

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

**ECOLE NATIONALE SUPERIEURE des SCIENCES AGRONOMIQUES
de BORDEAUX AQUITAINE**

1, cours du Général de Gaulle - CS 40201 – 33175 GRADIGNAN cedex

MEMOIRE DE FIN D'ETUDES

Pour l'obtention du titre
d'Ingénieur de Bordeaux Sciences Agro



**ÉTUDE DE L'IMPORTANCE DES CONDITIONS
MICROCLIMATIQUES COMME LEVIER DE
CONSERVATION DE L'AZURÉ DES MOUILLÈRES
(*PHENGARIS ALCON*).**

Blyth Olivia

Spécialisation : Gestion des Ressources et de l'Environnement

Étude réalisée à : l'Institut de Recherche pour la Biologie de l'Insecte, Cistude Nature & l'association de Gestion de la Réserve du Pinail

Cistude Nature

305 Avenue du Taillan, 33320 Eysines, France
05.56.28.47.72 - <https://www.cistude.org/>



Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte

UMR 7261 Centre National de la Recherche Scientifique / Université de Tours
Faculté des Sciences et Techniques, Avenue Monge, Parc Grandmont, 37200 Tours, France
contact.irbi@univ-tours.fr - 02.47.36.69.11 - <https://irbi.univ-tours.fr/>



Association GEREPI

34B place de la Libération, 86210 Vouneuil-sur-Vienne
contact@reserve-pinail.org - 05.49.85 65 03 - <http://www.reserve-pinail.org/>



Coordination : Michaël Guillon (Cistude Nature), Sylvain Pincebourde (IRBI), Yann Sellier (GEREPI)

Professeurs référents : Brice Giffard, Maya Gonzalez (Bordeaux Sciences Agro)

Participants terrain : Olivia Blyth

Financeurs : Le programme *Sentinelles du climat* bénéficie du soutien financier de l'Union européenne dans le cadre du Fond Européen de Développement Régional, le Fond Vert – France Nation Verte, la Région Nouvelle-Aquitaine, le Département de la Gironde, le Département de la Dordogne.



Photos & illustrations : Olivia Blyth, sauf mention contraire.

Citation : Blyth Olivia, 2025 - Étude de l'importance des conditions microclimatiques comme levier de conservation de l'Azuré des mouillères. Mémoire de stage de fin d'étude. Bordeaux Sciences Agro, Cistude Nature. 74p.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, un grand merci à mes tuteurs, Sylvain Pincebourde, Michaël Guillon et Yann Sellier pour m'avoir donné l'opportunité d'effectuer ce stage aux côtés non pas d'une, non pas de deux, mais de trois structures passionnantes. Merci pour votre encadrement, votre écoute et vos conseils avisés ces six derniers mois.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à l'ensemble de l'équipe de l'IRBI pour leur accueil chaleureux et leur bonne humeur tout au long de mon stage. Que vous soyez chercheur·euse, ingénieur·e, stagiaire, doctorant·e, post-doc ou autre personnel, je vous remercie pour nos échanges conviviaux et enrichissants ainsi que pour vos conseils précieux. Votre présence a fortement contribué à la réussite de ce stage. Mélanie et Justine, merci pour votre écoute quotidienne.

Je remercie également la GEREPI team, d'avoir partagé avec moi votre expertise terrain à la réserve, et Cistude Nature, sans qui ce stage ne serait possible. Merci à Manon, pour ton aide statistiquement significative.

Je remercie aussi mes professeur·e·s référent·e·s Maya Gonzalez & Brice Giffard, toute l'équipe pédagogique des GREENs ainsi que mes camarades et ami·e·s, pour leur accompagnement, leurs encouragements et leur soutien, notamment durant ces trois dernières années à Bordeaux Sciences Agro.

Merci Inès pour tes yeux attentifs et ton soutien inconditionnel. Thank you to my family, for your long-distance love & support.

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES.....	7
INTRODUCTION	8
PARTIE 1 : CONTEXTE	9
1.1 – Pertes de biodiversité & changement climatique.....	9
Constat sur la destruction du vivant.....	9
Changement climatique	9
Les ectothermes : des espèces sentinelles du changement climatique.....	10
Les espèces sentinelles des zones humides.....	10
Stratégies actuelles de conservation.....	10
1.2 – Différentes échelles climatiques : du macroclimat aux microclimats.....	11
Définitions.....	11
Niches écologiques et mosaïques de microclimats	13
1.3 – L’Azuré des mouillères : relation tripartite.....	13
Une espèce à fort enjeu	13
La Gentiane pneumonanthe : plante hôte.....	14
Les fourmis nourrices, Myrmica spp.	14
Un cycle biologique menacé.....	14
1.4 – Des acteurs engagés	16
Cistude Nature & le programme Les Sentinelles du Climat.....	16
GEREPI & les Landes du Pinail	16
L’Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte (IRBI).....	17
1.5 – Problématique, objectifs et hypothèses	17
Le site de l’étude : les Landes du Pinail	17
Un déficit de connaissances sur l’écologie thermique.....	18
Problématique, objectifs & hypothèses de l’étude.....	18
PARTIE 2 : METHODOLOGIE DE L’ETUDE DES CONDITIONS MICROCLIMATIQUES DES STATIONS D’AZURE DES MOUILLERES SUR LE SITE DU PINAIL	20
2.1 Choix des zones d’étude	20
Azuré des mouillères & Gentiane pneumonanthe : évolution des effectifs.....	20
Typologie des habitats et pratiques de gestion	21
Sélection des zones d’études.....	22
2.2 Variables abiotiques : mesures climatiques.....	23
Macroclimat & Mésoclimats.....	23
Microclimat local	23

Microclimat fine échelle	23
2.3 Variables biotiques	25
Phénologie de la gentiane	25
Composition et structure de la végétation.....	25
Présence et activité des Myrmica.....	26
Comptage des œufs de Phengaris alcon.....	26
2.4 Analyse des données.....	26
Périodes d'études	26
Caractérisation des microclimats	26
Comparaison microclimats-macroclimat : méthode de "Slope & Equilibrium".....	27
Microclimat fine-échelle & ponte.....	28
Variables explicatives des microclimats.....	28
Température et activité des fourmis Myrmica	29
PARTIE 3 : RESULTATS	30
3.1 Caractéristiques biotiques des zones d'études	30
Végétation	30
Gentiane	31
Myrmica.....	32
Ponte	32
3.2 Caractéristiques climatiques des zones d'études	33
Mésoclimats	33
Microclimats locaux.....	34
Microclimats à fine échelle.....	36
3.3 Comparaison au macroclimat : effet tampon ou amplificateur des microclimats	37
Macroclimat vs mésoclimat	37
Macroclimat vs microclimat local.....	38
Macroclimat vs microclimat fine échelle.....	41
3.4 Variables modulant les microclimats	42
Au niveau du mésoclimat.....	42
Au niveau du microclimat local	43
PARTIE 4 : DISCUSSION	45
4.1 La variabilité microclimatiques des zones d'étude.....	45
Du macro- aux micro-climats	45
Hétérogénéité microclimatique entre zones.....	46
4.2 Relation Microclimat – Azuré – Gentiane - Mymica	46

Microclimats comme refuges climatiques ?	46
Effets sur la Gentiane pneumonanthe	46
Activité des fourmis Myrmica	48
Ponte de Phengaris alcon	48
4.3 Importance des stratégies de gestion	49
Végétation & habitat	49
Pratique de gestion favorable à Phengaris alcon.....	50
Outils pour la gestion adaptative.....	50
4.4 Limites & Perspectives	51
Zones & périodes de suivis	51
Échelles & variables climatiques	51
Études des espèces du cycle.....	52
Pédologie & hydrologie	53
Intégration de l'échelle microclimatique en conservation	53
CONCLUSION	55
BIBLIOGRAPHIE.....	57
ANNEXES.....	62
RESUME.....	73

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Les différentes échelles climatiques selon De Frenne et al. (2025).....	11
Figure 2 : Résolutions des échelles climatiques pour divers ectothermes de taille variée (de Pincebourde et Woods 2020).	12
Figure 3 : Phengaris alcon alcon sur <i>Molinia caerulea</i>	13
Figure 4 : Hampe florale unique de <i>Gentiana pneumonanthe</i> , composée d'un bourgeon et d'une fleur avec trois œufs.	14
Figure 5 : Cycle de vie de l'Azuré des mouillères, <i>Phengaris alcon alcon</i>	15
Figure 6 : Carte du réseau partenarial de l'étude et contextualisation du site des Landes du Pinail.....	16
Figure 7 : Cartographie du Pinail – Gentianes, Azurés et zones d'études	21
Figure 8 : Représentation schématique du principe de l'étude.	24
Figure 9 : Exemples de représentations graphiques des notions de pente et d'équilibre lors d'une étude microclimatique.	27
Figure 10 : Structure et hauteur de végétation par zone.....	30
Figure 11 : Suivis de la croissance de hampes de gentiane.....	31
Figure 12 : Nombre d'appâts (sur un total de 15) présentant des <i>Myrmica</i> , spp. par zone	32
Figure 13 : Probabilité de présence de <i>Myrmica</i> en fonction de la température du sol	32
Figure 14 : Distribution des T _{min} , T _{max} et T _{moy} mésoclimatique par zone et par période ..	33
Figure 15 : Températures macro- et microclimatiques (sonde b) par zone pendant la période de ponte	34
Figure 16 : Températures macro- et mésoclimatiques par zone pendant la période de ponte .	34
Figure 17 : Écart-type moyen entre les trois sondes microclimatiques, par zone et par période	34
Figure 18 : Distribution des T _{min} , T _{max} et T _{moy} microclimatiques par zone et par période	35
Figure 19 : Températures microclimatiques à fine échelle à un instant donné.	36
Figure 20: Variation de température d'un bourgeon en fonction du temps.....	36
Figure 21 : Valeurs des pentes des régressions linéaires entre macroclimat et mésoclimat par zone et par période.	38
Figure 22 : Régressions linéaires entre microclimat local et macroclimat par période pour trois zones étudiées.....	39
Figure 23 : Valeurs des pentes des régressions linéaires entre microclimats locaux et macroclimat, par zone et par période.	40
Figure 24: Comparaisons des variations de températures microclimatiques à fine échelle, microclimatiques locales, mésoclimatiques et macroclimatiques.....	41
Figure 25 : Valeurs des pentes des régressions linéaires entre microclimat fine échelle et macroclimat.....	42
Figure 26 : Valeurs des pentes de régression méso~macro en fonction de la structure de végétation	42
Figure 27 : Pente en fonction de la végétation locale.....	43
Figure 28 : Pente en fonction de la hauteur de végétation au niveau local	43
Figure 29 : Pente en fonction de l'abondance d' <i>Erica scoparia</i>	43

INTRODUCTION

Les activités humaines ont profondément modifié les équilibres écologiques à l'échelle de la planète. Destruction et fragmentation des habitats, surexploitation des ressources et introduction d'espèces exotiques envahissantes, combinées aux effets croissants du changement climatique, contribuent à ce qui est désormais qualifié de sixième extinction de masse des espèces (IPBES 2019). Face à cette crise de la biodiversité, les stratégies de conservation doivent être réinventées pour intégrer de nouvelles méthodes, prenant en compte la complexité des écosystèmes et les dynamiques climatiques locales. L'étude des microclimats, bien que connue depuis le siècle dernier (Kraus 1911; Geiger 1927), apparaît comme une piste prometteuse (De Frenne et al. 2025; Kempainen et al. 2024; Rebaudo et al. 2016). De nombreuses études des effets du climat sur les espèces sont basées sur des conditions macroclimatiques, c'est-à-dire à l'échelle de 100 km² ou plus. Cependant, tous les organismes ne subissent pas les changements environnementaux à la même échelle (Bramer et al. 2018; Pincebourde et Woods 2020; Potter et al. 2013). Les conditions thermohydriques qu'ils endurent sont intrinsèquement liées à leur taille et leur habitat, voire micro-habitat (Ma et al. 2021). Face à une pression climatique accompagnée de canicules et sécheresses de plus en plus intense, les microclimats peuvent offrir des conditions abiotiques particulières (Potter et al. 2013). Ces « refuges climatiques » pourraient jouer un rôle tampon des conditions extrêmes pour certaines espèces ectothermes sensibles. Les pratiques de gestion des espaces naturels apparaissent alors comme des leviers de conservation des écosystèmes en modulant les conditions microclimatiques à l'échelle de sites. Ces leviers sont aujourd'hui au cœur de plusieurs études, dont le programme *Les Sentinelles du Climat* en Nouvelle-Aquitaine, coordonné par l'association Cistude Nature.

Dans ce contexte, le site du Pinail dans le département de la Vienne, (Nouvelle-Aquitaine, France), géré par le GEREPI (Association de Gestion de la Réserve du Pinail), constitue un terrain d'étude particulièrement pertinent. L'un des enjeux majeurs de ce site est la conservation de la dernière population connue en Poitou-Charentes de l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon alcon*), un papillon rare et menacé, inféodé à des habitats humides. Très spécialisé, le cycle de ce lépidoptère dépend d'une plante hôte, la Gentiane pneumonanthe (*Gentiana pneumonanthe*), également patrimoniale en France, et de fourmis du genre *Myrmica* (Sellier et Bernard 2023; CBNSA 2017). Cette relation tripartite obligatoire rend l'Azuré particulièrement sensible aux changements environnementaux, car la disparition locale de la plante ou de la fourmi est suffisante pour l'exterminer.

Dès lors, une question centrale émerge : les microclimats peuvent-ils constituer un levier de conservation pour l'Azuré des mouillères ? Afin d'apporter des éléments de réponse à cette problématique, ce travail s'appuie sur une étude microclimatique préliminaire des stations connues de l'Azuré des mouillères et de la Gentiane pneumonanthe sur le site du Pinail, en collaboration avec Cistude Nature, le GEREPI et l'IRBI (Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte). Les objectifs sont de caractériser la variabilité microclimatique d'habitats issus de modes de gestion différents et d'en évaluer les éventuelles incidences sur la phénologie et la performance des espèces à l'étude. Il s'agira ensuite d'estimer leurs potentialités d'accueil pour *Phengaris alcon alcon*, et d'envisager leur intégration dans des stratégies de gestion adaptative.

PARTIE 1 : CONTEXTE

1.1 – Pertes de biodiversité & changement climatique

Constat sur la destruction du vivant

Depuis plusieurs dizaines d'années, le vivant subit un déclin sans précédent, marqué par une 6^e extinction de masse (Ceballos 2017; Barnosky et al. 2011). Le rapport global de l'IPBES¹ (2019) alerte : jusqu'à 1 million d'espèces végétales et animales pourraient être menacées d'extinction d'ici quelques décennies. Plus de 75 % des insectes volants ont déjà disparu en moins de trente ans (Hallmann et al. 2017). En France métropolitaine, selon la Liste rouge nationale (UICN 2012), 13 % des espèces de papillons évaluées sont menacés ou quasi-menacés. Ce constat est d'autant plus préoccupant que le rythme d'extinction s'accélère : les taux actuels sont 10 à 100 fois supérieurs à la moyenne observée sur les 10 millions d'années précédentes (Barnosky et al. 2011). Les responsables principaux de cette crise : les sociétés humaines modernes, à la fois directement et indirectement. En effet, le rapport de l'IPBES (2019) identifie cinq grandes pressions anthropiques responsables de la destruction du vivant, classées du plus au moins impactant : 1) Modification de l'utilisation des terres et des mers (urbanisation, agriculture, dégradation des habitats) ; 2) Exploitation directe des organismes (surpêche, chasse et récolte non durable) ; 3) Changement climatique ; 4) Pollution (plastiques, pesticides, nitrates, métaux lourds...) ; 5) Introduction d'espèces exotiques envahissantes (EEE).

Changement climatique

Le changement climatique, troisième facteur de pression sur la biodiversité, joue un rôle aggravant. Il affecte les espèces même dans les zones protégées, pourtant peu impactées par d'autres perturbations anthropiques. Le GIEC² (2023) anticipe plusieurs scénarios climatiques en fonction des trajectoires d'émissions de gaz à effet de serre. Ceux-ci prédisent une augmentation globale des températures, une modification des régimes de précipitations, une augmentation de la fréquence des événements extrêmes (sécheresses, canicules, inondations), ainsi qu'une élévation du niveau des mers. Un réchauffement de +2 °C pourrait entraîner la perte de plus de 50 % de l'aire de répartition pour 18 % des insectes, 16 % des plantes et 8 % des vertébrés étudiés (Warren et al. 2018).

Trois types d'impacts principaux du changement climatique sur la biodiversité sont généralement distingués :

- Phénologiques : décalage temporel des événements biologiques (floraison, reproduction, migration),
- Physiologiques : stress thermique, perturbation du métabolisme,
- Chorologiques : déplacement ou contraction des aires de répartition.

Des désynchronisations phénologiques peuvent donc émerger au sein des interactions mutualistes. Par exemple, les périodes d'activité des plantes hôtes, des insectes pollinisateurs ou des auxiliaires naturels peuvent ne plus coïncider, perturbant fortement des interactions

¹ Plateforme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques

² Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat

écologiques clés (Harvey et al. 2023). Ces effets, souvent synergiques, rendent certaines espèces plus vulnérables que d'autres, notamment les ectothermes, dont les fonctions vitales dépendent directement des conditions climatiques.

Les ectothermes : des espèces sentinelles du changement climatique

Les organismes ectothermes (ex : les reptiles, amphibiens, poisson et insectes) sont des animaux particulièrement sensibles aux variations climatiques. En effet, leur température corporelle dépend directement des sources de chaleur externes, et varie selon leurs capacités de thermorégulation (Harvey et al. 2023; Pincebourde et al. 2016). Dès lors, trois réponses biologiques sont envisageables pour ces espèces face à un changement climatique rapide (Pincebourde et Woods 2020; Pincebourde et al. 2016) : l'adaptation locale, si l'espèce est tolérante ou évolue rapidement ; la migration vers des zones plus favorables (plus hautes en altitude ou en latitude par exemple) ; ou l'extinction locale, si l'adaptation ou la dispersion ne sont possibles. Les insectes de petite taille, présentant souvent une faible capacité de dispersion et une dépendance à des micro-habitats particuliers, se trouvent donc en première ligne face à ces changements. L'étude de Pincebourde & Woods (2020) souligne que tous les organismes ectothermes ne sont pas affectés à la même échelle. Les insectes, comme tout ectotherme inféodé à des habitats spécifiques, peuvent être particulièrement impactés si leur micro-climat local est perturbé (voir partie 1.2).

Les espèces sentinelles des zones humides

Les zones humides figurent parmi les écosystèmes les plus menacés mondialement. Il est estimé que plus de 80 % de ces milieux ont disparu ou ont été fortement dégradés au cours de ces cents dernières années (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018). Les causes sont multiples : drainage, artificialisation des sols, pollution, conversion en terres agricoles, etc. Pourtant, les zones humides remplissent des fonctions écologiques essentielles : régulation des niveaux hydrologiques, filtration naturelle de l'eau, puits de carbone ou encore réservoirs de biodiversité.

Certaines espèces inféodées à ces milieux sont indicatrices de leur bon état écologique. Par leur spécialisation et leur sensibilité, elles permettent d'identifier les effets de pressions climatiques ou anthropiques subi par leur habitat. Parmi ces espèces, des papillons, amphibiens, ou encore certaines plantes hygrophiles jouent un rôle d'alerte écologique (Préau 2019; Poitou-Charentes Nature 2018). La disparition ou le déclin de ces espèces, comme *Phengaris alcon*, signalent souvent une altération profonde du fonctionnement écologique des zones humides (Cormont et al. 2013). Les efforts de conservation et de restauration écologique de ces milieux visent justement à rétablir leurs fonctions et leur capacité à accueillir une biodiversité patrimoniale, tout en résistant aux effets du changement climatique.

Stratégies actuelles de conservation

Face à l'érosion de la biodiversité, plusieurs stratégies de conservation sont développées. En France, elles s'articulent autour de plusieurs axes :

- la mise en place de réseaux écologiques (ex. Natura 2000, Trame Verte et Bleue, Réserves naturelles, sites des Conservatoires d'Espaces Naturels),

- l'attribution de statuts de protection aux espèces ou aux habitats menacés (directives européennes Faune-Flore-Habitats...),
- la restauration écologique d'habitats dégradés (renaturation, replantation, restauration hydraulique de zones humides...),
- les programmes de réintroduction d'espèces en danger.

Ces stratégies sont portées par divers plans nationaux et régionaux tels que la Stratégie Nationale pour la Biodiversité, les plans d'actions pour les zones humides, ou les plans nationaux d'actions pour certaines espèces ou habitats prioritaires (Commissariat général au développement durable 2020). Toutefois, malgré leur efficacité relative à court ou moyen terme, ces approches intègrent rarement de manière opérationnelle la question du climat et encore moins du microclimat, qui est pourtant essentielle pour les espèces sensibles aux variations fines des conditions abiotiques (ex. température du sol, humidité à l'échelle centimétrique). Or, dans un contexte où le changement climatique devient de plus en plus menaçant, la prise en compte des microclimats constitue un complément nécessaire aux actions existantes. Elle permet de penser la conservation non seulement en termes d'espaces protégés ou d'espèces cibles, mais aussi en tenant compte de la finesse des conditions environnementales réellement disponibles à l'échelle des organismes.

1.2 – Différentes échelles climatiques : du macroclimat aux microclimats

Définitions

Les études climatiques portent souvent sur les paramètres globaux, à faible résolution spatiale. Pourtant, la variabilité climatique est hiérarchisée selon plusieurs niveaux d'échelles (De Frenne et al. 2025; Valdés et Ehrlén 2022; Pincebourde et al. 2016; Kemppinen et al. 2024).

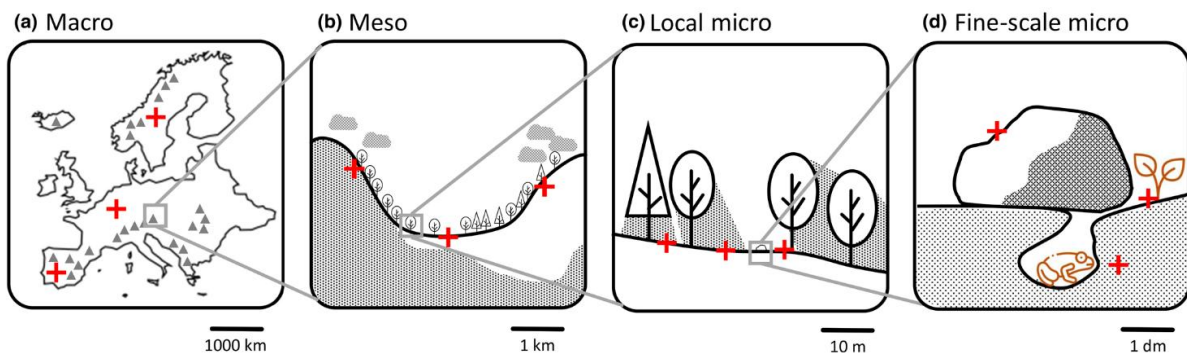


Figure 1 : Les différentes échelles climatiques selon De Frenne et al. (2025).
a) Macroclimat ; b) mésoclimat ; c) microclimat local ; d) microclimat à fine échelle

Le macroclimat, tel qu'illustré dans la Figure 1a, désigne selon De Frenne et al. (2025) le climat global ou régional. Il correspond à des données climatiques intégrées à des mailles de plusieurs dizaines ou centaines de km². Cette faible résolution spatiale s'accompagne d'une résolution temporelle elle aussi approximative : moyennes saisonnières de température, cumuls annuels de précipitations etc (De Frenne et al. 2025). Ce niveau est souvent utilisé dans les études et modèles de distribution des espèces.

Le mésoclimat se réfère à des variations locales, influencées par des facteurs géographiques intermédiaires : orientation d'un versant, effet d'une vallée, proximité d'un plan d'eau ou d'un

couvert forestier (Figure 1b). Il s'étend à l'échelle de quelques kilomètres, et traduit des contrastes plus précis dans un paysage.

Les microclimats correspondent à des conditions climatiques à haute résolution spatiale : quelques mètres voire centimètres pour les microclimats à plus fine échelle (Figure 1c et d). Ils sont fortement influencés par des éléments biotiques et abiotiques locaux (Pincebourde et Woods 2020), tels que la végétation, le sol, l'hydromorphologie ou les matériaux (pierres, bois morts, etc.).

Comme illustré dans la Figure 2, le choix de l'échelle d'analyse dépend de l'organisme étudié (par exemple : 10m pour le microclimat d'un lézard contre 1cm pour un acarien).

Pour les ectothermes de petite taille tels que les insectes, les microclimats sont déterminants. À leur échelle centimétrique, les insectes sont avant tout influencés par les conditions abiotiques au sein de la couche limite qui se développe sur les surfaces : la couche d'air relativement stable qui s'installe en réponse à la friction de l'air sur la surface. Ainsi, les insectes sont fortement influencés par les températures de surface au sein de cette couche limite (Pincebourde et al. 2021).

Études microclimatiques

Les microclimats peuvent jouer deux rôles majeurs, parfois contradictoires, selon leur configuration (Gril et al. 2023). D'un côté un effet tampon, en atténuant les conditions climatiques extrêmes. Par exemple, une litière forestière ou une dépression humide peut limiter les pics de chaleur ou les sécheresses sévères par rapport à l'environnement global. D'autre part, un effet amplificateur, lorsqu'une structure (pierre, tronc, sol sombre...) module la chaleur ou l'humidité, créant un micro-habitat plus chaud que le macroclimat. Ainsi, un microclimat ne constitue pas systématiquement un refuge climatique, il peut au contraire accentuer les contraintes environnementales. Ce phénomène a été identifiée dès le début du XXe siècle (Kraus 1911; Geiger 1927) et est aujourd'hui confirmé par des approches plus modernes (Bramer et al. 2018). Parmi ces nouvelles approches, la méthode dite de "slope & equilibrium" (pente & équilibre) développée par Gril et al. (2022) permet de quantifier ces variations microclimatiques. Ce concept de pente thermique sera repris dans la méthodologie de l'analyse des données, partie 2.4. Les scientifiques soulignent l'importance de cette hétérogénéité microclimatique (De Frenne et al. 2025) : elle crée des opportunités d'adaptation locale pour certaines espèces, en particulier dans un contexte de réchauffement global.

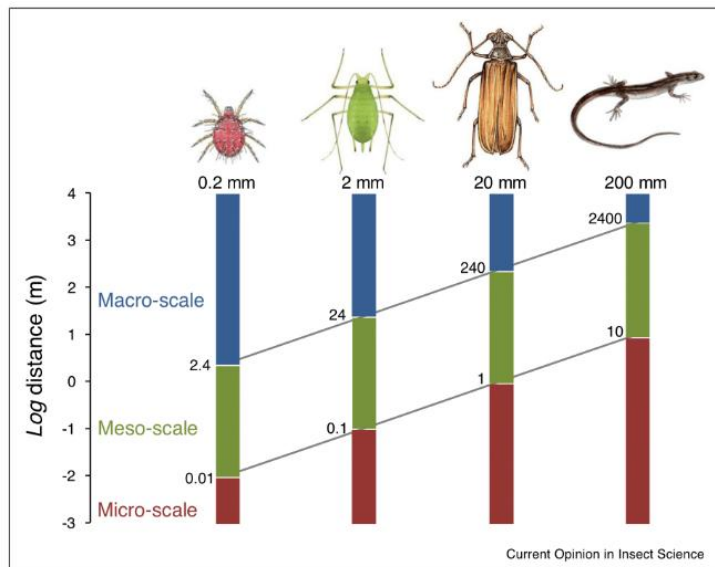


Figure 2 : Résolutions des échelles climatiques pour divers ectothermes de taille variée (de Pincebourde et Woods 2020).

Niches écologiques et mosaïques de microclimats

Les niches écologiques des ectothermes peuvent coexister dans une mosaïque de microclimats : un même site peut offrir plusieurs micro-habitats thermiques adaptés à différentes phases de leur cycle (Pincebourde & Woods 2020 ; Klecková & Klečka 2016 dans Mallard 2016). Cette diversité est bénéfique et permet une répartition fine des ressources microclimatiques. Ce cadre microclimatique est propre à chaque espèce en fonction de leurs besoins éco-physiologiques, leur taille et leurs sensibilités thermiques et hydriques. Il est particulièrement pertinent pour les espèces à fort enjeu, nécessitant une approche intégrative incluant les études climatiques pour comprendre leur cycle. Par exemple, la température à l'intérieur de la galerie creusée par un papillon (la Mineuse marbrée, *Phyllonorycter blancardella*) au sein des feuilles du pommier augmente graduellement (jusque +10°C) au fur et à mesure du développement de la larve, soulignant l'importance d'identifier le microclimat propre à chaque stade du cycle de vie (Pincebourde et Casas 2015). Les microclimats pourraient être un levier de conservation déterminant pour l'Azuré des mouillères, une espèce s'inscrivant dans un cycle complexe.

1.3 – L'Azuré des mouillères : relation tripartite

Une espèce à fort enjeu

L'Azuré des Mouillères (Figure 3), *Phengaris alcon alcon*³, est un papillon de la famille des lycénidés (Thomas et al. 1989). Il fréquente des milieux herbacés hygrophiles à mésophiles, tels que les prairies humides, prairies acides ou tourbières de basse altitude (habitats souvent fragmentés et en déclin). La répartition européenne de l'espèce est aujourd'hui très morcelée, avec des populations fragiles, instables et isolées (Gourvil et al. 2021; Dupont 2010). Elle est inscrite sur la liste rouge nationale (UICN) et fait l'objet de protections réglementaires via le réseau Natura 2000. Ses statuts de protection (vulnérable en ex_région Aquitaine, en danger critique dans l'ex région Poitou-Charentes) témoignent de son intérêt patrimonial élevé (Gourvil et al. 2021).



Figure 3 : *Phengaris alcon alcon* sur *Molinia caerulea*

Le cycle biologique de *Phengaris alcon*⁴ se décline en trois phases interdépendantes (voir Figure 5) (Dupont 2010; Sellier et Bernard 2023; Thomas et al. 1989). La première phase a lieu sur une plante spécifique : les œufs sont pondus sur les boutons floraux de la Gentiane pneumonanthe, *Gentiana pneumonanthe*, (Kuer et Fartmann 2005), et la larve de premier stade se nourrit exclusivement de la gynécée de cette plante. Vient ensuite une phase myrmécophile : au dernier stade larvaire, la chenille quitte la gentiane, se retrouvant au sol, et est recueillie par des fourmis ouvrières du genre *Myrmica*. Elle est ensuite intégrée à la colonie, où elle est nourrie comme une larve du couvain, via une stratégie coucou. Enfin, la métamorphose se fait dans la fourmilière et l'imago émerge soit à l'été suivant, soit à l'été N+1 (Dupont 2010).

³ Anciennement *Maculinea alcon alcon*, il est à différencier de *Phengaris alcon rebeli*, l'Azuré de la Croisette.

⁴ Dans ce rapport, « *Phengaris alcon* », « *P. alcon* » ou simplement « azuré » font dorénavant référence à *Phengaris alcon alcon*.

La Gentiane pneumonanthe : plante hôte

La *Gentiane pneumonanthe*, (Figure 4), *Gentiana pneumonanthe*, est une plante inféodée aux prairies humides à sol acide. En déclin à l'échelle nationale, la gentiane est protégée dans certaine région en France (CBN 2025) : elle est classée en danger sur la liste rouge régionale de Poitou-Charentes, et quasi-menacé en Aquitaine (ex-région). La plante est sensible à plusieurs facteurs : stress hydrique (sécheresses prolongées), eutrophisation favorisant la compétition avec d'autres plantes, fermeture des milieux, drainage ou encore changement d'usage des sols, réduisant ses habitats et/ou pouvant entraîner des modifications phénologiques (floraison plus précoce ou plus tardive, avec décalage vis-à-vis de la période de ponte). La phénologie de la floraison devient un indicateur critique pour le succès reproducteur de l'Azuré des mouillères : ponte et disponibilité de la ressource alimentaire pour les jeunes larves (Valdés et Ehrlén 2022; Dupont 2010). Un pied de gentiane est composé d'une ou plusieurs tiges, appelées hampes, à l'apex desquels se forment des bourgeons fleurissants entre juillet et octobre selon les régions et les conditions environnementales (Tela Botanica 2011). Dans cette étude, le terme " hampe florale " désigne spécifiquement des hampes présentant au moins un bourgeon.



Figure 4 : Hampe florale unique de *Gentiana pneumonanthe*, composée d'un bourgeon et d'une fleur avec trois œufs.

Les fourmis nourrices, Myrmica spp.

Comme pour plusieurs espèces de lycénidés (Thomas et al. 1989), les fourmis du genre *Myrmica* (notamment *M. scabrinodis*, *M. rubra*, *M. ruginodis*) jouent un rôle fondamental dans le développement larvaire final du papillon (Figure 5). La capacité de fourragement des ouvrières, c'est-à-dire leur recherche active d'alimentation, se fait dans un rayon maximum de deux mètres autour de la colonie (Elmes et al. 1998). De plus, les ouvrières seraient le plus actives lorsque la température au sol est comprise entre 17°C et 22°C (Kaufmann et al. 2014). Le succès du parasitisme des fourmis par *Phengaris alcon* dépend donc de la présence conjointe de *Gentiana pneumonanthe* à un stade bourgeonnant, et de colonies actives de *Myrmica* au moment où la chenille tombe au sol, le tout dans un micro-habitat aux conditions abiotiques précises (WallisDeVries et al. 2024).

Un cycle biologique menacé

Les études récentes montrent que le changement climatique provoque des désynchronisations (Cistude Nature 2022; Sellier et Bernard 2023; Maes et al. 2024) : avance ou retard de floraison des gentianes, décalage d'activité ou déclin de certaines espèces de *Myrmica*... À titre d'exemple, une population de *Phengaris alcon* a disparu du PNR⁵ de la Brenne suite au retardement de floraison ayant entraîné une chute importante du nombre de boutons accessibles à la ponte (Dupont 2010). L'Azuré des mouillères représente ainsi un modèle biologique pertinent pour étudier les effets croisés des microclimats et du changement climatique sur des espèces à cycle complexe. Sa conservation nécessite une approche intégrée, mêlant suivi phénologique de la plante hôte, évaluation des communautés de fourmis présentes, et

⁵ Parc Naturel Régional

caractérisation précise des microclimats susceptibles d’agir comme refuges ou pièges thermiques.



- 1** De juillet à septembre, Azurés des mouillères (*Phengaris alcon alcon*) mâles et femelles sont visibles et se rencontrent pour la fécondation.
- 2** La femelle pond ses œufs sur les boutons floraux de sa plante hôte : la Gentiane pneumonante (*Gentiana pneumonanthe*).
- 3** Après éclosion, la chenille pénètre directement dans le bourgeon, ou la fleur, pour se nourrir des graines encore en formation.
- 4** La chenille finit par se laisser tomber au sol. Trompées par des hydrocarbures cuticulaires semblables aux leurs, les fourmis (*Myrmica spp.*) prennent la chenille pour une des leurs et la ramène à la fourmilière.
- 5** Se faisant passer pour une larve du couvain, la chenille se fait nourrir par les fourmis pendant un an, voire deux, au sein de la colonie. Elle pourra y achever son développement.
- 6** À l'arrivée de l'été suivant, la chenille ayant formé sa chrysalide dans la fourmilière, émerge en tant que papillon.

*Figure 5 : Cycle de vie de l'Azuré des mouillères, Phengaris alcon alcon.
Le schéma est inspiré et alimenté par les travaux de Sellier et al. 2018 et Dupont, 2010.*

En Nouvelle-Aquitaine, la conservation de l’Azuré des mouillères mobilise un réseau d’acteurs engagés et impliqués à différents niveaux, de la gestion de terrain à la recherche scientifique.

1.4 – Des acteurs engagés

Cette étude s’inscrit à la croisée d’un programme de recherche, d’une réserve naturelle nationale, et d’un laboratoire scientifique spécialisé en entomologie.

Cistude Nature & le programme Les Sentinelles du Climat

Cistude Nature est une association de protection de la nature implantée près de Bordeaux, active à l’échelle de la région Nouvelle-Aquitaine (Figure 6). Elle mène diverses missions : réalisation d’inventaires naturalistes, suivis d’espèces et d’habitats, actions de sensibilisation, animation et coordination de plans de gestion...

En 2016, Cistude Nature initie le programme *Les Sentinelles du Climat*⁶, avec pour ambition de mieux comprendre les effets du changement climatique sur la biodiversité de la région. Ce programme repose sur le suivi écologique à long terme d’espèces dites « sentinelles », c’est-à-dire sensibles aux variations climatiques (température, précipitations, événements extrêmes). Parmi les espèces suivies figure l’Azuré des mouillères. Le programme s’appuie sur plusieurs sites de référence, choisis pour leur valeur écologique et leur représentativité. La Réserve naturelle nationale du Pinail fait partie des sites de suivis de cette espèce.

GEREPI & les Landes du Pinail

Situé dans le département de la Vienne en Nouvelle-Aquitaine (Figure 6), le site des Landes du Pinail est reconnu pour sa richesse écologique exceptionnelle. Il s’étend sur environ 923 hectares, mêlant landes humides, mares, forêts de feuillus et plantations de pins. Une cartographie de ces habitats figure en Annexe 2. Ce site a également reçu le label Ramsar, soulignant son intérêt international pour la conservation des zones humides. 142 hectares sont classés en Réserve Naturelle Nationale (RNN) depuis 1980 (Figure 6).

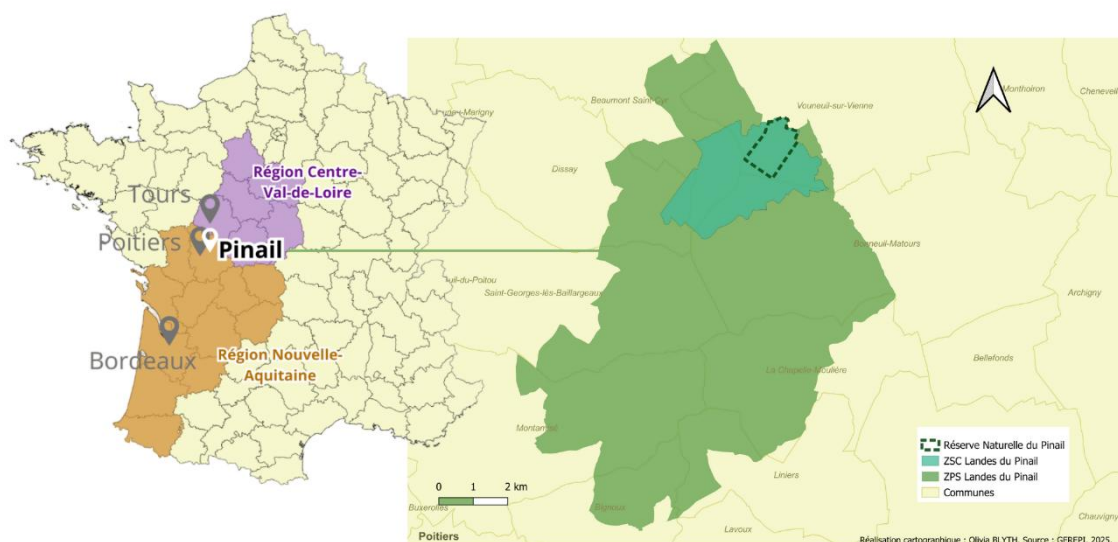


Figure 6 : Carte du réseau partenarial de l’étude et contextualisation du site des Landes du Pinail. A gauche : localisation des partenaires en France métropolitaine (Cistude Nature : Bordeaux, IRBI : Tours, GEREPI : Vouneuil-sur-Vienne). Zoom sur le Pinail à droite, site comprenant une Zone de Protection Spéciale (ZPS), une Zone Spéciale de Conservation (ZSC) ainsi qu’une Réserve Naturelle Nationale (RNN).

⁶ Pour plus d’informations, voir le site internet : <https://www.sentinelles-climat.org/>

La RNN du Pinail est gérée par l'association GEREPI, structure locale responsable de la conservation, du suivi scientifique et de l'accueil du public sur le site. Les secteurs hors réserves constituent la forêt domaniale des Mouillères et sont sous la gestion de l'Office Nationale des Forêts (ONF), accompagné par la LPO⁷ qui pilote le site Natura 2000 des Landes du Pinail.

Depuis 2021, le Pinail est intégré au programme *Les Sentinelles du Climat*, avec un suivi annuel de l'Azuré des mouillères et de son habitat. Ce suivi vise notamment à identifier si certains microclimats locaux jouent un rôle tampon, en atténuant les effets des sécheresses ou canicules sur les populations de l'espèce (Sellier et al. 2021). Dans cette optique, le site du Pinail est allé plus loin que d'autres sites du programme en 2025, en engageant une collaboration renforcée avec des experts en écologie thermique.

L'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI)

L'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI), est un laboratoire du CNRS et de l'Université de Tours (Figure 6), spécialisé dans la biologie et l'écologie des insectes. Au sein de cette unité, l'équipe INOV développe des travaux sur les interactions insectes-environnement, en y intégrant entre autres des concepts d'écologie thermiques. En associant températures, réponses physiologiques et microclimat à l'échelle de l'individu, les travaux montrent que le microclimat joue un rôle primordial dans la réponse des insectes face au changement climatique.

Ces trois structures - Cistude Nature, GEREPI et IRBI - réunissent des compétences complémentaires et illustrent la nécessité d'une approche transversale pour répondre aux défis induits par le changement climatique au regard de la biodiversité. Cette collaboration vise à intégrer les données microclimatiques aux enjeux de conservation, afin de proposer des outils opérationnels de gestion adaptative des milieux. Le site du Pinail constitue un terrain d'expérimentation privilégié, mais les résultats pourraient alimenter les réflexions à l'échelle régionale, voire nationale, sur l'intégration des microclimats dans les politiques de conservation des espèces menacées.

1.5 – Problématique, objectifs et hypothèses

Le site de l'étude : les Landes du Pinail

Le site du Pinail présente une mosaïque d'habitats favorables au développement de la Gentiane pneumonanthe, aux colonies de fourmis *Myrmica* et à *Phengaris alcon*. Ce site est reconnu pour sa biodiversité patrimoniale, mais aussi pour sa sensibilité face aux évolutions climatiques récentes (Sellier et al. 2021). Ces dernières années, plusieurs constats ont motivé l'étude :

- Déclin avéré de l'Azuré des mouillères, en particulier depuis la sécheresse exceptionnelle de 2022, malgré un suivi continu depuis plus d'une décennie ;
- Présence encore instable de la gentiane et déclin avéré, bien que sa surface de répartition se soit légèrement étendue depuis 2011 ;
- Manque de données précises sur les conditions thermohydriques locales favorables à chacune des espèces impliquées dans le cycle tripartite.

⁷ Ligue de Protection des Oiseaux

Le terrain de l'étude comprend la surface ZSC⁸ des Landes du Pinail (voir Figure 6 précédente), soit des secteurs dans et en dehors de la RNN du Pinail.

Un déficit de connaissances sur l'écologie thermique

Bien que *Phengaris alcon* soit étudié depuis plusieurs décennies (Thomas et al. 1989), l'écologie thermique et hydrique de l'espèce, de sa plante hôte et des fourmis *Myrmica* reste peu documentée. Or, les premières observations sur le site du Pinail suggèrent que certaines stations semblent mieux résister aux aléas climatiques, possiblement en raison de microclimats particuliers.

La compréhension fine de ces micro-variations environnementales pourrait permettre d'expliquer la persistance de certaines populations malgré les épisodes extrêmes, et d'orienter des mesures de gestion ciblées, en intégrant la dimension microclimatique dans les pratiques de conservation.

Problématique, objectifs & hypothèses de l'étude

La question centrale de cette étude est la suivante : les microclimats peuvent-ils constituer un levier de conservation pour l'Azuré des mouillères ? En d'autres termes, peut-on identifier des microclimats favorables à l'espèce, agir sur leur gestion ou restauration afin d'atténuer les effets négatifs du changement climatique local, et ainsi renforcer la résilience des populations de *Phengaris alcon*, sur le site du Pinail et ailleurs ? De cette problématique découlent trois grands objectifs :

- 1) Caractériser la variabilité microclimatique d'habitats issus de modes de gestion différents sur le site du Pinail
- 2) Évaluer les éventuelles incidences de la variabilité microclimatique sur la phénologie et la performance des espèces à l'étude, c'est-à-dire relier ces microclimats à la phénologie de la gentiane, à l'activité des fourmis *Myrmica* et à la réussite du cycle de l'Azuré des mouillères ;
- 3) Estimer les potentialités d'accueil des différents microclimats pour *Phengaris alcon*, en identifiant par exemple les micro-sites refuges potentiels en période de stress climatique (ex. vague de chaleur, sécheresse) ; et d'envisager leur intégration dans des stratégies de gestion adaptative.

À partir des connaissances existantes sur le système tripartite impliquant *Phengaris alcon*, *Gentiana pneumonanthe* et les fourmis *Myrmica*, plusieurs hypothèses ont été formulées afin d'évaluer les effets de la variabilité microclimatique à différentes échelles (macro-, méso-, micro-local et micro-fine échelle) sur la phénologie et la performance des espèces. Il a d'abord été supposé que les micro-habitats chauds et humides favorisent la ponte de *Phengaris alcon* (Valdés & Ehrlén, 2022), et que les zones trop denses ou fermées sont évitées. Il est attendu que les fleurs exposées au soleil présentent une thermie plus élevée que celles à l'ombre, et que ces conditions favorisent la ponte. En parallèle, les pratiques de gestion, en modifiant la structure de la végétation, sont supposées influencer le mésoclimat et le microclimat local, avec des prairies plus chaudes et des pare-feux ombragés plus frais. Une attention particulière a été portée sur les effets potentiels de cette variabilité microclimatique sur la synchronisation

⁸ Zones spéciales de conservation (ZSC)

phénologique entre les espèces : il est envisagé qu'un décalage entre la floraison de la gentiane et le cycle du papillon puisse être induit dans les habitats soumis à des contrastes thermiques importants, notamment par des effets microclimatiques locaux et à fine échelle. Il a également été estimé que les températures du sol peuvent impacter l'activité des fourmis *Myrmica*, essentielles à la réussite du cycle de *P. alcon*, celles-ci devenant inactives au-delà de 22 °C (Kaufmann et al. 2014). Ainsi, dans les sites les plus chauds, une désynchronisation entre la descente au sol des chenilles et l'activité des fourmis pourrait être observée. Enfin, la variabilité microclimatique est considérée comme un levier potentiel pour la conservation de l'espèce, notamment en identifiant des micro-sites refuges susceptibles de tamponner les effets des extrêmes climatiques (canicules, sécheresses), et dont l'intégration dans les stratégies de gestion adaptative pourrait être envisagée.

Contexte de l'étude

À retenir...

L'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon alcon*), est un papillon rare et menacé, à cycle biologique complexe impliquant une plante hôte (*Gentiana pneumonanthe*) et des fourmis du genre *Myrmica*. Ce cycle tripartite dépend d'un enchaînement précis dans le temps et dans l'espace, aujourd'hui menacé par des désynchronisations liées au climat (sécheresses, canicules, décalages phénologiques, etc.). La conservation nécessite donc une approche fine tenant compte des microclimats, ces conditions abiotiques locales souvent négligées. L'objectif de l'étude est d'évaluer si ces microclimats peuvent jouer un rôle de refuge ou de levier de conservation pour l'Azuré des mouillères, notamment en période de stress climatique. Le site d'étude, les Landes du Pinail (Vienne, Nouvelle-Aquitaine), fait l'objet d'un suivi dans le cadre du programme *Les Sentinelles du Climat*. Ce site offre une mosaïque d'habitats humides propices à l'espèce, mais reste vulnérable aux aléas climatiques. Trois objectifs structurent l'étude : caractériser les microclimats selon les modes de gestion (pâturage, fauche, brûlis, broyage...), évaluer leur influence sur la phénologie des espèces concernées (papillon, gentiane, fourmis), et identifier les conditions les plus favorables au maintien de *Phengaris alcon*. Ce travail s'inscrit dans une collaboration entre acteurs de terrain (Cistude Nature, GEREPI) et scientifiques (IRBI) pour intégrer l'échelle microclimatique dans les stratégies de gestion adaptative de la biodiversité menacée, dans un contexte de changement climatique.

PARTIE 2 : METHODOLOGIE DE L'ETUDE DES CONDITIONS MICROCLIMATIQUES DES STATIONS D'AZURE DES MOUILLERES SUR LE SITE DU PINAIL

Afin d'étudier les conditions microclimatiques du site et leurs effets potentiels sur la population de *Phengaris alcon*, en interaction la Gentiane pneumonanthe, et les fourmis du genre *Myrmica*, quatre étapes majeures sont élaborées : (1) le choix raisonné des zones d'étude, (2) l'élaboration du protocole de mesures climatiques à différentes échelles, (3) la collecte des données biotiques, et enfin (4) le choix des méthodes d'analyse prévues pour mettre en relation les différentes variables.

2.1 Choix des zones d'étude

Le site des Landes de Pinail ayant une surface d'environ 923 ha, un choix de zones d'étude de surface plus restreinte est nécessaire. Ces zones, d'environ 100m², sont sélectionnées en fonction de la présence ou non de gentianes et d'azuré, du type d'habitat et des pratiques de gestions.

Azuré des mouillères & Gentiane pneumonanthe : évolution des effectifs

Avant 2011, un inventaire naturaliste conduit par *Vienne Nature* permet de cartographier plusieurs stations de *Gentiana pneumonanthe*, majoritairement situées en dehors de la réserve, dans les pare-feux forestiers. À cette époque, la présence régulière de *Phengaris alcon* n'est cependant pas documentée. En 2010, deux zones situées au sud de la réserve, dites E et I (voir Figure 7), font l'objet de brûlis dirigés. Ces interventions ont favorisé un retour significatif de la gentiane, rapidement suivi par celui de *Phengaris alcon*. En effet, le brûlis crée un sol nu, réduisant la compétition et stimulant la germination de la banque de graines de gentiane (Sellier et al. 2018; Maes et al. 2024). Des suivis annuels ont alors été mis en place.

Depuis 2018, trois secteurs de la réserve, nommés E, T et Q (voir Figure 7), sont prospectés chaque année afin de quantifier le nombre d'œufs de papillon et le nombre de hampes florales de gentiane. Le secteur Q n'a jamais accueilli de sous-population de *Phangaris alcon*, malgré la présence de gentianes et de fourmis *Myrmica*. En 2018, les prospections sont également étendues aux zones hors-réserve, notamment sur les 40km de pare-feux et layons forestiers gérés par l'ONF (voir Figure 7). Ces derniers constituent des habitats ouverts parfois favorables, avec des densités de gentiane et d'azuré pouvant être nettement supérieures à celles observées en réserve. Entre 2018 et 2021, une forte régression des populations du papillon et de la densité de son hôte végétal a été constatée.

Depuis l'intégration du site du Pinail au programme « *Les Sentinelles du Climat* » en 2021, les suivis phénologiques sont standardisés dans trois quadrats de suivis de 10x10m dans les secteurs E, T et Q (Mallard 2021; Sellier et Bernard 2023). Les données récentes indiquent une baisse marquée des densités de gentiane et d'œufs dans les trois quadrats en lien avec les sécheresses estivales répétées (Sellier et Bernard 2023). Hors réserve, les 40km de pare-feux sont à nouveau prospectés en 2023 : le nombre de hampes floral inventoriées est divisé par trois (environ 38 000 hampes florales en 2018 contre 12 000 en 2023). Ces zones pourraient constituer des corridors écologiques, mais leur connectivité reste faible. À l'exception d'un hotspot identifié (pare-feu noté H sur la Figure 7), la densité de gentiane et les effectifs d'azuré

des mouillères demeurent faibles. Une cartographie de l'évolution des zones de présence de *Phengaris alcon* entre 2017 et 2023 figure en Annexe 3.

Typologie des habitats et pratiques de gestion

En réserve, les habitats se composent principalement de landes mésohygrophiles, landes sèches, landes à fougère aigle et landes mésophiles (cf. carte des habitats en Annexe 2). Les pratiques de gestion incluent le pâturage, la fauche tardive, les brûlis dirigés et la libre évolution, selon les secteurs. La fauche conservatoire, manuelle ou mécanique, réalisée tardivement en automne, permet de maintenir les milieux ouverts. Les brûlis dirigés, pratiqués depuis 2011 sur la réserve, favorisent le retour d'un sol nu propice à la germination de la gentiane (Dupont 2010).

Hors réserve, le paysage est dominé par des plantations de pin maritime (*Pinus pinaster*), des landes humides, et des landes mésophiles (cf. carte des habitats en Annexe 2). La gestion est assurée par l'ONF dans le cadre du site Natura 2000. Ces plantations réduisent significativement la surface d'habitats ouverts humides. Les pratiques de gestion forestières comprennent le broyage annuel des pare-feux, la fauche ou broyage des bords de chemin (notamment pour limiter le risque incendie), ainsi que la gestion irrégulière des layons interparcellaires, uniquement maintenus par le passage de véhicules forestiers (tracteurs, 4×4). Les pare-feux et layons, caractérisés par des landes plus ou moins humides, constituent néanmoins des habitats potentiellement favorables selon la gestion et la densité de végétation.

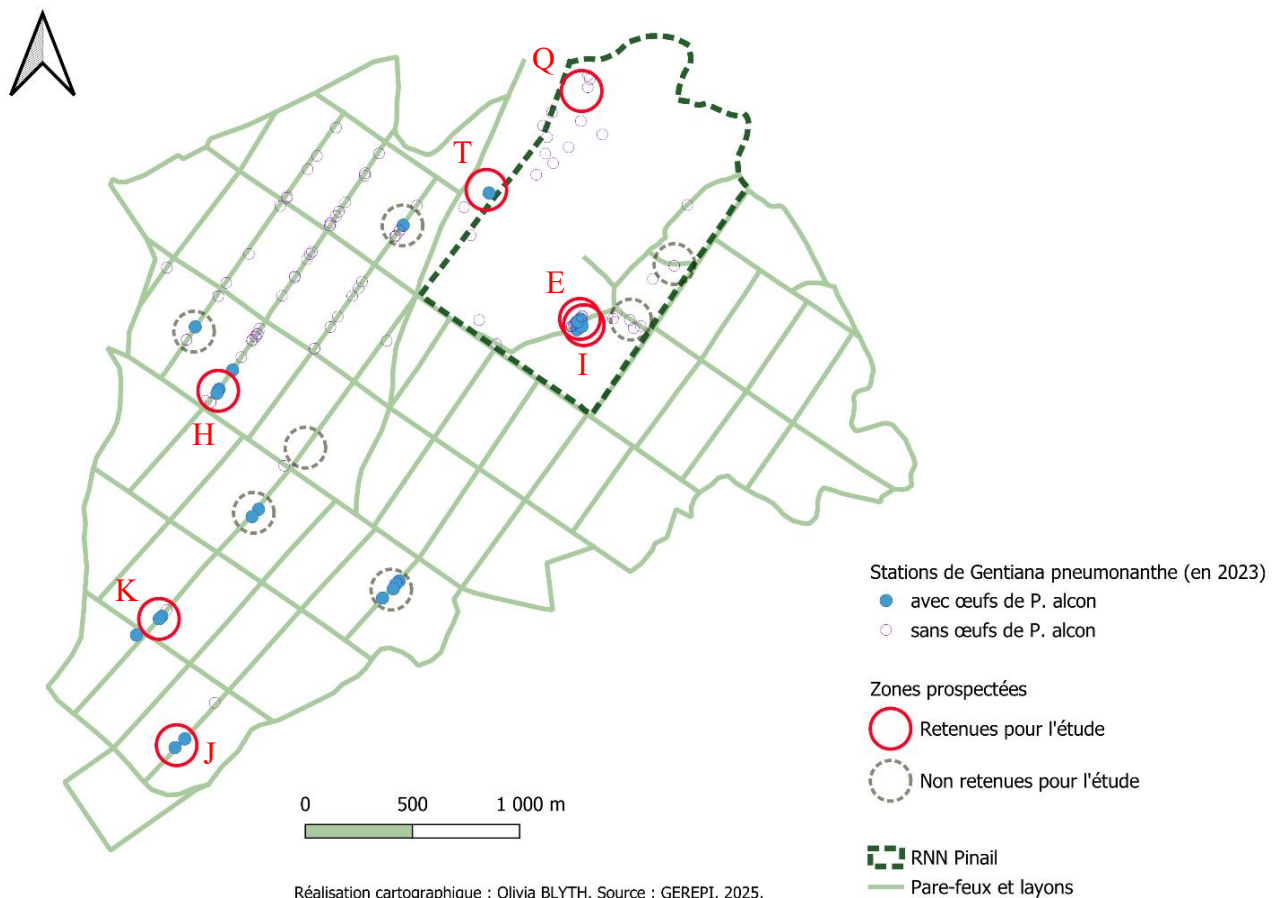


Figure 7 : Cartographie du Pinail – Gentianes, Azurés et zones d'études

Sélection des zones d'études

Parmi une quinzaine de secteurs prospectés, sept zones ont été retenues pour l'étude microclimatique (Figure 7). Ce choix repose sur plusieurs critères : présence ou absence de *Gentiana pneumonanthe* et de *Phengaris alcon*, diversité des pratiques de gestion et représentativité des types d'habitats. Les contraintes logistiques liées au temps de terrain, au nombre de capteurs disponibles et à la capacité d'analyse impose un nombre maximum de 6 ou 7 zones d'études. Les sept zones sélectionnées (E, H, I, J, K, Q et T⁹, voir Figure 7 et Tableau 1) couvrent une gamme de situations contrastées, allant de la lande pâturée aux pare-feux bordés de pins, incluant des zones historiquement favorables et d'autres potentiellement favorables à l'azuré mais où il est absent (ex. zone pâturée Q). Des photos de chaque zone figurent en Annexe 1.

Zone	Habitat	CORINE biotopes	Environnement	Gestion	G. pneumonanthe en 2023	P. alcon en 2023
Q	Landes mésophiles	Landes aquitano-ligerienne à <i>Ulex minor</i> et <i>Erica scoparia</i> (31.2393)	Milieu ouvert	Pâturage	+	-
T	Landes mésohygrophiles	Landes aquitano-ligerienne à <i>Ulex minor</i> , <i>Erica scoparia</i> et <i>Erica tetralix</i> (31.11 x 31.2393)	Milieu ouvert à semi-ouvert	Fauche non récente, libre évolution depuis 2023	++	+
E	Landes mésohygrophiles	Landes aquitano-ligerienne à <i>Ulex minor</i> , <i>Erica scoparia</i> et <i>Erica tetralix</i> (31.11 x 31.2393)	Milieu ouvert à semi-ouvert	Brûlis récent (automne 2023), fauche alternée avec zone I	+++	++
I	Landes mésohygrophile	Landes aquitano-ligerienne à <i>Ulex minor</i> , <i>Erica scoparia</i> et <i>Erica tetralix</i> (31.11 x 31.2393)	Milieu ouvert à semi-ouvert	Fauche récente (automne 2024) et brûlis non récent	++	+
J	Landes mésophiles à humides	Plantation de pins européens, layons forestier correspondant à une lande humide à <i>Molinia caerulea</i> (31.13)	Layon forestier bordé de pins	Gestion irrégulière	+++	+
H	Landes mésophiles	Landes aquitano-ligerienne à <i>Ulex minor</i> et <i>Erica scoparia</i> (31.2393)	Pare-feu ouvert bordé de landes	Broyage annuel à l'automne	+++	+
K	Landes humides	Landes humides à <i>Molinia caerulea</i> (31.13)	Pare-feu semi-ouvert bordé de landes et de pin	Broyage/Fauche annuel à l'automne	++	+

Tableau 1 : Caractéristiques générales des 7 zones d'étude sélectionnées

Les habitats et codes CORINE proviennent de la cartographie disponible en Annexe 2, mis-à-part pour le layon forestier (zone J) dont l'habitat a été caractérisé après observation terrain. Les deux dernières colonnes indiquent la présence de *Gentiane pneumonanthe* et d'Azuré des mouillères. Une quantification chiffrée et comparable des effectifs de gentiane et de papillon entre zone n'étant pas possible avec les données disponibles, les symboles "+" permettent simplement de visualiser quelles zones abrite les sous-population les plus ou moins importante.

⁹ Ces lettres n'ont pas de signification pour l'étude, elles ont été choisies à la fois pour reprendre des codes déjà utilisés par la réserve, et pour ne pas les confondre avec d'autres appellations employées par GEREPI.

Le Tableau 1 présente les caractéristiques écologiques et de gestion de chacune de ces zones. Les autres zones prospectées sont écartées de l'étude pour diverses raisons : absence de gentiane, milieux trop fermés peu favorables à *Phengaris alcon*, zones ayant les mêmes caractéristiques que d'autres, ou encore une faible densité d'œufs en 2023 laissant peu d'espoir pour une recolonisation en 2025.

2.2 Variables abiotiques : mesures climatiques

Macroclimat & Mésoclimats

L'échelle macroclimatique est assurée par une station météo (*Vantage pro2*) implantée sur la réserve en milieu ouvert à 1 mètre du sol (Figure 8). Elle fournit des mesures horaires de température, humidité relative, vent et ensoleillement, représentatives du site des landes du Pinail. Ces données sont disponibles tout au long de l'année.

Le mésoclimat, dans cette étude, correspond à l'environnement thermique et hydrique perçu par la gentiane et l'imago de l'azuré, soit à l'échelle de quelques centaines de mètres carrés (Figure 8). Un enregistreur *HOBO*, mesurant température et humidité relative à 1,30 mètre de hauteur, est installé de façon permanente depuis 2021 dans le secteur E dans le cadre du programme « Sentinelles du Climat ». Des enregistreurs de température seuls (enregistreurs *TidBit* placés dans un abri météorologique) complètent ces mesures dans chaque zone d'étude, également placés à 1,30 m de hauteur.

Les données sont relevées sur un pas de temps horaire, sur une période de déploiement allant de la mi-printemps (après accord de l'ONF, soit à partir de mai) jusqu'à début septembre. Cette période permet d'intégrer la phase de croissance printanière de la gentiane avant floraison, ainsi que la phase de bourgeonnement et de ponte.

Microclimat local

À cette échelle, couvrant quelques mètres carrés, le microclimat influence directement les larves de l'azuré, les fourmis et les gentianes. Dans chaque zone, trois sondes TOMST TMS sont installées dans des micro-habitats différents lorsque possible - par exemple : en zone ouverte, sous une végétation dense et en lisière - (Figure 8). Dans chacune des zones, chaque sonde est nommée a, b ou c. Dans les secteurs très homogènes, où la végétation est peu hétérogène, les trois sondes représentent le même micro-habitat. Ces sondes enregistrent la température à -6 cm, +2 cm et +15 cm du sol, ainsi que l'humidité du sol. C'est la température à +15cm du sol qui est principalement retenue pour l'étude microclimatique. La température à +2cm permet de mettre en lien température du sol et activité des fourmis (voir partie 2.3).

Les relevés sont effectués toutes les 15 minutes, sur la même période que les stations mésoclimatiques. L'objectif principal est de détecter les effets d'amplification ou d'atténuation thermique par rapport au macroclimat. L'humidité du sol ne sera pas traitée exhaustivement dans cette étude, mais un graphique présente des tendances en Annexe 8. La période de déploiement des sondes s'étend du printemps, après accord de l'ONF (à partir de mai), jusqu'à la fin de la période de ponte de l'azuré (début septembre).

Microclimat fine échelle

Cette échelle vise à caractériser précisément les conditions microclimatiques subies par les œufs et les premiers stades larvaires de l'azuré sur les hampes florales de gentiane. Des enregistreurs HOBO 4-channels sont installés au sol et équipés de quatre thermocouples fixés directement sur les hampes de gentiane (Figure 8). Chaque thermocouple est placé de sorte à mesurer :

- La température de surface des boutons floraux face Nord ;
- La température de surface des boutons floraux face Sud ;
- La température à l'intérieur d'un bourgeon ;
- La température ambiante à proximité immédiate des hampes.

Les mesures sont prises toutes les minutes afin de capturer les micro-variations thermiques, notamment celles générées ponctuellement par l'ombre portée de quelques brins d'herbe. Cette précision temporelle permet de saisir la variabilité fine des conditions subies par les œufs. Les enregistreurs ne sont déployés que dans un pare-feu ouvert, zone H (5 hampes florales équipées), le layon forestier zone J (4 hampes florales équipées), seules zones avec ponte confirmée fin juillet et en landes brûlées zone E (4 hampes florales équipées), bien que cette dernière zone ne présente pas de ponte. Un enregistrement isolé en landes non gérées, zone T, n'est pas présenté, faute de réplication. La période de déploiement est limitée à quelques jours ensoleillés pendant la période de ponte (du 28 au 31 juillet), afin d'étudier les conditions les plus critiques pour le développement des œufs.

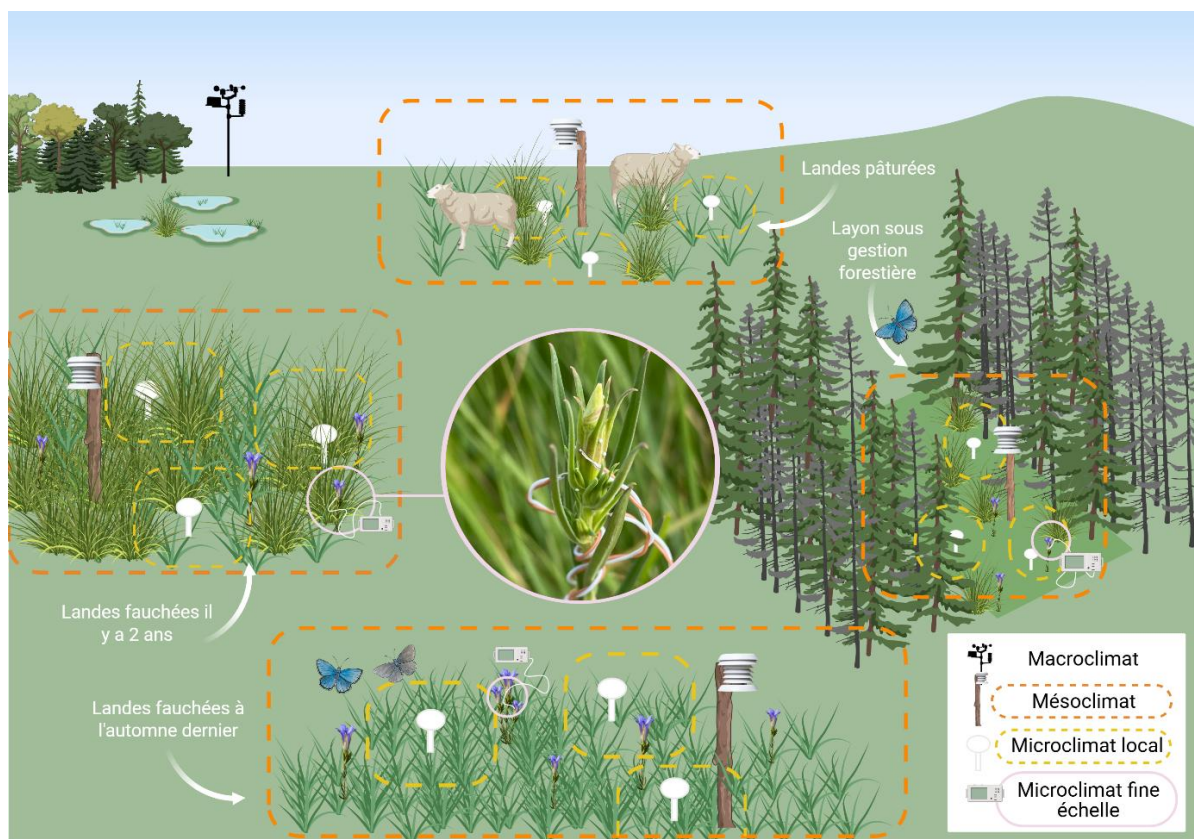


Figure 8 : Représentation schématique du principe de l'étude.

Quatre exemples de zones étudiées, résultants de différents modes de gestion, sont indiqués en blanc (layon forestier, landes pâturées, landes fauchées etc.). Chaque échelle microclimatique est suivie avec un enregistreur différent : une station météorologique pérenne (mât en haut à gauche noir) pour le macroclimat, des enregistreurs de température à 1,50 m du sol pour le mésoclimat, des enregistreurs de température proches et dans le sol pour le microclimat local et enfin, pour le microclimat fine échelle, des thermocouples filaires mesurant les températures de surface des gentianes (voir photo du bourgeon au centre).

Illustration réalisée avec BioRender.com ; les échelles ne sont pas respectées.

2.3 Variables biotiques

En complément des mesures abiotiques, plusieurs variables biotiques sont relevées afin de mieux caractériser les stations de *Phengaris alcon* et d'évaluer leur potentiel d'accueil. Ces relevés sont reliés aux conditions microclimatiques observées.

Phénologie de la gentiane

Un suivi phénologique est effectué sur 10 hampes de gentianes par zone. Au total, six passages ont lieu entre mai et juillet, durant lesquels sont notés les critères suivants :

- Nombre de hampes par pied (aux premiers et derniers suivis), données non traitées dans cette étude;
- Hauteur de la hampe (cm) ;
- Nombre de bourgeons par hampe floral¹⁰ ;
- Date de début de bourgeonnement ;
- Nombre d'œufs.

Ces données permettent d'évaluer si la dynamique de croissance des gentianes, un facteur clé dans la synchronisation du cycle de vie du papillon, varie selon les différentes zones d'étude.

Composition et structure de la végétation

Les relevés botaniques sont réalisés les 9 et 10 juin 2025. Pour chaque zone, les espèces dominantes sont déterminées à l'aide du coefficient de Braun-Blanquet (voir Annexe 4). Ces variables permettent de décrire la composition spécifique dominante de chaque zone. Par ailleurs, plusieurs descripteurs structuraux ont été mesurés par zone :

- Hauteur moyenne de la végétation (en cm),
- Hauteur maximale de la végétation (en cm) ;
- Structure générale de la végétation : herbacée ou buissonnante, classée en basse (≤ 35 cm), moyenne (36–59 cm) ou haute (> 60 cm).

À l'échelle du microclimat local, les espèces végétales à proximité directe des sondes a, b et c ainsi que la hauteur de cette végétation sont aussi relevées. Ces caractéristiques de végétation constituent des variables environnementales clés susceptibles d'influencer les conditions microclimatiques, et seront prises en compte dans l'analyse présentée en partie 2.4.

Au niveau du microclimat à fine échelle, deux variables permettraient d'évaluer l'ombre portée sur les gentianes. Premièrement, des photos grand angle sont prises au-dessus des hampe floral (vert le ciel) instrumentée avec des thermocouples. Ces images, via un traitement sous le logiciel *imageJ*¹¹, permettent d'estimer le taux de recouvrement végétal au-dessus des bourgeons. D'autre part, la différence de hauteur entre la hampe florale et la végétation adjacente permet d'obtenir une autre variable d'ombrage, cette fois-ci qualitative (gentiane exposée ou ombragée). Par soucis de forte corrélation entre ces variables, seulement l'une d'elle est retenu pour les analyses présentées en partie 3.2 : l'ombrage comme variable qualitative.

¹⁰ Une hampe floral est une hampe possédant au moins un bourgeon.

¹¹ <https://imagej.net/ij/index.html>

Présence et activité des Myrmica

Le protocole d'inventaire ciblé (Kaufmann et al. 2014), tiré du Plan National d'Action (Dupont 2010) a été mis en œuvre afin de vérifier la présence de *Myrmica*, toutes espèces confondues, dans chacune des sept zones étudiées.

Cinq appâts alimentaires (rillettes de thon et miel) espacés de deux mètres sont disposés autour de chaque sonde TOMST, soit 15 appâts par zone (105 au total). Les fourmis sont relevées 30min et 1h30 après la pose de l'appât. Elles sont conservées dans de l'alcool puis identifiées à la loupe binoculaire, d'abord au genre, puis à l'espèce par un expert (Yann Sellier).

Un autre protocole est appliqué sur 3 zones contrastées (landes brûlée E, landes fauchées I, layons forestier J) afin d'identifier l'intervalle de températures de fourragement des *Myrmica*, avec plusieurs passages entre mai et juillet à différents moments de la journée afin de couvrir une large amplitude thermique. Il s'agit de tester le seuil de 22°C au sol, au-dessus duquel les ouvrières ne seraient que peu ou pas actives (Kaufmann et al. 2014).

Comptage des œufs de Phengaris alcon

Les œufs sont comptés lors du déploiement des thermocouples (fin juillet) ainsi que lors du suivi annuel complet pour les quadrats E, Q et T (recherche exhaustive de toutes les hampes florales et œufs présents dans ces zones, suivis effectués chaque année dans la première quinzaine d'août).

Le comptage des œufs réalisé sur les hampes instrumentées avec thermocouples (fin juillet) permet de croiser les données de ponte avec les microclimats mesurés à fine échelle. Le nombre d'œuf est relevé sur les surfaces nord et sud du bourgeon équipé ainsi que sur la totalité de la hampe florale. Cette méthode n'a pas pour objectif d'estimer la densité totale d'œufs par zone, mais permet d'analyser les préférences microclimatiques de la femelle pour la ponte. Un inventaire exhaustif dans chaque zone, tel que celui conduit dans les quadrats permanents (Q, E, T), n'est pas reproduit dans cette étude, car il nécessiterait un effort d'échantillonnage considérable au cours de la première quinzaine d'août, incompatible avec les contraintes de ce rendu.

2.4 Analyse des données

L'ensemble des données collectées est structuré afin de permettre une analyse intégrative des paramètres climatiques (macro-, méso- et microclimats), des variables biotiques et des pratiques de gestion et ceux pour trois périodes définies entre mai et juillet. Les analyses statistiques ont été réalisées sous R (Version 2024.12.1+563).

Périodes d'études

Les périodes d'analyse comprennent quatre jours de printemps (période clé pour la croissance des gentianes), quatre jours de canicule (mise en situation de changement climatique, de températures extrêmes) et quatre jours pendant la période de ponte (pour évaluer les conditions microclimatiques subies par les œufs et larves sur les gentianes). Ainsi, les trois périodes sélectionnées sont les suivantes : printemps (du 23/05 00h00 au 26/05 10h00), canicule (du 29/06 00h00 au 02/07 10h00) et ponte (du 28/07 00h00 au 31/07 10h00).

Caractérisation des microclimats

Afin de caractériser les méso- et microclimats, il s'agira de calculer, pour chaque zone (et chaque sous-zone a, b, c dans le cas du microclimat local) des statistiques descriptives simples de température (température moyenne, minimale et maximale sur les 4 jours de chaque période) à chaque échelle climatique. Les résultats présentent également les valeurs des pentes de régression linéaire entre les microclimats et le macroclimat (voir méthodologie ci-après de Gril et al. 2023). Pour caractériser les microclimats à fine échelle, l'amplitude thermique entre la température de l'air, la température intérieure du bourgeon, ainsi que les températures des faces nord et sud du bourgeon sont analysées par zone, à un instant donné en conditions ensoleillées.

Comparaison microclimats-macroclimat : méthode de "Slope & Equilibrium"

L'approche s'inspire de la méthodologie publiée par Gril et al. en 2023. Elle repose sur deux indicateurs principaux (Gril et al. 2023) :

- L'*equilibrium* (équilibre) représente la température moyenne à partir de laquelle le microclimat ne diffère pas du macroclimat (Figure 9), par exemple lors de jours nuageux ou humides (flux radiatifs faibles).
- La *slope* (pente) correspond à la pente de la régression entre les températures micro- et macroclimatiques (Figure 9). Une pente inférieure à 1 indique une réduction de l'amplitude thermique, traduisant un effet tampon du micro-site. A l'inverse, une pente supérieure à 1 indique que le micro-site amplifie le réchauffement macroclimatique.

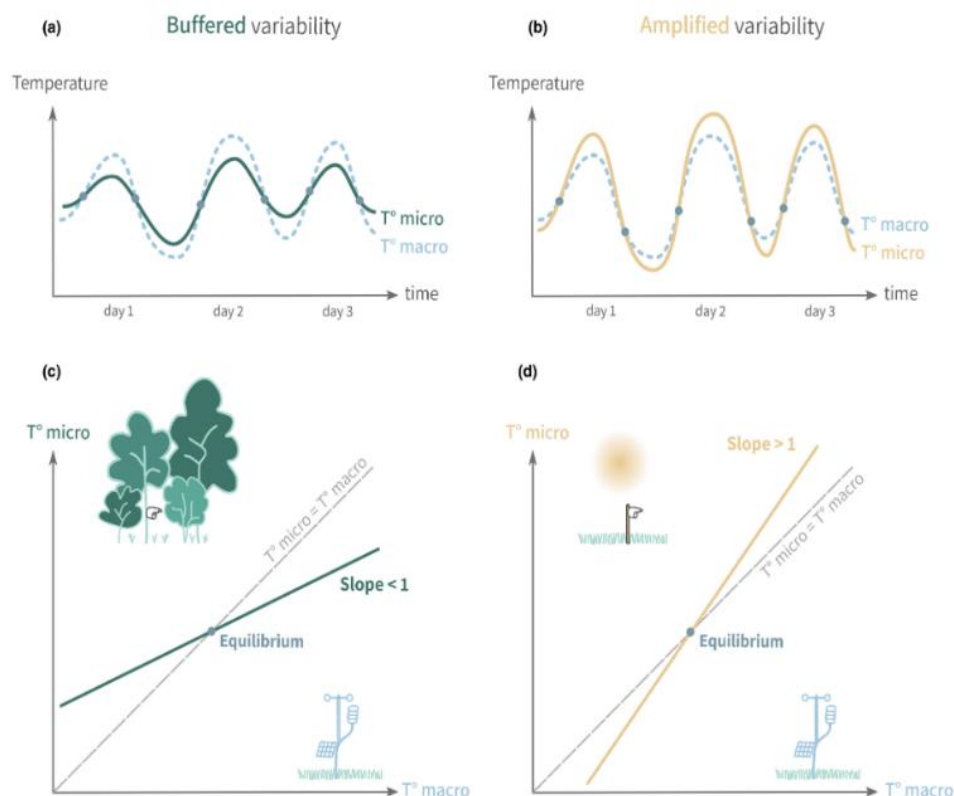


Figure 9 : Exemples de représentations graphiques des notions de pente et d'équilibre lors d'une étude microclimatique.

En a) et c), un microclimat forestier tamponne les effets du macroclimat. En b) et d), un microclimat prairial amplifie ces mêmes conditions macroclimatiques. Figure de Gril et al. 2023.

Pour cette étude, l'analyse se concentre sur les pentes à chaque échelle climatique (mésos-, micro- locale et micro- à fine échelle) et pour chaque période, à l'exception du microclimat à fine échelle, qui ne peut être étudié ici que durant la période de ponte. La significativité des pentes entre les différentes zones et sous-zones est testée à l'aide d'une ANOVA¹² suivie d'un test post-hoc.

Microclimat fine-échelle & ponte

Afin de caractériser les différences thermiques à l'échelle fine du bourgeon, une ANOVA à mesures répétées, suivie de tests post-hoc pairés (test de Tukey), est réalisée pour évaluer les écarts significatifs entre les températures relevées par les quatre thermocouples. Pour tester si les bourgeons exposés étaient plus chauds que les bourgeons ombragés, une variable d'ombrage évoqué en partie 2.3. est utilisé : si la différence entre la hauteur de la hampe et la hauteur de la végétation adjacente est supérieure à 10cm, alors la hampe est considérée comme exposé, ombragée sinon.

Pour évaluer l'influence des conditions microclimatiques sur le nombre d'œufs observés sur les hampes florales, un proxy de température est défini comme la valeur maximale enregistrée par chaque les thermocouples placés sur les surfaces des bourgeons le jour du comptage des œufs (29/07/2025). Ce choix est effectué afin de résumer les mesures continues de température en une valeur représentative comparable entre hampes et faces. Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) avec distribution de Poisson (condition d'application vérifiée) permettent de déterminer si les femelles de *Phengaris alcon* pondent préférentiellement sur une face du bourgeon (nord ou sud), potentiellement en lien avec les micro-conditions thermiques. Pour ce faire, quatre modèles sont comparés à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) : (i) un modèle nul, incluant uniquement l'effet fixe de la zone et l'effet aléatoire de la hampe équipée, utilisé comme référence ; (ii) un modèle intégrant l'effet de la face (Nord/Sud) ; (iii) un modèle intégrant l'effet de la température maximale à la surface du bourgeon (Tmax nord et Tmax sud) ; et (iv) un modèle intégrant l'ombrage des gentianes.

Variables explicatives des microclimats

Les valeurs de pente, calculées entre les températures microclimatiques et macroclimatiques, sont utilisées comme indicateurs des effets tampons ou amplificateurs du microclimat. Ces pentes sont ensuite interprétées en fonction de différentes variables biotiques et abiotiques propres à chaque zone d'étude, dans le but d'identifier les facteurs susceptibles d'expliquer les variations observées. À l'échelle du mésoclimat (c'est-à-dire à l'échelle de chaque zone), les variables suivantes sont prises en compte : l'espèce végétale majoritaire, le coefficient de Braun-Blanquet des espèces dominantes, la hauteur moyenne et la hauteur maximale de la végétation, le type d'habitat, ainsi que la pratique de gestion (pâturage, fauche, etc.). À l'échelle du microclimat local, deux variables supplémentaires ont été ajoutées : l'espèce végétale en contact immédiat avec la sonde, et la hauteur de cette végétation. Pour déterminer quelles variables influencent le plus les caractéristiques microclimatiques, des modèles linéaires mixtes sont utilisés. Ces modèles statistiques incluent systématiquement la pente et la période de l'année (printemps, canicule, ou période de ponte) comme variable explicative fixe, afin de tenir compte de la dynamique saisonnière. À l'échelle du mésoclimat, la zone d'étude a été

¹² Analyse de la variance, abrégé par le terme anglais ANOVA : analysis of variance.

intégrée comme effet aléatoire pour contrôler les variations interzones. À l'échelle du microclimat local, cet effet aléatoire correspond aux sondes individuelles dans chaque zone. Les conditions de validité des modèles, notamment la normalité des résidus et l'absence de valeurs aberrantes majeures, sont vérifiées (Annexe 7). Seuls les modèles avec un effet significatif sur la pente et présentant un $\Delta AIC > 2$ par rapport aux suivants sont retenus comme informatifs. Le modèle ayant l'AIC le plus faible est considéré comme le plus représentatif parmi ceux testés. (Burnham et al. 2011).

Avant les modélisations, les corrélations entre les différentes variables explicatives sont examinées, de manière à éviter d'intégrer dans un même modèle des variables fortement corrélées (positivement ou négativement), ce qui pourrait biaiser l'interprétation des résultats. Aucun modèle n'a été appliqué sur les pentes issues des mesures microclimatiques à fine échelle (face nord/sud des bourgeons), car ces pentes dépendent hypothétiquement des mêmes variables que celles testées pour le microclimat local.

Température et activité des fourmis Myrmica

L'objectif de cette analyse est de tester l'hypothèse selon laquelle l'activité de fourrageage des fourmis *Myrmica* diminue significativement lorsque la température du sol dépasse 22 °C. Les données sont exploitées en croisant la présence/absence des fourmis sur les appâts avec la température du sol mesurée à +2cm du sol par les sondes TOMST (utilisés pour caractériser les microclimats locaux). Ainsi est produite une courbe de probabilité d'occurrence des *Myrmica* en fonction de la température au niveau du sol.

Méthodologie de l'étude

À retenir...

Afin de comprendre les effets des conditions environnementales sur l'Azuré des mouillères et la Gentiane pneumonanthe, des mesures climatiques sont relevées à plusieurs échelles : macroclimat des Landes du Pinail, mésoclimat (à l'échelle de quelques centaines de mètres carrés), microclimat local (représentatif de quelques mètres carrés), et enfin le microclimat à fine échelle au niveau des hampes florales. Ces données sont croisées avec différentes variables susceptibles de moduler les microclimats : type d'habitat, pratique de gestion, composition et structure de la végétation. L'analyse de ses variables soulignera également leurs éventuels effets sur la phénologie de la gentiane et les populations d'azuré. Sept zones sont sélectionnées pour cette étude, garantissant une diversité d'habitat, de pratique de gestion, d'effectif d'azuré (nombre d'œuf) et de phénologie de gentiane. Les analyses reposent sur une approche comparative des températures aux différentes échelles via l'indicateur de "pente" (pente de la régression linéaire entre le méso- (ou micro-) climat et le macroclimat), permettant d'identifier les effets tampons ou amplificateurs des microhabitats. L'ensemble vise à mieux comprendre comment les interactions entre climat, végétation, fourmis et papillons influencent le maintien des populations de *Phengaris alcon* dans un contexte de changements environnementaux.

PARTIE 3 : RESULTATS

3.1 Caractéristiques biotiques des zones d'études

Végétation

L'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Molinia caerulea* (Molinie bleue), présente de manière dominante dans l'ensemble des zones. Dans certaines zones buissonnantes, comme le secteur pâturée (Q) et la zone de landes buissonnante non gérée récemment (T), elle coexiste à parts égales avec *Erica scoparia* (Bruyère à balais) et *Ulex minor* (Ajonc nain). En zone de landes brûlées (E), ces deux espèces sont également présentes, mais la molinie reste majoritaire.

Les hauteurs moyennes de végétation varient selon les zones (Figure 10), allant de 20 cm en lande fauchée (I) à 60 cm en lande buissonnante haute (T) ou layon forestier herbacée (J). Les hauteurs maximales atteignent jusqu'à 120–150 cm, dues soit à des touffes de molinie particulièrement hautes, soit à la présence ponctuelle de buissons denses de bruyère à balais. Quant à la végétation à proximité de chaque sonde microclimatique (espèce et hauteur), les données ne sont pas présentées en détail ici. Une forte hétérogénéité locale est observée (c'est-à-dire intra-zone), notamment dans les zones buissonnantes (landes pâturées Q et landes non gérées T). Dans les zones bordées par un habitat contrasté (pare-feu H, K et layon forestier J), la sonde "c", souvent en lisière, se distingue fréquemment par une végétation plus haute que les autres sondes de la même zone.

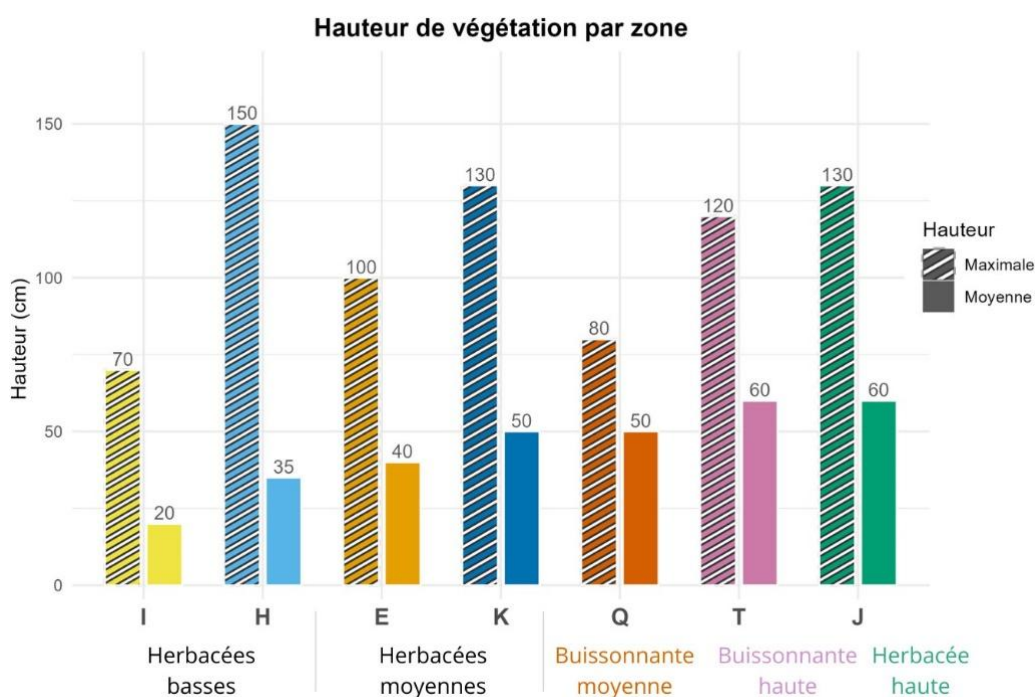


Figure 10 : Structure et hauteur de végétation par zone

Le maximum absolu de hauteur est représenté en barres hachurées et la hauteur moyenne de la zone sur en barres pleines. Le type de végétation correspondante est indiqué sous l'abscisse.

Gentiane

Des différences notables de phénologie sont observées chez la gentiane selon les zones d'étude, notamment en ce qui concerne la croissance des hampes. Au 31 juillet par exemple, les hampes mesurent en moyenne 22,4 cm sur le pare-feu herbacé K contre 8,8 cm en prairie fauchée (zone I). Elles sont en moyenne les plus courtes en zone pâturée Q (9,5 cm au 31/07) et les plus hautes dans le layon forestier, zone J (37,6 cm) (Figure 11). Pour effectuer ce suivi, 10 hampes florales différentes sont sélectionnées aléatoirement (quand c'était possible) à chaque passage. Ceci explique les « baisses » de croissances (Figure 11) dans le layon forestier J et la prairie fauchée I, qui sont simplement dus à l'aspect aléatoire des hampes sélectionnées, qui se sont avérées être en moyenne plus courte que les hampes sélectionnées au passage précédent.

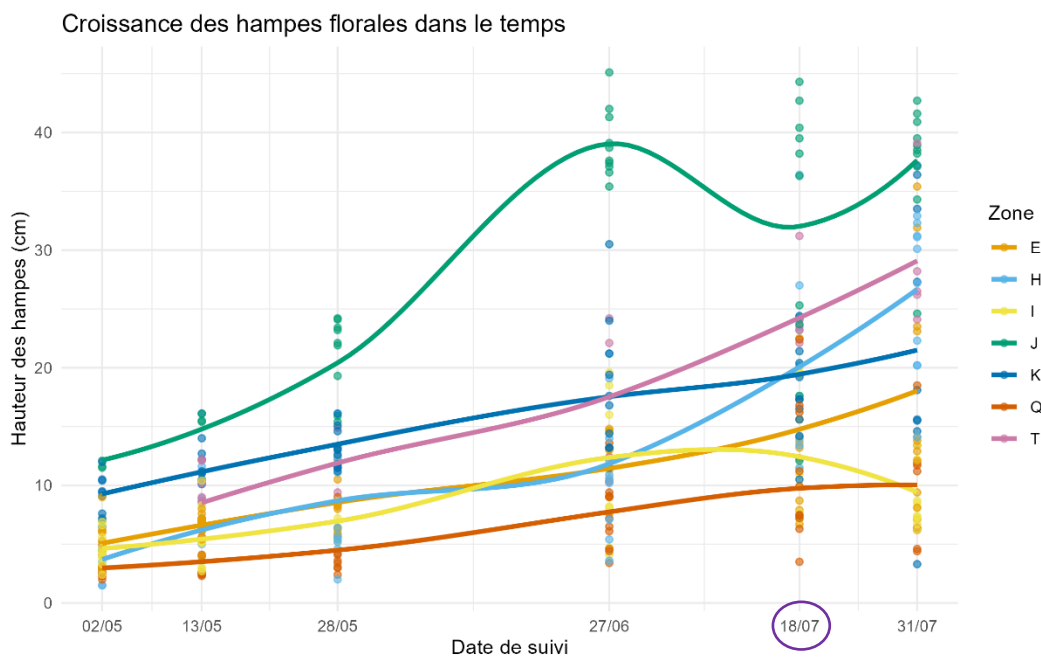


Figure 11 : Suivis de la croissance de hampes de gentiane

Les points colorés représentent les individus (hampes) mesurée à chaque passage. Les courbes tracent la moyenne des ces mesures pour chaque zone. La date entourée correspond au premier passage avec observation de bourgeons.

Le stade de bourgeonnement est observé pour la première fois lors du passage du 18 juillet : toutes les zones, à l'exception de la zone pâturée Q, présentent alors des hampes florales, c'est-à-dire des hampes comportant au moins un bourgeon.

Concernant la densité de gentianes, aucun protocole d'inventaire précis des pieds n'est mis en place au vue de la floraison tardive de l'espèce. Toutefois, les observations de terrain permettent d'estimer une abondance relative entre zones, fondée ici sur la quantité de hampes florales (hampes présentant au moins un bourgeon, et non le nombre total de hampes). Le classement observé est le suivant : $H > K > J > E > I > T > Q$. En effet, le pare-feu à herbe rase H contient de loin le plus de gentiane. Le pare-feu à strate herbacée plus longue K contient plusieurs dizaines de hampes. En layons forestier, une vingtaine de hampes sont observées, toutes bourgeonnantes fin juillet. Le prairie brûlée, zone E, présente plusieurs dizaines de pieds, mais très peu sont bourgeonnantes à cette date. Au 31 juillet toujours, aucun bourgeon n'est observé ni dans la prairie fauchée I (contenant néanmoins des dizaines de hampes), ni dans la zone de

landes buissonnantes (zone T, présentant moins de 10 hampes) ni dans la zone pâturée Q, présentant des dizaines de hampes toujours à un stade de développement précoce (sans bourgeons même au 12 août).

Myrmica

Dans le pare-feu à herbe rase (zone H), 100 % des appâts contiennent des fourmis du genre *Myrmica* (Figure 12), avec une diversité remarquable : *M. schencki* (6 appâts), *M. scabrinodis* (6 appâts), *M. ruginodis* (5) et *M. sabuleti* (1). C'est la zone présentant la plus grande diversité spécifique, les autres zones ne comptant que deux de ces quatre espèces au maximum. Dans les zones de landes E, Q et T ainsi que le layons forestier J, entre 6 et 8 appâts sur 15 contiennent au moins une espèce de *Myrmica*. À l'inverse, les landes fauchées I et le pare-feu K présentent moins de *Myrmica*, avec seulement 2 appâts positifs (Figure 12).

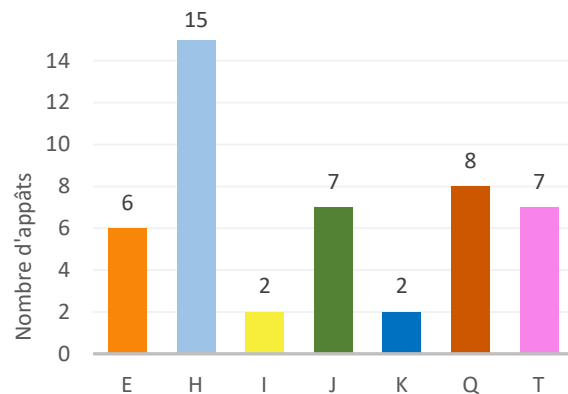
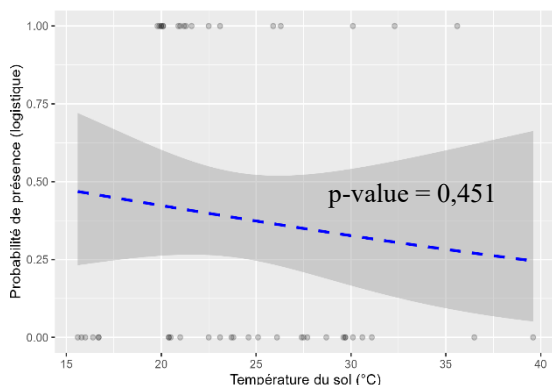


Figure 12 : Nombre d'appâts (sur un total de 15) présentant des *Myrmica*, spp. par zone



La majorité des appâts contenant des *Myrmica* sont associés à des températures de sol comprises entre 20 et 26 °C. Le modèle de régression logistique ne révèle aucune preuve statistique d'un lien entre la température du sol et la présence de *Myrmica* (glm binomial, p-value = 0,451) (Figure 13). La présence de fourmis est également observée ponctuellement à des températures plus élevées (jusqu'à 30, 32 et 35 °C).

Figure 13 : Probabilité de présence de *Myrmica* en fonction de la température du sol

Ponte

La première détection de pontes a lieu le 18 juillet, avec des œufs trouvés dans le pare-feu à herbe rase (zone H) et le layon forestier (zone J). Au 31 juillet, 48 œufs sont comptés sur les 5 hampes équipées de thermocouples dans le pare-feu broyé à strate herbacée basse (zone H), soit entre 5 et 19 œufs par hampe. Il est à noter que ces effectifs ont été remarqué sur des dizaines de hampes, ce qui permet d'estimer un nombre d'œufs sur la zone H d'environ 150. D'autre part, dans le layon forestier à herbe haute (zone J) 90 œufs sont concentrés sur seulement 4 hampes (entre 13 et 36 œufs par hampe). Aucune ponte n'est observée dans les cinq autres zones à cette date.

Lors du passage le 13 août (suivis annuel des quadrat en secteurs de landes pâturée Q, brûlée E, et non gérée T) aucun œuf n'est observé en Q, ni en E (ni en zone fauchée I accessoirement). 24 œufs sont comptés sur une hampe florale de gentiane dans le secteur de landes buissonnantes T, quelques mètres en dehors de la zone d'étude. Ces suivis mettent en avant la chute drastique des effectifs de hampes florales et d'œufs depuis 2021. A titre d'exemple, plus de 230 hampes

florales et 32 œufs étaient comptés en landes brûlée (zone E) en 2024, contre 42 hampes florales et 0 œuf cette année.

La répartition des œufs sur les gentianes lors de la ponte semble aléatoire, sans préférence claire en lien avec la température ou l'exposition au soleil. Cette affirmation provient d'observation de femelles de *Phengaris alcon* sur le terrain, et est ensuite confirmé par les résultats de la partie 3.3.

3.2 Caractéristiques climatiques des zones d'études

Mésoclimats

L'analyse descriptive des températures mésoclimatiques (minimales, maximales et moyennes journalières) sur les trois périodes d'intérêt - printemps, canicule et ponte - montre des profils thermiques globalement comparables entre les sept zones étudiées (Figure 12 a, b et c).

En ce qui concerne les températures moyennes journalières, elles suivent naturellement les mêmes tendances entre chaque zone, avec une moyenne générale qui s'élève avec les saisons : environ 14-16°C au printemps, 18-20°C pendant la ponte et 27-29°C durant la canicule.

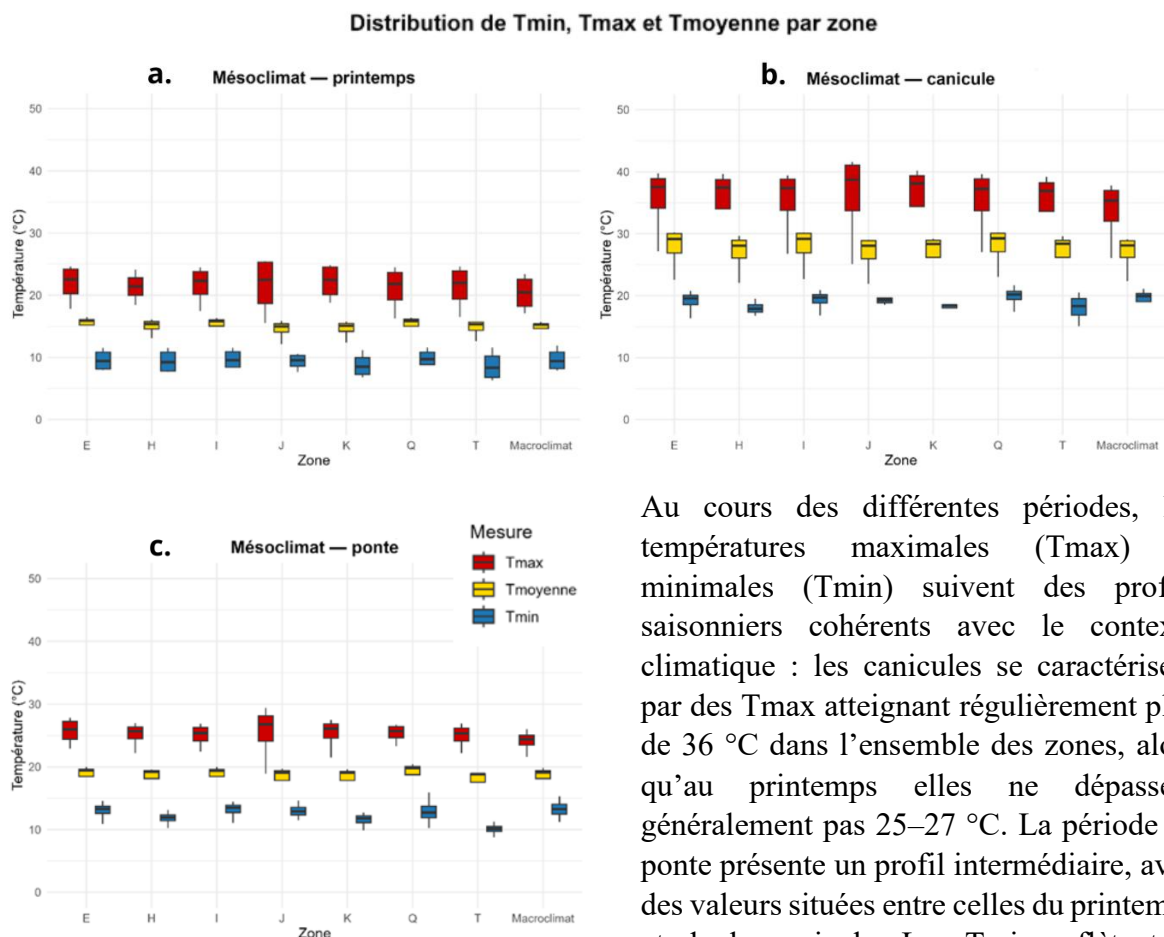


Figure 14 : Distribution des Tmin, Tmax et Tmoy mésoclimatique par zone et par période

Au cours des différentes périodes, les températures maximales (Tmax) et minimales (Tmin) suivent des profils saisonniers cohérents avec le contexte climatique : les canicules se caractérisent par des Tmax atteignant régulièrement plus de 36 °C dans l'ensemble des zones, alors qu'au printemps elles ne dépassent généralement pas 25–27 °C. La période de ponte présente un profil intermédiaire, avec des valeurs situées entre celles du printemps et de la canicule. Les Tmin reflètent la même logique, variant en moyenne entre 6–11 °C au printemps, 11–14 °C pendant la

ponte, et 18–21 °C en période de canicule. Des disparités notables apparaissent toutefois entre les zones pour les Tmax. Le layon forestier (zone J) se distingue par sa plus forte variabilité et

par des maxima particulièrement élevés. Lors de la canicule, ce site enregistre des valeurs supérieures de 2 à 3 °C par rapport aux autres zones voisines (par ex. 39,5 °C contre 36,5–37 °C), et il détient également le record de température maximale ponctuelle observée sur l'ensemble du suivi. Ces écarts, bien que ponctuels, illustrent une intensification des différences mésoclimatiques en période chaude (Figure 16).

Concernant les Tmin, les disparités sont surtout marquées en été (période de ponte et canicule), tandis qu'elles restent plus faibles au printemps. Les zones de landes buissonnantes T et les pare-feu H et K apparaissent comme les zones ayant des Tmin les plus basses, avec des minima inférieurs de 3 à 4 °C par rapport aux zones.

Ces résultats soulignent que, même à une échelle spatiale réduite (maximum 2 km entre les zones), des contrastes thermiques significatifs existent, renforçant l'hétérogénéité mésoclimatique du site d'étude.

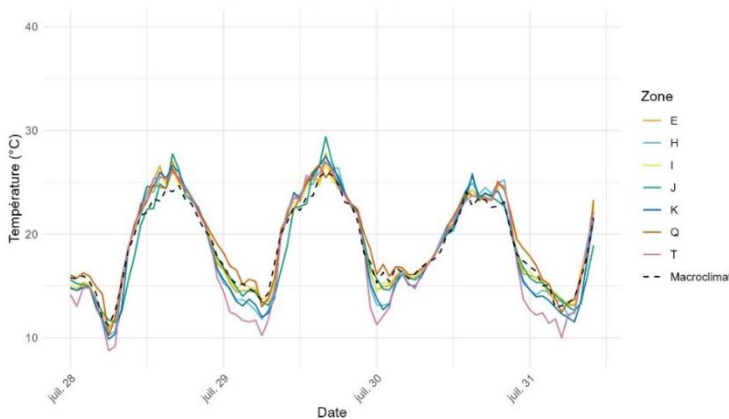


Figure 16 : Températures macro- et mésoclimatiques par zone pendant la période de ponte

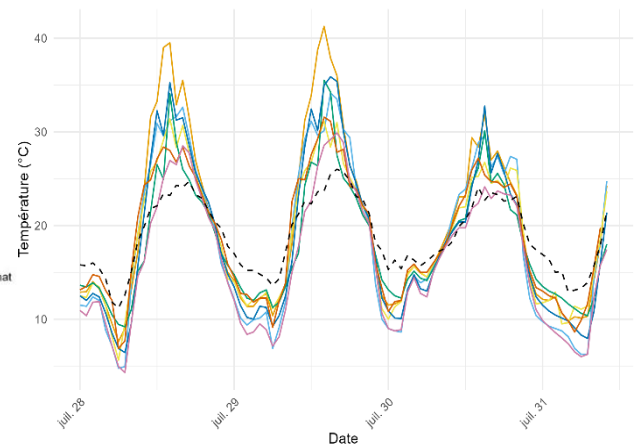


Figure 15 : Températures macro- et microclimatiques (sonde b) par zone pendant la période de ponte

En pointillé noir, les valeurs macroclimatiques permettent de voir les différences notables entre macro-méso- et microclimat. La nuit, de grands écarts sont visibles (jusqu'à 5°C de différence entre les mésoclimats), accompagné de pics de chaleur la journée, encore plus marqué à l'échelle microclimatique (plus de 10°C d'écart entre les zones).

Microclimats locaux

L'analyse des températures microclimatiques locales enregistrées par les trois sondes placées dans chaque zone révèle des variations bien plus marquées qu'au niveau mésoclimatique (Figure 15).

Les écarts-types des températures horaires entre les trois sondes permettent d'évaluer l'hétérogénéité thermique locale. De plus, ces écarts sont d'autant plus marqués que la température n'est élevé (écart-types plus important pendant l'été, canicule et période de

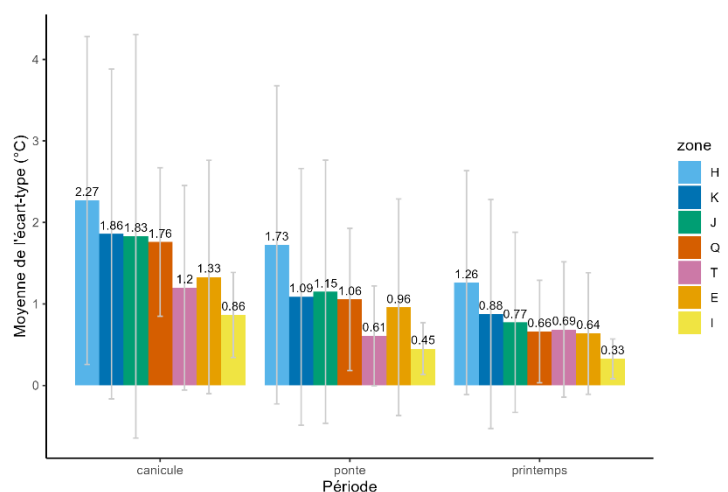


Figure 17 : Écart-type moyen entre les trois sondes microclimatiques, par zone et par période

ponche, qu'au printemps). La prairie fauchée (zone I) présente une forte homogénéité microclimatique, avec des écart-type faibles (0,33 à 0,86°C) entre sondes. À l'inverse, les zones de pare-feu H et K, et le layon forestier J présentent une hétérogénéité plus marquée (écart-type entre 1,15°C, 2,27°C selon les zones en été), liée à la présence d'une sonde "c" placée en lisière, dans des micro-habitats plus contrastés (lisières de pinèdes ou formations hautes de bruyère à balais).

Sur les quatre jours de printemps (Figure 18a), les températures sont modérées. Les zones de landes brûlées E, landes buissonnantes T et pare-feux K et H présentent des températures maximales plus élevées que les autres d'environ 2 à 4°C en moyenne. Le layon forestier J montre des Tmax en moyenne moins élevés. Les zones T et H présentent aussi les Tmin les plus bas.

Pendant l'épisode caniculaire, les différences s'accroissent. La prairie brûlée (zone E) et le layon forestier J enregistrent les températures maximales les plus élevées (jusqu'à 46 °C), bien que ces Tmax ne soient que ponctuel pour la zone J, et plus récurrentes en landes E. Les pare-feux entretenus (zone K et H) suivent, soulignant un effet de chaleur plus marqué dans ces zones.

Le layon forestier J et les landes buissonnantes T affichent les températures les plus faibles en moyenne. Pendant la période de pontche, l'évolution des températures journalières montre une dynamique similaire à celle observée lors de la canicule. Les zones E, K et H restent les plus chaudes, tandis que J et T restent les plus fraîches. Les zones fauchées I et pâturées Q présentent un profil thermique relativement similaire, mais avec des pics plus élevés dans la zone I, indiquant une exposition plus forte. (Figure 18). Finalement, la Figure 15 montre que durant cette période de pontche, un écart de plus de 10°C est observé sur ce microclimat local entre la zone la plus chaude (E) et la plus fraîche (Q ou T) au pic de chaleur en milieu de journée.

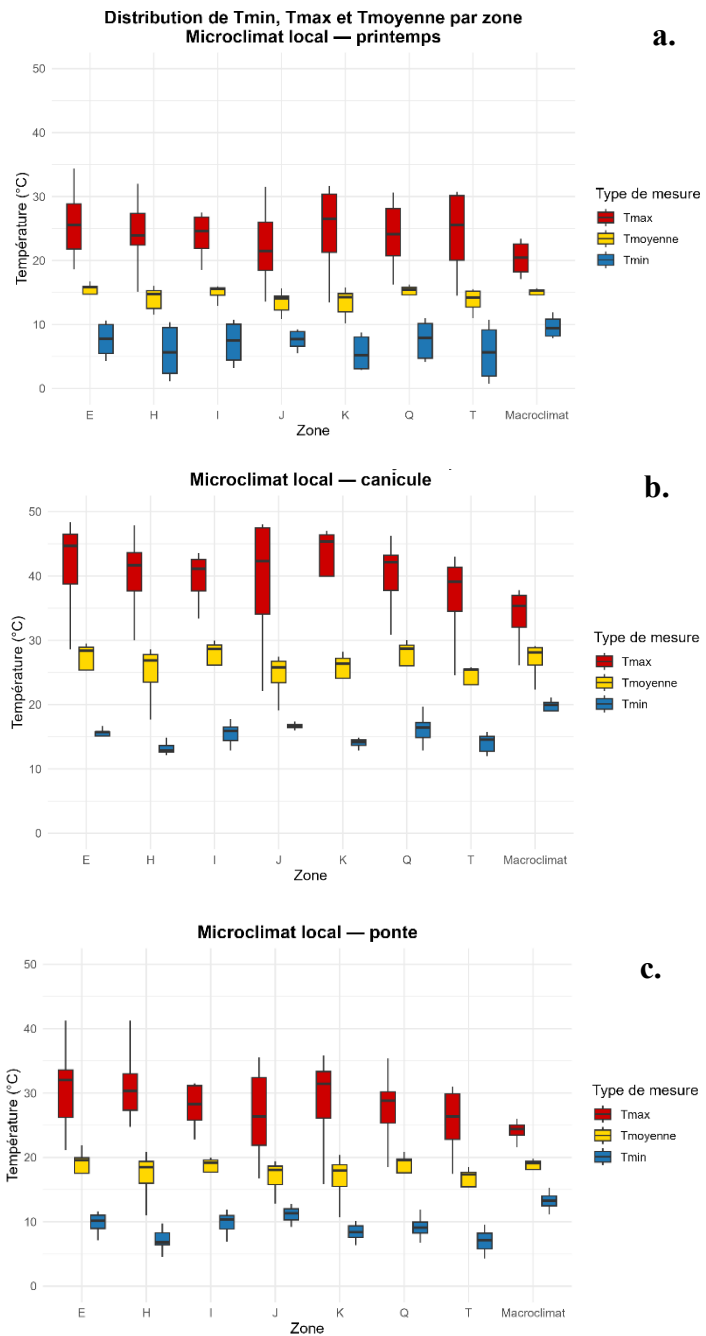


Figure 18 : Distribution des Tmin, Tmax et Tmoyenne microclimatiques par zone et par période

Microclimats à fine échelle

Une analyse ANOVA suivie de tests post-hoc montre qu'il existe des différences significatives entre la température mesurée sur la face nord des bourgeons, celle sur la face sud, l'intérieur du bourgeon, et l'air ambiant à proximité des bourgeons. La surface nord est moins chaude que la surface sud (de $-0,24^{\circ}\text{C}$ en moyenne ; $t = -2.706$; $p = 0,034$). La surface nord est également moins chaude que l'air ambiant ($-0,41^{\circ}\text{C}$; $t = -4.659$; $p = 1.920\text{e-}05$). En revanche, aucune différence significative n'est observée entre la surface sud et l'air ambiant ($t = -1.953$; $p = 0.206$). Enfin, l'intérieur du bourgeon est moins chaud que l'air ambiant ($-0,44^{\circ}\text{C}$; $t = 4.973$; $p = 4.03\text{e-}06$). Ces écarts, pouvant atteindre $\pm 3^{\circ}\text{C}$ (Figure 19 et Figure 20), montrent que la structure du bourgeon et son exposition influencent finement la température. Toutefois, les températures peuvent ponctuellement être similaires en fonction du moment (date, heure) et de la localisation de la hampe florale.

La Figure 20 illustre les fluctuations thermiques pendant 2h lors d'un après-midi ensoleillé. Les températures des différentes zones du bourgeon suivent une dynamique semblable à celle de la température de l'air à proximité de la fleur, avec toutefois des amplitudes plus importantes notamment, dans cet exemple, entre l'intérieur du bourgeon et sa surface exposée au soleil (sud) pouvant différer de près de 3°C .

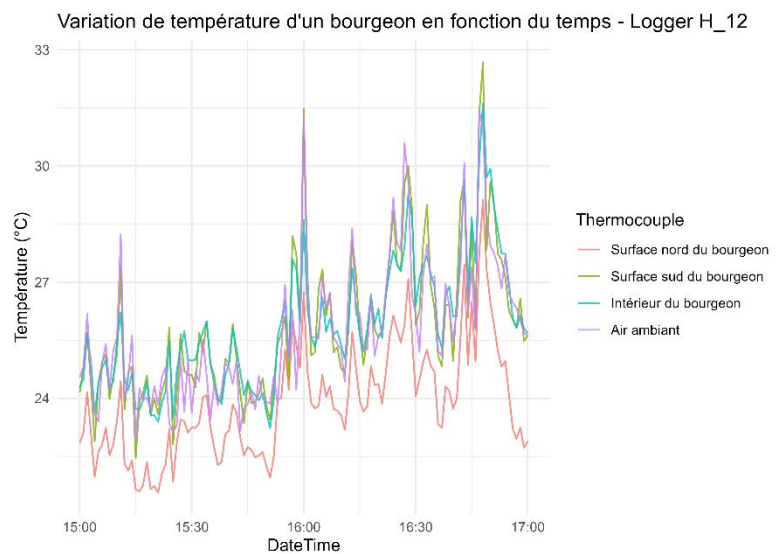


Figure 20: Variation de température d'un bourgeon en fonction du temps
Exemple d'une hampe florale en pare-feu à herbe rase (zone H).
Enregistrement toute les minutes sur une période de 2h (15h-17h) le 30 juillet 2025 (météo ensoleillée).

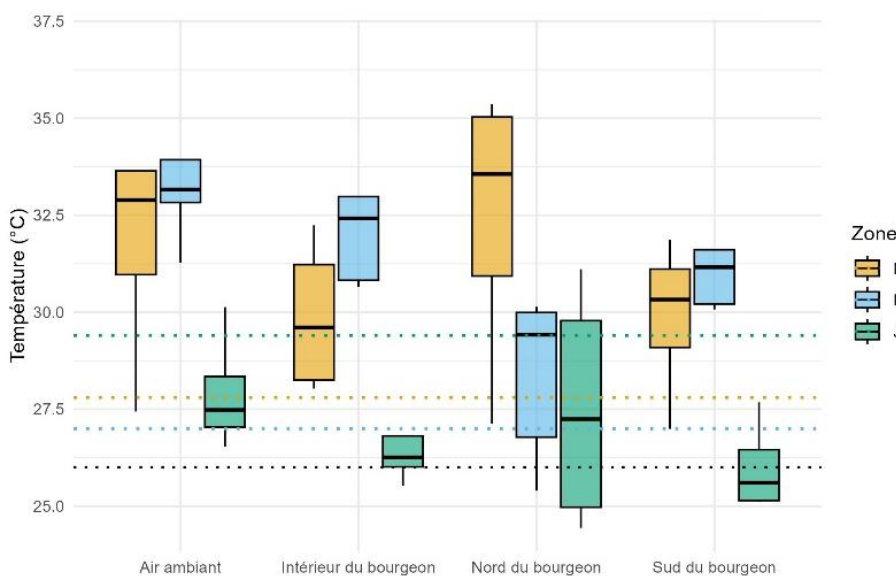


Figure 19 : Températures microclimatiques à fine échelle à un instant donné.

Amplitude de température de l'air, de l'intérieur du bourgeon, et des surfaces nord et sud des bourgeons des hampes de différentes zone, le 29 juillet 2025 à 16h. Les lignes pointillées verte, jaune, et bleu représente respectivement la température mésoclimatique du layon forestier J, des landes brûlées E et du pare-feu à herbe

Les températures en Figure 19 (correspondant à un instant t ensoleillée avec un pic thermique) confirme que les températures internes des bourgeons sont souvent plus basses que les surfaces

exposées. La face nord des bourgeons dans le secteur des landes brûlée (zone E) peut atteindre des valeurs supérieures à 35°C, illustrant une surchauffe (par rapport au mésoclimat) malgré l'exposition non directe. De fortes différences existent entre zones : dans le layon forestier (zone J) par exemple, les températures restent plus modérées sur toutes les positions, avec des températures florales inférieures à la température du mésoclimat. La température interne du bourgeon ne diffère pas significativement selon l'ombrage de la gentiane (Wilcoxon: $p = 0,065$), mais une tendance montre que les bourgeons ombragés sont en moyenne 0,63°C plus frais que les bourgeons exposés au soleil.

Quatre modèles avec différents niveaux de prédicteurs ont été comparés (voir partie 2.4), mais le modèle nul présentait l'AICc le plus faible, indiquant qu'aucun gain explicatif n'est apporté par l'ajout des prédicteurs. Aucune influence significative de la face, de la température maximale, ou de l'ombrage sur le nombre d'œufs n'a pu être mise en évidence (p -value > 0.05). En effet, la répartition des œufs entre nord versus sud ne diffère pas d'une distribution 50-50 (test Chi², p -value = 0.1573).

Ces résultats démontrent l'existence de micro-variations thermiques fines à l'échelle de la plante, en lien avec l'exposition et la structure végétale. Toutefois, ces variations ne semblent pas systématiques, et la ponte n'est pas directement corrélées à ces patrons thermiques.

3.3 Comparaison au macroclimat : effet tampon ou amplificateur des microclimats

Macroclimat vs mésoclimat

Les écarts entre le mésoclimat (température enregistrée au sein de la végétation) et le macroclimat (référentiel météorologique) sont évalués par les pentes de régression linéaire calculées pour chaque zone et chaque période (Figure 21).

Mis à part pour la zone pâturée (zone Q) pendant la période de ponte, toutes les pentes observées sont supérieures à 1, ce qui confirme qu'un effet amplificateur des mésoclimats par rapport au macroclimat est généralement observé. Cependant, l'intensité de cet effet amplificateur varie selon les zones et les périodes. Au printemps, une amplification modérée est constatée dans toutes les zones (pentes de 1,08 à 1,25, Figure 21). Pendant la période de ponte, les pentes atteignent des valeurs légèrement plus élevées, notamment dans les landes buissonnantes T (1,34), le pare-feu K (1,28) et les landes pâturée Q (1,22). Lors de l'épisode caniculaire, les pentes sont légèrement plus faibles (entre 1,08 et 1,19), ce qui peut indiquer que les variations mésoclimatiques tendent à suivre les variations macroclimatiques lors de conditions extrêmes. De manière générale, les landes buissonnantes se distinguent par des pentes élevées à chaque période, en particulier durant la ponte (1,34), traduisant une forte exposition thermique locale. Le pare-feu à herbe rase H, les landes fauchées I et le layon forestier J présentent des pentes plus proches de 1, suggérant un effet amplificateur beaucoup plus faible. La lande brûlée E montre une amplification modérée (pente de 1,15), sans dynamique saisonnière particulière.

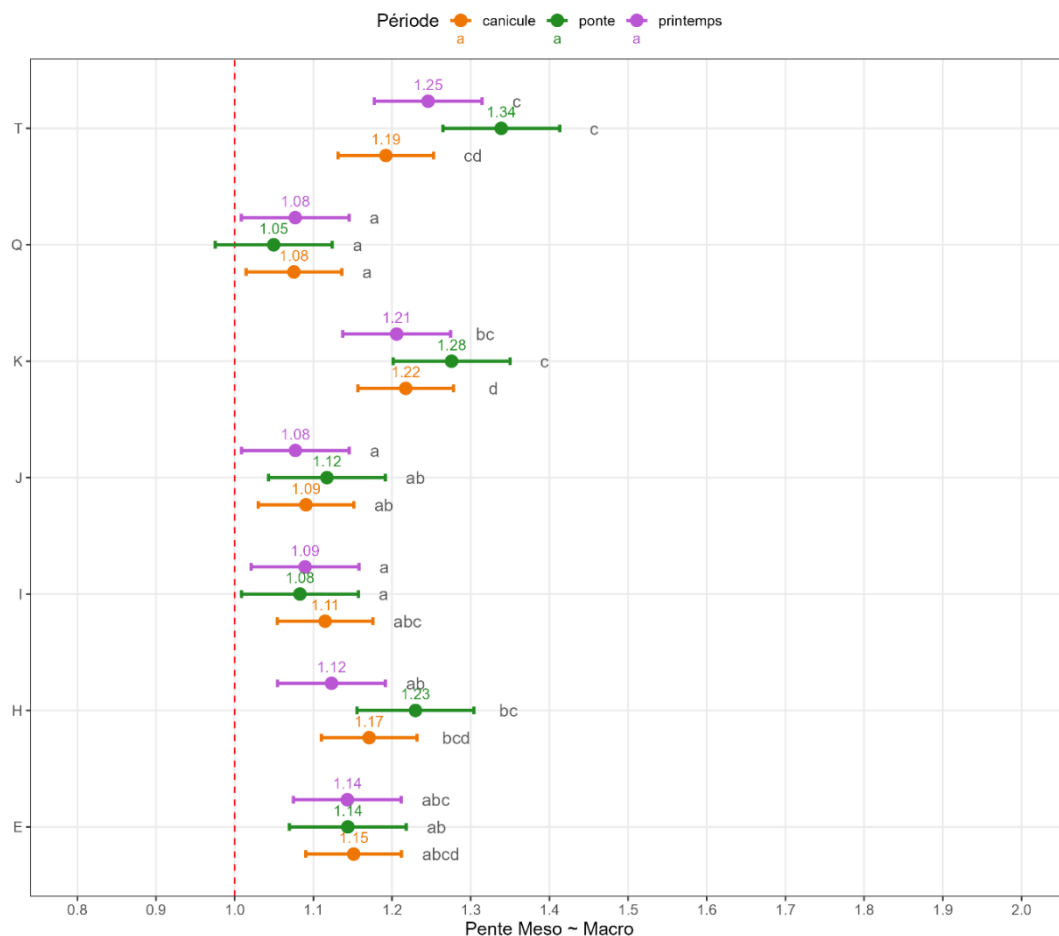


Figure 21 : Valeurs des pentes des régressions linéaires entre macroclimat et mésoclimat par zone et par période. Chaque couleur représente une période : Orange : canicule, vert : période de ponte, violet : printemps..

Macroclimat vs microclimat local

La comparaison entre le macroclimat et le microclimat local, mesuré à l'aide de trois sondes par zone, permet de mettre en évidence une variabilité fine des conditions microclimatiques à l'échelle intra-zonale. Les graphiques de régression (Figure 22), illustrant trois zones (brulée récemment E, pare-feu ras H, layon forestier J), permet de visualiser concrètement ces relations. Pour une même zone, les courbes de régression diffèrent selon la période étudiée. Cela reflète la complexité des dynamiques thermiques locales, influencées par des facteurs tels que l'exposition ou la structure de la végétation (voir partie 3.4). Une différenciation nette des zones en fonction de la température des microclimats locaux est observée. Les milieux très ouvert (H et E) présentent globalement les microclimats les plus chauds pendant le jour, mais aussi les plus frais pendant la nuit¹³. Ces zones semblent donc particulièrement exposées au réchauffement local, avec un effet amplificateur marqué. À l'inverse, la zone J se distingue par des microclimats plus tempérés, parfois ni amplifiés ni tamponnés. Certaines sondes (comme la sonde c placée en lisière de forêt, zone J) enregistrent des pentes non significativement différentes de 1, n'indiquant pas de variation particulière par rapport au macroclimat.

¹³ Les excès de températures horaire (jour et nuit) sont illustrés en Annexe 6.

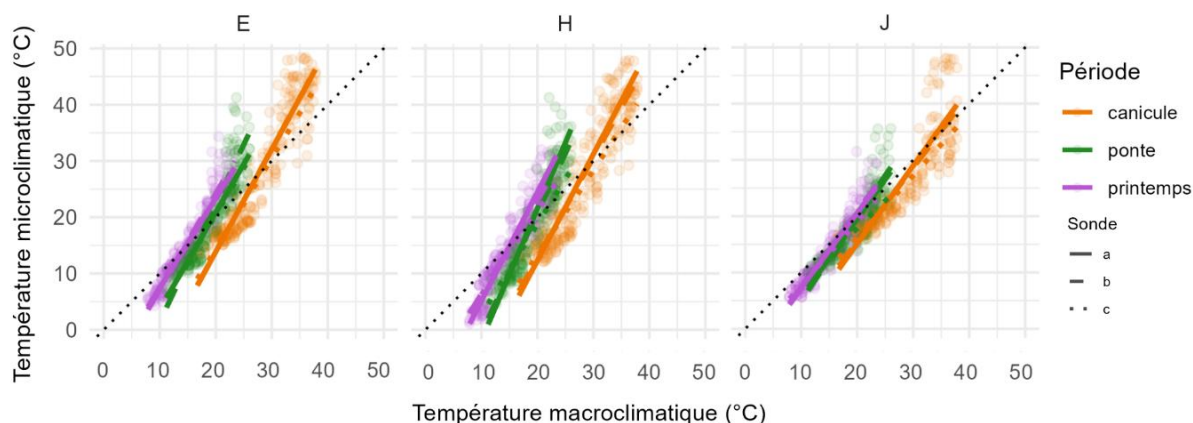


Figure 22 : Régressions linéaire entre microclimat local et macroclimat par période pour trois zones étudiées

Zone E : prairie brûlée l'an passé non fauchée récemment ; H : pare-feu broyée à herbe rase ; J : layon forestier à herbe haute. Les 3 périodes sont représentées de couleurs différentes. Au sein de chaque zone, les trois sondes sont représentées par un trait plein, tiret ou pointillé. Ces droites se distinguent peu, dû aux faibles variations entre sonde pour une même zone.

Dans l'ensemble, les pentes (dont les valeurs sont présentées dans la Figure 23), sont supérieures à 1 pour la majorité des combinaisons zone-sonde-période. Cela indique qu'un effet amplificateur du microclimat local par rapport au macroclimat est généralement observé : les températures locales s'écartent de celles du macroclimat de référence. Les valeurs les plus élevées sont relevées pour certaines sondes des pare-feux H et K ainsi que dans les landes brûlée E avec des pentes atteignant ou dépassant 2 lors de la période de ponte. À l'inverse, quelques cas de pentes proches ou inférieures à 1 sont observés, en particulier pour certaines sondes de la zone J (ex. : J_c, pente = 0.97).

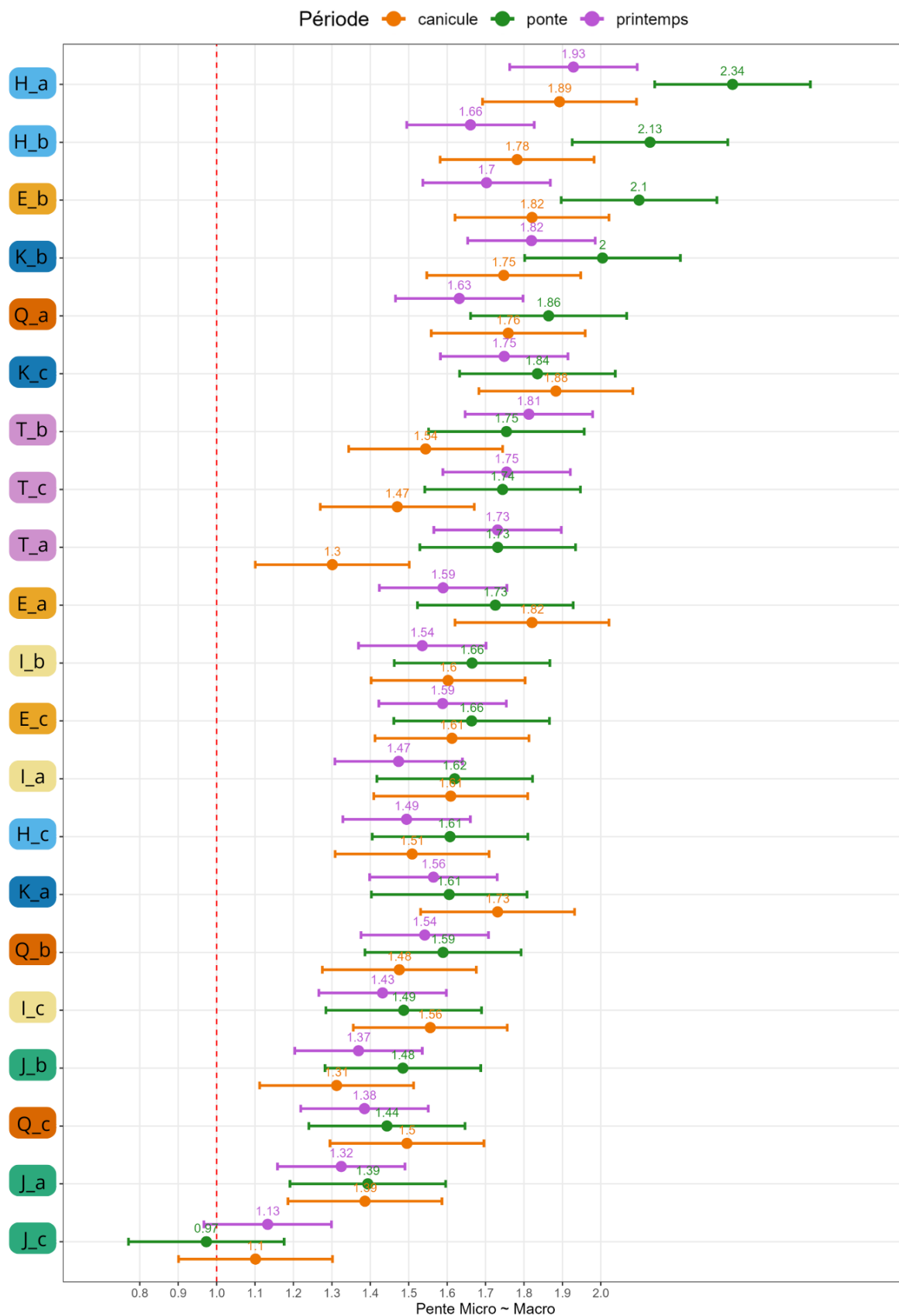


Figure 23 : Valeurs des pentes des régressions linéaires entre microclimats locaux et macroclimat, par zone et par période.

L'axe des abscisses représente les valeurs des pentes de régressions linéaires. L'axe des ordonnées indique la zone et la sonde (a, b, c), rangées par ordre croissant des pentes pendant la période de ponte.

Macroclimat vs microclimat fine échelle

Dans toutes les zones, la température diurne à l'intérieur du bourgeon montre des pics plus marqués et des variations plus brusques que les températures microclimatiques locales, méso- et macroclimatiques (Figure 24), confirmant l'existence d'un microclimat dynamique et amplifié à l'échelle de la plante. Cet effet amplificateur est aussi notable lors des températures basses nocturnes. Ces amplifications thermiques est particulièrement visible dans le pare-feu à herbe rase H et dans les landes brûlées E, où la température dans le bourgeon atteint les 30 °C, dépassant nettement les autres courbes. Cela va dans le sens des résultats précédents indiquant que ces deux zones présentent les conditions thermiques les plus chaudes à fine échelle. En revanche, dans les layons forestier J, les courbes sont plus rapprochées, suggérant une moindre amplification thermique à l'intérieur des bourgeons.

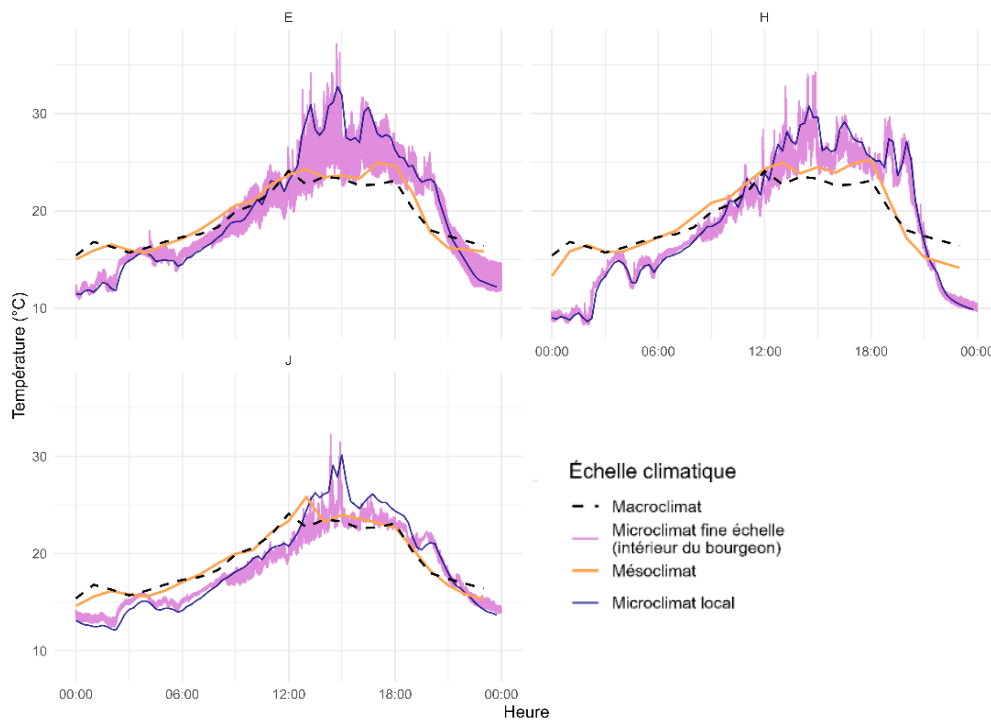


Figure 24: Comparaisons des variations de températures microclimatiques à fine échelle, microclimatiques locales, mésoclimatiques et macroclimatiques.

Exemple de variation de température dans les zones E, H et J, le 30 juillet. Le microclimat fine échelle, en violet, est mesuré sur un pas de temps de 1min, le microclimat local (bleu clair) et mésoclimat (orange) toutes les 15min, et le macroclimat (gris) toutes les heures.

L'analyse des pentes entre la température à l'intérieur des bourgeons et le macroclimat confirme que des effets d'amplification thermique sont fréquemment observés à l'échelle fine, avec des pentes significativement supérieures à 1 dans plusieurs cas (Figure 25). En particulier, les bourgeons du pare-feu H présentent les pentes les plus élevées, toutes significatives, allant de 1,78 à 1,99, ce qui indique une forte amplification des températures internes par rapport aux conditions macroclimatiques. Ces résultats suggèrent que les bourgeons exposés dans cette zone sont particulièrement sensibles à l'élévation de la température ambiante. La landes brûlées E montre également des pentes généralement supérieures à 1, bien que légèrement plus modérées. À l'inverse, les bourgeons du layon forestier (zone J) montrent des pentes plus

faibles, oscillant entre 1,08 (non significatif) et 1,21. Cela reflète une absence d'amplification nette du bourgeon vis-à-vis du macroclimat dans cette zone.

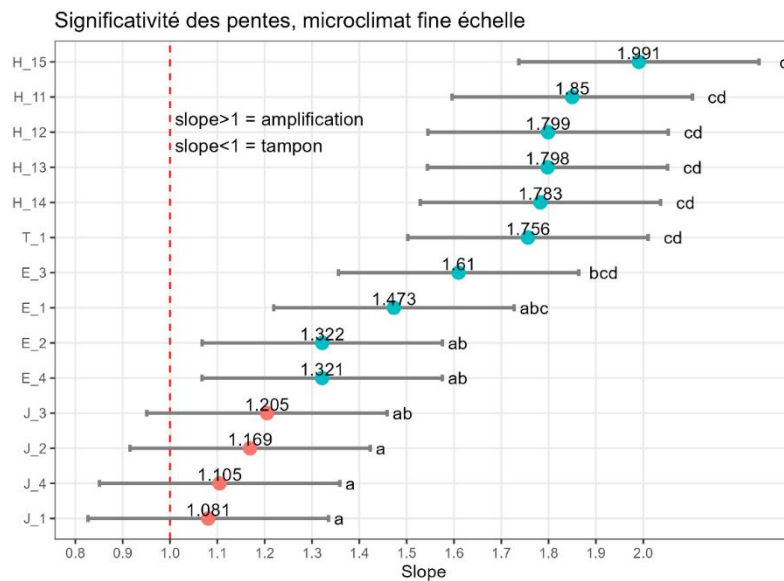


Figure 25 : Valeurs des pentes des régressions linéaires entre microclimat fine échelle et macroclimat Ici, le microclimat fine échelle correspond à la température à l'intérieur des bourgeons équipés de thermocouples. Les points rouges correspondent aux valeurs non significativement différentes de 1 et bleu celles qui sont statistiquement supérieur à 1.

3.4 Variables modulant les microclimats

Au niveau du mésoclimat

Parmi les variables testées, seules la structure de la végétation et la gestion récente présentent un effet significatif sur la pente ($p < 0,05$) à l'échelle mésoclimatique. Concernant la structure de la végétation, toutes les modalités présentent un effet significatif sur la pente (la modalité de référence est la végétation buissonnante haute). Une végétation herbacée haute (layon forestier J) est la modalité ayant l'effet le plus marqué, associée à une diminution de la pente de $-0,164$ ($t = -3,697$; $p = 0,007$). Une strate buissonnante moyenne (zone Q pâturée) réduit aussi la pente ($-0,191$, $t = -4,423$; $p = 0,003$). La modalité « herbacée basse » (zones fauchée I et broyée H) a un effet modéré mais significatif ($-0,124$, $t = 3,223$; $p = 0,015$). La structure herbacée moyenne (zones non fauchées récemment E et pare-feu K) n'a pas d'effet significatif sur la pente ($t = -1,800$; $p = 0,113$). Ces résultats ne montrent pas de lien clair entre la hauteur de la végétation et la pente, puisque des modalités de haute et moyenne taille peuvent être associées à des effets différents. En effet, la hauteur moyenne et maximale de végétation des zones ne

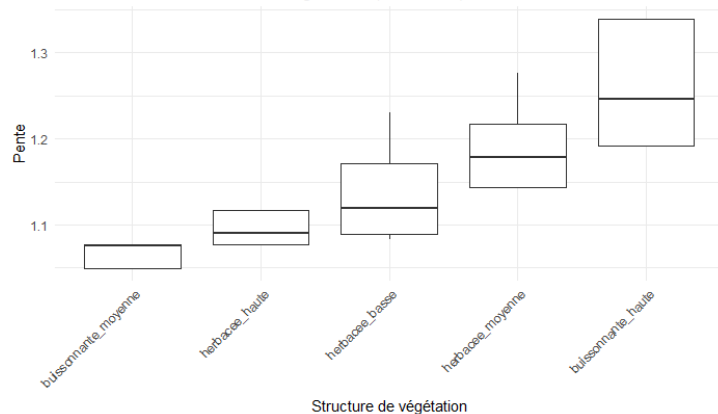


Figure 26 : Valeur des pentes de régression méso-macro en fonction de la structure de végétation

s'avère pas être des variables modulant significativement la pente ($p= 0,423$ et $0,109$).

La variable de gestion s'avère globalement peu explicative, à l'exception du pâturage, seule modalité significative, qui entraîne une diminution de la pente ($-0,136$, $t = -2,397$; $p = 0,0477$). Les autres pratiques (brûlis, fauche, gestion irrégulière) n'ont pas d'effet statistiquement significatif.

Au niveau du microclimat local

Au niveau des conditions microclimatiques, le meilleur modèle qualitatif expliquant la pente repose uniquement sur la structure de végétation locale (Figure 27 et Tableau 2). Le meilleur modèle quantitatif met en évidence l'effet d'*Erica scoparia* seule, plus explicatif que la hauteur de végétation mesurée localement (Figure 29 : Pente en fonction de l'abondance d'*Erica scoparia* Figure 29 et Tableau 2). Les modèles mixtes, intégrant plusieurs des variables, ont également permis d'identifier des variables explicatives de la pente. Le modèle le plus performant intègre la végétation locale - c'est-à-dire l'espèce dans ou à proximité de laquelle est placée la sonde microclimatique - la hauteur de végétation au niveau de la sonde, et l'abondance d'*Erica scoparia* (Tableau 2).

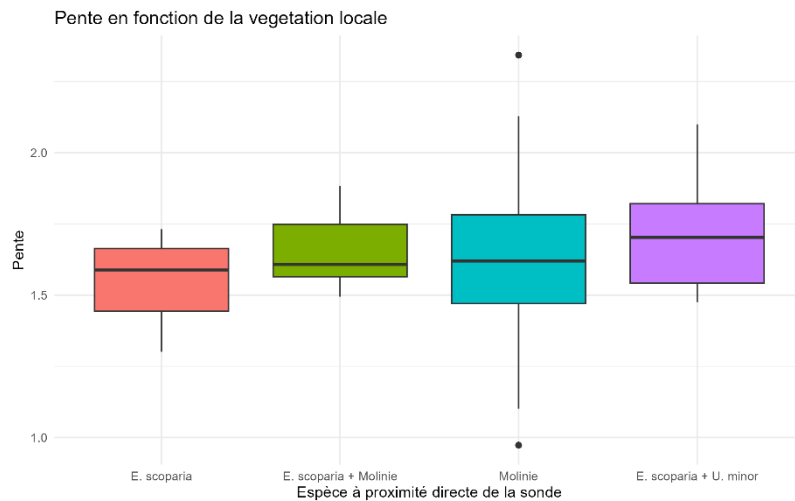


Figure 27 : Pente en fonction de la végétation locale

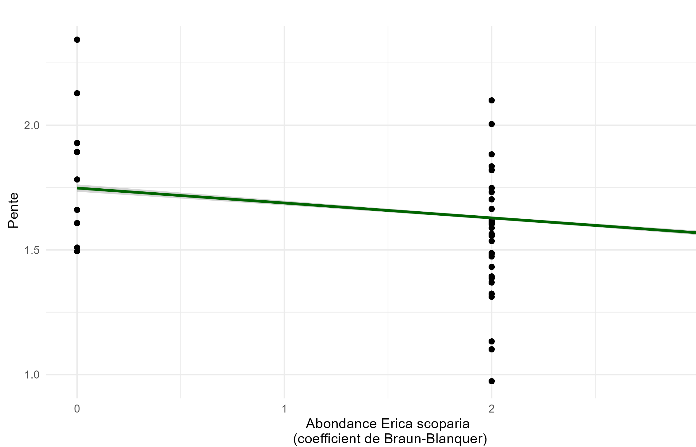


Figure 29 : Pente en fonction de l'abondance d'*Erica scoparia*

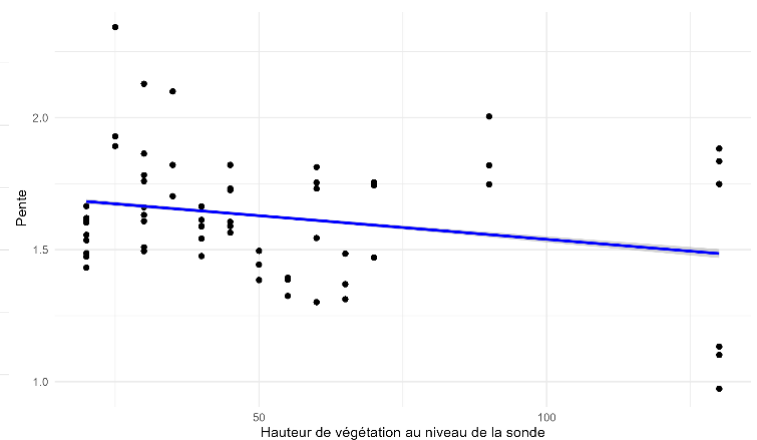


Figure 28 : Pente en fonction de la hauteur de végétation au niveau local

Variables	AICc	Min p-value (effets fixes)
Vegetation sonde + Hauteur vegetation sonde + Erica scoparia	-7277.550	2.00e-16
Vegetation sonde + Erica scoparia	-7225.133	2.00e-16
Vegetation sonde	-6723.757	2.00e-16
Vegetation sonde + Hauteur vegetation sonde	-6706.225	2.00e-16
Erica scoparia	-5967.095	2.00e-16
Hauteur vegetation sonde	-5930.610	2.00e-16

Tableau 2 : Comparaison des modèles incluant les variables explicatives de la pente à échelle microclimatique locale

Résultats de l'étude

À retenir...

La phénologie de la gentiane pneumonanthe varie nettement d'une zone à l'autre. Cette hétérogénéité phénologique peut induire un décalage temporel entre la disponibilité des bourgeons et la période de ponte de l'Azuré des mouillères. Les fourmis du genre *Myrmica* sont présentes dans l'ensemble des zones étudiées, mais avec des abondances contrastées. Au final, la zone H, correspondant à un pare-feu broyé à herbe rase, se distingue nettement des autres : elle concentre la plus forte densité de gentianes, d'œufs et de fourmis, tout en étant l'une des plus chaudes, révélant l'importance des habitats ouverts et gérés dans le maintien du système tripartite. L'analyse des microclimats montre que toutes les zones étudiées amplifient les contrastes thermiques par rapport au macroclimat : les journées y sont plus chaudes et les nuits plus fraîches, et cet effet amplificateur s'accroît lorsque l'on augmente la résolution de l'échelle d'étude, de l'échelle macro- jusqu'à la fine échelle des bourgeons. Toutefois, les zones diffèrent dans l'intensité de cet effet : ainsi, la zone J (layon forestier à herbe haute) présente le plus faible effet amplificateur. Les deux zones situées hors réserve, H et J, aux profils thermiques et de gestion radicalement différents, sont paradoxalement les seules à avoir accueilli des pontes fin juillet. À l'échelle du mésoclimat, la structure de la végétation apparaît déterminante pour moduler l'effet amplificateur, tandis qu'au niveau du microclimat local, la hauteur de la végétation et l'abondance de Bruyères à balais (*Erica scoparia*) influencent directement les gradients thermiques. Enfin, à l'échelle fine, des différences thermiques notables ont été relevées entre les différentes parties du bourgeon, mais le papillon ne semble pas pondre de manière préférentielle sur une face ou l'autre du bourgeon.

PARTIE 4 : DISCUSSION

Cette étude confirme à quel point les conditions microclimatiques peuvent être particulièrement contrastées en fonction de l'échelle et des facteurs biotiques et abiotiques. Dans cette discussion, il s'agira dans un premier temps de revenir sur la caractérisation des différents microclimats en lien avec ce qui est connu par ailleurs. Ensuite, ces conditions microclimatiques sont discutées dans le contexte de la relation tripartite. Enfin, le rôle des stratégies de gestion dans la modulation de ces microclimats est détaillé avant d'évoquer les limites et perspectives de l'étude.

4.1 La variabilité microclimatiques des zones d'étude

Du macro- aux micro-climats

L'analyse des données montre que les amplitudes de températures varient fortement selon l'échelle climatique considérée. À l'échelle macroclimatique, les tendances générales reflètent les conditions météorologiques régionales mais demeurent trop grossières pour rendre compte des conditions réellement subies par les espèces étudiées.

À l'échelle du mésoclimat, les contrastes deviennent plus marqués, en lien avec la composition globales des habitats (landes, layons, pare-feu). Ces mésoclimats sont caractérisées par leur capacité d'amplification des variations macroclimatiques, avec des amplifications plus importantes dans les milieux ouverts (pare-feu broyé H, landes E) que dans les milieux plus fermés (layons forestier J).

Le microclimat local révèle ensuite un effet amplificateur systématique bien plus important, avec des journées plus chaudes et des nuits plus fraîches que le macroclimat et le mésoclimat. Cette forte variabilité intra-zonale met en évidence l'intérêt de disposer de plusieurs capteurs par zone pour caractériser les microclimats locaux, contrairement au mésoclimat où classiquement un seul enregistreur est utilisé par zone (Bramer et al. 2018). Elle souligne également que la réponse du microclimat local aux variations macroclimatiques n'est pas homogène spatialement et qu'elle dépend des conditions locales (Pincebourde et al. 2016). L'intensité de ces pentes est largement modulée par la période de l'année, la hauteur et la structure de la végétation, de manière cohérente avec d'autres études (Suggitt et al. 2011). Cet effet de la végétation s'explique principalement par la modulation de la quantité de radiations reçues par les surfaces et de l'épaisseur des couches limites par ces éléments végétatif dans l'environnement proche (Kearney et Porter 2009; Pincebourde et al. 2021).

Enfin, à l'échelle la plus fine, celle des bourgeons de gentiane, les écarts de température sont également accentués et l'hétérogénéité thermique à fine échelle est remarquable, avec des écarts de l'ordre de 3-5°C entre des zones du bourgeon distants de moins de quelques centimètres. De tels écarts thermiques à fine échelle sont fréquemment reportés (ex : de 6 à 15°C d'écart au sein d'une feuille d'arbre ; Saudreau et al. 2017; Caillon et al. 2014). Cette gradation souligne combien l'échelle spatiale de l'analyse conditionne la compréhension des contraintes thermiques, et montre que certaines espèces ectothermes comme *Phengaris alcon* interagissent avant tout avec des microclimats amplificateurs, et non avec le climat régional moyen. Ceci implique qu'un réchauffement de +3°C dans l'atmosphère peut se traduire par une

augmentation d'au moins +5 °C pour le papillon, jusque +10°C pour les œufs et les chenilles dans le bourgeon.

Hétérogénéité microclimatique entre zones

Au-delà de ces tendances générales, une hétérogénéité nette s'observe entre les différentes zones étudiées. Les zones ouvertes à végétation rase, comme le pare-feu H, amplifient fortement les contrastes thermiques, avec des températures diurnes particulièrement élevées et des amplitudes journalières prononcées. À l'inverse, des zones plus fermées comme la zone J (layon forestier à herbe haute) présentent un effet amplificateur beaucoup plus limité, bien qu'elles enregistrent très ponctuellement les températures maximales les plus élevées sur de courtes périodes d'ensoleillement. Un effet tampon net était attendu dans ce layon forestier, mais cette hypothèse n'a pas été validée : au centre du layon, l'orientation et la largeur de l'espace ouvert induisent tout de même une amplification des conditions thermiques à l'échelle locale, bien que moins importantes que dans les habitats ouvertes (landes, prairies). Ces différences traduisent l'influence déterminante de la structure et de la gestion de la végétation sur la dynamique microclimatique : ouverture et faible hauteur favorisent l'exposition et l'échauffement, alors que densité et ombre portée par la forêt atténuent les amplifications de température. Ces résultats rejoignent les nombreuses études rapportant le rôle clé du degré d'ouverture et de la structure des milieux forestiers sur les dynamiques microclimatiques (ex : Zellweger et al. 2020). L'existence de cette mosaïque microclimatique au sein du Pinail génère une diversité de conditions locales, susceptibles de créer à la fois des opportunités de synchronisation du cycle tripartite (gentiane, fourmis, azuré) et des risques de désynchronisation où la phénologie des espèces se décale les unes par rapport aux autres. Ce paysage d'opportunités et de risques sur la synchronisation des espèces en interaction a rarement été étudié à une telle échelle spatiale fine. Par exemple, d'autres études démontrent qu'un réchauffement du sol localisé (via l'exposition au soleil) produit une floraison précoce de plus d'un mois chez un arum tempéré, à une période où le pollinisateur n'est pas actif (Leclerc et al. 2024). L'hétérogénéité des conditions (micro)environnementales est donc importante pour maintenir l'interaction plante-papillon (Valdés et Ehrlén 2022), d'autant plus si le papillon ne présente pas de préférence marquée ou bien n'est pas capable de détecter ces variations (voir ci-dessous).

4.2 Relation Microclimat – Azuré – Gentiane - Mymica

Microclimats comme refuges climatiques ?

Les observations rejoignent les travaux de De Frenne et al. (2025) et Pincebourde & Woods (2020), qui soulignent que les microclimats peuvent agir soit comme refuges en atténuant les extrêmes thermiques, soit au contraire comme amplificateurs de ces variations à macroéchelle. Les résultats montrent que l'ensemble des zones étudiées amplifient les contrastes thermiques par rapport au macroclimat, avec des journées plus chaudes et des nuits plus fraîches. Cela implique que les conditions microclimatiques tendent à générer des situations potentiellement à risque pour le papillon, avec des microhabitats systématiquement plus chauds et se réchauffant plus rapidement que le macroclimat.

Effets sur la *Gentiane pneumonanthe*

La phénologie de la gentiane pneumonanthe semble fortement influencée par les conditions biotiques et abiotiques locales. Par exemple, dans la landes fauchées (zone I) avec une hauteur

moyenne de végétation de 20cm, les gentianes font en moyennes 15cm alors que dans le layon forestier (zone J) avec une hauteur moyenne de végétation de 60 cm, les hampes florales atteignent de grandes dimensions (plus de 40 cm). Il s'agit probablement d'une réponse à la compétition pour la lumière avec la molinie et les pins en zone J. Cette caractéristique phénologique est commune. À titre d'exemple, dans une étude sur les chrysanthèmes (*Chrysanthemum morifolium*) les auteurs ont observé que l'ombrage induit une augmentation de la hauteur des plantes (Zhiyu et al. 2007), de même pour des graminées en milieu forestier (dans une l'étude de Cayssials et Rodríguez, 2012).

Cette hauteur permet aux gentianes d'être accessibles à *Phengaris alcon* malgré la végétation environnante. On observe également des différences de floraison selon les zones. Au 31 juillet, très peu de hampes florales sont présentes dans les landes (zones Q, E, I et T), alors que sur les pare-feux H et J, des fleurs et même des œufs sont déjà présents depuis la mi-juillet. Les zones Q, E et I semblent particulièrement tardives : bien que des hampes soient visibles, elles sont la plupart sans bourgeon, même à la mi-août. On note ainsi non seulement moins de hampes florales, mais également un nombre réduit de hampes en général par rapport à 2024 (selon les observations terrain de GEREPI). Dans la réserve, deux phénomènes principaux se dégagent : une densité de gentianes plus faible et un potentiel décalage phénologique, avec un bourgeonnement plus tardif. Ce décalage conditionne directement la disponibilité des bourgeons pour la ponte du papillon. Dans certaines zones (H et J), la dynamique phénologique semble favorable, mais dans d'autres (E et I), elle pourrait entraîner une désynchronisation : les gentianes ne sont pas au stade optimal au moment de la ponte, réduisant ainsi les possibilités de reproduction du papillon.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la diminution du nombre de gentianes. En premier lieu, une chute drastique des effets a été remarquée suite aux conditions extrêmes de 2022 : 25% de pluie en moins, 1.13°C de plus en moyenne comparé à 2021, et des pics de 43°C à l'ombre, selon les données de GEREPI. D'autre part, il se peut que les pratiques de gestion actuelles en réserve (notamment fauche et brûlis) soient efficaces à court terme, sur quelques années seulement. Par exemple, les brûlis réalisés en 2010 en zone E et I ont entraîné une émergence des gentianes, mais il est possible que les graines ou pied (au stade végétatif) soient déjà âgées d'une trentaine d'années et n'aient donc pas survécu quinze ans plus tard. La densification et la fermeture du milieu contribuent également à la baisse des effectifs, comme en zone de landes buissonnantes haute (zone T) où seulement 4 à 5 hampes ont été observées, dont deux florales. Cependant, ce phénomène n'explique pas entièrement la chute des effectifs en zones E et I, qui restent très ouvertes et subissent une fauche annuelle sur la moitié de la surface. La cause de cette baisse semble donc multifactorielle, comme souvent reporté dans la littérature (Chmura et al. 2019; Renner et Zohner 2018). Le décalage du bourgeonnement et de la floraison peut rendre la fauche en septembre-octobre toujours trop précoce pour certaines gentianes, limitant leur croissance l'année suivante et le renouvellement de la banque de graine. Selon les modélisations de Cormont et al. (2013), des températures plus élevées dans un cadre de changement climatique pourraient également détériorer les populations de gentianes, en réduisant les zones favorables à leur croissance. Toutefois, dans la zone H, où les températures sont les plus élevées, les populations semblent se maintenir, bien que leurs effectifs aient probablement diminué depuis 2023, comme observé en zones E et I, même si les données manquent pour confirmer cette tendance.

Activité des fourmis Myrmica

La présence de *Myrmica spp.* est confirmée dans toutes les zones étudiées, bien que leur abondance varie selon les sites. La zone H, pare-feu présentant à la fois la plus forte densité de gentianes et le plus grand nombre d'œufs de l'azuré, est également la seule zone où tous les appâts ont présenté des *Myrmica*. Cela confirme que la présence de ces fourmis est un facteur limitant important (WallisDeVries et al. 2024), sans toutefois être le seul, puisque certaines zones avaient la même quantité d'appât positifs aux *Myrmica*, mais sans œufs de papillon (ex. zone J avec présence d'œuf de *Phengaris alcon* au 31 juillet, contrairement à la zone T qui ne présentait pas d'œuf ; les deux zones ayant 7 appâts sur 15 avec des *Myrmica*).

L'analyse de l'activité de fourrage des fourmis n'a pas révélé de corrélation significative avec la température du sol. La présence de *Myrmica* a été majoritairement observée à des températures comprises entre 20 et 26°C. Aucun enregistrement de *Myrmica* n'a été fait en dessous de 15°C, non pas parce qu'elles n'étaient pas actives, mais parce que la température minimale mesurée lors des différents passages était de 15,6°C, à 7h30 du matin. La détection des *Myrmica* est restée possible jusqu'à 35°C. Cela remet en question le seuil d'activité à 22°C proposé par Kaufmann et al., en soulignant que l'activité de fourrage dépend de multiples facteurs abiotiques et biotiques. De plus, les fourmis font parties des insectes avec les seuils de températures les plus élevés, pouvant tolérer jusque plus de 45°C selon les espèces (Sunday et al. 2014; Roeder et al. 2022). Ce constat laisse envisager une certaine résilience de la phase myrmécophile de l'azuré face à des températures élevées, tant que la tolérance thermique des *Myrmica* n'est pas dépassée. Cependant, des épisodes caniculaires répétés pourraient, à long terme, perturber l'interaction chenille-fourmi en réduisant l'activité ou la disponibilité des hôtes *Myrmica*. En effet, l'étude de WallisDeVries et al (2014) stipule qu'en période de stress thermique (canicule), *Myrmica* semble devenir un facteur plus limitant que la plante hôte elle-même pour le maintien des populations du papillon. Ces résultats confirment l'importance d'un équilibre thermique étroit entre la plante hôte et la communauté de fourmis. Toujours selon WallisDeVries et al., la persistance de l'azuré dépend étroitement de la présence de *Myrmica ruginodis*, qui était bien représentée dans cette étude, et d'un faible taux de concurrence par des espèces plus dominantes comme *Lasius sp.* (WallisDeVries et al. 2024). De fait, la zone H, riche en *Myrmica*, se caractérisait par une quasi-absence d'autres genres (notamment *Lasius* et *Formica*), contrairement à la zone E, où ces espèces dominaient les appâts. Cela suggère une possible compétition ou exclusion entre *Myrmica* et d'autres fourmis, ce qui pourrait influencer la qualité de l'habitat pour *Phengaris alcon*.

Ponte de Phengaris alcon

Les observations sur le terrain, corroborées par nos analyses statistiques, montrent que l'imago de *Phengaris alcon* ne semble pas faire de choix marqué pour pondre sur la face nord ou sud des bourgeons. La répartition des œufs n'est pas non plus corrélée aux variations microclimatiques fines des hampes florales : les pontes se concentrent indifféremment sur des bourgeons exposés ou non. Il en ressort que, dans les conditions expérimentales considérées, le choix du bourgeon pour la ponte ne dépend ni de la température de surface mesurée ni de l'orientation du bourgeon. Cette absence de préférence thermique stricte implique plusieurs points : premièrement, tous les œufs ne subissent pas le même régime thermique et devraient donc se développer à des vitesses différentes selon leur exposition étant donné que le développement embryonnaire des ectothermes dépend directement de la température (Rebaudo

et Rabhi 2018), ce qui pourrait impacter la phénologie du papillon. Deuxièmement, certains œufs pourraient atteindre leur limite de tolérance sur la face la plus chaude, mais une partie de la descendance reste toujours exposée à des conditions permettant la survie (sous le seuil de tolérance), ce qui peut constituer une stratégie de “*bet-hedging*” (minimisation des risques) : pondre sans préférence pour assurer la survie d’au moins une fraction de la progéniture (Pincebourde et al. 2007).

Si la ponte n’est pas corrélée aux micro-variations thermiques des bourgeons, elle se concentre néanmoins dans certaines zones, notamment H (pare-feu broyé) et J (layon forestier à herbe haute), malgré des profils thermiques et de gestion radicalement différents. Cela suggère que d’autres facteurs, tels que la disponibilité des bourgeons et la présence de colonies de fourmis *Myrmica*, co-influencent davantage le choix des sites de ponte que les conditions thermiques fines seules. Néanmoins, les bourgeons peuvent constituer un micro-refuge thermique favorable pour les jeunes chenilles, selon les conditions. En effet, des images prises en caméra thermique (voir Annexe 9) suggèrent que la température des œufs ne diffère pas de celle de la surface du bourgeon ou de la fleur, mais celle-ci varie selon la zone, l’habitat et l’exposition. Cette hétérogénéité de conditions garantit qu’au moins une partie des œufs bénéficie d’un environnement favorable au développement.

Enfin, bien que l’azuré ait une durée de vie adulte très brève, il est possible qu’il se nourrisse ponctuellement de nectar. D’après la littérature, *Erica tetralix* constitue une ressource alimentaire de l’imago (Maes et al. 2024), et des observations sur le terrain lors de cette étude indiquent également l’utilisation des fleurs d’*Erica cinerea*. Cette nutrition de l’imago peut lui permettre d’allonger sa longévité et potentiellement sa fécondité, comme c’est le cas pour d’autres espèces (Cahenzli et Erhardt 2012; King et Schultz 2024). Cette éventuelle dépendance nectarifère, même limitée, ajoute une contrainte de plus au cycle de l’espèce : la réussite du cycle dépend de la synchronisation entre bourgeons de gentiane disponibles pour la ponte, colonies de fourmis actives et floraison des *Erica*. Cette coordination renforce la sensibilité de l’espèce aux modifications des microclimats et des pratiques de gestion. Cette sensibilité se retrouve chez les autres espèces de *Phengaris* avec leurs hôtes, mais également chez d’autres lépidoptères tel que le papillon de nuit *Operophtera brumata*, dont le succès du cycle dépend d’une synchronisation précise avec l’éclosion des feuilles de chêne (Weir et Phillimore 2024).

4.3 Importance des stratégies de gestion

Végétation & habitat

La structure de la végétation s’avère être l’un des principaux facteurs modulant les microclimats. Une végétation dense et haute, comme dans la zone J, limite l’effet amplificateur, tandis qu’une végétation plus basse accroît les contrastes thermiques. La présence d’espèces indicatrices comme *Erica scoparia* traduit également le degré de fermeture du milieu, influençant la dynamique thermique. Ainsi, la gestion de la végétation, qu’il s’agisse de fauche, de brûlis ou de broyage, ne doit pas être pensée uniquement en termes de maintien d’habitats ouverts, mais aussi en termes de modulation fine des microclimats. En termes de gestion, cela suggère que la diversification structurelle des habitats (mosaïques d’ombre, de hauteurs de végétation, de microreliefs) pourrait être un levier de conservation sous-estimé (Ma et al. 2021). Maintenir des sites avec une hétérogénéité thermique à fine échelle pourrait tout de même accroître la résilience des populations de *Phengaris alcon* face aux variations climatiques extrêmes ou aux effets du changement global. Par exemple, en zone de landes non fauchées

récemment (zone T), la végétation buissonnante peut freiner l'accès de *Phengaris* aux gentianes, mais cette zone limite aussi les amplifications de températures pendant la canicule. Même si aucune ponte n'était observée dans cette zone au 31 juillet, une hampe présentait des œufs le 12 août (contrairement aux zones brûlées ou fauchées E et I), témoignant que cette zone peut toujours être favorable au papillon.

Pratique de gestion favorable à *Phengaris alcon*

Même si les analyses statistiques n'ont pas pu démontrer un effet direct des pratiques de gestion sur les microclimats, ceux-ci sont influencés par la structure de végétation, elle-même conditionnée par la gestion des habitats. Le cas de la zone H (pare-feu broyé) illustre cette dynamique : un entretien régulier y maintient une végétation rase et un sol dégagé, permettant la germination de la gentiane et l'installation des fourmis, tout en générant un microclimat chaud vraisemblablement favorable à la phénologie de la plante et de l'azuré. Ces pratiques apparaissent donc essentielles au maintien de populations viables de *Phengaris alcon*, mais nécessitent un équilibre pour éviter des conditions thermiques trop extrêmes susceptibles de réduire l'activité des fourmis ou d'affecter les effectifs de gentianes et de papillons sur le long terme.

Outils pour la gestion adaptative

Si les pratiques de gestion actuelles se poursuivent, leurs effets varieront selon les zones. Hypothétiquement, si les ex-clos sont retirés trop tôt dans le secteur pâturé (zone Q), les gentianes risquent d'être consommées par les moutons avant floraison, ce qui pourrait compromettre la reproduction en cas de floraison tardive. L'absence d'utilisation de certains layons forestier (comme la zone J) pendant plusieurs années entraînera une fermeture progressive du milieu. En pare-feu K, l'entretien de la ligne électrique qui s'y trouve représente un risque potentiel : un passage effectué en pleine période de ponte, malgré les consignes Natura 2000, pourrait être critique pour cette sous-population. Sur le pare-feu ayant les effectifs les plus importants de gentianes et d'œufs d'azuré (zone H) la pérennité de la zone dépend de la gestion de l'ONF. Un broyage légèrement trop précoce peut compromettre l'ensemble des populations, tandis qu'un arrêt du broyage conduirait à une fermeture du milieu. Au vu des chutes drastiques des effectifs observées en réserve, il est primordial de préserver cette zone. Dans les prairies fauchées de manière alternatives (zones E et I) les populations y connaissent déjà un effondrement des effectifs, avec un risque de disparition dès l'année prochaine, témoignant de pratiques de gestions insuffisantes pour le maintien de cette station. Dans les landes ayant des strates arbustives plus conséquentes (zone T) la fermeture progressive du milieu rend les gentianes trop rares, voire inaccessibles au papillon. Sans gestion active des landes ou incendies pour "réinitialiser" ou prévenir la succession végétale, les populations de gentianes et de fourmis *Myrmica* disparaîtront (Clarke et al. 2005).

Au-delà de la perte d'habitat, la dégradation de leur qualité due aux dépôts d'azote peut également constituer un facteur limitant majeur (Maes et al. 2024; WallisDeVries et al. 2024). Un apport élevé en azote atmosphérique (dépôts agricoles ou industriels) entraîne un déclin de la couverture d'*Erica tetralix* et acidifie les sols, ce qui peut empêcher la germination des graines de gentiane. D'après une étude, cela favorise la domination de la molinie et réduit la présence des gentianes et d'*Erica tetralix* (Maes et al., 2024). Pourtant, sur le site du Pinail, les zones J et H, dominées presque entièrement par la molinie, sont paradoxalement celles qui se

portent le mieux, comme observé parallèlement sur un site dans la région Centre-Val de Loire : les pare-feux de type lande à molinie maintiennent des populations viables. Bien qu'une baisse des effectifs (gentiane et azuré) puisse continuer dans ces pare-feux forestiers au Pinail, elle est moins drastique que dans les zones en réserve et les sous-populations de *Phengaris alcon* s'y maintiennent pour le moment.

La littérature propose plusieurs recommandations de gestion adaptées à ces contraintes : décapage et neutralisation de l'acidification des sols, fauche ou broyage plus tardif, et interventions à grande échelle combinant décapage des landes dégradées et réhumidification des tourbières (Schwieger et al., 2022, dans Maes et al., 2024). L'étude de Clarke et al. (2005) montre que la fréquence et l'intensité des pratiques de gestion influencent différemment les trois espèces clés du système. Un brûlage ou un pâturage fort tous les 3 ans favorisent *Phengaris alcon* et *Myrmica scabrinodis*, tout en maintenant des densités viables de gentiane. Un pâturage intermédiaire (tous les 2 ans) soutient également les trois espèces, mais un pâturage trop faible empêche la survie de l'azuré et de la fourmi. Le fauchage à 5 cm tous les 2 ans permet le maintien conjoint des trois espèces, alors que le fauchage plus haut (10 cm) ou un décapage trop faible (5 % de la surface) conduisent à leur disparition. Enfin, un décapage de 15 % de la surface cible peut être favorable, mais uniquement s'il est répété tous les 2 à 3 ans, car il devient défavorable si trop espacé. Ces résultats soulignent la nécessité de calibrer précisément les pratiques de gestion pour concilier les besoins contrastés des espèces (Clarke et al. 2005).

4.4 Limites & Perspectives

Zones & périodes de suivis

L'une des principales limites de cette étude réside dans le nombre restreint de zones suivies (7 sites) et dans l'absence de répliques pour chaque type d'habitat et de pratique de gestion. Bien que ces sites offrent une représentativité intéressante des habitats du Pinail, ils ne couvrent pas toute l'hétérogénéité disponible et certains habitats potentiellement favorables n'ont pas été étudiés. Toutefois, la stratégie d'échantillonnage a permis d'étudier des zones particulièrement contrastées, si bien que les résultats sont assez représentatifs de l'intervalle microclimatique de l'ensemble du Pinail et de ses environs.

La durée et la période de suivi constituent une autre limite importante. L'étude a été menée sur une seule année, ce qui restreint l'interprétation des tendances interannuelles alors que des sécheresses récurrentes ou des variations saisonnières pourraient modifier les dynamiques observées. De plus, les relevés se sont concentrés sur le printemps et le début de l'été, correspondant aux phases critiques de la phénologie de la gentiane et de la ponte de l'azuré, mais sans couvrir l'ensemble du cycle annuel. Les périodes estivales tardives et automnales, essentielles pour suivre la fin de floraison et la survie des œufs, ainsi que l'hiver, qui conditionne les stades précoces de la plante, n'ont pas été intégrées. En perspective, un suivi pluriannuel, incluant les différentes saisons, permettrait de mieux prendre en compte la variabilité interannuelle et d'affiner l'évaluation des effets microclimatiques, d'autant qu'un pied de gentiane peut vivre plus de 50 ans et le cycle du papillon peut durer 2 ans (Dupont 2010). L'élargissement du protocole à d'autres sites en France (Nouvelle-Aquitaine et Normandie) est en cours de réflexion.

Échelles & variables climatiques

Cette étude a permis de comparer quatre échelles climatiques (macro, méso, micro local et micro à fine échelle) en se limitant aux variables thermiques. L'analyse de l'humidité du sol, variable que partiellement considérée (cf. Annexe 8), permettrait d'évaluer pleinement son rôle sur la croissance des gentianes ou la survie des œufs. L'intégration de paramètres hydriques complémentaires (humidité relative, déficit hydrique, variations de nappe) améliorerait l'approche. Plusieurs variables potentiellement déterminantes pourraient également être prises en compte pour de futures études ou approches différentes : luminosité, radiation solaire, ou encore l'ombrage lié à la proximité des arbres (zones J et K directement exposées, H en lisière, E et I proches de la forêt). De même, l'analyse climatique s'est focalisée sur la pente des régressions microclimat–macroclimat, sans examiner les intercepts ou les équilibres thermiques (Gril et al. 2023). Enfin, les mesures à fine échelle sont soumises aux contraintes du terrain : vent, mouvements de végétation ou passage d'arthropodes peuvent induire des micro-variations artificielles, réduisant ou accentuant des différences entre sites. Ces perturbations limitent la précision des mesures mais sont inhérentes à l'étude in situ.

Études des espèces du cycle

La quantification exhaustive des œufs n'a pas été possible, réduisant la représentativité des données de ponte. Une étude ciblée de la biologie thermique des stades œuf et larve permettrait de définir leurs seuils thermiques et hydriques critiques et de relier directement ces seuils à la mortalité et au succès reproducteur. Cela permettrait de calculer une « tolérance au réchauffement » (différence entre température subie et seuil de tolérance) en fonction du microhabitat, comme appliqué sur des insectes ravageurs (Pincebourde et Casas 2015; 2019). Le pare-feu H indique une tolérance apparente de *Phengaris alcon* jusqu'à 38 °C, mais sa persistance reste incertaine. Les connaissances sur la biologie du système demeurent limitées. Après l'éclosion, la compétition larvaire sur un même bourgeon reste à quantifier, tout comme la mortalité liée à la chute des chenilles, possiblement variable selon les régions (ex. chute diurne sous >40 °C au sol).

Concernant les fourmis, l'inventaire ciblé des *Myrmica* reste incomplet, notamment en raison de prospections à des moments peu favorables (ex. zone T à 15h, sous 30°C, alors que le protocole de Kaufmann recommande un passage en matinée avec des températures inférieures à 20°C), entraînant une sous-estimation du nombre d'appâts positifs. Le protocole de suivi thermique du fourrage est également limité (6 passages), insuffisant pour analyser l'effet des espèces dominantes, du cycle circadien et du microclimat. Un approfondissement sur la dynamique des communautés est nécessaire : compétition entre espèces, variations d'abondance, et rôle du parasitisme. Des parasitoïdes peuvent affecter fortement les populations : *Ichneumon eumerus* sur *Phengaris alcon*, avec jusqu'à 62 % de parasitisme (Sielezniew & Stankiewicz 2004) ou encore *Trichogramma evanescens* sur *Phengaris arion* (Dupont 2010). La densité de chenilles dans les colonies peut aussi nuire aux *Myrmica* elles-mêmes, la stabilité des populations de *Phengaris* dépendant d'un réseau dense de fourmilières (Dupont 2010 ; Thomas et al. 2009). À cela s'ajoute la prédation par *Tapinoma erraticum* si les chenilles ne sont pas rapidement récupérées, fourmis présente dans la majorité des zones (H, I, K, Q, T).

Pour la gentiane, plusieurs facteurs inconnus persistent tels que l'âge des pieds, la dynamique de la banque de graines ou l'impact d'une floraison tardive sur la reproduction pour l'année suivante. Si la gentiane est pollinisée par le bourdon des champs, *Bombus pascuorum* (Valdés

et Ehrlén 2022), il se peut qu'une floraison tardive limite le succès de pollinisation, comme évoqué dans un exemple précédent (Leclerc et al. 2024) ou que le pollinisateur soit impacté lui-même par les changements environnementaux.

Pédologie & hydrologie

L'étude n'a pas porté spécifiquement sur l'humidité du sol (hors graphique des VWC¹⁴ issu des sondes TOMST, en Annexe 8) ni sur les variables pédologiques (type de sol, structure, diagnostic de zones humides). L'intégration d'analyses hydropédologiques serait nécessaire pour mieux comprendre les besoins et la dynamique des espèces, en particulier de la gentiane. Des chercheurs soulignent que la restauration hydrologique de grande ampleur et la création d'habitats hétérogènes à fine échelle sont cruciales pour maintenir des populations stables de gentianes et d'azurés (WallisDeVries et al. 2024). Les habitats varient fortement selon les caractéristiques chimiques (pH, Ca, K), la teneur en matière organique et en eau, ainsi que la structure des sols, variables qui pourraient être intégrées si une prochaine étude a lieu.

Sur le site du Pinail, un projet de restauration hydraulique est cours de réflexion : dérainage, reméangrage et bouchages de fossés permettront d'augmenter la capacité et le temps de stockage et d'infiltration de l'eau. Ce projet devra être évalué à l'aune des exigences écologiques de la gentiane : si l'espèce affectionne les milieux humides, une trop forte humidité peut lui être défavorable (Dupont 2010; Julve 2024). Les données disponibles (l'Annexe 8 montrant des taux de VWC similaire en zones sans œufs cette année, E, et avec œufs, H) suggèrent que la baisse de densité des populations n'est pas uniquement liée à l'humidité, ce qui devra être pris en compte pour toute action de restauration hydrologique.

Intégration de l'échelle microclimatique en conservation

L'étude confirme l'importance d'intégrer les microclimats dans les stratégies de conservation, car la variabilité fine des conditions abiotiques conditionne la persistance locale de l'azuré et de la gentiane. Préserver ou générer de l'hétérogénéité microclimatique permet d'augmenter la probabilité que les pontes se déroulent dans des conditions favorables, même si l'Azuré pond de manière peu sélective.

Une approche transdisciplinaire apparaît nécessaire : chercheurs en écophysiologie, gestionnaires et associations de conservation doivent collaborer pour intégrer les données microclimatiques et ainsi dépasser la simple protection des habitats. À terme, la combinaison des données microclimatiques, phénologiques et biologiques pourrait alimenter des modèles prédictifs afin d'identifier les sites refuges face aux canicules et sécheresses futures.

Cependant, ces actions locales doivent s'accompagner de changements systémiques à plus grande échelle : les pertes de population induites par le changement climatique sont difficilement compensables par la seule gestion des habitats (Wessely et al. 2017 dans Maes et al. 2024). Sans action pour limiter ces pressions, notre capacité à construire un futur durable fondé sur des écosystèmes fonctionnels sera fortement compromise (Harvey et al. 2023).

¹⁴ Humidité volumétrique du sol, de l'anglais *Volumetric Water Content* (VWC)

À retenir...

Cette étude met en évidence le rôle central des microclimats dans la compréhension des dynamiques écologiques fines au sein du système tripartite *Phengaris alcon* - *Gentiana pneumonanthe* - *Myrmica* spp.. L'analyse des gradients thermiques, du macro- au microclimat à l'échelle des bourgeons, révèle des écarts importants (jusqu'à +10°C), largement modulés par la structure de la végétation. Ces variations influencent fortement la phénologie de la gentiane, l'activité des fourmis et éventuellement la survie des œufs, soulignant que les espèces interagissent avant tout avec des microclimats amplificateurs des conditions thermiques, et non avec le climat régional moyen. Si l'azuré ne sélectionne pas les sites de ponte en fonction des micro-variations thermiques, l'accessibilité des bourgeons de gentiane et la présence de *Myrmica* conditionnent sa reproduction. Les stratégies de gestion apparaissent donc déterminantes : un broyage régulier en automne, tel qu'est fait sur les pare-feux forestiers, permet de maintenir une végétation rase composée presque exclusivement de molinie et favorisant la coexistence des trois espèces. Le layon forestier étudié montre qu'une végétation haute n'est pas forcément défavorable à l'azuré, temps qu'elle reste majoritairement herbacée et peu arbustive, permettant aux gentianes d'être accessibles. Malgré l'importance démontrée des microclimats, la forte chute des effectifs de gentiane et de *Phengaris alcon* observée dans certaines zones n'a pas pu être expliquée exclusivement par ces facteurs. Les résultats suggèrent au contraire une origine multifactorielle, incluant les effets cumulés de l'éventuel vieillissement des populations, des pratiques de gestion inadaptées sur le long terme, et potentiellement d'autres contraintes abiotiques ou biotiques non mesurées. Cela souligne la nécessité de suivre ces dynamiques à long terme et d'intégrer les données microclimatiques dans une stratégie de conservation plus intégrée. La forte sensibilité de ce système écologique appelle à une conservation fondée sur la diversité structurelle des habitats afin de créer une mosaïque de microclimats.

CONCLUSION

Ce travail étudie le rôle potentiel des microclimats comme levier de conservation pour l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*), espèce menacée dont le cycle de vie dépend étroitement de la Gentiane pneumonanthe et des fourmis du genre *Myrmica*. Dans un contexte de changement climatique global, les microclimats pourraient offrir des conditions plus favorables, voire jouer un rôle de refuge thermique, et ainsi renforcer la résilience de certaines espèces. Pour évaluer ce concept, l'étude s'est appuyée sur une approche multi-échelle analysant la variabilité climatique à quatre niveaux d'observation : le macroclimat du site d'étude, le mésoclimat entre zones de gestion et d'habitat contrastés, le microclimat local à l'échelle quelques mètres, et enfin le microclimat à fine échelle au niveau des bourgeons de la plante-hôte. L'objectif était ainsi de caractériser cette variabilité microclimatique sur le site du Pinail dans la Vienne, d'en analyser les liens avec la phénologie et la performance des espèces impliquées dans le cycle de *Phengaris alcon*, et d'estimer les potentialités d'accueil des différents habitats selon leur contexte thermique, en particulier lors de périodes de stress climatique.

Plusieurs hypothèses ont été formulées et discutées à la lumière des résultats obtenus. D'abord, il était supposé que les micro-habitats chauds et humides favorisent la ponte de *Phengaris alcon*. L'humidité n'a pas pu être intégrée dans les analyses finales, mais certaines zones plus chaudes, comme des pare-feu H présentaient bien des pontes. Cependant, le layon forestier (habitat le plus frais) présentait également des œufs tandis que d'autres habitats chauds (landes fauchées et/ou brûlées) étaient dépourvus de ponte. Ceci indique que la température seule ne peut expliquer les choix de ponte, résultat qui s'est aussi confirmé à fine échelle. Concernant l'évitement des zones trop fermées, les résultats confirment que la végétation arbustive dense, comme les landes peu souvent entretenues, semble défavorable, tandis que des milieux à forte densité herbacée de molinie restent colonisés, soulignant le rôle déterminant de la structure de la végétation. Il était également envisagé que les fleurs exposées au soleil présentent une thermie plus élevée et soient préférées pour la ponte. Une tendance en ce sens a été mesurée, mais sans confirmation statistique solide ni préférence marquée des femelles. Par ailleurs, les pratiques de gestion n'ont pas montré d'effet direct sur la température dans les modèles, mais leur influence indirecte via la structure de la végétation est confirmée. Les prairies entretenues (ex. fauchage, pâturage) apparaissent généralement plus chaudes que les layons forestiers ou les landes buissonnantes. Une autre hypothèse portait sur un éventuel décalage phénologique entre la floraison de la gentiane et le cycle du papillon dans les habitats thermiquement contrastés. Ce décalage a bien été observé dans certaines zones, mais pas systématiquement dans celles où les contrastes thermiques sont les plus forts, comme en témoigne la zone H, à la fois très chaude, riche en gentianes, et fortement colonisée par *Phengaris alcon*. Concernant l'activité des fourmis *Myrmica*, contrairement aux données bibliographiques évoquant une inactivité au-delà de 22 °C, ces dernières sont restées actives même lors de fortes chaleurs (jusqu'à 35 °C), ce qui suggère une tolérance thermique plus élevée ou un seuil d'activité plus flexible que prévu. Enfin, s'agissant de la question centrale de ce mémoire – la variabilité microclimatique peut-elle être un levier de conservation ? – les résultats sont nuancés. Aucun micro-site refuge frais et stable n'a été identifié. En revanche, certains micro-habitats amplificateurs, affichant des températures pouvant doubler celle de l'air ambiant, hébergeaient malgré tout l'ensemble des espèces clés du cycle. Cela indique que la variabilité microclimatique, même lorsqu'elle accentue les extrêmes, peut créer des opportunités favorables si les espèces impliquées sont capables de les exploiter. Ce n'est donc pas tant la

présence de conditions tamponnées que la diversité des situations thermiques à fine échelle qui semble jouer un rôle crucial dans le maintien de la dynamique locale de l'espèce.

Ces résultats doivent néanmoins être interprétés à la lumière de certaines limites méthodologiques. L'étude repose uniquement sur la température comme variable climatique, écartant des facteurs potentiellement essentiels comme l'humidité ou la luminosité. Le comptage des œufs n'a pas été exhaustif, et la période de terrain s'est arrêtée avant la fin de la saison de vol du papillon et de floraison de la gentiane. De plus, les exigences thermiques précises de *P. alcon* et des espèces associées restent encore mal documentées. Malgré ces contraintes, les enseignements tirés peuvent guider des actions de gestion. Il est essentiel de maintenir les conditions favorables actuellement observées, notamment dans le pare-feu H et les layons forestiers. Plus largement, promouvoir une mosaïque de structures végétales et de pratiques (zones fauchées et non fauchées, brûlées et non brûlées, pâturées, en libre évolution...) semble la meilleure stratégie pour assurer chaque année un minimum d'habitats favorables au cycle complet de *P. alcon*, quelles que soient les conditions macroclimatiques. La création de nouvelles prairies à molinie pourrait également être envisagée pour favoriser la gentiane, au détriment des landes à *Erica tetralix* moins favorables. En complément, une étude hydrogéochimique permettrait de mieux comprendre les différences de floraison observées entre la réserve et les secteurs périphériques.

Finalement, cette étude montre que si les microclimats ne sont pas une solution miracle, leur diversité peut contribuer à la résilience locale d'espèces thermosensibles. Mais à l'échelle globale, la survie de ces espèces dépendra avant tout de notre capacité à réduire les pressions systémiques. Aussi aboutie soit-elle, une stratégie de conservation locale ne peut compenser à elle seule l'ampleur des impacts liés à l'activité humaine sur le climat et la biodiversité. De réels efforts politiques et sociétaux restent indispensables pour freiner la destruction du vivant.

BIBLIOGRAPHIE

- Barnosky, Anthony, Nicholas Matzke, Guinevere Wogan, et al. 2011. « Has the Earth's Sixth Mass Extinction Already Arrived? Nature ». *Nature* 471 (51). https://www.researchgate.net/publication/50267709_Has_the_Earth's_Sixth_Mass_Extinction_Already_Arrived_Nature.
- Bramer, Isobel, Barbara J. Anderson, Jonathan Bennie, et al. 2018. « Chapter Three - Advances in Monitoring and Modelling Climate at Ecologically Relevant Scales ». In *Advances in Ecological Research*, édité par David A. Bohan, Alex J. Dumbrell, Guy Woodward, et Michelle Jackson, vol. 58. Next Generation Biomonitoring: Part 1. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2017.12.005>.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson, et K.P. Huyvaert. 2011. « AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. » *Behav Ecol Sociobiol* 65: 23-35.
- Cahenzli, Fabian, et Andreas Erhardt. 2012. « Nectar Sugars Enhance Fitness in Male *Coenonympha pamphilus* Butterflies by Increasing Longevity or Realized Reproduction ». *Oikos* 121 (9): 1417-23. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20190.x>.
- Caillon, Robin, Christelle Suppo, Jérôme Casas, H. Arthur Woods, et Sylvain Pincebourde. 2014. « Warming Decreases Thermal Heterogeneity of Leaf Surfaces: Implications for Behavioural Thermoregulation by Arthropods ». *Functional Ecology* 28 (6): 1449-58. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12288>.
- Cayssials, Valerie, et Claudia Rodríguez. 2012. « Functional Traits of Grasses Growing in Open and Shaded Habitats ». *Evolutionary Ecology* 27 (mars).
- CBN. 2025. « Lobelia, Système d'information flore, fonge, végétations, habitats - Fiche espèce *Gentiana pneumonanthe* ». <https://lobelia-cbn.fr/fiche-espece>.
- CBNSA. 2017. « Suivi de la floraison de la Gentiane des marais et de la Spiranthe d'été ». juillet 12. <https://obv-na.fr/actualite/11340>.
- Ceballos, Gerardo. 2017. « The sixth extinction crisis: Loss of animal populations and species ». *Journal of Cosmology*, janvier 8. https://www.academia.edu/30819814/The_sixth_extinction_crisis_Loss_of_animal_populations_and_species.
- Chmura, Helen E., Heather M. Kharouba, Jaime Ashander, Sean M. Ehlman, Emily B. Rivest, et Louie H. Yang. 2019. « The Mechanisms of Phenology: The Patterns and Processes of Phenological Shifts ». *Ecological Monographs* 89 (1): e01337. <https://doi.org/10.1002/ecm.1337>.
- Cistude Nature. 2022. *Les sentinelles du climat 2022 - Résultats de l'année en cours et propositions pour la poursuite de l'étude des effets du changement climatique sur la biodiversité*. Cistude Nature. <https://hal.science/hal-04093059>.
- Clarke, Ralph T, Nicolas Mouquet, Jeremy A Thomas, et al. 2005. « Modelling the Local Population Dynamics of *Maculinea* and Their Spatial Interactions with Their Larval Foodplant and *Myrmica* Ant Species ». Conférence.
- Commissariat général au développement durable. 2020. « Les mesures de protection et de restauration de la biodiversité ». Gouvernemental. notre-environnement.gouv.fr, juillet 21.

<https://www.notre-environnement.gouv.fr/themes/biodiversite/article/les-mesures-de-protection-et-de-restauration-de-la-biodiversite>.

- Convention de Ramsar sur les zones humides. 2018. « Perspectives mondiales des zones humides : état des zones humides à l'échelle mondiale et des services qu'elles fournissent à l'humanité. » (Gland, Suisse), 88.
- Cormont, Anouk, G. W. Wiegner Wamelink, René Jochem, Michiel F. WallisDeVries, et Ruut M. A. Wegman. 2013. « Host plant-mediated effects of climate change on the occurrence of the Alcon blue butterfly (*Phengaris alcon*) ». *Ecological Modelling* 250 (février): 329-37. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.11.022>.
- De Frenne, Pieter, Rémy Beugnon, David Klinges, et al. 2025. « Ten Practical Guidelines for Microclimate Research in Terrestrial Ecosystems ». *Methods in Ecology and Evolution* 16 (2): 269-94. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14476>.
- Dupont, P. 2010. « Plan National d'Actions 2011-2015 en faveur des Maculinea ». OPIE. <https://papillons.pnaopie.fr/wp-content/uploads/2021/06/PNA-maculinea.pdf>.
- Elmes, G.W., J.A. Thomas, J.C. Wardlaw, M.E. Hochberg, R.T. Clarke, et D.J. Simcox. 1998. « The Ecology of Myrmica Ants in Relation to the Conservation of Maculinea Butterflies ». *Journal of Insect Conservation* 2 (1): 67-78. <https://doi.org/10.1023/A:1009696823965>.
- Geiger, Rudolf Oskar Robert Williams. 1927. *The Climate near the Ground*. Harvard University Press for Blue Hill Meteorological observatory. <https://ia600208.us.archive.org/27/items/climateneartheqr032657mbp/climateneartheqr032657mbp.pdf>.
- Gourvil, Pierre-Yves, Nicolas Cotrel, Romain Chambord, et Glawdys Tzvetan. 2021. *Déclinaison du Plan National d'Actions en faveur des papillons de jour en Nouvelle-Aquitaine – 2021-2030*. Plan régional d'actions. SEL / DSNE – PCN / CEN Nouvelle-Aquitaine / DREAL Nouvelle Aquitaine.
- Gril, Eva, Fabien Spicher, Caroline Greiser, et al. 2023. « Slope and Equilibrium: A Parsimonious and Flexible Approach to Model Microclimate ». *Methods in Ecology and Evolution* 14 (3): 885-97. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14048>.
- Hallmann, Caspar A, Martin Sorg, Eelke Jongejans, et al. 2017. « More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas ». *PLoS One*, 12^e éd. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29045418/>.
- Harvey, Jeffrey, Kévin Tougeron, Rieta Gols, et al. 2023. « Scientists' Warning on Climate Change and Insects ». *Ecological Monographs*, e1553. <https://doi.org/10.1002/ecm.1553>.
- IPBES. 2019. « Communiqué de Presse: Le Dangereux Déclin de La Nature : Un Taux d'extinction Des Espèces « sans Précédent » et Qui s'accélère | IPBES Secretariat ». mai 5. <https://www.ipbes.net/node/35236>.
- Julve, Philippe. 2024. « Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France ». Tela Botanica. <https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie>.
- Kaufmann, Bernard, Jean-Luc Mercier, Raphaëlle Itrac-Bruneau, et Gaëlle Chmargounof. 2014. *Protocole d'échantillonnage Simple Permettant d'évaluer La Présence et l'importance Des Myrmica Au Sein Des Communautés de Fourmis*. https://www.researchgate.net/publication/356962363_Protocole_d'echantillonnage_simple_pe

remettant d'évaluer la présence et l'importance des *Myrmica* au sein des communautés d'e-fourmis.

- Kearney, Michael, et Warren Porter. 2009. « Mechanistic Niche Modelling: Combining Physiological and Spatial Data to Predict Species' Ranges ». *Ecology Letters* 12 (4): 334-50. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>.
- Kemppinen, Julia, Jonas J. Lembrechts, Koenraad Van Meerbeek, et al. 2024. « Microclimate, an Important Part of Ecology and Biogeography ». *Global Ecology and Biogeography* 33 (6): e13834. <https://doi.org/10.1111/geb.13834>.
- King, Kelsey C., et Cheryl B. Schultz. 2024. « Fecundity without Nectar Is Insufficient for the Persistence of a Blue Butterfly ». *Oecologia* 206 (3): 241-52. <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05609-9>.
- Kraus, Gregor. 1911. *Boden und klima auf kleinstem raum; versuch einer exakten behandlung des standorts auf dem wellenkalk*. G. Fischer. <https://catalog.hathitrust.org/Record/002016037>.
- Kuer, Annabell, et Thomas Fartmann. 2005. « Prominent shoots are preferred : microhabitat preferences of *Maculinea alcon* in Northern Germany (*Lycaenidae*) ». *Nota lepid* 27 (4): 309-3019.
- Leclerc, Mathieu A. J., Marc Gibernau, et Sylvain Pincebourde. 2024. « Pollination-Related Plant Traits under Environmental Changes: Seasonal and Daily Mismatches Produce Temporal Constraints ». *Functional Ecology* 00: 1-11. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14674>.
- Ma, Chun-Sen, Gang Ma, et Sylvain Pincebourde. 2021. « Survive a Warming Climate: Insect Responses to Extreme High Temperatures ». *Annual Review of Entomology* 66: 163-84. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041520->
- Maes, Dirk, Willy Pardon, Ghis Palmans, et Hans Van Dyck. 2024. « The Last of the Maculineans: Can We Save the Emblematic Alcon Blue Butterfly *Phengaris Alcon* under Climate Change When Its Habitat Continues to Deteriorate? ». *Journal of Insect Conservation* 28 (5): 1037-49. <https://doi.org/10.1007/s10841-024-00592-1>.
- Mallard, Fanny. 2021. *Programme les sentinelles du climat. Tome XI : Protocoles naturalistes de suivis des effets du changement climatique sur les espèces en région Nouvelle-Aquitaine*. C. Nature. https://hal.science/hal-03647284v1/file/2021_programme_sentinelles_Tome_XI_Protocoles.pdf.
- Pincebourde, Sylvain, et Jérôme Casas. 2015. « Warming Tolerance across Insect Ontogeny: Influence of Joint Shifts in Microclimates and Thermal Limits ». *Ecology* 96 (4): 986-97. <https://doi.org/10.1890/14-0744.1>.
- Pincebourde, Sylvain, et Jérôme Casas. 2019. « Narrow safety margin in the phyllosphere during thermal extremes ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (12): 5588-96. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815828116>.
- Pincebourde, Sylvain, Michael E. Dillon, et H. Arthur Woods. 2021. « Body Size Determines the Thermal Coupling between Insects and Plant Surfaces ». *Functional Ecology* 35 (7): 1424-36. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13801>.
- Pincebourde, Sylvain, Courtney C. Murdock, Mathew Vickers, et Michael W. Sears. 2016. « Fine-Scale Microclimatic Variation Can Shape the Responses of Organisms to Global Change in Both Natural and Urban Environments ». *Integrative and Comparative Biology* 56 (1): 45-61. <https://doi.org/10.1093/icb/icw016>.

- Pincebourde, Sylvain, Herve Sinoquet, Didier Combes, et Jerome Casas. 2007. « Regional Climate Modulates the Canopy Mosaic of Favourable and Risky Microclimates for Insects ». *Journal of Animal Ecology* 76 (3): 424-38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01231.x>.
- Pincebourde, Sylvain, et H Arthur Woods. 2020. « There is plenty of room at the bottom: microclimates drive insect vulnerability to climate change ». *Current Opinion in Insect Science*, Global change biology * Molecular physiology section, vol. 41 (octobre): 63-70. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.07.001>.
- Poitou-Charentes Nature. 2018. *Espèces animales déterminantes de PoitouCharentes*. Poitou-Charentes Nature.
- Potter, Kristen A., H. Arthur Woods, et Sylvain Pincebourde. 2013. « Microclimatic Challenges in Global Change Biology ». *Global Change Biology* 19 (10): 2932-39. <https://doi.org/10.1111/gcb.12257>.
- Préau, Clémentine. 2019. « Identification et Modélisation Des Habitats d'espèces à Enjeux et Évolution de Leur Aire de Répartition Avec Le Changement Climatique ». https://www.researchgate.net/publication/339747416_Identification_et_modelisation_des_habitats_d'especes_a_enjeux_et_evolution_de_leur_aire_de_repartition_avec_le_changement_climatique.
- Rebaudo, François, Emile Faye, et Olivier Dangles. 2016. « Microclimate Data Improve Predictions of Insect Abundance Models Based on Calibrated Spatiotemporal Temperatures ». *Frontiers in Physiology* 7 (avril). <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00139>.
- Rebaudo, François, et Victor-Badre Rabhi. 2018. « Modeling Temperature-Dependent Development Rate and Phenology in Insects: Review of Major Developments, Challenges, and Future Directions ». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 166 (8): 607-17. <https://doi.org/10.1111/eea.12693>.
- Renner, Susanne S., et Constantin M. Zohner. 2018. « Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49 (Volume 49, 2018): 165-82. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>.
- Roeder, Diane V., Anna W. Paraskevopoulos, et Karl A. Roeder. 2022. « Thermal Tolerance Regulates Foraging Behaviour of Ants ». *Ecological Entomology* 47 (3): 331-38. <https://doi.org/10.1111/een.13118>.
- Saudreau, Marc, Amélie Ezanic, Boris Adam, Robin Caillon, Pascal Walser, et Sylvain Pincebourde. 2017. « Temperature Heterogeneity over Leaf Surfaces: The Contribution of the Lamina Microtopography ». *Plant, Cell & Environment* 40 (10): 2174-88. <https://doi.org/10.1111/pce.13026>.
- Sellier, Yann, et Elisa Bernard. 2023. *Évaluation de la population de Phengaris alcon alcon (Lepidoptera, Lycaenidae) du Pinail (Vienne, Nouvelle-Aquitaine)*. Programme d'étude du Plan Régional d'Action. *Lépidoptère de Nouvelle-Aquitaine 2023*. Plan National d'Actions en faveur des papillons de jour : Déclinaison Nouvelle-Aquitaine 2021-2030. Édité par GEREPI. Vouneuil-sur-Vienne.
- Sellier, Yann, Valentine Dupont, et Kévin Lelarge. 2018. « Évaluation de La Population de Maculinea Alcon Du Pinail. Programme d'étude Poitou-Charentes Nature. Plan Régional d'Actions Maculinea, Poitou-Charentes, Action 2018. » GEREPI.

- https://www.researchgate.net/publication/333237137_Evaluation_de_la_population_de_Maculinea_alcon_du_Pinail_Programme_d'etude_Poitou-Charentes_Nature.
- Sellier, Yann, Valentine Dupont, Clémentine Préau, et Kévin Lelarge. 2021. *Vers une intégration systémique des enjeux du changement climatique dans la gestion de la Réserve naturelle du Pinail*. GEREPI.
- Suggitt, Andrew J., Phillipa K. Gillingham, Jane K. Hill, et al. 2011. « Habitat Microclimates Drive Fine-Scale Variation in Extreme Temperatures ». *Oikos* 120 (1): 1-8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x>.
- Sunday, Jennifer M., Amanda E. Bates, Michael R. Kearney, et al. 2014. « Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (15): 5610-15. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>.
- Tela Botanica. 2011. « eFlore ». *Tela Botanica*. <https://www.tela-botanica.org/eflore/>.
- Thomas, J. A., G. W. Elmes, J. C. Wardlaw, et M. Woyciechowski. 1989. « Host Specificity among Maculinea Butterflies in Myrmica Ant Nests ». *Oecologia* 79 (4): 452-57. <https://doi.org/10.1007/BF00378660>.
- UICN. 2012. *La Liste rouge des papillons de jour de France métropolitaine*. <https://uicn.fr/liste-rouge-papillons-de-jour/>.
- Valdés, Alicia, et Johan Ehrlén. 2022. « Microclimate influences plant reproductive performance via an antagonistic interaction ». *Basic and Applied Ecology* 64 (novembre): 13-29. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.07.007>.
- WallisDeVries, Michiel F., Jens Bokelaar, Alfred Kok, et al. 2024. « Alcon Blues: recent shifts in limiting habitat factors challenge the persistence of an endangered butterfly ». *Journal of Insect Conservation* 28: 993-1006.
- Warren, R., J. Price, E. Graham, N. Forstenhaeusler, et J. VanDerWal. 2018. « The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5°C rather than 2°C ». *Science* 360 (6390): 791-95. <https://doi.org/10.1126/science.aar3646>.
- Weir, Jamie C., et Albert B. Phillimore. 2024. « Buffering and Phenological Mismatch: A Change of Perspective ». *Global Change Biology* 30 (5): e17294. <https://doi.org/10.1111/gcb.17294>.
- Zellweger, Florian, Pieter De Frenne, Jonathan Lenoir, et al. 2020. « Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming ». *Science* 368 (6492): 772-75. <https://doi.org/10.1126/science.aba6880>.
- Zhiyu, Ma, Hiroshi Shimizu, Shoji Moriizumi, Machiko Miyata, Mitsuru Douzono, et Shinji Tazawa. 2007. « Effect of Light Intensity, Quality and Photoperiod on Stem Elongation of Chrysanthemum Cv. Reagan ». *Environment Control in Biology* 45 (janvier): 19-25. <https://doi.org/10.2525/ecb.45.19>.

ÉTUDE DE L'IMPORTANCE DES CONDITIONS MICROCLIMATIQUES COMME LEVIER DE CONSERVATION DE L'AZURÉ DES MOUILLÈRES (*PHENGARIS ALCON*).

Blyth Olivia

ANNEXES

Annexe 1 : Photos des sept zones d'étude	63
Annexe 2 : Cartographie des habitats du site du Pinail.....	64
Annexe 3 : Cartographie de l'évolution des zones de présence de Phengaris entre 2017 et 2023	66
Annexe 4 : Coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet.....	67
Annexe 5 : Régression linéaire entre le microclimat local et le macroclimat, pour chaque zone, par sonde et par période	68
Annexe 6 : Excès de températures entre microclimat local et macroclimat, par zone, fin juillet	69
Annexe 7 : Conditions d'application pour les modèles linéaires mixtes appliqués aux données microclimatiques à échelle locale	70
Annexe 8 : Humidité volumétrique moyenne du sol par zone	71
Annexe 9 : Images thermiques de l'Azuré des mouillères et des Gentianes pneumonanthes ..	72

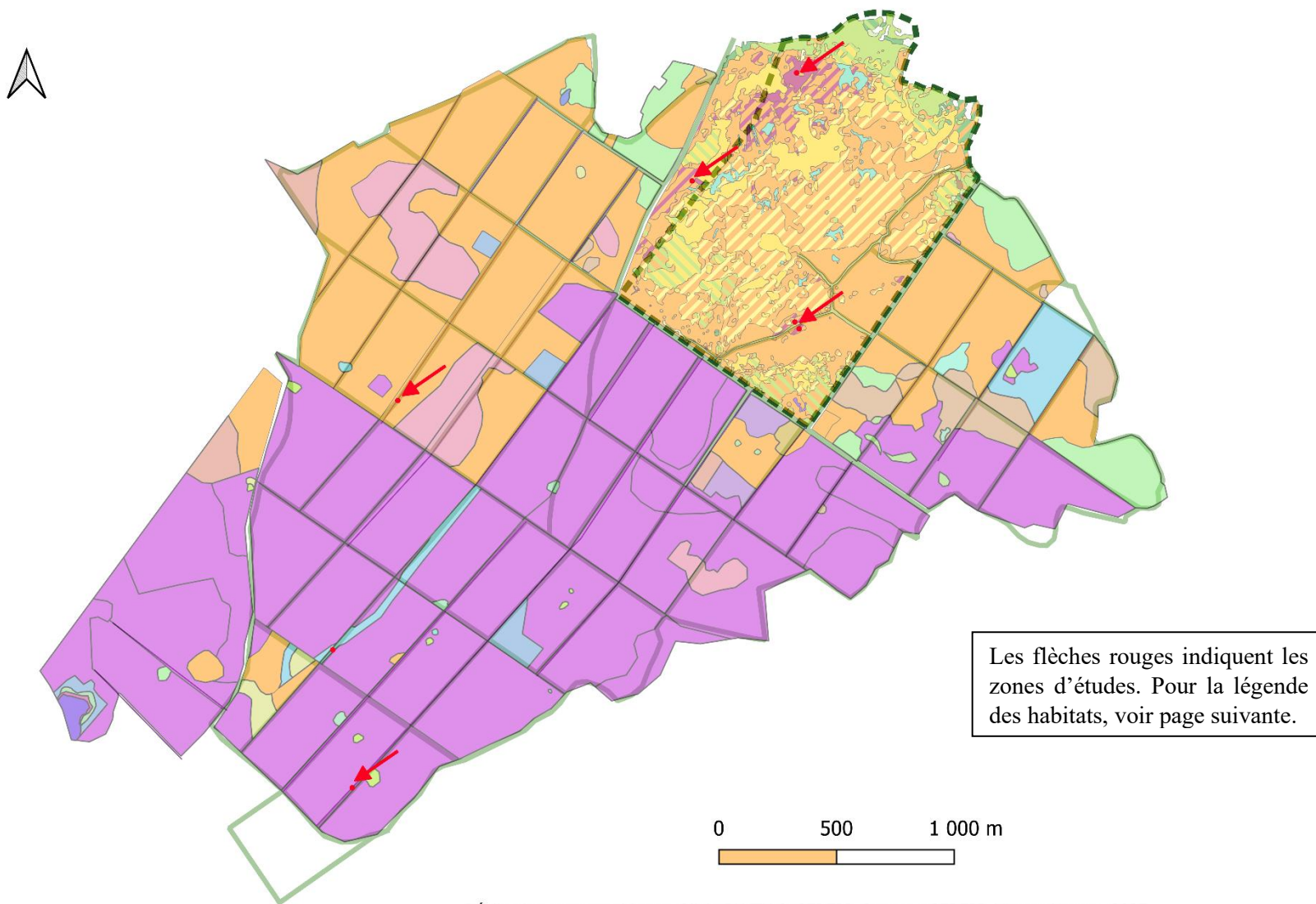
Étude réalisée à : l'Institut de Recherche pour la Biologie de l'Insecte, Cistude Nature &
l'association de Gestion de la Réserve du Pinail

Annexe 1 : Photos des sept zones d'étude



En haut à gauche, la zone Q : landes mésophiles buissonnantes pâturée par un troupeau de brebis Solognote. Un ex-clos est mis en place pendant l'été autour du quadrat suivis, afin d'éviter le broutage des gentianes. En haut à droite, la zone H : pare-feu géré par l'ONF, bordé de landes buissonnantes. Il s'agit du *hot-spot* de gentianes et d'Azuré des mouillères. Centre gauche, la zone T : landes mésohygrophiles buissonnantes plus hautes, en libre évolution depuis 2023. Centre-droit, la zone K : pare-feu géré par l'ONF, bordés de landes et de pins, sous un fil électrique. En bas à gauche, les zones I (derrière) et E (devant) : ces zones, située à quelques mètres l'une de l'autre, sont fauchées un an (alternance, zone I fauchée à l'automne dernier) et brûlées toutes les quelques années (dernier brûlis dirigé : zone E en 2023). En bas à droite, la zone J : espace interparcellaire, layon forestier à molinie, bordé de pins, uniquement géré lors de passage d'engins (gestion irrégulière).


























Annexe 2 : Cartographie des habitats du site du Pinail
















Réalisation cartographique : Olivia BLYTH & GEREPI. Source : GEREPI, Vienne Nature, 2025.





Cartographie des habitats du site du Pinail - Légende

Habitats en réserve

-  31.11 Landes humides atlantiques septentrionales
-  31.11 X 31.2393 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor, Erica scoparia et Erica tetralix
-  31.2391 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor et Erica cinerea
-  31.2391 X 31.2393 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor, Erica cinerea et Erica scoparia
-  31.2391 X 31.2393 X 31.86 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor, Erica cinerea, Erica scoparia et Pteridium aquilinum
-  31.2391 X 31.86 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor, Erica cinerea et Pteridium aquilinum
-  31.2393 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor et Erica scoparia
-  31.2393 X 31.8111 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor et Erica scoparia et Fructicées subatlantiques à Prunus spinosa et Rubus fruticosus
-  31.2393 X 31.86 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor, Erica scoparia et Pteridium aquilinum
-  31.8111 Fructicées subatlantiques à Prunus spinosa et Rubus fruticosus
-  31.8111 X 31.84 Fructicées subatlantiques à Prunus spinosa et Rubus fruticosus et Lande à Genêt
-  31.8111 X 31.86 Fructicées subatlantiques à Prunus spinosa et Rubus fruticosus et Landes à Pteridium aquilinum
-  31.84 Lande à Genêt
-  31.84 X 31.86 Lande à Genêt et à Pteridium aquilinum
-  31.85 Lande à Ajonc d'Europe
-  31.85 X 31.86 Lande à Ajonc d'Europe et à Pteridium aquilinum
-  31.86 Landes a Pteridium aquilinum
-  32.2393 X 31.832 Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor et Erica scoparia et Fourrés à Bourdaine, Sorbier, Chèvrefeuille
-  34.32 Pelouses calcaires sub-atlantiques semi-arides
-  37.217 Prairies a Jonc diffus
-  37.31 Prairies à Molinie et communautés associées - faciès hygrophile
-  37.31 Prairies à Molinie et communautés associées - faciès mésophile
-  54.21 Bas-marais à Schoenus nigricans
-  37.31 X 31.2393 Prairies à Molinie et communautés associées - faciès mésophile et Landes aquitano-ligériennes à Ulex minor et Erica scoparia
-  37.31 X 31.8111 Prairies à Molinie et communautés associées - faciès mésophile et Fructicées subatlantiques à Prunus spinosa et Rubus fruticosus

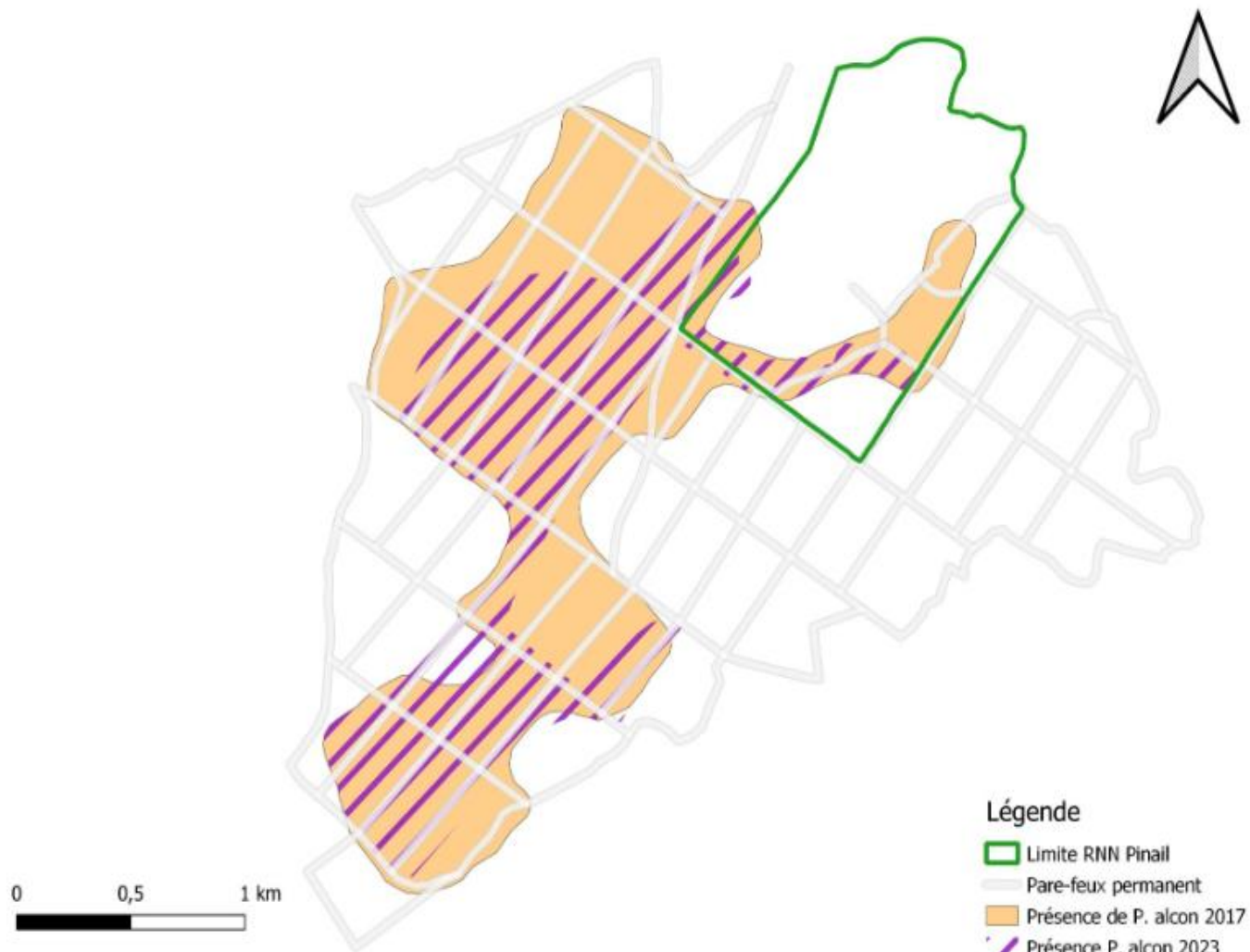
Habitats hors réserve

-  Plantation de pins européens
-  Landes mésophiles à Ulex minor et Erica scoparia
-  Landes humides atlantiques tempérées à Erica tetralix
-  Landes humides à Molinia caerulea
-  Forêt de Chêne sessile ou de Chêne pédonculé
-  Landes sèches à Ulex minor et Erica cinerea
-  Landes à Pteridium aquilinum
-  Landes à Ulex minor, Erica scoparia et Salix sp.
-  Pelouses acidiphiles
-  Plantation de chênes exotiques
-  Prairies humides acidiphiles à Molinia
-  Scirpaies lacustres
-  Tourbières basses acides (sphaignes)

-  Chemins parcelaires
-  RNN Pinail
-  Pare-feux et layons
-  Zones d'études

Annexe 3 : Cartographie de l'évolution des zones de présence de Phengaris entre 2017 et 2023

Source & Réalisation cartographique : GEREPI, 2023.



Annexe 4 : Coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet

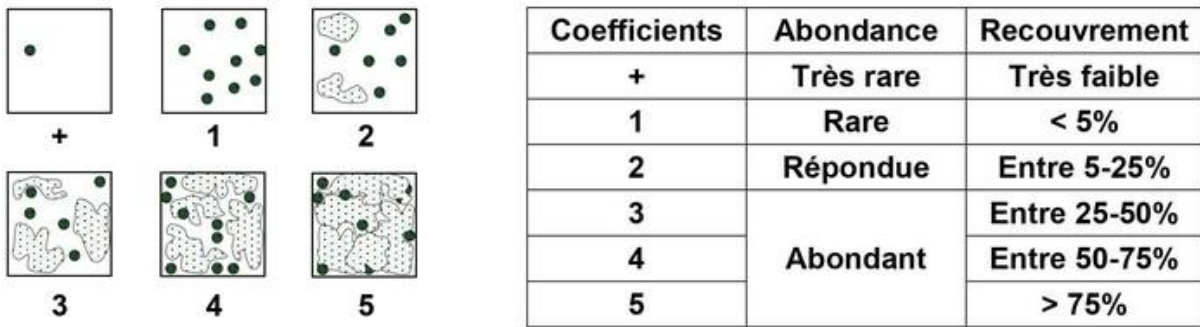
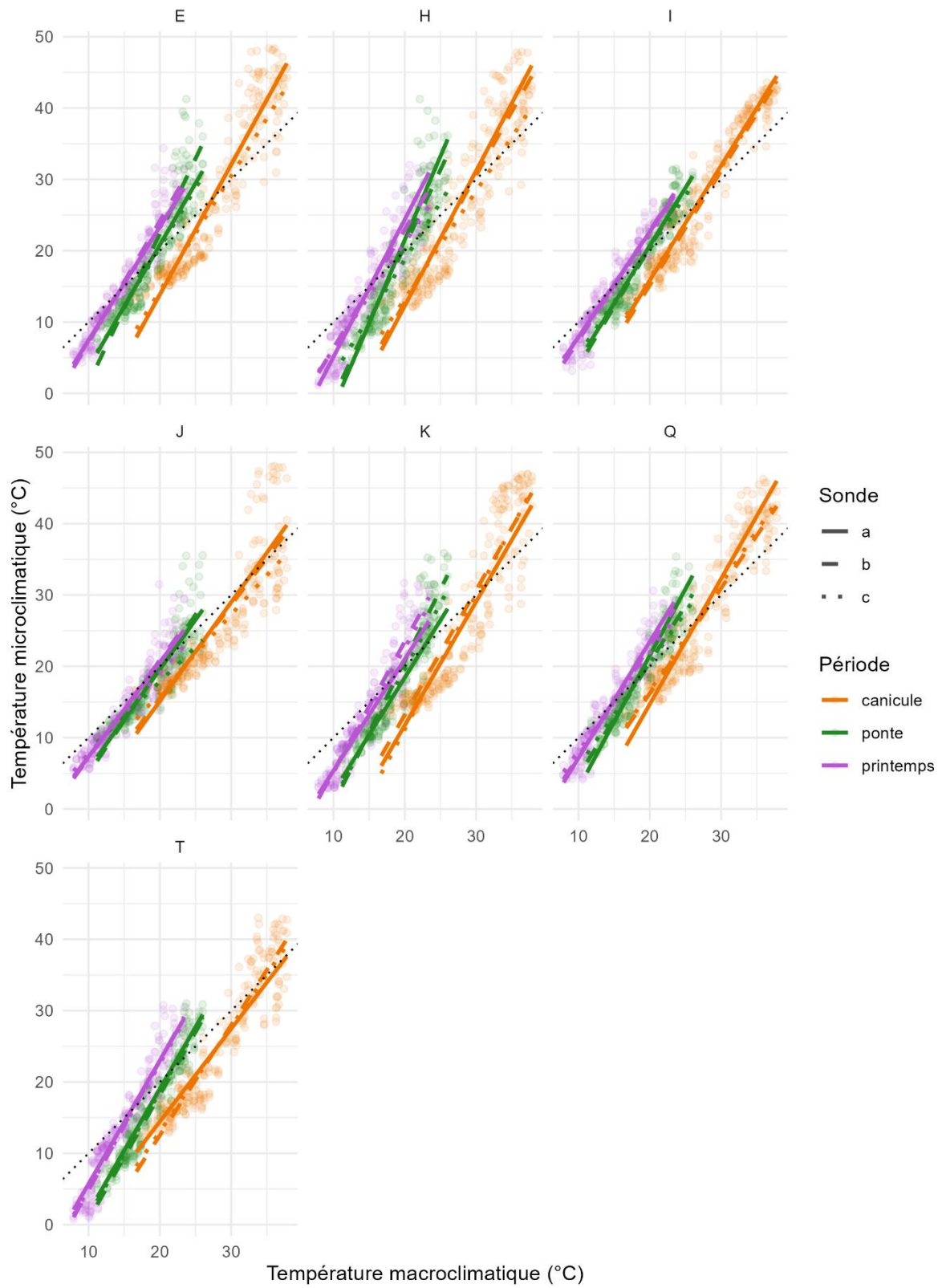
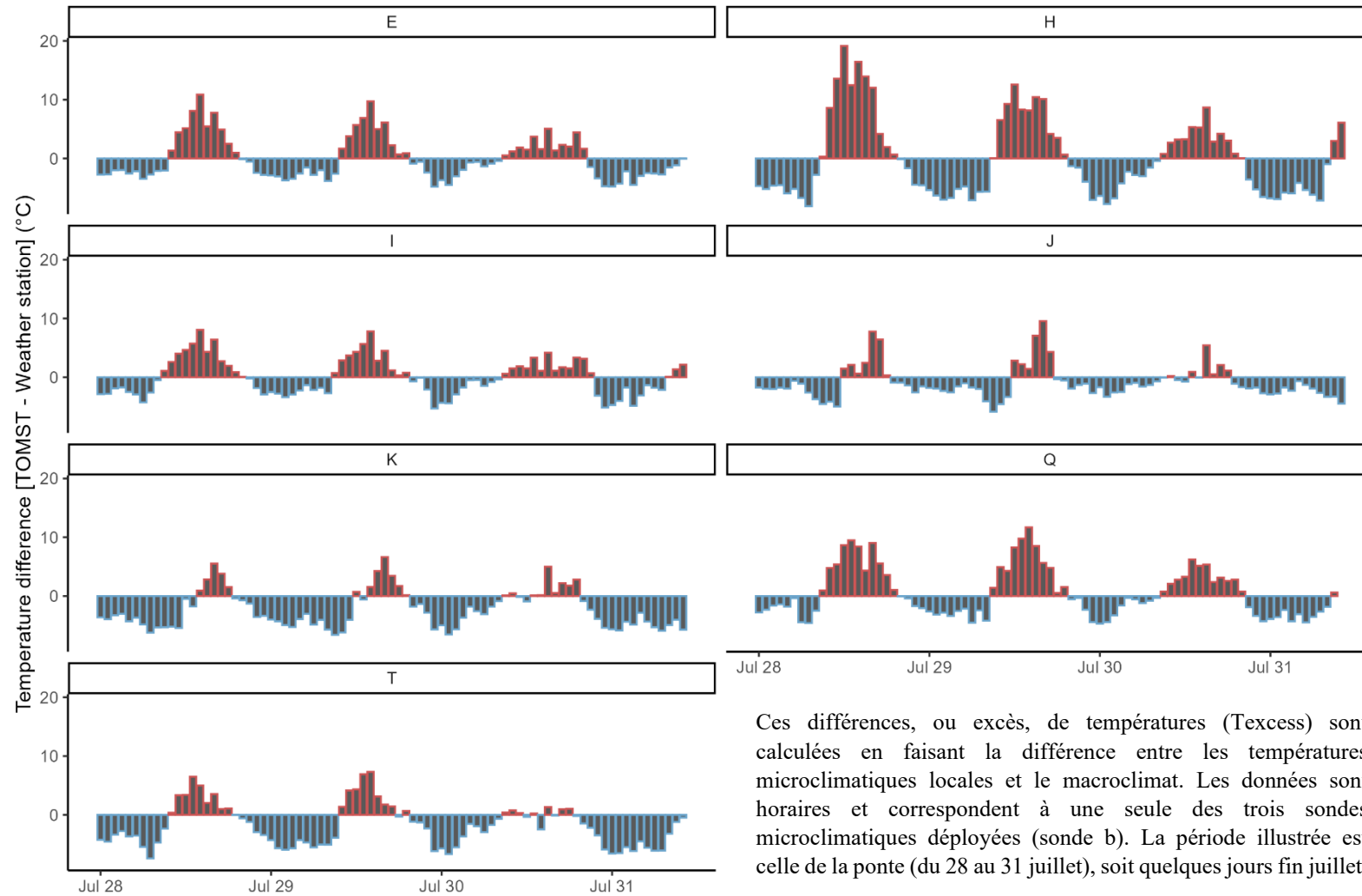


Figure : © 2025 AlloSchool. Plus d'information sur la méthode de Braun-Blanquet : https://www.tela-botanica.org/wp-content/uploads/2017/03/m%C3%A9thode_phytosociologique_Braun-Blanquet-T%C3%BCxenienne_2011.pdf

Annexe 5 : Régression linéaire entre le microclimat local et le macroclimat, pour chaque zone, par sonde et par période

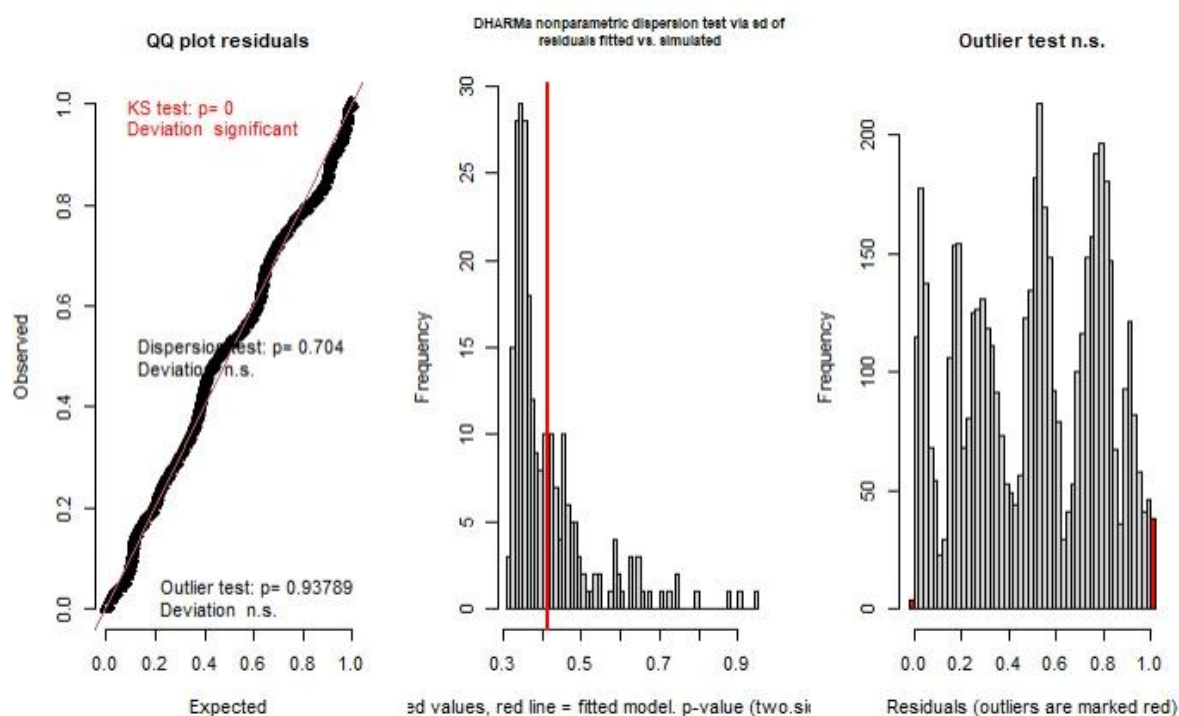


Annexe 6 : Excès de températures entre microclimat local et macroclimat, par zone, fin juillet



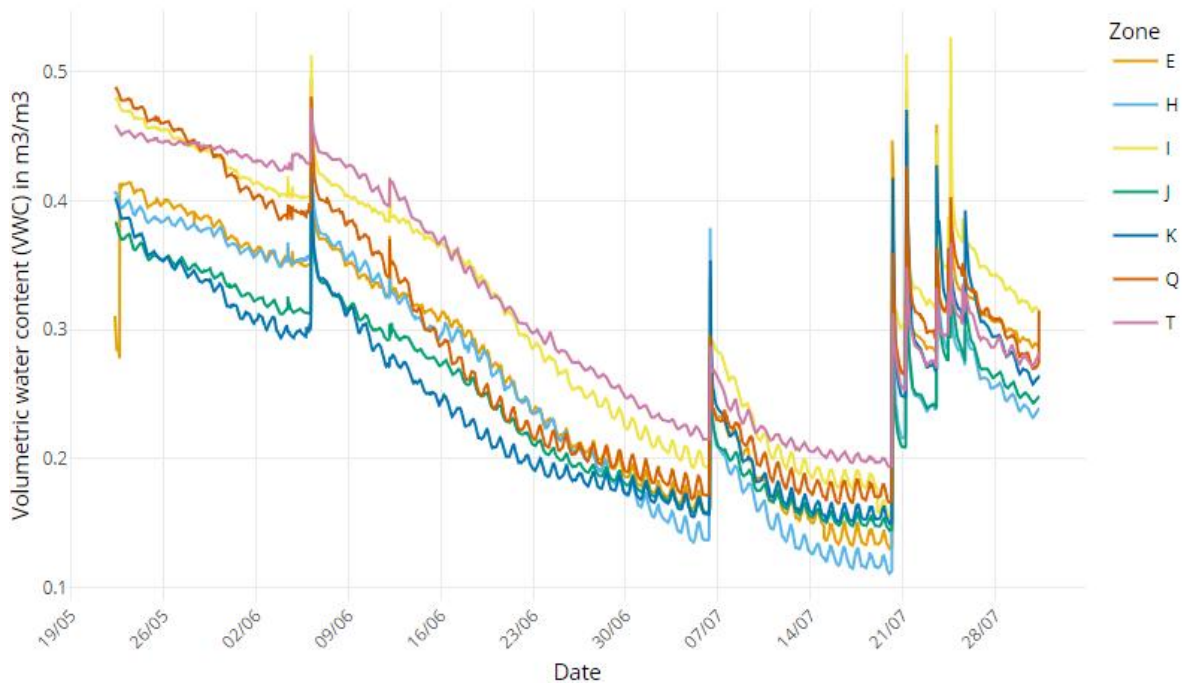
Ces différences, ou excès, de températures (T_{excess}) sont calculées en faisant la différence entre les températures microclimatiques locales et le macroclimat. Les données sont horaires et correspondent à une seule des trois sondes microclimatiques déployées (sonde b). La période illustrée est celle de la ponte (du 28 au 31 juillet), soit quelques jours fin juillet.

Annexe 7 : Conditions d'application pour les modèles linéaires mixtes appliqués aux données microclimatiques à échelle locale



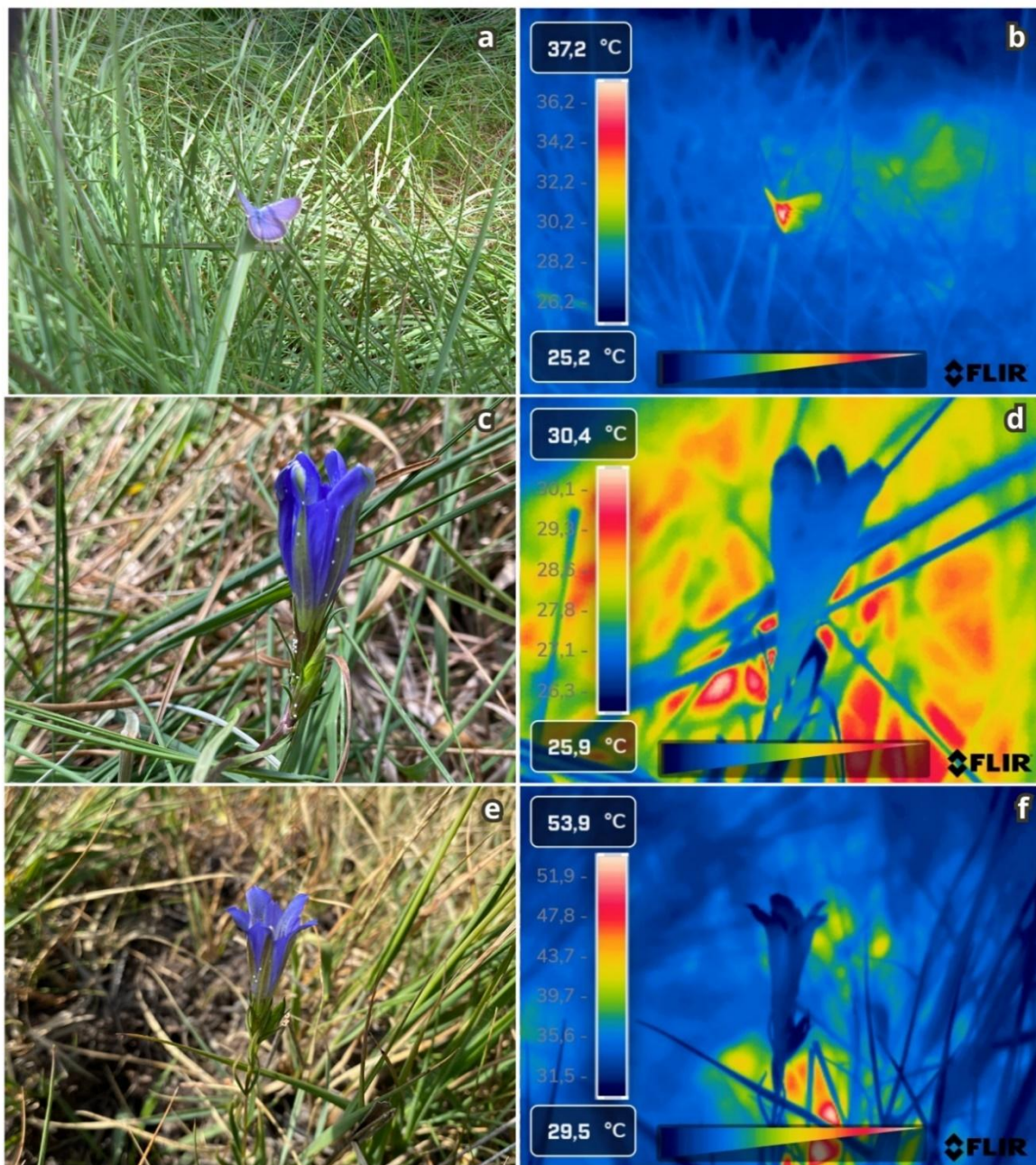
Les graphiques ci-dessus illustrent les conditions d'applications des modèles lmer ayant pour effets fixes : pente + période + zone ; et en effet aléatoire : la sonde microclimatique. Comme pour tous les autres modèles nécessitant des données dont les résidus suivant une loi gaussienne, la normalité a été estimée comme validée, tous les résidus présentaient une tendance comme illustré sur le graphique de gauche.

Annexe 8 : Humidité volumétrique moyenne du sol par zone



Ces courbes sont obtenues en calculant la moyenne des valeurs d'humidité volumétrique de sol obtenues par les trois sondes microclimatiques TOMST déployé dans chaque zone. Les données s'étendent du 22 mai au 31 juillet. E : lande brûlée non fauchée récemment, H : pare-feu ouvert à herbe rase ; I : lande non brûlée récemment mais fauchée ; J : layons forestier à herbe haute ; K : pare-feu forestier à herbe moyennement haute, bordé de pin ; Q : lande pâturée ; T : landes buissonnantes haute sans intervention depuis 2023.

Annexe 9 : Images thermiques de l'Azuré des mouillères et des *Gentianes pneumonanthes*



A gauche, des images prises avec une caméra classiques. A droite, des images prises avec une caméra infrarouge (*FLIR B335*). Les températures affichées ne sont qu'une indication et ne reflètent pas de la température précise des surfaces, seulement des rayonnements infrarouges émis. **Photos a) et b)** prises le 22/07/2025 après-midi, température macroclimatique de 30°C, en layon forestier à herbe haute (zone J). La végétation ombragée semble plus fraîche que l'air ambiant de 30°C, la température des ailes de l'Azuré des mouillères se rapproche de celle de l'air ambiant (ectothermie), et celle du corps semble supérieure (chaleur musculaire possible). **Photos c) et d)** prises le 12/08/2025 après-midi, même température, en layon forestier à herbe haute (zone J). La gentiane présente des œufs sur l'apex de la tige et la fleur. Ceux-ci ne semblent pas différer thermiquement de la surface de la fleur (œufs non distinguables sur la photo d). **Photos e) et f)** prises seulement 30min avant les deux photos précédentes, mais dans un pare-feu ouvert à herbe rase. Les amplitudes de températures bien plus chaudes sont notables.

RESUME

Étude de l'importance des conditions microclimatiques comme levier de conservation de l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*), Olivia Blyth, 2025

Dans un contexte de crise climatique et de déclin global de la biodiversité, cette étude explore le rôle des microclimats comme levier de conservation pour l'Azuré des mouillères (*Phengaris alcon*), papillon menacé dont le cycle dépend étroitement de la Gentiane pneumonanthe et des fourmis du genre *Myrmica*. Cette étude préliminaire, menée sur le site des Landes du Pinail (Vienne, France) en collaboration avec Cistude Nature et l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, dans le cadre du programme *Les Sentinelles du climat*, s'appuie sur une approche multi-échelle (macro-, méso-, microclimat local et microclimat fine échelle) afin de caractériser la variabilité thermique des habitats et d'évaluer son impact potentiel sur la phénologie et la performance de ces espèces. Les résultats montrent que certains micro-habitats chauds (ex. pare-feux ouverts) hébergent effectivement des pontes de *Phengaris alcon*, mais que des habitats frais (ex. layons forestiers) peuvent également être favorables. La température seule ne suffit donc pas à expliquer les choix de ponte. La structure de la végétation s'avère être un facteur clé : les zones herbacées même denses restent favorables, tandis que les milieux arbustifs fermés sont évités. Aucune preuve nette de préférence thermique des femelles pour la ponte n'a été détectée. Aucun micro-site refuge frais n'a été clairement identifié, mais certains habitats amplificateurs de chaleur abritent l'ensemble du cycle, suggérant que la diversité thermique à fine échelle peut renforcer la résilience des populations. Malgré des limites (variable climatique unique, suivi phénologique partiel), ce travail met en évidence l'intérêt de maintenir une mosaïque d'habitats gérés de façon différenciée.

Mots clefs : Microclimat, écologie thermique, Phengaris, Gentiana pneumonanthe, Myrmica, pratique de gestion.

ABSTRACT

Assessing the importance of microclimatic conditions as a key factor in the conservation of the Alcon blue butterfly (*Phengaris alcon*), Olivia BLYTH, 2025

Against a backdrop of climate crisis and global biodiversity loss, this study explores the potential role of microclimates as a conservation advantage for the Alcon blue (*Phengaris alcon*), an endangered butterfly whose life cycle depends on the Marsh gentian flower and ants of the *Myrmica* genus. This preliminary study, conducted in the *Landes du Pinail* wetlands (Vienne, France) in collaboration with *Cistude Nature* and the *Institute for Research on Insect Biology*, as part of the *Sentinelles du climat* programme, uses a multi-scale approach (macro-, meso-, local microclimate and fine-scale microclimate) to characterise the thermal variability of different habitats. We aim to assess this variability's potential impact on the phenology and performance of the three species. The results show that certain warm microhabitats (e.g. open firebreaks) do indeed host *Phengaris alcon*, but that cool habitats (e.g. large grassy forest paths) can also be propitious. Temperature alone is therefore not sufficient to explain egg-laying choices. Vegetation structure appears to be a key factor: even dense grassy areas remain favourable, while closed shrubby environments are avoided by the butterfly. No clear evidence of thermal preference by females for egg-laying was detected. No cool micro-habitat sites were clearly identified, but some heat-amplifying habitats support the entire life cycle, suggesting that fine-scale thermal diversity may enhance population resilience. Despite limitations (single climate variable, partial phenological monitoring), this work highlights the importance of maintaining a mosaic of differently managed habitats.

Keywords : *Microclimate, thermal ecology, Phengaris, Marsh gentian, Gentiana pneumonanthe, Myrmica,*