THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

Discipline ou spécialité :

Ecologie Fonctionnelle

Présentée et soutenue par :

Mme ANAÏS CHARBONNEL

le jeudi 4 juin 2015

Titre :

INFLUENCE MULTI-ECHELLE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX DANS LA REPARTITION DU DESMAN DES PYRENEES (GALEMYS PYRENAICUS) EN FRANCE

Ecole doctorale :

Sciences de l'Univers de l'Environnement et de l'Espace (SDUEE)

Unité de recherche :

Ecologie Fonctionnelle (ECOLAB)

Directeur(s) de Thèse :

M. PASCAL LAFFAILLE

M. FRANK D'AMICO

Rapporteurs :

M. ARTURO ELOSEGUI, UNIVERSIDAD DEL PAIS VASCO BILBAO

M. YVES SOUCHON, IRSTEA

Membre(s) du jury :

Mme GERALDINE LOOT, UNIVERSITE TOULOUSE 3, Président

M. FRANK D'AMICO, UNIVERSITE DE PAU ET DES PAYS DE L ADOUR, Membre

Mme LAETITIA BUISSON, UNIVERSITE TOULOUSE 3, Membre

Mme NIRMALA SEON MASSIN, ONCFS, Membre

Mme VERONIQUE GOURAUD, EDF CHATOU, Membre

M. PASCAL LAFFAILLE, INP TOULOUSE, Membre



" La nature a des harmonies qui rendent froide la plus belle musique,

parce que ses harmonies se composent de ce qui frappe

tous les sens. En même temps que notre oreille est délicieusement

caressée par le murmure du vent dans les feuilles et par le murmure du ruisseau

sous les violettes en fleur, par le chant de l'oiseau sous les feuilles,

par le bourdonnement de l'abeille autour des lis,

notre œil est captivé par la couleur d'émeraude du feuillage,

par les violettes couleur d'améthyste, par l'abeille, topaze ailée.

Nous respirons le parfum du feuillage et celui des fleurs,

tous nos sens à la fois sont saisis, captivés, enivrés."

Alphonse Karr



Avant-propos

Cette thèse a été réalisée dans le cadre du Plan National d'Actions (PNA) en faveur du Desman des Pyrénées (2010-2015), au travers d'un partenariat étroit entre le Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées (CEN MP), le laboratoire EcoLab (UMR 5245, CNRS/UPS/INPT-ENSAT) et Electricité de France (EDF), *via* un contrat CIFRE. Cette thèse se situe donc à l'interface entre la recherche et la gestion avec pour objectif d'apporter de nouvelles connaissances sur l'écologie du Desman des Pyrénées dans le but de mieux conserver cette espèce.

Les données historiques utilisées dans le cadre de cette thèse sont issues du travail de recherche d'Alain Bertrand (Bertrand, 1994). Les données actuelles sont issues de l'action n° 7 du PNA (« Actualisation de la carte de répartition française du Desman »). En amont de la thèse, le protocole d'échantillonnage actuel de ces données a été mis en place par le département des Mathématiques et Statistiques de l'université de Canterbury (Nouvelle-Zélande; J. Brown et M. Williams-Tripp) en partenariat avec le CEN Midi-Pyrénées (F. Blanc et M. Némoz), EcoLab (P. Laffaille) et l'Université de Pau & Pays de l'Adour (F. D'Amico). La récolte des données de terrain a été réalisée par la Fédération Aude Claire, la Fédération des Réserves Naturelles Catalanes, l'Office National des Forêts, le Groupe de Recherche et d'Etudes pour la Gestion de l'Environnement, l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, le Parc National des Pyrénées, le Conservatoire d'Espaces Naturels Ariège, le Conservatoire d'Espaces Naturels Aquitaine, le Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées et le laboratoire EcoLab. J'ai personnellement réalisé une grande partie des prospections du bassin du Haut-Salat (cf. Chapitre 4) ainsi que celles réalisées dans le cadre du Chapitre 1.

Les analyses génétiques ont été réalisées par l'Unité de Génétique de la Conservation de l'université de Liège (équipe de J. Michaux). La modélisation des données hydrologiques a été réalisée dans le cadre d'un stage de master 2 (M. Biffi), en partenariat étroit avec des experts du domaine au sein du laboratoire EcoLab (S. Sauvage, J.-M. Sanchez-Perez et leurs étudiants). Les analyses statistiques ont été réalisées par moi-même, ou dans le cadre de l'encadrement du stage de master 2.

Les travaux de cette thèse ainsi que quelques analyses complémentaires ont fait l'objet de restitutions régulières (à minima une fois par an) dans le cadre des comités de pilotage du PNA ou de réunions avec les prospecteurs de terrain et les ingénieurs d'EDF.

Cette thèse s'organise en différents chapitres, ceux présentant les résultats de la thèse étant rédigés sous forme d'articles scientifiques acceptés, soumis ou en préparation.



Remerciements

Cette thèse est le fruit d'un gros travail de collaboration avec des partenaires aux compétences variées et complémentaires. Elle a donc impliqué la mobilisation de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

Je tiens tout d'abord à remercier mes cinq encadrants de thèse, Pascal Laffaille, Laëtitia Buisson, Frank D'Amico, Frédéric Blanc et Mélanie Némoz, pour m'avoir choisie et fait confiance tout au long de ces trois années de thèse. Merci d'avoir su être disponible de manière régulière afin de m'encadrer (voire me recadrer) comme j'en avais besoin. Vos différentes visions complémentaires m'ont énormément enrichie et permis de réaliser ce travail de recherche appliquée dans les meilleures conditions possibles. Laëtitia, merci de t'être investie bien au-delà de ce qu'il était initialement prévu et pour ton éternelle rigueur scientifique, à la recherche de l'inaccessible perfection ! Pascal, je te remercie pour ton écoute, tes encouragements et pour avoir su me remonter le moral les rares fois où je l'avais dans les chaussettes ! Fred et Mélanie, merci de m'avoir laissé autant de libertés dans la réalisation de mes travaux de recherche, tout en les suivant attentivement. Travailler avec des personnes aussi agréables et conciliantes que vous est un vrai plaisir; je suis très heureuse de poursuivre l'aventure au CEN pour les mois à venir.

Merci à Arturo Elosegui et Yves Souchon d'avoir accepté d'être les rapporteurs de mon travail de thèse. Merci aussi à Géraldine Loot pour avoir présidé mon jury de thèse, ainsi qu'aux autres membres du jury, Nirmala Seon-Massin et Véronique Gouraud, pour votre investissement dans l'évaluation de mon travail.

Marjorie Biffi, un immense merci pour ton aide précieuse et continue, avec l'enthousiasme et l'investissement exemplaire dont tu as fait preuve. Je suis vraiment très contente de te voir prendre la relève afin élucider les derniers mystères de notre petit Desman.

Aurélien Besnard, je te remercie pour ton investissement dans mon travail de thèse ainsi que dans le Plan National d'Actions. Merci de m'avoir fait part de ton expertise concernant la mise en place des protocoles et l'analyse des données. Tu t'es toujours montré disponible lorsque je t'ai sollicité et je t'en suis très reconnaissante. Ton implication passionnée pour la conservation de la biodiversité sollicite toute mon admiration.

Merci à Franck Gilbert pour tous ces bons moments de partage et pour la générosité et l'humanité dont tu fais preuve au quotidien. Grâce à toi j'ai eu le plaisir d'intégrer la team « course à pieds » et celle des « Bouchons Bios ». Deux fois vainqueurs du tournoi de pétanque, si ça c'est pas la classe !!! Un immense merci aussi de m'avoir permis de vivre cette magnifique aventure en Patagonie. Ce fut aussi une riche expérience humaine avec de très belles rencontres (Marta, José Luis, Philippe, Georges...). Merci plus particulièrement à Marta pour son accueil chaleureux et sa profonde gentillesse, à José Luis et sa femme pour cette inoubliable journée en bateau à Puerto Madryn.

Un grand merci aussi à Anthony Maire, toujours prêt à se dévouer pour aider les autres ! Un immense merci pour tout le temps que tu as consacré à m'aider sur R, tu m'as appris beaucoup de choses et fait gagner beaucoup de temps. Merci aussi pour les bons moments partagés.

Je remercie Daniel Marc, directeur du Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées pour m'avoir accueilli, toujours avec le sourire, au sein de son association. Merci également à toute l'équipe du CEN pour sa convivialité et sa perpétuelle bonne humeur. Un grand merci à Samuel Danflous pour avoir pris le temps, malgré un planning chargé, de corriger l'anglais de mes articles scientifiques.

Merci aussi à Jean-Luc Probst, directeur du laboratoire EcoLab, pour son accueil au sein de cette unité de recherche, et à l'ensemble de l'équipe Bioref.

Un immense merci à l'ensemble des prospecteurs de terrain sans qui je n'aurais jamais eu la chance d'avoir de si belles données pour faire tourner mes modèles. Merci à l'ensemble des structures impliquées dans ce travail: les Conservatoires d'Espaces Naturels Aquitaine, Ariège et Midi-Pyrénées, la Fédération Aude Claire, la Fédération des Réserves Naturelles Catalanes, le Groupe de Recherche et d'Etudes pour la Gestion de l'Environnement, l'Office National de Chasse et de la Faune Sauvage, l'Office National des Forêts et le Parc National des Pyrénées.

J'ai également eu la chance de participer à ces prospections et je tiens à remercier ceux qui me sont venus en aide. Un grand merci à Vincent Lacaze pour avoir pris le temps de me former à la recherche de fèces, m'avoir fait partager tes connaissances de terrain sur les rivières pyrénéennes ainsi que d'avoir joué le rôle de Monsieur Météo Ariégeoise (Ô combien capricieuse !) suite à mes

nombreux appels ! Merci à mes deux bras droits de terrain, Elisabeth Vaz (1ère saison) et Marjorie Biffi (2ème saison) pour m'avoir suivi infailliblement dans les rivières, quitte à avoir dû jouer les aventurières tout terrain par moment ! Merci également à ceux qui n'ont pas hésité à m'accompagner ponctuellement pour me dépanner: Alice Denis, Franck Gilbert, Adrien Jailloux, Fred Julien, Rémy Lassus, Anthony Maire et Julie Simon.

Un grand merci à François Gillet et ses collègues généticiens pour l'énorme travail d'analyse des échantillons de crottes. Merci d'avoir considéré au mieux mes échéances de thèse.

Je remercie l'ensemble des ingénieurs EDF s'étant impliqués dans ma thèse, Florence Ardorino, Laurence Descharrières, Pierre Gérente et Frédéric Jacob. Merci pour votre expertise et pour l'intérêt porté à mes travaux. Merci à Pierre-Louis Combret pour la réalisation de la cartographie et à Yves SICOT pour avoir répondu à mes innombrables appels téléphoniques matinaux lorsque j'étais sur le terrain, et ce toujours de bonne humeur.

Dans l'ensemble, je remercie tous les partenaires du PNAD. J'ai énormément apprécié travailler avec vous et les moments d'échanges autour des résultats apportés. Ce fut très enrichissant et très agréable car toujours dans une atmosphère conviviale et chaleureuse.

Merci également à ceux qui ont répondu à mes sollicitations concernant les demandes de données environnementales: Yannick Barascud, Christian Pagé, David Shereen. Romain Walcker, merci pour ton aide en SIG.

Merci à l'ensemble des spécialistes de modélisation hydrologique, Sabine Sauvage, José Miguel Sanchez-Perez, Xiaoling Sun, Youen Grusson, Andoni Uhart, Joel Payoux, pour votre disponibilité et l'aide apportée en réponse à nos nombreuses sollicitations concernant SWAT.

Merci à Cécile et Régine pour votre disponibilité et réactivité lors de mes demandes administratives. Merci aussi pour les quelques moments extra-professionnels que nous avons pu partager.

Cette aventure de thèse m'a permis de rencontrer quatre personnes extraordinaires devenues de véritables amies: Fanny, Maïwen, Marjorie et Sophie. Je ne compte plus tous ces magnifiques moments passés à vos côtés. Je suis tellement heureuse de partager ma vie toulousaine avec vous,

ce n'est que du bonheur. Merci tout simplement d'être là, vous êtes de vrais rayons de soleil ! Une mention spéciale à mes deux colocataires, la vie au quotidien est si belle à vos côtés. Enfin, Fanny merci pour ton soutien et ton encouragement lors de la dernière ligne droite. Tu sais toujours trouver les bons mots...

Merci aux deux Jérôme. Le premier pour le « coup monté », et le second pour ce qui s'est ensuivi...

Merci enfin à mes parents sans qui le chemin pour arriver jusqu'ici aurait été beaucoup plus laborieux.

Une mention spéciale aux belles Montagnes Pyrénéennes. Cette thèse m'a donné la chance de découvrir certains de vos magnifiques recoins. Merci de m'en avoir mis plein les yeux de par la beauté de vos paysages, de m'avoir ressourcée, vidée la tête, défoulée et ce, l'hiver comme l'été.

Et enfin, merci Jojo ! Merci d'avoir joué à cache-cache avec moi chaque jour passé sur le terrain. A certains moments - en plein cagnard ou dans l'eau gelée avec les waders puantes et trouées, dans les ronces ou les orties, en escaladant quelques cascades glissantes ou encore en évitant de justesse un rejet de chasse d'eau - oui, je l'avoue, je t'ai franchement détesté. Mais tu n'avais qu'à déposer une petite crotte pour te faire pardonner ! T'étudier est loin d'être chose facile, mais tu sais nous surprendre au quotidien. Merci de nous avoir livré quelques-uns de tes mystères, même s'il en reste encore tellement à découvrir...

A ma bonne étoile...

Partenaires techniques et financiers







© Y. Bielle

« Le génie et la nature ont conclu une alliance éternelle: ce que le premier promet, la seconde l'accomplit certainement. »

Johann Friedrich Von Schiller



Table des matières

Avant-propos 5
Remerciements 7
Partenaires techniques et financiers 11
Table des matières 15
Articles, conférences et posters 19
Liste des acronymes 21

CHAPITRE 1 - Introduction 23
1 La conservation de la biodiversité 25
1.1 Les fondements de la discipline 25
1.2 L'émergence d'outils 27
1.3 Une interface insuffisante entre la recherche et la gestion 28
1.3.1 Une volonté de coopérer… 28
1.3.2 … difficile à mettre en œuvre 29
1.3.3 L'émergence de démarches collaboratives 30
1.4 La priorisation des efforts de conservation 31
1.4.1 Catégorisation des espèces 31
1.4.2 Les listes d'espèces 32
1.4.3 Les espèces endémiques 33
2 Les analyses espèce-habitat 34
2.1 Les modèles de « presence only » 35
2.2 Les modèles de distribution d'espèces 35
2.3 L'influence de la détectabilité 36
2.3.1 Les fausses absences 36
2.3.2 Les fausses présences 38
2.4 L'influence de l'échantillonnage sur la qualité des données 39
2.5 Les milieux aquatiques continentaux 40
2.5.1 L'influence de l'hydrologie 40
2.5.2 L'influence de l'échelle spatiale 41
2.5.3 Une configuration spatiale particulière 42
3 Le Desman des Pyrénées : une espèce menacée mais encore mal connue 44
3.1 Quelques éléments sur sa biologie 44
3.2 Distribution géographique et préférences d'habitat 45
3.3 Menaces et conservation 47
3.3.1 Menaces 47
3.3.2 Statuts et outils de conservation 48
4 Objectifs de la thèse et structure du manuscrit 50

CHAPITRE 2 - Matériels et méthodes 53
1 Zone d'étude 55
1.1 Les Pyrénées françaises 55
1.2 Le bassin versant du Haut-Salat 56
2 Les données de répartition du Desman des Pyrénées 57
2.1 Une espèce au suivi contraignant 57
2.2 Données historiques (1985-1992) 58
2.3 Données actuelles (2011-2013) 58
2.3.1 Le protocole d'échantillonnage GRTS 60
2.3.2 Collecte sur le terrain 61
2.3.3 Validation génétique de l'auteur des fèces 61
2.3.4 Réplicas temporels 63
3 Les données environnementales 64
3.1 Les variables d'habitat collectées sur le terrain 64
3.1.1 Variables caractérisant le lit mineur 65
3.1.2 Variables caractérisant les berges 65
3.1.3 Variables caractérisant le lit majeur 66
3.2 Modélisation des données hydrologiques 66
3.2.1 Présentation du modèle hydrologique SWAT 66
3.2.2 Les données d'entrée du modèle SWAT 67
3.2.3 Les simulations du modèle 68
3.2.4 Calibration et validation des simulations de débit 68
3.3 Les variables environnementales calculées 69
3.3.1 Hydrologie 73
3.3.2 Hydrographie 73
3.3.3 Climat 73
3.3.4 Occupation du sol 74
3.3.5 Perturbations humaines 74
4 Méthodes d'analyse de l'utilisation de l'habitat 74
4.1 L'Analyse Factorielle de Niche Ecologique (ENFA) 74
4.2 Les modèles de distribution d'espèces (SDMs) 76
4.2.1 Démarche employée 76
4.2.2 Description des différents SDMs utilisés 77
4.2.3 Approche d'ensemble et de consensus 78
4.3 Les modèles d'occupation de sites 80
4.3.1 Principes de fonctionnement 80
4.3.2 Description des différents modèles d'occupation utilisés 81
4.3.3 Réplicas spatiaux *vs*. réplicas temporels 84
4.3.4 Estimation de l'influence des variables environnementales sur les paramètres de détection et d'occupation 84

CHAPITRE 3 - Approche méthodologique : utilisation de réplicas spatiaux dans les modèles d'occupation 87
Résumé du chapitre..... 89
Article 1..... 93
Abstract..... 95
Material and methods..... 97
Results..... 100
Discussion..... 100
Acknowledgements..... 102
References..... 102
Supporting information..... 105

CHAPITRE 4 - Prise en compte de l'hydrologie et de données de présence validées génétiquement pour modéliser la distribution du Desman des Pyrénées dans un bassin versant..... 109
Résumé du chapitre..... 111
Article 2..... 115
Abstract..... 117
Introduction..... 117
Methods..... 118
Results..... 121
Discussion..... 122
Acknowledgments..... 125
References..... 126
Appendix..... 128
Compléments 1 : Application à l'échelle des Pyrénées..... 129

CHAPITRE 5 - Une utilisation de l'habitat local par le Desman des Pyrénées spatialement contrastée à l'échelle des Pyrénées françaises..... 133
Résumé du chapitre..... 135
Article 3..... 139
Abstract..... 141
Introduction..... 142
Materials and methods..... 143
Results..... 147
Discussion..... 152
Acknowledgements..... 155
References..... 155

CHAPITRE 6 - Les changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol récents expliquent-ils la contraction de l'aire de distribution du Desman dans les Pyrénées françaises ? 159
Résumé du chapitre **161**
Article 4 ..... **165**
Abstract 167
Introduction 168
Material and methods 170
Results 176
Discussion 181
Acknowledgments 185
References 186
Supporting Information 191
Compléments 2 : Comparaison de la favorabilité d'habitat selon le type de gestion des débits des aménagements hydroélectriques **197**

CHAPITRE 7 - Discussion et perspectives 203
1 Synthèse des principaux résultats **205**
2 Influence des facteurs environnementaux sur la répartition du Desman des Pyrénées **207**
2.1 Influence sur la détection du Desman des Pyrénées 208
2.2 Influence sur la répartition du Desman des Pyrénées 211
3 Mise en évidence d'une régression rapide et conséquente de la distribution du Desman des Pyrénées en France **215**
4 Secteurs actuels à enjeux **219**
5 Amélioration du protocole d'inventaire et de suivi de la répartition du Desman des Pyrénées **222**
6 Quelques pistes de gestion **227**
7 Quelques perspectives **230**

Références bibliographiques 233
Abstract **259**
Résumé **260**

Articles, conférences et posters

Articles scientifiques

Article 1 : Charbonnel A., D'Amico F., Besnard A., Blanc F., Buisson L., Némoz M. & Laffaille P. 2014. Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape. *Journal of Applied Ecology*, 51, 1425-1433.

Article 2 : Charbonnel A., Buisson L., Biffi M., D'Amico F., Besnard A., Aulagnier S., Blanc F., Gillet F., Lacaze V., Michaux R., Johan, Némoz M., Pagé C., Sanchez-Perez J. M., Sauvage S. & Laffaille P. 2015. Integrating hydrological features and genetically validated occurrence data in occupancy modeling of an endemic and endangered semi-aquatic mammal species, *Galemys pyrenaicus*. *Biological Conservation*, 184, 182-192.

Article 3 : Biffi M., **Charbonnel A**., Buisson L., Blanc F., Némoz M. & Laffaille P. Evidence for a spatially contrasted use of local habitat by the endangered Pyrenean Desman. En révision pour *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.

Article 4 : Charbonnel A., Laffaille P., Biffi M., Blanc F., Maire A., Némoz M., Sanchez-Perez J., Sauvage S. & Buisson L. Can recent global changes explain the dramatic range contraction of an endangered semi-aquatic mammal species in the French Pyrenees? Soumis à pour *Global Change Biology*.

Article de médiation scientifique

Charbonnel A., D'Amico F., Buisson L. & Laffaille P. 2014. Etudier l'habitat du Desman des Pyrénées. Natura Catalana, 26, 8.

Communications orales

Charbonnel A., Biffi M., D'Amico F., Blanc F., Buisson L., Némoz M. & Laffaille P. How occupany modelling may help to understand detection and distribution of the endangered Pyrenean Desman at

a catchment scale. Spatial Ecology & Conservation International Conference 2, 17-20 June 2014, Birmingham, UK.

Gillet F., **Charbonnel A**., D'Amico F., Aulagnier S., Blanc F., Buisson L., Cabria Garrido M.T., Némoz M., Laffaille P. & Michaux J. Plan National d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées : présentation d'une analyse de niche écologique. 4èmes Rencontres Naturalistes de Midi-Pyrénées, 31 Janvier-02 Février 2013, Albi.

Némoz M., Blanc F., Ardorino F., Fropier N., Gérente P., Jacob F., **Charbonnel A**. & Gillet F. Vers une meilleure prise en compte du Desman dans la gestion hydroélectrique des cours d'eau pyrénéens : les apports du Plan National d'Actions. 36ème Colloque Francophone de Mammalogie, 18-20 Octobre 2013, Toulouse.

Charbonnel A., Gillet F., D'Amico F., Aulagnier S., Blanc F., Buisson L., Cabria Garrido M.T., Némoz M., Laffaille P. & Michaux J. Répartition spatiale du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) en France et premier aperçu de sa structure génétique. 35ème Colloque Francophone de Mammalogie, 19-21 Octobre 2012, Arles.

Posters

Charbonnel A., Biffi, M., Grusson Y., Sanchez-Perez J.M., Sauvage S., Laffaille P. & Buisson L. Using SWAT model to characterize flow influence on the Pyrenean Desman (*Galemys pyrenaicus*). 2013 International SWAT Conference, 17-19 Juillet 2013, Toulouse. Prix du meilleur poster.

Charbonnel A., D'Amico F., Bertrand A., Bielle Y., Blanc F., Bodo A., Boléat C., Bonhoure C., Bout C., Buisson L., Camviel R., Crebassa J., Curtil K., Danflous S., Denise C., Durand M. O., Farand E., Fonty C., Fournier P., Friedrich T., Grel A., Guichemer S., Laberdesque A.M., Lacaze V., Lafitte J., Laporte T., Laoué E., Leenknegt V., Le Roux B., Llanès P., Lonca G., Luc F., Mélet D., Moreau T., Némoz M., Perré S., Poulot M., Quélennec C., Rieu L., Riffaud A., Soubielle F. & Laffaille P. Quelles méthodes pour identifier l'habitat et la répartition spatiale du Desman des Pyrénées (*Galemys Pyrenaicus*) en France ? 35ème Colloque Francophone de Mammalogie, 19-21 Octobre 2012, Arles.

Blanc F., Fournier P., Fournier C., Le Roux B., Bodo A., Némoz M., Roseneau G., Bertrand A., Billard O., **Charbonnel A**., Gillet F., Lacaze V. & Jacob F. Premières opérations de captures standardisées dans le cadre du Plan National d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées : aspects techniques et matériels. 35ème Colloque Francophone de Mammalogie, 19-21 Octobre 2012, Arles.

Liste des acronymes

ATEN : Atelier Technique des Espaces Naturels

CDB : Convention sur la Diversité Biologique

CEN : Conservatoire d'Espaces Naturels

CERFACS : Centre Européen de Recherche et de Formation Avancée en Calcul Scientifique

CIFRE : Convention Industrielle de Formation par la Recherche

CITES : convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction

CMR : Capture-Marquage-Recapture

DCE : Directive Cadre sur l'Eau

DDTM : Direction Départementale des Territoires et de la Mer

DREAL : Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement

ENFA : Ecological Niche Factor Analysis

FMN : Fonds Mondial pour la Nature

FRB : Fondation pour la Recherche et la Biodiversité

GRTS : suivi généralisé aléatoire et stratifié par tessellation (*Generalized Random Tessellation Stratified survey*)

MAB : Man and Biosphère

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

ONEMA : Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques

PNA : Plan National d'Actions

PNAD : Plan National d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées

SCAP : Stratégie nationale de la Création d'Aires Protégées

SCB : Société pour la Biologie de la Conservation

SDAGE : Schémas Directeurs d'Aménagement et de Gestion des Eaux

SDM : modèles de distribution d'espèces (*Species Distribution Models*)

SMPE : Salon des Métiers et des Professionnels de l'Ecologie

SWAT: Soil and Water Assesment Tool

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

UNESCO : Organisation des Nations Unies pour l'Education, la Science et la Culture

ZNIEFF : Inventaires des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique



CHAPITRE 1

Introduction





1 La conservation de la biodiversité

1.1 *Les fondements de la discipline*

L'homme a perturbé le fonctionnement naturel de la planète en modifiant, par exemple, son climat ou ses cycles chimiques et hydrologiques. L'expansion et l'augmentation rapide de la population humaine, et les impacts qu'elle provoque sur la nature au travers de ses activités engendrent un déclin de la biodiversité de plus en plus rapide (Vane-Wright et al., 1991). L'empreinte humaine, quantifiant la quantité de terres et d'eau utilisée pour la consommation humaine, a mis en évidence que 83% de la surface de la planète est impactée par les activités humaines (Figure 1) (Sanderson et al., 2002).

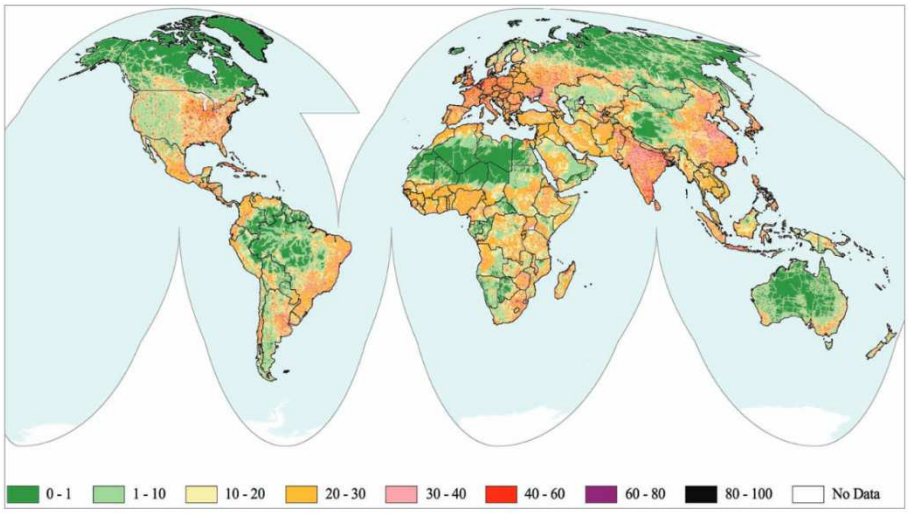


Figure 1. L'empreinte humaine est une évaluation quantitative de l'influence de l'homme sur la surface terrestre, à partir de données de densité de populations, de transformation des terres, d'accès et d'infrastructures. Plus l'indice est élevé et plus l'impact du développement humain est fort (d'après Sanderson et al., 2002).

Afin de faire face à cette 6ème crise de la biodiversité (Brook et al., 2008; Barnosky et al., 2011), une nouvelle discipline scientifique s'est développée : la biologie de la conservation. Son principal objectif est de comprendre le fonctionnement des systèmes écologiques et d'assurer leur maintien en atténuant les impacts anthropiques s'exerçant sur eux. Elle vise à fournir les connaissances de base ainsi que des principes fondamentaux et des outils concrets pour une gestion informée des écosystèmes et la préservation de la diversité biologique associée (Soulé, 1985). La biologie de la conservation a la particularité, par rapport aux autres sciences biologiques, de devoir agir dans l'urgence. Ainsi, les connaissances de cette discipline dite « de crise » sont très incomplètes. Les gestionnaires de la nature doivent mettre en place des actions malgré l'incertitude de leur efficacité

(Walsh et al., 2012). Une gestion adaptative, avec un suivi des actions mises en place et des méthodes d'évaluation rigoureuses de leur efficacité, s'avère ainsi indispensable (Walters, 2001; Reynolds et al., 2011; Walsh et al., 2012).

La biologie de la conservation est une discipline très récente qui s'est développée au début du 20ème siècle. Elle repose sur différents postulats fondés sur des bases théoriques et intuitives. Le plus important de ces postulats est que les communautés sont structurées par des interactions fortes qui sont en place suite à un long travail évolutif (Soulé & Wilcox, 1980; Crandall et al., 2000). La nature est considérée comme un système dynamique qui n'est pas à l'équilibre mais régulé par des processus internes et externes. La conservation ne doit donc pas aller à l'encontre de cette loi naturelle, mais assurer aux populations et communautés la possibilité de répondre aux changements environnementaux de manière adaptative (Soulé & Wilcox, 1980; Crandall et al., 2000; Forest et al., 2007). Il s'avère nécessaire de maintenir des écosystèmes fonctionnels, complexes et diversifiés en maintenant la diversité de gènes, de populations, d'espèces, de fonctions, d'habitats, d'écosystèmes et de paysages, mais aussi les processus dynamiques qui en découlent tels que la sélection naturelle, les cycles biogéochimiques, hydrologiques et le transfert d'énergie (Groom, 2006). La biologie de la conservation reconnaît que l'homme (e.g. populations locales, grand public) a sa place dans la nature et qu'il doit être inclus dans la gestion de celle-ci (Groom, 2006). Cette discipline scientifique est donc multidisciplinaire, utilisant des principes de l'écologie, de la biogéographie, de la génétique, de l'économie, de la sociologie, de l'anthropologie et de la philosophie *via* les sciences humaines et sociales.

Trois approches, qui ne sont pas exclusives mais complémentaires, motivent la conservation de la biodiversité (Lévêque, 1994). La première, non utilitaire et basée sur l'éthique, revendique que les espèces ont un droit intrinsèque d'exister et que l'homme a le devoir de les respecter et de les protéger. La seconde concerne la dimension écologique et le rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes. La troisième, de nature utilitariste et directement liée aux activités humaines et à l'économie, suggère qu'il faut protéger la biodiversité car elle apporte une diversité de produits et de services pour l'homme. Pour chacun de ces points de vue, différents arguments sont avancés afin de convaincre les politiques, les gestionnaires et le public qu'il est nécessaire de préserver la biodiversité. Toutefois, l'approche économique tend fortement à se développer depuis ces dernières années. En effet, les pressions grandissantes sur les systèmes naturels incitent les biologistes à revoir leurs objectifs et à faire des compromis, les plus efficaces possibles, pour une meilleure conservation des écosystèmes naturels (Doak et al., 2014). Dans certains cas, joindre le développement économique et les programmes de conservation permet d'aboutir au double objectif de l'amélioration des conditions humaines et de la préservation de la biodiversité (Reyers et al.,

2012). Cependant, cette vision suggérant que les efforts de protection doivent être guidés par les bénéfices humains continue de faire débat (Reyers et al., 2012; Doak et al., 2014).

1.2 *L'émergence d'outils*

L'idée de devoir conserver la nature commence à se concrétiser au début du 20ème siècle avec notamment la création des 14 premiers parcs nationaux aux Etats-Unis. En 1948, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) est la première structure internationale fondée dans le but de promouvoir des actions assurant la pérennité de la nature sauvage et des ressources naturelles (Hambler & Canney, 2013). Des conférences internationales se mettent alors progressivement en place afin d'encourager les pays à se tourner vers la conservation, illustrant l'essor d'une véritable conscience écologique. L'une d'entre elles aboutira en 1985 à la création de la Société pour la Biologie de la Conservation aux Etats-Unis (SCB) (Hambler & Canney, 2013). Le Fonds Mondial pour la Nature (FMN) est ensuite créé en 1961 afin d'obtenir des fonds pour l'IUCN et de soutenir le travail de terrain.

La biologie de la conservation a ensuite pris un tournant politique, avec la naissance de la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES) en 1973, et la conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement (ou « sommet de la Terre ») de Rio de Janeiro en 1992. La Convention sur la Diversité Biologique (CDB) y a été adoptée, aujourd'hui signée par 193 états. Celle-ci fait de la conservation de la nature une obligation juridique aboutissant à différents traités, règlements ou directives internationaux et nationaux (Hambler & Canney, 2013). Ces derniers sont basés sur la préservation des espèces (e.g. Convention de Berne), des habitats (e.g. Convention de Ramsar sur les zones humides) ou des deux réunis (e.g. directives européennes « Habitat-Faune-Flore »). Ces outils juridiques cadrent les actions de conservation telles que la création de sites naturels aux degrés de protection variables, comme les zones Natura 2000 en Europe.

En France, différentes réglementations se sont mises en place comme la loi sur la protection de la nature (1976), la loi littoral (1986) ou les lois sur l'eau (1964, 1992, 2006). Plus précisément, la loi sur l'eau et les milieux aquatiques (2006) découle de la Directive européenne Cadre sur l'Eau (DCE). Celle-ci a abouti à l'élaboration de plans de gestion appelés Schémas Directeurs d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE), qui fixent les orientations pour atteindre d'ici l'horizon 2015 un « bon état des eaux » du territoire. Afin de respecter ses engagements vis-à-vis de la CDB, la France s'est

dotée d'une stratégie nationale pour la biodiversité (2004-2010), révisée depuis (2011-2020). L'implémentation des actions se fait au travers de programmes contractuels français ou européens, comme par exemple les Inventaires des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF), les Plans Nationaux d'Actions (PNA[1]), ou encore les programmes européens LIFE[2].

La multiplication des possibilités d'actions financées en faveur de la protection de la nature a induit une professionnalisation progressive des acteurs de la conservation et de la gestion de la biodiversité (e.g. agents de l'état, employés du domaine privé ou associatif, employés de collectivités territoriales). Ils participent tous aux décisions ou à la mise en œuvre d'actions pour la conservation et la gestion de la nature en France (Besnard, 2013).

1.3 *Une interface insuffisante entre la recherche et la gestion*

1.3.1 Une volonté de coopérer…

L'émergence de la biologie de la conservation exprime aussi implicitement le désir d'une collaboration plus étroite entre les scientifiques et les gestionnaires œuvrant dans le domaine de la protection de l'environnement (Flaspohler et al., 2000). La SCB encourage d'ailleurs la communication et la collaboration entre les acteurs de la biologie de la conservation et ceux des autres disciplines dans le domaine de la conservation des ressources naturelles. Les chercheurs en biologie de la conservation font de plus en plus de recommandations de gestion. Une petite partie seulement de celles-ci sont mises en place, majoritairement par les agences publiques, lorsqu'elles sont faciles à comprendre et à interpréter (Flaspohler et al., 2000). Il arrive cependant que les chercheurs ne soient pas informés de ce qu'il advient de leurs recommandations du fait d'ambigüité quant à leur utilisation, d'un manque de communication avec les gestionnaires ou d'un changement de sujet de recherche ou de politique publique. Ainsi, bien que la recherche académique améliore les connaissances des processus et des mécanismes qui affectent la biodiversité, les chercheurs ont

[1] Les PNA sont des outils de protection de la biodiversité mis en œuvre en France et renforcés suite au Grenelle de l'environnement (2007). Leurs objectifs suivent trois axes : la connaissance, la conservation et la sensibilisation du public vis-à-vis des espèces menacées (Muséum national d'Histoire naturelle, 2014). Ils visent aussi à faciliter l'intégration de la protection des espèces dans les politiques publiques (http://www.developpement-durable.gouv.fr).

[2] Cet instrument de l'Union Européenne finance des actions qui contribuent au développement et à la mise en œuvre de la politique et de la législation communautaires dans le domaine de l'environnement. Il cherche également à faciliter l'intégration de l'environnement dans les autres politiques, ainsi qu'à atteindre un développement durable dans l'Union européenne. Pour la période 2007-2013, l'enveloppe financière des LIFE+ est destinée à des projets liés à la conservation de la nature, aux technologies et à la communication en matière d'environnement (http://ec.europa.eu/life).

souvent peu d'interactions avec les gestionnaires qui prennent les décisions sur le terrain en lien étroit avec les politiques locales.

1.3.2 … difficile à mettre en œuvre

Bien qu'il soit admis que les mesures de gestion doivent se fonder sur des études rigoureuses afin de comprendre le fonctionnement des écosystèmes avant d'agir, dans les faits, peu de résultats scientifiques sont réellement traduits en actions concrètes (Sutherland et al., 2004). En France, peu d'institutions assurent l'interface entre les chercheurs et les gestionnaires; c'est par exemple le cas de l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) pour les milieux aquatiques, qui intégrera prochainement l'agence pour la biodiversité, dont le projet de loi vient récemment d'être voté. Les collaborations sont plus généralement issues de démarches personnelles de chercheurs ou de gestionnaires. Ainsi, suite à un état des lieux des publications scientifiques en France, la Fondation pour la Recherche et la Biodiversité (FRB) a montré qu'une très large majorité de publications n'associe aucun acteur de la société (Callec, 2013). De plus, les connaissances produites par les acteurs de la recherche académique ne sont souvent disponibles que dans des journaux scientifiques en langue anglaise et à accès payant, limitant ainsi la diffusion vers les gestionnaires et la société. Les chercheurs peuvent prendre l'initiative de transmettre directement leurs résultats scientifiques, mais cela peut s'avérer difficile car les gestionnaires ne sont pas forcément familiarisés avec certains vocabulaires techniques et statistiques. La médiation scientifique, assurant la diffusion et la mise à portée des connaissances scientifiques au grand public (Rasse, 2001), nécessite d'être approfondie envers les gestionnaires (Barbault et al., 2004). Les systèmes écologiques étant complexes, les études menées par les scientifiques informent sur ce qui est le plus probable, étant parfois même capables de quantifier les incertitudes, mais n'apportent jamais une réponse unique (Groom, 2006). Ainsi, les chercheurs émettent surtout des avis et ouvrent de nouvelles réflexions qu'il n'est pas évident de traduire en termes de mesures concrètes de conservation (Pickett, 1997). Les gestionnaires quant à eux attendent des réponses les plus fiables et rapides possibles afin de prendre des décisions. Cependant, la durée des projets de recherche et le délai nécessaire pour obtenir des résultats significatifs sont souvent peu adaptés aux attentes urgentes des gestionnaires, pressés par le contexte politique, économique et social (Barbault et al., 2004). De plus, les questions des gestionnaires ne concernent généralement pas uniquement la conservation des espèces, mais aussi le contexte local et les contraintes économiques, politiques et sociales qui en découlent (SMPE, 2010).

1.3.3 L'émergence de démarches collaboratives

Malgré ces contraintes, la réelle volonté de favoriser les passerelles entre ces deux mondes s'illustre par des initiatives menées notamment en France. Cette motivation a par exemple été mise en lumière lors du Salon des Métiers et des Professionnels de l'Ecologie (SMPE) en février 2010, avec une table ronde intitulée « Interface recherche-gestion : collaboration ou double compétence ? » (SMPE, 2010). L'Atelier Technique des Espaces Naturels (ATEN) propose des formations ouvertes aux chercheurs et aux gestionnaires, créant ainsi une opportunité d'échanges. Certaines portent notamment sur les biostatistiques et fournissent des outils et des méthodes pour mettre en place des protocoles et réaliser des analyses robustes (Besnard, 2014). Dans le même sens, certaines formations universitaires dans le domaine de la gestion de la biodiversité visent à apporter des bagages scientifiques solides aux futurs gestionnaires pour mieux se positionner à l'interface recherche-gestion. Les journées francophones des sciences de la conservation appelées « Le réveil du Dodo », mises en place depuis 2003 (Barbault et al., 2004), sont également issues de la volonté des chercheurs et des gestionnaires d'échanger ensemble sur leurs travaux. Egalement, le programme « Man and Biosphère » (MAB) de l'Organisation des Nations Unies pour l'Education, la Science et la Culture (UNESCO) a mis en place un groupe de recherche afin de traduire en questions de recherches communes les attentes des gestionnaires des réserves de biosphère. Aussi, de plus en plus de chercheurs développent des partenariats étroits avec les gestionnaires de l'environnement en intégrant les conseils scientifiques de structures de gestion telles que les parcs nationaux ou les CEN, ou de programmes comme les PNAs ou les projets LIFE. Certains centres de recherche et structures de gestion tentent de regrouper chercheurs et gestionnaires au sein d'une même entité ; c'est le cas par exemple de la Tour du Valat (centre de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes). Les collectivités locales se rapprochent également du monde de la recherche scientifique. Le conseil général d'Isère par exemple, a créé un pôle de recherche lançant des appels d'offres aux laboratoires et favorisant les sujets interdisciplinaires et en lien avec les gestionnaires. Un forum départemental est régulièrement organisé durant lequel les points de vue des chercheurs et des gestionnaires sont confrontés suite aux résultats apportés (Callec, 2013). De nombreuses régions financent aussi des thèses suite à des appels d'offres de recherche. Une augmentation du nombre de thèses en recherche appliquée réalisées dans le cadre de Conventions Industrielles de Formation par la Recherche (CIFRE ; i.e. partenariat entre une entreprise et un laboratoire de recherche) s'observe avec un doublement des demandes et des financements alloués depuis 2000. Ainsi, les doctorants CIFRE représentent actuellement 11% des doctorants bénéficiant d'un financement de thèse (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie, 2013). Dans le domaine de l'écologie, cet essor souligne l'intérêt grandissant des entreprises pour la recherche sur

la protection de l'environnement, notamment concernant les effets de leurs activités et les moyens de les atténuer.

1.4 *La priorisation des efforts de conservation*

Les moyens financiers et humains alloués à la conservation de la biodiversité étant limités, il est nécessaire de les utiliser de la manière la plus efficace possible en définissant des priorités de gestion (Wilson et al., 2011). Par exemple, cela peut se traduire par la mise en place de stratégies visant à maximiser le nombre d'espèces à conserver pour un budget donné (Maire, 2014). Concrètement, les espèces et les habitats sont la principale cible des efforts de conservation (Hambler & Canney, 2013) afin notamment de respecter les obligations contractuelles (e.g. CDB) ou législatives (e.g. Natura 2000). Différents schémas de priorisation pour l'investissement des fonds dédiés à la conservation de la biodiversité ont été développés à l'échelle mondiale avec des objectifs différents et la prise en compte ou non des valeurs économiques et sociales des écosystèmes (Figure 2) (Brooks et al., 2006; Wilson et al., 2011).

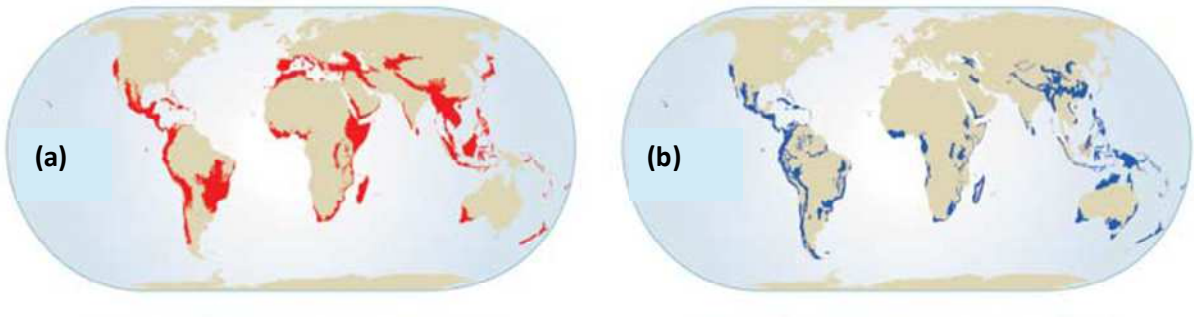


Figure 2. Exemples de cartes de priorités globales de conservation pour la biodiversité basées sur (a) les hot-spots de biodiversité, et (b) les zones d'endémisme pour l'avifaune (d'après Brooks et al., 2006).

1.4.1 Catégorisation des espèces

Les habitats à protéger en priorité étant souvent plus difficiles à caractériser que les espèces (Hambler & Canney, 2013), ces dernières sont depuis toujours la cible des efforts de conservation, également du fait de leur intérêt pour différents usages par l'homme (e.g., chasse, pêche) et leur attractivité auprès du grand public. Les efforts de conservation se concentrent généralement sur les espèces qui semblent les plus importantes de par leur rareté ou leur vulnérabilité (e.g. endémisme, spécialisation) (Kunin & Gaston, 1993), l'évolution de leur distribution (e.g. régression), leur aspect emblématique (i.e. attractivité du public) ou leur utilité pour l'homme (e.g. médecine, alimentation, tourisme). Les espèces dites « clés de voute » attirent une attention particulière car elles jouent un rôle central au sein d'un écosystème (Simberloff, 1998). A titre d'exemple, le castor est un

« ingénieur écologique » qui influence fortement le paysage riverain en construisant des barrages dans les cours d'eau, ce qui favorise l'étendue de vastes milieux humides et augmente par conséquent la richesse spécifique des plantes herbacées (Wright et al., 2002). Le côté emblématique de certaines espèces, dites « porte-drapeau », suscite l'intérêt du public et des donateurs de fonds; leur conservation profite alors à celle des autres espèces partageant le même habitat (e.g. le panda géant, logo du FMN) (Simberloff, 1998). Les espèces « reliques » présentent également une valeur patrimoniale exceptionnelle pour la conservation de la biodiversité puisqu'elles sont les représentantes de vastes groupes d'organismes autrefois très répandus, et sont donc très informatives sur la diversité passée (Grandcolas et al., 2014).

1.4.2 Les listes d'espèces

Les listes d'espèces menacées sont établies de façon à fournir une estimation qualitative et facilement compréhensible du risque d'extinction des espèces en leur attribuant un statut de conservation (Possingham et al., 2002). L'IUCN constitue les listes rouges qui sont des inventaires de référence sur le risque d'extinction des espèces de la planète. Ces listes rouges se différencient selon le(s) groupe(s) d'espèces qu'elles concernent ou la zone considérée (e.g. liste rouge des mammifères de métropole). Parmi celles-ci, on trouve notamment la liste rouge mondiale des espèces menacées. Celle-ci n'a pas de valeur juridique mais constitue un outil précieux que les états utilisent pour prioriser les actions de conservation (Schmeller et al., 2008). Les critères utilisés pour attribuer les statuts requièrent des informations telles que le nombre et la taille des populations, l'étendue de l'aire de distribution et les évolutions temporelles récentes. En règle générale, des moyens financiers plus importants sont alloués aux espèces les plus menacées et appartenant à ces différentes listes (Possingham et al., 2002).

La méthode de conservation utilisant les listes d'espèces à protéger considère que ces dernières sont représentatives de la biodiversité (Maire et al., 2013), ce qui n'est cependant pas unanimement admis (Vane-Wright et al., 1991). De plus, certaines espèces fortement menacées peuvent nécessiter de gros efforts de conservation avec une chance de succès limitée, contrairement à d'autres espèces moins menacées qui pourraient être protégées à moindre coût (Marsh et al., 2007). Certains taxa, tels que les invertébrés et les plantes non vasculaires, sont sous-représentés dans ces listes, et donc dans les efforts de conservation, car une grande partie des espèces n'a pas encore été identifiée et décrite (Possingham et al., 2002). De plus, dans le cas où elles ont été décrites, leur statut de conservation est généralement inconnu. Enfin, le statut des espèces déterminé par la liste rouge mondiale ne reflète pas systématiquement les besoins de conservation aux échelles plus locales et

son utilisation peut donc être inadaptée à l'établissement de priorités de conservation nationales ou régionales.

Pour limiter cette éventuelle incohérence, l'UICN a adapté sa méthodologie afin de pouvoir décliner des listes rouges locales (Miller et al., 2007). En France, la liste rouge mondiale de l'UICN ont été déclinées en Listes Rouges nationales et régionales. A l'échelle nationale, le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) a ajouté des critères supplémentaires afin de hiérarchiser les espèces éligibles à un PNA, notamment par rapport aux engagements internationaux (conventions de Berne, Bonn et CITES) et européens (directives Oiseaux et Habitats) et la responsabilité environnementale de la France. Le concept de responsabilité nationale a en effet été développé comme un outil de priorisation complémentaire, décrivant l'importance internationale d'une région pour la conservation de la biodiversité, permettant d'aboutir à une couverture complète de l'élément de biodiversité ciblé (Brooks et al., 2006). Ainsi, les décisions peuvent être prises non seulement en se basant sur le statut de conservation de l'espèce, mais également sur la responsabilité d'une entité géographique ou administrative pour la survie ou la persistance d'une espèce (Schmeller et al., 2008). Enfin, des critères d'ordre socio-économiques ou culturels peuvent également être ajoutés dans ces listes nationales.

1.4.3 Les espèces endémiques

Une attention particulière est portée aux espèces endémiques. En effet, étant spatialement localisées, leur extinction locale entraîne souvent l'extinction complète de l'espèce. Bien que le terme « endémisme » puisse avoir plusieurs définitions (Anderson, 1994), il renvoie dans cette thèse à la notion de distribution mondiale restreinte (Gaston, 1994). L'irremplaçabilité d'une région est communément évaluée par l'endémisme (Brooks et al., 2006) en partant du principe que plus le nombre d'espèces endémiques est élevé dans une région, plus la perte de biodiversité sera forte si la région n'est pas protégée. Dans ce contexte, les zones de conservation prioritaires sont celles contenant le plus grand nombre d'espèces endémiques (Raven, 1980). Cependant, Bonn et al., (2002) ont montré que protéger les espèces endémiques ne garantissait pas forcément la préservation de l'ensemble de la biodiversité. En effet, celles-ci sont souvent inféodées à un type d'habitat particulier, ce qui tend aussi à accentuer leur risque d'extinction quand celui-ci subit des altérations (Hambler & Canney, 2013). L'endémisme est néanmoins considéré comme la meilleure information du degré de menace pour les espèces de vertébrés terrestres (Harris & Pimm, 2008). De plus, dans le contexte actuel des changements climatiques, il a été montré que beaucoup d'espèces endémiques de papillons, d'oiseaux et de plantes se situaient dans des régions du monde aux conditions

climatiques originales, particulièrement sensibles au réchauffement climatique (Ohlemüller et al., 2008). Le bassin méditerranéen est notamment considéré comme un « hotspot » d'endémisme pour les petits mammifères, et principalement les rongeurs et les insectivores. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que certaines régions du bassin ont servi de refuge pour les espèces de milieu tempéré durant la dernière glaciation (-18 000 ans), entraînant des isolements de populations à long terme (Bilton et al., 1998).

2 Les analyses espèce-habitat

Comprendre comment les espèces utilisent leur habitat constitue un défi important pour mieux estimer les conséquences de la perte et de la fragmentation des habitats, reconnues comme menaces majeures pour les espèces (Foley et al., 2005; Stokstad, 2010). L'habitat se définit comme l'espace caractérisé par des conditions écologiques permettant l'occupation par un organisme, ainsi que sa survie et sa reproduction (Hall et al., 1997).

Il existe une grande diversité d'analyses d'habitat selon les objectifs définis, l'échelle spatiale considérée et les données disponibles. D'après Johnson (1980) et Houston et al., (1993), les analyses les plus fines se focalisent sur le comportement des individus *via* la sélection des ressources alimentaires ou le choix de privilégier la nourriture ou la sécurité. D'autres analyses se concentrent sur des données individuelles géolocalisées avec un suivi temporel des individus (e.g. méthodes de radiopistage) pour étudier par exemple l'utilisation de l'habitat au sein du domaine vital de l'espèce considérée (Gillespie, 2001; Hebblewhite & Haydon, 2010). A l'échelle des populations, les paramètres démographiques (i.e. survie, reproduction, immigration et émigration) peuvent être estimés à l'aide de données de captures successives au sein d'une même population (Gaillard et al., 2010).

Au niveau de l'espèce, les analyses d'habitat les plus couramment utilisées établissent des relations statistiques entre la distribution spatiale observée d'une espèce et des variables environnementales qui semblent pertinentes pour décrire son habitat à une échelle donnée. Parmi ces modèles statistiques, certains utilisent uniquement des données de présence (*presence only*) pour comparer l'habitat utilisé par l'espèce avec l'habitat disponible de la zone d'étude. Les modèles de distribution d'espèces classiques (*Species Distribution Models*; SDMs) utilisent quant à eux des données de présence-absence. Enfin, d'autres modèles plus récents, appelés modèles d'occupation de sites (*site-occupancy models*), permettent de prendre en compte la probabilité de détection de l'espèce dans

l'élaboration des relations statistiques liant une espèce à son habitat. Ces trois grandes familles de méthodes, regroupées sous le terme de « modèles d'habitat[3] » dans le cadre de cette thèse, sont détaillées dans les parties suivantes.

2.1 *Les modèles de « presence only »*

Les modèles de « presence only » comparent l'habitat caractérisant les localisations de présence d'une espèce avec l'habitat disponible dans l'ensemble de la zone d'étude, qu'il est important de bien définir (Johnson, 1980; Arthur et al., 1996; Beyer et al., 2010). La méthode appelée Analyse Factorielle de Niche Ecologique (*Ecological Niche Factor Analysis*; ENFA) est une analyse multivariée exploratoire appropriée pour les espèces dont les exigences écologiques sont peu connues (Basille et al., 2008). Elle a beaucoup été utilisée pour prédire la favorabilité de l'habitat des espèces considérées sur la totalité de la zone d'étude à partir de l'information environnementale disponible (i.e. carte de prédiction de favorabilité d'habitat; Hirzel et al., 2002). Toutefois, ces méthodes se sont révélées très fréquemment trop optimistes et moins performantes que les méthodes utilisant des données de présence-absence (Brotons et al., 2004; Elith et al., 2006; Hirzel & Le Lay, 2008). Ainsi, l'ENFA est aujourd'hui essentiellement utilisée dans le cadre d'analyses descriptives et en tant que première approche d'analyse (e.g. Basille et al., 2008; Martin et al., 2012).

2.2 *Les modèles de distribution d'espèces*

Les SDMs sont des modèles qui établissent des relations statistiques entre des localités de présence et d'absence d'une espèce et les valeurs de variables environnementales à ces localités, afin d'en dériver les préférences environnementales de l'espèce (Guillera-Arroita et al., 2015). Ils permettent ainsi de prédire une probabilité de présence de l'espèce à chaque localité, en fonction des caractéristiques environnementales qui y sont présentes. Plus cette probabilité de présence s'approche de 1 et plus l'habitat est considéré favorable pour l'espèce compte tenu des variables utilisées. Il existe une grande diversité de SDMs (Guisan & Zimmermann, 2000) : les méthodes de régression (Friedman, 1991; McCullagh, 1998; Hastie, 1999), les méthodes de classification (Therneau & Atkinson, 1997; Venables & Ripley, 2002) ou encore les méthodes d'apprentissages (Lek

[3] Bien que ces trois familles de modèles puissent toutes être considérées comme des SDMs, dans le cadre de cette thèse, le terme SDMs est uniquement utilisé pour les modèles d'habitat utilisant des données de présence-absence et ignorant la détectabilité des espèces.

& Guégan, 1999; Liaw & Wiener, 2002). Le principal avantage de ces modèles est qu'ils ont à la fois la capacité d'identifier les variables environnementales les plus importantes pour expliquer la répartition d'une espèce et de décrire quantitativement les relations entre les variables environnementales et la présence de cette espèce. Ils peuvent également produire des cartes prédictives de favorabilité d'habitat pour l'espèce sur l'ensemble de la zone d'étude, y compris dans les unités non échantillonnées. Malgré les limites inhérentes aujourd'hui reconnues de ces modèles statistiques (Pearson & Dawson, 2003; Wiens et al., 2009; Araújo & Peterson, 2012), ces outils demeurent néanmoins largement utilisés pour définir les zones à enjeux de conservation actuelles et futures pour la préservation des espèces (Rodríguez et al., 2007).

2.3 *L'influence de la détectabilité*

Les SDMs utilisent des données de présence-absence et considèrent que ces données sont de vraies présences et de vraies absences. Toutefois, leurs performances prédictives peuvent être dépendantes de la qualité de ces données (Graham et al., 1996). En effet, l'existence de fausses absences ou de fausses présences peut conduire respectivement à la sous- ou sur-estimation de l'aire de distribution prédite ou estimée d'une espèce.

2.3.1 Les fausses absences

La détection des espèces est un problème majeur pour leur suivi et l'identification de leurs habitats préférentiels. En effet, la détection des espèces *in situ* n'est jamais parfaite, aussi bien dans le cas d'espèces détectées visuellement que d'espèces dont les protocoles de suivi reposent sur la détection de signes indirects de présence. Ainsi, ne pas observer une espèce peut réellement correspondre à son absence sur le site échantillonné (i.e. vraie absence), mais également à une absence de détection par le prospecteur alors que l'espèce était présente (i.e. fausse absence) (Gu & Swihart, 2004). Une limite des SDMs classiques présentés précédemment est qu'ils ignorent ce problème en considérant que la probabilité de détection d'une espèce sur un site donné, si elle y est présente, est de 1. Autrement dit, si une espèce est présente sur un site, elle sera obligatoirement détectée car les protocoles d'échantillonnage sont considérés comme parfaitement adaptés. Quant aux données d'absence, elles sont supposées comme réelles, c'est-à-dire qu'une absence d'observation traduit une vraie absence. En réalité, les espèces mobiles, et encore plus les espèces cryptiques, sont particulièrement difficiles à détecter et leur présence tend à être sous-estimée lors

des suivis (Elith et al., 2002). Les SDMs peuvent contourner ce problème en remplaçant les données d'absence par un jeu de données de pseudo-absences générées aléatoirement sur l'ensemble de la zone (Lobo et al., 2010; Barbet-Massin et al., 2012). Le modèle Maxent par exemple est adapté pour analyser des jeux de données ne contenant pas de données d'absence car il génère des pseudo-absences représentant les conditions environnementales de la zone d'étude (Phillips et al., 2006; Merow et al., 2013). L'ENFA s'affranchit en partie de ce problème en utilisant uniquement les données de présence des espèces. Cependant dans les zones où l'espèce n'a pas été observée, il n'est pas possible de savoir si cela est dû à des prospections sans observation de l'espèce ou à des zones sans prospection (Hirzel et al., 2002; Pearce & Boyce, 2006; Phillips et al., 2006). Dans tous les cas, ces méthodes ne permettent pas de capturer la variabilité spatiale de la détection des espèces, ce qui peut fortement biaiser les patrons de distribution modélisés (Rota et al., 2011; Comte & Grenouillet, 2013). De plus, plus la détection de l'espèce est faible et hétérogène dans l'espace, plus les biais dans les relations statistiques espèce-habitat risquent d'être importants (Tyre et al., 2003). A titre d'exemple, en comparant les performances prédictives de SDMs et de modèles d'occupation prenant en compte la détectabilité, Comte & Grenouillet (2013) ont montré que plus les espèces étaient difficiles à détecter, moins les SDMs étaient performants pour prédire correctement leurs distributions (Figure 3).

Afin de limiter ces biais, les modèles d'occupation de site (MacKenzie et al., 2002) ont été développés, prenant en compte la détection des espèces en analysant leur distribution et leur habitat. Par rapport aux SDMs présentés précédemment, les modèles d'occupation de site requièrent des données de détection-non détection plus contraignantes à récolter sur le terrain, puisque des réplicas spatiaux (i.e. plusieurs « sous-sites » au sein des sites) ou temporels (i.e. plusieurs visites des mêmes sites) sont nécessaires (MacKenzie, 2006). L'intérêt pour ces méthodes statistiques a fortement augmenté au cours de ces dernières années avec des applications pour une grande diversité d'espèces telles que les plantes (Chen et al., 2013), les insectes (Kéry et al., 2010), les poissons (Comte & Grenouillet, 2013), les reptiles (Durso et al., 2011) ou les oiseaux (Kéry et al., 2013). Si la probabilité de détection d'une espèce n'est pas constante au cours du temps, ne pas la prendre en compte peut s'avérer problématique lors d'études de changements temporels de distribution. Par exemple, une modification dans les protocoles d'échantillonnage entre deux périodes pourrait entraîner une probabilité de détection différente qui interférerait alors avec les changements de distribution réels (Tingley & Beissinger, 2012). Cependant, si les protocoles d'échantillonnage des données le permettent, les modèles dynamiques d'occupation de site sont capables de considérer d'éventuels changements de détectabilité au cours du temps en analysant les patrons de changement de distribution (MacKenzie et al., 2003; Kéry et al., 2013).

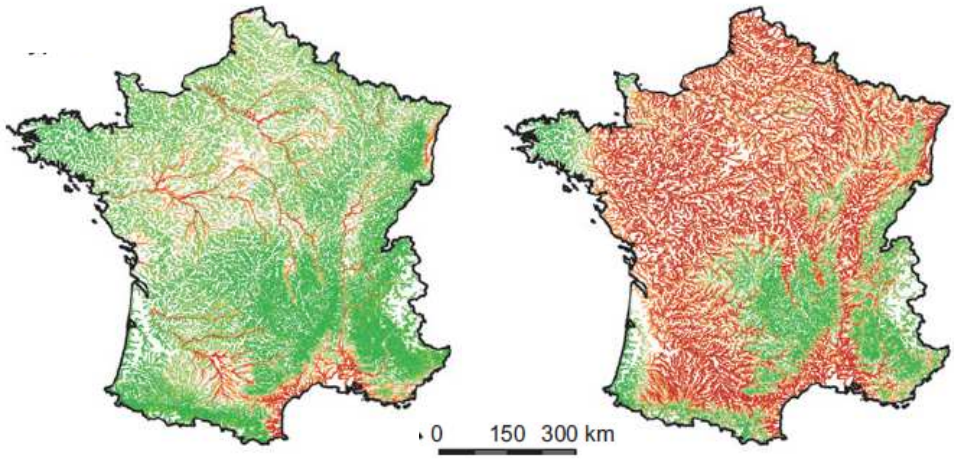


Figure 3. Illustration de l'influence de la probabilité de détection d'une espèce sur les prédictions des modèles d'habitat. L'exemple de l'habitat de la carpe commune (*Cyprinus carpio*) en France est ici choisi. Cette espèce est faiblement détectable par les méthodes d'échantillonnage traditionnelles. Prédictions de la favorabilité d'habitat issues : (a) d'un ensemble de SDMs ne prenant pas en compte la détection de l'espèce, et (b) de modèles d'occupation de site prenant en compte sa détection. Le rouge indique un habitat favorable à l'espèce tandis que le vert indique un habitat défavorable (d'après Comte & Grenouillet 2013).

2.3.2 Les fausses présences

Les méthodes de suivi pour les espèces rares, cryptiques ou nocturnes, très difficiles à observer directement, sont souvent basées sur la reconnaissance de signes indirects (e.g. fèces, poils, traces) pour maximiser la chance de les détecter (Heinemeyer et al., 2008). L'état de dégradation de ces indices et l'expérience de l'observateur sont deux facteurs qui peuvent conduire à des erreurs d'identification de l'espèce, susceptibles d'aboutir à des fausses absences (i.e. indices de l'espèce recherchée attribués à une autre espèce) mais également à des fausses présences (i.e. indices d'une autre espèce attribués à l'espèce recherchée) sur un site donné (Miller et al., 2011). Ce problème d'identification peut s'intensifier dans des secteurs où les distributions de deux espèces proches génétiquement se chevauchent (Elith et al., 2002). Les biais engendrés par les fausses présences sont particulièrement problématiques pour les espèces dont les distributions ont tendance à se contracter car il y a un risque de sous-estimer la régression des populations suivies. Ce défi est d'autant plus crucial pour les espèces dont le suivi se fait exclusivement *via* la recherche d'indices ce qui est souvent le cas pour les espèces discrètes.

A ce jour, les fausses présences ont pourtant reçu beaucoup moins d'attention que les fausses absences et sont même très souvent totalement ignorées (Miller et al., 2011). Pour limiter les erreurs d'attribution des indices observés, les analyses génétiques permettant de retrouver l'auteur (i.e. l'espèce) à l'origine de l'indice sont de plus en plus utilisées (Waits & Paetkau, 2005). Des modèles

d'occupation ont également été développés dans le but de prendre en compte les fausses présences dans les modèles d'habitat (Royle & Link, 2006; Chambert et al., 2014), notamment lorsque les analyses génétiques sont trop coûteuses ou inappropriées à la technique d'échantillonnage (e.g. empreintes, points d'écoute).

2.4 *L'influence de l'échantillonnage sur la qualité des données*

Les modèles d'habitat font l'hypothèse que l'échantillonnage des données de l'espèce étudiée est représentatif de la zone d'étude. Il arrive cependant que certains secteurs soient moins prospectés que d'autres, du fait par exemple de leur difficulté d'accès, comme cela peut être le cas en milieu montagnard. Ces biais d'échantillonnage peuvent influencer de façon plus ou moins importante les résultats, bien que l' effet de ces biais ait été peu étudié jusqu'à présent (Elith et al., 2002; Johnson & Gillingham, 2008). De plus, les zones géographiques où les modèles sont utilisés pour prédire la probabilité de présence d'une espèce et/ou la favorabilité de son habitat, sont supposées présenter les mêmes étendues et les mêmes combinaisons de variables environnementales que celles où l'espèce a été échantillonnée (Yang et al., 2013). Dans le cas contraire, les modèles ne sont probablement pas en mesure d'extrapoler correctement la favorabilité d'habitat au-delà de l'espace échantillonné et les prédictions sont donc à prendre avec précaution (Thuiller et al., 2004). La représentativité des données est généralement assurée par la mise en place de protocoles d'échantillonnage robustes, à caractère aléatoire, régulier, stratifié ou systématique (Hirzel & Guisan, 2002). Plus particulièrement, l'échantillonnage généralisé aléatoire et stratifié par tessellation (« *Generalized Random Tessellation Stratified » survey designs ;* GRTS) (Stevens & Olsen, 2004) est une alternative intéressante qui permet d'éviter d'obtenir des données spatialement groupées, ce qui peut être le cas lors d'un échantillonnage purement aléatoire.

Les modèles d'habitat sont particulièrement utiles pour comparer la distribution des espèces entre plusieurs périodes de temps, par exemple entre une période passée et aujourd'hui (Yoccoz et al., 2001). Ils permettent notamment d'identifier d'éventuelles contractions ou expansions des aires de distribution. De plus, en analysant les relations entre la distribution des espèces et les facteurs environnementaux, ils permettent d'identifier les facteurs susceptibles d'expliquer ces éventuels changements d'aire de répartition. Du fait du nombre croissant de suivis d'espèces, de plus en plus de données sont disponibles pour étudier les changements de répartition des espèces au cours du temps *via* les modèles d'habitat. Cependant, pour modéliser la distribution d'une espèce à plusieurs périodes et la comparer, il est indispensable que les types de données collectées aux différentes

périodes soient comparables, que l'effort d'échantillonnage soit identique et que les données collectées dans les différentes périodes couvrent la même zone d'étude, tant en termes de couverture spatiale que de variabilité environnementale (Shaffer et al., 1998; Shoo, 2006).

Les analyses de « presence only » ont l'avantage de pouvoir utiliser l'ensemble des données de présence disponibles de l'espèce étudiée, quelle que soit la façon dont ces données de présence ont été obtenues (Hirzel & Guisan, 2002). Elles s'affranchissent ainsi de la mise en place d'un protocole d'échantillonnage robuste. Ces données peuvent également être de différentes natures (e.g. observations d'individu, cadavres, crottes), permettant ainsi l'utilisation combinée de nombreuses bases de données telles que celles issues d'atlas, de collections ou de musées (Graham et al., 2004).

2.5 *Les milieux aquatiques continentaux*

2.5.1 L'influence de l'hydrologie

Les facteurs environnementaux influençant la distribution des espèces dans les écosystèmes aquatiques ne sont pas identiques à ceux agissant sur les espèces terrestres. En effet, la pente, la profondeur, la vitesse de courant mais aussi le débit sont les principaux facteurs hydrographiques et hydrologiques dans la structuration des écosystèmes aquatiques notamment lotiques (Bunn & Arthington, 2002; Lasne et al., 2007 ; Laffaille et al. 2011). Par exemple, ils structurent la composition du substrat, la largeur du cours et la stabilité du lit mineur et déterminent en partie les propriétés physico-chimiques de l'eau telles que la température et les concentrations en oxygène dissous. Ils régulent ainsi indirectement une diversité de processus environnementaux dont le taux de sédimentation, la production de nutriments et celle de particules organiques (Poff et al., 1997). Ils sont aussi à l'origine de la diversification des faciès d'écoulement et des habitats et structurent, par conséquent, la distribution et la diversité des espèces telles que les invertébrés, les poissons, reptiles, amphibiens, oiseaux et mammifères aquatiques *via* leurs exigences écologiques ou celles de leurs ressources alimentaires (Bunn & Arthington, 2002; Toner et al., 2010; Kuemmerlen et al., 2014; Pedroso et al., 2014; Royan et al., 2014). Ces facteurs hydrographiques et hydrologiques sont donc importants dans la structuration des habitats des espèces aquatiques. Cependant, peu d'études s'intéressant à la distribution et l'habitat de ces espèces à large échelle les ont jusqu'à maintenant pris en compte (Wenger et al., 2011), notemment le débit. La principale raison est que les paramètres hydrologiques (e.g. le débit) ne sont généralement disponibles que ponctuellement (i.e. nombre limité de stations de jaugeage), ce qui est problématique pour les études qui visent à

expliquer la favorabilité de l'habitat pour une ou des espèces sur une large zone et à fine résolution (Kuemmerlen et al., 2015).

Aussi, le débit présente une forte variabilité spatiale (e.g. au sein du gradient amont-aval) et temporelle (e.g. fluctuations saisonnières) ce qui laisse suggérer que les espèces aquatiques et semi-aquatiques peuvent être sujettes à des problèmes de détection lors de leur suivi, qu'il est important de prendre en compte.

2.5.2 L'influence de l'échelle spatiale

Les processus écologiques sont souvent influencés par des facteurs agissant à travers un spectre d'échelles (Wiens, 1989; Cushman & McGarigal, 2002; Manly, 2002; Thrush et al., 2005). Une échelle spatiale peut être caractérisée par une étendue, ce qui correspond à la répartition maximale de ce qui est mesuré, mais aussi par une résolution (i.e. grain), définissant la plus petite subdivision (ou unité) à l'intérieur de l'objet décrit (Hobbs, 2003). L'utilisation de l'habitat par une espèce s'opère hiérarchiquement, depuis le micro-habitat en passant par le domaine vital jusqu'à l'aire de répartition (Johnson, 1980). La prise en compte de l'échelle spatiale est donc primordiale dans les études des habitats des espèces car les relations qu'elles entretiennent avec leur environnement peuvent différer si l'échelle d'étude des processus change (e.g. Qi et al., 2012). Ainsi, on peut différencier différents types d'études, depuis les analyses locales qui ont pour but de quantifier des patrons dans des zones relativement petites, jusqu'aux analyses spatiales globales qui caractérisent des patrons biogéographiques sur de larges zones d'étude (Dale et al., 2002). Il a ainsi été montré que les facteurs influençant l'utilisation de l'habitat par les espèces ne sont pas les mêmes selon l'échelle considérée (e.g. Chalfoun & Martin, 2007). Par exemple, les facteurs climatiques et topographiques jouent un rôle prépondérant dans la distribution des espèces à large échelle (Pearson & Dawson, 2003; Bucklin et al., 2015).

Les assemblages d'espèces dans les écosystèmes aquatiques sont également structurés spatialement (Wang et al., 2003; Weigel et al., 2003; Opperman et al., 2005). La diversité et la composition des assemblages d'espèces sont contraintes par des hiérarchies imbriquées formées de filtres environnementaux opérant à diverses échelles spatiales (Frissell et al., 1986; Pease et al., 2012), depuis le tronçon de rivière jusqu'au bassin hydrographique en passant par la zone riveraine (Figure 4). Les caractéristiques physico-chimiques des cours d'eau telles que le régime des températures dépendent des dynamiques climatiques, géologiques et anthropiques qui ont lieu à plus large échelle (Hitt & Roberts, 2012). Bien qu'il soit évident que les espèces aquatiques sont influencées à la fois

par des facteurs locaux et régionaux, les échelles spatiales les plus importantes diffèrent selon les études et les groupes taxonomiques. De nombreuses études multi-échelle ont montré que les assemblages d'espèces étaient fortement liés aux caractéristiques d'occupation du sol dans le bassin versant (e.g. Brazner et al., 2004; Marzin et al., 2012). D'autres études se sont seulement focalisées sur les variables locales, reflétant la plus petite échelle spatiale (i.e. tronçon de rivière), car elles ont un impact direct sur la physiologie des espèces et parce qu'elles constituent l'échelle de gestion directement en interaction avec l'habitat des espèces aquatiques (Alford, 2014). Wang et al., (2001) ont montré que les espèces de poissons sont majoritairement influencées par les facteurs locaux dans les bassins versants non perturbés par l'homme, alors que d'après Allan et al., (1997), plus les perturbations augmentent dans le bassin et les zones riveraines, plus l'importance des facteurs locaux est remplacée par celle de l'occupation du sol. D'après Hopkins (2009), l'occupation du sol est surtout influente à une échelle proximale du cours d'eau sur la distribution de moules de rivières et les variables géomorphologiques jouent un rôle a plus large échelle (i.e. bassin versant). De la même façon, les facteurs physico-chimiques d'origine anthropique affectent la distribution des espèces aquatiques à différentes échelles (Allan, 2004). Les sources de pollution ou la dégradation des habitats ont un impact local tandis que les rejets agricoles ou industriels dégradent les cours d'eau à plus large échelle (Alford, 2014). Les facteurs influants vont donc dépendre de la taille des territoires considérés, mais aussi des pressions qui s'y exercent ainsi que des données environnementales utilisées dans les analyses. La nécessité de comprendre l'influence relative des échelles spatiales est essentielle pour que les efforts de conservation puissent directement être appliqués à celle où les mesures de gestion seront les plus efficaces (Weigel et al., 2003).

2.5.3 Une configuration spatiale particulière

La configuration linéaire et dendritique des réseaux hydrographiques, ainsi que la connectivité au sein des sous-bassins et entre eux, confèrent à ces milieux aquatiques une structure hiérarchique particulière qui conditionne fortement la distribution et la dispersion des espèces aquatiques (Peterson et al., 2013). Ainsi, il est essentiel de prendre en compte ces caractéristiques dans les analyses d'utilisation de l'habitat des espèces aquatiques, et plus particulièrement pour les analyses à fine résolution spatiale. Cependant, dans une grande partie de ces études, l'étendue de l'échelle spatiale correspond généralement à la totalité de la zone d'étude, milieux terrestre et aquatique confondus, avec un découpage de la zone d'étude en « pixels » (Blank & Blaustein, 2012; Domisch et al., 2013a). Bien que cette approche se montre appropriée pour les écosystèmes terrestres, ce n'est pas le cas pour les milieux aquatiques car les contraintes imposées par la structure en réseau

dendritique ne sont pas prises en compte (Jähnig et al., 2012). En effet, prédire la favorabilité de l'habitat pour une espèce aquatique dans un pixel ne contenant pas de rivières ou deux rivières différentes n'a pas de sens (Domisch et al., 2013b).

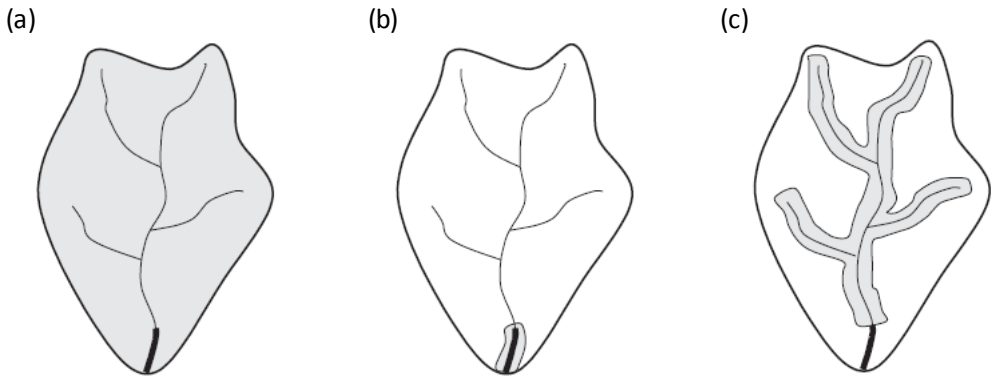


Figure 4. Représentation schématique de différentes zones d'influence dans un bassin versant : (a) bassin versant, (b) local, (c) amont. La ligne noire représente le tronçon d'intérêt et la zone grisée la portion du bassin versant correspondant à la zone d'influence (d'après Opperman et al., 2005).

Pour des études à larges échelle et résolution spatiales, omettre ces caractéristiques hydrographiques et hydrologiques peut toutefois s'avérer approprié en faisant les hypothèses que le milieu aquatique est présent dans chaque « pixel » et que les paramètres hydrologiques ne sont pas déterminants. Cependant, pour des échelles et/ou des résolutions plus fines, prendre en compte ces caractéristiques est crucial afin de proposer des mesures de gestion appropriées.

De par leur configuration spatiale particulière associée à leur forte dynamique naturelle, la protection des écosystèmes aquatiques est complexe (Abell et al., 2007; Linke et al., 2007; Nel et al., 2007; Roux et al., 2008). Ainsi, les outils de conservation, initialement mis en place pour protéger les écosystèmes terrestres, se montrent souvent inadaptés et inefficaces pour la conservation des systèmes aquatiques (Abell et al., 2007; Chessman, 2013). L'implémentation d'outils appropriés pour ces milieux représentent donc un défi majeur (Roux et al., 2008).

3 Le Desman des Pyrénées : une espèce menacée mais encore mal connue

Le Desman des Pyrénées est un petit mammifère menacé, endémique de la péninsule ibérique et des Pyrénées. Le manque de connaissances sur son écologie est un frein pour sa conservation. Ainsi un PNA a été mis en place en faveur de l'espèce à partir de 2010 afin d'étudier, entre autres, son habitat. Ces études ont été menées dans le cadre de cette thèse, afin que les résultats apportés puissent permettre *in fine* la concrétisation d'actions de gestion en faveur de l'espèce et de ses habitats. Le Desman des Pyrénées étant une espèce semi-aquatique discrète, l'utilisation d'analyses d'habitat s'avère un véritable défi tant au niveau de la qualité des données à utiliser que de la prise en compte des facteurs environnementaux, échelles et résolutions spatiales adéquates à son milieu (cf. paragraphe 2).



Figure 5. Photographie d'un Desman des Pyrénées (© J. Cédet).

3.1 *Quelques éléments sur sa biologie*

Le Desman des Pyrénées ou rat trompette (Figure 5) *Galemys pyrenaicus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) est un mammifère semi-aquatique de la famille des talpidés. Il gîte, chasse, se reproduit et se déplace dans ou à proximité immédiate des cours d'eau (Némoz & Bertrand, 2009).

Ses gîtes sont des petites cavités creusées dans les berges par d'autres animaux, comme le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*), ou des cavités naturelles (e.g. anfractuosités entre des pierres ou des racines). Il est essentiellement insectivore et présente un régime alimentaire assez spécialisé se composant majoritairement de larves d'invertébrés benthiques aquatiques (i.e.

éphéméroptères, plécoptères, trichoptères; Bertrand, 1994). La présence de nombreux organes tactiles sur sa trompe rend son sens du toucher très développé, utile lors de la recherche de ses proies benthiques. Sa petite taille (i.e. corps d'une douzaine de centimètres), ses grandes pattes postérieures palmées, sa double couche de poils, sa queue longue et aplatie à son extrémité telle un gouvernail, lui permettent d'évoluer avec une grande facilité dans l'eau même dans les zones de fort courant (Palmeirim & Hoffmann, 1983). Son domaine vital est long de quelques centaines de mètres de cours d'eau (Melero et al., 2011; Melero & Aymerich, 2014). Le Desman des Pyrénées est actif toute l'année et sa période de reproduction s'étend de janvier à juin (Peyre, 1956). Son espérance de vie est estimée à 3 - 4 ans (Richard, 1976). Peu d'informations sont disponibles sur certains aspects de sa biologie et de son cycle de vie. En effet, toutes les tentatives de reproduction en captivité ont échoué et les études de télémétrie sont encore rares (Stone, 1987; Melero et al., 2011; Melero & Aymerich, 2014). Par exemple, le nombre, la taille et le sex-ratio des portées restent encore à préciser (Némoz & Bertrand, 2009).



Figure 6. Carte de répartition mondiale du Desman des Pyrénées (d'après IUCN Red List 2008).

3.2 *Distribution géographique et préférences d'habitat*

Le Desman des Pyrénées est endémique du quart nord-ouest de la Péninsule Ibérique et du massif pyrénéen (Némoz et al., 2011). Il présente donc une aire de répartition mondiale restreinte (Figure 6). Sa répartition couvre quatre pays : la France, l'Espagne, le Portugal et l'Andorre. Elle se limite aux massifs montagneux (i.e. Pyrénées, Monts Cantabriques, Chaînes Ibériques et Cordillère Centrale). En France, le Desman des Pyrénées est présent dans les six départements pyrénéens (i.e. Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne, Ariège, Aude et Pyrénées-Orientales) couvrant trois bassins hydro-géographiques : ouest (i.e. bassin versant de l'Adour), centre (i.e. bassin versant de la Garonne) et est (i.e. bassin versant de l'Aude).

Le Desman des Pyrénées est observé dans des zones de montagne situées à une altitude inférieure variant entre 15 m (ouest des Pyrénées) et 450 m (est des Pyrénées) et une altitude maximale de 2700 m (Némoz et al., 2011). Les facteurs écologiques influençant la distribution des espèces aquatiques d'eau douce, connus pour différer selon l'échelle spatiale considérée, sont également susceptibles d'influencer la distribution du Desman des Pyrénées (Tableau 1). Quelques études ont mis en évidence l'influence majeure du climat sur la répartition du Desman des Pyrénées à large échelle (Barbosa, Real & Vargas 2009; Morueta-Holme, Fløjgaard & Svenning 2010; Williams-Tripp et al., 2012). L'augmentation des précipitations et la diminution des températures semblent favoriser la présence du Desman des Pyrénées en Espagne et au Portugal (Barbosa et al., 2009, 2010; Morueta-Holme et al., 2010). En France, les modèles développés ont montré qu'il n'y avait pas d'effet de la température, une influence négative des précipitations moyennes annuelles mais positive du nombre annuel moyen de jours avec des précipitations supérieures à 0.1 mm (Williams-Tripp et al., 2012). Une préférence pour les secteurs pentus et à forte variabilité topographique et un effet négatif de la densité de zones urbaines ont également été identifiés, toujours à large échelle et au moyen d'outils prédictifs de modélisation (Barbosa et al., 2009, 2010; Morueta-Holme et al., 2010).

Tableau 1. Présentation des facteurs écologiques connus pour être les plus importants à expliquer la distribution des espèces des milieux aquatiques d'eau douce, et donc susceptibles d'influencer la distribution du Desman des Pyrénées. Les échelles spatiales et les échelles aquatiques associées sont également précisées et illustrées de manière schématique (d'après Domisch et al. (2015).

Echelle écologique	Echelle aquatique	Facteurs écologiques	Configuration spatiale
Continent	Continent	Climat Topographie Facteurs historiques	
Région	Bassin versant	Climat Topographie Géologie Hydrologie	
Paysage	Sous bassin	Topographie Géologie Hydrologie Occupation du sol	
Site	Tronçon	Occupation du sol Type de sol Végétation riveraine Hydrologie Substrat Interactions biotiques	

A une échelle plus fine, quelques naturalistes ont décrit l'habitat local du Desman des Pyrénées en se basant principalement sur des observations de terrain ou des captures. De manière générale, ils s'accordent à dire que les facteurs principaux favorisant la présence locale de l'espèce sont des eaux

bien oxygénées, permanentes, rapides et froides avec la présence d'abris naturels dans le lit mineur et les berges (Figure 7) (Peyre, 1956; Richard, 1976; Castien & Gosalbez, 1992; Nores et al., 1992; Ramalhinho & Boa Vida, 1993; Queiroz et al., 1995; Aymerich & Gosalbez, J., 2002; Williams-Tripp et al., 2012). Peyre (1956) a énoncé de manière synthétique que les caractéristiques élémentaires de l'habitat du Desman des Pyrénées correspondaient aux rivières de la zone à truite selon la zonation piscicole de Huet (1949). Nores et al., (1992) soulignent quant à eux que les caractéristiques liées à l'hydrologie des cours d'eau semblent influencer fortement la présence de l'espèce. La distribution et l'abondance des ressources trophiques (i.e. invertébrés benthiques) conditionnent également très probablement la sélection de l'habitat local par le Desman des Pyrénées bien qu'aucune étude n'ait encore été menée pour mettre en relation sa présence avec la disponibilité de ses proies.



Figure 7. Cours d'eau considéré comme (a) favorable et (b, c) non favorables pour le Desman des Pyrénées selon les études naturalistes citées dans le texte (© A. Charbonnel).

3.3 *Menaces et conservation*

3.3.1 Menaces

Les menaces qui pèsent sur le Desman des Pyrénées peuvent de manière générale être associées à celles menaçant les écosystèmes aquatiques, à savoir les activités humaines (Dudgeon et al., 2006), la pollution des eaux (Malaj et al., 2014), la modification des débits (Bunn & Arthington, 2002), la dégradation des habitats (Mueller et al., 2011) ou encore les invasions biologiques (Leprieur et al., 2008).

Au cours des 20 dernières années, une régression marquée de l'aire de répartition du Desman des Pyrénées a été observée dans les trois des pays où il est présent (Portugal : Pedroso & Chora 2014; Espagne : Gisbert & García-Perea 2014 ; France : Némoz et al., 2011). La principale vulnérabilité de l'espèce est liée à l'étendue limitée de son aire de répartition, qui plus est dans des chaînes montagneuses, ce qui ne lui offre quasiment aucune possibilité de dispersion vers de nouveaux

habitats favorables. Il n'y a, à l'heure actuelle, que très peu d'études qui ont été réalisées pour hiérarchiser cls menaces et évaluer leur impact réel sur l'espèce. Certaines activités humaines menacent directement l'habitat du Desman des Pyrénées : la pollution organique et chimique de l'eau et du substrat où se trouvent ses proies préférentielles, liée aux activités agricoles et industrielles, la destruction des berges naturelles, les extractions de substrat dans les cours d'eau ou encore les ouvrages hydrauliques pour la production d'hydro-électricité par exemple (Queiroz et al., 1992). Ces derniers modifient les milieux aquatiques en créant artificiellement des zones lentiques en amont des ouvrages et en modifiant la granulométrie du substrat et l'écoulement naturel de l'eau en aval (Kondolf, 1997). Ces facteurs ne transforment pas seulement l'habitat du Desman des Pyrénées mais engendrent aussi de profondes modifications dans la structure des communautés d'invertébrés benthiques dont il se nourrit (Ogbeibu & Oribhabor, 2002; Lessard & Hayes, 2003).

Une autre menace concerne l'invasion du vison d'Amérique (*Neovison vison*) qui est un carnivore non-natif actuellement présent sur une portion non négligeable des Pyrénées (Jaksic et al., 2002) et dont le Desman des Pyrénées a déjà été observé comme proie (Bravo, 2007). En Espagne, le vison d'Amérique pourrait être à l'origine de la régression substantielle du Desman des Pyrénées notamment dans le système central (Gisbert & García-Perea, 2014). Un carnivore natif, la loutre d'Europe (*Lutra lutra*), est en pleine phase de recolonisation des rivières pyrénéennes (Kuhn, 2014) et a également déjà été observée comme prédatrice du Desman des Pyrénées (Callejo, 1988; Fernández-López et al., 2014).

Enfin, dans le contexte des changements climatiques actuels rapides et intenses (IPCC 2014), la sensibilité reconnue du Desman des Pyrénées aux facteurs climatiques pourrait le rendre particulièrement vulnérable (Williams-Tripp et al., 2012). Etant inféodé au milieu montagnard, il semble en effet affectionner les milieux d'altitude relativement froids, qui paraissent parmi ceux les plus sujets au réchauffement climatique (Beniston, 2003; Rangwala & Miller, 2012).

3.3.2 Statuts et outils de conservation

Le Desman des Pyrénées présente un caractère patrimonial important car il est endémique d'un territoire restreint et emblématique de la chaîne pyrénéenne en France. Il peut ainsi être considéré comme une espèce « porte-drapeau » (Home et al., 2009). Le Desman des Pyrénées serait aussi un bon indicateur de l'état écologique des cours d'eau de la zone à truite (Huet, 1949). Enfin, une étude phylogéographique récente a mis en évidence un patron génétique original pour cette espèce, avec une histoire évolutive profondément influencée par les glaciations du Pléistocène (Igea et al., 2013).

Compte tenu de ces constats, cette espèce est actuellement classée sur la liste rouge mondiale de l'IUCN comme une espèce « vulnérable ». A l'échelle européenne, le Desman des Pyrénées est inscrit dans les annexes II et IV de la directive « Habitat-Faune-Flore » et dans l'annexe II de la convention de Berne. En France, cette espèce est protégée par l'article L.411-1 du Code de l'Environnement et par l'arrêté ministériel du 23 avril 2007 (JORF du 10/05/2007) qui fixe la liste des mammifères terrestres protégés sur l'ensemble du territoire métropolitain et les modalités de leur protection. Cet arrêté interdit la destruction, la mutilation, la capture, l'enlèvement et la perturbation intentionnelle des Desmans des Pyrénées dans leur milieu naturel ainsi que la destruction, l'altération et la dégradation de leurs sites de reproduction et aires de repos. Sur la liste rouge nationale de l'IUCN, il est classé comme espèce « quasi-menacée ». Il est aussi classé comme espèce prioritaire pour la conservation parmi les espèces de vertébrés en France métropolitaine, d'après un travail de hiérarchisation réalisé en 2000 par le MNHN (2000).

Dans ce contexte, un PNA a été mis en place en faveur du Desman des Pyrénées (PNAD ; 2010-2015). Les objectifs principaux étaient (i) d'approfondir les connaissances de l'espèce en vue de sa conservation et de sa gestion, (ii) de mettre en place un réseau de collaboration entre les différents acteurs locaux et (iii) de sensibiliser le public à la protection de cette espèce (Némoz & Bertrand 2008; Némoz et al., 2011). Les actions de gestion et de conservation se poursuivent actuellement dans le cadre d'un programme LIFE+ Nature (2014-2019) dont les objectifs sont de (i) concilier la protection de l'espèce avec les activités anthropiques en place, (ii) prendre en compte l'espèce lors d'études d'impact, (iii) mettre en place des mesures de gestion tout en évaluant leur efficacité, et (iv) poursuivre la sensibilisation du public (pour plus d'information sur ce programme européen voir le lien http://www.Desman-life.fr). Les actions de conservation réalisées dans le cadre des programmes du PNAD et LIFE+ profitent également à de nombreuses autres espèces aquatiques ou semi-aquatiques partageant le même habitat que le Desman des Pyrénées telles que la Truite fario (*Salmo trutta fario*) et le Cingle plongeur (*Cinclus cinclus*). Certaines sont également inscrites dans les annexes européennes, telles que l'Ecrevisse à pattes blanches (*Austropotamobius pallipes*), la Loutre d'Europe ou encore l'Euprocte des Pyrénées (*Euproctus asper*). Sa protection bénéficie également à différents types d'habitats aquatiques (e.g. rivières alpines avec végétation ripicole ligneuse à *Salix elaeagnos*, forêts alluviales à Aulne et Frêne).

Au Portugal, le Desman est classé comme « vulnérable » dans le livre rouge national et un programme LIFE a également été mené sur ce territoire (1994-1997 ; Pedroso & Chora 2014). En Andorre, il est protégé par le décret du 28/02/2001 (BOPA num. 23 any 13), fixant la liste des espèces animales protégées par le gouvernement. L'Espagne a beaucoup agi ces dernières années *via* la mise en œuvre de deux programmes LIFE (dont un programme LIFE+ toujours en cours ; 2012-2016;

*http://*www.lifedesman.es), et une proposition de base stratégique nationale pour la conservation de l'espèce.

4 Objectifs de la thèse et structure du manuscrit

L'objectif global de ce travail de thèse est d'identifier les variables environnementales agissant sur la répartition du Desman des Pyrénées à différentes échelles et résolutions spatiales dans les Pyrénées françaises et d'actualiser son aire de distribution dans cette zone. Cette thèse s'organise en différents chapitres (Figure 8). Ceux présentant les résultats de la thèse (Chapitres 3, 4, 5 & 6) ont été rédigés sous la forme d'articles scientifiques (Articles 1 à 4) acceptés, en révision ou soumis et précédés d'un résumé. Des compléments (Compléments 1 & 2) ont été ajoutés à la fin de certains chapitres, ceux-ci n'ayant pas fait l'objet de valorisation sous forme d'articles scientifiques.

Dans le Chapitre 2 seront présentés les protocoles d'échantillonnages qui ont été réalisés pour étudier la répartition spatiale du Desman des Pyrénées, puis les variables environnementales mesurées seront décrites, ainsi que les différentes analyses d'habitat utilisées.

Le troisième Chapitre de cette thèse comparera plusieurs protocoles de suivi du Desman des Pyrénées (i.e. réplicas spatiaux *vs*. temporels) pour lesquels ont été appliqués différents modèles d'occupation. L'objectif sera d'identifier le modèle s'ajustant le mieux au protocole de réplicas spatiaux, moins contraignants et coûteux que les réplicas temporels. Pour cela, les estimations des probabilités de détection et d'occupation entre les différents protocoles et modèles seront comparées (Chapitre 3, Article 1).

Une première analyse de l'utilisation de l'habitat par le Desman des Pyrénées et sa distribution sera menée à l'échelle d'un bassin versant des Pyrénées françaises, en prenant en compte la probabilité de détection de l'espèce. Les contraintes hydrologiques s'exerçant sur le Desman des Pyrénées seront également considérées grâce à la simulation du débit sur l'ensemble du bassin (Chapitre 4, Article 2).

L'étude suivante sur les préférences d'habitat du Desman des Pyrénées sera menée à une fine résolution spatiale. Cette analyse utilisera des variables décrivant l'habitat local récoltées *in situ* pour l'ensemble des sites d'échantillonnage du Desman des Pyrénées à l'échelle des Pyrénées françaises. L'existence d'une éventuelle structure biogéographique (i.e. ouest, centre et est) dans l'utilisation de l'habitat local par l'espèce sera testée (Chapitre 5, Article 3).

L'avant-dernier Chapitre comparera les répartitions historique et actuelle du Desman des Pyrénées afin de mettre en évidence une éventuelle évolution de son aire de distribution dans les Pyrénées Françaises. Ainsi, le Chapitre 6 sera consacré à la comparaison de la distribution du Desman des Pyrénées issue d'un jeu de données historiques (1985-1992) et de celle issue des données nouvellement collectées dans le cadre du PNAD. Cette comparaison aura également comme objectif d'identifier les facteurs potentiellement responsables de l'éventuelle évolution de l'aire de répartition du Desman des Pyrénées (Chapitre 6, Article 4).

Dans la dernière partie de cette thèse, les résultats obtenus dans les chapitres précédents seront confrontés entre eux, puis des premières pistes concernant des mesures de gestion seront proposées pour la protection et la conservation de l'espèce. Des perspectives de gestion et de recherche seront également proposées.

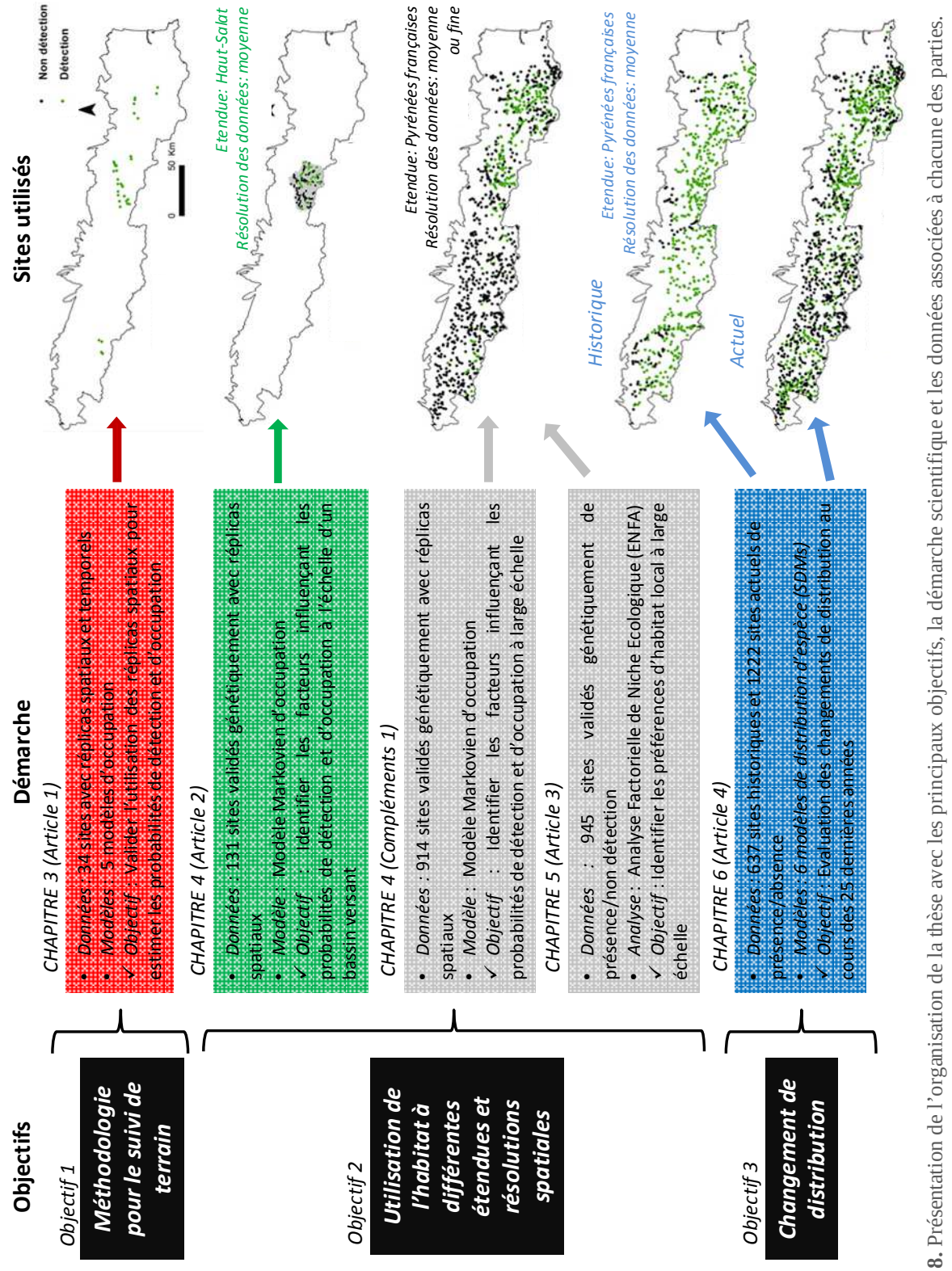


Figure 8. Présentation de l'organisation de la thèse avec les principaux objectifs, la démarche scientifique et les données associées à chacune des parties.

CHAPITRE 2

Matériels et méthodes





1 Zone d'étude

Ce travail s'est intéressé à la distribution du Desman dans les Pyrénées françaises, à deux échelles (i.e. étendues) spatiales :

- Large échelle : l'ensemble du versant français de la chaîne pyrénéenne
- Echelle d'un bassin versant : le Haut-Salat en Ariège (09)

1.1 *Les Pyrénées françaises*

Les Pyrénées sont une chaîne de montagnes d'environ 400 km de longueur, orientée est-ouest depuis la mer Méditerranée jusqu'à l'océan Atlantique, à la frontière entre la France, l'Andorre et l'Espagne (Figure 9a). En France, la surface des Pyrénées est d'environ 18 000 km² et le point culminant atteint 3298 m (le Vignemale).

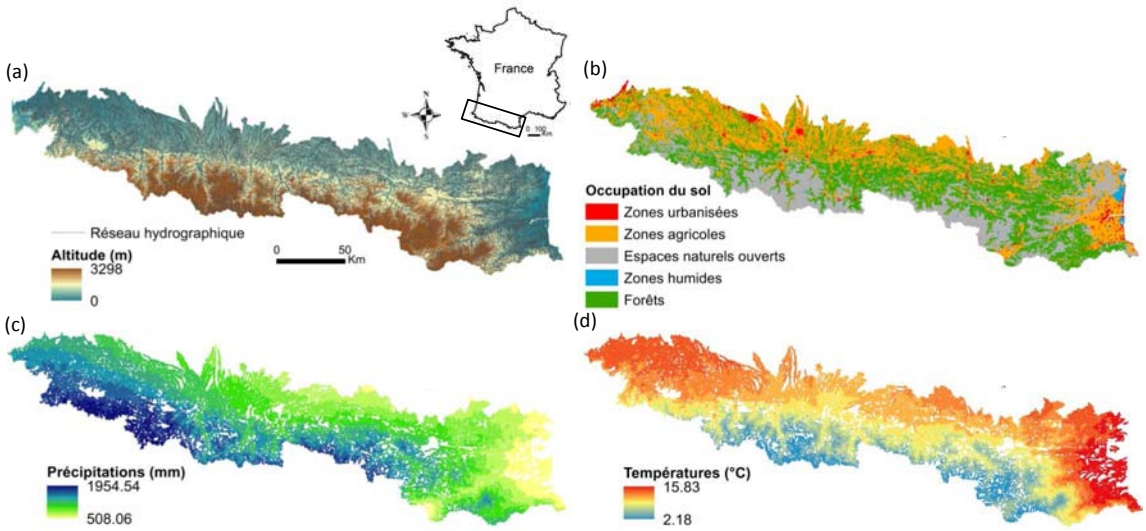


Figure 9. Cartographies du massif Pyrénéen français. (a) Représentation de la topographie et du réseau hydrographique, (b) l'occupation du sol, (c) les précipitations moyennes annuelles et (d) les températures moyennes dans les Pyrénées françaises.

L'occupation du sol est dominée par des systèmes forestiers répartis sur l'ensemble du massif et diversifiés selon les climats et la géologie (méditerranéen, supra-méditerranéen (i.e. chêne vert), collinéen, montagnard, subalpin (i.e. pin crochet), alpin). Les zones agricoles sont également nombreuses et localisées essentiellement dans le piémont pyrénéen. A plus haute altitude se trouvent des zones de pâturages, remplacées progressivement par des barres rocheuses dans les secteurs les plus élevés (Figure 9b). Les Pyrénées sont peu peuplées, avec une densité moyenne de

28.40 hab/km² en 2010 (densité moyenne en France de 115.40 hab/km²; INSEE, 2010). Les précipitations et la température de l'air moyennes annuelles sont respectivement de 1050 mm et 11 °C (CERFACS; Pagé et al., 2009), mais on observe un gradient climatique très contrasté entre l'est, marqué par un climat sec et chaud (i.e. climat méditerranéen), et l'ouest sous influence de l'Atlantique avec une pluviométrie plus importante (Figures 9c & d). Le climat et la topographie influencent la dynamique des régimes des cours d'eau pyrénéens (i.e. régimes nival et pluvio-nival).

1.2 *Le bassin versant du Haut-Salat*

Le bassin du Haut-Salat est un affluent rive gauche de la Garonne (Figure 10). Sa superficie drainée à l'amont de Saint-Girons est de 1156 km², représentant un total de 1388 km de cours d'eau. L'altitude varie entre 350 et 2870 m (moyenne = 1200 m). Les précipitations et température de l'air moyennes annuelles sont respectivement de 1361 mm et 9.5°C (CERFACS; Pagé et al., 2009). La moitié du bassin versant est recouverte de forêts, et un quart par des espaces semi-naturels de végétation herbacée et arbustive (Figure 10). Ce bassin a été choisi pour étudier l'utilisation de l'habitat du Desman des Pyrénées à une échelle spatiale plus restreinte que l'ensemble de la chaîne pyrénéenne. Dans ce bassin versant, la présence de l'espèce y était avérée et abondante il y a une vingtaine d'années (Bertrand, 1994). De plus, son hétérogénéité topographique, climatique et d'occupation du sol s'avère représentative des autres bassins versants pyrénéens français. Il présente également des enjeux de conservation forts, puisqu'il est inscrit dans un site Natura 2000 du fait de son importance pour d'autres espèces protégées (e.g. Loutre d'Europe, Minioptère de Schreibers *(Miniopetrus schreibersi),* Lucarne cerf-volant (*Lucarnus cervus*)).

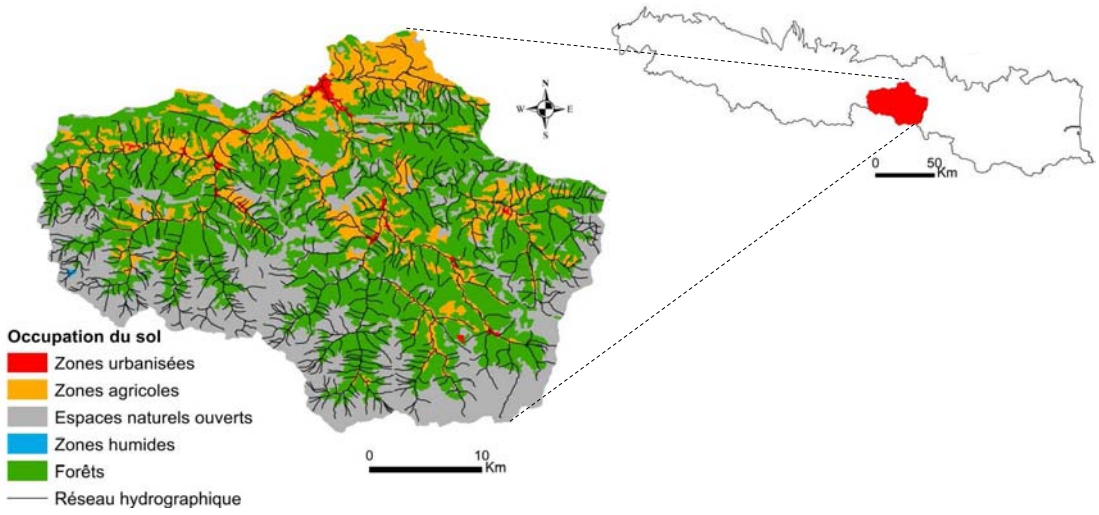


Figure 10. Représentation de l'occupation du sol et du réseau hydrographique dans le bassin du Haut-Salat.

2 Les données de répartition du Desman des Pyrénées

Pour modéliser la distribution du Desman des Pyrénées aux échelles spatiales présentées dans le paragraphe précédent et étudier son évolution au cours des 25 dernières années, plusieurs protocoles, plans d'échantillonnage et jeux de données ont été utilisés. Ils sont synthétisés dans la Figure 8.

2.1 *Une espèce au suivi contraignant*

Le Desman des Pyrénées a la particularité d'être très difficile à observer et à manipuler, expliquant que les connaissances sur sa biologie et son écologie sont encore très incomplètes. En effet, cette espèce est majoritairement nocturne, de petite taille et se déplace à vive allure dans les cours d'eau ce qui rend son observation extrêmement difficile (Némoz & Bertrand, 2009). Comme beaucoup d'espèces cryptiques, son suivi se base principalement sur la recherche d'indices de présence (i.e. fèces) sur les surfaces émergentes (i.e. rochers, troncs, racines) du lit mineur (Aymerich, 2004). Cette méthode est le meilleur compromis en termes de coûts (i.e. moyens financiers, moyens humains, temps de prospection) et d'efficacité. Elle est donc préconisée pour les suivis du Desman des Pyrénées (Némoz & Bertrand, 2009) malgré certaines contraintes non négligeables.

Tout d'abord, les cours d'eau de montagne sont des milieux parfois très difficiles, voire impossibles pour certains secteurs, à prospecter. Ils peuvent en effet nécessiter plusieurs heures de marche avant d'être atteints, être couverts de végétation ou se situer dans des zones inaccessibles (e.g. gorges, chutes, fortes pentes). De plus, la prospection se faisant à pieds, la hauteur d'eau et/ou le débit peuvent être trop élevés pour pouvoir prospecter la totalité des cours d'eau les plus grands. A l'inverse, certains petits cours d'eau intermittents ne sont prospectables que lorsqu'ils sont en eau (e.g. pendant la fonte de neige). Certains secteurs sont également influencés par les activités hydroélectriques, rendant la prospection dangereuse dans le cas de lâchers d'eau. Les aléas climatiques sont également à prendre en compte car les précipitations diminuent les chances de trouver des indices en lessivant les zones de dépôts et en entraînant des augmentations de niveau d'eau. Cela peut s'avérer problématique dans une chaîne très pluvieuse comme les Pyrénées (notamment la partie ouest), pouvant résulter en de longues périodes sans possibilité de prospection. La recherche de fèces de Desman des Pyrénées est également à éviter en dehors des périodes d'étiage, et notamment durant la fonte des neiges, car les rivières ont alors des débits

importants compliquant la progression dans la rivière et réduisant le nombre de surfaces émergentes disponibles pour le dépôt des fèces.

L'ensemble de ces contraintes de terrain explique que le suivi du Desman des Pyrénées sur l'ensemble de son aire répartition française constitue une tâche très lourde se déroulant nécessairement sur plusieurs années et nécessitant la mobilisation d'un très grand nombre de prospecteurs.

2.2 *Données historiques (1985-1992)*

Les données historiques de répartition spatiale du Desman des Pyrénées sur le versant français proviennent d'un échantillonnage systématique réalisé entre 1985 et 1992 par Alain Bertrand, naturaliste, dans le cadre d'un travail universitaire de recherche (Bertrand, 1994). Les Pyrénées françaises ont été divisées en cellules de 10 x 14 km. Deux à six sites ont été prospectés par cellule afin d'assurer une couverture homogène de la zone, totalisant 637 sites (Figure 8). Les prospections ont été réalisées dans les meilleures conditions environnementales possibles, c'est-à-dire en évitant les périodes suivant des variations de niveau d'eau ou des précipitations importantes, afin de maximiser les chances de trouver des indices de présence. Les prospections consistaient à rechercher des fèces de Desman des Pyrénées dans le lit mineur du cours d'eau (Figure 11a). Pour cela, la totalité des éléments émergents, à savoir les blocs, racines et branches, a été minutieusement inspectée à la recherche de fèces de Desman des Pyrénées. Ces dernières s'identifient par leur couleur (i.e. généralement marron foncé mais pouvant parfois être beaucoup plus claires), leur position (i.e. rarement loin de la surface de l'eau), leur taille (i.e. de 1 à 3 cm), leur forme (i.e. sorte de grappe à gros raisins) et leur odeur (i.e. avoisinant celle de la vase ou de fruits de mer) (Figure 11b).

2.3 *Données actuelles (2011-2013)*

Le protocole d'échantillonnage visant à actualiser les connaissances sur la répartition spatiale du Desman des Pyrénées a été mis en place dans le cadre du PNAD (Némoz et al., 2011). Ainsi, deux lots de sites ont été prospectés. Le premier lot était constitué des sites historiques prospectés entre 1985 et 1992 (cf. partie 2.2). 514 de ces sites ont de nouveau été échantillonnés. En complément, un second lot de 708 nouveaux sites a été prospecté. La localisation de ces sites a été déterminée

d'après un échantillonnage du type GRTS (cf. paragraphe suivant). Cet échantillonnage a été réalisé au sein de la distribution historique connue du Desman des Pyrénées, à laquelle a été ajoutée une distance de 5 km en aval. Ainsi, entre 2011 et 2013, un total de 1222 sites a été prospecté (42% de sites historiques et 58% de sites issus de l'échantillonnage GRTS; Figure 8). Au total, plus d'une cinquantaine d'observateurs a participé aux prospections de terrain. Celles-ci ont été réalisées tout au long de l'année, avec une majorité de sites cependant prospectés durant les périodes estivales, dues aux conditions climatiques plus favorables. Généralement, les observateurs ont réalisés les prospections dans le département où se trouve leur structure professionnelle. La progression géographique des prospections s'est faite de manière à maximiser la couverture spatiale de la zone d'étude. En moyenne, la prospection d'un site dure une demi-journée bien que cela soit très variable selon les caractéristiques du tronçon de cours d'eau et d'accès.



Figure 11. Déroulement des prospections de terrain. (a) Prospection du lit mineur à la recherche de fèces de Desman des Pyrénées (© A. Charbonnel). (b) Détection de fèces (© A. Charbonnel). (c) Collecte des fèces détectées (© CEN MP). (d) Analyses génétiques des fèces collectées (© N. Cailleret).

2.3.1 Le protocole d'échantillonnage GRTS

La stratégie GRTS est une stratégie unifiée d'échantillonnage, adaptée aux programmes de suivis environnementaux conçus sur le long terme et à grande échelle (Stevens & Olsen, 1999, 2004). Son efficacité pour le suivi des milieux aquatiques est avérée (Stevens & Olsen, 2004). Il s'agit d'une forme d'échantillonnage qui relève d'un design probabiliste et dont l'atout majeur réside dans sa stratégie approximativement spatialement équilibrée. Tout comme la stratégie d'échantillonnage systématique, aucun site choisi dans la population échantillonnée n'est trop loin d'un autre site d'échantillonnage. De plus, très peu de sites échantillonnés se trouvent être rapprochés. En cela, elle s'affranchit d'un des inconvénients de la stratégie d'échantillonnage aléatoire. L'échantillonnage par GRTS a été utilisé dans plusieurs études, par exemple aux Etats-Unis pour déterminer l'état de la population d'omble (*Salvelinus confluentus)* par le comptage de frayères (Jacobs et al., 2009), ou en ce moment au Pays basque pour le suivi des oiseaux aquatiques (D'Amico & Arizaga, *com. pers*). A notre connaissance, c'est la première fois que le protocole GRTS est déployé en France. Cette méthode nous a permis d'obtenir un échantillonnage avec une couverture homogène de l'ensemble des Pyrénées françaises, et stratifié selon les rangs de Strahler[4] (Strahler, 1957) (i.e. le nombre de sites retenu par rang de Strahler est proportionnel à la longueur de linéaire de cours d'eau de ce rang sur l'ensemble du massif pyrénéen français).

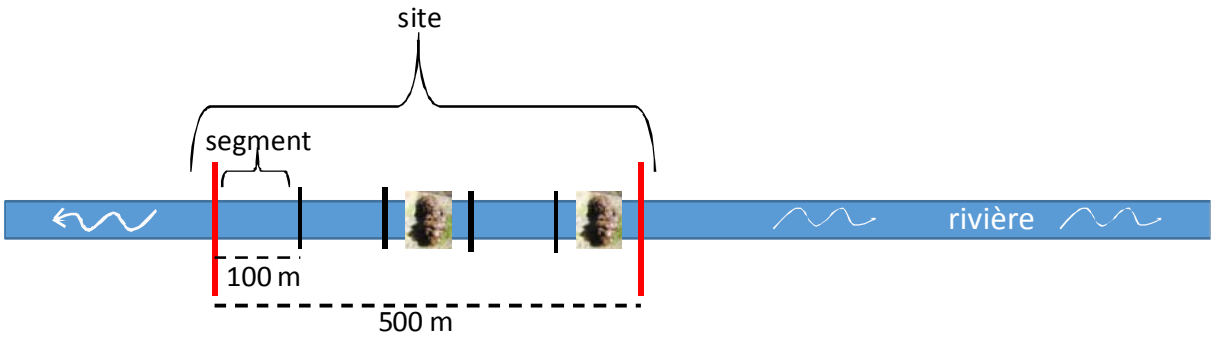


Figure 12. Représentation schématique de la configuration spatiale d'un site. Celui-ci est cacatérisé par un tronçon de rivière de 500 m, divisé en cinq segments de 100 m.

[4] L'ordination de Strahler (1957) rend compte synthétiquement de la taille du cours d'eau. Elle consiste à attribuer le rang 1 aux cours d'eau en tête de bassin, puis, en progressant vers l'aval, chaque cours d'eau recevant un cours d'eau du même rang voit son rang augmenter d'une unité.

2.3.2 Collecte sur le terrain

Chaque site est un tronçon de rivière de 500 m de long (appelé « tronçon » dans la suite de ce manuscrit). Cette longueur a été retenue car elle correspond à la longueur moyenne du domaine vital du Desman des Pyrénées estimée par télémétrie (Melero et al., 2011). La recherche de fèces a été réalisée de la même manière que les prospections historiques (i.e. recherche systématique de fèces sur les éléments émergents du lit mineur depuis l'aval vers l'amont du tronçon), et dans des conditions adéquates au regard des facteurs hydrauliques et climatiques (i.e. pas de variation de niveau d'eau ni de précipitation risquant d'emporter les fèces juste avant l'échantillonnage). Chaque tronçon a été divisé en cinq segments de 100 m (appelés « segments » dans la suite de ce manuscrit), pour lesquels l'information sur la détection ou non de fèces a été notée. Cette configuration représente ainsi des tronçons avec des réplicas spatiaux adjacents (i.e. cinqs segments consécutifs de 100 m) (Figure 12).

2.3.3 Validation génétique de l'auteur des fèces

Les fèces de Desman des Pyrénées sont très caractéristiques lorsqu'elles sont fraîches (Figure 13a). Cependant, plus la durée depuis le moment de dépôt s'allonge, plus leur assèchement et leur dégradation augmentent, compliquant alors leur identification. La confusion avec d'autres espèces telles que la Musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*) ou le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) est alors possible (Figure 13). Ainsi, face au caractère ambigu que peuvent présenter les fèces dégradées, certaines fèces trouvées sur les tronçons ont été prélevées afin d'être analysées génétiquement et d'identifier leur auteur (Figure 13d). Ces analyses génétiques ont permis de limiter les fausses présences et les fausses absences (Chapitre 1, Introduction).

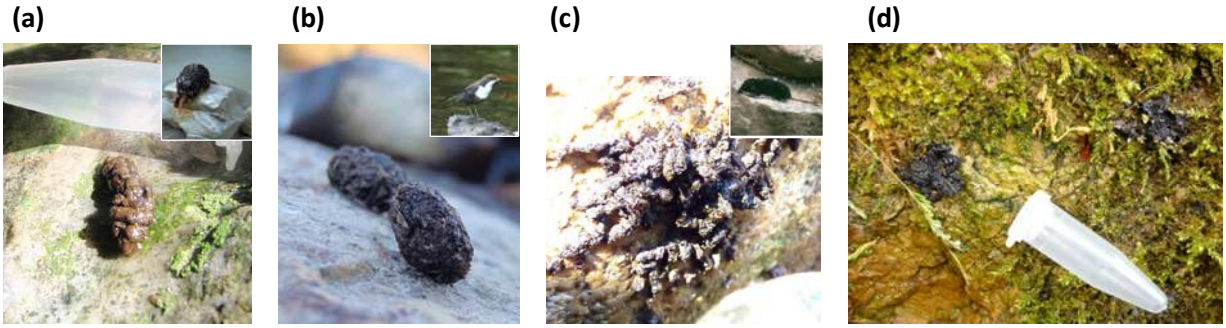


Figure 13. Photographies d'indices observables lors des prospections. (a) Fèces de Desman des Pyrénées. (b) Pelotes de Cincle plongeur. (c) Crottes de Musaraigne aquatique. (d) Crottes à auteur non identifié. (© F. Blanc et V. Lacaze)

L'extraction de l'ADN présent dans les fèces récoltées sur le terrain et les analyses génétiques ont été effectuées par l'Unité de Génétique de la Conservation de l'Université de Liège. Elles ont été réalisées dans le cadre de la thèse de François Gillet, doctorant du CEN Midi Pyrénées, étudiant la génétique de la conservation du Desman des Pyrénées (2011-2015), sous la direction de Stéphane Aulagnier et de Johan Michaux.

Les fèces prélevées sur le terrain ont été stockées dans des tubes Eppendorf remplis d'éthanol absolu. Les développements récents des techniques moléculaires puissantes permettent d'accéder rapidement à l'information génétique de base contenue dans l'ADN. Les analyses génétiques ont été réalisées en quatre étapes : (1) extraction (isolement) de l'ADN à partir de l'échantillon biologique; (2) amplification par PCR[5] d'un segment spécifique d'ADN; (3) séquençage de l'ADN afin de déterminer la séquence nucléotidique du segment d'ADN amplifié; (4) comparaison de la séquence obtenue avec une base de données afin d'identifier l'espèce. Ces étapes sont plus précisément détaillées ci-dessous :

1. L'ADN des fèces a été extrait par l'intermédiaire du kit d'extraction Stool Mini Kit (Qiagen Inc., Hilden, Germany). L'extraction de l'ADN a été réalisée dans une pièce séparée possédant une plateforme stérilisée et un système UV où aucun échantillon de tissu de Desman des Pyrénées n'avait été traité précédemment.

2. Dans le but d'identifier l'auteur de la fèces, un petit fragment de 400 paires de base du gène (cytochrome b) de l'ADN mitochondrial a été amplifié en utilisant des amorces spécifiquement définies pour l'étude (GPYRF1: 5'-TTGTAGAATGGAKCTGAGG-3', GPYRF2: 5'-TTCCTTCACGAAACAGGATC-3' et GPYRR1: 5'-GTCGGCTGCTAAAAGTCAGAATA-3') par l'Unité de Génétique de la Conservation de l'Université de Liège (Gillet et al., 2014). Les PCRs ont été réalisées dans un volume final de 17 µl contenant 0.17 µl d'amorce sens GPYRF1 (10 µM) et 0.17 µl d'amorce antisens GPYRR1 (10 µM), 2.89 µl d'eau stérile, 0.58 µl de dNTPs[6], 1.70 µl de chlorure de magnésium (MgCl2; 25 mM), 3.40 µl de 5X GoTaq® buffer reaction (Promega Inc., Madison, USA), 0.09 µl de l'enzyme GoTaq® polymérase (Promega Inc., Madison, USA) et 8 µl d'ADN. Les amplifications ont été exécutées dans un thermocycleur de type VWR Unocycler en utilisant une phase d'activation à 94 °C durant 5 min, suivie de 40 cycles (i.e. dénaturation à 94 °C pendant 50 s, hybridation à 52 °C pendant 45 s et extension à 72 °C pendant 45 s) puis d'une

[5] La Polymerase Chain Reaction (PCR) consiste à copier un fragment de matériel génétique (ADN ou ARN) en plusieurs millions d'exemplaires.

[6] Un dNTP est l'appellation courante du mélange des quatre désoxyribonucléotides : dATP (désoxy-adénine tri-phosphate), dCTP (désoxy-cytosine tri-phosphate), dGTP (désoxy-guanine tri-phosphate), dTTP (désoxy-thymine tri-phosphate). Il est utilisé au cours d'une PCR comme élément de synthèse de l'ADN complémentaire.

étape d'extension finale à 72 °C pendant 10 min. Trois microlitres du produit PCR ont été ré-amplifiés dans une PCR nichée avec 14 µl du mélange PCR décrit précédemment avec en supplément 5 µl d'eau stérile et 0.17 µl d'amorce sens GPYRF2 (10 µM) au lieu de GPYRF1.

3. Les produits PCRs ont été séquencés à l'aide d'un séquenceur 3730 DNA analyzer d'Applied Biosystems et les séquences ont été vérifiées avec la version 1.5 du logiciel CHROMASPRO (http://technelysium.com.au).

4. Les séquences ont enfin été comparées aux séquences disponibles en les soumettant à la fonctionnalité BLAST® disponible sur le site du Centre National pour l'Information Biotechnologique (NCBI ; http://blast.ncbi.nlm.nih.gov), qui effectue une recherche par degré de similarité.

L'explication détaillée du protocole est disponible dans la note de Gillet et al., (2014).

Dans les Chapitres 4 et 5, seuls les tronçons avec validation génétique des fèces de Desman des Pyrénées ont été considérés comme des tronçons de présence. Plus précisément, dans le Chapitre 4 (Article 2) (i.e. utilisation des réplicas spatiaux adjacents), si au moins une des fèces récoltées sur un tronçon a été confirmée comme appartenant au Desman des Pyrénées par les analyses génétiques, alors le (ou les) segments(s) de ce tronçon avec au moins une fèces observée a (ont) été considéré(s) comme un (des) segment(s) de présence. Dans le Chapitre 6 (Article 4), étant donné que le suivi historique n'a pas fait l'objet de validation génétique des fèces observées, une sur-estimation de la présence de l'espèce est alors envisageable. Aussi, afin que les deux périodes soient comparables en terme de méthodologie et de limiter cet effet de sur-estimation, tous les tronçons actuels ayant fait l'objet d'au moins un prélèvement de fèces (validé ou non génétiquement) ont été considérés comme des tronçons de présence (Figure 8).

2.3.4 Réplicas temporels

Parmi les 1222 tronçons prospectés entre 2011 et 2013, trente-quatre ont été prospectés à plusieurs reprises (i.e. réplicas temporel ; Figure 8). L'objectif de ce suivi était d'étudier l'influence de la configuration des données (i.e. spatiale *vs.* temporelle) sur l'estimation des probabilités de détection et d'occupation du Desman des Pyrénées. Cette analyse a été effectuée sur des tronçons où la présence du Desman des Pyrénées était avérée, rendant ainsi connue l'occupation réelle de ces sites (i.e. probabilité d'occupation égale à 1 car 100 % des sites occupés). Ces tronçons ont également été sélectionnés afin de maximiser la couverture spatiale sur l'ensemble de la chaîne pyrénéenne française et en prenant en compte les contraintes matérielles occasionnées par ce suivi contraignant.

Ces suivis temporels, constitués de cinq passages (i.e. visites) par tronçon, ont été réalisés entre Juin et Octobre 2012; le même observateur assurant toutes les visites d'un site. Pour chaque tronçon, les visites ont été espacées au minimum d'une semaine afin de limiter les risques que l'observateur se souvienne de l'endroit où il a détecté les signes lors de la visite précédente. Cependant, le délai entre les visites a également été réduit au maximum afin de respecter au mieux l'hypothèse des « sites fermés » (cf. partie 4.3) qui considère que le statut de l'espèce sur un site donné (i.e. présence ou absence) ne change pas durant la totalité du suivi (MacKenzie et al., 2002). Ces 34 sites, présentant ainsi à la fois des réplicas spatiaux et temporels, ont été analysés avec différents modèles d'occupation (Chapitre 3, Article 1) (Figure 8).

3 Les données environnementales

Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à des données environnementales à deux résolutions spatiales différentes :

- Résolution fine : variables environnementales récoltées localement sur les tronçons de rivière de 500 m
- Résolution moyenne : variables environnementales calculées à partir de base de données disponibles présentant des résolutions variées (de quelques mètres à plusieurs kilomètres)

3.1 *Les variables d'habitat collectées sur le terrain*

Lors des prospections des 1222 tronçons échantillonnés dans le cadre du PNAD, une diversité de variables a été directement estimée et décrite sur les sites par les observateurs. Celles-ci reflètent les caractéristiques principales du lit mineur (i.e. la partie du lit en eau pour des débits compris entre le débit d'étiage et le débit moyen), du lit majeur (i.e. zone autour du lit mineur, ou plaine alluviale, mise en eau lors de crues de fréquence moyenne à rare) et des berges (i.e. zone de transition entre le lit mineur et le lit majeur) (Malavoi & Bravard, 2010). Elles ont été renseignées pour chacun des cinq segments de 100 m. Les variables caractérisant les berges et le lit majeur ont été décrites pour chacune des rives. Ce sont les valeurs moyennes sur les cinq segments de 100 m qui ont ensuite été calculées et retenues pour caractériser chacun des 1222 tronçons. Quatorze de ces variables (utilisées dans le Chapitre 5, Article 3) sont décrites ci-dessous.

3.1.1 Variables caractérisant le lit mineur

- Pourcentage d'hétérogénéité en substrat et en abris (i.e. diversité des types de substrat, cavités, blocs émergents, branches, racines); cette variable traduit la disponibilité en caches et en supports disponibles pour le dépôt de fèces de Desman des Pyrénées.
- Pourcentage de surface du lit mineur recouvert de sédiments fins (i.e. limon, sable); cette variable traduit le colmatage du cours d'eau.
- Pourcentage de surface du tronçon en eau représenté par le faciès d'écoulement de type « plat lentique[7] ».
- Pourcentage de surface du tronçon en eau représenté par le faciès d'écoulement de type « plat courant[8] ».
- Pourcentage de surface du tronçon en eau représenté par le faciès d'écoulement de type « radier[9] ».
- Indice de diversité de Shannon appliqué sur les pourcentages des différents faciès d'écoulement présents sur le tronçon; plus cet indice est élevé, plus il traduit une hétérogénéité élevée des faciès d'écoulement dans le tronçon.

3.1.2 Variables caractérisant les berges

- Pourcentage de longueur de berges composé de sol nu ou de végétation herbacée.
- Pourcentage de longueur de berges composé de systèmes racinaires.
- Pourcentage de longueur de berges composé de roches.
- Indice de diversité de Shannon appliqué sur les pourcentages des trois différents types de berges présentés ci-dessus; une valeur élevée indique que la composition des berges du tronçon est hétérogène.
- Pourcentage de longueur de berges recouvert de végétation arbustive et/ou arborée.

[7]Faciès souvent présent en amont d'un obstacle ou d'un faciès de type radier ou rapide. Il se caractérise par une hauteur d'eau inférieure à 60 cm et une vitesse de courant inférieure à 30 cm/s.

[8] Faciès caractérisé par une pente douce, un écoulement uniforme et des vaguelettes à la surface de l'eau dues à la présence du substrat à proximité de la surface libre. Il se caractérise par une hauteur d'eau inférieure à 60 cm et une vitesse de courant supérieure à 30 cm/s

[9] Faciès représenté par une pente plus forte et une rupture de pente plus nette avec les faciès limitrophes. Les turbulences sont plus fortes et dues à l'affleurement du substrat au ras de la surface libre. Il se caractérise par une hauteur d'eau inférieure à 60 cm et une vitesse de courant supérieure à 30 cm/s.

Voir Malavoi & Souchon (2002) pour la définition des différents types de faciès.

3.1.3 Variables caractérisant le lit majeur

- Pourcentage de surfaces urbanisées (i.e. bâti, jardin, route).
- Indice de fermeture du milieu (cet indice prend en compte les pourcentages de forêts et de prairies); une valeur faible indique que le tronçon de cours d'eau est localisé dans un milieu relativement ouvert (i.e. dominé par les prairies).
- Indice de diversité de Shannon appliqué sur les pourcentages de forêts, prairies et zones urbanisées; une valeur élevée indique que l'occupation du sol est très hétérogène le long du tronçon.

3.2 *Modélisation des données hydrologiques*

Des variables hydrologiques ont été prises en compte dans certaines des études menées au cours de cette thèse. Les échelles spatiales concernées et les chapitres qui y sont respectivement associés sont les suivants :

- Bassin versant du Haut-Salat (Chapitre 4, Article 2)
- Ensemble des Pyrénées françaises (Chapitres 4 & 6, Compléments 1 & Article 4)

Afin de pouvoir prendre en compte des variables hydrologiques dans les modèles d'habitat, il est nécessaire que celles-ci soient disponibles sur l'ensemble du réseau hydrographique des Pyrénées françaises. Cependant, celles-ci sont seulement disponibles ponctuellement à des localités bien précises (i.e. stations de mesure). Une solution alors est de simuler l'hydrologie à l'aide d'un modèle hydrologique.

3.2.1 Présentation du modèle hydrologique SWAT

Le Soil and Water Assesment Tool (SWAT) est un des modèles hydrologiques largement utilisé pour estimer les débits dans les bassins versants. Il s'agit d'un modèle adapté à l'échelle des bassins versants, basé sur des équations physiques et simulant des débits en continu sur de longues périodes (i.e. jusqu'à plusieurs décennies) et à des résolutions temporelles variables (i.e. depuis le pas de temps journalier jusqu'au pas de temps annuel (Gassman et al., 2007)). En utilisant des données d'entrée spatialisées topographiques, climatiques et d'occupation du sol, SWAT simule le cycle

hydrologique à la fois dans l'espace et dans le temps (voir Neitsch et al., (2005) pour une description détaillée de son fonctionnement).

Ce modèle a pour principal objectif d'aider à la gestion quantitative et qualitative de l'eau (Arnold & Fohrer, 2005). Ainsi, les applications de SWAT se sont énormément développées pour des zones d'étude de taille très variable (i.e. depuis l'échelle locale d'un bassin versant à une échelle nationale) et des objectifs variés tels que l'évaluation de l'impact du changement climatique sur la ressource en eau, l'identification de sources de pollution et la proposition de mesures de remédiation (Lam et al., 2010), la quantification de bénéfices environnementaux sur la qualité de l'eau apportés par des pratiques de conservation (Gassman et al., 2007), ou encore la prédiction des effets de politiques de gestion de l'eau ou de changements d'utilisation des terres sur le débit et les apports de sédiments (Yan et al., 2013).

3.2.2 Les données d'entrée du modèle SWAT

SWAT fonctionne à partir de l'interface d'ArcGIS 10.0 (Winchell et al., 2007). La zone d'étude est d'abord découpée en multiples sous-bassins, de taille variable selon l'échelle de discrétisation utilisée. Dans ce travail, une résolution de 50 ha a été utilisée pour le bassin versant du Haut-Salat (1 165 sous-bassins), et une résolution de 40 ha pour l'ensemble des Pyrénées (29 915 sous-bassins). SWAT requiert ensuite des données d'entrée afin de pouvoir simuler le débit (Figure 14). Les données qui ont été utilisées dans cette étape de simulation sont :

- Un modèle Numérique de Terrain de 25 m de résolution (BD ALTI – Institut National de l'Information Géographique et Forestière; IGN, 2011)
- Une carte numérique mondiale des types de sol d'une résolution spatiale de 1 km (FAO, 2007)
- Une carte d'occupation des sols. A l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, la carte produite par les Parcs Naturels Régionaux de Midi-Pyrénées, d'une résolution spatiale de 250 m, a été utilisée (BDOS, 2010). Il s'agit des données Corine Land Cover (CLC © DB, 2006) qui ont été vérifiées localement sur le terrain pour produire une description plus fine des différents types d'occupation du sol. A l'échelle des Pyrénées, les données de Corine Land Cover (2006) ont été utilisées.
- Des données climatiques à une résolution spatiale de 8 km (Habets et al., 2008): précipitations journalières, températures de l'air journalière minimale et maximale, radiation solaire, vitesse du vent et humidité relative (CERFACS; Pagé et al., 2009; 1976-2011).

3.2.3 Les simulations du modèle SWAT

Une fois calibré, le modèle SWAT simule les débits pour chacun des sous-bassins pour la période et le pas de temps choisis. Dans cette thèse, un pas de temps mensuel a été retenu pour les périodes 1992-2011 dans le bassin versant du Haut-Salat (Chapitre 4, Article 2), et pour les périodes 1976-1985 (i.e. historique) et 2002-2011 (i.e. actuelle) pour l'ensemble des Pyrénées (Chapitres 4 & 6, Compléments 1 & Article 4). Comme c'est habituellement le cas pour les variables climatiques sujettes à des variations inter-annuelles importantes (Roubicek et al., 2010), les simulations ont été réalisées sur un nombre d'années suffisant pour s'affranchir d'éventuelles années atypiques au regard de l'hydrologie (e.g. sécheresses, crues).

3.2.4 Calibration et validation des simulations de débit

Afin de calibrer le modèle SWAT et d'évaluer les performances des débits simulés par ce dernier, les simulations de débit ont été comparées avec des données de débit réelles mesurées en continu dans des stations de jaugeage disponibles dans la banque HYDRO (Figure 14) (www.hydro.eaufrance.fr).

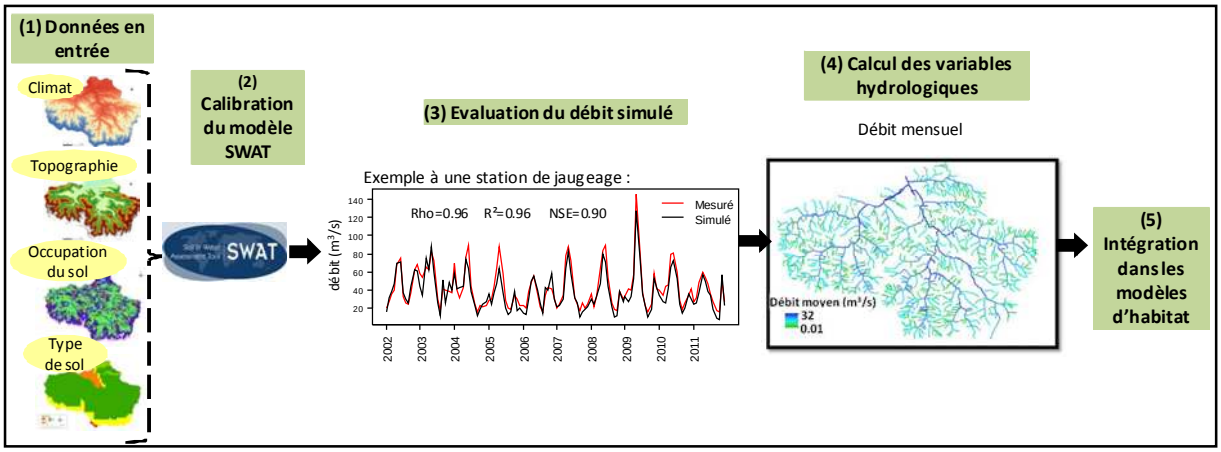


Figure 14. Présentation de la démarche intégrée combinant la modélisation SWAT et les modèles d'habitat. Les résultats des trois indices d'évaluation sont indiqués pour la station de jaugeage prise comme exemple (rho = coefficient de corrélation de Spearman; R^2 = coefficient de détermination; NSE = Nash–Sutcliffe Efficiency)

.

Dans le bassin versant du Haut-Salat, cinq stations de jaugeage ont été utilisées: la calibration a été réalisée à partir des données de la station de jaugeage située à l'exutoire du bassin du Haut-Salat (i.e. Saint Girons), tandis que la validation a été réalisée sur les quatre autres stations. A l'échelle des Pyrénées, 24 et 30 stations de jaugeage ont été respectivement utilisées pour les périodes historique et actuelle (car toutes les stations ne possédaient pas de données assez anciennes). La calibration a été réalisée sur les cinq premières années de la période considérée, et la validation sur les cinq

dernières. Les trois indices d'évaluation choisis sont ceux le plus communément utilisés dans ce cadre, à savoir (1) le coefficient de corrélation de Spearman, (2) le coefficient de détermination et (3) le « Nash–Sutcliffe Efficiency » (e.g. Moriasi et al., 2007; Kiesel et al., 2010).

3.3 *Les variables environnementales calculées*

Pour les parties de cette thèse qui se sont focalisées sur la répartition spatiale du Desman des Pyrénées (i.e. bassin versant du haut-Salat, ensemble des Pyrénées françaises), plusieurs variables environnementales pertinentes pour expliquer la distribution des espèces à ces échelles ont été calculées à partir d'informations spatialisées décrivant l'occupation du sol, la topographie, l'hydrographie, le climat et les perturbations humaines (Tableau 2). Généralement disponibles sous forme de « rasters » à des résolutions spatiales variées, les variables environnementales dérivées de ces couches ont été calculées au sein de zones tampon autour du réseau hydrographique ou au sein du réseau hydrographique lui-même. Ainsi, l'utilisation du réseau hydrographique a été privilégiée plutôt que l'utilisation de « pixels » afin de prendre en compte les spécificités des systèmes aquatiques et des espèces qui y sont associées (Fausch et al., 2002; Wang et al., 2006). Le réseau hydrographique utilisé provient de la base de données CARTHAGE (2011) et a été découpé en sections de 1 km de longueur (appelées « sections » dans la suite de ce manuscrit), représentant ainsi 1388 et 26 574 sections, respectivement, pour le bassin du Haut-Salat et les Pyrénées françaises.

Initialement, un grand nombre de variables environnementales a été calculé afin de décrire le plus exhaustivement possible les caractéristiques des segments de cours d'eau. Toutefois, il est nécessaire de garder un nombre limité de variables explicatives dans les modèles statistiques afin d'obtenir une bonne qualité d'ajustement de ces derniers aux données (Burnham & Anderson, 2002). De par le nombre de sites échantillonnés à chaque échelle spatiale, un nombre de variables plus restreint a ainsi été considéré pour l'échelle du bassin versant du Haut-Salat comparativement l'échelle des Pyrénées françaises. En outre, pour chaque échelle spatiale, les corrélations par paires de variables ont été calculées et seules les variables les moins corrélées entre elles ont été retenues (i.e. coefficient de Spearman < |0.65|) (Tableau 2), comme proposé par Tabachnick & Fidell (1996).

L'influence de quelques variables environnementales sur la probabilité de détection du Desman des Pyrénées a été testée (modèles d'occupation; Chapitre 4, Article 2 & Compléments 1), les autres variables ayant été mises en relation avec sa probabilité de présence (Chapitre 4, Article 2 &

Compléments 1; Chapitre 6, Article 4). Le calcul et la mise en forme des variables ont été réalisés avec le logiciel R.2.14.2 et ArcGIS 10.0.

Tableau 2. Description des différentes variables environnementales calculées et utilisées dans les analyses d'habitat. Le(s) paramètre(s), les échelles spatiales et les périodes pour lesquels elles ont été utilisées sont précisés. Les chapitres de thèse où elles sont représentées, ainsi que leurs sources sont également renseignés.

Catégorie	Nom de la variable	Paramètre	Echelle spatiale	Période	Chapitre de la thèse	Source
Hydrologie	Débit mensuel moyen	Présence	Haut-Salat Pyrénées françaises	Actuelle Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Article 2) Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	Simulations SWAT
	Variabilité inter-mensuelle du débit	Détection	Haut-Salat Pyrénées françaises	Actuelle	Chapitre 4 (Article 2) Chapitre 4 (Compléments 1)	Simulations SWAT
Hydrographie	Nombre d'affluents	Présence	Haut-Salat Pyrénées françaises	Constant	Chapitre 4 (Article 2) Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	BD CARTHAGE
	Sous-secteur hydrographique	Présence	Haut-Salat	Constant	Chapitre 4 (Article 2)	BD CARTHAGE
	Pente du cours d'eau	Présence	Pyrénées françaises	Constant	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	BD ALTI, IGN
Climat	Précipitations moyennes annuelles	Détection	Haut-Salat Pyrénées françaises	Actuelle	Chapitre 4 (Article 2) Chapitre 4 (Compléments 1)	CERFACS (Pagé et al., 2009)
		Présence	Pyrénées françaises	Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	

Tableau 2. (suite)

Climat	Températures moyennes annuelles	Présence	Pyrénées françaises	Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	CERFACS (Pagé et al., 2009)
	Gradient climatique (axe d'ACP)	Présence	Haut-Salat	Actuelle	Chapitre 4 (Article 2)	CERFACS (Pagé et al., 2009)
Occupation du sol	Pourcentage de forêts	Détection Présence	Pyrénées françaises	Actuelle Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	Corine Land Cover
	Pourcentage de zones urbanisées	Présence	Pyrénées françaises	Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	Corine Land Cover
	Pourcentage de terres agricoles	Présence	Pyrénées françaises	Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	Corine Land Cover
	Pourcentage d'espaces ouverts semi-naturels avec peu ou pas de végétation	Présence	Pyrénées françaises	Historique et Actuelle	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	Corine Land Cover
Perturbations humaines	Densité d'obstacles à l'écoulement dans le bassin versant en amont	Présence	Pyrénées françaises	Constant	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	BD ROE
	Densité de population humaine	Présence	Pyrénées françaises	Constant	Chapitre 4 (Compléments 1) Chapitre 6 (Article 4)	BD GEOFLA

3.3.1 Hydrologie

Le débit simulé au sein d'un sous-bassin (cf. partie 3.2) a été attribué au(x) section(s) de rivière comprise(s) dans ce sous-bassin. Ainsi, à partir des simulations mensuelles de débit obtenues par la modélisation SWAT, le débit mensuel moyen a été calculé pour l'ensemble des sections de cours d'eau des Pyrénées. La variabilité inter-mensuelle moyenne du débit a également été calculée.

3.3.2 Hydrographie

Le nombre d'affluents pour la section d'intérêt ainsi que les deux sections proximales (i.e. en amont et en aval) a été calculé pour l'ensemble des sections des Pyrénées à partir de la BD CARTHAGE (2011). Cette variable a été calculée suite à un travail de hiérarchisation au sein du gradient amont-aval, permettant d'identifier pour chaque section, l'ensemble des sections situées en amont de celui-ci. A l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, une variable catégorielle supplémentaire attribuant à chaque section de cours d'eau son sous-secteur hydrographique (i.e. Baup, Lez, Salat; BD CARTHAGE 2011) a été utilisée. Enfin, à l'échelle des Pyrénées, la pente du cours d'eau a été calculée pour chaque section à partir du Modèle Numérique de Terrain (BD ALTI, IGN 2011).

3.3.3 Climat

Les données climatiques utilisées, en dehors de celles utilisées par SWAT pour estimer les débits (cf. partie 3.2), sont dérivées d'une méthode statistique de réduction d'échelle spatiale à partir des données SAFRAN de Météo-France (Kistler et al., 2001; Quintana-Seguí et al., 2008; Pagé et al., 2009). En utilisant une méthode de co-krigeage implémentée dans le package « gstat » du logiciel R, les données climatiques ont été interpolées sur l'ensemble des tronçons en utilisant l'altitude comme covariable (Hartkamp et al., 1999). Comme les données hydrologiques, les variables climatiques ont été calculées sur une période de 20 ans pour le bassin versant du Haut-Salat (1992-2011) et de 10 ans pour l'ensemble des Pyrénées (1976-1985 pour la période historique et 2002-2011 pour la période actuelle). A l'échelle des Pyrénées, les températures et les précipitations moyennes annuelles ont ainsi été calculées. Pour le bassin versant du Haut-Salat, six variables climatiques ont été calculées en supplément des deux citées précédemment: la température moyenne du mois le plus froid, la température moyenne du moins le plus chaud, la variabilité inter-mensuelle des températures, les précipitations moyennes du mois le plus sec, les précipitations moyennes du mois le plus humide et la variabilité inter-mensuelle des précipitations. Ces variables climatiques étant fortement corrélées entre elles ($|r| \geq 0.72$), le premier axe d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) expliquant 93.80 % de l'information a été utilisé comme un gradient

climatique synthétique. De fortes valeurs de cette variable indiquent de fortes précipitations associées à de faibles températures (i.e. zones les plus en altitude).

3.3.4 Occupation du sol

Ces variables n'ont été utilisées qu'à l'échelle des Pyrénées du fait de la faible diversité d'occupation du sol dans le bassin du Haut-Salat (i.e. principalement dominé par des forêts). Les variables retenues sont dérivées de la base de données Corine Land Cover (1990 et 2006 pour les périodes historique et actuelle, respectivement) et mesurent le pourcentage de forêts, de zones urbanisées, de terres agricoles et d'espaces ouverts semi-naturels avec peu ou pas de végétation. Ces pourcentages ont été calculés dans une zone tampon de 100 m de rayon autour des sections de cours d'eau.

3.3.5 Perturbations humaines

Comme pour les variables décrivant l'occupation du sol, ces variables n'ont été calculées qu'à l'échelle des Pyrénées de par le trop faible contraste à l'échelle du bassin du Haut-Salat. La densité d'obstacles à l'écoulement dans le bassin versant en amont de la section considérée a été calculée à partir du Référentiel des Obstacles à l'Ecoulement (ROE, 2013) produit par l'ONEMA. La densité de population humaine dans une zone tampon de 100 m autour des sections a également été calculée à partir de la base de données GEOFLA (2014) de l'IGN.

4 Méthodes d'analyse de l'utilisation de l'habitat

Comme présenté en introduction, il existe une grande diversité d'outils statistiques permettant d'étudier les relations entre une espèce et son habitat. Ces divers outils reposent sur des principes et fonctionnements très différents. Trois d'entre eux ont été utilisés dans cette thèse afin d'étudier les préférences d'habitat du Desman des Pyrénées à différentes résolutions et étendues spatiales.

4.1 *L'Analyse Factorielle de Niche Ecologique (ENFA)*

L' ENFA est une analyse multivariée descriptive, basée sur le concept de niche écologique défini par Hutchinson (1957). Cette dernière est considérée comme un hyper-volume dans un espace

multidimensionnel, défini par les variables environnementales utilisées, et dans lequel l'espèce peut maintenir une population viable. Cette méthode se base uniquement sur les données de présence de l'espèce, et évalue l'utilisation de l'espace par celle-ci, en comparant la position de sa niche écologique (i.e. espace utilisé) dans l'espace environnemental plus large (i.e. espace disponible; Figure 15) (Hirzel et al., 2002).

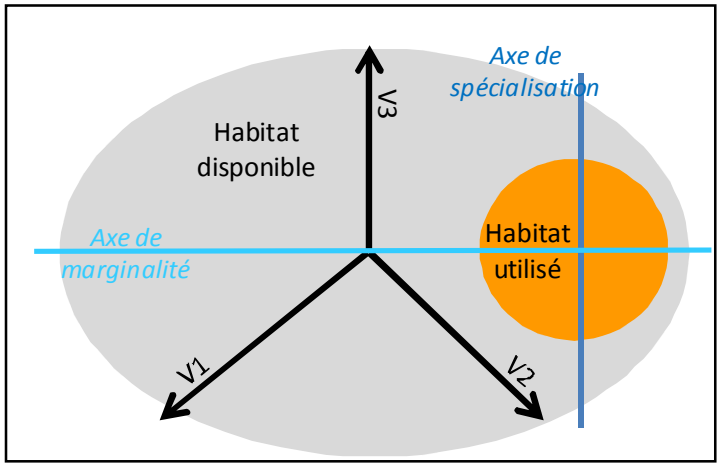


Figure 15. Représentation schématique du principe de l'ENFA. Les flèches représentent les variables environnementales définissant l'espace écologique (ici, espace à trois dimensions pour faciliter la lecture). L'ellipse grise définit l'habitat disponible et l'ellipse orange l'habitat utilisé par l'espèce (i.e. sa niche écologique). L'axe bleu clair représente l'axe de marginalité. Il passe par les barycentres de l'habitat disponible (ellipse grise) et de l'habitat utilisé (ellipse orange). L'axe bleu foncé représente l'un des axes de spécialisation (modifié de Basille et al. 2008; Pichenot 2008).

L'ENFA est une analyse exploratoire qui aide principalement à l'identification de variables d'intérêt pour modéliser l'habitat de façon plus précise (Basille et al., 2008). Plus précisément, il s'agit d'une ACP modifiée qui résume l'ensemble des variables en quelques facteurs (i.e. axes) indépendants possédant une signification écologique. En effet, l'ENFA cherche des directions dans l'espace écologique afin de maximiser: (1) la différence entre les conditions environnementales moyennes utilisées par l'espèce et les conditions disponibles dans la zone d'étude (premier axe, dit de « marginalité »); et (2) le ratio de la variance des conditions environnementales disponibles sur la variance des conditions utilisées par l'espèce (axes suivants, appelés axes de « spécialisation »; Figure 15). Une valeur élevée pour le premier axe (dite valeur de « marginalité ») indique que l'espèce est rencontrée dans des conditions environnementales qui s'éloignent des conditions moyennes disponibles (i.e. elle recherche des conditions environnementales bien particulières). Des valeurs élevées pour les axes suivants (axes de spécialisation) indiquent que l'espèce est peu tolérante à une

variation des variables environnementales qui contribuent à ces axes (i.e. elle se maintient dans une gamme étroite des valeurs de ces variables) (Pichenot, 2008). La niche écologique de l'espèce et l'espace défini par les variables environnementales peuvent ensuite être projetés dans un espace défini par les axes de l'ENFA, afin d'identifier les variables préférées ou non par l'espèce et d'illustrer la sélection opérée sur les habitats. Les coefficients des variables sur ces différents axes renseignent sur leur contribution à la réalisation de la niche écologique de l'espèce étudiée. La significativité des axes retenus est évaluée à l'aide d'un test de Monte Carlo (Rubinstein, 1981).

Dans le cadre de cette thèse, l'ENFA a été appliquée sur les variables à fine résolution, décrivant l'habitat local, et récoltées par les observateurs dans 945 des 1222 tronçons prospectés répartis sur l'ensemble des Pyrénées françaises (Figure 8). Les tronçons de présence du Desman des Pyrénées considérés pour cette analyse sont ceux ayant été validés génétiquement. Une première analyse a été réalisée sur l'ensemble des Pyrénées françaises, qui ont ensuite été divisées par les trois grandes zones hydro-géographiques du massif afin de tester l'existence d'une éventuelle structure spatiale dans l'utilisation de l'habitat local par le Desman des Pyrénées (Chapitre 5, Article 3). L'ENFA a été réalisée à l'aide du package « adehabitat » (Calenge, 2006) du logiciel R 2.14.2.

4.2 *Les modèles de distribution d'espèces (SDMs)*

4.2.1 Démarche employée

Les SDMs ont été utilisés dans le cadre de l'étude des changements potentiels de distribution du Desman des Pyrénées au cours des 25 dernières années (Figure 8; Chapitre 6, Article 4). En effet, il n'a pas été possible d'utiliser les modèles d'occupation car il n'y a pas eu de réplicas sur les données historiques (cf. partie 4.3). La démarche utilisée se résume en trois étapes (Figure 16). Tout d'abord, un modèle historique a été construit à partir du jeu de données historiques de présence-absence du Desman des Pyrénées et des variables environnementales historiques (637 tronçons; Figure 8) afin de modéliser la distribution passée de cette espèce. Ensuite, ce modèle historique a été projeté sur les données environnementales actuelles afin de projeter la favorabilité de l'habitat pour le Desman des Pyrénées dans les conditions environnementales actuelles, en faisant l'hypothèse que les relations statistiques espèce-habitat (i.e. les préférences écologiques de l'espèce) sont restées stables au cours du temps. Enfin, le jeu de données actuelles de présence-absence du Desman des Pyrénées et les variables environnementales actuelles (1222 tronçons; Figure 8) ont été utilisées pour modéliser la distribution actuelle du Desman et prédire ses habitats favorables actuellement.

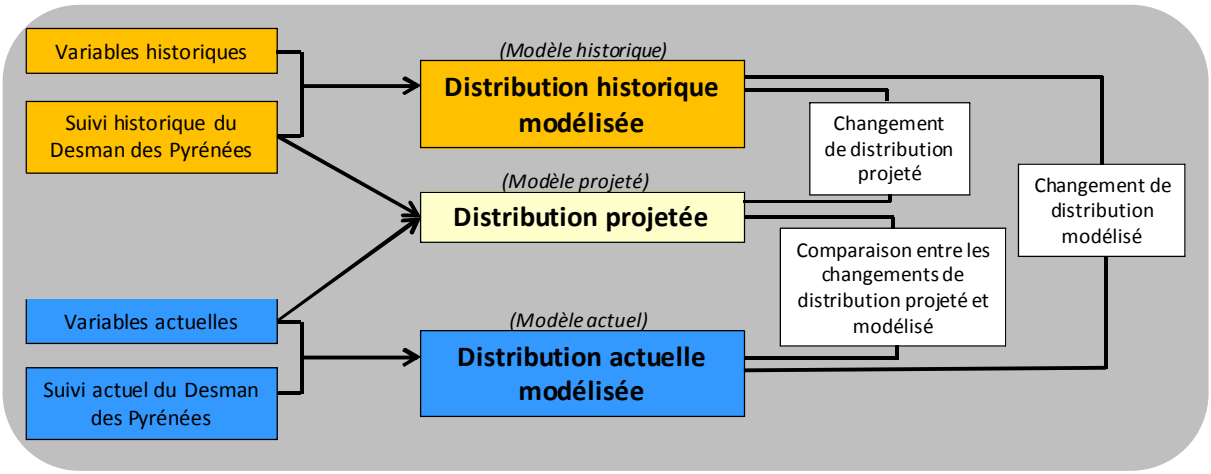


Figure 16. Méthodologie utilisée pour construire les modèles de distribution historique, projetée et actuelle dans les Pyrénées françaises (modifié de Kharouba et al., 2009; Grenouillet & Comte 2014).

4.2.2 Description des différents SDMs utilisés

Six méthodes statistiques différentes modélisant des données binaires (i.e. présence-absence) ont été utilisées. Il s'agit soit de méthodes de régression, soit de méthodes d'apprentissage. Elles sont détaillées ci-dessous :

- Les modèles linéaires généralisés (*Generalized Linear Models*, GLM) (McCullagh, 1998) sont une extension des modèles linéaires dont la flexibilité autorise une distribution non-normale de l'erreur associée à la variable réponse grâce à une fonction de lien. Ces modèles identifient des relations linéaires entre la variable réponse et les variables explicatives *via* une analyse corrélative. C'est grâce à la fonction de lien (ici, logit) et une structure de l'erreur (ici, binomiale) que la relation peut être linéarisée. Ils permettent ainsi la mise en évidence des variables influençant significativement la variable réponse et le sens de cette relation (i.e. positive ou négative).

- Les modèles additifs généralisés (*Generalized Additive Models*, GAM) (Hastie & Tibshirani, 1990) sont une méthode de régression non-paramétrique permettant de modéliser des relations non linéaires entre la variable réponse et les variables explicatives grâce à l'utilisation de fonctions de lissage non linéaires. Les GAMs peuvent ainsi analyser des relations espèce-habitat complexes. Comme les GLM, ils peuvent également s'ajuster à des distributions binomiales.

- La Régression Multivariée par Spline Adaptatif (*Multivariate Adaptive Regression Spline*, MARS) (Friedman, 1991) est une méthode non-paramétrique d'extension des régressions linéaires. Elle définit des transformations statistiques des paramètres, permettant de prendre en compte la

non linéarité et les interactions entre ces paramètres. Cette méthode permet de transformer des réponses non linéaires en une série de segments linéaires entre lesquels les ruptures de pente sont modélisées pour s'adapter parfaitement aux données avant d'être simplifiées par validation croisée.

- Les modèles boostés généralisés (*Generalised Boosted Models*, GBM) (Ridgeway, 1999) sont des modèles de classification qui génèrent de façon répétée des arbres de décision, et les pondèrent ensuite par leur capacité à bien prédire les données. Ces modèles partitionnent le jeu de données à partir des variables environnementales en construisant des séquences d'arbres de décision et choisissent la partition qui minimise les erreurs de prédictions. La complexité du modèle est liée au nombre de divisions choisi.

- Les réseaux de neurones artificiels (*Artificial Neural Networks*, ANN) (Lek & Guégan, 1999) sont une méthode basée sur un réseau de nœuds interconnectés qui peuvent calculer des valeurs à partir des données intégrées dans le modèle. Elle s'appuie sur des combinaisons pondérées de manière optimale et non linéaire des variables explicatives afin de parfaire la prédiction de la réponse. Le réseau de neurones est entraîné sur un jeu de données jusqu'à ce que l'erreur entre la réponse modélisée et la réponse réelle passe sous un seuil préalablement déterminé.

- Les forêts d'arbres décisionnels (*Random Forest*, RF) (Liaw & Wiener, 2002) reposent sur un algorithme qui génère des arbres de décision de manière aléatoire qui sont ensuite agrégés par moyenne.

4.2.3 Approche d'ensemble et de consensus

Pour chaque méthode statistique, les valeurs de paramétrisation par défaut ont été retenues (Thuiller et al., 2009). Les modèles ont été construits en reliant les données de présence-absence du Desman des Pyrénées à plusieurs variables environnementales décrivant la topographie, le climat, l'utilisation des sols, l'hydrographie et l'hydrologie de chaque tronçon (cf. partie 3).

Chaque méthode statistique de modélisation ayant son propre algorithme, les résultats obtenus peuvent différer considérablement selon le modèle considéré (Hijmans & Graham, 2006). Il n'y a pas de modèle meilleur qu'un autre, les performances prédictives variant de façon importante d'une étude à l'autre (Moisen & Frescino, 2002; Meynard & Quinn, 2007; Elith & Graham, 2009). En conséquence, une approche d'ensemble et de consensus prenant en compte les prédictions issues de

plusieurs techniques de modélisation a été utilisée (Figure 17), comme recommandé (Araujo & New, 2007; Marmion et al., 2009).

Chacune des méthodes statistiques a été calibrée sur un sous-échantillon aléatoire des données contenant 80 % des tronçons (i.e. jeu de calibration; Figure 17, étapes 1 et 2) et les 20 % des tronçons restants (i.e. jeu de validation) ont servi à en évaluer ses performances prédictives (Figure 17, étapes 1 et 4). Cette démarche a été répétée 30 fois en utilisant à chaque fois un nouveau sous-échantillon de données de calibration et de validation généré aléatoirement. Les prédictions des modèles (i.e. probabilités de présence de l'espèce prédites dans chacun des tronçons) ont ensuite été moyennées sur les 30 répétitions. Les performances prédictives des six modèles ont été évaluées au moyen de l'aire sous la courbe (Area Under the Curve; AUC) ROC (Receiver Operating Characteristics) (Zweig & Campbell, 1993) qui mesure le rapport entre les présences prédites correctement et celles mal prédites. Cet indice est compris entre 0 et 1; plus la valeur s'approche de 1, plus le modèle présente de bonnes capacités prédictives (Elith et al., 2006). Il est reconnu qu'une valeur d'AUC supérieure à 0.7 indique que le modèle considéré est fiable (Liu et al., 2013).

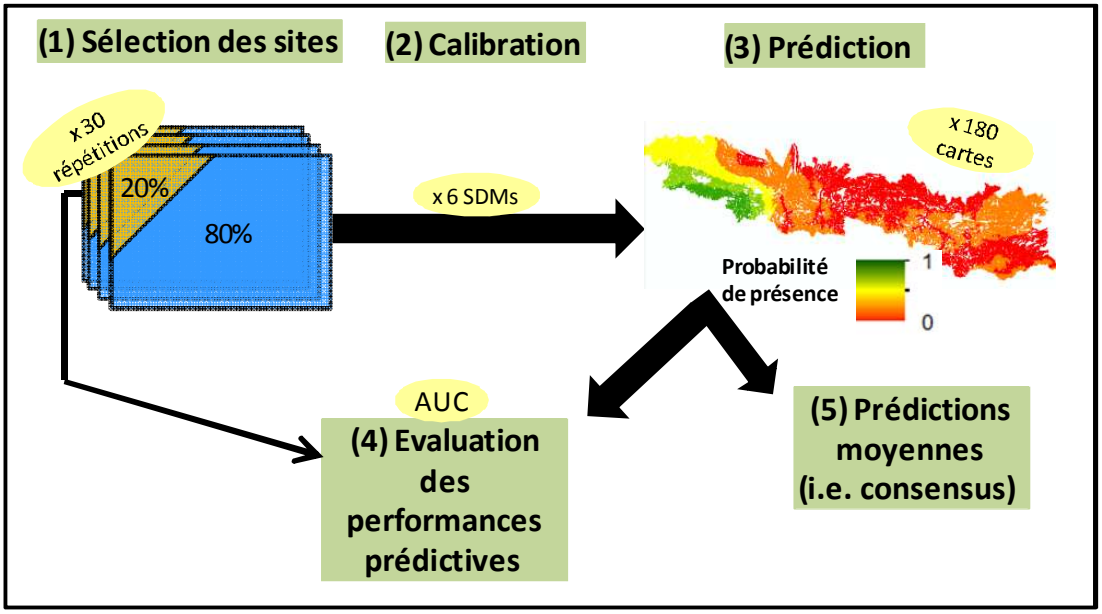


Figure 17. Représentation schématique de l'approche d'ensemble et de consensus utilisée.

Pour chacun des modèles, les probabilités de présence du Desman des Pyrénées ont été prédites sur l'ensemble du réseau hydrographique des Pyrénées françaises, y compris dans les tronçons n'ayant pas été utilisés pour construire les modèles (Figure 17, étape 3). Les 180 sorties de modèles (i.e. 6 SDMs x 30 répétitions) ont été moyennées afin d'obtenir une unique prédiction de probabilité de

présence pour chaque tronçon de rivière (Figure 17, étape 5). L'importance relative de chaque variable environnementale utilisée dans les modèles a été évaluée en calculant le coefficient de corrélation de Pearson entre les prédictions du modèle initial et celles obtenues en permutant de manière aléatoire la variable d'intérêt (Thuiller et al., 2009). Ces analyses statistiques ont été ont été réalisées avec le package « BIOMOD » du logiciel R.2.14.2 (Thuiller et al., 2009).

4.3 *Les modèles d'occupation de sites*

4.3.1 Principes de fonctionnement

Les modèles d'occupation de sites sont dérivés des analyses de Capture-Marquage-Recapture (CMR, Otis et al., 1978). Ils se focalisent sur l'occupation des sites, en estimant la proportion de sites occupés par une espèce donnée. Ils nécessitent un protocole d'échantillonnage comportant des réplicas sur chacun des sites; ces derniers représentant l'unité d'échantillonnage. En général, il s'agit de visites multiples (au minimum deux) réalisées pendant une saison et durant lesquelles l'espèce peut être détectée. Les séquences de détection-non détection obtenues, appelées « histoires de détection », permettent d'estimer deux processus imbriqués : les probabilités de détection (p) et d'occupation[10] (ψ) (MacKenzie et al., 2002) (Figure 18). Si le site est occupé par l'espèce, il y alors une probabilité de détecter (p) ou non (1-p) l'espèce. Pour les sites où l'espèce n'est jamais détectée, deux possibilités sont considérées : soit l'espèce est réellement absente, soit l'espèce est présente mais n'a pas été détectée. Ainsi, il est possible d'estimer la probabilité d'occupation de l'espèce sur un site après avoir tenu compte de son histoire de détection (i.e. probabilité de détection). Le statut du site (i.e. occupé ou non) et l'observation lors d'une visite (i.e. détection ou non détection) peuvent être modélisés comme des variables aléatoires de Bernoulli. Ainsi, la probabilité d'observer une certaine histoire de détection pour un site est fonction des probabilités de détection et d'occupation. L'approche du maximum de vraisemblance est utilisée pour estimer les deux paramètres (Lebreton et al., 1992), en trouvant les valeurs les plus vraisemblables pour p et ψ à partir des données utilisées. La fonction de lien logit est utilisée afin que les deux paramètres estimés soient compris entre 0 et 1. Il est également possible d'inclure des variables environnementales (appelées covariables) dans les modèles afin d'en tester l'influence sur le(s) paramètre(s) (MacKenzie, 2006).

[10] Contrairement au SDMs classiques qui estiment une probabilité de présence, les modèles d'occupation de sites estiment une probabilité d'occupation. Cependant dans certaines parties de cette thèse, ces deux termes pourront être regroupés sous le terme commun de « probabilité de présence » afin de faciliter la lecture et la compréhension.

Les visites (i.e. réplicas temporels) peuvent éventuellement être remplacées par un sous-échantillon des sites en sous-sites (i.e. réplicas spatiaux) selon certaines conditions (Kendall & White, 2009; Guillera-Arroita, 2011). Parmi les différentes hypothèses (ou conditions) à respecter afin d'obtenir des estimations non biaisées (MacKenzie, 2006), deux sont particulièrement importantes. La première est que les sites soient fermés au changement d'occupation durant la période (i.e. saison) de suivi (Rota et al., 2009). Pour le suivi temporel, cela signifie que le statut d'un site (i.e. occupé ou non par l'espèce) ne doit pas changer durant la saison. Pour le suivi spatial, cela se traduit par le fait que chaque sous-site doit avoir la même probabilité d'être occupé par l'espèce (Hines et al., 2010). La deuxième condition est que les évènements de détection doivent être indépendants les uns des autres.

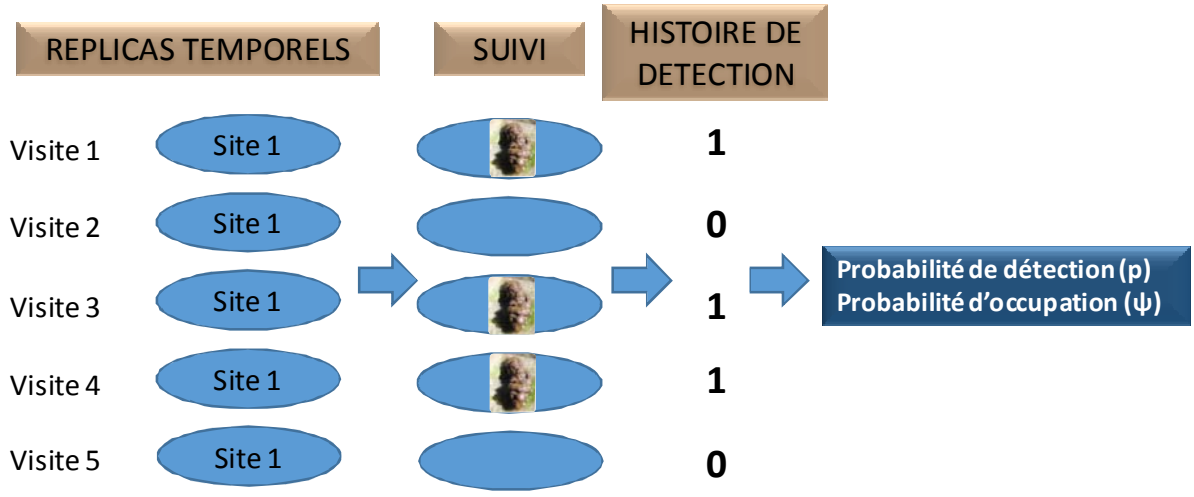


Figure 18. Représentation schématique du principe de fonctionnement des modèles d'occupation de sites avec des données présentant des réplicas temporels.

4.3.2 Description des différents modèles d'occupation utilisés

Différents modèles ont été dérivés du premier modèle d'occupation (appelé modèle standard dans la suite du manuscrit) développé par MacKenzie et al., (2002) afin de pouvoir s'affranchir de ces hypothèses. Ils sont présentés dans le Tableau 3.

Le modèle d'occupation standard

Ce modèle est le premier à avoir été développé (MacKenzie et al., 2002). Il estime deux paramètres clés, qui se retrouvent dans tous les modèles d'occupation:

- La probabilité de détection (p), qui estime la probabilité de détecter l'espèce étant donné sa présence sur le tronçon;

- La probabilité d'occupation (ψ) qui est la probabilité que le tronçon soit occupé par l'espèce.

Tableau 3. Différents modèles d'occupation utilisés et conditions à respecter pour éviter de biaiser l'estimation des paramètres.

Nom du modèle	Paramètres estimés	Conditions	Références bibliographiques
Modèle d'occupation standard	ψ(.), p(.)	- Sites fermés à l'occupation - Indépendance des réplicas vis-à-vis de l'occupation et de la détection	MacKenzie et al. (2002)
Modèle d'occupation standard multi-échelle	ψ(.), θ(.), p(.)	- Sites non obligatoirement fermés à l'occupation - Indépendance des réplicas vis-à-vis de la détection mais pas obligatoirement de l'occupation	Nichols et al. (2008)
Modèle d'occupation multi-échelle avec processus Markovien pour la détection	ψ(.), θ(.), p_0(.), p_1(.)	- Sites non obligatoirement fermés à l'occupation - Indépendance des réplicas non obligatoire vis-à-vis de la détection et de l'occupation	Charbonnel et al (2014)
Modèle Markovien de détection	ψ(.), p_0(.), p_1(.)	- Sites fermés à l'occupation - Indépendance des réplicas vis-à-vis de l'occupation mais pas obligatoirement de la détection	Hines et al. (2010)
Modèle Markovien d'occupation	ψ(.), $θ_0$(.), $θ_1$(.), p(.)	- Sites fermés à l'occupation - Indépendance des réplicas vis-à-vis de la détection mais pas obligatoirement de l'occupation	Hines et al. (2010)

p: probabilité de détection; p_0: probabilité de détection sans évènement de détection dans le réplica précédent; p_1: probabilité de détection avec évènement de détection dans le réplica précédent; ψ: probabilité d'occupation; θ: probabilité d'occupation locale; $θ_0$: probabilité d'occupation locale avec absence dans le réplica précédent; $θ_1$: probabilité d'occupation locale avec présence dans le réplica précédent.

Le modèle d'occupation standard multi-échelle

Ce modèle a été développé pour des données de présence-absence collectées à deux échelles spatiales imbriquées (Nichols et al., 2008; Pavlacky et al., 2012). Cela se traduit, par exemple, par des tronçons de rivière au sein desquels des sous-unités d'échantillonnage (ici, les segments) sont déterminées et prospectées (i.e. réplicas spatiaux). Ces tronçons et leurs segments font également l'objet de visites répétées (i.e. réplicas temporels). Les paramètres de ce modèle sont:

- p: la probabilité de détection de l'espèce dans un segment lors d'une visite étant donné que le tronçon et le segment sont occupés;
- θ: la probabilité d'occupation de l'espèce dans un segment étant donné que le tronçon est occupé. Ce paramètre d'occupation locale est un paramètre de disponibilité qui permet de

prendre en compte les situations dans lesquelles l'espèce est présente dans le tronçon mais pas dans tous les segments;

- ψ: la probabilité d'occupation du tronçon.

Le modèle d'occupation multi-échelle avec processus Markovien pour la détection

Ce modèle multi-échelle prend en compte l'auto-corrélation pouvant exister entre les évènements de détection (i.e. spatiaux ou temporels). En plus des paramètres d'occupation présentés dans le modèle précédent, deux paramètres sont estimés pour la probabilité de détection :

- p_0: la probabilité de détection à un réplica étant donné que le tronçon est occupé et que l'espèce n'a pas été détectée sur le réplica précédent;
- p_1: la probabilité de détection à un réplica étant donné que le tronçon est occupé et que l'espèce a été détectée sur le réplica précédent.

Le modèle Markovien de détection

Ce modèle est dérivé du modèle standard pour prendre en compte l'auto-corrélation liée à la détection entre les réplicas (Hines et al., 2010; Anderson et al., 2012). La détection est modélisée comme un processus Markovien observable, permettant à la probabilité de détection de chaque réplica de dépendre du processus de détection (i.e. détection ou non détection) du réplica précédent. Les deux paramètres estimés pour la probabilité de détection sont alors p_0 et p_1, présentés précédemment (Figure 19a).

Le modèle Markovien d'occupation

Ce modèle a été spécifiquement développé pour les sites présentant des réplicas spatiaux adjacents non aléatoires et auto-corrélés afin de tester l'existence d'une dépendance spatiale de l'occupation locale (i.e. au niveau du segment) (Hines et al., 2010). Afin de respecter la condition des sites fermés à l'occupation, il est recommandé que l'échelle spatiale des sites échantillonnés soit la même que celle du domaine vital de l'espèce considérée et que l'espèce soit fortement mobile au sein de celui-ci (Hines et al., 2010; Karanth et al., 2011). Pour le protocole d'échantillonnage mis en place pour le Desman des Pyrénées dans le cas du PNAD, le découpage des tronçons de rivière de 500 m en cinq segments consécutifs correspond à cet agencement spatial des données.

En plus de la probabilité de détection estimée à l'échelle du segment (p) et de la probabilité d'occupation mesurée à l'échelle du site (ψ), deux autres probabilités sont estimées:

- θ_0: la probabilité que l'espèce soit présente sur le segment si le site est occupé et que l'espèce était absente sur le segment précédent;
- θ_1: la probabilité que l'espèce soit présente sur le segment si le site est occupé et que l'espèce était présente sur le segment précédent (Figure 19b).

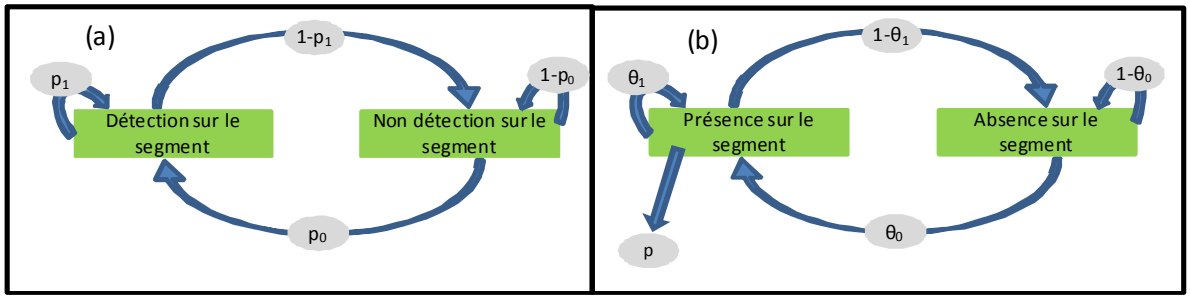


Figure 19. Illustration (a) du processus de détection opérant sur des sites occupés avec le modèle Markovien de détection et (b) des processus de détection et d'occupation opérant sur des sites occupés avec le modèle Markovien d'occupation (d'après Guillera-Arroita et al., 2011).

4.3.3 Réplicas spatiaux *vs.* réplicas temporels

Ces cinq modèles ont été appliqués aux 34 tronçons pour lesquels cinq prospections successives (i.e. cinq réplicas temporels) ont été réalisées durant l'été 2012. Les réplicas spatiaux adjacents étaient constitués des cinq segments pour chaque tronçon, tandis que les cinq visites successives ont permis d'obtenir des réplicas temporels pour chaque tronçon et ses cinq segments. La combinaison de ces deux protocoles d'échantillonnage (i.e. réplicas spatiaux *vs.* réplicas temporels; Figure 20) a permis de comparer les probabilités de détection et d'occupation du Desman des Pyrénées estimées par les cinq différents modèles (Chapitre 3, Article 1).

4.3.4 Estimation de l'influence des variables environnementales sur les paramètres de détection et d'occupation

Le modèle Markovien d'occupation (Hines et al., 2010) présenté précédemment a été utilisé afin d'évaluer l'influence de variables environnementales (appelées covariables dans le cadre de cette modélisation) sur les probabilités de détection et d'occupation du Desman des Pyrénées, aux échelles spatiales du bassin versant du Haut-Salat et des Pyrénées (Figure 8) (Chapitre 4, Article 2 & Compléments 1).

Comme pour les SDMs, une approche itérative a été utilisée afin de calibrer le modèle sur une partie des données et de pouvoir la valider sur l'autre partie. Pour le bassin versant du Haut-Salat, étant donné le nombre limité de tronçons échantillonnés (i.e. 131 tronçons), une méthode de jackniffe (Efron, 1983) a été utilisée comme recommandé par Rumelhart et al., (1986) pour les petits jeux de données. A l'échelle des Pyrénées, 30 répétitions de la procédure de modélisation ont été réalisées avec à chaque fois 80 % des tronçons utilisés pour la calibration, et 20 % pour la validation.

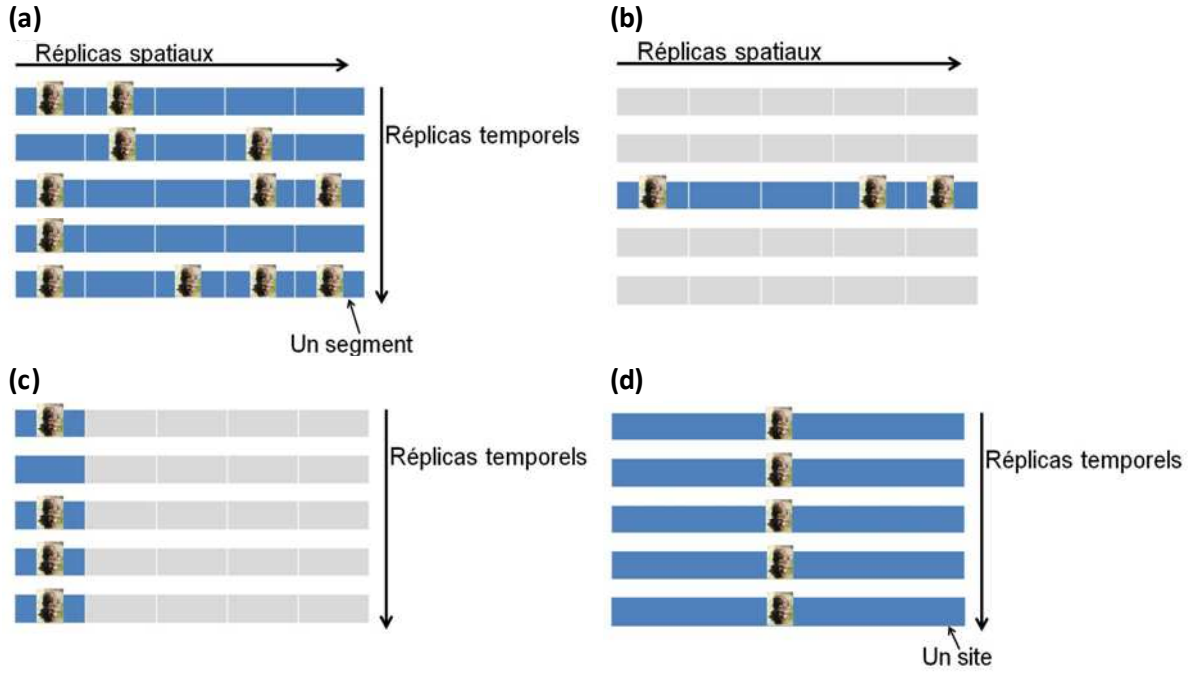


Figure 20. Représentation schématique des quatre configurations étudiées sur un tronçon de cours d'eau dans les analyses du Chapitre 3: (a) réplicas spatiaux et temporels; (b) réplicas spatiaux uniquement (ici, pour la 3ème visite); (c) réplicas temporels uniquement au niveau du segment (ici, pour le 1er segment); (d) réplicas temporels uniquement au niveau du tronçon. Les données récoltées informent sur la détection (1) ou la non détection (0) de fèces de Desman des Pyrénées.

Comme cela est recommandé par Burnham et al., (2002) et MacKenzie (2006), la sélection des covariables environnementales a d'abord visé à identifier celles influençant le plus la détection (p), puis à les intégrer dans le modèle afin de sélectionner les covariables influençant le plus la probabilité d'occupation (ψ). Pour cela, toutes les variables environnementales calculées pour tester leur influence sur la probabilité d'occupation du Desman des Pyrénées (cf. Tableau 2, partie 3.3) ont été incluses dans le modèle. Puis, afin de définir les covariables permettant de modéliser la probabilité de détection, toutes les combinaisons de variables possibles ont été testées sur ce paramètre. Les modèles obtenus ont été comparés grâce au Critère d'Information d'Akaike (AIC) (Burnham & Anderson, 2002). A l'échelle des Pyrénées, pour chaque répétition, les covariables influençant la probabilité de détection classées dans les meilleurs modèles (ΔAIC ≤ 2) ont été

sélectionnées pour estimer la probabilité de détection. A l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, les poids d'Akaike obtenus par chacune des covariables sur l'ensemble des répétitions ont été sommés, et seules les deux variables environnementales les plus importantes ont été sélectionnées pour estimer p. Puis, toutes les combinaisons possibles de covariables ont été testées sur l'occupation. La méthode du « model averaging » a ensuite été appliquée au sein des meilleurs modèles ($\Delta AIC \leq 2$) afin de déterminer l'effet (i.e. direction et intensité) des variables (coefficients de régression) (Burnham & Anderson, 2002). L'importance relative de chacune des variables a également été estimée grâce à la somme des poids d'Akaike obtenus à chaque répétition. Les probabilités d'occupation (et de détection pour l'échelle des Pyrénées) ont ensuite été prédites sur l'ensemble du réseau hydrographique. L'AUC a été utilisée pour évaluer les performances prédictives des modèles. Ces analyses ont été réalisées avec les logiciels PRESENCE 5.8 (Hines, 2006) et R 2.14.1.

CHAPITRE 3

Approche méthodologique : utilisation de réplicas spatiaux dans les modèles d'occupation





Résumé du chapitre

Le Desman des Pyrénées étant reconnu comme une espèce menacée (Fernandes et al., 2008; Gisbert & García-Perea, 2014; Pedroso & Chora, 2014), un suivi régulier à large échelle s'avère nécessaire afin de détecter d'éventuels changements de distribution. Toutefois, de par le comportement cryptique de ce mammifère semi-aquatique, un protocole d'échantillonnage prenant en compte sa détection probablement imparfaite est fortement recommandé (Gonzalez-Esteban et al., 2003; MacKenzie, 2006). A cela s'ajoute le fait que la probabilité de détection du Desman des Pyrénées, *via* la recherche de ses fèces, n'a encore jamais été quantifiée à ce jour. Les modèles d'occupation de site sont des outils récents qui ont été développés dans le but d'estimer la probabilité d'occupation d'un site par une espèce donnée tout en prenant en compte sa probabilité de détection (MacKenzie, 2006). Ils nécessitent des réplicas spatiaux ou temporels au niveau de chacun des sites suivis et estiment ainsi les probabilités de détection et d'occupation de l'espèce à partir des histoires de détection et de non-détection de l'espèce dans ces réplicas. En général, une seule des deux approches (i.e. spatiale ou temporelle) est choisie lors de la construction des protocoles d'échantillonnage. L'approche temporelle est souvent privilégiée car elle est moins sujette à d'éventuels biais dans les estimations qui peuvent résulter du non-respect de certaines hypothèses sur lesquelles reposent ces modèles (cf. Chapitre 2, partie 4.3) (Kendall & White, 2009; Rota et al., 2009; Guillera-Arroita, 2011). Toutefois, les réplicas temporels sont parfois difficiles et coûteux à mettre en œuvre du fait de contraintes logistiques, humaines et financières importantes. Dans ce cas, un protocole basé sur des réplicas spatiaux pourrait être une alternative intéressante. Mais à ce jour, la comparaison des estimations obtenues à partir de réplicas spatiaux ou temporels n'a que très rarement été étudiée (Parry et al., 2013).

Le modèle Markovien d'occupation a récemment été développé afin d'estimer la probabilité d'occupation d'une espèce à partir d'indices de présence détectés lors de réplicas spatiaux adjacents (i.e. consécutifs) au sein des sites (Hines et al., 2010). L'existence d'une éventuelle dépendance spatiale entre les réplicas au regard de l'occupation locale est ainsi prise en compte. Jusqu'à maintenant, ce modèle n'a été appliqué que pour des grands mammifères très mobiles, possédant de grands domaines vitaux (e.g. tigre *Panthera tigris*, hyène *Hyaena brunnea*), et dont le suivi se fait le long de sentiers qu'ils utilisent pour se déplacer (Hines et al., 2010; Karanth et al., 2011; Thorn et al., 2011; Barber-Meyer et al., 2013).

Dans le cadre du suivi du Desman des Pyrénées du PNAD sur l'ensemble du massif pyrénéen français, la mise en place de visites répétées sur tous les tronçons de cours d'eau suivis (i.e. > 1200 tronçons) s'avèrerait très longue et trop coûteuse, du fait de difficultés d'accès aux cours d'eau dans ce milieu montagnard (i.e. fortes pentes, éloignement des zones accessibles en véhicules) et de la recherche minutieuse des fèces. Ainsi, l'utilisation d'un protocole d'échantillonnage basé sur des réplicas spatiaux adjacents pourrait être une alternative intéressante et économique en temps et en moyens humains et financiers pour le suivi du Desman des Pyrénées à large échelle, à condition que les estimations des probabilités d'occupation soient proches de celles obtenues avec des réplicas temporels. Ainsi, les objectifs de ce chapitre sont de:

- Comparer les estimations des probabilités de détection et d'occupation du Desman des Pyrénées obtenues à partir des configurations spatiale ou/et temporelle;
- Evaluer si le modèle Markovien d'occupation est approprié pour des réplicas spatiaux adjacents dans des sites suivis pour une espèce à petit domaine vital linéaire (i.e. le Desman des Pyrénées).

Ainsi, les probabilités de détection et d'occupation estimées à partir des protocoles d'échantillonnage spatiaux et temporels ont été comparées selon quatre configurations (cf. Chapitre 2, partie 4.3, Figure 20):

(1) 34 tronçons de cours d'eau (i.e. 500 m de long) avec à la fois des réplicas spatiaux (i.e. cinq segments de 100 m) et temporels (i.e. cinq visites);
(2) 34 tronçons de cours d'eau avec cinq réplicas spatiaux uniquement;
(3) 34 tronçons de cours d'eau avec cinq réplicas temporels uniquement;
(4) 34 segments (i.e. 100 m de long) de cours d'eau avec cinq réplicas temporels uniquement.

Cinq modèles d'occupation différents (présentés dans le Chapitre 2, partie 4.3) ont été utilisés: le modèle d'occupation standard, le modèle d'occupation standard multi-échelle, le modèle d'occupation multi-échelle avec processus Markovien pour la détection, le modèle Markovien de détection, le modèle Markovien d'occupation. Pour chaque configuration, le modèle qui était le plus approprié a été évalué afin de déterminer la nécessité ou non de prendre en compte la corrélation spatiale et/ou temporelle entre les réplicas.

Tout d'abord, les probabilités de détection se sont révélées fortes puisque toujours supérieures à 0.58, quels que soient la configuration et le modèle utilisés. De plus, les probabilités obtenues restent similaires quand un même modèle est appliqué sur les différentes configurations. L'utilisation de réplicas spatiaux adjacents tend cependant à légèrement sous-estimer la probabilité d'occupation d'environ 15 %. Néanmoins, avec cette configuration, le modèle Markovien d'occupation est, comme



attendu, celui qui s'ajuste le mieux aux données, soulignant l'existence d'une dépendance vis-à-vis de l'occupation locale entre les réplicas spatiaux adjacents. De plus, ce modèle est celui qui minimise le plus la sous-estimation de l'occupation engendrée par l'utilisation de réplicas spatiaux adjacents.

Ces résultats soutiennent ainsi qu'un suivi basé sur des réplicas spatiaux adjacents au sein de sites (ici, des tronçons de cours d'eau) pour un mammifère vivant le long de figures linéaires du paysage est un bon compromis en termes de coût et d'estimation de l'occupation, à condition que les paramètres soient estimés à partir du modèle Markovien d'occupation. Ainsi, cette analyse comparative permet de valider l'utilisation de réplicas spatiaux adjacents au sein des tronçons de cours d'eau pour estimer les probabilités de détection et d'occupation du Desman des Pyrénées, et ainsi optimiser l'efficacité du suivi de cette espèce à large échelle. De façon plus générale, ces résultats montrent que les réplicas spatiaux adjacents peuvent se substituer aux réplicas temporels lorsque ceux-ci sont contraignants (voire impossible) à mettre en place lors de suivis basés sur la détection d'indices de présence. Ils sembleraient notamment bien adaptés aux espèces à domaines vitaux linéaires (e.g. espèces aquatiques), ou aux espèces dont le suivi est contraint par des figures linéaires (e.g. le long de sentiers).





Article 1

Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape.

Charbonnel Anaïs[1,2,3], D'Amico Frank[4,5], Besnard Aurélien[6], Blanc Frédéric[1], Buisson Laëtitia[2,3], Némoz Mélanie[1], Laffaille Pascal[2,7]

[1]Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC - BP 57611 - 31076 Toulouse, France; [2]CNRS; UMR 5245; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31326 Castanet-Tolosan, France; [3]Université de Toulouse; INP; UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France ; [4]Université de Pau et des Pays de l'Adour, UFR Sciences & Techniques Côte Basque, Campus Montaury, 64600 Anglet, France ; [5]Université de Pau, Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications, LMAP CNRS-UMR 5142, Av. de l'Université, 64000 Pau, France; [6]Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, CNRS UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293, Montpellier Cedex 5, France ; [7]Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet-Tolosan, France.

Publié dans Journal of Applied Ecology



50 YEARS WITH IMPACT
Journal of Applied Ecology
1913 2013 British Ecological Society CELEBRATING 100 YEARS

Journal of Applied Ecology 2014, **51,** 1425–1433 doi: 10.1111/1365-2664.12301

Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape

Anaïs Charbonnel[1,2,3]*, Frank D'Amico[4,5], Aurélien Besnard[6], Frédéric Blanc[1], Laëtitia Buisson[2,3], Mélanie Némoz[1] and Pascal Laffaille[2,7]

[1]*Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC, BP 57611, 31076 Toulouse, France;* [2]*CNRS, UMR 5245, EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 31326 Castanet-Tolosan, France;* [3]*Université de Toulouse, INP, UPS, EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France;* [4]*Université de Pau et des Pays de l'Adour, UFR Sciences & Techniques Côte Basque, Campus Montaury, 64600 Anglet, France;* [5]*Université de Pau, Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications, LMAP CNRS-UMR 5142, Av. de l'Université, 64000 Pau, France;* [6]*Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, CNRS UMR 5175, 1919, Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France; and* [7]*Université de Toulouse, INP, UPS, EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet-Tolosan, France*

Summary

1. Occupancy estimates can inform biodiversity managers about the distribution of elusive species, such as the Pyrenean desman *Galemys pyrenaicus*, a small semi-aquatic mammal that lives along streams. Occupancy models rely on replication within a sampling site and provide estimates of the probability of detection. However, we still do not know how occupancy and detection estimates obtained from spatial vs. temporal replications differ or the appropriateness of using one or the other when cost and logistics make one approach prohibitive. Recently, the Markovian occupancy model has been developed to analyse adjacent spatial replicates and to test for spatial dependence between them. This model has already been applied to large and highly mobile mammals using trails, but never tested for any species with linear home ranges.

2. We compared detection and occupancy estimates obtained from both temporal and spatial sampling designs that were subsequently organized into four data configurations (sites with both spatial and temporal replicates, adjacent spatial replicates only, temporal replicates only at the segment and site scales). From that, five occupancy models with different assumptions (the standard occupancy model, the standard multiscale model, the multiscale model with Markovian process for detection, the Markovian detection model and the Markovian occupancy model) were used. We also assessed which occupancy model was the most appropriate for each data configuration to determine whether it is necessary to incorporate correlation into models.

3. We found that the estimated detection probabilities were relatively high (≥0·58) and similar when the same model was applied to each data configuration.

4. Spatial replication weakly underestimated occupancy. But when using this design, the Markovian occupancy model was the most supported and minimized the underestimation of occupancy, highlighting a spatial dependence between adjacent replicates.

5. *Synthesis and applications*. We show that a survey based on adjacent spatial replicates for a mammal living along linear features of the landscape is a good compromise between cost and occupancy estimates, while using the Markovian occupancy model to estimate detection and occupancy. Our finding may have wider applications for the monitoring of species especially

*Correspondence author. E-mail: anais.charbonnel@espaces-naturels.fr

© 2014 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2014 British Ecological Society

when temporal replicates are difficult or unrealistic. Spatial design, for surveys based on sign detection, could thus be applied for species with linear home ranges or when surveys are constrained by linear habitats.

Key-words: autocorrelation, detection probability, *Galemys pyrenaicus*, Markovian model, multiscale model, sign survey

Introduction

Presence–absence data are widely used to determine the habitat requirements of species or predict their distribution in unexplored areas (Guisan & Zimmermann 2000). One widely acknowledged major issue is that false absences are unavoidable during fieldwork (Gu & Swihart 2004; Gibson, Barrett & Burbidge 2007; Lobo, Jiménez-Valverde & Hortal 2010). In species distribution modelling, failure to take imperfect detection into account can introduce a considerable degree of error into spatial and temporal distribution patterns (Yoccoz, Nichols & Boulinier 2001). For example, false conclusions can be reached about the suitability of areas for conservation actions (Rondinini *et al.* 2006). Correctly accounting for false absences is thus important, especially for the conservation of cryptic and secretive species (e.g. Gibson, Barrett & Burbidge 2007; Durso, Willson & Winne 2011), for which surveys often rely on recording indirect signs.

Over recent decades, many methods have been developed to deal with detection issues and to correct the biases they induce, for example distance sampling (Buckland *et al.* 2001) or capture–recapture (Pollock *et al.* 2002). More recently, MacKenzie *et al.* (2002, 2006) developed site occupancy modelling (hereafter referred to as 'standard site occupancy modelling'), a statistical method that models the probability that a species occupies some sites even though it has not been detected with any certainty. This method is increasingly being successfully used to model the distribution of various species (e.g. Kéry, Gardner & Monnerat 2010; Olea & Mateo-Tomás 2011; Kéry, Guillera-Arroita & Lahoz-Monfort 2013). Site occupancy modelling requires replication of detection–non-detection data at sampled sites. Replications at site level are usually temporal (i.e. the sites are monitored over several successive visits). They may, however, also be spatial (i.e. sampling several spatial subunits at each site during a single visit).

Standard site occupancy modelling (MacKenzie *et al.* 2002, 2006) relies on the assumption that there is no change in site occupancy during the survey (Rota *et al.* 2009). Violation of this assumption of closure leads to an underestimation of the detection probability and an overestimation of the occupancy. When temporal replicates are used, successive visits must therefore be conducted over a relatively short period. When spatial replicates are substituted for temporal ones, all the subunits must have a non-negligible occupancy probability. Thus, the sampling design must take into account the movement patterns of a species to adhere to the model assumptions (Kendall & White 2009; Guillera-Arroita 2011). Nichols *et al.* (2008) also developed a multiscale occupancy model (hereafter referred as 'standard multiscale occupancy model') which can be used when both spatial and temporal replicates are available for the same sites. This model relaxes the closure assumption by dealing with the situation in which the species is present at a site, but may be absent from some survey subunits.

Besides the closure assumption, for the standard site occupancy model (MacKenzie *et al.* 2002, 2006), the detection events of the species must be independent. In the context of temporal replicates, this assumption may be violated, for instance, if the same observer visits the same site several times and remembers where to look for signs of the species' presence (observer bias hereafter). In the case of spatial replicates, dependence could arise if the subunits are not randomly selected (e.g. if they are spatially close together or sequentially sampled; Hines *et al.* 2010; Anderson *et al.* 2012) and the observer becomes more attentive after the first detection event. In such situations, the spatial or temporal correlation between detection events can be explicitly modelled using a Markovian detection model (Hines *et al.* 2010). When data are collected using a spatial cluster of sampling subunits, spatial autocorrelation can also arise between adjacent replicates with regard to species' presence. To deal with such situations, Hines *et al.* (2010) developed a Markovian occupancy model.

To our knowledge, only one study has directly compared the parameter estimates of occupancy and detection of temporal vs. spatial replicates (Parry *et al.* 2013). Our work was prompted by a field survey of a small semi-aquatic mammal, the Pyrenean desman *Galemys pyrenaicus* E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811. Repeated visits to stream reaches in the Pyrenees to get temporal replicates are time-consuming and expensive, because of being frequently difficult to access, and they have to be sampled meticulously by wading. Spatial replicates therefore offer an appealing, cost-effective alternative. Since sites are river transects, the least expensive approach is to use successive portions of rivers as adjacent spatial replicates. The Markovian occupancy model, originally developed for large and highly mobile mammals using trails such as tigers *Panthera tigris*, may also be the most appropriate method to model data collected along river transects (Hines *et al.* 2010; Karanth *et al.* 2011). The goals of our study were to (i) directly compare occupancy and detection estimates obtained from temporal vs. spatial design, and (ii) evaluate whether the

Markovian occupancy model (with autocorrelation) is supported when spatial adjacent replicates are used, for a species with a small linear home range.

Materials and methods

STUDY AREA

The French Pyrenees (W1°40′–E3°10′, N43°08′–N42°23′) are a range of mountains approximately 400 km long, covering an area of 18 176 km² and reaching a maximum elevation of 3298 m (Fig. 1). Climate and topography are the main factors influencing the dynamics and flow regime of Pyrenean rivers.

BIOLOGICAL MODEL

The Pyrenean desman is a small, semi-aquatic mammal with a range restricted to the Pyrenees (Andorra, France and Spain) and some areas in northern and central Spain, and northern Portugal. It lives in mountain brooks, cold and well-oxygenated water courses, and its altitudinal range extends from 15 m (western French Pyrenees) or 450 m (eastern French Pyrenees) to 2700 m (Némoz & Bertrand 2008). The Pyrenean desman has declined substantially in its distribution, triggering several conservation regulations (Fernandes *et al.* 2008). Like many secretive species, searching for faeces is the most efficient and least cost- and time-consuming method for surveying this species across a wide geographic extent (e.g. Kindberg, Ericsson & Swenson 2009). Being elusive and cryptic, its ecology is still largely unknown. It is not yet understood whether this species is territorial or why it leaves its faeces on emergent items.

FIELD SURVEY PROTOCOL

Thirty-four sites (i.e. river transects) were surveyed for this study (Fig. 1). Previous sampling had reported presence of the Pyrenean desman in all these sites, as it is more efficient to select sites where the animal is known to be present than a random selection when modelling detection probabilities (MacKenzie *et al.* 2002). Skilled observers waded river transects to search for faeces. They meticulously inspected each emergent rock, tree root or branch in the stream. Pyrenean desman faeces were identified from their colour, size, position and smell. Surveys were conducted during the summer, when faeces seem to persist longest (Bertrand 1994), to maximize detectability. The same observer visited five times each site, between June 7th and October 5th 2012, to obtain temporal replication data over one season. For each site, visits were at least 1 week apart to limit observer bias. To maximize the abundance of available signs, we avoided surveys during or after a period of fluctuating water levels or heavy rainfall (Bertrand 1994).

Each site was a riverbed transect, 500 m long, which approximately matches the mean home range of the species determined by radiotracking (523 m; SE 50·85; Melero *et al.* 2012). Each sampling site had five subunits (i.e. segments) of equal length (100 m) that constituted the adjacent spatial replicates. As ecological knowledge for the Pyrenean desman is limited (Némoz *et al.* 2011), the optimum segment length was estimated. We chose a length of 100 m as the best compromise between the need to detect signs when animals are in fact present and that of having more than three spatial replicates, as recommended by Hines *et al.* (2010).

SITE OCCUPANCY ANALYSIS

The data configurations used in the analyses are shown in Fig. 2: the first had both spatial and temporal replicates at the 34 sites (Fig. 2a), the second had spatial replicates during a single visit (Fig. 2b), the third had temporal replicates for a single segment (Fig. 2c), and the fourth had temporal replicates at the site level (i.e. segments pooled; Fig. 2d). The multiscale models (Pavlacky *et al.* 2012) were fitted to both spatial and temporal replicates, that is the first data configuration. We fitted the standard site occupancy model (MacKenzie *et al.* 2002), the Markovian detection model and the Markovian occupancy model (Hines *et al.* 2010) to the last three data configurations.

Standard occupancy model – $\psi(.)$, $p(.)$

This modelling approach estimates two key parameters: p, the probability of detecting the species if the species is in fact present on the site (i.e. the probability of detection), and ψ, the probability that a site is occupied or used by a species (i.e. the probability of site occupancy).

Standard multiscale occupancy model – $\psi(.)$, $\theta(.)$, $p(.)$

This model has been used for presence–absence data collected at two spatial scales (Pavlacky *et al.* 2012). N sample sites are subsampled by R spatial segments (spatial replicates). All sampled

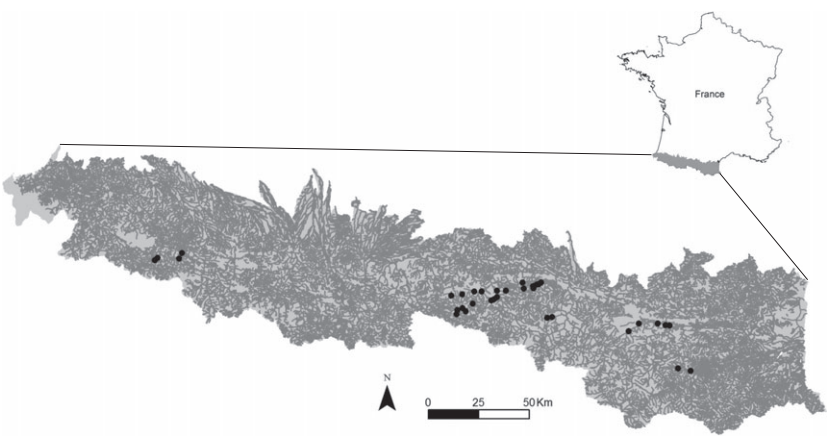


Fig. 1. Study area and location of the sampling sites (black dots, $N = 34$). Grey lines indicate the stream network.

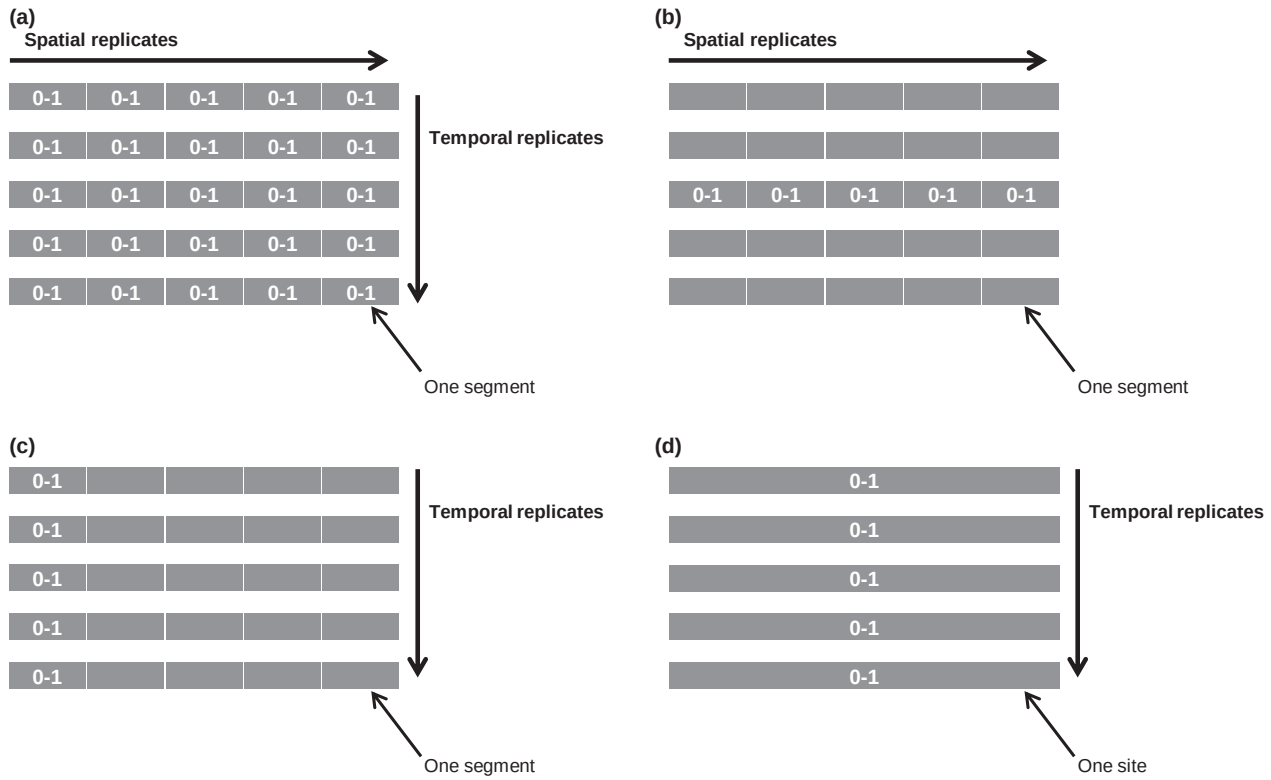


Fig. 2. Four different data configurations used in the analysis for one sampling site: (a) spatial and temporal replicates; (b) spatial replicates (i.e. only one sampling visit is studied, here the third one); (c) temporal replicates for segments (i.e. only one segment is studied, here the first one); and (d) temporal replicates for the site (i.e. data of the five segments are pooled). Data collected are detection (1) or non-detection (0) of faeces of the Pyrenean desman.

sites (and consequently all segments) are also repeatedly visited (temporal replicates). The parameters of the model are: p, the probability of detection on a segment at one visit if the sample site and the segment are in fact occupied; θ, the probability of occupancy for one survey segment if the sampling site is in fact occupied; and ψ, the probability of occupancy of a sampling site. The small scale occupancy, θ, is an availability parameter to account for situations in which the species is present in the sampling site and may be present in some survey segments but not in others.

Multiscale occupancy model with Markovian process for detection – ψ(.), θ(.), p_0(.), p_1(.)

This multiscale model takes into account the autocorrelation in detection events between spatial or temporal occasions. Two parameters are linked to detection: p_0, the probability of detection on one occasion if the site is in fact occupied and the species was not detected on the previous occasion, and p_1, the probability of detection on one occasion if the site is in fact occupied and the species was detected on the previous occasion.

Markovian detection model – ψ(.), p_0(.), p_1(.)

This model is derived from the standard occupancy model (MacKenzie *et al.* 2002) to account for autocorrelation in detection between occasions. Detection is modelled as an observable Markov process, which allows the detection probability for each occasion to depend on whether or not the species was detected on the previous occasion. The two parameters linked to detection, p_0 and p_1, are similar to those presented for the multiscale occupancy model with Markovian process for detection.

Markovian occupancy model – ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)

This model was developed for adjacent spatially autocorrelated selected replicates (i.e. segments; Hines *et al.* 2010). This model assumes spatial closure (i.e. occupancy of one spatial replicate assumes that the other spatial replicates are similarly occupied; Hines *et al.* 2010). That is why this model design was specifically developed for highly mobile species, and the spatial scale of the sampling sites must be the same as the home range of the species (or as close to it as possible). In addition to the occupancy probability measured at the site level (ψ) and the detection probability measured at the segment level (p), two probabilities are estimated: θ_0, the probability that a species is present on a segment if the site is actually occupied and the species was absent on the previous segment, and θ_1, the probability that a species is present on the segment if the site is occupied and the species was present on the previous segment. This model could also be useful in occupancy studies that use temporal replication to test for the temporal pattern of local occupancy (Hines *et al.* 2010).

MODEL COMPARISON AND EVALUATION

We used Akaike information criterion (AIC) to assess the relative fit of the models within each candidate data configuration.

Table 1. Occupancy and detectability estimates obtained with the five models (SE: standard error). The two multiscale models [ψ(.), θ(.), p_0(.), p_1(.)] and [ψ(.), θ(.), p(.)] were applied on both spatial and temporal replicates (Fig. 2a). The Markovian occupancy model [ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)], the Markovian detection model [ψ(.), p_0(.), p_1(.)] and the standard occupancy model [ψ(.), p(.)] were applied on spatial replicates (Fig. 2b), temporal replicates of a single segment (Fig. 2c) and temporal replicates at the site level (i.e. segments pooled; Fig. 2d). The relative differences in AIC values compared with the top ranked model (ΔAIC) and AIC model weights (W) are given. For each data configuration, models are ranked according to their ΔAIC, the best model being the top ranked. No confidence intervals (CI) were derived when the estimate equalled 1

			Detection probabilities						Occupancy probabilities							
			p		p_0		p_1		θ		ψ		θ_0		θ_1	
Models	ΔAIC	W	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI
Spatial and temporal																
Spatial correlation																
ψ(.), θ(.), p_0(.), p_1(.)	0·00	1·00	–	–	0·40 (0·03)	0·34–0·46	0·82 (0·02)	0·77–0·86	0·76 (0·04)	0·68–0·82	1·00	–	–	–	–	–
Temporal correlation																
ψ(.), θ(.), p_0(.), p_1(.)	44·92	0·00	–	–	0·41 (0·04)	0·34–0·48	0·75 (0·02)	0·70–0·79	0·77 (0·04)	0·68–0·84	1·00	–	–	–	–	–
Standard																
ψ(.), θ(.), p(.)	103·84	0·00	0·60 (0·02)	0·56–0·64	–	–	–	–	0·72 (0·03)	0·65–0·79	1·00	–	–	–	–	–
Spatial																
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	0·00	0·60	0·93 (0·11)	0·33–0·99	–	–	–	–	–	–	0·85 (0·18)	0·26–0·99	0·24 (0·19)	0·04–0·70	0·85 (0·09)	0·59–0·95
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	0·80	0·40	–	–	0·45 (0·08)	0·31–0·61	0·79 (0·05)	0·68–0·88	–	–	0·77 (0·08)	0·57–0·90	–	–	–	–
ψ(.), p(.)	12·56	0·00	0·64 (0·04)	0·55–0·72	–	–	–	–	–	–	0·74 (0·08)	0·57–0·86	–	–	–	–
Temporal (segment)																
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	0·00	0·84	–	–	0·38 (0·08)	0·24–0·55	0·73 (0·06)	0·60–0·83	–	–	0·81 (0·10)	0·55–0·93	–	–	–	–
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	3·43	0·15	1·00	–	–	–	–	–	–	–	0·83 (0·11)	0·51–0·96	0·34 (0·10)	0·17–0·55	0·73 (0·06)	0·60–0·83
ψ(.), p(.)	10·45	0·00	0·58 (0·05)	0·48–0·66	–	–	–	–	–	–	0·75 (0·08)	0·57–0·87	–	–	–	–
Temporal (site)																
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	0·00	0·88	–	–	0·55 (0·06)	0·43–0·66	0·82 (0·04)	0·74–0·89	–	–	1·00	–	–	–	–	–
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	3·97	0·12	1·00	–	–	–	–	–	–	–	1·00	–	–	–	–	–
ψ(.), p(.)	13·40	0·00	0·71 (0·03)	0·63–0·77	–	–	–	–	–	–	1·00	–	–	–	–	–

p: detection probability; p_0: detection probability without detection event on the previous occasion; p_1: detection probability with detection event on the previous occasion; θ: local occupancy probability (i.e. availability parameter); Ψ: occupancy probability; θ_0: presence probability with absence on the previous occasion; θ_1: presence probability with presence on the previous occasion.

© 2014 The Authors. Journal of Applied Ecology © 2014 British Ecological Society.

Models were ranked, with the lowest AIC value indicating the best fit to the data. We did not evaluate the value of the AIC *per se*, but the difference between the value for the model of interest and that for the best-supported model (Δi; Burnham & Anderson 2002). A fitted model with a Δi value of less than two has more substantial support for the data than the other models. The relative differences in AIC values for the fitted models can be used to calculate the weight (Wi) of evidence of each model in the model set. We fitted all the models using the freeware PRESENCE v. 5.5 (Hines 2006).

Results

For spatial replicates and temporal replicates, we applied analyses successively to the five visits and segments, respectively. Given that the trends were similar, we only give here the results for the third visit (spatial replicates) and the first segment (temporal replicates) (see Tables S1–S3, Supporting Information for the other visits and segments).

MODEL SELECTION

In all cases, the standard occupancy model was the least-supported model according to the AIC, with a ΔAIC greater than 10 relative to the best model and with a null AIC weight (Table 1). The multiscale model, which took spatial dependence of detection into account, was the most-supported model (i.e. spatial and temporal replicates; W = 1; Table 1). For temporal replicates at both spatial levels (site and segment), comparison of AIC values indicated that the best-supported model was the Markovian detection model (W = 0·88 and W = 0·84 for site and segment, respectively), followed by the Markovian occupancy model (W = 0·12 and W = 0·15 for site and segment, respectively; Table 1).

This result suggests a possible observer bias between detection events, with p_0 (SE, standard error) = 0·55 (SE 0·06) and p_1 = 0·82 (SE 0·04) and p_0 = 0·38 (SE 0·08) and p_1 = 0·73 (SE 0·06) at the site and segment level, respectively (Table 1). For spatial replicates, the Markovian occupancy model was more highly supported than other models (W = 0·60; Table 1), suggesting that spatial autocorrelation existed in the presence of desman faeces between segments and that this should be modelled, with θ_0 = 0·24 (SE 0·19) and θ_1 = 0·85 (SE 0·09; Table 1).

PROBABILITY ESTIMATES

Site occupancy

The naïve site occupancy (i.e. the proportion of sampling sites with at least one detection event during the survey) was *a priori* known to be equal to one; hence, the site occupancy probability (ψ) estimated by all models applied to temporal replicates and to temporal and spatial replicates was, not surprisingly, equal to one. For the spatial replicates only, naïve occupancy was equal to 0·74, because some sites had no detection event during this sampling visit (the third one). Hence, estimated values of ψ were lower for all models applied to spatial replicates (Table 1). ψ was highest when fitted using the Markovian occupancy model (ψ = 0·85; SE 0·18). However, large standard error estimates made it impossible to make strong inferences.

Segment occupancy

On the local scale, estimates of segment occupancy (θ or ψ) were roughly similar between all analyses and models, with ψ or θ ranging from 0·72 (SE 0·03) to 0·83 (SE 0·11; Table 1). For spatial and temporal replicates, the most-supported multiscale model which accounts for spatial correlation in detection events estimated a θ value of 0·76 (SE 0·04). For temporal replicates, ψ was higher when correlation for detection [ψ(.), p_0(.), p_1(.)] or presence [ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)] was accounted for, with ψ = 0·81 (SE 0·10) and 0·83 (SE 0·11), for each model, respectively (Table 1).

Detectability at the site level

For temporal replicates, the Markovian occupancy model gave an estimate of detection probability equal to one (Table 1). The standard model, which was the least-supported model according to the AIC, estimated a detection probability that was 29% lower (p = 0·71; SE 0·03).

Detectability at the segment level

The Markovian occupancy model applied to different data configurations (spatial vs. temporal replicates) gave roughly similar estimates. With this model, p ranged from 0·93 (SE 0·11) to 1·00, whereas the standard occupancy model gave estimates ranging from 0·58 (SE 0·05) to 0·64 (SE 0·04; Table 1) depending on data configurations. These estimates were comparable to those at the site level. Models that took into account the autocorrelation between detection events suggested that the detection probability was lower when there was no detection on the previous occasion than when the species had been detected on the previous occasion (Table 1). For example, for the Markovian detection model applied to spatial replicates, p_0 = 0·45 (SE 0·08) and p_1 = 0·79 (SE 0·05).

Discussion

OCCUPANCY AND DETECTABILITY ESTIMATES

When the same occupancy model was fitted to several different data configurations, we found that the estimated detection probabilities were relatively similar, whatever the replication design (i.e. spatial or temporal) and the scale (i.e. site or segment) used. This indicates that the detectability of the Pyrenean desman in this data set appears to be fairly constant when a single segment of

100 m was surveyed on five successive occasions, when a site of 500 m was surveyed on five successive occasions or when five adjacent 100-m segments were surveyed on one occasion. The most parsimonious model was the Markovian detection model with temporal replication, while the Markovian occupancy model was the most supported with only spatial replicates. Detection probabilities were high using the Markovian occupancy model (0·91–1), which is likely to be more accurate than the standard occupancy model (0·58–0·71). These results are consistent with those of Hines *et al.* (2010) showing that species detectability is underestimated in the presence of dependence between sampling occasions with the standard occupancy model.

The probabilities of detection estimated for the Pyrenean desman were relatively high ($P \geq 0{\cdot}58$), but their precision and inferences are limited by the small size of the samples collected during this study (34 sites). The Pyrenean desman seems to have moderate to high detectability when its faeces are present on emergent rocks, roots or branches in the stream. In comparison, the probability of detecting the Eurasian otter *Lutra lutra* on the basis of spatial replicates (600-m stream transects for sites and 50-m segments for subunits) has been estimated to be 0·26 on the Gower peninsula (UK; Parry *et al.* 2013). Given that the lowest estimated probability of detection for the Pyrenean desman equals 0·58, only five sampling occasions will be sufficient to get an almost perfect probability of detection ($P = 1-(1-0{\cdot}58)^5 = 0{\cdot}99$) when Pyrenean desman signs are in fact present on the sampled site. However, we acknowledge that the sites sampled in this study may contain a high abundance of signs of the Pyrenean desman since they were already known to be occupied prior to sampling. If sign abundance positively influences sign detectability, the latter may be overestimated in this study (McCarthy *et al.* 2012).

Our results show that temporal replication at site level is more accurate than spatial replication for estimating occupancy which is not surprising as all sites (but not all segments) have at least one detection event among the five visits. This is not necessarily the case when using spatial replication because some sites may have no detection event during the selected sampling visit (the third one here but see Tables S2–S3, Supporting Information). When using temporal replication at site level, all occupancy models (i.e. Markovian occupancy model, Markovian detection model and standard occupancy model) do not appear to underestimate occupancy (equalling 1), while temporal sampling restricted to a 100-m segment underestimates occupancy (0·81 for the Markovian detection model which is the most-supported model). Estimates of occupancy with spatial adjacent replicates are also underestimated in a magnitude comparable to those estimated when successively sampling a 100-m segment (0·77 for the Markovian detection model). However, when using adjacent spatial replicates, the Markovian occupancy model is the most appropriate and minimizes the underestimation of occupancy (0·85) which becomes even higher than temporal replicates at the segment level. Thus, there appears to be a trade-off between spending more time sampling with temporal replication to achieve a more accurate estimate of occupancy, or sampling with adjacent spatial replicates which is more cost-effective but with a slight underestimation of site occupancy.

For local occupancy (i.e. segment level), when signs of the Pyrenean desman are present at a site, they occur, on average, in 75% of the segments. The θ_0 and θ_1 estimates suggest that spatial autocorrelation between segments is very high. Indeed, when no species signs have been detected on a given segment, the next segment has only a probability of 0·24 signs being present. In contrast, the probability of occupancy of a given segment is 0·85 when signs of presence have been detected on the previous segment. It is still not understood why the Pyrenean desman leaves its faeces on emergent items and how it uses its home range. This finding suggests that signs of the Pyrenean desman are clustered within sites, with some adjacent segments more marked with faeces than others in a single 500-m transect. The choice of a segment length of 100 m seems to be appropriate for the Pyrenean desman when using the Markovian occupancy model, as it is long enough to detect signs when the animals are present and short enough to exhibit dependence in occupancy between adjacent segments.

Nevertheless, some caution is called for with regard to the closure assumption. In the temporal replicates design, we do not know the extent to which the Pyrenean desman shifts its home range. We kept the duration of the survey as short as possible (i.e. 4 months) to best meet this assumption (Rota *et al.* 2009). In the spatial replicates design, the sampling site was 500 m in length, which corresponds to the reported mean home range size for the Pyrenean desman (Melero *et al.* 2012). We cannot fully address how likely it is that we met the closure assumption. Preliminary findings have suggested that the Pyrenean desman is highly mobile within its home range (Y. Melero, pers. comm.).

The detectability of a species is rarely constant across space and time and often depends on factors such as environment or species biology (MacKenzie *et al.* 2002). Although the spatial variation of detectability is increasingly acknowledged (e.g. Royle & Nichols 2003; Royle 2006), little is known about the influence of unmodelled variation between sites on parameter estimates (MacKenzie *et al.* 2006). The difficultly in accessing and surveying our sampling sites mean that cost and time considerations have constrained the selection of these sites and limited their number. Adding covariates in occupancy models to a small data set might cause them to fail to converge, especially the Markovian occupancy model, which estimates five parameters even without any covariate (Hines *et al.* 2010). However, since the aim of this study was not to identify the environmental factors that influence the detectability of the Pyrenean desman, the model parameters were kept

constant. With a larger number of sites sampled at the scale of the Pyrenees range, for example, adding environmental covariates to the Markovian occupancy model (Hines *et al.* 2010) would help to identify important factors that influence both the detectability and occupancy of the Pyrenean desman.

IMPLICATIONS FOR THE CONSERVATION OF THE PYRENEAN DESMAN

The cryptic behaviour of the Pyrenean desman and its habitat heterogeneity clearly result in its detectability being variable in space and time, as well as being imperfect. Although it is much easier to detect the Pyrenean desman by looking for its faeces, many factors, such as the skills of the observer (e.g. Barber-Meyer *et al.* 2013), the configuration of the river, the fluctuations in water levels (natural and human-induced), the period when sampling is conducted or the meteorological conditions (e.g. Aing *et al.* 2011), may have a considerable impact on the chance of finding faeces. For example, it may be less easy to detect faeces of the Pyrenean desman in areas with higher annual rainfall or in rivers influenced by hydroelectric activities, as these factors may reduce the persistence of faeces or accelerate the process of deterioration. In this study, all the sampled stream segments had emergent items which must be present if Pyrenean desman signs are to be detected. However, the density of emergent items along the river varied between segments, and we assume that the presence and/or detectability of signs may be influenced by the proportion of the surface area covered with emergent items. A possible covariate describing, for instance, the density of emergent items along streams deserves to be further explored. It is indeed critical to understand how these different factors affect the probability of detecting the species for the design of efficient monitoring strategies in the future (Field, Tyre & Possingham 2005). This study provides further insights into possible survey design and ways of monitoring this endangered and elusive species. The results of a survey conducted at a larger scale (i.e. the whole Pyrenees) will enable to increase our knowledge about the geographical range of this species in order to identify any discontinuities within this range. This in turn should allow biodiversity managers and government organizations to make informed decisions regarding the conservation of the Pyrenean desman and its habitats in Andorra, Spain and France.

IMPLICATIONS FOR SURVEYS OF OTHER SPECIES

Survey areas sometimes present difficult field conditions (e.g. topography, climate) that hinder access and sign-based searches. On a large spatial scale and with a large number of sampling sites, temporal replicates could be very time- and money-consuming and consequently prohibitive. Moreover, for monitoring to be useful, it needs to be sustainable in the long term. Spatial replication seems more effective and straightforward to implement than temporal replication (Hines *et al.* 2010). Once observers have reached a site, the cost of performing additional survey replicates is low (Mackenzie & Royle 2005). This is supported by our results, suggesting that sampling with spatial replicates only slightly underestimates site occupancy compared to temporal replicates. Hence, adjacent spatial replication appears to be a good trade-off between costs of sampling (money and time) and accuracy of occupancy estimates. However, the choice between spatial vs. temporal design for the survey of other species will depend on the attention turned to each of these two aspects. Some general precautions should also be kept in mind when using the Markovian occupancy models to avoid violating the model assumptions and biasing the estimates of detection and occupancy. For instance, species behaviour, mainly in relation to the size of its home range and use (e.g. the distribution of signs within home range), must be considered when deciding the appropriate length of sampling sites and subunits. In this study, we showed that surveys based on adjacent spatial replicates along streams and the Markovian occupancy model parameter settings were adequate for a species with a small and linear home range. This approach may also be useful for a wider range of species which can be more easily detected by sign (e.g. burrows, tree scratches, dung, galleries, nests and exuviae) or use trails to move such as many large mammals (Karanth *et al.* 2011; Thorn *et al.* 2011; Barber-Meyer *et al.* 2013) or flightless birds (e.g. cassowaries). It may also be appropriate to restrict surveys to roads or trails, for the sake of improving sign detection, particularly for species living in remote habitats, such as mountains (e.g. bears) or tropical forests (e.g. orang-utangs). Additionally, it would be interesting to test the Markovian occupancy model on other species using linear home ranges, for which traditional resource selection analyses are often inappropriate (e.g. Slaght *et al.* 2013), such as species living along rivers (e.g. beavers, dippers, dragonflies), restricted to ecotones (e.g. edges, reeds, coastlines, continental slope) or living along hedges, cliffs or canyons.

Acknowledgements

We would like to thank V. Lacaze, E. Vas, A. Bodo, M.O. Durand, C. Fonty, V. Leenknegt, B. Le Roux & S. Perré for the field work. We also thank J.E. Hines for his helpful comments concerning the Markovian occupancy model, as well as M. Ghosh and S. Danflous who corrected the English text. The study is funded by ANRT (Cifre no. 2011/1018), EDF (Electricité de France) and European Union (FEDER) and is part of the French conservation Action Plan for the Pyrenean desman (2010–2015) supervised by DREAL MP (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement de Midi-Pyrénées) and coordinated by the CEN MP (Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées).

References

Aing, C., Halls, S., Oken, K., Dobrow, R. & Fieberg, J. (2011) A Bayesian hierarchical occupancy model for track surveys conducted in a series of

linear, spatially correlated, sites. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1508–1517.

Anderson, G.B., Freeman, M.C., Hagler, M.M. & Freeman, B.J. (2012) Occupancy modeling and estimation of the holiday darter species complex within the etowah river system. *Transactions of the American Fisheries Society*, **141**, 34–45.

Barber-Meyer, S.M., Jnawali, S.R., Karki, J.B., Kanal, P., Lohani, S., Long, B. *et al.* (2013) Influence of prey depletion and human disturbance on tiger occupancy in Nepal. *Journal of Zoology*, **289**, 10–18.

Bertrand, A. (1994) *Répartition géographique et écologie alimentaire du desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) dans les Pyrénées françaises. Diplôme universitaire de recherche, Toulouse.

Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. & Thomas, L. (2001) *Introduction to Distance Sampling – Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, p. 353. Springer, New York.

Durso, A.M., Willson, J.D. & Winne, C.T. (2011) Needles in haystacks: estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biological Conservation*, **144**, 1508–1515.

Fernandes, M., Herrero, J., Aulagnier, S. & Amori, G. (2008) *Galemys pyrenaicus*. In: *IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2*. www.iucnredlist.org. Downloaded on 20 March 2013.

Field, S.A., Tyre, A.J. & Possingham, H.P. (2005) Optimizing allocation of monitoring effort under economic and observational constraints. *The Journal of Wildlife Management*, **69**, 473–482.

Gibson, L., Barrett, B. & Burbidge, A. (2007) Dealing with uncertain absences in habitat modelling: a case study of a rare ground-dwelling parrot. *Diversity and Distributions*, **13**, 704–713.

Gu, W. & Swihart, R.K. (2004) Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife–habitat models. *Biological Conservation*, **116**, 195–203.

Guillera-Arroita, G. (2011) Impact of sampling with replacement in occupancy studies with spatial replication. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 401–406.

Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.

Hines, J.E. (2006) *PRESENCE 2: Software to Estimate Patch Occupancy and Related Parameters*. U.S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD. http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.htmli

Hines, J.E., Nichols, J.D., Royle, J.A., MacKenzie, D.I., Gopalaswamy, A.M., Kumar, N.S. & Karanth, K.U. (2010) Tigers on trails: occupancy modeling for cluster sampling. *Ecological Applications*, **20**, 1456–1466.

Karanth, K.U., Gopalaswamy, A.M., Kumar, N.S., Vaidyanathan, S., Nichols, J.D. & MacKenzie, D.I. (2011) Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1048–1056.

Kendall, W.L. & White, G.C. (2009) A cautionary note on substituting spatial subunits for repeated temporal sampling in studies of site occupancy. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1182–1188.

Kéry, M., Gardner, B. & Monnerat, C. (2010) Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. *Journal of Biogeography*, **37**, 1851–1862.

Kéry, M., Guillera-Arroita, G. & Lahoz-Monfort, J.J. (2013) Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography*, **40**, 1463–1474.

Kindberg, J., Ericsson, G. & Swenson, J.E. (2009) Monitoring rare or elusive large mammals using effort-corrected voluntary observers. *Biological Conservation*, **142**, 159–165.

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

Mackenzie, D.I. & Royle, J.A. (2005) Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1105–1114.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A. & Langtimm, C.A. (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, **83**, 2248–2255.

MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L. & Hines, J.E. (2006) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Academic Press, Burlington, MA.

McCarthy, M.A., Moore, J.L., Morris, W.K., Parris, K.M., Garrard, G.E., Vesk, P.A. *et al.* (2012) The influence of abundance on detectability. *Oikos*, **122**, 717–726.

Melero, Y., Aymerich, P., Luque-Larena, J.J. & Gosàlbez, J. (2012) New insights into social and space use behaviour of the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*). *European Journal of Wildlife Research*, **58**, 185–193.

Némoz, M. & Bertrand, A. (2008) *Plan National d'Actions en faveur du desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus)*, 2009-2014. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères/Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire, Toulouse.

Némoz, M., Bertrand, A., Sourie, M. & Arlot, P. (2011) A French conservation action plan for the Pyrenean desman *Galemys pyrenaicus*. *Galemys*, **23**, 47–50.

Nichols, J.D., Bailey, L.L., O'Connell. Jr, A.F., Talancy, N.W., Campbell Grant, E.H., Gilbert, A.T., Annand, E.M., Husband, T.P. & Hines, J.E. (2008) Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1321–1329.

Olea, P.P. & Mateo-Tomás, P. (2011) Spatially explicit estimation of occupancy, detection probability and survey effort needed to inform conservation planning. *Diversity and Distributions*, **17**, 714–724.

Parry, G.S., Bodger, O., McDonald, R.A. & Forman, D.W. (2013) A systematic re-sampling approach to assess the probability of detecting otters *Lutra lutra* using spraint surveys on small lowland rivers. *Ecological Informatics*, **14**, 64–70.

Pavlacky, D.C., Blakesley, J.A., White, G.C., Hanni, D.J. & Lukacs, P.M. (2012) Hierarchical multi-scale occupancy estimation for monitoring wildlife populations. *The Journal of Wildlife Management*, **76**, 154–162.

Pollock, K.H., Nichols, J.D., Simons, T.R., Farnsworth, G.L., Bailey, L.L. & Sauer, J.R. (2002) Large Scale Wildlife Monitoring Studies: Statistical Methods for Design and Analysis. *Environmetrics*, **13**, 105–119.

Rondinini, C., Wilson, K.A., Boitani, L., Grantham, H. & Possingham, H.P. (2006) Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology letters*, **9**, 1136–1145.

Rota, C.T., Fletcher, R.J. Jr, Dorazio, R.M. & Betts, M.G. (2009) Occupancy estimation and the closure assumption. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1173–1181.

Royle, J.A. (2006) Site Occupancy Models with Heterogeneous Detection Probabilities. *Biometrics*, **62**, 97–102.

Royle, J.A. & Nichols, J.D. (2003) Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, **84**, 777–790.

Slaght, J.C., Horne, J.S., Surmach, S.G. & Gutiérrez, R.J. (2013) Home range and resource selection by animals constrained by linear habitat features: an example of Blakiston's fish owl. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 1350–1357.

Thorn, M., Green, M., Bateman, P.W., Waite, S. & Scott, D.M. (2011) Brown hyaenas on roads: estimating carnivore occupancy and abundance using spatially auto-correlated sign survey replicates. *Biological Conservation*, **144**, 1799–1807.

Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. & Boulinier, T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 446–453.

Received 21 November 2013; accepted 4 June 2014
Handling Editor: Eric Morgan

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article.

Table S1. Model selection results for all temporal replicates and spatial replicates.

Table S2. Minimal occupancy and detectability estimates obtained for all temporal replicates and spatial replicates.

Table S3. Maximal occupancy and detectability estimates obtained for all temporal replicates and spatial replicates.



Supporting information

Table S1. Model selection results for all temporal replicates and spatial replicates.

Table S2. Minimal occupancy and detectability estimates obtained for all temporal replicates and spatial replicates.

Table S3. Maximal occupancy and detectability estimates obtained for all temporal replicates and spatial replicates.

Table S1. Model selection results for temporal replicates of each segment and spatial replicates of each visit. Relative differences in AIC values compared with the top-ranked model (ΔAIC) and AIC model weights (W) are also given. For each segment or visit, models are ranked according to their ΔAIC, the best model being the top ranked.

Temporal replicates			Spatial replicates		
Models	ΔAIC	W	Models	ΔAIC	W
Segment 1			*Visit 1*		
$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.00	0.84	$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	0.00	0.71
$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	3.43	0.15	$\psi(.), p(.), p'(.)$	1.83	0.28
$\psi(.), p(.)$	10.45	0.00	$\psi(.), p(.)$	9.49	0.01
Segment 2			*Visit 2*		
$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.00	0.84	$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	0.00	0.87
$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	3.35	0.16	$\psi(.), p(.), p'(.)$	3.84	0.13
$\psi(.), p(.)$	9.44	0.01	$\psi(.), p(.)$	11.55	0.00
Segment 3			*Visit 3*		
$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.00	0.83	$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	0.00	0.60
$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	3.19	0.17	$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.80	0.40
$\psi(.), p(.)$	14.00	0.00	$\psi(.), p(.)$	12.56	0.00
Segment 4			*Visit 4*		
$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.00	0.49	$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.00	0.78
$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	0.23	0.44	$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	2.50	0.22
$\psi(.), p(.)$	4.07	0.06	$\psi(.), p(.)$	11.11	0.00
Segment 5			*Visit 5*		
$\psi(.), p(.), p'(.)$	0.00	0.87	$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	0.00	0.71
$\psi(.), \theta_0(.), \theta_1(.), p(.)$	3.75	0.13	$\psi(.), p(.), p'(.)$	1.81	0.29
$\psi(.), p(.)$	12.1	0.00	$\psi(.), p(.)$	14.86	0.00

Table S2. Minimal occupancy and detectability estimates obtained for the five segments with temporal replicates and five visits with spatial replicates with the three models: the Markovian occupancy model [ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)], the Markovian detection model [ψ(.), p_0(.), p_1(.)] and the standard occupancy model [ψ(.), p(.)].The relative differences in AIC values compared with the top ranked model (ΔAIC) and AIC model weights (W) are given. Models are ranked according to their ΔAIC, the best model being the top ranked. No confidence intervals (CI) were derived when the estimate equalled 1.

	Detection probabilities						Occupancy probabilities					
	p		p_0		p_1		ψ		θ_0		θ_1	
Models	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI
Spatial												
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	0.84 (0.06)	0.69 - 0.93	-	-	-	-	0.85 (0.18)	0.26 – 0.99	0.08 (0.03)	0.04 – 0.18	0.77 (0.17)	0.35 – 0.95
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	-	-	0.33 (0.08)	0.20 -0.50	0.72 (0.06)	0.59 - 0.83	0.59 (0.09)	0.40 – 0.76	-	-	-	-
ψ(.), p(.)	0.54 (0.05)	0.45 - 0.63	-	-	-	-	0.56 (0.09)	0.39 – 0.72	-	-	-	-
Temporal (segment)												
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	-	-	0.35 (0.08)	0.21 -0.52	0.72 (0.06)	0.59 - 0.82	0.66 (0.08)	0.48 - 0.81	-	-	-	-
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	0.88 (0.12)	0.43 - 0.99	-	-	-	-	0.69 (0.10)	0.48 - 0.84	0.29 (0.10)	0.14 – 0.52	0.73 (0.06)	0.60 – 0.83
ψ(.), p(.)	0.57 (0.05)	0.48 - 0.66	-	-	-	-	0.65 (0.08)	0.48 - 0.79	-	-	-	-

p: detection probability; p_0: detection probability without detection event on the previous occasion; p_1: detection probability with detection event on the previous occasion; Ψ: occupancy probability; θ_0: presence probability with absence on the previous occasion; θ_1: presence probability with presence on the previous occasion.

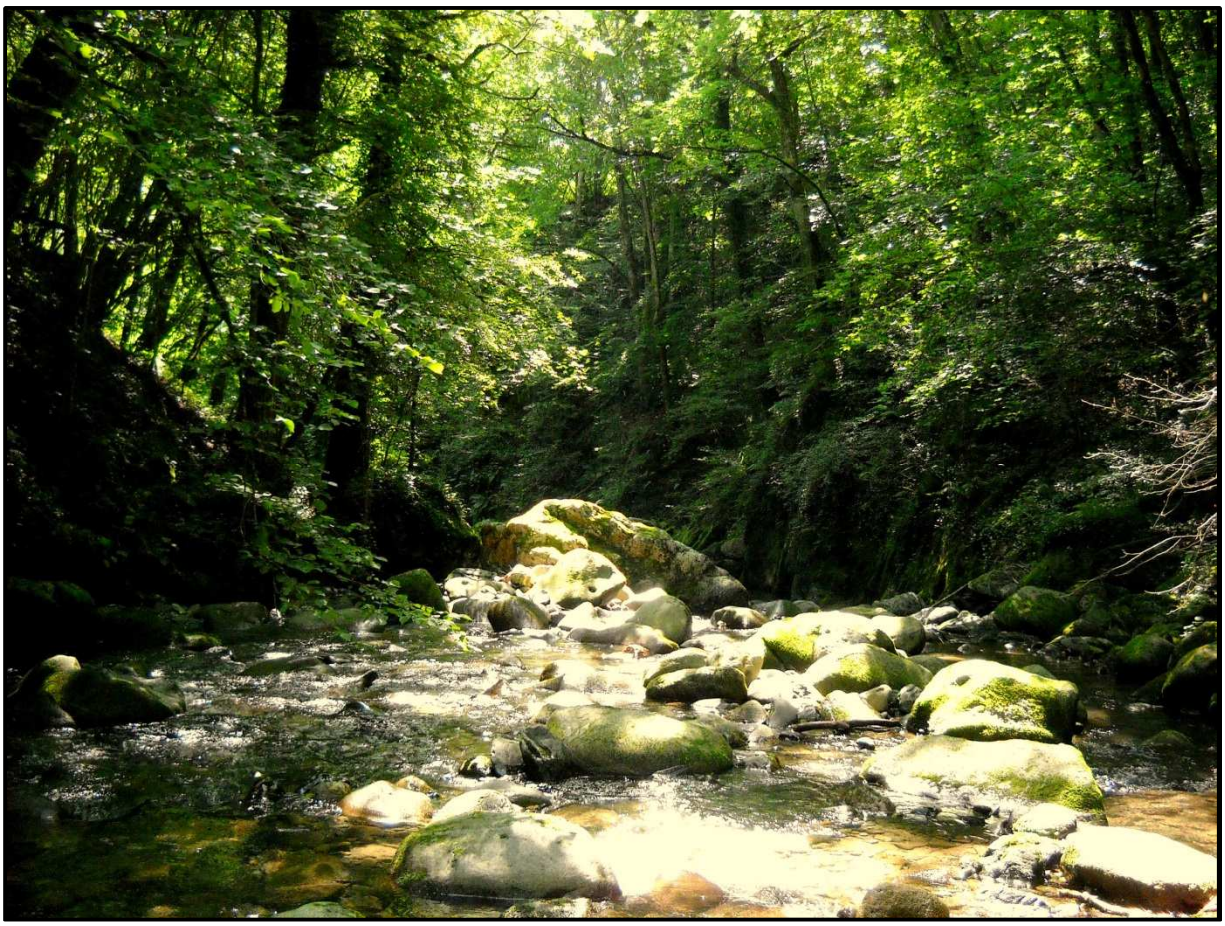
Table S3. Maximal occupancy and detectability estimates obtained for the five segments with temporal replicates and five visits with spatial replicates with the three models: the Markovian occupancy model [ψ(.), θ0(.), θ_1(.), p(.)], the Markovian detection model [ψ(.), p_0(.), p_1(.)] and the standard occupancy model [ψ(.), p(.)].The relative differences in AIC values compared with the top ranked model (ΔAIC) and AIC model weights (W) are given. Models are ranked according to their ΔAIC, the best model being the top ranked. No confidence intervals (CI) were derived when the estimate equaled 1.

	Detection probabilities						Occupancy probabilities					
	p		p_0		p_1		ψ		θ_0		θ_1	
Models	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI	Estimate (SE)	95% CI
Spatial												
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	0.94 (0.20)	0.01 - 1.00	-	-	-	-	1.00	-	0.30 (0.15)	(0.10 - 0.63)	0.89 (0.05)	0.75 - 0.96
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	-	-	0.48 (0.08)	0.33 - 0.62	0.79 (0.05)	0.68 - 0.88	0.87 (0.09)	0.58 – 0.97	-	-	-	-
ψ(.), p(.)	0.64 (0.04)	0.55 - 0.72	-	-	-	-	0.81 (0.07)	0.63 – 0.91	-	-	-	-
Temporal (segment)												
ψ(.), p_0(.), p_1(.)	-	-	0.52 (0.09)	0.36 - 0.68	0.79 (0.05)	0.68 - 0.88	0.87 (0.11)	0.50 - 0.98	-	-	-	-
ψ(.), θ_0(.), θ_1(.), p(.)	1.00	-	-	-	-	-	0.91 (0.14)	0.28 - 0.99	0.40 (0.12)	0.20 - 0.63	0.81 (0.11)	0.51 - 0.95
ψ(.), p(.)	0.67 (0.05)	0.58 - 0.75	-	-	-	-	0.78 (0.07)	0.60 - 0.89	-	-	-	-

p: detection probability; p_0: detection probability without detection event on the previous occasion; p_1: detection probability with detection event on the previous occasion; Ψ: occupancy probability; θ_0: presence probability with absence on the previous occasion; θ_1: presence probability with presence on the previous occasion.

CHAPITRE 4

Prise en compte de l'hydrologie et de données de présence validées génétiquement pour modéliser la distribution du Desman des Pyrénées dans un bassin versant





Résumé du chapitre

Le chapitre précédent a permis de valider le protocole d'échantillonnage du Desman des Pyrénées, basé sur l'utilisation de réplicas spatiaux adjacents au sein de tronçons de cours d'eau, à condition que ces données soient analysées avec le modèle Markovien d'occupation (Hines et al., 2010). Ce dernier, permet d'estimer correctement les probabilités de détection et d'occupation de l'espèce. Dans ce chapitre, ce même modèle a été utilisé en couplant des variables environnementales aux histoires de détection du Desman des Pyrénées dans les tronçons suivis, afin d'estimer l'influence de ces variables sur les probabilités de détection et d'occupation de l'espèce à l'échelle d'un bassin versant (Article 2) puis à l'échelle des Pyrénées françaises (Compléments 1).

A ce jour, les exigences écologiques du Desman des Pyrénées restent encore mal connues, limitant ainsi la mise en place de mesures de conservation adéquates. Des SDMs (cf. Chapitre 2, partie 4.2) ont déjà été appliqués pour expliquer la distribution de cette espèce à l'échelle d'un ou plusieurs pays (Barbosa et al., 2009; Morueta-Holme et al., 2010; Williams-Tripp et al., 2012; Igea et al., 2013). Cependant, ces études n'ont pas pris en compte le challenge posé par la qualité des données de présence-absence de cette espèce difficile à observer (Miller et al., 2011). Comme d'autres espèces aquatiques vivant dans un milieu fortement hétérogène spatialement et temporellement, le Desman des Pyrénées est sujet à une détection imparfaite lors des campagnes d'échantillonnage. Les modèles d'occupation de sites (présentés dans le Chapitre 2, partie 4.3) ont l'avantage de limiter le problème des fausses absences en admettant que la non détection de l'espèce sur un site puisse être due soit à une vraie absence, soit à une présence qui n'a pas été détectée (MacKenzie, 2006). Egalement, certains indices dégradés ou faiblement marqués peuvent aboutir à une mauvaise identification de leur auteur, résultant ainsi en de fausses présences ou de fausses absences. Les récentes techniques d'analyses génétiques, à partir de l'ADN fécal par exemple, permettent de limiter ce problème en identifiant de façon fiable l'auteur de l'indice (Piggott & Taylor, 2003).

Etant une espèce fortement inféodée aux milieux aquatiques (Némoz & Bertrand, 2009), il semble raisonnable de penser que les contraintes hydrologiques et hydrographiques particulières de ces milieux déterminent, au moins en partie, l'habitat utilisé par le Desman des Pyrénées. Pourtant, les études qui se sont intéressées à la distribution de cette espèce (Barbosa et al., 2009; Morueta-Holme et al., 2010; Williams-Tripp et al., 2012; Igea et al., 2013) ont jusqu'à maintenant utilisé une résolution assez grossière (e.g. mailles de 10 x 10 km) rendant impossible la prise en compte de ces

caractéristiques propres aux systèmes aquatiques. Considérer la structure complexe de ces systèmes aquatiques (i.e. organisations dendritique et hiérarchiquement ordonnée, bassins hydrographiques) est un défi majeur pour la modélisation de la distribution des espèces aquatiques (Kuemmerlen et al., 2014, 2015). De plus, le débit étant l'une des principales forces structurant les milieux aquatiques (Poff et al., 1997), la prise en compte de descripteurs hydrologiques précis et fiables s'avère primordiale. Cependant, des données décrivant précisément l'hydrologie des cours d'eau ne sont généralement pas disponibles à l'échelle d'un bassin versant, et encore moins à l'échelle de plusieurs bassins versants, étant donné le nombre limité de stations mesurant le débit en continu. Une alternative en plein essor est l'utilisation de données hydrologiques simulées (Jähnig et al., 2012; Kuemmerlen et al., 2014) par des modèles hydrologiques tels que SWAT (Arnold & Fohrer, 2005). Récemment, des approches intégrées couplant les débits simulés par un modèle hydrologique à des modèles d'habitat ont été proposées et se sont révélées prometteuses (Jähnig et al., 2012; Kuemmerlen et al., 2014). Elles restent toutefois encore peu utilisées à ce jour.

Ce chapitre présente les résultats de la modélisation de la répartition spatiale du Desman des Pyrénées par le modèle Markovien d'occupation (cf. Chapitre 2, Matériels et méthodes) en utilisant des réplicas spatiaux adjacents dans des tronçons de cours d'eau à l'échelle d'un bassin versant Ariégeois (i.e. bassin versant du Haut-Salat). Plus précisément, l'objectif est d'étudier l'influence de variables environnementales sur les probabilités de détection et d'occupation de l'espèce à cette échelle, en considérant notamment les contraintes hydrologiques et hydrographiques.

Un jeu de données basé sur la détection de fèces de Desman des Pyrénées collectées entre 2011 et 2013 dans 131 sites du bassin versant du Haut-Salat, puis validées génétiquement, a été utilisé. Le modèle hydrologique SWAT, calibré et validé sur l'ensemble du réseau hydrographique du bassin versant, a permis de simuler le débit mensuel entre 1992 et 2011, puis d'en dériver des variables d'entrée pour le modèle Markovien d'occupation. Ces simulations de débit se sont avérées fiables et précises, reproduisant relativement bien les données mesurées dans cinq stations de jaugeage réparties dans le bassin du Haut-Salat.

Les résultats obtenus ont mis en évidence une influence positive de l'hétérogénéité en substrats et abris du lit mineur et une influence négative de la variabilité inter-mensuelle du débit sur la probabilité de détection des fèces de Desman des Pyrénées. Ces informations sont capitales pour l'amélioration du suivi de l'espèce à partir de recherche de fèces, suggérant d'intensifier l'effort de prospection dans les rivières à forte variabilité saisonnière de débit et/ou à substrat homogène.

La distribution spatiale du Desman des Pyrénées dans le bassin versant du Haut-Salat s'est également révélée structurée par sous-secteur hydrographique. De plus, la probabilité d'occupation de l'espèce

s'est montrée plus élevée dans des cours d'eau présentant de nombreux affluents et où les débits étaient les plus forts. Par contre, l'influence des conditions climatiques s'est avérée négligeable à cette échelle.

Ainsi, il semblerait que les modifications de débit (e.g. liées au changement climatique), ainsi que la perte de connectivité latérale et longitudinale, soient des menaces non négligeables pour les habitats préférentiels du Desman des Pyrénées.

Etant donné les résultats convaincants de cette approche de modélisation intégrée menée à l'échelle d'un bassin versant, une approche similaire a été appliquée à l'échelle des Pyrénées françaises. Les résultats, qui n'ont pas été publiés, sont présentés succinctement à la fin de ce chapitre (Compléments 1). Une probabilité de détection forte (moyenne de 0.85 ± 0.20) mais spatialement hétérogène a été estimée. En effet, les tronçons où la probabilité de détection est la plus faible sont caractérisés par un faible couvert forestier, de fortes précipitations moyennes annuelles et/ou une forte variabilité inter-mensuelle du débit. Ces tronçons sont majoritairement localisés aux extrémités est et ouest des Pyrénées, ainsi que dans certains secteurs de haute altitude. Concernant la probabilité d'occupation, un gradient est-ouest a été mis en évidence avec des probabilités d'occurrence fortes plus nombreuses à l'est qu'à l'ouest. De plus, les extrémités est, ouest et aval du massif se montrent fortement défavorables à la présence du Desman des Pyrénées. Les facteurs climatiques et hydrographiques influencent fortement la probabilité d'occupation de l'espèce, contrairement aux facteurs terrestres à proximité du cours d'eau qui présentent un effet négligeable (i.e. occupation du sol).



Article 2

Integrating hydrological features and genetically validated occurrence data in occupancy modeling of an endemic and endangered semi-aquatic mammal, *Galemys pyrenaicus*, in a Pyrenean catchment.

Anaïs Charbonnel[a,b,c], Laëtitia Buisson[b,c,], Marjorie Biffi[b,c], Frank D'Amico[d,e], Aurélien Besnard[f], Stéphane Aulagnier[g], Frédéric Blanc[a], François Gillet[a,h], Vincent Lacaze[i], Johan R. Michaux[h], Mélanie Némoz[a], Christian Pagé[j], José Miguel Sanchez-Perez[b,k], Sabine Sauvage[b,k], Pascal Laffaille[b,k]

[a]Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC - BP 57611 - 31076 Toulouse, France ; [b]CNRS; UMR 5245; CNRS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31326 Castanet-Tolosan, France ; [c]Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France ; [d]Université de Pau et des Pays de l'Adour, UFR Sciences & Techniques Côte Basque, Campus Montaury, 64600 Anglet, France ; [e]Université de Pau, Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications, LMAP CNRS-UMR 5142, Av. de l'Université, 64000 Pau, France ; [f]Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, CNRS UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293, Montpellier Cedex 5, France ; [g]INRA, UR 0035 CEFS Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage. Centre de recherche de Toulouse, 31320, Auzeville, France ; [h]Génétique des Microorganismes, Dépt des Sciences de la Vie, Univ. de Liège, Inst. De Botanique B22, BE-4000 Liège, Belgium ; [i]Association des Naturalistes d'Ariège - Vidallac 09240 ALZEN ; [j]Sciences de l'Univers au CERFACS, URA 1875, CERFACS/CNRS, 42 Avenue Gaspard Coriolis, 31057 Toulouse Cedex 01, France ; [k]Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet-Tolosan, France

Publié dans Biological Conservation



Biological Conservation 184 (2015) 182–192

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

Integrating hydrological features and genetically validated occurrence data in occupancy modelling of an endemic and endangered semi-aquatic mammal, *Galemys pyrenaicus*, in a Pyrenean catchment

Anaïs Charbonnel [a,b,c,*], Laëtitia Buisson [b,c], Marjorie Biffi [b,c], Frank D'Amico [d,e], Aurélien Besnard [f], Stéphane Aulagnier [g], Frédéric Blanc [a], François Gillet [a,h], Vincent Lacaze [i], Johan R. Michaux [h], Mélanie Némoz [a], Christian Pagé [j], José Miguel Sanchez-Perez [b,k], Sabine Sauvage [b,k], Pascal Laffaille [b,k]

[a] Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC, BP 57611, 31076 Toulouse, France
[b] CNRS, UMR 5245, CNRS, EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 31326 Castanet-Tolosan, France
[c] Université de Toulouse, INP, UPS, EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
[d] Université de Pau et des Pays de l'Adour, UFR Sciences & Techniques Côte Basque, Campus Montaury, 64600 Anglet, France
[e] Université de Pau, Laboratoire de Mathématiques et de leurs Applications, LMAP CNRS-UMR 5142, Av. de l'Université, 64000 Pau, France
[f] Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, CNRS UMR 5175, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France
[g] INRA, UR 0035 CEFS Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage. Centre de recherche de Toulouse, 31320 Auzeville, France
[h] Génétique des Microorganismes, Dépt des Sciences de la Vie, Univ. de Liège, Inst. De Botanique B22, BE-4000 Liège, Belgium
[i] Association des Naturalistes d'Ariège Vidallac, 09240 Alzen, France
[j] Sciences de l'Univers au CERFACS, URA 1875, CERFACS/CNRS, 42 Avenue Gaspard Coriolis, 31057 Toulouse Cedex 01, France
[k] Université de Toulouse, INP, UPS, EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet-Tolosan, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 30 July 2014
Received in revised form 10 January 2015
Accepted 15 January 2015

Keywords:
Pyrenean desman
Detection
Markovian site occupancy model
Habitat use
Soil and water assessment tool

ABSTRACT

As freshwater habitats are among the most endangered, there is an urgent need to identify critical areas for conservation, especially those that are home to endangered species. The Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) is a semi-aquatic mammal whose basic ecological requirements are largely unknown, hindering adequate conservation planning even though it is considered as a threatened species. Species distribution modelling is challenging for freshwater species. Indeed, the complexity of aquatic ecosystems (e.g., linear and hierarchical ordering) must be taken into account as well as imperfect sampling. High-quality and relevant hydrological descriptors should also be used. To understand the influence of environmental covariates on the occupancy and detection of the Pyrenean desman, we combine both a robust sign-survey data set (i.e. with genetic validation ensuring true presence information) and a hydrological model to simulate the flow regime across a whole catchment. Markovian site-occupancy analysis, taking into account sign detection and based on spatially adjacent replicates, indicated a positive influence of heterogeneity of substrate and shelters, and a negative influence of flow variability on Pyrenean desman detection. This valuable information should help to improve monitoring programs for this endangered species. Our results also highlighted a spatially clustered distribution and a positive influence of stream flow and number of tributaries on occupancy. Hence, modifications of flow regime (e.g. hydropower production, irrigation, climate change) and habitat fragmentation appear to be major threats for this species, altering the connectivity between tributaries and the mainstream river as well as between adjacent sub-catchments.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Freshwater habitats hold a notable biodiversity with for example, one third of vertebrate species being restricted to this ecosystem (Dudgeon et al., 2006). However, freshwater habitats are one of the most endangered ecosystems in the world (Vörösmarty et al., 2010) and human-induced alterations of the natural river conditions strongly affect aquatic biodiversity

* Corresponding author at: Université Paul Sabatier, Bât. 4R1, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France. Tel.: +33 (0)5 61 55 89 12.
E-mail addresses: anais.charbonnel@espaces-naturels.fr (A. Charbonnel), laetitia.buisson@univ-tlse3.fr (L. Buisson), m.biffi@live.fr (M. Biffi), Frank.Damico@univ-pau.fr (F. D'Amico), aurelien.besnard@cefe.cnrs.fr (A. Besnard), stephane.aulagnier@toulouse.inra.fr (S. Aulagnier), frederic.blanc@espaces-naturels.fr (F. Blanc), francois.gillet@espaces-naturels.fr (F. Gillet), vincent.l@ariegenature.fr (V. Lacaze), michaux@supagro.inra.fr (J.R. Michaux), melanie.nemoz@espaces-naturels.fr (M. Némoz), christian.page@cerfacs.fr (C. Pagé), jose-miguel.sanchez-perez@univ-tlse3.fr (J.M. Sanchez-Perez), sabine.sauvage@univ-tlse3.fr (S. Sauvage), pascal.laffaille@ensat.fr (P. Laffaille).

http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.019
0006-3207/© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

(Dudgeon et al., 2006; Vörösmarty et al., 2010). Extinction rates of freshwater fauna are currently extremely high (Allan et al., 2005) with around 15,000 freshwater species worldwide already extinct or imperiled as a result of human activity (Strayer and Dudgeon, 2010). As a consequence, there is an urgent need to identify critical areas for conservation of freshwater biodiversity especially for rare, endemic and endangered species.

Among rare freshwater species, the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) is one of the less well-known European mammals. The distribution of this small semi-aquatic species is restricted to the Pyrenees (Andorra, France and Spain), as well as parts of northern and central Spain and northern Portugal. In the French Pyrenees, the species lives in mountain brooks, cold and well oxygenated water courses from sea level to 2700 m (Némoz et al., 2011). The Pyrenean desman is becoming increasingly threatened, triggering several conservation regulations (Fernandes et al., 2008). Yet, even basic knowledge such as distribution range and habitat preferences that are essential for conservation planning are not complete for this species (Aymerich, 2004; Barbosa et al., 2009, 2010; Nores et al., 1992, 1999; Palmeirim et al., 1983; Queiroz et al., 1996).

The environmental factors influencing the spatial distribution of species can be identified by the use of Species Distribution Models (SDMs). They model the statistical relationships between species presence records and environmental variables, and may be used to predict habitat suitability for species in unsampled areas (Guisan and Zimmermann, 2000). A few studies have used SDMs for understanding the ecological requirements of the Pyrenean desman and have reported a positive influence of topographic variability, and a strong but contrasting influence of climatic variables, depending on the study area (Barbosa et al., 2009; Morueta-Holme et al., 2010; Williams-Tripp et al., 2012). A negative effect of the density of urban areas was also identified (Barbosa et al., 2009). As these studies were applied at large scales (e.g., the whole Iberian Peninsula) and with coarse resolution (e.g., 10 km), they did not take into account the particular features of freshwater environments.

Indeed, SDMs for aquatic species often fail to account fully for links between organism occurrence and environmental constraints imposed by river networks (Jähnig et al., 2012) as they do not take into account the linear configuration of the river network (SDMs built on grid cells with both aquatic and terrestrial ecosystems considered together; e.g. Blank and Blaustein, 2012; Domisch et al., 2013). Not accounting for these particular features seems to be appropriate for broad-scale studies as the use of climatic or topographic variables might be more meaningful (Bucklin et al., 2015). As aquatic species' movements are constrained by the spatial orientation of the watercourses and by the connectivity between streams and sub-catchments, such hydrological parameters should however be considered (Ottaviani et al., 2009), especially for small-scale predictions (e.g. across a river catchment). The importance of hydrological variables on freshwater species ecology and distribution is well known (e.g. Kuemmerlen et al., 2014) even for river birds (Royan et al., 2014) or semi-aquatic mammals (Pedroso et al., 2014; Toner et al., 2010). Despite this, hydrological variables (e.g. stream flow) are often ignored in SDMs due to the lack of fine scale spatial data available for studies conducted in large areas. A solution to counterbalance this lack of data may be to simulate flow variables using a hydrological model. One of the most commonly applied, the Soil and Water Assessment Tool (SWAT), is a catchment-scale, physically based model (Arnold et al., 1998), running on a daily time step and capable of continuous simulation over a long time period at different spatial scales (Gassman et al., 2007). By using spatial information (i.e. topography, climate, soil and land-use), SWAT simulates the hydrological cycle both in space and time (see Neitsch et al., 2005 for more details). To our knowledge, very few studies have coupled this tool with SDMs to understand the influence of hydrological parameters on the presence of aquatic species, and to predict habitat suitability (but see Jähnig et al., 2012; Kuemmerlen et al., 2014).

Another important challenge in SDMs is the quality of species presence–absence data. When surveys are based on the recording of indirect signs, such as faeces, ambiguous signs could lead to the risk of species misidentification, leading to false presences (i.e. wrongly attributed to the species of interest; Miller et al., 2011) or false absences (i.e. wrongly attributed to species other than the species of interest). To overcome this issue, techniques that identify species using faecal DNA analysis are increasingly used (Waits and Paetkau, 2005). Species detection is another major issue. It is well known that the absence of records in the field is a combination of undetected presences (i.e. false absences) and true absences (Gu and Swihart, 2004). Semi-aquatic mammals, such as the Pyrenean desman, are particularly sensitive to this detection issue as monitoring is usually based on faeces searches in heterogeneous environments (González-Esteban et al., 2003). Site occupancy models have been developed to deal with species detection issues at a large scale. They model the probability that a species occupies some sites even though the species has not been detected with any certainty when the sites were visited (MacKenzie et al., 2002). This class of models requires replication of detection-non detection data at sampling sites. Usually based on temporal replication, recent developments of site occupancy models now allow the use of spatial instead of temporal replicates. Among them, the Markovian occupancy model can be applied when spatially adjacent replicates are available at sites, to test for spatial correlation of occupancy probabilities between replicates (Charbonnel et al., 2014; Hines et al., 2010). To date, this recent model has rarely been applied to investigate the influence of covariates on species distribution (see however Barber-Meyer et al., 2013; Karanth et al., 2011; Thorn et al., 2011).

In this study, we applied the Markovian occupancy model to a genetically validated dataset for the Pyrenean desman, and used a hydrological model to simulate flow in the river network of a single catchment in the French Pyrenees. Our aim was to highlight the environmental factors, including hydrological variables, influencing detection and occupancy of this threatened semi-aquatic species for better implementation of conservation plans.

2. Methods

2.1. Study area

The upper river Salat (42–43°N, 0–1°W; drainage area = 1156 km^2) is a tributary of the river Garonne, located in the French Pyrenean Mountains (Fig. 1). This catchment has a stream length of 1388 km (CARTHAGE © DB, French database on thematic mapping of the Water Agencies, 2011 version http://www.sandre.eaufrance.fr). Elevation varies between 350 and 2870 m (mean elevation = 1200 m). Mean (±sd) annual rainfall, air temperature and stream flow are 1360.83 mm ± 216.72 (range = 1013.72–1998.49), 9.51 °C ± 1.76 (range = 4.21–12.11; Pagé and Terray, 2010) and 0.78 m^3/s ± 2.76 (range = 0.00–31.96; SWAT simulations, see 2.4), respectively. Land cover (Corine Land Cover © DB, map of the European environmental landscape, version 2006) is dominated by forests (50%) and herbaceous and shrubby vegetation (25%). We focused our study on this catchment because of (i) its representativeness of other French Pyrenean catchments, (ii) its conservation status (this catchment is part of a Natura 2000 site) and (iii) the known presence of Pyrenean desman (Bertrand, 1994). The stream network (CARTHAGE © DB) was

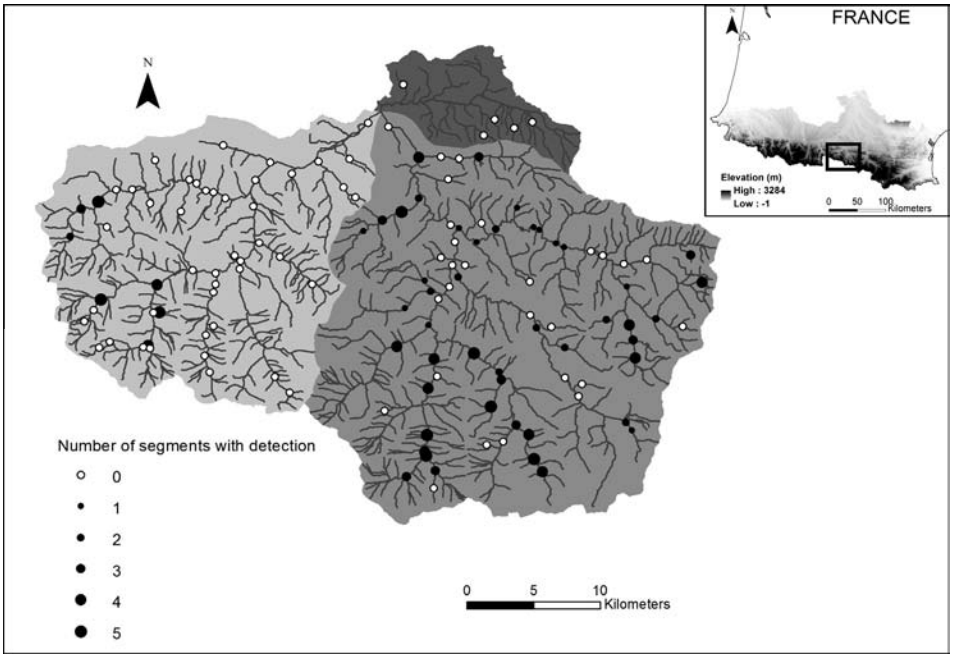


Fig. 1. Map of the upper Salat river catchment (study area) with hydrographic sub-sectors (light grey: Lez, medium grey: Salat and dark grey: Baup) and sampling site locations (dots, $n = 131$). The size of dots indicates the number of segments with detection for each site.

divided into 1388 1-km-long sections (hereafter simply called sections) for the computation of environmental covariates.

2.2. Field sampling

One hundred thirty-one sites (i.e. river transects) were surveyed for this study (Fig. 1). Sites were selected using a spatially balanced, Generalized Random Tessellation Stratified sampling which is known to produce survey designs suitable for aquatic systems (Stevens and Olsen, 2004). Searches for Pyrenean desman faeces were conducted along these river transects which were waded by pairs of skilled observers, meticulously inspecting each emergent rock, tree root or branch in the riverbed (i.e. river banks were not inspected). The number of observers was limited as much as possible across transects to minimize observer bias for sign detection. All faeces detected and suspected of being left by a Pyrenean desman based on colour, size, and position were harvested for genetic analysis. Surveys were conducted between 2011 and 2013 during the summer, when faeces appeared to persist longest, to maximize detection (Bertrand, 1994). We tried not to conduct surveys during or after a period of fluctuating water levels or heavy rainfall to minimize variations in sign detection probabilities (e.g., removal of faeces by rising water levels). Each site was a riverbed transect 500 m-long, which approximately matches the mean home range of the species (Melero et al., 2012). Each site was divided into five sub-units (i.e. segments) of equal length (i.e. 100 m) that constituted adjacent spatial replicates, as this segment length appears appropriate for the Pyrenean desman when analyzed with the Markovian occupancy model (Charbonnel et al., 2014). For each segment, information of detection or non-detection of faeces was thus available.

2.3. Genetic validation of faeces identification

Genomic DNA from faeces samples was extracted using the Stool Mini Kit (Qiagen Inc., Hilden, Germany). DNA extraction was conducted in a separate room with a UV-sterilised platform where no Pyrenean desman tissue samples had previously been treated. In order to identify the owner species of the faeces sample, we amplified a small cytochrome b fragment of approximately 400 bp using specific primers designed for this study (GPYRF1: 5′-TTGTAGAATGGAKCTGAGG-3′, GPYRF2: 5′-TTCCTTCACGAAACAGGATC-3′ and GPYRR1: 5′-GTCGGCTGCTAAAAGTCAGAATA-3′). PCRs were carried out in a volume of 9 μl containing 0.17 μl of forward primer GPYRF1 and 0.17 μl of reverse primer GPYRR1 (10 μM), 2.89 μl of sterile water, 0.58 μl of dNTPs (10 μM), 1.70 μl of $MgCl_2$ (25 mM), 3.40 μl of 5X GoTaq® buffer reaction (Promega Inc., Madison, USA), 0.09 μl of GoTaq® DNA polymerase (Promega Inc., Madison, USA) and 8 μl of DNA. Amplifications were performed in a thermal cycler VWR Unocycler using one activation step at 94 °C for 5 min followed by 40 cycles (denaturation at 94 °C for 50 s, annealing at 52 °C for 45 s, extension at 72 °C for 45 s) and final extension step at 72 °C for 10 min. Three microlitres of the PCR product were amplified in a nested PCR with 14 μl of the PCR mixture described above with additions of 5 μl of sterile water and 0.17 μl of forward primer GPYRF2 (10 μM) in place of GPYRF1. PCR products were sequenced on an Applied Biosystems® 3730 DNA analyzer and verified using CHROMASPRO v 1.5 (http://technelysium.com.au). Sequences were then submitted to the BLAST® functionality available on the NCBI website (http://blast.ncbi.nlm.nih.gov). For a detailed description of the protocol, see Gillet et al. (in press).

2.4. Simulation of stream flow using SWAT model

The combined use of hydraulic and distribution models involves hydrological information available at the same spatial resolution (here, 1-km river sections). SWAT requires several input datasets using the ArcSWAT interface in ArcGIS 10.0 (Winchell et al., 2007). SWAT uses a topography map to delineate the watershed that was divided into 1165 sub-basins (mean surface area = 100 ha ± 82; mean reach length = 873 m ± 704) with a discretization scale of 50 ha (Fig. 2). In this study, we used (i) a 25 m resolution Digital Elevation Model (ALTI © DB – IGN), (ii) a 1 km resolution Digital Soil Map of the World (FAO, 2007), and (iii) a 250 m resolution land cover map (BDOS ©, Regional Natural

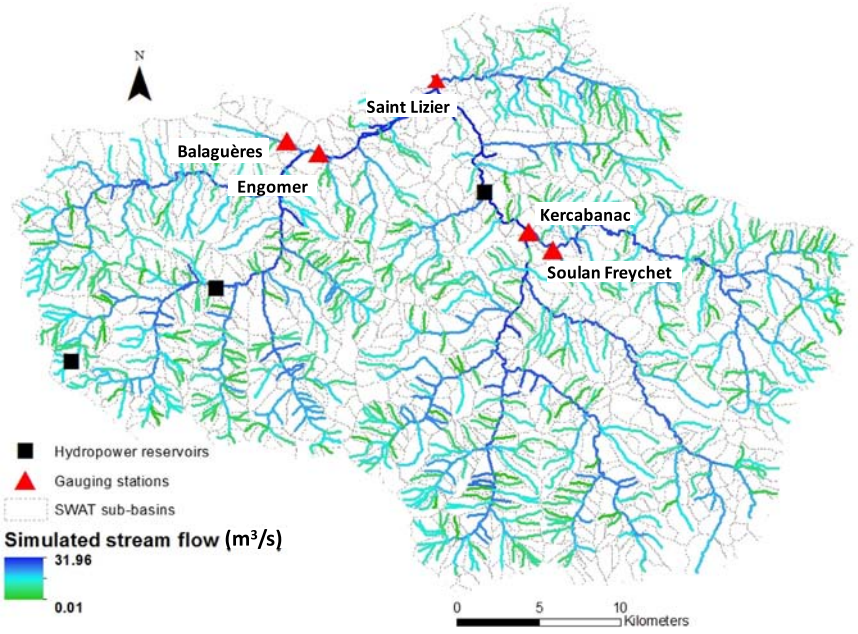


Fig. 2. Map of SWAT sub-basin distributions, hydropower reservoirs (black squares) and gauging stations (red triangles) used to calibrate and validate SWAT modelling. The average simulated stream flow (1992–2011) is also shown. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Parks of Midi-Pyrénées). The climatic variables used to calibrate the SWAT models included daily rainfall, maximum and minimum air temperature, solar radiation, wind speed and relative humidity. Climatic variables were derived from the SAFRAN © DB (1992–2011) which has a spatial resolution of 8 km and accounts for the influence of the topography on the atmospheric variables (Habets et al., 2008). As our study area was located in a mountainous region, we modified snow parameters to calibrate SWAT and improved flow simulations (Appendix A, Supplementary Materials). Observed monthly output flows of three hydropower reservoirs (Fig. 2; Electricity of France) were also included in simulations to increase their accuracy. After running SWAT, simulated stream flows were available in the 1165 sub-basins with a monthly time step, between 1992 and 2011. For each of the 1388 1-km sections, the flow value assigned was that of the sub-basin it was included in. A simulation period of 20 years was chosen to reduce the influence of years with extreme hydrological events (e.g. flood, low water). Average monthly stream flow data recorded from 1992 to 2011 were available at five gauging stations (Fig. 2) and used to calibrate and evaluate the performance of the SWAT simulations using three different metrics: the Spearman correlation coefficient (rho), the coefficient of determination (R^2) and the Nash–Sutcliffe Efficiency (NSE) calculated between measured and simulated stream flow (e.g. Kiesel et al., 2010; Moriasi et al., 2007). As is typically done (Qi and Grunwald, 2005), the model was calibrated using the gauging station located at the outlet ("Saint-Lizier") and validated at the four other gauging stations (Fig. 2).

2.5. Covariates influencing detection and occupancy

2.5.1. Covariates related to detection probability

Bias in sign detection may arise due to a variety of factors including weather, habitat structure and observer. First, species detection is known to be influenced by the experience of the observer (MacKenzie et al., 2006). Hence, we used the pairs of observers who inspected each transect as a first covariate (OBS; 3 categories). For the Pyrenean desman, we then hypothesized that substrate heterogeneity influences faeces detection as emergent items are supports for faeces deposits. We could expect that the greater the heterogeneity, the higher the detection. Hence, during sampling, observers visually assessed the percentage of heterogeneity of substrate and shelters (e.g. rocks, tree roots or branches) in the riverbed (SUBSTRATE) that was classified in four categories: 0–25%, 26–50%, 51–75% and 76–100%. The 0–25% category indicated a riverbed with homogeneous substrate and few or no shelters whereas the 76–100% category indicated a riverbed with a very high diversity of substrate and shelters (e.g. rocks, tree roots or branches). In addition, rainfall may negatively influence the faeces detection by washing out emergent items, as already shown for the European otter (*Lutra lutra*; Reid et al., 2013). It could thus be more difficult to find faeces in areas with high annual rainfall as items are regularly washed out. Flow variability might also influence detection with higher variation in stream flow resulting in faeces regularly removed by the fluctuating water level, and thus a lowered detection. Consequently, we used the mean annual rainfall (RAIN, mean of the annual rainfall from 1992 to 2011, mean across the 131 river transects = 1252.80 mm ± 154.75) and the inter-monthly flow variability (FLOW VAR, variance of the twelve monthly flows simulated from SWAT, averaged from 1992 to 2011, mean = 1.81 ± 7.40). All these covariates were calculated for each 1-km section.

2.5.2. Covariates related to occupancy probability

We used four covariates that were not highly correlated ($|r| \leqslant 0.60$) in the Markovian occupancy model. First, we used the mean monthly flow (FLOW, mean of the twelve monthly flows, averaged from 1992 to 2011, simulation of SWAT models, mean = 1.48 $m^3/s \pm 2.76$). Second, we calculated eight climatic covariates over the period 1992–2011 (Pagé and Terray, 2010): the mean (±sd) annual temperature (10.4 °C ± 1.34), the mean temperature of the coldest month (2.38 °C ± 1.23), the mean temperature of the warmest month (18.74 °C ± 1.32), the inter-annual temperature variability (32.39 ± 6.17), the mean annual rainfall (1253 mm ± 1.55), the mean rainfall of the driest month (32.33 mm ± 4.57), the mean rainfall of the wettest month

(214.4 mm ± 2.41) and the inter-annual rainfall variability (359.50 ± 9.76). As they were quite strongly correlated ($|r| \geqslant 0.72$), we used the first axis of a principal component analysis (PCA) which explained 93.80% of the variation of the climatic covariates as a synthetic covariate (CLIMATE). Its values increased as mean annual rainfall increased while mean annual temperature decreased. For both FLOW and CLIMATE, linear and quadratic terms were included in occupancy models. Third, we calculated the number of tributaries (TRIBUTARIES, derived from CARTHAGE © DB, mean = 3.11 ± 1.99) for each 1-km section and its proximal upstream and downstream sections. Finally, the influence of the three main hydrographic sub-sectors was also tested (SUB-SECTOR; 3 categories; CARTHAGE © DB; Fig. 1). To improve the convergence of occupancy models, all non-categorical covariates were log-transformed and normalized.

2.6. Data analysis

We applied to our dataset the Markovian occupancy model recently developed by Hines et al. (2010) which estimated four parameters: p, the probability of detecting the species conditional on the presence of the species on the site (i.e. probability of detection); ψ, the probability that a site is occupied or used by a species (i.e. probability of site occupancy); θ_0, the probability that a species is present on a segment given that the site is occupied but the species was absent on the previous adjacent segment; and θ_1, the probability that a species is present on the segment given that the site is occupied and that the species was present on the previous adjacent segment (see Charbonnel et al., 2014, and Hines et al., 2010 for more details about the parameters estimated).

To evaluate the predictive accuracy of our final model predictions, we used a jackknife iterative procedure, best suited for small data sets ($n = 131$) than the traditional partitioning in 70% for calibration and 30% for validation. Thus, the model selection process described below was repeated 131 times. This model selection process initially focused on determining a suitable covariates model structure for detection (p) and subsequently used this model structure to test combinations of covariates for occupancy (ψ). We first defined a full occupancy model (i.e. including all four occupancy covariates) based on the recommendations of Burnham and Anderson (2002) and MacKenzie et al. (2006). Then, we formulated covariates for detection, either without any covariates, or individually or in additive combination, restricting models to a maximum of two covariates to reduce convergence problems (Burnham and Anderson, 2002). This resulted in eleven different models. All model comparisons were based on Akaike Information Criterion (AIC) values (Burnham and Anderson, 2002). The Akaike weights (ωi) were also calculated. To assess the relative importance of each detection covariate, the sum of ωi of models ($\Sigma \omega i$) that included each covariate was calculated. As this process was repeated 131 times (see above), we then summed the Akaike weights obtained for the 131 iterations. Based on this global Akaike weight, the detection covariates were ranked and the ones with the highest rank were selected to fix the model structure for p. Thereafter, we kept this model structure component unchanged and ran further occupancy analyses to compare models involving either no covariates or all combinations of covariates for ψ, resulting in sixteen models. No covariates were included for local occupancy parameters θ_0 and θ_1 to reduce the number of parameters to estimate. Like for detection covariates, the global Akaike weight of each occupancy covariate was calculated. For each iteration, model averaging was used to determine the effect size (β regression coefficient) of each covariate across the top set of models ($\Delta AIC \leqslant 2$; Burnham and Anderson, 2002). Finally, a global average coefficient was computed for each covariate across the 131 iterations, and used to build covariate response curves for occupancy and detection. Ninety-five percent confidence intervals were calculated through the jackknife procedure. Estimates obtained through model averaging for each iteration were then used to predict occupancy probabilities over the whole Salat catchment. A final prediction map was thus produced through the computation of average probabilities across the 131 iterations. The predictive accuracy was evaluated using the area under the ROC curve (AUC) which is an index of classification accuracy independent of species prevalence and arbitrary threshold effects (Manel et al., 2001). We fitted all the models using the freeware PRESENCE v. 6.2 (Hines, 2006) and R.2.14.1.

3. Results

3.1. Desman detection

A total of 579 faeces were collected from 94 out of the 131 sampled sites. Sixty-nine percent of these faeces were genetically confirmed to be Pyrenean desman, sampled in 54 sites (i.e. 41% of sampling sites with at least one detection event during the survey). DNA included in 27% of the collected faeces was too degraded to accurately identify the author of the faeces. Four percent of the 579 collected faeces were allocated to another species (e.g. 2% to *Neomys* spp.). Among the 54 sites where the presence of desman was genetically confirmed, 13 had only one 100-m segment with detection, 11 had two segments with detection, 9 had three segments with detection, 12 had four segments with detection and 9 had all the five segments with detection. Eighty-seven percent of sites with detection were located in the Salat sub-sector, 13% in the Lez while no presence was recorded in the Baup sub-sector (Fig. 1).

3.2. SWAT flow simulation

SWAT simulations of stream flow were accurate, as indicated by the model evaluation statistics computed between measured and simulated monthly stream flow at the gauging station used for calibration (rho = 0.89; $R^2 = 0.78$; NSE = 0.73; "Saint Lizier"; Figs. 2 and 3a). According to Moriasi et al. (2007), the evaluation statistics were also considered to be high at the gauging stations used for the validation step ($0.85 \leqslant$ rho $\leqslant 0.91$; $0.62 \leqslant R^2 \leqslant 0.85$; $0.60 \leqslant$ NSE $\leqslant 0.8$; Fig. 3c–e), except the Balaguères station (rho = 0.81; $R^2 = 0.50$; NSE = 0.33; Fig. 3b). Simulated mean monthly flow over the 1992–2011 period ranges spatially from 0.01 to 31.96 m^3/s, with a mean of 0.78 m^3/s (Fig. 2).

3.3. Influence of covariates on detection and occupancy

The covariate that influenced desman detection most was FLOW VAR (global Akaike weight = 130.56) followed by SUBSTRATE (global Akaike weight = 70.26). OBS had a moderate influence (global Akaike weight = 44.83) while RAIN (global Akaike weight = 0.60) did not explain desman detection at all. To avoid statistical convergence issues when building occupancy models, only the first two covariates, FLOW VAR and SUBSTRATE, were retained. The probability of detecting Pyrenean desman faeces decreased sharply with increasing flow variability (Fig. 4a) and was higher in streams dominated by heterogeneous substrates and shelters in spite of a large variability in detection probabilities for stream reaches with low heterogeneity (Fig. 4b).

For desman occupancy, the covariate SUB-SECTOR exerted the strongest influence (global Akaike weight = 131.00). FLOW was also important (global Akaike weight = 88.99) followed by TRIBUTARIES (global Akaike weight = 76.20) and then CLIMATE (global Akaike weight = 57.07). The Pyrenean desman occupancy was very

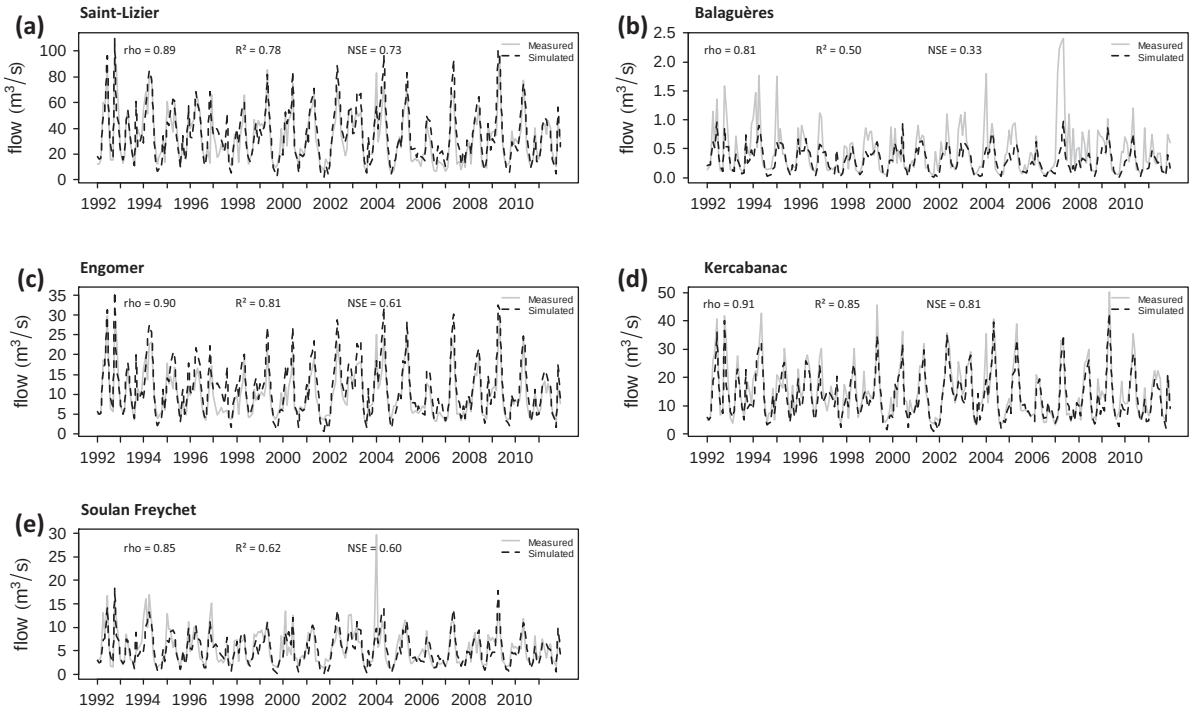


Fig. 3. Measured (grey) and simulated (black) Soil and Water Assessment Tool (SWAT) stream flow at the downstream gauging station used for the calibration step (a) and at gauging stations used for the validation step (b–e; see Fig. 1 for the location). Model simulations were evaluated with the Spearman coefficient correlations (rho), coefficient of determination (R^2), and Nash–Sutcliffe efficiency (NSE) between measured and simulated stream flow.

different between sub-sectors with the highest occupancy probabilities for stream sections located in the Salat sub-sector (Figs. 1 and 4c). As no detection event has been reported in the Baup sub-sector (Fig. 1), occupancy probability in this area was estimated to be null by the model. Both covariates FLOW and TRIBUTARIES had a positive influence on occupancy probability (Fig. 4d and e) suggesting that the Pyrenean desman has a higher occupancy probability in stream sections with high mean monthly flow and several tributaries. For example, in the Salat sub-sector, occupancy probability raises rapidly over 0.9 from 5 m^3/s flow values. Finally, it appears that the Pyrenean desman occupancy was higher in areas with more abundant annual rainfall and colder annual temperature (i.e. high values of CLIMATE; Fig. 4f), although this covariate was the least influencing.

Expected local spatial dependence was highlighted by the average model estimates that showed that the probability of Pyrenean desman sign presence on a segment, given absence on the previous segment (θ_0 = 0.48, 95% CI = 0.46–0.49) was lower than the probability of Pyrenean desman sign presence on a segment given presence on the previous segment (θ_1 = 0.72, 95% CI = 0.71–0.73).

3.4. Predictive occupancy map

The average predicted occupancy probability for the Pyrenean desman across the study area had a moderate accuracy compared to observations given that AUC value was 0.74. Occupancy probability estimates ranged from 0 to 0.97 suggesting that some streams are very suitable for the Pyrenean desman while others are not suitable at all in the upper Salat catchment. There was a strong contrast among occupancy probabilities predicted on sections of the three sub-sectors, with a mean occupancy of 0.63 ± 0.18 in the Salat, 0.15 ± 0.12 in the Lez and 0.00 ± 0.00 in the Baup (Figs. 1, 4c and 5a). Higher occupancy probabilities were predicted for major rivers of the Lez and Salat sub-sectors while lower occupancy probabilities were predicted for small tributaries (Fig. 5a), underlining the positive relationship with stream flow. These predictions indicate a potential linear distribution of 176 km (12.5%) with predicted occupancy probability ⩾0.80, and 462 km (32.7%) with predicted probabilities ⩾0.60 in the whole upper Salat river catchment. Last, the area with the highest variability in predicted occupancy across the 131 iterations was located on the Lez river, upstream of the Lez and the Salat confluence, and also in the headwaters of the Lez sub-sector (Fig. 5b).

4. Discussion

4.1. Detection probability of the Pyrenean desman – implications for monitoring

We have emphasized that the probability of detecting desman faeces decreases in areas with high flow variability, which may regularly submerge emergent items where the desman usually leaves its faeces and thus limit the accumulation of signs. In agreement with Aymerich and Gosàlbez (2004), we thus suggest that periods of heavy rain or high water flow as well as the period shortly following flood events should be avoided when survey involves faeces detection. We also showed that the detection probability rises in streams with a larger diversity of substrate and shelters. This result is consistent with Nores et al. (1992) who suggested that the availability of emergent items may influence the faeces detectability of the Pyrenean desman. When streams with a homogeneous substrate and shelters or high flow variability (natural or artificial) have to be monitored, more efforts in sampling should therefore be directed towards compensating the lowest detection, or other survey methods with higher detection efficiency (e.g. live trapping) should be applied (González-Esteban et al., 2003).

4.2. Variables influencing occupancy of the Pyrenean desman

We found that stream flow has a strong and positive influence on the occupancy of the Pyrenean desman. Some authors also

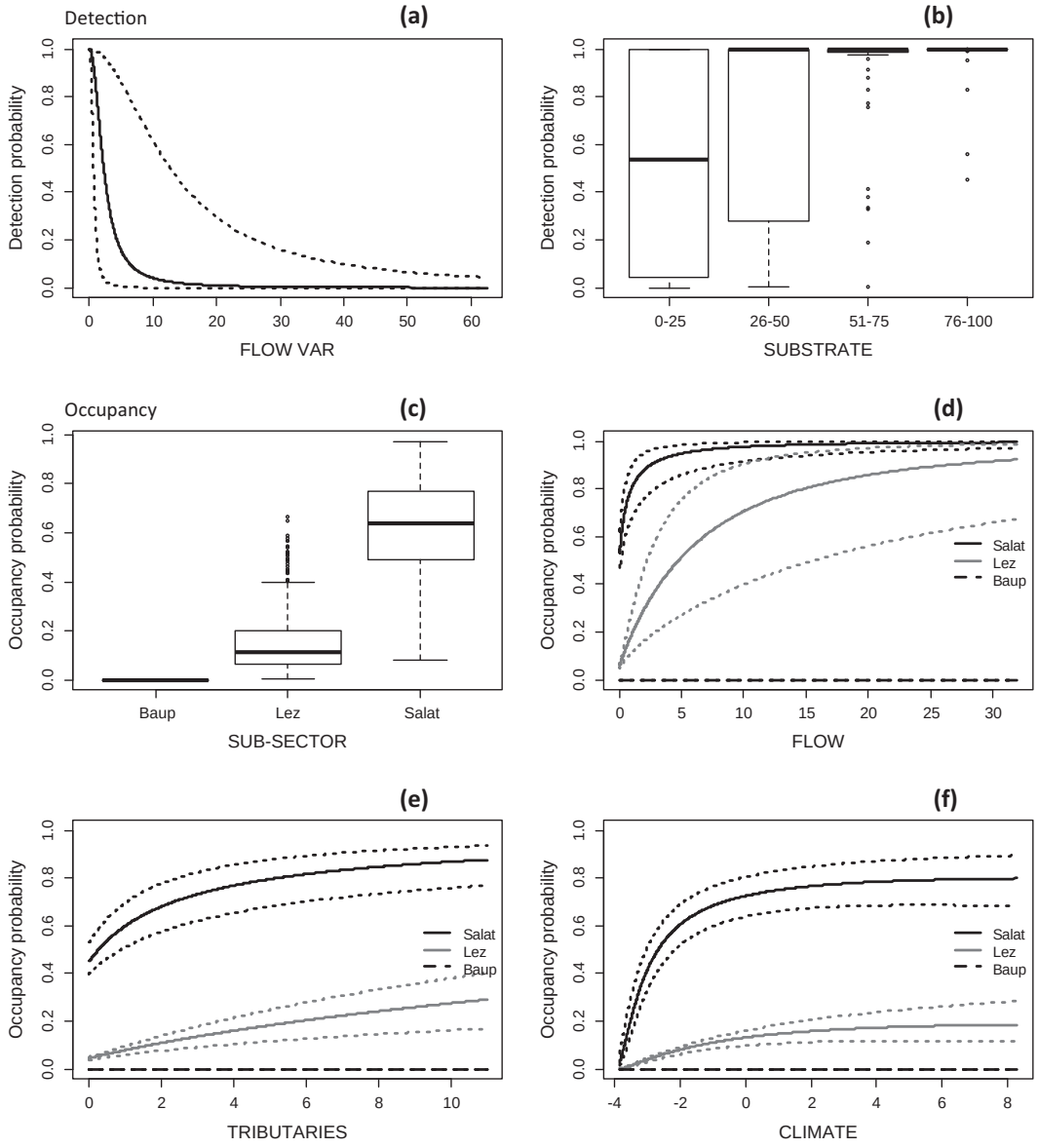


Fig. 4. Relationship between detection (a, and b) and occupancy (c–f) probability, and covariates for the Pyrenean desman in the upper Salat river catchment. All the figures show the average probabilities predicted along the range of each covariate (solid black lines) and their 95% confidence intervals (dotted lines), except Fig. 4b which plots the estimated detection probabilities in the 131 sites according to substrate heterogeneity categories, and Fig. 4c which plots the predicted occupancy probability for the whole study area (1388 1-km long sections) according to the sub-sector. Predictions were computed with the other covariates at their mean values.

suggested a preference of this species for fast flowing waters (Nores et al., 1992; Queiroz et al., 1993, 1996; Ramalhinho and Boa Vida, 1993). One hypothesis to explain this preference for high water flow in mountainous regions would be that abundance and richness of invertebrates, which are the main prey of the Pyrenean desman (Bertrand, 1994), are known to be positively related to flow (Aymerich, 2004; Dewson et al., 2007). This finding is also in accordance with Nores et al. (1992) who suggested that the factors that influence the Pyrenean desman the most are those related to hydrology characteristics. They proposed a rather mechanical explanation for this preference arguing that high water velocity may help the desman float in the water for optimal use of its resources. Nores et al. (1992) found that the presence of the Pyrenean desman was favoured for a water velocity greater than 0.2 m/s. In our study, highest occupancy was obtained for river transects with flow above 5 m^3/s and 15 m^3/s in the Salat and Lez sub-sectors, respectively. But, we can observe that for these two sub-sectors, the most rapid increase of occupancy is obtained up to 5 m^3/s, and grows beyond this value much more slowly, meaning that this species can tolerate quite high flow. On a larger scale (e.g. Iberian Peninsula), Barbosa et al. (2003) and Morueta-Holme et al. (2010) highlighted the importance of water abundance, owing to the amphibious lifestyle of the Pyrenean desman, as more water offers better habitat conditions and greater food availability. As suggested by Aymerich (2004), artificial reduction of flow regime (e.g. due to hydropower production or irrigation) likely has a negative impact on Pyrenean desman occurrence, especially in mountain rivers which are more sensitive to flow reduction. Our results also revealed the positive influence of the number of tributaries on the presence of the Pyrenean desman. A high number of tributaries may act as refuge areas in case of natural or artificial flooding (Lake, 2000), which can facilitate the recolonization of disturbed sites by the species. The strong influence of the geographic area that we found may indicate that Pyrenean desman occurrences show spatial clustering, with an influence of terrestrial barriers, and that dispersal is mainly constrained by aquatic

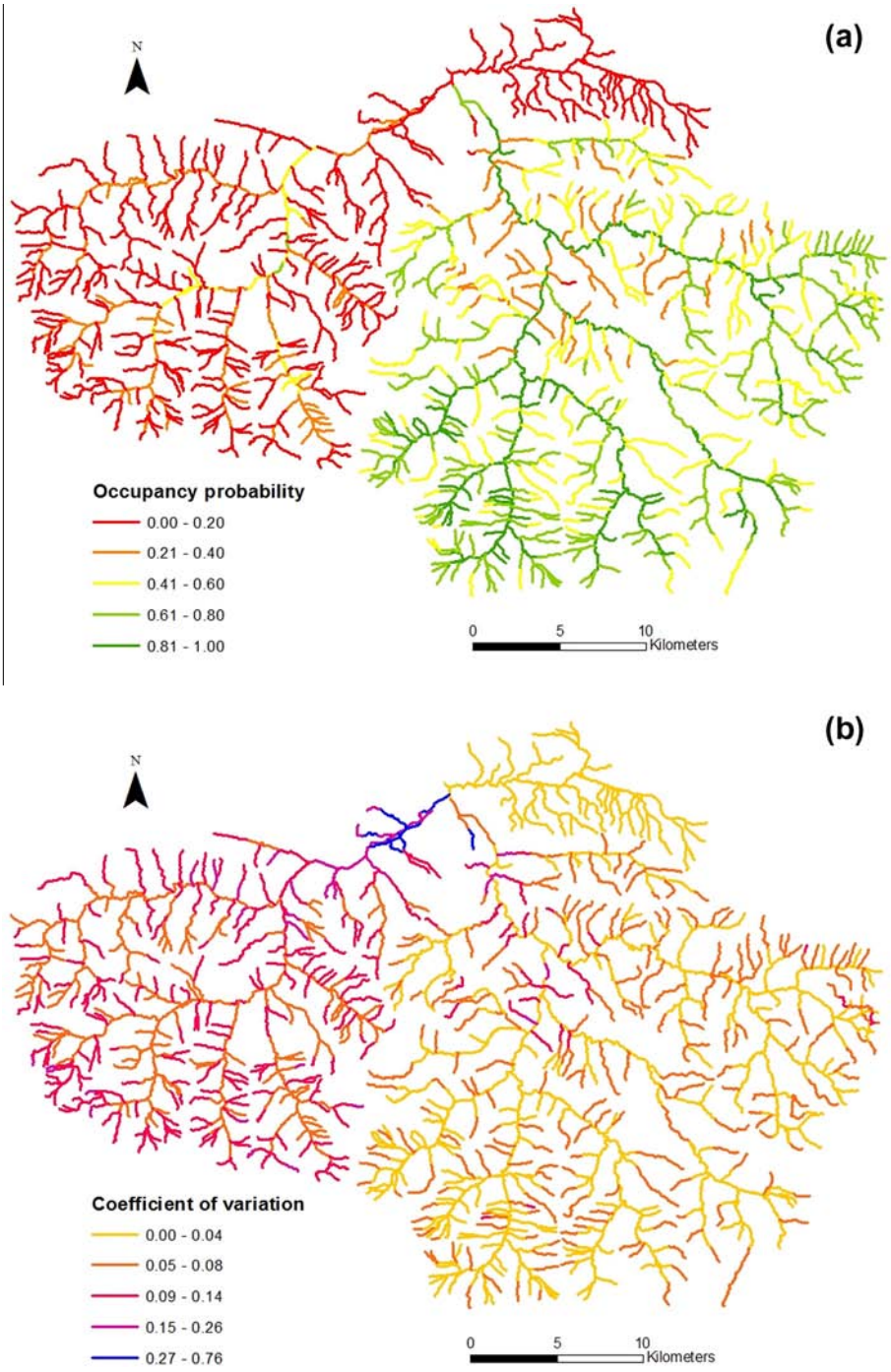


Fig. 5. Maps of (a) the average predicted occupancy probability of the Pyrenean desman in the upper Salat river catchment across the 131 iterations and (b) the prediction variability (i.e. coefficient of variation) across the iterative jackknife procedure. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

environments (Filipe et al., 2009). Spatial structuring of distribution for other semi-aquatic species less restricted to aquatic habitats, such as the European otter *(Lutra lutra*), has already been emphasized and is thought to result from population dynamics (Barbosa et al., 2003). We never found Pyrenean desman faeces in the Baup catchment, which we assume to be caused by extremely low sign detection or possible extirpation of desman from this area due to unsuitable environmental conditions within this catchment (i.e. agricultural land, drier and warmer climate). The spatial clustering of Pyrenean desman occurrences and the high probability of suitable habitats in the Salat sub-sector both suggest that this area may represent one large population connected by movement and gene flow. Stream connectivity should thus be favoured as habitat fragmentation could potentially decrease demographic support for tributaries and lead to isolation of populations, as mentioned by Nores et al. (1999) and Queiroz et al. (1996). Until more data on movement and dispersal of the Pyrenean desman are available, the most cautious conservation strategy is thus to protect habitat quality and connectivity throughout the entire sub-sector. The predicted occupancy map would therefore be useful as a decision-making instrument for future developments within this catchment.

Lastly, studies previously conducted on a larger scale revealed the importance of climate to explain the Pyrenean desman distribution. Indeed, it has been shown that mean annual precipitation has a positive influence and annual air temperature a negative influence in Spain and Portugal (Barbosa et al., 2009, 2010; Morueta-Holme et al., 2010). By contrast, a negative relationship between precipitation and the presence of Pyrenean desman as well as a positive relationship with air temperature were found in France (Williams-Tripp et al., 2012). At a finer scale (i.e. catchment scale), we found a pattern similar to that reported in Spain and Portugal, but our results suggest that climatic variables appear to be much less influential than the three other covariates considered. This contrasted result is consistent with the fact that hydrology is known to be more important in structuring the distribution of aquatic species within the species range than climate which drives spatial distribution at larger scales (Bucklin et al., 2015; Morueta-Holme et al., 2010).

4.3. Better accounting for the hydrology when modelling the distribution of aquatic species

In aquatic ecosystems, abiotic factors that structure freshwater species distribution are different from those that influence species in terrestrial environments (Jähnig et al., 2012). However, hydrological variables are rarely taken into account into SDMs due to a lack of detailed data for the whole study area. Applying SDMs at fine scales (e.g. catchment scale) may result in an incomplete description of species ecological niche (Ottaviani et al., 2009) as these factors are known to strongly influence the distribution of freshwater species. Hence, as mentioned by Jähnig et al. (2012), integrated modelling approaches are needed to provide habitat suitability predictions of aquatic organisms using adequate predictors. Some hydrological models such as the SWAT model make it possible to simulate stream flow across an entire stream network and then to use flow as an input variable in SDMs. For example, by using hydrological and hydraulic models, Jähnig et al. (2012) simulated water levels, flow velocities and sediment processes in a river section, to serve as inputs into an SDM applied to a freshwater mollusc. All these hydrological and hydraulic parameters appeared to explain significantly its occurrence. Moreover, Kuemmerlen et al. (2014) used SWAT to simulate hydrological factors (e.g. flow seasonality, flow range) and applied SDMs to invertebrate species at the catchment scale. They showed more accurate predictions of habitat suitability when hydrological factors were included among the predictors. Coupling between a hydrological model and SDMs thus appears promising to get more accurate predictions of species distribution from SDMs in freshwater ecosystems at fine resolution (Kuemmerlen et al., 2014). This should be applied to a wider range of aquatic and semi-aquatic species (e.g. mammals, birds, reptiles, amphibians, fish, stream invertebrates), especially for studies at local scales to improve ecological knowledge about these species.

4.4. Accounting for the imperfect detection of species

A major issue in monitoring wild animal populations is the difficulty to detect species. This problem can be taken into account using occupancy models to avoid false absence data (MacKenzie et al., 2006). The value of these statistical methods has been largely acknowledged during the last few years with many applications for a wide diversity of species such as insects (Kéry et al., 2010), fish (Comte and Grenouillet, 2013), reptiles (Durso et al., 2011) and birds (Kéry et al., 2013). In our study, in spite of quite high detection probabilities found for the Pyrenean desman, the use of a site-occupancy model has limited the risk of underestimating the Pyrenean desman occupancy. More generally, occupancy models may avoid introducing errors into distribution patterns (Comte and Grenouillet, 2013) or introducing bias into wildlife-habitat relationships (Gu and Swihart, 2004; Kéry et al., 2010), two issues that are crucial for species with low detectability. Indeed, for rare, secretive or nocturnal species, it may be difficult to detect individuals visually and logistics constraints may appear for surveys in rough terrain (Aing et al., 2011). Consequently, survey methods based on recording indirect signs have become standard practice for many species (Heinemeyer et al., 2008). Depending on the species ecology, if the data are based on sign surveys and sampled following a design with spatially adjacent replicates, they could be analyzed with the Markovian occupancy model. This may concern species that use trails to move as do many large mammals (Barber-Meyer et al., 2013; Karanth et al., 2011; Thorn et al., 2011), using a linear home range (e.g. species living along rivers or ecotones) or species for which surveys follow a linear configuration (e.g. roads, trails) such as those carried out in remote systems (e.g. mountains, forests). Moreover, spatially adjacent replicates have the advantage of being more effective and straightforward to implement than temporal replication (see Charbonnel et al., 2014 for more details).

Whereas the importance of accounting for false negative errors is frequently recognized, much less attention has however been given to false positives (Miller et al., 2011). A specific occupancy model developed by Royle and Link (2006) can account for false positives when genetic analyses are too expensive and not appropriate for some survey techniques (e.g. listening points). In our case, DNA analyses were appropriate to avoid false positives that would have occurred by misidentifying the faeces of other species (e.g. *Neomys* spp., *Glis* spp., *Myotis* spp, *Turdus* spp., *Pordarcis* spp.) as being Pyrenean desman. For species with shrinking ranges, false-positive observations may thus result in an underestimation of the population decline. However, the use of modern DNA techniques makes sure that a faeces sample belongs to the species of interest, thus resulting in a reduced risk of overestimating occupancy probabilities. Given the serious consequences of inaccurate estimates of the status of rare species for conservation and management decisions, accounting for false-positive errors should be an important component when designing and analyzing monitoring programs for rare species (Miller et al., 2011) or species for which surveys are based on the recording of indirect cues (e.g. scats) like many carnivore species (Heinemeyer et al., 2008).

Acknowledgements

We thank all the field investigators who helped for the field work: R. Lassus, F. Julien, F. Gilbert, S. Perré and A. Denis. We are also grateful to SWAT modellers for their precious help: Y. Grusson, A. Uhart, X. Sun, J. Payoux, as well as the R modeller A. Maire, and J. Brown and M. Williams-Tripp for the implementation of the GRTS sampling. Thank to S. Danflous who corrected the English text, and the Parc Naturel Régional des Pyrénées ariégeoises for the availability of the land use database (BDOS © 2013). This study was funded by ANRT (Cifre n° 2011/1018), EDF (Electricité de France) and European Union (FEDER) and is part of the French conservation Action Plan for the Pyrenean desman (2010–2015) supervised by DREAL MP (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement de Midi-Pyrénées) and coordinated by the CEN MP (Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées).

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.019.

References

Aing, C., Halls, S., Oken, K., Dobrow, R., Fieberg, J., 2011. A Bayesian hierarchical occupancy model for track surveys conducted in a series of linear, spatially correlated, sites. J. Appl. Ecol. 48, 1508–1517.
Allan, J.D., Palmer, M., Poff, N.L., 2005. Climate change and freshwater ecosystems. In: Lovejoy, T.E., Hannah, L. (Eds.), Climate Change and Biodiversity. Yale University Press, pp. 274–290.
Arnold, J.G., Srinivasan, R., Muttiah, R.S., Williams, J.R., 1998. Large area hydrologic modeling and assessment Part I: model development. J. Am. Water Resour. Assoc. 34, 73–89.
Aymerich, P., 2004. Els micromamıfers semiaquatics d'Andorra: distribucio i estat de conservacio. Habitats 9, 26–34.
Aymerich, P., Gosàlbez, J., 2004. La prospección de excrementos como metodología para el estudio de la distribución de los musgaños. Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos, vol. 16, pp. 83–90.
Barber-Meyer, S.M., Jnawali, S.R., Karki, J.B., Khanal, P., Lohani, S., Long, B., MacKenzie, D.I., Pandav, B., Pradhan, N.M.B., Shrestha, R., Subedi, N., Thapa, G., Thapa, K., Wikramanayake, E., 2013. Influence of prey depletion and human disturbance on tiger occupancy in Nepal. J. Zool. 289, 10–18.
Barbosa, A.M., Real, R., Olivero, J., Vargas, J.M., 2003. Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. Biol. Conserv. 114 (377), 387.
Barbosa, A.M., Real, R., Vargas, J.M., 2009. Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. Ecol. Model. 220, 747–754.
Barbosa, A.M., Real, R., Vargas, J.M., 2010. Use of coarse-resolution models of species' distributions to guide local conservation inferences. Conserv. Biol. 24, 1378–1387.
Bertrand, A., 1994. Répartition géographique et écologie alimentaire du desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus (Geoffroy, 1811) dans les *Pyrénées françaises*. Diplôme Universitaire de Recherche, Toulouse.
Blank, L., Blaustein, L., 2012. Using ecological niche modeling to predict the distributions of two endangered amphibian species in aquatic breeding sites. Hydrobiologia 693, 157–167.
Bucklin, D.N., Basille, M., Benscoter, A.M., Brandt, L.A., Mazzotti, F.J., Romañach, S.S., Speroterra, C., Watling, J.I., 2015. Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. Divers. Distrib. 21, 23–35.
Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, NY.
Charbonnel, A., D'Amico, F., Besnard, A., Blanc, F., Buisson, L., Némoz, M., Laffaille, P., 2014. Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape. J. Appl. Ecol. 51, 1425–1433.
Comte, L., Grenouillet, G., 2013. Species distribution modelling and imperfect detection: comparing occupancy versus consensus methods. Divers. Distrib. 19, 996–1007.
Dewson, Z.S., James, A.B.W., Death, R.G., 2007. A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. J. North Am. Benthol. Soc. 26, 401–415.
Domisch, S., Araújo, M.B., Bonada, N., Pauls, S.U., Jähnig, S.C., Haase, P., 2013. Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. Glob. Change Biol. 19, 752–762.
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. Biol. Rev. 81, 163–182.
Durso, A.M., Willson, J.D., Winne, C.T., 2011. Needles in haystacks: estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. Biol. Conserv. 144, 1508–1515.
Fernandes, M., Herrero, J., Aulagnier, S., Amori, G., 2008. Galemys pyrenaicus. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 20 March 2013.
Filipe, A.F., Araújo, M.B., Doadrio, I., Angermeier, P.L., Collares-Pereira, M.J., 2009. Biogeography of Iberian freshwater fishes revisited: the roles of historical versus contemporary constraints. J. Biogeogr. 36, 2096–2110.
Gassman, P.W., Reyes, M.R., Green, C.H., Arnold, J.G., 2007. The soil and water assessment tool: historical development, applications, and future research directions. Trans. Am. Soc. Agric. Biol. Eng. 50, 1211–1250.
Gillet, F., Cabria Garrido, M. T., Némoz, M., Blanc, F., Fournier-Chambrillon, C., Sourp, E., Vial-Novella, C., Aulagnier, S., Michaux, J., in press. PCR-RFLP identification of the endangered Pyrenean desman, Galemys pyrenaicus (Soricomorpha, Talpidae), based on faecal DNA. Mammalia.
González-Esteban, J., Villate, I., Castién, E., 2003. A comparison of methodologies used in the detection of the Pyrenean desman Galemys pyrenaicus (E. Geoffroy, 1811). Mammalian Biol. 68, 387–390.
Gu, W., Swihart, R.K., 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife–habitat models. Biol. Conserv. 116, 195–203.
Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Model. 135, 147–186.
Habets, F., Boone, A., Champeaux, J.L., Etchevers, P., Franchistéguy, L., Leblois, E., Ledoux, E., Le Moigne, P., Martin, E., Morel, S., Noilhan, J., Quintana Seguí, P., Rousset-Regimbeau, Viennot, P., . The SAFRAN-ISBA-MODCOU hydrometeorological model applied over France. J. Geophys. Res. 113, 1–18.
Heinemeyer, K.S., Ulizio, T.J., Harrison, R.L., 2008. Natural sign: tracks and scat. In: Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, W.J., Ray, J.C. (Eds.), Non-Invasive Survey Methods for Carnivores. Island Press, Washington, DC, pp. 45–74.
Hines, J.E., 2006. PRESENCE 2: software to estimate patch occupancy and related parameters. U.S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland, USA. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.htmli>.
Hines, J.E., Nichols, J.D., Royle, J.A., MacKenzie, D.I., Gopalaswamy, A.M., Kumar, N.S., Karanth, K.U., 2010. Tigers on trails: occupancy modeling for cluster sampling. Ecol. Appl. 20, 1456–1466.
Jähnig, S.C., Kuemmerlen, M., Kiesel, J., Domisch, S., Cai, Q., Schmalz, B., Fohrer, N., 2012. Modelling of riverine ecosystems by integrating models: conceptual approach, a case study and research agenda. J. Biogeogr. 39, 2253–2263.
Karanth, K.U., Gopalaswamy, A.M., Kumar, N.S., Vaidyanathan, S., Nichols, J.D., MacKenzie, D.I., 2011. Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modelling of tigers from sign surveys. J. Appl. Ecol. 48, 1048–1056.
Kéry, M., Gardner, B., Monnerat, C., 2010. Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. J. Biogeogr. 37, 1851–1862.
Kéry, M., Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., 2013. Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. J. Biogeogr. 40, 1463–1474.
Kiesel, J., Fohrer, N., Schmalz, B., White, M.J., 2010. Incorporating landscape depressions and tile drainages of a northern German lowland catchment into a semi-distributed model. Hydrol. Process. 24, 1472–1486.
Kuemmerlen, M., Schmalz, B., Guse, B., Cai, Q., Fohrer, N., Jähnig, S.C., 2014. Integrating catchment properties in small scale species distribution models of stream macroinvertebrates. Ecol. Model. 277, 77–86.
Lake, P.S., 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. J. North Am. Benthol. Soc. 19, 573–592.
MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Royle, J.A., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology 83, 2248–2255.
MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Royle, J.A., Pollock, K.H., Bailey, L.L., Hines, J.E., 2006. Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence. Academic Press, Burlington, Massachusetts, USA.
Manel, S., Williams, H.C., Ormerod, S.J., 2001. Evaluating presence absence models in ecology: the need to account for prevalence. J. Appl. Ecol. 38, 921–931.
Melero, Y., Aymerich, P., Luque-Larena, J.J., Gosàlbez, J., 2012. New insights into social and space use behaviour of the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*). Eur. J. Wildl. Res. 58, 185–193.
Miller, D.A., Nichols, J.D., McClintock, B.T., Grant, E.H.C., Bailey, L.L., Weir, L.A., 2011. Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: non-detection and species misidentification. Ecology 92, 1422–1428.
Moriasi, D.N., Arnold, J.G., Van Liew, M.W., Binger, R.L., Harmel, R.D., Veith, T., 2007. Model evaluation guidelines for systematic quantification of accuracy in watershed simulations. Trans. ASABE 50 (3), 885–900.
Morueta-Holme, N., Flojgaard, C., Svenning, J.-C., 2010. Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species. PLoS ONE 5, e10360.
Némoz, M., Bertrand, A., Sourie, M., Arlot, P., 2011. A French Conservation Action Plan for the Pyrenean Desman Galemys pyrenaicus. Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos, vol. 23, pp. 47–50.
Neitsch, S.L., Arnold, J.G., Kiniry, J.R., Williams, J.R., 2005. Soil and Water Assessment Tool Theoretical Documentation, Version 2013. Temple, Tex.: USDA-ARS Grassland, Soil and Water Research Laboratory. <http://www.brc.tamus.edu/swat/doc.html> (accessed 01.05.13).
Nores, C., Ojeda, F., Ruano, A., Villate, I., González, J., 1992. Aproximación a la metodología y estudio del área de distribución, estatus de población y selección de hábitat del desmán (Galemys pyrenaicus) en la Península Ibérica. Ministerio de Medio Ambiente, Oviedo.
Nores, C, Palacios, B., Ventura, J.A.M., Vàzquez, V.M., González, J., et al., 1999. Informe sobre la situación del Desmán Ibérico (Galemys pyrenaicus) en España. Seminariode conservación de argaritifera margaritifera y Galemys pyrenaicus en la Península Ibérica, Pola de Somiedo (Asturias, Spain).
Ottaviani, D., Panzacchi, M., Jona Lasinio, G., Genovesi, P., Boitani, L., 2009. Modelling semi-aquatic vertebrates' distribution at the drainage basin scale: the case of the otter Lutra lutra in Italy. Ecol. Model. 220, 111–121.
Pagé, C., Terray, L., 2010. Nouvelles projections climatiques à échelle fine sur la France pour le 21ème siècle : les scénarii SCRATCH2010. Technical Report TR/CMGC/10/58, SUC au CERFACS, URA CERFACS/CNRS No1875CS, Toulouse, France.
Palmeirim, J.M., Hoffmann, R.S., 1983. Galemys pyrenaicus. Mammalian Species 207, 1–5.
Pedroso, N.M., Marques, T.A., Santos-Reis, M., 2014. The response of otters to environmental changes imposed by the construction of large dams. Aquatic Conserv.: Marine Freshwater Ecosyst. 24, 66–80.
Queiroz, A.I., Alves, H., Almada, V., 1993. The small hydro plants: predicted impacts on the Pyrenean desman populations (*Galemys pyrenaicus*, Geoffroy). In: Proceedings of the Meeting on the Pyrenean Desman, Lisbon, pp. 69–77.
Qi, C., Grunwald, S., 2005. GIS-based hydrologic modeling in the Sandusky watershed using SWAT. Trans. ASABE 48, 169–180.
Queiroz, A.I., Bertrand, A., Khakhin, G., 1996. Status and conservation of Desmaninae in Europe. Council of Europe, Strasbourg.

Ramalhinho, M.G., Boa Vida, M.J., 1993. Habitat of the Pyrenean Desman: assessment of running water quality. Monitoring pollution. In: Proceedings of the Meeting on the Pyrenean Desman, Lisbon, pp. 63–67

Reid, N., Lundy, M.G., Hayden, B., Lynn, D., Marnell, F., McDonald, R.A., Montgomery, W.I., 2013. Detecting detectability: identifying and correcting bias in binary wildlife surveys demonstrates their potential impact on conservation assessments. Eur. J. Wildl. Res. 59, 869–879.

Royan, A., Hannah, M.D., Reynolds, J.S., Noble, G.D., Sadler, P.J., 2014. River birds' response to hydrological extremes: new vulnerability index and conservation implications. Biol. Conserv. 177, 64–73.

Royle, J.A., Link, W.A., 2006. Generalized site occupancy models allowing for false positive and false negative errors. Ecology 87, 835–841.

Stevens, D.L., Olsen, A.R., 2004. Spatially balanced sampling of natural resources. J. Am. Stat. Assoc. 99, 262–278.

Strayer, D.L., Dudgeon, D.D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. J. North Am. Benthol. Soc. 29, 344–358.

Thorn, M., Green, M., Bateman, P.W., Waite, S., Scott, D.M., 2011. Brown hyaenas on roads: Estimating carnivore occupancy and abundance using spatially auto-correlated sign survey replicates. Biol. Conserv. 144, 1799–1807.

Toner, J., Farrell, J., Mead, J., 2010. Muskrat abundance responses to water level regulation within freshwater coastal wetlands. Wetlands 30, 211–219.

Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Liermann, C.R., Davies, P.M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. Nature 467, 555–561.

Williams-Tripp, M., D'Amico, F.J.N., Pagé, C., Bertrand, A., Némoz, M., Brown, J.A., 2012. Modeling rare species distribution at the edge: the case for the vulnerable endemic Pyrenean desman in France. Scientific World J. 2012, 1–6.

Waits, L.P., Paetkau, D., 2005. Noninvasive genetic sampling tools for wildlife biologists: a review of applications and recommendations for accurate data collection. J. Wildl. Manag. 69, 1419–1433.

Winchell, M., Srinivasan, R., Di Luzio, M., Arnold, J.G., 2007. ArcSWAT interface for SWAT user's guide. Blackland Research Center, Texas Agricultural Experiment Station and USDA Agricultural Research Service.

Appendix

Table A. Default and calibrated values of snow parameters used to calibration SWAT

SWAT parameters	Description	Default values	Calibrated values
SFTMP	Snow fall temperature	1.0°C	1.8°C
SMTMP	Snow melt temperature	0.5°C	2.5°C
SNOCOVMX	Snow water content for 100% snow cover	1.0 mmH_2O	500 mmH_2O
SNOW50COV	Fraction of SNOCOVMX corresponding to 50% snow cover	0.5	0.34
SMFMX	Snow melt factor on June 21	4.5 mmH_2O/°C-day	7.7 mmH_2O/°C-day
SMFMN	Snow melt factor on December 21	4.5 mmH_2O/°C-day	1 mmH_2O/°C-day
TIMP	Snowpack temperature lag factor	1.0	0.28

Compléments 1 : Application à l'échelle des Pyrénées

Introduction

L'influence des facteurs environnementaux sur les probabilités de détection et d'occupation du Desman des Pyrénées demeure encore méconnue, notamment à l'échelle des Pyrénées françaises. Bien que les résultats présentés précédemment dans ce chapitre apportent des réponses novatrices, il s'agit d'une première étude prenant en compte la probabilité de détection du Desman des Pyrénées à l'échelle d'un bassin versant. D'autres études à plus large échelle s'avèrent nécessaires pour une meilleure généralisation des résultats dans le but de mettre en œuvre des mesures de gestion appropriées. La même méthodologie que celle présentée dans ce chapitre a ainsi été appliquée à l'ensemble des Pyrénées françaises.

Matériel et méthodes

Neuf cent quatorze tronçons, répartis sur l'ensemble de la chaîne pyrénéenne française et ayant fait l'objet de prospections avec des réplicas spatiaux adjacents, ont été utilisés. Les fèces prélevées ont fait l'objet d'analyses génétiques afin d'en confirmer l'auteur et limiter les fausses présences. Seuls les tronçons avec des fèces confirmées comme appartenant au Desman des Pyrénées par les outils génétiques ont été considérés comme des tronçons de présence avérée. Divisés en segments de 100 m, ces tronçons ont été analysés avec le modèle Markovien d'occupation (Hines et al., 2010), identifié comme le modèle s'ajustant le mieux à ce type de configuration dans le Chapitre 3 (Article 1).

Les covariables environnementales utilisées pour modéliser la probabilité de détection sont la variabilité inter-mensuelle du débit (VAR), le pourcentage de forêt dans une zone tampon de 100 m autour du tronçon (FOR) et les précipitations moyennes annuelles (RAI). Pour modéliser la probabilité d'occupation, nous avons utilisé le débit moyen mensuel (FLO), le nombre d'affluents autour de chaque section (TRI), la pente de la section (SLO), les précipitations (RAI) et température de l'air (TEM) moyennes annuelles, le pourcentage de forêt (FOR), de zones urbaines (URB), de terres agricoles (AGR), d'espaces semi-naturels sans végétation ou à végétation herbacée ou arbustive (NAT), la densité d'obstacles en amont de la section (OBS) et la densité de population humaine (POP) (voir le Tableau 2 du Chapitre 2 pour la description et la source des différentes variables).

Afin d'estimer l'importance et l'influence des variables sus-citées sur les probabilités de détection et d'occupation, toutes les combinaisons de variables ont été testées et les différents modèles comparés en se basant sur le Critère d'Information d'Akaike (AIC) (Burnham & Anderson, 2002). Une approche itérative a été utilisée (i.e. 30 itérations utilisant chacune 80 % des données choisies aléatoirement pour la calibration et 20 % pour la validation). L'importance de chacune des variables a été estimée en calculant le poids d'Akaike moyen sur les 30 itérations. La méthode du « model

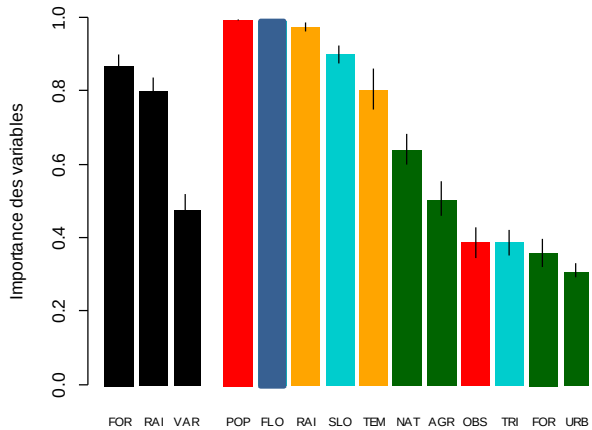


Figure 1. Importance des variables sur la probabilité de détection (en noir) et la probabilité d'occupation (en couleur), calculée en moyennant les poids d'Akaike obtenus pour chacune des 30 itérations. Pour la probabilité d'occupation, les couleurs représentent les catégories des variables: rouge = perturbations humaines, bleu clair = hydrographie, bleu foncé = hydrologie, orange = climat et vert = occupation du sol. Les barres d'erreurs figurent l'erreur standard de la moyenne (SE).

averaging » a ensuite été appliquée pour les meilleurs modèles (i.e. ΔAIC ≤ 2) afin de déterminer l'effet des variables (coefficients de régression) (Burnham & Anderson, 2002). Les probabilités de détection et de d'occupation du Desman des Pyrénées ont ensuite été prédites pour chaque section par ces modèles. Les performances prédictives des modèles ont été évaluées en utilisant l'AUC (Zweig & Campbell, 1993). Ces analyses ont été réalisées avec les logiciels PRESENCE v. 6.2 (Hines, 2006) et R.2.14.1.

Résultats

De manière générale, la probabilité de détection est forte (0.85 ± 0.20).

Le pourcentage de forêt autour de la section de rivière (FOR) ainsi que les précipitations moyennes annuelles (RAI) sont les variables qui jouent le plus sur la probabilité de détection du Desman (Figure 1). La probabilité de détection baisse légèrement dans les sections à très faible couvert forestier et dans les secteurs fortement pluvieux (Figure 2a & b). Bien que l'effet de la variabilité inter-mensuelle du débit (VAR) soit moins marqué que les deux autres variables environnementales (Figure 1), cette variable exerce une influence négative sur la probabilité de détection, notamment pour les cours d'eau à très forte variabilité hydrologique (Figure 2c).

La carte de prédiction des probabilités de détection (Figure 3a) illustre la forte détectabilité

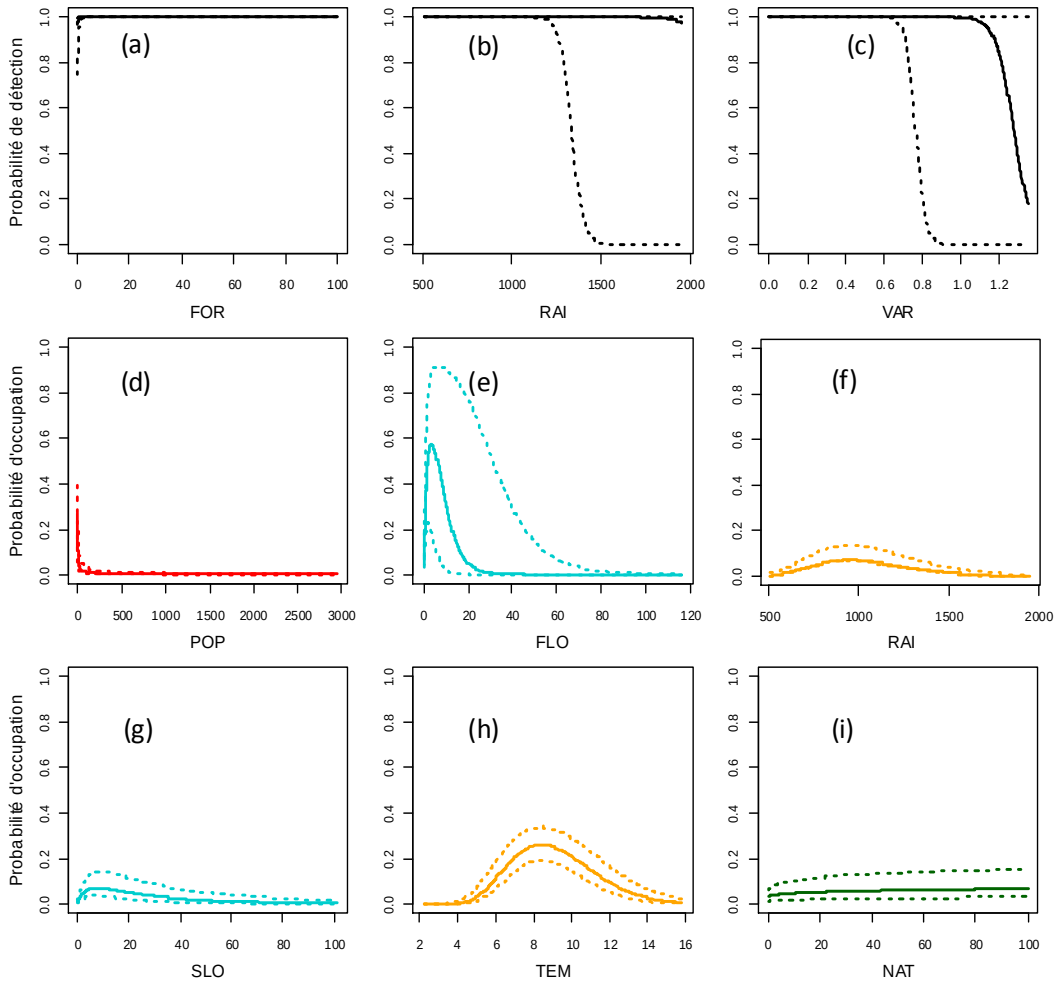


Figure 2. Relation entre les probabilités de détection (a, b, c) et d'occupation (d, e, f, g, h, i) et les variables environnementales. Pour la probabilité d'occupation, seules les six variables les plus importantes sont montrées. Ces relations sont construites à partir des 30 itérations et en fixant les autres variables à leur moyenne. Les lignes en pointillé représentent les intervalles de confiance à 95 %.

du Desman des Pyrénées estimée sur l'ensemble du massif pyrénéen, avec cependant des probabilités ne dépassant rarement 0.60 à l'extrême est et ouest, ainsi que l'identification de secteurs avec de très faibles probabilités de détection ($p < 0.40$) dans les secteurs de haute montagne (e.g. têtes de bassin de la Haute-Ariège, majeure partie du parc national des Pyrénées; Figure 3a).

La probabilité d'occupation du Desman est globalement faible sur l'ensemble des Pyrénées (0.20 ± 0.23). Trois variables environnementales semblent avoir un effet majeur sur cette probabilité: la densité de population (POP), le débit (FLO) et les précipitations annuelles (RAI) (Figure 1). Deux autres variables montrent également avoir une influence non négligeable (Figure 1): la pente du cours d'eau (SLO) et les températures annuelles (TEM). La densité de population humaine a une influence négative marquée (Figure 2d). Le Desman des Pyrénées semble favoriser des secteurs à débits inférieurs à 20 m^3/s, bien que les très faibles débits ne lui soient pas favorables (Figure 2e). Au niveau climatique, les optimums se situent aux alentours de 1000 mm de précipitations et de 9 °C (Figures 2f & h). La probabilité d'occupation du Desman des Pyrénées est également légèrement plus élevée pour des valeurs de pentes intermédiaires (autour de 10 %), les très faibles et très fortes pentes lui étant défavorables (Figure 2g).

Globalement, les prédictions des modèles sont correctes puisque l'AUC moyen sur les 30 itérations vaut 0.81 ± 0.03. Un gradient est-ouest de probabilité d'occupation du desman se distingue très nettement (Figure 3b) avec des probabilités élevées plus nombreuses à l'est (notamment à l'est de l'Ariège, dans le sud de l'Aude et l'ouest des Pyrénées-Orientales) qu'à l'ouest. Toutefois, l'extrême est, tout comme l'extrême ouest et les parties les plus en aval du massif se montrent fortement défavorables à la présence du Desman des Pyrénées ($p < 0.2$; Figure 3b).

Discussion

Les résultats sur l'influence de diverses variables sur la probabilité de détection du Desman des Pyrénées, *via* la recherche de fèces, vont dans le sens du ressenti par les prospecteurs lors de la campagne d'échantillonnage et quelques études antérieures. En effet, il semble plus difficile de détecter des fèces sur des tronçons de cours d'eau possédant un faible couvert forestier, principalement car les supports émergents sont moins bien protégés des facteurs météorologiques tels que la pluie, le vent ou le soleil (Reid et al., 2013). Les tronçons de rivière soumis à une forte pluviométrie annuelle et une forte variabilité saisonnière du débit sont également sujets à une plus faible détection des fèces probablement du fait d'un lessivage plus régulier des supports émergents.

La densité de population humaine semble affecter très négativement la probabilité d'occupation du Desman des Pyrénées, ce qui va à l'encontre des résultats de Williams-Tripp et al., (2012) qui n'ont pas mis en évidence de relation significative entre cette variable et la distribution du Desman des Pyrénées en France. Au Portugal et dans la Péninsule ibérique, Barbosa et al., (2009, 2010) ont quant à eux identifié une influence négative de la distance à la ville la plus proche (>500 000 habitants). De même, Morueta-Holme et al., (2010) ont trouvé une influence négative de l'empreinte humaine (i.e. basée sur la densité de population, la transformation des terres et les infrastructures) sur la présence du Desman des Pyrénées en Espagne. Dans notre cas, l'influence négative de la densité de population peut aussi masquer une simple relation entre la probabilité d'occupation et l'altitude qui a déjà été mise en évidence (Barbosa et al., 2009, 2010; Williams-Tripp et al., 2012). En effet, altitude et densité de population humaine sont inversement corrélées (coefficient de Spearman =-0.64, $p < 0.001$).

A l'échelle des Pyrénées françaises, le débit a également été identifié comme agissant fortement sur la répartition du Desman des Pyrénées avec une préférence marquée de ce dernier pour les débits inférieurs à 20 m^3/s.

La forte influence climatique à large échelle, *via* les précipitations et les températures moyennes, rejoint également la littérature (Barbosa et al., 2009; Morueta-Holme et al., 2010). Cependant, nous avons mis en évidence des relations entre les variables climatiques et la probabilité d'occurrence du Desman présentant un optimum, alors que jusqu'à maintenant seules des relations monotones avaient été testées (Barbosa et al., 2009, 2010; Morueta-Holme et al., 2010; Williams-Tripp et al., 2012; Igea et al., 2013). Ce résultat peut signifier que la présence du Desman des Pyrénées semble plutôt associée à des variables intermédiaires de précipitations et de températures.

L'influence positive de la pente sur la distribution du Desman des Pyrénées a également été mise en évidence par Barbosa et al., (2009, 2010) à l'échelle du Portugal et de la Péninsule Ibérique, tandis que nos résultats à l'échelle plus fine du massif pyrénéen français indiquent une baisse de la probabilité d'occupation de l'espèce pour des pentes de cours d'eau supérieures à 20 %, mais pour les très faibles pentes également.

Enfin, à ce jour, il semblerait que ces travaux soient les premiers à tester l'influence de l'occupation du sol à large échelle sur la répartition spatiale du Desman des Pyrénées. Toutefois, ces premiers résultats révèlent que l'occupation du sol dans une zone tampon de 100 m autour de la section de rivière a une influence négligeable. Cela rejoint le fait que le Desman des Pyrénées, espèce semi-aquatique, semble plus sensible aux facteurs climatiques et hydrographiques qu'aux facteurs terrestres à proximité du cours d'eau.

Références

Voir p. 233

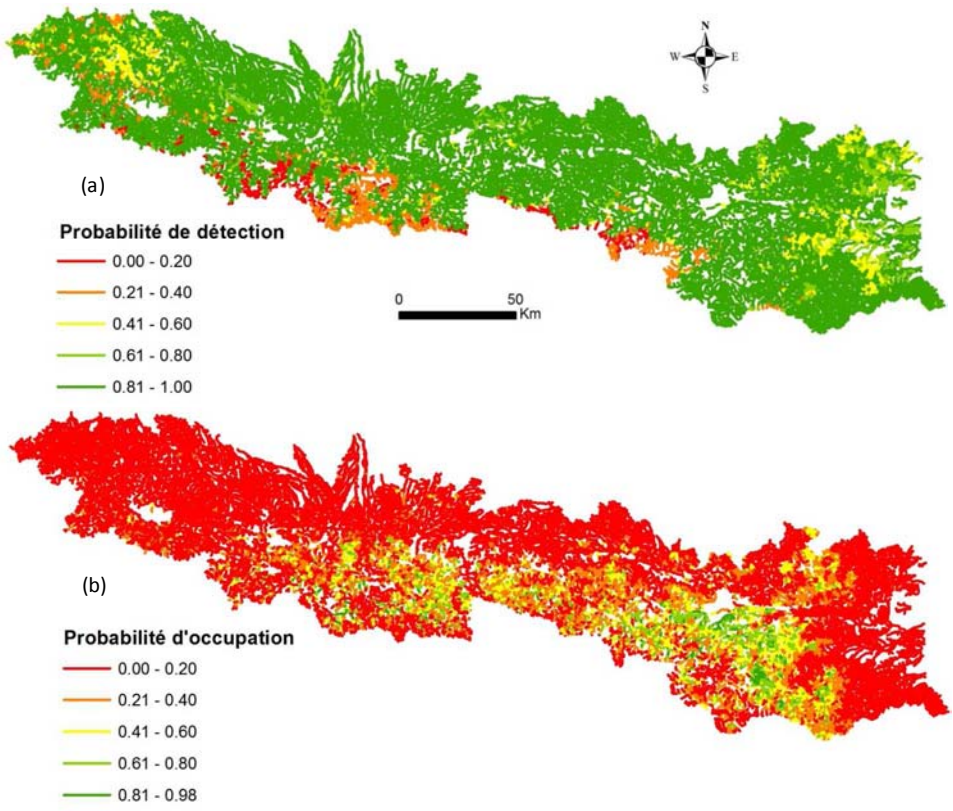


Figure 3. Cartes des probabilités (a) de détection et (b) d'occupation prédites sur l'ensemble des Pyrénées françaises. Les probabilités correspondent à la moyenne des 30 prédictions.

CHAPITRE 5

Une utilisation de l'habitat local par le Desman des Pyrénées spatialement contrastée à l'échelle des Pyrénées françaises





Résumé du chapitre

Dans le chapitre précédent, l'influence de facteurs environnementaux sur la répartition du Desman des Pyrénées a été mise en évidence, à la fois à l'échelle locale d'un bassin versant et à l'échelle des Pyrénées françaises. Les facteurs hydrologiques ont notamment été identifiés comme ayant une influence majeure aux deux échelles spatiales considérées. De plus, la structure hydrographique des milieux aquatiques semble contraindre spatialement la distribution du Desman des Pyrénées.

Toutefois, des variables caractérisant plus finement ces milieux aquatiques n'ont pas été prises en compte dans ces approches de modélisation, alors qu'il semble acquis que les contraintes locales de l'habitat peuvent influencer la présence du Desman des Pyrénées. En effet, quelques études antérieures qui ont cherché à identifier les caractéristiques principales des rivières occupées par le Desman des Pyrénées, essentiellement sur le versant espagnol des Pyrénées (Peyre, 1956; Richard, 1976; Palmeirim & Hoffmann, 1983; Castien & Gosalbez, 1992; Nores et al., 1992, 1999; Bertrand, 1994; Queiroz et al., 1995; Aymerich & Gosalbez, 2002; Aymerich, 2004) ont suggéré que l'espèce était préférentiellement associée à des cours d'eau permanents, froids et à courants rapides, composés de substrat rocheux et riches en macro-invertébrés. Ces résultats proviennent toutefois majoritairement d'observations de terrain (e.g. Peyre, 1956) et peu d'entre eux ont pu être validés statistiquement (e.g. Aymerich & Gosalbez, 2002).

Ainsi, l'objectif de ce chapitre est d'étudier de façon rigoureuse l'utilisation de l'habitat local du Desman des Pyrénées, en se focalisant sur des descripteurs fins des cours d'eau et de son environnement terrestre immédiat (i.e. lit majeur), relevés lors des prospections entre 2011 et 2013 dans le cadre du PNA.

Ce chapitre présente ainsi les résultats issus d'une ENFA appliquée sur les données de distribution du Desman des Pyrénées validées génétiquement et les variables de l'habitat local relevées dans 945 tronçons échantillonnés à l'échelle des Pyrénées françaises. Le fonctionnement de cette analyse est détaillé dans le Chapitre 2 (cf. partie 4.1). Pour chaque tronçon (i.e. tous segments adjacents confondus), l'information sur la détection ou non de l'espèce a été couplée à 14 descripteurs de l'habitat local caractérisant le lit mineur (e.g. faciès d'écoulement, hétérogénéité du substrat), les berges (e.g. composition et hétérogénéité des berges) et le lit majeur (e.g. occupation du sol).

Une approche comparative été menée afin d'explorer d'éventuelles différences d'utilisation de l'habitat dans les trois grandes régions hydro-géographiques des Pyrénées françaises (i.e. Atlantique, Garonne, Méditerranée), différences qui pourraient être dues par exemple à l'isolement de populations contraintes par les barrières géographiques entre bassins, limitant la dispersion et les flux de gènes (Gillet et al., *in prep*).

Les résultats ont mis en évidence que la sélection de l'habitat par le Desman des Pyrénées est significative pour les trois régions, à l'exception de l'estimation de la spécialisation dans la région Atlantique (i.e. Adour et rivières côtières). Cela suggère que le Desman des Pyrénées montre une préférence pour certains habitats et que sa répartition spatiale est liée aux conditions environnementales locales (i.e. sa répartition ne se fait pas de manière aléatoire dans la zone d'étude). De plus, la marginalité de sa niche écologique diminue d'ouest en est, signifiant que les conditions moyennes utilisées par l'espèce se rapprochent de celles de l'ensemble de la région à l'est de la chaîne pyrénéenne (i.e. Aude, Têt et Tech). Les valeurs de spécialisation obtenues indiquent que le Desman des Pyrénées présente une niche écologique étroite (i.e. 3.9 à 7.4 fois plus étroite que l'habitat disponible selon la région). Il peut donc être considéré comme une espèce spécialisée du point du vue de sa niche écologique définie par les variables d'habitat local considérées dans cette étude.

Quelle que soit la région considérée, les variables d'habitat contribuant le plus à la formation de la niche écologique du Desman des Pyrénées s'avèrent être principalement celles décrivant le lit mineur (e.g. faciès d'écoulement, hétérogénéité en substrats et abris) et les berges (e.g. proportion de roches sur les berges). Les variables associées à l'occupation du sol dans le lit majeur ont une contribution moins marquée, bien que non négligeable. Globalement, ces résultats révèlent une préférence du Desman des Pyrénées pour des tronçons de cours d'eau présentant une forte diversité en substrats et abris, des faciès d'écoulement rapides et hétérogènes, de faibles proportions de sédiments fins dans le lit mineur, ainsi que des berges avec de fortes proportions de roches mais de faibles proportions de terre.

Toutefois, en complément de ces tendances générales similaires entre les trois régions hydro-géographiques, une différence dans l'intensité de la sélection des variables a été mise en évidence. Par exemple, les variables contribuant le plus à la marginalité sont la proportion de radiers et de roches sur les berges pour la région Atlantique, la diversité des faciès d'écoulement et l'hétérogénéité en substrats et abris pour le bassin de la Garonne. Cette dernière variable influençant également fortement la marginalité dans la région méditerranéenne, accompagnée de la proportion de faciès de type plat courant.

L'ensemble de ces résultats rejoint les connaissances partielles acquises à ce jour sur les préférences écologiques locales du Desman des Pyrénées (Peyre, 1956; Nores et al., 1992; Queiroz et al., 1992, 1995; Ramalhinho & Boa Vida, 1993; Melero et al., 2011). Ils soulignent notamment l'existence d'un lien fort entre l'espèce et le milieu aquatique, tandis que l'habitat terrestre proche du cours d'eau semble avoir une influence moins prononcée. Ces résultats suggèrent ainsi l'intérêt d'une gestion très locale du Desman des Pyrénées prenant en compte la qualité de l'habitat des rivières. Ils illustrent également l'intérêt d'étudier l'existence d'une éventuelle variabilité des préférences d'habitat au sein de populations géographiquement distinctes. Ainsi, pour le Desman des Pyrénées, la mise en place de mesures de conservation de son habitat à l'échelle des populations pourrait être plus appropriée qu'à l'échelle couramment utilisée de l'espèce (Moritz, 1994; Paetkau, 1999). Plusieurs hypothèses non exclusives peuvent être formulées pour expliquer cette sélection différente de l'habitat entre les régions hydro-géographiques : (1) un phénomène de densité-dépendance (i.e. la sélection d'habitats préférentiels diminuerait avec une abondance qui augmenterait à l'est) (Pérez-Barbería et al., 2013), (2) l'influence de facteurs biotiques (i.e. présence de prédateurs plus importante à l'ouest) (Wisz et al., 2013), et/ou (3) une différenciation génétique en trois populations présentant des exigences écologiques contrastées (Gillet, et al., *in prep*).



Article 3

Evidence for spatially contrasting use of local habitat by the endangered semi-aquatic Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*)

Marjorie Biffi[a,b,] Anaïs Charbonnel[a,b,c], Laetitia Buisson[a,b], Frederic Blanc[c], Melanie Nemoz[c], Pascal Laffaille[a,d]

[a]CNRS; UMR 5245; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31326 Castanet-Tolosan, France ; [b]Universite de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 118 Route de Narbonne 31062 Toulouse, France ; [c]Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrenees, 75 voie du TOEC, BP 57611, 31076 Toulouse, France; [d]Universite de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet-Tolosan, France.

En révision pour Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems



Abstract

1. The implementation of effective and appropriate protection actions is frequently hindered by lack of thorough knowledge on species ecology especially in the case of endemic, vulnerable and elusive species.

2. Using a recently updated and unpublished dataset describing the spatial distribution of the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) in its northern range (French Pyrenees), an Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) was conducted to provide the first quantitative estimate of local habitat use by this endangered semi-aquatic mammal. A comparative approach was utilized to investigate potential differences in habitat use between the three main hydrological regions of the French Pyrenees.

3. The Pyrenean desman was identified as a marginal and specialist species concerning the selection of its local habitat. Key habitat variables corresponded mainly to riverbed (i.e. high heterogeneity of shelters and river substrates, fast flowing water facies, low amounts of fine sediment) and riverbank (i.e. high proportion of rocks, low proportion of earth) characteristics. A difference in habitat selection between the three hydrological regions of the French Pyrenees was also highlighted. A decrease in marginality and specialization from west to east as well as differences in habitat variables driving the ecological niche of the Pyrenean desman and its ranges suggested a spatial structure in desman populations regarding local ecological factors.

4. These results stress the importance of effective and sustainable river management for the habitat quality of this endangered species and also highlight the importance of taking into account the variability in habitat preferences that can exist between geographically distinct populations. This finding has important implications for conservation planning that should thus be conducted at the population-level instead of the traditional species-level in order to target the specific needs of each hydrological region.

Keywords: endangered species, distribution, habitat management, mammals, stream, riparian

Introduction

Freshwater environments are considered to be among the most threatened ecosystems due to multiple and often simultaneous pressures caused by human activities at different spatial scales (e.g. catchment, riparian areas, floodplains; (Dudgeon et al., 2006; Stendera et al., 2012). In these environments, rare species with small population sizes are of particular interest because of their high and increasing risk of extinction (Gaston, 1998). However, conservation actions devoted to these species remain frequently hindered by incomplete knowledge about their ecological requirements. The Pyrenean desman, *Galemys pyreneaicus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811, *Talpidae*), is a small semi-aquatic mammal, endemic to the Pyrenees Mountains (France, Spain and Andorra) and the Iberian Peninsula (northern and central Spain, northern Portugal). The species is listed as vulnerable by the IUCN (Fernandes et al., 2008) and considered to be of high conservation concern because desman populations have suffered from a substantial decline in the last 20 years across its whole range (Fernandes et al., 2008; Némoz et al., 2011).

Previous studies have investigated the habitat preferences of the Pyrenean desman based on the local description of a few stretches of river in France, Spain and Portugal where the species was captured or observed. From these studies, some river characteristics have been reported to be preferred by the Pyrenean desman such as streams with a pluvio-nival regime, cold, fast-flowing and permanent waters with stony and unclogged substrate rich in macroinvertebrate fauna (Peyre, 1956; Richard, 1976; Castién & Gosalbez, 1992; Bertrand, 1994; Aymerich & Gosàlbez, 2002). However, most of these studies are rather old or consist of grey literature limited to descriptive observations lacking statistical support. In addition, they were often conducted in small areas with few study sites. At a larger spatial scale, the recent use of Species Distribution Models (SDM) has nevertheless permitted habitat features to be linked to desman occurrence records (Barbosa et al., 2009; Morueta-Holme et al., 2010; Williams-Tripp et al., 2012). Yet, these studies modelled the ecological niche of the desman using coarse environmental parameters (i.e. topography, climate, human presence, geographic coordinates) measured on grid cells (e.g. 8 x 8 km or 10 x 10 km UTM). Such variables are known to influence the range of species at macro scales (Luoto et al., 2007) but appear to be too coarse to identify finer habitat associations (i.e. local habitat preferences) and cannot be targeted by concrete conservation actions. Moreover, the traditional use of grid cells seems less appropriate for species that live in habitats presenting a linear configuration such as aquatic and semi-aquatic species. Indeed, grid cells cannot account for the spatial structure of the stream network and thus ignore specific parameters such as stream flow conditions or connectivity (Strayer et al., 2003; Domisch et al., 2013). Additionally, the previous studies that modelled the ecological

niche of the Pyrenean desman mainly focused on the potential transferability of SDM to project desman distribution in other geographical areas or time periods. For instance, Williams-Tripp et al. (2012) highlighted that habitat models calibrated for Spain on a large-scale dataset (Barbosa et al., 2009) failed to predict the known distribution of the desman in France, suggesting a local plasticity in habitat selection by this species that could also act at a finer resolution. In the French Pyrenees, knowledge of desman distribution dates from 1985-1990 (Bertrand, 1994; Williams-Tripp et al., 2012). Despite being a valuable dataset, the distribution and habitat preferences of the Pyrenean desman at the scale of the whole French Pyrenees urgently require updating.

The objective was thus to assess the habitat preferences of the Pyrenean desman at a large scale (i.e. entire species range in the French Pyrenees) using a new and recently collected dataset of desman occurrence and fine descriptors of local habitat (i.e. riverbed, riverbanks, floodplain). Habitat preferences were compared between three hydrological regions to investigate the influence of geographic barriers (i.e. basin boundaries) on local habitat selection by the Pyrenean desman in France.

Materials and methods

Study area

The Pyrenees Mountains are located in southwestern Europe and are a natural barrier between France and Spain. This study focuses on the French part of the Pyrenees which covers approximately 20 000 km² and extends for about 400 km from the Bay of Biscay to the Mediterranean Sea (Fig. 1). The hydrographic network of the French Pyrenees is dense with about 29 100 km of streams (CARTHAGE © DB). It can be divided into three main hydrological regions: (1) the western streams flow to the Atlantic Ocean (coastal streams and Adour catchment), (2) the central streams are continental and form the upstream part of the Garonne river catchment, and (3) the eastern streams flow to the Mediterranean Sea (Aude, Tech and Têt catchments). The western, central and eastern hydrological regions are under oceanic (mean annual rainfall MAR: 1274 ± 241 mm; mean air temperature MAT: 11.3 ± 2.8°C – SAFRAN © DB), continental (MAR: 1060 ± 224 mm; MAT: 9.9 ± 2.7°C) and Mediterranean (MAR: 807 ± 175 mm; MAT: 11.7 ± 3.4°C) climatic influences, respectively. The elevation ranges from sea-level to 3298 m (mean = 783 ± 663 m in the entire French Pyrenees; 653 ± 643 m in the western region; 978 ± 634 m in the central region; 738 ± 670 m, in the eastern region). Land cover is dominated by forest and agricultural land across the Pyrenees, except for the eastern region where herbaceous and shrubby vegetation are also frequent (©European Union – SoeS, Corine Land Cover, 2006).

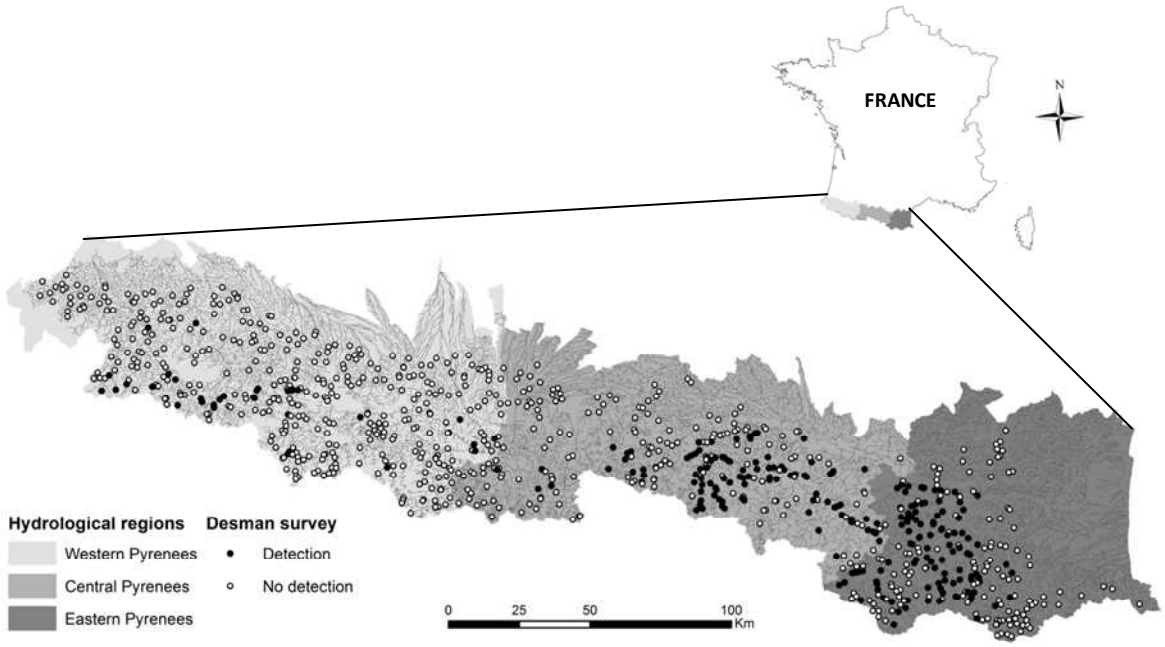


Figure 1. Location of the study area within the French Pyrenees. The three hydrological regions (light grey: western; medium grey: central; dark grey: eastern) and sampling sites location of the Pyrenean desman (dark dots: detection; white dots: no detection; N = 945) are shown.

Occurrence records of the Pyrenean desman

Detection/non-detection data were gathered from the national survey conducted between 2011 and 2013 in the context of the Conservation Action Plan for the Pyrenean desman (Némoz et al., 2011). According to the recommendations (Stevens & Olson, 2004) for surveying aquatic ecosystems, a spatially balanced Generalized Random Tessellation Stratified (GRTS) sampling approach was used to randomly generate the location of 945 sampling sites spread over the entire study area (Fig. 1). Among them, 414 sites (44%) were located in the western region, 285 (30%) in the central region and 246 (26%) in the eastern region. Each sampling site was a 500-m long stretch of stream. This length seems to fit the reported mean home range of the Pyrenean desman (Melero et al., 2012). An intensive search for Pyrenean desman signs was conducted by pairs of skilled and experienced surveyors. All items (e.g. rocks, roots, branches) emerging from the riverbed were meticulously explored for desman faeces (Castién & Gosalbez, 1992; Bertrand, 1994; Aymerich & Gosàlbez, 2002; Charbonnel et al., 2014). Field sampling was not conducted on days with or following heavy rains or dam releases to avoid water level fluctuations washing away the faeces. All faeces suspected of being left by a Pyrenean desman, based on their colour, size, smell and position, were collected and analysed with molecular genetic tools (Charbonnel et al., 2015; Gillet et al., 2014) to confirm the faeces' authorship.

Environmental variables

A set of 14 habitat variables was described *in situ* and computed for each sampled 500m-stretch of river. The variables can be grouped into three categories to describe the local characteristics of each stretch (see Table 1 for a complete description). Riverbed variables (SHELTER, CLOG, FACIES, SHEET, RUN, RIFFLE) are mainly descriptors of flow conditions, substrate and availability of emergent items.

Table 1. Habitat variables used in the Ecological Niche Factor Analysis of the Pyrenean desman. Each variable was derived from field estimations and computed for each of the 945 sampled stretches of river (500 m-long).

Category	Code	Description
Riverbed	SHELTER	Proportion (%) of the heterogeneity of shelters and substrate (i.e. presence of emerging items and cavities, diversity of substrate types and banks components)
	CLOG	Proportion (%) of the surface of streambed rocks covered by fine sediment (silt and mud)
	SHEET	Proportion (%) of the stretch with non-turbulent fast water units of shallow water that flows uniformly over smooth bedrock
	RUN	Proportion (%) of the stretch with non-turbulent fast water units of shallow gradient with relatively fine substrata ranging from sand to cobble
	RIFFLE	Proportion (%) of the stream stretch with turbulent fast water units with rapid and shallow flow with steep water surface gradient
	FACIES	Shannon's diversity index derived from the proportion (%) of different facies along the stretch (SHEET, RUN, RIFFLE, rapids, cascades, deep water units with slow flow, deep water units with fast flow)
River banks	DIRT	Proportion (%) of banks with bare soil or herbaceous earth
	ROOTS	Proportion (%) of banks with roots
	ROCKS	Proportion (%) of banks with rocks
	BANKS	Shannon's diversity index derived from the proportion (%) of banks type components along the stretch (DIRT, ROOTS, ROCKS)
	WOOD	Proportion (%) of bankside with shrubby-woody vegetation
Floodplain	URBAN	Proportion (%) of urbanized land within the stream stretch floodplain
	CLOSURE	Index of vegetation closure derived from a Principal Component Analysis (PCA) conducted to summarize the proportion of forest and pasture within the floodplain of the stretch. This index is the first axis of the PCA summarizing 40.7 % of the variability. Small values correspond to open environments.
	LANDUSE	Shannon's diversity index derived from the proportion of landuse types within the stretch floodplain (URBAN, forest, pasture)

Riverbank variables (BANKS, DIRT, ROOTS, ROCKS, WOOD) give information on bank composition and on riparian zone vegetation. Floodplain variables (LANDUSE, URBAN, CLOSURE) describe land cover and land use beyond the two banks. All variables were log-transformed to approach normal distributions except for FACIES, BANKS, LANDUSE and CLOSURE.

Data analysis

To investigate the local habitat preferences of the Pyrenean desman, Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) was performed. This exploratory analysis is particularly suited to studying rare and poorly known species because no prior assumptions need to be made about the variables of interest (Basille et al., 2008). The ENFA requires only environmental variables that cover the entire study region and species records data thus overcoming the difficulty of obtaining true absence data (Hirzel et al., 2002). Consequently, this method is well-suited for elusive species such as the Pyrenean desman whose presence data are most frequently based on the detection of indirect signs (e.g. faeces).

The ENFA is based on the concept of ecological niche as defined by (Hutchinson, 1957). It identifies the environmental features of sites which are occupied by the species (conditions on presence sites) and compares them to the available environmental conditions within the entire study area (Hirzel et al., 2002). The method summarizes ecological niche information by defining one axis of marginality (i.e. the first factor) and several axes of specialization (i.e. the second and all subsequent factors). Marginality measures the deviation of the mean habitat conditions used by the species from the mean conditions available in the study area. Specialization describes the ratio of the variance of the habitat used by the species to the variance of the habitat in the entire study area, and is thus a surrogate for the width of the ecological niche. Marginality coefficients obtained for each environmental variable provide information on their importance in habitat selection (i.e. preference or avoidance) while specialization coefficients indicate the magnitude of range restriction preferred for the focal variable (Hirzel et al., 2002; Basille et al., 2008). Global marginality and specialization summarize niche information over the whole set of habitat variables (see Hirzel et al., 2002) for details). High values of global marginality (>1) indicate that the species prefers habitat different from the mean habitat conditions in the study area. Similarly, the higher the global specialization value above one, the more the species prefers a narrower range of habitat conditions (i.e. specialist species).

First, an ENFA was performed using all sampling sites over the entire study area (945 sites) to investigate the habitat preferences of the Pyrenean desman at the scale of the French Pyrenees.

Then, to explore potential differences in habitat use between the three hydrological regions, one ENFA was computed for each hydrological region using only sites within the region to describe the available habitat conditions.

To test for the significance of both overall marginality and specialization values, a Monte-Carlo test was used to generate 1000 sets of *n* locations randomly distributed over the region of interest (*n* is the number of sites with observed detection of the species and thus varies depending on the hydrological region; Basille et al., 2008). For each randomized set, marginality and specialization were calculated and their distributions compared to the observed values of marginality and specialization for the corresponding region.

Results

Records of the Pyrenean desman in the study area

From the faeces collected on the field, the presence of the Pyrenean desman was genetically confirmed in 242 (25.6%) of the 945 stretches of river sampled. A total of 34 (8.2% of the total number of sites of this region), 102 (35.8%) and 106 (43.1%) stretches were positive for desman presence in the western, central and eastern hydrological regions, respectively, revealing an increase in the Pyrenean desman occurrence from west to east of the French Pyrenees.

Marginality and specialization of the Pyrenean desman ecological niche

The Pyrenean desman's preferences for local habitat were significant for the entire study area and both the central and eastern hydrological regions (randomization tests on marginality and first specialization axis: $p<0.001$) while only the marginality was significant in the western region (marginality: $p<0.01$; specialization: $p = 0.3$).

The mean habitat conditions of stretches where the Pyrenean desman was detected deviated from the available habitat conditions in the entire area whatever the region studied (marginality values of 1.9, 3.0, 1.7, and 0.5 for the entire French Pyrenees, the western region, the central region and the eastern region, respectively; Fig. 2). Compared to the habitat conditions occurring in each hydrological region, the marginality of the habitats occupied by the Pyrenean desman decreased

from west to east as illustrated by the location of the centroid of the desman niche closer to the origin from west to east (Fig. 2b, c, d).

The specialization index calculated for the entire French Pyrenees (S) indicated that the ecological niche of the desman was 3.9-fold narrower than the overall variation in habitat variables (Fig. 2a), suggesting that this species is quite restrictive in the range of habitat conditions it prefers. The Pyrenean desman was even more of a specialist when considering each hydrological region separately with a higher degree of specialization in the central region (S = 7.4; Fig. 2c) than in the eastern region (S = 4.7; Fig. 2d).

Main habitat variables influencing the marginality and specialization of the Pyrenean desman

Regardless of the study region, the variables which contributed the most to the marginality and specialization of the Pyrenean desman's ecological niche were those describing riverbeds and riverbanks (Table 2). Variables related to floodplain (i.e. LANDUSE and URBAN) only contributed to the marginality of the Pyrenean desman in the western and eastern hydrological regions. The specialization was generally explained by a limited number of habitat variables with the proportion of riverbanks covered with rocks (ROCKS) among the most contributing factors for all regions.

Overall, the variables with most influence on the habitat marginality and specialization were similar in direction both in the hydrological regions and the whole Pyrenees (Table 2). For instance, the desman seems to avoid clogged and silted rivers (CLOG) or those with a higher proportion of earth banks (DIRT) than the available habitat conditions in the studied region. Instead, it prefers stretches of river with a higher diversity of substrate and shelters (SHELTER), with a higher heterogeneity of flow facies (FACIES) and a larger proportion of rocks on the banks (ROCKS; marginality values in Table 2). However, the presence of the Pyrenean desman also seems limited to a particular range of heterogeneity of substrate and shelters (SHELTER) and proportion of rocks on the banks (ROCKS) (specialization values in Table 2). Nevertheless, the intensity of habitat selection differed between regions since the order of contribution of each of the variables to the marginality and specialization differed (Table 2). For instance, the variables with the greatest influence on desman marginality were RIFFLE and ROCKS for the western region, FACIES and SHELTER for the central region and SHELTER and RUN for the eastern region. The specialization was mainly explained by WOOD and ROCKS in the central region and ROCKS, SHELTER and ROOTS in the eastern region.

Quantitative description of the local habitat of the Pyrenean desman in the French Pyrenees

In the French Pyrenees, the majority of desman faeces were found along stretches where the riverbed was covered by a small amount of silt and/or mud (CLOG; on average 18.9% in sites with desman vs. 28.1% for all the 945 sampled sites in the French Pyrenees), where banks are mainly composed of rocks (ROCKS; 70.1% vs. 50.6%) and few of earth (DIRT; 4.5% vs. 17.7%). Flow facies are more diverse in stretches where the desman was detected (Shannon diversity index equals 1.1 vs.

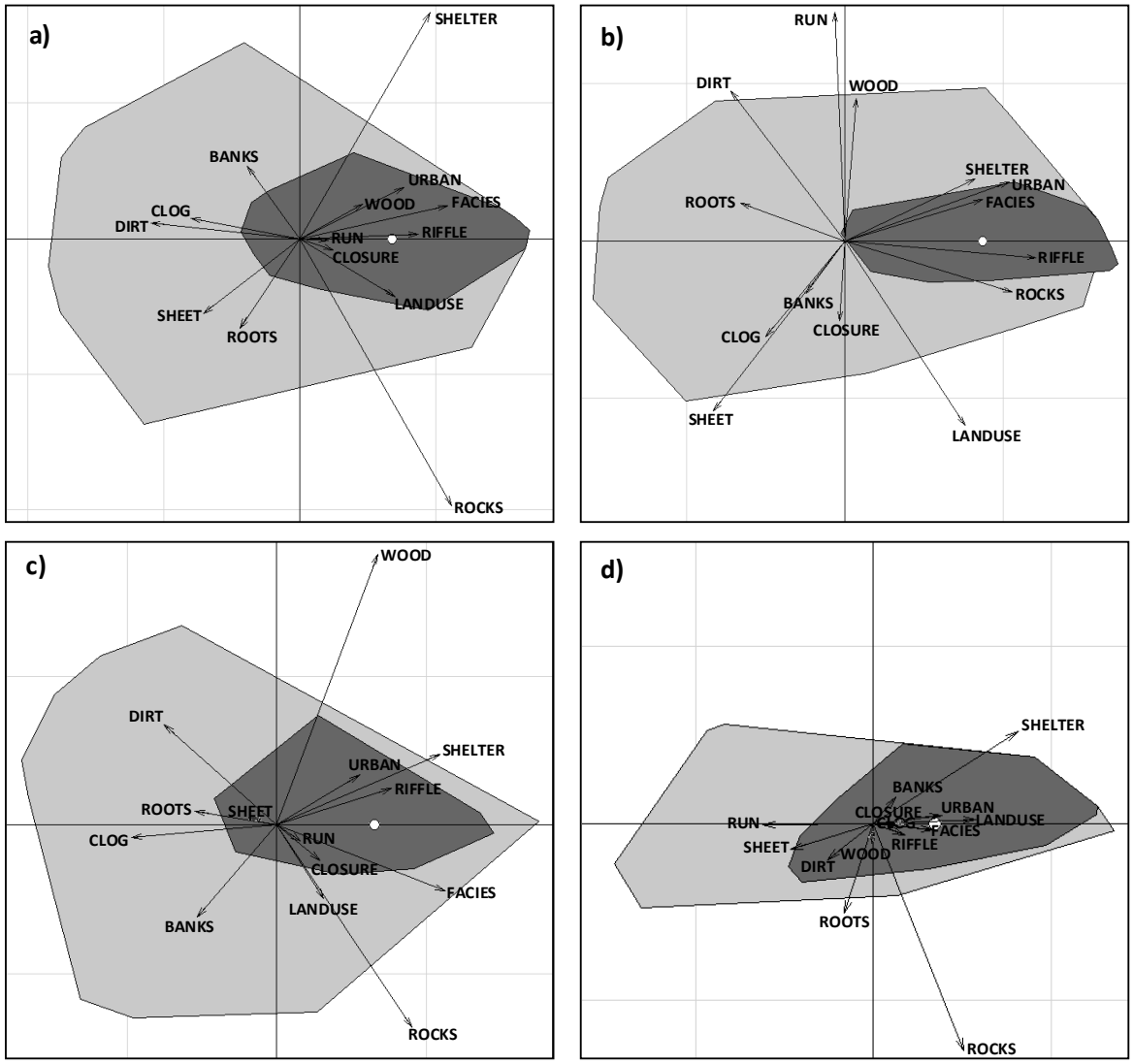


Figure 2. Biplots of the Ecological Niche Factor Analyses representing the local habitat of the Pyrenean desman and performed using sites from (a) the entire French Pyrenees (945 sites), (b) the western region (414 sites), (c) the central region (285 sites) and (d) the eastern region (246 sites). The factorial planes are formed by the marginality axis (X-axis) and the first axis of specialization (Y-axis). The arrows represent habitat variables. The longest arrows indicate variables that influence the ecological niche most. The light grey area shows all habitat conditions available in the study region while the dark grey area shows the habitat conditions where the Pyrenean desman was actually detected (ecological niche). The white dots correspond to the centroid of the desman niche in each region.

0.8) but with a predominance of riffles (34.8% vs. 26.6%). Lastly, river stretches preferred by the Pyrenean desman hold many different types of substrate and shelters that cover a large area of the riverbed (65.4% vs. 52.6%). This description of the local habitat preferred by the Pyrenean desman seems particularly true for the western and central hydrological regions with less marked preferences in the eastern region (Fig. 3). Indeed, sites with desmans presented similar characteristics to available sites in the eastern region (e.g. ROCKS: 57.0% in used sites vs. 61.8% in available sites; CLOG: 23.8% vs. 24.9%; FACIES: Shannon diversity index of 1.0 vs. 0.9). This finding supports the west-east decreasing gradient in marginality highlighted in the ENFA analysis.

Table 2. Contributions of the habitat variables to marginality (Marg.) and specialization (Spe.) given by the ENFAs for the entire French Pyrenees (Pyr.), the western region (West.), the central region (Cent.) and the eastern region (East.). A positive marginality value indicates a preference for high values of the variable while a negative value indicates avoidance. Signs for specialization are arbitrary. Specialization values were not significant (ns) for the Western region regarding randomization tests.

		Marginality				Specialization			
Category	Variables	Pyr.	West.	Cent.	East.	Pyr.	West.	Cent.	East.
Riverbed	SHELTER	0.34	0.30	0.42	0.54	0.58	ns	0.18	0.34
	CLOG	-0.28	-0.18	-0.37	0.05	0.05	ns	-0.03	-0.02
	FACIES	0.38	0.31	0.43	0.22	0.08	ns	-0.17	-0.03
	SHEET	-0.25	-0.30	-0.05	-0.31	-0.19	ns	0.01	-0.10
	RIFFLE	0.30	0.44	0.29	0.12	0.01	ns	0.09	-0.04
	RUN	0.07	-0.02	0.06	-0.41	-0.01	ns	-0.04	-0.01
Riverbanks	BANKS	-0.13	-0.09	-0.20	0.09	0.19	ns	-0.24	0.10
	DIRT	-0.38	-0.26	-0.29	-0.17	0.04	ns	0.26	-0.13
	ROOTS	-0.15	-0.24	-0.21	-0.11	-0.23	ns	0.04	-0.34
	ROCKS	0.39	0.38	0.34	0.34	-0.69	ns	-0.52	-0.85
	WOOD	0.16	0.03	0.26	0.00	0.09	ns	0.69	-0.06
Floodplain	LANDUSE	0.25	0.28	0.12	0.38	-0.15	ns	-0.19	0.01
	URBAN	0.27	0.37	0.21	0.26	0.13	ns	0.13	0.03
	CLOSURE	0.09	-0.01	0.11	0.09	-0.03	ns	-0.09	-0.01

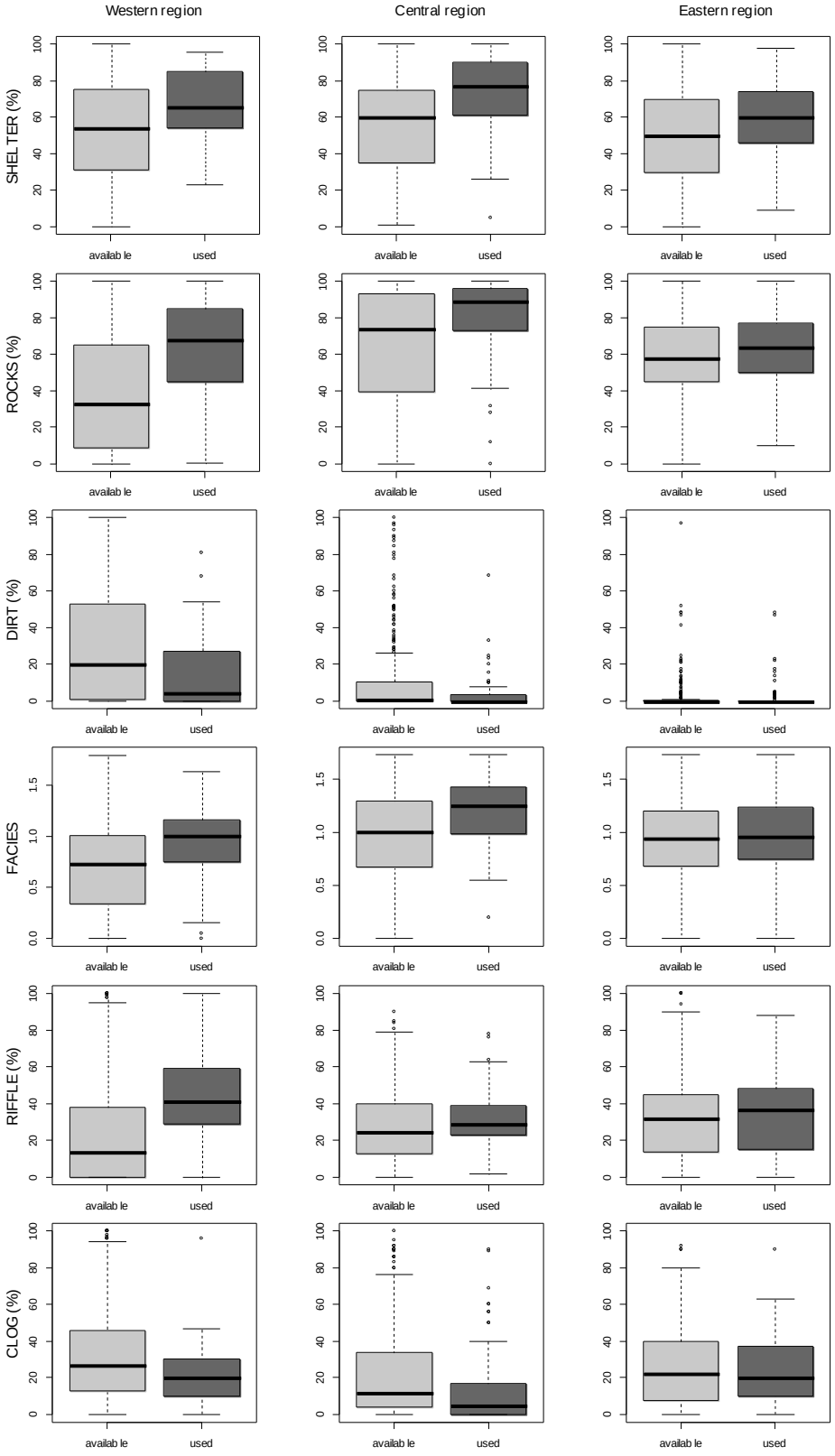


Figure 3. Boxplots comparing the values of the six habitat variables having the greatest influence on the presence of the Pyrenean desman according to the results of the ENFAs (see Table 2) between all sites (available; light grey boxes) and sites where the desman was detected (used; dark grey boxes) for the three hydrological regions

Discussion

Using Ecological Niche Factor Analysis, this study provided the first quantitative estimate of the local habitat used by the Pyrenean desman in its French distributional range. Designed to suit the small-home range of this semi-aquatic species, the extensive field sampling conducted combined with the use of molecular tools to validate desman presence gave a reliable and updated distribution dataset for the whole of the French Pyrenees. This study stresses the importance of local habitat variables and support previous findings on other species (e.g. reef fishes: Purcell et al., 2014; lynx: Bouyer et al., 2014).

Local habitat preferences of the Pyrenean desman

The results presented here indicate that the Pyrenean desman seems to be a marginal and specialist species when selecting its local habitat. Indeed, the ENFA revealed that this species tends to occur in stretches of river where the habitat conditions deviate significantly from the available conditions in the entire area and also presents low tolerance regarding the variation of some local habitat variables. Overall, the use of local habitat by the Pyrenean desman appears to be mainly driven by the riverbed and riverbank characteristics. The species seems to prefer sites with abundant emerging items and a high heterogeneity of river substrates and shelters that can be used as resting sites but also to avoid predators. The possibility to escape has been recognized as being of primary importance for the water vole (Mate et al., 2013), a semi-aquatic rodent which has similar home range size and habitat preferences (Rushton et al., 2000) to the Pyrenean desman. Moreover, (Melero et al., 2012) indicated that the availability of riparian resting sites may play an important role in the social organization of the Pyrenean desman. The desman has also been reported to favour the use of existing crevices and cavities as resting sites instead of digging (Palmeirim, 1983; Melero et al., 2012) which is consistent with the preference for riverbanks with a high proportion of rocks and low proportion of earth, as highlighted in this study. The high proportion of riffles as well as the high diversity of flow facies in the riverbed both had a significant positive effect on the presence of the Pyrenean desman. The low degree of sedimentation in rapid flow facies (e.g. riffles) likely favours the presence of aquatic macroinvertebrates (Hussain & Pandit, 2012) that constitute the main prey of the Pyrenean desman (Bertrand, 1994). Indeed, rapid flow and particularly riffles are known to host the highest diversity of benthic communities (Orth & Maughan, 1983) with high invertebrate richness and abundance (Dewson et al., 2007).

The lower relative influence of floodplain characteristics suggests a limited use of the nearby terrestrial environment and thus a potentially lower sensitivity to anthropogenic alterations

occurring further inland. Stream ecosystems are known to suffer from many disturbances (i.e. physical, chemical, biological; Paul & Meyer, 2001) due to human activities. However, it has been reported that some species can tolerate a certain degree of alteration as long as they do not perceive human presence and habitat modifications as direct threats (Robitaille & Laurence, 2002; Pennington & Blair, 2011; Bouyer et al., 2014; Nawaz et al., 2014). For instance, semi-aquatic mammals such as the water shrew (Greenwood et al., 2002; Scott et al., 2012) and European otter (Delibes et al., 2009) have been recognized as poor bio-indicators of chemical pollution as they can tolerate relatively low water quality resulting from human activities. Thus, in spite of evidence for active habitat selection, the Pyrenean desman seems able to adapt to the alterations occurring in floodplains as long as riverbed and riverbank habitat conditions remain suitable. This finding is consistent with the observations of Peyre (1956) who noted that the Pyrenean desman could live in any type of river (both natural and artificial) if water is permanent, cold, well-oxygenated, with available shelters and rich in macroinvertebrates. This tolerance to floodplain alterations has also been documented for water voles that can endure moderate levels of banks modification as long as they find proper shelters (Barreto et al., 1998) and for aquatic tenrecs that can persist in deforested catchments if aquatic invertebrate prey are not depleted by sedimentation (Benstead et al., 2001).

Contrasting use of local habitat between the hydrological regions

Differences in habitat selection by the Pyrenean desman were also highlighted between the three hydrological regions. Indeed, the ENFA indicated a decreasing marginality and specialization following a west-east gradient. These contrasting preferences support the findings of Williams-Tripp et al., (2012) who emphasized the poor transferability of species distribution models for the Pyrenean desman in other geographical areas. This geographical pattern could be explained by the ideal free distribution theory of density-dependence in habitat selection (Pérez-Barbería et al., 2013). Indeed, the decreasing west-east gradient measured in marginality and specialization values should be considered in parallel with the observed west-east gradient of prevalence of the Pyrenean desman (i.e. from 8.2% positive sites in the western region to 43.1% in the eastern region; Fig. 1). As population size increases along a west-east gradient (assuming that the proportion of occupied sites is a good indicator of the abundance of the species; Fernández-González et al., 2014), more individuals would be forced to use poorer-quality and thus sub-optimal habitats (i.e. lower marginality and specialization values). This pattern has been observed for large mammals (e.g. deer: Pérez-Barbería et al., 2013; horse: Van Beest et al., 2014) as well as for small and semi-aquatic

mammals (e.g. water vole: Mate et al., 2013 and has also been suggested for the Pyrenean desman Nores et al., 1998).

Besides, biotic factors (e.g. prey and/or predator densities) can affect species response to the abiotic environment at the local scale (Pearson & Dawson, 2003; Wisz et al., 2013). For instance, the American mink is a semi-aquatic predator that is known to have a strong influence on the decline of small mammals (e.g. water vole: Barreto et al., 1998; Carter & Bright, 2003; muskrat: Brzeziński et al., 2010). In the French Pyrenees, American mink densities are the highest in the western and eastern regions (Borrell & Saint-Hilaire, 2012). Thus, different levels of predation pressure from this invasive species could influence the distribution of the Pyrenean desman and lead to the observed contrasting habitat preferences between the three hydrological regions. This would deserve further research.

Finally, habitat specialization among populations of a single species in response to specific environmental and ecological gradients has been identified as the driver of genetic and/or phenotypic differentiation for several organisms such as plants (Leamy et al., 2014), frogs (Hangartner et al., 2012), marine mammals (Segura et al., 2006; Ansmann et al., 2015), terrestrial carnivores (Muñoz-Fuentes et al., 2009; Reding et al., 2012) and rodents (Hoekstra et al., 2005). This pattern has also been emphasized by Hughes et al. (2009) who suggested a limited gene flow within freshwater species that had a limited capacity for terrestrial dispersal between streams. Thus, given the small home range of the Pyrenean desman (Melero et al., 2012) as well as its dispersal abilities constrained by aquatic environments (Charbonnel et al., 2015; Fernández-González et al., 2014), the habitat selection contrast between hydrological regions highlighted in this study could result from isolation and local genetic adaptations of different desman populations (Gillet *et al.*, comm. pers.). Hence, the genetic diversity of the Pyrenean desman populations should be further explored and compared both within and between the major hydrological regions of the French Pyrenees.

Implications for conservation

These results stress the need to use local habitat variables rather than large-scale environmental descriptors for the conservation planning of species with a small home-range. By quantitatively describing the local habitat preferred by the Pyrenean desman, they provide a better understanding and knowledge of the ecological requirements of this endemic and endangered species. This is important information for targeting the areas where urgent conservation measures should be implemented. In addition, we suggest that global management actions aiming at protecting the

Pyrenean desman should favour aquatic habitats offering heterogeneous substrates, diversified but mainly fast flowing facies and possibilities of shelter in the riverbanks. Particular attention should be paid to any human-induced alterations potentially resulting in the hydromorphological homogenization of streams. Moreover, we emphasize the importance of accounting for the variability that can exist between geographically distant populations of this species in terms of habitat preferences. Conservation efforts should thus be planned at the population-level instead of species-level to target the specific needs and constraints of each geographical region.

Acknowledgements

We thank all the partners for their help in conducting the extensive field work at the scale of the French Pyrenees: Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement (EcoLab – CNRS/UPS/INPT), Fédération Aude Claire, Fédération des Réserves Naturelles Catalanes, Office National des Forêts, Groupe de Recherche et d'Etudes pour la Gestion de l'Environnement, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Parc National des Pyrénées, Conservatoire d'Espaces Naturels Ariège, Conservatoire d'Espaces Naturels Aquitaine, Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées (CEN MP). We are also grateful to the molecular biologists for identifying the authorship of the collected faeces (J. Michaux, F. Gillet, M-L. Tiouchichine), to J. Brown and M. Williams-Tripp who helped with the GRTS sampling design and F. D'Amico. This study was funded by ANRT (Cifre n° 2011/1018), EDF (Electricité de France) and the European Union (FEDER) and is part of the French Conservation Action Plan for the Pyrenean desman (2010 - 2015) supervised by DREAL MP (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement de Midi-Pyrenees) and coordinated by the CEN MP.

References

Ansmann IC, Lanyon JM, Seddon JM, Parra GJ. 2015. Habitat and resource partitioning among Indo-Pacific bottlenose dolphins in Moreton Bay, Australia. *Marine Mammal Science* **31**: 211–230.

Aymerich P, Gosàlbez J. 2002. Factors de distribucio de *Galemys pyrenaicus* (Insectivora, Talpidae) a Catalunya. *Orsis* **17**: 21–35.

Barbosa AM, Real R, Vargas JM. 2009. Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling* **220**: 747–754.

Barreto GR, Rushton SP, Strachan R, Macdonald DW. 1998. The role of habitat and mink predation in determining the status and distribution of water voles in England. *Animal Conservation* **1**: 129–137.

Basille M, Calenge C, Marboutin E, Andersen R, Gaillard J-M. 2008. Assessing habitat selection using multivariate statistics: some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* **211**: 233–240.

Van Beest FM, Uzal A, Vander Wal E, Laforge MP, Contasti AL, Colville D, McLoughlin PD. 2014. Increasing density leads to generalization in both coarse-grained habitat selection and fine-grained resource selection in a large mammal. *Journal of Animal Ecology* **83**: 147–156.

Benstead JP, Barnes KH, Pringle CM. 2001. Diet, activity patterns, foraging movement and responses to deforestation of the aquatic tenrec *Limnogale mergulus* (Lipotyphla: Tenrecidae) in eastern Madagascar. *Journal of Zoology* **254**: 119–129.

Bertrand A. 1994. Répartition géographique et écologie alimentaire du desman des Pyrénées, *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) dans les Pyrénées françaises. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse, France.

Borrell A, Saint-Hilaire K. 2012. La situation du vison d'Amérique en Midi-Pyrénées - Résultat d'une enquête régionale de la Fédération Régionale des Chasseurs de Midi-Pyrénées réalisée en 2012. http://www.frc-midipyrenees.fr/Situation-du-Vison-d-Amerique-en/ [12 september 2014]

Bouyer Y, Gervasi V, Poncin P, Beudels-Jamar RC, Odden J, Linnell JDC. 2014. Tolerance to anthropogenic disturbance by a large carnivore: the case of Eurasian lynx in south-eastern Norway. *Animal Conservation*. doi: 10.1111/acv.12168.

Brzeziński M, Romanowski J, Żmihorski M, Karpowicz K. 2010. Muskrat (*Ondatra zibethicus*) decline after the expansion of American mink (*Neovison vison*) in Poland. *European Journal of Wildlife Research* **56**: 341–348.

Carter SP, Bright PW. 2003. Reedbeds as refuges for water voles (*Arvicola terrestris*) from predation by introduced mink (*Mustela vison*). *Biological Conservation* **111**: 371–376.

Castién E, Gosalbez J. 1992. Distribucion geographica y habitats ocupados por *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) (Insectivora: Talpidae) en los Pireneos occidentales. *Doñana. Acta vertebrata* **19**: 37–44.

Charbonnel A, D'Amico F, Besnard A, Blanc F, Buisson L, Némoz M, Laffaille P. 2014. Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape. *Journal of Applied Ecology* **51**: 1425–1433.

Charbonnel A, Buisson L, Biffi M, D'Amico F, Besnard A, Aulagnier S, Blanc F, Gillet F, Lacaze V, Michaux JR, et al. 2015. Integrating hydrological features and genetically validated occurrence data in occupancy modeling of an endemic and endangered semi-aquatic mammal, *Galemys pyrenaicus*, in a Pyrenean catchment. *Biological Conservation* **184**: 182-192.

Delibes M, Cabezas S, Jiménez B, González MJ. 2009. Animal decisions and conservation: the recolonization of a severely polluted river by the Eurasian otter. *Animal Conservation* **12**: 400–407.

Dewson ZS, James ABW, Death RG. 2007. Stream ecosystem functioning under reduced flow conditions. *Ecological Applications* **17**: 1797–1808.

Domisch S, Kuemmerlen M, Jähnig SC, Haase P. 2013. Choice of study area and predictors affect habitat suitability projections, but not the performance of species distribution models of stream biota. *Ecological Modelling* **257**: 1–10.

Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z-I, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard A-H, Soto D, Stiassny MLJ, et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**: 163–182.

Fernandes M, Herrero J, Aulagnier S, Amori G. 2008. Galemys pyrenaicus. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 1 June 2014.

Fernández-González A, García JA, Menéndez D, Fernández-Menéndez D. 2014. Evidencias de una ocupación temporal por parte del desmán ibérico (*Galemys pyrenaicus*) de cursos fluviales, con una marcada estacionalidad, en el norte de Portugal. *Galemys* **26**: 57–64.

Gaston KJ. 1998. Ecology: Rarity as double jeopardy. *Nature* **394**: 229–230.

Gillet F, Cabria MT, Némoz M, Blanc F, Fournier-Chambrillon C, Sourp E, Vial-Novella C, Aulagnier S, Michaux JR. 2014. PCR-RFLP identification of the endangered Pyrenean desman, *Galemys pyrenaicus* (Soricomorpha, Talpidae), based on faecal DNA. *Mammalia*. doi: 10.1515/mammalia-2014-0093.

Greenwood A, Churchfield S, Hickey C. 2002. Geographical distribution and habitat occurrence of the Water Shrew (*Neomys fodiens*) in the Weald of South-East England. *Mammal Review* **32**: 40–50.

Hangartner S, Laurila A, Räsänen K. 2012. Adaptive divergence in Moor frog (*Rana arvalis*) populations along an acidification gradient: inferences from Qst–Fst correlations. *Evolution* **66**: 867–881.

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

Hoekstra HE, Krenz JG, Nachman MW. 2005. Local adaptation in the rock pocket mouse (*Chaetodipus intermedius*): natural selection and phylogenetic history of populations. *Heredity* **94**: 217–228.

Hughes JM, Schmidt DJ, Finn DS. 2009. Genes in Streams: Using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *BioScience* **59**: 573–583.

Hussain QA, Pandit AK. 2012. Macroinvertebrates in streams: A review of some ecological factors. *International Journal of Fisheries and Aquaculture* **4**: 114–123.

Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**: 415–427.

Leamy LJ, Lee C-R, Cousins V, Mujacic I, Manzaneda AJ, Prasad K, Mitchell-Olds T, Song B-H. 2014. Large-scale adaptive divergence in *Boechera fecunda*, an endangered wild relative of *Arabidopsis*. *Ecology and Evolution* **4**: 3175–3186.

Luoto M, Virkkala R, Heikkinen RK. 2007. The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography* **16**: 34–42.

Mate I, Barrull J, Salicrú M, Ruiz-Olmo J, Gosàlbez J. 2013. Habitat selection by Southern water vole *(Arvicola sapidus*) in riparian environments of Mediterranean mountain areas: a conservation tool for the species. *Acta Theriologica* **58**: 25–37.

Melero Y, Aymerich P, Luque-Larena JJ, Gosàlbez J. 2012. New insights into social and space use behaviour of the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*). *European Journal of Wildlife Research* **58**: 185–193.

Morueta-Holme N, Fløjgaard C, Svenning J-C. 2010. Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species. *PLoS ONE* **5**: e10360.

Muñoz-Fuentes V, Darimont CT, Wayne RK, Paquet PC, Leonard JA. 2009. Ecological factors drive differentiation in wolves from British Columbia. *Journal of Biogeography* **36**: 1516–1531.

Nawaz MA, Martin J, Swenson JE. 2014. Identifying key habitats to conserve the threatened brown bear in the Himalaya. *Biological Conservation* **170**: 198–206.

Némoz M, Bertrand A, Sourie M, Arlot P. 2011. A French Conservation Action Plan for the Pyrenean Desman *Galemys pyrenaicus*. *Galemys* **23**: 47–50.

Nores C, Ojeda F, Ruano A, Villate I, González J, Cano JM, Garcia E. 1998. Estimating the population density of *Galemys pyrenaicus* in four Spanish rivers. *Journal of Zoology* **246**: 454–457.

Orth DJ, Maughan E. 1983. Microhabitat preferences of benthic fauna in a woodland stream. *Hydrobiologia* **106**: 157–168.

Palmeirim JM. 1983. *Galemys pyrenaicus*. *Mammalian Species* **207**: 1–5.

Paul MJ, Meyer JL. 2001. Streams in the Urban Landscape. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 333–365.

Pearson RG, Dawson TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**: 361–371.

Pennington DN, Blair RB. 2011. Habitat selection of breeding riparian birds in an urban environment: untangling the relative importance of biophysical elements and spatial scale. *Diversity and Distributions* **17**: 506–518.

Pérez-Barbería FJ, Hooper RJ, Gordon IJ. 2013. Long-term density-dependent changes in habitat selection in red deer (*Cervus elaphus*). *Oecologia* **173**: 837–847.

Peyre A. 1956. Ecologie et biogeographie du desman (*Galemys pyrenaicus*) dans les Pyrénées françaises. *Mammalia* **20**: 405–418.

Purcell SW, Clarke KR, Rushworth K, Dalton SJ. 2014. Defining critical habitats of threatened and endemic reef fishes with a multivariate approach. *Conservation Biology* **28**: 1688-1698.

Reding DM, Bronikowski AM, Johnson WE, Clark WR. 2012. Pleistocene and ecological effects on continental-scale genetic differentiation in the bobcat (*Lynx rufus*). *Molecular Ecology* **21**: 3078–3093.

Richard PB. 1976. Extension en France du desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) et son environnement. *Bulletin d'Ecologie* **7**: 327–334.

Robitaille J-F, Laurence S. 2002. Otter, *Lutra lutra*, occurrence in Europe and in France in relation to landscape characteristics. *Animal Conservation* **5**: 337–344.

Rushton S p., Barreto G w., Cormack R m., Macdonald D w., Fuller R. 2000. Modelling the effects of mink and habitat fragmentation on the water vole. *Journal of Applied Ecology* **37**: 475–490.

Scott DM, Southgate F, Overall AJ, Waite S, Tolhurst BA. 2012. The Eurasian water shrew: an unsuitable candidate species for a vertebrate bio-indicator of aquatic pollution. *Journal of Zoology* **286**: 30–37.

Segura I, Rocha-Olivares A, Flores-Ramírez S, Rojas-Bracho L. 2006. Conservation implications of the genetic and ecological distinction of *Tursiops truncatus* ecotypes in the Gulf of California. *Biological Conservation* **133**: 336–346.

Stendera S, Adrian R, Bonada N, Cañedo-Argüelles M, Hugueny B, Januschke K, Pletterbauer F, Hering D. 2012. Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* **696**: 1–28.

Stevens DL, Olson JR. 2004. Spatially balanced sampling of natural ressources. *Journal of American Statistical Association* **99**: 262–278.

Strayer DL, Beighley RE, Thompson LC, Brooks S, Nilsson C, Pinay G, Naiman RJ. 2003. Effects of Land Cover on Stream Ecosystems: Roles of Empirical Models and Scaling Issues. *Ecosystems* **6**: 407–423.

Williams-Tripp M, D'Amico FJN, Pagé C, Bertrand A, Némoz M, Brown JA. 2012. Modeling rare species distribution at the edge: the case for the vulnerable endemic Pyrenean desman in France. *The Scientific World Journal* **2012**.

Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, Pellissier L, Lenoir J, Damgaard CF, Dormann CF, Forchhammer MC, Grytnes J-A, Guisan A, et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **88**: 15–30.

CHAPITRE 6

Les changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol récents expliquent-ils la contraction de l'aire de distribution du Desman dans les Pyrénées françaises ?





Résumé du chapitre

Les chapitres précédents ont permis d'apporter de nouvelles connaissances sur les exigences écologiques du Desman des Pyrénées qui sont cruciales pour la mise en place de mesures de conservation appropriées en faveur de l'espèce et de ses habitats. En tant qu'espèce menacée, le suivi régulier de l'évolution de sa répartition spatiale est également essentiel afin de détecter rapidement une éventuelle contraction de son aire de distribution et d'essayer d'en comprendre les causes. Ce travail est d'autant plus nécessaire qu'aucune étude sur l'évolution récente de sa distribution n'a été menée en France, alors qu'une régression marquée a été documentée récemment en Espagne et au Portugal (Gisbert & García-Perea, 2014; Pedroso & Chora, 2014). Dans les chapitres précédents, il a été mis en évidence une influence majeure des facteurs liés à l'hydrologie et au climat sur la répartition spatiale du Desman des Pyrénées et ce, à différentes échelles spatiales. Ces facteurs, tout comme ceux liés l'occupation du sol, sont fortement associés aux changements globaux (Veldkamp & Lambin, 2001; Held & Soden, 2006). Il semble donc pertinent de s'interroger sur leur contribution relative à d'éventuels changements de distribution récents de l'espèce.

Ainsi, l'objectif de ce chapitre est de quantifier les éventuels changements de distribution du Desman des Pyrénées sur l'ensemble du massif pyrénéen français au cours des 25 dernières années et de les mettre en relation avec les modifications climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol qui se sont produites sur la même période.

Les modèles d'habitat sont les principaux outils permettant d'analyser les changements de distribution des espèces au cours du temps (Elith et al., 2010). Toutefois, il est important que les données utilisées pour construire les modèles soient représentatives de la zone d'étude aux différentes périodes étudiées afin d'éviter que les distributions prédites ou que les relations espèce-habitat estimées par les modèles ne soient biaisées (Elith et al., 2002). Ce problème est d'autant plus marqué pour les données historiques qui n'ont généralement pas fait l'objet de protocoles d'échantillonnage aussi rigoureux qu'actuellement (Hortal et al., 2008). Dans ce chapitre, un jeu de données historiques (1985-1992) issu d'un échantillonnage systématique (cf. Chapitre 2, partie 2.2) et un jeu de données actuelles (2011-2013) échantillonné selon la stratégie GRTS (cf. Chapitre 2, partie 2.3) ont été utilisés, permettant de limiter ces biais.

Bien que la capacité des modèles d'habitat à prédire correctement les changements de distribution des espèces au cours du temps ne soit pas garantie, celle-ci a fait l'objet de peu d'études (Araújo et al., 2005). En effet, ces modèles sont souvent utilisés pour prédire les changements de distribution dans le futur sous divers scénarios de changements globaux, rendant ainsi toute comparaison avec des observations impossible puisque celles-ci n'existent pas encore. Cependant, en utilisant des données historiques pour construire le modèle d'habitat d'une espèce et en projetant celui-ci dans le présent, il est possible de comparer ses prédictions avec la distribution actuelle observée de l'espèce (e.g. Kharouba et al., 2009; Guida et al., 2014).

Dans ce chapitre, les jeux de données historique et actuel sur la répartition spatiale du Desman des Pyrénées sur le versant français pyrénéen ont été couplés à des variables climatiques, hydrologiques, hydrographiques, d'occupation du sol et topographiques. Un ensemble de SDMs a été utilisé afin de construire un modèle historique et un modèle actuel. Puis, le modèle historique a été projeté sur les conditions environnementales actuelles afin de comparer le changement de distribution attendu en réponse aux changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol survenus au cours des 25 dernières années à celui modélisé à partir des données de répartition actuelle.

Les variables climatiques et hydrologiques ont été identifiées comme celles influençant le plus la répartition du Desman des Pyrénées dans les deux périodes, soulignant une nouvelle fois l'importance de prendre en compte l'hydrologie lorsque les SDMs sont appliqués pour des espèces aquatiques.

Une contraction marquée de la distribution du Desman des Pyrénées au cours des 25 dernières années a aussi été mise en évidence, avec une probabilité de présence passant de 0.70 à 0.32 en moyenne sur des Pyrénées françaises. Ce résultat rejoint donc la régression marquée de la distribution de l'espèce constatée en Espagne et au Portugal. Cependant, bien que le modèle historique projeté sur les conditions environnementales actuelles prédise également une contraction de l'aire de répartition du Desman des Pyrénées en réponse aux changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol qui se sont produits dans les Pyrénées durant la période d'étude, cette contraction est très fortement sous-estimée par rapport à celle prédite par le modèle construit sur les données actuelles. Ce résultat suggère donc que les changements environnementaux considérés (i.e. climat, hydrologie et occupation du sol) ne sont pas suffisants pour expliquer cette importante baisse de la probabilité de présence de l'espèce. D'autres facteurs ont très probablement agit sur cette contraction de l'aire de distribution de l'espèce, comme par exemple la fragmentation de ses habitats, la pollution de l'eau ou encore les interactions avec d'autres espèces (e.g. prédation par le vison d'Amérique, modification des communautés

d'invertébrés benthiques). Il semble donc urgent d'identifier précisément les facteurs à l'origine de cette évolution rapide de l'aire de distribution de l'espèce. Ces résultats sont alarmistes concernant la conservation du Desman des Pyrénées et pourraient justifier la révision de son statut IUCN, notamment dans le contexte actuel des changements globaux qui pourraient se poursuivre et s'intensifier dans les prochaines décennies (Lehner et al., 2006).

Afin de clore ce chapitre, une étude préliminaire relative à la favorabilité de l'habitat prédite par les modèles d'habitat dans des cours d'eau présentant différents types de gestion hydroélectrique (activité d'EDF uniquement) a été menée (Compléments 2). Les premiers résultats indiquent que les tronçons de rivière exploités par EDF pour la production d'hydroélectricité, considérés dans le cadre de cette étude, sont généralement situés dans des zones où l'habitat est relativement plus favorable au Desman des Pyrénées que les tronçons non exploités. Ainsi, ces résultats suggèrent que toutes nouvelles modifications d'habitat engendrées par les différents usages de l'eau dans ces secteurs à enjeux pour l'espèce sont à réaliser avec une extrême prudence afin de ne pas dégrader ces rares habitats encore actuellement favorables au Desman des Pyrénées.



Article 4

Can recent global changes explain the dramatic range contraction of an endangered semi-aquatic mammal species in the French Pyrenees?

Charbonnel Anaïs[a,b,c], Laffaille Pascal[b,d], Biffi Marjorie[b,c], Blanc Frédéric[a], Maire Anthony[b,c,e,] Némoz Mélanie[a], Sanchez-Perez José[b,d], Sauvage Sabine[b,d], Buisson Laëtitia[b,c].

[a]Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC - BP 57611 - 31076 Toulouse, France ; [b]CNRS; UMR 5245; CNRS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31326 Castanet-Tolosan, France ; [c]Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France ; [d]Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet-Tolosan, France ; [e]Present adress: IRSTEA, Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture, UR HYAX, 3275 Route de Cézanne, CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France.

Soumis le 1er juillet 2015 à Global Change Biology



Abstract

Species distribution models (SDMs) are the main tool to predict global change impacts on species range. Climate change alone is frequently considered, but in freshwater ecosystems, hydrology is a key driver of the ecology of aquatic species. At large scale, hydrology is however rarely accounted for owing to the lack of detailed stream flow data. In this study, we developed an integrated modelling approach to simulate stream flow using the hydrological Soil and Water Assessment Tool (SWAT). Simulated stream flow was subsequently included as an input variable in SDMs along with topographic, hydrographic, climatic and land-cover descriptors. SDMs were applied to two temporally-distinct surveys of the distribution of the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) in the French Pyrenees. The historical one was conducted during the 1985-1992 period whereas the current survey was conducted between 2011 and 2013. The model calibrated on historical data was also projected onto the current period to assess its ability to describe the distributional change of the Pyrenean desman that has been modelled in the recent years. First, we found that hydrological and climatic variables were the ones influencing the most the distribution of this species for both periods, emphasizing the importance of taking into account hydrology when SDMs are applied to aquatic species. Secondly, our results highlighted a strong range contraction of the Pyrenean desman in the French Pyrenees over the last 25 years. Given that this range contraction was under-estimated when the historical model was projected onto current conditions, this finding suggests that other drivers may be interacting with climate, hydrology and land-use changes. Our results imply major concerns for the conservation of this endemic semi-aquatic mammal since changes in climate and hydrology are expected to become more intense in the future.

Key words: Climate change, land-use, hydrology, species distribution models, Soil and Water assessment Tool, *Galemys pyrenaicus*.



Introduction

Species distribution models (SDMs) are the main tool used to predict the impacts of future climate change on species distribution and to understand species distribution shifts over time (Elith *et al.*, 2010). The fundamental niche represents the environmental conditions where a species can persist while the realized niche is the part of the fundamental niche that is occupied. This latter niche accounts for biotic interactions (e.g. competition, predation, parasitism), population dynamics, natural or human-induced disturbances, as well as natural and artificial barriers to dispersal. The explanatory variables included in SDMs should theoretically reflect the whole set of a species' ecological requirements. In practice, data availability often determines the variables included in the models (Dormann, 2007). Given that most of the time only abiotic variables are used in SDMs, their application assumes the equilibrium between the species' distribution and its environment (i.e. the species occupies all environmentally suitable locations) to capture the fundamental niche as closely as possible (Pearson & Dawson, 2003).

Although SDMs are frequently used to project future species distribution, good SDM performances for the time period on which the SDM is calibrated do not guarantee that the changes in species distribution are correctly estimated (Araújo *et al.*, 2005). To assess such uncertainties, some studies have projected distributional shifts through time using SDMs calibrated on historical data to predict current-day distributions, and comparing the observations and the predictions (Araújo *et al.*, 2005; Algar *et al.*, 2009; Kharouba *et al.*, 2009; Eskildsen *et al.*, 2013; Maiorano *et al.*, 2013; Guida *et al.*, 2014). Nevertheless, these studies remain limited to few taxa (e.g. plants, butterflies, birds) suggesting that the accuracy of SDMs to correctly track species' range changes is still insufficiently understood, especially for aquatic species.

Freshwater ecosystems are in crisis throughout the world as they contain some of the most imperiled fauna (Vörösmarty *et al.*, 2010). Among freshwater fauna, a majority of studies has focused on fish to understand the effects of climate change on biodiversity (Buisson & Grenouillet, 2009; Lyons *et al.*, 2010; Olden *et al.*, 2010; Comte *et al.*, 2013; Filipe *et al.*, 2013), probably due to their expected sensitivity to temperature modifications. Yet, broadening our understanding of the effects of global change to other freshwater taxa is required to assess more comprehensively the vulnerability of freshwater ecosystems. For instance, few studies have been conducted on semi-aquatic mammals (but see Jarema *et al.*, 2009; Morueta-Holme *et al.*, 2010; Cianfrani *et al.*, 2011; Klamt *et al.*, 2011; Markovic *et al.*, 2014), in spite of the numerous endangered species (Veron *et al.*, 2008).

Most SDM studies have considered climate change alone, since climate is acknowledged as the major factor influencing species distribution at large scale (e.g. Jarema *et al.*, 2009, 2009; Dobrowski *et al.*, 2011; Hill *et al.*, 2012; Domisch *et al.*, 2013a; Maiorano *et al.*, 2013). However, non-climatic components of global change (e.g. habitat fragmentation or degradation, land-use changes, urbanization) can contribute to species range shifts (Nelson *et al.*, 2009; Mantyka-Pringle *et al.*, 2014). The inclusion of other environmental factors may thus improve the estimation of species distribution patterns at both local (Pearson *et al.*, 2004) and broader (e.g. Brum *et al.*, 2013; Eskildsen *et al.*, 2013) spatial scales. In freshwater environments, few studies have considered land use (Price *et al.*, 2006) and/or hydrological (Lyons *et al.*, 2010; Bond *et al.*, 2011; Wenger *et al.*, 2011; Kuemmerlen *et al.*, 2015) changes in addition to climate change. The lack of studies including hydrological variables in SDMs is likely due to the non-availability of detailed data for the whole stream network at large spatial scale (Kuemmerlen *et al.*, 2014, 2015). The great importance of these factors for aquatic species distribution is however well known (Poff *et al.*, 2002). A solution to counterbalance the lack of accurate hydrological data is to simulate spatially and temporally flow variables using hydrological models (e.g. the Soil and Water Assessment Tool, SWAT; the PREcipitation-Runoff-EVApotranspiration HRU model, PREVAH; the Regional Hydro-Ecologic Simulation System, RHESSys), before using flow-derived metrics as input variables in SDMs. Despite promising results, few studies have applied this kind of integrated modelling approach (Wenger *et al.*, 2011; Jähnig *et al.*, 2012; Kuemmerlen *et al.*, 2014, 2015; Charbonnel *et al.*, 2015). Moreover, the challenge of studying the effects of global change on the distribution of aquatic species is intensified by the dendritic configuration of rivers which constrains species dispersal and consequently restricts their capacities to spatially track suitable environmental conditions (Brown & Swan, 2010). Indeed, SDMs in freshwater environments are frequently applied without differentiating terrestrial and aquatic realms (Domisch *et al.*, 2013b).

The Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) is a semi-aquatic mammal endemic to the Pyrenees (France, Spain and Andorra) and to the northern mountains of the Iberian Peninsula. This small mammal is strongly dependent of aquatic habitats owing to its feeding regime mainly made up of aquatic larvae of invertebrates (Queiroz *et al.*, 1995). The Pyrenean desman is increasingly endangered and represents an international priority for conservation and management efforts (Fernandes *et al.*, 2008; Némoz *et al.*, 2011; Gisbert & García-Perea, 2014). Being restricted to aquatic habitats in mountainous regions, the Pyrenean desman has limited dispersal abilities and its high sensitivity to climatic conditions has been recently shown (Morueta-Holme *et al.*, 2010; Williams-Tripp *et al.*, 2012). This overall unfavorable context may thus make this species highly vulnerable to the effects of global change.

In this context, our main questions were: (1) Are hydrological variables good indicators to explain the distribution of a semi-aquatic species at a broad scale, but at a finer resolution comparatively to other environmental factors (e.g. climate, land-use)? (2) Has the distribution of the Pyrenean desman shifted over the last decades? (3) Are SDMs accounting for climate, land-use and hydrological changes able to accurately predict the current species distribution when projected over a time period experiencing rapid environmental change?

Material and methods

Study area

The French Pyrenees (W1°400–E3°100, N43°080–N42°230) are a mountain range of approximately 400 km long from the Atlantic Ocean to the Mediterranean Sea in southern France, covering an area of approximatively 18 000 km² with a maximum elevation of 3 298 m. Land cover across the French Pyrenees is dominated by woodland (38 %; Corine Land Cover © DB, map of the European environmental landscape, 2006) while agricultural areas are concentrated in the foothills (37 %). Pastures are mainly located at medium elevation and bare rock dominates in areas of highest elevation. The population density (on average, 28.4 inhabitants per km² in 2010; INSEE, 2010) is low compared to the average density in France (i.e. 115.4 inhabitants per km²). Annual rainfall, air temperature and stream flow greatly vary from west to east. Eastern Pyrenees are characterized by a drier and warmer climate associated with a greater seasonal variability of stream flow than the western Pyrenees.

The hydrographic network of the French Pyrenees is dense with about 26 812 km of streams (CARTHAGE © DB, 2011). In this study, we considered stream reaches of approximatively 1 km-long as the unit of analysis, which appears more appropriate for aquatic organisms than catchments or grids that include terrestrial environments (Wang *et al.*, 2006). The hydrographic network was divided into 1 km-long sections (hereafter called 'sections') for the computation of environmental covariates and statistical analyses.

Field sampling

Each sampling site corresponded to a 500 m-long riverbed transect, which approximately matches the mean home range of the Pyrenean desman (Melero *et al.*, 2011).

Two temporally-distinct sampling surveys of the Pyrenean desman were conducted. For the historical survey, the study area was divided into 232 grid cells of 10 x 14 km (Bertrand, 1994). Between two and six sampling sites were surveyed in each cell to obtain an even coverage of the study area. In total, 637 sites were sampled between 1985 and 1992 (Fig. S1a).

The current presence-absence data for the Pyrenean desman were collected between 2011 and 2013 (Némoz *et al.*, 2011). A total of 1222 sampling sites were surveyed (Fig. S1b). Their spatial location was derived from two sampling designs: (1) a resampling of historical sampling sites (in total, 514 sites were common to historical and current periods), and (2) a spatially balanced sampling design (i.e. Generalized Random Tessellation Stratified sampling) which is known to be suitable to study aquatic systems (Stevens & Olsen, 2004).

Given the cryptic behaviour of this species, indirect signs (i.e. faeces) were searched along these sampling sites which were waded by skilled observers meticulously inspecting each emergent item (i.e. rock, tree root or branch) in the riverbed. Surveys were not conducted during or after a period of fluctuating water levels or heavy rainfall to maximize the detectability of faeces (Bertrand, 1994; Charbonnel *et al.*, 2015). For each period, sampling was conducted following a similar methodology and always under good environmental conditions suggesting little bias in Desman faeces detectability.

Environmental variables

We first computed a large set of environmental variables describing hydrology, hydrography, climate, land use and human disturbance that may influence the distribution of the Pyrenean desman. We then computed pairwise Spearman correlation coefficients between variables and only variables that were not highly correlated (i.e. $|rho| \leq 0.65$) were retained, resulting in a final set of 11 environmental variables (Table S1). All selected variables were log-transformed and normalized.

Climatic variables. Mean annual temperature (TEM) and mean annual rainfall (RAI) were calculated on two 10-year periods (1976-1985 and 2002-2011 for the historical and current periods, respectively). They were generated at an 8-km spatial resolution by a statistical downscaling methodology, with the Meteo-France SAFRAN mesoscale meteorological analysis (Quintana-Seguí *et al.*, 2008; Pagé *et al.*, 2009). Mean and variability over several years are classically used in climatology to reduce the influence of years with extreme events (e.g. heatwaves) and to obtain more accurate representation (Roubicek *et al.*, 2010).

Land-use variables. The 1990 and 2006 versions of the Corine Land Cover database were used to calculate the historical and current land-use variables, respectively. Land-use variables described the proportion of forest (FOR), urban areas (URB), agricultural land (AGR) and open space with little or no vegetation (NAT). The percentage of each variable was calculated in a 100 m-buffer around each river section.

Hydrological variables. We used one of the most applied hydrological models worldwide, SWAT (Neitsch *et al.*, 2013), to simulate the mean monthly stream flow (FLO) in the whole stream network of the French Pyrenees. Based on spatial information (i.e. topography, climate, soil and land-use), SWAT simulates the hydrological cycle both in space and time (see Neitsch *et al.*, 2013 for details). SWAT requires several input datasets through the ArcSWAT interface in ArcGIS 10.0 (Winchell *et al.*, 2007). First, the French Pyrenees were divided into 29 915 sub-basins (mean area = 79.20 ha ± 72.84) with a discretization scale of 40 ha by using a 25 m resolution Digital Elevation Model (ALTI © DB – IGN, 2011). To characterize soil and land-use conditions, a 1 km² resolution Digital Soil Map of the World (FAO, 2007), and a 25 ha resolution land cover map (Corine Land Cover; see above) were also included, respectively. Climatic variables used to calibrate SWAT models consisted of daily rainfall, maximum and minimum air temperature, solar radiation, wind speed and relative humidity (Pagé *et al.*, 2009) from SAFRAN mesoscale meteorological analysis based on measurements (8km x 8km). We modified snow parameters to calibrate SWAT and improve simulations (Table S2). Simulated stream flows were finally obtained for each sub-basin at a monthly time step for the two 10-year periods (i.e. 1976-1985 and 2002-2011 for the historical and current periods, respectively). The flow value assigned to each 1 km river section corresponds to the one of the sub-basin in which it is included. In addition, measured monthly stream flow data were available at 24 and 30 downstream gauging stations for the historical and current periods, respectively (23 stations common to both periods; see Fig. S2), and were used to calibrate and validate SWAT flow simulations. SWAT model was calibrated on the first five years of each 10-year period and validated on the last five years. The accuracy of SWAT simulations was assessed using three different metrics: the Spearman correlation coefficient (rho), the coefficient of determination (R^2) and the Nash–Sutcliffe Efficiency (NSE), each of them being calculated between the measured and simulated stream flow (Kiesel *et al.*, 2009; Moriasi *et al.*, 2012). According to Moriasi *et al.*, (2007), SWAT flow simulations were quite accurate, as indicated by the evaluation statistics averaged across the gauging stations used for the validation step of each time period (historical period: rho= 0.79 ± 0.21; R^2= 0.66 ± 0.27; NSE= 0.24 ± 0.93; current period: rho= 0.83 ± 0.18; R^2= 0.67 ± 0.24; NSE= 0.36 ± 0.56). Mean evaluation statistics were also satisfying at the time period used for the calibration step (historical period: rho= 0.81 ± 0.14; R^2= 0.65 ± 0.22; NSE= 0.25 ± 0.69; current period: rho= 0.81 ± 0.16; R^2= 0.68 ± 0.23; NSE= 0.51 ± 0.37).

Hydrographic variables. The mean slope of the section (SLO) and the number of tributaries in the focal section and in its adjacent upstream and downstream sections (TRI) were calculated using a 25 m resolution Digital Elevation Model (see above) and the French national hydrographical database (CARTHAGE © DB, 2011). These two variables were assumed to remain unchanged (i.e. static) between the two periods.

Human disturbance variables. The density of obstacles to water flow (e.g. dams, weirs) upstream of the focal river section (OBS; ROE ® DB, 2013) and the human population density (POP; GEOFLA ® DB, 2014) in a 100 m-buffer around each river section were calculated to describe river fragmentation and the degree of human disturbance. These two variables were also assumed to remain unchanged (i.e. static) between the two periods.

For both time periods, sampling sites approximately encompassed the same range of environmental variables (Fig. S3), which are representative of the conditions encountered in the entire French Pyrenees region.

Species distribution modeling

Modelling framework. Following Kharouba *et al.* (2009) and Grenouillet & Comte (2014), the modelling procedure was divided into three steps (see Fig. 1). First, we used the historical species survey and historical environmental variables to build the historical model and predict the historical range of the Pyrenean desman. Secondly, the historical model was applied to the current values of the environmental variables (i.e. the projected model) to determine the current suitable habitats for the species while assuming ecological niche conservatism. Finally, we used the current species' survey and environmental variables to build the current model and predict the current range of the Pyrenean desman.

For both historical and current periods, presence-absence data of the Pyrenean desman were related to the 11 environmental variables (Table S1) through an ensemble modelling approach (Marmion *et al.*, 2009). The package "BIOMOD" (Thuiller *et al.*, 2009) of the R software (R development Core Team, 2012) was used to run six different SDMs: Generalised Linear Models (GLM), Generalised Additive Models (GAM), Generalised Boosting Models (GBM), Artificial Neural Networks (ANN), Multivariate Adaptive Regression Splines (MARS) and Random Forests (RF). We used default values of parametrization (Thuiller *et al.*, 2009). For each period, SDMs were built using a random subset of data containing 80 % of the sites (i.e. calibration dataset) and the remaining 20 % were used to evaluate the predictive performance of the models (i.e. validation dataset). This process was

repeated 30 times using different calibration and validation datasets at each iteration. The predictions were averaged across the 30 iterations and the performance of the ensemble model (i.e. the average of the six predictions, one by SDM) was evaluated on the validation dataset using a threshold independent measure (i.e. the area under the receiver operating curve; AUC; Zweig & Campbell, 1993).

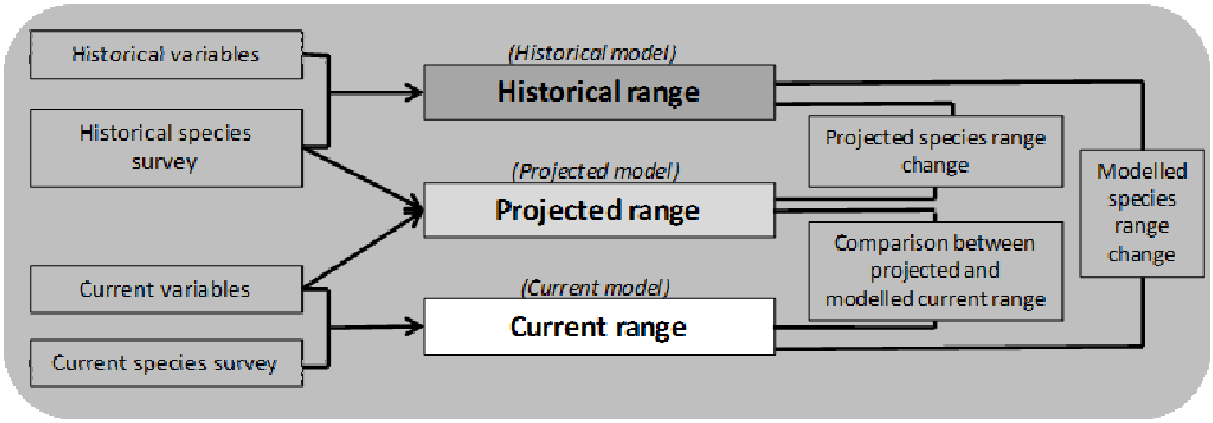


Figure 1. Methodology used to build historical, projected and current distribution models for the Pyrenean desman in the French Pyrenees (modified from Kharouba et al., 2009 and Grenouillet and Comte 2014).

For each of the historical, projected and current models, the probabilities of occurrence of the Pyrenean desman were then predicted over the entire stream network of the French Pyrenees. The mean predicted occurrence probability for each river section was calculated across the 180 model outputs (i.e. 6 SDMs x 30 iterations) to produce three final habitat suitability maps (i.e. one for each model). The relative importance of each environmental variable was evaluated by computing the Pearson correlation coefficient between initial model predictions and model predictions obtained by randomly permuting the variable of interest (Thuiller *et al.*, 2009).

Comparison of the historical, projected and current models

First, we compared the response curves of the environmental variables influencing the most the distribution of the Pyrenean desman for the historical and the current periods. Changes in response curves may inform about changes in the realized ecological niche, which could result in range shifts. We also tested the accuracy of the projected model to predict the current distribution of the species by calculating the AUC between the projected range and the entire current survey of the species (Fig. 1).

Secondly, we compared the projected and current habitat suitability maps by calculating the percentage of change ($\Delta\psi_{P\text{-}C}$) between projected (ψ_P) and current (ψ_C) occurrence probabilities, with $\Delta\psi_{P\text{-}C} = (\psi_C - \psi_P) / \psi_P \times 100$. The higher the absolute values, the more the projections differ from the current predictions. A negative value indicates an overestimation of the projected current occurrence probability compared to the observed current range, while a positive value indicates that the projected model underestimates habitat suitability compared to the current observations. Zero value indicates perfect agreement between both maps.

Thirdly, the projected range change was similarly estimated by comparing historical and projected habitat suitability maps. The percentage of change between historical (ψ_H) and projected (ψ_P) occurrence probabilities was calculated as $\Delta\psi_{H\text{-}P} = (\psi_P - \psi_H) / \psi_H \times 100$.

Finally, the modelled range change was also estimated by comparing historical and current habitat suitability maps. It was computed through the percentage of change between historical (ψ_H) and current (ψ_C) occurrence probabilities, as $\Delta\psi_{H\text{-}C} = (\psi_C - \psi_H) / \psi_H \times 100$. Negative values indicate a decrease in habitat suitability while positive values indicate an increase in habitat suitability over time.

Table 1 Changes in the climatic (TEM: mean annual temperature; RAI: mean annual rainfall), land-use (FOR: forest; URB: urban areas; AGR: agricultural lands; NAT: open space with little or no vegetation) and hydrological variables (FLO: mean monthly stream flow) between historical and current periods across the French Pyrenees. For climatic and stream flow variables, the historical and current periods correspond to 1976-1985 and 2002-2011, respectively, while they correspond to 1990 and 2006 for land-use variables. The values given in the second and the third columns show the average conditions across the study area. The last two columns show percentage of change (range and mean across the study area area) over the study period: a negative value indicates that the current value is lower than the historical value whereas a positive value indicates that the current value is higher than the historical value.

Variable	Historical	Current	Range change (%)	Mean change (%)
TEM (°C)	10.81	11.30	+2.98 to +34.27	+5.13
RAI (mm)	1216.60	1049.82	-18.31 to -4.90	-13.52
URB (%)	2.44	2.77	-46.41 to +99.97	+0.32
AGR (%)	37.37	37.03	-100 to +95.71	-0.33
FOR (%)	38.04	38.13	-100 to +99.99	+0.09
NAT (%)	21.51	21.32	-95.74 to +99.98	-0.20
FLO (m^3/s)	1.69	1.47	-48.55 to 119.11	-11.72

Results

Changes in environmental variables over time

Over the last three decades, an increase in temperature has been measured for all river sections with a mean increase of 0.5 °C across the French Pyrenees (Table 1). The greatest warming has occurred at the highest elevations (Fig. S4). A consistent decrease in annual rainfall has also been measured over the study area with an average difference of 166.78 mm (Table 1). The highest reductions in rainfall have been observed in downstream areas of the central and western Pyrenees (Fig. S4). Land-use changes between the historical and current periods have been very small (average changes below 1%; Table 1; Fig. S4).

Simulated mean monthly flow ranged spatially from 0.01 to 140.38 m^3/s (mean= 1.69 m^3/s) and from 0.01 to 116.29 m^3/s (mean= 1.47 m^3/s) for the historical and the current periods, respectively (Table 1; Fig. S4). Overall, predicted stream flow was lower for the current period than for the historical one except for some river sections located in the eastern Pyrenees whose stream flow has increased (maximum increase= +119.11 %).

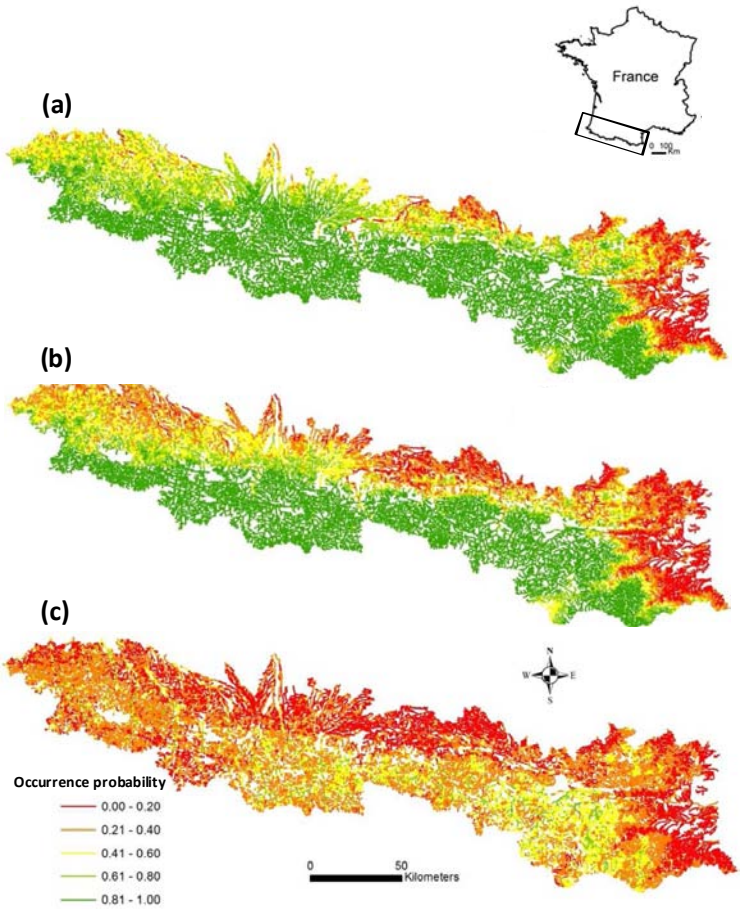


Figure 2. Occurrence probabilities of the Pyrenean desman predicted across the French Pyrenean stream network for (a) historical, (b) projected and (c) current models.

Historical range of the Pyrenean desman

During the historical survey, faeces of the Pyrenean desman were detected in 519 out of the 637 sampling sites, resulting in a species prevalence of 81 % (Fig. S1). The predictive performance of the historical model was high (mean ± SD AUC of 0.83 ± 0.03 across the six modelling techniques). The predicted occurrence probabilities were quite high (mean ± SD of 0.70 ± 0.27), with 20 373 km of stream (i.e. 76 %) having occurrence probabilities higher than 0.5 (Fig. 2a). This suggests that most of the French Pyrenees was suitable for the species except for the lowlands and the easternmost parts of the Pyrenees. Climatic and hydrological variables appeared as the variables contributing the most to the Pyrenean desman's distribution, with a percentage of relative contribution higher than 20% for TEM, RAI and FLO (Fig. 3). Land-use and human disturbance variables had a small influence (i.e. less than 5%). The response curves highlighted a positive relationship between the mean annual rainfall and the Pyrenean desman's probability of occurrence (Fig. 4b). In contrast, a negative influence of the mean annual temperature was found with a strong decline of occurrence probabilities for the warmest stream sections (Fig. 4e). Very high occurrence probabilities were predicted in stream sections showing low to medium values of stream flow but decreased with increasing flow rate (Fig. 4a).

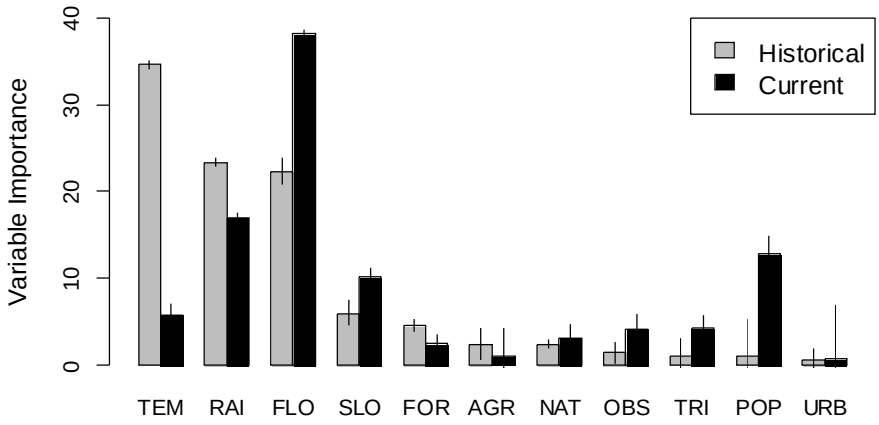


Figure 3. Relative contribution (%) of each environmental variable used in modeling for the historical (grey) and current (black) periods. The environmental variables are sorted by decreasing importance in the current period: FLO, mean monthly stream flow, RAI, mean annual rainfall; POP, human population density; SLO, slope; TEM, mean annual temperature; TRI, number of tributaries; OBS, upstream density of obstacles to water flow; NAT, proportion of open space with little or no vegetation; FOR, proportion of forested areas; AGR, proportion of agricultural lands; URB, proportion of urban areas. Barplots indicate the mean importance (± standard error) across the six modeling methods.

Current range of the Pyrenean desman

Faeces were detected in 46 % of the sampling sites (i.e. 557 out of 1222 sites) during the current survey (Fig. S1), suggesting a decrease of 35 % of transects where faeces were detected compared to the historical survey. The predictive performance of the current model was fair with a mean AUC of 0.70 (± 0.02). The predicted occurrence probabilities were quite low (0.32 ± 0.17) with only 4 224 km of stream (i.e. 16 %) having occurrence probabilities higher than 0.5 (Fig. 2c). This suggests a current low suitability of many habitats of the French Pyrenees for this species, especially for the most

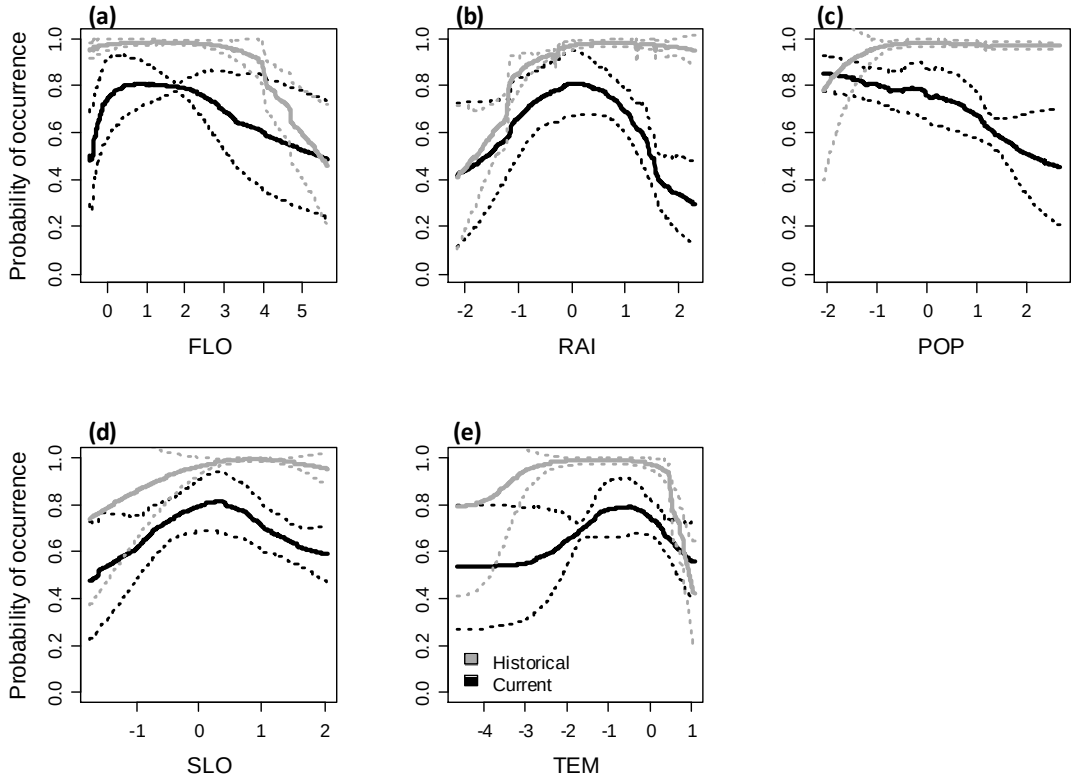


Figure 4. Response curves of the environmental variables influencing the most the distribution of the Pyrenean desman for the historical (grey) and the current (black) periods (TEM, mean annual temperature; RAI, mean annual rainfall; FLO, mean monthly stream flow; SLO, slope; POP, human population density). Solid lines show the mean response across the six statistical models while dotted lines represent the 95% confidence intervals. All non-categorical covariates were log-transformed and normalized.

downstream areas and for the easternmost and westernmost parts of the Pyrenees. Similarly to the historical period, the hydrological and climatic variables appeared to be those influencing the most the distribution of the Pyrenean desman with a relative importance higher than 15 % for FLO and RAI variables (Fig. 3). The mean annual temperature had a lower influence in the current model than in the historical model (5.80 ± 5.47 %). The human population density and the slope of the stream section also fairly contributed in explaining the current species distribution (i.e. between 10 and 15 %

for each variable) while land-use still were the least influent variables. A bell-shaped response of the occurrence probability to the mean annual temperature was highlighted, resulting in a strong decline of occurrence probabilities for the warmest and coldest sections (Fig. 4e). The responses to the mean annual rainfall and to the section slope were also bell-shaped: the Pyrenean desman's probability of occurrence was the highest at medium rainfall values and at intermediate slope (Fig. 4b and 4d). Last, the population density negatively influenced its current occurrence probability (Fig. 4c).

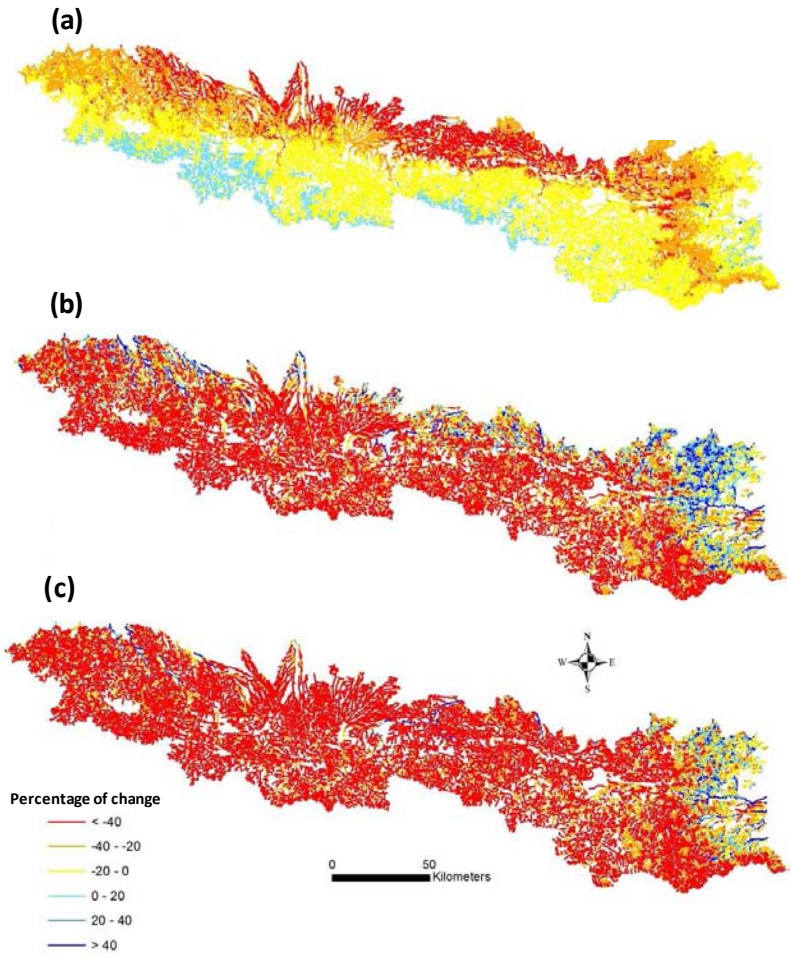


Figure 5. Percentage of change in predicted occurrence probabilities between the (a) historical and projected models (i.e. expected range change), (b) projected and current models, and (c) historical and current models (i.e. modeled range change).

Projected species range change (historical vs. projected models)

The projected model was expected to predict the current suitable habitat for the Pyrenean desman by accounting for climatic, hydrological and land-use changes over the time period. Overall, the recent climatic, hydrological and land-use changes have caused a decrease of the habitat suitability for this species in the French Pyrenees (i.e. lower occurrence probabilities; mean ± SD = 0.59 ± 0.31),

with 15 025 km of stream (i.e. 56 %) having occurrence probabilities higher than 0.5 (Fig. 2b). More specifically, the suitability of habitats seems to have shifted towards higher elevations but has greatly decreased in the most downstream areas (i.e. loss higher than 40%) (Fig. 5a). However, most river sections (46 %) were predicted to only have a slightly lower environmental suitability (i.e. loss between 0 and 20 %; Fig. 6).

Comparison between projected and modeled current range (projected vs current models)

The predictive performance of the projected model, evaluated with the current Pyrenean desman survey, was quite low (AUC = 0.64), suggesting that the projected model was not very accurate in predicting the current species range. More specifically, the projected model was found to greatly overestimate the habitat suitability relative to the current predicted distribution of the Pyrenean desman in most stream sections, except for some downstream areas and for the eastern part of the French Pyrenees where the projected model tended to underestimate the habitat suitability (Fig. 5b). This result clearly stresses the moderate performance of the historical model to accurately predict the current range of the Pyrenean desman when accounting for recent climate, hydrology and land-use changes.

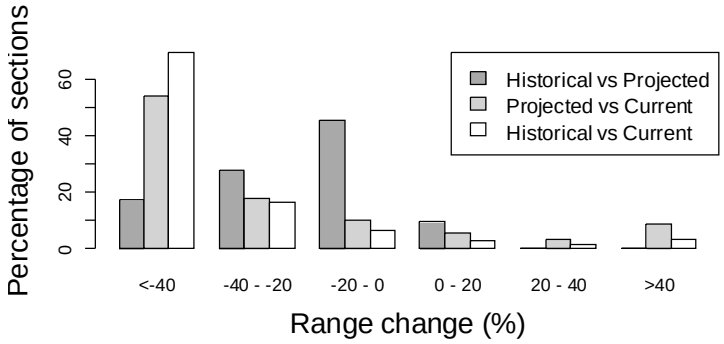


Figure 6. Distribution of percentage of probabilities changes in the three comparisons between the historical and projected models (i.e. expected range change; dark grey), the projected and current models (light grey), and the historical and current models (i.e. modeled range change; white).

Modeled species range change (historical vs current models)

When comparing the predictions of the historical and current models, we found that 69 % of the river sections showed decreasing habitat suitability by more than 40 % over the study period (Fig. 5c). Less than 8% of the stream sections seem to have experienced an improvement in their habitat

suitability (Fig. 6). These sections were located in the easternmost parts of the Pyrenees and in the downstream areas of the main rivers. These results suggest an important range contraction of the Pyrenean desman in the French Pyrenees for the last 25 years.

Discussion

Our study has involved (1) two robust surveys at different periods of the endangered Pyrenean desman distribution that covered a wide range of environmental conditions at a fine stream reach resolution across a large geographical extent, (2) an integrated modelling approach that combines the outputs of a hydrological model with SDMs based on high spatial resolution, and (3) species occurrence predictions for historical and current time periods. A large part of the uncertainties when using SDMs comes from the reliability of sampling records. Indeed, potential biases may result from sampling that are not representative of the study area (Phillips *et al.*, 2009). Consequently, predicted species distribution and species-habitat relationships could be erroneously estimated (Elith *et al.*, 2002). To overcome this issue, robust sampling designs (e.g. randomized, systematic, stratified), as those used in this study, are recommended (Hirzel & Guisan, 2002).

Depending on the spatial scale considered, the use of a wide diversity of environmental variables is known to better describe the ecological niche of species, thus improving the predictive performance of SDMs (Pearson *et al.*, 2004). As global change entails other components than climate and land-use changes (Nelson *et al.*, 2009; Vörösmarty *et al.*, 2010), taking into account additional information, such as hydrological changes, may provide more realistic assessments. Our results suggest that land use features have a small influence on the distribution of the Pyrenean desman at the scale of the French Pyrenees, which is in line with the work of Thuiller *et al.* (2004) regarding more than 3 000 mammal, bird and plant species at the European scale. This finding is also consistent with the results of Filipe *et al.* (2013) which have identified climate as the most influent predictor of the Brown trout (*Salmo trutta*) distribution in Europe, but that the inclusion of land use variables did not improve the predictive accuracy of their models. Although the influence of land use seems to be small for aquatic species compared to other aquatic drivers, the intensification of human activities along the rivers (e.g. intensive agriculture, industry, urbanization) increases the concentration in river pollutants which are likely to further alter the quality and the functioning of freshwater habitats and may induce the absence of some species (Allan, 2004).

Climatic factors (i.e. temperature and precipitations) were identified as the most relevant predictors of the Pyrenean desman distribution across the French Pyrenees. This result found for both time periods, each one involving distinct datasets, supports the importance of these environmental drivers in explaining the distribution of this species. This finding is consistent with previous studies conducted at nation-wide extents (e.g. Barbosa *et al.*, 2009; Morueta-Holme *et al.*, 2010; Williams-Tripp *et al.*, 2012) but at coarser resolution (e.g. 10 x 10 km pixels).

The strong influence of hydrological parameters on the distribution of the Pyrenean desman found here is consistent with a previous study which was led at the scale of a single French Pyrenean catchment (Charbonnel *et al.*, 2015). Flow has also been reported as an important factor for the Pyrenean desman regarding food availability (i.e. abundance and richness of invertebrates) and its floating behaviour (Nores *et al.*, 1992; Charbonnel *et al.*, 2015).

As far as we know, our integrated modelling approach simulating stream flow with a good accuracy and then including predicted flow metrics in SDMs is the first one conducted at such a fine resolution and large extent (i.e. the entire stream network of the French Pyrenees). To date, such an approach has rarely been applied at smaller (but see Jähnig *et al.*, 2012; Kuemmerlen *et al.*, 2014, 2015; Charbonnel *et al.*, 2015) or broader (but see Wenger *et al.*, 2011 for countrywide and worldwide scales) scales. The inclusion of hydrological variables in SDMs was previously done by building robust statistical relationships between hydrological variables and climate or catchment characteristics at gauging stations, before extrapolating these relationships to the entire river network (Lyons *et al.*, 2010; Bond *et al.*, 2011). However, if gauging stations are not representative of the hydrological and/or the environmental conditions of the study area, extrapolation may yield uncertainties and provides unreliable results. In this study, by accounting for stream flow, we limited the identification of sectors presenting suitable climate, topography and land use characteristics for the Pyrenean desman but with unsuitable hydrological conditions. Taking accurate stream flow information into account is indeed important when SDMs are applied at a fine resolution, given that the action of flowing water is one of the key driver in the functioning of freshwater ecosystems (Bunn & Arthington, 2002). By exerting a direct physical force, stream flow indeed structures the substrate composition, as well as the width and stability of the channel. In addition, flow rate also influences water physico-chemical properties (e.g. temperature, dissolved oxygen concentrations) which, in turn, regulate numerous environmental processes (e.g. sedimentation rate, concentration of nutrients and organic particles; Poff *et al.*, 1997). Therefore, stream flow determines the heterogeneity of aquatic habitats and indirectly the distribution and diversity of organisms, such as macro-invertebrate (e.g. Kuemmerlen *et al.*, 2014), water birds (e.g. Royan *et al.*, 2014) or aquatic mammals (e.g. Ruys *et al.*, 2011). Integrated modelling approaches coupling hydrological models

with SDMs have already shown promising results (e.g. Jähnig *et al.*, 2012; Kuemmerlen *et al.*, 2014; Charbonnel *et al.*, 2015) but need to be explored further. For instance, since flow can be accurately simulated at fine time resolution (e.g. daily, monthly), other hydrological metrics could be derived (e.g. seasonality, velocity, depth, shear stress), including variables describing extreme events (e.g. high flow frequency, drought; Lehner *et al.*, 2006; Wenger *et al.*, 2011). Indeed, extreme events can exclude sensitive species and restructure food webs through the homogenization of aquatic habitats (Royan *et al.*, 2014).

The present study emphasized that the current geographical range of the Pyrenean desman in the French Pyrenees has dramatically shrunk compared to the historical one, over a short time lapse (i.e. about 25 years), particularly in the western Pyrenees. More than two thirds of the stream network of the French Pyrenees has experienced a decrease in species occurrence probability by more than 40 %. Our results join those of Gisbert & García-Perea (2014) which recently documented a dramatic decline of the Pyrenean desman in the Central System in Spain between 1838 and 2011.

Alarmingly, the current modelled range contraction is much larger than the one projected by the historical model onto the current environmental conditions. We can suppose that the species does not currently use its entire suitable habitat because its realized niche has changed over time, as illustrated by the shifts in some response curves (e.g. rainfall, temperature) (Fig. 4). Hence, the projected model tends to predict suitable habitat for the Pyrenean desman that are in fact currently unoccupied. A similar trend has been reported by Guida *et al.* (2014) for plant species in the Mojave Desert in Nevada (USA), which showed that habitat suitability was overestimated for all the species sensitive to precipitations. In contrast, Kharouba *et al.* (2009) found that the current habitat suitability of butterflies in Canada tended to be higher than those predicted from an historical model projected onto current conditions. Other studies have highlighted that some species do not shift their distribution fast enough to follow their climatic niche (e.g. Devictor *et al.*, 2008; Bertrand *et al.*, 2011), and consequently currently occupies sub-optimal areas. Our results also join those of Comte *et al.* (2013) who emphasized that current rates of change of fish species distribution in the world are of greater magnitude that those projected when considering solely future climate change.

The range contraction of the Pyrenean desman is much faster than the decrease in habitat suitability due to climate, hydrological and land use changes that have occurred for the last three decades. These findings thus suggest that some other abiotic and/or biotic factors, which were not included in the models while likely influencing the distribution of the Pyrenean desman, have rapidly changed over time. They may however better explain the considerable range contraction of the species. Among these factors, habitat fragmentation, water and substrate pollution, invasive species, local

habitat degradation (e.g. shelters, riverbanks) and riparian vegetation changes are also considered to be critical for aquatic communities (Pusey & Arthington, 2003; Thompson & Larsen, 2004; Dudgeon *et al.*, 2006). In particular, biotic interactions are generally not included in SDMs (Guisan *et al.*, 2006) although their effects on species distribution may sometimes be more important than those of climate (Suttle *et al.*, 2007), thus potentially improving SDMs performance (e.g. Heikkinen *et al.*, 2012; Giannini *et al.*, 2013). Indeed, a species may be absent from an area or constrained to use a sub-optimal habitat, for instance owing to the presence of a competitor or a predator, or to the absence of a mutualist or a prey species (Case *et al.*, 2005). In the present study, the strong range contraction of the Pyrenean desman in recent years could be related to the rapid expansion of the American mink *Neovison vison* in the French Pyrenees (Borell, 2012), which is an alien invasive species known to prey on the Pyrenean desman (Romero, 2010). This recent range contraction could also be explained by changes in the composition of macro-invertebrate communities (i.e. the main prey of the Pyrenean desman; Bertrand, 1994) induced by recent climate change. For instance, Chessman (2009) reported that a period of rising temperatures coupled with low rainfall and river flows in New South Wales (Australia) resulted in a range decline of the stream macro-invertebrate families favoring cooler waters and faster flows. Domisch *et al.* (2013a) have also forecasted that more than half of the European stream macro-invertebrates could lack of climatically suitable habitats and may thus shift their distribution in the future, especially cold-adapted species. Given the recent observed warming (+0.5 °C) and decrease in rainfall (-13 %) and stream flow (-12 %) in the French Pyrenees, such response of macro-invertebrate communities could therefore have worsened the contraction of the Pyrenean desman's range.

In the current context of global change, climatic and hydrological variables are projected to be strongly modified in the coming decades (Poff *et al.*, 2002; Lehner *et al.*, 2006), while they appear to be the most influent factor in explaining the spatial distribution of the Pyrenean desman. This suggests severe additional threats for this endangered species. Indeed, the French Pyrenees could experience strong climate modifications in the next century, with a projected decrease in precipitation between 10.7 and 14.8 %, and a warming by 2.8 to 4 °C according to regional climate models (López-Moreno *et al.*, 2008). Being restricted to mountainous areas, the Pyrenean desman has limited opportunities to shift towards higher elevations in response to climate changes, suggesting that its range contraction could be hastened, as evidenced for other mountain plant and animal species (Bertrand *et al.*, 2011). For instance, Morueta-Holme *et al.* (2010) forecasted a significant reduction of the range of the Pyrenean desman in Spain under future climate scenarios. In addition, its ability to move to other environmentally suitable river catchments or upstream areas is reduced due to the high natural (e.g. dendritic network, biogeographic barriers) and artificial (e.g.

dams, weirs) fragmentation of aquatic systems (Fausch *et al.*, 2002). In terms of conservation, these results thus stress that the Pyrenean desman may be severely at risk owing to climate change and other pervasive threats such as the degradation and the fragmentation of aquatic habitats. Our results are consequently alarming regarding the status of the Pyrenean desman. We have highlighted that the recent hydrological and climate changes only explain a small part of this observed decline, suggesting that this shift has likely been driven by other abiotic or biotic factors. Freshwater biodiversity managers should thus urgently initiate ambitious conservation plans to protect the aquatic habitats that are still suitable for the Pyrenean desman while simultaneously exploring the other factors that have possibly caused this range contraction. Accounting for the effects of future global changes on this endangered species is also essential when designing conservation actions to avoid implementing actions that are likely to be effective only for a short period of time.

Acknowledgments

We thank all the field partners for their help in conducting the extensive field work in the French Pyrenees: Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement (EcoLab – CNRS/UPS/INPT), Fédération Aude Claire, Fédération des Réserves Naturelles Catalanes, Office National des Forêts, Groupe de Recherche et d'Etudes pour la Gestion de l'Environnement, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Parc National des Pyrénées, Conservatoire d'Espaces Naturels Ariège, Conservatoire d'Espaces Naturels Aquitaine, Conservatoire d'Espaces Naturels Midi-Pyrénées (CEN MP). We are also grateful to SWAT modellers for their precious help: Y. Grusson, A. Uhart, X. Sun and J. Payoux. We are indebted to F. D'Amico, J. Brown and M. Williams-Tripp who built the GRTS sampling design. We also thank C. Pagé for the climatic data and S. Danflous who corrected the English text. This study was funded by ANRT (Cifre n° 2011/1018), EDF (Electricité de France) and the European Union (FEDER), and is part of the French Conservation Action Plan for the Pyrenean desman (2010 - 2015) supervised by the DREAL MP (Direction Régionale pour l'Environnement, l'Aménagement et le Logement de Midi-Pyrénees) and coordinated by the CEN MP.

References

Algar AC, Kharouba HM, Young ER, Kerr JT (2009) Predicting the future of species diversity: macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography*, **32**, 22–33.

Allan JD (2004) LANDSCAPES AND RIVERSCAPES: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 257–284.

Araújo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005) Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504–1513.

Arnell NW (1996) Global warming, river flows and water resources. vii + 224 pp.

Barbosa AM, Real R, Mario Vargas J (2009) Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (Galemys pyrenaicus) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling*, **220**, 747–754.

Bertrand A (1994) *Répartition géographique et écologie alimentaire du desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus (Geoffroy, 1811) dans les Pyrénées françaises.* Diplôme universitaire de recherche, Université de Toulouse, France, 217 pp.

Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C et al. (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479**, 517–520.

Bond N, Thomson J, Reich P, Stein J (2011) Using species distribution models to infer potential climate change-induced range shifts of freshwater fish in south-eastern Australia. *Mar. Freshwater Res.*, **62**, 1043–1061.

Borell A (2012) *Statut et lutte contre une espèce exotique envahissante : le Vison d'Amérique Neovison vison en Midi-Pyrénées.* Mémoire de fin d'études, Agrocampus Ouest.

Brown BL, Swan CM (2010) Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *The Journal of Animal Ecology*, **79**, 571–580.

Brum FT, Gonçalves LO, Cappelatti L et al. (2013) Land Use Explains the Distribution of Threatened New World Amphibians Better than Climate. *PLoS ONE*, **8**, e60742.

Buisson L, Grenouillet G (2009) Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions*, **15**, 613–626.

Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management*, **30**, 492–507.

Case TJ, Holt RD, McPeek MA, Keitt TH (2005) The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, **108**, 28–46.

Charbonnel A, Buisson L, Biffi M et al. (2015) Integrating hydrological features and genetically validated occurrence data in occupancy modelling of an endemic and endangered semi-aquatic mammal, Galemys pyrenaicus, in a Pyrenean catchment. *Biological Conservation*, **184**, 182–192.

Chessman BC (2009) Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology*, **15**, 2791–2802.

Cianfrani C, Lay GL, Maiorano L, Satizábal HF, Loy A, Guisan A (2011) Adapting global conservation strategies to climate change at the European scale: The otter as a flagship species. *Biological Conservation*, **144**, 2068–2080.

Comte L, Grenouillet G (2013) Species distribution modelling and imperfect detection: comparing occupancy versus consensus methods. *Diversity and Distributions*, **19**, 996–1007.

Comte L, Buisson L, Daufresne M, Grenouillet G (2013) Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshwater Biology*, **58**, 625–639.

Cramer W, Bondeau A, Schaphoff S, Lucht W, Smith B, Sitch S (2004) Tropical forests and the global carbon cycle: impacts of atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **359**, 331–343.

Devictor V, Julliard R, Couvet D, Jiguet F (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **275**, 2743–2748.

Dobrowski SZ, Thorne JH, Greenberg JA, Safford HD, Mynsberge AR, Crimmins SM, Swanson AK (2011) Modeling plant ranges over 75 years of climate change in California, USA: temporal transferability and species traits. *Ecological Monographs*, **81**, 241–257.

Domisch S, Araújo MB, Bonada N, Pauls SU, Jähnig SC, Haase P (2013a) Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology*, **19**, 752–762.

Domisch S, Kuemmerlen M, Jähnig SC, Haase P (2013b) Choice of study area and predictors affect habitat suitability projections, but not the performance of species distribution models of stream biota. *Ecological Modelling*, **257**, 1–10.

Dormann CF (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 387–397.

Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO et al. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163–182.

Elith J, Burgman MA, Regan HM (2002) Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecological Modelling*, **157**, 313 – 329.

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

Eskildsen A, le Roux PC, Heikkinen RK et al. (2013) Testing species distribution models across space and time: high latitude butterflies and recent warming. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 1293–1303.

Fausch KD, Torgersen CE, Baxter CV, Li HW (2002) Landscapes to Riverscapes: Bridging the Gap between Research and Conservation of Stream Fishes. *BioScience*, **52**, 483–498.

Fernandes M, Herrero J, Aulagnier S, Amori G (2008) Galemys pyrenaicus. *IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2.*

Filipe AF, Markovic D, Pletterbauer F et al. (2013) Forecasting fish distribution along stream networks: brown trout (Salmo trutta) in Europe. *Diversity and Distributions*, **19**, 1059–1071.

Giannini TC, Chapman DS, Saraiva AM, Alves-dos-Santos I, Biesmeijer JC (2013) Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography*, **36**, 649–656.

Gisbert J, García-Perea R (2014) Historia de la regresión del desmán ibérico Galemys pyrenaicus (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) en el Sistema Central (Península Ibérica). In : Conservation and management of semi-aquatic mammals of southwestern Europe. *Munibe Monographs. Nature Series*, **3**, 19–35.

Grenouillet G, Comte L (2014) Illuminating geographical patterns in species' range shifts. *Global Change Biology*, **20**, 3080–3091.

Guida RJ, Abella SR, Smith WJ, Stephen H, Roberts CL (2014) Climatic Change and Desert Vegetation Distribution: Assessing Thirty Years of Change in Southern Nevada's Mojave Desert. *The Professional Geographer*, **66**, 311–322.

Guisan A, Lehmann A, Ferrier S, Austin M, Overton JMC, Aspinall R, Hastie T (2006) Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 386–392.

Heikkinen RK, Marmion M, Luoto M (2012) Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability? *Ecography*, **35**, 276–288.



Hill MP, Hoffmann AA, Macfadyen S, Umina PA, Elith J (2012) Understanding niche shifts: using current and historical data to model the invasive redlegged earth mite, Halotydeus destructor. *Diversity and Distributions*, **18**, 191–203.

Hirzel A, Guisan A (2002) Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, **157**, 331–341.

Jähnig SC, Kuemmerlen M, Kiesel J, Domisch S, Cai Q, Schmalz B, Fohrer N (2012) Modelling of riverine ecosystems by integrating models: conceptual approach, a case study and research agenda (ed Peter L). *Journal of Biogeography*, **39**, 2253–2263.

Jarema SI, Samson J, Mcgill BJ, Humphries MM (2009) Variation in abundance across a species' range predicts climate change responses in the range interior will exceed those at the edge: a case study with North American beaver. *Global Change Biology*, **15**, 508–522.

Kharouba HM, Algar AC, Kerr JT (2009) Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology*, **90**, 2213–2222.

Kiesel J, Hering D, Schmalz B, Fohrer N (2009) A transdisciplinary approach for modelling macroinvertebrate habitats in lowland streams. In: *IAHS-AISH publication*, pp. 24–33. International Association of Hydrological Sciences.

Klamt M, Thompson R, Davis J (2011) Early response of the platypus to climate warming. *Global Change Biology*, **17**, 3011–3018.

Kuemmerlen M, Schmalz B, Guse B, Cai Q, Fohrer N, Jähnig SC (2014) Integrating catchment properties in small scale species distribution models of stream macroinvertebrates. *Ecological Modelling*, **277**, 77–86.

Kuemmerlen M, Schmalz B, Cai Q, Haase P, Fohrer N, Jähnig SC (2015) An attack on two fronts: predicting how changes in land use and climate affect the distribution of stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **60**, 1443–1458.

Lehner B, Döll P, Alcamo J, Henrichs T, Kaspar F (2006) Estimating the Impact of Global Change on Flood and Drought Risks in Europe: A Continental, Integrated Analysis. *Climatic Change*, **75**, 273–299.

Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385–393.

López-Moreno JI, Goyette S, Beniston M (2008) Climate change prediction over complex areas: spatial variability of uncertainties and predictions over the Pyrenees from a set of regional climate models. *International Journal of Climatology*, **28**, 1535–1550.

Lyons J, Stewart JS, Mitro M (2010) Predicted effects of climate warming on the distribution of 50 stream fishes in Wisconsin, U.S.A. *Journal of Fish Biology*, **77**, 1867–1898.

Maiorano L, Cheddadi R, Zimmermann NE et al. (2013) Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 302–317.

Mantyka-Pringle CS, Martin TG, Moffatt DB, Linke S, Rhodes JR (2014) Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 572–581.

Markovic D, Carrizo S, Freyhof J et al. (2014) Europe's freshwater biodiversity under climate change: distribution shifts and conservation needs. *Diversity and Distributions*, **20**, 1097–1107.

Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **15**, 59–69.

Melero Y, Aymerich P, Luque-Larena JJ, Gosàlbez J (2011) New insights into social and space use behaviour of the endangered Pyrenean desman (Galemys pyrenaicus). *European Journal of Wildlife Research*, **58**, 185–193.



Moriasi DN, Arnold JG, Van Liew WM, Bingner RL, Harmel RD, Veith TL (2007) Model Evaluation Guidelines for Systematic Quantification of Accuracy in Watershed Simulations. *Transactions of the ASABE*, **50**, 885–900.

Moriasi DN, Wilson BN, Douglas-Mankin KR, Arnold JG, Gowda PH (2012) Hydrologic and Water Quality Models: Use, Calibration, and Validation. *Transactions of the ASABE*, **55**, 1241–1247.

Morueta-Holme N, Fløjgaard C, Svenning J-C (2010) Climate Change Risks and Conservation Implications for a Threatened Small-Range Mammal Species. *PLoS ONE*, **5**, e10360.

Neitsch SL, Arnold JG, Kiniry JR, Williams JR (2013) *Soil and Water Assessment Tool Theoretical Documentation, Version 2013.* Temple, Tex.: USDA-ARS Grassland, Soil and Water Research Laboratory.

Nelson KC, Palmer MA, Pizzuto JE et al. (2009) Forecasting the combined effects of urbanization and climate change on stream ecosystems: from impacts to management options. *The Journal of Applied Ecology*, **46**, 154–163.

Némoz M, Bertrand A, Sourie M, Arlot P (2011) A French Conservation Action Plan for the Pyrenean Desman Galemys pyrenaicus. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos*, **23**, 47–50.

Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, **308**, 405–408.

Nores C, Ojeda F, Ruano A, Villate I, Gonzàlez J (1992) *Aproximación a la metodología y estudio del área de distribución, estatus de población y selección de hábitat del desmán (Galemys pyrenaicus) en la Península Ibérica.* Tecnologías y Servicios Agrarios, S. A. (TragsaTec) al Departamento de Biología de Organismos y Sistemas de la Universidad de Oviedo.

Olden JD, Kennard MJ, Leprieur F, Tedesco PA, Winemiller KO, García-Berthou E (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, **16**, 496–513.

Pagé C, Terray L, Boé J (2009) *dsclim: a software package to downscale climate scenarios at regional scale using a weather- typing based statistical methodology, Tech. Rep. 1875*. Toulouse, France.

Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.

Pearson RG, Dawson TP, Liu C (2004) Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography*, **27**, 285–298.

Pedroso NM, Chora S (2014) The Iberian desman Galemys pyrenaicus (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) in Portugal: status and conservation. *Munibe Monographs. Nature Series*, **3**, 13–28.

Peterson JT, Kwak TJ (1999) Modeling the effects of land use and climate change on riverine smallmouth bass. *Ecological Applications*, **9**, 1391–1404.

Phillips SJ, Dudík M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J, Ferrier S (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, **19**, 181–197.

Poff NL, Allan JD, Bain MB et al. (1997) The Natural Flow Regime. *BioScience*, **47**, 769–784.

Poff NL, Brinson MM, Day JW (2002) *Aquatic Ecosystems and Global Climate Change: Potential Impacts on Inland Freshwater and Coastal Wetland Ecosystems in the United States*. Pew Center on Global Climate Change.

Price SJ, Dorcas ME, Gallant AL, Klaver RW, Willson JD (2006) Three decades of urbanization: Estimating the impact of land-cover change on stream salamander populations. *Biological Conservation*, **133**, 436–441.

Pusey BJ, Arthington AH (2003) Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, **54**, 1–16.

Queiroz AI, Bertrand A, Khakhin G (1995) Status and conservation of Desmaninae in Europe.



Quintana-Seguí P, Le Moigne P, Durand Y et al. (2008) Analysis of Near-Surface Atmospheric Variables: Validation of the SAFRAN Analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, **47**, 92–107.

Romero R (2010) Detección de la presencia de Desmán Ibérico, en base al análisis de excrementos de Nutria y Visón americano, en Galicia. In: *Bases para una estrategia nacional de conservación del desmán Ibérico, Galemys pyrenaicus. Actividades 2009/2010. Asociación Galemia. SIG Rural S.L. Revilla de Camargo (Cantabria). Inédito.*

Roubicek AJ, VanDerWal J, Beaumont LJ, Pitman AJ, Wilson P, Hughes L (2010) Does the choice of climate baseline matter in ecological niche modelling? *Ecological Modelling*, **221**, 2280–2286.

Royan A, Hannah DM, Reynolds SJ, Noble DG, Sadler JP (2014) River birds' response to hydrological extremes: New vulnerability index and conservation implications. *Biological Conservation*, **177**, 64–73.

Ruys T, Lorvelec O, Marre A, Bernez I (2011) River management and habitat characteristics of three sympatric aquatic rodents: common muskrat, coypu and European beaver. *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 851–864.

Stevens DL, Olsen AR (2004) Spatially Balanced Sampling of Natural Resources. *Journal of the American Statistical Association*, **99**, 262–278.

Suttle KB, Thomsen MA, Power ME (2007) Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science (New York, N.Y.)*, **315**, 640–642.

Thompson LC, Larsen R (2004) *Fish habitat in freshwater stream. Farm Water Quality Planning FWQP; Reference Sheet 10.3, Publication 8112.* University of California, California.

Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography*, **31**, 353–361.

Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB (2009) BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.

Veron G, Patterson BD, Reeves R (2008) Global diversity of mammals (Mammalia) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 607–617.

Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO et al. (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, **467**, 555–561.

Wang L, Seelbach PW, Hughes RM (2006) Introduction to landscape influences on stream habitats and biological assemblages. In: *Landscape influences on stream habitats and biological assemblages: proceedings of the Symposium on Influences of Landscape on Stream Habitat and Biological Communities held in Madison, Wisconsin, USA, 25-26 August 2004* (eds Hughes RM, Wang L, Seelbach PW). American Fisheries Society, Bethesda, Md.

Wenger SJ, Isaak DJ, Luce CH et al. (2011) Flow regime, temperature, and biotic interactions drive differential declines of trout species under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 14175–14180.

Williams-Tripp M, D'Amico FJN, Pagé C, Bertrand A, Némoz M, Brown JA (2012) Modeling Rare Species Distribution at the Edge: The Case for the Vulnerable Endemic Pyrenean Desman in France. *The Scientific World Journal*, **2012**, 1–6.

Winchell M, Srinivasan R, Di Luzio M, Arnold JG (2007) ArcSWAT interface for SWAT user's guide.

Zweig MH, Campbell G (1993) Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, **39**, 561–577.



Supporting Information

Figure S1 Presence and absence of the Pyrenean desman during the (a) historical (637 sampling sites) and current (b) (1222 sampling sites) periods.

Table S1 Environmental variables calculated for the historical and current periods. Mean, standard deviation (SD) and range are calculated across the whole study area (i.e. the French Pyrenees). Land-use surface variables are calculated within a 100 m-buffer surrounding the 1 km-long section. The number of tributaries is calculated for the focal section and the adjacent upstream and downstream sections.

Table S2 Default and calibrated values of snow parameters used to calibration SWAT simulations.

Figure S2 Location of the gauging stations used to calibrate and validate SWAT simulations. They were selected in order to be evenly spatially distributed over the study area, located downstream to have large drainage surface and also according to the accuracy of data measured.

Figure S3 Frequency distribution of the selected variables (TRI, number of tributaries; URB, proportion of urban areas; AGR, proportion of agricultural lands; FOR, proportion of forested areas; NAT, proportion of open space areas with little or no vegetation; SLO, mean slope of the section; POP, human population density; OBS, density of obstacles to water flow upstream; RAI, mean annual rainfall; TEM, mean annual temperature; FLO, mean monthly flow) for the sites sampled in the historical (white; 637 sites) and current (grey; 1222 sites) periods.

Figure S4 Environmental variables for the historical period (left-hand) and percentage of change over the study period (right-hand): (a, b) stream flow, (c, d) temperature, (e, f) rainfall, (g, h) proportion of agricultural lands, (i, j) proportion of forests, (k, l) proportion of urban areas, and (m, n) proportion of open areas. For the maps showing the percentage of change, a negative value indicates that the current value is lower than the historical value whereas a positive value indicates that the current value is higher than the historical value.

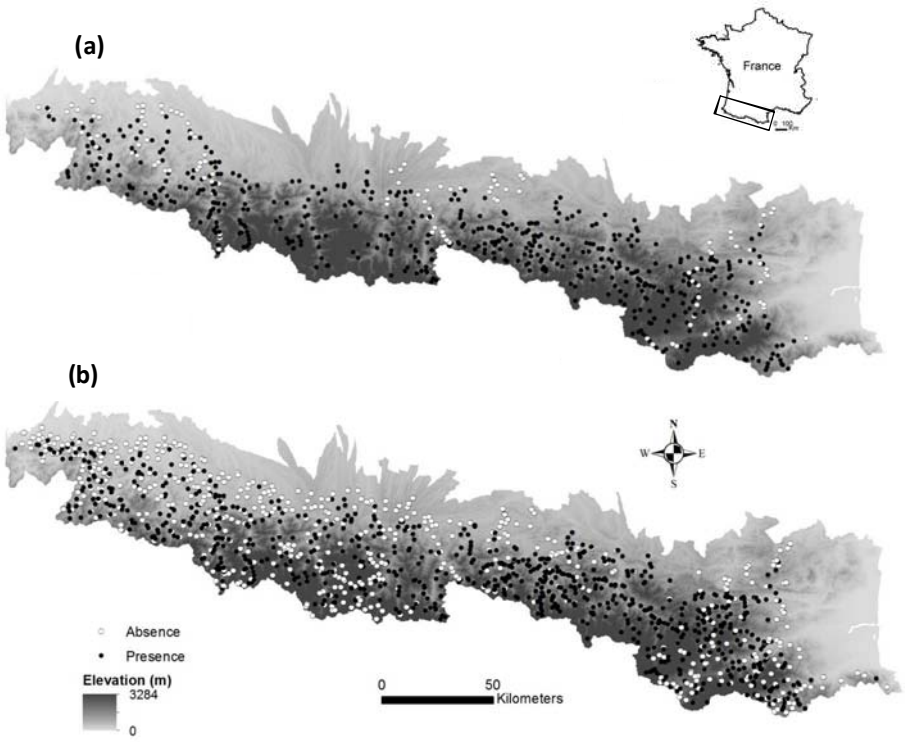


Figure S1. Presence and absence of the Pyrenean desman during the (a) historical (637 sampling sites) and current (b) (1222 sampling sites) periods.

Table S1. Environmental variables calculated for the historical and current periods. Mean, standard deviation (SD) and range are calculated across the whole study area (i.e. the French Pyrenees). Land-use surface variables are calculated within a 100 m-buffer surrounding the 1 km-long section. The number of tributaries is calculated for the focal section and the adjacent upstream and downstream sections.

	Code	Units	Period	Mean	SD	Range	Source
Climate							
Mean annual temperature	TEM	°C	Historical	10.81	2.82	1.62-15.37	CERFACS
			Current	11.30	2.79	2.18-15.83	
Mean annual rainfall	RAI	mm	Historical	1217.60	324.96	536.71-2265.06	CERFACS
			Current	1049.82	277.15	508.06-1954.54	
Land use							
Agriculture	AGR	%	Historical	37.37	0.39	0-100	Corine land Cover DB (1990)
			Current	37.03	0.39	0-100	Corine land Cover DB (2006)
Forest	FOR	%	Historical	38.04	0.37	0-100	Corine land Cover DB (1990)
			Current	38.13	0.37	0-100	Corine land Cover DB (2006)
Urban areas	URB	%	Historical	2.44	0.11	0-100	Corine land Cover DB (1990)
			Current	2.77	0.12	0-100	Corine land Cover DB (2006)
Semi-natural areas (open space with little or no vegetation)	NAT	%	Historical	21.51	0.34	0-100	Corine land Cover DB (1990)
			Current	21.32	0.34	0-100	Corine land Cover DB (2006)
Hydrology							
Mean monthly stream flow	FLO	m^3/s	Historical	1.69	8.38	0-140.38	SWAT simulations
			Current	1.47	7.20	0-116.29	
Hydrography							
Number of tributaries	TRI	number	Static	1.72	1.63	0-16	CARTHAGE ® DB (2011)
Mean slope	SLO	%	Static	12.33	14.77	0-101.18	ALTI ® DB (IGN, 2011)
Human disturbance							
Human population density	POP	number/km^2	Static	54.24	151.82	0.00-2950.45	GEOFLA® DB (version 1.1, 2014)
Upstream density of obstacles to water flow	OBS	number/km	Static	0.03	0.14	0-4.51	ROE (version 6, 2013)

Table S2. Default and calibrated values of snow parameters used to calibration SWAT simulations.

SWAT parameters	Description	Default values	Calibrated values
SFTMP	Snow fall temperature	1.0°C	1.3°C
SMTMP	Snow melt temperature	0.5°C	1.97°C
SNOCOVMX	Snow water content for 100% snow cover	1.0 mmH_2O	38.38 mmH_2O
SNOW50COV	Fraction of SNOCOVMX corresponding to 50% snow cover	0.5	0.5
SMFMX	Snow melt factor on June 21	4.5 mmH_2O/°C-day	4.96 mmH_2O/°C-day
SMFMN	Snow melt factor on December 21	4.5 mmH_2O/°C-day	3.16 mmH_2O/°C-day
TIMP	Snowpack temperature lag factor	1.0	0.14

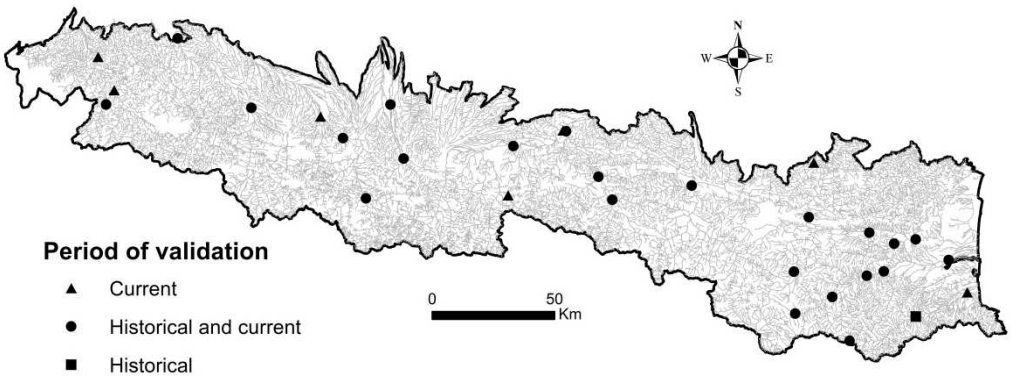


Figure S2. Location of the gauging stations used to calibrate and validate SWAT simulations. They were selected in order to be evenly spatially distributed over the study area, located downstream to have large drainage surface and also according to the accuracy of data measured.

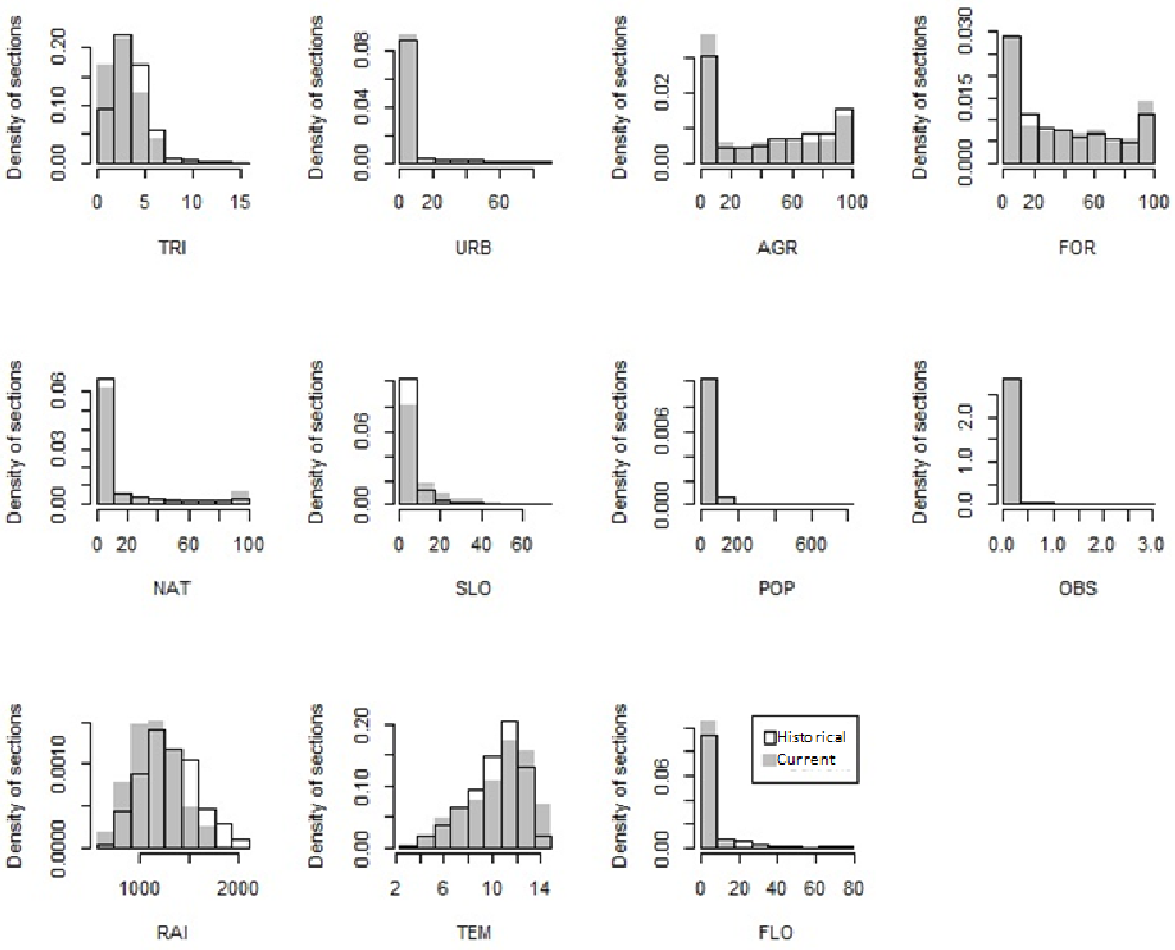


Figure S3. Frequency distribution of the selected variables (TRI, number of tributaries; URB, proportion of urban areas; AGR, proportion of agricultural lands; FOR, proportion of forested areas; NAT, proportion of open space areas with little or no vegetation; SLO, mean slope of the section; POP, human population density; OBS, density of obstacles to water flow upstream; RAI, mean annual rainfall; TEM, mean annual temperature; FLO, mean monthly flow) for the sites sampled in the historical (white; 637 sites) and current (grey; 1222 sites) periods.

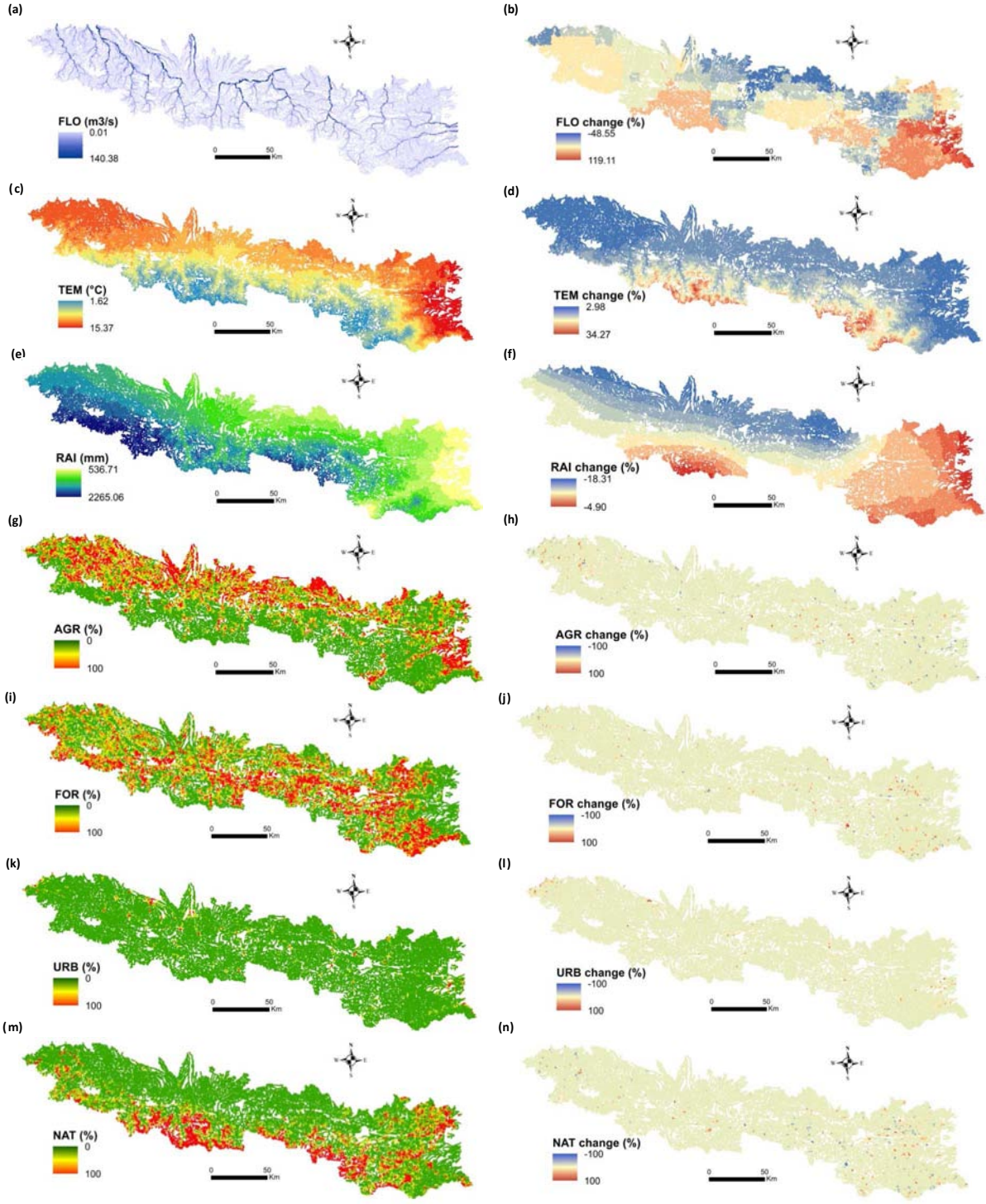


Figure S4. Environmental variables for the historical period (left-hand) and percentage of change over the study period (right-hand): (a, b) stream flow, (c, d) temperature, (e, f) rainfall, (g, h) proportion of agricultural lands, (i, j) proportion of forests, (k, l) proportion of urban areas, and (m, n) proportion of open areas. For the maps showing the percentage of change, a negative value indicates that the current value is lower than the historical value whereas a positive value indicates that the current value is higher than the historical value.

Compléments 2 : Comparaison de la favorabilité d'habitat selon le type de gestion des débits des aménagements hydroélectriques

Introduction

A l'échelle mondiale, la majorité des cours d'eau est régulée pour la production hydroélectrique (Nilsson et al., 2005). Un des principaux impacts de l'hydroélectricité est la modification des débits naturels, qui influence la biodiversité aquatique telle que les plantes, invertébrés, poissons, mammifères ou oiseaux (Nilsson & Dynesius, 1994; Stevens et al., 1997; Stewart W. Breck, 2001; D'Amico & Hémery, 2007) en modifiant les habitats naturels disponibles pour les espèces. La production d'électricité à partir de l'énergie hydraulique fait partie des principaux impacts qui pèsent sur les écosystèmes aquatiques dans les régions montagneuses (Wohl, 2006). En France, la production d'hydroélectricité est principalement concentrée dans les massifs montagneux, avec 101 tronçons court-circuités (TCC[11]) exploitées par EDF dans les Pyrénées, auxquelles s'ajoutent les ouvrages des autres producteurs. En tant que première source d'électricité renouvelable, le développement de l'hydroélectricité est fortement encouragé par le ministère chargé de l'énergie et par la communauté européenne (e.g. directive énergie). En effet, cette énergie à l'avantage d'être rapidement mobilisable, de par le stockage de la ressource primaire (i.e. l'eau) dans des retenues, permettant d'ajuster rapidement la production aux demandes en électricité (i.e. énergie de pointe). Cependant, la France s'est également engagée à atteindre un bon état écologique de ses cours d'eau pour 2015 dans le cadre notamment de la directive cadre sur l'eau (DCE, 2000). L'état français a donc pour objectif de concilier les enjeux de ces

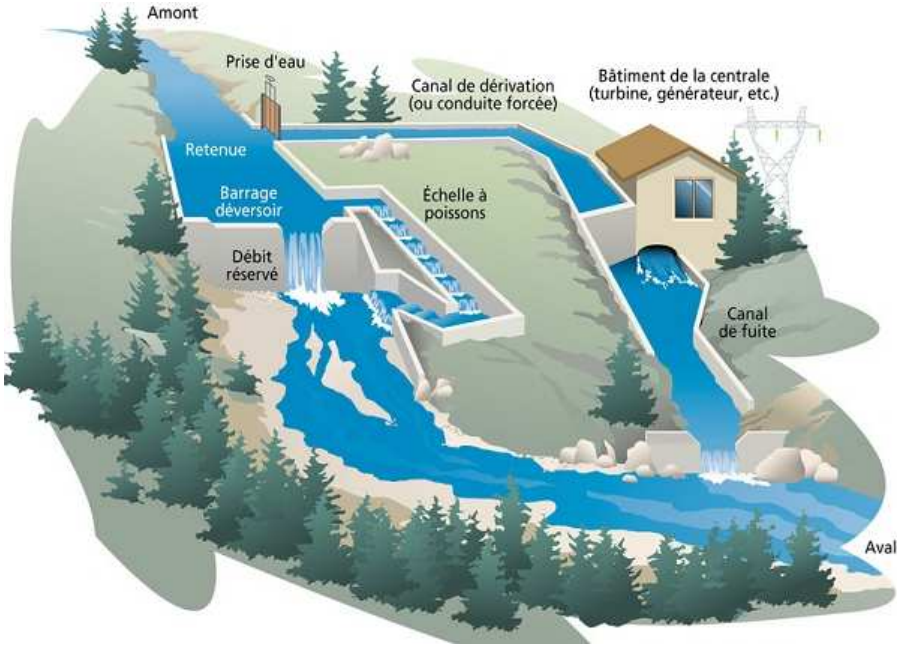


Figure 1. Schéma général du fonctionnement d'une centrale hydroélectrique par éclusée. (Source : www.tenergie.fr)

[11] Le tronçon court-circuité d'un cours d'eau est la partie située entre la prise d'eau (ou le barrage) et la restitution de la centrale hydro-électrique. Le débit du tronçon court-circuité est artificiellement réduit ; il correspond au débit naturel diminué du débit dérivé par la centrale et représente selon les cas de 1/10e à 1/20e du module (débit moyen interannuel de la rivière). Ces valeurs sont fixées par la loi, pour garantir en permanence la vie, la circulation et la reproduction des espèces vivant dans ces eaux Ce débit laissé dans le tronçon court-circuité est appelé débit réservé (modifié selon la définition de l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse).

deux politiques. Pour cela, les règlementations liées aux ouvrages hydroélectriques visent à la fois à optimiser la production énergétique et à réduire les impacts engendrés sur les milieux aquatiques.

A l'heure actuelle, il n'existe aucune cartographie précise de la localisation des secteurs sous influence de l'activité hydroélectrique dans les Pyrénées. Cependant, ce type de données spatialisées s'avère indispensable pour mettre précisément en lien la gestion des débits des rivières et les zones à enjeux de conservation pour la biodiversité aquatique et notamment le Desman des Pyrénées.

Matériels et méthodes

L'hydrologie des cours d'eau peut être régulée différemment selon l'aménagement hydroélectrique présent en amont dans le bassin versant. Les régimes naturels des rivières de montagne étant majoritairement saisonniers (i.e. nivaux ou pluvio-nivaux), les aménagements stockent généralement l'eau dans des réservoirs avant de la turbiner lors des demandes en énergie électrique. Selon la capacité de stockage, trois grandes catégories sont principalement identifiées. Les usines au fil de l'eau sont caractérisées par une capacité d'accumulation très faible et turbinent les débits pratiquement en continu, tandis que les usines à éclusées ont une capacité d'accumulation permettant de moduler le débit turbiné rapidement en fonction des demandes (Figure 1). Les usines à éclusées de type « lac » sont quant à elles associées à des barrages pouvant constituer des réserves d'eau très importantes dont le remplissage peut aller de quelques semaines à plusieurs mois (Decock & Jaumotte, 1992; Viollet, 2010). Pour les centrales ne fonctionnant pas au fil de l'eau, une partie du débit du cours d'eau est donc stocké, dévié *via* le canal de dérivation ou les conduites forcées, turbiné, puis restitué à la rivière plus en aval *via* le canal de fuite. Le tronçon de rivière situé entre la prise d'eau et le canal de restitution est le TCC.

Dans cette étude, six catégories de type de gestion des débits par les aménagements hydroélectriques ont été prises en compte :

- Naturel (N) pour les tronçons ne présentant aucune influence liée à un ouvrage hydraulique;
- Influencé au Fil de l'eau (IF) pour les tronçons situés en aval de centrales au fil de l'eau;
- Eclusée (E) pour les tronçons en aval de centrales à éclusées;
- Influencé Eclusée (IE) pour les tronçons situés en aval de centrales au fil de l'eau elles-mêmes situées à l'aval de centrales à éclusées;
- Lac (L) pour les tronçons en aval de centrales à éclusées de type « lac ».

Il existe néanmoins au sein de ces catégories une forte hétérogénéité dans l'intensité des perturbations (voir notamment les travaux de thèse de Lauters (1995) et Fahrner (2011) pour des propositions de typologie des TCCs et des tronçons soumis à des éclusées) de par, notamment les valeurs de débits réservés, et les fréquences, périodes et amplitudes des déversements (Courret, 2014).

Un premier travail a été réalisé dans le cadre d'un partenariat étroit avec EDF Unité de Production Sud-Ouest (EDF UPSO) lors du stage de Master 1 de Pierre-Louis Combret (Combret, 2013). La démarche a consisté à réaliser des enquêtes auprès des exploitants des différents groupements d'usines afin de localiser correctement les types de gestion des débits et les tronçons sous influence des aménagements hydroélectriques. La méthodologie développée par Fahrner (2011) a été utilisée pour affiner les limites aval des influences sur les tronçons: soit à la restitution des eaux prélevées notamment *via* le canal de fuite, soit à la confluence avec un cours d'eau de rang de Strahler au moins égal, soit à l'ouvrage suivant. Pour les tronçons sous influence des éclusées, nous nous sommes appuyés sur le travail de Lauters (1995): soit à la retenue ou à la prise d'eau suivante, soit à la confluence avec un cours d'eau de rang Strahler au moins égal, soit à l'amortissement de manière naturelle. Tous ces choix ont été pris avec l'expertise des exploitants d'EDF.

L'objectif, au départ de cette étude, était d'avoir une représentation de l'ensemble des exploitants des Pyrénées (e.g. EDF, SHEMA, producteurs privés) avec l'aide des exploitants EDF. En pratique, les aménagements non exploités par EDF n'ont pas pu être cartographiés. En effet, il a été difficile pour les exploitants EDF d'être exhaustifs sur l'ensemble de leurs vallées et encore plus dans les bassins versants qu'ils n'exploitaient pas. De plus, il n'a pas été possible d'aller rencontrer les autres exploitants compte tenu du temps imparti pour la réalisation de ce travail. Ainsi, la carte réalisée (Figure 2) représente uniquement les types de gestion des ouvrages exploités par EDF et n'est pas représentative de l'ensemble des aménagements réellement présents sur le massif pyrénéen français. L'effet des six types de gestion sur la probabilité de présence du Desman des Pyrénées n'a donc pas pu être testé directement. Toutefois, une analyse *a posteriori* a été conduite afin de comparer les probabilités de présence prédites par les modèles de distribution du Desman des Pyrénées (Article 4, Compléments 1) dans les six types de gestion de débit par les aménagements hydroélectriques.

Résultats

La cartographie obtenue à l'issue de ce travail d'enquêtes indique que 96 % du linéaire du réseau hydrographique des Pyrénées a pu être caractérisé comme « naturel » (i.e. non influencé par la production hydroélectrique d'EDF), 2.4 % du linéaire correspond à des TCC, 1 % est sous influence de centrales au fil de l'eau, 0.3 % régulé par des centrales de type « lac », 0.2 % en aval direct d'éclusées et 0.1 % sous influence d'éclusées (Figure 2). Rappelons que ces chiffres sont très certainement sous-estimés dû à la non exhaustivité du travail. Selon Némoz et al., (2014), près de 85% du linéaire des cours d'eau pyrénéens serait concerné par l'activité hydroélectrique.

Dans les secteurs régulés de manière non naturelle (i.e. présence d'activités hydroélectriques), les probabilités de présence du Desman des Pyrénées sont globalement plus importantes que dans les secteurs naturels (Figure 3). Ce principal résultat apparaît quelle que soit l'approche de modélisation utilisée (Figure 3a & b). Les probabilités de présence les plus fortes se situent dans les tronçons régulés par des centrales de types « lac » et dans les TCC.

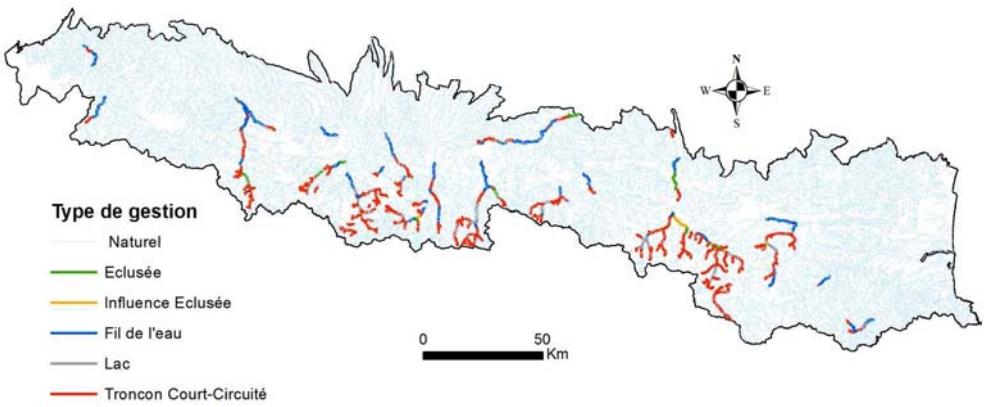


Figure 2. Cartographie des différents types de gestion hydraulique répertoriés sur l'ensemble du réseau hydrographique des Pyrénées françaises (Réalisation : Pierre-Louis Combret, 2013).

Discussion

Bien que descriptive, cette approche met en évidence que les tronçons de rivière exploités par EDF pour la production d'hydroélectricité présentent des probabilités de présence du Desman des Pyrénées plus élevées que les tronçons non exploités. Ce résultat semble cohérent puisque les TCC et les centrales de type « lac » sont généralement situés en altitude dans les têtes de bassins, ce qui semble être les secteurs les plus recherchés par le Desman des Pyrénées (cf. partie 4, Discussion). Ainsi, toute modification d'origine anthropique dans ces tronçons de rivière doit être réalisée avec une grande prudence car elle peut entraîner des modifications d'habitat dans des secteurs à enjeux de conservation pour l'espèce.

Ces résultats demeurent toutefois préliminaires avec une sous-estimation de l'emprise de l'hydroélectricité dans les Pyrénées. Il serait intéressant d'améliorer cette cartographie malgré les difficultés que cela peut engendrer (e.g. clauses de confidentialité des exploitants). Ces résultats renforcent la nécessité d'approfondir les études afin de comprendre précisément les effets de l'hydroélectricité sur le Desman des Pyrénées qui est une espèce fortement inféodé au milieu aquatique.

Dans la majorité des TCC (où la diversité des faciès d'écoulement est souvent plus faible que dans les autres tronçons, et dominés généralement par les plats courants) s'effectue assez souvent et rapidement une homogénéisation des habitats aquatiques, et la réduction voire la perte de la variabilité saisonnière naturelle de l'hydrologie (Dewson et al., 2007). L'ensemble de ces modifications hydrologiques est susceptible d'avoir un effet direct sur l'habitat du Desman des Pyrénées. En effet, les résultats du Chapitre 5 (Article 3) mettent en évidence une préférence du Desman des Pyrénées pour des habitats diversifiés en substrats, abris et faciès ainsi que des faciès plutôt rapides (i.e. radiers). De plus, les fluctuations hydrologiques saisonnières naturelles influencent très fortement la phénologie des organismes (e.g. migration de reproduction ou de colonisation) et le cycle de vie de nombreuses espèces (Power et al., 1996; Bunn & Arthington, 2002; Lobón-Cerviá & Rincón, 2004; Acou et al., 2009). Les valeurs de débits réservés fixées (e.g. 1/10 du module) étant principalement estimées à partir de l'écologie des poissons (Ginot et al., 1998), il serait intéressant de voir si cela est cohérent avec l'écologie du Desman des Pyrénées. En effet, la prise en compte des variations de débit saisonnières naturelles, propre à son milieu de montagne (i.e. étiages d'été et d'hiver, crues de printemps et d'automne) pourrait être plus appropriée. La perte de diversité d'habitats provoquée par les diminutions artificielles de débit est connue pour provoquer une chute de richesse des invertébrés aquatiques (Dewson et al., 2007). Il serait donc intéressant d'étudier plus précisément l'impact sur les espèces faisant majoritairement partie du régime alimentaire du Desman des Pyrénées (i.e. éphéméroptères, plécoptères, trichoptères).

L'activité des usines hydroélectriques à éclusées entraine des fluctuations de débit rapides, parfois plusieurs fois par jour, auxquelles les espèces ne sont pas forcément adaptées (voir Stanford et al., (1996) et Courret (2014) pour plus d'information sur les éclusées). Ces fluctuations rapides et conséquentes peuvent entrainer une réduction de diversité et d'abondance des organismes aquatiques (Cushman, 1985). Dans les tronçons sous l'influence des éclusées, il serait intéressant de déterminer l'influence des périodes, des fréquences et des amplitudes des déversements sur la présence et le comportement de l'espèce afin d'ajuster le fonctionnement des usines s'il s'avère que ces ouvrages ont un impact fort. Certaines opérations ponctuelles pour le transit sédimentaire ou l'entretien des ouvrages (i.e. chasses annuelles, vidanges décennales) provoquent des variations de débit marquées. Dans ce cadre, l'action A4 du projet LIFE+ sur le Desman des Pyrénées a pour objectif de faire un suivi par télémétrie sur des individus en aval d'un ouvrage hydroélectrique avant, pendant et après des lâchers d'eau afin d'observer les déplacements, rythmes d'activités ainsi que les éventuelles modifications comportementales des individus. L'utilisation de zones refuges proximales (e.g. affluents, annexes hydrauliques) non

perturbées par les variations quotidiennes permanentes de niveau d'eau par les individus pourra également être testée. Aussi, les variations de niveau d'eau engendrées par les éclusées pourraient entrainer des dépenses énergétiques plus importantes par le Desman des Pyrénées de par des temps de plongée plus long pour accéder à sa ressource alimentaire comme cela a déjà été montré pour le Cincle plongeur (D'Amico, 2010).

Enfin, l'effet des obstacles sur la fragmentation de l'aire de répartition du Desman des Pyrénées reste également à étudier. Les rares observations anecdotiques existantes montrent qu'il serait capable de franchir des obstacles assez élevés (i.e. barrage de 10 m de haut). Cependant, des cas de mortalité au pied de barrages ont également été observés (i.e. barrage de Laparan). Afin de favoriser la continuité des déplacements longitudinaux de l'espèce, la mise en place de dispositifs favorisant le franchissement des ouvrages par le Desman des Pyrénées, sur le même principe que les passes à poissons, serait à étudier.

Références

Voir p. 233

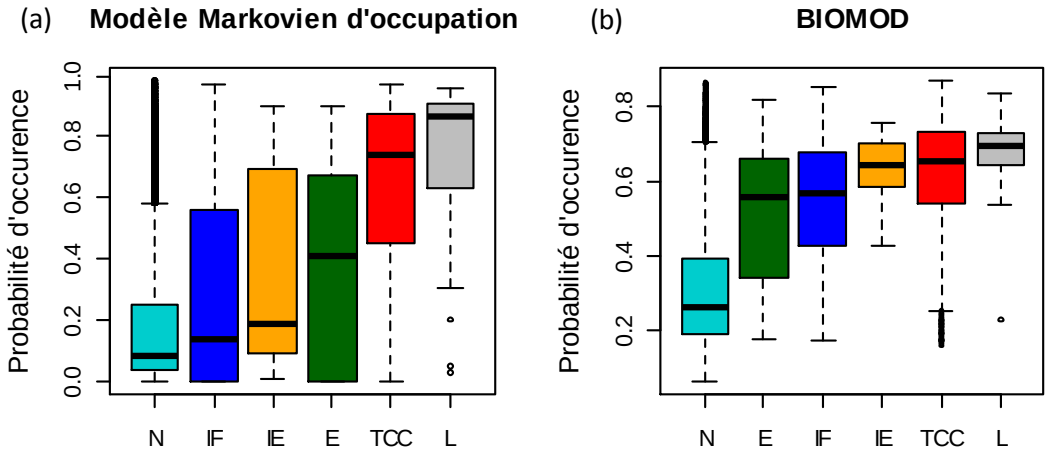


Figure 3. Boîtes à moustaches représentant les probabilités d'occurrence prédites par (a) le modèle Markovien d'occupation (cf. Compléments 1) et (b) l'outil BIOMOD (cf. Article 4, Chapitre 6) selon les différents types de gestion des cours d'eau (N: Naturel; TCC: Tronçon Court-Circuité; IF: Influence Fil de l'eau; IE: Influence Eclusée; E: Eclusée; L: Lac).



CHAPITRE 7

Discussion et perspectives





1 Synthèse des principaux résultats

Cette thèse apporte de nouvelles connaissances sur l'écologie et les répartitions spatiales historique et actuelle du Desman des Pyrénées. La première partie (Figure 8, Objectif 1), essentiellement méthodologique, a visé à tester la pertinence d'un suivi de l'espèce, basé sur des réplicas spatiaux, et réalisé dans le cadre de l'action 7 du PNAD. Cette approche méthodologique propose ainsi de maximiser le compromis entre la qualité suffisamment robuste des données de suivi de l'espèce et le coût nécessaire pour les obtenir. La deuxième partie (Figure 8, Objectif 2) a eu pour objectif d'étudier les relations espèce-habitat du Desman des Pyrénées en s'intéressant à différentes échelles et résolutions spatiales ainsi qu'à des variables décrivant à la fois le milieu proximal des cours d'eau et le milieu aquatique. Enfin, la troisième partie (Figure 8, Objectif 3) s'est focalisée sur l'évaluation des changements de distribution du Desman des Pyrénées, élément primordial à la réévaluation du statut d'une espèce menacée à l'échelle d'un territoire, et l'identification des facteurs pouvant expliquer cette évolution temporelle. Le Tableau 4, présenté ci-dessous, résume de manière synthétique les principaux résultats de ce travail de thèse.

Tableau 4. Synthèse des principaux résultats. Pour plus de détails, se référer aux chapitres cités.

Parties de la thèse	Principaux résultats
Chapitre 3. Approche méthodologique: Utilisation de réplicas spatiaux dans les modèles d'occupation (Article 1)	• La probabilité de détection de l'espèce est forte et similaire quelle que soit la configuration des réplicas (i.e. spatiale et/ou temporelle). • Le modèle Markovien d'occupation s'ajuste le mieux à la configuration spatiale, indiquant une corrélation spatiale de la probabilité d'occupation locale. • La sous-estimation de la probabilité d'occupation est faible avec l'utilisation des réplicas spatiaux (-15 % comparativement aux réplicas temporels). • Le modèle Markovien d'occupation est le modèle qui minimise le plus la sous-estimation obtenue avec les réplicas spatiaux. • Les réplicas spatiaux sont un bon compromis en termes d'estimation de la probabilité d'occupation et d'optimisation du suivi du Desman des Pyrénées (plus rapides et moins coûteux que les réplicas temporels).
Chapitre 4. Prise en compte de l'hydrologie et de données de présence validées génétiquement pour modéliser la distribution du Desman des Pyrénées dans un bassin versant (Article 2)	• La simulation du débit par le modèle SWAT dans le bassin versant du Haut-Salat est satisfaisante. • La probabilité de détection est influencée positivement par l'hétérogénéité en substrat et abris du lit mineur, négativement par la variabilité inter-mensuelle du débit et de façon négligeable par les précipitations. • Il existe une forte différence dans la distribution spatiale du Desman des Pyrénées selon les sous bassins versants. • La probabilité d'occupation est influencée positivement par le débit moyen mensuel et le nombre d'affluents proximaux, et de façon négligeable par les

	précipitations et températures de l'air.
Chapitre 4. Application à l'échelle des Pyrénées (Compléments 1)	• La probabilité de détection est influencée, par ordre d'importance, positivement par le pourcentage de forêt à proximité du cours d'eau, et négativement par les précipitations et la variabilité du débit. • La probabilité de détection est forte sur la majorité du massif pyrénéen français, moyenne dans sa partie la plus orientale, plus faible à l'ouest et très faible sur certains secteurs les plus en amont. • La probabilité d'occupation est fortement influencée par le climat, le débit moyen mensuel et la densité humaine à proximité du cours d'eau, et faiblement par l'occupation du sol à proximité. • La probabilité d'occupation augmente selon un gradient ouest-est, mais les valeurs sont très faibles à chaque extrémité de la chaîne pyrénéenne et dans les zones les plus en aval.
Chapitre 5. Une utilisation de l'habitat local par le Desman des Pyrénées spatialement contrastée à l'échelle des Pyrénées françaises (Article 3)	• La sélection de l'habitat local est significative; le Desman des Pyrénées est donc marginale et spécialiste. • Au regard de la marginalité, la présence de l'espèce est associée à des tronçons de rivière très diversifiés en substrat, abris et faciès d'écoulement, peu colmatés, et avec des berges possédant peu de terre mais beaucoup de roches. • Au regard de la spécialisation, la présence de l'espèce est associée à des gammes restreintes d'hétérogénéité en substrat et en abris, et de pourcentage de roches sur les berges. • Les modifications anthropiques du lit majeur ont une influence négligeable sur la présence de l'espèce. • Il existe une diminution, selon un gradient ouest-est, de l'intensité de sélection de l'habitat local par l'espèce. • L'influence des variables expliquant le plus la présence locale de l'espèce va dans la même direction dans les trois régions hydrographiques et l'ensemble des Pyrénées françaises. • L'ordre d'importance des variables locales sur la présence de l'espèce est différent selon la région considérée.
Chapitre 6. Les changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol récents expliquent-ils la contraction de l'aire de distribution du Desman dans les Pyrénées françaises ? (Article 4)	• La simulation du débit historique et actuel dans les Pyrénées françaises avec le modèle SWAT est satisfaisante. • La probabilité de présence du Desman des Pyrénées est forte (moyenne ± sd = 0.70 ± 0.27) pendant la période historique sur l'ensemble de la chaîne pyrénéenne. • La probabilité de présence est très inférieure pour la période actuelle (moyenne ± sd = 0.32 ± 0.17) ; surtout dans les zones les plus en aval et aux extrémités est et ouest des Pyrénées françaises. • Le climat et l'hydrologie influencent fortement la probabilité de présence aux deux périodes étudiées, contrairement à l'occupation du sol. • La réponse aux variables environnementales les plus influentes varie entre les deux périodes suggérant que des habitats potentiellement favorables

	actuellement ne sont pas occupés par l'espèce. • Une contraction d'environ 60 % de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées semble s'être produite au cours des 25 dernières années en France, contrastant avec la légère baisse de favorabilité de l'habitat résultant des changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol. • D'autres facteurs biotiques et/ou abiotiques sont donc à l'origine de la contraction.
Chapitre 6. Comparaison de la favorabilité d'habitat selon le type de gestion des débits des aménagements hydroélectriques (Compléments 2)	• La probabilité de présence du Desman des Pyrénées est plus élevée *à posteriori* dans les tronçons de rivière exploités par EDF pour la production d'hydroélectricité que dans les tronçons non exploités par l'hydroélectricité; surtout dans les tronçons influencés par les centrales de types éclusées et lac. • Les modifications d'origine anthropique dans ces secteurs à enjeux doivent être réalisées avec prudence.

2 Influence des facteurs environnementaux sur la répartition du Desman des Pyrénées

Il est important de comprendre l'influence des facteurs environnementaux sur la distribution des espèces afin de mettre en place des stratégies de conservation appropriées (Morrison et al., 2012). Quelques études à fine résolution menées antérieurement à cette thèse (i.e. Peyre, 1956; Richard, 1976; Castien & Gosalbez, 1992; Bertrand, 1994; Aymerich & Gosalbez, 2002) ont apporté des informations sur les habitats utilisés par le Desman des Pyrénées, indiquant une préférence de celui-ci pour des cours d'eau froids et permanents, rapides, composés de substrats rocheux et non colmatés, et riches en invertébrés. Cependant, la grande majorité de ces études a été réalisée en Espagne et au Portugal et manquait d'un cadre méthodologique précis quant à la collecte des données et les analyses de celles-ci. Ces lacunes rendaient ainsi délicate la généralisation des informations obtenues. En France, une étude récente s'est focalisée sur le transfert spatial d'un modèle de distribution pour le Desman des Pyrénées, construit sur des données provenant d'Espagne (Williams-Tripp et al., 2012), sans toutefois chercher à décrire précisément les préférences écologiques de l'espèce. Le travail de recherche d'Alain Bertrand (Bertrand, 1994) avait quant à lui pour objectif de préciser la répartition de l'espèce et de la mettre en lien avec quelques facteurs environnementaux à partir d'observations de terrain et d'expertises naturalistes. Cependant, à l'exception de ces deux études, aucun travail n'a été conduit afin de comprendre de façon le plus

exhaustive possible l'utilisation de l'habitat du Desman des Pyrénées en France, qui représente l'extrémité nord de son aire de répartition. Ainsi, l'influence des facteurs environnementaux importants pour l'espèce demeurait encore floue.

En outre, à ce jour, l'ensemble des études réalisées sur la distribution et l'habitat du Desman des Pyrénées s'est basée sur des données de présence ou d'absence de l'espèce (Castien & Gosalbez, 1992; Bertrand, 1994; Aymerich & Gosalbez, 2002; Barbosa et al., 2009; Morueta-Holme et al., 2010; Williams-Tripp et al., 2012). Pourtant, les méthodes de suivi les plus communément utilisées pour cette espèce (i.e. recherche de fèces et captures dans le cours d'eau) sont largement reconnues comme étant sujettes à des problèmes de détection imparfaite (Chen et al., 2013). Bien que ce problème ait déjà été soulevé par Aymerich & Gosalbez (2002), Gonzalez-Esteban et al., (2002) et Marcos (2004), aucune étude ne s'est réellement focalisée sur ce problème de détection imparfaite des fèces de Desman. Par conséquent, la probabilité de détection de l'espèce, en fonction de la méthode d'échantillonnage utilisée, demeurait à ce jour inconnue. Ce double manque de connaissances s'avère aujourd'hui problématique car il constitue un véritable frein à la conservation de cette espèce menacée.

2.1 *Influence sur la détection du Desman des Pyrénées*

Le suivi du Desman des Pyrénées à large échelle (i.e. massif pyrénéen français) se faisant *via* la recherche d'indices de présence (i.e. fèces), il est indispensable de connaître la probabilité de détection de l'espèce associée à cette méthode d'échantillonnage afin de corriger les estimations de probabilité de présence. En effet, la probabilité de détection peut varier en fonction des conditions environnementales. Dans le cas du Desman des Pyrénées, ses fèces sont souvent cachées derrière ou sous les roches émergentes, rendant leur détection par les prospecteurs très probablement imparfaite. Dans le cadre de cette thèse, les premières estimations de probabilité de détection des fèces de Desman des Pyrénées ont pu être fournies et l'influence de quelques facteurs environnementaux *a priori* susceptibles d'influencer spatialement la détection a pu être testée.

L'un des résultats majeurs obtenus est que les estimations de probabilités de détection du Desman des Pyrénées, au sein d'un segment de rivière de 100 m, sont fortes à la fois aux échelles locale (i.e. bassin versant) et globale (i.e. ensemble du massif pyrénéen français). En effet, l'approche méthodologique comparative (Article 1) a permis d'obtenir des valeurs de probabilités de détection oscillant entre 0.58 et 1, ce qui signifie que lorsque le Desman occupe un tronçon de rivière, il a plus

d'une chance sur deux d'être détecté *via* ses fèces sur un segment de rivière de 100 m minimum. Aux échelles du bassin versant du Haut-Salat et des Pyrénées françaises, les probabilités de détection moyennes (± SD) sont respectivement de 0.83 (± 0.31) et 0.85 (± 0.21) (Article 2, Compléments 1). A titre de comparaison avec d'autres espèces de mammifères semi-aquatiques suivies par une méthodologie similaire (i.e. recherche d'indices de présence), des valeurs de probabilités de détection comprises entre 0.76 et 0.79 ont été estimées pour le rat musqué (*Ondatra zibethicus*) dans l'Illinois aux Etats-Unis (Cotner & Schooley, 2011) et de 0.43 pour la loutre dans les Cévennes (Janssens, 2006). Dans notre cas, nous pouvons en déduire que la recherche de fèces comme indicateur de la présence du Desman des Pyrénées, est une méthode de prospection efficace dans la mesure où la probabilité de non détection (i.e. de ne pas trouver de fèces sur un site, bien qu'ils y soient présents) est relativement faible.

Cette probabilité de détection s'avère cependant variable selon les caractéristiques environnementales des zones prospectées. A l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, l'hétérogénéité en substrat et en abris influence la probabilité de détection, avec une détection des fèces plus forte pour des tronçons à forte hétérogénéité (Article 2). L'hétérogénéité en substrat et abris reflétant la quantité d'éléments émergents, il semblerait qu'une plus grande quantité de supports potentiels favoriserait la quantité de fèces déposés et donc, au final, la probabilité pour les prospecteurs d'en trouver. Nores et al., (1992) avait déjà suggéré l'influence de la disponibilité en supports émergents sur la détectabilité des fèces de Desman des Pyrénées. Ce résultat semble également cohérent avec l'expertise de terrain des prospecteurs, puisque une plus grande quantité de fèces a généralement été trouvée dans des tronçons où les roches, racines et troncs émergents étaient nombreux. Toutefois, cette relation positive entre la disponibilité en supports et la détectabilité de l'espèce ne semble pas forcément généralisable à d'autres espèces semi-aquatiques puisque Cotner & Schooley (2011) ont mis en évidence une relation négative entre la probabilité de détection du rat musqué et l'abondance de débris de bois et de roches émergentes dans les cours d'eau.

Aux échelles du bassin versant et des Pyrénées françaises, une influence négative de la variabilité inter-mensuelle du débit a également été mise en évidence (Article 2; Compléments 1). Ce résultat semble assez évident puisqu'une grande variabilité de débit dans un tronçon de rivière provoque des variations de niveaux d'eau régulières, submergeant les éléments émergés du cours d'eau où le Desman des Pyrénées dépose ses fèces, ce qui conduit à un lessivage fréquent des fèces qui y sont déposées. Dans le cadre du protocole d'échantillonnage mis en place, chaque prospection ne devait être effectuée qu'après au moins 2-3 jours de débits stabilisés dans le secteur de prospection afin de s'assurer qu'en cas de présence de l'espèce, ses fèces soient disponibles à la détection. Ainsi, cette

influence négative peut refléter une détectabilité de fèces plus faible due à une accumulation réduite au cours du temps par le lessivage régulier ou éventuellement à un comportement de marquage de l'espèce différent dans des secteurs où ses fèces sont régulièrement lessivées.

Les précipitations ont aussi une influence négative directe (i.e. pas seulement en modifiant les débits) sur la probabilité de détection des fèces de Desman des Pyrénées. En effet, les fèces déposées dans des secteurs à forte pluviométrie ont une probabilité plus élevée d'être fréquemment lessivées par la pluie que les fèces déposées dans des secteurs plus secs. Ces résultats rejoignent ceux de Reid et al., (2013) qui ont montré une influence négative similaire de la pluie sur la détection d'épreintes de loutre.

La végétation riveraine proche du lit mineur influence également la probabilité de détection des fèces de Desman des Pyrénées à l'échelle des Pyrénées; elle est plus faible dans les tronçons de rivière possédant peu de végétation arborée à proximité (Compléments 1). Une des explications possibles est que le couvert végétal limiterait l'impact direct des intempéries climatiques sur les fèces déposées sur les blocs émergents du lit mineur. Les fèces seraient ainsi mieux préservées des agressions climatiques sur des supports légèrement humides et abrités par un couvert végétal que sur des substrats secs exposés directement au soleil ou au lessivage par la pluie. Ce résultat rejoint aussi les observations de Reid et al., (2013) pour la loutre.

L'expérience de l'observateur peut également être à l'origine d'une forte hétérogénéité dans la détection des espèces (MacKenzie, 2006). En effet, chaque observateur possède sa propre capacité de perception des éléments dans l'espace (i.e. attention, capacité de concentration, acuité visuelle, expérience de terrain; Anderson 2001). Cependant, à l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, ce facteur s'est avéré être le moins influent sur la probabilité de détection (Article 2). A l'échelle des Pyrénées françaises, le trop grand nombre d'observateurs (i.e. plus d'une cinquantaine) n'a pas permis de tester cet effet.

Enfin, il est important de souligner que la cause du dépôt de fèces sur les éléments émergents du lit mineur par le Desman des Pyrénées demeure encore inconnue. Bertrand (1994) a suggéré le fait qu'il s'agirait d'un comportement communicatif entre les individus, mais à ce jour, nous ne savons toujours pas si cela a un lien avec le sexe, l'âge des individus, la période de l'année, l'abondance de ressources alimentaires ou l'abondance d'individus, comme cela a déjà pu être montré pour d'autres mammifères semi-aquatiques (Hutchings & White, 2000; Yoxon & Yoxon, 2014). Plus particulièrement, l'abondance du Desman des Pyrénées en France étant actuellement totalement inconnue, il n'a pas encore été possible de tester son influence sur la détectabilité de l'espèce. Aussi, si une espèce a la possibilité d'être présente sur un site suivi sans qu'il ne soit possible de pouvoir la

détecter (i.e. espèce non disponible à la détection), comme cela peut être le cas du Desman des Pyrénées s'il est présent sur un tronçon sans y déposer la moindre fèces, alors cela peut conduire à de mauvaises estimations de la distribution de l'espèce (Anderson, 2001). Nous n'avons donc à ce jour aucune idée des biais que cela peut entrainer dans les estimations des probabilités de présence pour le Desman.

2.2 *Influence sur la répartition du Desman des Pyrénées*

Les principaux résultats de cette thèse s'accordent sur l'importance des facteurs directement liés à l'hydrologie (e.g. débit, faciès d'écoulement) pour expliquer la distribution du Desman des Pyrénées (Articles 2, 3 et 4). A fine résolution, la présence de l'espèce est par exemple fortement associée à des tronçons de rivières présentant de fortes hétérogénéités en substrat et en abris (Article 3).

L'importance de la diversité des abris avait déjà été suggérée par Queiroz et al., (1998) et Nores et al., (1999) pour le Desman des Pyrénées et par Mate et al., (2012) pour le Campagnol amphibie. En effet, une rivière diversifiée en abris présente de nombreuses caches pour se protéger d'éventuelles variations brusques de débit (Townsend et al., 1997), diminue les chances d'être détecté par un prédateur (Everett & Ruiz, 1993), et augmente les possibilités de s'échapper (Mate et al., 2012). Cette diversité d'éléments rocheux dans le cours d'eau favorise également la diversité des faciès d'écoulement (e.g. succession de radiers) (Yarnell et al., 2006), ce qui semble être recherché par le Desman des Pyrénées (Article 3). Enfin, les éléments émergeants faciliteraient la consommation des proies ou le repos de l'espèce hors de l'eau dans un milieu aquatique constamment en mouvement (Richard, 1973). La diversité en substrat est également connue pour être favorable à la diversité d'invertébrés benthiques (Dewson et al., 2007), les proies préférentielles du Desman des Pyrénées (Bertrand, 1994), facilitant ainsi sa recherche alimentaire.

Le Desman des Pyrénées semble favoriser les faciès à vitesses relativement importantes (Articles 2 & 3), tels que les radiers. Ce type de faciès est souvent associé à des substrats variés et grossiers (i.e. blocs, galets, graviers) et peu colmatés plutôt que des substrats à faible granulométrie tels que les sables, limons et vases (Malavoi & Souchon, 2002), ce qui semble également favoriser la présence de l'espèce (Article 1). Ces types de cours d'eau sont également très favorables aux macro-invertébrés benthiques (Gillet, et al., *in prep*; Bertrand, 1994). Ils hébergent généralement les plus fortes diversités de communautés benthiques, avec des richesses et des abondances élevées (Dewson et al., 2007).

Le débit est aussi une variable influente sur la distribution du Desman des Pyrénées à la fois à l'échelle du bassin versant (Article 2) et des Pyrénées françaises (Article 4, Compléments 1). Le débit est un facteur clé structurant les écosystèmes aquatiques (Poff et al., 1997). Il est en effet connu pour déterminer la distribution d'une grande diversité d'organismes tels que les macro-invertébrés (Kuemmerlen et al., 2014), les poissons (Kennard et al., 2007), les oiseaux (Royan et al., 2014) et les mammifères semi-aquatiques (Toner et al., 2010; Pedroso et al., 2014). Aux différentes échelles spatiales étudiées, ce travail illustre le fait que le Desman des Pyrénées ne favorise pas les tronçons de rivière où les débits sont les plus faibles. Cela a déjà été évoqué par Nores et al., (1992), Queiroz et al., (1992; 1995) et Ramalhinho & Boa Vida, (1993); un débit conséquent favorise la disponibilité en nourriture et peut faciliter le comportement de flottaison de l'espèce. Il est à noter qu'à l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, une importante favorabilité pour le Desman des Pyrénées est atteinte à partir de débits moyens compris entre 5 à 15 m^3/s, et la favorabilité pour l'espèce se maintient jusqu'à de forts débits (jusqu'à 35 m^3/s). Ce résultat reste cependant limité en comparaison avec les débits simulés à l'échelle globale des Pyrénées françaises. En effet, à cette échelle plus large, incluant de grands cours d'eau larges et profonds (e.g., Garonne, Adour, Aude, Ariège), les forts débits (à partir de > 20-30 m^3/s) ne semblent pas favorables à la présence de l'espèce (Compléments 1, Article 4). Dans les secteurs à salmonidés, le débit est connu pour présenter une relation forte avec l'altitude, la pente et la taille du cours d'eau. Ainsi, la forte influence du débit identifiée dans cette thèse, pourrait refleter indirectement l'influence de ces facteurs abiotiques.

La pente du cours d'eau a également été identifiée comme influençant fortement la distribution du Desman des Pyrénées à l'échelle des Pyrénées (Compléments 1, Article 4), avec une pente optimale de 10 % pour la présence de l'espèce. Comme suggéré par Nores et al., (1992) et Queiroz et al., (1998), les pentes les plus fortes semblent toutefois peu favorables au Desman des Pyrénées, probablement du fait de leur association à des zones aux substrats très grossiers et peu diversifiés.

La présence d'un nombre important d'affluents aux alentours des tronçons de rivière s'avère également favoriser la présence du Desman des Pyrénées à l'échelle du bassin versant du Haut-Salat (Article 2). En effet, une plus grande densité d'affluents offre, en cas de crues naturelles, artificielles ou d'une pollution ponctuelle par exemple, une plus grande densité de zones plus calmes et moins impactées (Sedell et al., 1990; Lake, 2000). Ces « zones refuges » pourraient faciliter par la suite la recolonisation du cours d'eau principal par l'espèce. Etonnement, à plus large échelle (i.e. échelle des Pyrénées) cette influence est plus négligeable (Compléments 1, Article 4) en comparaison aux autres facteurs inclus dans les analyses.

La composition des berges jouent également un rôle majeur dans l'utilisation de l'habitat du Desman des Pyrénées à fine résolution. En effet, ce dernier montre des préférences pour des berges fortement enrochées et faiblement terreuses (Article 3), comme déjà évoqué par Queiroz et al., (1998). Une explication pourrait être qu'il n'est pas en mesure de creuser lui-même ses gîtes dans les berges et qu'il utilise les anfractuosités entre les pierres et racines, caches, trous ou gîtes abandonnés et disponibles (Peyre, 1956). Des berges avec un enrochement important présentent ainsi une plus grande quantité de gîtes potentiels que des berges dominées par de la terre qu'il serait incapable de creuser.

Une structuration spatiale dans la répartition et l'habitat du Desman des Pyrénées a été mise en évidence de façon commune aux différentes échelles et résolutions spatiales considérées. Il semblerait en effet que la configuration des cours d'eau emboîtés dans des bassins (Fausch et al., 2002) contribue fortement à la répartition de l'espèce. A l'échelle des Pyrénées, cette hypothèse est illustrée par une utilisation de l'habitat local qui est sensiblement différente entre les trois grandes régions hydrographiques (i.e. bassin de l'Adour, bassin de la Garonne et bassins méditerranéens; Article 3). En outre, les cartes de répartitions actuelles potentielles de l'espèce illustrent clairement un gradient Ouest-Est des probabilités de présence (Compléments 1, Article 4). Un gradient longitudinal fort, mais cependant inverse, a également été montré pour la loutre à l'échelle de la péninsule ibérique et de l'Espagne (Barbosa et al., 2001; 2003). Cette structure est suggérée être le résultat de l'orientation est-ouest des principales rivières ibériques, contribuant à la structure spatiale du climat et donc aux dynamiques des populations de loutres. Cette structure spatiale s'observe également à une plus fine étendue spatiale puisque la probabilité de présence du Desman des Pyrénées est très différente en fonction des sous-secteurs hydrographiques du bassin versant du Haut-Salat (Article 2). Ce résultat semble cohérent avec le fait que l'espèce semble fortement inféodée au milieu aquatique. Ses capacités de dispersion seraient donc relativement contraintes par la structure dendritique et hiérarchique des rivières.

Le climat a auparavant été identifié comme un facteur important pour la répartition du Desman des Pyrénées (Articles 2 & 4, Compléments 1). En effet, Barbosa et al., (2009) et Morueta-Holme et al., (2010) ont montré une influence positive des précipitations moyennes annuelles et négative de la température moyenne annuelle de l'air sur la répartition de l'espèce en Espagne et au Portugal. Dans cette thèse, l'importance et l'influence du climat sur la répartition du Desman des Pyrénées se sont avérées différentes selon l'échelle spatiale considérée. Par exemple, le climat est l'un des principaux facteurs qui expliquent les patrons actuel et historique de distribution de l'espèce à l'échelle des Pyrénées françaises, avec une influence plus forte des précipitations par rapport aux températures (Compléments 1, Article 4). A l'inverse, à l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, la variable

climatique a une influence beaucoup plus négligeable sur la probabilité de présence de l'espèce (Article 2). Ce résultat n'est pas étonnant puisque le climat est surtout connu pour influencer la répartition spatiale des espèces à large échelle (Morueta-Holme et al., 2010; Bucklin et al., 2015). Une différence de direction dans la relation entre le climat et la répartition du Desman des Pyrénées a également été mise en évidence. A l'échelle du bassin versant du Haut-Salat, la probabilité de présence de l'espèce augmente au fur et à mesure que les précipitations augmentent (valeur maximale = 2000 mm) et que les températures diminuent (valeur minimale = 4°C). A l'échelle des Pyrénées cependant, la probabilité de présence maximale semble atteinte pour des valeurs moyennes annuelles intermédiaires de 9 °C et 1000 mm, pour la température et la pluviométrie respectivement (Article 4, Compléments 1).

Enfin, l'influence de l'occupation du sol aux alentours du cours d'eau semble jouer un rôle mineur dans la répartition spatiale du Desman des Pyrénées et ce, aux différentes échelles et résolutions spatiales considérées. L'urbanisation du lit majeur, notamment, exerce un effet négatif très limité sur la probabilité de présence de l'espèce (Compléments 1). Ce résultat peut notamment s'expliquer par le fait que les communes sont majoritairement de petites tailles dans les Pyrénées. Toutefois, une influence marquée négative de la densité de population humaine s'observe sur la répartition du Desman des Pyrénées. Cela laisse supposer que les activités humaines semblent plus particulièrement impactantes sur le milieu aquatique (e.g. qualité de l'eau, des berges) que sur le milieu terrestre (i.e. lit majeur) pour le Desman des Pyrénées.

A une résolution plus fine, les résultats montrent que les préférences d'occupation du sol, quand elles ressortent des analyses, sont contrastées suivant les régions hydrographiques (Article 3), limitant les possibilités de généralisation. Ces résultats, rejoignant ceux de Peyre (1956), Castien & Gosalbez (1992) et Santamarina (1992) qui soulignent une capacité d'adaptation du Desman des Pyrénées aux altérations anthropiques si les conditions locales du lit mineur et des berges se montrent favorables à sa présence. Concernant l'agriculture, les zones cultivées sont essentiellement localisées dans les secteurs de piémont pyrénéen tandis que les estives, situées en altitude, sont souvent caractérisées par des élevages extensifs. Ces secteurs coïncident à des zones où les probabilités de présence du Desman des Pyrénées sont faibles. Toutefois, pour les Pyrénées françaises, le gradient de perturbation due aux activités agricoles n'est peut-être pas assez important pour identifier un éventuel impact sur le Desman des Pyrénées, *via* par exemple la modification de la qualité de l'eau. Les variables utilisées pour décrire ces perturbations anthropiques (e.g. proportion de surfaces agricoles dans une zone de 100 m autour du tronçon de rivière) et leurs résolutions spatiales associées (i.e. 25 ha) ne sont peut-être pas non plus les plus appropriées pour décrire les pressions directes qu'elles peuvent exercer sur les écosystèmes aquatiques.

Malgré le peu d'études réalisées à ce jour sur les préférences d'habitat du Desman des Pyrénées, l'ensemble de ces résultats concorde avec ceux de la bibliographie déjà existante (Peyre, 1956; Richard, 1973; Palmeirim & Hoffmann, 1983; Nores et al., 1992; Ramalhinho & Boa Vida, 1993; Bertrand, 1994; Queiroz et al., 1995). Ces résultats permettent également de remplir l'objectif de l'action 4 du PNAD qui était de caractériser l'habitat de l'espèce et d'étudier la sélection de son habitat à l'échelle de son aire de répartition française. En résumé, le Desman des Pyrénées semble être une espèce fortement inféodée au milieu aquatique de par (1) l'utilisation de son habitat, à l'échelle locale du bassin versant et globale des Pyrénées françaises, et (2) ses capacités de déplacement et de dispersion (Aymerich, 2004). Sa distribution se révèle spatialement structurée par l'organisation hiérarchique et dendritique du réseau hydrographique. A l'échelle globale, le climat joue également un rôle majeur. A fine résolution, le Desman des Pyrénées semble tolérant à la présence des activités anthropiques sur le lit majeur.

Enfin, ce travail souligne l'importance d'adopter une approche multi-échelle lors d'études visant à caractériser l'habitat d'une espèce, notamment dans l'objectif élaborer des actions de conservation appropriées pour des acteurs pouvant agir à différentes échelles (e.g. cours d'eau, bassin, territoire) et ayant ainsi des moyens d'actions contrastés.

3 Mise en évidence d'une régression rapide et conséquente de la distribution du Desman des Pyrénées en France

Au-delà de la connaissance exhaustive sur la répartition spatiale d'une espèce menacée, il est nécessaire de suivre l'évolution temporelle de cette répartition et idéalement des effectifs de ses populations, afin d'identifier précocement d'éventuels déclins ou régressions permettant d'anticiper au mieux sa protection. En France, concernant le Desman des Pyrénées, les données de présence anciennes (i.e. période de 1985 à 1992) issues de l'échantillonnage réalisé par Alain Bertrand lors de son travail de recherche (Bertrand, 1994) ont pu être comparées aux résultats des prospections récentes (i.e. période de 2011 à 2013) menées dans le cadre du PNA. A l'échelle des Pyrénées françaises, les résultats de cette thèse mettent en évidence une forte régression de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées en à peine 25 ans (Article 4), rejoignant ainsi les observations faites en Espagne (Gisbert & Garcia-Perea, 2014). En effet, la probabilité de présence du Desman des Pyrénées est passée en France, de 0.70 (± 0.27) à 0.32 (± 0.17) durant cette courte période. En outre, la proportion de tronçons de rivière où la probabilité de présence de l'espèce est supérieure à 0.5 est

passée de 76 % à 16 % durant ce laps de temps. Plus précisément, près de 59 % des tronçons ont vu leurs probabilités de présence du Desman des Pyrénées diminuer de plus de moitié. Un lien significatif et positif entre la distance à la source des tronçons et la variation de la probabilité de présence de l'espèce entre la période historique et actuelle illustre que les tronçons devenus moins favorables au Desman des Pyrénées sont en moyenne à 5.54 km (± 9.49) de leur source tandis que ceux devenus plus favorables y sont à 31.36 km (± 35.46).

Afin de comprendre les raisons de cette contraction rapide et marquée de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées, l'hypothèse que les changements hydrologiques, climatiques et d'occupation du sol récents (i.e. au cours des 25 dernières années) pourraient en être responsables a été testée (Article 4). Nos résultats montrent que durant cette courte période, les températures de l'air se sont en effet réchauffées de +0.49 °C en moyenne sur la zone d'étude, les précipitations ont diminué de -166.78 mm en moyenne et le débit a lui aussi diminué, de -0.22 m^3/s en moyenne, suggérant des modifications climatiques et hydrologiques rapides dans cette région montagneuse. A l'inverse, l'occupation du sol a peu évolué, ce qui peut en partie s'expliquer par la résolution relativement grossière des données utilisées (provenant de Corine Land Cover et avec une résolution de 25 ha). D'après les résultats obtenus quant à la forte influence des variables climatiques et hydrologiques sur la probabilité de présence du Desman des Pyrénées à différentes échelles spatiales et temporelles, il est donc attendu que ces changements jouent un rôle non négligeable sur les changements de la répartition de l'espèce à l'échelle des Pyrénées françaises. Cependant, l'un des résultats majeurs de ce travail est que la contraction de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées est beaucoup plus rapide et marquée que la diminution de la favorabilité d'habitat associée seulement aux changements climatiques, hydrologiques et d'occupation du sol des 25 dernières années. Ce résultat rejoint ceux de la littérature récente puisque Gisbert & García-Perea (2014) ont révélé un déclin conséquent du Desman des Pyrénées en Espagne entre 1838 et 2011. Celui-ci s'observe également au Portugal depuis les dernières décennies (Pedroso & Chora, 2014). Igea et al., (2013) confirment cette tendance en indiquant qu'une régression de l'espèce est observée sur l'ensemble de son aire de répartition pour des raisons encore mal comprises. Ils soulignent également une aggravation de la situation durant les dernières années, pour les populations du sud de la péninsule ibérique, influencées par le climat méditerranéen. Cette régression pourrait se poursuivre dans les années à venir puisque Morueta-Holme et al., (2010) prédisent une réduction alarmante de la distribution de l'espèce en Espagne sous divers scénarios climatiques pour la fin du siècle.

Certains des facteurs environnementaux pouvant expliquer la probabilité de présence du Desman des Pyrénées ont une influence différente entre les deux périodes. Cette différence de réponse de l'espèce est surtout marquée au niveau des valeurs les plus élevées de précipitation, de pente et des

valeurs les plus faibles de températures (Article 4). Ces caractéristiques environnementales sont généralement trouvées dans des zones devenues moins favorables au Desman des Pyrénées, ce qui laisse supposer que d'autres facteurs, non pris en compte dans ce travail, ont vraisemblablement contribué au changement de distribution de l'espèce dans ces secteurs (Article 4). Par exemple, les interactions biotiques (e.g. prédation, compétition trophique, parasitisme) n'ont pas été considérées dans cette étude, ni les éventuelles modifications de la qualité de l'eau sur la période ainsi que certains attributs physiques fins de l'habitat (e.g. lit mineur, berges) auxquels l'espèce est pourtant relativement sensible (Article 3). Parmi les facteurs pouvant expliquer la régression récente de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées, l'expansion rapide d'une espèce invasive, le vison d'Amérique (Borell, 2012), et la recolonisation d'espaces voir la pullulation de la loutre (Kuhn, 2014) dans les Pyrénées françaises semblent être des causes très plausibles. En effet, bien que le taux de prédation de ces deux espèces sur le Desman des Pyrénées demeure à ce jour inconnu, le Desman des Pyrénées a déjà été observé dans leur régime alimentaire (Callejo, 1988; Romero, 2010; Fernández-López et al., 2014) .

Malgré ces hypothèses pouvant expliquer la contraction de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées, il semble impossible de pouvoir précisément identifier les facteurs à l'origine de cette régression, ce qui rend difficile des prévisions réalistes sur l'avenir de cette espèce. Néanmoins, les changements climatiques et hydrologiques projetés pour les prochaines décennies (Poff et al., 2002; Lehner et al., 2006) risquent d'accentuer la régression que nous observons actuellement. Pour les Pyrénées plus précisément, une baisse des précipitations, comprise entre 10.7 et 14.8 %, ainsi qu'une augmentation des températures, comprise entre 2.8 et 4 °C, ont été prédites pour la fin du siècle (López-Moreno et al., 2008). L'augmentation des températures risque d'entrainer des modifications sur le manteau neigeux, avec une diminution de son épaisseur et une date de fonte plus précoce, ainsi qu'une augmentation de l'évapotranspiration des sols. Cela engendrera très certainement des modifications importantes sur les régimes hydrologiques des cours d'eau avec notamment des régimes nivaux qui vont petit à petit tendre vers des régimes pluviaux de par l'amincissement du manteau neigeux (http://www.garonne2050.fr/). Ainsi, au printemps, la fonte plus précoce du manteau neigeux combinée à une forte pluviométrie résultera très certainement en des débits plus élevés à cette saison. Les cours d'eau seront également influencés par les changements dans les patrons et la saisonnalité (i.e. évènements extrêmes, saisonnalité) des précipitations attendus (Poff et al., 2002; Heino et al., 2009; Leppi et al., 2012). De plus, des étés plus chauds et plus secs ainsi que des épisodes de canicule plus nombreux d'après les projections des tendances climatiques sur le bassin de la Garonne provoqueront certainement des étiages estivaux plus précoces, sévères et longs (Boé et al., 2009). Enfin, ces changements pourraient aussi avoir un impact considérable sur la faune

aquatique benthique, principale ressource alimentaire du Desman des Pyrénées (Bertrand, 1994), en modifiant par exemple la répartition des familles de macro-invertébrés inféodées aux eaux froides (Chessman, 2009). A cela s'ajouteront certainement les modifications profondes du régime naturel des cours d'eau pour les usages et activités anthropiques tels que l'agriculture et l'usage domestique (Leppi et al., 2012).

Cette espèce est d'autant plus à risque, qu'en plus d'être endémique d'un petit nombre de pays (i.e. Portugal, Espagne, Andorre et France) et de présenter de capacités de dispersion relativement limitée (Aymerich, 2004), elle est restreinte aux régions de montagne et aux milieux aquatiques, se trouvant ainsi dans l'incapacité de se déplacer naturellement vers des secteurs qui pourraient lui être plus favorables. Face à ce constat, Morueta-Holme et al., (2010) ont proposé la migration assistée comme mesure de conservation envisageable (Hoegh-Guldberg et al., 2008) pour le Desman des Pyrénées. Cette stratégie a déjà été suggérée pour des espèces fortement menacées incapables de s'adapter ou de se disperser assez rapidement pour suivre le changement climatique (Marris, 2008). D'après leurs projections (i.e. période 2070-2099), Morueta-Holme et al., (2010) indiquent que les futures zones climatiques favorables au Desman des Pyrénées en Europe se trouvent en Ecosse et en Scandinavie. Ils proposent ainsi la migration assistée au-delà de l'aire de distribution de l'espèce comme une stratégie de conservation à long terme potentielle et non négligeable. Face au changement climatique, cela permettrait d'empêcher la régression forte du Desman des Pyrénées voire son extinction. Cependant, avant d'envisager cette mesure de conservation relativement radicale qui continue de faire débat (Aubin et al., 2011), des stratégies de conservation menées dans l'aire de répartition de l'espèce doivent être menées.

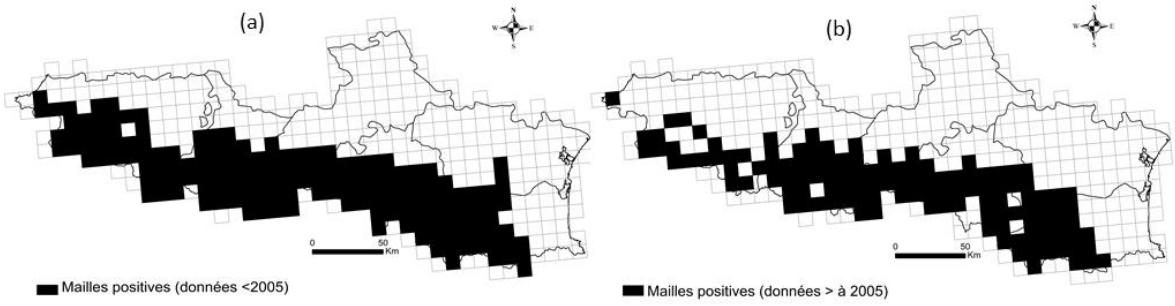


Figure 21. Représentation des aires de distribution du Desman des Pyrénées (a) historique et (b) actuelle, estimées à partir de la grille européenne (mailles de 10 km) dans le but d'évaluer le statut de conservation des espèces.

Cette régression importante de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées sur le versant français de la chaîne pyrénéenne souligne l'urgence de mettre en place des études en utilisant des outils novateurs afin d'en identifier les causes. Ces études permettront de trouver des solutions pour contrer ce phénomène de régression et assurer le maintien de cette espèce endémique en France.

L'urgence est aussi de déterminer les secteurs où les enjeux pour son maintien sont les plus importants, aussi bien actuellement que dans le futur. Ces résultats fournissent l'argumentation nécessaire à la révision du statut IUCN du Desman des Pyrénées en France, resté à l'heure actuel classé « quasi menacé » faute de données chiffrées sur son évolution, tandis qu'il est « vulnérable » (c'est-à-dire soumis à un risque élevé d'extinction dans son milieu naturel) sur la liste mondiale (UICN, 2008). L'IUCN définit le statut des espèces notamment à partir de leurs cartes de distribution. Celles-ci sont construites de manière standardisées, à partir d'une grille européenne qui se présente sous forme de mailles de 10 x 10 km. Ces cartes de distribution peuvent être mises à jour afin de réviser le statut des espèces si nécessaire, ce qu'il sera possible de faire grâce aux nouvelles données issues du PNA permettent ainsi de construire une nouvelle carte de distribution du Desman des Pyrénées (Figure 21). L'argumentaire de changement de statut du Desman des Pyrénées sera réalisé dans les prochains mois par le MNHN qui prévoit de réactualiser la liste rouge des mammifères de France d'ici la fin de cette année.

4 Secteurs actuels à enjeux

Les prospections réalisées dans le cadre du PNA ont permis d'actualiser la carte de répartition du Desman des Pyrénées en France. Ces données ont été utilisées pour réaliser des cartes de prédiction de la favorabilité de l'habitat pour le Desman issues de modèles statistiques (Figure 22). Ce type de cartes fait partie des outils principalement utilisés pour identifier les zones actuelles à enjeux pour la conservation des espèces (Bojórquez-Tapia et al., 1995). Elles peuvent notamment servir d'aide à la décision pour planifier la conservation ou la protection de territoires, la gestion de l'espèce, ou prendre des décisions d'autorisation d'aménagement (Rodríguez et al., 2007).

Actuellement, les secteurs où l'habitat est le plus favorable au Desman des Pyrénées se situent dans les têtes de bassin versant au niveau du rhitron (Figure 22b). Cela concorde tout à fait avec les résultats de cette thèse puisque le rhitron est caractérisé par des petits cours d'eau à pente marquée (> 10%) et à vitesse de courant et forces de cisaillement élevées. De plus, le substrat est constitué de blocs, galets et graviers, et les communautés d'invertébrés s'y trouvant sont principalement des larves d'insectes (Amoros & Petts, 1993). Plus précisément, il semblerait que le Desman des Pyrénées favorise encore plus les milieux de type mesorhitron puisque sa présence ne semble pas associée aux petits ruisseaux issus des sources d'altitude (i.e. cours d'eau de rang Sthraler 1).

Il y a cependant un gradient est-ouest assez marqué, avec plus de tronçons utilisés par l'espèce (i.e. probabilité de présence > 0.7) à l'est (i.e. parties amont des bassin-versants de l'Aude, du Tech et du Têt) qu'à l'ouest (Figure 22b). Les secteurs les plus favorables actuellement à la présence du Desman des Pyrénées sont répertoriés dans le Tableau 5.

Tableau 5. Liste des secteurs, classés par département, les plus favorables au Desman des Pyrénées (i.e. probabilité de présence > 0.7) prédits par le modèle Markovien d'occupation.

Département	Secteurs modélisés comme hautement favorables	Secteurs avec indices de présence validés génétiquement
Pyrénées orientales (66)	Têtes de bassin du Tech	Oui
	Têtes de bassin de la Têt (presque tout le réseau hydrographique en amont de Olette)	Oui
	Têtes de bassin de l'Angust/Rio de Querol	Oui
	La Lentilla	Oui
	Ferrere la	Oui
	Amont de La Castellane	Non
	Rivière de Caillan	Oui
	Rivière de Rotja	Oui
	Rivière de Cady	Oui
Aude (11)	Haute-vallée de l'Aude (majorité du réseau hydrographique en amont d'Axat)	Oui
	La Boulzane	Oui
	Quelques tronçons amont de l'Orbieu	Oui
Ariège (09)	Haute-Ariège (amont de Tarascon-sur-Ariège)	Non
	Haut-Salat (Salat, Lez, Bouigane)	Oui
	Vicdessos	Oui
	Ruisseau de Quioulès	Non
Haute-Garonne (31)	Le Lis	Oui
	Neste d'Oueil	Non
	Neste D'Oô	Oui
	Ruisseau de Maudan	Oui
	Le Ger	Oui
	Amont de la Pique	Non
Hautes-Pyrénées (65)	La Neste du Louron	Non
	Ruisseau de Lastie	Non
	Ruisseau d'Ardengost	Non
	Têtes de bassin de la Neste	Non
	Le Lavedan	Non
	Tête de bassin de l'Adour	Oui
	Tête de bassin du Gave de Pau	Oui
	Gave de Cauteret	Oui
	Ruisseau du Tachet	Oui
	Gave d'Estaing	Non
	Quelques sections de l'Ouzon	Non
	Ruisseau de Cadusses	Oui
Pyrénées Atlantiques (64)	Gave d'Oloron/de Bious	Non
	Gave d'Aspe	Non (mais oui affluent proche)

Même si la présence de l'espèce n'a pas nécessairement été confirmée par les analyses génétiques dans tous les secteurs répertoriés (Tableau 5), il semble que les conditions environnementales soient néanmoins hautement favorables à la présence du Desman des Pyrénées en comparaison à d'autres cours d'eau des Pyrénées, suggérant que ces zones doivent être protégées en priorité pour maintenir des conditions favorables à l'espèce. De plus, concernant les secteurs où la présence du Desman des Pyrénées n'a pas été confirmée génétiquement (Tableau 5), des prospections supplémentaires pourraient permettre d'identifier d'éventuelles nouvelles populations. En cas d'absence réelle de l'espèce, ces secteurs seraient néanmoins à enjeux pour d'éventuelles recolonisations, naturelles ou assistées.

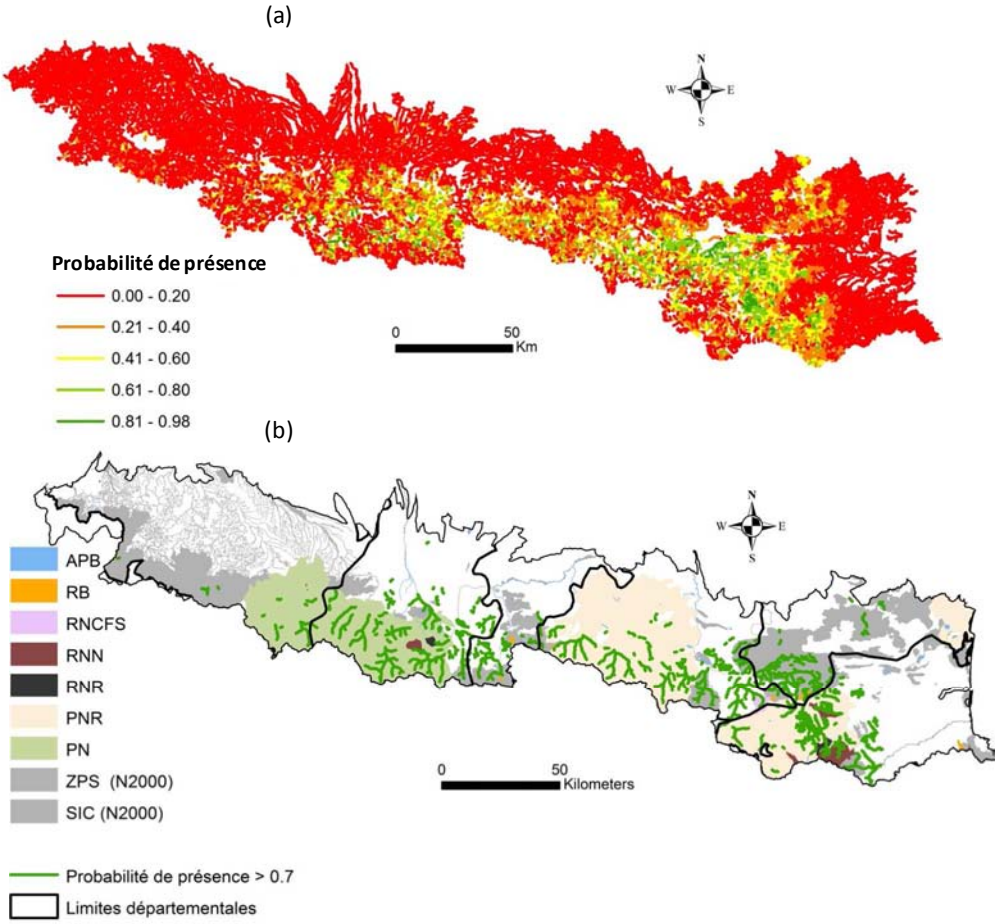


Figure 22. (a) Probabilités de présence prédites par le modèle Markovien d'occupation pour le Desman des Pyrénées (Compléments 1). Les zones en rouge correspondent à des secteurs où l'habitat est actuellement défavorable pour l'espèce tandis que les zones en vert constituent les zones les plus favorables. (b) Localisation des différents espaces protégés ou labellisés dans les Pyrénées françaises, et des tronçons de rivière les plus favorables (i.e. probabilité de présence > 0.7) pour le Desman des Pyrénées d'après le modèle Markovien d'occupation (Compléments 1). APB: Arrêté de protection de biotope; RB: Réserve biologique; RCNFS: Réserve nationale de chasse et faune sauvage; RNN : Réserve naturelle nationale; RNR: Réserve naturelle régionale; PNR: Parc naturel régional; PN: Parc national; ZPS: Zone de protection spéciale; SIC: Site d'intérêt communautaire; N2000: Natura 2000.

Toutefois, tous les secteurs actuellement à enjeux prioritaires ne sont pas localisés dans des espaces actuellement protégés des Pyrénées (e.g. parc national des Pyrénées, parc naturel régional des Pyrénées Catalanes ou des Pyrénées ariégeoises, réserve naturelle du Néouvielle, zones Natura 2000) et ne sont ainsi pas soumis à des contraintes réglementaires, même minimes, au regard de la préservation de l'habitat de cette espèce (Figure 22b). Ce constat est particulièrement marqué dans les secteurs à la frontière du département des Hautes-Pyrénées et de la Haute-Garonne (e.g. bassin drainé de la Neste d'Oô, quelques affluents rive droite de la Neste) et dans le secteur est du département de l'Ariège (e.g. tête de bassin de l'Ariège). La combinaison de la carte prédisant la probabilité de présence du Desman des Pyrénées (Figure 22a) et la localisation des espaces protégés dans les Pyrénées françaises (Figure 22b) devrait permettre de consolider le réseau de sites protégés pour la conservation de l'espèce. A court terme, l'objectif va donc être de mettre en évidence plus précisément ces zones à enjeux non considérées dans le réseau des espaces protégés et d'en informer les gestionnaires. Ces perspectives vont dans le sens de la Stratégie nationale de la Création d'Aires Protégées (SCAP) du Grenelle de l'environnement qui a pour but de définir un réseau plus cohérent d'aires protégées sous protection plus ou moins forte en renforçant celui déjà en place. Dans ce cadre, la prise en compte des espèces patrimoniales, menacées et endémiques dans la consolidation de ce réseau fait partie des enjeux prioritaires.

5 Amélioration du protocole d'inventaire et de suivi de la répartition du Desman des Pyrénées

Les résultats obtenus dans cette thèse ont permis d'apporter des éléments nouveaux par rapport à l'action n°2 du PNA sur le Desman des Pyrénées, à savoir définir et standardiser des protocoles d'inventaire et de suivi de la répartition du Desman des Pyrénées.

Grâce à l'utilisation du modèle Markovien d'occupation, spécialement conçu pour des données présentant des réplicas spatiaux adjacents, la probabilité de détection des fèces de Desman des Pyrénées dans les analyses d'utilisation de l'habitat de l'espèce a pu être prise en compte. Bien que la probabilité de détection de l'espèce, *via* la recherche de fèces, s'avère élevée (Article 1), elle est spatialement hétérogène en fonction des caractéristiques environnementales (Compléments 1). Dans le cadre de futurs protocoles de suivi du Desman des Pyrénées, il semble donc important de continuer à récolter des données permettant de la prendre en compte (i.e. utilisation de réplicas) en utilisant les modèles d'occupation plutôt que les approches classiques de SDMs (MacKenzie, 2006).

De plus, il est nécessaire d'approfondir les études afin d'avoir une meilleure compréhension des facteurs qui l'influencent. Tester notamment l'influence de la période de l'année ou encore de la longueur du tronçon prospecté permettrait d'identifier les périodes et longueurs de prospection optimales pour maximiser la détection de l'espèce lorsqu'elle est présente. Egalement, l'abondance des indivudus ou signes est connue pour influencer directement la détection des espèces (McCarthy et al., 2013). A l'heure actuelle, cette relation est totalement inconnue pour le Desman des Pyrénées, et de nouvelles études doivent donc être menées afin d'estimer cette relation et la prendre en compte si nécessaire, dans les analyses.

Le modèle Markovien d'occupation a également permis de prédire les probabilités de détection de l'espèce sur l'ensemble des Pyrénées françaises (23a). Tout comme la carte prédisant la probabilité de présence de l'espèce, celle-ci est aussi un outil utile au suivi de l'espèce. En effet, cette carte permet d'identifier visuellement les secteurs où la recherche de fèces sur une section de 100 m ne permet pas d'affirmer avec une grande fiabilité que l'espèce est réellement absente en cas de non-détection. La probabilité de détection est la plus faible principalement dans certains secteurs très en amont (e.g. secteurs sud-est du parc national des Pyrénées tels que les vallées autour de Gavarnie, Vignemale, Campbiel, secteurs amont de la vallée d'Aston ou du Vicdessos en Ariège) et aux extrémités est (i.e. Pyrénées orientales) et ouest (i.e. Pyrénées atlantiques) de la chaîne pyrénéenne (e.g. secteurs amont du Lihoury, aux alentours de St Jean Pied de Port pour l'est, certains affluents de la Têt pour l'ouest). Ces secteurs ont pour caractéristiques d'avoir soit une pluviométrie élevée (à haute altitude et dans les Pyrénées-Atlantiques notamment), peu de forêts (e.g. est de la chaîne), de fortes variabilités de débit inter-mensuelle (e.g. est de la chaîne) ou une combinaison de ces particularités (Article 4). Dans ces secteurs, les prospections doivent donc être intensifiées et les réplicas augmentés. Dans le cadre du suivi du Desman des Pyrénées basé sur la recherche de fèces, l'effort d'échantillonnage peut être caractérisé soit par le nombre de sections adjacentes de 100 m à prospecter (i.e. réplicas spatiaux), soit par le nombre de visites à réaliser sur un tronçon de 100 ou 500 m (i.e. réplicas temporels). En effet, il a été montré que la probabilité de détection est relativement similaire entre ces différentes configurations (Article 1). Cependant, pour le suivi de l'espèce à partir de la recherche de ses fèces, si la logistique le permet (e.g. suivi sur une zone restreinte), il est recommandé de privilégier l'approche temporelle sur les tronçons de 500 m (i.e. faire plusieurs visites) car il s'agit de celle qui estime le plus justement la probabilité de présence de l'espèce (i.e. les autres approches ayant tendance à légèrement la sous-estimer). La Figure 23b illustre le nombre de visites nécessaires sur un tronçon de 100 ou 500 m où le nombre de sections adjacentes de 100 m à prospecter au minimum afin d'être certain à 95 %, selon les méthodes de Kéry (2002) et Olea & Mateo-Tomás (2011), que l'espèce est absente si elle n'a pas été détectée.

Dans les secteurs où la probabilité de détection est faible, d'autres méthodes d'échantillonnage peuvent être mises en place, telles que la capture d'individus par des pièges (Figure 24). Toutefois, il est à noter que les captures effectuées dans le cadre du PNA ont donné lieu à des taux de capture relativement faibles. Par exemple, une opération de captures avec 162 pièges (nasses avec l'entrée orientée vers l'aval) répartis sur 2.7 km de cours d'eau de l'Aude suivis entre 1 et 2 nuits n'ont permis de ne capturer que 9 individus dans un secteur où l'abondance de l'espèce semblait élevée (Blanc et al., 2012). En outre, les captures sont contraignantes et difficiles à mettre en œuvre à large échelle.

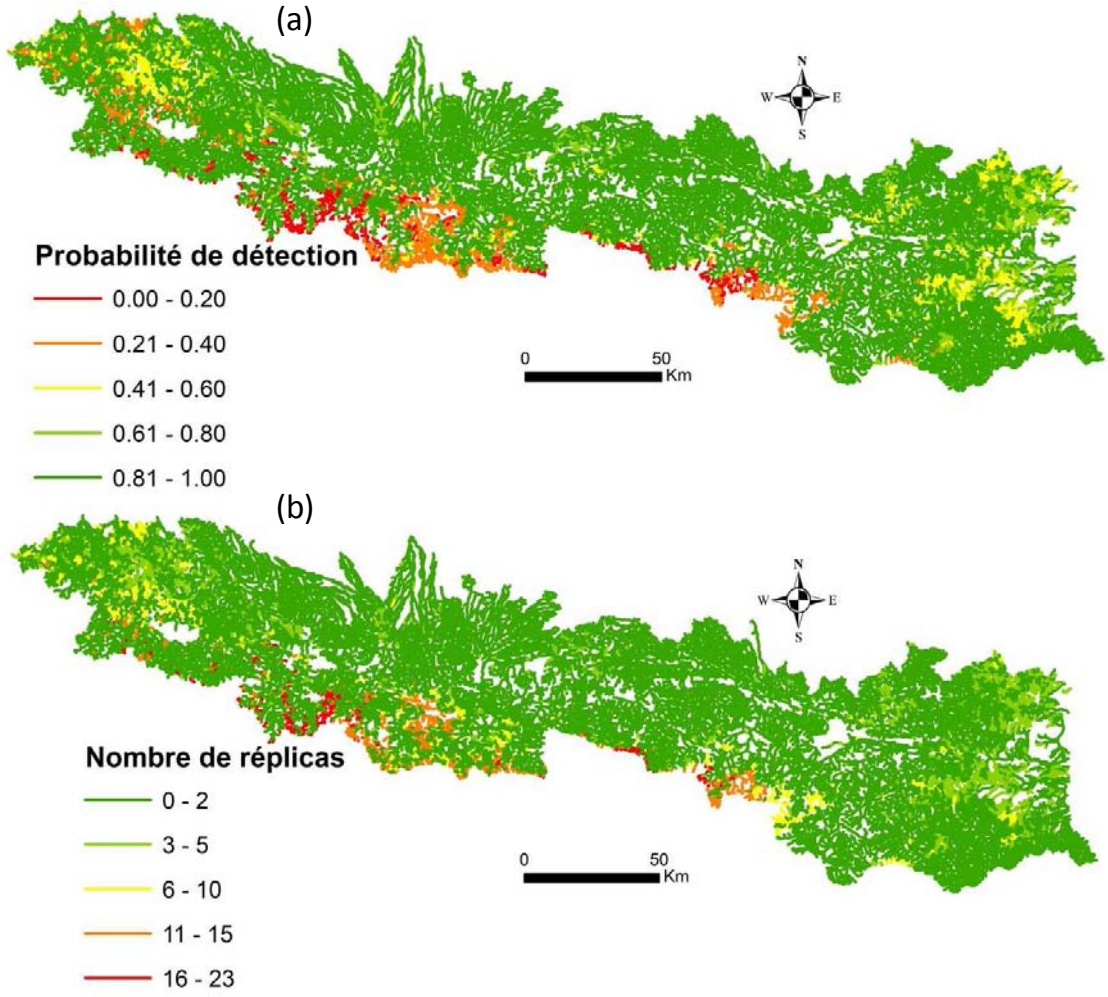


Figure 23. (a) Probabilité de détection des fèces de Desman des Pyrénées dans le massif français. Les zones en vert traduisent une probabilité de détection élevée tandis que les zones en rouge indiquent une probabilité très faible. (b) Effort de suivi (i.e. nombre de réplicas spatiaux ou temporels) nécessaire afin d'être sûr à 95% qu'un tronçon est réellement inoccupé par le Desman des Pyrénées compte tenu des caractéristiques hydrologiques, pluviométriques et du couvert forestier de la zone.

Pour les secteurs où les débits sont stables (e.g. lacs, TCC), la pose de radeaux à empreintes (i.e. radeaux munis d'un panier rempli d'argile humide protégé par un tunnel attrayant pour les animaux) (Figure 25) peut également être une alternative à la recherche de fèces dans les secteurs où la probabilité de détection est faible. Cependant, les premiers résultats de cette méthode testée dans le cadre du programme LIFE+ Desman semblent peu encourageants du fait de l'attractivité d'autres espèces pour ces radeaux, telles que d'autres mammifères semi-aquatiques ou des oiseaux, et de la difficulté d'identification des traces de Desman des Pyrénées parmi les autres traces (CEN MP, données non publiées).



Figure 24. Nasse installée dans la rivière de l'Aude lors d'une opération de captures réalisée dans le cadre du PNA (© F. Blanc).



Figure 25. Radeau à empreintes flottant installé sur un des lacs d'Ayous dans le cadre d'un projet LIFE+ (© F. Blanc).

La méthode d'ADN environnementale (Ficetola et al., 2008; Thomsen et al., 2012; Rees et al., 2014), basée sur l'extraction de l'ADN présent dans des prélèvements d'eau pour les espèces aquatiques, n'a pas encore été testée de manière approfondie pour le Desman des Pyrénées. La seule étude ayant eu lieu à ce jour a été réalisée à partir de six prélèvements d'eau et les analyses d'ADN environnementale ont seulement pu mettre en évidence la présence de mammifères sans obtenir plus de précision (Taberlet et al., 2011). L'utilisation de cette méthode pour le suivi de l'espèce pourrait être pertinente dans les petits cours d'eau possédant une faible superficie drainée (e.g. en tête de bassin versant) afin d'obtenir une localisation suffisamment précise de la zone potentielle de présence. Elle pourrait notamment s'avérer intéressante en aval immédiat des secteurs inaccessibles

de haute montagne ou de canyons non prospectables. Cette méthode est actuellement testée par l'ONCFS et l'Université de Lyon pour détecter des mammifères aquatiques non natifs envahissants (e.g. vison d'Amérique). Cette méthode spécifiquement adaptée au milieu aquatique, pourrait s'avérer plus prometteuse que les analyses génétiques des fèces. En effet, l'ADN contenu dans les cellules épithéliales des fèces est sujet à la dégradation par les rayons ultra-violets et l'humidité (Lindahl, 1993). De plus, celui-ci est présent en très petite quantité ce qui demeure une contrainte sérieuse pour les amplifications d'ADN (Taberlet et al., 1996). Ainsi, parmi les 599 tronçons ayant eu des fèces analysées génétiquement, seuls 50 % ont eu la confirmation de l'auteur à l'origine des fèces. De plus, il s'agit d'une approche couteuse (l'analyse génétique d'un échantillon pour avoir uniquement l'identification de l'espèce revient à plus de 50€) et peut-être pas forcément indispensable. En effet, dans le cadre des prospections menées à l'échelle des Pyrénées, le ressenti de terrain par les prospecteurs expérimentés a souvent été confirmé par les résultats génétiques: les fèces identifiées sur site comme appartenant au Desman des Pyrénées par le prospecteur « sans aucun doute possible » ont bien été confirmées génétiquement, tandis que les fèces identifiées « plus douteux » par les prospecteurs n'ont souvent pas pu voir leur auteur identifié génétiquement du fait d'un ADN trop dégradé (Gillet F., thèse 2015). Il faut cependant noter que la méthode d'ADN environnementale ne s'est pas montrée très efficace pour la loutre (taux de détection de 30 %) comparés aux autres espèces aquatiques étudiées (i.e. amphibiens, insectes, poissons) (Thomsen et al., 2012).

La régression rapide et importante de l'aire de distribution du Desman des Pyrénées mise en évidence dans ce travail impose dès à présent un suivi temporel régulier de l'espèce. La durée entre deux périodes d'échantillonnage devra être suffisamment courte (entre 5 et 10 ans) sur l'ensemble des Pyrénées afin de surveiller l'évolution de sa distribution. De plus, chaque période d'échantillonnage doit être effectuée sur un pas de temps le plus court possible, similaire entre les périodes, et en dessous du temps de génération de l'espèce afin de limiter d'éventuelles évolutions inter-annuelles des populations au sein de chaque période d'échantillonnage.

Ce suivi étant contraignant à large échelle, le protocole d'échantillonnage basé sur les réplicas spatiaux adjacents semble le plus approprié car il représente un bon compromis en terme de gain de temps et d'estimation de l'occupation de l'espèce. De plus, ce protocole permet de prendre en compte la détectabilité de l'espèce, ce qui est essentiel dans des milieux très hétérogènes tels que les cours d'eau de montagne. Concernant le choix des sites, dans le cadre d'un suivi de l'évolution de la distribution d'une espèce ou d'effectifs d'une population, il est recommandé de privilégier les mêmes sites au cours du temps pour ne pas induire une variabilité supplémentaire. Cependant, étant donné la lourdeur imposée par le nombre de sites suivis dans le cadre du PNA (> 1200), des tests de

puissance permettraient d'identifier le nombre de sites et de réplicas nécessaires en fonction des valeurs de probabilités de détection et d'occupation obtenues dans le cadre de cette thèse ainsi que de la précision souhaitée dans l'estimation des paramètres (Bailey et al., 2007).

Dans le cadre de cette thèse, la probabilité de détection du Desman des Pyrénées n'a pas pu être considérée dans l'évaluation des changements de distribution du Desman à l'échelle des Pyrénées (Article 4) car les données historiques ne respectaient pas la même configuration d'échantillonnage, avec des réplicas spatiaux ou temporels, imposée par les modèles d'occupation. Un futur jeu de données comparable à l'actuel, avec des réplicas spatiaux adjacents dans les sites, permettrait de prendre en compte la détectabilité de l'espèce aux deux périodes considérées. En effet, le nouveau modèle dynamique de Hines et al. (2014), développé spécifiquement pour ce type de données (i.e. réplicas spatiaux adjacents disponibles au cours de deux saisons différentes), permet d'estimer les probabilités d'extinction (sites historiquement occupés mais actuellement inoccupés) et de colonisation (sites historiquement inoccupés mais actuellement occupés) de l'espèce étudiée.

6 Quelques pistes de gestion

Plusieurs pistes de gestion peuvent être proposées à l'issue de cette thèse. La liste détaillée ci-dessous n'est toutefois pas exhaustive et toutes les actions visant à préserver le Desman des Pyrénées et ses habitats aideront à protéger cette espèce endémique actuellement en régression.

L'ensemble des résultats de cette thèse indique que le Desman des Pyrénées semble fortement inféodé au milieu aquatique. Par conséquent, les principales mesures de gestion doivent être prises au niveau des berges et surtout du lit mineur, et en priorité dans les secteurs identifiés comme les plus favorables à l'espèce dans les Pyrénées (cf. partie 4).

A large échelle, une influence négative de la densité de population a été observée (Chapitre 4, Article 2; Chapitre 6, Article 4). Une des hypothèses pouvant expliquer ce patron est que les zones les plus peuplées présentent des tronçons de rivière avec des berges très artificialisées notamment pour lutter comme les crues et éviter les inondations. Ces aménagements peuvent provoquer une disparition de gîtes potentiels pour le Desman des Pyrénées. En effet, les enrochements maçonnés et les palplanches métalliques sont dépourvus de cavités nécessaires à l'espèce. Il est donc crucial de préserver les berges les plus naturelles, ou au minimum d'utiliser un enrochement libre possédant des interstices entres les blocs.

La densité d'obstacles à l'écoulement en amont du bassin drainé ne semble pas influencer la probabilité de présence du Desman des Pyrénées (Compléments 1, Article 4). Une des principales raisons possibles est d'avoir utilisé la base de données des Référentiels d'Obstacles à l'Ecoulement (BD ROE, 2011) alors que celle-ci s'avère incomplète avec une sous-représentation des obstacles réellement présents, notamment les plus petits. Par conséquent, l'indicateur utilisé n'offre qu'une vision partielle de la fragmentation des cours d'eau pyrénéens. Malgré cela, il est indéniable que les ouvrages hydroélectriques modifient les débits naturels en amont et en aval et donc les habitats des espèces aquatiques (Nilsson & Dynesius, 1994; Stevens et al., 1997; Breck, 2001; D'Amico & Hémery, 2007). L'application des modèles d'habitat aux différentes échelles spatiales a permis d'identifier les gammes de débit les plus favorables à la présence du Desman des Pyrénées. En effet, le Desman semble favoriser les débits inférieurs à $30m^3/s$ avec un optimum pour des valeurs avoisinant les $3m^3/s$. Les ouvrages hydrauliques entrainent un ralentissement des vitesses d'écoulement et par conséquent une diminution des faciès les plus rapides recherchés par le Desman des Pyrénées, ce qui favorise une sédimentation importante en amont des ouvrages. Ce colmatage du milieu hyporhéïque n'est pas favorable à la présence des invertébrés benthiques recherchés par le Desman des Pyrénées. Des mesures de gestion peuvent par conséquent dès à présent être mises en place afin de limiter les effets des débits régulés. Le Desman des Pyrénées ne recherchant pas préférentiellement les cours d'eau où les débits sont très faibles, une première étape consisterait à vérifier l'adéquation entre les débits réservés des TCC et les gammes de débit favorables au Desman des Pyrénées. Le cas échéant, une valeur de débit réservé plus élevée pourra être proposée en concordance avec les préférences hydrologiques de l'espèce déterminées dans cette thèse. Dans les tronçons soumis à un débit réservé et associés à de grands ouvrages, la charge solide grossière se trouvant bloquée par le barrage et la largeur mouillée étant réduite, il en résulte des substrats qui se trouvent dénoyés, ce qui provoque une diminution de la diversité des substrats (i.e. gros blocs, graviers, sables grossiers) (Dewson et al., 2007; O'Hanley, 2011). Cette perte d'hétérogénéité granulométrique des minéraux pourrait modifier la production de macroinvertébrés et entraîner une perte de la diversité d'habitats recherchée par le Desman des Pyrénées notamment dans sa recherche de proies benthiques. Une des solutions serait alors de recréer dans les TCC une hétérogénéité des faciès d'écoulement, et par conséquent, des substrats associés afin de diversifier à nouveau les habitats disponibles en plaçant, par exemple, des blocs, des épis ou des déflecteurs en bloc sur le lit mineur (Stanford et al., 1996; Adam et al., 2007). Ce type d'aménagement va notamment être testé dans le cadre d'une action du LIFE+ dont l'objectif est d'améliorer la favorabilité de l'habitat pour le Desman des Pyrénées dans des tronçons de rivières pauvres en substrat et abris (e.g. TCC, tronçons canalisés). La disponibilité en gîtes dans les berges sera également augmentée en végétalisant et en enrochant ces dernières.

Aussi, les obstacles à l'écoulement sont de véritables barrières à la dispersion et aux déplacements des individus aquatiques (Tsuboi et al., 2010; O'Hanley, 2011). Toutefois, leur effet sur la dispersion pourrait être limité pour les espèces semi-aquatiques, comme le Desman des Pyrénées, qui ont la capacité de se déplacer sur terre et ainsi contourner les obstacles. Par exemple, lors du suivi des travaux de la centrale de Nentilla sur l'Aude (données EDF non publiées), des Desmans des Pyrénées ont été capturés à un an d'écart, successivement en aval puis en amont d'ouvrages peu franchissables pour les poissons (distance de recapture de 16 à 17 km). Malgré ces observations, il est possible que des sous-populations de Desman des Pyrénées soient isolées par une trop grande fragmentation des cours d'eau comme cela est fréquemment observé chez les poissons (e.g. le chevaine (*Squalius cephalus)*, Dehais et al. 2010). Egalement, de par la configuration hydrographique spatiale des vallées pyrénéennes, des isolements de populations peuvent se produire entre les vallées si les populations sont localisées dans les têtes de bassin, ce qui complique les déplacements et les récolonisations entre les vallées. Ainsi, des études de génétique des populations portant sur la différenciation (i.e. différence de gènes entre plusieurs groupes) ou la diversité génétique (Wright, 1949) entre des individus séparés par des ouvrages permettrait d'identifier si les ouvrages hydrauliques sont des contraintes ayant isolé des sous-populations ou non, et de détecter l'existence ou non de flux de gènes. Des études similaires pourraient également être menées entre des individus de différents bassins versants. Si cela a un effet, alors la continuité écologique devra être améliorée, essentiellement dans les secteurs les plus favorables à l'espèce.

Dans la même logique, favoriser la connectivité entre les cours d'eau principaux et leurs affluents ainsi que les annexes hydrauliques semble également une mesure de gestion efficace pour la protection du Desman des Pyrénées. En effet, les affluents et les annexes hydrauliques peuvent être utilisés comme zones refuges face à des évènements hydrologiques soudains et de courte durée (e.g. crues, lâchers de centrale hydroélectrique) (Lake, 2000). L'utilisation de zones refuges a notamment été étudiée et proposée comme mesure de conservation pour le Desman des Pyrénées par la Fédération Aude Claire (Joubier, 2014). Des résultats préliminaires sur une étude menée sur la centrale de Nentilla (Aude) ont montré que le Desman a des capacités de déplacement élevées, pouvant parcourir quelques dizaines de kilomètres en l'espace de quelques mois (données EDF non publiées). Ainsi, le Desman serait capable de recoloniser des cours d'eau ayant subi des perturbations hydrologiques artificielles ou naturelles importantes à condition qu'ils soient accessibles et proches des zones refuges.

7 Quelques perspectives

Cette thèse a permis de fournir des éléments permettant de mieux cerner la sélection de variables d'habitat par le Desman des Pyrénées. Cependant, de nouvelles études s'avèrent nécessaires afin d'approfondir ces résultats initiaux, notamment *via* l'utilisation d'approches novatrices et en intégrant les dernières avancées méthodologiques et technologiques dans ce domaine de recherche, qu'il s'agisse par exemple des outils génétiques ou de modélisation.

L'utilisation de données télémétriques permet de suivre les déplacements des individus dans leur environnement naturel, et d'étudier l'habitat des espèces à une échelle encore plus fine que celle étudiée dans cette thèse (Bubb et al., 2006; Höjesjö et al., 2007). De telles technologies ont déjà été déployées pour l'étude du Desman des Pyrénées en Espagne et ont apporté de nouvelles connaissances sur la taille des domaines vitaux (i.e. environ 500 m de linéaire de cours d'eau) et le comportement social des individus (Stone, 1987; Melero et al., 2011; Melero & Aymerich, 2014). En France, une action du LIFE+ Desman est actuellement en cours de réalisation et permettra d'apporter des premiers éléments de réponse quant à l'influence des variations artificielles de débit de type « chasse de barrage » sur le comportement des individus, plus spécifiquement en période de reproduction.

Une thèse en génétique de la conservation du Desman des Pyrénées, réalisée par François Gillet (2011-2015), a permis de montrer que l'identification individuelle des Desmans *via* l'analyse génétique de fèces et les captures est aujourd'hui possible. L'acquisition de ce type de données, bien que coûteuses mais pouvant maintenant être obtenues en routine, permettrait alors de répondre à des questions relatives à la dynamique des populations de cette espèce afin d'estimer par exemple certains paramètres démographiques (Beissinger & Westphal, 1998) tels que le taux de survie ou le taux de fécondité. Estimés au sein de différentes populations, cela permettrait d'identifier celles qui sont les plus fragiles. Mis en en lien avec des facteurs environnementaux, ces analyses permettraient de cibler les mesures de gestion les plus efficaces car les plus influentes sur la dynamiques des populations (e.g. favorabilité des berges, disponibilités en caches). Généralement, le taux de reproduction est le paramètre le plus sensible chez les micro-mammifères a courte durée de vie. Il semblerait en outre que celui du Desman des Pyrénées soit relativement faible (Némoz & Bertrand, 2009).

L'identification des fèces par les outils de génétique moléculaire a également permis de s'affranchir des problèmes de fausses présences et fausses absences (Miller et al., 2011), bien que ces méthodes puissent être limitées lorsqu'elles sont appliquées sur des matières fécales (i.e. ADN dégradé).

Néanmoins, couplées aux modèles statistiques prenant en compte l'imperfection de la détection, ces analyses génétiques restent des outils très puissants permettant d'étudier la sélection d'habitat par des espèces difficiles à observer comme le Desman des Pyrénées. Ces deux approches pourraient même être combinées pour étudier, plus précisément, la dispersion de l'espèce au sein du réseau hydrographique et entre les bassins versants. Ce type d'études permettrait de tester si l'isolement spatial issu de différentes branches du réseau hydrographique ou de différents bassins affecte la mobilité des individus ainsi que la connectivité entre les sous-populations et de vérifier si les populations de Desman des Pyrénées rencontrées dans différentes zones de la chaîne pyrénéenne forment une méta-population (Fagan, 2002; Campbell et al., 2007). De plus, l'identification du niveau d'organisation (i.e. espèce, population, individu) le plus adéquat sur lequel agir est nécessaire pour des actions de conservation réussies. Par l'utilisation de marqueurs génétiques, Gillet et al. (i*n prep*) a pu étudier la structuration génétique des populations de Desman des Pyrénées avec l'identification de grandes populations à flux de gènes limités et structurées selon un gradient est-ouest au sein du massif pyrénéen français. Ces nouvelles connaissances peuvent aider à la délimitation de zones géographiques distinctes, appelées unités de gestion, entre lesquelles peu d'échanges d'individus ont lieu. Ces unités de gestion peuvent être gérées de façon indépendante (Taylor & Dizon, 1999; Palsbøll et al., 2007) tout en privilégiant les connectivités en interne pour favoriser les échanges entre populations.

Les collaborations entre les chercheurs, les associations d'aide à la gestion et les gestionnaires dans le cadre du PNA et de cette thèse ont permis de mobiliser des moyens humains et financiers remarquables et de construire à grande échelle des protocoles scientifiques rigoureux. De plus, des échanges réguliers ont permis d'enrichir les études menées en apportant des visions complémentaires. Cette thèse a ainsi répondu concrètement à certaines questions posées par les gestionnaires. Ces échanges se poursuivront et s'intensifieront par un travail de vulgarisation des résultats et la mise en place d'outils opérationnels pour la prise en compte du Desman des Pyrénées dans les politiques de gestion locales. En effet, les services instructeurs (e.g. DREAL, DDTM, agences de l'eau) sont dans l'attente d'un cadre méthodologique pour faire réaliser des études d'impact et d'incidence sur le Desman des Pyrénées et d'un protocole rigoureux afin de rechercher la présence de l'espèce sur des sites où des aménagements ou des travaux hydrauliques sont prévus.



Références bibliographiques





Abell R., Allan J.D., & Lehner B. (2007) Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation*, **134**, 48–63.

Acou A., Legault A., Laffaille P., & Feunteun E. (2009) Environmental determinism of year-to-year recruitment variability of European eel *Anguilla anguilla* in a small coastal catchment, the Frémur River, north-west France. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1985–2001.

Adam P., Debiais N., & Malavoi J.R. (2007) Manuel de restauration hydromorphologique des cours d'eau. Agence de l'eau Seine-Normandie.

Alford J.B. (2014) Multi-scale assessment of habitats and stressors influencing stream fish assemblages in the Lake Pontchartrain Basin, USA. *Hydrobiologia*, **738**, 129–146.

Allan D., Erickson D., & Fay J. (1997) The influence of catchment land use on stream integrity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, **37**, 149–161.

Allan J.D. (2004) Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 257–284.

Amoros C. & Petts G.E. (1993) *Hydrosystèmes fluviaux.* Masson, Paris.

Anderson D.R. (2001) The need to get the basics right in wildlife field studies. *Wildlife Society Bulletin*, **29**, 1294–1297.

Anderson G.B., Freeman M.C., Hagler M.M., & Freeman B.J. (2012) Occupancy Modeling and Estimation of the Holiday Darter Species Complex within the Etowah River System. *Transactions of the American Fisheries Society*, **141**, 34–45.

Anderson S. (1994) Area and Endemism. *The Quarterly Review of Biology*, **69**, 451–471.

Araújo M.B., Pearson R.G., Thuiller W., & Erhard M. (2005) Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504–1513.

Araújo M.B. & Peterson A.T. (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, **93**, 1527–1539.

Araujo M. & New M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 42–47.

Arnold J.G. & Fohrer N. (2005) SWAT2000: current capabilities and research opportunities in applied watershed modelling. *Hydrological Processes*, **19**, 563–572.

Arthur S.M., Manly B.F.J., McDonald L.L., & Garner G.W. (1996) Assessing Habitat Selection when Availability Changes. *Ecology*, **77**, 215–227.

Aubin I., Garbe C. m., Colombo S., Drever C. r., McKenney D. w., Messier C., Pedlar J., Saner M. a., Venier L., Wellstead A. m., Winder R., Witten E., & Ste-Marie C. (2011) Why we disagree about assisted migration: Ethical implications of a key debate regarding the future of Canada's forests. *The Forestry Chronicle*, **87**, 755–765.

Aymerich P. (2004) Els micromamıfers semiaquatics d'Andorra: distribucio i estat de conservacio. *Habitats*, **9**, 26–34.

Aymerich P. & Gosalbez, J. (2002) Factors de distribució de *Galemys pyrenaicus* (Insectivora, Talpidae) a Catalunya. *Orsis*, **17**, 21–35.

Bailey L.L., Hines J.E., Nichols J.D., & MacKenzie D.I. (2007) Sampling Design Trade-Offs in Occupancy Studies with Imperfect Detection: Examples and Software. *Ecological Applications*, **17**, 281–290.

Barbault R., Chevassus-au-Louis B., & Teyssèdre A. (2004) *Biodiversité et changements globaux: enjeux de société et défis pour la recherche.* ADPF, Paris.

Barber-Meyer S.M., Jnawali S.R., Karki J.B., Khanal P., Lohani S., Long B., MacKenzie D.I., Pandav B., Pradhan N.M.B., Shrestha R., Subedi N., Thapa G., Thapa K., & Wikramanayake E. (2013) Influence of prey depletion and human disturbance on tiger occupancy in Nepal. *Journal of Zoology*, **289**, 10–18.

Barbet-Massin M., Jiguet F., Albert C.H., & Thuiller W. (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 327–338.

Barbosa A.M., Real R., & Mario Vargas J. (2009) Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling*, **220**, 747–754.

Barbosa A.M., Real R., Marquez A.L., & Rendon M.A. (2001) Spatial, Environmental and Human Influences on the Distribution of Otter (*Lutra lutra*) in the Spanish Provinces. *Diversity and Distributions*, **7**, 137–144.

Barbosa A.M., Real R., Olivero J., & Mario Vargas J. (2003) Otter (*Lutra lutra*) distribution modeling at two resolution scales suited to conservation planning in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, **114**, 377–387.

Barbosa A.M., Real R., & Vargas J.M. (2010) Use of Coarse-Resolution Models of Species' Distributions to Guide Local Conservation Inferences. *Conservation Biology*, **24**, 1378–1387.

Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., & Ferrer E.A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51–57.

Basille M., Calenge C., Marboutin E., Andersen R., & Gaillard J.-M. (2008) Assessing habitat selection using multivariate statistics : Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological modelling*, **211**, 233–240.

Beissinger S.R. & Westphal M.I. (1998) On the Use of Demographic Models of Population Viability in Endangered Species Management. *The Journal of Wildlife Management*, **62**, 821–841.

Beniston M. (2003) Climatic Change in Mountain Regions: A Review of Possible Impacts. *Climatic Change*, **59**, 5–31.

Bertrand A. (1994a) *Répartition géographique et écologie alimentaire du desman des Pyrénées Galemys pyrenaicus (Geoffroy, 1811) dans les Pyrénées françaises.* Diplôme universitaire de recherche, Université de Toulouse, France.

Besnard A. (2013) *D'une nécessaire interface entre biostatistiques et conservation de la nature.* Habilitation à Diriger des recherches, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, France.

Besnard A. (2014) Formez-vous à la biostatistique. *Espaces Naturels*, **45**, 13.

Beyer H.L., Haydon D.T., Morales J.M., Frair J.L., Hebblewhite M., Mitchell M., & Matthiopoulos J. (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use–availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 2245–2254.

Bilton D.T., Mirol P.M., Mascheretti S., Fredga K., Zima J., & Searle J.B. (1998) Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, **265**, 1219–1226.

Blanc F., Fournier P., LE Roux B., Bodo A., Némoz M., Roseneau G., Bertrand A., Billard O., Charbonnel A., Gillet F., Lacaze V., & Jacob F. (2012) Premières opérations de captures standardisées dans le cadre du Plan National d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées : aspects techniques et matériels. Poster présenté au colloque francophone de mammlogie, Arles.

Blank L. & Blaustein L. (2012) Using ecological niche modeling to predict the distributions of two endangered amphibian species in aquatic breeding sites. *Hydrobiologia*, **693**, 157–167.

Bojórquez-Tapia L.A., Azuara I., Ezcurra E., & Flores-Villela O. (1995) Identifying Conservation Priorities in Mexico Through Geographic Information Systems and Modeling. *Ecological Applications*, **5**, 215–231.

Bonn A., Rodrigues A.S.L., & Gaston K.J. (2002) Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale? *Ecology Letters*, **5**, 733–741.

Borell A. (2012) Statut et lutte contre une espèce exotique envahissante : le Vison d'Amérique *Neovison vison* en Midi-Pyrénées. Mémoire de fin d'études, Agrocampus Ouest.

Bravo C. (2007) Visón americano Neovison vison (Schreber, 1777). *Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España.* DGB-SECEM-SECEMU, Madrid pp. 299–301.

Brazner J.C., Tanner D.K., Detenbeck N.E., Batterman S.L., Stark S.L., Jagger L.A., & Snarski V.M. (2004) Landscape character and fish assemblage structure and function in western Lake Superior streams: general relationships and identification of thresholds. *Environmental Management*, **33**, 855–875.

Brook B.W., Sodhi N.S., & Bradshaw C.J.A. (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 453–460.

Brooks T.M., Mittermeier R.A., da Fonseca G. a. B., Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J.F., Mittermeier C.G., Pilgrim J.D., & Rodrigues A.S.L. (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science (New York, N.Y.)*, **313**, 58–61.

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

Bubb D.H., Thom T.J., & Lucas M.C. (2006) Movement patterns of the invasive signal crayfish determined by PIT telemetry. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1202–1209.

Bucklin D.N., Basille M., Benscoter A.M., Brandt L.A., Mazzotti F.J., Romañach S.S., Speroterra C., & Watling J.I. (2015) Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Diversity and Distributions*, **21**, 23–35.

Bunn S.E. & Arthington A.H. (2002) Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management*, **30**, 492–507.

Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference a practical information-theoretic approach.* Springer, New York.

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

Callec A. (2013) Les collectivités s'impliquent et se rapprochent de la recherche. *Espaces Naturels*, **43**, 40–41.

Callejo A. (1988) Le choix des proies par la loutre (*Lutra lutra*) dans le nord-ouest de l'Espagne, en rapport avec les facteurs de l'environnement. *Mammalia*, **52**, 11–20.

Campbell Grant E.H., Lowe W.H., & Fagan W.F. (2007) Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, **10**, 165–175.

Castien E. & Gosalbez J. (1992) Distribucion geografica y habitats ocupados por *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) (Insectivora:Taplidae) en los pirineos occidentales. *Acta Vertebrata*, **19**, 37–44.

Chalfoun A.D. & Martin T.E. (2007) Assessments of habitat preferences and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 983–992.

Chambert T., Miller D.A.W., & Nichols J.D. (2014) Modeling false positive detections in species occurrence data under different study designs. *Ecology*, **96**, 332–339.

Chen G., Kéry M., Plattner M., Ma K., & Gardner B. (2013) Imperfect detection is the rule rather than the exception in plant distribution studies. *Journal of Ecology*, **101**, 183–191.

Chessman B.C. (2009) Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology*, **15**, 2791–2802.

Chessman B.C. (2013) Do protected areas benefit freshwater species? A broad-scale assessment for fish in Australia's Murray–Darling Basin. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 969–976.

Combret P.L. (2013) *Collecte de données sur les aménagements hydroélectriques EDF et caractérisation de l'infuence de l'hydroélecticité sur les cours d'eau des Pyrénées françaises.* Stage de Master 1 Gestion des Habitats et des Bassins Versants, Université de Rennes 1, Rennes.

Comte L. & Grenouillet G. (2013) Species distribution modelling and imperfect detection: comparing occupancy versus consensus methods. *Diversity and Distributions*, **19**, 996–1007.

Cotner L.A. & Schooley R.L. (2011) Habitat occupancy by riparian muskrats reveals tolerance to urbanization and invasive vegetation. *The Journal of Wildlife Management*, **75**, 1637–1645.

Courret D. (2014) *Problématique des impacts de la gestion par éclusées des aménagements hydroélectriques sur les populations piscicoles Caractérisation des régimes d'éclusées et du niveau de perturbation hydrologique et réflexion sur les mesures de mitigation.* Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.

Crandall K.A., Bininda-Emonds O.R.P., Mace G.M., & Wayne R.K. (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 290–295.

Cushman R.M. (1985) Review of Ecological Effects of Rapidly Varying Flows Downstream from Hydroelectric Facilities. *North American Journal of Fisheries Management*, **5**, 330–339.

Cushman S.A. & McGarigal K. (2002) Hierarchical, Multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology*, **17**, 637–646.

Dale M.R.T., Dixon P., Fortin M.-J., Legendre P., Myers D.E., & Rosenberg M.S. (2002) Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography*, **25**, 558–577.

D'Amico F. (2010) Influence de la gestion par eclusees du gave d'ossau sur le comportement de plongee de *Cinclus cinclus*. Rapport de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour/Conseil général Pyrénées Atlantiques, 50p.

D'Amico F. & Hémery G. (2007) Time–activity budgets and energetics of Dipper Cinclus cinclus are dictated by temporal variability of river flow. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **148**, 811–820.

Decock P. & Jaumotte A.L. (1992) Aménagements hydroélectriques. *Techniques de l'ingénieur Nouvelles technologies, énergies renouvelables et stockage*, 22p.

Dehais C., Eudeline R., Berrebi P., & Argillier C. (2010) Microgeographic genetic isolation in chub (Cyprinidae: Squalius cephalus) population of the Durance River: estimating fragmentation by dams. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**, 267–278.

Dewson Z.S., James A.B.W., & Death R.G. (2007) A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 401–415.

Doak D.F., Bakker V.J., Goldstein B.E., & Hale B. (2014) What is the future of conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 77–81.

Domisch S., Araújo M.B., Bonada N., Pauls S.U., Jähnig S.C., & Haase P. (2013a) Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology*, **19**, 752–762.

Domisch S., Jähnig S.C., Simaika J.P., Kuemmerlen M., & Stoll S. (2015) Application of species distribution models in stream ecosystems: the challenges of spatial and temporal scale, environmental predictors and species occurrence data. *Fundamental and Applied Limnology*, **186**, 45–61.

Domisch S., Kuemmerlen M., Jähnig S.C., & Haase P. (2013b) Choice of study area and predictors affect habitat suitability projections, but not the performance of species distribution models of stream biota. *Ecological Modelling*, **257**, 1–10.

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.

Durso A.M., Willson J.D., & Winne C.T. (2011) Needles in haystacks: Estimating detection probability and occupancy of rare and cryptic snakes. *Biological Conservation*, **144**, 1508–1515.

Efron B. (1983) Estimating the Error Rate of a Prediction Rule: Improvement on Cross-Validation. *Journal of the American Statistical Association*, **78**, 316–331.

Elith J., Burgman M.A., & Regan H.M. (2002) Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. *Ecological Modelling*, **157**, 313 – 329.

Elith J. & Graham C.H. (2009) Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, **32**, 66–77.

Elith J., H. Graham C., P. Anderson R., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., J. Hijmans R., Huettmann F., R. Leathwick J., Lehmann A., Li J., G. Lohmann L., A. Loiselle B., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., McC. M. Overton J., Townsend Peterson A., J. Phillips S., Richardson K., Scachetti-Pereira R., E. Schapire R., Soberón J., Williams S., S. Wisz M., & E. Zimmermann N. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.

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

Everett R.A. & Ruiz G.M. (1993) Coarse woody debris as a refuge from predation in aquatic communities. *Oecologia*, **93**, 475–486.

Fagan W.F. (2002) Connectivity, Fragmentation, and Extinction Risk in Dendritic Metapopulations. *Ecology*, **83**, 3243–3249.

Fahrner G. (2011) *Typologie des impacts potentiels des ouvrages hydroélectriques sur les populations de truite situées en aval.* Thèse de Doctorat, AgroParisTech, Paris.

Fausch K.D., Torgersen C.E., Baxter C.V., & Li H.W. (2002) Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience*, **52**, 483–498.

Fernandes M., Herrero J., Aulagnier S., & Amori G. (2008) Available at: www.iucnredlist.org.

Fernández-López J., Fernández-González Á., & Fernández-Menéndez D. (2014) Confirmación de la depredación de nutria paleártica *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) sobre desmán ibérico *Galemys pyrenaicus (*E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) mediante el empleo de técnicas moleculares. *Galemys*, **26**, 96–99.

Ficetola G.F., Miaud C., Pompanon F., & Taberlet P. (2008) Species detection using environmental DNA from water samples. *Biology Letters*, **4**, 423–425.

Flaspohler D.J., Bub B.R., & Kaplin B.A. (2000) Application of Conservation Biology Research to Management. *Conservation Biology*, **14**, 1898–1902.

Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan G., Carpenter S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz

J.A., Prentice I.C., Ramankutty N., & Snyder P.K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science*, **309**, 570–574.

Forest F., Grenyer R., Rouget M., Davies T.J., Cowling R.M., Faith D.P., Balmford A., Manning J.C., Procheş Ş., van der Bank M., Reeves G., Hedderson T.A.J., & Savolainen V. (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, **445**, 757–760.

Friedman J.H. (1991) Multivariate Adaptive Regression Splines. *The Annals of Statistics*, **19**, 1–67.

Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E., & Hurley M.D. (1986) A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, **10**, 199–214.

Gaillard J.-M., Hebblewhite M., Loison A., Fuller M., Powell R., Basille M., & Moorter B.V. (2010) Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 2255–2265.

Gassman P.W., Reyes M.R., Green C.H., & Arnold J.G. (2007) Soil and Water Assessment Tool: Historical Development, Applications, and Future Research Directions. **50**, 1211–1250.

Gaston K.J. (1994) *Rarity.* Chapman & Hall, London.

Gillespie T.W. (2001) Remote sensing of animals. *Progress in Physical Geography*, **25**, 355–362.

Gillet, F., Cabria M.T., Blanc F., Némoz, M., Fournier-Chambrillon C., Sourp E., Vial-Novella C., Zardoya R., Aulagnier S., & Michaux J.R. (in prep) Evidence of a fine-scale genetic structure for the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) in the French Pyrenees. .

Gillet F., Cabria M.T., Némoz M., Blanc F., Fournier-Chambrillon C., Sourp E., Vial-Novella C., Aulagnier S., & Michaux J.R. (2014) PCR-RFLP identification of the endangered Pyrenean desman, Galemys pyrenaicus (Soricomorpha, Talpidae), based on faecal DNA. *Mammalia*, **0**, .

Ginot V., Souchon Y., Capra H., Breil P., & Valentin S. (1998) Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière. Guide méthodologique. Rapport Cemagref et ministère de l'environnement.

Gisbert J. & García-Perea R. (2014) Historia de la regresión del desmán ibérico *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) en el Sistema Central (Península Ibérica). In : Conservation and management of semi-aquatic mammals of southwestern Europe. *Munibe Monographs. Nature Series*, **3**, 19–35.

Gonzalez-Esteban J., Villate I., & Castien E. (2003) A comparison of methodologies used in the detection of the Pyrenean desman *Galemys pyrenaicus* (E. Geoffroy, 1811). *Mammalian Biology*, **68**, 387–390.

Gonzalez-Esteban J., Villate I., Castien E., Rey I., & Gosalbez J. (2002) Age determination of *Galemys pyrenaicus. Acta Theriologica*, **47**, 107–112.

Graham C.H., Ferrier S., Huettman F., Moritz C., & Peterson A.T. (2004) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 497–503.

Graham R.W., Lundelius E.L., Graham M.A., Schroeder E.K., Toomey R.S., Anderson E., Barnosky A.D., Burns J.A., Churcher C.S., Grayson D.K., Guthrie R.D., Harington C.R., Jefferson G.T., Martin L.D., McDonald H.G., Morlan R.E., Semken H.A., Webb S.D., Werdelin L., & Wilson M.C. (1996) Spatial Response of Mammals to Late Quaternary Environmental Fluctuations. *Science*, **272**, 1601–1606.

Grandcolas P., Nattier R., & Trewick S. (2014) Relict species: a relict concept? *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 655–663.

Grenouillet G. & Comte L. (2014) Illuminating geographical patterns in species' range shifts. *Global Change Biology*, **20**, 3080–3091.

Groom M.J. (2006) *Principles of conservation biology.* Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Guida R.J., Abella S.R., Smith W.J., Stephen H., & Roberts C.L. (2014) Climatic change and desert vegetation distribution: assessing thirty years of change in southern nevada's mojave desert. *The Professional Geographer*, **66**, 311–322.

Guillera-Arroita G. (2011) Impact of sampling with replacement in occupancy studies with spatial replication. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 401–406.

Guillera-Arroita G., Lahoz-Monfort J.J., Elith J., Gordon A., Kujala H., Lentini P.E., McCarthy M.A., Tingley R., & Wintle B.A. (2015) Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 276–292.

Guillera-Arroita G., Morgan B.J.T., Ridout M.S., & Linkie M. (2011) Species occupancy modeling for detection data collected along a transect. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **16**, 301–317.

Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.

Gu W. & Swihart R.K. (2004) Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife–habitat models. *Biological Conservation*, **116**, 195–203.

Habets F., Boone A., Champeaux J.L., Etchevers P., Franchistéguy L., Leblois E., Ledoux E., Le Moigne P., Martin E., Morel S., Noilhan J., Quintana Seguí P., Rousset-Regimbeau F., & Viennot P. (2008) The SAFRAN-ISBA-MODCOU hydrometeorological model applied over France. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **113**, D06113.

Hall L., Krausman P., & Morrison M. (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, **25**, 173–182.

Hambler C. & Canney S.M. (2013) *Conservation.* Cambridge University Press, Cambridge; New York.

Harris G. & Pimm S.L. (2008) Range Size and Extinction Risk in Forest Birds. *Conservation Biology*, **22**, 163–171.

Hartkamp A.D., De Beurs K., & Stein A. (1999) Interpolation Techniques for Climate Variables. CIMMYT NRG-GIS Series.

Hastie T. (1999) *Generalized additive models.* Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Fla.

Hastie T. & Tibshirani R. (1990) *Generalized additive models.* Chapman and Hall, London; New York.

Hebblewhite M. & Haydon D.T. (2010) Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 2303–2312.

Heinemeyer K.S., Ulizio T.J., & Harrison R.L. (2008) Natural sign: tracks and scat. *Non invasive survey methods for carnivores* pp. 45–74. Island Press, Washington, DC.

Heino J., Virkkala R., & Toivonen H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **84**, 39–54.

Held I.M. & Soden B.J. (2006) Robust Responses of the Hydrological Cycle to Global Warming. *Journal of Climate*, **19**, 5686–5699.

Hijmans R.J. & Graham C.H. (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, **12**, 2272–2281.

Hines J.E. (2006) PRESENCE 2:software to estimate patch occupancy and related parameters. U.S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, Maryland, USA.

Hines J.E., Nichols J.D., & Collazo J.A. (2014) Multiseason occupancy models for correlated replicate surveys. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 583–591.

Hines J.E., Nichols J.D., Royle J.A., MacKenzie D.I., Gopalaswamy A.M., Kumar N.S., & Karanth K.U. (2010) Tigers on trails: occupancy modeling for cluster sampling. *Ecological Applications*, **20**, 1456–1466.

Hirzel A. & Guisan A. (2002) Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, **157**, 331–341.

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

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

Hitt N.P. & Roberts J.H. (2012) Hierarchical spatial structure of stream fish colonization and extinction. *Oikos*, **121**, 127–137.

Hobbs N.T. (2003) Challenges and opportunities in integrating ecological knowledge across scales. *Forest Ecology and Management*, **181**, 223–238.

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.

Höjesjö J., ØKland F., Sundström L.F., Pettersson J., & Johnsson J.I. (2007) Movement and home range in relation to dominance; a telemetry study on brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology*, **70**, 257–268.

Home R., Keller C., Nagel P., Bauer N., & Hunziker M. (2009) Selection criteria for flagship species by conservation organizations. *Environmental Conservation*, **36**, 139–148.

Hopkins R. (2009) Use of landscape pattern metrics and multiscale data in aquatic species distribution models: a case study of a freshwater mussel. *Landscape Ecology*, **24**, 943–955.

Hortal J., Jiménez-Valverde A., Gómez J.F., Lobo J.M., & Baselga A. (2008) Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*, **117**, 847–858.

Houston A.I., McNamara J.M., & Hutchinson J.M.C. (1993) General Results concerning the Trade-Off between Gaining Energy and Avoiding Predation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **341**, 375–397.

Huet M. (1949) Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courants. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, **11**, 333–351.

Hutchings M.R. & White P.C.L. (2000) Mustelid scent-marking in managed ecosystems: implications for population management. *Mammal Review*, **30**, 157–169.

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

Igea J., Aymerich P., Fernández-González A., González-Esteban J., Gómez A., Alonso R., Gosálbez J., & Castresana J. (2013) Phylogeography and postglacial expansion of the endangered semi-aquatic mammal *Galemys pyrenaicus*. *BMC evolutionary biology*, **13**, 115.

Jacobs S.E., Gaeuman W., Weeber M.A., Gunckel S.L., & Starcevich S.J. (2009) Utility of a Probabilistic Sampling Design to Determine Bull Trout Population Status Using Redd Counts in Basins of the Columbia River Plateau. *North American Journal of Fisheries Management*, **29**, 1590–1604.

Jähnig S.C., Kuemmerlen M., Kiesel J., Domisch S., Cai Q., Schmalz B., & Fohrer N. (2012) Modelling of riverine ecosystems by integrating models: conceptual approach, a case study and research agenda. *Journal of Biogeography*, **39**, 2253–2263.

Jaksic F.M., Iriarte J.A., Jiménez J.E., & Martínez D.R. (2002) Invaders Without Frontiers: Cross-border Invasions of Exotic Mammals. *Biological Invasions*, **4**, 157–173.

Janssens (2006) *Monitoring and predicting elusive species colonisation. Application to the otter in the Cévennes National Park (France).* Université catholique de Louvain, Belgique.

Johnson C.J. & Gillingham M.P. (2008) Sensitivity of species-distribution models to error, bias, and model design: An application to resource selection functions for woodland caribou. *Ecological Modelling*, **213**, 143–155.

Johnson D.H. (1980) The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, **61**, 65–71.

Joubier F. (2014) *Les zones refuges sur l'Aude : des mesures de protection pur le Desman, Galemys pyrenaicus.* Mémoire de fin d'études, Fédération Aude Claire/ENSAT.

Karanth K.U., Gopalaswamy A.M., Kumar N.S., Vaidyanathan S., Nichols J.D., & MacKenzie D.I. (2011) Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1048–1056.

Kendall W.L. & White G.C. (2009) A cautionary note on substituting spatial subunits for repeated temporal sampling in studies of site occupancy. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1182–1188.

Kennard M.J., Olden J.D., Arthington A.H., Pusey B.J., & Poff N.L. (2007) Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 1346–1359.

Kéry M. (2002) Inferring the Absence of a Species: A Case Study of Snakes. *The Journal of Wildlife Management*, **66**, 330–338.

Kéry M., Gardner B., & Monnerat C. (2010) Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. *Journal of Biogeography*, **37**, 1851–1862.

Kéry M., Guillera-Arroita G., & Lahoz-Monfort J.J. (2013) Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography*, **40**, 1463–1474.

Kharouba H.M., Algar A.C., & Kerr J.T. (2009) Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology*, **90**, 2213–2222.

Kiesel J., Fohrer N., Schmalz B., & White M.J. (2010) Incorporating landscape depressions and tile drainages of a northern German lowland catchment into a semi-distributed model. *Hydrological Processes*, **24**, 1472–1486.

Kistler R., Collins W., Saha S., White G., Woollen J., Kalnay E., Chelliah M., Ebisuzaki W., Kanamitsu M., Kousky V., van den Dool H., Jenne R., & Fiorino M. (2001) The NCEP–NCAR 50–Year Reanalysis: Monthly Means CD–ROM and Documentation. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **82**, 247–267.

Kondolf G.M. (1997) PROFILE: Hungry Water: Effects of Dams and Gravel Mining on River Channels. *Environmental Management*, **21**, 533–551.

Kuemmerlen M., Schmalz B., Guse B., Cai Q., Fohrer N., & Jähnig S.C. (2014) Integrating catchment properties in small scale species distribution models of stream macroinvertebrates. *Ecological Modelling*, **277**, 77–86.

Kuemmerlen M, Schmalz B, Cai Q, Haase P, Fohrer N, Jähnig SC (2015) An attack on two fronts: predicting how changes in land use and climate affect the distribution of stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **60**, 1443–1458.

Kuhn R. (2014) The French National otter *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) Action Plan. *Munibe Monographs. Nature Series*, **3**, 145–149.

Kunin W.E. & Gaston K.J. (1993) The biology of rarity: Patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**, 298–301.

Laffaille P., Brosse S., Ombredane D., Feunteun E. (2011) Richesse et organisation spatiale des communautés. In : Les poissons d'eau douce de France. Keith P., Persat H, Feunteun E. & Allardi J. (coords), Biotope & Muséum National d'Histoire Naturelle, Collection inventaires et biodiversité, 552 p.

Lake P.S. (2000) Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 573–592.

Lam Q.D., Schmalz B., & Fohrer N. (2010) Modelling point and diffuse source pollution of nitrate in a rural lowland catchment using the SWAT model. *Agricultural Water Management*, **97**, 317–325.

Lasne E., Bergerot B., Lek S., & Laffaille P. (2007) Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River Research and Applications*, **23**, 877–890.

Lauters F. (1995) *Impacts sur l'écosystème aquatique de la gestion par éclusées des ouvrages hydroélectriques.* Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse.

Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., & Anderson D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67–118.

Lehner B., Döll P., Alcamo J., Henrichs T., & Kaspar F. (2006) Estimating the Impact of Global Change on Flood and Drought Risks in Europe: A Continental, Integrated Analysis. *Climatic Change*, **75**, 273–299.

Lek S. & Guégan J.F. (1999) Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. *Ecological Modelling*, **120**, 65–73.

Leppi J.C., DeLuca T.H., Harrar S.W., & Running S.W. (2012) Impacts of climate change on August stream discharge in the Central-Rocky Mountains. *Climatic Change*, **112**, 997–1014.

Leprieur F., Beauchard O., Blanchet S., Oberdorff T., & Brosse S. (2008) Fish Invasions in the World's River Systems: When Natural Processes Are Blurred by Human Activities. *PLoS Biol*, **6**, e28.

Lessard J.L. & Hayes D.B. (2003) Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams. *River Research and Applications*, **19**, 721–732.

Lévêque C. (1994) Le concept de biodiversité : de nouveaux regards sur la nature. *Natures Sciences Sociétés*, **2**, 243–254.

Liaw A. & Wiener M. (2002) Classification and Regression by randomForest. *R News*, **2**, 18–22.

Lindahl T. (1993) Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature*, **362**, 709–715.

Linke S., Pressey R.L., Bailey R.C., & Norris R.H. (2007) Management options for river conservation planning: condition and conservation re-visited. *Freshwater Biology*, **52**, 918–938.

Liu C., White M., & Newell G. (2013) Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, **40**, 778–789.

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

Lobón-Cerviá J. & Rincón P.A. (2004) Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos*, **105**, 641–646.

López-Moreno J.I., Goyette S., & Beniston M. (2008) Climate change prediction over complex areas: spatial variability of uncertainties and predictions over the Pyrenees from a set of regional climate models. *International Journal of Climatology*, **28**, 1535–1550.

MacKenzie D.I. (2006) *Occupancy estimation and modeling inferring patterns and dynamics of species occurrence.* Elsevier/Academic Press, Amsterdam; Boston.

MacKenzie D.I., Nichols J.D., Hines J.E., Knutson M.G., & Franklin A.B. (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, **84**, 2200–2207.

MacKenzie D.I., Nichols J.D., Lachman G.B., Droege S., Royle J.A., & Langtimm C.A. (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, **83**, 2248–2255.

Maire A. (2014) *Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des poissons de rivière ? Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais.* Thèse de doctorat, Université de Toulouse, France.

Maire A., Buisson L., Biau S., Canal J., & Laffaille P. (2013) A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages. *Ecological Indicators*, **34**, 450–459.

Malaj E., Ohe P.C. von der, Grote M., Kühne R., Mondy C.P., Usseglio-Polatera P., Brack W., & Schäfer R.B. (2014) Organic chemicals jeopardize the health of freshwater ecosystems on the continental scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 9549–9554.

Malavoi J.R. & Bravard J.P. (2010) *Elements d'hydromorphologie fluviale.* Onema.

Malavoi J.R. & Souchon Y. (2002) Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 357–372.

Manly B.F.J. (2002) *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht ; Boston.

Marcos A.F.. (2004) Effects of river impoundment on the presence of the *Pyrenean desman* (Galemys pyrenaicus). Master thesis, Uoversity of Wales.

Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen R.K., & Thuiller W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **15**, 59–69.

Marris E. (2008) Moving on assisted migration. *Nature Reports Climate Change*, 112–113.

Marsh H., Dennis A., Hines H., Kutt A., McDonald K., Weber E., Williams S., & Winter J. (2007) Optimizing allocation of management resources for wildlife. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, **21**, 387–399.

Martin J., Revilla E., Quenette P.-Y., Naves J., Allainé D., & Swenson J.E. (2012) Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 621–631.

Marzin A., Verdonschot P.F.M., & Pont D. (2012) The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers. *Hydrobiologia*, **704**, 375–388.

Mate I., Barrull J., Salicrú M., Ruiz-Olmo J., & Gosàlbez J. (2012) Habitat selection by Southern water vole (*Arvicola sapidus*) in riparian environments of Mediterranean mountain areas: a conservation tool for the species. *Acta Theriologica*, **58**, 25–37.

McCarthy M.A., Moore J.L., Morris W.K., Parris K.M., Garrard G.E., Vesk P.A., Rumpff L., Giljohann K.M., Camac J.S., Bau S.S., Friend T., Harrison B., & Yue B. (2013) The influence of abundance on detectability. *Oikos*, **122**, 717–726.

McCullagh P. (1998) *Generalized linear models.* Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.

Melero Y. & Aymerich P. (2014) Activity and space patterns of Pyrenean desman (Galemys pyrenaicus) suggest non-aggressive and non-territorial behaviour. *European Journal of Wildlife Research*, **60**, 707–715.

Melero Y., Aymerich P., Luque-Larena J.J., & Gosàlbez J. (2011) New insights into social and space use behaviour of the endangered Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*). *European Journal of Wildlife Research*, **58**, 185–193.

Merow C., Smith M.J., & Silander J.A. (2013) A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, **36**, 1058–1069.

Meynard C.N. & Quinn J.F. (2007) Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography*, **34**, 1455–1469.

Miller D.A., Nichols J.D., McClintock B.T., Grant E.H.C., Bailey L.L., & Weir L.A. (2011) Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: non-detection and species misidentification. *Ecology*, **92**, 1422–1428.

Miller R.M., Rodríguez J.P., Aniskowicz-Fowler T., Bambaradeniya C., Boles R., Eaton M.A., Gärdenfors U., Keller V., Molur S., Walker S., & Pollock C. (2007) National threatened species listing based on IUCN criteria and regional guidelines: current status and future perspectives. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, **21**, 684–696.

Moisen G.G. & Frescino T.S. (2002) Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecological Modelling*, **157**, 209–225.

Moriasi D.N., Arnold J.G., Van Liew W.M., Bingner R.L., Harmel R.D., & Veith T.L. (2007) Model Evaluation Guidelines for Systematic Quantification of Accuracy in Watershed Simulations. *Transactions of the ASABE*, **50**, 885–900.

Moritz C. (1994) Defining "Evolutionarily Significant Units" for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 373–375.

Morrison M.L., Marcot B., & Mannan W. (2012) *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications.* Island Press,

Morueta-Holme N., Fløjgaard C., & Svenning J.-C. (2010) Climate Change Risks and Conservation Implications for a Threatened Small-Range Mammal Species. *PLoS ONE*, **5**, e10360.

Mueller M., Pander J., & Geist J. (2011) The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1450–1461.

Muséum national d'Histoire naturelle (2014) Available at: http://inpn.mnhn.fr.

Neitsch S.L., Arnold J.G., Kiniry J.R., & Williams J.R. (2013) Soil and Water Assessment Tool Theoretical Documentation, Version 2013. Temple, Tex.: USDA-ARS Grassland, Soil and Water Research Laboratory.

Nel J.L., Roux D.J., Maree G., Kleynhans C.J., Moolman J., Reyers B., Rouget M., & Cowling R.M. (2007) Rivers in peril inside and outside protected areas: a systematic approach to conservation assessment of river ecosystems. *Diversity and Distributions*, **13**, 341–352.

Némoz M. & Bertrand A. (2009) *Plan national d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus), 2010–2015.* Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères/Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Developpement Durable et de l'Aménagement du Territoire.,

Némoz M., Bertrand A., Sourie M., & Arlot P. (2011) A French Conservation Action Plan for the Pyrenean Desman Galemys pyrenaicus. *Galemys: Boletín informativo de la Sociedad Española para la conservación y estudio de los mamíferos*, **23**, 47–50.

Némoz M., Blanc F., Ardorino F., Fropier N., Gérente P., Jacob F., Charbonnel A., & Gillet F. (2014) Gestion hydroélectrique des cours d'eau pyrénéens. Vers une meilleure prise en compte du Desman des pyrénées. Actes du 36ème colloque francophone de mammalogie. .

Nichols J.D., Bailey L.L., O'Connell Jr. A.F., Talancy N.W., Campbell Grant E.H., Gilbert A.T., Annand E.M., Husband T.P., & Hines J.E. (2008) Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1321–1329.

Nilsson C. & Dynesius M. (1994) Ecological effects of river regulation on mammals and birds: A review. *Regulated Rivers: Research & Management*, **9**, 45–53.

Nilsson C., Reidy C.A., Dynesius M., & Revenga C. (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, **308**, 405–408.

Nores C., Ojeda F., Ruano A., Villate I., & Gonzàlez J. (1992) *Aproximación a la metodología y estudio del área de distribución, estatus de población y selección de hábitat del desmán (Galemys pyrenaicus) en la Península Ibérica.* Tecnologías y Servicios Agrarios, S. A. (TragsaTec) al Departamento de Biología de Organismos y Sistemas de la Universidad de Oviedo,

Nores C., Palacios B., Ventura J.A.M., Vazquez V.M., & Gonzalez J. (1999) *Informe sobre la situación del Desmán Ibérico (Galemys pyrenaicus) en España. Seminariode conservación de argaritifera margaritifera y Galemys pyrenaicus en la Península Ibérica, Pola de Somiedo (Asturias, Spain).* Ministerio de Medio Ambiente,

Ogbeibu A.E. & Oribhabor B.J. (2002) Ecological impact of river impoundment using benthic macro-invertebrates as indicators. *Water Research*, **36**, 2427–2436.

O'Hanley J.R. (2011) Open rivers: Barrier removal planning and the restoration of free-flowing rivers. *Journal of Environmental Management*, **92**, 3112–3120.

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. *Biology Letters*, **4**, 568–572.

Olea P.P. & Mateo-Tomás P. (2011) Spatially explicit estimation of occupancy, detection probability and survey effort needed to inform conservation planning. *Diversity and Distributions*, **17**, 714–724.

Opperman J.J., Lohse K.A., Brooks C., Kelly N.M., & Merenlender A.M. (2005) Influence of land use on fine sediment in salmonid spawning gravels within the Russian River Basin, California. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 2740–2751.

Otis D.L., Burnham K.P., White G.C., & Anderson D.R. (1978) Statistical Inference from Capture Data on Closed Animal Populations. *Wildlife Monographs*, 3–135.

Paetkau D. (1999) Using genetics to identify intraspecific conservation units: a critique of current Methods. *Conservation Biology*, **13**, 1507–1509.

Pagé C., Terray L., & Boé J. (2009) dsclim: a software package to downscale climate scenarios at regional scale using a weather- typing based statistical methodology, Tech. Rep. 1875. .

Palmeirim J.M. & Hoffmann R.S. (1983) *Galemys pyrenaicus. Mammalian Species*, **207**, 1–5.

Palsbøll P.J., Bérubé M., & Allendorf F.W. (2007) Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 11–16.

Parry G.S., Bodger O., McDonald R.A., & Forman D.W. (2013) A systematic re-sampling approach to assess the probability of detecting otters Lutra lutra using spraint surveys on small lowland rivers. *Ecological Informatics*, **14**, 64–70.

Pavlacky D.C., Blakesley J.A., White G.C., Hanni D.J., & Lukacs P.M. (2012) Hierarchical multi-scale occupancy estimation for monitoring wildlife populations. *The Journal of Wildlife Management*, **76**, 154–162.

Pearce J.L. & Boyce M.S. (2006) Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 405–412.

Pearson R.G. & Dawson T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.

Pease A.A., González-Díaz A.A., Rodiles-Hernández R., & Winemiller K.O. (2012) Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, **57**, 1060–1075.

Pedroso N.M. & Chora S. (2014) The Iberian desman *Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811) in Portugal: status and conservation. *Munibe Monographs. Nature Series*, **3**, 13–28.

Pedroso N.M., Marques T.A., & Santos-Reis M. (2014) The response of otters to environmental changes imposed by the construction of large dams. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **24**, 66–80.

Pérez-Barbería F.J., Hooper R.J., & Gordon I.J. (2013) Long-term density-dependent changes in habitat selection in red deer (Cervus elaphus). *Oecologia*, **173**, 837–847.

Peterson E.E., Ver Hoef J.M., Isaak D.J., Falke J.A., Fortin M.-J., Jordan C.E., McNyset K., Monestiez P., Ruesch A.S., Sengupta A., Som N., Steel E.A., Theobald D.M., Torgersen C.E., & Wenger S.J. (2013) Modelling dendritic ecological networks in space: an integrated network perspective. *Ecology Letters*, **16**, 707–719.

Peyre A. (1956) Ecologie et biogéographie du Desman (*Galemys pyrenaicus* G.) dans les Pyrénées Françaises. *Mammalia*, **20**, 405–418.

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

Pichenot J. (2008) *Contribution à la Biologie de la Conservation du Sonneur à ventre jaune (Bombina variegata L.) Écologie spatiale et approche multi-échelles de la sélection de l'habitat en limite septentrionale de son aire de répartition.* Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne.

Pickett S.T. (1997) *The ecological basis of conservation heterogeneity, ecosystems, and biodiversity.* Springer, Dordrecht.

Piggott M.P. & Taylor A.C. (2003) Remote collection of animal DNA and its applications in conservation management and understanding the population biology of rare and cryptic species. *Wildlife Research*, **30**, 1–13.

Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegaard K.L., Richter B.D., Sparks R.E., & Stromberg J.C. (1997) The Natural Flow Regime. *BioScience*, **47**, 769–784.

Poff N.L., Brinson M.M., & Day J.W. (2002) Aquatic ecosystems and global climate change: potential impacts on inland freshwater and coastal wetland ecosystems in the united states. 45.

Possingham H.P., Andelman S.J., Burgman M.A., Medellín R.A., Master L.L., & Keith D.A. (2002) Limits to the use of threatened species lists. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 503–507.

Power M.E., Dietrich W.E., & Finlay J.C. (1996) Dams and downstream aquatic biodiversity: Potential food web consequences of hydrologic and geomorphic change. *Environmental Management*, **20**, 887–895.

Qi D., Zhang S., Zhang Z., Hu Y., Yang X., Wang H., & Wei F. (2012) Measures of giant panda habitat selection across multiple spatial scales for species conservation. *The Journal of Wildlife Management*, **76**, 1092–1100.

Queiroz A.I., Alves H., & Almada V. (1992) The small hydroplants: predicted impacts on the Pyrenean desman (Galemys pyrenaicus, Geoffroy) populations. *Proceedings of the meeting on the Pyenean Desman*, 69–77.

Queiroz A.I., Bertrand A., & Khakhin G. (1995) Status and conservation of Desmaninae in Europe. .

Queiroz A.I., Quaresma C.M., Santos C.P., Barbosa A.J., & Carvalho H.M. (1998) Bases para la conservaçao da Toupeira-de-agua (*Galemys pyrenaicus*). *Estudos de Biologia e Conservaçao da Natureza*, **27**, 1–118.

Quintana-Seguí P., Le Moigne P., Durand Y., Martin E., Habets F., Baillon M., Canellas C., Franchisteguy L., & Morel S. (2008) Analysis of Near-Surface Atmospheric Variables: Validation of the SAFRAN Analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, **47**, 92–107.

Ramalhinho M.G. & Boa Vida M.J. (1993) Habitat of the Pyrenean Desman: assessment of running water quality. Monitoring pollution. *Proceedings of the Meeting on the Pyrenean Desman* pp. 63–67. Lisbon.

Rangwala I. & Miller J.R. (2012) Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, **114**, 527–547.

Rasse P. (2001) La médiation scientifique et technique entre vulgarisation et espace public. *Quaderni*, **46**, 73–93.

Raven P. (1980) *Research priorities in tropical biology.* National Academy of Sciences, Washington, D.C.

Rees H.C., Maddison B.C., Middleditch D.J., Patmore J.R.M., & Gough K.C. (2014) The detection of aquatic animal species using environmental DNA – a review of eDNA as a survey tool in ecology. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 1450–1459.

Reid N., Lundy M.G., Hayden B., Lynn D., Marnell F., McDonald R.A., & Montgomery W.I. (2013) Detecting detectability: identifying and correcting bias in binary wildlife surveys demonstrates their potential impact on conservation assessments. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 869–879.

Reyers B., Polasky S., Tallis H., Mooney H.A., & Larigauderie A. (2012) Finding Common Ground for Biodiversity and Ecosystem Services. *BioScience*, **62**, 503–507.

Reynolds J.H., Thompson W.L., & Russell B. (2011) Planning for success: Identifying effective and efficient survey designs for monitoring. *Biological Conservation*, **144**, 1278–1284.

Richard P.B. (1973) Le desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*). Mode de vie, univers sensoriel. *Mammalia*, **37**, 1–16.

Richard P.B. (1976) Extension en France du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) et son environnement. *Bulletin d'Ecologie*, **7**, 327–334.

Ridgeway G. (1999) The State of Boosting. *Computing Science and Statistics*, **31**, 172–181.

Rodríguez J.P., Brotons L., Bustamante J., & Seoane J. (2007) The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, **13**, 243–251.

Romero R. (2010) Detección de la presencia de Desmán Ibérico, en base al análisis de excrementos de Nutria y Visón americano, en Galicia. *Bases para una estrategia nacional de conservación del desmán Ibérico, Galemys pyrenaicus. Actividades 2009/2010. Asociación Galemia. SIG Rural S.L. Revilla de Camargo (Cantabria). Inédito.*

Rota C.T., Fletcher Jr R.J., Dorazio R.M., & Betts M.G. (2009) Occupancy estimation and the closure assumption. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1173–1181.

Rota C.T., Fletcher R.J., Evans J.M., & Hutto R.L. (2011) Does accounting for imperfect detection improve species distribution models? *Ecography*, **34**, 659–670.

Roubicek A.J., VanDerWal J., Beaumont L.J., Pitman A.J., Wilson P., & Hughes L. (2010) Does the choice of climate baseline matter in ecological niche modelling? *Ecological Modelling*, **221**, 2280–2286.

Roux J.R., Nel J.L., Ashton P.J., Deacon A.R., de Moor F.C., Hardwick D., Hill L., Kleynhans C.J., Maree G.A., Moolman J., & Scholes R.J. (2008) Designing protected areas to conserve riverine

biodiversity: Lessons from a hypothetical redesign of the Kruger National Park. *Biological Conservation*, **141**, 3196–3200.

Royan A., Hannah D.M., Reynolds S.J., Noble D.G., & Sadler J.P. (2014) River birds' response to hydrological extremes: New vulnerability index and conservation implications. *Biological Conservation*, **177**, 64–73.

Royle J.A. & Link W.A. (2006) Generalized Site Occupancy Models Allowing for False Positive and False Negative Errors. *Ecology*, **87**, 835–841.

Rubinstein R.Y. (1981) *Simulation and the monte carlo method.* Wiley, New York.

Rumelhart D.E., Hinton G.E., & Williams R.J. (1986) Learning representations by back-propagating errors. *Nature*, **323**, 533–536.

Sanderson E.W., Jaiteh M., Levy M.A., Redford K.H., Wannebo A.V., & Woolmer G. (2002) The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience*, **52**, 891–904.

Santamarina J. (1992) Trophic ressources of *Galemys pyrenaicus* (Geoffroy, 1811) in relation to water quality. *Proceedings of the meeting on the Pyenean Desman*, 69–77.

Schmeller D.S., Gruber B., Budrys E., Framsted E., Lengyel S., & Henle K. (2008) National responsibilities in European species conservation: a methodological review. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, **22**, 593–601.

Sedell J.R., Reeves G.H., Hauer F.R., Stanford J.A., & Hawkins C.P. (1990) Role of refugia in recovery from disturbances: Modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management*, **14**, 711–724.

Shaffer H.B., Fisher R.N., & Davidson C. (1998) The role of natural history collections in documenting species declines. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 27 – 30.

Shoo L.P. & WILLIAMS S.E. (2006) Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? *Austral Ecology*, **31**, 22 – 29.

Simberloff D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 247–257.

SMPE (2010) Salon des Métiers et des Professionnels de l'Ecologie - ACTES SMPE 2010. Université Montpellier 2.

Soulé M.E. (1985) What Is Conservation Biology? *BioScience*, **35**, 727–734.

Soulé M.E. & Wilcox B.A. (1980) *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective.* Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Stanford J., Ward J.V., Liss W., Frissell C., Williams R., Lichatowich J., & Coutant C. (1996) A general protocol for restoration of regulated rivers. *US Department of Energy Publications*, 25p.

Stevens D.L. & Olsen A.R. (2004) Spatially Balanced Sampling of Natural Resources. *Journal of the American Statistical Association*, **99**, 262–278.

Stevens L.E., Buck K.A., Brown B.T., & Kline N.C. (1997) Dam and geomorphological influences on colorado river waterbird distribution, Grand Canyon, Arizona, USA. *Regulated Rivers: Research & Management*, **13**, 151–169.

Stevens L. Jr. & Olsen A.R. (1999) Spatially Restricted Surveys over Time for Aquatic Resources. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, **4**, 415–428.

Stewart W. Breck K.R.W. (2001) The demographic response of bank-dwelling beavers to flow regulation: a comparison on the Green and Yampa rivers. *Canadian Journal of Zoology-revue Canadienne De Zoologie - CAN J ZOOL*, **79**, 1957–1964.

Stokstad E. (2010) Despite Progress, Biodiversity Declines. *Science*, **329**, 1272–1273.

Stone R.D. (1987) The social ecology of the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) (Insectivora: Talpidae), as revealed by radiotelemetry. *Journal of Zoology*, **212**, 117–129.

Strahler A.N. (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, **38**, 913–920.

Sutherland W.J., Pullin A.S., Dolman P.M., & Knight T.M. (2004) The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 305–308.

Tabachnick B.G. & Fidell L.S. (1996) *Using multivariate statistics.* HarperCollins College Publishers, New York, NY.

Taberlet P., Griffin S., Goossens B., Questiau S., Manceau V., Escaravage N., Waits L.P., & Bouvet J. (1996) Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Research*, **24**, 3189–3194.

Taberlet P., Miquel C., Poillot C., & Coissac E. (2011) Mise au point de méthodes d'identification génétique du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus) à partir de fèces, à l'échelle de l'espèce et de l'individu (ADN mitochondrial et microsatellites). Rapport intermédiaire n°1. Plan National d'Actions en faveur du Desman des Pyrénées. 8p.

Taylor B.L. & Dizon A.E. (1999) First policy then science: why a management unit based solely on genetic criteria cannot work. *Molecular Ecology*, **8**, S11–S16.

Therneau T.M. & Atkinson E.J. (1997) An introduction to recursive partitioning using the RPART routine. Technical Report 61. Mayo Clinic, Section of Statistics, Rochester MN. .

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. *Molecular Ecology*, **21**, 2565–2573.

Thorn M., Green M., Bateman P.W., Waite S., & Scott D.M. (2011) Brown hyaenas on roads: Estimating carnivore occupancy and abundance using spatially auto-correlated sign survey replicates. *Biological Conservation*, **144**, 1799–1807.

Thrush S., Hewitt J., Herman P., & Ysebaert T. (2005) Multi-scale analysis of species-environment relationships. *Marine Ecology Progress Series*, **302**, 13–26.

Thuiller W., Brotons L., Araujo M.B., & Lavorel S. (2004) Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, **27**, 165–172.

Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., & Araújo M.B. (2009) BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.

Tingley M.W. & Beissinger S.R. (2012) Cryptic loss of montane avian richness and high community turnover over 100 years. *Ecology*, **94**, 598–609.

Toner J., Farrell J., & Mead J. (2010) Muskrat Abundance Responses to Water level Regulation Within Freshwater Coastal Wetlands. *Wetlands*, **30**, 211–219.

Townsend C.R., Scarsbrook M.R., & Dolédec S. (1997) The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, **42**, 938–949.

Tsuboi J., Endou S., & Morita K. (2010) Habitat fragmentation by damming threatens coexistence of stream-dwelling charr and salmon in the Fuji River, Japan. *Hydrobiologia*, **650**, 223–232.

Tyre A.J., Tenhumberg B., Field S.A., Niejalke D., Parris K., & Possingham H.P. (2003) Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates. *Ecological Applications*, **13**, 1790–1801.

Vane-Wright R.I., Humphries C.J., & Williams P.H. (1991) What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, **55**, 235–254.

Veldkamp A. & Lambin E.F. (2001) Predicting land-use change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **85**, 1–6.

Venables W.N. & Ripley B.D. (2002) *Modern applied statistics with S.* Springer, New York.

Viollet P.-L. (2010) Aménagements hydroélectriques. *Techniques de l'ingénieur Nouvelles technologies, énergies renouvelables et stockage*, 14p.

Waits L.P. & Paetkau D. (2005) Noninvasive Genetic Sampling Tools for Wildlife Biologists: A Review of Applications and Recommendations for Accurate Data Collection. *The Journal of Wildlife Management*, **69**, 1419–1433.

Walsh J.C., Wilson K.A., Benshemesh J., & Possingham H.P. (2012) Integrating research, monitoring and management into an adaptive management framework to achieve effective conservation outcomes. *Animal Conservation*, **15**, 334–336.

Walters C.J. (2001) *Adaptive management of renewable resources.* Blackburn Press, Caldwell, N.J.

Wang L., Lyons J., Kanehl P., & Bannerman R. (2001) Impacts of urbanization on stream habitat and fish across multiple spatial scales. *Environmental management*, **28**, 255–266.

Wang L., Lyons J., Rasmussen P., Seelbach P., Simon T., Wiley M., Kanehl P., Baker E., Niemela S., & Stewart P.M. (2003) Watershed, reach, and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest Ecoregion, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 491–505.

Wang L., Seelbach P.W., & Hughes R.M. (2006) Introduction to landscape influences on stream habitats and biological assemblages. *Landscape influences on stream habitats and biological assemblages: proceedings of the Symposium on Influences of Landscape on Stream Habitat and Biological Communities held in Madison, Wisconsin, USA, 25-26 August 2004* (ed. by R.M. Hughes, L. Wang, and P.W. Seelbach), American Fisheries Society, Bethesda, Md.

Weigel B.M., Wang L., Rasmussen P.W., Butcher J.T., Stewart P.M., Simon T.P., & Wiley M.J. (2003) Relative influence of variables at multiple spatial scales on stream macroinvertebrates in the Northern Lakes and Forest ecoregion, U.S.A. *Freshwater Biology*, **48**, 1440–1461.

Wenger S.J., Isaak D.J., Luce C.H., Neville H.M., Fausch K.D., Dunham J.B., Dauwalter D.C., Young M.K., Elsner M.M., Rieman B.E., Hamlet A.F., & Williams J.E. (2011) Flow regime, temperature, and biotic interactions drive differential declines of trout species under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 14175–14180.

Wiens J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385–397.

Wiens J.A., Stralberg D., Jongsomjit D., Howell C.A., & Snyder M.A. (2009) Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106 Suppl 2**, 19729–19736.

Williams-Tripp M., D'Amico F.J.N., Pagé C., Bertrand A., Némoz M., & Brown J.A. (2012) Modeling rare species distribution at the edge: the case for the vulnerable endemic Pyrenean desman in France. *The Scientific World Journal*, **2012**, 2012:1–6.

Wilson K.A., Evans M.C., Di Marco M., Green C.G., Boitani L., & Possingham H.P. (2011) Prioritizing conservation investments for mammal species globally. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **366**, 2670–80.

Winchell M., Srinivasan R., Di Luzio M., & Arnold J.G. (2007) ArcSWAT interface for SWAT user's guide. .

Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.-A., Guisan A., Heikkinen R.K., Høye T.T., Kühn I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson M.-C., Normand S., Öckinger E., Schmidt N.M., Termansen M., Timmermann A., Wardle D.A., Aastrup P., & Svenning J.-C. (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **88**, 15–30.

Wohl E. (2006) Human impacts to mountain streams. *Geomorphology*, **79**, 217–248.

Wright J.P., Jones C.G., & Flecker A.S. (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, **132**, 96–101.

Wright S. (1949) The Genetical Structure of Populations. *Annals of Eugenics*, **15**, 323–354.

Yan B., Fang N.F., Zhang P.C., & Shi Z.H. (2013) Impacts of land use change on watershed streamflow and sediment yield: An assessment using hydrologic modelling and partial least squares regression. *Journal of Hydrology*, **484**, 26–37.

Yang W., Ma K., & Kreft H. (2013) Geographical sampling bias in a large distributional database and its effects on species richness–environment models. *Journal of Biogeography*, **40**, 1415–1426.

Yarnell S.M., Mount J.F., & Larsen E.W. (2006) The influence of relative sediment supply on riverine habitat heterogeneity. *Geomorphology*, **80**, 310–324.

Yoccoz N.G., Nichols J.D., & Boulinier T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 446–453.

Yoxon P. & Yoxon K. (2014) Estimating otter numbers using spraints: is it possible? *Journal of Marine Biology*, **2014**, .

Zweig M.H. & Campbell G. (1993) Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, **39**, 561–577.





Autor : Anaïs Charbonnel

Title: Multi-scale influence of environmental factors in the distribution of the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*) in France

Supervisors: Pascal LAFFAILLE, Frank D'AMICO and Laëtitia BUISSON

Place and date of defense: Toulouse, 4th June 2015

Abstract

The ecology of the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*), a small semi-aquatic mammal endemic to the Iberian Peninsula and the Pyrenees, remains still largely unknown. The aim of this PhD thesis conducted within the framework of a National Action Plan was to identify the environmental variables influencing the Desman distribution at various spatial scales, by accounting for its imperfect detection (i.e. false absences and false presences). A high, but spatially heterogeneous at the French Pyrenees extent, probability of detection was highlighted. The distribution of the Pyrenean Desman was also emphasized to be spatially structured and mainly influenced by aquatic factors, but severely contracting for the last 25 years. These results enabled to suggest conservation measures for this endangered species.

Keywords: Conservation biology, *Galemys pyrenaicus*, French Pyrenees, monitoring, species distribution modeling, site occupancy modeling, detection, spatial replicates, spatial scale, hydrology, habitat suitability, global change.

Discipline: Functional Ecology

Laboratory: Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE cedex 9, France

Auteur : Anaïs Charbonnel

Titre : Influence multi-échelle des facteurs environnementaux dans la répartition du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) en France

Directeurs de thèse : Pascal LAFFAILLE, Frank D'AMICO et Laëtitia BUISSON

Lieu et date de soutenance : Toulouse, le 4 Juin 2015

Résumé

L'écologie du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*), mammifère semi-aquatique endémique de la péninsule ibérique et des Pyrénées, demeure encore très peu connue. Les objectifs de cette thèse, dans le cadre d'un Plan National d'Actions, ont été d'identifier les variables environnementales agissant sur la répartition de l'espèce à différentes échelles spatiales, en considérant sa détectabilité imparfaite (i.e. fausses absences et fausses présences). Une probabilité de détection élevée, mais spatialement hétérogène à l'échelle des Pyrénées françaises, a été mise en évidence. La distribution du Desman des Pyrénées s'est également révélée spatialement structurée et majoritairement influencée par des facteurs propres aux milieux aquatiques, mais en forte régression depuis les années 80. Ces résultats ont permis de proposer des mesures de conservation pour cette espèce menacée.

Mots clés : Biologie de la conservation, *Galemys pyrenaicus*, Pyrénées françaises, suivi, modèles de distribution d'espèces, modèles d'occupation de sites, détection, réplicas spatiaux, échelle spatiale, hydrologie, favorabilité d'habitat, changements globaux.

Discipline : Ecologie Fonctionnelle

Laboratoire : Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE cedex 9, France