Rapport de stage Année 3 - Cursus ingénieur

Étude de l'écologie thermique du Phyllodactyle d'Europe (Euleptes europaea, Gené 1839) sur l'île du Grand Rouveau

Détermination des paramètres thermiques favorables à l'occupation des gîtes artificiels par le Phyllodactyle d'Europe

Tom Lagraulet

Mars - Septembre 2025

Encadrante : Eva Tankovic (Initiative PIM)

Co-encadrante : Julie Quessada (AGIR écologique, SETE)

Co-encadrant : Vincent Rivière (AGIR écologique)

Référent ENSEGID: Florian Delerue







Ce rapport est le résultat d'un travail effectué par un élève-ingénieur de 3^{ème} année.

Ce document est tel qu'il a été remis par l'élève ingénieur et ne comporte aucune correction ni commentaire de l'ENSEGID. Ce rapport ne doit donc être considéré que comme un exercice de formation.

This report is the result work of a 3rd year engineering student.

This document is the same as submitted by the engineering student and does not contain

any corrections or comments from ENSEGID. Therefore, this report is to be considered as

coursework.

REMERCIEMENTS

J'attribue mes premiers remerciements à Julie Quessada. Sur le papier encadrante, dans la réalité une amie. Merci de t'être toujours portée disponible pour moi, à chacune de mes interrogations lors de ce stage et en dehors. Merci de m'avoir ouvert la porte de l'équipe « *Phyllo lovers* » et toutes les bonnes choses que cela implique. Enfin, merci de m'avoir laissé apporter une pierre à l'édifice qu'est ta thèse. J'espère que ces travaux te serviront au maximum!

Je tenais à remercier Vincent Rivière, co-gérant d'AGIR écologique, de m'avoir offert la possibilité de m'épanouir dans ce stage. J'ai pu embarquer pour de merveilleuses missions sur les îles d'If, du Grand Rouveau, Riou ou encore Saint-Honorat, avec chacune leur charme et leurs enjeux. Merci pour tout le travail que tu fais pour le Phyllodactyle. Je garderai en mémoire les difficiles mais plaisantes parties d'échec nocturnes sur If, avec l'objectif de prendre ma revanche un jour.

Je tiens à remercier Eva Tankovic et Jeanne Chaumont, respectivement directrice et responsable scientifique et chargée de projets chez Initiative PIM, pour l'opportunité qui m'a été offerte à travers ce stage. Votre engagement au sein de d'Initiative PIM est remarquable et inspirant. Merci pour tout ce que vous faites pour les magnifiques petites îles de Méditerranées et de Macaronésie et leurs biodiversités. J'espère bientôt vous retrouver pour de nouvelles aventures!

Je tenais à remercier l'ensemble de l'équipe d'AGIR écologique. Je n'oublierai pas l'accueil que vous avez su me porter ainsi que votre bonne humeur quotidienne et contagieuse. Merci à l'équipe de Marseille : le doux Aurélien, le taquin Mattias, le tigre Clément, le soleil Agnès et la géomaticienne Valérie. Chaque jour à vos côtés au bureau était un réel plaisir. Merci pour les relectures et nombreux conseils que vous avez pu me partager.

Merci également à toute l'équipe d'Initiative PIM et notamment à Maxime, Alexia et Mari, pour les bons moments que nous avons partagés lors des suivis sur le Grand Rouveau. Je vous souhaite le meilleur dans vos futurs projets!

Enfin, merci à l'équipe de la SETE pour votre accueil, votre gentillesse et votre bienveillance. Je n'aurai pas parié me faire des amis dans la petite commune de Moulis, perdue dans les Pyrénées Ariégeoises ... Merci pour tous ces souvenirs partagés à l'hébergement. Merci également à Pablo Molina-Vila et Matthieu Paquet, respectivement responsable de l'animalerie et chargé de recherche à la SETE, pour tout le travail que vous réalisez pour les Phyllos en captivité!

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLES ET FIGURES	I
LEXIQUE	IV
STRUCTURES D'ACCUEIL & POLITIQUES DE DEVELOPPEMENT DURABLE ET DE RESPONSABILITE SOCIETALE (DD&RS)	V
RESUME	
ABSTRACT	VII
INTRODUCTION	1
I. GENERALITES	1
1. Espèce et spécificités	1
2. Aire de répartition	2
3. Menaces et statut	4
II. ÉCOLOGIE THERMIQUE DE <i>EULEPTES EUROPAEA</i>	5
1. Thermorégulation	5
2. Microclimat & microrefuges	6
3. Méthodes d'acquisition de données et de suivis	
III. CADRE D'ETUDE	
1. Initiative PIM	
2. AGIR écologique	
3. Objectifs de l'étude	
5. Objectus de l'étude	0
MATERIEL ET METHODES	
II. ACQUISITION ET TRAITEMENT DES DONNEES DE TERRAIN	
1. Suivis des gîtes et relevés d'effectifs	
2. Données microclimatiques au sein des gîtes	12
3. Données macroclimatiques pour le découplage thermique	14
IV. ANALYSES STATISTIQUES	14
1. Modèle Linéaire Généralisé Mixte Bayésien (GLMMB)	15
1.1. Hypothèses et création du modèle GLMMB	15

1.2. Validation du modèle GLMMB	16
1.3. « Posterior predictive check »	17
2. Modèle Additif Généralisé Mixte (GAMM)	17
2.1. Hypothèses et création du modèle	17
2.2. Validation du modèle	19
RESULTATS	20
I. DONNEES ACQUISES LORS DE LA PERIODE DE SUIVI	20
1. Données d'effectifs et tendances générales	20
2. Données thermiques macroclimatiques et microclimatiques	22
2.1. Pour l'étude des paramètres thermiques, propres aux relevés et aux gîtes, favorable	s à l'occupation
des gîtes artificiels par l'utilisation d'un modèle GLMMB	22
2.2. Pour l'étude du découplage thermique entre les gîtes et la sonde macroclimatique.	
des gîtes par l'utilisation d'un modèle GAMM	23
III. INFLUENCE DES TEMPERATURES, PROPRES AUX RELEVES ET INTRINSEQUES AUX GITES, SUR LES	EFFECTIFS PAR
L'UTILISATION D'UN MODELE GLMMB	25
1. Résultats du modèle GLMMB	25
1.1. Résumé et caractéristiques du modèle GLMMB	25
1.2. Effet de Tmax sur les effectifs au sein des gîtes	28
1.3. Effet de Qmax sur les effectifs au sein des gîtes	29
2. Validité du modèle GLMMB	30
2.1. Résidus et densité	30
2.2. Diagnostic Pareto-k	30
2.3. Prédictions des effectifs observés	31
III. ÉTUDE DU DECOUPLAGE THERMIQUE ENTRE LA SONDE MACROCLIMATIQUE ET LES GITES, SELO	N LEUR NIVEAU
D'ATTRACTIVITE, PAR L'UTILISATION D'UN MODELE GAMM	33
1. Résultats du modèle GAMM	33
1.1. Résumé et caractéristiques du modèle GAMM	33
1.2. Tendance annuelle du découplage des gîtes avec la sonde macroclimatique pour le	es différentes
classes d'attractivité	34
1.3. Tendance journalière du découplage des gîtes avec la sonde macroclimatique pour	r les différentes
classes d'attractivité	35
2. Validité du modèle GAMM	36
2.1. Auto-corrélation	36
2.2. Diagnostic « gam.check() »	

DISCUSSION	39
1. Inertie thermique annuelle dans la séle	ection d'habitat par le Phyllodactyle d'Europe39
2. Profil thermique journalier recherché	par le Phyllodactyle d'Europe40
-	s dans la sélection des gîtes artificiels par le Phyllodactyle
4. Tendance saisonnière dans l'occupation	n des gîtes artificiels42
5. Impact direct du changement climatiq	ue sur le Phyllodactyle d'Europe42
•	nées dans les analyses statistiques et critiques des modèles
CONCLUSION	45
BIBLIOGRAPHIE	46
ANNEXE	55
APPENDICE – Photo-identification	58
APPENDICE – État de la population du Grand F	Rouveau61

LISTE DES TABLES ET FIGURES

Figure 1 : Cycle annuel de reproduction d'une population de Phyllodactyle d'Europe sur l'île de Port-Cros,
réalisé d'après (Knoepffler, 1973) et (Delaugerre, 1980)
Figure 2 : Aire de répartition du Phyllodactyle d'Europe (vert) et de la dernière population découverte en Sicile
(rouge) (Giacalone et al., 2024)
Figure 3 : Archipel des Embiez constitué des îles du Grand Rouveau, du Petit Rouveau, du Grand Gaou, du
Petit Gaou et de l'île des Embiez (fond de carte © plage.tv)
Figure 4 : Gîte artificiel de suivi ; a) laissé ouvert pour visualiser la structure ; b) recouvert de pierres tels qu'il
l'est au cours du suivi
Figure 5 : Localisation des gîtes artificiels, équipés et non-équipés de capteurs Thermocron® – Hygrochron™
iButton® sur l'île du Grand Rouveau
Figure 6 : Répartition des gîtes de suivis et de leurs effectifs moyens sur les 5 relevés de la période d'étude
avec distinction entre les gîtes jamais occupés et ceux occupés au cours des relevés, et des classes d'effectifs
moyens d'occupation par gîte (>0-5 ; 5-10 ; 10-20 et 20-30)
Figure 7 : Répartition des gîtes de suivis et leurs valeurs de <i>Tmax</i> associées
Figure 8 : Profils des températures moyennes journalières sur l'ensemble de la période de suivi. Les gîtes ont
été classés selon leur niveau d'attractivité (nulle, faible et fort) et la sonde a été tracée en rouge
Figure 9 : Distributions <i>a posteriori</i> des paramètres du modèle (à gauche) et <i>trace plots</i> des chaînes de Markov
(à droite) obtenus lors de l'échantillonnage bayésien sur 1000 itérations pour chaque chaîne
Figure 10 : Effet moyen de la variable $Tmax$ et de son terme quadratique, avec son intervalle de crédibilité à
95 % (en gris), sur les effectifs, avec <i>Qmax</i> fixé à sa moyenne (28,9 °C) et les effectifs observés représentés
(N = 140)
Figure 11 : Effet moyen de la variable <i>Qmax</i> et son intervalle de crédibilité à 95% (en gris) sur les effectifs,
avec <i>Tmax</i> fixé à sa moyenne (23,9 °C), le terme quadratique de <i>Tmax</i> fixé à sa moyenne et les effectifs
observés représentés (N = 140)
Figure 12 : Diagnostic visuel de la qualité du modèle a) Densités des valeurs d'effectif maximal observées et
simulées (N= 140); b) Vérification de la répartition des résidus en fonction des effectifs observés au cours des
relevés (N =140)
Figure 13: Résultats du diagnostic de Pareto- k pour les données d'observation (N = 140), avec en gris le seuil
de fiabilité de $k = 0,7$ et le rouge le seuil critique de $k = 1$
Figure 14 : Représentation de effectifs prédits par le modèle GLMMB pour les valeurs d'effectifs observés
(N = 140), avec en noir la courbe de régression associée aux effectifs prédits en fonction des effectifs observés
(y = 1,07x + 0,14) et en rouge la courbe linéaire $(y = x)$

Figure 15 : Effets partiels du temps sur le découplage par rapport à leurs moyennes estimés par le modèle
GAMM, pour les trois classes d'attractivité (Nulle à gauche, Faible au centre et Forte à droite), avec le jour 1
correspondant au 15 août 2024 (date du début de l'acquisition des données thermiques au sein des gîtes) 34
Figure 16 : Effets partiels de l'heure au cours de la journée (heures en UTC+0) sur le découplage, estimés par
le modèle GAMM, pour les trois classes d'attractivité (Nulle à gauche, Faible au centre et Forte à droite) 35
Figure 17 : Résultats du diagnostic d'auto-corrélation des résidus du modèle GAMM. a) La représentation de
l'auto-corrélation des résidus avant correction du modèle et détermination de ρ = 0,41 ; b) La représentation de
l'auto-corrélation des résidus après correction ($\rho = 0.55$)
Figure 18 : Diagnostics du modèle GAMM par « gam.check() » avec : a) Représentation des résidus des
valeurs de découplage du modèle GAMM en fonction des résidus théoriques de la distribution choisie pour le
découplage ; b) Distribution des résidus du modèle GAMM ; c) Représentation des résidus du modèle GAMM
en fonction des prédicteurs linéaires ; d) Représentation des données de découplages prédites par le modèle
GAMM en fonction des données de découplages observées
Tableau 1 : Synthèse et hiérarchisation* de certaines menaces concernant les populations d'Euleptes europaece
(modifié d'après Renet & Monnet (2021))5
Tableau 2 : Variables utilisées pour modéliser l'influence des paramètres thermiques, propres aux relevés et
intrinsèques aux gîtes, sur l'effectif pour l'approche bayésienne
Tableau 3 : Variables utilisées pour modéliser l'influence du découplage thermique au cours du temps sur
l'attractivité du gîte pour l'approche non-linéaire
Tableau 4 : Nombre total d'individus au sein des 28 gîtes de suivis au cours des 5 relevés de la période d'étude
21
Tableau 5 : Résultats du modèle GLMMB incluant les estimates a posteriori, leurs erreurs standards, les
intervalles de crédibilité à 95 % ainsi que les diagnostics de convergence (R-hat, ESS)
Tableau 6 : Résultats du modèle GAMM incluant les estimates, leurs erreurs standards, les valeurs des tests
de significativité (t-value, F, Pr(> t), p-value), les effets aléatoires et lissés (smooth terms) avec les degrés de
liberté utilisés. Des caractéristiques générales sont renseignées (R² ajusté, score fREML)
Tableau 7 : Résultats du diagnostic « gam.check() » du modèle GAMM pour les smooth terms
Équation 1 : Formule du GLMMB
Équation 2 : Équation mathématique correspondant à la formule du GLMMB
Équation 3 : Équation mathématique correspondant à la formule du GAMM

Annexe 1 : Récapitulatif des différentes méthodes de suivi du Phyllodactyle d'Europe, avec leurs avantages et
leurs inconvénients d'après (Delaugerre, 1980; Delaugerre, 2003, Astruc et al., 2009, Cheylan et al., 2016)55
Annexe 2 : Tableau de données d'effectifs au cours des 5 relevés au sein des gîtes artificiels, avec l'effectif
moyen, les effectifs maximal et minimal observés au cours des 5 relevés et l'attractivité associée à chacun des
gîtes (nulle lorsqu'aucun individu n'est observé au cours des relevés, faible pour un effectif moyen inférieur à
5 individus et forte pour un effectif moyen supérieur à 5 individus)
Annexe 3 : Répartition des gîtes artificiels avec leur classe d'attractivité (Nulle, Faible ou Forte) 56
Annexe 4 : Tableau de données thermiques au cours des 5 relevés d'effectifs au sein des gîtes artificiels, avec
pour chaque gîte la valeur de $Tmax$ moyenne des 5 relevés, la valeur de $Tmax$ maximale atteinte des 5 relevés
et la valeur de <i>Qmax</i>
Figures des appendices :
Figure a : Modèle d'un studio photographique portable standardisé pour la photo-identification de <i>Euleptes</i>
europaea, a) étage supérieur amovible accueillant l'appareil photo numérique ; b) fond du studio dans lequel
······································
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)
est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)

LEXIQUE

ASPIM: Aire Spécialement Protégée d'Importance Méditerranéenne

 \mathbf{CMR} : Capture – Marquage – Recapture

CNRS: Centre National de la Recherche Scientifique

Corticicole : Qui vit, qui croit sur les écorces des arbres (CNRTL)

Ectotherme : Se dit des animaux qui, ne produisant pas de chaleur interne, dépendent des sources extérieures de chaleur pour augmenter leur température (Le Robert).

ERC: Éviter – Réduire – Compenser

GAMM: Modèle Additif Généralisé à effet Mixte

GLMMB: Modèle Linéaire Généralisé à effet Mixte Bayésien

Hétéroscédasticité : Lorsque les variances des résidus des variables ne sont pas constantes (DataFranca)

MCMC: Chaîne de Markov Monte-Carlo

Macroclimat: Données climatiques ne tenant pas compte des variations locales et qui sont principalement utilisées pour analyser la répartition des espèces à une échelle régionale (De Frenne *et al.*, 2025)

Mésoclimat: Données climatiques relevées en dehors de l'influence directe de la végétation, permettent de caractériser les variations locales du climat régional, généralement à une échelle kilométrique (De Frenne *et al.*, 2025)

Microclimat: Conditions climatiques d'un environnement restreint, à l'échelle métrique. Il est défini par des mesures réalisées entre le premier mètre de sol et les premiers décimètres de la colonne d'air (De Frenne *et al.*, 2025)

ONG: Organisation Non Gouvernementale

PNA: Plan National d'Action

Poïkilotherme : Se dit d'un animal dont la température corporelle varie avec celle du milieu ambiant, par opposition à Homéotherme (CNRTL)

Rupicole: Qui vit sur, dans les rochers (CNRTL)

Thermorégulation: Maintien par l'organisme de sa propre température (Larousse)

Thermoconformité: Adaptation passive de la température corporelle à la température ambiante (Herczeg *et al.*, 2003)

Mer tyrrhénienne: Partie de la Méditerranée occidentale, comprise entre la Corse, la Sardaigne, la Sicile et la péninsule italienne. Elle communique avec la mer Ligure par le « canal de Corse », avec la mer Ionienne par le détroit de Messine, avec le bassin algéro-provençal par le « détroit siculo-sarde » (Larousse)

UICN: Union Internationale pour la Conservation de la Nature

SETE: Station d'Écologie Théorique et Expérimentale du CNRS

Structures d'accueil & Politiques de développement durable et de responsabilité sociétale (DD&RS)

Initiative PIM

Initiative pour les Petites Iles de Méditerranée (PIM) est une organisation non gouvernementale (ONG) internationale qui a pour objectif principal la conservation des patrimoines naturels des petites îles de Méditerranée et de Macaronésie, ainsi que des espaces littoraux qui leur sont proches. Les activités d'Initiative PIM sont axées sur les îles dont la superficie est inférieure à 1000 hectares. Ces petites îles abritent généralement des écosystèmes isolés et constituent des sites refuges à fort enjeux pour la conservation de la biodiversité méditerranéenne. Initiative PIM vise à protéger ces espaces à l'échelle du bassin méditerranéen. Pour ce faire, elle intervient dans le cadre d'études de la biodiversité, en appui à la mise en place de systèmes de cogestion des sites protégés ou encore dans l'organisation d'opérations de restauration écologique. Ces actions se font généralement dans une démarche d'appui et d'aide aux gestionnaires des sites, et de mise en contact entre experts scientifiques et gestionnaires.

AGIR écologique

AGIR écologique est à l'interface entre aménagement et préservation de la biodiversité, à la fois bureau d'études et entreprise de travaux. Spécialisés dans les opérations de génie écologique, les écologues de la structure s'investissent dans toutes les formes d'expertises et de travaux liés à la biodiversité. Une double compétence qui permet de bénéficier de retours d'expérience précieux, tant dans la réalisation d'études (suivis, expertises faune et flore, études réglementaires), que dans le cadre de la mise en œuvre concrète d'actions adaptées aux exigences écologiques des espèces ciblées (audits écologiques, applications de mesures ERC, restauration d'habitats naturels, création d'habitats d'espèce...). Cette double compétence a été mise à plusieurs reprises au service de l'Initiative PIM, à travers des projets de restauration de milieux insulaires, mais aussi de suivis de biodiversité, dont des suivis du Phyllodactyle d'Europe.

Résumé

Le Phyllodactyle d'Europe (Euleptes europaea, Gené, 1839) est le plus petit gecko d'Europe, avec une aire de répartition quasi-insulaire, relictuelle et globalement centrée autour de la mer tyrrhénienne. Depuis 2013, l'installation de gîtes artificiels permet un suivi scientifique de la population de E. europaea de l'île du Grand Rouveau (Var, France). L'objectif de cette étude consistait à mettre en évidence l'inertie thermique au sein de 28 gîtes artificiels équipés de capteurs thermiques Thermocron® – Hygrochron™ iButton® et de déterminer quels paramètres thermiques étaient favorables à l'occupation de ceux-ci par E. europaea. Le découplage thermique (Δ_T) vis-à-vis d'une sonde macroclimatique (installée sur l'île) a permis d'isoler les caractéristiques microclimatiques des gîtes. L'étude a mis en évidence que : (1) les gîtes artificiels les plus attractifs (> 5 individus en moyenne pendant les relevés) sont plus découplés $(\overline{\Delta_T} = 4.80 \pm 0.04 \,^{\circ}\text{C})$ et les plus chauds (à l'échelle annuelle et journalière); (2) le maximum d'amplitude thermique journalière au sein des gîtes est recherché par E. europaea, avec une forte capacité de réchauffement – début aux alentours de 12 heures (UTC+2) – et un refroidissement rapide – avec un minimum thermique atteint à 5 heures (UTC+2) – permettant une thermorégulation efficace tout en limitant une surchauffe létale grâce à des périodes froides plus longues ; (3) la température maximale atteinte la veille d'un relevé (T_{max}) la plus favorable à l'occupation des gîtes est estimée à 24,3 °C et est proche des températures relevées au printemps, saison où les effectifs observés étaient les plus élevés. Ces résultats fournissent des pistes concrètes pour améliorer l'installation de futurs gîtes artificiels sur d'autres sites.

Mots-clefs: Euleptes europaea, écologie thermique, découplage, microclimat, gîte artificiel

Abstract

The European Leaf-toed Gecko (Euleptes europaea, Gené, 1839) is the smallest gecko in Europe, with a quasiinsular, relictual distribution range centred around the Tyrrhenian Sea. Since 2013, the installation of artificial retreat-sites has enabled scientific monitoring of the E. europaea population on the island of Grand Rouveau (Var, France). The aim of this study was to investigate thermal inertia within 28 artificial retreat-sites equipped with Thermocron® – HygrochronTM iButton® thermal sensors and to determine which thermal parameters were favourable for their occupation by E. europaea. Thermal decoupling (Δ_T) from a macroclimatic sensor (installed on the island) made it possible to isolate the microclimatic characteristics of the artificial retreatsites. The study showed that: (1) The most attractive artificial retreat-sites (> 5 individuals on average during surveys) are more decoupled $(\overline{\Delta_T} = 4.80 \pm 0.04 \,^{\circ}\text{C})$ and the warmest (on an annual and daily basis); (2) E. europaea seeks the maximum daily temperature range within the artificial retreat-sites, with a high warming capacity – starting around 12 p.m. (UTC+2) – and rapid cooling – with a minimum temperature reached at 5 a.m. (UTC+2) - allowing effective thermoregulation while avoiding lethal overheating thanks to longer cooling periods; (3) The maximum temperature reached on the day before a population monitoring (T_{max}) most favourable to the occupation of the artificial retreat-sites is estimated at 24.3 °C and is close to temperatures recorded in spring, the season when the highest numbers were observed. These results provide concrete avenues for improving the installation of future artificial retreat-sites at other sites.

Keywords: Euleptes europaea, thermal ecology, decoupling, microclimate, artificial retreat-site

Introduction

I. Généralités

1. Espèce et spécificités

Le Phyllodactyle d'Europe, *Euleptes europaea* (Gené, 1839), est le plus petit gecko d'Europe (moins de 5 cm de la tête au cloaque). Appartenant à la famille des Sphaerodactylidae, il est son unique représentant européen et est également la dernière espèce existante du genre *Euleptes* (Fitzinger, 1843; Underwood, 1954; Bauer *et al.*, 1997; Čerňanský *et al.*, 2018). Le Phyllodactyle d'Europe est l'un des trois geckos présents en France, avec la Tarente de Mauritanie (*Tarentola mauritanica*, Linnaeus, 1758) et l'Hémidactyle verruqueux (*Hemidactylus turcicus*, Linnaeus, 1758).

À l'instar des autres reptiles, le Phyllodactyle d'Europe est ectotherme et poïkilotherme, et adopte ainsi divers comportements de thermorégulation afin de maintenir une température corporelle nécessaire à ses activités. Fort d'une adaptation pigmentaire, la coloration de *Euleptes europaea* change pour faciliter les échanges thermiques, devenant parfois presque translucide en pleine nuit pour diminuer la perte de chaleur (Delaugerre, 1984). Son comportement lucifuge le conduit à être actif principalement la nuit, y compris lorsque les températures sont basses, en maintenant néanmoins sa température corporelle au-dessus de celle de l'air (Delaugerre, 1980). Son régime alimentaire se compose essentiellement d'insectes, mais peut également inclure certains végétaux ainsi que du pollen (Knoepffler, 1973; Delaugerre, 2003; Deso *et al.*, 2024). Bien que présentant parfois un caractère arboricole, voire corticicole, le Phyllodactyle d'Europe est essentiellement rupicole, utilisant les fissures des roches comme habitat (Delaugerre, 1980; Russell & Delaugerre, 2017; Delaugerre & Corti, 2020; Deso *et al.*, 2023; Salvi *et al.*, 2023). Les coussinets terminaux lobés rappelant la forme de feuilles, situés à l'extrémité distale des doigts et surmontés de griffes, permettent à *Euleptes europaea* de coloniser des milieux poussiéreux ou certains îlots avec des conditions extrêmes (Russell & Delaugerre, 2017; Delaugerre & Corti, 2020).

Le Phyllodactyle d'Europe présente un dimorphisme sexuel marqué. Les femelles sont de tailles plus importantes avec des glandes collaires pouvant être plus développées dans le cou que chez les mâles. Les mâles présentent quant à eux des ergots cornés à la base de la queue (Delaugerre, 1980; Salvidio *et al.*, 2011). *Euleptes europaea* est ovipare et atteint la majorité sexuelle entre deux et trois ans. Fidèles au site de ponte, les femelles pourraient pondre deux à trois paires d'œufs par an. L'éclosion a lieu après 2 à 3 mois d'incubation dans des conditions favorables (**Figure 1**) (Knoepffler, 1973).

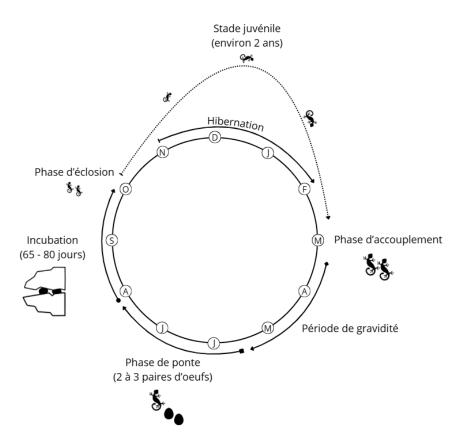


Figure 1 : Cycle annuel de reproduction d'une population de Phyllodactyle d'Europe sur l'île de Port-Cros, réalisé d'après (Knoepffler, 1973) et (Delaugerre, 1980)

Le faible renouvellement des populations et sa lente colonisation en font une espèce peu résiliente face à une perturbation. Cette notion doit être considérée dans les stratégies de conservation.

2. Aire de répartition

Le Phyllodactyle d'Europe est endémique de Méditerranée et sa répartition est presque exclusivement insulaire (Figure 2). Le bassin méditerranéen et ses îles sont un hotspot mondial de la biodiversité terrestre et marine (Cherry, 1990; Médail, 2002; Underwood et al., 2009; Blondel, 2010; Médail, 2017). Elles sont à la fois des zones de repos, de refuge et de reproduction pour de nombreuses espèces disparues ou en déclin sur le continent (Nias et al., 2010; Robertson et al., 2011). L'isolement de ces milieux en fait des systèmes écologiques fermés et simplifiés, particulièrement propices à l'étude de la biodiversité (Doumenge, 1984; Taglioni, 2003; Walter, 2004). Néanmoins, colonisées par l'Homme il y a plusieurs milliers d'années, la majorité des îles de Méditerranée sont soumises à une activité anthropique qui rompt cet équilibre, notamment à travers la dégradation des habitats ou encore l'introduction d'espèces exotiques (Robertson et al., 2011; Gros-Désormeaux, 2012).

L'aire de répartition de *Euleptes europaea* est relictuelle et globalement centrée autour de la mer tyrrhénienne, vestige d'une répartition continentale plus étendue (Delaugerre, 1980; Delaugerre, 1981; Kulesza *et al.*, 1995;

Delaugerre *et al.*, 2011). Exceptés quelques sites continentaux – notamment dans les Alpes-Maritimes, la Toscane (Italie) ou la Campanie (Italie) –, le Phyllodactyle d'Europe est principalement observé sur les îles de l'archipel de la Galite au large de la Tunisie, la Sardaigne et la Corse avec leurs îlots satellites, l'archipel toscan, les archipels (du Frioul, de Riou, des Embiez et de Lérins) de la côte provençale, et encore plus récemment en Sicile (**Figure 2**) (Delaugerre, 1981; Kulesza *et al.*, 1995; Astruc *et al.*, 2009; Renet *et al.*, 2013; Delaugerre & Corti, 2020; Renet & Monnet, 2021; Corti *et al.*, 2022; Di Nicola *et al.*, 2022; Giacalone *et al.*, 2024).

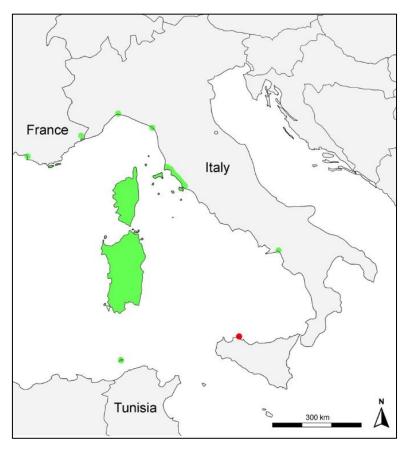


Figure 2 : Aire de répartition du Phyllodactyle d'Europe (vert) et de la dernière population découverte en Sicile (rouge) (Giacalone et al., 2024)

La répartition morcelée et transfrontalière du Phyllodactyle d'Europe impacte sa conservation, entraînant fréquemment des actions menées à l'échelle locale, souvent limitée à une île, et toujours en cohérence avec les spécificités écologiques et réglementaires de celle-ci. À l'échelle de la France, aucune généralisation des actions de conservation n'a été réalisée et aucun Plan National d'Action (PNA) ne porte sur cette espèce. De même, à une échelle plus large, aucune initiative internationale spécifique n'a été mise en place.

3. Menaces et statut

L'espèce *Euleptes europaea* a été classée comme « En danger » par l'UICN en Provence-Alpes-Côte d'Azur, faisait d'elle l'une des trois espèces de reptiles les plus menacées de la région (Marchand *et al.*, 2017). Elle est protégée au niveau national et inscrite dans l'annexe II de la Directive Habitats (Directive Habitats, 2007). À l'échelle internationale et européenne, *E. europaea* est considéré comme « quasi-menacé » par l'UICN (Bowles, 2024).

À court terme, les principales menaces sont les rénovations de bâtis, les travaux d'éclairages ou de sécurisation des milieux rupestres mais aussi la fréquentation humaine qui peut dégrader le milieu et favoriser l'introduction de pathogènes ou d'espèces exotiques (Hulme et al., 2008; Renet & Monnet, 2021; AGIR écologique, 2024). Sur le long terme, l'isolement des populations de Phyllodactyle d'Europe les rend vulnérables à plusieurs dangers. La première menace est la compétition interspécifique, avec le risque d'introduction de la Tarente de Mauritanie ou de l'Hémidactyle verruqueux. Bien que la nature de cette compétition reste incertaine – qu'il s'agisse d'une rivalité pour l'exploitation des ressources ou des comportements de prédation -, ces trois espèces fréquentent des biotopes similaires (Astruc et al., 2009; Renet & Monnet, 2021). La possible propagation de pathogènes entre ces espèces n'est pas à exclure (Delaugerre & Cheylan, 1992). De plus, l'introduction d'espèces allochtones, comme les rats ou des plantes invasives, constitue une menace majeure pour l'espèce (Krebs et al., 2015; Escoriza, 2020; Renet & Monnet, 2021). En effet, les plantes invasives peuvent former des tapis monospécifiques et réduire les espaces favorisés par E. europaea, limitant sa distribution (Orgeas et al., 2007; Massemin, 2024). Ces tapis sont des habitats de choix pour les rongeurs tels que le Rat noir (Rattus rattus, Linnaeus, 1758), prédateur du Phyllodactyle d'Europe (Krebs et al., 2015; Ruffino et al., 2015). Dans certains cas, cette menace à conduit à la mise en place de campagnes de dératisation et de déracinement sur des îles (Ruffino et al., 2015; Rivière et al., 2016; Cottaz & Aboucaya, 2017). Enfin, le changement climatique n'épargne pas le bassin méditerranéen. L'aridification croissante de la région, qui favorise les incendies, ainsi que l'élévation du niveau de la mer pouvant mener à la submersion des îles, sont autant de facteurs susceptibles d'avoir un impact direct sur les populations de Phyllodactyle d'Europe dans un futur proche (Underwood et al., 2009; Lefebvre et al., 2019; Oppenheimer et al., 2019; Herrero et al., 2021; Renet & Monnet, 2021). La réduction de l'amplitude thermique journalière dans l'hémisphère nord, marquée par une hausse plus prononcée des températures nocturnes, implique que le réchauffement climatique peut également perturber le cycle de thermorégulation des individus (Dai et al., 1999; Vose et al., 2005; Alexander et al., 2006; Sun et al., 2019; Rutschmann et al., 2024) (Tableau 1).

Tableau 1 : Synthèse et hiérarchisation* de certaines menaces concernant les populations d'Euleptes europaea (modifié d'après Renet & Monnet (2021))

Menaces	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3
Rénovation du bâti ancien	X		
Sécurisation des milieux rupestres		X	
Fréquentation humaine			X
Agents pathogènes			X
Isolement des populations		X	
Introduction d'espèces allochtones			х
Changement climatique			X

^{*} Niveau 1 : Risque très fort de disparition d'une population ; Niveau 2 : Risque de régression des effectifs avec possibles disparitions de populations ; Niveau 3 : Inconnu ou difficile à évaluer (nécessite notamment de développer la connaissance)

Néanmoins, *E. europaea* demeure une espèce encore méconnue, tant en ce qui concerne les menaces qui pèsent sur elle que ses interactions interspécifiques et avec son environnement ou encore l'utilisation de son habitat. Des efforts de recherche sont donc essentiels pour assurer la préservation de ses populations.

II. Écologie thermique de Euleptes europaea

1. Thermorégulation

L'objectif de la thermorégulation chez les ectothermes est d'atteindre l'optimum thermique pour les processus physiologiques (Bartholomew, 1982; Stevenson, 1985; Huey & Kingsolver, 1989). Chez les reptiles, la température corporelle impacte la croissance et joue un rôle sur le bon fonctionnement des systèmes de locomotion et immunitaire (Autumn & De Nardo, 1995; Webb & Shine, 1998; Mondal & Rai, 2001; Herrel et al., 2007). Cependant, le temps nécessaire à la thermorégulation se fait aux dépens d'autres activités (Herczeg et al., 2003). De ce fait, deux stratégies de thermorégulation prévalent : la thermoconformité, par absence de thermorégulation comportementale, en opposition à la thermorégulation active (Bauwens et al., 1996; Gvoždík, 2002; Herczeg et al., 2003).

Le Phyllodactyle d'Europe thermorégule, maintenant une température corporelle au-dessus de celle de l'air (Delaugerre, 1984; Salvidio *et al.*, 2011). En journée, celui-ci adopte une teinte plus sombre afin d'optimiser les échanges thermiques entre son corps et le milieu. Ce changement de couleur est principalement dû à des mouvements de mélanine dans certaines cellules du derme, néanmoins, cette adaptation physiologique se fait au détriment de sa fonction cryptique, notamment la nuit (Delaugerre, 1984). De plus, *E. europaea* est poïkilotherme, sa température corporelle est fonction de la température de son environnement. Ainsi le choix de son habitat contribue principalement à sa régulation thermique. Il occupe en majorité l'étage méditerranéen, entre 0 et 600 mètres d'altitude, et à proximité du littoral, dans les 100 premiers mètres. Au-delà de cet étage,

parfois observé jusqu'à 1500 mètres d'altitude en Corse, le Phyllodactyle d'Europe occupe les versants exposés sud, profitant de l'adret pour limiter les effets du climat (Delaugerre, 1984). La nuit, pour limiter les pertes de chaleur corporelle, *E. europaea* devient clair et s'appuie sur la conduction thermique, exploitant la chaleur stockée dans les roches durant la journée (Dial, 1978; Delaugerre, 1984). Au cours de l'année, le Phyllodactyle d'Europe adapte son rythme d'activité en fonction du macroclimat. Le macroclimat méditerranéen présente des maximums de température en été, pour les mois de juillet et d'août, et des minimums en janvier (Douguédroit & Zimina, 1987). Ainsi, les individus adultes ont tendance à fortement ralentir leur métabolisme et à limiter leurs activités en hiver (Delaugerre, 1984; Delaugerre, 2003; Salvidio *et al.*, 2011). Ce phénomène est moins observé chez les juvéniles.

Ainsi, la thermorégulation de *Euleptes europaea* est intrinsèquement liée à son environnement et au macroclimat associé, mais plus spécifiquement au microclimat qui caractérise son habitat.

2. Microclimat & microrefuges

La majorité des données climatiques provient de stations météorologiques, qui mesurent des paramètres tels que la température ou la pression atmosphérique à plusieurs mètres au-dessus du sol. Ces données, dites macroclimatiques, ne tiennent pas compte des variations locales et sont principalement utilisées pour analyser la répartition des espèces à une échelle régionale. À une échelle plus fine, les données de mésoclimat, relevées à quelques dizaines de centimètres du sol en dehors de l'influence directe de la végétation, permettent de caractériser les variations locales du climat régional, généralement à une échelle kilométrique. Enfin, le microclimat correspond aux conditions climatiques d'un environnement restreint, à l'échelle métrique. Il est défini par des mesures réalisées entre le premier mètre de sol et les premiers décimètres de la colonne d'air (Stoutjesdijk & Barkman, 2015; De Frenne *et al.*, 2025).

Ainsi, les données microclimatiques sont optimales pour l'étude de l'écologie de certaines espèces. Elles permettent une détermination plus fine des facteurs de la niche écologique (Finocchiaro *et al.*, 2024; Kemppinen *et al.*, 2024; De Frenne *et al.*, 2025). Cependant, ce concept reste sous-exploité, amenant à un manque de données microclimatiques, bien que des bases de données commencent à se développer (Lembrechts *et al.*, 2020). Les modèles de distribution d'espèces reposent principalement sur des données de nature macroclimatique, qui lissent les conditions climatiques à grande échelle. Cette approche peut engendrer de nombreux biais, en particulier lorsqu'elle omet les variations locales (Ashcroft *et al.*, 2009; Stoutjesdijk & Barkman, 2015; Greiser *et al.*, 2020; De Frenne *et al.*, 2025). En effet, certains microrefuges – de petites zones bénéficiant de conditions microclimatiques particulières – peuvent abriter des populations en limite ou en dehors de leur aire de répartition habituelle (Ashcroft, 2010; Stoutjesdijk & Barkman, 2015).

L'utilisation de petits capteurs thermique-hygrométriques s'est imposée dans l'acquisition de données microclimatiques. Ces capteurs peuvent être placés dans le milieu étudié, mais il est aussi possible d'équiper directement certains individus de capteurs afin d'obtenir des données des zones fréquentées (Willis *et al.*, 2009;

Fawcett *et al.*, 2019). De plus, ces capteurs peuvent fournir des données lors de périodes d'inactivité, d'hibernation ou dans des refuges difficilement accessibles (Robert & Thompson, 2003). Avec une version miniaturisée installée en sous-cutané, il est également possible de relever la température corporelle et de l'épiderme de l'individu équipé (Davidson *et al.*, 2003). Cependant, ces techniques impliquent de manipuler l'individu et ne sont pas applicables pour une espèce aussi petite que *E. europaea* (< 70 grammes), les capteurs ne pouvant pas dépasser 5% de la masse d'un individu (Lovegrove, 2009).

La compréhension du découplage existant entre le macroclimat et le microclimat, des phénomènes microclimatiques, ainsi que du lien entre le microclimat et les microrefuges revêt une importance majeure d'un point de vue écologique (Maclean *et al.*, 2021; Finocchiaro *et al.*, 2023; Finocchiaro *et al.*, 2024; Kemppinen *et al.*, 2024; De Frenne *et al.*, 2025).

3. Méthodes d'acquisition de données et de suivis

Le caractère discret du Phyllodactyle d'Europe en fait une espèce difficile à étudier. Cependant, plusieurs méthodes de suivi ont été mises au point : l'utilisation de gîtes artificiels, la réalisation de transects nocturnes ou encore l'utilisation de quadrats (Annexe 1) (Delaugerre, 1980; Astruc et al., 2009; Delaugerre, 2003; Cheylan et al., 2016). Néanmoins, les protocoles ne fournissent pas des données de même nature. L'utilisation de quadrats permet de caractériser les types d'habitats utilisés par les populations sans pour autant quantifier les effectifs de ces dernières (Delaugerre, 1980; Delaugerre, 2003). Les transects nocturnes permettent d'observer les individus en activité dans leur milieu. Ils permettent de mettre en évidence les zones naturellement occupées par les populations de Phyllodactyle d'Europe. Néanmoins, ces protocoles sont contraignants, car réalisés de nuit sur des îles parfois peu accessibles ou accidentés et sur une espèce discrète (Delaugerre, 2003; Astruc et al., 2009). Enfin, l'installation de gîtes artificiels permet d'estimer l'effectif d'une population dans leurs refuges journaliers, tout en s'affranchissant de certains biais tels que les variations liées aux conditions météorologiques et d'éviter les conditions difficiles du terrain nocturne (Cheylan et al., 2016). Cette méthode permet aussi d'observer davantage d'individus et de cas de recapture. En effet, cette espèce est relativement sédentaire, avec une faible capacité de colonisation. Comme durant les transects, cette méthode permet la réalisation de Capture-Marquage-Recapture (CMR) et de photo-identification d'individus (Cheylan et al., 2016; Monnet & Renet, 2022; Quessada et al., 2024).

⁻

¹ Voir appendice sur la photo-identification de *E. europaea* (p. 57)

III. Cadre d'étude

1. Initiative PIM

Initiative pour les Petites Iles de Méditerranée (PIM) est une organisation non gouvernementale (ONG) internationale qui a pour objectif principal la conservation des patrimoines naturels des petites îles de Méditerranée et de Macaronésie, ainsi que des espaces littoraux qui leur sont proches. Les activités d'Initiative PIM sont axées sur les îles dont la superficie est inférieure à 1000 hectares. Ces petites îles abritent généralement des écosystèmes isolés et constituent des sites refuges à fort enjeux pour la conservation de la biodiversité méditerranéenne. Initiative PIM vise à protéger ces espaces à l'échelle du bassin méditerranéen. Pour ce faire, elle intervient dans le cadre d'études de la biodiversité, en appui à la mise en place de systèmes de cogestion des sites protégés ou encore dans l'organisation d'opérations de restauration écologique. Ces actions se font généralement dans une démarche d'appui et d'aide aux gestionnaires des sites, et de mise en contact entre experts scientifiques et gestionnaires.

2. AGIR écologique

AGIR écologique est à l'interface entre aménagement et préservation de la biodiversité, à la fois bureau d'études et entreprise de travaux. Spécialisés dans les opérations de génie écologique, les écologues de la structure s'investissent dans toutes les formes d'expertises et de travaux liés à la biodiversité. Une double compétence qui permet de bénéficier de retours d'expérience précieux, tant dans la réalisation d'études (suivis, expertises faune et flore, études réglementaires), que dans le cadre de la mise en œuvre concrète d'actions adaptées aux exigences écologiques des espèces ciblées (audits écologiques, applications de mesures ERC, restauration d'habitats naturels, création d'habitats d'espèce...). Cette double compétence a été mise à plusieurs reprises au service d'Initiative PIM, à travers des projets de restauration de milieux insulaires, mais aussi de suivis de biodiversité, dont des suivis du Phyllodactyle d'Europe.

3. Objectifs de l'étude

Afin de préciser les résultats mis en avant par Quessada *et al.* (2024), des capteurs Thermocron® − Hygrochron™ iButton® ont été installés dans 29 gîtes artificiels présents sur l'île du Grand Rouveau.

L'intérêt de la présente étude est de mettre en relation les données thermiques relevées par ces capteurs avec les effectifs de Phyllodactyle d'Europe au sein des gîtes artificiels. L'objectif étant de comprendre dans quelle mesure les conditions thermiques journalières et les conditions thermiques au sein des gîtes influencent leur occupation par le Phyllodactyle d'Europe.

Afin de répondre à cette problématique, les étapes suivantes ont été réalisées :

Participation aux campagnes de suivis du Phyllodactyle d'Europe sur des îles de Méditerranée

- Tri et analyse des données thermiques des gîtes artificiels de l'île du Grand Rouveau
- Mise en parallèle des données thermiques avec les effectifs recensés au sein des gîtes artificiels

Matériel et méthodes

I. Site d'étude

L'île du Grand Rouveau (43°08' N, 5°77' E) fait partie de l'archipel des Embiez. Ce dernier est constitué de quatre autres îles : l'île des Embiez, l'île du Petit Rouveau, les îles du Grand et Petit Gaou ainsi que des îlots satellites (**Figure 3**).

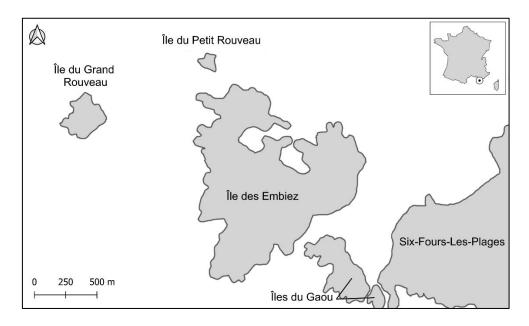


Figure 3 : Archipel des Embiez constitué des îles du Grand Rouveau, du Petit Rouveau, du Grand Gaou, du Petit Gaou et de l'île des Embiez (fond de carte © plage.tv)

L'île du Grand Rouveau est la propriété du Conservatoire du Littoral depuis 2000. Elle est gérée par la ville de Six-Fours-les-Plages et cogérée par Initiative PIM depuis 2021. Situé au large à l'ouest de Six-Fours-les-Plages (Var, France), l'archipel est compris dans le site Natura 2000 « Lagune de Brusc » (FR9302001) (Rivière *et al.*, 2021). Depuis 2003, l'espace marin entourant l'île est doté du statut de protection international de Site d'Importance Communautaire (compris dans le site Natura 2000 « FR9301997 » – Embiez Cap Sicié). En 2011, la richesse terrestre et marine sont reconnues par un classement en Aire Spécialement Protégée d'Importance Méditerranéenne (ASPIM) (Rivière *et al.*, 2021).

L'île du Grand Rouveau présente une superficie de 6,45 hectares avec un linéaire côtier de 1,6 kilomètre. À l'exception du phare qui domine l'île, les aménagements réalisés sont de faibles ampleurs, à savoir une maison en pierre locale, un chemin pavé en pierres et un débarcadère (Rivière *et al.*, 2021). Contrairement à l'île des Embiez, l'absence d'aménagements touristiques et la distance à la côte a grandement épargné l'île de toute pression anthropique, ce qui en fait une « île laboratoire » relativement idéale.

Dès 2013, les premiers suivis par gîtes artificiels pour le suivi du Phyllodactyle d'Europe ont été mis en place sur l'île. En parallèle, des campagnes d'arrachage de Griffes de sorcière (*Carpobrotus edulis*, Brown 1926) et d'éradication du Rat noir (*Rattus rattus*) ont été menées, s'achevant respectivement en 2015 et 2018. Ces campagnes avaient pour objectif de réduire la pression exercée par ces deux espèces exotiques envahissantes sur les populations patrimoniales de l'île, dont celles du Phyllodactyle d'Europe. Les suivis par gîtes avaient pour objectif initial d'évaluer l'efficacité de ces actions (Rivière *et al.*, 2016).

En 2022, une première étude sur les conditions environnementales favorisant utilisation de gîtes artificiels par *Euleptes europaea* a été réalisée et a mis en lumière l'importance des conditions thermiques (et certainement hygrométriques) sur le choix de gîte artificiel par les individus (Quessada *et al.*, 2024). La présente étude intervient dans le cadre de la thèse CIFRE de Julie Quessada intitulée « Dynamique et gestion des petites populations isolées : collecte et intégration des données pour la conservation du Phyllodactyle d'Europe » et encadrée par AGIR écologique et la Station d'Écologie Théorique et Expérimentale (SETE) du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) de Moulis (Ariège).

II. Acquisition et traitement des données de terrain

1. Suivis des gîtes et relevés d'effectifs

En 1980, les premières structures artificielles ont été mises au point sur l'île de Port-Cros, dans l'archipel des îles d'Hyères (Var, France). Elles consistaient en des entassements de pierres plates d'une longueur de quelques dizaines de centimètres. L'efficacité de cette méthode a été prouvée par une colonisation quasi-systématique par le Phyllodactyle d'Europe dans les quelques mois suivant leurs installations (Delaugerre, 1980). Depuis, dans une optique de suivi à long terme et de standardisation des relevés, la méthode a évolué et les gîtes artificiels se présentent dorénavant sous la forme d'un empilement de trois tuiles « canal » recouvertes de pierres (Figure 4) (Cheylan *et al.*, 2016).

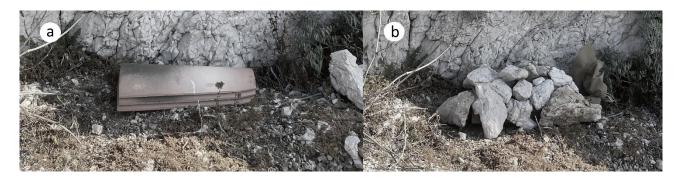


Figure 4 : Gîte artificiel de suivi ; a) laissé ouvert pour visualiser la structure ; b) recouvert de pierres tels qu'il l'est au cours du suivi

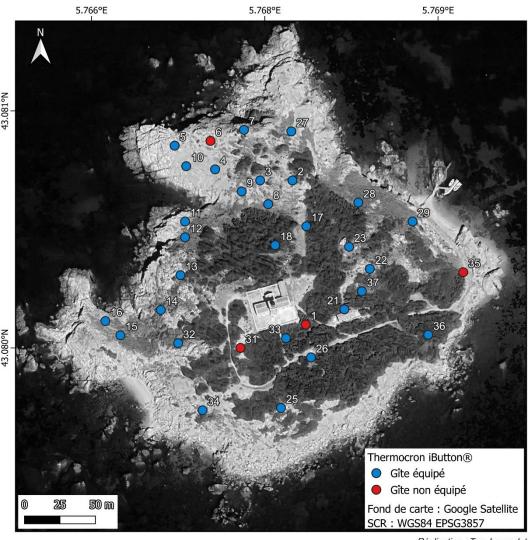
Initialement, l'île du Grand Rouveau a été équipée de 32 gîtes artificiels en 2013. Ils ont été disposés sur l'ensemble de l'île afin d'avoir une couverture de la majorité de ses habitats. Bien que des gîtes aient été ajoutés jusqu'au nombre de 35 en 2018, certains ont été détruits ou considérés comme non opérationnels. Aujourd'hui, 33 gîtes artificiels sont encore opérationnels.

Depuis la mise en place du suivi en 2013, la prospection des gîtes a été réalisée entre trois et cinq fois par an. À chaque prospection d'un gîte, les pierres recouvrant les gîtes sont délicatement enlevées, car des individus peuvent s'y cacher. Les trois tuiles sont ensuite déposées dans une boite afin de s'assurer qu'aucun individu ne s'échappe lors de l'ouverture du gîte. Le gîte est ouvert et tous les individus présents sont capturés et mis dans un sac en tissus en attendant d'être individuellement observés. Sur une fiche de suivi de gîte, les caractéristiques des individus sont relevées : taille de la tête au cloaque (en millimètre), classe d'âge (juvénile, subadulte ou adulte), sexe (déterminé chez les adultes à partir de caractéristiques sexuelles visibles) et des observations complémentaires comme la présence estimée d'œufs chez certaines femelles ou la présence d'une autotomie de la queue. Pour la photo-identification, des photographies du dos et de l'iris sont prises pour chaque individu. À la fin du suivi, le gîte est reconstruit et les individus sont replacés à l'intérieur de ce dernier. La manipulation d'espèce protégée est soumise à la réglementation française et à dérogation (Arrêté du 8 janvier 2021 fixant la liste des amphibiens et des reptiles représentés sur le territoire métropolitain protégés sur l'ensemble du territoire national et les modalités de leur protection).

Dans le cas de la présente étude, cinq relevés par gîte, réalisés le 6 novembre 2024, le 23 janvier 2025, le 22 avril 2025, le 3 juin 2025 et le 26 juin 2025, seront considérés, portant à 140 le nombre de données d'effectifs.

2. Données microclimatiques au sein des gîtes

Sur les 33 gîtes artificiels opérationnels de l'île du Grand Rouveau, 29 sont équipés de capteurs Thermocron® – HygrochronTM iButton® (2011 Maxim Integrated Products, modèle DS1923). La sélection des gîtes équipés a été effectuée de manière à refléter une large variabilité dans leur taux d'occupation par le Phyllodactyle d'Europe (Figure 5).



Réalisation : Tom Lagraulet

Figure 5 : Localisation des gîtes artificiels, équipés et non-équipés de capteurs Thermocron® – HygrochronTM iButton® sur l'île du Grand Rouveau

Après une période de calibrage, les capteurs ont permis de recenser les données thermiques et hygrométriques au sein des gîtes depuis le 14 août 2024. Les données thermiques ont été acquises à une fréquence de 30 minutes jusqu'au 23 janvier 2025 puis toutes les heures jusqu'au dernier relevé du 27 juin 2025. La fréquence d'une donnée par heure a été choisie. La précision des températures est de \pm 0,5 °C, pour une plage de température allant de - 10 °C à +65 °C.

Lors de l'ouverture des gîtes équipés d'un capteur Thermocron® – Hygrochron™ iButton®, ce dernier est récupéré et inséré dans un adaptateur USB. À partir du logiciel OneWireViewer (version 4.1.0), les données de température et d'humidité sont extraites. Le capteur est replacé dans le gîte lors de son réassemblage. Pour chaque gîte, ce sont près de 7500 données de températures qui ont été acquises sur la période d'étude, d'août 2024 à juin 2025.

Les données issues des différents relevés pour un même gîte ont été regroupées et harmonisées. Le gîte 3 a été exclu de l'étude en raison d'un manque de continuité dans les relevés, donnant *in fine* 28 gîtes de suivis utilisés. Toutes les dates ont été converties en heure UTC+0 (UTC+1 : heure d'hiver en France ; UTC+2 : heure d'été en France). Le reste du traitement des données a été effectué à l'aide du logiciel R et de l'interface RStudio© (*version 2025.05.1 Build 513*) (R Core Team, 2025) et des packages « dplyr » (Wickham *et al.*, 2023), « hms » (Müller, 2023), « lubridate » (Garret & Wickham, 2011) et « suncalc » (Thieurmel & Elmarhraoui, 2022).

Chaque mesure thermique enregistrée par le capteur Thermocron® – Hygrochron™ iButton® est associée à une date et une heure. Pour simplifier la création de variables et l'analyse des données, ces dernières ont été exprimées en jours juliens, en considérant le 1^{er} août comme jour julien 1. Les heures de lever (sunrise) et de coucher (sunset) du soleil sont obtenues grâce à la fonction « getSunlightTimes » du package « suncalc », en renseignant la date ainsi que les coordonnées géographiques (latitude et longitude) du site d'observation.

3. Données macroclimatiques pour le découplage thermique

Une sonde thermique (Lascar Electronics EL-USB-1) a été installée sur l'île du Grand Rouveau le 27 avril 2023. Elle est située au centre de l'île, proche du sol et sous couvert végétal pour la protéger du vent et de la pluie. Elle permet une acquisition de température à l'échelle macroclimatique, toutes les heures, entre -35 et $80\,^{\circ}$ C avec une résolution de $\pm\,0.5\,^{\circ}$ C. Les données sont récupérées grâce au logiciel EasyLog (*Software version 7.7*). Uniquement les données de la période de relevé microclimatique seront utilisées dans la présente étude.

À l'instar des données microclimatiques, ce sont également 7500 données qui ont été utilisées dans la présente étude.

IV. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisée sur le logiciel R et de l'interface RStudio© (*version 2025.05.1 Build 513*) (R Core Team, 2025) avec les packages généraux « dplyr » (Wickham *et al.*, 2023), « tidyr » (Wickham *et al.*, 2024) et « ggplot2 » (Wickham, 2016). Pour les analyses bayésiennes, les packages « brms » (Bürkner, 2017), « bayesplot » (Gabry & Mahr, 2025) et « loo » (Vehtari *et al.*, 2024) ont été utilisés. Enfin, l'analyse par le modèle GAMM a été menée à l'aide des packages suivants : « mgcv » (Wood, 2000) et « itsadug » (van Rij *et al.*, 2022).

1. Modèle Linéaire Généralisé Mixte Bayésien (GLMMB)

1.1. Hypothèses et création du modèle GLMMB

La présente étude vise à comprendre l'influence des paramètres thermiques sur les effectifs de Phyllodactyle d'Europe au sein de gîtes artificiels. Une première approche consiste à modéliser, par approche bayésienne, l'influence des paramètres thermiques, propres aux relevés mais également intrinsèques aux gîtes, sur les effectifs relevés. Pour ce faire, deux variables thermiques ont été créées. La variable T_{max} , qui correspond à la température maximale atteinte au sein du gîte, a été construite à partir des données enregistrées entre l'aube du jour de suivi (j) et l'aube du jour précédent (j-1). Elle correspond à une donnée thermique propre au relevé. La variable Q_{max} estime les 5% des températures les plus élevés atteintes au sein du gîte, sur l'ensemble de la période de suivi. Ainsi, Q_{max} , quant à elle, est une variable propre aux caractéristiques thermiques du gîte. Ainsi, chaque donnée d'effectif est associée à une valeur de T_{max} et de T_{max} 0 avec une valeur de T_{max} 1 répétée pour les différents relevés d'un même gîte (Tableau 2).

Tableau 2 : Variables utilisées pour modéliser l'influence des paramètres thermiques, propres aux relevés et intrinsèques aux gîtes, sur l'effectif pour l'approche bayésienne

Variable	Signification	Valeurs
id_gite	Identifiant du gîte	2 à 37
effectif	Nombre d'individus au sein du gîte le jour du relevé	0 à 45
date	Date du jour du relevé	-
T_{max}	Température maximale au sein du gîte la veille du jour du relevé (°C)] 12 ; 42 [
Q_{max}	5% des températures les plus hautes, au sein du gîte, sur l'ensemble du suivi (°C)] 26 ; 36 [

De ce fait, les relations entre les effectifs et les variables thermiques ont été modélisées à l'aide d'un Modèle Linéaire Généralisé Mixte Bayésien (GLMMB), ajustés par des méthodes de Monte Carlo par chaînes de Markov (MCMC) via le package « brms », utilisant le langage Stan comme moteur de calcul (Équation 1, Équation 2) (Bürkner, 2017). Les méthodes de Monte Carlo par chaîne de Markov (MCMC) servent à générer des échantillons qui approchent une distribution de probabilité multivariée cible (Karras et al., 2022). À chaque itération, la chaîne de Markov propose un nouvel ensemble de valeurs pour les paramètres du modèle, basé sur l'état précédent. Ces paramètres sont évalués en fonction de leur capacité à expliquer les données observées (Gallagher et al., 2009). Dans ces modèles, 3 chaînes de Markov de 2000 itérations chacune ont été utilisées (dont 1000 pour le warm-up).

Dans les modèles de la présente étude, une distribution binomiale négative a été associée aux données d'effectifs. Cette distribution est particulièrement appropriée pour modéliser des variables de comptage présentant une forte fréquence de petites valeurs et quelques observations de grande amplitude, pouvant entraîner une sur-dispersion des résidus du modèle (Zuur *et al.*, 2009). Dans ce modèle, les effets fixes

correspondent aux variables explicatives T_{max} , Q_{max} et le terme quadratique T_{max}^2 , introduits pour tenir compte de la relation non linéaire présumée entre cette variable et les effectifs. De plus, un effet aléatoire de type $(1 \mid id_gite)$ a également été spécifié afin de permettre une variabilité inter-gîtes. La formule utilisée dans le modèle « brm() » est la suivante :

$$effectif \sim Tmax + Tmax^2 + Qmax + (1 | id_gite)$$

Équation 1: Formule du GLMMB

En complément, l'équation mathématiques correspondant à la formule utilisée dans le modèle :

$$effectif_{ij} \sim NegBin(\mu_{ij}, \theta)$$

$$\log(\mu_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 \cdot Tmax_{ij} + \beta_2 \cdot Tmax_{ij}^2 + \beta_3 \cdot Qmax_{ij} + u_i$$

$$u_i \sim N(0, \sigma^2)$$

Équation 2 : Équation mathématique correspondant à la formule du GLMMB

avec μ_{ij} la valeur moyenne attendue de l'effectif (échelle log) pour le gîte i et le relevé j, β_0 l'intercept du modèle, β_x les effets linéaires ou quadratiques des paramètres, u_i l'effet aléatoire associé au gîte i suivant une distribution normale. Les effectif suivent une distribution négative binomiale de paramètre de dispersion θ .

1.2. Validation du modèle GLMMB

Pour s'assurer de la convergence d'un Modèle Linéaire Généralisé Mixte Bayésien, le paramètre le plus utilisé est le potentiel facteur de réduction \hat{R} de Gelman-Rubin (Gelman & Rubin, 1992; Brooks & Gelman, 1998; Vehtari et al., 2021). \hat{R} est calculé pour chaque paramètre du modèle. Il est défini comme le rapport entre l'écart-type du paramètre, en considérant l'ensemble des chaînes combinées, et la moyenne quadratique des écarts-types calculés séparément pour chaque chaîne. Un paramètre est bien estimé par le modèle si son $\hat{R} < 1.01$ (Vehtari et al., 2021). Toutefois, le critère de convergence \hat{R} ne suffit pas, à lui seul, à garantir la fiabilité de l'échantillon obtenu par la méthode MCMC (Vats & Knudson, 2021). En effet, une bonne convergence apparente ne garantit pas nécessairement que les inférences bayésiennes issues de cet échantillon soient robustes. Il faut également que la taille effective de l'échantillon ou Effective Sample Size (ESS) soit suffisamment grande pour que les estimations soient stables et précises. Une valeur de ESS supérieure à 400 par paramètre du modèle est recommandée (Vehtari et al., 2021).

Une évaluation visuelle de la convergence des chaînes peut également être réalisée en complément.

1.3. « Posterior predictive check »

Après s'être assuré que le Modèle Linéaire Généralisé Mixte Bayésien converge, il est nécessaire de réaliser un *posterior predictive check* (ou contrôle des prédictions *a posteriori*), basé sur les travaux de Rubin (1984), du modèle considéré. Le principe du *posterior predictive check* est de comparer les données simulées par le modèle à celles réellement observées afin de s'assurer que les simulations se rapprochent de la réalité (Gabry *et al.*, 2019; Berkhof *et al.*, 2000).

Afin d'évaluer plus précisément la performance prédictive d'un modèle, il est possible d'utiliser la validation croisée « Leave-One-Out » (LOO). Cette méthode consiste à retirer une observation du jeu de données, ajuster le modèle sur les données restantes, puis évaluer la capacité du modèle à prédire l'observation laissée de côté. En répétant ce processus pour chaque donnée, la LOO fournit une estimation robuste de la qualité prédictive hors échantillon. Vehtari et al. (2017) ont développé une méthode de validation croisée de type « Leave-One-Out » (LOO) adaptée aux modèles bayésiens, basée sur un échantillonnage d'importance lissé par la loi de Pareto (Pareto Smoothed Importance Sampling). Cette méthode permet d'évaluer la performance prédictive du modèle tout en limitant l'influence excessive de certains points de données. Grâce au package « loo », il est possible d'obtenir un indice \hat{k} pour chaque donnée et basé sur la LOO, qui estime si cette observation exerce une influence excessive sur l'ajustement d'un modèle bayésien (Vehtari et al., 2024). Pour un $\hat{k} < 0,5$, l'estimation est fiable et converge rapidement. Si $0,5 < \hat{k} < 1$, l'estimation est encore possible, mais moins stable et plus lente. Enfin, si $\hat{k} > 1$, l'estimation n'est pas fiable et peut conduire à des résultats erronés (Vehtari et al., 2017).

Une analyse visuelle de la courbe de densité des valeurs prédites par le modèle avec celles observées peut confirmer la justesse du modèle.

2. Modèle Additif Généralisé Mixte (GAMM)

2.1. Hypothèses et création du modèle

Afin de déterminer le rôle que joue le microclimat sur l'occupation des gîtes de suivis, il est intéressant de considérer le découplage entre les données macroclimatiques et microclimatiques au cours de la période de suivis. Comme le découplage ne suit probablement pas une relation linéaire avec le temps, un Modèle Additif Généralisé Mixte (GAMM) a été utilisé (Hastie & Tibshirani, 1986). En effet, le principe des modèles GAM est de remplacer les termes linéaires par des sommes de fonctions dites « *smooth terms* » afin de modéliser, de façon non-linéaire, la relation. Chaque fonction va approximer localement la relation. En ajoutant un effet aléatoire dit « mixte », le modèle devient un modèle GAMM.

Pour modéliser cette relation, plusieurs variables ont été utilisées (**Tableau 3**). Premièrement, les gîtes ont été classés selon leur attractivité. Un gîte dans lequel aucun individu n'a été observé durant l'ensemble de la période d'étude présente une attractivité « nulle ». Au-delà d'une moyenne de 5 individus observés au sein d'un gîte sur l'ensemble des relevés de la période, l'attractivité du gîte peut être considérée comme « forte », en deçà de ce seuil, comme « faible ». Ainsi, sur les 28 gîtes considérés, 8 ne sont pas attractifs, 14 le sont faiblement et 6 sont fortement attractifs. Pour chacune des trois classes d'attractivité, la variable T_m a été calculée en moyennant, à chaque heure, les températures enregistrées simultanément par l'ensemble des gîtes appartenant à la classe. La différence entre T_m et la température de la sonde T_s correspond au découplage thermique Δ_T .

Tableau 3 : Variables utilisées pour modéliser l'influence du découplage thermique au cours du temps sur l'attractivité du gîte pour l'approche non-linéaire

Variable	Signification	Valeurs
temps	Nombre de jours (en valeur fractionnaire) écoulé depuis le début du suivi	0 à 314
heure	Heure au sein du jour	1 à 24
T_{s}	Température de la sonde (°C)	[-0,3 ; 25]
T_m	Température moyenne des gîtes d'une même classe d'attractivité (nulle, faible, forte) (°C)] 5 ; 39 [
Δ_T	Différence de température entre T_m et la température de la sonde T_s $(T_m - T_s)$ (°C)] -1 ; 18 [
attractivité	Niveau d'attractivité des gîtes	Nulle, Faible, Forte

Les analyses ont été conduites à l'aide du package « mgcv » et de la fonction « bam », efficace pour des jeux de données importants (Wood, 2000; Pedersen *et al.*, 2019). Pour chaque terme lissé, ou *smooth term* « f () », il est possible de définir le nombre k de nœuds, c'est-à-dire le nombre de degrés de liberté maximal laissé au modèle pour estimer ce paramètre (Hastie & Tibshirani, 1986; Wood, 2017). Les paramètres de lissage ont été estimés par *Restricted Maximum Likelihood* (REML), pour éviter certains biais dans l'estimation des paramètres de lissage (Wood, 2011; Wood, 2017; Pedersen *et al.*, 2019).

Le découplage Δ_T , supposé suivre une distribution normale, a été modélisé selon plusieurs paramètres (Équation 3). Le premier, $f_{1,classe_i}(temps_i)$, consiste à estimer le découplage au cours du temps (pour l'ensemble de la période de suivi) pour chacune des classes d'attractivité. De plus, l'effet moyen des heures de la journée sur le découplage a également été déterminé pour les trois classes avec $f_{2,classe_i}(heure_i)$. Enfin, un effet aléatoire propre au jour a été considéré. Les données sont des séries thermiques temporelles. De ce fait, l'auto-corrélation intra-journalière des résidus a été considérée, en marquant le début des séries temporelles indépendantes (AR.start = TRUE). La formule générale du modèle pour l'observation i est la suivante :

$$\Delta_{T_i} = \beta_0 + \beta_{classe_i} + f_{1,classe_i}(temps_i) + f_{2,classe_i}(heure_i) + u_{jour_i} + \varepsilon_i$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$$
; $u_i \sim N(0, \sigma_{iour}^2)$

Équation 3 : Équation mathématique correspondant à la formule du GAMM

avec Δ_{T_i} l'écart pour l'observation i, β_0 l'intercept général du modèle, β_{classe_i} l'effet fixe de la catégorie de l'attractivité, $f_{1,classe_i}$ la fonction lisse (smooth term de dimension k = 40, du temps par catégorie), $f_{2,classe_i}$ la fonction lisse cyclique (smooth term circulaires, k = 24, de l'heure de l'observation i par catégorie), u_{jour_i} l'effet aléatoire propre au jour de l'observation i (supposé suivre une loi normale) et ε_i le bruit résiduel (supposé suivre une loi normale).

2.2. Validation du modèle

À partir d'une fonction d'auto-corrélation (ACF), il est possible d'estimer la corrélation entre les résidus d'une même série temporelle et d'extraire le coefficient de corrélation ρ. Cette analyse a été réalisée sur le modèle à l'aide des fonctions « start_value_rho() » et « acf_resid() » du package « itsadug » (van Rij *et al.*, 2022). La première fonction permet de visualiser et de déterminer le coefficient ρ qui sera renseigné dans le modèle « bam() » pour corriger le phénomène. La fonction « acf_resid » permet de représenter l'auto-corrélation des résidus au sein des séries temporelles, après correction. Il est également possible de déterminer ρ par calcul à partir des résidus d'un modèle non corrigé. Une auto-corrélation aussi faible que possible est recherchée.

La validation du modèle est réalisée avec la fonction « gam.check() » du package « mgcv ». Cette fonction permet de réaliser plusieurs diagnostics sur le modèle. Par défaut, « gam.check() » génère 4 graphiques résiduels (QQ-plot, distribution des résidus, la représentation des prédictions en fonction des observations et un graphique des résidus en fonctions des prédicteurs linéaires). De plus, la fonction fournit des informations sur l'optimisation de la sélection du lissage et effectue des tests diagnostiques pour vérifier si les choix de dimension de base sont adéquats (Wood, 2000). Parmi ces diagnostics, le k-index évalue la pertinence du nombre de nœuds k défini pour chaque *smooth term*. Cet indice est calculé à partir de k – 1 (nombre maximal de degrés de liberté autorisé) et du nombre effectif de degrés de liberté utilisés (edf; *effective degrees of freedom*). Un k-index inférieur à 1 peut indiquer que k est trop faible, ce qui limite la flexibilité du lissage et peut empêcher le modèle de capturer correctement la structure des données (Wood, 2000; Wood, 2017; Pedersen *et al.*, 2019). Cependant, dans certains cas, cette limitation est volontaire : réduire k permet de contraindre le lissage et d'obtenir uniquement une tendance générale plutôt qu'un ajustement très précis aux données.

Ces étapes de validation garantissent que le modèle final respecte les hypothèses statistiques et soit adapté à la structure des données.

Résultats

I. Données acquises lors de la période de suivi

1. Données d'effectifs et tendances générales

Sur la période de la présente étude, de novembre 2024 à juin 2025, ce sont 5 relevés d'effectifs au sein de 28 gîtes, équipés de capteurs Thermocron® – HygrochronTM iButton®, qui ont été réalisés, montant à 140 le nombre de données d'effectifs.

Le niveau d'occupation n'est pas homogène au sein des gîtes. Certains gîtes se démarquent par des valeurs moyennes d'effectifs importantes (\bar{e}), tels que le gîte 23 ($\bar{e} = 27.4 \pm 14.2$; max = 45), le gîte 5 ($\bar{e} = 26 \pm 3.5$; max = 29), le gîte 17 ($\bar{e} = 12 \pm 0.9$; max = 19), le gîte 2 ($\bar{e} = 9.6 \pm 6.4$; max = 17), le gîte 37 ($\bar{e} = 8.4 \pm 10.7$; max = 26) et le gîte 22 ($\bar{e} = 5.8 \pm 5.3$; max = 14) (Annexe 2). En revanche, dans 8 gîtes, aucun individu n'a été observé au cours des 5 relevés (gîtes 8, 11, 12, 15, 16, 25, 26, 27). Aucun lien entre la disposition spatiale des gîtes et leur attractivité ne semble se dessiner, mis à part la façade ouest avec les gîtes 11, 12, 15 et 16 qui n'ont jamais été occupés sur la période (Annexe 3) (Figure 6).

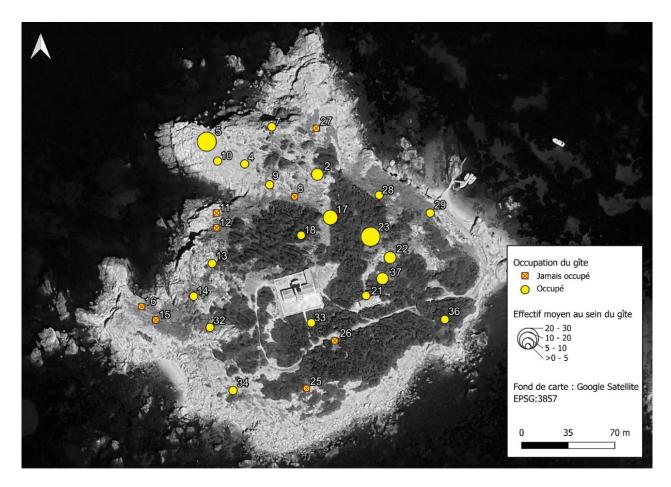


Figure 6: Répartition des gîtes de suivis et de leurs effectifs moyens sur les 5 relevés de la période d'étude avec distinction entre les gîtes jamais occupés et ceux occupés au cours des relevés, et des classes d'effectifs moyens d'occupation par gîte (>0-5; 5-10; 10-20 et 20-30)

Une tendance saisonnière a été observée sur les effectifs présents au sein des gîtes lors des relevés. En effet, un relevé a été effectué par saison, excepté pour le printemps durant lequel deux suivis ont été réalisés (Tableau 4).

Tableau 4 : Nombre total d'individus au sein des 28 gîtes de suivis au cours des 5 relevés de la période d'étude

Saison	Effectif total (session)
Automne (06/11/2024)	126
Hiver (23/01/2025)	75
Printemps (22/04/2025)	140
Printemps (03/06/2025)	107
Été (26/06/2025)	48

Les saisons les plus favorables à l'occupation des gîtes par le Phyllodactyle d'Europe semblent être le printemps et l'automne avec plus d'une centaine d'individus observés au sein des 28 gîtes lors des sessions

concernées. L'été est la saison présentant le plus faible effectif total observé avec seulement 48 individus sur l'ensemble des gîtes.

2. Données thermiques macroclimatiques et microclimatiques

2.1. Pour l'étude des paramètres thermiques, propres aux relevés et aux gîtes, favorables à l'occupation des gîtes artificiels par l'utilisation d'un modèle GLMMB

Les valeurs de Q_{max} sont intrinsèques aux gîtes, ainsi un total de 28 valeurs uniques de Q_{max} ont été calculées. À l'instar des effectifs, certains gîtes présentent des valeurs de Q_{max} plus importantes que d'autres. Les gîtes avec un Q_{max} élevé, c'est-à-dire les gîtes qui atteignent les 5 % de températures les plus hauts sur l'ensemble de la période de suivis sont le gîte 37 ($Q_{max} = 35,1$ °C), le gîte 25 ($Q_{max} = 31,1$ °C), le gîte 22 ($Q_{max} = 30,6$ °C), le gîte 8 ($Q_{max} = 30,2$ °C) et le gîte 29 ($Q_{max} = 30,1$ °C). Le gîte 15 présente la valeur de Q_{max} la plus petite ($Q_{max} = 26,6$ °C) (Annexe 4).

À chacune des 140 données de relevé, une valeur de T_{max} a été associée. Les gîtes dont les températures maximales étaient les plus élevées, en moyenne sur l'ensemble des 5 relevés (\overline{T}_{max}), sont : le gîte 37 (\overline{T}_{max} = 28,8 ± 11,2 °C; max = 40,1 °C), le gîte 25 (\overline{T}_{max} = 27,5 ± 5,5 °C; max = 34,6 °C), le gîte 22 (\overline{T}_{max} = 26,1 ± 10,6 °C; max = 40,1 °C), le gîte 8 (\overline{T}_{max} = 26 ± 10,3 °C; max = 40,6 °C) ou encore le gîte 23 (\overline{T}_{max} = 25,5 ± 11,2 °C; max = 41,6 °C). Il est intéressant de noter que le gîte 23, qui a atteint la plus haute température la veille d'un relevé (41,6 °C) parmi tous les gîtes, n'est pas le gîte le présentant la valeur la plus haute \overline{T}_{max} sur l'ensemble des relevés. Cette tendance est observée pour plusieurs gîtes.

Enfin, qu'il s'agisse des gîtes les plus chauds ou des plus froids par rapport à T_{max} , aucune tendance spatiale générale nette ne semble se dégage. Seul un léger regroupement de gîtes présentant des valeurs élevées de \overline{T}_{max} , comprenant les gîtes 37, 22, 23, 28 et 29, est localisé sur la façade Est de l'île (**Figure 7**).

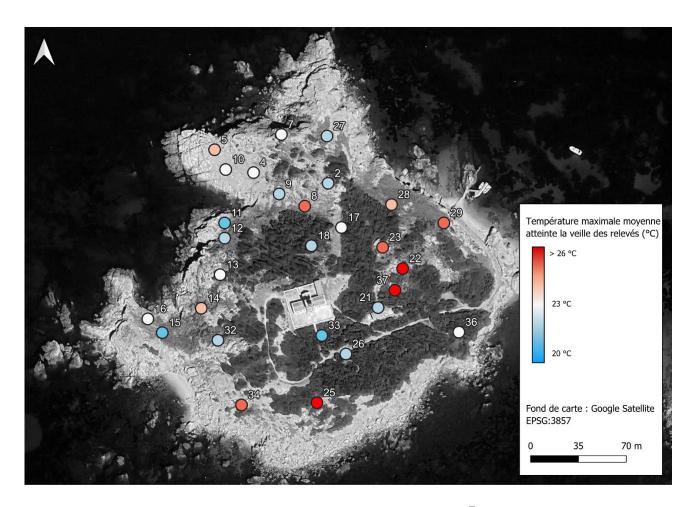


Figure 7 : Répartition des gîtes de suivis et leurs valeurs de \bar{T}_{max} associées

Enfin, il est possible de calculer moyenne des valeurs de T_{max} des relevés par saison. Ainsi, $\bar{T}_{max_{Automne}} = 21,56 \ (\pm 2,3 \ ; \ n = 28) \ ^{\circ}\text{C}, \ \bar{T}_{max_{Hiver}} = 14,3 \ (\pm 1,9 \ ; \ n = 28) \ ^{\circ}\text{C}, \ \bar{T}_{max_{Printemps}} = 24,4 \ (\pm 5,4 \ ; \ n = 56) \ ^{\circ}\text{C}$ et $\bar{T}_{max_{\text{Eté}}} = 34,9 \ (\pm 3,2 \ ; \ n = 28) \ ^{\circ}\text{C}.$

2.2. Pour l'étude du découplage thermique entre les gîtes et la sonde macroclimatique sur l'attractivité des gîtes par l'utilisation d'un modèle GAMM

Ce sont près de 29 profils de températures sur l'ensemble de la période de suivi qui ont été récupérés, pour l'ensemble des gîtes et la sonde. Ils ont été classés selon leur niveau d'attractivité et représentés sur la **Figure** 8. Pour alléger le graphique, seules les moyennes journalières de températures ont été considérées.

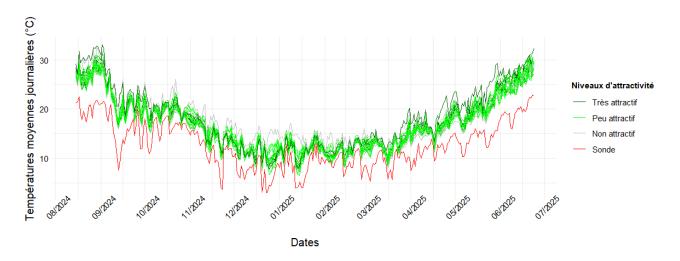


Figure 8 : Profils des températures moyennes journalières sur l'ensemble de la période de suivi. Les gîtes ont été classés selon leur niveau d'attractivité (nulle, faible et fort) et la sonde a été tracée en rouge.

Ainsi, les températures de la sonde sont globalement très inférieures à celles des gîtes, indépendamment des niveaux d'attractivité. Toutes les courbes suivent la même tendance thermique, avec des températures plus chaudes en été et plus froides en hiver. Les gîtes les plus attractifs semblent plus chauds au printemps et en été et assez froids en hiver.

Après avoir regroupé les gîtes selon leurs niveaux d'attractivité, ce sont au total 4 séries de données thermiques qui ont été utilisées : les températures de la sonde (T_s) , les moyennes des températures (T_m) des gîtes classés « non attractif » $(T_{m_{nulle}})$, « faiblement attractif » $(T_{m_{faible}})$ et « fortement attractif » $(T_{m_{forte}})$. Chaque série comporte environ 7550 données de température, une pour chaque heure entre août 2024 et juin 2025. Après avoir calculé le découplage Δ_T entre les températures de la sonde et celles de chaque classe, ce sont près de 22600 données qui ont été utilisées.

En moyenne, sur l'ensemble de la période, la température de la sonde T_s est de 12,6 (± 4,9) °C. Les valeurs moyennes des températures pour les classes sont plus élevées avec : $\overline{T_m}_{nulle} = 16,8$ (± 5,7) °C, $\overline{T_m}_{faible} = 17,0$ (± 5,8) °C et $\overline{T_m}_{forte} = 17,4$ (± 6,2) °C. Les gîtes classés comme les plus attractifs sont, en moyenne, plus chauds mais avec un recouvrement d'écart-type assez important.

III. Influence des températures, propres aux relevés et intrinsèques aux gîtes, sur les effectifs par l'utilisation d'un modèle GLMMB

1. Résultats du modèle GLMMB

1.1. Résumé et caractéristiques du modèle GLMMB

Le résumé des résultats du modèle est présenté dans le **Tableau 5** suivant. Les *estimates* correspondent aux coefficients de régression moyens calculés par le GLMMB pour les différents paramètres du modèle. Ils sont associés à leur erreur standard (*Est. error*). De plus, l'intervalle de crédibilité à 95 % de la distribution des *estimates* calculés est donné par la limite basse (*lower-95% CI*) et la limite haute (*upper-95% CI*). Les valeurs de \hat{R} (R-hat) et de l'*Effective Sample Size* (ESS), « *Bulk* » et « *Tail* », permettent d'estimer la convergence et la robustesse du modèle.

Tableau 5 : Résultats du modèle GLMMB incluant les estimates a posteriori, leurs erreurs standards, les intervalles de crédibilité à 95 % ainsi que les diagnostics de convergence (R-hat, ESS)

Hyperparamètres

	Estimate	Est. error	1-95% CI	u-95% CI	R-hat	Bulk_ESS	Tail_ESS
sd(Intercept)	2.42	0.48	1.66	3.48	1.00	472	1078

Coefficients de régression

	Estimate	Est. error	1-95% CI	u-95% CI	R-hat	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercept	-16.75	8.75	-33.94	0.87	1.01	749	1220
Tmax	0.40	0.08	0.25	0.55	1.00	2214	1692
Tmax ²	-0.01	0.002	-0.01	-0.005	1.00	2234	1748
Qmax	0.40	0.30	-0.22	0.97	1.01	756	1172

Paramètres de distribution

	Estimate	Est. error	1-95% CI	u-95% CI	R-hat	Bulk_ESS	Tail_ESS
shape	4.43	2.05	1.88	9.70	1.00	2023	1742

Pour l'ensemble des paramètres et des coefficients, les \hat{R} sont inférieurs ou égaux à 1.01, synonyme d'une bonne convergence des chaînes de Markov de Monte Carlo. Les valeurs de l'*Effective Sample Size* (ESS), sont toutes supérieures au seuil de 400, que ce soit pour la taille effective de l'échantillon « *Bulk* » ou la queue « *Tail* », confirmant la robustesse du modèle.

Les coefficients de régression moyens, ou « estimate », pour les paramètres du modèle sont également précisés avec leurs intervalles de confiance à 95 % et leurs distributions a posteriori ont été représentées dans la Figure 9. Pour le paramètre T_{max} , l'estimate a comme valeur moyenne 0,40 (\pm 0,08; $IC_{95\%}$ = [0,25; 0,55]). L'intervalle de confiance est strictement positif, ainsi l'effet de T_{max} sur l'effectif est significativement positif.

Pour T_{max}^2 , l'effet quadratique de T_{max} , l'estimate moyen est de -0,01 (± 0,002 ; $IC_{95\%}=$ [-0,01 ; -0,005]). De plus, l'intervalle de crédibilité de l'estimate de T_{max}^2 est strictement négatif, synonyme d'un effet concave de la courbe. L'effet quadratique de T_{max} est négativement significatif, mais bien plus faible que l'effet linéaire. Enfin, l'estimate moyen de la variable Q_{max} est de 0,40 (± 0,30 ; $IC_{95\%}=$ [-0,22 ; 0,97]). Cet intervalle comprenant 0, l'effet de Q_{max} a une tendance positive mais pas sans effet significatif.

La valeur « *shape* » correspond au paramètre de sur-dispersion de la distribution négative binomiale de l'effectif. L'*estimate* moyen s'élève à 4,43 (\pm 2,05 ; $IC_{95\%}$ = [1,88 ; 9,70]). Ainsi, il y a bien une sur-dispersion des données de comptages d'effectif, car la valeur reste faible et supérieure à 1. Ainsi, le choix de la distribution en négative binomiale de l'effectif dans le modèle est justifié.

Enfin, le paramètre « sd(Intercept) » correspond à l'écart-type de la distribution des intercepts aléatoires entre les 28 gîtes. L'estimate moyen de l'effet aléatoire est de 2,42 ($IC_{95\%}$ = [1,66; 3,48]) avec un intervalle de crédibilité strictement positif. Il y a donc bien un effet aléatoire significatif propre aux gîtes sur l'effectif. Des effectifs pouvant être jusqu'à environ 11 fois plus élevés dans certains gîtes ($e^{2,42}$ = 11), en raison d'un effet spécifique au gîte, indépendamment des autres variables explicatives du modèle.

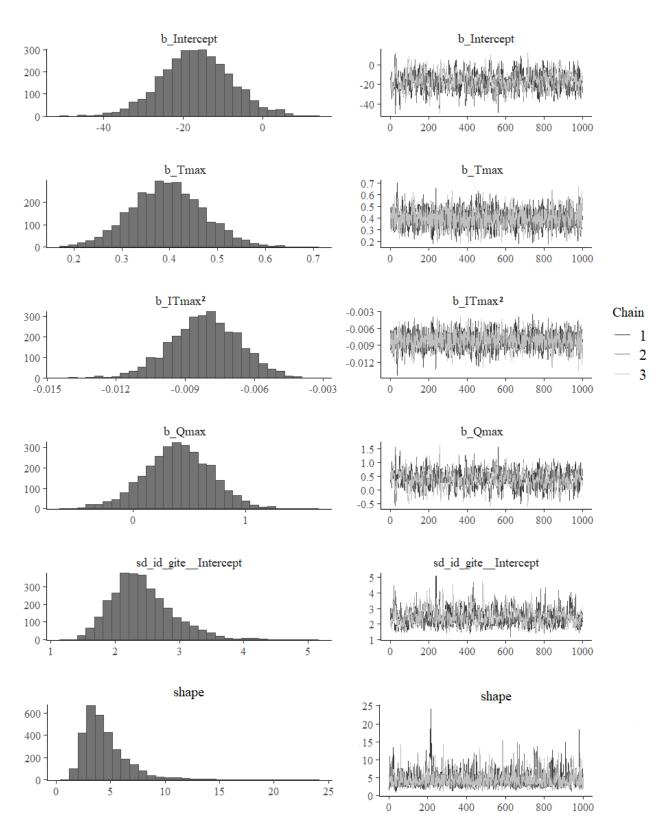


Figure 9 : Distributions a posteriori des paramètres du modèle (à gauche) et trace plots des chaînes de Markov (à droite) obtenus lors de l'échantillonnage bayésien sur 1000 itérations pour chaque chaîne.

1.2. Effet de T_{max} sur les effectifs au sein des gîtes

Comme indiqué précédemment, l'effet de la variable T_{max} est significativement positif avec un *estimate* moyen de 0,40. L'effet moyen de T_{max} sur l'effectif, en considérant son effet quadratique et en fixant Q_{max} à sa valeur moyenne ($\bar{Q}_{max} = 28.9$ °C), a été représenté (Figure 10).

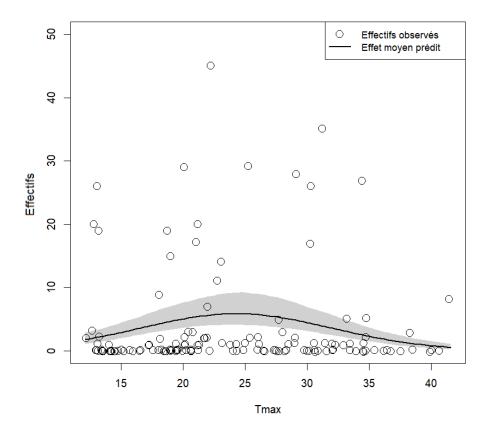


Figure 10 : Effet moyen de la variable T_{max} et de son terme quadratique, avec son intervalle de crédibilité à 95 % (en gris), sur les effectifs, avec Q_{max} fixé à sa moyenne (28,9 °C) et les effectifs observés représentés (N=140)

L'effet moyen de T_{max} est bien positif, avec des valeurs de T_{max} les plus favorables à l'occupation du gîte aux alentours de 24 °C (24,3 °C). L'effet quadratique de T_{max} , représenté par l'inflexion de la courbe, permet de mettre en évidence que des valeurs trop élevées ou trop basses de T_{max} mènent à une diminution des effectifs prédits. Enfin, il est important de noter que les effectifs prédits par le modèle n'atteignent pas les hautes valeurs observées d'effectifs.

Ainsi, la température maximale atteinte la veille du suivi influe positivement, dans une certaine mesure, sur l'occupation des gîtes lors du relevé.

1.3. Effet de Q_{max} sur les effectifs au sein des gîtes

La tendance de la variable Q_{max} est positive mais non significative avec un *estimate* moyen de 0,40. Cette tendance de Q_{max} sur l'effectif, en fixant T_{max} à sa valeur moyenne ($\overline{T}_{max} = 23,9$ °C) en considérant son effet quadratique moyen, a été représentée (Figure 11).

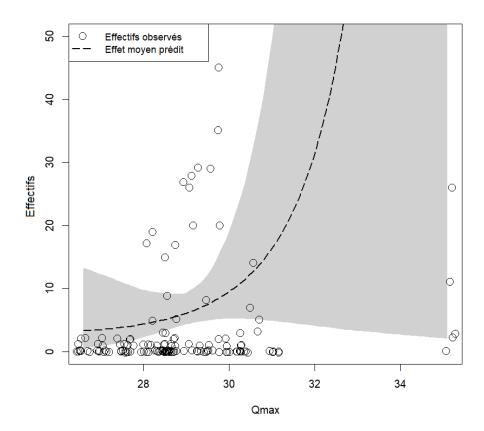


Figure 11 : Effet moyen de la variable Q_{max} et son intervalle de crédibilité à 95% (en gris) sur les effectifs, avec T_{max} fixé à sa moyenne (23,9 °C), le terme quadratique de T_{max} fixé à sa moyenne et les effectifs observés représentés (N=140)

Une tendance se dessine avec une augmentation des effectifs prédits pour des valeurs élevées de Q_{max} . L'effet de Q_{max} estimé par le modèle entre 28 et 31 °C présente des incertitudes plus faibles. De plus, les gîtes avec les effectifs les plus importants présentent des valeurs de Q_{max} comprises entre 28 et 31 °C, bien que l'effet de soit pas significatif.

2. Validité du modèle GLMMB

2.1. Résidus et densité

La distribution des résidus apparaît homogène et aucune structure particulière ne se dégage mis à part une légère tendance à la hausse. Ce qui indique une assez bonne adéquation globale du modèle (Figure 12.b). Par ailleurs, les densités des effectifs simulés par le modèle sont proches de celles observées pour les faibles effectifs. En revanche, pour les effectifs élevés, les densités des effectifs simulés s'éloignent davantage des valeurs observées, suggérant une représentation moins fidèle du modèle dans cette plage, traduisant une tendance à sous-estimer ou à mal représenter cette partie de la distribution (Figure 12.a).

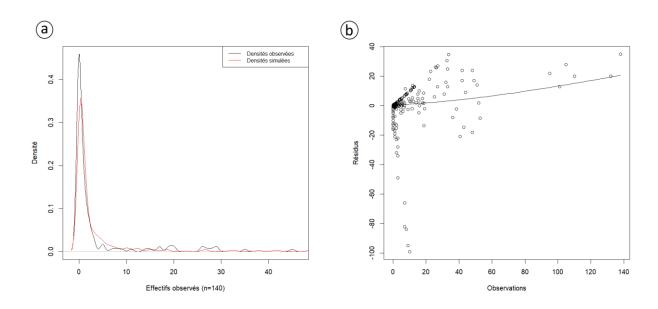


Figure 12 : Diagnostic visuel de la qualité du modèle a) Densités des valeurs d'effectif maximal observées et simulées (N= 140) ; b) Vérification de la répartition des résidus en fonction des effectifs observés au cours des relevés (N = 140)

2.2. Diagnostic Pareto-k

Les résultats du diagnostic de Pareto- \hat{k} , utilisé pour évaluer la fiabilité des estimations issues de la validation croisée LOO, indiquent que le modèle est globalement robuste. En effet, 137 observations (97,9 %) présentent des valeurs de $\hat{k} < 0,7$, ce qui traduit des estimations fiables. Seules 3 observations ont un \hat{k} compris entre 0,7 et 1, suggérant qu'elles sont relativement influentes, sans toutefois remettre en cause la validité globale du

modèle. La valeur moyenne de \hat{k} pour l'ensemble des données est de 0,29, ce qui confirme la fiabilité générale du modèle utilisé (**Figure 13**).

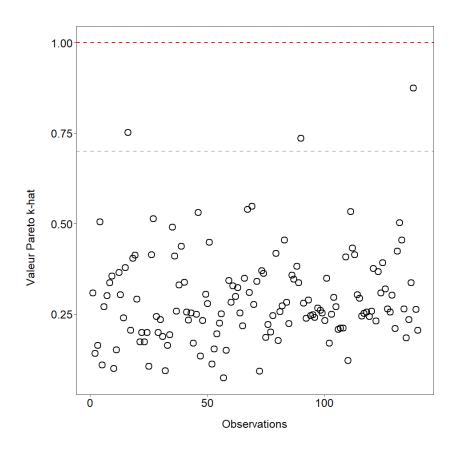


Figure 13: Résultats du diagnostic de Pareto- \hat{k} pour les données d'observation (N = 140), avec en gris le seuil de fiabilité de $\hat{k} = 0,7$ et le rouge le seuil critique de $\hat{k} = 1$

2.3. Prédictions des effectifs observés

Les prédictions des effectifs observés ont été représentées (Figure 14). La courbe de régression entre les observations et les prédictions, de formule y = 0.14 + 1.07x, présente une pente proche de 1 et une faible ordonnée à l'origine. Ainsi, le modèle semble globalement bien prédire les effectifs observés. Cependant, pour les effectifs élevés, l'incertitude autour des prédictions est nettement plus élevée, ce qui reflète une difficulté du modèle à simuler précisément ces valeurs hautes d'effectifs.

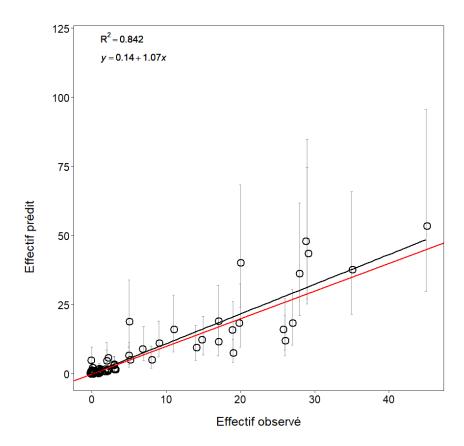


Figure 14: Représentation de effectifs prédits par le modèle GLMMB pour les valeurs d'effectifs observés (N=140), avec en noir la courbe de régression associée aux effectifs prédits en fonction des effectifs observés (y=1,07x+0,14) et en rouge la courbe linéaire (y=x)

III. Étude du découplage thermique entre la sonde macroclimatique et les gîtes, selon leur niveau d'attractivité, par l'utilisation d'un modèle GAMM

1. Résultats du modèle GAMM

1.1. Résumé et caractéristiques du modèle GAMM

Les résultats du modèle de type GAMM sont renseignés dans le Tableau 6 suivant :

Tableau 6 : Résultats du modèle GAMM incluant les estimates, leurs erreurs standards, les valeurs des tests de significativité (t-value, F, Pr(>|t|), p-value), les effets aléatoires et lissés (smooth terms) avec les degrés de liberté utilisés. Des caractéristiques générales sont renseignées (R^2 ajusté, score fREML)

Coefficients des paramètres

	Estimate	Erreur standard	t-value	Pr(> t)
Intercept (attract_nulle)	4.21	0.09	47.94	< 2e-16 ***
attract_faible	0.13	0.04	3.30	9.75e-4 ***
attract_forte	0.59	0.04	14.78	<2e-16 ***

Significativité approximative des *smooth terms*

	edf	Ref.df	F	p-value
s(temps): attract_nulle	7.76	9.40	19.84	< 2e-16 ***
s(temps): attract_faible	7.00	8.38	20.23	< 2e-16 ***
s(temps): attract_forte	8.32	10.14	28.09	< 2e-16 ***
s(heure): attract_nulle	7.47	22.00	53.66	< 2e-16 ***
s(heure): attract_faible	8.50	22.00	77.38	< 2e-16 ***
s(heure): attract_forte	10.47	22.00	104.26	< 2e-16 ***
s(jour)	305.69	314.00	66.49	< 2e-16 ***

R-sq. $(adj) = 0.791$	0.791
fREML	35135

Deviance explained	79.4%
Scale est.	1.7446

Premièrement, les effets fixes indiquent qu'en moyenne, le découplage pour la classe « nulle », utilisée comme référence, est de 4,21 (± 0,09) °C. Par rapport à cette référence, le découplage est légèrement plus élevé pour les gîtes faiblement attractifs (attract_faible), avec 0,13 (± 0,04) °C de plus en moyenne (p = 9,75 × 10⁻⁴), et beaucoup plus élevé pour les gîtes fortement attractifs (attract_forte), avec 0,59 (± 0,04) °C de plus en moyenne (p < 2 × 10⁻¹⁶). Ainsi, les moyennes du découplage vis-à-vis de la sonde sont : $\overline{\Delta_T}_{nulle}$ = 4,21 (± 0,09) °C, $\overline{\Delta_T}_{faible}$ = 4,34 (± 0,04) °C et $\overline{\Delta_T}_{forte}$ = 4,80 (± 0,04) °C.

Les *smooth terms* de « s(*temps*) » et de « s(*heure*) » sont toutes les deux significatives ($p < 2 \times 10^{-16}$). Ainsi, le découplage varie de façon non-linéaire au cours de la période de suivi (**Figure 15**) et selon l'heure de la journée

(Figure 16), de manière spécifique pour les trois classes d'attractivité. De plus, l'effet aléatoire « s(jour) » est significatif ($p < 2 \times 10^{-16}$), montrant une variabilité inter-journalière importante. Enfin, le modèle explique 79,1 % de la variance des données (R^2 ajusté = 0,791) et l'estimation de la variance résiduelle est de 1,74 % (*Scale est.*) Ces résultats indiquent que le modèle capture efficacement les variations temporelles et quotidiennes de l'écart thermique entre microclimat et macroclimat, pour les trois classes d'attractivité.

1.2. Tendance annuelle du découplage des gîtes avec la sonde macroclimatique pour les différentes classes d'attractivité

La **Figure 15** représente les effets partiels (ξ) du temps, pour chaque classe de gîte, sur le découplage. Les effets partiels sont exprimés en degrés Celsius et représentent la déviation estimée par le modèle par rapport à la moyenne prédite du découplage, lorsque les autres effets sont fixés à leurs moyennes (moyennes du découplage : $\overline{\Delta_T}_{nulle} = 4,21 \ (\pm 0,09) \,^{\circ}\text{C}$, $\overline{\Delta_T}_{faible} = 4,34 \ (\pm 0,04) \,^{\circ}\text{C}$ et $\overline{\Delta_T}_{forte} = 4,80 \ (\pm 0,04) \,^{\circ}\text{C}$). La déviation (en $^{\circ}\text{C}$) par rapport à la moyenne est renseignée sur l'axe vertical.

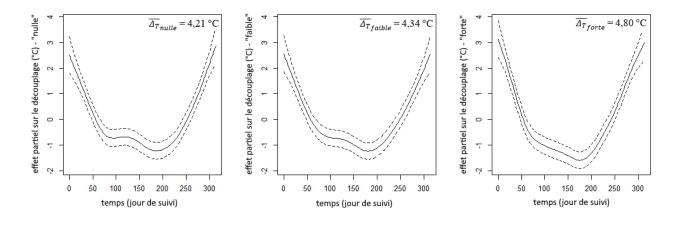


Figure 15: Effets partiels du temps sur le découplage par rapport à leurs moyennes estimés par le modèle GAMM, pour les trois classes d'attractivité (Nulle à gauche, Faible au centre et Forte à droite), avec le jour 1 correspondant au 15 août 2024 (date du début de l'acquisition des données thermiques au sein des gîtes)

Pour les trois classes se dessine une tendance en U pour l'ensemble de la période de suivi. Le découplage est le plus important en été (au début et à la fin de la période du suivi) et diminue en hiver (centre de la courbe). L'amplitude et le niveau moyen du découplage diffèrent toutefois selon la classe. Les gîtes fortement attractifs présentent un effet partiel maximal de +3,13 °C ($IC_{95\%}=[2,42;3,84]$), contre +2,55 °C ($IC_{95\%}=[1,86;3,24]$) et +2,86 °C ($IC_{95\%}=[2,16;3,56]$) respectivement pour les gîtes faiblement attractifs et non-attractifs. Le découplage hivernal est moins important avec des effets partiels plus bas pour les gîtes fortement attractifs avec -1,59 °C ($IC_{95\%}=[-1,92;-1,26]$) contre -1,23 °C ($IC_{95\%}=[-1,55;-0,91]$) pour les gîtes peu attractifs et enfin -1,22 °C ($IC_{95\%}=[-1,54;-0,89]$) pour les gîtes non-attractifs. Cela traduit une plus grande variation saisonnière

du découplage pour les gîtes les plus attractifs. Bien qu'ils soient en moyenne déjà plus chauds, ils se réchauffent plus en été que les autres classes de gîtes. L'hiver, le phénomène inverse se produit et ils perdent plus de degrés que les gîtes faiblement attractifs ou non-attractifs. Néanmoins, malgré cette perte plus importante, les gîtes attractifs restent en moyenne légèrement plus chauds l'hiver, avec un découplage minimale atteint de +3,21 °C ($IC_{95\%}=[2,88;3,54]$) contre +3,11 °C ($IC_{95\%}=[2,79;3,43]$) pour les gîtes faiblement attractifs et +2,99 °C ($IC_{95\%}=[2,67;3,32]$) pour les non-attractifs.

1.3. Tendance journalière du découplage des gîtes avec la sonde macroclimatique pour les différentes classes d'attractivité

Enfin, la **Figure 16** représente la dynamique horaire par rapport à la moyenne quotidienne, calculée sur l'ensemble des jours du suivi. Elle est exprimée par l'effet partiel (ξ) de l'heure de la journée sur le découplage avec la sonde, pour chaque classe de gîte.

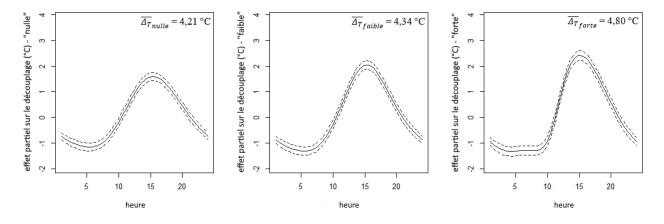


Figure 16 : Effets partiels de l'heure au cours de la journée (heures en UTC+0) sur le découplage, estimés par le modèle GAMM, pour les trois classes d'attractivité (Nulle à gauche, Faible au centre et Forte à droite)

Les tendances sont similaires pour les trois classes, avec une forme en cloche caractéristique des profils de température journaliers. Visuellement, les gîtes considérés comme très attractifs présentent une courbe plus resserrée autour de la valeur maximale, synonyme d'une augmentation forte du découplage sur une période restreinte.

Le découplage est plus marqué pour les gîtes faiblement attractifs et encore davantage pour ceux très attractifs. En effet, les effets partiels (ξ) maximaux atteints sont de : +2,41 °C ($IC_{95\%} = [2,22;2,59]$, heure = 14 UTC+0) pour les gîtes très attractifs, +2,03 °C ($IC_{95\%} = [1,86;2,20]$, heure = 14 UTC+0) pour ceux faiblement attractifs et enfin +1,58 °C ($IC_{95\%} = [1,42;1,74]$, heure = 14 UTC+0) pour les gîtes non-attractifs. En revanche, une différence notable d'effet partiel durant les périodes froides de la journée apparaît entre les gîtes attractifs,

fortement ou faiblement, et ceux non-attractifs. Les effets partiels les plus bas sont de : -1,31°C ($IC_{95\%} = [-1,50; -1,13]$, heure = 3 UTC+0) pour les gîtes très attractifs, -1,30°C ($IC_{95\%} = [-1,47; -1,13]$, heure = 4 UTC+0) pour les gîtes faiblement attractifs et enfin -1,15°C ($IC_{95\%} = [-1,30; -0,99]$, heure = 4 UTC+0) pour les non-attractifs. Les effets partiels sont les plus importants (en valeur absolue) pour les gîtes très attractifs, de fait, ce sont les gîtes avec la plus grande amplitude journalière. En prenant compte les moyennes du découplage et des effets partiels (ξ), les gîtes fortement attractifs restent plus chauds que les autres durant la nuit ($(\overline{\Delta_T}_{forte} + \xi_{forte}) - (\overline{\Delta_T}_{faible} + \xi_{faible}) = +0,45$ °C par rapport aux gîtes faiblement attractifs). Les gîtes non occupés présentent les mêmes températures que ceux faiblement occupés : $(\overline{\Delta_T}_{nulle} + \xi_{nulle}) - (\overline{\Delta_T}_{faible} + \xi_{faible}) = +0,02$ °C. De plus, en moyenne, les gîtes fortement attractifs refroidissent plus vite et atteignent leurs minimums de températures à 3 heures contre 4 heures pour les deux autres classes.

Ainsi, un gîte très attractif commence à chauffer plus tardivement, aux alentours de 10 heures (UTC+0) — contre 8 heures (UTC+0) pour les deux autres classes, et atteint le maximum de température à la même heure que les autres gîtes, soit 14 heures (UTC+0). Le réchauffement est donc plus rapide pour cette classe de gîtes. De plus, le minimum de température semble être atteint plus rapidement, à 3 heures (UTC+0) du matin pour les gîtes très attractifs — contre 4 heures (UTC+0) pour les autres gîtes. L'inertie thermique est donc moindre pour les gîtes très attractifs, en comparaison aux autres gîtes, avec un réchauffement et un refroidissement rapides. De ce fait, un gîte très attractif présente des périodes froides plus chaudes et plus longues.

2. Validité du modèle GAMM

2.1. Auto-corrélation

La fonction « start_value_rho() » du package « itsadug » appliquée sur le modèle GAMM estime une valeur de ρ d'environ 0,41 (**Figure 17.a**). Par méthode de calcul basée sur les résidus, la valeur de ρ obtenue est 0,86. Ainsi, une valeur intermédiaire de 0,55 pour ρ a été choisie arbitrairement pour corriger l'auto-corrélation des données au sein des séries temporelles. Les résultats de l'ACF avant et après correction (ρ = 0,55) sont représentés sur la **Figure 17**.

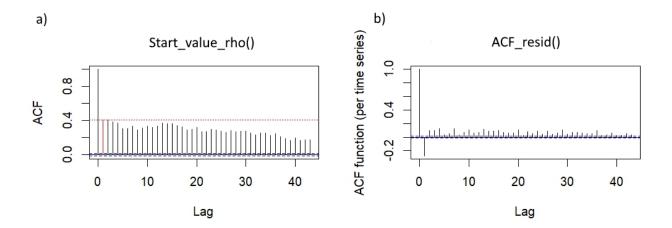


Figure 17: Résultats du diagnostic d'auto-corrélation des résidus du modèle GAMM. a) La représentation de l'auto-corrélation des résidus avant correction du modèle et détermination de $\rho = 0,41$; b) La représentation de l'auto-corrélation des résidus après correction ($\rho = 0,55$).

Après correction faite, le coefficient d'autocorrélation reste autour de 0,1 ou inférieur, ce qui indique que l'ajustement a efficacement réduit l'autocorrélation dans le modèle final.

2.2. Diagnostic « gam.check() »

La fonction « gam.check() » du package « mgcv » permet un diagnostic de la qualité du modèle au vue des hypothèses choisies. Les résultats sont compilés dans le **Tableau 7**:

Tableau 7 : Résultats du diagnostic « gam.check() » du modèle GAMM pour les smooth terms

smooth terms	k'	edf	k-index	p-value
s(temps): attract_nulle	39	7.76	0.31	<2e-16 ***
s(temps): attract_faible	39	7.00	0.31	<2e-16 ***
s(temps): attract_forte	39	8.32	0.31	<2e-16 ***
s(heure) : attract_nulle	22	7.47	0.99	0.3
s(heure) : attract_nulle	22	8.50	0.99	0.3
s(heure): attract_nulle	22	10.47	0.99	0.4
s(jour)	314	305.69	NA	NA

Le diagnostic des effets lissés pour « s(temps) », avec un k-index de 0,31 ($p < 2 \times 10^{-16}$), indique que la valeur k choisies pourrait être insuffisante pour capturer toute la variabilité de ces effets. Or, le nombre de degrés de liberté (edf) utilisés par le modèle restent bien inférieur au nombre autorisé k'. Seulement la tendance de l'effet

sera exploitée. En revanche, les effets lissés pour « s(heure) » ne montrent pas de signe de sousdimensionnement (k-index = 0,99 et p > 0,05). Le gradient de convergence renseigné par « gam.check() » est proche de zéro, synonyme d'une optimisation fiable.

La fonction « gam.check() » renvoie également quatre graphiques de diagnostic (Figure 18).

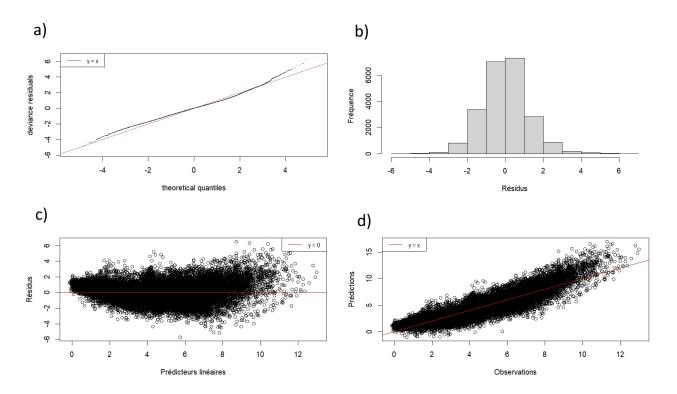


Figure 18 : Diagnostics du modèle GAMM par « gam.check() » avec : a) Représentation des résidus des valeurs de découplage du modèle GAMM en fonction des résidus théoriques de la distribution choisie pour le découplage ; b) Distribution des résidus du modèle GAMM ; c) Représentation des résidus du modèle GAMM en fonction des prédicteurs linéaires ; d) Représentation des données de découplages prédites par le modèle GAMM en fonction des données de découplages observées.

L'analyse des diagnostics graphiques issus de « gam.check() » suggère que l'hypothèse gaussienne est appropriée pour les données de découplage observées. La distribution des résidus apparaît globalement symétrique autour de zéro et ne présente pas de déviation marquée par rapport à la normalité. Quelques résidus ne sont pas compris dans l'intervalle [-2; 2], ce qui peut indiquer une variance légèrement sous-estimée (Figure 18.b). Aucune structure résiduelle notable n'est détectée en fonction des prédicteurs linéaires, ce qui confirme la pertinence d'une approche de modélisation non linéaire (Figure 18.c). Une légère hétéroscédasticité est observée pour les valeurs extrêmes de découplage (> 10 °C), dont la fréquence reste faible, ce qui pourrait expliquer une précision prédictive réduite dans cette plage (Figure 18.a.d).

Le Modèle Additif Généralisé Mixte (GAMM) utilisé s'avère approprié pour modéliser le découplage, capturant efficacement les variations non linéaires tout en tenant compte de la structure aléatoire des données.

Discussion

1. Inertie thermique annuelle dans la sélection d'habitat par le Phyllodactyle d'Europe

À travers l'étude du découplage, il est possible de comprendre les tendances de l'inertie thermique au sein des gîtes artificiels et de déterminer les préférences thermiques du Phyllodactyle d'Europe. La sonde témoin est située proche du sol, protégée de toutes perturbations climatiques (pluie, vent, ensoleillement, ...). Elle s'affranchit donc des paramètres microclimatiques intrinsèques aux gîtes artificiels. De ce fait, les variations du découplage sont dues exclusivement aux variations thermiques microclimatiques. Les gîtes très attractifs présentent en moyenne des températures plus élevées. Le choix d'un habitat présentant des températures chaudes est déjà connu chez d'autres espèces de geckos rupicoles telles que Tarentola mauritanica (Gil et al., 1994; Arad et al., 1997), Hemidactylus turcicus (Hitchcock & McBrayer, 2006) ou encore Oedura lesueurii (Downes & Shine, 1998). Ainsi, la répartition au sein des gîtes par E. europaea est influencée thermiquement, avec des gîtes préférés plus découplés et plus chauds. Ce résultat est en accord avec les précédents travaux sur l'écologie thermique de E. europaea, menés par Delaugerre (1984) et Quessada et al. (2024), qui soulignaient l'importance des facteurs environnementaux propices aux températures chaudes. De plus, les gîtes très attractifs offrent également une plus grande amplitude thermique. En effet, la présente étude démontre que ces gîtes présentent la variabilité du découplage la plus importante au cours des saisons (maximal en été et minimal en hiver). Cette caractéristique offre la possibilité à E. europaea de thermoréguler différemment et efficacement selon les saisons. En été, à l'instar des autres reptiles, E. europaea peut atteindre plus facilement des températures suffisantes pour le bon fonctionnement de son métabolisme (Autumn & De Nardo, 1995; Webb & Shine, 1998; Mondal & Rai, 2001; Herrel et al., 2007). En revanche, en hiver, les températures sont plus basses et sont propices à l'hibernation des individus adultes (Delaugerre, 1980). Néanmoins, les gîtes les plus sélectionnés par E. europaea restent les plus chauds en hiver. Une étude de Nordberg et Schwarzkopf (2019) a mis en évidence que la thermorégulation chez le gecko nocturne Gehyra dubia était plus efficace en hiver. Ainsi, les gîtes proposant les températures les plus hautes en hiver seraient appréciés pour la thermorégulation, permettant à E. europaea d'atteindre et de maintenir plus facilement la température corporelle souhaitée. La température opérative minimale en hiver pour cette espèce n'a fait l'objet d'aucune étude. Cependant, Delaugerre (1980) a observé certains individus actifs de nuit, avec des températures corporelles avoisinant 10 °C. Dans la même étude, Tarentola mauritanica a été observée en activité avec des températures ambiantes aux alentours de 5 °C. En revanche, la préférence d'un habitat le plus chaud possible pourrait engendrer des effets néfastes pour le métabolisme, comme il a déjà été observé chez des reptiles diurnes comme Podarcis muralis (Perry et al., 2025). Des recherches complémentaires, en particulier durant les périodes froides, seraient nécessaires pour préciser les critères thermiques de sélection d'habitat de E. europaea. La détermination de la température minimale corporelle à partir de laquelle les Phyllodactyles

entrent en activité, en lien avec la thermorégulation de la journée passée, permettrait de comprendre davantage le rôle du choix du gîte dans l'écologie de l'espèce.

2. Profil thermique journalier recherché par le Phyllodactyle d'Europe

Le cycle d'activité journalier de E. europaea a déjà été étudié (Delaugerre, 1980, Delaugerre, 1984; Salvidio et al., 2011). Le spectre d'activité de l'espèce est essentiellement nocturne (Delaugerre, 1984). La présente étude démontre, qu'en moyenne sur la période d'étude, les gîtes sont en plein refroidissement la nuit jusqu'à atteindre une température minimale aux alentours de 5 et 6 heures (UTC+2). Parmi eux, les gîtes occupés (faiblement et fortement attractifs) sont ceux présentant une plus grande perte thermique, relativement à leurs moyennes. Cependant, en moyenne, et malgré une plus grande amplitude thermique, les températures les plus froides atteintes au sein des gîtes fortement occupés restent bien supérieures à celles des gîtes peu occupés (+0,45 °C) ou non-occupés (+0,43 °C). Ainsi, des températures nocturnes élevées semblent être appréciées par E. europaea, sans pour autant être discriminant dans l'occupation des gîtes (le découplage pour les gîtes faiblement attractifs est quasi-égal à celui des gîtes non-occupés : +0,02 °C). Ici encore, certains reptiles diurnes tels que Podarcis muralis ont présenté une préférence pour les habitats les plus chauds durant la nuit, même si néfastes pour leur santé (Perry et al., 2025). Il est possible que ce comportement soit également présent chez le Phyllodactyle d'Europe, à l'instar du gecko nocturne Gehyra dubia qui préfère occuper des microclimats chauds la nuit (Nordberg & Schwarzkopf, 2019). De plus et comme dit précédemment, E. europaea peut consacrer plusieurs heures de la nuit à la chasse, en dehors des gîtes, pouvant réduire le rôle joué par les températures nocturnes au sein des gîtes. L'inertie moindre des gîtes très attractifs — caractérisée par une capacité de réchauffement rapide (≈ 2h en moins que les autres gîtes pour atteindre la température maximale) et un refroidissement plus rapide avec un minimum atteint plus tôt (\approx 1h d'avance) — offre à E. europaea la possibilité de thermoréguler efficacement à des températures élevées en journée, tout en limitant le risque de surchauffe, potentiellement létale chez les reptiles (Doucette et al., 2023). L'installation des gîtes artificiels doit être réfléchie pour permettre une amplitude journalière thermique maximale. Ceci peut être traduit par une exposition maximale à l'ensoleillement – aux alentours de 12 heures (UTC+2) – avec également de la végétation environnante permettant de refroidir le gîte plus rapidement par transpiration (Lin et al., 2017). Cependant, il convient de rappeler que l'effet observé n'est qu'une moyenne. La variabilité inter-saisonnière, connue pour influencer le cycle d'activité de E. europaea (Knoepffler, 1973; Delaugerre, 1984; Salvidio et al., 2011), pourrait également modifier les profils thermiques journaliers recherchés. De ce fait, il est ainsi possible que les profils thermiques journaliers appréciés au sein des gîtes artificiels par E. europaea diffèrent selon les saisons. En effet, l'étude de Rock et al. (2000) sur le gecko Hoplodactylus maculatus et celle de Hitchcock et McBrayer (2006) sur l'Hemidactylus turcicus démontrent des températures préférées différentes selon les saisons. D'autres paramètres chez ces espèces tels que le sexe de l'individu et l'état reproductif peuvent

également entrer en compte (Rock *et al.*, 2000; Hitchcock & McBrayer, 2006). Il serait pertinent de s'intéresser plus en détail au rôle de ces facteurs sur l'écologie thermique du Phyllodactyle d'Europe ainsi qu'aux différents profils thermiques recherchés selon des saisons.

3. Importance des températures chaudes dans la sélection des gîtes artificiels par le Phyllodactyle d'Europe

La variable T_{max} , propre à chaque gîte et à chacun des relevés d'effectifs, permet de caractériser les températures hautes au sein des gîtes artificiels. En effet, la thermorégulation est essentielle chez les espèces ectothermes puisqu'elle permet d'optimiser leurs processus physiologiques (Autumn & De Nardo, 1995; Webb & Shine, 1998; Mondal & Rai, 2001; Herrel et al., 2007). C'est une variable importante car les températures chaudes sont plus limitantes chez les reptiles (risque de surchauffe létale) que les températures froides. La thermorégulation peut varier selon le sexe ou la période de reproduction chez les femelles. Ainsi, les températures chaudes jouent un rôle clef dans ce mécanisme. Pour l'espèce Hemidactylus turcicus, les températures préférées seraient en moyenne de 29,5 °C (Hitchcock & McBrayer, 2006). Cette valeur est très proche de la température ambiante préférée par la Tarentola Mauritanica de 30°C en Crète (Arad et al., 1997) contre 32°C en Espagne (Gil et al., 1994). La présente étude met en évidence une température maximale enregistrée la veille d'un relevé (T_{max}) , favorable à la présence d'individus de 24,3 °C. Il convient toutefois de noter que T_{max} identifiée, effet moyen annuel, ne correspond pas directement à une température préférée issue de tests comportementaux, mais plutôt à une valeur supposée favorable et observée dans les gîtes. Néanmoins, le Phyllodactyle d'Europe semble être attiré par des températures plus basses que ces deux espèces, également présentes sur certaines îles de Méditerranée (Delaugerre & Corti, 2020). L'étude de Delaugerre (1984) a mis en évidence que le Phyllodactyle d'Europe est l'espèce qui thermorégule le plus efficacement la nuit, donc pour des températures froides, en comparaison avec l'Hemidactylus turcicus et la Tarentola Mauritanica. L'effet quadratique de T_{max} montre une diminution des effectifs prédits au-delà de 24,3 °C. Bien que la température T_{max} de 24,3 °C soit une moyenne sur l'année, son effet quadratique souligne le risque de surchauffe auquel peuvent s'exposer les reptiles au sein d'habitats trop chauds (Doucette et al., 2023). De plus, les effectifs prédits par le modèle GLMMB restent inférieurs aux effectifs observés, et certains gîtes présentant ces températures ne sont pas occupés. Ainsi, la variable T_{max} ne saurait, à elle seule, expliquer les effectifs observés au sein des gîtes. D'autres facteurs pourraient intervenir dans la sélection de l'habitat comme la végétation environnante aux gîtes artificiels, démontré par Quessada et al. (2024) pour les populations de E. europaea des îles d'If (Bouches-du-Rhône, France) et du Grand Rouveau (Var, France). Certaines espèces végétales pourraient jouer un rôle de refuge ou de terrain de chasse pour E. europaea (Deso et al., 2023) ou de refroidissement par transpiration (Lin et al., 2017). L'humidité, relevée par les capteurs Thermocron® – Hygrochron™ iButton®, n'a pas été considérée dans la présente étude. Ce facteur environnemental, pouvant être induit en partie par la végétation, pourrait également jouer un rôle dans la sélection d'habitat par *E. europaea*.

4. Tendance saisonnière dans l'occupation des gîtes artificiels

Le printemps apparaît comme la saison la plus propice à l'occupation des gîtes artificiels. En effet, cette saison compte le plus grand nombre d'individus observés dans les gîtes suivis, avec un total de 140 individus (relevé d'effectifs du 22 août 2025). Or, la valeur de T_{max} la plus favorable pour *Euleptes europaea*, 24,3 °C, se rapproche de la température généralement observée au printemps, avec une moyenne de $\overline{T}_{maxPrintemps}$ de 24,4 \pm 5,4 °C. Ainsi, les températures au sein des gîtes artificiels à cette saison seraient propices à la présence de *E. europaea*, et seraient atteintes plus facilement par les gîtes d'inertie thermique moindre. De plus, une analyse avec un jeu de données plus riche permettrait d'isoler les tendances saisonnières de manière plus précise.

Le printemps correspond également à la période de reproduction de *E. europaea* (Delaugerre, 1980; Salvidio *et al.*, 2011). Il est donc possible que l'augmentation de l'occupation des gîtes soit liée à un comportement social visant à favoriser les interactions reproductives. Des tendances similaires ont été observées chez d'autres reptiles, comme chez la *Tarentola substituta*, pour laquelle le regroupement dépend de facteurs écologiques, notamment la qualité thermique de l'habitat, et de facteurs sociaux, contribuant au succès reproducteur (Vasconcelos *et al.*, 2017). De plus, chez certaines espèces de geckos, telles que *Hemidactylus turcicus* ou *Tarentola mauritanica*, les températures préférées des femelles augmentent durant la période de gestation (Arad *et al.*, 1997; Hitchcock & McBrayer, 2006). Au cours des relevés de printemps, certaines femelles gravides ont pu être observées, confirmant que les températures au sein des gîtes pourraient être au mieux propices, sinon suffisantes.

5. Impact direct du changement climatique sur le Phyllodactyle d'Europe

Le Phyllodactyle d'Europe fait face à de nombreuses menaces, dont notamment la destruction de son habitat, les espèces exotiques envahissantes, ou plus largement le réchauffement climatique (Renet & Monnet, 2021). Sur l'île du Grand Rouveau, la faible activité anthropique et les campagnes d'arrachage de la griffe de sorcière (*Carpobrotus edulis*) et d'éradication (*Rattus rattus*) ont soulagé les pressions pesants sur cette population de *E. europaea* (Rivière *et al.*, 2016; Massemin, 2024). Ainsi, reste la menace climatique, constante, et non

indirecte, qui concerne E. europaea. En plus de la réduction des surfaces terrestres insulaires par la montée des eaux (Bellard et al., 2014), il s'avère que l'amplitude thermique journalière diminue, principalement dans l'hémisphère nord depuis 1901 (Dai et al., 1999; Sun et al., 2019; Rutschmann et al., 2024). En effet, le réchauffement suit une tendance asymétrique, avec une augmentation significative de la fréquence des nuits chaudes (Dai et al., 1999; Vose et al., 2005; Alexander et al., 2006). De fait, les températures froides sont les plus touchées par ce phénomène. Or, la présente étude met en évidence l'importante de l'amplitude dans la sélection des gîtes artificiels, que ce soit à l'échelle annuelle ou journalière. Bien que le rôle des températures froides reste à préciser, la réduction de cette amplitude thermique, induite par le changement climatique, pourrait changer la dynamique actuelle de sélection d'habitat. La distribution de E. europaea, principalement insulaire (Giacalone et al., 2024), limite de ce fait le choix possible d'habitats. Sur les petites îles, les possibilités de microrefuges, pourtant propices au maintien d'espèces en dehors de leur aire de répartition favorable (Ashcroft, 2010; Finocchiaro et al., 2023), sont moins nombreuses. Sans pouvoir s'y prémunir, la réduction de l'amplitude thermique réduirait la plage thermique de thermorégulation et l'augmentation des maximums thermiques accroîtrait les pertes énergétiques ainsi que les risques de surchauffe létale (Doucette et al., 2023). De ce fait, à l'instar de nombreuses espèces, reptiles ou non, le changement climatique pourrait menacer les populations de *E. europaea*.

6. Importante de la taille du jeu de données dans les analyses statistiques et critiques des modèles utilisés

La présente étude s'appuie sur deux jeux de données : les relevés d'effectifs au sein des gîtes artificiels (n = 140) et les relevés thermiques réalisés à la fois dans les gîtes $(n = 28 \times 7550)$ et à l'aide de la sonde témoin (n = 7550). La robustesse des analyses statistiques dépend du volume de données disponibles, le nombre de variables explicatives étant contraint par celui des observations. Selon Hervé (2021), un ratio minimal de 1 variable explicative pour 10 observations est recommandé, tandis que d'autres auteurs préconisent plutôt 15 à 20 observations par variable. Ce principe s'applique également à la modélisation des effets aléatoires. Ainsi, compte tenu du nombre restreint de relevés d'effectifs (n = 140), seul un effet aléatoire lié au gîte $(1 \mid id_gite)$ a été intégré au modèle GLMMB, en plus de trois variables explicatives : T_{max} , T_{max}^2 et Q_{max} . Ces variables ont été retenues sur la base de considérations biologiques, sans procédure de sélection de modèle. Néanmoins, avec un nombre d'observations plus important, il aurait été possible d'explorer l'aspect saisonnier de ces variables en incluant une interaction temporelle dans le modèle.

Concernant l'analyse menée à l'aide du Modèle Additif Généralisé Mixte (GAMM), il convient de préciser que la modélisation de l'effet partiel du temps sur le découplage, pour les trois classes d'attractivité, reflète avant tout une tendance générale. Le modèle n'a pas été conçu dans un objectif prédictif, mais vise plutôt à explorer les grandes dynamiques thermiques à l'échelle saisonnière. Les valeurs issues de l'effet partiel doivent

donc être interprétées comme indicatives et ne correspondent pas directement aux températures observées dans les gîtes artificiels. En revanche, la modélisation du découplage selon les classes au cours de la journée repose sur un ajustement plus précis (*fitting*), permettant une description plus fine des variations horaires. Enfin, les différentes classes d'attractivité ont été choisies arbitrairement. En prenant une autre valeur seuil, différente de 5 individus en moyenne sur les relevés de la période d'étude, il est probable que les groupes de gîtes changent, ce qui pourrait impacter légèrement les résultats.

Conclusion

Le Phyllodactyle d'Europe est le plus petit gecko d'Europe, avec une aire de répartition quasi-insulaire, relictuelle et globalement centrée autour de la mer tyrrhénienne (Giacalone *et al.*, 2024). Comme d'autres reptiles, il est ectotherme et poïkilotherme. De ce fait, le choix de son habitat est primordial dans l'optimisation de son métabolisme (Autumn & De Nardo, 1995; Webb & Shine, 1998; Mondal & Rai, 2001; Herrel *et al.*, 2007). Depuis 2013, un suivi scientifique par gîte artificiel de la population de *Euleptes europaea* de l'île du Grand Rouveau (Var, France) est réalisé par AGIR écologique et Initiative PIM (AGIR écologique, 2024). La présente étude s'appuie sur les relevés thermiques et d'effectifs au sein des gîtes, obtenus entre août 2024 et juin 2025. L'objectif était de comprendre dans quelle mesure les conditions thermiques microclimatiques, journalières et propres aux gîtes, influencent leur occupation par le Phyllodactyle d'Europe.

La présente étude a permis de modéliser l'inertie thermique au sein des gîtes, à plusieurs échelles : journalière et annuelle. Elle a également permis de mettre en lumière certains paramètres thermiques pouvant intervenir dans l'attractivité des gîtes pour la thermorégulation du Phyllodactyle d'Europe. En effet, les gîtes les plus attractifs sont ceux présentant des profils thermiques annuels et journaliers en moyenne plus chauds. L'étude a aussi permis de confirmer que des températures trop élevées pouvaient mener à une diminution de l'effectif, signe d'un comportement d'évitement d'une surchauffe létale (Doucette *et al.*, 2023). De plus, les gîtes présentant une plus grande amplitude thermique annuelle, mais également journalière, semblent être davantage sélectionnés par *E. europaea*. Ainsi, la plage de température proposée par le gîte est plus importante et semble être appréciée par *E. europaea* pour la thermorégulation. Enfin, une tendance saisonnière se dégage avec une plus forte occupation des gîtes artificiels au printemps.

Plusieurs études complémentaires permettraient d'approfondir les résultats obtenus. Au printemps, période de reproduction de *E. europaea*, les gîtes artificiels présentent des effectifs plus importants et des températures déterminées comme favorables à la présence du Phyllodactyle d'Europe. Cependant, il n'est pas possible d'affirmer que ce regroupement soit uniquement lié à des paramètres thermiques et non sociaux. Des études complémentaires sur le Phyllodactyle d'Europe durant les périodes froides permettraient de mettre en évidence le rôle des températures basses dans le comportement de l'espèce. Continuer l'acquisition des données thermiques sur l'île du Grand Rouveau permettrait d'affiner les résultats de l'étude. La réplication du protocole mis en place sur d'autres îles telles que Gargalu (Corse, France) et Riou (Bouches-du-Rhône, France), pourrait confirmer les résultats obtenus ou mettre en évidence des préférences thermiques différentes entre les populations. Enfin, étudier la relation entre les données thermiques et les données hygrométriques, collectées en parallèle par les capteurs Thermocron® – Hygrochron™ iButton®, pourrait permettre d'approfondir la compréhension de la sélection d'habitat par *E. europaea* dans un objectif de thermorégulation.

Bibliographie

- AGIR écologique (2024) Suivi du Phyllodactyle d'Europe, *Euleptes europaea* (Gené, 1839) Année 9 (2024) Château d'IF MARSEILLE (13)
- Alexander L, Zhang X, Peterson G, Caesar J, Gleason B, Klein Tank A, Haylock M, Collins D, Trewin B, Rahimzadeh F, Tagipour A, Rupa Kumar K, Revadekar J, Griffiths G, Vincent L, Stephenson D, Burn J, Aguilar E, Brunet M, Taylor M, New M, Zhai P, Rusticucci M, Vazquez-Aguirre J (2006) Global Observed Changes in Daily Climate Extremes of Temperature and Precipitation. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 111 (D5). https://doi.org/10.1029/2005JD006290
- Arad Z, Schwarzbaum A, Werner Y (1997) Temperature Selection and Thermoregulation in the Moorish Gecko, *Tarentola Mauritanica*. Amphibia-Reptilia 69 (janvier): pp. 269-282. https://doi.org/10.1163/156853897X00152
- Ashcroft M (2010) Identifying Refugia from Climate Change. Journal of Biogeography 37 (8): pp. 1407-1413. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02300.x
- Ashcroft M, Chisholm L, French K (2009) Climate Change at the Landscape Scale: Predicting Fine-Grained Spatial Heterogeneity in Warming and Potential Refugia for Vegetation. Global Change Biology 15 (3): pp. 656-667. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01762.x
- Astruc G, Couturier T, Cheylan M (2009) Étude sur les populations de Phyllodactyle d'Europe, *Euleptes europaea*, de l'île de Porquerolles. Rapport du Parc National de Port-Cros : pp : 1-18.
- Autumn K, De Nardo D (1995) Behavioral Thermoregulation Increases Growth Rate in a Nocturnal Lizard. Journal of Herpetology 29 (2): pp. 157-162. https://doi.org/10.2307/1564552.
- Bartholomew G (1982) Physiological control of body temperature. C Gans, FH Pough, editors. *Biology of the Reptilia*. London: Academic Press, 1982: pp. 167-211
- Bauer A, Good D, Branch W. (1997) The taxonomy of the southern African leaf-toed geckos (Squamata: Gekkonidae), with a review of Old World. Proceedings of the California Academy of Sciences 49 (14): pp. 447-497.
- Bauwens D, Hertz P, Castilla A (1996) Thermoregulation in a Lacertid Lizard: The Relative Contributions of Distinct Behavioral Mechanisms. Ecology 77 (6): pp 1818-1830. https://doi.org/10.2307/2265786.
- Berkhof J, van Mechelen I, Hoijtink H (2000) Posterior Predictive Checks: Principles and Discussion. Computational Statistics 15 (3): pp. 337-354. https://doi.org/10.1007/s001800000038
- Bellard C, Leclerc C, Courchamp F (2014) Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. Global Ecology and Biogeography 23 (2): pp. 203-212. https://doi.org/10.1111/geb.12093
- Blondel J, Aronson J, Bodiou J-Y, Bœuf G (2010) The Mediterranean region : biological diversity in space and time (2^{nde} edition). Oxford University Press Inc., New York
- Bowles P (2024) *Euleptes europaea* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2024: https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2024-1.RLTS.T61446A207989942.en
- Brooks S, Gelman A (1998) General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. Journal of Computational and Graphical Statistics 7 (4): pp. 434-455. https://doi.org/10.1080/10618600.1998.10474787
- Bürkner P-C (2017) Brms : An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. Journal of Statistical Software 80 (août) : pp. 1-28. https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01

- Čerňanský A, Daza J, Bauer A (2018) Geckos from the Middle Miocene of Devínska Nová Ves (Slovakia): New Material and a Review of the Previous Record. Swiss Journal of Geosciences 111 (1): pp. 183-190. https://doi.org/10.1007/s00015-017-0292-1
- Cherry J (1990) The First colonization of the Meditterranean Islands: A Review of Recent Research. Journal of Mediterranean Archaeology 3 (2): pp. 145–222. https://doi.org/10.1558/jmea.v3i2.145
- Cheylan M, Rivière V, Cheylan A (2016) Mise en place d'un suivi à long terme de la population de Phyllodactyle d'Europe, *Euleptes Europaea* sur l'île du Grand Rouveau (Archipel des Embiez, Var, France). Rapport technique. Initiative PIM, conservatoire du littoral. http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.33100.21123
- Corti C, Cecchi L, Thévenet M, Delaugerre M (2022) Reptiles and Micro-Insular Environments of the Tuscan Archipelago (Italy). Naturalista Siciliano 46: pp. 111-116. https://doi.org/10.5281/ZENODO.6784744
- Cottaz C, Aboucaya A (2017) Programme de restauration écologique de l'île de Bagaud rapport d'activités 2017. Rapport de l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie, du Parc national de Port-Cros et du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles, 30 pages.
- Dai A, Trenberth K, Karl T (1999) Effects of Clouds, Soil Moisture, Precipitation, and Water Vapor on Diurnal Temperature Range. Journal of Climate 12. https://journals.ametsoc.org/view/journals/clim/12/8/1520-0442 1999 012 2451 eocsmp 2.0.co 2.xml
- Davidson A, Aujard F, London B, Menaker M, Block G (2003) Thermochron iButtons: An Inexpensive Method for Long-Term Recording of Core Body Temperature in Untethered Animals. Journal of Biological Rhythms 18 (5): pp. 430-432. https://doi.org/10.1177/0748730403256066
- De Frenne P, Beugnon R, Klinges D, Lenoir J, Niittynen P, Pincebourde S, Senior R, Aalto J, Chytrý K, Gillingham P, Greiser C, Gril E, Haesen S, Kearney M, Kopecký M, Le Roux P, Luoto M, Maclean I, Man M, Penczykowski R, van den Brink L, van de Vondel S, De Pauw K, Lembrechts J, Kemppinen J, van Meerbeek K (2025) Ten Practical Guidelines for Microclimate Research in Terrestrial Ecosystems. Methods in Ecology and Evolution 16 (2): pp. 269-294. https://doi.org/10.1111/2041-210X.14476
- Delaugerre M (1980) Sur l'Histoire Naturelle de *Phyllodactylus europaeus* (Gené, 1838) (Gekkonidae, Sauria, Reptiles). Port Cros : Étude d'une population naturelle. pp. 147-175.
- Delaugerre M (1981) Le point sur la répartition géographique de *Phyllodactylus europaeus* (Gené, 1838). Bulletin de la Société Herpétologique de France : pp. 14-16.
- Delaugerre M (1984) Sur l'écologie thermique des geckos *Phyllodactylus europaeus*, *Hemidactylus turcicus* et *Tarentola mauritanica*: rythmes d'activité, température et activité, répartition altitudinale. Travaux scientifiques du parc naturel régional de Corse 3 (2): pp. 96-121.
- Delaugerre M (2003) Le Phyllodactyle d'Europe sur l'île de Port Cros. Synthèse et mise à jour des carnets de terrain des recherches conduites entre 1975 et 1985.
- Delaugerre M, Cheylan M (1992) Atlas de répartition des batraciens et reptiles de Corse. https://hal.science/hal-03566349
- Delaugerre M, Corti C (2020) Tiny but "Strong": The European Leaf-Toed Gecko, *Euleptes Europaea*, a Terrestrial Vertebrate Able to Survive on Tiny Islets. Israel Journal of Ecology and Evolution 66 (3-4): 223-30. https://doi.org/10.1163/22244662-bja10017
- Delaugerre M, Ouni R, Nouira S (2011) Is the European Leaf-toed gecko *Euleptes europaea* also an African? Its occurrence on the Western Mediterranean landbrige islets and its extinction rate. Herpetology Notes 4: pp. 127-137.

- Deso G, Priol P, Reynier T, Renet J (2023) High Occupancy of European Leaf-Toed Gecko *Euleptes Europaea* in Two Island Stands of *Eucalyptus Sp.*: Tree Selection, Co-Occurrence and Habitat Effect. Prépublication. https://doi.org/10.1101/2023.02.08.527781
- Deso G, Reynier T, Rato C (2024) Unsuspected Pollinator Potential ? First DNA Dietary Analysis in *Euleptes Europaea* (Gené, 1839) and Confirmation of an Omnivorous Diet Using Video Surveillance. Amphibia-Reptilia 45 : pp. 455-463. https://doi.org/10.1163/15685381-bja10201
- Di Nicola M, Colombo M, Russo F (2022) First record of european leaf-toed gecko *Euleptes europaea* (Gené, 1839) (Squamata, Sphaerodactylidae) in Campania (Italy). Rivista Del Museo Civico Di Scienze Naturali "Enrico Caffi" 35 : pp. 79-82.
- Dial B (1978) The Thermal Ecology of Two Sympatric, Nocturnal Coleonyx (Lacertilia : Gekkonidae). Herpetologica 34 (2) : pp. 194-201. https://www.jstor.org/stable/3891675
- Directive Habitats (2007) DIRECTIVE 92/43/CEE DU CONSEIL du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages Version consolidée de 2007.
- Doucette L, Duncan R, Osborne W, Evans M, Georges A, Gruber B, Sarre S (2023) Climate Warming Drives a Temperate-Zone Lizard to Its Upper Thermal Limits, Restricting Activity, and Increasing Energetic Costs. Scientific Reports 13 (1). https://doi.org/10.1038/s41598-023-35087-7
- Douguédroit A, Zimina R (1987) Le climat méditerranéen en France et en U.R.S.S. https://doi.org/10.3406/medit.1987.2473
- Doumenge F (1984) Unité et diversité des caractères naturels des îles tropicales. https://www.persee.fr/doc/ilarc 0758-864x 1984 act 3 1 886
- Downes S, Shine R (1998) Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. Animal Behaviour 55 (5): pp. 1387-1396. https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0705
- Escoriza D (2020) Ship Rats and Island Reptiles: Patterns of Co-Existence in the Mediterranean. PeerJ 8. https://doi.org/10.7717/peerj.8821
- Fawcett S, Sistla S, Dacosta-Calheiro M, Kahraman A, Reznicek A, Rosenberg R, von Wettberg E (2019) Tracking Microhabitat Temperature Variation with iButton Data Loggers. ResearchGate, publication en ligne anticipée. https://doi.org/10.1002/aps3.1237
- Finocchiaro M, Médail F, Saatkamp A, Diadema K, Pavon D, Meineri E (2023) Bridging the Gap between Microclimate and Microrefugia: A Bottom-up Approach Reveals Strong Climatic and Biological Offsets. Global Change Biology 29 (4): pp. 1024-1036. https://doi.org/10.1111/gcb.16526
- Finocchiaro M, Médail F, Saatkamp A, Diadema K, Pavon D, Brousset L, Meineri E (2024) Microrefugia and microclimate: Unraveling decoupling potential and resistance to heatwaves. Science of The Total Environment 924. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171696
- Gabry J, Mahr T (2025) bayesplot : Plotting for Bayesian Models. R package version 1.12.0. Released. https://mc-stan.org/bayesplot/
- Gabry J, Simpson D, Vehtari A, Betancourt M, Gelman A (2019) Visualization in Bayesian Workflow. Journal of the Royal Statistical Society Series A: Statistics in Society 182 (2): pp. 389-402. https://doi.org/10.1111/rssa.12378
- Gallagher K, Charvin K, Nielsen S, Sambridge M, Stephenson J (2009) Markov chain Monte Carlo (MCMC) sampling methods to determine optimal models, model resolution and model choice for Earth Science problems. Marine and Petroleum Geology, Thematic Set on Basin Modeling Perspectives 26 (4): pp. 525-535. https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2009.01.003

- Garret G, Wickham H (2011) Dates and Times Made Easy with lubridate. Journal of Statistical Software 40 (3): pp. 1-25. https://doi.org/10.18637/jss.v040.i03
- Gelman A, Rubin D (1992) Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. Statistical Science 7 (4): pp. 457-472. https://doi.org/10.1214/ss/1177011136
- Giacalone G, Faraone F, Pecoraro M, Sarà M (2024) Hidden in the Bark: The Unexpected Presence of the Leaf-Toed Gecko, *Euleptes Europaea* (Gené, 1839) (Squamata, Sphaerodactylidae), in Sicily. Biogeographia The Journal of Integrative Biogeography 39 (2). https://doi.org/10.21426/B639263791
- Gil M, Guerrero F, Perez-Mellado V (1994) Diel Variation in Preferred Body Temperatures of the Moorish Gecko *Tarentola Mauritanica* during Summer. Herpetological Journal 4 (2): pp. 56-59. https://www.researchgate.net/publication/289451552_Diel_variation_in_preferred_body_temperatures in the moorish gecko Tarentola mauritanica during summer
- Greiser C, Hylander K, Meineri E, Luoto M, Ehrlén J (2020) Climate Limitation at the Cold Edge: Contrasting Perspectives from Species Distribution Modelling and a Transplant Experiment. Ecography 43 (5): pp. 637-647. https://doi.org/10.1111/ecog.04490
- Gros-Désormeaux J-R (2012) La biodiversité dans des territoires insulaires, approche théorique et perspectives de développement. Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie 3 (1). https://doi.org/10.4000/developpementdurable.9241
- Gvoždík L (2002) To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. Canadian Journal of Zoology 80 (3): pp. 479-492. https://doi.org/10.1139/z02-015
- Hastie T, Tibshirani R (1986) Generalized Additive Models. Statistical Science 1 (3): pp. 297-310. https://doi.org/10.1214/ss/1177013604
- Herczeg G, Kovács T, Hettyey A, Merilä J (2003) To Thermoconform or Thermoregulate? An Assessment of Thermoregulation Opportunities for the Lizard *Zootoca Vivipara* in the Subarctic. Polar Biology 26 (7): pp. 486-490. https://doi.org/10.1007/s00300-003-0507-y
- Herrel A, James R, van Damme R (2007) Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards. Journal of Experimental Biology 210 (10): pp. 1762-1767. https://doi.org/10.1242/jeb.003426
- Herrero A, Ruiz-Benito P, Andivia E, Madrigal-González J, Villar-Salvador P, Ratcliffe S, Zavala M, Ne'eman G, Osem Y (2021) Mediterranean Pine Forest Distribution: Assessing Vulnerability and Resilience Under Climate Change. Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin, édité par Ne'eman G et Osem Y. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-63625-8_13
- Hervé M (2021) Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie. https://cran.r-project.org/doc/contrib/Herve-Aide-memoire-statistique.pdf
- Hitchcock M, McBrayer L (2006) Thermoregulation in Nocturnal Ecthotherms: Seasonal and Intraspecific Variation in the Mediterranean Gecko (*Hemidactylus turcicus*). Journal of Herpetology 40 (2): pp. 185-195. https://doi.org/10.1670/233-04A.1
- Huey R, Kingsolver J (1989) Evolution of Thermal Sensitivity of Ectotherm Performance. Trends in Ecology & Evolution 4 (5): pp. 131-135. https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90211-5
- Hulme P, Brundu G, Camarda I, Dalias P, Lambdon P, Lloret F, Médail F, Moragues E, Suehs C, Traveset A, Troumbis A, Vilà M (2008) Assessing the risks to Mediterranean islands ecosystems from alien plant introductions: pp. 1-18.

- https://www.researchgate.net/publication/228745431_Assessing_the_risks_to_Mediterranean_island s ecosystems from alien plant introductions
- Karras C, Karras A, Avlonitis M, Sioutas S (2022) An Overview of MCMC Methods: From Theory to Applications. In: Artificial Intelligence Applications and Innovations. AIAI 2022 IFIP WG 12.5 International Workshops, edited by Maglogiannis I, Iliadis L, Macintyre J, Cortez P. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-08341-9 26
- Kemppinen J, Lembrechts J, van Meerbeek K, Carnicer J, Chardon N, Kardol P, Lenoir J, Liu D, Maclean I, Pergl J, Saccone P, Senior R, Shen T, Słowińska S, Vandvik V, von Oppen J, Aalto J, Ayalew B, Bates O, Bertelsmeier C, Bertrand R, Beugnon R, Borderieux J, Brůna J, Buckley L, Bujan J, Casanova-Katny A, Christiansen D-M, Collart F, De Lombaerde E, De Pauw K, De Pauw L, Di Musciano M, Díaz Borrego R, Díaz-Calafat J, Ellis-Soto D, Esteban R, de Jong G-F, Gallois E, Garcia M-B, Gillerot L, Greiser C, Gril E, Haesen S, Hampe A, Hedwall P-O, Hes G, Hespanhol H, Hoffrén R, Hylander K, Jiménez-Alfaro B, Jucker T, Klinges D, Kolstela J, Kopecký M, Kovács B, Maeda E, Máliš F, Man M, Mathiak C, Meineri E, Naujokaitis-Lewis E, Nijs I, Normand S, Nuñez M, Orczewska A, Peña-Aguilera P, Pincebourde S, Plichta R, Quick S, Renault D, Ricci L, Rissanen T, Segura-Hernández L, Selvi F, Serra-Diaz J, Soifer L, Spicher F, Svenning J-C, Tamian A, Thomaes A, Thoonen M, Trew B, van de Vondel S, van den Brink L, Vangansbeke P, Verdonck S, Vitkova M, Vives-Ingla M, von Schmalensee L, Wang R, Wild J, Williamson J, Zellweger F, Zhou X, Zuza E, De Frenne P (2024) Microclimate, an Important Part of Ecology and Biogeography. Global Ecology and Biogeography 33 (6): pp. 1-23. https://doi.org/10.1111/geb.13834
- Knoepffler L-P (1973) Le Phyllodactyle d'Europe, une intéressante relique de la faune insulaire méditérannéenne. Annales du Museum d'Histoire Naturelle de Nice, Tome 1, Fascicule 1 : pp. 87-89.
- Krebs E, Abba A, Gillet P, Eudeline R, Gauthier J, Le Quilliec P, Lorvelec O, Martinerie G, Vidal E, Buisson E (2015) Réponses des populations de reptiles à l'éradication du Rat noir (*Rattus rattus*) sur l'île de Bagaud (parc national de Port-Cros, Var, France). Revue d'Écologie (La Terre et La Vie) 12 (1): pp. 99-109. https://doi.org/10.3406/revec.2015.1818
- Kulesza V, Delaugerre M, Cheylan M (1995) Le Phyllodactyle d'Europe *Phyllodactylus europaeus* (Gené, 1839): Découverte d'une population continentale en Provence. Faune de Provence (CEEP) 16 : pp. 113-115.

 https://www.researchgate.net/publication/322775334 Le phyllodactyle d'Europe Phyllodactylus e
 - https://www.researchgate.net/publication/3227/5334_Le_phyllodactyle_d'Europe_Phyllodactylus_e uropaeus_Gene_1839_decouverte_d'une_population_continentale_en_Provence
- Lefebvre G, Redmond L, Germain C, Palazzi E, Terzago S, Willm L, Poulin B (2019) Predicting the vulnerability of seasonally-flooded wetlands to climate change across the Mediterranean Basin. Science of The Total Environment 692 (novembre): pp. 546-555. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.263
- Lembrechts J, Aalto J, Ashcroft M, De Frenne P, Kopecký M, Lenoir J, Luoto M, Maclean I, Roupsard O, Fuentes-Lillo E, García R, Pellissier L, Pitteloud C, Alatalo J, Smith S, Björk R, Muffler L, Ratier Backes A, Cesarz S, Gottschall F, Okello J, Urban J, Plichta R, Svátek M, Phartyal S, Wipf S, Eisenhauer N, Puşcaş M, Turturneanu P, Varlagin A, Dimarco R, Jump A, Randall K, Dorrepaal E, Larson K, Walz J, Vitale L, Svoboda M, Finger Higgens R, Halbritter A, Curasi S, Klupar I, Koontz A, Pearse W, Simpson E, Stemkovski M, Jessen Graae B, Vedel Sørensen M, Høye T, Fernández Calzado R, Lorite J, Carbognani M, Tomaselli M, Forte T, Petraglia A, Haesen S, Somers B, van Meerbeek K, Björkman M, Hylander K, Merinero S, Gharun M, Buchmann N, Dolezal J, Matula R, Thomas A, Bailey J, Ghosn D, Kazakis G, de Pablo M, Kemppinen J, Niittynen P, Rew L, Seipel T, Larson C, Speed J, Ardö J, Cannone N, Guglielmin M, Malfasi F, Bader M, Canessa R, Stanisci A, Kreyling J, Schmeddes J, Teuber L, Aschero V, Čiliak M, Máliš F, de Smedt P, Govaert S, Meeussen C, Vangansbeke P, Gigauri K, Lamprecht A, Pauli H, Steinbauer K, Winkler M, Ueyama M, Nuñez M, Ursu T-M, Haider S, Wedegärtner R, Smiljanic M, Trouillier M, Wilmking M, Altman J, Brůna J,

- Hederová L, Macek M, Man M, Wild J, Vittoz P, Pärtel M, Barančok P, Kanka R, Kollár J Palaj A, Barros A, Mazzolari A, Bauters M, Boeckx P, Benito Alonso J-L, Zong S, Di Cecco V, Sitková Z, Tielbörger K, van den Brink L, Weigel R, Homeier J, Dahlberg J, Medinets S, Medinets V, de Boeck H, Portillo-Estrada M, Verryckt L, Milbau A, Daskalova G, Thomas H, Myers-Smith I, Blonder B, Stephan J, Descombes P, Zellweger F, Frei E, Heinesch B, Andrews C, Dick J, Siebicke L, Rocha A, Senior R, Rixen C, Jimenez J, Boike J, Pauchard A, Scholten T, Scheffers B, Klinges D, Basham E, Zhang J, Zhang Z, Géron C, Fazlioglu F, Candan O, Sallo Bravo J, Hrbacek F, Laska K, Cremonese E, Haase P, Moyano F, Rossi C, Nijs I (2020) SoilTemp: A Global Database of near-Surface Temperature. Global Change Biology 26 (11): pp. 6616-6629. https://doi.org/10.1111/gcb.15123
- Lin H, Chen Y, Zhang H, Fu P, Fan Z (2017) Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat. Functional Ecology 31 (12): pp. 2202-2211. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12923
- Lovegrove B (2009) Modification and miniaturization of Thermochron iButtons for surgical implantation into small animals. Journal of Comparative Physiology B 179 (4): pp. 451-458. https://doi.org/10.1007/s00360-008-0329-x
- Maclean I, Duffy J, Haesen S (2021) On the Measurement of Microclimate. Methods in Ecology and Evolution 12 (8): pp. 1397-1410. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13627
- Marchand M-A, Renet J, Roy C (2017) Liste rouge régionale des amphibiens et reptiles de Provence-Alpes-Côte d'Azur.

 https://www.paca.developpement- durable.gouv.fr/IMG/pdf/cenpaca_listerougeamphibiens_def.pdf
- Massemin A (2024) Impact des travaux et mesures de gestion sur les populations de Phyllodactyle d'Europe des îles du Grand Rouveau (Six-Fours-les-Plages, 83) et du Château d'If (Marseille, 13). Intérêt des gîtes artificiels pour les suivis de population. Mémoire de fin d'étude présenté pour l'obtention du Diplôme d'Ingénieur de l'ENGEES. pp. 1-60
- Médail F (2002) L'écosystème méditerranéen: états d'urgence. Pouvoirs 183 (4) : pp. 27-41. https://doi.org/10.3917/pouv.183.0027
- Médail F (2017) The Specific Vulnerability of Plant Biodiversity and Vegetation on Mediterranean Islands in the Face of Global Change. Regional Environmental Change 17 (6): pp. 1775-1790. https://doi.org/10.1007/s10113-017-1123-7
- Mondal S, Rai U (2001) Effet *in vitro* de la température sur les activités phagocytaires et cytotoxiques des phagocytes spléniques du lézard des parois, *Hemidactylus flaviviridis*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 129 (2): pp. 391-398. https://doi.org/10.1016/S1095-6433(00)00356-1
- Monnet C, Renet J (2022) La photo-identification assistée par ordinateur : une approche non-invasive pour le suivi des populations d'Eulepte d'Europe. Rapport d'étude.
- Müller K (2023) hms: Pretty Time of Day. R package version 1.1.3. Released. https://CRAN.R-project.org/package=hms
- Nias R, Burbidge A, Ball D, Pressey R (2010) Island Arks: The Need for an Australian National Island Biosecurity Initiative. Ecological Management & Restoration 11 (3): pp. 166-167. https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2010.00545.x
- Nordberg E, Schwarzkopf L (2019) Heat seekers: A tropical nocturnal lizard uses behavioral thermoregulation to exploit rare microclimates at night. Journal of Thermal Biology 82: pp.107-114. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.03.018

- Oppenheimer M, Glavovic B, Hinkel J, van de Wal R, Magnan A, Abd-Elgawad A, Cai R, Cifuentes-Jara M, de Conto R, Ghosh T, Hay J, Isla F, Marzeion B, Sebesvari Z (2019) Sea Level Rise and Implications for Low-Lying Islands, Coasts and Communities. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate, edited by Pörtner H-O, Roberts D, Masson-Delmotte V, Zhai P, Tignor M, Poloczanska E, Mintenbeck K, Alegria A, Nicolai M, Okem A, Petzold J, Rama B, Weyer M. https://dx.doi.org/10.1017/9781009157964.006
- Orgeas J, Ponel P, Fadda S, Matocq A, Turpaud A (2007) Conséquences écologiques de l'envahissement des griffes de sorcière (*Carpobrotus spp.*) sur les communautés d'insectes d'un îlot du Parc national de Port-Cros (Var). https://www.portcros-parcnational.fr/fr/rapports-scientifiques/consequences-ecologiques-de-lenvahissement-des-griffes-de-sorciere
- Pedersen E, Miller D, Simpson G, Ross N (2019) Hierarchical Generalized Additive Models in Ecology: An Introduction with Mgcv. PeerJ 7 (mai). https://doi.org/10.7717/peerj.6876
- Perry C, Gangloff E, Rutschmann A (2025) Warm Nocturnal Temperatures Act as an Ecological Trap for a Diurnal Lizard. Oikos 2025 (7). https://doi.org/10.1002/oik.11330
- Quessada J, Rivière V, Cheylan M, Guillaumet A (2024) Selection and Daily Occupancy of Artificial Retreat-Sites by a Declining Mediterranean Island Specialist, the European Leaf-Toed Gecko *Euleptes Europaea*. Acta Herpetologica 19 (2): pp. 123-137. https://doi.org/10.36253/a h-14527
- R Core Team (2025) R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, released.
- Renet J, Martinerie G, Kulesza V, Ménétrier F (2013) The Leaf-Toed Gecko *Euleptes Europaea* (Squamata : Sphaerodactylidae) Discovered on the Lérins Islands (Alpes-Maritimes, Southeastern France). Herpetology Notes 6 : pp. 571-575. http://ns340113.ip-5-196-79.eu/images/upload/PhyllodactyledEurope-HerpetologyNotes volume6 pages571-575.pdf
- Renet J, Monnet C (2021) État des lieux des populations d'Eulepte d'Europe en région PACA: Vers l'élaboration d'une stratégie conservatoire régionale en faveur de l'espèce. Rapport d'étude.
- Rivière V, Auda P, Cheylan M, Damery C, Ugo J (2016) Restauration écologique de l'île du Grand Rouveau (Var) Bilan de 4 années d'intervention Perspectives.
- Rivière V, Lelong P, Damery C, Zucconi P, Runde-Cariou S (2021) Fiche île: Grand Rouveau Sous-bassin: France Sud. Atlas of Small Mediterranean Islands. https://pimatlas.org/explorer-atlas/iles/grand-rouveau/
- Robert K, Thompson M (2003) Reconstructing Thermochron iButtons to Reduce Size and Weight as a New Technique in the Study of Small Animal Thermal Biology. Herpetological Review: pp. 130-132. https://www.researchgate.net/publication/233898438_Reconstructing_Thermochron_iButtons_to_Reduce Size and Weight as a New Technique in the Study of Small Animal Thermal Biology
- Robertson P, Bainbridge I, de Soye Y (2011) Priorities for conserving biodiversity on european islands. https://rm.coe.int/168074631c
- Rock J, Andrews R, Cree A (2000) Effects of Reproductive Condition, Season, and Site on Selected Temperatures of a Viviparous Gecko. Physiological and Biochemical Zoology 73 (3): pp. 344-355. https://doi.org/10.1086/316741
- Rubin D (1984) Bayesianly Justifiable and Relevant Frequency Calculations for the Applied Statistician. The Annals of Statistics 12 (4): pp. 1151-1172. https://doi.org/10.1214/aos/1176346785
- Ruffino L, Krebs E, Passetti A, Aboucaya A, Affre L, Fourcy D, Lorvelec O, Barcelo A, Berville L, Bigeard N, Brousset L, de Méringo H, Gillet P, Le Quilliec P, Limouzin Y, Médail F, Meunier J-Y, Pascal M, Pascal M, Ponel P, Rifflet F, Santelli C, Buisson E, Vidal E (2015) Eradications as Scientific

- Experiments: Progress in Simultaneous Eradications of Two Major Invasive Taxa from a Mediterranean Island: Simultaneous Pest Eradications in the Mediterranean. Pest Management Science 71 (2): pp. 189-198. https://doi.org/10.1002/ps.3786
- Russell A, Delaugerre M (2017) Left in the Dust: Differential Effectiveness of the Two Alternative Adhesive Pad Configurations in Geckos (Reptilia: Gekkota). Journal of Zoology 301 (1): pp. 61-68. https://doi.org/10.1111/jzo.12390
- Rutschmann A, Perry C, Le Galliard J-F, Dupoué A, Lourdais O, Guillon M, Brusch IV G, Cote J, Richard M, Clobert J, Miles D (2024) Ecological Responses of Squamate Reptiles to Nocturnal Warming. Biological Reviews 99 (2): pp. 598-621. https://doi.org/10.1111/brv.13037
- Salvi D, Berrilli E, Bruni G, Garzia M, Radi G, Delaugerre M (2023) The Secret Life of a Rock-Dweller: Arboreal Acrobatics Observed in the European Leaf-Toed Gecko *Euleptes Europaea*. Herpetozoa 36: pp. 135-141. https://doi.org/10.3897/herpetozoa.36.e103465
- Salvidio S, Lanza B, Delaugerre M (2011) *Euleptes europaea*. Fauna d'Italia Reptilia : pp. 258-270. https://hal.science/hal-03712438v1
- Stevenson R (1985) The Relative Importance of Behavioral and Physiological Adjustments Controlling Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. The American Naturalist 126 (3): pp. 362-386. https://doi.org/10.1086/284423
- Stoutjesdijk F, Barkman J (2015) Microclimate, Vegetation & Fauna. BRILL. pp. 233. https://archive.org/details/microclimatevege0000stou
- Sun X, Ren G, You Q, Ren Y, Xu W, Xue X, Zhan Y, Zhang S, Zhang P (2019) Global Diurnal Temperature Range (DTR) Changes since 1901. Climate Dynamics 52 (5): pp. 3343-3356. https://doi.org/10.1007/s00382-018-4329-6
- Taglioni F (2003) Les petits espaces insulaires et leurs organisations régionales. Thesis, Université Paris-Sorbonne - Paris IV. https://theses.hal.science/tel-00006995
- Thieurmel B, Elmarhraoui A (2022) suncalc : Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase. R package version 0.5.1. https://CRAN.R-project.org/package=suncalc
- Underwood E, Viers J, Klausmeyer K, Cox R, Shaw R (2009) Threats and Biodiversity in the Mediterranean Biome. Diversity and Distributions 15 (2): pp. 188-197. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00518.x
- van Rij J, Wieling M, Baayen R, van Rijn H (2022) itsadug: Interpreting Time Series and Autocorrelated Data Using GAMMs. R package version 2.4.1. Released. https://cran.r-project.org/web/packages/itsadug/itsadug.pdf
- Vasconcelos R, Rocha S, Santos X (2017) Sharing refuges on arid islands: ecological and social influence on aggregation behaviour of wall geckos. PeerJ 5 (janvier). https://doi.org/10.7717/peerj.2802
- Vats D, Knudson C (2021) Revisiting the Gelman Rubin Diagnostic. Statistical Science 36 (4): pp. 518-529. https://doi.org/10.1214/20-STS812
- Vehtari A, Gabry J, Magnusson M, Yao Y, Bürkner P-C, Paananen T, Gelman A (2024) loo: Efficient leave-one-out cross-validation and WAIC for Bayesian models. R package version 2.8.0. Released. https://mc-stan.org/loo/
- Vehtari A, Gelman A, Gabry A (2017) Practical Bayesian Model Evaluation Using Leave-One-out Cross-Validation and WAIC. Statistics and Computing 27 (5): pp. 1413-1432. https://doi.org/10.1007/s11222-016-9696-4

- Vehtari A, Gelman A, Simpson D, Carpenter B, Bürkner P-C (2021) Rank-Normalization, Folding, and Localization: An Improved \hat{R} for Assessing Convergence of MCMC (with Discussion). Bayesian Analysis 16 (2): pp. 667-718. https://doi.org/10.1214/20-BA1221
- Vose R, Easterling D, Gleason B (2005) Maximum and Minimum Temperature Trends for the Globe: An Update through 2004. Geophysical Research Letters 32 (23). https://doi.org/10.1029/2005GL024379
- Walter H (2004) The Mismeasure of Islands: Implications for Biogeographical Theory and the Conservation of Nature. Journal of Biogeography 31 (2): pp. 177-197. https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00989.x
- Webb J, Shine R (1998) Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species. Biological Conservation 86 (2): pp. 233-242. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00180-8
- Wickham H (2016) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. Released. https://ggplot2.tidyverse.org
- Wickham H, François R, Henry L, Müller K, Vaughan D (2023) dplyr : A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.4. Released. https://CRAN.R-project.org/package=dplyr
- Wickham H, Vaughan D, Girlich M (2024) tidyr: Tidy Messy Data. R package version 1.3.1. Released. https://CRAN.R-project.org/package=tidyr
- Willis C, Jameson J, Faure P, Boyles J, Brack V, Cervone T (2009) Thermocron iButton and iBBat Temperature Dataloggers Emit Ultrasound. Journal of Comparative Physiology B 179 (7): pp. 867-874. https://doi.org/10.1007/s00360-009-0366-0
- Wood S (2000) mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation. R package version 1.9-3. Released. https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv
- Wood S (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. Journal of the Royal Statistical Society (B) 73 (1): pp. 3-36. Released. https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x
- Wood S (2017) Generalized Additive Models : An Introduction with R (2^{nde} edition) (86). Chapman & Hall CRC, Boca Raton, 2017.
- Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. https://link.springer.com/book/10.1007/978-0-387-87458-6

Annexe

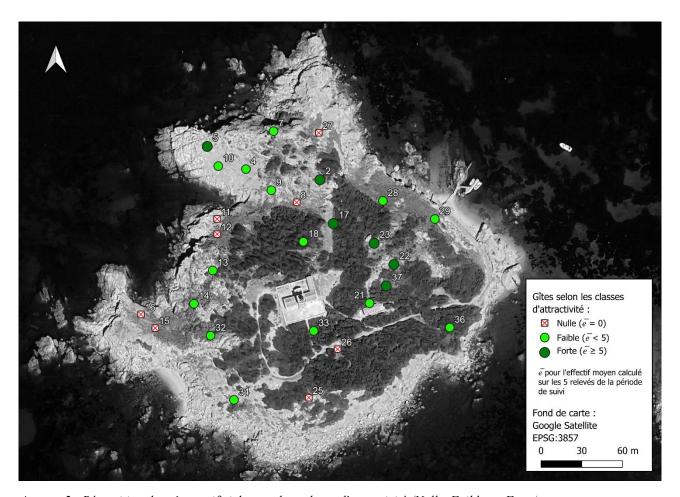
Annexe 1 : Récapitulatif des différentes méthodes de suivi du Phyllodactyle d'Europe, avec leurs avantages et leurs inconvénients d'après (Delaugerre, 1980; Delaugerre, 2003, Astruc et al., 2009, Cheylan et al., 2016)

Méthode de suivi	Avantages	Inconvénients
Quadrats	Caractérisation des habitats utilisés	Protocole de nuit, sur des îles parfois peu accessibles,
		Méthode très localisée
Transects	Observation des individus en pleine activité dans leur milieu	Protocole de nuit, sur des îles parfois peu accessibles
	Mise en évidence les zones naturellement occupées	
Gîtes artificiels	Observation d'un plus grand nombre d'individus	Création d'habitat non naturel
	Permet un taux de recapture plus important pour la CMR	N'est pas la fidèle représentation de ce qui se passe naturellement
	Affranchissement des biais des conditions météorologiques	

Annexe 2: Tableau de données d'effectifs au cours des 5 relevés au sein des gîtes artificiels, avec l'effectif moyen, les effectifs maximal et minimal observés au cours des 5 relevés et l'attractivité associée à chacun des gîtes (nulle lorsqu'aucun individu n'est observé au cours des relevés, faible pour un effectif moyen inférieur à 5 individus et forte pour un effectif moyen supérieur à 5 individus)

Gîte	Effectif moyen ± écart-type	Effectif max	Effectif min	Attractivité
2	$9,6 \pm 6,4$	17	2	Forte
4	$1,2 \pm 1,1$	3	0	Faible
5	$26 \pm 3,5$	29	20	Forte
7	0.6 ± 0.9	2	0	Faible
8	0	0	0	Nulle
9	0.4 ± 0.6	1	0	Faible
10	0.2 ± 0.4	1	0	Faible
11	0	0	0	Nulle
12	0	0	0	Nulle
13	$1,2 \pm 1,3$	3	0	Faible
14	0.2 ± 0.4	1	0	Faible
15	0	0	0	Nulle
16	0	0	0	Nulle
17	12 ± 0.9	19	0	Forte
18	$1,2 \pm 1,1$	2	0	Faible
21	0.8 ± 0.8	2	0	Faible
22	5.8 ± 5.3	14	0	Forte
23	$27,4 \pm 14,2$	45	8	Forte
25	0	0	0	Nulle
26	0	0	0	Nulle
27	0	0	0	Nulle
28	0.2 ± 0.5	1	0	Faible
29	$1,2 \pm 1,3$	3	0	Faible
32	0.8 ± 0.5	1	0	Faible
33	1 ± 1	2	0	Faible

34	0.4 ± 0.6	1	0	Faible
36	$0,\!6 \pm 0,\!6$	1	0	Faible
37	$8,4 \pm 10,7$	26	0	Forte



Annexe 3 : Répartition des gîtes artificiels avec leur classe d'attractivité (Nulle, Faible ou Forte)

Annexe 4 : Tableau de données thermiques au cours des 5 relevés d'effectifs au sein des gîtes artificiels, avec pour chaque gîte la valeur de T_{max} moyenne des 5 relevés, la valeur de T_{max} maximale atteinte des 5 relevés et la valeur de Q_{max}

Gîte	Tmax moyen ± écart-type (°C)	Tmax maximum (°C)	Qmax (°C)
2	$22,8 \pm 9,6$	34,6	28,6
4	23.8 ± 7.6	33,5	28,5
5	$24,6 \pm 8,1$	34,6	29,1
7	23.9 ± 9.0	36,6	29,6
8	$26 \pm 10,3$	40,6	30,2
9	$22,5 \pm 8,1$	34,1	28,1
10	$23,3 \pm 7,2$	32,2	28,2
11	$21,9 \pm 7,9$	33,6	27,6
12	$22,7 \pm 9,4$	36,6	28,6
13	$23,3 \pm 8,3$	34,6	28,6
14	24.8 ± 8.9	38,5	29,5
15	$21,6 \pm 7,4$	32,1	26,6
16	$23,4 \pm 8,7$	34,6	28,6
17	$23,6 \pm 9,4$	37,6	28,1

18	$22,8 \pm 7,8$	34,6	27,6
21	$22,4 \pm 6,7$	31,6	27,1
22	$26,1 \pm 10,6$	40,1	30,6
23	$25,5 \pm 11,2$	41,6	29,6
25	$27,5 \pm 5,5$	34,6	31,1
26	$22,6 \pm 6,7$	32,1	27,1
27	$23 \pm 7,7$	31,6	28,6
28	$24,3 \pm 8,6$	35,6	29,1
29	$25,1 \pm 8,8$	36,1	30,1
32	$22,3 \pm 8,2$	34,6	27,6
33	21.8 ± 5.4	29,1	26,6
34	$25,1 \pm 6,4$	33,1	30,1
36	$24 \pm 5,4$	30,6	28,6
37	$28,8 \pm 11,2$	40,1	35,1

Appendice - Photo-identification

• Intérêt de la photo-identification

L'identification des individus d'une population permet l'acquisition de données fiables sur la distribution, l'utilisation de l'habitat, comportement et plus généralement l'écologie de l'espèce suivie (Jean *et al.*, 2010). La photo-identification repose sur la reconnaissance d'un trait unique par individu, stable et durable dans le temps (Jean *et al.*, 2021). Elle permet d'éviter le processus de Capture-Marquage-Recapture (CMR) dont l'efficacité dépend de la stabilité du marquage et qui nécessite une plus longue manipulation de l'individu (Jean *et al.*, 2010).

• Cas appliqué à Euleptes europaea

Pour l'espèce *Euleptes europaea*, dont la taille ne facilite pas la CMR, les motifs dorsaux permettent une identification exacte des individus par le logiciel HotSpotter©, malgré le changement de coloration possible (Monnet & Renet, 2022, Monnet *et al.*, 2022) (**Figure a**). Pour faciliter l'identification, les photographies doivent être de bonnes qualités, et généralement sur des individus adultes (Morrison *et al.*, 2011; Bendik *et al.*, 2013; Cruickshank & Schmidt, 2017; Nipko *et al.*, 2020; Monnet & Renet, 2022).

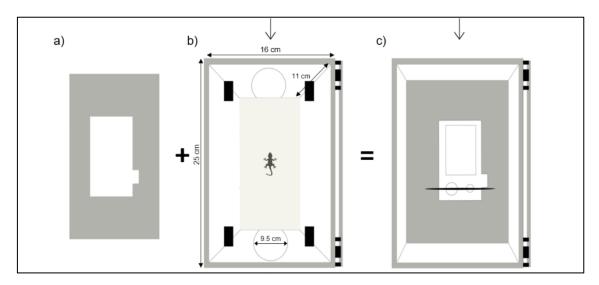


Figure a : Modèle d'un studio photographique portable standardisé pour la photo-identification de Euleptes europaea, a) étage supérieur amovible accueillant l'appareil photo numérique ; b) fond du studio dans lequel est maintenu l'individu ; c) vue aérienne du système complet (d'après Monnet & Renet, 2022)

Le logiciel HotSpotter© repère des points d'intérêts sur les photographies et compare ces points avec les photographies de la banque d'images données (**Figure b**). Un score de reconnaissance ainsi qu'un rang sont donnés pour les 5 meilleurs résultats présents dans la banque de données (**Figure c**).

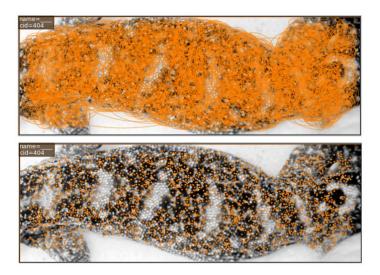


Figure b : Exemple de points d'intérêts de l'individu 404 utilisés pour la comparaison avec les images de la banque de données

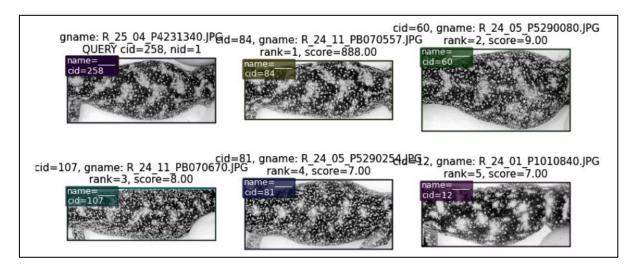


Figure c : Photographie dorsale de l'individu à identifier (image dorsale 1) et résultats de la correspondance de la photo-identification avec les rangs et scores associés (images dorsales 2 à 6)

Les photographies sont datées et la photo-identification permet de mettre en évidence la fidélité des individus à un gîte artificiel. Depuis le début de l'utilisation de la photo-identification sur l'île du Grand Rouveau, le taux de recapture s'élève à plus de 80% (seuls 22 individus n'ont été photo-identifiés qu'une seule fois).

Bibliographie – Appendice photo-identification

Bendik N, Morrison T, Gluesenkamp A, Sanders M, O'Donnell L (2013) Computer-Assisted Photo Identification Outperforms Visible Implant Elastomers in an Endangered Salamander, *Eurycea tonkawae*. PLOS ONE 8 (3). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059424

Cruickshank S, Schmidt B (2017) Error rates and variation between observers are reduced with the use of photographic matching software for capture-recapture studies. https://doi.org/10.1163/15685381-00003112

Jean C, Carpentier A, Maury J, Ballorain K, Ciccione S (2021) Méthode de photo identification des tortues marines.

Jean C, Ciccione S, Talma E, Ballorain K, Bourjea J (2010) Photo-identification method for green and hawksbill turtles-first results from Reunion. Indian Ocean Turtle News 11: pp. 8-13.

Monnet C, Dokhelar T, Renet J (2022) Rapid colour changes in a tiny threatened gecko do not impede computer-assisted individual recognition. https://doi.org/10.1101/2022.03.16.484634

Monnet C, Renet J (2022) La photo-identification assistée par ordinateur : Une approche non-invasive pour le suivi des populations d'Eulepte d'Europe (p. 23) [Rapport d'étude].

Morrison T, Keinath D, Estes-Zumpf W, Crall J, Stewart C (2016) Individual Identification of the Endangered Wyoming Toad *Anaxyrus baxteri* and Implications for Monitoring Species Recovery. Journal of Herpetology 50 (1): pp. 44-49. https://doi.org/10.1670/14-155

Nipko R, Holcombe B, Kelly M (2020) Identifying Individual Jaguars and Ocelots via Pattern-Recognition Software: Comparing HotSpotter and Wild-ID. Wildlife Society Bulletin 44 (2): pp. 424-433. https://doi.org/10.1002/wsb.1086

Appendice – État de la population du Grand Rouveau

• Dynamique des suivis

Les suivis se déroulent régulièrement depuis juillet 2014 avec une moyenne de $2,6 (\pm 0,8)$ relevés par an. Le nombre de passage a graduellement augmenté, passant de 2 suivis par an entre 2014 et 2020 à 3 en 2021 et 2022, puis 4 en 2024 et 2025. Depuis 2014, le nombre moyen des effectifs pour l'ensemble des gîtes au cours d'une session s'élève à $64,9 (\pm 33,1)$ avec un minimum atteint lors du premier suivi de juillet 2014 (9 individus) et un maximum atteint en avril 2025 (140 individus). La majorité des suivis s'est déroulée durant les saisons de printemps et d'automne (**Figure d**).

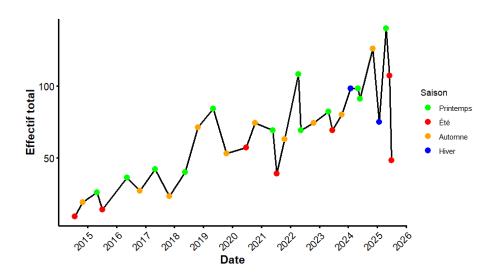


Figure d : Représentation des effectifs totaux de Phyllodactyle d'Europe au sein des gîtes artificiels de l'ensemble des relevés depuis 2015 sur l'île du Grand Rouveau avec en couleur les saisons correspondantes

Depuis janvier 2024, tous les individus sont photo-identifiés. À ce jour, ce sont près de 278 individus uniques qui sont identifiés sur l'île du Grand Rouveau, dont 187 adultes parmi lesquels 90 femelles et 97 mâles, ainsi que 45 subadultes et 46 juvéniles.

• Sex-ratio

Depuis janvier 2024, ce sont 593 individus adultes (non uniques), donc présentant un dimorphisme sexuel marqué, qui ont été observés lors des suivis. À partir de ces données, le sex-ratio de la population au sein des gîte a été calculé avec une proportion moyenne de mâle de $50,1 (\pm 33,0)$ % et une proportion de femelle de $49,9 (\pm 33,0)$ % (**Figure e**).

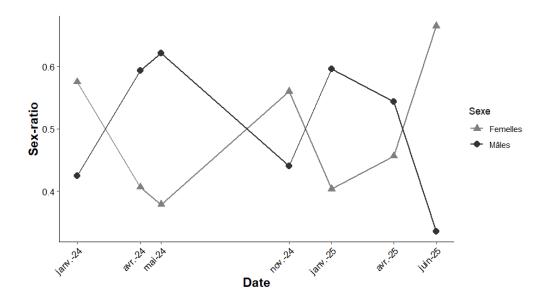


Figure e : Représentation du sex-ratio total des individus au sein de l'ensemble des gîtes artificiels de suivis sur la période de janvier 2024 à juin 2025 (femelles représentées par des triangles gris clair et mâles par des ronds gris sombre)

Le sex-ratio moyen, sur l'ensemble de la période de la photo-identification, est quasi-égal. Néanmoins, des différences de proportions sont notables entre les relevés, avec des écarts importants, notamment en mai 2024 avec 62,1% de mâles ou encore en juin 2025 avec 66,5% de femelles observées au sein des gîte. Enfin, aucune tendance saisonnière ne semble se dessiner.

FIN