

Chapitre 10. *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) – Lézard vivipare

Auteurs : Olivier Lourdais, Michaël Guillon, Maud Berroneau, Matthieu Berroneau, **Contributeurs :** George Bruschi, Rodrigo Gavira, Robin Viton, Jean-François le Galliard, Chloé Chabaud, Andréaz Dupoué, Jean Clobert

Résumé :

Le Lézard vivipare est une espèce d'affinité climatique fraîche. Abondante en altitude, l'espèce est beaucoup plus rare en plaine où elle se cantonne à des milieux de landes humides. Le changement climatique pourrait impacter fortement l'espèce sur ce dernier type d'habitat, et notamment la réussite de sa reproduction. Afin d'étudier les relations entre changement climatique, modification de niche écologique et dynamique de population de lézards vivipares, des suivis naturalistes sont mis en place en premier lieu.

Les relations fonctionnelles entre la physiologie des espèces et leurs traits de vie apportent des éléments de compréhension sur les réponses des organismes face aux variations spatiales et temporelles de leur environnement. C'est l'intérêt des approches mécanistes qui permettent de tester l'impact de facteurs proximaux sur la persistance locale des organismes ou la répartition d'une espèce. Parallèlement, il est essentiel de comprendre les facteurs historiques qui ont façonné la répartition actuelle des espèces. Les lézards vivipares de forme ovipare (*Z. vivipara louisiantzi*) et vivipare (*Z. vivipara*) sont des espèces à affinités climatiques froides. Elles sont particulièrement vulnérables au changement climatique. Les travaux de recherche réalisés sur les lézards vivipares dans le cadre du programme les sentinelles du climat s'inscrivent dans une démarche collaborative avec plusieurs partenaires : le CNRS de Chizé (Olivier Lourdais, Michaël Guillon), le CEREEP Ecotron (Jean François Le Galliard, ANR Aquatherm), le SETE Moulis (Andréaz Dupoué, programme Ectopyr) et Cistude Nature.

Nous avons combiné des approches complémentaires. Tout d'abord, en 2018, nous avons étudié la structure génétique des populations (42) le long d'un gradient climatique chez la forme ovipare depuis Bordeaux jusqu'aux Pyrénées. En 2019, nous avons comparé l'écophysiologie des populations (pertes hydriques, métabolisme, thermorégulation) le long de ce gradient. Enfin, nous avons étudié la reproduction chez la forme vivipare en manipulant les conditions thermiques et hydriques de gestation. Nos résultats soulignent une forte structuration génétique avec les populations de marges arrières plus diversifiées car plus proches du refuge climatique glaciaire. Les données physiologiques montrent des pertes hydriques très élevées chez les deux formes de lézards vivipares en comparaison avec le Lézard des murailles. Enfin, les données expérimentales sur la forme vivipare soulignent l'importance de l'accès à l'eau pendant la gestation.

Mots-clés : adaptations, affinité climatique, climat, dynamique de populations, perte hydrique, physiologie, relique glaciaire, *Zootoca vivipara*

10.1 Introduction

Depuis 2017 (MALLARD, 2017b), des suivis naturalistes sont menés sur les reliques de landes humides du Massif landais afin de vérifier deux hypothèses de l'impact du changement climatique sur le Lézard vivipare de plaine :

- Hypothèse 1 : extinction locale possible des populations suite à la disparition de stations remarquables en plaine
- Hypothèse 2 : une entrée progressive du Lézard des murailles indiquant une modification micro-climatique des sites et un remplacement possible entre « lézards gris »

L'objectif des suivis naturalistes est par conséquent d'obtenir des tendances évolutives de l'occurrence du Lézard vivipare en lien avec d'éventuelles variations climatiques sur différents sites témoins du massif landais mais également des zones humides de basse altitude et des tourbières des plateaux limousins.

L'un des enjeux majeurs en écologie est de comprendre la répartition et l'abondance des organismes dans l'espace et dans le temps (MACARTHUR, 1984). Cette problématique est au cœur des préoccupations actuelles de nos sociétés faisant face au changement climatique (IPCC, 2014b) et à l'érosion de la biodiversité (THOMAS *et al.*, 2006). Afin d'évaluer l'impact des perturbations du climat sur la biodiversité, il est nécessaire de connaître les réponses des espèces tout en prenant en compte leur sensibilité propre. La répartition peut donc se définir comme étant le résultat d'une réponse dynamique d'une espèce face à un environnement donné (BROENNIMANN *et al.*, 2007).

Dans ce contexte il est important : i) d'identifier les paramètres physiologiques proximaux qui sous-tendent les adaptations climatiques, ii) d'examiner les aspects historiques qui peuvent expliquer les répartitions actuelles, iii) d'explorer les déterminants climatiques de la répartition et de l'importance des gradients environnementaux. Le lézard vivipare est une espèce à affinité climatique froide et particulièrement vulnérable face au réchauffement climatique (DUPOUE *et al.*, 2017). L'existence de deux modes de reproduction (populations ovipares et vivipares) est aussi une composante unique à considérer pour tester la sensibilité aux changements climatiques (FOUCART *et al.*, 2014). Trois axes de recherches complémentaires ont été développés sur les deux formes (ovipares et vivipares) de *Zootoca* :

(1) Etude de la forme ovipare (*Z. vivipara louislantzii*):

- Etude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude
- Etude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude

(2) Etude de la forme vivipare (*Z. vivipara vivipara*):

- Etude expérimentale des conditions thermiques et hydriques de la gestation

(3) Comparaisons entre espèces :

- Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèce et en comparaison avec le Lézard des murailles, moins vulnérable
- Modélisation corrélative de la répartition en Nouvelle-Aquitaine

Le programme les sentinelles du climat a eu un rôle clé en permettant de regrouper plusieurs équipes avec une importante expertise sur le Lézard vivipare. Une attention particulière a été portée sur les populations reliques de Nouvelle-Aquitaine.

10.2 Matériel et Méthodes

10.2.1 Forme ovipare (*Z. vivipara louislantzii*)

- *Sites d'étude pour les suivis naturalistes et méthodologies de suivi*

La forme ovipare du Lézard vivipare a été suivie sur les secteurs de plaines, au biotope et aux réponses écologiques des populations montagnardes différentes face aux changements climatiques. Les populations enclavées dans le Massif landais sont d'autant plus intéressantes à suivre du fait de leur caractère isolé et réfugié dans les derniers secteurs de lagunes fraîches de Gironde et des Landes.

En 2019, aucun ajout ou suppression de site du Massif Landais n'a été opéré, ainsi 12 sites ont fait l'objet des suivis naturalistes durant cette 3^{ème} année du programme (Tab. LXXVI).

Tab. LXXVI. Localisation des sites du triangle landais suivis de 2017 à 2019

Lieu_dit	Longitude	Latitude	Suivi Lv 2017	Suivi Lv 2018	Suivi Lv 2019
Captieux - Lucmaysouau	44,22372	-0,23059	oui	oui	oui
Hostens - Gât Mort	44,51779	-0,61312	oui	oui	oui
Houeillès	44,19964	-0,07166	oui	oui	oui
Le Pian Médoc	44,95297	-0,73967	oui	oui	oui
Lubiosse-Ychoux - Capdejus	44,39832	-1,03054	oui	oui	oui
Martillac	44,69270	-0,58963	oui	oui	oui
Saint-Magne - Lagune du Cam	44,54098	-0,65374	oui	oui	oui
Le Porge - Saumos	44,89185	-1,03937	oui	oui	oui
Pindères	44,24436	-0,017334	oui	oui	oui
Saint Médard - Lagunasse	44,89429	-0,80347	oui	oui	oui
Illats	44,601894	-0,425097	oui	X	X
Brocas	44,044383	-0,5418166	oui	X	X
Landiras	44,540264	-0,464071	-	oui	oui
Luxey - Gaouchey	44,242632	-0,478874	-	oui	oui

Pour le suivi du Lézard vivipare, chaque « site » de suivi correspond à une « lagune » et ses environs immédiats ou à un milieu de landes humides à molinies. Les sites sont matérialisés par des carrés de 100 mètres sur 100 mètres et contiennent chacun 5 placettes d'échantillonnage de 10m*10m positionnées aléatoirement sur un habitat favorable et avec une exposition raisonnable (MALLARD, 2018b): le Lézard vivipare doit pouvoir trouver au sein de la placette des zones d'ombre ou de fraîcheur dans l'habitat composant cette placette ou au cours de la journée par le simple déplacement du soleil.

L'application du protocole type POP Reptile (SHF, 2014) permet une estimation fine de la présence et de l'abondance de l'espèce. Le protocole peut se résumer ainsi : 3 passages par site et donc par placette par an, de préférence entre avril et juin. L'observateur passe 20 min par placette à noter la présence et le nombre de Lézard vivipare ainsi que d'autres données propres aux placettes et aux autres espèces observées. Les conditions météorologiques ne sont pas particulièrement difficiles à respecter. Il convient d'éviter les jours à couverture nuageuse importante (>80%) et les jours pluvieux. Aussi à l'inverse, il convient d'éviter les jours trop ensoleillés et/ou à température trop élevée. Trois campagnes de relevés sont requises pour chaque site au cours de la saison (mars à juin), avec un espace-temps d'au moins 2 semaines entre deux passages de prospection (MALLARD, 2017b).

- *Etude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude*

Ce travail a été piloté par Andréaz Dupoué en post-doctorat à SETE Moulis (Ecotpyr). Un total de 42 populations a été échantillonné sur un gradient d'altitude en considérant quatre grandes unités. Les populations de plaine situées en Nouvelle-Aquitaine sont considérées comme la marge arrière (en rétractation) alors que celles d'altitude sont en marge avant (expansion) (BERRONEAU, 2014b). Ces populations ont été échantillonnées avec l'aide de Maud Berroneau et Matthieu Berroneau ainsi qu'Olivier Lourdais. Un nombre total de 632 individus a été échantillonné (prélèvement salivaires par écouvillon, Fig. 176). L'extraction et l'analyse de l'ADN a été réalisée au SETE Moulis.



Fig. 176. Prélèvement salivaire pour analyse génétique réalisé par écouvillonnage

- *Etude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude*

Ce travail a été piloté par Jean-François le Galliard en collaboration avec le CEBC-CNRS (O. Lourdais et M. Guillon). Une étudiante (Chloé Chabaud) a été recrutée en Master 2 en 2019 par le CEREEP sur le projet. Un total de 12 populations a été échantillonné sur un gradient de 0 à 1500m (capture de 140 mâles adultes). Le choix des populations a été guidé par l'exploration préalable des conditions climatiques au sein de la répartition de l'espèce dans la région. Cette analyse de la température et pluviométrie a été menée par Michaël Guillon. L'habitat a été classé selon le degré d'ouverture du milieu et l'accès permanent à l'eau libre. Les individus ont été capturés et ramenés au CEBC pour des mesures de morphologie et de physiologie (consommation d'oxygène, pertes hydriques totales et cutanées, Fig. 177).



Fig. 177. illustrations des différentes approches écophysiologiques mobilisées

10.2.2 Forme vivipare (*Z. vivipara vivipara*)

- *Etude expérimentale des conditions thermiques et hydriques de la gestation*

Ces travaux ont été pilotés par George Brusch en post-doctorat au CEBC-CNRS (ANR Aquatherm). Un total de 136 femelles gestantes a été capturé en Limousin (plateau de Millevaches) au printemps 2019. Les femelles ont ensuite été allouées dans 4 traitements thermiques expérimentaux croisés avec 2 traitements hydriques. Cette approche permet de tester les effets des conditions climatiques chaudes et des contraintes d'accès à l'eau. Les femelles ont été suivies pendant la gestation jusqu'à la mise-bas. Les nouveaux nés ont été mesurés et leurs performances locomotrices ont été décrites.

10.2.3 Comparaisons entre espèces

- *Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèces*

A titre exploratoire, nous avons comparé les pertes hydriques des lézards vivipares ovipares avec la forme vivipare et le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*). Ces données permettent de comparer la sensibilité entre espèces.

- *Modélisation corrélative de la répartition en Nouvelle-Aquitaine*

En parallèle avec les axes précédents, la modélisation préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine a été développée en 2018 et mise à jour en 2019 sur l'ensemble de la Nouvelle-Aquitaine. De forts gradients climatiques ont été mis en évidence à l'échelle de la Région. Une modélisation plus globale est en cours de développement (premiers résultats attendus en 2020) à l'échelle des populations ovipares (modélisation de l'ensemble de la répartition de la sous-espèce *Z. vivipara louisiantzi* : Nouvelle-Aquitaine, Occitanie, Auvergne-Rhône-Alpes et Espagne) et du groupe de Lézard vivipare à forme vivipare isolé au niveau du massif central (régions Nouvelle-Aquitaine, Occitanie et Auvergne-Rhône-Alpes).

Ce travail préliminaire de modélisation de niche écologique a été réalisé par l'intermédiaire du logiciel MaxEnt (Maximum Entropy Species Distribution Modeling, Version 3.4.1) (PHILLIPS *et al.*, 2017). De part l'objectif exploratoire de cette étude, l'utilisation du logiciel s'est basée sur des répétitions d'analyses. Cette méthode utilise les répétitions d'une même analyse mais en sélectionnant au hasard à chaque fois parmi les observations de présence un nouveau jeu de données équivalent en nombre nommé « Bootstrap ». Cette méthode permet de conserver l'ensemble du jeu de données d'observations par l'accumulation des répétitions mais également de juger de l'incertitude des prédictions liée notamment aux variables environnementales. Cette approche peut calculer les probabilités de présence calculée à partir de toutes les répétitions (min, médiane, moyenne, max, écart type) sans pouvoir déterminer un seuil sur des prédictions binaires (présence/absence). Ainsi, dans le souci de compris entre le temps de calcul et la qualité des prédictions, 10 répliques ont été réalisés par la méthode de « Bootstrap ». Les prédictions des 10 modèles sont exprimées en probabilités de présence. La répartition potentielle de l'espèce a été assimilée aux valeurs maximums des probabilités de présence obtenues sur les 10 prédictions.

10.3 Résultats

10.3.1 Forme ovipare (*Z. vivipara louislantzi*)

- *Observations directes des modifications d'habitats des placettes*

En premier lieu, il convient de faire état des observations concrètes effectuées au cours des saisons de suivi sur le faciès des placettes de suivis entre 2017 et 2019, et par conséquent la probabilité de détection de l'espèce dans son habitat. Les systèmes lagunaires du Massif landais sont des reliques de zones humides maintenant discontinues, alimentées par la nappe phréatique qui affleure et par la pluviométrie annuelle. Le déficit en eau et l'augmentation des amplitudes thermiques saisonnières modifient drastiquement les habitats, voir rendent durant certaines saisons, l'habitat défavorable au cycle d'activité du Lézard vivipare ou du moins impacte fortement sur son comportement d'insolation et de déplacement, induisant un biais sur sa détectabilité lors des comptages.

Ainsi, pour la première saison de suivi (2017), les placettes ont connu en quasi-totalité un assèchement important réduisant les micro-habitats disponibles pour le Lézard vivipare. L'hiver 2016-2017 avait effectivement été particulièrement sec, suivi d'un printemps sec et aux températures au-dessus des normales de saison. Le Lézard vivipare a dû alors adapter son comportement par des déplacements restreints sous le couvert végétal encore quelque peu humide et ne pas s'exposer directement au soleil en journée. Les effectifs des comptages protocolés en ressortent donc très faibles.

En 2018, la pluviométrie a été très abondante de l'hiver à l'automne, un effet inverse a été observé sur l'activité de surface des lézards vivipares. Il est à noter cependant que concernant l'habitat type des placettes comme la lande à molinies, celui-ci a nécessité près d'une année pour se restaurer après ce fort assèchement de 2017.

En cette 3^{ème} année de suivi 2019, les observations des lézards vivipares ont été plus caractéristiques de l'activité attendue sur une année de réchauffement en cours de saison. L'étude des amplitudes thermiques saisonnières mais également jour/nuit reste à faire en lien avec le dénombrement des lézards vivipares effectué.

Ces modifications d'habitats et taux d'hygrométrie ont été annotées et feront l'objet d'une étude plus précise dans les prochaines années du programme, mais le constat visuel est assez aisé (Fig. 178).



Fig. 178. Photographies de la placette « Saint-Médard — Lagunasse » en 2017 (à gauche) et en 2018 (à droite)

- *Comparaison interannuelle des indices d'abondance*

En 2017, une cartographie représentant le rapport Lézard vivipare / Lézard des murailles observés sur les sites d'études avait été proposée avec l'idée que les prochaines années permettraient d'avoir une image instantanée du rapport de force entre le Lézard vivipare et le Lézard des murailles sur les sites d'études. Lorsque la balance penchera en faveur du Lézard des murailles, cela indiquera que l'habitat et les conditions micro-climatiques (température, hygrométrie) auront été modifiés. Les études écophysiologiques permettront également de mettre en avant les seuils de tolérance des fluctuations hygrométriques des lézards vivipares.

Suite aux trois premières années de suivis (2017 à 2019), l'étude des indices d'abondance (ou indices d'observation = io) entre les populations de Lézard vivipare et de Lézard des murailles est possible.

Une représentation cartographique des indices d'observation de 2017, 2018 et 2019 (Fig. 179) permet d'avoir une vision rapide des secteurs avec les plus grandes observations ainsi que la variation interannuelle.

Indices d'observation Lézard vivipare (bleu) vs Lézard des murailles (rouge) dans le Triangle landais sur fond de données historiques de présence du Lézard vivipare (points bleu ciel)

Suivi 2017

Suivi 2018



Suivi 2019

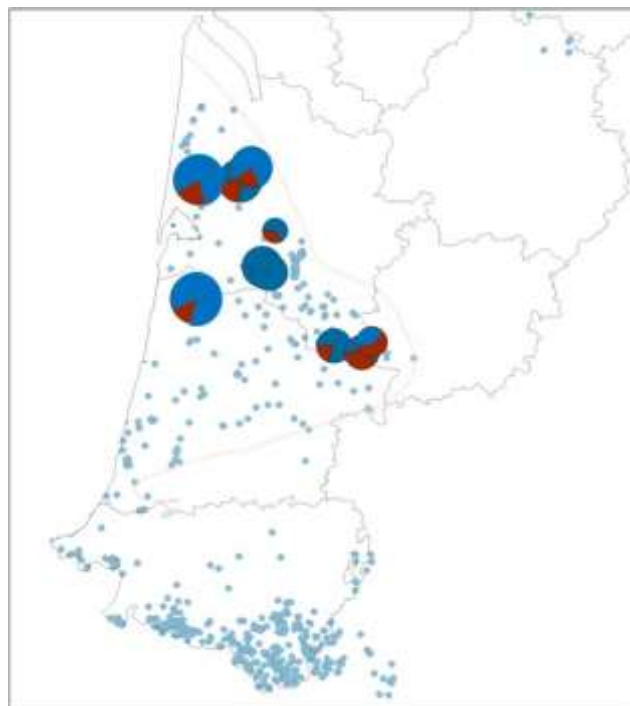


Fig. 179. Comparaison interannuelle des indices d'observation du Lézard vivipare (bleu) et du Lézard des murailles (rouge) en plaine entre 2017 et 2019

En comparant les indices d'observation (io) des sites entre 2017 et 2019, il sera intéressant de regarder l'évolution interannuelle qui nous amène à chercher les événements ou modifications qui justifieraient notamment une progression négative sur un site ces prochaines saisons de suivis (progression négative des io = diminution des observations).

• *Etude génétique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude*

Cette étude a apporté des informations pertinentes sur les variations génétiques à l'échelle considérée. Les marqueurs génétiques examinés sont fortement corrélés aux conditions climatiques. Les populations de plaine en Aquitaine présentent la plus grande diversité génétique. Cette observation est en accord avec nos prédictions et suggère que ces populations sont les plus proches du refuge glaciaire de la forme ovipare (Fig. 180a). En parallèle ces populations présentent un fort taux de consanguinité avec des conditions climatiques défavorables et une fragmentation des populations en marge arrière (Fig. 180b). A l'opposé les populations en marge avant (altitude) sont fortement différenciées et avec une faible diversité génétique ce qui souligne des événements de colonisation récent (effet fondateur). Les données d'abondance (comptage à vue des animaux) montrent une relation inverse avec la température et l'aridité. Les populations les plus abondantes sont rencontrées dans les habitats les moins chauds et les plus humides.

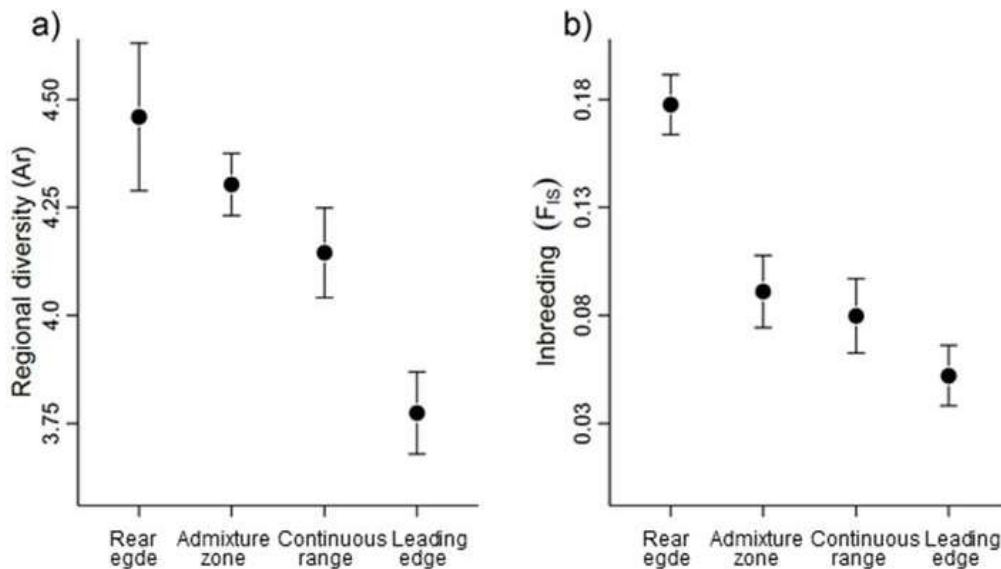


Fig. 180. Variation de diversité génétique et de consanguinité selon les 4 groupes populationnels situés le long du gradient d'altitude

Nous avons utilisé des simulations bayésiennes (ABC) pour tester différents scénarios de colonisation pyrénéenne à l'aide de DIYABC 2.1.0 (CORNUET *et al.*, 2010). Trois scénarios ont été proposés (Fig. 181) : une scission simultanée entre les quatre contextes écologiques (scénario 1), une colonisation progressive altitudinale (scénario 2); scission simultanée dans les régions pyrénéennes et différent de la marge arrière (scénario 3). Les résultats indiquent que le scénario 2 est le plus probable.

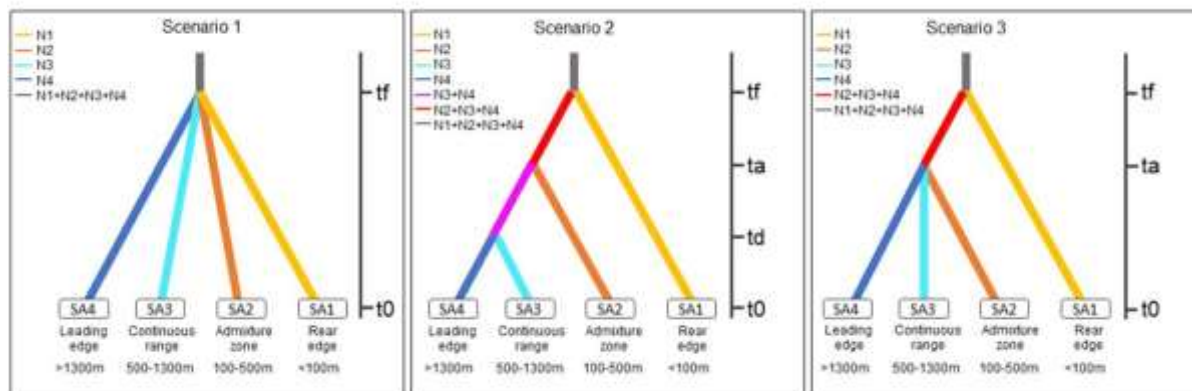


Fig. 181. Illustration des 3 scénarios possible pour la colonisation des Pyrénées par *Z viviparalouislantzi* (DUPOUE *et al.*, in prep.).

- *Etude physiologique comparative à l'échelle de la répartition de plaine et d'altitude*

Ce travail a été piloté par Jean-François le Galliard en collaboration avec le CEBC-CNRS (O. Lourdis et M. Guillon). Les données obtenues ont permis de mettre en évidence des gradients climatiques (pluviométrie et température) qui expliquent les variations morphologiques. La masse corporelle des individus est corrélée au coefficient de pluviométrie (Fig. 182). La taille corporelle est, quant à elle, inversement corrélée à la température. Ces résultats soulignent l'importance de la ressource en eau et des basses températures pour l'espèce.

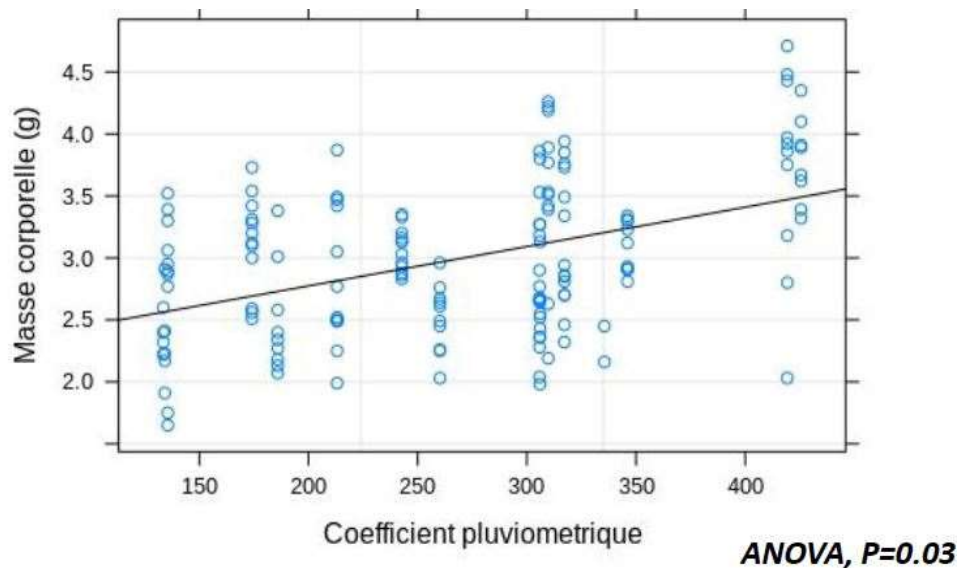


Fig. 182. Relation entre coefficient pluviométrique et masse corporelle des individus.

Concernant les pertes hydriques, nous n'avons pas trouvé de lien avec les conditions climatiques des populations. En revanche l'habitat semble jouer un rôle clé. Ainsi, les individus issus de populations avec un accès à l'eau permanent ont des pertes hydriques plus importantes (Fig. 183). Les analyses sont en cours de finalisation (CHABAUD *et al.*, In prep.).

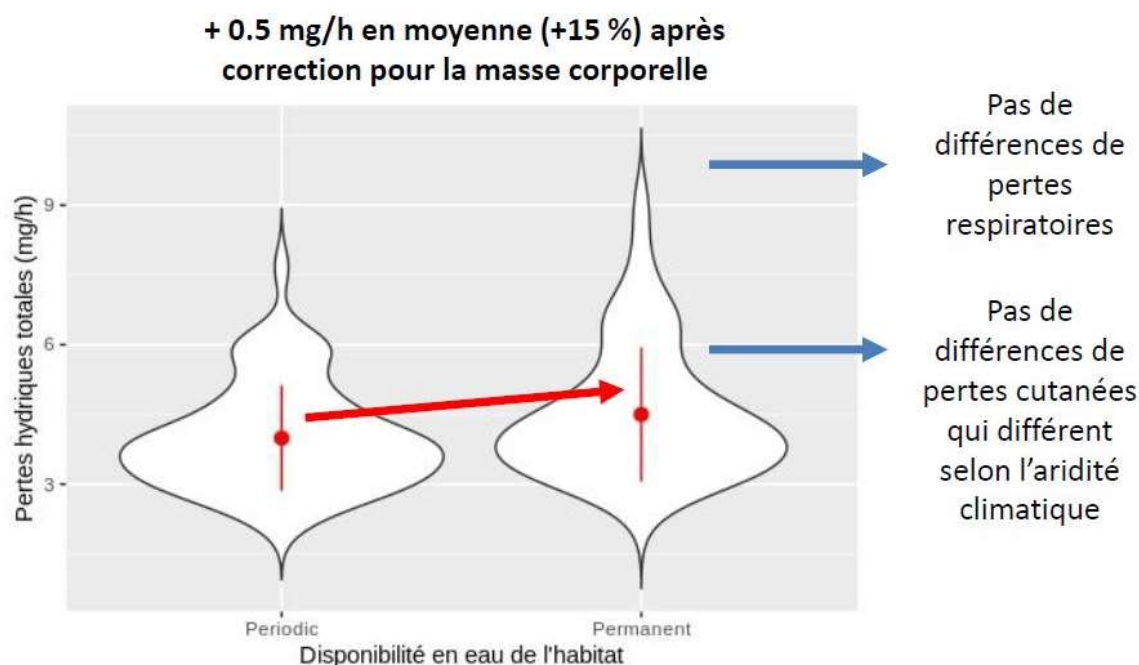


Fig. 183. Influence de la disponibilité en eau dans l'habitat sur les pertes hydriques.

10.3.2 Forme vivipare (*Z. vivipara vivipara*)

- *Suivi de terrain et indices d'abondance interrannuels*

En ce qui concerne les suivis en Limousin, on ne constate pas d'observations du Lézard des murailles dans les sites suivis pour le Lézard vivipare bien que le Lézard des murailles soit observé en bordure des quadrats sur certains sites (Tourbière de Dauges notamment).

Les suivis 2019 ont été réalisés tardivement sur certains sites d'altitude en 2019, ce qui ne semble pas avoir eu d'impact négatif sur les suivis de lézards : les observations ont été plus nombreuses en 2019 qu'en 2018 (Tab. LXXVII).

Tab. LXXVII. Nombre d'observations de Lézard vivipare par site et par année de suivi

Site	Nb observations en 2017	Nb observations en 2018	Nb observations en 2019
Moulin de Rousset	-	3	1
Tourbière desDauges	-	0	6
Etang de Chabannes bas	-	0	2
Sources de la Vienne	-	0	2

Le suivi devra être assuré dans le temps pour produire des indices annuels d'abondance et de répartition pour comparaison sur le long terme. Trois sites ont été équipés de sondes basses (30 cm du sol) pour tenter de connaître les variations climatiques au niveau des micro-habitats fréquentés par les animaux.

• *Etude expérimentale des conditions thermique et hydriques de la gestation*

Ces travaux ont été pilotés par George Bruschi en post-doctorat au CEBC-CNRS (ANR Aquatherm). A l'aide d'enceintes climatiques, il a été possible d'imposer des conditions thermiques et hydriques contrastées (journée chaude ou froide/ accès à l'eau ou non). Les données obtenues montrent un fort effet des conditions expérimentales sur la physiologie et la morphologie des femelles. Ainsi, les conditions hydriques contraintes (HD) sont associées à une déshydratation significative (augmentation de l'osmolalité plasmatique) et gain de masse moindre (Fig.7). On observe également une plus grande mobilisation des réserves corporelles caudales (Fig. 184). Les données sur les performances locomotrices des jeunes sont en cours d'analyse.

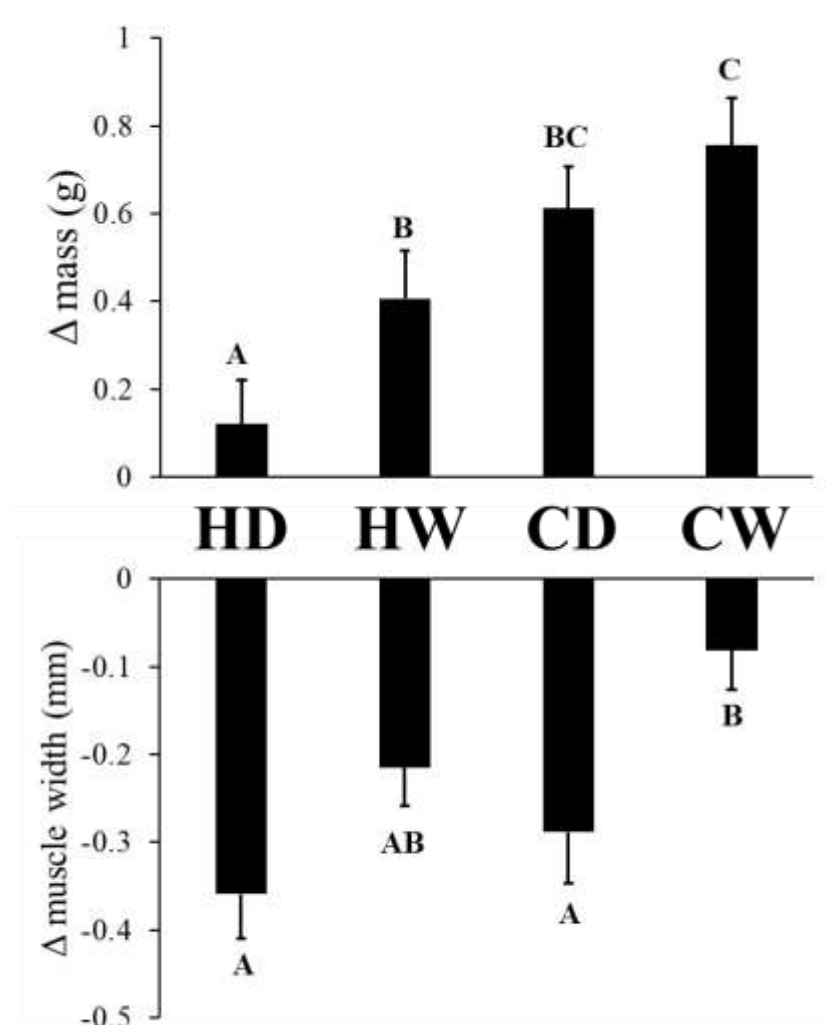


Fig. 184. Influence du traitement expérimental sur les variations de masse et de musculatures des femelles en cours de gestations. H : Hot / C : Cold / W : Wet / D : Dry HD : chaud et privation d'eau. HW : chaud et accès à l'eau. CD : froid et privation d'eau CW : froid et accès à l'eau.

10.3.3 Comparaisons entre espèces

- *Comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques*

A titre exploratoire, nous avons comparé les pertes hydriques entre les formes ovipare et vivipare du Lézard vivipare et le Lézard des murailles. Ces données mettent clairement en évidence des variations entre espèces. En particulier les lézards vivipares des deux formes ont des pertes hydriques cutanées significativement plus fortes (+70%) que le Lézard des murailles (Fig. 185). Cette vulnérabilité aux pertes hydriques est probablement une composante importante de la sélection de l'habitat chez les lézards vivipares.

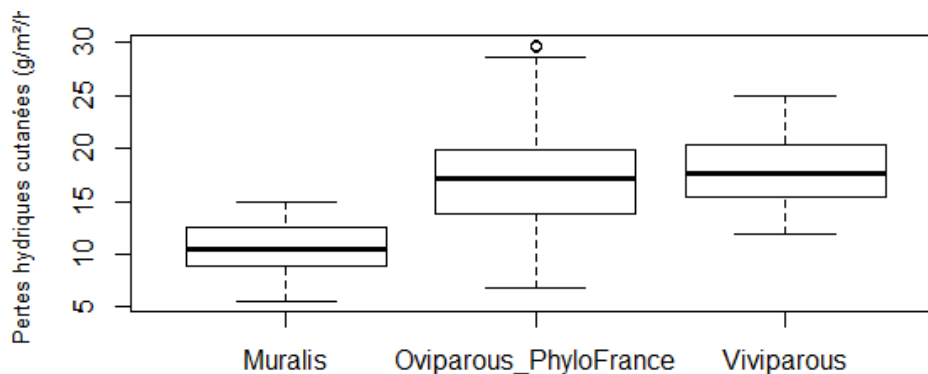


Fig. 185. Comparaison des pertes hydrique cutanées chez le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*), la forme ovipare (Oviparous) et vivipare (Viviparous) du Lézard vivipare.

- *Modélisation corrélative de la répartition en Nouvelle-Aquitaine*

En parallèle avec les axes précédents, l'analyse préliminaire de la répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine réalisée en 2018 a été mise à jour en 2019 (Fig. 186). De forts gradients climatiques ont été mis en évidence à l'échelle de la Région et confirmés par cette mise à jour au niveau de l'ensemble de la Région Nouvelle-Aquitaine. En particulier les paramètres de pluviométrie, thermique et de nébulosité sont largement explicatifs de la répartition des deux formes dans la région Nouvelle-Aquitaine. Par ailleurs, les populations de la forme ovipare en Gironde sont étroitement associées à des conditions climatiques spécifiques (pluviométrie plus élevée). Les spécificités climatiques du triangle landais ont probablement une importance majeure dans le maintien de cette forme dans un secteur de basse altitude exposé à des températures élevées.

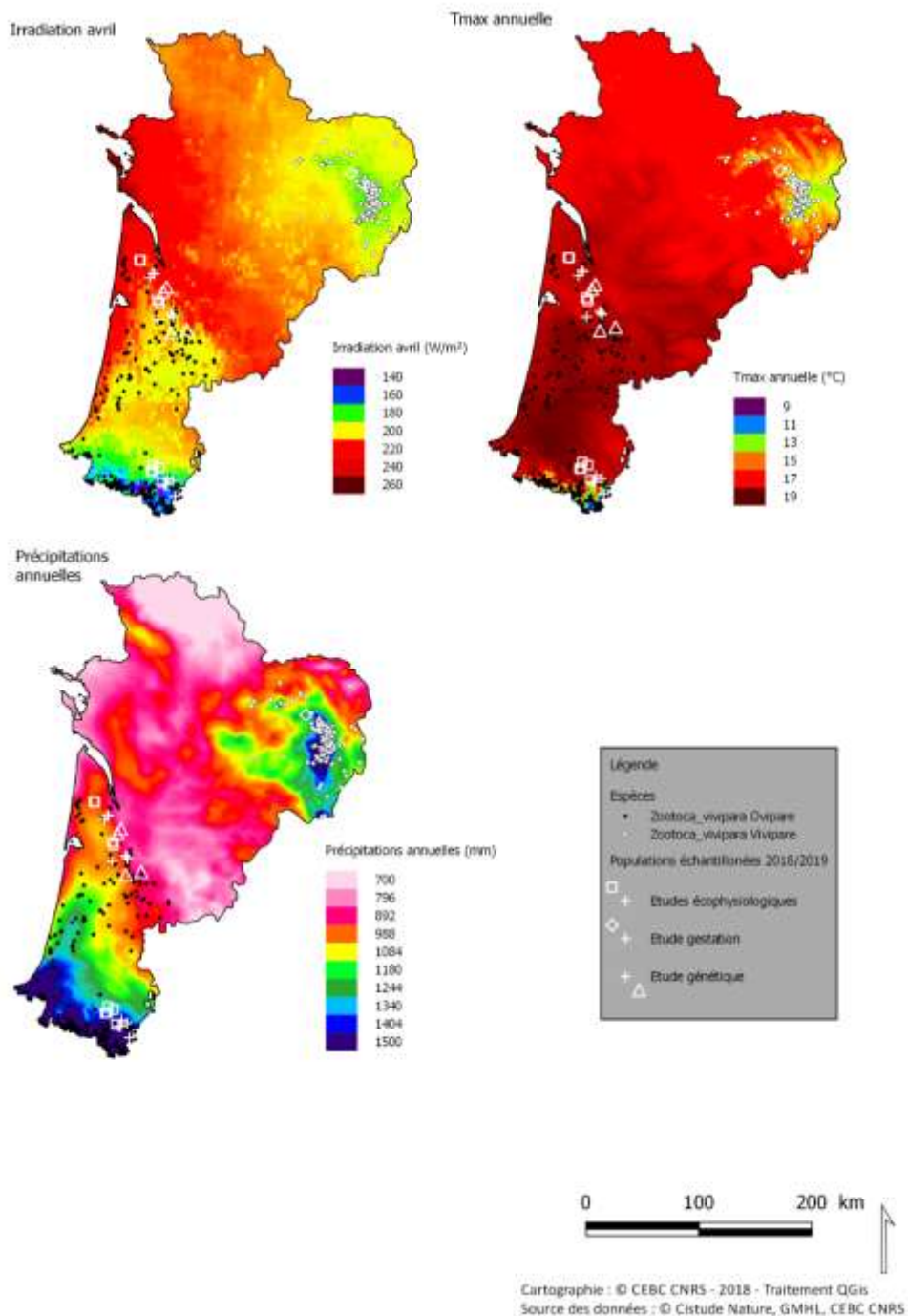


Fig. 186. Répartition de la forme vivipare (cercle noire) et ovipare (cercle blanc) en Nouvelle-Aquitaine selon différents paramètres climatiques (radiation solaire en avril, température maximale annuelle, précipitation annuelle).

10.4 Discussion

Au vue des indices d'abondances observés au cours des 3 années de suivis (2017 à 2019), la détectabilité des lézards vivipares et donc leur activité biologique saisonnière ressortent comme très variables selon les conditions climatiques et l'état de l'habitat des sites suivis. La mise en corrélation des données hydriques et micro-climatiques des placettes sera intéressante pour obtenir une gamme de comportement et d'adaptations potentielles face aux modifications température/hygrométrie.

Les résultats d'observations de terrain tendent à montrer que 2017 était une année représentative d'un changement climatique en défaveur du Lézard vivipare (forte sécheresse sur 3 saisons, hausse des températures printanières et estivales, etc.), qu'à l'inverse, 2018 est représentative d'une année plutôt faste pour l'activité des populations de Lézard vivipare, et que 2019 s'inscrit comme une année intermédiaire (proche de 2017 niveau températures, humide en début de printemps mais assèchement progressif vers l'été). L'hypothèse est que la répétitivité d'évènements climatiques extrêmes comme en 2017 et 2019 affaiblisse les organismes et impacte la dynamique des populations en modifiant drastiquement les habitats d'accueil.

En parallèle de ces suivis naturalistes, trois axes de recherches ont été réalisés sur les deux formes (ovipares et vivipares) de *Zootoca*. Ces travaux ont mobilisés trois équipes de recherches du CNRS (CEBC, CEREEP, SETE Moulis) avec des expertises complémentaires.

- Les résultats sur la forme ovipare soulignent l'importance des populations de plaine qui présentent une plus grande diversité génétique mais qui font également face à aux contraintes climatiques les plus fortes. Elles sont particulièrement exposées aux risques d'extinction locale (WIENS, 2016) notamment en cas de dégradation de l'habitat. Ces données génétiques apportent des informations sur la position des refuges climatiques passés (HAMPE & PETIT, 2005). En outre, elles pourront contribuer à l'optimisation des modélisations de répartitions et de réponses au réchauffement (IKEDA *et al.*, 2017).

- L'étude écophysiological a permis de mettre en évidence des liens entre la morphologie et le climat avec une taille et une masse plus élevées dans les populations exposées à des conditions fraîches et humides. L'accès à l'eau dans le milieu semble être un facteur important qui façonne le niveau de pertes hydriques.

- Les résultats des travaux expérimentaux menés sur la forme vivipare montrent également une forte sensibilité thermique et hydrique pendant la phase de gestation (DUPOUE *et al.*, 2018). Les femelles exposées à des conditions chaudes et desséchantes prennent moins de masse pendant la gestation et mobilisent leurs protéines musculaires pour compenser les manques d'eau (BRUSCH *et al.*, 2018).

- La comparaison de la sensibilité aux pertes hydriques entre espèce souligne la vulnérabilité des *Zootoca vivipara* aux pertes hydriques. Ces données sont associées à des répartitions très fortement dépendantes des conditions climatiques et notamment de la pluviométrie.

- Le travail de modélisation soulève la problématique des niches climatiques entre la forme ovipare et vivipare. Notamment la forme ovipare semble capable d'exploiter des environnements thermiques plus chauds notamment en plaine. Il est possible que la reproduction vivipare soit plus contraignante avec des besoins en eau plus élevés. Dans ce contexte, nous allons comparer les niches climatiques des deux formes à des échelles complémentaires. Nous allons travailler à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine mais également en incluant les massifs montagneux associés (Massif Central pour la forme vivipare et Pyrénées/Cantabrique pour la forme ovipare). Pour cela, une modélisation plus globale est

en cours de développement à l'échelle des populations ovipares (modélisation de l'ensemble de la répartition de la sous espèce *Z. vivipara louislantzi* : Nouvelle-Aquitaine, Occitanie, Auvergne-Rhône-Alpes et Espagne) et du groupe de Lézard vivipare à forme vivipare isolé au niveau du massif central (régions Nouvelle-Aquitaine, Occitanie et Auvergne-Rhône-Alpes).

La prise en compte de l'ensemble de la répartition actuelle de ces deux groupes présents en Nouvelle-Aquitaine est un élément primordial afin de i) bien définir la niche de chacune des deux formes aussi bien d'un point de vue climatique que méso/microclimatique (habitats) en ii) intégrant l'ensemble des configurations environnementales que ces formes sont capables d'exploiter dans ces deux situations géographiques isolées. De cette manière, il sera possible de comparer les enveloppes climatiques à des échelles biogéographiques pertinentes. Cette étape de définition de la niche actuelle de ces deux formes de Lézard vivipare permettra de réaliser une analyse descriptive et comparative que nous pourrons mettre en lien avec les études écophysiologiques menées en parallèles. La modélisation de la niche de ces deux groupes permettra également de réaliser des prédictions de changement de répartition à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine grâce aux scénarios régionalisés fournis par Météo France (SAFRAN) mais aussi en intégrant s'ils sont disponibles des éléments d'évolution de l'occupation du sol pour la Nouvelle-Aquitaine.

10.5 Conclusion

Nos travaux ont permis d'apporter un éclairage majeur sur les lézards du genre *Zootoca* et l'importance des populations de Nouvelle-Aquitaine. Chez la forme ovipare, les populations de plaine présentent une grande diversité génétique car elles sont les plus proches du refuge climatique glaciaire. Ces populations ont offert un support pour la colonisation des Pyrénées. En parallèle, elles subsistent dans des milieux reliques et sont particulièrement exposées à des conditions climatiques défavorables. Elles sont isolées les unes des autres et avec des individus moins nombreux qu'en altitude. L'accès à l'eau dans l'habitat semble un élément important qui façonne les pertes hydriques. Les habitats de type lagunes et tourbières sont essentiels au maintien de l'espèce en plaine et à la préservation des populations reliques avec un fort intérêt génétique. La forme vivipare est également très sensible et le mode de reproduction vivipare impose probablement des contraintes physiologiques additionnelles avec de forts besoins en eau. Les prochaines étapes vont désormais être :

- 1) la modélisation corrélative de la répartition des deux espèces d'une part à l'échelle Régionale et d'autre part à l'échelle des îlots climatiques respectifs (Pyrénées/Cantabrique versus Massif central)
- 2) La clarification des microhabitats et notamment du rôle tampon et d'accès à l'eau des zones humides
- 3) L'étude de l'influence des conditions météorologiques sur l'activité de surface (sites sentinelles suivis par Maud Berroneau)

Les travaux réalisés résultent d'une démarche partenariale (CEBC-CNRS, CEREEP Ecotron, SETE Moulis, Cistude Nature) qui a été facilitée par le programme les sentinelles du climat.