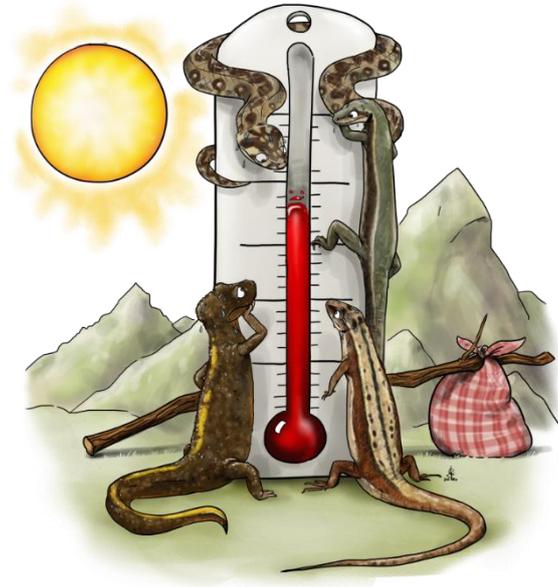


## Brochure technique INTERREG POCTEFA ECTOPYR 2016-2020



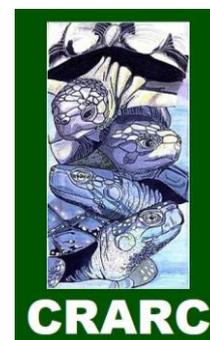
## Les Ectothermes Pyrénéens comme bio-indicateurs du réchauffement climatique



- Tire profit de la répartition transfrontalière de 7 espèces d'ectothermes pyrénéens afin de les utiliser comme bio-indicateur des effets du changement climatique depuis l'échelle locale vers l'ensemble du massif et ce dans une approche passé-présent-futur
- Évalue la réponse des bio-indicateurs vis-à-vis du changement climatique
- Décrit la variabilité naturelle du climat sur le temps long à l'échelle des territoires pyrénéens
- Génère des outils prédictifs, à partir de la modélisation, des effets des changements climatiques sur les bio-indicateurs, sous la forme de cartes de répartitions actuelles et futures des bio-indicateurs, nourries de données climatiques, topographiques et biologiques
- Met à disposition cet outil décisionnel, donc une aide au développement durable de la montagne, ainsi qu'une connaissance approfondie des écosystèmes pyrénéens, au profit des acteurs intermédiaires, décisionnaires locaux, communautés scientifiques et public transfrontalier dans son ensemble
- Contribue à améliorer l'adaptation des territoires au changement climatique.
- Est un projet transfrontalier entre France (Centre National de la Recherche Scientifique ; Nature en Occitanie), Espagne (CRARC) et Andorre (BOMOSA)
- Compile une base de données présence absence de 336 couleuvres vipérines, 137 lézards d'Aurelio, 903 lézards de Bonnal, 212 lézards du Val d'Aran, 2328 lézards des murailles, 849 lézards vivipares et 1481 Euproctes des Pyrénées
- A produit à ce jour 3 films, 12 publications scientifiques et sensibilisé un total estimé de 300000 personnes de la zone Pyrénéenne et d'ailleurs



Theoretical and Experimental  
Ecology Station



**Contributeurs** : Fabien Aubret, Andréaz Dupoué, Romain Bertrand, Christine Perrin, Audrey Trochet et Marine Deluen

**Equipe SETE** : Aubret F, Guillaume O, Calvez O, Perrin C, Clobert J, Gangloff E, Dupoué A, Bertrand R, Trochet A, Martin Garcia R, Darnet E, Le Chevalier H, Latapie L, Souchet J

**Equipe Nature en Occitanie** : Barthes L, Pottier G

**Equipe CRARC** : Martínez-Sylvestre A, Verdaguer-Foz I

**Equipe BOMOSA** : Mossoll-Torres M, Altimir A

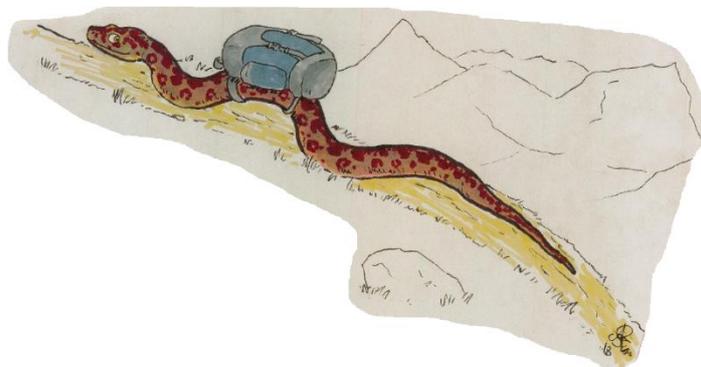
## Objectif du projet

L'accélération actuelle du changement climatique ([www.ipcc.ch](http://www.ipcc.ch)) affecte de façon particulièrement marquée la chaîne Pyrénéenne (voir <https://opcc-ctp.org/>), processus auquel les territoires frontaliers doivent s'adapter. L'objectif principal d'ECTOPYR est de tirer profit de la répartition transfrontalière d'espèces pyrénéennes afin de les utiliser comme bio-indicateurs des effets du changement climatique, depuis l'échelle locale vers l'ensemble du massif et ce dans une approche passe-présent-futur. Ce premier volet d'ECTOPYR (2016-2020) s'est concentré sur la partie orientale des Pyrénées depuis la méditerranée jusqu'au Pyrénées centrales (Catalogne, Ariège, Andorre) qui serait la plus impactée par l'amplitude des évolutions climatiques anciennes, actuelles et à venir.



ECTOPYR génère des cartes de répartitions, nourries de données climatiques, topographiques et biologiques afin d'(1) évaluer la réponse des bio-indicateurs de milieux vis-à-vis du changement climatique, (2) décrire la variabilité naturelle des climats sur le temps long à l'échelle des territoires et (3) générer des outils prédictifs, à partir de la modélisation, des effets des changements climatiques sur les bio-indicateurs. Ces avancées fourniront un outil décisionnel, donc une aide au développement durable de la montagne, ainsi qu'une connaissance approfondie des écosystèmes pyrénéens. ECTOPYR bénéficiera aux scolaires, acteurs intermédiaires, décisionnaires locaux, communautés scientifiques et public transfrontalier dans son ensemble. ECTOPYR se veut être une étape à l'avènement du développement territorial durable dans la Chaîne des Pyrénées, tout en favorisant la perception de la zone transfrontalière par les citoyens et acteurs intermédiaires comme un espace unique à l'effet frontière diminué.

Le changement climatique affecte les territoires Pyrénées dans leurs globalités. Promouvoir l'adaptation au changement climatique et prévenir et les risques associés au changement climatique requiert donc un suivi



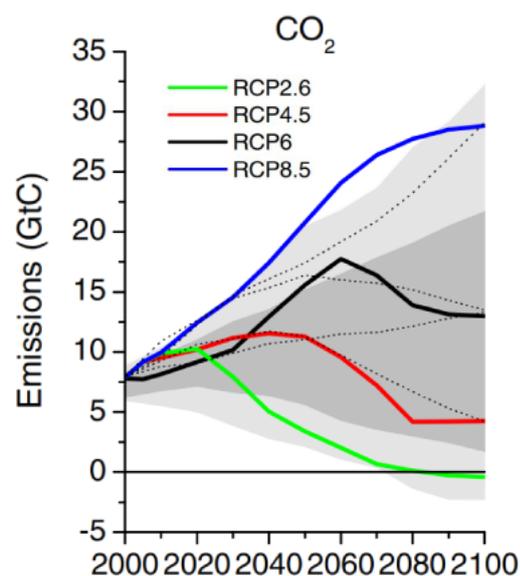
précis des effets du changement climatique sur l'évolution des aires de distributions des espèces vivant dans les étages Pyrénéens, ainsi qu'une compréhension accrue des facteurs qui la gouvernent et passe également par une conservation de cette richesse écosystémique. La valeur ajoutée d'une telle approche est en outre considérable pour les territoires en termes de tourisme, éducation, développement socio-économique de la montagne, et conservation de la faune et de la flore. Une telle approche transforme la zone Pyrénéenne en

une vitrine de développement durable non seulement à l'échelle Européenne mais également mondiale (notamment par l'apport d'outils et savoir-faire transposables à tous les systèmes montagnards de la planète).

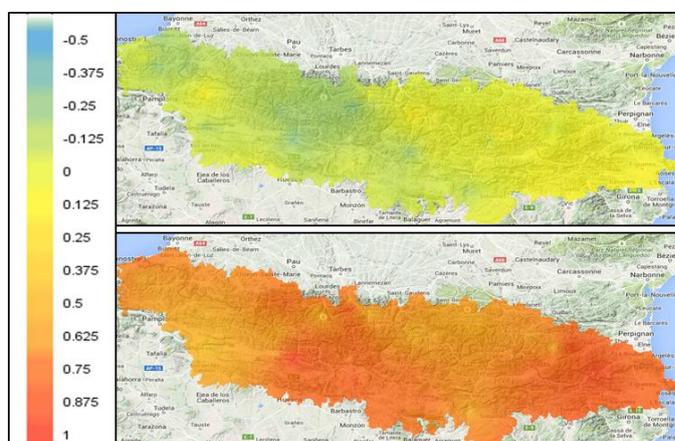
Un deuxième enjeu pour les territoires Pyrénéens, tout à fait complémentaire du premier, consiste à rapidement disposer des outils nécessaires au développement socio-économique de la montagne (sylviculture, hydro-électricité, tourisme d'été et d'hiver) dans le respect de la nature et ce pas uniquement basé sur des études locales et le temps présent, mais avec une dimension prédictive à l'horizon 2080 suivant les scénarios d'évolution du climat du GIEC.

## Contexte

À l'heure où s'achève la Conférence des Nations Unies sur les changements climatiques (COP25), la notion de développement durable apparaît plus évidente que jamais : prendre en compte des effets du changement climatique sur les sociétés, territoire et écosystèmes est l'enjeu du 21<sup>ème</sup> siècle. Selon le scénario le plus conservateur de réchauffement climatique (RCP 8.5 - **Figure 1**), la température moyenne à la surface du globe pourrait augmenter de 5.8°C d'ici 2100. En France, cette élévation est estimée à 3.8°C. Or, le changement climatique actuel a des conséquences dramatiques pour la biodiversité, et les perspectives futures sont pour le moins pessimistes. Des études prédisent en effet entre 15 et 37 % de disparition des espèces actuelles d'ici 2050, à un niveau planétaire (Dirzo et al. 2014; Ceballos et al. 2015). L'accélération du changement climatique affecte la chaîne des Pyrénées de façon particulièrement marquée: celle-ci a connu une hausse de la température moyenne de 0,21 °C au cours de la dernière décennie ainsi qu'une baisse des précipitations à hauteur de 2,5 % par décennie (**Figure 2**). Le changement climatique génère un glissement des étages climatiques vers le haut, auquel la faune et la flore doivent s'adapter, sous peine de disparaître. De façon plus précise, le changement climatique peut agir de manière directe sur la biodiversité, à travers des modifications des conditions abiotiques (température, hygrométrie), ou peut agir de manière indirecte à travers des modifications des conditions biotiques (interactions intra- et interspécifiques). Face à ces bouleversements, l'histoire récente montre que les organismes sont amenés, selon les cas, à (1) disperser pour changer leur aire de répartition vers des habitats climatiquement plus favorables, un processus appelé le glissement de la répartition en écho au « glissement » des enveloppes climatiques, (2) ajuster leur phénotype aux nouvelles conditions environnementales par plasticité phénotypique, ou par sélection naturelle des phénotypes les mieux adaptés aux nouvelles conditions (microévolution), ou encore (3) subir les effets négatifs du changement,



**Figure 1:** Trajectoires d'émissions de gaz à effet de serre selon 4 scénarii socio-économiques

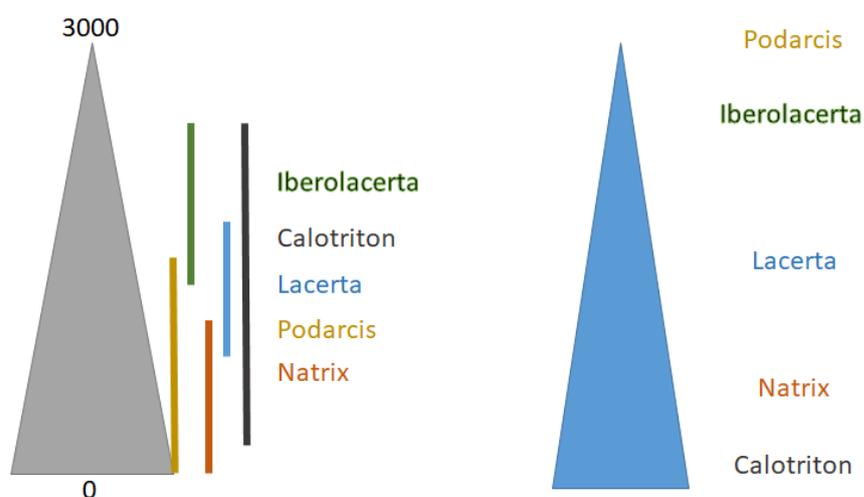


**Figure 2:** Anomalies climatiques de la chaîne Pyrénéenne entre 1952-1960 et 2000-2010

entraînant par divers mécanismes une baisse des paramètres démographiques (survie, fécondité), et in fine le déclin puis l'extinction des populations (un processus appelé extirpation).

Le changement climatique met à mal les écosystèmes et la biodiversité à une échelle planétaire. Si les taxons des tropiques ont souvent été identifiés comme étant les plus menacés, il existe de nombreux points de haute richesse de biodiversité dans la zone tempérée, qui sont souvent associés à des endémies de haute altitude, comme dans la chaîne de montagnes pyrénéenne de la péninsule ibérique. Un panel de 8 organismes ectothermes bio-indicateurs du changement climatique ont été choisis pour leur fort recouvrement de répartition altitudinal (depuis la plaine jusqu'à 3000 m – **Figure 3** à gauche) et s'étalant sur un gradient d'inféodation à l'eau depuis l'aquatique stricte (rivières et étangs), en passant par les tourbières jusqu'aux milieux plus secs des pierriers d'altitude (**Figure 3** à droite). Nous étudions un panel d'organismes ectothermes, dont plusieurs endémiques de la zone pyrénéenne, comprenant 5 espèces de lézards, un serpent et une salamandre et calculons les extirpations potentielles en utilisant un nouveau modèle éco-physiologique qui intègre la biophysique et divers traits physiologiques (Sinervo et al. En préparation). Nous constatons que 3 espèces endémiques des Pyrénées (les lézards *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi*, *I. bonnali*) sont clairement menacées d'extinction totale à l'horizon 2070. Une lignée endémique des montagnes pyrénéo-cantabriques (l'ovipare *Zootoca vivipara* Clade B dans le complexe d'espèces de *Zootoca*) présente un risque élevé d'extinction dans certains des futurs scénarios de modèle. Une autre espèce endémique, *Calotriton asper*, présente un risque d'extinction modéré. Les deux autres espèces, le lézard des murailles *Podarcis muralis* et le serpent semi-aquatique la couleuvre vipérine *Natrix maura*, courent un risque modéré de disparition dans les environnements de plaine. Néanmoins, de nouvelles zones climatiques refuges s'ouvriront vraisemblablement autour des plus hauts sommets des Pyrénées, zones desquelles ils étaient précédemment exclus en raison de son environnement frais et de sa courte saison d'activité. En revanche, à mesure qu'elles s'étendent vers des sites élevés dans les Pyrénées, les deux espèces augmenteront probablement le risque d'extinction d'autres taxons endémiques, notamment par compétition inter-spécifique pour les sites de pontes, la nourriture, ou encore par transmissions de parasites et de maladies (en particulier dans le cas *Podarcis versus Iberolacerta*).

En conséquence, il apparaît que les espèces endémiques montagnardes d'environnements tempérés peuvent présenter un risque d'extinction aussi élevé que les taxons tropicaux, d'autant plus que les refuges climatiques autour des plus hauts sommets peuvent s'avérer trop petits pour accueillir à la fois les endémiques actuels d'altitude et leurs concurrents venus des vallées.

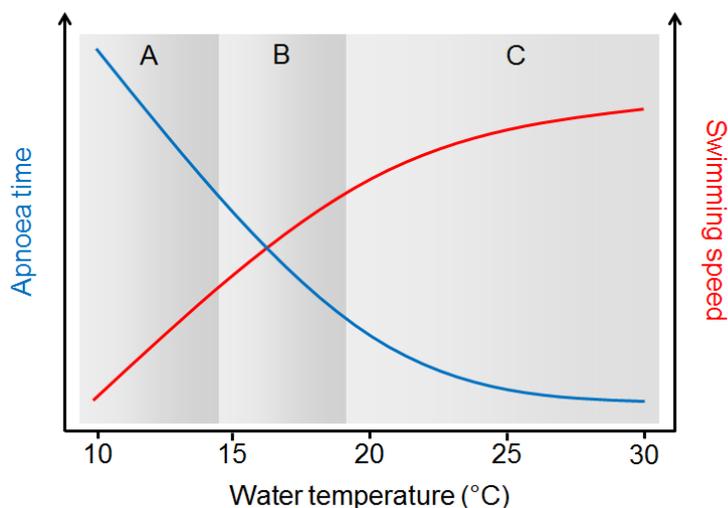


**Figure 3** : Choix des bio-indicateurs: Ectothermes milieux humides

- Niches écologiques étagées
- Degré d'inféodation à l'eau
- Transfrontaliers
- Couverture optimale des écosystèmes FR AND ESP

## 1 Bio-indicateur d'étage inférieur et aquatique: la couleuvre Vipérine

Cette espèce méditerranéenne colonise l'Europe de l'Ouest depuis la fin de la dernière glaciation, et remonte les vallées Pyrénéenne (jusqu'à 1000 mètres en France, 1500 mètres en Espagne) à la faveur de l'accélération récente du réchauffement climatique. La couleuvre vipérine est donc un bio-indicateur historique du changement climatique. Il s'agit d'une espèce amphibie, piscivore qui de façon surprenante est présente dans les cours d'eaux vives de montagne, aux températures très froides. Nous savons que les couleuvres peuvent en effet ajuster leur stratégie de prédation à la température de l'eau (Aubret et al. 2015), ce qui facilite certainement la colonisation du milieu montagnard. Comme la performance locomotrice des ectothermes est fortement affectée par la température du corps, les couleuvres vipérines emploient deux stratégies d'alimentation: recherche de nourriture à l'affut (comportement de repos et d'attente sous l'eau) dans une eau froide ( $< 14^{\circ}\text{C}$ ), et recherche active de nourriture (chasse à la nage) lorsque la température de l'eau est plus chaude ( $> 20^{\circ}\text{C}$ ; **Figure 4**). Les aspects physiologiques de la tactique de recherche de nourriture des serpents amphibies combinés avec les observations sur le terrain et en laboratoire soutiennent l'idée que les contraintes physiologiques et environnementales peuvent générer changements dans l'utilisation de l'habitat et tactiques de recherche de nourriture associées dans les ectothermes amphibies (Aubret et al. 2015)



**Figure 4 :** Représentation des performances de nage et d'apnée en fonction de la température de l'eau. En eau froide (zone A), les temps d'apnée favorisent la chasse à l'affut, tandis qu'en eau chaude (zone C) la vitesse de nage accrue favorise une chasse active. Entre ces extrêmes, il existe une plage de température où les deux techniques sont suffisamment efficaces être utilisées afin d'attraper des poissons et échapper aux prédateurs (zone B).

Si cette plasticité comportementale va certainement favoriser la remontée en altitude de ce colonisateur historique du milieu montagnard Pyrénéen, d'autres travaux réalisés dans le cadre d'ECTOPYR suggèrent que l'hypoxie d'altitude pourrait altérer les dynamiques de colonisation.

En réponse au réchauffement climatique, des glissements des aires de répartition des organismes sont observées, le long des gradients latitudinaux (i.e. vers les pôles) ou altitudinaux (vers les sommets ; Sorte et al., 2010; Wernberg et al., 2011). Si les vallées de basse altitude ont pu servir de refuge à nombres d'espèces en période de glaciation (Hewitt, 1999; Tzedakis, 2004), les zones d'altitude peuvent jouer un rôle similaire en période de réchauffement (Sinervo et al., 2018). Cependant, en remontant en altitude les organismes s'exposent à la raréfaction apparente de l'oxygène de l'air. Par exemple, le taux d'oxygène à 3000 mètres s'apparente à 70% du taux au niveau de la mer. Cette hypoxie, peut avoir des effets aigus et chroniques sur les organismes (Powell and Hopkins, 2010; Storz et al., 2010).

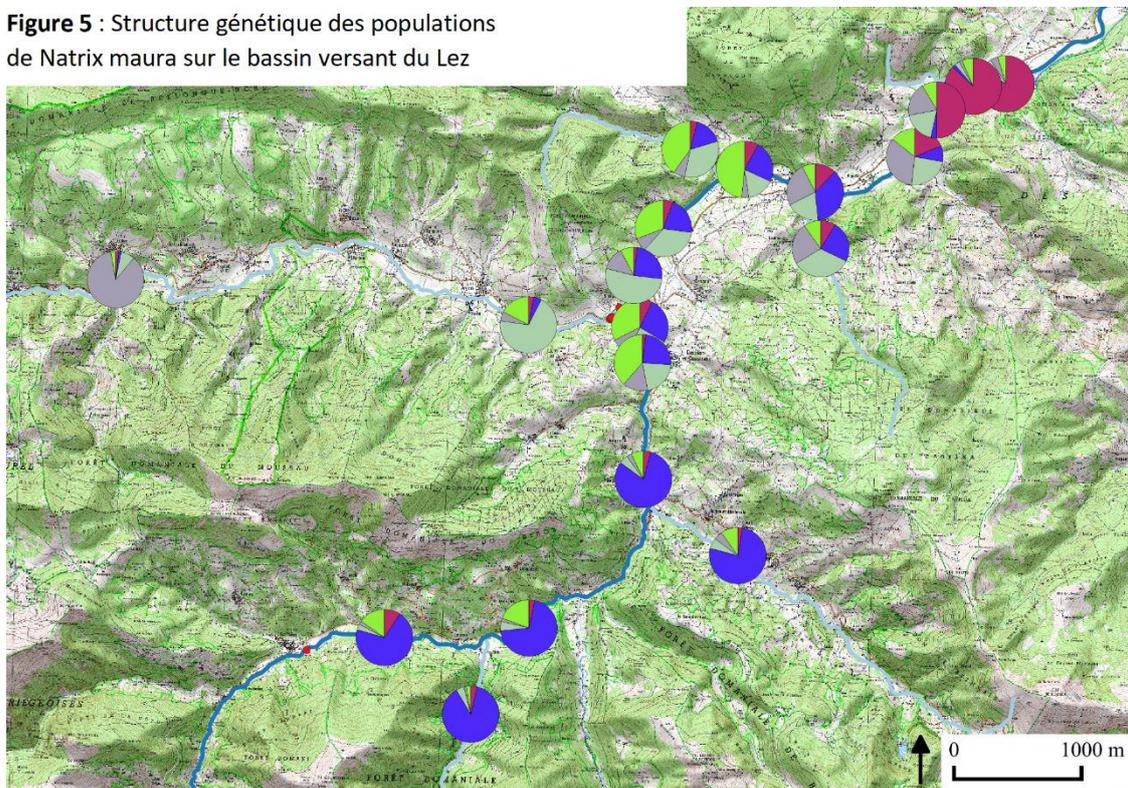
Les expériences menées au Pic du midi de Bigorre et à la station d'Ecologie Théorique et Expérimentale du CNRS à Moulis suggèrent néanmoins que l'hypoxie d'altitude ne constituera pas un frein significatif à la colonisation du milieu montagnard par les couleuvres vipérines. L'hypoxie modérée (3000 m) n'empêche pas les œufs de se développer et de donner naissance à des jeunes viables, mais altère de façon mesurable la physiologie de l'embryon et le phénotype des jeunes à la naissance. Notamment, les serpents issus d'œufs

incubés en hypoxie, une fois placés en normoxie, ne retrouvent pas performances physique (nage) normales. Ces résultats suggèrent que l'hypoxie de haute altitude n'empêchera pas les organismes ectothermes ovipares de produire des petits viables en altitude, mais pourra ralentir les dynamiques de colonisation, au moins le temps nécessaire à ce que des adaptations physiologiques apparaissent.



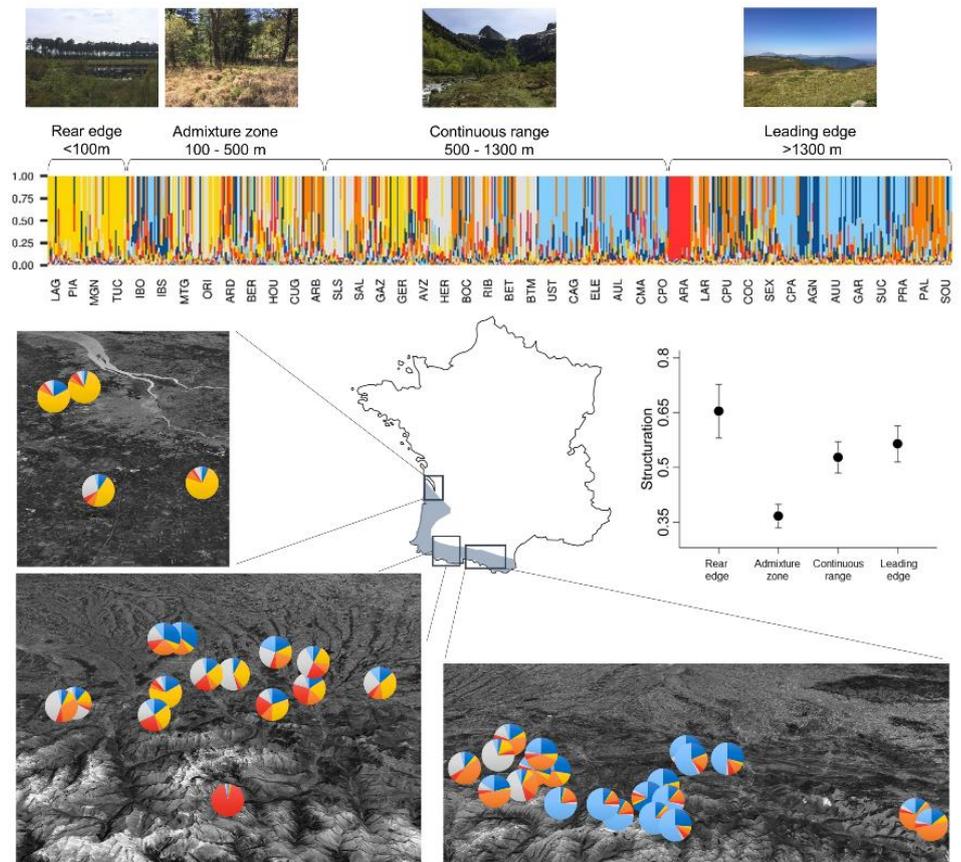
Dans le cadre d'ECTOPYR, nous avons également développé 13 marqueurs génétiques (micro-satellites) indépendants et de haute qualité. Ces marqueurs pourront notamment être utilisés par la communauté scientifique internationale dans des études de conservation de la biodiversité Pyrénéenne (Le Chevalier et al. 2019). Sur la vallée du Lez (Figure 5), les résultats préliminaires montrent une ségrégation génétique assez marquée le long du gradient altitudinal chez la couleuvre vipérine.

**Figure 5 :** Structure génétique des populations de *Natrix maura* sur le bassin versant du Lez

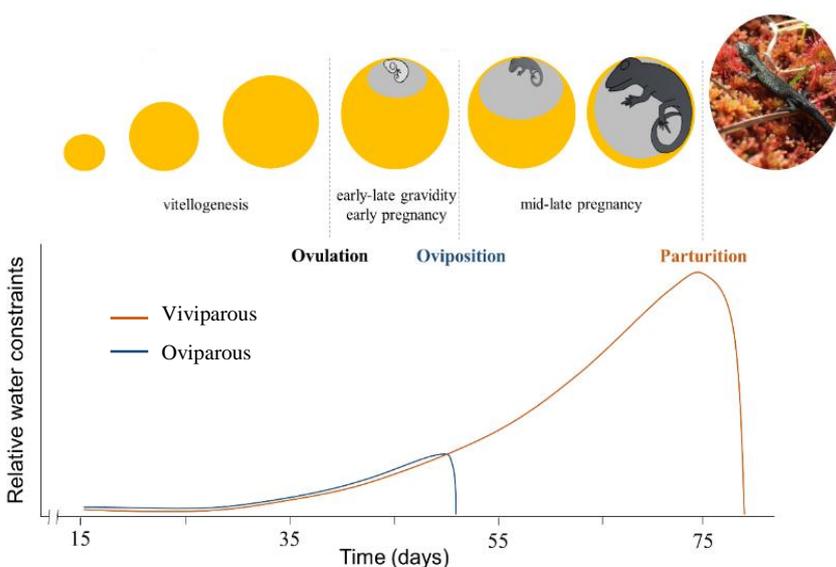


## 2 Bio-indicateur d'étage moyen et humide: le lézard vivipare *Zootoca vivipara*

Le lézard vivipare se caractérise par une forte dépendance aux milieux humides et frais (tourbières, marais, enclaves forestières, prairies de montagne), ce qui le rend particulièrement sensible aux changements climatiques. Grâce au projet Ectopyr, nous illustrons de manière empirique et pour la première fois que les effets du réchauffement climatique sont dès à présent perceptibles sur la démographie (perte d'abondance) et la génétique des populations, d'un extrême à l'autre de l'aire de distribution (Dupoue et al. in prep). En collaboration étroite avec les acteurs associatifs du projet, nous avons pu identifier les populations relictuelles de l'espèce, à très basse altitude. C'est dans les 2 zones de marges de répartition que la structuration génétique est la plus élevée (Figure 6). Cela suggère qu'en plaine, l'exposition à des conditions climatiques de plus en plus hostiles a vraisemblablement sélectionné les génotypes de lézards les plus résistants aux conditions chaudes et sèches. A l'inverse, le réchauffement



**Figure 6 :** Structuration génétique de 42 populations de lézard vivipare (632 individus), distribuée en 6 clusters (une couleur / cluster) variable selon le palier d'altitude.



hydriques qui diffèrent selon le mode de reproduction.

climatique ouvre de nouvelles voies de colonisation pour cette espèce, ce qui explique que l'accès aux altitudes hautes se serait fait pas des effets fondateurs.

En outre, le lézard vivipare a la particularité d'être l'une des 6 espèces connues dans le monde pour sa bimodalité de reproduction. A savoir que dans les zones étudiées, les femelles sont ovipares et pondent des œufs alors que l'espèce est principalement vivipare sur le reste de son aire de distribution. En appliquant un protocole de restriction standard chez les 2 formes de cette espèce, les résultats du projet ECTOPYR mettent en lumière un rôle majeur du mode de reproduction dans les conflits intergénérationnels pour l'eau (Dupoue et al. 2020). A savoir que bien que fortement variable selon l'altitude, la ponte d'œuf permet aux femelles de s'affranchir

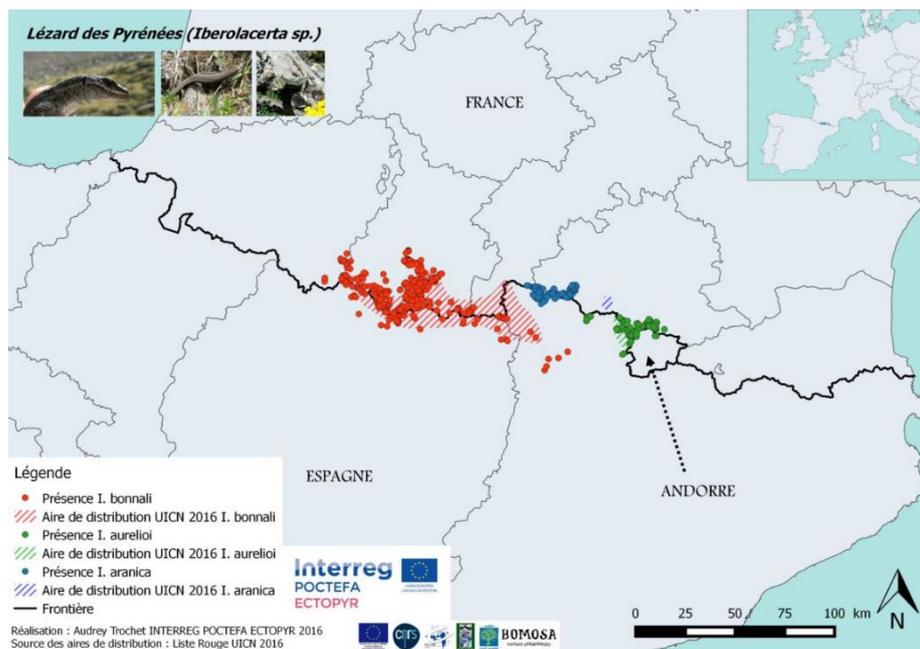
des contraintes hydriques (**Figure 7**). Ce résultat permet d'expliquer en partie pourquoi les femelles ovipares semblent moins impactées par les changements climatiques que leurs consœurs vivipares.

### 3 Etage supérieur et sec : *Iberolacerta* sp et compétiteur *Podarcis muralis*

Les Lézards des Pyrénées (*Iberolacerta aranica* [photo ci-dessous], *I. aurelioi* et *I. bonnali*) sont des petits lézards rupicoles endémiques de l'étage alpin des Pyrénées centrales (France, Espagne et Andorre). Ces lézards, très majoritairement présents entre 2000 m et 3000 m d'altitude (inconnus en-dessous de 1500 m), ont une aire de répartition fragmentée (Figure 8) et se présentent sous la forme d'une constellation de petites populations peu ou pas connexes possédant une structuration génétique forte, en grande partie héritée des glaciations passées. Dans l'actuel contexte d'intensification anthropique du réchauffement climatique post-glaciaire (« Global warming »), le maintien de la ceinture alpine des Pyrénées est incertain à moyen terme, et les espèces qui lui sont liées apparaissent toutes très vulnérables. C'est principalement pour cette raison que les Lézards des Pyrénées figurent dans la « Liste Rouge des espèces menacées » établie par l'UICN, leur avenir apparaissant précaire.

Egalement menacés par l'anthropisation croissante des milieux montagnards (exploitation des ressources, développement socio-économique), les lézards des Pyrénées se trouvent par ailleurs concurrencés, parfois directement, par une espèce opportuniste venue des vallées plus basses : le lézard des murailles *Podarcis muralis*.

A l'instar du cas de la couleuvre vipérine, ECTOPYR a récolté les données nécessaires pour évaluer l'importance des effets de l'hypoxie d'altitude sur la gestation, le développement embryonnaire et in fine le potentiel de colonisation en altitude du lézard des murailles (Pottier 2012).



Les travaux menés montrent des effets significatifs de l'hypoxie d'altitude sur la physiologie de l'embryon, le jeune et l'adulte de lézard des murailles. Notamment, des mâles adultes transportés à 3000m augmentent l'hématocrite et le taux d'hémoglobine sur une période de 3 semaines, mais cette réponse plastique n'est pas maintenue plus longtemps. Malgré ces changements dans les paramètres de transport de l'oxygène, les lézards transplantés à haute altitude souffrent de performances de course et d'une condition corporelle en baisse par rapport aux lézards gardés à l'altitude d'origine (Gangloff et al. 2019). Les

**Figure 8:** Distribution actuelle de 3 espèces d'*Iberolacerta* sur la chaîne pyrénéenne.

embryons se développant en hypoxie se montrent eux capable de croître et de se développer en toute viabilité jusqu'à l'éclosion. Néanmoins, le développement en hypoxie affecte la physiologie de l'embryon, entraînant baisse du métabolisme, hypertrophie cardiaque et hyperventilation chez le nouveau-né (Cordero et al. 2017).



Si la translocation à haute altitude modifie la physiologie (hématocrite et concentration en hémoglobine) de femelles gravides par rapport aux congénères maintenues à l'altitude d'origine (400m), les nouveau-nés ne souffrent pas ni ne bénéficient de façon évidente ces modifications : le succès à l'éclosion, la taille et les performances locomotrices des jeunes restent non affectées par l'exposition de leurs mères

l'hypoxie d'altitude. Ainsi, nous n'avons pas trouvé la preuve que l'exposition à l'hypoxie de la mère peut «prédisposer» les embryons aux contraintes de l'hypoxie post-ponte. Pris collectivement, ces résultats suggèrent que le lézard des murailles va poursuivre sa colonisation dans le futur et vraisemblablement concurrencer *Iberolacerta* sur l'ensemble de son aire de répartition d'ici quelques décennies. Cependant, la dynamique de colonisation dépendra des coûts au long terme associés à la disponibilité réduite d'oxygène sur les adultes (tels que les dommages causés par l'augmentation de la production de radicaux libres) et les conséquences d'une baisse des performances sur la survie (épuisement métabolique, susceptibilité accrue à la prédation).

Un nouveau projet INTERREG POCTEFA ADAPYR va réaliser des mesures comparables chez l'*Iberolacerta* afin de bien comprendre les relations existantes entre température du milieu, niveaux d'oxygène de l'air, rendement thermique et métabolisme afin d'estimer un scénario d'interaction possible entre les deux espèces. On peut par exemple imaginer que les *Iberolacerta* soient localement adaptés à la vie en haute montagne, et que leurs performances métaboliques en hypoxie surpassent celles de *Podarcis*. A l'inverse l'augmentation des températures moyennes pourraient favoriser *Podarcis*, espèce plus thermophile qu'*Iberolacerta*.

#### 4. Bio-indicateur aquatique d'étages bas, moyen et haut : l'Euprocte des Pyrénées

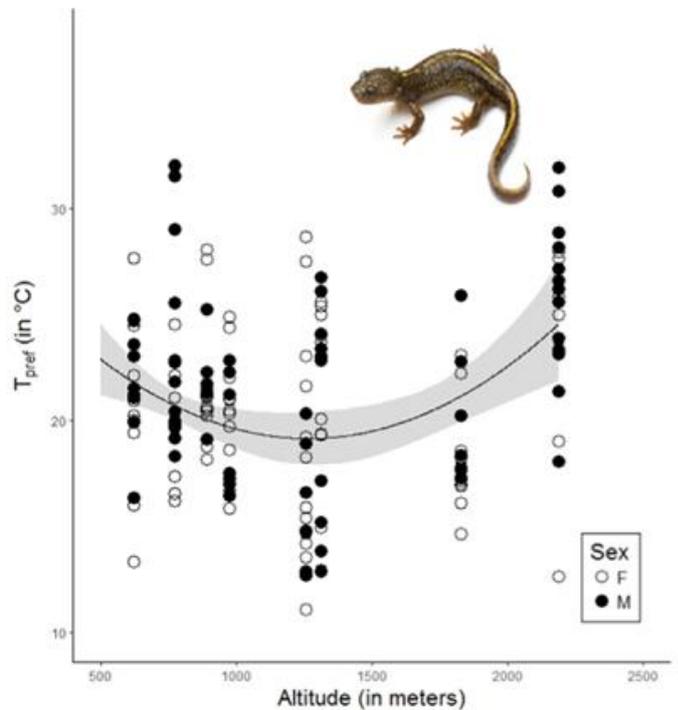
Le Calotriton des Pyrénées est un amphibien urodèle vivant principalement dans les cours d'eau frais et bien oxygénés des étages montagnards collinéens à alpins. Endémique de la chaîne des Pyrénées (Andorre, Espagne, France), il représente un intérêt de conservation majeur pour la préservation de l'écosystème pyrénéen. Les résultats du projet ECTOPYR ont montré que la taille corporelle de Calotriton suivait la loi (controversée) de Bergman, selon laquelle les individus de haute altitude sont en moyenne plus grands que les individus de basse altitude (Trochet et al. 2019). Les milieux de haute altitude correspondant à un climat plus froid et plus humide que ceux de basse altitude, une plus grande taille corporelle dans les climats froids pourrait être une réponse adaptative à des environnements difficiles.

Le Calotriton des Pyrénées présente en outre deux comportements de thermorégulation différents le long du gradient altitudinal (Figure 9; Trochet et al. 2018). Là où les individus de basse altitude semblent préférer des températures environnementales auxquelles ils sont habitués, les individus de haute altitude font

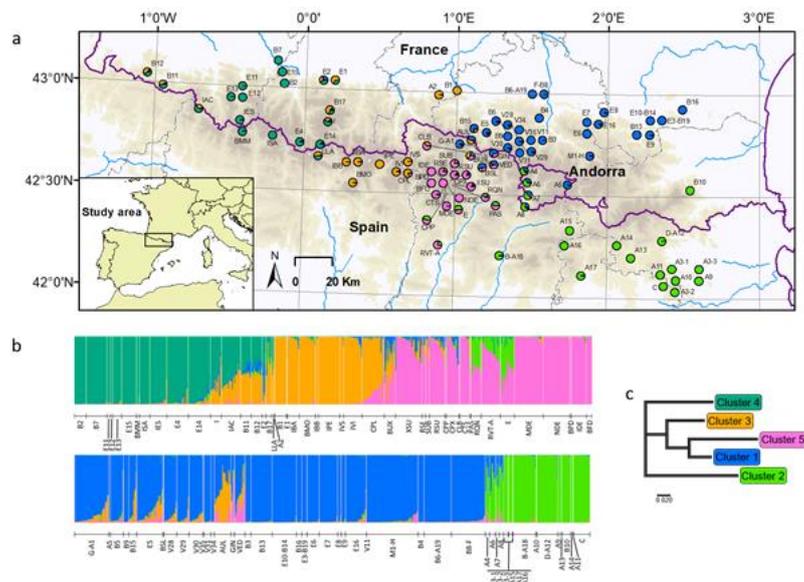
preuve d'opportunisme en choisissant des températures en moyenne plus chaudes que celles de leur milieu. En haute altitude, milieu froid, où la durée d'enneigement est supérieure à 150 jours par an, l'activité des Calotriton est réduite à la période estivale (Juillet-Septembre). Les individus pourraient ainsi choisir des températures chaudes afin de compenser la faible fréquence de températures favorables dans leur milieu naturel. Ceci pourrait constituer un exemple de compensation par plasticité comportementale du comportement de thermorégulation.

Une étude récente a permis de révéler le rôle des variations climatiques anciennes et de la dynamique du flux génétique actuel dans la détermination de la diversité et de la structure génétique des populations de Calotriton des Pyrénées. Les résultats de l'étude ont identifié cinq lignées différentes, qui auraient probablement subi des histoires évolutives distinctes. La différenciation des lignées aurait commencé autour du dernier maximum glaciaire dans trois zones géographiques distinctes (Pyrénées occidentale, centrale et orientale) et se serait poursuivie jusqu'à la fin de la dernière période glaciaire dans les Pyrénées centrales. Cette étude a également mis en avant les faibles capacités de dispersion des individus, soulignant l'importance d'intégrer les processus évolutifs passés, le flux de gènes et la dynamique de dispersion actuels, ainsi que les approches multilocus, pour mieux comprendre ce qui a façonné les attributs génétiques actuels des amphibiens vivant dans les habitats montagnards (Figure 10 ; Lucati et al. in prep).

De manière générale, ces réactions différentes selon l'origine altitudinale des populations suggèrent que ces populations pourraient être différemment affectées par le réchauffement climatique. La mise en évidence de cette hétérogénéité comportementale permet de mieux anticiper la future répartition des espèces en réponse au réchauffement climatique et d'affiner nos connaissances sur les relations complexes qui existent entre la température du milieu et l'écophysiologie du Calotriton des Pyrénées.



**Figure 9 :** Température préférée ( $T_{pref}$ ) le long du gradient altitudinal



**Figure 10 :** Analyse de regroupement bayésien sur l'aire de répartition de *Calotriton asper* : (a) répartition géographique des cinq clusters génétiques identifiés ; (b) diagramme à barres (logiciel STRUCTURE) de l'affectation d'appartenance pour les 5 clusters. Chaque individu est représenté par une barre verticale correspondant à la somme des probabilités d'affectation à un cluster. Les lignes blanches séparent les populations ; (c) arbre de proximité basé sur les distances nettes de nucléotides entre clusters

## 5. Archives naturelles paléoclimatiques – impacts des fluctuations passées sur la diversité des territoires pyrénéens

Evaluer les effets liés aux forçages naturels externes et ceux provoqués par les activités anthropiques sur le changement climatique en cours est un enjeu majeur non seulement pour la compréhension des processus impliqués mais surtout pour quantifier les impacts de ce changement sur les systèmes naturels et leurs implications socio-économiques en termes de gestion des territoires.

Préalablement à toute modélisation prédictive, il est nécessaire de connaître précisément la variabilité climatique naturelle dans ces différentes composantes sur le moyen et long terme, c'est à dire sur des tranches de temps bien plus importantes que celles que sont capables de nous offrir les enregistrements instrumentaux. Ainsi, ces analyses rétrospectives font appel à des archives paléoclimatiques naturelles dont les stalagmites de cavités karstiques sont aujourd'hui considérées comme les plus performantes pour le domaine continental. Ces données sur les variations climatiques passées sont d'autant plus informatives qu'elles permettent de tester la robustesse des modèles sur le temps long et dans des conditions différentes de l'Actuel.

Cette action du programme Ectopyr vise à donner une dimension temporelle aux modélisations en décryptant l'évolution des climats pyrénéens depuis la dernière glaciation à partir de l'analyse des stalagmites.

Notre étude met l'accent sur les variations paléoclimatiques à l'échelle régionale, de manière à prendre en compte les événements locaux susceptibles d'avoir impacté les climats pyrénéens. Ceci est particulièrement pertinent pour les Pyrénées dont les fluctuations climatiques passées présentent un décalage par rapport à certaines fluctuations du climat global, notamment au cours du dernier cycle glaciaire-interglaciaire. Nous avons aussi testé les effets du gradient altitudinal et des conditions contrastées entre les versants Nord et Sud de la chaîne, sur l'évolution des variables climatiques au cours du temps, en couplant l'étude des conditions de formation du concrétionnement actuel et celle des stalagmites dans quatre grottes pyrénéennes, deux cavités de piedmont et deux grottes d'altitude.



Les principaux résultats de notre travail sont les suivants:

- Le cycle climatique annuel ne se répercute pas de la même façon sur le microclimat de la grotte selon que celle-ci se trouve en altitude ou en zone de piedmont. Ces différences influent sur les modalités de l'enregistrement des informations climatiques dans le concrétionnement.
- Nous avons daté nos échantillons en analysant les très faibles proportions d'uranium et de thorium contenues dans les cristaux de carbonate. Ces datations répétées à plusieurs niveaux dans la même stalagmite et couplées à l'identification des arrêts de croissance, ont permis de calculer les taux de croissance de chaque phase de concrétionnement.
- Nous avons établi trois séries paléoclimatiques qui couvrent une fenêtre temporelle de plus de 45000 ans sur les derniers 99000 ans.

- Les données paléoclimatiques issues de l'analyse des stalagmites pyrénéennes analysées nous renseignent clairement sur les conditions de température et de précipitations ainsi que sur le type de végétation qui dominait au-dessus de la cavité. Certains échantillons nous ont livré des informations sur l'existence de cycles saisonniers contrastés et montrent l'alternance de périodes caractérisées par un fort degré de saisonnalité et de périodes durant lesquelles les saisons étaient peu marquées.

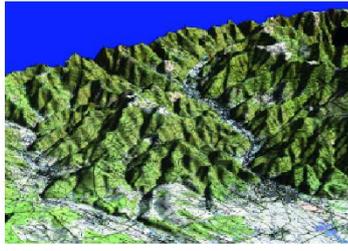
## **6. Modélisation du microclimat pyrénéen pour anticiper les changements de distribution des espèces au cours du 21<sup>e</sup> siècle**

Nombres de facteurs géologiques, topographiques, historiques, climatiques et leurs interactions expliquent la distribution des populations animales et végétales et à ce à toutes les échelles, depuis l'échelle continentale à l'échelle locale. Les conditions climatiques (régionales, saisonnières, journalières jusqu'au microclimat local) jouent un rôle prépondérant sur l'éco-physiologie des ectothermes et in fine sur leur distribution. Les outils mathématiques (i.e. modélisation) nourris de données climatiques et éco-physiologiques sont largement employés pour décrire et extrapoler la distribution des organismes.

Toutefois, la majorité des données climatiques disponibles le sont à une résolution spatio-temporelle grossière (1km<sup>2</sup> et mensuelle dans le meilleur des cas) qui ne caractérise pas précisément les conditions climatiques (i.e. micro-climat) baignant les organismes au sein de leur milieu naturel. Le micro-climat est déterminé par le climat régional, et modulé par la topographie, l'ensoleillement et la couverture végétale à l'échelle locale. Dans le contexte du changement climatique, il semble particulièrement pertinent de prendre en compte les conditions microclimatiques dans toute démarche prédictive des changements de distribution des espèces (Lambrecht et al. 2019). En effet, des refuges microclimatiques peuvent permettre aux espèces de résister à un réchauffement global, notamment en milieu montagnard, sans nécessiter de longs déplacements en direction des sommets (Scherrer & Körner 2010). De même, la couverture végétale fournit de l'ombre aux organismes, qui permet de tamponner extrêmes de températures (Lenoir et al. 2017).

Dans le cadre du projet ECTOPYR, nous avons réalisé un travail novateur permettant de modéliser le microclimat atmosphérique et aquatique à l'échelle du massif des Pyrénées. L'approche utilisée combine des modèles de physique de l'environnement (modèle *microclim*, Kearney & Porter 2017) et statistique pour respectivement cartographier le microclimat journalier de l'air ambiant et des rivières à une résolution de 25 x 25m. Ces modèles sont alimentés par des données topographiques et de couverture végétale issues d'image satellite à haute résolution spatiale, et par des données climatiques régionales journalières (Figure 11). Nous avons montré que l'incertitude de cette approche est acceptable quel que soit le lieu. Elle varie de 1.3°C à 3°C en moyenne sur un réseau de 116 enregistreurs météorologique déployés dans le cadre de ce projet (Figure 11). Cette approche permet donc de reconstruire le microclimat actuel et passé mais aussi d'affiner la résolution spatiale des scénarios de changement climatique futur en permettant de prendre en compte pour la première fois les refuges microclimatiques. La méthodologie développée ici, ainsi que les données en découlant, constituent une avancée majeure en écologie, gestion et conservation de la nature. Elles permettent aujourd'hui de scénariser la redistribution des espèces sous l'effet des changements climatiques futurs à une échelle représentative des conditions de vie des ectothermes et du développement socio-économique des territoires, dont les gestionnaires de la nature pourront s'inspirer pour déployer des actions de conservation informées, anticipant l'effet des changements globaux.

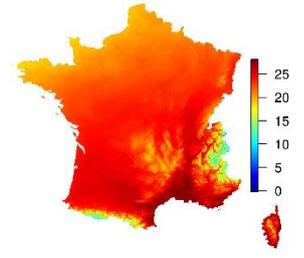
### Topographie



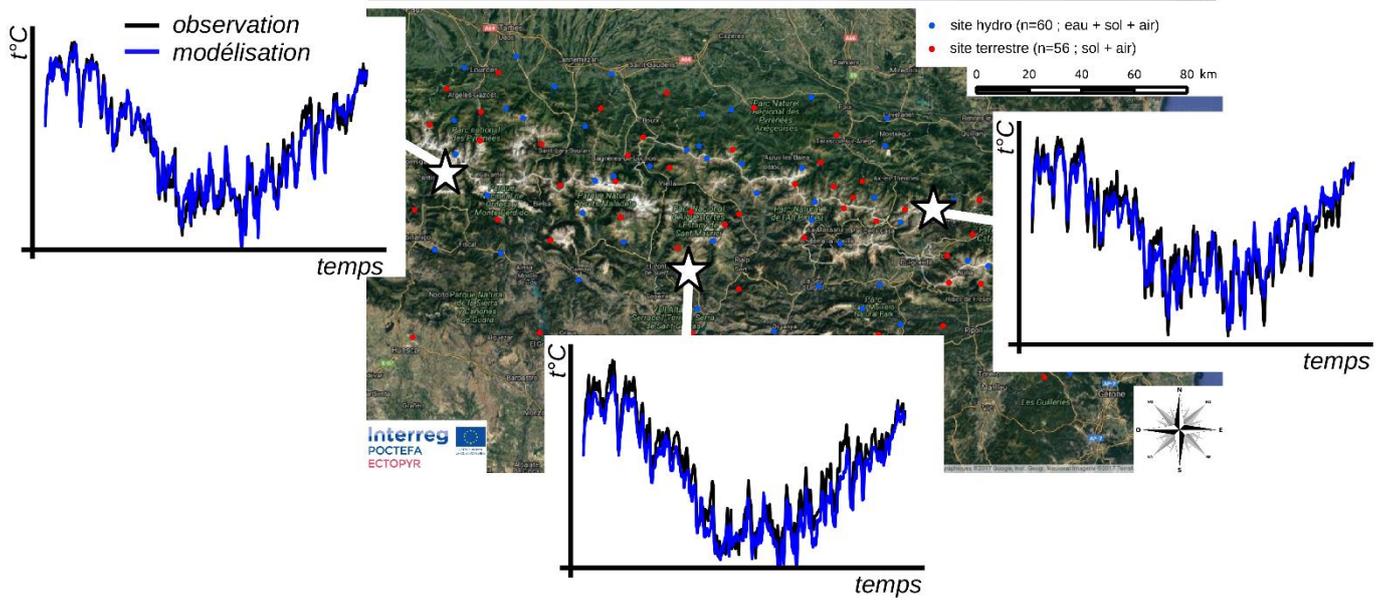
### Couverture végétale



### Climat régional



### Modélisation



**Figure 11** : Déroulé de la modélisation du microclimat pyrénéen. La comparaison entre observation et modélisation est donnée pour 3 sites représentatifs des conditions climatiques de la zone étudiée et équipés d'enregistreurs de températures

## Liens utiles:

- <http://poctefa-ectopyr.com/fr/>
- <https://twitter.com/ectopyr?lang=fr>
- « Les gardiens de la montagne » <https://vimeo.com/264432592>
- « Calotriton : El Clima, l'Aigua, l'Amfibi » <https://vimeo.com/353858287>
- TOPS: estimating Temperature-Oxygen Performance Surfaces <https://www.youtube.com/watch?v=27yPQgQB-60>

## Sources de financements:

INTERREG POCTEFA ECTOPYR (No EFA031/15), Horizon 2020 Marie Skłodowska-Curie (No 752299), National Science Foundation (EF-1241848), "Laboratoire d'Excellence LabEx TULIP (ANR-10-LABX-41).

## Publications du projet au 19 Mars 2020:

1. Souchet J & Aubret F 2016. Revisiting the fear of snakes in children: the role of aposematic signalling. *Scientific reports* 6:37619.
2. Cordero GA, Andersson BA, Souchet J, Micheli G, Noble DWA, Gangloff EJ, Uller\* T, Aubret\* F. 2017 Physiological plasticity in lizard embryos exposed to high-altitude hypoxia. *Journal of Experimental Zoology Part A*, 327(7):423-432. \*shared senior authorship.
3. Trochet A, Dupoué A, Souchet J, Bertrand R, Deluen M, Murarasu S, Calvez O, Martinez-Silvestre A, Verdaguer-Foz I, Darnet E, Le Chevalier H, Mossoll-Torres M, Guillaume O, Aubret F. 2018 Variation of preferred body temperatures along an altitudinal gradient: a multi-species study. *Journal of Thermal Biology* 77:38-44.
4. Trochet A, Deluen M, Bertrand R, Calvez O, Martinez-Silvestre A, Verdaguer-Foz I, Mossoll-Torres M, Souchet J, Darnet E, Le Chevalier H, Guillaume\* O, Aubret\* F. 2019. Body Size Increases with Altitude in Pyrenean Brook Salamanders (*Calotriton asper*). *Herpetologica* 75(1):30-37. \*shared senior authorship.
5. Gangloff EJ, Sorlin M, Cordero GA, Souchet J, Aubret F. 2019. Lizards at the peak: Physiological plasticity does not maintain performance in lizards transplanted to high altitude. *Physiological and Biochemical Zoology* 92(2):189-200.
6. Sorlin MV, Gangloff EJ, Kouyoumdjian L, Cordero GA & Aubret F 2019. *Podarcis muralis* (Common Wall Lizard). Tail bifurcation. *Herpetological review* 2019:50.
7. Kouyoumdjian L, Gangloff EJ, Souchet J, Cordero GA, Dupoué A and Aubret F 2019. Transplanting gravid lizards to high elevation alters maternal and embryonic oxygen physiology, but not reproductive success or hatchling phenotype. *Journal of Experimental Biology*, jeb-206839.
8. Le Chevalier H, Marí-Mena N, Carro B, Prunier JG, Bossu C, Darnet E, Souchet J, Guillaume O, Calvez O, Bertrand R, Barthe L, Pottier G, Martínez-Silvestre A, Verdaguer-Foz I, Mossoll-Torres M, Trochet A & Aubret F. 2019 Isolation and characterization of fourteen polymorphic microsatellite markers in the viperine snake *Natrix maura*. *Ecology and Evolution* 9(19):11227-11231.
9. Dupoué A, Lourdais O, Meylan S, Brischoux F, Angelier F, Rozen-Rechels D, Marcangeli Y, Decencière B, Agostini S & Le Galliard JF 2019. Some like it dry: Water restriction overrides heterogametic sex determination in two reptiles. *Ecology and Evolution*, 9(11), 6524-6533.
10. Huerta P, Martín-Pérez A, Martín-García R, Rodríguez-Berriguete Á, Fernández ÁLI & Alonso-Zarza AM 2019. Gypsum speleothems in lava tubes from Lanzarote (Canary Islands). Ion sources and pathways. *Sedimentary Geology* 383:136-147.

11. Martín-García R, Alonso-Zarza AM, Frisia S, Rodríguez-Berriguete Á, Drysdale R & Hellstrom J 2019. Effect of aragonite to calcite transformation on the geochemistry and dating accuracy of speleothems. An example from Castañar Cave, Spain. *Sedimentary geology* 383:41-54.
12. Feiner N, de Souza-Lima S, Jorge F, Naem S, Aubret F, Uller T and Nadler SA 2020. Vertical transmission of a nematode from female lizards to the brains of their offspring. *The American Naturalist*, In press.
13. Dupoué A, Sorlin M, Richard M, Le Galliard JF, Lourdais O, Clobert J\*, Aubret F\* 2020. Mother-offspring conflict for water is mitigated in the oviparous form of the bimodal lizard *Zootoca vivipara*. 129(4), 888-900. *Biological Journal of the Linnean Society*. \* shared last authorship
14. Lucati F, Poinet M, Miró A, Trochet A, Aubret F, Barthe L, Bertrand R, Buchaca T, Calvez O, Caner J, Darnet E, Denoël M, Guillaume O, Le Chevalier H, Martínez-Silvestre A, Mossoll-Torres M, O'Brien D, Osorio V, Pottier G, Richard M, Sabás I, Souchet J, Tomàs J and Ventura M. 2020 Linking phylogeographic history and contemporary dispersal dynamics: Multiple glacial refugia and restricted but effective present-day gene flow shape the genetic structure of an endemic newt from the Pyrenees. Submitted.
15. Souchet J, Gangloff EJ, Micheli G, Bossu C, Trochet A, Bertrand R, Clobert J, Calvez O, Martinez-Silvestre A, Darnet E, Le Chevalier H, Guillaume O, Mossoll-Torres M, Barthe L, Pottier G, Philippe H & Aubret F. 2020 High-altitude hypoxia impacts perinatal physiology and performance in a potential montane colonizer. Submitted.

## Littérature citée:

- Aubret, F., Tort, M., & Sarraude, T. (2015). Evolution of alternative foraging tactics driven by water temperature and physiological constraints in an amphibious snake. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(2), 411-422.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* 1:e1400253.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* 1:e1400253.
- Cordero GA, Andersson BA, Souchet J, Micheli G, Noble DWA, Gangloff EJ, Uller T, Aubret F. 2017a. Physiological plasticity in lizard embryos exposed to high-altitude hypoxia. *J Exp Zool Part Ecol Integr Physiol* 327:423–432.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406.
- Dupoué A, Sorlin M, Richard M, Le Galliard JF, Lourdais O, Clobert J\*, Aubret F\* 2020. Mother-offspring conflict for water is mitigated in the oviparous form of the bimodal lizard *Zootoca vivipara*. *Biological Journal of the Linnean Society*, in press. \* shared last authorship.
- Gangloff EJ, Sorlin M, Cordero GA, Souchet J, Aubret F. 2019. Lizards at the Peak: Physiological Plasticity Does Not Maintain Performance in Lizards Transplanted to High Altitude. *Physiol Biochem Zool* 92:189–200.
- Hewitt GM. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol J Linn Soc* 68:87–112.
- Kearney, M. R., & Porter, W. P. (2017). NicheMapR—an R package for biophysical modelling: the microclimate model. *Ecography*, 40(5), 664-674.
- Lembrechts, J. J., Nijs, I., & Lenoir, J. (2019). Incorporating microclimate into species distribution models. *Ecography*, 42(7), 1267-1279.
- Lenoir, J., Hattab, T., & Pierre, G. (2017). Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution. *Ecography*, 40(2), 253-266.
- Pottier G. 2012. Plan National d'Actions en faveur des Lézards des Pyrénées. In: Ministère de l'Écologie, editor. Plans Nationaux d'Action pour les espèces menacées en France. Nature Midi-Pyrénées. Bagnères de Bigorre.

- Pottier G. 2012a. Plan National d'Actions en faveur des Lézards des Pyrénées. In: Ministère de l'Ecologie, editor. Plans Nationaux d'Action pour les espèces menacées en France. Nature Midi-Pyrénées. Bagnères de Bigorre.
- Powell FL, Hopkins SR. 2010. Vertebrate life at high altitude. In: Nilsson GE, editor. Respiratory Physiology of Vertebrates: Life With and Without Oxygen. Cambridge University Press. p 265–299.
- Scherrer, D., & Koerner, C. (2010). Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 16(9), 2602-2613.
- Sinervo B, Méndez-de-la-Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Cruz MV-S, Lara-Resendiz R, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinosa ML, Meza-Lázaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, Riva IJD la, Sepulveda PV, Rocha CFD, Ibarquengoytia N, Puntriano CA, Massot M, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J, Sites JW. 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328:894–899.
- Tzedakis PC. 2004. The Balkans as Prime Glacial Refugial Territory of European Temperate Trees. In: Griffiths HI, Kryštufek B, Reed JM, editors. *Balkan Biodiversity: Pattern and Process in the European Hotspot*. Dordrecht: Springer Netherlands. p 49–68. Available from: [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2854-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2854-0_4)
- Sorte CJB, Williams SL, Carlton JT. 2010. Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Glob Ecol Biogeogr* 19:303–316.
- Storz JF, Scott GR, Cheviron ZA. 2010. Phenotypic plasticity and genetic adaptation to high-altitude hypoxia in vertebrates. *J Exp Biol* 213:4125–4136.
- Trochet A, Deluen M, Bertrand R, Calvez O, Martinez-Silvestre A, Verdaguer-Foz I, Mossoll-Torres M, Souchet J, Darnet E, Le Chevalier H, Guillaume\* O, Aubret\* F. 2019. Body Size Increases with Altitude in Pyrenean Brook Salamanders (*Calotriton asper*). *Herpetologica*, in press. \*shared senior authorship.
- Trochet A, Dupoué A, Souchet J, Bertrand R, Deluen M, Murarasu S, Calvez O, Martinez-Silvestre A, Verdaguer-Foz I, Darnet E, Chevalier HL, Mossoll-Torres M, Guillaume O, Aubret F. 2018. Variation of preferred body temperatures along an altitudinal gradient: A multi-species study. *J Therm Biol* 77:38–44.
- Wernberg T, Russell BD, Thomsen MS, Gurgel CFD, Bradshaw CJA, Poloczanska ES, Connell SD. 2011. Seaweed Communities in Retreat from Ocean Warming. *Curr Biol* 21:1828–1832.