

24/06/2022

La flore alpine face aux changements climatiques

**Evaluation des changements de distribution des habitats favorables des espèces
vasculaires alpines en réponse aux changements climatiques passés et futurs**

*Travail de fin d'étude en vue de l'obtention du grade de Master en biologie des
organismes et écologie.*

Promoteurs : Flavien Collart et Alain Vanderpoorten

Faculté des Sciences ; département de biologie, écologie et évolution ; unité de
biologie de l'évolution et de la conservation.

Solène Kiebooms
M2-BOE

Table des matières

Remerciements	2
Résumé.....	3
Abstract	4
1) Introduction	5
2) Matériels et méthodes.....	12
2.1. Zone d'étude et données	12
2.2. Analyse des données et sélection des variables environnementales.....	14
2.3. Modélisation.....	17
2.4. Analyse des résultats.....	21
3) Résultats.....	24
3.1. Sélection des variables environnementales.....	24
3.2. Modélisation.....	25
4) Discussion.....	37
4.1. Potentiels refuges au LGM et vitesses migratoires entre le LGM et le temps présent.....	37
4.2. Risques d'extinction de la flore alpine	41
5) Conclusion et perspectives	47
6) Bibliographie	49
7) Annexes	61

Remerciements

J'aimerais commencer par remercier mes promoteurs, Alain Vanderpoorten et Flavien Collart, pour leur disponibilité et leur réactivité. Leurs conseils et le suivi continu qu'ils m'ont apporté ont largement contribué à améliorer la qualité de ce travail. Un remerciement particulier pour Flavien Collart, sans qui, je n'aurais pas pu réaliser ce mémoire en quelques mois. Son aide pour les scripts et ses explications sur les modèles de distribution des espèces ont été précieux.

Je voudrais également remercier Antoine Guisan de m'avoir permis de rejoindre son laboratoire quelques mois à l'Université de Lausanne (UNIL). Je tiens aussi à remercier l'ensemble de son équipe pour son accueil chaleureux et pour l'ambiance d'entraide et de bonne humeur qui régnait sur place.

Enfin, je voudrais remercier ma mère et ma grand-mère pour leurs relectures assidues.

Solène Kiebooms, Juin 2022. Changements de distribution des habitats favorables des espèces vasculaires alpines en réponse aux changements climatiques passés et futurs. Promoteurs : Flavien Collart et Alain Vanderpoorten. Département de Biologie, Ecologie et Evolution ; Unité de Biologie de l'Evolution et de la Conservation, ULiège.

Résumé

La vitesse du changement climatique est une métrique simple se calculant comme le ratio entre une variation climatique temporelle ($^{\circ}\text{C}/\text{an}$) et une variation de température par unité de distance ($^{\circ}\text{C}/\text{km}$). Elle exprime la vitesse à laquelle les espèces devraient migrer pour pouvoir rester sous des conditions climatiques qui leur sont favorables. Le présent travail a pour objectif d'évaluer les changements de distribution passés et futurs de l'habitat favorable des espèces de plantes vasculaires alpines ainsi que leurs risques d'extinction. Pour cela, des modèles de distribution des espèces (SDMs) ont été utilisés pour a) évaluer où la flore alpine était distribuée au dernier maximum glaciaire (LGM) et ainsi déterminer à quelle vitesse les espèces ont migré lors des changements climatiques du Quaternaire ; b) évaluer leurs risques d'extinction dans le contexte du réchauffement climatique actuel, en : (i) comparant la vitesse de migration inférée en a) avec la vitesse du changement climatique actuel dans les aires considérées et (ii) mesurant la discordance entre les aires de répartition actuelles et les aires futures ; c) identifier de potentielles zones refuges. Les principaux résultats montrent que les espèces alpines se trouvaient probablement à de plus basses altitudes au LGM qu'aujourd'hui. La projection de la niche climatique des espèces sur des couches climatiques à l'époque du LGM indique la présence d'aires qui leur étaient favorables principalement à l'extérieur des Alpes (dans les Apennins, dans les Alpes dinariques et en régions Bohême) mais aussi au sein des Alpes pour certaines d'entre elles, malgré la présence d'une couverture de glace. Les résultats ont également démontré que la vitesse du changement climatique actuel en montagne est 20 fois plus rapide que la vitesse moyenne de migration post-glaciaire des espèces alpines et que, sous un scénario de réchauffement climatique de plus de $2,6^{\circ}\text{C}$ (par rapport à l'ère préindustrielle), les vitesses de migration requises pour pouvoir rester sous des conditions climatiques favorables surpassent les capacités dispersives de la flore alpine. Ces constats soulèvent des doutes sur leur capacité à faire face au changement climatique actuel. De plus, la moitié ($51,7 \pm 34,1 \%$) de l'aire de distribution de la flore alpine risque de disparaître d'ici 2100, ce qui met les espèces alpines directement en danger d'extinction. Néanmoins, les résultats montrent également que, même sous le scénario climatique testé le plus sévère, des aires restreintes restent ou deviennent favorables dans les Alpes pour la plupart des espèces étudiées ici. Ces aires font et feront office de refuges climatiques pour celles-ci. Il est donc primordial de prioriser ces zones dans les programmes de conservation de la biodiversité.

Abstract

The velocity of climate change is derived from the ratio of temporal and spatial gradients of mean annual near-surface temperature $((C^{\circ}/yr)/(C^{\circ}/km)=km/yr)$. This speed expresses how fast species have to move to stay in favorable climatic conditions. In the context of the current climate change, the aim of this work is to assess past and future changes in the distribution of the habitat of alpine vascular plants and their extinction risks. To do so, species distribution models (SDMs) were used to a) assess where alpine spermatophytes were distributed at the last glacial maximum (LGM) and calculate how fast they migrated during past climate fluctuations; b) assess their extinction risks in the context of the current climate change by (i) comparing the migration speed calculated in a) with the velocity of the current climate change in mountain regions and (ii) measuring the discordance between current and future spatial distribution; c) identify potential future refuges areas. Overall results show that alpine species were probably located at lower altitudes at the LGM than currently. At that time, favorable areas of alpine flora were mostly located outside the Alps in neighboring regions but also, for some of the species, within the Alps. Results also show that the velocity of the current climate change in mountain regions is twenty times faster than the mean post-glacial migration speed. In a climatic scenario of a temperature rise above $2.6^{\circ}C$ (in comparison with the pre-industrial period), migration speeds to face the future climate change exceed the dispersal capacities of the alpine flora. Moreover, half ($51,7 \pm 34,1 \%$) of alpine areas is threatened with extinction before 2100. Alpine flora is clearly endangered. Nevertheless, results also show that, even under the most drastic climatic scenario, some favorable areas remain in the Alps in the future, for most of the species studied here. It is, therefore, extremely important to protect those areas and to give them priority in biodiversity conservation programs.

1) Introduction

Le dernier rapport du GIEC (AR6, IPCC, 2021) nous informe qu'une augmentation d'1,5°C d'ici 20 ans par rapport à l'ère préindustrielle (1850-1900) est inexorable. D'ici la fin du siècle, selon les scénarios, cette augmentation peut soit stagner si on diminue considérablement nos émissions de gaz à effet de serre, soit augmenter encore, jusqu'à + 4°C. L'une des nombreuses conséquences du réchauffement climatique actuel est le changement de distribution des espèces. Une méta-analyse a défini que, en moyenne, les limites des aires de répartition des organismes terrestres ont subi un déplacement de 16,9 km par décennie vers les pôles et de 11 m en altitude sur cette même période de temps (Chen et *al.*, 2011). Les changements climatiques font, certes, partie de l'histoire de notre Terre, mais celui que nous connaissons actuellement est particulièrement rapide, généralisé et sans précédent. En effet, nous vivons aujourd'hui dans une période interglaciaire, qui voit une augmentation des températures bien plus rapide que les précédentes. Depuis 1960, la température augmente de 0,02°C par an (IPCC, 2021; IPBES, 2019), contre une augmentation moyenne de 0,003°C par an en période glaciaire (Jouzel et *al.*, 2006), soit un changement climatique 6 fois plus rapide que durant les cycles climatiques précédents du Quaternaire. Plus récemment, Sandel et *al.* (2017) ont évalué que la vitesse du changement climatique ne fait qu'augmenter et que d'ici 2080 les changements pourront être 40 à 3000 fois plus rapides que ceux observés au dernier maximum glaciaire.

Pour comprendre ces changements rapides, il est utile d'observer ce qu'il s'est passé au Quaternaire. Cette période géologique, la plus récente et la plus courte de l'échelle stratigraphique, est composée du Pléistocène et de l'Holocène. Elle s'étend de 2,6 Ma à aujourd'hui et est principalement caractérisée par ses fluctuations climatiques, ses périodes glaciaires-interglaciaires (Pillans et Gibbard, 2012). Ces variations climatiques passées, et en particulier le dernier maximum glaciaire (LGM), ont largement défini la distribution actuelle de la biodiversité (Hewitt, 2000). Le LGM (26,5 à 19 ka BP) correspond à l'étendue maximale des glaciers (Spötl et *al.*, 2021) et du permafrost, 25% plus étendu qu'aujourd'hui (Lindgren et *al.*, 2016). Les Alpes étaient alors recouvertes de glace sur 150 000 km² (Pissard, 1991 ; Fig. 1), représentant 4 fois la superficie de la Suisse.



Fig.1 : Etendue de la calotte glaciaire sur les Alpes au dernier maximum glaciaire (26,5 à 19 ka BP ; Ehlers et al., 2011)

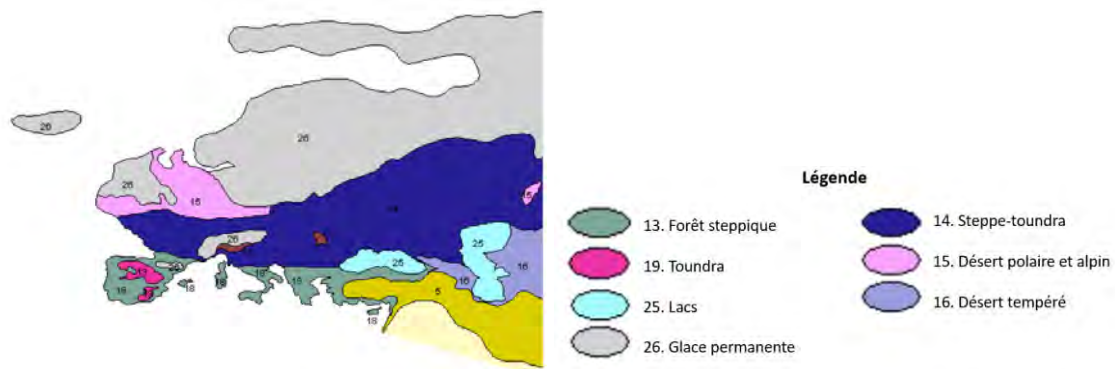


Fig.2 : Répartition des biomes en Europe au dernier maximum glaciaire (26,5 à 19 ka BP ; adapté de Ray et Adams, 2001).

Cette massive couverture de glace avait probablement rendu impossible la persistance de la majorité des espèces dans ces régions. Par conséquent, afin de définir les lieux de subsistance de ces espèces, plusieurs hypothèses ont été proposées dans la littérature. La première suggère que durant les périodes glaciaires, les espèces ont sans doute trouvé refuge sur le pourtour du bassin méditerranéen (Hewitt, 2000; Médail et Diadema, 2009) ou dans des micro-refuges forestiers enclavés dans les larges zones steppiques localisées au sud des glaciers (Bhagwat et Willis 2008). Quant aux espèces alpines distribuées dans les zones sous la glace au LGM, Darwin (1859) et Hooker (1862) avaient émis l'hypothèse que ces espèces avaient dû se réfugier à de plus basses altitudes. Cette hypothèse dite de « tabula rasa » suggère donc un retrait total de ces espèces en milieu alpin au LGM puis une recolonisation des sommets à partir des régions non-englacées de plus basses altitudes. Certaines données phylogéographiques confirment cette hypothèse (Schönswetter et al., 2006). Cependant, les autres régions d'Europe étaient principalement

constituées de steppes et de tundra (Fig. 2; Ray et Adams, 2001). D'après Abbott et Brochmann (2003), les aires au Nord et à l'Est des Alpes étaient des steppes soumises à un climat très sec et donc impropre à l'installation des espèces alpines dans les basses altitudes à cette époque.

Une seconde hypothèse quant à l'origine des flores et faunes alpines a dès lors été émise, à savoir leur persistance *in-situ*, soit sur les nunataks (ci-après « hypothèse nunatak »), des pointements rocheux émergeant des glaces, soit au sein même des glaciers (ci-après « hypothèse glacier »). Deux arguments de base sont avancés pour soutenir cette hypothèse : la présence de taxa endémiques suggérant une évolution *in-situ* de longue date, et l'absence de mécanismes de dispersion à longue distance chez les espèces présentant une aire de distribution disjointe (Brochmann et *al.*, 2003). Des données moléculaires (Kosiński et *al.*, 2019 ; Pan et *al.*, 2019 ; Schönswetter et Schneeweiss, 2019 ; Westergaard et *al.*, 2011) et paléontologiques (Carcaillet et Blarquez, 2017 ; Stehlik, 2000) appuient également cette hypothèse. Mais il est à noter que ces zones présentent des conditions tellement rudes que seules des espèces fortement adaptées au gel ont pu et peuvent y survivre. Enfin, la subsistance au sein même des glaciers est envisageable car il a été reporté que des plants entiers de *Silene stenophylla* (Caryophyllaceae) ont pu être régénérés à partir de tissu immature de fruit datant du Pléistocène et issu du permafrost Sibérien (Yashina et *al.*, 2012).

La validation de l'une ou l'autre de ces hypothèses a des conséquences majeures car elles impliquent des vitesses de migration des espèces très différentes. En effet, l'hypothèse « tabula rasa » implique une capacité dispersive de ces espèces bien supérieure à celle qui est nécessaire pour les hypothèses « nunatak » et « glacier ». Dans la première hypothèse, il a été calculé que les espèces ont été capables de migrer à une vitesse de 1km/an (Loarie et *al.*, 2009). En revanche, dans la seconde hypothèse, si la recolonisation s'est faite à partir de refuges tels que les nunataks ou à partir des aires emprisonnées par la glace, cette vitesse est largement surestimée et pose question quant à la capacité de ces espèces à migrer pour survivre au changement climatique en cours. Il est donc essentiel de déterminer à quelle vitesse les espèces ont été capables de migrer lors des fluctuations glaciaires-interglaciaires du Quaternaire afin de prédire leur capacité de réponse face aux changements climatiques actuels. La vitesse à laquelle les espèces devraient migrer pour suivre le déplacement des conditions climatiques qui leur sont favorables s'appelle la vitesse du changement

climatique. C'est une métrique simple qui se calcule comme le ratio entre une variation climatique temporelle ($^{\circ}\text{C}/\text{an}$) et une variation de température par unité de distance ($^{\circ}\text{C}/\text{km}$) (Loarie et *al.*, 2009). Elle correspond à la vitesse à laquelle un point d'un espace géographique doit virtuellement se déplacer pour rester sous des conditions climatiques constantes (Brito-Morales et *al.*, 2018).

Une façon de déterminer la répartition des espèces en fonction de leur niche écologique est d'utiliser des modèles de distribution des espèces (SDMs; Guisan et Zimmermann, 2000; Box 1). Ceux-ci sont des outils permettant d'étudier les changements de distribution, ainsi que de comprendre l'évolution de la biodiversité au cours du temps (Araújo et *al.*, 2019; Guisan et *al.*, 2017). Il s'agit de modélisations empiriques qui quantifient la compatibilité entre la répartition actuelle d'une espèce et l'espace environnemental. Le lien entre ces deux types de variables correspond à la niche écologique de l'espèce (Hutchinson, 1957; Soberón, 2007; Box 1) qui peut ensuite être projetée sur un espace géographique afin de prédire la distribution potentielle de l'espèce à un endroit et à un moment donné.

Le présent mémoire s'attache à étudier les déplacements et les risques d'extinction de la flore alpine. L'objectif de ce travail est d'évaluer les changements de distribution de l'habitat favorable des espèces de plantes vasculaires alpines depuis le dernier maximum glaciaire (LGM) jusqu'à aujourd'hui, ainsi que de faire des prédictions sur leurs changements de distribution dans le futur (d'ici 2100). Plus précisément, il s'agit de:

- a) Évaluer où ces espèces étaient distribuées au LGM (confirmation ou infirmation des hypothèses du 'tabula rasa' et du 'nunatak') et ainsi déterminer à quelle vitesse elles ont migré lors des changements climatiques du Quaternaire.
- b) Évaluer leur risque d'extinction dans le contexte du réchauffement climatique actuel, en comparant : (i) la vitesse de migration inférée en a) avec la vitesse du changement climatique actuel dans les aires considérées et (ii) en mesurant la discordance entre les aires actuelles et les aires futures.
- c) Identifier de potentielles zones refuges pour ces plantes.

Les modèles de distribution des espèces, à quoi servent-ils et comment fonctionnent-ils ?

Les modèles de distribution des espèces (SDM) sont utilisés dans plusieurs domaines (écologie, paléontologie, géologie, conservation,...) pour lesquels ils ont diverses applications (Araùjo et *al.*, 2019 ; Guisan et *al.*, 2017). Ils permettent notamment de tester des scénarios biogéographiques et d'évolution ou encore de tester des hypothèses écologiques (Svenning et *al.*, 2011). On peut ainsi étudier la distribution des espèces dans le passé et dans le futur ainsi qu'en réponse à des modifications de l'environnement qu'elles soient causées par des changements climatiques (Dagino et *al.*, 2020 ; Hoveka et *al.*, 2022 ; Randin et *al.*, 2009 ; Thuiller et *al.*, 2005), des changements d'usage des terres (Barras et *al.*, 2021 ; García-Valdés et *al.*, 2015 ; Pompe et *al.*, 2008 ; Ramachandran et *al.*, 2018) ou l'introduction d'espèces invasives (Lake et *al.*, 2020 ; McMahon et *al.*, 2021 ; Petitpierre et *al.*, 2016). Ils sont également utiles dans le domaine de la conservation de la biodiversité (Guisan et *al.*, 2013) en permettant de localiser de nouvelles populations, des espèces rares et/ou en danger (McCune et *al.*, 2016), d'étudier des patterns de biodiversité et de localiser des hotspots (Pouteau et *al.*, 2015), notamment pour identifier des secteurs à protéger (Bellis et *al.*, 2021), de sélectionner des aires de réintroduction ou encore d'évaluer des risques d'extinction (Pliscoff et *al.*, 2014). De plus, les SDMs peuvent être utilisés pour toutes les espèces (Elith et Leathwick, 2009).

Les SDMs se basent sur le concept de niche écologique. De manière quantitative, on décrit la niche écologique d'une espèce comme un hypervolume multi-dimensionnel (où chaque dimension est une variable environnementale) que l'espèce occupe dans l'espace (Hutchinson, 1957). C'est ce qu'on nomme la niche fondamentale d'Hutchinson, elle est directement liée aux limites physiologiques de l'espèce. Mais celle-ci est restreinte par d'autres contraintes, en particulier la présence d'autres espèces (interactions biotiques). Cette niche restreinte s'appelle la niche réalisée (Soberón, 2007), qui définit l'espace réellement occupé, et donc la répartition des espèces.

A noter que la distribution observée d'une espèce est contrainte par des limitations abiotiques, des limites dispersives et des interactions biotiques, ce qui montre *de facto* la niche réalisée de l'espèce (Guisan et *al.*, 2017). La niche écologique peut être notamment décrite avec des paramètres climatiques, topographiques et pédologiques. Cette niche peut ensuite être projetée sur un espace géographique.

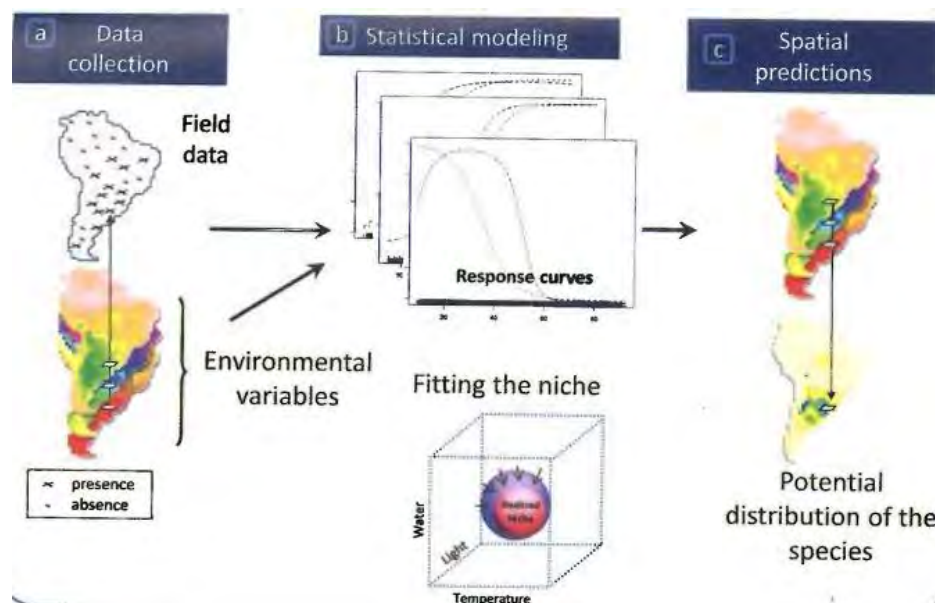


Fig. 3 : Principe de construction d'un modèle de distribution d'espèce. (a) Observations géoréférencées (présences, absences de l'espèce) collectées sur le terrain et cartes environnementales couvrant l'aire d'étude. (b) Mise en relation des observations et des variables environnementales par des approches statistiques pour ajuster ces variables avec les courbes de réponse des espèces afin de quantifier les conditions écologiques favorables à la présence de l'espèce (enveloppe écologique). (c) La niche écologique est projetée sur un espace géographique. Modifié à partir de Guisan et *al.* (2017).

Les SDMs peuvent être réalisés en 3 étapes (Guisan et *al.*, 2017). Premièrement (étape a de la Fig. 3), pour pouvoir prédire la distribution potentielle de l'habitat favorable à une espèce, il faut que des données environnementales spatialement explicites soient disponibles (cartes issues de systèmes d'information géographique et/ou de technologies de remote-sensing). Des données relatives aux espèces sont également nécessaires. Celles-ci peuvent être des observations de présence, de présence-absence ou d'abondance (Elith et Leathwick, 2009). Elles sont issues d'échantillonnages de terrain, de collections de musées ou de jardins botaniques, ou encore de bases de données telles que GBIF (Global Biodiversity Information Facility : <https://www.gbif.org/>). Ensuite (étape b de la Fig. 3), en utilisant des algorithmes, on relie ces deux catégories de données afin de générer un modèle de la relation espèce-environnement. On réalise ici une caractérisation de la niche écologique de l'espèce en mettant en commun les courbes de réponse de l'espèce, qui traduisent la probabilité d'occurrence de l'espèce pour chaque variable environnementale choisie. Enfin (étape c de la Fig. 3), la niche écologique est projetée sur un espace géographique. Pour cela, chaque pixel est assigné à une valeur représentant la favorabilité de l'habitat pour l'espèce considérée (Guisan et *al.*, 2017). Ainsi, on obtient une prédiction spatiale des aires favorables à l'établissement de l'espèce et donc des aires où elle est potentiellement présente.

Il est à noter que l'utilisation des SDMs implique plusieurs assumptions (Wiens et *al.*, 2009). D'un point de vue théorique, on considère que la relation espèce-environnement est à l'équilibre c'est-à-dire que les valeurs limites des différents paramètres définissant la niche sont stables dans le temps et l'espace (Bush et *al.*, 2016 ; Zurell et *al.*, 2020). On fait donc ici l'assumption du conservatisme de niche (Peterson et *al.*, 1999; Peterson, 2011; Wiens,

2004 ; Wiens et *al.*, 2010 ; Wiens et Graham, 2005). D'un point de vue méthodologique, on considère que les prédictors ont été mesurés sans erreur, que l'échantillonnage est représentatif et que les observations sont indépendantes, ce qui est non-négligeable pour y appliquer des statistiques (Zurell et *al.*, 2020).

2) Matériels et méthodes

2.1. Zone d'étude et données

La zone d'étude considérée pour le présent mémoire est l'Europe sur l'étendue de 35° à 75°N et de -25° à 35° E, selon la projection EPSG 4326.

Les espèces sélectionnées pour l'étude sont des espèces de plantes vasculaires dites alpines, c'est-à-dire dont l'optimum altitudinal se situe autour de 2000 m. Elles sont présentes en montagnes dans les étages subalpins et alpins ce qui correspond à une altitude de ~1300m à ~2000m et de ~2000m à ~2600m respectivement, selon que l'on considère les Alpes du Nord ou du Sud, un versant Nord ou un versant Sud (Lauber et *al.*, 2018 ; Annexe A1.1). Les espèces ont été sélectionnées de manière à représenter une gamme d'aptitudes dispersives et donc selon leurs différents potentiels à migrer face au changement climatique. Le syndrome dispersif dépend des caractéristiques phénotypiques de la plante et de ses diaspores, en particulier, de la taille des diaspores (très petites pour les ptéridophytes, <300 µm, plus gros pour les angiospermes, >300µm ; Gilbert, 1970 ; Gardenal et *al.*, 2007), la hauteur de relargage des diaspores et la présence ou non d'un pappus. Ainsi, trois principaux groupes ont été identifiés (Vittoz et Engler, 2007; Tableau 1) : plantes anémochores de moins de 30 cm de haut ; plantes anémochores de plus de 30 cm de haut ; et plantes anémochores avec un pappus efficace (c'est-à-dire un long pappus pour une petite graine). Aux angiospermes s'ajoute une ptéridophyte : *Dryopteris villarii* (Bellardi) Schinz & Thell.

Tableau 1 : Espèces d'angiospermes sélectionnées, classées selon leur syndrome de dispersion.

Syndrome dispersif	Espèces	Distribution altitudinale (m) en Europe (Vittoz et Engler, 2007 ; florealpes.com)
Anémochorie, plante de <30cm	<i>Pedicularis verticillata</i> L. <i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.	1350-2850 1000-3700 (Jones et Richards, 1962)
Anémochorie, plante de >30cm	<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Delabre <i>Senecio doronicum</i> L.	1000-2700 1000-2900
Anémochore avec pappus efficace	<i>Salix retusa</i> L. <i>Cirsium spinosissimum</i> (L.) Scop. <i>Adenostyles alpina</i> (L.) Bluff & Fingerh.	1200-3000 1200-3100 1000-2700

Les données de présence de ces espèces sont issues de trois bases de données distinctes : GBIF (« Global Biodiversity Information Facility » : www.gbif.org), qui fournit des données à l'échelle mondiale ; InfoFlora (www.infoflora.ch), une base de données sur la flore suisse ; le projet GEN4MIG, une collaboration entre l'Université de Liège (ULiège), l'Université libre de Bruxelles (ULB) et l'Université de Lausanne (UNIL) qui a collecté des données spécifiques sur l'entièreté de l'aire de distribution de ces espèces.

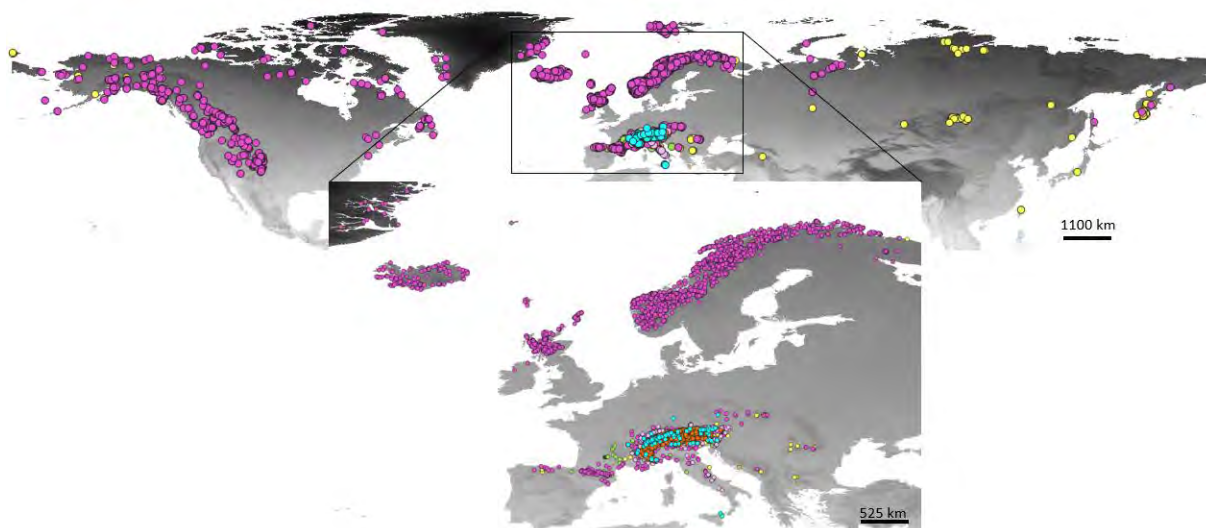


Fig. 4 : Répartition des points d'occurrences collectés (de GBIF + InfoFlora + GEN4MIG) pour les espèces sélectionnées. En orange : *Pulsatilla alpina*; en turquoise : *Dryopteris villarii* ; en bleu : *Cirsium spinosissimum*; en vert foncé : *Salix retusa*; en rose pâle : *Adenostyles alpina*; en fuchsia : *Silene acaulis*; en jaune : *Pedicularis verticillata*; en vert clair : *Senecio doronicum*.

Les données issues de GBIF (Annexe A1.2) ont d'abord été filtrées puis nettoyées. Seules les données spécifiques contenant des coordonnées géographiques issues d'observations ('observations', 'occurrences', 'observations humaines', 'matériel échantillonné') et dont l'incertitude liée aux coordonnées est inférieure à 1 km ont été gardées. Les données sont exclusivement issues de la période 1981 (correspondant au début des cartes climatiques) à 2022. Ces données téléchargées ont ensuite été nettoyées à l'aide du logiciel R version 4.1.2 (R Core Team, 2021) via la fonction *clean_coordinates* du package CoordinateCleaner (Ziska et al., 2019) afin de retirer les données aberrantes et/ou mal encodées sur GBIF et de ne garder que les coordonnées géographiques des points de présence des espèces. Les points de présence se retrouvant en mer, dans une capitale ou encore se trouvant proche d'une institution type jardin botanique ont été supprimés. Les données de présence ont ensuite été projetées sur une carte géographique à l'aide de QGIS (version 3.22.3), afin de vérifier la pertinence de leur localisation. Dans le cas contraire, les points de présence apparaissant en

dehors de la distribution latitudinale de l'espèce selon la flore illustrée d'Europe centrale d'Hegi (1975) ont été supprimés. Enfin, ont été également considérés comme aberrants, tous les points se trouvant en dehors de la distribution altitudinale de l'espèce (Tableau 1) à +/- 100 mètres d'altitude.

Les données de présence issues des différents jeux de données (GBIF, InfoFlora et projet GEN4MIG) ont été combinées (Fig. 4 ; Annexe A1.3). Pour éviter les effets potentiels d'un échantillonnage non-homogène, une seule coordonnée par pixel de 1km² a été gardée *via* la fonction *gridSample* du package *dismo* (Hijmans et *al.*, 2017). Au final, ce sont entre 435 et 4956 points de présence qui ont été gardés par espèce pour la suite de l'étude (Tableau 2).

Tableau 2 : Nombre de points de présence récoltés pour chaque espèce par base de données.

Espèces	Nombre d'occurrences téléchargées de GBIF (après filtres)	Nombre d'occurrences initiales issues d'InfoFlora	Nombre d'occurrences initiales issues de GEN4MIG	Total du nombre d'occurrences finales après nettoyage
<i>Pedicularis verticillata</i>	1113	1271	58	1407
<i>Silene acaulis</i>	11 713	13 107	71	4956
<i>Senecio doronicum</i>	1959	1413	82	1202
<i>Salix retusa</i>	394	1684	83	1208
<i>Adenostyles alpina</i>	476	1038	62	1226
<i>Cirsium spinosissimum</i>	926	1187	38	2383
<i>Pulsatilla alpina</i>	2021	1618	107	2192
<i>Dryopteris villarii</i>	298	341	11	435

2.2. Analyse des données et sélection des variables environnementales

La manipulation des données s'est faite dans R version 4.1.2 (R Core Team, 2021), majoritairement à l'aide du package *biomod2* (Thuiller et *al.*, 2009). Les scripts utilisés sont disponibles *via* le lien suivant :

https://github.com/SKiebooms99/SKiebooms_MasterThesis_SDM

Dix-neuf variables bioclimatiques (Annexe A1.4) ayant une résolution de 30 arc-secondes (correspondant à 1 km à l'équateur) ont été téléchargées à partir de Chelsa.V.2.1 (Karger et *al.*, 2017 ; Karger et *al.*, 2021) pour la période 1981-2010, considérée comme la période climatique actuelle. D'autres variables environnementales à la même résolution et provenant également de Chelsa.V.2.1 ont aussi été considérées (Annexe A1.4): l'irradiance solaire (radiation solaire verticale à la surface terrestre, totale sur l'année), les degrés-jours

(somme des degrés des jours où la température était supérieure à 0°C, sur toute l'année), l'humidité relative (pourcentage moyen sur l'année), la balance moyenne en eau sur les mois d'été (différence entre l'évapotranspiration potentielle et les précipitations mensuelles moyennes sur les mois de juin, juillet et août) (Kasper et *al.*, 2022). De plus, des variables topographiques provenant d'Amatulli et *al.* (2018) ont été téléchargées (à une résolution de 30 arc-secondes), à savoir, la pente (angle, en degré), le TPI (« Topographic Position Index »), c'est-à-dire la position topographique par rapport au terrain environnant (un creux/vallée pour les valeurs négatives, un pic/colline pour les valeurs positives) et l'aspect, c'est-à-dire l'orientation du terrain par rapport au soleil (Amatulli et *al.*, 2018). L'inclusion de variables topographiques a été considéré dans d'autres études portant sur la flore alpine (D'Amen et *al.*, 2018 ; Dubuis et *al.*, 2011) et permet de prendre en considération la topographie complexe des écosystèmes de montagne.

Afin d'éviter des problèmes de multicolinéarité dans nos modèles, un sous-ensemble des variables citées ci-dessus a été pris en compte (Dormann et *al.*, 2013). Pour cela, une matrice de corrélation de Pearson entre ces variables a été calculée. Les valeurs de ces variables de chacun des pixels de l'aire d'étude ont été extraites *via* la fonction *layerStats* du package *raster* (Hijmans et *al.*, 2015). Toutes les variables qui ont montrées une corrélation (en valeur absolue) supérieure à 0,7 ont été retirées. Ce seuil a été sélectionné car il est utilisé dans de nombreuses études (Collart et *al.*, 2021 ; Puchalka et *al.*, 2021 ; Zanatta et *al.*, 2020) et aussi recommandé par Green (1979), Dormann et *al.* (2013) et Guisan et *al.* (2017). Les relations entre les variables ont été visualisées grâce à un dendrogramme réalisé avec la méthode de Ward (Murtagh et Legendre, 2014; Fig. 6) *via* la fonction *hclust* du package *stats* (Team RC, 2018) sur base d'une matrice de distance correspondant à $1 - |\text{corrélation}|$. Afin de déterminer les variables potentiellement déterminantes pour les espèces, des courbes de densité ont aussi été générées. Celles-ci représentent la distribution des pixels contenant un point de présence le long d'un gradient environnemental d'une variable par rapport à la distribution des pixels ne contenant pas de point de présence (courbe 'background' dans les graphes ; Annexe A2.1) le long de ce même gradient. Plus la courbe de présence se distingue de la courbe background, plus les présences montrent un pattern différent de l'aléatoire. Une variable qui montre un décalage entre les courbes de présences et de background est donc une variable qui explique une partie de la distribution des occurrences de l'espèce dans

l'environnement. C'est une variable explicative, un prédicteur environnemental. Enfin, les variables les plus simples et/ou les plus significatives d'un point de vue écologique (Annexe A2.1), ou encore utilisées dans des études similaires ont été favorisées (D'Amen et *al.*, 2018 ; Dubuis et *al.*, 2011 ; Schwager et Berg, 2021 ; Hülber et *al.*, 2016 ; Blanco-Pastor et *al.*, 2013 ; Chandra et *al.*, 2021).

Étant donné que plusieurs des espèces sélectionnées pour ce travail sont endémiques des Alpes où elles présentent sensiblement la même aire de distribution (*S. retusa*, *A. alpina*, *S. daronicum*, *P. alpina*, *C. spinosissimum* et *D. villarii*), le même sous-ensemble de variables a été sélectionné pour celles-ci. Pour les espèces ayant une distribution plus large (*S. acaulis* et *P. verticillata*), une autre sélection de prédicteurs a été considérée.

Des modèles de distribution d'espèce ont été générés avec les variables sélectionnées et cela pour chacune des espèces considérées. Étant donné que les techniques de modélisation employées ici nécessitent des absences d'espèce, des points de background ont été générés au sein des régions climatiques européennes dans lesquelles les espèces sont présentes (Anderson et Gonzalez, 2011). Ces régions, définies par Cervellini et *al.* (2020), correspondent aux zones biogéographiques, soit des aires géographiques délimitées selon la flore et la faune qu'elles présentent et qui sont homogènes d'un point de vue de leurs conditions écologiques et géographiques (Annexe A1.5). Seules les régions qui possèdent au moins 5% des occurrences de l'espèce ont été conservées. Ce seuil de 5% a été utilisé afin d'éviter les points de présence marginaux, qui correspondent potentiellement à des événements de dispersion fugaces et ne traduisent donc pas nécessairement des conditions environnementales compatibles à la persistance de l'espèce. Ainsi, c'est uniquement dans les régions alpines, ou les régions alpines et continentales que des points de background ont été générés. Ces points, au nombre de 10 000, ont été générés indépendamment pour chaque espèce et de manière aléatoire. Les coordonnées géographiques de ces points ont ensuite été extraites.

2.3. Modélisation

2.3.1. Approche de modélisation et génération d'un modèle consensus

Il existe différentes familles de modèles et différents algorithmes qui vont générer des réponses plus ou moins différentes. Or, les réponses issues d'un algorithme ne sont pas forcément meilleures ou moins bonnes que celles issues d'un autre algorithme. La variabilité entre algorithmes a ainsi été pointée du doigt comme étant une grande source d'incertitude (Elith et *al.*, 2006 ; Guisan et *al.*, 2007). C'est pourquoi prendre en compte plusieurs algorithmes est une option favorable pour améliorer la confiance que l'on pourra avoir dans la moyenne de leurs prédictions. Des modèles consensus (« ensemble models » en anglais) sont ici utilisés car ils permettent de cartographier les tendances principales en prenant en compte les écarts de réponse entre les modèles et l'incertitude liée au choix de différents modèles (Heikkinen et *al.*, 2006; Guisan et *al.*, 2017).

Dans le présent travail, trois techniques de modélisation, couramment utilisées pour les SDMs, ont été réalisées : les modèles linéaires généralisés (GLM : McCullagh et Nelder, 1989), les modèles additifs généralisés (GAM : Hastie et Tibshirani, 1990) et les modèles boostés généralisés (GBM : Ridgeway, 1999 ; Elith et *al.*, 2008). Ces algorithmes, aux complexités distinctes, ont été choisis car leur fiabilité pour les modèles de distribution d'espèces a été démontrée (Elith et *al.*, 2006).

En pratique, pour générer ces modèles, les données pour chacune des espèces ont d'abord été formatées pour être exploitables par le package biomod2 (Thuiller et *al.*, 2009) *via* la fonction *BIOMOD_FormatingData*. Les options de modélisations (implémentables *via* la fonction *BIOMOD_ModelingOptions*) ont été paramétrées par défaut pour les GLM : effet quadratique, distribution binomiale, niveau d'interaction nulle et choix de la formule sur base d'un step AIC (« Akaike Information Criteria »). Pour les GBM, les paramètres ont également été implémentés par défaut : distribution de Bernouilli, profondeur d'interaction=7, nombre de nœuds=1 et méthode d'évaluation interne en 3 K-fold cross-validation (= cross-validation sans répétition) ; sauf pour le nombre d'arbres à générer fixé à 5000. Enfin, pour les GAM, l'algorithme présent dans le package mgcv (Wood, 2017) a été utilisé et les paramètres par défaut correspondent ici à une distribution binomiale sans interaction entre les variables.

2.3.2. Calibration et évaluation des modèles

La construction du modèle consensus se fait en parallèle de l'évaluation des modèles qu'il contient car la contribution de ces derniers est pondérée par leur performance dans le modèle consensus final.

Tout d'abord, pour pouvoir évaluer les modèles sur des points indépendants de ceux utilisés pour la calibration, les données sont scindées. 70% du jeu de données est utilisé pour la calibration du modèle, 30% pour son évaluation. Le processus est répété 10 fois pour chaque algorithme. La qualité du modèle est évaluée à chaque itération sur base de sa sensibilité et de sa spécificité. Cela revient à analyser le pourcentage de présence correctement prédites (sensibilité) et le pourcentage d'absence correctement prédites (spécificité) par le modèle. La sensibilité et la spécificité sont liées aux erreurs de commission et d'omission. La première correspond aux faux positifs (fausses présences) tandis que la seconde correspond à un point de présence identifié comme défavorable pour l'espèce par le modèle (faux négatif). On mesure la capacité du modèle à prédire correctement les probabilités conditionnelles de présence et la capacité à distinguer les sites occupés des sites non-occupés (discrimination). La précision (ou la performance) du modèle a été évaluée par l'AUC (« Area Under the Curve »), le Max-TSS (« Maximised True Skill Statistic » = $\max(\text{sensibilité} + \text{spécificité} - 1)$; Peirce, 1884 ; Allouche et *al.*, 2006) et l'indice de Boyce (Boyce et *al.*, 2002). L'AUC calcule la surface sous la courbe ROC (graphe de la spécificité en fonction de (1-sensibilité)) et est compris entre 0 et 1. Elle est une mesure statistique répandue pour évaluer la performance des modèles. On considère un modèle ayant un AUC supérieur à 0,9 comme très bon, bon lorsque l'AUC est compris entre 0,8 et 0,9 et acceptable lorsque l'AUC est compris entre 0,7 et 0,8 (Araújo et *al.*, 2005). Le Max-TSS et l'indice de Boyce, quant à eux, varient entre -1 et 1 et les valeurs inférieures ou égales à zéro démontrent une performance qui n'est pas meilleure que l'aléatoire. Le modèle est considéré comme fiable lorsque son Max-TSS est supérieur à 0,5 (Allouche et *al.*, 2006) et transférable lorsque son indice de Boyce est supérieur ou égal à 0,7 (Petitpierre et *al.*, 2017). La partie décrite dans ce paragraphe a été réalisée *via* la fonction *BIOMOD_Modeling*.

Au final, le modèle consensus est généré sur base des 30 modèles (10 répétitions pour chacun des 3 algorithmes sélectionnés) en appliquant une moyenne pondérée dont les poids correspondent aux valeurs de Max-TSS associées à chacun *via* la fonction

BIOMOD_EnsembleModeling. Ainsi, les modèles avec les meilleurs scores contribuent majoritairement au modèle consensus.

2.3.3. Projections

Les modèles générés sont projetés au temps présent à l'échelle européenne ainsi que sur des couches climatiques passées et futures de l'Europe *via* les fonctions *BIOMOD_Projection* et *BIOMOD_EnsembleProjection*.

Pour les conditions climatiques passées, ce sont les couches paléoclimatiques du LGM issues du PMIP3 (« Paleoclimate Modelling Intercomparison Project Phase 3 ») qui sont utilisées. Elles ont été téléchargées depuis Chelsa V.1.2 (Karger et *al.*, 2021) et sont sous une résolution de 30 arc-secondes. Ce sont les cartes issues du GCM (« Global circulation models » ; Box 2) CCSM4 (« Community Climate System Model 4 ») qui ont été utilisées (Karger et *al.*, 2021). La pente *a*, quant à elle, a été dérivée d'un DEM (« Digital Elevation Model »), généré pour la même période à 30 arc-secondes de résolution (disponible sur Chelsa V.1.2) *via* la fonction 'Aspect, Slope and Curvature' de Saga-GIS (v.7.9.1). Les aires favorables aux espèces au LGM ont été calculées en considérant la présence des glaciers (carte de présence des glaces au LGM issue de Chelsa V.1.2; Karger et *al.*, 2021).

Pour les conditions climatiques futures, deux GCMs ont été utilisés, il s'agit du MPI-ESM (« Max-Planck-Institute Earth System Model ») et du UKESM (« UK Earth System Modelling »). Le premier couple l'océan, l'atmosphère et la surface terrestre en prenant en compte le cycle du carbone (Giorgetta et *al.*, 2013). Le second prend également en compte le cycle du carbone, en incluant des modèles biogéochimiques terrestres et marins, en particulier la dissolution du carbone dans les océans (Wiltshire et Jones, 2018). Ces deux GCMs ont été choisis car ce sont ceux qui, actuellement disponibles, sont les plus divergents (Lange, 2021 ; Annexe A1.6). Pour chacun de ces GCMs, deux scénarios SSP (« Shared Socio-economic Pathways » ; Box 2) issus du CMIP6 ont été analysés. Un scénario optimiste SSP1-2.6 (RCP2.6) et le scénario le plus pessimiste, le SSP5-8.5 (RCP8.5) ; ceux-ci seront dénommés 'SSP2' et 'SSP5' respectivement dans la suite de ce travail. Ces couches climatiques ont été téléchargées depuis Chelsa V.2.1 et sont également à une résolution de 30 arc-secondes (Karger et *al.*, 2017).

Les scénarios climatiques

Les GCMs (« Global Circulation Models ») sont des modèles climatiques globaux. Ils modélisent la circulation générale de l'atmosphère et de l'océan permettant ainsi d'étudier les changements climatiques. Ces modèles simulent des processus physiques en intégrant des paramètres tels que le flux d'énergie solaire, l'albédo, l'effet de serre, les gaz à effet de serre (GES), les saisons, les cycles diurne/nocturne,...(Randal et *al.*, 2007). Les GCMs sont, actuellement, les outils les plus robustes pour simuler les réponses du système climatique global face à l'augmentation des GES dans l'atmosphère et donc face au changement climatique actuel.

Les RCPs (« Representative Concentration Pathways ») sont des scénarios de trajectoire de forçage radiatif. Il en existe 4 pour 4 hypothèses différentes quant au forçage radiatif (en W/m^2) que subira le système climatique dans le future par rapport à la période préindustrielle (1850-1900). Elles sont représentatives de la quantité de GES qui sera émise d'ici 2100 (IPCC, 2014). Ainsi, le RCP2.6 considère 480ppm de CO₂ et un réchauffement climatique maintenu en dessous de +2°C d'ici 2100 par rapport à l'ère préindustrielle. Ce scénario est considéré comme (très) optimiste, dans la mesure où pour le satisfaire il faudrait, dès aujourd'hui, réduire drastiquement nos émissions. Le scénario le plus pessimiste, le RCP8.5 considère 1350ppm de CO₂ et une augmentation des températures entre 2,6 et 4,8°C d'ici 2100.

Les SSPs (« Shared Socio-economic Pathways ») sont le nouveau pendant des RCPs. Ils incluent une gamme plus large de GES et d'usage des terres (IPCC, 2021). L'IPCC considère désormais 5 scénarios 'illustratifs' quant à la quantité de GES émise qui dépendent d'assumptions socio-économiques distinctes. Ces scénarios débutent en 2015 et considèrent des hypothèses de fortes émissions, SSP3-7.0 et SSP5-8.5, dans lesquelles les émissions de CO₂ doublent d'ici 2100 ou 2050 respectivement ; un scénario intermédiaire (SSP2-4.5) ; et deux scénarios plus optimistes où les émissions déclinent jusqu'à être neutre autour de 2050 (SSP1-1.9 et SSP1-2.6). Le SSP1 (« Taking the green road ») correspond à un changement graduel mais global vers un contexte socio-économique durable avec une décroissance de la démographie et de la consommation (O'Neill et *al.*, 2017). A l'inverse, le SSP5 (« Taking the highway ») considère une croissance rapide et globale de l'économie, couplée à l'exploitation abondante de combustibles fossiles (O'Neill et *al.*, 2017).

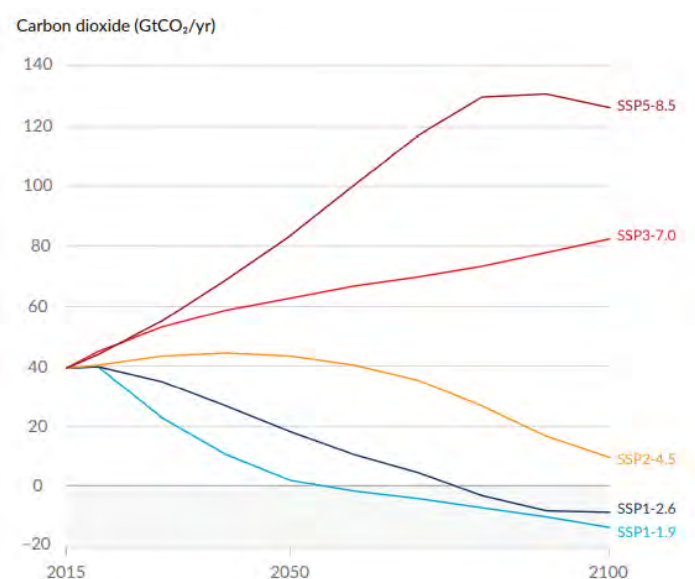


Fig. 5 : Émission de CO₂ annuelle future, en GtCO₂/an (IPCC, 2021).

2.4. Analyse des résultats

2.4.1. Comparaison des projections

Afin de comparer les changements de distribution entre le temps présent et les projections passées et futures, l'aire perdue et/ou gagnée entre deux périodes de temps a été calculée. Pour cela, il faut d'abord binariser les cartes de projections précédemment générées, c'est-à-dire les transformer en cartes de présence-absence. Pour ce faire, toutes les valeurs de probabilité de présence supérieures à un certain seuil sont transformées en présence (1) et celles en-dessous de ce seuil sont transformées en absence (0). Le seuil sélectionné, pour chacune des espèces, est celui qui maximise le TSS (Tableau 4). Cela est recommandé pour les modèles réalisés avec des présences et des points de background (Liu et *al.*, 2013 ; 2016). Les cartes de probabilité de présence ont été binarisées à l'aide de la fonction *BinaryTransformation* du package *biomod2* (Thuiller et *al.*, 2009).

Une fois les cartes binarisées, les changements de distribution ont été mesurés en calculant la proportion de pixels perdus (qui étaient occupés et qui ne le sont plus), gagnés (qui sont désormais occupés) et stables (qui sont occupés aux deux périodes de temps). Ceci a été fait via la fonction *BIOMOD_RangeSize* du package *biomod2* (Thuiller et *al.*, 2009).

Le déplacement latitudinal des aires de répartition a été estimé à partir des centroïdes de celles-ci. Ceux-ci correspondent au centre géométrique de l'aire de distribution. Plus

précisément, ils ont été calculés dans QGIS (version 3.22.3) à partir des cartes binarisées et leurs coordonnées géographiques ont été extraites. La différence (en km) entre les centroïdes des distributions pour les différentes projections a ensuite été calculée dans le logiciel R *via* la fonction *pointDistance* du package raster (Hijmans et *al.*, 2015).

Le déplacement altitudinal entre les projections a également été calculé. Pour cela, les altitudes ont été extraites au niveau des points de présence pour chaque projection et chaque espèce, correspondant aux centroïdes des pixels où l'espèce est prédite comme présente. Les médianes des distributions altitudinales ont ensuite été comparées entre projections.

2.4.2. Calcul des vitesses de migration

a) Latitudinale

Le rapport entre le déplacement des centroïdes des aires de distribution, pour chaque scénario et chaque espèce, et la période de temps qui sépare le présent d'un scénario, donne une vitesse. Cette vitesse correspond à la vitesse de migration minimum que l'espèce a eue pour se déplacer des aires où elle était présente au LGM aux aires où elle est présente aujourd'hui. La comparaison avec les scénarios futurs donne les vitesses de migration requises pour que l'espèce puisse théoriquement suivre sa niche écologique. Afin de mettre en évidence le déplacement latitudinal par rapport au climat présent, la longitude a été fixée sur celle du présent. Seules les différences de latitude entre les scénarios ont été observées et ont ensuite servies à calculer les vitesses de migration.

$$\text{Vitesse de migration minimum dans le passé} = \frac{\text{shift latitudinal (Présent – LGM) [km]}}{22\,995 \text{ [années]}}$$

$$\text{Vitesse de migration requise dans le futur} = \frac{\text{shift latitudinal (Présent – Scénario futur) [km]}}{90 \text{ [années]}}$$

b) Altitudinale

De la même manière que ci-dessus, le rapport entre le déplacement altitudinal précédemment calculé pour chaque scénario et chaque espèce, et la période de temps qui sépare le présent d'un scénario, donne une vitesse. Celle-ci correspond à la vitesse de migration altitudinal minimum que l'espèce a eue pour se déplacer des altitudes où elle était

présente au LGM aux altitudes où elle est présente aujourd'hui. La comparaison avec les scénarios futurs donne les vitesses de migration altitudinal qui seraient requises pour que l'espèce puisse théoriquement suivre sa niche écologique.

$$\text{Vitesse de migration minimum dans le passé} = \frac{\text{shift altitudinal (Présent-LGM) [km]}}{22\,995 \text{ [années]}}$$

$$\text{Vitesse de migration requise dans le futur} = \frac{\text{shift altitudinal (Présent-Scénario futur) [km]}}{90 \text{ [années]}}$$

3) Résultats

3.1. Sélection des variables environnementales

La sélection des variables environnementales s'est faite sur base du dendrogramme ci-dessous (Fig. 6). Les variables présentant une corrélation inférieure à $|0,7|$ sont candidates à la sélection. Au final, cinq d'entre elles ont été sélectionnées : la pente, bio2, bio6, bio12 et bio15, car elles sont les plus significatives d'un point de vue écologique (Annexes A2.1 et A2.2). Celles-ci présentent une corrélation comprise entre 0,05 et 0,55 (Tableau 3). A noter qu'une sélection sensiblement différente a été retenue pour *P. verticillata* et *S. acaulis* afin d'améliorer les scores des modèles. En effet, ces derniers étaient moins bons avec la sélection originale (TSS $\sim 0,65$). Ainsi, la sélection pour *P. verticillata* est : pente, bio5, bio6, bio12 et bio15 (TSS $\sim 0,82$) ; et pour *S. acaulis* : pente, bio6, bio10, bio12 et bio15 (TSS $\sim 0,71$). En effet, en observant les courbes de densité (Annexe A2.1), on peut remarquer pour la bio2 que la courbe des présences (en bleu) ne se distingue guère de la courbe background (en rouge), démontrant que cette variable n'influence pas ou peu la distribution des occurrences. La variable bio2 a donc été remplacée par bio5 ou bio10, pour *P. verticillata* et *S. acaulis* respectivement.

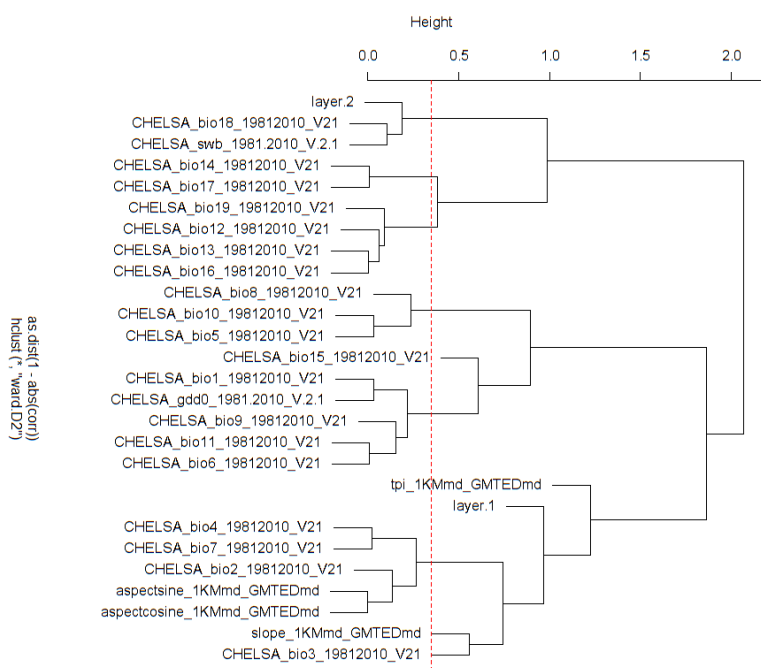


Fig. 6 : Dendrogramme réalisé *via* la méthode de Ward basée sur la matrice de corrélation de Pearson entre les 27 variables environnementales testées. La ligne en pointillés rouge correspond à une distance de 0,30 (représentant le seuil du coefficient de corrélation de Pearson placé à $|0,7|$). Les abréviations utilisées se trouvent dans le tableau de l'annexe A1.4.

Tableau 3 : Matrice symétrique des corrélations de Pearson (en valeur absolue) entre les variables environnementales sélectionnées. Les abréviations utilisées se trouvent dans le tableau de l'annexe A1.4.

	Pente	Bio2	Bio5	Bio6	Bio10	Bio12	Bio15
Pente	1						
Bio2	0,49	1					
Bio5	0,18	0,55	1				
Bio6	0,27	0,49	0,32	1			
Bio10	0,07	0,33	0,97	0,53	1		
Bio12	0,25	0,14	0,18	0,16	0,14	1	
Bio15	0,05	0,19	0,35	0,47	0,45	0,22	1

3.2. Modélisation

3.2.1. Performance des modèles

Les modèles générés dans le présent travail peuvent être considérés comme très bons (selon Araújo et *al.*, 2005). En effet, nous avons obtenu un AUC moyen ($\pm$ écart-type) de $0,97 \pm 0,02$, un Max-TSS moyen de $0,85 \pm 0,08$ et un indice de Boyce moyen de $0,94 \pm 0,08$.

Tableau 4 : Scores d'évaluation (Max-TSS, AUC et indice de Boyce) des modèles consensus pour chaque espèce ainsi que le seuil maximisant le TSS.

Espèces	Max-TSS	AUC	Boyce index	Seuil
<i>Salix retusa</i>	0,87	0,97	0,94	0,493
<i>Senecio doronicum</i>	0,84	0,96	0,96	0,478
<i>Cirsium spinosissimum</i>	0,8	0,95	0,97	0,540
<i>Adenostyles alpina</i>	0,91	0,98	0,95	0,459
<i>Pulsatilla alpina</i>	0,91	0,98	0,96	0,452
<i>Silene acaulis</i>	0,71	0,92	0,99	0,541
<i>Pedicularis verticillata</i>	0,82	0,96	0,98	0,560
<i>Dryopteris villarii</i>	0,97	0,99	0,75	0,403

3.2.2. Réponse des espèces aux variables environnementales explicatives

Les courbes de réponses montrent dans quelles gammes de valeurs d'un prédicteur (axe des abscisses) l'espèce se retrouve majoritairement (axe des ordonnées : de 0 = probablement absente à 1 = forte probabilité de présence ; Annexe A2.2).

Ainsi, par exemple, les occurrences de *S. retusa* se retrouvent plutôt dans des valeurs élevées d'amplitude diurne (bio2) et de précipitations (bio12) avec un optimum à 9°C et de 2500 mm de précipitation annuelle, respectivement. L'espèce semble également avoir une

gamme de valeurs bien délimitée concernant la température minimum du mois le plus froid (bio6) avec un optimum entre -15°C et -20°C. Ces patterns ont aussi été observés pour *A. alpina*, *D. villarii*, *S. daronicum*, *P. alpina* et *C. spinosissimum* (Annexe A2.2). La présence de *S. retusa*, et de toutes les autres espèces, semble diminuer pour des valeurs fortes de pente (au-delà de 30°). De plus, une diminution de la probabilité de présence semble s'observer chez *A. alpina* et *S. daronicum* pour des valeurs faibles de pente (moins de 10°). Enfin, les précipitations saisonnières (bio15) semblent généralement avoir moins d'influence sur la présence de nos espèces. Néanmoins, les fortes valeurs de bio15 (au-delà de 40) montrent une exclusion des individus d'*A. alpina*, *D. villarii* et *S. daronicum*.

S. acaulis montre un optimum autour de 5°C pour la bio10 (température moyenne du trimestre le plus chaud) et *P. verticillata* montre un optimum autour de 15°C pour la bio5 (température maximum du mois le plus chaud).

3.2.3. Distributions prédites au passé, présent et futur

a) Changement dans les aires de distribution

Les projections actuelles (Fig. 7a et Fig. 7b ; Annexe A2.3) prédisent une viabilité d'habitat plus forte pour les espèces étudiées, principalement dans les Alpes mais aussi dans une partie des Pyrénées. Certaines sont également fortement prédites dans les Alpes dinariques (*P. alpina*, *D. villarii*, *S. retusa* et *A. alpina*) et parfois dans les Carpathes (*P. alpina* et *A. alpina*). Les projections des habitats de *P. verticillata* et *S. acaulis* sont, quant à elles, plus larges avec une forte favorabilité en Scandinavie. Ces résultats semblent se confirmer lorsqu'on binarise ces cartes (Annexe A2.4) en utilisant les seuils indiqués dans le Tableau 4.

Les changements dans l'aire de distribution ont également été cartographiés (Fig. 8a et Fig. 8b). Les aires d'habitat favorables, pour les espèces alpines considérées, au dernier maximum glaciaire sont prédites comme plus restreintes qu'actuellement (sauf pour *S. daronicum*, *S. retusa* et *S. acaulis*). Ces espèces présentent une plus forte probabilité de présence dans les Alpes dinariques ainsi qu'au Nord des Alpes, en région Bohême (sauf pour *C. spinosissimum*, *P. verticilla*, *D. villarii* et *A. alpina*) et certaines (*S. acaulis*, *P. verticillata* et *P. alpina*) semblent également être légèrement présentes dans les Apennins. Le calcul des changements dans l'aire de distribution des espèces indique que la distribution actuelle des espèces alpines est en moyenne plus large qu'au LGM de $22,25 \pm 57,26$ % avec, cependant,

une grande variance entre les espèces (Annexe A2.5). En effet, les résultats indiquent, par exemple, une perte totale de l'aire de distribution au LGM pour *A. alpina* (-100 %) et une aire 66,87 % plus large au LGM qu'au présent pour *S. doricum*. Les cartes de changements de distribution (Fig. 8a et Fig. 8b) mettent en évidence plusieurs cas de figure quant à la distribution des espèces alpines par rapport à leur distribution actuelle. Certaines d'entre elles, comme *A. alpina*, *C. spinosissimum*, *P. verticillata*, ne sont pas du tout prédites dans les Alpes à cette époque, contrairement à aujourd'hui. On les retrouvait sans doute plutôt en bordure des Alpes et elles semblent potentiellement plus présentes dans les Alpes dinariques et en région Bohême au LGM par rapport à aujourd'hui. Les Carpathes semblent également être favorables à la présence de *C. spinosissimum* et *P. verticillata* au LGM. A noter que les modèles pour *A. alpina* prédisent une absence totale de cette espèce en Europe au LGM.

Les autres espèces alpines étudiées ici, *S. retusa*, *P. alpina*, *S. acaulis*, *D. villarii* et *S. doricum*, présentent des aires qui leur sont favorables dans les Alpes (majoritairement dans sa partie Ouest) malgré la présence de glaciers et aussi dans les régions voisines citées ci-dessus (ce qui n'est pas le cas actuellement sauf pour *P. alpina*).

Les projections futures (Fig. 7a et Fig. 7b ; Annexes A2.3 et A2.4) montrent, en fonction du scénario observé, une tendance à la diminution de l'aire favorable pour ces espèces dans les Alpes ainsi que dans les régions voisines. En effet, l'aire de distribution a tendance à diminuer avec la sévérité du scénario considéré (Annexe A2.5). Ainsi, d'ici 2100, les espèces perdent, en moyenne, $17,68 \pm 6,54$ % (sous MPIESM-SSP2), $51,71 \pm 7,79$ % (sous UKESM-SSP2), $85,92 \pm 7,74$ % (sous UKESM-SSP5) de leur aire de distribution. Ces chiffres sont appuyés par les cartes de changements de distribution (Fig. 8a et Fig. 8b) qui comparent le présent à 2100. Nous pouvons observer que, sous le scénario MPIESM-SSP2, celles-ci sont globalement bleues. Ceci met en évidence que la majorité de l'aire de distribution reste la même entre aujourd'hui et la fin du siècle sous ce scénario. A l'opposé, les cartes de changements de distribution qui comparent le présent à 2100 sous le scénario UKESM-SSP5 sont globalement oranges, mettant en évidence une perte drastique des habitats favorables des espèces alpines. Entre ces deux extrêmes, le scénario UKESM-SSP2 prédit la perte des occurrences dans les Alpes dinariques et un rétrécissement de l'aire favorable dans les Alpes tout en conservant des zones stables en son centre. Nous pouvons donc observer que les

projections issues du scénario MPIESM-SSP2 sont sensiblement similaires aux projections actuelles, tout comme celles issues du UKESM-SSP2, bien qu'une légère baisse des zones dont l'habitat est fortement favorable peut être observée. Ce scénario exclut d'ailleurs les fortes probabilités de présence se situant en dehors des Alpes sauf pour *D. villarii* et *P. alpina* encore prédites dans les Pyrénées, ainsi qu'*A. alpina* encore prédite dans les Pyrénées et les Alpes dinariques.

Les projections issues du scénario MPIESM-SSP5 montrent une tendance différente. En effet, elles mettent en évidence une nette diminution de l'aire favorable à la présence des espèces alpines dans les Alpes mais des aires en Scandinavie apparaissent désormais comme favorables pour toutes les espèces étudiées ici. De ce fait, les résultats de ce scénario indiquent une expansion de l'aire de distribution par rapport à aujourd'hui (sauf pour *S. acaulis* et *P. verticillata*). A noter aussi que le pourcentage de cette expansion est fortement variable entre les espèces considérées ici (+ 71,8 % à + 253,4 %). Le scénario MPIESM-SSP5 fait apparaître des groupes aux réponses différentes au sein des espèces étudiées ici. Un premier groupe (*A. alpina*, *C. spinosissimum* et *P. verticillata*) est prédit de subir le même sort que sous le scénario UKESM-SSP2 mais avec des aires qui leur deviennent favorables en Scandinavie. Le second groupe (*D. villarii*, *S. retusa*, *P. alpina* et *S. doronicum*) est prédit de garder leur aire de distribution dans les Alpes globalement stable et de gagner des aires favorables en Scandinavie. Enfin, *S. acaulis* perd une bonne proportion de ses aires favorables, tant dans les Alpes qu'en Scandinavie.

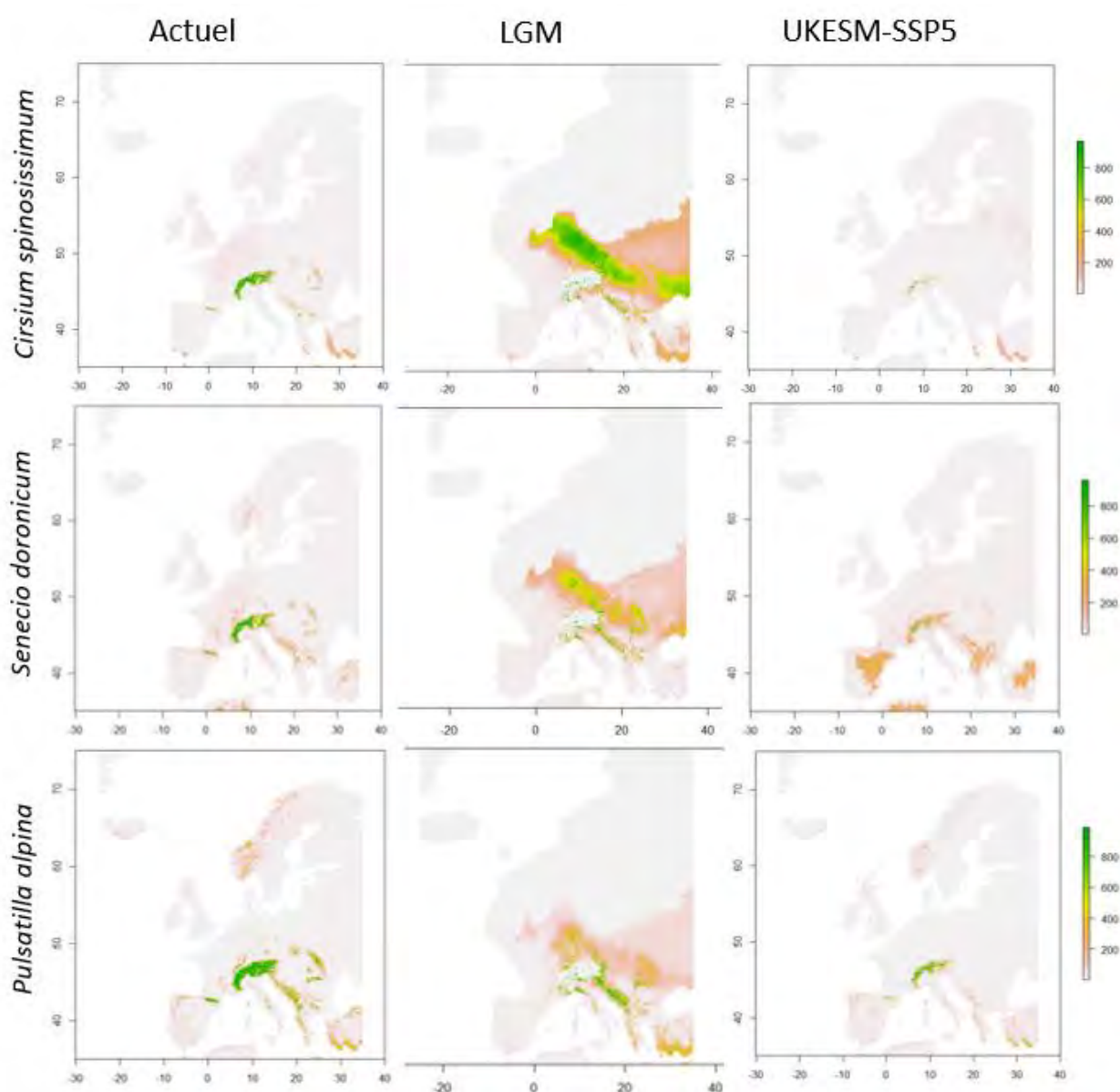


Fig. 7a : Cartes des aires compatibles avec la niche écologique des espèces alpines considérées dans ce travail en Europe, générées par les modèles consensus (par moyenne pondérée) pour trois périodes de temps : l'actuel (1981-2010), le dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 sous le scénario climatique UKESM-SSP5. La probabilité de favorabilité des aires a été multipliée par 1000 et est donc comprise entre 0 (gris) et 1000 (vert foncé).

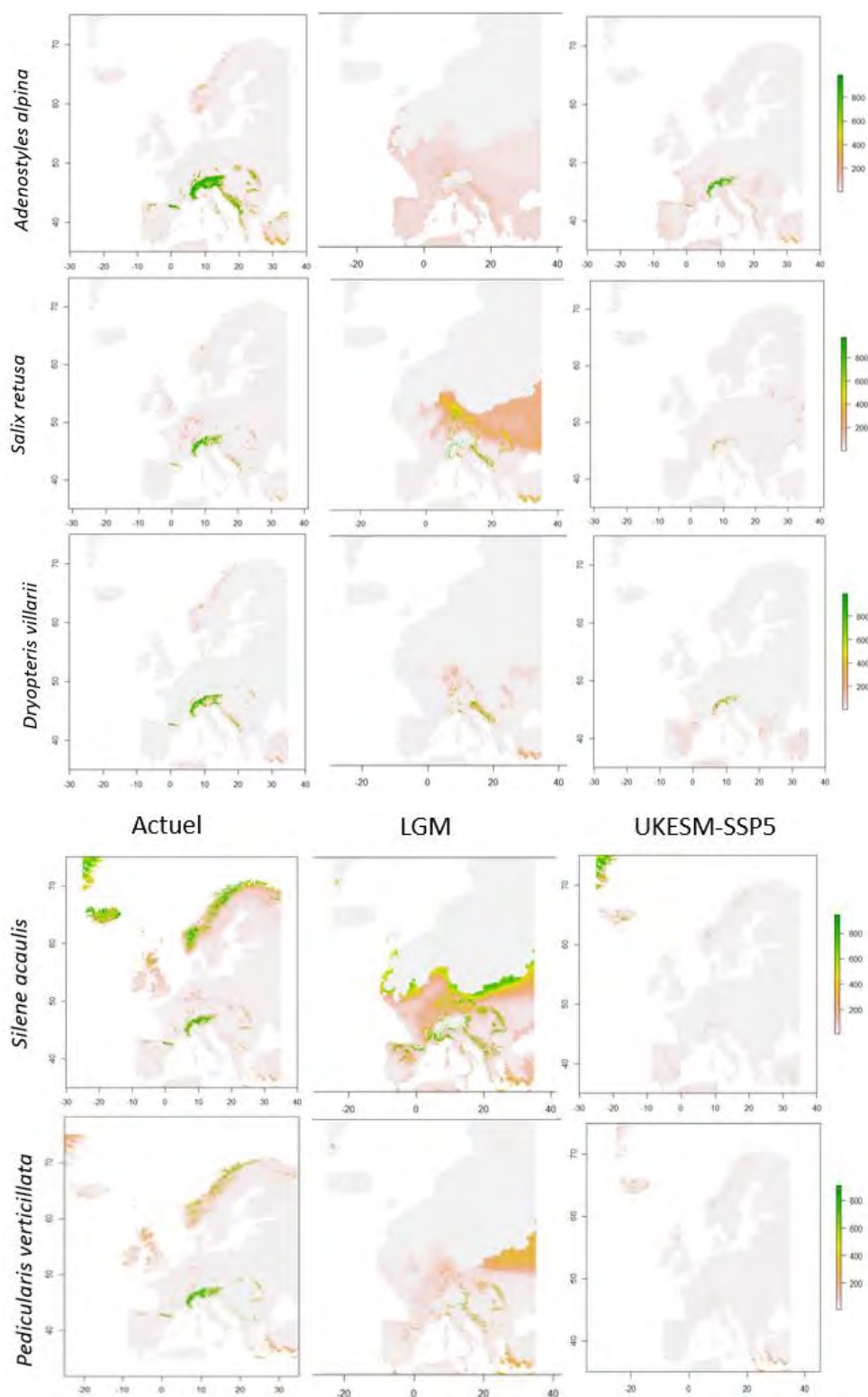


Fig. 7b : Cartes des aires compatibles avec la niche écologique des espèces alpines considérées dans ce travail en Europe, générées par les modèles consensus (par moyenne pondérée) pour trois périodes de temps : l'actuel (1981-2010), le dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 sous le scénario climatique UKESM-SSP5. La probabilité de favorabilité des aires a été multipliée par 1000 et est donc comprise entre 0 (gris) et 1000 (vert foncé).

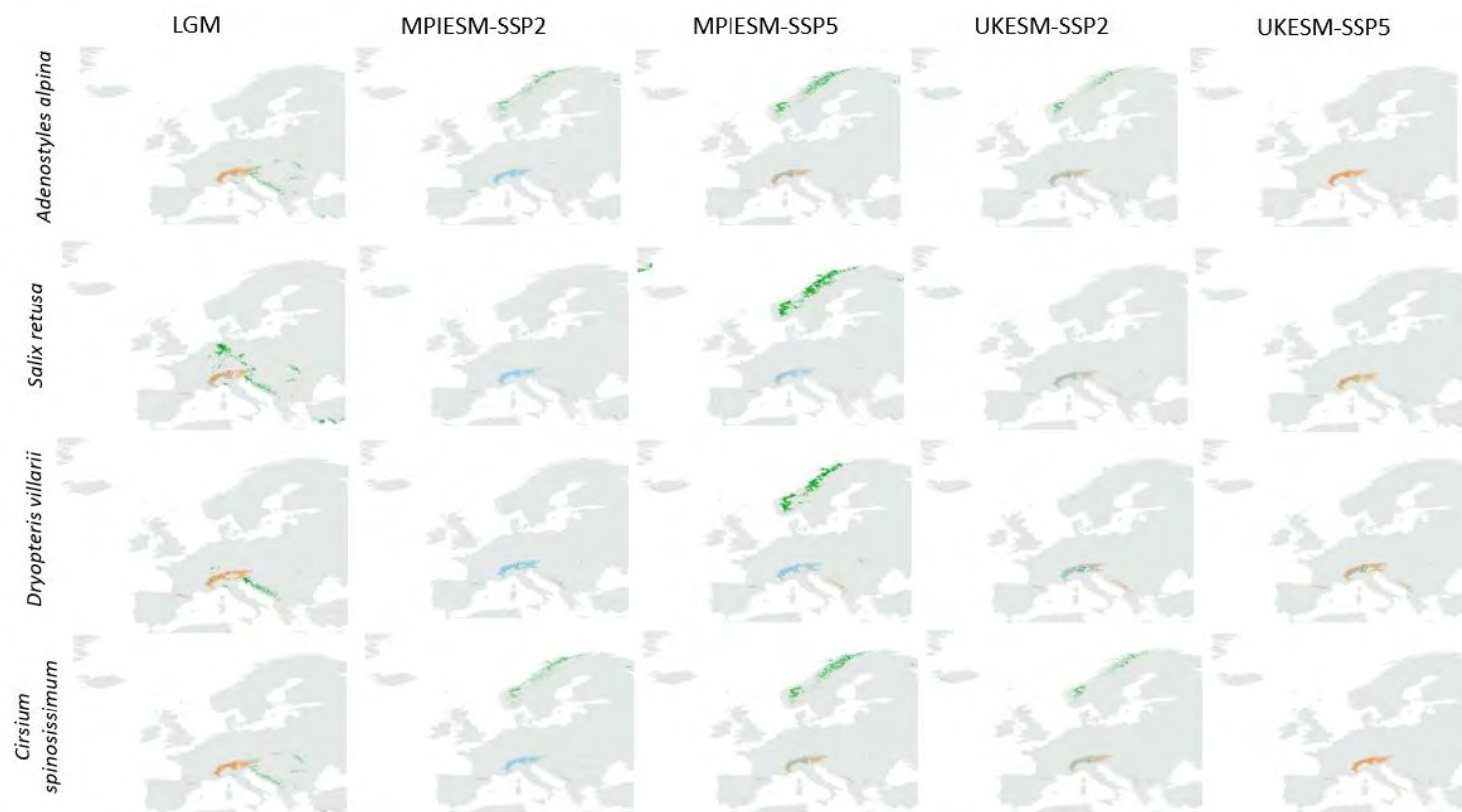


Fig. 8a : Cartes des changements de distribution des espèces en Europe (étendue de 35° à 75°N et de -25° à 35° E, selon la projection EPSG 4326) par rapport au présent pour différentes périodes de temps (au dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 selon quatre scénarios climatiques distincts : MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5). Sur ces cartes, les aires apparaissant en vert foncé sont des aires où l'espèce n'est pas prédite actuellement mais bien dans la projection temporelle considérée, c'est un gain d'aire ; à l'inverse, les aires apparaissant en orange indiquent un rétrécissement de l'aire de distribution entre la projection actuelle et le scénario considéré ; les aires en bleu sont des aires 'stables', c'est-à-dire des zones où l'espèce est prédite comme présente dans les deux périodes de temps considérées.

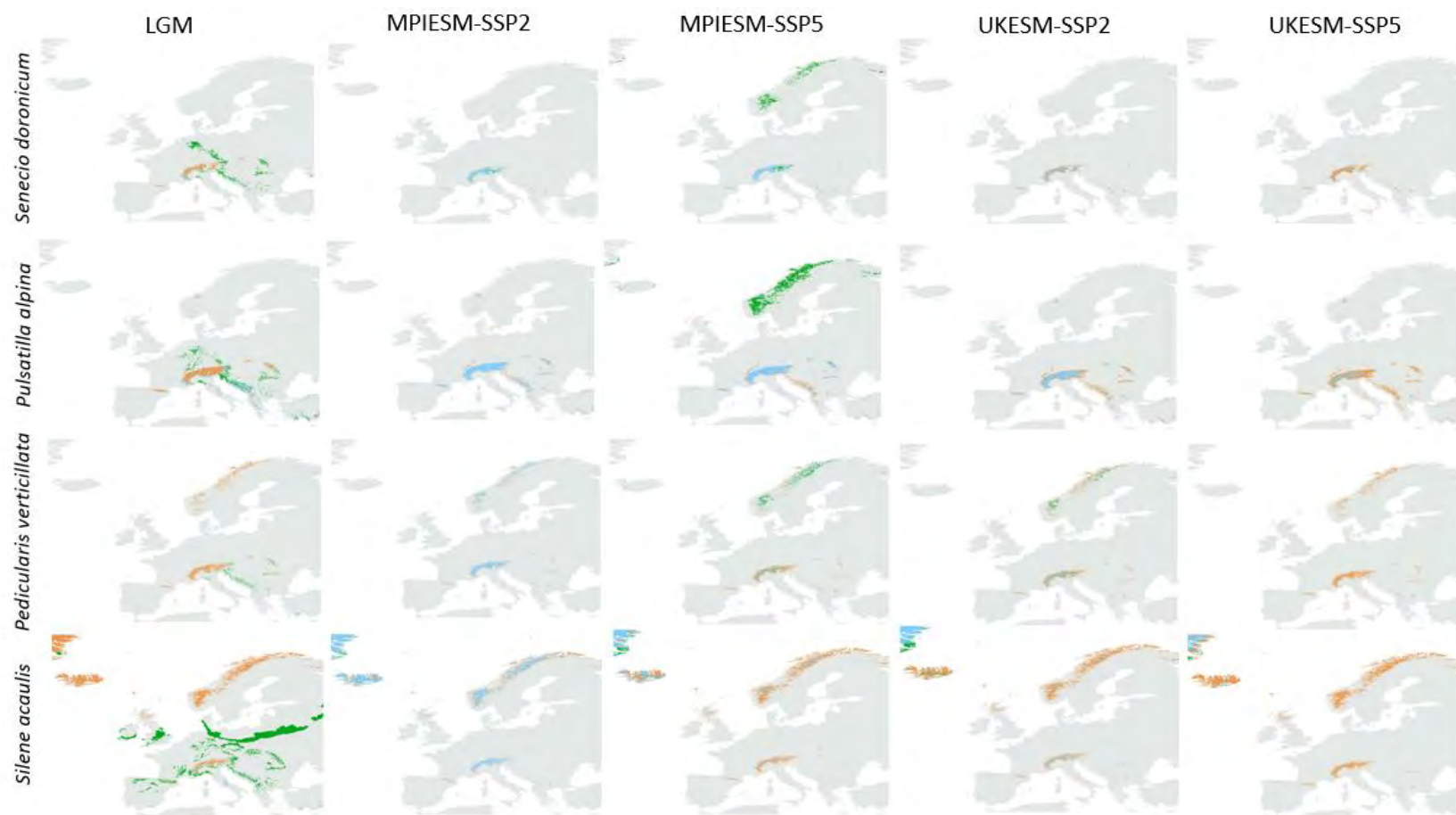
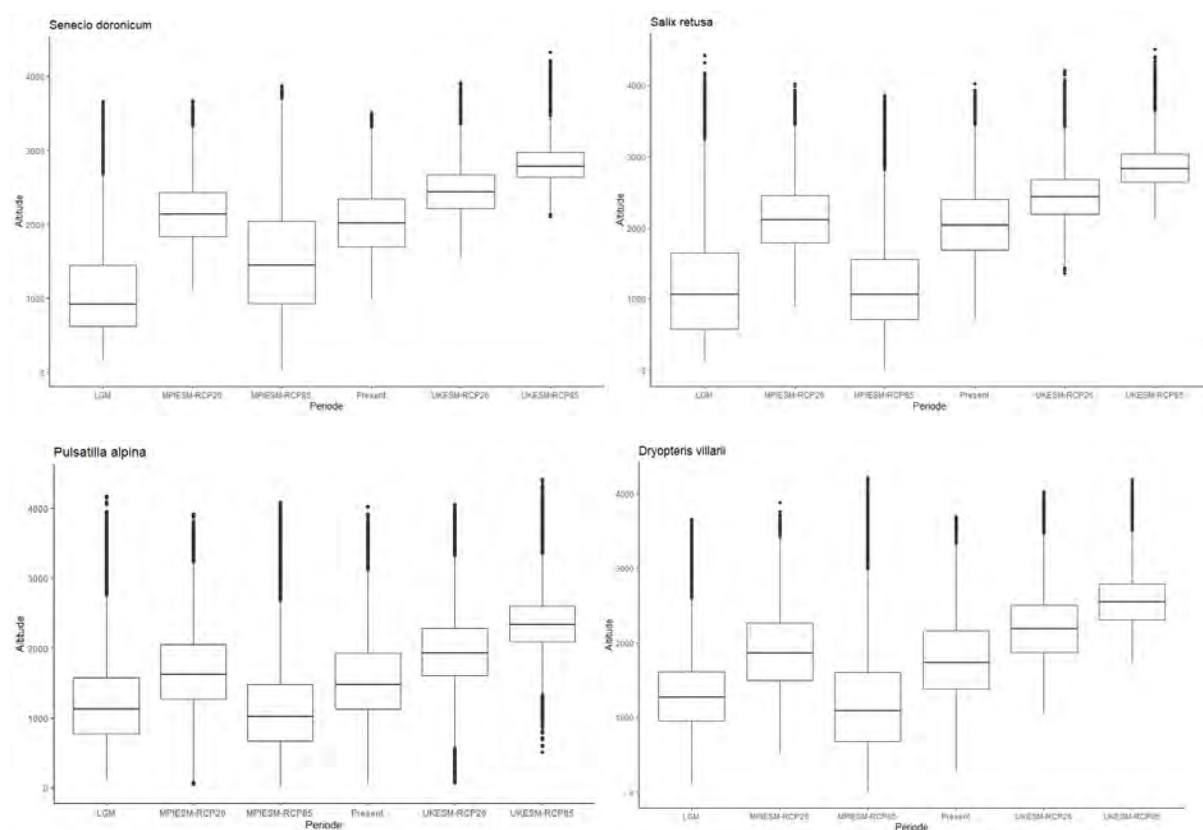


Fig. 8b : Cartes de changements de distribution des espèces en Europe (étendue de 35° à 75°N et de -25° à 35° E, selon la projection EPSG 4326) par rapport au présent pour différentes périodes de temps (au dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 selon quatre scénarios climatiques distincts : MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5). Sur ces cartes, les aires apparaissant en vert foncé sont des aires où l'espèce n'est pas prédite actuellement mais bien dans la projection temporelle considérée, c'est un gain d'aire ; à l'inverse, les aires apparaissant en orange indiquent un rétrécissement de l'aire de distribution entre la projection actuelle et le scénario considéré ; les aires en bleu sont des aires 'stables', c'est-à-dire des zones où l'espèce est prédite comme présente dans les deux périodes de temps considérées.

b) Changement altitudinal de l'aire de distribution

Les gammes d'altitudes compatibles avec la niche écologique des espèces à différentes périodes de temps sont illustrées dans la Fig. 9. La médiane de cette gamme varie selon la période et le scénario considéré (Annexe A2.6). Ainsi les espèces sont prédites en moyenne à $1629,47 \pm 434,74$ m d'altitude au présent ; à plus basse altitude au dernier maximum glaciaire : $1051,86 \pm 360,64$ m ; et à de plus hautes altitudes dans le futur : $1697,50 \pm 400,52$ m (sous MPIESM-SSP2), $1838,91 \pm 551,24$ m (sous UKESM-SSP2), $2488,46 \pm 717,21$ m (sous UKESM-SSP5), sauf pour le scénario MPIESM-SSP5 qui prédit une médiane altitudinale en moyenne plus basse que l'actuelle ($1074,26 \pm 189,57$ m).



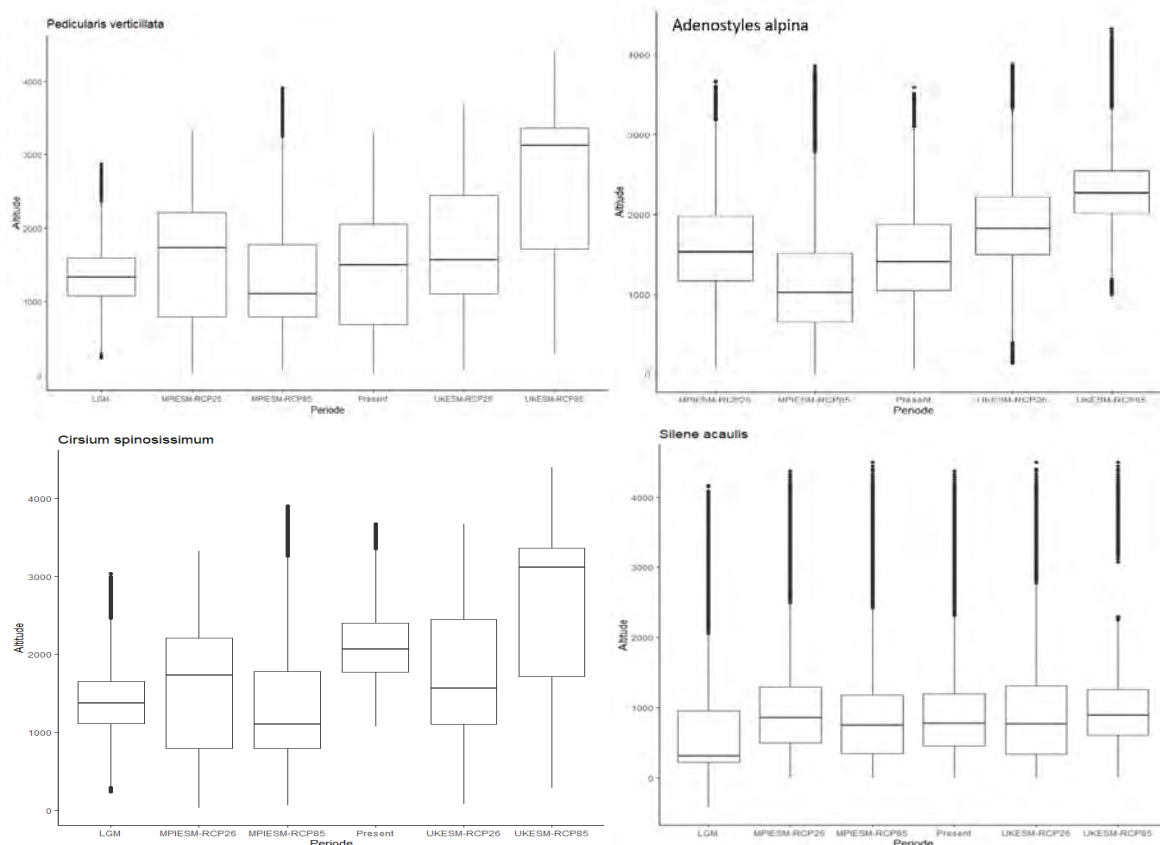


Fig. 9 : Boxplots des distributions altitudinales des 8 espèces considérées dans ce travail en fonction de différentes périodes de temps (au dernier maximum glaciaire (LGM), au présent et pour la période 2071-2100 selon quatre scénarios climatiques distincts : MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5). Les distributions altitudinales ont été mesurées à partir des cartes binarisées issues de la modélisation (Annexe A2.4).

D'après les projections générées dans le présent travail, les espèces ont migré en moyenne de $602,48 \pm 327,24$ mètres en altitude à une vitesse moyenne de $0,026 \pm 0,015$ m/an (soit $2,6 \pm 1,5$ mètres par siècle) entre le LGM et aujourd'hui (Tableau 5). Les projections futures prédisent une migration vers de plus hautes altitudes, sauf sous le scénario MPIESM-SSP85. A savoir un déplacement altitudinal, d'ici 2100, d'en moyenne $68,025 \pm 171,386$ m (pour le scénario MPIESM-SSP2), $-555,16 \pm 314,40$ m (pour MPIESM-SSP5), $209,46 \pm 341,54$ m (pour UKESM-SSP2), $858,99 \pm 408,93$ m (pour UKESM-SSP5). Les vitesses de migration dès lors requises pour atteindre les altitudes favorables sous les différents scénarios futurs sont en moyenne de $1,67 \pm 0,10$ m/an (sous MPIESM-SSP2), $6,18 \pm 3,50$ m/an (sous MPIESM-SSP5), $3,74 \pm 2,09$ m/an (sous UKESM-SSP2) et de $9,525 \pm 4,560$ m/an (sous UKESM-SSP5).

Tableau 5 : Déplacements altitudinaux des espèces sélectionnées pour ce travail pour deux périodes de temps (le dernier maximum glaciaire (LGM) et 2071-2100 selon quatre scénarios climatiques distincts : MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5) et leur vitesse de migration associée à ce déplacement.

Espèces	Shift altitudinal par rapport au présent (en m)				UKESM-SSP5
	LGM	MPIESM-SSP2	MPIESM-SSP5	UKESM-SSP2	
<i>Silene acaulis</i>	-470,7	77,6	-33	-12	117,6
<i>Pedicularis verticillata</i>	-170,5	225,3	-403,1	61,4	1614,2
<i>Salix retusa</i>	-975,2	76,6	-978,3	393	792
<i>Senecio doronicum</i>	-1048,2	117,7	-566,4	424,5	772,3
<i>Pulsatilla alpina</i>	-345,7	147,5	-461,25	447,7	860
<i>Cirsium spinosissimum</i>	-735,9	-340,1	-968,4	-503,9	1048,8
<i>Adenostyles alpina</i>	NULL	119,7	-384,6	416,25	858,25
<i>Dryopteris villarii</i>	-471,2	119,9	-646,25	448,7	808,8
Vitesses de migration associées au shift altitudinal (en m/an)					
<i>Silene acaulis</i>	0,02	0,86	0,37	0,13	1,3
<i>Pedicularis verticillata</i>	0,007	2,5	4,5	0,7	18
<i>Salix retusa</i>	0,04	0,85	10,9	4,4	8,8
<i>Senecio doronicum</i>	0,05	1,3	6,3	4,7	8,6
<i>Pulsatilla alpina</i>	0,015	1,6	5,1	4,9	9,5
<i>Cirsium spinosissimum</i>	0,03	3,8	10,8	5,6	11,6
<i>Adenostyles alpina</i>	NULL	1,3	4,3	4,6	9,5
<i>Dryopteris villarii</i>	0,02	1,3	7,2	4,9	8,9

c) Changement latitudinal de l'aire de distribution

Les déplacements des aires de distribution favorables des espèces entre le présent et les différents scénarios passés et futurs ont été mis en évidence (Annexe A2.7). Ceux-ci correspondent en moyenne à un déplacement de $446,26 \pm 583,17$ km vers le Nord, entre le dernier maximum glaciaire et aujourd'hui, avec la majorité des espèces étudiées ici qui ont migrées entre 50 et une centaine de kilomètres. Seules *S. acaulis* et *P. verticillata* sont prédites de s'être déplacées d'environ 1000 km sur cette période. Les projections futures montrent un déplacement vers le Nord, en moyenne $172,725 \pm 297,556$ km (sous MPIESM-SSP2), $1239,638 \pm 368,990$ km (sous MPIESM-SSP5), $363,381 \pm 402,602$ km (sous UKESM-SSP2) et $496,210 \pm 459,210$ km (sous UKESM-SSP5) d'ici 2100.

En ce qui concerne les vitesses de migration latitudinale (Annexe A2.8) entre le présent et le dernier maximum glaciaire, les projections générées ici pour ces espèces indiquent en moyenne une vitesse minimum de $0,019 \pm 0,025$ km/an pour atteindre leur aire de

distribution actuelle par rapport au LGM. Avec une forte distinction de *S. acaulis* et *P. verticillata* qui présentent une vitesse de migration dix fois supérieure ($0,065 \text{ km/an}$ et $0,046 \text{ km/an}$ respectivement) aux autres espèces étudiées ici ($0,005 \pm 0,002 \text{ km/an}$). Les vitesses de migration latitudinale minimum requises pour atteindre les aires favorables pour les espèces étudiées d'ici 2100 sont en moyenne de $1,923 \pm 3,316 \text{ km/an}$ sous MPIESM-SSP2 (gamme entre $0,096 \text{ km/an}$ pour *S. retusa* et $9,966 \text{ km/an}$ pour *C. spinosissimum*), $13,774 \pm 4,010 \text{ km/an}$ sous MPIESM-SSP5 (gamme entre $8,077 \text{ km/an}$ pour *P. verticillata* et $18,716 \text{ km/an}$ pour *S. retusa*), $4,038 \pm 4,473 \text{ km/an}$ sous UKESM-SSP2 (gamme entre $1,311 \text{ km/an}$ pour *A. alpina* et $13,075 \text{ km/an}$ pour *C. spinosissimum*) et $5,190 \pm 4,811 \text{ km/an}$ sous UKESM-SSP5 (gamme entre $1,640 \text{ km/an}$ pour *S. doronicum* et $14,224 \text{ km/an}$ pour *S. acaulis*).

4) Discussion

4.1. Potentiels refuges au LGM et vitesses migratoires entre le LGM et le temps présent.

Des aires favorables pour les espèces alpines étudiées dans le présent travail étaient présentes en Europe au dernier maximum glaciaire. Plus précisément, selon les projections passées, leurs aires de distribution s'étalent en grande partie en régions montagneuses mais, en moyenne, à des altitudes plus faibles que les aires de distribution actuelles (Fig. 9, cf. 3.2.3.b). De plus, ces projections passées suggèrent que certaines espèces alpines se soient réfugiées plus au Sud (cf. 3.2.3.c), dans les Alpes dinariques (le long de la mer Adriatique) et, dans une moindre mesure, dans les Apennins ainsi qu'au Nord des Alpes, en région Bohême (Fig. 7a et Fig. 7b). Ceci est en concordance avec la localisation supposée des refuges périalpins se situant dans le Sud, Sud-Ouest, Est et Nord des Alpes confirmé par des analyses phylogéographiques (Schönwetter et *al.*, 2005). Lors du dernier maximum glaciaire, les espèces alpines se sont donc vraisemblablement réfugiées dans des régions de plus basses altitudes, où une minorité d'entre elles (*S. doronicum*, *S. retusa* et *S. acaulis*) semblent même s'y être étendues. En effet, ces dernières présentent une aire de distribution plus large au LGM qu'aujourd'hui (cf. 3.2.3.a), ce qui est vraisemblable au vu des conditions environnementales compatibles qui régnaient pour ces espèces en Europe centrale (Birks et Willis, 2008). Les espèces à large aire de distribution actuelle, *P. verticillata* et *S. acaulis*, présentent des patterns différents. La première, bien que présente actuellement dans les Alpes et en Scandinavie, était probablement absente de ces régions, sous glace au LGM, et s'est probablement réfugiée principalement dans les Alpes dinariques. La seconde était également probablement absente de la Scandinavie au LGM. Les projections pour cette espèce indiquent des aires favorables bien étendues dans le Nord de l'Europe à la marge des glaciers et dans le reste de l'Europe centrale. Sa présence dans ces zones a été confirmée par des données paléobotaniques (Birks et Willis, 2008). *A. alpina*, qui ne montre aucune aire favorable au LGM, a probablement subi une réduction drastique de son aire de distribution à cette époque et a dû subsister dans des aires restreintes qui n'ont pas pu être détectées ici du fait de la résolution spatiale utilisée.

Les cartes de projection au LGM (Fig. 7a et Fig. 7b) ainsi que les cartes de changements de distribution (Fig. 8a et Fig. 8b) donnent une indication sur les lieux de persistance probables

des espèces alpines lors du dernier maximum glaciaire. Si nous reprenons les hypothèses de départ de « tabula rasa » et de « nunatak », nous pouvons tenter de catégoriser les espèces étudiées ici dans l'une ou l'autre hypothèse. Ainsi, *P. verticillata*, *C. spinosissimum* et *A. alpina* semblent vérifier l'hypothèse du « tabula rasa ». En effet, les cartes de changements de distribution montrent les Alpes comme non-favorables à l'installation de ces espèces contrairement aux régions voisines de plus basses altitudes et latitudes (cf. 3.2.3).

Néanmoins, nous ne pouvons pas totalement exclure la persistance potentielle de ces espèces dans des aires favorables restreintes, de petits nunataks, qui n'ont pas pu être mis en évidence ici du fait de la résolution spatiale utilisée. Une résolution spatiale plus fine pourrait potentiellement mettre à jour des potentiels lieux de persistance faisant moins d'1 km².

Les projections au LGM des autres espèces étudiées ici (*S. retusa*, *S. acaulis*, *S. doronicum*, *P. alpina* et *D. villarii*) ne permettent pas d'exclure l'hypothèse du « nunatak » car des aires dispatchées au sein des Alpes bien que couvertes par des glaciers, sont identifiées comme étant favorables à ces espèces. Néanmoins, les projections passées pour ces espèces présentent en plus de ces aires dans les Alpes, des aires favorables dans les régions voisines de plus basses altitudes. Dès lors, se pose la question de savoir si celles-ci se sont réfugiées sur des nunataks d'une part et à de plus basses altitudes d'autre part. Ceci est un cas de figure envisageable puisque observé pour d'autres espèces alpines (Tribsch et al., 2002 ; Stehlik, 2003 ; Pan et al., 2020). Mais les modèles de distribution d'espèces réalisés ici, à eux seuls, ne nous permettent pas de trancher. En effet, ces derniers n'intègrent pas les capacités dispersives des espèces, et en réalité, toutes les zones apparaissant comme favorables à un temps donné n'accueillent pas forcément l'espèce (Araújo et Guisan, 2006 ; Thuiller et al., 2008 ; Zanatta et al., 2020 ; Zurell et al., 2016, 2017). Ainsi, les zones réelles de refuge des espèces citées ci-dessus restent incertaines. Par conséquent, les vitesses de migration post-glaciaire pour ces espèces sont à prendre avec une marge d'incertitude puisque les distances réelles de migration sont dès lors soit faibles (subsistance au sein des Alpes), bien plus importantes (refuges extra-alpins) ou intermédiaires (comme calculé dans ce travail) si elles ont effectivement subsisté à la fois au sein et à l'extérieur des Alpes. Ainsi, selon les cartes de prédictions générées ici, toutes les espèces alpines étudiées dans ce travail semblent avoir possédé des aires compatibles avec leur niche en dehors des Alpes

lors des périodes glaciaires. Il serait donc intéressant d'investiguer les aires de refuge péri-alpin mises en évidence ici afin de potentiellement obtenir une confirmation de leur présence (*via* des preuves paléobotaniques) dans ces zones au LGM. Dans tous les cas, il apparaît que, comme suggéré par Pan et *al.*, 2020, l'hypothèse vérifiée est propre à l'espèce considérée.

En parallèle de l'hypothèse « nunatak », nous avons évoqué en introduction l'hypothèse « glacier ». Celle-ci peut potentiellement être vérifiée par les espèces qui semblent présentes au sein des Alpes au LGM (*S. retusa*, *S. acaulis*, *S. doronicum*, *P. alpina* et *D. villarii*). Pour rappel, selon cette hypothèse une persistance au sein même des glaciers, que ce soit de la plante ou uniquement de ses diaspores, est envisageable pour certaines espèces. En effet, des fruits (de *Silene stenophylla*) datant du Pléistocène et conservés dans le permafrost ont pu redonner des plants entiers (Yashina et *al.*, 2012). De plus, les spermatophytes alpins ont plus tendance à constituer des banques de graines sur plusieurs années qu'à se disperser, du fait des conditions rudes qui existent en milieu alpin (Schwienbacher et *al.*, 2010 ; Jaganathan et *al.*, 2015). Cette hypothèse implique donc des espèces qui sont forcément acclimatées à des conditions rudes et fortement adaptées au gel. Malgré tout, hormis de rares cas tels que relevés par Yashina et *al.*, 2012, les graines de spermatophytes alpins n'ont pas la capacité de subsister dans la glace sans perdre leur potentiel de germination durant des périodes aussi longues que celle d'une glaciation (milliers d'années). En effet, des expériences sur leurs capacités de dormance indiquent une persistance sous forme latente sur une durée de l'ordre de 5 ans (Schwienbacher et *al.*, 2010 ; Schwienbacher et *al.*, 2011 ; Jaganathan et *al.*, 2015). Ainsi, l'hypothèse « glacier » est très peu probable pour les espèces étudiées ici.

Les projections générées dans le présent travail prédisent la présence actuelle des espèces étudiées majoritairement dans les Alpes mais aussi dans certaines régions voisines.

Effectivement, il est avéré que *S. acaulis* et *P. verticillata* ont une aire de distribution plus large et se retrouvent également dans les Pyrénées, les Apennins et en Scandinavie (Fig. 4 ; Annexe A1.3). De la même manière, outre qu'on peut les retrouver dans les Alpes, on peut trouver *A. alpina* dans les Apennins, et, *S. doronicum* et *P. alpina* dans les Pyrénées et les Apennins. A l'inverse, *S. retusa*, *D. villarii* et *C. spinosissimum* n'ont été observés que dans les Alpes. Dès lors, les fortes probabilités de présence apparaissant dans des régions voisines

résultent de l'existence dans le modèle de conditions environnementales similaires dans ces régions à celles qui règnent dans les Alpes. Elles peuvent traduire des aires où l'espèce n'a pas encore eu le temps d'y immigrer ou la présence d'une barrière à la dispersion empêchant d'atteindre ces aires prédites comme favorables (D'Amen et *al.*, 2015, 2017 ; Guisan et *al.*, 2017). La compétition est également un facteur pouvant expliquer l'absence d'une espèce dans une zone qui lui serait pourtant favorable d'un point de vue des conditions abiotiques qui y règnent (D'Amen et *al.*, 2015, 2017 ; Guisan et *al.*, 2017 ; Lyu et Alexander, 2022 ; Mod et *al.*, 2016a, b ; Soberón et Nakamura, 2009). Enfin, il est également fort probable que certains facteurs abiotiques influençant la distribution de nos espèces n'aient pas été pris en compte dans le présent travail. Par exemple, bien que ce soit le climat qui influence principalement la répartition des plantes (Chauvier et *al.*, 2021 ; Guisan et *al.*, 2017), la nature de la roche-mère et en particulier la distinction entre sol calcaire et sol siliceux influence fortement la distribution de la flore alpine (Alvarez et *al.*, 2009 ; Schönwetter et *al.*, 2005 ; Meirmans et *al.*, 2011) surtout pour les plantes de hautes altitudes (Buri et *al.*, 2020 ; Chauvier et *al.*, 2021).

La mise en évidence des aires de présence probables actuelles et passées des espèces permet d'estimer la vitesse à laquelle elles ont migré entre leur aire de distribution au LGM et leur aire de distribution actuelle. Ainsi, les espèces alpines étudiées ici ont migré d'au moins 0,007 à 0,05 m/an en altitude, soit un déplacement de 70 cm à 5 m d'altitude par siècle. Le shift latitudinal entre le LGM et aujourd'hui suggère que la majorité des espèces ont migré à une vitesse de 500 ± 200 mètres par siècle, tandis que *S. acaulis* et *P. verticillata* ont migré jusqu'en Scandinavie à une vitesse de $5,0 \pm 1,0$ kilomètres par siècle, soit dix fois plus vite que les autres espèces étudiées. Ces vitesses sont 2 à 200 fois plus petites que celles estimées par Loarie et *al.* (2009). De plus, il est à noter que la vitesse de migration est supposée lente dans les Alpes (Comes et Kaderiet, 2003 in Schönwetter et *al.*, 2005) dû à la topographie complexe et l'hétérogénéité des habitats dans ces régions. Comme pour une série d'espèces étudiées ici, la localisation réelle des zones refuges est incertaine, nous devons prendre en considération que certaines de ces espèces n'ont potentiellement jamais émigré des Alpes. Leurs vitesses de migration post-glaciaire seraient donc encore plus petites que celles calculées dans le présent travail.

4.2. Risques d'extinction de la flore alpine

La comparaison entre la vitesse de migration entre le LGM et aujourd'hui, calculée ci-dessus, et la vélocité du changement climatique actuel dans ces régions, donne une première indication sur le risque d'extinction des espèces étudiées ici. Pour rappel, la vélocité du changement climatique, qui est le rapport entre un gradient temporel ($^{\circ}\text{C}/\text{an}$) et un gradient spatial ($^{\circ}\text{C}/\text{km}$) de la température annuelle moyenne de surface, exprime la vitesse à laquelle doivent se déplacer les espèces pour suivre et rester dans leur niche climatique (Brito-Morales et *al.*, 2018 ; Loarie et *al.*, 2009). De ce fait, elle mesure l'exposition d'une espèce au changement climatique. Les résultats du présent travail montrent que la vitesse migratoire moyenne de nos espèces alpines entre le LGM et aujourd'hui (0,005 km/an pour la majorité des espèces) est 20 fois plus lente que la vélocité du changement climatique actuel en région montagneuse (0,11 km/an ; Loarie et *al.*, 2009). La vitesse de migration des plantes alpines serait donc trop faible pour faire face au changement climatique actuel, et cela même pour les espèces qui se sont retirées des Alpes au LGM. Il est, toutefois, probable que ces espèces aient une capacité dispersive supérieure à celle mesurée dans le présent travail. Il n'est pas exclu que ces espèces aient migré bien plus rapidement durant certaines périodes. Pour réduire l'incertitude, il serait intéressant d'estimer la période nécessaire à la colonisation de la distribution totale observée de nos jours, ce qui réduirait la période migratoire utilisée dans ce mémoire (*cf.* 2.4.2). Une autre solution possible consisterait à projeter la niche de nos espèces sur plusieurs périodes climatiques entre le LGM et maintenant, en utilisant notamment les cartes climatiques à 30 arc-secondes de résolution du projet Trace-21k (Karger et *al.*, 2021), afin de prendre en considération l'hétérogénéité des vitesses de migration sur cette longue période.

Selon les estimations, basées sur les caractéristiques anatomiques des diaspores, de Corlett et Westcott (2013), la vitesse de dispersion des plantes se situe entre 1,7 et 1500 m/an et selon Morgan et Venn (2017), seule une minorité des espèces alpines est capable de disperser ses diaspores à plus de 100 mètres (0,1 km/an). Ces vitesses sont supérieures aux vitesses de migration post-glaciaires estimées ci-dessus mais sont inférieures à la plupart des vitesses nécessaires calculées pour nos espèces afin de rester sous des conditions climatiques favorables dans le futur. En effet, selon l'espèce et le scénario considéré, elles devront migrer latitudinalement à une vitesse estimée entre 0,04 et 18,7 km/an vers le Nord

afin de suivre les aires présentant des conditions climatiques qui leur sont compatibles. Ainsi, si nous admettons que la capacité dispersive intermédiaire de la majorité des plantes alpines est de 0,1 km/an (Corlett et Westcott, 2013 ; Loarie et *al.*, 2009 ; Morgan et Venn, 2017), seuls *S. retusa* et *A. alpina* seront en mesure d'atteindre des zones qui leur sont favorables dans le futur et ce uniquement sous le scénario le plus optimiste, MPIESM-SSP2. Toutes les autres espèces étudiées ici semblent incapables de maintenir leur zone de favorabilité quel que soit le scénario considéré, provoquant ainsi un rétrécissement de plus en plus important de leur aire de répartition.

Les espèces alpines ont aussi la possibilité de migrer en altitude (jusqu'à un certain point) pour rester sous des conditions environnementales favorables. Et, en effet, les shifts altitudinaux pour les scénarios futurs prédisent un déplacement des espèces vers de plus hautes altitudes, hormis pour le scénario MPIESM-SSP5 qui prédit l'inverse, en raison des fortes prédictions de présence en Scandinavie faisant diminuer la médiane altitudinale (étant donné que les montagnes y sont moins élevées). Selon les trois autres scénarios futurs, les espèces étudiées ici devront monter en altitude entre 0,13 et 11,6 m/an. A nouveau, ces vitesses surpassent les vitesses de migration post-glaciaires estimées dans ce travail. Mais des études expérimentales, telle que celle de Frei et *al.*, 2010, ont observé que les espèces alpines ont été capables de migrer de 1,45 mètres d'altitude par an lors du siècle dernier (1913-2007). Ces observations suggèrent donc que toutes les espèces ayant une vitesse de migration altitudinale inférieure à 1,45 m/an sont trop lentes pour faire face au changement climatique actuel. Ainsi, selon les projections futures, en admettant qu'elle ait la possibilité de migrer en altitude, *S. acaulis* suivrait le rythme de la vélocité du changement climatique dans chacun des scénarios. À l'inverse, *P. alpina* et *C. spinosissimum* ne pourront pas suivre le rythme, peu importe le scénario considéré. Enfin, *S. retusa*, *S. doronicum*, *D. villarii* et *A. alpina* pourraient maintenir leurs conditions favorables altitudinalement, uniquement sous le scénario MPIESM-SSP2 ; et *P. verticillata* uniquement sous le scénario UKESM-SSP2.

En résumé, si on combine les capacités de migration altitudinale et latitudinale, aucune des espèces étudiées ici semblera être en mesure d'atteindre des aires qui leur sont compatibles en 2071-2100 dans 3 scénarios (MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5) sur 4 considérés. Sous le scénario le plus optimiste, MPIESM-SSP2, *S. retusa* semble être en

mesure de suivre sa niche climatique. *S. doronicum*, *S. acaulis*, *A. alpina* et *D. villarii* le pourront aussi à condition de se réfugier en altitude. Ainsi, près de la moitié des espèces alpines étudiées ici semble être dans l'incapacité de faire face à la vitesse du changement climatique actuel.

De plus, il est important de relever que les estimations de dispersion des plantes basées sur leur kernel de dispersion (Bullock et al., 2012 ; Katul et al., 2005) sont probablement surestimées car elles ne prennent pas en compte la fragmentation de l'habitat et les interactions biotiques (e.g. mycorhize, compétition) susceptibles de ralentir la migration réelle des plantes (Choler et al., 2001 ; Corlett et Westcott, 2013). Néanmoins, la vitesse du changement climatique ne fait que mesurer l'exposition d'une espèce au changement climatique mais pas nécessairement son impact sur celle-ci. En effet, l'impact réel du changement climatique sur une espèce dépend de la sensibilité propre de l'espèce et de ses capacités propres d'acclimatation et d'adaptation (Anderson et Wasgymar, 2019 ; Atkins et Travis, 2010 ; Démarche et al., 2018 ; Valladares et al., 2014).

Une approche complémentaire pour estimer les risques d'extinction d'une espèce est d'observer la discordance entre les aires de distribution actuelles et celles prédites pour le futur. Les projections futures prévoient une perte moyenne de la moitié ($51,7 \pm 34,1$ %) de l'aire de distribution actuelle des espèces étudiées ici. Ce rétrécissement de l'aire favorable est d'autant plus important que le scénario considéré est pessimiste. Cette estimation est similaire aux résultats d'autres études sur les risques d'extinction de la flore alpine (Thuiller et al., 2005 ; Engler et al., 2011 ; Dullinger et al., 2012). Ainsi, selon la classification utilisée pour la RedList de l'IUCN (2001), la situation est non-préoccupante (perte de < 30 % de l'aire de distribution) pour toutes les espèces sous le scénario MPIESM-SSP2. Par contre, sous le scénario UKESM-SSP2, 6 espèces sur 8 peuvent être considérées comme en danger (perte de > 50% de l'aire de distribution) et les deux restantes (*A. alpina* et *D. villarii*) peuvent être classées comme vulnérables (perte de > 30% de l'aire de distribution). Enfin, sous le scénario le plus pessimiste, UKESM-SSP5, *A. alpina* et *D. villarii* sont en danger et toutes les autres espèces alpines étudiées ici sont en danger critique d'extinction (perte de > 80% de l'aire de distribution).

Ces risques d'extinction sont d'autant plus problématiques qu'ils sont sûrement sous-estimés. En effet, de nombreux paramètres impactant négativement l'aire de distribution

des espèces n'ont pas été pris en compte dans ces prédictions, à commencer par les capacités dispersives des espèces (Zurell et *al.*, 2016 ; Zanatta et *al.*, 2020). En effet, les modélisations réalisées ici n'ont pas considéré la dispersion des espèces comme étant un frein, c'est-à-dire que toutes les aires devenant favorables sont instantanément colonisées par les espèces. Ainsi, de nombreuses aires ont été détectées comme favorables dans le futur (notamment en Scandinavie) mais coloniser ces régions d'ici 2100 demanderait aux espèces alpines d'avoir une capacité dispersive que ces espèces n'ont probablement pas (Dullinger et *al.*, 2012). Un autre paramètre important dans la définition de la niche d'une espèce n'a également pas été pris en compte, celui des interactions biotiques. Or, la cohabitation avec de nouvelles espèces (Alexander et *al.*, 2015, 2016, 2018 ; Cardinaux et *al.*, 2018 ; Rew et *al.*, 2020) ainsi que la compétition avec les espèces préexistantes (Godsoe et *al.*, 2012, 2016 ; Guisan et *al.*, 2018 ; Wisz et *al.*, 2013 ; Zurell et *al.*, 2020) réduit fortement l'aire de distribution d'une espèce. Les taux d'extinction estimés ci-dessus sont donc des taux minimum d'extinction. En revanche, cette sous-estimation est sans doute légèrement contrebalancée du fait du choix de la résolution spatiale (30 arc-secondes). En effet, cette résolution ne permet pas de détecter de potentiels micro-refuges qui auraient moins d'1km², en ce sens le taux d'extinction est susceptible d'être surestimé (Randin et *al.*, 2009).

Si nous considérons le scénario testé le plus pessimiste (UKESM-SSP5), nous pouvons observer, pour la plupart des espèces étudiées ici, des aires (restreintes) qui restent ou deviennent favorables au sein des Alpes. Ces aires font et feront office de refuges climatiques pour les espèces alpines, du moins pour autant que ces espèces soient en mesure de les atteindre à temps. Il s'agit donc d'aires qui seraient à protéger prioritairement dans des programmes de conservation de la biodiversité. Néanmoins, si l'aire de distribution devient trop faible et/ou disjointe, les espèces pourront rencontrer des problèmes de dérive génétique les menant à leur extinction malgré la persistance de ces zones refuges dans le futur. En plus de préserver ces refuges, il faut donc également veiller à restaurer et préserver la connectivité des habitats car la fragmentation de ceux-ci ralentit voire empêche la migration des espèces (Corlett et Westcott, 2013). Or, le retard de la migration des plantes face au changement climatique actuel est une menace pour la biodiversité car celles-ci soutiennent des écosystèmes entiers en faisant office d'habitat, de nourriture, de stockage de carbone,... (Corlett et Westcott, 2013). A noter que l'identification de zones refuges est

d'autant plus performante que la résolution spatiale est fine. Ainsi, les études poursuivant cet objectif, en particulier de recherche de la persistance d'aires favorables pour les espèces alpines, sur des nunataks par exemple, devront considérer une résolution spatiale plus fine qu'1 km².

Comme mentionné plus haut, le réchauffement climatique a également des conséquences indirectes sur la flore alpine, particulièrement impactée par la compétition qui se met en place avec les plantes de plus basses altitudes. En effet, le déplacement des plantes vasculaires des étages inférieurs de montagne tendent également à prendre de l'altitude (PetitPierre et *al.*, 2016) et ces dernières viennent enrichir significativement les sommets (Steinbauer et *al.*, 2018). Des expériences de transplantation (Hautier et *al.*, 2009 ; Alexander et *al.*, 2015) ont démontré que l'augmentation des températures ne contraint pas physiologiquement les espèces alpines qui sont tout à fait capables de vivre dans des conditions plus chaudes, mais cela seulement en l'absence de compétiteurs (Engler et *al.*, 2011). Le réchauffement climatique induit donc un haut risque de compétition entre les plantes alpines et les plantes de plus basses altitudes, ces dernières devenant invasives en milieu alpin (Alexander et *al.*, 2015 ; PetitPierre et *al.*, 2016). Etant limitée par l'altitude des sommets et la surface moindre qui y est disponible, la flore alpine finiraient par s'y éteindre (Dullinger et *al.*, 2012). De plus, la dynamique des populations diminue avec l'altitude, ainsi les populations de basses altitudes peuvent potentiellement répondre plus rapidement aux changements environnementaux que les populations des plus hautes altitudes (Rumpf et *al.*, 2019b). Par conséquent, cela accélère le turnover de biodiversité à la limite inférieure de la distribution altitudinale des espèces alpines et retarde la colonisation de ces dernières à la limite supérieure de leur distribution altitudinale (Rumpf et *al.*, 2019b) amplifiant d'autant plus la diminution de l'aire de distribution de la flore alpine.

En plus d'être menacée par le réchauffement climatique et la fragmentation de son habitat, la flore alpine est également fragilisée par les changements d'usage des terres. En effet, la perte d'habitat accentue la réduction des aires favorables causée par les changements climatiques (García-Valdés et *al.*, 2015) en particulier aux limites inférieures de la distribution altitudinale des espèces alpines (Rumpf et *al.*, 2019b).

Enfin, les changements de distribution des espèces de manière générale impactent globalement la diversité car toutes les espèces ne migrent pas au même rythme, ce qui

mène à des ruptures dans les interactions biotiques et menace donc la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Pecl et *al.*, 2017). A titre d'exemple, en milieu alpin, le retrait des glaciers causé par l'augmentation des températures et qui permet aux espèces de migrer vers les sommets provoque, en plus d'une perte de la biodiversité végétale à long-terme, des changements dans le réseau des pollinisateurs et au sein des communautés d'arthropodes et des micro-organismes du sol (Losapio et *al.*, 2021). Ces conséquences impactent directement le fonctionnement des écosystèmes alpins et provoquent la diminution voire la perte de certains services écosystémiques qui y sont liés (exemples : génépi (Losapio et *al.*, 2021), protection des sols, pastoralisme, tourisme, valeur symbolique des paysages et de certaines espèces,...).

Finalement, la flore alpine est menacée de manière générale par les changements globaux provoqués par l'homme. Dès lors, les principales solutions pour protéger la flore alpine sont de continuer à identifier des zones refuges, préserver la connectivité des habitats et, au besoin, transloquer des populations (Corlett et Westcott, 2013 ; Rumpf et *al.*, 2019a). Les SDMs sont des outils efficaces dans la priorisation d'aires protégées viables sur le long-terme (Schwager et Berg, 2019) et pour la réintroduction d'espèces menacées (Bellis et *al.*, 2021). Néanmoins, la translocation d'espèces (déplacement délibéré d'organismes d'un site à un autre; IUCN/SSC, 2013) n'est pas une solution miracle car elle ne peut s'effectuer que pour un petit nombre d'espèces et comporte des risques (IUCN/SSC, 2013). Evidemment, la solution la plus efficace resterait de limiter le réchauffement climatique afin que la vitesse de celui-ci laisse le temps aux espèces de s'adapter (Cotto et *al.*, 2017).

5) Conclusion et perspectives

Le présent travail a pu mettre en évidence que les espèces alpines étaient probablement, en moyenne, distribuées à de plus basses altitudes au dernier maximum glaciaire par rapport à aujourd'hui. Trois des espèces étudiées semblent vérifier l'hypothèse du « tabula rasa » selon laquelle les espèces alpines se sont réfugiées à l'extérieur des Alpes lors des périodes glaciaires. Ces espèces ont probablement trouvé refuge dans des régions voisines telles que les Apennins, les Alpes dinariques et les régions Bohême d'Europe centrale. Les aires apparaissant comme favorables au LGM pour les cinq autres espèces étudiées ici sont compatibles tant avec l'hypothèse du « tabula rasa » que celle du « nunatak » suggérant une persistance *in-situ* des espèces en période glaciaire. Il semble donc que l'hypothèse vérifiée est spécifique à l'espèce considérée et que la validation de l'une d'entre elles n'invalide pas nécessairement l'autre.

La présente étude a également mis en évidence que la vitesse du changement climatique actuel en montagne est plus rapide que la vitesse moyenne de migration post-glaciaire des espèces alpines. Ce constat pose des doutes sur leur capacité à faire face au changement climatique en cours. En effet, sous un scénario de réchauffement climatique de plus de 2,6°C (par rapport à l'ère préindustrielle), les vitesses de migration requises pour pouvoir rester sous des conditions climatiques favorables n'ont probablement jamais été atteintes dans le passé, ce qui suggère qu'elles surpassent les capacités dispersives de la flore alpine. De plus, la moitié de l'aire de distribution de la flore alpine risque de disparaître d'ici 2100 ce qui met les espèces alpines directement en danger d'extinction selon la définition de la RedList de l'IUCN.

Néanmoins, même sous le scénario testé le plus sévère, des aires restreintes restent ou deviennent favorables dans les Alpes pour la plupart des espèces étudiées ici. Ces aires font et feront office de refuges climatiques pour celles-ci. Il est donc primordial de prioriser ces zones dans les programmes de conservation de la biodiversité, mais aussi de veiller à ce que les espèces puissent atteindre ces zones, que ce soit en préservant la connectivité des habitats et/ou par des programmes de translocation et de réintroduction.

Cependant, les résultats présentés ici sont basés sur des modèles de niche ne prenant pas en compte les capacités dispersives des espèces. L'intégration des dynamiques de colonisation

permettrait de rendre les projections futures plus précises en déterminant, au sein de la zone climatiquement compatible, quelle proportion de celle-ci est effectivement colonisable (Zurell et *al.*, 2016). Les taux de migration peuvent être dérivés directement à partir des kernels de dispersion (Bullock et *al.*, 2012 ; Katul et *al.*, 2005), c'est-à-dire empiriquement sur base de caractéristiques physiques de l'environnement (vitesse du vent, hauteur de la canopée,...) et de l'espèce (taille de la plante, poids et forme des diaspores,...). Les taux de colonisation peuvent également être mesurés indirectement, sur base d'une analyse spatiale de la structure génétique des populations (Koenig et *al.*, 1996). Une manière de procéder est d'utiliser des modèles de coalescence spatialement explicites. Ces modèles mathématiques simulent des données génétiques en fonction de la variation des taux de migration et de paramètres démographiques. Ainsi, les taux de migration pour lesquels les données simulées sont les plus proches des données observées peuvent être déterminés (Dellicour et *al.*, 2014 ; Hoban et *al.*, 2019 ; Larsson et *al.*, 2021). Les taux de colonisation ainsi déduits peuvent alors être utilisés dans des simulateurs de dispersion tel que MigClim (Engler et Guisan, 2009 ; Engler et *al.*, 2012). Ces simulations permettent de prédire les aires favorables et accessibles qui s'offrent aux espèces dans le futur dans le contexte du changement climatique. Ainsi, une analyse phylogéographique viendrait compléter les informations issues des SDMs et rendrait l'histoire phylogéographique de ces espèces plus réaliste.

6) Bibliographie

- Abbott, R. J. & Brochmann, C. (2003). History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hulten. *Molecular Ecology*, 12 (2), 299–313.
- Abbott, R. J. (2008). History, evolution and future of arctic and alpine flora: overview. *Plant Ecology & Diversity*, 1(2), 129–33. <https://doi.org/10.1080/17550870802460976>.
- Alexander, J. M, Diez, J. M. & Levine, J. M. (2015). Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature (London)*, 525(7570), 515–518. <https://doi.org/10.1038/nature14952>
- Alexander, J. M, Diez, J. M., Hart, S. P. & Levine, J. M. (2016). When climate reshuffles competitors: a call for experimental macroecology. *Trends in Ecology & Evolution (Amsterdam)*, 31(11), 831–841. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.003>.
- Alexander, J. M, Chalmandrier, L., Lenoir, J., Burgess, T. I., Essl, F., Haider, S., Kueffer, C., McDougall, K., Milbau, A., Nuñez, M. A., Pauchard, A., Rabitsch, W., Rew, L. J., Sanders, N. J. & Pellissier, L. (2018). Lags in the response of mountain plant communities to climate change. *Global Change Biology*, 24(2), 563–579. <https://doi.org/10.1111/gcb.13976>.
- Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>.
- Alvarez, N., Thiel-Egenter, C., Tribsch, A., Holderegger, R., Manel, S., Schönswetter, P., Taberlet, P., Brodbeck, S., Gaudeul, M., Gielly, L., Küpfer, P., Mansion, G., Negrini, R., Paun, O., Pellecchia, M., Rioux, D., Schüpfer, F., Van Loo, M., Winkler, M., ... Consortium, I. (2009). History or ecology? Substrate type as a major driver of patial genetic structure in Alpine plants. *Ecology Letters*, 12(7), 632–640. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01312.x>.
- Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J. & Jetz, W. (2018) A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. *Scientific Data*, 5(180040). DOI: [doi:10.1038/sdata.2018.40](https://doi.org/10.1038/sdata.2018.40).
- Anderson, R. P. & Gonzalez, Jr I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222(15), 2796–2811.
- Anderson, J. T. & Wadgymar, S. M. (2020). Climate change disrupts local adaptation and favours upslope migration. *Ecology letters*, 23(1), 181–192.
- Araújo, M.B., Pearson, R. G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2005). Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11(9), 1504–1513. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01000.x>.
- Araújo, M.B. & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1677–1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>.
- Araújo, M.B., Anderson, R. P., Barbosa, A. M., Beale, C. M., Dormann, C. F., Early, R., Garcia, R. A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R. B., Zimmermann, N. E. & Rahbek, C. (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, 5(1), 4858–4858. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858>.

- Atkins, K. E. & Travis, J. M. J. (2010). Local adaptation and the evolution of species' ranges under climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 266(3), 449-457.
- Barbet-Massin, M., Thuiller, W. & Jiguet, F. (2010). How much do we overestimate future local extinction rates when restricting the range of occurrence data in climate suitability models? *Ecography (Copenhagen)*, 33(5), 878–886. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06181.x>
- Barras, A., Braunisch, V., Arlettaz, R. & Maiorano, L. (2021). Predictive models of distribution and abundance of a threatened mountain species show that impacts of climate change overrule those of land use change. *Diversity & Distributions*, 27(6), 989–1004. <https://doi.org/10.1111/ddi.13247>.
- Becker, D., Verheul, J., Zickel, M. & Willmes, C. (2015). LGM paleoenvironment of Europe - Map. CRC806-Database, DOI: 10.5880/SFB806.15.
- Bellis, J., Longden, M., Styles, J., & Dalrymple, S. (2021). Using macroecological species distribution models to estimate changes in the suitability of sites for threatened species reintroduction. *Ecological Solutions and Evidence*, 2(1). <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12050>.
- Bhagwat, S. & Willis, K. (2008). Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography*, 35(3), 464–82. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01861.x>.
- Birks, H. J. B. & Willis, K. J. (2008). Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology & Diversity*, 1(2), 147-160. <https://doi.org/10.1080/17550870802349146>.
- Blanco-Pastor, J. L., Fernández-Mazuecos, M., & Vargas, P. (2013). Past and future demographic dynamics of alpine species : Limited genetic consequences despite dramatic range contraction in a plant from the Spanish Sierra Nevada. *Molecular Ecology*, 22(16), 4177-4195. <https://doi.org/10.1111/mec.12383>.
- Bouët, M. (1985). Climat et météorologie de la Suisse romande. Payot, Lausanne, CH.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E. & Schmiegelow, F.K.A. (2002). Evaluating resource selection functions. *Ecol. Model.*, 157, 281-300.
- Bullock, J. M., White, S. M., Prudhomme, C., Tansey, C., Perea, R., & Hooftman, D. A. (2012). Modelling spread of British wind-dispersed plants under future wind speeds in a changing climate. *Journal of Ecology*, 100(1), 104-115.
- Bush, A., Mokany, K., Catullo, R., Hoffmann, A., Kellermann, V., Sgrò, C., ... & Ferrier, S. (2016). Incorporating evolutionary adaptation in species distribution modelling reduces projected vulnerability to climate change. *Ecology letters*, 19(12), 1468-1478.
- Carcaillet, C. & Blarquez, O. (2017). Fire ecology of a tree glacial refugium on a nunatak with a view on Alpine glaciers. *The New Phytologist*, 216(4), 1281–1290. <https://doi.org/10.1111/nph.14721>.
- Cardinaux, A., Hart, S. P., Alexander, J. M., & Godoy, O. (2018). Do soil biota influence the outcome of novel interactions between plant competitors? *The Journal of Ecology*, 106(5), 1853–1863. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13029>.
- Cervellini, M., Zannini, P., Di Musciano, M., Fattorini, S., Jiménez-Alfaro, B., Rocchini, D., ... & Chiarucci, A. (2020). A grid-based map for the biogeographical regions of Europe. *Biodiversity Data Journal*, 8.

- Chandra, N., Singh, G., Lingwal, S., Jalal, J. S., Bisht, M. S., Pal, V., ... & Tiwari, L. M. (2021). Ecological niche modeling and status of threatened alpine medicinal plant *Dactylorhiza Hatagirea* D. Don in Western Himalaya. *Journal of Sustainable Forestry*, 1-17.
- Chen, Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>.
- Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology (Durham)*, 82(12), 3295–3308. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3295:FACOGI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3295:FACOGI]2.0.CO;2).
- Collart, F., Hedenäs, L., Broennimann, O., Guisan, A., & Vanderpoorten, A. (2021). Intraspecific differentiation: Implications for niche and distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 48(2), 415-426.
- Collins, W.J., Bellouin, N., Doutriaux-Boucher, M., Gedney, N., Hinton, T., Jones, C. D., Liddicoat, S., Martin, G., O'Connor, F., Rae, J., Senior, C., Totterdell, I., Woodward, S., Reichler, T., Kim, J. (2008). Evaluation of the HadGEM2 model. Met Office Hadley Centre Technical Note no. HCTN 74, UK. <http://www.metoffice.gov.uk/publications/HCTN/index.html>.
- Cotto, O., Wessely, J., Georges, D., Klöner, G., Schmid, M., Dullinger, S., Thuiller, W. & Guillaume, F. (2017). A dynamic eco-evolutionary model predicts slow response of alpine plants to climate warming. *Nature Communications*, 8(1), 15399. <https://doi.org/10.1038/ncomms15399>.
- Dagnino, D., Guerrina, M., Minuto, L., Mariotti, M. G., Médail, F. & Casazza, G. (2020). Climate change and the future of endemic flora in the South Western Alps: relationships between niche properties and extinction risk. *Regional Environmental Change*, 20(4), 121–. <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01708-4>.
- D'Amen, M., Rahbek, C., Zimmermann, N. E. & Guisan, A. (2017). Spatial predictions at the community level: from current approaches to future frameworks. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(1), 169–187. <https://doi.org/10.1111/brv.12222>.
- D'Amen, M., Mod, H. K., Gotelli, N. J. & Guisan, A. (2018). Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. *Ecography (Copenhagen)*, 41(8), 1233–1244. <https://doi.org/10.1111/ecog.03148>.
- Darwin, C. (1859). “The Origin of Species”, John Murray, London.
- Dellicour, S., Kastally, C., Hardy, O.J., Mardulyn, P. (2014). Comparing phylogeographic hypotheses by simulating DNA sequences under a spatially explicit model of coalescence. *Molecular Biology and Evolution* 31, 3359–3372. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu277>.
- DeMarche, M. L., Doak, D. F. & Morris, W. F. (2019). Incorporating local adaptation into forecasts of species' distribution and abundance under climate change. *Global Change Biology*, 25(3), 775-793.
- Dormann, Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography (Copenhagen)*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>.

- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P. & Guisan, A. (2013). Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topoclimatic variables. *Journal of Vegetation Science*, 24(4), 593-606. <https://doi.org/10.1111/jvs.12002>.
- Ehlers, J. P., Gibbard, L. & Hughes, P. D. (2011). Quaternary glaciations - extent and chronology: a closer look. Elsevier, Oxford, UK.
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 802-813.
- Elith J. & Leathwick J. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 677–697.
- Engler, R., Guisan, A. (2009). MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions*, 15, 590–601. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00566.x>.
- Engler, Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araujo, M. B., Pearman, P. B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C. H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnbock, T., Gégout, J.-C., Gomez-Garcia, D., Grytnes, J.-A., Heegaard, E., Høistad, F., ... Guisan, A. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17(7), 2330–2341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x>.
- Engler, R., Hordijk, W., Guisan, A. (2012). The MIGCLIM R package – seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. *Ecography*, 35, 872–878. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07608.x>.
- Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation. *Environmental Conservation*, 24(1), 38–49. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>.
- Fourcade, Y., Besnard, A. G., Secondi, J., & Borregaard, M. (2018). Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecology and Biogeography*, 27(2), 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>.
- García-Valdés, R., Svenning, J., Zavala, M. A., Purves, D. W., Araújo, M. B., & Saura, S. (2015). Evaluating the combined effects of climate and land-use change on tree species distributions. *The Journal of Applied Ecology*, 52(4), 902–912. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12453>.
- Gardenal, P., Morbelli, M. A., & Giudice, G. E. (2007). Morphology and ultrastructure of heterosporous Filicophyta spores from north-west Argentina. *Grana*, 46(2), 65-77.
- Gianalberto, L., Cerabolini, B. E. L., Maffioletti, C., Tampucci, D., Gobbi, M. & Caccianiga, M. (2021). The consequences of glacier retreat are uneven between plant species. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.616562>.
- Gilbert, O. L. (1970). *Dryopteris Villarii* (Bellardi) Woynar (*Aspidium Rigidum* Sw.; *Lastrea Rigida* (Sw.) C. Presl). *Journal of Ecology*, 58(1), 301-313.
- Giorgetta, M. A., Jungclaus, J., Reick, C. H., Legutke, S., Bader, J., Böttinger, M., ... & Stevens, B. (2013). Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled Model Intercomparison Project phase 5. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 5(3), 572-597.

- Godsoe, W. & Harmon, L. J. (2012). How do species interactions affect species distribution models? *Ecography (Copenhagen)*, 35(9), 811–820. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07103.x>.
- Godsoe, W., Franklin, J. & Blanchet, F. (2016). Effects of biotic interactions on modeled species distribution can be masked by environmental gradients. <https://doi.org/10.1002/ece3.2657>.
- Green, R. H. (1979). Sampling design and statistical methods for environmental biologists. *John Wiley & Sons*, UK.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2), 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9).
- Guisan A. & Thuiller W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N. E., Elith, J., Graham, C. H., Phillips, S. & Peterson, A. T. (2007). What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species's characteristics?. *Ecological monographs*, 77(4), 615–630.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I., ... & Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters*, 16(12), 1424–1435.
- Guisan A., Thuiller W. & Zimmermann N.E. (2017). Habitat suitability and distribution models, with applications in R. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hautier, Y., Randin, C., Stöcklin, J., Guisan, A. (2009). Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*, 2, 125–134.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. (1990). Generalized Additive Models. Chapman & Hall, London, UK.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Araújo, M. B., Virkkala, R., Thuiller, W. & Sykes, M. T. (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, 30(6), 751–777.
- Hegi, G. (1975). Illustrierte Flora von Mittel-Europa. 2. Edition 7, edited by Hans J. Conert u. a, München, DE.
- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907– 913. <https://doi.org/10.1038/35016000>.
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J. & Hijmans, M. R. J. (2017). Package 'dismo'. *Circles*, 9(1), 1–68.
- Hijmans, R. J., Van Etten, J., Cheng, J., Mattiuzzi, M., Sumner, M., Greenberg, J. A., ... & Hijmans, M. R. J. (2015). Package 'raster'. *R package*, 734.
- Hoban, S., Dawson, A., Robinson, J.D., Smith, A.B., Strand, A.E. (2019). Inference of biogeographic history by formally integrating distinct lines of evidence: genetic, environmental niche and fossil. *Ecography*, 42, 1991– 2011. <https://doi.org/10.1111/ecog.04327>.
- Hooker, J.D. (1862). Outlines on the distribution of arctic plants. *Trans. Linn. Soc. London*, 23, 251–348.

Hoveka, L. N., Bank, M., Davies, T. J. & Liu, X. (2022). Winners and losers in a changing climate: how will protected areas conserve red list species under climate change?. *Diversity & Distributions*, 28(4), 782–792. <https://doi.org/10.1111/ddi.13488>.

Hülber, K., Wessely, J., Gattringer, A., Moser, D., Kuttner, M., Essl, F., Leitner, M., Winkler, M., Ertl, S., Willner, W., Kleinbauer, I., Sauberer, N., Mang, T., Zimmermann, N. E. & Dullinger, S. (2016). Uncertainty in predicting range dynamics of endemic alpine plants under climate warming. *Global Change Biology*, 22(7), 2608–2619. <https://doi.org/10.1111/gcb.13232>.

Hutchinson G. (1957). Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22, 415– 427.

International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (2001). IUCN Red List categories and criteria. Int. Union Conserv. Nat. Nat. Resour. Species Survival Commission, Cambridge, UK. Version 3.1.

IPBES (2018). Summary for policymakers of the regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Fischer, M., Rounsevell, M., Torre-Marín Rando, A., Mader, A., Church, A., Elbakidze, M., Elias, V., Hahn, T., Harrison, P.A., Hauck J., Martín-López, B., Ring, I., Sandström, C., Sousa Pinto, I., Visconti, P., Zimmermann, N.E. & Christie, M. (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 48. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3237428>.

IPBES (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Brondizio, E. S., Settele, J., Díaz, S. & Ngo, H. T. (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1148. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>.

IPCC (2014). Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [Core Writing Team, Pachauri, R.K. & Meyer, L.A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151.

IPCC (2021). Summary for policymakers. In: Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, Pirani, A., Connors, S. L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M.I., Huang, M., Leitzell, K., Lonnoy, E., Matthews, J.B.R., Maycock, T.K., Waterfield, T., Yelekçi, O., Yu, R. & Zhou, B. (eds.)]. In Press.

IUCN/SSC. Guidelines for reintroductions and other conservation translocations. IUCN Species Survival Commission (2013).

Jaganathan, G. K., Dalrymple, S. E. & Liu, B. (2015). Towards an understanding of factors controlling seed bank composition and longevity in the alpine environment. *The Botanical Review*, 81(1), 70–103. <https://doi.org/10.1007/s12229-014-9150-2>.

Jones, V. & Richards, P. W. (1962). *Silene acaulis* (L.) Jacq. *Journal of Ecology*, 50(2), 475–487.

Joseph, T.A., Hickerson, M.J., Alvarado-Serrano, D.F. (2016). Demographic inference under a spatially continuous coalescent model. *Heredity*, 117, 94–99. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.28>.

Jouzel J., Lorius C. et Raynaud D. (2006). Climat et atmosphère au Quaternaire : de nouveaux carottages glaciaires. *Comptes Rendus Palevol*, 5(1–2), 45–55.

- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, P., Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the Earth land surface areas. *Scientific Data*, 4(170122). <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.
- Karger, D. N., Nobis, M. P., Normand, S., Graham, C. H. & Zimmermann, N. E. (2021). CHLSA-TraCE21k v1. 0. Downscaled transient temperature and precipitation data since the last glacial maximum. *Climate of the Past Discussions*, 1-27.
- Kasper, J., Leuschner, C., Walentowski, H., Petritan, A. M. & Weigel, R. (2022). Winners and losers of climate warming: Declining growth in *Fagus* and *Tilia* vs. stable growth in three *Quercus* species in the natural beech–oak forest ecotone (western Romania). *Forest Ecology and Management*, 506(119892).
- Katul, G.G., Porporato, A., Nathan, R., Siqueira, M., Soons, M.B., Poggi, D., Horn, H.S., Levin, S.A., (2005). Mechanistic Analytical Models for Long-Distance Seed Dispersal by Wind. *The American Naturalist* 166, 368–381. <https://doi.org/10.1086/432589>.
- Koenig, W.D., Van Vuren, D., Hooge, P.N. (1996). Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 514–517. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)20074-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)20074-6).
- Kosiński, Sękiewicz, K., Walas, Ł., Boratyński, A., & Dering, M. (2019). Spatial genetic structure of the endemic alpine plant *Salix serpyllifolia*: genetic swamping on nunataks due to secondary colonization? *Alpine Botany*, 129(2), 107–121. <https://doi.org/10.1007/s00035-019-00224-4>.
- Lake, Briscoe Runquist, R. D., Moeller, D. A., & Bellard, C. (2020). Predicting range expansion of invasive species: Pitfalls and best practices for obtaining biologically realistic projections. *Diversity & Distributions*, 26(12), 1767–1779. <https://doi.org/10.1111/ddi.13161>.
- Lange Stefans (2021). ISIMIP3b bias adjustment fact sheet. Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project (ISIMIP3b). Disponible sur : https://www.isimip.org/gettingstarted/isimip3b-bias-adjustment/?query=ISIMIP3b_bias_adjustment. Consulté le 6 avril 2022.
- Lauber K., Wagner G., Gyga A. (2018). Flora Helvetica. Flore illustrée de Suisse. 5^{ème} édition. Haupt. CH.
- Larsson, D. J., Pan, D. & Schneeweiss, G. M. (2022). Addressing alpine plant phylogeography using integrative distributional, demographic and coalescent modeling. *Alpine Botany*, 132(1), 5-19. <https://doi.org/10.1007/s00035-021-00263-w>.
- Lindgren, A., Gustaf, H., Peter, K., Torben, R. C. & Vandenberghe, J. (2016). GIS-Based Maps and Area Estimates of Northern Hemisphere Permafrost Extent During the Last Glacial Maximum. *Permafrost and Periglacial Processes*, 27(1). 6–16. <https://doi.org/10.1002/ppp.1851>.
- Liu, C., White, M. & Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of biogeography*, 40(4), 778-789.
- Liu, C., Newell, G. & White, M. (2016). On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and evolution*, 6(1), 337-348.
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B. & Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052-1055.

- Lyu, S. & Alexander, J. M. (2022). Competition contributes to both warm and cool range edges. *Nature Communications*, 13(1), 2502–2502. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-30013-3>.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989). Generalized Linear Models. 2nd edition. Chapman & Hall, London, UK.
- McCune, J. L. & Baraloto, C. (2016). Species distribution models predict rare species occurrences despite significant effects of landscape context. *The Journal of Applied Ecology*, 53(6), 1871–1879. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12702>.
- McMahon, D. E., Urza, A. K., Brown, J. L., Phelan, C., Chambers, J. C. & Ibáñez, I. (2021). Modelling species distributions and environmental suitability highlights risk of plant invasions in western United States. *Diversity & Distributions*, 27(4), 710–728. <https://doi.org/10.1111/ddi.13232>.
- Médail, F. & Diadema, K. (2009). Glacial Refugia Influence Plant Diversity Patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1333–45. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>.
- Meirmans, P. G., Goudet, J., Consortium, I., & Gaggiotti, O. E. (2011). Ecology and life history affect different aspects of the population structure of 27 high-alpine plants. *Molecular Ecology*, 20(15), 3144–3155. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05164.x>.
- Mod, H. K., Heikkinen, R. K., le Roux, P. C., Wisz, M. S. & Luoto, M. (2016). Impact of biotic interactions on biodiversity varies across a landscape. *Journal of Biogeography*, 43(12), 2412–2423. <https://doi.org/10.1111/jbi.12794>.
- Mod, H. K., Scherrer, D., Luoto, M. & Guisan, A. (2016). What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), 1308–1322. <https://doi.org/10.1111/jvs.12444>.
- Morgan, J. W. & Venn, S. E. (2017). Alpine plant species have limited capacity for long-distance seed dispersal. *Plant Ecology*, 218(7), 813–819. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0731-0>.
- Murtagh, F. & Legendre, P. (2014). Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? *Journal of Classification*, 31, 274–295. doi: 10.1007/s00357-014-9161-z.
- Pan, D., Hülber, K., Willner, W. & Schneeweiss, G. M. (2020). An explicit test of Pleistocene survival in peripheral versus nunatak refugia in two high mountain plant species. *Molecular Ecology*, 29(1), 172–183. <https://doi.org/10.1111/mec.15316>.
- Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I.-C., Clark, T. D., Colwell, R. K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R. A., Griffiths, R. B., Hobday, A. J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M. A., Jennings, S., ... Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change : Impacts on ecosystems and human well-being. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 355(6332). <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>.
- Peirce, C. S. (1884). The numerical measure of the success of prediction. *Science*, 4(93), 453–454. <https://doi.org/10.1126/science.ns-4.93.453-a>.
- Peterson, A. T., Soberón, J. v. & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285, 1265–1267.

- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817-827.
- Petitpierre, B., McDougall, K., Seipel, T., Broennimann, O., Guisan, A. & Kueffer, C. (2016). Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? *Ecological Applications*, 26(2), 530–544. <https://doi.org/10.1890/14-1871>.
- Petitpierre, B., Broennimann, O., Kueffer, C., Daehler, C., & Guisan, A. (2017). Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: Lessons from cross-continental plant invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 26(3), 275-287.
- Pillans, B. & Gibbard, P. (2012). The Quaternary period. In *The Geologic Time Scale*, 979–1010. Elsevier. UK. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59425-9.00030-5>.
- Pissard, A. (1991). Éléments de géologie du Quaternaire. Université de Liège, Laboratoire de géomorphologie et de géologie du Quaternaire, ULg, BE.
- Pliscoff, P., Luebert, F., Hilger, H. H. & Guisan, A. (2014). Effects of alternative sets of climatic predictors on species distribution models and associated estimates of extinction risk: A test with plants in an arid environment. *Ecological Modelling*, 288, 166–177. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.06.003>.
- Pompe, S., Hanspach, J., Badeck, F., Klotz, S., Thuiller, W. & Kühn, I. (2008). Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany. *Biology Letters*, 4(5), 564–567. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0231>.
- Pouteau, R., Bayle, É., Blanchard, É., Birnbaum, P., Cassan, J.-J., Hequet, V., Ibanez, T. & Vandrot, H. (2015). Accounting for the indirect area effect in stacked species distribution models to map species richness in a montane biodiversity hotspot. *Diversity & Distributions*, 21(11), 1329–1338. <https://doi.org/10.1111/ddi.12374>.
- Ramachandran, R., Roy, P. S., Chakravarthi, V., Sanjay, J. & Joshi, P. K. (2018). Long-term land use and land cover changes (1920–2015) in Eastern Ghats, India: Pattern of dynamics and challenges in plant species conservation. *Ecological Indicators*, 85, 21–36. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.012>.
- Randall, D.A., Wood, R.A., Bony, S., Colman, R., Fichet, T., Fyfe, J., Kattsov, V., Pitman, A., Shukla, J., Srinivasan, J., Stouffer, R.J., Sumi, A. & Taylor, K.E. (2007). Climate Models and Their Evaluation. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- Randin, C., Engler, R., Normand, S., Zappa, M., Zimmermann, N. E., Pearman, P. B., Vittoz, P., Thuiller, W., & Guisan, A. (2009). Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology*, 15(6), 1557–1569. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01766.x>.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Ray, N. & Adams, J. (2001). A GIS-based vegetation map of the world at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology*, 11.
- Rew, L. J., McDougall, K. L., Alexander, J. M., Daehler, C. C., Essl, F., Haider, S., Kueffer, C., Lenoir, J., Milbau, A., Nuñez, M. A., Pauchard, A. & Rabitsch, W. (2020). Moving up and over: redistribution of plants in alpine, Arctic, and Antarctic ecosystems under global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 52(1), 651–665. <https://doi.org/10.1080/15230430.2020.1845919>.
- Ridgeway, G. (1999). The state of boosting. *Computing Science and Statistics*, 172-181.
- Rumpf, S. B., Hülber, K., Wessely, J., Willner, W., Moser, D., Gattringer, A., Klöner, G., Zimmermann, N. E., & Dullinger, S. (2019a). Extinction debts and colonization credits of non-forest plants in the European Alps. *Nature Communications*, 10(1), 4293–4299. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12343-x>.
- Rumpf, S. B., Hülber, K., Zimmermann, N. E., Dullinger, S., & Lenoir, J. (2019b). Elevational rear edges shifted at least as much as leading edges over the last century. *Global Ecology and Biogeography*, 28(4), 533–543. <https://doi.org/10.1111/geb.12865>.
- Sandbei, B., Large, B., Dalsgaard, R. G., Davies, K. J., Gaston, W. J., Sutherland & Svenning, J.C. (2011). The Influence of Late Quaternary Climate-Change Velocity on Species Endemism. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 334 (6056), 660–64. <https://doi.org/10.1126/science.1210173>.
- Sandel, B., Monnet, A.-C., Govaerts, R. & Vorontsova, M. (2017). Late Quaternary climate stability and the origins and future of global grass endemism. *Annals of Botany*, 119(2), 279–288. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw178>.
- Schönschwetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., & Tribsch, A. (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14(11), 3547-3555. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02683.x>.
- Schönschwetter, P., Popp, M. & Brochmann, C. (2006). Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molecular Ecology*, 15(3), 709–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02821.x>.
- Schönschwetter, P. & Schneeweiss, G. M. (2019). Is the incidence of survival in interior Pleistocene refugia (nunataks) underestimated? Phylogeography of the high mountain plant *Androsace alpina* (Primulaceae) in the European Alps revisited. *Ecology and Evolution*, 9(7), 4078–4086. <https://doi.org/10.1002/ece3.5037>.
- Schwager, P. & Berg, C. (2021). Remote sensing variables improve species distribution models for alpine plant species. *Basic and Applied Ecology*, 54, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.04.002>.
- Schwiebächer, E., Marcante, S., & Erschbamer, B. (2010). Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape – A 5-year burial experiment in the Central Alps. *Flora. Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie*, 205(1), 19-25. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.10.007>.
- Schwiebächer, E., Navarro-Cano, J. A., Neuner, G. & Erschbamer, B. (2011). Seed dormancy in alpine species. *Flora. Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie*, 206(10), 845–856. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.001>.

- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>.
- Soberón, J. & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 106(Supplement 2), 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>.
- Spötl, C., Koltai, G., Jarosch, A. H. & Cheng, H. (2021). Increased autumn and winter precipitation during the last glacial maximum in the European Alps. *Nature Communications*, 12(1), 1839–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22090-7>.
- Stehlik, I. (2000). Nunataks and peripheral refugia for alpine plants during quaternary glaciation in the middle part of the Alps. *Botanica Helvetica*, 110(1), 25–30.
- Stehlik, I. (2003). Resistance or emigration? Response of alpine plants to the ice ages. *TAXON*, 52(3), 499–510. <https://doi.org/10.2307/3647448>.
- Team, R. C., Team, M. R. C., Suggests, M. A. S. S. & Matrix, S. (2018). Package “Stats.”. *The R Stats Package*.
- Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M. B. & Lavorel, S. (2004). Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography (Copenhagen)*, 27(2), 165–172. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03673.x>.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. (2005). Climate Change Threats to Plant Diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Tribsch, A., Schonswetter, P. & Stuessy, T. F. (2002). *Saponaria pumila* (Caryophyllaceae) and the ice age in the European Alps. *American Journal of Botany*, 89(12), 2024–2033. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.12.2024>.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzon, M.,... Zavala, M.A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptations on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17, 1351–1364.
- Vittoz, P. & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117(2), 109–124.
- Ward, JR. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301), 236–244. <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>.
- Westergaard, K. B., Alsos, I. G., Popp, M., Engel, T., Flatberg, K. I. & Brochmann, C. (2011). Glacial survival may matter after all: Nunatak signatures in the rare European populations of two West-Arctic species. *Molecular Ecology*, 20(2), 376–93. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04928.x>.
- Wiltshire, A. & Jones, C. (2018). UKESM1 global carbon cycle and diagnosed historical fossil fuel emissions. Newsletter No 7. Met Office Hadley Centre. UK.

- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193-197.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.
- Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A. & Snyder, M. A. (2009). Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19729-19736.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), 1310-1324.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., ... Svenning, J.-C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(1), 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>.
- Wood, S.N. (2017). Generalized Additive Models: an introduction with R (2nd ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>.
- Yashina, S., Gubin, S., Maksimovich, S., Yashina, A., Gakhova, E. & Gilichinsky, D. (2012). Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS* 109(10), 4008–13. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118386109>.
- Zanatta, F., Engler, R., Collart, F., Broennimann, O., Mateo, R. G., Papp, B. & Vanderpoorten, A. (2020). Bryophytes are predicted to lag behind future climate change despite their high dispersal capacities. *Nature communications*, 11(1), 1-9.
- Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Duarte Ritter, C., Edler, D., ... & Antonelli, A. (2019). CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(5), 744-751.
- Zurell, D., Thuiller, W., Pagel, J., Cabral, J. S., Münkemüller, T., Gravel, D., Dullinger, S., Normand, S., Schiffers, K. H., Moore, K. A. & Zimmermann, N. E. (2016). Benchmarking novel approaches for modelling species range dynamics. *Global Change Biology*, 22(8), 2651–2664. <https://doi.org/10.1111/gcb.13251>.
- Zurell, D. (2017). Integrating demography, dispersal and interspecific interactions into bird distribution models. *Journal of Avian Biology*, 48(12), 1505–1516. <https://doi.org/10.1111/jav.01225>.
- Zurell, D., Franklin, J., König, C., Bouchet, P. J., Dormann, C. F., Elith, J., Fandos, G., Feng, X., Guillera-Aroita, G., Guisan, A., Lahoz-Monfort, J. J., Leitão, P. J., Park, D. S., Peterson, A. T., Rapacciuolo, G., Schmatz, D. R., Schröder, B., Serra-Diaz, J. M., Thuiller, W., ... Merow, C. (2020). A standard protocol for reporting species distribution models. *Ecography (Copenhagen)*, 43(9), 1261–1277. <https://doi.org/10.1111/ecog.04960>

7) Annexes

A1.1 : Définition des étages de végétation de l'Europe selon Lauber et *al.*, 2018 dans Flora Helvetica.

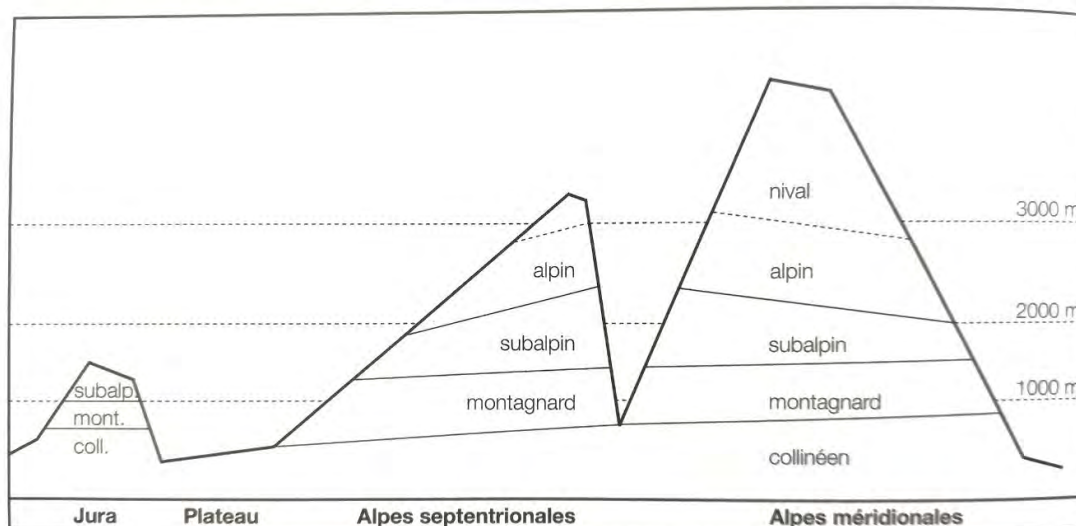


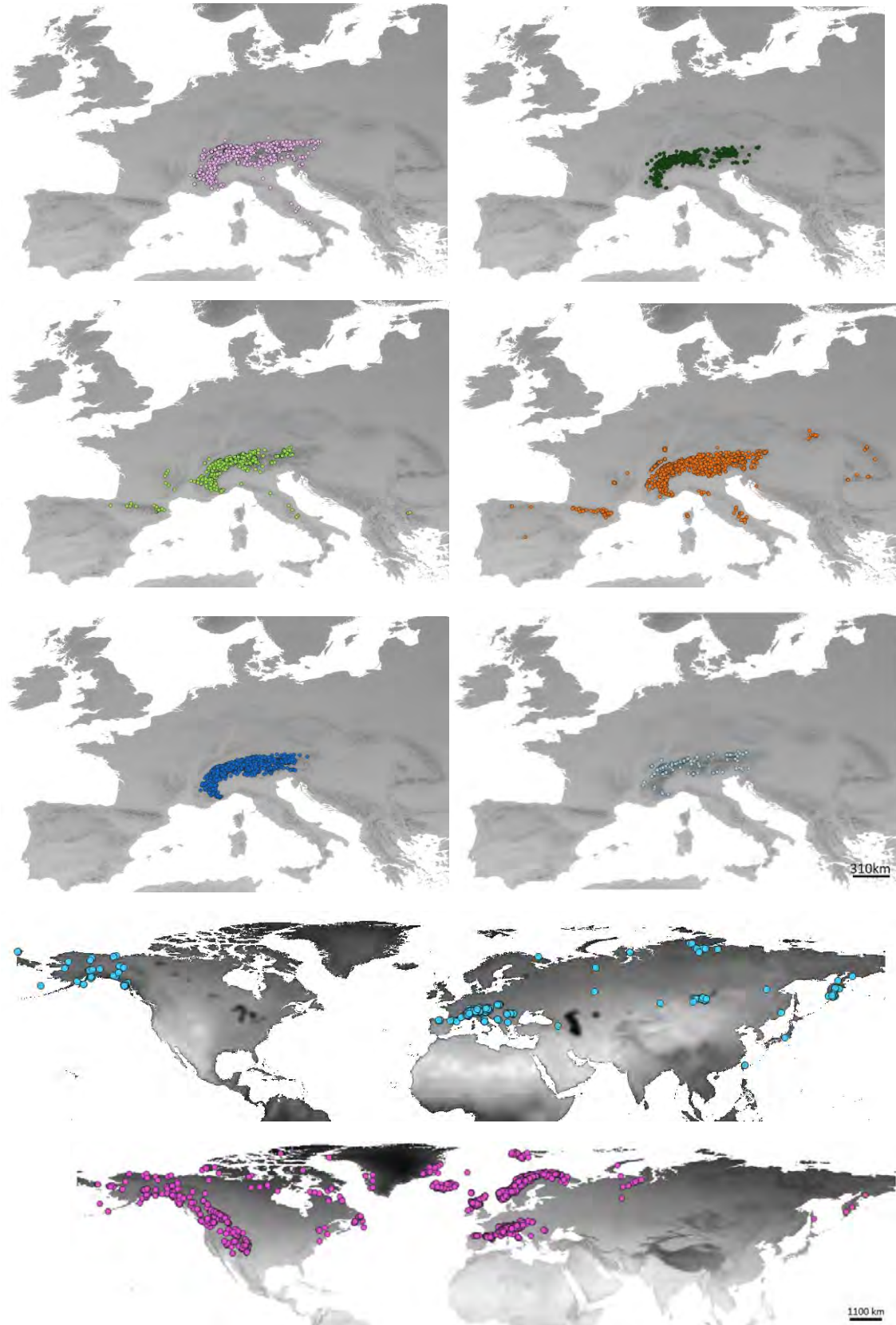
Figure 7 Etages de végétation

Selon HESS/LANDOLT/HIRZEL, Flora der Schweiz, 1967–1972.

A1.2 : Liens de téléchargement des données issues de GBIF utilisée dans le présent travail pour chaque espèce sélectionnée.

Espèces	Données
<i>Pedicularis verticillata</i> L.	https://doi.org/10.15468/dl.brexpy
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.	https://doi.org/10.15468/dl.7t8dz4
<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Delarbre	https://doi.org/10.15468/dl.59ejyx
<i>Senecio doronicum</i> L.	https://doi.org/10.15468/dl.5d97w3
<i>Salix retusa</i> L.	https://doi.org/10.15468/dl.yaqne5
<i>Adenostyles alpina</i> (L.) Bluff & Fingerh.	https://doi.org/10.15468/dl.gvb3q3
<i>Cirsium spinosissimum</i> (L.) Scop.	https://doi.org/10.15468/dl.6uec5k
<i>Dryopteris villarii</i> (Bellardi) Schinz & Thell	https://doi.org/10.15468/dl.xpkbvm

A1.3: Répartition globale des espèces sélectionnées. En fushia : *Silene acaulis* ; en turquoise : *Pedicularis verticillata* ; en bleu ciel : *Dryopteris villarii* ; en bleu foncé : *Cirsium spinosissimum* ; en vert clair : *Senecio doronicum* ; en rose pâle : *Adenostyles alpina* ; en vert foncé : *Salix retusa* ; en orange : *Pulsatilla alpina*.

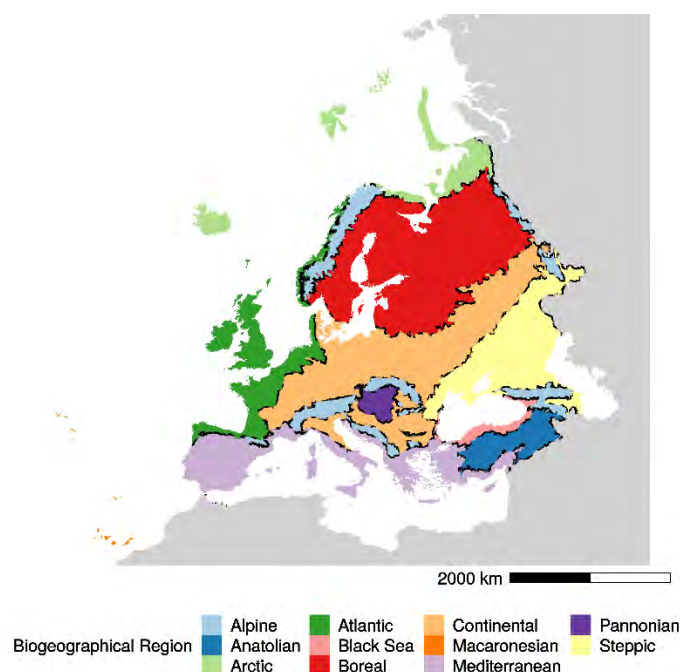


A1.4 : Noms, caractéristiques et sources des variables environnementales considérées dans le présent travail.

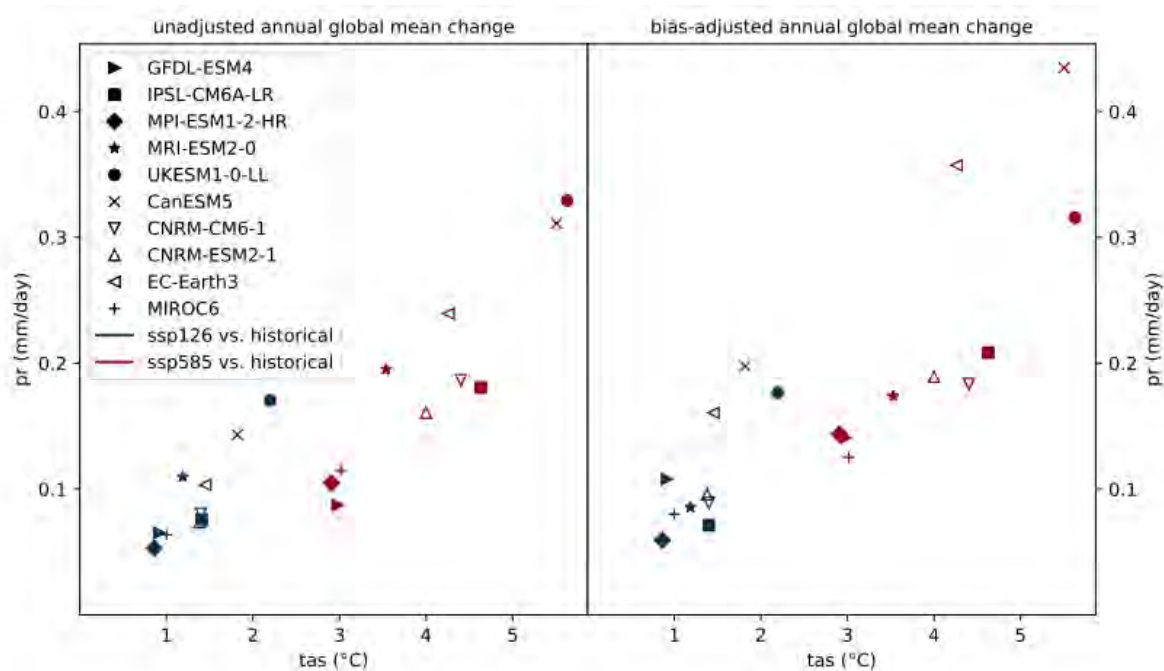
Abréviation		Nom	Unité	Description/Remarques éventuelles	Source
BIO1	Température annuelle moyenne		C°	Moyenne mensuelle 100*BIO2/BIO7 déviati on standard *100 BIO5 – BIO6	Karger et <i>al.</i> , 2017 ; Karger et <i>al.</i> , 2021
BIO2	Amplitude diurne moyenne		C°		
BIO3	Isotherme		/		
BIO4	Température saisonnière		/		
BIO5	Température maximum du mois le plus chaud		C°		
BIO6	Température minimum du mois le plus froid		C°		
BIO7	Amplitude thermique annuelle		C°		
BIO8	Température moyenne du quadrimestre le plus humide		C°		
BIO9	Température moyenne du quadrimestre le plus sec		C°		
BIO10	Température moyenne du quadrimestre le plus chaud		C°		
BIO11	Température moyenne du quadrimestre le plus froid		C°		
BIO12	Précipitation annuelle		Mm	coefficient de variation	
BIO13	Précipitation du mois le plus humide		Mm		
BIO14	Précipitation du mois le plus sec		Mm		
BIO15	Précipitation saisonnière		/		
BIO16	Précipitation du quadrimestre le plus humide		Mm		
BIO17	Précipitation du quadrimestre le plus sec		Mm		

BIO18	Précipitation du quadrimestre le plus chaud	Mm		
BIO19	Précipitation du quadrimestre le plus froid	Mm		
Srad	Irradiance solaire	kJ/m^2	Radiation (courtes longueur d'onde) solaire (directe et diffuse) verticale à la surface terrestre, totale sur l'année.	Karger et al., 2017
Gdd	Degrés-jour	$^{\circ}\text{C}$	Somme des degrés des jours où la température était supérieure à 0°C , sur toute l'année.	
Rh	Humidité relative de surface	%	Pourcentage moyen sur l'année.	
swb	Balance moyenne en eau sur les mois d'été	Mm	Différence entre l'évapotranspiration potentielle et les précipitations mensuelles moyennes sur les mois de juin, juillet et août.	
Slope	Pente	$^{\circ}$		Amatulli et al., 2018
Tpi	Indice de position topographique	/	Position topographique par rapport au terrain environnant, $-1 < \text{tpi} < 1$ (un creux/vallée pour les valeurs négatives, un pic/colline pour les valeurs positives).	
Aspectsin	orientation du terrain Nord-Sud	/	Exposition du terrain au soleil dans l'axe Nord-Sud.	
Aspectcos	orientation du terrain Ouest-Est	/	Exposition du terrain au soleil dans l'axe Ouest-Est.	

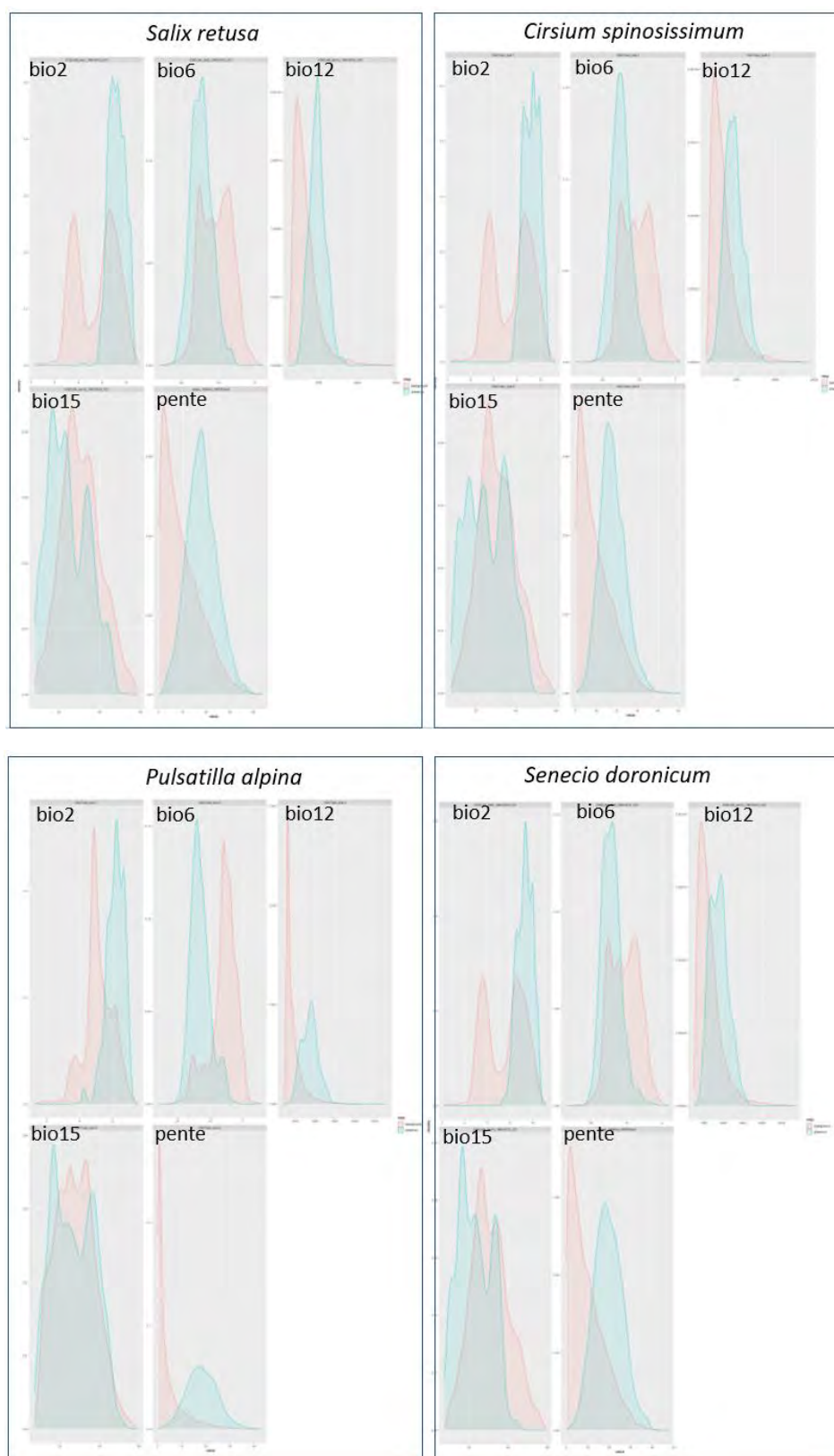
A1.5 : Carte représentant les 11 régions biogéographiques européennes (résolution: 10 km x 10 km), Cervellini et *al.*, 2020.

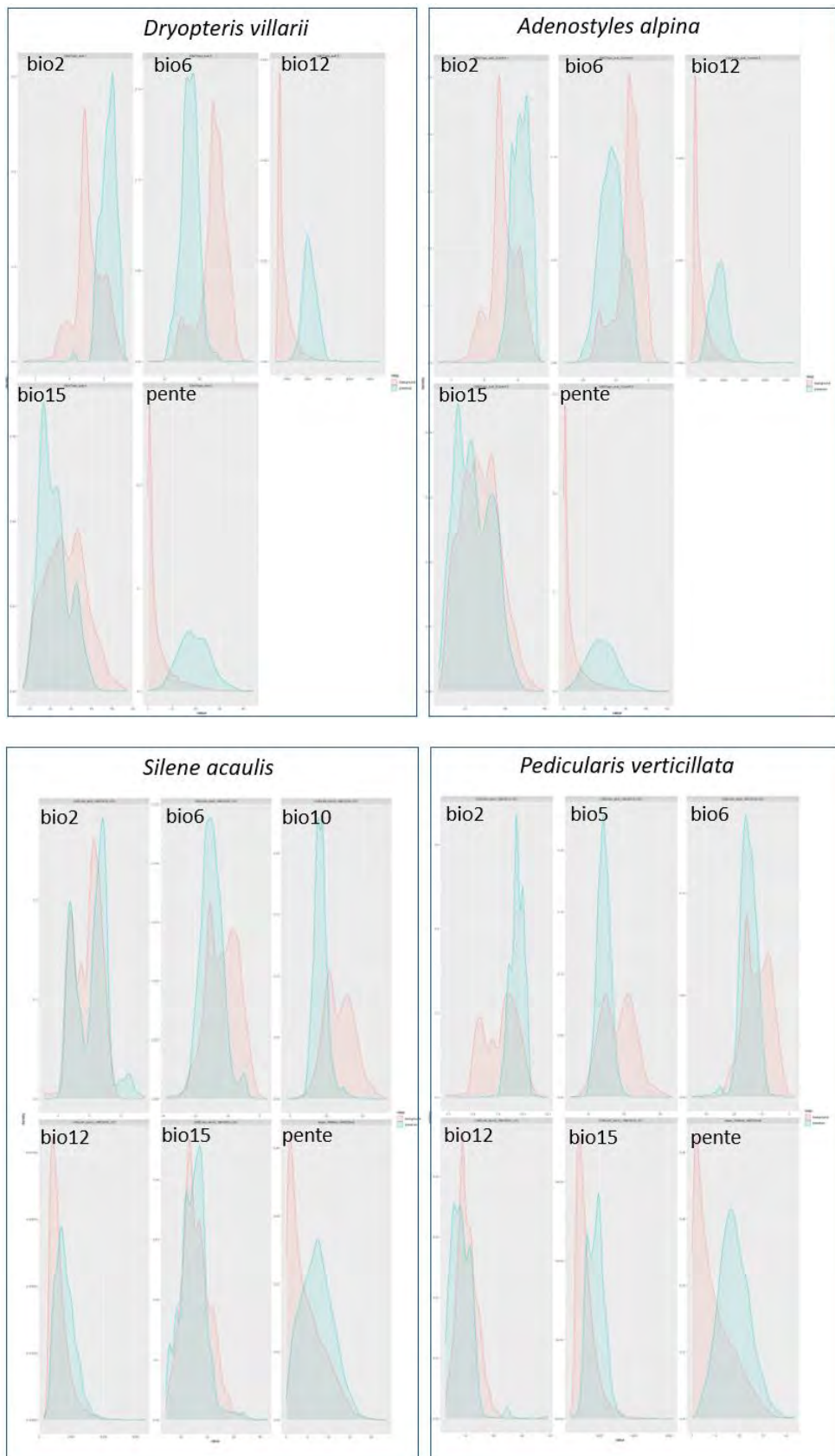


A1.6 : Projection des changements dans la moyenne globale annuelle des précipitations en fonction de la température basée sur les données du CMIP6. Les résultats de différents GCMs sont indiqués par différents symboles. Le MPI-ESM est représenté par les losanges et le UKESM est représenté par les ronds. En bleu, les résultats suivent le ssp126 et en rouge le ssp585 (Lange, 2021).



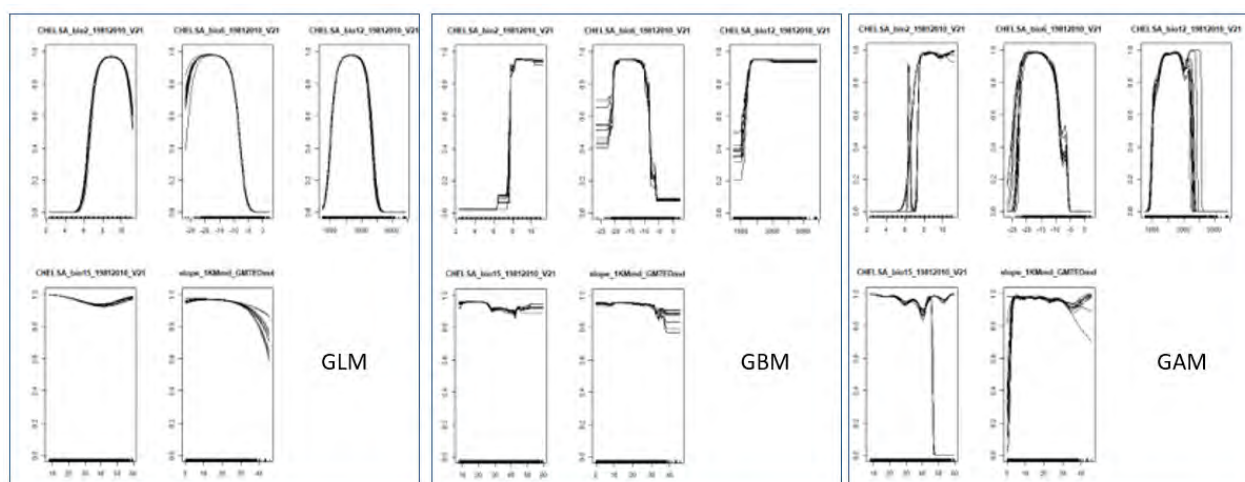
A2.1 : Courbes de densité pour les variables environnementales sélectionnées pour chaque espèce considérées. En bleu : courbe de présence de l'espèce ; en rouge : courbe des points de background.



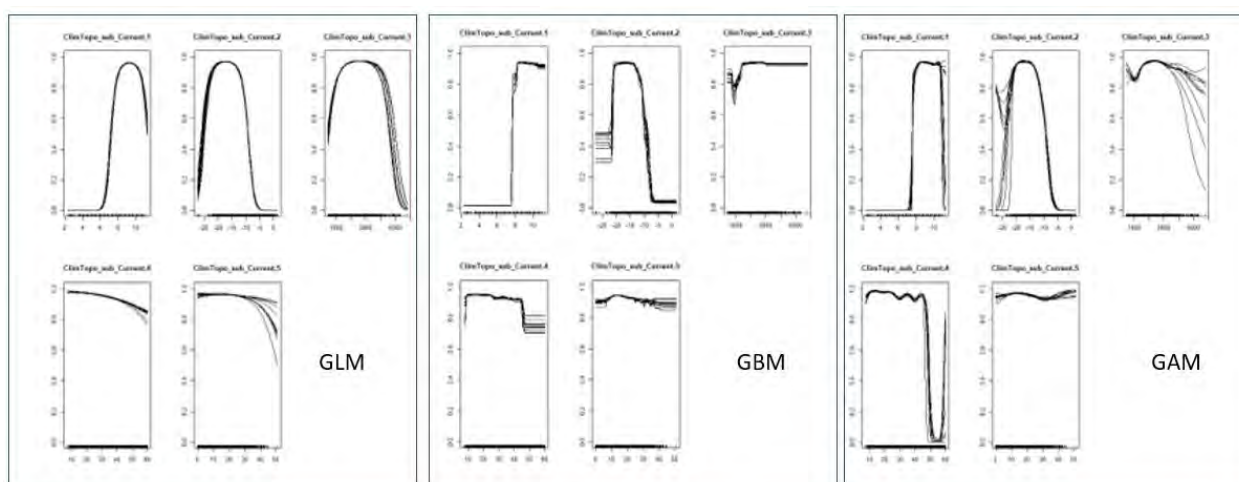


A2.2 : Courbes de réponse des espèces alpines considérées dans ce travail pour les variables environnementales sélectionnées et sous trois algorithmes distincts (GLM, GBM et GAM).

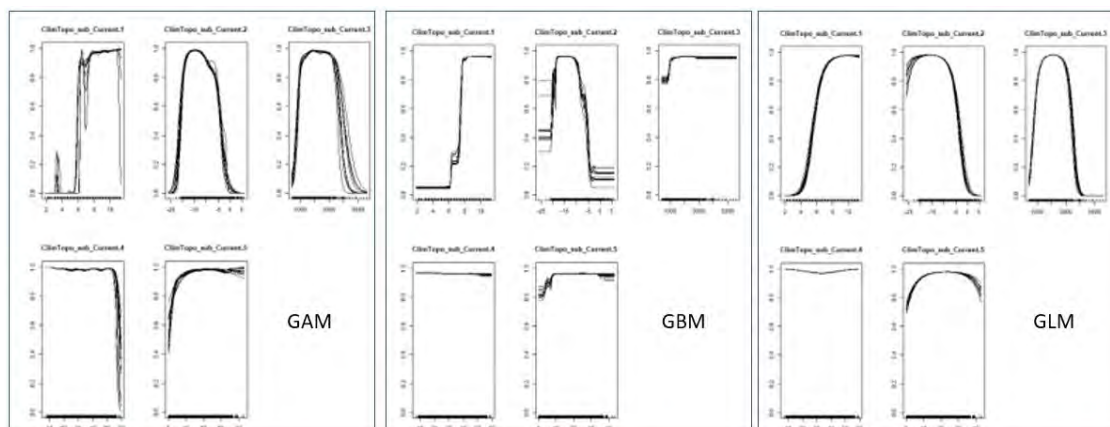
A2.2.1 : Courbes de réponse pour *Salix retusa* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio2, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GLM, GBM et GAM).



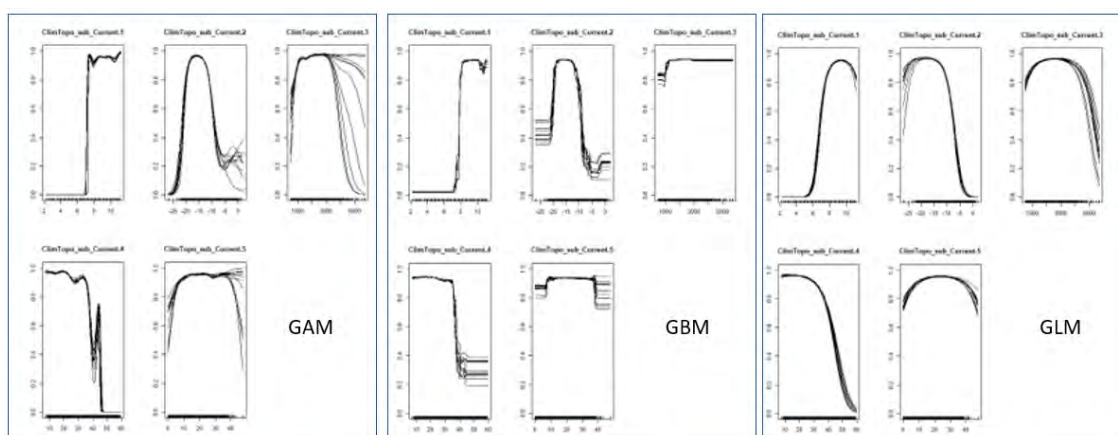
A.2.2.2 : Courbes de réponse pour *Cirsium spinosissimum* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio2, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GLM, GBM et GAM).



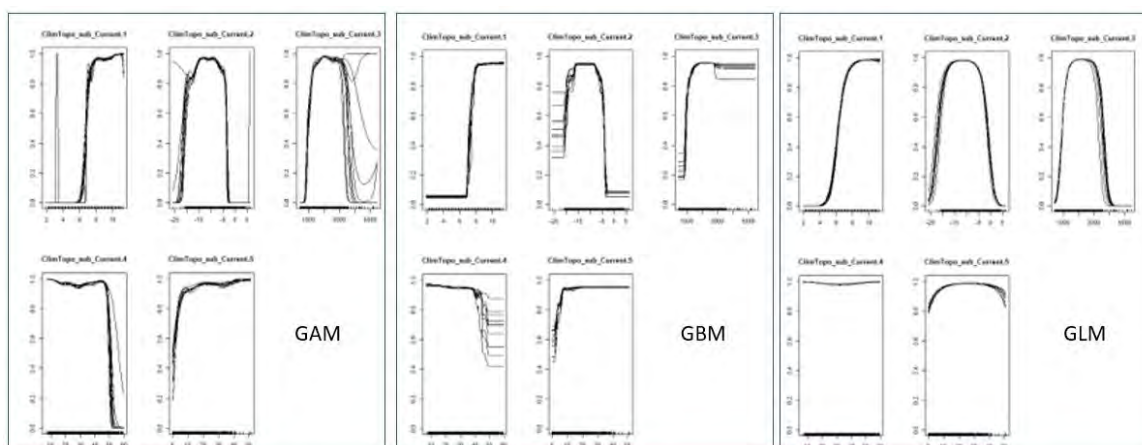
A2.2.3 : Courbes de réponse pour *Pulsatilla alpina* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio2, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GAM, GBM et GLM).



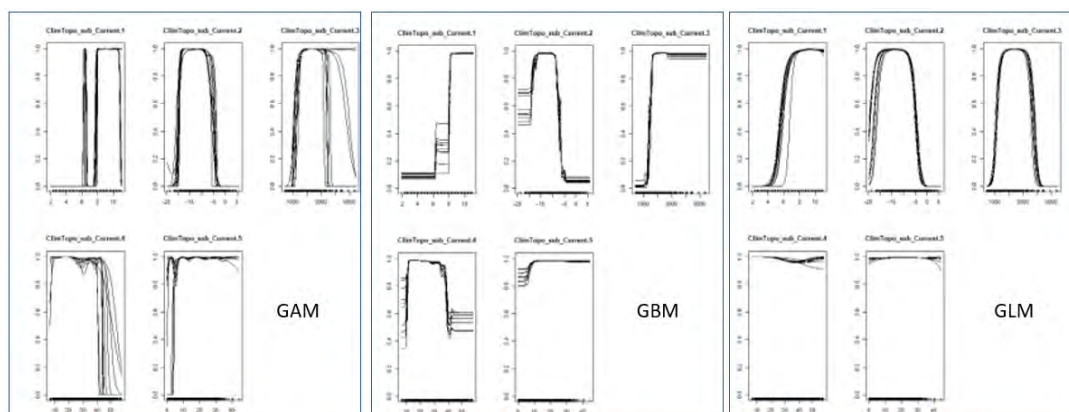
A2.2.4 : Courbes de réponse pour *Senecio doronicum* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio2, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GAM, GBM et GLM).



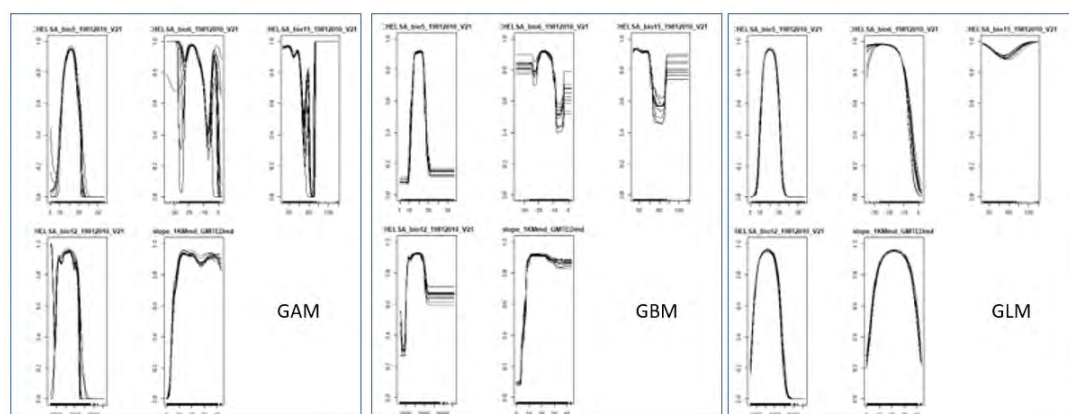
A2.2.5 : Courbes de réponse pour *Adenostyles alpina* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio2, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GAM, GBM et GLM).



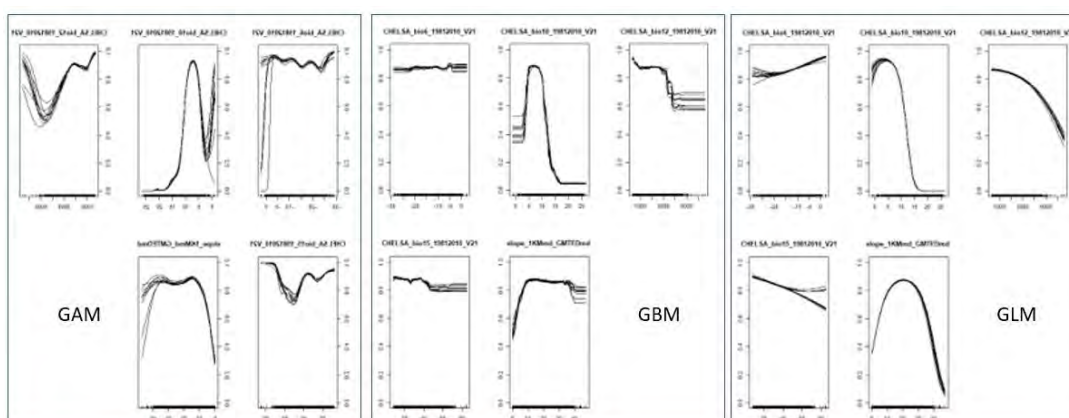
A2.2.6 : Courbes de réponse pour *Dryopteris villarii* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio2, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GAM, GBM et GLM).



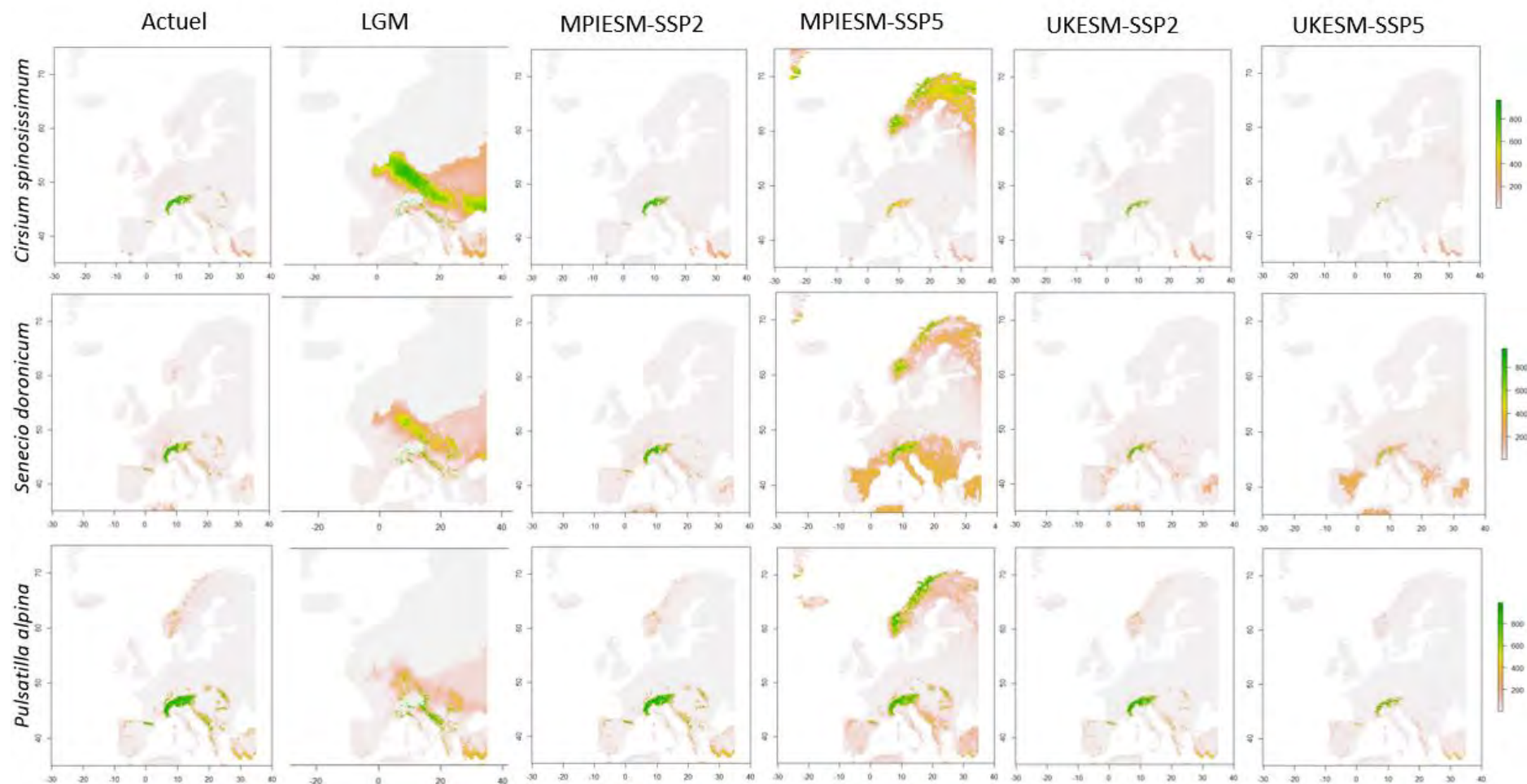
A2.2.7 : Courbes de réponse pour *Pedicularis verticillata* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio5, bio6, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GAM, GBM et GLM).

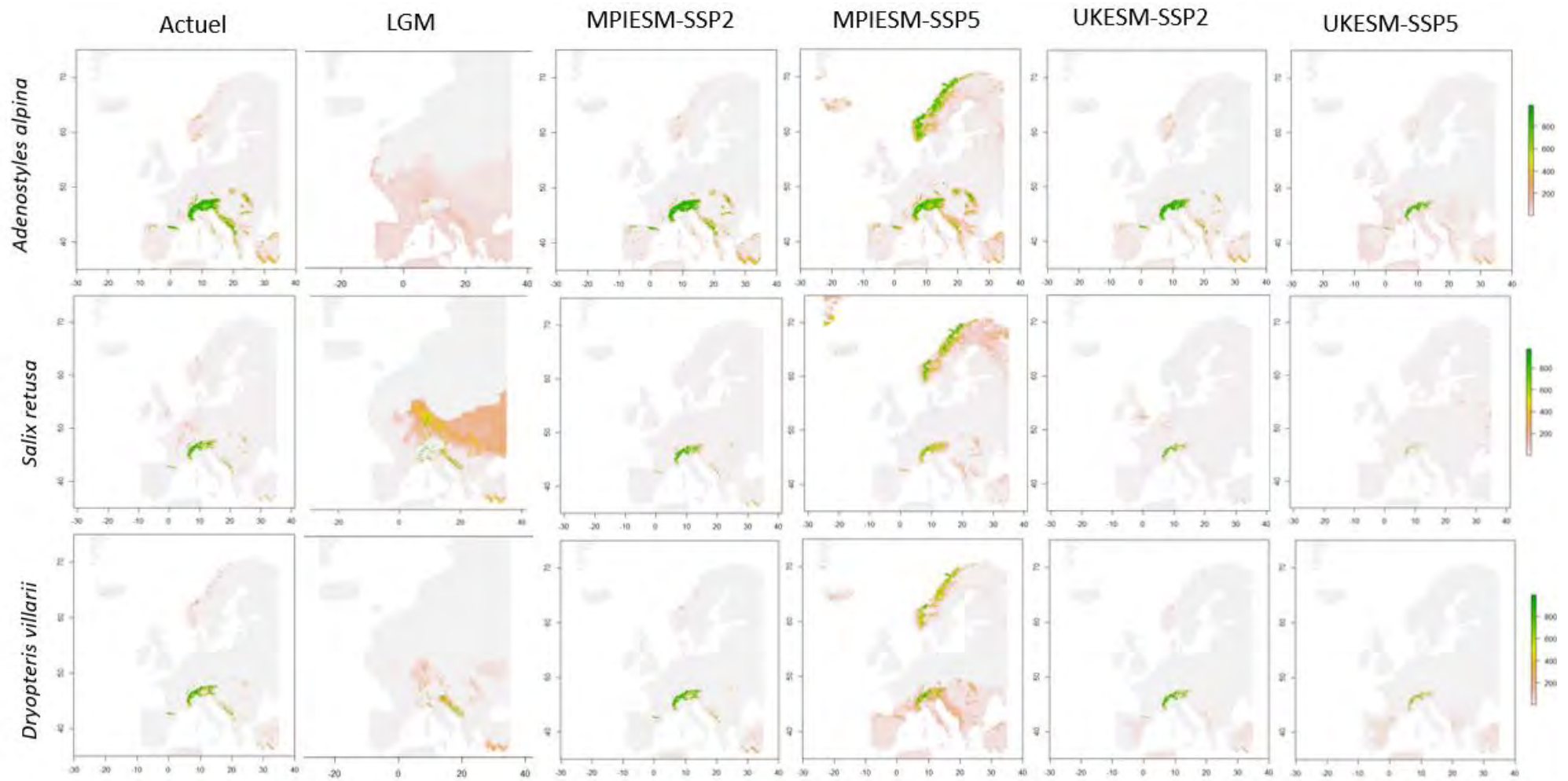


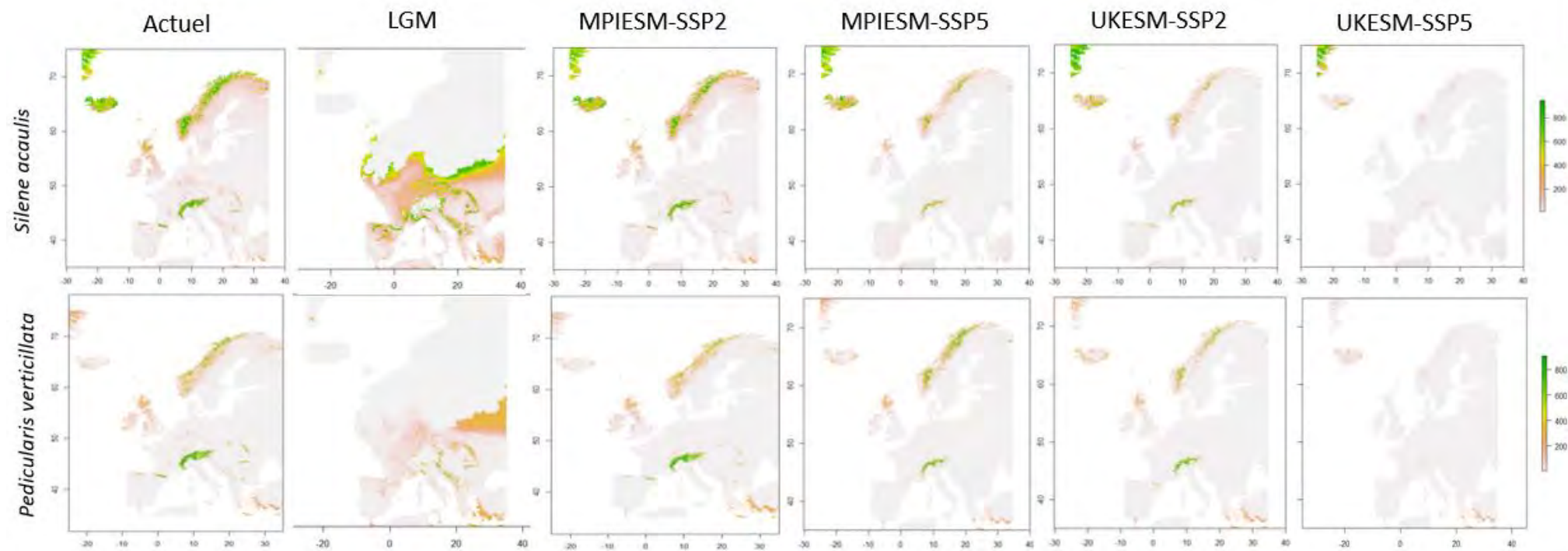
A2.2.8 : Courbes de réponse de *Silene acaulis* pour chaque variables sélectionnées (dans l'ordre : bio6, bio10, bio12, bio15 et la pente (=slope)) et pour chaque algorithmes utilisés dans ce travail (GAM, GBM et GLM).



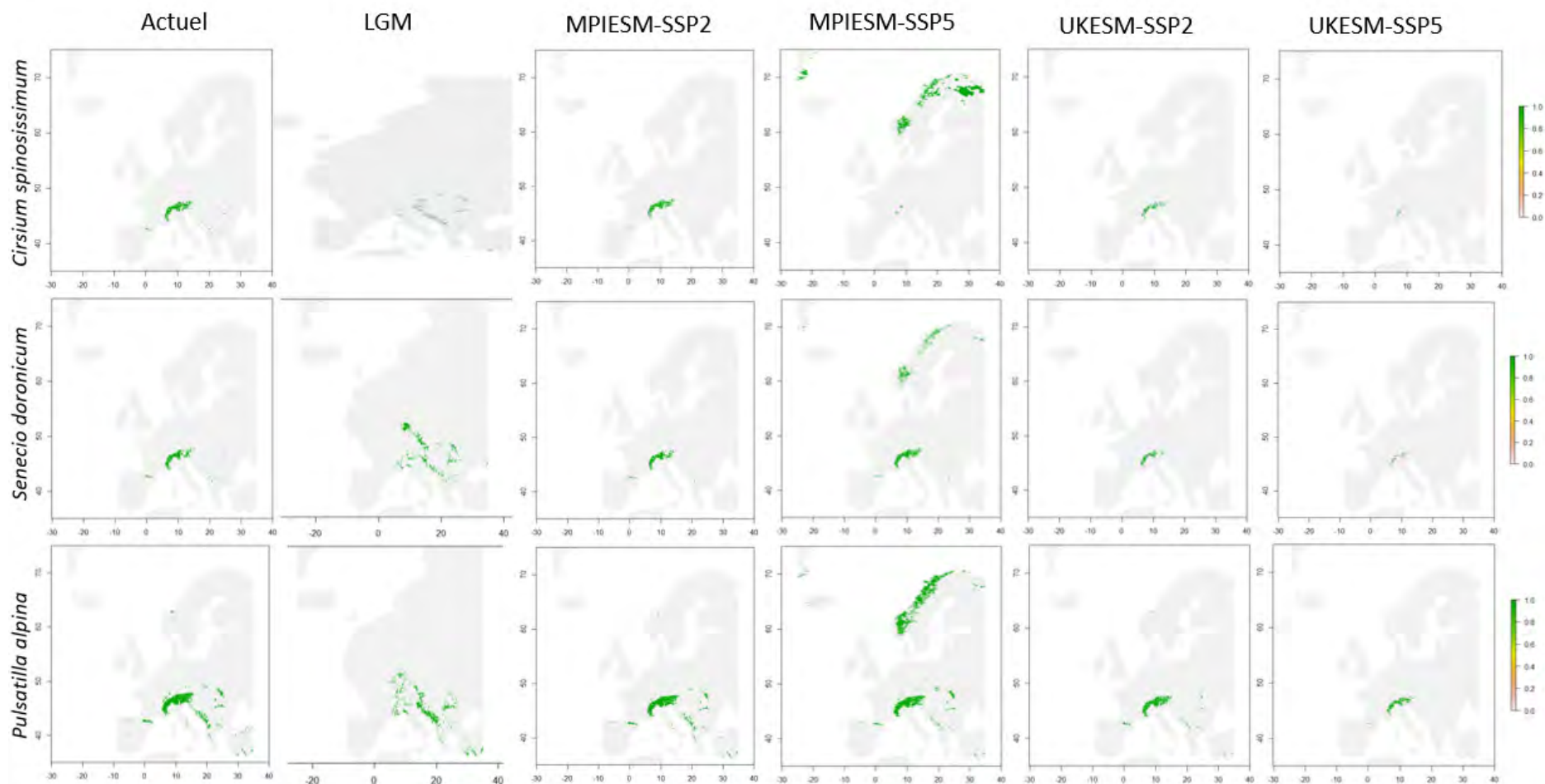
A2.3 : Cartes des aires compatibles avec la niche écologique des espèces alpines sélectionnées en Europe, générées par les modèles consensus (par moyenne pondérée) pour trois périodes de temps : l'actuel (1981-2010), le dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 sous 4 scénarios climatiques distincts (MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5). La probabilité de favorabilité des aires a été multipliée par 1000 et est donc comprise entre 0 (gris) et 1000 (vert foncé).

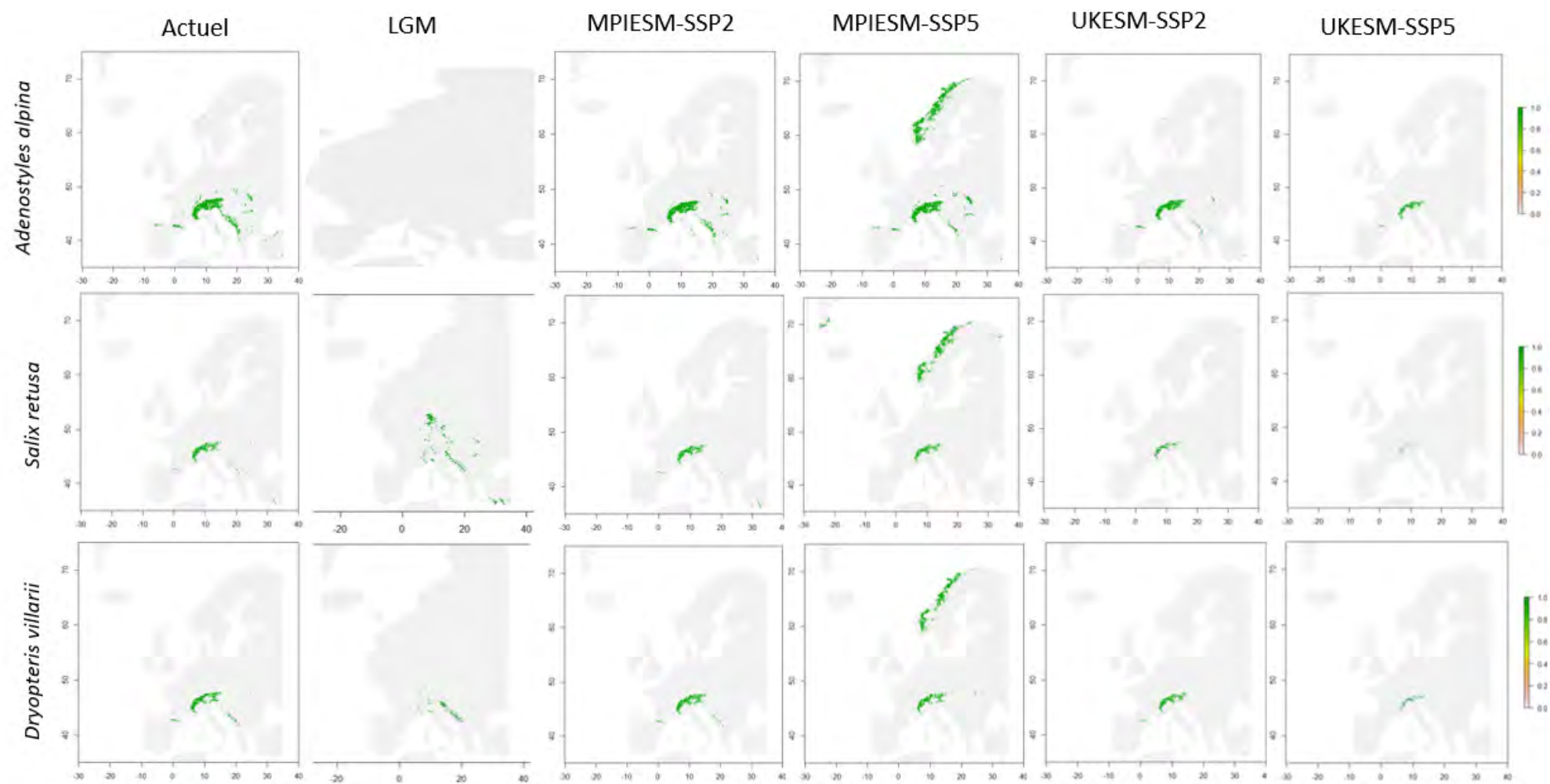


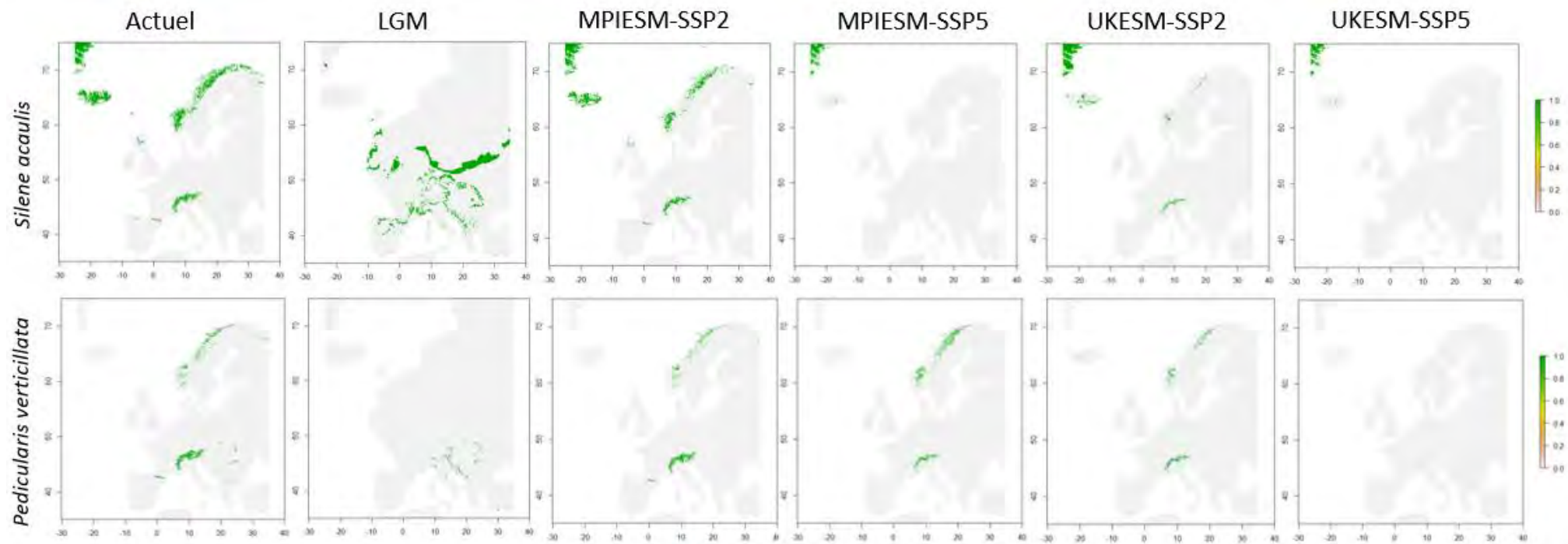




A2.4 : Cartes binarisées des aires compatibles avec la niche écologique des espèces alpines sélectionnées en Europe, générées par les modèles consensus (par moyenne pondérée) pour trois périodes de temps : l'actuel (1981-2010), le dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 sous 4 scénarios climatiques distincts (MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5). En vert, aire favorable à l'espèce ; en gris, aire non-favorable à l'espèce.







A2.5 : Changements dans l'aire de distribution des espèces sélectionnées pour trois périodes de temps : l'actuel (1981-2010), le dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 sous 4 scénarios climatiques distincts (MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5).

Espèces	Scénarios comparés au présent	Nombre de pixels perdus	Nombre de pixels stables	Nombre de pixels gagnés	Aire perdue (%)	Aire gagnée (%)	Changement de distribution (Aire gagnée - Aire perdue; %)	Aire de distribution actuelle	Aire de distribution future (sans limite dispersive)
<i>Adenostyles alpina</i>	LGM	339626	0	0	100	0	-100	339626	0
<i>Adenostyles alpina</i>	MPIESM-SSP2	61354	278272	8835	18.065	2.601	-15.464	339626	278272
<i>Adenostyles alpina</i>	MPIESM-SSP5	88791	250835	332760	26.144	97.978	71.835	339626	250835
<i>Adenostyles alpina</i>	UKESM-SSP2	161716	177910	6286	47.616	1.851	-45.765	339626	177910
<i>Adenostyles alpina</i>	UKESM-SSP5	264533	75093	3686	77.89	1.085	-76.804	339626	75093
<i>Cirsium spinosissimum</i>	LGM	110746	3961	52927	96.547	46.141	-50.406	114707	3961
<i>Cirsium spinosissimum</i>	MPIESM-SSP2	22952	91755	1092	20.009	0.952	-19.057	114707	91755
<i>Cirsium spinosissimum</i>	MPIESM-SSP5	109741	4966	400450	95.671	349.107	253.436	114707	4966
<i>Cirsium spinosissimum</i>	UKESM-SSP2	72282	42425	1096	63.014	0.955	-62.059	114707	42425
<i>Cirsium spinosissimum</i>	UKESM-SSP5	107660	7047	853	93.857	0.744	-93.113	114707	7047
<i>Senecio doronicum</i>	LGM	89478	21588	163753	80.563	147.438	66.875	111066	21588
<i>Senecio doronicum</i>	MPIESM-SSP2	23357	87709	7468	21.03	6.724	-14.306	111066	87709
<i>Senecio doronicum</i>	MPIESM-SSP5	19336	91730	142915	17.409	128.676	111.266	111066	91730
<i>Senecio doronicum</i>	UKESM-SSP2	68099	42967	3817	61.314	3.437	-57.877	111066	42967
<i>Senecio doronicum</i>	UKESM-SSP5	99165	11901	4485	89.285	4.038	-85.247	111066	11901
<i>Salix retusa</i>	LGM	939448	26281	140538	78.141	116.892	38.751	120229	166819
<i>Salix retusa</i>	MPIESM-SSP2	19920	100309	3682	16.568	3.062	-13.506	120229	100309
<i>Salix retusa</i>	MPIESM-SSP5	39493	80736	248281	32.848	206.507	173.659	120229	80736
<i>Salix retusa</i>	UKESM-SSP2	71403	48826	774	59.389	0.644	-58.745	120229	48826
<i>Salix retusa</i>	UKESM-SSP5	108904	11325	572	90.58	0.476	-90.105	120229	11325
<i>Silene acaulis</i>	LGM	811001	24209	878429	97.101	105.175	8.073	835210	24209
<i>Silene acaulis</i>	MPIESM-SSP2	233642	602156	15766	27.954	1.886	-26.068	835798	602156
<i>Silene acaulis</i>	MPIESM-SSP5	532594	303204	35904	63.723	4.296	-59.427	835798	303204
<i>Silene acaulis</i>	UKESM-SSP2	578788	257010	56996	69.25	6.819	-62.43	835798	257010
<i>Silene acaulis</i>	UKESM-SSP5	726033	109765	10561	86.867	1.264	-85.603	835798	109765
<i>Pedicularis verticillata</i>	LGM	214958	7697	49191	96.543	22.093	-74.450	222655	7697
<i>Pedicularis verticillata</i>	MPIESM-SSP2	67696	154959	12253	30.404	5.503	-24.901	222655	154959
<i>Pedicularis verticillata</i>	MPIESM-SSP5	135734	86921	75398	60.962	33.863	-27.098	222655	86921
<i>Pedicularis verticillata</i>	UKESM-SSP2	167794	54861	41235	75.361	18.52	-56.841	222655	54861
<i>Pedicularis verticillata</i>	UKESM-SSP5	222655	0	2805	100	1.26	-98.74	222655	0
<i>Pulsatile alpina</i>	LGM	234966	111703	176833	67.778	51.009	-16.769	346669	111703
<i>Pulsatile alpina</i>	MPIESM-SSP2	76906	269763	1818	22.184	0.524	-21.66	346669	269763
<i>Pulsatile alpina</i>	MPIESM-SSP5	102008	244661	401863	29.425	115.921	86.496	346669	244661
<i>Pulsatile alpina</i>	UKESM-SSP2	183050	163619	1454	52.803	0.419	-52.383	346669	163619
<i>Pulsatile alpina</i>	UKESM-SSP5	278575	68094	569	80.358	0.164	-80.193	346669	68094
<i>Dryopteris villarii</i>	LGM	114365	21338	46360	82.276	34.163	-50.113	135703	21338
<i>Dryopteris villarii</i>	MPIESM-SSP2	20887	114816	12092	15.392	8.911	-6.481	135703	114816
<i>Dryopteris villarii</i>	MPIESM-SSP5	40891	94812	193727	30.133	142.758	112.625	135703	94812
<i>Dryopteris villarii</i>	UKESM-SSP2	66375	69328	11070	48.912	8.158	-40.754	135703	69328
<i>Dryopteris villarii</i>	UKESM-SSP5	112516	23187	7256	82.913	5.347	-77.566	135703	23187

A2.6 : Altitudes médianes (en mètres) des distributions des espèces alpines considérées dans ce travail pour trois périodes de temps : l'actuel (1981-2010), le dernier maximum glaciaire (LGM) et pour la période 2071-2100 sous 4 scénarios climatiques distincts (MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5).

Espèces	Médiane altitudinale par scénario (en m)					
	Présent	LGM	MPIESM-SSP2	MPIESM-SSP5	UKESM-SSP2	UKESM-SSP5
<i>Silene acaulis</i>	780,7	310	858,3	747,6	768,7	898,3
<i>Pedicularis verticillata</i>	1505,5	1335	1730,8	1102,4	1566,9	3119,7
<i>Salix retusa</i>	2036,2	1061	2112,8	1057,8	2429,2	2828,2
<i>Senecio doronicum</i>	2011,2	923	2128,9	1444,8	2435,7	2783,5
<i>Pulsatilla alpina</i>	1476,7	1131	1624,2	1015,4	1924,4	2336,7
<i>Cirsium spinosissimum</i>	2070,9	1335	1730,8	1102,4	1566,9	3119,7
<i>Adenostyles alpina</i>	1415,4	NULL	1535,1	1030,8	1831,6	2273,6
<i>Dryopteris villarii</i>	1739,2	1268	1859,1	1092,9	2187,9	2548

A2.7 : Déplacements et vitesses de migration associées des centroïdes des aires de distribution des espèces alpines considérées dans ce travail entre le présent et le dernier maximum glaciaire, ainsi qu'entre le présent et 2071-2100 sous 4 scénarios climatiques distincts (MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5).

Espèces	Scénarios	Longitude	Latitude	Distance par rapport au présent (en km)	Vitesse de migration (km/an)
<i>Cirsium spinosissimum</i>	Présent	10,587	46,078		
<i>Cirsium spinosissimum</i>	LGM	18,07	45,14	587,609	0,025
<i>Cirsium spinosissimum</i>	MPIESM-SSP2	11,741	54,108	896,957	9,96618889
<i>Cirsium spinosissimum</i>	MPIESM-SSP5	13,443	61,102	1682,364	18,6929333
<i>Cirsium spinosissimum</i>	UKESM-SSP2	11,11	56,65	1176,738	13,0748667
<i>Cirsium spinosissimum</i>	UKESM-SSP5	6,518	54,796	1011,492	11,2388
<i>Senecio doronicum</i>	Présent	10,62	45,55		
<i>Senecio doronicum</i>	LGM	14,94	47,24	270,203	0,01175051
<i>Senecio doronicum</i>	MPIESM-SSP2	10,02	45,8	54,383	0,60425556
<i>Senecio doronicum</i>	MPIESM-SSP5	12,082	56,277	1197,685	13,3076111
<i>Senecio doronicum</i>	UKESM-SSP2	9,08	46,02	130,65	1,45166667
<i>Senecio doronicum</i>	UKESM-SSP5	8,97	46,21	147,605	1,64005556
<i>Salix retusa</i>	Présent	11,1	45,71		
<i>Salix retusa</i>	LGM	14,69	46,81	162,463	0,00706514
<i>Salix retusa</i>	MPIESM-SSP2	11,03	45,65	8,615	0,09572222
<i>Salix retusa</i>	MPIESM-SSP5	11,125	60,846	1684,482	18,7164667
<i>Salix retusa</i>	UKESM-SSP2	9,4	46,02	136,427	1,51585556
<i>Salix retusa</i>	UKESM-SSP5	8,84	45,97	177,927	1,97696667
<i>Silene acaulis</i>	Présent	-0,657	64,599		
<i>Silene acaulis</i>	LGM	12,758	51,115	1691,81	0,07357295
<i>Silene acaulis</i>	MPIESM-SSP2	-4,565	64,824	187,998	2,08886667

<i>Silene acaulis</i>	MPIESM-SSP5	-14,579	68,261	741,068	8,23408889
<i>Silene acaulis</i>	UKESM-SSP2	-16,224	68,361	807,191	8,96878889
<i>Silene acaulis</i>	UKESM-SSP5	-22,962	72,932	1280,166	14,2240667
<i>Pedicularis verticillata</i>	Présent	12,641	54,589		
<i>Pedicularis verticillata</i>	LGM	18,17	45,14	1122,246	0,04880391
<i>Pedicularis verticillata</i>	MPIESM-SSP2	11,741	54,108	79,319	0,88132222
<i>Pedicularis verticillata</i>	MPIESM-SSP5	13,443	61,102	726,929	8,07698889
<i>Pedicularis verticillata</i>	UKESM-SSP2	11,11	56,65	248,896	2,76551111
<i>Pedicularis verticillata</i>	UKESM-SSP5	6,518	54,796	395,372	4,39302222
<i>Pulsatilla alpina</i>	Présent	13,76	45,61		
<i>Pulsatilla alpina</i>	LGM	16,32	45,14	49,082	0,00213446
<i>Pulsatilla alpina</i>	MPIESM-SSP2	12,75	45,46	80,632	0,89591111
<i>Pulsatilla alpina</i>	MPIESM-SSP5	12,842	57,884	1367,063	15,1895889
<i>Pulsatilla alpina</i>	UKESM-SSP2	11,58	45,76	170,637	1,89596667
<i>Pulsatilla alpina</i>	UKESM-SSP5	9,86	45,76	304,243	3,38047778
<i>Adenostyles alpina</i>	Présent	13,05	45,58		
<i>Adenostyles alpina</i>	LGM	NA	NA	NA	NA
<i>Adenostyles alpina</i>	MPIESM-SSP2	12,62	45,61	33,717	0,37463333
<i>Adenostyles alpina</i>	MPIESM-SSP5	12,341	55,803	1138,312	12,6479111
<i>Adenostyles alpina</i>	UKESM-SSP2	11,55	45,72	117,954	1,3106
<i>Adenostyles alpina</i>	UKESM-SSP5	9,7	45,94	263,655	2,9295
<i>Dryopteris villarii</i>	Présent	11,07	45,86		
<i>Dryopteris villarii</i>	LGM	14,38	44,92	109,941	0,00478108
<i>Dryopteris villarii</i>	MPIESM-SSP2	10,67	46,09	40,181	0,44645556
<i>Dryopteris villarii</i>	MPIESM-SSP5	11,77	58,248	1379,197	15,3244111
<i>Dryopteris villarii</i>	UKESM-SSP2	9,55	45,97	118,555	1,31727778
<i>Dryopteris villarii</i>	UKESM-SSP5	9,16	46,33	156,663	1,7407

A2.8 : Changements de latitude des aires de distribution et vitesses de migration associées des espèces considérées dans ce travail entre le présent et le dernier maximum glaciaire, ainsi que entre le présent et 2071-2100 sous 4 scénarios climatiques distincts (MPIESM-SSP2, MPIESM-SSP5, UKESM-SSP2 et UKESM-SSP5).

Espèces	Scénarios	Longitude	Latitude	Distance par rapport au présent (en km)	Vitesse de migration (km/an)
<i>Cirsium spinosissimum</i>	Présent	10,587	46,078		
<i>Cirsium spinosissimum</i>	LGM	10,587	45,14	104,252	0,00453368
<i>Cirsium spinosissimum</i>	MPIESM-SSP2	10,587	54,108	893,181	9,92423333
<i>Cirsium spinosissimum</i>	MPIESM-SSP5	10,587	61,102	1672,104	18,5789333
<i>Cirsium spinosissimum</i>	UKESM-SSP2	10,587	56,65	1176,183	13,0687
<i>Cirsium spinosissimum</i>	UKESM-SSP5	10,587	54,796	969,765	10,7751667
<i>Senecio doronicum</i>	Présent	10,62	45,55		
<i>Senecio doronicum</i>	LGM	10,62	47,24	187,858	0,00816952
<i>Senecio doronicum</i>	MPIESM-SSP2	10,62	45,8	27,786	0,30873333

<i>Senecio doronicum</i>	MPIESM-SSP5	10,62	56,277	1193,336	13,2592889
<i>Senecio doronicum</i>	UKESM-SSP2	10,62	46,02	52,239	0,58043333
<i>Senecio doronicum</i>	UKESM-SSP5	10,62	46,21	73,358	0,81508889
<i>Salix retusa</i>	Présent	11,1	45,71		
<i>Salix retusa</i>	LGM	11,1	46,81	122,272	0,00531533
<i>Salix retusa</i>	MPIESM-SSP2	11,1	45,65	6,669	0,0741
<i>Salix retusa</i>	MPIESM-SSP5	11,1	60,846	1684,481	18,7164556
<i>Salix retusa</i>	UKESM-SSP2	11,1	46,02	34,456	0,38284444
<i>Salix retusa</i>	UKESM-SSP5	11,1	45,97	28,899	0,3211
<i>Silene acaulis</i>	Présent	-0,657	64,599		
<i>Silene acaulis</i>	LGM	-0,657	51,115	1501,752	0,06530776
<i>Silene acaulis</i>	MPIESM-SSP2	-0,657	64,824	25,085	0,27872222
<i>Silene acaulis</i>	MPIESM-SSP5	-0,657	68,261	408,362	4,53735556
<i>Silene acaulis</i>	UKESM-SSP2	-0,657	68,361	419,516	4,66128889
<i>Silene acaulis</i>	UKESM-SSP5	-0,657	72,932	929,501	10,3277889
<i>Pedicularis verticillata</i>	Présent	12,641	54,589		
<i>Pedicularis verticillata</i>	LGM	12,641	45,14	1050,974	0,04570446
<i>Pedicularis verticillata</i>	MPIESM-SSP2	12,641	54,108	53,541	0,5949
<i>Pedicularis verticillata</i>	MPIESM-SSP5	12,641	61,102	725,382	8,0598
<i>Pedicularis verticillata</i>	UKESM-SSP2	12,641	56,65	229,461	2,54956667
<i>Pedicularis verticillata</i>	UKESM-SSP5	12,641	54,796	23,043	0,25603333
<i>Pulsatilla alpina</i>	Présent	13,76	45,61		
<i>Pulsatilla alpina</i>	LGM	13,76	45,14	52,235	0,00227158
<i>Pulsatilla alpina</i>	MPIESM-SSP2	13,76	45,46	16,671	0,18523333
<i>Pulsatilla alpina</i>	MPIESM-SSP5	13,76	57,884	1365,625	15,1736111
<i>Pulsatilla alpina</i>	UKESM-SSP2	13,76	45,76	16,672	0,18524444
<i>Pulsatilla alpina</i>	UKESM-SSP5	13,76	45,76	16,672	0,18524444
<i>Adenostyles alpina</i>	Présent	13,05	45,58		
<i>Adenostyles alpina</i>	LGM	NA	NA	NA	NA
<i>Adenostyles alpina</i>	MPIESM-SSP2	13,05	45,61	3,334	0,03704444
<i>Adenostyles alpina</i>	MPIESM-SSP5	13,05	55,803	1137,225	12,6358333
<i>Adenostyles alpina</i>	UKESM-SSP2	13,05	45,72	15,56	0,17288889
<i>Adenostyles alpina</i>	UKESM-SSP5	13,05	45,94	40,013	0,44458889
<i>Dryopteris villarii</i>	Présent	11,07	45,86		
<i>Dryopteris villarii</i>	LGM	11,07	44,92	104,471	0,00454321
<i>Dryopteris villarii</i>	MPIESM-SSP2	11,07	46,09	25,565	0,28405556
<i>Dryopteris villarii</i>	MPIESM-SSP5	11,07	58,248	1378,38	15,3153333
<i>Dryopteris villarii</i>	UKESM-SSP2	11,07	45,97	12,226	0,13584444
<i>Dryopteris villarii</i>	UKESM-SSP5	11,07	46,33	52,242	0,58046667

