Université de Bourgogne - Master BEE - Parcours Dynamique et Conservation de la Biodiversité

Mémoire de stage de Master deuxième année, année universitaire 2024-2025

Dynamique de population de *Lestes macrostigma* en Camargue

par : Sibylle ROGER

Réalisé sous la direction de Philippe LAMBRET, Chef de projet Conservation des Odonates et Elie GAGET, Chargé de recherche en écologie statistique

Tour du Valat, Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes,

Le Sambuc, 13200 Arles

Résumé

Lestes macrostigma est une demoiselle classée « En danger » en France et « Vulnérable » en Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Son aire de répartition est large mais très fragmentée. Cette espèce sténoèce dépend d'habitats rares : les eaux temporaires saumâtres, caractérisées par l'alternance de phases d'inondation et d'assèchement au cours de l'année. Elle est également connue pour les fortes fluctuations de ses effectifs d'une année à l'autre.

Pour mieux comprendre ces variations, nous avons modélisé sa dynamique de population en Camargue, en étudiant si le ciblage de l'espèce dans un plan de gestion effectuée dans des aires protégées a un effet sur l'occurrence et l'abondance de l'espèce, indépendamment et en plus des régimes de précipitations. Ce travail repose sur des données de suivi collectées au cours des 15 dernières années, par des protocoles standardisés ou dans le cadre de sciences participatives. Elles ont été confrontées à des facteurs explicatifs comme les bilans hydriques automnale et printanier, ainsi que la gestion hydraulique des aires protégées. Trois modalités de gestion hydraulique ont été distinguées : absence de gestion, gestion favorable à *L. macrostigma*, et gestion non ciblée sur l'espèce.

Nos modélisations montrent l'influence des conditions climatiques sur la probabilité de présence de *L. macrostigma*. L'espèce est davantage observée si l'automne est sec ou le printemps humide. Toutefois, indépendamment des conditions climatiques, sa probabilité de présence reste nettement plus élevée et régulière dans les sites bénéficiant d'un plan de gestion ciblé en faveur de l'espèce. Ce ciblage, associé à une gestion hydraulique présente dans ces sites, atténue les bilans hydriques, surtout printaniers, et maintient une présence régulière de l'espèce même lors d'années sèches. En effet, en dehors des sites ciblant l'espèce, *L. macrostigma* n'est observé que lors de printemps très humides. Ces résultats sont corroborés par l'analyse des preuves d'autochtonie. De plus, l'abondance suit une dynamique similaire. Elle est plus stable dans les milieux à gestion favorable et particulièrement élevée dans les aires protégées après un automne sec. La combinaison d'une gestion favorable et d'un printemps humide crée des conditions optimales pour l'espèce.

Ces résultats montrent que les aires protégées et leur gestion hydraulique ciblée jouent un rôle essentiel pour la conservation de *L. macrostigma*. Face aux changements climatiques, marqués par une plus grande imprévisibilité des pluies et une hausse de l'évaporation liée aux températures, cette gestion garantit la présence d'eau dans les habitats clés. Elle permet ainsi de maintenir les effectifs, d'assurer l'autochtonie et de préserver les cœurs de population.

Présentation de l'organisme d'accueil

La fondation Tour du Valat, créée en 1954 par Luc Hoffmann, est un institut de recherche privé, reconnu d'utilité publique, pour la conservation des zones humides méditerranéennes. Son objectif est de mieux comprendre les zones humides pour mieux les protéger. Pour cela, cette fondation, à but non lucratif, s'emploie à générer de la connaissance et à la partager afin de renforcer les capacités des acteurs (usagers, gestionnaires ou scientifiques), mais aussi à nourrir une gestion effective de ces milieux et à alimenter les politiques publiques. Son domaine foncier englobe tous les habitats naturels représentatifs de la Camargue fluvio-lacustre. Il s'étend sur 2 649 hectares dont 1 845 classés en Réserve naturelle régionale.

La Tour du Valat a une approche multidisciplinaire intégrée dont la volonté est de concilier les activités humaines et la préservation du patrimoine naturel des zones humides ainsi que d'assurer le transfert des savoir-faire de la Tour du Valat à l'échelle méditerranéenne. La fondation mène de nombreux projets de recherche et de gestion des zones humides méditerranéennes, répartis en cinq grands thèmes : « Conservation des espèces », « Écologie de la Santé », « Dynamique des zones humides et gestion de l'eau », « Gestion et restauration des écosystèmes naturels et agricoles », et « Interfaces Science et Société ». Ils sont le plus souvent conduits en partenariat avec des centres de recherche, des universités, des gestionnaires et des associations. La Tour du Valat compte à ce jour plus de 300 partenaires, français et internationaux, comme le CEFE, le CNRS, l'OFB, le WWF, la FAO, etc... Ses activités peuvent se dérouler en Camargue, tout autour du bassin méditerranéen, ou parfois même dans des pays hors zone méditerranéenne, dans le cadre de projets ponctuels pour lesquels la Tour du Valat dispose d'une expertise reconnue à l'international.

De nombreux projets sont en cours au sein de la fondation, comme le Plan régional d'actions en faveur des libellules, la restauration de mares temporaires associées au Leste à grands stigmas ou encore divers projets ciblant la conservation d'autres taxons. Au-delà de son rôle de conservation de la biodiversité, la Tour du Valat est un site privilégié pour mener des recherches, tester et développer des activités agricoles ou cynégétiques compatibles avec le maintien de cette biodiversité exceptionnelle. La Tour du Valat est ainsi devenue au fil des décennies un institut de recherche reconnu à tous les niveaux, pour son expertise sur les enjeux liés à la protection des zones humides méditerranéennes et de la biodiversité qui y est associée.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier l'ensemble de la Fondation Tour du Valat pour son accueil, son accompagnement et sa bienveillance tout au long de ce stage.

Je souhaite tout particulièrement remercier Philippe Lambret, Chef de projet Conservation des Odonates, pour son accompagnement sur les aspects biologiques et écologiques de mon stage, ainsi qu'Elie Gaget, Chargé de recherche en écologie statistique, pour son soutien et ses conseils sur la partie analytique et statistique. Leur accompagnement, leur écoute et leur implication tout au long de ce stage ont été déterminants pour aboutir à ce rapport.

Je tiens à exprimer ma gratitude, pour leur réactivité et leur bienveillance. à toutes les personnes que j'ai sollicitées pour l'obtention des données odonatologiques et cartographiques nécessaires à la réalisation de mon stage, notamment : Jean-Christophe Bartolucci (CEN Occitanie), Stéphane Berthelot (CEN Occitanie), Silke Befeld (SNPN), Mathieu Bourgeois (LPO Occitanie), Jocelyn Champagnon (Tour du Valat), Damien Cohez (Tour du Valat), Marc Thibault (Tour du Valat), Emilie Laurent (Tour du Valat), Amine Flitti (LPO PACA), Bastien Louboutin (Opie Occitanie), Alexia Monsavoir (Opie), Michel Papazian (Opie Provence-Alpes du Sud), Christophe Pin (Amis des Marais du Vigueirat), Isabelle Quoniam (Grand Port Maritime de Marseille), Gérald Bosio (Grand Port Maritime de Marseille), Stéphane Bence (CEN PACA) et Yolan Richard (CEN PACA). Et bien entendu, un grand merci aux nombreux naturalistes qui s'intéressent aux odonates et alimentent les bases de données utilisées.

Je tiens également à remercier Rose Rodier, doctorante au sein de la Tour du Valat, pour son aide dans la rédaction de ce rapport, Coline Carteron, stagiaire au sein de la Tour du Valat, pour sa contribution à la réalisation des cartes présentées dans ce rapport, ainsi que Capucine Benoit-Grignard, alternante au sein de la Tour du Valat, pour son aide précieuse dans les analyses statistiques.

Je souhaite adresser toute ma gratitude à Olivier et Geneviève Roger, ainsi que Laurine Roux pour leur soutien mais aussi leur aide dans la relecture de ce rapport.

Sommaire

Tables des figures et des tableaux……..i

Introduction 1

Matériels et méthodes 4

1. Zone d'étude et mares temporaires 4

2. *Précisions sur* Lestes macrostigma 6

3. Données recensant Lestes macrostigma 7

3.1. Données standardisées 7

3.2. Données opportunistes 8

4. Traitement des jeux de données 8

5. Inférence des données d'absence de Lestes macrostigma 10

6. Données météorologiques et de gestion hydraulique 10

6.1. Données météorologiques 10

6.2. Données de gestion hydraulique 11

7. Analyses statistiques 12

Résultats 14

1. Autocorrélation spatiale et temporelle 14

2. Probabilité de présence 15

2.1. Ciblage de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion 15

2.2. Effet du type de gestion hydraulique 16

3. Probabilité d'autochtonie 17

3.1. Ciblage de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion 17

3.2. Effet du type de gestion hydraulique 18

4. Abondance annuelle et des adultes émergents de Lestes macrostigma 19

4.1. Ciblage de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion 19

4.2. Effet du type de gestion hydraulique 20

Discussion 21

Bibliographie 26

Annexes I

Annexe 1 : Extraction des données d'observation de *Lestes macrostigma* I

Annexe 2 : Extraction des données d'observation des taxons d'Odonates II

Annexe 3 : Corrélation entre les variables des jeux de données météorologiques de la Tour du Valat et de l'aéroport de Montpellier III

Annexe 4 : Récapitulatif des variables explicatives utilisées dans les modèles III

Annexe 5 : Effet du *Ciblage de Lestes macrostigma* dans un plan de gestion sur l'abondance IV

Annexe 6 : Effet du type de *Gestion* hydraulique sur l'abondance de *Lestes macrostigma* V

Annexe 7 : Test post hoc emmeans de l'effet du *Ciblage* sur les variables réponses VI

Annexe 8 : Test post hoc emmeans de l'effet de la *Gestion* hydraulique sur les variables réponses . VI

Annexe 9 : Récapitulatif des effets des variables explicatives sur la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie, l'abondance annuelle et l'abondance des émergents de L. macrostigma (BH_SD = Bilan hydrique automnale ; BH_JM = Bilan hydrique printanier) (en vert = effet significatif positif, en rouge = effet significatif négatif, en blanc = pas d'effet) VII

Tables des figures et des tableaux

Table des figures

Figure 1 : Zone d'étude et observations de *Lestes macrostigma*

Figure 2 : Ténéral de *Lestes macrostigma*

Figure 3 : Secteurs et réserves naturelles de la zone d'étude où la plupart des observations de *Lestes macrostigma* ont été réalisées (voir Fig. 1)

Figure 4 : Probabilité de présence estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction du *Ciblage* et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Figure 5 : Probabilité de présence estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction de la *Gestion* hydraulique et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Figure 6 : Probabilité d'autochtonie estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction du *Ciblage* et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Figure 7 : Probabilité d'autochtonie estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction de la *Gestion* hydraulique et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Table des tableaux

Tableau 1 : Descriptif des colonnes associées au degrés d'autochtonie dans cette étude (Barbotte & Ruffoni 2018 ; Lambret, en prép.)

Tableau 2 : Résultats de l'autocorrélation spatiale et temporelle lors de la validation des modèles

Tableau 3 : Résultats de l'effet du *Ciblage* de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion sur l'abondance (BH_SD = Bilan hydrique automnale ; BH_JM = Bilan hydrique printanier)

Tableau 4 : Résultats de l'effet de la *Gestion* hydraulique sur l'abondance de *Lestes macrostigma* (BH_SD = Bilan hydrique automnale ; BH_JM = Bilan hydrique printanier)

Introduction

Les zones humides sont caractérisées par la présence d'eau, en surface ou dans le sol. D'après la loi sur l'eau de 1992, les zones humides sont des « terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre, de façon permanente ou temporaire, ou dont la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année » (Légifrance 2025). Alors que les zones humides représentent environ 12 millions de km², soit moins de 2,5 % de la superficie totale de la planète (Convention de Ramsar sur les zones humides 2021), elles sont vitales pour la survie de nombreuses espèces, dont l'espèce humaine (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Elles fournissent notamment d'importants services écosystémiques (purification de l'eau, séquestration du carbone, support de biodiversité, régulation du climat…) (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018 ; Salathé 2024). Malheureusement, depuis le XXI^{e} siècle, de nombreux pays n'ont cessé d'empiéter sur ces milieux en raison de leurs croissances économiques et démographiques (Yang *et al.* 2022 ; Awazi *et al.* 2024). Depuis les années 1970, 35 % de la surface des zones humides ont déjà été détruits (Convention de Ramsar sur les zones humides 2021). D'après Ballut-Dajud *et al.* (2022), les activités humaines affectant le plus les zones humides sont l'agriculture (25 %), l'urbanisation (16,8 %), l'aquaculture (10,7 %) et l'industrie (7,6 %). Par ailleurs, tous les habitats ne sont pas touchés de la même manière. Les milieux lagunaires, comme les mares temporaires saumâtres, font partie des plus vulnérables (Zacharias & Zamparas 2010).

Avec la perte des zones humides, de nombreuses espèces dépendantes de ces milieux déclinent et 25 % d'entre-elles, tous groupes taxonomiques confondus, sont menacées d'extinction : 40 % des reptiles, 35 % des amphibiens, 23 % des mammifères et 18 % des oiseaux d'eau, étaient déjà mondialement menacés en 2018 (Convention de Ramsar sur les zones humides 2018). Pour les arthropodes comme les insectes, le déclin général concerne les espèces aquatiques et semi-aquatiques, comme les odonates dont 8 % sont menacés. Afin de conserver ces espèces et leurs habitats, il est primordial de connaître leur écologie et notamment les facteurs influençant leur dynamique. Pour cela, de nombreux protocoles ont été mis en place pour suivre ces espèces et mesurer les variations de leur abondance, afin de mieux orienter les stratégies de conservation. Les indicateurs, issus de ces protocoles, sont utilisés à différentes échelles pour suivre les conséquences du changement climatique et orienter les politiques d'aménagement (Van Swaay *et al.* 2022).

Les odonates, regroupant les demoiselles (ou zygoptères) et les libellules (ou anisoptères), peuvent être utilisés comme indicateur de l'état de santé des communautés d'arthropodes et des écosystèmes d'eau douce (Termaat *et al.* 2015 ; Termaat *et al.* 2019). Le STELI (Suivi Temporel des Libellules), lancé en 2011, a pour objectif de suivre les tendances des populations d'odonates à l'échelle nationale afin de diagnostiquer les causes de variation de taille de ces populations (Vigie Nature 2012). Un autre projet, nommé « Dragon », à portée internationale, utilise les odonates comme indicateur de l'impact humain sur les écosystèmes d'interface entre les milieux terrestres et d'eau douce, que sont les zones humides (FRB 2023). Ce projet, débuté en 2023, combine des données standardisées (*i.e*. issues de l'application de protocole) et opportunistes (*e.g*. issues de plateformes naturalistes). Les données opportunistes, moins contraignantes à collecter et souvent disponibles en grande quantité, peuvent jouer un rôle important dans la conservation des espèces (Van Strien *et al*. 2010 ; Termaat *et al.* 2015). Néanmoins, leur succès et leur pertinence, aux échelles nationale et internationale, dépendent de la mobilisation continue des observateurs, de l'application uniforme de leur protocole et des conditions météorologiques (Van Strien *et al*. 2013). Plusieurs autres études s'appuient sur l'utilisation des odonates pour caractériser la qualité de l'écosystème (Mukherjee *et al.* 2024), l'efficacité de projets de restauration (Gómez-Anaya & Novelo-Gutiérrez 2015 ; Van Strien & Van Grunsven 2023) ou pour évaluer l'effet de perturbations anthropiques sur les zones humides (Manu *et al.* 2023). Selon le degré de spécialisation des espèces pour leur habitat, le suivi de leurs populations peut être un outil pour la conservation de milieux rares et menacés, comme les mares temporaires saumâtres.

Le Leste à grands stigmas *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) est une espèce menacée de demoiselle. Bien que de « Préoccupation mineure » dans le monde, elle est considérée comme « Vulnérable » au sein de l'Union Européenne, « En danger » en France et « Vulnérable » en Provence-Alpes-Côte-d'Azur (UICN France *et al.* 2016 ; Lambret *et al.* 2017b ; De Knijf *et al*. 2024). Kalkman *et al*. (2018) estiment que ces statuts justifieraient son inclusion dans l'annexe II ou IV de la directive européenne Habitats-Faune-Flore (92/43/CEE), notamment en raison de sa dépendance à un habitat à la fois rare et menacé, ainsi que du faible nombre de populations recensées. Son aire de répartition est large, s'étendant de la façade atlantique européenne jusqu'à l'Asie, en passant par le Moyen-Orient, mais très fragmentée (Boudot & Kalkman 2015). En France, elle se retrouve sur les façades atlantique, méditerranéenne continentale (Camargue) et en Corse (Boudot *et al*. 2024). Cette espèce présente un cycle de reproduction univoltin, c'est-à-dire qu'elle ne produit qu'une seule

génération par an. Elle est également sténoèce, ne se reproduisant que dans les eaux temporaires saumâtres, qui se trouvent en marge de marais, d'étangs littoraux, de lagunes côtières et d'anciennes salines (Boudot & Kalkman 2015). Ces milieux sont rares, souvent peu profonds et colonisés par le Scirpe maritime (*Bolboschoenus maritimus*) et le Jonc maritime (*Juncus maritimus*) (Lambret *et al.* 2015a ; Lambret & Papazian 2017). Les milieux temporaires sont caractérisés par une phase d'inondation suivie d'une phase d'assèchement en cours d'année. L'abondance de *L. macrostigma* dépend des caractéristiques de cette alternance : plus tard le milieu est remis en eau après la saison sèche estivale, plus la densité en larve est élevée (Lambret *et al.* 2023). Ces sites abritent des prédateurs moins développés, que ceux inondés précocement, ce qui réduit la prédation sur *L. macrostigma* et favorise la survie et l'abondance de ses larves. Parallèlement, plus les hauteurs d'eau et les cumuls de précipitations dans les milieux sont importants après la diapause hivernale, pendant le développement larvaire et durant l'émergence au printemps, plus l'abondance des adultes est élevée (Berquier *et al*. 2022). Cela permet à la fois de protéger les œufs de la dessiccation avant l'éclosion et de prolonger la fenêtre de développement larvaire. La chronologie de l'hydropériode semblerait donc jouer un rôle crucial dans la forte variabilité interannuelle de la taille des populations de *L. macrostigma* (Borisov 2005 ; Cano-Villegas & Conesa-Garcia 2009 ; Berquier *et al*. 2022).

Il est supposé que lors d'une année humide marquée par de fortes précipitations, *L. macrostigma* émerge massivement et adopte une stratégie de dispersion active, cherchant à coloniser une grande surface d'habitats temporaires disponibles (Lambret 2024). Si les conditions demeurent favorables l'année suivante, l'espèce pourrait alors être largement présente. En revanche, en cas d'une année sèche avec peu de précipitations, les effectifs diminueraient fortement (Lambret 2024). Or, le climat méditerranéen est caractérisé par une grande variabilité interannuelle du cumul et de la saisonnalité des précipitations. Ainsi, tester l'effet de ces conditions environnementales sur la dynamique de population de *L. macrostigma* permettrait de mieux comprendre les paramètres à l'origine des fortes fluctuations naturelles des populations de cette espèce. Cela faciliterait donc l'interprétation des résultats d'un suivi à long terme, voire d'avoir une influence sur ces paramètres par des actions de gestion et ainsi d'améliorer la conservation de cette espèce et de son habitat.

Dans cette étude, je m'intéresse à l'impact des conditions météorologiques et de la gestion des zones humides sur la dynamique de population de *L. macrostigma* en Camargue. En effet, sur la base de la littérature et des observations de terrain (Lambret 2024), nous supposons que la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie et la taille de population

de *L. macrostigma* dépendent en partie des conditions de l'année précédente, ainsi que du nombre de sites de reproduction disponibles. Par ailleurs, en Camargue, les milieux ne sont pas mis en eau uniquement par les précipitations. La gestion hydraulique, mise en place dans les aires protégées pourrait également jouer un rôle. En effet, celle-ci pourrait compenser les effets de l'endiguement du Rhône qui a figé la dynamique du delta. Ainsi, plusieurs hypothèses vont donc être testées : la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie et la taille de population d'une année N dépendent (a) du bilan hydrique de l'automne de l'année N-1 ou de celui du printemps de l'année N ou des deux ; (b) de la gestion hydraulique mise en place dans les aires protégées ; (c) de la taille de population et/ou du nombre de stations de reproduction de l'année N-1. Pour tester ces hypothèses via la modélisation de cette dynamique de population, plusieurs bases de données recensant *L. macrostigma* en Camargue ont été regroupées. Ces données sont issues à la fois des protocoles standardisés et de sciences participatives, avec des données de présence/absence ou de dénombrements d'individus.

Matériels et méthodes

1. Zone d'étude et mares temporaires

Afin d'étudier la dynamique de population de *L. macrostigma*, une zone d'étude a été définie, englobant les communes recensant au moins une observation de cette espèce sur la période 2009-2024, ainsi qu'une zone tampon autour de ces communes (Fig. 1). Elle couvre principalement la Camargue, mais inclut également les étangs palavasiens (similaires à ceux du delta du Rhône), ainsi que la plaine steppique de la Crau (paléo-delta de la Durance) et une partie de la côte rocheuse de la Côte Bleue. La Camargue, *i.e*. le delta du Rhône, correspond à l'ancienne zone de divagation du fleuve jusqu'aux embouchures, du Petit et du Grand Rhône, dans la mer Méditerranée (Picon 2020). Elle se situe entre la ville d'Arles, les costières de Nîmes à l'ouest et la plaine de la Crau à l'est (Lambret *et al*. 2009). Ce territoire est façonné par l'humain depuis l'époque romaine, au travers d'aménagements hydrauliques, comme l'endiguement du Rhône, visant à lutter contre les inondations et à contrôler l'eau pour l'agriculture (Blondel *et al*. 2013). En stoppant la divagation du fleuve et les intrusions marines, ces travaux ont figé la dynamique hydraulique et sédimentaire naturelle du delta. Les zones humides, composant cette région, subissent d'importantes pressions anthropiques : destruction des milieux naturels, pollution agricole (Comoretto *et al.* 2008 ; Roche *et al.* 2009 ; Rodier *et al*. 2025) et menaces dues au changement climatique (Blondel *et al*. 2013).

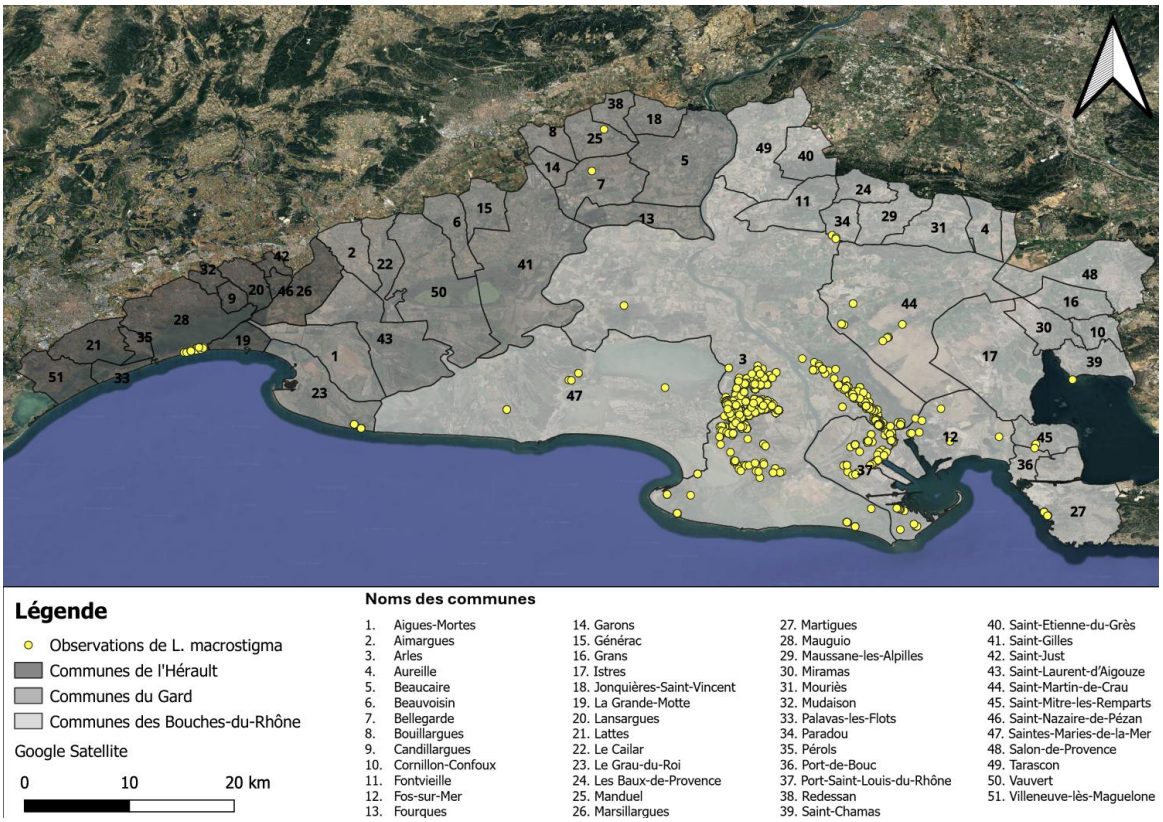


Figure 1 : Zone d'étude et observations de *Lestes macrostigma*

Ces zones humides sont également soumises au climat méditerranéen, qui se caractérise par un important déficit hydrique : en Camargue, les précipitations annuelles avoisinent 600 mm, tandis que l'évaporation dépasse en moyenne 1 200 mm en raison des hivers doux et des étés chauds. Ce déficit est accentué par la fréquence de vents forts et secs, comme le Mistral et la Tramontane, ainsi que par des températures élevées, favorisant une évaporation intense au printemps et en été (Picon 2020 ; Pechac 2022). Ce contexte climatique, conjugué à la variabilité de la salinité, aux régimes d'inondation résultant de la gestion hydraulique, façonne une mosaïque de milieux dans le delta du Rhône. On y trouve notamment des sansouires (végétation halophile), des étangs, des roselières, des dunes, des marais d'eau douce, des lagunes, et surtout des mares et marais temporaires, milieux emblématiques de la Camargue (Blondel *et al*. 2013).

Hors des zones protégées, ces milieux temporaires sont particulièrement rares et souvent menacés, notamment en raison de leur destruction par le nivellement des sols, pour les besoins de l'agriculture ou de la saliculture, ou de leur altération liée à des apports d'eau artificiels. Ils se forment dans des dépressions d'origine naturelle, souvent d'anciens bras du Rhône, ou sont créés à des fins de conservation (Blondel *et al*. 2013). Les milieux temporaires connaissent une alternance saisonnière d'inondation hivernale et d'assèchement estival. La variabilité

interannuelle des précipitations influe fortement sur la chronologie d'inondation, dont la durée, notamment au printemps et à l'automne. Ce fonctionnement particulier favorise le développement de communautés faunistiques et floristiques spécialisées, capables de s'adapter à ces conditions temporaires et fluctuantes. Le cortège d'odonates y est particulièrement remarquable, avec comme espèce emblématique *L. macrostigma* (Lambret 2024).

2. *Précisions sur* Lestes macrostigma

Figure 2 : Ténéral de *Lestes macrostigma*

Lestes macrostigma est une espèce de demoiselle concernée par le Plan national d'actions (PNA) 2020-2023 en faveur des libellules (Houard 2020), en raison de sa rareté en France et en PACA (Lambret & Papazian 2017), ainsi que de ces statuts UICN (voir Introduction). C'est une espèce déterminante ZNIEFF (Zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique) en PACA (MNHN & OFB, 2025). Son aire de répartition est large mais disjointe du fait de la rareté de son habitat et de sa sténoécie.

Le cycle de reproduction de *L. macrostigma* est influencé par des contraintes écologiques et biologiques, notamment l'hydropériode (Chelmick & Lambret 2020) et sa dépendance à des plantes spécifiques pour la ponte (Lambret *et al*. 2015b ; Lambret *et al.* 2018). Les œufs, pondus en fin de printemps, interrompent rapidement leur développement pour entrer obligatoirement en diapause jusqu'à la reprise de leur développement au printemps suivant (Lambret *et al*. 2017a). Insérés dans les tissus des plantes hôtes durant cette période, ils sont protégés des aléas climatiques, comme la dessiccation estivale et le gel hivernal. Cette diapause induit une reprise simultanée du développement lorsque les températures deviennent favorables, entraînant une éclosion hautement synchronisée. Jusqu'à 50 % des œufs peuvent éclore en seulement deux semaines, entre mi-mars et mi-avril (Lambret *et al.* 2017a). L'immersion est nécessaire à l'éclosion des œufs (Lambret *et al.* 2018). Plus l'inondation est précoce, plus le succès d'éclosion est élevé, du fait de la réduction du risque de dessiccation et donc de mortalité (Lambret *et al.* 2018). Le développement larvaire, strictement aquatique, est particulièrement rapide, afin de réduire le risque de mortalité des larves liée à l'assèchement des milieux temporaires (Schiel & Buchwald

2015 ; Lambret *et al.* 2021). Les larves émergent au mois de mai pour devenir un imago aérien. Durant les premières heures après l'émergence, les ailes sont brillantes et souples, caractéristiques du stade ténéral (Fig. 2), puis la cuticule se rigidifie marquant le passage au stade immature, durant lequel les individus ne sont pas encore capables de se reproduire (Lambret 2013). La période de vol ne dure le plus souvent qu'une cinquantaine de jours en Camargue, mais s'étale suivant les années de fin avril à mi-juillet, avec un pic d'effectif atteint fin mai-début juin (Lambret 2010 ; Lambret & Papazian 2017). Cette stratégie, combinant diapause précoce, éclosion retardée mais synchronisée, et développement larvaire accéléré, semble être une adaptation à la variabilité hydrologique des mares temporaires méditerranéennes (Lambret *et al.* 2017a).

3. *Données recensant* Lestes macrostigma

Pour réaliser cette étude, les observations recensant *L. macrostigma* au sein de la zone d'étude ont été récupérées à partir de l'année 2009 jusqu'en 2024. Ces observations comportent à la fois des données standardisées, issues de suivis protocolés, et des données opportunistes, issues de sciences citoyennes (Ann. 1).

3.1. Données standardisées

Les bases de données standardisées sont le résultat de prospections protocolées, réalisées par les gestionnaires des sites et des réserves naturelles de la zone d'étude (Ann. 1). Un protocole dédié à *L. macrostigma* a été développé (Lambret, en prép.) et a notamment été mis en place sur les sites de la Réserve naturelle régionale de la Tour du Valat (partiellement), la Réserve naturelle nationale des Marais du Vigueirat et du Relais, site de la couronne agri-environnementale du Grand Port Maritime de Marseille (Fig. 3).

L'objectif de ce protocole est d'estimer la taille de la population autochtone d'un site à partir d'un dénombrement effectué le long d'un parcours, lors de journées ensoleillées et avec peu de vent. Ce protocole repose sur une surveillance précise du début des émergences, qui sont synchronisées et influencées par la température (Lambret *et al.* 2023). Les prospections doivent être réalisées à des moments spécifiques de la journée, en fonction du stade de vie ciblé. Deux passages sont recommandés pour chaque stade de vie ciblé. Enfin, les prospections trop tardives dans la saison sont à éviter car elles renseigneraient davantage les capacités de dispersion de l'espèce, plutôt que la découverte de nouvelles stations.

3.2. Données opportunistes

Les bases de données opportunistes regroupent l'ensemble des données collectées via les systèmes d'information en ligne d'observations naturalistes ainsi que des données transmises par des naturalistes locaux (dont celles d'une enquête passée de l'Observatoire Naturaliste des Ecosystèmes Méditerranéens). Elles sont donc composées à la fois de données naturalistes de type présence/absence et de données de dénombrement. Dans le cadre de cette étude, les bases de données opportunistes suivantes ont été récupérées, via leurs site internet ou leurs gestionnaires : GBIF (Global Biodiversity Information Facility), SILENE-PACA, Observation, INaturalist, OpenObs, ObsNature Camargue, Faune-PACA et Faune-Occitanie (Ann. 1). Certaines bases, comme le GBIF, regroupent des données de différentes sources.

Les données opportunistes connaissent de nombreux biais, ce qui peut rendre leur analyse complexe. Tout d'abord, le biais de détection souligne l'incapacité à détecter tous les individus d'une espèce présents sur un site. Ensuite, le biais d'observation illustre un changement d'effort d'observation au cours du temps sur une zone donnée. De plus, le biais géographique montre l'inégalité de la couverture géographique prospectée. Enfin, le biais de déclaration est la conséquence d'un enregistrement incomplet ou de la sélection des données déclarées par l'observateur (Van Strien *et al*. 2010). En plus de ces biais, certaines bases, regroupant des données de différentes sources, comportent des données dégradées. En effet, lorsque les grandes bases de données (comme GBIF ou OpenObs) absorbent plusieurs autres bases de données, des informations peuvent être perdues. Les données sont donc dégradées du fait de l'incompatibilité des formats des fichiers entre la base finale et la base d'origine. Des informations sur les dénombrements, l'autochtonie des espèces ou sur la précision des coordonnées géographiques peuvent ainsi être supprimées.

4. Traitement des jeux de données

Pour tous les jeux de données récupérés (protocolées et opportunistes), une standardisation des données sous le format du protocole du Cilif (Complément à l'inventaire des libellules de France) a été réalisée (sous Excel et R ; Dommanget *et al*. 2020). Ce format, créé par la Société Française d'Odonatologie, prend en compte les comportements et les stades de vie des odonates, en mettant l'accent sur les indices d'autochtonie (Tab. 1). Ainsi, tous les jeux de données ont été structurés de la même manière : des colonnes concernant les informations sur

l'observation (source, nom de l'observateur, date, commune, latitude et longitude) et des colonnes concernant les informations de l'espèce (nom latin, présence ou dénombrement, autochtonie, stades de vie et comportements). Les valeurs de latitude et de longitude ont été formatées en degrés décimaux, arrondies à trois décimales, sous la projection EPSG : 4326 - WGS 84 Pseudo-Mercator, à l'aide du logiciel QGIS (version 3.28.15).

Les informations de dénombrement sont divisées en plusieurs colonnes, recensant les dénombrements des stades de vie et/ou des comportements des individus observés (Tab. 1). Deux colonnes supplémentaires « Présence » et « Autochtonie » ont été créées et renseignées à partir des colonnes précédentes. Pour la « Présence », la valeur 1 était attribuée si l'observation comportait le dénombrement d'au moins un des stades de vie et comportements. Pour « l'Autochtonie », la valeur 1 était attribuée si l'observation comportait au moins un dénombrement d'exuvie, d'émergence ou de ténéral. En effet, dans le cadre de cette étude, ces trois catégories ont été considérées comme des preuves d'autochtonie (Tab. 1 ; Barbotte & Ruffoni 2018 ; Lambret, en prép.).

Tableau 1 : Descriptif des colonnes associées au degrés d'autochtonie dans cette étude (Barbotte & Ruffoni 2018 ; Lambret, en prép.)

Colonne	Signification	Autochtonie
Adulte	Imago, immature ou apte à la reproduction (mature)	Possible
Exuvie	Enveloppe larvaire laissée par un individu lors de la métamorphose	Certaine
Larve	Larve aquatique, stade de développement entre l'éclosion de l'œuf et le stade adulte	Probable
Emergence	Transformation de la larve aquatique en imago aérien	Certaine
Ténéral	Adulte immature avec une cuticule non rigidifiée, des ailes encore brillantes et des ptérostigmas encore blanchâtres, dont le vol est faible ou flottant	Certaine
Tandem	Mâle maintenant une femelle avec les appendices anaux de son abdomen	Possible
Copula	Cœur copulatoire, accouplement	Possible
Ponte	Comportement de ponte ou trace d'insertion des œufs visible sur les plantes hôtes	Probable

A l'issue de la standardisation de tous les jeux de données, une vérification des doublons a été réalisée, afin d'éliminer toutes les observations apparaissant deux fois ou plus au sein de la base de données agrégée. Les observations issues de la base de données GBIF n'étaient pas priorisées lors de doublon avec d'autres bases de données, du fait de leur caractère probablement dégradé concernant les informations liées à l'espèce. A l'issue de ce nettoyage, le jeu de données comportait 2 603 données d'observations de *L. macrostigma*, sur la période 2009-2024.

5. *Inférence des données d'absence de* Lestes macrostigma

Les données d'absence de *L. macrostigma* ne sont que peu saisies dans les bases de données opportunistes (n = 1 613 données d'absence, soit 38 % des données de présence alors que, compte tenu de la rareté de l'espèce, les données d'absence devraient être bien plus nombreuses). Les observateurs rapportent plus fréquemment les espèces détectées que celles absentes, en réalité ou en apparence, lors de leurs prospections. Cela peut engendrer une surestimation de la présence ou encore un biais d'effort d'observation. Afin de pallier ce biais, d'estimer l'effort d'observations et d'inférer les données d'absence de *L. macrostigma*, nous avons considéré que *L. macrostigma* est détectable durant sa principale période de vol (en mai et juin). Un zéro (absence de *L. macrostigma*) a donc été inféré à partir des observations d'une autre espèce d'odonate durant cette période. Cette inférence a été réalisée par combinaison de la date, du lieu (latitude et longitude) et de la présence d'une autre espèce d'odonate.

Ainsi, les données recensant toutes les espèces d'odonates, sur la période 2009-2024, au sein de la zone d'étude, ont été récoltées à partir des mêmes bases de données que pour *L. macrostigma*, répertoriant des données opportunistes et standardisées (Ann. 2). Le même travail de nettoyage des données a été réalisé. Seules les informations suivantes ont été retenues : date de l'observation (jour, mois, année), localisation (latitude, longitude) et nom scientifique de l'espèce observée. Enfin, un identifiant a été créé, afin de supprimer les doublons au sein des bases et entre les bases de données, de la forme suivante : jour_mois_année_Latitude_Longitude_nomscientifique. Au total, le jeu de données d'absence de *L macrostigma* comporte 17 751 données.

6. *Données météorologiques et de gestion hydraulique*

6.1. Données météorologiques

Des données météorologiques de la station de la Tour du Valat (Arles) et de la station de l'aéroport de Montpellier ont été utilisées sur la période 2009-2024, afin de prendre en considération la variabilité météorologique au sein de la zone d'étude (Ann. 3). Ainsi, les données de la station de Montpellier ont été attribuées au Gard et à l'Hérault, tandis que celles de la station de la Tour du Valat l'ont été aux Bouches-du-Rhône.

De plus, ces données comportaient toutes les informations nécessaires au calcul du bilan hydrique. Les données suivantes ont été récoltées : précipitation moyenne quotidienne (mm),

température moyenne quotidienne (°C), humidité relative moyenne (%), rayonnement global quotidien (J/cm^2) et la durée d'insolation quotidienne (mn). L'évaporation d'une surface d'eau libre a été calculée grâce à la formule générale de Penman (Penman & Keen 1948). Ensuite, le bilan hydrique, c'est-à-dire la différence entre le cumul des précipitations et de l'évaporation a été calculé sur deux périodes (septembre-décembre et janvier-mai), pour chaque année de 2009 à 2024. La période de septembre à décembre correspond à la diapause des œufs, tandis que les conditions météorologiques peuvent être favorables au développement des prédateurs. La période de janvier-mai correspond à la levée de la diapause, au développement larvaire et à l'émergence. Les observations de *L. macrostigma* ont été associées à leurs bilans hydriques des automnes et printemps précédents et ce en fonction de leur département.

6.2. Données de gestion hydraulique

Dans un premier temps, des informations sur les plans de gestion des espaces protégés en vigueur dans la zone d'étude ont été récoltées, afin de connaître les secteurs où *L. macrostigma* était ciblé par lesdits plans de gestion sur la période 2009-2024. Dans les modèles statistiques présentés ci-dessous, la variable *Ciblage*, à deux modalités (« oui » et « non »), indique la présence ou l'absence d'un plan de gestion ciblant la conservation de l'espèce. Le *Ciblage* étant associé à une gestion hydraulique, cette variable reflète indirectement la mise en œuvre d'une gestion favorable à *L. macrostigma* sur au moins un site. Pour les secteurs où cette espèce est effectivement ciblée, des données complémentaires sur la gestion hydraulique des sites ont été recueillies. Un secteur peut regrouper plusieurs sites, dont la gestion hydraulique peut différer d'un site à l'autre. Pour cela, des cartes toponymiques, recensant les noms des sites au sein des secteurs ont été répertoriées. Parmi ces cartes figurent notamment celles des réserves naturelles de la Tour du Valat, des Marais du Vigueirat, de Camargue, et celle de la couronne agri-environnementale du Grand Port Maritime de Marseille (Fig. 3). Chaque observation de *L. macrostigma* a été attribuée à un site, avec nom et localisation précis. La représentation cartographique des observations de *L. macrostigma* a été effectuée avec le logiciel QGIS.

Dans un second temps, et avec l'aide des gestionnaires, la gestion hydraulique des sites recensant au moins une observation de *L. macrostigma* sur la période 2009-2024 a été renseignée. Si ces derniers n'étaient pas gérés hydrauliquement, cela signifiait qu'ils étaient mis en eau uniquement par les précipitations. S'ils étaient gérés hydrauliquement, les périodes de mise en eau ont été récupérées pour chaque année. En fonction de ces périodes, les sites étaient plus ou moins favorables à *L. macrostigma*. L'hydropériode idéale pour cette espèce est une

mise en eau de novembre à mai, sans interruption par un assec, pendant la période de diapause des œufs jusqu'à leur éclosion en mars (Lambret *et al*. 2023). Ainsi, les sites, concernés par des données de présence de *L. macrostigma*, ont été répartis en trois catégories, en fonction des années : sites non gérés hydrauliquement (catégorie « non »), sites ayant une gestion hydraulique favorable à *L. macrostigma* (catégorie « favorable ») et sites ayant un autre type de gestion hydraulique (catégorie « autre »). Dans les modèles statiques suivants, une variable *Gestion* aux trois modalités « non », « favorable » et « autre » représente le type de gestion hydraulique mis en place dans les sites.

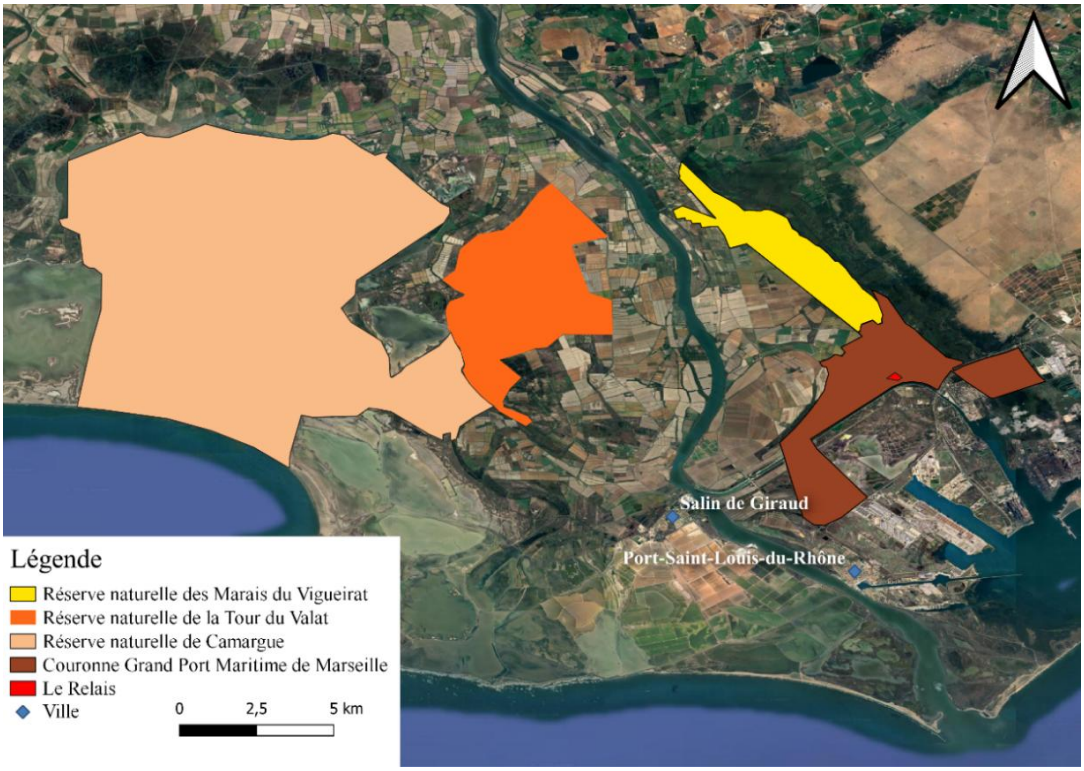


Figure 3 : Secteurs et réserves naturelles de la zone d'étude où la plupart des observations de *Lestes macrostigma* ont été réalisées (voir Fig. 1)

7. *Analyses statistiques*

Pour tous les modèles suivants, nous testons l'effet de deux variables climatiques et de deux variables anthropiques successivement sur la présence de l'espèce, son autochtonie et son abondance. Les variables climatiques sont le bilan hydrique des périodes septembre-décembre (appelé ci-après bilan hydrique automnale) et janvier-mai (appelé ci-après bilan hydrique printanier). Les variables anthropiques sont le *Ciblage* de *L. macrostigma* par le plan de gestion des aires protégées (oui/non, n = 4 secteurs ; Ann. 4) et la *Gestion* hydraulique des sites d'études

(« favorable », « non » et « autre », n = 191 sites ; Ann. 4). Ces quatre variables sont les effets fixes des modèles suivants. Pour les modèles ayant la variable *Ciblage*, le jeu de données utilisé contient les absences inférées de *L. macrostigma* (n = 17 751 observations), contrairement à celui utilisé pour les modèles ayant la variable *Gestion* (n = 2 603 observations).

Dans un premier temps, deux modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) ont été construits séparément afin d'évaluer les effets des conditions hydrologiques sur la présence de *L. macrostigma*. Le premier modèle intégrait la variable *Ciblage*, tandis que le second utilisait la variable *Gestion*. Dans les deux cas, les bilans hydriques automnale et printanier, ainsi que leur interaction avec la variable *Ciblage* ou *Gestion*, ont été inclus aux modèles (Ann. 4). De plus, des effets aléatoires spatiaux (variables « IDLatLong » ou « Site ») et temporels (variable « Année ») ont été ajoutés pour prendre en compte et tester les potentielles autocorrélations spatiales et temporelles des données (Ann. 4). Une distribution binomiale a été utilisée pour modéliser les données de présence/absence. Dans un deuxième temps, un GLMM, reprenant la même structure d'effets fixes et aléatoires que précédemment, de distribution binomiale, a été appliqué pour modéliser l'autochtonie (présence/absence d'autochtonie). Dans un troisième temps, des modèles de Hurdle ont été réalisés pour évaluer l'effet des conditions hydrologiques sur l'abondance annuelle (somme des dénombrements des adultes et des ténéraux) et des émergents (somme des dénombrements des ténéraux, des exuvies et des émergents) de *L. macrostigma.*

Pour tous les calculs d'abondance, les dénombrements inférieurs à deux individus ont été exclus de l'analyse, les valeurs égales à 1 étant considérées comme de simples présences et non comme des mesures de comptage. De même que pour les modèles précédents, l'effet des variables *Ciblage* et *Gestion* a été testé séparément ainsi que leurs interactions avec les bilans hydriques. Les effets aléatoires étaient les variables « IDLatLong », « Site » et « Année ». Deux lois de distribution (négative binomiale et négative binomiale tronquée) ont été utilisées dans le modèle de type Hurdle pour prendre en compte les données de comptage. Ce type de modèle est adapté aux données comportant un excès de zéro, en estimant d'abord la probabilité d'obtenir un zéro puis celle d'obtenir une valeur non nulle (Larmarange 2025).

Finalement, pour tous les modèles, les valeurs extrêmes des bilans automnale et printanier ont été exclues, lorsque ces valeurs représentaient un risque d'effet levier. Également, des tests post hoc, avec le package « emmeans » (Lenth *et al.* 2025), ont été réalisés pour chaque modalité des variables *Ciblage* et *Gestion* de chaque modèle. Les résultats sont exprimés par

les moyennes prédites par les modèles avec les intervalles de confiance (IC) à 95 %. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide des logiciels R et R studio (version 4.5.0) et des packages suivants : car (Fox & Weisberg 2019), effects (Fox & Weisberg 2019), glmmTMB (Brooks *et al.* 2017 ; McGillycuddy *et al.* 2025) et lme4 (Bates *et al*. 2015). Le package DHARMa (Hartig 2024) a été employé afin de s'assurer de la validité des modèles. Les représentations graphiques ont été faites grâce aux packages suivants : ggeffects (Lüdecke 2018), ggplot2 (Wickham 2016) et patchwork (Pedersen 2025).

Résultats

1. *Autocorrélation spatiale et temporelle*

Lors de la validation des modèles, une autocorrélation spatiale positive a été trouvée pour les modèles concernant la probabilité de présence de *L. macrostigma*. Aucun autre modèle ne présentait d'autocorrélation spatiale (Tab. 2). De plus, sur l'ensemble des modèles, aucune autocorrélation temporelle n'a été trouvée (Tab. 2).

Tableau 2 : Résultats de l'autocorrélation spatiale et temporelle lors de la validation des modèles

	Modèles	**Autocorrélation spatiale**	**Autocorrélation temporelle**
Ciblage	Présence	SD = 0,001 p = 0,002	DW = 1,690 p = 0,524
	Autochtonie	SD = 0,007 p = 0,965	DW = 1,401 p = 0,210
	Abondance annuelle (tous types d'adultes confondus)	SD = 0,001 p = 0,109	DW = 1,977 p = 0,963
	Abondance des émergents	SD = 0,001 p = 0,469	DW = 2,583 p = 0,223
Gestion	Présence	SD = 0,0144 p = 0,094	DW = 1,844 p = 0,750
	Autochtonie	SD = 0,022 p = 0,117	DW = 1,907 p = 0,849
	Abondance annuelle (tous types d'adultes confondus)	SD = 0,014 p = 0,594	DW = 2,469 p = 0,331
	Abondance des émergents	SD = 0.014 p = 0.217	DW = 1.313 p = 0.147

2. *Probabilité de présence*

2.1. Ciblage de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion

Le *Ciblage* de *L. macrostigma* dans un plan de gestion a eu un effet significatif sur la probabilité de présence ($\chi^2 = 553{,}048$; $p < 0{,}001$; Fig. 4 ; Ann. 7), tout comme le bilan hydrique printanier ($\chi^2 = 19{,}095$; $p < 0{,}001$; Fig. 4). La probabilité de présence était plus forte dans les espaces bénéficiant d'un plan de gestion ciblant l'espèce, et lorsque le printemps était plus humide. En revanche, le bilan hydrique automnale n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence de *L. macrostigma* ($\chi^2 = 0{,}086$; $p = 0{,}768$; Fig. 4).

L'interaction entre le bilan hydrique printanier et le *Ciblage* a eu un effet significatif sur la probabilité de présence ($\chi^2 = 7{,}275$; $p = 0{,}007$; Fig. 4). Plus le bilan hydrique printanier était important, plus la probabilité de présence était élevée dans les sites ayant un plan de gestion ciblé, mais pas dans ceux n'en ayant pas. En revanche, l'interaction entre le bilan hydrique automnale et le *Ciblage* n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence de *L. macrostigma* ($\chi^2 = 3{,}465$; $p = 0{,}063$; Fig. 4). De même, la triple interaction entre le *Ciblage* et les deux périodes de bilan hydrique n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence de *L. macrostigma* ($\chi^2 = 1{,}005$; $p = 0{,}605$; Fig. 4).

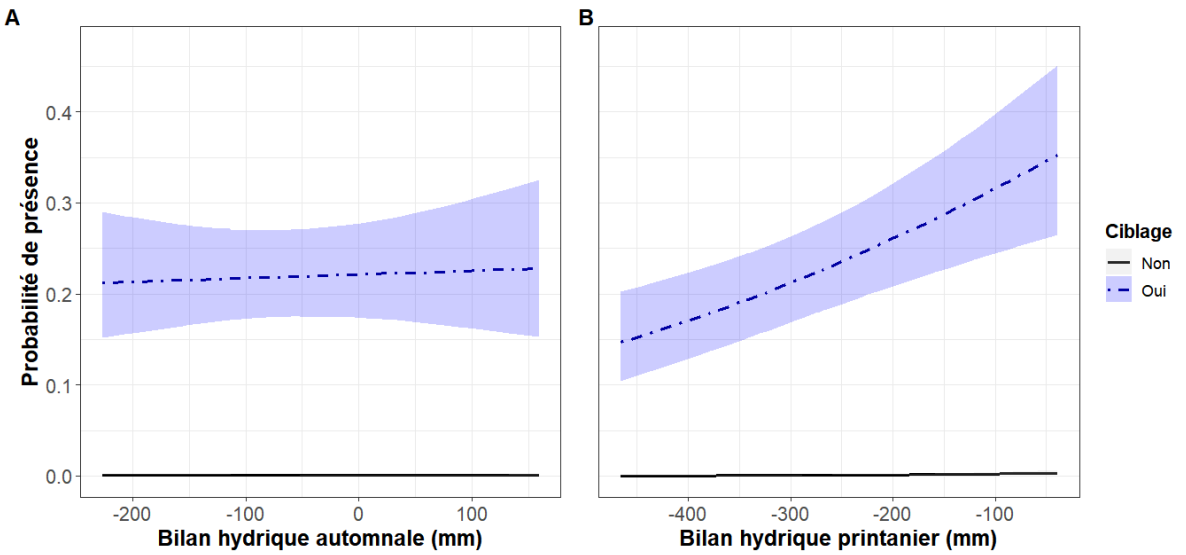


Figure 4 : Probabilité de présence estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction du *Ciblage* et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

2.2. Effet du type de gestion hydraulique

La *Gestion* hydraulique seule n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence de *L. macrostigma* (χ^2 = 4,969 ; p = 0,083 ; Fig. 5 ; Ann. 8), contrairement au bilan hydrique printanier (χ^2 = 10,609 ; p = 0,001 ; Fig. 5). La probabilité de présence était plus forte lors de printemps humide. Le bilan hydrique automnale n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence (χ^2 = 2,296 ; p = 0,130 ; Fig. 5).

Toutefois, l'interaction entre le bilan hydrique printanier et la *Gestion* a eu un effet significatif sur la probabilité de présence (χ^2 = 9,626 ; p = 0,008 ; Fig. 5), où l'effet du bilan hydrique est nul en absence de gestion et est positif en cas de gestion (favorable ou autre). En effet, en cas de gestion, la probabilité de présence augmente lorsque le bilan hydrique printanier a des valeurs positives (Fig. 5). En revanche, l'interaction entre le bilan hydrique automnale et la *Gestion* n'a pas eu d'effet significatif sur la probabilité de présence de *L. macrostigma* (χ^2 = 1,920 ; p = 0,383 ; Fig. 5). Enfin, la triple interaction entre la *Gestion* hydraulique et les deux bilans hydriques n'a pas eu d'effet significatif sur cette probabilité (χ^2 = 0,613 ; p = 0,893 ; Fig. 5).

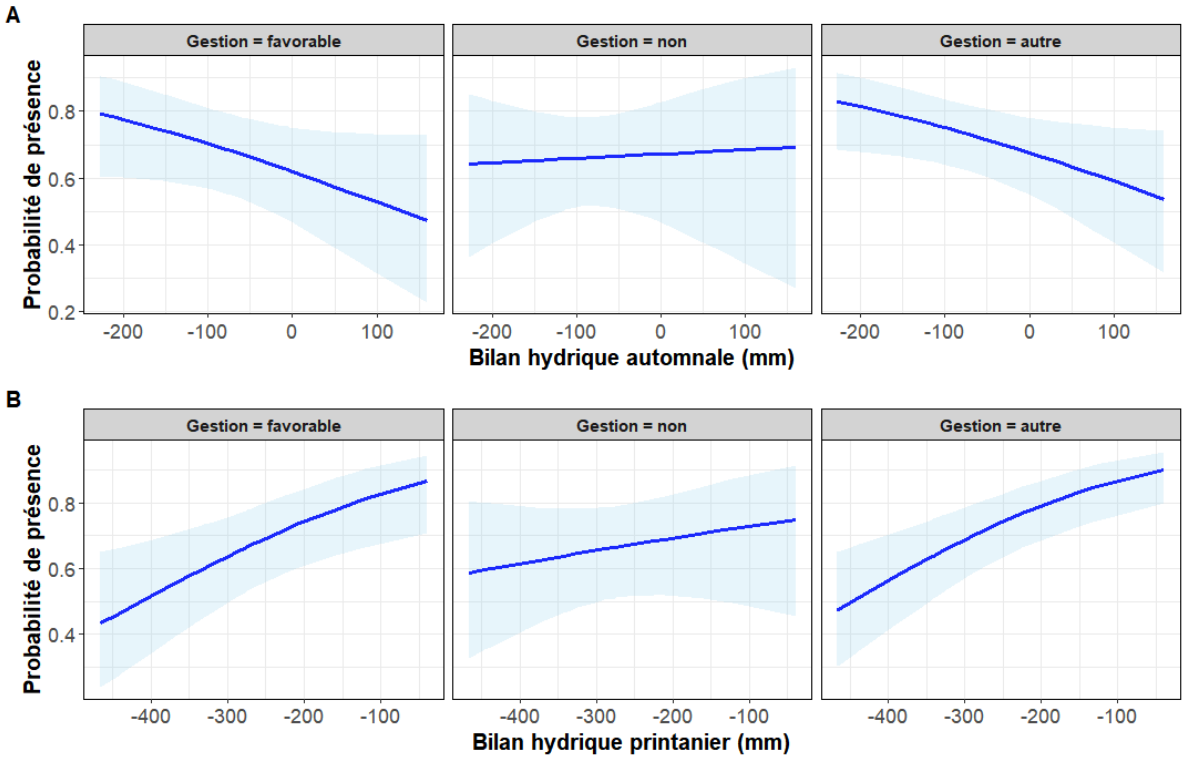


Figure 5 : Probabilité de présence estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction de la *Gestion* hydraulique et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Ainsi, la probabilité de présence de *L. macrostigma* était presque exclusivement liée aux sites bénéficiant d'un plan de gestion ciblant la conservation de l'espèce. Lors de bilan hydrique printanier important, elle était en moyenne 20 à 30 fois plus importante, dans ces sites que dans ceux n'ayant pas de plan de gestion ciblé. De plus, la probabilité de présence était plus élevée dans les sites avec gestion hydraulique lorsque le printemps était humide (Ann. 9).

3. *Probabilité d'autochtonie*

3.1. Ciblage de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion

Le *Ciblage* a eu un effet positif significatif sur la probabilité d'autochtonie ($\chi^2 = 23{,}679$; $p < 0{,}001$; Fig. 6 ; Ann. 7) : celle-ci était plus forte dans les espaces bénéficiant d'un plan de gestion ciblant l'espèce. Aucun autre paramètre n'a eu d'effet significatif sur la probabilité d'autochtonie : bilan hydrique automnale ($\chi^2 = 2{,}063$; $p = 0{,}151$; Fig. 6), bilan hydrique printanier ($\chi^2 = 1{,}812$; $p = 0{,}178$; Fig. 6), interaction entre le *Ciblage* et ces bilans hydriques (respectivement : $\chi^2 = 1{,}995$; $p = 0{,}158$; $\chi^2 = 1{,}351$; $p = 0{,}245$; Fig. 6). Enfin, la triple interaction entre le *Ciblage* et les deux périodes de bilan hydrique n'a pas eu non plus d'effet significatif sur la probabilité d'autochtonie de *L. macrostigma* ($\chi^2 = 1{,}973$; $p = 0{,}373$; Fig. 6).

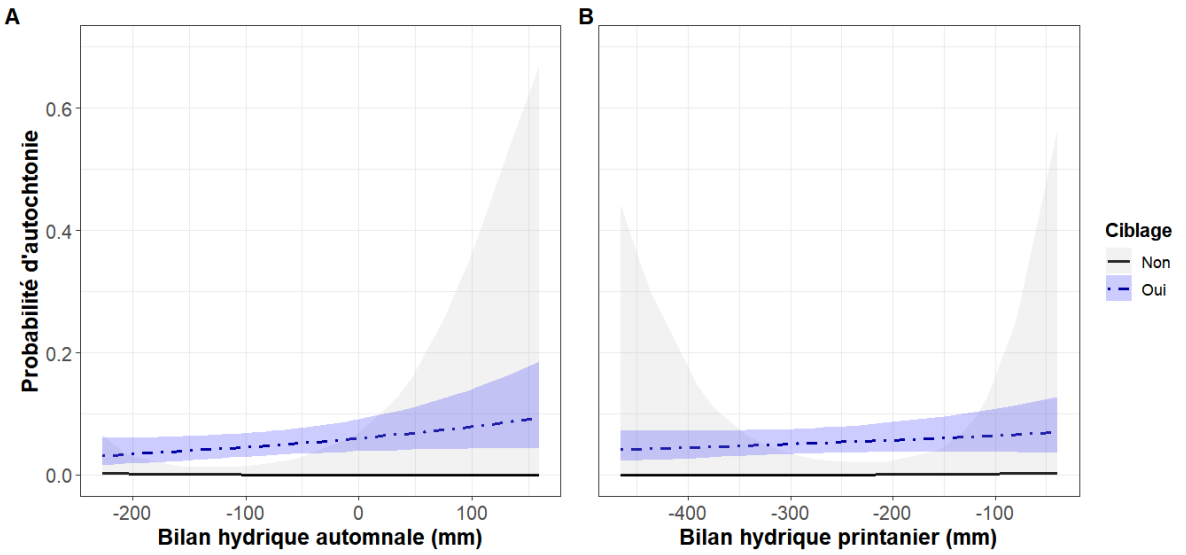


Figure 6 : Probabilité d'autochtonie estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction du *Ciblage* et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

3.2. Effet du type de gestion hydraulique

Nous n'avons pas détecté d'effet significatif de la *Gestion* hydraulique sur la probabilité d'autochtonie (χ^2 = 1,317 ; p = 0,517 ; Fig. 7 ; Ann. 8). Aucun autre paramètre n'a eu d'effet significatif sur la probabilité d'autochtonie : bilan hydrique automnale (χ^2 = 2,374 ; p = 0,123 ; Fig. 7), bilan hydrique printanier (χ^2 = 0,538 ; p = 0,463 ; Fig. 7), interaction entre la *Gestion* et ces bilans hydriques (respectivement : χ^2 = 0,903 ; p = 0,637 ; χ^2 = 3,838 ; p = 0,147 ; Fig. 7). Enfin, la triple interaction entre la *Gestion* et les deux bilans hydriques n'a pas eu non plus d'effet significatif sur la probabilité d'autochtonie de *L. macrostigma* (χ^2 = 4,721 ; p = 0,193 ; Fig. 7).

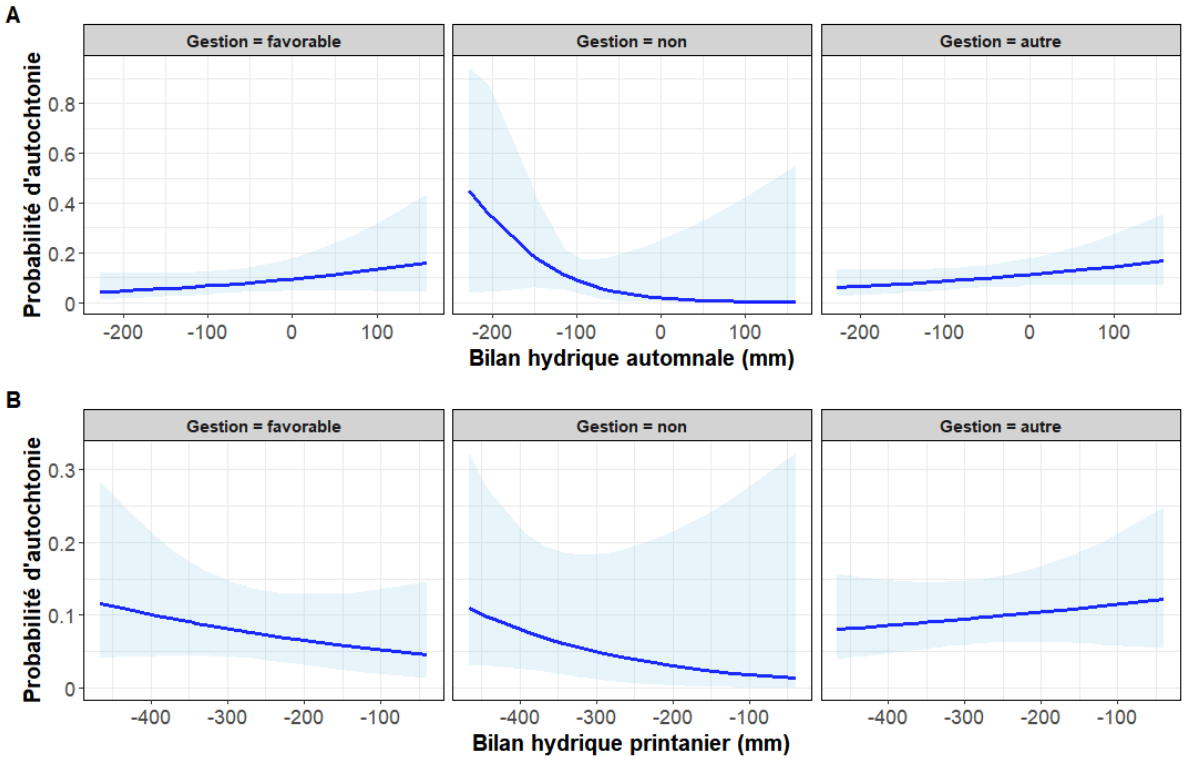


Figure 7 : Probabilité d'autochtonie estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction de la *Gestion* hydraulique et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

L'autochtonie était presque exclusivement observée dans les sites ayant un plan de gestion ciblant la conservation de l'espèce, indépendamment des conditions météorologiques. Sa probabilité était presque 10 fois plus importante dans ces sites que ceux n'ayant pas de plan de gestion ciblé. L'autochtonie de *L. macrostigma* pouvait également être observée quel que fut le type de gestion hydraulique. Cependant, elle ne semblait dépendre d'aucun autre paramètres (Ann. 9).

4. *Abondance annuelle et des adultes émergents de Lestes macrostigma*

Dans cette partie, les résultats concernant l'abondance sont détaillés : l'abondance annuelle de *L. macrostigma* (tous types d'adultes confondus), qui est relative à la taille de population, et l'abondance des émergents uniquement, qui est relative à l'autochtonie.

4.1. Ciblage de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion

Le *Ciblage* a eu un effet significatif sur l'abondance annuelle (tous adultes confondus) de *L. macrostigma* ($\chi^2 = 16{,}684$; $p < 0{,}001$; Ann. 5a ; Ann. 7), ainsi que le bilan hydrique printanier ($\chi^2 = 9{,}979$; $p = 0{,}002$; Ann. 5a) : l'abondance annuelle était plus forte dans les espaces bénéficiant d'un plan de gestion ciblant l'espèce, et lorsque le printemps était plus humide. En revanche, le bilan hydrique automnale n'a pas eu d'effet significatif (Tab. 3). Les interactions entre les bilans hydriques et le *Ciblage* n'étaient pas significatives (Tab. 3). En revanche, la triple interaction entre le *Ciblage* et les deux bilans hydriques a eu un effet significatif sur l'abondance annuelle de *L. macrostigma* ($\chi^2 = 9{,}161$; $p = 0{,}010$; Ann. 5a). Ainsi, pour les sites ayant un plan de gestion, l'abondance annuelle de *L. macrostigma* augmentait lors d'un automne plus sec et d'un printemps plus humide.

Le *Ciblage* a eu un effet significatif sur l'abondance des émergents ($\chi^2 = 6{,}786$; $p = 0{,}009$; Ann. 5b ; Ann. 7) : l'abondance des émergents était plus forte dans les espaces bénéficiant d'un plan de gestion ciblant l'espèce. Néanmoins, aucun autre facteur n'a eu d'effet significatif sur l'abondance des émergents (Tab. 3).

Tableau 3 : Résultats de l'effet du *Ciblage* de *Lestes macrostigma* dans un plan de gestion sur l'abondance (BH_SD = Bilan hydrique automnale ; BH_JM = Bilan hydrique printanier)

Variables / Interactions	**Abondance annuelle** (tous types d'adultes confondus)	**Abondance des émergents**
Ciblage	$\chi^2 = 16{,}684$ $p < 0{,}001$	$\chi^2 = 6{,}786$ $p = 0{,}009$
BH_SD	$\chi^2 = 1{,}429$ $p = 0{,}232$	$\chi^2 = 0{,}234$ $p = 0{,}629$
BH_JM	$\chi^2 = 9{,}979$ $p = 0{,}002$	$\chi^2 = 0{,}232$ $p = 0{,}630$
Ciblage × BH_SD	$\chi^2 = 0{,}201$ $p = 0{,}654$	$\chi^2 = 0{,}092$ $p = 0{,}761$
Ciblage × BH_JM	$\chi^2 = 0{,}001$ $p = 0{,}979$	$\chi^2 = 0{,}094$ $p = 0{,}759$
Ciblage × BH_SD × BH_JM	$\chi^2 = 9{,}161$ $p = 0{,}010$	$\chi^2 = 0{,}375$ $p = 0{,}829$

4.2. Effet du type de gestion hydraulique

La *Gestion* hydraulique a eu un effet significatif sur l'abondance annuelle (tous adultes confondus) de *L. macrostigma* (χ^2 = 9,063 ; p = 0,011 ; Ann. 6a). Cette abondance était plus forte en absence de gestion hydraulique. Il n'y a pas eu de différence significative entre l'effet de la gestion favorable et des autres types de gestion (Ann. 8). De plus, le bilan hydrique printanier a aussi eu un effet significatif sur l'abondance annuelle (χ^2 = 23,974 ; p < 0,001 ; Ann. 6a) : l'abondance était plus forte lors de printemps humides. En revanche, le bilan hydrique automnale n'a pas eu d'effet significatif (Tab. 4). L'interaction du bilan hydrique printanier avec la *Gestion* n'a pas eu d'effet significatif sur l'abondance annuelle (Tab. 4), contrairement à l'interaction entre le bilan hydrique automnale et la *Gestion* (χ^2 = 11,214 ; p = 0,00 ; Ann. 6a). Ainsi, en gestion favorable, l'abondance annuelle semblait stable quel que fut le bilan hydrique automnale, contrairement aux autres types de gestion ou en absence de gestion, où l'abondance annuelle diminuait plus l'automne était humide. Enfin, la triple interaction entre la *Gestion* et les deux bilans hydriques n'a pas eu d'effet significatif sur l'abondance annuelle (Tab. 4). Finalement, la *Gestion* hydraulique n'a pas eu d'effet significatif sur l'abondance des émergents (χ^2 = 4,151 ; p = 0,125 ; Ann. 6b ; Ann. 8). Aucun autre paramètre testé n'a eu d'effet significatif sur l'abondance des émergents (Tab. 4).

Tableau 4 : Résultats de l'effet de la *Gestion* hydraulique sur l'abondance de *Lestes macrostigma* (BH_SD = Bilan hydrique automnale ; BH_JM = Bilan hydrique printanier)

Variables / Interactions	**Abondance annuelle** (tous types d'adultes confondus)	**Abondance des émergents**
Gestion	χ^2 = 9,063 p = 0,011	χ^2 = 4,151 p = 0,125
BH_SD	χ^2 = 1,165 p = 0,280	χ^2 = 1,984 p = 0,159
BH_JM	χ^2 = 23,974 p < 0,001	χ^2 = 2,577 p = 0,108
Gestion × BH_SD	χ^2 = 11,214 p = 0,004	χ^2 =0,004 p = 0,998
Gestion × BH_JM	χ^2 = 4,992 p = 0,082	χ^2 = 0,671 p = 0,715
Gestion × BH_SD × BH_JM	χ^2 = 4,187 p = 0,242	χ^2 = 3,041 p = 0,385

Pour résumer, l'abondance était plus forte dans les sites ayant un plan de gestion ciblé, avec un tiers d'individus en plus que les sites n'ayant pas de plan de gestion. L'abondance suivait une dynamique similaire à la probabilité de présence de l'espèce : elle augmentait globalement avec les précipitations printanières, quel que fut le type de gestion (Ann. 9).

Discussion

Dans cette étude, nous avons évalué l'impact des conditions météorologiques et de la gestion hydraulique des zones humides sur la dynamique de population de *L. macrostigma* en Camargue. Pour cela, les hypothèses suivantes ont été posées : la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie ou la taille de population d'une année N dépendent (a) du bilan hydrique de l'automne de l'année N-1 ou de celui du printemps de l'année N ou des deux ; (b) de la gestion hydraulique mise en place dans les aires protégées ; (c) de la taille de population et/ou du nombre de stations de reproduction de l'année N-1.

Nos résultats ont tout d'abord montré l'importance des conditions météorologiques sur le maintien de *L. macrostigma*. Le bilan hydrique « printanier » (calculé de janvier à mai inclus, et incluant par conséquent la majeure partie de l'hiver) joue un rôle plus déterminant que celui de l'automne (calculé de septembre à décembre inclus) sur sa probabilité de présence. Ceci est sûrement en lien avec la période clé du développement post-diapause, notamment larvaire (Schiel & Buchwald 2015 ; Lambret *et al*. 2021). En effet, c'est probablement en raison des risques de dessiccation des œufs jusqu'à l'éclosion qui a lieu fin mars (Lambret *et al*. 2017a ; Lambret *et al*. 2018) et d'assec durant le développement larvaire (Lambret *et al.* 2016 ; Berquier *et al*. 2022) qu'un printemps humide favorise la présence de l'espèce, contrairement à un printemps sec. De plus, un automne humide, avec des précipitations précoces en septembre-octobre, diminue la probabilité de présence de *L. macrostigma*. Ce résultat est en accord avec Lambret *et al*. (2023) qui ont montré que la densité en larves de *L. macrostigma* augmente à mesure que la remise en eau, avant la diapause hivernale, a été tardive. Ils ont par ailleurs montré que, dans les milieux inondés tardivement, les larves de libellules Aeshnidae (prédatrices) débutent leur développement plus tard. Elles sont par conséquent plus petites et vraisemblablement moins dangereuses pour les larves de *L. macrostigma* au printemps suivant. Ainsi, la date de remise en eau influence la communauté odonatologique du milieu et notamment le risque de prédation des larves de *L. macrostigma* le printemps suivant. La meilleure survie des larves de *L. macrostigma*, due à la réduction de la pression de prédation par d'autres larves d'odonates, compense vraisemblablement la mortalité au stade embryonnaire causée par le risque de dessiccation (Lambret *et al*. 2018 ; Lambret *et al*. 2023).

De plus, la présence de *L. macrostigma* est presque exclusivement recensée dans les secteurs ayant un plan de gestion ciblant la conservation de l'espèce. Ces secteurs sont donc primordiaux pour le maintien de l'espèce en Camargue. Ils permettent d'avoir une hydropériode favorable à l'espèce quelles que soient les conditions météorologiques. Lors de sécheresses

printanières, les gestionnaires de ces sites peuvent les inonder artificiellement. L'effet d'un printemps sec y est donc nettement atténué, traduisant une stabilité des conditions favorables, même lors d'années sèches. L'espèce est généralement plus fréquente dans ces sites après des automnes secs, et moins lors d'automnes humides, confirmant qu'une inondation tardive est favorable à *L. macrostigma* (Lambret *et al.* 2023). Par ailleurs, la gestion hydraulique semble limiter les effets d'une remise en eau automnale trop précoce. Même en cas d'inondation automnale précoce des habitats par les précipitations, les gestionnaires des sites peuvent en différer l'inondation massive. A l'inverse, dans les sites ayant un autre type de gestion ou n'ayant pas de gestion hydraulique, la probabilité de présence varie fortement en fonction des conditions météorologiques. Tout comme la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie, l'abondance annuelle et l'abondance des émergents de *L. macrostigma* sont fortement influencées par la mise en œuvre d'un plan de gestion ciblant la conservation de l'espèce. Quelle que soit les conditions météorologiques, les sites bénéficiant d'actions ciblées présentent systématiquement une probabilité d'autochtonie ou des abondances plus importantes. Cela traduit l'efficacité des plans de gestion ciblés dans la stabilité des populations et le maintien d'une reproduction réussie.

Cependant, même dans des conditions a priori favorables, l'autochtonie des populations n'est pas systématiquement garantie dans les sites sans action ciblée. Cette tendance peut toutefois être partiellement biaisée par la méthode de suivi. En effet, la mise en œuvre de protocoles spécifiques, dans les sites à gestion ciblée, favorise la détection de l'autochtonie, contrairement aux autres sites où l'absence d'observation peut être liée à un effort de recherche de l'autochtonie plus limité. De plus, les probabilités d'autochtonie prédites dans les modèles, bien que statistiquement robustes, peuvent parfois refléter la qualité hétérogène des données de terrain, notamment en raison de biais d'observation. Par exemple, lorsqu'un gestionnaire détecte l'autochtonie lors d'un premier passage, il a tendance à ne pas revenir, alors qu'une absence d'observation peut conduire à un suivi plus intensif. La pression d'observation n'est donc pas la même sur l'ensemble de la zone d'étude, ce qui peut notamment causer une surestimation ou une sous-estimation de la probabilité d'autochtonie dans certains sites et fausser l'interprétation des résultats (Van Strien *et al*. 2013).

Le ciblage de l'espèce dans le plan de gestion d'une aire protégée se traduit par des actions de conservation ayant recours à une gestion hydraulique active favorable à l'espèce. Nos résultats indiquent que l'effet du ciblage a toujours eu un effet positif, que ce soit sur la présence, l'autochtonie ou l'abondance de *L. macrostigma*. Paradoxalement, nous n'avons pas

toujours détecté un effet significatif du type de gestion hydraulique sur *L. macrostigma*, quand bien même la gestion hydraulique favorable à l'espèce était toujours réalisée à l'intérieur d'une aire protégée ciblant l'espèce. De plus, dans le cas de l'abondance annuelle, c'est l'absence de gestion qui présentait un effet significatif et positif lors de faible bilan hydrique automnal. Alors que cette relation pouvait être attendue sur les sites à gestion favorable, elle n'a pas été observée. Ceci pourrait être expliqué par les compromis de gestion effectués par les conservateurs, par exemple, lorsque la gestion d'un site cible *L. macrostigma* mais aussi les oiseaux d'eau hivernants. En effet, l'accueil de ces derniers nécessite une mise en eau automnale qui peut, de ce fait, défavoriser *L. macrostigma* (Lambret *et al.* 2023). Par ailleurs, ces résultats paradoxaux peuvent suggérer que d'autres facteurs que la gestion hydraulique, associés à la mise en œuvre des plans de gestion ciblés, favorisent *L. macrostigma*. Ce pourrait être le statut de protection des réserves naturelles, se répercutant sur l'espèce et son habitat, associé aux actions concrètes du plan de gestion (Kearney *et al*. 2020), ou encore la gestion pastorale des milieux temporaires, ayant un impact positif sur certaines plantes hôtes de ponte dont *L. macrostigma* est dépendante pour sa reproduction (Lambret *et al*. 2015a ; Lambret *et al*. 2015b ; Lambret *et al*. 2018). En ajoutant d'autres facteurs à notre étude, nous pourrions mieux comprendre en quoi les plans de gestion ciblant la conservation de l'espèce sont primordiaux à son maintien. Cela peut aussi suggérer que l'effet des plans de gestion ciblé est plus facilement détectable que celui du type de gestion hydraulique car il est mesuré à une échelle spatiale plus large (secteurs), alors que la gestion hydraulique s'applique à des surfaces plus restreintes (les sites étant englobés dans les secteurs). La dispersion des adultes d'un site (à gestion favorable) à un autre site (sans gestion ou d'autre type) induirait alors un bruit statistique brouillant la détection de l'effet de la gestion hydraulique. Alternativement, un défaut de prospection visant les preuves d'autochtonie sur le long terme a potentiellement affecté la qualité et la quantité des données analysées.

Toutefois, d'autres limites de cette étude sont à évoquer. Tout d'abord, l'utilisation de données opportunistes introduit des biais intrinsèques à ce type de données, comme le biais de détection, d'observation, de déclaration et le biais géographique. L'agrégation de données opportunistes au sein des bases de données peut entraîner une dégradation des informations, notamment sur les dénombrements, l'autochtonie ou la précision géographique. Ces biais vont ainsi à l'encontre de notre volonté de travailler sur des données de dénombrements purs. Ensuite, pour certains modèles, comme ceux sur l'abondance des émergents, les intervalles de confiance peuvent être élevés, indiquant une imprécision de l'estimation de leur abondance. Certains stades de vie (comme le stade ténéral juste après l'émergence) ou indice (comme

l'exuvie, laissée après l'émergence) sont sûrement sous-prospectés par rapport aux adultes en maturation sexuelle ou déjà matures, engendrant un faible nombre d'informations d'autochtonie disponibles et à une forte variabilité dans les observations. Même si les conclusions semblent suivre celles sur l'abondance annuelle, ces résultats sont à prendre avec plus de réserve car moins robustes statistiquement (Fidler *et al.* 2018). Ainsi, la qualité des données et le respect rigoureux des protocoles de suivis standardisés, simples et accessibles à tous les observateurs, comme celui proposé par Lambret (en prép.), sont nécessaires à une évaluation fiable des dynamiques de population. Bien que notre étude se concentre sur *L. macrostigma* et les milieux temporaires, les processus testés et les méthodes employées sont transposables à d'autres cas d'étude. Les biais liés aux données opportunistes, les disparités dans l'effort d'échantillonnage et l'hétérogénéité spatiale ou temporelle peuvent fausser l'interprétation des résultats, en créant des tendances artificielles ou en masquant des dynamiques réelles (Van Strien *et al.* 2013). Pour limiter ces effets, le recours à des outils statistiques adaptés, comme les modèles d'occupation, pourrait permettre de corriger les biais de détection, d'observation ou encore de déclaration, et donc d'améliorer la robustesse des analyses (Van Strien *et al*. 2013).

De plus, les modèles traitant de la probabilité de présence ont un biais d'autocorrélation spatiale positive, malgré de nombreuses tentatives pour le réduire ou le supprimer. Ce biais indique qu'il reste une dépendance spatiale quantifiable qui n'est pas expliquée par les variables des modèles. De fait, cette dépendance spatiale peut induire une sur-détection des effets et affecter l'indépendance des observations et par conséquent, la précision des résultats (Dale & Fortin 2002). Dans notre cas, l'autocorrélation spatiale peut traduire la présence de noyaux de population de *L. macrostigma* d'où se dispersent des individus, comme le suggère la capacité de l'espèce de se déplacer sur de grandes distances (Papazian 1995 ; Chelmick & Lambret 2020). Néanmoins, cette dispersion reste difficile à quantifier en termes de nombre d'individus. En effet, même un protocole de CMR (Capture-Marquage-Recapture), lourd à mettre en place, ne peut apporter des résultats qu'essentiellement sur la dispersion à courte distance (de l'ordre du km), la probabilité de détecter des individus marqués diminuant rapidement avec la distance au point de marquage (Conrad *et al.* 1999 ; Angelibert & Gianni 2003).

Nos résultats n'ont montré aucune autocorrélation temporelle dans nos modèles. Ils n'ont donc pas révélé d'effet de l'année N-1 sur l'année N. L'absence d'autocorrélation suggère qu'il n'y a pas de dépendance temporelle entre les observations sur un même site, d'années en années. Ainsi, un site avec une forte abondance l'année N-1 ne va pas forcément présenter une forte abondance l'année N, et inversement. Cela suggère une absence d'effet du nombre d'œufs

pondus l'année N-1 sur la taille de population de l'année N. Finalement, les résultats sur les autocorrélations montrent qu'il n'y a pas d'inertie temporelle à l'échelle des sites, mais ne permettent pas de conclure explicitement sur la variation interannuelle de la taille de population en Camargue. En d'autres termes, même si à l'échelle des sites l'autocorrélation temporelle n'est pas observée, il est possible qu'une bonne année sur quelques sites influence les probabilités de présence sur d'autres sites par le biais de la dispersion.

En réponse à nos trois hypothèses, deux d'entre-elles ont été vérifiées. La probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie et la taille de population de *L. macrostigma* d'une année N dépendent bien des bilans hydriques de l'automne de l'année N - 1 et de ceux du printemps de l'année N. Plus l'automne est sec et le printemps humide, plus les populations de *L. macrostigma* sont importantes, ce qui accroît par dispersion la probabilité de présence autour des sites de reproduction. Également, la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie et la taille de population d'une année N dépendent bien de la gestion hydraulique mise en place dans les aires protégées. Nos résultats suggèrent que les sites gérés amortissent mieux les variations climatiques. Le ciblage, avec la gestion hydraulique associée, permet à la fois de renforcer les effets bénéfiques d'un printemps humide et de compenser les effets néfastes d'un printemps sec. De même, cela renforce les effets bénéfiques d'un automne sec en limitant les effets défavorables d'un automne humide. Cela assure ainsi la stabilité des populations, quelles que soient les conditions climatiques. En revanche, la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie et la taille de population de *L. macrostigma* d'une année N ne dépendent pas de la taille de la même population de l'année N-1. A noter que tester la dépendance de ces variables réponses lors d'une année N vis-à-vis du nombre de stations de reproduction ou de l'abondance des adultes durant l'année N-1 demande de nouvelles investigations.

Pour conclure, les cœurs de population de *L. macrostigma* en Camargue se trouvent dans des sites bénéficiant d'actions de conservation ciblées, en majorité situés au sein d'aires protégées que sont les réserves naturelles, de la Tour du Valat et des Marais du Vigueirat. La couronne agri-environnementale du Grand Port Maritime de Marseille représente un cœur de population supplémentaire. Ce sont ces sites, combinant protection foncière, voire statutaire, et surtout gestion adaptée, qui assurent la pérennité de l'espèce à l'échelle régionale. Ainsi, les aires protégées, disposant d'un plan de gestion ciblant *L. macrostigma*, jouent un rôle crucial dans la préservation de cette espèce menacée, en lui offrant des conditions écologiques stables et favorables à son cycle de vie.

Bibliographie

Angelibert S, Giani N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography* 26:13–20.

Awazi NP, Quandt A, Ambebe TF. 2024. Climate Change and Anthropogenic Pressures on Forested Wetlands and Wetland Ecosystems in Cameroon: Sustainability and Policy Implications. *Forestist* 74:365–376.

Ballut-Dajud GA, Sandoval Herazo LC, Fernández-Lambert G, Marín-Muñiz JL, López Méndez MC, Betanzo-Torres EA. 2022. Factors Affecting Wetland Loss: A Review. *Land* 11:434.

Barbotte Q, Ruffoni A. 2018. Réflexion sur l'utilisation de l'autochtonie des Odonates à différentes échelles. *Revue scientifique Bourgogne-Franche-Comté Nature* 277-290.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1):1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Berquier C, Sorba V, Berquez B, Bonnenfant O, Pozzo Di Borgo ML, Andrei-Ruiz MC. 2022. Influence de plusieurs variables environnementales sur les extrêmes variations d'abondance de *Lestes macrostigma* au sein du réseau de mares temporaires méditerranéennes de la réserve naturelle des Tre Padule de Suartone en Corse. *Ecologia mediterranea* 48:5-15.

Blondel J, Barruol G, Vianet R. 2013. L'encyclopédie de la Camargue. *Buchet-Chastel*.

Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M, Bolker BM. 2017. GlmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9(2):378-400. doi:10.32614/RJ-2017-066.

Borisov SN. 2005. Changements apériodiques dans l'abondance de *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata, Lestidae) dans la forêt-steppe de Sibérie occidentale. *Revue entomologique eurasienne* 20(3):136-141.

Boudot JP, Grand D, Widermuth H, Monnerat C. 2024. Les Libellules de France, Belgique, Luxembourg & Suisse. 3ème édition. Collection Parthénopes, *Biotope Editions*.

Boudot JP, Kalkman VJ (eds). 2015. Atlas of the European dragonflies and damselflies. *KNNV publishing*, the Netherlands.

Cano-Villegas FJ, Conesa-García YMÁ. 2009. Confirmation of the presence of *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata: Lestidae) in the "Laguna de Fuente de Piedra" Natural Reserve. *Boletin de la Asociacion Espanola de Entomologia* 33(1-2):91-99.

Chelmick D, Lambret P. 2020. *Lestes macrostigma* (Eversmann), the Dark Spreadwing. *British Dragonfly Society Journal* 36(2):84-108.

Comoretto L, Arfib B, Talva R, Chauvelon P, Pichaud M, Chiron S, Höhener P. 2008. Runoff of pesticides from rice fields in the Ile de Camargue (Rhône river delta, France): Field study and modeling. *Environmental Pollution* 151:486–493.

Conrad KF, Willson KH, Harvey IF, Thomas CJ, Sherratt TN. 1999. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* 22:524–531.

Convention de Ramsar sur les zones humides. 2018. Perspectives mondiales des zones humides : état des zones humides à l'échelle mondiale et des services qu'elles fournissent à l'humanité. *Secrétariat de la Convention de Ramsar*. Gland, Suisse.

Convention de Ramsar sur les zones humides. 2021. Perspectives mondiales des zones humides : Édition spéciale 2021. *Secrétariat de la Convention de Ramsar.* Gland, Suisse.

Dale MRT, Fortin MJ. 2002. Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Écoscience* 9:162-167.

De Knijf G, Billqvist M, van Grunsven RHA, Prunier F, Vinko D, Trottet A, Bellotto V, Clay J, Allen DJ. 2024. Measuring the pulse of European biodiversity. European Red List of Dragonflies & Damselflies (Odonata). *European Commission*, Brussels, Belgium. 46 p.

Dommanget JL, Prioul B, Gajdos A, Schoonbaert B. 2020, 28 janvier. Complément à l'inventaire des libellules de France. Programme national de collecte des données odonatologiques « Cilif ». *Société Française d'Odonatologie*. https://libellules.org/protocole/cilif.html/

Fidler F, Fraser H, McCarthy MA, Game ET. 2018. Improving the transparency of statistical reporting in Conservation Letters. *Conservation letters* 11:e12453.

FRB. 2023. Dragon - Les libellules comme indicateur de l'impact humain sur les écosystèmes d'interface. *Fondation pour la recherche sur la biodiversité*. https://www.fondationbiodiversite.fr/la-frb-en-action/programmes-et-projets/le-cesab/dragon/

Fox J, Weisberg S. 2019. An R Companion to Applied Regression, Third edition. *Sage*, Thousand Oaks CA. https://www.john-fox.ca/Companion/.

Gómez-Anaya JA, Novelo-Gutiérrez R. 2015. Un caso de éxito en la restauración de un humedal tropical mediante la evaluación del ensamble de larvas de Odonata (Insecta). *Revista de Biología Tropical* 63:1043.

Hartig F. 2024, 17 octobre. DHARMa: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. *CRAN*. https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMa/vignettes/DHARMa.html

Houard X (coord.). 2020. Plan national d'actions en faveur des « libellules » - Agir pour la préservation des odonates menacés et de leurs habitats 2020-2030. *Office pour les insectes et leur environnement – DREAL Hauts-de-France - Ministère de la transition écologique*. 66 p.

Kalkman VJ, Boudot JP, Bernard R, De Knijf G, Suhling F, Termaat T. 2018. Diversity and conservation of European dragonflies and damselflies (Odonata). *Hydrobiologia* 811:269–282.

Kearney SG, Adams VM, Fuller RA, Possingham HP, Watson JEM. 2020. Estimating the benefit of well-managed protected areas for threatened species conservation. *Oryx* 54:276–284.

Lambret P. 2010. Dynamique de populations d'adultes de *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) et implications pour son suivi : l'exemple de la Camargue (Odonata, Zygoptera : Lestidae). *Martinia* 26 (1/2):19-28.

Lambret P. 2013. De l'émergence et de la coloration chez *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata, Zygoptera : Lestidae). *Martinia* 29(1):53-64.

Lambret P. 2024. Conservation ecology of the threatened damselfly *Lestes macrostigma* – An integrated life cycle approach. *KU Leuven*, *Tour du Valat.*

Lambret P. (en prép). Protocole pour le suivi des populations de *Lestes macrostigma* (Odonata : Lestidae) : un compromis entre niveau d'information et effort investi. *Martinia*.

Lambret P, Besnard A, Matushkina N. 2015a. Initial preference for plant species and state during oviposition site selection by an odonate. *Entomological Science* 18:377–382.

Lambret P, Besnard A, Matushkina N. 2015b. Plant preference during oviposition in the endangered dragonfly *Lestes macrostigma* (Odonata: Zygoptera) and consequences for its conservation. *Journal of Insect Conservation* 19:741–752.

Lambret P, Boutron O, Massez G. 2016. Camargue - Etude de l'écologie de *Lestes macrostigma* et restauration de son habitat. *Le courrier de la nature - Spécial Libellules* 296:66-69.

Lambret P, Cohez D, Janczak A. 2009. *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) en Camargue et en Crau (Département des Bouches-du-Rhône) (Odonata, Zygoptera, Lestidae). *Martinia* 25(2):51-65. + Erratum, *Martinia* 25(3):115.

Lambret P, Hilaire S, Stoks R. 2017a. Egg hatching phenology and success of *Lestes macrostigma* in two temporary brackish ponds. *International Journal of Odonatology* 20:1-12.

Lambret P, Janssens L, Stoks R. 2021. The impact of salinity on a saline water insect: Contrasting survival and energy budget. *Journal of Insect Physiology* 131:104224.

Lambret P, Jeanmougin M, Stoks R. 2023. Factors driving larval abundance and adult size of the threatened *Lestes macrostigma* (Odonata): keys for water management and habitat restoration. *Journal of Insect Conservation* 27:389-402.

Lambret P, Papazian M. 2017. *Lestes macrostigma*, in Papazian M, Viricel G, Blanchon Y, Kabouche B. 2017. Les libellules de Provence-Alpes-Côte-d'Azur. *Biotope Editions*, Mèze. 98-101 p.

Lambret P, Ronne C, Bence S, Blanchon Y, Blettery J, Durand É, Leccia MF, Papazian M. 2017b. Révision de la Liste rouge des libellules (Odonata) de Provence-Alpes-Côte d'Azur – version 2017. *Martinia* 33(1/2):37-52.

Lambret P, Rutter I, Grillas P, Stoks R. 2018. Oviposition plant choice maximizes offspring fitness in an aquatic predatory insect. *Hydrobiologia* 823:1-12.

Larmarange J. 2025, 30 mai. Guide-R - Guide pour l'analyse de données d'enquêtes avec R - Analyses avancées - Modèles de comptage zero-inflated et hurdle. *GitHub*. https://larmarange.github.io/guide-R/

Légifrance. 2025. Loi n° 92-3 du 3 janvier 1992 sur l'eau - Version en vigueur au 18 février 2025. République française. *Légifrance*. https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000173995

Lenth RV, Banfai B, Bolker B, Buerkner P, Giné-Vázquez I, Herve M, Jung M, Love J, Miguez F, Piaskowski J, *et al*. 2025. Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. *CRAN*. https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html

Lüdecke D. 2018. Ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *Journal of Open Source Software* 3(26):772. doi:10.21105/joss.00772.

Manu MK, Ashiagbor G, Seidu I, Groen T, Gyimah T, Toxopeus B. 2023. Odonata as bioindicator for monitoring anthropogenic disturbance of Owabi wetland sanctuary, Ghana. *Aquatic Insects* 44:151-169.

McGillycuddy M, Warton DI, Popovic G, Bolker BM. 2025. Parsimoniously Fitting Large Multivariate Random Effects in glmmTMB. *Journal of Statistical Software* 112(1):1-19. doi:10.18637/jss.v112.i01.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis. *World Resources Institute*. Washington DC, États-Unis.

MNHN, OFB (ed.). 2025. Fiche de *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836). Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/65205

Mukherjee A, Adhurya S, Roy S, Pal S, Bhowmick GD, Mukhopadhyay SK. 2024. Odonata assemblages at two urban wetlands in West Bengal, India. *International Journal of Odonatology* 27:199-212.

Papazian M. 1995. Inventaire des Odonates du Bassin du Réaltor (Département des Bouches-du-Rhône). *Martinia* 11(1):13-17.

PECHAC. 2022. Le changement climatique et ses effets dans la réserve de biosphère de Camargue. Etat des connaissances en 10 questions/réponses. *Réserve de biosphère de Camargue, Parc naturel régional de Camargue, Syndicat Mixte Camargue Gardoise*, Juin 2022. Coord. mathevet R., CNRS, Arles, Vauvert, Montpellier, 44p.

Pedersen TL. 2025. Patchwork: The Composer of Plots. *CRAN*. https://cran.r-project.org/web/packages/patchwork/index.html

Penman HL, Keen BA. 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. Proceedings of the Royal Society of London. Series A. *Mathematical and Physical Sciences* 193:120-145.

Picon B. 2020. L'espace et le temps en Camargue - Histoire d'un delta face aux enjeux climatiques. 4ème édition. *Actes Sud*.

Rodier R, Boutron O, Béchet A, Therond O. 2025. Interdependencies among hydro-saline dynamics, economic activities, ecological processes, and biodiversity in a deltaic social-ecological system: insights from the Rhône delta (southern France). *Ecology and Society* 30(3):11.

Roche H, Vollaire Y, Persic A, Buet A, Oliveira-Ribeiro C, Coulet E, Banas D, Ramade F. 2009. Organochlorines in the Vaccarès Lagoon trophic web (Biosphere Reserve of Camargue, France). *Environmental Pollution* 157:2493–2506.

Salathé T. 2024. Les terres d'eau - Douze services qu'elles nous rendent. *Buchet-Chastel*.

Schiel FJ, Buchwald R. 2015. Hatching phenology of Odonata species inhabiting temporary and permanent water bodies (Odonata: Lestidae, Aeshnidae, Libellulidae). *International Journal of Odonatology* 18:105-123.

Termaat T, Van Grunsven RHA, Plate CL, Van Strien AJ. 2015. Strong recovery of dragonflies in recent decades in The Netherlands. *Freshwater Science* 34:1094-1104.

Termaat T, Van Strien AJ, Van Grunsven RHA, De Knijf G, Bjelke U, Burbach K, Conze K, Goffart P, Hepper D, Kalkman VJ, *et al*. 2019. Distribution trends of European dragonflies under climate change. Andersen A, editor. *Diversity and Distributions* 25:936-950.

UICN France, MNHN, OPIE, SFO. 2016. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Libellules de France métropolitaine. *Union internationale pour la conservation de la nature*. Paris, France. 12 p.

Van Strien AJ, Termaat T, Groenendijk D, Mensing V, Kéry M. 2010. Site-occupancy models may offer new opportunities for dragonfly monitoring based on daily species lists. *Basic and Applied Ecology* 11(6):495-503.

Van Strien AJ, Van Grunsven RHA. 2023. In the past 100 years dragonflies declined and recovered by habitat restoration and climate change. *Biological Conservation* 277:109865.

Van Strien AJ, Van Swaay CAM, Termaat T. 2013. Opportunistic citizen science data of animal species produce reliable estimates of distribution trends if analysed with occupancy models. Devictor V, editor. *Journal of Applied Ecology* 50:1450-1458.

Van Swaay CAM, Dennis EB, Schmucki R, Sevilleja CG, Arnberg H, Åström S, Balalaikins M, Barea-Azcón JM, Bonelli S, Botham M, *et al*. 2022. Guidelines for Standardised Global Butterfly Monitoring. *Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network*. Leipzig, Germany.

Vigie Nature. 2012. Découvrez le STELI: le Suivi Temporel des Libellules ! *Vigienature*. https://www.vigienature.fr/fr/blog/decouvrez-le-steli-le-suivi-temporel-des-libellules

Wickham H. 2016. Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. *ISBN* 978-3-319-24277-4, https://ggplot2.tidyverse.org.

Yang L, Zhang S, Yin L, Zhang B. 2022. Global occupation of wetland by artificial impervious surface area expansion and its impact on ecosystem service value for 2001–2018. *Ecological Indicators* 142:109307.

Zacharias I, Zamparas M. 2010. Mediterranean temporary ponds. A disappearing ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 19:3827–3834.

Annexes

Annexe 1 : Extraction des données d'observation de *Lestes macrostigma*

Base de données	Extraction	Date de téléchargement	Structure	Filtres
Marais du Vigueirat	Amis des Marais du Vigueirat	03/04/2025	Base unique	Années : 2009-2024
Innovex	Grand Port Maritime de Marseille	21/02/2025	Base unique	Années : 2009-2024
Tour du Valat	Tour du Valat	11/03/2025	Base unique	Années : 2009-2024
Observation.org	https://observation.org/	25/02/2025	Base unique	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
INaturalist	https://www.inaturalist.org/	10/02/2025	Base unique	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
ObsNature-Camargue	https://obsnature-camargue.net/	07/02/2025	Base unique	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
Cilif	Auprès des naturalistes	26/02/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024
SINP	Auprès des gestionnaires de la base de données	06/03/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
OPIE	Auprès des gestionnaires de la base de données	19/02/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
GBIF	https://www.gbif.org/	05/02/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
Faune-PACA	LPO PACA	19/02/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône
Faune-Occitanie	LPO Occitanie	04/07/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Gard, Hérault
OpenObs (INPN)	https://openobs.mnhn.fr/	04/04/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault

Annexe 2 : Extraction des données d'observation des taxons d'Odonates

Base de données	Extraction	Date de téléchargement	Structure	Filtres
Marais du Vigueirat	Amis des Marais du Vigueirat	23/04/2025	Base unique	Années : 2009-2024
Innovex	Grand Port Maritime de Marseille	25/02/2025	Base unique	Années : 2009-2024
Tour du Valat	Tour du Valat	11/03/2025	Base unique	Années : 2009-2024
Observation.org	https://observation.org/	25/02/2025	Base unique	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
INaturalist	https://www.inaturalist.org/	21/03/2025	Base unique	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
ObsNature-Camargue	https://obsnature-camargue.net/	04/04/2025	Base unique	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
Cilif	Auprès des naturalistes	26/02/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024
SINP	Auprès des gestionnaires de la base de données	25/03/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
Opie	Auprès des gestionnaires de la base de données	03/04/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
GBIF	https://www.gbif.org/	25/03/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault
Faune-PACA	LPO PACA	04/04/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône
Faune-Occitanie	LPO Occitanie	04/07/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Gard, Hérault
OpenObs (INPN)	https://openobs.mnhn.fr/	04/04/2025	Regroupement de bases	Années : 2009-2024 Départements : Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault

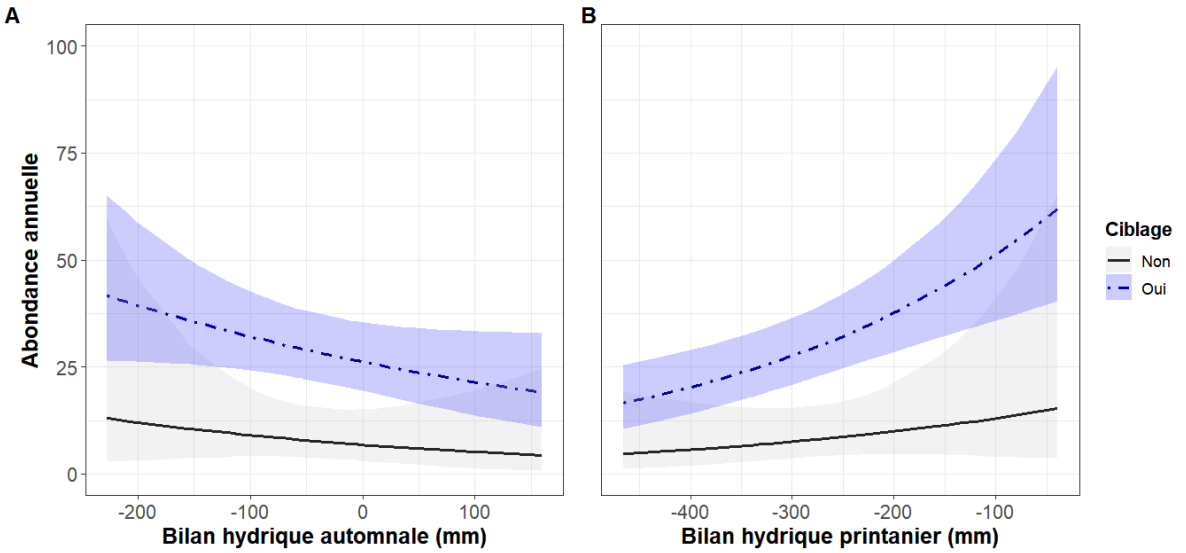
Annexe 3 : Corrélation entre les variables des jeux de données météorologiques de la Tour du Valat et de l'aéroport de Montpellier

Variables	Corrélation	Significativité
Jour	$r^2 = 1.000$	$p = 0$
Mois	$r^2 = 1.000$	$p = 0$
Année	$r^2 = 1.000$	$p = 0$
Précipitation (mm)	$r^2 = 0.470$	$p = 0$
Précipitations (1/10)	$r^2 = 0.470$	$p = 0$
Température (°C)	$r^2 = 0.991$	$p = 0$
Température (1/10)	$r^2 = 0.991$	$p = 0$
Humidité relative (%)	$r^2 = 0.903$	$p = 0$
Radiation globale (J/cm^2)	$r^2 = 0.960$	$p = 0$
Evaporation (mm)	$r^2 = 0.963$	$p = 0$

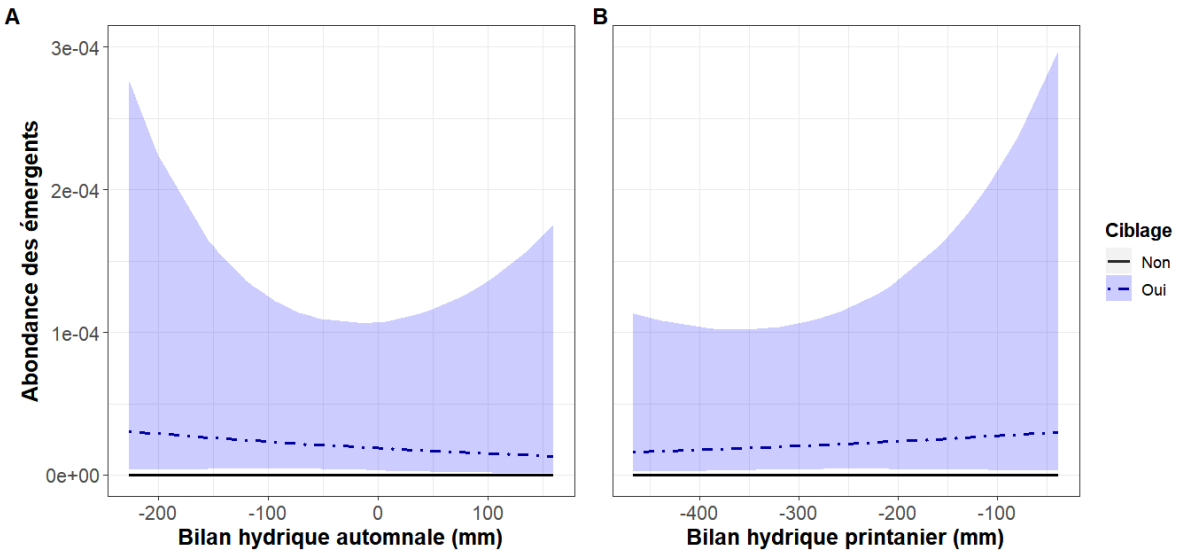
Annexe 4 : Récapitulatif des variables explicatives utilisées dans les modèles

Variables explicatives	Description	Type de variable	Modalités / Valeurs	Modèles	Type d'effet
Ciblage	Zone ayant un plan de gestion ciblant la conservation de *L. macrostigma*	Variable catégorielle	2 modalités : Oui / Non	Modèles comportant la variable *Ciblage*	Effet fixe
Gestion	Type de gestion hydraulique mis en place dans les aires protégées	Variable catégorielle	3 modalités : favorable / autre / non	Modèles comportant la variable *Gestion*	Effet fixe
Bilan hydrique automnale	Somme des bilans hydriques de septembre à décembre	Variable numérique	Etendue : - 227.15 à + 159.61	Tous les modèles	Effet fixe
Bilan hydrique printanier	Somme des bilans hydriques de janvier à mai	Variable numérique	Etendue : - 466.24 à + 39.13	Tous les modèles	Effet fixe
IDLatLong	Identifiant des sites par la combinaison de leurs coordonnées géographiques	Variable catégorielle	5 316 modalités	Modèles comportant la variable *Ciblage*	Effet aléatoire
Site	Nom des sites où l'identification d'une gestion hydraulique a été effectuée	Variable catégorielle	191 modalités	Modèles comportant la variable *Gestion*	Effet aléatoire
Année	Années recensant des observations de *L. macrostigma*	Variable catégorielle	16 modalités : 2009-2024	Tous les modèles	Effet aléatoire

Annexe 5 : Effet du *Ciblage de Lestes macrostigma* dans un plan de gestion sur l'abondance

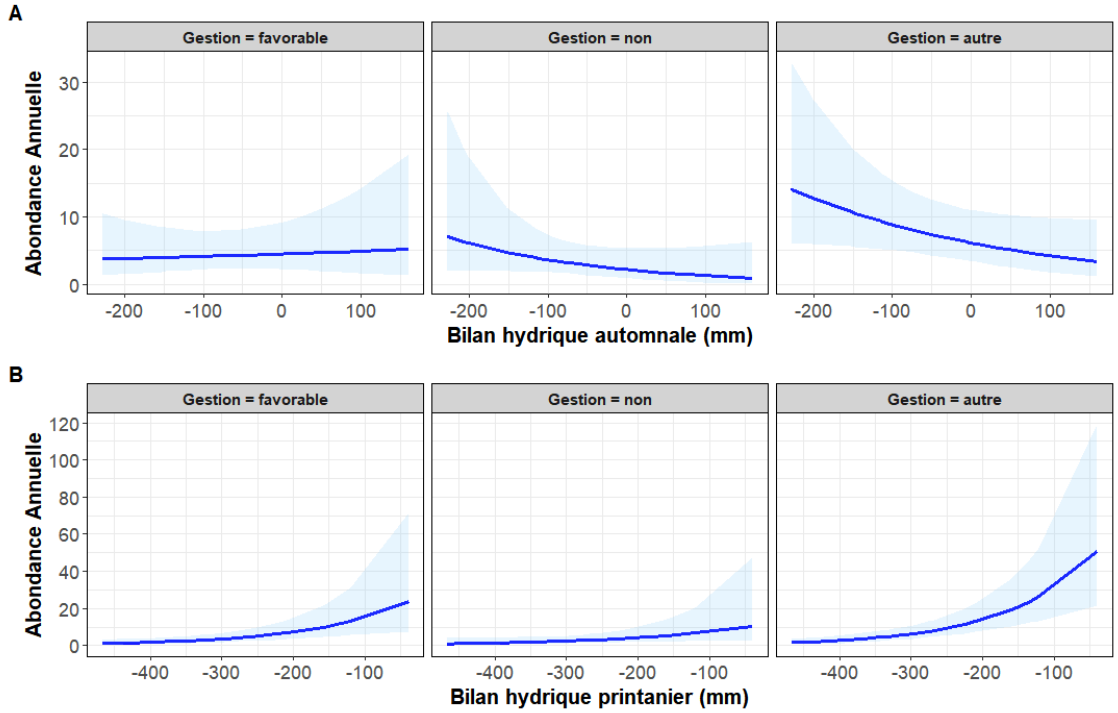


Annexe 5a : Abondance annuelle estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction du *Ciblage* et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

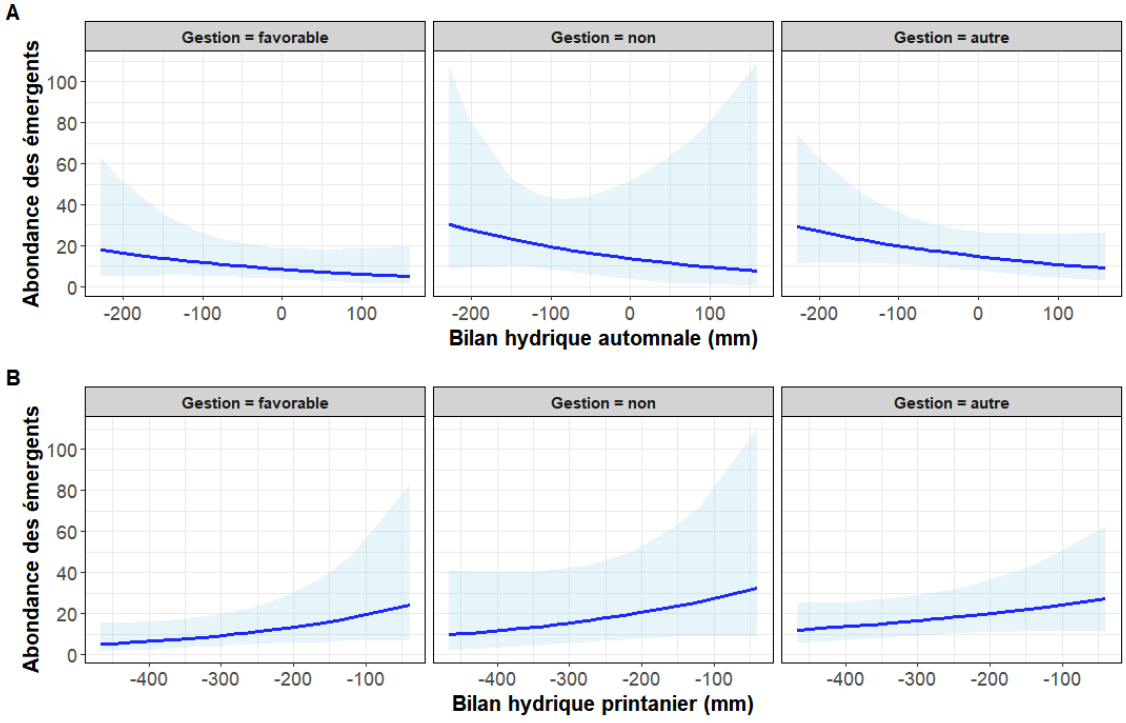


Annexe 5b : Abondance estimée (± IC 95%) des émergents de *Lestes macrostigma* en fonction du *Ciblage* et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Annexe 6 : Effet du type de *Gestion* hydraulique sur l'abondance de *Lestes macrostigma*



Annexe 6a : Abondance annuelle estimée (± IC 95%) de *Lestes macrostigma* en fonction de la *Gestion* hydraulique et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier



Annexe 6b : Abondance estimée (± IC 95%) des émergents de *Lestes macrostigma* en fonction de la *Gestion* hydraulique et des bilans hydriques : (A) automnale ; (B) printanier

Annexe 7 : Test post hoc emmeans de l'effet du *Ciblage* sur les variables réponses

Modèles	contrast	estimate	SE	z.ratio	p.value
Présence	Oui-Non	5.86	0.255	22.957	<.0001
Autochtonie	Oui-Non	4.84	1.32	3.652	0.0003
Abondance annuelle	Oui-Non	1.3	0.364	3.585	0.0003
Abondance des émergents	Oui-Non	14.2	16.6	0.860	0.389

Annexe 8 : Test post hoc emmeans de l'effet de la *Gestion* hydraulique sur les variables réponses

Modèles	contrast	estimate	SE	z.ratio	p.value
Présence	Favorable-Autre	-0.00809	0.260	-0.031	0.9995
	Non-Autre	0.24222	0.163	1.487	0.2972
	Non-Favorable	0.25032	0.227	1.103	0.5122
Autochtonie	Favorable-Autre	-0.580	0.802	-0.723	0.7498
	Non-Autre	0.240	0.273	0.879	0.6536
	Non-Favorable	0.819	0.772	1.061	0.5381
Abondance annuelle	Favorable-Autre	-0.394	0.316	-1.248	0.4251
	Non-Autre	0.561	0.208	2.694	0.0193
	Non-Favorable	0.955	0.272	3.510	0.0013
Abondance des émergents	Favorable-Autre	0.955	0.727	1.314	0.3874
	Non-Autre	0.468	0.337	1.389	0.3468
	Non-Favorable	-0.487	0.672	-0.725	0.7486

Annexe 9 : Récapitulatif de la significativité des effets des variables explicatives (BH_SD = Bilan hydrique automnale ; BH_JM = Bilan hydrique printanier) et de leurs interactions sur la probabilité de présence, la probabilité d'autochtonie, l'abondance annuelle et l'abondance des émergents de *L. macrostigma* : ↗ = effet significatif positif (augmentation de la probabilité ou de l'abondance), ↘ = effet significatif négatif (diminution de la probabilité ou de l'abondance), ns = pas d'effet significatif.

Variables explicatives	**Modalités**	**Probabilité de présence**	**Probabilité d'autochtonie**	**Abondance annuelle**	**Abondance des émergents**
Ciblage	Oui	↗	↗	↗	↗
	Non	↘	↘	↘	↘
BH_SD		ns	ns	ns	ns
BH_JM		↗	ns	↗	ns
Ciblage × BH_SD		ns	ns	ns	ns
Ciblage × BH_JM		↗	ns	ns	ns
Ciblage × BH_SD × BH_JM		ns	ns	↗	ns
Gestion	Favorable	ns	ns	ns	ns
	Autre	ns	ns	ns	ns
	Non	ns	ns	↗	ns
BH_SD		ns	ns	ns	ns
BH_JM		↗	ns	↗	ns
Gestion × BH_SD		ns	ns	↗	ns
Gestion × BH_JM		↗	ns	ns	ns
Gestion × BH_SD × BH_JM		ns	ns	ns	ns