HAL
open science

Impact du changement climatique sur la future distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins

Marie Lamouille-Hébert

To cite this version:

Marie Lamouille-Hébert. Impact du changement climatique sur la future distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins. Sciences du Vivant [q-bio]. 2020. hal-03080122

HAL Id: hal-03080122

https://ephe.hal.science/hal-03080122v1

Submitted on 17 Dec 2020

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

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

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE
Présenté
par

Lamouille-Hébert Marie

pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA FUTURE DISTRIBUTION DES ESPÈCES D'ODONATES BOREO-ALPINS.

Exemple dans la région de Chamonix (Haute-Savoie)

Soutenu le 14 décembre 2020 devant le jury suivant:
M. Carcaillet Christopher – *Président*: Directeur d'études, EPHE
M. Arthaud Florent – *Rapporteur:* Maître de conférences, Université Savoie Mont Blanc
M. Datry Thibault – *Examinateur*: Directeur de recherche, INRAE
M. Houard Xavier – *Examinateur*: Responsable des études et projets de conservation, Opie
M. Oertli Beat – *Tuteur scientifique:* Professeur HES, Haute Ecole du Paysage, d'Ingénierie et d'Architecture de Genève, HES-SO//GE
M. Besnard Aurélien – *Tuteur pédagogique:* Maître de conférence, EPHE

Mémoire préparé sous la direction de:
M.Oertli Beat
Intitulé de la structure d'accueil: HEPIA (HES-SO//GE), Institut Terre-Nature-Environnement (inTNE), *Genève*
Responsable de l'Institut: Triscone Gilles

et de

M. Besnard Aurélien
Intitulé de la structure d'accueil EPHE: umr5175*CEFE, Montpellier*
Directeur: Navas Marie-Laure
EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)
Groupe de Recherche et d'Enseignement Thématiques de l'EPHE: Biogéographie et Écologie des vertébrés

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE
Présenté
par

Lamouille-Hébert Marie

pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA FUTURE DISTRIBUTION DES ESPÈCES D'ODONATES BOREO-ALPINS.

Exemple dans la région de Chamonix (Haute-Savoie)

Soutenu le 14 décembre 2020 devant le jury suivant:

M. Carcaillet Christopher – *Président*: Directeur d'études, EPHE
M. Arthaud Florent – *Rapporteur:* Maître de conférences, Université Savoie Mont Blanc
M. Datry Thibault – *Examinateur*: Directeur de recherche, INRAE
M. Houard Xavier – *Examinateur*: Responsable des études et projets de conservation, Opie
M. Oertli Beat – *Tuteur scientifique:* Professeur HES, Haute Ecole du Paysage, d'Ingénierie et d'Architecture de Genève, HES-SO//GE
M. Besnard Aurélien – *Tuteur pédagogique:* Maître de conférence, EPHE

Mémoire préparé sous la direction de:
M.Oertli Beat
Intitulé de la structure d'accueil: HEPIA (HES-SO//GE), Institut Terre-Nature-Environnement (inTNE), *Genève*
Responsable de l'Institut: Triscone Gilles

et de

M. Besnard Aurélien
Intitulé de la structure d'accueil EPHE: umr5175*CEFE, Montpellier*
Directeur: Navas Marie-Laure
EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)
Groupe de Recherche et d'Enseignement Thématiques de l'EPHE: Biogéographie et Écologie des vertébrés

REMERCIEMENTS

Ce mémoire de diplôme EPHE a pour objet la compréhension des effets des pressions anthropiques sur les milieux aquatiques, pour identifier et mettre en œuvre des actions efficaces pour la conservation des espèces et de leurs habitats. Je remercie Pierre Joly, Claude Amoros, Jean-Marcel Dorioz et Xavier Houard qui ont été initiateurs et/ou guides de cette passion qui m'habite, que j'entretiens et pour laquelle je me dédie au quotidien depuis une vingtaine d'années.

Ce projet a été possible grâce au soutien financier du Département de Haute-Savoie et de l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée: je remercie particulièrement Béatrice Fel et Martin Pignon qui ont défendu le projet et en particulier sa pertinence dans la mise en place des politiques de leurs structures. Le projet a été soutenu par le syndicat mixte d'aménagement de l'Arve et de ses abords (SM3A), structure gestionnaire des milieux aquatiques du périmètre d'étude. FNE Haute-Savoie a porté le temps alloué à ce diplôme. En plus de l'équipe de mon association, je remercie plus particulièrement mes différents directeurs, Damien Hiribarrondo et Laurent Théophile, pour m'avoir fait confiance dans la conduite de ce travail, en même temps que la gestion de mon équipe et des autres projets professionnels à ma charge. Le Groupe de recherche et de protection des libellules "Sympetrum", la LPO Haute-Savoie et l'OPIE-Odonates (ex-Société Française d'Odonatologie) ont apporté des soutiens techniques indispensables au bon déroulement du projet. Ce projet n'aurait pas pu exister si je n'avais pas eu le soutien inconditionnel, en particulier pour la gestion de mes enfants, de la part de Philippe Lamouille-Hébert, mon mari et de Bruno et Elena Hébert, mes parents, lors des semaines de déplacements (formation, terrain, travail) et de rédaction. Merci également à Zoé et à Mathis, mes deux enfants pour leur patience lorsque pendant le confinement, les week-ends et les vacances, je devais travailler sur mon mémoire tout en m'occupant d'eux.

Je remercie certains salariés d'Asters (Conservatoire des espaces naturels de Haute-Savoie): Alexandre Guillemot et Bernard Bal pour leurs apports sur les Odonates et les zones humides du territoire, mais aussi Carole Birck, Daniel Gerfaud-Valentin, Cécile Georget, Marie Heuret et tous les gardes des réserves naturelles nationales de Haute-Savoie pour leur accompagnement sur les missions de terrain: Jules Heuret, Patrick Perret, Laurent Delomez, Jean-José Richard-Pomet et Fabrice Antoine. Un grand merci également à Jean-François Desmet du GRIFFEM pour les différents rendez-vous de mutualisation des connaissances sur la localisation des espèces et d'échange sur le projet. Jean-François et chacun des gardes ont su m'encourager dans mon projet, m'aider dans l'identification des zones humides accessibles et des itinéraires les plus pertinents, mais également m'accompagner sur le terrain quand on avait des gros dénivelés ou de longues marches à accomplir, souvent avec bienveillance et humour, et porter avec moi les litres d'eau à analyser au laboratoire. Mais surtout, ils m'ont permis de partager leur quotidien, de découvrir leur amour pour la montagne, la nature et la culture des sommets. Jules a été là avant même le début officiel du diplôme pour me montrer le chemin à prendre pour le développer efficacement dans le cadre des réserves et de ses règlementations. Patrick en plus de m'accueillir régulièrement dans son chaleureux mazot, a permis d'apporter une forte valeur ajoutée au projet grâce à sa transmission de la reconnaissance des principaux macrophytes des zones humides d'altitude.

Je remercie le laboratoire Plantes et Pathogènes de HEPIA Genève, dirigé par François Lefort, pour m'avoir accueillie de longues heures pendant ces quatre années de diplôme et permis de remettre une blouse blanche, pour de nouveau retrouver les paillasses de laboratoire et approfondir concrètement mes connaissances en biologie moléculaire. Un grand merci à Julien Crovadore qui m'a formée et a mené les analyses en laboratoire. Il a été et reste aujourd'hui présent et moteur pour la mise en place et l'amélioration de la méthode du métabarcoding adaptée aux Odonates. Merci à Romain Chablais pour la gestion formidable du laboratoire et son accompagnement important sur l'adaptation des protocoles de laboratoire au terrain. Merci également à Charlotte Ducotterd avec

qui nous avons partagé les paillasses, elle en thèse sur le régime alimentaire de la Cistude et moi en diplôme, autour de cette même méthode développée au laboratoire: merci pour nos échanges et surtout pour le soutien et en particulier pour la pratique de l'Anglais lors de nos présentations de nos travaux au Colloque 2019 du SEFFS à Zagreb.

Je remercie particulièrement Jules Chiffard qui était en thèse au CEFE de Montpellier jusqu'à fin 2019. Nos échanges, son aide dans l'échantillonnage et sa mise à disposition de données relatives aux variables environnementales étudiées ont été précieux dès le début du diplôme. Merci également à Samuel Morin du Centre d'Etude de la Neige de Météo-France qui m'a mis à disposition et conseillé sur l'utilisation des séries de données climatiques de Météo-France. Merci également à Antoine Guisan de l'Université de Lausanne et à Bradley Carlson du Centre de recherche sur les écosystèmes d'altitude qui ont pris le temps de m'appuyer à différents moments du diplôme sur les méthodes de modélisation et de prédiction des distributions des espèces.

Je remercie les membres du jury de ma soutenance: Christopher Carcaillet, Thibault Datry, Florent Arthaud et Xavier Houard de s'être déplacés et d'avoir accepté d'être présents pour ce moment important dans le cadre du diplôme EPHE.

Mes derniers remerciements vont à mes tuteurs scientifique et pédagogique qui m'ont, entre autres choses, accompagnée dans la compréhension et la construction d'une démarche scientifique, ainsi que dans la finalisation de cette démarche par la transmission des résultats obtenus, au travers de la rédaction de ce mémoire et de la préparation de la soutenance. Tout d'abord merci à Beat Oertli, qui a accepté de me suivre et de m'encadrer dans cette aventure de quatre ans en m'accueillant chaleureusement dans son laboratoire. En plus de son expérience, de ses compétences scientifiques et de sa connaissance sur les milieux et les communautés biologiques aquatiques, il m'a amenée à de nombreuses remises en question et m'a appris à prendre du recul sur mon travail. Il m'a permis de me dépasser pour relever des défis importants, comme par exemple la participation aux colloques scientifiques internationaux ou la réalisation de cours pour des étudiants en Master. Et enfin, merci à Aurélien Besnard, la personne qui aux détours d'une formation sur les outils statistiques fin 2015 a planté une graine dans mon parcours professionnel. Il m'a ouvert une porte sur la recherche: un équipement plus solide pour défendre et préserver les milieux et espèces aquatiques par une approche rigoureuse, fondée et factuelle. Dix années après l'obtention de mon master, il m'a donné l'envie et la confiance nécessaire pour me lancer dans un diplôme EPHE. Il a été à chaque étape du diplôme un soutien permanent, rassurant et structurant. De plus, ses compétences techniques et scientifiques, en particulier sur les plans d'échantillonnage des communautés biologiques et la modélisation de la distribution des espèces, ont été indispensables pour la bonne mise en œuvre de ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

1 Introduction générale ... 6
1.1 Les activités développées par l'homme impactent significativement la diversité et la distribution des espèces... 6
1.2 Les montagnes: des hot spots de biodiversité menacés ... 7
1.3 Impacts du changement climatique sur la distribution des espèces en montagne ... 9
1.3.1 La flore de montagne ... 10
1.3.2 La faune de montagne ... 11
1.4 Les zones humides: des milieux menacés qui hébergent une biodiversité exceptionnelle ... 12
1.5 Les Odonates: de bons modèles d'étude pour comprendre la résilience des espèces des zones humides de montagne sous l'impact du changement climatique ... 13
1.6 Priorités de conservation et d'actions pour éviter l'extinction des espèces boréo-alpines en France ... 15
1.7 Objectifs de l'étude ... 16
2 Description du site et du modèle d'étude ... 18
2.1 Site d'étude: le massif Arve-Giffre et le massif du Mont Blanc (Haute-Savoie) ... 18
2.1.1 La Haute-Savoie ... 18
2.1.2 Description du territoire d'étude ... 20
2.1.3 Sélection des sites échantillonnés ... 24
2.2 Modèle d'étude: les Odonates boréo-alpins ... 25
2.2.1 Taxonomie et origine des Odonates boréo-alpins ... 25
2.2.2 Écologie des espèces boréo-alpines ... 28
2.2.3 La dispersion des Odonates ... 31
2.2.4 Les espèces boréo-alpines en Haute-Savoie ... 32
3 Les zones humides d'altitude de la région de Chamonix: inventaire (2017-2019), description de la distribution et caractérisation de ces milieux d'intérêt pour la biodiversité ... 33
3.1 Introduction ... 33
3.2 Matériel et Méthode ... 36
3.2.1 Sélection des zones humides d'altitude de l'échantillon ... 36
3.2.2 Variables utilisées pour la description des zones humides ... 36
3.2.3 Analyse des données ... 39
3.3 Résultats ... 40
3.3.1 Distribution spatiale et couverture des zones humides connues dans le périmètre d'étude ... 40
3.3.2 Représentativité des zones humides connues sur le périmètre d'étude ... 42
3.3.3 Identification des variables environnementales décrivant le mieux la distribution des zones humides du territoire 45
3.4 Discussion ... 46
4 Comment améliorer la détection des espèces d'Odonates dans les zones humides alpines? Comparaison de trois méthodes basées sur les identifications morphologiques des différents stades des espèces (inventaires des larves, exuvies, adultes) et du métabarcoding ... 47
4.1 Introduction ... 47
4.2 Matériel et Méthode ... 50
4.2.1 Site d'étude ... 50
4.2.2 Espèces cibles: les Odonates boréo-alpins ... 50
4.2.3 Collecte des données sur le terrain ... 51
4.2.4 Identification génétique des espèces cibles et analyse des échantillons par métabarcoding ... 52
4.2.5 Analyses des données ... 54
4.3 Résultats ... 55
4.3.1 Test de la méthodologie du métabarcoding sur la détection des espèces d'Odonates boréo-alpins ... 55
4.3.2 Synthèse des données collectées grâce aux trois méthodes de détection basées sur l'identification morphologique des espèces boréo-alpines et au métabarcoding ... 56
4.3.3 La détectabilité des Odonates par le métabarcoding est elle expliquée par l'abondance des individus détectés par les méthodes basées sur l'identification morphologique ? ... 57
4.3.4 Comparaison des méthodes pour les six espèces boréo-alpines ... 58

4.3.5 Estimation de la probabilité de présence et des probabilités de détection des méthodes seules ou combinées 59
4.4 Discussion ... 62
4.4.1 Identification des Odonates par métabarcoding ... 62
4.4.2 Comparaison des niveaux de détection des quatre méthodes de détection des Odonates (trois méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces et le métabarcoding) ... 64
5 Distributions futures des espèces boréo-alpines d'Odonates sous la pression du changement climatique ... 66
5.1 Introduction ... 66
5.2 Matériel et Méthode ... 68
5.2.1 Site d'étude, localisation des zones humides et échantillonnage ... 68
5.2.2 Variables descriptives utilisées pour la caractérisation des zones humides ... 68
5.2.3 Espèces étudiées et données d'occurrence utilisées ... 70
5.2.4 Analyses des données ... 70
5.3 Résultats ... 71
5.3.1 Corrélations entre les variables environnementales régionales et locales descriptives de l'hétérogénéité des zones humides du territoire ... 71
5.3.2 Modélisation de la distribution des espèces en 2020, 2050 et 2100 ... 72
5.3.3 Identification des zones à enjeux pour la conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins ... 81
5.4 Discussion ... 84
5.4.1 Variables environnementales décrivant la distribution des espèces sur le territoire ... 84
5.4.2 Qualité des prédictions issues des modèles ... 87
5.4.1 Identification des zones à enjeux pour la conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins ... 89
6 Conclusion ... 90
Bibliographie ... 92
Annexes ... I
Annexe 1: Coefficients de Spearman et test de significativité des corrélations entre les variables dont le coéficient est supérieur à 0.5. ... I
Annexe 2: Probabilité de détection, probabilité de présence estimées et proportions de sites de présences observés pour chacune des espèces en fonction du nombre de méthodes utilisées et du nombre de sites échantillonés. p est la probabilité de détection des espèces et Ψ la probabilité de présence. ... I
Annexe 3: Coefficients de Spearman et test de significativité des corrélations entre les variables ayant un coéfficient supérieur à 0.5. ... II
Annexe 4: Comparaison des AIC des différents modèles réalisés pour comprendre les effets des différentes variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides de l'échantillon par *Aeshna juncea* ... III
Annexe 5: Comparaison des AIC des différents modèles réalisés pour comprendre les effets des différentes variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides de l'échantillon par *Somatochlora alpestris* ... III
Annexe 6: Comparaison des AIC des différents modèles réalisés pour comprendre les effets des différentes variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides de l'échantillon par *Leucorrhinia dubia* ... IV

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Carte de localisation du département de la Haute-Savoie en France (a) et du périmètre d'étude en Haute-Savoie (b). ... 18
Figure 2. Distribution altitudinale connue des espèces boréo-alpines et de *Aeshna cyanea* en Haute-Savoie (1865 données, entre 1982 et 2016 ; stades adultes et exuvies). La ligne horizontale tracée à 1900 mètres permet de mettre en évidence la possibilité de détection de l'ensemble des espèces recherchées, dans le cadre de ce projet de recherche sur l'impact du changement climatique sur la distribution actuelle et future des Odonates boréo-alpins en Haute-Savoie. Les données considérées comme erratiques ont été exclues. ... 20
Figure 3. Distribution en Haute-Savoie des deux espèces boréo-alpines les plus caractéristiques (Jean-Pierre Boudot, com pers. 2019). Leur présence est constatée sur la partie Est du département qui est la plus montagnarde. Les données les plus denses sont situées dans la haute vallée de l'Arve et du Giffre. ... 20
Figure 4. Focus sur le territoire d'étude. Les cinq réserves naturelles nationales des massifs Arve-Giffre occupent plus de la moitié de la surface du périmètre (56%). ... 21
Figure 5. De part l'évolution du climat depuis le Würm, la distribution de certaines espèces d'Odonates a été influencée par les changements climatiques (Boudot and Kalkman, 2015). Sur la carte, les points rouges sont des carrés de 50x50km sur

lesquels la présence de l'espèce a été renseignée avant 1990, les points bleus sont les mêmes carrés mais sur lesquels la présence de l'espèce a été renseignée après 1990. Les espèces boréo-alpines telles que *Aeshna caerulea* ou *Somatochlora alpestris* sont définies comme étant des *espèces suivant une distribution particulière dans les composantes des régions boréales et très septentrionales du continent eurasiatique, se trouvant en ilot dans les montagnes européennes plus méridionales* (Robineau, 2007). Les cartes ci-dessus illustrent les distributions spécifiques de (a) *Aeshna caerulea* dans le paléarctique occidental (Boudot and Kalkman, 2015) et de (b) *Somatochlora alpestris* dans le paléarctique occidental (Boudot and Kalkman, 2015) et (c) *Somatochlora alpestris* en transeurasia (de la France au Japon). Cette espèce *n'étant pas connue en Amérique, cette dernière carte représente la distribution mondiale de cette espèce* (carte et texte de Jean-Pierre Boudot, à paraitre). 27

Figure 6. Cycle de vie des Odonates (OPIE, SFO, 2012). Les Odonates nécessitent un milieu terrestre pour la maturation sexuelle et la reproduction et un milieu aquatique pour le développement des œufs et des stades larvaires. Des phénomènes de dispersion et de colonisation actifs peuvent être effectués par les adultes. 29

Figure 7. Les six espèces définies comme boréo-alpines (Oertli, 2010) présentes en Haute-Savoie: a) *Aeshna caerulea*, b) *Aeshna juncea*, c) *Coenagrion hastulatum*, d) *Leucorrhinia dubia*, e) *Somatochlora alpestris* et f) *Somatochlora arctica*. 32

Figure 8. Distribution spatiale des zones humides d'altitude connues par tranche d'altitude dans la région de Chamonix: en blanc les zones humides non prospectées et en gris celles de l'échantillon. A droite de la carte, les illustrations de trois zones humides de l'échantillon permettent de mieux visualiser les types de milieux ciblés. 41

Figure 9. Comparaison des distributions des variables Altitude (en mètres), Ensoleillement (en watts par mètres carrés), NDVI (indice compris entre -100 et 100), Pente (en %) et Exposition (en degrés) pour les zones humides connues (797) sur le périmètre d'étude et celles de l'échantillon (125). Dans un souci de lisibilité les valeurs de l'ensoleillement ont été divisées par 10000. * L'astérisque signifie que le test de Kolgomorov-Smirnov, de comparaison des distributions de la variable étudiée pour les zones humides connues et de l'échantillon, a pour résultat une différence significative entre les distributions ($p<0.05$). 43

Figure 10. Comparaison des distributions des variables zones tampons pour les zones humides connues du périmètre d'étude (797) et celles (125) de l'échantillon. La zone tampon d'une zone humide étudiée est représentée par le nombre et la surface des zones humides compris dans un cercle qui a pour centre la zone humide étudiée et comme rayon, différentes longueurs: 100, 500, 1000, 5000 et 10000 mètres. Dans un souci de lisibilité les valeurs de surface sont représentées en hectares et au vu des similarités des résultats pour les différentes longueurs de tampon, seule une partie des histogrammes sont repris dans cette figure. 44

Figure 11. Corrélogramme de l'ensemble des variables étudiées pour expliquer la variabilité des zones humides connues sur le périmètre d'étude. Certaines variables apparaissent très corrélées entre elles au vu des points de forts diamètres et de colorations très foncées: R^2 (le coefficient de Spearman) varie entre -1 (représenté par de gros cercles bleus très foncés) et 1 (en rouge très foncé). 45

Figure 12. Représentation graphique de l'analyse en composante principale de la distribution de l'ensemble des zones humides répertoriées du périmètre en rouge (TOT) et de l'échantillon en vert (ECH). Cette représentation est réalisée dans le référentiel des axe 1 et 2 issus de l'analyse. La projection des sites dans ce référentiel est celle qui explique le plus de variabilité entre les zones humides. Ceci étant dans des gradients représentés par les variables: Altitude, Pente, Surface, Exposition, Ensoleillement, Surface, Température, Nb_ZH5000 et NbZH_100. Les variables qui paraissent le mieux caractériser les zones humides répertoriées sont: l'altitude, l'ensoleillement, la température et la présence de zones tampons. 46

Figure 13. Périodes d'observations en Haute-Savoie des adultes et des exuvies des différentes espèces d'Odonates boréo-alpins. 51

Figure 14. Probabilité de détections estimées à l'aide du métabarcoding en fonction des classes d'abondance d'Odonates observés à partir des méthodes basées sur l'identification morphologique (larves, exuvies et adultes). Les quatre classes sont définies comme suit: 0/ correspond à une absence d'individu détecté, 1/ à la détection de 1 à 10 individus, 2/ à la détection de 11 à 50 et 3/ à la détection de plus de 50 individus. 57

Figure 15. Détection des différentes espèces cibles à partir des combinaisons de quatre méthodes de détection: trois méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces (adulte, exuvies et larves) et le métabarcoding, sur 36 sites échantillonnés. Les nombres de sites de présence détectée des espèces sont de 17 pour *Aeshna juncea*, de 15 pour *Somatochlora alpestris*, de 7 pour *Leucorrhinia dubia*, de 2 pour *Aeshna caerulea* et de 5 pour *Coenagrion hastulatum*. *Pour *Coenagrion hastulatum*, seule la recherche d'adultes a été effectuée. 58

Figure 16. Estimation des probabilités de détection de chaque espèce par combinaison des quatre méthodes de détection utilisées et des probabilités de détection moyenne par méthode (p moy). Les méthodes utilisées sont le métabarcoding (ADN dans la figure) et trois méthodes basées sur l'identification morphologique (larve, exuvie et adulte). Les probabilités de détection moyenne ont été classées de la plus grande à la plus petite (classe). L'analyse est faite sur les 125 sites

échantillonnés. Les intervalles de confiance à 95% sont superposés sur chacune des représentations des valeurs estimées de probabilité de détection. 60
Figure 17. Estimation des probabilités de détection moyenne des Odonates (*Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea*) par combinaison des quatre méthodes de détection utilisées. Les méthodes utilisées sont le métabarcoding (ADN dans la figure) et trois méthodes basées sur l'identification morphologique (larve, exuvie et adulte). L'analyse est faite sur les 125 sites échantillonnés. Les intervalles de confiance à 95% sont superposés sur chacune des représentations des valeurs estimées de probabilité de détection. 61
Figure 18. Niches fondamentale, réalisée et potentielle d'une espèce en réponse à deux variables environnementales (Jackson and Overpeck, 2000). L'intersection entre l'espace de la *niche fondamentale* et l'espace environnemental *réalisé* définit l'espace de la *niche potentielle*. Il inclut l'espace représenté par la niche réalisée nécessaire pour la survie et la reproduction de l'espèce. La niche potentielle dépend donc des possibles combinaisons des variables environnementales réalisées à un instant t. 67
Figure 19. Corrélogramme de l'ensemble des variables locales étudiées et des variables régionales explicatives pour décrire la variabilité des zones humides échantillonnées sur le périmètre d'étude. Certaines variables apparaissent très corrélées entre elles au vu des points de forts diamètres et de colorations très foncées: R^2 (le coefficient de Spearman) varie entre -1 (représenté par de gros cercles bleus très foncés) et 1 (en rouge très foncé). 72
Figure 20. De haut en bas et de gauche à droite: représentations des effets de la variabilité de la ceinture, du NDVI et des précipitations sur la probabilité d'occupation d'un site par *Aeshna juncea* (sont superposés les intervalles de confiance à 95%). Ces résultats sont issus du meilleur modèle "NDVI+Ceinture+ Precipitation". 73
Figure 21. Comparaison des distributions des données bibliographiques de présence de *Aeshna juncea* et sur les zones humides connues, des probabilités d'occupation estimées par le modèle "NDVI+Precipitation" pour *Aeshna juncea* en 2020. Le modèle utilisé pour représenter les probabilités d'occupations est le meilleur modèle construit à partir des variables régionales. Les données collectées en 2017, 2018 et 2019, qui ont servi à la construction du modèle, sont figurées sur la carte pour information. 74
Figure 22. Distributions potentielles de *Aeshna juncea* en 2020, 2050 et 2100. Les cartes sont basées exclusivement sur la variation de température des sites dans le temps en considérant une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade jusqu'en 2100 (Gobiet et al., 2014). Les probabilités d'occupation des zones humides en 2050 et 2100 sont superposées à celles de 2020 pour que les cartes soient intégratrices de l'évolution des probabilités d'occupation. 75
Figure 23. Représentation des effets de la variabilité de la température estivale sur la probabilité d'occupation d'un site par *Somatochlora alpestris*. Ce résultat est issu du meilleur modèle "Temperature". 76
Figure 24. Comparaison des distributions des données bibliographiques de présence de *Somatochlora alpestris* et sur les zones humides connues, des probabilités d'occupation estimées par le modèle "Temperature" pour *Somatochlora alpestris* en 2020. Le modèle utilisé pour représenter les probabilités d'occupations est le meilleur modèle. Les données collectées en 2017, 2018 et 2019, qui ont servi à la construction du modèle, sont figurées sur la carte pour information. 76
Figure 25. Distribution potentielle de *Somatochlora alpestris* en 2020, 2050 et 2100. Le modèle utilisé est basé sur une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade jusqu'en 2100 (Gobiet et al., 2014). Les probabilités d'occupation des zones humides en 2050 et 2100 sont superposées à celles de 2020 pour que les cartes soient intégratrices de l'évolution des probabilités d'occupation. 78
Figure 26. Représentation des effets de la variabilité de la température estivale sur la probabilité d'occupation d'un site par *Leucorrhinia dubia*. Ce résultat est issu du meilleur modèle "Temperature+Flore_eau". 79
Figure 27. Comparaison des distributions des données bibliographiques de présence de *Leucorrhinia dubia* et sur les zones humides connues, des probabilités d'occupation estimées par le modèle "Temperature" pour *Leucorrhinia dubia* en 2020. Le modèle utilisé pour représenter les probabilités d'occupations est équivalent au meilleur modèle. Les données collectées en 2017, 2018 et 2019, qui ont servi à la construction du modèle, sont figurées sur la carte pour information. 79
Figure 28. Distribution potentielle de *Leucorrhinia dubia* en 2020, 2050 et 2100. Le modèle utilisé est basé sur une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade jusqu'en 2100 (Gobiet et al., 2014). Les probabilités d'occupation des zones humides en 2050 et 2100 sont superposées à celles de 2020 pour que les cartes soient intégratrices de l'évolution des probabilités d'occupation. 80
Figure 29. Distribution des NDVI, pourcentages de végétation sur les berges et poucentage de recouvrement par la végétation de l'eau libre des zones humides connues (NDVI) et échantillonées (recouvrement et végétation des berges) sur la zone d'étude et dans les réserves naturelles nationales. 82
Figure 30. Carte de distribution des données de présence connues de *Aeshna caerulea* et de *Coenagrion hastulatum* sur le périmètre d'étude et en réserves naturelles nationales. 83
Figure 31. Carte de distribution des 126 zones humides à enjeu prioritaire de conservation pour la préservation des espèces d'Odonates boréo-alpins en Haute-Savoie. 83

Figure 32. Illustration de la présence de larves et d'émergence de *Somatochlora alpestris* dans un contexte de zone humide dans un environnement minéral présentant de la végétation sur les berges. 84

TABLE DES TABLEAUX

Table 1. Statuts des espèces boréo-alpines en Europe, France, Suisse et en région Rhône-Alpes et types de documents ou d'outils dans lesquelles ces espèces sont intégrées en France. Les espèces boréo-alpines sont toutes menacées d'extinction et intégrées dans le Plan National d'Action en cours de consultation du public (2020-2030) (Boudot and Kalkman, 2015; Deliry, 2014, 2006; Dupont, 2010; Gonseth and Monnerat, 2002; Houard et al., 2012; Kalkman, 2010; UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016). Abréviations: DHFF: Directive Habitat Faune, Flore ; LR: Liste Rouge ; PNA: Plan National d'Action ; ZNIEFF: Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique ; TVB: Trame Verte et Bleue. 28
Table 2. Différents habitats larvaires, lieux de ponte, périodes d'éclosions et d'émergences des espèces d'Odonates boréo-alpins (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Merlet and Houard, 2012; Wildermuth, 2013a). 30
Table 3. Les zones humides d'altitude répertoriées sur le territoire d'étude sont décrites par les dix variables suivantes. ... 37
Table 4. Distribution par classe d'altitude des zones humides connues (zones humides de l'inventare départemental complétées par celles de l'échantillon): surface totale, nombre de zones humides. Le nombre, la surface et la proportion de la surface de zones humides de chacune des tranches altitudinales décroissent avec l'élévation en altitude. 42
Table 5. Comparaison des zones humides connues sur le périmètre d'étude aux zones humides de l'échantillon. Utilisation de tests statistiques sur les données de surface, température et précipitation des zones humides. 42
Table 6. Amorces sélectionnées pour amplifier les séquences d'ADN spécifiques des Odonates ou universelles pour les Eucaryotes (intégrant les Odonates mais ni les champignons ni les bactéries). La longueur moyenne des fragments amplifiés est extraite d'une autre étude réalisé avec la même méthode (Ducotterd et al., 2020) 53
Table 7. Détection des espèces d'Odonates par la méthode du métabarcoding. La comparaison des détections des espèces cibles à partir du métabarcoding avec les détections obtenues par d'autres méthodes, confirme la fiabilité de la méthode pour certaines espèces. 56
Table 8. Synthèse des données collectées sur le terrain grâce aux méthodes de détection basées sur l'identification morphologiques (nombre d'individus par méthode et nombre de sites sur lesquels la méthode a permis la détection de la présence de l'espèce cible sur un échantillon de 125 sites) et au métabarcoding (nombre de sites de présence des espèces sur un échantillon de 36 sites) pour l'ensemble des espèces d'Odonates rencontrées en 2017, 2018 et 2019. Les exuvies et larves de Zygoptères n'ont pas été recherchées (NE: Non évalué). 57
Table 9. Tables de contingence montrant séparément pour *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea*, la relation entre la présence (P) et l'absence (A) des a) larves en même temps que celles des exuvies, b) des larves en même temps que celles des adultes et c) des exuvies en même temps que celles des adultes. 59
Table 10. Les 125 zones humides d'altitude échantillonnées sur le territoire d'étude sont décrites par dix variables régionales (table 3) et 11 variables locales présentées dans le tableau ci-dessous. Ces variables rendent compte des conditions locales biotiques et abiotiques de chaque zone humide échantillonnée. 69
Table 11. Estimation de l'élévation potentielle de la limite inférieure des aires de distribution de *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora alpestris*. La limite inférieure actuelle est l'altitude au dessus de laquelle 90% des observations ont été réalisée. Elle est calculée à partir des données de présence des espèces en Haute-Savoie (après 1982). Les élévations de 2050 et 2100 sont calculées selon deux scénarios issus de la bibliographie. Nous supposons que cette limite augmente de façon constante de 3 ou 10 mètres tous les dix ans (Hiddink and Hofstede, 2008; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008; Parolo and Rossi, 2008). 72

1 Introduction générale

1.1 Les activités développées par l'homme impactent significativement la diversité et la distribution des espèces

Comprendre la résilience des espèces face aux changements globaux principalement induits par l'homme est aujourd'hui une priorité. En effet, les hommes par leurs altérations de l'environnement ont déclenché la sixième crise d'extinction de la biodiversité. Cette crise connait les taux d'extinction d'espèces les plus rapides en comparaison avec les cinq crises précédentes connues (Ceballos et al., 2015): nous avons déjà conduit à l'extinction de 5 à 20% des espèces parmi de nombreux groupes et les taux d'extinction actuels sont estimés comme étant de 100 à 1000 fois supérieurs aux taux existants avant l'anthropocène (Chapin III et al., 2000). Par ailleurs, en Grande Bretagne, 28% des espèces de plantes sont en déclin depuis 40 ans, 54% des espèces d'Oiseaux depuis 20 ans et la majorité des papillons le sont également (71% en 20 ans)(Thomas et al., 2004).
Quatre à cinq causes principales sont souvent mises en avant pour expliquer la disparition des espèces. La première est la destruction et la fragmentation des habitats (Chapin III et al., 2000; Pimm and Raven, 2000; Suhonen et al., 2010) qui est accompagnée par la surexploitation des ressources naturelles, l'introduction d'espèces exotiques envahissantes et des maladies qu'elles charrient et enfin, par la pollution (Vitousek et al., 1997; Wilcove et al., 1998).
On peut supposer que les taux d'extinction à l'échelle planétaire vont être de plus en plus élevés si des actions concrètes de préservation des habitats ne sont pas mises en œuvre. En effet, en général la plupart des espèces présentes sur une aire de grande surface sont distribuées sur des petites entités réparties sur cette aire (Pimm and Raven, 2000). Par exemple sur Terre, parmi la faune eucaryote, 85% est présente uniquement sur les continents. La destruction des habitats peut au départ ne pas avoir pour conséquence la disparition des espèces: c'est l'accumulation dans le temps des destructions d'habitats sur une ou plusieurs décénnies qui pourra conduire à la disparition de nombreux habitats favorables et se conclure par l'extinction des espèces. Ces entités de faible surface, en comparaison avec la surface des continents, peuvent être considérées comme des hot spots de biodiversité: des aires sur lesquelles la biodiversité est plus forte que celle présente dans les habitats adjacents. Par exemple, dans la zone intertropicale où est localisée la plus forte diversité terrestre, de par la progression de la destruction de la forêt, il est estimé (sans prendre en compte les autres causes possibles de disparition des espèces) que 50% de la biodiversité pourrait être préservée sur 5% d'habitats.
Par ailleurs en dehors de la destruction des habitats ou de leurs invasions par des espèces non natives, la pollution est également un facteur de changement global contraignant pour les espèces. La hausse des concentrations des gaz à effet de serre induite par la consommation des énergies fossiles et l'agriculture a causé le plus rapide changement climatique que la Terre ait connu depuis la fin de la dernière glaciation il y a 18000 ans (Chapin III et al., 2000; Vitousek et al., 1997). Le changement climatique a de fortes conséquences sur la biodiversité. Les conséquences peuvent être exprimées selon différents effets: (i) physiologiques (croissance, respiration, composition des tissus par exemple), (ii) phénologiques (le nombre de jours dépassant certaines températures va influencer les cycles de développement des espèces: reproduction, levée de dormance), (iii) d'adaptation (les espèces à temps de génération très rapides vont pouvoir sur un même site s'adapter) et iv) sur les distributions des espèces: une augmentation de la température moyenne annuelle de 3°C dans les zones tempérées correspond à un déplacement des isothermes d'approximativement 300 à 400km en latitude et de 500 mètres en altitude (Hughes, 2000).
Il est indispensable de comprendre quels vont être les impacts des changements globaux sur la biodiversité pour définir comment les anticiper et les mitiger pour une préservation des espèces.

1.2 Les montagnes: des hot spots de biodiversité menacés

Une seule montagne peut être constituée d'une large diversité d'habitats dans des conditions climatiques variées à des différences d'altitude faibles ce qui facilite la survie des espèces qui, dans cette mosaïque d'habitats, peuvent trouver des sites favorables à proximité en cas de changement dans leur environnement (Haslett, 1997). L'exposition, les reliefs et l'inclinaison de la pente conduisent à une multitude de conditions microclimatiques qui, combinée aux différents types de substrats, de régimes hydriques et nutritifs, crée une grande variété de micro-habitats pour des communautés d'organismes spécifiques (Haslett, 1997; Körner, 2004). Cette diversité d'habitats combinée à l'isolement des montagnes par les vallées, permettant entre autre spéciation et endémisme (417 plantes endémiques dans les Alpes), concourt à la diversité des espèces: 25% de la biodiversité terrestre vit sur les 10% de surface continentale que représentent les montagnes (en excluant l'Antartique)(Hoorn et al., 2018; Lassen and Savoia, 2005; Steinbauer et al., 2016). Ce sont également des espaces sur lesquels certaines espèces floristiques ou faunistiques ont pu trouver refuge lors des dernières glaciations et déglaciations. Les changements de conditions climatiques ont entrainé par exemple la fragmentation de certaines forêts, ou l'isolement de certaines espèces qui ont migré lors de glaciations et dont les populations ont été déconnectées lors des épisodes de réchauffement (Nores and Cerana, 1990; Peterson et al., 1997). C'est pourquoi les montagnes sont des hot spots de biodiversité et des milieux prioritaires de conservation ; elles constituent le tiers des espaces protégés dans le monde (Körner, 2004). Du fait de cette diversité biologique, les montagnes sont des espaces fondamentaux pour la recherche sur la création et la conservation de la biodiversité (Hoorn et al., 2018).

Le climat montagnard principalement influencé par quatre facteurs (continentalité, latitude, altitude et topographie), est caractérisé par des cycles saisonniers et journaliers de grande variabilité qui s'exercent sur une forte hétérogénéité spatiale (Beniston, 2006; Haslett, 1997). Par exemple, les plantes situées aux plus hautes altitudes seront soumises à de plus forts vents augmentant l'évapotranspiration et à des périodes d'enneigement plus longues (Lassen and Savoia, 2005). Dans l'ensemble des massifs montagneux, quelle que soit la diversité de la topographie, la température diminue en montant en altitude (Tito et al., 2020). L'amplitude de variation thermique sur 1000 mètres de dénivelé va être variable en fonction de la localisation géographique des massifs: par exemple dans le Sud-Ouest des Andes, la température va diminuer de 7.4°C, dans les Andes péruviennes, de 5.2°C alors que dans les Alpes elle va diminuer de 5.5 à 6°C (Auffray et al., 2010; Lassen and Savoia, 2005; Tito et al., 2020). Les frontières entre les différentes zones d'habitats sont conditionnées par la température, mais aussi par les gradients de précipitations qui vont délimiter les étages collinéen, montagnard, subalpin, alpin et nival (Lassen and Savoia, 2005; Peterson et al., 1997). Ces différents étages sont caractérisés par le fait que plus les étages sont hauts, plus leurs surfaces sont petites et plus ils sont isolés des mêmes types d'étages sur un autre massif (Hannah, 2008; Steinbauer et al., 2016). Les différents types de végétation présents sur des centaines de kilomètres en longitude ou latitude en plaine, sont alors représentés sur quelques kilomètres verticaux dans les montagnes (Peterson et al., 1997). De plus, certaines dynamiques localisées comme les avalanches, les glissements de terrain, les éboulements, les effets des vents, tel que le Foehn dans les Alpes, crées régulièrement de nouveaux habitats augmentant la diversité biologique locale (Lassen and Savoia, 2005). Cette concentration d'habitats sur des faibles surfaces, fait des montagnes des milieux opportuns pour observer les changements globaux passés et futurs sur la biodiversité sur une petite aire géographique (Peterson et al., 1997). Ce sont effectivement des espaces sur lesquels il est possible d'enregistrer les impacts du changement climatique rapide et d'étudier et de détecter les signaux causés par ces impacts (Beniston, 2005).

Les perturbations récentes causées par l'homme suite au développement de la sylviculture, la mise en place de barrages, l'agriculture et l'établissement d'habitats humains, peuvent avoir des conséquences similaires aux changements liés à des causes naturelles. Néanmoins, les changements liés à l'homme ont des impacts plus intenses et conduisent rapidement à la fragmentation des habitats, à une fragilisation des milieux et à une diminution de leur résilience: les milieux deviennent

plus sensibles à de nouvelles perturbations (feu, apparition d'espèces exotiques envahissantes par exemple). Cela a pour conséquence une augmentation du risque d'extinction des espèces face aux changements globaux (Baruah et al., 2020). Effectivement, lors d'une perturbation, les espèces qui peuvent se déplacer trouvent des habitats favorables à proximité mais qui sont plus fragmentés et dont la surface est inférieure aux habitats initialement occupés. Par exemple, l'ours brun en Europe (*Ursus arctos*) qui avait une large aire de distribution est aujourd'hui contraint aux massifs montagneux (Hoorn et al., 2018).

Depuis le Néolithique, mais également durant les dernières décennies, dans les montagnes européennes, l'agriculture a causé de profonds changements dans les usages des sols, ayant des impacts sur les compositions floristiques des habitats alpins (Lassen and Savoia, 2005; Tasser et al., 2003). L'installation de l'homme et la pratique du pastoralisme ont nécessité l'ouverture de milieux conduisant à une baisse anthropique de la limite altitudinale des arbres de plusieurs centaines de mètres: les prairies créées étaient constituées d'une richesse floristique trois fois plus grande que celles des forêts qu'elles remplaçaient (Fischer et al., 2008). Avec plus de 80 espèces de plantes sur 80 m^2, les alpages des Alpes entre 1800 et 2200 mètres représentent les communautés de plantes les plus diversifiées d'Europe (Lassen and Savoia, 2005).

Depuis la guerre et surtout après les années 1970, la mécanisation de l'agriculture a conduit à délaisser la plupart des alpages les moins accessibles au profit des parcelles plus proches et plus faciles à entretenir et la fertilisation des sols a été développée sur l'ensemble des territoires agricoles exploités. De part ces nouveaux usages des sols, la diversité des espèces floristiques diminue (Fischer et al., 2008). La réponse de la flore à ces changements, comme à tout autre changement, est d'une importance fondamentale car les conséquences sur les formes et les structures des mosaïques d'habitats ont des impacts sur la faune et la flore (Haslett, 1997). Effectivement, les habitats lorsqu'ils sont transformés ne permettent pas toujours d'accueillir les même espèces.

Par ailleurs le WWF dresse les constats des différentes menaces des activités anthropiques sur la biodiversité dans l'"Ecoregion Conservation Plan for the Alps" qui conduisent à des priorités de conservation des espèces floristiques et faunistiques des Alpes (Lassen and Savoia, 2005). Parmi ces constats, l'urbanisation et le tourisme sont deux éléments forts de réduction, destruction, fragmentation et dérangement des habitats et de la biodiversité. L'urbanisation ou l'occupation des sols par les populations humaines ne cesse d'augmenter (la surface occupée par une personne ayant doublée depuis 1950): dans les Alpes, depuis 1970, la croissance démographique est plus élevée que la moyenne des autres territoires européens: les urbanisations se font dans les zones les plus accessibles, les vallées les plus inaccessibles étant plutôt soumises à une dépopulation. Cette concentration des populations en dessous de 1000 mètres, induit le développement d'aménagements de logements mais également des infrastructures linéaires de transport, qui ont des impacts sur les continuités écologiques et augmentent l'isolement de la faune alpine: chaque année 150 millions de personnes traversent les Alpes dont 87% par la route et seulement 13% par le train. Au dessus de 1000 mètres, les résidences secondaires, les aménagements d'infrastructures de tourisme, les sports d'extérieurs (entre autres: ski, VTT, course, canyoning, parapente, escalade) et les évènements de compétition associés, se développent de plus en plus dans des zones non touchées au préalable par le tourisme. Des études ont montré l'importance de la préservation d'espaces non-fréquentés en montagne pour éviter le stress et préserver des espèces emblématiques de nos montagnes, tels que le lièvre variable (*Lepus timidus*), le tétras lyre (*Tetrao tetrix*) ou le grand tétras (*Tetrao urogallus*). Le stress causé par les activités humaines durant les périodes hivernales contribue à diminuer la survie des espèces en induisant des changements physiologiques et de comportements, lors des périodes pendant lesquelles la recherche de nourriture est compliquée par le recouvrement des ressources par le manteau neigeux (Rehnus et al., 2014).

1.3 Impacts du changement climatique sur la distribution des espèces en montagne

Les changements d'usage des sols, mais aussi l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone et en méthane en lien avec les activités de l'homme, ont déjà montré leurs impacts sur la biodiversité en montagne (Körner, 2004). Le changement climatique qui découle de cette augmentation des gaz à effet de serre, est considéré comme un des facteurs importants d'extinction de la biodiversité en particulier en montagne même si les changements d'usages des sols serait le facteur principal (Chapin III et al., 2000). Dans ce mémoire nous allons faire la synthèse des connaissances et des recherches sur les impacts du changement climatique sur la distribution des espèces, les adaptations génétiques, physiologiques ou phénologiques ne seront pas développées. Nous considérons effectivement que le changement climatique rapide ne permettra pas pour la plupart des espèces des adaptations *in situ* (Baur and Baur, 2013): le changement de forme des aires de distribution étant la réponse la plus rapide de la part des espèces, nous estimons que la compréhension de la résilience des espèces face au changement climatique se traduit a minima par leur capacité de déplacement et de colonisation des habitats favorables.
Le changement climatique modifie l'environnement des espèces de différents groupes dans le monde, les contraignant à un déplacement de leurs aires de distribution vers des zones historiquement plus froides: ces déplacements sont variables en fonction des espèces (Freeman et al., 2018). Les aires de répartition géographiques de nombreuses espèces sont en train de changer de forme en se contractant ou en connaissant une expansion ou un glissement dans la direction des pôles ou vers des altitudes supérieures, en réponse au changement climatique qui induit des modifications dans leurs environnements (Breshears et al., 2008; Hiddink and Hofstede, 2008; Hoegh-Guldberg et al., 2008; Kelly and Goulden, 2008; Parmesan and Yohe, 2003). Au delà des intérêts en terme de terrain de recherche liés à la montagne développés précédemment, les massifs pour certaines espèces, intègrent les limites inférieures et supérieures de leurs aires de distributions: ce qui permet, sur des espaces réduits, de comprendre l'évolution de ces aires de distribution face aux impacts du changement climatique (Menéndez et al., 2014).

En fonction de la position des espèces de montagne dans le gradient altitudinal, les changements dans les aires de distribution peuvent être très différents: ils sont néanmoins conditionnés par le métabolisme des espèces (ectotherme et endotherme n'auront pas la même réaction à des altitudes similaires aux changements de température) (Freeman et al., 2018). Les mouvements des espèces vers les altitudes supérieures (températures plus basses) sont principalement limitées par des tolérances physiologiques (paramètres abiotiques), vers les altitudes plus basses (températures plus hautes), c'est principalement la compétition (paramètres biotiques)(Ghalambor et al., 2006). Dans les climats tempérés, sous l'effet du changement climatique, la plupart des espèces de basse altitude auraient tendance à avoir une aire géographique qui s'étend vers les altitudes plus hautes, les espèces situées à des altitudes intermédiaires auraient des évolutions de leur aire de répartition qui pourrait être une expansion égale vers les altitudes plus basses ou plus hautes, alors que pour les espèces de haute altitude (considérée comme ayant une limite supérieure de leur aire dans les 50 mètres du sommet) cette aire diminue (Freeman et al., 2018).

Pour étudier les aires de distribution des espèces et leurs évolutions en lien avec le changement climatique, il est nécessaire de comprendre quels sont les variables biotiques ou abiotiques qui contraignent les espèces. Effectivement, l'augmentation des températures peut atteindre certaines tolérances physiologiques des espèces mais est également un facteur de modification de leur environnement: les associations d'espèces nouvellement formées ainsi que l'évolution de paramètres influencés par la température (régimes hydriques par exemple) vont modifier l'environnement immédiat des espèces causant un retrait, une stabilité ou une expansion de la limite altitudinale supérieure ou inférieure de l'aire de distribution de l'espèce étudiée (Cahill et al., 2014). La compréhension des impacts du changement climatique sur la distribution des espèces nécessite de ce fait une recherche intégrative de l'évolution d'autres contraintes biotiques ou

abiotiques. Dans ce cadre, en plus de l'évolution des paramètres abiotiques, la dispersion des espèces et en particulier de la flore, en tant que classificateur (Davies et al., 2004; Devillers et al., 1991) et signal de modification des habitats, font partie des éléments indispensables de recherche pour comprendre comment les espèces peuvent migrer, vers des habitats potentiellement favorables ou non favorables à leur établissement, pour survivre aux impacts du changement climatique.
Les actuels risques d'augmentation rapide de la température, peuvent diminuer les capacités des espèces à se déplacer, par la réduction du temps disponible pour les espèces pour migrer et pour s'adapter aux nouveaux changements. De plus, les perturbations liées à la fragmentation des habitats et la diminution des continuités écologiques, vont augmenter les difficultés de dispersion dans le cadre du rapide changement climatique (Peterson et al., 1997): ces perturbations s'ajoutent aux éléments paysagers de leur environnement qui constituent des barrières (rivières, lacs, forêts, vallées, chaines de montagnes, reliefs) (Engler et al., 2009). Il apparait déjà que certains de ces organismes ne sont pas capables de se disperser ou de s'adapter assez vite pour se maintenir face au changement climatique rapide (Hiddink and Hofstede, 2008; Hoegh-Guldberg et al., 2008; Oertli, 2010). C'est le cas par exemple des organismes sessiles qui vont être contraints du fait de leur difficulté à se déplacer de rester sur leur aire de distribution ou si ils ne peuvent s'adapter au changement climatique, leur aire va se contracter, potentiellement jusqu'à leur extinction (Cahill et al., 2014).

1.3.1 La flore de montagne

La flore présente des capacités de dispersion et de survie particulières: par exemple la capacité de dispersion qui est principalement passive et la mise en sommeil (dormance) des graines ou des organismes (propagules) qui ne vont pas se développer jusqu'à ce que les conditions redeviennent favorables (Thomas et al., 2004; Thuiller et al., 2007). Néanmoins, malgré ces capacités, certaines espèces floristiques présentes en montagne sont menacées d'extinction: effectivement, la montée d'espèces des étages inférieurs peut conduire à des hybridations avec les espèces des étages les plus proches qu'elles colonisent (Gómez et al., 2015). Dans la Sierra Nevada, Gomez et al. (2015) ont ainsi montré que 25% de la flore endémique de haute montagne était hybridée avec les espèces des altitudes inférieures qui avaient élargi leur aire de distribution. Par ailleurs, sur les Alpes suisses de l'Ouest, il a été montré qu'en fonction du scénario climatique, sur 287 espèces floristiques de montagne, de 1 à 25% des espèces auraient disparu d'ici 2100 et leurs aires auraient diminué de 70 à 90% (Engler et al., 2009).

L'expansion de la forêt vers des altitudes plus hautes du fait du réchauffement climatique, est une menace importante supplémentaire pour les espèces de haute-altitude, qui vont connaitre une diminution de la surface de leurs habitats favorables: les espèces de ces étages, installées dans ces zones de glaciations moins sévères au Pléistocène, sont comprises entre la limite de la forêt et les sommets des massifs (Dirnböck et al., 2011). Certaines projections s'appuyant sur des scénarios climatiques les plus optimistes (+1.8°C en 2100) mettent en avant des pertes d'habitats importantes pour des espèces endémiques de haute altitude, d'ici 2100: (i) sur les Alpes autrichiennes, 77% des habitats favorables des plantes vasculaires pourraient être perdus et (ii) sur les Alpes Européennes une étude sur 150 espèces endémiques de plantes des Alpes, prédit la perte de plus de 80% des habitats pour 34% des espèces subalpines, 73% des espèces alpines, 72 à 76% des espèces ayant une aire de distribution la plus localisée et pour 39 à 48% de celles ayant une aire plus large (Dirnböck et al., 2011; Dullinger et al., 2012). Les espèces présentes sur les étages les plus élevés en altitude et dont l'aire de distribution est la plus contractée, sont celles les plus menacées: elles sont sur des aires de distribution de plus petites surfaces que celles des étages inférieurs et si elles doivent se déplacer, elles seront contraintes de migrer vers des altitudes plus hautes qui représentent des surfaces encore inférieures et donc des proportions d'habitats potentiellement favorables inférieures.

1.3.2 La faune de montagne

Face au changement climatique la répartition des habitats évoluant, les espèces mobiles sont les premières espèces qui auront une réaction visible par le déplacement de leurs aires de distributions vers les sommets, pour échapper aux élévations de température (Revermann et al., 2012). C'est le cas par exemple de certains Coléoptères (bousiers) des Alpes et de la Sierra Nevada qui ont leur limite d'aire de distribution qui a été élargie sur les altitudes plus élévées pour respectivement 63% (en 14 ans) et 90% (en 24 ans) des espèces étudiées (Menéndez et al., 2014). Les déplacements des mêmes groupes d'espèces vont donc, en plus de leur mobilité, être également influencés par la zone biogéographique dans laquelle les espèces se trouvent. Pour les espèces de haute altitude, celles qui peuvent se déplacer suffisamment rapidement, pourront rejoindre, après avoir passé certaines barrières liées par exemple aux reliefs, d'éventuels sites favorables à l'étage nival si ils existent. Celles qui ne le peuvent pas, les espèces isolées sur les sommets des massifs, sont fortement menacées d'extinction: les migrations vers des altitudes inférieures étant limitées par la présence et la montée de la barrière des arbres et les habitats fragmentés (routes, aménagements) (Theurillat and Guisan, 2001).

Parmi les espèces mobiles, les Oiseaux et les papillons sont les espèces qui ont été le plus étudiées (Baur and Baur, 2013). Par exemple, Revermann et al. (2012) étudient un oiseau, le lagopède alpin (*Lagopus muta helvetica*), dans les Alpes suisses: la population a diminué au cours de la dernière décennie de 30% ; dans les années à venir et d'ici 2070 il est prévu une diminution de 15 à 66% de son habitat avec un déplacement de la limite inférieure de sa répartition s'élevant de 20 à 40 mètres par degré Celsius supplémentaire. Ces résultats sont confirmés par d'autres études sur la flore, qui prévoient une réduction de l'étage de végétation alpine de 63% en 2100 sous un scénario d'élévation de la température de 3.3°C: les étages collinéen et montagnard connaitraient une diminution de 20% et l'étage subalpin une augmentation de 9% (Theurillat and Guisan, 2001). Des études sur les papillons d'altitude européens démontrent également une migration vers les sommets qui aurait pour impact pour certaines espèces, une diminution de leur variabilité génétique, pouvant conduire à la disparition de sous-espèces par hybridation, ou à la disparition de populations ne trouvant pas de milieux favorables aux altitudes supérieures (Habel et al., 2010). Une autre étude sur deux sous espèces de papillons de montagne en République Tchéque, montre comment une espèce, même si elle peut se déplacer, peut ne pas trouver d'habitat favorable du fait d'une adaptation à des conditions microclimatiques très particulières lors de l'établissement de cette espèce lors des dernières glaciations (Kuras et al., 2003). Suite aux impacts du changement climatique sur les fréquences et durées des évènements de sècheresse, une espèce de poisson de l'Adrar en Mauritanie s'est éteinte: les autres espèces reliques connues étant toutes menacées par la disparition de leurs habitats (Trape, 2009). Ces espèces bien que mobiles sont limitées par l'absence de corridors entre leurs habitats préférentiels ; leurs aires de distribution se contractent fortement en réponse au changement climatique.

D'autres espèces qui ont des capacités de dispersion plus limitées, pourraient être confrontées à une impossibilité de se déplacer à une vitesse suffisante, face au rapide changement des conditions climatiques. Néanmoins, des études réalisées sur les gastéropodes terrestres, considérés comme les organismes réalisant le moins de dispersion active du règne animal (Baur and Baur, 2013), dont l'escargot terrestre (*Arianta arbustorum*), montrent une réponse similaire de ces organismes à celle des autres organismes mobiles. En effet, sur neuf montagnes du Parc national suisse, Baur et Baur (2013) montrent que la limite altitudinale supérieure des populations d'escargots s'est élevée en moyenne de 164 mètres en 95 ans face à une augmentation de la température moyenne annuelle dans la région de 1.6°C. Ils montrent que les déplacements suivant le glissement des aires de distributions de la végétation, ne sont pas limités par la pente mais par l'ensoleillement: les populations situées sur des versants Sud pouvant connaitre dans le même pas de temps, un déplacement de 233 mètres en moyenne, alors que celles présentes sur des versants Nord ou Nord-Ouest se sont déplacées en moyenne de 122 mètres. Certaines populations ont déjà atteint des

barrières infranchissables de haute altitude, comme des murs rocheux sans végétation, limitant de se fait la possible expansion de leurs aires.

En conclusion, la montagne est un espace privilégié pour la détermination des habitats des espèces et de l'évolution de leur aire de distribution suite au changement climatique. En effet, ces territoires font partie des espaces les moins aménagés par l'homme et permettent donc de mieux capter le signal climatique: les pressions anthropiques de type urbanisation et développement économique, qui peuvent avoir comme conséquence par exemple la dégradation physique des habitats, la fragmentation du paysage et la pollution des eaux, sont peu présentes à haute-altitude alors qu'elles sont très fortes partout ailleurs (Grabherr et al., 2010). De plus, la présence d'une grande richesse de gradients environnementaux, permettant des alternatives d'habitats dans des conditions diversifiées (par exemple climatiques, topographiques et d'ensoleillement), offrent aux espèces la possibilité de trouver des habitats favorables à des distances géographiques très faibles.

Du fait du caractère difficilement accessible de la montagne et des besoins de moyens importants pour des suivis sur ces espaces souvent enneigés, la plupart des études menées sur les impacts du changement climatique sur les espèces de montagne ont cependant été conduites sur des espèces floristiques. Néanmoins, les études réalisées sur les espèces faunistiques terrestres de montagne, plus ou moins mobiles, démontrent que leurs aires de distribution sont en train d'évoluer sous l'impact du changement climatique. Dans la littérature, les recherches portent principalement sur les espèces terrestres de montagne, or les espèces des milieux aquatiques et en particulier des zones humides subissent une menace supplémentaire à celle du changement climatique, du fait des conséquences importantes des activités humaines sur leurs habitats depuis des siècles: elles pourraient connaitre des extinctions de populations plus rapides (Suhonen et al., 2010). Pour avancer dans la compréhension de la résilience des espèces face au changement climatique, nous souhaitons affiner les connaissances déjà acquises sur l'évolution des aires de distribution des espèces, en travaillant sur des espèces aquatiques des zones humides de montagne.

1.4 Les zones humides: des milieux menacés qui hébergent une biodiversité exceptionnelle

Les zones humides représentent entre 2 et 4% de la surface de la Terre non-océanique (Downing et al., 2006). Celles de moins de 10 hectares représentent plus des 90% des 304 millions de milieux aquatiques stagnants, c'est à dire 30% de la surface totale des eaux stagnantes des continents. Potentiellement isolées dans une matrice terrestre, elles sont les plus rares habitats sur les continents et représentent une surface plus de 25 fois inférieure à celle des habitats terrestres (Strayer, 2010). De part leurs multiples fonctions écologiques, elles ont un rôle clé sur différents processus tels que l'émission de méthane ou de dioxyde de carbone, la rétention des nutriments (phosphores, nitrates), la rétention des eaux de pluie et l'alimentation des aquifères (Céréghino et al., 2014; Downing et al., 2006). Parmi les services rendus pas les zones humides quatre jouent le rôle "d'amortisseurs climatiques" et participent à l'adaptation au changement climatique et à son atténuation: le stockage de carbone dans les sédiments, l'écrêtement des crues, l'atténuation de certains évènements climatiques extrêmes (par exemple les tempêtes ou les sècheresses) et les services de soutien d'étiage (Vaschalde, 2014). Downing et al. (2008) montrent ainsi que les mares agricoles du monde retiennent plus de quatre fois le carbone contenu dans les océans (Downing et al., 2008). D'après des études réalisées en Amérique du Nord et sur le continent Eurasien, plus de 30% du carbone du sol est stocké dans les zones humides (Gorham, 1991).

La qualité des habitats aquatiques s'est dégradée pendant les dernières décennies à cause des différentes activités ou aménagements anthropiques tels que l'agriculture et l'urbanisme, les barrages, les endiguements de cours d'eau et la régulation des niveaux d'eau, mais aussi par la pollution engendrée par ces activités (Korkeamäki and Suhonen, 2002). De plus, les dégradations des fonctions des zones humides et les variations climatiques influencent l'équilibre entre le stockage et la rétention des gaz à effet de serre de ces milieux (Bridgham et al., 2006). La restauration et la

création de zones humides dans le monde et en particulier dans les zones tropicales et subtropicales, pourraient contribuer à l'amélioration du stockage du carbone (Mitsch et al., 2013).

Selon le dernier rapport de l'IPBES du 6 mai 2019 (Díaz et al., 2019), seulement 13% des zones humides présentes en 1700 perduraient en 2000. En France, selon une étude du Commissariat général au développement durable réalisée en 2012 (CGDD, 2012), entre 2000 et 2010, 48% de celles restantes et à enjeu pour la biodiversité ont été dégradées. Ces régressions sont attribuées à des causes connues dues à l'action de l'homme telles que le drainage, la mise en culture, l'urbanisation ou l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (Bridgham et al., 2006; Chapin, 2003; Cohen-Shacham et al., 2011; Ferrier and Jenkins, 2009; Gorham, 1991; Maltby and Acreman, 2011; Maltby and Barker, 2009; Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005).

Les zones humides représentent sur la planète l'écosystème qui supporte le plus de biodiversité spécifique (Ferrier and Jenkins, 2009; Maltby and Barker, 2009). En 2009, Maltby et Barker écrivent dans leur livre "The changing wetland paragdigm" que "la biodiversité des zones humides est considérable pour trois raisons: ses contributions dans le pool mondial de gènes, le support d'espèces avec des capacités spéciales (particulièrement physiologiques et biochimiques) d'adaptations aux conditions d'anaérobie, de limitation de nutriments, de changements hydrologiques et de stress liés à d'autres facteurs, et la présence de populations de certaines espèces de hautes valeurs économique et sociétale". Plus que dans tous les autres écosystèmes, la biodiversité des milieux aquatiques présente un déclin rapide (Suhonen et al., 2010). Aux États Unis, alors que 14 à 18% des vertébrés terrestres (Oiseaux, Mammifères et reptiles) et des papillons sont classés comme vulnérables, en périls, ou éteints, la proportion d'organismes aquatiques classés de manière similaire est de 35 à 37 % pour les Amphibiens et les Poissons, de 65% pour les écrevisses et de 67% pour les bivalves unionidés. Une large part de la faune aquatique mondiale apparait de fait vulnérable à l'extinction, certaines espèces ayant déjà disparu (Dudgeon et al., 2006; Korkeamäki and Suhonen, 2002; Richter et al., 1997).

De nombreuses zones humides sont localisées sur des têtes de bassins versants, elles sont appelées "château d'eau". Du fait de l'alimentation de nombreuses rivières, elles sont considérées d'importance internationale. Isolément, elles contribuent à la biodiversité aquatique et terrestre. En réseau, elles sont indispensables et vitales pour répondre aux évolutions de leurs habitats face au changement climatique, et permettre les mouvements des espèces vers les pôles ou en altitude (Céréghino et al., 2014). Parmi les zones humides, certaines sont plus sensibles aux impacts des changements globaux. C'est le cas des petites zones humides qui de part leur petite taille et la structure simple de leurs communautés, sont des milieux sentinelles pouvant capter rapidement les signaux du changement climatique, (De Meester et al., 2005): comme par exemple les zones humides alpines caractérisées par un faible nombre d'espèces (Oertli, 2010).

1.5 Les Odonates: de bons modèles d'étude pour comprendre la résilience des espèces des zones humides de montagne sous l'impact du changement climatique

La diminution de la biomasse des Insectes a des effets qui peuvent être prévisibles sur le fonctionnement des écosystèmes, de part leurs rôles indispensables, par exemple dans la pollinisation, le recyclage de la matière et l'alimentation des organismes de niveaux trophiques plus élevés (Hallmann et al., 2017). La pollinisation par les animaux (majoritairement par les Insectes) est estimée à 78% dans les régions tempérées et à 94% dans les régions tropicales (Ollerton et al., 2011; Steenhuisen et al., 2015). Des études récentes (Hallmann et al., 2017; Seibold et al., 2019) précisent la chute importante et rapide de la biomasse d'Arthropodes terrestres liée en particulier à l'intensification des pratiques agricoles et au changement climatique. Effectivement, elles montrent entre 2008 et 2017, dans les prairies allemandes une chute de leur biomasse de 67% et de 41% dans 30 forêts. Par ailleurs, dans 63 aires protégées allemandes, entre 1989 et 2016 ce déclin a atteint 82% de la biomasse des Insectes ailés. Parmi les Insectes, les Insectes aquatiques continentaux sont les plus menacés.

Les invertébrés aquatiques des mares sont présents dans des sites "isolés" séparés par des terres inhospitalières. Leur capacité de dispersion serait donc une garantie, lorsqu'elle est efficace, de survie de l'espèce à long terme. Elle pourrait être un bon indicateur de résistance des espèces face aux menaces liées au changement climatique (Bilton et al., 2001). Les espèces faunistiques de haute montagne et en particulier les espèces d'invertébrés aquatiques sont des espèces très adaptées à leur environnement, elles sont souvent présentes sous des conditions climatiques très précises. Les espèces boréo-alpines font parties de ces espèces, se sont des "espèces suivant une distribution particulière dans les composantes des régions boréales et très septentrionales du continent eurasiatique, se trouvant en ilot dans les montagnes européennes plus méridionales" (Robineau, 2007): elles sont intéressantes pour comprendre l'évolution des distributions passée et future des espèces face au changement climatique.

Les Odonates nécessitent à la fois la présence d'habitats aquatiques pour la phase larvaire et d'habitats terrestres pour la phase adulte: ils sont intégrateurs des modifications des mosaïques de paysages, tant sur leurs qualités que sur leurs structurations. A la différence des papillons qui si ils essayent de migrer nécessitent certaines espèces floristiques, pour se déplacer, les Odonates ont besoin essentiellement d'eau (Ott, 2010). Ils sont également de bons indicateurs pour évaluer les impacts des changements globaux sur le long terme (biogéographie, climatologie) et sur le court terme (biologie de la conservation) et ce en même temps dans l'eau et dans le paysage (Corbet, 1993; Kalkman et al., 2008). De plus, différentes études ont montré l'intérêt de certaines espèces d'Odonates spécialisées comme indicatrices de l'évolution de la richesse spécifique globale, par exemple dans des lacs de la forêt boréale (Sahlén and Ekestubbe, 2001). On les considère comme des espèces parapluies c'est-à-dire "une espèce dont le domaine vital est assez large pour que sa protection assure celle des autres espèces appartenant à la même communauté" (Ramade, 2002). Leur situation peut donc être représentative des autres groupes et alerter, sur des changements environnementaux, ou permettre l'évaluation des actions de gestion des milieux aquatiques (Corbet, 1993). Les Odonates peuvent également donner des indications sur l'état (écologique et chimique) des cours d'eau (au sens de la Directive Européenne cadre sur l'eau de 2000) et sur leurs connexions latérales (Chovanec et al., 2004).

De nombreuses espèces d'Odonates des régions tempérées ont connu une forte diminution de leur aire géographique et de leur abondance depuis la moitié du vingtième siècle de part la disparition ou la dégradation de leurs habitats: en Europe, 19 des 143 espèces présentes sont menacées d'extinction (Boudot and Kalkman, 2015). En France, parmi les 89 espèces présentes historiquement, 2 ont disparues, 11 sont menacées et 13 autres sont quasi menacées d'extinction (UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016).

Des études récentes, ont montré la réaction rapide des espèces d'Odonates au changement climatique. En 2010 Ott (2010) fait un bilan de l'évolution des listes et des abondances des espèces en Allemagne: il fait le constat que ses observations sont similaires à l'échelle européenne. Il montre que des espèces telles que *Crocothemis erythraea* qui a été décrite en 1980 comme étant une espèce Méditerranéenne a une aire de distribution qui s'étend aujourd'hui vers le Nord: elle est présente au Danemark, au Luxembourg et en Ukraine du fait du réchauffement climatique. Certaines espèces de plaine voient leur aire de distribution s'étendre en altitude comme *Anax imperator* par exemple. D'autres espèces comme *Anax parthenope* étaient déjà présentes sur des territoires et connaissent une augmentation de leurs abondances. Par ailleurs, suite à l'été extrêmement chaud de 2003 et aux manques d'eau enregistrés les années suivantes, Ott (2010) observe que certains milieux aquatiques de basse altitude contenant des espèces d'Odonates boréo-alpins (*Coenagrion hastulatum*, *Somatochlora arctica*, *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia*), n'ont pas permis leurs survies et ont été colonisés par des espèces plus ubiquistes (par exemple *Orthetrum cancellatum* et *Libellula depressa*). Ce type d'extinctions locales non isolées, peuvent conduire à des extinctions à l'échelle régionale à moyen terme. Il définit les espèces gagnantes comme celles qui affectionnent les températures chaudes et les perdantes comme celles qui vivent dans des températures froides et en particulier en montagne.

Les Odonates et en particulier les espèces boréo-alpines, sont des modèles biologiques adaptés pour comprendre quelles sont les évolutions possibles des aires de distributions des espèces de montagne, pour anticiper et tenter de mitiger l'impact du changement climatique sur ces espèces et éviter des extinctions locales (peu étudiées) et une diminution de la richesse spécifique régionale ou nationale (parfois peu anticipée).

1.6 Priorités de conservation et d'actions pour éviter l'extinction des espèces boréo-alpines en France

Les listes d'espèces aux échelles régionales ont pu être allongées grâce à l'arrivée de nouvelles espèces. Cette préservation et augmentation de la richesse en espèces sont des éléments importants en termes de conservation des espèces. Néanmoins avec le changement climatique en cours, on a pu évoquer ci-dessus que cette augmentation de richesse pouvait cacher des extinctions locales: remplacer par exemple quelques rares espèces boréo-alpines par de nombreuses espèces ubiquistes (Ott, 2010). Effectivement l'augmentation de la richesse régionale est aujourd'hui une évidence, alors que l'évolution de la richesse locale est aujourd'hui moins renseignée (la richesse d'un écosystème donné, par exemple des mares ou des zones humides ou encore des rivières)(Oertli, 2010). Ces changements seront les plus importants là où la richesse spécifique est la plus faible: c'est le cas des zones humides de montagne qui ont une richesse spécifique beaucoup plus faible que celles des zones de plaine (Oertli et al., 2008). Oertli et Rosset dans des études réalisées en 2010 sur 109 et 113 mares d'altitude en Suisse projettent une augmentation de au moins 150% (de 14 à 35 espèces) du nombre d'espèces dans les zones humides d'altitude, cette augmentation pouvant être amplifiée par les dégradations des habitats de plaine, qui engendreraient une plus forte migration de ces espèces pouvant conduire à un triplement du nombre d'espèces en altitude: les immigrations d'espèces nouvelles pourront couvrir largement les extinctions locales d'espèces. Ces prédictions issues des différents scénarios de changement climatique, montrent que les impacts du réchauffement pourraient être à l'origine de l'extinction des sept espèces d'Odonates boréo-alpins en Suisse, entrainant in fine une perte de richesse à l'échelle régionale. En plus de la colonisation par les espèces dites gagnantes, avec l'augmentation des températures, de nombreuses zones humides d'altitude peuvent s'assécher sur de longues périodes ce qui pourrait conduire à une extinction encore plus rapide de ces espèces (Ott, 2010).
La liste rouge des espèces menacées de l'UICN est un outil qui définit les statuts de conservation des espèces mondiales: c'est un support de programmation d'actions de conservation, de gestion, de surveillance et de décision (Rodrigues et al., 2006). Les critères utilisés dans le cadre des listes rouges ont inspiré les autorités nationales et régionales pour définir le degré de vraisemblance de l'extinction de chacune des espèces (Gärdenfors et al., 2001). Ces listes sont des outils globaux qui reposent en général sur des données existantes dans les bases de données nationales ou régionales, elles ont parfois été réalisées il y a des décennies et ne sont pas toujours actualisées. En France métropolitaine, la première liste rouge des espèces menacées a été publiée en 2016 (UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016) mettant en avant l'impact possible du changement climatique sur les espèces boréo-alpines: ces espèces ne sont pas protégées en France, en Europe elles ne font pas partie des espèces menacées sur la liste rouge (Kalkman, 2010) et ne sont pas prioritaires dans les réseaux de sites N2000 (Ott, 2010). En France, la liste rouge de France métropolitaine a été le premier document officiel mettant en avant la nécessité d'étudier et de protéger ces espèces. Par ailleurs, un document préparatoire (Dommanget et al., 2009) de cette liste rouge avait débouché sur un plan national d'action (2011-2015)(Dupont, 2010) qui intégrait seulement une espèce boréo-alpine ; sa réactualisation (2020-2030)(en cours de consultation du public) intègre l'ensemble de ces espèces menacées et insiste sur la priorité de mieux les connaitre, les suivre et gérer leurs habitats dès aujourd'hui, pour leur conservation et pour qu'elles ne disparaissent pas de nos listes locales et régionales. Les objectifs et priorités définies dans la déclinaison régionale du Plan national d'action en Auvergne Rhône-Alpes sont: (i) améliorer les connaissances sur la répartition, la dynamique et l'écologie des espèces boréo-alpines, (ii) préserver les sites et réseaux de sites sur lesquels ces

espèces sont menacées et (iii) sensibiliser et veiller à la non dégradation des sites de présence connus (sujets à des projets d' aménagements)(Soissons and Lamouille-Hébert, 2019).

1.7 Objectifs de l'étude

La sixième crise d'extinction de la biodiversité est en cours. Elle impacte particulièrement la faune aquatique (Suhonen et al., 2010). Parmi les Insectes, les espèces d'Odonates boréo-alpins répondent rapidement à la disparition de leurs habitats et au réchauffement climatique: elles peuvent permettre une meilleure compréhension de la résilience des communautés biologiques aux impacts du changement climatique en montagne et la définition des actions à mettre en œuvre pour répondre aux nouveaux enjeux de conservation (Corbet, 1993; Oertli, 2010; Rosset et al., 2010). En effet, la liste rouge des espèces menacées de Libellules de France métropolitaine (UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016) identifie le changement climatique comme pouvant être préjudiciable à l'avenir pour les espèces boréo-alpines, du fait de l'élévation des températures et de l'accentuation du phénomène d'assèchement des milieux aquatiques. Toutes les espèces boréo-alpines sont intégrées dans le nouveau Plan national d'action (2020-2030) (en cours de consultation du public), document qui définit les actions prioritaires à mettre en œuvre sur le territoire français, pour la conservation de ces espèces. Ces espèces boréo-alpines sont *Aeshna caerulea*, *Aeshna juncea*, *Coenagrion hastulatum*, *Leucorrhinia dubia*, *Somatochlora alpestris* et *Somatochlora arctica*. Elles sont toutes présentes en Haute-Savoie. Ce département français étant le seul pour lequel la présence de *A. caerulea* est avérée.

Les migrations des espèces dites gagnantes, qui vont bénéficier du réchauffement climatique pour élargir leurs aires de répartition, en allant coloniser des zones devenues favorables tout en préservant celles déjà occupées, mettent en péril le maintien des populations et en particulier des espèces d'Odonates boréo-alpins (Breshears et al., 2008; Kelly and Goulden, 2008; Parmesan and Yohe, 2003). La menace d'extinction de ces espèces perdantes est d'autant plus forte que le mouvement, quand il est possible et suffisant vers les altitudes supérieures, sur des habitats favorables existant ou nouvellement créés, peut être limité à l'étage nival ou par les sommets. Pour modéliser et mieux comprendre la niche écologique et la distribution actuelle des espèces d'Odonates boréo-alpins, il est nécessaire d'acquérir des données, les plus fines possible, sur la présence ou l'absence des espèces au travers d'un plan et d'une méthode d'échantillonnage efficaces. Il est également crucial d'obtenir des données sur les habitats préférentiels des espèces étudiées (preferundums écologiques) et sur leurs capacités de déplacement en fonction de la connectivité des milieux. Pour comprendre l'évolution de leurs aires et la mobilité des espèces, il est indispensable de décrire les variables environnementales qui expliquent leurs présences pour identifier la présence ou l'absence d'habitats potentiellement favorables pour les espèces, ou les barrières et sommets infranchissables. Si la bibliographie apporte des informations sur ces différents aspects, la littérature sur les Odonates est relativement parcellaire et il est important de l'appréhender au vue des adaptations locales potentielles qui peuvent exister, d'autant plus que ces espèces sont pour la plupart en limite de leur aire de répartition (Boudot and Kalkman, 2015; Grand and Boudot, 2006; Kury and Wildermuth, 2013; Merlet and Houard, 2012). Nous allons décrire les variables environnementales principales qui caractérisent la niche écologique actuelle des espèces. A partir de la prédiction des évolutions possibles de ces variables, telles que l'évolution de la température avec le changement climatique, des modèles peuvent être utilisés pour prédire les limites des aires de distributions futures des espèces boréo-alpines.

Cette étude a pour objectif de comprendre les impacts potentiels du changement climatique sur la future distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins dans une zone pilote située en Haute-Savoie. Elle permettra d'identifier des zones à enjeux de conservation et de faire des propositions aux gestionnaires, pour mitiger les impacts du changement climatique sur ces espèces menacées d'extinction. Pour ceci, il est nécessaire de passer par une première étape d'acquisition des

connaissances écologiques sur les six espèces d'Odonates boréo-alpins et sur leurs habitats, puis par une seconde étape de modélisation de leur distributions actuelles et futures.

(i) Avoir la meilleure connaissance possible de la distribution des habitats potentiels des espèces d'Odonates boréo-alpins

Les zones humides sont des milieux indispensables pour la présence des Odonates boréo-alpins. Ces habitats très divers sont soumis à de fortes contraintes climatiques et anthropiques (dégradations ou destructions directes, prélèvements d'eau), ce sont des milieux fragiles qui peuvent évoluer rapidement sous les impacts des changements globaux. Pour pouvoir travailler sur la distribution des espèces cibles de notre étude, il est indispensable d'avoir une connaissance la plus fine possible de la distribution de ces milieux.

Dans un premier temps, nous avons donc complété les inventaires des zones humides d'altitude existants, décrit leur distribution et caractérisé ces milieux sur un territoire d'étude, situé dans la région de Chamonix en Haute-Savoie. Un plan d'échantillonnage des zones humides a été réalisé pour couvrir de façon homogène l'hétérogénéité spatiale du paysage. Cet axe de recherche vise à identifier les zones humides actuelles pouvant potentiellement accueillir les espèces boréo-alpines menacées.

(ii) Maximiser les probabilités de détection des espèces d'Odonates boréo-alpins

Pour avoir une bonne représentation de la distribution actuelle des Odonates boréo-alpins, un des axes prioritaires de la déclinaison du Plan national d'action en Auvergne Rhône-Alpes, il est nécessaire de pouvoir détecter au mieux la présence des espèces: il est donc également indispensable de connaitre et de mettre en œuvre des méthodes, les plus adaptées possibles, pour réduire les probabilités de non détection des espèces dans les milieux où les espèces sont présentes.

Dans un second temps, nous avons donc comparé quatre méthodes de détection des Odonates (le métabarcoding et trois méthodes basées sur les identifications morphologiques des espèces: larves, exuvies et adultes) pour optimiser la détection des espèces cibles et pouvoir proposer aux gestionnaires les protocoles les plus adaptés, pour des inventaires efficaces et standardisés de ces espèces. Ces méthodes doivent permettre d'identifier de la façon la plus fiable possible la présence des six espèces cibles dans le périmètre d'étude, situé sur la région de Chamonix en Haute-Savoie.

(iii) Caractériser les habitats potentiellement favorables aux espèces d'Odonates boréo-alpins

Pour pouvoir connaitre la distribution des espèces, il n'a pas été possible de parcourir l'ensemble des zones humides du territoire. Un échantillonnage a été réalisé qui incluait le maximum de zones humides pour être représentatif de l'hétérogénéité spatiale du territoire d'étude et le maximum de variabilité des conditions de présence des espèces cibles. Sur chaque zone, ont été relevés certains paramètres biotiques et abiotiques qui ont semblé pertinents d'après les recherches bibliographiques effectuées sur l'écologie des espèces, pour décrire les facteurs explicatifs de leur présence ou de leur absence. Cet axe permet d'apporter des éléments aux gestionnaires de zones humides sur les potentialités des milieux à héberger les espèces cibles, mais également sur les objectifs de restauration de zones humides dégradées pour les rendre attractives aux espèces menacées, emblématiques de nos montagnes.

Dans un troisième temps, nous avons donc identifié les variables environnementales (biotiques ou abiotiques) qui déterminent la présence des espèces boréo-alpines d'Odonates sur le périmètre d'étude, pour pouvoir estimer par la suite les probabilités d'occupation des espèces sur des zones humides non visitées.

(iv) Identifier les zones actuelles et futures à enjeux de conservation sous l'impact du changement climatique et définir des actions pour la préservation des espèces d'Odonates boréo-alpins

Pour anticiper l'évolution des aires de distributions des espèces d'Odonates boréo-alpins, identifier les zones les plus sensibles au réchauffement et proposer aux gestionnaires et aux

décideurs du territoire des actions de protection et de conservation des espèces et de leurs habitats, nous avons cherché à estimer les probabilités d'occupation par les espèces sur les différentes zones humides du périmètre. A partir des données de distribution des zones humides et des probabilités de détection des espèces boréo-alpines dans l'échantillon constitué, nous avons réalisé des modèles de distribution des espèces pour pouvoir prédire la distribution actuelle des espèces et leur distribution future sous l'impact du changement climatique.

Dans un 4ème temps nous avons donc construit des modèles de distribution des espèces et dressé des cartes de répartition des espèces cibles dans la situation climatique actuelle, en 2050 et en 2100. Ces cartes nous ont permis d'identifier les zones à enjeu de conservation et de proposer des actions concrètes pour viser une conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins menacées.

2 Description du site et du modèle d'étude

2.1 Site d'étude: le massif Arve-Giffre et le massif du Mont Blanc (Haute-Savoie)

2.1.1 La Haute-Savoie

La Haute-Savoie est un territoire remarquable pour des recherches sur les impacts du changement climatique et en particulier pour une meilleure compréhension des réponses des espèces à ces variations. Effectivement, l'altitude moyenne est de 1160 mètres ce qui en fait un département montagnard et d'après Kessler et Chambraud (1986), les importants dénivelés et les effets de versant induisent des températures très variées spatialement. De plus, l'étude de la résilience des espèces d'Odonates boréo-alpins est possible car de nombreuses zones humides sont présentes sur le territoire. Asters (Conservatoire des espaces naturels de Haute-Savoie), dans le cadre de l'inventaire départemental des zones humides porté par la Direction Départementale des Territoires de Haute-Savoie, initié à la fin des années 1990, en identifie, aujourd'hui, 3720 entre 1.3m^2 et 582ha ainsi que 1924 zones humides potentielles (chiffres issues de l'analyse cartographique des données disponibles sur http://carto.geo-ide.application.developpement-durable.gouv.fr/612/JPV_zones_humides_74.map).
Le périmètre d'étude de 193km^2 est donc situé en Haute-Savoie (4598km^2), un département de France métropolitaine (Fig. 1).

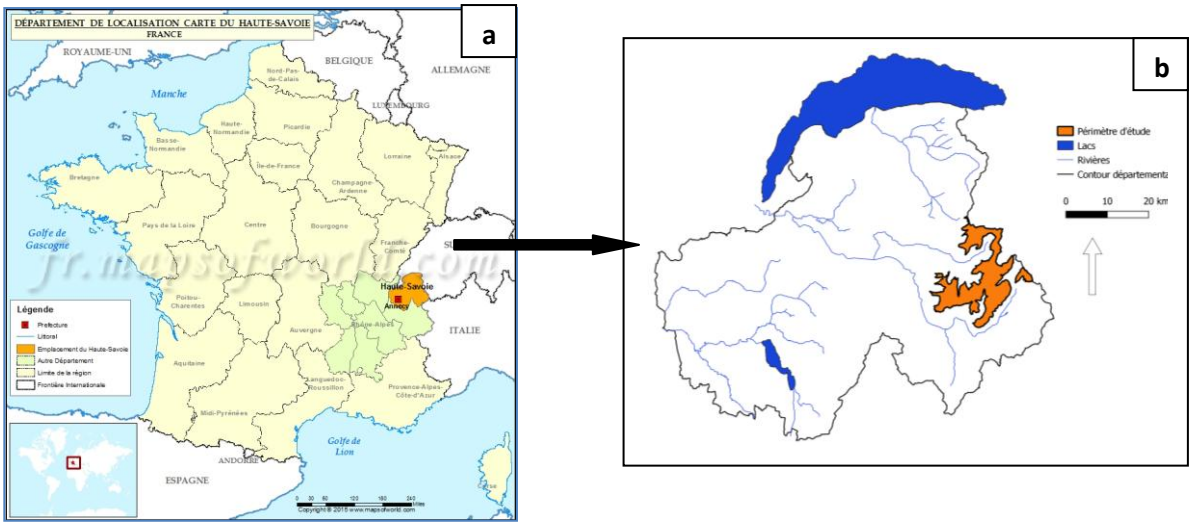

Figure 1. Carte de localisation du département de la Haute-Savoie en France (a) et du périmètre d'étude en Haute-Savoie (b).

Ce département se situe à la frontière avec la Suisse et l'Italie. Cette frontière est matérialisée par le massif des Alpes du Nord qui culmine en Haute-Savoie au sommet du Mont-Blanc à 4809 mètres. De

caractère montagnard et avec de nombreux lacs et zones humides d'altitude (lac d'Anterne, de Montriond, de Gers, tourbière de Sommand, tourbières des Brasses, etc.), la Haute-Savoie est une destination touristique estivale et hivernale: de multiples infrastructures se sont développées et se développent encore pour accueillir et proposer des services aux nombreux touristes qui souhaitent trouver sur le territoire un éventail de possibilités de sports de nature, de haute-montagne et d'activités nautiques. L'attractivité du département est renforcée par le développement d'unités touristiques nouvelles pour répondre à la demande des loisirs de montagne. Chaque année des projets d'installations de nouveaux lits, de création de retenues d'altitude et d'aménagement de domaines skiables et en particulier dans des combes vierges, continuent à voir le jour. Ces nombreuses démarches peuvent avoir de fortes conséquences sur les habitats naturels d'altitude et en particulier sur les espèces qu'ils hébergent. Effectivement, certains auteurs ont pu démontrer dans différents pays européens dans des aires protégées ou non, différents types d'impacts de cette fréquentation de masse sur la biodiversité, pouvant conduire à sa diminution et sa fragilisation: (i) les premiers impacts sont la perturbation ou le dérangement des espèces floristiques et faunistiques par le piétinement et le bruit, l'érosion du sol ou l'accumulation de déchets (ils peuvent parfois être gérés par le contrôle du respect des règles et la sensibilisation des pratiquants), (ii) les seconds impacts du développement du tourisme sont l'augmentation des infrastructures de logement pour développer les capacités d'accueil en montagne, la modification du paysage de petits chalets reconstruits à des tailles plus grandes, le sous-équipement en installations de collectes des rejets et déchets, la surconsommation d'eau, l'introduction par le transport d'espèces allochtones (Pignatti, 1993; Stursa, 2002). Des études ont permis de corréler ces impacts du tourisme de masse à des conséquences comme par exemple la variation de la taille des hordes de certaines espèces, la distance entre les différentes hordes et les conditions de nourrissage hivernal des espèces (Pęksa and Ciach, 2015; Rehnus et al., 2014).

Notre étude ayant pour objectif d'acquérir des connaissances sur les espèces d'Odonates boréo-alpins dans un contexte de changement climatique, nous avons souhaité prioriser notre travail sur les espaces sur lesquels ces espèces sont les seules présentes de leur groupe. D'après l'étude de Oertli (2010) sur la distribution des Odonates en Suisse (stades larvaires et exuvies), seule *Aeshna cyanea* (espèce non boréo-alpine) est présente au-delà de 2000 mètres d'altitude aux côtés des espèces boréo-alpines. Néanmoins, les huit stations connues en Haute-Savoie d'*Aeshna caerulea* (espèce boréo-alpine), les seules en France, sont situées entre 1780 et 2200 mètres (Fig.2): l'origine et la nature des données utilisées seront développées dans le paragraphe spécifique au modèle d'étude (paragraphe 2.2). Nous avons donc choisi de travailler au-dessus de 1900 mètres pour avoir *a minima* quatre sites de présence de cette espèce rare dans notre périmètre d'étude et pour maximiser les opportunités de détection des espèces boréo-alpines, en évitant d'être confrontés à des pressions de compétition par des espèces non-boréo-alpines, dites gagnantes (Rosset and Oertli, 2011). Nous n'avons pas défini de limite altitudinale supérieure pour le périmètre d'étude (à l'exception de l'exclusion du Mont Blanc qui reste enneigé toute l'année et ne permet pas aux Odonates de trouver des habitats favorables). Effectivement, si les espèces étudiées ici ont des données de présences limitées à 2300 mètres (Fig. 2), des milieux pourront se créer sur des zones actuellement défavorables à la présence des Odonates suite au réchauffement climatique. Il a déjà été montré en Italie sur les Alpes (entre 1954 et 2007), au Pérou sur la Cordillera Blanca (entre 1987 et 1995) et en Bolivie sur la Cordillera Real (entre 1984 et 2011), que la fonte des glaciers et la hausse des précipitations, entrainent en montagne une augmentation de la surface et le nombre de zones humides des bassins versants des glaciers (Polk et al., 2017; Salerno et al., 2014).

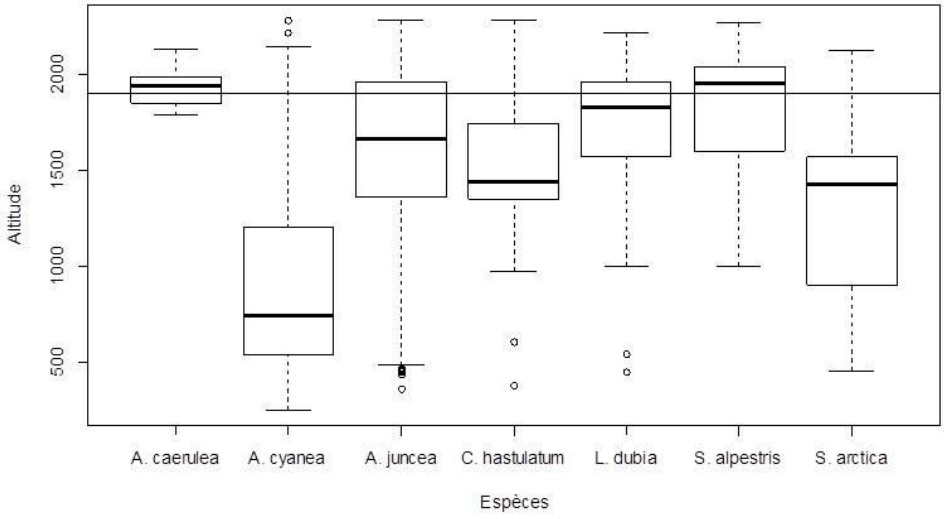

Figure 2. Distribution altitudinale connue des espèces boréo-alpines et de *Aeshna cyanea* en Haute-Savoie (1865 données, entre 1982 et 2016 ; stades adultes et exuvies). La ligne horizontale tracée à 1900 mètres permet de mettre en évidence la possibilité de détection de l'ensemble des espèces recherchées, dans le cadre de ce projet de recherche sur l'impact du changement climatique sur la distribution actuelle et future des Odonates boréo-alpins en Haute-Savoie. Les données considérées comme erratiques ont été exclues.

Le périmètre d'étude (193km^2) est défini par l'espace où les espèces boréo-alpines les plus caractéristiques (*Somatochlora alpestris* et *Aeshna caerulea*) sont toutes présentes et le plus densément (Boudot, com pers) (Fig 3).

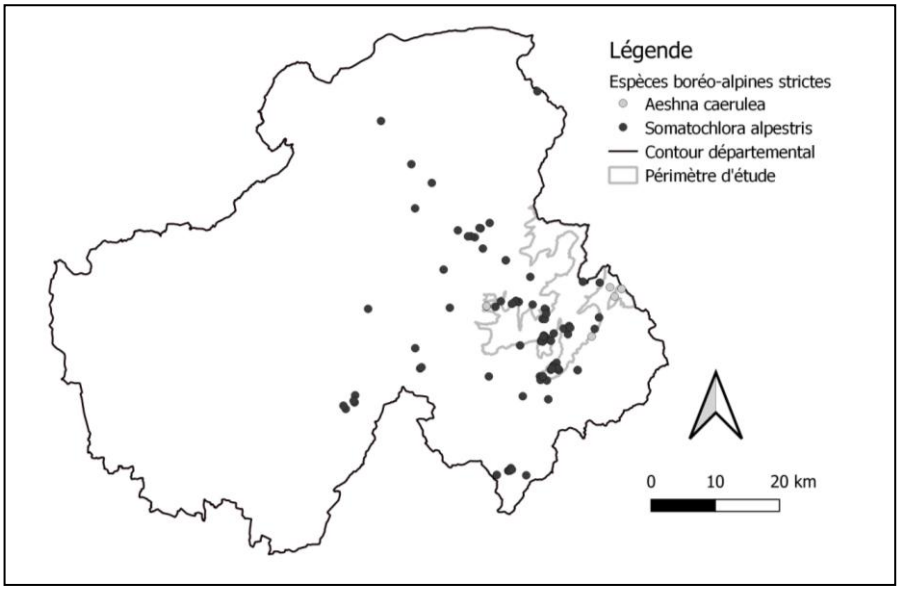

Figure 3. Distribution en Haute-Savoie des deux espèces boréo-alpines les plus caractéristiques (Jean-Pierre Boudot, com pers. 2019). Leur présence est constatée sur la partie Est du département qui est la plus montagnarde. Les données les plus denses sont situées dans la haute vallée de l'Arve et du Giffre.

2.1.2 Description du territoire d'étude

Le territoire d'étude (Fig 4) est situé sur le massif Arve-Giffre et le massif du Mont Blanc: les communes concernées sont situées sur les hautes-vallées de l'Arve et du Giffre (Samoëns, Sixt-Fer-à-cheval, Vallorcine, Chamonix-Mont-Blanc, Servoz, Passy, Magland et Arâches). Il représente 19300

hectares dont 10800 hectares sont classés en réserves naturelles nationales (Aiguilles Rouges, Carlaveyron, Vallon de Bérard, Sixt Passy et Passy).

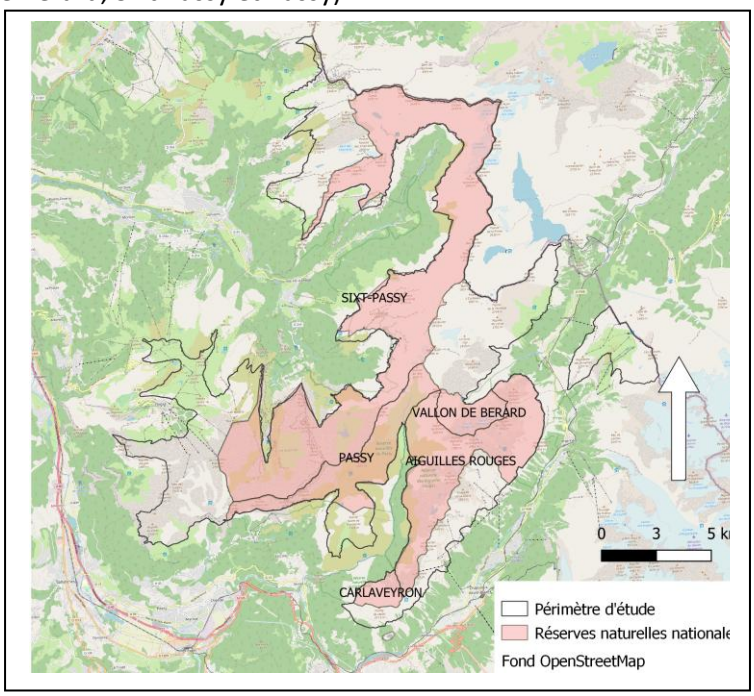

Figure 4. Focus sur le territoire d'étude. Les cinq réserves naturelles nationales des massifs Arve-Giffre occupent plus de la moitié de la surface du périmètre (56%).

Sur ces massifs les marques de développement des axes de transports et des infrastructures liées au tourisme sont très présentes dans le paysage, ainsi que celles liées aux activités de pastoralisme et de sylviculture. En effet, la vallée du Mont-Blanc est un haut-lieu de transit européen reliant la Suisse et l'Italie avec entre autres le tunnel du Mont Blanc et la route Blanche. Sur ce territoire, de nombreuses constructions (habitations permanentes, lieux d'accueil, chalets d'alpages, abris et cabanes de chasseurs, ruines sur d'anciens alpages) ont été réalisées au fil du temps (Bonino et al., 2015). Du fait de la forte présence d'eau et de leurs reliefs, ces massifs sont également impactés par la présence de divers aménagements hydroélectriques (par exemple un collecteur du barrage d'Emosson)(Bonino et al., 2015). Certaines unités pastorales les plus inaccessibles ont été abandonnées dans les années 1950 et la pression de pâturage (élevages gardés ou non) est globalement faible, ce qui conduit à un embroussaillement de certains alpages et à la montée en altitude de la limite des arbres. Par ailleurs le tourisme se développe fortement depuis la fin du XIXème siècle. Aujourd'hui, la commune de Chamonix peut accueillir à elle seule de 60000 visiteurs par jour en hiver (ski de piste, ski de randonnées, randonnées à raquettes), à 100000 en été (randonnée pédestre, trail dont ultra trail du Mont Blanc, VTT, vol libre, canyoning, escalade). La mer de glace reçoit plus de 800000 visiteurs par an. Le territoire d'étude est donc situé dans un contexte de pression anthropique forte au travers des aménagements existants ou en projet: une augmentation du nombre de personnes est constatée, se diffusant de plus en plus dans l'espace et dans le temps (Asters and SIVM du Haut-Giffre, 2016; Bonino et al., 2015). La préservation et la protection des espaces naturels est indispensable à la conservation des espèces boréo-alpines, c'est pourquoi cinq réserves naturelles nationales ont été créées à partir des années 1970.

Les réserves naturelles nationales du périmètre sont gérées par le Conservatoire des Espaces Naturels de Haute-Savoie (Asters). L'intégralité du massif des Aiguilles Rouges est comprise dans le Site d'Importance Communautaire (SIC) FR8201699 « Aiguilles Rouges » (Arrêté du 23 aout 2010) qui concerne les réserves des Aiguilles Rouges, de Carlaveyron et du Vallon de Bérard. Ce site Natura 2000 jouxte le SIC FR8201700 « Haut Giffre » (Arrêté du 28 novembre 2008) qui concerne les réserves naturelles de Passy et de Sixt-Passy, ainsi que le Site classé de Platé et la partie montagne de Pormenaz située sur Servoz (David et al., 2013).

Ces espaces naturels ont été protégés pour leur valeur en terme d'habitats d'intérêt communautaire au titre de la "directive habitat" pour "la conservation des habitats naturels, de la faune et de la flore sauvages" en Europe (directive 92/43/CEE du Conseil, du 21 mai 1992) et en particulier pour ceux estimés comme prioritaires, comme par exemple certaines zones humides (tourbières hautes actives 7110) et leurs glaciers d'alimentation, présents dans une matrice pour l'instant principalement ouverte.

Effectivement, sur le site des Aiguilles rouges (source sur le portail N2000 de l'INPN: https://inpn.mnhn.fr/docs/natura2000/fsdpdf/FR8201699.pdf), 7% de la superficie est constituée par des "Eaux douces intérieures (eaux stagnantes, eaux courantes)" et des "Marais (végétation de ceinture), Bas marais et Tourbières" ; 25% de la surface de la réserve est représentée par des "Rochers intérieurs, Eboulis rocheux, Dunes intérieures, Neige ou glace permanente" ; seulement 13% de la réserve est constituée de "Forêt de résineux", le reste de la surface de la réserve étant représenté par des landes, des prairies et des pelouses. Les menaces identifiées suite à la réactualisation en 2015 du formulaire standard de données (FSD) sur le site, sont le piétinement, la sur-fréquentation et les activités d'escalade, d'alpinisme et de spéléologie. L'état de conservation des habitats humides est estimé comme de bon à moyen quand il a été évalué: le plan de gestion établit en 2015 identifie comme milieux "remarquables et fragiles tous les milieux humides y compris les bas marais acides (code CORINE 54.4) non reconnus d'intérêt communautaire mais bien représentés sur le massif des Aiguilles Rouges, et abritant des espèces patrimoniales" (Bonino et al., 2015). Six espèces d'intérêt communautaire inscrites en annexe II de la Directive Habitats et 26 espèces d'intérêt communautaire inscrites en annexe I de la Directive Oiseaux, sont présentes sur le site, dont le tétras lyre et le lagopède alpin. Comme nous l'avions évoqué précédemment, les espèces d'Odonates boréo-alpins ne sont pas mentionnées car elles n'ont pas encore été identifiées comme espèces prioritaires au titre de la "directive habitat, faune, flore": aucun suivi n'a été mis en place sur cette réserve pour ces espèces. La préservation de leurs habitats, les milieux humides, étant néanmoins identifiée dans le plan de gestion de la réserve comme une priorité de niveau supérieur.

Sur le site du Haut-Giffre, (source sur le portail N2000 de l'INPN: https://inpn.mnhn.fr/docs/natura2000/fsdpdf/FR8201700.pdf), 10% de la superficie est constituée par des "Eaux douces intérieures (eaux stagnantes, eaux courantes)" et des "Marais (végétation de ceinture), Bas marais et Tourbières" ; 15% de la surface de la réserve est représentée par des "Rochers intérieurs, Eboulis rocheux, Dunes intérieures, Neige ou glace permanente" ; 25% de la réserve est constituée de "Forêt de résineux" et de "Forêts caducifoliées", le reste de la surface de la réserve étant représenté par des landes, des prairies et des pelouses. Les principales menaces identifiées sur le site sont: le piétinement et la sur-fréquentation, les sports de plein air et activités de loisirs et récréatives, l'abandon de systèmes pastoraux, le sous-pâturage et les autres intrusions et perturbations humaines. La quasi-totalité du site est composée d'habitats d'intérêts communautaires dont certains sont considérés comme prioritaires (Asters and SIVM du Haut-Giffre, 2016). Neuf espèces d'intérêt communautaire inscrites en annexe II de la Directive Habitats et 13 espèces d'intérêt communautaire inscrites en annexe I de la Directive Oiseaux, sont présentes sur le site dont la rosalie des Alpes (*Rosalia alpina*), le sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus*), le tétras lyre et le lagopède alpin. Bien qu'il n'y ait pas eu de suivi particulier des espèces d'Odonates boréo-alpins et qu'ils ne fassent pas parti des listes d'espèces d'intérêt communautaire, ces espèces sont mentionnées dans le document d'objectif du site et ce principalement du fait de la présence d'une espèce menacée, dont la présence en France est connue uniquement sur le massif: *Aeshna caerulea*. Il est donc écrit dans le document d'objectif du site N2000 (DOCOB): "la préservation de l'espèce nécessite bien évidemment la prise en compte de ses stations et le respect de leurs caractéristiques écologiques (alimentation en eau et qualité physicochimique de l'eau ; végétation des points d'eau et des abords)". De plus, d'autres espèces d'Odonates boréo-alpins menacées ont été identifiées (*Coenagrion hastulatum*, *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*) sur le site ou indiquées comme potentielles (*Leucorrhinia dubia*). Est rappelé dans le DOCOB: "il est impératif de conserver intactes toutes les zones humides, mêmes anodines, des hautes vallées du Giffre et de l'Arve situées au-

dessus de 1700 mètres d'altitude, en les soustrayant au pâturage et en y interdisant tout drainage, tout aménagement agricole et toute installation touristique" (Grand and Boudot, 2006).
L'hétérogénéité des conditions climatiques de la zone d'étude vont permettre de comprendre comment les variables climatiques contraignent la distribution actuelle des espèces d'Odonates boréo-alpins. Ensuite, à partir des scénarios de changement climatique et d'évolution des variables liées à la température de l'air ou aux précipitations dans la région de Chamonix, nous pourront estimer quels impacts pourrait avoir le réchauffement sur la distribution de ces espèces.

Dans les DOCOB et les plans de gestion des réserves cette hétérogénéité des conditions climatiques est présentée à partir des chroniques de données de Météo France pour Chamonix (1981 – 2010), Les Houches (1992 – 2010) Vallorcine (1993 - 2010) et Passy (1988-1992) (Association météorologique départementale de Haute-Savoie, 1991; Asters and SIVM du Haut-Giffre, 2016; Bonino et al., 2015; David et al., 2013).

Les **précipitations** annuelles varient entre 1000mm pour la vallée (Chamonix) et plus de 2500mm pour les parties supérieures (3440mm /an au col du Tenneverge par exemple). Les massifs de Platé, du Giffre et des Aiguilles Rouges constituent des pôles de condensation. A altitude égale, les vallées et les vallons exposés aux courants d'Ouest et moins encaissés reçoivent davantage de précipitations (Asters and SIVM du Haut-Giffre, 2016). Le nombre médian de jours de pluie (précipitations supérieures à 1mm) est de 120-130 à 1000m, de 140-150 à 2000m d'altitude. La répartition saisonnière des précipitations montre un maximum estival lié aux précipitations orageuses (aout) auquel s'ajoute, en altitude, un maximum hivernal (décembre - janvier) dû aux précipitations solides. Néanmoins, au-delà d'une certaine altitude, le maximum de précipitations est décalé vers le printemps: les températures hivernales très basses limitent les chutes de neige sur les sommets (Association météorologique départementale de Haute-Savoie, 1991). La distribution des précipitations fait apparaitre une dominance estivale. Grâce à l'abondance de la rétention neigeuse, la période de fonte des neiges s'étale d'avril à fin juillet. Avec le cumul des précipitations de fin de printemps et de début d'été, on constate qu'il s'écoule 61 à 84 % des précipitations annuelles en 75 à 90 jours de fonte, entre 1600 et 2600 m. Vers 1100m d'altitude, le nombre de jours de neige au sol est compris entre 120 et 140 jours. Il atteint 6 mois à 1700m. Les **températures** moyennes annuelles sont de 7 à 8°C à 1000m, de moins de 6°C à 2000 m. La moyenne mensuelle des températures évolue entre -0,1°C en décembre et 16,7°C en aout (station de Passy). Les températures sont proches de 0°C de décembre à mars. Elles augmentent fortement de mars à mai, où elles approchent 12°C de valeur moyenne, avant d'atteindre le maximum estival (17°C en aout). Les valeurs décroissent ensuite régulièrement, perdant environ 4°C de température moyenne par mois jusqu'en décembre. Un suivi sur le long terme est assuré par l'Observatoire des Sciences de l'Univers de Grenoble (OSUG), qui regroupe des spécialistes du climat, de la neige et des glaciers, dont le travail se partage entre observations et reconstitution, modélisation et prévision. Ce suivi montre que la couverture globale des **glaciers** des Alpes françaises a diminué au cours des 40 dernières années avec une perte totale de 26% en moyenne qui correspond à un quart de leur superficie et ils ont perdus 50% de leur volume (Beniston, 2003). Celle-ci est passée de 374km^2 au début des années 1970 à moins de 275km^2 aujourd'hui.

Pour le futur, les différents scénarios d'augmentation des gaz à effet de serre d'ici à 2100 permettent de prédire une augmentation de 1.5 à 5.8°C qui se traduirait dans les Alpes européennes par des étés beaucoup plus chaud et plus secs et des hivers plus chauds et plus humides: avec des phénomènes d'évaporation plus forts et une augmentation des précipitations liquides et de leurs fréquences, au détriment des précipitations solides (Beniston, 2003, 2005; Gobiet et al., 2014). Cela induirait d'ici à 2100 une perte de 30 à 50% de la masse des glaciers des Alpes européennes avec une élévation de la limite altitudinale supérieure de la zone d'ablation de 200 à 300 mètres (Beniston, 2003). Ces prédictions "locales" sont du même ordre de grandeur que celles faites à l'échelle mondiale sur les 19000 glaciers situés sur 46 sites à travers le monde: en 2100 nous aurions une perte de 33 à 60% du volume de glace des glaciers, volume évalué en 2017, pouvant aller jusqu'à l'extinction de certains glaciers (Bosson et al., 2019).

2.1.3 Sélection des sites échantillonnés

Pour étudier la distribution actuelle des espèces d'Odonates boréo-alpins et de leurs habitats sur le périmètre d'étude, nous n'avons pas pu faire des prospections exhaustives de l'ensemble des zones humides du territoire d'étude. Effectivement, j'ai été la seule à faire l'ensemble des missions sur le terrain, sur un territoire d'étude de 193km^2, riche en zones humides: trois étés (2017, 2018 et 2019) n'étaient pas suffisant pour visiter toutes les zones humides. Nous avons donc réalisé un plan de sous-échantillonnage. Dans un contexte montagnard, au vu de l'hétérogénéité spatiale en termes d'altitude, d'exposition des versants, d'ensoleillement, de pentes et de couverture des sols du territoire, nous avons choisi de stratifier cet échantillonnage. Ces variables ont une grande variabilité sur des distances très courtes ce qui induit des difficultés à isoler les données correspondantes pour chaque maille du territoire (mailles de 25 mètres de côté). Comme notre problématique porte sur les déplacements altitudinaux des aires de distribution des espèces en fonction du réchauffement climatique, nous avons donc choisi de stratifier notre échantillonnage sur une seule variable: l'altitude. Par la suite, nous avons vérifié que l'ensemble des gradients de chacune de ces variables étaient bien représentées par notre échantillon de 125 zones humides. Pour ce faire, à la fin de chaque année de prospection, nous avons analysé la distribution des zones échantillonnées dans les différents gradients: en fonction des lacunes détectées, nous avons orienté le choix des zones humides prospectées les années suivantes (2018 puis 2019).

Trois tranches altitudinales ont été établies: de 1900 à 2150 mètres, de 2150 à 2400 mètres et enfin de 2400 à 2650 mètres. L'amplitude de ces tranches a été basée sur l'étude de la distribution altitudinale des Odonates en Suisse réalisée par Oertli en 2010: pour la strate la plus basse nous supposons que des espèces non spécialistes seront présentes (comme par exemple *Aeshna cyanea*) aux côtés des espèces boréo-alpines ; pour l'intermédiaire, les milieux favorables seraient occupés uniquement par les espèces boréo-alpines sans interaction avec celles non spécialistes ; pour la strate la plus haute nous supposons que nous détecterons peu de zones humides occupées par les espèces boréo-alpines. Les zones humides sur lesquelles les espèces cibles ne seront pas détectées permettront de mieux décrire quelles sont les gammes de valeurs des gradients des variables étudiées qui ne leurs offrent pas la possibilité de survivre.

Les zones humides décrites sont des zones situées au-dessus de 1900 mètres. Elles correspondent à la définition des zones humides d'altitude suivante: elles sont "petites (1m^2 à quelques hectares), avec une étendue d'eau permanente ou temporaire en surface, peu profondes, présentes entre la limite des forêts naturelles et les zones enneigées en permanence" (Wissinger et al., 2016). Ces zones humides comprennent des mares isolées ou localisées dans des milieux humides (de type tourbières, marais, prairies humides) et des petits lacs ; les grands lacs de surface supérieure à sept hectares sont exclus de l'échantillonnage (tels que par exemple: le lac d'Anterne, le lac Blanc, le lac Cornu, les lacs Noirs, le lac du Brévon, le lac de Pormenaz), car ils ne représentent pas des habitats potentiellement favorables pour les espèces d'Odonates boréo-alpins.

En 2017, la première année de terrain dite "exploratoire", a été conduite préférentiellement sur des zones déjà connues pour la présence des espèces boréo-alpines, pour permettre d'affiner dès la première année, les connaissances sur leurs habitats préférentiels. Nous avons donc sélectionné, à l'aide des données historiques les premières zones humides à prospecter. Pour les années 2018 et 2019, nous avons tiré aléatoirement, dans l'ensemble des trois tranches, 50 points sur l'ensemble du périmètre d'étude à l'aide des intersections d'un quadrillage composé de mailles de 25 mètres par 25 mètres. Nous avons forcé une sélection de points éloignés de au moins 100 mètres pour pouvoir couvrir la surface du territoire de la façon la plus homogène possible. Dans le cas où autour du point il n'y avait pas de zones humides, ou elles étaient inaccessibles, un autre point était tiré. Chaque point faisait parti d'une entité paysagère homogène (par exemple les zones humides des Salamanes, des Laouchets, en périphérie des lacs Noirs, du vallon de la Balme). Autour de chaque point nous avons échantillonné entre une et cinq zones humides dans des rayons très variables liés aux différences de dénivelés et de surfaces de chacune des entités paysagères homogènes échantillonnées. Le choix des zones humides échantillonnées a été fait sur le terrain dans l'objectif

d'avoir une bonne représentativité de l'hétérogénéité des zones humides (de surfaces et profondeurs variées, avec des répartitions de végétation diverses, dans des réseaux ou isolées) de la zone prospectée: sur chaque entité paysagère homogène visitée nous sommes restés une journée.

2.2 Modèle d'étude: les Odonates boréo-alpins

Pour identifier les espèces boréo-alpines présentes en Haute-Savoie, maximiser les chances de les détecter sur le périmètre d'étude, mieux comprendre leurs capacités de dispersion si les espèces doivent se déplacer suite au réchauffement climatique et déterminer la responsabilité de la Haute-Savoie dans le cadre de la préservation de ces espèces, nous allons dans cette partie du mémoire aborder (i) la taxonomie, l'origine des Odonates boréo-alpins et leurs statuts de conservation, (ii) leur écologie: pour définir les périodes de prospections adaptées pour détecter le maximum d'espèces quel que soit le stade de développement rencontré, (iii) synthétiser les connaissances sur la dispersion de ces espèces et enfin (iv) faire la synthèse des données existantes en Haute-Savoie et replacer la situation géographique des populations haut-savoyardes des espèces boréo-alpines dans celles de leurs répartitions mondiales.

2.2.1 Taxonomie et origine des Odonates boréo-alpins

D'après Grand and Boudot (2006), avec les Ephéméroptères, les Odonatoptères sont considérés par les paléontologues comme étant les Insectes les plus anciennement apparus sur Terre. Ceci est attesté par la découverte de nombreux fossiles, comme *Namuritypus sippelli*, un Méganisoptère Méganeuride ayant vécu il y a plus de 320 millions d'années au Carbonifère: les premiers individus fossiles trouvés pendant le Permien étaient pour certains d'une envergure de 70 centimètres (*Meganeuropsis permiana*)(Kalkman et al., 2008). D'après l'étude des fossiles, les Odonates vrais (*Odonata*) apparaissent dès le milieu du Permien avec les Zygoptères actuels (*Zygoptera*), il y a plus de 250 millions d'années (Boudot and Kalkman, 2015; Grand and Boudot, 2006). L'apparition de la lignée des Anisoptères (*Anisoptera*) ne semble pas synchrone avec celle des Zygoptères actuels, puisque plus de 50 millions d'années les séparent, il y a environ 200 millions d'années. La présence chez toutes les larves connues de libellules actuelles et fossiles d'un masque articulé pouvant être déployé, pour la capture des proies, est la preuve que les *Odonata* et certains de leurs ancêtres descendent tous d'un ancêtre commun. Les libellules sont aujourd'hui constituées de huit superfamilles, de 29 à 35 familles selon les auteurs, subdivisées en 58 sous-familles, 620 genres et 6000 espèces et sous-espèces. En moyenne, une vingtaine d'espèces nouvelles sont découvertes chaque année en provenance pour la plupart, des régions tropicales (Grand and Boudot, 2006). Le premier Odonate ayant été qualifié par un nom scientifique est *Libellula quadrimaculata* qui fut décrit par Linnaeus en 1758 (Boudot and Kalkman, 2015). Apparus à l'époque de la Pangée, il y a 200 millions d'années, la tectonique des plaques a constitué au fil du temps les continents tels que nous les connaissons aujourd'hui et a conditionné la distribution actuelle des Odonates (Archibald and Cannings, 2019; Grand and Boudot, 2006).

Les Odonates ont colonisés tous les continents à l'exception de l'Antarctique. Le nombre d'espèces et la composition du cortège odonatologique est influencé par la température, la latitude et l'altitude: on compte 720 espèces au Brésil, 89 en France, et moins de 40 vivent au-delà du cercle polaire arctique (Grand and Boudot, 2006). *Somatochlora sahlbergi* est l'espèce qui vit le plus près du pôle nord. Elle affectionne les eaux libres et profondes des tourbières situées dans le permafrost, au-delà de la limite latitudinale des arbres, dans lesquelles les températures (<0°C) et précipitations (<450mm) sont en moyenne basses toute l'année (Kohli et al., 2018). Dans ces conditions, les espèces doivent être adaptées aux conditions climatiques extrêmes, elles sont donc moins nombreuses qu'aux latitudes plus basses. Elles sont qualifiées de spécialistes de certains milieux, se sont des espèces sténothermes froides. C'est le même phénomène que l'on retrouve aux hautes altitudes. En effet, plus l'altitude est élevée sur une région donnée, moins le nombre d'espèce est grand. Parmi les Odonates, certaines de ces espèces, sténothermes froides, sont spécialisées en altitude. C'est

particulièrement le cas des espèces dites boréo-alpines, définies comme étant des "espèces suivant une distribution particulière dans les composantes des régions boréales et très septentrionales du continent eurasiatique, se trouvant en ilot dans les montagnes européennes plus méridionales" (Robineau, 2007) (Fig 5). Les espèces d'Odonates boréo-alpins de Suisse ont été identifiées en 2011 (Rosset and Oertli, 2011): *Aeshna caerulea* (Ström, 1783), *Aeshna juncea* (Linnaeaus, 1758), *Aeshna subarctica* (Walker 1908), *Coenagrion hastulatum* (Charpentier, 1825), *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden, 1825), *Somatochlora alpestris* (Selys 1840) et *Somatochlora arctica* (Zetterstedt, 1840). Ces espèces sont présentes dans des milieux aquatiques stagnants de petite taille (zones humides et mares) entre 250 et 2500 mètres d'altitude (Oertli, 2010). *Aeshna caerulea* et *Somatochlora alpestris* sont les seules espèces décrites en France comme boréo-alpines, les autres espèces sont qualifiées d'espèces des "massifs montagneux" ou d'"altitude" (Deliry, 2008; Grand and Boudot, 2006). Nous considèrerons dans ce mémoire les espèces d'Odonates boréo-alpins comme la liste des espèces définie par Rosset et Oertli en 2011. Effectivement l'ensemble de ces espèces répondent bien en France à la définition de 2007 de Robineau: elles sont réparties sur des habitats spécifiques présents sous nos latitudes principalement ou exclusivement en montagne.

De part la rapidité du changement climatique en montagne, ces espèces sont toutes menacées d'extinction (vulnérables ou quasi-menacées) en France (UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016) et inscrites au Plan National d'Action en faveur des Odonates de France (Table 1). Il est donc indispensable de comprendre leur résilience aux impacts du changement climatique pour pouvoir proposer des actions de suivi et de gestion dans l'objectif de les conserver.

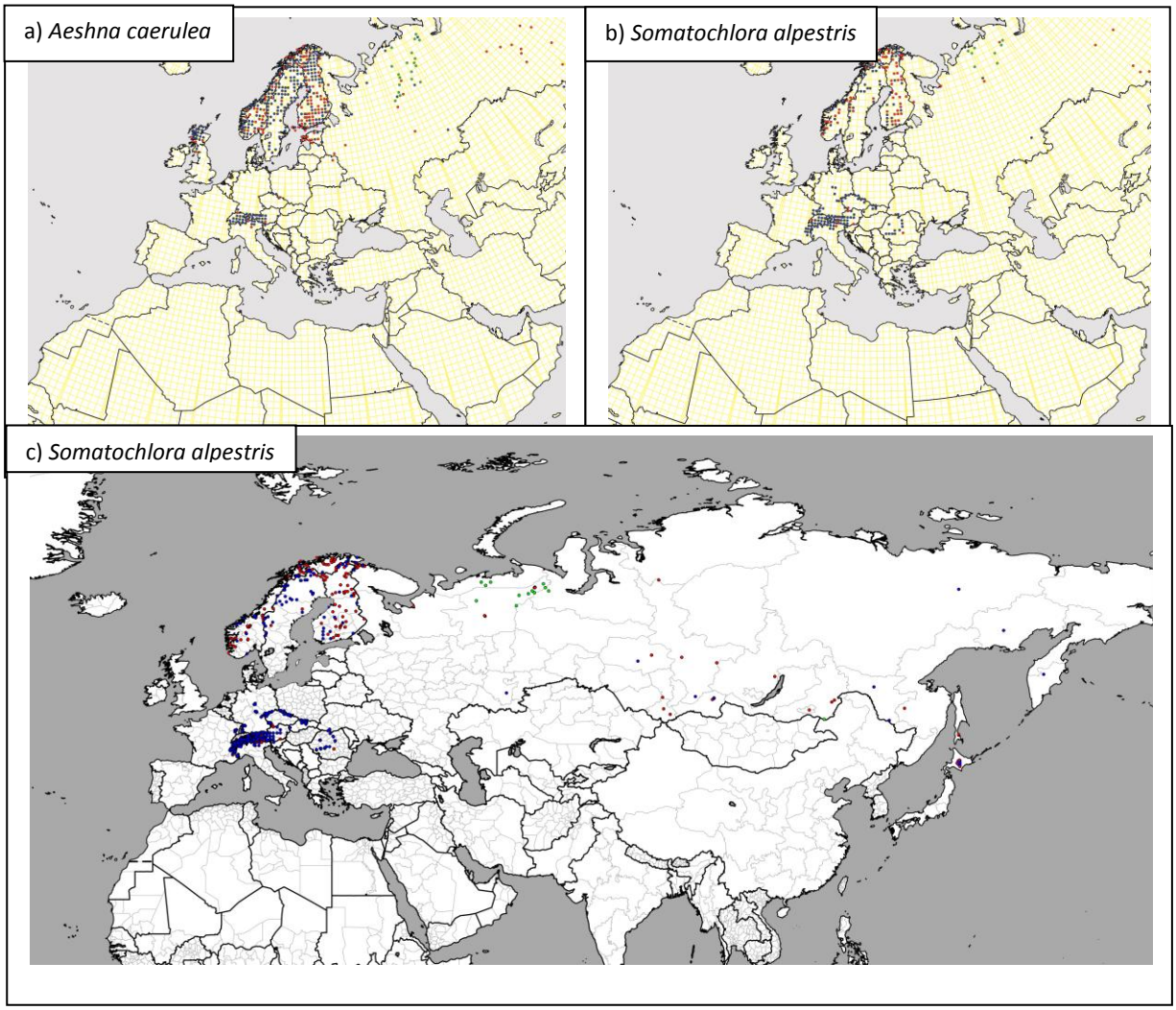

Figure 5. De part l'évolution du climat depuis le Würm, la distribution de certaines espèces d'Odonates a été influencée par les changements climatiques (Boudot and Kalkman, 2015). Sur la carte, les points rouges sont des carrés de 50x50km sur lesquels la présence de l'espèce a été renseignée avant 1990, les points bleus sont les mêmes carrés mais sur lesquels la présence de l'espèce a été renseignée après 1990. Les espèces boréo-alpines telles que *Aeshna caerulea* ou *Somatochlora alpestris* sont définies comme étant des *espèces suivant une distribution particulière dans les composantes des régions boréales et très septentrionales du continent eurasiatique, se trouvant en ilot dans les montagnes européennes plus méridionales* (Robineau, 2007). Les cartes ci-dessus illustrent les distributions spécifiques de (a) *Aeshna caerulea* dans le paléarctique occidental (Boudot and Kalkman, 2015) et de (b) *Somatochlora alpestris* dans le paléarctique occidental (Boudot and Kalkman, 2015) et (c) *Somatochlora alpestris* en transeurasia (de la France au Japon). Cette espèce *n'étant pas connue en Amérique, cette dernière carte représente la distribution mondiale de cette espèce* (carte et texte de Jean-Pierre Boudot, à paraitre).

Table 1. Statuts des espèces boréo-alpines en Europe, France, Suisse et en région Rhône-Alpes et types de documents ou d'outils dans lesquelles ces espèces sont intégrées en France. Les espèces boréo-alpines sont toutes menacées d'extinction et intégrées dans le Plan National d'Action en cours de consultation du public (2020-2030) (Boudot and Kalkman, 2015; Deliry, 2014, 2006; Dupont, 2010; Gonseth and Monnerat, 2002; Houard et al., 2012; Kalkman, 2010; UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016). Abréviations: DHFF: Directive Habitat Faune, Flore ; LR: Liste Rouge ; PNA: Plan National d'Action ; ZNIEFF: Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique ; TVB: Trame Verte et Bleue.

	Coenagrion hastulatum	*Aeshna caerulea*	*Aeshna juncea*	*Somatochlora alpestris*	*Somatochlora arctica*	*Leucorrhinia dubia*
Protection nationale	non	non	non	non	non	non
Protection Suisse	non	oui	non	non	non	non
DHFF	non	non	non	non	non	non
LR Européenne	LC	LC	LC	LC	LC	LC
LR France	VU	VU	NT	NT	NT	NT
LR Rhône-Alpes	VU	EN	LC	VU	VU	NT
LR Suisse	NT	VU	LC	LC	NT	NT
Espèce PNA (2011-2015)	non	oui	non	non	non	non
Espèce PNA (2020-2030)	oui	oui	oui	oui	oui	oui
Espèce déterminante ZNIEFF du domaine biogéographique Alpin	oui	oui	oui	oui	oui	oui
Espèce TVB pour les milieux aquatiques et ouverts	oui	non	non	oui	oui	oui

2.2.2 Écologie des espèces boréo-alpines

L'écologie des espèces permet d'identifier les habitats et les périodes les plus favorables pour détecter les espèces cibles. Les espèces boréo-alpines ont des écologies particulières du fait des périodes d'enneigement longues en altitude. Identifier la meilleure période de prospection au vu de l'inaccessibilité de certains sites en montagne est indispensable pour garantir la meilleure détection des espèces.

Les Odonates sont des organismes qui ont un cycle de vie nécessitant à la fois des milieux aquatiques (pontes/œufs, phases larvaires) et terrestres (phases d'émergence, de maturation, adulte) (Fig. 6).

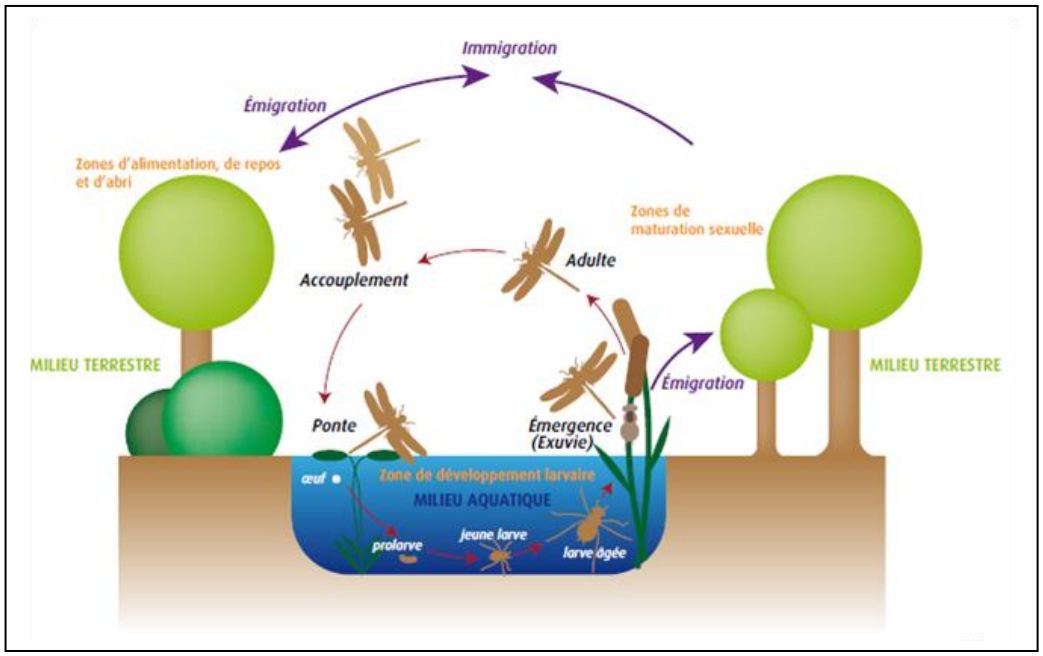

Figure 6. Cycle de vie des Odonates (OPIE, SFO, 2012). Les Odonates nécessitent un milieu terrestre pour la maturation sexuelle et la reproduction et un milieu aquatique pour le développement des œufs et des stades larvaires. Des phénomènes de dispersion et de colonisation actifs peuvent être effectués par les adultes.

Les espèces boréo-alpines passent entre deux et quatre années dans l'eau sous forme larvaire au travers de 10 à 17 stades en fonction de l'espèce (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c). Les milieux préférentiels de développement larvaires peuvent être variables en fonction des espèces (Table 2) (Boudot and Kalkman, 2015; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Houard et al., 2012; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c). *Coenagrion hastulatum*, *Somatochlora alpestris* et *Somatochlora arctica* sont résistantes au desséchement (voir au gel pour *Somatochlora alpestris*) (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c). Les espèces n'ont pas toutes besoin de végétation dans leurs habitats larvaires ou pour la ponte (Table 2) (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Houard et al., 2012; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c). Les œufs éclosent entre deux et 20 semaines après la ponte en fonction des espèces (Table 2) (Grand and Boudot, 2006; Houard et al., 2012). Les œufs de *Aeshna caerulea* subissent une diapause obligatoire. Les œufs de *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Somatochlora arctica* subissent, à des pourcentages variables (Table 2) entre les espèces, pour une partie des œufs des diapauses hivernales (Grand and Boudot, 2006; Houard et al., 2012).

Table 2. Différents habitats larvaires, lieux de ponte, périodes d'éclosions et d'émergences des espèces d'Odonates boréo-alpins (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Merlet and Houard, 2012; Wildermuth, 2013a).

	Habitats larvaires	Pontes	Périodes d'éclosions	Périodes d'émergences
Coenagrion hastulatum	Eaux stagnantes envahies par de la végétation.	Dans les sphaignes et les plantes aquatiques.	2 à 3 semaines après la ponte.	Les premiers imagos émergent à mi-mai, les derniers, en montagne vers fin aout.
Aeshna caerulea	Bords marécageux ou tourbeux des lacs, étangs, mares et gouilles.	Dans les sphaignes et les plantes aquatiques.	Les œufs subissent une diapause obligatoire de 14 à 20 semaines durant l'hiver.	Dans les Alpes, la période d'émergence s'étend de fin juin à début aout.
Aeshna juncea	Dans des tourbières et marais et sur les rivages des lacs et étangs, mares, flaques, prés marécageux, sur les affluents et exutoire des lacs.	Dans les sphaignes, la tourbe et les plantes aquatiques.	La plupart des œufs subissent une diapause hivernale, mais jusqu'à 10% des œufs éclosent directement.	L'émergence commence - selon l'altitude et la latitude - au début de juin ou de juillet. La plus grande partie des émergences s'effectue en 4 semaines. Mais il y a des individus retardataires qui émergent longtemps après.
Somatochlora alpestris	Dans les tourbières de montagne d'altitude moyenne et haute. Les larves vivent sur et dans les sphaignes (flottantes ou non) ou dans les sédiments vaseux de pièces d'eau.	Dans les sphaignes et les plantes aquatiques.	Les œufs éclosent habituellement 3 à 6 semaines après la ponte, mais 40% des pontes tardives entrent en diapause et n'éclosent qu'après l'hiver.	Les émergences s'étendent sur 4 à 5 semaines dans une localité donnée. Elles sont synchronisées et la moitié des imagos émergent en une semaine.
Somatochlora arctica	Minuscules pièces d'eau dans les tourbières. La plupart d'entre elles sont enfoncées dans des sphaignes ou présentent des sphaignes flottantes.	Au contact de l'eau ou des sphaignes.	Les œufs éclosent habituellement 3 à 4 semaines après la ponte, cependant, 20% des pontes tardives entrent en diapause et n'éclosent qu'après l'hiver.	Émergence de fin juin jusqu'à la fin juillet. La plupart émergent pendant les quinze premiers jours de juin.
Leucorrhinia dubia	Pièces d'eau des tourbières: les milieux particulièrement favorables sont les radeaux flottants de sphaignes, mais aussi l'eau libre.	Au contact de l'eau.	Les œufs éclosent 3 à 4 semaines après la ponte.	Elle est souvent longue (de mai à fin aout), et le nombre des individus émergents a parfois deux points culminants au lieu d'un seul. Ceci implique que certains individus des stades avancés sont forcés de passer un hiver de plus pour se transformer l'année d'après.

Les premiers adultes (dits « émergents ») émergent en montagne entre fin juin et fin aout. Certaines émergences (Table 2) sont synchronisées sur un nombre variable de semaines, d'autres s'étendent sur une plus longue période pouvant durer plus d'un mois (Dijkstra, 2007; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c). A ce stade, les individus sont très vulnérables aux conditions météorologiques et aux prédateurs. Ces espèces vont maturer pendant environ deux semaines soit sur le site de l'émergence, soit sur des habitats périphériques de types forêts marécageuses clairsemées, clairières forestières et prairies humides (Grand and Boudot, 2006; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c).

Au stade adulte "mature" (dit « imago »), la période de vol la plus favorable est entre la troisième décade de juillet et la troisième d'aout (Dijkstra, 2007; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c), elle permet la reproduction, puis les individus meurent l'année même de l'émergence.

La compétition entre les adultes est aussi variable qu'entre les larves. Par exemple, au sein d'une même espèce, en fonction de la densité d'individus sur un site, elle pourra être plus ou moins

prononcée (Grand and Boudot, 2006; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c).

2.2.3 La dispersion des Odonates

Sous l'impact du changement climatique, les espèces d'Odonates boréo-alpins vont devoir se disperser pour coloniser à des distances atteignables, des habitats favorables s'ils existent. Si la population est isolée en montagne, son extinction risquerait d'avoir pour conséquence que le territoire ne pourra plus être recolonisé (Wildermuth, 2013a, 2013b, 2013c). C'est pourquoi, le Plan National d'Action en faveur des Odonates identifie l'étude de la structure des déplacements comme une priorité nationale (Dupont, 2010).
La connaissance des capacités et des paramètres déclencheurs des déplacements des espèces d'Odonates est développée dans la littérature sur les comportements migratoires de certaines espèces d'Odonates. Ces phénomènes de migrations limités à une vingtaines d'espèces sur les 6000 espèces connues sur la planète (Dumont and Hinnekint, 1973; Grand and Boudot, 2006) permettent de déterminer dans le cadre de la dispersion des espèces les distances possibles que les espèces pourraient parcourir, les obstacles potentiellement franchissables et une parties des causes de déclenchement du phénomène de dispersion.

La migration de *Libellula quadrimaculata* a été très étudiée. Une synthèse des connaissances a été faite par Dumont and Hinnekint en 1973. Les auteurs identifient parmi différents principes dans ces migrations massives, que certaines conditions climatiques induisent le déclenchement des migrations. Elles ont en général rapidement lieu après une augmentation radicale de la température et de la pression atmosphérique, suite à un épisode printanier froid et pluvieux. Pour *Libellula quadrimaculata*, il semblerait que ces migrations soient le plus souvent réalisées au stade ténéral (juste après l'émergence). Les auteurs émettent l'hypothèse que la synchronisation pourrait être liée à la présence de parasites (*metacercariae*) en très grand nombre (Dumont and Hinnekint, 1973). D'après Kharitonov et Popova (2011), Belyshev en 1973 caractérise les migrations des Odonates par (i) un déclenchement après *plusieurs années de croissance des populations sous des conditions larvaires favorables*, (ii) *le premier vol de nombreux individus est simultané du fait d'un comportement d'imitation*, (iii) *le plus commun des vecteurs de vol est déterminé par l'héliotropisme des jeunes adultes,* (iv) elles font suite à des changements brutaux des conditions climatiques (Kharitonov and Popova, 2011). Selon les auteurs, il est difficile d'expliquer le mouvement des individus d'espaces favorables et très humides, vers des milieux plus au sud potentiellement plus secs ou défavorables. Le déplacement vers des zones qui ne permettent pas la reproduction des espèces a interrogé sur l'origine des individus rencontrés. C'est le cas de *Pantala flavescens,* dite le "*Globe-trotter*", rencontré sur les iles des Maldives, qui sont exemptes de zones humides. Les adultes de *Pantala flavescens* émergent suite à des phases larvaires très courtes dans des milieux qui s'assèchent très rapidement, puis ils dispersent là où il pleut. Elles sont distribuées dans la zone des tropiques et quelques zones tempérées. A l'aide de marqueurs isotopiques, Hobson et al. (2012) ont pu mettre en évidence les migrations multigénérationelles de cette espèce: les individus trouvés aux Maldives provenaient probablement d'Inde. *Pantala flavescens* peut parcourir à l'aide des courants d'air de haute-altitude, entre 14000 et 18000 kilomètres (Hobson et al., 2012). Ces comportements migratoires sont connus également chez d'autres espèces telles que *Anax junius* qui peut migrer de l'Amérique du nord à l'Amérique centrale (de l'Alaska à Mexico)(Freeland et al., 2003). Ces migrations automnales vers le Sud ont également été démontrées dans une chaine de montagne d'Asie centrale (l'ouest du Tian Shan) chez *Sympetrum fonscolombii* et *Anax parthenope* (Borisov, 2009). D'autres migrations saisonnières de type altitudinales ont également été observées sur cette chaine, allant à l'automne de la montagne vers la plaine, pour *Sympetrum arenicolor*, *Sympetrum striolatum pallidum* et *Aeshna mixta*.

Par ailleurs, les capacités de dispersion des espèces d'Odonates boréo-alpins ont plus ou moins été étudiées en fonction des espèces. Par exemple, d'après Wildermuth (2013), on suppose que les capacités de dispersion d'*Aeshna caerulea* sont restreintes. Au contraire, un travail de

marquage sur *Somatochlora alpestris* montre que les adultes peuvent facilement parcourir plusieurs kilomètres et jusqu'à 7,5 kilomètres dans le cas de l'étude menée par Knaus and Widermuth citée dans Houard et al. (2012). Pour *Somatochlora arctica*, des arbres ou arbustes non denses ne constituent pas des obstacles à la dispersion (Heidemann and Seidenbusch, 2002).

D'autre part, des études ont été réalisées sur des Zygoptères du même genre que *Coenagrion hastulatum*. Pour *Coenagrion lunulatum*, espèce d'altitude située entre 550 et 1250 mètres d'altitude dans le Massif central (Grand and Boudot, 2006), dans le Parc des Volcans d'Auvergne, lors d'une campagne de capture-marquage-recapture, des déplacements de 3% des individus capturés sur une distance de plus de 2 kilomètres ont pu être détectés (Seguin and Kreder, 2016). D'autres études à partir d'analyses génétiques ont pu être menées sur des espèces de plaine, du même genre que *Coenagrion hastulatum*: la dispersion a pu être démontrée pour *Coenagrion mercuriale*, même si elle semble être à faible occurrence, sur une distance allant jusqu'à 3 à 4,5 kilomètres, en empruntant les cours d'eau ou au travers des espaces agricoles ouverts (Keller and Holderegger, 2013). Des études sur *Lestes barbarus*, espèce non boréo-alpine, montrent également qu'une majorité des individus restent sur les sites sur lesquels ils émergent et peu d'individus réalisent des déplacements qui peuvent être à des distances supérieures à 1000 mètres (Utzeri et al., 1984).

2.2.4 Les espèces boréo-alpines en Haute-Savoie

En Haute-Savoie sont présentes six espèces identifiées par Oertli (2010) comme étant boréo-alpines: *Aeshna caerulea*, *Aeshna juncea*, *Coenagrion hastulatum*, *Leucorrhinia dubia*, *Somatochlora alpestris* et *Somatochlora arctica* (Fig 7). Elles sont toutes menacées d'extinction à l'échelle nationale (Table 1).

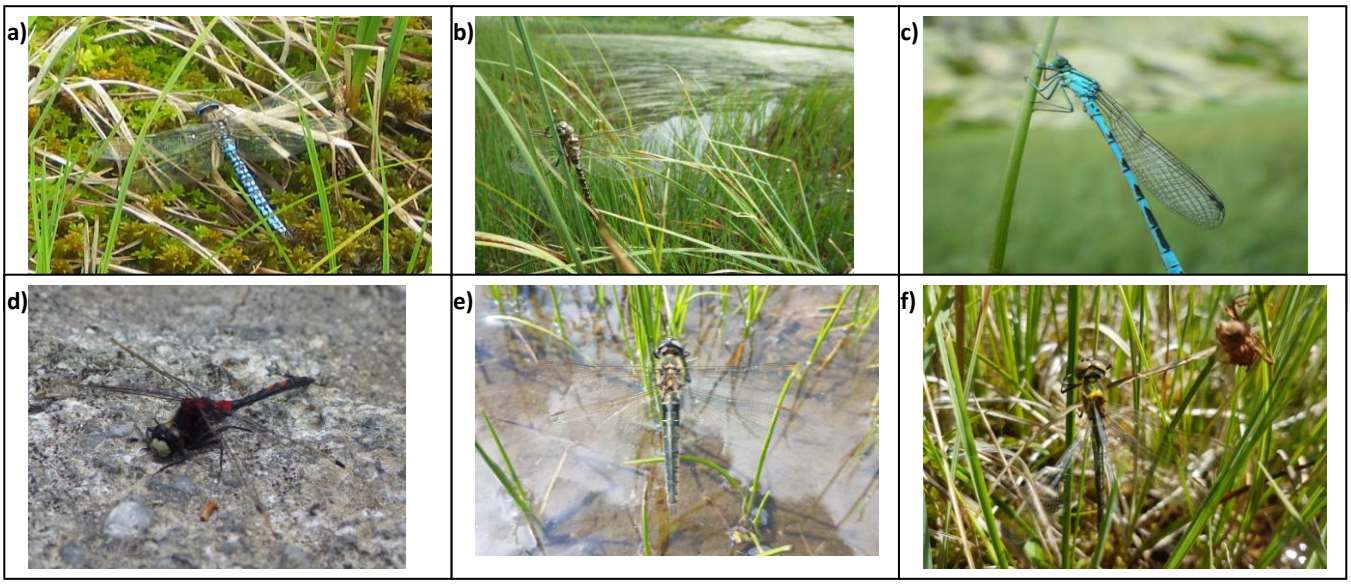

Figure 7. Les six espèces définies comme boréo-alpines (Oertli, 2010) présentes en Haute-Savoie: a) *Aeshna caerulea*, b) *Aeshna juncea*, c) *Coenagrion hastulatum*, d) *Leucorrhinia dubia*, e) *Somatochlora alpestris* et f) *Somatochlora arctica*.

Les données de localisation des espèces d'Odonates boréo-alpins de Haute-Savoie ont été réunies au travers des bases de données du Groupe de Recherche pour la Protection des Libellules "Sympetrum" (GRPLS), de la LPO Haute-Savoie, du Conservatoire des Espaces Naturels de Haute-Savoie (Asters) et de naturalistes (Jean-François Desmet, Cédric Jacquier, David Leclerc). Elles n'ont pas fait l'objet de protocoles spécifiques de collectes de données. Elles ont toutes été géoréférencées dans le même système de coordonnées et peuvent donc être projetées sous Système d'Information Géographique (SIG) selon un référentiel commun. Ces données ont permis d'identifier en Haute-Savoie les principaux secteurs de présence connue des espèces boréo-alpines et en particulier des deux espèces les plus caractéristiques d'après Boudot (com pers. 2019): *Aeshna caerulea* et

Somatochlora alpestris (Fig. 3). Les données des différentes bases représentent uniquement la présence des espèces sur des sites qui ont été déterminés par des naturalistes dans un cadre professionnel (gestion de sites) ou de loisirs (en fonction des envies de chaque observateur). Ces sites n'ont pas été sélectionnés dans le cadre d'un protocole d'échantillonnage spécifique. En Haute-Savoie, 69 données de présence des espèces boréo-alpines existent avant 1982. Depuis 1982 et jusqu'en 2016, 1865 données ont été acquises sur ces espèces. Toutes les espèces boréo-alpines n'ont pas la même distribution altitudinale connue en Haute-Savoie (Fig. 2).

Dans la littérature, les espèces étudiées sont reconnues comme étant en limite de leur aire de répartition en Haute-Savoie. Effectivement*, Coenagrion hastulatum* est en limite occidentale de son aire principale de répartition en Haute-Savoie: seules quelques populations isolées sont connues à l'Ouest, dans les Pyrénées, le Massif Central et le Nord du Royaume Uni (Boudot and Kalkman, 2015; Kury and Wildermuth, 2013). *Aeshna caerulea* est présente dans les Alpes dans une aire dite « relique », car séparée de son aire principale représentée en Europe par les pays Scandinaves (Boudot and Kalkman, 2015). *Somatochlora alpestris* est considérée comme une espèce à aire « disjointe »: l'aire de répartition de l'espèce est morcelée. Ici, cette aire disjointe peut être illustrée par le fait que les populations de *Somatochlora alpestris* sont soit en Scandinavie, soit dans le Nord des Alpes, mais pas entre les deux. En France, cette espèce est bien connue dans les Vosges et les Alpes au-delà de 800 mètres d'altitude (Grand and Boudot, 2006). *Somatochlora arctica* est également en limite d'aire et a une distribution très morcelée, liée aux zones montagneuses (Houard et al., 2012). D'après les cartes présentées dans l'*Atlas of European dragonflies and damselflies, Aeshna juncea* se situe en Haute-Savoie sur la partie Sud-Ouest (avec le Massif Central et les Pyrénées) de son aire principale de répartition européenne (l'espèce étant présente dans tout l'hémisphère Nord). Quant aux populations haut-savoyardes de *Leucorrhinia dubia* elles sont également à la limite Sud-Ouest de son aire de répartition mondiale: seules quelques populations isolées sont connues à l'Ouest, dans les Pyrénées, le Massif Central et le Royaume Uni (Grand and Boudot, 2006).

3 Les zones humides d'altitude de la région de Chamonix: inventaire (2017-2019), description de la distribution et caractérisation de ces milieux d'intérêt pour la biodiversité

3.1 Introduction

"Les zones humides d'altitude sont des petites surfaces d'eau stagnantes (de 1m^2 à quelques hectares) permanentes ou temporaires situées dans les régions de haute montagne en dessous de la limite haute de l'étage sub-alpin et au dessus de la limite des arbres dans l'étage alpin" (Wissinger et al., 2016). Elles ne répondent pas toutes à la définition règlementaire des zones humides utilisée en France (Arrêté du 24 juin 2008 précisant les critères de définition et de délimitation des zones humides en application des articles L. 214-7-1 et R. 211-108 du code de l'environnement), qui définit les zones humides à partir de la présence de végétation hygrophile ou d'un sol hydromorphe, et dans le monde (Batzer and Boix, 2016): elles peuvent être sans végétation et être directement sûr de la roche et ne pas répondre aux critères de végétation ou de type de sol de la règlementation.

Elles ont été décrites dans presque l'ensemble des montagnes du monde: elles sont abondantes et parfois présentes en forte densité. La somme de leurs surfaces peut être comparable à celle des lacs de montagne (Wissinger et al., 2016). Bien que ces milieux permettent à une grande biodiversité d'effectuer tout ou partie de son cycle, aucun statut de protection spécifique n'a été identifié pour ces entités dans la "directive habitats" (Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992), dans la "directive européenne cadre sur l'eau" (Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000) ou même dans la règlementation française (Arrêté du 24 juin 2008 cité précédemment). Pour pouvoir les protéger, certaines démarches ont pu être engagées pour

identifier des zones d'importance, compte tenu de la surface de ces milieux dans les Alpes et dans le bassin méditerranéen: c'est le cas du projet "Important Areas for Ponds" (IAPs) (Ewald et al., 2010).
Les zones humides d'altitude sont localisées principalement dans des zones influencées par les activités passées et actuelles des glaciers. Leur hydrologie est conditionnée par l'accumulation d'eau issue de la fonte des neiges et les précipitations estivales (Wissinger et al., 2016). Ces différents apports hydriques pourraient être fortement influencés par le réchauffement climatique, mettant en péril ces habitats particuliers de montagne: les zones humides d'altitudes sont plus sensibles au changement climatique que celles situées dans d'autres régions (Salerno et al., 2014; Wissinger et al., 2016). De plus, le changement climatique est considéré comme étant le principal facteur de pression sur ces milieux d'altitude (Chatterjee et al., 2010).

L'absence ou quasi-absence d'impacts directs liés à l'activité de l'homme sur les espaces d'altitude fait des montagnes l'une des seules régions où le signal dû au changement climatique peut être mesuré (Grabherr et al., 2010). Dans les Alpes, ces modifications des températures de 0.25°C par décade puis de 0.36°C par décade après 1950, sont accompagnées de changements de saisonnalité, de durée et de fréquence des précipitations, des radiations globales et de l'humidité relative. Ces évolutions ont des impacts directs sur les évènements de sècheresse ou le recouvrement du manteau neigeux (Gobiet et al., 2014). Les zones humides en montagne et en particulier les glaciers et les lacs sont des objets de plus en plus étudiés car ils permettent d'avoir des informations sur les impacts actuels et futurs du changement climatique (Salerno et al., 2012). Dans les Alpes italiennes en 50 ans, Salerno et al. (2012) ont montré que les phénomènes d'évaporation conduisaient à une diminution du nombre et de la surface des zones humides des tranches d'altitude les plus basses et que la fonte ou les retraits des glaciers permettaient une augmentation de la surface et du nombre (dont certaines sont éphémères) des zones humides des tranches d'altitude supérieures.
Le suivi de ces milieux est indispensable pour pouvoir planifier leur gestion dans un objectif de durabilité des fonctions qu'ils assurent et en particulier pour un maintien de la biodiversité d'altitude. Néanmoins, les zones humides d'altitude sont potentiellement difficiles à détecter du fait de l'hétérogénéité spatiale en lien entre autres avec l'altitude, la pente, les différences d'orientation et d'exposition. Elles se caractérisent par le fait d'être parfois de petite taille, recouvertes par la neige de l'automne au printemps, non pérennes quand la neige ne les recouvre plus, cachées ou confondues sur le terrain, sur les cartes ou les images satellites par les ombres portées, par les crêtes ou les nuages (Vacquié and Houet, 2012). Dans ce cadre, les incertitudes liées aux données actuelles de localisation des milieux, issues de différentes sources (cartes, satellites) sont des éléments qui créent de fortes imprécisions dans les différents champs d'études (topographie ou analyses multi-temporelles).

Ces zones humides peuvent ou pourront être le support des habitats nécessaires au cycle de développement des espèces. Un inventaire précis et à jour ainsi qu'une description des caractéristiques de ces zones est nécessaire pour pouvoir mettre en place une surveillance adaptée des zones humides (Sekhon et al., 2016; Sharma et al., 2015) et de la biodiversité. Les données de distributions des zones humides dans la région de Chamonix (présentes par parties dans différentes bases de données) ne sont pas exhaustives. Elles nécessitent d'être complétées.

Nous avons rassemblé les données concernant la localisation des zones humides du territoire d'étude à partir des entités géoréférencées par l'IGN, par le Centre de Recherche sur les Ecosystèmes d'Altitude (CREA) (Delestrade, com pers.), par HEPIA dans le cadre du projet "Important Areas for Ponds" (IAPs), par FNE Haute-Savoie dans le cadre de sa campagne du début des années 2000 appelée "Mare où es-tu?". A ces données "ponctuelles" s'ajoutent celles recensées dans l'inventaire départemental des zones humides (Direction Départementale des Territoires de Haute-Savoie, 2016). Ce dernier est un outil du territoire pour permettre la préservation de ces milieux et leurs restaurations. Il n'est pas exhaustif. Il est alimenté régulièrement par des résultats d'expertises, en lien avec des projets d'aménagement du territoire, mais aussi par des actualisations commandées par les collectivités auprès de bureaux d'études ou du Conservatoire des Espaces Naturels de Haute-Savoie (Asters), dans le cadre de leurs projets de territoires (par exemple: documents d'urbanisme, contrats de rivières, contrats de territoires, schéma d'aménagement et de gestion des eaux). Les

informations disponibles pour chacune des entités ne sont pas homogènes: les polygones sont délimités selon différents critères en fonction de la date de l'expertise et de son objectif et, pour les différents polygones, certains ne contiennent aucune information associée, et d'autres, tout ou partie des informations possibles (par exemple: alimentation hydrologique de la zone, habitats présents, espèces floristiques ou faunistiques d'intérêt recensées, menaces).

Trois couches différentes sont réalisées dans le cadre de l'actualisation en continu de l'inventaire départemental des zones humides. La première recense les zones humides potentielles: elles sont identifiées par photo-interprétation (couleur de la photo aérienne), à partir des données de l'IGN (courbe de niveau et toponymie) et des remontées de données des acteurs de terrain (particuliers, ONF, FNE74, OFB). Elles sont cartographiées en amont d'une actualisation d'un inventaire des zones humides. L'ensemble de la Haute-Savoie n'a pas encore bénéficié de cette pré-localisation. Selon Alexandre Guillemot, chargé de mission zones humides à Asters jusqu'en 2019, après visite de terrain environ 60% de zones humides potentielles sont réellement humides ; 40% des zones préidentifiées sont des zones non humides, issues d'erreurs d'interprétation des images aériennes, pouvant être liées par exemple, à des ombres portées par les nuages, ou à une erreur d'identification de la présence de végétation hygrophile. La deuxième couche localise les zones humides ponctuelles: en général ce sont les zones humides de superficie inférieure à 1000m². La troisième couche est la couche officielle, c'est l'inventaire départemental qui est porté à connaissance des décideurs et gestionnaires des territoires: elle se base principalement sur la définition du code de l'environnement (article L211-1) qui définit les zones humides comme des milieux de plus de 1000m² ayant soit de la végétation soit un sol caractéristique. Quelques exceptions apparaissent dans cette couche, tels que les lacs d'altitude qui n'ont parfois ni végétation, ni sol propres aux zones humides. Il peut également exister des zones humides inférieures à 1000m² dans la couche de l'inventaire départemental (principalement en raison de la présence d'espèces et/ou d'habitats d'intérêts). Les données associées à ces zones de l'inventaire de moins de 1000m^2, sont hétérogènes en fonction des entités (par exemple sont parfois renseignés ou pas: l'habitat principal, la présence d'espèces d'intérêt). Pour chacune des zones supérieures à 1000m^2 différents renseignements peuvent être attribués en plus des éléments systématiquement notés (par exemple la date de la visite et la surface de la zone). Si des inventaires faune, flore et habitat ont eu lieu, les espèces ou habitats patrimoniaux sont notés. Parfois, l'alimentation ou les menaces pesant sur les zones humides peuvent être également renseignées. Cette couche permet *a minima* d'avoir la localisation et la surface approximative des zones humides, à partir de données consolidées par des visites de terrain. Dans la présente étude, la base de données relative aux zones humides de l'inventaire (la troisième décrite ci-dessus) sera retenue comme base de référence, aux vues de sa couverture la plus homogène du territoire d'étude, ainsi que des informations complémentaires à la localisation des zones humides. Les données utilisées sont issues de la mise à jour de 2016 (il n'y a pas eu de mise à jour depuis sur le territoire d'étude).

La connaissance de la distribution des zones humides du territoire est indispensable pour pouvoir identifier les habitats potentiels des espèces boréo-alpines de Haute-Savoie et définir les zones prioritaires à enjeux de conservation pour ces espèces. L'inventaire départemental des zones humides de Haute-Savoie est l'outil qui décrit le mieux aujourd'hui la distribution des zones humides du territoire. Néanmoins, cet inventaire n'est pas exhaustif: toutes les zones humides du territoire ne sont pas recensées.

Pour améliorer la qualité de la base de données de l'inventaire départemental, l'utilisation des outils issus du MNT, tel que la pente, ne semblent pas permettre aujourd'hui d'améliorer la détectabilité de ces zones. Effectivement, par définition, les zones humides étudiées sont des zones sur lesquelles l'eau est principalement stagnante une partie de l'année: ce sont donc des zones à pente nulle ou proche de 0. Mais, dans le cadre du territoire d'altitude de notre étude, la pente peut être jusqu'à 80%. De plus, dans les pixels du modèle numérique de terrain (MNT) (25x25 mètres), la pente peut varier fortement. Les zones humides de pente ne peuvent donc pas être différenciées des

autres zones humides de cet inventaire départemental du fait de l'imprécision des pentes issues des MNT et du manque de données homogènes sur la typologie des zones humides.

Du fait de leurs tailles pouvant être très petite (quelques mètres carrés) et de leur nature, à l'interface entre la terre et l'eau, les zones humides de montagne peuvent être également difficilement détectables par des méthodes utilisant les données satellites. Deux types de méthodes peuvent être utilisées en télédétection. Elles sont basées sur les indices d'humidité et de végétation du sol (tel que le NDVI par exemple) ou sur les méthodes de classifications des pixels (Vacquié and Houet, 2012). Dans le cadre de l'étude menée par Vacquié et Houet en 2012 sur les zones humides d'altitude dans les Pyrénées, les auteurs montrent que le taux de détection des surfaces de zones humides de montagne à l'aide de la très haute résolution spatiale est en moyenne supérieur à 50 % des surfaces connues lors de campagnes de terrain. D'une part, la sur-détection est importante avec cette méthode et d'autre part, lors de l'utilisation des indices de végétation et d'humidité, c'est la sous-détection qui pose problème. Les inventaires de terrain semblent donc aujourd'hui nécessaires pour améliorer la connaissance sur la distribution des zones humides d'altitude du périmètre d'étude.

Nous avons donc réalisé un inventaire de terrain au travers d'un échantillon de zones humides tirées aléatoirement sur le périmètre d'étude (voir paragraphe 2.1.3) pour permettre de caractériser et décrire la distribution des zones humides du territoire et la comparer à celle des zones humides connues (inventaire départemental et échantillon). Nous avons alors identifié et quantifié les lacunes de l'inventaire départemental (en réserves nationales naturelles et hors réserves), pour enfin pouvoir faire des propositions d'inventaires complémentaires ciblés.

Pour les zones humides de l'échantillon qui étaient déjà décrites dans l'inventaire départemental, la localisation et la surface relevées sur le terrain (2017, 2018 et 2019) ont remplacé les données de celles de l'inventaire départemental. Celles de l'échantillon qui n'étaient pas décrites dans l'inventaire ont été ajoutées dans la base de donnée des zones humides connues. Les données pour chaque variable étudiée, ont été assignées à partir d'extractions à l'aide du logiciel Quantum Gis (version 3.8 Zanzibar).

3.2 Matériel et Méthode

Nous souhaitons comparer l'échantillon de zones humides d'altitude inventoriées (2017, 2018, 2019) qui représente la réalité de la distribution des zones humides d'altitude du périmètre d'étude, aux zones humides recensées dans l'inventaire départemental. L'objectif est d'évaluer la représentation de la réalité par l'inventaire départemental. Nous utiliserons dix variables pour décrire l'ensemble des zones humides et effectuer cette comparaison.

3.2.1 Sélection des zones humides d'altitude de l'échantillon

Les zones humides d'altitude que nous échantillons répondent à la définition de Wissinger (2016): elles sont *petites (1m^2 à quelques hectares), avec une étendue d'eau permanente ou temporaire en surface, peu profondes, présentes entre la limite des forêts naturelles et les zones enneigées en permanence.* Dans le cadre de chapelets de zones humides, chaque zone constituant le chapelet a été considérée comme une seule zone humide d'altitude.

Les données de l'échantillon réalisé en 2017, 2018 et 2019 comprennent les zones humides d'altitude sélectionnées visuellement sur le terrain: elles ne présentaient pas de pente forte et étaient visitées pour la plupart lorsque de l'eau libre était visible à leur surface. Quelques zones asséchées ou couvertes totalement de glace ont été visitées (moins de 1% de l'échantillon).

3.2.2 Variables utilisées pour la description des zones humides

Nous avons utilisé dix variables pour décrire les zones humides du territoire d'étude (table 3). Ces variables représentent les conditions climatiques, la présence de zones tampons de différents rayons

(100, 500, 1000, 5000 et 10000 mètres), et certaines caractéristiques physiques de chaque zone humide répertoriée.

Table 3. Les zones humides d'altitude répertoriées sur le territoire d'étude sont décrites par les dix variables suivantes.

Variables	**Notation**	**Unité de mesure**	**Source**
Altitude	**Altitude**	mètre	MNT/IGN
Exposition	**Exposition**	degrés	MNT/IGN
Pente	**Pente**	pourcentage d'élévation	MNT/IGN
Température (juin-juillet-aout)	**Temperature**	degré Celsius	Kloog et al. en 2017
	Temperature_S	degré Celsius	MétéoFrance (CEN)
Précipitation (pluie)	**Precipitation**	mm	MétéoFrance (CEN)
Ensoleillement	**Ensoleillement**	Watts par mètre carré	Florent Mouillot pour la thèse de Jules Chiffard en 2017 (CEFE)
Normalized Difference Vegetation Index	**NDVI**		Brad Carlson (CREA) selon méthode établie par Phillip Choler (LECA) en 2015
Surface	**Surface**	mètre carré	mesure/relevés sur le terrain ou base de données de l'inventaire départemental des zones humides
Nombre de zones humides dans différents tampons (100, 500, 1000, 5000 et 10000 mètres)	**Nb_ZH**		analyse SIG
Surface en zones humides dans différents tampons (100, 500, 1000, 5000 et 10000 mètres)	**S_ZH**	mètre carré	analyse SIG

La distribution altitudinale des zones humides va être influencée par le changement climatique: diminution du nombre et de la surface des zones humides à basse altitude et augmentation du nombre et de la surface (dont certaines sont éphémères) des zones humides à haute altitude (Salerno et al., 2012). Faire un état des lieux de la distribution altitudinale actuelle des zones humides est nécessaire pour mettre en place un monitoring des effets du changement climatique sur ces milieux dans la région de Chamonix et pouvoir anticiper les conséquences sur la distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins. Par ailleurs, nous souhaitons identifier les pentes et expositions des zones humides pour mieux connaitre leurs typologies et la distribution des zones dans les différentes expositions: ce sont effectivement deux variables qui peuvent influencer la diversité des espèces présentes.

L'altitude (**Altitude**), la pente (**Pente**) et l'exposition (**Exposition**) de chacune des zones humides répertoriées sur le périmètre sont obtenues grâce au Modèle Numérique de Terrain, fourni par l'IGN, dont la résolution est de 25 x 25 mètres.

L'altitude est exprimée en mètres, la pente en pourcentage d'élévation ou de pente et l'exposition en degrés positifs compris entre 0 et 360, mesurés dans le sens horaire, à partir du Nord. Dans le cadre du changement climatique en cours, il nous semble également indispensable de faire un état des lieux des gammes de distribution des zones humides dans différentes variables climatiques. Cet état des lieux permettra dans le futur de comparer l'amplitude des gradients actuels et la distribution des zones humides associée avec celles à venir. Les variables climatiques utilisées sont la température et les précipitations.

La température est une variable qui a été utilisée à partir de deux sources différentes de données. Dans ce mémoire, la compréhension de l'impact du changement de température sur la distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins est le sujet central. Il nous a semblé opportun de ne pas se limiter à une seule série de données qui pouvait être imprécise en montagne: nous avons donc étudié cette variable à l'aide de deux séries de données. La première série de données provient de calculs réalisés dans le cadre d'un travail effectué par Kloog et al. en 2017. La résolution est au kilomètre (Kloog et al., 2017). Les années de mesures sont 2010 et 2011. Les données sortantes sont des moyennes de températures par mois issues de moyennes quotidiennes (**Temperature**). Ces données ont été transmises par Jules Chiffard (utilisées lors de sa thèse au CEFE/Centre d'Écologie

Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier, soutenue en octobre 2019). Pour faire les calculs, Kloog et al. (2017) ont utilisé la température journalière, générée entre 2000 et 2011 par MétéoFrance, un indice de trophie (le NDVI), le pourcentage d'urbanisation, la densité de population et l'altitude. Nous avons intégré les données relatives aux mois de juin, juillet et aout et avons fait la moyenne des trois. Ce choix a été motivé par le fait que ces températures ont plus d'influence directe sur l'écologie des espèces étudiées les mois où il n'y a plus de couverture neigeuse. En général, cette période est comprise entre juillet et aout. Nous avons élargi à juin pour être plus intégrateur des variations interannuelles possibles. La seconde série de données spécifiques au Massif du Mont Blanc nous a été transmise par le Centre d'Etude de la Neige (CEN) de MétéoFrance. Les températures ont été estimées à l'aide du système SAFRAN. Les données SAFRAN sont des données horaires couvrant la France à une résolution de 8 km. Les séries de températures sur le Mont Blanc nous ont été communiquées par tranches de 300 mètres au sein des massifs montagneux du Mont Blanc et du Chablais. Ces données sont disponibles pour la période 1960 à nos jours. Nous avons aussi extrait les données pendant les périodes de déneigement: en juin, juillet et aout. Les fichiers utilisés pour renseigner les différentes températures des zones humides d'altitude du périmètre ont été réalisés par Coline Canonne (en thèse au CEFE/Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive de Montpellier en 2019). Nous avons ensuite réalisé des calculs pour affecter une seule donnée température à chaque zone humide. Nous avons utilisé les données des trois années précédant les campagnes de terrain (2014, 2015 et 2016) (elles auront une influence sur tout ou partie du cycle larvaire des Odonates). Nous avons sommé pour chaque mois les températures journalières, puis nous avons divisé les résultats par le nombre de données existantes. Nous avons fait alors une moyenne des neuf valeurs résultantes (**Temperature_S**).

La deuxième variable utilisée pour décrire les conditions climatiques sont les précipitations. En effet, l'hydrologie des zones humides d'altitude est influencée pas l'accumulation d'eau issue des précipitations estivales (Wissinger et al., 2016): comme pour les températures des zones humides d'altitude, il est important de pouvoir faire un état initial des précipitations reçues par ces zones pour pouvoir en suivre l'évolution avec le changement climatique. Les données des précipitations ont également été estimées à l'aide du système SAFRAN. Le calcul réalisé pour affecter une valeur à chaque zone humide d'altitude est le même que celui que nous avons effectué pour les températures (**Precipitation**).

L'énergie solaire reçue sur chacune des zones humides d'altitude pourra influencer la température de l'eau et leurs productivités et avoir des conséquences sur le développement et la résistance des espèces. La variable ensoleillement (**Ensoleillement**) est exprimée en watts par mètres carrés. C'est ici l'énergie solaire totale moyenne reçue les 22 mai sur dix ans (2006-2016) sur des mailles de 25 x 25 mètres durant toute la journée. Ce fichier de données a été créé au CEFE (Centre d'Écologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier) en 2017 par Florent Mouillot pour la thèse de Jules Chiffard.

L'environnement des zones humides apporte des indices indirects au travers de l'occupation des sols (végétation, roche) permettant d'informer sur leurs productivités. La productivité des zones humides peut influencer la biodiversité qui sera présente sur le site: la diversité et l'abondance des espèces. Effectivement, plus il y aura de nutriments disponibles ou d'énergie mobilisable, plus le nombre d'organismes présents pourra être grand (Currie, 1991). La connaissance de la productivité des zones humides permet d'identifier les zones humides qui peuvent permettre à plus d'organismes de survivre.

Pour déterminer la productivité des zones humides d'altitude du territoire d'étude le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) peut être utilisé. C'est un indice utilisé afin d'estimer la production primaire d'un espace donné (ici 250x250 mètres). Il est sensible à la quantité de végétation et fortement corrélé à l'activité chlorophyllienne des végétaux. Il est basé sur la combinaison des canaux rouge (R) et proche infrarouge (PIR), pour lesquels les réponses de la végétation sont très différentes (Jiang et al., 2006). Les valeurs du NDVI sont comprises entre -1 et 1 en général: les valeurs négatives correspondent aux surfaces telles que la neige, la glace, l'eau ou les nuages pour lesquelles la réflectance dans le rouge est supérieure à celle du proche infrarouge ; les

valeurs proches de 0 correspondent aux sols nus, dont les réflectances dans le rouge et le proche infra-rouge sont du même ordre ; les valeurs positives correspondent aux formations végétales. Plus celles-ci sont denses, plus les valeurs sont élevées (Anselme and Gadal, 2008). Dans le cadre de cette étude, nous avons utilisé l'estimation faite par Brad Carlson du CREA (Centre de Recherche sur les Écosystèmes d'Altitude) sur le périmètre de travail. C'est une estimation des pics de productivité estivale pour chaque pixel (250 x 250 mètres) à l'aide des images du satellite MODIS, à partir des moyennes de 2000 à 2015. La méthode utilisée par Brad Carlson est celle décrite par Philippe Choler du Laboratoire d'écologie alpine/LECA (Choler, 2015): les données sont comprises entre 0 et 100 (**NDVI**).
La surface des zones humides est un élément indispensable à déterminer. C'est une variable qui peut être suivie dans le temps et dont la somme représente la surface en habitat potentiellement favorable pour les espèces aquatiques d'altitude.

La délimitation de la surface des zones humides d'altitude de l'échantillon (la variable sera notée dans la suite du texte: "**Surface**") a été faite sur le terrain exclusivement à l'aide de la végétation caractéristique des zones humides quand elle était présente, sinon, ce sont les contours maximaux de la surface d'eau libre qui ont été mesurés. Pour les zones humides de l'inventaire départemental, les surfaces sont calculées à partir des entités géométriques (polygones) représentées sur système d'information géographique (Quantum Gis: version 3.8 Zanzibar).
Nous souhaitons décrire les zones humides d'altitude du périmètre d'étude à partir de leurs caractéristiques individuelles mais également par la présence ou l'absence de réseaux de zones humides. Effectivement, les réseaux de zones humides permettent aux espèces de se déplacer très rapidement d'un habitat devenu défavorable sur un habitat potentiellement favorable proche. Pour étudier cet aspect, important pour la biodiversité, nous avons testé la présence de zones humides dans des zones tampons autour de chacune des zones humides. Les rayons des tampons ont été définis par le maximum connu de déplacement possible des espèces d'Odonates boréo-alpins: 7.5km (Houard et al., 2012). Nous avons donc estimé deux variables à partir des données de localisation des zones humides: le nombre de zones humides (**Nb_ZH**) et la surface en zones humides (**S_ZH**, elle s'exprimera en mètres carrés) dans chacune des zones tampons. Ce travail a été réalisé à partir des données de l'inventaire départemental des zones humides et des données de l'échantillon réalisé dans cette étude, sous système d'information géographique (SIG). Pour le nombre de zones humides, dans différentes tailles de tampons, autour de celle à renseigner, nous avons supprimé une zone (celle pour laquelle le calcul est fait). Pour la surface, représentée par les zones humides des différents tampons, nous avons soustrait de la somme, la surface de la zone humide étudiée.

3.2.3 Analyse des données

Nous avons tout d'abord étudié les données de l'inventaire départemental pour adapter les informations de l'inventaire (différenciation de chaque entité de zone humide dans les chapelets par exemple) à notre problématique.
Pour évaluer la connaissance que nous avons sur les zones humides d'altitude réellement présentes sur le territoire d'étude nous avons réalisé différents calculs et estimations. A partir de l'échantillon de zones humides, nous avons pu calculer pour l'inventaire départemental quel était le pourcentage de représentativité de la réalité du nombre de zones humides d'altitude du territoire (à l'intérieur et en dehors des réserves naturelles nationales). A l'aide de ces éléments, nous avons pu estimer le nombre de zones humides d'altitude réellement présentes sur le territoire d'étude et le pourcentage de zones humides connues (inventaire départemental et échantillon).

Pour tester la représentativité de la typologie des zones humides de l'inventaire départemental par rapport aux zones humides d'altitude du périmètre, nous avons comparé l'amplitude des gradients des variables étudiées et la distribution dans ces gradients, de l'ensemble des zones humides connues (zones humides de l'inventaire départemental + échantillon) et de celles de notre échantillon collecté sur le terrain.

Au vu du peu de variabilité des données issues des modèles climatiques (température, précipitation) sur notre territoire, pour comparer les données climatiques des zones humides connues à celles de l'échantillon, nous avons réalisé des tests statistiques de comparaison de données non appareillées, suite à la vérification du suivi ou non d'une loi Normale (Shapiro, Student ou Mann-Whitney): nous avons donc comparé les données de température (et précipitation) associées aux zones humides connues à celles associées aux zones humides de l'échantillon. Nous supposons que la variable surface ne suivra pas la même distribution pour les zones humides connues et celles de l'échantillon du fait de la nature de l'inventaire départemental prenant moins en compte les zones humides de moins de 1000m^2. Pour intégrer ici la répartition de chacune des surfaces des zones humides, nous avons présenté cette variable par son minimum, maximum et sa médiane puis réalisé les mêmes tests que pour les variables climatiques. Les tests de Mann-Whitney sont effectués sous le logiciel R version 3.5.3 (R Core Team 2019) sous la commande "wilcox.test" (Bauer, 1972; Hollander et al., 1999). Comme nous souhaitons comparer les distributions des zones humides connues et des zones humides de l'échantillon et pas uniquement les médianes, nous avons réalisé ensuite des tests de Kolmogorov-Smirnov à l'aide du même logiciel (l'hypothèse nulle étant une égalité des fonctions de distribution de la variable étudiée pour les zones humides connues et de l'échantillon).

Pour la comparaison des autres variables étudiées (altitude, pente, exposition, ensoleillement, NDVI, zones tampons), nous avons fait des analyses descriptives des distributions des données de l'ensemble des zones humides et échantillonnées à l'aide d'histogrammes avant de réaliser les tests de Kolmogorov-Smirnov. L'ensemble des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel R version 3.5.3 (R Core Team 2019).

Pour identifier les variables environnementales qui expliquent le mieux la distribution des zones humides d'altitude du territoire (celles de l'inventaire départemental et de l'échantillon), nous avons calculé les corrélations entre les variables explicatives étudiées, puis réalisé une analyse en composante principale (ACP). La superposition graphique, dans le référentiel des axes les plus explicatifs de l'ACP, de la distribution des zones humides connues (celles de l'inventaire départemental et de l'échantillon) et de celles de l'échantillon, nous permet également de constater visuellement les lacunes de l'inventaire départemental. Ces comparaisons permettent d'identifier les actions d'acquisition de connaissances prioritaires pour améliorer les données de distribution des zones humides d'altitude dans la région de Chamonix.

3.3 Résultats

3.3.1 Distribution spatiale et couverture des zones humides connues dans le périmètre d'étude

Un total de 243 zones humides sont identifiées dans l'inventaire départemental. Différents polygones (donc différentes zones humides) pouvaient être associés à un seul identifiant zone humide et donc une seule altitude et une seule surface. Nous avons donc séparé les polygones en conservant un nom commun mais en définissant bien des entités géométriques différentes. Cela a permis également d'extraire certaines zones humides qui étaient en dehors du périmètre et donc à des altitudes inférieures à 1900 mètres. 720 zones humides ont été différenciées, parmi lesquelles sont inclus les lacs d'Anterne, du Bréven, Cornu et de Pormenaz ainsi que des polygones constitués de chapelets de mares ou de plusieurs entités d'eau libre. Nous avons choisi de conserver ces zones car nous ne pouvions pas différencier celles qui étaient constituées d'une seule entité humide ou d'un chapelet de zones humides. Si nous les avions supprimé, un biais aurait été créé en particulier dans l'analyse des tampons autour des zones humides: certaines zones humides auraient pu être considérées comme isolées alors qu'un réseau de zones humides était présent dans un tampon plus ou moins distant.

Lors de la réalisation de l'échantillon sur le terrain, nous avons pu observer 77 zones humides non recensées dans l'inventaire départemental. La surface totale connue de zones humides du territoire a

pu être alors estimée à 203 hectares. Le territoire d'étude étant de 19300 hectares, au moins 1% de sa surface est humide (les glaciers, cours d'eau et zones permanentes en neiges ne sont pas inclus dans cette estimation).
Sur le périmètre d'étude, 797 zones humides sont recensées à partir de l'inventaire départemental retravaillé et de l'échantillon réalisé. Parmi les 125 zones humides de l'échantillon (2017, 2018 et 2019), 48 étaient recensées dans l'inventaire départemental et 77 ne l'étaient pas (9.7% des 797 zones humides étudiées). En réserve naturelle nationale, 68 des 82 zones humides de l'échantillon étaient référencées dans l'inventaire départemental (83%), en dehors seulement 20 des 43 zones humides de l'échantillon étaient référencées (47%). Les données de localisation des zones humides sont donc mieux connues dans les différents espaces naturels protégés du territoire d'étude.

Hors réserves naturelles nationales 109 zones humides sont recensées à l'inventaire départemental. A partir des comparaisons réalisées avec l'échantillon, elles représentent 47% de la réalité du nombre de zones humides du périmètre d'étude hors réserve. Il y aurait donc 232 zones humides d'altitude en réalité sur cet espace. En réserve, 662 zones humides recensées à l'inventaire départemental, représentent 83% de la réalité du nombre de zones humides du périmètre d'étude en réserve: il y aurait donc 781 zones humides d'altitude dans les réserves naturelles nationales. Grâce à l'échantillon nous pouvons donc estimer qu'il y a 1013 zones humides d'altitude réellement présentes sur le périmètre d'étude et donc que les données compilées des zones humides connues sur le territoire (inventaire départemental et échantillon) représentent 79% des zones humides d'altitude réellement présentes.

La distribution spatiale des zones humides ne semble pas homogène sur l'ensemble du territoire d'étude (Fig.8). Elles semblent plus denses et plus nombreuses sur la strate altitudinale la plus basse (1850-2150). Néanmoins, les zones humides de l'échantillon sont réparties de façon homogène sur le territoire d'étude au vu de la distribution de toutes les zones humides: l'ensemble des espaces du territoire présentant ces milieux a été visité à l'exception de certains secteurs du territoire qui étaient inaccessibles.

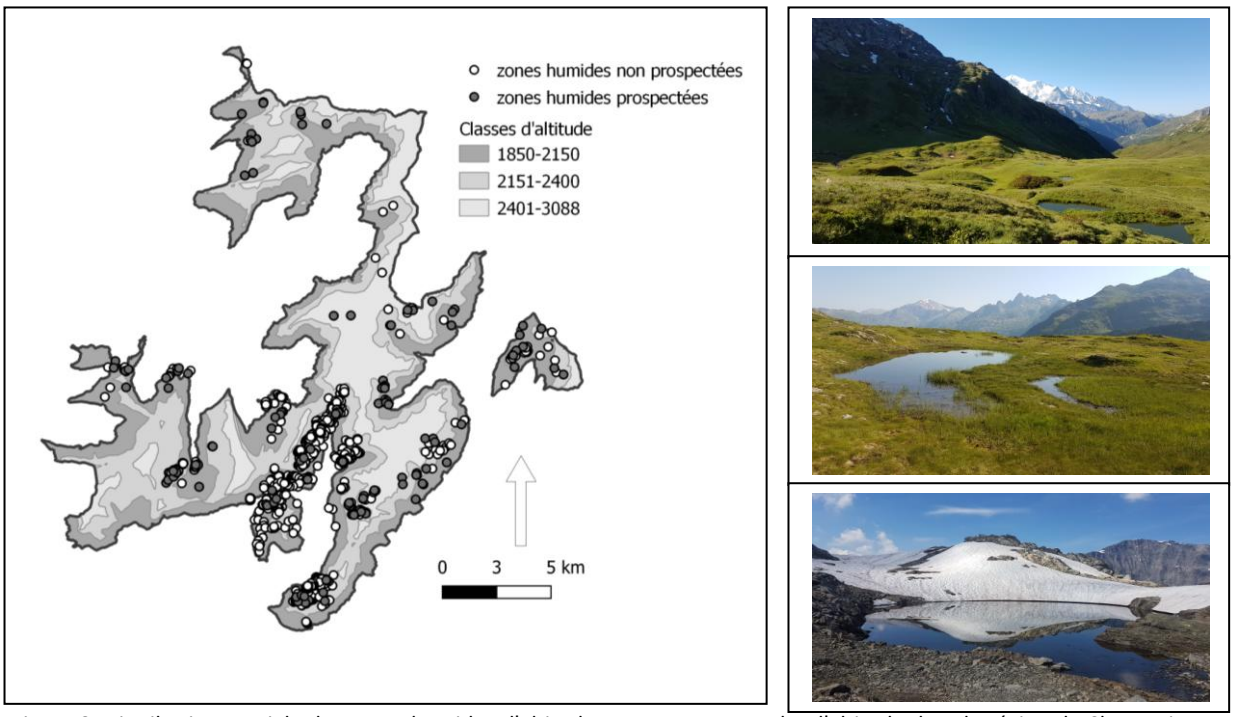

Figure 8. Distribution spatiale des zones humides d'altitude connues par tranche d'altitude dans la région de Chamonix: en blanc les zones humides non prospectées et en gris celles de l'échantillon. A droite de la carte, les illustrations de trois zones humides de l'échantillon permettent de mieux visualiser les types de milieux ciblés.

Les surfaces de chacune des tranches d'altitude et le nombre et la surface de zones humides connues (zones humides de l'inventare départemental complétées par celles de l'échantillon)

qu'elles contiennent sont très différents (table 4). De 1850 à 3088 mètres d'altitude, le nombre, la densité et la surface des zones humides ainsi que la proportion de surface en zones humides décroissent fortement avec l'élevation en altitude. La densité et la surface de zones humides dans la strate intermédiaire représentent respectivement 40.8% et 21.2% de celles de la strate la plus basse. Pour les altitudes les plus hautes, la densité et la surface ont une proportion de 5.6% de celles de la strate la plus basse.

Table 4. Distribution par classe d'altitude des zones humides connues (zones humides de l'inventare départemental complétées par celles de l'échantillon): surface totale, nombre de zones humides. Le nombre, la surface et la proportion de la surface de zones humides de chacune des tranches altitudinales décroissent avec l'élévation en altitude.

	Surface de la classe d'altitude (ha)	Nombre de zones humides	Densité de zones humides/ha	Rapport par classe comparé à la classe la plus basse (densité)	Surface totale des zones humides (ha)	Rapport par classe comparé à la classe la plus basse (surface de zones humides)	Pourcentage de surface en zones humides
1850-2150 m	8148	579	0,071	/	16	/	20
2151-2400 m	6764	199	0,029	0,408	3	0,212	4
2401-3088 m	4379	19	0,004	0,056	0,9	0,056	2

3.3.2 Représentativité des zones humides connues sur le périmètre d'étude

Notre hypothèse est que l'inventaire départemental est représentatif des amplitudes et distributions de l'ensemble des zones humides d'altitude du périmètre d'étude, dans les différents gradients des variables descriptives étudiées, à l'exception de la surface des zones humides. Pour tester cette hypothèse, nous comparons les distributions des variables caractérisant l'ensemble des zones humides connues (en termes de surface et de zones tampons), et leur hétérogénéité spatiale (gradients de température, de pluviométrie, d'altitude, d'ensoleillement, de pente, d'exposition), à celles des zones humides de l'échantillon.

La distribution des surfaces des zones humides connues n'est significativement pas représentative de l'ensemble des zones humides d'altitude du territoire (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.13; p=0.02) (table 5). Les zones humides de l'échantillon sont plus petites. Cette différence peut s'expliquer du fait de la nature de l'inventaire départemental des zones humides qui intègre moins les zones humides de surface inférieure à 1000m^2 et plus de grandes zones (grands lacs): 78% des zones humides de l'échantillon et 68% des zones humides de l'inventaire sont de surface inférieure à 1000m^2. Pour ce qui est des conditions climatiques entre les zones humides de l'échantillon ou celles connues, il n'y a pas de différence significative dans les distributions des variables température (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.11; p=0.13) (quelle que soit la source de la donnée) ou précipitation (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.04; p=0.65) (table 5).

Table 5. Comparaison des zones humides connues sur le périmètre d'étude aux zones humides de l'échantillon. Utilisation de tests statistiques sur les données de surface, température et précipitation des zones humides.

		Zones humides connues (797)	Zones humides de l'échantillon (125)	test de normalité (Shapiro)	test de Wilcoxon (non paramétrique)	p	W
log(Surface)	Médiane	229	116	<0,05	x	<0,05	55899
	Min	1	3				
	Max	128200	70000				
Temperature	Médiane	10,164	10,015	<0,05	x	>0,05	54190
	Min	7,765	7,765				
	Max	13,321	12,893				
Precipitation	Médiane	5,414	5,391	<0,05	x	>0,05	45898
	Min	4,929	4,929				
	Max	5,822	5,822				

D=0.01; p=0.98)(Fig.9). Ce même constat peut être fait sur les distributions des pentes (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.10; p=0.11) et expositions (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.03; p=0.81) des zones humides connues sur le périmètre comparées à celles de l'échantillon. Par ailleurs, la distribution des NDVI des zones humides connues et de l'échantillon sont significativement différentes (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.28; p<0.01): les prospections réalisées dans le cadre de l'échantillon recensent plus de zones humides dans les espaces à faible NDVI, entourées par un sol enneigé, plus minéral ou nu.

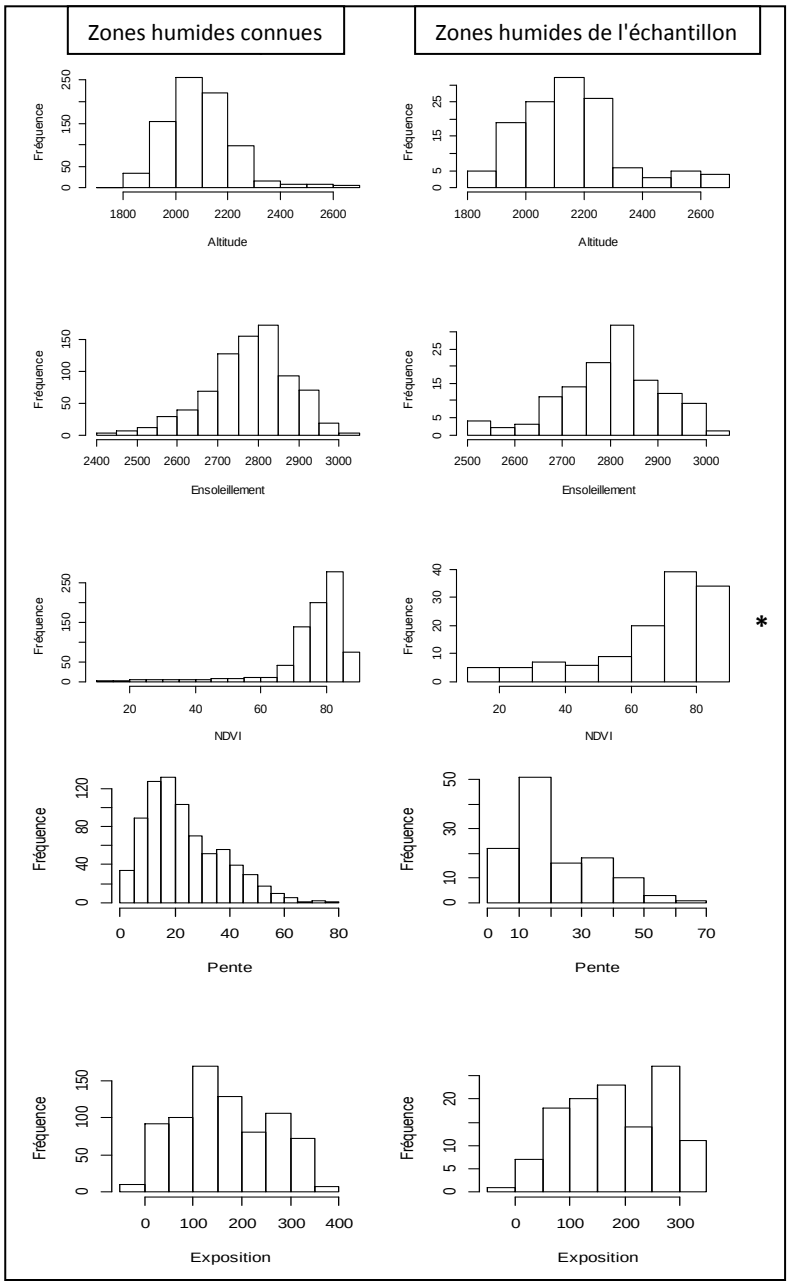

Figure 9. Comparaison des distributions des variables Altitude (en mètres), Ensoleillement (en watts par mètres carrés), NDVI (indice compris entre -100 et 100), Pente (en %) et Exposition (en degrés) pour les zones humides connues (797) sur le périmètre d'étude et celles de l'échantillon (125). Dans un souci de lisibilité les valeurs de l'ensoleillement ont été divisées par 10000. * L'astérisque signifie que le test de Kolgomorov-Smirnov, de comparaison des distributions de la variable étudiée pour les zones humides connues et de l'échantillon, a pour résultat une différence significative entre les distributions (p<0.05).

Les zones humides connues représentent bien les différents gradients de zones tampons en terme de nombre et de surface de zones humides présentes dans les différents tampons étudiés (Fig.10). Il n'y a pas de différence significative entre la distribution de ces variables pour les zones humides connues

et celles de l'échantillon (pour l'ensemble des variables les résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov sont les suivants: D<0.06; p>0.65).

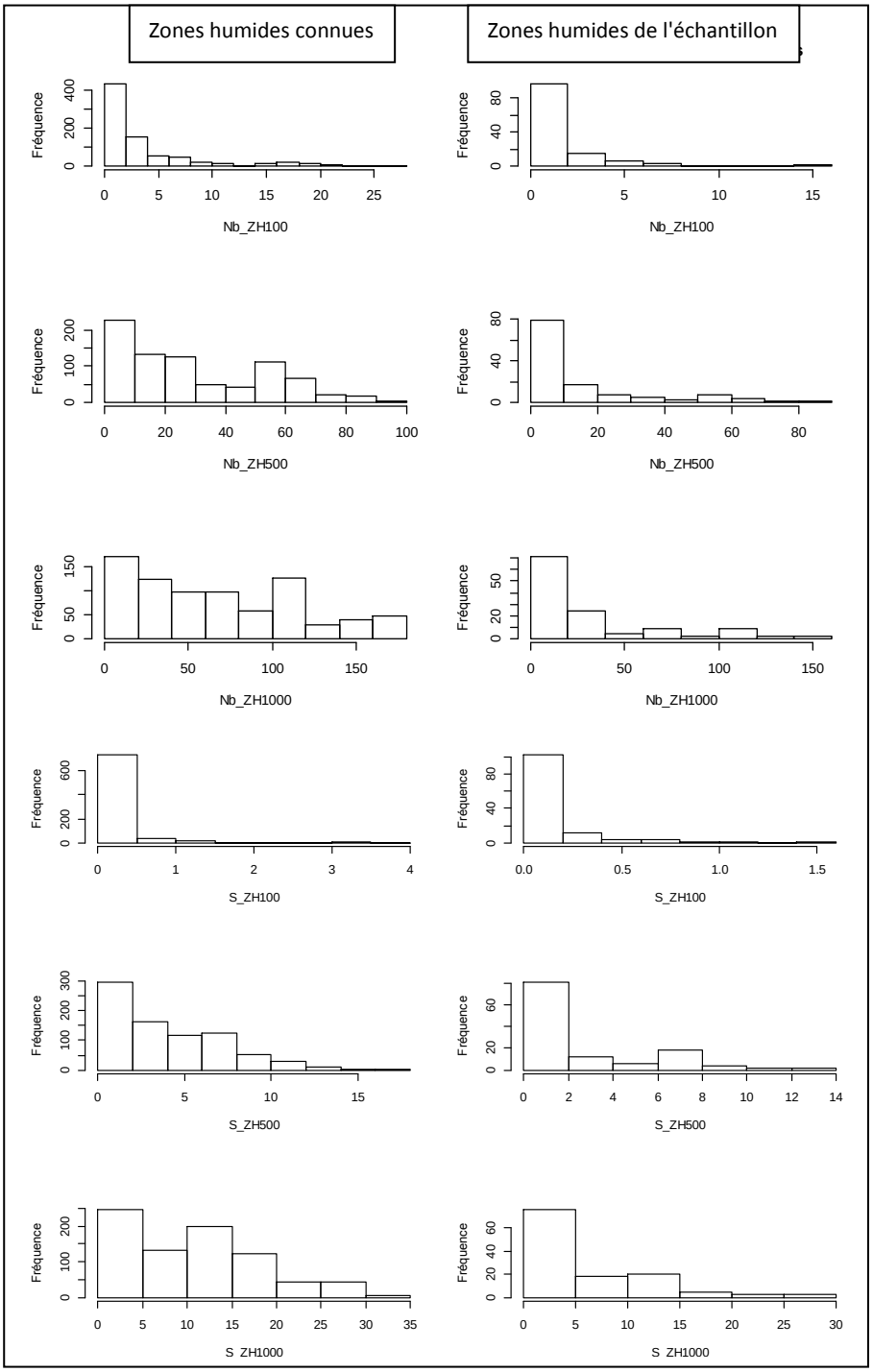

Figure 10. Comparaison des distributions des variables zones tampons pour les zones humides connues du périmètre d'étude (797) et celles (125) de l'échantillon. La zone tampon d'une zone humide étudiée est représentée par le nombre et la surface des zones humides compris dans un cercle qui a pour centre la zone humide étudiée et comme rayon, différentes longueurs: 100, 500, 1000, 5000 et 10000 mètres. Dans un souci de lisibilité les valeurs de surface sont représentées en hectares et au vu des similarités des résultats pour les différentes longueurs de tampon, seule une partie des histogrammes sont repris dans cette figure.

3.3.3 Identification des variables environnementales décrivant le mieux la distribution des zones humides du territoire

Les deux variables décrivant la température reçue par les zones humides sont très corrélées entre elles (c'est pourquoi seule la variable **Temperature** a été représentée dans le paragraphe précédent). La température reçue par les zones humides est très corrélée aux précipitations reçues (valeur absolue de R^2>0.66; p<0.01) (Fig.11): quand la température augmente, les précipitations diminuent. Par ailleurs, le NDVI augmente lorsque l'altitude diminue (R^2=-0.76; p<0.01): aux altitudes les plus basses, les zones humides sont dans des environnements à plus haut indice trophique. D'autre part, les différentes zones tampons sont très corrélées entre elles: le nombre ou la surface de zones humides dans un tampon autour de la zone humide étudiée sont très corrélés (R^2>0.66; p<0.01) aux nombres et surfaces de zones humides présentes dans le même tampon, à l'exception de celui égal à 100 mètres.

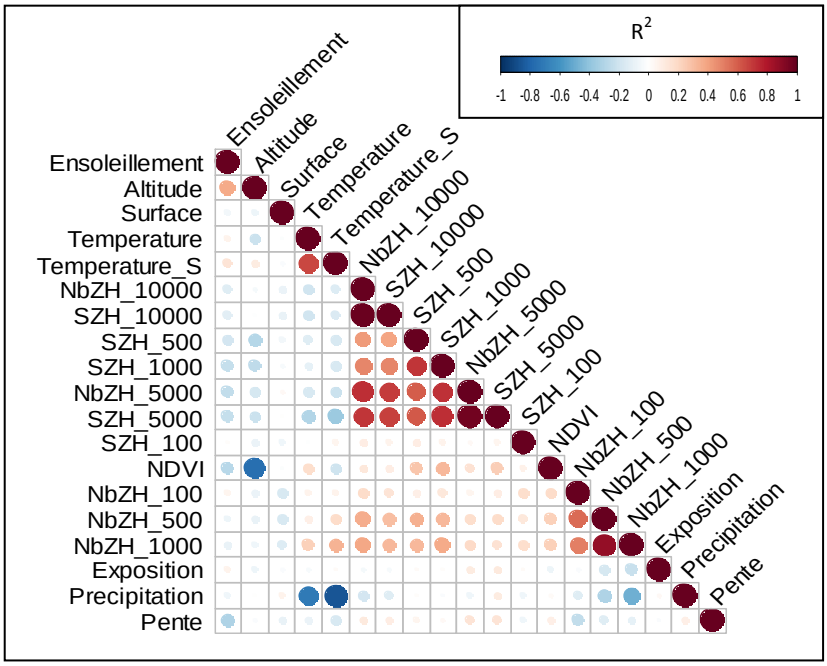

Figure 11. Corrélogramme de l'ensemble des variables étudiées pour expliquer la variabilité des zones humides connues sur le périmètre d'étude. Certaines variables apparaissent très corrélées entre elles au vu des points de forts diamètres et de colorations très foncées: R^2 (le coefficient de Spearman) varie entre -1 (représenté par de gros cercles bleus très foncés) et 1 (en rouge très foncé).

Les zones humides connues sur le territoire d'étude peuvent être décrites à partir des variables environnementales les plus représentatives et non ou peu corrélées entre elles: température, altitude, ensoleillement, pente, zones tampons (nombre de zones humides dans des tampons de 100 et 5000 mètres), surface et exposition. A la réalisation de l'analyse en composante principale, en projetant l'ensemble des zones humides connues sur la zone d'étude et l'échantillon réalisé, dans le référentiel des axes 1 et 2 (qui expliquent seulement 38% de la variabilité de la distribution des sites), on observe (Fig.12) que les zones humides connues sont réparties de façon "homogène" sur l'ensemble des gradients étudiés. Les variables les différenciant le plus sont: l'altitude, l'ensoleillement, la température et la présence de zones tampons. Comme nous avons pu le constater dans la table 4, il y a moins de zones humides présentes a des températures basses c'est-à-dire à des altitudes hautes.

La superposition de la distribution des zones humides de l'échantillon sur l'ACP permet de constater visuellement la bonne répartition des zones humides de l'échantillon dans le gradient altitudinal (objectif du plan d'échantillonnage stratifié).

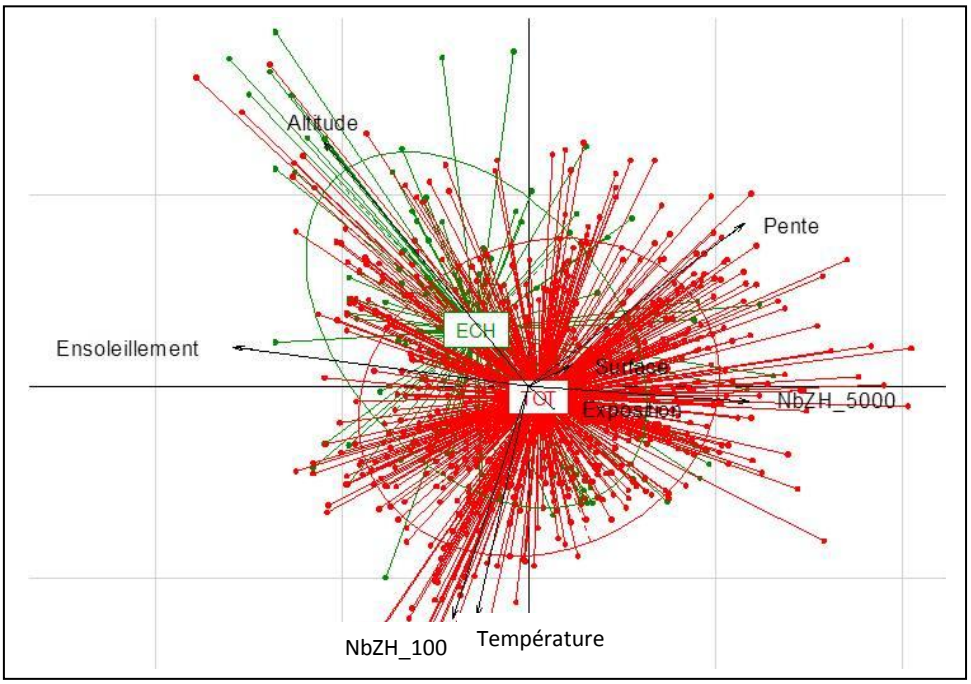

Figure 12. Représentation graphique de l'analyse en composante principale de la distribution de l'ensemble des zones humides répertoriées du périmètre en rouge (TOT) et de l'échantillon en vert (ECH). Cette représentation est réalisée dans le référentiel des axe 1 et 2 issus de l'analyse. La projection des sites dans ce référentiel est celle qui explique le plus de variabilité entre les zones humides. Ceci étant dans des gradients représentés par les variables: Altitude, Pente, Surface, Exposition, Ensoleillement, Surface, Température, Nb_ZH5000 et NbZH_100. Les variables qui paraissent le mieux caractériser les zones humides répertoriées sont: l'altitude, l'ensoleillement, la température et la présence de zones tampons.

3.4 Discussion

La connaissance de la distribution des zones humides d'un territoire est nécessaire pour pouvoir planifier des programmes de surveillance, de gestion et de conservation de ces milieux et des espèces associées (Vacquié and Houet, 2012).
Nous estimons que seules 79% des zones humides du territoire d'étude sont connues: 57% des zones humides d'altitudes hors réserve naturelle et 85% des zones humides en réserve naturelle nationale. La réalisation des inventaires dans le cadre de l'échantillon (2017-2019) a permis de confirmer que l'inventaire départemental des zones humides n'est pas exhaustif et très insuffisant en dehors des réserves naturelles nationales.

Nous aurions souhaité comparer nos résultats à ceux présentés dans la littérature pour évaluer la qualité de l'inventaire des zones humides connues de la région de Chamonix. A notre connaissance, aucune étude sur les zones humides d'altitude ne fait le point sur la qualité de l'état des connaissances sur les zones humides, sauf quand elles estiment que les connaissances sont exhaustives (Chimner et al., 2010; Sharma et al., 2015). La plupart des études sur l'amélioration des connaissances ou sur la distribution actuelle et future des zones humides, testent des nouveaux outils pour une détection à moindre couts ou à grande échelle des zones humides en altitude (en diminuant au maximum le temps consacré aux détections directes sur le terrain): leurs évaluations sont faites en comparaison avec les données connues qui sont alors considérées comme une bonne représentation de la réalité (Fahy, 2020; Ji et al., 2011; Liu et al., 2011; Vacquié and Houet, 2012). Les zones humides non recensées, de typologies pouvant être différentes de celles connues sur les périmètres d'étude, ne seront donc pas intégrées dans les programmes de surveillances et de gestion. Leurs disparitions ne seront donc pas relevées et elles pourraient être considérées comme de nouvelles zones humides avec l'amélioration des outils de détection satellitaires. Pour être plus efficaces dans la préservation des zones humides d'altitude sur l'ensemble des territoires sur lesquels des programmes de surveillance ont été mis en place, quand cela n'a pas été engagé, des

échantillons de zones humides comme nous l'avons réalisé, permettraient d'évaluer la part des connaissances à acquérir.
Certaines lacunes ont pu être identifiées dans l'inventaire départemental des zones humides sur la région de Chamonix. Les zones humides très petites, dans un environnement peu végétal et en dehors des réserves naturelles nationales ont peu été recensées. Pour les très petites zones, les prospections de terrain paraissent aujourd'hui indispensables compte tenu des difficultés des méthodes de télédétection à identifier des zones humides de petites surfaces (Fahy, 2020). Animés et coordonnés dans le temps, des inventaires participatifs pourraient permettre d'acquérir en continu des données sur les très petites zones humides et celles présentes dans un environnement peu végétal. En réserve naturelle nationale, les conservateurs devront identifier cette priorité dans leurs documents de gestion pour intégrer cette mission dans les feuilles de route des gardes. En dehors des réserves naturelles nationales, il est prioritaire que les collectivités locales lancent une actualisation de l'inventaire départemental pour intégrer les zones humides méconnues dans les zonages des parcelles non aménageables et dans les plans de gestion stratégiques des zones humides de leurs outils de planification des territoires: schéma d'aménagement et de gestion des eaux (SAGE), plans locaux d'urbanismes (PLU), schéma de cohérence territoriale (SCOT) et contrat de territoire espaces naturels sensibles (CTENS). Par ailleurs, une mobilisation des accompagnateurs en montagne, des adhérents des Clubs alpins français ou des citoyens régulièrement en montagne permettrait de consolider cette démarche d'actualisation et de sensibiliser un large public à la préservation de ces milieux indispensables à la conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins menacés.

4 Comment améliorer la détection des espèces d'Odonates dans les zones humides alpines? Comparaison de trois méthodes basées sur les identifications morphologiques des différents stades des espèces (inventaires des larves, exuvies, adultes) et du métabarcoding

4.1 Introduction

Préserver et définir les priorités d'actions pour la conservation des Odonates boréo-alpins menacés d'extinction nécessite d'améliorer la connaissance sur leur distribution actuelle (Guisan and Thuiller, 2005; Soissons and Lamouille-Hébert, 2019). Effectivement, la localisation géographique des espèces et leur suivi sont des démarches indispensables pour pouvoir déterminer les tendances d'évolution de leurs effectifs et de leurs aires de répartition, et finalement leurs statuts de conservation, par exemple sur la liste rouge de l'UICN. L'analyse des données de distribution et des variables qui les contraignent permet de comprendre, d'évaluer et d'anticiper les effets des menaces et de la gestion dans un objectif de conservation. Elle permet également de déterminer les priorités d'actions pour la préservation des espèces en déclin, rares ou menacées (UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016). Dans ce cadre, il est nécessaire d'avoir une vision homogène de la distribution des espèces boréo-alpines au sein des gradients environnementaux des zones humides du territoire d'étude, et il faut réduire les risques d'identifier des habitats défavorables aux espèces liés à la non détection d'espèces, alors qu'elles sont présentes et que ces habitats sont favorables. Dans ces analyses, la construction d'un plan d'échantillonnage et le choix des méthodes de prospections qui maximisent la détectabilité des espèces, quand elles sont présentes sur les sites échantillonnés, sont donc indispensables (Einoder et al., 2018; Kellner and Swihart, 2014).
Une synthèse récente de la littérature faite à partir de 537 articles sur l'écologie des espèces, montre que seulement 23% prennent en compte les détections imparfaites des espèces ou des individus et parmi ceux qui intègrent les probabilités de détection, 70% mentionnent une probabilité de détection inférieure à 0.5 (Kellner and Swihart, 2014). La non détection d'une espèce présente, "*false absence*" ou faux-négatifs (Guillera-Arroita, 2017), conduit à une non détection d'une partie des habitats favorables à l'espèce et à des inférences de distributions des espèces incorrectes, avec des

prédictions erronées, reflétant où les espèces ont des probabilités plus ou moins grandes d'être détectées, plutôt que là où les espèces ont des probabilités plus ou moins grandes d'être présentes (Lahoz-Monfort et al., 2014). La probabilité de détection des espèces doit donc être estimée à partir d'un protocole de collecte de données adapté pour pouvoir estimer les probabilités de présence des espèces sur des sites où elles ont été considérées comme absentes, mais également sur les sites sur lesquels des inférences sont réalisées. Pour limiter les faux-négatifs il est opportun: (i) de réaliser différents passages sur les sites échantillonnés à des intervalles de temps cohérents avec l'écologie de l'espèce, (ii) de passer plus de temps sur les sites pour pouvoir observer un maximum d'espèces (dans le cas des espèces mobiles) ou (iii) de combiner différentes méthodes de détections.

La mise en place d'un plan d'échantillonnage, adapté aux questions scientifiques posées et au territoire d'étude, est indispensable pour avoir une meilleure connaissance de la variabilité de détectabilité des espèces dans l'espace. En effet, la détectabilité des espèces, en particulier mobiles, peut être difficile et varier dans le temps et dans l'espace (Guillera-Arroita, 2017; Kellner and Swihart, 2014). De plus, différentes études sur les Oiseaux, les Mammifères, les Lépidoptères ou les Odonates, ont permis de démontrer que la détectabilité des espèces peut être très différente également en fonction de la rareté des espèces, des conditions climatiques, de la densité de végétation, de l'effort de prospection et de la variabilité de persistance des indices de présence (Bried et al., 2012; Einoder et al., 2018; Hardersen and Corezzola, 2014; Van Swaay et al., 2008).

Par ailleurs, les sciences participatives permettent de collecter des données issues de citoyens qui relèvent les espèces dans certains lieux dans lesquels ils prennent plaisir à être, ou des données recueillies par des naturalistes "professionnels" dans le cadre d'études pour des projets (d'aménagement, de gestion de site ou la réalisation d'Atlas). En règle générale, les observations d'espèces sont notées, l'absence des espèces potentiellement présentes non: ce type de collecte de données peut être qualifié de "*presence-only*". Les informations relatives aux passages des observateurs sur les sites sans aucune détection d'espèces, la non détection d'une espèce recherchée ou l'objectif d'exhaustivité ou non de l'inventaire ne sont pas renseignés. De par la nature des données, l'absence réelle d'une espèce ne pourra pas être caractérisée si l'espèce présente une faible occurrence, due (i) à sa rareté, (ii) aux possibles erreurs d'identification des observateurs, (iii) à la difficulté de détectabilité de l'espèce dans certains environnement, ou (iv) à une faible pression d'observation (Einoder et al., 2018; Guillera-Arroita, 2017; Kellner and Swihart, 2014). Lorsque les absences sont notées en plus de la présence des espèces, les jeux de données générés permettent de renseigner sur l'effort réalisé lors de l'échantillonnage et d'estimer des probabilités de détection et de présence des espèces. Ces données de "*presence-absence*" relèvent en général d'un protocole adapté à une question scientifique posée dans le cadre de suivis de distributions d'espèces et permettent de réaliser des inférences et des prédictions à partir de modèles statistiques (Guillera-Arroita, 2017).

Les progrès rapides scientifiques et technologiques sur les méthodes d'analyses et les équipements des laboratoires permettent aujourd'hui de détecter les espèces présentes dans un environnement donné à partir de l'ADN laissé par les organismes dans cet environnement (excrétion, reproduction, exfoliation, sécrétion, décomposition, prédation) (Barnes and Turner, 2016). Se basant sur une partie du génome des espèces, des nouvelles méthodes ont été développées dans les années 1980 pour améliorer la détectabilité des espèces rares, peu abondantes, difficiles à détecter à l'aide des méthodes basées sur les identifications morphologiques, dans certains environnements ou à certains stades de leur cycle de vie (Ficetola et al., 2008; Gale and Crampton, 1987; Gibson et al., 1988; Hajibabaei et al., 2011). Ces méthodes dites '*DNA metabarcoding' font référence à l'automatisation de l'identification de plusieurs espèces à partir d'un seul échantillon global contenant un ou plusieurs organismes ou à partir d'un échantillon unique prélevé dans l'environnement (sol, eau, fèces, etc.) contenant de l'ADN dégradé* (Taberlet et al., 2012). Parmi les nombreuses études qui ont permis de démontrer l'efficacité de ces méthodes certaines se sont focalisées sur l'identification des communautés de plantes à partir d'échantillons de sol (Yoccoz et al., 2012), des Poissons et de certaines espèces invasives ou protégées d'Amphibiens, de Mammifères, d'Insectes ou de Crustacés à partir de prélèvements effectués dans l'eau (Biggs et al., 2015; Ficetola

et al., 2008; Li et al., 2019; Sun et al., 2019; Thomsen et al., 2012). Ces études ont montré de nombreux intérêts de cette méthode par rapport aux méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces: le métabarcoding est une méthode non-invasive, moins chère, plus rapide, standardisée, qui peut être appliquée sur des périodes plus larges, sur des stades peu visibles ou difficilement identifiables et qui détecte une richesse spécifique plus grande sur un site (Biggs et al., 2015; Yoccoz et al., 2012). Néanmoins, seules peuvent être détectées les espèces dont les séquences étudiées ont été renseignées (Sun et al., 2019; Taberlet et al., 2012) dans la banque de séquences internationale GenBank (Benson et al., 2013). Par ailleurs, le *'DNA metabarcoding*' présente de nombreuses limites liées aux contaminations possibles lors des prélèvements sur le terrain et des différentes étapes d'analyse en laboratoire, à la durée de vie et à l'origine de l'ADN libre dans un environnement donné, à la localisation et au volume des prélèvements et à l'affinité des fragments d'ADN dégradés aux sondes d'amplification utilisées (Barnes and Turner, 2016; Biggs et al., 2015; Ficetola et al., 2008; Li et al., 2019; Taberlet et al., 2012; Thomsen et al., 2012; Turner et al., 2015; Yoccoz et al., 2012). Cette méthode peut donc également créer des faux positifs et des faux négatifs et ne peut pas être utilisée pour l'instant pour connaitre l'abondance des espèces dans un environnement donné (Sun et al., 2019).

Pour le groupe des Odonates, les adultes aériens sont plus facilement visibles que les autres stades (larves, exuvies) du fait de leurs colorations et de leurs mouvements. Leur détermination à vue ou grâce à des captures au filet est facilitée par la qualité des ouvrages d'identification disponibles pour les adultes et les larves en Europe (Kalkman et al., 2008) et de nombreux naturalistes compétents sont formés à leur identification. Néanmoins, la période de présence annuelle des adultes est variable en fonction des espèces: toutes les espèces présentes sur un même site ne seront pas présentes à la même période. De plus, du fait de la mobilité des Odonates, la présence des adultes n'est pas toujours directement reliée à une zone occupée par l'espèce sur l'ensemble de son cycle (Harabiš et al., 2019; Patten et al., 2015). Par ailleurs, les larves d'Odonates sont plus difficiles à identifier que les adultes. Un équipement spécifique (filet, flacons, éthanol) est nécessaire pour collecter des larves dans leurs derniers stades présentant des critères permettant leur détermination. Les exuvies (peau du dernier stade larvaire aquatique laissé à sa sortie sur un support végétal ou minéral par un individu aérien immature) sont quant à elles statiques et peuvent être difficiles à détecter en fonction de la distance à laquelle elles se situent par rapport à l'eau ou à la nature très diverse des sites d'émergence (par exemple dans les roselières, sur les plages de galets, en dessous des berges) (DuBois, 2015). Les exuvies ou les individus émergents d'une espèce, détectés sur une zone humide, sont les seuls stades de développement permettant de démontrer que cette zone est occupée par l'espèce sur l'ensemble de son cycle (Bried et al., 2012; Hardersen et al., 2017; Raebel et al., 2010). L'identification des larves et des exuvies demandent une expertise et l'existence de clés de détermination qui ne sont pas toujours disponibles.

Peu d'études ont été publiées sur l'application du *'DNA metabarcoding'* au groupe des Odonates. Thomsen et al. (2012) l'ont appliquée sur 11 mares sur lesquelles la présence de *Leucorrhinia pectoralis* était connue à partir des méthodes basées sur l'identification morphologique (larves). Le métabarcoding a permis de détecter la présence de l'espèce sur 82% des sites. La durée de vie de l'ADN était avancée comme une des principales limites à sa détection. Sun et al. (2019) ont comparé le nombre d'espèces détectées à partir des deux types de méthodes: les méthodes basées sur l'identification morphologiques des larves détectaient sur 33% des mares échantillonnées plus de diversité que le métabarcoding (sur 44% le contraire était constaté). Les auteurs l'expliquent par différentes causes possibles: (i) une diversité génétique inter-spécifique parfois inférieure à celle intra-spécifique qui fausse la reconnaissance des espèces, qui ne peuvent alors pas être distinguées à partir des séquences étudiées, (ii) par l'absence des séquences des espèces dans les banques de gènes, (iii) par une possible non-affinité de ces séquences aux sondes utilisées en laboratoire ou encore (iv) par une mauvaise conservation des échantillons lors du transport ou du stockage au laboratoire. Malgré ces limites, le potentiel de cet outil est considérable car il permet de détecter les espèces à partir de l'ADN qu'elles ont laissé dans l'eau à n'importe quel stade de développement et quel que soit le type de milieu. Effectivement, les espèces peuvent être déterminées à l'aide des

critères de reconnaissance morphologique uniquement au dernier stade larvaire et la détection à partir de la reconnaissance des adultes ou des exuvies peut être difficile dans certains environnements (par exemple roselières denses, marais forestiers). Pour améliorer la détectabilité des Odonates et adapter cet outil à ce groupe, le *'DNA metabarcoding*' peut être testé sur des sites sur lesquels les stades aquatiques sont présents toute l'année. C'est le cas des zones humides alpines sur lesquelles les espèces peuvent rester sous forme larvaire entre deux et cinq années (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013). Du fait du peu d'espèces de chaque genre présent sur les zones humides alpines au dessus de 1900 mètres (deux espèces du genre *Aeshna* et *Somatochlora* et une du genre *Leucorrhinia* et *Coenagrion*) et d'une faible richesse spécifique (Oertli and Frossard, 2013), l'identification des espèces malgré une faible diversité inter-spécifique pourrait être facilitée.

L'objectif de ce chapitre est (i) de tester quatre méthodes différentes de détection des Odonates (trois basées sur l'identification morphologique des larves, adultes et exuvies et d'autre part le *'DNA metabarcoding'*) sur les zones humides d'altitude de la région de Chamonix, et (ii) d'évaluer les bénéfices apportés par l'outil innovant du métabarcoding sur la détection des Odonates. De plus, nous testerons également si le nombre d'individus d'Odonates cibles présents dans l'environnement étudié influence la détectabilité des Odonates. Ces résultats visent finalement à proposer des protocoles de détection efficaces pour les différentes espèces d'Odonates, utilisables dans le futur sur les zones humides d'altitude.

Pour atteindre ces objectifs, entre 2017 et 2019, 125 zones humides d'altitudes ont été échantillonnées en applicant trois méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces (larves, adultes, exuvies), selon un échantillonnage aléatoire et stratifié en fonction de l'altitude. Au vu des couts importants associés à la méthode du *'DNA métabarcoding'*, parmi les 125 sites, seuls 36 sites ont été échantillonnés pour tester cette méthode.

4.2 Matériel et Méthode

4.2.1 Site d'étude

Le site d'étude et les 125 zones humides sont décrits dans le paragraphe 2.1.

4.2.2 Espèces cibles: les Odonates boréo-alpins

Coenagrion hastulatum, Aeshna caerulea, Aeshna juncea, Somatochlora alpestris, Somatochlora arctica et Leucorrhinia dubia sont les six différentes espèces boréo-alpines potentiellement présentes sur le site d'étude. Dans les Alpes, elles émergent de mi-mai à fin-août, leur période de vol s'étend de fin-juin à mi-septembre (Dijkstra, 2007; Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a). Les émergences pour *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Somatochlora arctica* se produisent sur quatre à cinq semaines (Dijkstra, 2007; Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002). Pour *Aeshna caerulea*, la plupart des observations se concentrent entre la troisième décade de juillet et la troisième d'aout (Wildermuth, 2013a). En Haute-Savoie, les données d'observation des adultes et des exuvies sont principalement pour *Aeshna caerulea* du 12 juillet au 29 aout, pour *Aeshna juncea* du 10 juillet au 12 septembre, pour *Coenagrion hastulatum* du 20 juin au 2 septembre, pour *Leucorrhinia dubia* du 15 juillet au 15 aout, pour *Somatochlora alpestris* du 10 juillet au 31 aout et pour *Somatochlora arctica*, du 8 juillet au 20 aout (Fig.13).

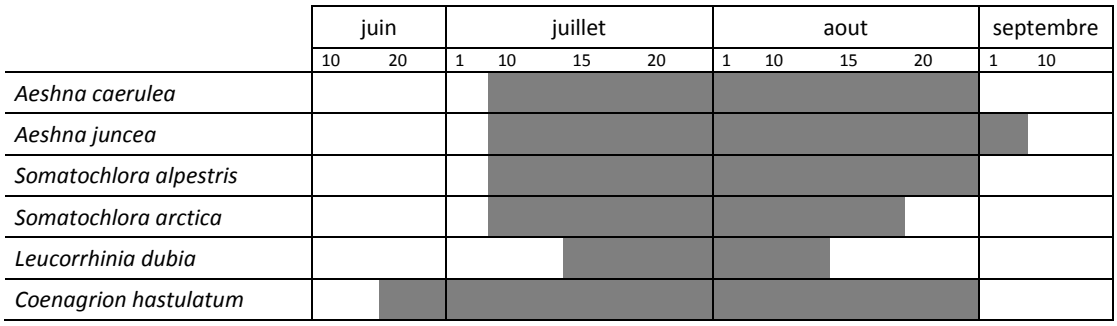

Figure 13. Périodes d'observations en Haute-Savoie des adultes et des exuvies des différentes espèces d'Odonates boréo-alpins.

4.2.3 Collecte des données sur le terrain

4.2.3.1 Méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces boréo-alpines

J'ai identifié les exuvies (peaux larvaires laissées sur un support physique: pierre, terre, végétation par exemple), les larves et les adultes sur 125 sites. Pour maximiser les probabilités de détection des espèces en émergence et à l'état adulte, les prospections ont été réalisées pendant les phases connues de vol des espèces entre le 15 juillet et le 15 aout en 2017, 2018 et 2019 (Fig.13). Elles ont eu lieu lorsque les conditions météorologiques étaient favorables: absence de pluie et de vent fort, ensoleillement maximal et présence de nuages minimale (Harabiš et al., 2019; SFO, MNHN, 2012). Le temps de prospection par site a été de 30 minutes à 2h30 en fonction de leurs tailles. Les micro-habitats préférentiels des différents stades ont été visités et une plus forte pression a été mise sur les zones en eau libre et les ceintures de végétation des sites.
Les adultes (et individus émergents) ont été identifiés à vue, ou suite à capture à l'aide d'un filet à Odonates, tout au long du temps passé sur le site. Les exuvies ont été récoltées en parcourant lentement le pourtour des zones en eau, en mettant une attention particulière sur la ceinture végétale de la zone et sur les zones de végétation périphériques sur deux mètres *a minima* de ces zones en eau. Elles ont été déterminées sur place quand c'était possible. Dans le cas contraire, elles ont été stockées dans des boites uniques par site, dans lesquelles était noté l'identifiant de la zone pour une détermination au laboratoire. Pour la capture des larves, un filet PLOCH (http://campus.hesge.ch/ibem/doc/Fiche_%20technique_filet.pdf) a été utilisé. La recherche des larves s'est effectuée plus attentivement dans les zones les plus favorables à leurs présences. Néanmoins, des recherches ont été menées sur l'ensemble du pourtour des zones avec un minima de deux coups de filet et un maximum de 40 en fonction de la taille des zones.
Nous avons déterminé l'ensemble des espèces présentes sur le terrain à l'aide du "Cahier d'identification des libellules" (Boudot et al., 2014) et du "Guide des libellules" (Dijkstra, 2007). Une planche photographique a également été réalisée pour cette étude par Christophe Brochard pour faciliter la reconnaissance des larves sur le terrain. D'autres clés ont pu être utilisées au laboratoire pour validation de certaines données comme la "Clé de détermination des Exuvies des Odonates de France" (Doucet, 2016).
Pour chaque espèce a été noté le nombre d'individus de chaque stade. Pour les individus adultes et émergents, les indices d'autochtonie ont également été relevés: tandems, accouplements, pontes, comportements de territorialité (poursuite, confrontation).
Même si les espèces d'Odonates boréo-alpins ne sont pas protégées à l'échelle nationale, nous avons dû demander et obtenu l'autorisation de réaliser des prospections dans le cadre d'une démarche scientifique en réserves nationales naturelles.

4.2.3.2 Métabarcoding

J'ai collecté les échantillons sur 36 sites avec du matériel stérile. Des gants ont été mis sur le terrain pour collecter l'eau dans des tubes de 50mL à intervalles réguliers sur le pourtour de chaque pièce

d'eau. Ils ont été changés pour chaque pièce d'eau ainsi que les tubes. Les zones de concentration larvaires ont été favorisées. Avant de prélever l'eau, aucune mesure n'a été faite dans les zones humides et nous n'avons pas été dans l'eau. L'eau a été versée dans une bouteille de 2L (Nalgene™Polycarbonate Biotainer™ Bottles ; résistante -80°C) qui a permis de produire au laboratoire deux réplicats par site échantillonné. L'échantillon a été placé immédiatement dans un sac isotherme avec un pain de glace et maintenu au réfrigérateur quand c'était possible, avant stockage au laboratoire Plantes et pathogènes à HEPIA, à -80°C.

4.2.4 Identification génétique des espèces cibles et analyse des échantillons par métabarcoding

La détection des espèces d'odonates cibles a été effectuée par métabarcoding sur de l'ADN environnemental isolé d'échantillons d'eau de lacs alpins. Ce travail a été réalisé au Laboratoire Plantes et Pathogènes de HEPIA de Genève (plate-forme de génomique). Dans ce cadre, comme les banques de gènes ne possédaient pas l'ensemble des séquences nécessaires pour la reconnaissance des espèces d'Odonates cibles, un individu par espèce a été collecté, son ADN a été extrait, puis deux portions de son gène COI ont été amplifiées et séquencées (barcode) COI (cytochrome c oxydase subunit 1).
L'ensemble des séquences individuelles de gènes taxonomiques, comme les séquences brutes issues du séquençage parallèle de masse, réalisées pour le metarbarcoding, ont été enregistrées respectivement dans Genbank et dans la banque de données Sequence reads archives (SRA) du centre national d'information biotechnologique américain (National Center for Biotechnology information, NCBI) sous le "Bioproject" N° PRJNA515187.

4.2.4.1 Identification génétique des 6 espèces de libellules cibles

La plupart des séquences des espèces cibles sont référencées sur GenBank à l'exception de *Aeshna caerulea*, *Aeshna subarctica* (en théorie absente de notre périmètre d'étude) et *Coenagrion hastulatum*. Nous avons donc prélevé des individus hors réserves (espèces non protégées) pour pouvoir séquencer deux portions de leurs gènes taxonomiques d'intérêt (COI) et les rechercher dans nos échantillons.
Nous avons prélevé sur le terrain un individu par espèce d'Odonate boréo-alpin que nous avons conservé dans un tube Falcon stérile de 50ml rempli d'Alcool 70%. L'échantillon a été placé immédiatement dans un sac isotherme avec un pain de glace et maintenu au réfrigérateur quand c'était possible, avant stockage au laboratoire Plantes et pathogènes à HEPIA, à -80°C. L'ADN a été extrait selon le protocole d'extraction adapté de Lefort et al. (1999). L'identification génétique des individus a été réalisée par amplification en chaine par polymérase (PCR) et séquençage des amplicons de séquences partielles du gène COI. Cette portion de l'ADN mitochondrial a été choisie car elle est étudiée de façon standardisée chez les animaux (Hebert et al., 2003; Heller et al., 2018). Pour la PCR, deux paires d'amorces ont été utilisées: les amorces OdoCO1Fw/OdoCO1Rev pour la région COIB d'une longueur d'amplicon de 650 pb (Rach et al., 2017) et les amorces ODO_LCO1490d/ODO_HCO2198d pour la région Folmer, d'une longueur d'amplicon de 658 pb (Dijkstra et al., 2014).
Les séquences du gène étudié obtenues pour chacune de nos espèces ont été enregistrées dans la banque de séquences d'ADN GenBank (NCBI).

4.2.4.2 Analyse des échantillons

Chaque échantillon d'eau des zones humides d'altitude a été filtré sur un filtre à membrane de dimension de pore de 0.22µm (Millipore). A la suite de la filtration, les filtres sont placés chacun dans un tube stérile et conservés au congélateur à - 80°C dans l'attente de leur traitement. L'extraction de

l'ADN retenu sur les filtres a été réalisée avec le kit d'extraction "DNEasy®PowerMax®Soil". Le protocole du fabricant a été suivi à l'exception de l'étape N°4, dont le temps d'incubation a été augmenté à une heure à 65°C avec une agitation de 250 rpm. Les échantillons ont été concentrés à l'aide du kit "DNA Clean & Concentrator" (Zymoresearch). Pour se faire, le protocole du fabricant a été suivi avec les adaptations suivantes. Un volume de 1mL a été prélevé pour chaque échantillon, auquel 4mL du tampon « DNA binding » ont été ajoutés, puis le volume résultant a été passé sur colonne de purification. La colonne est ensuite centrifugée à 14000 rpm pendant 50 s à chaque remplissage. La colonne est alors lavée à deux reprises avec 400µl de tampon de lavage « DNA Washbuffer » avant centrifugation (1 minute 10). Le tampon d'élution est préchauffé à 65°C et 80µl de ce tampon sont ajoutés à la colonne. Après cinq minutes d'incubation à température ambiante, la colonne est centrifugée 30 s à 14000 rpm. L'ADN est élué dans de nouveaux tubes annotés. La qualité de l'ADN et sa concentration ont été mesurées au spectrophotomètre NanoDrop™ ND1000 (Thermo Fischer Scientific, Suisse) et avec le fluorimètre Qubit®3.0 (Thermo Fischer Scientific, Suisse). L'utilisation d'une seule paire d'amorces peut induire la non détection de plusieurs espèces dans un échantillon environnemental connu (Hong et al., 2009). De ce fait, différentes paires d'amorces ont été utilisées pour les mêmes échantillons afin de maximiser les probabilités d'amplification des séquences cibles (barcodes) des différentes espèces (Gibson et al., 2014). Les différentes amorces pour amplifier les eucaryotes (microinvertébrés, macroinvertébrés et Mammifères) ont été fournies par la méthode Ducotterd et al (In press). L'objectif était de retenir des paires d'amorces spécifiques aux Odonates et d'autres universelles qui amplifient une diversité très large, intégrant aussi les Odonates. Différentes amorces ont été testées sur une sélection de différents insectes de divers ordres ainsi que sur des espèces de bactéries et de champignons. Quatre paires d'amorces ont été retenues amplifiant de façon spécifique les eucaryotes et n'amplifiant pas les champignons et les bactéries (table 6). Les amorces sélectionnées permettent d'amplifier des séquences courtes et longues du même gène COI utilisé comme « barcode » pour pouvoir à la fois amplifier de l'ADN plus ou moins dégradé (de taille courte) mais aussi de l'ADN plus long quand cela est possible: les amplicons de longues tailles sont plus informatifs et par conséquent, ils augmentent le niveau d'assignement taxonomique. La combinaison d'amorces choisie permet d'augmenter les probabilités de détection des espèces boréo-alpines.

Table 6. Amorces sélectionnées pour amplifier les séquences d'ADN spécifiques des Odonates ou universelles pour les Eucaryotes (intégrant les Odonates mais ni les champignons ni les bactéries). La longueur moyenne des fragments amplifiés est extraite d'une autre étude réalisé avec la même méthode (Ducotterd et al., 2020)

Taxons	Nom de l'amorce	Amorce forward ou reverse	Séquence 5'-3'	Référence	Longueur moyenne des fragments amplifiés avec les mêmes sondes dans l'étude de Ducotterd et al. 2020 (paire de bases)
Invertébrés	mICOIintF	Forward	GGWACWGGWTGAACWGTWTAYCCYCC	(Leray et al., 2013)	350
Invertébrés	jgHCO2198	Reverse	TAIACYTCIGGRTGICCRAARAAYCA		
Invertébrés	ODO_LCO1490d	Forward	TTTCTACWAACCAYAAAGATATTGG	Dijkstra et al., 2014	650
Invertébrés	ODO_HCO2198d	Reverse	TAAACTTCWGGRTGTCCAAARAATCA		
Vertébrés	COI-CO2	Forward	AYTCAACAAATCATAAAGATATTGG	Che et al. , 2012	600
Vertébrés	COI-CO4	Reverse	ACYTCRGGRTGACCAAAAAATCA		
Vertébrés	Mod_RepCOI_F	Forward	TNTTYTCMACYAACCACAAAGA	Reeves et al. ,2018	650
Vertébrés	Mod_RepCOI_R	Reverse	TTCDGGRTGNCCRAARAATCA		

Pour l'amplification de l'ADN nous avons utilisé la méthode mise en place par Ducotterd et al.(Ducotterd et al., 2020, In press). L'ADN a été amplifié par PCR dans des volumes réactionnels de 25µl contenant 5µl MyTaqTM Reaction Buffer (Bioline GmbH, Germany), 2.5µl des différentes amorces (à 0.5 µM de concentration finale), 2 U de Bioline MyTaqTM DNA Polymerase, 1µl de l'extrait d'ADN (à 10ng/µl), complété par de l'eau ultra-pure à un volume final de 25µl. Les réactions

d'amplifications ont été conduites selon le programme cyclique suivant: dénaturation initiale à 95°C pendant 3 min suivie d'un cycle de 20 s à 95°C, 20 s à 52°C et 20 s à 72° répété 36 fois, et terminé par une élongation finale de 20 s à 72°C. Le succès des amplifications a été contrôlé par électrophorèse sur gel à 1% d'agarose. Des bandes nettes des tailles attendues indiquaient le succès de l'amplification. Les triplicats de 9 µl de chaque produit d'amplification par paire d'amorces et par échantillon, ont été rassemblés par échantillon respectif et purifiés à l'aide du kit Wizard® SV Gel et du kit PCR Clean-Up System (Promega). Les mélanges d'amplicons purifiés par échantillon ont ensuite été dilué à une concentration de 2ng/µl pour ensuite être fragmentés à une taille moyenne de 290 paires de bases à l'aide de l'ultrasonicateur Covaris S2 (Covaris, USA) dans des microtubes AFA (Covaris). Les banques de séquençage ont été créées en utilisant le kit TruSeq® Nano DNA HT Library Prep (Illumina Inc., USA) selon les recommandations du fabriquant. L'ensemble des échantillons ont été séquencés sur le séquenceur MiniSeq (Illumina) dans une cellule High Output pour des longueurs de lectures de 2x151 paires de bases. La profondeur de séquençage était en moyenne de 225 Mbp par échantillon. Les données de séquençages brutes ont été téléchargées depuis l'application Basespace Illumina du laboratoire. Les assemblages des séquences des amplicons par échantillon ont été réalisés à l'aide du logiciel libre d'assemblage "SPAdes 3.13" (Nurk et al., 2017) à l'aide de l'option « metaSPAdes ».

4.2.4.1 Identification des espèces

La recherche de correspondance entre les séquences et la base de données nucléotidiques de NCBI a été réalisée en utilisant BLAST+ (Basic Local Alignment Search Tool) (Camacho et al., 2009). Ces requêtes ont été effectuées pour chaque échantillon sur les fichiers de séquences assemblées (contigs files) de tailles supérieures à 150 paires de bases. Suite à cette analyse, ont été retenues les identifications à plus de 97,6% de similarités, seuil d'identification défini sur la base de l'analyse de plusieurs « mock community », qui sont composés d'un mélange d'ADN d'espèces connues (Ducotterd et al., In press).

4.2.5 Analyses des données

4.2.5.1 La détection des Odonates par le métabarcoding est-elle expliquée par la densité des peuplements des zones humides ?

Pour évaluer si la détection des Odonates par le métabarcoding est expliquée par la densité des peuplements des zones humides, nous avons réalisé un modèle linéaire généralisé à partir d'une fonction de lien logit, car notre variable à expliquer suit une distribution binomiale. Effectivement, notre variable à expliquer est la détection/non-détection par le métabarcoding de la présence d'au moins une séquence d'ADN dégradé des espèces d'Odonates cibles dans l'échantillon. La variable explicative est l'abondance (classes de nombre d'individus détectés par les méthodes morphologiques). Les données relatives au nombre d'individus détectés, par les méthodes de détection basées sur l'identification morphologique ont été réparties en quatre classes d'abondance utilisées traditionnellement dans le cadre de la collecte des données naturalistes: 0 correspondant à une absence d'individu détecté, 1 à la détection de 1 à 10 individus, 2 à la détection de 11 à 50 et 3 à la détection de plus de 50 individus.

4.2.5.2 Estimation de la probabilité de présence et des probabilités de détection, par méthode et toutes méthodes combinées

Pour corriger les erreurs de détections possibles et obtenir une estimation non biaisée par les problèmes de détections de la probabilité d'occupation d'un site, il faut modéliser la détection à partir de réplicats de sites et de passages (Fiske and Chandler, 2011).

Les modèles d'estimation des probabilités de détection et de présence des espèces, se basent en général sur le principe de réplicats temporels sur un site clos. Du fait des temps d'approche longs et des difficultés d'accessibilité des zones humides de montagne, il est possible de remplacer les réplicats temporels, qui induisent plusieurs passages sur les sites échantillonnés, par d'autres formes de réplicats (par exemple spatiaux ou de méthodes) réalisés lors d'un seul passage (Mackenzie, 2006). Les patrons de détection et de non détection au travers des différents passages sur un site échantillonné, permettent alors d'estimer les probabilités de détection de chacune des méthodes, ainsi que des combinaisons de méthodes et aussi la proportion de sites occupés (MacKenzie et al., 2002). Nous considérons les trois ou quatre méthodes mises en oeuvre pendant des périodes favorables à la détection des espèces (basées sur l'identification morphologique des larves, adultes et exuvies et d'autre part le métabarcoding) comme trois ou quatre réplicats d'échantillonnage sur respectivement 125 ou 36 sites. Il sera alors indispensable d'intégrer dans les modèles utilisés un effet des méthodes sur la détection des espèces si celui-ci explique mieux la variabilité des probabilités de présence des espèces qu'un modèle identique sans effet méthode.

Nous utilisons les modèles de "*site occupancy*" développés par MacKenzie à l'aide du package "UNMARKED"(Fiske and Chandler, 2011) sur le logiciel R.3.5.3 (R Core Team 2019) qui sont structurés sur les approches développées ci-dessus et peuvent intégrer un effet méthode. Les paramètres estimés sont Ψ et p. Ψ est la probabilité de présence de l'espèce sur un site et p la probabilité que l'espèce soit détectée sachant qu'elle est présente sur ce site. Cette méthode se base sur un plan d'échantillonnage sur des sites sur lesquels les hypothèses suivantes doivent être respectées: (i) les espèces cibles doivent être présentes lors des différentes visites et aucun site ne doit être abandonné ou nouvellement occupé dans l'intervalle de temps des visites, (ii) les espèces ne sont jamais détectées si elles sont absentes et elles sont détectées ou pas si elles sont présentes, (iii) la détection des espèces sur un site est indépendante de la détection de la même espèce sur un autre site. Les données acquises pour chaque site sont enregistrées par une suite de 0 et de 1 correspondant à la détection ou pas de l'espèce à chacune des visites. C'est ce jeu de données qui permet d'estimer la proportion de sites occupés par les espèces cibles (MacKenzie et al., 2002).

A partir des modèles de "*site occupancy*" il est possible d'avoir de bonnes estimations des pourcentages d'occupation. D'après MacKenzie et al. (2002), les estimations du modèle pour ne pas être biaisées doivent être associées à des probabilités de détection supérieures à 0.3. A partir des données acquises sur les 125 zones humides d'altitude échantillonnées, nous allons donc analyser les estimations des probabilités de présence et de détection des espèces pour lesquelles l'estimation du pourcentage d'occupation est non biaisé et la probabilité de détection estimée est supérieure à 0.3.

4.3 Résultats

4.3.1 Test de la méthodologie du métabarcoding sur la détection des espèces d'Odonates boréo-alpins

Aeshna juncea, Somatochlora alpestris, Leucorrhinia dubia et Coenagrion hastulatum sont identifiées à l'espèce par le métabarcoding (table 7). Des identifications à partir d'une similarité de séquence de moins de 97,6% a été conservée pour *Somatochlora alpestris* (96.2%) et pour Aeshna juncea (96.3%) au vu de la fiabilité de la méthode (entre 97.6 et 100% pour toutes les autres) et de la présence confirmée de l'espèce, sur les deux sites échantillonnés, par les méthodes basées sur l'identification morphologique.

Calopteryx maculata a été détectée sur deux sites à 2000 et 2100 mètres. Cette espèce très proche, morphologiquement et en termes d'occupation d'habitats, de *Calopteryx virgo* (espèce présente en France), est connue uniquement dans la région du Québec. Ce genre est connu en Haute-Savoie jusqu'à 1600 mètres d'altitude. La présence de *Calopteryx sp*. dans les zones humides d'altitude prospectées, interroge sur l'origine de cet ADN. Les données les plus proches des sites sur lesquels la détermination peut être "validée" sont à cinq kilomètres (à 900 mètres d'altitude) et à 11 kilomètres (à 670 mètres d'altitude). Le vent pourrait être le vecteur de certains individus, dont les

sites d'origine sont à des altitudes plus basses (en particulier celui situé à cinq kilomètres), vers les sites échantillonnés où le genre *Calpoteryx* a été détecté.

Le métabarcoding détecte donc quatre des espèces cibles et une espèce a priori absente de la zone d'étude. Parfois cette méthode permet de détecter des espèces alors que les méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces ne les détectaient pas (table 7). Une espèce cible est retrouvée dans les deux réplicats pour quatre sites (trois sites pour *Aeshna juncea* et un pour *Leucorrhinia dubia*). Les détections des espèces dans les autres échantillons apparaissent exclusivement dans un des deux réplicats.

Table 7. Détection des espèces d'Odonates par la méthode du métabarcoding. La comparaison des détections des espèces cibles à partir du métabarcoding avec les détections obtenues par d'autres méthodes, confirme la fiabilité de la méthode pour certaines espèces.

Métabarcoding		*Méthodes basées sur l'identification morphologique (adultes, larves, exuvies)*
Espèce détectée	Nombre de sites détectés comme occupés	Identification de cette espèce par au moins une des trois méthodes basées sur l'identification morphologique sur les sites détectés comme occupés par le métabarcoding
Aeshna juncea	8	8
Somatochlora alpestris	4	3
Leucorrhinia dubia	3	3
Coenagrion hastulatum	2	0

4.3.2 Synthèse des données collectées grâce aux trois méthodes de détection basées sur l'identification morphologique des espèces boréo-alpines et au métabarcoding

Lors des prospections sur 125 zones humides d'altitude, 1012 individus ont été détectés par les trois méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces (502 exuvies, 322 larves et 188 adultes) et ont été identifiés au niveau de l'espèce (table 7).

Les méthodes de détection ont permis de détecter au moins la présence d'une espèce boréo-alpine (i) sur 29 sites pour les exuvies, sur 35 pour les larves et sur 33 pour les adultes à partir de méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces (échantillon de 125 sites), et (ii) sur 8 sites à partir du métabarcoding (échantillon de 36 sites).

A l'exception de *Coenagrion hastulatum* qui a été recherché et détecté exclusivement au stade adulte, les autres espèces boréo-alpines (*Somatochlora alpestris*, *Aeshna caerulea*, *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia*) ont été observées sous formes d'adultes, de larves et d'exuvies dans les zones humides d'altitude échantillonnées. *Somatochlora arctica* n'a pas été contactée au-dessus de 1900 mètres.

Le nombre d'individus recensés par espèce varie en fonction de la rareté ou de la difficulté de détecter les espèces: 807 individus de *Aeshna juncea*, 97 de *Somatochlora alpestris*, 67 de *Leucorrhinia dubia*, 12 de *Aeshna caerulea* et 14 de *Coenagrion hastulatum* ont été détectés. A l'exception de *Aeshna caerulea*, les espèces boréo-alpines ont été détectées à l'aide du métabarcoding. Par ailleurs, *Aeshna caerulea* et *Coenagrion hastualtum* ont été détectées sur moins de 10% des sites échantillonnés, respectivement sur 2.4% et 7.2% des sites, alors que *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora alpestris* ont quant à elles été détectées respectivement sur 34.4%, 11.2% et 24.8% des sites échantillonnés.

Différentes espèces qui ne font pas partie des espèces boréo-alpines ont été trouvées au stade adulte (*Aeshna cyanea, Coenagrion puella, Libellula depressa, Orthetrum coerulescens, Pyrrhosoma nymphula* et *Somatochlora metalica*). Aucune exuvie ou larve de ces espèces n'a été détectée: leur autochtonie n'a donc pas été démontrée. De plus, à partir de la méthode de métabarcoding ces espèces n'ont pas été détectées.

Table 8. Synthèse des données collectées sur le terrain grâce aux méthodes de détection basées sur l'identification morphologiques (nombre d'individus par méthode et nombre de sites sur lesquels la méthode a permis la détection de la présence de l'espèce cible sur un échantillon de 125 sites) et au métabarcoding (nombre de sites de présence des espèces sur un échantillon de 36 sites) pour l'ensemble des espèces d'Odonates rencontrées en 2017, 2018 et 2019. Les exuvies et larves de Zygoptères n'ont pas été recherchées (NE: Non évalué).

Espèces	Nombre d'exuvies sur 125 sites	Nombre de larves sur 125 sites	Nombre d'adultes sur 125 sites	Métabarcoding: nombre de sites de présence sur 36 sites	Nombre de sites de présence des espèces boréo-alpines sur 36 sites à partir des méthodes de détection basés sur l'identification morphologique
Aeshna caerulea	1 (1 site)	3 (3 sites)	8 (3 sites)	0	2
Aeshna cyanea	0	0	7 (7 sites)	0	/
Aeshna juncea	475 (29 sites)	229 (35 sites)	103 (33 sites)	8	17
Coenagrion hastulatum	NE	NE	14 (6 sites)	2	2 (différents des 2 du métabarcoding)
Coenagrion puella	NE	NE	1 (1 site)	0	/
Leucorrhinia dubia	12 (4 sites)	33 (8 sites)	22 (11 sites)	3	7
Libellula depressa	0	0	1 (1 site)	0	/
Orthetrum coerulescens	0	0	1 (1 site)	0	/
Pyrrhosoma nymphula	NE	NE	2 (2 sites)	0	/
Somatochlora alpestris	11 (6 sites)	57 (20 sites)	29 (17 sites)	4	14
Somatochlora metallica	3 (1 site)	0	0	0	/

4.3.3 La détectabilité des Odonates par le métabarcoding est elle expliquée par l'abondance des individus détectés par les méthodes basées sur l'identification morphologique ?

La détectabilité des espèces par le métabarcoding est expliquée à 27% par l'abondance d'individus observés à l'aide des méthodes basées sur l'identification morphologique. Les probabilités de détecter des espèces d'Odonates par le métabarcoding quand il y a entre un et 50 individus observés sont significativement différentes ($p<0.02$) de quand aucun individu n'a été observé (Fig. 14).

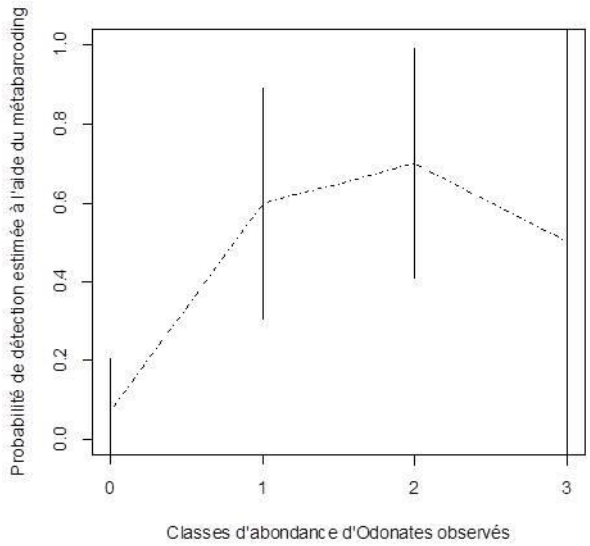

Figure 14. Probabilité de détections estimées à l'aide du métabarcoding en fonction des classes d'abondance d'Odonates observés à partir des méthodes basées sur l'identification morphologique (larves, exuvies et adultes). Les quatre classes sont définies comme suit: 0/ correspond à une absence d'individu détecté, 1/ à la détection de 1 à 10 individus, 2/ à la détection de 11 à 50 et 3/ à la détection de plus de 50 individus.

4.3.4 Comparaison des méthodes pour les six espèces boréo-alpines

Pour chaque espèce boréo-alpine, le nombre d'observations par les différentes méthodes de détection utilisées sur chacun des 36 sites échantillonnés, a permis de déterminer le nombre de détection par espèce en combinant les quatre méthodes (une à quatre méthodes par combinaison) de détection (Fig.15).

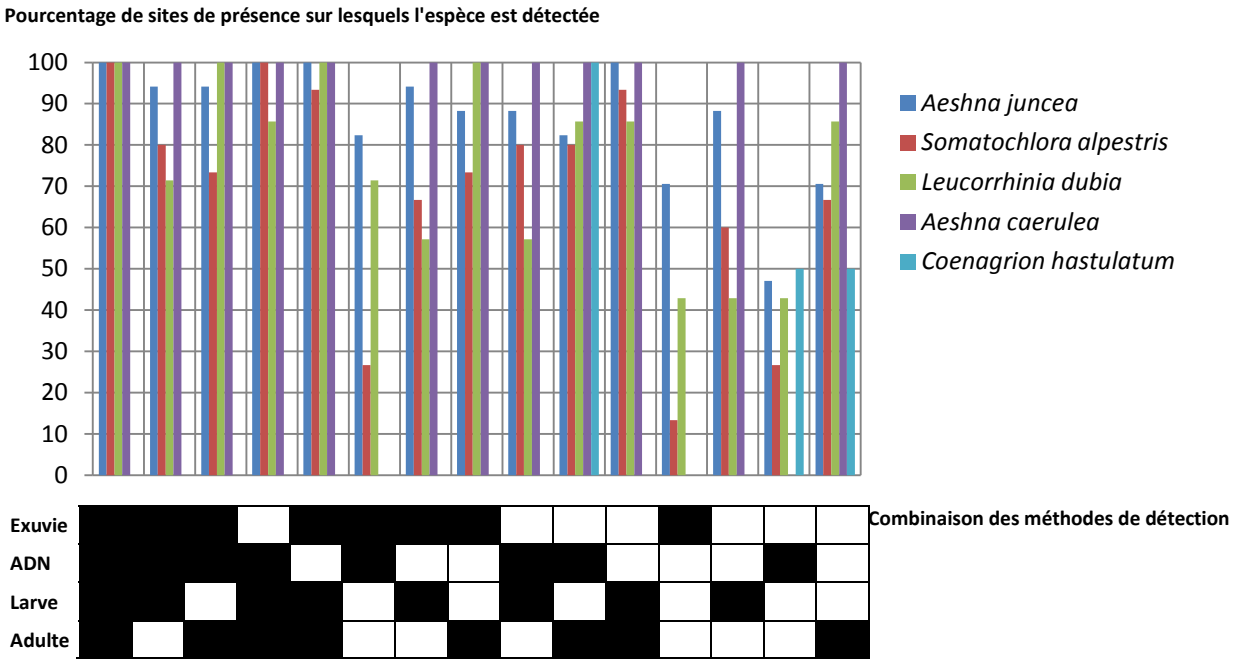

Figure 15. Détection des différentes espèces cibles à partir des combinaisons de quatre méthodes de détection: trois méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces (adulte, exuvies et larves) et le métabarcoding, sur 36 sites échantillonnés. Les nombres de sites de présence détectée des espèces sont de 17 pour *Aeshna juncea*, de 15 pour *Somatochlora alpestris*, de 7 pour *Leucorrhinia dubia*, de 2 pour *Aeshna caerulea* et de 5 pour *Coenagrion hastulatum*. *Pour *Coenagrion hastulatum*, seule la recherche d'adultes a été effectuée.

Aeshna juncea est détectée sur 17 des 36 sites. A partir de la détection combinée des larves et des adultes de cette espèce, les 17 sites de présence peuvent être recensés. Pour cette espèce, le métabarcoding n'a pas permis de détecter des sites occupés alors que les autres méthodes avaient pour résultat une absence de détection. Le métabarcoding ne détecte pas la présence de *Aeshna juncea* sur neuf sites sur lesquels la présence a été démontrée par au moins une des méthodes basées sur l'identification morphologique: cette méthode est donc associée à des faux négatifs.

Somatochlora alpestris est détectée sur 15 sites. La combinaison de méthodes qui semble la plus efficace pour détecter l'espèce est la détection des larves et des adultes couplée au métabarcoding. Pour cette espèce, le métabarcoding a permis de détecter un site occupé alors que les autres méthodes avaient pour résultat une absence de détection. Le métabarcoding ne détecte pas la présence de *Somatochlora alpestris* sur 11 sites sur lesquels la présence a été démontrée par au moins une des méthodes basées sur l'identification morphologique: cette méthode est donc associée à des faux négatifs.

Leucorrhinia dubia est détectée sur sept sites. La combinaison de méthodes qui semble la plus efficace pour détecter l'espèce est la détection des exuvies et des adultes. Pour cette espèce, le métabarcoding n'a pas permis de détecter de site occupé alors que les autres méthodes avaient pour résultat une absence de détection. Le métabarcoding ne détecte pas la présence de *Leucorrhinia dubia* sur quatre sites sur lesquels la présence a été démontrée par au moins une des méthodes basées sur l'identification morphologique: cette méthode est donc associée à des faux négatifs.

Aeshna caerulea est détectée sur deux sites. La méthode qui semble la plus efficace pour détecter l'espèce est la détection des exuvies ou des adultes. Pour cette espèce, le métabarcoding

n'a pas permis de détecter l'espèce et en particulier sur les sites où elle était présente cette méthode crée donc ici des faux négatifs.

Sur les 36 sites échantillonnés à partir des adultes et du métabarcoding (la recherche de larves et d'exuvies n'a pas été effectuée pour cette espèce), ***Coenagrion hastulatum*** est détectée sur cinq sites. La combinaison de méthodes qui semble la plus efficace pour détecter l'espèce est la détection des adultes couplée au métabarcoding. Pour cette espèce, le métabarcoding a permis de détecter deux sites occupés alors que les autres méthodes avaient pour résultat une absence de détection. Le métabarcoding ne détecte pas la présence de *Coenagrion hastulatum* sur trois sites sur lesquels la présence a été démontrée par au moins une des méthodes basées sur l'identification morphologique: cette méthode est donc associée à des faux négatifs.

Les différentes méthodes de détection testées sur les six espèces boréo-alpines présentes sur le territoire ne permettent pas toutes de détecter chacune des espèces. Effectivement, par exemple le métabarcoding ne détecte pas *Aeshna caerulea* et aucune exuvie de *Aeshna caerulea* n'a été détectée. La combinaison des méthodes de détection permet d'améliorer la détection des espèces et de diminuer le nombre de sites sur lesquels sont constatées des fausses absences.

Aeshna caerulea, *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora alpestris* ont été détectées par trois méthodes basées sur leurs identifications morphologiques (larves, exuvies, adultes) sur 125 zones humides (table 7). Différentes comparaisons des mêmes méthodes de détection morphologiques ont montré que la détection des exuvies ou des larves renseignent de façon identique sur l'occupation des espèces sur un territoire (Foster and Soluk, 2004; Raebel et al., 2010). Dans notre étude, les résultats de détection de la présence ou de l'absence espèce par espèce (table 8) en fonction des méthodes utilisées montrent plutôt une similarité des résultats à partir de l'identification des larves et des adultes quand ils sont couplés aux exuvies. Néanmoins, la recherche de larves combinée à la recherche d'adultes permet de déterminer plus de sites de présence et n'amènent donc pas les mêmes résultats quant à l'occurrence des espèces. Effectivement, les différents stades n'ont pas une détectabilité identique en fonction des espèces et des sites (Bried et al., 2012).

Table 9. Tables de contingence montrant séparément pour *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea*, la relation entre la présence (P) et l'absence (A) des a) larves en même temps que celles des exuvies, b) des larves en même temps que celles des adultes et c) des exuvies en même temps que celles des adultes.

Aeshna juncea

	Larves	
	P	A
a) Exuvies		
P	24	4
A	10	87
b) Adultes		
P	27	6
A	7	85
	Exuvies	
	P	A
c) Adultes		
P	25	8
A	3	89

Somatochlora alpestris

	Larves	
	P	A
a) Exuvies		
P	3	3
A	17	102
b) Adultes		
P	8	8
A	13	96
	Exuvies	
	P	A
c) Adultes		
P	3	13
A	3	106

Leucorrhinia dubia

	Larves	
	P	A
a) Exuvies		
P	2	1
A	5	117
b) Adultes		
P	5	5
A	2	113
	Exuvies	
	P	A
c) Adultes		
P	2	8
A	1	114

Aeshna caerulea

	Larves	
	P	A
a) Exuvies		
P	1	0
A	2	122
b) Adultes		
P	3	0
A	0	122
	Exuvies	
	P	A
c) Adultes		
P	1	2
A	0	122

4.3.5 Estimation de la probabilité de présence et des probabilités de détection des méthodes seules ou combinées

Nous allons analyser les estimations des probabilités de présence et de détection des espèces pour lesquelles l'estimation du pourcentage d'occupation est non biaisé et la probabilité de détection estimée est supérieure à 0.3.

Les pourcentages de sites estimés comme occupés après prise en compte des difficultés de détections (à l'aide des quatre méthodes de détection) sont de 36% (IC à 95%: 28-45) pour *Aeshna juncea*, de 36% (IC à 95%: 23-50) pour *Somatochlora alpestris*, de 13% (IC à 95%: 8-21) pour *Leucorrhibnia dubia* et de 2% (IC à 95%: 1-7) pour *Aeshna caerulea* (Annexe 2). Ils sont proches du pourcentage de sites observés comme occupés dans l'échantillon (respectivement: 34%, 25%, 12% et 2%). Effectivement, les probabilités moyennes de détection par méthode de détection sont estimées à 0.65 (IC à 95%:0.56-0.73) pour *Aeshna juncea*, à 0.31 (IC à 95%:0.21-0.44) pour *Somatochlora alpestris*, à 0.47 (IC à 95%:0.31-0.63) pour *Leucorrhinia dubia* et à 0.77 (IC à 95%:0.39-0.94) pour *Aeshna caerulea*. Nous allons donc analyser les estimations obtenues par les modèles de "site occupancy" pour ces espèces.

Par ailleurs, les pourcentages de sites estimés comme occupés après prise en compte des problèmes de détections (à l'aide des deux méthodes de détection) pour *Coenagrion hastulatum* est de 1% (IC à 95%:0-100) et (à l'aide de trois méthodes de détection) pour *Aeshna cyanea*, de 99% (IC à 95%:0-100). Ils ne sont pas proches du pourcentage de sites observés comme occupés dans l'échantillon (respectivement: 4% et 6%). Effectivement, les probabilités moyennes de détection sont estimées à 0.06 (IC à 95%:0.03-0.10) pour *Coenagrion hastulatum* et à 0.02 (IC à 95%:0.01-0.04) pour *Aeshna cyanea*. Nous n'allons donc pas analyser les estimations obtenues par les modèles de "site occupancy" pour ces espèces.

Nous avons donc estimé la probabilité de détection de *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea,* par méthode et en combinant les quatre méthodes (une à quatre méthodes par combinaison) de détection (Fig. 16).

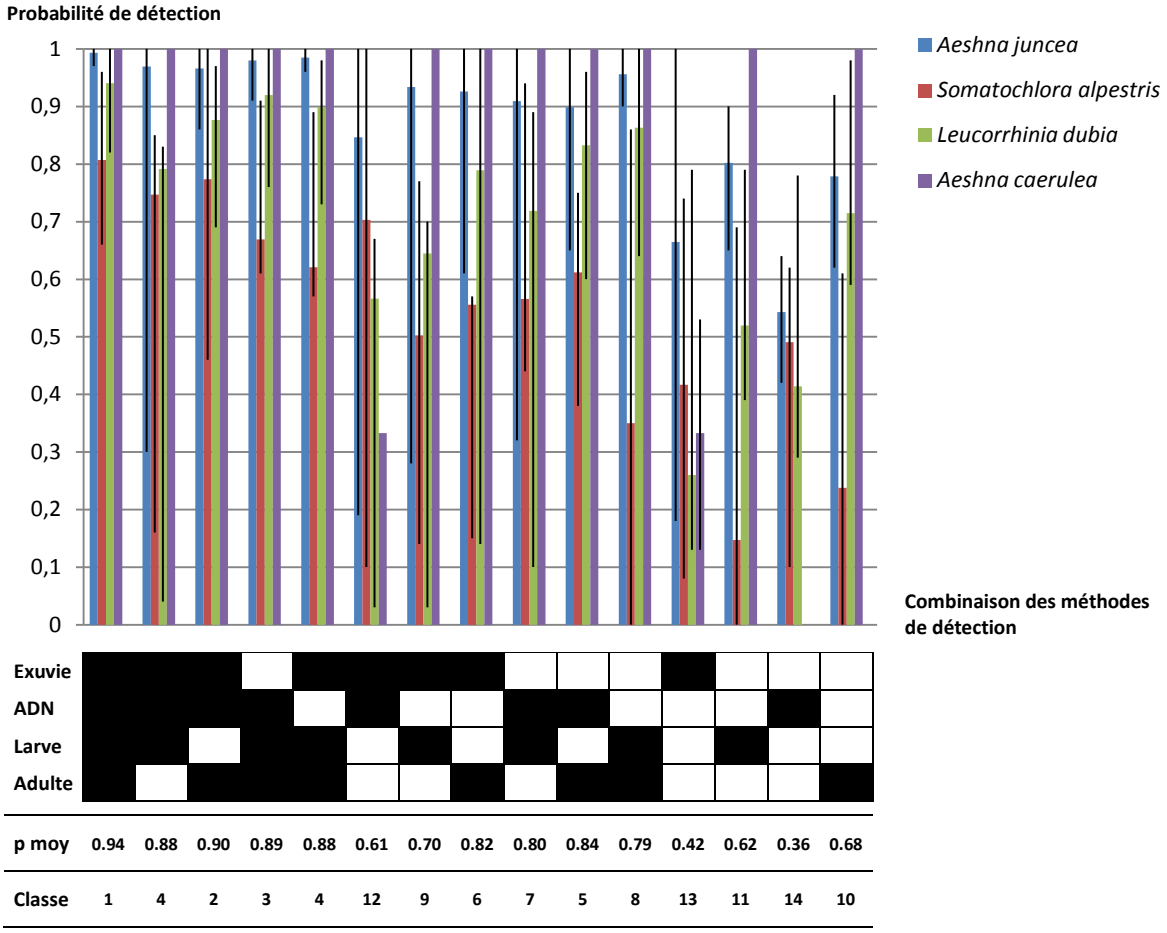

Figure 16. Estimation des probabilités de détection de chaque espèce par combinaison des quatre méthodes de détection utilisées et des probabilités de détection moyenne par méthode (p moy). Les méthodes utilisées sont le métabarcoding (ADN dans la figure) et trois méthodes basées sur l'identification morphologique (larve, exuvie et adulte). Les probabilités de détection moyenne ont été classées de la plus grande à la plus petite (classe). L'analyse est faite sur les 125 sites échantillonnés. Les intervalles de confiance à 95% sont superposés sur chacune des représentations des valeurs estimées de probabilité de détection.

La meilleure probabilité de détection des espèces est logiquement la combinaison des quatre méthodes de détection. Cette probabilité est respectivement pour *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea* de 0.99 (IC à 95%:0.97-1), 0.81 (IC à 95%:0.66-0.96), 0.94 (IC à 95%:082-1) et 1.

Pour ***Aeshna juncea***, la probabilité de détection estimée à partir de la détection combinée des larves, des adultes et des exuvies atteint 0.99 (IC à 95%:0.96-1). A partir des larves et des adultes, cette probabilité atteint 0.96 (IC à 95%:0.90-1) et elle est de 0.80 (IC à 95%:0.65-0.90) avec les larves seules. La méthode la moins performante semble être la détection à partir du métabarcoding: probabilité de détection de 0.50 (IC à 95%:0.42-0.55).

Pour ***Somatochlora alpestris***, la probabilité de détection estimée à partir de la détection de l'ADN, des adultes et des exuvies atteint 0.77 (IC à 95%:0.46-1). A partir des exuvies et du métabarcoding, cette probabilité atteint 0.70 (IC à 95%:0.10-1). Les méthodes de détection prises séparément ne permettent pas d'atteindre une probabilité de détection de 0.50. La meilleure probabilité de détection estimée pour une méthode seule est celle à partir des larves: 0.49 (IC à 95%:0.36-0.69).

Pour ***Leucorrhinia dubia***, la probabilité de détection estimée à partir du métabarcoding et de la détection des adultes et des larves atteint 0.92 (IC à 95%:0.76-1). A partir des larves et des adultes, cette probabilité atteint 0.86 (IC à 95%:0.64-1) et elle est de 0.72 (IC à 95%:0.59-0.98) avec les adultes seuls. La détection à partir du métabarcoding seul ou des exuvies seules permet une probabilité de détection inférieure à 0.50 et respectivement de 0.41 (IC à 95%:0.29-0.78) et de 0.26 (IC à 95%:0.13-0.49). La probabilité de détection à partir des larves seules est de 0.52 (IC à 95%:0.39-0.79).

Pour ***Aeshna caerulea***, la détection des larves seules ou des adultes seuls permet d'atteindre une probabilité de détection de 1. La probabilité de détection à partir des exuvies seules est de 0.33 (IC à 95%:0.21-0.87) et elle est nulle à partir du métabarcoding.

La combinaison de méthodes de détection qui permet une probabilité de détection plus élevée des espèces d'Odonates (*Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea* confondues) est celle correspondant aux quatre méthodes. La probabilité moyenne de détection estimée des Odonates est alors de 0.94 (IC à 95%: 0.71-1) (Fig. 17).

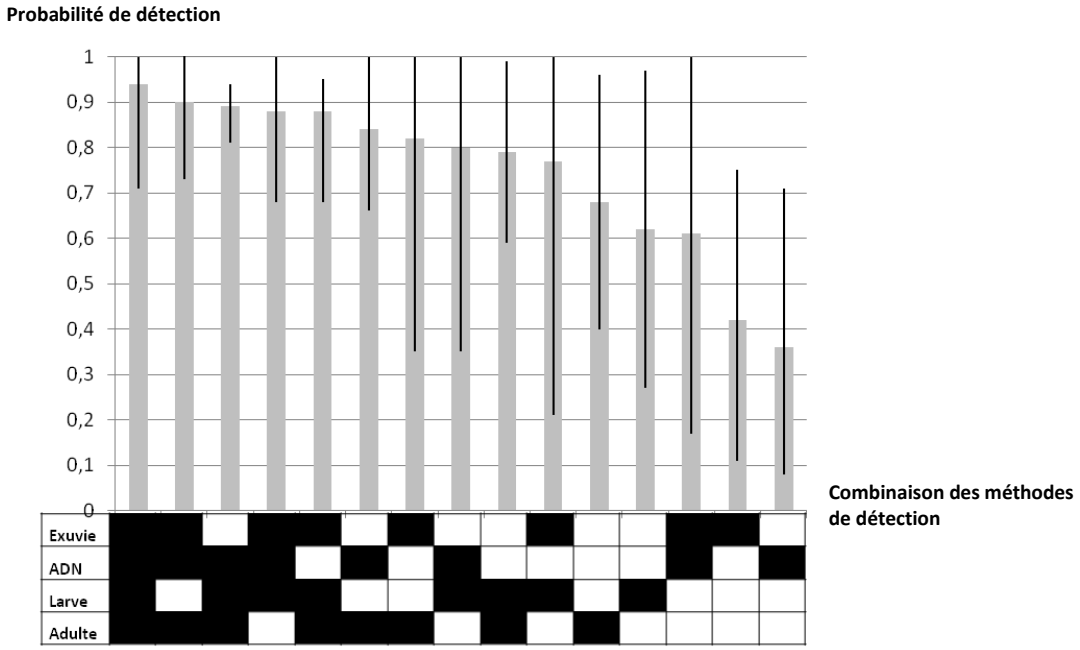

Figure 17. Estimation des probabilités de détection moyenne des Odonates (*Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris*, *Leucorrhinia dubia* et *Aeshna caerulea*) par combinaison des quatre méthodes de détection utilisées. Les méthodes utilisées sont le métabarcoding (ADN dans la figure) et trois méthodes basées sur l'identification morphologique (larve, exuvie et adulte). L'analyse est faite sur les 125 sites échantillonnés. Les intervalles de confiance à 95% sont superposés sur chacune des représentations des valeurs estimées de probabilité de détection.

Lors de la combinaison de trois des quatre méthodes, cette probabilité de détection moyenne estimée est comprise entre 0.88 (IC à 95%:0.68-1) et 0.90 (IC à 95%:0.73-1). Les combinaisons des deux méthodes suivantes: métabarcoding/adultes, exuvies/adultes et métabarcoding/larves, ont une probabilité de détection moyenne estimée de 0.80 (IC à 95%:0.35-1) à 0.84 (IC à 95%:0.66-1). Pour les combinaisons des deux méthodes suivantes: larves/adultes ou exuvies/larves, ces dernières sont respectivement de 0.79 (IC à 95%:0.59-0.99) et 0.77 (IC à 95%:0.21-1). La recherche d'adultes seuls ou de larves seules sont plus efficaces que la combinaison des méthodes exuvies/métabarcoding: elles ont respectivement des probabilités moyennes de détection estimées de 0.68 (IC à 95%:0.40-0.96), 0.62 (IC à 95%:0.27-0.97) et 0.61 (IC à 95%:0.17-1). La recherche uniquement d'exuvies ou l'utilisation du métabarcoding seuls conduisent à des probabilités de détection estimées inférieures à 0.50 et respectivement de 0.42 (IC à 95%:0.11-0.75) et 0.36 (IC à 95%:0.08-0.64).

4.4 Discussion

4.4.1 Identification des Odonates par métabarcoding

Le métabarcoding a permis d'identifier l'ensemble des espèces d'Odonates boréo-alpins du périmètre d'étude à l'espèce avec, pour 88% des sites sur lesquels une présence à été détectée par cette méthode, des similarités de séquences entre 97.6% et 100%. Sur deux sites, *Somatochlora alpestris* et *Aeshna juncea* ont été identifiées avec un pourcentage de similarité respectivement de 96.2% et de 96.3%: il est possible pour ces sites que l'ADN ait été trop dégradé dans l'eau ou lors du transport, ou que les individus de cette espèce sur ces sites aient subit des mutations sur la partie de gène étudiée (Sun et al., 2019). La présence connue des espèces sur les sites permet de confirmer les détections à partir du métabarcoding bien que le seuil de 97.6% n'ait pas été atteint. Le seuil de similarité de 97.6% (Ducotterd et al., In press) retenu est proche de celui de 97% retenu dans la plupart des études sur la détection des espèces à partir du métabarcoding (Sun et al., 2019): avec la méthode utilisée dans le cadre précis de cette étude, le seuil de 96% de similarité est suffisant pour détecter de façon fiable la présence d'une des espèces d'Odonates boréo-alpins. Pour renforcer la détection des espèces à partir du métabarcoding, d'autres marqueurs couplés au marqueur mitochondrial COI, comme le marqueur ribosomal 16s, ont montré leur efficacité pour les Insectes (Elbrecht et al., 2016). Néanmoins, d'après Elbrecht et al. (2016), pour ce dernier les bases de données sont pour l'instant moins renseignées que pour le COI. Les individus collectés pour séquençage des parties de génomes cibles de notre étude pourraient être utilisés dans le futur pour renseigner les séquences d'autres gènes.
Dans le cadre de l'étude de Thomsen et al. (2012), *Leucorrhinia pectoralis* a été identifiée dans 82% des 11 mares où elle était présente. Bien que sa présence ait été déterminée par des méthodes de détection basées sur l'identification morphologique des larves, la présence de l'espèce n'a pas systématiquement été détectée par le métabarcoding. C'est également le cas pour l'ensemble des espèces boréo-alpines de notre étude. Effectivement (table 7), *Aeshna juncea* a été identifiée par le métabarcoding dans seulement 47% des 17 mares où elle était présente, *Leucorrhinia dubia* dans 43% des sept mares où elle était présente et *Somatochlora alpestris* dans 21 % des 14 mares où elle était présente. *Aeshna caerulea* et *Coenagrion hastulatum* n'ont pas été identifiées par le métabarcoding dans les deux et trois mares où elles étaient respectivement présentes. Le métabarcoding peut donc conduire à des faux-négatifs.

Dans la synthèse réalisée par Harper et al. (2019) sur l'utilisation du métabarcoding pour mettre en place des programmes de surveillance sur les mares, les auteurs montrent que la concentration en ADN environnemental dans les mares peut être influencée par les stades de développement des espèces, leur comportement ou la saison d'échantillonnage. Les auteurs précisent également que la relation entre la biomasse de l'espèce ciblée et la concentration en ADN environnemental peut être également variable en fonction de ces facteurs. Dans notre étude seulement 27% de la détectabilité des Odonates par le métabarcoding est expliquée par le nombre

d'individus relevé dans les mares. Néanmoins, le nombre d'individus détectés sur les zones humides n'est peut être pas un bon révélateur de l'abondance ou de la densité des Odonates sur les milieux prospectés: bien que tout ait été mis en œuvre pour, les comptages des individus ne peuvent pas être exhaustifs. Par exemple, les différents coups de filets dans les mares étaient réalisés à intervalles de distance réguliers sur les pourtours des mares, pour réaliser un effort de prospection comparable sur les différents sites: des individus n'ont donc pas été capturés. Par ailleurs, la recherche des exuvies a parfois eu lieu suite à des conditions climatiques de vent ou de pluie: les exuvies ont pu être déplacées, dégradées ou noyées. De plus, certains milieux ne permettaient pas d'accéder à l'ensemble des habitats favorables aux larves et aux émergences (habitats situés à des profondeurs trop importantes).
Les campagnes d'échantillonnage ont été réalisées lors de la période d'activité des larves et du dépôt des œufs par les adultes: période pendant laquelle les individus délivreraient le plus de cellules dans l'environnement en comparaison à la période d'hivernation (Harper et al., 2019).

La non détection des espèces par le métabarcoding pourrait être également due à une rapide dégradation de leur ADN libre dans l'environnement à cause de trois types de causes: (i) les caractéristiques de l'ADN libre (sa longueur, sa forme, son association avec des membranes cellulaires par exemple), (ii) son environnement abiotique (lumière/UV, oxygène dissous, température, pH), (iii) son environnement biotique (la composition et l'activité des communautés microbiennes et des enzymes extracellulaires) (Barnes and Turner, 2016). Une autre possibilité de non détection de l'espèce alors que son ADN est bien présent peut être due à l'échantillonnage et à son analyse en laboratoire. Effectivement, les mares d'altitude présentent parfois des niveaux d'eau très bas ou des ceintures de végétation très importantes qui limitent l'accès aux zones de pleine eau ce qui rend les échantillons parfois turbides et riches en matières organiques. La difficulté de filtration des échantillons réduit alors le volume d'eau filtré et donc la probabilité de détection d'une espèce. La conservation de l'échantillon lors du transport et en laboratoire ainsi que des sondes non adaptées à toutes les espèces, utilisées en laboratoire pour l'amplification des séquences de l'ADN dégradé, pourraient également conduire à des non-détections alors qu'une espèce est présente (Harper et al., 2019). Pour améliorer la détection des espèces, une pré-filtration des échantillons puis une filtration sur place permettrait de travailler sur l'ADN libre d'un plus grand volume d'eau. Pour limiter les saturations des filtres, une porosité plus grande (0.45µm au lieu de 0.22µm) peut également être utilisée. Il a été démontré que grâce à ces changements, permettant de filtrer un plus grand volume d'eau, la détection des espèces était améliorée (Harper et al., 2019). La filtration sur place permet également la conservation de l'ADN fixé sur le filtre sans risque de dégrader l'ADN libre contenu dans l'eau lors du transport de l'échantillon et les premières phases en laboratoire.

Par ailleurs, dans notre étude, la PCR a été réalisée en triplica par paire d'amorce et par échantillon (Ducotterd et al., In press). Pour les Poissons un nombre de réplicats de PCR par échantillon a été standardisé à 12 pour avoir une détectabilité à l'espèce la plus efficace (Valentini et al., 2016). Le nombre de réplicats à séquencer pour chaque échantillon pourrait être augmenté: ce qui aurait un impact sur le cout des analyses.

Le métabarcoding a permis de détecter des espèces sur des sites où elles n'ont pas été détectées par des méthodes basées sur leurs identifications morphologiques (larve, exuvie et adulte). C'est effectivement le cas pour un site pour *Somatochlora alpestris* et pour deux sites pour *Coenagrion hastulatum*. Les sites concernés correspondent ici à des habitats potentiels pour ces espèces. Néanmoins, des faux positifs sont aussi possibles avec cette méthode et peuvent être liés (i) à des contaminations aux différentes étapes de l'échantillonnage sur site, mais également en laboratoire à chaque étape d'analyse, (ii) à des erreurs d'amplification ou d'assignation de séquences à une mauvaise espèce (Thomsen and Willerslev, 2015) et (iii) à la détection d'une espèce présente historiquement (contamination par les sédiments en suspension dans l'eau) ou (iv) à des apports d'ADN allochtone par un prédateur ou par les éléments naturels (pluie, vent) (Barnes and Turner, 2016).

En fonction des espèces, la probabilité de détection de l'ADN libre des espèces à partir du métabarcoding varie entre 0 et 0.54 (IC à 95%:0.42-0.55). Pour d'autres groupes comme les

Amphibiens, différentes études mettent en avant la force des outils de biologie moléculaire pour la détection des espèces. Par exemple pour les Amphibiens, l'analyse de l'eDNA présent dans l'eau, sur des sites de présence de l'espèce cible, a détectée celle-ci dans 99.3% des visites (Biggs et al., 2015). La probabilité de détection à partir du métabarcoding, de toutes les espèces d'Amphibiens confondues dans une autre étude est supérieure à 0.9 (Valentini et al., 2016). Ces derniers auteurs ont également travaillé sur le groupe des Poissons pour lequel ils trouvent avec cette méthode une richesse spécifique supérieure ou égale à celle obtenue par des méthodes basées sur les identifications morphologiques. Dans le cadre de notre étude menée sur les Odonates d'altitude, le métabarcoding révèle dans 40% des échantillons, sur lesquels cette méthode a permis de détecter au moins une espèce, une richesse spécifique égale à celle obtenue à partir des trois autres méthodes combinées, dans 47% des cas elle est inférieure et uniquement dans 13% des cas elle est supérieure. L'outil n'est donc pas encore aussi performant pour les Odonates que pour les Poissons ou les Amphibiens. Cette différence peut venir des méthodes d'échantillonnage et d'analyse en laboratoire mais aussi de l'origine, de la nature et de la quantité d'ADN libéré par les organismes dans l'eau (Barnes and Turner, 2016).
L'utilisation du métabarcoding pour la détection des Odonates a fait l'objet de peu de publications scientifiques: celles qui ont déjà été conduites (Sun et al., 2019; Thomsen et al., 2012) ont permis de montrer l'intérêt de cette méthode pour la mise en place de programmes de surveillance de l'état et de l'évolution des communautés biologiques. Néanmoins, dans notre étude, le métabarcoding détecte les espèces sur 0 à 50% (en fonction des espèces) des sites sur lesquels elles sont présentes (détection des espèces sur ces sites à l'aide de méthodes basées sur leurs identifications morphologiques à des couts moindres et lors d'un seul passage). Cette méthode nécessite encore un travail conséquent de développement, de test et de validation pour être opérationnelle et accessible à des couts acceptables, pour être déployée par les gestionnaires d'espaces naturels.

4.4.2 Comparaison des niveaux de détection des quatre méthodes de détection des Odonates (trois méthodes basées sur l'identification morphologique des espèces et le métabarcoding)

Pour pouvoir comparer entre elles les méthodes de détection basées sur l'identification morphologique des espèces et le métabarcoding, l'estimation des probabilités de détection des espèces en fonction des méthodes est nécessaire. Effectivement, ces probabilités de détection ne peuvent être considérées comme égales du fait des variations de détectabilité en fonction par exemple des couleurs des adultes, de la taille des exuvies ou de l'accessibilité à l'eau pour la collecte de l'eau pour le métabarcoding ou des larves (Bried et al., 2012; DuBois, 2015; Harabiš et al., 2019; Hardersen et al., 2017; Patten et al., 2015; Raebel et al., 2010). Nos résultats sont comparables à ceux présentés dans la littérature: Bried et al. (2012) ont estimé la probabilité de détection des espèces adultes d'Anisoptères après 8 passages entre 0.30 (IC à 95%:0.07-0.53) et 0.78 (IC à 95%:0.61-0.95) et pour les exuvies entre 0.19 (IC à 95%:0.00-0.546) et 0.64 (IC à 95%:0.38-0.90). Par ailleurs, dans notre étude, en fonction des espèces, la probabilité de détection des larves varie entre 0.49 (IC à 95%:0.36-0.69) et 1. Les larves semblent le stade de développement le plus adapté pour détecter la présence des différentes espèces d'Anisoptères. En altitude, cette méthode peut être déployée par des experts directement sur place sans nécessité de transporter les individus en laboratoire. Effectivement, le peu d'espèces présentes et leur fortes différences morphologiques ainsi que l'existence de clé de détermination de qualité, facilitent la détermination sur place. Néanmoins, cette méthode d'inventaire comme celle basée sur la détermination des adultes nécessite de capturer les individus. La collecte des larves peut également avoir des impacts sur les habitats des espèces: les coups de filets nécessitent de racler le fond et les berges des pièces d'eau.

Néanmoins, en fonction des espèces, la recherche de certains stades est à favoriser pour avoir une probabilité de détection de l'espèce la plus élevée possible. *Aeshna juncea* (comme *Somatochlora alpestris*) est une espèce de grande taille, elle peut être détectée plus facilement par la recherche de larves et d'adultes, et ses exuvies sont relativement bien détectables (Fig. 16).

Leucorrhionia dubia, est quant à elle très colorée à l'état adulte et de petite taille à l'état larvaire (et exuvies). De plus ses habitats larvaires et d'émergences sont souvent très végétalisés et ses larves (et exuvies) semblent peu denses ce qui les rend difficiles à détecter: la détection des adultes est à favoriser pour faire des recherches sur cette espèce. *Aeshna caerulea* est facilement détectable en se basant sur la recherche des adultes ou des larves (p=1): située dans des zones humides couvertes de carex, la détection de ses exuvies est difficile.

Pour *Aeshna juncea*, la combinaison de la recherche des adultes et des larves ou des adultes et des exuvies est suffisante pour avoir une bonne probabilité de détection (p>0.90). Pour *Leucorrhinia dubia*, la combinaison des larves et des adultes permet d'atteindre une probabilité de détection supérieure à 0.80. La combinaison des deux méthodes pour ces espèces parait suffisante. Effectivement, bien que la mise en œuvre de une ou deux méthodes supplémentaires, et en particulier le métabarcoding augmentent les probabilités de détection, au vu du cout actuellement important de cet outil, un deuxième passage, pour détecter les espèces à partir des méthodes basées sur l'identification morphologique, serait à tester et probablement plus adapté pour améliorer la détection de la présence des espèces sur les sites échantillonnés. Pour *Somatochlora alpestris* la collecte des exuvies et des adultes permet de dépasser une probabilité de détection de 0.55. La combinaison de ces méthodes avec le métabarcoding permet d'avoir des probabilités de détection supérieures à 0.77. Il serait intéressant en particulier pour cette espèce de réaliser un deuxième passage de prospection des adultes et des exuvies sur les mêmes zones pour comparer les probabilités de détection obtenues avec celles combinant ces méthodes et le métabarcoding sur un seul passage. Effectivement, le cout d'un deuxième passage est aujourd'hui beaucoup moins élevé (deux jours de travail et le cout du transport) et ne génère pas de déchets (pour la métagénomique: un jour de travail et le cout du transport pour l'échantillonnage, du temps de travail et le cout du transport pour l'acheminement des échantillons du terrain au laboratoire, du temps de travail pour analyser l'échantillon en laboratoire, et une utilisation de nombreux consommables et de substances chimiques pour les différentes étapes de la collecte sur le terrain à la fin des analyses).

Pour détecter la présence du seul Zygoptère concerné par cette étude, *Coenagrion hastulatum*, nous avons utilisé deux méthodes d'identification (adultes et métabarcoding) qui combinées nous ont permis d'atteindre une probabilité de détection de l'espèce inférieure à 0.10. Des travaux complémentaires sur les meilleures combinaisons de méthodes de détection de cette espèce, à partir de celles utilisées mais également des larves et des exuvies, associées à plusieurs passages sur les sites, sont indispensables pour mieux décrire son écologie et sa distribution actuelle et future.

Le préambule aux recherches sur la détectabilité des espèces est la réflexion sur un plan d'échantillonnage associé à des protocoles qui répondent bien à une question scientifique posée (Einoder et al., 2018; Kellner and Swihart, 2014). En France, des protocoles standardisés d'inventaire des Odonates existent. Les premiers ont été mis en place pour la centralisation des données opportunistes à partir de 1985: inventaire national des Odonates (INVOD) (Dommanget, 2002) et son complément à l'inventaire des libellules de France (CILIF). Ils ne prenaient pas en compte les données d'absence. Pour intégrer la notion de détectabilité des espèces et mieux connaitre les tendances d'évolution des populations ou communautés de libellules présentes sur un site (zones humides, hydrosystème, territoire national/international) différents outils ont été créés: le protocole RNF (réserves naturelles de France) (Pont and Faton, 1999), l'indicateur de la boite à outil Rhoméo (Pont, 2014) et le suivi temporel des libellules (STELI) (SFO, MNHN, 2012). Ces derniers protocoles intègrent la collecte de deux stades quand c'est possible (adultes et exuvies). Le STELI propose également un complément avec les larves sans le rendre obligatoire. Aujourd'hui, les protocoles proposés à l'ensemble des gestionnaires prennent en compte les absences d'espèces et préconisent *a minima* la combinaison de deux méthodes de détection et en général au moins trois passages sur les sites. Pour les espèces rares, dont la probabilité de détection peut être très faible, ces méthodes peuvent conduire à une sous-estimation des sites occupés. Néanmoins la modélisation basée sur les modèles de « *site occupancy* » permettent aujourd'hui d'utiliser ces données en produisant des estimations non-biaisées.

Pour répondre à un objectif de compréhension des processus qui contraignent la présence ou l'absence des espèces en altitude, aux vues des probabilités de détection des espèces à partir des quatre méthodes testées dans notre étude, l'utilisation de deux des trois méthodes basées sur l'identification morphologique des différents stades des espèces, est nécessaire pour la plupart des espèces. La combinaison de la recherche des adultes et des larves bien que très efficace peut être impactante sur les habitats des espèces. Il est donc préconisé de rechercher en altitude, les adultes, les exuvies et pour les experts les larves (le temps passé n'est pas beaucoup plus long). En fonction des espèces recherchées, un ou deux passages devront être réalisés sur la ou les périodes d'émergence des espèces pour être les plus représentatifs des conditions optimales d'habitats pour la réalisation complète des cycles de vie.

5 Distributions futures des espèces boréo-alpines d'Odonates sous la pression du changement climatique

5.1 Introduction

Depuis 50 ans les activités humaines ont entrainé un déclin massif et sans précédent des espèces, nous faisant entrer dans la sixième crise d'extinction de la biodiversité (Chapin III et al., 2000; Pimm and Raven, 2000; Vitousek et al., 1997; Wilcove et al., 1998). Une large part de la biodiversité mondiale apparait aujourd'hui vulnérable, et certaines espèces se sont d'ores et déjà éteintes (Dudgeon et al., 2006; Korkeamäki and Suhonen, 2002; Richter et al., 1997; Suhonen et al., 2010). De plus le changement climatique est considéré aujourd'hui comme le facteur principal de menace des espèces d'altitude (Chapin III et al., 2000). En effet, pour les plantes, les invertébrés et certains vertébrés, il modifie les limites des distributions et l'abondance des espèces à ces limites: en latitude (migration vers les pôles), en profondeur (vers les fonds marins) et en altitude (vers les sommets) (Breshears et al., 2008; Freeman et al., 2018; Hiddink and Hofstede, 2008; Hoegh-Guldberg et al., 2008; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008; Parmesan and Yohe, 2003). Le changement climatique est donc une menace supplémentaire à la survie de certaines espèces spécialistes d'altitude qui peuvent (i) avoir des capacités de dispersion limitées, (ii) être dans des habitats isolés et ne pas pouvoir atteindre des habitats favorables et (iii) ne pas être suffisamment compétitrices pour pouvoir coloniser ces nouveaux habitats (Hiddink and Hofstede, 2008; Hoegh-Guldberg et al., 2008; Oertli, 2010; Rosset and Oertli, 2011). L'étude des distributions des espèces spécialistes d'altitude, vivant parmi les seuls espaces sur Terre où le signal climatique peut être capturé avec le moins d'interférences des activités humaines, permet de mieux comprendre l'impact du changement climatique sur leurs évolutions (Grabherr et al., 2010).

Les espèces spécialistes d'altitude sont pour certaines des reliques du passé. Effectivement, lorsque les températures étaient plus froides, elles occupaient une aire de distribution plus large. Aujourd'hui ces aires sont réduites et sont différentes de celles à proximité: les températures sont plus basses. Ces espaces devenus rares d'un point de vue des conditions climatiques peuvent donc être considérés comme des hot spots d'extinction potentiels avec le changement climatique en cours (Ohlemüller et al., 2008). Effectivement, depuis 1950, sur ces espaces, les glaciers ont diminué en surface et en volume, le nombre de jours d'enneigement a également baissé (Grabherr et al., 2010) et on observe un déplacement d'espèces vers les sommets sur des milieux alpins ou subalpins pauvres en nombre d'espèces, augmentant la richesse spécifique de ces milieux et menaçant les espèces spécialistes d'altitude, qui ne trouvent pas les habitats dont elles ont besoin plus haut (Grabherr et al., 2010; Hoffmann, 2010; Oertli, 2010; Ott, 2010; Parolo and Rossi, 2008). Certaines espèces floristiques présentent une moyenne altitudinale de leur aire de distribution qui avec le changement climatique s'éleve à une vitesse de plus de 20 mètres en dix ans ; pour la plupart des groupes faunistiques (Oiseaux, Arthropodes, Poissons, Mammifères), les études s'accordent sur une élévation de 3 à 10 mètres en dix ans en fonction des espèces (Hiddink and Hofstede, 2008; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008; Parolo and Rossi, 2008).

Pour pouvoir préserver les espèces spécialisées d'altitude et proposer des actions de gestion et d'adaptation pour mitiger les impacts du changement climatique, les modèles de distributions des espèces (SDM pour Species Ditribution Models) sont utilisés pour étudier et suivre l'évolution des aires de distribution des espèces et comprendre l'impact de certains phénomènes locaux ou globaux. C'est une classe de modèles qui est utilisée pour *quantifier les relations entre les espèces et leur environnement (c'est-à-dire les habitats favorables ou les niches écologiques des espèces) et comment elles peuvent être utilisées pour prédire la distribution géographique de ces espèces* (Guisan et al., 2017). Ce sont des méthodes empiriques qui mettent en relation des observations effectuées sur le terrain ou des données de collections de type Museum, avec des variables prédictives de l'environnement. Ils permettent d'identifier une approximation de la *niche réalisée* de Hutchinson (Fig18)(Guisan et al., 2017; Guisan and Zimmermann, 2000). Le développement de ces modèles a été possible du fait des améliorations des outils informatiques dans les dernières décennies. La *niche réalisée*, ou son approximation utilisée dans les modèles de distribution, inclut une sous partie de la *niche potentielle*, en raison des contraintes imposées par les processus biologiques comme la compétition, mais aussi la dispersion et la colonisation (Fig.18). Potentiellement la *niche réalisée* changera dans l'espace, à des pas de temps différents en fonctions des variables environnementales étudiées: variation des températures en lien avec la saisonnalité ou le changement climatique ou encore la variation en termes géologiques (Jackson and Overpeck, 2000).

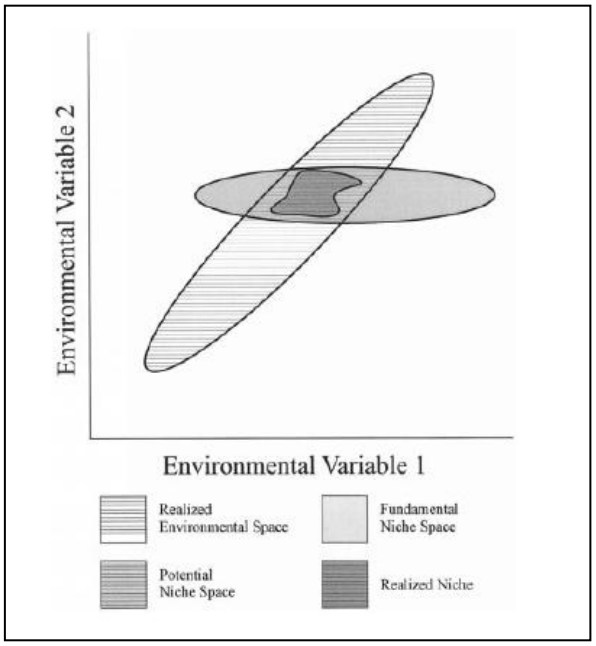

Figure 18. Niches fondamentale, réalisée et potentielle d'une espèce en réponse à deux variables environnementales (Jackson and Overpeck, 2000). L'intersection entre l'espace de la *niche fondamentale* et l'espace environnemental *réalisé* définit l'espace de la *niche potentielle*. Il inclut l'espace représenté par la niche réalisée nécessaire pour la survie et la reproduction de l'espèce. La niche potentielle dépend donc des possibles combinaisons des variables environnementales réalisées à un instant t.

Pour comprendre l'évolution des distributions des espèces d'altitude sous l'impact du changement climatique, les Odonates boréo-alpins qui jouent un rôle important dans les écosystèmes aquatiques sont de bons indicateurs: en plus d'avoir un nombre d'espèces modéré mais suffisant et d'être facilement reconnaissables, ils sont sensibles aux variations des contraintes environnementales et leur dispersion active dépend principalement de la présence d'eau (McNeely, 2010; Oertli, 2010; Ott, 2010). L'arrivée ou la présence de prédateurs par exemple peut avoir une influence sur la survie des espèces boréo-alpines (Kury and Wildermuth, 2013). En effet, les espèces spécialistes d'altitude des Alpes du Nord-Ouest: *Aeshna caerulea*, *Aeshna subarctica*, *Coenagrion hastulatum*, *Somatochlora arctica*, *Somatochlora alpestris*, *Aeshna juncea* ou *Leucorrhinia dubia* voient leur aire de distribution décroitre en lien avec la compétition avec des espèces de plaine, avec la dégradation et

l'assèchement de leurs habitats suite à des sècheresses intenses, et avec des distances trop importantes à parcourir pour rejoindre des habitats favorables, parfois extrêmement rares ou inexistants (Jaeschke et al., 2013; Oertli, 2010; Ott, 2010; Rosset and Oertli, 2011). Les modèles les plus efficients et robustes pour les Odonates, excluent les espèces qui sont connues dans peu de localités (espèces rares) et se basent sur les entités hydrauliques (points d'eau) plutôt que sur des mailles d'un territoire quadrillé (Collins and McIntyre, 2015).

Pour identifier les zones à enjeux de conservation, c'est-à-dire les zones à protéger et à gérer à court ou moyen termes aux vues des pressions actuelles et futures s'exerçant sur les espèces menacées d'extinction d'Odonates boréo-alpins de la région de Chamonix, et faire des propositions aux gestionnaires pour mitiger les impacts du changement climatique sur ces espèces, nous allons nous baser sur les résultats issus de trois étapes d'analyses réalisées à partir de la construction de différents modèles de "*site occupancy*" (paragraphe 4.2.5.2).

(i) Dans un premier temps, nous identifierons les variables environnementales qui expliquent le mieux la présence des espèces boréo-alpines d'Odonates sur les zones humides échantillonées, à l'aide du meilleur des modèles, construit à partir des données environnementales (biotiques ou abiotiques) et d'absence-presence des espèces d'Odonates boréo-alpins ; les données utilisées sont collectées sur l'échantillon de 125 zones humides entre 2017 et 2019.

(ii) Dans un second temps, pour décrire la distribution actuelle de ces espèces, sur les 797 zones humides connues du périmètre d'étude dans la région de Chamonix, nous calculerons les estimations des probabilités d'occupation des espèces d'Odonates boréo-alpins sur ces mêmes 797 zones humides. Ces estimations seront issues du meilleur modèle identifié précédemment.

(iii) Enfin, pour prédire leur distribution future sur ces mêmes zones humides en 2050 et 2100, nous intégrerons dans le meilleur modèle identifié précédemment, les données d'évolution des variables environnementales explicatives en 2050 et 2100 sur les zones humides, pour estimer les probabilités d'occupation des espèces d'Odonates boréo-alpins, en 2050 et 2100, sur les 797 zones humides connues.

5.2 Matériel et Méthode

5.2.1 Site d'étude, localisation des zones humides et échantillonnage

Le site d'étude se situe sur la région de Chamonix sur les massifs Arve-Giffre et du Mont-Blanc. 56% de sa surface est classée en réserve naturelle nationale (voir paragraphe 2.1). Un échantillonnage aléatoire stratifié à partir de trois tranches altitudinales (1850-2150; 2150-2400; 2401-3088) a conduit à la réalisation d'un échantillon de 125 zones humides. Cet échantillon a permis de quantifier l'état de la connaissance de la distribution réelle des zones humides: 79% sont connues (voir paragraphe 3.3.1). Nous réaliserons donc des inférences sur les 797 zones humides connues dans ce périmètre.

5.2.2 Variables descriptives utilisées pour la caractérisation des zones humides

En plus des dix variables régionales (Altitude, Pente, Exposition, Temperature, Precipitation, Ensoleillement, NDVI, Surface, Nb_ZH, S_ZH) utilisées pour la caractérisation de l'ensemble des 797 zones humides du périmètre d'étude (paragraphe 3.2.2. et table 3), 11 variables locales ont été mesurées ou relevées sur les 125 zones humides de l'échantillon (table 10).

Table 10. Les 125 zones humides d'altitude échantillonnées sur le territoire d'étude sont décrites par dix variables régionales (table 3) et 11 variables locales présentées dans le tableau ci-dessous. Ces variables rendent compte des conditions locales biotiques et abiotiques de chaque zone humide échantillonnée.

Variables	Type de variable	Notation	Unité de mesure	Modalités
Caractérisation de la végétation aquatique présente dans l'eau libre de la zone humide	catégorielle	**Flore_eau**		Absence **(NUL)**
				Majorité d'hélophytes **(HELO)**
				Majorité d'hydrophytes **(HYD)**
Recouvrement de toute la surface en eau de la zone humide par la végétation aquatique (HYD+HELO)	continue	**Recou**	%	
Ceinture de végétation aquatique dans l'eau (HELO+HYD)	continue	**Ceinture**	%	
Berges végétalisées (autour de l'eau libre) (HELO)	continue	**Berge_veg**	%	
Présence de prédateurs (Poissons ou Amphibiens)	catégorielle	**Pred**		Présence (**O**)
				Absence (**N**)
Eau: Chlorophylle a	continue	**Chla**	µg/L	
Eau: Cyanobactéries	continue	**Cyano**	µg/L	
Eau: Conductivité	continue	**Cond**	µS/cm	
Eau: Turbidité	continue	**Turbi**	FTU	
Surface en eau libre	continue	**Surf_LI**	m^2	
Profondeur maximale	continue	**Pfdeur**	cm	

Sur chaque zone humide, les différentes espèces aquatiques floristiques présentes dans la zone d'eau superficielle (recouvrement et diversité) ont fait l'objet d'un relevé non exhaustif. Ces relevés ont permis de faire des catégories de zones humides en fonction de différentes modalités définies par la nature de la flore présente (**Flore_eau**): absence de végétation aquatique (NUL), présence majoritaire d'hydrophytes (HYD) ou d'hélophytes (HELO). La flore peut être absente ou quand elle est présente, couvrir tout ou partie de la zone humide. Pour décrire la distribution de la flore sur la zone humide, trois variables continues ont été créées:

i) une variable "recouvrement" (**Recou**) qui correspond au pourcentage de couverture de la surface totale de la zone en eau par la végétation (hydrophytes et hélophytes),

ii) une variable "ceinture" (**Ceinture**) qui correspond à un pourcentage de recouvrement de la végétation (hydrophytes et hélophytes) dans une bande tampon aquatique de deux mètres depuis le bord de la pièce d'eau et

iii) une variable liée au pourcentage de végétalisation (tous types de végétation) des berges de la pièce d'eau (**Berge_veg**).

La présence ou l'absence de prédateurs potentiels de type Amphibiens et Poissons a été notée sur chaque zone humide. La recherche de ces organismes a été réalisée à vue. A partir des relevés, des catégories de zones humides ont été créées selon deux modalités (**Pred**): présence de Poissons ou d'Amphibiens (O), ou absence constatée de prédateurs (N).

Différentes variables continues ont été notées. Une mesure indirecte du niveau trophique de l'eau à l'aide d'une sonde (AlgaeTorch: http://www.bbe-moldaenke.de/en/products/chlorophyll/details/algaetorch.html) qui calcule la concentration (µg/L) en chlorophylle a (**ChloA**) et en cyanobactéries (**Cyano**) a été réalisée. La conductivité (**Cond** en µS/cm) et le pH de l'eau ont été mesurés à l'aide de la sonde HANNA HI 98129 (http://www.hannainstruments.fr/produits.asp?langue=fr&famille=5&type=8&modele=456). La mesure du pH sera au besoin un appui à l'interprétation des analyses. La turbidité (**Turbi**) est calculée à l'aide d'une sonde (AlgaeTorch: http://www.bbe-moldaenke.de/en/products/chlorophyll/details/algaetorch.html). La surface en eau libre sur la zone humide a été mesurée à l'aide de la fonction "calcul de surface" du GPS (**Surf_LI**): après avoir enclenché cette fonction au bord de l'eau, le tour de la surface en eau de la zone humide a été

réalisé par un parcours à pied se terminant sur le point sur lequel avait été enclenché la fonction. La profondeur a été relevée en un point (si possible le plus profond). La mesure a été faite à partir de la berge à l'aide d'un fil gradué lesté (**Pfdeur**).

5.2.3 Espèces étudiées et données d'occurrence utilisées

Six espèces d'Odonates boréo-alpins peuvent potentiellement être présentes sur le périmètre d'étude: *Aeshna caerulea*, *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia*, *Somatochlora alpestris*, *Somatochlora arctica* et *Coenagrion hastulatum*. Les caractéristiques de ces espèces sont décrites dans différentes parties du mémoire (paragraphe 2.2. et paragraphe 4.2.2.). A l'exception de *Coenagrion hastulatum* (Zygoptère de petite taille et difficilement identifiable à l'état d'exuvie ou de larve) qui a été identifié par la recherche des adultes et à partir du métabarcoding, la détection des autres espèces a été réalisée à l'aide de quatre méthodes dont trois sont basées sur l'identification morphologique des espèces (larves, exuvies et adultes) sur les 125 sites échantillonnés et par métabarcoding sur 36 sites échantillonnés (voir paragraphe 4.2.3. et paragraphe 4.2.4 pour la description des méthodes de détection des espèces).

5.2.4 Analyses des données

5.2.4.1 Corrélations entre les variables environnementales régionales et locales descriptives de l'hétérogénéité des zones humides du territoire

Des corrélations de Spearman entre les variables continues régionales (dix variables) et locales (neuf variables) ont été calculées, à partir des données de l'échantillon, pour ne pas intégrer des variables corrélées entre elles dans les modèles de distribution des espèces. Pour se faire, le calcul des corrélations et un corélogramme ont été réalisés à partir du package "corrplot" (Wei and Simko, 2017) sur le logiciel R.3.5.3 (R Core Team 2019).

5.2.4.2 Modélisation de la distribution des espèces

Pour connaitre les distributions potentielles actuelles et futures des espèces, la méthode de modélisation développée par MacKenzie (2002), décrite dans le paragraphe 4.2.5.2, a été remobilisée ici. Elle permet de tester l'effet des variables environnementales sur les probabilités d'occupation d'un site par les espèces.

Parmi les espèces boréo-alpines présentes sur le périmètre d'étude, certaines sont très rares, elles occupent moins de 10% des sites échantillonnés: *Aeshna caerulea* est très rare (occupation de 2.4% des sites échantillonnés déterminée à partir d'une probabilité de détection de 1) et la probabilité de détection de *Coenagrion hastulatum* étant très faible (0.20) l'espèce semble occuper 7.2% des sites. La méthode ne permet pas de faire des tests de covariables sur des espèces aussi rares. Elle sera donc développée sur les espèces qui sont présentes dans plus de 10% des sites échantillonnés et dont la probabilité de détection est supérieure à 0.3: *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora alpestris*.

A partir des 117 sites de l'échantillon (huit sites ne présentaient pas des valeurs pour toutes les variables, du fait par exemple de l'enneigement ou de l'asséchement des zones humides lors des collectes de données sur le terrain), pour chaque espèce (*Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Leucorrhinia dubia*) la probabilité d'occupation des zones humides a été estimée à partir de différents modèles intégrant différentes covariables environnementales. Dans les modèles, les covariables ont toutes été intégrées une par une. Pour choisir le modèle qui explique le mieux l'occupation des les zones humides du territoire par les espèces, nous avons comparé leurs AIC. Dans un second temps, les covariables des meilleurs modèles ont été intégrées ensemble dans de nouveaux modèles pour tester si des effets additifs des variables permettaient de mieux expliquer l'occupation des zones humides par les espèces. Le modèle final dont l'AIC est le plus bas est celui qui

a été utilisé pour décrire les effets des variables les plus explicatives sur la probabilité d'occupation des espèces.

Le meilleur modèle basé sur des variables environnementales régionales (dont les données existent pour toutes les zones humides connues du territoire) a été utilisé pour prédire les probabilités d'occupation actuelles des espèces sur l'ensemble des zones humides connues du périmètre d'étude (797 zones humides). Les données bibliographiques de présence des espèces sur l'ensemble du territoire ont alors été utilisées pour comparer visuellement, sur une carte, leurs localisations aux probabilités d'occupation des espèces sur ces sites. A partir des cartes de comparaisons, une évaluation de la validité du modèle a été réalisée sur les capacités de prédictions de probabilités d'occupation supérieures à 0.2 sur les zones (secteurs rassemblant plusieurs zones humides) sur lesquelles la présence de l'espèce est connue (à partir des données bibliographiques). Les prédictions d'absence potentielle (probabilités d'occupations inférieures à 0.2) n'ont pas pu être évaluées car les données bibliographiques ne comprennent pas de relevés d'absence des espèces.

Pour modéliser la distribution future des espèces, nous ne pouvons utiliser que des variables pour lesquelles nous allons pouvoir intégrer des scénarios de leurs évolutions en 2050 et 2100. Pour prédire la distribution future de ces espèces et l'évolution de sa limite supérieure, nous avons choisi de travailler à partir du scénario socioéconomique intermédiaire du GIEC (A1B). Ce scénario est proche du profil représentatif d'évolution de concentration des gaz à effets de serre: RCP6.0. Les modèles de distributions futures des espèces se baseront sur les modèles des distributions actuelles, en intégrant pour les variables explicatives, les conséquences du changement de température dans les Alpes. Ces changements sont estimés dans une synthèse bibliographique réalisée par Gobiet et al. (2014) à une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade après 2050 et jusqu'en 2100 (Gobiet et al., 2014). Pour modéliser la distribution future des espèces, seules les variables pour lesquelles il est possible d'intégrer des scénarios de leurs évolutions en 2050 et 2100 pourront être utilisées. Pour pouvoir comparer ces distributions à la distribution actuelle, les probabilités d'occupations actuelles seront estimées de nouveau à partir des modèles construits à l'aide de ces variables sélectionnées.

5.3 Résultats

5.3.1 Corrélations entre les variables environnementales régionales et locales descriptives de l'hétérogénéité des zones humides du territoire

Certaines variables locales sont fortement corrélées entre elles (R^2>0.50) ou à des variables régionales (Fig.19 et Annexe 3). Par exemple, plus les sites sont profonds plus les berges sont végétalisées (R^2=0.71 et p value<0.01) et plus la concentration de chlorophylle a est élevée, plus la concentration en cyanobactéries est également élevée (R^2=0.6 et p value<0.01).
Les modèles seront donc construits en prenant en compte les neuf variables régionales et les huit variables locales suivantes (sans intégrer dans les mêmes modèles des variables fortement corrélées entre elles): Altitude, Température, NDVI, NbZH_1000, Exposition, Pente, Precipitation, Ensoleillement, Surface, Recou, Ceinture, Berge_Veg, Cyano, ChloA, Turb, Pfdeur et Cond. En plus de ces variables continues, seront intégrées les variables catégorielles Flore_eau et Pred.

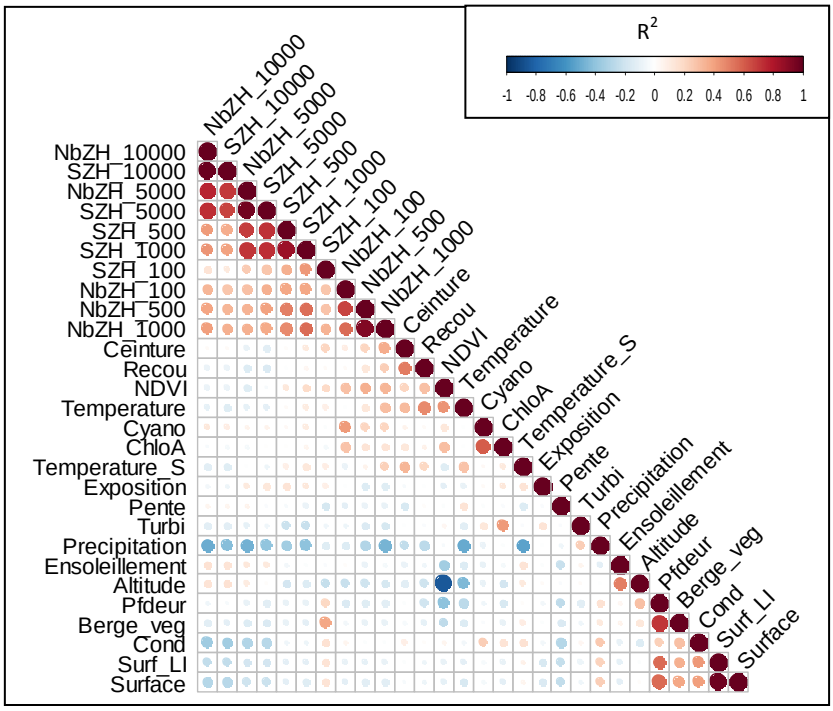

Figure 19. Corrélogramme de l'ensemble des variables locales étudiées et des variables régionales explicatives pour décrire la variabilité des zones humides échantillonnées sur le périmètre d'étude. Certaines variables apparaissent très corrélées entre elles au vu des points de forts diamètres et de colorations très foncées: R^2 (le coefficient de Spearman) varie entre -1 (représenté par de gros cercles bleus très foncés) et 1 (en rouge très foncé).

5.3.2 Modélisation de la distribution des espèces en 2020, 2050 et 2100

L'ensemble de cette étude a porté sur la limite supérieure de la distribution des espèces boréo-alpines (au dessus de 1900 mètres). Effectivement la limite inférieure actuelle de l'aire de distribution de *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora alpestris* est située entre 1253m et 1441m (table 11). Compte tenu du fait que l'aire de distribution des espèces spécialistes pourra connaitre un déplacement de ses limites inférieures vers des altitudes plus hautes de 3 à 10 mètres par décade (Hiddink and Hofstede, 2008; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008; Parolo and Rossi, 2008), la limité inférieure de l'aire des espèces d'Odonates boréo-alpins de la région de Chamonix n'atteindra pas 1900m à l'horizon 2100 (table 11) .

Table 11. Estimation de l'élévation potentielle de la limite inférieure des aires de distribution de *Aeshna juncea*, *Leucorrhinia dubia* et *Somatochlora alpestris*. La limite inférieure actuelle est l'altitude au dessus de laquelle 90% des observations ont été réalisée. Elle est calculée à partir des données de présence des espèces en Haute-Savoie (après 1982). Les élévations de 2050 et 2100 sont calculées selon deux scénarios issus de la bibliographie. Nous supposons que cette limite augmente de façon constante de 3 ou 10 mètres tous les dix ans (Hiddink and Hofstede, 2008; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008; Parolo and Rossi, 2008).

Espèce	Limite inférieure en 2020	Limite inférieure en 2050		Limite inférieure en 2100	
		Élévation de 3 m par décade	Élévation de 10 m par décade	Élévation de 3 m par décade	Élévation de 10 m par décade
Aeshna juncea	1253	1262	1283	1277	1312
Leucorrhinia dubia	1270	1279	1300	1294	1350
Somatochlora alpestris	1441	1450	1471	1465	1521

5.3.2.1 Modélisation de la distribution de Aeshna juncea

Le meilleur modèle pour décrire l'occupation des zones humides de l'échantillon par *Aeshna juncea* est un modèle qui additionne les effets des variables suivantes: NDVI, Ceinture et Precipitation (Annexe 4). D'après ce modèle, la probabilité d'occupation de l'espèce est plus forte sur des sites sur lesquels le recouvrement en végétation de la ceinture et la couverture du sol autour de la zone

humide par de la végétation (NDVI) sont importants, et aussi, les précipitations ne sont pas trop importantes (Fig.20).

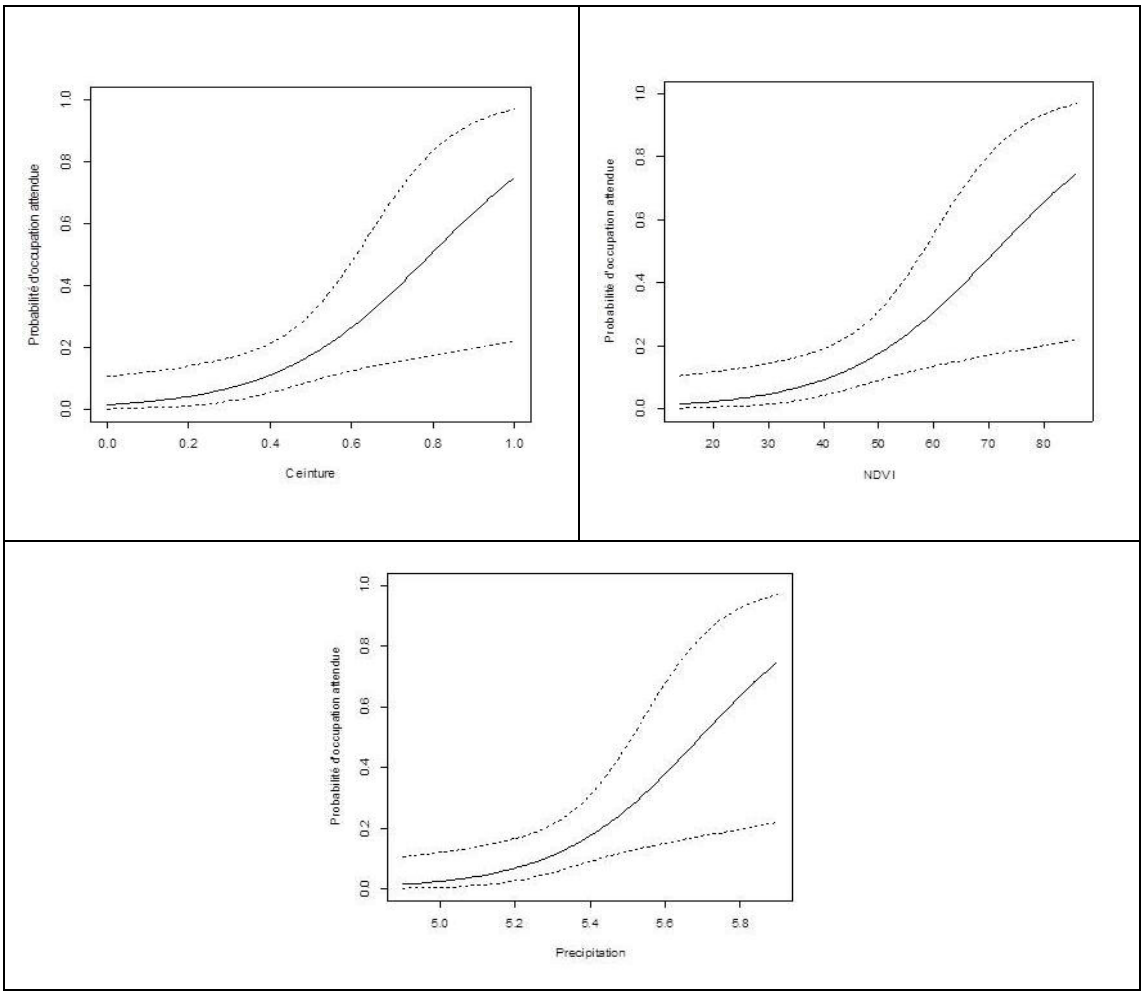

Figure 20. De haut en bas et de gauche à droite: représentations des effets de la variabilité de la ceinture, du NDVI et des précipitations sur la probabilité d'occupation d'un site par *Aeshna juncea* (sont superposés les intervalles de confiance à 95%). Ces résultats sont issus du meilleur modèle "NDVI+Ceinture+ Precipitation".

Les différents modèles réalisés nous permettent de noter les effets significatifs d'autres variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides par les espèces: plus il y a de zones humides autour du site visité et plus la présence de végétation dans et autour de la pièce d'eau est importante, plus les probabilités d'occupation de cette pièce d'eau par l'espèce sont élevées. Les présences de "prédateurs"(qui sont aussi des proies), de *Leucorrhinia dubia* ou de *Somatochlora alpestris* sont également fréquentes sur les sites de présence de *Aeshna juncea*.

Pour prédire la distribution potentielle actuelle de *Aeshna juncea*, le modèle basé exclusivement sur la variabilité du NDVI et des précipitations sur les zones humides connues du périmètre d'étude a été utilisé, car la variable ceinture n'est pas connue sur les zones non échantillonnées. Ce modèle est le meilleur des modèles construits sans variable locale (Annexe 4). La comparaison visuelle entre la carte des probabilités d'occupation dressée à partir de ce modèle et les données bibliographiques de présence des espèces (Fig.21) permet de valider le modèle à 100% pour ce qui est de prédire les présences potentielles de l'espèce. En effet les données bibliographiques de présences sont toutes situées sur des zones sur lesquelles la probabilité d'occupation est supérieure à 0.2.

Sur la partie isolée au centre-Est du territoire d'étude des probabilités d'occupation élevées sont situées sur des zones où des absences ont été notées lors de l'étude et aucune donnée de

présence n’a été relevée dans la bibliographie. Effectivement les zones humides à l'Est de ce secteur sont principalement des zones de pentes qui ne conviennent pas aux Odonates boréo-alpins.

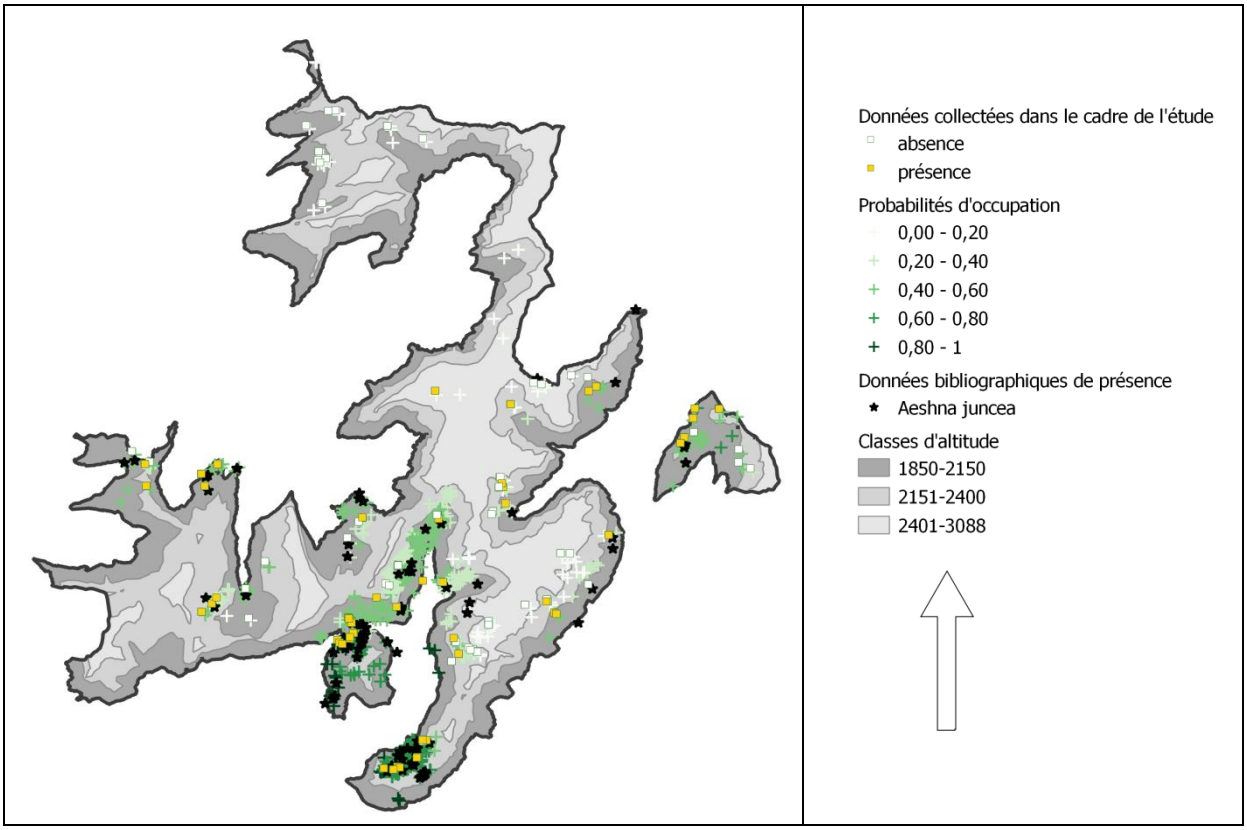

Figure 21. Comparaison des distributions des données bibliographiques de présence de *Aeshna juncea* et sur les zones humides connues, des probabilités d'occupation estimées par le modèle "NDVI+Precipitation" pour *Aeshna juncea* en 2020. Le modèle utilisé pour représenter les probabilités d'occupations est le meilleur modèle construit à partir des variables régionales. Les données collectées en 2017, 2018 et 2019, qui ont servi à la construction du modèle, sont figurées sur la carte pour information.

Pour modéliser la distribution future de *Aeshna juncea*, le modèle basé sur la variable régionale "Temperature" (Annexe 4) a été utilisé. La variation de température sur les sites et dans le temps est intégrée dans le modèle pour dresser et comparer les cartes de distributions potentielles de *Aeshna juncea* en 2020, 2050 et en 2100 (Fig. 22). Les probabilités d'occupation par l'espèce des zones humides des tranches altitudinales les plus hautes, très faibles voire nulles aujourd'hui, augmentent avec le temps. D'après les résultats de ce modèle, en 2100 seule une zone humide (lac du plan du Buet) sur les 797 connues aurait une probabilité entre 0.2 et 0.4 d'être occupée par *Aeshna juncea*. Les autres zones humides ont des probabilités d'occupation par *Aeshna juncea* de plus de 0.4. L'ensemble des valeurs de probabilités d'occupations prédites, sur les zones humides connues sur le territoire, augmentent avec le temps. La limite supérieure de l'aire de distribution de *Aeshna juncea* sur le périmètre d'étude pourrait donc s'élever de 272 mètres entre 2020 et 2100 (3.4m/an): dans ce contexte et en se basant sur les données de la table 11, la limite inférieure de cette aire pourrait s'élever à 1255m en 2050 et à 1525m en 2100.

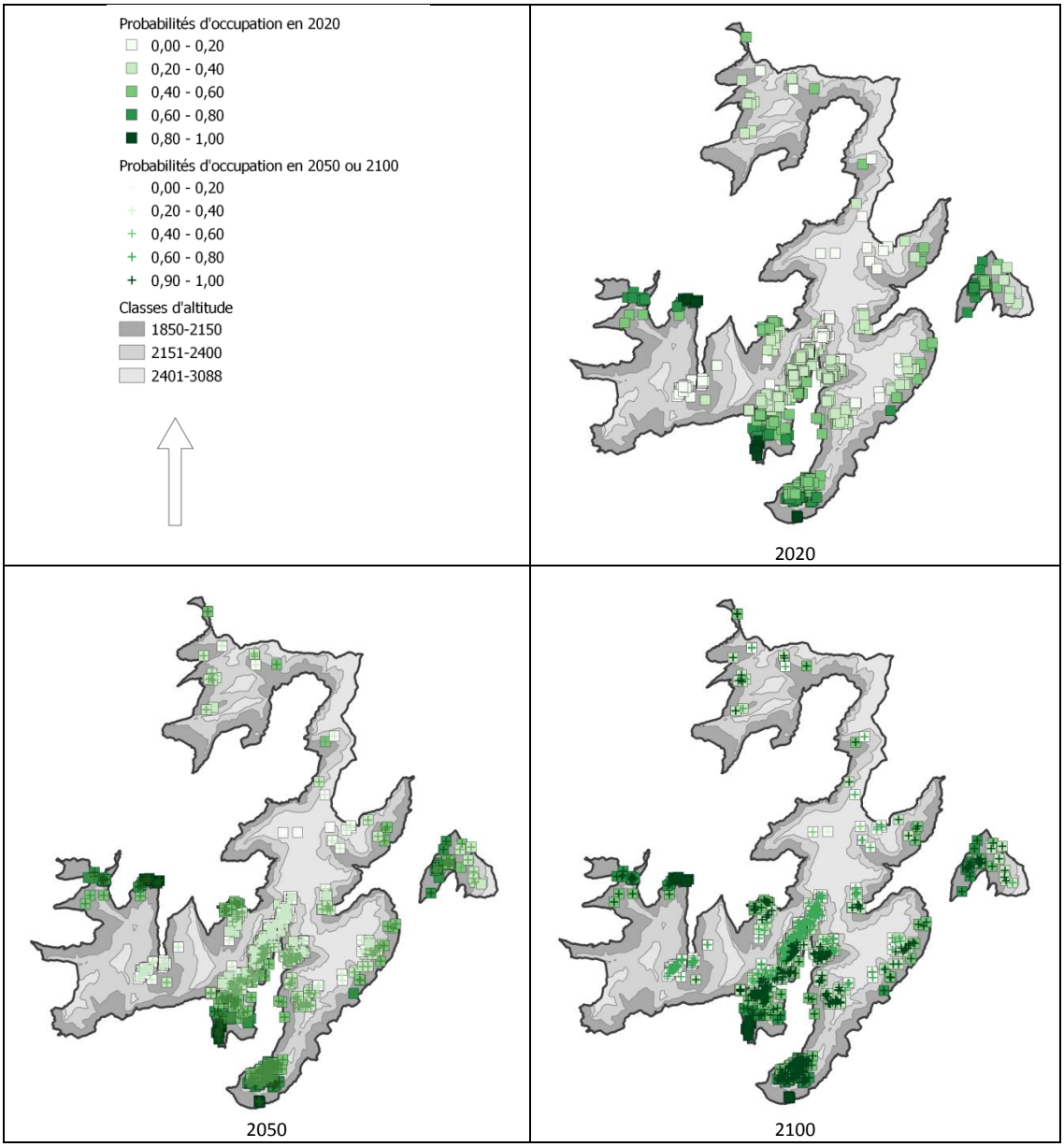

Figure 22. Distributions potentielles de *Aeshna juncea* en 2020, 2050 et 2100. Les cartes sont basées exclusivement sur la variation de température des sites dans le temps en considérant une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade jusqu'en 2100 (Gobiet et al., 2014). Les probabilités d'occupation des zones humides en 2050 et 2100 sont superposées à celles de 2020 pour que les cartes soient intégratrices de l'évolution des probabilités d'occupation.

5.3.2.2 Modélisation de la distribution de Somatochlora alpestris

Le meilleur modèle pour décrire l'occupation des zones humides de l'échantillon par *Somatochlora alpestris* est un modèle qui intègre la temperature estivale seule (Annexe 5). D'après ce modèle, la probabilité d'occupation de l'espèce est plus forte sur des sites sur lesquels la température est plus élevée (Fig.23). Par ailleurs d'après les résultats obtenus à partir des différents modèles, elle est plus présente sur des sites sur lesquels la couverture du sol autour de la zone humide par de la végétation est importante (NDVI) et occupés par *Aeshna juncea* ou des "prédateurs" (qui sont aussi des proies).

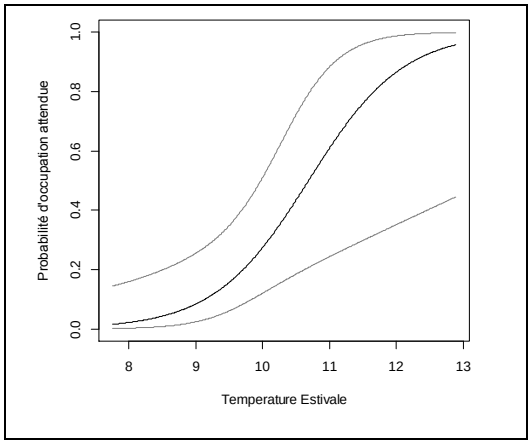

Figure 23. Représentation des effets de la variabilité de la température estivale sur la probabilité d'occupation d'un site par *Somatochlora alpestris*. Ce résultat est issu du meilleur modèle "Temperature".

Pour modéliser la distribution potentielle actuelle et future de *Somatochlora alpestris*, la variable qui explique le mieux sa présence ou son absence dans les modèles testés a été utilisée: c'est la température estivale, variable pour laquelle il est possible de faire des scénarios d'évolution de ses valeurs en 2050 et 2100 (Fig. 24 et 25).

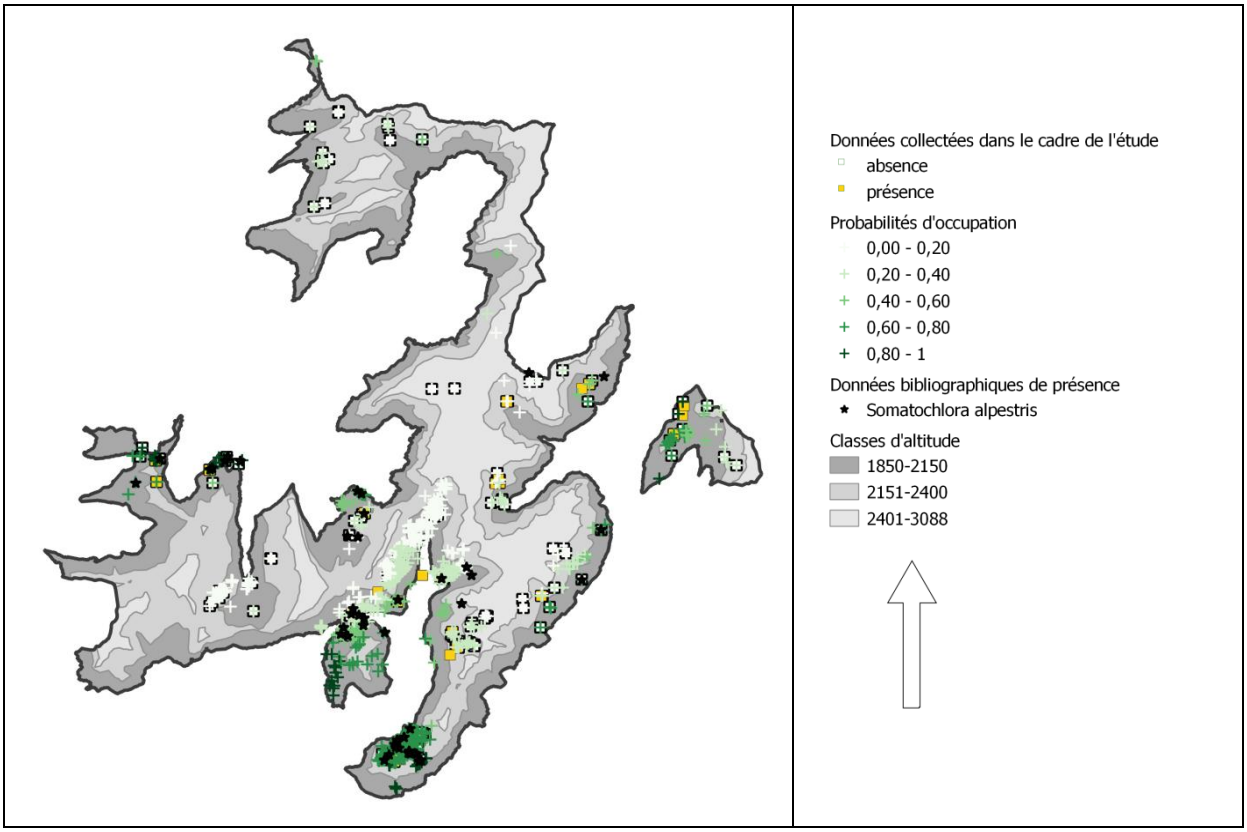

Figure 24. Comparaison des distributions des données bibliographiques de présence de *Somatochlora alpestris* et sur les zones humides connues, des probabilités d'occupation estimées par le modèle "Temperature" pour *Somatochlora alpestris* en 2020. Le modèle utilisé pour représenter les probabilités d'occupations est le meilleur modèle. Les données collectées en 2017, 2018 et 2019, qui ont servi à la construction du modèle, sont figurées sur la carte pour information.

La comparaison visuelle entre la carte des probabilités d'occupation dressée à partir de ce modèle et les données bibliographiques de présence des espèces (Fig.24) permet de valider le modèle à 100% pour ce qui est de prédire les présences potentielles de l'espèce. En effet les données de présence de *Somatochlora alpestris* issues de la bibliograhie sont toutes situées sur des zones sur lesquelles la probabilité d'occupation est supérieure à 0.2. Une donnée de présence issue de la bibliographie est présente dans une zone où la probabilité d'occupation est estimée comme nulle.

Cette donnée située à 2600m au niveau du col des Corbeaux a été infirmée par l'observateur (Guibentif, com pers): de plus cette zone (visitée lors des capagnes de terrain 2017, 2018 et 2019) est exempte de zones humides.

Sur la partie isolée au centre-Est du territoire d'étude, comme pour *Aeshna juncea*, des probabilités d'occupation supérieures à 0.4 sont situées sur des zones où des absences ont été notées lors de l'étude et aucune donnée de présence a été relevée dans la bibliographie. Sur la zone située au Nord-Ouest (combe de Bostan, lac des Chambres, bassin du lac de la Vogealle), des probabilités d'occupations comprises entre 0.2 et 0.8 sont estimées sur des zones humides sur lesquelles l'absence de l'espèce a été observée lors des campagnes de terrain (2017, 2018, 2019) et aucune donnée de présence existe dans la bibliographie. Néanmoins, sur la combe de Bostan, une donnée de présence de *Asehna juncea* a été relevée en 2019 (aucune donnée n'avaité été relevée auparavant), il est possible que nous n'ayons pas détectée *Somatochlora alpestris* alors qu'elle était présente sur cette combe et que l'évolution actuelle des milieux permette à court terme une installation de *Somatochlora alpestris* dans cette combe, sur laquelle des zones humides entourées d'un sol recouvert de végétation sont présentes.

Les probabilités d'occupation par l'espèce des zones humides des tranches altitudinales les plus hautes sont très faibles voire nulles aujourd'hui et elles augmentent avec le temps. D'après les résultats de notre modèle, en 2100 aucune zone humide de la zone d'étude aura des probabilités inférieures ou égales à 0.2 d'être occupée par *Somatochlora alpestris*. L'ensemble des valeurs de probabilités d'occupations prédites, sur les zones humides connues sur le territoire, augmentent avec le temps. Les données de présence actuelles de la limite supérieure de l'aire de distribution de *Somatochlora alpestris* sur le périmètre d'étude pourraient donc s'élever de 284 mètres entre 2020 et 2100 (3.6m/an): dans ce contexte et en se basant sur les données de la table 11, la limite inférieure de cette aire pourrait s'élever à 1549m en 2050 et à 1729m en 2100.

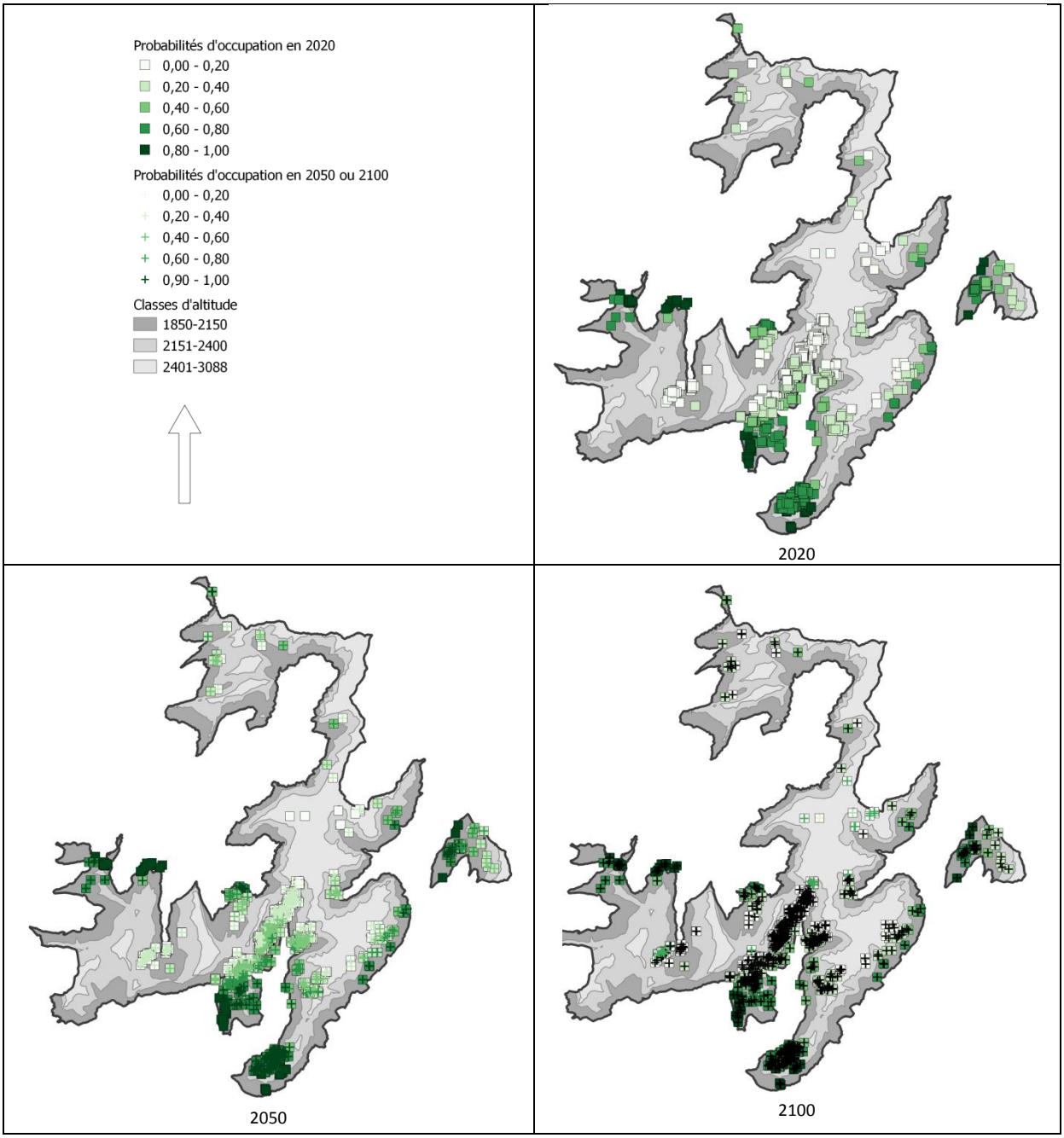

Figure 25. Distribution potentielle de *Somatochlora alpestris* en 2020, 2050 et 2100. Le modèle utilisé est basé sur une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade jusqu'en 2100 (Gobiet et al., 2014). Les probabilités d'occupation des zones humides en 2050 et 2100 sont superposées à celles de 2020 pour que les cartes soient intégratrices de l'évolution des probabilités d'occupation.

5.3.2.3 Modélisation de la distribution de Leucorrhinia dubia

Le meilleur modèle pour décrire l'occupation des zones humides de l'échantillon par *Leucorrhinia dubia* est un modèle qui intègre la temperature estivale et la présence de végétation hydrophyte et hélophyte dans l'eau (Annexe 6). D'après ce modèle, la probabilité d'occupation de l'espèce est plus forte sur des sites sur lesquels la température est plus élevée (Fig.26) et de la végétation est présente dans l'eau. Par ailleurs d'après les résultats significatifs obtenus à partir des différents modèles, plus il y a de zones humides autour du site visité, plus la surface d'eau libre recouverte par la végétation est importante ou la zone est fortement ensoleillée, plus les précipitations sont faibles, plus les probabilités d'occupation de cette pièce d'eau par l'espèce sont élevées. La présence de *Aeshna juncea est* également fréquente sur les sites de présence de *Leucorrhinia dubia*.

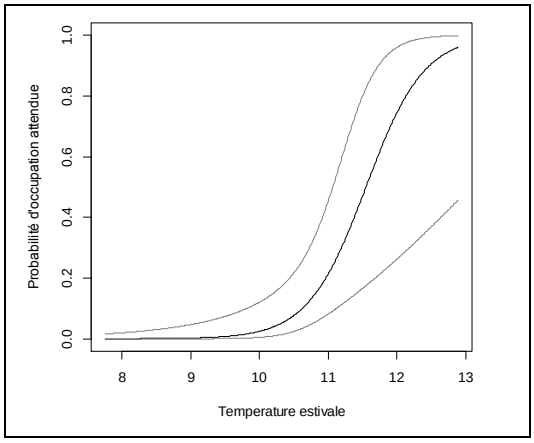

Figure 26. Représentation des effets de la variabilité de la température estivale sur la probabilité d'occupation d'un site par *Leucorrhinia dubia*. Ce résultat est issu du meilleur modèle "Temperature+Flore_eau".

Pour modéliser la distribution potentielle actuelle et future de *Leucorrhinia dubia*, la variable régionale qui explique le mieux sa présence ou son absence dans les modèles testés (la variable locale "Flore_eau" étant connue uniquement sur les zones humides échantillonées) a été utilisée: c'est la température estivale, variable pour laquelle des scénarios d'évolution de ses valeurs en 2050 et 2100 existent (Fig. 27 et 28). Le modèle "Temperature" est équivalent en termes d'AIC au meilleur modèle "Temperature+Flore_eau" (Annexe 6).

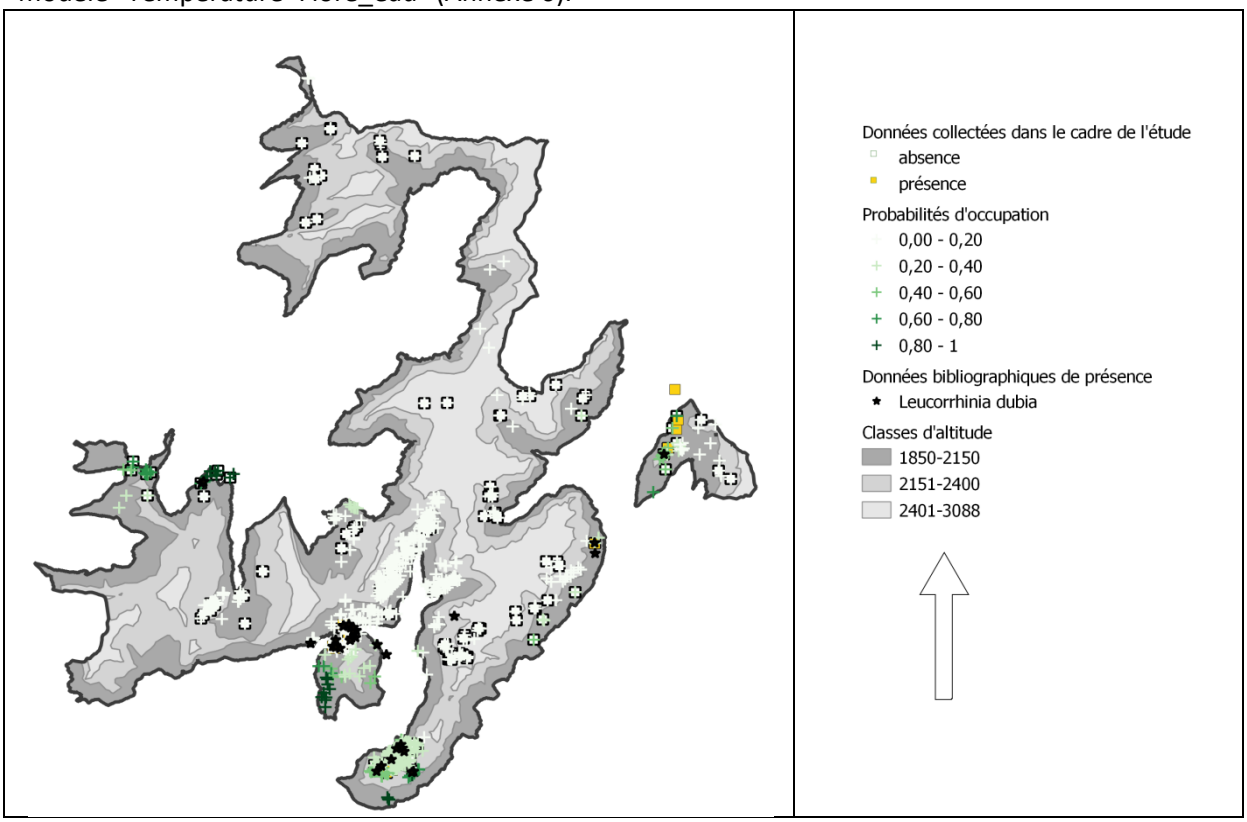

Figure 27. Comparaison des distributions des données bibliographiques de présence de *Leucorrhinia dubia* et sur les zones humides connues, des probabilités d'occupation estimées par le modèle "Temperature" pour *Leucorrhinia dubia* en 2020. Le modèle utilisé pour représenter les probabilités d'occupations est équivalent au meilleur modèle. Les données collectées en 2017, 2018 et 2019, qui ont servi à la construction du modèle, sont figurées sur la carte pour information.

La comparaison visuelle entre la carte des probabilités d'occupation dressée à partir de ce modèle et les données bibliographiques de présence des espèces (Fig.27) permet d'évaluer la validité du modèle. La plupart des données de présence issues de la bibliographie sont situées sur cinq zones pour lesquelles la probabilité d'occupation des zones humides est estimée comme supérieure à 0.2. Deux zones de présence issues des données de la bibliographie sont caractérisées par des

probabilités d'occupation des zones humides estimées comme nulles ou très faibles (inférieures à 0.2), ou par une absence de donnée de localisation de zone humide connue (localisation d'un individu ératique sur le glacier de la Floria). Pour la première, située autour du lac de Pormenaz, les données de présences sont confirmées par les données collectées lors des campagnes de terrain de 2017, 2018 et 2019. Les prédictions de probabilités d'occupation (supérieures à 0.2) du modèle sont donc confirmées à 83% par les données de présence de *Leucorrhinia dubia* issues de la bibliographie.

Des probabilités d'occupation comprises entre 0.2 et 0.8 sont estimées sur des zones humides sur lesquelles l'absence de l'espèce a été observée lors des campagnes de terrain (2017, 2018, 2019) et aucune donnée de présence n'existe dans la bibliographie: c'est le cas exclusivement pour la zone des Grands Vans. Certaines des zones humides de la zone des Grands Vans présentent effectivement des potentiels intéressants pour l'espèce (recouvrement de végétation par exemple), mais l'espèce n'a pas été détectée. Les sites les plus proches où la présence a été détectée sont à moins de 2 kilomètres (entre 1700 et 2200 mètres de distance). Ils ne sont pas séparés des sites des Grands Vans par des reliefs et sont situés à des altitudes plus basses comprises entre 1800 et 2000 mètres. Les sites des Grands Vans pourraient être occupés sans que nous ayons détecté la présence de l'espèce ou ils pourraient à court terme être colonisés.

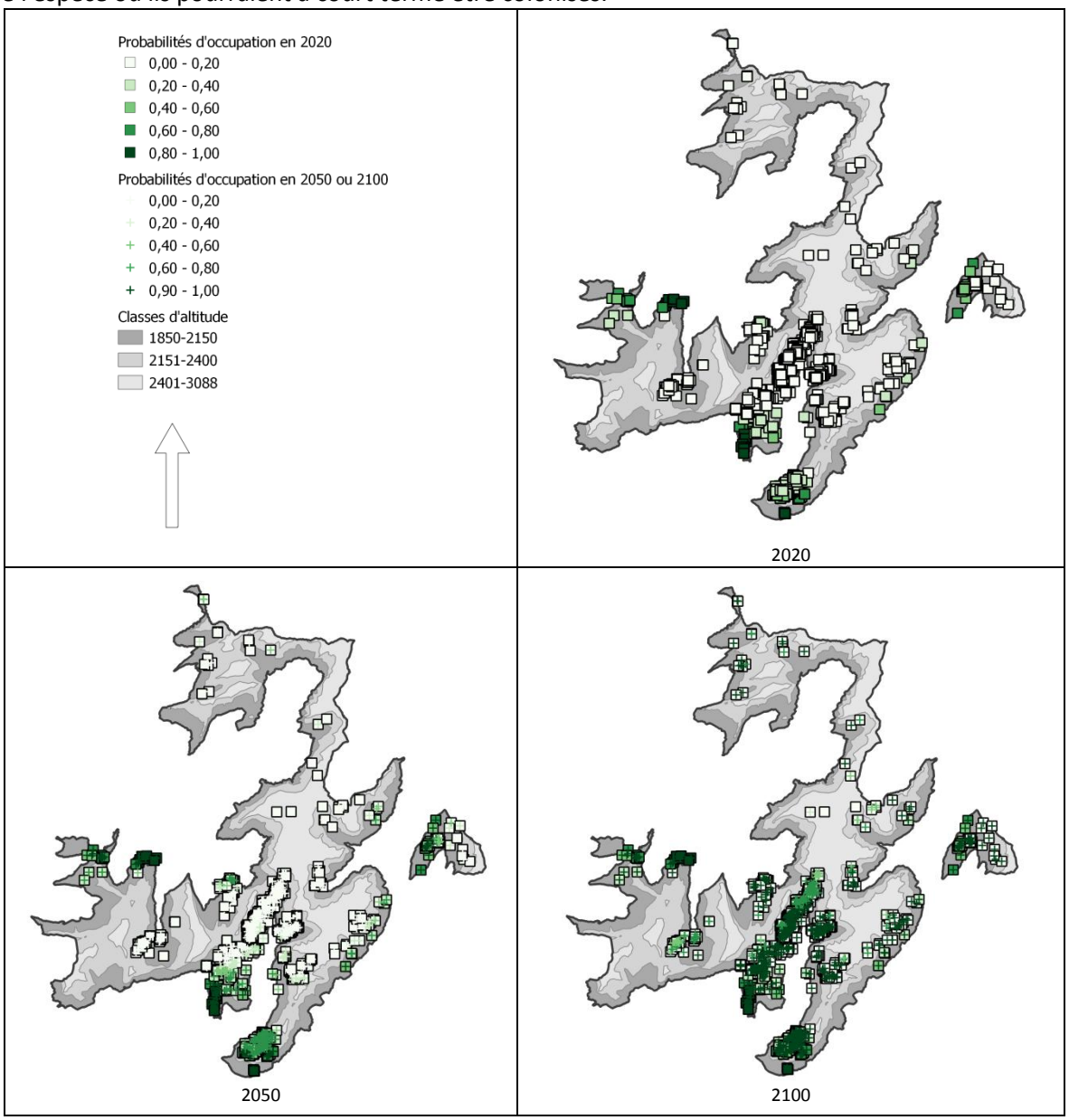

Figure 28. Distribution potentielle de *Leucorrhinia dubia* en 2020, 2050 et 2100. Le modèle utilisé est basé sur une augmentation de la température de 0.25°C par décade avant 2050 et de 0.36°C par décade jusqu'en 2100 (Gobiet et al.,

2014). Les probabilités d'occupation des zones humides en 2050 et 2100 sont superposées à celles de 2020 pour que les cartes soient intégratrices de l'évolution des probabilités d'occupation.

Les probabilités estimées d'occupation par l'espèce des zones humides des tranches altitudinales les plus hautes, sont nulles aujourd'hui et augmentent avec le temps. D'après les résultats du modèle, en 2100 seules deux zones humides des 797 connues ont de faibles probabilités (<0.2) d'être occupées par *Leucorrhinia dubia.* 90% des zones humides de la tranche altitudinale la plus élevée ont des probabilités d'occupation suppérieures à 0.2. L'ensemble des valeurs de probabilités d'occupation prédites, sur les zones humides connues sur le territoire, augmentent avec le temps. La limite supérieure de l'aire de distribution de *Leucorrhinia dubia* sur le périmètre d'étude pourrait donc s'élever de 308 mètres entre 2020 et 2100 (3.9m/an): dans ce contexte et en se basant sur les données de la table 11, la limite inférieure de cette aire pourrait s'élever à 1387m en 2050 et 1582m en 2100.

5.3.3 Identification des zones à enjeux pour la conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins

Les six espèces boréo-alpines d'Odonates ne sont pas protégées, elles sont identifiées comme étant quasi-menacées d'extinction (NT) et vulnérables (VU) en particulier du fait des impacts du changement climatique (Dupont, 2010; UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016). Les déclinaisons régionale en Auvergne Rhône-Alpes (Soissons and Lamouille-Hébert, 2019) et départementale en Haute-Savoie (Lamouille-Hébert, 2020) du plan national d'action mettent en évidence la nécessité d'actions de protection et de suivis des milieux hébergeant ces espèces menacées. Bien que ces espèces ne soient pas protégées, leurs habitats font pour la plupart partie de la liste des habitats d'intérêt communautaire au titre de la directive européenne habitat-faune-flore (1992). De plus, certaines des espèces étudiées (*Leucorrhinia dubia*, *Somatochlora alpestris* et *Aeshna caerulea*) sont identifiées comme des espèces qui sont prises en compte de manière insuffisante dans les réseaux d'aires protégées (Coste et al., 2010).

Cette étude a pour objectif d'identifier des zones à enjeux de conservation et de faire des propositions aux gestionnaires pour mitiger les impacts du changement climatique sur les espèces d'Odonates boréo-alpins menacées d'extinction.

Les zones humides d'altitude du périmètre d'étude présentant de la végétation sur la surface d'eau libre (recouvrement important sur l'ensemble et en particulier sur la ceinture de la pièce d'eau libre), entourées d'un environnement plus végétal que minéral (NDVI) favorisent la présence et le maintien de *Aeshna juncea*. La distribution de *Somatochlora alpestris* est elle influencée principalement par la température, mais l'espèce affectionne également les zones humides entourées de sol couvert de végétation (NDVI). Pour *Leucorrhinia dubia*, la présence de végétation (hydrophytes ou hélophytes) favorise la présence de l'espèce. Les zones humides présentant de la végétation dans l'eau libre sont donc importantes à préserver au vu des enjeux de conservation des Odonates boréo-alpins. Elles peuvent être localisées à partir des données reccueillies sur l'échantillon (Fig.29): 98% des zones humides de l'échantillon recouvertes à plus de 1% de végétation sur leur surface en eau libre, se situent entre 1900 et 2400 mètres. Seule une zone humide de la strate altitudinale la plus élévée, située 300m au dessus des Lacs des Chéserys, était partiellement recouverte de végétation aquatique (1%).

Les zones sur lesquelles des zones humides ont été identifiées comme à préserver sont pour partie en réserves naturelles nationales. Celles qui sont donc les plus vulnérables à une dégradation ou à une disparition liée aux activités anthropiques sont situées en dehors des réserves (Fig.29): combe d'Oddaz, combe des Foges, zone des Grands Vans, lac de la Flégère, zone du Creux aux Vaches, zone de la Loriaz, crête des Posettes "élargie", Plan des Reines. La préservation des zones humides pas encore végétalisées mais présentes dans un tampon de 300 mètres au-dessus des zones végétalisées (à leur surface ou autour) est a prévoir pour préserver les zones à enjeux futurs pour la conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins.

56% du périmètre d'étude, est situé en réserve naturelle nationale et fait l'objet d'une règlementation stricte des usages. D'autre part, les zones humides hors réserves font également l'objet d'une règlementation stricte du fait de leur qualité de zone humide: cette règlementation ne contraint néanmoins pas les usages (alpages, activités de loisirs d'hiver et d'été). Or, certains usages en dehors et en réserve nationale naturelle peuvent être favorables ou défavorables aux espèces: par exemple le piétinement et l'enrichissment des zones humides par les animaux d'élevage en alpage peuvent dégrader les milieux et menacer la survie des espèces d'Odonates boréo-alpins, mais cette activité peut également contribuer à la préservation d'autres sites par l'entretien de zones d'abreuvages ou le maintien des milieux ouverts.

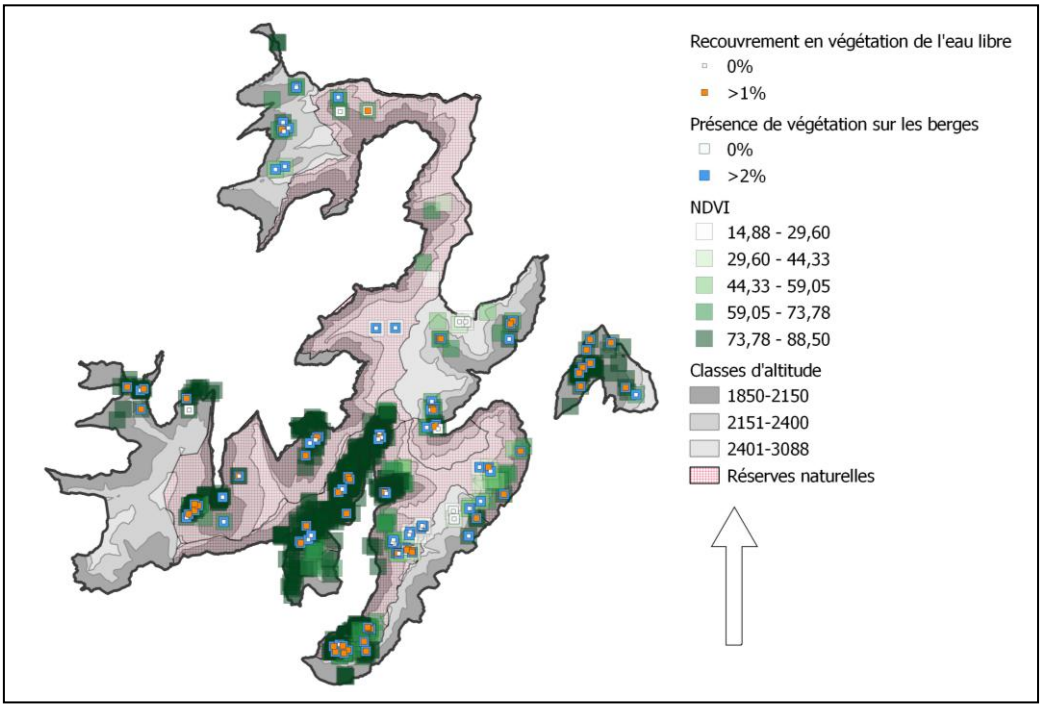

Figure 29. Distribution des NDVI, pourcentages de végétation sur les berges et poucentage de recouvrement par la végétation de l'eau libre des zones humides connues (NDVI) et échantillonées (recouvrement et végétation des berges) sur la zone d'étude et dans les réserves naturelles nationales.

Pour *Aeshna juncea* et *Leucorrhinia dubia*, plus il y a de zones humides dans le tampon autour d'une zone humide étudiée, plus les probabilités de présence de ces espèces sur cette zone humide ciblée sont importantes. Dans le cadre de cette étude, les zones humides n'apparaissent pas isolées dans des zones tampons de 500 mètres. Aucune action de création de zone humide ne semble donc nécessaire à court terme dans ce cadre. Néanmoins, l'asséchement actuel et à venir de certaines de ces zones humides dans le cadre du changement climatique n'a pas été étudié dans cette étude: les zones humides connues ont été considérées comme en eau. Il est possible que des zones humides disparaissent, que la durée de leur période en eau diminue et que la création ou la restauration de certaines zones humides soient donc nécessaires à moyen terme.
Les prospections réalisées mettent en évidence la rareté de *Aeshna caerulea* et de *Coenagrion hastulatum*: il est nécessaire de préserver tous les sites de présence connue de cette espèce par des outils adaptés. Les zones à enjeu de conservation peuvent donc être identifiées comme tous les habitats actuels et futurs occupés ou qui seront potentiellement occupés par ces espèces (Fig.30). Les sites les plus menacés de disparition sont ceux qui ne sont pas en réserves naturelles nationales. Ils sont situés sur différentes zones prioritaires de conservation pour *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Leucorrhinia dubia*: combe des Foges, lac de la Flégère, crête des Posettes et Plan les Rennes.

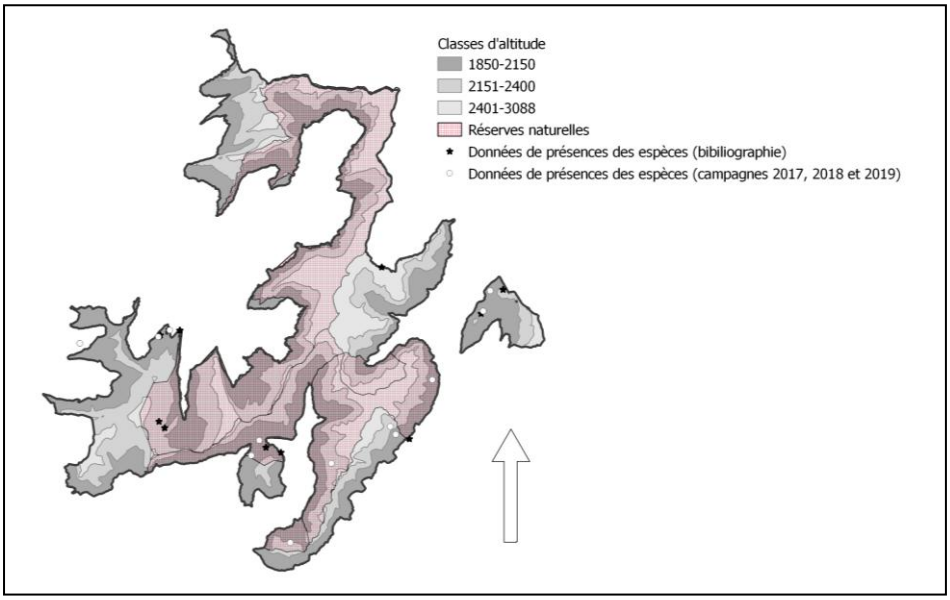

Figure 30. Carte de distribution des données de présence connues de *Aeshna caerulea* et de *Coenagrion hastulatum* sur le périmètre d'étude et en réserves naturelles nationales.

A l'échelle du département de Haute-Savoie, en dehors du périmètre d'étude et des réserves naturelles nationales, il est nécessaire de préserver les zones humides et les réseaux de zones humides d'altitude sur lesquels la présence des espèces d'Odonates boréo-alpins est connue (126 zones humides représentant moins de 4% des zones humides du département: localisations sur la figure 31) ainsi que les zones humides présentant de la végétation à la surface de l'eau libre. Un travail d'identification des zones humides recouvertes ou avec une ceinture de végétation aquatique sera nécessaire.

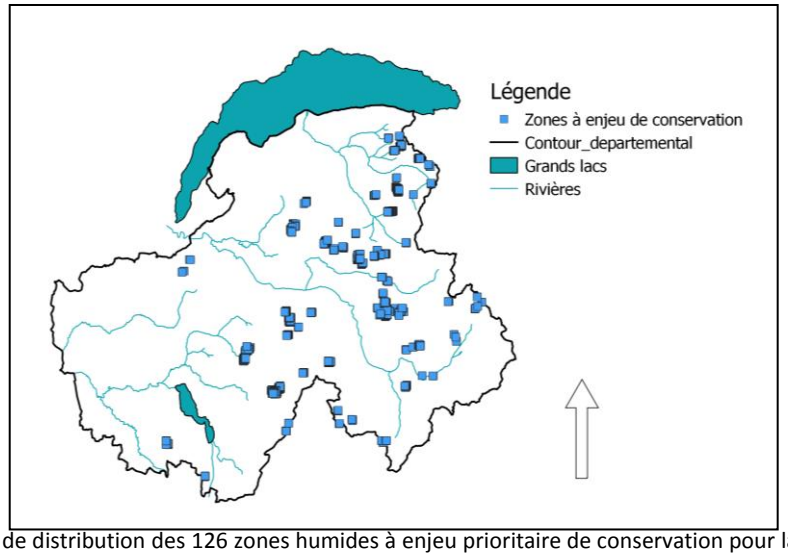

Figure 31. Carte de distribution des 126 zones humides à enjeu prioritaire de conservation pour la préservation des espèces d'Odonates boréo-alpins en Haute-Savoie.

Pour l'ensemble des zones humides identifiées comme prioritaires à préserver (en dehors et en espace naturel protégé), des échanges sont indispensables entre les gestionnaires des espaces naturels et les différents acteurs économiques à l'origine des divers usages de ces espaces (par exemple les alpagistes, les gestionnaires de refuges et les exploitants des stations de ski). Effectivement, la préservation des zones humides des zones à enjeux de conservation repose sur la sensibilisation des acteurs du territoire et peut nécessiter des mises en défens de ces zones, pour limiter l'érosion des habitats (larvaires et des émergents) des espèces d'Odonates boréo-alpins, par les piétinements liés aux animaux d'élevage ou à la surfréquentation humaine lors des périodes

estivales (par exemple liée à la pratique de trail, randonnées, VTT ou la réalisation d'événements sportifs). Les zones humides et en particulier les zones humides d'altitude sont des milieux qualifiés de prioritaires dans le cadre du Schéma départemental des espaces naturels sensibles de Haute-Savoie: ces actions de gestion et de préservation de ces milieux pour la conservation des espèces menacées d'Odonates boréo-alpins pourront s'inscrire dans ce cadre technique et financier, si les collectivités intègrent ces actions prioritaires du "plan d'action départemental en faveur des Odonates rares et ménacés" dans leurs projets de territoires (Lamouille-Hébert, 2020).

Par ailleurs, une amélioration des connaissances sur la distribution actuelle et future des zones humides du département est indispensable pour pouvoir protéger efficacement ces milieux et les espèces d'Odonates boréo-alpins qu'ils hébergent.

Un suivi dans le temps de l'évolution de la distribution des espèces sera nécessaire pour évaluer l'efficacité des actions proposées pour leur préservation et l'évolution réelle de leurs distributions (Sekhon et al., 2016; Sharma et al., 2015). Pour mettre en place ces suivis, un plan d'échantillonnage devra être élaboré et les protocoles de détection des espèces standardisés.

5.4 Discussion

5.4.1 Variables environnementales décrivant la distribution des espèces sur le territoire

La présence d'une ceinture de végétation (hydrophytes+hélophytes), d'une couverture du sol par de la végétation (NDVI) autour des zones humides étudiées et d'hélophytes ou d'hydrophytes à la surface de l'eau, ont des effets significatifs respectivement sur la présence de *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et de *Leucorrhinia dubia* (Annexes 4, 5 et 6). Dans la littérature, les habitats larvaires, d'émergence et de ponte de ces trois espèces en France et en Allemagne sont décrits comme étant des zones présentant de la végétation (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Wildermuth, 2013b). Néanmoins sur le térritoire d'étude, quelques individus de *Somatochlora alpestris*, sont présents, sur des sites sur lesquels il n'y a pas de végétation dans l'eau mais dont les berges (sphaignes, végétation diverse) et le fond de la pièce d'eau (sphaignes, matière organique) ne sont pas constitués de minéral (Fig.32). Ces sites sont situés dans des zones sur lesquelles aucune zone humide ne présente de végétation dans l'eau. L'espèce occupe donc des habitats complémentaires à ceux identifiés comme les plus favorables dans la littérature.

Figure 32. Illustration de la présence de larves et d'émergence de *Somatochlora alpestris* dans un contexte de zone humide dans un environnement minéral présentant de la végétation sur les berges.

La présence de zones humides (parmi les 797 zones humides connues sur le périmètre d'étude) dans un tampon de 1000 mètres autour des zones humides étudiées, a un effet significatif sur la présence de *Aeshna juncea* et de *Leucorrhinia dubia* (Annexes 4 et 6). Or, nous avons constaté sur le territoire d'étude que « la densité et la surface de zones humides dans la strate intermédiaire représentent respectivement 40.8% et 21.2% de celles de la strate la plus basse. Pour les altitudes les plus hautes, la densité et la surface ont une proportion de 5.6% de celles de la strate la plus basse » (paragraphe 3.3.1). La présence de zones humides dans une zone tampon de 1000 mètres autour des

zones humides étudiées n'est pas garantie en altitude car il y a moins de zones humides (représentant une surface plus faible). Pour *Aeshna juncea* et *Leucorrhinia dubia* ce besoin n'a pas été intégré dans les modèles de distributions de ces espèces, car dans cette étude l'évolution du nombre et de la surface en zones humides avec le changement climatique n'a pas été évaluée. Dans les Alpes italiennes, entre 1954 et 2007, Salerno et al. (2014) mettent en évidence l'augmengtation des surfaces des zones humides existantes à haute altitude et l'apparition de nouvelles zones humides éphémères: qui disparaissent rapidement. Les espèces d'Odonates boréo-alpins ayant besoin de plusieurs années pour leur développement larvaire peuvent coloniser les zones humides existantes si elles deviennent favorables, mais connaissent probablement des échecs de leur colonisation sur les zones humides éphémères si leur période d'existence est inférieure à celle de leur durée de vie larvaire. Les modèles proposés, issus de scénarios basés sur la température, ne tenant pas compte de l'évolution des zones humides, peuvent donc être qualifiés de très optimistes.

Certaines variables locales ne montrent pas d'effets sur l'occupation des zones humides d'altitude par les espèces: c'est le cas pour la conductivité, la turbidité, la profondeur et la surface en eau libre. La conductivité comme la turbidité sont des variables qui ont une faible variabilité sur les zones humides d'altitude, elles ont donc peu d'influence sur l'occupation des espèces car la plupart des zones humides d'altitude sont alimentées par des eaux de conducitivité faible (94% alimentées directement par des eaux de pluie) et sont peu turbides.

Par ailleurs, dans la littérature il est montré pour les Odonates que la surface de la zone humide (corrélée ici à la surface d'eau libre), influence positivement la diversité et le nombre d'espèces à statut de conservation (Listes rouge UICN) dans une pièce d'eau (Oertli et al., 2002). Dans le cadre de notre étude, bien que l'échantillon représente une forte variabilité de surfaces, la variable surface n'a pas d'effet significatif sur l'occupation des espèces. L'étude de Oertli et al. (2002) s'est basée sur des mares situées en Suisse entre 200 et 2700 mètres: il est possible que l'effet de cette variable soit marqué pour des assemblages d'espèces présentes à des altitudes plus basses, et moins marqué sur des espaces où la compétition entre un nombre d'espèces plus faible ne semble pas être une pression négative pour les espèces d'Odonates boréo-alpins. En effet, des études complémentaires démontrent que la surface n'influence pas la diversité des espèces d'Odonates en altitude (Hinden et al., 2005; Ilg and Oertli, 2014). Cela peut s'expliquer en altitude par le fait que les espèces prédatrices d'Odonates affectionnent le même type d'habitat que les espèces d'Odonates boréo-alpins et subissent le même type de contraintes pour leur survie (les prédateurs étant eux-mêmes des proies en fonction des stades de développement). Dans la littérature, il est également mentionné que les larves des différentes espèces supportent la présence des prédateurs et peuvent avoir des adaptations morphologiques (augmentation de la taille de leurs épines par exemple) ou de comportement (immobilité par exemple) (Dijkstra, 2007; Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013a, 2013b). Par ailleurs, une forte compétition entre certaines espèces de libellules aux stades larvaires et adultes est citée dans la littérature: par exemple *Aeshna caerulea* peut être attaquée par *Somatochlora alpestris* ou *Somatochlora arctica*, les mâles de *Aeshna caerulea* ne défendent alors pas de territoire (Grand and Boudot, 2006; Wildermuth, 2013a). L'étude ayant portée uniquement sur la marge altitudinale supérieure de l'aire de distribution des espèces, il est possible que ces phénomènes de compétition n'aient pas pu être mis en évidence. Pour aller plus loin dans ces analyses il serait opportun de réduire la limite altitudinale de 1900 mètres et de pouvoir quantifier et améliorer les probabilités de détections des espèces d'Amphibiens, mais également de poissons (non observés sur les zones humides de l'échantillon) et ce à l'aide d'une combinaison de méthodes de détection (observations directes et métabarcoding par exemple) ou de plusieurs passages sur les sites échantillonnés.

La profondeur des mares a été mesurée au point estimé le plus profond à un instant donné: aucun effet de cette variable sur l'occupation n'a été mesuré. Pour *Leucorrhinia dubia* par exemple, le spectre de profondeurs de ses habitats a pu être identifié dans la littérature comme compris entre 1cm et 1.5m, confirmant la possibilité de survie de cette espèce dans un large gradient de profondeur (Wildermuth, 2013b). Comme nous sommes allés visiter les sites lors d'un seul passage et que nous avons sélectionné la période la plus favorable pour l'occupation des pièces d'eau par les

espèces cibles, nous n'avons pas testé l'impact de l'assèchement ou de la variation de niveau d'eau sur la survie des espèces. Néanmoins, la littérature fait état lors des assèchements ou de périodes de gel, de limites pour la survie des espèces, en particulier pour *Leucorrhinia dubia,* ou d'adaptation à ces contraintes fortes pour *Somatochlora alpestris, Coenagrion hastulatum* et *Somatochlora arctica*, par des enfouissements dans les sédiments ou les sphaignes des zones humides d'altitude (Grand and Boudot, 2006; Heidemann and Seidenbusch, 2002; Kury and Wildermuth, 2013; Wildermuth, 2013c, 2013b). La variation du niveau de l'eau et la fréquence des assèchements pouvant être influencées par le changement climatique (évolution des températures et des précipitations) (Gobiet et al., 2014), il serait opportun dans le prochaines études sur les contraintes environnementales des communautés biologiques des zones humides d'altitude de prendre en compte ces variables supplémentaires, en équipant des pièces d'eau de sondes de mesures.
Les variables régionales principalement explicatives de la présence de *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Leucorrhinia dubia* sont la température estivale et les précipitations. Dans le cadre des occupations de sites par *Aeshna juncea et Somatochlora alpestris*, la présence d'une couverture du sol par de la végétation autour de la zone humide occupée est également importante. La température est identifiée dans la littérature comme une contrainte pour la distribution des espèces, limitant leur aire de distribution à certaines strates altitudinales: effectivement ces espèces sont des espèces sténothermes froides (Oertli, 2010). Notre étude a porté exclusivement sur la marge altitudinale supérieure de l'aire de distribution des espèces, nous n'avons donc pas identifié les températures maximales estivales qui pourraient limiter la présence des espèces. Effectivement, pour travailler sur la contrainte du maxima thermique qui pourrait avoir un impact sur les populations étudiées, il faudrait travailler sur les limites inférieures des aires de distribution des espèces: impliquant la présence d'autres facteurs de contraintes comme l'action anthropique ou la compétition avec des espèces eurythermes. D'autre part, il serait opportun de mesurer l'impact des variations de températures estivales sur les amplitudes de températures de l'eau et sur les contraintes créées pour les communautés biologiques des zones humides d'altitude. Dans le cadre de notre étude, la couverture spatiale de l'échantillon a été maximisée pour avoir une bonne représentation de l'hétérogénéité spatiale du territoire ; un unique passage par zone a donc été effectué et seule une mesure ponctuelle de la température de l'eau a été réalisée. Nous n'avons donc pas travaillé sur les conséquences des variations journalières ou intra-annuelles de ces variables. Or ces variations peuvent avoir de forts impacts. Effectivement, les espèces se sont adaptées aux conséquences possibles de ces variations: pour maximiser la survie de la génération suivante, de la ponte au vol de l'adulte en passant par la phase d'émergence, pour une même espèce et sur un même site, les éclosions et les émergences ne sont pas synchronisées (Grand and Boudot, 2006; Merlet and Houard, 2012). Pour mieux caractériser ces contraintes à une échelle régionale et leurs impacts sur la survie des espèces d'Odonates boréo-alpins, dans le cadre du changement climatique, il serait opportun d'équiper certaines mares de sondes de mesures de la température en continu pour (i) déterminer le lien entre la température de l'air et l'amplitude journalière des températures de l'eau des zones humides, (ii) et tester l'effet des variations des températures de l'eau sur les probabilités d'occupations des espèces.

Les précipitations influencent la survie des espèces. Effectivement, les adultes résistent mal aux précipitations estivales et des populations peuvent être décimées lorsque les évènements pluvieux excédent trois ou quatre jours (Grand and Boudot, 2006).

L'exposition des zones humides est la seule variable régionale qui ne présente aucun effet pour les trois espèces étudiées, et aucune corrélation avec des variables régionales ayant des effets significatifs sur l'occupation des zones humides par les espèces d'Odonates boréo-alpins.

5.4.2 Qualité des prédictions issues des modèles

Les modèles utilisés pour la prédiction de la distribution actuelle des espèces se basent sur un échantillon de zones humides visitées. A partir des données d'occurrence des espèces sur les sites échantillonnés, une probabilité d'occupation est estimée sur l'ensemble des zones humides localisées sur le territoire d'étude. Ces zones humides (non visitées) peuvent constituer des milieux actuellement défavorables aux espèces: elles peuvent présenter par exemple une trop forte pente, une surface trop grande, être recouvertes de glace toute l'année ou avoir disparu. Effectivement, la couche de localisation des zones humides utilisée n'a pas été actualisée depuis plus de dix ans et de plus elle n'est pas exhaustive (sous représentation des petites zones humides de fort intérêt pour les espèces d'Odonates boréo-alpins) (paragraphe 3). Une amélioration de la connaissance de la localisation des zones humides mais également de leur typologie et de leur évolution inter et intra-annuelle, serait un élément indispensable pour pouvoir mieux comprendre l'influence des contraintes étudiées, dont par exemple la présence (nombre et surface) de zones humides dans des zones tampons autour des zones humides étudiées, sur les communautés biologiques qu'elles hébergent. D'autre part, pour les prédictions des distributions futures des espèces d'Odonates boréo-alpins, l'ensemble des milieux humides sont estimés comme étant encore présents depuis 2006, persistants, identiques à la situation actuelle et potentiellement favorables. Or, la localisation et la surface des zones humides évoluent dans le temps et dans l'espace et ces phénomènes d'apparition, disparition, augmentation des périodes d'assèchement s'accélèrent avec le changement climatique (Kelly and Goulden, 2008; Ott, 2010; Salerno et al., 2014, 2012). En effet, à partir de l'échantillon de zones humides d'altitude effectué, deux autres projets utilisant les données collectées, couplées à des images satellites de SENTINELL 2 ont été réalisés (Carlson et al., 2020; Fahy, 2020). Les résultats de ces études mettent en évidence comme possibles impacts du changement climatique une réduction continue de la couverture de neige, associée à une augmentation des températures estivales pouvant provoquer l'assèchement de certaines zones humides et la disparition de presque toutes les zones humides à l'horizon 2080. Ces résultats rejoignent différents travaux qui mettent en évidence l'importance de l'augmentation des températures, mais également celle des vagues de chaleurs qui risquent de devenir plus fréquentes et plus intenses et avoir des impacts forts sur la faune et la flore (Kelly and Goulden, 2008; Ott, 2010). Les projections réalisées pour les distributions actuelles et futures des espèces d'Odonates boréo-alpins sont donc très optimistes. La télédétection offre aujourd'hui des outils de très grande qualité (Carlson et al., 2020; Fahy, 2020): des travaux complémentaires à partir d'images satellites permetraient de mieux comprendre et anticiper l'évolution des zones humides des Alpes (créations, disparitions, fréquences et durées des assèchements) à différentes échelles géographiques et temporelles (passé, présent, futur), mais également de mitiger son impact possible sur les communautés biologiques qu'elles hébergent.

Pour la réalisation des modèles de distribution potentielle actuelle, en plus d'une amélioration des connaissances sur les localisations des zones humides et sur leurs évolutions, des informations supplémentaires sur les zones humides non visitées, relatives à la présence de ceintures de végétation ou de la présence de végétation aquatique sur les zones humides, auraient permis de réaliser des prédictions à partir d'un modèle expliquant mieux la distribution des espèces pour *Aeshna juncea* et *Leucorrhinia dubia*. Pour améliorer la qualité des prédictions, il serait également possible d'essayer d'acquérir cette connaissance par télédétection (couplée à des validations de terrain). En se basant sur ces données de distribution actuelle de la flore et à partir des données issues de la littérature sur les capacités de déplacement de la végétation, des scénarios des progressions de la flore aquatique sur les zones humides seraient possibles et permettraient de réaliser des prédictions plus adaptées. Par ailleurs, il serait également opportun dans le futur d'intégrer d'autres éléments dans le cadre de la modélisation des distributions potentielles des espèces pour aller vers des modèles plus mécanistes et moins corrélatifs, tels que les liens entre températures et émergence ou durée de développement, mais aussi leur capacité de déplacement vers les sommets ou les interactions avec les autres espèces: déplacements des compétiteurs ou des

organismes facilitant ou rendant difficile la co-occurence ou la colonisation par les espèces d'Odonates cibles (Hanski and Gilpin, 1991; Jaeschke et al., 2013; Keddy, 1976; Kury and Wildermuth, 2013).

En considérant les limites méthodologiques des prédictions futures de notre étude, se basant sur un scénario intermédiaire de changement climatique issu des travaux du GIEC (A1B), nous avons mis en évidence une élévation de la limite supérieure des aires de distribution des espèces de 272, 284 et 308 mètres entre 2020 et 2100 respectivement pour *Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Leucorrhinia dubia*. En moyenne les espèces connaîtraient une élévation de la limite supérieure de leur aire de 3.6m/an. Une étude réalisée sur *Somatochlora alpestris* en Roumanie (De Knijf et al., 2011) prédit une élévation comparable de l'aire de distribution de cette espèce: entre 200 et 600 mètres en 100 ans (entre 2 et 6m/an) en se basant sur les résultats des scénarios climatiques extrêmes repris dans le rapport de l'IPCC en 2007 (entre 2000 et 2100). Sur le périmètre d'étude la limite supérieure des aires de distributions prévue en 2100 pour *Aeshna juncea* et *Somatochlora alpestris,* atteint la limite supérieure actuelle connue de présence des zones humides d'altitude, cette limite etant atteinte en 2110 pour *Leucorrhinia dubia*: l'élévation en altitude après 2110 de la limite supérieure de l'aire de ces espèces d'Odonates boréo-alpins ne serait plus possible. Par ailleurs, à partir des données suisses entre 1977 et 2016, mises à disposition par le Centre Suisse de Cartographie de la Faune (CSCF) telles que la présence des larves, des ténéraux (immatures), des exuvies et des comportements de reproduction (cœurs copulatoires, tandem, oviposition), un travail réalisé par Nubia França da Silva Giehl et Beat Oertli à HEPIA, présenté au 30ème Symposium des odonatologues de Suisse (non publié), a permis sur cette période de mettre en évidence pour *Aeshna cyanea* une élévation en altitude de la limite supérieure de son aire de distribution en moyenne de 5.7m/an: cette espèce de plaine pourrait connaître un déplacement de la limite supérieure de son aire plus rapide que celle des espèces boréo-alpines, et réduire les habitats favorables disponibles à ces espèces par une augmentation de la compétition sur les zones humides d'altitude situées dans les limites inférieures de leur aire de distribution. Dès le début du XXIIème siècle, les aires de ditributions de *Somatochlora alpestris*, *Aeshna juncea* et *Leucorrhinia dubia* pourraient connaitre une contraction aux limites inférieures et supérieures.

Il n'a pas été possible d'étudier la distribution des espèces très rares ou peu détectables, comme *Aeshna caerulea* ou *Coenagrion hastulatum* à partir de la méthode décrite par MacKenzie (2002).

En effet, pour *Coenagrion hastulatum*, le périmètre d'étude semble être très en marge des localisations préférentielles connues de l'espèce en Haute-Savoie (Fig.2) et en Suisse: 80% des localités de présence de l'espèce sont situées entre 900 et 1900 mètres (Boudot and Kalkman, 2015). Il serait donc intéressant d'étudier cette espèce sur une zone sur laquelle elle serait moins rare et d'avoir des probabilités d'occupation plus élevées pour pouvoir modéliser la distribution potentielle de l'espèce (Collins and McIntyre, 2015; MacKenzie et al., 2002). Deux solutions complémentaires peuvent être envisagées: i) travailler sur un gradient altitudinal élargi dans sa limite inférieure et ii) améliorer sa détectabilité dans ce gradient par des recherches d'exuvies et de larves en plus des adultes et du métabarcoding.

Aeshna caerulea, espèce localisée en France uniquement en Haute-Savoie, a été trouvée sur 2.4% des sites échantillonnés (3 des 125). Avec une probabilité de détection estimée à 1 à partir des trois méthodes de détection, aucune nouvelle station n'a été trouvée: en Haute-Savoie, la présence de l'espèce est connue sur une quinzaine de sites. Le métabarcoding n'a pas permis de détecter l'espèce (table 7). Au vu de sa rareté en France, pour essayer d'établir des modèles de distribution de l'espèce et mieux comprendre les variables environnementales qui la contraigne dans un objectif de conservation de l'espèce, il sera nécessaire de travailler sur un gradient altitudinal plus ample et un territoire plus large. En Suisse, 90% des données de présences sont comprises entre 1500 et 2500 mètres (Oertli, 2010). Le noyau relictuel de présence de l'espèce en "Europe du Sud" est situé très marginalement en France, en Italie, en Slovénie et en Allemagne et principalement sur l'ensemble du territoire suisse et sur 50 % de l'Autriche (Fig.5a). Pour construire un modèle de distribution de cette espèce et pouvoir compléter les zones à enjeux de conservation actuelles et identifier les zones futures, il sera indispensable de travailler à une échelle géographique élargie a minima à la Suisse.

5.4.1 Identification des zones à enjeux pour la conservation des espèces d'Odonates boréo-alpins

Pour identifier les zones à enjeux pour la conservation actuelle et future d'une espèce, s'assurer de l'efficacité des limites des périmètres des espaces naturels protégés et proposer des mesures de gestion pour sa conservation, l'évolution de son habitat préférentiel est étudié en tenant compte des impacts des changements globaux (Wintle et al., 2005). Par exemple, pour la préservation du Monarque (*Danaus plexippus*) au travers de ses zones d'hivernage au Méxique, c'est l'évolution de la distribution de *Abies religiosa* l'arbre sur lequel ce Lépidoptère trouve refuge en altitude, qui a permis de mettre en évidence qu'avec les impacts du changement climatique la réserve de biosphère mise en place, spécialement pour cette espèce, ne serait plus occupée par le Monarque d'ci la fin du siècle: les habitats favorables à *Abies religiosa* diminuant jusqu'à 96.5% avant 2090 (Sáenz-Romero et al., 2012). A partir de ces résultats, des actions de gestion pour la préservation de l'espèce ont pu alors être proposées (translocation à des altitudes plus élevées de *Abies religiosa* par exemple).

Dans notre étude, les variables locales les plus significatives, pour expliquer la présence des espèces cibles et caractériser les habitats qui leur sont les plus favorables ont été identifiées pour les espèces les plus fréquentes (*Aeshna juncea*, *Somatochlora alpestris* et *Leucorrhinia dubia*) à partir des résultats des meilleurs modèles de "*site occupancy*": présence de végétation dans et autour de la zone humide et de zones humides dans une zone tampon de 1000 mètres autour de la zone humide. Aucune zone humide étant *a priori* isolée dans une zone tampon de 500 mètres, nous avons donc croisé les données locales recueillies lors de notre échantillonage des zones humides (2017 à 2019) (présence d'hélophytes et/ou d'hydrophytes sur l'ensemble de la surface d'eau libre et en particulier sur la ceinture et la présence de végétation sur les berges) avec les données régionales de NDVI. Ce croisement d'informations nous a permis d'identifier les zones actuelles sur lesquelles des habitats sont favorables et pour lesquelles il est important de mettre en place rapidement des actions de concertation et de conciliation des usages, pour leurs préservations. En dehors des réserves naturelles nationales, la protection des zones humides des zones identifiées comme actuellement favorables, mais également dans le futur, est indispensable pour éviter leur destruction ou leur dégradation dans un contexte de territoire très dynamique (paragraphe 2.1.2).

L'ensemble des zones à enjeux a donc été identifié principalement à partir des données recueillies lors de l'échantillonage. Effectivement, la qualité de la connaissance sur les zones humides connues (typologie, localisation, hydropériode) et sur l'évolution de ces zones humides n'est pas suffisante pour pouvoir prédire la distribution de l'ensemble des habitats favorables et des espèces. Pour pouvoir protéger une part importante des habitats des espèces, il est en effet indispensable d'améliorer la connaissance sur la localisation des zones humides actuelles (identifier les zones humides disparues parmi celles qui sont connues, celles inconnues et celles qui sont apparues), en particulier en dehors des réserves naturelles nationales, où seules 47% des zones humides *a priori* existantes sont référencées sur le térritoire d'étude. Une part importante des habitats potentiellement favorables des espèces cibles ne peut donc pas être identifiée: l'acquisition de connaissances est urgente. En plus de l'amélioration des connaissances sur les zones humides (typologie, localisation, hydropériode) et leurs évolutions, il est nécessaire de développer des outils permettant de définir, sans toutes les visiter, pour chaque zone humide ses caractéristiques en terme de végétation aquatique (hydrophytes et hélophytes) sur sa surface en eau libre. En effet, ces informations sont également indispensables d'après les résultats de notre étude, pour pouvoir construire des meilleurs modèles actuels et futurs pour prédire les estimations de probabilité d'occupation des espèces sur le territoire d'étude, identifier et préserver les habitats potentiels d'intérêt pour les espèces, pour mieux anticiper les impacts du changement climatique.

Suite à une amélioration des connaissances sur les zones humides du périmètre d'étude, les zones à enjeux de conservation identifiées dans cette étude, devront être complétées pour la préservation des espèces d'Odonates boréo-alpins. Effectivement, pour protéger les espèces, les outils mis en place, tels que les actions proposées ici, les espaces naturels protégés ou les modèles de distributions des habitats et des espèces, doivent être remis en question et ajustés à partir de l'acquisition en

continu de nouvelles connaissances, dans le cadre entre autres des programmes de surveillances, pour être les plus efficaces et adaptés aux enjeux actuels et futurs pour la conservation des espèces menacées d'extinction (Walters and Holling, 1990).

6 Conclusion

La sixième crise de la biodiversité est en cours et conduit à des taux d'extinction d'espèces sans précédents (Ceballos et al., 2015). Un des principaux facteurs de pressions sur la survie des espèces est la destruction et la fragmentation de leurs habitats dues aux impacts des activités anthropiques dont le changement climatique (Chapin III et al., 2000; Pimm and Raven, 2000; Suhonen et al., 2010). En France, pour la préservation des habitats actuels au travers de leurs protections, différents statuts existent aujourd'hui: réserves naturelles nationales, parcs naturels nationaux, arrêtés préfectoraux de protection de biotope (quand une espèce protégée est présente sur cet habitat), arrêtés préfectoraux de protection des habitats naturels. La préservation des habitats est également favorisée par des outils de gestion portés par des collectivités: sites et documents d'objectifs Natura 2000, espaces naturels sensibles et des outils de connaissance: ZNIEFF, inventaires départementaux des zones humides pour l'application de la loi sur l'eau et les milieux aquatiques (Arrêté du 24 juin 2008 précisant les critères de définition et de délimitation des zones humides en application des articles L. 214-7-1 et R. 211-108 du code de l'environnement), sites Ramsar. Pour avoir de la cohérence entre ces outils et garantir les liens entre ces zones naturelles d'intérêt, des documents stratégiques pour la définition des politiques publiques sont rédigés au niveau national et régional: SCAP (stratégie de création des aires protégées) et SRADDET (schémas régionaux d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoire). Tout ce système se base sur la connaissance actuelle des habitats. C'est cette connaissance qui est intégrée dans l'ensemble des documents de planification des collectivités territoriales (SCOT, PLU, PLUi) codifiés par le droit de l'urbanisme, outils charnière pour la préservation des habitats, devant être conformes ou compatibles avec le droit de l'environnement et les documents stratégiques nationaux. La connaissance de la distribution des habitats d'intérêts pour la préservation des espèces est donc indispensable pour limiter leurs diparitions, dégradations et leurs fragmentations. Néanmoins, l'étude que nous avons menée sur les zones humides d'altitude de la région de Chamonix situées au dessus de 1900 mètres, démontre la méconnaisance de la distribution de ces habitats d'intérêts, en particulier en dehors des espaces naturels protégés: seules 47% des zones humides échantillonées sont référencées en dehors des réserves naturelles nationales. Les outils actuels de protection et de préservation des habitats naturels d'intérêt se basent sur des distributions incomplètes ou dont la part de représentation de la réalité est méconnue (seules 79% des zones humides du territoire d'étude sont connues). Face au constat de destruction en continu de ces habitats, le réseau d'espaces naturels et les autres outils de préservation des habitats naturels déployés aujourd'hui ne sont pas suffisants face aux changements globaux (Hannah, 2008; Peters, 1985): en France, bien qu'une réglementation spécifique soit appliquée et que des doctrines de bassins existent pour la préservation des zones humides en plus des autres outils existants, selon une étude du Commissariat général au développement durable réalisée en 2012 (CGDD, 2012), entre 2000 et 2010, 48% des zones humides "connues" restantes en 2000 et à enjeu pour la biodiversité ont été dégradées. Un inventaire précis et à jour, ainsi qu'une description des caractéristiques de ces zones, est nécessaire pour pouvoir mettre en place une surveillance adaptée des zones humides (Sekhon et al., 2016; Sharma et al., 2015).

Les améliorations des connaissances et programmes de surveillance des zones humides sont indispensables, pour développer des modèles de distributions des espèces biologiques liées à ces milieux aquatiques, plus réalistes que ceux basés sur les connaissances actuelles que nous avons pu construire dans notre étude. Ces travaux complémentaires permettront aux différents acteurs (scientifiques, gestionnaires, exploitants privés et publics, collectivités, représentants de l'Etat) de proposer des solutions concertées et adaptables en continu, pour permettre aux espèces d'évoluer dans un système d'habitats résilients face aux principales menaces actuelles (Scott and Lemieux, 2005).

Pour anticiper la réponse des communautés biologiques des zones humides d'altitude aux impacts du changement climatique et pouvoir les conserver, après avoir consolidé les connaissances sur les zones humides, il serait nécessaire d'élargir ce type de démarche à d'autres massifs, mais également à d'autres groupes pouvant apporter des réponses contrastées aux variables étudiées. En effet, nous avons travaillé dans notre étude sur la distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins, sur un seul grand massif. Les gradients des variables étudiées pour identifier les habitats favorables de ces espèces, ont été relevés uniquement sur ce massif: ces espèces peuvent avoir des niches plus larges sur d'autres massifs (Levins, 1969). De plus, d'autres groupes inféodés aux milieux aquatiques pourraient avoir des réponses s'éloignant de celles du groupe des Odonates, en lien par exemple avec leurs capacités ou modes de déplacements différents, ou avec des durées variables de leurs phases inféodées au milieu aquatique: les Amphibiens (plus terrestres que aquatiques), les Coléoptères aquatiques (diversifiés en altitude) et les Macrophytes (dispersion passive) pourraient être des groupes intéressants pour décrire plus précisément l'impact du changement climatique sur les communautés biologiques aquatiques d'altitude. Il serait alors souhaitable pour mieux comprendre la distribution actuelle des espèces et son évolution dans le futur, de combiner (i) un élargissement du territoire d'étude: à un ensemble de sommets de différents massifs alpins ou pyrénéens (Grabherr et al., 2010) et pour intégrer une plus grande part de l'aire de répartition des espèces, la limite altitudinale inférieure du périmètre pourrait être fixée à la limite supérieure des arbres (Wissinger et al., 2016) et (ii) une diminution de la limite supérieure des zones humides visitées: à définir par un tampon au dessus des données les plus hautes de présence des espèces étudiées par exemple. Pour pouvoir couvrir une telle surface, maximiser le nombre de sites de prospections et avoir une bonne représentation de l'hétérogénéité spatiale du périmètre d'étude, il serait opportun de travailler avec des naturalistes et des professionnels compétents sur les groupes étudiés et formés de façon homogène. Pourraient alors être testés différents types de protocoles, pour établir une démarche standardisée de suivi dans le temps des zones humides d'altitude et des espèces de différents groupes biologiques aquatiques, en se basant sur les sciences participatives. Dans un objectif de préservation de la biodiversité, cela permettra aux acteurs des massifs de travailler de manière coordonnée avec des protocoles de surveillance communs indispensables pour mitiger les impacts du changement climatique sur les habitats et les espèces des zones humides d'altitude (Jaeschke et al., 2013; Oertli, 2010; Ott, 2010; Sekhon et al., 2016; Sharma et al., 2015).

Bibliographie

Anselme, B., Gadal, S., 2008. Les indices simples [WWW Document]. UVED. URL https://e-cours.univ-paris1.fr/modules/uved/envcal/html/vegetation/indices/qques-indices/indices-simples.html (accessed 12.27.19).

Archibald, S.B., Cannings, R.A., 2019. Fossil dragonflies (Odonata: Anisoptera) from the early Eocene Okanagan Highlands, western North America. Can Entomol 151, 783–816. https://doi.org/10.4039/tce.2019.61

Association météorologique départementale de Haute-Savoie, 1991. Atlas climatique de la Haute-Savoie.

Asters, SIVM du Haut-Giffre, 2016. 2016 - Document d'objectifs Natura 2000 : Haut Giffre - FR8201700 - FR8212008.

Auffray, A., Brisson, A., Tamburini, A., Dziak, V., Maloisel, V., Martinoni-Lapierre, S., 2010. Climat de la région Rhône-Alpes.

Barnes, M.A., Turner, C.R., 2016. The ecology of environmental DNA and implications for conservation genetics. Conserv Genet 17, 1–17. https://doi.org/10.1007/s10592-015-0775-4

Baruah, G., Clements, C.F., Ozgul, A., 2020. Eco-evolutionary processes underlying early warning signals of population declines. Journal of Animal Ecology 89, 436–448. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13097

Batzer, D., Boix, D., 2016. An Introduction to Freshwater Wetlands and Their Invertebrates, in: Batzer, D., Boix, D. (Eds.), Invertebrates in Freshwater Wetlands. Springer International Publishing, Cham, pp. 1–23. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24978-0_1

Bauer, D.F., 1972. Constructing confidence sets using rank statistics. Journal of the American Statistical Association 67, 687–690.

Baur, B., Baur, A., 2013. Snails keep the pace: shift in upper elevation limit on mountain slopes as a response to climate warming. Can. J. Zool. 91, 596–599. https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0036

Beniston, M., 2006. Mountain Weather and Climate: A General Overview and a Focus on Climatic Change in the Alps. Hydrobiologia 562, 3–16. https://doi.org/10.1007/s10750-005-1802-0

Beniston, M., 2005. Mountain Climates and Climatic Change: An Overview of Processes Focusing on the European Alps. Pure and Applied Geophysics 162, 1587–1606. https://doi.org/10.1007/s00024-005-2684-9

Beniston, M., 2003. Climatic Change in Mountain Regions: A Review of Possible Impacts, in: Diaz, H.F. (Ed.), Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present & Future. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 5–31. https://doi.org/10.1007/978-94-015-1252-7_2

Benson, D.A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J., Sayers, E.W., 2013. GenBank. Nucleic Acids Res. 41, D36-42. https://doi.org/10.1093/nar/gks1195

Biggs, J., Ewald, N., Valentini, A., Gaboriaud, C., Dejean, T., Griffiths, R.A., Foster, J., Wilkinson, J.W., Arnell, A., Brotherton, P., Williams, P., Dunn, F., 2015. Using eDNA to develop a national citizen science-based monitoring programme for the great crested newt (Triturus cristatus). Biological Conservation 183, 19–28. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.029

Bilton, D.T., Freeland, J.R., Okamura, B., 2001. Dispersal in Freshwater Invertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 32, 159–181. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114016

Bonino, J.-M., Bottollier, S., David, N., Delestrade, A., 2015. 2015 - Document d'objectifs Natura 2000 : Aiguilles rouges - FR8201699.

Borisov, S.N., 2009. Study of dragonfly (Odonata) migrations in the Western Tien Shan mountains using ornithological traps. Entmol. Rev. 89, 1025–1029. https://doi.org/10.1134/S0013873809090024

Bosson, J. -B., Huss, M., Osipova, E., 2019. Disappearing World Heritage Glaciers as a Keystone of Nature Conservation in a Changing Climate. Earth's Future 7, 469–479. https://doi.org/10.1029/2018EF001139

Boudot, J.-P., Doucet, G., Grand, D., 2014. Cahier d'identification des libellules de France, Belgique, Luxembourg et Suisse, Biotope. ed.

Boudot, J.-P., Kalkman, V.J., 2015. Atlas of the European Dragonflies and Damselflies, KNNVuitgeverij, Netherlands. ed, KNNVuitgeverij, Netherlands.

Breshears, D.D., Huxman, T.E., Adams, H.D., Zou, C.B., Davison, J.E., 2008. Vegetation synchronously leans upslope as climate warms. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 11591–11592. https://doi.org/10.1073/pnas.0806579105

Bridgham, S.D., Megonigal, J.P., Keller, J.K., Bliss, N.B., Trettin, C., 2006. The carbon balance of North American wetlands. Wetlands 26, 889–916. https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[889:TCBONA]2.0.CO;2

Bried, J., Hager, B., Hunt, P.D., Fox, J., Jensen, H.J., Vowels, K., 2012. Bias of reduced-effort community surveys for adult Odonata of lentic waters. Insect Conservation and Diversity 5, 213–222. https://doi.org/0.1111/j.1752-4598.2011.00156.x

Bried, J.T., D'Amico, F., Samways, M.J., 2012. A critique of the dragonfly delusion hypothesis: why sampling exuviae does not avoid bias: Critiquing the dragonfly delusion. Insect Conservation and Diversity 5, 398–402. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00171.x

Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Wiens, J.J., 2014. Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change. Journal of Biogeography 41, 429–442. https://doi.org/10.1111/jbi.12231

Camacho, C., Coulouris, G., Avagyan, V., Ma, N., Papadopoulos, J., Bealer, K., Madden, T.L., 2009. BLAST+: architecture and applications. BMC Bioinformatics 10, 421. https://doi.org/10.1186/1471-2105-10-421

Carlson, B.Z., Hébert, M., Van Reeth, C., Bison, M., Laigle, I., Delestrade, A., 2020. Monitoring the Seasonal Hydrology of Alpine Wetlands in Response to Snow Cover Dynamics and Summer Climate: A Novel Approach with Sentinel-2. Remote Sensing of Environment 19. https://doi.org/10.3390/rs12121959

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. Science Advances 1, e1400253. https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253

Céréghino, R., Boix, D., Cauchie, H.M., Martens, K., Oertli, B., 2014. The ecological role of ponds in a changing world. Hydrobiologia 723, 1–6.

CGDD, 2012. L'évolution des zones humides entre 2000 et 2010 4.

Chapin, F.S., 2003. Effects of Plant Traits on Ecosystem and Regional Processes: a Conceptual Framework for Predicting the Consequences of Global Change. Annals of Botany 91, 455–463. https://doi.org/10.1093/aob/mcg041

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, 234–242. https://doi.org/10.1038/35012241

Chatterjee, A., Blom, E., Gujja, B., Jacimovic, R., Beevers, L., O'Keeffe, J., Beland, M., Biggs, T., 2010. WWF Initiatives to Study the Impact of Climate Change on Himalayan High-altitude Wetlands (HAWs). mred 30, 42–52. https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-09-00091.1

Chimner, R.A., Lemly, J.M., Cooper, D.J., 2010. Mountain Fen Distribution, Types and Restoration Priorities, San Juan Mountains, Colorado, USA. Wetlands 30, 763–771. https://doi.org/10.1007/s13157-010-0039-5

Choler, P., 2015. Growth response of temperate mountain grasslands to inter-annual variations in snow cover duration. Biogeosciences 12, 3885–3897. https://doi.org/10.5194/bg-12-3885-2015

Chovanec, A., Waringer, J., Raab, R., Laister, G., 2004. Lateral connectivity of a fragmented large river system: assessment on a macroscale by dragonfly surveys(Insecta: Odonata). Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 14, 163–178. https://doi.org/10.1002/aqc.596

Cohen-Shacham, E., Dayan, T., Feitelson, E., de Groot, R.S., 2011. Ecosystem service trade-offs in wetland management: drainage and rehabilitation of the Hula, Israel. Hydrological Sciences Journal 56, 1582–1601. https://doi.org/10.1080/02626667.2011.631013

Collins, S.D., McIntyre, N.E., 2015. Modeling the distribution of odonates: a review. Freshwater Science 34, 1144–1158. https://doi.org/10.1086/682688

Corbet, P.S., 1993. Are Odonata useful as bioindicators? Libellula 12, 91–102.

Coste, S., Comolet-Tirman, J., Grech, G., Poncet, L., Siblet, J.-P., 2010. Stratégie Nationale de Création d'Aires Protégées-Première phase d'étude – Volet Biodiversité. Muséum National d'Histoire Naturelle Service du Patrimoine Naturel.

Currie, D.J., 1991. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. The American Naturalist 137, 27–49. https://doi.org/10.1086/285144

David, N., Bal, B., Gerfaud-Valentin, D., Heuret, M., Notteghem, A., Perret, P., Vézian, O., 2013. Plan de gestion 2013-2022 des trois réserves naturelles nationales du massif des Aiguilles Rouges : Aiguilles Rouges, Cralaveyron, Vallon de Bérard. Tome A : diagnostic.

Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS habitat classification revised 2004. European environment agency 310.

De Knijf, G., Flenker, U., Vanappelghem, C., Manci, C.O., Kalkman, V.J., Demolder, H., 2011. The status of two boreo-alpine species, *Somatochlora alpestris* and *S. arctica* , in Romania and their vulnerability to the impact of climate change (Odonata: Corduliidae). International Journal of Odonatology 14, 111–126. https://doi.org/10.1080/13887890.2011.578565

De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van De Meutter, F., De Bie, T., Michels, E., Brendonck, L., 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 15, 715–725. https://doi.org/10.1002/aqc.748

Deliry, C., 2014. Liste Rouge des Odonates de la Région Rhône-Alpes.

Deliry, C., 2008. Atlas illustré des Libellules de la région Rhône-Alpes, Biotope. ed.

Deliry, C., 2006. Listes Rouges des libellules de la Région Rhône-Alpes.

Devillers, P., Devillers-Terschuren, J., Ledant, J.P., 1991. CORINE Biotopes manual: habitats of the European Community. Publication EUR 12587.

Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E., Ngo, H.T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K., Watson, R., Baste, I., Larigauderie, A., Leadley, P., Pascual, U., Baptiste, B., Dziba, L., Erpul, G., Fazel, A., Fischer, M., Hernández, A.M., Karki, M., Mathur, V., Pataridze, T., Pinto, I.S., Stenseke, M., Török, K., Vilá, B., 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services – unedited advance version 39.

Dijkstra, K.-D., 2007. Guide des libellules: de France et d'Europe. Delachaux et Niestlé.

Dijkstra, K.-D.B., Kalkman, V.J., Dow, R.A., Stokvis, F.R., Van Tol, J., 2014. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata): Molecular phylogeny of damselflies. Syst Entomol 39, 68–96. https://doi.org/10.1111/syen.12035

Direction Départementale des Territoires de Haute-Savoie, 2016. Inventaire des zones humides de Haute-Savoie [WWW Document]. URL http://carto.geo-ide.application.developpement-durable.gouv.fr/612/JPV_zones_humides_74.map (accessed 12.27.19).

Dirnböck, T., Essl, F., Rabitsch, W., 2011. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. Global Change Biology 17, 990–996. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x

Dommanget, J.-L., 2002. Protocole de l'inventaire cartographique des Odonates de France (Programme Invod)., MNHN-SPN/Sfonat. ed.

Dommanget, P.J.-L., Prioul, B., Gajdos, A., 2009. Document préparatoire à la Liste Rouge des Odonates de France métropolitaine complétée par la liste des espèces à suivi prioritaire. Société française d'Odonatologie 47.

Doucet, G., 2016. Clé de détermination des exuvies des Odonates de France - 3e édition, 3ème. ed, Société Française d'Odonatologie.

Downing, J.A., Cole, J.J., Middelburg, J.J., Striegl, R.G., Duarte, C.M., Kortelainen, P., Prairie, Y.T., Laube, K.A., 2008. Sediment organic carbon burial in agriculturally eutrophic impoundments over the last century. Global Biogeochem. Cycles 22, n/a-n/a. https://doi.org/10.1029/2006GB002854

Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, J.J., Duarte, C.M., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., McDowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M., Middelburg, J.J., 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. Limnology and Oceanography 51, 2388–2397. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.2388

DuBois, R.B., 2015. Detection probabilities and sampling rates for Anisoptera exuviae along river banks: influences of bank vegetation type, prior precipitation, and exuviae size. International Journal of Odonatology 18, 205–215. https://doi.org/10.1080/13887890.2015.1045560

Ducotterd, C., Crovadore, J., Lefort, F., 2020. The feeding behaviour of the European pond turtle (Emys orbicularis, L. 1758) is not a threat for other endangered species | Elsevier Enhanced Reader. Global Ecology and Conservation 23, 14. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01133

Ducotterd, C., Crovadore, J., Lefort, F., Rubin, J.-F., In press. A powerful and deeply resolutive metabarcoding method for the determination of omnivorous diet from faeces analysis evaluated in the European pond turtle (Emys orbicularis, L.1758). Molecular Ecology Resources.

Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. Biological Reviews 81, 163–182. https://doi.org/10.1017/S1464793105006950

Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzar, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P., Hülber, K., 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. Nature Clim Change 2, 619–622. https://doi.org/10.1038/nclimate1514

Dumont, H.J., Hinnekint, B.O.N., 1973. Mass migration in dragonflies, especially in Libellula quadrimaculata L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. Odonatologica 2, 1–20.

Dupont, P., 2010. Plan national d'action en faveur des Odonates (2011, 2015).

Einoder, L.D., Southwell, D.M., Lahoz-Monfort, J.J., Gillespie, G.R., Fisher, A., Wintle, B.A., 2018. Occupancy and detectability modelling of vertebrates in northern Australia using multiple sampling methods. PLoS ONE 13, e0203304. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203304

Elbrecht, V., Taberlet, P., Dejean, T., Valentini, A., Usseglio-Polatera, P., Beisel, J.-N., Coissac, E., Boyer, F., Leese, F., 2016. Testing the potential of a ribosomal 16S marker for DNA metabarcoding of insects. PeerJ 4, e1966. https://doi.org/10.7717/peerj.1966

Engler, R., Randin, C.F., Vittoz, P., Czáka, T., Beniston, M., Zimmermann, N.E., Guisan, A., 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? Ecography 32, 34–45. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05789.x

Ewald, N., Nicolet, P., Oertli, B., Della Bella, V., Rhazi, L., Reymond, A.-S., Minssieux, E., Saber, E., Rhazi, M., Biggs, J., Bressi, N., Cereghino, R., Grillas, P., Kalettka, T., Hull, A., Scher, O., Serrano, L., 2010. A preliminary assessment of Important Areas for Ponds (IAPs) in the Mediterranean Basin and Alpine Arc Technical Report. European Pond Conservation Network (EPCN).

Fahy, J., 2020. Distribution actuelle et future des plans d'eau d'altitude dans la région de Chamonix-Mont-Blanc selon différents scénarios climatiques. Université de Genève.

Ferrier, R.C., Jenkins, A., 2009. Handbook of Catchment Management. John Wiley & Sons.

Ficetola, G.F., Miaud, C., Pompanon, F., Taberlet, P., 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. Biology Letters 4, 423–425. https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0118

Fischer, M., Rudmann-Maurer, K., Weyand, A., Stöcklin, J., 2008. Agricultural Land Use and Biodiversity in the Alps. mred 28, 148–155. https://doi.org/10.1659/mrd.0964

Fiske, I., Chandler, R., 2011. unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. Journal of Statistical Software 43. https://doi.org/10.18637/jss.v043.i10

Foster, S.E., Soluk, D.A., 2004. Evaluating exuvia collection as a management tool for the federally endangered Hine's emerald dragonfly, Somatochlora hineana Williamson (Odonata: Cordulidae). Biological Conservation 118, 15–20. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.06.002

Freeland, J.R., May, M., Lodge, R., Conrad, K.F., 2003. Genetic diversity and widespread haplotypes in a migratory dragonfly, the common green darner Anax junius. Ecological Entomology 28, 413–421. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00521.x

Freeman, B.G., Lee-Yaw, J.A., Sunday, J.M., Hargreaves, A.L., 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions. Global Ecology and Biogeography 27, 1268–1276. https://doi.org/10.1111/geb.12774

Gale, K.R., Crampton, J.M., 1987. DNA probes for species identification of mosquitoes in the Anopheles gambiae complex. Medical and Veterinary Entomology 1, 127–136. https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.1987.tb00333.x

Gärdenfors, U., Hilton-Taylor, C., Mace, G.M., Rodríguez, J.P., 2001. The Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels. Conservation Biology 15, 1206–1212. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.00112.x

Ghalambor, C.K., Huey, R.B., Martin, P.R., Tewksbury, J.J., Wang, G., 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. Integr Comp Biol 46, 5–17. https://doi.org/10.1093/icb/icj003

Gibson, J., Shokralla, S., Porter, T.M., King, I., van Konynenburg, S., Janzen, D.H., Hallwachs, W., Hajibabaei, M., 2014. Simultaneous assessment of the macrobiome and microbiome in a bulk sample of tropical arthropods through DNA metasystematics. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 8007–8012. https://doi.org/10.1073/pnas.1406468111

Gibson, W.C., Dukes, P., Gashumba, J.K., 1988. Species-specific DNA probes for the identification of African trypanosomes in tsetse flies. Parasitology 97, 63–73. https://doi.org/10.1017/S0031182000066749

Gobiet, A., Kotlarski, S., Beniston, M., Heinrich, G., Rajczak, J., Stoffel, M., 2014. 21st century climate change in the European Alps—A review. Science of The Total Environment 493, 1138–1151. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.050

Gómez, J.M., González-Megías, A., Lorite, J., Abdelaziz, M., Perfectti, F., 2015. The silent extinction: climate change and the potential hybridization-mediated extinction of endemic high-mountain plants. Biodivers Conserv 24, 1843–1857. https://doi.org/10.1007/s10531-015-0909-5

Gonseth, Y., Monnerat, C., 2002. Liste rouge des Libellules menacées en Suisse. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne, et Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel. Série OFEFP: L'environnement pratique 9011.

Gorham, E., 1991. Northern Peatlands: Role in the Carbon Cycle and Probable Responses to Climatic Warming. Ecological Applications 1, 187–195.

Grabherr, G., Pauli, H., Gottfried, M., 2010. A worldwide observation of effects of climate change on mountain ecosystems. Institute of Mountain Research: Man and Environment, Challenges for Mountain Regions Tackling Complexity 50–57.

Grand, D., Boudot, J.-P., 2006. Les Libellules de France, Belgique et Luxembourg, Biotope, Mèze. ed, Parthénope.

Guillera-Arroita, G., 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and communities under imperfect detection: advances, challenges and opportunities. Ecography 40, 281–295. https://doi.org/10.1111/ecog.02445

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

Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2017. Habitat suitability and distribution models: with applications in R. Cambridge University Press.

Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135, 147–186. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9

Habel, J.C., Ivinskis, P., Schmitt, T., 2010. On the limit of altitudinal range shifts - population genetics of relict butterfly populations. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 56, 383–393.

Hajibabaei, M., Shokralla, S., Zhou, X., Singer, G.A.C., Baird, D.J., 2011. Environmental Barcoding: A Next-Generation Sequencing Approach for Biomonitoring Applications Using River Benthos. PLoS ONE 6, e17497. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017497

Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., Kroon, H. de, 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLOS ONE 12, e0185809. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809

Hannah, L., 2008. Protected Areas and Climate Change. Annals of the New York Academy of Sciences 1134, 201–212. https://doi.org/10.1196/annals.1439.009

Hanski, I., Gilpin, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biol J Linn Soc 42, 3–16. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x

Harabiš, F., Jakubec, P., Hronková, J., 2019. Catch them if you can! Do traits of individual European dragonfly species affect their detectability? Insect Conservation and Diversity, The Royal Entomological Society 10. https://doi.org/10.1111/icad.12378

Hardersen, S., Corezzola, S., 2014. Plot-based butterfly surveys: statistical and methodological aspects. J Insect Conserv 18, 1171–1183. https://doi.org/10.1007/s10841-014-9728-3

Hardersen, S., Corezzola, S., Gheza, G., Dell'Otto, A., La Porta, G., 2017. Sampling and comparing odonate assemblages by means of exuviae: statistical and methodological aspects. J Insect Conserv 21, 207–218. https://doi.org/10.1007/s10841-017-9969-z

Harper, L.R., Buxton, A.S., Rees, H.C., Bruce, K., Brys, R., Halfmaerten, D., Read, D.S., Watson, H.V., Sayer, C.D., Jones, E.P., Priestley, V., Mächler, E., Múrria, C., Garcés-Pastor, S., Medupin, C., Burgess, K., Benson, G., Boonham, N., Griffiths, R.A., Lawson Handley, L., Hänfling, B., 2019. Prospects and challenges of environmental DNA (eDNA) monitoring in freshwater ponds. Hydrobiologia 826, 25–41. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3750-5

Haslett, J.R., 1997. Mountain Ecology: Organism Responses to Environmental Change, an Introduction. Global Ecology and Biogeography Letters 6, 3. https://doi.org/10.2307/2997522

Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L., deWaard, J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proc. R. Soc. Lond. B 270, 313–321. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218

Heidemann, H., Seidenbusch, R., 2002. Larves et exuvies des libellules de France et d'Allemagne:(sauf de Corse). Société française d'odonatologie.

Heller, P., Casaletto, J., Ruiz, G., Geller, J., 2018. A database of metazoan cytochrome c oxidase subunit I gene sequences derived from GenBank with CO-ARBitrator. Sci Data 5, 180156. https://doi.org/10.1038/sdata.2018.156
Hiddink, J.G., Hofstede, R.T., 2008. Climate induced increases in species richness of marine fishes. Global Change Biology 14, 453–460. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01518.x
Hinden, H., Oertli, B., Menetrey Perrottet, N., Sager, L., Lachavanne, J.-B., 2005. Alpine pond biodiversity: what are the related environmental variables? Aquatic Conservation 15, 613–624. https://doi.org/10.1002/aqc.751
Hobson, K.A., Anderson, R.C., Soto, D.X., Wassenaar, L.I., 2012. Isotopic Evidence That Dragonflies (Pantala flavescens) Migrating through the Maldives Come from the Northern Indian Subcontinent. PLoS ONE 7, e52594. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052594
Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D.B., Parmesan, C., Possingham, H.P., Thomas, C.D., 2008. Assisted Colonization and Rapid Climate Change. Science 321, 345–346. https://doi.org/10.1126/science.1157897
Hoffmann, J., 2010. Do climate changes influence dispersal and population dynamics of dragonflies in the western Peruvian Andes? BR 5, 47–72. https://doi.org/10.3897/biorisk.5.842
Hollander, M., Wolfe, D.A., Chicken, E., 1999. Nonparametric statistical methods John Wiley & Sons. New York.
Hong, S., Bunge, J., Leslin, C., Jeon, S., Epstein, S.S., 2009. Polymerase chain reaction primers miss half of rRNA microbial diversity. ISME J 3, 1365–1373. https://doi.org/10.1038/ismej.2009.89
Hoorn, C., Perrigo, A., Antonelli, A., 2018. Mountains, Climate and Biodiversity. John Wiley & Sons.
Houard, X., Jaulin, S., Dupont, P., Merlet, F., 2012. Définition des listes d'insectes pour la cohérence nationale de la TVB Odonates, Orthoptères et Rhopalocères. Office Pour les Insectes et leur Environnement, 100p.
Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology & Evolution 15, 56–61. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4
Ilg, C., Oertli, B., 2014. How can we conserve cold stenotherm communities in warming Alpine ponds? Hydrobiologia 723, 53–62. https://doi.org/10.1007/s10750-013-1538-1
Jackson, S.T., Overpeck, J.T., 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. Paleobiology 26, 194–220. https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)26[194:ROPPAC]2.0.CO;2
Jaeschke, A., Bittner, T., Reineking, B., Beierkuhnlein, C., 2013. Can they keep up with climate change? - Integrating specific dispersal abilities of protected Odonata in species distribution modelling: *Dispersal ability and climate change*. Insect Conservation and Diversity 6, 93–103. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00194.x
Ji, L., Jiang, K., Geng, X., Tang, H., Yu, K., Zhao, Y., 2011. Improving Wetland Mapping by Using Multi-Source Data Sets, in: 2011 International Symposium on Image and Data Fusion. Presented at the 2011 International Symposium on Image and Data Fusion (ISIDF), IEEE, Tengchong, Yunnan, China, pp. 1–4. https://doi.org/10.1109/ISIDF.2011.6024285
Jiang, Z., Huete, A.R., Chen, J., Chen, Y., Li, J., Yan, G., Zhang, X., 2006. Analysis of NDVI and scaled difference vegetation index retrievals of vegetation fraction. Remote Sensing of Environment 366–378.
Kalkman, V.J., 2010. European red list of dragonflies. IUCN (International Union for Conservation of Nature).
Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R., van Tol, J., 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater, in: Balian, E.V., Lévêque, C., Segers, H., Martens, K. (Eds.), Freshwater Animal Diversity Assessment, Developments in Hydrobiology. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 351–363. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_38
Keddy, P.A., 1976. Lakes as Islands: The Distributional Ecology of Two Aquatic Plants, Lemna Minor L. and L. Trisulca L. Ecology 57, 353–359. https://doi.org/10.2307/1934824
Keller, D., Holderegger, R., 2013. Damselflies use different movement strategies for short-and long-distance dispersal. Insect conservation and diversity 6, 590–597.
Kellner, K.F., Swihart, R.K., 2014. Accounting for Imperfect Detection in Ecology: A Quantitative Review. PLoS ONE 9, e111436. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111436
Kelly, A.E., Goulden, M.L., 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 11823–11826. https://doi.org/10.1073/pnas.0802891105
Kharitonov, A.Yu., Popova, O.N., 2011. Migrations of dragonflies (Odonata) in the south of the West Siberian plain. Entomological Review 91, 411–419. https://doi.org/10.1134/S0013873811040014
Kloog, I., Nordio, F., Lepeule, J., Padoan, A., Lee, M., Auffray, A., Schwartz, J., 2017. Modelling spatio-temporally resolved air temperature across the complex geo-climate area of France using satellite-derived land surface temperature data. International Journal of Climatology 37, 296–304. https://doi.org/10.1002/joc.4705
Kohli, M.K., Sahlén, G., Kuhn, W.R., Ware, J.L., 2018. Extremely low genetic diversity in a circumpolar dragonfly species, Somatochlora sahlbergi (Insecta: Odonata: Anisoptera). Scientific Reports 8, 15114. https://doi.org/10.1038/s41598-018-32365-7
Korkeamäki, E., Suhonen, J., 2002. Distribution and habitat specialization of species affect local extinction in dragonfly Odonata populations. Ecography 25, 459–465. https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250408.x
Körner, C., 2004. Mountain Biodiversity, Its Causes and Function. ambi 33, 11–17. https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.11
Kuras, T., Benes, J., Fric, Z., Konvicka, M., 2003. Dispersal patterns of endemic alpine butterflies with contrasting population structures: Erebia epiphron and E. sudetica. Population Ecology 45, 115–123.
Kury, D., Wildermuth, H., 2013. Fiches de protection espèces - Libellules - Coenagrion hastulatum.
Lahoz-Monfort, J.J., Guillera-Arroita, G., Wintle, B.A., 2014. Imperfect detection impacts the performance of species distribution models. Global Ecology and Biogeography 23, 504–515. https://doi.org/10.1111/geb.12138

Lamouille-Hébert, M., 2020. Plan d'Action départemental pour la conservation des Odonates rares et menacés de Haute-Savoie (2021-2025). FNE Haute-Savoie.
Lassen, B., Savoia, S., 2005. The Alps ecoregion conservation plan.
Lefort, F., Douglas, G.C., 1999. An efficient micro-method of DNA isolation from mature leaves of four hardwood tree species Acer, Fraxinus, Prunus and Quercus. Ann. For. Sci. 56, 259–263. https://doi.org/10.1051/forest:19990308
Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science 320, 1768–1771. https://doi.org/10.1126/science.1156831
Leray, M., Yang, J.Y., Meyer, C.P., Mills, S.C., Agudelo, N., Ranwez, V., Boehm, J.T., Machida, R.J., 2013. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. Front Zool 10, 34. https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-34
Levins, R., 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. Bull Entomol Soc Am 15, 237–240. https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237
Li, J., Handley, L.J.L., Harper, L.R., Brys, R., Watson, H.V., Muri, C.D., Zhang, X., Hänfling, B., 2019. Limited dispersion and quick degradation of environmental DNA in fish ponds inferred by metabarcoding. Environmental DNA 1, 238–250. https://doi.org/10.1002/edn3.24
Liu, Hongjuan, Bu, R., Liu, J., Leng, W., Hu, Y., Yang, L., Liu, Huitao, 2011. Predicting the wetland distributions under climate warming in the Great Xing'an Mountains, northeastern China. Ecol Res 26, 605–613. https://doi.org/10.1007/s11284-011-0819-2
Mackenzie, D.I., 2006. Modeling the Probability of Resource Use: The Effect of, and Dealing with, Detecting a Species Imperfectly. The Journal of Wildlife Management 70, 367–374. https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[367:MTPORU]2.0.CO;2
MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83, 2248–2255. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2
Maltby, E., Acreman, M.C., 2011. Ecosystem services of wetlands: pathfinder for a new paradigm. Hydrological Sciences Journal 56, 1341–1359. https://doi.org/10.1080/02626667.2011.631014
Maltby, E., Barker, T., 2009. The Wetlands Handbook, 2 Volume Set. John Wiley & Sons.
McNeely, J., 2010. Monitoring climate change with Dragonflies: Foreword. BR 5, 1–2. https://doi.org/10.3897/biorisk.5.854
Menéndez, R., González-Megías, A., Jay-Robert, P., Marquéz-Ferrando, R., 2014. Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges. Global Ecology and Biogeography 23, 646–657. https://doi.org/10.1111/geb.12142
Merlet, F., Houard, X., 2012. Synthèse bibliographique sur les traits de vie de la Cordulie Arctique (Somatochlora arctica (Zetterstedt, 1840)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques.
Millennium Ecosystem Assessment (Program) (Ed.), 2005. Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis: a report of the Millennium Ecosystem Assessment. World Resources Institute, Washington, DC.
Mitsch, W.J., Bernal, B., Nahlik, A.M., Mander, Ü., Zhang, L., Anderson, C.J., Jørgensen, S.E., Brix, H., 2013. Wetlands, carbon, and climate change. Landscape Ecol 28, 583–597. https://doi.org/10.1007/s10980-012-9758-8
Nores, M., Cerana, M.M., 1990. Biogeography of forest relics in the mountains of northwestern Argentina. Revista Chilena de Historia Natura! 63, 37–46.
Nurk, S., Meleshko, D., Korobeynikov, A., Pevzner, P.A., 2017. metaSPAdes: a new versatile metagenomic assembler. Genome Res. 27, 824–834. https://doi.org/10.1101/gr.213959.116
Oertli, B., 2010. The local species richness of Dragonflies in mountain waterbodies : an indicator of climate warming ? In : Ott J (Ed) (2010)b Monitoring Climatic Change With Dragonflies. BioRisk 85, 243–251. https://doi.org/10.3897/biorisk. 5.853
Oertli, B., Frossard, P.-A., 2013. Mares et étangs: Ecologie, conservation, gestion, valorisation. PPUR Presses polytechniques.
Oertli, B., Indermuehle, N., Angélibert, S., Hinden, H., Stoll, A., 2008. Macroinvertebrate assemblages in 25 high alpine ponds of the Swiss National Park (Cirque of Macun) and relation to environmental variables. Hydrobiologia 597, 29–41. https://doi.org/10.1007/s10750-007-9218-7
Oertli, B., Joye, D.A., Castella, E., Juge, R., Cambin, D., Lachavanne, J.-B., 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. Biological Conservation 104, 59–70. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00154-9
Ohlemüller, R., Anderson, B.J., Araújo, M.B., Butchart, S.H.M., Kudrna, O., Ridgely, R.S., Thomas, C.D., 2008. The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. Biol. Lett. 4, 568–572. https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0097
Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos 120, 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
OPIE, SFO, 2012. Agir pour les Odonates : L'essentiel du Plan national d'actions 2011-2015.
Ott, J., 2010. Dragonflies and climatic change - recent trends in Germany and Europe. BR 5, 253–286. https://doi.org/10.3897/biorisk.5.857
Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421, 37–42. https://doi.org/10.1038/nature01286
Parolo, G., Rossi, G., 2008. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. Basic and Applied Ecology 9, 100–107. https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.01.005

Patten, M.A., Bried, J.T., Smith-Patten, B.D., 2015. Survey data matter: predicted niche of adult vs breeding Odonata. Freshwater Science 34, 1114–1122. https://doi.org/10.1086/682676

Pęksa, Ł., Ciach, M., 2015. Negative effects of mass tourism on high mountain fauna: the case of the Tatra chamois Rupicapra rupicapra tatrica. Oryx 49, 500–505. https://doi.org/10.1017/S0030605313001269

Peters, R.L., 1985. The Greenhouse Effect and Nature Reserves. BioScience 35, 707–717. https://doi.org/10.2307/1310052

Peterson, D.L., Schreiner, E.G., Buckingham, N.M., 1997. Gradients, Vegetation and Climate: Spatial and Temporal Dynamics in the Olympic Mountains, U.S.A. Global Ecology and Biogeography Letters 6, 7. https://doi.org/10.2307/2997523

Pignatti, S., 1993. Impact of tourism on the mountain landscape of central Italy. Landscape and Urban Planning 24, 49–53. https://doi.org/10.1016/0169-2046(93)90082-O

Pimm, S.L., Raven, P., 2000. Extinction by numbers. Nature 403, 843–845. https://doi.org/10.1038/35002708

Polk, M.H., Young, K.R., Baraer, M., Mark, B.G., McKenzie, J.M., Bury, J., Carey, M., 2017. Exploring hydrologic connections between tropical mountain wetlands and glacier recession in Peru's Cordillera Blanca. Applied Geography 78, 94–103. https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2016.11.004

Pont, B., 2014. La boîte à outils de suivi des zones humides : Rhoméo - Indicateur de l'intégrité du peuplement Odonates.

Pont, B., Faton, J.M., 1999. Protocole de suivi à long terme des peuplements de macrophytes et d'odonates comme descripteurs de fonctionnement des hydrosystèmes 33.

Rach, J., Bergmann, T., Paknia, O., DeSalle, R., Schierwater, B., Hadrys, H., 2017. The marker choice: Unexpected resolving power of an unexplored CO1 region for layered DNA barcoding approaches. PLoS ONE 12, e0174842. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174842

Raebel, E.M., Merckx, T., Riordan, P., Macdonald, D.W., Thompson, D.J., 2010. The dragonfly delusion: why it is essential to sample exuviae to avoid biased surveys. J Insect Conserv 14, 523–533. https://doi.org/10.1007/s10841-010-9281-7

Ramade, F., 2002. Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'Environnement., Dunod. ed, Techn. et Ingénierie.

Rehnus, M., Wehrle, M., Palme, R., 2014. Mountain hares Lepus timidus and tourism: stress events and reactions. Journal of Applied Ecology 51, 6–12. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12174

Revermann, R., Schmid, H., Zbinden, N., Spaar, R., Schröder, B., 2012. Habitat at the mountain tops: how long can Rock Ptarmigan (Lagopus muta helvetica) survive rapid climate change in the Swiss Alps? A multi-scale approach. J Ornithol 153, 891–905. https://doi.org/10.1007/s10336-012-0819-1

Richter, B.D., Braun, D.P., Mendelson, M.A., Master, L.L., 1997. Threats to Imperiled Freshwater Fauna. Amenazas a la Fauna Dulceacuicola en Riesgo. Conservation Biology 11, 1081–1093. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96236.x

Robineau, R., 2007. Guide des papillons nocturnes de France, Delachaux et Niestlé. ed.

Rodrigues, A.S.L., Pilgrim, J.D., Lamoreux, J.F., Hoffmann, M., Brooks, T.M., 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. Trends in Ecology & Evolution 21, 71–76. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.010

Rosset, V., Lehmann, A., Oertli, B., 2010. Warmer and richer? Predicting the impact of climate warming on species richness in small temperate waterbodies. Global Change Biology 16, 2376–2387. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02206.x

Rosset, V., Oertli, B., 2011. Freshwater biodiversity under climate warming pressure: Identifying the winners and losers in temperate standing waterbodies. Biological Conservation 144, 2311–2319. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.009

Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G.E., Duval, P., Lindig-Cisneros, R.A., 2012. Abies religiosa habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. Forest Ecology and Management 275, 98–106. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.004

Sahlén, G., Ekestubbe, K., 2001. Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. Biodiversity and Conservation 10, 673–690. https://doi.org/10.1023/A:1016681524097

Salerno, F., Gambelli, S., Viviano, G., Thakuri, S., Guyennon, N., D'Agata, C., Diolaiuti, G., Smiraglia, C., Stefani, F., Bocchiola, D., Tartari, G., 2014. High alpine ponds shift upwards as average temperatures increase: A case study of the Ortles–Cevedale mountain group (Southern Alps, Italy) over the last 50years. Global and Planetary Change 120, 81–91. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2014.06.003

Salerno, F., Thakuri, S., D'Agata, C., Smiraglia, C., Manfredi, E.C., Viviano, G., Tartari, G., 2012. Glacial lake distribution in the Mount Everest region: Uncertainty of measurement and conditions of formation. Global and Planetary Change 92–93, 30–39. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2012.04.001

Scott, D., Lemieux, C., 2005. Climate change and protected area policy and planning in Canada. The Forestry Chronicle 81, 696–703. https://doi.org/10.5558/tfc81696-5

Seguin, C., Kreder, M., 2016. Amélioration des connaissances de l'Agrion à lunules sur le territoire du Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne - Année 3 : Capacité de déplacement & Stratégie de préservation.

Seibold, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J.C., Linsenmair, K.E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., Weisser, W.W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. Nature 574, 671–674. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3

Sekhon, H.K., Jain, A.K., Singh, H., 2016. Creation of Inventory of Water Bodies in Hoshiarpur District using Remote Sensing and GIS. IJARSGG, International Journal of Advancement in Remote Sensing, GIS and Geography 4, 32–41.

SFO, MNHN, 2012. Suivi temporel des Libellules - STELI.

Sharma, A., Panigrahy, S., Singh, T.S., Patel, J.G., Tanwar, H., 2015. Wetland Information system using remote sensing and GIS in Himach Pradesh, India. Asian Journal of Geoinformatics 14.

Soissons, A., Lamouille-Hébert, M., 2019. Agir pour les Odonates. Etat des lieux des espèces du plan d'actions odonates en Auvergne-Rhône-Alpes. CEN Auvergne et FNE Haute-Savoie.

Steenhuisen, S.-L., Balmer, A., Zoeller, K., Kuhn, N., Midgley, J., Hansen, D., Johnson, S.D., 2015. Carnivorous mammals feed on nectar of Protea species (Proteaceae) in South Africa and likely contribute to their pollination. African Journal of Ecology 53, 602–605. https://doi.org/10.1111/aje.12225

Steinbauer, M.J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H.J.B., Borges, P.A.V., Cardoso, P., Chou, C.-H., Sanctis, M.D., Sequeira, M.M. de, Duarte, M.C., Elias, R.B., Fernández-Palacios, J.M., Gabriel, R., Gereau, R.E., Gillespie, R.G., Greimler, J., Harter, D.E.V., Huang, T.-J., Irl, S.D.H., Jeanmonod, D., Jentsch, A., Jump, A.S., Kueffer, C., Nogué, S., Otto, R., Price, J., Romeiras, M.M., Strasberg, D., Stuessy, T., Svenning, J.-C., Vetaas, O.R., Beierkuhnlein, C., 2016. Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. Global Ecology and Biogeography 25, 1097–1107. https://doi.org/10.1111/geb.12469

Strayer, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. https://doi.org/10.1899/08-171.1

Stursa, J., 2002. Impacts of Tourism Load on the Mountain Environment (A Case Study of the Krkonoše Mountains National Park - the Czech Republic), in: Monitoring and Management of Visitor Flows in Recreational and Protected Areas Conference. p. 7.

Suhonen, J., Hilli-Lukkarinen, M., Korkeamäki, E., Kuitunen, M., Kullas, J., Penttinen, J., Salmela, J., 2010. Local Extinction of Dragonfly and Damselfly Populations in Low- and High-Quality Habitat Patches: Extinctions in Source and Sink Habitats. Conservation Biology 24, 1148–1153. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01504.x

Sun, Z., Majaneva, M., Sokolova, E., Rauch, S., Meland, S., Ekrem, T., 2019. DNA metabarcoding adds valuable information for management of biodiversity in roadside stormwater ponds. Ecology and Evolution 9, 9712–9722. https://doi.org/10.1002/ece3.5503

Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., Willerslev, E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding: NEXT-GENERATION DNA METABARCODING. Molecular Ecology 21, 2045–2050. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x

Tasser, E., Mader, M., Tappeiner, U., 2003. Effects of land use in alpine grasslands on the probability of landslides. Basic and Applied Ecology 4, 271–280. https://doi.org/10.1078/1439-1791-00153

Theurillat, J.-P., Guisan, A., 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. Climatic Change 50, 77–109. https://doi.org/10.1023/A:1010632015572

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change 427, 5.

Thomsen, P.F., Kielgast, J., Iversen, L.L., Wiuf, C., Rasmussen, M., Gilbert, M.T.P., Orlando, L., Willerslev, E., 2012. Monitoring endangered freshwater biodiversity using environmental DNA: SPECIES MONITORING BY ENVIRONMENTAL DNA. Molecular Ecology 21, 2565–2573. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05418.x

Thomsen, P.F., Willerslev, E., 2015. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. Biological Conservation, Special Issue: Environmental DNA: A powerful new tool for biological conservation 183, 4–18. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.019

Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., Zimmermann, N.E., 2007. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges, Elsevier.

Tito, R., Vasconcelos, H.L., Feeley, K.J., 2020. Mountain Ecosystems as Natural Laboratories for Climate Change Experiments. Front. For. Glob. Change 3. https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00038

Trape, S., 2009. Impact of Climate Change on the Relict Tropical Fish Fauna of Central Sahara: Threat for the Survival of Adrar Mountains Fishes, Mauritania. PLOS ONE 4, e4400. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004400

Turner, C.R., Uy, K.L., Everhart, R.C., 2015. Fish environmental DNA is more concentrated in aquatic sediments than surface water. Biological Conservation, Special Issue: Environmental DNA: A powerful new tool for biological conservation 183, 93–102. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.017

UICN France, MNHN, OPIE & SFO, 2016. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Libellules de France métropolitaine. Paris, France.

Utzeri, C., Carchini, G., Falchetti, E., Belfiore, C., 1984. Philopatry, homing and dispersal in Lestes barbarus (Fabricius) (Zygoptera: Lestidae). Odonatologica 13, 573–584.

Vacquié, L., Houet, T., 2012. Cartographie des zones humides de montagne par télédétection. Potentialités à très haute résolution spatiale. Revue internationale de géomatique 497–518.

Valentini, A., Taberlet, P., Miaud, C., Civade, R., Herder, J., Thomsen, P.F., Bellemain, E., Besnard, A., Coissac, E., Boyer, F., Gaboriaud, C., Jean, P., Poulet, N., Roset, N., Copp, G.H., Geniez, P., Pont, D., Argillier, C., Baudoin, J.-M., Peroux, T., Crivelli, A.J., Olivier, A., Acqueberge, M., Le Brun, M., Møller, P.R., Willerslev, E., Dejean, T., 2016. Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. Mol Ecol 25, 929–942. https://doi.org/10.1111/mec.13428

Van Swaay, C.A.M., Nowicki, P., Settele, J., van Strien, A.J., 2008. Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. Biodivers Conserv 17, 3455–3469. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9491-4

Vaschalde, D., 2014. Services éecologiques rendus par les zones humides en matière d'adaptation au changement climatique - Etat des lieux des connaissances et évaluation économique - Rapport technique.

Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., Tilman, D.G., 1997. Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Sources and Consequences. Ecological Applications 7, 737–750. https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0737:HAOTGN]2.0.CO;2

Walters, C.J., Holling, C.S., 1990. Large-Scale Management Experiments and Learning by Doing. Ecology 71, 2060–2068. https://doi.org/10.2307/1938620

Wei, T., Simko, V., 2017. R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84).

Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E., 1998. Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. BioScience 48, 607–615. https://doi.org/10.2307/1313420

Wildermuth, H., 2013a. Fiches de protection espèces - Libellules - Aeshna caerulea.

Wildermuth, H., 2013b. Fiches de protection espèces - Libellules - Leucorrhinia dubia.

Wildermuth, H., 2013c. Fiches de protection espèces - Libellules - Somatochlora arctica.

Wintle, B.A., Elith, J., Potts, J.M., 2005. Fauna habitat modelling and mapping: A review and case study in the Lower Hunter Central Coast region of NSW. Austral Ecology 30, 719–738. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01514.x

Wissinger, S.A., Oertli, B., Rosset, V., 2016. Invertebrate Communities of Alpine Ponds, in: Batzer, D., Boix, D. (Eds.), Invertebrates in Freshwater Wetlands. Springer International Publishing, Cham, pp. 55–103. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24978-0_3

Yoccoz, N.G., Bråthen, K.A., Gielly, L., Haile, J., Edwards, M.E., Goslar, T., Von STEDINGK, H., Brysting, A.K., Coissac, E., Pompanon, F., Sønstebø, J.H., Miquel, C., Valentini, A., De BELLO, F., Chave, J., Thuiller, W., Wincker, P., Cruaud, C., Gavory, F., Rasmussen, M., Gilbert, M.T.P., Orlando, L., Brochmann, C., Willerslev, E., Taberlet, P., 2012. DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity: DNA FROM SOIL MIRRORS PLANT DIVERSITY. Molecular Ecology 21, 3647–3655. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05545.x

Annexes

Annexe 1: Coefficients de Spearman et test de significativité des corrélations entre les variables dont le coéficient est supérieur à 0.5.

		R^2	p
NbZH_10000	SZH_10000	0.98	<0,01
NbZH_5000	SZH_5000	0.96	<0,01
NbZH_500	NbZH_1000	0.87	<0,01
Temperature_S	Precipitation	-0.86	<0,01
Altitude	NDVI	-0.76	<0,01
NbZH_10000	NbZH_5000	0.73	<0,01
SZH_1000	SZH_5000	0.73	<0,01
SZH_1000	NbZH_5000	0.72	<0,01
Temperature	Precipitation	-0.71	<0,01
SZH_500	SZH_1000	0.71	<0,01
NbZH_10000	SZH_5000	0.71	<0,01
SZH_10000	NbZH_5000	0.69	<0,01
SZH_10000	SZH_5000	0.68	<0,01
Temperature	Temperature_S	0.66	<0,01
SZH_500	SZH_5000	0.61	<0,01
SZH_500	NbZH_5000	0.60	<0,01
NbZH_100	NbZH_500	0.57	<0,01
NbZH_100	NbZH_1000	0.50	<0,01

Annexe 2: Probabilité de détection, probabilité de présence estimées et proportions de sites de présences observés pour chacune des espèces en fonction du nombre de méthodes utilisées et du nombre de sites échantillonés. p est la probabilité de détection des espèces et Ψ la probabilité de présence.

	Nombre de méthodes	p				Ψ				N	Proportion observés de sites de présence
		Estimate	SE	IC À 95%:0,025	IC À 95%:0,975	Estimate	SE	IC À 95%:0,025	IC À 95%:0,975		
Aeshna juncea	4	0,68	0,06	0,56	0,79	0,48	0,08	0,32	0,64	36	0,47
	3	0,75	0,04	0,66	0,82	0,35	0,04	0,27	0,44	125	0,34
	4	0,65	0,04	0,56	0,73	0,36	0,04	0,28	0,45	125	0,34
Somatochlora alpestris	4	0,34	0,08	0,21	0,50	0,52	0,12	0,30	0,73	36	0,42
	3	0,34	0,07	0,22	0,49	0,34	0,07	0,22	0,48	125	0,24
	4	0,31	0,06	0,21	0,44	0,36	0,07	0,23	0,50	125	0,25
Leucorrhinia dubia	4	0,50	0,11	0,31	0,70	0,21	0,07	0,10	0,38	36	0,19
	3	0,46	0,10	0,29	0,65	0,13	0,04	0,08	0,22	125	0,11
	4	0,47	0,09	0,31	0,63	0,13	0,03	0,08	0,21	125	0,12
Aeshna caerulea	3	0,77	0,15	0,39	0,94	0,02	0,01	0,01	0,07	125	0,02
Coenagrion hastulatum	2	0,08	0,00	0,04	0,18	1,00	0,09	1,8*10-28	1,00	36	0,17
	2	0,06	0,02	0,03	0,10	1,00	0,06	4,9*10-57	1,00	125	0,07
Aeshna cyanea	3	0,02	0,01	0,01	0,04	0,99	0,23	1,5*10-23	1,00	125	0,06

Annexe 3: Coefficients de Spearman et test de significativité des corrélations entre les variables ayant un coéfficient supérieur à 0.5.

		R^2	p
NbZH_10000	SZH_10000	0.98	<0,01
Surf_LI	Surface	0.97	<0,01
NbZH_5000	SZH_5000	0.96	<0,01
NbZH_500	NbZH_1000	0.92	<0,01
NDVI	Altitude	-0.85	<0,01
SZH_500	SZH_1000	0.85	<0,01
NbZH_10000	NbZH_5000	0.76	<0,01
NbZH_10000	SZH_5000	0.73	<0,01
SZH_5000	SZH_1000	0.73	<0,01
SZH_5000	SZH_500	0.72	<0,01
NbZH_5000	SZH_1000	0.71	<0,01
Pfdeur	Berge_veg	0.71	<0,01
SZH_10000	NbZH_5000	0.70	<0,01
NbZH_5000	SZH_500	0.69	<0,01
SZH_10000	SZH_5000	0.67	<0,01
NbZH_100	NbZH_500	0.67	<0,01
Cyano	ChloA	0.60	<0,01
Pfdeur	Surface	0.57	<0,01
SZH_1000	NbZH_1000	0.56	<0,01
NbZH_100	NbZH_1000	0.56	<0,01
Pfdeur	Surf_LI	0.56	<0,01
SZH_1000	NbZH_500	0.55	<0,01
Temperature_S	Precipitation	-0.54	<0,01
Temperature	Precipitation	-0.51	<0,01
Ceinture	Recou	0.51	<0,01
NbZH_10000	Precipitation	-0.50	<0,01
SZH_500	NbZH_500	0.50	<0,01
Ensoleillement	Altitude	0.50	<0,01

Annexe 4: Comparaison des AIC des différents modèles réalisés pour comprendre les effets des différentes variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides de l'échantillon par *Aeshna juncea*

Variables intégrées dans le modèle	AIC	Delta AIC
Ceinture+NDVI+Precipitation	197,95	
Ceinture+NDVI	205,58	6,63
Ceinture+NDVI+température	205,7	6,75
Ceinture+NDVI+NbZH_1000	206,36	7,41
Ceinture+NbZH_1000	211,11	12,16
Ceinture	213,24	14,29
Ceinture+Flore_Eau	213,53	14,58
NDVI+Precipitation+ChloA	217,61	18,66
NDVI+Precipitation	218	19,05
NDVI+Precipitation+NbZH_1000	219,79	20,84
Pred	229,9	30,95
NDVI	230,16	31,21
alpestris	231	32,05
Présence de *Leucorrhinia dubia*	231,13	32,18
Temperature	231,86	32,91
Flore_Eau	233,44	34,49
NbZH_1000	234,46	35,51
Precipitation	235,41	36,46
Altitude	236,91	37,96
Recou	238	39,05
temp_eau	238,87	39,92
Cyano	239,21	40,26
ChloA	239,79	40,84
NbZH_500	240,82	41,87
Temperature_S	241,4	42,45
NbZH_100	242,4	43,45
Trophie	243,67	44,72
NULL	248,44	49,49

Annexe 5: Comparaison des AIC des différents modèles réalisés pour comprendre les effets des différentes variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides de l'échantillon par *Somatochlora alpestris*

Variables intégrées dans le modèle	AIC	Delta AIC
Temperature	167,86	
Temperature+NDVI	168,12	0,26
Présence de *Aeshna juncea*	169,3	1,44
NDVI	174,01	6,15
Pred	175,24	7,38
NULL	184,97	17,11

Annexe 6: Comparaison des AIC des différents modèles réalisés pour comprendre les effets des différentes variables environnementales sur la probabilité d'occupation des zones humides de l'échantillon par *Leucorrhinia dubia*

Variables intégrées dans le modèle	AIC	Delta AIC
Temperature+Flore_Eau	82,79	
Temperature	83,51	0,72
Temperature+NbZH_1000	84,42	1,63
Temperature+Flore_Eau+Recou	84,78	1,99
Temperature+Altitude	85,47	2,68
Flore_Eau+Precipitation	87,14	4,35
Flore_Eau+Precipitation+Recou	87,41	4,62
Présence de *Aeshna juncea*	87,53	4,74
Recou+Precipitation	89,65	6,86
Flore_Eau	93,15	10,36
Flore_Eau+Recou	93,2	10,41
Recou	94,09	11,3
Precipitation	94,71	11,92
Cyano	98,16	15,37
Altitude	98,66	15,87
Temperature_S	99,03	16,24
Ensoleillement	99,28	16,49
Ceinture	99,54	16,75
NbZH_1000	100,27	17,48
NULL	102,07	19,28

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

Impact du changement climatique sur la future distribution des espèces d'Odonates boréo-alpins

Exemple dans la région de Chamonix (Haute-Savoie)

Lamouille-Hébert Marie

XXXXXX

RÉSUMÉ

Dans le cadre de la crise actuelle de la biodiversité, de nombreuses espèces sont menacées d'extinction ou ont disparu à cause de la dégradation ou de la disparition de leurs habitats, en conséquence des pressions anthropiques directes ou indirectes (aménagements, rejets). Les espèces les plus vulnérables sont les espèces spécialistes dont les habitats sont rares et menacés. C'est le cas des espèces sténothermes des zones humides d'altitude. Le changement climatique en cours est une menace pour ces espèces isolées, qui avec le déplacement d'espèces eurythermes compétitrices voient leurs habitats colonisés par d'autres espèces et n'ont pas toujours les capacités de se déplacer, ou la possibilité de trouver des habitats qui leurs sont favorables aux altitudes plus hautes. Pour mieux comprendre, anticiper et mitiger les impacts du changement climatique sur les espèces spécialisées de montagne, nous avons étudié entre 2017 et 2019 dans la région de Chamonix, les distributions potentielles actuelles et futures de six espèces d'Odonates boréo-alpins: *Aeshna caerulea*, *Aeshna juncea*, *Somatocholora alpestris*, *Somatochlora arctica*, *Leucorrhinia dubia* et *Coenagrion hastulatum* sur 125 zones humides au-dessus de 1900 mètres. Avant d'étudier ces distributions, à l'aide de cet échantillon de zones humides représentatif du territoire d'étude, nous avons démontré que seules 79% des zones humides d'altitude sont connues sur le territoire: les zones humides de petites surfaces sont souvent manquantes. Dans un second temps, pour maximiser la probabilité de détection des espèces dans cet échantillon, nous avons mis en place et comparé différentes méthodes de détection: trois basées sur l'identification morphologique des espèces (larve, adulte, exuvie) et le métabarcoding (méthode d'analyse de l'ADN environnemental). Les combinaisons de méthodes ont permis pour certaines espèces d'atteindre des probabilités de détection supérieures à 0.9 voir égale à 1. En se basant sur les probabilités de détection et la distribution des zones humides connues, nous avons construit des modèles pour prédire les distributions actuelles et futures des espèces et identifier des zones à enjeu de conservation: les espèces ont la limite supérieure de leur aire de distribution qui s'élève potentiellement en moyenne de 288 mètres en altitude entre 2020 et 2100 (3.6m/an). Les résultats obtenus permettent de démontrer la nécessité de mieux connaître et de protéger les habitats des espèces spécialistes rares et menacées, pour proposer des pistes d'actions et des programmes de surveillance adaptés aux espèces et aux zones humides d'altitude. Déployer ces recherches en prenant en compte ce groupe, mais également différents groupes d'espèces répondant différemment aux contraintes environnementales, à une échelle plus large que la région de Chamonix, serait nécessaire pour la préservation efficace des zones humides et de la biodiversité d'altitude.

MOTS-CLÉS: *changement climatique, conservation, biodiversité, libellules, Alpes, détection, distribution géographique, zones humides d'altitude*