (pour les conditions actuelles) pouvait se maintenir dans les zones où la résistance de l'occupation du sol était faible, alors que les individus ont progressivement été incapables de survivre et de se reproduire dans les mailles pourvues d'une occupation du sol non favorable. Nous ne pouvons pas comparer directement la présence/absence initiale aux prédictions futures de présence simulées avec SimRShift, car elles représentent des moyennes réalisées sur les dix simulations. Cependant, nous pouvons les comparer au scénario de référence. Cela nous a permis d'observer les effets des changements du potentiel favorable lié au climat et les effets de l'occupation du sol sur la capacité de l'espèce à se maintenir dans la zone d'étude. Suite à la modélisation de la niche écologique de *T. marmoratus* en France, nous avons observé un déplacement du potentiel favorable modélisé en fonction des conditions climatiques et de disponibilité de l'eau vers le nord-ouest de la France, de plus en plus important avec l'intensité du scénario et au fil du temps. Cependant, les simulations de la survie, reproduction et dispersion ont résulté en une contraction de la présence potentielle de l'espèce sous l'effet du changement climatique ou du changement climatique combiné aux changements d'occupation du sol. Ainsi, les populations françaises de *T. marmoratus* risquent de subir une régression, même si elles semblent plus ou moins capables de se maintenir selon le scénario, au nord-ouest, sur la façade ouest et au sud de l'aire de répartition française. La régression de la distribution des espèces, en particulier vers le nord a également été montrée chez d'autres espèces d'amphibiens, anoures et urodèles (Araujo et al. 2006; Duan et al. 2016). Les amphibiens ont subi différents épisodes de changement climatique au cours des temps géologiques, et *T. marmoratus* aurait colonisé la partie française de son aire de répartition actuelle à la suite du dernier maximum glaciaire, suivant l'extension des zones favorables vers le nord depuis un refuge glaciaire au sud de son aire actuelle (Wielstra et al. 2013).

Cependant, nos résultats semblent montrer que sous les conditions de changements climatique et d'occupation du sol envisagées, l'espèce ne serait pas capable d'étendre sa distribution vers le nord de la France. Cela, malgré l'augmentation du potentiel favorable au nord de la France entre 2050 et 2100 prédite dans les projections réalisées à l'étape 2,

notamment sous le scénario RCP 4.5. Ainsi, *T. marmoratus* ne serait pas en capacité de suivre un éventuel changement de répartition des zones lui étant favorables dans les conditions décrites par les scénarios étudiés. D'après nos analyses, l'espèce pourrait néanmoins survivre jusqu'en 2100, puisqu'il subsiste des présences potentielles dans certaines mailles de la zone d'étude, mais risque de fortement régresser en France, particulièrement sous le scénario RCP 8.5.

Les simulations prenant en compte le changement d'occupation du sol seul ont montré un faible pourcentage de différence par rapport au scénario de référence, contrairement à celles prenant en compte le changement climatique seul ou combiné au changement d'occupation du sol. D'après nos résultats, la distribution future de l'espèce serait premièrement déterminée par l'intensité du changement climatique et l'occupation du sol jouerait un rôle secondaire à l'échelle nationale. Ainsi, l'effet du réchauffement climatique sur la régression de l'espèce pourrait dépasser l'effet direct induit par l'homme sur la perte d'habitat. En effet, les scénarios de changement d'occupation du sol correspondant aux RCP 4.5 et RCP 8.5 ne semblent pas bouleverser suffisamment la structure du paysage pour mettre en péril la survie de l'espèce dans son aire de distribution actuelle en France. Ces observations confirment, à l'échelle nationale, que le climat est le principal facteur structurant la distribution des espèces alors que l'occupation du sol ne l'influence que plus localement, comme cela a été observé à l'échelle continentale (Thuiller et al. 2004) et régionale (Préau et al. 2018). Cependant, notre analyse de l'impact des changements d'occupation du sol sur la capacité de l'espèce à se maintenir dans sa distribution, et sur sa capacité à suivre le déplacement des zones climatiquement favorables, est limité par la précision des données. En effet, bien que notre étude ait bénéficié de données à une résolution élevée, l'utilisation de classes générales d'occupation du sol, homogènes dans des mailles d'1x1 km, ne permet peut-être pas une prise en compte suffisante de la perte d'habitat engendrée par les changements d'occupation du sol. De plus, l'intégration d'éléments pouvant être des barrières physiques à la dispersion comme la Garonne, la Loire ou encore le réseau autoroutier, pourrait davantage limiter l'aptitude de l'espèce à suivre le déplacement du potentiel favorable vers le nord de l'aire de distribution observé dans nos projections. Malgré cela, Fordham et al. (2018) ont montré que l'utilisation de variables d'occupation du sol dynamiques améliorait les prédictions de présence potentielle issues de modèles simulant la dispersion.

Nos résultats semblent indiquer une régression importante de *T. marmoratus* à l'horizon 2100, et la prise en compte des interactions avec d'autres espèces, et notamment avec *T. pygmaeus* au sud de son aire de distribution et avec *T. cristatus* en France, pourrait permettre

d'affiner nos résultats. En effet, la répartition de *T. pygmaeus* semble avancer sur celle de *T. marmoratus* en Espagne (Arntzen & Espregueira Themudo 2008; Themudo & Arntzen 2007), et Arntzen & Wallis (1991) ont estimé une avancée de *T. cristatus* sur *T. marmoratus* d'environ 1 km par an, lors d'une étude réalisée en Mayenne. L'avancée de ces espèces sur l'aire de répartition de *T. marmoratus* pourrait d'avantage mettre en péril la persistance de cette espèce en France. Le changement climatique pourrait aussi influer sur les aires de distribution de *T. pygmaeus* et de *T. cristatus*, et bouleverser leur interaction avec *T. marmoratus*. En effet, le changement climatique peut avoir des conséquences indirectes sur la distribution des espèces en modifiant leurs interactions, notamment dans les zones d'hybridation (Taylor et al. 2015). Ainsi, des changements de distribution de ces espèces parapatriques risquent d'affecter la présence des hybrides *T. marmoratus* x *T. cristatus* et *T. marmoratus* x *T. pygmaeus.*

La capacité de l'espèce à survivre, se reproduire et à se déplacer dans les mailles de la zone d'étude a été conditionnée d'une part par la valeur du potentiel favorable et d'autre part, par la probabilité associée à la résistance face à l'occupation du sol. Cependant, d'autres éléments peuvent entrer en jeu dans la capacité des espèces à accomplir leur cycle de vie et à coloniser de nouveaux habitats, et ainsi avoir un effet sur la capacité des espèces à suivre le déplacement de l'aire favorable dû au changement climatique. Par exemple, Todd et al. (2010) ont montré que le changement climatique peut affecter la phénologie des amphibiens, avec des conséquences sur la dynamique des populations, sur leur capacité à coloniser de nouveaux habitats et finalement sur la survie à long terme des populations. Cependant, *T. marmoratus* ne semble pas montrer de flexibilité de sa période de reproduction (Jakob et al. 2003).

Les résultats produits dans cette étude peuvent être intégrés dans la gestion de *T. marmoratus*. En effet, les résultats des projections des modèles montrent que la partie sud de l'aire de distribution semble plus vulnérable au changement climatique, et les distributions des présences potentielles simulées sous différents scénarios peuvent être utilisées pour informer une stratégie de conservation de l'espèce à l'échelle nationale qui pourrait par exemple prendre la forme d'un plan national d'action ou de plans régionaux d'actions dans les régions concernées par la présence de l'espèce. L'identification des zones où l'espèce est la plus susceptible de se maintenir peut permettre d'orienter la mise en place de protection. Les zones identifiées comme étant les plus vulnérables peuvent orienter la mise en place de suivis des populations (Schwartz 2012). Notre méthodologie, combinant les ENM à l'automate cellulaire SimRShift, ici appliquée à *T. marmoratus*, peut facilement être transposée à d'autres espèces, et servir de support pour l'évaluation de leur sensibilité vis-à-vis du changement climatique.

Ces éléments peuvent aussi être mis en avant pour mettre en lumière la présence des zones favorables aux amphibiens dans les documents d'urbanisme servant à la planification des territoires, notamment dans l'identification des réservoirs de biodiversité des trames vertes et bleues à l'échelle nationale, et dans les déclinaisons infranationales telles que les SRCE, SCOT et PLU. Ils peuvent aussi être un outil fonctionnel permettant de justifier la protection de zones essentielles au maintien des espèces lors de l'évaluation des impacts de travaux d'aménagement.

CHAPITRE 4

Quels effets du changement climatique sur la distribution des aires favorables dans un contexte d'invasion biologique à l'échelle nationale ?



Austropotamobius pallipes, ©Yann Sellier

INTRODUCTION DU CHAPITRE 4

Comme illustré dans les chapitres précédents, les espèces liées aux milieux aquatiques risquent de subir des mouvements de distribution de leurs aires favorables dus au changement climatique. Par ailleurs, elles peuvent également être impactées par la présence d'espèces invasives, en interaction avec les effets du changement climatique (Bellard et al. 2018). Par exemple, la distribution du Xénope du cap *Xenopus laevis* pourrait s'étendre en Europe sous l'effet du changement climatique (Ihlow et al. 2016). Cela s'applique aussi à d'autres espèces des zones humides et autres milieux aquatiques, y compris les invertébrés d'eau douce (Capinha et al. 2013; Chessman 2012). Plusieurs espèces d'écrevisses d'origine Nord-américaine sont considérées comme invasives en Europe. En France, on retrouve en particulier l'écrevisse américaine *Faxonius limosus*, l'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii* et l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus* (Laurent 1997), qui peuvent impacter les populations d'écrevisses natives notamment par compétition. Parmi celles-ci, *P. leniusculus* est un important compétiteur de l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes* car elle peut partager le même type habitat, à savoir des cours d'eau de tête de bassin hydrographique, aux eaux froides, turbulentes et bien oxygénées (Dunn et al. 2009). Comme *P. leniusculus* bénéficie d'une meilleure fécondité (250 œufs par femelle en moyenne contre 50 œufs pour les femelles d'*A. pallipes*), d'une croissance plus rapide et d'une agressivité plus importante que l'espèce native, elle colonise rapidement le milieu et élimine *A. pallipes* en cas de sympatrie (Holdich et al. 2009). De plus, comme l'ensemble des écrevisses d'origine américaine, elle est porteuse saine de l'Oomycète *Aphanomyces astacii* responsable de la maladie appelée « peste de l'écrevisse », qui entraîne des mortalités massives au sein des populations d'écrevisses natives (Filipova et al. 2013; Grandjean et al. 2017). En conséquence, le nombre de populations d'*A. pallipes* a subi un large déclin lors des dernières décennies, imputable à la fragmentation et à la modification de la qualité des habitats aquatiques, ainsi qu'aux invasions biologiques (Holdich 2002).

L'écrevisse *A. pallipes* est considérée comme emblématique des zones humides dans le département de la Vienne, notamment car il s'y trouve la seule population européenne vivant dans des mares. Cette population se trouve au sein de la réserve naturelle nationale du Pinail, au nord du département. Cette espèce bénéficie de statut de protection fort à l'échelle internationale, nationale et régionale. Elle est évaluée comme « vulnérable » en France métropolitaine et « en danger » ou « en danger critique d'extinction » dans plusieurs régions

(UICN 2014). Elle fait partie des espèces ciblées par la SCAP (Stratégie de Création des Aires Protégées). Elle fait aussi l'objet de plusieurs arrêtés de protection de biotope et de programmes de conservation. La sélection efficace des sites cibles pour les actions de conservation et de réintroduction de cette espèce est enjeu clé pour sa sauvegarde en France et en Europe (Souty-Grosset & Reynolds 2009).

Ce dernier chapitre porte sur les impacts potentiels du changement climatique sur l'écrevisse à pattes blanches *A. pallipes*, en relation avec l'écrevisse invasive *P. leniusculus*. La question abordée dans cette partie de la thèse est : **quels sont les effets du changement climatique sur la distribution potentielle de l'écrevisse à pattes blanches *A. pallipes* dans un contexte d'invasion biologique ?** Nous avons supposé que le changement climatique combiné à la présence de *P. leniusculus* amplifierait le déclin des zones favorables à *A. pallipes*, comme cela a été estimé à l'échelle de l'Europe (Capinha et al. 2013). Nous avons utilisé des modèles de niche écologique pour modéliser la répartition d'*A. pallipes* et de l'écrevisse invasive *P. leniusculus*. Puis nous avons estimé la superposition entre les niches des deux espèces en France métropolitaine. Nous avons aussi projeté nos modèles dans de potentielles conditions climatiques futures sous les scénarios RCP 2.6 et RCP 8.5 afin d'estimer l'évolution de la distribution potentielle de ces deux espèces aux horizons 2050 et 2100. Les données utilisées pour les modèles sur la France métropolitaine sont issues des campagnes de terrain de l'Agence Française pour la Biodiversité (AFB, anciennement Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques) réalisées dans les différentes régions de France entre 2006 et 2014.

Cette étude fait l'objet d'un article intitulé « Niche modelling to guide conservation actions in France for the endangered crayfish *Austropotamobius pallipes* in relation to the invasive *Pacifastacus leniusculus* », publié dans la revue Freshwater Biology. Le matériel supplémentaire de cette étude est disponible en annexe 5.

Received: 8 October 2018 | Revised: 24 September 2019 | Accepted: 24 September 2019

DOI: 10.1111/fwb.13422

ORIGINAL ARTICLE

Freshwater Biology WILEY

Niche modelling to guide conservation actions in France for the endangered crayfish *Austropotamobius pallipes* in relation to the invasive *Pacifastacus leniusculus*

Clémentine Préau[1,2,3] | **Iris Nadeau**[2] | **Yann Sellier**[1] | **Francis Isselin-Nondedeu**[3,4] | **Romain Bertrand**[5] | **Marc Collas**[6] | **César Capinha**[7] | **Frédéric Grandjean**[2]

[1]Réserve Naturelle Nationale du Pinail, GEREPI, Vouneuil-sur-Vienne, France

[2]Laboratoire Écologie et Biologie des Interactions, UMR CNRS 7267 Équipe Écologie Évolution Symbiose, Poitiers Cedex, France

[3]Département Aménagement et Environnement École Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES, Tours, France

[4]Institut Méditerranéen de Biodiversité et Ecologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, Avignon, France

[5]Centre for Biodiversity Theory and Modelling, Theoretical and Experimental Ecology Station, UMR5321 CNRS-Université Paul Sabatier Toulouse III, Moulis, France

[6]Service Département 88, Agence Française Pour la Biodiversité, Épinal, France

[7]Centro de Estudos Geográficos, Instituto de Geografia e Ordenamento do Território -IGOT, Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal

Correspondence
Clémentine Préau, Laboratoire Écologie et Biologie des Interactions – UMR CNRS 7267 Équipe Écologie Évolution Symbiose, Bâtiment B8-B35, 6, rue Michel Brunet, TSA 51106, 86073 Poitiers Cedex, France.
Email: clementine.preau@univ-poitiers.fr

Funding information
Agence de l'eau Loire Bretagne; Communauté d'agglomération de Grand Châtellerault; Association Nationale de la Recherche et de la Technologie, Grant/Award Number: 2016/0710; TULIP Laboratory of Excellence, Grant/Award Number: ANR-10-LABX-41; Agence Française pour la Biodiversité

Abstract

1. The white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) is globally endangered due to the impacts of habitat modification and fragmentation, water pollution, climate change, and invasive species, particularly the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). These pressures have caused the decline of *A. pallipes* populations in Europe, demonstrating the importance of predicting the species' potential distribution under current and future conditions. Focusing on the watercourses of mainland France, we aimed to identify suitable areas for *A. pallipes* to guide the conservation of current populations and future introduction actions or protection measures.
2. We applied ecological niche modelling to model the potential distribution of both *A. pallipes* and *P. leniusculus* and identified locations suitable for *A. pallipes* only. We also assessed the potential distribution of the species under two representative concentration pathway (RCP) scenarios: RCP 2.6 and RCP 8.5, respectively describing low-warming and high-warming conditions.
3. We found that *A. pallipes* and *P. leniusculus* exploit equivalent niches in France. Despite this, under current conditions, about 5% of the study area simultaneously records a high suitability for *A. pallipes* and a low suitability for *P. leniusculus* and is therefore of significant conservation interest. This percentage remains relatively stable under RCP 2.6 for 2050 and 2100, but decreases to 2% under RCP 8.5 for 2100.
4. Ecological niche modelling can supply crucial guidance for conservation actions aimed at protecting endangered species at a national scale by identifying sites most suitable for protection and sites where climate change and invasive species constitute a threat.

KEYWORDS
ecological niche modelling, habitat suitability, climate change, conservation, niche overlap

 © 2019 John Wiley & Sons Ltd

1 | INTRODUCTION

The white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) was widely distributed in Europe in the recent past (Holdich, 2002), but over recent decades its range has declined by about 50% to 80% and the species is now classified as globally endangered (Füreder et al., 2010; Souty-Grosset & Reynolds, 2009). This strong range reduction is related to a number of human activities leading to habitat modification and fragmentation, water pollution, climate change, and the introduction of invasive species (Beaune et al., 2018; Capinha et al., 2013; Holdich, 2002).

The introduction of non-indigenous crayfish species has had a particularly significant impact on the populations of *A. pallipes*. Invasive crayfishes can be strong competitors for resources, they are often generalist species, with high population density enhanced by high fecundity (Holdich et al., 2009; Olsson et al., 2009) and pollution tolerant. Some are also partially immune vectors of the crayfish plague caused by the oomycete *Aphanomyces astaci* (Gherardi, 2006; Grandjean et al., 2017; Laurent, 1997). This disease is devastating the populations of indigenous European crayfish species (Capinha et al., 2013), including *A. pallipes*, with many local extirpations being documented (Dunn et al., 2009).

In France, *A. pallipes* is listed as vulnerable at the national level and as endangered or critically endangered in several administrative regions (UICN France & MNHN, 2012). The species complex is divided into two lineages (*A. pallipes sensu stricto* and *Austropotamobius italicus*) (Fratini et al., 2005), the former comprises most natural populations in France. Only three populations of *A. italicus* have been reported in France due to human introductions (Gouin et al., 2001; Jelić et al., 2016). Populations in Switzerland, Spain, Italy, and the Balkans are considered as belonging to *A. italicus* while *A. pallipes s. str.* is mostly distributed in France, U.K., and Ireland (Grandjean, Frelon-Raimond & Souty-Grosset, 2002; Grandjean et al., 2000). Thereby, the present study focuses on *A. pallipes s. str.* (hereafter *A. pallipes*). Three American crayfish species are now widely distributed in France: *Faxonius limosus* (the spiny-cheek crayfish), *Pacifastacus leniusculus* (the signal crayfish), and *Procambarus clarkii* (the red-swamp crayfish) which were introduced in 1911, 1973, and 1976 respectively (Laurent, 1997). Two other introduced species also occur, *Faxonius juvenilis* and *Faxonius immunis* but their presence remains limited to one and three local populations, respectively (Collas, Julien & Monnier, 2007; Kouba, Petrusek & Kozák, 2014). Among the introduced species, *P. leniusculus*, native to the west coast of North America, is considered to be the most problematic for *A. pallipes* as it shares large portions of its ecological niche and so is likely to affect *A. pallipes* distribution (Bramard et al., 2006; Bubb, Thom & Lucas, 2004; Grandjean et al., 2017). Indeed, Chucholl (2016) found *P. leniusculus* to be the highest threat to indigenous crayfish species among six non-indigenous crayfish species in southwestern Germany. This translates, for instance, into *P. leniusculus* being a direct competitor for resources and shelter (Collas, Julien & Monnier, 2007; Dunn et al., 2009; Kopp et al., 2010). Besides, *P. leniusculus* is known to have a wider thermal tolerance than *A. pallipes* (Firkins & Holdich, 1993), and to display morphologically and physiologically advantageous traits, such as greater body size or fecundity allowing dominance over *A. pallipes* individuals (Holdich et al., 2009; Lowery & Holdich, 1988).

A large number of conservation programmes have been set up for *A. pallipes*, many of them in France. *Austropotamobius pallipes* is a target species for the French strategy for creation of protected areas, has led to 39 decrees of biotope protection in France, was the subject of a LIFE programme in Eastern France between 2004 and 2009 and of a regional conservation programme in Aquitaine between 2012 and 2018. The translocation of individuals for reintroduction or restocking across Europe has been commonly attempted, but the low rate of success of this measure shows the need to improve site selection (Souty-Grosset & Reynolds, 2009). In this context, ecological niche models (ENM) are plausibly useful to select suitable locations for conservation actions such as translocation and selection of sites for protection (Lee et al., 2008). These models can provide information about suitable environments for *A. pallipes* as well as their potential overlap with suitable environments for competitors (such as *P. leniusculus*) and even account for future changes in the potential distribution of the species as a consequence of climate change.

Niche modelling has been applied to study the potential distribution of endangered crayfish in other countries and at large scales. For example, Capinha et al. (2013) investigated the potential distribution of native and invasive crayfishes in Europe and found that climatically suitable areas were predicted to decrease by 57% for *A. pallipes* complex and 42% for *P. leniusculus* by 2080. They also predicted an increase in distributional overlap between native and invasive species in Europe. Ghia et al. (2013) modelled the environmental niche of the *A. pallipes* complex in Northern and Central Italy and according to their study, increases in the temperature of the warmest quarter seemed critical for the risk of local extinctions. More recently, Chucholl (2017) modelled the environmental suitability for *A. pallipes* in Germany and surveys consecutive to their model allowed the discovery of five previously unknown populations and the identification of four streams suitable for reintroductions. Also, in south-western France, Kopp et al. (2010) used self-organising maps to correlate species probabilities of presence with land cover and physical variables, and found *A. pallipes* distribution to be restricted to headwaters with preference for forested areas and steep slope and *P. leniusculus* to occur at lower air temperatures.

Here, we aimed to map suitable environmental conditions for *A. pallipes*, that could be used to guide the conservation of current populations and guide future introduction actions or protection measures (notably through the identification of highly suitable sites). We used ENM to model the ecological niches of *A. pallipes* and *P. leniusculus* that we projected under current and future climate conditions, to map their suitable habitats over the 21st century. The identification of suitable areas for *A. pallipes* considered the potential distribution of *P. leniusculus*, accounting for its competitive effect. This allowed us to investigate in further detail previous European-wide

studies that predicted a future decrease of suitable areas for *A. pallipes* in France (e.g. Capinha et al., 2013).

2 | METHODS

2.1 | Study area

The study area was mainland France. We used the database of French rivers from the French National Institute for Geographical and Forestry Information (IGN) as the basis for our analysis. This database describes the French hydrological network using vector data at a scale of 1:50,000. We modelled the distribution of the species within 1 km buffers at each side of the watercourses, in order to account for the effect of surrounding land-uses. This resulted in a study area composed of a total of 448,161 cells of 1 km^2 (Data S1), to which we associated the corresponding value of each climate, land use, and topographical variable.

2.2 | Species distribution data

Our modelling approach consisted of two main steps (see Data S2 for the workflow of analyses). The first step corresponded to the creation of global-scale models for the two species, for which we collected occurrence data from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF, https://www.gbif.org/). From these records, we retained records collected from 1970 to 2017. For *A. pallipes*, we excluded records referring to the subspecies *A. italicus*, as well as records from Switzerland, Spain, Italy, and the Balkans, to account only for *A. pallipes s. str.* In total, this amounted to 7,249 records for *A. pallipes* and 4,140 for *P. leniusculus*.

To reduce the potential effect of uneven spatial sampling and spatial autocorrelation in presence data, we used the centroids of 10 × 10-km cells where the species were observed instead of all records retained from GBIF. This procedure reduced any overweighting of areas more heavily sampled (Boria et al., 2014). Following this procedure, we retained a total of 2,339 records for *A. pallipes* and 1,854 records for *P. leniusculus* (Data S3 and S4).

For the second group of models, performed at the scale of mainland France (Data S2), we compiled a complementary data set of species occurrence for France only. In France, the distribution of crayfish species has been surveyed by the French National Agency for Water and Aquatic Environments (ONEMA) since 1978. In each decade, crayfish distribution is updated based on data collected at the level of administrative departments by the ONEMA departmental services (Collas, Julien & Monnier, 2007). From 2006 to 2014, a new survey protocol was implemented, recording the geolocation of crayfish populations, a basic requirement for the development of ENM. From this database, we obtained 3,621 geolocated presence records for *A. pallipes* and 1,845 for *P. leniusculus*. We used spatial filtering with the spThin package (Aiello-Lammens et al., 2014) in R (R Development Core Team, 2018) to reduce spatial autocorrelation by thinning the datasets of each species. This procedure resulted simply in randomly retaining one presence record per 10 km distance radius. This procedure also avoids the oversampling of areas, but unlike for the data set above, it retains the original coordinates of the (randomly) selected records. This procedure resulted in 3,092 occurrence records for *A. pallipes* and 1,478 for *P. leniusculus*.

2.3 | Environmental variables

We used spatial variables describing aspects of climate, topography, and land use (see Data S5 for a list), to model the potential distribution of *P. leniusculus* and *A. pallipes*. For global-scale models, we used the 19 global bioclimatic variables supplied by worldclim V.2 (Fick & Hijmans, 2017) at a resolution of 5 min (c. 10 km at the equator). These variables consist of averages, extremes, and measures of variability for air temperature, precipitation, and intersections between the two from 1970 to 2000. We chose to work with air temperature as it is a good proxy for water temperature (e.g. Caissie, 2006 see Figure S1 in the supplementary material; or see Trochet et al., 2019 for evidence of high-level correlation between air and water temperatures in France) and because scenarios projecting future freshwater temperatures are not available.

For models at the extent of mainland France (step 2), we collected observations of annual averages of monthly minimum and maximum temperatures and precipitation between 2000 and 2014 and projections of these variables for the 2050s and 2100s under representative concentration pathway (RCP) 2.6 (low-emissions scenario) and RCP 8.5 (high-emissions scenario) (see Préau et al., 2018 and Data S5). Using these data, we calculated for the current conditions (2000–2014) and each climatic scenario: temperature seasonality (BIO4), minimum temperature of the coldest month (BIO6), precipitation of the driest month (BIO14), and precipitation seasonality (BIO15) variables within our study area, with the dismo package (Hijmans et al., 2017) in R.3.3.2 (R Development Core Team, 2018). The spatial resolution of these variables was 1 × 1 km.

We also obtained a spatial map of slope at 1 × 1 km, derived from a digital elevation model (http://professionnels.ign.fr/bdalti) in ArcGis 10.3. The use of this variable aims to reflect topographical differences that affect stream flow, such as flow speed and related water oxygenation. Finally, we also considered variables representing dominant land uses in each grid cell. These variables were: percentage of area occupied by agricultural areas, urban areas, coniferous forests, and deciduous forests. Calculations of percentages were performed in GIS using the Corine Land Cover data for 2012 (http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/clc/). The choice of variables for the national-level models was based on our knowledge and on existing literature (Chucholl, 2017; Ghia et al., 2013).

2.4 | Ecological niche modelling

We modelled the distribution of the two species using a two-step approach (Data S2). First, we computed a global-scale model for each species in order to capture the full breadth of their environmental tolerances. The global-scale model for *A. pallipes* used occurrence

data from the U.K., Ireland, and France. For *P. leniusculus*, it encompassed occurrences from native and invasive ranges (i.e. U.S.A. and Europe) avoiding niche underestimation due to the lack of distributional equilibrium in the invaded areas (Broennimann & Guisan, 2008; Capinha et al., 2014; Palaoro et al., 2013; Pearman et al., 2008). We initially calibrated the global-scale models of *A. pallipes* and *P. leniusculus* with 19 bioclimatic variables (see above; Fick & Hijmans, 2017), but following the calculation of variance inflation factor (VIF; usdm R package; Naimi et al., 2014) we kept only eight variables in order to reduce their collinearity (VIF < 10). We used nine modelling algorithms available in the Biomod2 package (Thuiller, Georges, Engler, & Breiner, 2016): generalised linear model, generalised additive model, multivariate adaptive regression splines, artificial neural networks, flexible discriminant analysis, classification tree analysis, generalised boosting models, random-forest, and Maxent. Parameters for these algorithms were tuned aiming to improve their predictive accuracy (see Data S6 for selected parameters). Because the used algorithms are discriminative, we generated five sets of pseudo-absences for contrasting with the occurrence records. Selecting pseudo-absences allows modelling an intermediate between presence-only and presence–absence distribution models when lacking true absence data (Chefaoui & Lobo, 2008). Each set of pseudo-absences was composed of 10,000 records drawn randomly across the study area. We computed three runs per algorithm using equal weights for presence and pseudo-absence records. For each run, we used 70% of the data for model calibration and 30% for evaluating its predictive performance. To measure predictive performance, we used the true skill statistic (TSS; Allouche, Tsoar & Kadmon, 2006). The TSS is regarded as a robust and practical method to assess the accuracy of predictions from species distribution models (Allouche, Tsoar & Kadmon, 2006; Shabani, Kumar & Ahmadi, 2018). The TSS varies from −1 to +1, where +1 shows perfect agreement between predictions and observations and a value of zero or below indicates a performance no better than random (Allouche, Tsoar & Kadmon, 2006). To combine the predictions from the different algorithms, a procedure that allows displaying a central tendency between algorithms and often improves the accuracy of the predictions (Araújo & New, 2007), we used only those providing a value of TSS higher than 0.6, a threshold above which predictions are considered to be *good*. This threshold did not exclude any algorithm from ensemble modelling. We forecasted the habitat suitability for each species using the ensemble models for current conditions at global scale.

We also performed models for each species at the scale of mainland France (step 2 in Data S2). These models used national-level variables representing aspects of climate, topography and land-use (see above). To contrast with the presence records, we selected 10,000 pseudo-absences. We calibrated a surface range envelope for the presence data and extracted pseudo-absences only in areas with conditions outside those occupied by the first quartile of presence data. With this method of pseudo-absences selection, the probability of pseudo-absences to be true absences increases with a large amount of presence data (Barbet-Massin et al., 2012). In addition, we used the ensemble model predicted at the global scale to define the weight of pseudo-absences, aiming to increase the representativeness of truly unsuitable conditions in the pseudo-absences (Gallien et al., 2012). This meant that pseudo-absences had higher weight in locations predicted by the global models to have a low climatic suitability for the species. As for the global-scale models, we fitted models three times for each of the five datasets of pseudo-absences. We did not detect any collinearity between predictor variables (VIF < 10). We also used the nine algorithms of Biomod2 with tuned options (Data S6) and ensemble the resulting models with TSS value above 0.6 (which allowed keeping all algorithms for ensemble modelling). We forecasted the habitat suitability for each species in France, using the ensemble models for current conditions and under scenarios of future climates. We mapped the standard deviation between predictions of single models to highlight uncertainty arising from algorithmic choices (Data S7). Finally, we evaluated the relative importance of each variable by randomly shuffling the data of each variable in turn and measured how predictions using the shuffled data deviate from the original predictions (Thuiller et al., 2016). For most relevant variables, we extracted response curves showing the variation of predicted suitability along its gradient.

2.5 | Niche overlap analysis

We used the method described by Broennimann et al. (2012), implemented in the ecospat package for R, to explore niche overlap between *P. leniusculus* and *A. pallipes* within mainland France. This technique uses the two first axes of a principal component analysis (PCA) to visualise the environmental conditions occupied by the two species and to test their equivalency and similarity (Broennimann et al., 2012; Warren, Glor & Turelli, 2008). For this purpose, we used the same nine environmental variables used in the national-scale distribution models. The PCA was built using the values of each variable at the occurrence locations of both species for use in PCA analysis. Variables were scaled and centred prior to computing the PCA. Niche equivalency assesses if the overlap of the niches is constant when the occurrences of the species are randomly reallocated, and niche similarity is a two-sided test that controls if the overlap of the niches is more similar than the overlap of either niche with a randomly simulated niche (Broennimann et al., 2012). If niche equivalency is rejected, the niches of the two species are not statistically equivalent and if niche similarity is rejected, the niches of the two species are not more similar than expected by chance.

2.6 | Site selection for A. pallipes conservation

We transformed the predictions of habitat suitability for mainland France into binary maps of suitability using the 10% percentile threshold. In this approach, all cells having a suitability score higher than that verified for the 10th percentile of the species occurrences were classified as suitable (Arcos et al., 2012; Capinha et al., 2013; Pearson et al., 2007). We next subtracted the binary maps for *P. leniusculus* from those of *A. pallipes* for both current and future conditions, aiming to identify the locations where the presence of

P. leniusculus is a limiting factor for the persistence of *A. pallipes*. In other words, a location was actually considered suitable for *A. pallipes* when holding the necessary environmental requisites while also being unsuitable for *P. leniusculus*. Locations suitable for both species, only for *P. leniusculus* and unsuitable to both species were also identified. Sites identified as suitable for *A. pallipes* were further analysed in terms of their falling within or outside of protected areas (national, regional, biological, and hunting and wildlife reserves, national parks, biotope protection).

3 | RESULTS

3.1 | Ecological niche modelling

The global ensemble model for *A. pallipes* and *P. leniusculus* had a TSS of 0.753 and 0.914, respectively. At the extent of mainland France, the models for *A. pallipes* and *P. leniusculus* had a TSS of 0.821 and 0.796, respectively. Standard deviation among single France models ranged from 0 to 0.26 (mean = 0.07) and from 0 to 0.21 (mean = 0.07) throughout freshwaters for *A. pallipes* and *P. leniusculus*, respectively (Data S7). Standard deviation tended to increase at the edge of the study area regardless of the species.

3.2 | Trends in suitable areas for crayfish

Looking at the continuous habitat suitability maps, we found a large part of France, especially the south, east, and a patch in the north-west and the Pyrenees to be highly suitable to both *P. leniusculus* and *A. pallipes* under current conditions (Data S8 and S9). The eastern part of France also seemed to be more suitable than the western part of France for both species. Projections with scenarios RCP 2.6 and RCP 8.5 forecasted a range contraction for both species by 2050 and 2100. We forecasted more important range contraction in 2050 with RCP 8.5 than with RCP 2.6 and significantly reduced habitat suitability scores in 2100 with RCP 8.5. However, the range reduction seemed slightly less marked for *A. pallipes* than for *P. leniusculus* (Data S8 and S9).

We combined binary predictions of suitable habitat for *A. pallipes* and *P. leniusculus* to identify areas suitable for the conservation of *A. pallipes* (i.e. suitable to *A. pallipes* only in Figure 1, Table 1). Under current conditions, we found most of these areas to occur only in the South and East of France, whereas suitable areas for *P. leniusculus* only were mostly located in the centre and north of the country. Much wider extents of the country were suitable for both species (Figure 1). Our models forecasted a decrease in the extent of suitable areas to *A. pallipes* only, *P. leniusculus* only and to both species as time progresses, regardless of the RCP

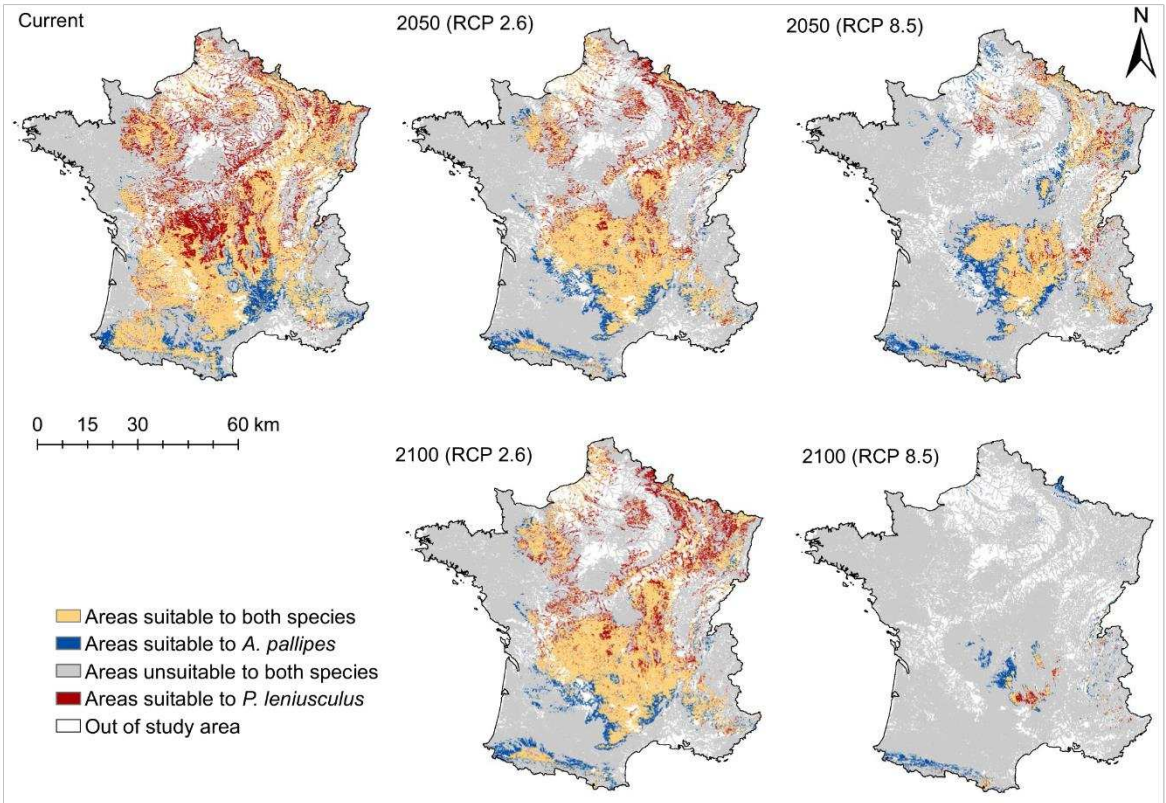


FIGURE 1 Resulting predicted suitable areas for *Austropotamobius pallipes* (blue) after the removal of areas also suitable to *Pacifastacus leniusculus* (yellow) for current conditions and scenarios of future conditions. Areas in grey were predicted as unsuitable to both species. Areas in red were suitable to *P. leniusculus* only.

TABLE 1 Amount (in km^2) of suitable areas for *Austropotamobius pallipes* and *Pacifastacus leniusculus* found for current and future conditions, within the study area, within protected areas and in overlapping currently suitable areas for future conditions.

	Suitable areas	In study area	In protected areas	Overlapping current suitable areas
Current conditions	*A. pallipes* only	22,926 (5.12%)	1,960 (8.55%)	
	P. leniusculus only	59,866 (13.36%)	117 (0.20%)	
	Both species	147,570 (3.29%)	1,566 (1.06%)	
2050 RCP 2.6	*A. pallipes* only	20,463 (4.57%)	1,290 (6.3%)	4,222 (18.42%)
	P. leniusculus only	35,554 (7.93%)	118 (0.33%)	14,722 (24.59%)
	Both species	100,640 (2.25%)	2,108 (2.09%)	7,238 (50.3%)
2050 RCP 8.5	*A. pallipes* only	29,201 (6.52%)	1,098 (3.76%)	3,477 (15.17%)
	P. leniusculus only	12,634 (2.82%)	157 (1.24%)	5,121 (8.55%)
	Both species	65,361 (1.46%)	1,783 (2.72%)	43,992 (29.8%)
2100 RCP 2.6	*A. pallipes* only	19,888 (4.44%)	1,228 (6.17%)	4,710 (20.54%)
	P. leniusculus only	39,813 (8.88%)	127 (0.32%)	19,062 (31.84%)
	Both species	111,036 (2.48%)	2,262 (2.04%)	83,757 (56.76%)
2100 RCP 8.5	*A. pallipes* only	8,941 (2%)	664 (7.43%)	1,738 (7.58%)
	P. leniusculus only	1,774 (0.4%)	109 (6.14%)	0 (0%)
	Both species	4,474 (0.1%)	336 (7.51%)	87 (0.06%)

Note: Percentages respectively refer to the amount of suitable areas within the study area, representativeness of suitable areas within protected areas (i.e. amount of suitable areas found in protected areas divided by the total amount of suitable areas), and the amount of overlap between current and future suitable areas.

scenario considered (Figure 1, Table 1). This reduction is, however, particularly apparent for 2100 under RCP 8.5 (Figure 1, Table 1). Interestingly, for 2050 under scenario RCP 8.5 the extent of area suitable to *A. pallipes* increased slightly (Figure 1; Table 1). As for current conditions, the forecasts under scenario RCP 2.6 showed wider areas suitable for *P. leniusculus* than for *A. pallipes*, whereas under scenario RCP 8.5, suitable areas for *A. pallipes* were wider than those for *P. leniusculus* (Table 1).

For current conditions, we found a larger extent of protected areas being suitable to *A. pallipes* only than for *P. leniusculus* only. This setting also holds for 2050 and 2100 regardless of climate change scenario (Table 1). For *A. pallipes*, the amount of suitable areas in protected areas and their percentage in relation to the total decreased with climate warming. However, for *P. leniusculus*, the amount of suitable areas in protected areas decreased but their percentage increased (Table 1). More than half of the areas suitable to both species found in current conditions overlapped in projections with scenario RCP 2.6. We forecasted more overlap with current suitable areas in 2100 than in 2050 under RCP 2.6 scenario for *A. pallipes* only, *P. leniusculus* only or both species. For *A. pallipes*, the overlap was about 20% in scenario RCP 2.6 whereas it decreased to <10% in 2100 with RCP 8.5. For *P. leniusculus*, the overlap of suitable areas was a little higher than for *A. pallipes* under RCP 2.6, whereas this overlap declines significantly under RCP 8.5 (Table 1).

3.3 | Variable importance and response curves

For *A. pallipes*, slope was the variable showing the highest relative importance (about 48%, Figure 2), for which highest habitat suitability was between 5° and 15° (Figure 3a). It was followed by minimum temperature of the coldest month (about 14%, Figure 2), where highest habitat suitability scores were around 2.5°C (Figure 3b). Remaining variables showed less than 10% of importance (Figure 2). For *P. leniusculus*, minimum temperature of the coldest month showed the highest relative importance (about 54%, Figure 2), and the highest habitat suitability score was also around 2.5°C (Figure 3b). It was followed by agricultural areas (about 16%, Figure 2), for which habitat suitability decreased from 75% of agricultural areas (Figure 3c). Remaining variables showed <10% of importance (Figure 2). The corresponding response curves are available in Data S10.

3.4 | Overlap of crayfish niches

The first axis of the PCA explained 26.68% of the variance (Figure 4c). Deciduous forests and agricultural areas contributed the most to PC1 (57 and 13%, respectively). The second axis of the PCA explained 21.91% of the variance (Figure 4c). Precipitation seasonality and precipitation in the driest month contributed the most to PC2 (51 and 35%, respectively). The two species overlap in 53% of their niche. *Austropotamobius pallipes* occupies a wider portion of the available environmental conditions in France than *P. leniusculus* (Figure 4a, b). The test of niche equivalency did not allow us to reject the hypothesis of equivalency of the niches of the two species ($p > 0.999$; Figure 4d). Likewise, the two-sided tests of similarity showed that they were more similar than expected by chance in two reciprocal directions ($p = 0.1$ for *A. pallipes* to *P. leniusculus* and $p = 0.06$ for *P. leniusculus* to *A. pallipes*; Figure 4e).

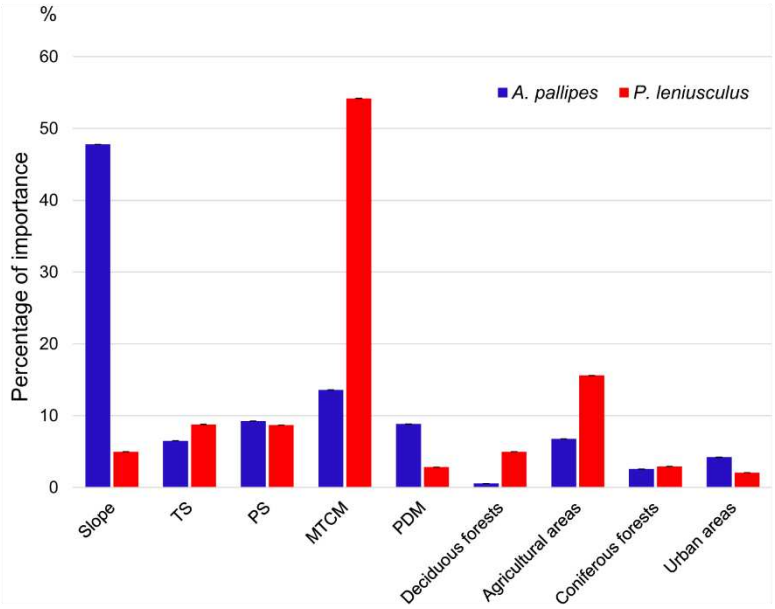


FIGURE 2 Importance of the variables (%) for the models of *Austropotamobius pallipes* (blue bars) and *Pacifastacus leniusculus* (red bars). TS, temperature seasonality; PS, precipitation seasonality; MTCM, minimum temperature of the coldest month; PDM, precipitation of the driest month. Standard error is represented by error bars (n = 5 iterations).

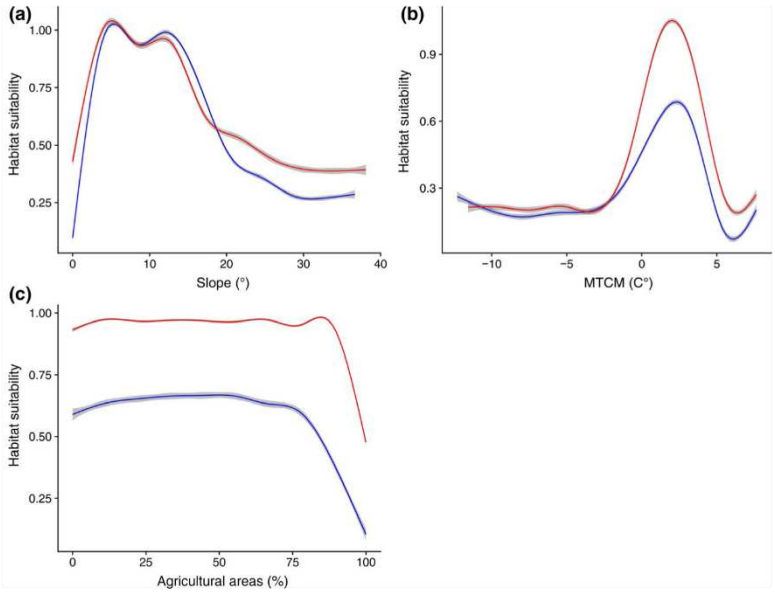


FIGURE 3 Response curves of *Austropotamobius pallipes* (blue curves) and *Pacifastacus leniusculus* (red curves) to (a) slope, (b) minimum temperature of the coldest month and (c) agricultural areas. Confidence interval is represented by grey background behind response curves. MTCM, minimum temperature of the coldest month

4 | DISCUSSION

In the current context of global threats to *A. pallipes*, the use of ENM allowed us to identify suitable areas for this species in France, a country that has seen strong distributional declines of this species, and where conservation programmes are being implemented to address this problem (Changeux, 2003; Collas, Julien & Monnier, 2007; Souty-Grosset & Reynolds, 2009). We accounted for temporal changes under future climates and for the potential co-occurrence of the invasive *P. leniusculus*, a competitor which negatively affects *A. pallipes* populations, in some cases up to extirpation (Holdich et al., 2009), which is of great relevance for current and upcoming efforts of conservation for *A. pallipes* (Lee et al., 2008). Our predictions suggest that the majority of areas currently suitable for *A. pallipes* are located in an area in north-western France, and in a large part of eastern and southern France, including the Pyrenees.

We found that slope and minimum temperatures strongly contributed to the definition of suitable areas for *A. pallipes*. Response curves showed that optimal water courses were located in areas having slopes between 5° and 15° and moderately low minimum temperatures during the coldest month (about 2.5°C). Ghia et al.

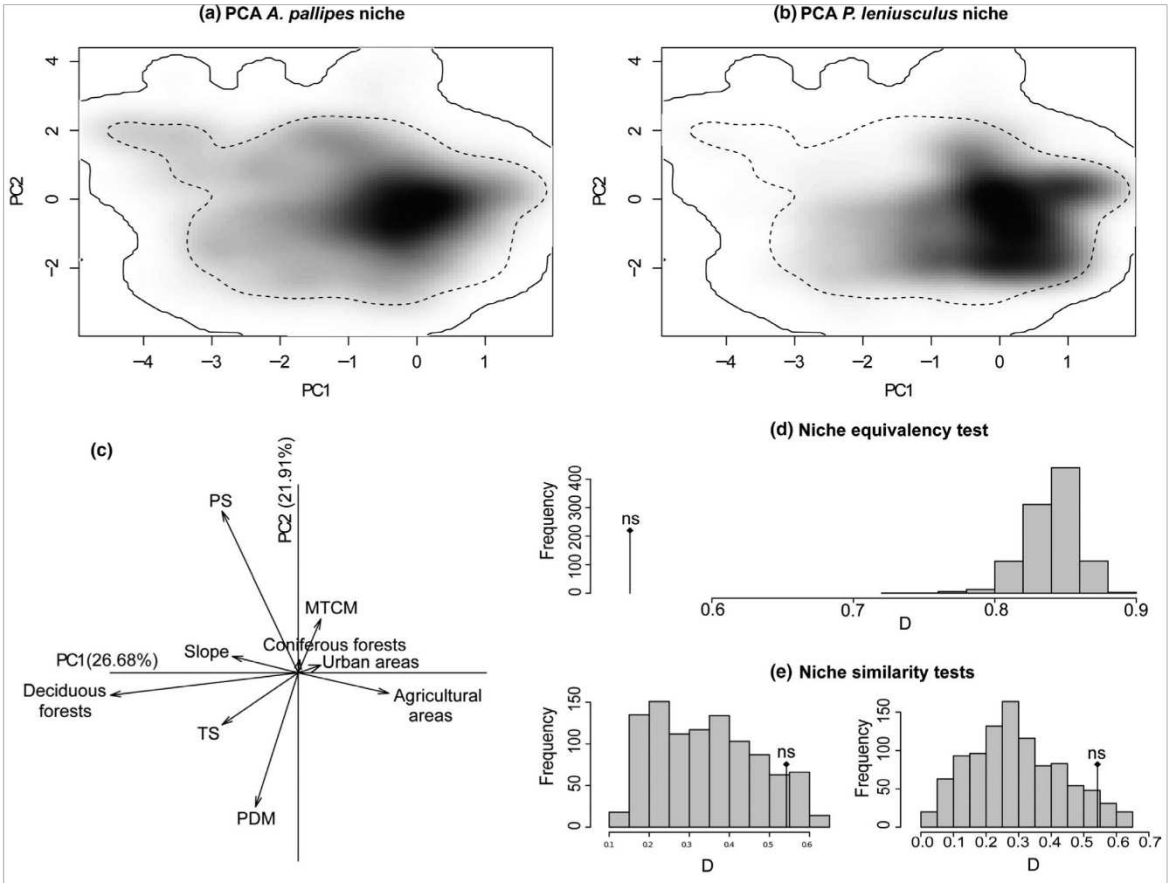


FIGURE 4 Environmental niche occupied by (a) *Austropotamobius pallipes* and (b) *Pacifastacus leniusculus* in France. Measurements are made along the two first axes of a principal component analysis (PCA) summarising a number of environmental variables (habitat, climatic, and topography; see main text). Grey gradient represents the density of the occurrences of the species by cell (darker meaning more densely occupied). The solid line represents 100% and dashed line represents 50% of the available environment in France. (c) Contribution of the variables to the two first axes of the PCA. (d, e) Observed (dark bars with a diamond, D = 0.53) and simulated (grey bars, calculated from n = 1,000 iterations of random reallocations of occurrences of the species) niche overlap, on which niche equivalency and niche similarity are calculated (ns: non-significant). MTCM, minimum temperature of the coldest month; PDM, precipitation of the driest month

(2013) found equivalent results regarding slope for the *A. pallipes* complex in Italy. Chucholl (2017) studied the distribution of *A. pallipes* in Germany and found similar results for both slope and climate variables.

The species exploited equivalent niches among the available environment, as characterised by the variables included in modelling. Chucholl (2016) also found high overlap between *P. leniusculus* and *A. pallipes* niches in south-western Germany. The finding that *P. leniusculus* exploits a smaller part of the available environment than *A. pallipes* could indicate that the populations of *P. leniusculus* might not have yet reached distributional equilibrium in France. *P. leniusculus* has a wider tolerance to environmental conditions than *A. pallipes* and it can migrate up and down rivers whereas *A. pallipes* is confined to headwaters (Souty-Grosset et al., 2006). This occurs despite evidence that the niche of *P. leniusculus* might be closer to equilibrium in Europe compared to that of *P. clarkia* (Capinha, Brotons and Anastácio, 2012). In the same study, they found that *P. leniusculus* occupies conditions that are not found in the species' native range. Thus, our results suggest either that *P. leniusculus* has reached equilibrium and occupies a narrower niche than that of *A. pallipes* in France, or that *P. leniusculus* could continue to colonise areas within its ecological niche and increasingly match the areas colonised by *A. pallipes*. In this latter case, the predicted suitability of the study area might have been underestimated for *P. leniusculus* in our models, although we used pseudo-absences defined by a more global model fitted from worldwide observations. The detection of a different or incomplete niche compared to its original niche could be due to a still ongoing colonisation phase depending on its dispersal abilities, habitat fragmentation inherent to the hydrological network, as well as biotic interactions that can slow its spread. In the future, it would be relevant to compare the use of the environment by *P. leniusculus* against today's use (as Barbet-Massin et al. (2018) did for the Asian hornet).

The area suitable for both species tended to decrease as time progressed. Potential areas where *A. pallipes* would compete for resources with *P. leniusculus* virtually disappeared by 2100 under a scenario of high temperature increase and precipitation change such as RCP 8.5 (for France, means of 15.7 ± 2°C and 832 ± 214 mm in 2100, against 11.8 ± 2°C and 925.65 ± 219 mm in current conditions). *Pacifastacus leniusculus* might still have a substantial impact on the range of *A. pallipes* under low warming conditions (RCP 2.6, means of 12.4 ± 2.1°C and 919 ± 236 mm in 2100). These areas (i.e. potentially suitable to both species) enveloped suitable areas for *A. pallipes* only. They can be considered as transition areas between *P. leniusculus* and *A. pallipes*, where management actions should aim to stem the likely expansion of the invasive crayfish within the distribution of the native one. Increased monitoring and combined management actions could prevent and/or contain invasion, for instance mechanical removal of exotic crayfish individuals, physical management such as isolation with barriers, draining or habitat modification (Stebbing, Longshaw, & Scott, 2014).

We predict about 5% of the study area as currently suitable for the conservation of *A. pallipes* in France (defined as suitable conditions for *A. pallipes* only), and thus as priority sites for setting protection. However, only those areas predicted to be suitable for *A. pallipes* under climate change scenarios should be considered as priority sites for potential restocking or translocations of individuals to give them the maximum chance of long-term survival. Overall, these projections forecasted a reduction of range for *A. pallipes*, as found by Capinha et al. (2013) and Gallardo & Aldridge (2013) for Europe. It highlights the potential impact of warming on this species. Because *A. pallipes* often inhabits headwaters, it may be more impacted by increased water temperature than species occurring downstream, as shown for fish (Buisson et al., 2008). Our model predicted about 13% of the study area to be suitable to *P. leniusculus* only. Numerous studies have reported high risks of expansion of invasive species due to interactions with climate change (Bradley, Blumenthal & Early, 2012; Diez et al., 2012, Walther et al., 2009). However, these interactions vary depending on the species and groups (Bellard et al., 2013). In our study, the range contraction under RCP 8.5 scenario was stronger for *P. leniusculus* than for *A. pallipes*, which could reduce pressure from the invasive species (Gallardo & Aldridge, 2013). In this way, although climate change could directly limit the distribution of *A. pallipes*, it may indirectly reduce competition from *P. leniusculus* on its populations. The hypothesis of reduced invasion under climate warming has been suggested for other taxa (Bellard et al., 2013; Merow et al., 2017; Rahel & Olden, 2008) and implies that management of an invasive species could differ depending on the scenario considered.

The overlap of suitable habitats between current and future conditions raises doubts about the future of *A. pallipes* populations, especially under the RCP 8.5 scenario. Indeed, with this scenario, the overlap with current predicted range for 2050 was only 15% and almost zero for 2100. This highlights the importance of considering continuity between currently suitable sites and potential future sites when considering conservation actions, especially in choosing sites for translocation, and raises the possibility of the need to assist the migration of *A. pallipes* populations towards suitable long-term sites (Olden et al., 2011). We found only 9% of predicted current suitable sites for *A. pallipes* to be under statutory protection, and the number of protected suitable sites also greatly decreased along with the decrease forecasted by climate change scenarios, from 1,960 km^2 in current conditions to 664 km^2 in 2100 under the RCP 8.5 scenario. This raises the question of redefining protected areas for this endangered species in a context of global change, and whether such a tiny area is suitable for sustaining viable populations in the long-term.

Despite the good values of TSS in our models, which allow confidence in our results, the climate variables used in this study are proxies for freshwater conditions, and such models would benefit from direct data, such as water temperature or other physical and chemical data. However, these data are not available at a national scale in the context of climate change. In addition, the strong correlation between water and air temperature (Caissie, 2006; Trochet et al., 2019) makes it possible to make initial predictions that are reliable enough to anticipate the effects of future climate change on a protected species. Our projections might also underestimate the effect of human activities on crayfish distribution because our projections did not account for scenarios of potential land use changes (Préau et al., 2018; Titeux et al., 2016). Adding information on the presence of crayfish plague, which is carried by *P. leniusculus* (Filipova et al., 2013; Grandjean et al., 2017) and by other exotic crayfish as well (Gherardi, 2006; Svoboda et al., 2013), would also allow an improved recommendation of suitable locations for the conservation of *A. pallipes*.

We recommend the use of ENM to identify suitable sites to protect or to guide conservation actions toward *A. pallipes*. We believe that such tools are valuable to identify suitable areas where fieldwork can be conducted for the purpose of local scale site selection. Our approach highlighted the potential impact of warming in reducing the distribution of *A. pallipes*, with additional pressure from *P. leniusculus* especially under a low warming scenario. However, one should be conscious of the limits inherent in such correlative models and account for uncertainties regarding bias in observations or variables used in modelling when designing conservation actions. In addition, the surface range envelope method for selecting pseudo-absence might have led to overestimation of our predictions, which are closer to potential than to actual distribution of the species (Chefaoui & Lobo, 2008). The suitability of streams selected through ENM outputs should be verified by other indicators known to be appropriate to *A. pallipes* persistence at local scale, such as physical and chemical parameters (Trouilhé et al., 2007), or Ephemeroptera assemblages (Grandjean et al., 2011; Jandry et al., 2014; Trouilhé et al., 2012). The threat of crayfish plague might also be assessed in sites selected for reintroductions, using environmental DNA to detect *A. astaci* (Vralstad et al., 2009) or exotic crayfish presence (Agersnap et al., 2017). Because of the low dispersal ability of *A. pallipes* (<100 m/year), it is also advised to remove barriers to movement, unless they are made as a barrier for non-native taxa, when selecting a new site (Bubb, Thom & Lucas, 2008). Another threat might also come from introduction or colonisation by other exotic taxa with similar ecology to *A. pallipes*. This could be the case with *F. immunis*, widespread in Germany, which has arrived via tributaries of the Rhine

River and is currently restricted to a few populations in Eastern France, but vigilance would be needed to avoid further colonisation of French freshwaters (Kouba, Petrusek & Kozák, 2014). However, *F. immunis* has been shown to be a lesser threat than *P. leniusculus* toward *A. pallipes* in south-western Germany (Chucholl, 2016).

5 | CONCLUSION

Our results indicate that the conservation of *A. pallipes* populations in mainland France will face significant challenges in the long-term, namely climate-driven changes in the distribution of suitable habitats and in the distribution of the invasive competitor *P. leniusculus*. Our results show that the two species explore highly similar environments, but they also highlighted differences in their potential distributions that are of high relevance to guide the choice of sites to protect or conservation actions at the national level. Ultimately, our work demonstrates that ENM are useful tools to integrate into a conservation plan of endangered freshwater species, allowing the joint consideration of two increasingly important and interacting pressures, climate change and biological invasions. Such framework allows the identification of areas of overlap with native species, and potential influence of climate change on species interaction.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Nicolas Poulet and the Agence Française pour la Biodiversité (AFB) for sharing the data of occurrence of the species. We thank Julian Reynolds and Coralie Garron for assistance with the English. We thank the Communauté d'Agglomération de Grand Châtellerault, the Agence de l'Eau Loire Bretagne, the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (CIFRE no 2016/0710) and the AFB for their financial support. Romain Bertrand's work was supported by the TULIP Laboratory of Excellence (ANR-10-LABX-41).

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare they have no conflict of interest.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are available from the Agence Française pour la Biodiversité. Restrictions apply to the availability of these data, which were used under license for this study.

ORCID

Clémentine Préau https://orcid.org/0000-0002-8972-9310
Francis Isselin-Nondedeu https://orcid.org/0000-0002-9513-4524
Romain Bertrand https://orcid.org/0000-0003-2386-9174
César Capinha https://orcid.org/0000-0002-0666-9755
Frédéric Grandjean https://orcid.org/0000-0002-8494-0985

REFERENCES

Agersnap, S., Larsen, W. B., Knudsen, S. W., Strand, D., Thomsen, P. F., Hesselsøe, M., … Møller, P. R. (2017). Monitoring of noble, signal and narrow-clawed crayfish using environmental DNA from freshwater samples. *PLOS One*, *12*(6), e0179261. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179261

Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2014). *Package 'spThin'*. Version 0.1.0.1. Retrieved from https://cran.r-project.org/package=spThin

Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, *43*, 1223–1232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x

Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*, 42–47. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010

Arcos, J. M., Bécares, J., Villero, D., Brotons, L., Rodríguez, B., & Ruiz, A. (2012). Assessing the location and stability of foraging hotspots for pelagic seabirds: An approach to identify marine Important Bird Areas (IBAs) in Spain. *Biological Conservation*, *156*, 30–42. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.011

Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, *3*, 327–338. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x

Barbet-Massin, M., Rome, Q., Villemant, C., & Courchamp, F. (2018). Can species distribution models really predict the expansion of invasive species? *PLOS ONE*, *13*, e0193085. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193085

Beaune, D., Sellier, Y., Luquet, G., & Grandjean, F. (2018). Freshwater acidification: an example of an endangered crayfish species sensitive to pH. *Hydrobiologia*, *813*(1), 41–50. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3504-4

Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., & Courchamp, F. (2013). Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, *19*, 3740–3748. https://doi.org/10.1111/gcb.12344

Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, *275*, 73–77. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012

Bradley, B. A., Blumenthal, D. M., Early, R., Grosholz, E. D., Lawler, J. J., Miller, L. P., … Olden, J. D. (2012). Global change, global trade, and the next wave of plant invasions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *10*, 20–28. https://doi.org/10.1890/110145

Bramard, M., Demers, A., Trouilhe, M.-C., Bachelier, E., Dumas, J.-C., Fournier, C., … Grandjean, F. (2006). Distribution of indigenous and non-indigenous crayfish populations in the Poitou-Charentes region (France): Evolution over the past 25 years. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *380–381*, 857–866. https://doi.org/10.1051/kmae:2006027

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., … Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, *21*, 481–497. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x

Broennimann, O., & Guisan, A. (2008). Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, *4*, 585. https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0254

Bubb, D. H., Thom, T. J., & Lucas, M. C. (2004). Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology*, *49*, 357–368. https://doi.org/10.1111/j.1365-2426.2003.01178.x

Bubb, D. H., Thom, T. J., & Lucas, M. C. (2008). Spatial ecology of the white-clawed crayfish in an upland stream and implications for the conservation of this endangered species. *Aquatic Conservation:*

Marine and Freshwater Ecosystems, *18*, 647–657. https://doi.org/10.1002/aqc.862

Buisson, L., Thuiller, W., Lek, S., Lim, P. U. Y., & Grenouillet, G. (2008). Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, *14*, 2232–2248. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01657.x

Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: A review. *Freshwater Biology*, *51*, 1389–1406. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x

Capinha, C., Brotons, L., & Anastácio, P. (2012). Geographical variability in propagule pressure and climatic suitability explain the European distribution of two highly invasive crayfish. *Journal of Biogeography*, *40*, 548–558. https://doi.org/10.1111/jbi.12025

Capinha, C., Larson, E. R., Tricarico, E., Olden, J. D., & Gherardi, F. (2013). Effects of climate change, invasive species, and disease on the distribution of native European crayfishes. *Conservation Biology*, *27*, 731–740. https://doi.org/10.1111/cobi.12043

Capinha, C., Rödder, D., Pereira, H. M., & Kappes, H. (2014). Response of non-native European terrestrial gastropods to novel climates correlates with biogeographical and biological traits. *Global Ecology and Biogeography*, *23*, 857–866. https://doi.org/10.1111/geb.12176

Changeux, T. (2003). Évolution de la répartition des écrevisses en France métropolitaine selon les enquêtes nationales menées par le conseil supérieur de la pêche de 1997 à 2001. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *370–371*, 15–41.

Chefaoui, R. M., & Lobo, J. M. (2008). Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*, *210*, 478–486. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.08.010

Chucholl, C. (2016). The bad and the super-bad: prioritising the threat of six invasive alien to three imperilled native crayfishes. *Biological Invasions*, *18*, 1967–1988. https://doi.org/10.1007/s10530-016-1141-2

Chucholl, C. (2017). Niche-based species distribution models and conservation planning for endangered freshwater crayfish in south-western Germany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *27*, 698–705. https://doi.org/10.1002/aqc.2734

Collas, M., Julien, C., & Monnier, D. (2007). La situation des écrevisses en France résultats des enquêtes nationales réalisées entre 1977 et 2006 par le conseil supérieur de la pêche. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *386*, 1–38. https://doi.org/10.1051/kmae:2007010

Diez, J. M., D'Antonio, C. M., Dukes, J. S., Grosholz, E. D., Olden, J. D., Sorte, C. J. B., … Miller, L. P. (2012). Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment*, *10*, 249–257. https://doi.org/10.1890/110137

Dunn, J. C., Mcclymont, H. E., Christmas, M., & Dunn, A. M. (2009). Competition and parasitism in the native White Clawed Crayfish *Austropotamobius pallipes* and the invasive Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in the UK. *Biological Invasions*, *11*, 315–324. https://doi.org/10.1007/s10530-008-9249-7

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *37*, 4302–4315. https://doi.org/10.1051/kmae/2011037

Filipova, L., Petrusek, A., Matasova, K., Delaunay, C., & Grandjean, F. (2013). Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in populations of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in France: Evaluating the threat to native crayfish. *PLOS One*, *8*(7), e70157. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070157

Firkins, I., & Holdich, D. (1993). Thermal studies on three species of freshwater crayfish. *Freshwater Crayfish*, *9*, 241–248.

Fratini, S., Zaccara, S., Barbaresi, S., Grandjean, F., Souty-Grosset, C., Crosa, G., & Gherardi, F. (2005). Phylogeography of the threatened crayfish (genus *Austropotamobius*) in Italy: implications for its taxonomy and conservation. *Heredity*, *94*, 108–118. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800581

Füreder, L., Gherardi, F., Holdich, D., Reynolds, J., Sibley, P., & Souty-Grosset, C. (2010) *Austropotamobius pallipes*. *In: IUCN Red List of Threatened Species*. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-3.RLTS.T2430A9438817.en

Gallardo, B., & Aldridge, D. C. (2013). Evaluating the combined threat of climate change and biological invasions on endangered species. *Biological Conservation*, *160*, 225–233. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.02.001

Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2012). Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*, *21*, 1126–1136. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00768.x

Gherardi, F. (2006). Crayfish invading Europe: The case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, *39*, 175–191. https://doi.org/10.1080/10236240600869702

Ghia, D., Fea, G., Sacchi, R., Di Renzo, G., Garozzo, P., Marrone, M., … Salvatore, B. (2013). Modelling environmental niche for the endangered crayfish *Austropotamobius pallipes* complex in northern and central Italy. *Freshwater Crayfish*, *19*, 189–195. https://doi.org/10.5869/fc.2013.v19-2.189

Gouin, N., Grandjean, F., Bouchon, D., Reynolds, J. D., & Souty-Grosset, C. (2001). Population genetic structure of the endangered freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes*, assessed using RAPD markers. *Heredity*, *87*, 80–87. https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00909.x

Grandjean, F., Frelon-Raimond, M., & Souty-Grosset, C. (2002). Compilation of molecular data for the phylogeny of the genus *Austropotamobius*: one species or several? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *75*(367), 671–680, https://doi.org/10.1051/kmae:2002058

Grandjean, F., Harris, D. J., Souty-Grosset, C., & Crandall, K. A. (2000). Systematics of the European endangered crayfish species *Austropotamobius pallipes* (Decapoda: Astacidae). *Journal of Crustacean Biology*, *20*, 522–529. https://doi.org/10.1163/20021975-99990068

Grandjean, F., Jandry, J., Bardon, E., Coignet, A., Trouilhé, M.-C., Parinet, B., … Brulin, M. (2011). Use of ephemeroptera as bioindicators of the occurrence of white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*). *Hydrobiologia*, *671*, 253–258. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0717-1

Grandjean, F., Roques, J., Delaunay, C., Petrusek, A., Becking, T., & Collas, M. (2017). Status of *Pacifastacus leniusculus* and its role in recent crayfish plague outbreaks in France: Improving distribution and crayfish plague infection patterns. *Aquatic Invasions*, *12*, 541–549. https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.4.10

Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2017). *Package 'dismo'*. Version, 1.1-4. Retrieved from https://CRAN.R-project.org/package=dismo

Holdich, D. M. (2002). Distribution of crayfish in Europe and some adjoining countries. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *367*, 611–650. https://doi.org/10.1051/kmae:2002055

Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., & Sibley, P. J. (2009). A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, *11*, 394–395. https://doi.org/10.1051/kmae/2009025

Jandry, J., Brulin, M., Parinet, B., & Grandjean, F. (2014). Ephemeroptera communities as bioindicators of the suitability of headwater streams for restocking with white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*. *Ecological Indicators*, *46*, 560–565. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.07.005

Jelić, M., Klobučar, G. I. V., Grandjean, F., Puillandre, N., Franjević, D., Futo, M., … Maguire, I. (2016). Insights into the molecular phylogeny and historical biogeography of the white-clawed crayfish (Decapoda, Astacidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *103*, 26–40. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.009

Kopp, D., Santoul, F., Poulet, N., Compin, A., & Céréghino, R. (2010). Patterning the distribution of threatened crayfish and their exotic analogues using self-organizing maps. *Environmental Conservation*, *37*, 147–154. https://doi.org/10.1017/S0376892910000378

Kouba, A., Petrusek, A., & Kozák, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and*

Management of Aquatic Ecosystems, *413*, 05. https://doi.org/10.1051/kmae/2014007

Laurent, P. J. (1997). Crayfish introductions into France and in the world, history and consequences. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *344–345*, 345–356. https://doi.org/10.1051/kmae:1997034

Lee II, H., Reusser, D. A., Olden, J. D., Smith, S. S., Graham, J., Burkett, V., … McPhedran, J. (2008). Integrated monitoring and information systems for managing aquatic invasive species in a changing climate. *Conservation Biology*,*22*,575–584.https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00955.x

Lowery, R. S., & Holdich, D. M. (1988). *Pacifastacus leniusculus* in North America and Europe, with details of the distribution of introduced and native crayfish species in Europe. In D. M. Holdich, & R. S. Lowery (Eds.), *Freshwater crayfish: Biology, management and exploitation* (pp. 283–308). London, UK: Croom Helm.

Merow, C., Bois, S. T., Allen, J. M., Xie, Y., & Silander, J. A. (2017). Climate change both facilitates and inhibits invasive plant ranges in New England. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*, E3276–E3284. https://doi.org/10.1073/pnas.1609633114

Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., & Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, *37*, 191–203. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x

Olden, J. D., Kennard, M. J., Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2011). Challenges and opportunities in implementing managed relocation for conservation of freshwater species. *Conservation Biology*, *25*, 40–47. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01557.x

Olsson, K., Stenroth, P., Nystrom, P., & Graneli, W. (2009). Invasions and niche width: Does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology*, *54*, 1731–1740. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02221.x

Palaoro, A. V., Dalosto, M. M., Costa, G. C., & Santos, S. (2013). Niche conservatism and the potential for the crayfish *Procambarus clarkii* to invade South America. *Freshwater Biology*, *58*, 1379–1391. https://doi.org/10.1111/fwb.12134

Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*, 149–158. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005

Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, *34*, 102–117. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x

Préau, C., Isselin-Nondedeu, F., Sellier, Y., Bertrand, R., & Grandjean, F. (2018). Predicting suitable habitats of four range margin amphibians under climate and land-use changes in southwestern France. *Regional Environmental Change*, *19*, 27–38. https://doi.org/10.1007/s10113-018-1381-z

Rahel, F. J., & Olden, J. D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, *22*, 521–533. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00950.x

R Development Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from http://www.R-project.org/

Shabani, F., Kumar, L., & Ahmadi, M. (2018). Assessing accuracy methods of species distribution models: AUC, specificity, sensitivity and the true skill statistic. *Global Journal of Human-Social Science Research*, *18*, 7–18.

Souty-Grosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D., & Haffner, P. (2006) *Atlas of crayfish in Europe*, (p. 187). Paris, France: Muséum National d'Histoire Naturelle.

Souty-Grosset, C., & Reynolds, J. D. (2009). Current ideas on methodological approaches in European crayfish conservation and restocking procedures. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, (394-395), 01. https://doi.org/10.1051/kmae/2009021

Stebbing, P., Longshaw, M., & Scott, A. (2014). Review of methods for the management of non-indigenous crayfish, with particular reference to Great Britain. *Ethology Ecology & Evolution*, *26*, 204–231. https://doi.org/10.1080/03949370.2014.908326

Svoboda, J., Kozubíková-Balcarová, E., Kouba, A., Buřič, M., Kozák, P., Diéguez-Uribeondo, J., & Petrusek, A. (2013). Temporal dynamics of spore release of the crayfish plague pathogen from its natural host, American spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*), evaluated by transmission experiments. *Parasitology*, *140*, 792–801. https://doi.org/10.1017/S0031182012002223

Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., & Breiner, F. (2016). *Package 'biomod2'*. Version 3.3-7. Retrieved from https://CRAN.R-project.org/package=biomod2

Titeux, N., Henle, K., Mihoub, J.-B., Regos, A., Geijzendorffer, I. R., Cramer, W., … Brotons, L. (2016). Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. *Global Change Biology*, *22*, 2505–2515. https://doi.org/10.1111/gcb.13272

Trochet, A., Deluen, M., Bertrand, R., Calvez, O., Martínez-Silvestre, A., Verdaguer-Foz, I., … Aubret, F. (2019). Body size increases with elevation in Pyrenean newts (*Calotriton asper*). *Herpetologica*, *75*(1), 30. https://doi.org/10.1655/D-18-00011

Trouilhé, M.-C., Freyssinel, G., Jandry, J., Brulin, M., Parinet, B., Souty-Grosset, C., & Grandjean, F. (2012). The relationship between Ephemeroptera and presence of the white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*). Case study in the Poitou-Charentes region (France). *Fundamental and Applied Limnology*, *179*, 293–303. https://doi.org/10.1127/1863-9135/2012/0028

Trouilhé, M.-C., Souty-Grosset, C., Grandjean, F., & Parinet, B. (2007). Physical and chemical water requirements of the white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in western France. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *17*, 520–538. https://doi.org/10.1002/aqc.793

UICN France & MNHN. (2012). *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Crustacés d'eau douce de France métropolitaine*. Retrieved from http://uicn.fr/wp-content/uploads/2012/06/Liste_rouge_France_Crustaces_d_eau_douce_de_metropole.pdf

Vralstad, T., Knutsen, A. K., Tengs, T., & Holst-Jensen, A. (2009). A quantitative TaqMan (R) MGB real-time polymerase chain reaction based assay for detection of the causative agent of crayfish plague. *Aphanomyces astaci*. *Veterinary Microbiology*, *137*, 146–155. https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2008.12.022

Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., … Bugmann, H. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 686–693. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008

Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, *62*, 2868–2883. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Préau C, Nadeau I, Sellier Y, et al. Niche modelling to guide conservation actions in France for the endangered crayfish *Austropotamobius pallipes* in relation to the invasive *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Biology*. 2019;00:1–12. https://doi.org/10.1111/fwb.13422

SYNTHESE DU CHAPITRE 4

Dans ce chapitre, l'approche que nous avons utilisée, consistant à utiliser les prédictions d'ENM calibrés sur l'aire de répartition des espèces pour donner un poids aux pseudo-absences générées dans les ENM calibrés sur la France métropolitaine, a permis de tenir compte des exigences climatiques des espèces sur leur aire de distribution, ainsi que de l'occupation du sol aux abords des cours d'eau. En effet, *P. leniusculus* étant une espèce invasive, il était important de prendre en compte à la fois les conditions climatiques rencontrées dans son aire native et dans les pays colonisés plus récemment. Nous avons ainsi pu représenter une distribution potentielle des zones favorables à *A. pallipes* et à *P. leniusculus* dans les conditions actuelles et sous les scénarios de changement climatique. Comme nous nous y attendions, nous avons observé une large superposition des mailles favorables aux deux espèces, et l'analyse des niches réalisées dans l'espace environnemental décrit par nos variables a aussi révélé des niches similaires entre les deux espèces.

Nos projections sous les scénarios de changement climatique ont montré que la compétition entraînée par la présence de *P. leniusculus* pourrait diminuer dans des conditions de réchauffement important puisque les projections ont montré une réduction de l'aire favorable à *P. leniusculus* plus importante que pour *A. pallipes* sous le scénario RCP 8.5. Malgré cela, nos projections ont montré que la distribution potentielle d'*A. pallipes* risque d'être réduite sous l'effet du réchauffement climatique, avec une faible superposition entre les zones actuellement favorables et celles prédites pour les conditions futures, amplifiant la vulnérabilité de cette espèce.

D'autre part, nous avons montré que la distribution de *P. leniusculus* pourrait ne pas avoir atteint l'équilibre en France, car elle semble exploiter une part de l'environnement disponible plus faible qu'*A. pallipes*. Si tel est le cas, nos prédictions concernant la distribution de *P. leniusculus* pourraient avoir sous-estimé le potentiel favorable à cette espèce en France métropolitaine. Les incertitudes inhérentes aux ENM et celles spécifiques à notre étude ne nous permettent pas d'utiliser nos prédictions pour cibler directement des sites de réintroduction pour l'écrevisse *A. pallipes*. En revanche, nos résultats peuvent s'inscrire dans la stratégie de conservation de l'espèce en permettant un premier filtre pour le choix de ces sites. Ils peuvent orienter les décisions en ciblant des tronçons de cours d'eau situés dans des mailles favorables à *A. pallipes* et défavorable à *P. leniusculus*, et mettent en lumière le besoin de favoriser une continuité entre les populations actuelles et les sites prédits comme potentiellement favorables,

dans les conditions actuelles et futures. Ensuite, la présence de milieux favorables à l'accomplissement du cycle de vie de l'espèce et la qualité de l'eau doivent être vérifiés sur le terrain. Un indice biologique basé sur la présence d'éphéméroptères a été mis au point dans l'ex-région Poitou-Charentes, plus particulièrement basé sur leur richesse spécifique, et sur la présence de spécimens appartenant à la famille des *Leptophlebiidae*, pour identifier des sites répondant aux exigences écologiques d'*A. pallipes* (Grandjean et al. 2011; Jandry et al. 2014). Il est actuellement en cours de vérification sur un grand nombre de stations en France, notamment grâce aux indices biotiques, basés sur la macrofaune invertébrée benthique, accessibles dans la base de données Naïades. L'objectif est de permettre un maximum de garanties lors de la sélection de cours d'eau, afin de maximiser la réussite des opérations de réintroduction d'individus d'*A. pallipes*. De plus, toute tentative de réintroduction pourra être précédée d'une vérification de l'absence d'écrevisse exotique et du pathogène *A. astacii* responsable de la peste de l'écrevisse. Cela a récemment été rendu possible grâce à des analyses par ADN environnemental à partir d'échantillons d'eau (Agersnap et al. 2017; Vralstad et al. 2009).

En raison des changements globaux, les périodes d'assèchement prolongé des cours d'eau sont de plus en plus fréquentes. Les cours d'eau hébergeant *A. pallipes* ne sont pas épargnés, ce qui amène à multiplier les opérations de sauvetage de populations. Bénéficier d'une liste de cours d'eau potentiellement favorables à l'espèce est donc un élément important pour sa conservation. Tout comme nos résultats des chapitres précédents, concernant les amphibiens, les résultats présentés dans cette étude peuvent informer la stratégie de conservation de l'écrevisse à pattes blanches en France métropolitaine, en s'intégrant dans les plans d'actions nationaux et régionaux, dans les documents d'urbanismes, ou en participant à l'identification des réservoirs de biodiversité. De plus, nos résultats ont montré une faible superposition des aires favorables à *A. pallipes* avec les espaces protégés. Cette observation s'est accentuée en considérant les projections de la distribution future de l'espèce. Ces éléments peuvent être pris en compte pour améliorer la protection de cette espèce ciblée par la SCAP.

DISCUSSION GENERALE



Hyla arborea, © Yann Sellier

Appréhender la vulnérabilité des espèces emblématiques des milieux aquatiques face au changement climatique est un des enjeux majeurs en biologie de la conservation. Ainsi, nous avons réalisé différentes études basées sur des modèles de niche écologique suivant une imbrication d'échelles. Nous avons abordé la vulnérabilité d'amphibiens et de l'écrevisse à pattes blanches au changement climatique à travers quatre chapitres. Nos études nous ont permis de mettre en évidence que le changement climatique risque d'entraîner une contraction des aires de distribution actuelles ainsi qu'un potentiel déplacement des aires favorables à la présence de la plupart des espèces étudiées : le sonneur à ventre jaune *Bombina variegata*, la rainette arboricole *Hyla arborea*, le triton crêté *Triturus cristatus*, le triton marbré *Triturus marmoratus*, et l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes*, avec un impact plus ou moins important selon les espèces et le scénario RCP considéré.

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, ou nous avons estimé les interactions entre la présence des espèces et les facteurs environnementaux, et les effets des changements climatique et d'occupation du sol sur la distribution potentielle des amphibiens à l'échelle régionale, le changement climatique, pourrait au contraire créer une opportunité pour les espèces plus méridionales. En effet, nous avons montré que la rainette méridionale *Hyla meridionalis* pourraient trouver de nouvelles zones à coloniser sur le territoire dont le département de la Vienne. Cependant, l'aptitude des populations à suivre les mouvements des aires favorables dépend largement des capacités de dispersion des espèces et de la fonctionnalité des corridors biologiques. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 2, en intégrant des projections de distributions potentielles futures dans des analyses de connectivité pour deux espèces de tritons, ces changements risquent de se répercuter sur la connectivité des habitats et de mettre en péril la persistance des espèces dans le département de la Vienne, notamment pour le triton crêté, espèce boréale en limite sud de sa répartition. Par ailleurs, dans le chapitre 1, nous avons montré l'importance de l'occupation/usage du sol pour l'atténuation des effets du changement climatique. Et, dans le chapitre 3, l'originalité de notre démarche a été la prise en compte explicite des changements d'occupation du sol pour simuler la dispersion du triton marbré et ainsi évaluer sa capacité à suivre un éventuel déplacement de ses aires favorables. Le changement climatique pourrait aussi modifier les interactions entre espèces natives et invasives, comme nous avons pu le voir avec l'exemple de l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes* et de l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus* dans le chapitre 4. Suite à la prise en compte des incertitudes et des limites relatives des différentes études, nous avons montré que les résultats des travaux présentés pourront être utiles à la conservation, à la

gestion et à l'évaluation des espèces étudiées, et être répliqués pour d'autres espèces emblématiques des zones humides de la Vienne, mais aussi d'autres milieux et territoires.

1. PRISE EN COMPTE DES INCERTITUDES

Les ENM sont des outils puissants pouvant mener à des actions concrètes pour une meilleure gestion et conservation des espèces (Schwartz 2012). Cependant, ils sont soumis à des incertitudes de sources variées, dont la prise en compte est essentielle pour éviter des inférences et des utilisations erronées (Jarnevich et al. 2015; Porfirio et al. 2014; Wiens et al. 2009). Les incertitudes peuvent intervenir à chacune des différentes étapes de la modélisation de niche écologique, de l'échantillonnage des données jusqu'au choix de mise en forme des résultats. De plus, bien qu'il existe de plus en plus de données disponibles et exploitables avec des ENM, différents biais sont inhérents à la quantité et qualité des données utilisées.

Les données relatives aux espèces peuvent être issues de sources variées pouvant par exemple regrouper divers protocoles d'échantillonnage allant des sciences participatives à des inventaires rigoureux, en passant par des observations opportunistes. Les données peuvent donc avoir été collectées de manière inégale, en qualité et en quantité, selon les territoires, être soumises à l'accessibilité géographique et possiblement présenter des erreurs taxonomiques en fonction des connaissances des observateurs et des difficultés d'identification de certains taxons. L'échantillonnage inégal des données augmente souvent l'autocorrélation spatiale, puisque des points spatialement proches peuvent plus facilement représenter des conditions similaires que des points éloignés ou pris au hasard, transgressant ainsi l'hypothèse d'indépendance des données nécessaire aux ENM (Legendre 1993). La taille de l'échantillonnage des données sur les espèces, et la prévalence entre présences/absences (ou pseudo-absences) peuvent aussi avoir un impact sur les modèles (Jarnevich et al. 2015). Dans cette thèse, nous avons réalisé de nombreux partenariats avec des associations naturalistes et acteurs de la protection de l'environnement afin de compléter les bases de données accessibles en ligne comme celle du GBIF (Global Biodiversity Information Facility; https://www.gbif.org/fr/) qui est couramment utilisée dans la littérature relative aux ENM. Cela nous a permis d'accéder à un grand nombre de données, récoltées en grande partie par des professionnels ou des personnes entraînées ce qui diminue les risques d'erreur d'identification.

Par ailleurs, nous avons essayé de diminuer les biais liés à d'éventuels échantillonnages inégaux en filtrant spatialement les données.

Idéalement, les variables utilisées et la zone d'étude choisie doivent permettre une prise en compte optimale des exigences écologiques et de la tolérance des espèces étudiées face aux variations des conditions environnementales à travers leur aire de répartition, pour pouvoir correctement expliquer les relations entre présence des espèces et facteurs environnementaux, prédire les zones les plus favorables, et projeter les modèles sous des conditions spatiales et/ou temporelles différentes le plus efficacement possible. Cependant, bien qu'il soit essentiel de prendre en compte des variables ayant une influence sur la distribution des espèces, ce choix est limité par les connaissances sur la biologie et l'écologie des dites espèces et par la disponibilité des données environnementales à une résolution pertinente. Ainsi, la corrélation entre les variables et la présence ou l'absence d'une espèce peut être due à un lien de causalité direct ou seulement indirect, à travers un facteur n'ayant pas été pris en compte dans la modélisation. Les données environnementales sont très souvent porteuses d'incertitudes, car elles peuvent comporter des erreurs de mesure, d'interpolation ou encore de géo-référencement. Les données utilisées pour projeter les modèles, qu'il s'agisse de projections climatiques ou d'occupation/usage du sol, sont elles-mêmes issues de modélisations complexes impliquant des incertitudes. Il existe par exemple de nombreux modèles de circulation générale (GCMs pour General Circulation Models) permettant de simuler la réponse du système climatique à l'augmentation des concentrations de gaz à effet de serre, ce qui résulte en une variété de projections climatiques pour chacun des RCP. Les utilisateurs ont le choix d'utiliser des données issues d'un ou plusieurs GCM ou même d'un ensemble basé sur différents GCM. Par ailleurs, alors que l'étendue géographique utilisée pour l'étude conditionne les gradients environnementaux représentés à travers les différentes variables, elle est souvent dépendante des données disponibles. Dans cette thèse, nous avons intégré des données représentant les facteurs environnementaux à haute résolution, ce qui nous a permis de prendre en compte le mieux possible les interactions entre la présence des espèces et leur environnement. Nous avons bénéficié de données climatiques calculées sur la France à la résolution de 1 km² (Bertrand et al. 2016). Dans le chapitre 2, nous avons bénéficié d'un inventaire des mares, des sources et des étangs, réalisé par l'association naturaliste Vienne Nature dans le département de la Vienne, qui sont des éléments essentiels pour la prise en compte des milieux de reproduction des amphibiens. Dans le chapitre 3, nous avons bénéficié de données de changement d'occupation du sol à la résolution d'1 km ce qui nous a permis de simuler la dispersion du triton marbré

Triturus marmoratus en fonction de la résistance du paysage. Par ailleurs, nous avons quantifié le biais lié au gradient environnemental disponible pour nos analyses sur la transférabilité des modèles notamment grâce à l'analyse de surface de similarité environnementale multivariée (MESS, Elith et al. (2010)) dans les chapitres 2, 3 et 4.

D'autres incertitudes s'additionnent ensuite selon le choix des algorithmes de modélisation utilisés pour inférer les préférences des espèces, les paramétrages sélectionnés et le choix de la méthode utilisée pour assembler les différents algorithmes. Cela peut notamment être quantifié en représentant les écarts de prédictions entre les modèles. Par ailleurs, des méthodes d'évaluation tels que l'AUC et le TSS ont permis de quantifier la capacité des ENM produits à discriminer les zones favorables et défavorables.

Les acteurs de la protection de la biodiversité doivent être informés des incertitudes liées à l'utilisation des ENM et les résultats doivent être considérés comme des scénarios plutôt que comme des prédictions (Jarnevich et al. 2015; McShea 2014). Ainsi, en plus des analyses d'incertitudes et des éléments de discussion présentés dans les articles, nous nous attachons à évaluer notre travail et à présenter de potentielles améliorations réalisables à la suite de nos résultats. Afin de guider les gestionnaires dans la lecture des résultats et leur utilisation notamment dans l'évaluation, la conservation et la gestion de la biodiversité, Araújo et al. (2019) ont récemment publié une méthode d'évaluation des études utilisant des ENM. Cette méthode permet de passer en revue différents critères liés aux variables réponses (données sur les espèces), aux prédicteurs (variables environnementales), à la construction des modèles et à leur évaluation. Les critères sont évalués selon quatre échelons qualitatifs : « Gold » représente les conditions idéales permettant l'utilisation des résultats des ENM, « Silver » représente les meilleures pratiques actuelles, « Bronze » représente les pratiques acceptables et « Deficient » représente les pratiques inacceptables (tous les critères sont détaillés dans les données supplémentaires à l'article de Araújo et al. (2019) et dans l'annexe 6). Les études présentées dans les différents chapitres de cette thèse ont été soumises à cette évaluation, dont les résultats sont représentés en figure 17. Les études 1 et 2 sont celles présentées dans le chapitre 1, l'étude 3 est celle du chapitre 2, l'étude 4 est celle du chapitre 3 et l'étude 5 celle du chapitre 4. Nous avons obtenu des scores acceptables ou au-delà pour 12 des 15 critères pour les études 1 et 2 et 13 des 15 critères en ce qui concernent les études 3, 4 et 5.

Selon les critères d'évaluation définis dans l'étude d'Araújo et al. (2019), notre première étude présente une défaillance au niveau des critères 1D, 3D et 4A. Le critère 1D fait référence

à l'étendue environnementale de l'échantillonnage des données relatives aux espèces. Cette première étude, a été réalisée en fonction des bases de données dont nous disposions grâce aux conventions établies durant cette thèse avec des associations naturalistes. Le fait que la zone d'étude a été définie à partir de la disponibilité des données empêche en effet la prise en compte d'un gradient environnemental suffisant dans les modèles et diminue leur capacité à inférer des corrélations avec la présence des espèces. La défaillance du critère 3D est liée au fait qu'une seule méthode de modélisation est utilisée à la fois et que l'article ne décrit pas les incertitudes liées à la modélisation. Cet élément a été amélioré dans les études suivantes puisque nous avons utilisé des modèles d'ensemble combinant différents algorithmes de modélisation. Dans toutes nos études, la défaillance du critère 4A est due au fait que la prise en compte de toutes les hypothèses sous-jacentes aux modèles n'a pas été analysée explicitement dans les articles. Cependant, les éléments nous ayant semblé essentiels ont tout de même été intégrés et discutés, comme le fait que l'écrevisse invasive *P. leniusculus* puisse avoir subi un changement de sa niche écologique en Europe, dans le chapitre 4. En ce qui concerne la deuxième étude, les critères défaillants 1A et 3B sont liés au fait que nous n'avons pas effectué d'étape pour réduire le biais d'échantillonnage des données de présence. Cet élément a été amélioré dans les chapitres suivants où nous avons intégré une étape de filtrage spatial des données. Malgré cela, les données utilisées dans cette deuxième étude, réalisée sur la région Nouvelle-Aquitaine, étant issues de prospections réalisées dans le cadre d'atlas herpétologiques, l'échantillonnage de la zone a été réalisé selon des protocoles d'inventaire couvrants toute de la zone d'étude. Par ailleurs, l'objectif particulier d'étudier des espèces en limite d'aire dans la région a induit un biais par rapport aux exigences décrites selon les critères de Araújo et al. (2019) puisque toutes les conditions favorables aux espèces dans leur aire de répartition n'étaient pas représentées, mais nous avons fait ce choix en connaissance de cause pour prendre en compte l'adaptation locale des populations en marge de répartition. Toutes les études présentent une défaillance au critère 2C, qui fait référence à l'incertitude dans les variables environnementales. En effet, celles-ci n'ont pas été quantifiées ou détaillées dans les discussions des articles, cependant, les sources des données et des tableaux les décrivant ont été fournis dans les informations supplémentaires, ce qui permet aux lecteurs de rechercher ces informations.

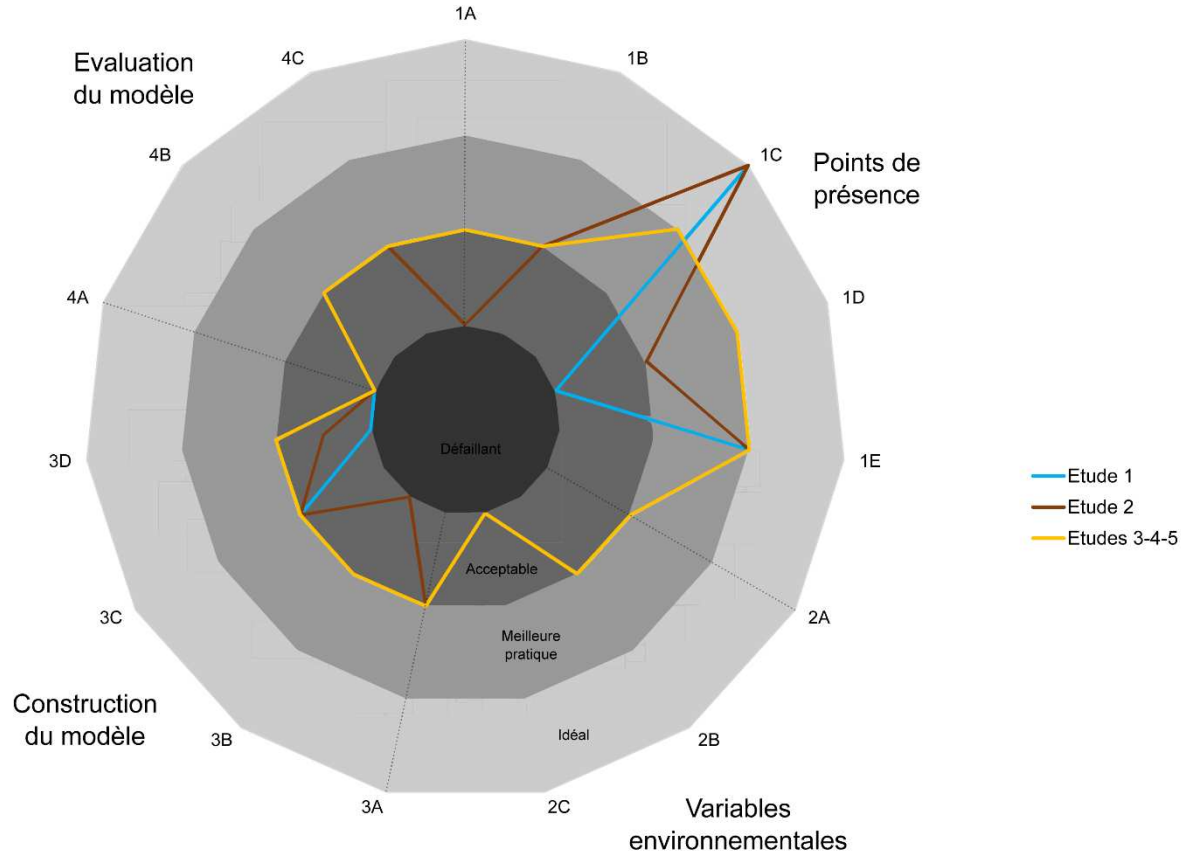


Figure 17 Évaluation des études présentées dans les différents chapitres selon les critères décrits par Araújo et al. (2019). Les études 1 et 2 sont présentées dans le chapitre 1, l'étude 3 dans le chapitre 2, l'étude 4 dans le chapitre 3 et l'étude 5 dans le chapitre 4. Le détail des critères est disponible en annexe 6.

Cette évaluation via les différents critères montre que les résultats, et plus particulièrement les cartes issues de nos études, doivent être interprétées et explicitées pour assurer une application pour la conservation et la gestion des espèces. La communication des résultats aux partenaires et aux acteurs de la protection de la biodiversité doit comprendre une étape de mise en garde sur les incertitudes inhérentes aux modélisations et de recommandations sur leur utilisation. En effet, nos résultats, comme toutes les modélisations, sont soumises à des incertitudes et des limites. Ils doivent donc être considérés comme des scénarios et nécessitent dans l'idéal des vérifications de terrain. Par ailleurs, les projections réalisées sont aussi soumises à des limites en plus des incertitudes identifiées.

2. LIMITE DES APPROCHES ET PISTES D'AMELIORATION

Les modèles de niche écologique permettent de modéliser la répartition des aires potentiellement favorables aux espèces en inférant des corrélations entre la présence (et/ou l'absence) de ces espèces et des facteurs environnementaux. Cependant, d'autres facteurs entrant en jeu dans la répartition des espèces ne sont pas pris en compte dans les ENM. En effet, alors que les facteurs abiotiques sont considérés comme les déterminants principaux de la distribution des espèces à de larges échelles spatiales (Pearson & Dawson 2003), les interactions biotiques affectent l'organisation spatiale des espèces à travers des relations variées telles qu'entre proies et prédateurs, hôtes et parasites, compétiteurs ou encore entre symbiotes, qui ne sont pas constantes dans le temps et l'espace (Wisz et al. 2013). Cela complexifie la prise en compte des facteurs biotiques dans les ENM, notamment car ces relations peuvent aussi être impactées par les changements globaux. Par exemple, dans nos études, les zones favorables identifiées pour les amphibiens, ne tiennent pas compte de la présence des prédateurs, de la disponibilité des proies, de la prévalence de maladies comme la chytridiomycose, ou encore de potentiels compétiteurs comme des espèces d'amphibiens invasifs. Nous avons néanmoins intégré cet aspect dans le chapitre 4 en réalisant un modèle de distribution de l'écrevisse invasive *P. leniusculus*, important compétiteur d'*A. pallipes*, pour restreindre les zones considérées comme potentiellement favorables à cette espèce native et menacée en France.

L'amélioration des prédictions issues des ENM peut se faire en prenant en compte la dispersion dans les études. En effet, les capacités de dispersion ne sont pas intégrées dans l'identification des aires favorables aux espèces via les ENM. Dans l'étude 2 du chapitre 1, nous avons identifié de potentiels changements de répartition des aires favorables, notamment pour la rainette arboricole et le sonneur à ventre jaune, dont l'ampleur pourrait nécessiter une intervention humaine pour déplacer des populations, si celles-ci n'ont pas des capacités de dispersion suffisantes. Cependant, nous n'avons pas pu quantifier la possibilité pour ces espèces de suivre ces potentiels changements de localisation des aires favorables dans les ENM. Dans le chapitre 2, afin de tenir compte des capacités de dispersion des espèces, nous avons pris en compte cet élément à travers le calcul d'un potentiel de connectivité des habitats déterminés comme favorables. Cela nous a permis d'identifier les zones les plus vulnérables à l'effet du changement climatique et les zones sources pouvant potentiellement fournir des individus capables de disperser vers de nouveaux habitats. Dans le chapitre 3, nous avons simulé la dispersion du triton marbré pour chaque année entre 2020 et 2100 à travers la France en tenant

compte de sa capacité à se déplacer dans les différentes classes d'occupation du sol. Cependant, les résultats pourraient être améliorés si nous avions la possibilité de prendre en compte la résistance de l'habitat plus précisément, à une résolution inférieure à 1 km². Par ailleurs, notre capacité à prendre en compte la dispersion est dépendante des connaissances actuelles sur les capacités de dispersion des espèces. Selon Pittman et al. (2014), chez les amphibiens, la dispersion est généralement effectuée par les juvéniles, qui colonisent de nouveaux habitats, alors que les mouvements répertoriés chez les adultes sont plutôt attribués à des migrations saisonnières entre les sites d'hivernage et de reproduction. La plupart des études informant sur les distances parcourues par les amphibiens concernent des adultes, et les distances effectuées par les juvéniles lors de la dispersion sont mal connues (Trochet et al. 2019). Il est généralement présumé qu'alors que les distances parcourues par les anoures peuvent aller jusqu'à plusieurs kilomètres, celles parcourues par les urodèles seraient plutôt de l'ordre de centaines de mètres. Par exemple, Kupfer & Kneitz (2000) ont identifié une distance maximale de 860 m parcourus par des juvéniles de triton crêté en une année. En accord avec les données bibliographiques, nous avons basé nos résultats sur une distance maximale de 1 km pour les études des chapitres 2 et 3, ce qui semble être une estimation raisonnable pour les tritons (Arntzen & Espregueira Themudo 2008). Dans le chapitre 4, nous n'avons pas intégré la notion de dispersion des écrevisses. La dispersion est notamment difficile à appréhender pour *P. leniusculus* car elle dépend de la présence ou non de seuil (naturel ou non) et des évènements d'introduction liés à l'homme qui sont imprévisibles. Par ailleurs, l'impact du changement climatique, sur les capacités de dispersion des espèces est difficile à prendre en compte, alors que cela pourrait par exemple augmenter le risque lié à la dessiccation lors des déplacements. Afin de compléter les résultats, nous pourrions réaliser des scénarios complémentaires en utilisant différentes capacités de dispersion des espèces ou en postulant d'une capacité de dispersion nulle ou illimitée (Avon & Bergès 2016; Hellmann et al. 2016).

D'autre part, la disponibilité de données à haute résolution représentant les facteurs environnementaux conditionnant la présence des espèces, ici des amphibiens et des écrevisses, conditionne aussi les résultats obtenus via les ENM. En effet, dans le chapitre 1 nous avons mis en lumière le manque de données suffisamment précises répertoriant les milieux de reproduction préférentiels des amphibiens. La localisation des mares et autres points d'eau permanents ou temporaires de petite taille est un frein à l'intégration efficace de l'occupation/usage du sol dans les ENM puisque ces milieux essentiels pour le maintien des populations existent rarement au-delà d'une échelle locale. Ils ne peuvent alors être représentés

que de manière indirecte, notamment à travers les facteurs climatiques qui ont un rôle important dans leur disponibilité. Ainsi, nous n'avons pu les prendre en compte qu'à l'échelle départementale, grâce à un inventaire des mares préalablement réalisé par Vienne Nature. Bien que des initiatives locales ou régionales existent comme l'inventaire des mares de Poitou-Charentes (http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/inventaire-des-mares-du-poitou/), la mise en place de ce type de base de données à l'échelle nationale nécessiterait un investissement important en temps et en moyen humain pour identifier ces milieux par télédétection ou inventaire, ou l'utilisation d'une technologie couteuse comme le LIDAR.

Malgré les incertitudes et les limites, nos études ont été réalisées avec des objectifs d'information, de sensibilisation et surtout dans une démarche partenariale qui permet la réalisation d'étapes complémentaires, qui sont évoquées dans les articles, afin de valider et d'affiner les résultats. Ainsi, la figure 18 propose des étapes complémentaires, réalisables à la suite de nos résultats. Elle concerne les études 2, 3, 4 et 5 qui comportent des projections actuelles et futures des aires potentiellement favorables aux espèces. Ces étapes complémentaires seraient un atout important pour renforcer les apports des modèles et permettre l'utilisation des résultats pour l'évaluation, la conservation et la gestion des espèces aux différentes échelles étudiées.

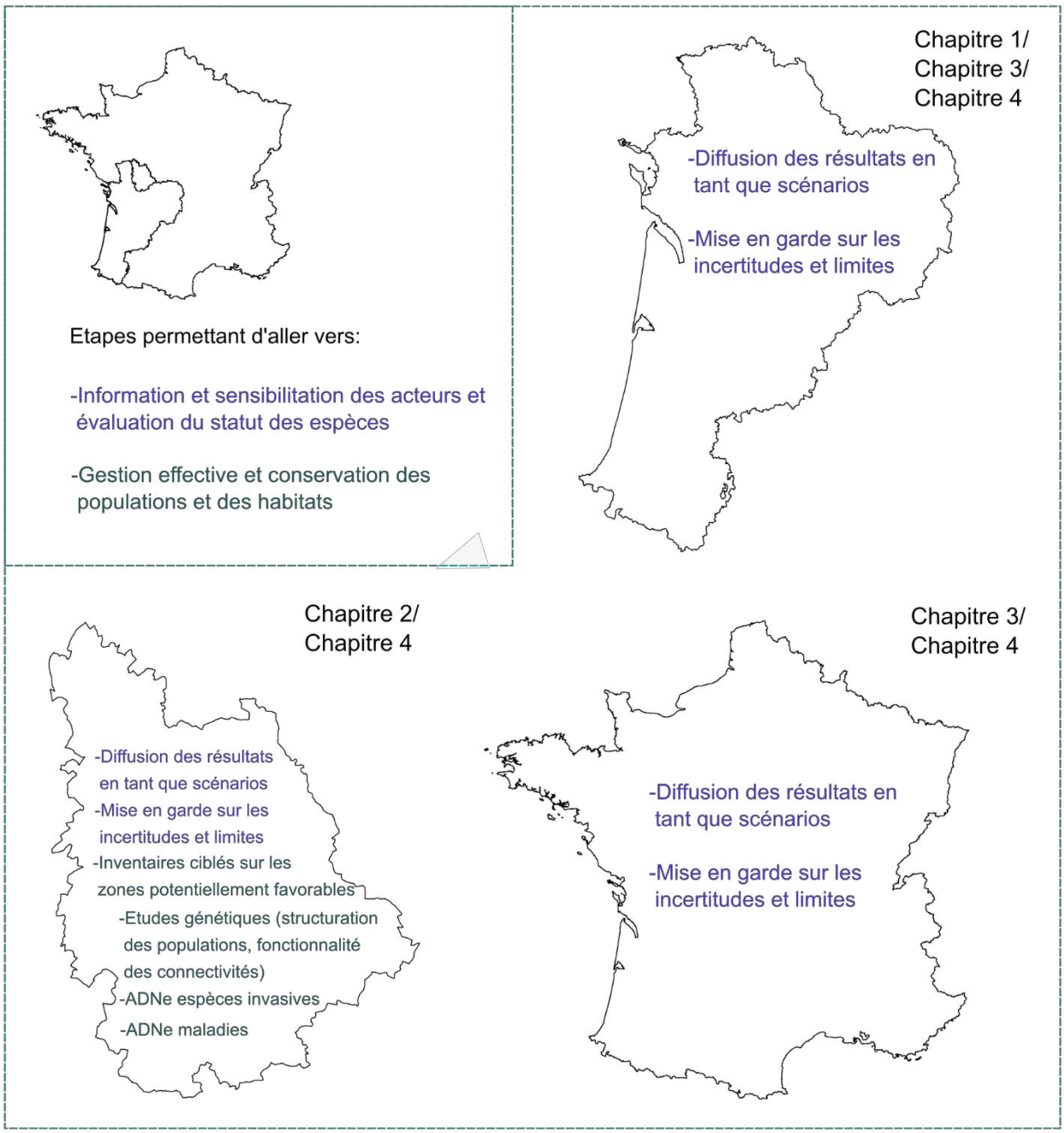


Figure 18 Propositions d'étapes complémentaires réalisables à la suite de nos résultats.

3. IMPLICATION POUR LA CONSERVATION, LA GESTION ET L'EVALUATION DE LA BIODIVERSITE

Les limites liées aux ENM ne doivent pas dissuader les acteurs de la protection de la biodiversité de tirer profit de ces outils (McShea 2014). Dans la pratique, alors que ce sujet est largement développé en recherche, et que des méthodologies ont été proposées pour appliquer les résultats d'ENM à la conservation, par exemple pour délimiter des aires protégées (Moilanen et al. 2005), guider des mesures de réintroduction (Chucholl 2017), évaluer les risques d'invasion biologique (Fournier et al. 2019), ou encore, évaluer les risques associés à des changements environnementaux comme le changement climatique (Araujo et al. 2006), ces outils sont encore peu utilisés et les décisions sont encore largement fondées sur des opportunités, des avis d'experts ou sur l'intuition, ce qui est notamment dû au faible lien entre la recherche et les décisionnaires de la gestion de la biodiversité (Araújo et al. 2019). Les ENM, en plus des dires d'expert, permettent à la fois de définir des variables influant sur la distribution des espèces, ce qui nécessite des analyses sur de larges échelles avec un grand nombre de données, et d'établir des connaissances et résultats transmissibles à une multitude d'acteurs impliqués dans la conservation des espèces.

D'après Villero et al. (2017), un « fossé entre l'évaluation et la planification » réside dans la difficulté de parvenir à des stratégies fiables de planification de la conservation au moyen de connaissances scientifiques, notamment car celles-ci ne sont pas adaptées aux besoins pratiques des gestionnaires. Les différentes structures impliquées, sources de financement, planification du travail, et les différences de conceptions, les méconnaissances et méprises sur la gestion et l'utilité des connaissances issues de la recherche ainsi que leur accessibilité, sont des exemples d'obstacles à la coopération et au flux d'information entre les domaines de la recherche et de la gestion, qui tracent une frontière entre le savoir et l'action (Villero et al. 2017). La mise en place d'une collaboration en amont des recherches, dans la définition des objectifs, puis les échanges permettant l'intégration d'avis d'experts, et enfin la communication et l'interprétation détaillée des résultats semblent être une approche propice pour établir ces liens (Guisan et al. 2013; Villero et al. 2017). De plus, les risques associés au changement climatique et autres changements globaux sont une préoccupation importante de la part des gestionnaires, c'est pourquoi il semble opportun de guider l'utilisation des résultats auprès des acteurs de la protection de la biodiversité au-delà de la publication d'articles scientifiques.

D'après Schwartz (2012), les résultats d'études basées sur des ENM, peuvent informer différentes stratégies de conservation de la biodiversité dans un contexte de changement climatique, impliquant la protection et la gestion des habitats et la gestion des espèces. Les résultats présentés à travers les quatre chapitres peuvent ainsi être mis à profit en ce qui concerne les amphibiens et les écrevisses.

- L'identification de zones représentant de potentielles opportunités pour la distribution future des espèces peut permettre de proposer des extensions des espaces protégés existants.
- L'identification des zones actuelles ayant le potentiel de fournir des individus pouvant coloniser de nouveaux habitats peut permettre de cibler les priorités relatives à l'augmentation de la connectivité du paysage, de cibler la protection ou la restauration de nouveaux sites pour augmenter la résilience du réseau d'aires protégées, ou encore de développer des plans de conservation dynamiques en fonction du changement climatique.
- L'identification des sites où les espèces sont les plus vulnérables au changement climatique et/ou d'occupation du sol peut permettre d'évaluer l'adéquation des espaces protégés existants dans le contexte de changements climatique et/ou d'occupation du sol.
- L'identification des variables impliquées dans la sensibilité des espèces peut favoriser la surveillance de la réponse des espèces aux changements et guider la gestion des sites, protégés ou non, pour faciliter la résilience au climat.
- En ce qui concerne la gestion des espèces, identifier les espèces les plus à risque de subir un déplacement de leurs aires favorables, identifier les zones potentiellement favorables aux différentes espèces, et les variables impliquées, peut servir à prioriser la gestion en fonction des espèces, à cibler des sites pour des translocations d'individus, guider les inventaires, informer les évaluations des statuts des espèces, et à incorporer les impacts potentiels des changements dans les plans de conservation des espèces (Schwartz 2012).
- Les projections issues des ENM impliquant des changements climatique et d'occupation/usage du sol peuvent fournir des outils pour évaluer les conséquences à court terme des décisions politiques (McShea 2014).

Plus particulièrement, comme cela a été évoqué dans les différents chapitres, nos études, et essentiellement les études 2, 3, 4 et 5 qui comportent des projections futures, peuvent être utilisées pour informer l'évaluation des espèces, la gestion des espèces et la protection et gestion des habitats et être déclinés selon les différentes échelles, nationales, régionales et locales, comme résumé sur la figure 19. En effet, ils peuvent permettre d'alimenter les évaluations des

risques d'extinction des espèces en lien avec les listes rouges utilisant la méthodologie UICN, notamment via les critères A3, A4, C1 et E qui permettent de prendre en compte des estimations de réduction des populations, de déclin ou d'extinction pour l'avenir (UICN 2018b). Les études concernant des espèces dont la France constitue une large partie de l'aire de distribution comme l'écrevisse à pattes blanches ou le triton marbré peuvent potentiellement alimenter des évaluations pour les listes rouges mondiales.

Les résultats peuvent être intégrés dans les documents d'urbanisme ou pour cibler la protection et la gestion d'espaces, ou être utilisés pour évaluer les impacts de potentiels projets d'aménagement (Tarabon et al. 2019a, b). L'échelle locale étant particulièrement pertinente pour la conservation effective des populations, nos résultats peuvent supporter la mise en place d'actions de restauration, maîtrise foncière, ou encore d'aménagements permettant d'augmenter la connectivité des populations, et de cibler la recherche de sites pour de potentielles translocations d'individus. Les résultats de nos travaux peuvent aussi informer des plans et stratégies de gestion des espèces aux différentes échelles. Comme cela a été développé précédemment, l'utilisation des résultats doit se faire en ayant conscience des incertitudes et limites des études.

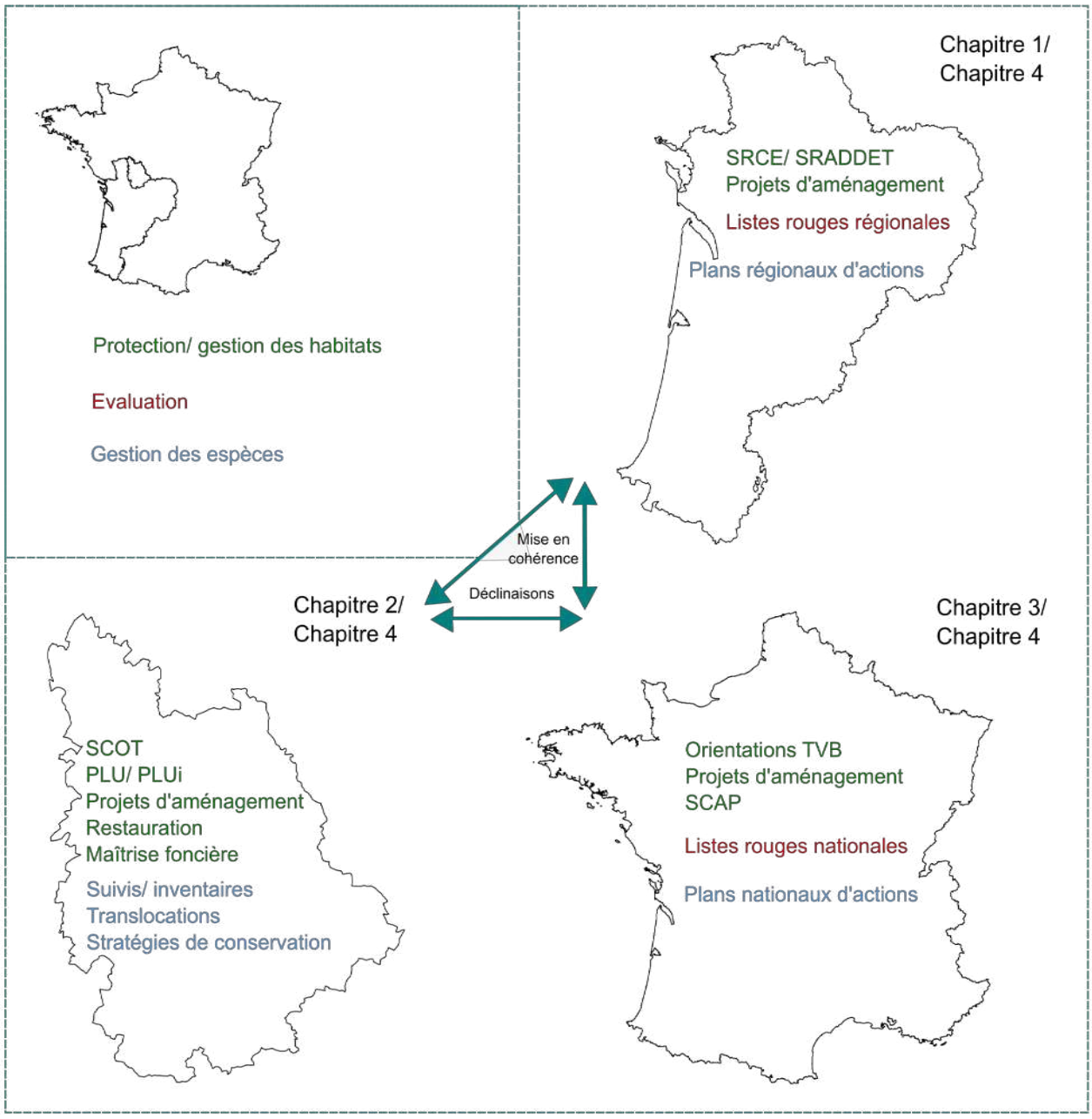


Figure 19 Proposition d'intégration des résultats pour l'évaluation, la gestion des espèces et la protection et gestion des habitats et déclinaisons selon les différentes échelles, nationales, régionales et locales.

4. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Un écosystème est défini par les interactions entre les organismes vivants et leurs milieux et entre les organismes vivants entre eux et par les processus biotiques et abiotiques passés ou en cours. Les liens entre les espèces, les réseaux trophiques et la régulation des cycles biogéochimiques de la Terre reposent sur des organisations complexes, non linéaires. La chute de la biodiversité actuelle perturbe le fonctionnement des écosystèmes et donc leur capacité à assurer la régulation des cycles biogéochimiques (Chapin III et al. 2000). À l'inverse, le maintien de la diversité génétique, spécifique et écologique peut jouer un rôle clé dans l'atténuation du changement climatique et de ses impacts. Le concept de services écosystémiques résulte de ces observations et est défini par l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire comme des « biens et services que les hommes peuvent tirer des écosystèmes, directement ou indirectement, pour assurer leur bien-être » (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Ces services écosystémiques sont largement soumis au bon état de la biodiversité (Mace et al. 2012).

Ce concept de services écosystémiques s'inscrit aujourd'hui dans le champ économique et politique, et constitue un levier pour l'obtention de financement à des fins de conservation. Ainsi, depuis 2012, la France a entamé une évaluation des écosystèmes et des services écosystémiques. Un rapport intermédiaire de 2016 convient que la nature, les écosystèmes et la biodiversité sont à l'origine du bien-être et de la prospérité économique, et précise que les services écosystémiques fournis aux français s'affaiblissent et pourraient diminuer drastiquement à moyen terme (Puydarrieux et al. 2016). Il est notamment précisé que l'augmentation de l'urbanisation s'est essentiellement faite au détriment des prairies et des milieux humides, et que la dégradation des écosystèmes est importante puisque 22% des habitats et 28% des espèces d'intérêt européen seulement sont en bon état de conservation et que 87% des habitats d'eau douce d'intérêt européen sont en état défavorable. Cependant, du fait de la complexité des interactions, les données et les études sont souvent insuffisantes pour décrire clairement les relations entre la biodiversité et les services écosystémiques, il est donc difficile d'évaluer précisément les impacts d'un changement dans un écosystème (Cardinale et al. 2012; Rankovic et al. 2012; Rechkemmer & von Falkenhayn 2009). Ainsi, Chapin III et al. (2000) considèrent qu'il est essentiel de conserver la biodiversité de manière globale pour assurer la résilience des écosystèmes face aux changements globaux. La résilience résulte à la

fois de l'intensité de l'exposition, de la sensibilité de l'écosystème considéré et de sa capacité à atténuer les impacts négatifs des changements (Locatelli, 2013).

L'évaluation de la vulnérabilité des écosystèmes face aux changements globaux est un enjeu important pour informer les mesures de conservation visant à réduire les impacts et à augmenter la résilience face aux changements globaux. Dans cette thèse, nous avons étudié une composante de la vulnérabilité des zones humides, prenant la forme des potentiels changements de distribution des aires favorables à plusieurs taxons emblématiques d'amphibiens et écrevisses. Cette évaluation, bien que soumise à des incertitudes et des limites, peut servir d'outil pour la conservation des espèces étudiées et de leurs habitats. Par ailleurs, nous avons essayé de prendre en compte le plus de données disponibles au fil des chapitres, notamment en incluant des données précises sur les milieux de reproduction et les capacités de dispersion des espèces dans le chapitre 2 et grâce à l'intégration de la démographie et de la dispersion du triton marbré dans le chapitre 3. Des perspectives d'amélioration résident dans une meilleure intégration des différents facteurs entrant en jeu dans la distribution des espèces, tels que les facteurs abiotiques et les données relatives à la présence/absence des espèces, les interactions biotiques, la physiologie des espèces, ainsi que les potentielles adaptations locales et la plasticité phénotypique (Urban et al. 2016). L'amélioration de la disponibilité et de la résolution des données environnementales et la complémentation des données sur les espèces, notamment via l'homogénéisation des protocoles d'inventaires, permettraient une mise à jour des cartes.

L'ajout de la dimension liée aux interactions biotiques dans la modélisation des zones favorables aux espèces permettrait d'améliorer les prédictions issues des ENM. Il existe différentes méthodes permettant de les prendre en compte, comme l'étude des corrélations ou des interactions associées aux co-occurrences des espèces pour prédire la répartition d'une espèce en prenant en compte celle d'une autre espèce, l'utilisation de variables représentatives des gradients d'interactions biotiques comme la production de biomasse dans des approches macro-écologiques (Wisz et al. 2013), l'assemblage de modèles de distribution (Gavish et al. 2017; Guisan & Rahbek 2011), le couplage des ENM avec des réseaux bayésiens (Staniczenko et al. 2017), ou encore les modèles calibrés à l'échelle des communautés (CLMs pour community-level modelling) ou modèles joints (JSDM pour joint species distribution models) permettant la modélisation simultanée d'espèces multiples plutôt qu'espèce par espèce (Nieto-Lugilde et al. 2018; Pollock et al. 2014). Cependant, ces approches sont aussi soumises à des incertitudes et des limites, notamment en lien avec le risque d'inférer des liens de causalité entre la présence des espèces alors qu'il n'en existe pas forcément, ou qu'ils soient dus à des

contraintes de dispersion comme une barrière géographique ou à des dynamiques environnementales locales comme une perturbation. La multi-colinéarité, la complexité des interactions entre les espèces, le fait que les interactions biotiques ne sont pas statiques, mais plutôt soumises à des variations spatio-temporelles, et le manque de données suffisamment précises sont d'autres limites inhérentes à ces approches (Dormann et al. 2018; Wisz et al. 2013). Cependant, bien que l'exactitude des interactions biotiques présumées dans un modèle les intégrant nécessite une confirmation expérimentale (Dormann et al. 2018), il serait néanmoins très intéressant d'appliquer ce type d'approche aux espèces des zones humides, afin d'avoir une meilleure approximation de leur vulnérabilité face aux changements globaux et en particulier au changement climatique.

L'intégration de la physiologie des espèces avec des caractéristiques telles que les maximum et minimum critiques thermiques ou le métabolisme des espèces permet d'affiner les résultats en prenant en compte la manière dont le climat interagit avec les traits d'histoire de vie des espèces (Urban et al. 2016). L'utilisation de modèles mécanistes comme NicheMapR (Kearney & Porter 2016) permet cette intégration mais cela nécessite l'acquisition des informations sur la physiologie des espèces.

Un autre facteur qu'il serait intéressant de prendre en compte est l'adaptation des espèces. La projection d'un modèle basé sur les corrélations entre facteurs environnementaux et données sur les espèces, implique que toutes les populations incluses dans la modélisation répondent de manière égale aux changements environnementaux. Cependant, certaines populations, comme celles des limites d'aires de répartition peuvent ne pas avoir la même réponse face au changement climatique que les populations situées au cœur de l'aire de répartition, du fait notamment de potentielles adaptations locales et de la plasticité phénotypique (Valladares et al. 2014). C'est d'ailleurs l'hypothèse sur laquelle la deuxième étude du chapitre 1 était basée. Nous n'avons cependant pas intégré la variété des adaptations locales ni la plasticité phénotypique dans nos études, ces mécanismes sont d'ailleurs rarement considérés dans les ENM, alors qu'ils pourraient permettre d'éviter des migrations ou des extinctions de populations sous l'effet du changement climatique (Valladares et al. 2014). La plasticité phénotypique est susceptible de temporiser les effets du changement climatique chez les amphibiens, mais risque d'être insuffisante pour suffire à atténuer les impacts négatifs du changement climatique (Gunderson & Stillman 2015; Urban et al. 2014). Par ailleurs les adaptations locales peuvent induire une différence dans la résilience des populations. La non prise en compte de la plasticité phénotypique et des adaptations locales peut fausser les résultats

des ENM et mener à des erreurs de prédictions des zones favorables sujettes à de potentielles contractions ou expansions, ou du risque d'extinction des espèces (Riddell et al. 2018; Sofaer et al. 2018). Il est possible de prendre en compte ces mécanismes dans des modèles calibrés sur des zones d'études à l'échelle locale ou régionale, notamment grâce à l'utilisation de modèles hybrides qui intègrent les performances physiologiques identifiées dans les populations concernées (Urban et al. 2016). L'approche ΔTraitSDM, développée pour des plantes, permet d'expliquer la distribution des espèces à partir de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale des caractères liés à la valeur sélective, mesurés sur des gradients géographiques (Benito Garzón et al. 2019). D'après Benito Garzón et al. (2019), cette méthode peut engendrer des prédictions moins alarmantes qu'avec des ENM seuls.

L'intégration des interactions biotiques, de la physiologie, de la plasticité phénotypique et des potentielles adaptations locales apporterait des informations complémentaires à nos études. En effet, ces éléments pourraient jouer un rôle clé dans la résilience des espèces au changement climatique (Hof et al. 2011b). Cela permettrait une évaluation plus poussée de la vulnérabilité des espèces étudiées, profitable à la gestion et à la conservation des espèces et de leurs habitats. La conservation de la biodiversité est un enjeu essentiel de l'atténuation des effets des changements globaux. Il semble donc fondamental de l'intégrer dans les démarches territoriales mises en place face au changement climatique. Le terme adaptation est souvent utilisé pour parler d'adaptation de nos sociétés, et de nos territoires, au changement climatique. Dans ce contexte, il est parfois opposé à la conservation des espèces mise en avant par les acteurs de la protection de la biodiversité. En effet, l'adaptation d'une espèce (au sens utilisé en biologie évolutive) à un changement environnemental se traduit sur une échelle de temps plus grande que le changement climatique actuel. Dans ce contexte, l'adaptation au changement climatique réside dans le maintien de la diversité génétique au sein des populations, et notamment en conservant des populations de taille suffisante pour bénéficier d'une importante diversité génétique.

Alors que beaucoup d'études rapportent des adaptations aux différentes conditions rencontrées par des populations d'une même espèce, ces spécificités sont le résultat de la sélection naturelle des génotypes les mieux adaptés aux conditions locales. Les adaptations génétiques qui résultent des divergences passées ayant eu lieu sur des centaines d'années ne sont pas la preuve d'un potentiel d'adaptation des populations à un changement climatique rapide, qui nécessiterait une évolution sur des dizaines d'années (Urban et al. 2014). Cependant, une étude de Freidenburg & Skelly (2004) a montré une divergence rapide des préférences

thermiques des larves de *Rana sylvatica*, induite par un changement de température de certains plans d'eau sur une période 36 ans, ce qui montre que certaines adaptations comportementales à l'échelle des populations seraient possibles dans un délai du même ordre de grandeur que le changement du climat (Skelly et al. 2007). L'adaptation de la biodiversité au changement climatique, au sens courant, ne doit pas être réduite à la conservation d'une image fixe de la biodiversité, mais réside plutôt dans la résilience des populations. Elle doit permettre aux individus de se trouver dans des conditions favorables à l'accomplissement de leur cycle de vie, et favoriser le maintien d'une diversité génétique suffisante permettant la survie des espèces face aux pressions de sélection. Par ailleurs, s'il est important d'envisager la conservation de la biodiversité en prenant en compte le contexte des changements globaux et en particulier du changement climatique, il est essentiel de réduire son intensité pour minimiser les impacts sur la biodiversité, les écosystèmes et finalement sur les sociétés humaines (Bellard et al. 2012).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agersnap, S., Larsen, W.B., Knudsen, S.W., Strand, D., Thomsen, P.F., Hesselsoe, M., Mortensen, P.B., Vralstad, T., Moller, P.R., 2017. Monitoring of noble, signal and narrow-clawed crayfish using environmental DNA from freshwater samples. PLOS One 12, e0179261.

Alford, R.A., Richards, S.J., 1999. Global amphibian declines: A problem in applied ecology. Annual review of Ecology and Systematics 30, 133-165.

Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of Applied Ecology 43, 1223-1232.

Anderegg, W.R.L., Prall, J.W., Harold, J., Schneider, S.H., 2010. Expert credibility in climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences 107, 12107-12109.

Araújo, M.B., Anderson, R.P., Márcia Barbosa, A., Beale, C.M., Dormann, C.F., Early, R., Garcia, R.A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R.B., Zimmermann, N.E., Rahbek, C., 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments. Science Advances 5, eaat4858.

Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in Ecology & Evolution 22, 42-47.

Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. Journal of Biogeography 33, 1712-1728.

Arntzen, J.W., Abrahams, C., Meilink, W.R.M., Iosif, R., Zuiderwijk, A., 2017. Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38 year period. Biodiversity and Conservation 26, 1411-1430.

Arntzen, J.W., Espregueira Themudo, G., 2008. Environmental parameters that determine species geographical range limits as a matter of time and space. Journal of Biogeography 35, 1177-1186.

Arntzen, J.W., Wallis, G.P., 1991. Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* in western france. Evolution 45, 805-826.

Avise, J.C., Hubbell, S.P., Ayala, F.J., 2008. In the light of evolution II: Biodiversity and extinction. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 11453.

Avon, C., Bergès, L., 2016. Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. Landscape Ecology 31, 1551-1565.

Ayebare, S., Plumptrea, A.J., Kujirakwinja, D., Segan, D., 2018. Conservation of the endemic species of the Albertine Rift under future climate change. Biological Conservation 220, 67-75.

Baldwin, R.F., deMaynadier, P.G., 2009. Assessing threats to pool-breeding amphibian habitat in an urbanizing landscape. Biological Conservation 142, 1628-1638.

Barbet-Massin, M., Thuiller, W., Jiguet, F., 2012. The fate of European breeding birds under climate, land-use and dispersal scenarios. Global Change Biology 18, 881-890.

Barbosa, F.G., Both, C., Araujo, M.B., 2017. Invasive American bullfrogs and African Clawed Frogs in South America: High Suitability of Occurrence in Biodiversity Hotspots. Zoological Studies 56, 18.

Barnosky, A., Anthony, D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471, 51-57.

Barrett, K., Nibbelink, N.P., Maerz, J.C., 2014. Identifying priority species and conservation opportunities under future climate scenarios: amphibians in a biodiversity hotspot. Journal of Fish and Wildlife Management 5, 282-297.

Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B., Batista, R.F., Prado, P.I., 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. Science 318, 1775-7.

Beebee, T.J., Griffiths, R.A., 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? Biological Conservation 125, 271-285.

Beja, P., Alcazar, R., 2003. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. Biological Conservation 114, 317-326.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecology Letters 15, 365-377.

Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T.M., 2016a. Alien species as a driver of recent extinctions. Biology Letters 12, 20150623.

Bellard, C., Jeschke, J.M., Leroy, B., Mace, G.M., 2018. Insights from modeling studies on how climate change affects invasive alien species geography. Ecology and Evolution 8, 5688-5700.

Bellard, C., Leroy, B., Thuiller, W., Rysman, J.F., Courchamp, F., 2016b. Major drivers of invasion risks throughout the world. Ecosphere 7, e01241.

Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., Courchamp, F., 2013. Will climate change promote future invasions? Global Change Biology 19, 3740-3748.

Benito Garzón, M., Robson, T.M., Hampe, A., 2019. ΔTraitSDMs: species distribution models that account for local adaptation and phenotypic plasticity. New Phytologist 222, 1757-1765.

Berger, L., Roberts, A.A., Voyles, J., Longcore, J.E., Murray, K.A., Skerratt, L.F., 2016. History and recent progress on chytridiomycosis in amphibians. Fungal Ecology 19, 89-99.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., Gegout, J.-C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature 479, 517-520.

Bertrand, R., Perez, V., Gégout, J.-C., 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. Global Change Biology 18, 2648-2660.

Bertrand, R., Riofrio-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gegout, J.C., Loreau, M., 2016. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. Nature Communications 7, 12643.

Blank, L., Blaustein, L., 2012. Using ecological niche modeling to predict the distributions of two endangered amphibian species in aquatic breeding sites. Hydrobiologia 693, 157-167.

Blank, L., Luoto, M., Merilä, J., 2013. Potential effects of climate change on the distribution of the common frog *Rana temporaria* at its northern range margin. Israel Journal of Ecology & Evolution 59, 130-140.

Blaustein, A.R., Han, B.A., Relyea, R.A., Johnson, P.T., Buck, J.C., Gervasi, S.S., Kats, L.B., 2011. The complexity of amphibian population declines: understanding the role of cofactors in driving amphibian losses. Annals of the New York Academy of Sciences 1223, 108-119.

Blaustein, A.R., Kiesecker, J.M., 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. Ecology Letters 5, 597-608.

Blaustein, A.R., Walls, S.C., Bancroft, B.A., Lawler, J.J., Searle, C.L., Gervasi, S.S., 2010. Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. Diversity 2, 281-313.

Boden, T.A., Andres, R.J., Marland, G., 2013. Global, Regional, and National Fossil-Fuel CO2 Emissions (1751 - 2010) Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy.

Boissinot, A., Besnard, A., Lourdais, O., 2019. Amphibian diversity in farmlands: Combined influences of breeding-site and landscape attributes in western France. Agriculture, Ecosystems & Environment 269, 51-61.

Bonetti, M.F., Wiens, J.J., 2014. Evolution of climatic niche specialization: a phylogenetic analysis in amphibians. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 281, 20133229.

Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M., Anderson, R.P., 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. Ecological Modelling 275, 73-77.

Bouchard, J., Ford, A.T., Eigenbrod, F.E., Fahrig, L., 2009. Behavioral responses of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) to roads and traffic: implications for population persistence. Ecology and Society 14, 23.

Bradley, B.A., Blumenthal, D.M., Early, R., Grosholz, E.D., Lawler, J.J., Miller, L.P., Sorte, C.J.B., D'Antonio, C.M., Diez, J.M., Dukes, J.S., Ibanez, I., Olden, J.D., 2012. Global change, global trade, and the next wave of plant invasions. Frontiers in Ecology and the Environment 10, 20-28.

Breiman, L., 2001. Random Forests. Machine Learning 45, 5-32.

Breiman, L., Friedman, J., Stone, C.J., Olshen, R.A., 1984. Classification and Regression Trees. CRC press.

Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology & Evolution 23, 453-460.

Brown, J.H., Kodric-Brown, A., 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58, 445-449.

Calabrese, J.M., Fagan, W.F., 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. Frontiers in Ecology and the Environment 2, 529-536.

Cane, J.H., Tepedino, V.J., 2001. Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: Detection, Evidence, and Consequences. Conservation Ecology 5, 1.

Capinha, C., Larson, E.R., Tricarico, E., Olden, J.D., Gherardi, F., 2013. Effects of climate change, invasive species, and disease on the distribution of native European crayfishes. Conservation Biology 27, 731-740.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59-67.

Carey, C., Alexander, M.A., 2003. Climate change and amphibian declines: is there a link? Diversity and Distributions 9, 111-121.

Carr, L.W., Fahrig, L., 2001. Effect of road traffic on two amphibian species of differing vagility. Conservation Biology 15, 1071-1078.

Carroll, E.A., Sparks, T.H., Collinson, N., Beebee, T.J.C., 2009. Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK. Global Change Biology 15, 467-473.

Caruso, N.M., Sears, M.W., Adams, D.C., Lips, K.R., 2014. Widespread rapid reductions in body size of adult salamanders in response to climate change. Global Change Biology 20, 1751-1759.

Castanet, J., Caetano, M.H., 1993. Variability and microevolutionary patterns in *Triturus marmoratus* from Portugal: age, size, longevity and individual growth. Amphibia-Reptilia 14, 117-129.

Catenazzi, A., 2015. State of the World's Amphibians. Annual Review of Environment and Resources 40, 91-119.

Cayuela, H., Arsovski, D., Bonnaire, E., Duguet, R., Joly, P., Besnard, A., 2016. The impact of severe drought on survival, fecundity, and population persistence in an endangered amphibian. Ecosphere 7, e01246.

Cayuela, H., Lambrey, J., Vacher, J.P., Miaud, C., 2015. Highlighting the effects of land-use change on a threatened amphibian in a human-dominated landscape. Population Ecology 57, 433-443.

Cayuela, H., Quay, L., Dumet, A., Lena, J.P., Miaud, C., Rivipere, V., 2017. Intensive vehicle traffic impacts morphology and endocrine stress response in a threatened amphibian. Oryx 51, 182-188.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., 2018. The misunderstood sixth mass extinction. Science 360, 1080-1081.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., Garcia, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances 1, 5.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proceedings of the National Academy of Sciences. 114, e6089-e6096.

Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature 405, 234.

Chen, Y., 2013. Habitat suitability modeling of amphibian species in southern and central China: environmental correlates and potential richness mapping. Science China Life Sciences 56, 476-484.

Chessman, B.C., 2012. Biological traits predict shifts in geographical ranges of freshwater invertebrates during climatic warming and drying. Journal of Biogeography 39, 957-969.

Chucholl, C., 2016. The bad and the super-bad: prioritising the threat of six invasive alien to three imperilled native crayfishes. Biological Invasions 18, 1967-1988.

Chucholl, C., 2017. Niche-based species distribution models and conservation planning for endangered freshwater crayfish in south-western Germany. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 27, 698-705.

Clavero, M., García-Berthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology & Evolution 20, 110.

Code de l'environnement, 2019. Article L. 371-2 Document-cadre orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques. Annexe du décret portant adoption des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques.

Collins, J.P., 2010. Amphibian decline and extinction: What we know and what we need to learn. Diseases of Aquatic Organisms 92, 93-99.

Comité ministériel biodversité, 2018. Plan biodiversité, Ministère de la transition écologique et solidaire, Paris.

Cook, J., Nuccitelli, D., Green, S., A, Richardson, M., Winkler , B.a., Painting and, R., Way, R., Jacobs, P., Skuce, A., 2013. Quantifying the consensus on anthropogenic global warming in the scientific literature. Environmental Research Letters 8, 024024.

Corn, P.S., Muths, E., 2002. Variable breeding phenology affects the exposure of amphibian embryos to ultraviolet radiation. Ecology 83, 2958-2963.

Cornes, R.C., van der Schrier, G., van den Besselaar, E.J.M., Jones, P.D., 2018. An Ensemble Version of the E-OBS Temperature and Precipitation Data Sets. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 123, 9391-9409.

Cosentino, B.J., Marsh, D.M., Jones, K.S., Apodaca, J.J., Bates, C., Beach, J., Beard, K.H., Becklin, K., Bell, J.M., Crockett, C., Fawson, G., Fjelsted, J., Forys, E.A., Genet, K.S., Grover, M., Holmes, J., Indeck, K., Karraker, N.E., Kilpatrick, E.S., Langen, T.A., 2014. Citizen science reveals widespread negative effects of roads on amphibian distributions. Biological Conservation 180, 31-38.

Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B., Colli, G.R., 2010. Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. Biodiversity and Conservation 19, 883-899.

Council of the European Union, 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora, pp. 0007 - 0050.

Courchamp, F., Angulo, E., Rivalan, P., Hall, R.J., Signoret, L., Bull, L., Meinard, Y., 2006. Rarity Value and Species Extinction: The Anthropogenic Allee Effect. Plos Biology 4, e415.

Curado, N., Hartel, T., Arntzen, J.W., 2011. Amphibian pond loss as a function of landscape change – A case study over three decades in an agricultural area of northern France. Biological Conservation 144, 1610-1618.

Cushman, S.A., 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. Biological Conservation 128, 231-240.

De Vos, J.M., Joppa, L.N., Gittleman, J.L., Stephens, P.R., Pimm, S.L., 2015. Estimating the normal background rate of species extinction. Conservation Biology 29, 452-462.

Doney, S.C., 2010. The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry. Science 328, 1512.

Dormann, C.F., Bobrowski, M., Dehling, D.M., Harris, D.J., Hartig, F., Lischke, H., Moretti, M.D., Pagel, J., Pinkert, S., Schleuning, M., Schmidt, S.I., Sheppard, C.S., Steinbauer, M.J., Zeuss, D., Kraan, C., 2018. Biotic interactions in species distribution modelling: 10 questions to guide interpretation and avoid false conclusions. Global Ecology and Biogeography 27, 1004-1016.

Duan, R.Y., Kong, X.Q., Huang, M.Y., Varela, S., Ji, X., 2016. The potential effects of climate change on amphibian distribution, range fragmentation and turnover in China. PeerJ 4, 17.

Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltran, J.F., Marti, D.A., Richter-Boix, A., Gonzalez-Voyer, A., 2012. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. Global Change Biology 18, 412-421.

Dunn, J.C., McClymont, H.E., Christmas, M., Dunn, A.M., 2009. Competition and parasitism in the native White Clawed Crayfish *Austropotamobius pallipes* and the invasive Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in the UK. Biological Invasions 11, 315-324.

Eck, B., Byrne, A., Popescu, V.D., Harper, E.B., Patrick, D.A., 2014. Effects of water temperature on larval amphibian predator-prey dynamics. Herpetological Conservation and Biology 9, 301-308.

Elith, J., Kearney, M., Phillips, S., 2010. The art of modelling range-shifting species. Methods in Ecology and Evolution 1, 330-342.

Elith, J., Leathwick, J.R., Hastie, T., 2008. A working guide to boosted regression trees. Journal of Animal Ecology 77, 802-813.

Engler, R., Hordijk, W., Guisan, A., 2012. The MIGCLIM R package–seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. Ecography 35, 872-878.

Enriquez-Urzelai, U., Bernardo, N., Moreno-Rueda, G., Montori, A., Llorente, G., 2019. Are amphibians tracking their climatic niches in response to climate warming? A test with Iberian amphibians. Climatic Change. 154, 289-301.

Erwin, K.L., 2008. Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. Wetlands Ecology and Management 17, 71.

Eterovick, P.C., Sloss, B.L., Scalzo, J.A.M., Alford, R.A., 2016. Isolated frogs in a crowded world: Effects of human-caused habitat loss on frog heterozygosity and fluctuating asymmetry. Biological Conservation 195, 52-59.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics, 487-515.

Fahrig, L., Pedlar, J.H., Pope, S.E., Taylor, P.D., Wegner, J.F., 1995. Effect of road traffic on amphibian density. Biological Conservation 73, 177-182.

Falaschi, M., Manenti, R., Thuiller, W., Ficetola, G.F., 2019. Continental-scale determinants of population trends in European amphibians and reptiles. Global Change Biology 25, 3504-3515.

Farber, O., Kadmon, R., 2003. Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. Ecological Modelling 160, 115-130.

Farrer, R.A., 2019. *Batrachochytrium salamandrivorans*. Trends in Microbiology. 27, 892-893.

Ficetola, G.F., De Bernardi, F., 2004. Amphibians in a human-dominated landscape: the community structure is related to habitat features and isolation. Biological Conservation 119, 219-230.

Ficetola, G.F., Maiorano, L., 2016. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. Oecologia 181, 683-693.

Ficetola, G.F., Maiorano, L., Falcucci, A., Dendoncker, N., Boitani, L., Padoa-Schioppa, E., Miaud, C., Thuiller, W., 2010. Knowing the past to predict the future: land-use change and the distribution of invasive bullfrogs. Global Change Biology 16, 528-537.

Ficetola, G.F., Thuiller, W., Miaud, C., 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species—the American bullfrog. Diversity and Distributions 25, 476-485.

Filipova, L., Petrusek, A., Matasova, K., Delaunay, C., Grandjean, F., 2013. Prevalence of the Crayfish Plague Pathogen *Aphanomyces astaci* in Populations of the Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in France: Evaluating the Threat to Native Crayfish. PLOS One 8, e70157.

Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. Global Ecology and Biogeography 16, 265-280.

Fisher, R.A., 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. Annals of Eugenics 7, 179-188.

Fletcher, R.J., Reichert, B.E., Holmes, K., 2018. The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. Ecology 99, 2176-2186.

Fordham, D.A., Bertelsmeier, C., Brook, B.W., Early, R., Neto, D., Brown, S.C., Ollier, S., Araujo, M.B., 2018. How complex should models be? Comparing correlative and mechanistic range dynamics models. Global Change Biology 24, 1357-1370.

Forti, L.R., Becker, C.G., Tacioli, L., Pereira, V.R., Santos, A., Oliveira, I., Haddad, C.F.B., Toledo, L.F., 2017. Perspectives on invasive amphibians in Brazil. PLOS One 12, e0184703.

Fournier, A., Barbet-Massin, M., Rome, Q., Courchamp, F., 2017. Predicting species distribution combining multi-scale drivers. Global Ecology and Conservation. 12, 215-226.

Fournier, A., Penone, C., Pennino, M.G., Courchamp, F., 2019. Predicting future invaders and future invasions. Proceedings of the National Academy of Sciences 116, 7905.

Francillon-Vieillot, H., Arntzen, J.W., Géraudie, J., 1990. Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela): A Skeletochronological Comparison. Journal of Herpetology 24, 13-22.

Freidenburg, L.K., Skelly, D.K., 2004. Microgeographical variation in thermal preference by an amphibian. Ecology Letters 7, 369-373.

Friedman, J.H., 1991. Multivariate Adaptive Regression Splines. Annals of Statistics. 19, 1-67.

Funk, W.C., Greene, A.E., Corn, P.S., Allendorf, F.W., 2005. High dispersal in a frog species suggests that it is vulnerable to habitat fragmentation. Biology Letters 1, 13-16.

Fuss, S., Canadell, J.G., Peters, G.P., Tavoni, M., Andrew, R.M., Ciais, P., Jackson, R.B., Jones, C.D., Kraxner, F., Nakicenovic, N., Le Quéré, C., Raupach, M.R., Sharifi, A., Smith, P., Yamagata, Y., 2014. Betting on negative emissions. Nature Climate Change 4, 850.

Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2012. Invasive species distribution models - how violating the equilibrium assumption can create new insights. Global Ecology and Biogeography 21, 1126-1136.

Galloy, V., Denoel, M., 2010. Detrimental effect of temperature increase on the fitness of an amphibian (*Lissotriton helveticus*). Acta Oecologica 36, 179-183.

Garcia-Gonzalez, C., Campo, D., Pola, I.G., Garcia-Vazquez, E., 2012. Rural road networks as barriers to gene flow for amphibians: Species-dependent mitigation by traffic calming. Landscape and Urban Planning 104, 171-180.

Gavish, Y., Marsh, C.J., Kuemmerlen, M., Stoll, S., Haase, P., Kunin, W.E., 2017. Accounting for biotic interactions through alpha-diversity constraints in stacked species distribution models. Methods in Ecology and Evolution 8, 1092-1102.

Gerick, A.A., Munshaw, R.G., Palen, W.J., Combes, S.A., O'Regan, S.M., 2014. Thermal physiology and species distribution models reveal climate vulnerability of temperate amphibians. Journal of Biogeography 41, 713-723.

Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., Winne, C.T., 2000. The global decline of reptiles, Deja Vu amphibians. BioScience 50, 653-666.

Gibbs, J.P., 1998. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. Landscape Ecology 13, 263-268.

Gibbs, J.P., Breisch, A.R., 2001. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. Conservation Biology 15, 1175-1178.

Gibbs, K.E., Mackey, R.L., Currie, D.J., 2009. Human land use, agriculture, pesticides and losses of imperiled species. Diversity and Distributions 15, 242-253.

Girardello, M., Griggio, M., Whittingham, M.J., Rushton, S.P., 2010. Models of climate associations and distributions of amphibians in Italy. Ecological Research 25, 103-111.

Godet, L., 2015. Chapitre 5 La conservation de la biodiversité dans un contexte de changements globaux, In Pour une géographie de la conservation. R. Mathevet, L. Godet (eds). L'Harmattan, Paris.

Goncalves, J., Honrado, J.P., Vicente, J.R., Civantos, E., 2016. A model-based framework for assessing the vulnerability of low dispersal vertebrates to landscape fragmentation under environmental change. Ecological Complexity 28, 174-186.

Grandjean, F., Jandry, J., Bardon, E., Coignet, A., Trouilhe, M.-C., Parinet, B., Souty-Grosset, C., Brulin, M., 2011. Use of Ephemeroptera as bioindicators of the occurrence of white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*). Hydrobiologia 671, 253-258.

Grandjean, F., Roques, J., Delaunay, C., Petrusek, A., Becking, T., Collas, M., 2017. Status of *Pacifastacus leniusculus* and its role in recent crayfish plague outbreaks in France: improving distribution and crayfish plague infection patterns. Aquatic Invasions 12, 541-549.

Grant, E.H.C., Miller, D.A.W., Schmidt, B.R., Adams, M.J., Amburgey, S.M., Chambert, T., Cruickshank, S.S., Fisher, R.N., Green, D.M., Hossack, B.R., Johnson, P.T.J., Joseph, M.B., Rittenhouse, T.A.G., Ryan, M.E., Waddle, J.H., Walls, S.C., Bailey, L.L., Fellers, G.M., Gorman, T.A., Ray, A.M., Pilliod, D.S., Price, S.J., Saenz, D., Sadinski, W., Muths, E., 2016. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. Scientific Reports 6, 25625.

Gravel, M., Mazerolle, M.J., Villard, M.-A., 2012. Interactive effects of roads and weather on juvenile amphibian movements. Amphibia-Reptilia 33, 113-127.

Green, D.M., Middleton, J., 2013. Body size varies with abundance, not climate, in an amphibian population. Ecography 36, 947-955.

Groff, L.A., Marks, S.B., Hayes, M.P., 2014. Using Ecological Niche Models to Direct Rare Amphibian Surveys: A Case Study Using the Oregon Spotted Frog (*Rana pretiosa*). Herpetological Conservation and Biology 9, 354-368.

Guerra, C., Araoz, E., 2015. Amphibian diversity increases in an heterogeneous agricultural landscape. Acta Oecologica-International Journal of Ecology 69, 78-86.

Guerry, A.D., Hunter, M.L., 2002. Amphibian distributions in a landscape of forests and agriculture: an examination of landscape composition and conf iguration. Conservation Biology 16, 745-754.

Guisan, A., Rahbek, C., 2011. SESAM – a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. Journal of Biogeography 38, 1433-1444.

Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S.A., Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B.A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. Ecology Letters 16, 1424-1435.

Guisan, A., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2017. Habitat Suitability and Distribution Models With Applications in R. A. Guisan, N.E. Zimmermann, W. Thuiller (eds). Cambridge University Press, Cambridge.

Gunderson, A.R., Stillman, J.H., 2015. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282, 20150401.

Habig, J., Swanepoel, C., 2015. Effects of conservation agriculture and fertilization on soil microbial diversity and activity. Environments 2, 358-384.

Haila, Y., 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. Ecological Applications 12, 321-334.

Hanley, J.A., McNeil, B.J., 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. Radiology 143, 29-36.

Harding, J.S., Benfield, E.F., Bolstad, P.V., Helfman, G.S., Jones, E.B.D., 1998. Stream biodiversity: The ghost of land use past. Proceedings of the National Academy of Sciences 95, 14843.

Hastie, T., Tibshirani, R., 1987. Generalized Additive Models: Some Applications. Journal of the American Statistical Association 82, 371-386.

Hastie, T., Tibshirani, R., Buja, A., 1994. Flexible Discriminant Analysis by Optimal Scoring. Journal of the American Statistical Association 89, 1255-1270.

Haubrock, P.J., Altrichter, J., 2016. Newts in the nature reserve Donche: Evaluation of diversity, breeding behaviour and threats due to a decline in habitat suitability. Biologia 71, 824-834.

Haylock, M.R., Hofstra, N., Klein Tank, A.M.G., Klok, E.J., Jones, P.D., New, M., 2008. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 113, D20.

Heinrichs, J.A., Bender, D.J., Schumaker, N.H., 2016. Habitat degradation and loss as key drivers of regional population extinction. Ecological Modelling 335, 64-73.

Hellmann, F., Alkemade, R., Knol, O., 2016. Dispersal based climate change sensitivity scores for European species. Ecological Indicators 71, 41-46.

Hels, T., Buchwald, E., 2001. The effect of road kills on amphibian populations. Biological Conservation 99, 331-340.

Hepinstall, J.A., Krohn, W.B., Sader, S.A., 2002. Effects of niche width on the performance and agreement of avian habitat models: Island Press, 593–606 p.

Herrmann, H.L., Babbitt, K.J., Baber, M.J., Congalton, R.G., 2005. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. Biological Conservation 123, 139-149.

Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D., Perrin, N., 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? Ecology 83, 2027-2036.

Hof, C., Araujo, M.B., Jetz, W., Rahbek, C., 2011a. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. Nature 480, 516-519.

Hof, C., Levinsky, I., AraÚJo, M.B., Rahbek, C., 2011b. Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. Global Change Biology 17, 2987-2990.

Holdich, D.M., 2002. Distrbution of crayfish in Europe and some adjoining countries. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 4, 611-650.

Holdich, D.M., Reynolds, J.D., Souty-Grosset, C., Sibley, P.J., 2009. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 11, 394-395.

Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O'Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature 486, 105.

Hopfield, J.J., 1982. Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. Proceedings of the National Academy of Sciences 79, 2554.

Houlahan, J.E., Findlay, C.S., 2003. The effects of adjacent land use on wetland amphibian species richness and community composition. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 60, 1078-1094.

Hughes, P.D.M., Lomas-Clarke, S.H., Schulz, J., Barber, K.E., 2008. Decline and localized extinction of a major raised bog species across the British Isles: evidence for associated land-use intensification. The Holocene 18, 1033-1043.

Hurtt, G.C., Chini, L.P., Frolking, S., Betts, R.A., Feddema, J., Fischer, G., Fisk, J.P., Hibbard, K., Houghton, R.A., Janetos, A., Jones, C.D., Kindermann, G., Kinoshita, T., Klein Goldewijk, K., Riahi, K., Shevliakova, E., Smith, S., Stehfest, E., Thomson, A., Thornton, P., van Vuuren, D.P., Wang, Y.P., 2011. Harmonization of land-use scenarios for the period 1500–2100: 600 years of global gridded annual land-use transitions, wood harvest, and resulting secondary lands. Climatic Change 109, 117.

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 415-442.

Ihlow, F., Courant, J., Secondi, J., Herrel, A., Rebelo, R., Measey, G.J., Lillo, F., De Villiers, F.A., Vogt, S., De Busschere, C., Backeljau, T., Rodder, D., 2016. Impacts of climate change on the global invasion potential of the african clawed frog *Xenopus laevis*. PLOS One 11, e0154869.

IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.), 151 pp, IPCC, Geneva, Switzerland.

Jackson, S.T., Overpeck, J.T., 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. Paleobiology 26, 194-220, 127.

Jacobs, L., Houlahan, J.E., 2011. Adjacent land-use affects amphibian community composition and species richness in managed forests in New Brunswick, Canada. Canadian Journal of Forest Research 41, 1687-1697.

Jakob, C., Miaud, C., Crivelli, A.J., Veith, M., 2003. How to cope with periods of drought? Age at maturity, longevity, and growth of marbled newts (*Triturus marmoratus*) in Mediterranean temporary ponds. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 81, 1905-1911.

Jandry, J., Brulin, M., Parinet, B., Grandjean, F., 2014. Ephemeroptera communities as bioindicators of the suitability of headwater streams for restocking with white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*. Ecological Indicators 46, 560-565.

Jarnevich, C.S., Stohlgren, T.J., Kumar, S., Morisette, J.T., Holcombe, T.R., 2015. Caveats for correlative species distribution modeling. Ecological Informatics 29, 6-15.

Jehle, R., 2000. The terrestrial summer habitat of radio-tracked great crested newts (*Triturus cristatus*) and marbled newts (*T. marmoratus*). Herpetological Journal 10, 137-142.

Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A., Grolet, O., 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. Conservation Biology 15, 239-248.

Kafash, A., Ashrafi, S., Ohler, A., Yousefi, M., Malakoutikhah, S., Koehler, G., Schmidt, B.R., 2018. Climate change produces winners and losers: Differential responses of amphibians in mountain forests of the Near East. Global Ecology and Conservation 16, e00471.

Kareiva, P., Wennergren, U., 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. Nature 373, 299-302.

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., Kessler, M., 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. Scientific data 4, 170122.

Karraker, N., Gibbs, J., 2011. Contrasting road effect signals in reproduction of long- versus short-lived amphibians. Hydrobiologia 664, 213-218.

Kearney, M.R., Porter, W.P., 2016. NicheMapR – an R package for biophysical modelling: the microclimate model. Ecography 40, 664-674.

Kearney, M.R., Wintle, B.A., Porter, W.P., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. Conservation Letters 3, 203-213.

Kiesecker, J.M., Blaustein, A.R., Belden, L.K., 2001. Complex causes of amphibian population declines. Nature 410, 681-684.

Kiesecker, J.M., Skelly, D.K., 2001. Effects of disease and pond drying on gray tree frog growth, development, and survival. Ecology 82, 1956-1963.

Kobylarz, B., 2001. The effect of road type and traffic intensity on amphibian road mortality. J. Serv. Learn. Conservation Biology 1, 10-15.

Kupfer, A., Kneitz, S., 2000. Population ecology if the great crested newt (*Triturus cristatus*) in an agricultural landscape: dynamics, pond fidelity and dispersal. Herpetological Journal 10, 165-171.

Lambin, E.F., Turner, B.L., Geist, H.J., Agbola, S.B., Angelsen, A., Bruce, J.W., Coomes, O.T., Dirzo, R., Fischer, G., Folke, C., George, P.S., Homewood, K., Imbernon, J., Leemans, R., Li, X., Moran, E.F., Mortimore, M., Ramakrishnan, P.S., Richards, J.F., Skånes, H., Steffen, W., Stone, G.D., Svedin, U.,

Veldkamp, T.A., Vogel, C., Xu, J., 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. Global Environmental Change 11, 261-269.

Laurent, P.J., 1997. Crayfish introductions into France and in the world, history and consequences. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 345-356.

Lawler, J.J., Shafer, S.L., Blaustein, A.R., 2010. Projected climate impacts for the amphibians of the western hemisphere. Conservation Biology 24, 38-50.

Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology 74, 1659-1673.

Lehtinen, R.M., Galatowitsch, S.M., Tester, J.R., 1999. Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. Wetlands 19, 1-12.

Leivas, P.T., Leivas, F.W.T., Moura, M.O., 2012. Diet and trophic niche of *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura). Zoologia 29, 405-412.

Lemes, P., Loyola, R.D., 2013. Accommodating species climate-forced dispersal and uncertainties in spatial conservation planning. PLOS One 8, e54323.

Leroy, B., Bellard, C., Dubos, N., Colliot, A., Vasseur, M., Courtial, C., Bakkenes, M., Canard, A., Ysnel, F., 2014. Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. Diversity and Distributions 20, 686-697.

Lescure, J., De Massary, J.-C. (coords), 2012. Atlas des Amphibiens et Reptiles de France, Biotope edn. Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (collection inventaires et biodiversité), Paris.

Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. Nature 519, 171.

Li, X., Yu, L., Sohl, T., Clinton, N., Li, W., Zhu, Z., Liu, X., Gong, P., 2016. A cellular automata downscaling based 1km global land use datasets (2010–2100). Science Bulletin 61, 1651-1661.

Li, Y.M., Cohen, J.M., Rohr, J.R., 2013. Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. Integrative Zoology 8, 145-161.

Lillo, F., Faraone, F.P., Lo Valvo, M., 2011. Can the introduction of *Xenopus laevis* affect native amphibian populations? Reduction of reproductive occurrence in presence of the invasive species. Biological Invasions 13, 1533-1541.

Loi n°2009-967, 2009. Loi du 3 août 2009 de programmation relative à la mise en œuvre du Grenelle de l'environnement.

Lourenco-de-Moraes, R., Campos, F.S., Ferreira, R.B., Sole, M., Beard, K.H., Bastos, R.P., 2019. Back to the future: conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. Biodiversity and Conservation 28, 1049-1073.

Lowe, K., Castley, J.G., Hero, J.-M., 2015. Resilience to climate change: complex relationships among wetland hydroperiod, larval amphibians and aquatic predators in temporary wetlands. Marine and Freshwater Research 66, 886-899.

Loyola, R.D., Lemes, P., Brum, F.T., Provete, D.B., Duarte, L.D.S., 2014. Clade-specific consequences of climate change to amphibians in Atlantic Forest protected areas. Ecography 37, 65-72.

Loyola, R.D., Lemes, P., Nabout, J.C., Trindade, J., Sagnori, M.D., Dobrovolski, R., Diniz, J.A.F., 2013. A straightforward conceptual approach for evaluating spatial conservation priorities under climate change. Biodiversity and Conservation 22, 483-495.

Lukanov, S., Simeonovska-Nikolova, D., Tzankov, N., 2014. Effects of traffic noise on the locomotion activity and vocalization of the Marsh Frog, *Pelophylax ridibundus*. North-Western Journal of Zoology 10, 359-364.

Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. Trends in Ecology & Evolution 27, 19-26.

Mantyka-Pringle, C.S., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. Global Change Biology 18, 1239-1252.

Marsh, D.M., Trenham, P.C., 2001. Metapopulation Dynamics and Amphibian Conservation. Conservation Biology 15, 40-49.

Marzluff, J.M., 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds, In Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds), pp. 19-47. Springer US, Boston, MA.

Matos, C., Sillero, N., Argaña, E., 2012. Spatial analysis of amphibian road mortality levels in northern Portugal country roads. Amphibia-Reptilia 33, 469-483.

McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized linear models, In Monographs on Statistics and Applied Probability. ed. C. Hall, London.

McGeoch, M.A., Butchart, S.H.M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E.J., Symes, A., Chanson, J., Hoffmann, M., 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. Diversity and Distributions 16, 95-108.

McInerny, G.J., Etienne, R.S., 2013. 'Niche' or 'distribution' modelling? A response to Warren. Trends in Ecology & Evolution 28, 191-192.

McShea, W.J., 2014. What are the roles of species distribution models in conservation planning? Environmental Conservation 41, 93-96.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.

Ministère de l'écologie, du développement et de l'aménagement durables, Ministère de l'agriculture et de la pêche, 2007. Arrêté du 19 novembre 2007 fixant les listes des amphibiens et des reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. Journal Officiel n°0293 du 18 décembre 2007.

Moilanen, A., Franco, A.M.A., Early, R.I., Fox, R., Wintle, B., Thomas, C.D., 2005. Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 272, 1885-91.

Mooney, H., Larigauderie, A., Cesario, M., Elmquist, T., Hoegh-Guldberg, O., Lavorel, S., Mace, G.M., Palmer, M., Scholes, R., Yahara, T., 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. Current Opinion in Environmental Sustainability 1, 46-54.

Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., Wilbanks, T.J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. Nature 463, 747.

Müller, A., Legendre, T., Lemaître, V., Darses, O., 2017. La séquence « éviter, réduire et compenser », un dispositif consolidé In Théma. Monnoyer-Smith, L. Commissaire général au développement durable (eds).

Murray, R.G., Popescu, V.D., Palen, W.J., Govindarajulu, P., 2015. Relative performance of ecological niche and occupancy models for predicting invasions by patchily-distributed species. Biological Invasions 17, 2691-2706.

Mushet, D.M., Euliss, N.H., Stockwell, C.A., 2012. Mapping anuran habitat suitability to estimate effects of grassland and wetland conservation programs. Copeia, 2012, 321-330.

Mushet, D.M., Neau, J.L., Euliss, N.H., 2014. Modeling effects of conservation grassland losses on amphibian habitat. Biological Conservation 174, 93-100.

Naimi, B., Hamm, N.A.S., Groen, T.A., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G., 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? Ecography 37, 191-203.

Nations Unies, 1992. Convention sur la diversité biologique, Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement, Rio de Janeiro.

Neveu, A., 2009. Incidence of climate on common frog breeding: Long-term and short-term changes. Acta Oecologica 35, 671-678.

Newbold, T., 2018. Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 285.

Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M.,

Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature 520, 45.

Nieto-Lugilde, D., Maguire, K.C., Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., 2018. Multiresponse algorithms for community-level modelling: Review of theory, applications, and comparison to species distribution models. Methods in Ecology and Evolution 9, 834-848.

Nix, H., 1986. A biogeographic analysis of Australian Elapid snakes, In Snakes: Atlas of Elapid snakes of Australia. ed. R. Longmore, pp. 4-10, Bureau of Flora and Fauna, Canberra.

O'Hanlon, S.J., Rieux, A., Farrer, R.A., Rosa, G.M., Waldman, B., Bataille, A., Kosch, T.A., Murray, K.A., Brankovics, B., Fumagalli, M., Martin, M.D., Wales, N., Alvarado-Rybak, M., Bates, K.A., Berger, L., Boll, S., Brookes, L., Clare, F., Courtois, E.A., Cunningham, A.A., Doherty-Bone, T.M., Ghosh, P., Gower, D.J., Hintz, W.E., Hoglund, J., Jenkinson, T.S., Lin, C.F., Laurila, A., Loyau, A., Martel, A., Meurling, S., Miaud, C., Minting, P., Pasmans, F., Schmeller, D.S., Schmidt, B.R., Shelton, J.M.G., Skerratt, L.F., Smith, F., Soto-Azat, C., Spagnoletti, M., Tessa, G., Toledo, L.F., Valenzuela-Sanchez, A., Verster, R., Voros, J., Webb, R.J., Wierzbicki, C., Wombwell, E., Zamudio, K.R., Aanensen, D.M., James, T.Y., Gilbert, M.T.P., Weldon, C., Bosch, J., Balloux, F., Garner, T.W.J., Fisher, M.C., 2018. Recent Asian origin of chytrid fungi causing global amphibian declines. Science 360, 621-627.

O'Regan, S.M., Palen, W.J., Anderson, S.C., 2013. Climate warming mediates negative impacts of rapid pond drying for three amphibian species. Ecology 95, 845-855.

Oldenborgh, G.J.v., Reyes, F.J.D., Drijfhout, S.S., Hawkins, E., 2013. Reliability of regional climate model trends. Environmental Research Letters 8, 014055.

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.

Parra-Olea, G., Martinez-Meyer, E., de Leon, G.F.P., 2005. Forecasting climate change effects on salamander distribution in the highlands of central Mexico. Biotropica 37, 202-208.

Poitou-Charentes Nature, 2016. Liste rouge du Poitou-Charentes : chapitre Amphibiens et Reptiles., Fontaine-le-Comte.

Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecology and Biogeography 12, 361-371.

Peterson, A.T., Soberón, J., 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. Natureza & Conservação 10, 102-107.

Phillips, S.J., Dudık, M., Schapire, R.E., 2004. Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning. pp 655-662.

Piedallu, C., Gégout, J-C., 2008. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. Agricultural and Forest Meteorology 148, 1696-1706.

Piedallu, C., Gégout, J.-C., Bruand, A., Seynave, I., 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. Geoderma 160, 355-366.

Piedallu, C., Gégout, J.-C., Perez, V., Lebourgeois, F., 2013. Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. Global Ecology and Biogeography 22, 470-482.

Pielke Sr, R.A., Pitman, A., Niyogi, D., Mahmood, R., McAlpine, C., Hossain, F., Kabat, P., 2011. Land use/land cover changes and climate: modeling analysis and observational evidence. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change 2, 828-850.

Pittman, S.E., Osbourn, M.S., Semlitsch, R.D., 2014. Movement ecology of amphibians: A missing component for understanding population declines. Biological Conservation 169, 44-53.

Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., O'Hara, R.B., Parris, K.M., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., 2014. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). Methods in Ecology and Evolution 5, 397-406.

Pope, S.E., Fahrig, L., Merriam, H.G., 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. Ecology 81, 2498-2508.

Porfirio, L.L., Harris, R.M.B., Lefroy, E.C., Hugh, S., Gould, S.F., Lee, G., Bindoff, N.L., Mackey, B., 2014. Improving the use of species distribution models in conservation planning and management under climate change. PLOS One 9, e113749.

Porter, E.M., Bowman, W.D., Clark, C.M., Compton, J.E., Pardo, L.H., Soong, J.L., 2013. Interactive effects of anthropogenic nitrogen enrichment and climate change on terrestrial and aquatic biodiversity. Biogeochemistry 114, 93-120.

Powers, R.P., Jetz, W., 2019. Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. Nature Climate Change 9, 323-329.

Préau, C., Isselin-Nondedeu, F., Sellier, Y., Bertrand, R., Grandjean, F., 2018. Predicting suitable habitats of four range margin amphibians under climate and land-use changes in southwestern France. Regional Environmental Change 19, 27-38.

Préau, C., Isselin-Nondedeu, F., Trochet, A., Bertrand, R., Sansault, E., Dohogne, R., Jemmin, J., Tinchant, A., Dutertre, A., Pagé, G., 2017. Une collaboration constructive entre associations naturalistes et scientifiques: exemple de modélisation de la distribution des amphibiens sur un département. Sciences Eaux & Territoires, la revue d'Irstea.

Price, S.J., Cecala, K.K., Browne, R.A., Dorcas, M.E., 2011. Effects of urbanization on occupancy of stream salamanders. Conservation Biology 25, 547-555.

Puydarrieux, P., Kervinio, Y., Darses, O., 2016. EFESE Rapport intermédiaire, In Théma. Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable (eds).

Quintero, I., Wiens, J.J., 2013. What determines the climatic niche width of species? The role of spatial and temporal climatic variation in three vertebrate clades. Global Ecology and Biogeography 22, 422-432.

R Development Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ramos, E., Leonardo Meza-Joya, F., Hernandez-Jaimes, C., 2018. Distribution and conservation status of andinobates virolinensis (*Dendrobatidae*), a threatened andean poison frog endemic to colombia. Herpetological Conservation and Biology 13, 58-69.

Randin, C.F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Zappa, M., Guisan, A., 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? Journal of Biogeography 33, 1689-1703.

Rankovic, A., Pacteau, C., Abbadie, L., 2012. Services écosystémiques et adaptation urbaine interscalaire au changement climatique: un essai d'articulation. VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement.

Reading, C., 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. Oecologia 151, 125-131.

Rechkemmer, A., von Falkenhayn, L., 2009. The human dimensions of global environmental change: Ecosystem services, resilience, and governance, In Erca: From the Human Dimensions of Global Environmental Change to the Observation of the Earth from Space, Vol 8. ed. C. Boutron, pp. 3-17. E D P Sciences, Cedex A.

Relyea, R.A., 2004. Growth and survival of five amphibian species exposed to combinations of pesticides. Environmental Toxicology and Chemistry 23, 1737-1742.

Relyea, R.A., 2005. The lethal impact of roundup on aquatic and terrestrial amphibians. Ecological Applications 15, 1118-1124.

Riddell, E.A., Odom, J.P., Damm, J.D., Sears, M.W., 2018. Plasticity reveals hidden resistance to extinction under climate change in the global hotspot of salamander diversity. Science Advances 4, 9.

Ridgeway, G., 1999. The state of boosting. Computing Science and Statistics 31, 172-181.

Rittenhouse, T.A.G., Harper, E.B., Rehard, L.R., Semlitsch, R.D., 2008. The role of microhabitats in the desiccation and survival of anurans in recently harvested Oak-Hickory Forest. Copeia 2008, 807-814.

Rittenhouse, T.A.G., Semlitsch, R.D., 2007. Distribution of amphibians in terrestrial habitat surrounding wetlands. Wetlands 27, 153-161.

Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin Iii, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., de Wit, C.A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J.A., 2009. A safe operating space for humanity. Nature 461, 472.

Rodríguez, A., Delibes, M., 2003. Population fragmentation and extinction in the Iberian lynx. Biological Conservation 109, 321-331.

Rohr, J.R., Palmer, B.D., 2013. Climate change, multiple stressors, and the decline of ectotherms. Conservation Biology 27, 741-751.

Rosser, A.M., Mainka, S.A., 2002. Overexploitation and Species Extinctions. Conservation Biology 16, 584-586.

Rowe, G., Beebee, T.J.C., 2003. Population on the verge of a mutational meltdown? fitness costs of genetic load for an amphibian in the wild. Evolution 57, 177-181.

Roy, H.E., Hesketh, H., Purse, B.V., Eilenberg, J., Santini, A., Scalera, R., Stentiford, G.D., Adriaens, T., Bacela-Spychalska, K., Bass, D., Beckmann, K.M., Bessell, P., Bojko, J., Booy, O., Cardoso, A.C., Essl, F., Groom, Q., Harrower, C., Kleespies, R., Martinou, A.F., van Oers, M.M., Peeler, E.J., Pergl, J., Rabitsch, W., Roques, A., Schaffner, F., Schindler, S., Schmidt, B.R., Schonrogge, K., Smith, J., Solarz, W., Stewart, A., Stroo, A., Tricarico, E., Turvey, K.M.A., Vannini, A., Vila, M., Woodward, S., Wynns, A.A., Dunn, A.M., 2017. Alien pathogens on the horizon: opportunities for predicting their threat to wildlife. Conservation Letters 10, 477-484.

Ryall, K.L., Fahrig, L., 2006. Response of predators to loss and fragmentation of prey habitat: a review of theory. Ecology 87, 1086-1093.

Schwartz, M.W., 2012. Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. Biological Conservation 155, 149-156.

Semlitsch, R.D., 2008. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. The Journal of Wildlife Management 72, 260-267.

Shabani, L.K.M.A.F., 2018. Assessing Accuracy Methods of Species Distribution Models: AUC, Specificity, Sensitivity and the True Skill Statistic. Global Journal of Human-Social Science Research 18, 7-18.

Sheridan, J.A., Bickford, D., 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. Nature Climate Change 1, 401-406.

Sillero, N., 2008. Amphibian mortality levels on Spanish country roads: descriptive and spatial analysis. Amphibia-Reptilia 29, 337-347.

Sillero, N., 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. Ecological Modelling 222, 1343-1346.

Simon, J.A., Snodgrass, J.W., Casey, R.E., Sparling, D.W., 2008. Spatial correlates of amphibian use of constructed wetlands in an urban landscape. Landscape Ecology 24, 361-373.

Skelly, D.K., Liana, N.J., Possingham, H.P., Freidenburg, L.K., Thomas, J.F., Kinnison, M.T., Hendry, A.P., 2007. Evolutionary responses to climate change. Conservation Biology 21, 1353-1355.

Smith, A.M., Green, D.M., 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? Ecography 28, 110-128.

Smith, V.H., Schindler, D.W., 2009. Eutrophication science: where do we go from here? Trends in Ecology & Evolution 24, 201-207.

Soares, C., Brito, J.C., 2007. Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. Biodiversity and Conservation 16, 1087-1102.

Soberon, J., Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106, 19644-19650.

Soberón, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics 2, 1-10.

Sofaer, H.R., Jarnevich, C.S., Flather, C.H., 2018. Misleading prioritizations from modelling range shifts under climate change. Global Ecology and Biogeography 27, 658-666.

Souty-Grosset, C., Reynolds, J.D., 2009. Current ideas on methodological approaches in European crayfish conservation and restocking procedures. Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems.

Staniczenko, P.P.A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K.B., Pearson, R.G., 2017. Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. Ecology Letters 20, 693-707.

Struecker, B.P., Milanovich, J.R., 2017. Predicted suitable habitat declines for midwestern united states amphibians under future climate change and land-use change scenarios. Herpetological Conservation and Biology 12, 635-654.

Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L., Waller, R.W., 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. Science 306, 1783-1786.

Sunday, J.M., Bates, A.E., Kearney, M.R., Colwell, R.K., Dulvy, N.K., Longino, J.T., Huey, R.B., 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 5610.

Sutton, W.B., Barrett, K., Moody, A.T., Loftin, C.S., deMaynadier, P.G., Nanjappa, P., 2014. Predicted changes in climatic niche and climate refugia of conservation priority salamander species in the Northeastern United States. Forests 6, 1-26.

Tarabon, S., Bergès, L., Dutoit, T., Isselin-Nondedeu, F., 2019a. Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. Journal of Environmental Management 241, 439-44.

Tarabon, S., Bergès, L., Dutoit, T., Isselin-Nondedeu, F., 2019b. Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment. Journal of Environmental Management 243, 340-349.

Taylor, S.A., Larson, E.L., Harrison, R.G., 2015. Hybrid zones: windows on climate change. Trends in Ecology & Evolution 30, 398-406.

Themudo, G.E., Arntzen, J.W., 2007. Newts under siege: range expansion of *Triturus pygmaeus* isolates populations of its sister species. Diversity and Distributions 13, 580-586.

Thirion, J.M., Evrard, P., 2012. Guide des Reptiles et Amphibiens de France, Editions Belin, Paris.

Thornthwaite, C.W., Mather, J.R., 1955. The water balance.

Thuiller, W., Araujo, M.B., Lavorel, S., 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? Journal of Biogeography 31, 353-361.

Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Georges, M.D., Thuiller, C.W., 2012. Package 'biomod2'.

Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B., Araujo, M.B., 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. Nature 470, 531.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102, 8245.

Titeux, N., Henle, K., Mihoub, J.B., Regos, A., Geijzendorffer, I.R., Cramer, W., Verburg, P.H., Brotons, L., 2016. Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. Global Change Biology 22, 2505-2515.

Todd, B.D., Scott, D.E., Pechmann, J.H., Gibbons, J.W., 2010. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 20101768.

Tougou, D., Musolin, D.L., Fujisaki, K., 2009. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan. Entomologia Experimentalis Et Applicata 130, 249-258.

Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J.A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V.M., Bullock, J.M., 2013. Dispersal and species' responses to climate change. Oikos 122, 1532-1540.

Trochet, A., Le Chevalier, H., Calvez, O., Barthe, L., Isselin-Nondedeu, F., Picard, D., Debelgarric, M., Pegourie, N., Rocher, R., Riberon, A., 2017. Postbreeding movements in marbled newts (caudata, *salamandridae*): a comparative radiotracking study in two habitat types. Herpetologica 73, 1-9.

Trochet, A., Le Chevalier, H., Calvez, O., Ribéron, A., Bertrand, R., Blanchet, S., 2019. Influence of substrate types and morphological traits on movement behavior in a toad and newt species. PeerJ 6, e6053.

Trochet, A., Moulherat, S., Calvez, O., Stevens, V.M., Clobert, J., Schmeller, D.S., 2014. A database of life-history traits of European amphibians. Biodiversity Data Journal, e4123-e4123.

Tsiafouli, M.A., Thebault, E., Sgardelis, S.P., de Ruiter, P.C., van der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jorgensen, H.B., Christensen, S., D' Hertefeldt, T., Hotes, S., Hol, W.H.G., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setala, H., Tzanopoulos, J.,

Uteseny, K., Pizl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. Global Change Biology 21, 973-985.

UICN, 2018a. Table 1: Numbers of threatened species by major groups of organisms (1996–2018), In UICN version 2018-01.

UICN, 2018b. Grille de synthèse des critères de l'UICN pour évaluer l'appartenance d'un taxon à l'une des catégories du groupe « menacé » de la Liste rouge (En danger critique, En danger et Vulnérable), In UICN version 2018-04.

UICN, MNHN, SHF, 2015. La liste rouge des espèces menacées en France. Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine, Paris, France.

UICN, MNHN, 2014. Liste rouge France Crustacés d'eau douce de métropole. Paris, France.

Urban, D., Keitt, T., 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective Ecology 82, 1205-1218.

Urban, M.C., Bocedi, G., Hendry, A.P., Mihoub, J.B., Pe'er, G., Singer, A., Bridle, J.R., Crozier, L.G., De Meester, L., Godsoe, W., Gonzalez, A., Hellmann, J.J., Holt, R.D., Huth, A., Johst, K., Krug, C.B., Leadley, P.W., Palmer, S.C.F., Pantel, J.H., Schmitz, A., Zollner, P.A., Travis, J.M.J., 2016. Improving the forecast for biodiversity under climate change. Science 353, aad8466.

Urban, M.C., Richardson, J.L., Freidenfelds, N.A., 2014. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. Evolutionary Applications 7, 88-103.

Urbina-Cardona, J.N., Flores-Villela, O., 2010. Ecological-niche modeling and prioritization of conservation-area networks for mexican herpetofauna. Conservation Biology 24, 1031-1041.

Üveges, B., Mahr, K., Szederkényi, M., Bókony, V., Hoi, H., Hettyey, A., 2016. Experimental evidence for beneficial effects of projected climate change on hibernating amphibians. Scientific Reports 6, 26754.

Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D.E., Nicotra, A.B., Poorter, H., Zavala, M.A., 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. Ecology Letters 17, 1351-1364.

Van Buskirk, J., 2012. Permeability of the landscape matrix between amphibian breeding sites. Ecology and Evolution 2, 3160-3167.

van Vuuren, D.P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G.C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.-F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S.J., Rose, S.K., 2011. The representative concentration pathways: an overview. Climatic Change 109, 5.

Vargas-Salinas, F., Cunnington, G.M., Amezquita, A., Fahrig, L., 2014. Does traffic noise alter calling time in frogs and toads? A case study of anurans in Eastern Ontario, Canada. Urban Ecosystems 17, 945-953.

Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. Ecology Letters 14, 702-708.

Villero, D., Pla, M., Camps, D., Ruiz-Olmo, J., Brotons, L., 2017. Integrating species distribution modelling into decision-making to inform conservation actions. 26, 251-271.

Vitousek, P.M., 1992. Global Environmental Change: An Introduction. Annual review of Ecology and Systematics 23, 1-14.

Vitousek, P.M., 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. Ecology 75, 1861-1876.

Vralstad, T., Knutsen, A.K., Tengs, T., Holst-Jensen, A., 2009. A quantitative TaqMan (R) MGB real-time polymerase chain reaction based assay for detection of the causative agent of crayfish plague *Aphanomyces astaci*. Veterinary Microbiology 137, 146-155.

Wake, D.B., Vredenburg, V.T., 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105, 11466-11473.

Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V.E., Reineking, B., Robinet, C., Semenchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vilà, M., Vohland, K., Settele, J., 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. Trends in Ecology & Evolution 24, 686-693.

Warren, D.L., 2012. In defense of niche modeling. Trends in Ecology & Evolution 27, 497-500.

Weinbach, A., Cayuela, H., Grolee, O., Besnard, A., Joly, P., 2018. Resilience to climate variation in a spatially structured amphibian population. Scientific Reports 8, 9.

While, G.M., Uller, T., 2014. Quo vadis amphibia? Global warming and breeding phenology in frogs, toads and salamanders. Ecography 37, 921-929.

Whittaker, K., Koo, M.S., Wake, D.B., Vredenburg, V.T., 2013. Global Declines of Amphibians, In Encyclopedia of Biodiversity, second edition. ed. L.S.A. (ed.), pp. pp. 691-699. Academic Press, Waltham, MA.

Wielstra, B., Crnobrnja-Isailović, J., Litvinchuk, S.N., Reijnen, B.T., Skidmore, A.K., Sotiropoulos, K., Toxopeus, A.G., Tzankov, N., Vukov, T., Arntzen, J.W., 2013. Tracing glacial refugia of *Triturus* newts based on mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modeling. Frontiers in Zoology 10, 13.

Wielstra, B., Sillero, N., Voros, J., Arntzen, J.W., 2014. The distribution of the crested and marbled newt species (Amphibia: *Salamandridae*: *Triturus*) - an addition to the New Atlas of Amphibians and Reptiles of Europe. Amphibia-Reptilia 35, 376-381.

Wiens, J.A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C.A., Snyder, M.A., 2009. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106, 19729-19736.

Wiens, J.J., Graham, C.H., 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. Annual review of ecology, evolution, and systematics 36, 519-539.

Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Species Diversity--Scale Matters. Science 295, 1245.

Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P., Svenning, J.-C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. Biological Reviews 88, 15-30.

Wu, J., 2009. Ecological dynamics in fragmented landscapes. Princeton guide to ecology. Princeton University Press, Princeton, 438-444.

Zank, C., Becker, F.G., Abadie, M., Baldo, D., Maneyro, R., Borges-Martins, M., 2014. Climate Change and the Distribution of Neotropical Red-Bellied Toads (*Melanophryniscus*, Anura, Amphibia): How to Prioritize Species and Populations? PLOS One 9, e94625.

Zurell, D., Thuiller, W., Pagel, J., Cabral, J.S., Münkemüller, T., Gravel, D., Dullinger, S., Normand, S., Schiffers, K.H., Moore, K.A., Zimmermann, N.E., 2016. Benchmarking novel approaches for modelling species range dynamics. Global Change Biology 22, 2651-2664.

ANNEXES

ANNEXE 1

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE POUR L'ÉTUDE 1: MODELLING POTENTIAL DISTRIBUTIONS OF THREE EUROPEAN AMPHIBIAN SPECIES COMPARING ENFA AND MAXENT

Herpetological Conservation and Biology



CLÉMENTINE PRÉAU is a Ph.D. student in Ecology working on identification and modeling of French amphibian habitat at different geographical scales in the context of climate and land use changes. She conducts her thesis research at the Pinail Nature Reserve (Vienne, France), under the supervision of F. Grandjean (University of Poitiers, Vienne, France) and F. Isselin-Nondedeu (University of Tours, Indre-et-Loire, France). At the Pinail Nature Reserve, she works with the managers studying and managing local biodiversity, particularly of amphibians and reptiles. (Photographed by Yann Sellier).



AUDREY TROCHET is a Post-doctoral Researcher at the Theoretical and Experimental Ecology Station (Ariège, France). Her research focuses on the influence of climate change on ectotherm populations along the Pyrenees Mountains. She aims to study the reaction of ectotherm organisms to environmental changes and to predict their future distribution. (Photographed by Audrey Trochet). .



ROMAIN BERTRAND is a Post-doctoral Researcher at the National Center for Scientific Research (CNRS) where he is part of the Centre for Biodiversity Theory and Modelling (CBTM) and the Theoretical and Experimental Ecology Station (Ariège, France). He studies the impact of global changes on biodiversity and ecosystem functioning, species distribution and productivity, and communities. (Photographed by Gabriela Riofrio-Dillon).



FRANCIS ISSELIN-NONDEDEU is an Associate Professor working at the Department of Landscape, Environment and Urban Planning (University of Tours, France) where he teaches ecology and biology. He conducts research on the "terrestrial ecology and wetlands" axis in the CItés, TERritoires, Environnement et Sociétés (CITERES) lab of the National Center for Scientific Research (CNRS) and he is also associated with the Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (IMBE) lab of the National Center for Scientific Research (CNRS) in Avignon (University Aix-Marseille-Avignon, France). His main research focuses on dispersal and distribution ecology of plants and amphibians, as well as restoration ecology. (Photographed by Francis Isselin-Nondedeu).

APPENDIX 1. The ecological, landscape, and climate variables used in the models with data sources in parentheses: (1) CorineLandCover, www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr; (2) Sandre database, www.sandre.eaufrance.fr; (3) IGN, www.ign.fr; (4) see Materials and Methods).

Variable		Description
Habitat variables	Coniferous forests	Distance to the closest coniferous forest (1)
	Mixed forests	Distance to the closest mixed forest (1)
	Deciduous forests	Distance to the closest deciduous forest (1)
	Orchards	Distance to the closest fruit trees or berry plantation (1)
	Crops	Distance to the closest crop (1)
	Pastures	Distance to the closest pasture (1)
	Natural grasslands	Distance to the closest natural grassland (1)
	Moors and heathlands	Distance to the closest moor or heathland (1)
	Water bodies	Distance to the closest water body (e.g., pond, lake) (2)
	Water courses	Distance to the closest water system (2)
	Wetlands	Distance to the closest wetland (1)
Habitat fragmentation variables	Extraction sites	Distance to the closest extraction site (1)
	Urban areas	Distance to the closest urban area (1)
	Primary roads	Distance to the closest highway, national or departmental road (3)
	Secondary roads	Distance to the closest communal or unpaved road (3)
	Railways	Distance to the closest railway (3)
Climate variables	Max. temperature	Averages of mean maximum temperatures between 2002 and 2014 (4)
	Min. temperature	Averages of mean minimum temperatures between 2002 and 2014 (4)
	Mean temperature	Averages of mean temperatures between 2002 and 2014 (4)
	Precipitation	Averages of yearly precipitations between 2002 and 2014 (4)

Préau et al.—MaxEnt and ENFA modeling on three amphibian species.

Appendix 2. Values of Area under the ROC curve (AUC_{test}) and True Skill Statistic (TSS) of the different models performed with ENFA and MaxEnt. Highest values are in bold. The combinations of data and settings used for the different models are indicated in parentheses: (1) the initial subsampled occurrence dataset, (2) after spatial filtering, and (3) model run with a bias file.

	Alytes obstetricans				*Bufo spinosus*				*Rana temporaria*			
	Mean AUC	SD	Mean TSS	SD	Mean AUC	SD	Mean TSS	SD	Mean AUC	SD	Mean TSS	SD
MaxEnt (1)	**0.731**	0.010	**0.364**	0.031	**0.684**	0.008	0.202	0.026	0.785	0.008	0.333	0.019
MaxEnt (2)	0.710	0.026	0.277	0.073	0.669	0.019	**0.263**	0.047	**0.793**	0.009	**0.443**	0.040
MaxEnt (1)(3)	0.686	0.026	0.248	0.076	0.638	0.011	0.025	0.007	0.779	0.013	0.265	0.029
MaxEnt (2)(3)	0.710	0.022	0.288	0.049	0.659	0.021	0.069	0.029	0.790	0.012	0.425	0.012
ENFA (1)	0.682	0.026	0.183	0.066	0.607	0.032	0.035	0.058	**0.804**	0.049	**0.384**	0.175
ENFA (2)	**0.790**	0.024	**0.374**	0.108	**0.679**	0.037	**0.210**	0.056	0.709	0.020	0.234	0.135

Appendix 3. Results of percentage contribution of MaxEnt best models and marginality of ENFA best models for the 20 variables. Bold values in Contribution column are variables with highest percentage contribution that contribute at least 50% of the gain of a model. Bold values in Marginality column indicate significant correlations of species preferences to corresponding variables. The data used for the different models are indicated in parentheses: (1) the initial subsampled occurrence dataset, (2) after spatial filtering.

		Alytes obstetricans		*Bufo spinosus*		*Rana temporaria*	
Ecological, landscape, and climate variables		MaxEnt (1) Contribution	ENFA (2) Marginality	MaxEnt (2) Contribution	ENFA (2) Marginality	MaxEnt (2) Contribution	ENFA (1) Marginality
Habitat variables	Coniferous forests	1.7	0.03	3.1	0.05	2.1	0.09
	Mixed forests	2.8	0.03	1	0.05	1.2	0.05
	Deciduous forests	0.9	0.01	4.5	0.02	2	-0.01
	Orchards	2.4	0.05	3.7	-0.14	2.6	**-0.58**
	Crops	2.6	0.00	1.5	-0.02	2.2	-0.05
	Pastures	1.8	0.01	1.1	-0.02	2.6	-0.04
	Natural grasslands	4	**0.83**	**11.4**	**0.84**	**9.9**	**0.70**
	Moors and heathlands	6.4	-0.13	2	0.21	1	0.24
	Water bodies	6.2	-0.09	**21**	-0.03	3.9	0.02
	Water courses	2	-0.00	3.8	0.00	3.9	0.01
	Wetland	2.9	**-0.53**	1.2	**-0.46**	0.6	0.23
Habitat fragmentation variables	Extraction sites	4.6	0.04	3.9	0.00	0.5	-0.16
	Urban areas	**25**	0.01	6.1	-0.02	3.8	-0.06
	Primary roads	1.7	0.01	3.2	-0.03	0.9	-0.06
	Secondary roads	**11.4**	0.01	**10.4**	-0.01	7.4	-0.05
	Railways	2.6	-0.03	1.8	-0.08	1.1	-0.11
Climate variables	Max. temperature	0.7	-0.00	3.4	0.00	**9.1**	0.00
	Min. temperature	**15.1**	-0.00	**11.8**	0.00	**12.2**	0.00
	Mean temperature	0.5	-0.00	0.8	0.00	8.1	-0.00
	Precipitation	4.8	-0.00	4.5	-0.00	**24.8**	-0.01

ANNEXE 2

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE POUR L'ÉTUDE 2 : PREDICTING SUITABLE HABITATS OF FOUR RANGE MARGIN AMPHIBIANS UNDER CLIMATE AND LAND-USE CHANGES IN SOUTH-WESTERN FRANCE

Clémentine Préau, Francis Isselin-Nondedeu, Yann Sellier, Romain Bertrand, Frédéric Grandjean

Corresponding author: Clémentine Préau clementine.preau@univ-poitiers.fr,
Réserve Naturelle Nationale du Pinail. GEREPI, Moulin de Chitré, 86210 Vouneuil-sur-Vienne, France.
Laboratoire Ecologie et Biologie des Interactions – UMR CNRS 7267 Equipe Ecologie Evolution Symbiose, Bâtiment B8-B35, 6, rue Michel Brunet, TSA 51106, 86073 Poitiers Cedex, France.
Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université François Rabelais de Tours, CNRS; UMR CNRS 7324 CITERES équipe IPAPE; 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 F-Tours, France.

ESM 1: Information on the studied amphibian species and maps of distribution in the study area

B. variegata is a species of low and medium altitude. It is found in shallow, temporary or permanent puddles, without fish or even other anurans. It is also encountered in road ruts, water holes, small ditches and meadow ponds, but also in quiet areas of streams or river banks and in rocky excavations, often lacking aquatic vegetation (Lescure and De Massary 2012). *H. arborea* is a plains species, rare above 500m. It enjoys calm, sunny waters, preferably without fish (ponds, watering troughs, temporary ponds, rich in aquatic vegetation) surrounded by wet meadows and forests (Lescure and De Massary 2012). *H. meridionalis* is ubiquitous in France, both in fresh and brackish water; it occurs in inland or coastal wetlands and in arid humid zones of moors or dunes. It is a species of plains and low plateaus (Lescure and De Massary 2012). *T. cristatus* is a species of the plain. It breeds in a variety of stagnant, extensive and often archipelagic environments, preferably with at least one meter of depth and with an area of open water, its larva being more pelagic than those of the other French species of newt. Its terrestrial habitat is mainly wooded, with hedges, forest islands or forests near the aquatic sites of reproduction (Lescure and De Massary 2012). All four species are protected on the French list of protected amphibians and reptiles (Ministère d'Etat et al. 2007) and by Annex II of the Bern convention (Europe 1979). *H. arborea* and *H. meridionalis* are protected by Annex IV and *B. variegata* and *T. cristatus* by Annexes II and IV of the habitat-fauna-flora directive of the European Union (European 1992). *B. variegata* is listed as vulnerable (VU) and *H. meridionalis* and *T. cristatus* as near-threatened (NT) on the French metropolitan Red List (UICN et al. 2015).

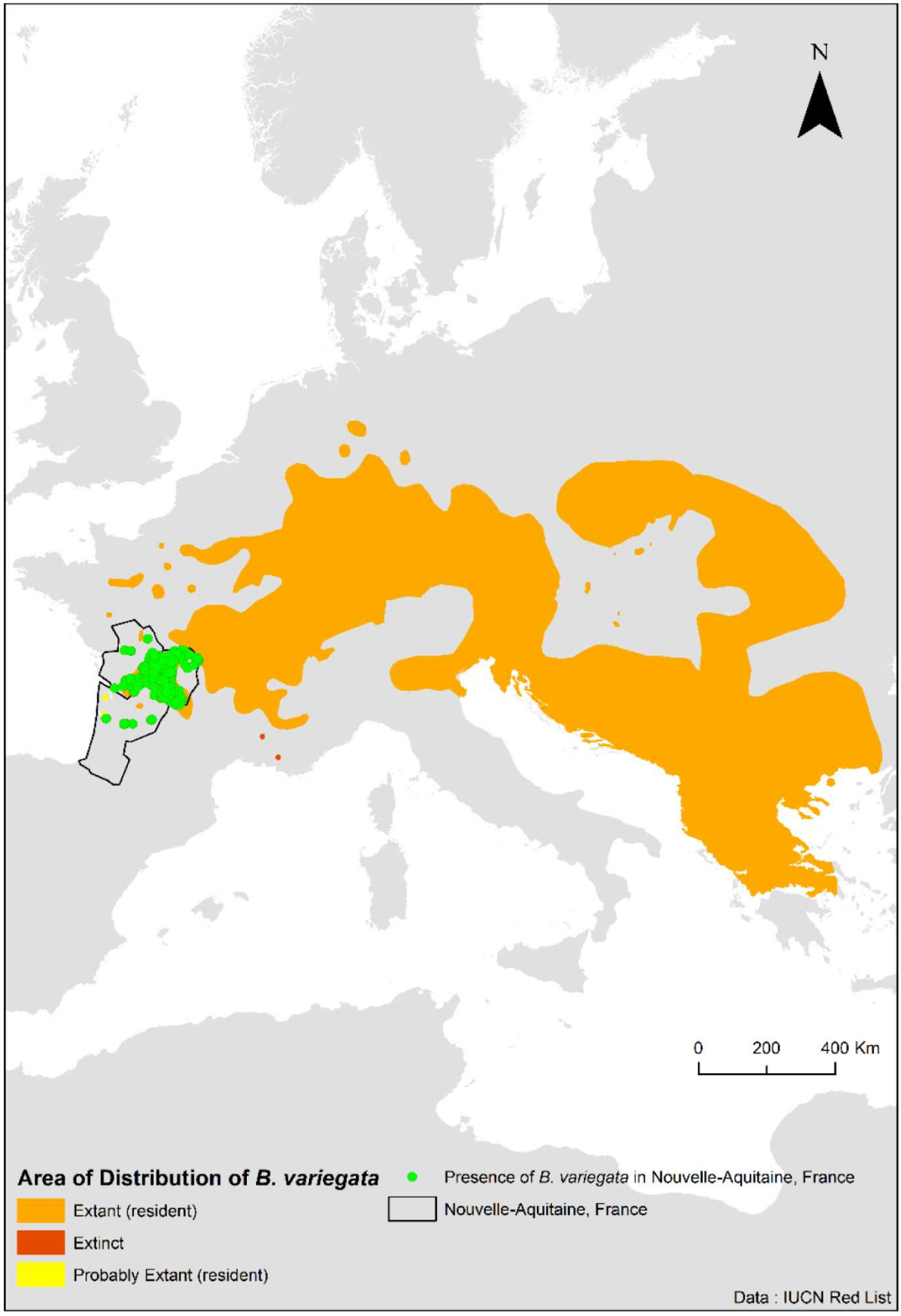
Council of Europe (1979) The Bern Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. https://rm.coe.int/1680078aff. Accessed 13 December 2017

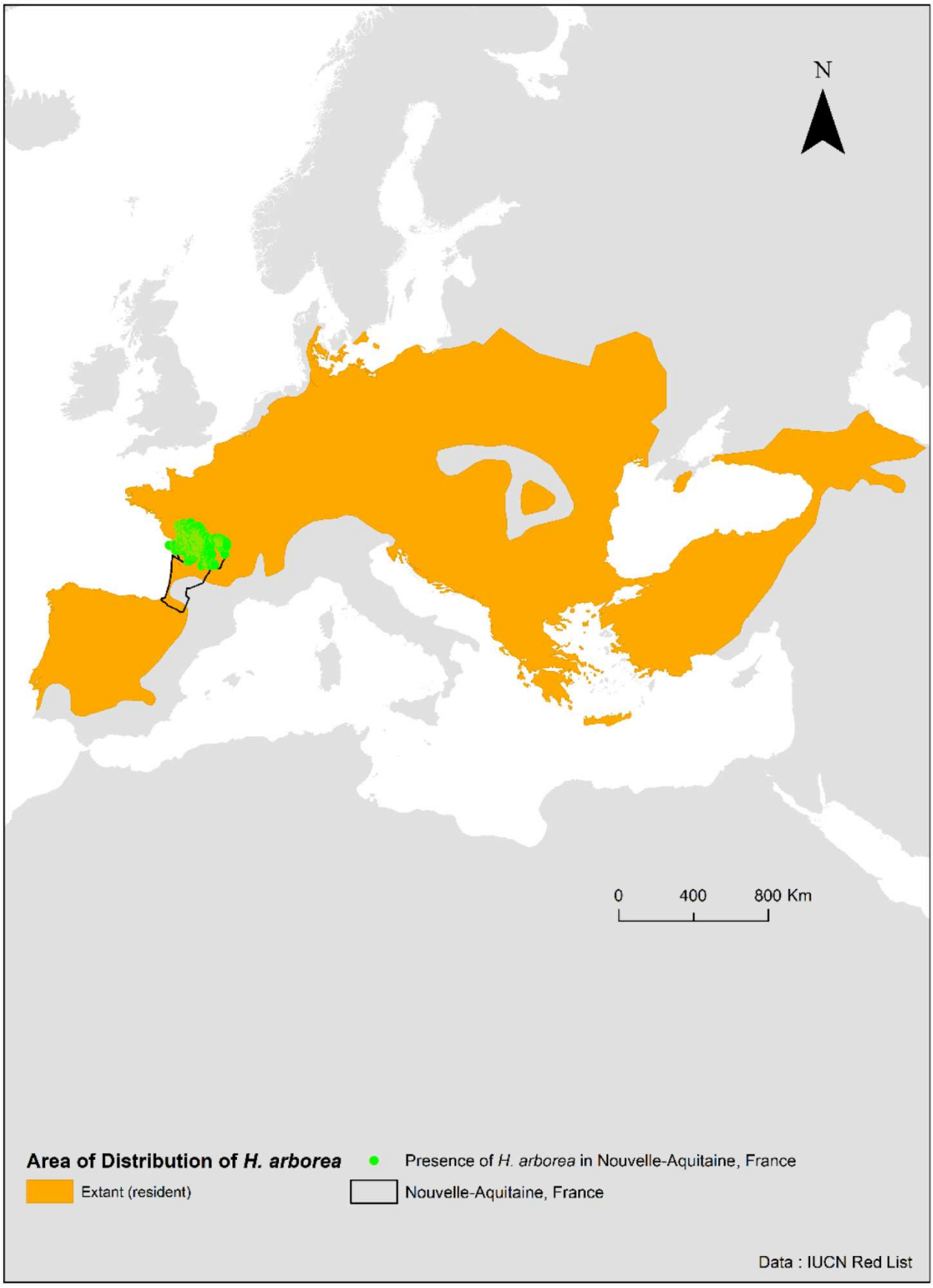
European Union (1992) Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. http://cliwat.eu/xpdf/Habitats%20Directive.pdf. Accessed 13 December 2017

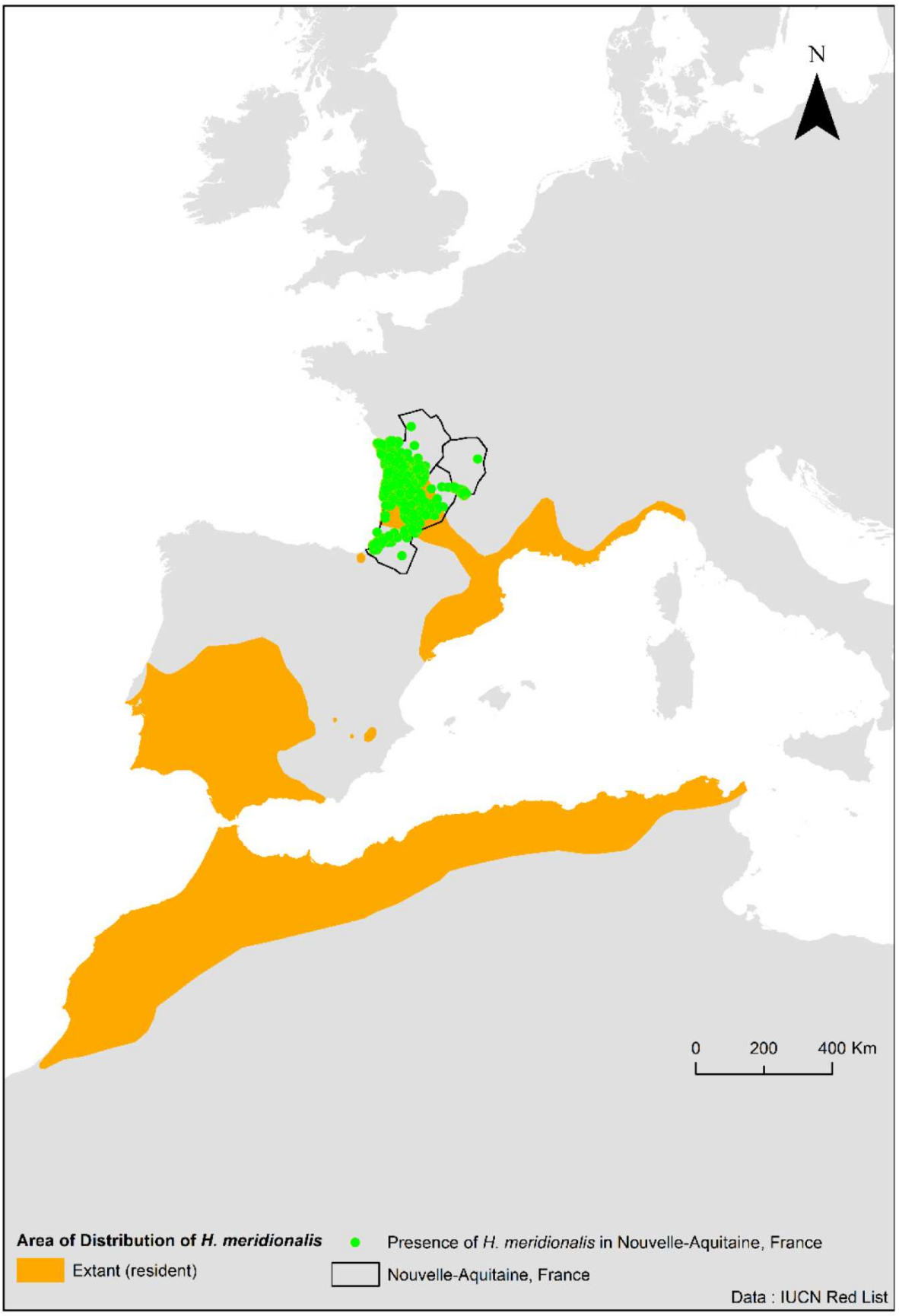
Lescure J, De Massary J-Cc (2012) Atlas des Amphibiens et Reptiles de France. Biotope edn. Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (collection inventaires et biodiversité), Paris

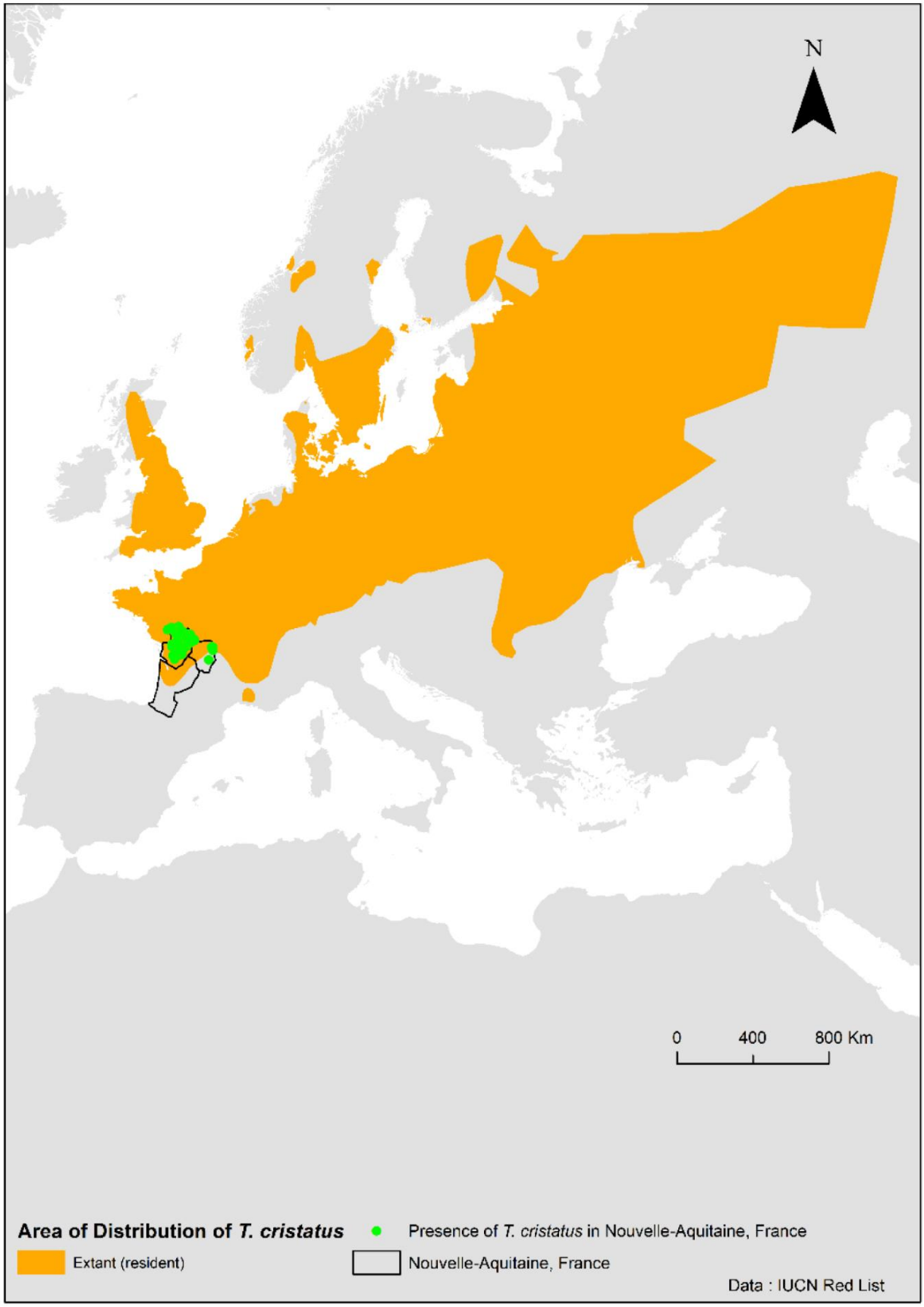
Ministère d'Etat, ministère de l'écologie, du développement et de l'aménagement durables, ministère de l'agriculture et de la pêche (2007) Arrêté du 19 novembre 2007 fixant les listes des amphibiens et des reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. Journal Officiel République Française. https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000017876248. Accessed 13 December 2017

UICN France, MNHN, SHF (2015) La liste rouge des espèces menacées en France. Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine.


N
0
200
400 Km
Area of Distribution of B. variegata
Extant (resident)
Extinct
Probably Extant (resident)
Presence of B. variegata in Nouvelle-Aquitaine, France
Nouvelle-Aquitaine, France
Data : IUCN Red List


N
0
400
800 Km
Area of Distribution of H. arborea
Extant (resident)
Presence of H. arborea in Nouvelle-Aquitaine, France
Nouvelle-Aquitaine, France
Data : IUCN Red List


N
0
200
400 Km
Area of Distribution of H. meridionalis
Extant (resident)
Presence of H. meridionalis in Nouvelle-Aquitaine, France
Nouvelle-Aquitaine, France
Data : IUCN Red List


N
0
400
800 Km
Area of Distribution of T. cristatus
Extant (resident)
Presence of T. cristatus in Nouvelle-Aquitaine, France
Nouvelle-Aquitaine, France
Data : IUCN Red List

ESM 2: Predictor variables used for modelling in BIOMOD

VARIABLE	SCENARIO	DESCRIPTION	MINIMUM VALUES	MAXIMUM VALUES
DISTANCE TO URBAN AREAS	current (Corine Land Cover 2012)	Distance to continuous urban fabric (111): Discontinuous urban fabric (112); Industrial or commercial units and public facilities (121); Road and rail networks and associated land (122); Port areas (123); Airports (124); Mineral extraction sites (131); Dump sites (132); Construction sites (133); Sport and leisure facilities (142)	0 km	29.5 km
	2050 - trend of 2000-2012		0 km	24.87 km
	2050 - A1		0 km	23.5 km
	2050 - A2		0 km	19.81 km
	2050 - B1		0 km	21.51 km
	2050 - B2		0 km	23.51 km
DISTANCE TO CROP AREAS	current (Corine Land Cover 2012)	Distance to non-irrigated arable land (211); Permanently irrigated land (212); Rice fields (213); Vineyards (221); Fruit trees and berry plantations (222); Olive groves (223); Annual crops associated with permanent crops (241); Complex cultivation patterns (242); Land principally occupied by agriculture, with significant areas of natural vegetation (243); Agro-forestry areas (244) (Corine Land Cover database)	0 km	18.83 km
	2050 - trend of 2000-2012		0 km	24.38 km
	2050 - A1		0 km	37.32 km
	2050 - A2		0 km	21.51 km
	2050 - B1		0 km	37.58 km
	2050 - B2		0 km	34.53 km
DISTANCE TO FORESTS	current (Corine Land Cover 2012)	Distance to broad-leaved forest (311);	0 km	21.92 km

	2050 - trend of 2000-2012	Coniferous forest (312); Mixed forest (313) (Corine Land Cover database)	0 km	80.54 km
	2050 - A1		0 km	78.83 km
	2050 - A2		0 km	80.64 km
	2050 - B1		0 km	78.83 km
	2050 - B2		0 km	78.83 km
DISTANCE TO OPEN OR SEMI-OPEN AREAS	current (Corine Land Cover 2012)	Distance to pastures, meadows and other permanent grasslands under agricultural use (231); Natural grasslands (321); Moors and heathland (322); Sclerophyllous vegetation (323); Transitional woodland-shrub (324); Sparsely vegetated areas (333) (Corine Land Cover database)	0 km	23.5 km
	2050 - trend of 2000-2012		0 km	10.98 km
	2050 - A1		0 km	29.84 km
	2050 - A2		0 km	47.57 km
	2050 - B1		0 km	17.73 km
	2050 - B2		0 km	15.57 km
DISTANCE TO STREAMS	current (IGN database 2016)	Distance to portion of streams, permanent or temporary, natural or artificial	0 km	9.92 km
	2050 (IGN database 2016)		0 km	9.92 km
MEAN PRECIPITATIONS	current (MétéoFrance 2000-2016)	Annual mean of monthly precipitation	51.5 mm	156.9 mm
	RCP 2.6 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly precipitation	49.25 mm	157 mm
	RCP 8.5 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly precipitation	47.83 mm	150.75 mm
MEAN MINIMUM TEMPERATURE	current (MétéoFrance 2000-2016)	Annual mean of monthly minimum temperature	2.24°C	11.3°C
	RCP 2.6 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly minimum temperature	1.76°C	11.98°C
	RCP 8.5 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly minimum temperature	2.87°C	13°C
MEAN MAXIMUM TEMPERATURE	current (MétéoFrance 2000-2016)	Annual mean of monthly maximum temperature	3.23°C	19.4°C
	RCP 2.6 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly maximum temperature	4.9°C	20.13°C
	RCP 8.5 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly maximum temperature	6.2°C	21.36°C
MEAN AVERAGE TEMPERATURE	current (MétéoFrance 2000-2016)	Annual mean of monthly average temperature	-0.14°C	14.69°C
	RCP 2.6 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly average temperature	0.79°C	15.11°C

	RCP 8.5 for 2050 (Climate Change Atlas, https://climexp.knmi.nl)	Annual mean of monthly average temperature	2°C	16.2°C

ESM 3: Driving factors used in Dyna-CLUE modelling framework. Driving factors are variables that influence the quantity of land-use change or the location of land-use change (Verburg et al. 2002)

	DRIVING FACTORS OF LULCC	DESCRIPTION	TIME	SOURCE
STATIC	Sc1gr0.fil	Elevation	--	IGN
	Sc1gr1.fil	Slope	--	Calculated from elevation through ArcGIS
	Sc1gr2.fil	population density	2000	European Environment Agency
	Sc1gr3.fil	distance to main road	2016	IGN
	Sc1gr8.fil	distance to stream	2016	IGN
	Sc1gr9.fil	distance to city	2016	IGN
DYNAMIC	Sc1gr4.fil	maximum temperature	2000-2100	Météo France
	Sc1gr5.fil	minimum temperature	2000-2100	Météo France
	Sc1gr6.fil	mean temperature	2000-2100	Météo France
	Sc1gr7.fil	precipitation	2000-2100	Météo France

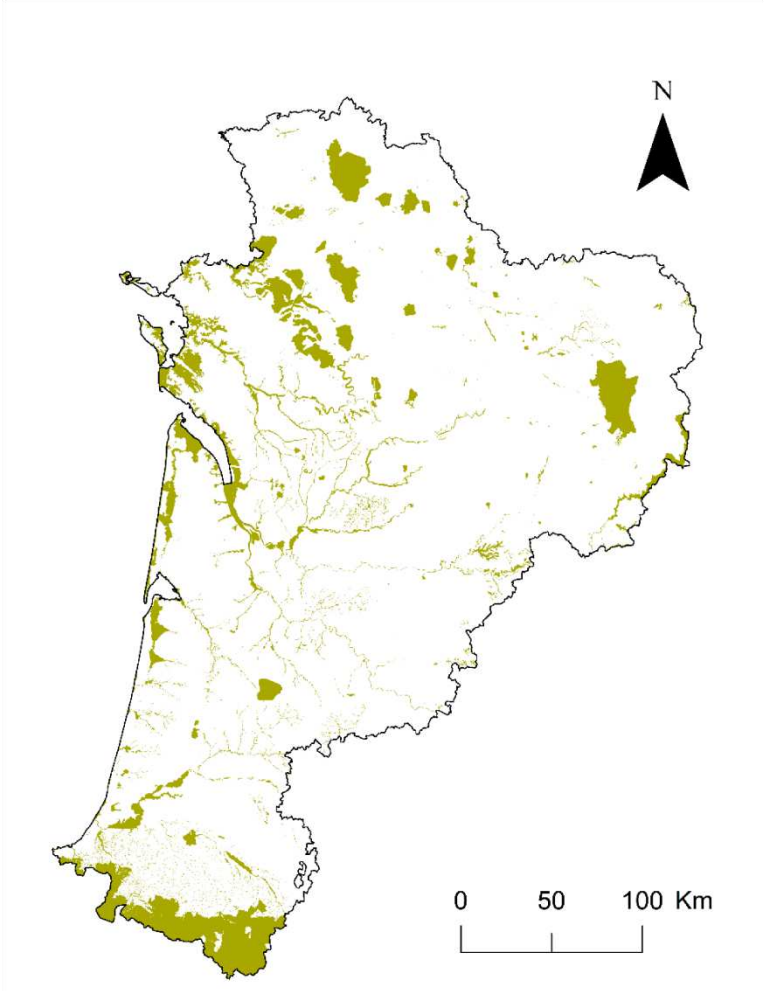
Verburg PH, Soepboer W, Veldkamp A, Limpiada R, Espaldon V, Mastura SS (2002) Modeling the spatial dynamics of regional land use: the CLUE-S model. Environmental management 30:391-405. doi: 10.1007/s00267-002-2630-x

ESM 4: Conversion elasticity attributed to the different land use types used in Dyna-CLUE modelling framework. The conversion elasticity is a measure of the cost of conversion of one land use type to another land use type and applied only to those locations where the land use type is found at time t (Verburg and Overmars 2009)

Land use type	Conversion elasticity
Urban areas	1
Crop areas	0.7
Forests	0.3
Open or semi-open areas	0.2
Others	1

Verburg PH, Overmars KP (2009) Combining top-down and bottom-up dynamics in land use modeling: exploring the future of abandoned farmlands in Europe with the Dyna-CLUE model. Landscape Ecology 24:1167. doi: 10.1007/s10980-009-9355-7

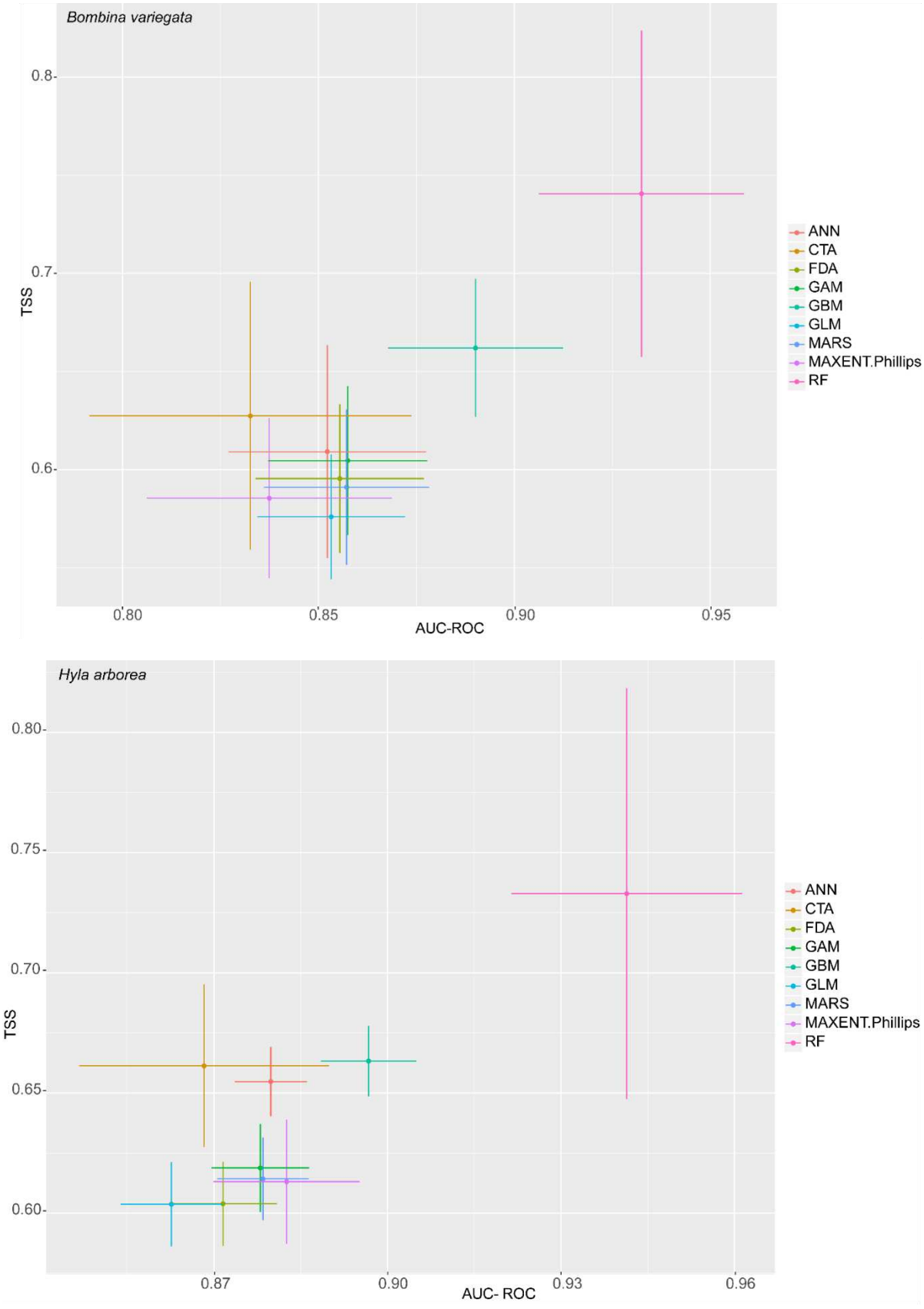
ESM 5: Protected and managed areas within the study area

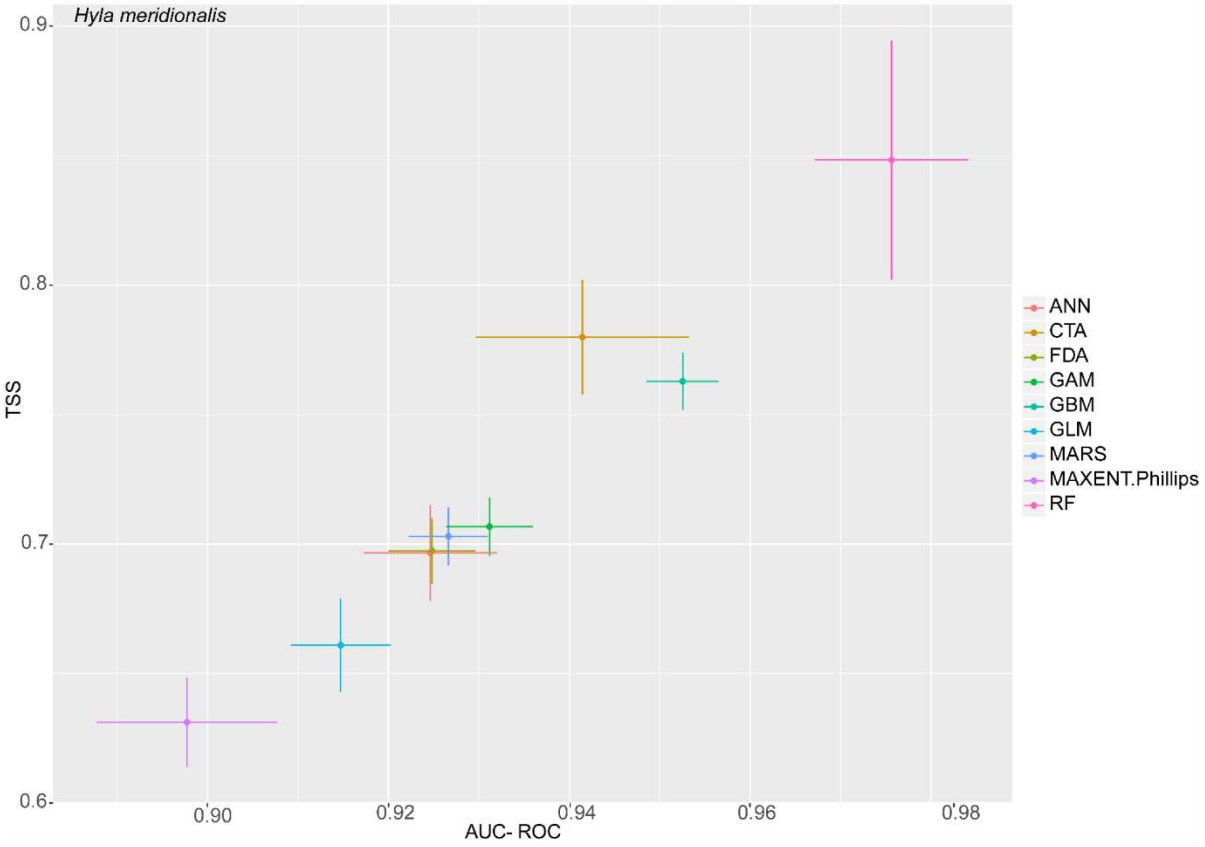


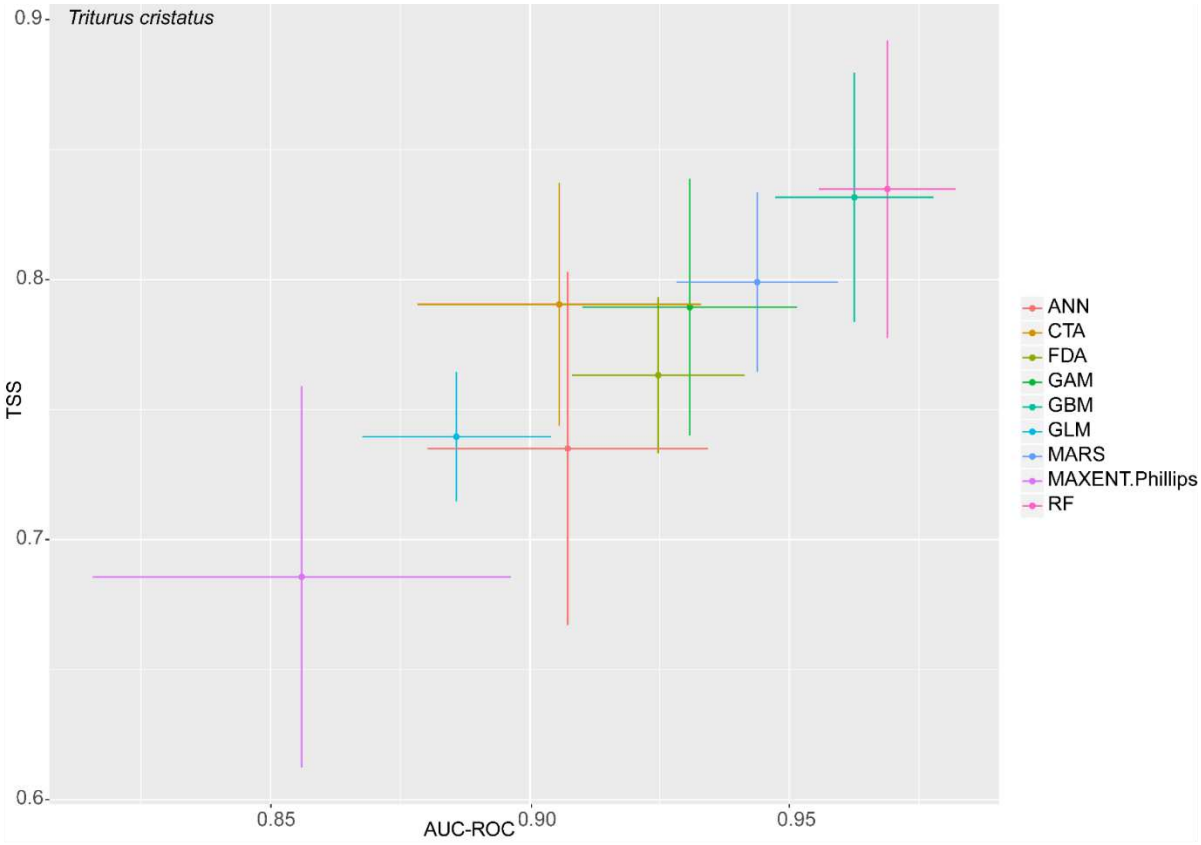
ESM 6: Variation inflation factors, bold values are above the threshold of VIF<10. Column (1) represents VIF on all variables, before reducing collinearity. Column (2) represents VIF after removing "Mean average temperature" variable (which got the maximum collinearity values in (1)). Removing "Mean average temperature" solved the collinearity issues

	DISTANCE TO CROP AREAS		DISTANCE TO URBAN AREAS		DISTANCE TO FORESTS		DISTANCE TO OPEN OR SEMI-OPEN AREAS		DISTANCE TO STREAMS		MEAN PRECIPITATION		MEAN MINIMUM TEMPERATURE		MEAN MAXIMUM TEMPERATURE		MEAN AVERAGE TEMPERATURE
SCENARIO	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**	**(2)**	**(1)**
CURRENT (2012)	1.423	1.349	1.187	1.112	1.180	1.184	1.213	1.173	1.222	1.178	1.583	1.468	**12.369**	4.889	**28.016**	5.012	**57.634**
2050 - NO CHANGE - RCP 2.6	1.328	1.333	1.159	1.091	1.157	1.161	1.213	1.221	1.230	1.221	1.559	1.383	6.803	3.950	**19.189**	3.885	**32.456**
2050 - NO CHANGE - RCP 8.5	1.317	1.369	1.168	1.130	1.172	1.179	1.202	1.251	1.177	1.269	1.512	1.269	5.983	3.955	**14.365**	3.857	**24.160**
2050 - TREND OF 2000-2012 - RCP 2.6	1.486	1.472	1.158	1.094	1.459	1.453	1.166	1.165	1.071	1.077	2.042	1.841	6.784	3.936	**17.398**	3.882	**28.492**
2050 - TREND OF 2000-2012 - RCP 8.5	1.491	1.496	1.216	1.087	1.509	1.480	1.168	1.157	1.066	1.084	2.084	1.926	8.125	3.868	**21.600**	3.788	**39.232**
2050 - A1 - RCP 2.6	1.636	1.557	1.088	1.034	1.462	1.439	1.395	1.403	1.070	1.064	2.462	2.118	6.127	4.296	**14.001**	4.092	**21.039**
2050 - A1 - RCP 8.5	1.579	1.686	1.123	1.031	1.510	1.451	1.378	1.357	1.070	1.079	2.506	2.334	6.745	3.938	**16.930**	3.672	**28.391**
2050 - A2 - RCP 2.6	1.430	1.435	1.154	1.105	1.626	1.593	1.474	1.454	1.126	1.126	1.901	1.743	6.089	4.185	**14.351**	4.349	**21.492**
2050 - A2 - RCP 8.5	1.384	1.446	1.174	1.099	1.634	1.655	1.477	1.486	1.149	1.174	1.929	1.836	6.263	4.083	**15.701**	4.225	**24.956**
2050 - B1 - RCP 2.6	1.501	1.544	1.094	1.053	1.511	1.450	1.227	1.217	1.088	1.078	2.180	2.042	6.558	4.015	**15.036**	3.757	**24.230**
2050 - B1 - RCP 8.5	1.476	1.537	1.100	1.049	1.473	1.469	1.202	1.222	1.076	1.067	2.084	1.997	6.241	3.954	**15.755**	3.738	**24.899**
2050 - B2 - RCP 2.6	1.551	1.525	1.061	1.037	1.407	1.458	1.208	1.188	1.099	1.085	2.216	2.086	5.684	4.219	**12.427**	3.935	**18.663**
2050 - B2 - RCP 8.5	1.526	1.511	1.091	1.028	1.403	1.410	1.203	1.189	1.080	1.077	2.241	2.049	6.634	4.272	**16.096**	3.975	**26.395**

ESM 7: Model performances calculated on validation data set (30% of data)

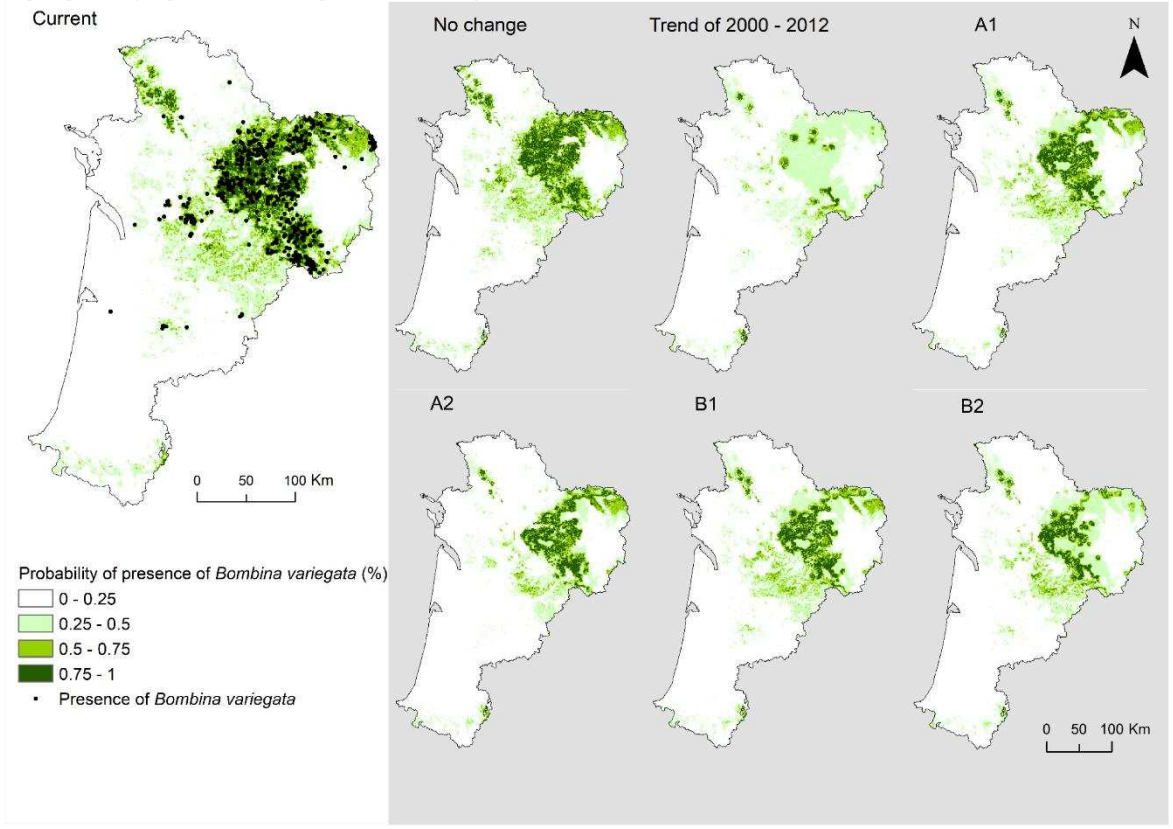


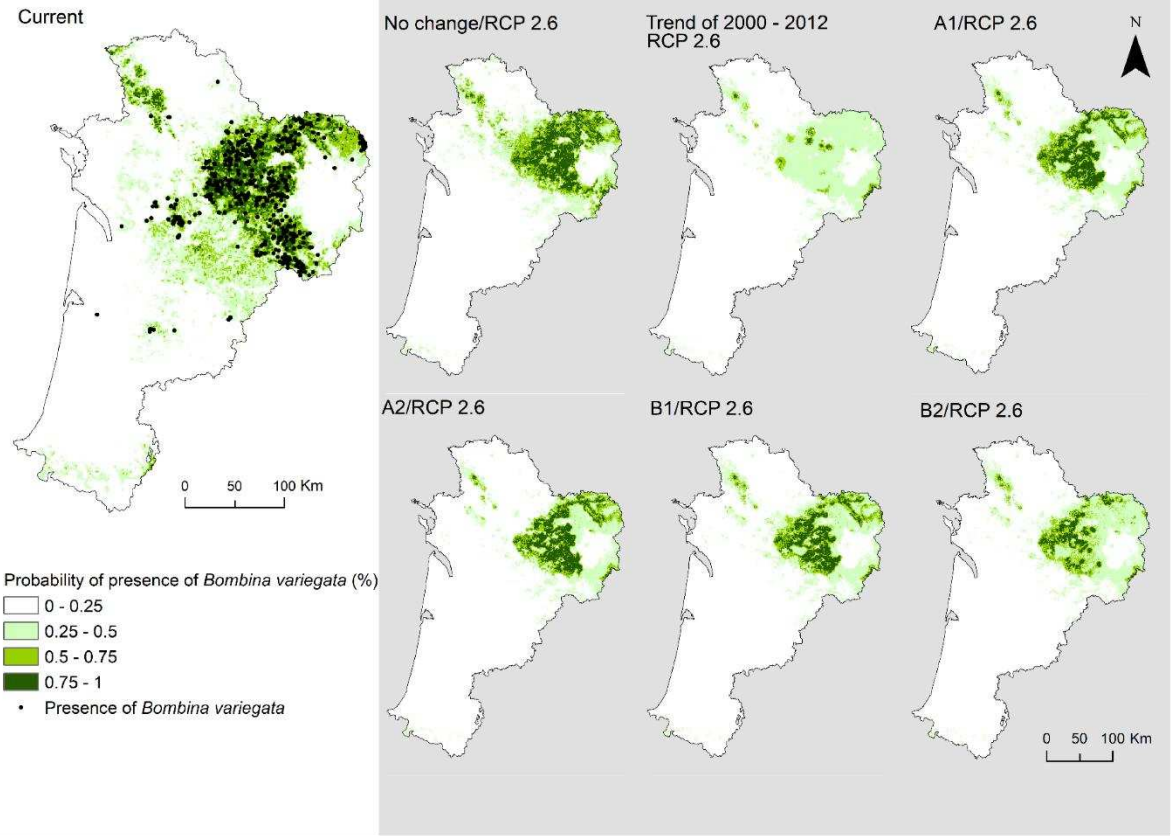

Hyla meridionalis
0.9
0.8
0.7
0.6
TSS
0.90
0.92
0.94
0.96
0.98
AUC- ROC
ANN
CTA
FDA
GAM
GBM
GLM
MARS
MAXENT.Phillips
RF

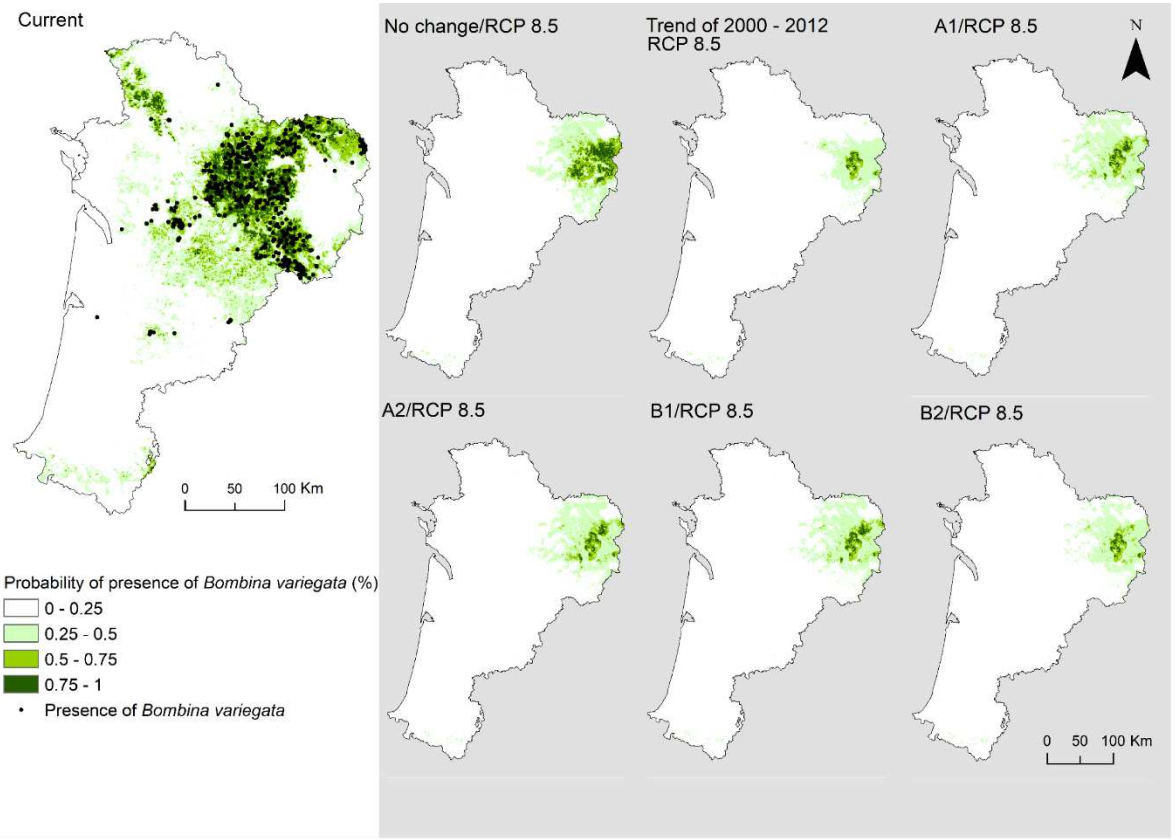

Triturus cristatus
0.9
0.8
0.7
0.6
TSS
0.85
0.90
0.95
AUC-ROC
ANN
CTA
FDA
GAM
GBM
GLM
MARS
MAXENT.Phillips
RF

ESM 8 Maps of probability of presence of the four species for 2050/ constant climate, 2050/ RCP 2.6 and 2050/ RCP 8.5

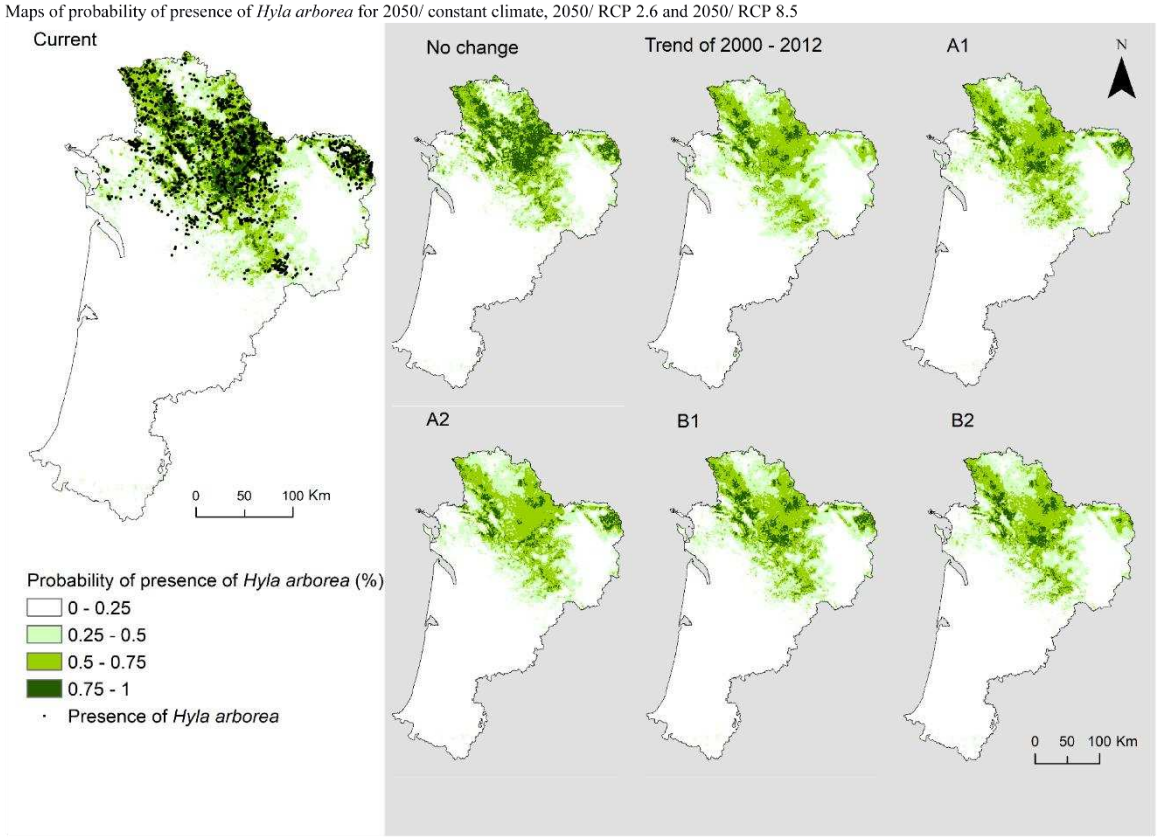
Maps of probability of presence of the four species *Bombina variegata* for 2050/ constant climate, 2050/ RCP 2.6 and 2050/ RCP 8.5

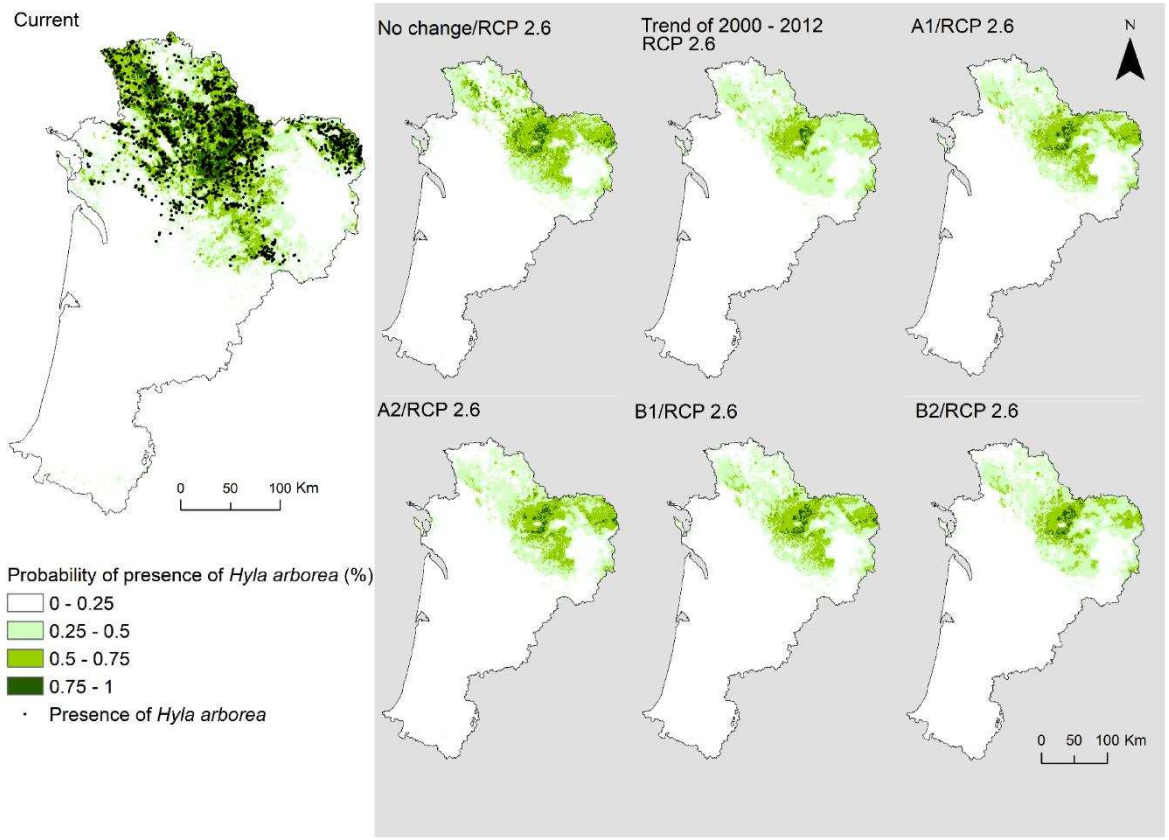


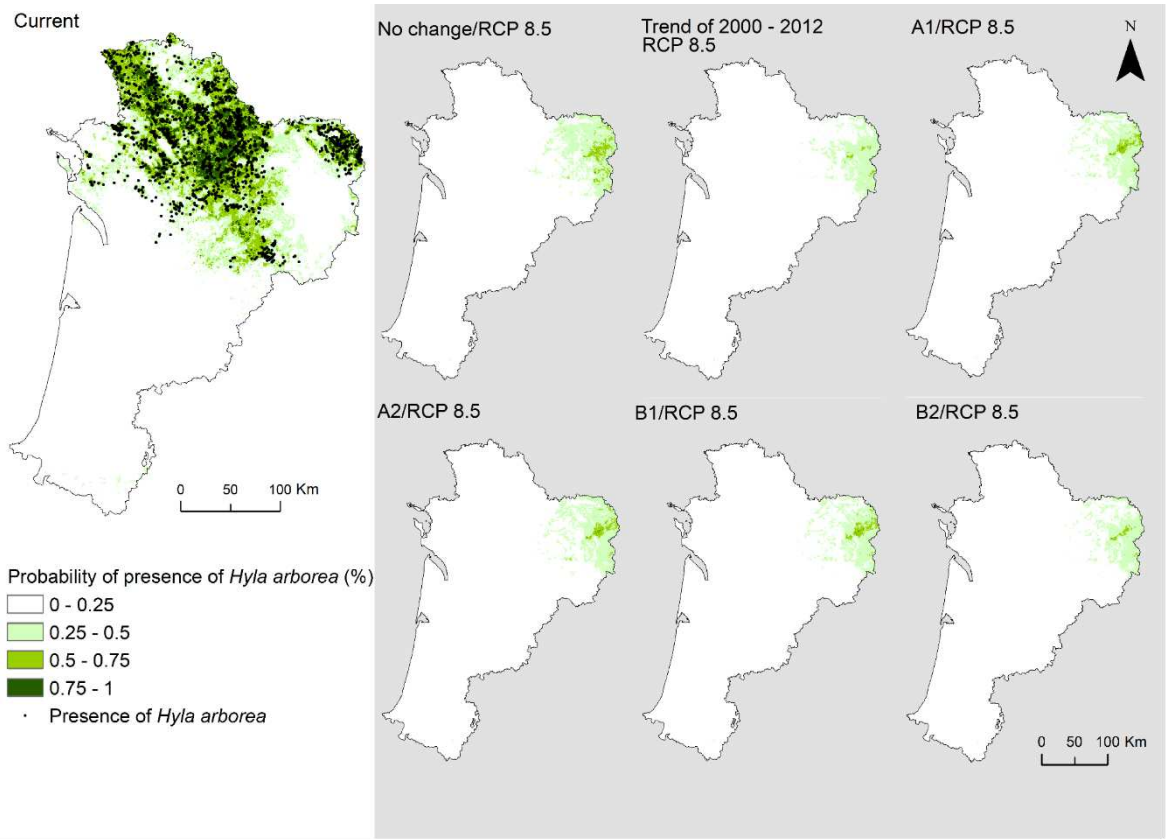




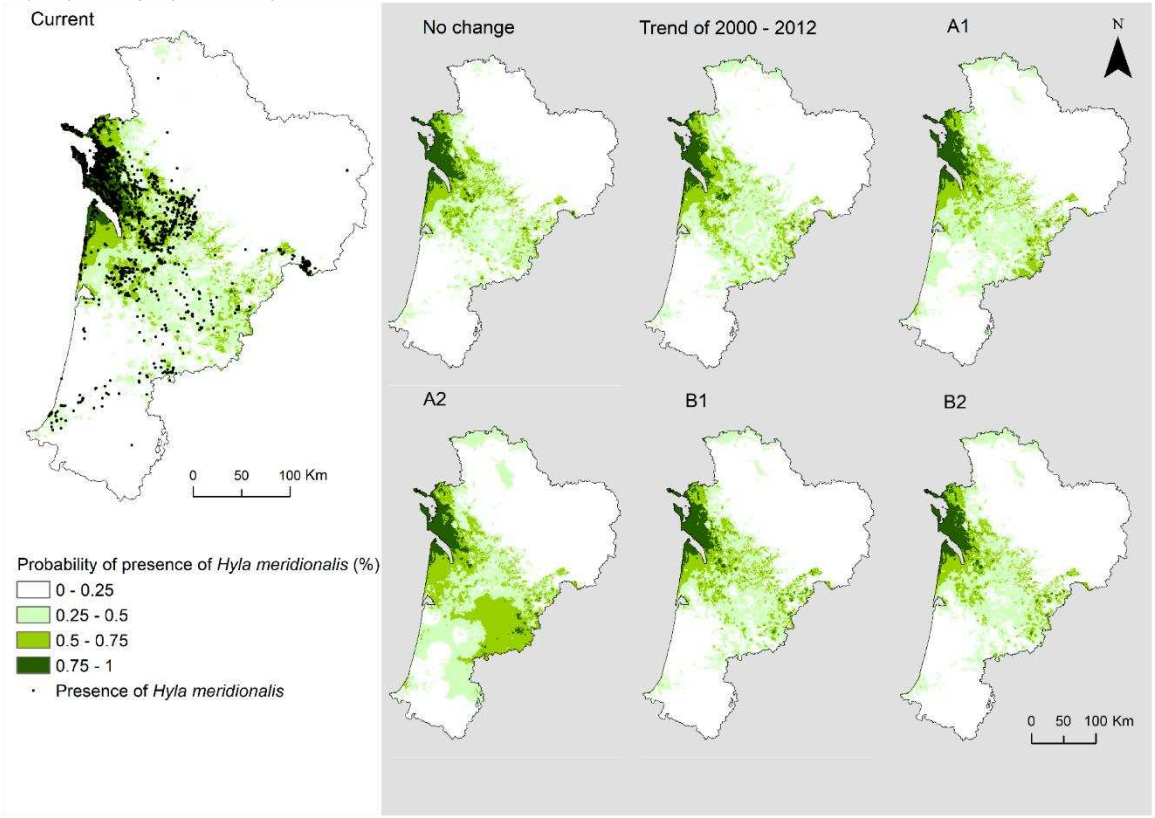
Maps of probability of presence of *Hyla arborea* for 2050/ constant climate, 2050/ RCP 2.6 and 2050/ RCP 8.5

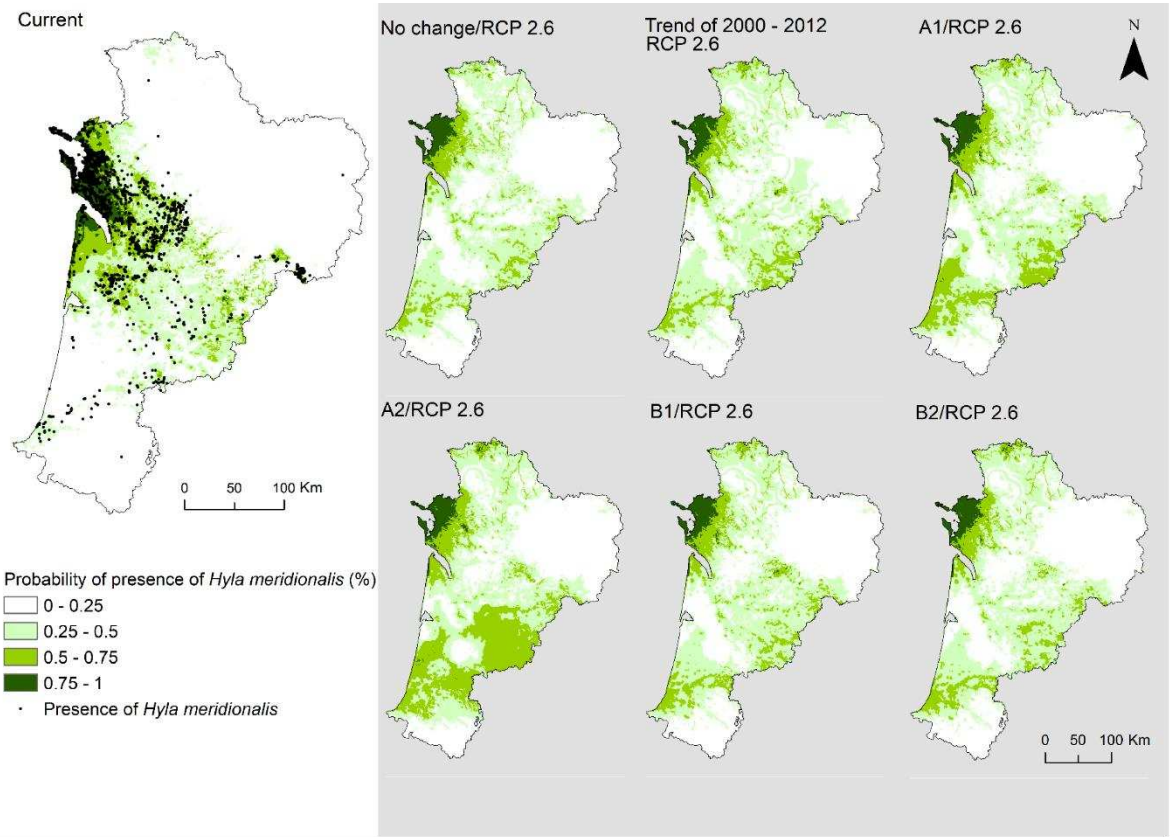


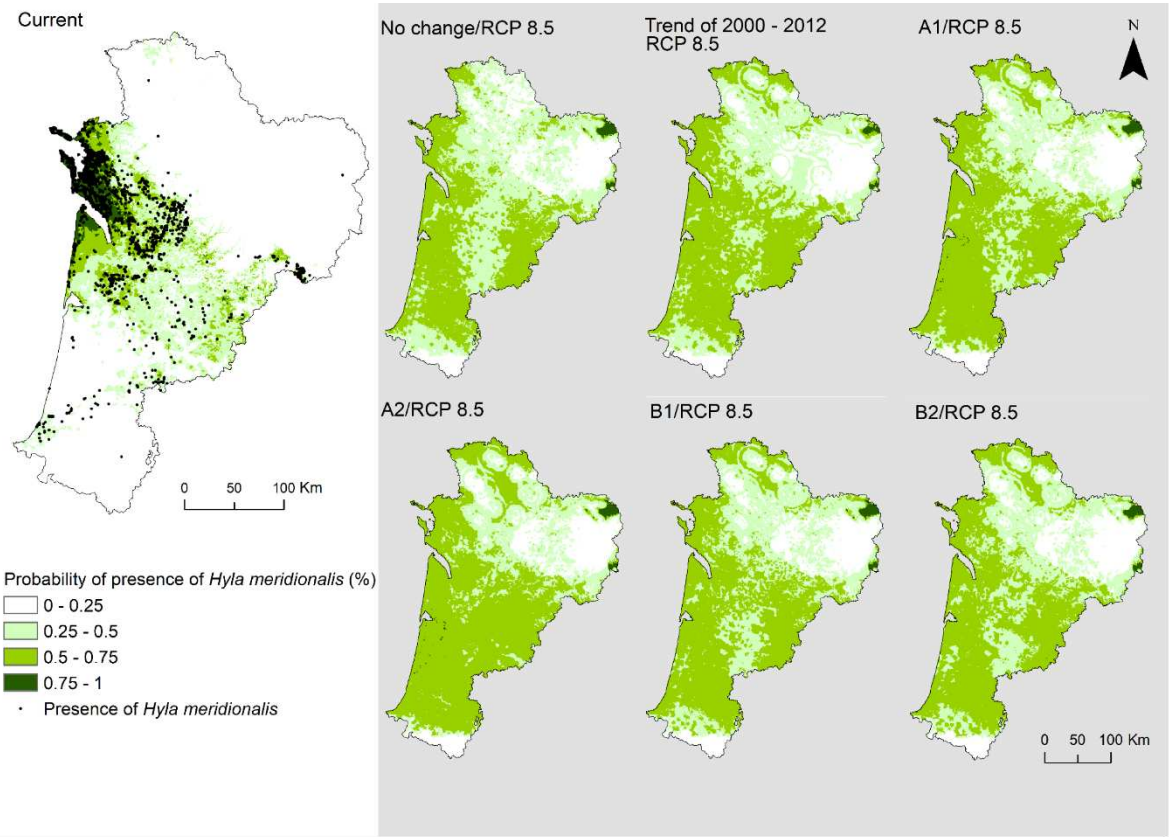

Current
No change/RCP 2.6
Trend of 2000 - 2012
RCP 2.6
A1/RCP 2.6
N
A2/RCP 2.6
B1/RCP 2.6
B2/RCP 2.6
0 50 100 Km
Probability of presence of *Hyla arborea* (%)
0 - 0.25
0.25 - 0.5
0.5 - 0.75
0.75 - 1
Presence of *Hyla arborea*


Current
No change/RCP 8.5
Trend of 2000 - 2012
RCP 8.5
A1/RCP 8.5
N
A2/RCP 8.5
B1/RCP 8.5
B2/RCP 8.5
0 50 100 Km
Probability of presence of *Hyla arborea* (%)
0 - 0.25
0.25 - 0.5
0.5 - 0.75
0.75 - 1
Presence of *Hyla arborea*

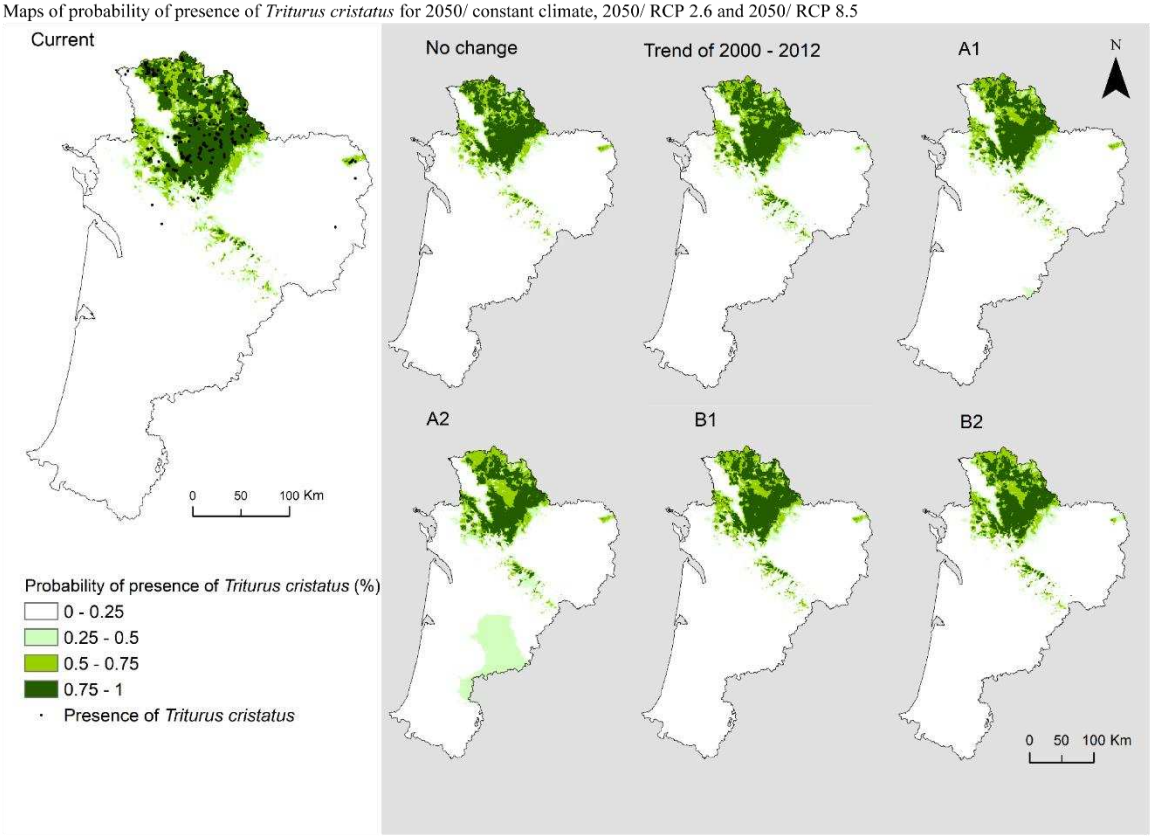
Maps of probability of presence of *Hyla meridionalis* for 2050/ constant climate, 2050/ RCP 2.6 and 2050/ RCP 8

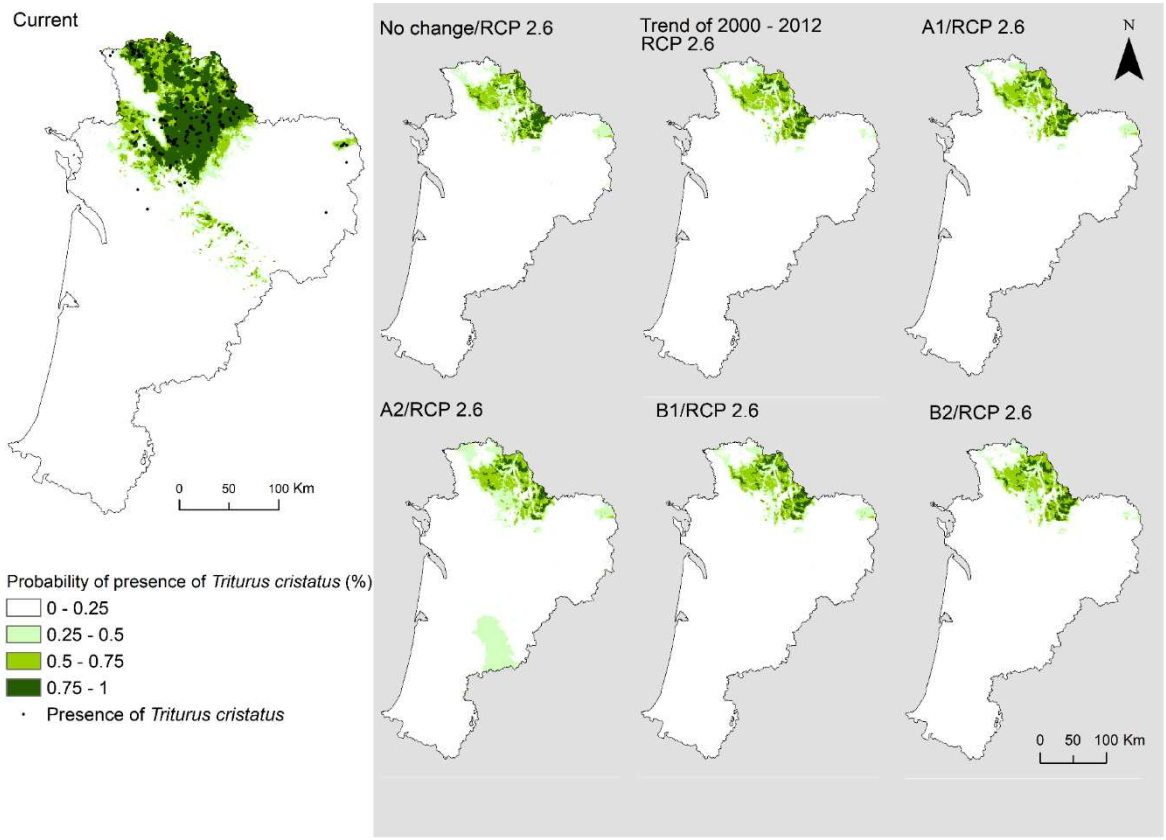


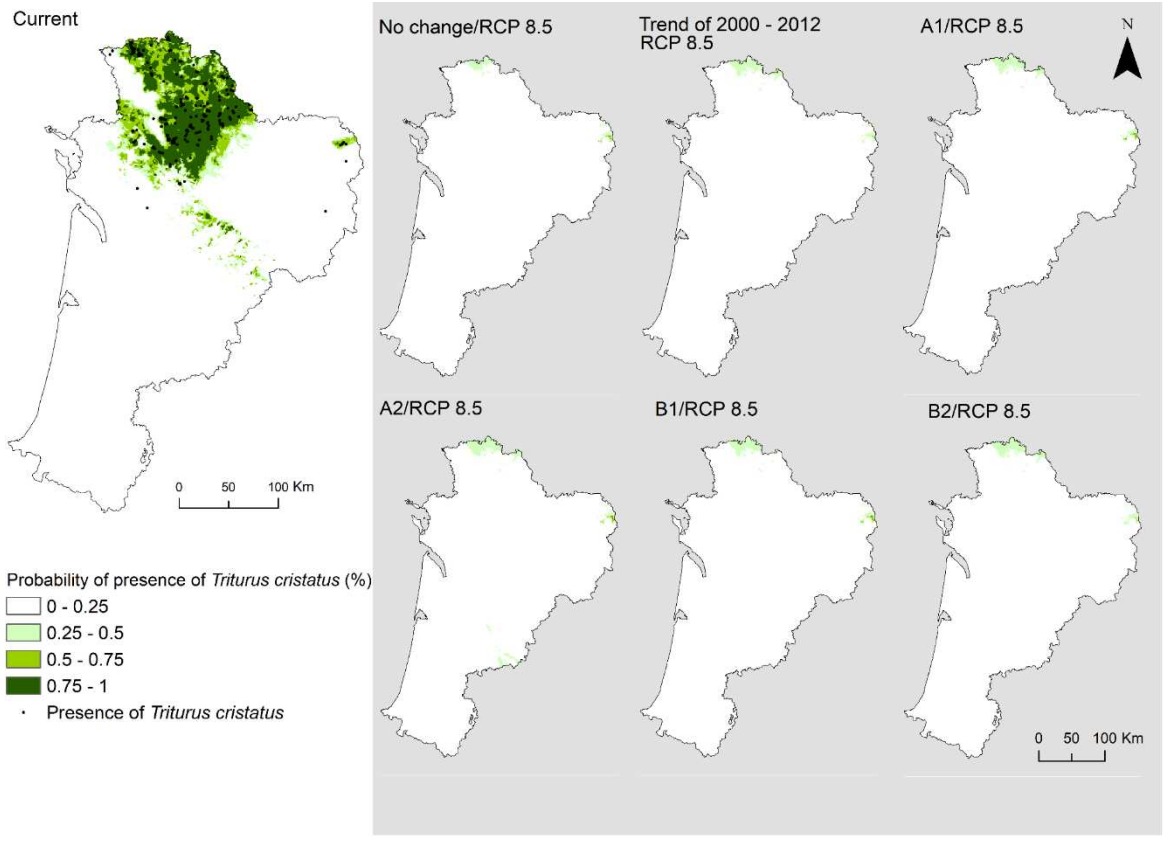




Maps of probability of presence of *Triturus cristatus* for 2050/ constant climate, 2050/ RCP 2.6 and 2050/ RCP 8.5




Current
No change/RCP 2.6
Trend of 2000 - 2012
RCP 2.6
A1/RCP 2.6
N
A2/RCP 2.6
B1/RCP 2.6
B2/RCP 2.6
0 50 100 Km
Probability of presence of *Triturus cristatus* (%)
0 - 0.25
0.25 - 0.5
0.5 - 0.75
0.75 - 1
Presence of *Triturus cristatus*


Current
No change/RCP 8.5
Trend of 2000 - 2012
RCP 8.5
A1/RCP 8.5
N
A2/RCP 8.5
B1/RCP 8.5
B2/RCP 8.5
0 50 100 Km
Probability of presence of *Triturus cristatus* (%)
0 - 0.25
0.25 - 0.5
0.5 - 0.75
0.75 - 1
Presence of *Triturus cristatus*

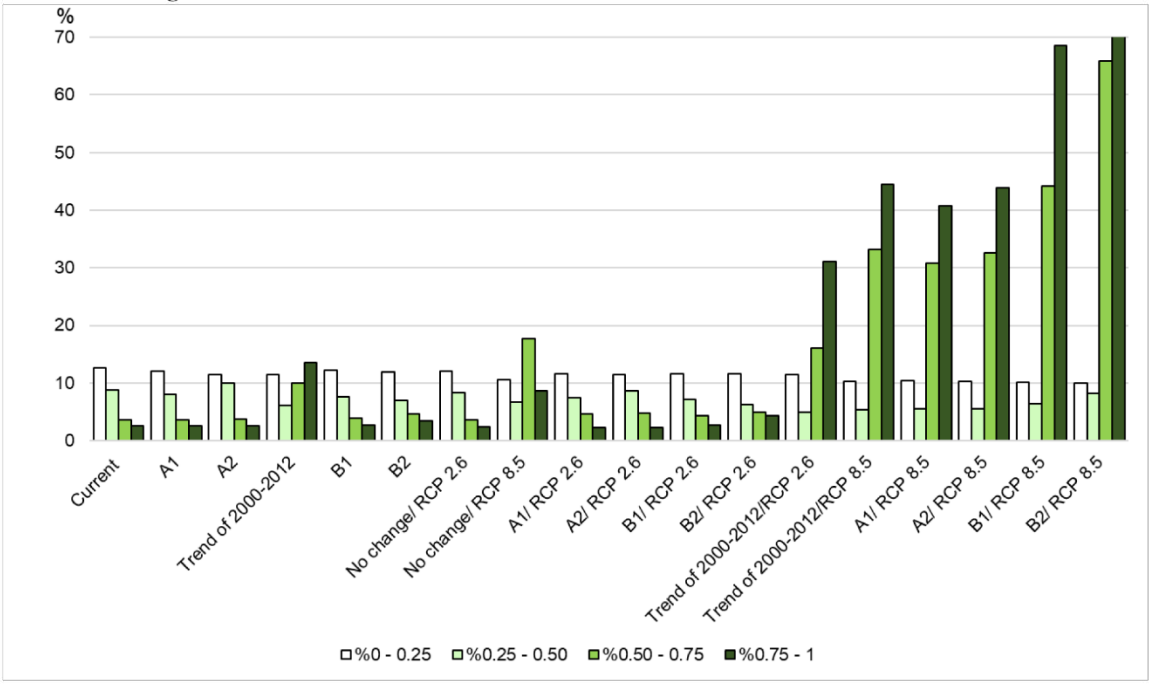
ESM 9: Table of amount of changes in km², according to the scenarios

	BOMBINA VARIEGATA				***HYLA ARBOREA***				***HYLA MERIDIONALIS***				***TRITURUS CRISTATUS***			
	0-0.25	**0.25-0.50**	**0.50-0.75**	**0.75-1**	**0-0.25**	**0.25-0.50**	**0.50-0.75**	**0.75-1**	**0-0.25**	**0.25-0.50**	**0.50-0.75**	**0.75-1**	**0-0.25**	**0.25-0.50**	**0.50-0.75**	**0.75-1**
CURRENT	57754	13381	8298	6333	56330	12233	10531	6672	59214	15603	7294	3655	70198	3244	4476	7848
A1	62445	13261	6003	4067	55789	13638	12962	3387	53608	20517	8137	3514	69870	3502	5066	7338
A2	66712	9842	5272	3950	56103	13984	13246	2443	46124	21255	14739	3658	63948	9594	5228	7006
TREND OF 2000-2012	65458	17860	1854	604	54464	15557	13314	2441	55462	19158	7850	3306	69710	3670	4874	7522
B1	61558	13975	6345	3898	55563	13699	12934	3580	55983	17817	8220	3756	70048	3315	4902	7511
B2	63502	14941	4434	2899	56093	14395	12472	2816	56869	18110	7187	3610	70150	3366	5271	6989
NO CHANGE/ RCP 2.6	63303	10242	6615	5606	64021	11717	8845	1183	43398	31489	8460	2419	78087	3335	2977	1367
NO CHANGE/ RCP 8.5	75398	6795	2286	1287	78995	5957	810	4	16301	34590	34285	590	85093	635	37	1
A1/ RCP 2.6	67447	10201	4241	3887	65651	12907	6583	635	40584	30219	12579	2394	77990	3114	3478	1194
A1/ RCP 8.5	77163	7158	1115	340	80576	4700	493	7	14077	28175	42881	643	84603	1120	48	5
A2/ RCP 2.6	68905	8715	4045	4111	66094	12515	6536	631	34652	28114	20511	2499	73655	7627	3533	961
A2/ RCP 8.5	76863	7341	1200	372	79974	5277	514	11	14067	20956	50100	653	84202	1523	46	5
B1/ RCP 2.6	67280	10649	4302	3545	65583	12857	6668	668	40238	32921	10194	2423	77998	3125	3400	1253
B1/ RCP 8.5	77295	7004	1083	394	80823	4444	501	8	13759	29138	42288	591	84749	978	44	5
B2/ RCP 2.6	67820	12128	3897	1931	66073	14271	4898	534	41562	32151	9668	2395	78003	3163	3456	1154
B2/ RCP 8.5	78586	6136	834	220	81326	4276	173	1	14790	28564	41876	546	84538	1225	13	0
TREND OF 2000-2012/RCP 2.6	68176	16257	1103	240	64969	16390	4116	301	39567	34227	9720	2262	78316	2902	3437	1121
TREND OF 2000-2012/RCP 8.5	80295	4709	560	212	81184	4465	126	1	14556	29432	41426	362	84660	1112	4	0

ESM 10: Proportion of area of suitable habitats included in protected and managed areas according to the range of probability of presence for *Bombina variegata*, *Hyla arborea*, *Hyla meridionalis* and *Triturus cristatus*

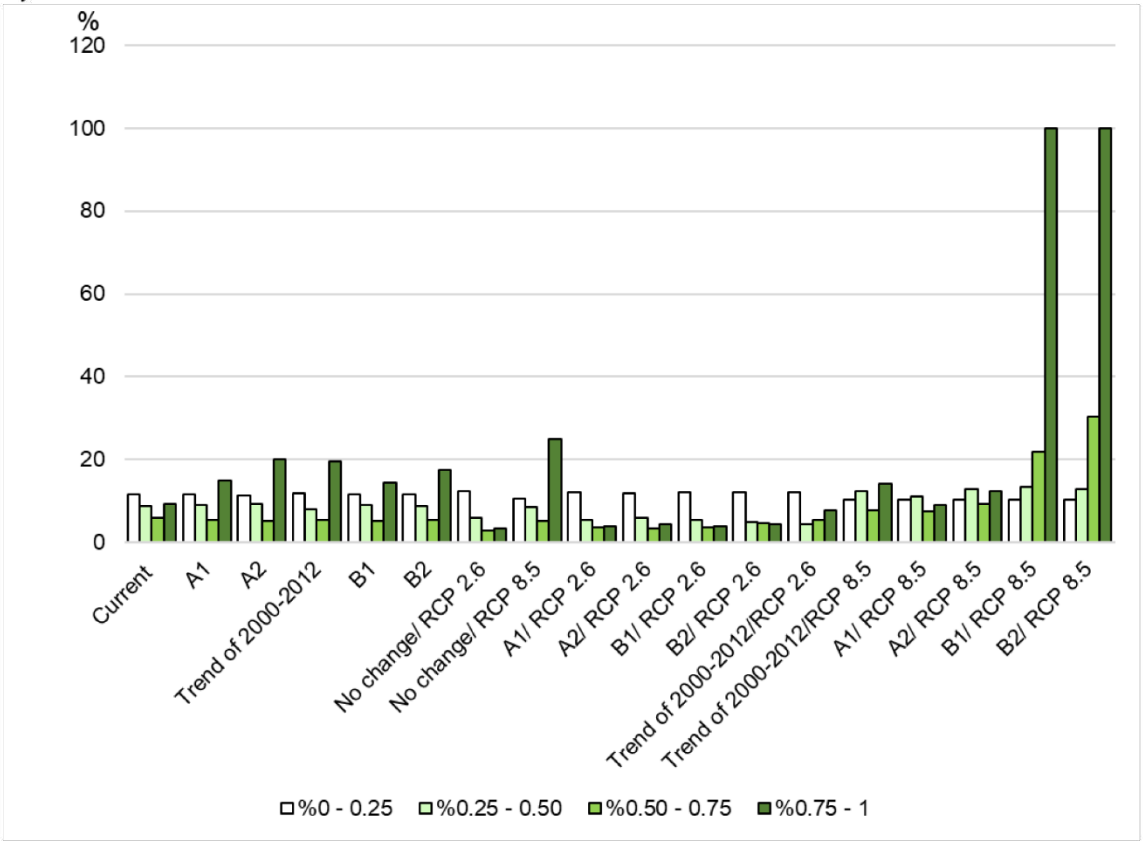
The highest probabilities of presence (between 0.75 and 1) of *B. variegata* in protected and managed areas stayed quite stable except in projections with scenarios following the trend of 2000-2012 and from the scenarios with RCP 8.5 for which the scenario increased. With RCP 8.5 and the associated range shift, most of the last areas with high probabilities of presence where located in a large Natura 2000 area.

Bombina variegata



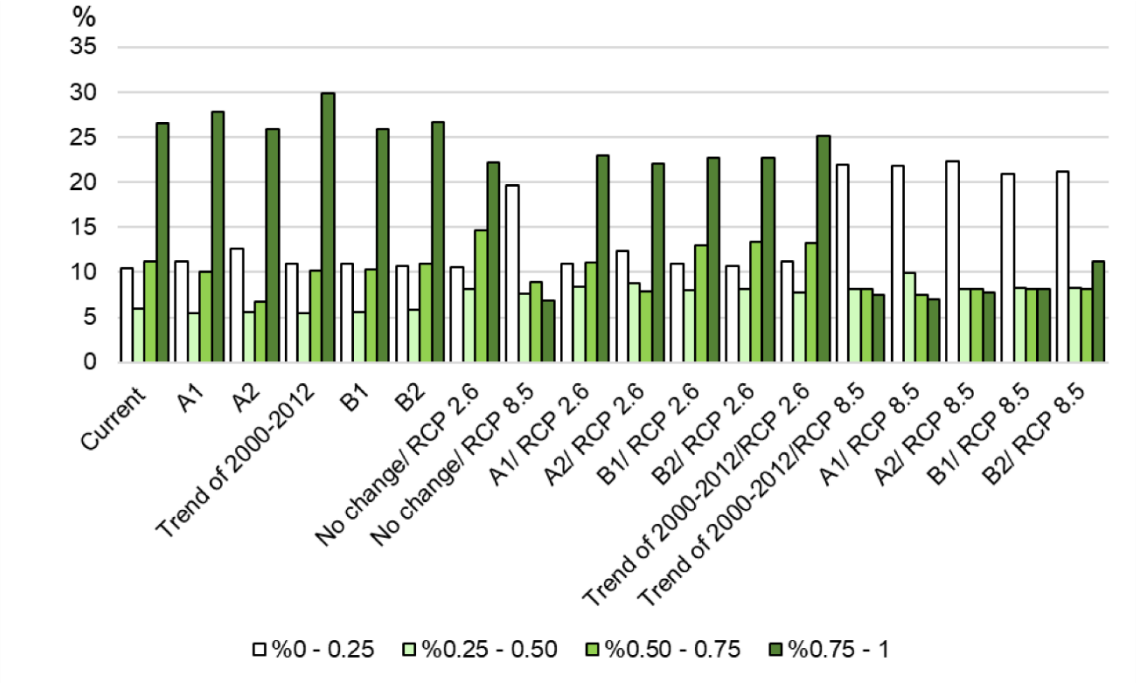
For *H. arborea*, protected and managed areas covered between 10% and 20% of the areas with the highest probabilities of presence. The highest probabilities of presence (between 0.75 and 1) of *H. arborea* in protected and managed areas tended to decrease with scenarios with RCP 2.6 and to increase with scenarios of land use change and land use combined with RCP 8.5. The use of climate change scenarios in models predicted an important decrease of the highest probabilities of presence in the study area and in the protected areas. With RCP 8.5, the highest probabilities of presence decreased until less than 10 km² which append to be located in a Natura 2000 area in scenarios A2/RCP 8.5 and B2/RCP 8.5.

Hyla arborea



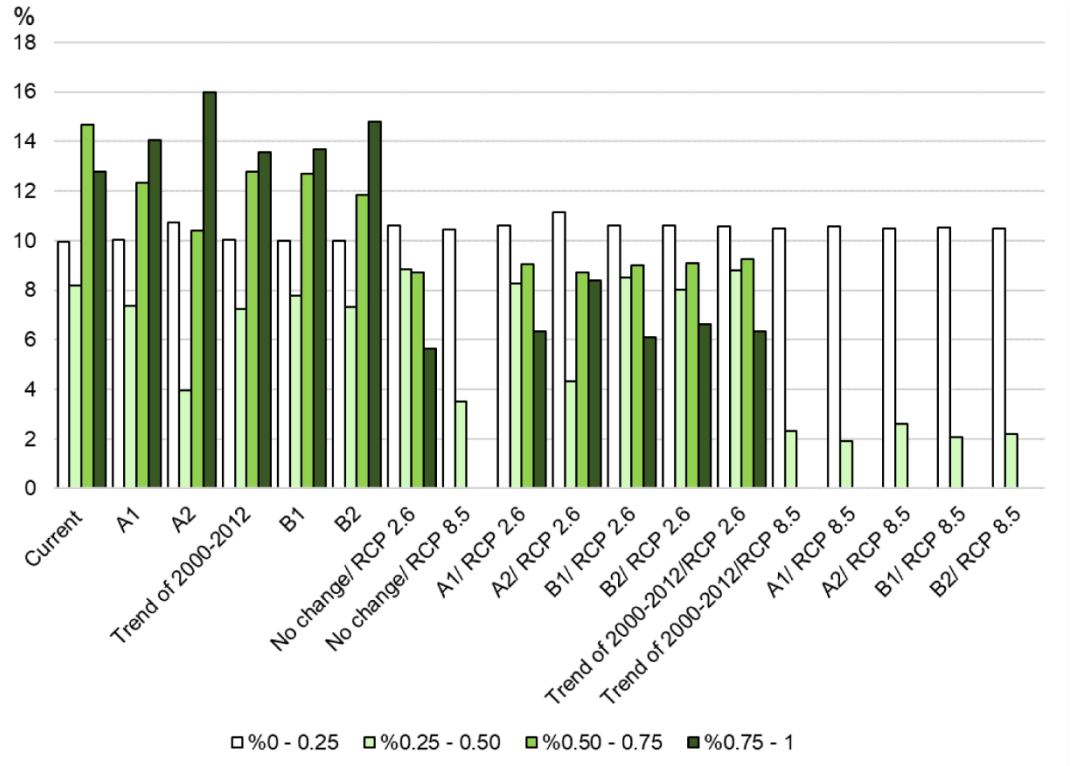
The highest probabilities of presence (between 0.75 and 1) of *H. meridionalis* in protected and managed areas followed the same pattern as in the whole study area. They were modulated by the scenarios of land use change and decreased in protected areas with scenarios with RCP 2.6 and RCP 8.5. Despite a substantial increase of the probabilities of presence between 0.5 and 0.75 of *H. meridionalis* in the study area, the proportion in protected and managed areas decreased with scenarios with RCP 8.5.

Hyla meridionalis



The proportion of the highest probabilities of presence (between 0.75 and 1) of *T. cristatus* in protected and managed areas increased more or less with land use change scenarios and like in the whole study area, they highly decreased with scenarios with RCP 2.6 and RCP 8.5.

Triturus cristatus



ANNEXE 3

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DE L'ÉTUDE 3 : HABITAT PATCHES FOR NEWTS IN THE FACE OF CLIMATE CHANGE : LOCAL SCALE ASSESSMENT COMBINING NICHE MODELLING AND LANDSCAPE GRAPH

ESM 1: Variables description and selection

Clémentine Préau[1,2,3,*], Frédéric Grandjean, Yann Sellier, Miguel Gailledrat, Romain Bertrand and Francis-Isselin-Nondedeu

[1]Réserve Naturelle Nationale du Pinail, GEREPI, Moulin de Chitré, 86210 Vouneuil-sur-Vienne, France.

[2]Laboratoire Ecologie et Biologie des Interactions – UMR CNRS 7267 Equipe Ecologie Evolution Symbiose, Bâtiment B8-B35, 6, rue Michel Brunet, TSA 51106, 86073 Poitiers Cedex, France.

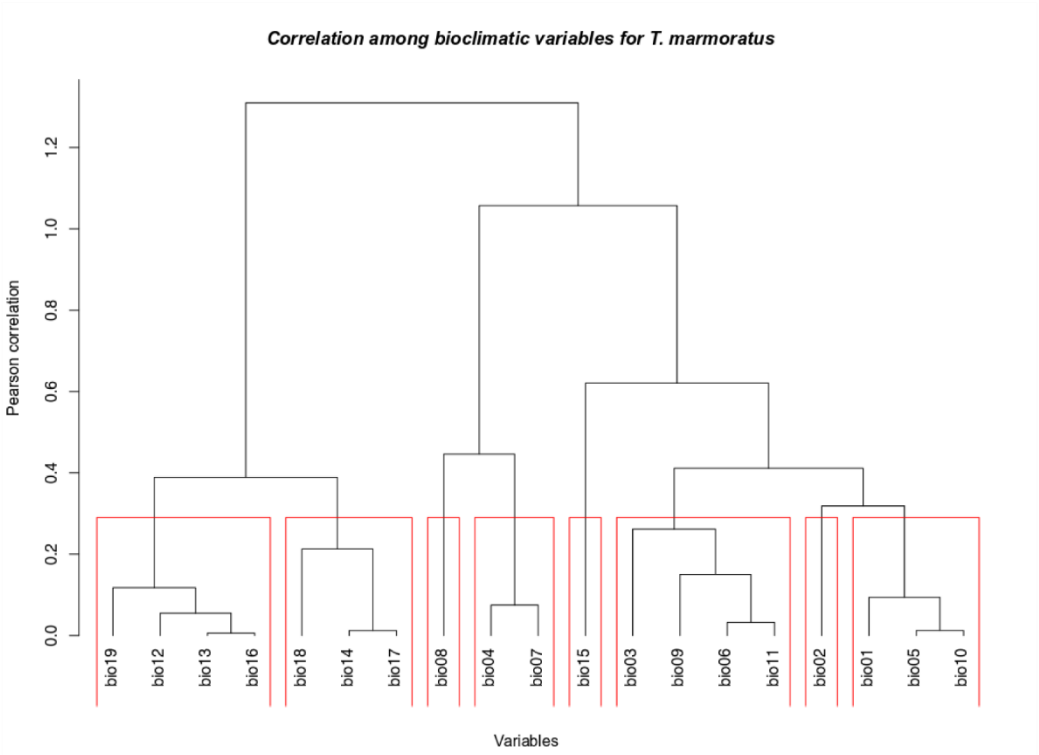
[3]Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, CNRS; UMR CNRS 7324 CITERES; 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France.

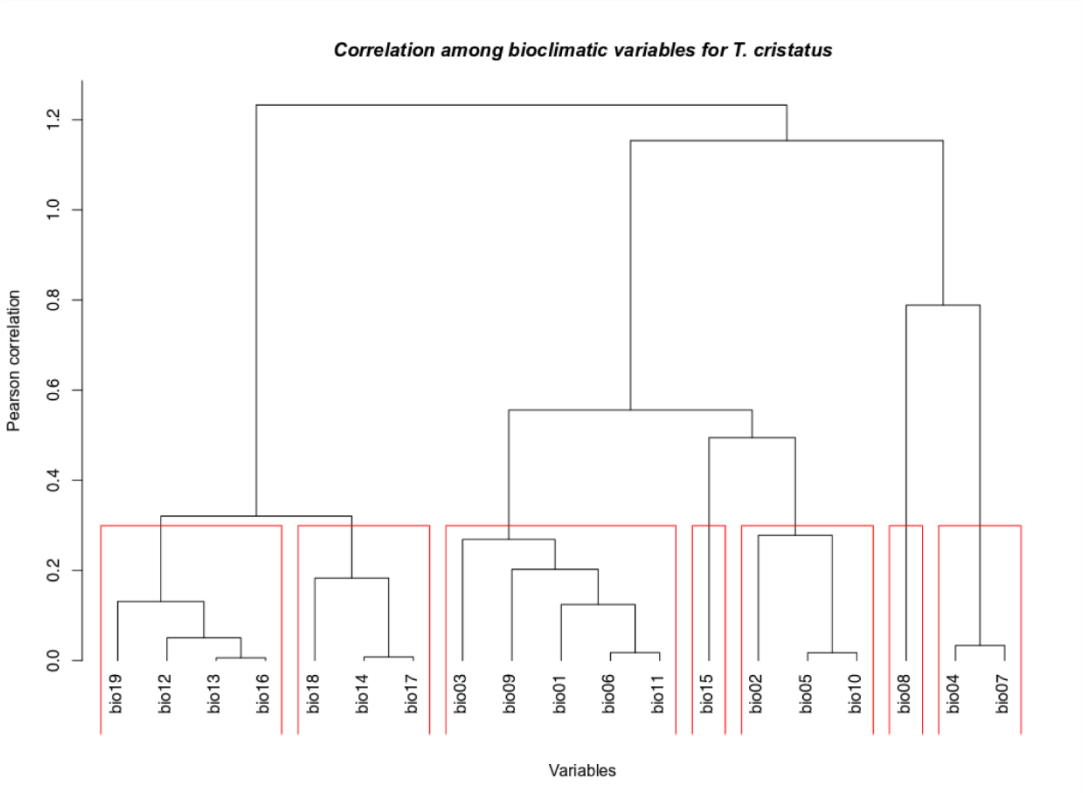
[*]corresponding author, clementine.preau@univ-poitiers.fr

Variables used for calibrating climate-only ENMs, source : Wordclim V.2, resolution 10x10 km:

Variable	Description	*Triturus cristatus*	*Triturus marmoratus*
BIO01	Annual Mean Temperature		X
BIO02	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))		X
BIO03	Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)		
BIO04	Temperature Seasonality (standard deviation *100)		X
BIO05	Max Temperature of Warmest Month	X	
BIO06	Min Temperature of Coldest Month		
BIO07	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)	X	
BIO08	Mean Temperature of Wettest Quarter	X	X
BIO09	Mean Temperature of Driest Quarter		X
BIO10	Mean Temperature of Warmest Quarter		
BIO11	Mean Temperature of Coldest Quarter	X	
BIO12	Annual Precipitation	X	
BIO13	Precipitation of Wettest Month		
BIO14	Precipitation of Driest Month		
BIO15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	X	X

BIO16	Precipitation of Wettest Quarter		
BIO17	Precipitation of Driest Quarter	X	
BIO18	Precipitation of Warmest Quarter		X
BIO19	Precipitation of Coldest Quarter		X





Variables used for projecting climate-only ENMs in Vienne: source*: Bertrand et al. (2016), Haylock et al. (2008), Oldenborgh et al. (2013), resolution 1x1 km

Variable	Description	*Triturus cristatus*	*Triturus marmoratus*
BIO01	Annual Mean Temperature		X
BIO02	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))		X
BIO04	Temperature Seasonality (standard deviation *100)		X
BIO05	Max Temperature of Warmest Month	X	
BIO07	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)	X	
BIO08	Mean Temperature of Wettest Quarter	X	X
BIO09	Mean Temperature of Driest Quarter		X
BIO11	Mean Temperature of Coldest Quarter	X	
BIO12	Annual Precipitation	X	
BIO15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	X	X
BIO17	Precipitation of Driest Quarter	X	
BIO18	Precipitation of Warmest Quarter		X
BIO19	Precipitation of Coldest Quarter		X

Variables used in land cover-only ENMs:

Variable	Unit	Source	*Triturus cristatus*	*Triturus marmoratus*
Elevation	m	IGN BD ALTI	3	2
Coniferous forests	Surface-Compacity Index	CESBIO		
Broad-leaved forests	Surface-Compacity Index	CESBIO	4	4
Headges	Surface-Compacity Index	IGN BD TOPO		
Woody moorlands	Surface-Compacity Index	CESBIO		
Beaches, dunes and sand	Surface-Compacity Index	CESBIO		
Natural grasslands	Surface-Compacity Index	CESBIO		
Intensive grasslands	Surface-Compacity Index	CESBIO		
Vineyards	Surface-Compacity Index	CESBIO		
Crops	Surface-Compacity Index	CESBIO		5

Water courses	Distance to the closest	IGN BD TOPO	5	
Large ponds	Surface-Compacity Index	Vienne Nature inventory from SCAN 25, IGN http://professionnels.ign.fr/scan25, and orthophotos, IGN http://professionnels.ign.fr/bdortho		
Small ponds	Distance to the closest	Vienne Nature inventory from SCAN 25, IGN http://professionnels.ign.fr/scan25, and orthophotos, IGN http://professionnels.ign.fr/bdortho	1	1
Springs	Distance to the closest	Vienne Nature inventory from SCAN 25, IGN http://professionnels.ign.fr/scan25, and orthophotos, IGN http://professionnels.ign.fr/bdortho	2	3
Urban areas	% of imperviousness	Copernicus High resolution		

Bertrand R, Riofrio-Dillon G, Lenoir J et al (2016) Ecological constraints increase the climatic debt in forests. Nature communications 7:12643

Haylock MR, Hofstra N, Klein Tank AMG, Klok EJ, Jones PD, New M (2008) A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 113:D20

Oldenborgh GJv, Reyes FJD, Drijfhout SS, Hawkins E (2013) Reliability of regional climate model trends. Environmental Research Letters 8(1):014055

* Current and future climate conditions were extracted from 1-km2 grids covering France. These climate grids were computed by downscaling two climate datasets having complementary spatiotemporal characteristics (using the delta method; e.g., Tabor and Williams (2010)). First, we computed the climate anomalies between coarse European climate grids for the 2000–2016 period (Haylock et al. 2008) or for the 2051–2060 period (Oldenborgh et al. 2013) and the 1961–1990 period (i.e., the climate reference period) as absolute and relative differences for temperature and precipitation, respectively. Second, we resampled these current and future anomaly grids through bilinear interpolation to achieve 1-km2 grids covering the French territory. Third, we added the 1-km2 climate anomaly grids to a second set of 1-km2 French climate grids of temperature and precipitation averaged over the 1961–1990 period in order to achieve an accurate estimation of the climate conditions for the 2000–2016 period. The second set of 1-km2 French climate grids used for this step are part of a high spatio-temporal resolution climate dataset computed through a modeling approach predicting temperatures (R2 = 0.93 and root-meansquare deviation [RMSD] = 0.56 for 13,620 independent temperature observations) and precipitation (R2 = 0.83 and RMSD = 132 for 17,865 independent precipitation observations) from the statistical link existing between meteorological observations (from the national agency for meteorology and climate MeteoFrance) and a set of geographical and physiographical variables (e.g., Bertrand et al. (2016)).

ESM 2: Range of values in Worldclim data within the range of the species compared to dataset (calculated for France) used within the study area

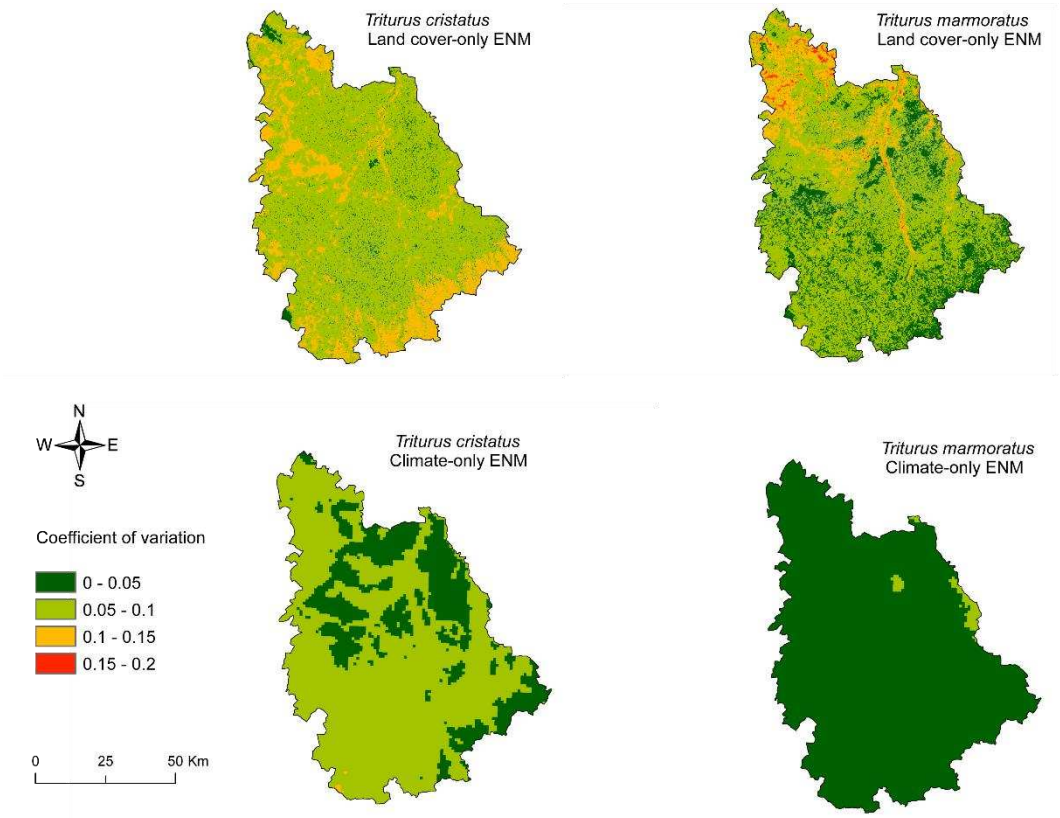
Triturus cristatus model		10x10 km (Worldclim data)			1x1km (Data used within the study area)		
		Maximum	Median	Minimum	Maximum	Median	Minimum
bio05	Max temperature of warmest month	43.72	22.27	0.00	25.00	24.18	22.43
bio07	Temperature annual range	55.01	34.96	0.00	21.88	21.02	19.55
bio08	Mean temperature of wettest quarter	24.03	12.99	-11.50	11.54	10.06	6.85
bio11	Mean temperature of coldest quarter	14.46	-5.05	-23.31	6.98	6.15	5.53
bio12	Annual precipitation	3625.00	559.00	83.00	1184.47	749.08	630.08
bio15	Precipitation seasonality	106.06	32.84	4.42	23.44	15.33	11.94
bio17	Precipitation of driest quarter	510.00	84.00	0.00	233.25	164.55	132.78

Triturus marmoratus model		10x10 km (Worldclim data)			1x1km (Data used within the study area)		
		Maximum	Median	Minimum	Maximum	Median	Minimum
bio01	Annual mean T°	22.97	9.28	-5.413208	13.24	12.61	11.95
bio02	Mean diurnal range of monthly T°	14.73	8.29	2.25	7.95	7.30	5.83
bio04	Temperature seasonality	936.41	671.35	191.55	537.61	528.09	510.69
bio08	Mean temperature of wettest quarter	23.43	12.60	-11.50	11.54	10.06	6.85
bio09	Mean temperature of driest quarter	33.34	5.02	-10.84	19.53	18.83	6.65
bio15	Precipitation seasonality	96.56	28.92	4.42	23.44	15.33	11.94
bio18	Precipitation of warmest quarter	653.00	199.00	4.00	236.72	173.49	137.88
bio19	Precipitation of coldest quarter	1142.00	162.00	22.00	327.26	194.84	156.15

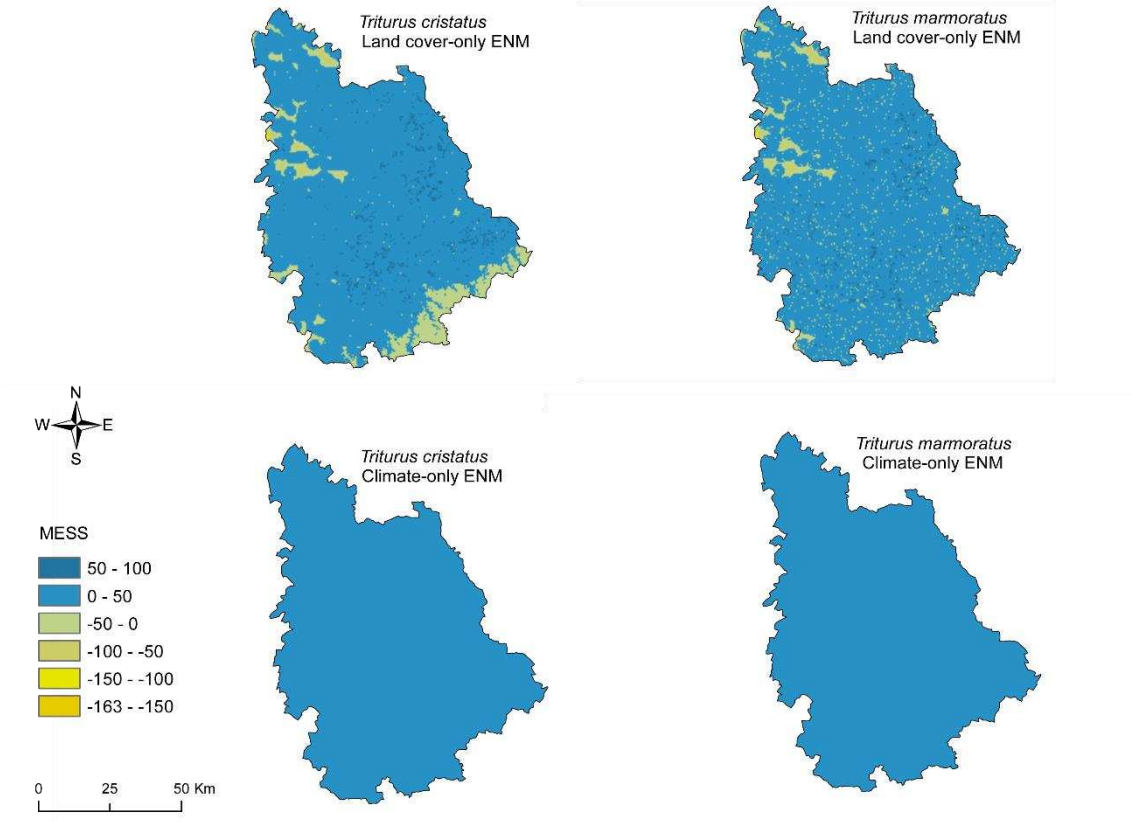
ESM 3: Pearson correlation between bioclimatic variables used for model calibration and bioclimatic variables used for model projection

	p-value	R^2
BIO01_wc$BIO01_France	<2e-16 ***	0.96164775
BIO02_wc$BIO02_France	<2e-16 ***	0.20971152
BIO04_wc$BIO04_France	<2e-16 ***	0.7936604
BIO05_wc$BIO05_France	<2e-16 ***	0.88012448
BIO07_wc$BIO07_France	<2e-16 ***	0.60009021
BIO08_wc$BIO08_France	<2e-16 ***	0.37172751
BIO09_wc$BIO09_France	<2e-16 ***	0.62105259
BIO11_wc$BIO11_France	<2e-16 ***	0.93903872
BIO12_wc$BIO12_France	<2e-16 ***	0.58788455
BIO15_wc$BIO15_France	<2e-16 ***	0.79749847
BIO16_wc$BIO16_France	<2e-16 ***	0.54221397
BIO17_wc$BIO17_France	<2e-16 ***	0.66846322
BIO18_wc$BIO18_France	<2e-16 ***	0.73206693
BIO19_wc$BIO19_France	<2e-16 ***	0.52491329

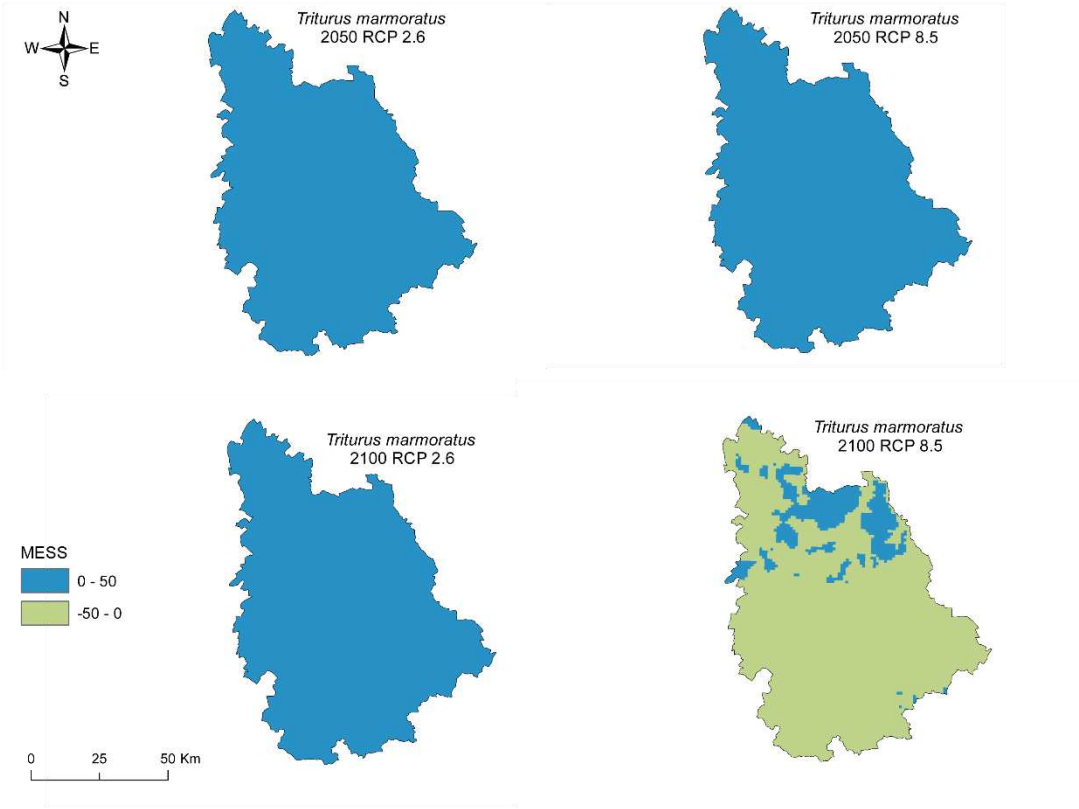
ESM 4: Coefficient of variation between individual models



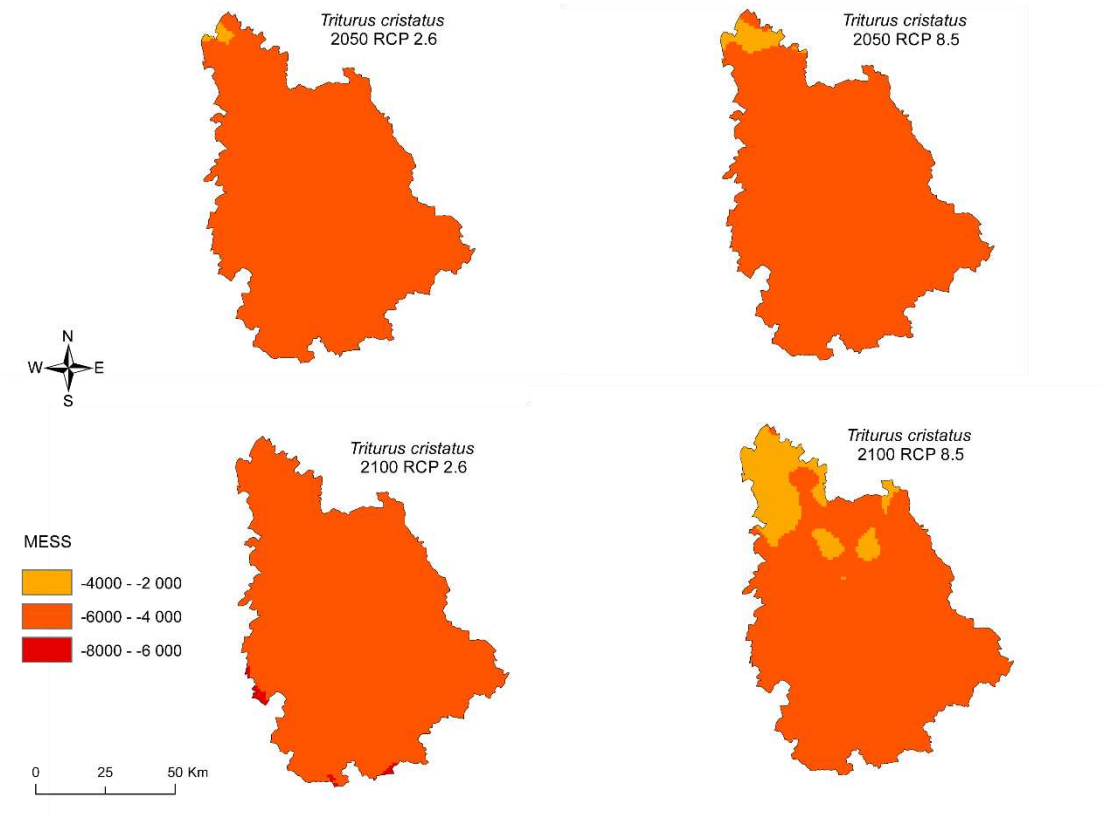
ESM 5: MESS analysis for current conditions



ESM 6: MESS analysis for future conditions for *T. marmoratus*

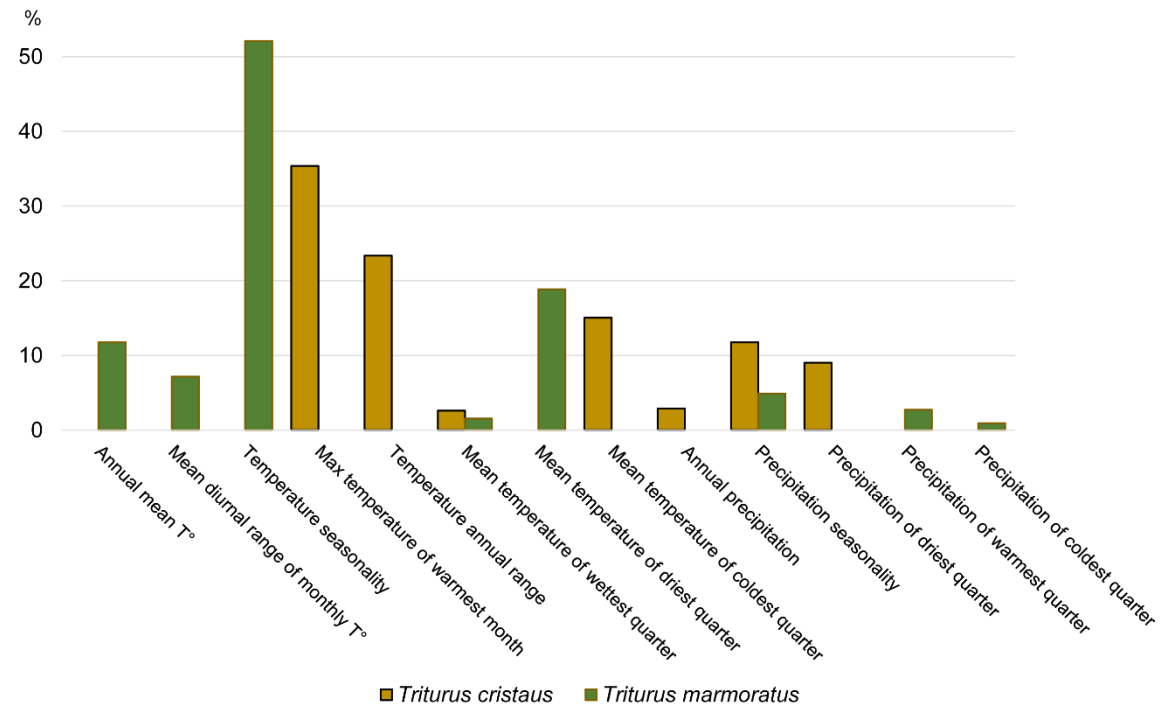


ESM 7: MESS analysis for future conditions for *T. cristatus*

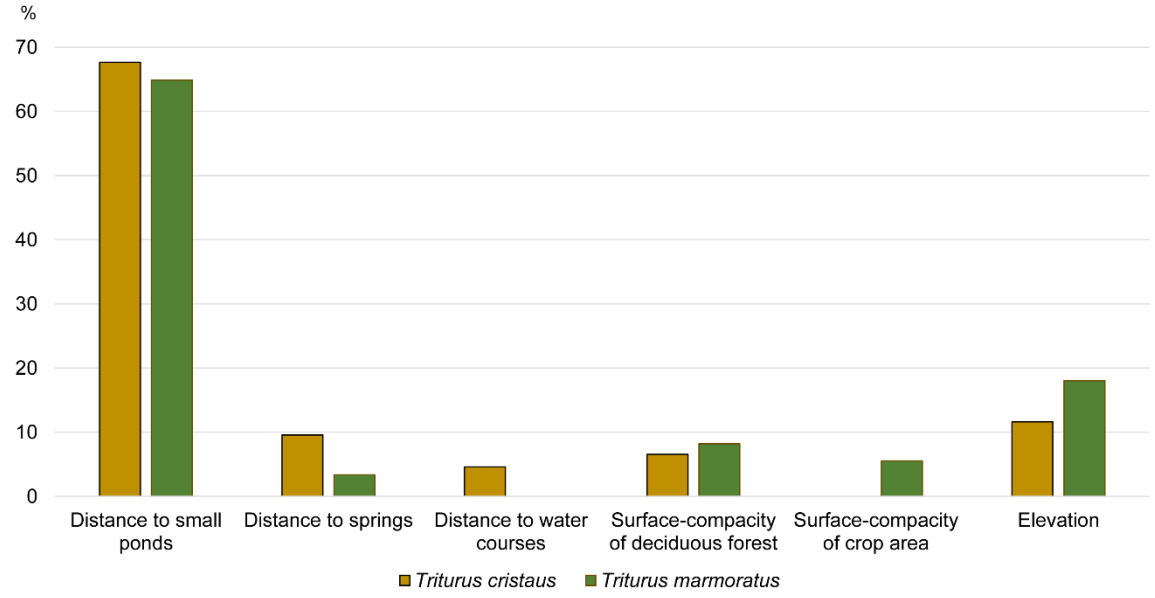


ESM 8: Relative importance of variables in ENMs

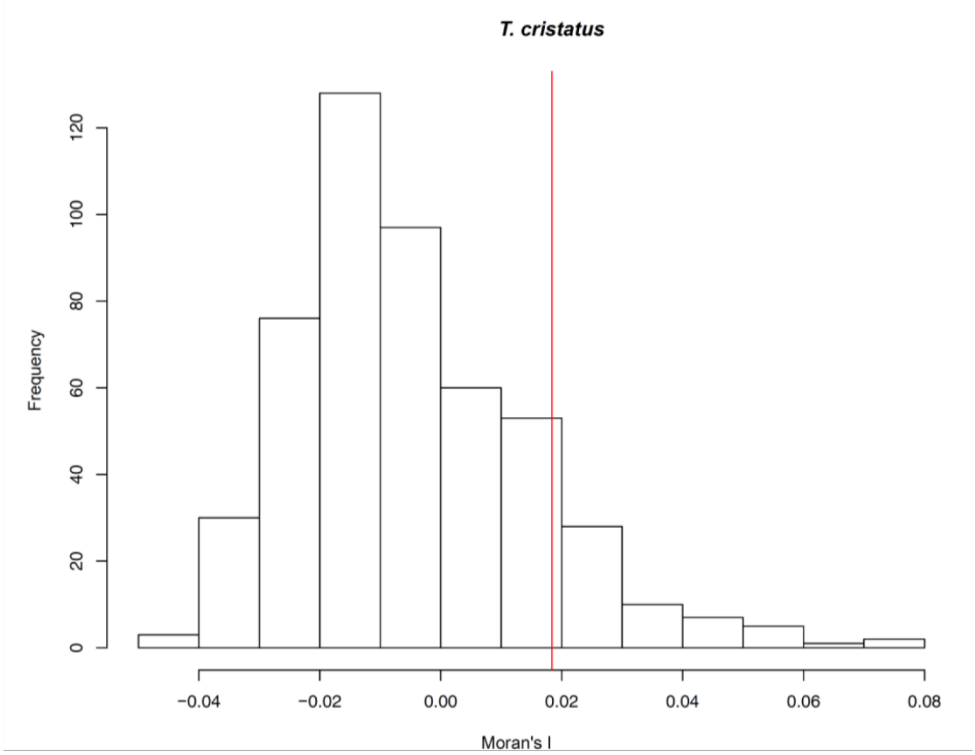
Relative importance of variables in climate-only ENMs:



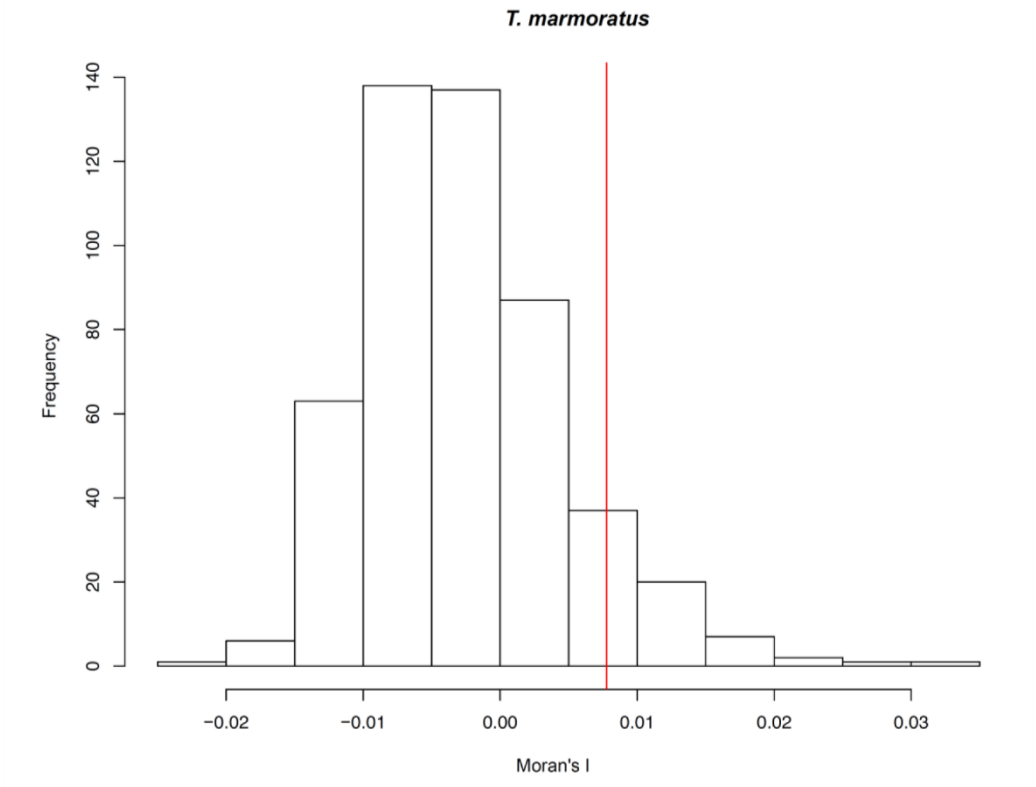
Relative importance of variables in land cover-only ENMs:



ESM 9: Moran's I



Histogram of Moran's I random permutations against global Moran's I value (red bar), on *T. cristatus'* final habitat suitability residuals (p-value = 0.118).

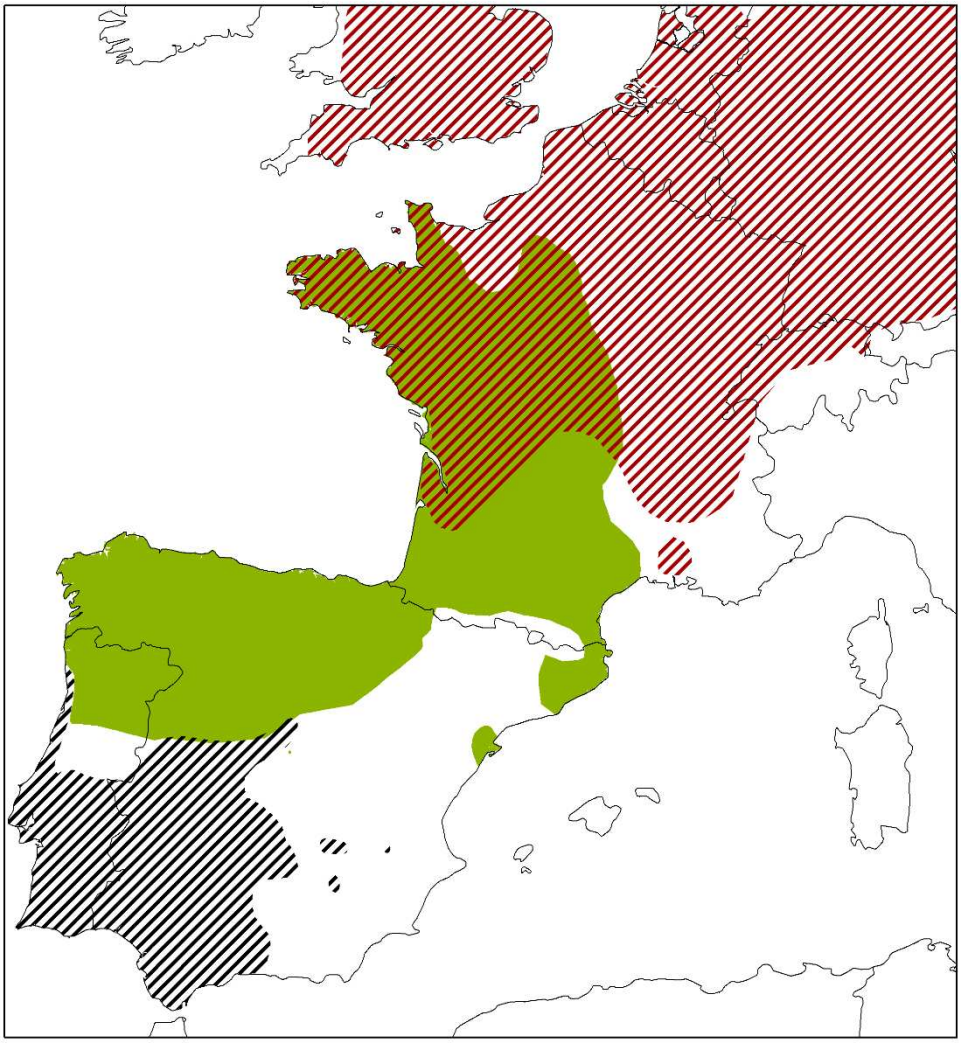


Histogram of Moran's I random permutations against global Moran's I value (red bar), on *T. marmoratus'* final habitat suitability residuals (p-value = 0.078).

ANNEXE 4

MATERIEL SUPPLEMENTAIRE DE L'ETUDE 4

Annexe 4.1 : Distribution de *Triturus marmoratus* et des espèces parapatriques *T. cristatus* et *T. pygmaeus*



IUCN 2019-2. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019. https://www.iucnredlist.org.
Downloaded on 17/10/2019.

Annexe 4.2 : Description des données

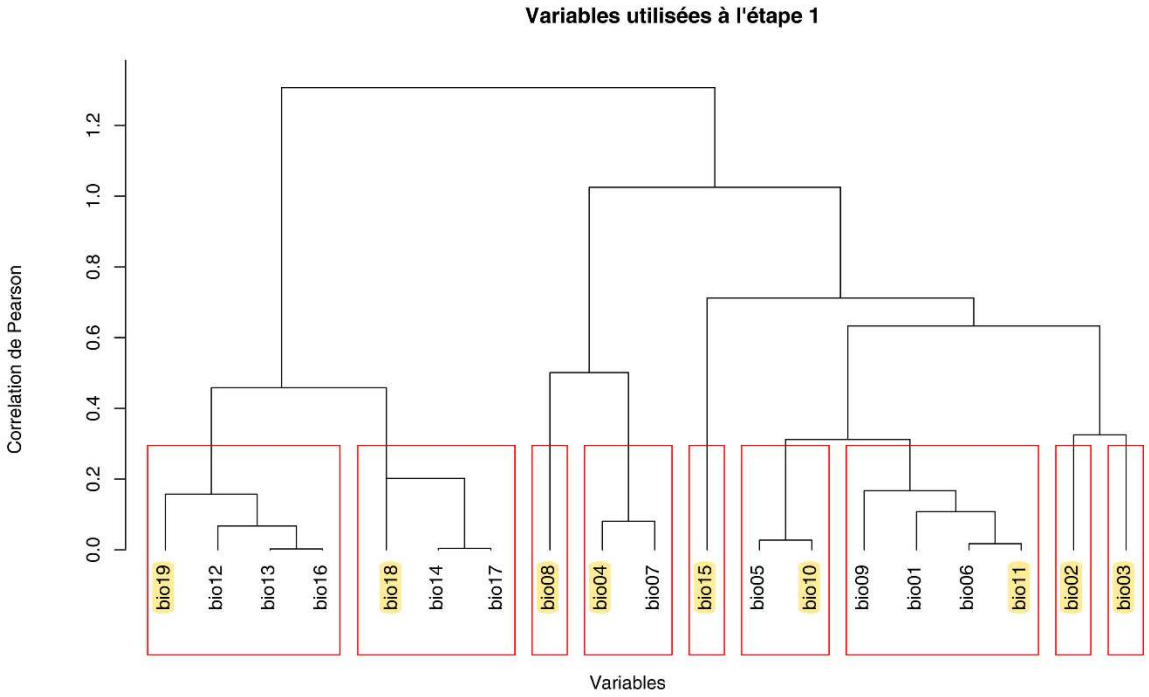
Variable	Description	Périodes actuelle et future	Résolution	Source
Bio02 global	Écart diurne moyen des températures [°C]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio03 global	Isothermalité [Bio_2/Bio_7]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio04 global	Saisonnalité des températures [°C]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio08 global	Température moyenne du trimestre le plus Humide [°C]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio10 global	Température moyenne du trimestre le plus Chaud [°C]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio11 global	Température moyenne du trimestre le plus Chaud [°C]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)

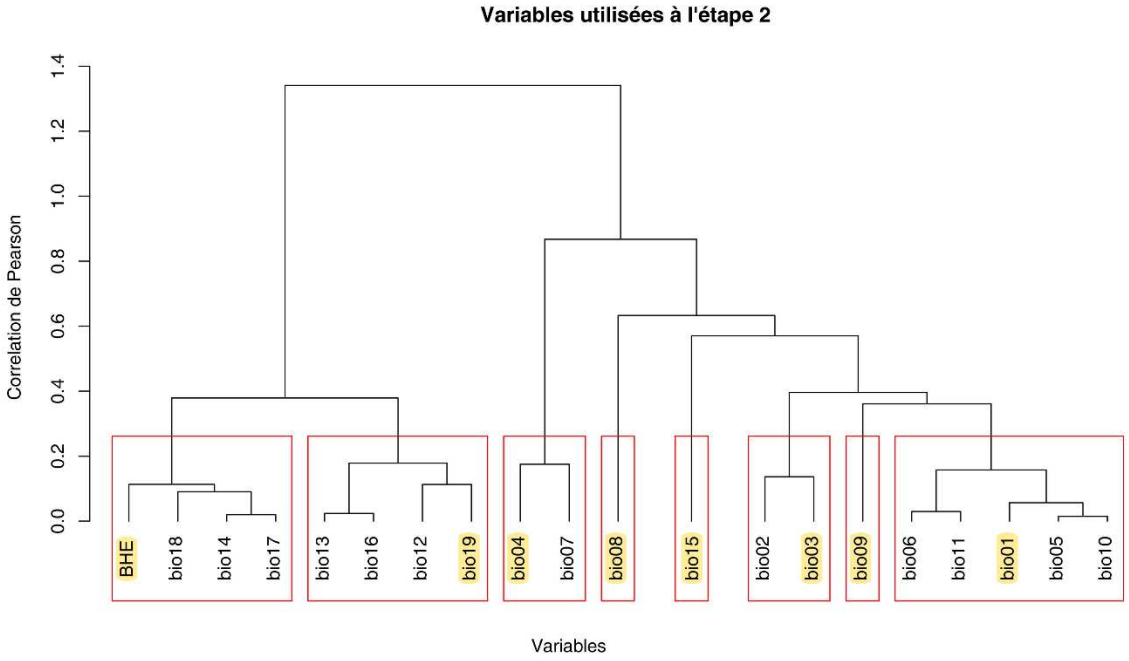
Bio15 global	Saisonnalité des précipitations [coefficient de variation]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio18 global	Précipitations du trimestre le plus chaud [mm]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio19 global	Précipitations du trimestre le plus froid [mm]	1979-2013	1x1 km agrégé à 10x10 km	http://chelsa-climate.org/ (Karger et al. 2017)
Bio01 France	Température annuelle moyenne [°C]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008; Oldenborgh et al. 2013)
Bio03 France	Isothermalité [Bio_2/Bio_7]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008; Oldenborgh et al. 2013)
Bio04 France	Saisonnalité des températures [°C]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008; Oldenborgh et al. 2013)
Bio08 France	Température moyenne du trimestre le plus	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008;

	Humide [°C]			Oldenborgh et al. 2013)
Bio09 France	Température moyenne du trimestre le plus Sec [°C]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008; Oldenborgh et al. 2013)
Bio15 France	Saisonnalité des précipitations [coefficient de variation]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008; Oldenborgh et al. 2013)
Bio19 France	Précipitations du trimestre le plus froid [mm]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	(Bertrand et al. 2016; Haylock et al. 2008; Oldenborgh et al. 2013)
BHE	Bilan hydrique édaphique moyen de février à août [mm]	2000-2016 2020-2100	1x1 km	Le BHE a été cartographié en utilisant les grilles climatiques (précipitations, températures et rayonnement solaire ; (Bertrand et al. 2016; Cornes et al. 2018; Piedallu & Gégout 2008)) et la capacité de rétention des eaux

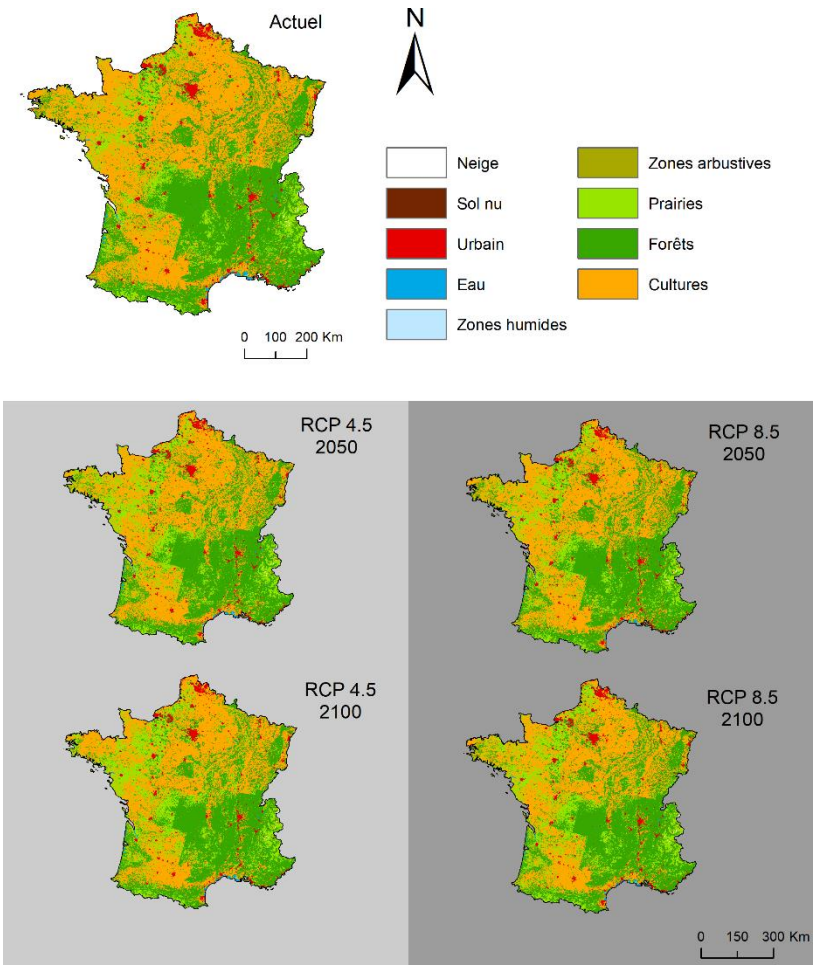
				souterraines (Piedallu et al. 2011). Le BHE a été calculé sur le territoire français à partir des formules de Thornthwaite (Thornthwaite & Mather (1955); voir Piedallu et al. (2013) pour une description détaillée de la méthode).
Occupation du sol	Neige, sol nu, urbain, eau, zones humides, zones arbustives, prairies, forêts, cultures	2010 2020-2100	1x1 km	(Li et al. 2016) Downscaling des données issues de (Hurtt et al. 2011)

Annexe 4.3 : Variables sélectionnées en fonction du coefficient de corrélation de Pearson





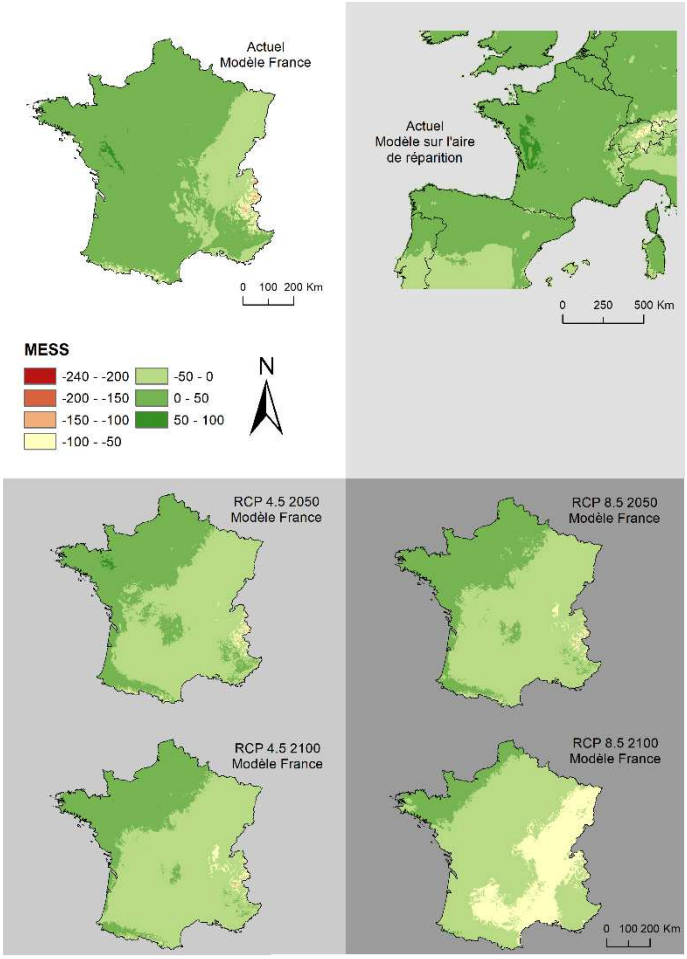
Annexe 4.4 : Occupation du sol utilisée pour les conditions actuelles et pour l'année 2050 selon les scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5



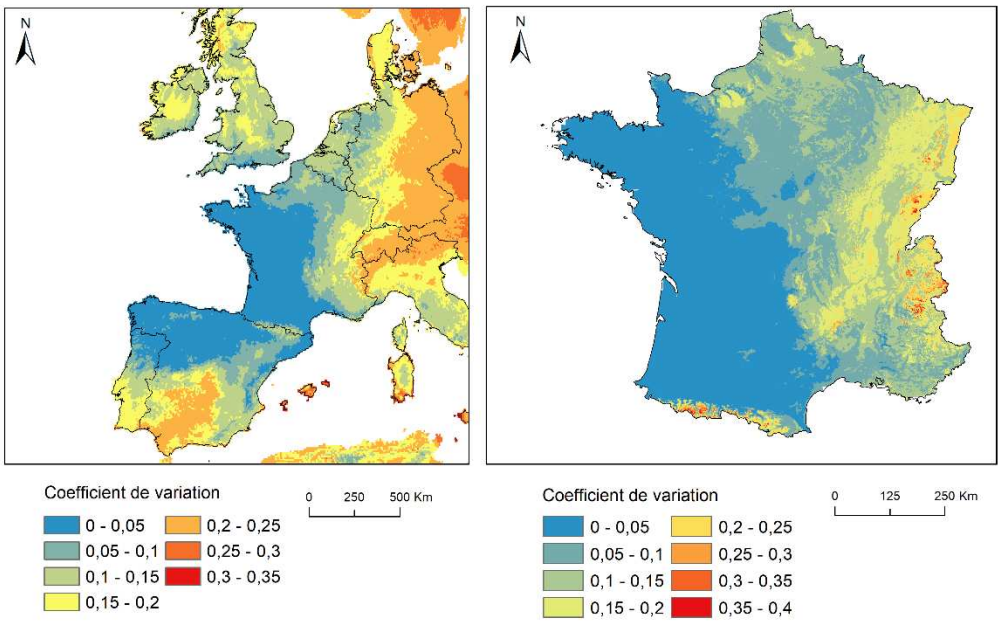
Annexe 4.5 : Valeurs de résistance associées à aux classes d'occupation du sol

Variable	**Résistance associée pour *T. marmoratus***
Neige	0,9
Sol nu	0,3
Urbain	0,9
Eau	0,9
Zones humides	0,1
Zones arbustives	0,3
Prairies	0,5
Forêts	0,1
Cultures	0.7

Annexe 4.6 : Analyse de surface de similarité environnementale multivariée pour les conditions actuelles des modèles globaux et France, et pour 2050 et 2100 dans les conditions des RCP 4.5 et RCP 8.5 du modèle France



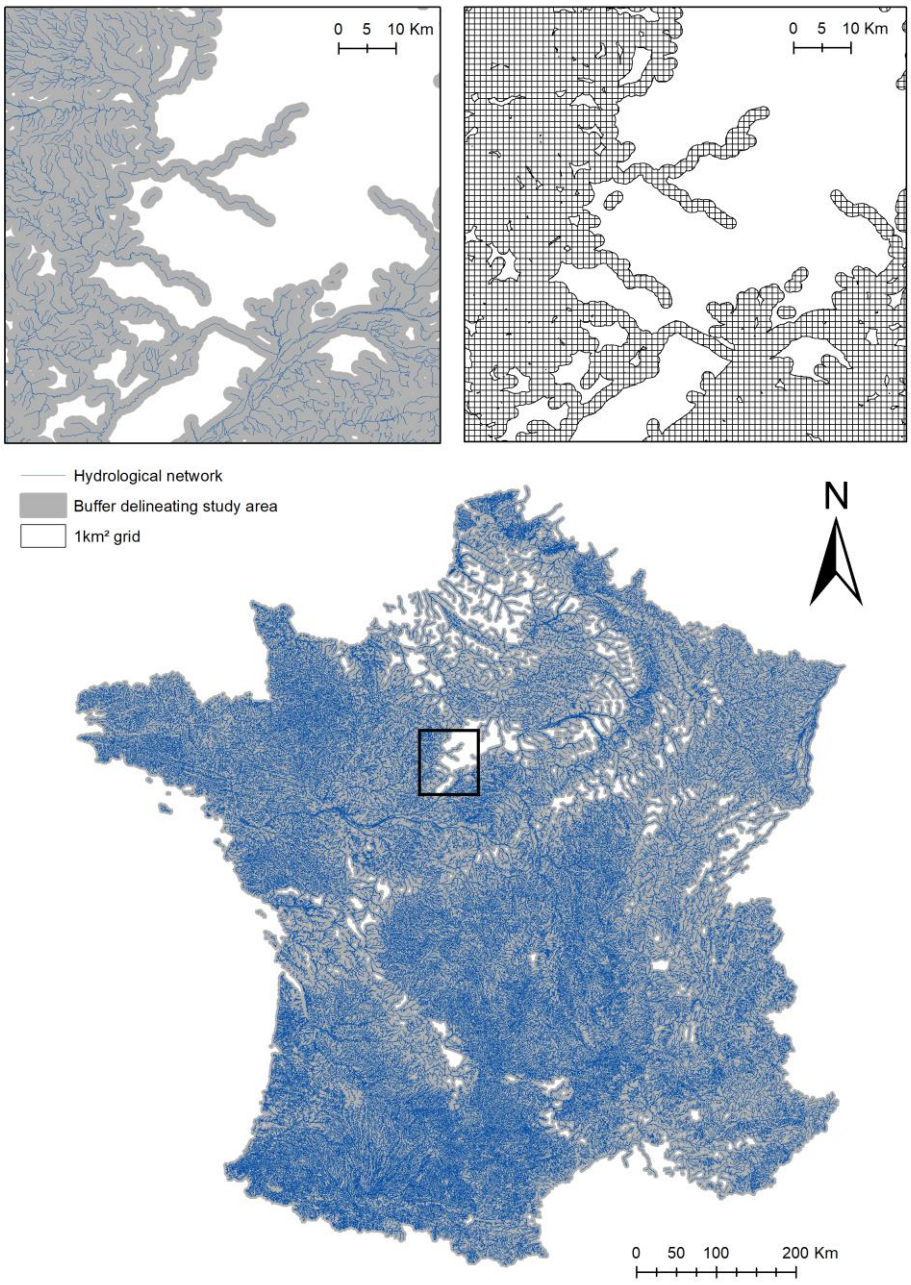
Annexe 4.7 : Coefficient de variation entre les prédictions des modèles individuels utilisés dans les modèles d'ensemble, pour le modèle global et le modèle France



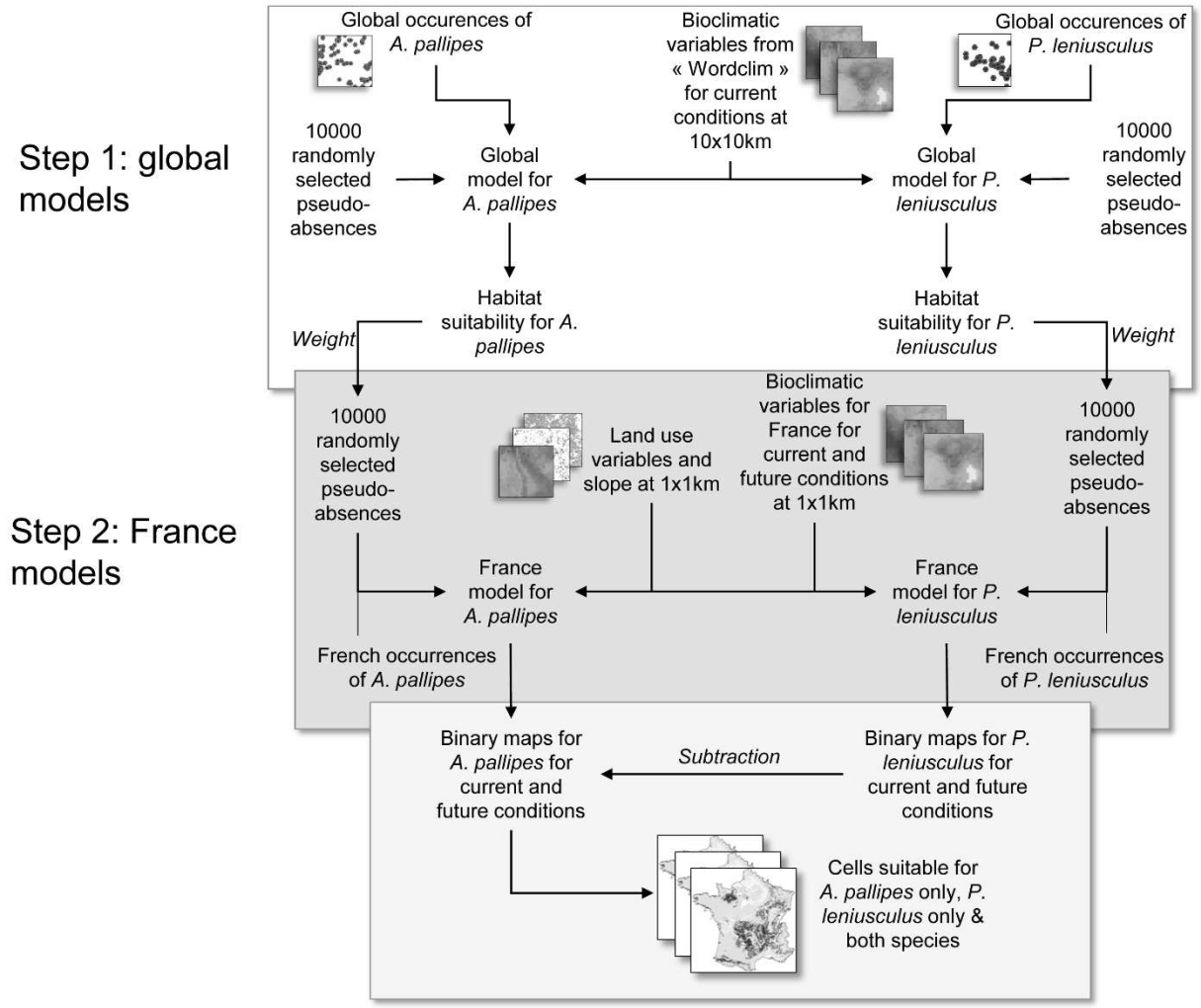
ANNEXE 5

MATERIEL SUPPLEMENTAIRE DE L'ETUDE 5 : NICHE MODELLING TO GUIDE CONSERVATION ACTIONS IN FRANCE FOR THE ENDANGERED CRAYFISH *AUSTROPOTAMOBIUS PALLIPES* IN RELATION TO THE INVASIVE *PACIFASTACUS LENIUSCULUS*

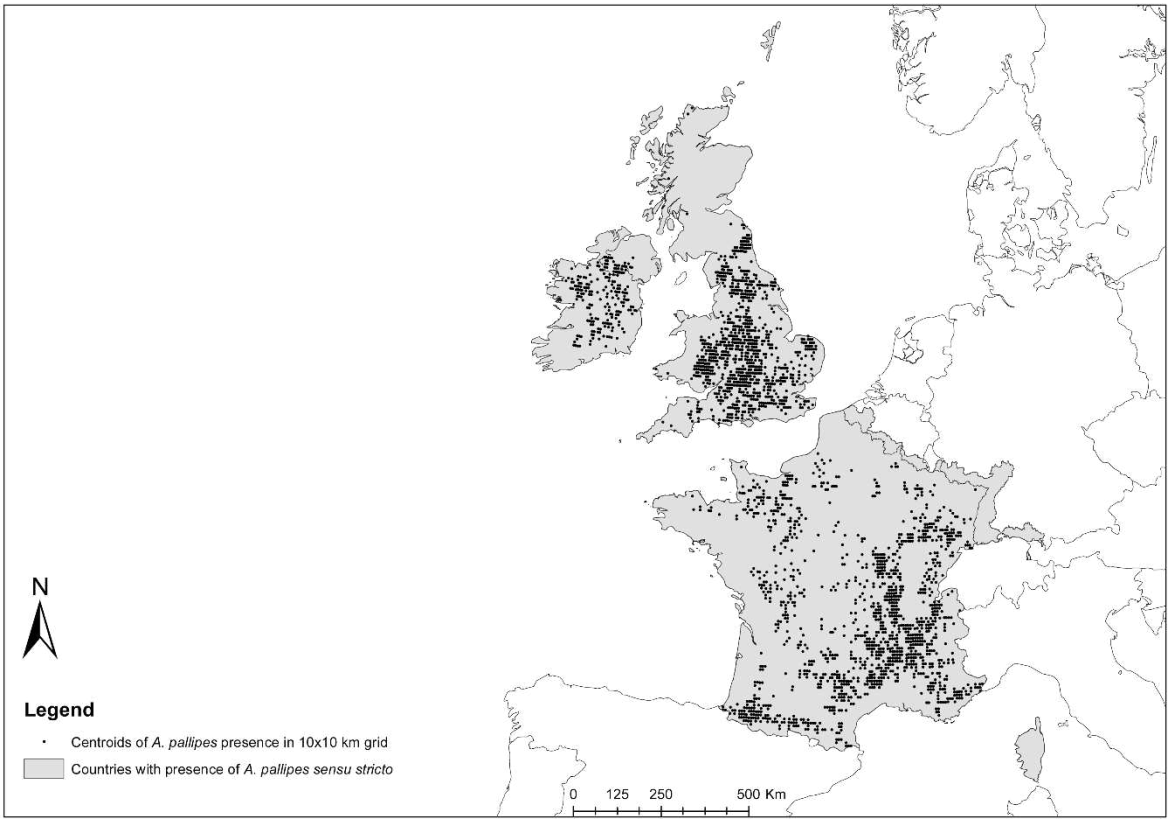
Data S1: Study area



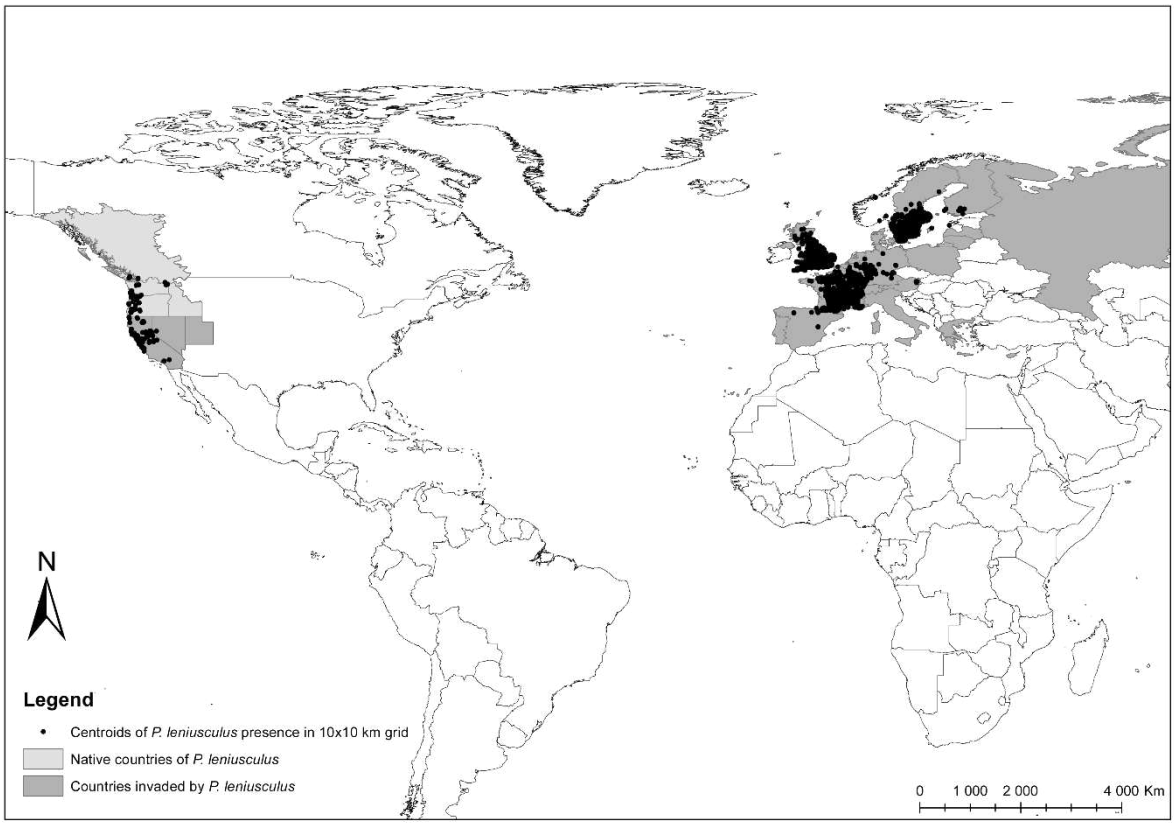
Data S2: Modelling workflow



Data S3: Occurrences of *A. pallipes*



Data S4: Occurrences of *P. leniusculus*



Data S5: Variable description

Variable		Description	Original resolution	Original Extent	Year	Source
Climate for global models (step 1)	BIO 1[(a) (b)]	Annual mean temperature	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 2[(a) (b)]	Mean diurnal range	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 3[(a)]	Isothermality	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 4[(b)]	Temperature saisonality	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 5	Max temperature of warmest month	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 6	Min temperature of coldest month	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 7	Temperature of annual range	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 8[(a) (b)]	Mean temperature of wettest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 9[(a) (b)]	Mean temperature of driest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 10	Mean temperature of warmest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 11	Mean temperature of coldest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 12	Annual precipitation	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 13[(b)]	Precipitation of wettest month	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 14	Precipitation of driest month	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 15[(a) (b)]	Precipitation seasonality	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 16	Precipitation of wettest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 17	Precipitation of driest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 18[(a) (b)]	Precipitation of warmest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
	BIO 19[(a)]	Precipitation of coldest quarter	5 minutes (~10 km)	Gobal	1970-2000	Worldclim V2
Land use for France models (step 2)	Urban areas	Surface of urban areas in 1km² cells	20 m	France	2012	CorineLand Cover (1)
	Agricultural areas	Surface of agricultural areas in 1km² cells	20 m	France	2012	CorineLand Cover (2)
	Deciduous forests	Surface of deciduous forests in 1km² cells	20 m	France	2012	CorineLand Cover (311)
	Coniferous forests	Surface of coniferous forests in 1km² cells	20 m	France	2012	CorineLand Cover (312)
Topography for France models (step 2)	Slope	Slope	250 m	France	2016	Calculated in ArcGIS© from elevation (IGN)
Climate for France models (step 2)*	BIO 4	Temperature seasonality	1 km²	France	2000-2014 / 2050/ 2100	Calculated from data from (Bertrand *et al.*, 2016; Haylock *et al.*, 2008; Oldenborgh *et al.*, 2013) with dismo package in R
	BIO 6	Min temperature of coldest month	1 km²	France	2000-2014 / 2050/ 2100	Calculated from data from (Bertrand *et al.*, 2016; Haylock *et al.*, 2008 ; Oldenborgh *et al.*, 2013) with dismo package in R
	BIO 14	Precipitation of driest month	1 km²	France	2000-2014 / 2050/ 2100	Calculated from data from (Bertrand *et al.*, 2016; Haylock *et al.*, 2008; Oldenborgh *et al.*, 2013) with dismo package in R
	BIO 15	Precipitation seasonality	1 km²	France	2000-2014 / 2050/ 2100	Calculated from data from (Bertrand *et al.*, 2016; Haylock *et al.*, 2008; Oldenborgh *et al.*, 2013) with dismo package in R

[(a)] Selected by variance inflation factor in A. pallipes "global model"
[(b)] Selected by variance inflation factor in P. leniusculus "global model"

* Current and future climate conditions were extracted from 1-km2 grids covering France. These climate grids were computed by downscaling two climate datasets having complementary spatiotemporal characteristics (using the delta method; e.g., Tabor and Williams (2010)). First, we computed the climate anomalies between coarse European climate grids for the 2000–2014 period (Haylock et al. 2008) or for the 2051–2060 period (Oldenborgh et al. 2013) and the 1961–1990 period (i.e., the climate reference period) as absolute and relative differences for temperature and precipitation, respectively. Second, we resampled these current and future anomaly grids through bilinear interpolation to achieve 1-km2 grids covering the French territory. Third, we added the 1-km2 climate anomaly grids to a second set of 1-km2 French climate grids of temperature and precipitation averaged over the 1961–1990 period in order to achieve an accurate estimation of the climate conditions for the 2000–2014 period. The second set of 1-km2 French climate grids used for this step are part of a high spatio-temporal resolution climate dataset computed through a modeling approach predicting temperatures (R2 = 0.93 and root-meansquare deviation [RMSD] = 0.56 for 13,620 independent temperature observations) and precipitation (R2 = 0.83 and RMSD = 132 for 17,865 independent precipitation observations) from the statistical link existing between meteorological observations (from the national agency for meteorology and climate MeteoFrance) and a set of geographical and physiographical variables (e.g., Bertrand et al. (2016)).

Bertrand, R., Riofrio-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., De Ruffray, P., Gegout, J. C. & Loreau, M. (2016). Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications*, 7, 12643. DOI: 10.1038/ncomms12643

Haylock, M. R., Hofstra, N., Klein Tank, A. M. G., Klok, E. J., Jones, P. D. & New, M. (2008). A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 113, D20. DOI: 10.1029/2008JD010201

Oldenborgh, G. J. V., Reyes, F. J. D., Drijfhout, S. S. & Hawkins, E. (2013). Reliability of regional climate model trends. *Environmental Research Letters*, 8, 014055. DOI: 10.1088/1748-9326/8/1/014055/meta

Data S6: Modelling options

Tuned options for *A. pallipes* “global model”:

```
myBiomod_options<-BIOMOD_ModelingOptions(
                GLM = list( type = 'quadratic', interaction.level = 1),
                GBM = list( distribution = 'bernoulli',  n.trees =  2432 , interaction.depth = 9,
n.minobsinnode = 14, shrinkage =  0.05651675),
                GAM = list( algo = 'GAM_mgcv', method = 'ML', select = FALSE),
                CTA = list(cp = 0.001497006),
                ANN = list(size = 20, decay = 0.8093374),
                FDA = list(nprune = 4),
                MARS = list( nprune = 16),
                RF = list(ntree = 500, mtry = 4),
                MAXENT.Phillips = list(betamultiplier = 3)
```

Tuned options for *P. leniusculus* “global model”:

```
myBiomod_options<-BIOMOD_ModelingOptions(
                GLM = list( type = 'quadratic', interaction.level = 0),
                GBM = list( distribution = 'bernoulli', n.trees =  2325, interaction.depth = 5,
n.minobsinnode = 8, shrinkage =  0.05877682),
                GAM = list( algo = 'GAM_mgcv', method = 'GCV.Cp', select = TRUE),
                CTA = list(cp =  0.001618996),
                ANN = list(size = 20, decay = 1.15066),
                FDA = list(nprune = 5),
                MARS = list(nprune =  13),
                RF = list(ntree = 500, mtry = 3),
                MAXENT.Phillips = list(betamultiplier = 3)
```

Tuned options for *A. pallipes* “France model”:

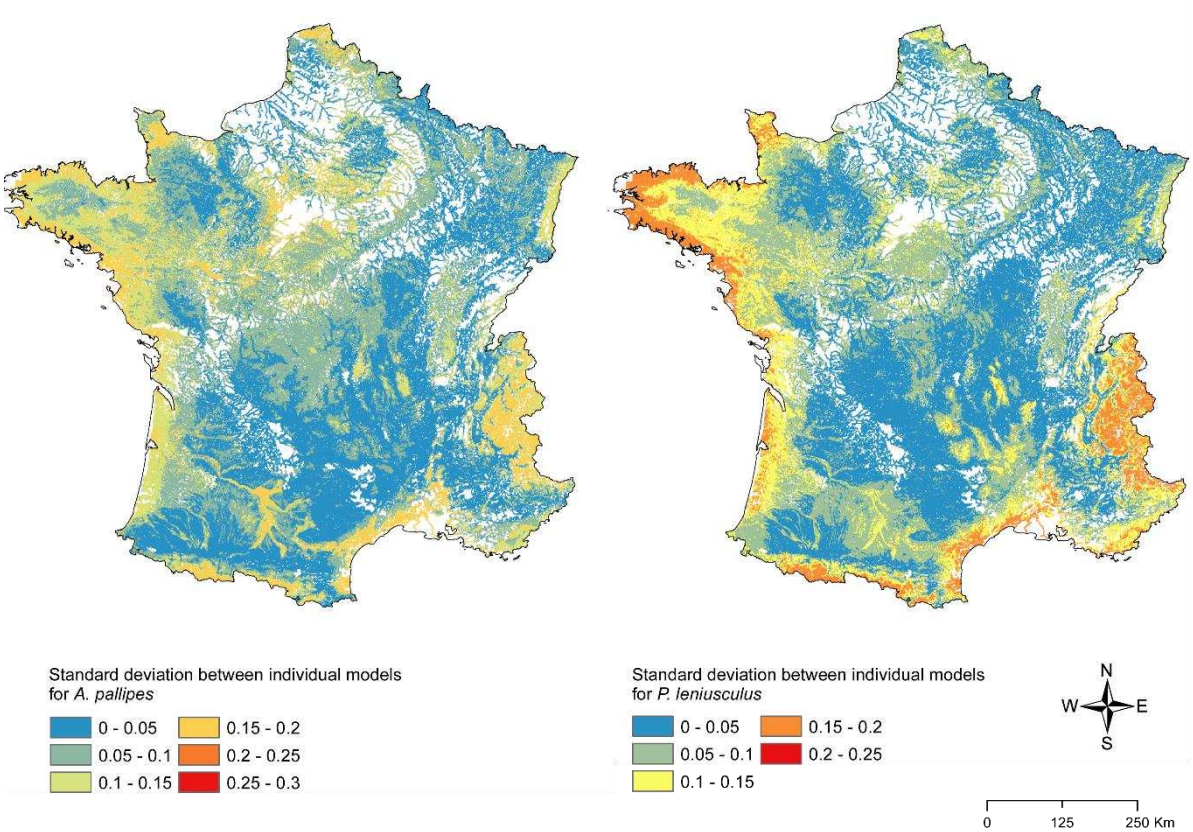
```
myBiomod_options<-BIOMOD_ModelingOptions(
                GLM = list( type = 'quadratic', interaction.level = 0),
                GBM = list( distribution = 'bernoulli', n.trees = 1438,interaction.depth = 4,
n.minobsinnode = 20,shrinkage = 0.03550652),
                GAM = list( algo = 'GAM_mgcv', method = 'GCV.Cp', select = FALSE),
                CTA = list(cp = 0.002497371),
                ANN = list(size = 15,decay = 6.339946),
```

```
                FDA = list(nprune = 16),
                MARS = list(nprune = 16),
                RF = list(ntree = 500,mtry = 9),
                MAXENT.Phillips = list(betamultiplier = 3)
```

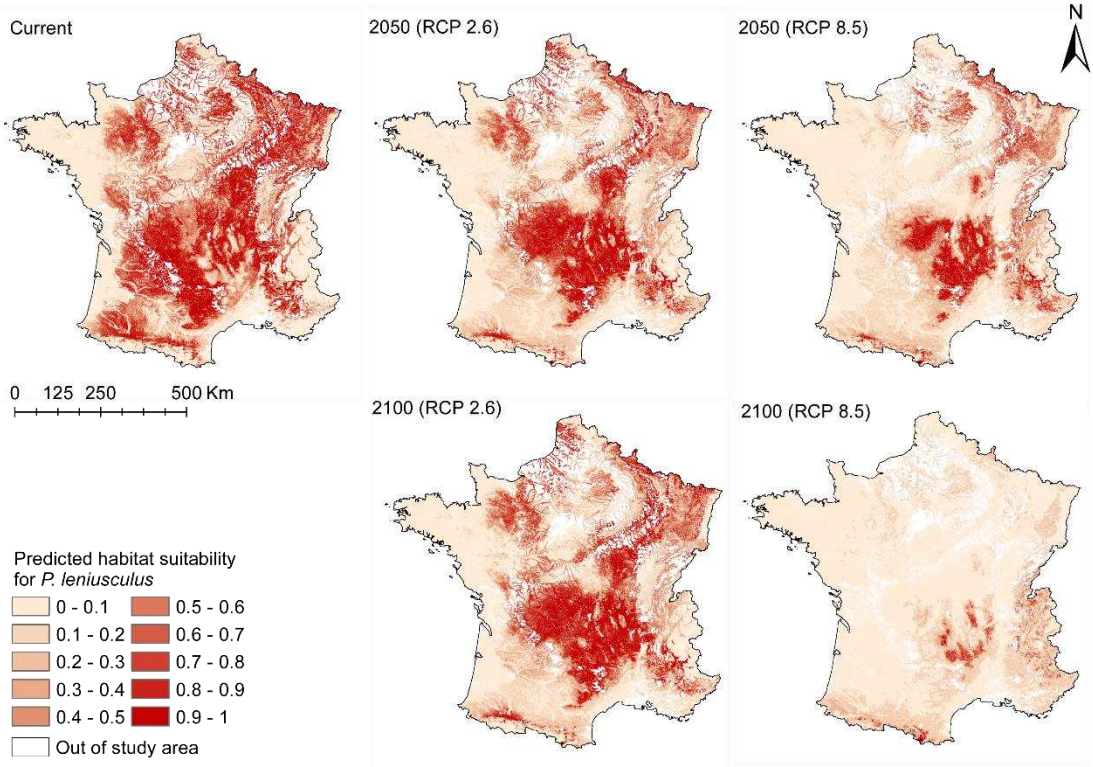
Tuned options for *P. leniusculus* “France model”:

```
myBiomodOptions<-BIOMOD_ModelingOptions(
                GLM = list( type = 'quadratic', interaction.level = 0),
                GBM = list( distribution = 'bernoulli', n.trees = 1425,interaction.depth = 6,
n.minobsinnode = 19,shrinkage = 0.03475573),
                GAM = list( algo = 'GAM_mgcv', method = 'GCV.Cp',select = TRUE),
                CTA = list(cp = 0.003646973),
                ANN = list(size = 11,decay = 9.814346),
                FDA = list(nprune = 14)
                MARS = list(nprune = 14),
                RF = list(ntree = 500,mtry = 6),
                MAXENT.Phillips = list(betamultiplier = 3)
```

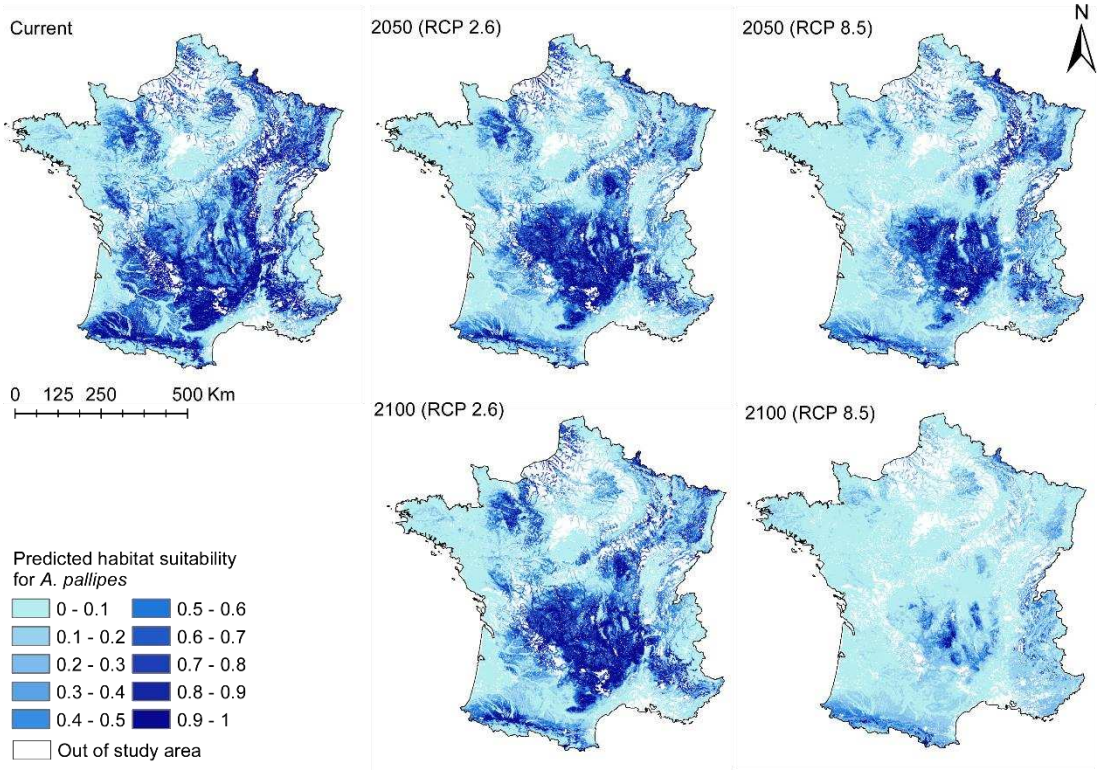
Data S7: Standard deviation between individual models



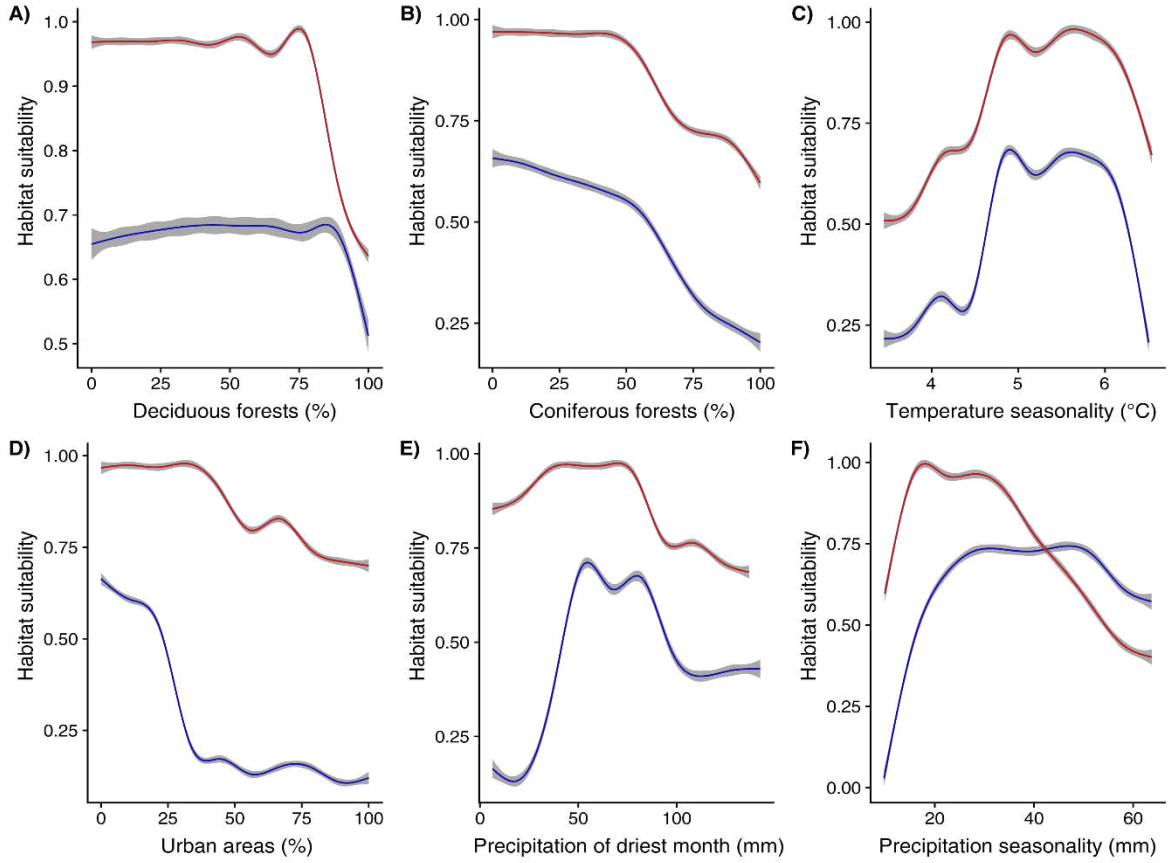
Data S8: Continuous maps of habitat suitability for *P. leniusculus*



Data S9: Continuous maps of habitat suitability for *A. pallipes*



Data S10: Response curves



Response curves of *A. pallipes* (blue curves) and *P. leniusculus* (red curves) to the percentage of areas covered by A) deciduous forests, B) coniferous forests, to C) temperature seasonality, D) urban areas, E) precipitation of the driest month and F) precipitation seasonality. Confidence interval is represented by grey background behind response curves.

ANNEXE 6

CRITERES ISSUES DE ARAUJO ET AL. (2019) UTILISES POUR EVALUER LES ETUDES PRESENTEES DANS LES DIFFERENTS CHAPITRES

Table S2.1. Guidelines—Response variable.

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
1A. Sampling of response variables	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Sampled via systematically designed surveys demonstrated to encompass the major environmental gradients occupied by the taxon, and spatial extent of the taxon's occurrence, within the study area. Includes estimates of population demographic parameters (to identify self-sustaining populations), and taxon detectability. Information available on intensity of sampling at each site, and used to ensure sampling is unbiased.	Sampled via systematically designed surveys demonstrated to encompass the major environmental gradients occupied by the taxon, and spatial extent of the taxon's occurrence. Includes estimates of population demographic parameters (to identify self-sustaining populations) and taxon detectability. Information available on intensity of sampling at each site, and used to ensure sampling is unbiased.	Gold
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Sampled via systematically designed surveys that encompass the major environmental gradients occupied by the taxon, and spatial extent of the taxon's occurrence, within the study area. Information on intensity of sampling at each site used to conduct post-hoc resampling/weighting to reduce bias; see box 3B.	Sampled via systematically designed surveys that encompass the major environmental gradients occupied by the taxon, and spatial extent of the taxon's occurrence. Information on intensity of sampling at each site used to conduct post-hoc resampling/weighting to reduce bias; see box 3B.	Silver
	Sampled via non-systematically designed surveys, with information on intensity of sampling at each site used to conduct post-hoc resampling/weighting to reduce bias; see box 3B). OR Sampled via non-systematically designed surveys, without information on intensity of sampling at each site, but post-hoc processing undertaken to reduce bias and yield geographically and environmentally representative samples; see box 3B).			Bronze
	Sampled via non-systematically designed surveys. No post-hoc resampling / weighting / processing to reduce bias or yield geographically and environmentally representative samples.			Deficient
1B. Identification of taxa (if species	ID provided by experts, based on multiple lines of evidence, which can be examined.			Gold
	ID provided by experts, based on a single line of evidence, which can be examined.			Silver
	ID based on heterogeneous sources. Records used without being checked by taxonomic experts but after being critically "cleaned" to			Bronze

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
occurrence used as response variable)	remove unreasonable records.			
	ID based on heterogeneous sources. Records used without being checked by taxonomic experts and without being critically "cleaned" by others to remove unreasonable records.			Deficient

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
1C. Spatial accuracy of response variable	Spatial accuracy of all records sufficiently high relative to spatial resolution of predictor variables such that all points are known to fall within the location to which they are assigned. The spatial accuracy matches the spatial resolution of predictor variables as defined in section 2B.			Gold
	Spatial accuracy of all records known and variable across records, so that some points might fall outside the location to which they are assigned. These potential locational errors integrated into formal uncertainty analysis (see 3D), and/or steps taken (and documented) to remove records with locational errors.			Silver
	Spatial accuracy not known or inconsistently quantified, but steps taken (and documented) to remove unreasonable records.			Bronze
	Spatial accuracy not known or inconsistently quantified, and no steps taken to remove unreasonable records.			Deficient
1D. Environmental extent across which response variable is sampled	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Multiple lines of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) demonstrate that data cover the range of the taxon's environmental tolerances within the study area.	Multiple lines of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) demonstrate that data cover the entire range of the taxon's environmental tolerances and that no evolutionary changes in species environmental tolerances have occurred in the projection space.	Gold
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	A single line of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) demonstrates that data cover the entire environmental range of the study region.	A single line of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) demonstrates that data cover the entire environmental extent of the known distribution of the taxon.	Silver
	Models fitted with the best available data on the known geographical extent of the taxon, but without evidence that the taxon's environmental tolerances are covered. Steps taken and documented to avoid impact of incomplete distribution data on results.	Steps are taken to avoid or flag extrapolation to conditions outside the environmental extent used to train the models.	Models fitted with the best available data on the known geographical extent of the taxon, but without evidence that the taxon's environmental tolerances are covered. Steps taken to avoid or flag extrapolation to conditions outside the extent of each predictor variable used to train the models.	Bronze
	No evidence provided that data cover the entire environmental range of the taxon.	No evidence provided that data cover the entire environmental range of the study region.	No evidence provided that data cover the entire environmental range of the study region. No steps taken to avoid or flag extrapolation to conditions outside the extent of each predictor used to train the models.	Deficient

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
1E. Geographic extent across which response variable is sampled (includes occurrence data and absence, pseudo-absence, or background data	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Samples restricted to and inclusive of all regions of the study area that are suitable for the taxa to establish populations, and that are accessible to the taxon (as demonstrated by multiple lines of evidence).	Samples restricted to and inclusive of all regions that are suitable for the taxa to establish populations and that are accessible to the taxon (as demonstrated by multiple lines of evidence).	Gold
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Samples restricted to and inclusive of all regions of the study area that contain the full historical and current range of the focal taxon.	Samples restricted to and inclusive of all regions that contain the full historical and current range of the focal taxon (as demonstrated by a single line of evidence).	Silver
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Samples derived only from regions within the study area reasonably justified to contain the full current range of the focal taxon.	Samples derived only from regions reasonably justified to contain the full current range of the focal taxon.	Bronze
	No justification of regions from which samples drawn, or samples derive from regions outside those reasonably deemed accessible to the taxon.			Deficient

Table S2.2. Guidelines—Predictor variables.

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
2A. Selection of candidate variables	Candidates include all proximal variables that multiple lines of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) that can be shown to have a measurable effect on the taxon's distribution at the spatial scale examined. This must include, whenever relevant, a full range of environmental and biotic variables.			Gold
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Candidates include proximal and/or distal variables that a single line of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) shows to have a measurable association with the taxon at the spatial scale examined. This should include, whenever relevant, a range of environmental and biotic variables.	Candidates include proximal variables that a single line of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) shows to have a measurable effect on the taxon's distribution at the spatial scale examined. This should include, whenever relevant, a range of environmental and biotic variables.	Silver
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Candidates include proximal or distal variables theoretically justified as having an association with the taxon's distribution at the spatial scale examined.	Candidates include observationally, statistically or theoretically justified proximal and/or distal variables that have a measurable association with the taxon's distribution at the spatial scale examined. This should include, whenever possible, a range of environmental and biotic variables.	Bronze
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	No ecological justification of variable choice.	No ecological justification of variable choice and/or distal variables used without strong justification.	Deficient
2B. Spatial and temporal resolution of predictor variables	Variables directly measured at the temporal and spatial resolution at which multiple lines of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) demonstrate that the taxon responds.			Gold
	Variables interpolated at the temporal and spatial resolution at which at least one line of evidence (in addition to occurrence data used to train SDMs) demonstrate the taxon responds.			Silver
	Variables interpolated at a resolution theoretically justified for the taxon.			Bronze
	Variables interpolated at a spatial and temporal resolution to which the taxon does not respond and/or without theoretical justification of resolution.			Deficient

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
2C. Uncertainty in predictor variables (both under current and projected conditions)	All sources of uncertainty in the predictors and their effects on model results quantified, mapped, and interpreted.			Gold
	Some of the perceived most important sources of uncertainty in the predictors (e.g. errors in geo-registration, measurement, interpolation) quantified and mapped.			Silver
	Possible sources of uncertainty in the predictors (e.g. errors in geo-registration, measurement, interpolation) and the effects these could have on the model acknowledged, and consequences for interpretation of the results discussed.			Bronze
	No consideration of uncertainty.			Deficient

Table S2.3. Guidelines—Model building.

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
3A. Model complexity	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Same as projection without the necessity of using independent data.	The optimal level of complexity is decided by constructing models using an appropriate method to deal with model complexity, performing comparison with multiple lines of independent data (see table 4B).	Gold
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Same as projection without the necessity of using independent data.	The optimal level of complexity is decided by constructing models using an appropriate method to deal with model complexity, performing cross-validation or comparison with a single line of independent data.	Silver
	Broadly agreed rules of thumb are followed and/or the optimal level of complexity is decided using justified methods without independent data.			Bronze
	Complexity is not considered, or inappropriate methods are used to deal with it.			Deficient
3B. Treatment of bias and noise in response variables	Demonstrated that there are no geographical and environmental biases in response data. OR Model fully corrected for bias in response data, tested by performing comparison with independent data.			Gold
	Model corrected for major biases in response data, tested by performing internal cross-validation.			Silver
	Bias, and the effects these could have on the model and results, acknowledged and described.			Bronze
	No consideration of biases.			Deficient

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
3C. Treatment of collinearity	Demonstrated that there is no collinearity in data. OR Model construction is informed by a full mechanistic understanding of interactions among predictor variables so that the model is insensitive to collinearity.			Gold
	Fitting techniques used are known to be insensitive to collinearity. OR Demonstrated that the results are robust to changes in collinearity between predictor variables, including non-analogue combinations of predictor variables.			Silver
	Approximate methods are applied to deal with collinearity. OR Collinearity is acknowledged and described, as are the effects the known collinearity could have on the results.			Bronze
	Models use collinear variables and a fitting technique sensitive to collinearity without acknowledging the effects on the results,			Deficient
3D. Dealing with modelling and parameter uncertainty	Uncertainty arising from different modelling techniques, response data, and predictor variables is comprehensively characterized. Results are obtained from several SDM techniques that are representative of all appropriate current distribution modelling techniques in order to characterize model uncertainty (sometimes called ensemble modelling). Uncertainty is fully propagated through the modelling process in order to quantify, map, and interpret uncertainty in results. Biases arising from similarities among structures of model classes, and the effects these could have on results are discussed.			Gold
	Major suspected model and data uncertainties are characterized and: 1) known uncertainties are propagated through the model; or 2) the range of predictions built using different scenarios (including parameter and model technique) are quantified and mapped, and sensitivity analysis is conducted. Results are obtained from several SDM techniques that are representative of all appropriate current distribution modelling techniques in order to characterize model uncertainty. Biases arising from similarities among structures of model classes are quantified, accounted for, and discussed.			Silver
	Results are obtained from multiple SDM techniques but that are not representative of all appropriate current distribution modelling techniques. The effect of major suspected model uncertainties on the projections is quantified. Major suspected sources of data uncertainties are acknowledged, and their consequences for interpretation of the results are discussed.			Bronze
	Uncertainty is not dealt with (i.e., a single SDM technique with one set of parameters is used).			Deficient

Table S2.4. Guidelines—Model evaluation.

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
4A. Evaluation of model assumptions	Demonstrated lack of violation of, or robustness to, assumptions relevant for technique being used.			Gold
	Theoretically justified lack of violation of, or expected robustness to, assumptions of technique being used.			Silver
	Violation of major assumptions of technique being used characterized, and their consequences for interpretation of results discussed.			Bronze
	No check for violation of statistical assumptions.			Deficient
4B. Evaluation of model outputs	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Evaluated against multiple datasets that are statistically independent from the data used to train the models, but not necessarily from an independent location or time period.	Evaluated against multiple and diverse independent evaluation datasets, and/or corroboration with experimental testing.	Gold
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Evaluated against data obtained by geographically structured sub-sampling of the training data.	Evaluated against at least one independent evaluation dataset.	Silver
	Same as prediction or projection, depending on whether desired explanation is local or global respectively.	Evaluated with non-independent data. Re-substitution used to estimate over-fitting. N – 1 Jackknife acceptable for very small sample sizes.	Evaluated with non-independent data obtained by sub-sampling the training data, with repetition. N – 1 Jackknife acceptable for very small sample sizes.	Bronze
	No evaluation at all or re-substitution alone.			Deficient

Issue	Explanation	Prediction	Projection	Standard
4C. Measures of model performance	Same as prediction.	Same as projection, but no characterization of temporal errors.	Measures of performance exhaustively summarize goodness of fit and discrimination. AND Patterns of uncertainty comprehensively characterized (spatial, temporal and environmental; see also 3E).	Gold
	Measures of performance summarize goodness of fit and calibration AND Major patterns of uncertainty comprehensively characterized (spatial, temporal and/or environmental; see also 3E)			Silver
	One or more major aspects of model performance measured and summarized.			Bronze
	No, cursory, or inappropriate measures of model performance.			Deficient

Identification et modélisation des habitats d'espèces à enjeux et évolution de leur aire de répartition avec le changement climatique

La chute de la biodiversité actuelle est le résultat des changements globaux et notamment du changement climatique. Elle contribue à amplifier les effets des changements globaux sur les écosystèmes. Bien que l'évaluation des impacts du changement climatique sur la distribution des espèces soit largement étudiée à de larges échelles, elle est moins systématique à l'échelle nationale, régionale ou même départementale alors que plus appropriée pour être prise en compte dans les stratégies de conservation. Afin d'évaluer la vulnérabilité d'espèces emblématiques des zones humides au changement climatique, nous avons construit des scénarios de distribution en utilisant des approches basées sur la modélisation de niche écologique. Nous nous sommes intéressés aux amphibiens, organismes ectothermes présentant un mode de vie à la fois aquatique et terrestre et de faibles capacités de dispersion, qui sont fortement menacés par les activités humaines et le changement climatique. Nous avons évalué la réponse de plusieurs espèces au changement climatique, en estimant les interactions entre la présence des espèces et les facteurs environnementaux et en évaluant les effets combinés au changement d'occupation du sol sur la distribution potentielle des espèces à l'échelle régionale. Puis, nous nous sommes intéressés aux effets sur la connectivité des habitats favorables à *Triturus marmoratus* et *Triturus cristatus* à l'échelle du département de la Vienne. Enfin, nous avons évalué la capacité de *T. marmoratus* à suivre un potentiel déplacement des zones favorables, dans un contexte de changement d'occupation du sol à l'échelle nationale. Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à une autre espèce emblématique des milieux humides et des cours d'eau, l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes*. Ainsi, nous avons modélisé l'impact du changement climatique sur la distribution de l'espèce en prenant en compte explicitement la distribution d'une espèce invasive et compétitive, l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus*. Nous avons utilisé des scénarios de réchauffement climatique basés sur des grandes trajectoires de forçage radiatif nommées RCP (Representative Concentration Pathways). Nos études ont permis de mettre en évidence que le changement climatique risque d'entraîner une contraction des aires de répartition ainsi qu'un potentiel déplacement des aires favorables de la plupart des espèces étudiées, avec un impact plus ou moins important selon l'espèce et le scénario de changement climatique considéré. Par ailleurs, nous avons montré l'importance de l'occupation du sol pour l'atténuation des effets du changement climatique sur la distribution des espèces. Suite à la prise en compte des incertitudes et des limites relatives aux différentes études, les résultats des travaux présentés pourront être utiles à la conservation, à la gestion et à l'évaluation des espèces étudiées, et être reproduits pour d'autres espèces de zones humides.

Mots-clés Modèles de niche écologique ; amphibiens ; écrevisses ; changement climatique ; changement d'occupation du sol ; connectivité ; dispersion ; invasion biologique

---

Identification and modelling of habitats for species at risk and evolution of their range with climate change

The current decline in biodiversity is the result of global changes, including climate change. It contributes to amplifying the effects of global changes on ecosystems. Although the assessment of the impacts of climate change on species distribution is widely studied at large scales, assessment at national, regional or even departmental scale is less systematic although it is the most appropriate to be accounted in conservation strategies. In order to assess the vulnerability of emblematic wetland species to climate change, we have constructed distribution scenarios using approaches based on ecological niche modelling. We focused on amphibians, ectothermic organisms with both aquatic and terrestrial life stages and low dispersal abilities, which are highly threatened by human activities and climate change. We assessed the responses of several species to climate change, estimating the interactions between species presence and environmental factors and assessing the combined effects of land use change on the potential distribution of the species at regional scale. Then, we focused on the effects of climate change scenarios on the potential distribution and connectivity of suitable habitats of the marbled newt *Triturus marmoratus* and of the great crested newt *Triturus cristatus* across the administrative department of Vienne. Finally, we assessed the ability of *T. marmoratus* to follow a potential shift of suitable areas, in a context of land use change at national scale. We then studied another emblematic species of wetlands and rivers, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. We modelled the impact of climate change on its distribution by explicitly accounting for the distribution of an invasive and competitive species, the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. We used global warming scenarios based on radiative forcing trajectories called RCP (Representative Concentration Pathways). Our studies have shown that climate change is likely to lead to a range contraction and a potential shift in the suitable areas for most of the studied species, with a more or less significant impact depending on the considered species and the climate change scenario. In addition, we have shown the importance of land use in mitigating the effects of climate change on species distribution. Following consideration of uncertainties and limitations, the results of the presented work may be useful for the conservation, management and assessment of the studied species, and may be replicated for other wetland species.

Keywords Ecological niche models; amphibians; crayfish; climate change; land use change; connectivity; dispersal; biological invasion