

UMR 7625 – Ecologie & Evolution
Université Pierre et Marie Curie – CNRS – Ecole Normale Supérieure
Ecole Doctorale Diversité du Vivant

Impact du réchauffement climatique sur le fonctionnement de populations de lézards vivipares

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

présentée par

Manuel MASSOT



Soutenance le 9 janvier 2008, devant le jury composé de :

Luc ABBADIE (Professeur, Université Pierre et Marie Curie)	Président
Michel BAGUETTE (Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle)	Examineur
Xavier BONNET (Chargé de Recherche, CNRS)	Rapporteur
Jean CLOBERT (Directeur de Recherche, CNRS)	Examineur
Jean-Michel GAILLARD (Directeur de Recherche, CNRS)	Rapporteur
Xavier LAMBIN (Professeur, Université d'Aberdeen, R.-U.)	Rapporteur

SOMMAIRE

1. Les effets du réchauffement climatique sur le vivant.....	1
2. Le lézard vivipare: espèce modèle pour l'étude des effets du réchauffement.....	7
Sensibilité individuelle et historique aux fluctuations de température.....	7
Atouts pour une étude d'écologie intégrative.....	9
Sélection des sites d'étude.....	11
Protocole de suivi à long terme	12
3. Un réchauffement climatique important dans la zone d'étude	14
4. Réchauffement et traits d'histoire de vie.....	15
Avancement des dates de ponte.....	15
Accroissement de la taille corporelle.....	17
Accroissement de la fécondité.....	18
Influence de la température sur la survie.....	19
5. Variabilité intra-populationnelle.....	20
6. Réchauffement et dispersion	23
Réduction du taux d'immigration populationnel.....	25
Inhibition du comportement individuel de dispersion.....	26
7. Synthèse.....	29
8. Perspectives	32
Physiologie	34
Phénologie	34
Evolution génétique.....	35
Etude multispécifique.....	36
Expérimentations	36
Prédictions face à la poursuite du réchauffement climatique	37
La biologie de la conservation face au réchauffement climatique	38
Conclusion.....	39
Références citées	39

1. Les effets du réchauffement climatique sur le vivant

Le réchauffement climatique actuel et son origine anthropique ne font plus guère de doutes (Solomon *et al.*, 2007). De par son ampleur et sa rapidité (Solomon *et al.*, 2007), ce changement planétaire est une menace majeure pour la biodiversité (Parmesan & Yohe, 2003; Thomas *et al.*, 2004). De nombreuses études ont abouti au constat clair que tous les types d'organismes (des plantes aux vertébrés, des milieux aquatiques à terrestres) ont déjà été eu une grande réactivité à la première phase du réchauffement climatique actuel (Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Parmesan, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). Les conséquences montrées ou attendues du réchauffement climatique sur les différents aspects et niveaux d'organisation du vivant sont très diverses[©]. Ils s'inscrivent dans une chaîne d'effets en cascade (**Encadré 1**) dont les points de départ pour les espèces sont soit des **effets physiologiques liés à la température** (effets directs), soit des **effets liés au cortège de conditions environnementales biotiques et abiotiques associées à la température** (effets indirects).

Les effets directs des variations de températures sur les organismes trouvent leur origine dans des modifications physiologiques (Humphries *et al.*, 2002; Clarke, 2003; Portner & Knust, 2007; Wang & Overgaard, 2007) (**Encadré 1**). Ces modifications influencent à leur tour les caractéristiques des individus (taille, corpulence, colorations, asymétrie, réserves, ..., et jusqu'au déterminisme du sexe des jeunes chez certaines espèces) (Post *et al.*, 1997; Rosenzweig *et al.*, 2007) au travers ou non d'altérations comportementales ou d'activité saisonnières. Si les effets des variations de température sur les processus physiologiques sont assez bien connus et d'une grande universalité, les quantifications de l'impact du réchauffement climatique actuel sur cet aspect restent limitées (Clarke, 2003). De même, les conséquences du réchauffement sur le comportement (Wingfield, 2003) et les caractéristiques des individus (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006) sont encore très peu connues. Seules les altérations des activités saisonnières (phénologie) ont été largement testées et ont montré une forte réponse au réchauffement (Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Parmesan, 2006; Cleland *et al.*, 2007; Rosenzweig *et al.*, 2007). Quelque soit leur nature, la modification des caractéristiques individuelles peuvent engendrer des changements dans les performances reproductrices (Julliard *et al.*, 2004; Nussey *et al.*, 2005; Weatherhead, 2005), les probabilités de survie (Grosbois & Thompson, 2005; Weatherhead, 2005) et la dispersion (i.e. changement de site de vie) (Thomas *et al.*, 2001; Møller *et al.*, 2006; Massot *et al.*, (sous presse)). Ces modifications altèrent le fonctionnement des populations au travers des différents paramètres démographiques (natalité, mortalité, immigration, émigration, densité, composition [sex-ratio, structure d'âge, fréquence de

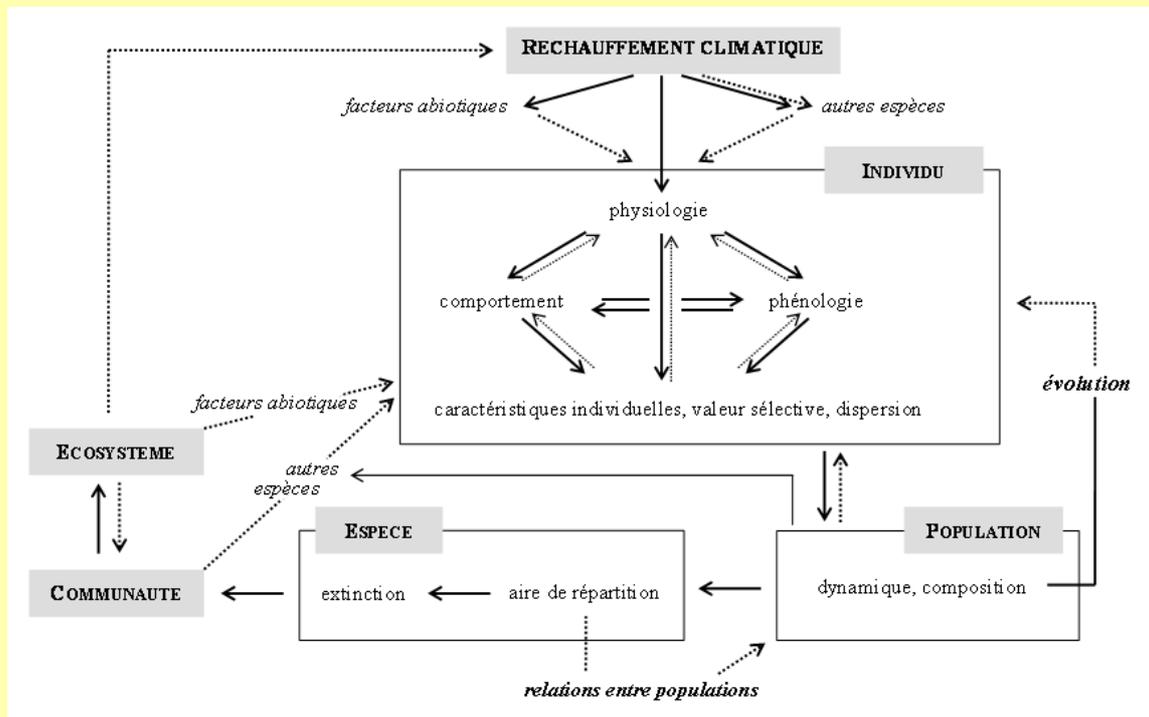
[©] Afin de ne pas introduire trop de digressions, je raisonnerai essentiellement en regard d'animaux vivants en milieu terrestre. En effet, quoique la plupart des considérations générales que je développe s'appliquent aux plantes et organismes marins, leurs spécificités de cycle de vie et de milieu demanderaient des considérations particulières (e.g., pas d'aspects comportementaux chez les plantes, considérations sur l'humidité sans objet chez les organismes marins, problèmes liés aux pressions osmotiques, sensibilité au ph,...).

morphotypes, structure par taille]) et génétiques, ce qui peut aboutir à l'extinction de populations (Pounds *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 2005; Pounds *et al.*, 2006; Thomas *et al.*, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). Outre les extinctions, la modification des populations peut changer les relations entre les populations au travers des flux de dispersants, ou mener à la création de nouvelles populations amenant des changements à l'échelle métapopulationnelle (ensemble de populations interconnectées par la dispersion).

Encadré 1. Cascade d'effets du réchauffement climatique pour une espèce donnée.

Les effets directs sont indiqués par les flèches pleines.

Les effets indirects et rétroactions sont indiqués par les flèches en pointillées.



A une échelle plus large, l'aire des espèces elle-même peut s'en trouver modifiée (Thomas *et al.*, 2001; Hill *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Root *et al.*, 2003; Hays *et al.*, 2005; Parmesan, 2005; Perry *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2005; Parmesan, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). C'est ainsi qu'un des effets les plus montrés du réchauffement climatique est l'extension de l'aire de répartition d'espèces à leurs marges froides (nouveaux habitats favorables colonisés suite au réchauffement), que ce soit en latitude ou en altitude. Des restrictions d'aire de répartition sont également prédites aux marges chaudes (habitat devenant défavorable), mais cela reste peu montré car difficile à tester (il faut longtemps pour être sûr qu'une espèce a bien disparu

d'une région) (Thomas *et al.*, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). Si des espèces profiteront du réchauffement pour s'étendre (avec notamment tout les problèmes que posent les espèces invasives), la menace ultime du réchauffement pour toute espèce sera l'extinction (Davis & Shaw, 2001; Pounds & Puschendorf, 2004; Thomas *et al.*, 2004). La projection globale la plus citée est une menace de disparition pour 15 à 37 % des espèces d'ici à 2050, la prédiction variant selon les scénarios futur de réchauffement et les possibilités colonisatrices des espèces (scénarios avec ou sans dispersion) (Thomas *et al.*, 2004). Le frein à la dispersion/colonisation que constituent la fragmentation et la perte des habitats naturels sera sans nul doute un facteur aggravant majeur (Root *et al.*, 2003; Travis, 2003; Hannah *et al.*, 2005; Lovejoy, 2005; Mora *et al.*, 2007), de même que l'arrivée de nombreuses espèces non-natives des communautés actuelles (Lovejoy, 2005; Rosenzweig *et al.*, 2007) qui devrait conduire à une instabilité des communautés (Hannah *et al.*, 2005). Sans doute à un degré moindre, la synchronisation de la dynamique des populations d'une espèce par le changement climatique peut aussi augmenter les risques d'extinction (Post & Forchhammer, 2004). En conséquence des extinctions/colonisations/changements d'abondance d'espèces (que ce soit localement ou sur l'ensemble de l'aire), les communautés locales d'espèces pourront en effet à leur tour répondre au réchauffement climatique (Harrison, 2000; Walther *et al.*, 2002; Koh *et al.*, 2004), amenant des changements dans le fonctionnement même des écosystèmes (Straile, 2002). Un résultat important est que des communautés sont d'ors et déjà observées en cours de réassemblage pour un réchauffement encore modéré, et que l'on a beaucoup d'incertitude quand à leur devenir (Walther *et al.*, 2002).

A côté de tous ces effets en cascade directe, le réchauffement peut aussi avoir des effets que je définirai comme indirects (i.e. du point de vue d'une espèce donnée). Ceux-ci sont liés:

(i) au cortège de conditions environnementales associées au réchauffement via les corrélats abiotiques – e.g., humidité du milieu, enneigement, fréquence des jours de gel, flux d'éléments dans les écosystèmes (Post *et al.*, 1999; Barbraud & Weimerskirch, 2001; Stenseth & Mysterud, 2002; Walther *et al.*, 2002; Verburg *et al.*, 2003; Rosenzweig *et al.*, 2007) ;

(ii) aux modifications d'autres espèces qui amènent des changements vis-à-vis de la compétition interspécifique, de la prédation, des aspects trophiques (abondance et qualité de la nourriture), des parasites et agents pathogènes, du mutualisme, (Davis *et al.*, 1998; Harrington *et al.*, 1999; Harrison, 2000; Hughes, 2000; Harvell *et al.*, 2002; Stenseth & Mysterud, 2002; Walther *et al.*, 2002; Edwards & Richardson, 2004; Koh *et al.*, 2004; Lafferty *et al.*, 2004; Richardson & Schoeman, 2004; Nussey *et al.*, 2005; Blaustein & Dobson, 2006; Parmesan, 2006; Pounds *et al.*, 2006; Ahola *et al.*, 2007; Bosch *et al.*, 2007) ;

(iii) aux rétroactions des effets individuels – e.g., une modification comportementale ou phénologique peut engendrer des modifications physiologiques, importance des trade-offs (Hughes *et al.*, 2003) ;

(iv) aux rétroactions des changements de fonctionnement des populations au travers de modifications de la compétition intraspécifique, d'interactions sociales, de la probabilité de transmission d'agents pathogènes, et donc particulièrement au travers (et par des interactions) d'effets densité-dépendants (Coulson *et al.*, 2000; Post *et al.*, 2001; Barbraud & Weimerskirch, 2003; Stenseth *et al.*, 2004; Saether *et al.*, 2006) ;

(v) aux rétroactions engendrées par la modification des flux dispersifs entre populations (i.e., fonctionnement de la métapopulation) (Clobert *et al.*, 2001; Møller & Merila, 2006; Massot *et al.*, (sous presse)), mais également par la modification des caractéristiques des individus dispersants (âge, sexe, génotypes, morphotypes, passé ontogénique) (Møller & Merila, 2006) (Lepetz, Massot & Clobert, en préparation) ;

(vi) aux rétroactions d'altération d'autres espèces qui amènent des changements vis-à-vis de la compétition interspécifique, de la prédation, des aspects trophiques, des parasites et agents pathogènes, etc. (Hughes, 2000) – e.g., une moindre abondance de l'espèce considérée peut amener une diminution de l'abondance et du comportement de chasse d'un de ses prédateurs ;

(vii) aux rétroactions dues au changement de fonctionnement des écosystèmes (flux de matière, structuration de l'habitat, pH, ...).

A mi-chemin entre effets directs et indirects, il est également important de considérer les rétroactions évolutives dues à des changements génétiques générés par des pressions de sélection, de la dérive génétique, ou à une altération des flux d'émigrants/immigrants (Møller & Merila, 2004; Parmesan, 2006). La cascade d'effets directs et indirects du réchauffement amenant à des altérations de la valeur sélective des individus (reproduction, survie), tout comme à des changements populationnels (densité, sex-ratio,...), peuvent aboutir à des modifications génétiques. Seuls quelques rares exemples ont pour l'instant été dans le sens d'évolutions génétiques en réponse au réchauffement (Reale *et al.*, 2003; Nussey *et al.*, 2005; Umina *et al.*, 2005; Balanya *et al.*, 2006), mais cela reste encore peu testé (peu de données génétiques collectées sur le long terme). Bien que l'évolution d'adaptations à de nouvelles conditions puissent se réaliser sur de courtes périodes de temps (Balanya *et al.*, 2006; Hoffmann & Daborn, 2007), il est majoritairement pensé que les changements évolutifs moduleront les effets du réchauffement, mais n'empêcheront pas l'essentiel des effets sur les espèces (Parmesan, 2006). A noter que l'hérédité sociale (à travers de la transmission comportementale par de l'apprentissage) qui peut générer des effets intergénérationnels à plus ou moins long terme pourrait aussi amener des évolutions populationnelles et d'espèces en réponse au réchauffement climatique.

Pour finir, la rétroaction ultime est que des réponses biologiques au réchauffement influencent la dynamique climatique elle-même (Chapin *et al.*, 2005; Ciais *et al.*, 2005). Par exemple, une rétroaction positive inquiétante est que le réchauffement en Arctique amène à un accroissement marqué de l'albédo en raison d'une couverture accrue de la végétation, amenant ainsi à un réchauffement encore plus important du climat (Chapin *et al.*, 2005).

De cette vue générale de la cascade d'effets du réchauffement climatique, les aspects les plus étudiés et connus (changements phénologiques et d'aires de distribution) relèvent du constat d'effets importants pour un réchauffement encore modéré (Root *et al.*, 2003; Kerr, 2004; Solomon *et al.*, 2007). Sur la base de la synthèse des résultats de mon étude et de mes collaborations présentée dans ce document, j'ai pour ambition de souligner la priorité qu'il y a de dépasser cette première étape clé de l'étude du réchauffement. En effet, quoique bien sûr cruciales, ces simples descriptions qui constatent des réponses généralisées (organismes, milieux, zones géographiques) au réchauffement ne sont malheureusement pas suffisantes pour extrapoler sérieusement les conséquences à plus long terme (conséquences à long terme des effets actuels, réponses à un réchauffement plus prononcé), et elles ne permettent donc pas d'envisager des mesures de conservation avec un minimum de confiance. En effet, les projections sur le devenir des espèces et les propositions de moyens de gestion se heurtent encore à plusieurs grands problèmes :

1. **Méconnaissance des mécanismes populationnels sous-jacents aux effets du réchauffement climatique.** Les études du réchauffement climatique sont très largement focalisées sur les niveaux aux extrêmes de la cascade d'effets, i.e. sur les individus, les espèces et les écosystèmes (**Encadré 1**). La compréhension des mécanismes populationnels en réponse au réchauffement est toutefois incontournable pour appréhender le devenir des populations (Winkler *et al.*, 2002; Adahl *et al.*, 2006; Ludwig *et al.*, 2006; Møller & Merila, 2006; Nilsson *et al.*, 2006; Saether *et al.*, 2006; Biro *et al.*, 2007), et donc plus largement des espèces et des communautés. En effet, des conséquences à l'échelle des individus (effets physiologiques, comportementaux, phénologiques,...), à moins d'être fortement délétères (Humphries *et al.*, 2002), ne peuvent être extrapolés pour prédire le devenir des populations, et encore moins celui des espèces et des communautés. De plus, lorsque de tels effets fortement délétères seront mis en évidence, il sera probablement trop tard pour adopter des mesures de conservation efficaces dans de nombreux cas. La connaissance des mécanismes biologiques liés au réchauffement peut permettre d'anticiper ces effets. Concernant les effets en bout de chaîne des processus tel que la réduction de la biodiversité dans un écosystème donné, ils sont peu explicatifs et ne reflètent que les réponses d'une partie des espèces. De la même façon, des diminutions d'abondance ne traduisent pas nécessairement tous les effets néfastes que subissent les populations. Il peut y avoir des dynamiques lentes non perceptibles par cette seule réponse et qui mettent en danger les espèces sur le plus long terme (*e.g.*, modification de la dynamique ou de la composition des populations, perte de diversité génétique).
2. **Non-linéarité des réponses au réchauffement climatique.** Il est de plus en plus redouté que les effets à court terme du réchauffement ne soient pas extrapolables sur le plus long terme du fait de non-linéarités des réponses en fonction de l'ampleur et

de la dynamique du changement climatique (Stenseth & Mysterud, 2002; Stenseth *et al.*, 2002; Julliard *et al.*, 2004; Stenseth *et al.*, 2004; Ibanez *et al.*, 2007; Kullman, 2007; Massot *et al.*, (sous presse)). De telles non-linéarités peuvent être causées par des effets de seuils (effets différents de légères et d'importantes augmentations de température) ou des interactions entre différents facteurs écologiques (caractéristiques de l'habitat, ressources trophiques, ...). Ainsi, des projections de viabilités de populations et d'espèces basées sur des données à court terme pourraient se révéler erronées sur le plus long terme. En dépit de l'importance de ce point clé, très peu d'études actuelles ont les moyens d'apprécier et de tester la non-linéarité des réponses au réchauffement par manque de puissance de test face à un réchauffement encore modéré. Ceci nécessite en effet des études à long terme sur des espèces et des paramètres particulièrement réactifs aux variations de températures ou par des approches expérimentales encore trop rarement envisagées.

3. **Non prise en compte de la multiplicité des effets du réchauffement.** Les études doivent, autant qu'il est possible, suivre/expérimenter sur le plus grand nombre possible d'aspects pertinents pour prendre en compte la multiplicité des conséquences possibles d'une élévation des températures (**Encadré 1**) (Harrington *et al.*, 1999). Un développement des études d'écologie intégrative combinant divers aspects, voies et niveaux d'études serait à l'évidence un progrès considérable dans l'étude des effets du changement climatique.
4. **Rareté des études de biologie des populations à long terme.** Les mécanismes des réponses au réchauffement climatique restent très mal connus compte tenu du manque de suivis à long terme de populations (travaux plus ingrats, plus longs à valoriser, difficiles à financer, sensibles aux aléas logistiques) (Harrington *et al.*, 1999). Pour juger des effets du changement climatique, il est en effet nécessaire de disposer d'un recul suffisant que seules les études sur le long terme confèrent. En tout premier lieu, cela permet bien sûr de mettre en relation de longues séries temporelles de paramètres populationnels et climatiques. En second lieu, les études à long terme permettent de tester des réponses à dynamique lente (*e.g.*, dynamiques génétiques). Comme mentionner dans le point 2, cela permet aussi de tester des réponses différentes à court et long terme.
5. **Nature des mesures de préservation de la biodiversité.** A la base, toute mesure visant à sauvegarder la biodiversité passe par des actions sur des populations ou/et les relations entre des populations. L'ignorer pourrait conduire à des mesures de conservation inadéquates. Par exemple, l'aménagement de corridors classiquement évoqué pour permettre la colonisation de nouveaux habitats pourrait s'avérer inefficace si la dynamique des populations perturbées conduit à une inhibition de la dispersion (Massot *et al.*, (sous presse)). La connaissance des perturbations du réchauffement climatique sur le fonctionnement des populations et métapopulations (*i.e.*, populations interconnectées) pourrait aussi donner des outils de gestion et de conservation plus souples et spécifiques qu'à l'échelle d'écosystèmes et de paysages.

C'est avec le souci de répondre et de tenir compte des cinq grands problèmes précités qu'est développé l'étude des effets du réchauffement climatique sur le lézard vivipare, une espèce particulièrement sensible aux conditions thermiques (**Encadré 2**).

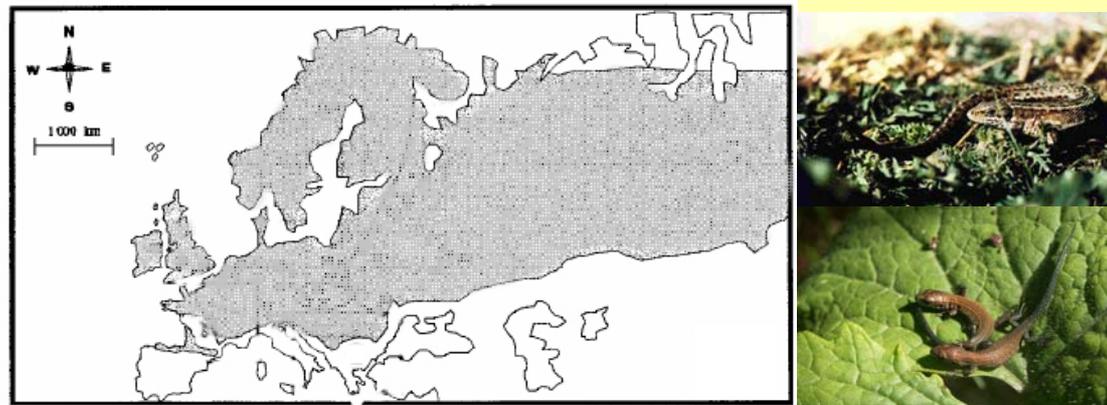
2. Le lézard vivipare: espèce modèle pour l'étude des effets du réchauffement

Le lézard vivipare (*Lacerta vivipara*) est un petit Lacertidae (longueur museau-cloaque des adultes de 50 à 70 mm) qui est généralement inféodé à des habitats assez humides au sein d'une très vaste aire de répartition (**Encadré 2**). C'est une espèce ovovivipare (rétention des embryons par la femelle jusqu'au développement de jeunes autonomes à la naissance), à l'exception des populations les plus au sud de l'Europe qui présentent un mode de reproduction purement ovipare (Surget-Groba *et al.*, 2001). Dans notre région d'étude du sud de la France, le lézard vivipare est en hibernation d'octobre à avril, les mâles adultes émergeant en avril et les accouplements ayant lieu en mai dès la sortie des femelles (**Encadré 2**). Les mises-bas ont généralement lieu entre mi-Juillet et mi-Août (mais cf. section 4 sur l'avancement des dates de ponte). La taille moyenne des pontes est de l'ordre de 5 jeunes, mais avec une variation de 1 à 12 jeunes et une relation positive avec la taille des femelles adultes (Massot *et al.*, 1992). L'âge à la maturité sexuelle est à 2-3 ans, mais cela dépend de l'année, de la densité et de la population (Massot *et al.*, 1992). La saison d'activité s'achève et fin septembre / début octobre avec une entrée en hibernation plus tardive des jeunes de l'année (**Encadré 2**).

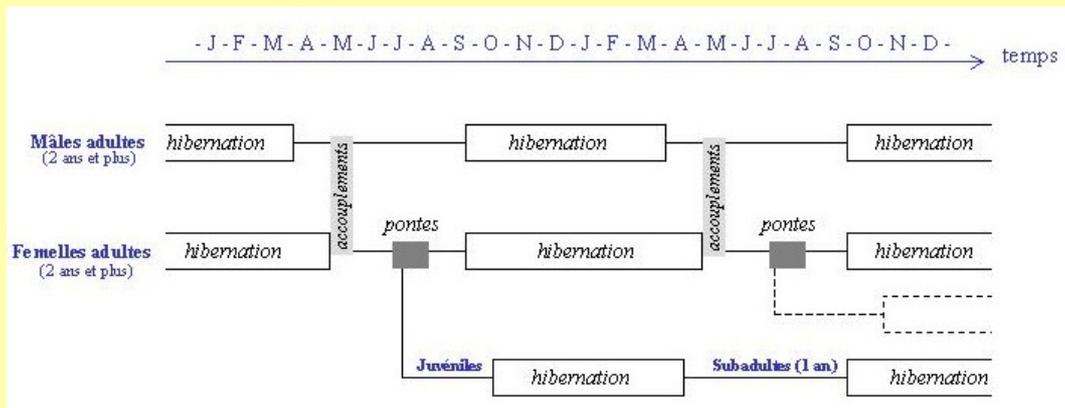
Sensibilité individuelle et historique aux fluctuations de température

La température corporelle des ectothermes est par nature extrêmement dépendante des conditions externes, et il a ainsi été montré que la température ambiante est un facteur clé des variations des traits d'histoire de vie chez les reptiles (Adolph & Porter, 1993). On peut donc s'attendre à ce que les reptiles soient tout particulièrement sensibles au réchauffement climatique (Lourdais *et al.*, 2004; Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006). Le lézard vivipare est une espèce que l'on trouve à travers toute l'Eurasie avec l'une des plus grandes aires de répartition géographique (Avery *et al.*, 1982; Surget-Groba *et al.*, 2001) (**Encadré 2**). Cette large distribution reflète l'expansion de l'espèce à partir des aires de refuge au sud et aux basses altitudes après les dernières glaciations (Surget-Groba *et al.*, 2001). Cette grande capacité colonisatrice doit au moins pour

Encadré 2. Le lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin)



Aire de répartition du lézard vivipare (d'après Surget-Groba *et al.* 2001 modifié)



Cycle de vie et saisonnalité du lézard vivipare (périodes indicatives pour le Mont Lozère)

Nombreux avantages du lézard vivipare pour l'étude des effets du réchauffement :

- **Forte sensibilité aux températures** (physiologie, comportement, démographie, biogéographie) (Avery *et al.* 1982, van Damme *et al.* 1990, Lorenzon *et al.* 2001, Massot *et al.* 2002, Chamaillé-Jammes *et al.* 2006, Massot *et al.* sous presse)
- **Espèce bien connue** (physiologie, comportement, démographie, biogéographie) (*e.g.*, Avery *et al.* 1982, van Damme *et al.* 1990, Lorenzon *et al.* 2001, Surget-Groba *et al.* 2001, Massot *et al.* 2002, Chamaillé-Jammes *et al.* 2006)
- **Aire de répartition très vaste = une diversité de situations face au réchauffement**



- **Habitats de vie contrastés** (température, humidité, densité, ...) (Lorenzon *et al.* 2001, Massot *et al.* 2002)
- **Facilités de capture, d'élevage et de manipulation** (Massot *et al.*, 1992; Massot & Clobert, 2000)
- **Accès à de nombreux individus** (~ 1000 individus / ha) (Massot *et al.* 1992, 2002)

- **Quasi-inexistence d'étude des effets du réchauffement sur les reptiles malgré la sensibilité particulière attendue pour les ectothermes** (Lourdais *et al.* 2004, Chamaillé-Jammes *et al.* 2006)

partie être due aux bénéfices attachés au comportement individuel de dispersion (Ronce *et al.*, 1998; Le Galliard *et al.*, 2003, 2005) et à la très grande plasticité de ce comportement (Massot *et al.*, 2002; Le Galliard *et al.*, 2003). Ainsi, la plasticité de la dispersion des jeunes a notamment été montrée dépendre des conditions thermiques rencontrées par leur mère durant leur développement embryonnaire (Massot *et al.*, 2002). Cette sensibilité aux variations de la température touche en fait à de nombreux traits de l'espèce (Avery *et al.*, 1982; van Damme *et al.*, 1990; Lorenzon *et al.*, 2001; Massot *et al.*, 2002; Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006). L'ensemble de ces points montre tout l'intérêt d'étudier le lézard vivipare comme indicateur des réponses au réchauffement climatique.

Atouts pour une étude d'écologie intégrative

Les nombreux atouts que confère le lézard vivipare pour l'étude des réponses au réchauffement climatique (**Encadré 2**) et les possibilités aisées d'investigation d'une grande partie des facettes biologiques de l'espèce font qu'il est possible de développer une étude d'écologie intégrative ambitieuse des réponses individuelles et populationnelles attendues face au réchauffement climatique. Une telle approche d'écologie intégrative n'est rendue possible que par la participation de nombreux autres chercheurs (J. Clobert, S. Meylan, M. Richard, D. Laloi, J.-F. Le Galliard, P. Federici, B. Sinervo, pour ne citer que ceux qui sont encore impliqués dans ces travaux) et étudiants.

La démarche générale adoptée pour cette approche d'écologie intégrative combine :

- les méthodes et objets d'étude (composantes de valeur sélective, morphométrie, comportement, physiologie, génétique, démographie),
- les échelles d'organisation (réponses individuelles, populationnelles et méta-populationnelles),
- les échelles temporelles (réponses court terme *versus* long terme),
- les échelles spatiales (domaines vitaux, populations, massif montagneux, région),
- des approches corrélatives en nature (suivis long termes) et des approches expérimentales (collaborations au Centre de Recherche en Ecologie Expérimentale de Foljuif (Seine et Marne) et à la Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS de Moulis (Ariège)).

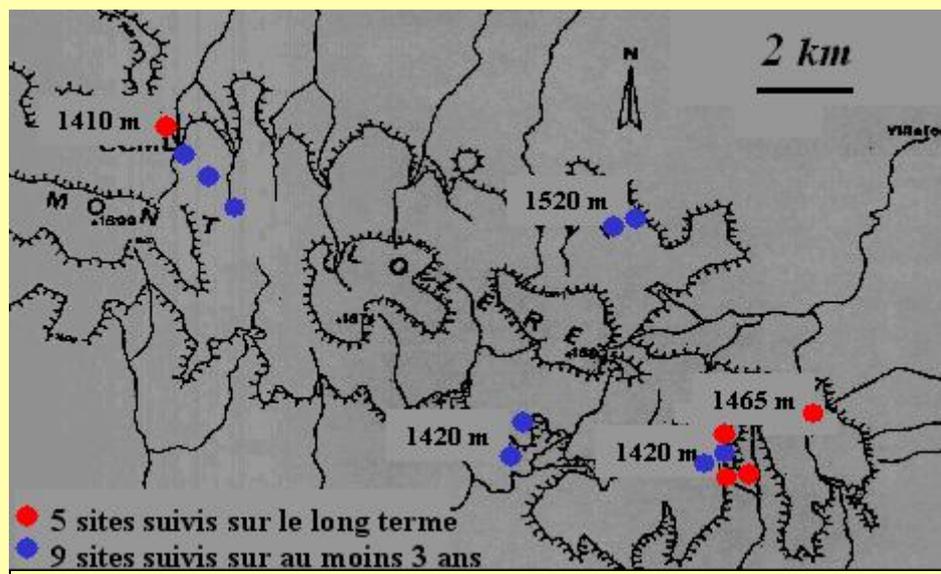
Dans le cadre de l'étude de l'impact du changement climatique, l'emploi de multiples voies d'approches est indispensable en vue d'obtenir des conclusions fiables en raison des nombreuses réponses attendues pour des facteurs aussi importants que la température et l'humidité. Par ailleurs, la nature corrélative des données de suivis à long terme fait qu'il est crucial de les compléter par des expérimentations. Ces dernières

permettent en effet de rechercher la causalité des effets observés en nature et elles sont un moyen privilégié d'explorer et de répliquer des combinaisons de déterminants environnementaux.

Encadré 3. Sites d'étude du suivi long terme

Mont Lozère, Parc National des Cévennes, 44°30'N 3°45'E

**Sites en limite sud de l'aire de répartition,
i.e. dans la zone où l'espèce doit être la plus
sensible aux effets négatifs du réchauffement**



Populations naturelles de lézards vivipares étudiées entre 3 et 22 années

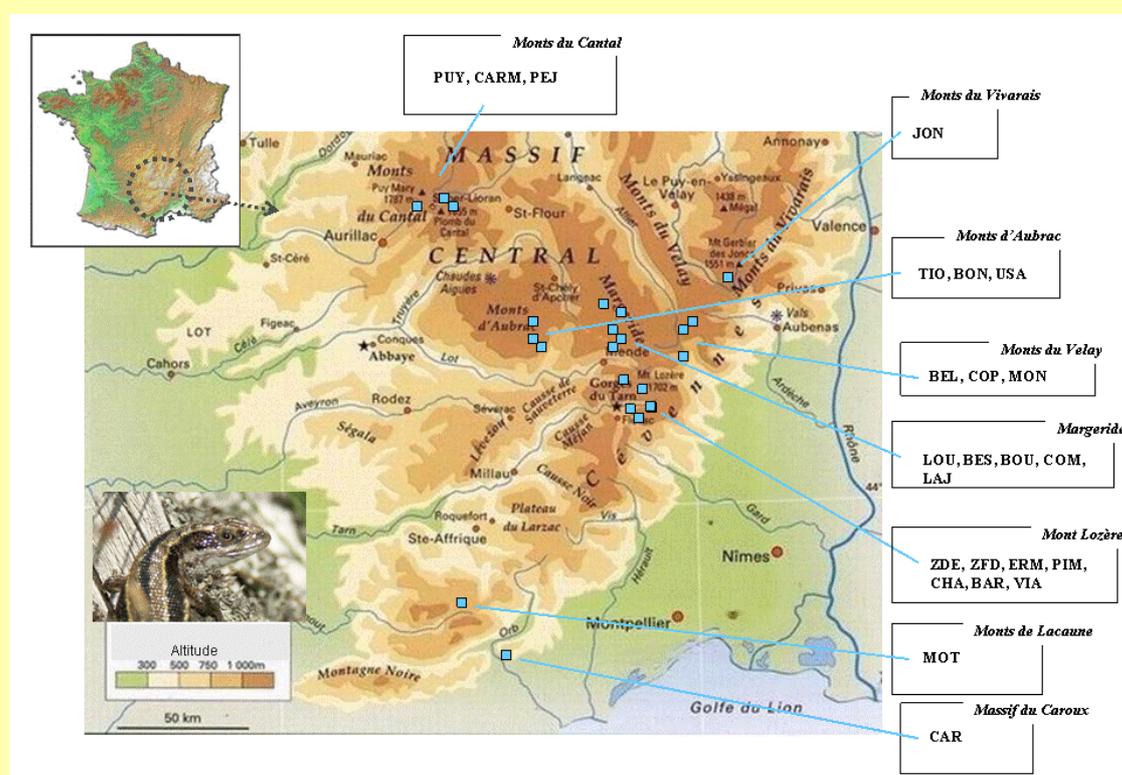


Sites contrastés (habitat, démographie) pour tester la généralité et la variabilité des réponses populationnelles. Superficie des sites comprise entre 0,5 et 1 ha

Sélection des sites d'étude

L'étude de base a été développée sur 14 populations réparties sur un secteur large de vingt kilomètres correspondant au Mont Lozère (**Encadré 3**). Des investigations préliminaires initiées par Thierry Pilorge de 1983 à 1985 ont amené au choix de ce secteur en raison de la présence de populations aux abondances exceptionnelles pour l'espèce et ce type d'organisme sous nos latitudes. Les meilleurs sites du Mont Lozère présentent en effet des densités (hors jeunes de l'année) de l'ordre de 1 000 individus à l'hectare (Massot *et al.*, 1992).

Encadré 4. Elargissement de la zone d'étude depuis 2003



Objectifs :

- . généralisation des résultats du suivi à long terme du Mont Lozère
- . détermination de l'échelle spatiale des réponses observées
- . comparaisons sur un gradient altitudinal reflétant des contraintes thermiques sur le long terme

Depuis 2003, le suivi à long terme a été étendu à 19 nouvelles populations sur une plus large échelle (**Encadré 4**). Cette extension a été rendue possible par un large travail d'équipe (J Clobert, B Sinervo, V Lepetz, S Meylan), la participation de nombreux étudiants et un développement notable des supports logistiques. Nos moyens actuels

(taille de nos 3 locaux de terrain, financements) nous obligent toutefois à une stratégie de suivi bisannuel avec le suivi de 10 populations par an.

Outre la réplication du suivi sur de nombreuses populations qui est nécessaire pour assurer la généralité des réponses observées sur le suivi du Mont Lozère, cette extension du suivi à long terme à 5 nouveaux massifs montagneux doit permettre de mettre en évidence l'échelle spatiale des effets observés. Ainsi, tout effet pourra être caractérisé soit par une réponse régionale globale, une réponse liée aux massifs, ou une réponse purement locale de certaines populations. La sélection des nouvelles populations d'étude a également été guidée par l'obtention d'un gradient altitudinal qui est un moyen supplémentaire d'inférer les contraintes liées aux conditions thermiques.

Encadré 5. Protocole de suivi à long terme

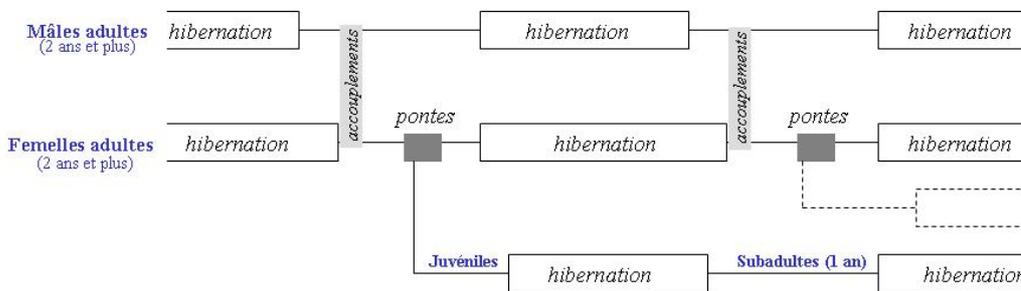
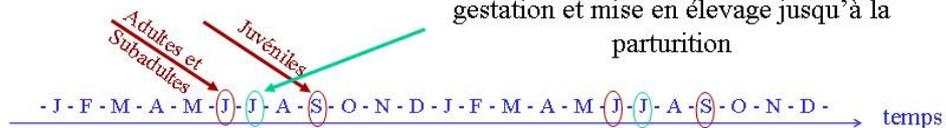
Sessions de capture-marquage-recapture et mise en élevage temporaire de femelles gestantes pour le suivi de jeunes dès leur naissance



Capture, identification de l'individu, mesures et relâcher immédiat à l'emplacement exact de la capture



Femelles gestantes capturées à mi-gestation et mise en élevage jusqu'à la parturition



Protocole de suivi à long terme

Les grandes étapes du suivi des populations, ainsi que leur positionnement en regard du cycle saisonnier du lézard vivipare dans la région d'étude, sont données dans

l'**Encadré 5**. Le suivi des populations est réalisé par capture-marquage-recapture (Massot *et al.*, 1992; Massot & Clobert, 2000) afin d'obtenir le maximum d'informations sur les paramètres bio-démographiques des populations. A chaque capture, nous notons le sexe, l'âge, la taille, le poids, la localisation, le micro-habitat utilisé, la coloration ventrale, les dessins dorsaux et la quantité d'ectoparasites. Chaque année, des femelles à mi-gestation sont capturées et gardées en laboratoire sous des conditions standards jusqu'à leur mise-bas (Massot & Clobert, 2000). Cela permet de déterminer la taille, le succès et le sex-ratio des pontes, ainsi que les caractéristiques des juvéniles et leur lien de parenté. Les paramètres principaux auxquels nous avons accès sont classiques et directement comparables aux études équivalentes. Ces paramètres sont notamment la densité, les taux de survie, la dispersion, les paramètres de reproduction des femelles, la croissance, le sex-ratio, la structure d'âge et la structure de taille.

Encadré 6. Données climatiques (Météo-France)

Utilisation des moyennes mensuelles des maximales journalières

Températures maximales pertinentes pour l'étude de l'écologie des reptiles (Huey, 1982) et bons indicateurs du réchauffement climatique (Rosenzweig *et al.*, 2007)



Station du Mas de la Barque



Station du Mont Aigoual

Les données ont été collectées à proximité des sites (Station du Mas de la Barque à 100 m de PIM, 300 m de ZDE et ZFD) et à 50 km plus au sud (Station du Mont Aigoual à une altitude comparable aux sites d'étude). Ce sont les données du Mont Aigoual qui ont été utilisées dans la mesure où elles étaient complètes et hautement corrélées aux températures du Mas de la Barque ($r=0,79-0,85$, $n=9-11$, $P<0,004$ sur les températures utilisées de Mai, Juin et Août).

Les températures analysées en Mai, Juin et Août ont présenté des variations indépendantes durant la période d'étude (Mai-Juin: $P=0,7265$; Mai-Août: $P=0,3292$; Juin-Août: $P=0,1249$).

3. Un réchauffement climatique important dans la zone d'étude

J'ai choisi de privilégier l'utilisation de paramètres climatiques locaux (**Encadré 6**) plutôt que d'indicateurs globaux comme le NAO qui sont de plus en plus critiqués dans la perspective de tests du réchauffement climatique actuel (Parmesan, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). A l'image du réchauffement climatique constaté dans le sud de la France (Moisselin *et al.*, 2002), les températures ont marqué une claire augmentation dans la zone d'étude (Figure 1). Durant les 6 mois de la saison d'activité du lézard vivipare (d'avril à septembre), une augmentation des températures sur 30 ans a ainsi été observée pour les mois d'Avril, Mai, Juin et Août (Figure 1 ; $r=0,38$ et $P=0,0410$ pour Avril ; $r=0,59$ et $P=0,0007$ pour Mai ; $r=0,53$ et $P=0,0033$ pour Juin ; $r=0,55$ et $P=0,0020$ pour Août ; $r=0,49$ et $P=0,0082$ pour Août sans la canicule de 2003). A noter que le cumul des précipitations annuelles dans la zone d'étude n'a pas marqué de tendance particulière ces 30 dernières années ($P=0,304$).

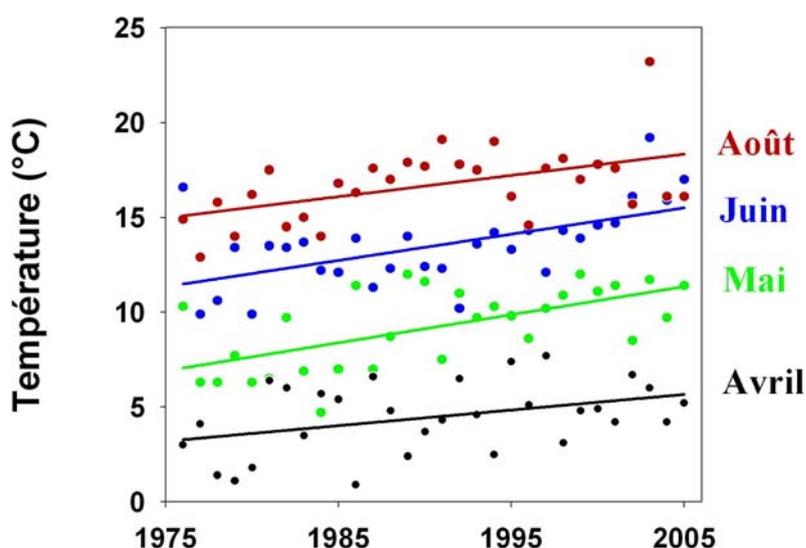


Figure 1. Augmentation des moyennes mensuelles des températures maximales journalières dans la zone d'étude des sites suivis sur le long terme (données Météo-France de la station du Mont Aigoual).

Dans le cadre de l'extension du suivi à long terme à d'autres reliefs montagneux, on constate sans surprise que les différentiels d'altitude sont très stables, mais surtout que les températures y ont fluctué de manière extrêmement parallèle (Figure 2). On peut donc raisonnablement supposer que le réchauffement constaté au Mont Aigoual (Figure 1) ait aussi touché les autres reliefs considérés.

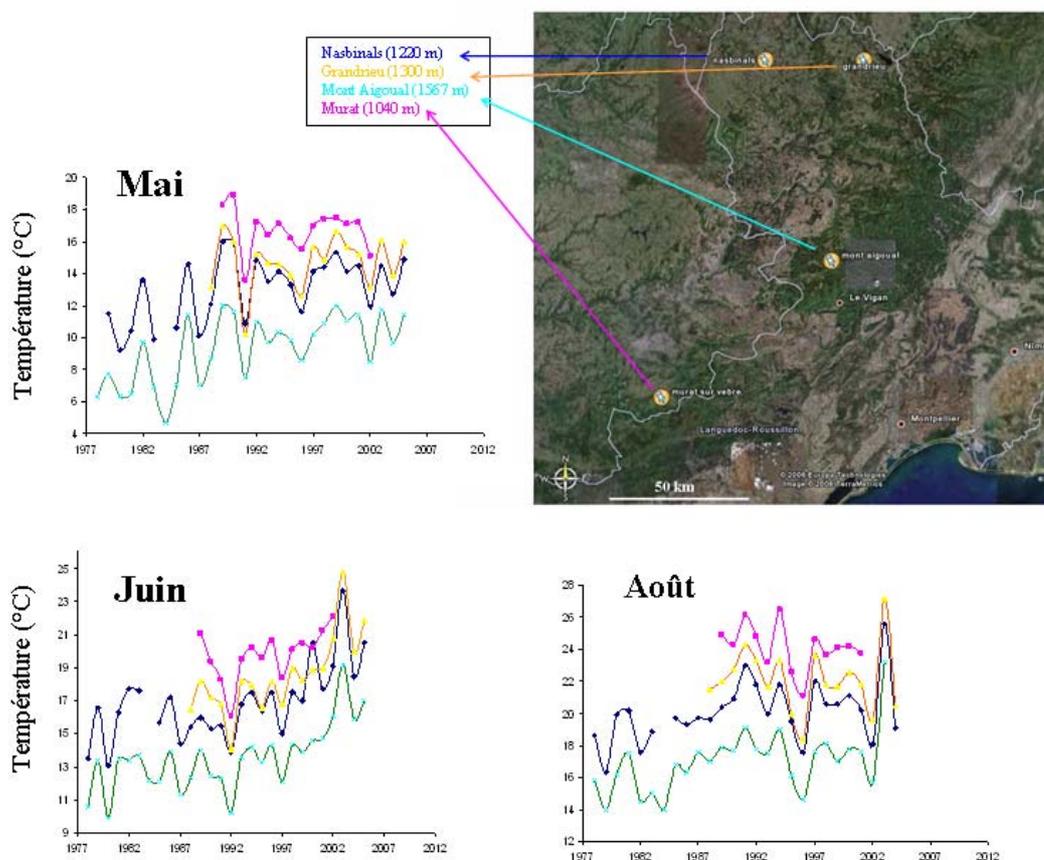


Figure 2. Variation interannuelle des moyennes mensuelles des températures maximales journalières à 4 stations météorologiques proches des sites suivis dans le cadre de l'extension de l'étude à différents massifs montagneux.

4. Réchauffement et traits d'histoire de vie

Les caractéristiques individuelles, les composantes de la valeur sélective et le comportement de dispersion conditionnent la dynamique des populations (**Encadré 1**), et sont donc à prendre en compte si l'on veut appréhender les conséquences du réchauffement climatique sur le fonctionnement des populations. Ceci vaut autant à l'échelle locale qu'à l'échelle métapopulationnelle (les considérations métapopulationnelles seront abordées dans la section 6).

Avancement des dates de ponte

Il est tout d'abord intéressant de considérer les réponses de la date des pontes car les déplacements de l'activité saisonnière des espèces sont les réponses au réchauffement les plus documentées (Sims *et al.*, 2001; Walther *et al.*, 2002; Huppopp & Huppopp, 2003; Root *et al.*, 2003; Both *et al.*, 2004; Nussey *et al.*, 2005; Root & Hughes, 2005; Dunn, 2006; Lehikoinen *et al.*, 2006; Menzel *et al.*, 2006; Parmesan, 2006; Cleland *et al.*,

2007; MacMynowski *et al.*, 2007; Rosenzweig *et al.*, 2007). Le principal effet observé a été un avancement des activités de printemps chez de très nombreuses espèces de l'hémisphère nord. Il a par ailleurs été montré que ces décalages phénologiques peuvent avoir de profondes conséquences sur la valeur sélective des individus et sur les réponses évolutives des espèces au réchauffement climatique (Reale *et al.*, 2003; Nussey *et al.*, 2005; Parmesan, 2006). Pour le lézard vivipare, un décalage des dates de ponte suite au réchauffement pourrait avoir des effets marqués sur la valeur sélective des individus dans la mesure où les dates de ponte déterminent la longueur de la période de croissance juvénile pré-hibernatoire (**Encadré 2**). Cette période et la croissance importante qui s'y rapporte sont très certainement déterminantes pour la survie juvénile et l'établissement des rapports de compétition entre les jeunes.

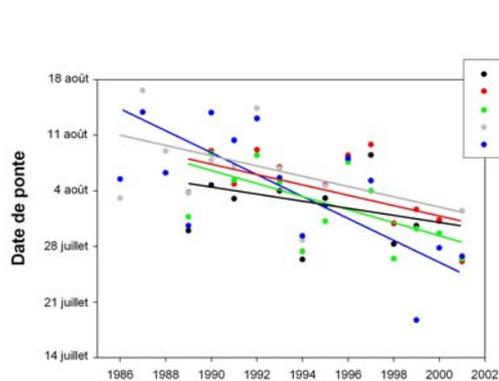


Figure 3. Avancement des dates de ponte dans les 5 populations suivies sur le long terme.

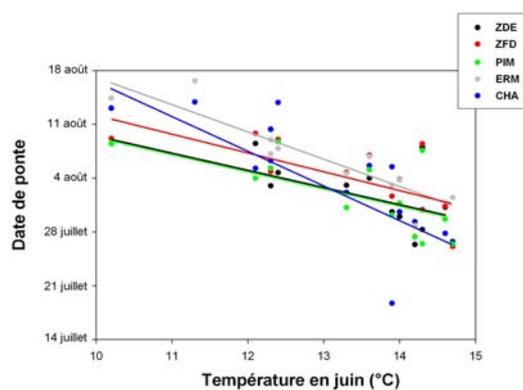


Figure 4. Relation entre les dates de ponte et les températures maximales journalières en juin dans les 5 populations suivies sur le long terme.

En accord avec la grande tendance prédite et observée pour les espèces de l'hémisphère nord, chacune des cinq populations suivies sur le long terme a présenté un avancement significatif des dates de pontes (CHA : $r=-0,67$ $n=444$ $P<0,0001$; ERM : $r=-0,36$ $n=224$ $P<0,0001$; PIM : $r=-0,40$ $n=584$ $P<0,0001$; ZDE : $r=-0,22$ $n=775$ $P<0,0001$; ZFD : $r=-0,30$ $n=285$ $P<0,0001$). La population CHA (site le plus à l'ouest : cf. carte de l'encadré 3) a eu l'avancement des dates de ponte le plus marqué (Figure 3) avec 20,7 jours d'avancement sur 16 années, soit 1,3 jours par an en moyenne. Les quatre autres populations ont eu de l'ordre d'une demi-journée par an d'avancement des dates de mise bas (-9,6 jours sur 16 ans pour ERM ; -9,7 jours sur 13 ans pour PIM ; -5,3 jours sur 13 ans pour ZDE ; -7,8 jours sur 13 ans pour ZFD). Si cet avancement marqué des dates de mise bas a été engendré par le réchauffement climatique, on s'attend à une relation entre ces dates et les températures en juin (le seul mois où les températures ont augmenté significativement durant la période d'étude considérée ici). C'est bien ce qu'il a été constaté avec de fortes corrélations entre les dates de mise bas et les températures de juin (CHA : $r=-0,58$, $P<0,0001$; ERM : $r=-0,71$, $P<0,0001$; PIM : $r=-0,42$, $P<0,0001$; ZDE : $r=-0,41$, $P<0,0001$; ZFD : $r=-0,44$, $P<0,0001$).

L'élévation des températures en juin s'est accompagnée d'un avancement marqué des dates de mise bas (Figure 4).

L'avancement des dates de pontes peut avoir été engendré par un avancement de la date des accouplements (en mai) ou une vitesse accrue du développement embryonnaire (de mai à juillet) qui est particulièrement sensible aux conditions thermiques chez les ectothermes (Lourdais *et al.*, 2004). Les fortes relations avec les températures en juin militent pour une accélération du développement embryonnaire. Cette conclusion est conforté par 2 séries d'expériences (Lorenzon *et al.*, Lepetz *et al.*) où la date des pontes a clairement été avancée chez des femelles gestantes mises dans des conditions d'élevage plus chaudes.

Accroissement de la taille corporelle

Dans l'ensemble des populations suivies sur long terme, il a été observé un accroissement de la taille corporelle de l'ensemble des individus, avec des effets particulièrement marqués chez les subadultes et femelles adultes (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006) (Figure 5). Ces augmentations ont été spectaculaires, avec notamment un gain de taille des subadultes de 28%. L'accroissement des tailles a été particulièrement marqué jusqu'au milieu des années 90s, pour sembler se stabiliser sur la fin de la série temporelle (Figure 5). Le réchauffement semble bien à l'origine de cette augmentation des tailles dans la mesure où nous avons pu montrer que la taille des jeunes a été positivement corrélée avec les températures du mois de juin et d'août (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006).

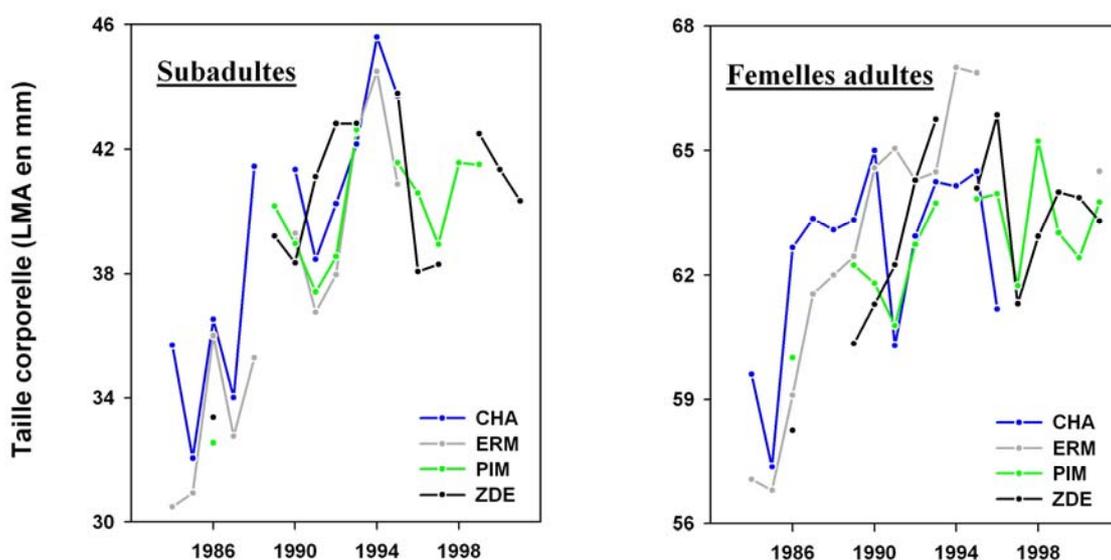


Figure 5. Accroissement des tailles corporelles moyennes chez les Subadultes et les Femelles adultes. LMA = Longueur Museau-Cloaque. Les LMA des subadultes ont été corrigées par les dates de mesure. Pour les Subadultes comme pour les Femelles adultes, $P < 0,001$ pour chacune des populations.

Bien que la taille corporelle soit un des traits individuels les plus facile à acquérir, les études qui ont testé ces réponses au réchauffement climatique sont assez rares. Parmi elles, certaines ont trouvé des diminutions de taille et d'autres des augmentations comme trouvé dans les populations d'étude (Yom-Tov & Yom-Tov, 2004; Rosenzweig *et al.*, 2007; Thresher *et al.*, 2007). Il est le plus souvent supposé que ces effets passent par un changement vis-à-vis de la disponibilité ou de l'accès aux ressources alimentaires (Rosenzweig *et al.*, 2007). Outre le fait que ces dépendances alimentaires (ou à d'autres facteurs de l'environnement) soient différentes selon les espèces, cette disparité des effets pourrait aussi traduire le fait que les performances des individus aux variations thermiques suivent une courbe en cloche autour d'un optimum, avec une région où les performances (activité, chasse, ingestion, digestion) sont meilleures avec une augmentation des températures, et une autre où il y a une dégradation des performances (Portner & Knust, 2007; Wang & Overgaard, 2007). L'accroissement de la taille corporelle du lézard vivipare dans nos populations d'études pourrait ne refléter que la hausse encore assez modérée des températures, ce qui correspondrait à une suite de 'bonnes saisons d'activité' en regard des fluctuations interannuelles habituelles. Dans l'optique d'une poursuite du réchauffement climatique (Wigley, 2005; Solomon *et al.*, 2007), je m'attends ainsi à une inversion de l'effet quand les conditions liées à la croissance deviendront défavorables. Les plateaux des variations de taille en fin de série temporelle (Figure 5) peuvent signifier qu'il existe une limitation à la croissance des individus ou que l'optimum thermique pour la croissance a été atteint. Vu la poursuite prévue du réchauffement, le suivi des années qui viennent devrait nous renseigner sur de telles non-linéarités des réponses.

Accroissement de la fécondité

Des augmentations de la taille des pontes ont été observées dans 3 de nos 4 populations d'étude (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006) (Figure 6). Ces augmentations sont en partie explicables par l'accroissement de la taille corporelle des femelles adultes (Figure 5) dans la mesure où la taille des pontes est positivement liée à la taille des femelles ($r > 0,533$ et $P < 0,001$ dans nos populations).

Peu d'études ont pour l'instant testé les conséquences du réchauffement climatique sur les performances reproductrices des espèces, mais il apparaît déjà que l'on constate tant des diminutions de ces performances que des augmentations (Julliard *et al.*, 2004; Nussey *et al.*, 2005; Weatherhead, 2005; Ludwig *et al.*, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). Comme pour la taille corporelle (et peut être en partie à cause), l'augmentation des tailles de ponte pourrait ne refléter que la hausse encore assez modérée des températures dans un scénario d'une suite de 'bonnes saisons d'activité' en regard des fluctuations interannuelles habituelles. La poursuite du réchauffement climatique prévue (Wigley, 2005; Solomon *et al.*, 2007) fait que je m'attends à terme à une diminution des tailles de

pontes. La décroissance dans une des 4 populations (Figure 6) pourrait être le premier signe de cette inversion.

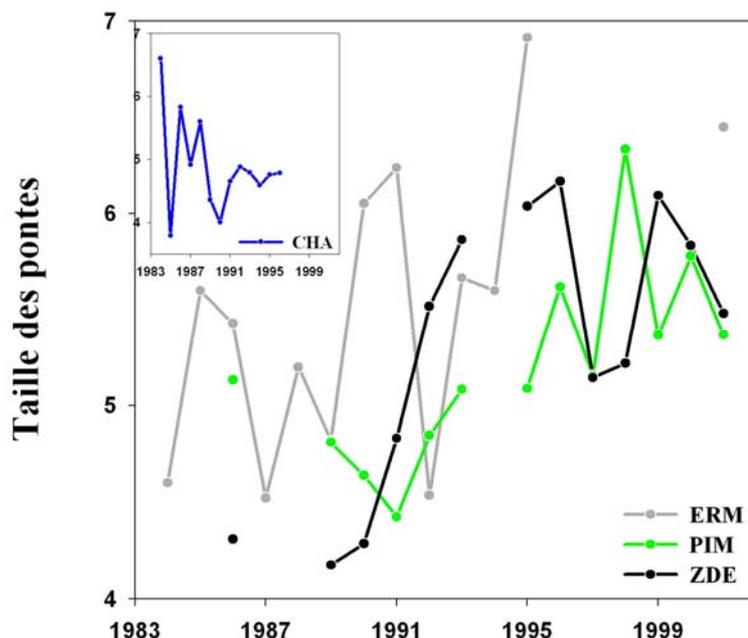


Figure 6. Evolution temporelle de la taille des pontes dans 4 populations. La figure principale montre l'accroissement significatif de la taille des pontes pour 3 populations ($P < 0,001$ pour chacune des populations), la figure en insert montre une décroissance significative pour 1 population ($P = 0,047$).

Influence de la température sur la survie

Les taux de survie des mâles et femelles adultes ont été liés à la seule température de Mai (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006) (Figure 7). Dans la mesure où la température en Mai n'a pas augmenté durant la période d'étude, cette relation ne s'est pas traduite par une augmentation des taux de survie adultes durant cette seule période. Il n'est toutefois pas à exclure que les taux de survie aient évolué durant les 30 dernières années où la température en Mai a augmenté ($r = 0,59$ et $P = 0,0007$; Figure 1). Encore peu d'études ont pour l'instant examiné les effets du réchauffement sur les taux de survie. Les quelques exemples publiés vont pour l'instant tous dans le sens d'une dégradation des taux de survie (Barbraud & Weimerskirch, 2001; Grosbois & Thompson, 2005; Weatherhead, 2005; Halkka *et al.*, 2006), mais il est encore trop tôt pour dire si notre relation positive est un effet peu commun. Comme pour les autres traits d'histoire de vie, je pense toutefois que les réponses positives de la survie à l'élévation des températures devraient être assez fréquentes pour un réchauffement climatique encore modéré. Plus le réchauffement se poursuivra et plus ces relations devraient se faire rares, et je m'attends à une dégradation des taux de survie dans mes populations d'étude dans les années qui viennent.

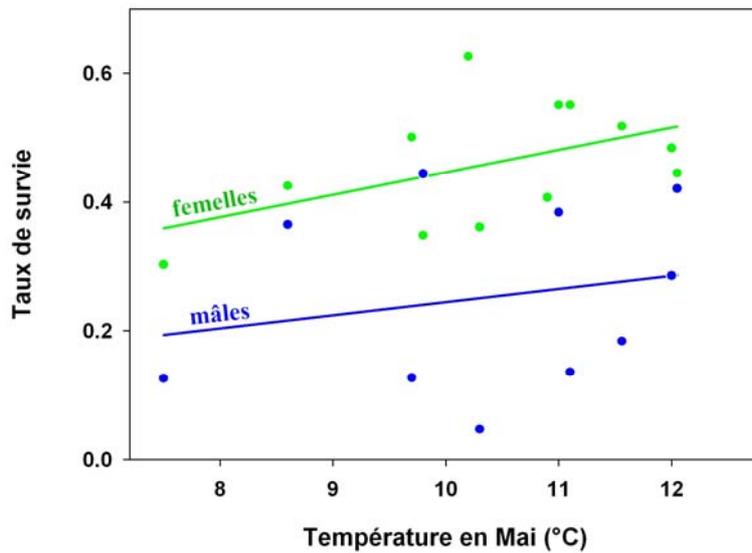


Figure 7. Relations entre la température en Mai et les taux de survie adultes chez les mâles et les femelles.

5. Variabilité intra-populationnelle

L'examen des paramètres moyens d'évolution temporelle des populations (section 4) peut utilement être complété par une approche centrée sur l'évolution de la composition des populations (Møller & Merila, 2006). C'est dans cet esprit que des analyses ont été conduites sur le degré de linéarité/réticulation des dessins dorsaux (Lepetz, Massot & Clobert, en préparation). Chez les reptiles, les dessins dorsaux peuvent être importants pour la valeur sélective des individus via la thermorégulation, le camouflage aux prédateurs/proies ou à la signalisation sociale (Brodie, 1992; Sherbrooke *et al.*, 1994; Kwiatkowski & Sullivan, 2002).

Au cours de ces dernières années, la fréquence des individus réticulés a très fortement augmenté dans les deux sites d'étude (Figure 8 ; $P < 0,0001$; données non disponibles dans les autres sites). Cette évolution des dessins dorsaux est d'autant plus claire qu'elle a été observée pour les mâles et les femelles, ainsi que dans les 2 sites analysés. A noter que le caractère de réticulation des dessins dorsaux ne varie pas selon l'âge ($P = 0,1612$ pour l'effet de l'âge variant du stade juvénile aux âges adultes ; analyse en mesures répétées sur 1955 mesures de 803 individus mesurés au moins 2 années). Les mâles sont généralement davantage réticulés que les femelles ($P = 0,0078$), bien que ce dimorphisme sexuel ce soit pour beaucoup estompé ces dernières années du fait de l'augmentation spectaculaire de la fréquence des réticulés chez les femelles (Figure 8).

Pour tenter d'expliquer cette évolution des dessins dorsaux, il a été examiné la part de variation expliquée par un déterminisme maternel (effets génétiques ou prénataux) de la variation interannuelle. Chez les juvéniles mâles et femelles (Figures 9A et 9B), il est

ressorti une forte variabilité interannuelle ($P < 0,0001$ pour chacun des sexes). Celle-ci n'est toutefois pas à même d'expliquer l'augmentation de la proportion de réticulé sur la période d'étude puisqu'une telle évolution directionnelle n'a pas été constatée chez les jeunes mâles (Figure 9B ; $P = 0,7058$) et a été faible chez les femelles (Figure 9A ; $P = 0,0178$). Concernant la composante maternelle du déterminisme des dessins dorsaux, elle apparaît claire chez les juvéniles femelles (Figure 9A ; $P < 0,0001$) et absente chez juvéniles mâles (Figure 9B ; $P = 0,4238$).

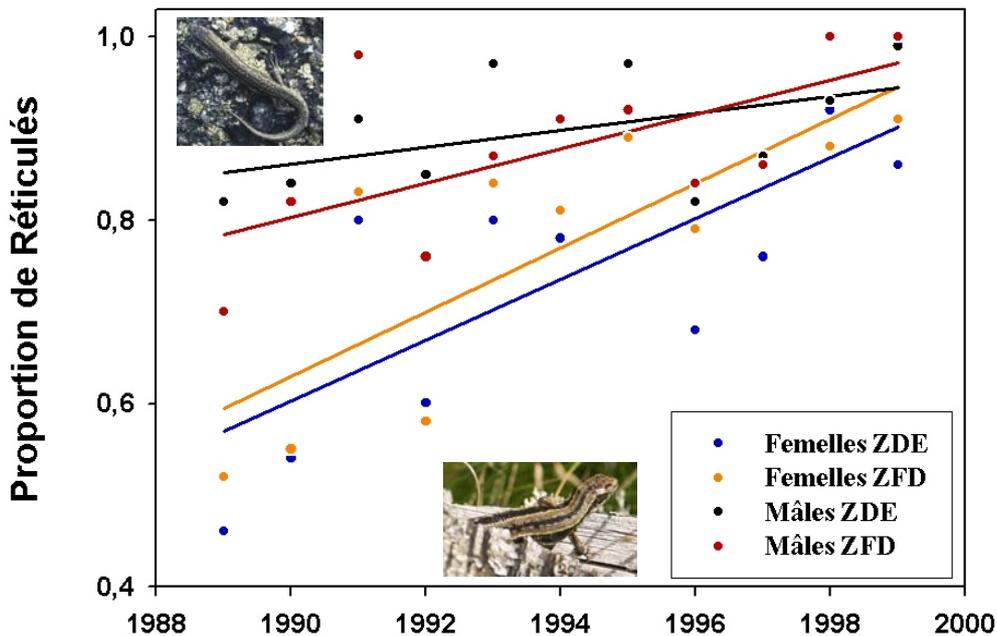


Figure 8. Evolution de la proportion d'individus aux dessins dorsaux réticulés pour les mâles et les femelles des sites ZDE et ZFD.

Les relations entre la fréquence de jeunes réticulés et la température en Août de l'année précédente d'une part (Figure 9C), et celle avec la température en Mai d'autre part (Figure 9D), ne peuvent expliquer l'augmentation de la fréquence des réticulés dans les sites d'étude. En effet, contrairement à la période des 30 dernières années, les températures en Mai et Août n'ont pas augmenté durant la période d'étude. L'évolution des dessins dorsaux des jeunes n'a pas été spécialement liée à la température en Juin ($P = 0,0578$ chez les femelles, $P = 0,8003$ chez les mâles), la seule température qui ait été en augmentation durant la période d'étude. Le changement de la fréquence des morphes dorsaux dans les sites d'étude ne peut donc être expliqué par la composante juvénile à la naissance.

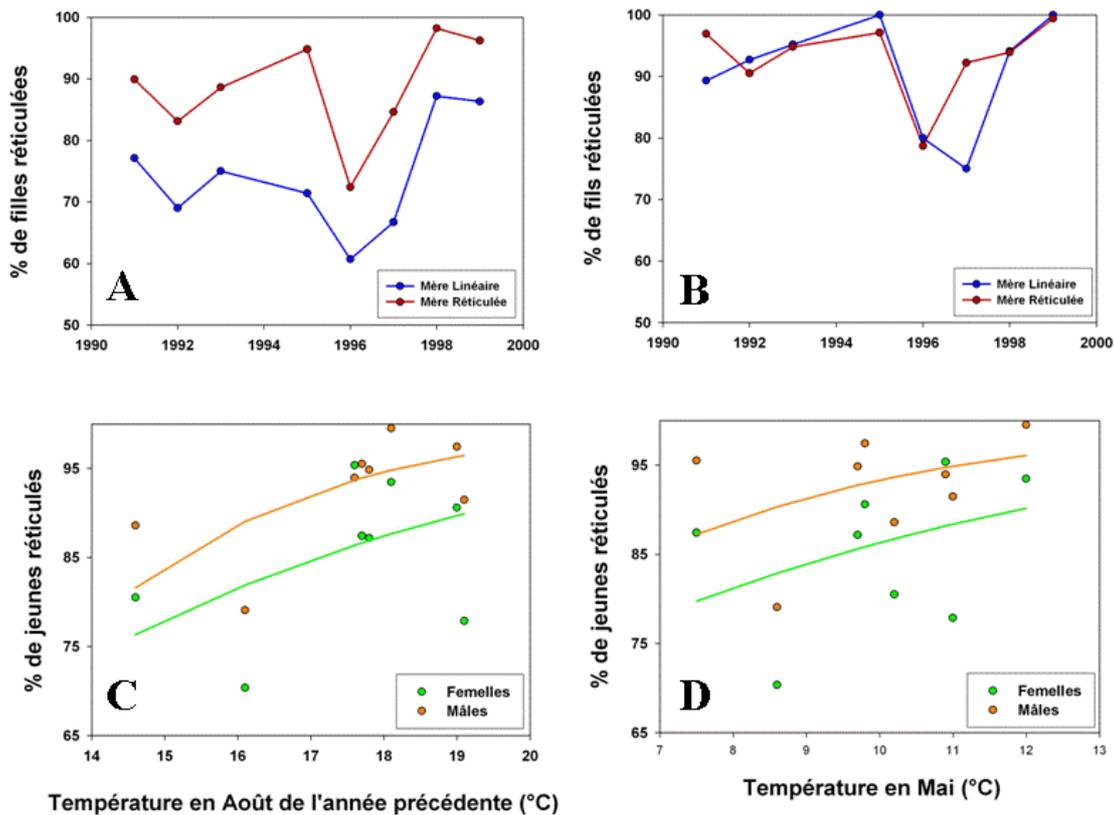


Figure 9. Ontogénèse des dessins dorsaux en relation avec le morphe maternel, l'année et la température. (A) Ressemblance mère-filles et forte variation interannuelle. (B) Pas de ressemblance mère-fils et forte variation interannuelle. (C) Relation avec la température maximale journalière moyenne en Août de l'année précédente ($P < 0,0001$ chez les mâles, $P = 0,0005$ chez les femelles). (D) Relation avec la température maximale journalière moyenne en Mai ($P = 0,0059$ chez les mâles, $P = 0,0025$ chez les femelles).

Les taux de survie tant des adultes que des jeunes n'ont également pas été à même d'expliquer l'évolution de la fréquence des morphes dorsaux. Concernant la composante reproductive, les femelles réticulées ont davantage de jeunes que les femelles linéaires (Figure 10 ; $P = 0,0025$), mais l'augmentation des taille de ponte au cours de la période d'étude n'a pas été significativement différente entre les 2 morphes ($P = 0,4143$). De tous ces éléments, il semble donc que l'explication de l'augmentation de la fréquence des morphes ne puisse être le fait d'un facteur local (plasticité phénotypique, sélection), mais soit à rechercher via les processus de dispersion (cf. ci-après la section 6).

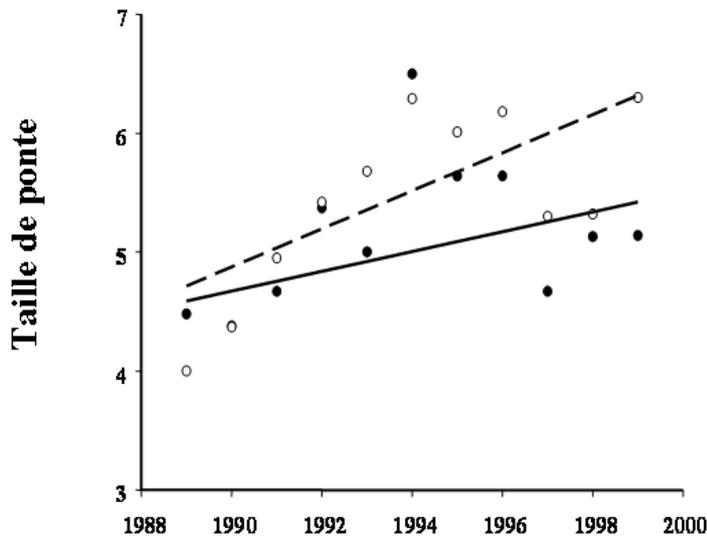


Figure 10. Augmentation de la taille de ponte au cours de la période d'étude chez les femelles linéaires (cercles pleins et ligne continue) et réticulées (cercles vides et ligne discontinue). L'interaction année x morphe n'est pas significative ($P=0,4143$).

6. Réchauffement et dispersion

Les mouvements de dispersion des individus conditionnent les réponses et le devenir des espèces face au réchauffement climatique (Simmons & Thomas, 2004; Thomas *et al.*, 2004; Massot *et al.*, (sous presse)). Elle a en effet de multiples implications à tous les niveaux d'organisation de l'individu à l'ensemble de l'aire de répartition des espèces :

- (i) la dispersion est un déterminant important de la vie et de la valeur sélective des **individus** (Clobert *et al.*, 2001).
- (ii) les flux d'individus qui émigrent et immigrent influencent le fonctionnement des **populations** tant pour la quantité (modification/régulation des densités) que la qualité (caractéristiques particulières des dispersants) des individus qui y sont présents (Clobert *et al.*, 2001; Møller & Merila, 2006). Depuis très récemment, il a également été mis en évidence que les dispersants peuvent être à l'origine de flux d'informations entre populations (Cote & Clobert, 2007a).
- (iii) la dispersion est le lien qui régit la dynamique des **métapopulations** (Hanski, 1999).
- (iv) la dispersion influe sur les possibilités d'**évolution** locale par ses conséquences sur les flux de gènes entre populations (Gaggiotti & Couvet, 2004; Hewitt & Nichols, 2005; Bridle & Vines, 2007). L'interdépendance entre le régime de dispersion et le niveau de densité conditionne également l'importance des

phénomènes de dérive génétique tout comme la colonisation de nouveaux habitats passent par des effets fondateurs répétés (Hewitt & Nichols, 2005).

- (v) les dispersants sont à la source de la colonisation des nouveaux habitats devenus favorables suite au réchauffement dans les marges froides des **aires de répartition** (Thomas *et al.*, 2001; Hill *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Root *et al.*, 2003; Hays *et al.*, 2005; Parmesan, 2005; Perry *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2005; Parmesan, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007), ce qui pourrait constituer le meilleur garant de la **survie des espèces** dans nombre de situations (Thomas *et al.*, 2004). De ce fait, une meilleure connaissance des processus liés à la dispersion est une nécessité pour les futures actions de conservation des espèces et des systèmes naturels (Lovejoy, 2005), ainsi que l'importance d'acquérir des données sur la dispersion dans le suivi des espèces (Da Fonseca *et al.*, 2005).

L'ensemble de ces points montre bien que la dispersion est un paramètre/processus incontournable quand on s'intéresse aux effets du changement climatique sur les espèces. Un grand atout de l'étude est donc sans aucun doute une grande accumulation de données, techniques et connaissances sur la dispersion chez le lézard vivipare (Massot *et al.*, 1992; Clobert *et al.*, 1994; Massot *et al.*, 1994; Sorci *et al.*, 1994; Ronce *et al.*, 1998; Massot & Clobert, 2000; Massot *et al.*, 2002; Meylan *et al.*, 2002; Le Galliard *et al.*, 2003; Meylan *et al.*, 2004; Le Galliard *et al.*, 2005; Aragon *et al.*, 2006a; Aragon *et al.*, 2006b; Aragon *et al.*, 2006c; Cote & Clobert, 2007a, b; Cote *et al.*, 2007; Massot *et al.*, (sous presse)).

Dans le cadre de l'étude des effets du réchauffement climatique sur les populations de lézards vivipares, on a vu de nombreux effets sans que j'observe de relation avec les niveaux de densité. Etant donné l'augmentation de la taille des pontes et l'absence de variation des taux de survie, on aurait pu s'attendre à une augmentation des densités. L'absence de cette réponse ne peut être expliquée que par une modification du régime de dispersion. Une première possibilité peut avoir été une augmentation du taux d'émigration. En début d'étude (année 1986-1988 pour 3 des 5 populations suivies sur le long-terme), j'ai montré la rareté de l'émigration dans nos populations d'étude, et ce même dans une situation de doublement artificiel de la densité (Massot *et al.*, 1992). Dans la mesure où les départs d'individus par émigration sont de toute façon inclus dans l'estimation des taux de survie, une augmentation du taux d'émigration ne peut être l'explication retenue. La deuxième possibilité de l'absence d'augmentation des densités peut avoir été une diminution du recrutement d'individus par l'immigration. L'absence d'explication locale de l'augmentation de la fréquence des morphes dorsaux réticulés dans les populations pourrait également impliquer l'immigration avec un recrutement différentiel des immigrants selon leur morphe dorsal.

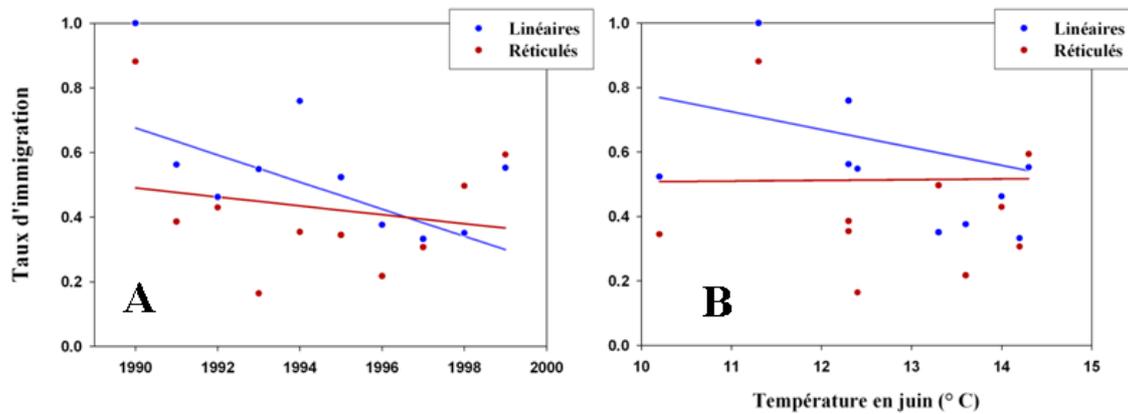


Figure 11. Variation des taux d'immigration des morphes dorsaux linéaires et réticulés selon l'année (A) et la température maximale journalière en juin (B).

Réduction du taux d'immigration populationnel

Globalement, le taux d'immigration des adultes dans la population a décliné au cours de la période d'étude ($P > 0,0001$), la variation interannuelle étant pour partie expliquée par les températures en août et juin ($P = 0,0050$). En moyenne, davantage de morphes linéaires sont recrutés, mais cette différence s'est estompée au cours de la période d'étude en parallèle avec l'élévation des températures en juin (Figures 11A et 11B). En regard de la forte diminution de la fréquence des morphes linéaires dans la population (Figure 8), l'impact de la décroissance du recrutement des morphes linéaires a pu avoir son effet magnifié par la conjonction de leur plus faible taille de ponte comparé aux morphes réticulés (Figure 10). Je suspecte fortement que le pattern de décroissance du recrutement de morphes linéaires ait touché de manière particulièrement importante le stade subadulte (i.e., 1 an) car l'augmentation de la fréquence des morphes réticulés à ce stade a été beaucoup plus forte que celle au stade juvénile et n'a pas été fonction d'un différentiel de survie des deux morphes (Lepetz, Massot & Clobert, en préparation). Les estimations de l'immigration ne sont malheureusement pas possibles pour des individus aussi jeunes, et seul le recours à la voie expérimentale pourra valider cet effet. La diminution du recrutement par l'immigration peut avoir été générée par une diminution des abondances dans les habitats sub-optimaux entourant les populations d'étude, une diminution spécifique de la fréquence des morphes linéaires ou/et une inhibition du comportement de dispersion.

Inhibition du comportement individuel de dispersion

Mes travaux sur le comportement individuel de dispersion ont montré la prépondérance de la dispersion juvénile quand on considère les déplacements effectués principalement à l'intérieur des populations (Massot, 1992; Clobert *et al.*, 1994). Ces déplacements ont potentiellement des conséquences sur les interactions sociales (notamment selon le degré de parenté), le système d'appariement, les flux géniques, l'épidémiologie et la répartition spatiale des individus au sein et aux marges des populations. J'ai pu montrer la dépendance de ces déplacements juvéniles à de nombreux facteurs pré- et post-nataux (Clobert *et al.*, 1994; Sorci *et al.*, 1994; Ronce *et al.*, 1998; Massot & Clobert, 2000; Massot *et al.*, 2002). Spécifiquement, la température durant la gestation est un des facteurs qui influe sur la dispersion du lézard vivipare (Massot *et al.*, 2002). Cet effet faisait qu'on pouvait s'attendre à un impact du réchauffement climatique sur le régime de dispersion.

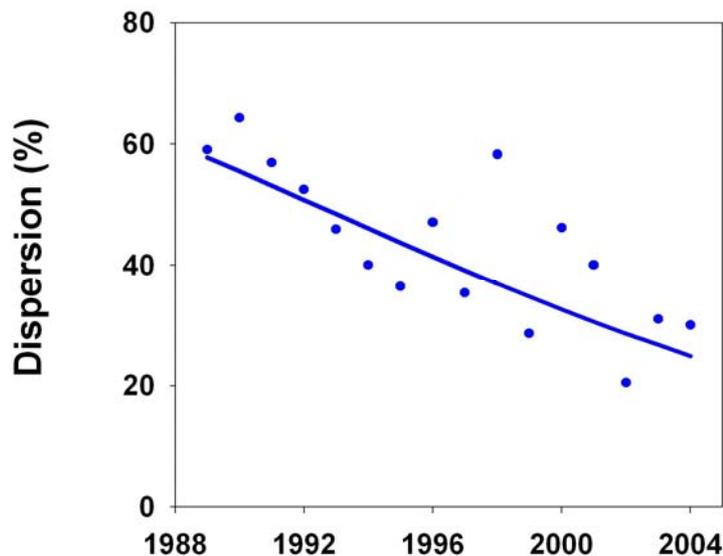


Figure 12. Diminution de la fraction de juvéniles dispersants (n=519) de 1989 à 2004.

Il a bien été observée une réponse de la dispersion juvénile, mais en plus avec une ampleur surprenante pour une série temporelle de seulement 16 années (Figure 12) (Massot *et al.*, (sous presse)). Le taux de dispersion initialement compris entre 50 et 60 % est maintenant proche de seulement 20 %. Cette véritable inhibition de la dispersion a touché indifféremment les jeunes mâles et femelles (années \times sexe: $P=0,9867$; sexe: $P=0,2030$; décroissance linéaire en fonction des années: $P<0,0001$).

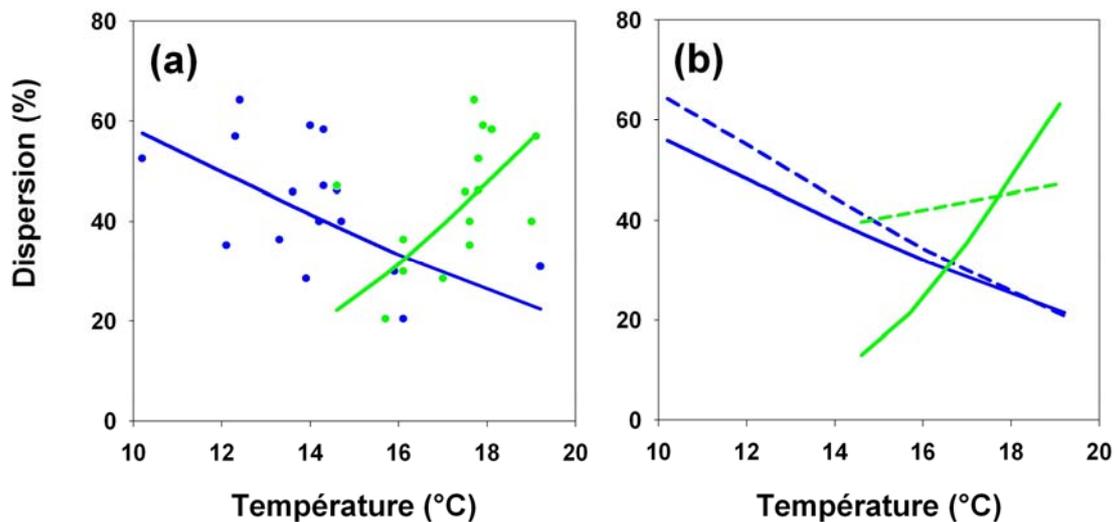


Figure 13. Relations entre la dispersion juvénile et les températures en Juin (en bleu) et Août (en vert). **(a)** Sur les 16 années d'étude, la dispersion a diminué avec l'augmentation de la température prénatale en Juin et augmenté en fonction de la température postnatale en Août. **(b)** La décroissance de la dispersion avec la température en Juin n'a pas été affecté par le nourrissage des mères (mères mieux nourries = lignes continues, mères peu nourries = lignes en tiretés) alors que l'augmentation de la dispersion avec la température en Août a été supprimée par un faible taux de nourrissage des mères.

L'analyse multivariée avec les températures a montré une absence de relation avec la température en Mai ($P=0,7570$), mais une forte corrélation négative avec la température en Juin (Figure 13a, $P<0,0001$) et une relation positive avec la température en Août (Figure 13a, $P=0,0233$). La décroissance de la dispersion apparaît ainsi liée (directement ou indirectement) à l'augmentation des températures en Juin, Juin étant le seul mois où les températures ont augmenté durant la période d'étude. L'opposition des relations selon les conditions prénatales (Juin) et postnatales (Août) rencontrées par les jeunes peut refléter l'interaction entre les conditions thermiques et d'autres facteurs (Massot *et al.*, 2002; Stenseth *et al.*, 2002; Genner *et al.*, 2004). Une expérimentation à long terme de 12 années sur le régime de nourrissage de femelles gestantes (Massot & Clobert, 2000) m'a permis de tester l'interaction avec la composante ressources alimentaires, un facteur particulièrement sensible au réchauffement climatique (Stenseth *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002; Genner *et al.*, 2004). Le régime de nourrissage des mères a affecté la dispersion de leurs jeunes, mais l'importance et la direction de cet effet a différé selon les années ($P=0,0002$) (Massot *et al.*, (sous presse)). Cette variation interannuelle a pour partie été expliquée par une interaction avec la température en Août ($P=0,0291$; Figure 13b): la dispersion a augmentée avec la température en Août pour les jeunes des mères les mieux nourries ($P<0,0001$), mais pas pour les jeunes des mères peu nourries ($P=0,6769$) (Massot *et al.*, (sous presse)). Il n'y a pas eu d'effet

d'interaction entre le nourrissage des mères et les températures en Mai ($P = 0,6723$) et Juin ($P = 0,6412$).

Ces résultats montrent à la fois une réponse globale d'une réduction très marquée de la dispersion juvénile parallèlement au réchauffement en Juin et une complexité liée aux déterminismes multiples de la dispersion (effets opposés des températures de Juin et Août, interaction température x disponibilité en nourriture). Le déterminisme multiple de la dispersion est prédit (Clobert *et al.*, 2001) et j'avais déjà eu l'occasion de clairement le montrer chez le lézard vivipare (Massot, 1992; Massot & Clobert, 2000; Massot *et al.*, 2002). Un autre élément de complexité est la non-linéarité extrême, i.e. l'inversion, de la réponse de la dispersion à la température entre Juin et Août. En dépit de cette complexité, l'effet prédominant du réchauffement n'en reste pas moins l'inhibition de la dispersion juvénile. Cette inhibition et la diminution du recrutement par l'immigration témoignent donc d'une réduction généralisée des mouvements dispersifs. Ceci contraste vraiment avec l'augmentation de la tendance dispersive par le réchauffement chez les très rares espèces où cela a été testé (Thomas *et al.*, 2001; Simmons & Thomas, 2004; Battisti *et al.*, 2006; Møller *et al.*, 2006). Elle remet notamment en cause une prédiction générale un peu rapide comme quoi le réchauffement climatique devrait conduire à une dispersion accrue des ectothermes (Walters *et al.*, 2006). Cette réduction marquée de la dispersion est d'autant plus inattendue chez le lézard vivipare du fait de son important succès colonisateur suite aux dernières glaciations, ce que reflète sa très vaste aire de répartition (Surget-Groba *et al.*, 2001). L'espèce pourrait en fait se faire piéger par le réchauffement actuel de par la très grande sensibilité de son comportement de dispersion aux fluctuations environnementales et à la nature adaptative probable de beaucoup de ses réponses (Kokko & Lopez-Sepulcre, 2006; Massot *et al.*, (sous presse)). L'augmentation encore modérée des températures pourrait pour l'instant correspondre à de bonnes conditions environnementales (effets positifs observés sur la valeur sélective) favorisant la philopatrie plutôt que la dispersion. Quelle qu'en soit la cause, l'inhibition de la dispersion est une menace majeure pour la persistance des espèces face à la poursuite du réchauffement climatique (Thomas *et al.*, 2004; Araujo *et al.*, 2006; Massot *et al.*, (sous presse)). Cette réponse qui pourrait avoir été adaptative face aux fluctuations habituelles des températures pourrait donc constituer un piège évolutif face à la rapidité et l'ampleur du réchauffement climatique actuel (Schlaepfer *et al.*, 2002; Kokko & Lopez-Sepulcre, 2006; Massot *et al.*, (sous presse)). A l'opposé, des résultats vont dans le sens d'un accroissement de la capacité dispersive d'espèces lors de phases climatiques d'expansion de leur aire géographique (Thomas *et al.*, 2001; Hewitt & Nichols, 2005). Bien que la généralité d'une telle réponse soit loin d'être acquise (Pimm, 2001), une explication à tout le moins surprenante de ces résultats serait que les organismes qui ont survécu à beaucoup de cycles climatiques conservent leur potentialité dispersive à répondre à de futurs cycles climatiques (Hewitt & Nichols, 2005). Ceci supposerait donc l'absence de sélection individuelle sur la dispersion durant les longues périodes de relative stabilité climatique, ce qu'il paraît difficile d'imaginer. Je pense qu'une

explication plus parcimonieuse est simplement que beaucoup d'espèces qui ont survécu à de nombreux cycles climatiques sont des espèces à forte capacité dispersive, que celle-ci soit due à une contrainte phylétique ou à des pressions de sélection individuelle habituelles pour ces espèces.

7. Synthèse

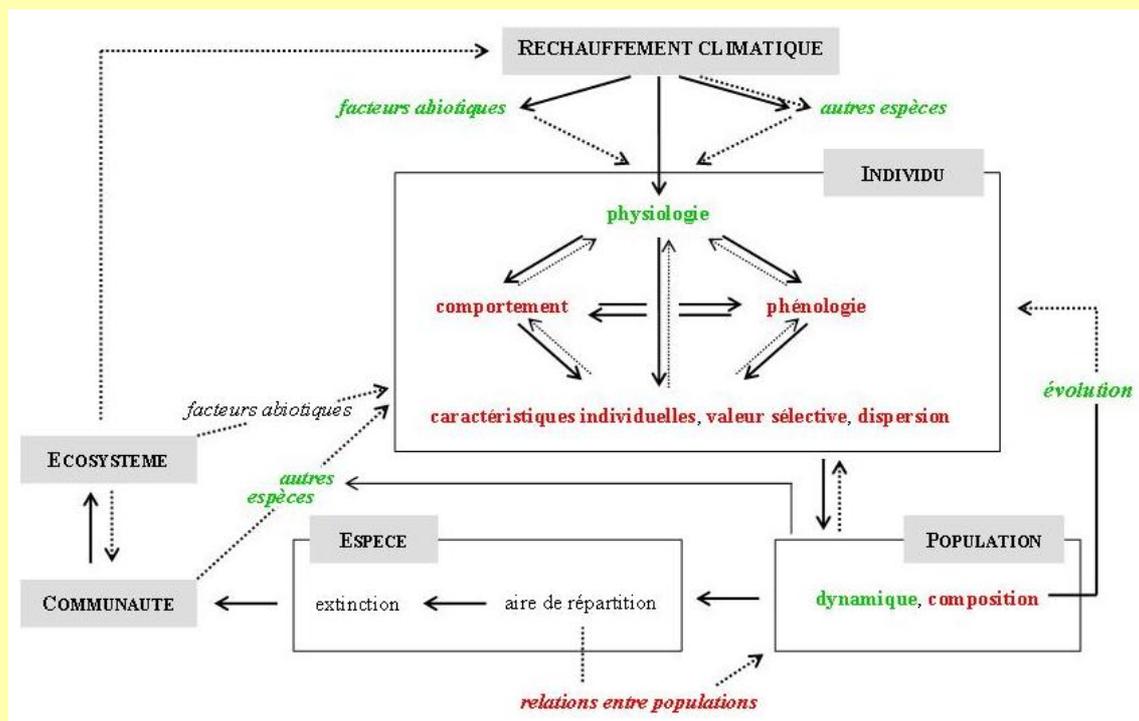
La grande majorité des constats des effets du réchauffement climatique sur les espèces concernent les décalages phénologiques et les modifications des limites d'aires de répartition géographiques. Ceci a le mérite de montrer clairement et simplement l'impact de cette perturbation anthropique planétaire sur les espèces (Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Parmesan, 2006; Rosenzweig *et al.*, 2007). Toutefois, ces deux aspects ne peuvent à eux seuls permettre de saisir, comprendre et prédire les effets du changement climatique sur les organismes (**Encadré 1**) (Winkler *et al.*, 2002; Adahl *et al.*, 2006; Ludwig *et al.*, 2006; Møller & Merila, 2006; Nilsson *et al.*, 2006; Saether *et al.*, 2006; Biro *et al.*, 2007). C'est tout l'intérêt de la présente étude sur le lézard vivipare que de prendre en compte le maximum d'aspects liant les effets individuels aux effets populationnels et métapopulationnels (**Encadré 7**).

L'**encadré 7** résume les altérations observées chez le lézard vivipare au cours de la série temporelle étudiée parallèlement au réchauffement climatique dans la zone d'étude (Figure 1), et avec la mise en évidence de relations avec la température au mois de juin (le seul mois de la saison d'activité du lézard qui ait augmenté durant la période d'étude). Comme on le voit, les modifications au réchauffement ont été très diverses et ont affecté des paramètres individuels et populationnels, tout comme les relations entre populations. Les effets individuels ont été une inhibition du comportement de dispersion, un avancement des dates de pontes, un accroissement de la taille corporelle des jeunes et des adultes, ainsi qu'un accroissement des tailles de ponte. A l'échelle de la population, il y a eu un changement marqué de sa composition correspondant à une augmentation spectaculaire de morphes aux patterns dorsaux réticulés. Les relations entre populations ont été affectées au travers d'une baisse du taux d'immigration. Dans la chaîne de modifications du réchauffement des individus à la métapopulation, il manque encore le test de modifications physiologiques et de possibles modifications évolutives. Ces aspects sont en cours d'étude (cf. section 8 sur les perspectives). Pour ce qui est la dynamique de la population d'étude, il n'est pour l'instant pas apparu de variation de la densité en relation avec le réchauffement climatique sur un des sites suivis sur le long terme, et les autres populations n'ont pas présenté de fluctuations notables (impression de terrain qui va être testée prochainement par des analyses). Les interactions avec les effets du réchauffement sur d'autres espèces et avec d'autres facteurs abiotiques font également l'objet d'études en cours de lancement (cf. section 8 sur les perspectives).

Encadré 7. Relations observées et étudiées chez le lézard vivipare en parallèle avec le réchauffement climatique dans la région d'étude (Mont-Lozère, Cévennes).

Sur la base de l'Encadré 1, les effets directs sont indiqués par les flèches pleines, les effets indirects et rétroactions sont indiqués par les flèches en pointillées.

Les relations qui ont été mises en évidence sont indiquées en rouge. Les autres aspects suivis (pas d'effets détectés, tests non encore effectués, suivis sur encore trop peu d'années, études sur le point d'être initiées) sont indiqués en vert.



Concernant la prise en compte d'un facteur abiotique majeur qui doit interagir avec le réchauffement climatique, un travail très récent a été conduit sur les influences de la température et des précipitations sur les caractéristiques et performances des jeunes (Marquis, Massot & Le Galliard, soumis). L'humidité est en effet clairement l'autre facteur climatique clé que l'on doit considérer face aux effets du réchauffement climatique (Araujo *et al.*, 2006; Jump *et al.*, 2006; Ibanez *et al.*, 2007). Chez le lézard vivipare, on sait notamment que l'activité, la croissance, la dispersion et la valeur sélective des jeunes sont très dépendantes de l'humidité, et ce souvent en interaction avec la température (Lorenzon *et al.*, 1999; Lorenzon *et al.*, 2001; Massot *et al.*, 2002). L'inféodation de cette espèce à des milieux humides fait aussi craindre les effets du réchauffement sur l'assèchement des habitats (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006). Cette importance de l'humidité a été confirmée par nos analyses récentes qui ont montré : (i) un accroissement de la survie juvénile avec des précipitations plus importantes durant le premier mois de vie ; (ii) les femelles ayant eu des précipitations plus importantes

durant la gestation produisent des jeunes plus petits mais avec une meilleure survie ; (iii) une fois adulte, les embryons femelles développés lors des années avec des précipitations plus importantes produisent moins de jeunes, mais des jeunes plus grands. De manière inattendue par rapport aux nombreux autres résultats observés, il n'a pas été ici mis en évidence d'effets de la température. Pour les influences climatiques avec des effets différés intergénérationnels (jusqu'à un effet grand-maternel), il a ainsi été montré une prédominance des effets liés aux précipitations.

Les paramètres moyens et globaux des populations ne reflètent qu'une partie des choses. Les réponses des populations peuvent passer par des modifications de leur composition (Møller & Merila, 2006). L'étude du lézard vivipare a ainsi montré une évolution de la variabilité intra-populationnelle au travers d'un changement très marqué dans la fréquence des morphes dorsaux (Figure 8), avec un rôle probablement prépondérant des processus de recrutement par immigration. On ne peut écarter la possibilité d'une évolution génétique sous-jacente (cf. la section 8 'Perspectives' pour le test d'une telle évolution), notamment en raison de la ressemblance de morphe dorsal entre mères et filles. Cette ressemblance pourrait toutefois n'être que le reflet d'un déterminisme environnemental prénatal lié à une caractéristique maternelle. La forte variabilité interannuelle dans les fréquences de morphes dorsaux chez les nouveau-nés témoigne de ce type de déterminisme purement environnemental. Une autre source de plasticité phénotypique qui a généré de la variabilité intra-populationnelle, et en relation avec des fluctuations annuelles de températures, a été montrée expérimentalement au travers de la réponse de la dispersion juvénile à la fréquence de nourrissage des mères (Figure 13b). Comme tout ceci l'illustre, les effets du réchauffement climatique sur les espèces touchent la variabilité intra-populationnelle, et pas seulement les paramètres populationnels moyens.

Si l'on considère les paramètres de valeur sélective testés (taille de ponte, survie) et un de ses déterminantes clés (taille corporelle), tout ce passe comme si le réchauffement climatique de la zone d'étude était assimilable à une succession de bonnes saisons d'activités avec des températures supérieures aux moyennes habituelles mais encore comprises dans la gamme favorable à l'espèce. Ce constat local en regard de la valeur sélective n'est toutefois qu'une facette des altérations du fonctionnement des populations par le réchauffement. Pour la compréhension des effets du réchauffement climatique, il est crucial de prendre en compte les processus métapopulationnels. Ainsi, une baisse de l'immigration comme observée ici ne peut pas être neutre quant au fonctionnement des populations. Pour nos sites d'étude, j'ai montré que l'immigration était le canal majeur de régulation densité-dépendante de l'effectif de mes populations (Massot *et al.*, 1992). Face à l'amélioration de la valeur sélective locale, ceci pourrait d'ailleurs expliquer au moins en partie la baisse du taux d'immigration. Toutefois, il est aussi possible que les habitats marginaux entourant les sites d'études aient réagi au réchauffement, et ce à l'image de la diversité et de la force des réponses des sites d'étude eux-mêmes. Si elle se confirme, la perte de la possibilité d'une régulation

densité-dépendante efficace des populations pourrait être une sérieuse menace pour les populations.

Si l'on considère le long terme et une large échelle spatiale, l'inhibition de la dispersion qui a été observée est un élément inquiétant car cela pourrait handicaper les possibilités de colonisation de nouveaux habitats. La capacité de colonisation est sans aucun doute la meilleure garantie des espèces pour persister face au réchauffement climatique (Thomas *et al.*, 2004). La 'meilleure' réponse des espèces qui ont la possibilité de modifier leur régime de dispersion serait ainsi d'augmenter leur taux de dispersion (Thomas *et al.*, 2001; Simmons & Thomas, 2004). Toutefois cette réponse optimale au réchauffement n'a a priori aucune raison d'être davantage présente que la pire des réponses qu'est une diminution du taux de dispersion. En effet, les espèces n'ont pas été soumises à sélection et pré-adaptées pour répondre à des perturbations globales et unidirectionnelles sur le long terme. Les adaptations ont été modelées par les fluctuations locales et usuelles de l'environnement, et ceci a été reconnu comme une source de pièges évolutifs face à des changements à larges échelles spatiales et temporelles comme le réchauffement climatique (Schlaepfer *et al.*, 2002).

Pour finir, la localisation des populations considérées est également un facteur important. La situation de confinement du lézard vivipare au sommet de massifs montagneux en marge chaude de l'aire de répartition condamne très probablement ces populations à l'extinction dans la perspective d'une poursuite du réchauffement au-delà de la gamme de tolérance de l'espèce ou en raison d'un assèchement trop prononcé des habitats (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006). Ce scénario peut être prédit pour de nombreuses autres espèces qui ont des populations aux basses latitudes confinées dans des refuges en altitude suite au dernier épisode de réchauffement climatique (Hill *et al.*, 2002). Parmi les vertébrés ectothermes du sud de l'Europe, le lézard vivipare a d'ailleurs été estimé comme l'une des espèces qui devrait présenter le plus fort déclin dans les prochaines décennies (Araujo *et al.*, 2006). Comme on le voit, l'estimation des paramètres de la valeur sélective locale est insuffisante pour prédire le devenir des espèces face au réchauffement climatique. Bien entendu, l'inverse est aussi vrai avec des prédictions qui peuvent être erronées du fait de l'ignorance de mécanismes populationnels modulant les probabilités d'extinction et de colonisation (Massot *et al.*, (sous presse)). Les deux types d'approches sont ainsi à considérer comme complémentaires (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006).

8. Perspectives

Il me semble que nombre de scientifiques et décideurs scientifiques se contentent de visions beaucoup trop simplistes quant aux effets du changement climatique sur les espèces. Il est certes vrai, général et observé que des conditions thermiques moins rigoureuses avancent les activités printanières de nombreuses espèces, que des espèces peuvent coloniser des habitats devenus compatibles avec leur tolérance thermique, et

que les espèces les plus mobiles soient davantage capables de coloniser de nouveaux habitats. Faut-il continuer de multiplier le nombre d'exemples de ces effets assez évidents en incitant les chercheurs à faire du multispécifique à tout prix au dépend d'études plus en profondeur (malgré l'avis de certains responsables bailleurs de fonds, il y a ici un trade-off certain entre le nombre d'espèces étudiées et le nombre de paramètres pris en compte). Il a bien sûr été naturel et indispensable que la vérification des prédictions les plus évidentes ait été faite dans la première phase des études pour mesurer l'impact du changement climatique actuel. Cela a également eu le mérite d'alerter très rapidement et efficacement (simplicité des effets) l'opinion scientifique, politique et publique sur les menaces pesant sur les organismes vivants. Cette étape du constat étant je pense franchie, il devient maintenant vraiment prioritaire d'aller plus en profondeur dans l'ensemble des mécanismes impliqués comme le soulignent de nombreuses publications récentes (Adahl *et al.*, 2006; Ludwig *et al.*, 2006; Møller & Merila, 2006; Nilsson *et al.*, 2006; Parmesan, 2006; Saether *et al.*, 2006; Biro *et al.*, 2007; Sutherst *et al.*, 2007). Ceci permettra de préciser l'ampleur et les modalités des altérations futures sur les espèces et les systèmes naturels, et pour tenter de les minimiser au tant qu'il sera possible. La prise en compte volontariste de l'inévitable complexité des réponses au réchauffement passe notamment par les points suivants :

- La séquence des effets ne s'arrête pas au simple couplage d'un paramètre donné à la température mais peut souvent correspondre à un enchaînement en cascade (Both *et al.*, 2006; Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006; Raffel *et al.*, 2006; Biro *et al.*, 2007; Cleland *et al.*, 2007; Portner & Knust, 2007; Wang & Overgaard, 2007) qu'il est intéressant de connaître pour bien comprendre les effets observés.
- Les interactions entre des facteurs clefs sont inévitables dans nombre de situations (Harrington *et al.*, 1999; Brown *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 2002; Jiang & Kulczycki, 2004; Stenseth *et al.*, 2004; Parmesan, 2006; Hone & Clutton-Brock, 2007; Ibanez *et al.*, 2007; Suttle *et al.*, 2007; Wilmers *et al.*, 2007; Massot *et al.*, (sous presse)).
- Tester les changements de variance plutôt que seulement ceux des moyennes est souhaitable pour bien comprendre les effets du changement climatique (Winkler *et al.*, 2002; Jonzen *et al.*, 2007).
- L'étude des mécanismes peut révéler qu'une réponse donnée peut résulter de mécanismes différents (Møller & Merila, 2006).
- Les effets peuvent être différés et s'exprimer aux travers d'effets cohortes (Stenseth *et al.*, 2002) (Marquis, Massot & Le Galliard, soumis).
- Ne pas s'arrêter à la mesure des fluctuations d'abondance des populations, mais tester leurs modifications possibles de composition (Møller & Merila, 2006). Du fait que des types d'individus différents peuvent être affectés différemment par le réchauffement (Schiegg *et al.*, 2002; Stenseth *et al.*, 2002), ceci pourrait générer des dynamiques non linéaires (cf. les 2 points qui suivent).

- La non-linéarité qui est probable dans de nombreuses réponses (Stenseth & Mysterud, 2002; Stenseth *et al.*, 2002; Julliard *et al.*, 2004; Stenseth *et al.*, 2004; Ibanez *et al.*, 2007; Kullman, 2007; Massot *et al.*, (sous presse)) doit inciter à la prudence dans les extrapolations.

- La non-équivalence entre effets à court et long terme (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006; Suttle *et al.*, 2007) ne doit plus être ignorée comme actuellement où l'on assimile assez automatiquement les réponses actuelles à un réchauffement encore modéré à ce que seront des réponses dans les décennies à venir.

Physiologie

Les effets directs des variations de températures sur les organismes trouvent leur origine dans des modifications physiologiques (Clarke, 2003) (**Encadré 1**). La cascade d'effets d'une seule modification physiologique peut être vraiment importante (Clarke, 2003; Portner & Knust, 2007; Wang & Overgaard, 2007) et donner des éléments de compréhension sur les effets du réchauffement climatique (Humphries *et al.*, 2002; Clarke, 2003; Raffel *et al.*, 2006; Portner & Knust, 2007; Wang & Overgaard, 2007). Depuis 2004, nous avons donc commencé à prendre des mesures de paramètres physiologiques (S. Meylan, L. Montes, J. Cubo-Garcia). Ces paramètres concernent trois aspects critiques des organismes puisque nos mesures ont porté sur le métabolisme, des niveaux hormonaux et le système immunitaire. Pour des raisons logistiques, ces mesures ne seront effectuées que certaines années, mais cela devrait être suffisant pour mesurer des changements sur le long terme et les corrélations avec les paramètres continuellement suivis de nos populations. Il faut également signaler que des mesures liées aux tolérances thermiques du lézard vivipare ont également faites par V. Lepetz, O. Lourdais, X. Bonnet et J. Clobert.

Phénologie

La modification des dates des activités saisonnières est une des principales réponses des espèces au réchauffement climatique (Sims *et al.*, 2001; Walther *et al.*, 2002; Huppopp & Huppopp, 2003; Root *et al.*, 2003; Both *et al.*, 2004; Nussey *et al.*, 2005; Root & Hughes, 2005; Dunn, 2006; Lehikoinen *et al.*, 2006; Menzel *et al.*, 2006; Parmesan, 2006; Cleland *et al.*, 2007; MacMynowski *et al.*, 2007; Rosenzweig *et al.*, 2007). C'est également le cas dans mes populations d'études où les dates de ponte ont été fortement avancées (Figures 3). Je me propose donc d'en étudier les conséquences (relations avec les autres traits d'histoire de vie et les composantes de la valeur sélective) et les modalités (variabilité inter-individuelle, variabilité inter-habitat). Peu d'études sur les effets du réchauffement climatique sur la phénologie ont été poussées au point de tester les conséquences de ces changements sur la valeur sélectives des individus. Les deux

études phares sur cet aspect ont été faites sur des vertébrés endothermes, une sur des mammifères (Reale *et al.*, 2003) et une sur des oiseaux (Nussey *et al.*, 2005). Mes résultats donneront donc un exemple sur les conséquences de l'avancement des dates de pontes chez un vertébré ectotherme.

Evolution génétique

Les altérations du fonctionnement des populations par le changement climatique peuvent conduire à des modifications génétiques (sélection, dérive, perte de diversité). Malgré la prédiction que les évolutions génétiques puissent être communes (Hewitt & Nichols, 2005; Thomas, 2005), seuls quelques rares exemples ont pour l'instant été dans le sens d'évolutions génétiques en réponse au réchauffement (Reale *et al.*, 2003; Nussey *et al.*, 2005; Umina *et al.*, 2005; Balanya *et al.*, 2006), mais cela reste encore peu testé. L'analyse des échantillons que j'ai collecté depuis 1990 sur tous les individus capturés sur mon terrain d'étude principal (sites ZDE et ZFD) va permettre d'examiner de telles réponses. L'analyse de ces très nombreux échantillons est sur le point d'être mise à jour (travail avec M. Richard, P. Federici, D. Laloi et J. Clobert). Ce type de données dans des séries temporelles est bien sûr d'un très grand intérêt (Hoffmann & Daborn, 2007), notamment quand il est complété par des données écologiques (Pulido & Berthold, 2006).

La modification des flux dispersifs, des composantes de valeurs sélectives et de la composition des populations que j'ai constaté pourrait avoir été accompagnée par une évolution génétique. Si les évolutions génétiques pourraient être assez fréquentes (Hewitt & Nichols, 2005; Thomas, 2005), l'évolution spécifique d'adaptations à des températures plus élevées pourrait être marginale et ne jouer qu'un rôle secondaire dans les réponses des espèces au changement climatique (Parmesan, 2006). Etant donné la rareté des observations sur ce sujet, il est important de tester de telles évolutions génétiques et d'en examiner leurs implications adaptatives. Si les changements que j'ai observé dans mes populations ont été assez importants pour générer une évolution génétique, je m'attends à constater une diminution de diversité génétique (pression de sélection unidirectionnelle, baisse du taux d'immigration, diminution drastique des morphes dorsaux linéaires).

Nous allons être en mesure de tester les effets sur le polymorphisme génétique, le degré d'apparentement local et le système de reproduction (taux de multipaternité et de polygynie). Le réchauffement climatique peut affecter le système de reproduction des espèces (Spottiswoode *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2007), mais encore trop peu de choses ont pour l'instant été faites sur ce sujet (Twiss *et al.*, 2007).

Il est aussi projeté de compléter cette étude génétique par des analyses sur les pressions de sélection que les fluctuations de températures font peser sur les paramètres d'histoire de vie dans nos populations (taille corporelle, corpulence, date de ponte,

morphotypes de coloration). Ces analyses seront faites autant sur les probabilités de survie que sur les performances de reproduction.

Des projets expérimentaux sont aussi envisagés pour la réalisation de croisements contrôlés afin de tester les déterminismes génétiques des paramètres qui ont d'ors et déjà répondu au réchauffement climatiques dans nos populations.

Etude multispécifique

Par souci de tester des hypothèses et processus sur des espèces différentes, il est intéressant de développer des études communes sur plusieurs espèces. Sous l'impulsion de Jean Clobert (ANR Blanche « Vers un nouveau fonctionnement des métapopulations », avec J Clobert (SBEX - USR 2936), M Massot (UMR 7625), M Baguette (UMR 7179), X Bonnet (CEBC CNRS), L Abbadie (BIOEMCO - UMR 7618) ; projet CLIMPEX encore en attente de financements propres), nous mettons ainsi en place un suivi démographique, physiologique, comportemental et génétique de trois espèces sur un gradient altitudinal (**Encadré 4**). Une manipulation expérimentale d'un couple prédateur-proie dans une métapopulation soumise à un gradient de température/humidité est également en cours de lancement (cf. ci-après). Les modèles biologiques choisis en plus du lézard vivipare sont la piéride du navet (M. Baguette, S. Salmon) et la grenouille rousse. Ces trois espèces d'ectothermes sont particulièrement favorables à une telle étude car elles sont connues pour leur facilité d'étude sur les multiples aspects envisagés. De plus, la grande motivation de cette étude multispécifique est de travailler sur des espèces liées par des relations trophiques (couples proies-prédateurs papillon-lézard et lézard-grenouille rousse, couple compétiteur lézard-grenouille rousse). Pour aller encore plus loin sur cet aspect, des échantillons seront également collectés sur les lézards afin de comparer les signatures isotopiques liées à leurs sources alimentaires (L. Abbadie, M. Sebilo). Ceci sera fait autant sur les sites du Mont Lozère que sur les populations du suivi sur le gradient d'altitude.

Expérimentations

La carence d'études expérimentales des effets populationnels du réchauffement climatique fait qu'il est souvent difficile de déterminer si un effet est direct, indirect ou simplement non causal (Kokko & Lopez-Sepulcre, 2006; Møller & Merila, 2006). Ce manque d'expérimentations est donc une limitation majeure dans l'établissement des projections sur les conséquences futures du réchauffement climatique. D'assez nombreuses expérimentations déjà réalisées ont montré tout leur intérêt (Etterson & Shaw, 2001; Cleland *et al.*, 2006; Walker *et al.*, 2006; Andrew & Hughes, 2007; Biro *et al.*, 2007; Danby & Hik, 2007; Mora *et al.*, 2007; Rinnan *et al.*, 2007; Suttle *et al.*, 2007; Van Doorslaer *et al.*, 2007), mais bien peu s'intéressent à l'échelle

populationnelle qui est critique pour la compréhension des mécanismes impliqués dans les réponses au changement climatique. Les expérimentations sur les effets du réchauffement climatique sont également plus qu'exceptionnelles chez les vertébrés (Biro *et al.*, 2007).

De telles expérimentations à échelle populationnelle sur des populations artificielles de lézards vivipares vont être développées dans le cadre des stations expérimentales de Moulis (conditions thermiques et hydriques contrôlées : J. Clobert) et de Foljuif (manipulation de la structure par taille des populations : J.-F. Le Galliard). Les expérimentations à la station expérimentale de Moulis (Ariège) porteront aussi sur le la piéride du navet (M. Baguette, S. Salmon) et seront réalisées dans 48 enclos de 100 m² (inter-connectés par des corridors de 20 m pour un contrôle facilité de la dispersion). Chaque enclos pourra recevoir des populations expérimentales de 30-50 lézards et 40 papillons.

Prédictions face à la poursuite du réchauffement climatique

Dans la perspective de la poursuite du réchauffement climatique qui est prédite (Wigley, 2005; Solomon *et al.*, 2007), la phase 'succession de bonnes saisons d'activités' constatée pour les paramètres locaux de valeur sélective ne peut pas permettre de conclure que le réchauffement est favorable aux populations de lézards vivipares. En effet, ces effets ne pourront être suivis que par une dégradation de la valeur sélective lorsque les températures arriveront à la limite supérieure de tolérance de l'espèce pour des aspects clefs de sa biologie (Portner & Knust, 2007; Wang & Overgaard, 2007). Cette non-linéarité des réponses des espèces par effet de seuil (Stenseth & Mysterud, 2002; Stenseth *et al.*, 2002) peut être très largement prédite pour les espèces qui n'ont pas déjà été soumises aux effets négatifs du réchauffement. De par les réponses 'positives' constatées ici et les prédictions de la poursuite du réchauffement, je m'attends ainsi à l'inversion des effets du réchauffement sur la taille corporelle, la survie et la taille de ponte dans la période à venir. Ceci d'autant plus que le risque d'un assèchement des habitats humides du lézard vivipare est à craindre (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006). Outre ces effets abiotiques, l'altération du fonctionnement des populations via son régime de dispersion et sa composition est également à même d'amener des effets différés qui influenceront sur le devenir des populations.

Sur le long terme, et comme précédemment évoqué, l'inhibition de la dispersion pourrait se révéler un piège évolutif pour l'espèce. Dans le cas de mes populations du sud de la France, il faut encore y ajouter le piège biogéographique par la situation d'isolement des populations des massifs montagneux (Hill *et al.*, 2002)). Dans les populations de plaine plus au nord de l'aire de répartition, la menace du piège évolutif sera aggravée par la fragmentation anthropique des habitats naturels (Root *et al.*, 2003; Travis, 2003; Hannah *et al.*, 2005; Lovejoy, 2005).

La biologie de la conservation face au réchauffement climatique

La biologie de la conservation est bien sûr au cœur des problématiques des études sur les conséquences du changement climatique. Les recherches sur ce thème ont un premier objectif sociétal qui est d'alerter des conséquences du réchauffement sur le devenir des espèces, des systèmes naturels et de l'ensemble de la biosphère afin d'éviter que le réchauffement ne devienne tel que pas grand-chose ne pourra être fait pour y remédier un tant soit peu. Si cette extrémité est évitée, cette sensibilisation pourra alors certainement faciliter les actions de conservation. Le deuxième objectif des recherches est d'acquérir des connaissances en vue d'adopter les stratégies de conservation les plus optimales.

Dans la pratique, les actions actuelles de conservation ne prennent pas encore en compte les effets du réchauffement climatique (Lovejoy, 2005; Bohning-Gaese & Lemoine, 2006; Battin *et al.*, 2007). Pour l'instant, il y a principalement eu des projections sur l'évolution de la biodiversité dans des aires protégées qui ont montré des situations contrastées avec soit une prédominance des extinctions (Erasmus *et al.*, 2002), soit un problème majeur dû à l'arrivée massive d'espèces nouvelles (Burns *et al.*, 2003). Les pratiques de biologie de la conservation doivent changer et de nouvelles stratégies de conservation sont ainsi proposées (Da Fonseca *et al.*, 2005; Hannah & Hansen, 2005; Hannah *et al.*, 2005; Hannah & Salm, 2005; Lovejoy, 2005; McLachlan *et al.*, 2007). Elles visent principalement à assurer le déplacement des espèces à des latitudes plus élevées, principalement par des actions sur les habitats anthropisés et non actuellement protégés (Da Fonseca *et al.*, 2005), mais aussi par un changement important des pratiques au sein des aires protégées (Hannah & Salm, 2005). Les nouvelles stratégies de conservation ne seront pas faciles à mettre en place de par les problèmes pratiques qu'elles posent. Maintenir ou restaurer une connectivité entre des habitats naturels sur de larges régions géographiques va très certainement se heurter à de plus nombreux conflits d'intérêts (Erasmus *et al.*, 2002; Bohning-Gaese & Lemoine, 2006) et demander de surmonter d'importantes contraintes de coordination (Da Fonseca *et al.*, 2005)). Les conséquences imprévisibles de la modification des communautés et leur instabilité attendue (Hannah *et al.*, 2005), ainsi que les contraintes conflictuelles pour le devenir d'espèces variées, ne faciliteront pas non plus les décisions des gestionnaires. D'une manière générale, on peut tout de même souligner que la poursuite des efforts contre la fragmentation des habitats et les effets des espèces invasives reste prioritaire car la synergie de ces effets avec ceux du changement climatique doit absolument être minimisée au maximum (Da Fonseca *et al.*, 2005; Lovejoy, 2005). Ceci ne doit bien sûr pas éluder le fait que le manque de connaissances sur les effets du réchauffement sera toujours un frein à l'efficacité des actions de conservation. Ce point est particulièrement illustré par l'inhibition de la dispersion par le réchauffement chez le lézard vivipare : entreprendre des actions de création de corridors dans de tels cas ne serait pas optimal.

Conclusion

Mon message principal pour l'étude des effets du réchauffement climatiques sur les espèces est qu'il est primordial de progresser plus en profondeur dans l'ensemble des mécanismes impliqués afin de préciser l'ampleur et les modalités des altérations futures, et pour tenter de les minimiser au tant qu'il sera possible. Cette étude des mécanismes passe nécessairement par la cascade d'effets individuels et populationnels, ce qui veut dire que l'étude des effets sur la biodiversité n'est pas le domaine réservé des approches multispécifiques. La nécessité de généralisation sur de nombreuses espèces pour des études mécanistiques passe en fait par le soutien de nombreuses études monospécifiques. Une telle démarche appuiera la nécessité de prendre en compte un minimum de complexité des réponses au réchauffement sans lequel les connaissances ne pourront guère progresser. Je suis convaincu que de grandes avancées dans ce sens pourraient être faites par une plus grande place de l'écologie intégrative dans les études à long terme. La validation et l'exploration de nombreuses hypothèses issues de l'ensemble des études corrélatives réclament aussi un recours bien plus fréquent aux expérimentations.

Références citées

- Adahl, E., Lundberg, P. & Jonzen, N. 2006. From climate change to population change: the need to consider annual life cycles. *Global Change Biology*, **12**, 1627-1633.
- Adolph, S. C. & Porter, W. P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist*, **142**, 273-295.
- Ahola, M. P., Laaksonen, T., Eeva, T. & Lehikoinen, E. 2007. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 1045-1052.
- Andrew, N. R. & Hughes, L. 2007. Potential host colonization by insect herbivores in a warmer climate: a transplant experiment. *Global Change Biology*, **13**, 1539-1549.
- Aragon, P., Clobert, J. & Massot, M. 2006a. Individual dispersal status influences space use of conspecific residents in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 430-438.
- Aragon, P., Massot, M., Gasparini, J. & Clobert, J. 2006b. Socially acquired information from chemical cues in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Animal Behaviour*, **72**, 965-974.
- Aragon, P., Meylan, S. & Clobert, J. 2006c. Dispersal status-dependent response to the social environment in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*, **20**, 900-907.
- Araujo, M. B., Thuiller, W. & Pearson, R. G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712-1728.

- Avery, R. A., Bedford, J. D. & Newcombe, C. P. 1982. The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperate diurnal basker. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**, 261-267.
- Balanya, J., Oller, J. M., Huey, R. B., Gilchrist, G. W. & Serra, L. 2006. Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. *Science*, **313**, 1773-1775.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411**, 183-186.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 2111-2116.
- Battin, J., Wiley, M. W., Ruckelshaus, M. H., Palmer, R. N., Korb, E., Bartz, K. K. & Imaki, H. 2007. Projected impacts of climate change on salmon habitat restoration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 6720-6725.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E. & Larsson, S. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, **12**, 662-671.
- Biro, P. A., Post, J. R. & Booth, D. J. 2007. Mechanisms for climate-induced mortality of fish populations in whole-lake experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 9715-9719.
- Blaustein, A. R. & Dobson, A. 2006. Extinctions: A message from the frogs. *Nature*, **439**, 143-144.
- Bohning-Gaese, K. & Lemoine, N. 2006. Importance of climate change for the ranges, communities and conservation of birds. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 211-236: Elsevier Academic Press.
- Bosch, J., Carrascal, L. M., Duran, L., Walker, S. & Fisher, M. C. 2007. Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of Central Spain; is there a link? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 253-260.
- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E. V., Jarvinen, A., Metcalfe, N. B., Nyholm, N. E. I., Potti, J., Ravussin, P. A., Sanz, J. J., Silverin, B., Slater, F. M., Sokolov, L. V., Torok, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H. & Visser, M. E. 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, 1657-1662.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M. & Visser, M. E. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, **441**, 81-83.

- Bridle, J. R. & Vines, T. H. 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 140-147.
- Brodie, E. D., III. 1992. Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution*, **46**, 1284-1298.
- Brown, J., Whitham, T., Ernest, S. & Gehring, C. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science*, **293**, 643-650.
- Burns, C. E., Johnston, K. M. & Schmitz, O. J. 2003. Global climate change and mammalian species diversity in US national parks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 11474-11477.
- Chamaillé-Jammes, S., Massot, M., Aragon, P. & Clobert, J. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*, **12**, 392-402.
- Chapin, F. S., Sturm, M., Serreze, M. C., McFadden, J. P., Key, J. R., Lloyd, A. H., McGuire, A. D., Rupp, T. S., Lynch, A. H., Schimel, J. P., Beringer, J., Chapman, W. L., Epstein, H. E., Euskirchen, E. S., Hinzman, L. D., Jia, G., Ping, C. L., Tape, K. D., Thompson, C. D. C., Walker, D. A. & Welker, J. M. 2005. Role of land-surface changes in Arctic summer warming. *Science*, **310**, 657-660.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogee, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A. D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J. M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J. F., Sanz, M. J., Schulze, E. D., Vesala, T. & Valentini, R. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529-533.
- Clarke, A. 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 573-581.
- Cleland, E. E., Chiariello, N. R., Loarie, S. R., Mooney, H. A. & Field, C. B. 2006. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 13740-13744.
- Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A. & Schwartz, M. D. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 357-365.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A. & Nichols, J. D. 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press.
- Clobert, J., Massot, M., Lecomte, J., Sorci, G., de Fraipont, M. & Barbault, R. 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study. In: *Lizard ecology: historical and experimental perspectives* (Ed. by Vitt, L. J. & Pianka, R.), pp. 183-206. Princeton: Princeton University Press.

- Cote, J. & Clobert, J. 2007a. Social information and emigration: lessons from immigrants. *Ecology Letters*, **10**, 411-417.
- Cote, J. & Clobert, J. 2007b. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 383-390.
- Cote, J., Clobert, J. & Fitze, P. S. 2007. Mother-offspring competition promotes colonisation success. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **104**, 9703-9708.
- Coulson, T., Milner-Gulland, E. J. & Clutton-Brock, T. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**, 1771-1779.
- Da Fonseca, G. A. B., Sechrest, W. & Oglethorpe, J. 2005. Managing the Matrix. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 346-358. New Haven: Yale University Press.
- Danby, R. K. & Hik, D. S. 2007. Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology*, **13**, 437-451.
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B. & Wood, S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**, 783-786.
- Davis, M. & Shaw, R. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673-679.
- Dunn, P. 2006. Breeding dates and reproductive performance. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 69-87: Elsevier Academic Press.
- Edwards, M. & Richardson, A. J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881-884.
- Erasmus, B. F. N., Van Jaarsveld, A. S., Chown, S. L., Kshatriya, M. & Wessels, K. J. 2002. Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology*, **8**, 679-693.
- Etterson, J. R. & Shaw, R. 2001. Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*, **294**, 151-154.
- Gaggiotti, O. E. & Couvet, D. 2004. Genetic structure in heterogenous environments. In: *Evolutionary Conservation Biology* (Ed. by Ferriere, R., Dieckmann, U. & Couvet, D.), pp. 229-243. Cambridge: Cambridge University Press.
- Genner, M. J., Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Southward, A. J., Henderson, P. A. & Hawkins, S. J. 2004. Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, 655-661.

- Grosbois, V. & Thompson, P. M. 2005. North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos*, **109**, 273-290.
- Halkka, A., Halkka, L., Halkka, O., Roukka, K. & Pokki, J. 2006. Lagged effects of North Atlantic Oscillation on spittlebug *Philaenus spumarius* (Homoptera) abundance and survival. *Global Change Biology*, **12**, 2250-2262.
- Hannah, L. & Hansen, L. 2005. Designing Landscapes and Seascapes for Change. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 329-341. New Haven: Yale University Press.
- Hannah, L., Lovejoy, T. E. & Schneider, S. H. 2005. Biodiversity and Climate Change in Context. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 3-14. New Haven: Yale University Press.
- Hannah, L. & Salm, R. 2005. Protected Areas Management in a Changing Climate. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 363-371. New Haven: Yale University Press.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Harrington, R., Woiwod, I. & Sparks, T. 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 146-150.
- Harrison, R. D. 2000. Repercussions of El Nino: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**, 911-915.
- Harvell, C., Mitchell, C., Ward, J., Altizer, S., Dobson, A., Ostfeld, R. & Samuel, M. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, **296**, 2158-2162.
- Hays, G. C., Richardson, A. J. & Robinson, C. 2005. Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 337-344.
- Hewitt, G. M. & Nichols, R. A. 2005. Genetic and Evolutionary Impacts of Climate Change. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 176-192. New Haven: Yale University Press.
- Hill, J. K., Thomas, C. D., Fox, R., Telfer, M. G., Willis, S. G., Asher, J. & Huntley, B. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**, 2163-2171.
- Hoffmann, A. A. & Daborn, P. J. 2007. Towards genetic markers in animal populations as biomonitors for human-induced environmental change. *Ecology Letters*, **10**, 63-76.
- Hone, J. & Clutton-Brock, T. H. 2007. Climate, food, density and wildlife population growth rate. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 361-367.

- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia* (Ed. by Gans, C. & Pough, F. H.), pp. 25-91. London: Academic Press.
- Hughes, C. L., Hill, J. K. & Dytham, C. 2003. Evolutionary trade-offs between reproduction and dispersal in populations at expanding range boundaries. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, S147-S150.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56-61.
- Humphries, M. M., Thomas, D. W. & Speakman, J. R. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, **418**, 313-316.
- Huppopp, O. & Huppopp, K. 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 233-240.
- Ibanez, I., Clark, J. S., LaDeau, S. & Lambers, J. H. R. 2007. Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. *Ecological Monographs*, **77**, 163-177.
- Jiang, L. & Kulczycki, A. 2004. Competition, predation and species responses to environmental change. *Oikos*, **106**, 217-224.
- Jonzen, N., Hedenstrom, A. & Lundberg, P. 2007. Climate change and the optimal arrival of migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 269-274.
- Julliard, R., Jiguet, F. & Couvet, D. 2004. Evidence for the impact of global warming on the long-term population dynamics of common birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, S490-S492.
- Jump, A. S., Hunt, J. M. & Penuelas, J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, **12**, 2163-2174.
- Kerr, R. A. 2004. Climate change - Three degrees of consensus. *Science*, **305**, 932-934.
- Koh, L. P., Dunn, R. R., Sodhi, N. S., Colwell, R. K., Proctor, H. C. & Smith, V. S. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, **305**, 1632-1634.
- Kokko, H. & Lopez-Sepulcre, A. 2006. From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. *Science*, **313**, 789-791.
- Kullman, L. 2007. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology*, **95**, 41-52.

- Kwiatkowski, M. A. & Sullivan, B. K. 2002. Geographic variation in sexual selection among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (=ater). *Evolution*, **56**, 2039-2051.
- Lafferty, K. D., Porter, J. & Ford, S. E. 2004. Are diseases increasing in the ocean? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **35**, 31-54.
- Le Galliard, J. F., Ferrière, R. & Clobert, J. 2003. Mother-offspring interactions affect natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 1163-1169.
- Le Galliard, J. F., Ferrière, R. & Clobert, J. 2005. Effect of patch occupancy on immigration in the common lizard. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 241-249.
- Lehikoinen, E., Sparks, T. H. & Zalakevicius, M. 2006. Arrival and departure dates. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 1-31: Elsevier Academic Press.
- Lorenzon, P., Clobert, J. & Massot, M. 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution*, **55**, 392-404.
- Lorenzon, P., Clobert, J., Oppliger, A. & John-Alder, H. 1999. Effect of water constraint on growth rate, activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia*, **118**, 423-430.
- Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X., Guillon, M. & Naulleau, G. 2004. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, **104**, 551-560.
- Lovejoy, T. E. 2005. Conservation with a Changing Climate. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 325-328. New Haven: Yale University Press.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Linden, H., Lindstrom, J. & Siitari, H. 2006. Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 2009-2016.
- MacMynowski, D. P., Root, T. L., Ballard, G. & G.R., G. 2007. Changes in spring arrival of Nearctic-Neotropical migrants attributed to multiscalar climate. *Global Change Biology*, **13**, 2239-2251.
- Massot, M. 1992. Déterminisme de la dispersion chez le lézard vivipare. pp. 222. Paris: Université de Paris XI.
- Massot, M. & Clobert, J. 2000. Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**, 707-719.
- Massot, M., Clobert, J. & Ferrière, R. (sous presse). Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*.

- Massot, M., Clobert, J., Lecomte, J. & Barbault, R. 1994. Incumbent Advantage in Common Lizards and Their Colonizing Ability. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 431-440.
- Massot, M., Clobert, J., Lorenzon, P. & Rossi, J. M. 2002. Condition-dependent dispersal and ontogeny of the dispersal behaviour: an experimental approach. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 253-261.
- Massot, M., Clobert, J., Pilorge, T., Lecomte, J. & Barbault, R. 1992. Density Dependence in the Common Lizard - Demographic Consequences of a Density Manipulation. *Ecology*, **73**, 1742-1756.
- McLachlan, J. S., Hellmann, J. J. & Schwartz, M. W. 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology*, **21**, 297-302.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatcza, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A. J. H., Wielgolaski, F. E., Zach, S. & Züst, A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969-1976.
- Meylan, S., Belliure, J., Clobert, J. & de Fraipont, M. 2002. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior*, **42**, 319-326.
- Meylan, S., de Fraipont, M. & Clobert, J. 2004. Maternal size, and stress and offspring philopatry: an experimental study in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience*, **11**, 123-129.
- Moisselin, J. M., Schneider, M., Canellas, C. & Mestre, O. 2002. Les changements climatiques en France au 20ème siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données françaises de température et de précipitations. *La Météorologie*, **38**, 45-56.
- Møller, A. P., Flensted-Jensen, E. & Mardal, W. 2006. Dispersal and climate change: a case study of the Arctic tern *Sterna paradisaea*. *Global Change Biology*, **12**, 2005-2013.
- Møller, A. P. & Merila, J. 2004. Analysis and interpretation of long-term studies investigating responses to climate change. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 111-130: Elsevier Academic Press.
- Møller, A. P. & Merila, J. 2006. Analysis and interpretation of long-term studies investigating responses to climate change. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 111-130: Elsevier Academic Press.
- Mora, C., Metzger, R., Rollo, A. & Myers, R. A. 2007. Experimental simulations about the effects of overexploitation and habitat fragmentation on populations facing

- environmental warming. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 1023-1028.
- Nilsson, A. L. K., Linstrom, A., Jonzen, N., Nilsson, S. G. & Karlsson, L. 2006. The effect of climate change on partial migration - the blue tit paradox. *Global Change Biology*, **12**, 2014-2022.
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M. E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*, **310**, 304-306.
- Parmesan, C. 2005. Biotic Response: Range and Abundance Changes. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 41-55. New Haven: Yale University Press.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. & Reynolds, J. D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1912-1915.
- Pimm, S. L. 2001. Entrepreneurial insects. *Nature*, **411**, 531-532.
- Portner, H. O. & Knust, R. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, **315**, 95-97.
- Post, E. & Forchhammer, M. 2004. Spatial synchrony of local populations has increased in association with the recent Northern Hemisphere climate trend. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 9286-9290.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C. & Callaghan, T. V. 2001. The timing of life-history events in a changing climate. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **268**, 15-23.
- Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C. & McLaren, B. E. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, **401**, 905-907.
- Post, E., Stenseth, N. C., Langvatn, R. & Fromentin, J. M. 1997. Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **264**, 1317-1324.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sanchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. & Young, B. E. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, **439**, 161-167.
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L. & Campbell, J. H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**, 611-615.

- Pounds, J. A. & Puschendorf, R. 2004. Ecology - Clouded futures. *Nature*, **427**, 107-109.
- Pulido, F. & Berthold, P. 2006. Microevolutionary response to climatic change. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 151-183: Elsevier Academic Press.
- Raffel, T. R., Rohr, J. R., Kiesecker, J. M. & Hudson, P. J. 2006. Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. *Functional Ecology*, **20**, 819-828.
- Reale, D., McAdam, A. G., Boutin, S. & Berteaux, D. 2003. Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 591-596.
- Richardson, A. J. & Schoeman, D. S. 2004. Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, **305**, 1609-1612.
- Rinnan, R., Michelsen, A., Baath, E. & Jonasson, S. 2007. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Global Change Biology*, **13**, 28-39.
- Ronce, O., Clobert, J. & Massot, M. 1998. Natal dispersal and senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 600-605.
- Root, T. L. & Hughes, L. 2005. Present and Future Phenological Changes in Wild Plants and Animals. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & L., H.), pp. 61-69. New Haven: Yale University Press.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. & Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D. J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T. L., Seguin, B. & Tryjanowski, P. 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Ed. by Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., van der Linden, P. J. & Hanson, C. E.), pp. 79-131. Cambridge: Cambridge University Press.
- Saether, B. E., Sutherland, W. J. & Engen, S. 2006. Climate influences on avian population dynamics. In: *Birds and Climate Change (Advances in Ecological Research 35)* (Ed. by Møller, A. P., Fiedler, W. & Berthold, P.), pp. 185-209: Elsevier Academic Press.
- Schiegg, K., Pasinelli, G., Walters, J. R. & Daniels, S. J. 2002. Inbreeding and experience affect response to climate change by endangered woodpeckers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**, 1153-1159.

- Schlaepfer, M. A., Runge, M. C. & Sherman, P. W. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 474-480.
- Sherbrooke, W. C., Castrucci, A. M. D. & Hadley, M. E. 1994. Temperature Effects on in-Vitro Skin Darkening in the Mountain Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi* - a Thermoregulatory Adaptation. *Physiological Zoology*, **67**, 659-672.
- Silva, K., Vieira, M. N., Almada, V. C. & Monteiro, N. M. 2007. The effect of temperature on mate preferences and female-female interactions in *Syngnathus abaster*. *Animal Behaviour*, 1525-1533.
- Simmons, A. D. & Thomas, C. D. 2004. Changes in dispersal during species' range expansions. *American Naturalist*, **164**, 378-395.
- Sims, D. W., Genner, M. J., Southward, A. J. & Hawkins, S. J. 2001. Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **268**, 2607-2611.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M. & Miller, H. L. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sorci, G., Massot, M. & Clobert, J. 1994. Maternal Parasite Load Increases Sprint Speed and Philopatry in Female Offspring of the Common Lizard. *American Naturalist*, **144**, 153-164.
- Spottiswoode, C. N., Tottrup, A. P. & Coppack, T. 2006. Sexual selection predicts advancement of avian spring migration in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 3023-3029.
- Stenseth, N. C., Chan, K. S., Tavecchia, G., Coulson, T., Mysterud, A., Clutton-Brock, T. & Grenfell, B. 2004. Modelling non-additive and nonlinear signals from climatic noise in ecological time series: Soay sheep as an example. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, 1985-1993.
- Stenseth, N. C. & Mysterud, A. 2002. Climate, changing phenology, and other life history and traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 13379-13381.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. S. & Lima, M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292-1296.
- Straile, D. 2002. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**, 391-395.
- Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, G. P., Thorpe, R. S., Kupriyanova, L., Vogrin, N., Maslak, R., Mazzotti, S., Venczel, M., Ghira, I., Odierna, G., Leontyeva, O., Monney, J. C. & Smith, N. 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara*

- and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **18**, 449-459.
- Sutherst, R. W., Maywald, G. F. & Bourne, A. S. 2007. Including species interactions in risk assessments for global change. *Global Change Biology*, **13**, 1843-1859.
- Suttle, K. B., Thomsen, M. A. & Power, M. E. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, **315**, 640-642.
- Thomas, C. D. 2005. Recent evolutionary effects of climate change. In: *Climate Change and Biodiversity* (Ed. by Lovejoy, T. E. & Hannah, L.), pp. 75-88. New Haven: Yale University Press.
- Thomas, C. D., Bodsworth, E. J., Wilson, R. J., Simmons, A. D., Davies, Z. G., Musche, M. & Conradt, L. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, **411**, 577-581.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L. & Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Thomas, C. D., Franco, A. M. A. & Hill, J. K. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 415-416.
- Thresher, R. E., Koslow, J. A., Morison, A. K. & Smith, D. C. 2007. Depth-mediated reversal of the effects of climate change on long-term growth rates of exploited marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 7461-7465.
- Travis, J. M. J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **270**, 467-473.
- Twiss, S. D., Thomas, C., Poland, V., Graves, J. A. & Pomeroy, P. 2007. The impact of climatic variation on the opportunity for sexual selection. *Biology Letters*, **3**, 12-15.
- Umina, P. A., Weeks, A. R., Kearney, M. R., McKechnie, S. W. & Hoffmann, A. A. 2005. A rapid shift in a classic clinal pattern in *Drosophila* reflecting climate change. *Science*, **308**, 691-693.
- van Damme, R., Bauwens, D. & Vanderstighelen, D. 1990. Responses of the lizard *Lacerta vivipara* to predator chemical cues: the effects of temperature. *Animal Behaviour*, **40**, 298-305.
- Van Doorslaer, W., Stoks, R., Jeppesen, E. & De Meester, L. 2007. Adaptive microevolutionary responses to simulated global warming in *Simocephalus vetulus*: a mesocosm study. *Global Change Biology*, **13**, 878-886.
- Verburg, P., Hecky, R. E. & Kling, H. 2003. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science*, **301**, 505-507.

- Walker, M. D., Wahren, C. H., Hollister, R. D., Henry, G. H. R., Ahlquist, L. E., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Calef, M. P., Callaghan, T. V., Carroll, A. B., Epstein, H. E., Jonsdottir, I. S., Klein, J. A., Magnusson, B., Molau, U., Oberbauer, S. F., Rewa, S. P., Robinson, C. H., Shaver, G. R., Suding, K. N., Thompson, C. C., Tolvanen, A., Totland, O., Turner, P. L., Tweedie, C. E., Webber, P. J. & Wookey, P. A. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 1342-1346.
- Walters, R. J., Hassall, M., Telfer, M. G., Hewitt, G. M. & Palutikof, J. P. 2006. Modelling dispersal of a temperate insect in a changing climate. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 2017-2023.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Wang, T. & Overgaard, J. 2007. The heartbreak of adapting to global warming. *Science*, **315**, 49-50.
- Weatherhead, P. J. 2005. Long-term decline in a red-winged blackbird population: ecological causes and sexual selection consequences. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **272**, 2313-2317.
- Wigley, T. M. L. 2005. The climate change commitment. *Science*, **307**, 1766-1769.
- Wilmers, C. C., Post, E. & Hastings, A. 2007. The anatomy of predator-prey dynamics in a changing climate. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 1037-1044.
- Wilson, R. J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., Martinez, D., Agudo, R. & Monserrat, V. J. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change (vol 8, pg 1138, 2005). *Ecology Letters*, **8**, 1346-1346.
- Wingfield, J. C. 2003. Control of behavioural strategies for capricious environments. *Animal Behaviour*, **66**, 807-815.
- Winkler, D., Dunn, P. & McCulloch, C. 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 13595-13599.
- Yom-Tov, Y. & Yom-Tov, S. 2004. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**, 263-267.