

Chapitre 12. Rôle des milieux humides pour atténuer les effets des changements climatiques : le cas de *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) et autres vipères dans les landes humides d'altitude

Auteurs : Olivier Lourdais, Michaël Guillon, **Contributeurs :** Gabriel Blouin Demers, 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 données 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'hydro-régulation 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

- *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).

- *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 écophysiologiques le long de gradients climatiques (KEARNEY & PORTER, 2009a). 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.*, 2009a ; KEARNEY *et al.*, 2009b). 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 (BUCKLEY, 2010 ; KEARNEY *et al.*, 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*) 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 parapatrique (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.*, 2009a). 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).

- ***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 (LE TREUT, 2018b ; AR5 Synthesis Report: Climate Change 2014 — IPCC s. d.).

Notre cadre de travail est ici de clarifier les capacités des individus à tamponner les variations thermiques environnementales. Les capacités de thermorégulation sont donc au cœur 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 la Vipère péliade et la Vipère aspic nous permettent de développer cette approche intégrée encore rare en biologie évolutive.

Pour répondre à ces questions nous avons analysé les 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. 220, données climatiques Chelsa (KARGER *et al.*, 2017). 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.

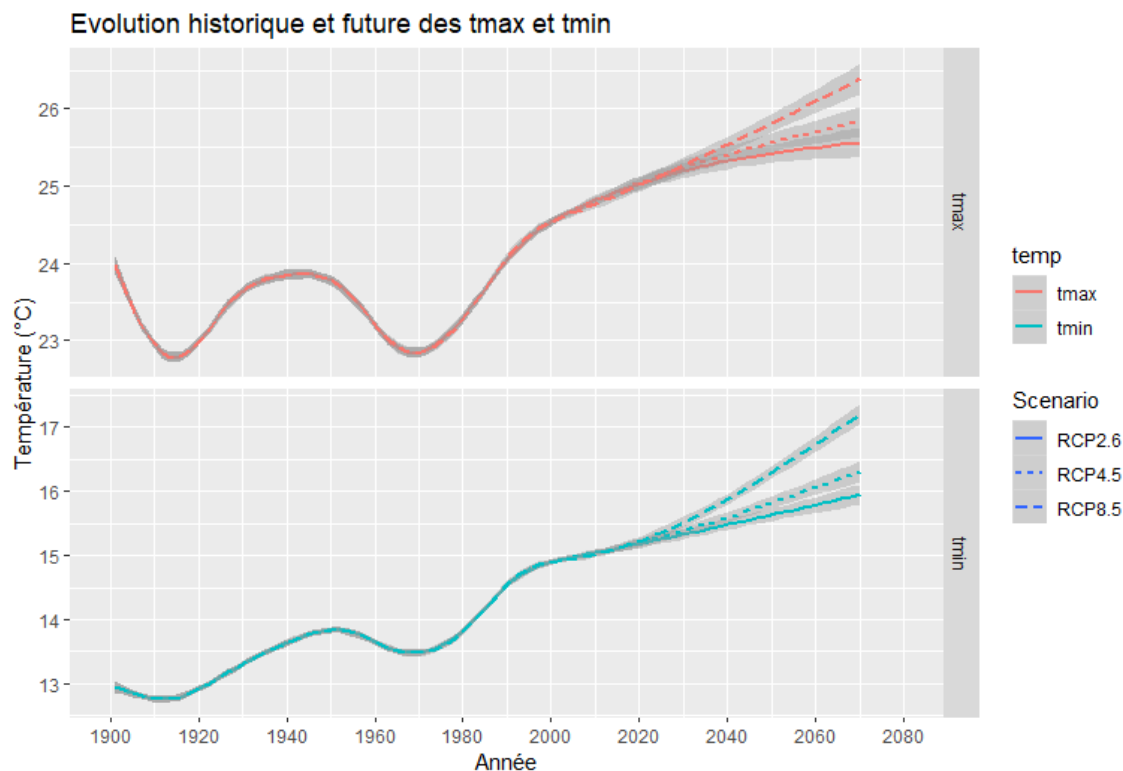


Fig. 220. Évolution des températures maximales (a) et minimales (b) à l'échelle de la France. Extrait de la base de données CHELSA (données passées : 1901 à 2013, scénarios futurs 2040 et 2070) (LOURDAIS *et al.*, in prep. a).

En pratique, la compréhension de l'effet du changement climatique sur les populations requiert 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 leurs réponses depuis l'échelle individuelle (comportement, reproduction) jusqu'à l'échelle de la répartition.



12.2 Matériel et méthodes

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

Cette approche repose sur la valorisation de données collectées au CEBC sur la Vipère aspic (*Vipera aspis*) et la Vipère péliade (*Vipera berus*). 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 et permet de mesurer l'impact des conditions climatiques contrastées sur la thermorégulation des femelles.

- *Manipulation des conditions hydriques pendant la gestation*

En 2019 et 2020, nous avons imposé des contraintes hydriques à des vipères péliades gestantes pour examiner les effets sur la physiologie maternelle (stress maternelle) et le succès reproducteur. Cette approche a été menée au laboratoire dans le cadre d'une thèse de doctorat (Mathias Dezetter). Le protocole reposait sur une privation d'eau de 14 jours pendant la gestation en comparaison avec un groupe contrôle (accès à l'eau *ad libitum*). Les animaux ont été maintenus au laboratoire en conditions contrôlées. Nous avons également examiné les effets d'une privation d'eau sur la progéniture après la naissance. De cette manière il a été possible d'examiner les interactions entre le stress en période de vie embryonnaire et juste après la naissance.

- *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 (Fig. 221) 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 air) ou non (Wet air). Nous avons également examiné l'importance de la réponse comportementale en offrant la possibilité d'utiliser des abris avec humidité élevée (abri sec : dry micro habitat) ou non (abri humide : wet micro habitat). Cette approche permet de tester les effets des conditions desséchantes et le rôle des comportements de régulation de la balance hydrique (hydro-régulation, (ROZEN-RECHELS *et al.*, 2019).



Fig. 221. Enceintes climatiques du CEBC-CNRS permettant le contrôle des conditions hydriques et thermiques journalières. Cet équipement offre une opportunité pour examiner la réponse comportementale à une simulation de sécheresse.

- *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 mises-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 combiné de ces variables dans les modèles examinés.

12.2.2 Données de présence

Niveau national

Nous avons pu compiler une base nationale au niveau kilométrique recueillant toutes les données à plus fine échelle. L'ensemble des données au moins égales à une résolution kilométrique a été converti à une résolution de 1 km². L'ensemble du jeu de données obtenu à l'échelle nationale représente un total de 846 points pour *V. berus* et 1825 points pour *V. aspis* (Fig. 222, Fig. 223).



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 antenne Charente-Maritime) associée à Nature Environnement 17 (NE17, Charente-Maritime) et Vienne Nature (de la Vienne). Sur l'ensemble du territoire, cela représente 1796 données brutes pour la Vipère aspic (dont 1232 données précises), 70 données pour la Vipère de Séoane (dont 70 données précises) et 250 données pour la Vipère péliade (dont 51 données précises) (Fig. 224, Tab. LXIV).

Tab. LXIV. 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
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		

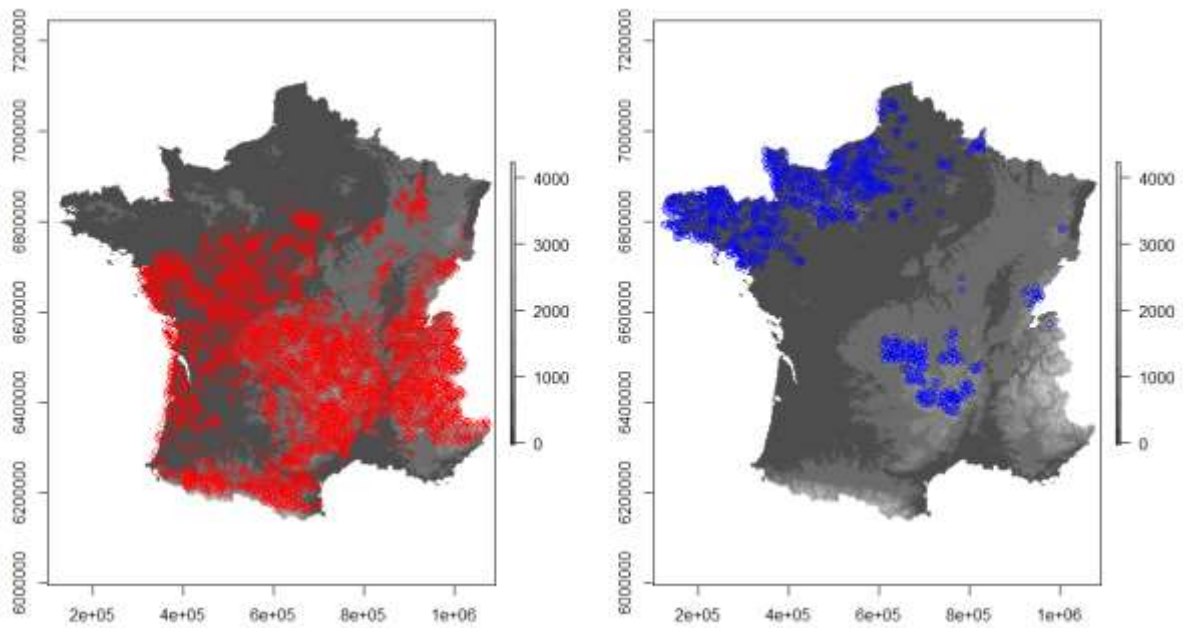


Fig. 222. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères à l'échelle nationale (Vipère aspic à gauche en rouge et Vipère péliade à droite en bleu). Cette échelle d'analyse est requise pour examiner la répartition au niveau régional (Nouvelle-Aquitaine) (GUILLON *et al.*, in prep. e).

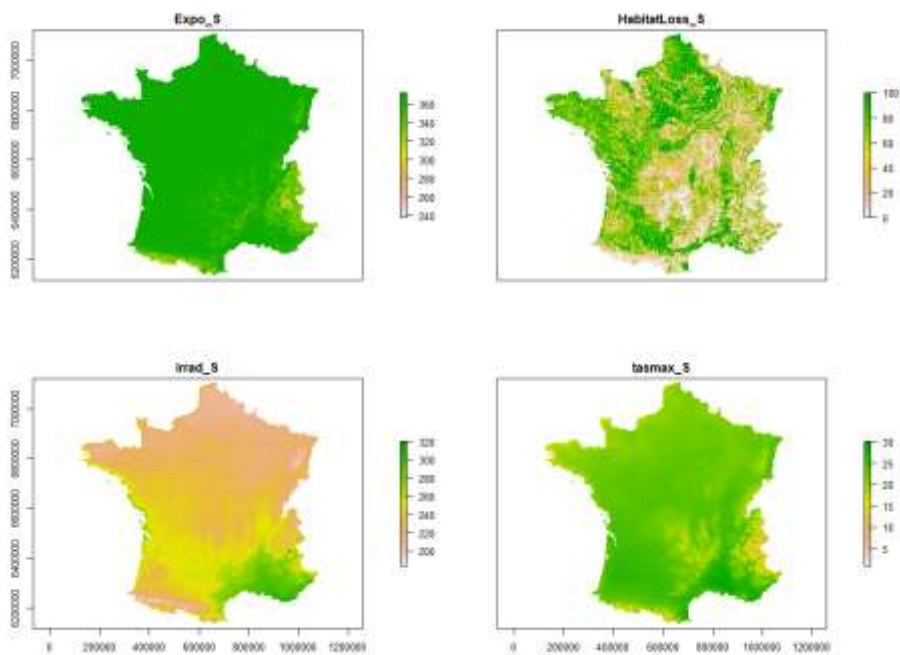
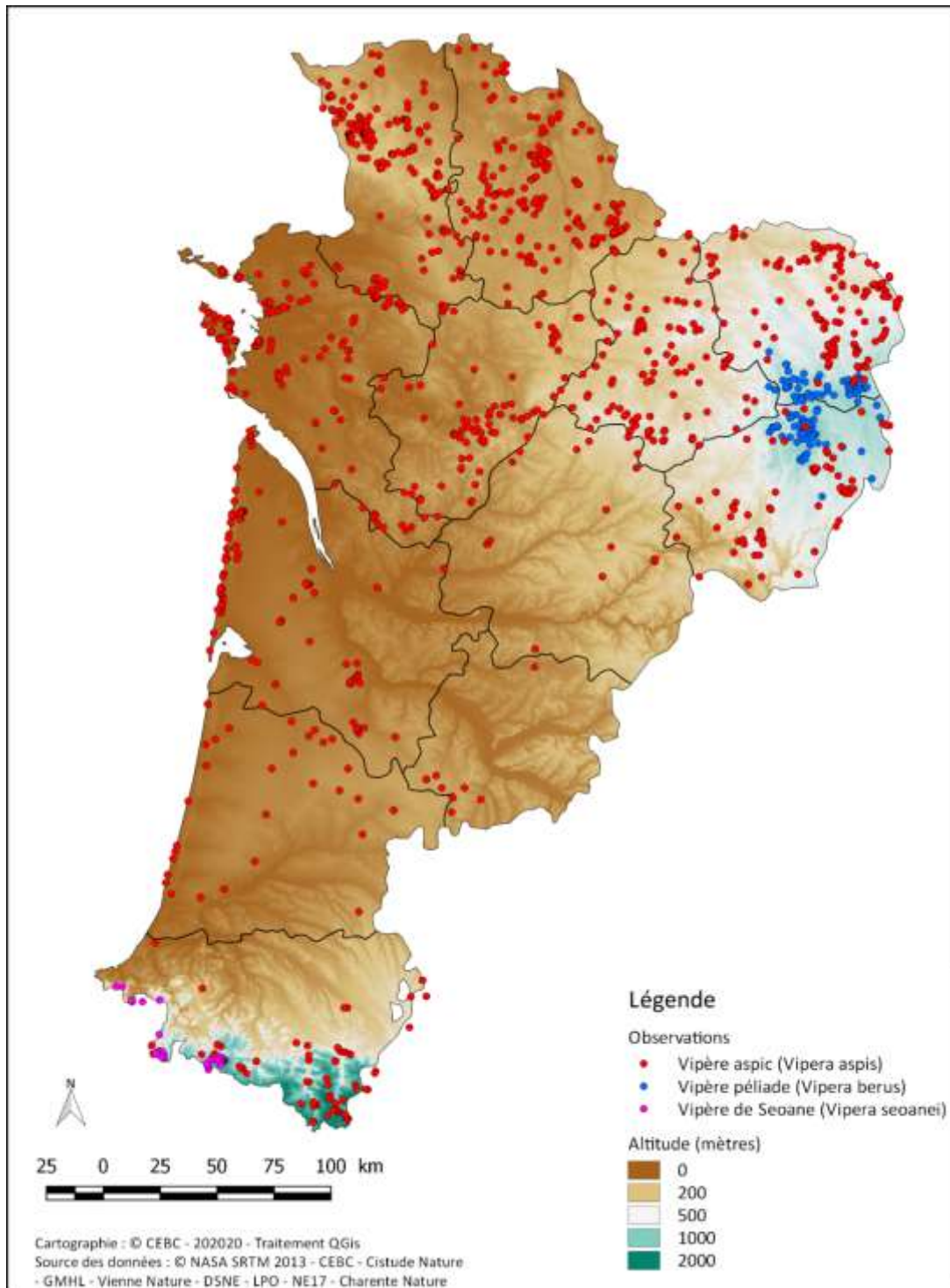


Fig. 223. Variables environnementales retenues pour réaliser les modélisations de la répartition pour les deux espèces de vipères au niveau national





Répartition des observations des vipères de Nouvelle-Aquitaine

Fig. 224. Base de données de présence utilisée pour modéliser la répartition des vipères péliade et aspic (GUILLON *et al.*, in prep. e).

12.2.3 Variables environnementales

L'ensemble des variables climatiques disponibles et issues de différentes sources : Météo France (simulations ALADIN 52, (OUZEAU *et al.*, 2014)), simulations ALADIN 63 v2 (version FR ajusté par la méthode de BCSD (VERFAILLIE *et al.*, 2017)), Chelsa, (KARGER *et al.*, 2020)) et PVGIS (© European Communities, 2001–2020, (HULD *et al.*, 2012)) ont été utilisées. L'ensemble représente des variables possédant une résolution spatiale de 12 km à 1 km.

Afin d'intégrer des variables d'habitat et topographiques, plusieurs informations ont également été utilisées à l'échelle France et de la région : l'exposition, la perte d'habitat, la fermeture du milieu et l'humidité des sols. L'exposition correspond à la quantité d'énergie solaire potentielle (excluant la nébulosité ou autrement appelé « clear-sky ») au sol intégrant l'effet topographique de la pente et de l'orientation. Cet indice a été calculé à partir de l'altitude avec une résolution de 90m au sol (GESCH *et al.*, 1999). Un indice mensuel moyen journalier a été calculé par mois au niveau France. L'indice retenu correspond au maximum annuel (mois le plus exposé) à 90m de résolution puis moyenné par pixel de 1km² correspondant à la résolution ultime de travail. La perte d'habitat a été calculée à partir des données d'occupation du sol de Corine Land Cover 2018 à la résolution initiale de 100m (BÜTTNER, 2014). Nous avons attribué à dire d'expert et en cohérence avec l'écologie des deux espèces et pour chaque catégorie de paysage (pixel de 1ha) la valeur de 100 pour ceux jugés non favorables aux vipères et la valeur de 0 pour ceux jugés favorables à la persistance des espèces. Puis l'ensemble a été moyenné par pixel de 1km² correspondant à la résolution ultime de travail et permettant ainsi d'obtenir une valeur en pourcentage « d'habitats non favorables » par pixel de 1km². La fermeture du milieu est issue de la densité de la biomasse ligneuse vivante aérienne pour l'année 2000 avec une précision de 30 m initiale, dérivée de nombreuses études (SANTORO *et al.*, 2021) et moyennée à la résolution spatiale de travail. La probabilité pour l'habitat d'être une zone humide allant de 0 à 3, 4 étant les zones inondées, a été obtenue avec une précision de 50 m, calculé à partir d'informations pédologiques et hydrogéologiques (THIRY *et al.*, 2014). Les données initiales ont ensuite été transformées pour obtenir une valeur moyenne par maille 1km².

Après un travail de sélection des variables, 2 variables climatiques et 2 variables habitats ont donc été utilisées pour modéliser la répartition des deux espèces de vipères. Pour le climat, ce sont les températures maximales journalières et l'irradiation journalière qui ont été retenues et pour les habitats, l'exposition et la perte d'habitat ont été retenues (Fig. 223). Pour tester l'importance des saisons, trois jeux de variables environnementales ont été produits en lien avec la période de l'année. Nous avons donc calculé pour ces deux variables climatiques les moyennes sur les périodes estivales (juin à août), d'activité (mars à août) et l'année complète.

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 avons appliqué 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 et ALADIN 63 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. 225), 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 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. 225).

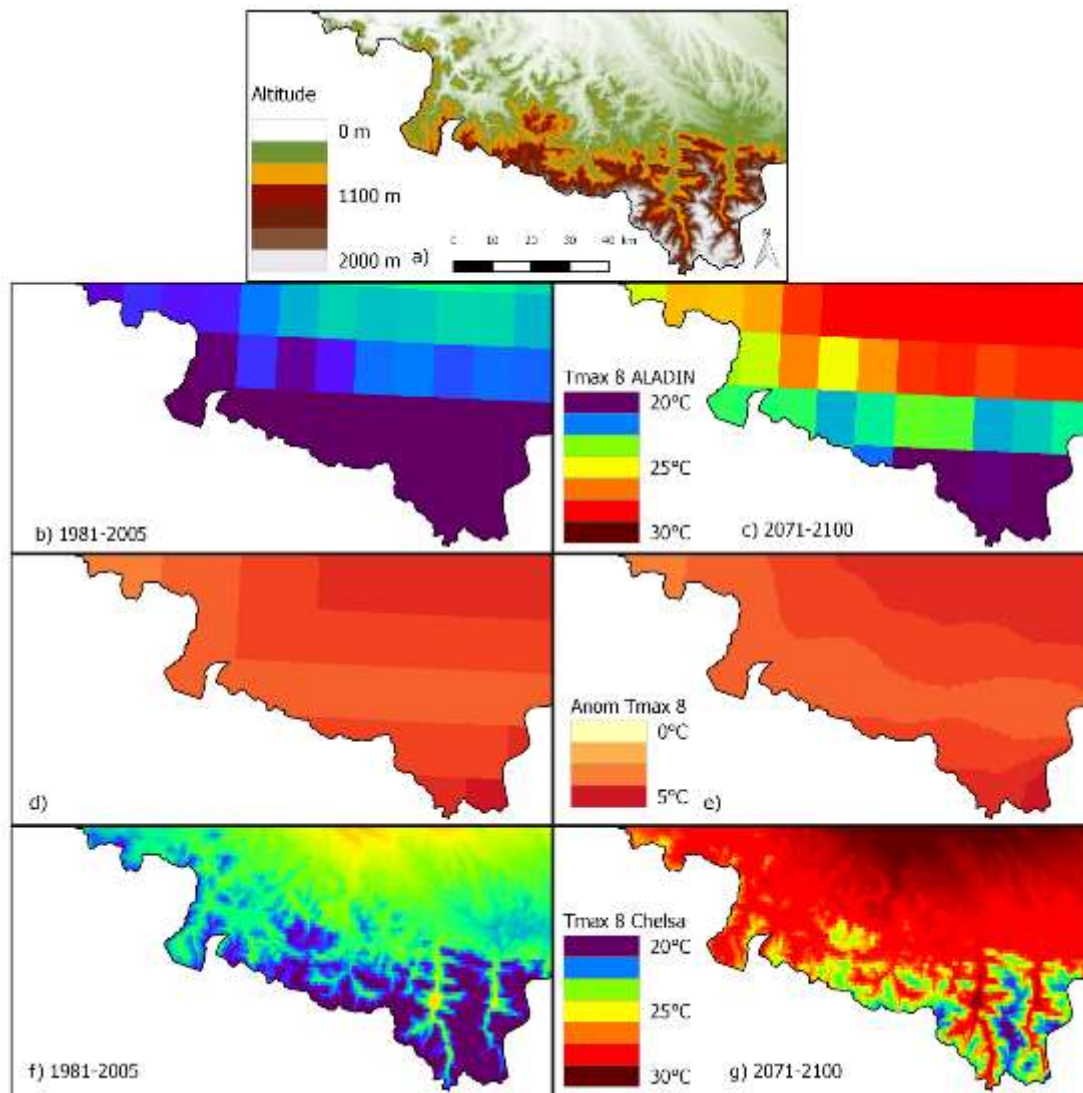


Fig. 225. Exemple de « delta change method » pour produire la température maximale mensuelle du mois d'août pour le scénario RCP8.5 dans la région Nouvelle-Aquitaine au niveau des Pyrénées. Les cartes sont (a) un modèle numérique d'altitude GTOPO30 pour la région test, (b) la simulation ALADIN pour la 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

12.2.4 Modélisation avec le package Biomod2

Nous avons développé des approches complémentaires de la répartition des deux espèces de vipères (Fig. 226). Dans un premier temps (Axe 1) des données écophysiologiques ont été collectées. Les travaux de modélisation corrélative (BIOMOD/Maxent) et mécanistes (NicheMapR et Nichemapper) ont ensuite été déployés (Axe 2). Enfin (Axe 3), ces données offrent un support pour des modélisations dans le futur. Nous nous sommes basés sur des échelles nationale et régionale de la répartition.

Afin de modéliser la répartition des espèces, deux méthodes ont été mise en œuvre via la dernière version du package BIOMOD2 (<https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>) (THUILLER *et al.*, 2009) par l'intermédiaire des logiciels R (version 4, R Core Team) et Rstudio. La résolution spatiale finale correspond à une taille de pixel de 1km de côté reflétant le compromis entre le profit d'avoir la meilleure précision spatiale des données environnementales, de modéliser la niche des espèces au niveau le plus large possible (échelle France) mais en limitant le volume de données associées. L'ensemble des variables environnementales a été transformé à cette résolution. La colinéarité des variables a été vérifiée par le score de "Variance Inflation Factor" via le package USDM (<https://CRAN.R-project.org/package=usdm>) comme étant inférieure à 10 (NAIMI *et al.*, 2014 ; GUISAN *et al.*, 2017b). Seuls les Generalized Additive Models (GAM) et les Generalized Linear Models (GLM) ont été utilisés pour à la fois leur niveau de performance et leur similarité face aux hypothèses de génération des jeux de données de pseudo-absence. Les jeux de pseudo-absence ont été générés en amont et sont spécifiques à chaque espèce. Les données de présence ont d'abord été filtrées à la résolution de 1km², puis filtration par le voisin le plus proche (< à 5km) comme (MIDOLO *et al.*, 2021) ce qui permet de réduire les clusters locaux et limiter l'autocorrélation spatiale des points. Un jeu de pseudo-absence a été généré pour limiter les fausses absences et ainsi respecter le mieux possible les hypothèses statistiques inhérentes à ces deux méthodes (GLM et GAM). Ces pseudo-absence ont été tirées au hasard sur l'ensemble de la France mais à plus de 10km de tous points de présence des deux espèces cumulées (filtrés à 1 km). Ainsi, chaque espèce présente un seul jeu de données de Présence/Pseudo-absence correspondant à 1) ses propres points de présence (filtrés à 5km) et 2) des points « d'absence » cumulant les points de présence de l'autre espèce (filtrés à 5km) et les points de pseudo-absence tout en veillant à ce que le nombre total de pseudo-absence soit équivalent au nombre total de points de présence soit 846 points pour la Vipère péliade et 2671 points pour la Vipère aspic. Tous les modèles ont été calibrés (80% du jeu de données) et évalués (20% du jeu de données) via 10 tirages au sort aléatoires. Ainsi, l'ensemble des prédictions sont issues de 20 modèles (2 méthodes, 1 jeu de pseudo-absences et 10 répétitions) par espèce. Les méthodes ont été "bridées" pour permettre de minimiser le sur-ajustement des modèles et ainsi réduire le plus possible les biais issus de la distribution spatiale des données de présence (présence de cluster de points notamment). De plus, les prédictions des modèles ont été pondérées en intégrant le même facteur de pondération compris entre 0 et 1 et calculé à partir de l'inverse de la probabilité de densité (kernel de Gauss) de l'ensemble des points de Présence et Pseudo-Absence après filtration suivant (BIELLA *et al.*, 2017). La performance des 8 modèles a été évaluée grâce au TSS (true skill statistic, (ALLOUCHE *et al.*, 2006)) et à l'AUC (area under the curve, (HANLEY & MCNEIL, 1982)). La qualité des modèles a été faite par la classification suivante : excellente (TSS > 0.8), bonne (TSS = 0.6–0.8), correcte (TSS = 0.4–0.6; AUC > 0.7), pauvre (TSS = 0.2–0.4), and sans valeur prédictive (TSS < 0.2) (SWETS, 1988 ; BEN RAIS LASRAM *et al.*, 2010 ; ENGLER *et al.*, 2011). Les cartes de prédictions pour les climats actuel et futurs résultent de la prévision d'ensemble dans le package BIOMOD 2 en ne conservant que les modèles ayant un score de TSS > 0,4 (soit tous les modèles). Les prédictions moyennes (Annexe 26) sont pondérées par la valeur relative du score de TSS de chaque modèle individuel et la binarisation des prédictions a été réalisée par la méthode de TSS.

12.2.5 Modélisation mécaniste

Nous avons utilisé Niche Mapper™ constitué de modèles brevetés aux États-Unis (PORTER & MITCHELL, 2006) puis NicheMapR (KEARNEY & PORTER, 2020) 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. 226). La version NicheMapR est la version de NicheMapper sous R avec des fonctionnalités supplémentaires.

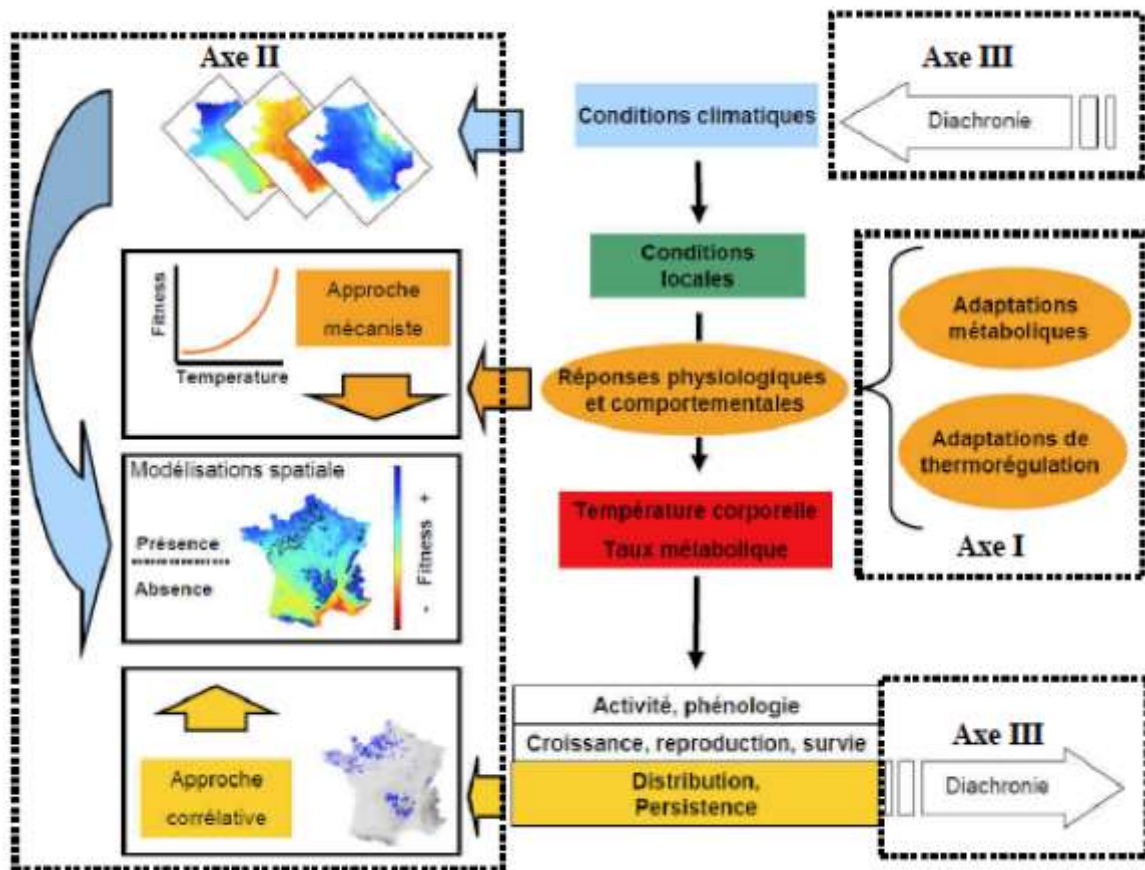


Fig. 226. Approche déployée dans le cadre des travaux de modélisation de la répartition de la Vipère péliade (*Vipera berus*) et aspic (*Vipera aspis*)

12.3 Résultats

12.3.1 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. 227 a) 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.

Les anomalies thermiques ont des répercussions sur la thermorégulation des individus (Fig. 227 b), 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.

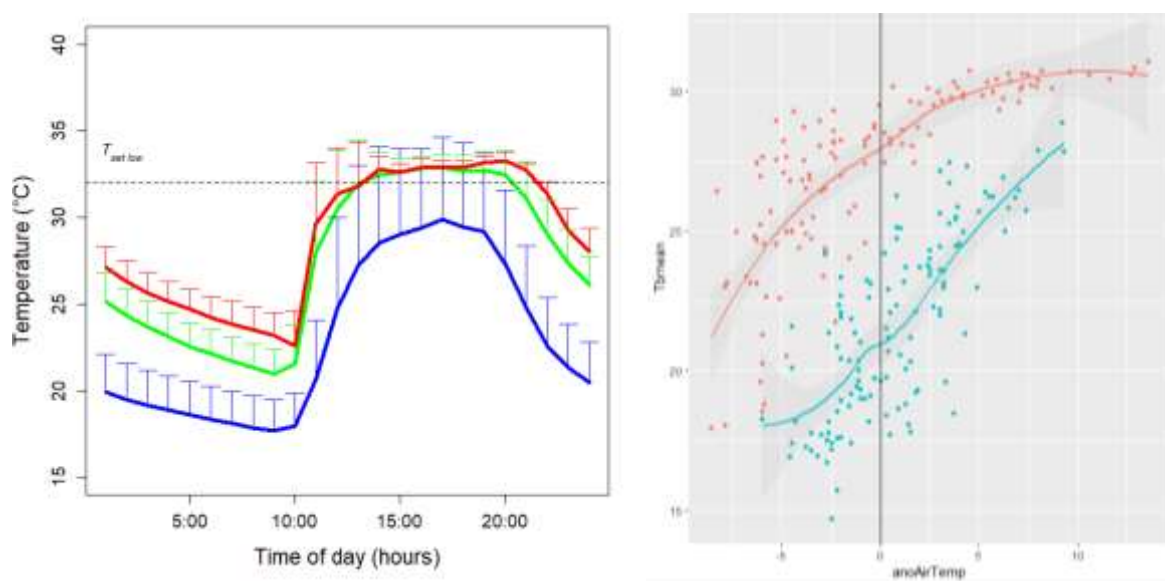


Fig. 227. a. Cycle de températures corporelles enregistrées sur des femelles gestantes de Vipère aspic en conditions normales (ligne bleue), période de chaleur diurne (ligne verte) et canicule (ligne rouge). b. Relation entre les anomalies thermiques et les températures corporelles. Le graphique représente les conditions nocturnes (bleu) et diurnes (rouge).



12.3.2 Comprendre l'impact des sécheresses sur les individus

- *Influence du stress hydrique sur la reproduction*

Nos travaux sur la Vipère péliade ont mis en évidence une forte sensibilité à la privation d'eau temporaire. Ainsi on observe chez les femelles privées d'eau une perte de masse plus rapide que chez celles avec un accès à l'eau (Fig. 228). Nous observons également une plus grande mobilisation protéique avec des pertes musculaires plus marquées (Fig. 229). Enfin, les dommages oxydatifs associés augmentent chez les femelles gestantes.

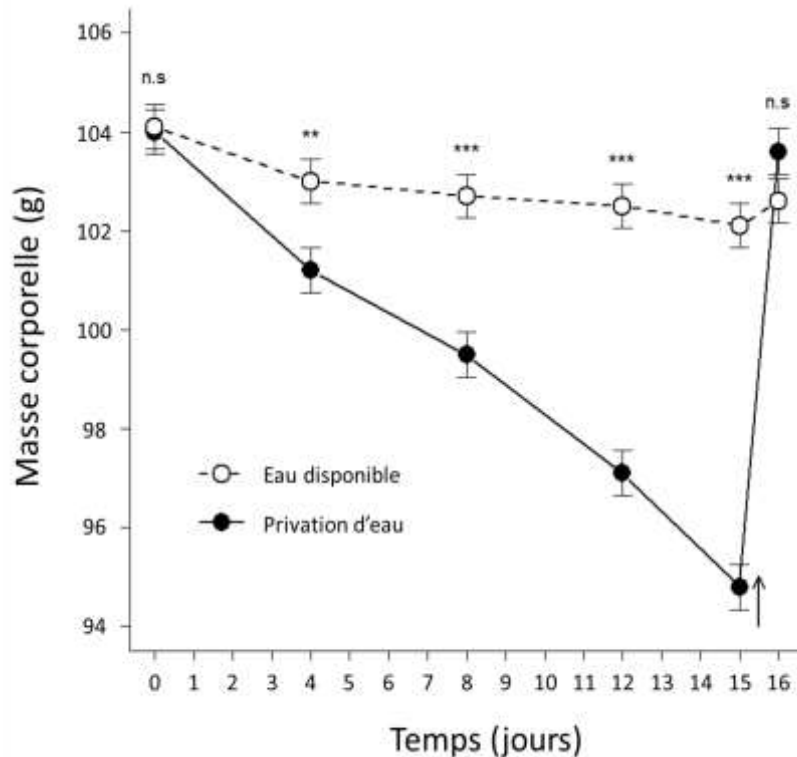


Fig. 228. Perte de masse au cours du temps chez les femelles gestantes de vipères péliade selon le traitement expérimental (eau disponible ou privation d'eau pendant 14 jours). Le 15ème jour, l'eau de boisson est mise à disposition pour tous les individus.

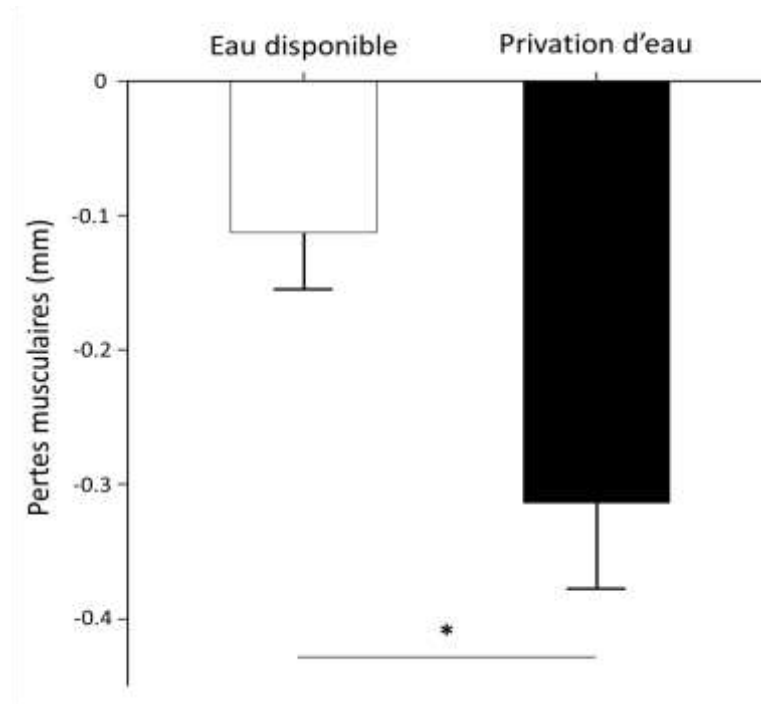


Fig. 229. Perte de masse au cours du temps chez les femelles gestantes de vipères péliade selon le traitement expérimental (eau disponible ou privation d'eau pendant 14 jours). Le 15ème jour, l'eau de boisson est mise à disposition pour tous les individus.

Concernant la progéniture, nos résultats indiquent une mortalité embryonnaire (Fig. 230) supérieure chez les femelles privées d'eau. Les effets du stress hydrique après la naissance sont en cours d'analyse. Les données suggèrent cependant un fort impact sur la croissance.



Fig. 230. Échographie d'une femelle gestante de Vipère péliade avec un embryon en début de développement



• Réponse comportementale à une simulation de sécheresse : l'importance des microhabitats

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. 231) dans les conditions sèches (Dry Air) que les conditions humides (Wet Air). 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 (Wet micro-habitat) par rapport à un abri sec (Dry micro-habitat). À la fin du traitement, une reprise en eau importante 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. 232). 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'hydro-régulation active chez un serpent (DEZETTER *et al.*, in prep.).

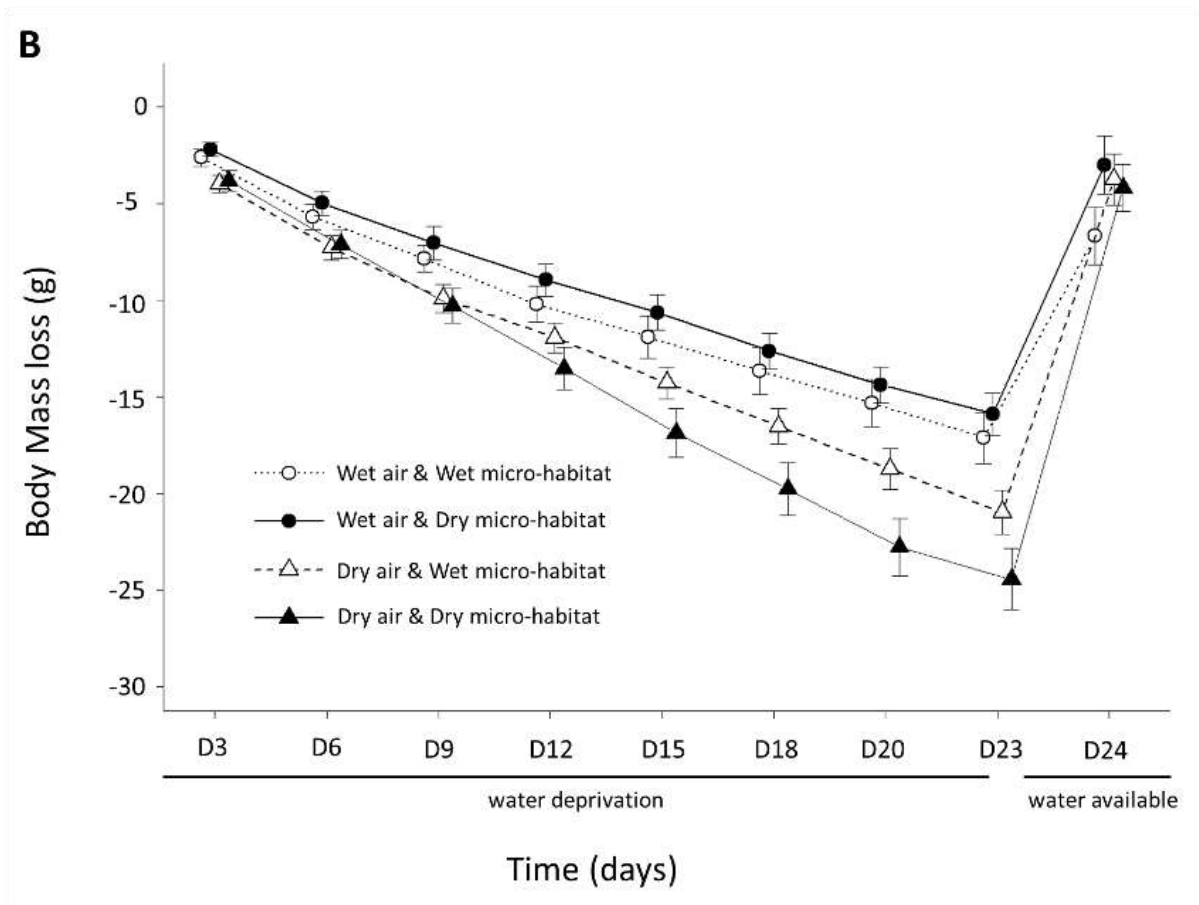


Fig. 231. Perte de masse des vipères aspic au cours du temps dans 4 conditions expérimentale : air humide et abri humide (Wet air, Wet micro-habitat), air humide et abri sec (Wet air, Dry micro-habitat), air sec et abri humide (Dry air, Wet micro-habitat), air sec et abri sec (Dry air, Dry micro-habitat). Les animaux sont privés d'eau de boisson entre J0 et J23. À J24, l'eau de boisson est alors offerte à tous les groupes

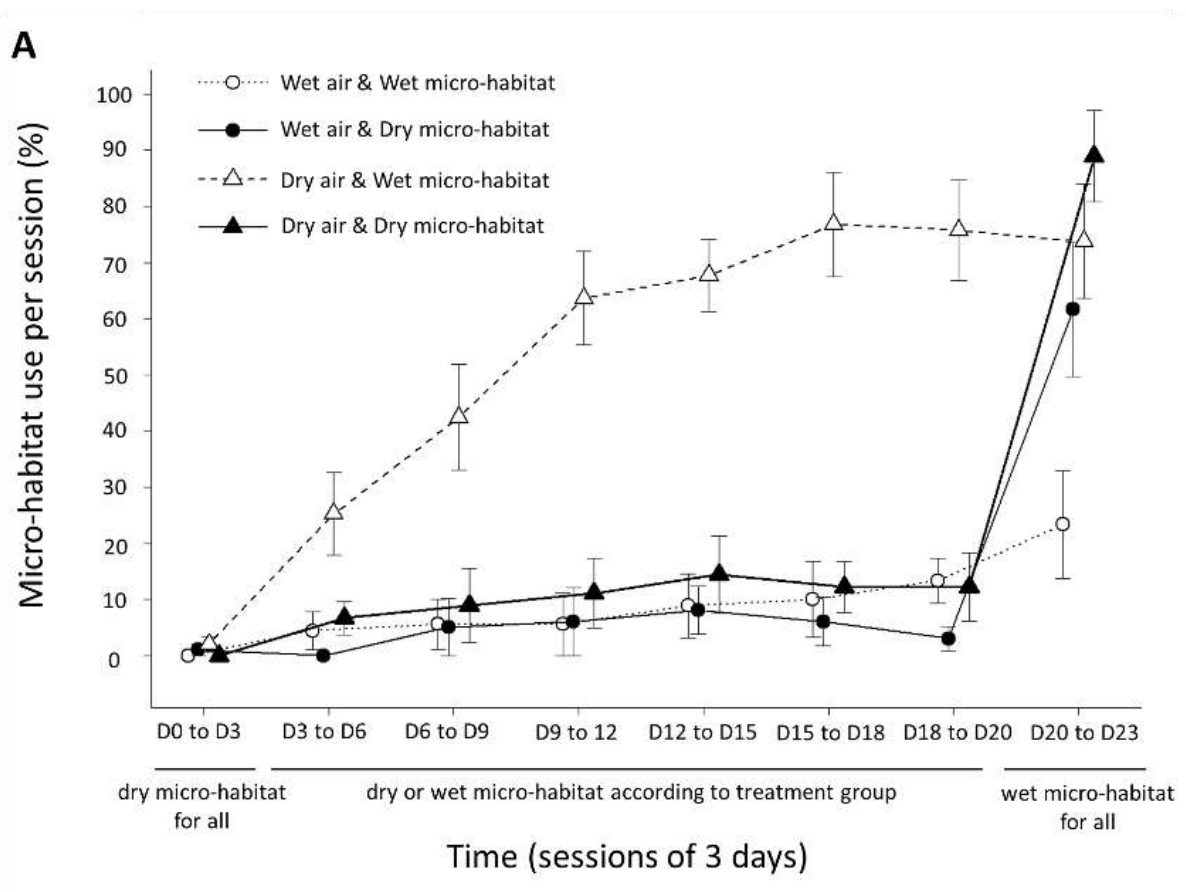


Fig. 232. Utilisation des abris au cours du temps dans quatre conditions expérimentales : air humide et abri humide (Wet air, Wet micro-habitat), air humide et abri sec (Wet air, Dry micro-habitat), air sec et abri humide (Dry air, Wet micro-habitat), air sec et abri sec (Dry air, Dry micro-habitat). Un abri humide est offert aux quatre traitements à J20.

- *Effets à long terme*

Notre suivi thermique à long terme (28 ans) démontre l'existence de fortes variations dans les périodes de mises-bas chez la Vipère aspic. Les étés caniculaires (2003, 2015, 2017, 2018, 2019) sont associés à des mises-bas nettement plus précoces (-30 jours, Fig. 233). 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. 234) 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).



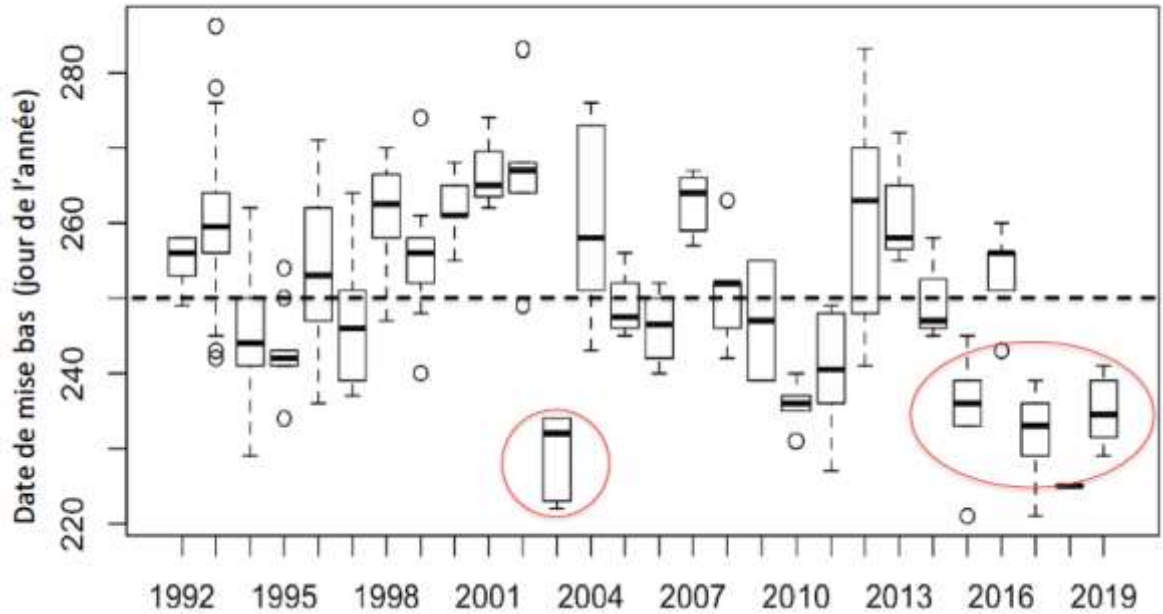


Fig. 233. Variations des dates de mise-bas sur une période de 28 ans chez la Vipère aspic dans l’ouest de la France. Les étés caniculaires sont identifiés par des cercles rouges et associés à des dates de mise bas précoces par rapport à la moyenne (ligne pointillée).

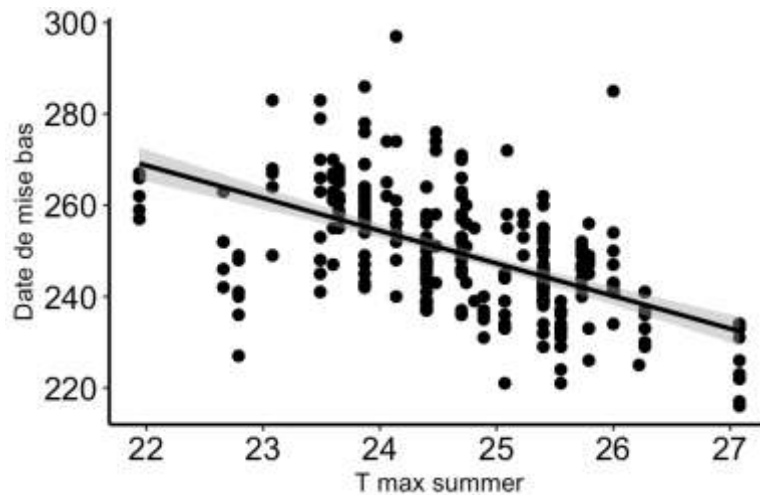


Fig. 234. Influence des conditions thermiques sur les dates de mise bas chez la Vipère aspic en conditions naturelles (28 ans de suivi et 255 mises bas collectées).

12.3.3 Modèles mécanistes et corrélatifs de répartition

Nos analyses corrélatives montrent d’abord que la période estivale permet de mieux prédire la répartition actuelle des deux espèces (Tab. LXV) avec une évaluation des modèles considérée comme bonne au global. Nos résultats mettent également en évidence un fort contraste entre espèces. Les courbes de réponse (Fig. 235) montrent que la répartition de la Vipère aspic est associée aux radiations solaires élevées. En revanche, la présence de la Vipère péliade est étroitement dépendante des basses températures (<23°C). Chez cette dernière, ce sont les conditions thermiques estivales qui expliquent le mieux la présence de l’espèce (GUILLON *et al.*, in prep. e).

Tab. LXV. Scores d'évaluation des modèles suivant l'AUC (ROC) et le TSS par jeu de variables environnementales lié à la période de l'année. Le score de l'ensemble des modèles a été comparé par période et les différences évaluées par un test post-hoc issu d'un modèle linéaire.

Species	Evaluation metrics	Season	Score mean	Score sd	p (Summer)	p (Active)
<i>Vipera aspis</i>	ROC	Summer	0,866	0,00912		
		Active	0,848	0,015	***	
		Year	0,860	0,01271	ns.	**
	TSS	Summer	0,578	0,027		
		Active	0,546	0,028	**	
		Year	0,566	0,033	ns.	ns
<i>Vipera berus</i>	ROC	Summer	0,935	0,009		
		Active	0,904	0,01842	***	
		Year	0,839	0,03377	***	***
	TSS	Summer	0,764	0,035		
		Active	0,674	0,050	***	
		Year	0,559	0,04915	***	***
*** : < 0.001, ** : < 0.01, * : < 0.05, n.s. : ≥ 0.05						

Nos analyses mécanistes soulignent clairement les différences physiologiques entre espèces (Fig. 236). La Vipère péliade présente un métabolisme de base environ deux fois plus élevé que la Vipère aspic et montre aussi l'importance de la période estivale sur les budgets hydrique et énergétique (LOURDAIS *et al.*, 2013 ; GUILLON *et al.*, in prep. e). Cette différence peut être avantageuse sous climat froid pour optimiser les performances à basse température. Un métabolisme élevé devient cependant 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 à l'espèce de se maintenir.



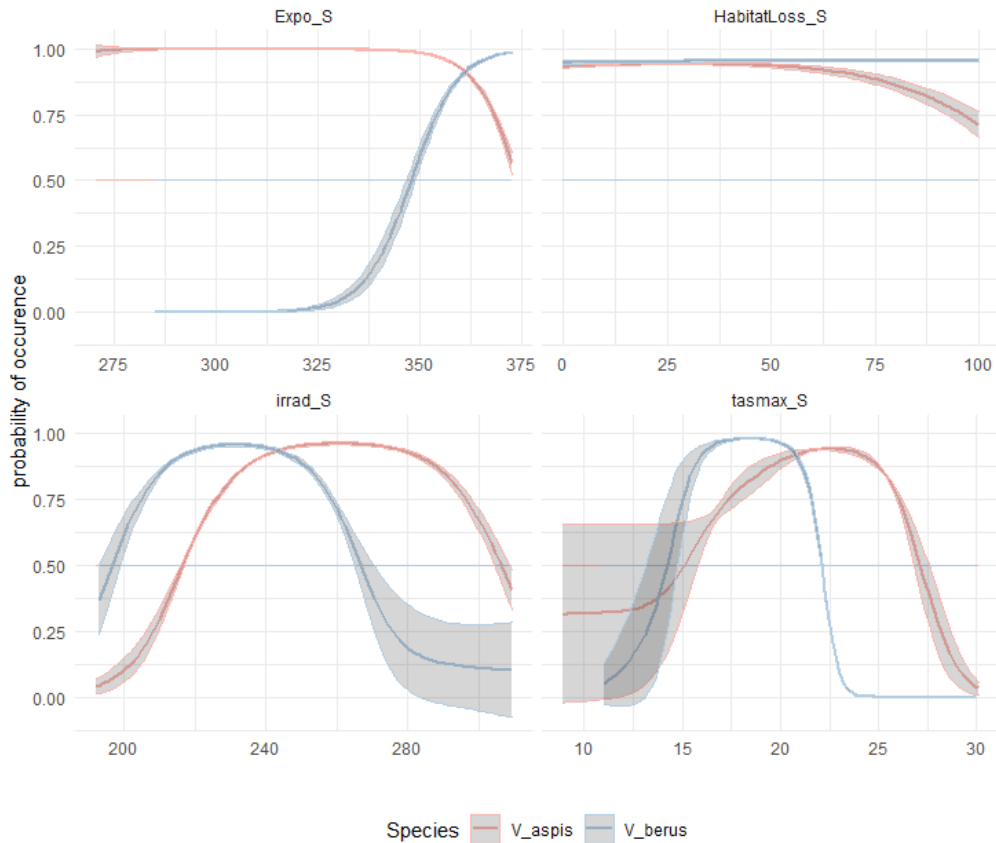


Fig. 235. Courbes de réponses pour *Vipera berus* (bleu) et *Vipera aspis* (trait rouge) issues des modélisations corrélatives réalisées au niveau France. Les courbes représentent la réponse du modèle moyen pondéré accompagnée de son écart type (zones grisées).

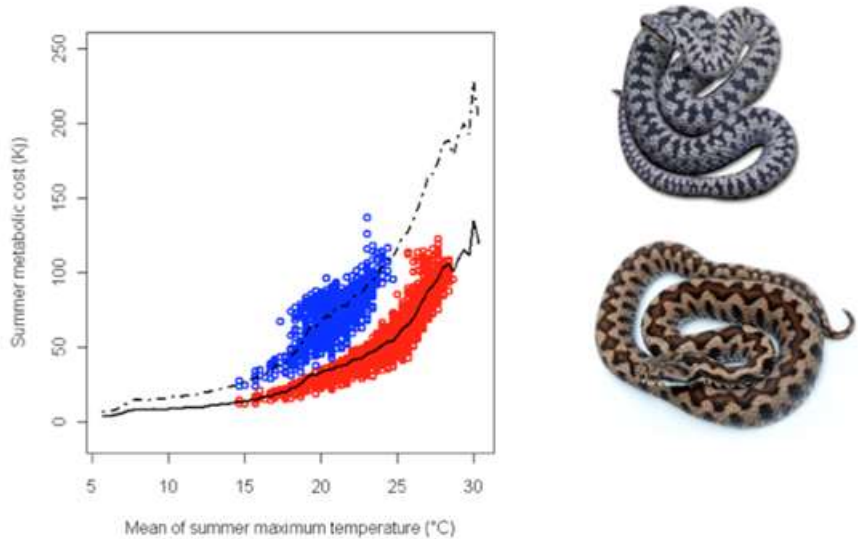


Fig. 236. Évaluation des dépenses métaboliques estivales chez la Vipère aspic (points rouges, ligne continue) et la Vipère péliade (points bleus, ligne pointillée) selon les gradients de température de la niche fondamentale (lignes) ou réalisées (cercles de couleurs). Le fort contraste métabolique entre espèces apparaît nettement. La Vipère péliade, adaptée au froid, présente un taux métabolique nettement plus élevé.

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

Les comparaisons des prédictions de la répartition actuelle des deux espèces montrent que le décalage de niche a une influence importante une fois les niches spatialisées (Fig. 237). Les zones favorables à la Vipère péliade se cantonnent aux hauts plateaux du Limousin. Pour la Vipère aspic, les zones “favorables” se localisent quasiment sur l’ensemble de la région sauf dans les contextes les plus nébuleux et/ou froids en été.

Les projections futures pour les deux espèces montrent des changements de répartition importants face aux modifications climatiques (Fig. 238, Annexe 27, Annexe 28). Dès l’horizon proche (H1 : 2021–2050), la réponse spatiale est très importante avec par exemple pour le scénario RCP 4.5, une rétractation prédite de l’aire de distribution évalué entre 77.42% (Aladin 52) et 88.77% (Aladin 63) pour la Vipère péliade alors qu’il est entre 7.17% (Aladin 52) et 20.93% (Aladin 63) pour la Vipère aspic. Dans le même temps les gains de nouveaux territoires sont quasi nuls à l’échelle de la région pour la Vipère péliade (< à 1%) et entre 13.69% (Aladin 52) et 17.99% (Aladin 63) pour la Vipère aspic. À terme, la Vipère péliade est prédite comme disparue de la région assez rapidement et dans le même temps, les prédictions montrent plutôt un glissement de la répartition de la Vipère aspic (bilan légèrement en faveur pour les gains) au départ puis une contraction de sa répartition vers les zones plus fraîches de la région (Annexe 34).



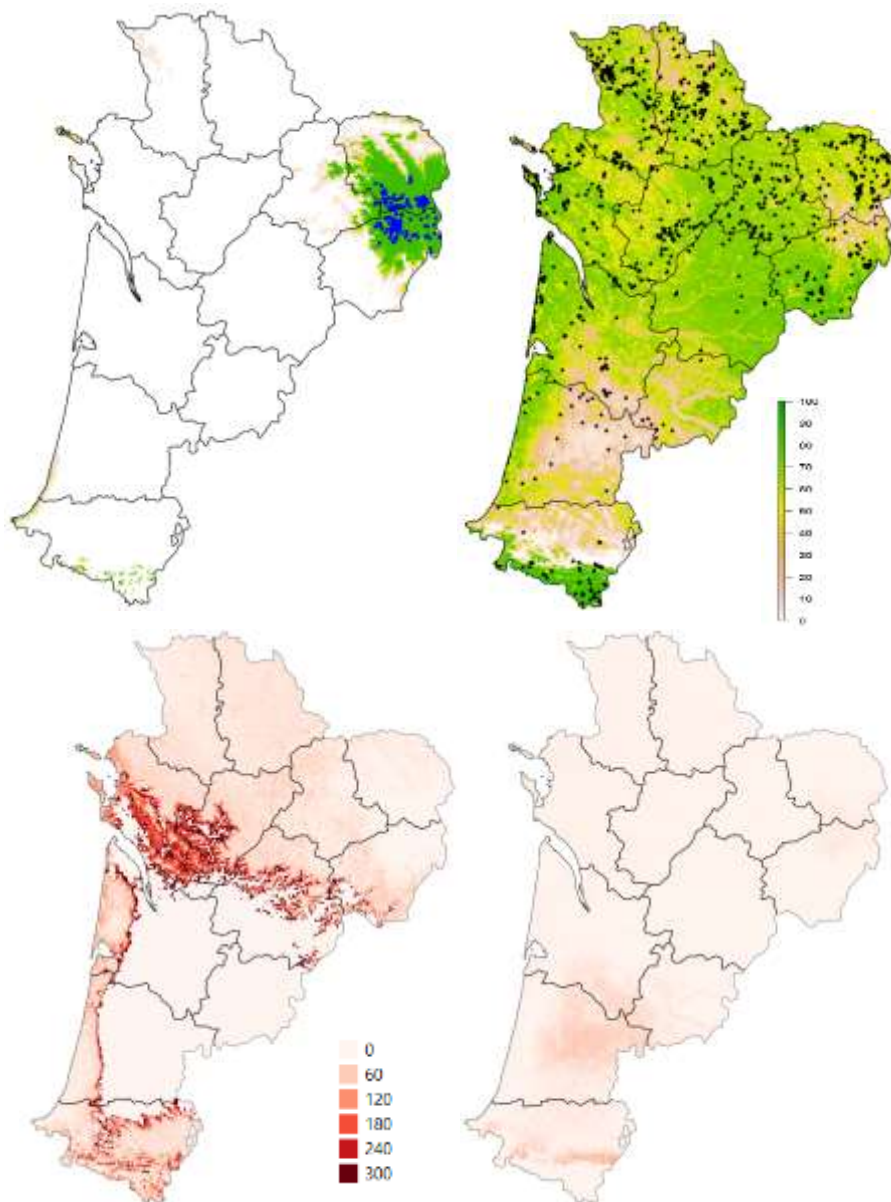


Fig. 237. Probabilités de présence moyennes pondérées (en haut) et coefficient de variations associé (en bas) de l'ensemble des modèles produits pour la Vipère péliade (à gauche) et la Vipère aspic (à droite) sur l'ensemble de la région. Les points bleus et noirs représentent les observations des deux espèces.

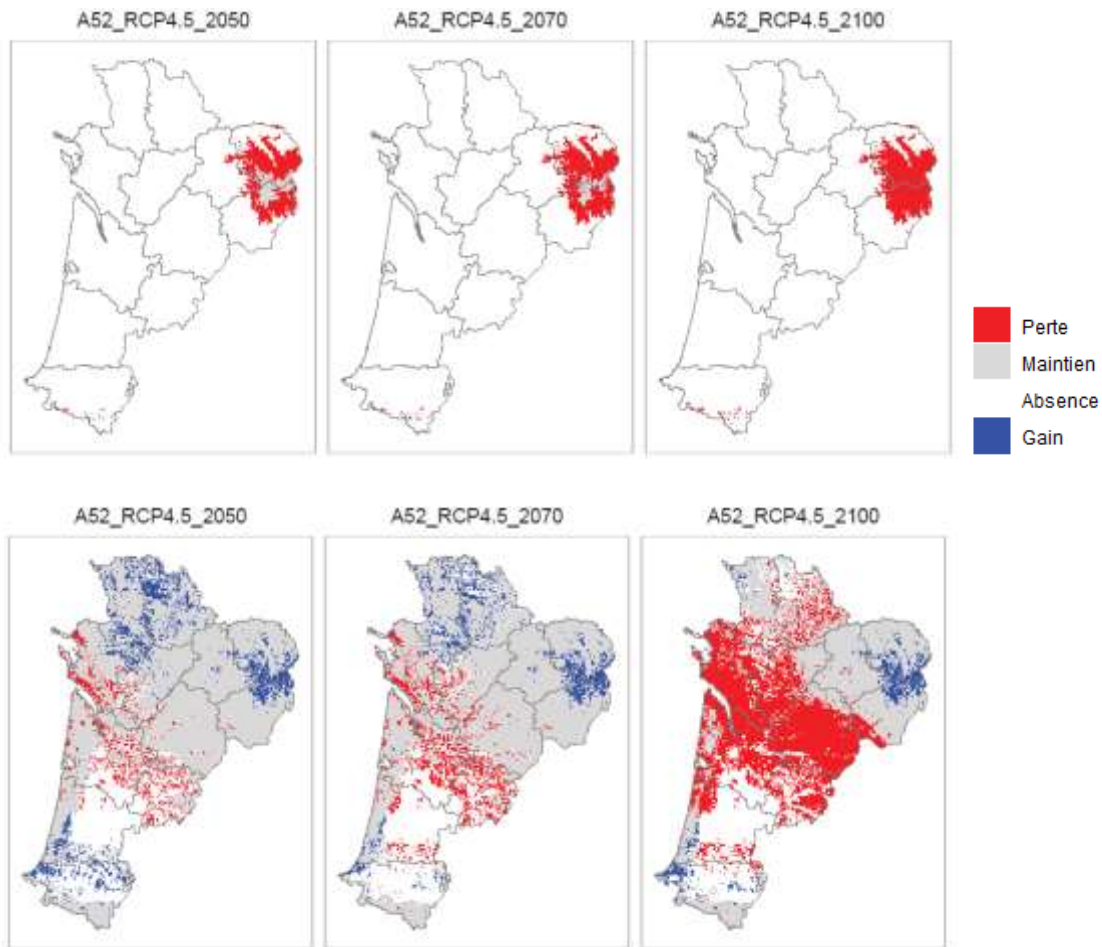


Fig. 238. Évolutions prédites de la répartition de la Vipère péliade (en haut) et de la Vipère aspic (en bas) pour les simulations Aladin 52 et scénario RCP 4.5 pour les trois horizons de projections (H1 : 2021-2050, H2:2041-2070 et H3:2071-2100)



12.4 Discussion

En marge de répartition, les espèces à affinités climatiques froides sont particulièrement dépendantes de conditions climatiques et micro-climatiques 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 (chez *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 micro-habitats 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 (mobilisation des réserves). Ces résultats obtenus chez la Vipère aspic (*Vipera aspis*) offrent 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 micro-habitats 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'hydro-régulation chez un serpent (DEZETTER *et al.*, in prep.). La diversité des microclimats est une composante essentielle pour limiter les impacts du réchauffement sur la biodiversité (PINCEBOURDE & SUPPO, 2016). Nos résultats montrent qu'il est crucial de considérer à la fois les conditions thermiques et hygrométriques qui vont déterminer la qualité des micro-habitats.

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 avancée importante des dates de mise-bas mais génèrent aussi un amaigrissement plus important sur les femelles après la mise-bas. Dans ce contexte, la répétition d'événements climatiques extrêmes pourrait avoir des répercussions en affectant la dynamique des populations (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-hydrorégulation (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. Les modélisations de distribution ont permis de prédire la répartition actuelle et future des deux espèces en s'appuyant sur une base de données nationale afin de cerner le mieux possible les niches climatiques des espèces et donc leurs réponses dans le temps à fine échelle spatiale.

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.

Des mesures de gestion visant à diversifier la structure des micro-habitats sont requises à petite échelle spatiale. Ces mesures permettront d'améliorer la qualité des microclimats et donc les capacités de persistance des deux espèces dans un contexte de contraintes hydriques et thermiques grandissantes.

