

Chapitre 12. *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) et autres vipères dans les landes humides d'altitude

Auteurs : Olivier Lourdais, Michaël Guillon, **Contributeurs :** Warren Porter, Shu-Ping Huang, Gabriel Blouin Demer, Frédéric Lagarde

Résumé :

La capacité à élaborer des prédictions robustes sur la réponse des espèces aux changements globaux est un élément essentiel pour comprendre la dynamique de la biodiversité. Afin de prédire les effets sur la répartition, il est nécessaire d'étudier les capacités de réponses des individus et des populations. Chez les ectothermes, les effets du réchauffement sur la thermorégulation font l'objet d'un intérêt important mais il existe un déficit en donnée de thermorégulation et d'écophysiologie. Par ailleurs, l'étude des réponses à long terme au niveau des populations est également nécessaire pour prédire les effets des modifications climatiques à venir.

Les vipères constituent d'excellents modèles d'études avec des niches climatiques contrastées. La Vipère péliade, espèce à affinité boréale, est particulièrement vulnérable au Sud de sa répartition. La Vipère aspic est également exposée aux épisodes climatiques extrêmes. Nos travaux de recherche sur les vipères permettent d'aborder ces différents aspects :

- Modélisation corrélative et mécaniste de la répartition
- L'étude de la thermorégulation dans des épisodes caniculaires
- L'étude à long terme à l'échelle populationnelle

Les données obtenues soulignent la forte dépendance climatique de la répartition des trois espèces de vipères étudiées. L'espèce adaptée au froid semble particulièrement vulnérable du fait d'un taux métabolique élevé. Les études expérimentales de la sensibilité thermique permettent de démontrer l'importance des conditions thermiques journalières sur la thermorégulation et la gestation ainsi que de montrer les comportements d'hydrorégulation active montrant l'importance du facteur hydrique. Enfin, les données obtenues sur le long terme permettent de souligner les influences conjointes des conditions thermiques nocturnes et diurnes.

Mots-clés : climat, écophysiologie, population, reproduction, *Vipera aspis*, *Vipera berus*, *Vipera seoanei*.

12.1 Introduction

12.1.1 Climat et répartition des espèces ectothermes

Le climat a un rôle fondamental sur la dynamique des populations et la répartition des organismes. Cette influence du climat est particulièrement marquée chez les ectothermes (PARMESAN, 2006). Des travaux récents montrent une réponse claire de l'ensemble des espèces animales et végétales au changement climatique déjà en cours. En effet, une progression des limites nord de répartition ainsi qu'une régression des limites sud ont été observées (PARMESAN & YOHE, 2003 ; FRANCO *et al.*, 2006). De plus, les aléas climatiques extrêmes semblent également avoir des effets importants sur la répartition des espèces (PARMESAN *et al.*, 2000). Même si les conditions globales (climat) conditionnent l'environnement microclimatique exploité par les organismes, l'habitat (végétation), de par sa structure, permet de diversifier et de tamponner ces contraintes générales. La sélection de l'habitat par les ectothermes est d'ailleurs essentiellement déterminée par la thermorégulation (BLOUIN-DEMERS & WEATHERHEAD, 2002) et détermine l'occupation spatiale des organismes à une plus fine échelle. Ainsi, la disponibilité et la structure des habitats peuvent avoir un impact à large échelle sur la répartition des espèces (KEARNEY *et al.*, 2009a ; KEARNEY *et al.*, 2009b). Identifier les facteurs limitants de la répartition n'implique pas la compréhension des mécanismes qui affectent directement les organismes. En effet, du fait des particularités intrinsèques aux espèces (morphologie, physiologie, comportement, histoire de vie), un même environnement peut avoir des conséquences très différentes sur les performances individuelles ou sur les paramètres démographiques. Il est donc important de prendre en compte les caractéristiques propres à chaque espèce afin de formuler des inférences robustes sur les facteurs environnementaux limitants et notamment leur pertinence fonctionnelle (O'CONNOR *et al.*, 2006).

12.1.2 Combiner les modèles mécanistes et corrélatifs de répartition des espèces

Du fait du lien fort qui lie les performances des ectothermes terrestres et les facteurs abiotiques, les modèles mécanistes permettent de prédire spatialement l'évolution de traits écophysologiques le long de gradients climatiques (KEARNEY & PORTER, 2009). Ainsi, en cumulant les prédictions sur un ensemble de performances, il est possible de visualiser dans un domaine géographique (topographie et végétation) les limites physiologiques et comportementales des organismes (niche fondamentale) qui peuvent expliquer les limites de répartition de l'espèce (KEARNEY *et al.*, 2009a). Il est également possible de prédire ces réponses dans le temps pour voir l'impact du changement climatique (KEARNEY *et al.*, 2009b ; KEARNEY *et al.*, 2010). En se basant sur les modèles de transferts de masse et de chaleur (PORTER, 1989), il est possible de prédire la température corporelle et les pertes en eau des organismes dans le temps et l'espace, tandis que le taux métabolique permet quant à lui d'adresser la balance énergétique. L'ensemble permet de visualiser les coûts de maintenance associés aux gradients climatiques (DILLON *et al.*, 2010).

L'intérêt majeur d'une approche combinée permet de tester de manière indépendante la réponse des espèces dans leur environnement. La comparaison des résultats des approches corrélatives et mécanistes confère un pouvoir prédictif plus fort lorsqu'elles convergent ou au contraire, si les résultats divergent, cela permet de poser de nouvelles hypothèses (KEARNEY *et al.*, 2010 ; BUCKLEY, 2010). Cette approche combinée fournit par exemple, des éléments de comparaison entre la niche fondamentale et la niche réalisée. En théorie, la différence entre les deux provient essentiellement de

la prise en compte ou non des interactions biotiques. Ainsi, comparer ces deux approches, devrait aider à faire des inférences solides sur la contribution respective des facteurs abiotiques et biotiques sur la répartition d'une espèce.

Nos travaux sur la Vipère péliade (*Vipera berus*), la vipère de séoane (*Vipera seoanei*) et comparativement sur la Vipère aspic (*Vipera aspis*) permettent précisément de mettre en place cette approche combinée et de comprendre les déterminants de la répartition de ces espèces particulièrement sensibles aux conditions thermiques (LOURDAIS *et al.*, 2013). La répartition de ces deux espèces en France et en Région Nouvelle-Aquitaine est parapatric (contiguë). Notre hypothèse principale est qu'un contraste de niche thermique et physiologique permet d'expliquer cette répartition (« Physiological parapatry Hypothesis »). Ces travaux ont été initiés dans le cadre de la thèse de Michaël Guillon (GUILLON, 2012) en collaboration avec Warren Porter (Université Wisconsin). La maîtrise des modèles corrélatifs et mécanistes est une approche innovante mais qui réclame un temps considérable avec des données physiologiques précises (KEARNEY *et al.*, 2010). Le programme les sentinelles du climat permet précisément de finaliser ces travaux et mettre en avant l'intérêt d'une approche combinée, corrélative et mécaniste de la répartition (GUILLON *et al.*, in prep. e).

12.1.3 Comprendre l'impact des variations climatiques sur les individus et les populations

Les variations observées à une échelle macro-écologique (répartition) sont le produit des réponses aux niveaux des individus et des populations. Il est donc important d'assurer un lien entre ces composantes. La fréquence des épisodes climatiques extrêmes est actuellement en augmentation tant à l'échelle mondiale que régionale (IPCC, 2014b ; LE TREUT, 2018).

Notre cadre de travail est ici de clarifier les capacités des individus à tamponner les variations thermiques environnementales. Les capacités de thermorégulation sont donc aux cœurs de nos préoccupations et plus particulièrement pendant la reproduction (gestation) qui est une phase particulièrement sensible du cycle de vie. La Vipère péliade (*Vipera berus*) et la Vipère de séoane (*Vipera seoanei*) sont des espèces à affinités climatiques froides et sont particulièrement vulnérables aux modifications climatiques. Nos travaux menés sur ces espèces nous permettent de développer cette approche intégrée encore rare en biologie évolutive.

Pour répondre à ces questions nous avons analysé nos données précédemment collectées en laboratoire (mésocosme au CEBC) et sur le terrain (suivi long terme dans l'ouest de la France). Cette approche permet d'aborder de façon quantifiée les réponses thermiques (individus) aux conditions estivales diurnes et nocturnes. Par ailleurs, nous avons constitué au CEBC une base de données unique en France (28 ans de suivi de la reproduction de la Vipère aspic) qui permet de tester les liens entre climat et reproduction en conditions naturelles et pendant des périodes d'extrêmes climatiques.

Concernant le changement climatique, des travaux récents (SUN *et al.*, 2019) soulignent l'existence d'un découplage entre les conditions thermiques diurnes (maxima) et nocturnes (minima). Ce cadre général encore sous considéré nous semble particulièrement important à examiner.

À l'échelle de la France, une élévation des températures est clairement identifiée à la fois pour les maxima et les minima (Fig. 265, données climatiques Chelsa (CHELSA, 2018). Cependant, les conditions thermiques nocturnes progressent plus rapidement. Ainsi, depuis les années 80 on observe une augmentation progressive des températures. Les modèles prévoient une accélération de l'augmentation des températures à la fois diurnes et nocturnes.

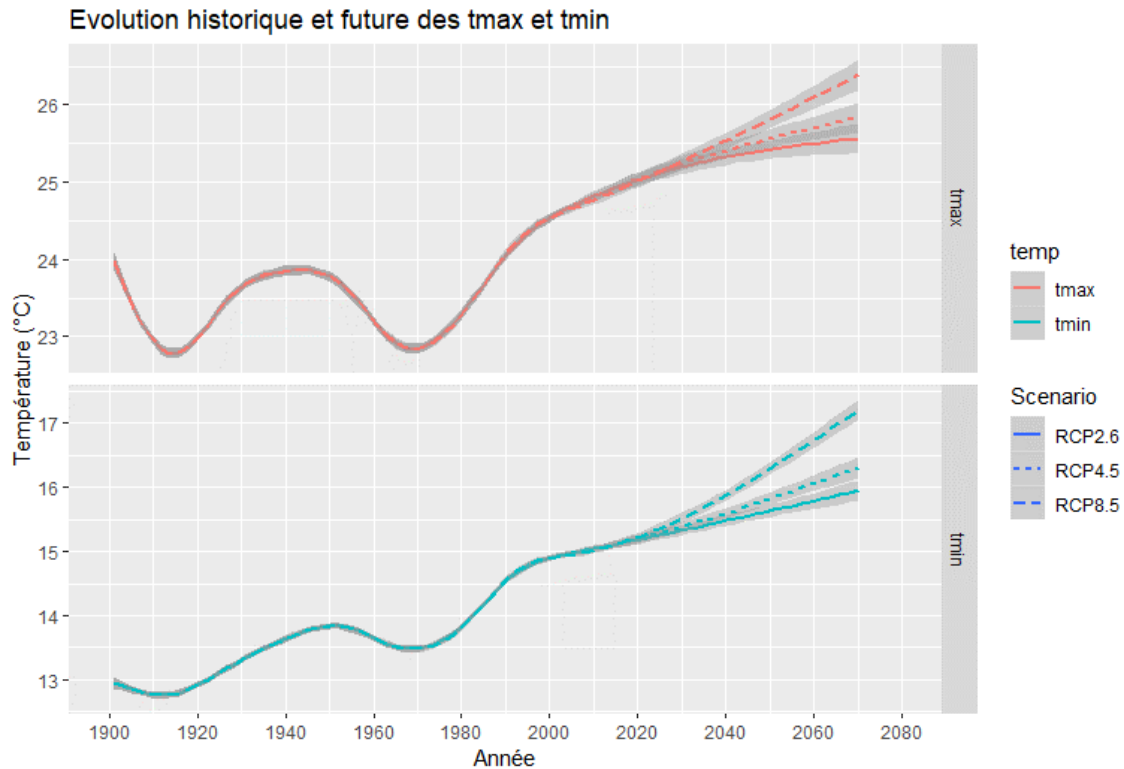


Fig. 265. Évolution des températures maximales (a) et minimales (b) à l'échelle de la France.
Extraction à partir de la base de données CHELSA (données passées : 1901 à 2013, scénarios futurs 2040 et 2070)
(LOURDAIS *et al.*, in prep. a)

En pratique, la compréhension de l'effet du changement climatique sur les populations requière une approche intégrée :

- Comprendre la nature des modifications climatiques actuelles
- Clarifier les capacités de réponse des individus notamment lors des épisodes extrêmes
- Faire un lien entre les contraintes climatiques et la dynamique des populations.

Cette approche permet de formuler des hypothèses et prédictions plus précises et robustes sur la réponse des espèces (BERNARDO & SPOTILA, 2006 ; RIDDELL *et al.*, 2017 ; RIDDELL *et al.*, 2018). Alors que le cadre théorique actuel se concentre sur les risques associés aux températures extrêmes (DEUTSCH *et al.*, 2008) il est également important de considérer les effets chroniques de l'augmentation des températures.

Notre hypothèse principale est que la sensibilité thermique et hydrique des espèces sont des déterminants majeurs de leur réponse depuis l'échelle individuelle (comportement, reproduction) jusqu'à l'échelle de la répartition.

12.2 Matériel et Méthodes

12.2.1 Modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Nous avons développé des approches complémentaires de la répartition des deux espèces de vipères (Fig. 267). Dans un premier temps (Axe 1) des données écophysiologiques ont été collectées. Les travaux de modélisation corrélative (BIOMOD/Maxent) et mécanistes (Niche Mapper) ont ensuite été déployés (Axe 2). Enfin (Axe 3), ces données offrent un support pour des modélisations dans le passé (paléodistribution) ou à plus fine résolution spatiale, que ce soit dans le présent que dans le futur. Nous nous sommes basés sur des échelles européenne (Axe 3), nationale (Axe 2) et régionale de la répartition (Axe 3) (Fig. 268, Fig. 269).

- **Base de données de répartition**

En 2020, nos travaux se sont concentrés sur l'acquisition d'une base de données d'observations la plus complète possible sur i) l'ensemble du territoire, sur ii) la méthodologie de mise en forme des variables climatiques ainsi que iii) l'acquisition et la mise en forme des variables climatiques elles-mêmes. Ce travail de modélisation est donc en cours de finalisation et les résultats ultimes seront présentés en 2021. Trois niveaux de résolution de données d'occurrence ont été utilisés :

Niveau Europe

Nous avons utilisé les données d'occurrence actuelles de l'atlas *Societas Europaea Herpetologica* (SHE) (GASC *et al.*, 1997) et les données mises à jour (SILLERO *et al.*, 2014) à une résolution de grille de 50 × 50 km (grille UTM officielle de l'Agence européenne de l'environnement ; www.eea.europa.eu (EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY, 2020)). Les données d'occurrence ont été utilisées comme coordonnées du barycentre de la grille. Seule la Vipère péliade a été modélisée parmi les espèces de vipère de la région Nouvelle-Aquitaine. Les données correspondent à 1564 mailles dont seules 1315 ont été finalement utilisées pour les modélisations (longitude inférieure à 30° ouest) (Fig. 268).

Niveau national

Nous avons pu compiler une base nationale au niveau communale recueillant toutes les données à plus fine échelle. L'ensemble des données au moins égales à une résolution communale a été converti à une échelle communale correspondant à une superficie moyenne de 15.0 ± 15.0 km². L'ensemble du jeu de données obtenu à l'échelle nationale représente un total de 943 communes où *V. berus* a été observée et 3504 communes pour *V. aspis* (Fig. 269).

Niveau régional Nouvelle-Aquitaine

Nous avons pu réaliser un conventionnement avec l'ensemble des partenaires associatifs de la région Nouvelle-Aquitaine qui sont : Cistude nature (Ex région Aquitaine), Charente-Nature (département de la Charente), Deux-Sèvres Nature Environnement (DSNE, département des Deux-Sèvres), Groupe Mammalogique et Herpétologique du Limousin (Ex région Limousin), Ligue de protection des oiseaux (Nationale et l'antenne Charente-Maritime) associée à Nature Environnement 17 (NE17, Charente-Maritime) et Vienne Nature (Département de la Vienne). Sur l'ensemble du territoire, cela représente 1796 données pour la Vipère aspic (dont 1232 données précises), 70 données

pour la Vipère de Seoane (dont 70 données précises) et 250 données pour la Vipère péliade (dont 51 données précises) (Fig. 270 et Tab. CXII).

Tab. CXII. Bilan des données d'observations disponibles pour les travaux de modélisation à l'échelle de la région Nouvelle-Aquitaine

Espèce	Propriétaire données	Zone géographique	Nombre d'observations					
			Totales	Précises	Jardin	Lieu-dit	Commune	Maille
Vipère aspic	Vienne Nature	Vienne	306	306				
	NE 17 / LPO 17	Charente-Maritime	414	358		56		
	Charente Nature	Charente-Maritime	110	99		11		
	DSNE	Deux-Sèvres	126	77		49		
	Cistude Nature	Ex Aquitaine	300	300				
	GMHL	Ex Limousin	540	92		448		
	Total	Nlle Aquitaine	1796	1232		564		
Vipère péliade	GMHL	Ex Limousin	250	51		199		
Vipère de seoane	Cistude Nature	Ex Aquitaine	70	70				

- *Base de données climatiques*

Niveau Europe

Nous avons utilisé des simulations à haute résolution spatiale basées sur le modèle LMDZHR (PMIP2), qui a reconstruit le climat actuel (période avant 2000) et du dernier maximum glaciaire (LGM, environ -21 k années avant présent) en utilisant un modèle de circulation générale avec une grille étirée sur l'Europe (résolution d'environ 60 km) (JOST *et al.*, 2005). Cette simulation offre une grande échelle de variables climatiques mensuelles et a été validée par une reconstruction basée sur le pollen qui permet d'avoir des prévisions solides sur les conditions climatiques LGM (KAGEYAMA *et al.*, 2006).

Nous avons utilisé uniquement les variables estivales comme période cruciale pour l'activité biologique et la dynamique des populations. À l'aide d'une sélection de modèle seules trois variables climatiques ont été retenues comme facteurs physiologiques et comportementaux pertinents: (i) la température maximale quotidienne moyenne à deux mètres du sol (t_{2m_maxS} , °C), (ii) le rayonnement solaire quotidien moyen incluant la nébulosité à la surface ($solsS$, W / m²) et (iii) le bilan hydrique quotidien moyen ($wabS$, kg / (s * m²)) est calculé comme la différence entre les précipitations totales quotidiennes moyennes et l'évaporation effective quotidienne moyenne (SVENNING *et al.*, 2008).

Niveau France

Quatre types de variables climatiques ont été mobilisés à l'échelle de la France. La température et les précipitations ont été dérivées du modèle climatique AUREHLY (1km²) développé par METEO-FRANCE (CANELLAS *et al.*, 2014) correspondant aux moyennes climatiques sur une période de 30 ans

allant de 1971 à 2000 issues de stations météorologiques. Nous avons à disposition les précipitations mensuelles, la température maximum mensuelle et la température minimale mensuelle. Les données de radiations solaires interpolées (PVGIS © European Communities, 2001–2020) ont également été utilisées en se basant sur des données moyennes collectées par des stations météorologiques durant la période 1981–1990 (SURI *et al.*, 2007).

Niveau Nouvelle-Aquitaine

L'ensemble des variables climatiques disponibles et issues de différentes sources : Météo France (méthode AURELHY 1971–2000, Canellas *et al.* (2014); simulations ALADIN 52, Ouzeau *et al.* (2014)), Chelsa (CHELSA, 2020) et PVGIS (© European Communities, 2001–2020, Huld *et al.* (2012)) pourront être utilisées. L'ensemble représente des variables possédant une résolution spatiale de 8 km à 1 km. Le travail de sélection de variable est en cours de finalisation mais concernera vraisemblablement, la température estivale (tmax et tmin), l'irradiation estivale, les précipitations annuelles et l'humidité spécifique.

Afin de maximiser à la fois la qualité temporelle et spatiale des modélisations et ainsi valoriser l'ensemble des variables disponibles, notamment dans un objectif de projection temporelle, nous allons appliquer l'approche dites du « delta change method » d'après Mosier *et al.* (2018). Cette approche permet d'utiliser à la fois les simulations ALADIN 52 pour avoir les meilleurs scénarios de changements du climat en cohérence avec le programme et d'utiliser également les variables climatiques (décrivant le climat du passé récent) les plus précises spatialement. Par exemple, au niveau des Pyrénées (Fig. 266), l'utilisation de cette méthode de descente d'échelle permet de conserver la résolution spatiale la plus fine (1km²) montrant l'effet du relief sur le climat alors que ces subtilités ne s'expriment pas dans les simulations ALADIN (8 km de résolution). Cette méthode permet au terme de faire une descente d'échelle spatiale des simulations ALADIN 52 dans le futur de 8 km à 1km de résolution spatiale en intégrant les effets du relief ainsi que les subtilités régionales présentes sur la période de référence du passé récent (Fig. 266).

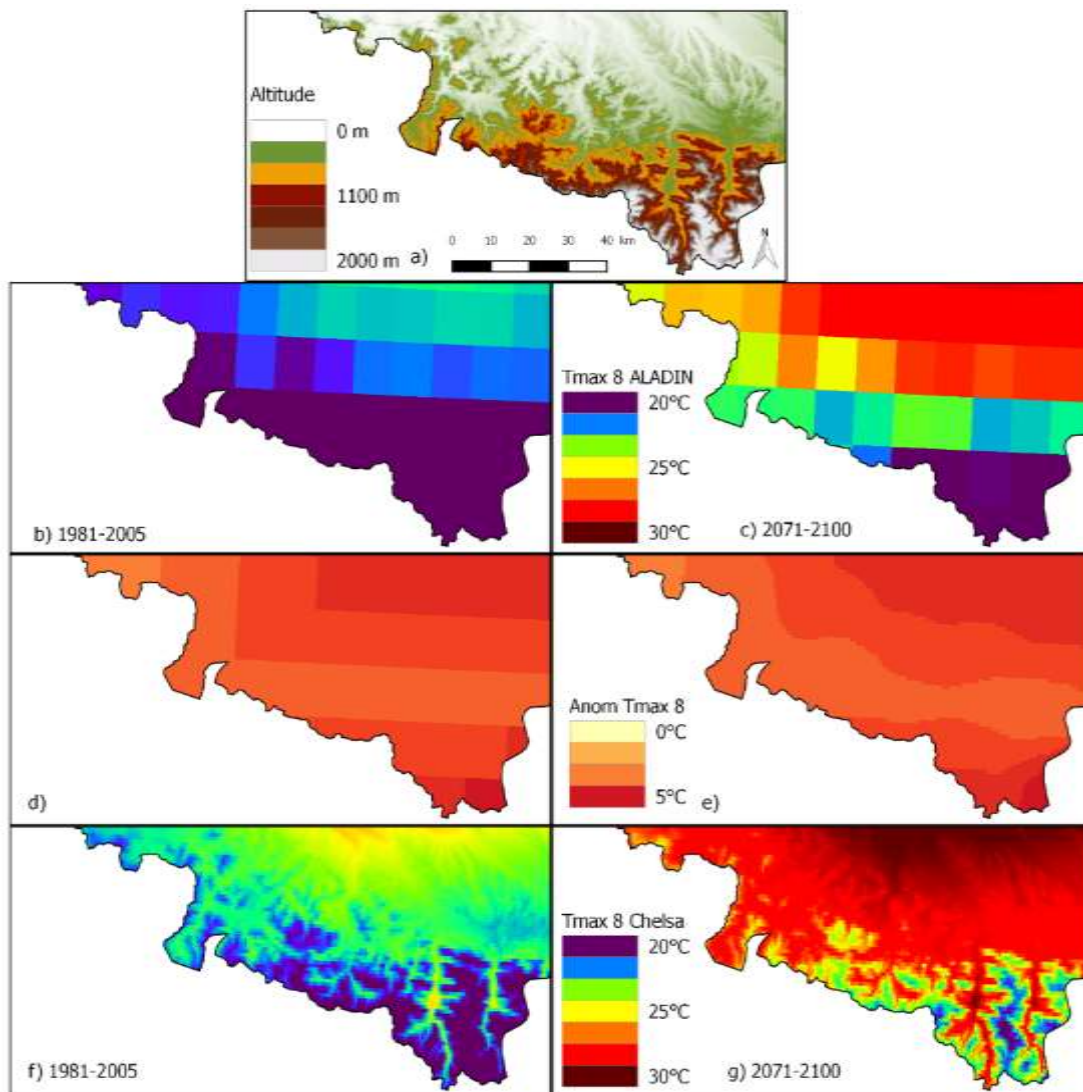


Fig. 266. Exemple de « delta change method » pour produire la température maximale mensuelle du mois d'août pour le scénario RCP8.5 dans la région Nouvelle-Aquitaine au niveau des Pyrénées. Les cartes sont (a) un modèle numérique d'altitude GTOPO30 pour la région test, (b) la simulation ALADIN pour la période 1981-2005, (c) la simulation ALADIN pour la période 2071-2100, (d) anomalie entre (b) et (c), (e) anomalie de (d) interpolée à la grille spatiale de Chelsa, (f) climatologie Chelsa 1981-2005, et (g) la simulation ALADIN à échelle réduite pour la période 2071-2100.

- **Méthode corrélative**

Niveau Europe et France

Nous avons utilisé une méthode se basant sur un ensemble de différentes méthodes statistiques se basant sur un consensus de prédictions prenant en compte les incertitudes liées aux choix des méthodes (MARMION *et al.*, 2009). BIOMOD est une plateforme de calcul donnant un ensemble de prédictions et d'incertitudes de la répartition des espèces (THUILLER *et al.*, 2009). Cette méthode est implémentée dans R (R Development Core Team 2011) dans le pack "BIOMOD". Nous avons utilisé 8 techniques de modélisation différentes : 1) les modèles linéaires généralisés ou GLM, 2) les modèles généralisés additifs ou GAM, 3) les régressions adaptatives multivariées de spline ou MARS, 4) l'analyse d'arbre de classification ou CTA, 5) l'analyse discriminante en mélange ou MDA, 6) les réseaux de neurones artificiels ou ANN, 7) les modèles généralisés fortifiés ou GBM et 8) les « random forests » ou RF.

Niveau Nouvelle-Aquitaine

Une analyse préliminaire sur les déterminants climatiques de la répartition des espèces a été menée en 2018 sur ces espèces comme sur les autres d'espèces. 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). Des modélisations définitives seront produites en 2021 en reprenant la méthode développée et décrite dans ce document pour les échelles Europe et France (GUILLON *et al.*, s. d.).

• *Méthode mécaniste*

Nous avons utilisé Niche Mapper™ constitué de modèles brevetés aux Etats Unis (PORTER & MITCHELL, 2006) afin d'étudier l'expression spatiale de traits physiologiques et comportementaux. Niche Mapper est composé de 2 exécutables, le « Micro2011b » et le « Ecto2011a ». Le modèle « Micro » permet de générer la gamme des conditions microclimatiques susceptibles d'être exploitées par un individu. Pour cela, il se base sur les conditions topographiques (latitude, longitude, altitude, exposition, pente), les conditions d'habitat (% d'ombrage au sol) et les conditions générales climatiques ou météorologiques pour prédire les profils thermiques journaliers de l'environnement. Le modèle « Ecto » exploite ces gradients thermiques prédits pour déterminer, heure par heure, la température corporelle de l'individu en utilisant les principes physiques des transferts de chaleur et en intégrant les propriétés morphologiques et les décisions comportementales de l'espèce (Fig. 267).

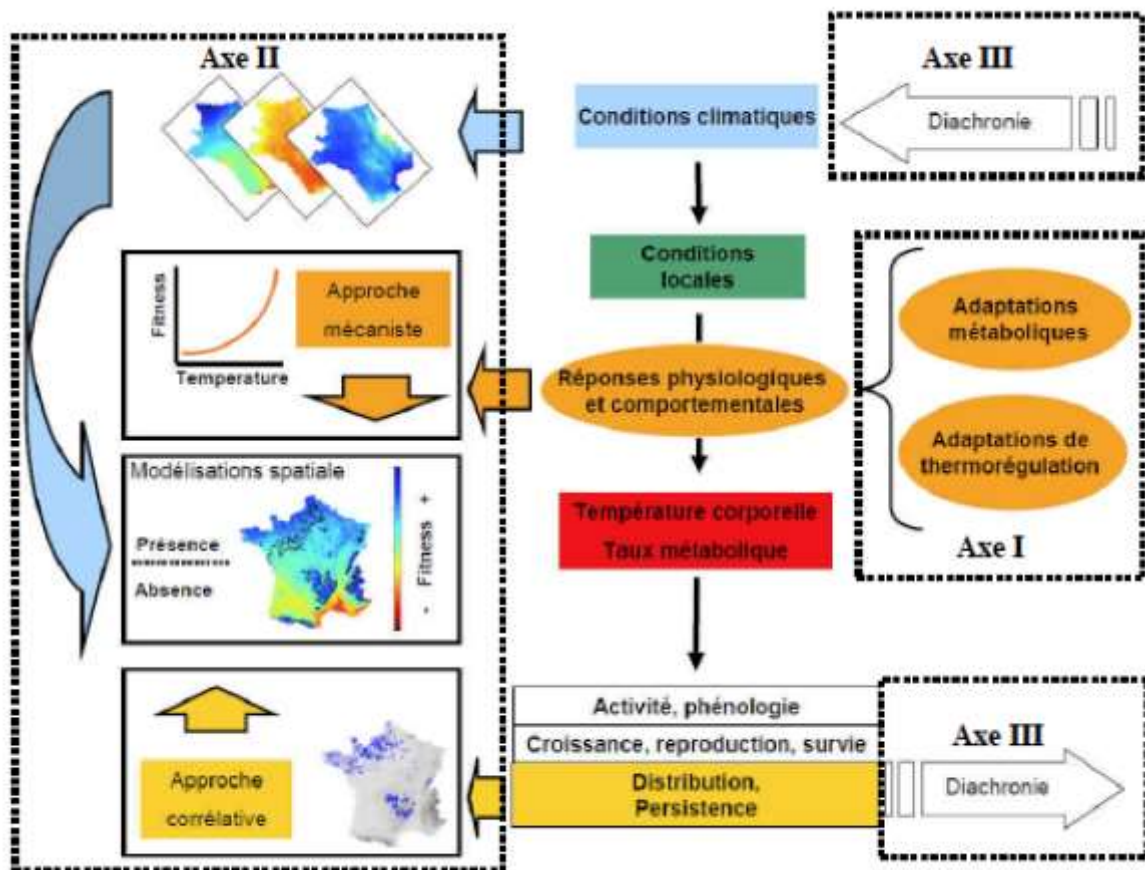


Fig. 267. Approche déployée dans le cadre des travaux de modélisation de la répartition de la Vipère péliade (*Vipera berus*) et aspic (*Vipera aspis*)

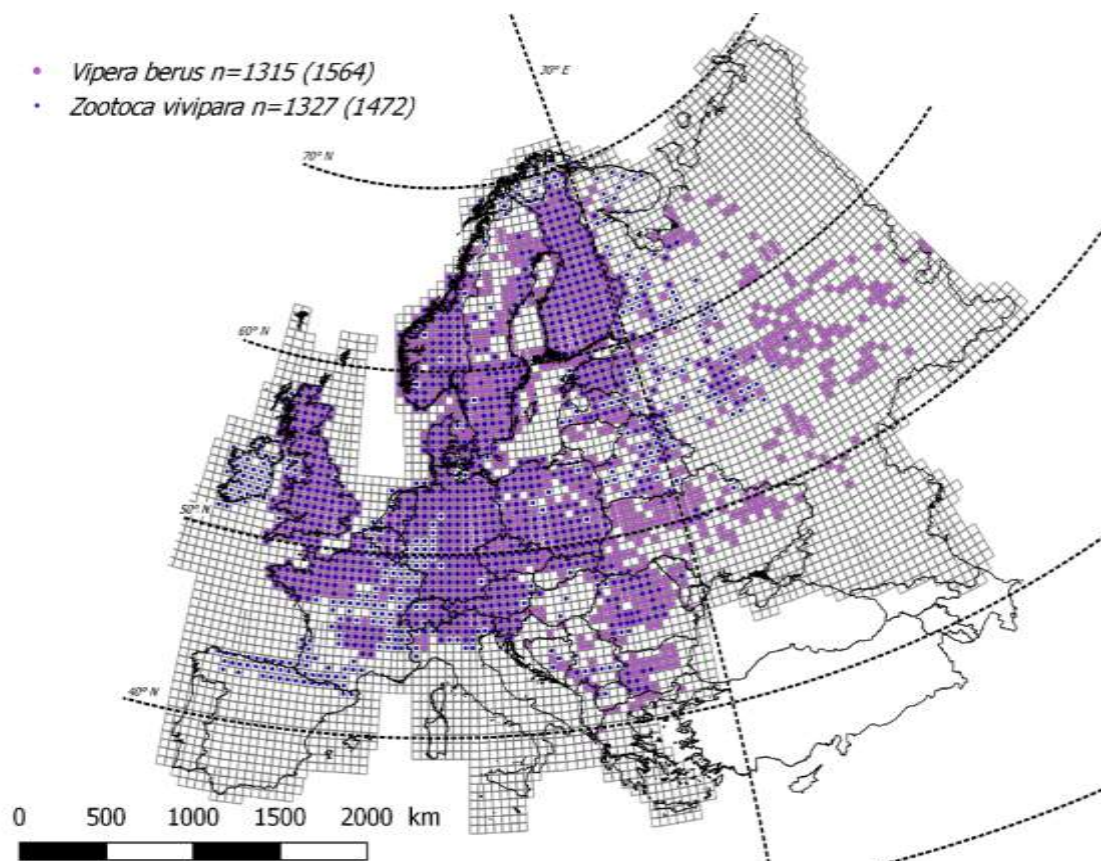


Fig. 268. Base de données de présence (SILLERO *et al.*, 2014) utilisée pour modéliser la répartition de la Vipère péliade à l'échelle européenne (GUILLON *et al.*, in prep. d).

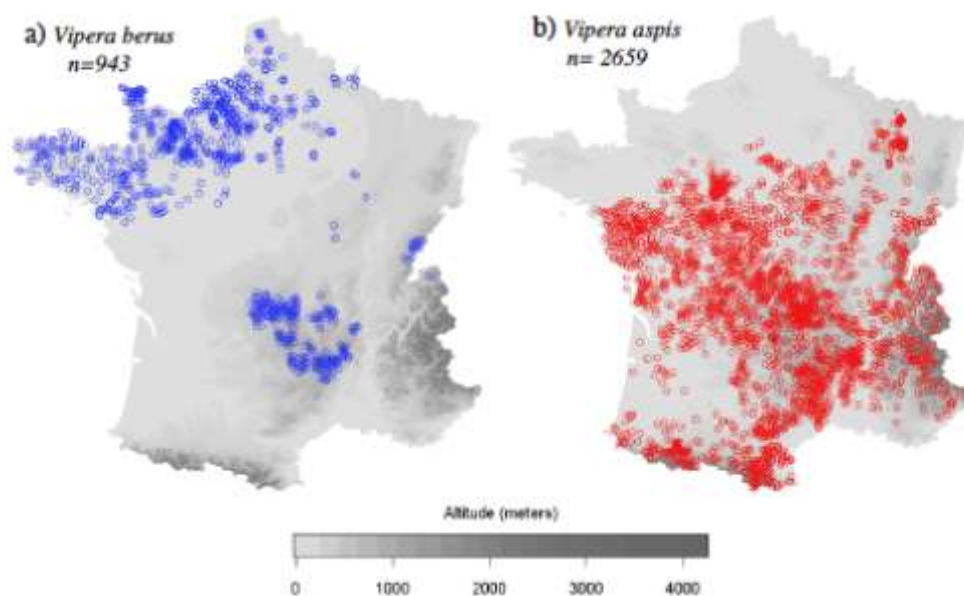
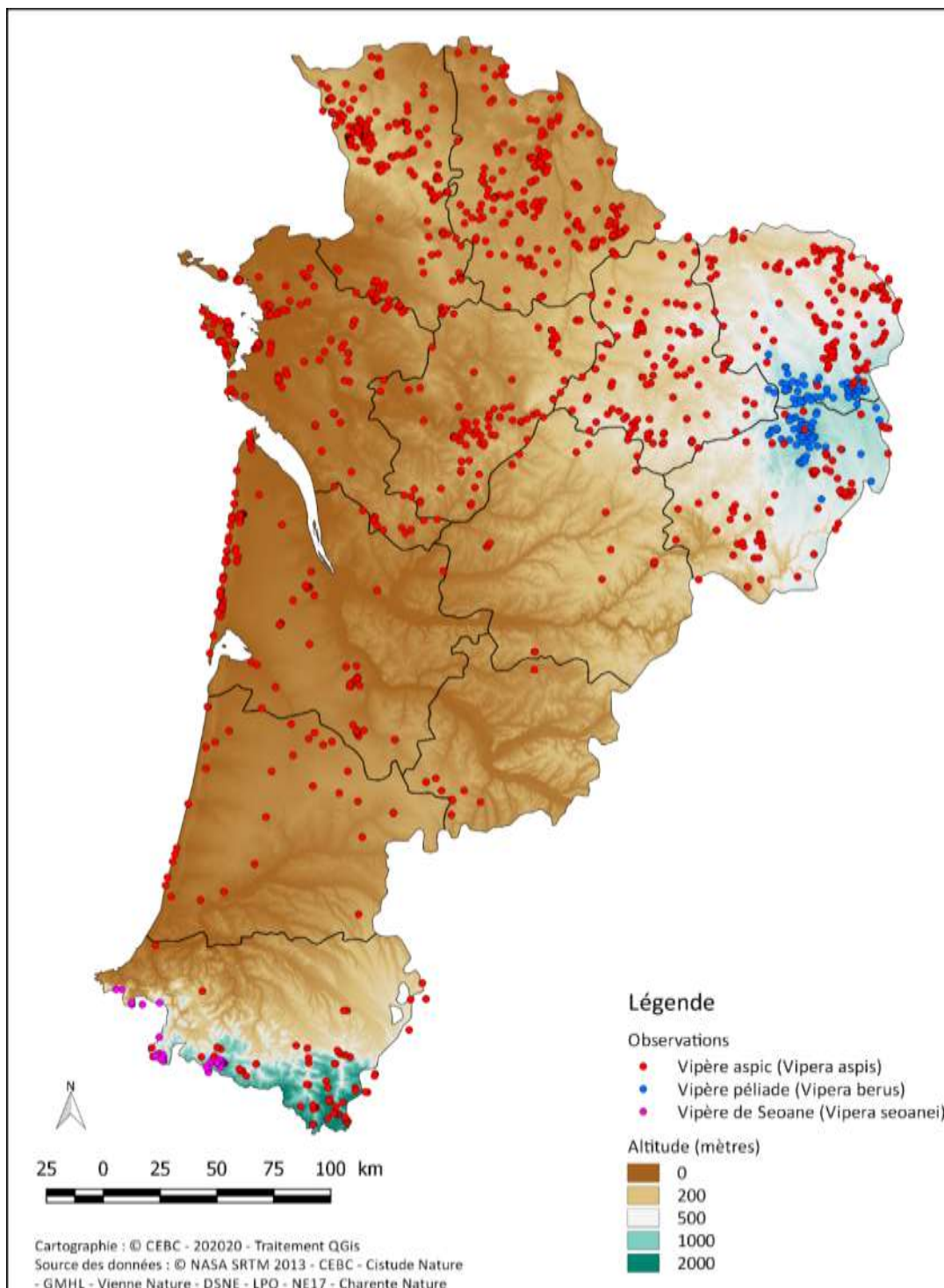


Fig. 269. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères à l'échelle nationale. Cette échelle d'analyse est requise pour examiner la répartition au niveau régional (Nouvelle-Aquitaine) (GUILLON, 2012).



Répartition des observations des vipères de Nouvelle-Aquitaine

Fig. 270. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères péliade et aspic à l'échelle régionale (Nouvelle-Aquitaine) (GUILLON *et al.*, in prep. b).

12.2.2 Comprendre les effets des variations climatiques sur les individus et des populations

Cette approche repose sur la valorisation de données préalablement collectées au CEBC sur la Vipère aspic (*Vipera aspis*). Le programme les sentinelles du climat offre ici une opportunité unique pour leur exploitation et contribuer de façon pertinente à la compréhension de l'effet des variations climatiques.

- *Données de thermorégulation en mésocosme*

Nous avons analysé des données de températures collectées sur des femelles gestantes en enclos extérieurs pendant la période de gestation (juin, juillet, août). Chaque femelle était équipée d'un enregistreur de température miniaturisé (LOURDAIS *et al.*, 2013). Les conditions thermiques du milieu ont également été suivies. Cette approche a été menée pendant trois années contrastées (2003, 2005, 2007) et permet de mesurer l'impact des conditions climatiques contrastées sur la thermorégulation des femelles.

- *Manipulation des conditions thermiques de développement*

À l'aide d'enceintes climatiques (Fig. 271), nous avons manipulé les conditions thermiques de développement et imposé des conditions contrastées reproduisant les variations environnementales (Fig. 272). Les caractéristiques de la reproduction (durée de gestation) et des nouveau-nés ont été collectés (cf. méthodologie dans Lorigou *et al.* (2013)). Cette approche permet de tester expérimentalement les effets des cycles thermiques journaliers.



Fig. 271. Enceintes climatiques du CEBC-CNRS permettant le contrôle des conditions hydriques et thermiques journalières. Cet équipement offre une opportunité pour examiner les conséquences des contraintes thermiques et hydriques chez les ectothermes.

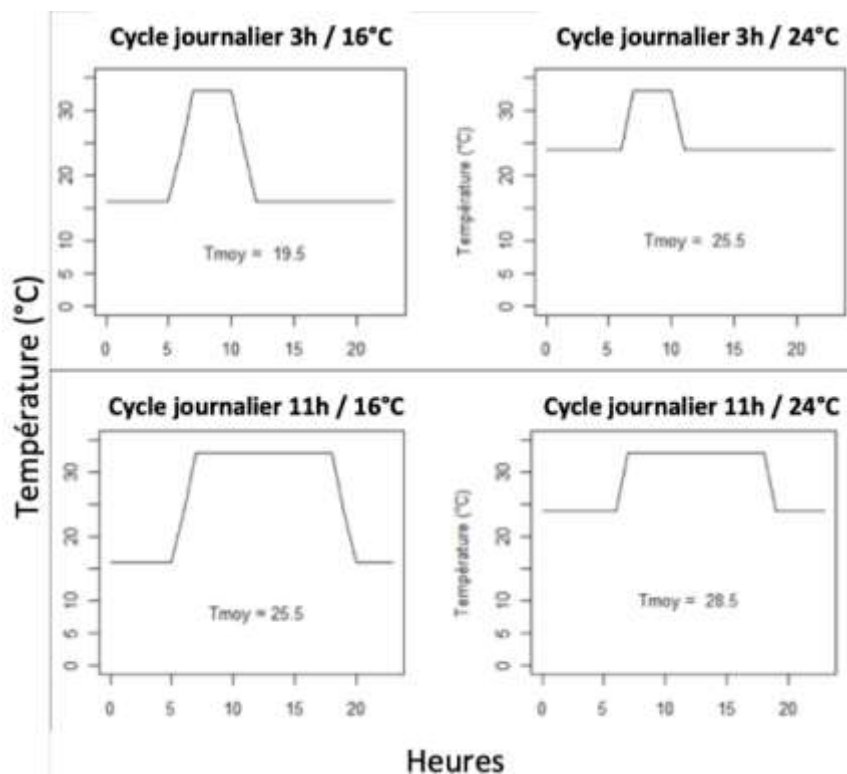


Fig. 272. La manipulation expérimentale des conditions de gestation montre les influences des conditions thermiques journalières. La durée de gestation est influencée à la fois par le temps d'accès à la température préférée en journée (3h ou 11h) mais aussi des régimes thermiques (16 ou 24°C).

- *Réponse comportementale à une simulation de sécheresse*

En 2020, nous avons examiné les effets d'une simulation d'une vague de chaleur combinée ou non à une sécheresse (humidité de l'air haute ou basse) chez la Vipère aspic. Ce travail a été rendu possible grâce aux enceintes climatiques qui permettent d'imposer des conditions de température et d'humidité (pression partielle en vapeur d'eau) contrôlées. L'objectif était notamment de comprendre les effets d'un air desséchant c'est-à-dire avec un déficit de vapeur d'eau élevé (DRY) ou non (WET). Nous avons également examiné l'importance de la réponse comportementale en offrant la possibilité d'utiliser des abris avec humidité élevée (abri sec : AS) ou non (abri humide AH). Cette approche permet de tester les effets des conditions desséchantes et le rôle des comportements de régulation de la balance hydrique (hydrorégulation, Rozen-Rechels *et al.*, (2019))

• *Suivi à long terme de la reproduction*

Nous menons depuis 1992 un suivi de population de Vipère aspic dans l’Ouest de la France avec la collecte de données sur les mise-bas. Un total de 255 mises-bas a ainsi été analysé sur une période de 28 ans (1992–2019). Il s’agit d’une base de données unique qui sera valorisée dans le cadre du programme les sentinelles du climat. Nous avons collecté les données météorologiques (température, radiation, pluviométrie) de la station Météo France la plus proche au pas de temps mensuel. Les données de températures maximales et minimales étant liées, nous avons extrait les résidus de la relation linéaire entre les minimales et les maximales. Cette approche permet de tester l’effet combiner de ces variables dans les modèles examinés.

12.3 Résultats

12.3.1 Modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Nos analyses de modèle corrélatif mettent en évidence un fort contraste entre espèce. Les courbes de réponse (Fig. 273–Fig. 274) montrent que la répartition de la Vipère aspic est associée aux radiations solaires ajustées élevées. En revanche la présence de la Vipère péliade est étroitement dépendante des basses températures (<20°C). Chez cette dernière, ce sont les conditions thermiques estivales qui expliquent le mieux la présence de l’espèce (GUILLON *et al.*, in prep. b). Ces résultats sont confortés par les analyses au niveau Europe qui montrent également l’importance de la température mais aussi des contraintes hydriques (pertes évaporatives en eau) pour la Vipère péliade (GUILLON *et al.*, in prep. b).

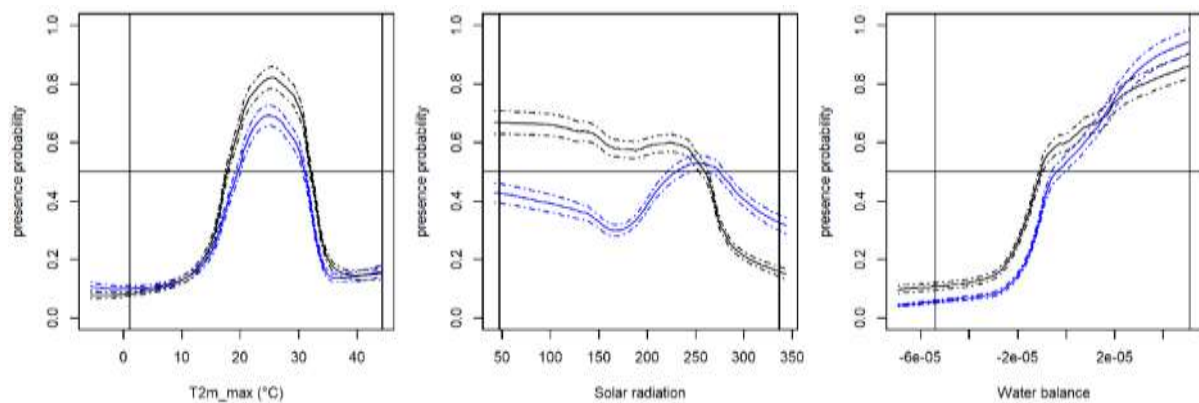


Fig. 273. Courbes de réponses pour *Vipera berus* (en bleu) et pour *Zootoca vivipara* (en noir) issues des modélisations corrélatives réalisées au niveau Europe. Les courbes solides sont la réponse du modèle moyen pondéré et l’écart type est représenté par des courbes en pointillés. Les gradients climatiques actuels sont sous les lignes verticales. Les conditions climatiques n’apparaissant que pendant le LGM et à l’intérieur de la zone d’étude sont représentées dans ces gradients à l’extérieur de ces lignes verticales.

Nos analyses mécanistes soulignent clairement les différences physiologiques entre espèces (Fig. 275). La Vipère péliade a un métabolisme de base environ deux fois plus élevé que la Vipère aspic (GUILLON *et al.*, in prep. b ; LORIOUX *et al.*, 2013). Cette différence peut être avantageuse sous climat froid pour optimiser les performances à basse température. En revanche un métabolisme élevé devient très coûteux dans un contexte thermique chaud. Les adaptations physiologiques au froid doivent donc être intégrées pour comprendre la répartition de cette espèce. En Nouvelle-Aquitaine, les conditions

fraîches et humides de la région ex-Limousin permettent donc à l'espèce de se maintenir depuis le dernier maximum glaciaire.

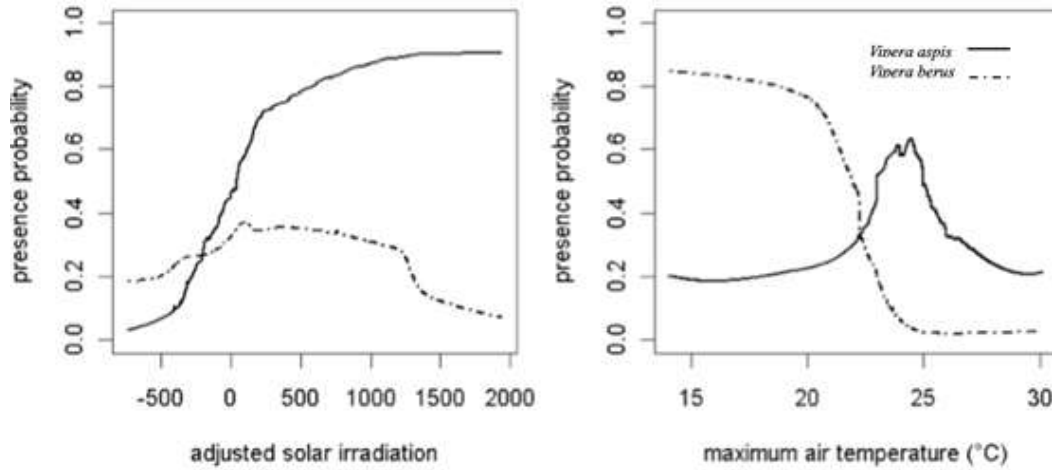


Fig. 274. Courbes de réponses pour *Vipera berus* (en trait pointillé) et *Vipera aspis* (en trait plein) issues des modélisations corrélatives réalisées au niveau France. Les courbes représentent la réponse du modèle moyen pondéré.

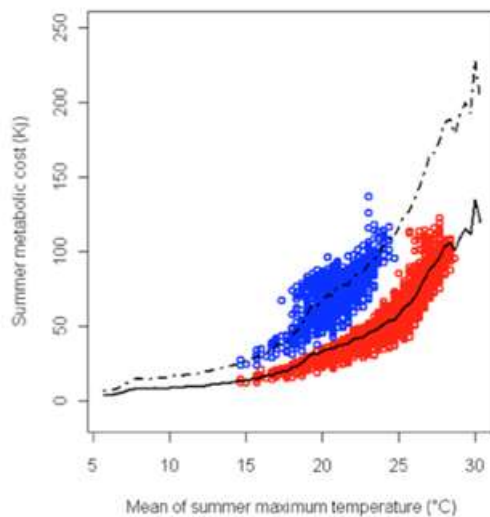


Fig. 275. Évaluation des dépenses métaboliques estivales chez la Vipère aspic (points rouges, ligne continue) et la Vipère péliade (points bleus, ligne pointillée) selon les gradients de température de la niche fondamentale (lignes) ou réalisées (cercles de couleurs). Le fort contraste métabolique entre espèce apparaît nettement. La Vipère péliade, adaptée au froid, présente un taux métabolique nettement plus élevé.

12.3.2 Effets des changements climatiques que la répartition des vipères de Nouvelle-Aquitaine

En 2020, nos travaux se sont concentrés sur l'acquisition d'une base de données d'observations la plus complète possible. Ce travail de modélisation est donc en cours de finalisation et les résultats ultimes seront présentés en 2021. Parmi les variables à sélectionner, la température maximale et l'irradiation estivales (Fig. 276) sont des variables très informatives pour expliquer la répartition de ces espèces en Nouvelle-Aquitaine comme cela est également le cas pour les autres échelles de modélisations présentées dans ce rapport (Europe et France). Les forts gradients d'irradiation et de température montrent clairement les rôles refuges des zones d'altitude par rapport à la plaine et le couloir de la Garonne.

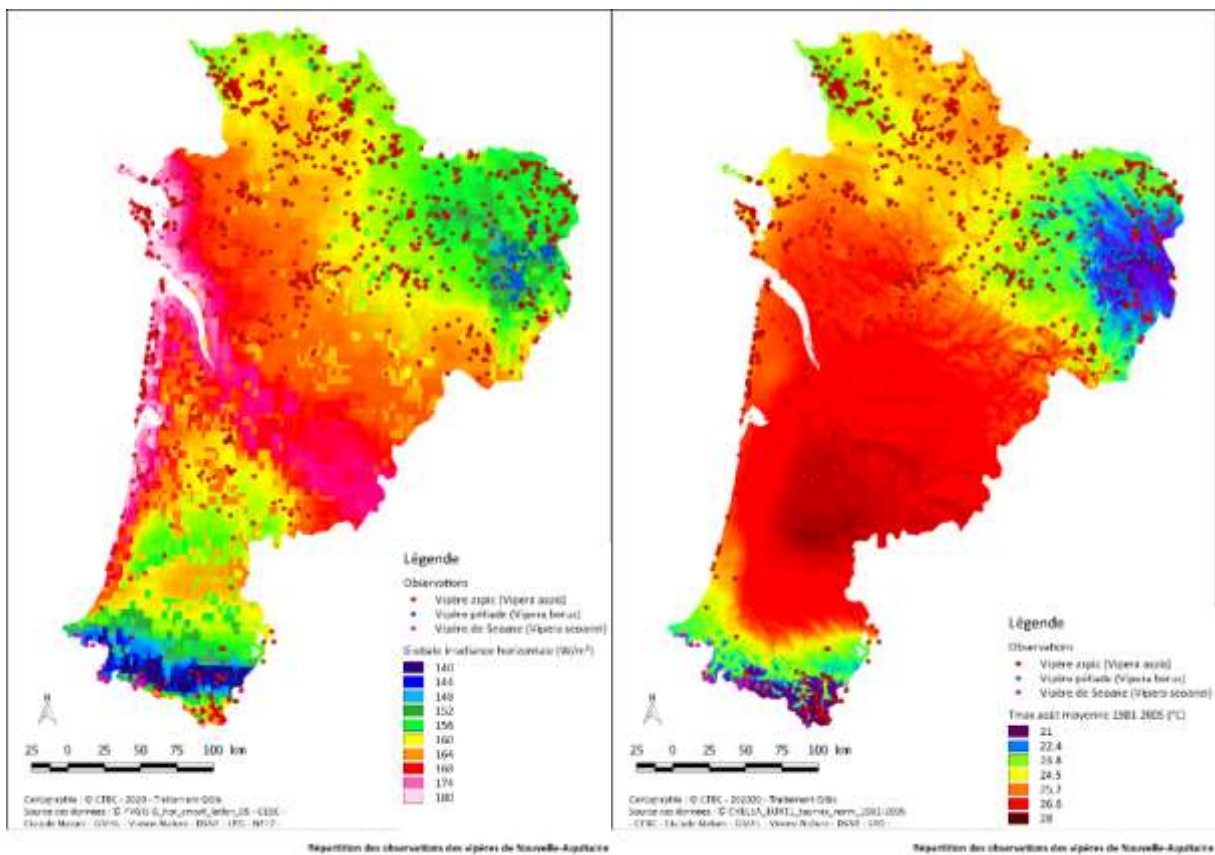


Fig. 276. Gradients climatiques observés pour l'irradiation (à gauche) et la température maximale (à droite) du mois d'août à l'échelle de la Nouvelle-Aquitaine.

12.3.3 Comprendre l'impact du changement climatique sur les individus et les populations (Vipère aspic)

L'analyse des données de thermorégulation en mésocosme souligne le très fort impact des conditions caniculaires (Fig. 277a) sur les profils thermiques. La température corporelle augmente à la fois en journée et en phase nocturne. En journée, les femelles gestantes parviennent à maintenir une température stable et sans atteindre leur limite critique (36°C). La thermorégulation comportementale permet donc d'éviter les extrêmes. En revanche lors de la phase d'inactivité nocturne la température

des animaux est directement dépendante de celle des refuges nocturnes. Les individus sont donc contraints par les conditions des refuges qui vont déterminer la température corporelle en phase de repos (Fig. 278).

Les anomalies thermiques ont des répercussions sur la thermorégulation des individus (Fig. 277b), mais ces effets sont contrastés entre le jour et la nuit. En journée les individus vont atteindre et maintenir un plateau thermique (en rouge) malgré les anomalies de température journalière. La nuit (en bleu), les températures corporelles moyennes vont augmenter de façon proportionnelle aux conditions thermiques nocturnes. Ce contraste s'explique par une capacité de thermorégulation comportementale en journée (activité) mais pas la nuit.

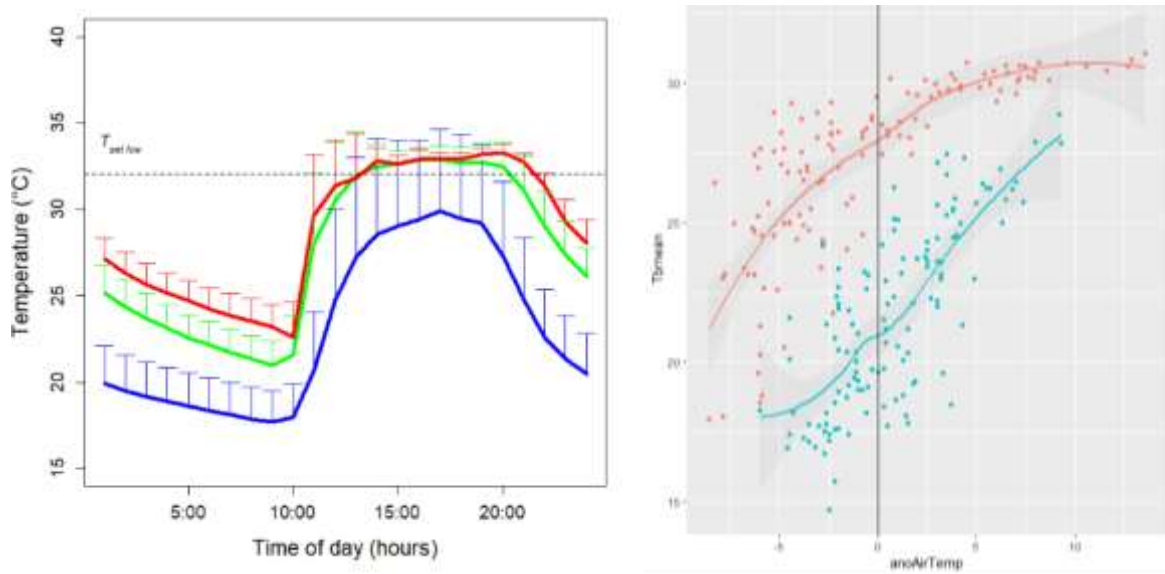


Fig. 277. a. Cycle de températures corporelles enregistrées sur des femelles gestantes de Vipère aspic en conditions normales (ligne bleu), période de chaleur diurne (ligne verte) et canicule (ligne rouge). **b.** Relation entre les anomalies thermiques et les températures corporelles. Le graphique représente les conditions nocturnes (bleu) et diurnes (rouge).

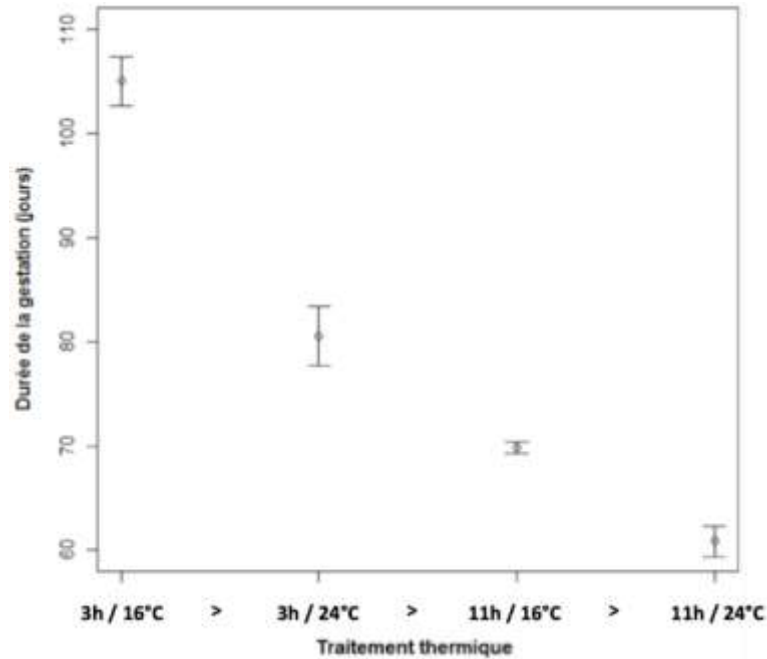


Fig. 278. La manipulation expérimentale des conditions de gestation montre les influences des conditions thermiques journalières. La durée de gestation est influencée à la fois par le temps d'accès à la température préférée en journée (3h ou 11h) mais aussi des régimes thermiques nocturnes (16 ou 24°C).

- *Réponse comportementale à une simulation de sécheresse*

Notre étude met en évidence un fort effet des conditions expérimentales sur la physiologie des individus. La perte de masse observée lors du traitement (23 jours sans eau de boisson) est plus marquée (Fig. 279) dans les conditions sèches (HotDry) qu'humides (HotWet). Au sein des conditions sèches on observe une différence avec une perte de masse plus prononcée chez les individus ne bénéficiant pas d'un abri humide (AH) par rapport à un abris sec (AS). À la fin du traitement une reprise en eau massive est observée avec une prise de masse équivalente au niveau de départ.

Les suivis comportementaux montrent un effet marqué des conditions sur l'utilisation des abris (Fig. 280). On observe une augmentation rapide de l'utilisation des abris pour les animaux en condition sèche et disposant d'abris humides. Il apparaît donc que l'utilisation de microhabitats humides permet de tamponner les conditions de sécheresse et de limiter les pertes hydriques respiratoires. Il s'agit de la première démonstration expérimentale des comportements d'hydrorégulation active chez un serpent (DEZETTER *et al.*, in prep.).

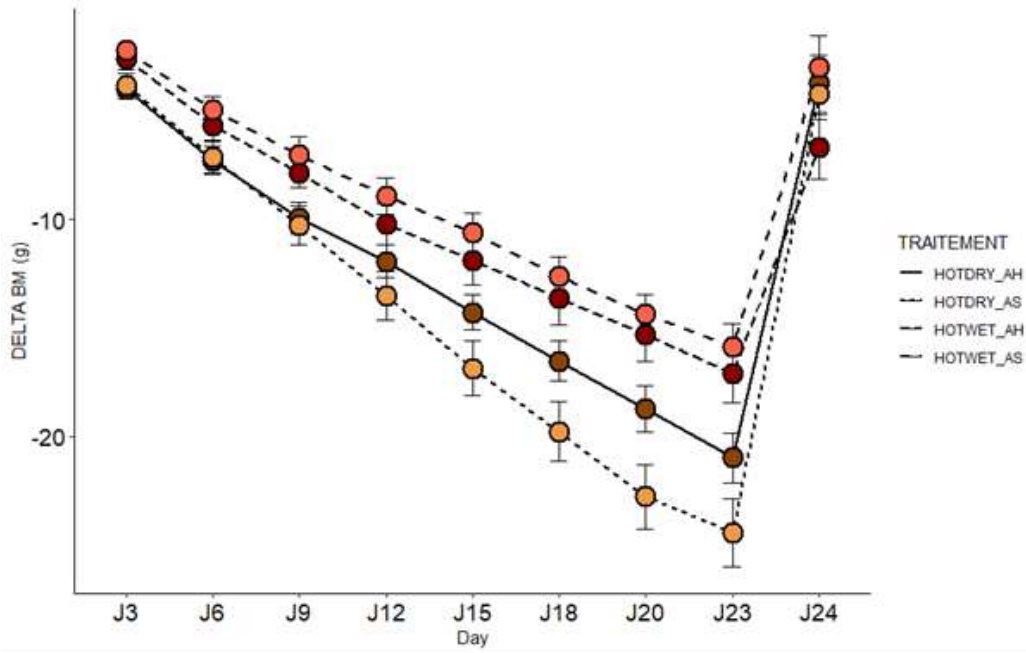


Fig. 279. Perte de masse des vipères aspic au cours du temps dans 4 conditions expérimentale de canicule : Air sec et abris sec (HOTDRY_AS) ; Air sec et abris humide (HOTDRY_AH), Air humide et abris sec (HOTWET_AS), Air humide et abris humide (HOTWET_AH). Les animaux sont privés d'eau de boisson de J0 et J23.

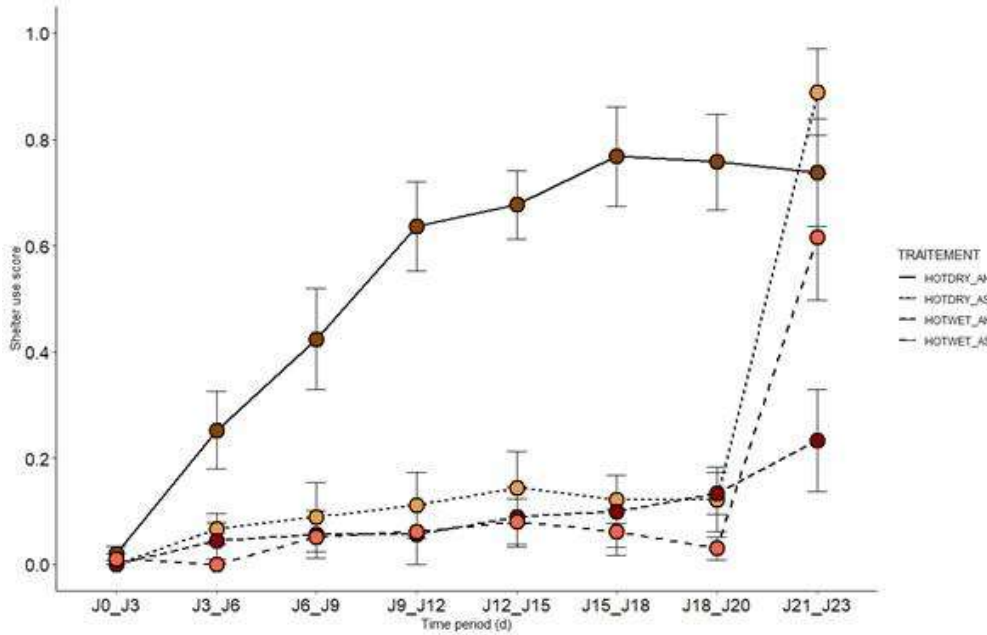


Fig. 280. Utilisation des abris au cours du temps dans quatre conditions expérimentales de canicule : Air sec et abris sec (HOTDRY_AS) ; Air sec et abris humide (HOTDRY_AH), Air humide et abris sec (HOTWET_AS), Air humide et abris humide (HOTWET_AH). Un abri humide est offert aux quatre traitements à J21.

• *Effets à long terme*

Notre suivi thermique à long terme (28 ans) démontre l'existence de fortes variations dans les périodes de mises-bas. Les étés caniculaires (2003, 2015, 2017, 2018, 2019) sont associés à des mises-bas nettement plus précoces (-30 jours, Fig. 281). L'analyse des données montre que la date de mise-bas est étroitement liée aux conditions thermiques avec un effet principal des maximums diurnes (Fig. 282) et dans une moindre mesure des conditions nocturnes. L'état des femelles après la mise-bas est également affecté par les conditions thermiques. Les vipères sont plus amaigries les années les plus chaudes ce qui suggère un effet négatif sur la mobilisation des réserves (LOURDAIS *et al.*, in prep. a).

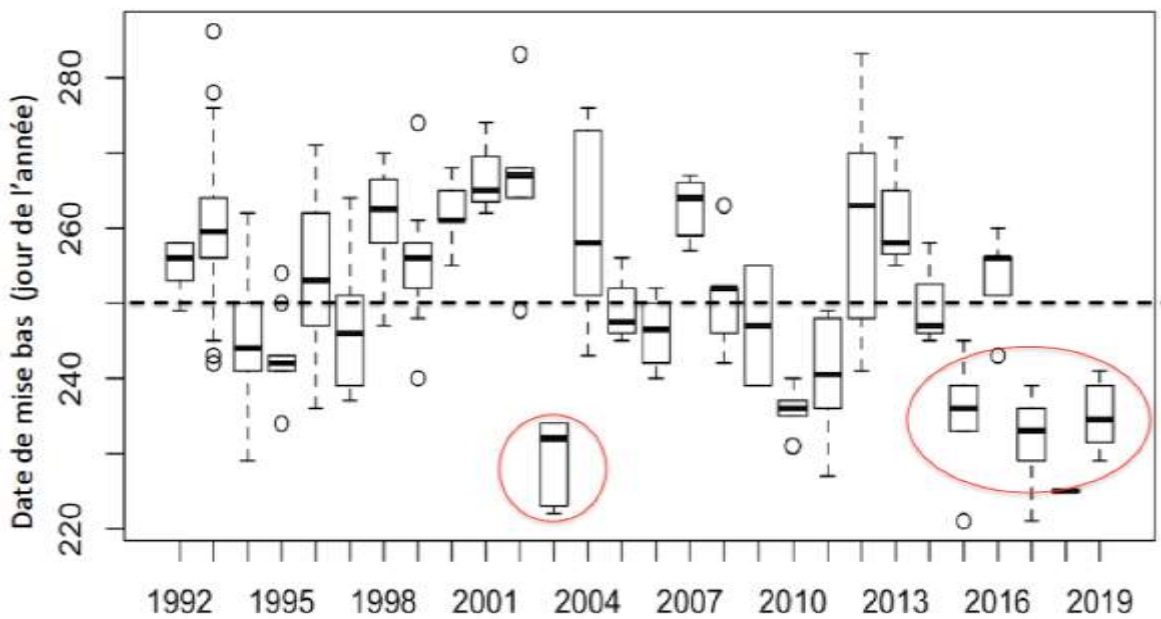


Fig. 281. Variations des dates de mise-bas sur une période de 28 ans chez la Vipère aspic dans l'Ouest de la France. Les étés caniculaires sont identifiés par des cercles rouges et associés à des dates de mise bas précoces par rapport à la moyenne (ligne pointillée).

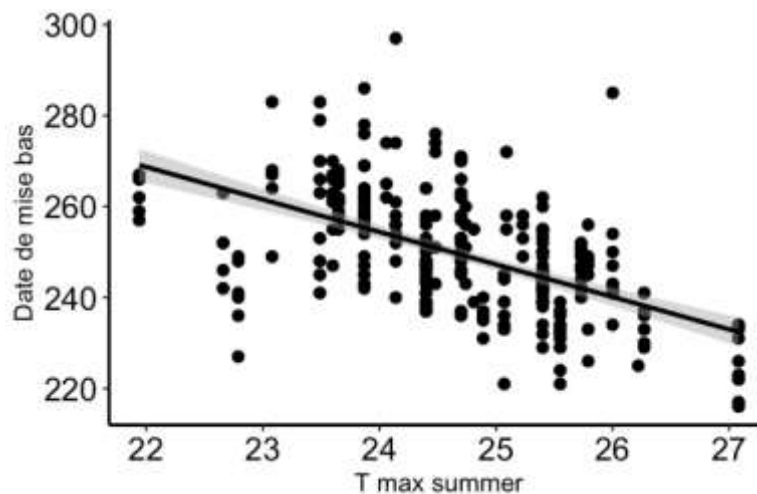


Fig. 282. Influence des conditions thermiques sur les dates de mise bas chez la Vipère aspic en conditions naturelles (28 ans de suivi et 255 mises bas collectées).

12.4 Discussion

En marge de répartition, les espèces à affinités climatiques froides sont particulièrement dépendantes de conditions climatiques et microclimatiques spécifiques (LELIEVRE *et al.*, 2010). Dans ce contexte les vipères devraient être particulièrement vulnérables aux problématiques de changements climatiques globaux (LORIOUX *et al.*, 2013 ; GUILLON *et al.*, 2014). Notre approche intégrée permet d'aborder la sensibilité climatique à différentes échelles.

Nous avons mis en évidence l'importance des conditions estivales qui correspondent à la période de gestation (Juin à Août), probablement la plus contraignante du fait du développement (LORIOUX *et al.*, 2013 ; LOURDAIS *et al.*, 2013). En combinant l'approche corrélative et mécaniste nous avons démontré des différences marquées entre les deux espèces de vipères. La Vipère péliade est particulièrement vulnérable du fait d'un taux métabolique élevé qui permet d'exploiter des zones froides mais devient très défavorable dans un contexte climatique de réchauffement diurne et nocturne (LOURDAIS *et al.*, in prep. b). Les courbes de réponses obtenues par l'approche corrélative soulignent le caractère discriminant des conditions estivales.

Nos travaux à l'échelle des réponses des individus (*Vipera aspis*) permettent de clarifier pour la première fois les effets des épisodes caniculaires. Les anomalies climatiques ont des répercussions sur les températures corporelles des individus. En journée, les femelles évitent les températures critiques maximum (>35°C) en sélectionnant des microhabitats appropriés (VASCONCELOS *et al.*, 2012). En revanche, nous avons mis en évidence pour la première fois un effet de réchauffement passif la nuit qui peut avoir des conséquences délétères (mobilisations des réserves). L'influence des cycles thermiques a également été mise en évidence de façon expérimentale à l'aide d'enceintes climatiques. Ces résultats obtenus chez la Vipère aspic (*Vipera aspis*) offre une base de compréhension mécaniste pour la Vipère péliade (*Vipera berus*). Cette espèce présentant un taux métabolique plus élevé, les contraintes énergétiques devraient être encore plus marquées.

La simulation expérimentale de sécheresse (privation d'eau de boisson) à l'aide des enceintes climatiques a permis de mettre en évidence l'importance de l'humidité de l'air sur les pertes de masse qui sont plus marquées dans les conditions desséchantes. Nous avons également mis en évidence le choix de microhabitats humides beaucoup plus marqué en condition desséchantes. Ce choix semble particulièrement avantageux en limitant les pertes de masse et la déshydratation. Il s'agit de la première mise en évidence d'hydrorégulation chez un serpent (DEZETTER *et al.*, in prep.).

Enfin, notre approche au niveau populationnel met clairement en évidence les répercussions des fluctuations climatiques enregistrées sur un temps long (28 ans). Les épisodes caniculaires entraînent une avance importante des dates de mises-bas mais génèrent aussi un amaigrissement plus important sur les femelles après la mise-bas. Dans ce contexte, la répétition d'évènements extrêmes pourrait avoir des répercussions en affectant la dynamique de population (SMITH *et al.*, 2019). Dans ce contexte, il devrait être possible de modéliser l'évolution des coûts métaboliques de maintenance chez la Vipère péliade avec le réchauffement notamment à l'échelle de la Région Nouvelle-Aquitaine. En parallèle, il va être essentiel de considérer les contraintes hydriques qui interagissent avec la thermorégulation (GUILLON *et al.*, 2014 ; DUPOUE *et al.*, 2019). Nous avons récemment proposé le concept de thermo-hydroregulation (ROZEN-RECHELS *et al.*, 2019).



12.5 Conclusion

Une meilleure connaissance des mécanismes régissant la répartition d'une espèce devrait permettre de mieux comprendre la répartition actuelle mais également de prédire au plus juste son évolution dans l'espace et dans le temps, notamment dans un contexte de changement climatique. Nos travaux sur les vipères contribuent de façon significative au programme les sentinelles du climat en combinant de façon pertinente les modélisations corrélatives et mécanistes. Cette analyse est rendue possible du fait de la collaboration avec le Professeur Warren Porter (Université Wisconsin) pour l'utilisation de NicheMapper.

Nos travaux à l'échelle des individus et des populations apportent également un éclairage sur les effets du changement climatique. Plus spécifiquement, nous avons montré un effet des anomalies de températures nocturnes et diurnes sur les profils de thermorégulation et également sur la durée de gestation. L'effet des conditions hydriques des refuges sur la thermorégulation montre aussi l'importance des épisodes de sécheresse en plus de l'effet thermique caniculaire. Il apparaît donc nécessaire de considérer ces effets dans le futur considérant l'évolution attendue des températures et des épisodes de sécheresse.

En 2020, le travail de ce chapitre s'est concentré sur l'acquisition d'une base de données d'observations la plus complète possible sur l'ensemble du territoire ainsi que sur la méthodologie de mise en forme des variables climatiques ainsi que l'acquisition et la mise en forme des variables climatiques elle-même. Ce travail de modélisation est donc en cours de finalisation et les résultats ultimes seront présentés en 2021.

Si l'observation de vipères sur le terrain est assez contraignante (déteçtabilité réduite), des suivis renforcés dans les zones de contact entre espèce (sympatrie) seront particulièrement pertinents pour examiner la réponse au changement climatique et les interactions entre espèces (hybridation locale, Guiller *et al.* (2017)).