



Démographie et réponses adaptatives des populations végétales aux changements environnementaux

Asma Hadjou Belaid

► To cite this version:

Asma Hadjou Belaid. Démographie et réponses adaptatives des populations végétales aux changements environnementaux. Biologie végétale. Université Montpellier, 2018. Français. NNT : 2018MONTG034 . tel-01954646

HAL Id: tel-01954646

<https://theses.hal.science/tel-01954646>

Submitted on 13 Dec 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En biologie des populations et écologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche ISEM

Démographie et réponses adaptatives des populations végétales aux changements environnementaux

Présentée par **Asma HADJOU BELAID**
Le **13 novembre 2018**

Sous la direction de **Sandrine MAURICE** et **Eric IMBERT**

Devant le jury composé de

M. Jean-Michel GAILLARD , Directeur de recherche, Université de Lyon	Rapporteur
Mme. Nathalie MACHON , Professeur MNHN, CESCO, Paris	Rapporteuse
M. Pierre-Olivier CHEPTOU , Directeur de recherche, CEF, Montpellier	Président du jury
M. Miquel RIBA ROVIRA , Professeur, Université Autonome de Barcelone	Examineur
Mme. Sandrine MAURICE , HDR, Université de Montpellier	Directrice
M. Eric IMBERT , HDR, Université de Montpellier	Co-Directeur



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Remerciements

« *Derrière chaque grand thésard, se cachent des grands directeurs de thèse* », une citation qui n'existe pas mais que j'ai inventée pour résumer le rôle crucial de mes directeurs de thèse (que je les appelle mes Chefs d'ailleurs !) sur l'avancement de ce travail. Mes chefs, Sandrine MAURICE et Eric IMBERT, un grand merci à vous pour votre disponibilité, votre compréhension et pour votre gentillesse. Merci à vous d'avoir fait confiance à mes compétences et de m'avoir encouragée notamment au début de cette thèse. Vous avez pu me diriger tout en me laissant travailler en autonomie. Vous étiez complémentaires l'un à l'autre, ce qui a constitué une force et un soutien solide pour moi que ça soit du côté scientifique ou bien du côté humain et relationnel. Merci mes chefs, grâce à vous j'ai appris beaucoup de choses...

Je tiens à remercier également les membres du jury d'avoir accepté de lire ce manuscrit et d'évaluer mon travail de thèse, et merci de s'être déplacé de loin et de près afin de m'écouter le jour de ma soutenance.

Un remerciement particulier à Hélène FREVILLE d'avoir beaucoup contribué à mes travaux tout au long de cette thèse. Votre contribution et votre point de vue très pointu m'ont beaucoup aidé notamment lors de la rédaction du Chapitre I. J'ai pu profiter pleinement de votre expérience, vos connaissances et votre stratégie pour réorienter la recherche menée durant cette thèse afin de se focaliser sur les axes les plus pertinents. Merci Hélène d'avoir consacré du temps pour répondre à mes questions et lire attentivement et commenter les *Drafts* de mes articles... Je remercie aussi Bruno COLAS et Miquel RIBA pour leurs commentaires et leurs remarques pertinentes qui ont permis d'améliorer la qualité de mon premier article.

Je remercie aussi Roger PRADEL, j'ai réussi à lui prendre de son temps précieux malgré sa non-disponibilité... Merci Roger, grâce à vous j'ai appris un nouveau modèle mathématique (Capture-Recapture) qui a fait l'objet du dernier chapitre. Je vous remercie d'ailleurs d'avoir pris le temps pour évaluer cette partie de la thèse. Je tiens à remercier Christophe Petit, je vous ai beaucoup embêté pour récupérer le jeu de données de chou corse. Vous étiez toujours à mon écoute pour m'expliquer les approches d'estimations utilisées...

Et comme il y a toujours des coulisses avant de réaliser une scène, il y a des personnes qui ont contribué à cette thèse d'une façon ou d'une autre... Je remercie David CARBONELL, sans lui le jeu de données, sur lequel mes analyses sont réalisées, n'aurait pas pu être

collecté... Merci David pour tout l'effort que tu as fait sur le terrain et lors de l'enregistrement des données. Je remercie aussi Alison DUNCAN, tu m'as beaucoup aidé sur la partie des corrections de l'anglais des articles. Je te remercie aussi d'être soucieuse de ma demande de visa pour le Royaume-Uni et d'avoir remonté ma situation au ministère... Merci pour tout Alison.

Avoir un collègue qui est capable de discuter sur tous les domaines c'est juste un bonheur ! Ceci est le cas pour Guillaume MARTIN. Je te remercie Guillaume pour toutes les discussions enrichissantes qu'on a menées et qui m'ont permis de pousser mes connaissances et d'élargir ma vision.

Dans pas très loin de cette catégorie de personnes, je tiens à remercier Ophélie RONCE. Merci Ophélie pour tes conseils et tes "cours" particulièrement en théorie de l'évolution, un monde très loin de ma formation de base, mais grâce à toi j'ai appris les notions importantes en cette théorie... Merci à toi pour le côté non-scientifique, merci pour les superbe Makrout et Cigare que tu nous as préparé ainsi que le couscous berbère, c'était un délice! Merci pour toi Ophélie, pour ta personne aimable, je m'inspire trop de ta personnalité, tu es un exemple de la femme réussie qui sait très bien comment faire le compromis entre sa vie professionnelle et personnelle... Je sentais toujours un lien mystérieux entre nous - peut être puisque nos grand-mères étaient probablement des copines - que je l'ai exprimé d'ailleurs le jour de ton départ... Je souhaite vivement te revoir !

Je remercie Céline DEVAUX, grâce à toi j'ai pu réaliser mes premiers pas vers l'enseignement supérieur. Cette expérience m'a permis de dépasser mes peurs pour être devant un groupe d'étudiants. Merci à toi Céline, tu m'as appris comment transmettre le message, comment animer son cours et beaucoup d'astuces pédagogiques... Et merci à tous mes étudiants et mes étudiantes du Master d'être attentifs, motivés et intéressés à mes cours mais aussi d'être super sympas et respectueux...

Bien évidemment, la réalisation de cette thèse aurait été ennuyante si je n'étais pas entourée par une équipe qui garantit une ambiance permanente et qui donne une vivacité à la recherche... Je parle de l'équipe Métapopulations. Je les remercie tous et toutes pour leur accueil, vous m'avez aidé à m'intégrer rapidement à cette petite famille qui se regroupe chaque midi pour manger. Nous avons beaucoup rigolé, discuté sur tous types de sujets, vous aimiez taquiner surtout ceux qui mangent tout le temps des boîtes de sardines ... Merci pour toutes les sorties qu'on a fait ensembles et merci pour les repas d'équipe comme par exemple le repas Raclette... C'étaient juste des moments de plaisirs ! Je remercie particulièrement Agnès MIGNOT de m'avoir accueillie au sein du laboratoire ISEM. Je remercie Sophie, Elodie, Juliette, Claire, Mathieu, Marie (et sa princesse Léa que j'adore et elle aussi !). Je remercie les anciens doctorants Yoann, Mathilde et Cassandra et je n'oublie pas Armine pour les bons moments qu'on a passés ensemble. Je remercie les stagiaires qui ont animé l'équipe, et merci à tous les autres que je n'ai pas cités.

Un remerciement particulier à Béatrice de nous avoir accueilli chez elle à bras ouverts à chaque occasion pour fêter mon anniversaire, fêter ma soutenance... Merci à toi pour les Chourba que tu nous as préparé. Je ne devrais pas oublier de remercier aussi Cortex, il a été aussi présent lors des sorties sur le terrain...

Une thèse n'est bien-sûr pas que la partie recherche, je remercie donc toute l'équipe qui veille sur le côté administratif et logistique à l'ISEM en particulier Fadela. Je remercie aussi les informaticiens ainsi que tous les techniciens et plus généralement tout l'ISEM.

Un autre monde que j'adresse infiniment mes gratitudes et remerciement c'est toutes mes relations personnelles qui ont contribué à la réalisation de cette thèse d'une manière non-scientifique mais très efficace. Je commence principalement par remercier mes chers parents, je vous dois ma vie, je vous dois toute mes réussites et je ne pourrais guère vous rendre le 1% de tous ce que vous avez fait pour moi. Mon départ durant ces trois ans était difficile pour vous, mais j'étais comme promis à la hauteur et à vos attentes, je reviens bientôt avec le grade Docteur et je serais votre fierté Inchallah...

Je tiens à remercier également mes sœurs, Zakia d'avoir été derrière moi tout le long de ma carrière pour me soutenir, merci de m'avoir encouragé pour partir à l'étranger... Un grand merci à Souad, grâce à toi je suis restée connectée avec tous ce qui se passe dans la famille, le quartier ainsi que toute l'actualité du Bled... Je remercie aussi Zoukha, j'attendais impatiemment les vendredis matin pour papoter avec toi... Je remercie ma sœur Khadidja mais aussi ma nouvelle sœur Loubna. Merci à mes frères aussi Ibrahim et Amine, vous êtes un support et une force pour moi ! Je remercie mes nièces et mes neveux aussi *cute* et adorables... Je remercie enfin mon fiancé Mohammed, tu as été aussi patient et posé à me supporter durant mes périodes de stress, tu as été ainsi à mon écoute et à cœur ouvert là où j'avais besoin de toi...

Une autre source de bonheur et de plaisir qui m'a beaucoup aidé à supporter la distance de la famille durant ces trois ans sont mes copines constituant le fameux *Funny Groupe*. Merci à vous Anfel, Sakina, Lynda, Samiha, Nadira, Zineb et Soumia pour l'ambiance chaleureuse et le soutien moral. Nous avons partagé plein de moments agréables, discussions, débats, cinéma, shopping... J'ai appris avec vous de nouvelles choses concernant les traditions et les coutumes et surtout la cuisine des différentes régions de l'Algérie.

J'adresse un remerciement particulier à mon amie et colocataire Lynda Khiali, j'ai passé avec toi quelques mois et je regrette d'ailleurs de ne passer toute ces trois ans sous le même toit avec toi... j'avoue que l'idée de collocation m'avait fait un peu peur au début mais là je trouve que c'était la décision la plus correcte que j'avais prise. On a partagé des moments inoubliables, on a beaucoup papoté, rigolé, débattu, appris à danser et à chanter dans des moments de folie, mais aussi on se sentait écoutées et soutenues l'une à l'autre durant des

moments difficiles et stressants... Franchement la vie est devenue beaucoup plus agréable et amusante avec toi Lyly.

Je remercie toutes les personnes que j'ai connues au cours de ces trois ans à Montpellier. Je remercie particulièrement Sarah, et chaleureusement sa Maman et toute sa famille accueillante et aussi généreuse que je n'ai jamais vu... Je tiens aussi à remercier mes amies Fatima, Manel et mes ami(e)s de l'ISEM Fahima, Yasmine et Karl et bien toute une longue liste de personnes que je ne peux pas les nommer toutes dans ce texte mais qui le savent bien.

J'ai tardé un peu ! Je le sais, mais je voulais quand même remercier le groupe des randonnées. Ces sorties m'ont permis non-seulement de bouger, de gérer le stress et de faire plaisir à ma santé mais aussi de rencontrer des personnes de différentes nationalités. Cette thèse a donc été l'occasion de découvrir la région de Montpellier comme Nîmes, Carcassonne, Avignon, Sète, etc., mais aussi de découvrir d'autres villes comme Amsterdam, Genève, Venise, etc. D'ailleurs je profite pour remercier toutes mes amies qui m'ont accompagné durant mes voyages.

Enfin, je remercie le gouvernement Algérien pour le financement de cette thèse, le ministère de l'enseignement supérieur ainsi que le personnel du consulat. Je remercie aussi tous mes profs qui ont contribué à acquérir cette réussite, du collège jusqu'au Master. Je remercie ainsi le chef de département des Mathématiques à Tlemcen Mr. Mebkhout, comme je l'ai fait dans tous mes manuscrits, sans lui je ne me suis même pas engagée sur cette aventure !

Résumé

La région méditerranéenne, hot-spot de biodiversité avec un fort taux d'endémisme, est classée parmi les zones les plus touchées par le changement climatique. La conservation des espèces nécessite de comprendre finement leur démographie face à ces changements, mais aussi leur capacité à s'adapter à ces nouvelles conditions. Au cours de cette thèse, deux espèces végétales rares méditerranéennes ont été étudiées, *Centaurea corymbosa* et *Brassica insularis*, en utilisant des modèles mathématiques récents pour analyser des suivis démographiques de long-terme (22 ans et 18 ans). Dans la première partie de cette thèse, des modèles de projection matriciels ont été construits afin d'analyser la variation spatio-temporelle des taux d'accroissement des populations de *C. corymbosa*. Cela a permis d'identifier les facteurs climatiques clefs qui impactent les taux d'accroissement des populations, et plus finement, les paramètres de survie, de floraison et de fécondité. Une analyse de viabilité des populations a été réalisée sous différents scénarios climatiques. Dans un second temps, une analyse de la capacité des populations de *C. corymbosa* à répondre à ces changements climatiques a été effectuée avec un modèle de projection intégral. Les changements des traits d'histoire de vie au cours du temps ont montré que la stratégie de floraison observée répond aux variations climatiques en suivant la même direction que la stratégie optimale. Ceci montre que les populations sont capables de s'adapter au changement climatique. Enfin, des modèles de capture-recapture (CR) ont été construits afin de déterminer l'influence de la faible détectabilité des individus sur l'estimation des paramètres démographiques chez *B. insularis*. Les probabilités de survie estimées par l'approche classique sont inférieures à celles estimées par les modèles CR. Les paramètres estimés par les deux approches sont en général très corrélés, à l'exception d'une population montrant des problèmes d'identification des individus. L'ensemble de cette thèse est replacé dans le cadre de la biologie de la conservation des espèces végétales, notamment en suggérant de prendre en compte leur capacité de réponse au changement climatique.

Mots-clefs : Modèle de projection matriciel, Modèle de projection intégral, Modèle capture-recapture, Biologie de conservation, Changement climatique, *Brassica insularis*, *Centaurea corymbosa*.

Demography and adaptive responses of plant populations to environmental changes

Abstract

Mediterranean region is a biodiversity hot-spot with a high endemism rate and is classified among the areas most sensitive to climate change. Deep understanding of demography and evolution following these changes is a necessity for species conservation. During this thesis, two rare Mediterranean plant species have been studied, *Centaurea corymbosa* and *Brassica insularis*, using recent mathematical models to analyse long term demographic datasets (22 and 18 years). In the first part of this thesis, matrix projection models have been used to analyse spatio-temporal variation in population growth rate in *C. corymbosa*. Major climatic parameters that impact population growth rate and survival, flowering and fecundity have been identified. A population viability analysis has been performed under various climatic scenarios. In a second part, an analysis of the population ability of *C. corymbosa* to response to these climatic changes has been performed using integral projection models. Temporal variation of life-history traits showed that the realized flowering strategy varied with climatic conditions following the same direction than the optimal flowering strategy. It can thus be concluded that the studied populations can adapt to climatic changes. Finally, capture-recapture models have been applied on the *Brassica insularis* dataset to analyse the effect of plant detectability on demographic parameter estimations. Survival probabilities obtained with the classical approach are lower than the ones estimated using the CR models. However, the parameters estimated using both methods are highly correlated, except for one population where individual identification is problematic. Results of this thesis are linked to some considerations in conservation biology of plants, particularly to their ability to respond to climatic changes.

Key-words: Matrix Projection Model, Integral Projection Model, Capture-Recapture model, Conservation biology, Climate change, *Brassica insularis*, *Centaurea corymbosa*.

Table des matières

Introduction générale.....	1
Chapitre 1	53
Predicting population viability of the narrow endemic Mediterranean plant <i>Centaurea corymbosa</i> under climate change	
Chapitre 2	70
The potential for phenotypic change to maintain population fitness under climate change in the monocarpic <i>Centaurea corymbosa</i> : Construction of Integral Projection Models	
Chapitre 3	115
Effet de la détectabilité sur l'estimation des paramètres démographiques chez <i>Brassica insularis</i> : Construction des modèles de Capture-Recapture.	
Discussion générale : Synthèse, limites et perspectives	147

Table des matières

Introduction générale	1
Problématique et Motivations	3
1. Modèles mathématiques en dynamique des populations	5
1.1 Histoire des modèles de dynamique des populations	5
1.2 Modèles de populations matriciels	6
1.3 Estimation des paramètres par les modèles Capture-Marquage-Recapture	16
1.4 Modèles de Projection Intégraux	20
2. Comment les écologistes utilisent-ils les modèles mathématiques en dynamique des populations?	24
3. Facteurs de risque d'extinction et adaptation des espèces	30
4. Modèles biologiques étudiés	34
4.1. <i>Centaurea corymbosa</i>	34
4.2. <i>Brassica insularis</i>	39
Objectifs de la thèse	42
Bibliographie	44

Chapitre 1	53
1. Introduction	55
2. Materials & methods	56
2.1. Biological model, demographic and climatic datasets	56
2.1.1. Study species	56
2.1.3. Climatic dataset	57
2.2. Deterministic analyses	57
2.2.1. Matrix projection models	57
2.2.2. Patterns of spatio-temporal variations in asymptotic growth rates	59
2.2.3. Retrospective and prospective analyses	59
2.3. Relationships between demographic parameters and climate	59
2.4. Stochastic projections under climate change	59
3. Results	61
3.1. Patterns of spatio-temporal variations in asymptotic growth rates	61
3.2. Retrospective and prospective analyses	61
3.3. Relationship between asymptotic growth rates and climate	61
3.4. Relationships between lower-level vital rates and climate	61
3.5. Stochastic projections under climate change	61
4. Discussion	63
4.1. Long term population dynamics of <i>Centaurea corymbosa</i>	63
4.2. Predictions from climate scenarios	63
4.3. Management recommendations	64

Appendix	65
References	68
 Chapitre 2	 70
1. Introduction	73
2. Materials & Methods	73
2.1 Biological model	76
2.1.1 Study species	76
2.1.2 Demographic survey.....	76
2.2 Integral projection models construction	77
2.2.1 IPM data-frame	77
2.2.2 Construction of size- and age-dependent IPM kernels.....	79
2.2.3 Fitting models to construct IPM functions	81
2.2.4 Implementation of Integral Model	83
2.3 Analyses of variation in fitness landscape	84
2.3.1 Fitness landscape and optimal flowering strategy	84
2.3.2 Variation of life history traits among populations	85
2.3.3 Changes in flowering strategy per population over two periods of 11 years	86
2.3.4 Temporal trend in the flowering strategy and the impact of climate factors .	86
2.3.5 Predictions under climate change	87
3. Results	87
3.1 IPM kernel diagnostic	87
3.2 Analyses per population	88
3.2.1 Variation in life history traits among populations	88
3.2.2 Fitness landscape and the optimal flowering strategy per population	91
3.2.3 Changes in the optimal flowering strategy per population over two periods of 11 years	91
3.3 Analyses when pooling individuals across populations	94
3.3.1 Temporal trend in the flowering strategy and the impact of climatic factors	94
3.3.2 Effects of climatic variables.....	94
3.3.3 Predictions under future climate change	97
4. Discussion	99
4.1. Variation in life history traits among populations	99
4.2. IPM kernel diagnostic	100
4.3. Fitness landscape per population	102
4.4. Changes in the flowering strategy per population over two periods of 11 years ...	103
4.5. Temporal trend in the flowering strategy and effect of climate	104
4.6. Predictions under climate change	105
Bibliography	106

Appendices	110
Chapitre 3	115
1. Introduction.....	117
2. Matériels et Méthodes	121
2.1. Espèce étudiée	121
2.2. Construction du modèle CMR pour le chou corse.....	121
2.2.1. Codage de jeu de données.....	121
2.2.2. Description du modèle CR Multi-états	122
2.2.3. Matrices caractérisant le modèle.....	122
2.2.4. Implémentation du modèle sur le logiciel E-SURGE et U-CARE	125
2.3. Analyses des différences entre les estimateurs des modèle CR et de l'approche classique (MPMs)	127
2.3.1. Analyse matricielle basée sur l'approche classique.....	127
2.3.2. Analyse matricielle basée sur les modèles CR	127
2.3.3. Analyses de comparaison entre les deux approches	128
3. Résultats	130
3.1. Analyses sur les paramètres de survie et de transition	130
3.2. Analyses sur les taux d'accroissement asymptotiques des populations	132
3.3. Différenciation spatio-temporelle des probabilités de détection	132
4. Discussion	134
Conclusion	137
Bibliographie	139
Annexes	141
Discussion générale : Synthèse, limites et perspectives	147
Bibliographie	158

Introduction générale

Problématique et Motivations

La présente thèse fait partie de deux projets de gestion et conservation de deux espèces végétales, *Centaurea corymbosa* et *Brassica insularis*, qui ont été initiés en 1994 et 1998, respectivement. Ces espèces sont endémiques de la région méditerranéenne et classées comme vulnérables au niveau national et international. La gestion des populations d'espèces menacées nécessite de connaître finement leur démographie et les facteurs qui l'impactent. Cette thèse repose sur des jeux de données de long-terme, 22 ans pour *C. corymbosa* et 18 ans pour *B. insularis*, ce qui représente des jeux de données exceptionnels pour des espèces végétales. Outre l'analyse de la démographie de ces espèces, un objectif principal de cette thèse était d'appliquer des modèles mathématiques récemment développés, autres que les modèles de projection matriciels, afin de pouvoir aborder de nouvelles questions.

La région méditerranéenne est reconnue comme un hot-spot de biodiversité parmi les 34 régions identifiées au niveau mondial, elle comprend notamment un grand nombre d'espèces végétales rares et endémiques. Cependant, cette région a été également identifiée comme l'une des régions les plus sensibles au changement climatique. En particulier, les espèces, comme *C. corymbosa* et *B. insularis*, qui poussent sur des habitats rocheux sont plus exposées aux risques de sécheresse vu que de tels habitats ont une faible capacité de rétention d'eau. L'impact du climat sur la dynamique et la viabilité des populations de *C. corymbosa* a été étudié précédemment par Fréville et al. (2004) avec un jeu de données de courte durée (8 ans), insuffisant pour obtenir des résultats robustes sur le lien climat-paramètres démographiques. La première motivation de ce travail était d'appliquer les modèles de projection matriciels sur une plus longue période (22 ans) afin de décrire la dynamique des populations. Dans le cadre de la conservation des populations, il est important d'identifier les paramètres du cycle de vie les plus influencés par le climat, sur lesquels il faut agir en priorité afin d'améliorer le taux d'accroissement des populations.

Pour persister face aux changements climatiques, les espèces végétales devront migrer vers des habitats où les conditions sont favorables, ou rester sur place et s'adapter à de nouvelles conditions. La capacité d'adaptation de *C. corymbosa* est un sujet qui n'a pas encore été abordé à ce jour. *C. corymbosa* étant une espèce monocarpique (*i.e.* la reproduction est fatale), la taille à la floraison est un trait d'histoire de vie crucial qui influence la dynamique des populations. La longue série temporelle des données permet de déterminer si ce trait d'histoire de vie a changé au cours du temps, s'il est influencé par les facteurs climatiques et comment cela influence la

dynamique des populations. Cependant, les modèles de projection matriciels, étant des modèles discrets et structurés en stades de vie pour cette espèce, ne permettent pas de lier des traits continus, tels que la taille à la floraison, à la dynamique des populations. Une alternative est l'utilisation des modèles de projection intégraux qui permettent de combiner des variables continues et des variables discrètes mais aussi des covariables. L'élément central de cette thèse a été d'appliquer et de développer ces modèles de projection intégraux sur le jeu de données *C. corymbosa*. Ces modèles permettent notamment d'analyser si la stratégie de floraison observée est proche de la stratégie optimale.

L'un des objectifs initiaux était d'effectuer les mêmes analyses sur *C. corymbosa* et *B. insularis* afin d'obtenir une étude comparative entre ces deux espèces dont les cycles de vie diffèrent. Cependant, *B. insularis* étant une espèce longévive et polycarpique, l'étude de changement des traits d'histoire de vie au cours du temps est plus complexe. De plus, le jeu de données ne contient pas suffisamment d'histoire de vie complètes (de la germination jusqu'à la mort). Au cours de l'exploration des données, il est apparu un problème sur la détectabilité des individus. Chez *Brassica insularis*, les plantes peuvent rentrer dans un état de dormance végétative où l'individu est marqué 'mort' mais peut réapparaître après une ou plusieurs années. Un faible taux de détection des individus peut donc être une conséquence de cette dormance, mais peut aussi être dû à d'autres facteurs comme l'erreur de l'observateur. La construction de modèles en dynamique des populations lorsqu'elle est basée sur un jeu de données contenant des 'trous' (individus non-détectés) dans les histoires de vie peut mener à des estimations non précises et donc des conclusions erronées. Les modèles de Capture-Recapture Multi-états sont fréquemment utilisés dans de telles situations, où les cas d'individus non-détectés sont pris en compte dans l'estimation des paramètres. J'ai proposé donc durant cette thèse l'utilisation de ces modèles pour tenir compte des cas des individus non-détectés pour l'estimation des paramètres démographiques.

Cette thèse est donc basée sur trois types différents de modèles mathématiques en dynamique des populations : les modèles de projection matriciels, les modèles de projection intégraux et les modèles de capture-recapture. Dans ce chapitre introductif, je décrirai tout d'abord ces modèles et leurs principales caractéristiques, leurs utilisations au cours du temps, etc. Je mettrai également l'accent sur les principaux facteurs influençant la dynamique et viabilité des populations végétales et leur capacité à répondre aux changements environnementaux. Je décrirai enfin les modèles biologiques étudiés.

1. Modèles mathématiques en dynamique des populations

1.1 Histoire des modèles de dynamique des populations

Les applications des concepts mathématiques à l'étude de la croissance des populations ont été développées depuis la fin du 18^{ème} siècle, et Malthus (1798¹) est considéré comme un des fondateurs des modèles mathématiques des populations en proposant un modèle de croissance exponentielle

$$N_t = N_0 e^{(rt)}$$

avec N_t le nombre d'individus au temps t , N_0 la taille de la population initiale et r représentant la contribution individuelle à la croissance de la population. Si $r < 0$, la population finit par s'éteindre, alors que si $r > 0$, la population croît indéfiniment à un taux exponentiel. Ce modèle simpliste a été complété par Verhulst (1838¹) en un modèle de croissance logistique

$$N_t = \frac{N_0 K}{(N_0 + (K - N_0) e^{(rt)})}.$$

Ce modèle est basé sur l'hypothèse que la contribution individuelle à la croissance de la population est une fonction décroissante de la taille de la population, K représentant le nombre d'individus pour lequel la croissance est nulle. Ce modèle a été popularisé par Pearl et Reed (1908¹). Des extensions ont été proposées par Lotka (1924¹), Volterra (1926¹), Gause (1934¹) et Kostitzin (1939¹) dans le but d'inclure l'effet de la compétition interspécifique et l'interaction proie-prédateur (voir Edelstein-Keshet, 1987).

Tous ces modèles ne tiennent pas compte de la structure de la population et considèrent que tous les individus sont identiques en termes de probabilité de survie et de taux de reproduction. Un modèle structuré en classes est un modèle qui considère que les individus transitent entre différentes classes (ex. âge, taille, etc...), et que dans chaque classe les individus ont les mêmes caractéristiques de survie et de reproduction. Pour l'étude de la dynamique des populations structurées, des modèles ont été introduits au début des années 40 qui s'expriment par une équation matricielle

$$N_{(t+1)} = A N_t$$

¹ Les références avec l'exposant ¹ sont citées à partir des livres et ne sont pas forcément lus.

où N_t , N_{t+1} sont des vecteurs représentant le nombre d'individus à t et $t+1$ dans chaque classe et A est la matrice de transition dont les éléments représentent les taux de passage d'une classe à l'autre sur un pas du temps. Ces modèles matriciels ont été développés par Leslie (1945¹, 1948¹) pour des populations animales structurées en classes d'âge (voir Ebert, 1998). Une autre influence importante sur le développement des modèles matriciels de population est celle de Lefkovitch (1965¹), le premier à introduire une alternative de classification d'individus en stades de développement plutôt qu'en âge (voir Caswell, 2001). La classification par classes de taille est proposée par Usher (1966¹) sur des populations d'arbres. Les écologistes ont adopté ces modèles pour les populations végétales à partir de 1970.

1.2 Modèles de populations matriciels

Un modèle de population matriciel a pour but de prédire le nombre d'individus à $t+1$ à partir du nombre d'individus à t dans chaque classe de la population. Une population peut être structurée en classes discrètes, où chaque classe regroupe les individus qui ont les mêmes caractéristiques. On parle des modèles de *Leslie* lorsque la population est subdivisée en classes d'âge (Ebert, 1998). Une classification en classes de taille est mieux adaptée pour les espèces végétales pour lesquelles la taille est un meilleur prédicteur de la survie et de la fécondité. Une telle classification est parfois également utilisée pour des populations animales (Ellner and Guckenheimer, 2006). La subdivision en classe discrètes peut être arbitraire en termes de choix des bornes de chaque classe. Une alternative est de classer les individus de en différents stades de vie (ex. juvénile, adulte et adulte reproducteur).

Cycle de vie

Un modèle matriciel d'une population structurée en stade est basé sur un cycle de vie qui dépend de l'ensemble de stades de vie qui caractérisent l'espèce étudiée, mais aussi de l'intervalle de projection (le pas de temps) qui peut être un jour, une semaine, un an, etc. Le cycle de vie est souvent décrit par un graphe (Fig. 1) dont les nœuds représentent les différents stades de vie, les flèches et les arcs indiquent les paramètres de transitions (survie-reproduction) entre les stades de vie sur un pas de temps.

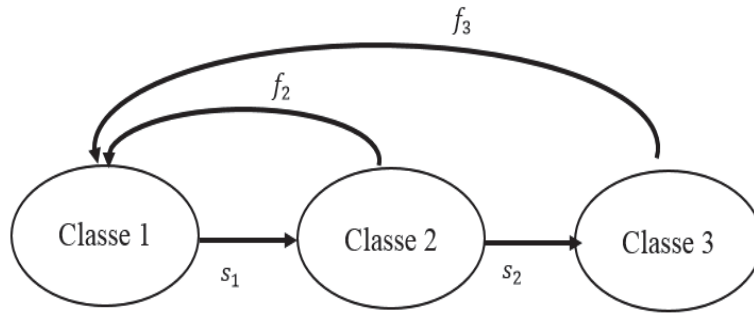


Figure 1. Exemple de cycle de vie d'une population subdivisée en trois classes. Les termes s_i représentent les probabilités de survie des individus et f_i les taux de reproduction.

Construction de la matrice et du modèle de projection

Le graphe résumant le cycle de vie pourra être exprimé par des équations mathématiques permettant de projeter l'effectif de la population dans chaque stade de vie à $t+1$. Le système d'équations permettant de décrire le cycle de vie donné dans la figure 1 est le suivant :

$$\begin{cases} n_1(t+1) = 0 & + f_2 n_2(t) & + f_3 n_3(t) \\ n_2(t+1) = s_1 n_1(t) & + 0 & + 0 \\ n_3(t+1) = 0 & + s_2 n_2(t) & + 0 \end{cases}$$

avec n_i le nombre d'individus dans le stade de vie i , s_i les probabilités de survie et f_i la fécondité à chaque stade de vie i . Ces équations peuvent être exprimées par une écriture matricielle

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{(t+1)} = \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{(t)}$$

d'où le modèle linéaire que l'on appelle **Modèle de Projection Matriciel** donné par l'équation

$$N_{t+1} = A N_t$$

La matrice $\mathbf{A}$ est appelée **matrice de projection** qui est une matrice de dimension (n, n) , avec n le nombre de stades de vie, non-négative ($\forall i, j, a_{ij} \geq 0$) et dont les éléments a_{ij} représentent les paramètres de transition des individus du stade de vie j vers le stade de vie i sur un pas de temps. De l'équation précédente, on déduit l'effectif de la population à t à partir de la matrice de projection $\mathbf{A}$ et de l'effectif initial N_0 , en effet :

$$\begin{aligned} N_1 &= \mathbf{A} N_0 \\ N_2 &= \mathbf{A} N_1 = \mathbf{A} (\mathbf{A} N_0) = \mathbf{A}^2 N_0 \\ N_3 &= \mathbf{A} N_2 = \mathbf{A} (\mathbf{A}^2 N_0) = \mathbf{A}^3 N_0 \\ &\dots \\ N_t &= \mathbf{A}^t N_0 \end{aligned}$$

Dans le cas d'un environnement changeant, les paramètres de survie et de reproduction varient dans le temps et donc la matrice $\mathbf{A}$ devient non-constante (Caswell, 2001). La dynamique de populations est exprimée dans ce cas par un modèle linéaire où la matrice $\mathbf{A}$ dépend du temps :

$$N_{t+1} = \mathbf{A}_t N_t .$$

Solution du modèle de projection matriciel

Un des objectifs des modèles de projection matriciels est de déterminer le devenir des populations quand t tend vers l'infini (théorie asymptotique). La résolution analytique du modèle matriciel fournit des outils basiques pour l'analyse de la dynamique des populations. Une matrice de projection de dimension $n \times n$ possède n valeurs propres qui peuvent être réelles ou complexes. Le comportement asymptotique de la population est déterminé par la valeur propre dominante et son vecteur propre associé. On définit une valeur propre dominante par la plus grande valeur qui vérifie l'équation caractéristique (polynôme de λ) suivante :

$$\det(\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0$$

où $\mathbf{A}$ est la matrice de projection et $\mathbf{I}$ la matrice identité. Cette valeur propre représente le **taux d'accroissement asymptotique** de la population (noté λ_a). Si $\lambda_a > 1$ la population est en croissance géométrique ou exponentielle, si $\lambda_a < 1$ la population décroît et tend vers l'extinction, et si $\lambda_a = 1$ alors la population reste stable.

Le vecteur propre v associé à la valeur propre dominante, qui vérifie l'équation $Av = \lambda_a v$, a une importance pour la dynamique des populations asymptotique. En effet, le vecteur propre à droite v représente la structure de la population à l'équilibre appelée aussi **structure stable de la population** (Caswell, 2001; Ellner and Guckenheimer, 2006). Le vecteur propre dominant permet aussi d'effectuer des analyses prospectives (voir plus bas). Le vecteur propre à gauche associé à la valeur propre dominante vérifie l'équation $w^t A = \lambda_a w^t$ (w^t étant le vecteur transposé de w) et ses composantes représentent les *valeurs reproductives* des différents stades de vie, c'est-à-dire leur contribution relative (et individuelle) à la croissance de la population (Ellner and Guckenheimer, 2006).

Propriété d'ergodicité et lien avec les chaînes de Markov

Un modèle de population est dit ergodique si la dynamique asymptotique ne dépend pas des conditions initiales. En particulier, si la matrice de projection A est irréductible, *i.e.* elle n'admet pas un stade de vie absorbant, et si A est primitive, *i.e.* λ_a est strictement supérieure aux autres valeurs propres, alors le taux d'accroissement asymptotique λ_a et la structure stable de la population v vérifient la propriété d'ergodicité (Caswell, 2001).

La formulation des modèles matriciels de population est à une transposée près identique à celle utilisée pour étudier les chaînes de Markov $X_{t+1} = X_t \cdot P$ où le processus A_t est généralement supposé stationnaire ergodique. La différence principale entre les matrices de projections de population et les matrices de transition des chaînes de Markov est que la somme des éléments des colonnes de la matrice A ne vaut pas forcément 1. Ceci est dû au fait que les individus peuvent mourir (la somme peut donc être inférieure à 1) et se reproduire (la somme supérieure à 1).

Densité-dépendance et effet Allee

Pour une population donnée, l'augmentation du nombre d'individus amène à une décroissance des ressources disponibles, et éventuellement à une augmentation de la prédation. La population se retrouve occupant un habitat sub-optimal, ce qui mène à une réduction de la survie et du taux de reproduction (Hanski, 1990; Hassell, 1975). Les modèles matriciels prenant en compte la densité-dépendance sont donc non-linéaires :

$$N_{t+1} = A_n N_t$$

où les éléments de la matrice de projection $a_{ij}(n)$ dépendent de l'effectif de la population dans chaque stade de vie. Les paramètres de transition dans le cycle de vie peuvent être affectés différemment par la densité-dépendance ce qui rend plus compliqué les analyses asymptotiques de la dynamique des populations (Caswell, 2001). Par ailleurs, une longue série temporelle de données démographiques est demandée pour pouvoir détecter et paramétrer la densité-dépendance.

L'effet *Allee* est défini démographiquement comme une relation positive entre la fitness moyenne et la taille ou la densité de la population, lorsque la taille ou la densité de la population est faible (Sun, 2016). Cet effet a été décrit pour la première fois dans les années 1930 par Allee, dans le cadre d'études sur les avantages du comportement coopératif dans de petites populations (Allee and Bowen, 1932). Le potentiel de dépendance positive des petites populations a suscité un vif intérêt pour la gestion et la conservation des populations de petites tailles (Kramer et al., 2009). De nombreuses sources peuvent être à l'origine d'un effet *Allee* par exemple : la réduction de l'efficacité de rencontre des partenaires sexuels, la décroissance de la vigilance et de la protection mutuelle chez les espèces coopératives (effet de groupe) ou bien la diminution de l'attraction des pollinisateurs chez les espèces végétales.

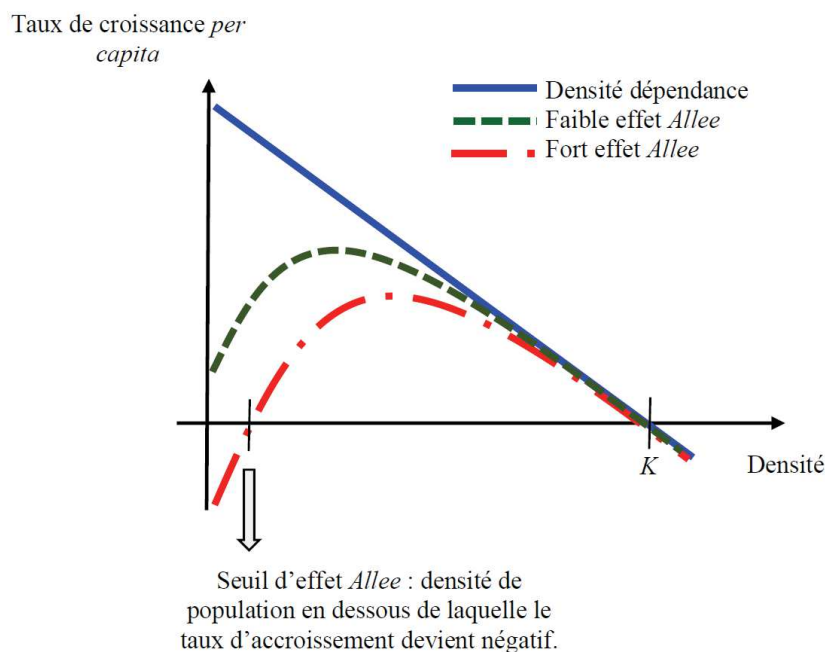


Figure 2 : Illustration de l'effet *Allee* et de la densité-dépendance. Le taux de croissance de la population per-capita représente la croissance de la population divisée par la taille de la population. La constante K indique la densité de la population à partir de laquelle le taux de croissance devient négatif.

Analyses de perturbations prospectives & rétrospectives

L'analyse de perturbation a pour objectif d'analyser comment la dynamique des populations (généralement le taux d'accroissement des populations λ) répond aux changements sur les paramètres démographiques et est utilisé dans plusieurs contextes :

Analyse prospective

C'est l'analyse de l'effet d'une petite perturbation d'un ou plusieurs paramètres sur la perturbation du taux d'accroissement des populations, elle est basée principalement sur les analyses de *sensibilité* et d'*élasticité* (Caswell, 2000). La sensibilité, en termes de paramètres de la matrice de projection a_{ij} , est donnée comme la dérivée partielle de λ par rapport à a_{ij} en considérant tous les autres paramètres constants

$$s(a_{ij}) = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

La sensibilité représente la pente de λ considéré comme fonction de a_{ij} . Supposons qu'un ou plusieurs paramètres a_{ij} (dit de *upper-level*, ex. nombre de plantules par plante-mère) sont composés de plusieurs paramètres p (dit de *lower-level*, ex. fécondité $\times$ taux de germination), alors la sensibilité de λ par rapport à p est donnée par

$$s(p) = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{\partial a_{ij}}{\partial p}$$

Les paramètres démographiques sont estimés sur différentes échelles (ex. survie, fécondité), ce qui rend incomparable les valeurs de sensibilité de λ pour les différents paramètres. L'analyse de l'élasticité, autrement dit sensibilité proportionnelle, permet de répondre à cette question, et elle est définie en terme des a_{ij} par

$$e(a_{ij}) = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

et en terme des *lower-level* paramètres p est donné par

$$e(p) = \frac{p}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{\partial a_{ij}}{\partial p}$$

Analyse rétrospective

Cette analyse a pour but la décomposition de la variance de λ observée en contributions de variances des différents paramètres démographiques. Un outil approprié pour cette décomposition est LTRE (*life table response experiment*, Caswell, 2001). En termes de paramètres a_{ij} , $V(\lambda)$ peut s'écrire sous la forme

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} \sum_{k,l} \text{Cov}(a_{ij}, a_{kl}) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{kl}}$$

avec $\text{Cov}(a_{ij}, a_{kl})$ la covariance entre les deux paramètres. En terme de *lower-level* paramètres la décomposition s'écrit

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} \text{Cov}(p_i, p_j) \frac{\partial \lambda}{\partial p_i} \frac{\partial \lambda}{\partial p_j}.$$

Analyse prospective versus rétrospective

Les deux analyses répondent à différentes questions. L'analyse prospective est utilisée pour prédire le changement de taux d'accroissement des populations dans le futur en réponse aux changements d'un ou plusieurs paramètres démographiques (Fig. 3). Les sensibilités et élasticités sont complètement indépendantes des variations temporelles observées sur les paramètres démographiques. Ces analyses peuvent prédire des changements de λ dans des gammes de paramètres biologiquement irréalistes (ex. survie >1). Les analyses prospectives sont devenues un outil important en biologie de conservation en permettant d'identifier les paramètres de plus forte élasticité sur lesquelles il faudrait donc agir pour modifier λ (Caswell, 2000, 2001, voir Chapitre 1).

L'analyse rétrospective quantifie la contribution des (co)variances des a_{ij} à la variance de λ . Elle est plutôt utilisée pour quantifier les effets des changements des paramètres démographiques observés dans le passé sur la variation des taux d'accroissement des populations $V(\lambda)$. Une faible contribution d'un paramètre sur la variance de λ est due à une faible sensibilité de λ à ce paramètre ou à une faible variation observée pour ce paramètre (Caswell, 2000, 2001, voir aussi Chapitre 1).

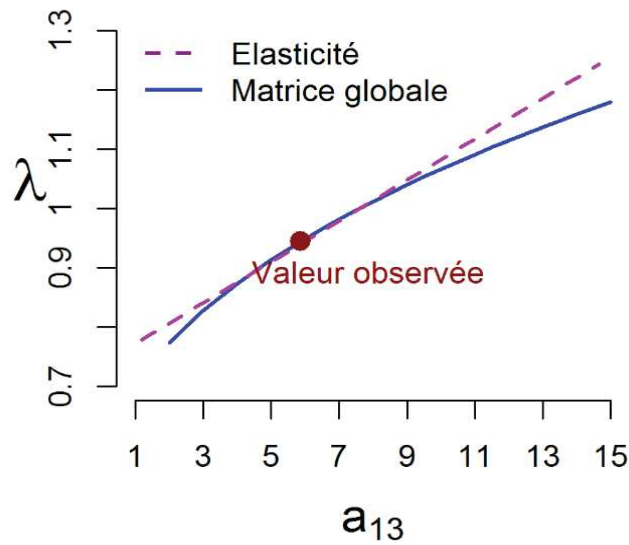


Figure 3 : Variation du taux d'accroissement des populations (λ) en fonction de la valeur d'un paramètre démographique (a_{13}) de la matrice de projection (voir Chapitre 1). La ligne discontinue représente les prédictions obtenues à partir des valeurs de l'élasticité. La ligne continue représente les prédictions obtenues directement en variant le paramètre a_{13} dans la matrice globale perturbée (Voir Annexe G dans le Chapitre 1).

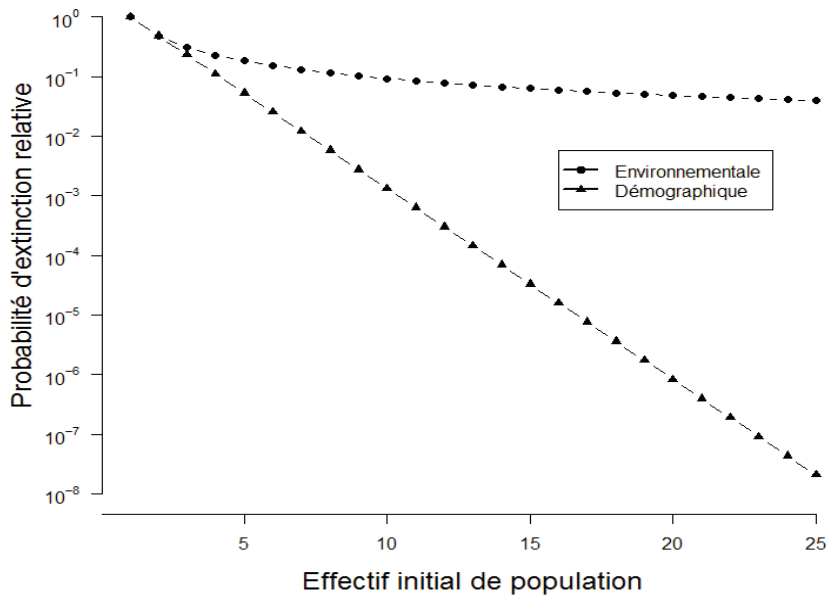


Figure 4: Probabilité d'extinction relative (par comparaison à l'effectif initial de 1) en fonction de la taille initiale des populations avec stochasticité environnementale (cercle) et stochasticité démographique (triangle). Figure adaptée de Caswell 2001, Chapitre 15.

Stochasticité démographique et environnementale

Les tailles des populations montrent souvent des fluctuations temporelles dues à la variation des paramètres démographiques (ex. survie et reproduction). Une telle variabilité dans la taille des populations au cours du temps peut être mesurée par le coefficient de variation. Ces fluctuations peuvent être d'origine stochastique, elles réduisent le taux d'accroissement moyen et augmentent le risque d'extinction des populations (Compagnoni et al., 2016). Deux sources de stochasticité sont souvent incorporées dans les modèles de dynamique des populations (Lande et al., 2003) :

Stochasticité démographique

La stochasticité démographique se réfère aux réalisations aléatoires de la mortalité et du taux de reproduction individuelle qui sont considérées comme indépendantes entre individus. Par exemple, la matrice de transition $\mathbf{A}$ étant déterministe, si un paramètre $a_{ij} = 0,5$ alors on a exactement la moitié des individus dans le stade de vie j qui vont passer au stade de vie i à $t+1$. Avec la stochasticité démographique, si $a_{ij} = 0,5$ alors le nombre d'individus à $t+1$ est une variable aléatoire obtenue en appliquant une probabilité de 0,5 à chaque individu au stade de vie j . La stochasticité démographique dépend du nombre d'individus dans chaque classe de la population, ce qui conduit à un impact plus important pour des populations de petite taille ou isolées (Fig. 4, Caswell, 2001; Lande et al., 2003).

Stochasticité environnementale

Elle se réfère aux fluctuations temporelles dans les paramètres démographiques des individus de la population. Une source importante de cette stochasticité est la variabilité des conditions environnementales dans le temps. Ceci conduit à une matrice A_t qui varie au cours du temps. Le modèle le plus simple pour incorporer la stochasticité environnementale est de considérer une série des matrices de projection observées, supposées indépendantes et identiquement distribuées, et de réaliser un tirage aléatoire avec une probabilité uniforme (ex. tirage de la matrice entière ou les éléments de la matrice, Caswell, 2001). L'impact de la stochasticité environnementale est généralement le même pour les petites et les grandes populations (Lande et al., 2003, Fig. 4).

Analyses de viabilité des populations

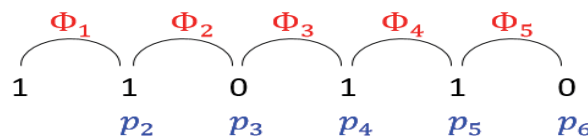
L'analyse de viabilité des populations (*Population Viability Analyses, PVA*) est un outil de modélisation important dans la biologie de la conservation. Les PVA consistent à prédire les tailles de populations ainsi que la probabilité d'extinction pour une période de temps donnée dans le futur en tenant compte des caractéristiques de la population (ex. matrice de projection, taille initiale, structure de la population) mais aussi des différents types de stochasticité. Les PVA demeurent un type de modélisation dont la fiabilité des prédictions dépend fortement de la qualité des données entrées dans le modèle, ce qui peut réduire sa capacité de prédire le statut futur des populations et le temps à l'extinction avec précision (Coulson et al., 2001). Cependant, les PVA sont particulièrement utiles pour comparer les conséquences de différentes actions de gestion et de conservation, et pour explorer théoriquement l'implication des hypothèses du modèle sur les probabilités d'extinction et la dynamique des populations (Coulson et al., 2001). Les PVA devraient idéalement incorporer une composante de densité-dépendance (Dahlgren et al., 2016).

1.3 Estimation des paramètres par les modèles Capture-Marquage-Recapture

L'estimation des paramètres démographiques est une étape clef en dynamique des populations. Dans les suivis démographiques de certaines espèces, les individus ne sont pas observés pour un certain temps alors qu'ils sont toujours vivants. Ces situations sont souvent rencontrées chez les animaux, mais aussi chez certaines espèces pérennes de plantes dans le cas où l'individu végète par sa partie souterraine par exemple. Les modèles souvent utilisés dans ces cas sont les modèles capture-recapture.

Ces modèles ont été introduits principalement pour estimer la taille des populations des espèces animales (Lincoln, 1930). Ces modèles ont été développés par Cormack (1964), Jolly (1965) et Seber (1965) afin d'estimer la survie des individus et les probabilités de détection dans un modèle avec un seul état (modèle de **Cormack-Jolly-Seber**, voir Encadré 1). La limite des modèles *CJS* est que les transitions des individus entre les sites géographiques n'est pas prise en considération. Une situation beaucoup plus générale a été couverte par Arnason (1972, 1973) dans des modèles **multi-sites** permettant d'estimer les paramètres de transition entre les sites géographiques. Ces modèles sont ensuite généralisés en modèles **multi-états** pour tenir compte des transitions entre les états et stades de vie (Brownie et al., 1993; Lebreton and Pradel, 2002; Lebreton et al., 1992; Nichols et al., 1992; Schwarz et al., 1993). Ainsi, les modèles capture-recapture sont devenus un outil très important en dynamique des populations pour l'estimation des paramètres démographiques et des effectifs des populations (Alexander et al., 1997; Choquet et al., 2013a; Gaillard et al., 1986; Gimenez et al., 2007; Hanski and Gilpin, 1991; Lebreton et al., 2009; Pradel, 2005; Sutherland, 1989).

Ces modèles sont basés sur les histoires de capture contenant l'information sur chaque individu (capturé ou non-capturé) durant chaque occasion. L'estimation des paramètres se fait suivant l'approche du maximum de vraisemblance calculée à partir des histoires de capture (Choquet et al., 2013b; Fujiwara and Caswell, 2002; Gimenez et al., 2012; Lebreton et al., 2009). Prenons un exemple simple d'une histoire de capture avec un seul état où Φ_i et p_i sont, respectivement, les probabilités de survie et de détection temps-dépendant :



Exemple 1 : Histoire de capture avec un seul état

La probabilité de cette histoire de capture h_i est donnée par :

$$Pr(h_i) = Pr(110110) = \Phi_1 p_2 \Phi_2 (1 - p_3) \Phi_3 p_4 \Phi_4 p_5 [1 - \Phi_5 + \Phi_5 (1 - p_6)]$$

La fonction de vraisemblance multinomiale est donc construite à partir des probabilités $Pr(h_i)$.

Pour faire simple, supposons dans l'exemple 2 que l'on n'a pas d'effet temps dans les histoires de capture :

Exemple 2:

Histoire de capture	Nb. d'occurrences	Probabilité
1111	10	$\Phi^3 p^3$
1110	11	$\Phi^2 p^2 (1 - \Phi + \Phi(1 - p))$
1011	2	$\Phi^3 p^2 (1 - p)$
1001	5	...

Sous l'hypothèse d'indépendance entre individus, la fonction de vraisemblance est donc donnée par le produit des probabilités des histoires de capture en reportant les effectifs n_i associés à chaque histoire h_i :

$$L = \prod_i Pr(h_i)^{n_i} = [\Phi^3 p^3]^{10} \times [\Phi^2 p^2 (1 - \Phi p)]^{11} \times [\Phi^3 p^2 (1 - p)]^2 \times \dots$$

Les estimateurs du maximum de vraisemblance des paramètres de survie et de capture (θ_i) sont calculés en résolvant l'équation suivante pour chaque paramètre θ_i :

$$\frac{\partial \log(L(\theta))}{\partial (\theta_i)} = 0 .$$

Encadré 1**Modèle capture-recapture de Cormack-Jolly-Seber**

Le modèle CR le plus simple avec un seul état

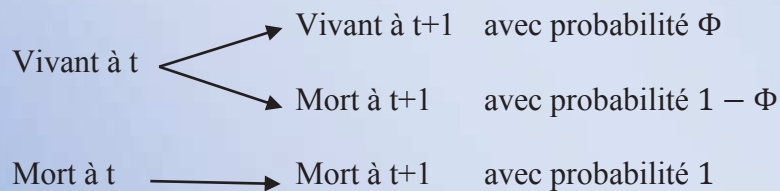
Histoires de vie individuelles :

Détecté code '1'

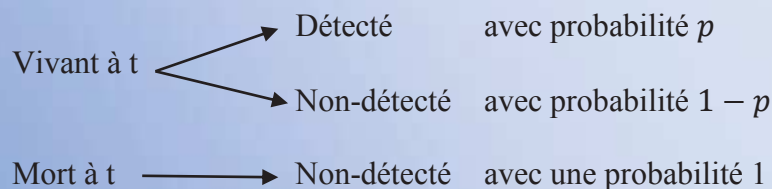
Non-déTECTÉ code '0'

Occasion: 1 2 3 4 5 6 7 8 9

1 1 1 1 1 1 0 0 0	Individu # 1
1 0 1 0 0 0 0 0 0	Individu # 2
1 1 1 1 0 1 1 0 0	Individu # 3
....	
0 0 0 1 0 0 0 0 0	Individu # i
....	
0 0 0 1 0 0 0 0 0	Individu # 150
0 0 1 0 0 1 1 1 0	Individu # 151

Vocabulaire :*Etat* Ce que l'on veut savoir réellement 'vivant' ou 'mort'*Evénement* Ce que l'on sait 'déTECTÉ' ou 'non-déTECTÉ'**Processus Etat**

NB. Le processus Etat dépend du dernier état atteint par l'individu (propriété de chaînes de Markov du premier ordre).

Processus Evénement

NB. Le processus Evénement dépend de l'état actuel de l'individu.

Le modèle est temps-dépendant *i.e.* les paramètres Φ et p dépendent de l'occasion.

L'estimation des paramètres de la matrice de projection à partir des données capture-recapture a été introduite par Nichols et al. (1992). Ainsi, des modèles CR multi-états ont été développés pour estimer les probabilités de survie et de transition entre les états (Fujiwara and Caswell, 2002). Dans ces modèles, la mort d'un individu est considérée comme un état et donc le modèle obtenu est un processus de Markov avec l'état absorbant 'Mort'. On considère alors trois ensembles de paramètres à estimer dans les modèles de CR multi-états qui permettent de construire la matrice de projection mais aussi d'estimer les taux de détection :

🌈 Probabilité de survie $\phi_i(t)$: la probabilité qu'un individu de l'état i à l'occasion t survive jusqu'à l'occasion $t+1$.

🌈 Probabilité de transition 'Mouvement' $\psi_{ij}(t)$: la probabilité qu'un individu de l'état i à l'occasion t soit dans l'état j à $t+1$ conditionnellement à la survie à l'occasion t .

🌈 Probabilité de détection 'Événement' $p_i(t)$: la probabilité qu'un individu d'état i soit capturé à l'occasion t .

Notons que les modèles capture-recapture ne tiennent pas compte de la fécondité individuelle. Les paramètres de 'Mouvement' sont estimés conditionnellement à la survie des individus. Prenons un exemple d'une population structurée en trois stades de vie {Juvénile, Adulte, Reproducteur}. Quatre événements sont donc possibles 0, 1, 2 et 3 indiquant, respectivement, si l'individu est non-déecté, déecté à l'état Juvénile (J), Adulte (A) ou Reproducteur (R). L'état 'mort' est désigné par (D). Les paramètres estimés sont donc donnés dans trois matrices : survie Φ , mouvement Ψ et détection B.

$$\Phi = \begin{matrix} & \begin{matrix} J & A & R & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} J \\ A \\ R \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} \phi_1 & 0 & 0 & 1 - \phi_1 \\ 0 & \phi_2 & 0 & 1 - \phi_2 \\ 0 & 0 & \phi_3 & 1 - \phi_3 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

$$\Psi = \begin{matrix} & \begin{matrix} J & A & R & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} J \\ A \\ R \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} \psi_{11} & \psi_{12} & \psi_{13} & 0 \\ \psi_{21} & \psi_{22} & \psi_{23} & 0 \\ \psi_{31} & \psi_{32} & \psi_{33} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

$$B = \begin{matrix} & \begin{matrix} 0 & 1 & 2 & 3 \end{matrix} \\ \begin{matrix} J \\ A \\ R \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 1 - p_1 & p_1 & 0 & 0 \\ 1 - p_2 & 0 & p_2 & 0 \\ 1 - p_3 & 0 & 0 & p_3 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Une fois les paramètres de survie-transition estimés par les modèles CR multi-états, la matrice de projection peut être construite si les données de fécondité sont disponibles (voir Chapitre 3, Fujiwara and Caswell, 2002).

1.4 Modèles de Projection Intégraux

L'histoire de vie des organismes est souvent caractérisée par une structure qui dépend d'un trait d'histoire de vie continu (ex. la taille, la masse), ou même une combinaison de traits d'histoire de vie continus et discrets. La dynamique d'une telle espèce peut être modélisée par un modèle de projection matriciel (MPM) avec une matrice de projection de large dimension contenant de nombreuses classes. La subdivision en classes d'une variable continue n'est parfois pas évidente en termes de choix des limites de classes. Les valeurs de sensibilité, d'élasticité et les valeurs reproductives pour ces modèles sont sensibles au choix des classes (Easterling et al., 2000). De plus, tous les individus d'une même classe sont supposés avoir les mêmes taux démographiques (survie et fécondité). La subdivision en plusieurs classes peut mener à un problème d'estimation des paramètres démographiques, particulièrement pour les petits jeux de données.

Une alternative aux MPM est l'utilisation des Modèles de Projection Intégraux (*Integral Projection Models, IPM*) qui permettent de décrire la dynamique d'une population structurée par un trait d'histoire de vie continu dans un temps discret. Les estimateurs démographiques pour un modèle de projection intégral sont des fonctions continues. Un IPM est défini par un noyau $\mathbf{K}$ composé des fonctions démographiques de survie et de fécondité. Considérons une population structurée en taille individuelle, le noyau $\mathbf{K}$ représente toutes les transitions possibles d'une taille x l'année t à une taille y l'année $t+1$ (Easterling et al., 2000; Merow et al., 2014). Dans le cas général ce modèle est donné par l'équation intégrale suivante:

$$n(y, t + 1) = \int_{\Omega} K(y, x) n(x, t) dx = \int_{\Omega} [P(y, x) + F(y, x)] n(x, t) dx$$

où le noyau de survie-croissance $P(y, x)$ est la probabilité qu'un individu de taille x au temps t survive à $t + 1$ et passe à la taille y , et le noyau de fécondité $F(y, x)$ est le nombre d'individus de taille y au temps $t+1$ produits par un individu de taille x au temps t (Fig. 5). L'intégration se fait sur l'ensemble Ω de toutes les tailles possibles.

Figure 5 : Exemple de fonctions démographiques utilisées pour construire un modèle de projection integral masse-dépendent (figure adaptée de Rees et al., 2014). La probabilité de survie et de reproduction dépendent de la masse des individus suivant une régression logistique (a et c). La croissance des individus entre l'année t et $t + 1$ est donnée par une régression linéaire (b). La masse des nouveaux individus à $t + 1$ est une fonction de la masse maternelle à t (d) et est obtenue aussi par une régression linéaire.

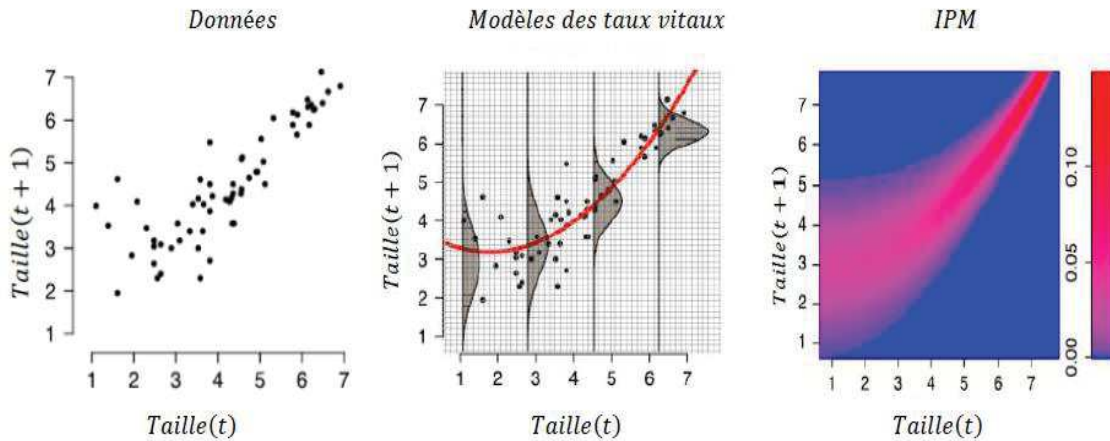
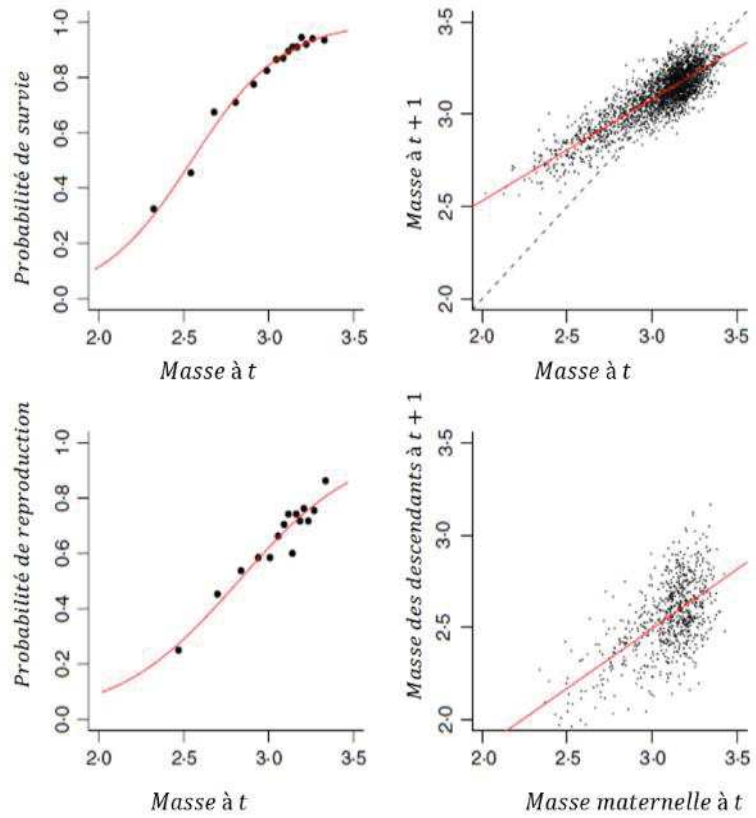


Figure 6 : Illustration de construction de la fonction de croissance $g(y, x)$ représentant une distribution gaussienne des tailles possibles y à $t + 1$ (axe des ordonnées) pour un individu de taille x à t (axe des abscisses, figure adaptée de Merow et al., 2014).

Dans le noyau de survie-croissance, la fonction $g(y, x)$ représente la distribution de toutes les tailles possibles y à $t + 1$ d'un individu qui est de taille x à t , et est supposée suivre une loi gaussienne :

$$g(y, x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma(x)} e^{-\frac{(y-\mu(x))^2}{2\sigma(x)^2}}$$

où μ et σ sont des fonctions continues représentant, respectivement, la taille prédite à $t + 1$ à partir du modèle de croissance et l'écart-type autour de la courbe de croissance pour une taille donnée à t (Easterling et al., 2000; Merow et al., 2014, voir Fig. 6).

Un IPM peut être considéré comme un modèle de projection matriciel avec un nombre infini de classes discrètes. Le noyau K est analogue à la matrice de projection A dans les MPM. Ainsi, la plupart des propriétés des MPM ont été généralisées pour les IPM, y compris les propriétés asymptotiques (Easterling et al., 2000). Une analyse spectrale permet de calculer le taux d'accroissement asymptotique qui n'est autre que la valeur propre λ vérifiant l'équation intégrale suivante:

$$\int_{\Omega} K(y, x) n(x, t) dx = \lambda n(y, t).$$

La résolution analytique de cette équation est généralement impossible, cependant les méthodes de résolutions numériques fournissent une approximation de la solution. Une discrétisation de l'intervalle Ω permet de calculer cette intégrale sur des sous-intervalles de même longueur en utilisant les méthodes d'intégration numériques telle que la méthode du point milieu (Merow et al. 2014, voir Chapitre 2 pour plus de détails).

Le vecteur propre à droite $u(x)$, normé tel que $\int_{\Omega} u(x) dx = 1$, correspond à la distribution stable de la population, tandis que le vecteur propre à gauche $v(x)$, tel que $\int_{\Omega} v(x) u(x) dx = 1$, correspond à la distribution des valeurs reproductives qui mesure la contribution d'un individu à la croissance future de la population relativement aux autres individus dans la population.

Pour inclure la stochasticité environnementale, il est nécessaire de construire une série de noyaux $K_0(y, x), K_1(y, x), \dots, K_t(y, x)$ correspondant à l'environnement à chaque pas de

temps jusqu'à l'année t . Le taux d'accroissement stochastique est donc calculé en se basant sur un grand nombre d'itérations en réalisant, à chaque itération, un tirage aléatoire d'un noyau de la liste des noyaux existants (Childs et al., 2004; Merow et al., 2014).

2. Comment les écologistes utilisent-ils les modèles mathématiques en dynamique des populations?

Utilisation des modèles matriciels au cours du temps

En écologie végétale, les modèles de projection matriciels représentent les principaux outils utilisés pour étudier la dynamique des populations depuis plus de 40 ans, et le nombre d'études publiées a augmenté progressivement au cours du temps (Fig. 7, Crone et al., 2011). Cette utilisation est due à la simplicité de tels modèles et à la possibilité de lier les taux vitaux et les effets de la variabilité de ces taux à la dynamique des populations et à leur viabilité. La moitié des études utilisant les modèles matriciels concernent des recherches fondamentales (étude des histoires de vie, écologie des populations), l'autre partie des études en gestion des populations (biologie de la conservation, biologie des invasions, Crone et al., 2011). Dans les dernières années, une augmentation plus rapide des études de gestion a été observée par rapport aux études fondamentales (Crone et al., 2011; Salguero-Gómez and De Kroon, 2010; Salguero-Gómez et al., 2015). En gestion des populations, les études concernent la viabilité des populations ou sont utilisées pour identifier les taux vitaux à cibler pour la gestion des populations.

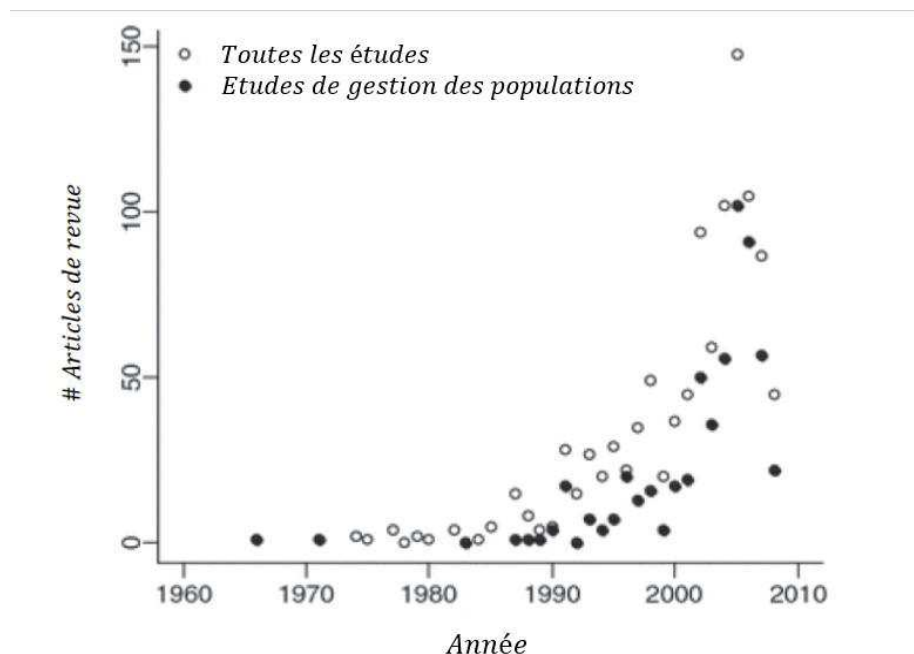


Figure 7 : Nombre d'articles de revues utilisant les modèles matriciels pour décrire la dynamique des populations végétales au cours du temps (figure adaptée, Crone et al., 2011).

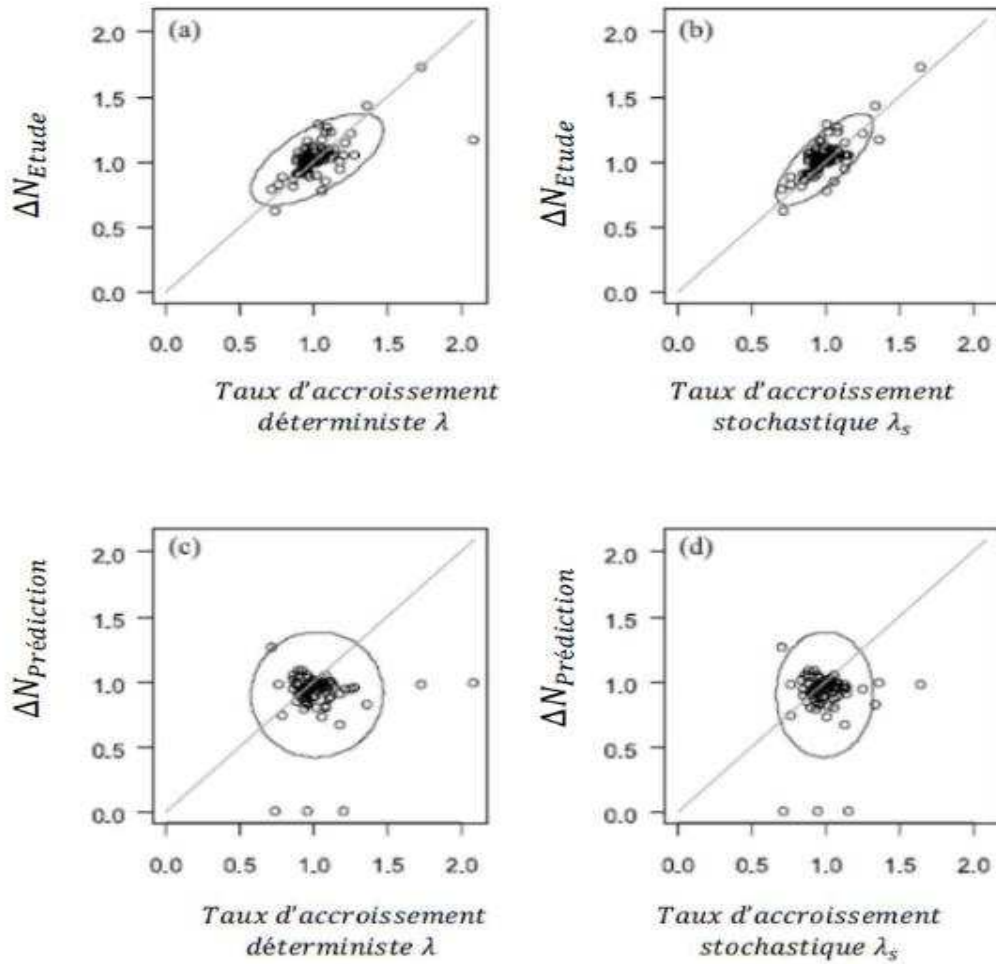


Figure 8 : Taux d'accroissement des populations déterministes (λ , panneaux a et c) et stochastiques (λ_s , panneaux b et d) *versus* les taux d'accroissement observés durant la période de suivi démographique (a, b) et prédits sur un intervalle de temps dans le futur (c, d). Le suivi démographique des populations a été effectué sur une période de x années. Un comptage supplémentaire des individus est effectué n années plus tard. Les taux d'accroissement des populations observés sont calculés par année sur la période d'étude de x années par la formule $\Delta N_{Etude} = \left(\frac{N_x}{N_0}\right)^{\frac{1}{x}}$ et sur la période de prédiction jusqu'à l'année $x + n$ par la formule $\Delta N_{Prédiction} = \left(\frac{N_{x+n}}{N_x}\right)^{\frac{1}{n}}$, (figure adaptée, Crone et al., 2013).

Modèles déterministes versus stochastiques

Une synthèse a montré que la plupart des études utilisant les modèles matriciels (85%, Crone et al., 2011) calculaient le taux d'accroissement déterministe, le taux avec lequel la taille d'une population changerait si les taux vitaux restaient constants. Seulement 22% des études présentent les taux d'accroissement stochastiques, le taux de changement attendu dans un environnement qui varie aléatoirement (Crone et al., 2011). Cependant, la proportion des études qui utilisent les modèles stochastiques a augmenté progressivement ces dernières années.

Le résultat de Doak et al. (1994) montre que les taux d'accroissement stochastiques sont généralement inférieurs aux taux d'accroissement déterministes, alors que Benton et al. (1995), en appliquant l'approximation de Tuljapurkar (Tuljapurkar, 1990), a obtenu des taux d'accroissement stochastiques et déterministes similaires (voir figure 14.26, Caswell 2001). Les valeurs de sensibilité et d'élasticité pour le taux stochastique sont fortement corrélées avec celles obtenues pour le taux d'accroissement déterministe (Benton et al., 1995; Doak et al., 1994). Enfin, pour la projection de la dynamique des populations, les modèles matriciels sont un bon outil mais les modèles stochastiques fournissent plus de précision que les modèles déterministes (Fig. 8, Crone et al., 2013). Cependant, pour la prévision, ni les modèles stochastiques ni les modèles déterministes ne prédisent le futur des populations avec précision (Fig. 8) contrairement à ce qui a été obtenu par Brook et al. (2000).

Fiabilité des analyses de viabilité des populations

L'analyse de viabilité des population est devenue progressivement un outil de modélisation mathématique populaire dans les études de conservation et de gestion des populations (ex. Brook et al., 2000; Kaye and Pyke, 2003; Menges, 2000). Cependant, seulement 23% des articles utilisant des modèles en dynamique des populations végétales sont utilisés pour prédire le futur des populations en précisant la probabilité et le temps exact à l'extinction (ou quasi-extinction, Crone et al., 2011). Un débat a été lancé sur la capacité des PVA à prédire avec précision le futur des populations. Des études ont conclu que ces modèles fournissent des prédictions fiables, robustes et précises pour des espèces animales (Brook et al., 2000), tandis que d'autres recherches ont montré que ces modèles sont incapables de fournir des prédictions bien précises et dépendent fortement de la qualité des données (Coulson et al., 2001; Ellner et al., 2002; Fieberg and Ellner, 2000; Ludwig, 1999).

Les conclusions de Brook et al. (2000) sont basées sur des analyses de viabilité de 21 populations d'espèces animales avec, exceptionnellement, de longues séries de jeux de données démographiques (entre 11 et 57 ans). Coulson et al. (2001) soulèvent des préoccupations supplémentaires au sujet des conclusions de Brook et al. (2000). Ils mettent en garde sur le fait que les données pour la plupart des espèces menacées ou en voie de disparition sont rares et de qualité inférieure aux ensembles de données analysées par Brook et al., (2000). De plus, ils soutiennent que les prédictions ne sont vraisemblablement exactes que si la moyenne et la variance future des taux vitaux ou de la croissance démographique sont semblables aux données utilisées pour paramétrer le modèle (Coulson et al., 2001; Ellner et al., 2002). Enfin, les PVA sont un bon outil pour comparer les conséquences de différents scénarios ou de stratégies de gestion ou de conservation, mais pas pour prédire le statut futur des populations avec certitude (Coulson et al., 2001).

Les prédictions de viabilité des populations dans un environnement fluctuant sont plus réalistes en incorporant la stochasticité dans les modèles (Kaye and Pyke, 2003; Lande et al., 2003; Menges, 2000). La stochasticité peut mener à des fluctuations dans les tailles des populations dues à des variations aléatoires dans les paramètres démographiques, ce qui diminue le taux d'accroissement des populations à long-terme et augmente le risque d'extinction (Compagnoni et al., 2016; Fieberg and Ellner, 2001; Lande et al., 2003; Menges, 2000). Particulièrement, la stochasticité démographique influence fortement les trajectoires des populations à faible effectif (Lande et al., 2003; Vindenes and Engen, 2017). En théorie, l'effet de la stochasticité peut être renforcé par la corrélation entre les taux vitaux (ex. corrélation entre survie et reproduction). En effet, cette corrélation peut augmenter (si positive) ou diminuer (si négative) la variabilité interannuelle des taux d'accroissement des populations, et donc influence la viabilité des populations à long-terme (Doak et al., 2005; Tuljapurkar, 1982). Compagnoni et al. (2016) ont trouvé que cette corrélation a un effet négligeable sur la dynamique stochastique des populations de 3 espèces végétales pérennes à cause de la faible variabilité et sensibilité des taux vitaux corrélés.

La densité-dépendance peut aussi avoir des conséquences importantes sur les conclusions et affirmations concernant l'influence de la stochasticité environnementale sur la viabilité des populations (Dahlgren et al., 2016). Les risques d'extinction basés sur les prédictions des taux d'accroissement stochastiques peuvent être fortement pessimistes si la densité-dépendance n'est pas explicitement incluse dans les modèles des simulations. Cependant, une interprétation alternative pourrait être que les écologistes travaillant sur des plantes

choisissent des modèles déterministes densité-indépendants parce qu'ils sont plus appropriés pour leur modèles biologiques (Crone et al., 2011; Lande et al., 2003). Par exemple, de nombreuses espèces, et probablement la plupart des espèces rares, sont plus influencées par les facteurs environnementaux et la compétition interspécifique que par leur propre densité (Crone et al., 2011; Matthes and Larson, 2006). Les modèles de densité-indépendance peuvent néanmoins ne pas convenir à une petite population limitée par la disponibilité de l'habitat ou à une population en voie de disparition en raison de la fragmentation des habitats (Fieberg and Ellner, 2001).

Importance de la qualité de jeu de données démographique

La démographie est considérée comme une discipline '*data hungry*' (Griffith et al., 2016). Un suivi démographique de long-terme est nécessaire pour comprendre comment les variations dans le passé ont influencé la dynamique des populations et prédire la viabilité face aux différents changements environnementaux (Andrello et al., 2012; Franklin et al., 2017; Hunter et al., 2010; Shryock et al., 2014; Williams et al., 2015). Particulièrement, face aux changements climatiques, Blume-Werry et al. (2016) ont mis l'accent sur la valeur importante des études de long-terme notamment chez les espèces longévives. En outre, une courte série de variation interannuelle rend plus difficile à déterminer les facteurs-clefs qui impactent la dynamique des populations (Crone et al., 2011; Ehrlén et al., 2016).

La longueur du jeu de données est mesurée par le nombre de matrices de projection obtenues au cours du temps. Le nombre moyen des matrices utilisées dans les études citées dans Crone et al. (2011) était de 3,1 matrices. À partir de séries temporelles de 35 ans, Chacastaldo and Inouye (2011) ont montré qu'une série de 15 à 20 ans de suivi démographique minimum est nécessaire pour déterminer les taux des populations stochastiques et prédire la viabilité des populations (voir aussi, Fagan et al., 1999; Zeigler, 2013).

Par ailleurs, pour les longues séries temporelles, les démographes ont tendance à commencer le suivi dans des sites avec une densité relativement élevée, ce qui augmente la probabilité de déclin des populations ayant une dynamique caractérisée par une densité-dépendance (Buckley et al., 2010). Il est donc nécessaire de placer des sites non seulement dans la partie centrale de la population mais aussi sur les bords ou sur des emplacements vides afin de bien décrire la dynamique des populations.

Modèles de projection intégraux versus matriciels

Les modèles de projection intégraux ont permis aux démographes de représenter plus généralement la structure des populations en combinant des variables continues comme la taille des individus (Easterling et al., 2000) avec des variables discrètes (ex. âge, Childs et al., 2003), ou des stades de développement (Zambrano and Salguero- Gómez, 2014). Les IPM permettent aussi d'inclure des covariables dans les modèles comme par exemple des facteurs environnementaux (Merow et al., 2014). Sur la période 1995-2015, seulement 16,2% des études ont utilisé les IPM pour évaluer les effets des facteurs environnementaux sur la dynamique des populations contre 83,1% des études utilisant les MPM (Ehrlén et al., 2016). Les IPM sont souvent utilisés pour étudier des questions d'évolution des traits d'histoire de vie et leurs impacts sur la dynamique des populations (ex. l'évolution de la stratégie de la floraison, Childs et al., 2003).

Des résultats plus fiables sont obtenus avec les IPM qu'avec les modèles matriciels puisque les IPM nécessitent moins de paramètres en utilisant généralement des modèles de régression simples (Merow et al., 2014; Ramula et al., 2009). De telles régressions peuvent éviter le sur-ajustement des transitions faiblement échantillonnées (Dahlgren and Ehrlén, 2011; Ramula et al., 2009). En effet, pour un grand nombre de données, les modèles matriciels et intégraux produisent des estimateurs identiques pour le taux d'accroissement des populations (Ramula et al., 2009). Pour des jeux de données plus réduits (moins de 300 individus), les IPM produisent toujours un biais plus petit et une variance de λ plus faible que les modèles matriciels qui donnent généralement des sous-estimations des paramètres (Ramula et al., 2009). Enfin, les modèles de régression permettent aussi d'estimer les taux vitaux pour n'importe quelle valeur de la variable d'état permettant aux IPM de décrire les populations avec une meilleure résolution (Merow et al., 2014).

Evolution-Démographie par les IPM

Les modèles de projection intégraux permettent d'effectuer la plupart des analyses en démographie et dynamique des populations comme les modèles de projection matriciels décrits plus haut. Ces modèles sont utilisés pour étudier non seulement les populations structurées par une variable continue mais aussi pour combiner une variable continue avec des variables discrètes ou qualitatives. Par exemple, Childs et al. (2003, 2004) ont développé des modèles IPM pour des populations structurées par la taille et l'âge des individus. Dans ce cas,

le noyau du modèle ressemble à une matrice de *Leslie* dont les éléments sont des fonctions continues (voir chapitre 2 pour plus de détails). D'autres types de variables qualitatives peuvent aussi être considérés dans ces modèles comme par exemple le sexe (ex. Plard et al., 2017), des classes de stades de vie (ex. graine, plantule, voir Dahlgren and Ehrlén, 2009) ou bien la qualité des individus (ex. Ellner and Rees, 2006). D'autres études ont intégré l'hétérogénéité spatiale dans ces modèles où le noyau K est donné par une grande matrice contenant des blocs représentant des sites géographiques qui sont liées par un taux de dispersion des graines (ex. Crone, 2016). Des facteurs environnementaux peuvent également être incorporés de façon directe dans les noyaux démographiques, comme les variables climatiques (ex. Williams et al., 2015) ou la qualité de l'habitat (ex. Hesse et al., 2008). Par conséquent, les modèles IPM sont devenus un outil très important pour étudier les espèces avec un cycle de vie plutôt complexe.

Par ailleurs, les traits d'histoire de vie ont également un rôle essentiel dans la dynamique des populations. Ainsi, les IPM sont fréquemment utilisés pour étudier la relation entre les traits d'histoires de vie et les taux d'accroissement des populations (Childs et al., 2003; Ellner and Rees, 2006; Rees et al., 2016). Par exemple, des stratégies importantes du cycle de vie sont étudiées telle que la stratégie de floraison en fonction de la taille ou de l'âge chez les plantes monocarpiques (voir Tableau 1). Les IPM sont donc utilisés dans des études de l'évolution des traits d'histoire de vie et particulièrement chez les espèces végétales (ex. Miller et al., 2012; Rees and Ellner, 2016; Williams et al., 2015). Etudier simultanément la dynamique des populations, les caractères phénotypiques, les estimations de leur variance génétique additive et les paramètres du cycle de vie est une étape très importante pour identifier les liens entre écologie des populations et évolution des traits d'histoire de vie (Bell et al., 2010). Les IPM sont donc développés pour combiner ces différents aspects permettant de mieux comprendre le lien évolution-démographie-écologie (Rees et al., 2016).

3. Facteurs de risque d'extinction et adaptation des espèces

Les principaux facteurs environnementaux influençant la dynamique des populations végétales

Un des plus importants facteurs influençant la dynamique des populations végétales est le climat et les espèces sont influencées non seulement par le changement climatique graduel actuel mais aussi par les événements climatiques extrêmes. Les changements climatiques ont déjà provoqué des modifications d'aire de distribution (Chen et al., 2011), des déclin des populations sur le long-terme et des extinctions (Doak and Morris, 2010; Lennartsson and Oostermeijer, 2001; Selwood et al., 2015; Wiens, 2016). Les prédictions montrent que l'augmentation des fréquences et de l'intensité des années chaudes avec une faible précipitation réduit la viabilité de nombreuses populations (Csörgő et al., 2017; Shryock et al., 2014; Silva et al., 2015; Toräng et al., 2010). Cependant, certaines espèces semblent plutôt bien supporter les changements climatiques, puisque certaines populations en marge de l'aire de distribution devraient croître en réponse à l'augmentation de la température. Par exemple, ceci est le cas pour les populations de deux espèces d'orchidée, *Orchis purpurea* et *Himantoglossum hircinum* : les changements climatiques pourraient être bénéfiques aux populations localisées dans les sites du nord de leur distribution géographique (Meer et al., 2016; Williams et al., 2015). Le changement climatique peut avoir des effets opposés selon les populations, ce qui est particulièrement vrai pour les populations isolées les unes des autres (Buckley et al., 2010). Ces effets peuvent aussi dépendre de la qualité de l'habitat local (Nicolè et al., 2011; Riba et al., 2002; Thuiller et al., 2005; Vogt-Schilb et al., 2016). Pour bien comprendre et prédire la dynamique des populations végétales, il est donc nécessaire d'étudier les espèces au cas-par-cas et sur différents sites (ex. Nicolè et al., 2011; Riba et al., 2002). Par ailleurs, des études combinant plusieurs espèces fournissent une vision plus générale (ex. Treurnicht et al. (2016), étude réalisée sur 26 espèces).

Différents facteurs environnementaux, autre que le climat, influencent la dynamique des populations végétales. Les perturbations font partie des facteurs les plus fréquemment étudiés (Ehrlén et al., 2016) pour examiner principalement les effets de différents types d'activités humaines et de surexploitation (usage des terres, ex. pâturage et fauchage). Ces perturbations, ou d'autres comme les feux récurrents (ex. Treurnicht et al., 2016), ont un impact équivalent à ceux des changement climatiques (Selwood et al., 2015). Les études sur la fragmentation de

l'habitat ont mis l'accent sur l'effet négatif sur le taux de reproduction et de recrutement, et ont montré que cela pourrait diminuer la persistance des populations (Tomimatsu and Ohara, 2010). L'impact de la prédation et l'effet de la compétition ont aussi été examinés dans plusieurs cas d'études, alors que les mutualismes et les interactions hôte-pathogène ont été rarement étudiés (Ehrlén et al., 2016).

Réponses adaptatives des espèces végétales aux changements environnementaux

Face aux changements environnementaux, les populations des espèces végétales doivent soit migrer sur plusieurs générations, soit s'adapter par plasticité phénotypique ou évolution génétique pour persister (Groom et al., 2005; Lande et al., 2003). Le changement des traits d'histoire de vie peut être bénéfique sur la fitness des populations lorsque la sélection naturelle favorise le trait qui augmente la tolérance au stress (Turner et al., 2015). Si les changements environnementaux sont très rapides, la plasticité pourrait constituer une réponse immédiate plus importante que l'adaptation évolutive par la sélection naturelle qui survient nécessairement sur plusieurs générations (Nicotra et al., 2010). Cependant, il est difficile de prédire pour une espèce particulière si la plasticité phénotypique est plus ou moins importante que l'évolution, et si ces réponses seront capables de maintenir la viabilité des populations à long-terme (Franks et al., 2014). L'évolution des traits d'histoire de vie peut être approchée en utilisant des outils de la génétique des populations, de la génétique quantitative ou par une approche de la théorie des jeux, ce qui n'est pas toujours possible particulièrement pour des populations naturelles (Michalakis et al., 2010).

Une approche fréquemment utilisée pour étudier de façon théorique l'évolution des traits d'histoire de vie consiste à calculer la stratégie évolutivement stable (ESS) en fonction de la valeur du trait d'histoire de vie (Childs et al., 2003; Metcalf et al., 2008; Mylius and Diekmann, 1995; Williams et al., 2015). Dans un environnement constant et en absence de densité-dépendance sur les taux vitaux, l'ESS correspond à la combinaison des caractères phénotypiques qui maximisent le taux d'accroissement de la population (Metcalf et al., 2003; Michalakis et al., 2010; Mylius and Diekmann, 1995).

Les plantes monocarpiques (où la reproduction est fatale) sont considérées comme un système idéal pour étudier l'évolution des stratégies de reproduction (Metcalf et al., 2003). En effet, les plantes devront se reproduire à une taille/un âge qui maximise leur fitness (De Jong et al., 1989). La taille et l'âge à la reproduction peuvent être liés à des conditions

environnementales ou à d'autres traits d'histoire de vie. Par exemple, plusieurs études ont montré une relation entre la forte survie des individus adultes et la floraison à une taille plus grande ou un âge tardif (Hesse et al., 2008b; Lesica and Young, 2005; Reinartz, 1984). Les modèles de projection intégraux sont développés pour effectuer ces analyses pour des populations structurées en taille des individus, alors que l'âge est rarement exploité sur les espèces monocarpiques (voir Tableau 1).

Tableau 1 : Récapitulatif des études développant des modèles de projection intégraux sur des espèces monocarpiques. Nous spécifions dans ce tableau la/les variables utilisées pour la construction des fonctions démographiques, la longueur du jeu de données et la taille de l'échantillon, l'incorporation de la stochasticité dans le modèle, l'analyse temporelle des traits d'histoire de vie. Voir aussi Metcalf et al. (2003) pour plus de références d'études sur les espèces monocarpiques mais n'ayant pas forcément utilisé des IPM.

Espèce	Référence	Variables utilisées	Jeu de données	Stochast.	Analyse temporelle	Analyse spatiale
<i>Carlina vulgaris</i>	(Childs et al., 2003, 2004)	Taille + âge		✓	-	-
	(Metcalf et al., 2008)	Taille	1978-1994	✓	-	-
	(Metcalf et al., 2015)	Taille	1400 ind	✓	-	-
	(Rees et al., 2006)	Taille		✓	✓	-
	(Rees and Ellner, 2009)	Taille		✓	-	-
<i>Onopordum illyricum</i>	(Ellner and Rees, 2006)	Taille + âge		-	-	-
	(Ellner and Rees, 2007)	+ qualité individuelle	1987-1992	✓	-	-
<i>Carduus nutans</i>	(Jongejans et al., 2011)	Taille	1985-1988	-	-	✓
	(Metcalf et al., 2008)	Taille	467 ind	✓	-	-
	(Metcalf et al., 2009)	Taille		-	-	-
<i>Campanula thyrsoidea</i>	(Kuss et al., 2008)	Taille	2003-2005 515 ind	-	-	✓
<i>Veratrum album</i>	(Hesse et al., 2008a)	Taille	2003-2005	-	-	✓
<i>Oenothera glazioviana</i>	(Rees and Rose, 2002)	Taille	1976-1981	-	-	-
	(Jaffré and Galliard, 2016)	Taille		✓	-	-
<i>Cynoglossum officinale</i>	(Williams, 2009)	Taille + stade de vie	2004-2007	✓	-	✓
<i>Cirsium canescens</i>	(Rose et al., 2005)	Taille	1990-2002	-	✓	-
<i>Carduus nutans</i>	(Rees et al., 2006)	Taille	1988-1996	✓	✓	-

4. Modèles biologiques étudiés

4.1 *Centaurea corymbosa*

Un peu plus de littérature sur C. corymbosa

Une partie de ce travail de thèse s'intègre dans le projet 'Centaurée de la Clape' initié par Isabelle Olivieri, Bruno Colas et Miquel Riba en 1994, en association avec le Conservatoire Botanique National de Porquerolles. De nombreuses recherches ont été menées dans le cadre de ce projet en commençant par la thèse de B. Colas (1994). Les caractéristiques de *C. corymbosa* ont été détaillées dans Colas et al. (1996) en décrivant le statut de l'espèce, la qualité des habitats, les populations et leurs effectifs, ainsi que la biologie de l'espèce et le cycle de vie. Des études génétiques sur l'espèce s'intéressaient à la différenciation génétique en fonction des distances entre populations et le flux de gènes, l'hétérogénéité génétique entre individus (Colas et al., 1997; Fréville et al., 1998, 2001; Hardy et al., 2004a, 2004b; Petit et al., 2001), la variabilité des traits de dispersion et le potentiel d'évolution en lien avec les fragmentations des habitats (Riba et al., 2005). *C. corymbosa* étant une espèce monocarpique (voir les détails plus bas), des recherches ont été menées pour comprendre le succès reproducteur de l'espèce et son impact sur la viabilité des populations en prenant en considération l'effet *Allee* et la densité des populations (Colas et al., 2001). Dans ce contexte, la densité locale des individus joue un rôle important pour attirer les pollinisateurs et donc augmenter le taux de fécondité, vu que l'espèce est fortement auto-incompatible (Kirchner et al., 2006). La dispersion des graines peut être assurée par les fourmis, mais cette dernière reste relativement restreinte (Imbert, 2006). L'espèce a une faible capacité de compétition avec le brachypode rameux, espèce qui forme la trame de l'habitat (Imbert et al., 2012). Une forte variation spatiale et temporelle des taux d'accroissement a été détectée lors d'une étude basée sur un jeu de données de 8 ans (Fréville et al., 2004). En revanche, aucun facteur génétique ou climatique n'a expliqué cette variation observée. Toutefois une longue durée de suivi démographique était nécessaire pour pouvoir déterminer les facteurs climatiques clefs influençant la dynamique des populations. Les populations introduites ont été aussi un sujet d'intérêt dans les recherches sur *C. corymbosa* afin de comparer la dynamique et la viabilité des populations naturelles et celles des populations introduites, mais aussi de proposer de nouvelles stratégies pour les futurs protocoles de conservation des populations (Colas et al., 1997, 2008; Kirchner et al., 2006).



Figure 9: Individu de *Centaurea corymbosa* présentant des inflorescences sous forme de corymbes. La photo à droite représente un akène possédant un pappus.

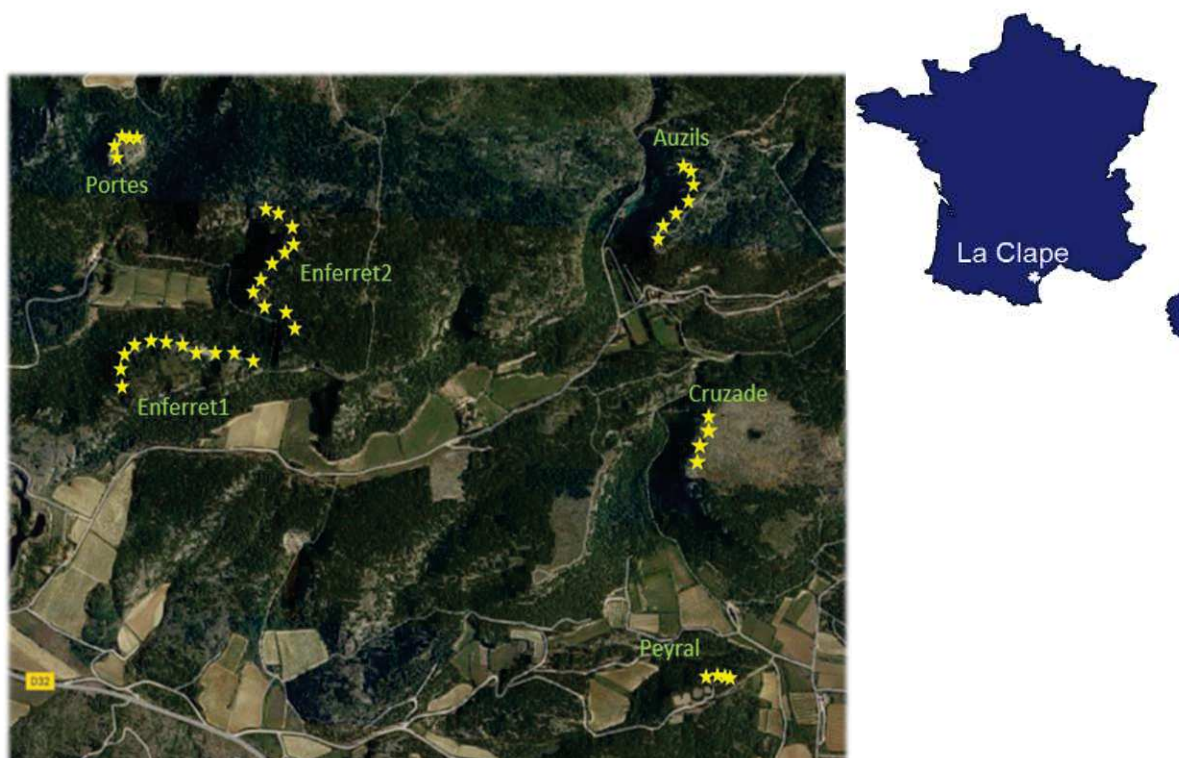


Figure 10: Localisation des populations naturelles de *Centaurea corymbosa* distribuées sur les Massif de la Clape, Est de Narbonne, sud-ouest de la France.

Caractéristiques générales

Centaurea corymbosa Pourret (Asteraceae), la Centaurée de la Clape, est une plante qui a été découverte avant 1783 par le botaniste français André Pourret et décrite en 1788. C'est une espèce endémique de la région méditerranéenne, répartie sur une aire restreinte. Les individus se développent dans les fissures rocheuses sur des bords de falaise, dans des zones présentant très peu de sol où la compétition avec d'autres espèces est très faible. Cette espèce est pérenne et les plantes restent sous forme de rosette végétative pendant 2 à 13 ans avant de monter en fleurs. La centaurée de la Clape est une espèce monocarpique, c'est-à-dire qu'elle fleurit une seule fois avant de mourir (93,5% d'individus meurent juste après la floraison). Il est donc rare qu'une plante survive après sa floraison et fleurisse une seconde fois (0,26% d'individus fleurissent deux fois). La floraison a lieu de fin mai à mi-juillet. Une plante en fleurs présente une inflorescence centrale en corymbe, composée de nombreux capitules à fleurs roses qui sont relativement gros (Fig. 9). Les fruits sont des akènes possédant un pappus de taille équivalente à la graine (Fig. 9). La plupart des graines germent à l'automne après la dispersion estivale.

Localisation géographique

La centaurée de la Clape est une espèce endémique du massif de la Clape à l'est de Narbonne, au sud-ouest de la France (voir Fig. 10). Seulement six populations naturelles sont connues et réparties sur une aire restreinte et distantes les unes des autres de 0,3 à 2,3 Km. Ces populations se situent toutes sur la zone littorale, le long des falaises du massif de la Clape, et exposée au Nord/Nord-Ouest.

Suivi démographique

Depuis 1994, des placettes permanentes de surfaces variables (de 0,33 à 14,36 m²) ont été mises en place progressivement dans les six populations naturelles pour le suivi démographique de l'espèce. Les placettes ont été placées dans différentes conditions de sorte qu'elles soient représentatives de la répartition spatiale des plantes dans chaque population. Des emplacements vides (sans centaurée) sont également suivies afin d'étudier la dynamique de colonisation. Le suivi est individu-centré et consiste à mesurer le diamètre de chaque individu présent dans les placettes tous les trois mois (septembre, décembre, mars et juin). Le nombre de capitules est aussi compté au moment de la floraison. Le jeu de données en juin 2016, celui utilisé dans ce travail, contient l'histoire de vie de 6112 plantes.

Une deuxième méthode de suivi démographique est le comptage exhaustif de plantes en fleurs chaque année qui est réalisé également depuis 1994. Un parcours a été défini après les prospections initiales afin de couvrir au mieux la zone de répartition de la centaurée à l'intérieur du massif. Les individus en fleur sont comptés à la jumelle le long de ce parcours. Cette méthode n'est bien sûr pas purement exhaustive, mais permet de mesurer l'effectif reproducteur et rend bien compte de la tendance générale dans la fluctuation des tailles des populations. Le nombre moyen de plantes en fleurs sur la période de 1995-2016 varie entre 9 (Cruzade) et 151 (Enferret2).

Caractéristiques biologiques, génétiques et écologiques

Les six populations de *Centaurea corymbosa* sont fortement différenciées génétiquement malgré leur proximité géographique, dû aux flux de gènes très limités entre ces populations (Colas et al., 1997; Fréville et al., 2001). L'espèce est fortement auto-incompatible, c'est-à-dire que le pollen d'une plante féconde rarement un ovule de cette même plante. La pollinisation est assurée par des insectes en particulier des hyménoptères et des papillons (Kirchner et al., 2005). La petite taille des pappus par rapport au poids des akènes n'est guère fonctionnelle pour la dissémination par le vent (Riba et al., 2005), menant à une dispersion très restreinte des graines qui tombent généralement à quelques dizaines de centimètres de la plante mère (distance moyenne: 32 cm, Colas et al., 1997; Imbert, 2006). Ainsi, l'espèce a une faible capacité de coloniser d'autres sites favorables. La banque de graines (l'ensemble des graines dormantes du sol) est très faible chez cette espèce, où la proportion de graines qui persistent et germent après un an de la dispersion naturelle est inférieure à 3%.

Centaurea corymbosa occupe une niche écologique relativement étroite. En effet, la majorité des individus (85% environ) s'installent en bordure de plateau dans des milieux rocheux, principalement le rebord supérieur des escarpements. Quelques individus sont installés directement sur les parois verticales dans des fissures (de l'ordre de 10% des individus). Les 5% qui restent, se développent en bas de falaise, sur des milieux rocheux bordant les formations forestières et quelques individus se développent dans la garrigue. Ainsi, *Centaurea corymbosa* occupe préférentiellement des milieux pauvres en végétation. C'est une espèce qui ne supporte pas la compétition (Imbert et al., 2012), et qui est sensible à la présence d'une couverture herbacée. *C. corymbosa* n'étant pas compétitive, la fermeture des milieux (occasionnée par exemple par l'arrêt du pâturage ovin) pourrait avoir une influence

sur la dynamique de maintien de l'espèce. Ce résultat confirme que *C. corymbosa* est une espèce héliophile.

Statut de l'espèce et menaces potentielles

C. corymbosa est classée comme une espèce vulnérable par l'IUCN (Union International pour la Conservation de la Nature, voir le schéma en Fig. 11). Elle est inscrite comme espèce protégée au niveau national (liste nationale des espèces protégées sur l'ensemble du territoire français métropolitain), et au niveau international (convention de Berne (1979) et par la Directive Européenne Habitats-Faune-Flore). Sa rareté est renforcée par les caractéristiques de l'espèce telles que la monocarpie et l'auto-incompatibilité, la dispersion limitée des graines et la faible capacité de colonisation et de compétition (Olivieri et al., 2016). La fermeture des milieux constitue aussi une menace pour l'espèce en isolant les individus.

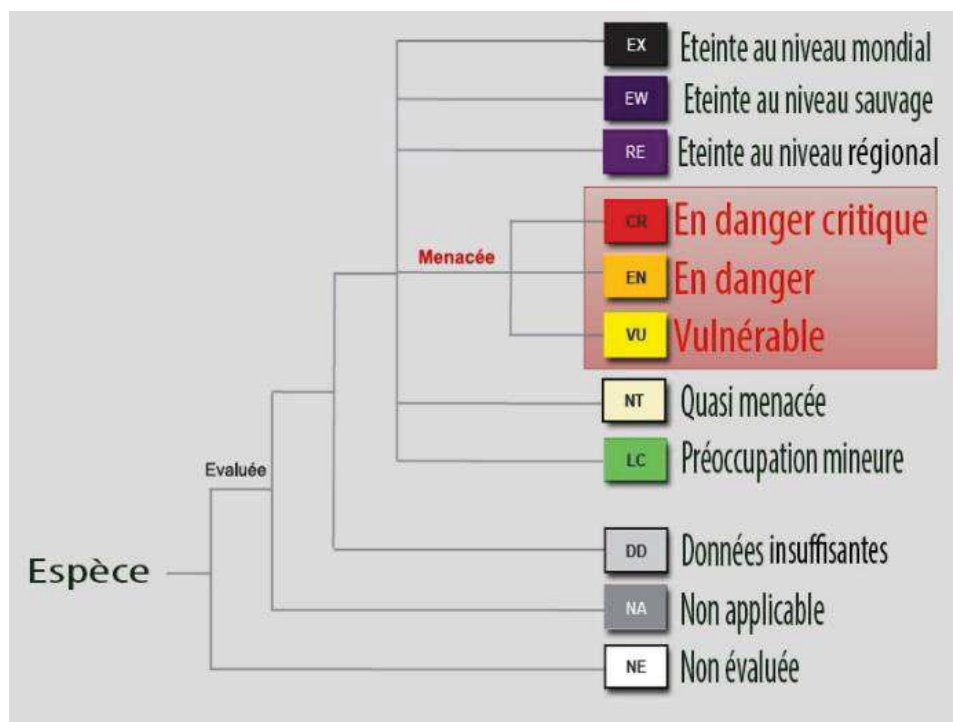


Figure 11 : Catégorie de classement des taxons en vue de risque d'extinction (IUCN, 2012).

Mesures de conservation

Dans le contexte de la conservation des espèces menacées, les introductions, réintroductions et renforcements des populations sont des outils essentiels pour la restauration, particulièrement pour les espèces à faible capacité de colonisation. Deux nouvelles populations ont été introduites en 1994 sur des falaises inoccupées (Colas et al., 2008; Kirchner et al., 2006). La survie des individus était plus élevée dans les populations introduites que dans les populations naturelles, ce qui suggère que des habitats appropriés inoccupés sont disponibles pour les introductions. Cependant, la fécondité était plus faible dans ces populations introduites, due probablement à la faible densité locale de plantes en fleurs (Kirchner et al., 2006). La probabilité d'extinction de ces populations était très sensible à la densité des graines introduites (Colas et al., 2008).

4.2. *Brassica insularis*

Caractéristiques biologiques

Brassica insularis (Moris), appelé aussi chou insulaire ou chou corse appartenant à la famille des Brassicaceae (Angiospermes, Eudicots), est une espèce rare endémique de la région méditerranéenne. C'est une plante pérenne, dont la durée de vie peut dépasser 18 ans, et polycarpique (se reproduit plusieurs fois). Le chou est rupicole; il pousse dans les fissures des falaises calcaires, sur les replats terreux des barres rocheuses schisteuses ou dans les éboulis de serpentines. La floraison a lieu en avril-mai et la pollinisation est assurée par les insectes. Certaines populations présentent des fleurs blanches, d'autres des fleurs jaunes. L'espèce présente un système de reproduction auto-incompatible sporophytique : la fécondation n'est possible que si les allèles portés par le pollen au locus d'incompatibilité sont différents de ceux portés par le stigmate récepteur du pollen.

Suivi démographique

B. insularis se distribue sur des populations présentes en Corse (9 populations sont connues), en Sardaigne (15-17 populations), sur l'île Pantelleria (située entre la Sicile et la Tunisie) et très localement dans l'extrémité nord-est de l'Afrique du Nord (Algérie orientale, île et îlots de Zembra et région du cap Bon en Tunisie, Snogerup 1990). En Corse, les neuf populations situées entre 300 et 1000 m d'altitude, sont toutes isolées les unes des autres (Fig. 12) et leurs effectifs sont très variables (Tableau 1). Le suivi démographique est basé sur

l'observation des zones qui ont été mises en place en 1998, puis ajustées en 1999 sur seulement quatre populations corses: Teghime, Punta Corbaghiola, Inzecca et Punta Calcina (Fig. 12). Les zones représentent les populations de la façon la plus exhaustive possible, sauf pour Teghime et Inzecca où il existe des individus non suivis, ces deux populations ayant des très grands effectifs. Chaque année, les plantes sont mesurées (petit diamètre, grand diamètre et hauteur) et classées dans trois catégories représentant le cycle de vie: plantule (P, plante de moins de un an), adulte végétatif (V, plante de plus de un an n'ayant pas fleuri l'année d'observation) et adulte fleuri (F, plante de plus de un an ayant fleuri l'année d'observation). Pour les individus reproducteurs, une estimation du nombre de fleurs et de fruits est réalisée depuis 2011. Le total du nombre de plantes suivies sur les 18 années d'observation (1999-2016) est de 1666 individus sur l'ensemble des quatre populations (Tableau1).

Statut de vulnérabilité

B. insularis est une espèce inscrite comme espèce protégée au niveau national (liste nationale des espèces protégées sur l'ensemble du territoire français métropolitain), et au niveau international (convention de Berne (1979) et par la Directive Européenne Habitats-Faune-Flore). Par ailleurs, c'est une espèce classée comme vulnérable par l'IUCN (Fig. 11). Les principales menaces identifiées possibles sont :

✚ La prédation: les missions successives sur les sites montrent une prédation des feuilles par des chenilles, et surtout une forte prédation des organes reproducteurs par des pucerons.

✚ La destruction ou l'altération des habitats : certains sites (Punta Calcina, Caporalino) sont des sites d'escalade aménagés. Cette activité, sans information des escaladeurs, peut avoir un impact direct par destruction de certains individus se développant dans les fissures des falaises.

✚ Un faible succès reproducteur : chez une espèce avec système d'incompatibilité sporophytique, la réduction des effectifs des populations peut entraîner une disparition d'allèles à ce système, avec comme conséquence une réduction de la proportion de plantes compatibles et donc de la fécondité.

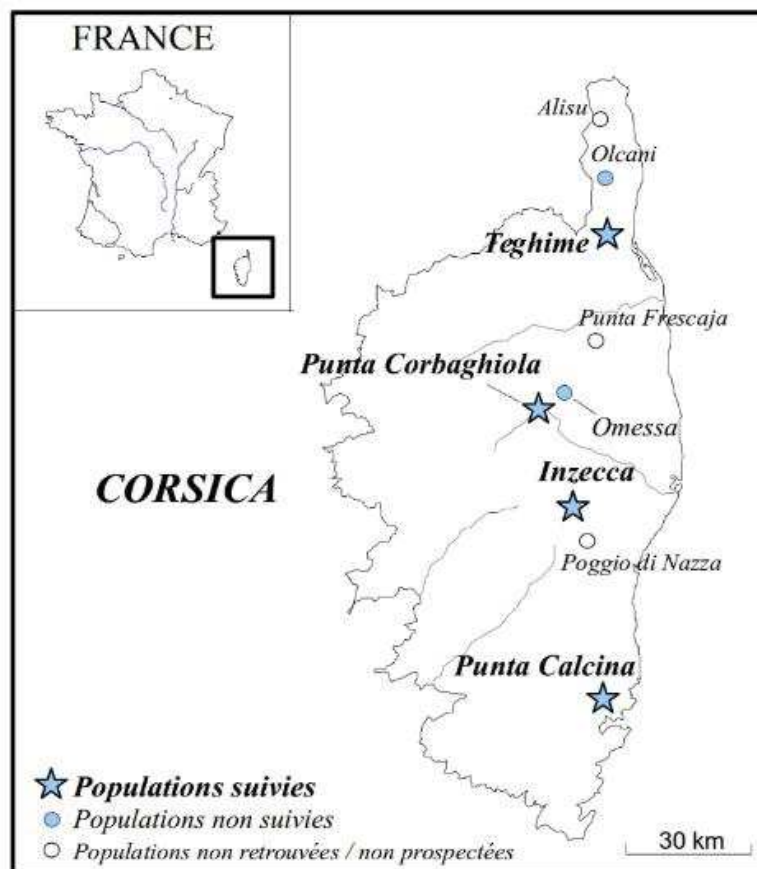


Figure 12 : Distribution géographique des populations corse de *Brassica insularis* suivi depuis 1999.

Objectifs de la thèse

Le premier chapitre a pour objectif d'étudier l'effet du climat sur la démographie et la dynamique des populations de la centaurée de la Clape sur la période d'étude, et de réaliser des prédictions sous différents scénarios de changement climatique. Pour cela, j'ai construit des modèles de projection matriciels pour chaque année et chaque population. J'ai effectué ainsi une analyse spatio-temporelle des taux d'accroissement des populations. J'ai testé l'effet de plusieurs facteurs climatiques sur les probabilités de survie et de floraison, sur la fécondité et donc sur les taux d'accroissement asymptotiques des populations. Ensuite, une analyse de viabilité des populations a été réalisée sous un scénario 'chaud' (augmentation de la fréquence des années chaudes) et un scénario 'sec' (augmentation de la fréquence des années sèches) en incorporant la stochasticité démographique et environnementale. J'ai estimé les taux d'extinction sur 100 ans et le temps à l'extinction suivant deux approches : en augmentant la fréquence des années extrêmes, et en utilisant les valeurs des fréquences prédites à partir d'un modèle climatique régional. Les simulations sont réalisées en utilisant deux effectifs initiaux afin de représenter les populations de grande taille et les populations à faible effectif. L'ensemble de ces résultats a été intégré dans des recommandations pour la conservation des populations de la centaurée face à ces changements climatiques. Ce chapitre a fait l'objet d'un article publié dans *Biological Conservation*.

Dans le second chapitre, l'objectif est d'étudier la relation entre les traits d'histoire de vie continus et la dynamique des populations afin d'examiner les réponses adaptatives des populations de la centaurée de la Clape aux changements climatiques. Pour ce faire, j'ai construit des modèles de projection intégraux en combinant la taille et l'âge des individus dans les fonctions démographiques. Ceci a permis de comparer les résultats obtenus par les modèles de projections intégraux avec ceux obtenus par les modèles de projection matriciels. J'ai effectué tout d'abord une comparaison des traits d'histoire de vie entre populations. Ainsi, j'ai analysé la stratégie de floraison sur deux périodes successives de 11 ans par population afin d'examiner si le changement dans la stratégie de floraison au cours du temps est homogène entre populations. Dans le but d'examiner si la stratégie de floraison observée varie dans la même direction que la stratégie optimale, j'ai effectué une analyse temporelle des traits d'histoire de vie et des stratégies de floraison (optimale et observée) sur les 22 ans d'étude. La relation entre ces dernières variables et les facteurs climatiques a été ensuite testée. Enfin, j'ai inclus les variables climatiques dans les noyaux du modèle de projection

intégral afin de réaliser des prédictions de la stratégie de floraison sous un scénario de climat futur. Enfin, la capacité des populations de cette espèce à s'adapter à de nouvelles conditions climatique stressantes est discutée. Ce chapitre fera l'objet d'un article à soumettre sous peu, il est donc rédigé en anglais.

Le dernier chapitre consiste à analyser l'effet de la faible détectabilité des individus sur la qualité des estimateurs chez *Brassica insularis*. Pour cela, j'ai introduit des modèles de Capture-Recapture multi-états pour chaque population en prenant en compte l'effet temps. L'implémentation de ces modèles sur les logiciels E-SURGE et U-CARE est explicitée en détails dans ce chapitre. Les paramètres de survie et de transition sont donc estimés puis utilisés pour construire les matrices de projection afin d'estimer les taux d'accroissement des populations. J'ai testé si les estimateurs obtenus par les modèles capture-recapture sont significativement différents des estimateurs obtenus par l'approche classique pour chaque population. De plus, j'ai analysé si les probabilités de détection montrent une tendance au cours du temps et si ces probabilités varient entre les populations. Nos résultats ont mis l'accent sur l'importance de la taille des populations en termes de taille d'échantillon sur la qualité des estimateurs. L'effet de certains facteurs environnementaux sur la détectabilité des individus est mis en évidence. En conclusion, nous insistons sur le rôle crucial des modèles capture-recapture dans l'estimation des paramètres démographiques, particulièrement lorsque le jeu de données contient des histoires de vie incomplètes.

Bibliographie

- Alexander, H.M., Slade, N.A., and Kettle, W.D. (1997). Application of mark–recapture models to estimation of the population size of plants. *Ecology* 78, 1230–1237.
- Allee, W.C., and Bowen, E.S. (1932). Studies in animal aggregations: Mass protection against colloidal silver among goldfishes. *J. Exp. Zool.* 61, 185–207.
- Andrello, M., Bizoux, J.-P., Barbet-Massin, M., Gaudeul, M., Nicole, F., and Till-Bottraud, I. (2012). Effects of management regimes and extreme climatic events on plant population viability in *Eryngium alpinum*. *Biol. Conserv.* 147, 99–106.
- Arnason, A.N. (1972). Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Res Popul Ecol* 13, 97–113.
- Arnason, A.N. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Res Popul Ecol* 15, 1–8.
- Bell, T., Tuljapurkar, S., and Childs, D.Z. (2010). Using evolutionary demography to link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *Journal of Animal Ecology* 79, 1226–1240.
- Benton, T.G., Grant, A., and Clutton-Brock, T.H. (1995). Does environmental stochasticity matter? Analysis of red deer life-histories on Rum. *Evol Ecol* 9, 559–574.
- Blume-Werry, G., Kreyling, J., Laudon, H., and Milbau, A. (2016). Short-term climate change manipulation effects do not scale up to long-term legacies: effects of an absent snow cover on boreal forest plants. *J Ecol* 104, 1638–1648.
- Brook, B.W., O’Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R., and Frankham, R. (2000). Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404, 385–387.
- Brownie, C., Hines, J.E., Nichols, J.D., Pollock, K.H., and Hestbeck, J.B. (1993). Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including Non-Markovian Transitions. *Biometrics* 49, 1173–1187.
- Buckley, Y.M., Ramula, S., Blomberg, S.P., Burns, J.H., Crone, E.E., Ehrlén, J., Knight, T.M., Pichancourt, J.-B., Quested, H., and Wardle, G.M. (2010). Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. *Ecology Letters* 13, 1182–1197.
- Caswell, H. (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81, 619–627.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation* (Sunderland, Mass: Sinauer Associates Inc., U.S.).
- Che-Castaldo, J.P., and Inouye, D.W. (2011). The effects of dataset length and mast seeding on the demography of *Frasera speciosa*, a long-lived monocarpic plant. *Ecosphere* 2, art126.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., and Thomas, C.D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024–1026.
- Childs, D.Z., Rees, M., Rose, K.E., Grubb, P.J., and Ellner, S.P. (2003). Evolution of complex flowering strategies: an age- and size-structured integral projection model. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 1829–1838.
- Childs, D.Z., Rees, M., Rose, K.E., Grubb, P.J., and Ellner, S.P. (2004). Evolution of size-dependent flowering in a variable environment: construction and analysis of a stochastic integral projection model. *Proc Biol Sci* 271, 425–434.
- Choquet, R., Sanz-Aguilar, A., Doligez, B., Nogue, E., Pradel, R., Gustafsson, L., and Gimenez, O. (2013a). Estimating demographic parameters from capture-recapture data with dependence among individuals within clusters. *Methods Ecol. Evol.* 4, 474–482.

- Choquet, R., Carrie, C., Chambert, T., and Boulinier, T. (2013b). Estimating transitions between states using measurements with imperfect detection: application to serological data. *Ecology* *94*, 2160–2165.
- Colas, B., Riba, M., and Molina, J. (1996). Statut démographique de *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae), *Hormatophylla pyrenaica* (Lapeyr.) Cullen & Dudley (Brassicaceae) et *Marsilea strigosa* Willd. (Marsileaceae-Pteridophyta), trois plantes rares du sud de la France. *Acta Botanica Gallica* *143*, 191–198.
- Colas, B., Olivieri, I., and Riba, M. (1997). *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: A demographic and genetic study. *PNAS* *94*, 3471–3476.
- Colas, B., Olivieri, I., and Riba, M. (2001). Spatio-temporal variation of reproductive success and conservation of the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Biological Conservation* *99*, 375–386.
- Colas, B., Kirchner, F., Riba, M., Olivieri, I., Mignot, A., Imbert, E., Beltrame, C., Carbonell, D., and Fréville, H. (2008). Restoration demography: a 10-year demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology* *45*, 1468–1476.
- Compagnoni, A., Bibian, A.J., Ochocki, B.M., Rogers, H.S., Schultz, E.L., Sneek, M.E., Elder, B.D., Iler, A.M., Inouye, D.W., Jacquemyn, H., et al. (2016). The effect of demographic correlations on the stochastic population dynamics of perennial plants. *Ecol. Monogr.* *86*, 480–494.
- Cormack, R.M. (1964). Estimates of Survival from the Sighting of Marked Animals. *Biometrika* *51*, 429–438.
- Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E., and Possingham, H.P. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends Ecol. Evol.* *16*, 219–221.
- Crone, E.E. (2016). Contrasting effects of spatial heterogeneity and environmental stochasticity on population dynamics of a perennial wildflower. *J Ecol* *104*, 281–291.
- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., Morris, W.F., et al. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* *14*, 1–8.
- Crone, E.E., Ellis, M.M., Morris, W.F., Stanley, A., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., et al. (2013). Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conserv. Biol.* *27*, 968–978.
- Csergő, A.M., Salguero-Gómez, R., Broennimann, O., Coutts, S.R., Guisan, A., Angert, A.L., Welk, E., Stott, I., Enquist, B.J., McGill, B., et al. (2017). Less favourable climates constrain demographic strategies in plants. *Ecol Lett* *20*, 969–980.
- Dahlgren, J.P., and Ehrlén, J. (2009). Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology* *97*, 666–674.
- Dahlgren, J.P., and Ehrlén, J. (2011). Incorporating environmental change over succession in an integral projection model of population dynamics of a forest herb. *Oikos* *120*, 1183–1190.
- Dahlgren, J.P., Bengtsson, K., and Ehrlén, J. (2016). The demography of climate-driven and density-regulated population dynamics in a perennial plant. *Ecology* *97*, 899–907.
- De Jong, T., Klinkhamer, P., Geritz, S., and Vandermeijden, E. (1989). Why Biennials Delay Flowering - an Optimization Model and Field Data on *Cirsium-Vulgare* and *Cynoglossum-Officinale*. *Acta Bot. Neerl.* *38*, 41–55.
- Doak, D.F., and Morris, W.F. (2010). Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* *467*, 959–962.
- Doak, D., Kareiva, P., and Klepetka, B. (1994). Modeling Population Viability for the Desert Tortoise in the Western Mojave Desert. *Ecological Applications* *4*, 446–460.

- Doak, D.F., Morris, W.F., Pfister, C., Kendall, B.E., and Bruna, E.M. (2005). Correctly estimating how environmental stochasticity influences fitness and population growth. *Am. Nat.* 166, E14–E21.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P., and Dixon, P.M. (2000). Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology* 81, 694–708.
- Ebert, T.A. (1998). *Plant and Animal Populations: Methods in Demography* (San Diego: Academic Press).
- Edelstein-Keshet, L. (1987). *Mathematical Models in Biology* (McGraw-Hill).
- Ehrlén, J., Morris, W.F., von Euler, T., and Dahlgren, J.P. (2016). Advancing environmentally explicit structured population models of plants. *J Ecol* 104, 292–305.
- Ellner, S.P., and Guckenheimer, J. (2006). *Dynamic Models in Biology* (Princeton University Press).
- Ellner, S.P., and Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *Am. Nat.* 167, 410–428.
- Ellner, S.P., and Rees, M. (2007). Stochastic stable population growth in integral projection models: theory and application. *J. Math. Biol.* 54, 227–256.
- Ellner, S.P., Fieberg, J., Ludwig, D., and Wilcox, C. (2002). Precision of Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 16, 258–261.
- Fagan, W.F., Meir, E., and Moore, J.L. (1999). Variation Thresholds for Extinction and Their Implications for Conservation Strategies. *The American Naturalist* 154, 510–520.
- Fieberg, J., and Ellner, S.P. (2000). When Is It Meaningful to Estimate an Extinction Probability? *Ecology* 81, 2040–2047.
- Fieberg, J., and Ellner, S.P. (2001). Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters* 4, 244–266.
- Franklin, J., Serra-Diaz, J.M., Syphard, A.D., and Regan, H.M. (2017). Big data for forecasting the impacts of global change on plant communities. *Global Ecol. Biogeogr.* 26, 6–17.
- Fréville, H., Colas, B., Ronfort, J., Riba, M., and Olivieri, I. (1998). Predicting endemism from population structure of a widespread species: case study in *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae). *Conservation Biology* 12, 1269–1278.
- Fréville, H., Justy, F., and Olivieri, I. (2001). Comparative allozyme and microsatellite population structure in a narrow endemic plant species, *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae). *Molecular Ecology* 10, 879–889.
- Fréville, H., Colas, B., Riba, M., Caswell, H., Mignot, A., Imbert, E., and Olivieri, I. (2004). Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85, 694–703.
- Fujiwara, M., and Caswell, H. (2002). Estimating Population Projection Matrices from Multi-Stage Mark–Recapture Data. *Ecology* 83, 3257–3265.
- Gaillard, J.M., Boisaubert, B., Boutin, J.M., and Clobert, J. (1986). L'estimation d'effectifs à partir de capture-marquage-recapture: application au chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage* 3, 143–158.
- Gause, G.F. (1934). *The Struggle for Existence* (New York, USA: Dover Publications).
- Gimenez, O., Rossi, V., Choquet, R., Dehais, C., Doris, B., Varella, H., Vila, J.-P., and Pradel, R. (2007). State-space modelling of data on marked individuals. *Ecological Modelling* 206, 431–438.
- Gimenez, O., Lebreton, J.-D., Gaillard, J.-M., Choquet, R., and Pradel, R. (2012). Estimating demographic parameters using hidden process dynamic models. *Theoretical Population Biology* 82, 307–316.

- Griffith, A.B., Salguero-Gómez, R., Merow, C., and McMahon, S. (2016). Demography beyond the population. *J Ecol* 104, 271–280.
- Groom, M.J., Meffe, G.K., and Carroll, C.R. (2005). *Principles of conservation biology* (Sinauer Associates, Inc.).
- Hanski, I.A. (1990). Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 330, 141–150.
- Hanski, I., and Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 3–16.
- Hardy, O.J., González-Martínez, S.C., Colas, B., Fréville, H., Mignot, A., and Olivieri, I. (2004). Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). II. Correlated paternity within and among sibships. *Genetics* 168, 1601–1614.
- Hassell, M.P. (1975). Density-Dependence in Single-Species Populations. *Journal of Animal Ecology* 44, 283–295.
- Hesse, E., Rees, M., and Müller-Schärer, H. (2008a). Life-History Variation in Contrasting Habitats: Flowering Decisions in a Clonal Perennial Herb (*Veratrum album*). *The American Naturalist* 172, E196–E213.
- Hesse, E., Rees, M., and Müller-Schärer, H. (2008b). Life-History Variation in Contrasting Habitats: Flowering Decisions in a Clonal Perennial Herb (*Veratrum album*). *The American Naturalist* 172, E196–E213.
- Hunter, C.M., Caswell, H., Runge, M.C., Regehr, E.V., Amstrup, S.C., and Stirling, I. (2010). Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology* 91, 2883–2897.
- Imbert, E. (2006). Dispersal by ants in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae): What is the elaiosome for? *Plant Species Biology* 21, 109–117.
- Imbert, E., Youssef, S., Carbonell, D., and Baumel, A. (2012). Do endemic species always have a low competitive ability? A test for two Mediterranean plant species under controlled conditions. *J Plant Ecol* 5, 305–312.
- Jaffré, M., and Galliard, J.-F.L. (2016). Population viability analysis of plant and animal populations with stochastic integral projection models. *Oecologia* 182, 1031–1043.
- Jolly, G.M. (1965). Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-Stochastic Model. *Biometrika* 52, 225–247.
- Jongejans, E., Shea, K., Skarpaas, O., Kelly, D., and Ellner, S.P. (2011). Importance of individual and environmental variation for invasive species spread: a spatial integral projection model. *Ecology* 92, 86–97.
- Kaye, T.N., and Pyke, D.A. (2003). The effect of stochastic technique on estimates of population viability from transition matrix models. *Ecology* 84, 1464–1476.
- Kirchner, F., Luijten, S.H., Imbert, E., Riba, M., Mayol, M., González-Martínez, S.C., Mignot, A., and Colas, B. (2005). Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111, 130–142.
- Kirchner, F., Robert, A., and Colas, B. (2006). Modelling the dynamics of introduced populations in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa*: a demo-genetic integration. *Journal of Applied Ecology* 43, 1011–1021.
- Kostitzin, V.A. (1939). *Mathematical Biology* (London, England: G.G. Harrap Limited).
- Kramer, A.M., Dennis, B., Liebhold, A.M., and Drake, J.M. (2009). The evidence for Allee effects. *Popul Ecol* 51, 341.

- Kuss, P., Rees, M., Ægisdóttir, H.H., Ellner, S.P., and Stöcklin, J. (2008). Evolutionary demography of long-lived monocarpic perennials: a time-lagged integral projection model. *Journal of Ecology* 96, 821–832.
- Lande, R., Engen, S., and Saether, B.-E. (2003). *Stochastic population dynamics in ecology and conservation* (Oxford ; New York: Oxford University Press).
- Lebreton, J.D., and Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29, 353–369.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., and Anderson, D.R. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62, 67–118.
- Lebreton, J.-D., Nichols, J.D., Barker, R.J., Pradel, R., and Spendelov, J.A. (2009). Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture-Recapture Models. In *Advances in Ecological Research*, Vol 41, H. Caswell, ed. (San Diego: Elsevier Academic Press Inc), pp. 87–173.
- Lefkovich, L.P. (1965). The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics* 21, 1–18.
- Lennartsson, T., and Oostermeijer, J.G.B. (2001). Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *Journal of Ecology* 89, 451–463.
- Lesica, P., and Young, T.P. (2005). A demographic model explains life-history variation in *Arabis fecunda*. *Functional Ecology* 19, 471–477.
- Leslie, P.H. (1945). On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. *Biometrika* 33, 183–212.
- Leslie, P.H. (1948). Some Further Notes on the Use of Matrices in Population Mathematics. *Biometrika* 35, 213–245.
- Lincoln, F.C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns (Washington, D.C: U.S. G.P.O.).
- Lotka, A.J. (1924). *Elements of Physical Biology* (Williams and Wilkins Company).
- Ludwig, D. (1999). Is It Meaningful to Estimate a Probability of Extinction? *Ecology* 80, 298–310.
- Malthus, T.R. (1798). *An Essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers* (The Lawbook Exchange, Ltd.).
- Matthes, U., and Larson, D.W. (2006). Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *Journal of Ecology* 94, 402–414.
- Meer, S. van der, Jacquemyn, H., Carey, P.D., and Jongejans, E. (2016). Recent range expansion of a terrestrial orchid corresponds with climate-driven variation in its population dynamics. *Oecologia* 181, 435–448.
- Menges, E.S. (2000). Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 51–56.
- Merow, C., Dahlgren, J.P., Metcalf, C.J.E., Childs, D.Z., Evans, M.E.K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R., and McMahon, S.M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods Ecol Evol* 5, 99–110.
- Metcalf, C.J.E., Rose, K.E., Childs, D.Z., Sheppard, A.W., Grubb, P.J., and Rees, M. (2008). Evolution of flowering decisions in a stochastic, density-dependent environment. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, 10466–10470.
- Metcalf, C.J.E., Rees, M., Buckley, Y.M., and Sheppard, A.W. (2009). Seed predators and the evolutionarily stable flowering strategy in the invasive plant, *Carduus nutans*. *Evol Ecol* 23, 893–906.

- Metcalfe, C.J.E., Ellner, S.P., Childs, D.Z., Salguero-Gómez, R., Merow, C., McMahon, S.M., Jongejans, E., and Rees, M. (2015). Statistical modelling of annual variation for inference on stochastic population dynamics using Integral Projection Models. *Methods Ecol Evol* 6, 1007–1017.
- Metcalfe, J.C., Rose, K.E., and Rees, M. (2003). Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends Ecol. Evol.* 18, 471–480.
- Michalakakis, Y., Charmantier, A., Gaillard, J.-M., Sorci, G., Tully, T., and Ronce, O. (2010). Evolution des traits d’histoire de vie. In *Biologie évolutive*, (Bruxelles: DE BOECK UNIVERSITE), pp. 339–386.
- Miller, T.E.X., Williams, J.L., Jongejans, E., Brys, R., and Jacquemyn, H. (2012). Evolutionary demography of iteroparous plants: incorporating non-lethal costs of reproduction into integral projection models. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* rspb20120326.
- Mylius, S.D., and Diekmann, O. (1995). On Evolutionarily Stable Life Histories, Optimization and the Need to Be Specific about Density Dependence. *Oikos* 74, 218–224.
- Nichols, J.D., Sauer, J.R., Pollock, K.H., and Hestbeck, J.B. (1992). Estimating Transition Probabilities for Stage-Based Population Projection Matrices Using Capture-Recapture Data. *Ecology* 73, 306–312.
- Nicolè, F., Dahlgren, J.P., Vivat, A., Till-Bottraud, I., and Ehrlén, J. (2011). Interdependent effects of habitat quality and climate on population growth of an endangered plant. *Journal of Ecology* 99, 1211–1218.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., et al. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15, 684–692.
- Olivieri, I., Tonnabel, J., Ronce, O., and Mignot, A. (2016). Why evolution matters for species conservation: perspectives from three case studies of plant metapopulations. *Evol Appl* 9, 196–211.
- Petit, C., Fréville, H., Mignot, A., Colas, B., Riba, M., Imbert, E., Hurtrez-Boussés, S., Virevaire, M., and Olivieri, I. (2001). Gene flow and local adaptation in two endemic plant species. *Biological Conservation* 100, 21–34.
- Plard, F., Schindler, S., Arlettaz, R., and Schaub, M. (2017). Sex-Specific Heterogeneity in Fixed Morphological Traits Influences Individual Fitness in a Monogamous Bird Population. *The American Naturalist* 191, 106–119.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An Extension of Multistate Capture–Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61, 442–447.
- Ramula, S., Rees, M., and Buckley, Y.M. (2009). Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of Applied Ecology* 46, 1048–1053.
- Rees, M., and Ellner, S.P. (2009). Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs* 79, 575–594.
- Rees, M., and Ellner, S.P. (2016). Evolving integral projection models: evolutionary demography meets eco-evolutionary dynamics. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 157–170.
- Rees, M., and Rose, K.E. (2002). Evolution of flowering strategies in *Oenothera glazioviana*: an integral projection model approach. *Proc Biol Sci* 269, 1509–1515.
- Rees, M., Childs, D.Z., Metcalfe, J.C., Rose, K.E., Sheppard, A.W., and Grubb, P.J. (2006). Seed Dormancy and Delayed Flowering in Monocarpic Plants: Selective Interactions in a Stochastic Environment. *The American Naturalist* 168, E53–E71.
- Rees, M., Childs, D.Z., and Ellner, S.P. (2014). Building integral projection models: a user’s guide. *J Anim Ecol* 83, 528–545.

- Rees, M., Ellner, S.P., and McMahon, S. (2016). Evolving integral projection models: evolutionary demography meets eco-evolutionary dynamics. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 157–170.
- Reinartz, J.A. (1984). Life History Variation of Common Mullein (*Verbascum Thapsus*): I. Latitudinal Differences in Population Dynamics and Timing of Reproduction. *Journal of Ecology* 72, 897–912.
- Riba, M., Picó, F. x., and Mayol, M. (2002). Effects of regional climate and small-scale habitat quality on performance in the relict species *Ramonda myconi*. *Journal of Vegetation Science* 13, 259–268.
- Riba, M., Mignot, A., Fréville, H., Colas, B., Imbert, E., Vile, D., Virevaire, M., and Olivieri, I. (2005). Variation in dispersal traits in a narrow-endemic Plant species, *Centaurea corymbosa* Pourret. (Asteraceae). *Evol Ecol* 19, 241–254.
- Rose, K.E., Louda, S.M., and Rees, M. (2005). Demographic and Evolutionary Impacts of Native and Invasive Insect Herbivores on *Cirsium Canescens*. *Ecology* 86, 453–465.
- Salguero-Gómez, R., and De Kroon, H. (2010). Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology* 98, 250–254.
- Salguero-Gómez, R., Jones, O.R., Archer, C.R., Buckley, Y.M., Che-Castaldo, J., Caswell, H., Hodgson, D., Scheuerlein, A., Conde, D.A., Brinks, E., et al. (2015). The compadre Plant Matrix Database: an open online repository for plant demography. *Journal of Ecology* 103, 202–218.
- Schwarz, C.J., Schweigert, J.F., and Arnason, A.N. (1993). Estimating Migration Rates Using Tag-Recovery Data. *Biometrics* 49, 177–193.
- Seber, G.A.F. (1965). A Note on the Multiple-Recapture Census. *Biometrika* 52, 249–259.
- Selwood, K.E., McGeoch, M.A., and Mac Nally, R. (2015). The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biol Rev* 90, 837–853.
- Shryock, D.F., Esque, T.C., and Hughes, L. (2014). Population viability of *pediocactus bradyi* (cactaceae) in a changing climate. *Am. J. Bot.* 101, 1944–1953.
- Silva, J.L., Mejías, J.A., and García, M.B. (2015). Demographic vulnerability in cliff-dwelling *Sonchus* species endemic to the western Mediterranean. *Basic and Applied Ecology* 16, 316–324.
- Sun, G.-Q. (2016). Mathematical modeling of population dynamics with Allee effect. *Nonlinear Dyn* 85, 1–12.
- Sutherland, W.J. (1989). Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems: edited by T.H. Clutton-Brock, University of Chicago Press, 1988. \$86.25/ /sP59.95 hbk, \$34.50/u23.95 pbk (ix+538 pages) ISBN 0 226 11059 1. *Trends in Ecology & Evolution* 4, 218.
- Thuiller, W., Lavorel, S., and Araújo, M.B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14, 347–357.
- Tomimatsu, H., and Ohara, M. (2010). Demographic response of plant populations to habitat fragmentation and temporal environmental variability. *Oecologia* 162, 903–911.
- Toräng, P., Ehrlén, J., and Ågren, J. (2010). Linking environmental and demographic data to predict future population viability of a perennial herb. *Oecologia* 163, 99–109.
- Treurnicht, M., Pagel, J., Esler, K.J., Schutte-Vlok, A., Nottebrock, H., Kraaij, T., Rebelo, A.G., and Schurr, F.M. (2016). Environmental drivers of demographic variation across the global geographical range of 26 plant species. *J. Ecol.* 104, 331–342.
- Tuljapurkar, S. (1990). Population dynamics in variable environments (New York: Springer-Verlag).
- Tuljapurkar, S.D. (1982). Population dynamics in variable environments. III. Evolutionary dynamics of r-selection. *Theoretical Population Biology* 21, 141–165.
- Turner, K.G., Fréville, H., and Rieseberg, L.H. (2015). Adaptive plasticity and niche expansion in an invasive thistle. *Ecol Evol* 5, 3183–3197.

- Usher, M.B. (1966). A Matrix Approach to the Management of Renewable Resources, with Special Reference to Selection Forests. *Journal of Applied Ecology* 3, 355–367.
- Vindenes, Y., and Engen, S. (2017). Demographic stochasticity and temporal autocorrelation in the dynamics of structured populations. *Oikos* 126, 462–471.
- Vogt-Schilb, H., Pradel, R., Geniez, P., Hugot, L., Delage, A., Richard, F., and Schatz, B. (2016). Responses of orchids to habitat change in Corsica over 27 years. *Ann Bot* 118, 115–123.
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi (C. Ferrari).
- Wiens, J.J. (2016). Climate-Related Local Extinctions Are Already Widespread among Plant and Animal Species. *PLOS Biology* 14, e2001104.
- Williams, J.L. (2009). Flowering Life-History Strategies Differ between the Native and Introduced Ranges of a Monocarpic Perennial. *The American Naturalist* 174, 660–672.
- Williams, J.L., Jacquemyn, H., Ochocki, B.M., Brys, R., and Miller, T.E.X. (2015). Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant. *J Ecol* 103, 798–808.
- Zambrano, J., and Salguero-Gómez, R. (2014). Forest Fragmentation Alters the Population Dynamics of a Late-successional Tropical Tree. *Biotropica* 46, 556–564.
- Zeigler, S. (2013). Predicting responses to climate change requires all life-history stages. *J Anim Ecol* 82, 3–5.

Chapitre 1

Predicting population viability of the narrow endemic Mediterranean plant *Centaurea corymbosa* under climate change

Asma Hadjou Belaid, Sandrine Maurice, H  l  ne Fr  ville, David Carbonell, Eric Imbert

Abstract

Climate change is a growing threat for global biodiversity, in particular for narrow endemic species. The Mediterranean region, which harbors an exceptional biodiversity, has been identified as one of the most sensitive regions to climate change. Based on a 22-year monitoring period, we analyzed the dynamic and viability of the six extant populations of a narrow endemic plant species of the Mediterranean area, *Centaurea corymbosa*, to predict their fate under two climatic scenarios. We constructed matrix projection models to calculate current asymptotic growth rates and to perform stochastic projections including both demographic and environmental stochasticity. Neither asymptotic growth rates nor their temporal variance were linked to population size and age at flowering. Randomization tests showed that asymptotic growth rates were significantly different among years but not among populations. An increase in temperature and a decrease in the number of wet days had a negative impact on the whole life-cycle, particularly in the summer period, and thus reduced asymptotic growth rates. Stochastic projections showed that an increased frequency of extreme climatic events increased population extinction risk and decreased mean time to extinction. The warm scenario had a more dramatic impact on population viability than the dry scenario. Management recommendations are proposed to increase population viability of endangered plant species such as *C. corymbosa* that face climate change.

Keywords:

Centaurea corymbosa, Climate change, Conservation, Extinction risk, Long-term survey, Matrix projection models, Stochastic projections.

Asma Hadjou Belaid^a, Sandrine Maurice^a, H  l  ne Fr  ville^b, David Carbonell^a, Eric Imbert^{a,*}

^b AGAP, Univ Montpellier, CIRAD, INRA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

ABSTRACT

Centaurea corymbosa
Climate change
Conservation
Extinction risk
Long-term survey
Matrix projection models
Stochastic projections

0006-3207/ © 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

predict the net consequences of climate change on population viability (van der Meer et al., 2016; Nicolè et al., 2011).

The Mediterranean region has been identified as one of the most sensitive regions to climate change (Ducrocq, 2016). Climate model projections indicate that warming and drying will likely continue (AllEnvi, 2016). At the end of the century (2080–2099 period), annual mean temperature is predicted to increase (+3.5 °C) with more extreme dry event frequency (+46%) in this region (Christensen et al., 2007). Moreover, in most areas of the Mediterranean region, precipitation is predicted to decrease (−12%), particularly in summer (−24%, Christensen et al., 2007). The Mediterranean region harbors an exceptional biodiversity, including a large number of rare and endemic plant species. Among them, 36% are narrow endemics, i.e., they grow only in a single area or have a narrow geographic range (Thompson et al., 2005). Most of these species occur in rocky habitats, on steep slopes and in open vegetation with low species richness (Lavergne et al., 2004; Thompson et al., 2005). Such habitats are characterized by their stability both in relation to vegetation succession and human disturbance (Lavergne et al., 2005). Narrow endemic species are expected to be particularly sensitive to environmental shifts, as several of these species are extremely specialized and have evolved low dispersal ability (Isik, 2011; Lavergne et al., 2004, 2005; Thuiller et al., 2005).

Projection models that incorporate temporal environmental stochasticity are a powerful tool for predicting long-term population dynamics under climate change (Andrello et al., 2012; Crone et al., 2011, 2013; García et al., 2002). An increase in variability in vital rates due to climatic variations will usually decrease the long-term population growth (Morris et al., 2008). Thus, temporal variations may amplify population fluctuations and thus increase extinction risk, an effect being more pronounced for small populations (Isik, 2011; Lande et al., 2003; Morris and Doak, 2002). Species life-histories can however buffer the effects of climate variation. For instance, long duration of the life-cycle has been shown to decrease the impact of environmental stochasticity, making long-lived species facing climate change less prone to extinction (Morris et al., 2008). Demographic stochasticity can also be an important driver of population dynamics, whenever populations are of a small size (Lande et al., 2003). Such processes refer to chance events of individual survival and reproduction causing random variations in population growth rates (Caswell, 2001; Lande et al., 2003). These variations are expected to be more pronounced in small populations and thus lead to random fluctuations in population size that increase extinction risks (Lande et al., 2003; Zeigler, 2013). Including both environmental and demographic stochasticity in population viability analyses is thus crucial to forecast the fate of populations under climate change (Crone et al., 2011, 2013; Kaye and Pyke, 2003; Lande et al., 2003).

Demographic studies investigating the long-term effect of climate change on narrow endemic Mediterranean plants remain rare. Such studies have mostly relied on short-term surveys, thus exploring limited year-to-year climatic variations (Crone et al., 2011) and consider only a subset of extant populations (e.g. *Centaurea hyssopifolia*; Matesanz et al., 2009, *Brassica insularis*; Noel et al., 2010, *Ramonda myconi*; Riba et al., 2002), making it difficult to predict species responses to climate change (Crone et al., 2011; Ehrlén et al., 2016). Long-term demographic surveys are needed to understand how past climatic variations have affected population dynamics, and to predict population viability under climate change (Andrello et al., 2012; Franklin et al., 2017; Hunter et al., 2010; Menges, 2000). Typically, at least 15–20 years of observations are necessary to predict population growth rate or extinction risk adequately (Zeigler, 2013). This is particularly true for perennial species, which may have a stage in their life-cycle that allows for species persistence under unfavorable conditions (Blume-Werry et al., 2016; Huelber et al., 2016; Morris et al., 2008).

Centaurea corymbosa is a narrow monarcic short-lived species endemic to the Mediterranean region. The species grows in the Massif de la Clape in Southern France, on the top of cliffs and in nearby rocky

areas of open vegetation (Colas et al., 1997). Only six populations are known, which have been surveyed since June 1994 using permanent plots. In this paper, we used this unique demographic dataset collected during a 22-year period (totaling 6112 individual life-histories) to predict species dynamics under different climate scenarios. To do so, using matrix population models, we estimated asymptotic growth rates and vital rates for each population and each pair-of-years over the 22-year period. First, we tested for spatial and temporal variations in population dynamics and also tested whether small populations had lower asymptotic growth rate and showed higher variance in asymptotic growth rate than large populations. In addition, we tested whether age at flowering could buffer the effects of environmental stochasticity. Next, we assessed the relationship of climatic variables with demographic parameters over the 22-year period. More specifically, we tested whether any climatic situation contributing to drought negatively affected asymptotic growth rates and vital rates, since water availability is essential for the establishment of newly recruited plants and the survival of vegetative plants. Moreover, because flowering is closely linked with size and thus with plant growth in monarcic plants (van der Meer et al., 2016; Metcalf et al., 2003; Williams et al., 2015), we tested whether probability of flowering depended on climatic conditions prevailing only the months before flowering or varied according to a cumulative multi-year climate effect. Finally, by incorporating both environmental and demographic stochasticity, we simulated the fate of populations under two climatic scenarios, a warm scenario reflecting an increase in the frequency of hot years, and a dry scenario corresponding to an increase in the frequency of drought events, and thus tested which of the two scenarios would have the largest impact on population persistence.

2. Materials & methods

2.1. Biological model, demographic and climatic datasets

2.1.1. Study species

Centaurea corymbosa Pourret (Asteraceae) is a narrow Mediterranean species endemic to the Massif de la Clape near Narbonne (southern France, 43°13'N, 3°08'E). It is listed in the French Red Book of endangered species and in the European Habitat Directive list of priority species, thus precise coordinates of the populations are not given. *C. corymbosa* has been extensively studied since 1994 and several papers have already reported on its ecological characteristics (Colas et al., 1996; Imbert, 2006; Imbert et al., 2012; Kirchner et al., 2005), population dynamics (Fréville et al., 2004; Kirchner et al., 2006) and population genetics (Colas et al., 1997, 2001; Fréville et al., 2001; Fréville et al., 1998; Hardy et al., 2004; Riba et al., 2005). Here, we only summarize the most important features and results related to the current study. *C. corymbosa* is restricted to a 3-km² area and is known from only six populations found on different cliffs 0.3–2.3 km apart (mean elevation 132 m, SD = 37.4, $n = 41$ permanent plots, see below). Individuals grow on the top of cliffs and in rocky areas. These populations are currently not directly threatened by human activities. However, habitat closure due to the abandonment of grazing contributes to the isolation of open and suitable habitats, and thus increased fragmentation among patches. The species has a monarcic perennial life-cycle. Individuals stay as a rosette for 2 to 13 years before flowering. The flowering period extends from May to mid-August, and most of the seeds germinate between September and December. Seeds are dispersed over short distances by wind and ants. Despite suitable habitats in the vicinity of the six populations, it has been shown that *C. corymbosa* is very unlikely to colonize new sites (Colas et al., 1997; Olivieri et al., 2016; Riba et al., 2005).

2.1.2. Demographic dataset

Data have been collected since June 1994 in the six populations. However, in the first census, the status of non-flowering plants

Table 1
Demographic characteristics of each of the six populations of *Centaurea corymbosa*, and the pooled population after pooling data across populations: number of individual life-histories recorded over 22 years (see also Appendix A1), number of surviving plants older than 1 year, mean life-time of individuals that reached the rosette stage, mean age at flowering, geometric mean of asymptotic growth rates (λ_a) over 22 years, minimum and maximum of λ_a , stochastic growth rate (λ_s) when including both demographic and environmental stochasticity (uniform frequency, see text) with the confidence intervals (2.5th and 97.5th percentiles of the simulated distributions) and the rounded mean of total numbers of flowering plants (Nb-FP) recorded by the exhaustive count over the 22 years (see Appendix A2). Populations are ranked by decreasing order of total number of flowering plants.

Population	Nb. individuals	Nb. one year plants	Mean longevity of the rosettes (years)	Mean age at flowering (years)	Mean λ_a	$[\lambda_{a\min}, \lambda_{a\max}]$	λ_s	$CI(\lambda_s)$	Nb-FP
Pooled pop.	6112	1579	3.5	5.0	0.880	[0.432, 1.815]	0.881	[0.877, 0.889]	478
Enferret2	1712	286	3.3	4.5	0.749	[0.240, 1.585]	0.836	[0.829, 0.851]	173
Enferret1	1165	324	3.6	5.1	0.836	[0.425, 2.325]	0.824	[0.819, 0.837]	147
Auzils	1175	415	3.5	5.7	0.783	[0.331, 1.391]	0.792	[0.786, 0.807]	81
Portes	1064	268	3.7	6.2	0.819	[0.364, 1.610]	0.824	[0.818, 0.842]	34
Peyral	540	192	3.2	4.7	0.710	[0.00 ^(a) , 1.264]	0.804	[0.799, 0.827]	28
Cruzade	456	94	3.4	4.2	0.720	[0.00 ^(a) , 1.444]	0.742	[0.732, 0.770]	13

(a) The null values of asymptotic growth rates corresponded to pair-of-years with no flowering plant within plots and null values for rosette survival s_2 .

(seedling or rosette) could not be assessed. Thus, matrix population models were based on 22 years of demographic survey (1995–2016), except for one population (Portes, 1996–2016). Data collection is described in details in Fréville et al. (2004). Every 3 months (June, September, December and March), we recorded the presence and the status of each individual within 41 permanent plots and new seedlings were added to the datasets (see Appendix A1). During the flowering period (mid-June), we also surveyed the whole distribution area of the species to count the total number of flowering plants per population (exhaustive count, Table 1 and Appendix A2). A total of 6112 individual life-histories were used to construct population projection models (Table 1 and Appendix A1).

2.1.3. Climatic dataset

Climatic data were obtained from the closest meteorological station located at INRA Pech Rouge (43°1444 N, 3°1338 E, elevation = 40 m) < 5 km from the populations of *C. corymbosa*. We used daily mean temperature, daily minimum and maximum temperatures and daily precipitation. Over the 22 years of this study, the Massif de la Clape experienced a classical warm Mediterranean climate (average mean temperature 15.1 ± 0.6 °C from June t to May $t + 1$, Fig. 1) with a warm summer period. Precipitation regime was also characteristic of the Mediterranean climate with an average of 540.8 mm per year from June t to May $t + 1$ with large inter-annual variation (SD = 175.46, Fig. 1). The number of days with precipitation > 1 mm ranged from 35 days to 68 days with an average of 48.5 days per pair-of-years (SD = 8.9, Fig. 1).

2.2. Deterministic analyses

2.2.1. Matrix projection models

As described in Fréville et al. (2004), the life-cycle is based on a prebreeding census performed before the germination pulse, with a one-year interval from June t to May $t + 1$. Three stages were defined: seedlings (individuals < 1 year old), rosettes (vegetative plants older than 1 year), and flowering plants. We estimated lower-level vital rates (survival s_i , flowering probability a_i conditional to survival and fecundity f) to construct a stage structured Matrix Projection Model (MPM). For each population and each pair-of-years, the projection matrix representing the life-cycle is given by:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & f s_0 \\ s_1(1-a_1) & s_2(1-a_2) & s_3(1-a_3) \\ s_1 a_1 & s_2 a_2 & s_3 a_3 \end{pmatrix}$$

From the 22 years of demographic survey, we constructed 21 matrices per population (see Appendix B for projection matrices per population). The probabilities of a flowering plant to survive (s_3) and to reproduce the year after (a_3) were very low, in agreement with the monocarpic of the species, and had negligible effects on population dynamics (see Appendix B). Using a deterministic MPM (linear, time-invariant), we calculated the asymptotic growth rate λ_a as the dominant eigenvalue of the matrix A of the corresponding pair-of-years. The model did not include seed bank and migration. Indeed, < 5% of seeds may remain dormant for one year and seed dispersal among populations is highly limited (Colas et al., 1997; Fréville et al., 2004; Imbert,

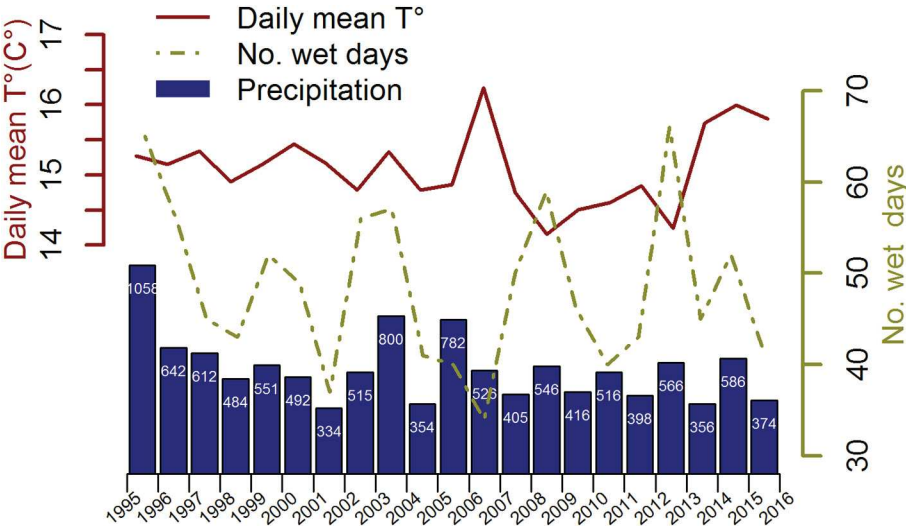


Fig. 1. Climatic variation observed in the Massif de la Clape between 1995 and 2016. Climatic variables were calculated per pair-of-years from June(t) to May($t + 1$). The solid line represents the average daily mean temperature (°C), and the dashed line represents the number of wet days. Values in the vertical bars indicate the cumulative precipitation per pair-of-years. Year on the x-axis corresponds to June(t). Data were obtained from INRA Pech Rouge.

2006). The net fecundity fs_0 was estimated as the ratio of the number of seedlings observed in June of a given year over the number of flowering plants observed within permanent plots in June of the previous year. Our three-month survey made it possible to decompose the net fecundity fs_0 into a fecundity term f (number of just-emerged seedlings assessed every three months over number of flowering plants in June $t-1$) and survival of just-emerged seedlings s_0 (number of seedlings observed in June t over total number of just-emerged seedlings observed from June $t-1$ to May t , Colas et al., 2008; Fréville et al., 2004). We obtained four null values in asymptotic growth rates (three for Cruzade and one for Peyral), which corresponded to years with no flowering plant within plots and null values in rosette survival s_2 . In such case, the persistence of the plot depended on new rosettes coming from the seedling stage (s_1 never equaled zero), and seed dispersal from the closest flowering plants outside plots. When calculating the geometric mean of asymptotic growth rates over years for each population, we excluded these null values.

2.2.2. Patterns of spatio-temporal variations in asymptotic growth rates

To test for temporal and spatial variation in asymptotic growth rates, we used non-parametric randomization tests (Caswell, 2001). Temporal variation was tested by randomly permuting individual life-histories (status at t and fate at $t+1$) among pair-of-years when considering all data as a single population. For spatial variation, we permuted the whole individual life-history (from germination to death) between populations (see Fréville et al., 2004). Each life-history appeared exactly once in each randomized dataset, maintaining the original sample sizes. For each set of permuted data, we calculated asymptotic growth rate for each group (year or population) and then computed the standard deviation of λ_a between groups. The probability that $\sigma(\lambda_a) \geq \sigma_{obs}$ under the null hypothesis H_0 (no group effect) was computed based on 2000 random permutations. We rejected H_0 when this probability was smaller than 0.05 (Caswell, 2001). We used linear models to test for the effect of population size on asymptotic growth rates and their temporal variance, using the total number of flowering plants obtained by the exhaustive survey as a proxy of population size (Table 1). We used also a linear model to test for the effect of mean age at flowering (Table 1) on the variance in population growth rate.

2.2.3. Retrospective and prospective analyses

We performed a life-table response analysis (LTRE) with a random design to assess how lower-level vital rates contributed to the variance in asymptotic growth rates $\text{var}(\lambda_a)$ observed among years. This analysis was performed on the pooled data over populations, provided that we did not detect significant spatial variation in population growth rates. The decomposition of $\text{var}(\lambda_a)$ in term of lower-level vital rates p is expressed as:

$$\text{var}(\lambda_a) \approx \sum_{i,j} \text{cov}(p_i, p_j) \frac{\partial \lambda_a}{\partial p_i} \frac{\partial \lambda_a}{\partial p_j}$$

where $\text{cov}(p_i, p_j)$ is the covariance of p_i and p_j (Caswell, 2001). A prospective analysis was also conducted to assess the population dynamic response to changes in lower-level vital rates. We calculated the elasticity of λ_a to lower-level vital rates p as:

$$e = \frac{p}{\lambda_a} \frac{\partial \lambda_a}{\partial p}$$

2.3. Relationships between demographic parameters and climate

From the raw climatic dataset, we extracted seven relevant variables assumed to have an influence on demographic parameters, given the existing literature (Fréville et al., 2004; Riba et al., 2002) and our knowledge of Mediterranean plant species. We thus calculated the average of daily mean temperature and daily maximum temperature,

the number of days with mean $T^\circ > 25^\circ\text{C}$ (corresponding to mean + SD) and the number of freezing days (minimum $T^\circ < 0^\circ\text{C}$). In addition, we calculated both the average cumulative precipitation and the number of days with precipitation $> 1\text{ mm}$ that hereafter will be referred as the number of wet days. We also calculated the number of days with precipitation $> 20\text{ mm}$. This threshold value was equal to mean + SD. We thus considered this variable as reflecting the number of heavy precipitation events in the Massif de la Clape.

We tested for the effect of climate on demographic parameters using generalized linear models with identity link for asymptotic growth rates and fecundity f (both log-transformed), and logit link for survival and flowering probabilities with the binomial distribution. First, we tested for relationships between annual averages of each climatic variable calculated from June t to May $t+1$ and asymptotic growth rates λ_a , and also tested for quadratic effects and multiyear cumulative effect with a time lag of one year of each climatic variable (Appendix E.1). We then tested for the effect of the variables that we found significant in the single-variable GLMs, using a forward stepwise selection approach. Starting from the null model, we added at each step the variable having the highest R^2 value in the single-variable models (Appendix E.1). For logistic models, we used R^2_{LR} , the pseudo-coefficient of determination based on the likelihood-ratio test and given by $R^2_{LR} = 1 - (L_{\text{null}} / L_{\text{full}})^{2/n}$ where L_{null} and L_{full} are the likelihoods of the null and the fitted models, respectively (Nakagawa and Schielzeth, 2013). The significance of each added variable in the model was tested using an analysis of deviance (Appendix E.2). From the best model, we reported the estimated coefficient (β) and its significance for each variable in the model after scaling climatic variables. Second, to understand biological processes at a finer scale, we tested for the impact of the seasonal climate on lower-level vital rates by considering only climatic variables that significantly impacted asymptotic growth rates, using the same approach as described above. We included the seasonality effect in GLMs by averaging variables over three-month periods separating two successive censuses (Appendix E.3). GLMs were fitted using R Stats-package (version 3.3.1). The R^2_{LR} was calculated using the R-command “r.squaredLR” from the MuMIn-package (version 1.15.6) (Crawley, 2012).

2.4. Stochastic projections under climate change

Based on the IPCC Fourth Assessment Report, the frequency of extreme warm and dry events is expected to increase (Christensen et al., 2007). We thus built stochastic matrix models to simulate the fate of *C. corymbosa* populations under two scenarios of climatic variations, representing an increased frequency of extreme events either for temperature or precipitation (Bucharová et al., 2012; Shryock et al., 2014). To simulate the fate of populations, we incorporated environmental stochasticity by drawing an entire matrix at each time step (sampling with replacement) among the 21 available matrices (Crone et al., 2011, 2013; Kaye and Pyke, 2003). Because *C. corymbosa* has small population sizes, we also incorporated demographic stochasticity in the models. Such stochasticity is due to the independent chance of transition and reproduction among individuals (Engen et al., 1998; Lande, 1993; Melbourne and Hastings, 2008). From the existing individuals at year t , we drew the number of individuals making each transition from stage j to stage i including death at each time step in a multinomial distribution characterized by the a_{ij} transition probabilities of the matrix that we randomly drew (Andrieu et al., 2017; Caswell, 2001; Melbourne and Hastings, 2008; Morris and Doak, 2002). The number of recruited seedlings was drawn in a Poisson distribution with mean equal to the fs_0 value of the drawn matrix. In the case of *C. corymbosa*, demographic stochasticity indeed increased fluctuations in population size over time and thus increased extinction risk (see Appendix F), in agreement with both theoretical studies (e.g. Engen et al., 2005; Lande, 1993; Lande et al., 2003) and empirical ones (e.g. Fujiwara and Caswell, 2001; Melbourne and Hastings, 2008; Jeppsson and Forslund, 2012). Therefore, we combined both demographic and environmental

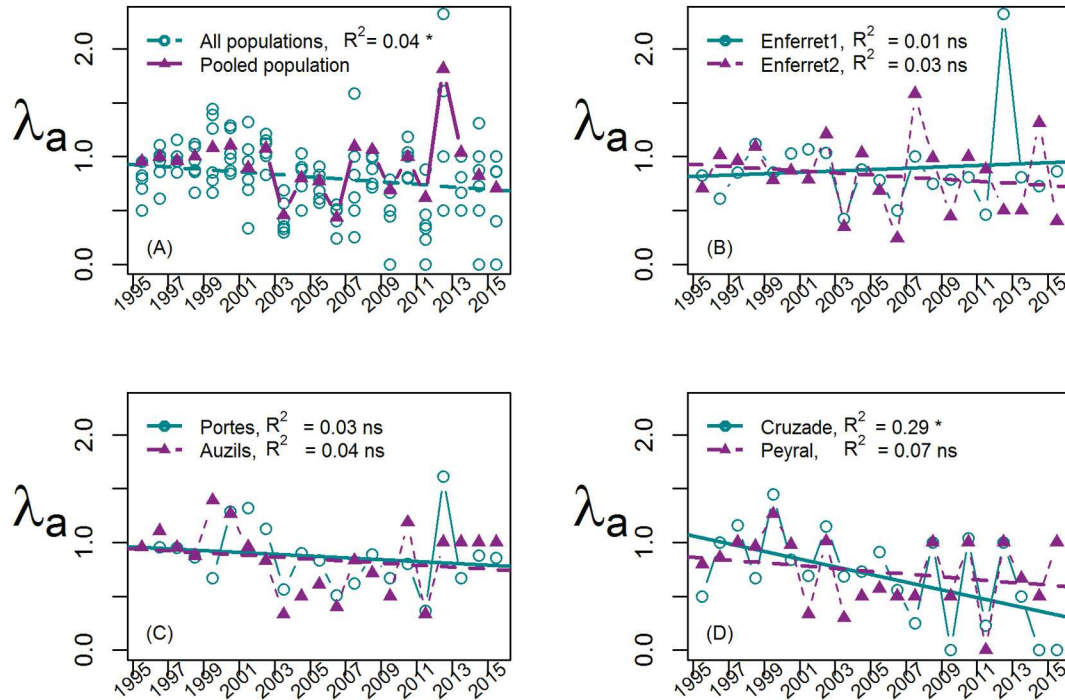


Fig. 2. Asymptotic growth rates (λ_a) per pair-of-years. Panel A represents yearly λ_a values (circles) with their trend over years (dashed line) calculated from 125 matrices. The solid line represents the values of λ_a (triangles) pooling individuals in a single population. Panels B, C and D represent the trend in λ_a over years for the largest populations (E2 and E1), the medium size populations (Au and Po) and the smallest ones (Pe and Cr). R^2 corresponds to the r-squared value obtained from the linear regression and “ns” indicates that the slope was not significantly different from 0. Year on the x-axis corresponds to June (t).

stochasticity to simulate the fate of populations under climate scenarios.

The initial population size N_0 used to start our simulations was calculated from the stable stage distribution obtained from the arithmetic mean of the total number of flowering plants recorded in the population (exhaustive survey) from 2010 to 2016, and the scaled eigenvector W from the arithmetic mean matrix over years (2010–2016) when pooling data over populations. N_0 is given by $N_0 = W \frac{N_{jr}}{w_3}$ where w_3 , the third element of the scaled eigenvector, represents the proportion of the number of flowering plants. We simulated population dynamics using 1000 stochastic iterations, each iteration representing a trajectory of population size over 100 years. For a given trajectory we calculated the growth rate λ_j as:

$$\lambda_j = \exp \left[\frac{\ln(n_j(T)) - \ln(n_j(0))}{T} \right]$$

where $n_j(T)$ and $n_j(0)$ were the population size of the j^{th} trajectory at $t = T$ and $t = 0$, respectively, and T being the last year at which population size was non-null. The stochastic growth rate λ_s was obtained as the median of λ_j over 1000 trajectories. Extinction probability at a given time t corresponds to the number of trajectories for which $N(t) = 0$ over the total number of trajectories; we calculated extinction probability at $t = 50$ years (P_{50}), $t = 100$ years (P_{100}) and the mean time to extinction (T_{ext}) based on 100 trajectories over 100 years. We carried out 1000 such simulations, each of 100 trajectories, to obtain a sampling distribution of P_{50} , P_{100} and T_{ext} . We calculated mean value of those parameters over the 1000 simulations and 95% confidence intervals by taking the 2.5th and the 97.5th percentile of the simulated distribution (Shryock et al., 2014). All stochastic analyses were implemented using the R popbio-package, version 2.4.3 (Stubben and Milligan, 2007).

Climatic scenarios were first simulated by increasing the frequency of drawing matrices corresponding to extreme warm and extreme dry years (Andrello et al., 2012; Hunter et al., 2010; Shryock et al., 2014) from the observed frequency over the 22-year period q^* to $q = 0.8$, that

represent, respectively, the warm and the dry scenario. Based on the results of the GLM analyses testing for the effects of climatic variables on asymptotic growth rates, we used the daily mean temperature and the number of wet days to characterize warm and dry scenarios, respectively. Following Williams et al. (2015), extreme years corresponded to years with climate values larger than one standard deviation above the daily mean for temperature and lower than one standard deviation below the mean for precipitation. In the warm scenario, warm years were represented by pair-of-years with high daily mean temperature (2006–2007, 2013–2014, 2014–2015 and 2015–2016, Fig. 1, $q^* = 4/21 = 0.19$). In the dry scenario, dry years were represented by pair-of-years with low numbers of wet days (2001–2002, 2006–2007 and 2010–2011, Fig. 1, $q^* = 3/21 = 0.14$).

Second, following the approach described in Salguero-Gomez et al. (2012), we focused on a particular climate scenario resulting from the Regional Climate Model (RCM) proposed by the Euro-Cordex 2014 project (Jacob et al., 2014). We used the RCP4.5 scenario representing an intermediate scenario of increasing CO_2 concentration until 2060. The regional climate model simulations provided predicted values of daily precipitation and mean temperature. We then extracted these data for the closest geographic location, which is < 1 km apart from the centroid of the species distribution (43.13710 N, 3.07327 E) and < 6 km apart from the meteorological station we used to get observed climatic data. Overestimation of precipitation in RCMs is a well-known problem, in particular in areas close to the Mediterranean Sea (Gao and Giorgi, 2008; Ruffault et al., 2014). Therefore, to estimate the frequency of extreme years in the future (2020–2099), we used threshold values from the back-projected model values (Salguero-Gomez et al., 2012). Using the back-projected data from the reference period (1971–2005), we defined warm years as those with mean temperature from May t to June $t + 1 > 14.5 + 1.23$ (mean + SD) and dry years as those with number of wet days lower than $68.6 - 14.8$ (mean - SD). Comparing the observed data and the back-projected data for the overlapping period 1995–2005, we indeed document an overestimation of the number of wet days predicted by the regional model compared to

the observed one (paired t -test = 4.57, $df = 8$, $p < 0.002$). In contrast, predicted and observed daily mean temperatures and total precipitation were not significantly different ($p > 0.10$). Simulated data are available on the Drias platform (www.drias-climat.fr).

3. Results

3.1. Patterns of spatio-temporal variations in asymptotic growth rates

Asymptotic growth rates λ_a calculated per population and per pair-of-years showed a decreasing trend over time ($\beta = -0.01$, $p = 0.02$, Fig. 2A). The slope of the trend for each population separately was significant only for the smallest population (Cruzade: $\beta = -0.04$; $p = 0.01$, Fig. 2D). When pooling populations within each pair-of-years, the geometric mean of asymptotic growth rates over years was 0.880 (Table 1), with λ_a ranging from 0.432 (2006–2007) to 1.815 (2012–2013). Geometric means of λ_a over years per population were all lower than 1 and varied between 0.710 (Peyral) and 0.836 (Enferret1, Table 1). No significant relationship was detected between asymptotic growth rate and population size ($\beta = 0.0003$; $p = 0.46$). Randomization tests showed that the difference in λ_a among years was highly significant ($p < 0.001$, see Appendix C). In contrast, asymptotic growth rates λ_a were not significantly different among populations ($p = 0.16$, see Appendix C). The variance in λ_a per population was not significantly correlated with mean age at flowering ($\beta = -0.02$; $p = 0.68$) nor with population size ($\beta = 0.0003$; $p = 0.55$).

3.2. Retrospective and prospective analyses

As λ_a did not differ significantly among populations, retrospective and prospective analyses were performed after pooling individuals across populations. The observed variance in asymptotic growth rates among years was equal to 0.083, and was mainly explained by the variation in both the fecundity term (f), the survival of seedlings (s_1) and the survival of rosettes (s_2) having the highest contributions (0.025, 0.023 and 0.021, respectively, Fig. 3), followed by the survival of just-emerged seedling (s_0) and the flowering probability of rosettes (α_2) having a similar contribution (0.008, Fig. 3). Rare events in the life-cycle (flowering probabilities α_1 and α_3 , and survival of flowering plants s_3) had negligible contributions (sum to 0.0009, Fig. 3 and Appendix D). The largest elasticity of asymptotic growth rate was associated with rosette survival (s_2) followed by the fecundity term f (mean number of just-emerged seedlings per flowering plant), the survival of just-emerged seedling (s_0), seedling survival (s_1) and the flowering probability of rosettes (α_2 , Fig. 3). Elasticity of λ_a to the remaining lower-level vital rates representing rare events (s_3 , α_1 and α_3) summed only to 1% (Fig. 3). These latter rates were thus not considered for the GLMs investigating the relationship between lower-level vital rates and climatic variables.

3.3. Relationship between asymptotic growth rates and climate

Asymptotic growth rate, when pooling populations, was best explained by a model including only two climatic variables ($R^2 = 0.58$, Appendix E.2), with a high positive effect of the annual number of wet days ($\beta = 0.15$, $p = 0.004$) and a negative effect of the annual average daily mean temperature ($\beta = -0.11$, $p = 0.03$). The number of freezing days, the cumulative precipitation and the number of days with precipitation > 20 mm proved non-significant ($p > 0.05$, Appendix E.1). No multiyear cumulative effect and no quadratic effect of climatic variables were significant ($p > 0.05$, Appendices E.1).

3.4. Relationships between lower-level vital rates and climate

Overall, warming and drought negatively affected vital rates. The mean number of just-emerged seedlings per flowering plants f was

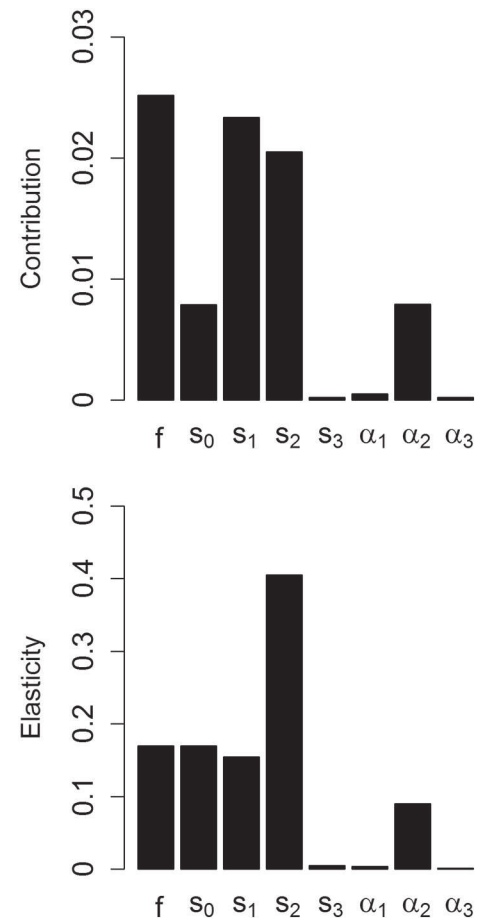


Fig. 3. Contribution of lower-level vital rates to the variance of λ_a observed among years, and elasticity of growth rates to these vital rates calculated on the arithmetic mean matrix calculated over 21 pair-of-years matrices.

negatively impacted by the daily mean temperature during both summer and fall periods (Table 2). The survival of just-emerged seedlings s_0 was positively impacted by the number of wet days during the germination period (both fall and the winter periods), and negatively impacted by the daily mean temperature during both summer and fall periods (Table 2). Seedling survival s_1 was negatively affected by an increase in the daily mean temperature during the summer and fall periods, and positively affected by an increase in the number of wet days during the same periods (Table 2). Rosette survival s_2 decreased with increasing summer daily mean temperature (Table 2). Finally, the flowering probability of rosettes α_2 was negatively impacted by the summer daily mean temperature and positively impacted by the number of wet days during the fall period (Table 2).

3.5. Stochastic projections under climate change

In absence of climate change, when randomly drawing each matrix with equal probability (1/21), stochastic growth rates λ_s were significantly lower than 1 when pooling populations ($\lambda_s = 0.881$, $CI = [0.877, 0.889]$, Table 1). Stochastic growth rates were also lower than 1 in each population, ranging from 0.742 for the smallest population Cruzade ($CI = [0.732, 0.770]$) to 0.836 for the largest one Enferret2 ($CI = [0.829, 0.851]$, Table 1).

To assess the combined effect of environmental and demographic stochasticity on population viability, we compared the fate of the smallest population Cruzade and the largest one Enferret2, using their respective population size at $t = 0$ (see details above and Fig. 4). As we did not detect any significant variation in asymptotic growth rates

Table 2
Summary of GLMs explaining the effect of two climatic variables (averaged over three-month periods) on lower-level vital rates. Only climatic variables affecting population growth rate were included in the GLMs. From the best model explaining a given lower-level vital rate, we report the estimated coefficient (β) and its significance (t-test) after scaling the climatic variables. ‘ns’ indicates that the variable tested was not significant in the model, based on a forward stepwise selection approach (see text and Appendix E.3 for details).

	Daily mean temperature				No. wet days			
	Summer [Jun–Aug]	Fall [Sep–Nov]	Winter [Dec–Feb]	Spring [Mar–May]	Summer [Jun–Aug]	Fall [Sep–Nov]	Winter [Dec–Feb]	Spring [Mar–May]
Fecundity term $\log(f+1)$	−0.28 **	−0.22 *	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Survival of just emerged seedling s_0	−0.17 ***	−0.08*	ns	ns	ns	0.24 ***	0.14 ***	ns
Seedling survival s_1	−0.28 ***	−0.12 +	ns	ns	0.34 ***	0.04 +	ns	ns
Rosette survival s_2	−0.45 ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Flowering probability of rosette α_2	−0.23 ***	ns	ns	ns	ns	0.19 *	ns	ns

+ $P < 0.08$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

among populations, we pooled data across population for each pair-of-years to obtain the 21 matrices used to simulate climate change. In the warm scenario, when increasing the frequency of extreme years from q^* ($4/21 = 0.19$) to 0.8, stochastic growth rates decreased from 0.882 to 0.761 for the largest population (Enferret2, Fig. 4A) and from 0.879 to 0.765 for the smallest one (Cruzade, Fig. 4C). Under the RCP4.5 scenario, the predicted frequency of warm year q_{pred} characterized by a daily mean temperature $> 15.63^\circ\text{C}$ for the period 2020–2099 equaled

0.78 and led to the extinction of both populations at 100 years in most simulations (Fig. 4A and C, solid black lines). Comparing this scenario with those of no climate change (Fig. 4A and C, dashed green lines), extinction probability at 50 years (P_{50}) increased from 0.37 to 0.99 for Enferret2 and from 0.82 to 0.99 for Cruzade, while extinction probabilities at 100 years (P_{100}) were close or equal to 1 for both populations. The mean time to extinction decreased from 57 to 26.4 years for Enferret2, and from 32 to 16 for Cruzade.

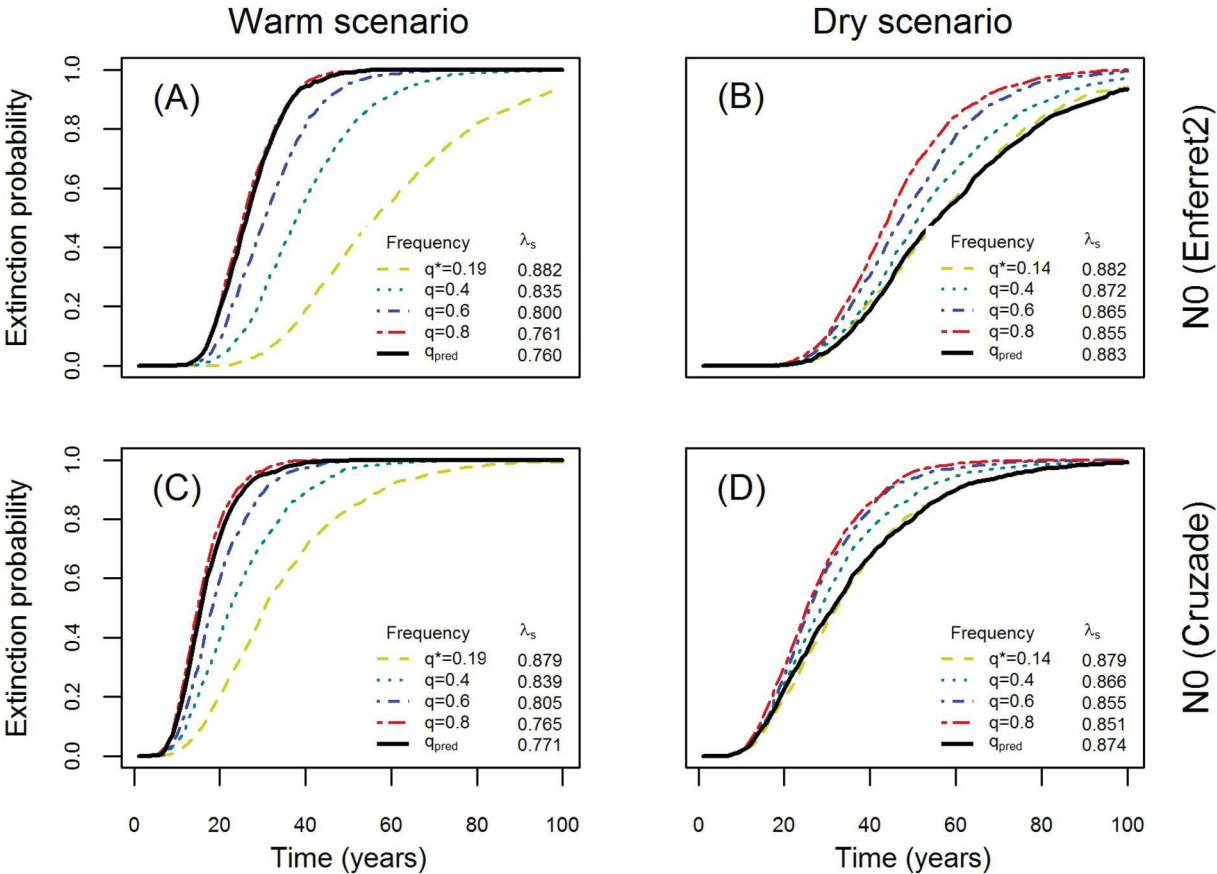


Fig. 4. Predicted consequences of the warm and dry scenarios on the viability of populations using two different initial population sizes representing the largest (Enferret2) and the smallest (Cruzade) populations when incorporating both demographic and environmental stochasticity (see text for details). Panels (A) and (C) represent the warm scenario for the largest population size ($N_0 = \{685,796,118\}$, Enferret2), and the smallest one ($N_0 = \{41\ 47\ 7\}$, Cruzade). Panels (B) and (D) represent the dry scenario for Enferret2 and Cruzade, respectively. The warm scenario consisted of an increase in the frequency of years with extremely high temperatures (4 extreme years out of 21: 2006–2007, 2013–2014, 2014–2015), and the dry scenario an increase in the frequency of years with an extremely low number of wet days (3 extreme years out of 21: 2001–2002, 2006–2007 and 2010–2011). “ q ” indicates the frequency of extreme years with q^* the observed frequency over the 22-year of our demographic survey and q_{pred} the frequency predicted by the RCP4.5 climatic model for the warm and dry scenarios (q_{pred} are 0.78 and 0.15, respectively, see text). The initial population size was estimated as the stable stage distribution predicted by the mean matrix over years after pooling data across populations, using the mean total number of flowering plants recorded from 2010 to 2016 in Enferret2 and Cruzade, respectively.

The dry scenario had less dramatic consequences on the viability of populations than the warm scenario (Fig. 4B and D). The increase in dry year frequency from q^* ($3/21 = 0.14$) to 0.8 led to a small reduction in λ_s from 0.882 to 0.855 for Enferret2 and from 0.879 to 0.851 for Cruzade (Fig. 4B and D, respectively). The RCP4.5 scenario predicted a frequency of dry years q_{pred} , corresponding to a number of wet days lower than 53.8 days, equaled to 0.15, a value very close to the one observed during the 22-year period of our demographic survey. The RCP4.5 scenario did not result in any significant change in extinction probabilities and mean time to extinction compared to the scenario of no climate change, whatever the size of populations (Fig. 4B and D, solid black lines).

4. Discussion

4.1. Long term population dynamics of *Centaurea corymbosa*

Our results demonstrate the need for long-term demographic surveys to better understand the spatio-temporal demographic variability on plants (Blume-Werry et al., 2016; Compagnoni et al., 2016; Crone et al., 2011; Huelber et al., 2016). Indeed, our study based on 22 years of data provided a more accurate picture of the determinants of population dynamics in *C. corymbosa* than the study of Fréville et al. (2004) based on 8 years of data. In Fréville et al. (2004), the standard deviation in asymptotic growth rates $\sigma(\lambda)$ was 0.116 among years and 0.099 among populations, with significant differences among years and populations. In the current study, variation among populations became non-significant and temporal variation in asymptotic growth rates was rather synchronized among populations (Fig. 2). This pattern is not surprising given the narrow distribution of *C. corymbosa* and is largely consistent with studies of other narrowly distributed species (Buckley et al., 2010; Kiviniemi and Löfgren, 2009; Ramula et al., 2008). More importantly, the standard deviation $\sigma(\lambda)$ observed over the 22-year period was much larger (0.230) than the one (0.116) reported in Fréville et al. (2004). In agreement with the results of the permutation tests, we did not find any significant correlation between population dynamics and population size. Indeed, we did not find any evidence that small populations had lower population growth rates. Moreover, the variance in asymptotic growth rates among years did not increase with decreasing population size. In contrast to other demographic studies (Lande et al., 2003; Zeigler, 2013), we thus did not find any evidence of a greater sensitivity of the smallest populations to both environmental and demographic stochasticity in our species. In addition, the variance in asymptotic growth rate was not correlated with mean age at flowering per population. We thus did not find evidence for demographic buffering in populations with greater longevity, in contrast to what has been found at an inter-specific scale in Morris et al. (2008). Population dynamics of *C. corymbosa* is thus mainly affected by environmental factors that vary over time rather than by spatial factors.

Average and most of the yearly asymptotic growth rates were lower than 1 for each population and when pooling individuals across populations. Overall, we observed a declining trend in yearly asymptotic growth rates over the 22-year period (Fig. 2), this trend being significant for the smallest population and when considering all populations (Fig. 2A and D, respectively). Asymptotic growth rates were negatively impacted by an increase in temperature and positively impacted by the number of wet days. Consistent with these results, asymptotic growth rates attained extreme values in years corresponding to extreme climatic events. Indeed, when pooling all individuals in a single population, the lowest value (0.432, Fig. 2A) was observed in 2006–2007 when the mean temperature was the highest (16.3 °C, Fig. 1) and the number of wet days was the lowest (34 days, Fig. 1). The highest growth rate (1.815, Fig. 2A) corresponded to 2012–2013, when we observed the second lowest mean temperature (14.2 °C, Fig. 1) and the highest number of wet days (66 days, Fig. 1). Thus, population dynamics of *C. corymbosa* was mainly affected by extreme climatic

events, which are predicted to increase in the future. Climatic variables investigated here did not show any marked temporal trend over the 22-year period of our demographic survey (Fig. 1), which could explain the weak temporal trend observed in asymptotic growth rates. Overall, our study confirms that extreme climatic events are an important driver of plant population dynamics as reported in other studies (Andrello et al., 2012; Davison et al., 2010; McDowell et al., 2008; Shryock et al., 2014; Ulrey et al., 2016).

In contrast to some studies reporting both negative and positive effects of climate change on vital rates (van der Meer et al., 2016; Meisner et al., 2014; Nicolè et al., 2011), our study documents a consistent negative effect of increased temperature and drought on lower-level vital rates in *C. corymbosa*. Regarding temperature, the most critical season that impacted lower-level vital rates was the summer period, since increasing summer daily mean temperature negatively affected both fecundity, survival probability and flowering probability. In contrast to our study, flowering probability was found to be positively impacted by high temperature in some temperate plant species (e.g. *Himantoglossum hircinum*, van der Meer et al., 2016; *Dracocephalum austriacum*, Nicolè et al., 2011). While a negative effect of increasing temperature on flowering probability was also reported in Peñuelas et al. (2004), this pattern was only observed in the southern Mediterranean sites but not in the northern ones. A likely explanation of this negative effect is that warm summers increase evapo-transpiration and decrease soil moisture (Christensen et al., 2004; Peñuelas et al., 2004). This could lead to a decrease in plant biomass as a consequence of rosette shrinking that in turn reduces the amount of resources that a plant can allocate to reproduction (Manders and Smith, 1992). This is particularly true for monocarpic perennial species, where flowering probability has been shown to increase with plant size (Metcalfe et al., 2003). Regarding precipitation, the youngest plants were the most impacted by the number of wet days. This factor had a positive effect on both survival of just-emerged seedlings (s_0) during the germination period (fall and winter) and seedling survival (s_1) during the summer and fall periods, which is consistent with several studies showing a positive impact of the frequency of wet days (Riba et al., 2002; Shriver, 2016). Both temperature and precipitation effects may be explained by the fact that recurrent warm and dry days can induce a seasonal water deficit, which may negatively impact the whole life-cycle (Manders and Smith, 1992; Peñuelas et al., 2004; Ruffault et al., 2014; Yordanov et al., 2000). Species growing in rocky habitats, such as *C. corymbosa*, are likely to be the most affected, since these soils have a very low water capacity (Ruiz-Sinoga et al., 2012; Silva et al., 2015). Moreover, herbaceous species such as *C. corymbosa* do not have a deep root system ensuring access to water over dry periods in such rocky habitats.

4.2. Predictions from climate scenarios

Both demographic and environmental stochasticity are important factors in determining the viability of species with small population sizes (Caswell, 2001; Crone et al., 2013; García et al., 2002). We here showed that climate variation explained a large amount of variation in vital rates and growth rates in *C. corymbosa*. We thus used stochastic models to predict the fate of *C. corymbosa* populations with both environmental stochasticity arising from climate change and demographic stochasticity. We did not include density-dependence in our model, which could make quantitative predictions overly pessimistic (Dahlgren et al., 2016). Population viability analyses are acknowledged to be relevant tools to quantitatively compare the impact of different scenarios rather than quantitatively predict the future status of populations (Coulson et al., 2001). We thus used population viability analyses to compare how the warm and the dry scenarios impacted population viability of *C. corymbosa* rather than attempting to explicitly predict future population size.

Stochastic projections predicted population declines ($\lambda_s < 1$) under no climate change. Populations were predicted to decline even faster in

the future in response to an increased frequency of extreme years in both the warm and dry scenarios. Such results are consistent with the GLMs showing negative impacts of warming and drought, and several studies investigating population viability in response to climate change (Andreello et al., 2012; Lawson et al., 2015; Marrero-Gómez et al., 2007; Shryock et al., 2014). More importantly, the warm scenario had more severe consequences on population viability than the dry scenario whatever the initial population size. However in our simulations, the initial population size impacted both extinction probability and the mean time to extinction, a pattern consistent with theoretical studies since small populations are more vulnerable to extinction than largest ones (Groom et al., 2005; Lande et al., 2003). Using the RCP4.5 scenario, the change in temperature projected for the period 2071–2099 was of the same order of magnitude than the one predicted by other regional climatic models (Christensen et al., 2007; Ruffault et al., 2014). In contrast, our dry scenario predicted an annual mean number of wet days equal to 66.41 (–3.2%), while other models predicted a much severe decrease (–19.6%, Ruffault et al., 2014). This suggests that uncertainty in climate models should be carefully considered in management plans and when evaluating extinction risk. Such uncertainty is particularly pronounced for the Mediterranean region (Gao and Giorgi, 2008; Ruffault et al., 2014).

Faced with climate change, populations can either migrate or adapt by microevolution or phenotypic plasticity to avoid extinction (Groom et al., 2005; Lande et al., 2003). In the Mediterranean region, many narrow endemic species are characterized by a low ability to colonize existing suitable habitats due to several biological traits such as low dispersal ability (Colas et al., 1997; Lavergne et al., 2004; Thompson et al., 2005). In *C. corymbosa*, self-incompatibility and monogamy make successful colonization even less likely (Colas et al., 1997). Thus, for such species, persistence mainly depends upon their ability to respond plastically to climate change or to become locally adapted to new environmental conditions (Cotto et al., 2017; Knight et al., 2008; Menges, 2000). Theoretical work suggests that perennial species should display slower evolutionary responses than annual plants, since higher adult survival limits the adaptive capacity of local populations (Cotto et al., 2017). Moreover, small populations have a lower evolutionary potential, since they become genetically impoverished due to the impact of genetic drift. Using a shorter survey (1995–2001), Fréville et al. (2001) showed that demographic rates were not correlated with intra-population genetic diversity in *Centaurea corymbosa* (Fréville et al., 2001). Using the same genetic data (Table 1 in Fréville et al., 2001), we likewise confirmed that genetic diversity was correlated with neither λ_s (Spearman correlation $\rho = 0.26$, $p = 0.61$) nor the slope of regression in asymptotic growth rates over years ($\rho = 0.09$, $p = 0.89$). Thus, our results do not support evidence for accumulation of deleterious mutations (Lynch et al., 1995), nor a loss of standing variation due to genetic drift in small populations of *C. corymbosa*.

4.3. Management recommendations

Persistence of narrow endemic species in the Mediterranean region may have been favored by the capacity of those species to grow in rocky habitats (Thompson et al., 2005), since these remote habitats do not face direct threats due to human activities. Demographic studies of cliff-dwelling species have shown unusual demographic stability and resilience of these plants (García, 2003; Lavergne et al., 2005; Picó and Riba, 2002; Thompson et al., 2005), likely arising from much higher importance of rosette survival than recruitment for the maintenance of populations (Cotto et al., 2017; Larson et al., 2000; Silva et al., 2015).

In a scenario of no climate change, rosette survival (that had the highest elasticity on growth rates) should be increased from 0.71 to 0.92 to ensure the persistence of *C. corymbosa* in a deterministic model (Appendix G). However, management actions aimed at increasing specific vital rates, such as watering plants are not feasible in such rocky habitats. Implementing management actions that reduce the negative effects of demographic, genetic and environmental stochasticity by manipulating population size and population number appear much more promising.

Previous studies have shown the importance of biological features such as self-incompatibility and low dispersal ability on the population persistence of *C. corymbosa* (Colas et al., 1997). Two new populations were introduced in 1994 on the top of unoccupied cliffs thus confirming the existence of suitable but empty habitats nearby existing natural populations (Colas et al., 2008; Kirchner et al., 2006). Introduced populations exhibited on average higher plant survival than natural populations, mainly because seeds had been introduced manually in a priori suitable microsites (Colas et al., 2008). However, fecundity in introduced populations was lower than in natural ones, likely as a consequence of low local density of flowering plants, leading to strong pollen limitation (Colas et al., 2008). One introduced population has been extinct for 5 years, while the other population only harbored 35 plants in the last census performed in December 2017. In the future, protocols should be carefully designed to ensure successful introductions. For instance, introducing a large number of seeds (> 1000) distributed over a few sites and at yearly intervals should allow population persistence on the short term (Colas et al., 2008; Kirchner et al., 2006).

Faced with accelerated climate change, conservation policies for endangered species, such as *C. corymbosa*, should be reconsidered. As our study demonstrated the importance of climate on the fate of populations, introductions in distant habitats should be considered, although such assisted colonization event requires suitable and available habitats at a larger scale. At present, prioritization actions of conservation rely on the climatic niche of the species (Jones et al., 2016; Oliver et al., 2016), and depend on our ability to define new protected areas in Northern localities (Araújo et al., 2011; Bellard et al., 2012) or microrefugia (i.e. location with a low impact of climate change, Jones et al., 2016; Ulrey et al., 2016). Recently, an increasing amount of empirical evidence has been gathered to document that organisms, including plants, can show microevolutionary responses in natural populations (Franks et al., 2014; Thomann et al., 2013), suggesting plants can adapt to new environmental conditions (Thompson et al., 2005). Therefore, reinforcement, which allows increasing population size and thus reducing extinction risk arising mainly from demographic and genetic stochasticity, is also potentially an efficient and reasonable management strategy for species facing climate change.

Acknowledgments

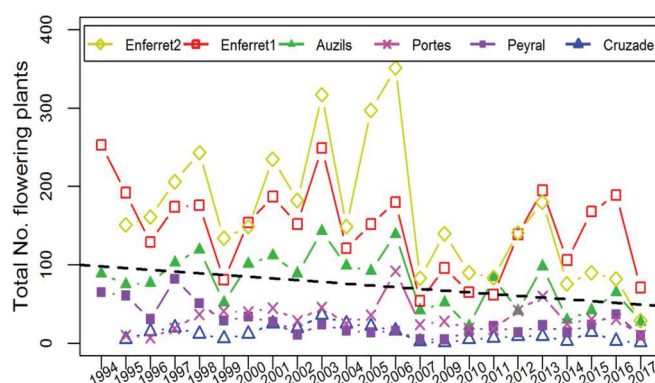
This work is part of the ‘*Centaurea corymbosa* project’ initiated by I. Olivieri, B. Colas and M. Riba in 1994. We are indebted to the many contributors to this project, and in particular to B. Colas and M. Riba who provided constructive comments on the manuscript. We would like to thank A. Duncan for English corrections, as well as the editor-in-chief V. Devictor and three anonymous reviewers for their helpful suggestions. We also thank the INRA Pech Rouge for providing us the climatic data and F. Mouillot for his advice on climate predictions. This research was supported by a fellowship from the Algerian Ministry of Higher Education (Ph-D grant to A H-B), and by the OSU-OREME.

Appendix A

Appendix A1

Number of individuals recorded within the 41 permanent plots over the 22-year period. Number of new seedlings represents all new plants recorded in the permanent plots every 3 months during year t to $t + 1$, out of which some did not survive until June $t + 1$ with a probability $1-s_0$, and thus did not reach the seedling stage. The number of individuals recorded in June (t) in each life-stage of the life-cycle used to construct population projection models, is given for: Seedling, the one-year plants that survive until June (t), Rosette, vegetative plants older than one year, and Flowering plants that represent reproductive plants. The total number of individuals per year did not include the new seedlings. The total individual life-histories (6112) corresponds to the sum of number of new seedlings (5779) and number of rosettes and flowering plants at the first census (315 + 18).

Year	New seedlings	Seedling stage	Rosette stage	Flowering plant stage	Total
1994	NA	NA	315	18	333
1995	467	234	161	35	430
1996	258	145	184	48	377
1997	608	181	160	48	389
1998	427	165	195	28	388
1999	349	204	178	37	419
2000	284	164	218	41	423
2001	1097	475	204	30	709
2002	466	356	250	17	623
2003	167	115	357	30	502
2004	299	197	144	12	353
2005	73	45	137	17	199
2006	262	30	97	22	149
2007	72	42	40	9	91
2008	182	47	45	9	101
2009	368	102	43	6	151
2010	67	29	36	3	68
2011	29	15	44	3	62
2012	50	8	20	6	34
2013	116	93	19	7	119
2014	89	45	41	4	90
2015	31	10	48	5	63
2016	18	9	35	2	46
Total	5779	2711	2971	437	



Appendix A2. Total number of flowering plants per year recorded by the exhaustive count per population. The dashed line corresponds to the trend of the number of flowering plants over time ($\beta = -2.21$, $p = 0.02$). The growth rate calculated from the number of flowering plants was equal to 0.92.

Appendix B

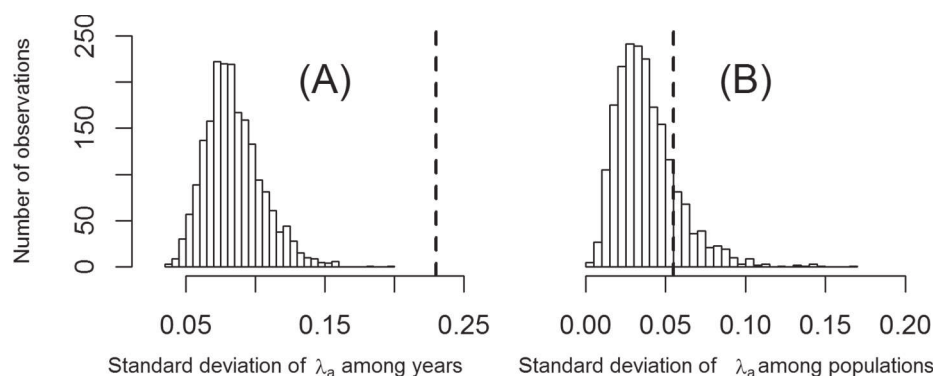
Projections matrices per population. The fecundity term fs_0 was estimated as the geometric mean of fs_0 obtained per pair-of-years, other parameters are obtained by pooling data over years.

Population	a_{13} fs_0	a_{21} $s_1 (1-\alpha_1)$	a_{22} $s_2 (1-\alpha_2)$	a_{23} $s_3 (1-\alpha_3)$	a_{31} $s_1 \alpha_1$	a_{32} $s_2 \alpha_2$	a_{33} $s_3 \alpha_3$
Pooled pop.	5.104	0.351	0.586	0.024	0.011	0.120	0.038
Enferret2	4.267	0.345	0.509	0.029	0.029	0.165	0.029
Enferret1	3.834	0.347	0.595	0.000	0.009	0.119	0.035

(continued on next page)

Appendix B (continued)

Population	a_{13} $f s_0$	a_{21} $s_1 (1-\alpha_1)$	a_{22} $s_2 (1-\alpha_2)$	a_{23} $s_3 (1-\alpha_3)$	a_{31} $s_1 \alpha_1$	a_{32} $s_2 \alpha_2$	a_{33} $s_3 \alpha_3$
Auzils	4.549	0.379	0.598	0.026	0.000	0.094	0.026
Portes	4.283	0.294	0.640	0.017	0.011	0.113	0.017
Peyral	3.601	0.404	0.573	0.067	0.000	0.108	0.067
Cruzade	2.819	0.361	0.593	0.020	0.016	0.174	0.082



Appendix C. Distribution of the standard deviation of asymptotic growth rates under the null hypothesis of: (A) no difference among years and (B) no difference among populations. The x-axis represents the standard deviation of λ_a calculated (A) over the 21 year values, (B) over the 6 population values. The y-axis represents the number of observations. The dashed vertical lines indicate the observed value. Randomization tests were based on 2000 permutations

Appendix D

Arithmetic mean and coefficient of variation of lower-level vital rates over years after pooling data over populations, sensitivity and elasticity of growth rates to these vital rates calculated at the arithmetic mean matrix over 21 matrices, and contributions of lower-level vital rates to the variation of growth rates among years.

	f	s_0	s_1	s_2	s_3	α_1	α_2	α_3
Mean	13.235	0.484	0.363	0.732	0.059	0.016	0.181	0.217
CV	0.644	0.395	0.505	0.184	1.046	2.598	0.386	1.352
Sensitivity	0.017	0.457	0.55	0.721	0.117	0.31	0.648	0.008
Elasticity	0.170	0.170	0.155	0.405	0.005	0.004	0.090	0.001
Contribution	0.025	0.008	0.023	0.021	< 0.001	< 0.001	0.008	< 0.001

Appendix E.1

Single-variable log-linear models showing the relationship between asymptotic growth rates and each climatic variable. R^2 corresponds to the coefficient of determination for the tested model.

Climatic variable in year t	R^2	Estimate	p -Value
Daily mean T°	0.31	−0.320	0.011
Daily maximal T°	0.30	−0.250	0.009
Precipitation	0.01	−0.001	0.672
No. days with $T^\circ > 25$	0.18	−0.013	0.052
No. freezing days	0.03	0.008	0.451
No. wet days	0.46	0.021	0.001
No. days with precip. > 20 mm	0.04	−0.021	0.381
Climatic variables in year $t-1$			
Daily mean T°	0.003	0.031	0.251
Daily maximal T°	0.006	0.032	0.233
Precipitation	0.058	−0.001	0.452
No. days with $T^\circ > 25$	0.005	−0.002	0.253
No. freezing days	0.001	0.001	0.360
No. wet days	0.012	−0.004	0.250
No. days with precip. > 20 mm	0.010	−0.009	0.141
Quadratic effect			

(continued on next page)

Appendix E.1 (continued)

Climatic variable in year t	R^2	Estimate	p -Value
Daily mean T°	0.30	−0.011	0.010
Daily maximal T°	0.30	−0.006	0.009
Precipitation	0.01	0.000	0.631
No. days with $T^\circ > 25$	0.18	−0.001	0.052
No. freezing days	0.02	0.000	0.540
No. wet days	0.43	0.003	0.002
No. days with precip. > 20 mm	0.04	−0.001	0.411

Appendix E.2

Selection models for assessing the relevance of climatic variables to explain variations in asymptotic growth rates based on a forward stepwise selection approach. The significance of each added variable in the model was tested using an analysis of deviance. The null model included only the intercept.

Model	Compared models	p -Value
M0: Null model		
M1: No. wet days	M0, M1	0.001
M2: No. wet days + (No. wet days) ²	M1, M2	0.311
M3: No. wet days + Daily mean T°	M1, M3	0.031
M4: No. wet days + Daily mean T° + (Daily mean T°) ²	M3, M4	0.292
M5: No. wet days + Daily mean T° + Daily maximal T°	M3, M5	0.890
M6: No. wet days + Daily mean T° + (Daily maximal T°) ²	M3, M6	0.843

Appendix E.3

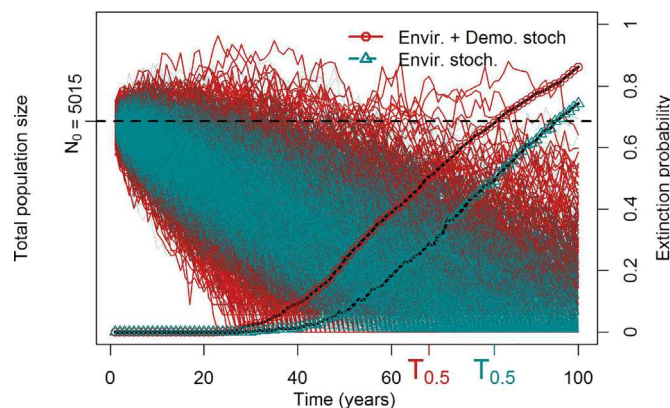
Selection models for assessing the relevance of climatic variables to explain variations in lower-level vital rates based on a forward stepwise selection approach. P -values correspond to the F-test for the log-linear models and to Chi-test for the generalized linear models with binomial error, and significant values are given in bold. The null model included only the intercept. We denoted the number of days with Precipitation > 1 mm by “P” and the mean daily temperature by “T”. The seasons are denoted by 1, 2, 3 and 4 to indicate summer, fall, winter and spring, respectively (see the main text and Table 2)

Lower-level vital rate	Model	Compared models	p -Value
$\log(f + 1)$	M0: Null model		
	M1: T1	M0, M1	0.012
	M2: T1 + T2	M1, M2	0.031
	M3: T1 + T2 + T3	M2, M3	0.165
	M4: T1 + T2 + T4	M2, M4	0.583
	M5: T1 + T2 + P1	M2, M5	0.794
	M6: T1 + T2 + P2	M2, M6	0.222
	M7: T1 + T2 + P3	M2, M7	0.806
	M8: T1 + T2 + P4	M2, M8	0.236
S_0	Selected model: $\log(f + 1) \sim T1 + T2$		
	M0: Null model		
	M1: P2	M0, M1	< 0.001
	M2: P2 + P3	M1, M2	< 0.001
	M3: P2 + P3 + T2	M2, M3	0.006
	M4: P2 + P3 + T2 + T1	M3, M4	< 0.001
	M5: P2 + P3 + T2 + T1 + P1	M4, M5	0.082
	M6: P2 + P3 + T2 + T1 + T3	M4, M6	0.087
	M7: P2 + P3 + T2 + T1 + T4	M4, M7	0.120
	M8: P2 + P3 + T2 + T1 + P4	M4, M8	0.091
S_1	Selected model: $S_0 \sim T1 + T2 + P2 + P3$		
	M0: Null model		
	M1: T1	M0, M1	< 0.001
	M2: T1 + P1	M1, M2	< 0.001
	M3: T1 + P1 + P2	M2, M3	0.002
	M4: T1 + P1 + P2 + T4	M3, M4	0.974

(continued on next page)

Appendix E.3 (continued)

Lower-level vital rate	Model	Compared models	p-Value
S_2	M5: T1 + P1 + P2 + P3	M3, M5	0.352
	M6: T1 + P1 + P2 + P4	M3, M6	0.072
	M7: T1 + P1 + P2 + T3	M3, M7	0.316
	M8: T1 + P1 + P2 + T2	M3, M8	0.030
	Selected model: $S_1 \sim T1 + T2 + P1 + P2$		
	M0: Null model		
	M1: T1	M0, M1	< 0.001
	M2: T1 + P1	M1, M2	0.692
	M3: T1 + P2	M1, M3	0.115
	M4: T1 + P3	M1, M4	0.174
	M5: T1 + P4	M1, M5	0.092
	M6: T1 + T2	M1, M6	0.163
	M7: T1 + T3	M1, M7	0.662
	M8: T1 + T4	M1, M8	0.365
	Selected model: $S_2 \sim T1$		
α_2	M0: Null model		
	M1: T1	M0, M1	0.005
	M2: T1 + T4	M1, M2	0.122
	M3: T1 + P1	M1, M3	0.251
	M4: T1 + P4	M1, M4	0.071
	M5: T1 + P2	M1, M5	0.020
	M6: T1 + P2 + P3	M5, M6	0.415
	M7: T1 + P2 + T2	M5, M7	0.868
	M8: T1 + P2 + T3	M5, M8	0.976
	Selected model: $\alpha_2 \sim T1 + P2$		



Appendix F. Relative effect of demographic stochasticity and environmental stochasticity on the viability of *C. corymbosa* populations. Simulations were performed either by incorporating only environmental stochasticity through whole matrix selection (see text), or both environmental stochasticity and demographic stochasticity introduced through multinomial sampling of the stable stage distribution (see text). Projections were simulated using 1000 stochastic iterations, each iteration representing a trajectory of population size over 100 years. The initial population size, $N_0 = \{2148, 2497, 370\}$, used to start our simulations was calculated from the stable stage distribution obtained from the arithmetic mean of the total number of flowering plants recorded in the population (exhaustive survey, [Appendix A2](#)) from 2010 to 2016, and the scaled eigenvector W from the arithmetic mean matrix over years (2010–2016) when pooling data over populations (see text for details). Extinction probability at a given time t corresponds to the number of trajectories for which $N(t) < 1$ over the total number of trajectories. $T_{0.5}$ represents the time corresponding to an extinction probability equal to $P = 0.5$.

Appendix G

Required values of lower-level vital rates for achieving population persistence in a deterministic model ($\lambda_a = 1$), using two different methods: lower-level vital rates values were either predicted from the elasticity values, or directly from the global mean matrix after pooling individuals over populations and years to obtain a single population. For both methods, we varied only one vital rate at a time, while keeping others at their observed value in the mean matrix.

Vital rates	Observed value	Required value	
		Elasticity prediction	Prediction from the global matrix
Survival of just-emerged seedling s_0	0.477	0.811	0.790
Rosette survival s_2	0.707	0.918	0.937
Fecundity term f	11.16	18.98	18.50

References

- AllEnvi, 2016. The Mediterranean Region under Climate Change. IRD Editions, Paris.
- Andrieu, E., Besnard, A., Fréville, H., Vaudey, V., Gauthier, P., Thompson, J.D., Debussche, M., 2017. Population dynamics of *Paeonia officinalis* in relation to forest closure: from model predictions to practical conservation management. *Biol. Conserv.* 215, 51–60.
- Andrello, M., Bizoux, J.-P., Barbet-Massin, M., Gaudeul, M., Nicole, F., Till-Bottraud, I., 2012. Effects of management regimes and extreme climatic events on plant population viability in *Eryngium alpinum*. *Biol. Conserv.* 147, 99–106.
- Aragón-Gastélum, J.L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H.M., Rodas-Ortiz, J.P., González-Salvatierra, C., Flores, J., 2017. Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biol.* 32, 92–99.
- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., Thuiller, W., 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecol. Lett.* 14, 484–492.
- Blume-Werry, G., Kreyling, J., Laudon, H., Milbau, A., 2016. Short-term climate change manipulation effects do not scale up to long-term legacies: effects of an absent snow cover on boreal forest plants. *J. Ecol.* 104, 1638–1648.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377.
- Breda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625–644.
- Bucharová, A., Brabec, J., Münzbergová, Z., 2012. Effect of land use and climate change on the future fate of populations of an endemic species in central Europe. *Biol. Conserv.* 145, 39–47.
- Buckley, Y.M., Ramula, S., Blomberg, S.P., Burns, J.H., Crone, E.E., Ehrlén, J., Knight, T.M., Pichancourt, J.-B., Quested, H., Wardle, G.M., 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. *Ecol. Lett.* 13, 1182–1197.
- Caswell, H., 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates Inc., U.S., Sunderland, Mass.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024–1026.
- Christensen, L., Coughenour, M.B., Ellis, J.E., Chen, Z.Z., 2004. Vulnerability of the Asian typical steppe to grazing and climate change. *Clim. Chang.* 63, 351–368.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioac, A., Chen, A., Gao, X., Held, R., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.K., Laprise, R., et al., 2007. Regional climate projections. In: *Climate Change, 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 848–940.
- Compagnoni, A., Bibian, A.J., Ochocki, B.M., Rogers, H.S., Schultz, E.L., Sneek, M.E., Elder, B.D., Iler, A.M., Inouye, D.W., Jacquemyn, H., et al., 2016. The effect of demographic correlations on the stochastic population dynamics of perennial plants. *Ecol. Monogr.* 86, 480–494.
- Colas, B., Riba, M., Molina, J., 1996. Statut démographique de *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae), *Hormatophylla pyrenaica* (Lapeyr.) Cullen & Dudley (Brassicaceae) et *Marsilea strigosa* Willd. (Marsileaceae-Pteridophyta), trois plantes rares du sud de la France. *Acta Bot. Gallica* 143, 191–198.
- Colas, B., Olivieri, I., Riba, M., 1997. *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: a demographic and genetic study. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 3471–3476.
- Colas, B., Olivieri, I., Riba, M., 2001. Spatio-temporal variation of reproductive success and conservation of the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Biol. Conserv.* 99, 375–386.
- Colas, B., Kirchner, F., Riba, M., Olivieri, I., Mignot, A., Imbert, E., Beltrame, C., Carbonell, D., Fréville, H., 2008. Restoration demography: a 10-year demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *J. Appl. Ecol.* 45, 1468–1476.
- Cotto, O., Wessely, J., Georges, D., Klöner, G., Schmid, M., Dullinger, S., Thuiller, W., Guillaume, F., 2017. A dynamic eco-evolutionary model predicts slow response of alpine plants to climate warming. *Nat. Commun.* 8.
- Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E., Possingham, H.P., 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends Ecol. Evol.* 16, 219–221.
- Crawley, M.J., 2012. The R Book. John Wiley & Sons.
- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., Morris, W.F., et al., 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecol. Lett.* 14, 1–8.
- Crone, E.E., Ellis, M.M., Morris, W.F., Stanley, A., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., et al., 2013. Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conserv. Biol.* 27, 968–978.
- Csergő, A.M., Salguero-Gómez, R., Broennimann, O., Coult, S.R., Guisan, A., Angert, A.L., Welk, E., Stott, I., Enquist, B.J., McGill, B., et al., 2017. Less favourable climates constrain demographic strategies in plants. *Ecol. Lett.* 20, 969–980.
- Dahlgren, J.P., Bengtsson, K., Ehrlén, J., 2016. The demography of climate-driven and density-regulated population dynamics in a perennial plant. *Ecology* 97, 899–907.
- Davison, R., Jacquemyn, H., Adriaens, D., Honnay, O., De Kroon, H., Tuljapourkar, S., 2010. Demographic effects of extreme weather events on a short-lived calcareous grassland species: stochastic life table response experiments. *J. Ecol.* 98, 255–267.
- Doak, D.F., Morris, W.F., 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467, 959–962.
- Ducrocq, V., 2016. Climate Change in the Mediterranean Region. In: *The Mediterranean Region under Climate Change*. Paris, IRD Editions, pp. 71.
- Ehrlén, J., Morris, W.F., von Euler, T., Dahlgren, J.P., 2016. Advancing environmentally explicit structured population models of plants. *J. Ecol.* 104, 292–305.
- Engen, S., Bakke, Ø., Islam, A., 1998. Demographic and environmental stochasticity—concepts and definitions. *Biometrics* 54, 840–846.
- Engen, S., Lande, R., Sæther, B.-E., Weimerskirch, H., 2005. Extinction in relation to demographic and environmental stochasticity in age-structured models. *Math. Biosci.* 195, 210–227.
- Franklin, J., Serra-Diaz, J.M., Syphard, A.D., Regan, H.M., 2017. Big data for forecasting the impacts of global change on plant communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 6–17.
- Franks, S.J., Weber, J.J., Aitken, S.N., 2014. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evol. Appl.* 7, 123–139.
- Fréville, H., Colas, B., Ronfort, J., Riba, M., Olivieri, I., 1998. Predicting endemism from population structure of a widespread species: case study in *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae). *Conserv. Biol.* 12, 1269–1278.
- Fréville, H., Justy, F., Olivieri, I., 2001. Comparative allozyme and microsatellite population structure in a narrow endemic plant species, *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae). *Mol. Ecol.* 10, 879–889.
- Fréville, H., Colas, B., Riba, M., Caswell, H., Mignot, A., Imbert, E., Olivieri, I., 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85, 694–703.
- Fujiwara, M., Caswell, H., 2001. Demography of the endangered north Atlantic right whale. *Nature* 414, 537–541.
- Gao, X., Giorgi, F., 2008. Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Glob. Planet. Chang.* 62, 195–209.
- García, M.B., 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conserv. Biol.* 17, 1672–1680.
- García, M.B., Guzmán, D., Goñi, D., 2002. An evaluation of the status of five threatened plant species in the Pyrenees. *Biol. Conserv.* 103, 151–161.
- Groom, M.J., Meffe, G.K., Carroll, C.R., 2005. Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates, Inc.
- Hardy, O.J., González-Martínez, S.C., Colas, B., Fréville, H., Mignot, A., Olivieri, I., 2004. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). II. Correlated paternity within and among sibships. *Genetics* 168, 1601–1614.
- Heller, N.E., Zavaleta, E.S., 2009. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biol. Conserv.* 142, 14–32.
- Huelber, K., Wessely, J., Gattringer, A., Moser, D., Kuttner, M., Essl, F., Leitner, M., Winkler, M., Ertl, S., Willner, W., et al., 2016. Uncertainty in predicting range dynamics of endemic alpine plants under climate warming. *Glob. Chang. Biol.* 22, 2608–2619.
- Hunter, C.M., Caswell, H., Runge, M.C., Regehr, E.V., Amstrup, S.C., Stirling, I., 2010. Climate change threatens polar bear populations: a stochastic demographic analysis. *Ecology* 91, 2883–2897.
- Imbert, E., 2006. Dispersal by ants in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae): what is the elaiosome for? *Plant Species Biol.* 21, 109–117.
- Imbert, E., Youssef, S., Carbonell, D., Baume, A., 2012. Do endemic species always have a low competitive ability? A test for two Mediterranean plant species under controlled conditions. *J. Plant Ecol.* 5, 305–312.
- IPCC, 2007. Climate Change 2007 - the Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Isik, K., 2011. Rare and endemic species: why are they prone to extinction? *Turk. J. Bot.* 35, 411–417.
- Jacob, D., Petersen, J., Eggert, B., Alias, A., Christensen, O.B., Bouwer, L.M., Braun, A., Colette, A., Deque, M., Georgievski, G., et al., 2014. EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for European impact research. *Reg. Environ. Chang.* 14, 563–578.
- Jeppsson, T., Forslund, P., 2012. Can life history predict the effect of demographic stochasticity on extinction risk? *Am. Nat.* 179, 706–720.
- Jolls, C.L., Marik, J.E., Hamzé, S.I., Havens, K., 2015. Population viability analysis and the effects of light availability and litter on populations of *Cirsium pitcheri*, a rare, monocarpic perennial of Great Lakes shorelines. *Biol. Conserv.* 187, 82–90.
- Jones, K.R., Watson, J.E.M., Possingham, H.P., Klein, C.J., 2016. Incorporating climate change into spatial conservation prioritisation: a review. *Biol. Conserv.* 194, 121–130.
- Kaye, T.N., Pyke, D.A., 2003. The effect of stochastic technique on estimates of population viability from transition matrix models. *Ecology* 84, 1464–1476.
- Kirchner, F., Luijten, S.H., Imbert, E., Riba, M., Mayol, M., González-Martínez, S.C., Mignot, A., Colas, B., 2005. Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111, 130–142.
- Kirchner, F., Robert, A., Colas, B., 2006. Modelling the dynamics of introduced populations in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa*: a demo-genetic integration. *J. Appl. Ecol.* 43, 1011–1021.
- Kiviniemi, K., Löfgren, A., 2009. Spatial (a) synchrony in population fluctuations of five plant species in fragmented habitats. *Basic Appl. Ecol.* 10, 70–78.
- Knight, T.M., Barfield, M., Holt, R.D., 2008. Evolutionary dynamics as a component of stage-structured matrix models: an example using trillium grandiflorum. *Am. Nat.* 172, 375–392.
- Lavergne, S., Thompson, J.D., Garnier, E., Debussche, M., 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107, 505–518.
- Lavergne, S., Thuiller, W., Molina, J., Debussche, M., 2005. Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year

- study in the Mediterranean region. *J. Biogeogr.* 32, 799–811.
- Lande, R., 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.* 142, 911–927.
- Lande, R., Engen, S., Saether, B.-E., 2003. *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, Oxford; New York.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *J. Biogeogr.* 27, 319–331.
- Lawson, C.R., Vindenes, Y., Bailey, L., van de Pol, M., 2015. Environmental variation and population responses to global change. *Ecol. Lett.* 18, 724–736.
- Lennartsson, T., Oostermeijer, J.G.B., 2001. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *J. Ecol.* 89, 451–463.
- Lynch, M., Conery, J., Burger, R., 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. *Am. Nat.* 146, 489–518.
- Manders, P.T., Smith, R.E., 1992. Effects of watering regime on growth and competitive ability of nursery-grown Cape fynbos and forest plants. *S. Afr. J. Bot.* 58, 188–194.
- Marrero-Gómez, M.V., Oostermeijer, J.G.B., Carqué-Álamo, E., Bañares-Baudet, Á., 2007. Population viability of the narrow endemic *Helianthemum juliae* (Cistaceae) in relation to climate variability. *Biol. Conserv.* 136, 552–562.
- Matesanz, S., Escudero, A., Valladares, F., 2009. Impact of three global change drivers on a Mediterranean shrub. *Ecology* 90, 2609–2621.
- Melbourne, B.A., Hastings, A., 2008. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature* 454, 100–103.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., et al., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178, 719–739.
- Malcolm, J.R., Liu, C.R., Neilson, R.P., Hansen, L., Hannah, L., 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv. Biol.* 20, 538–548.
- Meisner, M.H., Harmon, J.P., Ives, A.R., 2014. Temperature effects on long-term population dynamics in a parasitoid-host system. *Ecol. Monogr.* 84, 457–476.
- Menges, E.S., 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 15, 51–56.
- Metcalfe, J.C., Rose, K.E., Rees, M., 2003. Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends Ecol. Evol.* 18, 471–480.
- Morris, W.F., Doak, D.F., 2002. *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. OUP USA, Sunderland, Mass.
- Morris, W.F., Pfister, C.A., Tuljapourkar, S., Haridas, C.V., Boggs, C.L., Boyce, M.S., Bruna, E.M., Church, D.R., Coulson, T., Doak, D.F., et al., 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89, 19–25.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142.
- Nicolé, F., Dahlgren, J.P., Vivat, A., Till-Bottraud, I., Ehrlén, J., 2011. Interdependent effects of habitat quality and climate on population growth of an endangered plant. *J. Ecol.* 99, 1211–1218.
- Noel, F., Maurice, S., Mignot, A., Glemin, S., Carbonell, D., Justy, F., Guyot, I., Olivieri, I., Petit, C., 2010. Interaction of climate, demography and genetics: a ten-year study of *Brassica insularis*, a narrow endemic Mediterranean species. *Conserv. Genet.* 11, 509–526.
- Oliver, H.T., Smithers, R.J., Beale, C.M., Watts, K., 2016. Are existing biodiversity conservation strategies appropriate in a changing climate? *Biol. Conserv.* 193, 17–26.
- Olivieri, I., Tonnabel, J., Ronce, O., Mignot, A., 2016. Why evolution matters for species conservation: perspectives from three case studies of plant metapopulations. *Evol. Appl.* 9, 196–211.
- Peñuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M., Gorissen, A., 2004. Noninvasive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north-south European gradient. *Ecosystems* 7, 598–612.
- Picó, F.X., Riba, M., 2002. Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecol.* 161, 1–13.
- van der Meer, S., Jacquemyn, H., Carey, P.D., Jongejans, E., 2016. Recent range expansion of a terrestrial orchid corresponds with climate-driven variation in its population dynamics. *Oecologia* 181, 435–448.
- Ramula, S., Puhakainen, L., Suhonen, J., Vallius, E., 2008. Management actions are required to improve the viability of the rare grassland herb *Carlina biebersteinii*. *Nor. J. Bot.* 26, 83–90.
- Riba, M., Picó, F.X., Mayol, M., 2002. Effects of regional climate and small-scale habitat quality on performance in the relict species *Ramonda myconi*. *J. Veg. Sci.* 13, 259–268.
- Riba, M., Mignot, A., Fréville, H., Colas, B., Imbert, E., Vile, D., Virevaire, M., Olivieri, I., 2005. Variation in dispersal traits in a narrow-endemic plant species, *Centaurea corymbosa* Pourret. (Asteraceae). *Evol. Ecol.* 19, 241–254.
- Ruffault, J., Martin-StPaul, N.K., Duffet, C., Goge, F., Mouillot, F., 2014. Projecting future drought in Mediterranean forests: bias correction of climate models matters!. *Theor. Appl. Climatol.* 117, 113–122.
- Ruiz-Sinoga, J.D., Garcia-Marin, R., Gabarron-Galeote, M.A., Martinez-Murillo, J.F., 2012. Analysis of dry periods along a pluviometric gradient in Mediterranean southern Spain. *Int. J. Climatol.* 32, 1558–1571.
- Salguero-Gomez, R., Siewert, W., Casper, B.B., Tielboerger, K., 2012. A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.* 367, 3100–3114.
- Shriver, R.K., 2016. Quantifying how short-term environmental variation leads to long-term demographic responses to climate change. *J. Ecol.* 104, 65–78.
- Shryock, D.F., Esque, T.C., Hughes, L., 2014. Population viability of *Pediocactus bradyi* (cactaceae) in a changing climate. *Am. J. Bot.* 101, 1944–1953.
- Silva, J.L., Mejías, J.A., García, M.B., 2015. Demographic vulnerability in cliff-dwelling Sonchus species endemic to the western Mediterranean. *Basic Appl. Ecol.* 16, 316–324.
- Stubben, C., Milligan, B., 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *J. Stat. Softw.* 22, 1–23.
- Selwood, K.E., McGeoch, M.A., Mac Nally, R., 2015. The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biol. Rev.* 90, 837–853.
- Thomann, M., Imbert, E., Devaux, C., Cheptou, P.-O., 2013. Flowering plants under global pollinator decline. *Trends Plant Sci.* 18, 353–359.
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T., Lawton, J.H., 2004. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* 303, 1879–1881.
- Thompson, J.D., Lavergne, S., Affre, L., Gaudeul, M., Debussche, M., 2005. Ecological differentiation of Mediterranean endemic plants. *Taxon* 54, 967–976.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 347–357.
- Treurnicht, M., Pagel, J., Esler, K.J., Schutte-Vlok, A., Nottebrock, H., Kraaij, T., Rebelo, A.G., Schurr, F.M., 2016. Environmental drivers of demographic variation across the global geographical range of 26 plant species. *J. Ecol.* 104, 331–342.
- Ulrey, C., Quintana-Ascencio, P.F., Kauffman, G., Smith, A.B., Menges, E.S., 2016. Life at the top: long-term demography, microclimatic refugia, and responses to climate change for a high-elevation southern Appalachian endemic plant. *Biol. Conserv.* 200, 80–92.
- Wiens, J.J., 2016. Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS Biol.* 14, e2001104.
- Williams, J.L., Jacquemyn, H., Ochocki, B.M., Brys, R., Miller, T.E.X., 2015. Life-history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant. *J. Ecol.* 103, 798–808.
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T., 2000. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38, 171–186.
- Zeigler, S., 2013. Predicting responses to climate change requires all life-history stages. *J. Anim. Ecol.* 82, 3–5.

Chapitre 2

The potential for phenotypic change to maintain population fitness under climate change in the monocarpic *Centaurea corymbosa*: Construction of Integral Projection Models

Article en préparation

Abstract

Phenotypic change in life-history traits can maintain population fitness face to stressful environmental conditions. Integral Projection Models (IPMs) are powerful tools to study the effect of change in continuous life-history traits, such as size at flowering, on population fitness. In monocarpic plants, reproduction is fatal and size at flowering is a crucial determinant of population fitness. *Centaurea corymbosa* is a monocarpic plant species, endemic to the Mediterranean region with only six known populations that have been surveyed since June 1994. Based on the 22-year survey period, we developed IPMs by constructing survival-growth and fecundity kernels as combination of continuous functions depending on plant size and age. The stable flowering-size distribution and the mean size at flowering predicted from the IPM were in good agreement with the observed data. Except for one population, the different populations showed similar fitness landscapes having flowering strategies close to the optimal flowering strategy with a weak gradient of selection and no clear direction in time. An increase in the observed size at flowering was found that did not lead to loss in population fitness suggesting that populations are likely to be phenotypically adapted. In a second step, we added climatic variables in the IPM kernels. Flowering strategies were mainly impacted by temperature rather than the number of wet days. The observed size at flowering increased responding to high temperature following the same direction as the optimal size at flowering, with no loss in population fitness. This can be interpreted as phenotypic adaptive response to warm climate conditions. *C. corymbosa* populations would be maladapted to the future climate if populations remain at the current flowering strategy. However the observed flowering size is predicted to increase over time and responding to high temperature suggesting that this phenotypic change could maintain population fitness under future climate conditions.

Keywords:

Centaurea corymbosa; Climate change; Integral Projection Models; Monocarpic plants species; Optimal flowering strategy; Phenotypic response; Size at flowering.

1. Introduction

Monocarpic plants, for which reproduction is fatal, are ideal systems for testing demographic and evolutionary hypotheses because the cost of reproduction can be easily quantified (Metcalf et al., 2003; Rees and Rose, 2002). For such species, the timing of reproduction is a key determinant of population growth rate and is controlled to increase individual fitness through natural selection (De Jong et al., 1989; Kachi and Hirose, 1985). In a constant environment, the main benefit of delayed flowering is the production of a large number of seeds, however individuals suffer from a mortality risk during the longer time needed to reach large size. Therefore, the risk to die before reproduction increases (Hesse et al., 2008; Kachi and Hirose, 1985, 1985). Theoretical predictions on demographic life-history suggest that a large size at maturity is favored by a high adult survival, a high individual growth rate and a large rate of increase in fecundity with increases in body size (Hesse et al., 2008; Lesica and Young, 2005; Reinartz, 1984; Wesselingh et al., 1997). Such life-history traits may change in response to unfavorable conditions to maintain population fitness (Cotto et al., 2017; Knight et al., 2008; Menges, 2000).

Facing climate change, plant species may respond by changing their life-history traits through evolution or phenotypic plasticity to adapt to new conditions (Franks et al., 2014; Turner et al., 2015). However, it is difficult to predict for a particular species whether plasticity is more or less important than evolution, and if these responses will be sufficient to prevent extinction (Franks et al., 2014). Plastic response may allow a species to express advantageous phenotypes that maintain the population fitness face to new stressful conditions (Richards et al., 2006). Concerning evolutionary responses, some conditions are known to reduce the evolutionary potential. For perennial plants, theoretical studies showed that such species should display slow evolutionary responses, since higher adult survival limits the evolutionary adaptive capacity of local populations (Cotto et al., 2017). Furthermore, small population size reduces evolutionary potential, since small populations become genetically impoverished due to genetic drift (Olivieri et al., 2016). Whatever the mechanisms, plasticity or evolution, change in a life-history trait can lead to a trade-off when a beneficial change in one trait leads to an unfavorable change in a second trait. Thus, an observed change in phenotypic traits can show evidence either of an adaptation to an environmental gradient or a maladaptation associated to a decrease in population fitness (Turner et al., 2015; Williams et al., 2015).

Integral projection models (IPMs) are powerful tool to study species with complex demographic attributes and can be used to describe how a continuously size-structured population changes in discrete time (Easterling et al., 2000; Ellner and Rees, 2006). IPMs were introduced in plant ecology by Easterling et al. (2000) and their use increased rapidly (e.g. (Childs et al., 2004; Hesse et al., 2008; Kuss et al., 2008; Rees and Rose, 2002). Advantageously, IPMs can combine both continuous and discrete level states in the life cycle such as body size and age (e.g. Childs et al., 2003), size and qualitative variables such as habitats quality (e.g. Hesse et al., 2008), and several environmental factors such as climate (e.g. Williams et al., 2015). An IPM is defined in the simplest case by the kernel $K(x, y)$ which is a nonnegative surface representing transitions from x to y , where x and y being a quantitative variable such as individual size for instance (see Box 1). The kernel K is thus analogous to the projection matrix containing nonnegative entries for survival, growth and fecundity (Easterling et al., 2000). The functions constructing the kernel can be estimated by classical regression (Merow et al., 2014; Rees et al., 2014).

Plant age is rarely considered in IPMs except for species where a long-term dataset is available (e.g. *Carlina vulgaris*, Childs et al., 2003, 2004; *Oenothera glazioviana*, Rees and Rose, 2002). Models including both size and age are more accurate allowing to better explain the variance in demographic traits particularly for monocarpic plants since reproduction is fatal (Klinkhamer et al., 1987; Rees and Rose, 2002). The age- and size-dependent IPMs were introduced by Childs et al. (2003); in such cases the IPM kernel is represented by a large matrix similar to a *Leslie* matrix in age-structured population model. The large matrix's elements are continuous-to-continuous sub-kernels with fecundity components in the first line and survival-growth components in the sub-diagonal entries (Childs et al., 2003, 2004, see Box 1). These models are thus useful to describe size and age structured population dynamics, sensitivity and elasticity and stability analyses, but also to investigate variation in life-history traits and relationships between such variations and the population growth rate (Ellner and Rees, 2006).

Centaurea corymbosa is a short-lived monocarpic plant species endemic to the Mediterranean region. Individuals grow in the Massif de la Clape in Southern France, on the top of cliffs and in nearby rocky areas of open vegetation (Colas et al., 1997). Only six populations are known, which have been surveyed since June 1994 using permanent plots. A long-term demographic dataset has been collected during a 22-year period. Our long-term demographic survey allowed to collect an exceptional dataset that contains not only the

individual stages but also the plant size and age. All previous studies on *C. corymbosa* were based on stage-structured populations using matrix projection models (e.g. Fréville et al., 2004; Hadjou Belaid et al., 2018; Kirchner et al., 2006). The present paper is the first study exploiting plant size and age allowing to a translation from discrete models (Matrix Projection Models MPMs) to continuous models by constructing IPMs (Box 1). These continuous models allowed to study the influence of change in life-history traits such as size at reproduction on population fitness of *C. corymbosa* and to analyze the effect of climate change on flowering strategy. Our previous study (Hadjou Belaid et al., 2018) showed that *C. corymbosa* populations may go to extinction under an increase in extreme warm and dry years. Thus, persistence on *C. corymbosa* populations mainly depended upon their ability to respond plastically to climate change or to become locally adapted to new environmental conditions (Cotto et al., 2017; Knight et al., 2008; Menges, 2008)

The main motivation of the current paper is to answer the following questions: have life-history traits changed over the 22-year period? Can this change be interpreted as phenotypic adaptation that could maintain the population fitness? To address these questions, we built integral projection models to describe *Centaurea corymbosa* populations by considering size and age in the IPM kernel based on the 22-years dataset. We first tested for spatial variability by analyzing differentiation among populations in both size and age at flowering and individual growth curves. We investigated then the relation between flowering strategy and population growth rate used as a proxy for population fitness. We then described the flowering strategy per population and examined whether populations show opposite direction in the flowering strategy over two successive periods of 11 years. Secondly, we pooled individuals across populations that had similar behavior (based on the first part of the current paper) in order to increase the yearly sample size and analyzed the inter-annual variability. We were interested in analyzing the temporal trend in life-history traits and flowering strategy over the study period. We tested then for the potential effect of climatic factors to explain the inter-annual variation in life-history traits and flowering strategy. Finally, in order to predict the flowering strategy of *C. corymbosa* populations under future climate scenario, we included climatic factors as co-variables in the IPM kernel and simulated the flowering strategy under the current climate (1995-2016) and the future climate (2070-2099) based on a regional climate model.

2. Materials & Methods

2.1 Biological model

2.1.1 Study species

Centaurea corymbosa Pourret (Asteraceae) is a narrow Mediterranean species endemic to the Massif de la Clape near Narbonne (southern France, 43°13 N, 3°08 E). It is listed in the French Red Book of endangered species and in the European Habitat Directive list of priority species. *C. corymbosa* is restricted to a 3-km² area and is known from only six populations found on different cliffs 0.3-2.3 km apart. Individuals grow on the top of cliffs and in rocky areas in very low density. The species has a monocarpic perennial life-cycle since individuals stay as a rosette for 2 to 13 years before flowering and most plants die just after reproduction. The flowering period extends from May to mid-August, and most of the seeds germinate with the autumnal rainfall, between September and December. A flowering plant has a central stem forming a corymb bearing up to 203 capitula with an average of 26 capitula (this study). Seeds are dispersed over short distances by wind and ants. Despite suitable habitats in the vicinity of the six populations, we did not report any colonization event outside the range of the known populations during our fieldworks since 1994 (see also Colas et al., 1997; Olivieri et al., 2016; Riba et al., 2005).

2.1.2 Demographic survey

The six populations of *C. corymbosa* have been surveyed since June 1994. Every 3 months (June, September, December and March), we recorded the presence and measured the size of each individual within 41 permanent plots (0.33-14.36 m²) and new seedlings were added to the dataset. We used the individual mean of the rosette diameter ($\frac{L+l}{2}$ cm) as measure of plant size (L and l are measured at the nearest 0.5 cm). During the peak of flowering (mid-June), we added the flowering status of the recorded plants. We also counted the total number of capitula produced for 237 flowering individuals that represent 57.3% from the total number of flowering plants recorded in the permanent plots over the 22-year period. In our demographic survey, each new seedling is mapped, which allowed us to follow individuals throughout their entire life-history, from emergence to death. This enable us to accurately determine the plant age of all individuals present within permanent plots, with the exception of plants already present in the plots at the first censuses. For the present work, we used data collected from June 1994 to

June 2016. A total of 6112 individual life-histories, whose 5128 with known exact age (83.9% of individuals) were used to construct the following Integral Projection Models.

2.2 Integral projection models construction

2.2.1 IPM data-frame

Our multiple-census demographic survey allowed to record necessary information to construct models to properly reflect *Centaurea corymbosa* life-cycle. Indeed, as in several monocarpic species, plants at the reproductive stage have a different morphology compared to the vegetative ones due to investment in reproduction which make not trivial the size measurement of flowering individuals (e.g. *Campanula thyrsoides*, Kuss et al., 2008). Therefore, in the current paper, models were fitted using individual size and all other information obtained in March t (census just before reproduction) except for flowering information that were added to the dataset from the next census at each year (June t). Populations are then projected based on a pre-breeding census with one year time step from March t to March $t + 1$.

We used the data-frame shown in Box 1.2 to construct the IPM kernels that contains the identification number (Ind) associated to each individual plant recorded during the demographic survey period, year t (Year) and the corresponding population and permanent plot (Pop and Q, respectively). Stage0 and Stage1 represent the status and the fate of the individual at year t and $t + 1$ respectively (surviving “S” and dead “D”) and thus we associated the survival column (Surv1) that is a binomial variable representing whether the individual has survived from year t to year $t + 1$. Size0 and Size1 represent the individual size (in cm) at year t and $t + 1$, respectively, and Age0 the individual age at year t that was obtained from life-time of each plant from recruitment to death (Age0 =1 year, seedlings that survive until March t). Age is considered as missing data for plants already present in the plots at the first censuses. The flowering column (Flr0) is also a binomial variable, “1” for flowering plants recorded at year t and “0” for non-flowering plants. The flowering period extends from May to mid-August, we thus used flowering data obtained at peak of flowering (mid-June) and associated this information on plants recorded in March. During the same census, we counted also the total number of capitula (Cptl0) produced per flowering plant at year t .

Box 1:

Transition from discrete models to continuous models

B 1.1

Matrix Projection Models  **Integral** Projection Models

Stage structured populations

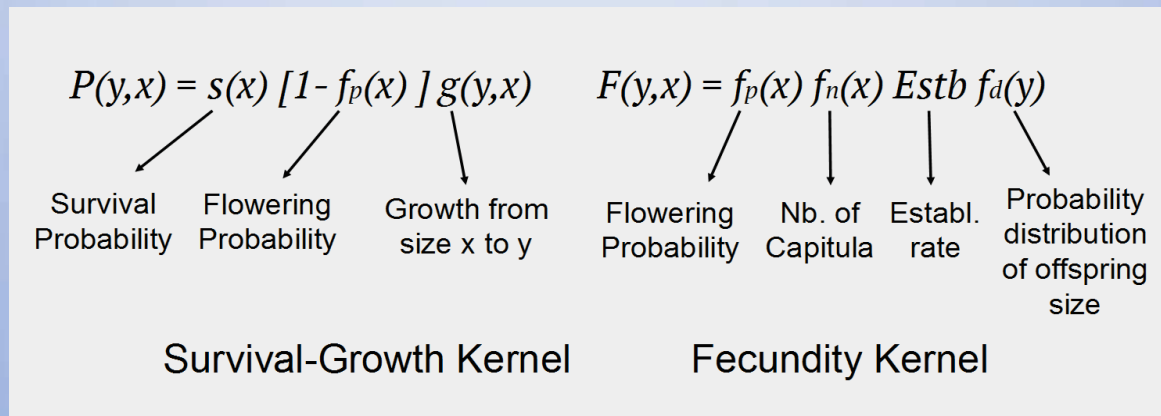
Size structured populations

$$n(t + 1) = \mathbf{A} n(t)$$

$$n(y, t + 1) = \int_{\Omega} \mathbf{K}(y, x) n(x, t) dx$$

When only size is included in the integral projection model, the kernel, $K(y, x)$ represents all possible transitions from size x at year t to size y at year $t + 1$ and is given by:

$$\mathbf{K}(y, x) = \mathbf{P}(y, x) + \mathbf{F}(y, x)$$



B 1.2 An extraction from the data-frame used to construct the IPM kernels for *Centaurea corymbosa* populations. We note 0 and 1 to indicate year t and year $t + 1$, respectively.

Ind	Year	Pop	Q	Stge0	Stge1	Surv1	Size0	Size1	Age0	Flr0	Cptl0
3	1995	Cr	21	S	S	1	5.0	6.0	NA	0	0
50	2010	E1	2	S	S	1	2.0	2.0	2	0	0
85	2010	E1	13	S	D	0	2.5	0.0	1	0	0
22	2010	E2	40	S	D	0	8.0	0.0	4	1	NA
291	2012	Po	39	S	D	0	6.0	0.0	11	1	32

2.2.2 Construction of size- and age-dependent IPM kernels

The Integral Projection Models kernel K is analogous to the matrix A in stage-structured population models. The kernel $K(y, x)$ represents all possible transitions for an individual of size x at year t either by surviving and growing to size y at year $t + 1$ or by producing new individuals of size y (Easterling et al., 2000). Kernel components are thus separated into survival-growth kernel and fecundity kernel, $K = P + F$, which are constructed from continuous functions. In the current paper, integral projection models were constructed based on both size- and age-dependent kernels (Childs et al., 2003; Ellner and Rees, 2006). The number of individuals of size y per age at year $t + 1$ is thus given by:

$$n(y, t + 1) = \int_{\Omega} K(y, x) n(x, t) dx = \int_{\Omega} [P(y, x) + F(y, x)] n(x, t) dx \quad (eq. 1)$$

where $n(y, t + 1) = (n_1(y, t + 1), \dots, n_m(y, t + 1))^T$, m being the maximum plant age and the integration is over the set of plant sizes Ω . For a given age a , we thus defined $n_a(y, t)$ as the probability density function for individuals of size y and age a at year t as:

$$\begin{cases} n_1(y, t + 1) = \sum_{a=1}^m \int_{\Omega} F_a(y, x) n_a(x, t) dx, & a = 1, \\ n_a(y, t + 1) = \int_{\Omega} P_{a-1}(y, x) n_{a-1}(x, t) dx, & m > a > 1, \\ n_m(y, t + 1) = \int_{\Omega} [P_{m-1}(y, x) n_{m-1}(x, t) + P_m(y, x) n_m(x, t)] dx, & a = m. \end{cases} \quad (eq. 2)$$

where $F_a(y, x)$ represents the fecundity function of plants of size x and age a and $P_a(y, x)$ the survival-growth function. At the maximum plant age m , $P_m(y, x)$ represents survival of plants considered as “old” plants ($age \geq m$) which will still be “old” at year $t + 1$ (Ellner and Rees, 2006).

The survival-growth function $P_a(y, x)$ represents the probability that a plant of age a and size x does not flower at year t ($1 - f_{p,a}$, see eq. 3), survives from year t to year $t + 1$ (s_a , see eq. 3) and makes transition from size x to size y at the following year (g_a , eq. 3, Ellner and Rees, 2006). The survival-growth function is thus given by:

$$P_a(y, x) = [1 - f_{p,a}(x)] s_a(x) g_a(y, x), \quad (eq. 3)$$

As *Centaurea corymbosa* is a monocarpic species (93.5 % of plants die after reproduction), a flowering probability function was included in the survival-growth kernel (Rees and Rose, 2002). Consequently, the survival function (s_a) was fitted excluding individual mortality due to reproduction. This represents a crucial step since flowering-related death is supposed to have a positive effect on population growth rate provided the recruitment is sufficient, while death before flowering has a negative effect on populations (Rees and Rose, 2002).

The fecundity function $F_a(y, x)$ represents the number of recruited individuals of size y at year $t + 1$ produced by an individual of size x and age a at year t . This function is given by:

$$F_a(y, x) = f_{p,a}(x)f_{n,a}(x)Estb.f_d(y), \quad (eq. 4)$$

and is constructed as the product of flowering probability function ($f_{p,a}$), the number of capitula produced per individual ($f_{n,a}$), the establishment rate ($Estb.$) and the distribution of seedlings size in March (f_d). Note that the latter distribution did not depend on neither the mother plant size nor its age. The establishment rate was estimated as the ratio of the number of seedlings that survive until March t over the total number of capitula counted on the recorded flowering plants at the previous year.

As we considered age in our models, the global kernel K is then similar to a *Leslie* matrix in age-structured population models, however each entry is a continuous function (see Box 2):

$$K(y, x) = \begin{pmatrix} F_1(y, x) & F_2(y, x) & \cdots & F_{m-1}(y, x) & F_m(y, x) \\ P_1(y, x) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_2(y, x) & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_{m-1}(y, x) & P_m(y, x) \end{pmatrix}$$

The key assumptions required in *Leslie* theory are thus satisfied for our model: (i) all living individuals have non-null probability of reproducing; and (ii) the probability distribution of seedling size (age = 1) is independent of parent size and age (Childs et al., 2003; Richard and Edley, 1990). The nonzero function entry $P_m(y, x)$ represents survival of “old” individuals (age ≥ 10 years), as defined above, and thus considered as an absorbing age in the model (Childs et al., 2003; Ellner and Rees, 2006). As assumed in previous studies (Fréville et al., 2004; Hadjou Belaid et al., 2018; Kirchner et al., 2006), our IPM model did not include seed bank and migration since less than 5% of seeds may remain dormant for one year and seed

dispersal among populations is highly limited (Colas et al., 1997; Fréville et al., 2001; Imbert, 2006).

2.2.3 Fitting models to construct IPM functions

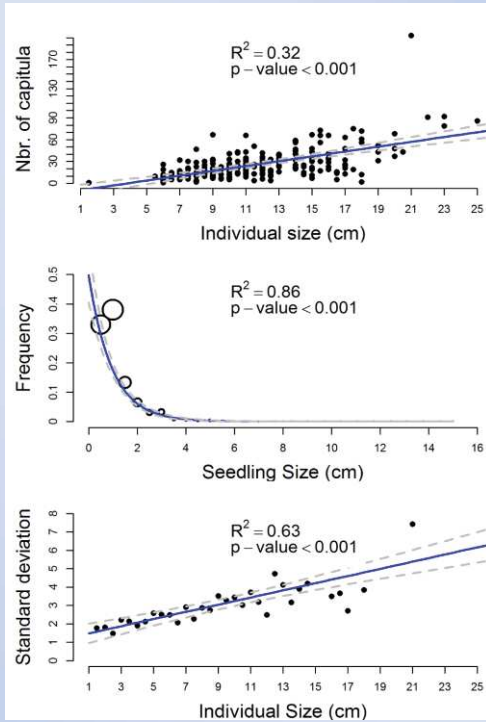
Generalized linear models including both plant size and age and their quadratic effects were used (see Appendix 1). The growth function was fitted using a linear model explaining size at year $t + 1$ as a function of size at year t (Table 1). The growth function $g_a(y, x)$ describes the distribution of plausible new sizes y at $t + 1$ of an individual of age a that is currently size x at t as a Gaussian density:

$$g_a(y, x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \sigma_a(x)} e^{-\frac{(y - \mu_a(x))^2}{2\sigma_a(x)^2}}$$

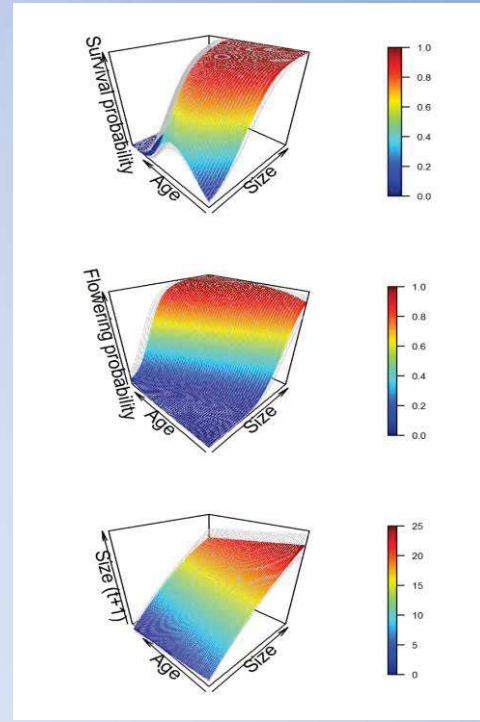
where $\mu_a(x)$ is the predicted size at year $t + 1$ from the growth model and σ_a is a linear function explaining the standard deviation around the growth curve at a given size x (Easterling et al., 2000; Merow et al., 2014). Survival probability function $s_a(x)$ was fitted using a GLM with binomial error and explained the survival of individuals in March at year $t + 1$ depending on both age and size in March year t (Table 1). Flowering function $f_{p,a}$ was also fitted using a GLM with binomial error explaining flowering at year t as function of age and size at the current year t (Table 1).

For the 2003-2011 period, we did not have the information of the number of capitula per flowering plants. Furthermore, the number of recorded flowering plants could be null in some populations and some years. Therefore, we pooled capitula data over populations and years to obtain a good estimation of parameters in the fitted model ($N = 237$). We tested both linear and GLM model with Poisson distribution based on number of capitula counted at year t as a function of plant size and age in March at the current year t . The distribution of the seedling size was fitted based on the new seedlings of exact age known and surviving until March using a linear model with $\log(X^{-1})$ -transformation. Model selection was based on a stepwise forward approach using F -test for linear models and χ^2 - test for logistic models (see Appendix 1). All GLMs were performed using R Stats-package (version 3.3.1). The best retained models are summarized in Table 1.

Box 2: Representation of the demographic functions used to construct the integral projection model and the global *IPM* kernel K , based on both plant size and age when pooling individuals across populations.



B 2.1: The number of capitula as function of individual size, the distribution of seedling sizes (size of circles indicates the number of observations), and the standard deviation over the growth curve. Confidence intervals are given in dashed gray lines.



B 2.2: Survival, Flowering probability and Growth as function of size and age. Confidence intervals are given in gray surfaces

B 2.3: Global kernel of the Integral projection Model corresponding to the global matrix (see text) including both size and age. The graph represents all possible transitions from size x at a given age a to size y at age $a + 1$. An individual of age a in year t can either produce seedlings of age 1 and size y in year $t + 1$ ($F_a(y, x)$, first line of the matrix, i.e. fecundity terms, peaks for size (t) close to 0), or survive and grow to an individual of age $a + 1$ and size y on year $t + 1$ ($P_a(y, x)$, sub-diagonal entries). The survival-growth and the fecundity kernels have been scaled in the present figure. The numbers at each peak of each sub-kernel indicate the age classes.

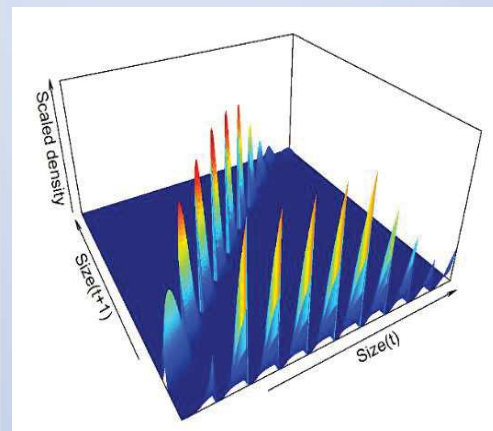


Table 1: Fitted models and the estimated parameters describing demographic functions used to construct the IPM kernels depending on plants size (x) and age (a) based on data when pooling individuals across populations. See appendix 1 and Box 2 for details.

Demographic function	Fitted model
Survival probability	Logit(Surv): $s_a(x) = -2.52 + 0.33x + 1.02a - 0.12a^2$
Growth	$\mu_a(x) = 1.78 + 1.17x - 0.01x^2 - 0.27a$
	$\sigma_a(x) = 1.75 + 0.16x$
	$g_a(y, x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \sigma_a(x)} e^{-\frac{(y - \mu_a(x))^2}{2\sigma_a(x)^2}}$
Flowering probability	Logit(Flr): $f_{p,a}(x) = -7.90 + 0.41x + 0.48a$
Nbr of capitula	$f_{n,a}(x) = -9.39 + 3.32x$
Distrib. Size of seedlings	$f_d(y) = \exp(-0.34 - 1.02y)$
Establishment rate	Estb. = 0.417

2.2.4 Implementation of Integral Model

Analytic resolution of the integrals in equation 2 is generally impossible and thus should be evaluated numerically using the classical midpoint rule (Childs et al., 2003; Ellner and Rees, 2006; Rees et al., 2014). Considering the basic model in equation 2, we define mesh points by dividing the size range $[L, U]$ into N sub-intervals of width $h = \frac{(U-L)}{N}$, and setting y_i at the midpoint of the i^{th} size sub-interval:

$$y_i = L + (i - 0.5)h, \quad i = 1, 2, \dots, N$$

The midpoint rule approximation to equation 2 is then:

$$\begin{cases} n_1(y_j, t+1) = \sum_{i=1}^N \sum_{a=1}^m h F_a(y_j, y_i) n_a(y_i, t), & a = 1 \\ n_a(y_j, t+1) = \sum_{i=1}^N h P_{a-1}(y_j, y_i) n_{a-1}(y_i, t), & m > a > 1 \\ n_m(y_j, t+1) = \sum_{i=1}^N h [P_{m-1}(y_j, y_i) n_{m-1}(y_i, t) + P_m(y_j, y_i) n_m(y_i, t)], & a = m \end{cases}$$

where m is the maximum plant age. These equations are equivalent to the matrix multiplication $n(t+1) = Kn(t)$. For simplicity, we choose the same size range $[L, U]$ for all

ages (Ellner and Rees, 2006). Each component entry (F_i and P_i) in the global matrix kernel (given above) is a matrix of dimension (N, N) . The big-matrix K is thus age- and size-dependent of dimension $(N * m, N * m)$. As for matrix projection models, given the IPM kernel, we can calculate the stable size distribution based on the right eigenvector $\omega_a(y)$ corresponding to the dominant eigenvalue at a given age. We can then obtain the stable flowering-size distribution using:

$$Z_a^*(y) = \frac{s_a(y)f_{p,a}(y)\omega_a(y)}{\int_{\Omega} s_a(y)f_{p,a}(y)\omega_a(y)dy}$$

where s_a and $f_{p,a}$ are the survival and flowering probability functions (Childs et al., 2003; Rees and Rose, 2002). This allows to compare the observed flowering-size distribution with the predicted one and thus to verify the consistency of the IPM model (Childs et al., 2003; Rees and Rose 2002). The mean size at flowering is then given by:

$$\mu_a = \int_{\Omega} Z_a^*(y) y dy.$$

2.3 Analyses of variation in fitness landscape

2.3.1 Fitness landscape and optimal flowering strategy

Accurate measures of fitness should include both survival and fertility. In the current paper, we used the population growth rate λ , estimated as the dominant eigenvalue of the IPM kernel K , as measure of the fitness of the populations (Kuss et al., 2008; Rees and Rose, 2002). In order to predict how does population fitness vary with plant size at flowering, we used the optimal flowering strategy approach by allowing parameters of flowering function to vary (Childs et al., 2004; Kuss et al., 2008; Rees and Rose, 2002).

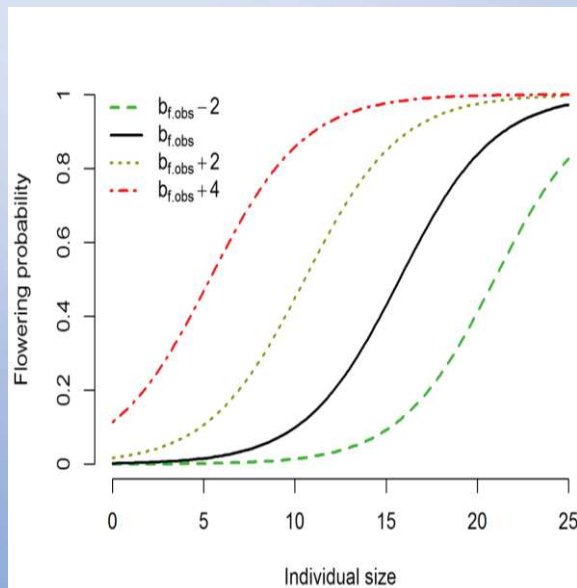
As detailed above, the flowering strategy is characterized by a logistic regression (Table 1) with intercept $b_{f,obs}$ (-7.90 , Table 1) and both size and age components (slopes are 0.41 and 0.48 , respectively, Table 1). To predict optimal flowering strategy, we assumed that the slopes associated to size and age in flowering probability function are fixed at their estimated values. Doing so, we also assumed that the variance in flowering strategy is not subjected to selection, as we did not make any assumption about the heritability value of the trait. We thus only allowed the intercept b_f to evolve (Childs et al., 2003; Hesse et al., 2008; Metcalf et al., 2008). The optimal flowering strategy $b_{f,opt}$ is the value of b_f that maximizes

population growth rate λ . Reducing b_f (more negative values, see Box 3) decreases probability of flowering for all plant sizes, and so increases the average size at flowering (Childs et al 2003; Hesse et al., 2008; Metcalf et al 2008). At a given age a , we predicted the size at flowering using the formula $\frac{-(b_f + ab_a)}{b_s}$, where b_f , b_s and b_a are the intercept and slopes of size and age, respectively, of the flowering probability function (Childs et al., 2003; Rees and Rose, 2002). The predicted average size at flowering was calculated as the arithmetic mean over ages by taking into account the frequency of each age at flowering. The curve representing the relation between the intercept b_f and the population growth rate λ defines the population fitness landscape. The strength of selection was measured by the gradient of selection β that was calculated numerically as the slope of the fitness curve at the observed intercept ($b_{f,obs}$).

2.3.2 Variation of life history traits among populations

We tested for variation in size and age at flowering among populations using analyses of variance and Tukey's tests for pairwise comparison. Individual growth functions were fitted using a quadratic model based on plant size at each three-month as a function of plant age. This allowed to fit an individual growth curve for each flowering plant (178 individuals). We were thus able to test for difference in the estimated parameters among populations using analysis of variance (test on the intercept, slope and quadratic term).

Box 3: Flowering probability as function of the intercept b_f



Flowering probability function for different values of the intercept b_f when fixing the individual age ($a = 3$ years). Increasing the intercept b_f leads to an increase in flowering probability and thus a decrease in plant size at flowering. Each curve represents the flowering function with an intercept $b_{f,obs} + b_f'$ where $b_{f,obs}$ indicates the observed value of the intercept (see Table 2).

$$f_{p,a}(x) = -7.90 + b_f' + 0.41x + 0.48a$$

2.3.3 Changes in flowering strategy per population over two periods of 11 years

For each population, we splitted the dataset in two sub-dataset representing the periods 1995-2005 and 2006-2016 to test whether the flowering strategy has changed over time. For each period we calculated the fitness landscape and analyzed the change in the shift (i.e. $b_{f.opt} - b_{f.obs}$), the optimal fitness λ_{opt} and the gradient of selection β between the two periods. Randomization tests were used by permuting randomly life-histories among periods based on 1000 iterations each (see Hadjou Belaid et al., 2018). Thus, we tested the null hypothesis $H_0: \{Shift1=Shift2\}$, i.e. no period effect on the shift, with a test-statistic $\theta=|Shift1-Shift2|$ (Caswell 2001), where $Shift1$, $Shift2$ correspond to period1 (1995-2005) and period2 (2006-2016), respectively. The change in optimal fitness λ_{opt} was tested based on the null hypothesis $H_0: \{\lambda_{opt1} > \lambda_{opt2}\}$ with the test-statistic $\theta=\lambda_{opt1} - \lambda_{opt2}$. Finally, the gradient of selection β was tested using as null hypothesis $H_0: \{\beta1 = \beta2\}$ and $\theta=|\beta1 - \beta2|$. For populations with a significant difference between the two periods, either in shift, optimal fitness or gradient of selection, we tested which demographic function (survival, growth and flowering) has changed. To do so, we used the linear models previously defined (see Table 1) and adding “period” as a new factor and testing for interaction with size and age. Using an analysis of covariance, a significant interaction suggests the slopes are different between periods, while a significant period factor means that the intercept is different.

2.3.4 Temporal trend in the flowering strategy and the impact of climate factors

Our long-term dataset allowed to analyze the inter-annual variation and the trend in the observed and predicted flowering strategies over the 22-year period. Furthermore, effects of climatic variables on any life-history can also be tested. In order to increase the yearly sample size, we pooled individuals across populations, except individuals from one population that behave differently (see results). We thus constructed for each year an IPM-kernel and calculated the corresponding fitness landscape. We excluded the first years (1995-2000) since the exact age is unknown for most of the flowering plants.

First we tested for temporal variation in the observed life-history traits in *C. corymbosa* populations (size and age at flowering). We then tested the trend in the shift ($b_{f.opt} - b_{f.obs}$), the gradient of selection (β) and the optimal population fitness (λ_{opt}) using linear models including the quadratic effect. Second, we analyzed the relationship between the inter-annual variation of these variables and the climatic factors that were selected based on results in our previous study

(Hadjou Belaid et al., 2018). We thus used the yearly average daily temperature calculated for the period from March t to February $t + 1$, and the number of wet days (days with precipitation > 1 mm) for the same period. Significance of climatic variables was tested using a backward stepwise selection approach.

2.3.5 Predictions under climate change

Our IPM model allowed to include directly the effect of climate on the population fitness to predict the optimal flowering strategy under climate change. We included both average daily mean temperature and the number of wet days as covariates in models explaining growth, survival and flowering probability (see Appendix 4). Two fitness landscapes were calculated representing both the present climate scenario (observed values over the study period) and the future climate scenario (prediction for the period 2070-2099). Future values of temperature and number of wet days for the period 2070-2099 were predicted based on a Regional Climate Model (RCP4.5 scenario, see Hadjou Belaid et al., 2018 for details).

3. Results

3.1 IPM kernel diagnostic

The number of capitula produced per individual only depended on rosette size (Table 1) but growth, survival and flowering probability were size- and age-dependent when pooling data over populations (Table 1, Appendix 1 and Box 2.1) and for most populations analyzed separately. Thus, both size and age were included in the IPM kernel (see Box 2.3). The stable flowering-size distribution predicted from the IPM was similar to the observed flowering-size distribution (Fig. 1) and the mean size at flowering predicted using the stable distribution (11.25 cm) was approximately equal to the observed one (11.21 cm, CI95% = (10.77, 11.65), Table 2). Similar to growth rates obtained with matrix projection models, all estimated population growth rates λ_{obs} (IPMs) were lower than one ($0.809 \leq \lambda_{obs} \leq 0.908$), except for Cruzade (Table 2). More importantly, when pooling data across populations, the yearly population growth rates obtained using IPMs were significantly correlated to the ones obtained using MPMs (Spearman's $\rho = 0.67$, $p = 0.008$, Fig. 2).

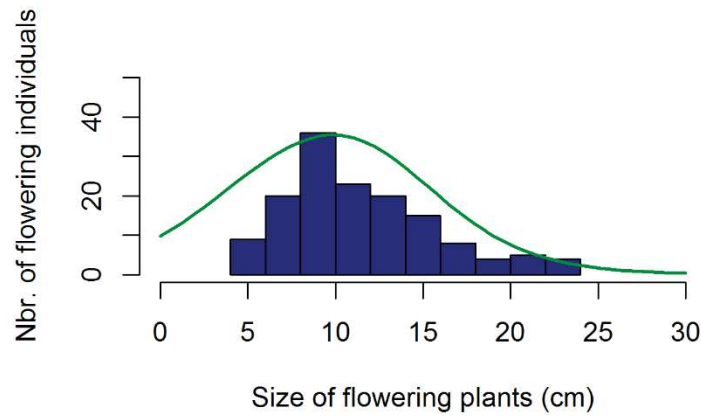


Figure 1: Comparison between the observed distribution of flowering plant size (bars) and the predicted stable flowering-size distribution from the integral projection model (green line) when pooling individuals across populations.

3.2 Analyses per population

3.2.1 Variation in life history traits among populations

Mean size at flowering significantly differed among populations ($p < 0.001$) and ranged from 9.98 cm (Portes, Table 2) to 14.44 cm (Cruzade, Table 2). Pairwise comparisons showed that size at flowering in Cruzade was significantly higher than size in all other populations ($p < 0.05$, Fig. 3). Age at flowering was also significantly different among populations ($p < 0.001$, Fig. 3) and ranged from 3.9 years (Cruzade, Table 2) to 6.2 years (Portes, Table 2). Pairwise comparison showed that age at flowering was significantly higher for both Portes and Auzils compared to other populations ($p < 0.05$, Fig. 3). A significant negative correlation was detected between mean size and mean age at flowering per population (Spearman's rank correlation $\rho = -1, p = 0.002$). Individual growth curve for flowering plants showed an increase in individual size in relation to age with a plateau for plants older than 6 years (orange curve in Fig. 4). However, some individuals showed either a high increase in size with increasing age (green curve in Fig. 4) or a quadratic growth with a decrease in size for older plants (red curve in Fig. 4). We did not found significant difference in individual growth curves among populations using the parameters of the linear models ($p = 0.17$ for the intercept, $p = 0.71$ for the slope and $p = 0.48$ for the quadratic term).

Figure 2: Yearly population growth rates obtained when pooling individuals across populations based on two models: Matrix projection models (λ_{MPMs}) in red line (see Hadjou Belaid et al., 2018) and Integral projection models in green line (λ_{IPMs}). Value of ρ_s indicates Spearman's rank correlation.

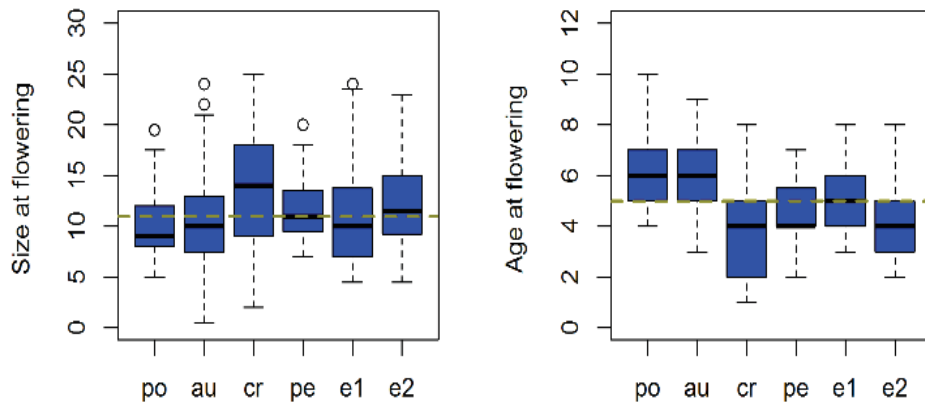
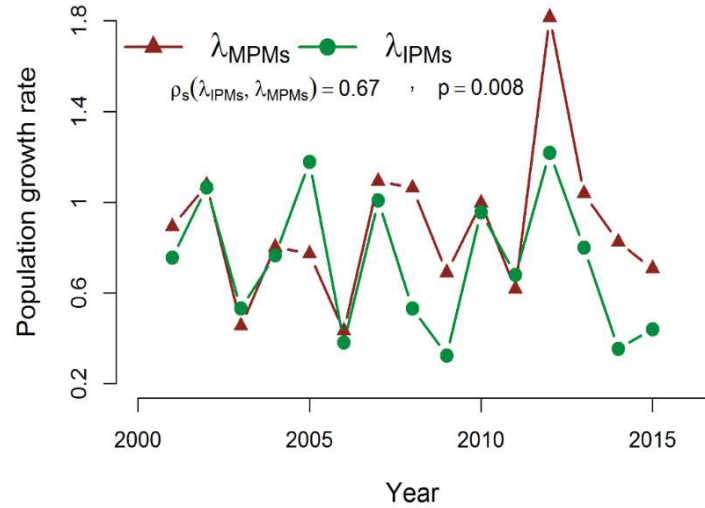


Figure 3: The observed size and age at flowering per population for individuals recorded over the 22-years period. The green line of each graph represents the global median value.

Figure 4: Individual growth curves representing the relationships between size and age for flowering plants (178 individual). Each curve is obtained based on the median value (from 178 values) of the estimated intercept and the slope with threes values of the quadratic term: lower quartile (green curve), median (orange curve) and upper quartile (red curve). Each symbol in the curves represents the plant size every three months.

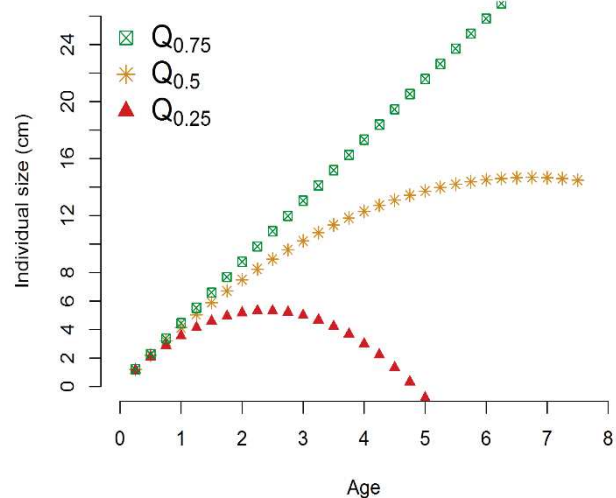


Table 2: Observed life-history traits (average size in cm and age at flowering in years) when pooling individuals across populations (excluding the Cruzade population) and per population. The estimated and the predicted intercept of the flowering probability function are given by $b_{f,obs}$ and $b_{f,opt}$, respectively, and their corresponding population growth rates are given by $\lambda_{obs}(IPMs)$, $\lambda_{opt}(IPMs)$, (see text for details). The values between parentheses indicate the 95% confidence intervals. Values of β correspond to the gradient of selection. Populations are ranged from the largest population size (E2) to the smallest one (Cr). Asymptotic and stochastic growth rates obtained using matrix projection models (MPMs, Hadjou Belaid et al., 2018) are given λ_a (MPMs) and λ_s (MPMs), respectively. No.Flr indicates the number of flowering plants recorded in permanent plots during the study period and below is given the geometric mean of the total number of flowering plants (the exhaustive count) during the study period as a proxy for population size.

	Size.F (cm)	Age.F (years)	$b_{f,obs}$	$b_{f,opt}$	$\lambda_{obs}(IPMs)$	$\lambda_{opt}(IPMs)$	β	$\lambda_a(MPMs)$	$\lambda_s(MPMs)$	No.Flr
Pooled pop.	11.21 (10.77, 11.65)	5.1 (4.9, 5.3)	-7.90 (-8.69, -7.21)	-7.80	0.884	0.885	0.003	0.888	0.881	414 433
Enferret2	12.30 (11.47, 13.13)	4.3 (4.0, 4.6)	-7.93 (-9.60, -6.64)	-7.90	0.809	0.812	-0.010	0.749	0.836	103 151
Enferret1	10.85 (9.83, 11.87)	4.8 (4.5, 5.1)	-7.48 (-9.29, -6.10)	-7.80	0.908	0.909	-0.004	0.836	0.824	83 137
Auzils	10.69 (9.67, 11.69)	5.8 (5.6, 6.1)	-8.09 (-9.79, -6.78)	-6.90	0.897	0.905	0.015	0.783	0.792	77 72
Portes	9.98 (9.19, 10.78)	6.2 (5.8, 6.6)	-9.79 (-12.77, -7.64)	-9.00	0.827	0.832	0.014	0.819	0.824	58 29
Peyral	11.82 (10.91, 12.72)	4.5 (4.1, 4.9)	-7.03 (-9.29, -5.47)	-6.10	0.883	0.889	0.013	0.710	0.804	46 22
Cruzade	14.44 (12.66, 16.22)	3.9 (3.1, 4.1)	-5.22 (-6.23, -4.41)	-3.90	1.010	1.026	0.031	0.720	0.742	47 9

3.2.2 Fitness landscape and the optimal flowering strategy per population

As stated above, the flowering probability depended both on size and age, with a non-trivial relationship (Table 2). Increasing the intercept b_f led to an increase in flowering probability and thus a decrease in plant size at flowering (Box 2). Fitness landscape was given by the population growth rate λ as a function of the b_f . For each population, when pooling data over the 22-year period, the estimated intercept of flowering function ($b_{f,obs}$) was not significantly different to the optimal flowering strategy except for Cruzade (see confidence intervals in Table 2 and Fig. 5). For this population $b_{f,obs}$ is smaller (-5.22) than $b_{f,opt}$ (-3.90) suggesting that plants flowered at a larger size than the optimal flowering strategy (Fig. 5). However, it is noticeable that it is the only population with both λ_{obs} and λ_{opt} greater than 1, in total disagreement with growth rates estimated by MPMs (Table 2). In the largest populations (E1 and E2) $b_{f,obs}$ was the most similar to the optimal one (Fig. 5). For most populations the gradient of selection was close to zero due to the negligible shift between the estimated intercept and the optimal one (Table 2). The smallest population (Cr) had the highest gradient of selection ($\beta = 0.031$, Table 2).

3.2.3 Changes in the optimal flowering strategy per population over two periods of 11 years

Dividing the demographic survey in two periods allowed to test whether the shift ($b_{f,opt} - b_{f,obs}$), the optimal fitness and the gradient of selection changed over time for each population. The observed growth rates λ_{obs} are similar to the optimal values λ_{opt} (Table 3, Appendix 3). A decrease in optimal fitness was observed for most populations, but was significant only for Cruzade (from 1.098 to 0.932, $p = 0.04$, Table 3 and Appendix 3). The decline in optimal fitness in Cruzade was associated with a decrease in survival probability, since the intercept of the survival function decreased from -2.99 to -3.91 ($p = 0.006$). The difference between the estimated intercept ($b_{f,obs}$) and the optimal one ($b_{f,opt}$) was not significantly different between the two periods for all populations ($p > 0.05$, Appendix 3). The gradient of selection β was not significantly different between periods for all populations ($p > 0.05$).

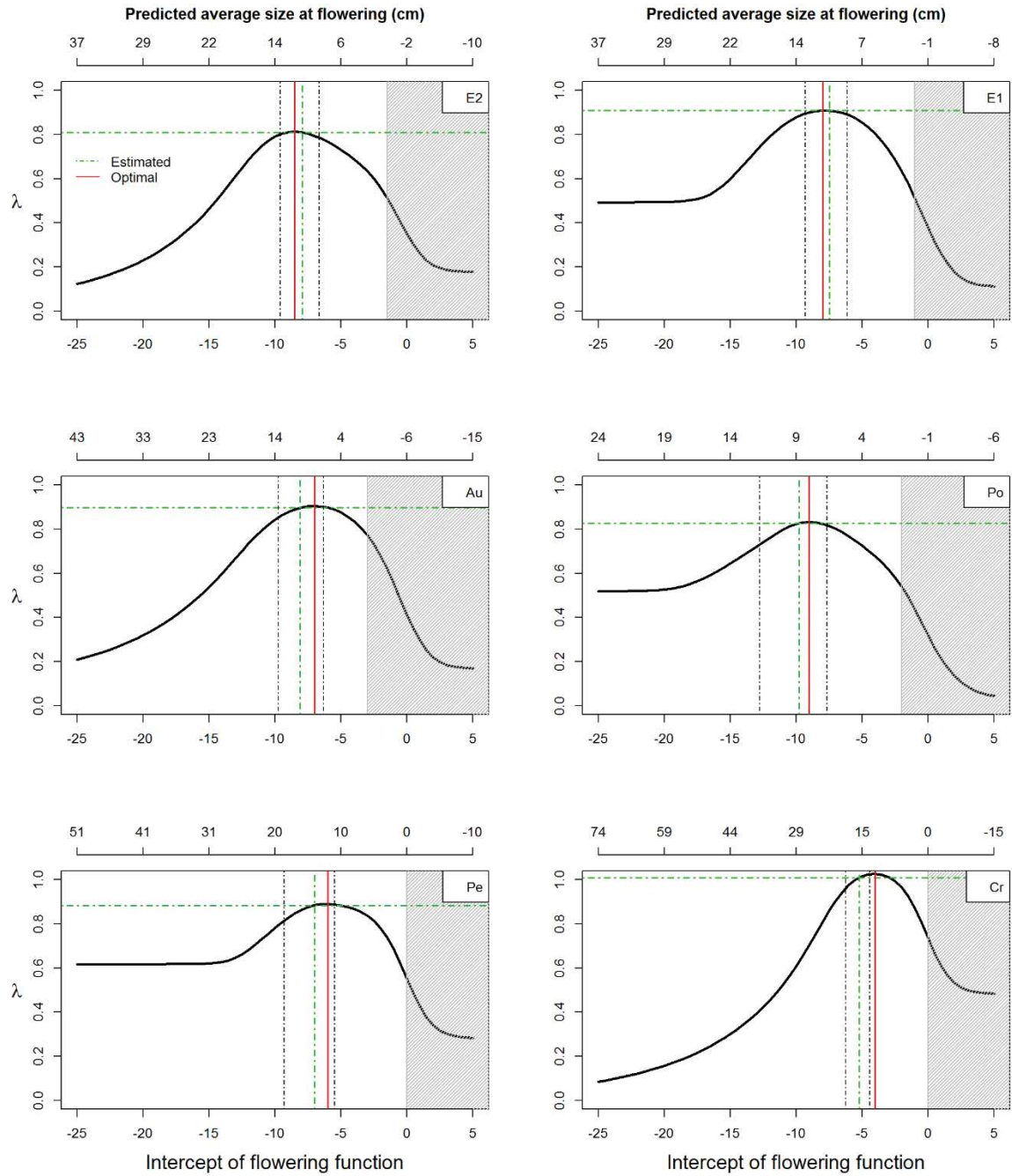


Figure 5: Fitness landscape per population that represents the population growth rate λ as function of the intercept of the flowering probability function (b_f). The estimated value (dashed green line) represents the value obtained for each population over the 22-year period, while the optimal one represents the value of b_f corresponding to the maximum of lambda (red line). The 95% confidence intervals of the estimated intercept are given by the dashed black lines. The gray rectangle corresponds to the negative values of the predicted average size (see text).

Table 3: Summary of analyses of fitness landscape over two successive periods (1995-2005, 2006-2016) for each population. The observed and the optimal population growth rates are given by λ_{obs} and λ_{opt} respectively, the shift ($b_{f,\text{opt}} - b_{f,\text{obs}}$) represents the difference between the optimal and the estimated intercept of flowering function and β indicates the gradient of selection.

Period	λ_{obs}		λ_{opt}		$b_{f,\text{opt}} - b_{f,\text{obs}}$		β	
	95-05	06-16	95-05	06-16	95-05	06-16	95-05	06-16
Enferret2	0.838	0.750	0.840	0.753	-0.352	-0.843	-0.008	-0.011
Enferret1	0.972	0.849	0.973	0.850	-0.331	-0.260	-0.005	-0.005
Auzils	0.912	0.941	0.915	0.957	0.618	1.429	0.008	0.009
Portes	0.860	0.765	0.861	0.771	1.006	-0.886	0.004	-0.013
Peyral	0.910	0.875	0.912	0.877	0.852	0.569	0.007	0.011
Cruzade	1.069	0.931	1.098	0.932	1.435	0.510	0.046	0.009

3.3 Analyses when pooling individuals across populations

3.3.1 Temporal trend in the flowering strategy and the impact of climatic factors

As we obtained similar results across populations, yearly fitness landscapes were calculated when pooling individuals across all populations, excluding individuals from the Cruzade population that behaved differently in most of the previous analyses. The yearly average size at flowering showed a significant increase trend over the 22-year period ($p = 0.008$, Fig. 6). The observed trend of yearly average age at flowering over time (2001-2016) was not significant ($p > 0.09$, Fig. 6). However, the predicted mean size at flowering corresponding to the optimal flowering strategy did not show a significant temporal trend over the study period ($p > 0.9$, Fig. 6). The optimal population fitness (λ_{opt}) showed a high inter-annual variation ($\text{CV} = 0.34$) ranging from 0.378 (2009-2010) to 1.229 (2012-2013), however no significant temporal trend was found ($p > 0.7$, Fig. 6). A non-significant increase over time was found in the difference between the estimated b_f and the optimum one ($p > 0.2$, Fig. 6). The gradient of selection β varied around zero by ranging from -0.04 (2015-2016) to 0.05 (2008-2009) and did not show a significant trend over time ($p > 0.9$, Fig. 6).

3.3.2 Effects of climatic variables

The daily mean temperature influenced positively the average size at flowering ($R^2 = 0.23$, $p = 0.02$, Fig. 7), but no significant effect was detected for age at flowering ($p > 0.05$). The predicted mean size at flowering corresponding to the optimal flowering strategy increased significantly with increasing mean daily temperature ($R^2 = 0.49$, $p = 0.002$, Fig. 7), but the optimal fitness ($\log \lambda_{\text{opt}}$) decreased significantly with increasing the mean daily temperature ($R^2 = 0.36$, $p = 0.01$, Fig. 7). The difference between the estimated intercept of flowering function and the optimum one decreased significantly with increasing daily mean temperature ($R^2 = 0.49$, $p = 0.005$, Fig. 7), suggesting that for high temperature plants should flower at even more larger size than the observed one to optimize the population fitness. Accordingly, the gradient of selection β decreased significantly to negative values with the increase of daily mean temperature ($R^2 = 0.27$, $p = 0.03$, Fig. 7). The number of wet days was not correlated neither with mean size at flowering nor age at flowering ($p > 0.05$) but was only significantly and positively correlated with the optimal fitness ($\log \lambda_{\text{opt}}$, $R^2 = 0.39$, $p = 0.01$, Fig. 7). This climatic variable was not correlated with neither ($b_{f,\text{opt}} - b_{f,\text{obs}}$) nor the gradient of selection β ($p > 0.05$).

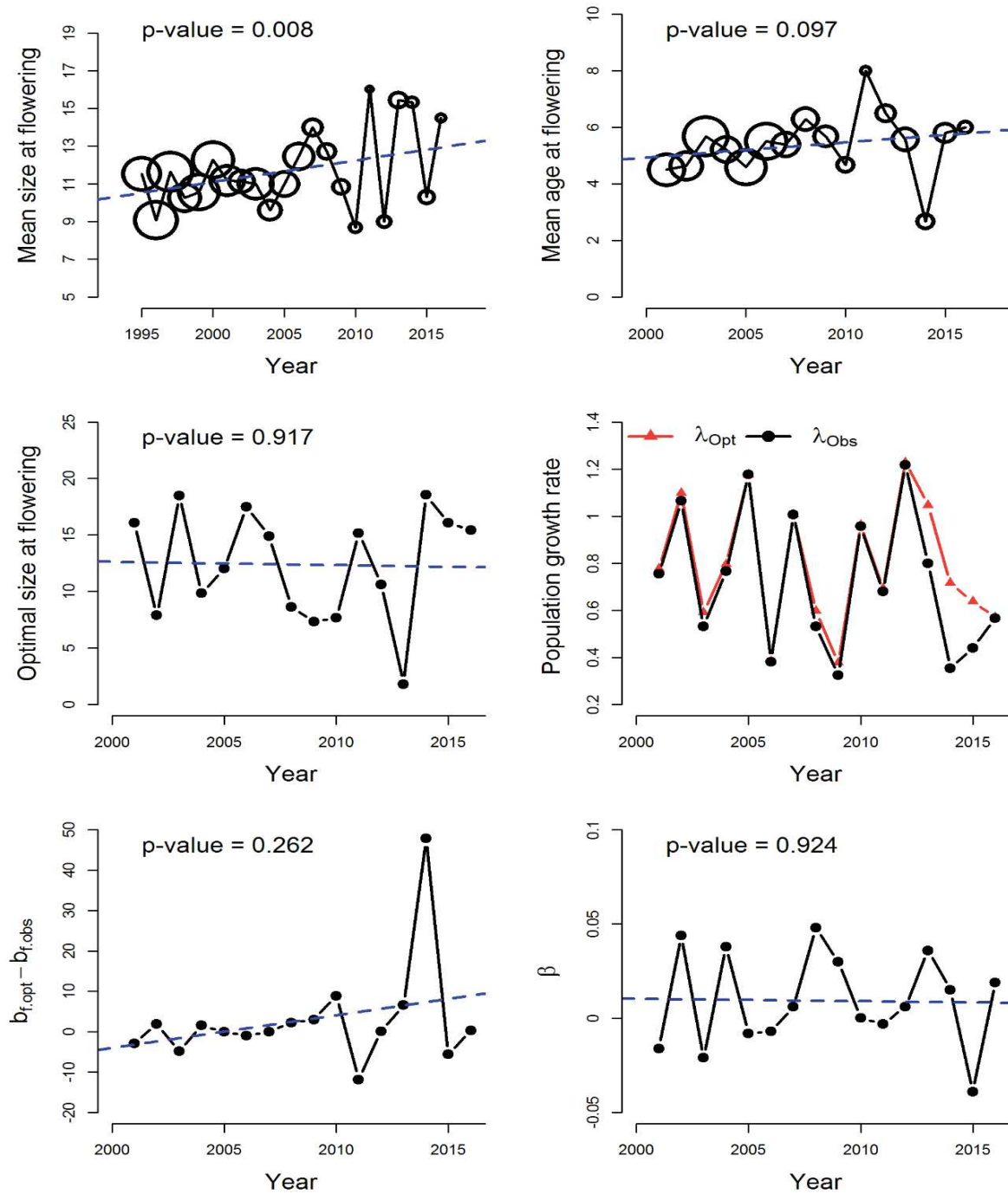


Figure 6: Temporal trend in the observed mean size and mean age at flowering (size of circle indicates the yearly number of individuals), the optimum size at flowering, the optimum and the observed population growth rates, the difference between the optimum and the estimated intercept ($b_{f,opt} - b_{f,obs}$, see text) and the gradient of selection β .

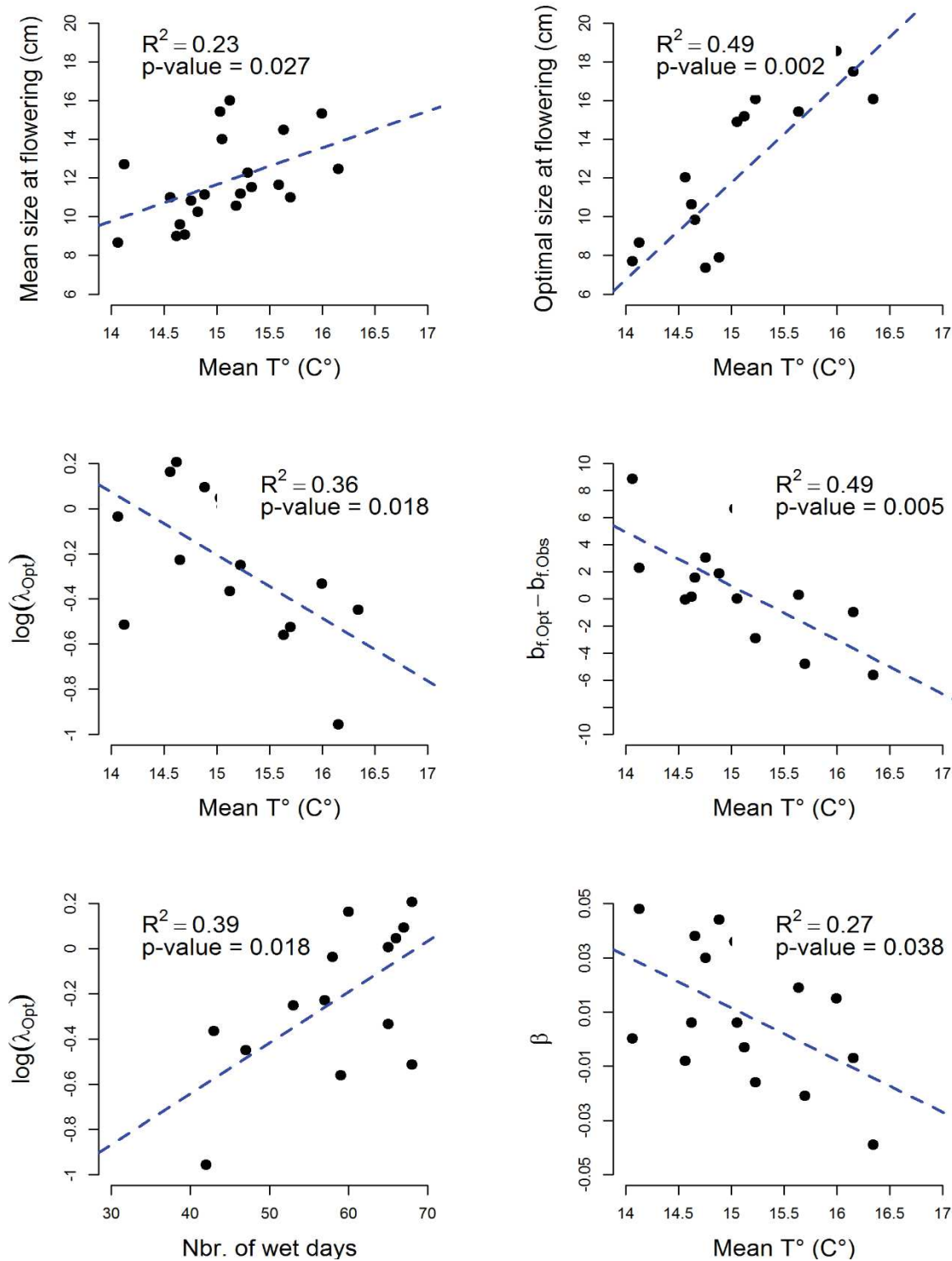


Figure 7: The effect of climatic variables on the observed and the predicted (optimal) size at flowering, the optimum population growth rate, the difference between the observed and the estimated intercept ($b_{f, opt} - b_{f, obs}$) and the gradient of selection β . Only significant effects are presented in this figure. The climatic variables are calculated as the average mean daily temperature and the average number of wet days (with rainfall > 1 mm) for the period from March t to February $t+1$. The value of R^2 indicates the r-squared obtained from models.

3.3.3 Predictions under future climate change

Climatic variables were included in the IPM kernel to predict population fitness under climate change. The mean daily temperature had a significant negative effect in the survival model ($p < 0.001$) but the number of wet days had a positive effect both on survival and growth ($p < 0.001$ and $p = 0.02$, respectively, Appendix 4). The RCP4.5 scenario predicted a considerable increase in the mean daily temperature for the period 2070-2099 (16.39 °C) compared to the study period (15.13°C). The number of wet days should increase in the future (68.8 days) compared to the study period (48.6 days). Under the current climatic conditions, the estimated intercept b_f was not significantly different from the optimum one and the flowering strategy showed a weak selection toward the optimum ($\beta = 0.003$, blue points (+) in Fig. 8, see also Appendix 2). Under the future climate scenario, the optimal population fitness (λ_{opt}) may decrease from 0.885 (1995-2016) to 0.717 (2070-2099, Fig. 8). Moreover, the optimal flowering strategy under future climate scenario was significantly different from the current estimated flowering strategy ($\text{CI}_{95\%}(b_{\text{obs}}) = (-8.69, -7.21)$, $b_{\text{opt}} = -9$, Fig. 8). Consequently, the predicted average size at flowering that corresponds to the optimal flowering strategy may increase in future from 11.67 cm to 14.04 cm (Fig. 8). Therefore, plants should flower at larger size than the observed one to maximize population fitness. Similarly to the current scenario, populations showed a weak selection toward the optimal flowering strategy in the future with a gradient of selection near to zero ($\beta_{2070-2099} = -0.015$).

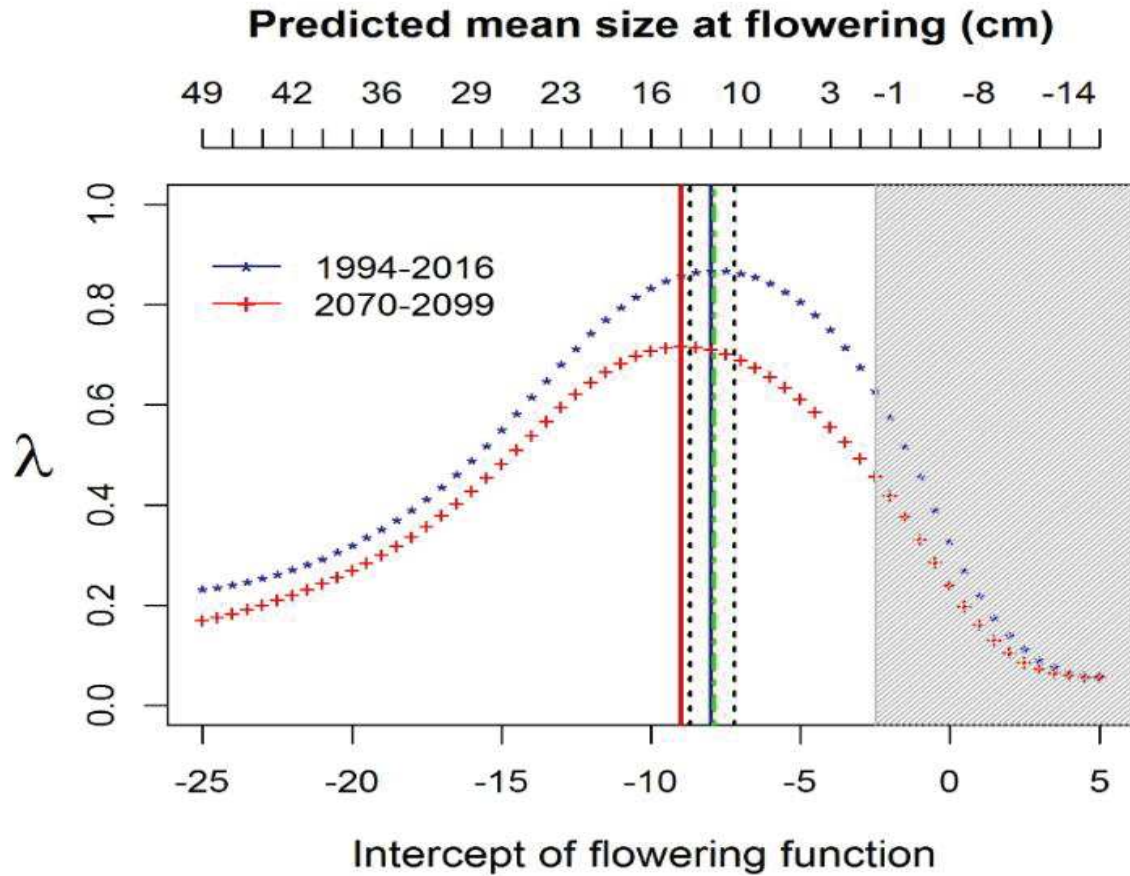


Figure 8: Prediction of population fitness landscape under future climate scenario. The blue symbols (*) represent the present flowering strategy and the red ones (+) represent the future flowering strategy. The continuous vertical blue and red lines correspond to the optimal values for the current and the future flowering strategies, respectively. The dashed green line corresponds to the estimated intercept that coincided with the optimal one in the current flowering strategy. Confidence intervals (95%) are given by the dashed black lines. The gray rectangle indicates the negative values of the predicted size at flowering.

4. Discussion

4.1 Variation in life history traits among populations

Our study reported significant variation in mean size and age at flowering among populations. Consistently, Beltrame (2007) also documented phenotypic variation among populations for age and size at flowering using a classical common garden experiment. A negative correlation was detected between size and age at flowering at the population level. However, this pattern was not observed at the individual level ($p > 0.05$, $N = 178$, when including the population effect in the model). As our data have been collected in natural populations, we cannot distinguish between phenotypic variation due to environmental variations among populations, and genetic differentiation. A study performed on biotic and abiotic ecological characteristics failed to detect any significant environmental differentiation among populations (Imbert, unpublished data). On the other hand, previous studies performed in controlled conditions on *Centaurea corymbosa* reported genetically based variations among populations (Petit et al., 2001; Riba et al., 2005).

Survival of vegetative plants was not correlated with neither size nor age at flowering ($p > 0.45$) contrary to several studies showing that populations with high adult survival are more likely to express delayed flowering (e.g. Lesica and Young, 2005; Reinartz, 1984; Wesselingh et al., 1997). Other studies showed that large flowering-size should be favored in populations with low seedling survival (De Jong et al., 2000; Kachi and Hirose, 1985; Klinkhamer et al., 1996; Stearns and Koella, 1986). We did not detect such a pattern since seedling survival was not correlated with size at flowering ($p > 0.87$). However the emergence rate, calculated as the total number of seedlings emerged over the number of capitula, was significantly correlated with the mean size at flowering per population (Spearman's $\rho = -0.88$, $p = 0.01$). This suggests that flowering at larger size (and thus produce more capitula) is selected in populations with low emergence rate (see also appendix 5). Several factors are contributing to a low germination rate such as a low fecundity due to a low attraction of pollinators in such a self-incompatible species (Kirchner et al., 2005). Increasing size of flowering plants participates to increase pollinator attraction. Moreover, increasing size allows to produce seeds with greater viability and thus increases the emergence rate in such rocky habitats which are characterized by low germination success (Colas et al., 1997, 2001; Kirchner et al., 2005).

Individual growth curve showed that size of flowering plants increases until a given age, after which, individual size became approximately constant (see orange curve in Fig. 4). The constancy in size for older plants can be explained by the fact that plants, at a given age, invest their energy in flowering process, and allocate resources to underground structures such as roots. So leaf size decreases since flowering decision is made several months before plants actually flower (Klinkhamer et al., 1987). This pattern was observed for other monocarpic plants since the relative growth rate usually declines with plant diameter for old individuals (Kachi and Hirose, 1985; Rees et al., 1999; Williams et al., 2015). Therefore, plants should wait for attaining the physiological capacity to reproduce, however they should not wait too long since mortality risk increases, moreover plant size attains a plafond after a given age (see orange curve in Fig. 4).

4.2 IPM kernel diagnostic

The stable flowering-size distribution and the predicted mean size at flowering are powerful tools to compare the IPM outputs with the observed data and so to verify the consistence of the used model (Childs et al., 2003; Rees and Rose, 2002). Our model showed a good accuracy to fit population dynamics since both the stable flowering-size distribution and the predicted mean size at flowering were in excellent agreement with the observed data. Moreover, comparison of the population growth rate estimated using the IPM approach and the ones from the Matrix Projection Models (MPMs) outputs showed again a good agreement between the two approaches. Indeed, yearly population growth rates obtained from the IPM model were highly correlated to the ones obtained using MPMs (Fig. 2), moreover the total population growth rate (pooled data over 22 years) was similar to the one obtained using MPMs ($\lambda_{IPMs} = 0.884$, $\lambda_{MPMs} = 0.881$). In contrast, estimations of λ_{MPMs} for each population separately were not correlated with λ_{IPMs} ($p = 1.00$, Table 2). These results are consistent with previous studies since, for small datasets, MPMs produced a higher bias and variance in estimates of population growth rate than IPMs (Ramula et al., 2009). The bias in estimated growth rates depends both on the magnitude of vital rates, the matrix dimensionality and the number of individuals in each class (Ramula et al., 2009). Moreover, we found that MPMs underestimated population growth rates in comparison to IPMs with small datasets (single populations, Table 2). Indeed, perennial species are characterized by low seedling survival. Thus, seedling class is represented by a reduced number of individuals, creating parameterization problems. Survival parameters are then underestimated in MPMs leading to an underestimation in population growth rates

(Ramula et al. 2009). However, the direction of bias can differ among populations (see for example Fiske et al. (2008))

As for previous studies in *Centaurea corymbosa* (see in particular Hadjou Belaid et al. 2018), population growth rates were all lower than 1, except for the smallest population Cruzade, which showed a higher growth rate than the one obtained using MPMs. However, we cannot reject the importance of the sampling error for this population because of the small size of this population (number of flowering plants in permanent plots per year ranged from 1 to 36 with average of 8.3). Furthermore, the recruitment rate is clearly overestimated since we used the same rate for all populations (0.417), while the recruitment rate for Cruzade was 0.23.

Individual size is commonly included in IPMs to describe population demography of monocarpic plants species (Jongejans et al., 2011; Kuss et al., 2008; Metcalf et al., 2003; Rees and Rose, 2002; see Table 1 in the general introduction). In the present paper, demographic functions were fitted using plant size at the pre-breeding census since measurement of individual's size at the reproductive stage was not trivial. Indeed, at the flowering stage plants produce reproductive stems which lead to a change in the plant morphology. This phenomenon was observed in several monocarpic plant species, such as *Campanula thyrsoides* (Kuss et al., 2008), where a time-lagged IPM was used allowing to demographic transitions to depend on the individual size either in the current year or the year before. Such approach seems more natural, but it leads to a more complicated model (Rees et al., 2014). Alternatively, if there are multiple censuses per year (as the case in our demographic survey), the additional measurements can inform the construction of the kernel (Rees et al., 2014). Multiple census mean that we have the choice to decide when we are going to project population's state and which census point to use, e.g., spring to spring or summer to summer. The kernels would be qualitatively different, but the resultant dynamics would be essentially the same (Rees et al., 2014). Indeed, our results showed that projecting population based on different time-steps, June-June in MPMs and March-March in IPMs, produced population growth rates highly correlated ($\rho_s = 0.67, p = 0.008$, Fig 2). Therefore, multiple census demographic survey is crucially requested since that allows collecting additional information to accurately fit integral projection models particularly in monocarpic plant species.

The evolutionary stable strategy is a powerful tool to predict how the population fitness varies with a life-history trait (Childs et al., 2004; Metcalf et al., 2003; Rees and Rose, 2002). In several studies, the evolutionarily stable flowering strategy was calculated by incorporating

the density dependence at the recruitment stage (Childs et al., 2003; Rees and Rose, 2002; Rose et al., 2002). In a constant environment, an evolutionary stable flowering strategy corresponds to the strategy that maximizes the population fitness when there is no density effect on population growth rate (Mylius and Diekmann, 1995). In *Centaurea corymbosa*, there is no evidence for density dependence at this stage because of the low number of plants. This pattern is probably consistent over plant species occurring on cliffs. Microsite qualities are probably the most important determinant of seedling survival (Matthes and Larson, 2006). The only evidence for density dependence in *Centaurea corymbosa* is that the reproductive success was positively related to local density of flowering plants (Colas et al., 2001; Kirchner et al., 2005). Indeed, as the species is self-incompatible, fecundity depends on the pollinator visitation which is related to the density of flowering plants (Kirchner et al., 2005). Moreover, paternity analyses showed that limited mate availability affected negatively the reproductive success (Hardy et al., 2004). These genetic results suggest that reproductive success in *C. corymbosa* may be affected by local density and population size. However, such positive effect was relatively weak, and highly variable. Therefore, the impact of density dependence was not included in our IPMS models, as for the MPM approach (Hadjou Belaid et al. 2018). Thus, we can suggest that the optimal flowering strategy in our IPMs may be considered as an ESS. However, an explicit study should be developed to better understand how local density influences the different demographic parameters of *C. corymbosa*, and so population growth rate in order to incorporate its effect in models for future studies.

4.3 Fitness landscape per population

Predicting the average size at flowering that corresponds to each flowering strategy (evolving b_f) allowed to clearly visualize and interpret the fitness landscape (Williams et al., 2015). This able us also to exclude size intervals which were biologically impossible such as negative values of plants size or values larger than 35 cm which have been rarely observed during the demographic survey period. Fitness landscape was asymmetric for some populations since decrease in population growth rate was more dramatic when plants flower at larger size than the optimal flowering strategy (e.g. E2, Fig. 5). This pattern is commonly observed in monocarpic plant species since mortality risk increases with time requested to reach larger size (e.g., *Carlina vulgaris*, Childs et al., 2004; *Oenothera glazioviana*, Rees and Rose, 2002). In contrast, in *Cynoglossum officinale* (De Jong et al., 1989), the fitness penalty of flowering at large size was relatively small due to high survival probability for adult individuals. In fact, for species growing in rocky habitat such as *C. corymbosa*, adult individuals should reduce growth

in size to survive face to warm conditions. Indeed, such cliff-dwelling species do not have a deep root system ensuring access to water over dry periods, moreover in rocky habitat, soils have a very low water capacity (Lavergne et al., 2004; Ruiz-Sinoga et al., 2012; Silva et al., 2015).

Both when pooling data over populations, and for each population, except for Cruzade, the estimated intercept b_f was not significantly different from the optimal one, suggesting that the estimated flowering strategy optimize the population fitness. Such a conclusion has already been obtained in other monocarpic plants (e.g. Rees and Rose, 2002). Selection pressure was mostly near to zero either when pooling data and for each single population particularly for the largest populations. The weak selection pressure is a consequence of the observed flowering strategy being close to the optimal strategy.

Cruzade population had a particular fitness landscape, and plants significantly flowered at a larger size than the optimal one (Fig. 5). Considering Cruzade is the smallest population of the species, this result is consistent with several studies, showing small populations are more likely to be locally maladapted than large ones because of drift (Franks et al., 2014; Leimu and Fischer, 2008; Willi et al., 2006). Cruzade had moreover a higher gradient of selection than larger populations (Table 2). However, genetic drift in small population size has a strong influence on population fitness by reducing the benefit and the efficacy of selection (Lande, 1988; Leimu and Fischer, 2008; Willi et al., 2006). Such small populations are predicted to have a reduced potential to adapt to environmental change which can substantially increase the extinction probability of populations due to their inability to respond to selection (Lande, 1988; Willi et al., 2006).

4.4 Changes in the flowering strategy per population over two periods of 11 years

At the population level, we preferred to examine the temporal change in the flowering strategy based on two successive periods rather than the yearly variability, because model parameters for each year can be poorly estimated due to the reduced sample size per year (Metcalf et al., 2015; Morris and Doak, 2002). Thus, our large and continuous dataset is a unique opportunity to compare life-history traits between temporal periods. From 1994 to 2016, the average mean daily temperature slightly increased from 15.09°C to 15.17°C while the average number of wet days decreased from 61 days to 58 days, however the inter-annual variability increased in the second period with more extreme climatic events in the recent

period. The weak change in climatic variables over the two periods can probably explain the fact that overall populations did not show a remarkable change in the fitness landscape (Appendix 3). Optimal population fitness decreased only for Cruzade in consequence of the high mortality for small plants in the second period which is likely due to extreme warm years. This is consistent to our previous study since high temperature and low number of wet days impacted reduced dramatically both survival, flowering probability and fecundity of *C. corymbosa* individuals and particularly during summer (Hadjou Belaid et al., 2018).

4.5 Temporal trend in the flowering strategy and effect of climate

Inter-annual variation in the flowering strategy using IPM approach is rarely investigated (see Table 1 in the general introduction). This allowed to analyze both the trend over time and the impact of climate variables. Yearly mean size at flowering showed an increasing trend over the study period. This is consistent with the temporal increase observed in the difference between the estimated intercept and the optimal one showing that plants flower at larger size than the optimal flowering strategy, however this difference was not significant. Consequently, no trend in the gradient of selection was observed. This can be due to the non-significant trend in climate variables over the study period. Remarkably, loss in population fitness ($\lambda_{\text{opt}} - \lambda_{\text{obs}}$) did not show any clear trend over years suggesting that the phenotypic change in the life-history trait (size at flowering) did not reduce the population fitness. Therefore this change may not be considered as phenotypic maladaptation (Olivieri et al., 2016).

As expected, the effect of temperature was higher than the effect of the number of wet days on population fitness landscape accordingly with the previous study (Hadjou Belaid et al., 2018). For higher mean daily temperature, the yearly mean size at flowering increased, however the yearly mean age at flowering did not vary with climatic variables. This is probably due to the fact that, during warm years, only the largest plants are able to flower, which is consistent with the negative effect of temperature on flowering probability showed in our previous study (Hadjou Belaid et al., 2018). Warming and drought decreased the optimal fitness (and thus the observed one) which is coherent with the detected significant effect of these climatic variables on population growth rates obtained using MPMs (Hadjou Belaid et al., 2018). The negative effect of temperature on the difference between the estimated intercept and the optimal one suggests that, during warm years, plants should flower at even more larger size than the observed one to optimize fitness. Increasing flowering-size leads to an increase in the expected number of seeds and probably enhance the quality of seeds which may in turn increase the

germination rate (De Jong et al., 1989). Moreover, a larger size at flowering can be favored by an increase in fecundity through increasing pollination rate in larger individuals (Marco and Silvertown, 2014). Eventually, during warm years, the observed size at flowering increased following the same direction as the predicted (optimal) size at flowering showing no loss in fitness ($\lambda_{\text{opt}} - \lambda_{\text{obs}}$) suggesting that populations are likely to be phenotypically adapted to warm conditions (Olivieri et al., 2016; Turner et al., 2015).

4.6 Predictions under climate change

Regional climate model (scenario RCP4.5) predicted large increase in temperature for the Mediterranean area, however contrary to some climate models (Christensen et al., 2007; Ruffault et al., 2014) the number of wet days is predicted to increase compared to the study period. The overestimation of precipitation in RCMs is a well-known problem for areas close to the Mediterranean Sea (Gao and Giorgi, 2008; Ruffault et al., 2014). Thus, consequences of climate change on *C. corymbosa* populations may be more dramatic than the one predicted in the current study. Integral projection models are powerful tools to predict the effect of the climate change on population fitness by directly including the climatic factors as covariates in the models used to construct demographic functions (Williams et al., 2015). Thus, the climatic factors have been presented as parameters in the IPM kernel. Predicted flowering strategy under future climate scenario was totally consistent with the observed response during the study period contrary to results obtained for an orchid species (Williams et al., 2015) since results for optimal flowering size under climate scenarios were opposite to the observed plastic responses. To our knowledge, studies are rarely developed to examine the response of life-history strategies to climate changes (Williams et al., 2015). In *C. corymbosa*, the future climate scenario decreased the optimal population fitness and increased the optimal size at flowering. Therefore, under the current flowering strategy, populations are likely to be maladapted to future climate scenario. However, the observed size at flowering showed an increase responding to high temperature and over years. Consequently, this phenotypic response can allow maintaining the population fitness and so to persistence of *C. corymbosa* under future climate change.

Bibliography

- Beltrame, C. (2007). Problèmes posés par le concept d'espèce en biologie de la conservation : exemple des centaurees de la section *Maculosae* dans les régions méditerranéennes et alpines de l'Europe occidentale.
- Childs, D.Z., Rees, M., Rose, K.E., Grubb, P.J., and Ellner, S.P. (2003). Evolution of complex flowering strategies: an age- and size-structured integral projection model. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 1829–1838.
- Childs, D.Z., Rees, M., Rose, K.E., Grubb, P.J., and Ellner, S.P. (2004). Evolution of size-dependent flowering in a variable environment: construction and analysis of a stochastic integral projection model. *Proc Biol Sci* 271, 425–434.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, R., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.K., Laprise, R., et al. (2007). Regional climate projections. In *Climate Change, 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, University Press, Cambridge, (Cambridge University Press), pp. 848–940.
- Colas, B., Olivieri, I., and Riba, M. (1997). *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: A demographic and genetic study. *PNAS* 94, 3471–3476.
- Colas, B., Olivieri, I., and Riba, M. (2001). Spatio-temporal variation of reproductive success and conservation of the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Biological Conservation* 99, 375–386.
- Cotto, O., Wessely, J., Georges, D., Klonner, G., Schmid, M., Dullinger, S., Thuiller, W., and Guillaume, F. (2017). A dynamic eco-evolutionary model predicts slow response of alpine plants to climate warming. *Nat Commun* 8.
- De Jong, T., Klinkhamer, P., Geritz, S., and Vandermeijden, E. (1989). Why Biennials Delay Flowering - an Optimization Model and Field Data on *Cirsium-Vulgare* and *Cynoglossum-Officinale*. *Acta Bot. Neerl.* 38, 41–55.
- De Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L., and Heiden, J.L.H. de (2000). The evolution of generation time in metapopulations of monocarpic perennial plants: some theoretical considerations and the example of the rare thistle *Carlina vulgaris*. *Evolutionary Ecology* 14, 213–231.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P., and Dixon, P.M. (2000). Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology* 81, 694–708.
- Ellner, S.P., and Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *Am. Nat.* 167, 410–428.
- Fiske, I.J., Bruna, E.M., and Bolker, B.M. (2008). Effects of Sample Size on Estimates of Population Growth Rates Calculated with Matrix Models. *PLOS ONE* 3, e3080.
- Franks, S.J., Weber, J.J., and Aitken, S.N. (2014). Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evol Appl* 7, 123–139.
- Fréville, H., Justy, F., and Olivieri, I. (2001). Comparative allozyme and microsatellite population structure in a narrow endemic plant species, *Centaurea corymbosa* Pourret (Asteraceae). *Molecular Ecology* 10, 879–889.

- Fréville, H., Colas, B., Riba, M., Caswell, H., Mignot, A., Imbert, E., and Olivieri, I. (2004). Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85, 694–703.
- Hadjou Belaid, A., Maurice, S., Fréville, H., Carbonell, D., and Imbert, E. (2018). Predicting population viability of the narrow endemic Mediterranean plant *Centaurea corymbosa* under climate change. *Biological Conservation* 223, 19–33.
- Hardy, O.J., González-Martínez, S.C., Fréville, H., Boquien, G., Mignot, A., Colas, B., and Olivieri, I. (2004). Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae) I. Pattern of pollen dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 17, 795–806.
- Hesse, E., Rees, M., and Müller-Schärer, H. (2008). Life-History Variation in Contrasting Habitats: Flowering Decisions in a Clonal Perennial Herb (*Veratrum album*). *The American Naturalist* 172, E196–E213.
- Imbert, E. (2006). Dispersal by ants in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae): What is the elaiosome for? *Plant Species Biology* 21, 109–117.
- Jongejans, E., Shea, K., Skarpaas, O., Kelly, D., and Ellner, S.P. (2011). Importance of individual and environmental variation for invasive species spread: a spatial integral projection model. *Ecology* 92, 86–97.
- Kachi, N., and Hirose, T. (1985). Population Dynamics of *Oenothera Glazioviana* in a Sand-Dune System with Special Reference to the Adaptive Significance of Size-Dependent Reproduction. *Journal of Ecology* 73, 887–901.
- Kirchner, F., Luijten, S.H., Imbert, E., Riba, M., Mayol, M., González-Martínez, S.C., Mignot, A., and Colas, B. (2005). Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* 111, 130–142.
- Kirchner, F., Robert, A., and Colas, B. (2006). Modelling the dynamics of introduced populations in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa*: a demo-genetic integration. *Journal of Applied Ecology* 43, 1011–1021.
- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J., and Meelis, E. (1987). Delay of Flowering in the “Biennial” *Cirsium vulgare*: Size Effects and Devernalization. *Oikos* 49, 303–308.
- Klinkhamer, P.G.L., de Jong, T.J., and Heiden, J.L.H. de (1996). An Eight-Year Study of Population Dynamics and Life-History Variation of the “Biennial” *Carlina vulgaris*. *Oikos* 75, 259–268.
- Knight, T.M., Barfield, M., and Holt, R.D. (2008). Evolutionary Dynamics as a Component of Stage-Structured Matrix Models: An Example Using *Trillium grandiflorum*. *The American Naturalist* 172, 375–392.
- Kuss, P., Rees, M., Ægisdóttir, H.H., Ellner, S.P., and Stöcklin, J. (2008). Evolutionary demography of long-lived monocarpic perennials: a time-lagged integral projection model. *Journal of Ecology* 96, 821–832.
- Lande, R. (1988). Genetics and Demography in Biological Conservation. *Science* 241, 1455–1460.
- Lavergne, S., Thompson, J.D., Garnier, E., and Debussche, M. (2004). The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107, 505–518.

- Leimu, R., and Fischer, M. (2008). A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *PLOS ONE* 3, e4010.
- Lesica, P., and Young, T.P. (2005). A demographic model explains life-history variation in *Arabis fecunda*. *Functional Ecology* 19, 471–477.
- Marco, D.E., and Silvertown, J. (2014). Size-Dependent Flowering in relation to Grazing in a Short-Lived Monocarpic Perennial.
- Matthes, U., and Larson, D.W. (2006). Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *Journal of Ecology* 94, 402–414.
- Menges, E. (2008). TURNER REVIEW No. 16. Restoration demography and genetics of plants: when is a translocation successful? *Australian Journal of Botany - AUST J BOT* 56.
- Menges, E.S. (2000). Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 51–56.
- Merow, C., Dahlgren, J.P., Metcalf, C.J.E., Childs, D.Z., Evans, M.E.K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R., and McMahon, S.M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods Ecol Evol* 5, 99–110.
- Metcalf, C.J.E., Rose, K.E., Childs, D.Z., Sheppard, A.W., Grubb, P.J., and Rees, M. (2008). Evolution of flowering decisions in a stochastic, density-dependent environment. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, 10466–10470.
- Metcalf, J.C., Rose, K.E., and Rees, M. (2003). Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends Ecol. Evol.* 18, 471–480.
- Michalakakis, Y., Charmantier, A., Gaillard, J.-M., Sorci, G., Tully, T., and Ronce, O. (2010). Evolution des traits d’histoire de vie. In *Biologie évolutive*, (Bruxelles: DE BOECK UNIVERSITE), pp. 339–386.
- Mylius, S.D., and Diekmann, O. (1995). On Evolutionarily Stable Life Histories, Optimization and the Need to Be Specific about Density Dependence. *Oikos* 74, 218–224.
- Olivieri, I., Tonnabel, J., Ronce, O., and Mignot, A. (2016). Why evolution matters for species conservation: perspectives from three case studies of plant metapopulations. *Evol Appl* 9, 196–211.
- Petit, C., Fréville, H., Mignot, A., Colas, B., Riba, M., Imbert, E., Hurtrez-Boussés, S., Virevaire, M., and Olivieri, I. (2001). Gene flow and local adaptation in two endemic plant species. *Biological Conservation* 100, 21–34.
- Rees, M., and Rose, K.E. (2002). Evolution of flowering strategies in *Oenothera glazioviana*: an integral projection model approach. *Proc Biol Sci* 269, 1509–1515.
- Rees, M., Sheppard, A., Briesse, D., and Mangel, M. (1999). Evolution of size-dependent flowering in *Onopordum illyricum*: A quantitative assessment of the role of stochastic selection pressures. *Am. Nat.* 154, 628–651.
- Rees, M., Childs, D.Z., and Ellner, S.P. (2014). Building integral projection models: a user’s guide. *J Anim Ecol* 83, 528–545.
- Reinartz, J.A. (1984). Life History Variation of Common Mullein (*Verbascum Thapsus*): I. Latitudinal Differences in Population Dynamics and Timing of Reproduction. *Journal of Ecology* 72, 897–912.

- Riba, M., Mignot, A., Fréville, H., Colas, B., Imbert, E., Vile, D., Virevaire, M., and Olivieri, I. (2005). Variation in dispersal traits in a narrow-endemic Plant species, *Centaurea corymbosa* Pourret. (Asteraceae). *Evol Ecol* 19, 241–254.
- Richard, L., and Edley, M.T. (1990). Transient Dynamics of Populations with Age- and Size-Dependent Vital Rates. *Ecology* 71, 1863–1870.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., and Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9, 981–993.
- Ruffault, J., Martin-StPaul, N.K., Duffet, C., Goge, F., and Mouillot, F. (2014). Projecting future drought in Mediterranean forests: bias correction of climate models matters! *Theor Appl Climatol* 117, 113–122.
- Ruiz-Sinoga, J.D., Garcia-Marin, R., Gabarron-Galeote, M.A., and Martinez-Murillo, J.F. (2012). Analysis of dry periods along a pluviometric gradient in Mediterranean southern Spain. *Int. J. Climatol.* 32, 1558–1571.
- Salguero-Gomez, R., Siewert, W., Casper, B.B., and Tielboerger, K. (2012). A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 367, 3100–3114.
- Silva, J.L., Mejías, J.A., and García, M.B. (2015). Demographic vulnerability in cliff-dwelling *Sonchus* species endemic to the western Mediterranean. *Basic and Applied Ecology* 16, 316–324.
- Stearns, S.C., and Koella, J.C. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40, 893–913.
- Turner, K.G., Fréville, H., and Rieseberg, L.H. (2015). Adaptive plasticity and niche expansion in an invasive thistle. *Ecol Evol* 5, 3183–3197.
- Wesselingh, R.A., Klinkhamer, P.G.L., Jong, T.J. de, and Boorman, L.A. (1997). Threshold Size for Flowering in Different Habitats: Effects of Size-Dependent Growth and Survival. *Ecology* 78, 2118–2132.
- Willi, Y., Van Buskirk, J., and Hoffmann, A.A. (2006). Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 433–458.
- Williams, J.L., Jacquemyn, H., Ochocki, B.M., Brys, R., and Miller, T.E.X. (2015). Life history evolution under climate change and its influence on the population dynamics of a long-lived plant. *J Ecol* 103, 798–808.

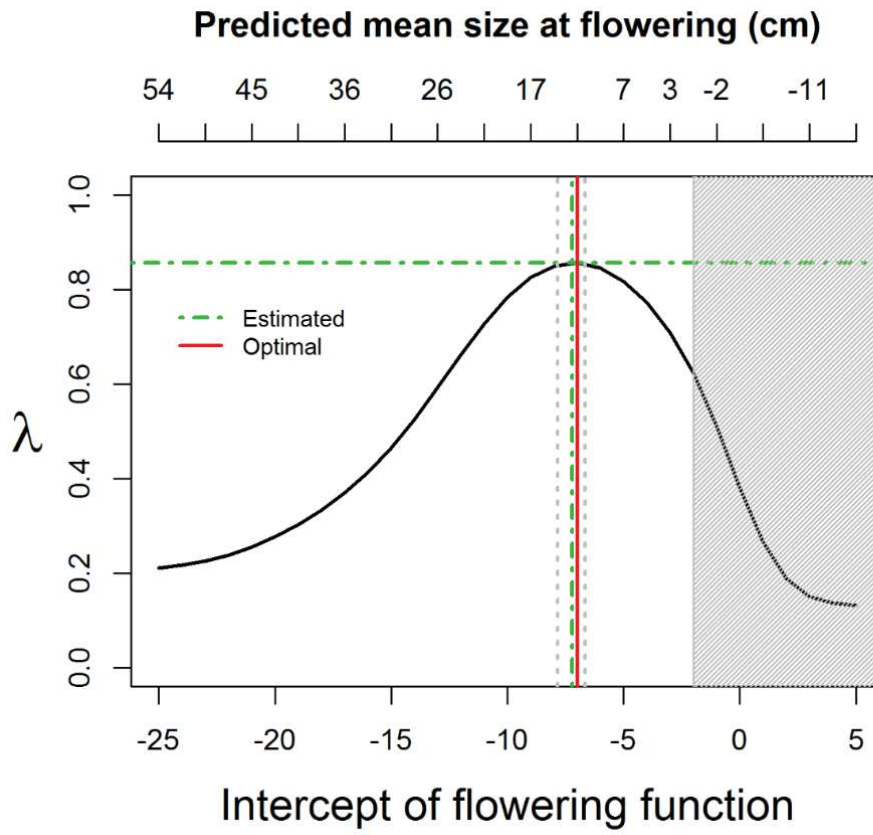
Appendices

Appendix 1: Summary of models selection used to fit demographic functions when pooling data across populations. Model selection was based on deviance analyses using a stepwise forward approach (*F-test* for linear models and χ^2 -*test* for logistic models) based on generalized linear models*. The number of observations (n) is given for each model, and *x*, *a* in the fitted model indicate, respectively, size and age. For each selected model are given the CI95% of parameters in parentheses.

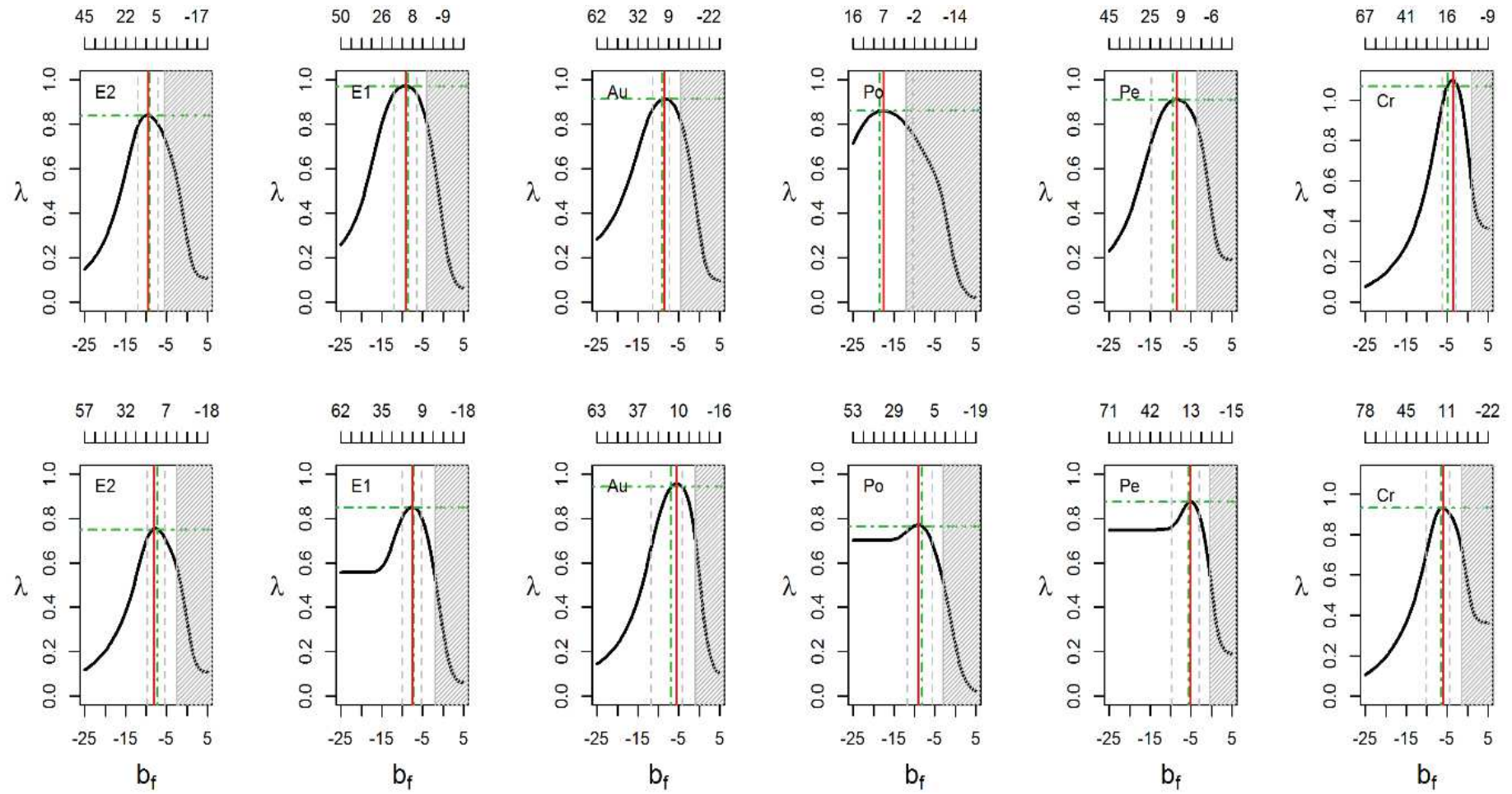
	Model	AIC	n	p-value
Survival (Binomial)	M ₀ : Null model	7512.4	5732	
	M ₁ : Srv ~ Size	6340.7	M ₀ , M ₁	<0.001
	M ₂ : Srv ~ Size+ Age	6301.9	M ₁ , M ₂	<0.001
	M ₃ : Srv ~ Size +Age+ Age ²	5598.1	M ₂ , M ₃	<0.001
	$\text{Logit (Srv)} = -2.52_{(-2.71,-2.35)} + 0.33_{(0.28,0.37)}x + 1.02_{(0.86,1.19)}a - 0.12_{(-0.14,0.10)}a^2$			
Growth	M ₀ : Null model	11859.5	2090	
	M ₁ : Size1 ~ Size	10046.6	M ₀ , M ₁	<0.001
	M ₂ : Size1 ~ Size + Size ²	10019.9	M ₁ , M ₂	<0.001
	M ₃ : Size1 ~ Size + Size ² + Age	8665.1	M ₂ , M ₃	<0.001
	M ₄ : Size1 ~ Size + Size ² + Age + Age ²	9962.1	M ₃ , M ₄	0.11
	$\text{Size1} = 1.78_{(1.55,2.01)} + 1.17_{(1.07,1.28)}x - 0.01_{(-0.02,-0.01)}x^2 - 0.27_{(-0.36,-0.19)}a$			
Flowering (Binomial)	M ₀ : Null model	1658.5	5968	
	M ₁ : Flr ~ Size	881.3	M ₀ , M ₁	<0.001
	M ₂ : Flr ~ Size + Age	619.2	M ₁ , M ₂	<0.001
	$\text{Logit (Flr)} = -7.90_{(-8.69,-7.21)} + 0.41_{(0.35,0.46)}x + 0.48_{(0.38,0.59)}a$			
Nr. Capitula	M ₀ : Null model	1984.1	217	
	M ₁ : Ncptl ~ Size	1901.5	M ₀ , M ₁	<0.001
	M ₂ : Ncptl ~ Size + Age	309.9	33 M ₂ , M ₃	0.54
	M ₃ : Ncptl ~ Size + Age ²	455.1	M ₂ , M ₄	0.52
	$\text{Ncptl} = -9.39_{(-16.85,-1.93)} + 3.32_{(2.67,3.96)}x$			

(*) The quadratic term in size factor has not been included in models explaining survival and the number of capitula since this is biologically not interpretable. The quadratic term in both size and age have also not tested in the model explaining flowering probability which is assumed to increase with both plant size and age.

Appendix 2: The optimal stable flowering strategy when pooling data across populations.



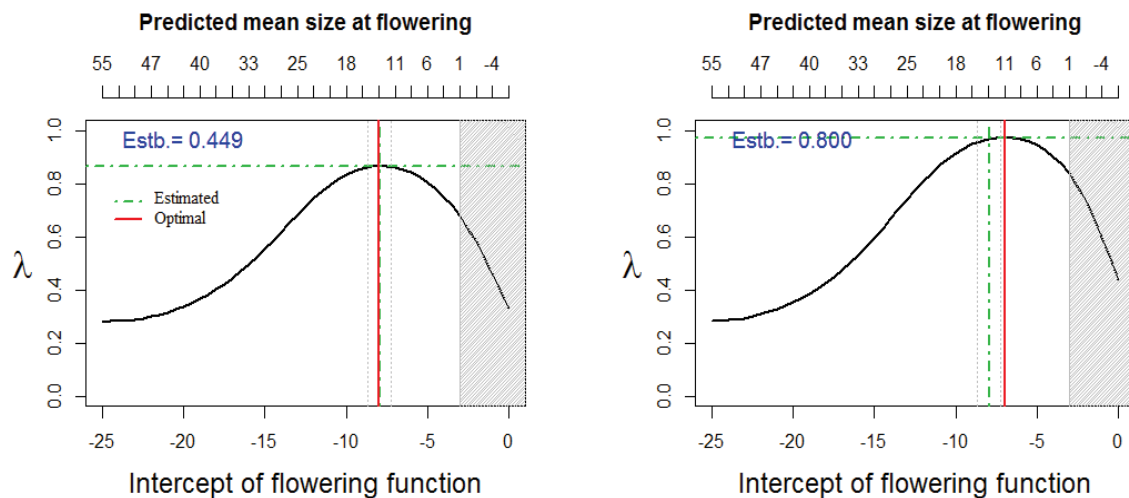
Appendix 3: The optimal flowering strategy per population over two periods of 11 years (1995-2005, 2006-2016 respectively for the first and the second range.



Appendix 4: Summary of models selection to test the effect of climatic variables on survival, growth and flowering probability functions used to construct IPM kernels when pooling data across populations. We denoted T° the yearly average daily temperature, calculated for the period from March t to February $t + 1$, and P the number of wet days (days with precipitation > 1 mm). Model selection was based on deviance analyses using a stepwise forward approach based on generalized linear models. The model without climatic factors corresponds to the one selected previously (see Appendix 1). Note that x , a in the fitted model indicate, respectively, size and age.

	Model	AIC		p-value
Survival	M ₀ : Model without climatic factors	5598.03		
	M ₁ : M ₀ +T [°]	5512.06	M ₀ , M ₁	<0.001
	M ₂ : M ₀ +T [°] + P	5497.23	M ₁ , M ₂	<0.001
	M ₃ : M ₀ +T [°] * P	5498.93	M ₂ , M ₃	0.591
	Logit (Srv) = $-2.52 + 0.33 x + 1.02 a - 0.12 a^2 - 0.59 T^\circ + 0.02 P$			
Growth	M ₀ : Model without climatic factors	8665.09		
	M ₁ : M ₀ + T [°]	8666.62	M ₀ , M ₁	0.492
	M ₂ : M ₀ + P	8661.78	M ₀ , M ₂	0.021
	M ₃ : M ₀ + T [°] *P	8665.73	M ₂ , M ₃	0.974
	Size1 = $0.95 + 1.17x - 0.01x^2 - 0.27a + 0.02 P$			
Flowering	M ₀ : Model without climatic factors	619.23		
	M ₁ : M ₀ + T [°]	621.09	M ₀ , M ₁	0.710
	M ₂ : M ₀ + P	621.20	M ₀ , M ₂	0.877
	Logit (Flr) = $-7.90 + 0.41x + 0.48a$			

Appendix 5: The optimal size at flowering decreased as the seedling establishment rate increased.



Chapitre 3

**Effet de la détectabilité des individus sur l'estimation des
paramètres démographiques chez *Brassica insularis* :
Construction de modèles de Capture-Recapture Multi-
états**

1. Introduction

L'estimation des paramètres démographiques et de la taille des populations devient compliquée lorsque les individus sont mobiles. Par exemple, chez les espèces animales la probabilité de détection est souvent inférieure à 1 due aux déplacements des individus qui compliquent l'analyse de la dynamique des populations (Alexander et al., 2009; Gimenez et al., 2012). Contrairement aux espèces animales, les individus des espèces végétales restent immobiles et devraient être détectés facilement. En dépit de la validité générale de cette affirmation, des «trous» de détection peuvent se produire lorsqu'une plante n'est pas détectée lors d'un ou plusieurs recensements, mais vue à la fois aux recensements précédant et suivant. Plusieurs sources d'incertitude peuvent mener à une détection incomplète des individus. De plus, il existe parfois une incertitude liée à la détermination de l'état (stade de vie) de l'individu même lorsque l'individu est détecté ou capturé.

Chez les espèces végétales, il y a au moins deux causes expliquant la détection incomplète des individus: la dormance, c'est-à-dire des périodes pendant lesquelles ils végètent par leurs parties souterraines (stolons, rhizomes, tiges souterraines, etc) ou l'erreur de l'observateur (Alexander et al., 2009; Shefferson et al., 2001). Par exemple, chez *Allium amplexans* (Amaryllidaceae; Hawryzki et al. 2011), une faible probabilité de détection a été observée due à la dormance prolongée sous forme de bulbe : plus de 70 % des plantes ont montré une période de dormance au cours de leur vie atteignant fréquemment deux ans (Hawryzki et al., 2011). C'est le cas aussi pour *Epipactis atrorubens* où le cycle de vie est caractérisé par un stade de vie hivernant (rhizome souterrain) qui peut se prolonger par une dormance végétative pendant plusieurs années (Hens et al., 2017). Chez d'autres espèces, la probabilité de détection était plutôt faible à cause d'une forte densité de végétation, comme c'est le cas chez *Asclepias meadii* (Alexander et al., 2009). A partir de données intégrant plusieurs espèces d'orchidées, Vogt-Schilb et al.(2016) ont montré que la détectabilité est positivement corrélée à la hauteur des plantes. Une autre cause possible de détection incomplète des individus est la suppression temporaire de l'état observable des plantes, par exemple par herbivorie.

Ignorer les faibles probabilités de détection peut conduire à des estimations biaisées des paramètres démographiques (Gimenez, 2008; Nichols et al., 1992). Par exemple les taux de survie peuvent être sous-estimés dans le cas où les individus non-observés sont considérés comme morts. Les modèles souvent utilisés dans de telles situations sont les modèles de

capture-marquage-recapture (CMR) qui prennent en compte les cas d'individus non-détectés et les considèrent comme des événements et non comme absence d'observation. Ces modèles sont devenus un outil central pour l'estimation des paramètres démographiques en biologie des populations (Choquet et al., 2013; Gaillard et al., 1986; Gimenez et al., 2012; Lebreton et al., 1992; Pradel, 1996, 2005; Shefferson et al., 2001). Les modèles CMR ont été appliqués principalement pour étudier des populations animales et sont très peu développés pour les espèces végétales (Fujiwara et Caswell, 2002; Nichols et al., 1992; Shefferson et al., 2001).

Les modèles CMR sont généralisés en modèles **multi-états** pour tenir compte des transitions des individus entre différents états (Brownie et al., 1993; Lebreton et Pradel, 2002; Lebreton et al., 1992; Nichols et al., 1992; Schwarz et al., 1993 ; voir Introduction générale 1.3). Les états peuvent être par exemple des sites géographiquement définis (modèle intégrant de la migration) ou des états physiologiques (Lebreton et Pradel, 2002). Ces modèles sont considérés comme des processus de Markov avec des données manquantes (Brownie et al., 1993). En effet, les probabilités de transition ne dépendent que du dernier état atteint par l'individu, et non du passé (Brownie et al., 1993; Lebreton et Pradel, 2002). Les individus seront considérés comme indépendants et chaque histoire de vie individuelle a une distribution multinomiale. Ces modèles sont fréquemment utilisés pour estimer la survie et les probabilités de transition entre états (Conn et Cooch, 2009; Henle et Gruber, 2017; Lebreton et al., 2009). L'estimation des paramètres est basée sur l'approche du maximum de vraisemblance (Fujiwara et Caswell, 2002; Lebreton et Pradel, 2002). Le modèle appartient alors à la grande classe des modèles produits-multinomiaux (Lebreton et al., 2009). Dans le cas où la population est structurée en stades de vie, donc caractérisée par une matrice de projection, les paramètres démographiques peuvent être estimés par les modèles capture-recapture (CR) multi-états et placés dans la matrice de projection (Conn et Cooch, 2009; Fujiwara et Caswell, 2002; Jurisch et al., 2013).

Nous nous intéressons dans cette étude à la plante pérenne *Brassica insularis* qui est une espèce endémique de la région méditerranéenne et qui représente un bon exemple d'espèce où l'observation des individus n'est parfois pas assurée. En effet, le suivi démographique a montré que certaines plantes peuvent passer durant leur vie par une phase de dormance végétative pendant laquelle la plante garde uniquement la partie souterraine et donc l'individu ne peut être détecté. A d'autres moments, la plante garde seulement les tiges dans un état sec (sans feuilles, voir Fig.2), elle est donc considérée comme une plante morte, alors qu'après une ou plusieurs années elle repousse et retrouve un état végétatif. D'autres causes de non-détection sont dues à l'erreur de l'observateur ou bien la difficulté de l'accès à l'individu lors de mauvaises

conditions climatiques. Un jeu de données de long-terme a été collecté depuis 1999 sur 4 populations situées en Corse. Des modèles de projection matricielles structurés en stades de vie ont été utilisés dans les études précédentes pour décrire la dynamique des populations du *B. insularis* (ex. Noel et al., 2010). Cependant, le jeu de données contient des histoires de vie incomplètes ce qui mène à une perte d'information et donc à une estimation des paramètres démographiques moins précise, particulièrement pour les populations à faible effectif.

L'objectif de cette étude est de déterminer l'effet de la détectabilité sur l'estimation des paramètres démographiques et donc sur la dynamique des populations du *B. insularis*. Un modèle de capture-recapture multi-états est donc construit afin de pouvoir estimer les taux de survie et les probabilités de transitions entre stades de vie en prenant en compte les cas non-détecté comme des événements ce qui permet donc d'estimer les probabilités de détection. Une comparaison a été effectuée entre les estimateurs obtenus par les modèles capture recapture et les estimateurs obtenus par l'approche classique (estimateurs utilisé pour construire la matrice de projection). Ainsi, nous avons testé la différence entre les taux d'accroissement des populations obtenus par les deux approches pour chaque population. Nous avons examiné la variation interannuelle de la détectabilité, la tendance au cours du temps ainsi que la différence des probabilités de détection entre les populations.



Figure 1 : Individu de *Brassica insularis* en fleurs



Figure 2 : Cas d'un individu de *Brassica insularis* en état de dormance végétative

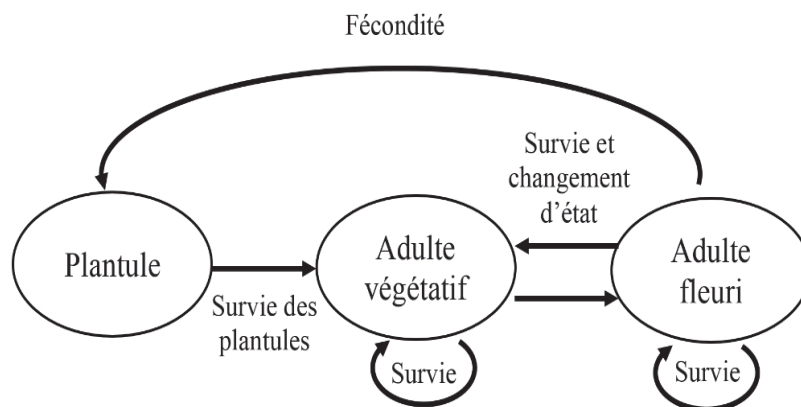


Figure 3: Cycle de vie du *Brassica insularis*

2. Matériels et Méthodes

2.1 Espèce étudiée

Brassica insularis (Moris), appelé aussi chou insulaire ou chou corse, appartenant à la famille des Brassicaceae (Angiospermes, Eudicots), est une espèce rare endémique de la région méditerranéenne. C'est une plante pérenne, dont la durée de vie peut dépasser 18 ans, et polycarpique (se reproduit plusieurs fois). Ce chou est rupicole; il pousse dans les fissures des falaises calcaires. La floraison a lieu en avril-mai et la pollinisation est assurée par les insectes. Quatre populations situées en Corse sont suivies depuis 1998, et sont toutes isolées les unes des autres et leurs effectifs sont très variables (Tableau 1). Le suivi démographique est basé sur l'observation des zones qui ont été mises en place en 1998, puis ajustées en 1999. Les zones représentent les populations de la façon la plus exhaustive possible, sauf pour Teghime et Inzecca où il existe des individus non suivis, ces deux populations ayant des très grands effectifs. Chaque année, les plantes sont mesurées (petit diamètre, grand diamètre et hauteur) et classées dans trois catégories représentant le cycle de vie : plantule (P, individus de moins d'un an), adulte végétatif (V, plante de plus d'un an n'ayant pas fleuri l'année d'observation) et adulte fleuri (F, plante de plus d'un an ayant fleuri l'année d'observation, Fig. 3). Le total du nombre de plantes suivies sur les 18 années d'observation (1999-2016) est de 1666 individus sur l'ensemble des quatre populations (Tableau 1).

2.2 Construction du modèle CMR pour le chou corse

2.2.1 Codage de jeu de données

La construction des modèles capture recapture consiste à transformer le jeu de données en histoires de vie individuelles. Comme décrit plus haut, le cycle de vie de *Brassica insularis* est composé de trois stades de vie : plantule (P), adulte végétatif (V) et adulte fleuri (F, voir Fig. 3). Avant d'analyser les données, nous avons converti notre ensemble de jeu de données en histoire de capture-recapture où chaque ligne de données représente l'histoire de vie d'un individu (voir Introduction générale 1.3). Les stades de vie {P, V, F} sont donc transformés en états 1, 2 et 3 alors que l'état Mort (D) ou non-observé est codé par 0. La proportion des individus ayant au moins une fois l'événement non-déecté au cours de leur histoire de vie atteint 22,9% du nombre total des individus suivis (Tableau 1). La proportion d'individus non-déectés est similaire entre populations (Tableau 1).

2.2.2 Description du modèle CR Multi-états

Pour chaque population, nous avons construit un modèle de capture recapture basé sur 18 années de suivi démographique. Le modèle qui permet d'estimer les paramètres de survie et de transition entre les stades de vie est un modèle CR Multi-états (Lebreton et Pradel, 2002). Les états sont donc les trois stades de vie et l'état Mort (P : plantule, V : adulte végétatif, F : adulte fleuri, et D : Mort, voir Encadré 1 et 2). Par conséquent, 4 événements sont considérés dans le modèle (0, 1, 2, 3) où le 0 indique que l'individu n'est pas détecté et 1, 2, 3 indiquent, respectivement, que l'individu est détecté à l'état plantule, adulte végétatif ou adulte fleuri (Encadré 1, voir aussi Introduction générale 1.3). Les paramètres démographiques sont estimés sur deux étapes successives : la survie puis la transition d'un stade de vie à un autre (appelé mouvement dans le vocabulaire des modèles CR, voir Encadré 1, Lebreton et al., 2009). Ceci implique que les paramètres de transition soient estimés conditionnellement à la survie des individus (Lebreton et Pradel, 2002; Lebreton et al., 2009; Pradel, 2005).

2.2.3 Matrices caractérisant le modèle

Trois matrices caractérisent le modèle CR utilisé dans cette étude : la matrice de survie (S), la matrice de mouvement ou de transition (T) et la matrice de détection (B, Encadré 1 et 2) (Choquet et Gimenez, 2012; Lebreton et al., 2009). La lecture des matrices dans les modèles CR (ligne t , colonne $t + 1$) est différente de celle des matrices de projection (colonne t , ligne $t + 1$). Sur la matrice S un individu à l'état i l'année t peut soit survivre l'année $t+1$ avec une probabilité ϕ_i soit mourir avec une probabilité complémentaire ($1 - \phi_i$). Sur la matrice T, sachant qu'un individu est survivant depuis l'état i , il peut passer à un état j dans un pas de temps avec une probabilité ψ_{ij} ou bien rester sur le même état i ($1 - \psi_{ij}$). Chez les individus de *B. insularis* la probabilité de passer de l'état plantule (P) vers l'état adulte végétative (V) est certaine ($\psi_{12} = 1$) conditionnellement à la survie (ϕ_1) puisque nous considérons que les individus ne restent qu'une seule année à l'état plantule. Sur la matrice de détection B, un individu à l'état i peut être soit détecté à l'état i avec une probabilité β_i soit non-détecté ($1 - \beta_i$, voir Encadré 1), alors qu'un individu à l'état mort n'est forcément pas détecté ($\beta = 1$). Notons aussi que les modèles CR ne prennent pas en considération la fécondité des individus qui est donc estimée par la méthode classique.

Tableau 1 : Proportion d'individus non-détectés une ou plusieurs fois au cours de leurs vie (pas forcément sur des années successives). Le nombre total d'individus représente le nombre d'histoires de vie des individus suivis dans les zones permanentes sur la période 1999-2016. Les tailles approximatives des populations sont estimées par Noel et al. (2010).

	Taghime	Inzecca	Calcina	Corbaghiola
Au moins une fois non-détecté (%)	20,8	18,1	22,1	22,9
Une seule fois non-détecté (%)	11,8	11,9	12,6	13,3
Deux fois non-détecté (%)	5,3	2,7	7,2	5,5
Plus de 3 fois non-détecté (%)	3,7	3,5	2,3	4,1
Nb. total d'individus suivis	754	494	222	196
Taille approximative des populations	2000	500	100	300

Encadré 1 : Matrices de survie (S), mouvement (Transition, T) et de détection (B) estimées par le modèle de capture-recapture multi-états. Les paramètres démographiques sont estimés sur deux étapes successives : la survie puis la transition, autrement dit les probabilités de transition sont estimées conditionnellement à la survie des individus. Les matrices sont construites à partir de quatre états : plantule (P), adulte végétatif (V) et adulte fleuri (F, voir Fig. 3) et l'état mort (noté D).

Etape 1 : **Survie**

$$S = \begin{matrix} & \begin{matrix} P & V & F & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} P \\ V \\ F \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} \phi_1 & 0 & 0 & 1 - \phi_1 \\ 0 & \phi_2 & 0 & 1 - \phi_2 \\ 0 & 0 & \phi_3 & 1 - \phi_3 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Etape 2 : **Mouvement**

$$T = \begin{matrix} & \begin{matrix} P & V & F & D \end{matrix} \\ \begin{matrix} P \\ V \\ F \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 - \psi_{23} & \psi_{23} & 0 \\ 0 & \psi_{32} & 1 - \psi_{32} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

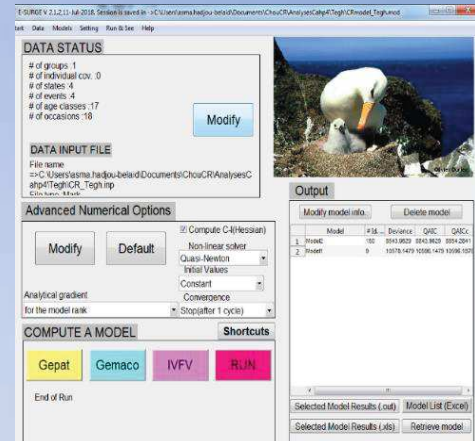
Evènement : **Détection**

$$B = \begin{matrix} & \begin{matrix} 0 & 1 & 2 & 3 \end{matrix} \\ \begin{matrix} P \\ V \\ F \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} 1 - \beta_1 & \beta_1 & 0 & 0 \\ 1 - \beta_2 & 0 & \beta_2 & 0 \\ 1 - \beta_3 & 0 & 0 & \beta_3 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Encadré 2 : Implémentation du modèle dans le logiciel E-SURGE

Statut des données :

- 18 occasions
- 4 états {P, V, F, D}
= {Plantule, Adulte végétatif, Adulte fleuri, Mort}
- 4 événements {0, 1, 2, 3} avec :
 - 0 = Non détecté
 - 1 = Détecté à l'état plantule
 - 2 = Détecté à l'état végétatif
 - 3 = Détecté à l'état fleuri
- 2 étapes :
 - Etape 1 : Survie
 - Etape 2 : Mouvement (transition entre stade de vie)



Formule du modèle dans [Gepet](#)

- L'état initial $\begin{matrix} P & V & F \\ (\pi & \pi & *) \end{matrix}$
- Matrices construisant le modèle

Survie

$$P \begin{pmatrix} P & V & F & D \\ \phi & - & - & * \\ V & - & \phi & - & * \\ F & - & - & \phi & * \\ D & - & - & - & * \end{pmatrix}$$

Mouvement

$$P \begin{pmatrix} P & V & F & D \\ - & * & - & - \\ V & - & * & \psi & - \\ F & - & \psi & * & - \\ D & - & - & - & * \end{pmatrix}$$

Détection

$$P \begin{pmatrix} 0 & 1 & 2 & 3 \\ * & \beta & - & - \\ V & * & - & \beta & - \\ F & * & - & - & \beta \\ D & * & - & - & - \end{pmatrix}$$

NB : Le signe '-' représente une probabilité nulle et '*' représente la probabilité complémentaire à 1 de la somme sur la ligne.

Formule du modèle dans [Gemaco](#)

- L'état initial : **.to**
- Transition : Survie **.to.t**
- Mouvement **.to.t**
- Evénement : first + next **.to.t**

NB: Le paramètre "to" permet de distinguer les paramètres entre les colonnes (**from.to** est utilisé dans le cas où l'on a plusieurs paramètres par colonne). Le paramètre 't' force le modèle à considérer l'effet année et donc à estimer pour chaque occasion les différents paramètres.

Formule du modèle dans [IVFV](#)

Sur IVFV nous avons fixé les valeurs des paramètres à l'état initial à 1 indiquant que la probabilité de détection à la première capture (âge=1) est certaine (Choquet and Gimenez, 2012).

2.2.4 Implémentation du modèle sur le logiciel E-SURGE et U-CARE

Le logiciel **E-SURGE** est utilisé pour réaliser toutes ces analyses permettant de construire le modèle de capture-recapture (Choquet et Gimenez, 2012). Les détails d'implémentation du modèle sur le programme E-SURGE sont explicités dans l'encadré 2. Nous avons testé l'effet année dans les modèles en utilisant l'approche de sélection fournie dans le programme E-SURGE basée sur le critère AIC (Akaike, 1987). En incluant l'effet année, nous pouvons estimer tous les paramètres décrits plus haut (survie, transition et détection) pour chaque année. Le logiciel E-SURGE est basé sur l'approche du maximum de vraisemblance pour l'estimation des paramètres (Fujiwara et Caswell, 2002; Lebreton et Pradel, 2002; Lebreton et al., 2009). Nous avons testé la qualité d'ajustement du modèle en utilisant le logiciel **U-CARE** qui est souvent utilisé en parallèle avec le logiciel E-SURGE (Choquet et al., 2009). Cette étape est essentielle pour les analyses de capture-recapture permettant d'évaluer la pertinence du modèle pour expliquer la variation des données. La qualité du modèle est ainsi testée par une mesure simple de sur-dispersion qui est définie comme le rapport de la statistique de Pearson χ^2 par son nombre de degrés de liberté ddl, ($\hat{c} = \frac{\chi^2}{ddl}$, Choquet et al., 2009; Pradel et al., 2005). Pour chaque population, cette mesure est calculée pour les tests individuellement (ex. le test sur la mémoire WBWA, voir *N.B.* 1) et globalement ('Gof for JMV Model', Brownie et al., 1993). Le modèle est dit bien ajusté si le rapport global ne dépasse pas 3. Au-delà de ce seuil, un important facteur a probablement été exclu du modèle et devrait être identifié (Choquet et al., 2009).

N.B.1 : Signification et hypothèses des tests de GOF

- ✚ **WBWA** (where before where after) : Test of memory
 $H_0 = \{\text{Il n'y a pas de différence dans l'état attendu au prochain recensement entre les individus capturés rencontrés dans les différents états}\}.$
- ✚ **3G.SR** : Test of transience
 $H_0 = \{\text{Il n'y a pas de différence dans la probabilité d'être re-capturé entre les nouveaux* et les anciens* individus capturés à une occasion } i \text{ dans un état } j\}.$
- ✚ **3G.Sm** : Composite test
 $H_0 = \{\text{Il n'y a pas de différence entre le temps et l'état attendus de première recapture entre les nouveaux* et les anciens* individus capturés à l'occasion } i \text{ et l'état } j \text{ et revu encore au moins une fois}\}.$
- ✚ **M.ITEC** : Test of immediate trap-dependence
 $H_0 = \{\text{Il n'y a pas de différence dans les probabilités de recapture dans les différents états à } i+1 \text{ entre les individus du même état à l'occasion } i \text{ qu'ils soient capturés ou non-capturés à cette occasion, conditionnel à la présence aux deux occasions}\}.$
- ✚ **M.LTEC** :
 $H_0 = \{\text{Il n'y a pas de différence dans le temps et l'état attendus du prochaine recapture entre les individus du même état à l'occasion } i \text{ qui ne sont pas capturés à l'occasion } i+1, \text{ qu'ils soient capturés ou non à l'occasion } i, \text{ conditionnel à la présence aux occasions } i \text{ et } i+2\}.$

*Nouveaux : individus nouvellement marqués. Anciens : individus déjà marqués, *i.e.* avant l'occasion i .

2.3 Analyses des différences entre les estimateurs des modèle CR et de l'approche classique (MPMs):

2.3.1 Analyse matricielle basée sur l'approche classique

Les populations de *Brassica insularis* sont structurées en stades de vie basés sur un cycle de vie composé de trois classes (Plantule (P), Adulte végétatif (V), Adulte fleuri (F), Fig.3). La dynamique des populations a donc été étudiée en utilisant les modèles de projection matriciels (Noel et al., 2010). Ces modèles sont caractérisés par une matrice de projection **A** (voir Introduction générale 1.3) permettant de décrire les transitions entre les stades de vie et donnée par :

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & fs_0 \\ s_1 & s_2(1 - p_2) & s_3(1 - p_3) \\ 0 & s_2p_2 & s_3p_3 \end{pmatrix}$$

avec s_i représentant la probabilité de survie d'un individu de stade i et p_i la probabilité de floraison. L'estimation séparée de la fécondité, du taux de germination et de la survie des juvéniles n'est pas possible vu que le suivi démographique se fait une seule fois par année. La fécondité fs_0 (Fig.3) est donc estimée par une valeur moyenne calculée par le rapport entre le nombre de plantules observées à $t+1$ dans les zones de suivi divisé par le nombre de plantes en fleurs à t . La banque de graines et la migration ne sont pas incluses dans le modèle (Noel et al., 2010). Le taux d'accroissement asymptotique λ_a est calculé par la valeur propre dominante de la matrice de projection **A** (Caswell 2001). Les analyses démographiques sont effectuées pour chaque population en utilisant la librairie *popbio* (Stubben et Milligan 2007) sous le logiciel R (Version 3.3.1).

2.3.2 Analyse matricielle basée sur les modèles CR

La particularité des modèles CR **Multi-états** est qu'ils permettent d'estimer les probabilités de transition entre les stades de vie (Choquet et al. 2009). Ces paramètres estimés ont été utilisés pour construire une matrice de projection (notée A') afin de décrire la dynamique des populations de *Brassica insularis* (Choquet et al. 2009). La matrice A' est donc obtenue par la transposée du produit des deux matrices S (survie) et T (mouvement) en enlevant la ligne et la colonne correspondant à l'état « mort » (Encadré 1).

$$\begin{aligned}
 (\mathbf{S.T})^t &= \left[\begin{pmatrix} \phi_1 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_2 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_3 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 - \psi_{23} & \psi_{23} \\ 0 & \psi_{32} & 1 - \psi_{32} \end{pmatrix} \right]^t \\
 &= \begin{pmatrix} 0 & \phi_1 & 0 \\ 0 & \phi_2(1 - \psi_{23}) & \phi_2\psi_{23} \\ 0 & \phi_3\psi_{32} & \phi_3(1 - \psi_{32}) \end{pmatrix}^t
 \end{aligned}$$

La fécondité fS_0 (Fig. 3) est le même que celui estimé par l'approche classique puisque les modèles CR ne tiennent pas compte les données de fécondité. D'où la matrice de projection A' donnée par :

$$A' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & fS_0 \\ \phi_1 & \phi_2(1 - \psi_{23}) & \phi_3\psi_{32} \\ 0 & \phi_2\psi_{23} & \phi_3(1 - \psi_{32}) \end{pmatrix}$$

Une fois la matrice de projection construite, les analyses démographiques peuvent être lancées de façon similaire aux approches classiques.

2.3.3 Analyses de comparaison entre les deux approches

Deux tests statistiques ont été utilisés pour tester si les paramètres estimés par les modèles capture-recapture (CR) sont significativement différents des paramètres estimés par la méthode classique (MPMs) :

- ✚ Un test de Wilcoxon apparié qui fournit un test sur les signes des différences entre les couples des échantillons deux-à-deux qui permet de conclure si les paramètres estimés par une approche sont inférieurs aux paramètres estimés par l'autre approche.
- ✚ Un test de corrélation de Spearman qui permet de tester si les rangs des paramètres estimés sont alignés.

Pour chaque population, nous avons donc comparé les paramètres de survie (ϕ_i) et de transition (ψ_{ij}) obtenus sur les 18 années. Nous avons également calculé les taux d'accroissement asymptotiques λ_a par année et par population afin d'analyser la différence entre les deux approches. Nous avons examiné la différence des probabilités de détection entre les populations en se basant sur un test de Tukey pour une analyse de comparaison deux-à-deux.

Une régression linéaire a été utilisée pour analyser la tendance des probabilités de détection au cours du temps. Toutes ces analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R.

N.B. 2:

- ✚ Notons que dans la matrice $\mathbf{A}'$ l'élément $(1 - \psi_{32})$ est analogue à p_3 dans la matrice $\mathbf{A}$ obtenue par l'approche classique. En effet, ψ_{32} est la probabilité de transition de l'état F à l'état V donc la probabilité de floraison l'année suivante pour un individu à l'état F n'est autre que $1 - \psi_{32}$ (noté p_3 dans $\mathbf{A}$).
- ✚ Dans la méthode classique, une correction sur le jeu de données a été effectuée pour modifier les cas non détectés par « Vivant » en se basant sur l'année d'après. Ceci permet d'utiliser ces données pour l'estimation de survie, par contre elles sont considérées comme données manquantes pour l'estimation des taux de transition puisque l'état de l'individu est inconnu (Petit C., non publié).
- ✚ Dans les modèles CR, l'état d'un individu à l'occasion t , lorsque l'individu n'est pas détecté, peut être prédit en se basant sur l'histoire de vie complète et donc ces données sont utilisées pour l'estimation de survie et des probabilités de transition.

3. Résultats

3.1 Analyses sur les paramètres de survie et de transition

Les probabilités de survie des plantules, adultes végétatifs et adultes fleuris (ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3) obtenues par l'approche classique (MPMs) sont fortement corrélés avec celles estimées par les modèles capture-recapture (CR) pour toutes les populations (Tableau 2) à l'exception de la population Corbaghiola ($p > 0,05$, Tableau 2 et Fig. 4). Néanmoins, les probabilités de survie estimées par la méthode classique étaient significativement inférieures (deux-à-deux) aux probabilités estimées par les modèles CR pour Teghime, Inzecca et Calcina ($p < 0,05$, Tableau 2 et Fig. 4). Pour Corbaghiola, les probabilités de survie des plantules par l'approche MPMs étaient significativement supérieures aux survies des plantules par l'approche CR ($p = 0,02$, Tableau 2 et Fig. 4), tandis que les probabilités de survie des adultes (ϕ_2, ϕ_3) n'étaient pas significativement différentes (supérieures ou inférieures), puisque les paramètres se chevauchaient entre les deux approches (voir Annexe 1). Les probabilités de transitions entre les deux états : adulte végétatif et adulte fleuri (ψ_{23} et ψ_{32}) étaient également significativement corrélées entre les deux approches à l'exception de Corbaghiola ($p > 0,05$, Tableau 2 et Fig. 4). De plus, ces paramètres n'étaient pas significativement différents entre les deux approches pour toutes les populations (Tableau 2, voir aussi Fig.5 et Annexe 1).

Tableau 2: Récapitulatif des tests sur la différence entre les estimations (survie ϕ_i et de transitions ψ_{ij}) par les modèles capture-recapture et par l'approche classique. La corrélation de Spearman est donnée par ρ_s et W-test correspond au test de Wilcoxon apparié. La valeur p représente la p-value associée aux deux tests statistiques. Les signes < et > indiquent que les paramètres estimés par la méthode MPM sont, respectivement, inférieurs ou supérieurs aux paramètres estimés par les modèles CR.

	Teghime		Inzecca		Corbaghiola		Calcina	
	ρ_s	W-test	ρ_s	W-test	ρ_s	W-test	ρ_s	W-test
ϕ_1	0,89 p < 0,001	< p=0,008	0,99 p < 0,001	< p=0,003	-0,38 p = 0,19	> p=0,02	0,88 p < 0,001	< p = 0,011
ϕ_2	0,94 p < 0,001	< p=0,0005	0,95 p < 0,001	< p=0,0004	0,10 p = 0,71	ns	0,98 p < 0,001	< p=0,0008
ϕ_3	0,92 p < 0,001	< p=0,0005	0,84 p < 0,001	< p=0,0005	0,23 p = 0,41	ns	0,98 p < 0,001	< p=0,004
ψ_{23}	0,97 p < 0,001	ns	0,88 p < 0,001	ns	0,06 p = 0,82	ns	0,94 p < 0,001	Ns
ψ_{32}	0,89 p < 0,001	ns	0,58 p = 0,02	ns	0,06 p = 0,98	ns	0,99 p < 0,001	Ns
λ_a	0,86 p < 0,001	< p=0,07	0,81 p < 0,001	< P= 0,016	-0,21 p = 0,49	ns	0,98 p < 0,001	< p=0,07

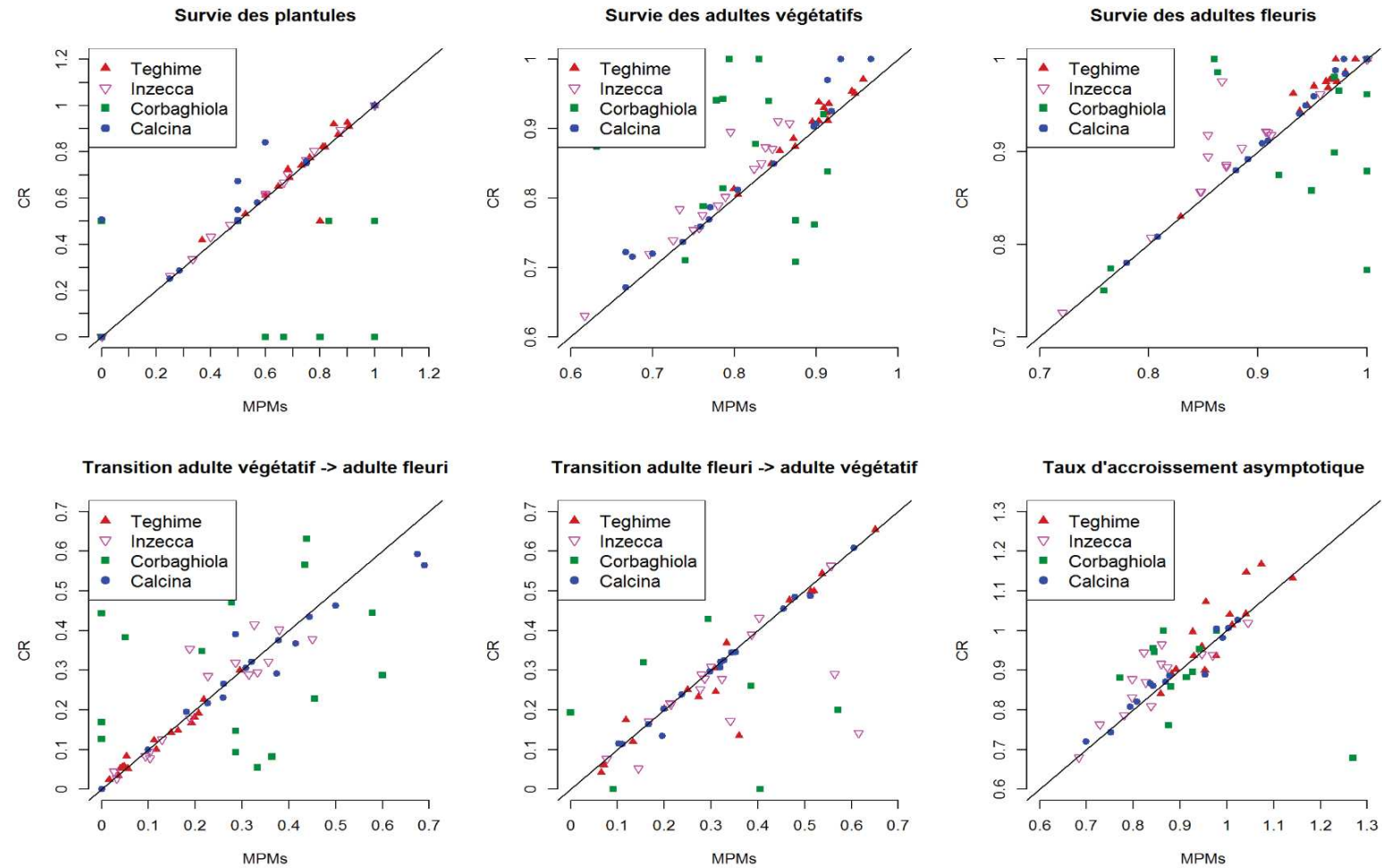


Figure 4 : Paramètres de survie (ϕ_1, ϕ_2, ϕ_3) de transition (ψ_{23}, ψ_{32}) et taux d'accroissement asymptotiques (λ_a) estimés par l'approche classique (notée MPMs) et par les modèles capture-recaptures (CR). Les différentes formes et couleurs des points représentent les quatre populations du *Brassica insularis*. Chaque point indique la valeur du paramètre pour une année sur les 18 ans de suivi démographique. La ligne noire représente la droite $x = y$.

3.2 Analyses sur les taux d'accroissement asymptotiques des populations

Les taux d'accroissement asymptotiques estimés par les modèles CR varient entre 0,679 et 1,205 et sont comparables aux taux d'accroissement estimés par l'approche classique (Annexe 1) et, à l'exception de Corbaghiola, les valeurs de λ_a (MPMs) étaient fortement corrélées aux $\lambda_a(\text{CR})$ ($p < 0,05$, Tableau 2). Les taux d'accroissement obtenus par l'approche classique étaient significativement inférieurs aux $\lambda_a(\text{CR})$ seulement pour la population Inzecca ($p = 0,016$, Tableau 2 et Fig. 4).

3.3 Différenciation spatio-temporelle des probabilités de détection

La population de Corbaghiola présente la plus faible probabilité de détection ($\overline{\beta_{2.\text{Corb}}} = 0,774 \pm 0,23$) et la population Teghime la plus forte ($\overline{\beta_{2.\text{Tegh}}} = 0,905 \pm 0,08$) avec une différence marginalement significative ($p = 0,07$, Fig. 5). Les autres comparaisons deux-à-deux des taux de détection des individus végétatifs Beta2 entre populations ne sont pas significatives ($p > 0,34$, Fig. 5). Le taux de détection des adultes fleuris est élevé pour toutes les populations sans différence significative ($\overline{\beta_{3.\text{Global}}} = 0,933 \pm 0,13$, Fig. 5).

Une tendance décroissante des probabilités de détection a été observée au cours de la période de suivi démographique chez les adultes végétatifs à Corbaghiola (pente = $-0,04$, $R^2 = 0,54$, $p = 0,0008$, voir Annexe 1), tandis que à Calcina la probabilité de détection a augmenté légèrement au fil des années (pente = $0,02$, $R^2 = 0,27$, $p = 0,03$). Pour Teghime et Inzecca, aucune tendance significative n'a été observée au cours du temps ($p > 0,05$). La détectabilité des adultes fleuris n'a pas varié au cours des années pour les quatre populations ($p > 0,05$, voir Annexe 1).

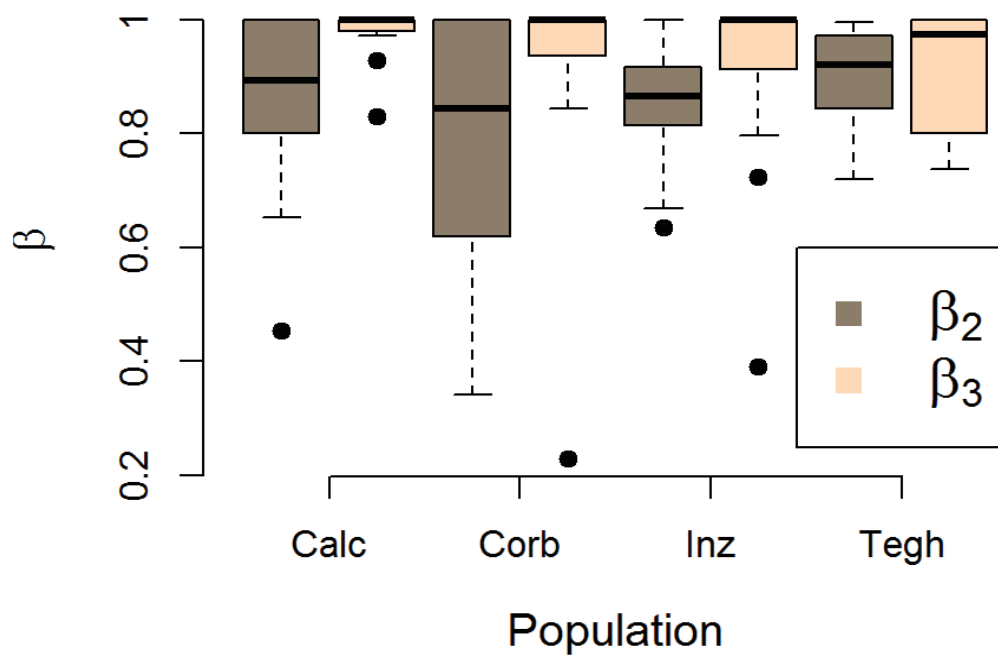


Figure 5 : Probabilité de détection des adultes végétatifs (β_2) et des adultes fleuris (β_3) pour les quatre populations sur les 18 ans de suivi démographique.

4. Discussion

La qualité des modèles de capture-recapture multi-états a été mesurée en utilisant le logiciel U-CARE en testant différentes hypothèses (Choquet et al., 2009; Pradel et al., 2005). Le test global du modèle JMV n'était pas significatif pour les populations Corbaghiola et Calcina indiquant que les hypothèses de base sont vérifiées (voir N.B.1) contrairement à Teghime et Inzecca (Tableau 3). Cependant, le rapport $\hat{c}$ pour le test global (JMV) était inférieur à 3 pour toutes les populations montrant une bonne qualité des modèles. En interprétant les tests séparément, on constate un fort effet mémoire dans les données capture-recapture (test WBWA, Tableau 3) dû au grand nombre d'histoires de vie avec corrélation dans les transitions (ex. 0012222223222200 ou bien 00012333333223330). Autrement dit, les plantes restent à l'état végétatif plusieurs années mais dès qu'elles fleurissent elles ont une forte probabilité de refleurir les années suivantes, ce qui est cohérent avec la biologie des espèces longévives. Un autre effet a influencé la qualité des modèles pour Teghime et Inzecca (test M.ITEC, Tableau 3) indiquant que les individus du même état à l'occasion i n'ont pas la même probabilité de recapture dans les différents états à $i+1$ selon qu'ils aient été capturés ou non à l'occasion i (test trap-dependence, voire N.B.1). Les autres hypothèses sont plutôt vérifiées pour toutes les populations (Tableau 3). Nous constatons alors que les modèles sont bien ajustés sur les données des populations de Corbaghiola et Calcina, et moyennement ajustés sur les données de Teghime et Inzecca (Tableau 3). Les modèles sont donc plutôt mieux ajustés pour les petites populations que pour les grandes populations.

Comme supposé, les probabilités de survie des individus dans les trois stades de vie estimées par l'approche classique sont inférieures à celles des modèles CR (à l'exception de Corbaghiola) bien que le jeu de données MPMs ait été corrigé (voir N.B.2). Ceci implique que le jeu de données MPMs (après correction) contient des cas d'histoires de vie où l'individu est marqué à l'état « mort » s'il n'est pas ré-observé alors que dans les modèles capture-recapture il est considéré comme « non-détecté » et est donc susceptible de réapparaître dans les années qui suivent.

Contrairement aux probabilités de survie, les paramètres de transition n'ont pas montré de différences significatives entre les deux approches vu que les paramètres se chevauchaient (voir Annexe 1). Cependant, l'estimation par l'approche classique est basée forcément sur un nombre d'individus plus faible que celle par l'approche CR. En effet, les cas « vivant » dans l'approche

classique (individu vivant non-déecté, voir N.B.2) ne permettent pas de déterminer l'état de l'individu et sont donc considérés comme données manquantes pour l'estimation des paramètres de transition, ce qui mène à une perte d'information. Dans les modèles CR, toutes les données sont exploitées et l'estimation non-paramétrique suivant l'approche du maximum de vraisemblance fournit des estimateurs asymptotiquement non-biaisés avec une faible variance (Gaillard et al., 1986; Lebreton et al., 1992). Par conséquent, les paramètres de transition sont supposés mieux estimés par les modèles CR que par l'approche classique.

Les taux d'accroissement asymptotiques des populations estimés par l'approche classique sont légèrement inférieurs à ceux estimés par l'approche CR. Cependant, cette différence n'était pas significative (sauf pour Inzecca) malgré des probabilités de survie significativement différentes entre les deux approches. Ceci est probablement dû au fait que les valeurs de la fécondité fs_0 sont les mêmes pour les deux approches (voir détails plus haut). De plus, les paramètres de transition ne sont pas différents.

Tous les paramètres estimés étaient corrélés entre les deux approches sauf pour la population de Corbaghiola. Ceci est probablement dû à une forte variance autour des estimateurs à cause de la faible taille d'échantillon pour cette population (Tableau 1). Particulièrement, les probabilités de survie des plantules était fortement dé-corrélées (Fig. 4) et, inversement aux autres populations, ses valeurs estimées par l'approche classique étaient plus fortes que celles estimées par l'approche CR. Ce résultat peut être expliqué par le fait que l'estimation de survie des plantules est basée sur très peu d'individus en comparaison aux autres stades de vie. En effet, les individus observés la première fois sont souvent marqués à l'état « adulte » en se basant sur la physiologie de l'individu (approche utilisée pour toutes les populations). Par conséquent, les plantules sont moins nombreuses dans notre jeu de données notamment pour cette petite population, ce qui augmente encore la variance autour des estimateurs de survie des plantules pour les deux approches. Par ailleurs, cette population est certainement sous-échantillonnée puisque la taille d'échantillon est deux fois inférieure à celle de l'Inzecca pour des tailles approximatives de même ordre (Tableau 1). De plus, la diversité génétique de Corbaghiola est identique aux deux autres grandes populations Teghime et Inzecca (Noel et al., 2010).

La probabilité de détection était plus faible pour la population Corbaghiola dû à la faible détectabilité des individus à l'état «adulte végétatif». Ce résultat est cohérent avec les taux de détection obtenus par le jeu de données corrigé (Tableau 1). La variation interannuelle des

probabilités de détection peut être liée aux conditions météorologiques (ex. fortes pluies) qui rendent l'accès aux individus difficile et donc diminuent la probabilité de détection. Cependant, nous ne disposons pas des données climatiques sur la période de suivi démographique par population pour pouvoir analyser le potentiel de cet effet. Le changement des observateurs d'une année à une autre peut être aussi une cause de la variation interannuelle de la détectabilité.

Une décroissance des taux de détection au cours des années a été observée chez les adultes végétatifs de *Corbaghiola* avec de très faibles probabilités de détection sur la période des dernières années (ex. 2012-2015, voir Annexe 1). La faible détectabilité pour ces années est probablement due à un éboulement qui s'est produit sur une partie de la population en 2012-2013. Cet éboulement a eu pour conséquence une augmentation du nombre de cas de dormance végétative des plantes. De plus, l'éboulement a rendu très difficile le repérage des individus sur les cartes de suivi démographique et donc de nombreuses plantes n'ont pas été détectées.

Conclusion

Nos résultats montrent que les paramètres de survie, de transition et les taux d'accroissement asymptotiques estimés par les modèles capture-recapture multi-états sont fortement corrélés avec ceux estimés par l'approche classique (MPMs) à l'exception de Corbaghiola, la population avec le plus faible échantillon et taux de détection. Les probabilités de survie estimées par l'approche classique sont inférieures à celles estimées par les modèles capture-recapture. Une probabilité de détection inférieure à 1 a été obtenue pour toutes les populations et en particulier Corbaghiola montrant le plus faible taux de détection. Une décroissance des taux de détection au cours du temps pour Corbaghiola a été obtenue. Nous pensons que cette décroissance de détectabilité est liée à un changement d'habitat dû à un éboulement.

L'estimation des paramètres par l'approche classique nécessite une correction sur le jeu de données afin de modifier les cas d'individus marqués comme 'mort' et qui réapparaissent l'année suivante. Ceci implique que les données de la dernière année ne sont pas exploitables. De plus, les paramètres de transition sont estimés avec moins de données que ce qui existe réellement puisque la correction ne permet pas de déterminer le statut de l'individu. Par conséquent, une perte d'information est causée par la faible détectabilité ce qui mène à des estimateurs moins précis. Contrairement à l'approche classique, tout l'ensemble de jeu de données est exploité pour l'estimation des paramètres par les modèles capture-recapture et sans aucune correction. De plus, le logiciel E-SURGE est suffisamment développé pour fournir des estimateurs avec leur intervalle de confiance mais aussi de tester l'effet de différents facteurs sur les paramètres (ex. l'effet temps, groupe,...etc) et différentes covariables comme par exemple les conditions météorologiques. Par conséquent, nous recommandons l'utilisation des modèles capture-recapture pour l'estimation des paramètres démographiques sur les jeux de données contenant des histoires de vie incomplètes comme c'est le cas pour *Brassica insularis*.

Tableau 3 : Récapitulatif des tests de fiabilité (Gof) des modèles capture-recapture multi-états pour chaque population de *Brassica insularis*. Tous ces tests ont été effectués sous le logiciel U-CARE. Les hypothèses nulles de chacun des tests sont données plus haut (voir N.B. 1). Le test global sur les modèles est donné en gras (Gof for JMV Model : modèle multi-états de JollyMove). La valeur $\hat{c}$ mesure la qualité du modèle et est calculée comme le rapport entre χ^2 et le degré de liberté ddl de chaque test (Choquet et al., 2009; Pradel et al., 2005). Si le rapport global ne dépasse pas 3 le modèle est considéré comme bien ajusté.

	Test	χ^2	p-value	Ddl	$\hat{c}$
Teghime	WBWA	114,71	<0,001	34	3,37
	3G.SR	31,96	0,159	25	1,27
	3G.Sm	72,71	0,895	89	0,82
	M.ITEC	143,95	<0,001	14	10,28
	M.LTEC	15,82	0,045	8	1,97
	Gof for JMV Model	379,14	<0,001	170	2,23
Inzecca	WBWA	111,01	<0,001	33	3,36
	3G.SR	39,66	0,041	26	1,52
	3G.Sm	64,53	0,987	92	0,70
	M.ITEC	50,73	<0,001	13	3,90
	M.LTEC	4,54	0,11	2	2,27
	Gof for JMV Model	270,50	<0,001	166	1,63
Corbaghiola	WBWA	33,08	0,08	23	1,44
	3G.SR	20,63	0,713	25	0,83
	3G.Sm	44,70	0,99	70	0,64
	M.ITEC	NaN			
	M.LTEC	NaN			
	Gof for JMV Model	98,41	0,910	118	0,87
Calcina	WBWA	81,86	<0,001	30	2,72
	3G.SR	14,16	0,92	23	0,62
	3G.Sm	31,59	1,00	70	0,45
	M.ITEC	11,27	0,19	8	1,41
	M.LTEC	0,001	0,98	1	0,001
	Gof for JMV Model	138,89	0,324	132	1,05

Bibliographie

Akaike, H. (1987). Factor analysis and AIC. *Psychometrika* 52, 317–332.

Alexander, H.M., Slade, N.A., Kettle, W.D., Pittman, G.L., and Reed, A.W. (2009). Detection, survival rates and dynamics of a cryptic plant, *Asclepias meadii*: applications of mark-recapture models to long-term monitoring studies. *Journal of Ecology* 97, 267–276.

Brownie, C., Hines, J.E., Nichols, J.D., Pollock, K.H., and Hestbeck, J.B. (1993). Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including Non-Markovian Transitions. *Biometrics* 49, 1173–1187.

Choquet, R., and Gimenez, O. (2012). Towards built-in capture–recapture mixed models in program E-SURGE. *J Ornithol* 152, 625–639.

Choquet, R., Lebreton, J.-D., Gimenez, O., Reboulet, A.-M., and Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE–REcapture data. *Ecography* 32, 1071–1074.

Choquet, R., Carrie, C., Chambert, T., and Boulinier, T. (2013). Estimating transitions between states using measurements with imperfect detection: application to serological data. *Ecology* 94, 2160–2165.

Conn, P.B., and Cooch, E.G. (2009). Multistate capture-recapture analysis under imperfect state observation: an application to disease models. *J. Appl. Ecol.* 46, 486–492.

Fujiwara, M., and Caswell, H. (2002). Estimating Population Projection Matrices from Multi-Stage Mark–Recapture Data. *Ecology* 83, 3257–3265.

Gaillard, J.M., Boisaubert, B., Boutin, J.M., and Clobert, J. (1986). L'estimation d'effectifs à partir de capture-marquage-recapture: application au chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Gibier Faune Sauvage* 3, 143–158.

Gimenez, O. (2008). Discussion: Towards a bayesian analysis template? *Canadian Journal of Statistics* 36, 21–28.

Gimenez, O., Lebreton, J.-D., Gaillard, J.-M., Choquet, R., and Pradel, R. (2012). Estimating demographic parameters using hidden process dynamic models. *Theoretical Population Biology* 82, 307–316.

Hawryzki, A.R., Allen, G.A., and Antos, J.A. (2011). Prolonged dormancy in the geophyte *Allium ampletens* on Vancouver Island. *Botany* 89, 737–744.

Henle, K., and Gruber, B. (2017). Performance of multistate mark–recapture models for temporary emigration in the presence of survival costs. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 657–667.

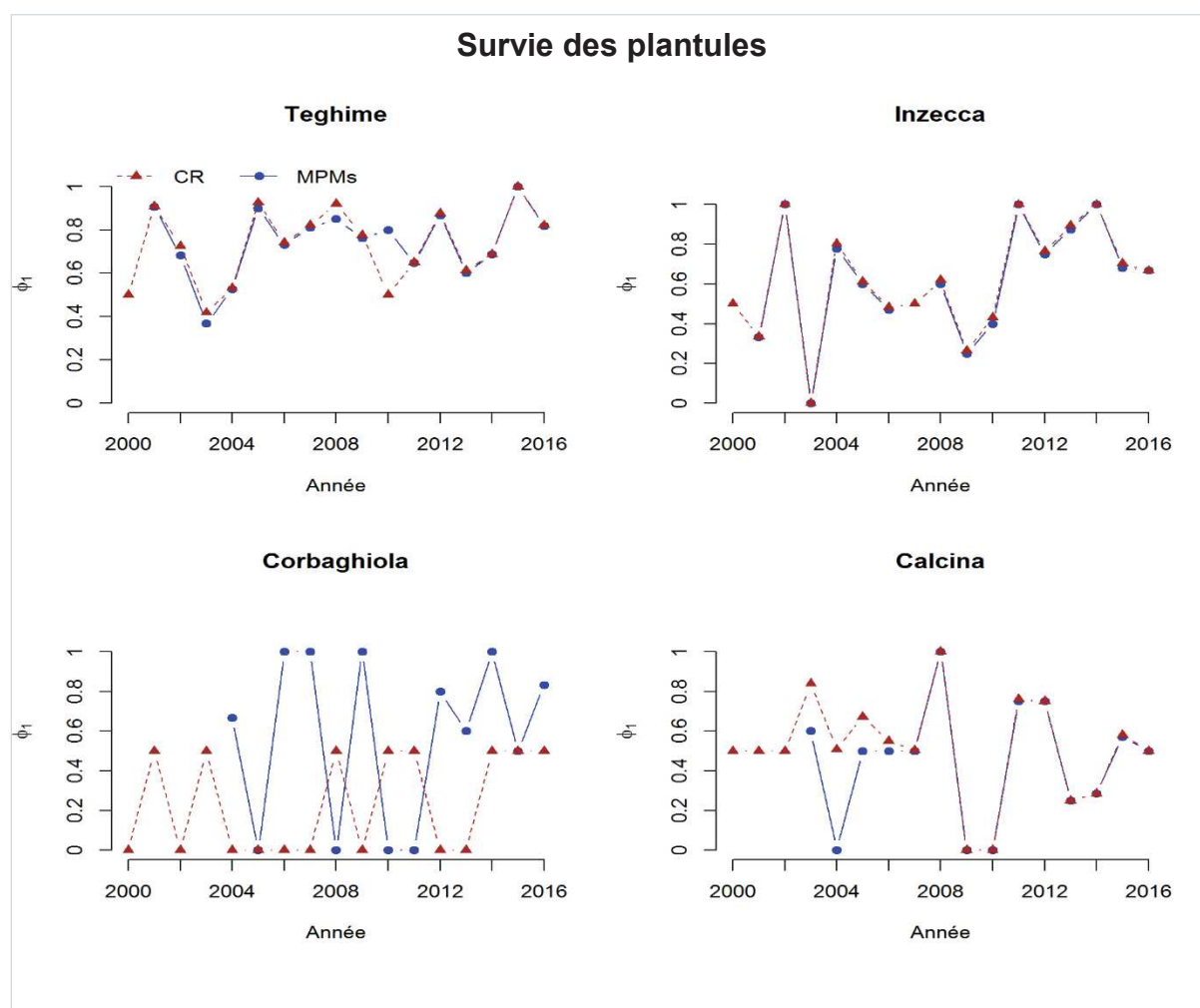
Hens, H., Pakanen, V.-M., Jäkäläniemi, A., Tuomi, J., and Kvist, L. (2017). Low population viability in small endangered orchid populations: Genetic variation, seedling recruitment and stochasticity. *Biological Conservation* 210, 174–183.

Jurisch, K., Hahn, K., Wittig, R., and Bernhardt-Römermann, M. (2013). Land-use impact on the growth and survival of seedlings and saplings in West African savannas. *Journal of Vegetation Science* 24, 101–112.

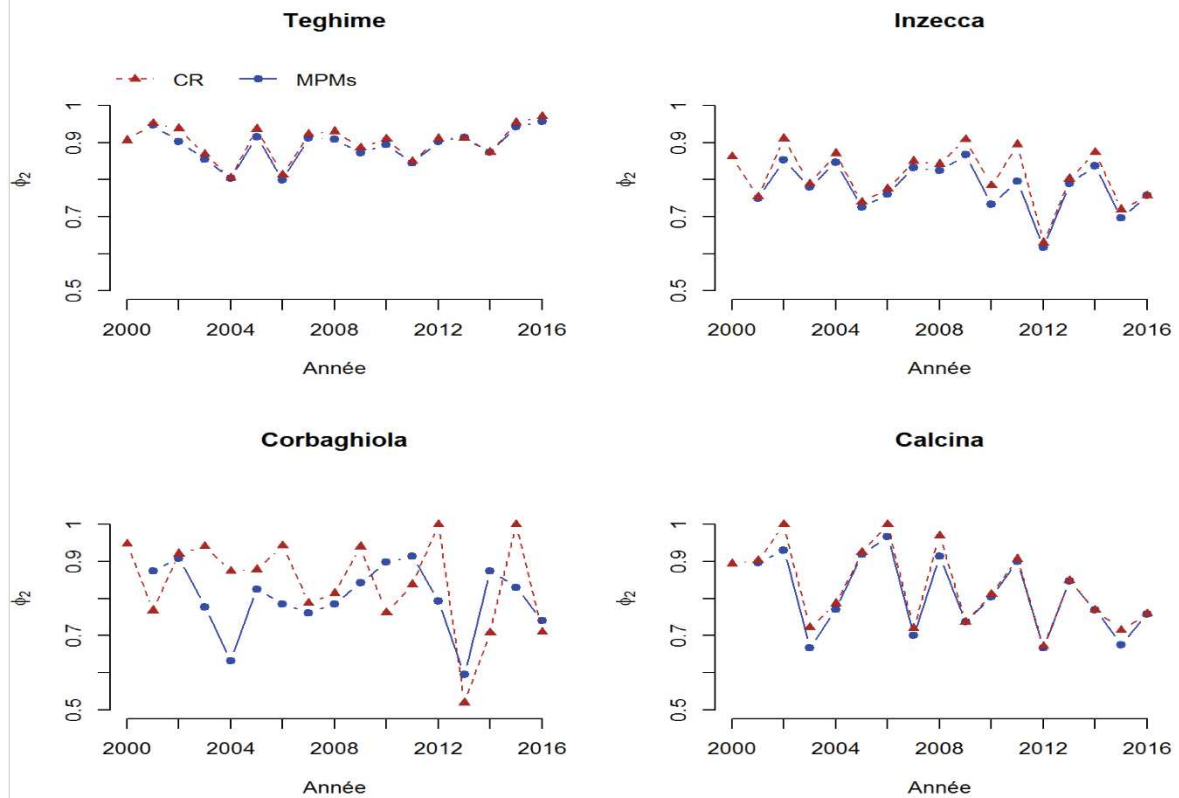
- Lebreton, J.D., and Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* 29, 353–369.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J., and Anderson, D.R. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62, 67–118.
- Lebreton, J.-D., Nichols, J.D., Barker, R.J., Pradel, R., and Spendelov, J.A. (2009). Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture-Recapture Models. In *Advances in Ecological Research*, Vol 41, H. Caswell, ed. (San Diego: Elsevier Academic Press Inc), pp. 87–173.
- Nichols, J.D., Sauer, J.R., Pollock, K.H., and Hestbeck, J.B. (1992). Estimating Transition Probabilities for Stage-Based Population Projection Matrices Using Capture-Recapture Data. *Ecology* 73, 306–312.
- Noel, F., Maurice, S., Mignot, A., Glemin, S., Carbonell, D., Justy, F., Guyot, I., Olivieri, I., and Petit, C. (2010). Interaction of climate, demography and genetics: a ten-year study of *Brassica insularis*, a narrow endemic Mediterranean species. *Conserv. Genet.* 11, 509–526.
- Pradel, R. (1996). Utilization of Capture-Mark-Recapture for the Study of Recruitment and Population Growth Rate. *Biometrics* 52, 703–709.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An Extension of Multistate Capture–Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61, 442–447.
- Pradel, R., Giménez, O., and Lebreton, J.-D. (2005). Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28, 189–204.
- Shefferson, R.P., Sandercock, B.K., Proper, J., and Beissinger, S.R. (2001). Estimating Dormancy and Survival of a Rare Herbaceous Perennial Using Mark–Recapture Models. *Ecology* 82, 145–156.
- Vogt-Schilb, H., Pradel, R., Geniez, P., Hugot, L., Delage, A., Richard, F., and Schatz, B. (2016). Responses of orchids to habitat change in Corsica over 27 years. *Ann Bot* 118, 115–123.

Annexes

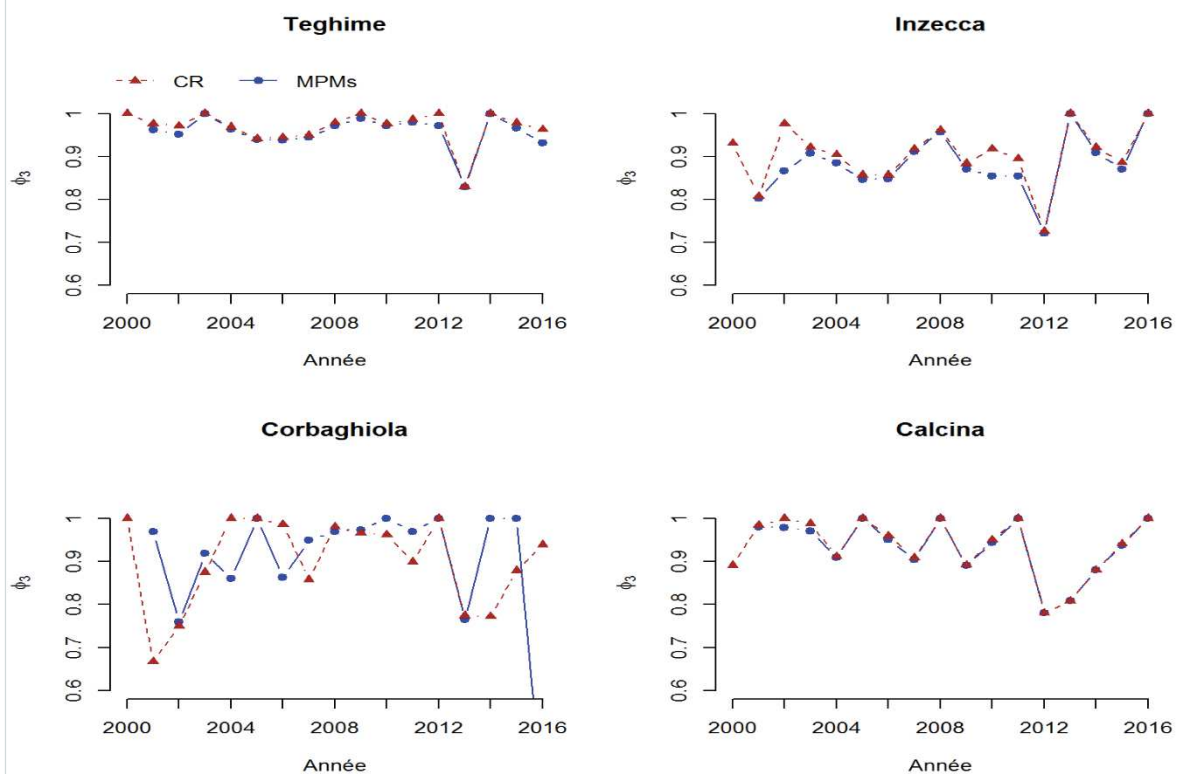
Annexe1: Paramètres de survie et de transition estimés par l'approche des modèles CR (ϕ_i et ψ_{ij}) et par la méthode classique (s_i et p_i), taux d'accroissement asymptotiques λ_a calculés par les deux approches, et probabilités de détections pour chaque population chaque année (18 ans de suivi démographique).



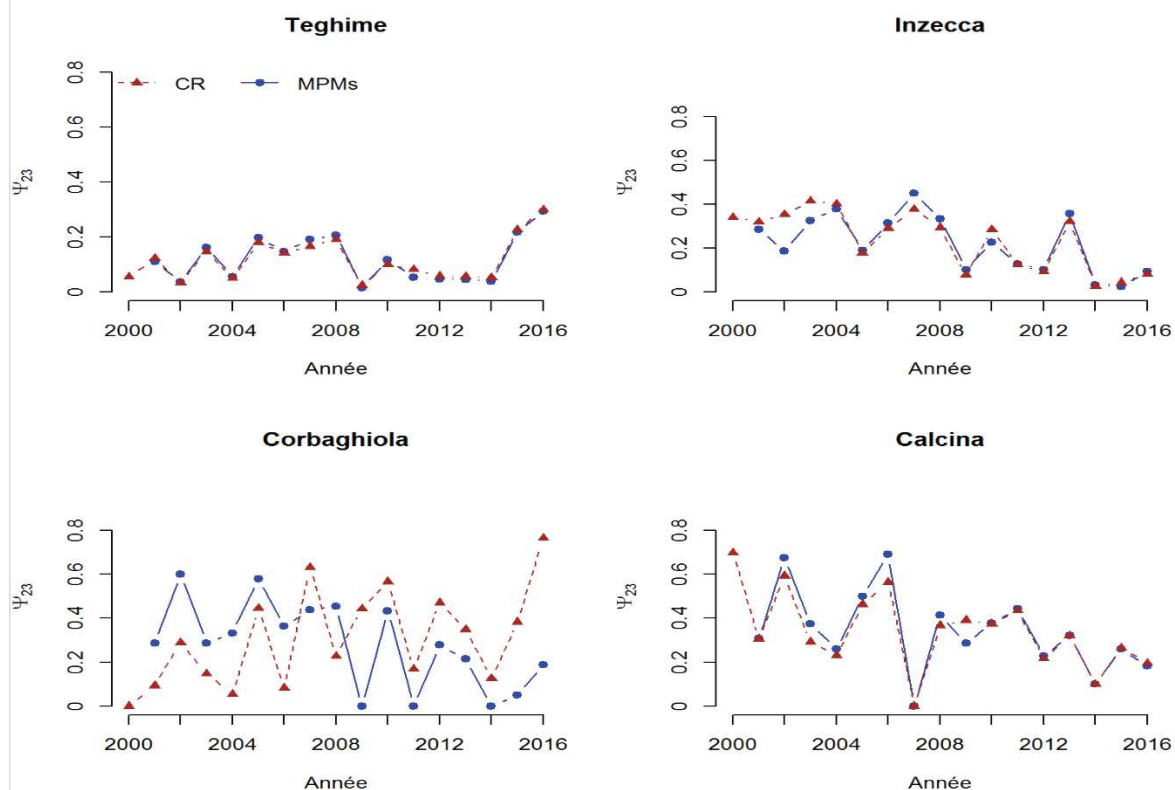
Survie des adultes végétatifs



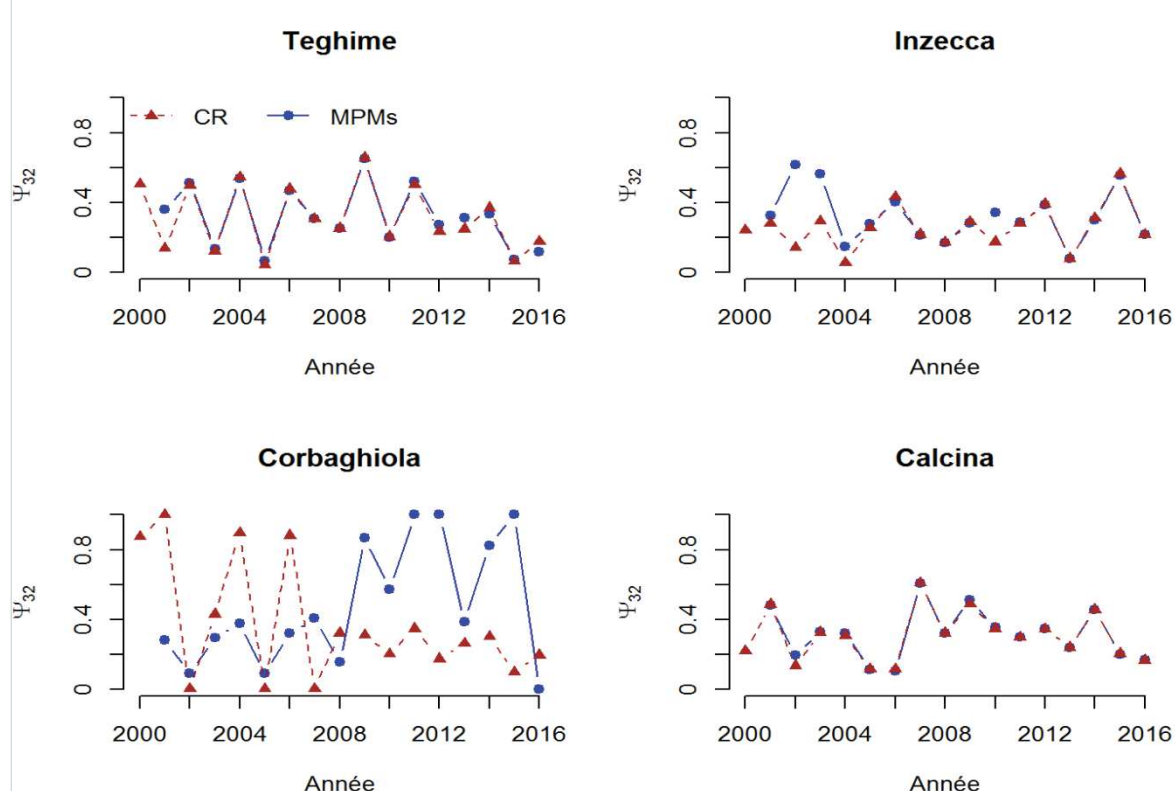
Survie des adultes fleuris

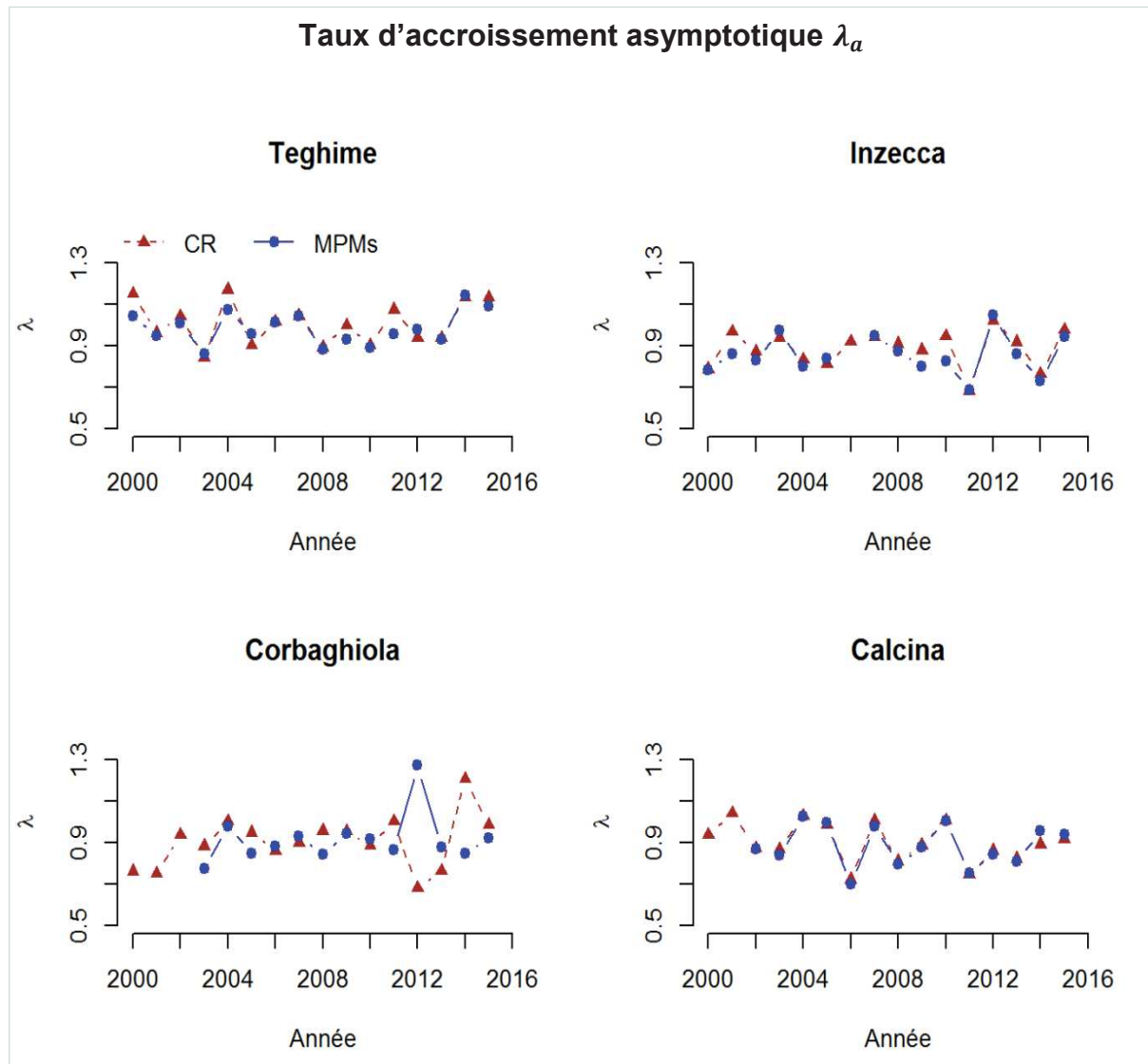


Transition adulte végétatif -> adulte fleuri

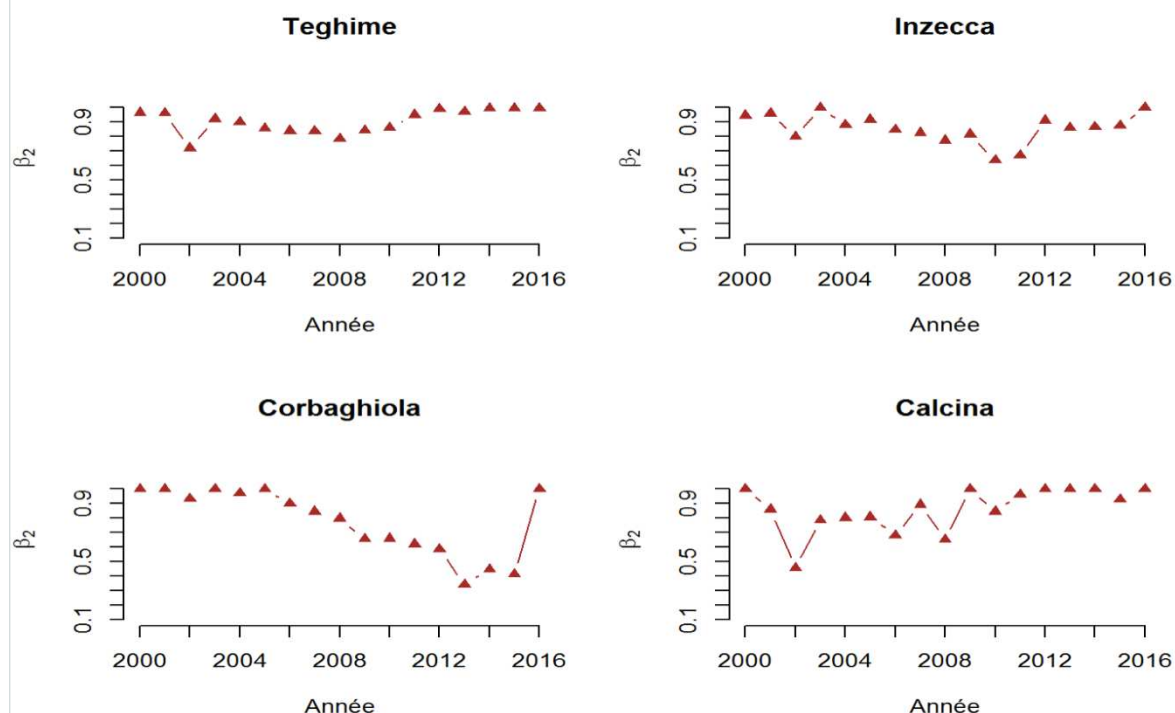


Transition adulte fleuri -> adulte végétatif

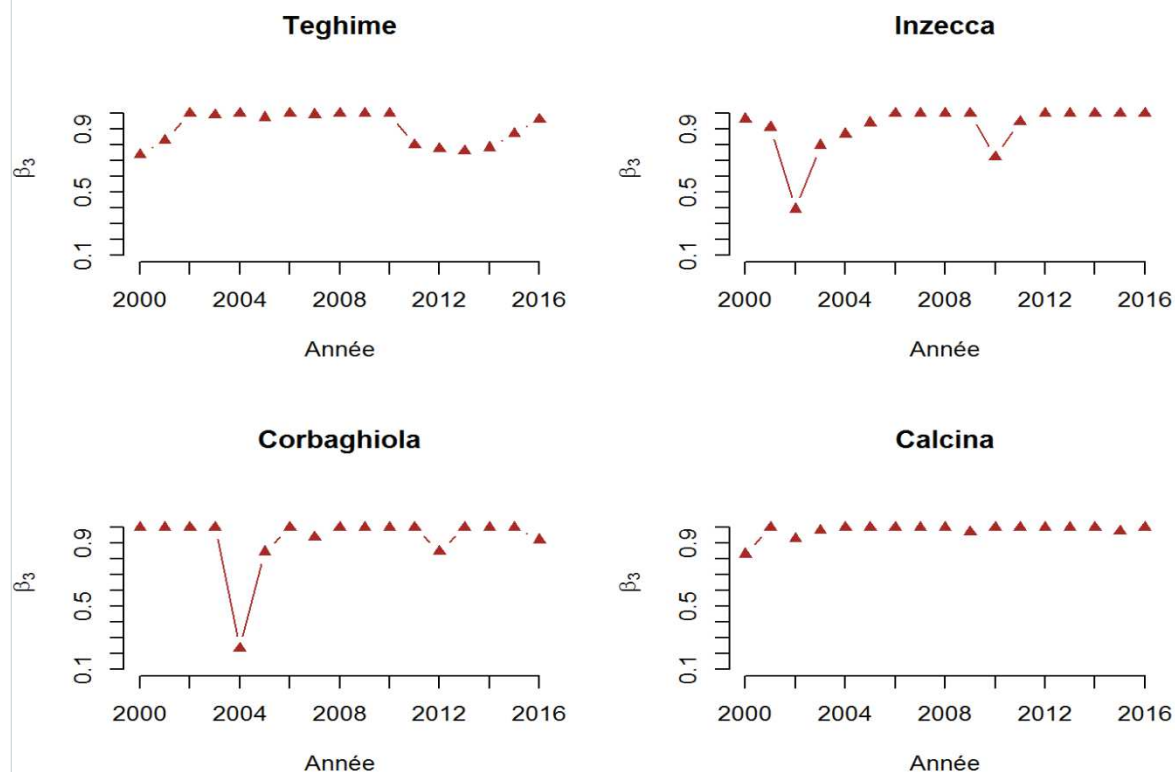




Probabilité de détection des adultes végétatifs



Probabilité de détection des adultes fleuris



Discussion générale

Synthèse, limites et perspectives

Cette thèse est réalisée en s'appuyant sur de longues séries temporelles de données, 22 ans pour *Centaurea corymbosa* et 18 ans pour *Brassica insularis*, permettant de réaliser des analyses précises et d'avoir des conclusions robustes. Pour *Centaurea corymbosa*, nous avons pu établir le lien entre climat, démographie-viabilité des populations et réponse phénotypique (chapitres 1 et 2). Cette partie de thèse était un objectif marqué dans l'agenda d'Isabelle Olivieri (1995) qui a initié le projet de la centaurée de la Clape avec Bruno Colas et Miquel Riba.

Ce travail a permis d'identifier les facteurs climatiques déterminant pour la dynamique des populations, les paramètres démographiques les plus sensibles à ces facteurs climatiques et les paramètres démographiques qui contribuent le plus aux taux d'accroissement des populations. De plus, nous avons pu décrire et analyser la stratégie de floraison pour chaque population, et examiner la tendance au cours des 22 ans en réponse aux variations climatiques. Ces résultats ont permis de déterminer si les changements phénotypiques observés sont cohérents avec les stratégies optimales estimées par IPM.

L'un des objectifs initiaux de cette thèse était de réaliser ces analyses sur les deux espèces, *C. corymbosa* et *B. insularis*. Les populations de *B. insularis* étant éloignées les unes des autres, des données météorologiques associées à chaque population sont nécessaires pour pouvoir étudier l'impact du climat sur la dynamique des populations, contrairement aux populations de *C. corymbosa*. Les analyses devraient donc être réalisées par population, ce qui mène à des faibles tailles d'échantillon. D'autre part, *B. insularis* est une espèce longévive et polycarpique, l'étude de changement des traits d'histoire de vie au cours du temps (Chapitre 2) est plus complexe et nécessite des séries temporelles plus longues. La construction des modèles est moins robuste car la taille des individus est parfois non-mesurée (individus inaccessibles), ou bien l'individu n'est pas détecté (dormance ou erreur de l'observateur). Les modèles de capture-recapture ont donc été utilisés dans cette thèse afin de tenir compte de la faible détectabilité des individus dans l'estimation des paramètres pour cette espèce.

Démographie et adaptations face au changement climatique

J'ai montré dans le chapitre 1 que les populations de *Centaurea corymbosa* sont fortement influencées par le changement climatique, particulièrement les populations à faible effectif. Cependant, les résultats du chapitre 2 montrent que les populations sont capables de répondre aux variations climatiques par un changement de trait d'histoire de vie. En effet au cours des 22 ans, la stratégie de floraison observée varie dans la même direction que la stratégie optimale estimée par IPM. Les populations de *C. corymbosa* sont donc susceptibles d'amortir les effets du changement climatique.

Tout d'abord, nous avons montré dans le chapitre 1 que la variation interannuelle des taux d'accroissement des populations est significative, ce qui suggère un fort effet du climat sur la dynamique des populations de *C. corymbosa*. Néanmoins, la différence entre les populations était négligeable, ce qui n'est pas surprenant puisque les populations se répartissent sur une aire restreinte. Nous avons montré que les paramètres de survie, de floraison et la fécondité sont fortement influencés par la température plutôt que par le nombre de jours de précipitation, particulièrement durant la période estivale. Dans ce chapitre, nous nous sommes basés sur des simulations stochastiques pour estimer les taux d'extinctions des populations sous deux scénarios de changement climatique (augmentation des fréquences des années chaudes ou sèches), selon deux approches: en utilisant les fréquences des années extrêmes prédites à partir d'un modèle climatique régional, et en augmentant les fréquences (de la fréquence observée 0.19 à 0.8). Cette dernière approche est nécessaire dans le cas où les prédictions climatiques sont mal-estimées comme c'est le cas pour les précipitations dans les régions méditerranéennes (Gao et Giorgi, 2008; Ruffault et al., 2014). Nous avons montré que les populations sont plus exposées au risque d'extinction face à une augmentation de la fréquence des années avec haute température. Il est à noter que l'effet du réchauffement est autant plus visible pour les populations de grand effectif que pour les populations d'effectif réduit, populations qui subissent fortement la stochasticité démographique. Cependant, le temps moyen à l'extinction était bien évidemment plus faible pour les petites populations.

La densité-dépendance n'était pas incluse dans nos modèles ce qui peut mener à une surestimation des probabilités d'extinction (Dahlgren et al., 2016). Cependant, les analyses de viabilité des populations sont reconnues comme un outil pertinent pour comparer l'impact de différents scénarios (comme nous avons fait), plutôt que pour prédire explicitement la taille et le statut futur des populations (Coulson et al., 2001). De plus, la densité-dépendance est

supposée avoir un effet négligeable sur la dynamique des populations de *C. corymbosa* car les populations ont de faible densité. La seule observation de densité-dépendance est en fait une densité-dépendance positive : la fécondité était positivement liée avec la densité des plantes en fleurs dans les populations (effet *Allee*, Colas et al., 2001; Kirchner et al., 2005). Toutefois, une perspective est clairement de réaliser une étude pour bien expliciter l'effet de la densité-dépendance sur chaque composante du cycle de vie de *C. corymbosa*.

Les études sur l'évolution des traits d'histoire de vie et les réponses aux variations climatiques sont rarement développées sur les populations naturelles et particulièrement les chez les plantes monocarpiques. Nos résultats montrent que la taille à la floraison a augmenté au cours des 22 ans de suivi démographique. Un changement phénotypique peut avoir un impact négatif ou positif sur la persistance des populations face à un changement environnemental. Le changement observé dans les populations de *C. corymbosa* n'est pas associé à une modification de l'écart entre le taux d'accroissement des populations optimal (λ_{opt}) et le taux observé (λ_{obs}). J'ai également montré que, durant les années chaudes, les plantes fleurissent à une plus grande taille en suivant la même direction que la stratégie optimale. Ce changement observé peut donc être considéré comme une réponse adaptative des populations aux variations climatiques.

Le changement de la taille à la floraison observé pourrait être dû à la plasticité phénotypique ou à une évolution génétique. Le jeu de données disponible ne permet pas de déterminer la nature de ce changement. En effet, des données génétiques doivent être disponibles pour pouvoir estimer l'héritabilité du caractère étudié. Il est difficile de faire de telles études en populations naturelles chez les espèces végétales. Bien qu'une réponse évolutive par sélection naturelle a été documentée sur des temps courts (par exemple 7 générations, Franks et al., 2007), détecter une réponse évolutive avec notre jeu de données (22 ans soit environ 5 générations) est peu probable. Dans le cas de la centaurée, le changement de la taille à la floraison serait plutôt dû à la plasticité. Un autre argument est que le trait étudié varie avec la variation des conditions climatiques. Une telle réponse plastique permet aux espèces de changer leurs traits phénotypiques plus rapidement face à des conditions stressantes, ce qui facilite éventuellement la persistance des populations (Richards et al., 2006).

Le coût de la floraison à taille plus grande est facilement mesurable puisqu'il correspond à la probabilité de mourir avant la reproduction. La probabilité de floraison diminue dans des années chaudes (Chapitre 1) et seules les plantes les plus grandes fleurissent. La floraison à une

plus grande taille augmente la fécondité et permet de produire plus de graines, potentiellement de meilleure qualité, ce qui pourrait influencer la survie des plantules face à des périodes de sécheresse. Un point intéressant de mon travail est que la floraison à grande taille est favorisée dans les populations avec un faible taux d'émergence, calculé comme le nombre total de plantules émergées sur le nombre de capitules. Ce résultat est en effet comparable à d'autres espèces monocarpiques où la floraison à grande taille est favorisée dans les populations avec faible survie des plantules (De Jong et al., 2000; Kachi et Hirose, 1985). Chez les espèces monocarpiques, la reproduction des plantes à une grande taille est donc favorisée dans les populations avec un faible taux de recrutement (ce qui est influencé par l'émergence et la survie de plantules) et conduit à une augmentation du temps de génération. Par ailleurs, des études ont montré que dans les populations où le taux de survie des adultes avant reproduction est élevé, les plantes fleurissent plus tardivement (Lesica et Young, 2005; Reinartz, 1984; Wesselingh et al., 1997). Dans notre cas, aucune variance significative de taux de survie des rosettes n'a été détectée.

Une stratégie optimale peut-elle représenter une stratégie ESS (*Evolutionary Stable Strategy*) dans notre cas? Si la densité-dépendance n'impacte pas la dynamique des populations et dans un environnement constant, la stratégie qui maximise le taux d'accroissement λ est la stratégie ESS. Chez la centaurée, la densité-dépendance a un effet négligeable sur le cycle de vie de l'espèce (voir discussion du Chapitre 2). Cependant, cet impact devrait être plus explicité pour chaque stade de vie afin de pouvoir montrer que la stratégie optimale calculée par des IPM est une ESS. D'autre part, quelques études affirment que les modèles IPM, qui sont des modèles phénotypiques, ne suffisent pas à prédire l'évolution d'un trait d'histoire de vie puisque l'héritabilité et la variance génétique ne sont généralement pas incluses dans ces modèles (Janeiro et al., 2017).

Aspects mathématiques

IPM *versus* MPM

Dans cette thèse, j'ai exploité le jeu de données de *C. corymbosa* de long terme contenant suffisamment d'information sur les individus pour passer des modèles discrets (structure en stades de vie : Modèles de Projection Matriciels) vers des modèles continus (structure en taille et âge : Modèles de Projection Intégraux). J'ai montré que les deux approches de modélisation, qui sont complètement différentes, ont produit des taux d'accroissement des populations (λ) fortement corrélés (voir Tableau 1). La valeur de $\lambda(IPM)$ calculée en regroupant tous les individus des populations (grande taille de l'échantillon) était à 0,001 près identique à $\lambda(MPM)$. Les valeurs de $\lambda(IPM)$ estimées par chaque population séparément étaient toutes supérieures à $\lambda(MPM)$, particulièrement pour la plus petite population (voir Table 2 dans Chapitre 2). Ces résultats confirment ce qui a été montré par Ramula et al. (2009) : pour les jeux de données inférieurs à 300 individus, les modèles IPM produisent un biais plus petit et une variance plus faible pour l'estimation de λ que les MPM.

Pour les espèces végétales pérennes monocarpiques, la structure des populations en taille individuelle semble mieux appropriée que la structure en stades de vie. En effet dans les modèles MPM, les individus d'une classe ont les mêmes probabilités de survie et de floraison, alors qu'ils sont forcément de taille et d'âge différents, particulièrement les individus du stade de vie Rosette (adulte non-fleuri). Chez les espèces monocarpiques pérennes, les individus restent dans le stade de vie Rosette plusieurs années avant de fleurir (ex. de 2 à 13 ans chez les individus de *C. corymbosa*). Les mêmes probabilités de survie et de floraison sont donc associées à des individus de tailles largement différentes (variant de 0,5 cm à 21,0 cm), alors que nous avons bien montré que la survie et la floraison augmentent significativement avec la taille des individus (Chapitre 2). D'autre part, combiner la taille et l'âge des individus fournit encore plus de précision dans les modèles, permettant de mieux contrôler les fonctions démographiques. Par conséquent, nous suggérons l'utilisation des modèles IPM pour décrire et analyser la dynamique des populations des espèces pérennes monocarpiques.

Tableau 1: Résumé des différences entre les deux types de modèles MPM et IPM.

	Modèles de Projection Matriciels (MPM)	Modèles de Projection Intégraux (IPM)
Structure de la population	Stade de vie (Plantule, Rosette, Fleur)	Taille + âge
Modèle mathématique	$n(t + 1) = A n(t)$	$n(y, t + 1) = \int_{\Omega} K(y, x) n(x, t) dx$
Paramètres à estimer	✚ Probabilité de survie pour chaque classe s_1, s_2, s_3 ✚ Probabilité de floraison pour chaque classe $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ ✚ Survie des germinations s_0 ✚ Fécondité f (voir chapitre 1)	✚ Taux de recrutement Estb. Fonction continue de : ✚ Survie $s_a(x)$ ✚ Floraison $f_{p,a}(x)$ ✚ Croissance $g_a(y, x)$ ✚ Nombre de capitule produits $f_{n,a}(x)$ ✚ Tailles des descendants $f_d(y)$ (‘a’ indique l’âge des individus, voir chapitre 2)
Matrice/noyau	$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & fs_0 \\ s_1(1 - \alpha_1) & s_2(1 - \alpha_2) & s_3(1 - \alpha_3) \\ s_1\alpha_1 & s_2\alpha_2 & s_3\alpha_3 \end{pmatrix}$	$K(y, x) = \begin{pmatrix} F_1(y, x) & F_2(y, x) & \cdots & F_{m-1}(y, x) & F_m(y, x) \\ P_1(y, x) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_2(y, x) & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & P_{m-1}(y, x) & P_m(y, x) \end{pmatrix}$
λ obtenus	$\rho_s(\lambda_{MPM}, \lambda_{IPM}) = 0,67$, $p = 0,008$	

Les études comparant les deux approches IPM et MPM sont encore très rarement développées, à l'exception de l'étude de Ramula et al. (2009). Ceci est peut être dû à une absence de jeux de données contenant suffisamment d'informations individuelles pour pouvoir construire ces deux types de modèles. Les analyses effectuées par Ramula et al. (2009) sont basées sur une courte série de données démographiques, 1996-1998 pour *Primula veris* et 2002-2005 pour *Cirsium palustre*. De plus, les classes utilisées pour construire les MPM sont des classes de taille, la même variable ayant été utilisée pour construire les IPM. Dans le cas de notre étude, je suis passée d'une structure en stades de vie (P, R, F) vers une structure en taille et âge des individus. Une perspective est donc de compléter la comparaison des taux d'accroissement des populations par l'analyse de la viabilité des populations suivant les deux modèles. Cela permettrait de tester si le choix de la structure utilisée pour décrire les populations influence les résultats.

Modèles capture-recapture

Chez *B. insularis*, les individus peuvent passer par une phase de dormance végétative en gardant uniquement la partie souterraine ou seulement des tiges dans un état sec, l'individu n'est donc pas détecté. Par conséquent, le jeu de données contient des histoires de vie incomplètes. Ceci nous a motivé à proposer le modèle de capture-recapture (CR), très peu utilisé sur des espèces végétales, pour faciliter et améliorer la qualité des estimations dans le cas où la détection des individus est faible. Le chapitre 3 est donc un chapitre de méthodologie dans le but de comparer l'estimation des paramètres démographiques par l'approche classique et par les modèles CR. En outre, ces modèles ont permis d'estimer les taux de détection des individus et leurs variations spatio-temporelles.

J'ai montré dans que les taux de détection des individus étaient nettement inférieurs à 1 dans toutes les populations. En particulier, pour la population de Corbaghiola de très faibles taux de détection ont été obtenus entre 2012 et 2015, suite à un éboulement sur une partie de la population. Ce dernier a dû augmenter le taux de dormance végétatif et donc diminuer la détectabilité, et induire des erreurs d'identification des individus. Ce faible taux de détection est probablement la cause des faibles probabilités de survie obtenues par l'approche classique en comparaison avec celles obtenues par les modèles CR. Cependant, à l'exception de Corbaghiola, les paramètres estimés étaient tous corrélés entre les deux approches, ainsi les taux d'accroissement des populations n'étaient pas différents entre eux. J'ai mis l'accent dans ce chapitre sur les différents avantages des modèles CR. Ce travail pourrait donc être une

motivation pour changer la méthode d'estimation des paramètres chez *B. insularis*, et plus généralement chez les espèces végétales montrant une dormance durant leurs cycles de vie.

Il pourrait être intéressant de calculer le biais et la variance des estimations des paramètres par les deux méthodes afin de pouvoir conclure précisément quelle méthode fournit les meilleures estimations. Une approche possible est de diviser l'échantillon en plusieurs sous-échantillons, ensuite calculer la différence entre le paramètre estimé sur l'ensemble de jeu de données et la moyenne des paramètres estimés pour chaque sous-échantillon. Cette approche permettrait aussi d'analyser l'effet de la taille de l'échantillon sur la qualité des estimations. Cette procédure devrait être effectuée sur les deux approches, pour chaque paramètre et dans chaque population, ce qui n'était pas possible au cours de cette thèse vu le temps de réalisation nécessaire. Une autre approche également couramment utilisée est de simuler des données, estimer les paramètres et de calculer le biais entre ces paramètres et les paramètres réels.

Implication en biologie de conservation

Pour la centaurée de la Clape, les taux d'accroissement asymptotiques de toutes les populations sont inférieurs à 1. Les populations sont donc en déclin, ce qui est observé aussi en considérant le nombre de plantes en fleurs total (comptage exhaustif, voir annexe A2, Chapitre 1). L'analyse interannuelle a montré que les valeurs extrêmes des λ observées sur les 22 ans correspondaient à des années climatiques extrêmes (2006-2007 et 2012-2013), indiquant que l'ensemble des populations de l'espèce est fortement influencé par les variations climatiques. Notamment, les paramètres de survie, de floraison et de fécondité sont négativement influencés par l'augmentation de la température et la diminution de nombre de jours de pluie, particulièrement durant la période estivale. La viabilité des populations, et donc la survie de l'espèce, est ainsi fortement diminuée avec l'augmentation de fréquences des années chaudes. Les modèles climatiques régionaux prédisent une augmentation de 3,5°C sur la région méditerranéenne d'ici la fin de siècle. Nous constatons alors que les populations de la centaurée de la Clape, comme c'est le cas pour plusieurs espèces méditerranéennes, sont exposées au risque accru d'extinction face à ces changements climatiques.

Les résultats présentés dans le chapitre 2 sur les changements phénotypiques montrent que, malgré des $\lambda < 1$, la stratégie de floraison observée est très proche de la stratégie optimale pour toutes les populations, à l'exception du Cruzade. Au cours des 22 années de suivi, la taille à la floraison observée augmente en réponse à une forte température en suivant la stratégie optimale, comme indiqué dans la figure 7 du chapitre 2. Cependant, nous constatons sur cette figure que la force de réponse de la stratégie optimale à la température (i.e. la pente de droite de régression) est plus grande que celle de la stratégie observée. Cette réponse phénotypique pourrait donc ne pas être suffisante pour amortir les conséquences du changement climatique. Se poser donc la question des actions possibles sur ces populations pour qu'elles puissent persister par des réponses phénotypiques, malgré l'effet des facteurs climatiques

Pour des populations de faible effectif (comme celle de la Cruzade), le taux d'accroissement décroît significativement au cours des 22 ans. D'autre part, ces petites populations semblent mal-adaptées en montrant une stratégie de floraison différente de la stratégie optimale. Par conséquent, la situation de telles petites populations est plus critique et doit être prise en compte dans les stratégies de gestion et conservation.

En se basant sur l'ensemble de ces résultats, nous possédons les informations nécessaires pour pouvoir envisager des stratégies de gestion et de conservation des populations de *Centaurea corymbosa*. Deux stratégies semblent appropriées afin de diminuer l'effet du changement climatique en tenant compte de leur capacité de réponse phénotypique :

✚ **La dispersion assistée**, c'est-à-dire l'introduction de plantes dans de nouveaux habitats favorables mais éloignés. Pour cela, il est nécessaire de définir de nouvelles aires protégées dans les localités du nord qui présenteront un climat futur similaire au climat connu par les populations actuelles. Cette stratégie est séduisante mais pose le problème de la disponibilité des habitats naturels et favorables.

✚ **Le renforcement des populations**, qui permet d'augmenter la taille des populations et de réduire les effets de la stochasticité démographique. Le renforcement permet aussi d'augmenter la diversité génétique. Cette stratégie serait plus raisonnable et efficace puisque elle permet de garder les populations à leurs places, de les renforcer pour minimiser les risques de stochasticité et de dérive génétique. Cette stratégie repose sur leur faculté à s'adapter à de nouvelles conditions stressantes. "*Trust the phenotypic response of natural populations...*".

Bibliographie

- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., and Thuiller, W. (2011). Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* *14*, 484–492.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., and Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* *15*, 365–377.
- Colas, B., Olivieri, I., and Riba, M. (2001). Spatio-temporal variation of reproductive success and conservation of the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Biological Conservation* *99*, 375–386.
- Colas, B., Kirchner, F., Riba, M., Olivieri, I., Mignot, A., Imbert, E., Beltrame, C., Carbonell, D., and Fréville, H. (2008). Restoration demography: a 10-year demographic comparison between introduced and natural populations of endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology* *45*, 1468–1476.
- Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E., and Possingham, H.P. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends Ecol. Evol.* *16*, 219–221.
- Coulson, T., Tuljapurkar, S., and Childs, D.Z. (2010). Using evolutionary demography to link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *J Anim Ecol* *79*, 1226–1240.
- Dahlgren, J.P., Bengtsson, K., and Ehrlén, J. (2016). The demography of climate-driven and density-regulated population dynamics in a perennial plant. *Ecology* *97*, 899–907.
- Franks, S.J., Sim, S., and Weis, A.E. (2007). Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *PNAS* *104*, 1278–1282.
- Gao, X., and Giorgi, F. (2008). Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Glob. Planet. Change* *62*, 195–209.
- Janeiro, M.J., Coltman, D.W., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., and Morrissey, M.B. (2017). Towards robust evolutionary inference with integral projection models. *J. Evol. Biol.* *30*, 270–288.
- Jones, K.R., Watson, J.E.M., Possingham, H.P., and Klein, C.J. (2016). Incorporating climate change into spatial conservation prioritisation: A review. *Biological Conservation* *194*, 121–130.
- Kirchner, F., Luijten, S.H., Imbert, E., Riba, M., Mayol, M., González-Martínez, S.C., Mignot, A., and Colas, B. (2005). Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Oikos* *111*, 130–142.
- Kirchner, F., Robert, A., and Colas, B. (2006). Modelling the dynamics of introduced populations in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa*: a demo-genetic integration. *Journal of Applied Ecology* *43*, 1011–1021.
- Olivieri, I., Tonnabel, J., Ronce, O., and Mignot, A. (2016). Why evolution matters for species conservation: perspectives from three case studies of plant metapopulations. *Evol Appl* *9*, 196–211.
- Ramula, S., Rees, M., and Buckley, Y.M. (2009). Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of Applied Ecology* *46*, 1048–1053.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., and Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* *9*, 981–993.

Ruffault, J., Martin-StPaul, N.K., Duffet, C., Goge, F., and Mouillot, F. (2014). Projecting future drought in Mediterranean forests: bias correction of climate models matters! *Theor Appl Climatol* 117, 113–122.

Ulrey, C., Quintana-Ascencio, P.F., Kauffman, G., Smith, A.B., and Menges, E.S. (2016). Life at the top: Long-term demography, microclimatic refugia, and responses to climate change for a high-elevation southern Appalachian endemic plant. *Biological Conservation* 200, 80–92.

Résumé : La région méditerranéenne, hot-spot de biodiversité avec un fort taux d'endémisme, est classée parmi les zones les plus touchées par le changement climatique. La conservation des espèces nécessite de comprendre finement leur démographie face à ces changements, mais aussi leur capacité à s'adapter à ces nouvelles conditions. Au cours de cette thèse, deux espèces végétales rares méditerranéennes ont été étudiées, *Centaurea corymbosa* et *Brassica insularis*, en utilisant des modèles mathématiques récents pour analyser des suivis démographiques de long-terme (22 ans et 18 ans). Dans la première partie de cette thèse, des modèles de projection matriciels ont été construits afin d'analyser la variation spatio-temporelle des taux d'accroissement des populations de *C. corymbosa*. Cela a permis d'identifier les facteurs climatiques clefs qui impactent les taux d'accroissement des populations, et plus finement, les paramètres de survie, de floraison et de fécondité. Une analyse de viabilité des populations a été réalisée sous différents scénarios climatiques. Dans un second temps, une analyse de la capacité des populations de *C. corymbosa* à répondre à ces changements climatiques a été effectuée avec un modèle de projection intégral. Les changements des traits d'histoire de vie au cours du temps ont montré que la stratégie de floraison observée répond aux variations climatiques en suivant la même direction que la stratégie optimale. Ceci montre que les populations sont capables de s'adapter au changement climatique. Enfin, des modèles de capture-recapture (CR) ont été construits afin de déterminer l'influence de la faible détectabilité des individus sur l'estimation des paramètres démographiques chez *B. insularis*. Les probabilités de survie estimées par l'approche classique sont inférieures à celles estimées par les modèles CR. Les paramètres estimés par les deux approches sont en général très corrélés, à l'exception d'une population montrant des problèmes d'identification des individus. L'ensemble de cette thèse est replacé dans le cadre de la biologie de la conservation des espèces végétales, notamment en suggérant de prendre en compte leur capacité de réponse au changement climatique.

Mots-clefs : Modèle de projection matriciel, Modèle de projection intégral, Modèle capture-recapture, Biologie de conservation, Changement climatique, *Brassica insularis*, *Centaurea corymbosa*.

Abstract: Mediterranean region is a biodiversity hot-spot with a high endemism rate and is classified among the areas most sensitive to climate change. Deep understanding of demography and evolution following these changes is a necessity for species conservation. During this thesis, two rare Mediterranean plant species have been studied, *Centaurea corymbosa* and *Brassica insularis*, using recent mathematical models to analyse long term demographic datasets (22 and 18 years). In the first part of this thesis, matrix projection models have been used to analyse spatio-temporal variation in population growth rate in *C. corymbosa*. Major climatic parameters that impact population growth rate and survival, flowering and fecundity have been identified. A population viability analysis has been performed under various climatic scenarios. In a second part, an analysis of the population ability of *C. corymbosa* to response to these climatic changes has been performed using integral projection models. Temporal variation of life-history traits showed that the realized flowering strategy varied with climatic conditions following the same direction than the optimal flowering strategy. It can thus be concluded that the studied populations can adapt to climatic changes. Finally, capture-recapture models have been applied on the *Brassica insularis* dataset to analyse the effect of plant detectability on demographic parameter estimations. Survival probabilities obtained with the classical approach are lower than the ones estimated using the CR models. However, the parameters estimated using both methods are highly correlated, except for one population where individual identification is problematic. Results of this thesis are linked to some considerations in conservation biology of plants, particularly to their ability to respond to climatic changes.

Key-words: Matrix Projection Model, Integral Projection Model, Capture-Recapture Model, Conservation biology, Climate change, *Brassica insularis*, *Centaurea corymbosa*.