

**De l'échelle locale à l'échelle globale :  
l'importance d'une approche intégrée pour la  
conservation d'une espèce de reptile en déclin,  
la vipère péliade (*Vipera berus*, L. 1758)**

-

*From the local to the global scale: the need for an integrative  
approach for the conservation of a declining reptile species, the  
common adder (*Vipera berus*, L. 1758)*





COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE  
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**De l'échelle locale à l'échelle globale : l'importance  
d'une approche intégrée pour la conservation d'une  
espèce de reptile en déclin, la vipère péliade (*Vipera  
berus*, L. 1758)**

Thomas DUCHESNE

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de doctorat  
en sciences agronomiques et ingénierie biologique

Promoteur : Marc Dufrêne

Année civile : 2024



## Abstract

Today, evidence points to a global decline in reptiles. However, while the main causes of this decline are now well known, the mechanisms by which ecosystem disturbances affect reptiles remain poorly investigated. Indeed, ecosystem disturbances can act on multiple spatial scales and have cascading consequences on numerous parameters affecting reptiles. In such a context, a comprehensive analysis of the complex mechanisms affecting reptile populations cannot be confined to a single spatial scale. The aim of this thesis is therefore to highlight the multi-scale aspect of the mechanisms (micro-meso-macro influence spatial scale) governing the dynamics of reptile populations in Western Europe. To meet this objective, we decided to build our research strategy around a sentinel species, the common adder (*Vipera berus*).

First, our research strategy focused on the role played by the local context of vegetation structure (micro-influence scale) in the modulation of the predation pressure exerted on the adder. Using 2400 artificial adders, we were able to demonstrate that the local context and especially the increase in the local vegetation complexity had a positive impact by creating microhabitats in which thermoregulatory behaviour presents a lower risk of predation. In addition, our results highlighted the increased risk of mammalian predation in the vicinity of linear elements structuring habitats (hedgerows and forest edges). Our results showed the modulating role played by the local vegetation structure and microhabitats availability on predation risks. This study has significant management implications for snake conservation leading to the formulation of practical recommendations.

We then focused our research on the influence of the local vegetation context (micro-influence scale) on the abiotic conditions available within microhabitats (microclimates) and on the abundance of reptiles found within forest edges. Our results showed that high local canopy cover induces a general cooling of microhabitats, resulting in a decrease of microhabitat quality within interior forest edges. Our analyses based on repeated count data of common lizards and adders present in our network of 55 edges also highlighted the importance of the local structure of the vegetation within forest edges. Indeed, reptile abundance was positively related to the amount of light reaching microhabitats at ground level. Consequently, internal forest edges with an intermediate vegetation stratum along the exploitation driveway harbour higher estimated abundances than narrow or steep forest edges. Taken together, these results demonstrate that abiotic conditions defined by local vegetation structure are of paramount importance for

reptiles within habitats with a high degree of canopy closure such as forests. Based on these results, several practical recommendations have been formulated to combine forestry activities and reptile conservation.

Finally, we have left the micro-scale to focus on the influence of the global context (meso- and macro-influence scale) in which populations evolve, and the impact of global context on the local dynamics of the populations of common adder found in Western Europe.

To achieve this goal, we have compiled the largest database of standardised monitoring data on adder population in western Europe. This large database, comprising 251 populations monitored for at least 7 years, was then used to propose a multi-site analysis in which we examined, among others, the role played by habitat parameters (meso-influence scale) and macroclimatic parameters (macro-influence scale). Our analyses have confirmed the significant decline of the adder on a sub-continental scale, with an estimated annual loss in population size of 2.05%. Our analyses also highlighted the positive influence of a high availability of suitable habitats and of a high diversity of habitats encountered on meso scale (3 km radius around populations). Finally, our results demonstrated the important role played by the anthropic management of semi-natural habitats to maintain open environments suitable for the species. However, this positive effect of anthropic pressure on natural areas seems to reach a breaking point when anthropic pressure becomes too high and no longer allows the development of microhabitats favourable to the species. However, our data did not allow us to demonstrate a significant effect of measured climatic variables with a macro-scale influence on population dynamics.

Taken as a whole, the results of this thesis underline the importance of adopting a more holistic and integrative multi-scale approach to better understand the mechanisms impacting reptile populations. Our results clearly indicate that habitat characteristics, both on a micro scale (microhabitats-microclimates) and on a meso scale (landscapes), play a crucial role in explaining the dynamics observed. However, our analyses were unable to significantly determine the role of climatic variables (macro-influence scale) on population dynamics. However, the local context in which individuals evolve is proving to be of considerable importance in modulating the exposure of reptiles to constraints on a larger scale. Considering the significant decline in reptile populations, it is essential to develop a conservation strategy adapted to the 21<sup>st</sup> century modern landscapes. To this end, we suggest a reassessment of the traditional dichotomous choice between the concepts of land-sharing and land-sparing. Our proposal is to develop conservation strategies that

combine the concepts of land-sharing and land-sparing within unique agro-ecological landscapes. Consequently, within agricultural landscapes, maintaining and protecting lenses of favourable habitats is essential to ensure the role of core areas for reptiles. In parallel, a major effort needs to be made to improve the landscape matrix permeability to make it more reptile-friendly by extensification of farming and forestry practices. In these landscapes combining elements of land-sharing and land-sparing, movement between core areas (including migration) is possible, enabling the establishment of metapopulations. These metapopulations of reptiles are then more resistant to disturbances acting at various spatial scales, as well as to changes in the local and global context.





## Résumé

Les reptiles font aujourd'hui face à un déclin généralisé à l'échelle mondiale. Cependant, alors que les causes principales de ce déclin sont aujourd'hui bien connues, les mécanismes par lesquels les perturbations écosystémiques affectent ces ectothermes restent très peu investigués. En effet, les perturbations écosystémiques peuvent agir à de multiples échelles spatiales et avoir des conséquences en cascade sur de nombreux paramètres écologiques affectant les reptiles. Dans un tel contexte, une analyse complète des mécanismes complexes affectant les populations de reptiles ne peut se contenter de travailler à une échelle spatiale unique. Cette thèse a donc pour objectif de mettre en évidence l'aspect multi-échelles des mécanismes (échelles d'influence spatiales micro-méso-macro) régissant la dynamique des populations de reptiles en Europe occidentale. Pour répondre à cet objectif, nous avons décidé de construire notre stratégie de recherche sur une espèce sentinelle, la vipère péliade (*Vipera berus*).

Dans un premier temps, notre stratégie de recherche s'est concentrée sur le rôle joué par le contexte local et plus particulièrement de la structure fine de la végétation (échelle d'influence micro) dans la régulation de la pression de prédation exercée sur la vipère péliade. Via l'utilisation de 2400 leurres de vipères péliades, nous avons été en mesure de démontrer le rôle crucial joué par la complexité structurelle de la végétation au sein du contexte local pour la création de microhabitats, dans lesquels le comportement de thermorégulation présente des risques moindres de prédation. Nous avons également mis en évidence un risque de prédation mammalienne accrue à proximité d'éléments linaires structurant les habitats (haies et lisières). Nos résultats ont ainsi permis de montrer l'importance des habitats surfaciques structurellement complexes. Nous avons également été en mesure de proposer des recommandations de gestion concrètes pour les populations sujettes à d'importants risques de prédation.

Nous avons ensuite orienté notre recherche sur l'influence du contexte local de la végétation (échelle l'influence micro) sur les conditions abiotiques disponibles au sein des microhabitats (microclimats) ainsi que sur l'abondance de reptiles rencontrés au sein de lisières forestières. Nous avons pu démontrer les conséquences d'une importante couverture de la canopée sur le refroidissement généralisé des microhabitats disponibles pour les reptiles au sein d'un réseau de lisières forestières. Nos analyses, basées sur les données de comptage de lézards vivipares et de vipères péliades présents dans notre réseau de 55 lisières, ont également mis en évidence l'importance de la structure locale de la végétation

constituant les lisières. En effet, l'abondance de reptiles était étroitement liée à la quantité de lumière atteignant les microhabitats. Ainsi, les lisières forestières internes étagées, présentant une strate de végétation intermédiaire et le long d'une allée d'exploitation large, supportaient des abondances estimées plus élevées que les lisières étroites et abruptes. Mis en commun, ces résultats démontrent que les conditions abiotiques définies par la structure locale de la végétation jouent un rôle capital dans la distribution et l'abondance de reptiles rencontrés au sein d'habitats largement refermés tels que des forêts. Ici aussi, diverses recommandations de gestion concrètes des lisières ont été formulées afin de concilier l'exploitation forestière et la conservation des reptiles.

Enfin, nous avons changé d'échelle spatiale pour nous concentrer sur l'influence du contexte global (échelles d'influence méso et macro) dans lequel les populations évoluent, ainsi que l'impact de celui-ci sur les dynamiques locales des populations de vipères péliades rencontrées en Europe occidentale. Pour ce faire, nous avons rassemblé la plus grande base de données de monitoring standardisés de vipères péliades en Europe. Cette base de données, comprenant 251 populations suivies depuis minimum 7 ans, a ensuite été utilisée afin de proposer une analyse multi-sites dans laquelle est examinée, entre autres, le rôle joué par les paramètres de l'habitat (échelle d'influence méso) ainsi que les paramètres macroclimatiques (échelle d'influence macro). Premièrement, nos analyses ont pu confirmer le déclin significatif de la vipère péliade à l'échelle sub-continentale avec une perte annuelle d'effectifs de populations estimée à 2.05%. Ensuite, nous avons également pu mettre en évidence l'influence positive d'une importante disponibilité d'habitats favorables ainsi qu'une grande diversité d'habitats rencontrés à l'échelle du paysage (rayon de 3 km autour des populations). En outre, nos résultats ont également démontré le rôle important joué par la gestion anthropique des habitats semi-naturels pour le maintien de milieux ouverts/semi-ouverts favorables à l'espèce. Cependant, cet effet positif de la pression anthropique sur les espaces naturels semble atteindre un point de rupture lorsque la pression anthropique sur les habitats devient trop importante et ne permet plus le développement de microhabitats favorables à l'espèce. Nos résultats n'ont cependant pas permis de mettre en évidence un effet significatif des variables climatiques mesurées, présentant une échelle d'influence macro.

Dans leur ensemble, les résultats de cette thèse soulignent l'importance d'adopter une approche multi-échelle, plus holistique et intégrative, pour mieux appréhender les mécanismes impactant les populations de reptiles. Les résultats

indiquent clairement que les caractéristiques de l'habitat, tant à l'échelle micro (microhabitats-microclimats) qu'à l'échelle méso (paysages), jouent un rôle crucial dans l'explication des dynamiques observées. Nos analyses n'ont cependant pas permis de déterminer significativement le rôle des variables climatiques (échelle macro) sur la dynamique des populations. Cependant, le contexte local dans lequel les individus évoluent s'avère d'une importance considérable dans la modulation de l'exposition des reptiles aux contraintes s'exerçant à plus large échelle. Face au déclin significatif des populations de reptiles, il devient essentiel de développer une stratégie de conservation adaptée au contexte des paysages modernes du XXI<sup>ème</sup> siècle. À cette fin, nous suggérons une réévaluation du choix dichotomique traditionnel entre les concepts de land-sharing et land-sparing. Notre proposition consiste à élaborer des stratégies de conservation qui intègrent de manière combinée les concepts de land-sharing et land-sparing au sein de paysages agro-écologiques. Par conséquent, dans les paysages actuels, le maintien et la protection des lentilles d'habitats favorables pour les reptiles sont essentiels pour garantir un rôle de zones cœurs. Parallèlement à ces zones cœurs, un effort important doit être fait pour améliorer la perméabilité de la matrice paysagère afin de la rendre plus favorable aux reptiles, notamment via l'extensification des pratiques agricoles et sylvicoles. Dans ces paysages combinant des éléments de land-sharing et de land-sparing, des déplacements entre zones cœurs (y compris des migrations) sont possibles, permettant une organisation en métapopulations. Ces métapopulations de reptiles sont alors plus résistantes aux perturbations agissant à diverses échelles spatiales mais également à l'évolution du contexte local et global.



## Remerciements

Au travers de ces quelques lignes qui précèdent ce manuscrit, je souhaite remercier toute une série de personnes ayant participé de très près ou d'un peu plus loin à la réalisation de cette thèse de doctorat.

Premièrement, merci à Marc d'avoir endossé le rôle de promoteur. Je me souviens de notre sortie dans les Hautes Fagnes en 2020 pendant laquelle tu n'as pas hésité à me proposer de développer un projet de doctorat ensemble. Un bon pressentiment, une pure folie ou une façon de me tester, je ne le saurai sans doute jamais (peut-être que je ne veux pas le savoir !). Mais les choses ont plutôt bien tourné, enfin je trouve. Nous avons développé ensemble un projet de recherche qui m'a permis de continuer à explorer plus profondément un domaine dans lequel je souhaitais évoluer. Il faut aussi que je te remercie de m'avoir toujours laissé la liberté de développer les nombreux projets annexes à cette thèse. Je suis convaincu qu'approfondir en autonomie les idées qui germaient au fur et à mesure a été plus que formateur pour moi. On ne peut pas dire que l'organisation de réunions hebdomadaires ou mensuelles caractérise notre façon d'avancer. En comptant large, on a dû faire 6-7 réunions depuis le début de ma thèse en 2020 ? Mais c'est exactement l'autonomie dont j'avais besoin pour me permettre de travailler efficacement sur les sujets qui me passionnent.

Un énorme merci à Éric. Tu es sans doute la personne qui connaît le mieux les reptiles, leur écologie et leurs habitudes en Wallonie. Merci pour l'aide inestimable que tu m'as apportée dans le cadre de ma thèse et que tu continues à m'apporter chez Natagora. Toi qui es plus un homme de téléphone qu'un homme de mails, on peut dire qu'on a passé des heures et des heures au téléphone à discuter de reptiles ou de projets à développer. Je trouve qu'on a construit de chouettes projets qui réunissent d'un côté tes connaissances en écologie des reptiles et d'un autre côté mes compétences en utilisation des programmes statistiques ou cartographiques. Pour finir, merci pour les nouvelles opportunités qui s'offrent à moi au sein du département Etudes de Natagora.

Je souhaite également remercier les membres de mon comité de thèse qui m'ont accompagné tout au long de ce parcours de thèse. Merci à Olivier qui reste le roi indétrônable des métaphores. Mon séjour au CEBC nous a permis de bien rigoler, de développer de nouvelles compétences et de valoriser quelques résultats qui dormaient dans un tiroir. Tu n'as pas volé ton surnom autoproclamé de « the blade »

puisque tes relectures de manuscrits sont toujours très précieuses. Merci à Sylvain pour les conseils avisés et ta disponibilité pour répondre rapidement à mes questions. Toujours le premier à répondre ! Merci à Johan qui a apporté un précieux regard extérieur à ce jury presque composé à 100% d'herpétologues. Tes remarques et conseils m'ont permis d'interpréter les résultats dans un contexte plus large.

Je remercie également l'ensemble des membres du jury de thèse grâce à qui j'ai pu peaufiner mon travail. Il est parfois difficile de trouver des pistes d'améliorations lorsqu'on a la tête dans le guidon, mais vos remarques pertinentes m'ont permis d'améliorer le document final.

Merci aux collègues du BP (maintenant BEP ou BEL) et pièces rapportées qui sont devenus rapidement plus que de simples collègues. Quelle ambiance quand on vient au bureau ! Malheureusement, je n'ai pas eu l'occasion d'y venir autant que je l'aurais voulu. Mais qu'à cela ne tienne, on peut dire que vous avez été un sacré moteur de motivation tout au long de ces années. J'ai passé des moments inoubliables avec vous et je suis certain qu'on ne manquera pas non plus de futurs moments à se poêler de rire. Merci à Thomas Bonelli, Thomas Pollet (en nous réunissant au sein du même bureau, nous avons constitué une densité en Thomas toujours inégalée à ce jour, et qui a mené à ce que, toute nouvelle personne qui entre dans le bureau des Thomas(s) est instantanément renommée « Thomas »), Axel, Lucie, Julien, Aurore, Clémence, Adèle, Harold, Arthur, Hugo, Pauline, Antoine, Marie<sup>2</sup>, Samuel, Adrien, Anaïs, Vladimir, Maïké, Lucas, Cynthia, Emilie, JF, Arnaud, Gregory et tant d'autres qui forment la formidable équipe BP. Et merci au super chalet des Hautes Fagnes d'être un fournisseur officiel de bons moments !

Merci à ma famille de m'avoir donné l'opportunité de développer ces projets. Vous m'avez toujours laissé m'épanouir dans les sujets qui me plaisent. Je suis conscient que c'est une réelle chance. Je ne me suis jamais beaucoup étendu sur les tenants et aboutissements de mes travaux, mais je souhaite vous remercier pour votre intérêt et votre curiosité envers mon travail « bizarre » au premier abord. A ceux qui me demandent encore « Comment ça va à l'école ? », je peux enfin vous répondre « J'ai fini l'école ! ».

Pour finir, je ne pourrais pas clôturer cette thèse sans remercier Chlo. Il est difficile de trouver quelqu'un qui comprend mieux les épreuves d'un parcours de thèse que quelqu'un qui réalise aussi une thèse (et qui l'a maintenant terminée avec

brio). Je t'ai toujours dit qu'une thèse, c'est un travail d'équipe même si, au final, il n'y a qu'un seul nom sur le manuscrit (une belle arnaque hein ?). Quelle équipe on forme ! J'ai aussi de nombreuses fois dit que mon parcours de thèse s'est plutôt bien passé, m'autorisant même à aller explorer un autre travail avant la fin de ma bourse. Et bien je pense sincèrement que tu y es pour beaucoup (plus que tu ne le penses) et c'est pour moi très important que tu en prennes pleinement conscience.





## Table des matières

Abstract .....	5
Résumé .....	9
Remerciements .....	13
Table des matières .....	17
Liste des figures .....	23
Liste des tables .....	29
Liste des acronymes .....	31
Liste des publications .....	33
Chapitre 1 .....	37
1. Dégradations mondiales des écosystèmes .....	39
1.1. Destruction massive des habitats naturels/semi-naturels et perte massive de biodiversité .....	39
1.2. Paramètres écologiques clés et échelles spatiales d'influence.....	42
2. Les espèces sentinelles, définition et rôle dans l'identification des mécanismes affectant les espèces .....	43
3. La vulnérabilité des reptiles face aux diverses perturbations écosystémiques .....	45
3.1. Un contexte de déclin généralisé des reptiles.....	45
3.2. Caractère sentinelle des squamates terrestres et sensibilités au contexte local et global .....	47
3.3. Interactions entre échelles d'influence et nécessité d'une approche multi-échelles pour comprendre le déclin des reptiles.....	58
4. Modèles d'étude : la vipère péliade .....	59
4.1. Notions d'écologie de l'espèce .....	59
4.2. La vipère péliade en Wallonie .....	63
4.3. La vipère péliade en tant qu'espèce sentinelle pour objectiver les conséquences de la perturbation environnementale.....	70
5. Stratégie de recherche .....	72
5.1. Objectifs et hypothèses .....	72
5.2. Organisation de la thèse.....	74
Chapitre 2 .....	79
Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake .....	81

Abstract .....	81
1. Introduction.....	82
2. Materials and methods.....	85
2.1. Study species .....	85
2.2. Study sites.....	85
2.3. Experimental design .....	86
2.4. Statistical analyses.....	91
3. Results.....	92
3.1. Description of predation events .....	92
3.2. Variation among sites .....	93
3.3. Influence of vegetation complexity and habitat linearity .....	94
4. Discussion .....	96
4.1. Description of predation.....	96
4.2. Effect of SCI on attack risk .....	97
4.3. Effect of habitat linearity on attack risk .....	98
4.4. Management implications for snake conservation .....	98
Chapitre 3 .....	101
Combining forest exploitation and heathland biodiversity: Edges structure drives microclimates quality and reptile abundance in a coniferous plantation.....	103
Abstract .....	103
1. Introduction.....	104
2. Materials and methods.....	107
2.1. Study area and species .....	107
2.2. Canopy cover and thermal conditions.....	108
2.3. Reptile survey .....	111
2.4. Statistical analyses and modelling approach.....	113
3. Results.....	115
3.1. Determinants of canopy cover and thermal quality.....	115
3.2. Variation in edges structure .....	117
3.3. Determinants of detection and abundance of <i>Zootoca vivipara</i> .....	118
3.4. Determinants of detection and abundance of <i>Vipera berus</i> .....	120
4. Discussion .....	121
4.1. Canopy cover and edges thermal quality .....	121
4.2. Effect of margin structure and canopy cover on reptile abundance..	122
4.3. Effect of meteorological conditions .....	123

4.4. Management implications for reptile conservation.....	123
5. Conclusion .....	124
Chapitre 4 .....	127
Disentangling the effect of large-scale drivers on sub-continental population trend of a declining snake .....	129
Abstract .....	130
1. Introduction.....	131
2. Materials and Methods .....	134
2.1. Study species .....	134
2.2. Abundance data and estimation of local populations trends .....	135
2.3. Variable considered.....	137
2.4. Statistical analysis.....	140
3. Results .....	142
3.1. Sub-continental trend.....	142
3.2. Complete additive model .....	143
3.3. Interaction model for main drivers identified .....	144
4. Discussion .....	145
Chapitre 5 .....	151
1. Retour sur l'objectif général, les hypothèses et les principaux résultats....	153
2. Discussion : La vulnérabilité des reptiles, la nécessité d'une approche multi-échelles pour comprendre la complexité des mécanismes en jeu .....	155
2.1. L'importance du contexte local (échelle micro) sur la prédation et la qualité des microhabitats.....	156
2.2. L'importance du contexte global (échelles méso – macro) dans lequel les populations évoluent.....	166
2.3. L'importance d'une approche intégrée.....	170
2.4. Le rôle du contexte local dans la modulation de l'exposition aux conditions macroclimatiques .....	171
3. Perspectives : Repenser les stratégies de conservation des reptiles dans un contexte global .....	177
3.1. Concepts et débats autour d'une organisation paysagère adéquate : land-sharing/land-sparing et SLOSS .....	177
3.2. Remise en contexte d'une organisation paysagère changeante en Europe occidentale.....	180

3.3. Mise en perspective pour une stratégie efficiente de conservation des reptiles en Europe occidentale.....	184
3.4. Résistance d'une métapopulation face aux perturbations dans un paysage intégrant land-sharing et land-sparing.....	190
3.5. Proposition d'objectifs stratégiques pour la conservation de la vipère péliade en Wallonie.....	201
4. Conclusion .....	204
Références.....	207
Annexes .....	259





## Liste des figures

**Figure 1.1** *Living planet index* estimé entre 1970 et 2018. Cet indice indique le changement moyen observé dans l'abondance de 31 821 populations de vertébrés (5 230 espèces), faisant l'objet de monitoring standardisés. Modifié à partir de (Almond and Grooten, 2022).

**Figure 1.2** (a) Représentation du risque d'extinction associé aux quatre classes principales de tétrapodes. (b) Représentation détaillée des risques d'extinction associés aux différents groupes taxonomiques appartenant aux quatre classes considérées. Pour chaque graphique, la ligne bleue représente l'estimation du pourcentage d'espèces menacées en fonction du groupe considéré. EX, éteint ; EW, éteint à l'état sauvage ; CR, en danger critique ; EN, en danger ; VU, vulnérable ; DD, manque de données ; NT, presque menacé ; LC, préoccupation mineure. Modifié à partir de (Cox et al., 2022).

**Figure 1.3** (A gauche) Illustration des distances correspondant aux trois échelles spatiales d'influence couramment utilisées en écologie (micro-méso-macro). La définition des échelles spatiales est largement dépendante de la taille des organismes. Les chiffres au sein du graphique définissent les distances en mètres délimitant les différentes échelles spatiales d'influence. (A droite) Définition des termes de contexte local et global ainsi que des trois échelles spatiales d'influence pour l'espèce cible de cette thèse (la vipère péliade ; *Vipera berus*). Trois paramètres écologiques influençant la distribution et l'abondance de l'espèce ont été identifiés et leur échelle d'influence a été mise en évidence. Modifié à partir de (Pincebourde and Woods, 2020) et (McGill, 2010).

**Figure 1.4** (A gauche) Photographie d'un habitat présentant une importante complexité structurelle de la végétation. (A droite) Photographie infrarouge de cette même portion d'habitat montrant l'importante diversité de conditions abiotiques (thermiques) rencontrées. Modifié à partir de (Pincebourde, 2019).

**Figure 1.5** Représentation schématique de l'influence des perturbations à diverses échelles spatiales sur les différents niveaux d'organisation biologique. Face aux

diverses contraintes s'appliquant sur les organismes, divers mécanismes de réponse peuvent s'opérer sur différentes échelles de temps distinctes et croissantes.

**Figure 1.6** Vipère péliade (*Vipera berus*) femelle gestante s'exposant au sein d'un microhabitat ouvert afin d'assurer ses besoins thermiques et permettre le développement des embryons. Photo par Thomas Duchesne (2020).

**Figure 1.7** (a) Aire de répartition européenne de la vipère péliade (*Vipera berus*). Modifié à partir de (Munkhbayar et al., 2016) ; (b) Routes de colonisation (1 million d'années) de la vipère selon les trois clades identifiés ; (c) Routes de recolonisation empruntées après la dernière glaciation à partir des refuges glaciaires identifiés. Modifié à partir de (Munkhbayar et al., 2016 et Ursenbacher et al., 2006).

**Figure 1.8** Aire de répartition actuelle de la vipère péliade en Wallonie selon les carrés UTM 16x16km. La dynamique de population majoritairement rencontrée au sein de chaque carré UTM est renseignée selon le code couleur.

**Figure 1.9** Représentation schématique des trois unités populationnelles employées dans ce document. Le statut occupé des unités spatiales est représenté par le caractère plein (plein = occupé ; vide = inoccupé). Les déplacements entre les unités spatiales sont représentés par des flèches noires. Modifié à partir de (Harrison and Taylor, 1997).

**Figure 2.1** Distribution of the 12 study sites selected for this study and equipped with 200 artificial snake models. Yellow squares represent the range of *Vipera berus* in Wallonia (Belgium) on the UTM 10 x 10 km grid.

**Figure 2.2** Artificial adder model used for quantifying predation pressure. (a) Adder model in situ showing a distinctive head shape and a typical dorsal zigzag pattern. (b) Picture of a crow (*Corvus corone*) with a piece of viper model inside the beak (c) Teeth imprint left by a carnivorous mammal on the snake model head. (d) Distinctive "V" shape mark left by a raptor beak on the snake model neck.

**Figure 2.3** Attack score attributed to each model body section for all predators (except models removed by predators), mammal predators and avian predators.

**Figure 2.4** Number of artificial snake models attacked at least once during the 12 days session and predator attributed to the first observed attack.



**Figure 2.5** (a) Significant interaction between structural complexity index (SCI) and predation risk for all predators. (b) Significant interaction between habitat linearity and predation risk for all predators. (c) Significant two-way interaction between SCI and habitat linearity on predation risk by mammals. (d) Significant interaction between SCI and predation risk by birds.

**Figure 3.1** Description of a forest margin cross-section that encompasses the exploitation driveway and the forest edge. The crosses represent the four positions inside forest edges where (i) thermal conditions were measured using thermosensitive loggers and (ii) local canopy cover was measured.

**Figure 3.2** Significant effect of local canopy cover on three thermal indexes (a) the mean temperature of the whole day (Tmean); (b) the mean temperature of the day-time (Tmean\_Day); (c) the cumulative day-time in hours with a recorded temperature above 30 °C (Time\_T30).

**Figure 3.3** Significant effect of (a) orientation, (b) principal component 1 of canopy cover PCA and (c) distance within the edges to the last subshrub on the predicted abundance of *Zootoca vivipara* in 50 m section of edges. For prediction plots (b) and (c), the orientation categorical variable was set to south.

**Figure 3.4** (a) Effect of cloud coverage on individual detection probability of adder based on N-mixture modelling. (b) Effect of the forest driveway width on predicted relative abundance of adder based on N-mixture modelling.

**Figure 4.1** Distribution of 251 adder populations used to estimate sub-continental trend and assess main drivers of local population trend.

**Figure 4.2** Frequency of population showing significant negative trend, non-significant trend and significant positive trend according to three distinct significant thresholds.

**Figure 4.3** Relationship between Predicted population trend and (a) the habitat diversity, (b) the habitat availability and (c) the anthropic habitat modification index (AHM). Horizontal grey dashed line represents a stable trend. In (c) vertical red dashed lines correspond to the minimum and the maximum values of AHM observed for adder populations included in the dataset.

**Figure 5.1** Effet du statut de reproduction sur le budget d'activité mesuré chez les individus non-reproducteurs (NR ; n=19) et reproducteurs (P ; n=11) de Vipères aspics (*Vipera aspis*). Pour chaque statut de reproduction, le budget d'activité a été mesuré en début de gestation (S1), milieu de gestion (S2) et fin de gestation (S3). Modifié depuis (Lorioux et al., 2013a).

**Figure 5.2** Hétérogénéité dans les conditions climatiques mesurées à différentes échelles spatiales. À l'échelle globale, (a) les paramètres macroclimatiques tels que la température moyenne sont influencés par des paramètres à très large échelle géographique [ex. la latitude ; l'altitude ; (Hijmans et al., 2005)]. Au sein des paysages, les variations de températures mesurées sont principalement influencées par l'occupation des terres [classe de landcover ; b ; c ; (Nowakowski et al., 2017)] ainsi que par des paramètres topographiques (d). En descendant encore d'échelle spatiale, les caractéristiques de la végétation sont à l'origine d'une importante hétérogénéité supplémentaire des conditions microclimatiques rencontrées au sein des microhabitats [e ; f ; (Scheffers et al., 2017, Nowakowski et al., 2017)]. Les ectothermes peuvent ainsi sélectionner les conditions microclimatiques nécessaires au maintien de leurs fonctions métaboliques au sein de divers microhabitats (g ; photo Thomas Duchesne). Par sélection active des microhabitats favorables, l'hétérogénéité rencontrée à petite échelle spatiale permet de tamponner l'exposition des ectothermes aux conditions macroclimatiques. Modifié à partir de (Nowakowski et al., 2018).

**Figure 5.3** Mésocosmes présents au CEBC (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé) reproduisant (a) un habitat simplifié fortement dégradé par coupe rase de la végétation et (b) un habitat de bonne qualité avec une végétation structurellement complexe. (c) Températures enregistrées au sein de microhabitats rencontrés au sein du mésocosme d'habitat dégradé (courbe rose) ainsi qu'au sein du mésocosme reproduisant un habitat de bonne qualité (courbe bleue). L'intervalle de températures représenté en pointillés (Tset) représente la température corporelle sélectionnée par la vipère péliade dans un milieu exempt de contraintes thermiques (Lourdais et al., 2013a).

**Figure 5.4** Illustration schématique d'une configuration paysagère de land-sharing (à gauche) et de land-sparing (à droite). Le nombre repris au sein de chaque cellule 100x100m fait référence à un score de potentialité d'accueil pour la vipère péliade

(0 = potentialité d'accueil nulle ; 5 = potentialité d'accueil forte). Pour chaque configuration paysagère, le score moyen de la potentialité d'accueil pour l'ensemble du paysage est identique (moyenne = 1.56). Seule la variabilité des scores de potentialité d'accueil au sein des cellules 500x500m varie. En effet, à cette échelle (500x500m), le land-sharing permet une variabilité plus importante que le land-sparing. Par analogie, dans le système de land-sharing, les espaces destinés à la conservation de la nature sont intégrés au sein même des espaces exploités économiquement. Dans le système de land-sparing, il existe une séparation entre les espaces exploités économiquement et les espaces destinés à la conservation de la nature.

**Figure 5.5** Illustration de l'évolution de paysages typiques rencontrés en Europe occidentale (a) durant le Pléistocène moyen, (b) entre le 1800 et 1950 et (c) aujourd'hui. Crédit : (a) Julius Csotonyi, (b) peinture huile de L'Ecole Française ; auteur inconnu et (c) paysage actuel de Hesbaye (@MTBW).

**Figure 5.6** Photographie d'une pelouse calcaire intensément pâturée réalisée en Octobre 1911 sur un coteau calcaire à Gerny (Belgique).

**Figure 5.7** Mise en évidence de la zone de confort dans laquelle la pression anthropique sur les habitats permet l'entretien d'habitats semi-naturels propices aux reptiles. Une pression trop faible ne permet pas de limiter la succession naturelle de la végétation. À terme, ces habitats sont donc largement refermés et ne sont plus propices aux reptiles. À l'inverse, une pression anthropique trop importante (milieux urbanisés, cultures intensives) ne permet plus aux reptiles de répondre à leurs exigences écologiques. Figure modifiée à partir de la figure 4.3c (chapitre 4).

**Figure 5.8** Système paysager théorique intégrant à la fois des éléments de land-sparing et de land-sharing, adapté à la vipère péliade. Le nombre compris au sein de chaque cellule de 100x100m représente un score de potentialité d'accueil pour la vipère. Dans ce paysage, quatre zones cœurs sont présentes, représentant des lentilles d'habitats semi-naturels favorables pour la vipère péliade (land-sparing). En parallèle, dans l'idée du land-sharing, des pratiques agricoles extensives et l'aménagement d'éléments éco-paysagers rendent la matrice paysagère suffisamment favorable pour permettre des déplacements entre les zones cœurs.

**Figure 5.9** (a) Représentation schématique d'un paysage intégrant une approche combinée de land-sharing et de land-sparing au travers d'une matrice éco-paysagère cohérente. Un tel paysage permet de soutenir les services écosystémiques rendus aux cultures par les organismes présents dans (1) les éléments naturels/semi-naturels conservés par l'approche land-sparing (Zones cœurs) et (2) les éléments éco-paysagers de la matrice, elle-même rendue favorable par l'approche land-sharing. (3) Une importante connectivité au sein du paysage agricole permet de faciliter les déplacements et d'assurer des mouvements d'émigration et d'immigration essentiels afin de diminuer les risques d'extinction locales des populations dans un contexte d'habitats fragmentés. (b) Photographie d'un paysage agricole dans la région de Sprimont (Belgique) qui intègre de nombreux éléments favorisant le land-sharing et le land-sparing à petite échelle : lisières, bande herbeuse, coin de prairie enfiché. Modifié à partir de (Grass et al., 2019).

**Figure 5.10** Résultats du modèle de simulation d'évolution pour quatre systèmes de populations soumises à des perturbations synchrones et asynchrones identiques. Chaque système permet de reproduire une configuration paysagère et une stratégie de conservation définie. (Système 1) correspond à un système de populations composé de 7 zones cœurs séparées par une matrice paysagère peu favorable au déplacement. (Système 2) correspond à un système de populations composé de neuf populations dans une matrice paysagère peu favorable au déplacement. (Système 3) correspond au système 2 dans lequel la matrice paysagère est rendue plus favorable au déplacement entre populations. (Système 4) correspond au système 1 dans lequel la matrice paysagère est rendue plus favorable au déplacement entre populations. (a, d, g, k) correspondent à l'évolution de la probabilité pour chaque individu migrant d'atteindre les populations voisines en fonction du paramètre de distance. (b, e, h, l) représentent la capacité d'accueil de chaque site la première année de simulation et les possibles déplacements entre populations selon les paramètres de perméabilité paysagère. (c, f, i, m) représentent l'évolution théorique de chaque système pour une période de 50 ans. Dans la représentation schématique des systèmes 3 et 4, les haies représentent des aménagements réalisés afin de rendre la matrice paysagère plus favorable.

## Liste des tables

**Table 2.1** Summary of the 12 selected study sites, each equipped with 200 artificial snake models. For each site, see the brief description of the vegetation, dates during which the 12-day session took place and the number of transects (10 models) in linear and non-linear habitat.

**Table 2.2** GLMM results of the attack probability on snake models by all predators combined (mammals, birds, unknown due to ambiguous marks and unknown due to model being removed by predators), by mammals and by birds in relation to habitat linearity (HabLin) and structural complexity index (SCI).

**Table 3.1** Local variables considered for the thermal characterisation of microhabitats, and variables taken into account for N-mixture modelling. Time-specific variables were meteorological variables occurring during the survey, and site-specific variables were specific to each forest edge considered in our study design.

**Table 3.2** Lmer results of the best selected model for each thermal index. For each model, the nature of the relation (linear or quadratic) is specified and coefficient estimates with standard error are reported.

**Table 3.3** Results for the model averaging procedure of N-mixture modelling for *Zootoca vivipara* (ZV) and *Vipera berus* (VB). Variables are structured in 2 categories: A) Detection attributes and B) Abundance attributes. For each variable retained in top ranking models ( $\Delta AIC_c < 3$ ), the relative importance (RI), the sign of the relation (S) and the p-value are provided. For the orientation categorical value, the p-value results from Chi-square Likelihood ratio test of embedded models. Significant effects resulting from model averaging are bolded.

**Table 4.1** Results for the model averaging procedure for models included in the  $\Delta AIC_c < 2$  top ranking models. For each term, the relative importance (RI), the sign of the relation and the p-value are provided. No p-value is provided for WBI due to the absence of this term within the  $\Delta AIC_c < 2$  top ranking models. Significant effects are bolded. Terms considered are: wild boar abundance index (WBI); Climatic suitability (ClimSuit); Climatic suitability change (ClimSuit\_Change); Anthropic Habitat

Modification index (AHM); Habitat availability (HabAvail); Habitat availability change (HabAvail\_Change) and Habitat diversity (HabDiv).

**Table 4.2** Results of the Chi-square Likelihood ratio test for the linear model:  $\text{Pop\_trend} \sim \text{HabDiv} * (\text{HabAvail} + \text{l}(\text{HabAvail}^2)) * \text{AHM}$ . For each term, the Likelihood ratio (LR Chisq), the degree of freedom (Df) and the corresponding p-value is provided. Terms considered are: Anthropic Habitat Modification index (AHM); Habitat availability (HabAvail) and Habitat diversity (HabDiv).

**Table 5.1** Paramètres démographiques employés pour la simulation de la résistance des systèmes aux perturbations. Le système est ici composé de neuf zones cœurs (populations locales) dont les positions géographiques sont renseignées via les coordonnées x et y (exprimées en SCR Lambert 72 : EPSG 31370). N = nombre d'individus en début de simulation ; rm = taux de croissance annuel ; rsd = écart-type du taux de croissance ; Km = capacité d'accueil du site ; Ksd = écart-type de la capacité d'accueil ; mig = taux d'individus migrants ; migsurv = taux de survie des migrants.

## Liste des acronymes

AHM : *Anthropic Habitat Modification index*

AIC : *Akaike Information Criterion*

GLMM : *Generalized Linear Mixed Model*

IUCN : *International Union for Conservation of Nature*

PAC : *Politique Agricole Commune*

SCI : *Structural Complexity Index*

SDM : *Species Distribution Model*

UTM : *Universal Transverse Mercator*

WBI : *Wild-Boar abundance Index*

SRMs : *Spatially realistic models*

SPOMs : *Stochastic patch occupancy models*

PDMs : *Population dynamic models*





---

## Liste des publications

### Articles en tant que premier auteur :

Duchesne, T., Graitson, E., Lourdais, O., Ursenbacher, S., Dufrêne, M., 2022. Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake. *Journal of Zoology* 318, 205–217.  
<https://doi.org/10.1111/jzo.13007>

Duchesne, T., Rault, P.-A., Quistinic, P., Dufrêne, M., Lourdais, O., 2023. Combining forest exploitation and heathland biodiversity: Edges structure drives microclimates quality and reptile abundance in a coniferous plantation. *Forest Ecology and Management* 544, 121188.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121188>

Duchesne, T., Ursenbacher, S., Lourdais, O., Barrioz, M., Legentilhomme, J., Paysant, F., Rey, G., Guiller, G., Bentz, G., Gardner, E., Julian, A., Langham, S., Monk, C., Creemers, R., Stark, T., Helder, J., Bauwens, D., Dufrêne, M., Disentangling the effect of large-scale drivers on sub-continental population trend of a declining snake (in prep).

Duchesne, T., Lourdais, O., Graitson, E., Improving detection of long term decline of a common and widely distributed reptile species using unstructured citizen-science data base. (*in prep for consideration in European Journal of Wildlife Research*).

### Articles en tant que co-auteur :

Graitson, E., Aptel, S., Cuenot, T., Duchesne, T., Fonce, F., Fournier, C., Jame, A., 2023. Variations phénotypiques et mélanisme au sein d'une population introduite de Vipère péliade *Vipera berus* dans l'est de la Belgique. *Bulletin de la société Herpétologique de France* 138, 1–3.  
<https://doi.org/10.48716/BULLSHF.182-8>

Graitson, E., Duchesne, T., Cuenot, T., Fonce, F., Jame, A., Delcourt, J., Dufrêne, M., 2022. Statut d'une vaste population de Vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) récemment introduite dans l'est de la Belgique. *Bulletin de*

la société Herpétologique de France 181, 1–14.  
<https://doi.org/10.48716/BULLSHF.181-1>

Rey, G., Graitson, E., Duchesne, T., Dezetter, M., Guiller, G., Barrioz, M., Boissinot, A., Ursenbacher, S., Guillon, M., Lourdais, O., 2024. Snakes as “sentinels” of habitat quality: towards better consideration of vipers in managed natural areas. *Naturae* (Accepté le 06 mai 2024).

Degottex Féry, F., Doiteau, T., Vidal, J., Duchesne, T., Morin, S., Boissinot, A., Goutte, A., Lourdais, O., Hedgerows from preserved farming landscape better support reptile diversity: insight from a military training area in western France. *In prep for consideration in European Journal of Wildlife research in 2024.*

Graitson, E., Duchesne, T., Cayuela, H., Goffart, P., La gestion des habitats est-elle efficace pour assurer la conservation des populations de vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) ? Synthèse de vingt années de suivi en Wallonie. Soumis dans *Bulletin de la société herpétologique de France* le 01 octobre 2024.

### Articles de vulgarisation :

Bouquelles, M., Duchesne, T., 2023. Potentialités d'accueil de la Réserve naturelle Domaniale du Plateau des Tailles pour la vipère péliade (*Vipera berus*) : évaluation des surfaces favorables et de la pression de prédation. *Echo des rainettes* 9–11.

Duchesne, T., 2023. Influence de la qualité des habitats en tant que modulateur de la pression de prédation chez la vipère péliade. *Echo des rainettes* 24, 10–14.

Duchesne, T., Graitson, É., 2022. Quel avenir pour les populations historiques de vipères péliades en Wallonie ? Tendances des populations wallonnes après 20 ans de suivi. *Echo des rainettes* 22, 3–7.

Duchesne, T., 2024. Le lézard vivipare : une espèce en déclin ? L'utilisation des données courantes pour la mise en évidence de la dynamique d'occupation. *Echo des rainettes* 26, 14–17.





# Chapitre 1

---

## Introduction générale



# 1. Dégradations mondiales des écosystèmes

## ***1.1. Destruction massive des habitats naturels/semi-naturels et perte massive de biodiversité***

Au cours de son histoire, la vie sur terre a été, à de multiples reprises, impactée par divers événements ponctuels ou progressifs ayant entraîné d'importantes conséquences sur la balance et le fonctionnement des écosystèmes présents sur notre planète (Burgess, 2019; Courtillot and Courtillot, 2002). Ces événements, ayant marqué profondément la vie sur notre planète suite aux bouleversements des forces géophysiques, ont alors été traditionnellement utilisés pour marquer la séparation entre deux ères géologiques distinctes. Aujourd'hui, face aux importants dérèglements observés au sein des écosystèmes, une nouvelle époque géologique a été proposée : l'Anthropocène (Lewis and Maslin, 2015). Bien qu'un manque de consensus semble persister quant à la définition d'une date pivot marquant le début de cette nouvelle ère, l'Anthropocène fait référence à l'apparition de nouvelles contraintes sur les écosystèmes : les activités anthropiques (CrutzenWill Steffen, 2003; Zalasiewicz et al., 2015). Aujourd'hui encore, l'intégration des sociétés humaines en tant que grande force géophysique, aux côtés des contraintes géologiques et naturelles, est fortement débattue au sein même d'institutions internationales de chronostratigraphie (Luciano, 2022). Il est cependant communément admis que les activités anthropiques jouent un rôle rapide et important dans le dérèglement des écosystèmes et la définition d'une époque moderne, différente des époques stratigraphiques anciennes (Steffen et al., 2007).

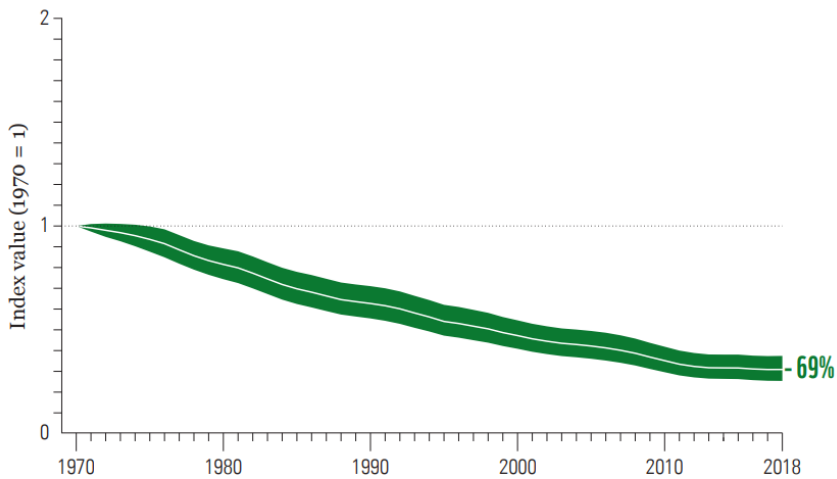
Les activités anthropiques peuvent avoir des conséquences directes ou indirectes sur l'équilibre des écosystèmes, menant ainsi à des conséquences en cascade ou synergiques. Parmi les effets directs sur les espaces naturels, on retrouve la destruction, la dégradation ou la fragmentation des habitats, mais également la surexploitation des ressources naturelles et l'émission de substances polluantes (Almond and Grooten, 2022). À l'échelle mondiale, on estime que 95% des terres émergées présentent aujourd'hui des indicateurs directs de pression anthropique sur les milieux naturels (Kennedy et al., 2019). Outre les effets directs, les activités humaines peuvent également affecter les écosystèmes au travers de conséquences indirectes. Ainsi, l'industrialisation rapide et l'intensification des pratiques agricoles sont, entre autres, à l'origine de l'émission massive de gaz à effet de serre dans

l'atmosphère, participant activement aux dérèglements climatiques en cours (Bezić et al., 2022; Bouma et al., 1998). En effet, la dernière estimation du réchauffement de l'atmosphère est de  $\sim 1.1$  °C par rapport à la période préindustrielle et pourrait même atteindre 1.5 °C d'ici la fin de cette décennie (Masson-Delmotte et al., 2021). Un tel réchauffement, même maintenu sous le seuil critique généralement avancé de 1.5 °C, pourrait entraîner le dépassement de nombreux points de ruptures, entraînant des déséquilibres en cascade au sein des écosystèmes (Armstrong McKay et al., 2022; Schleussner et al., 2016).

Cette dégradation rapide des écosystèmes à de multiples échelles a entraîné la crise de la biodiversité que nous traversons actuellement, correspondant à la sixième extinction de masse enregistrée (Ceballos et al., 2015; Cowie et al., 2022). Cette extinction massive est caractérisée par un taux d'extinction particulièrement impressionnant. En outre, même si le processus d'extinction a toujours fait partie intégrante de l'évolution de la vie sur terre, le taux d'extinction actuellement estimé est près de 1000 fois supérieur au taux chronique d'extinction [*background extinction rate*; (De Vos et al., 2015)]. Malheureusement, aucun groupe taxonomique ne semble épargné par la menace d'extinction. L'IPBES (*Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*) avance même le chiffre de 25% comme étant une estimation probante de la proportion d'espèces animales et végétales menacées d'extinction à court ou long terme (IPBES, 2019). Afin de mieux comprendre et de quantifier ce déclin, divers indices ont été proposés, dont l'indice du *Living Planet Index*, qui traque la tendance globale des populations de vertébrés. Récemment, le dernier rapport paru renseigne un déclin alarmant dans l'abondance des populations de vertébrés entre 1970 et 2018, estimé à 69% [Figure 1.1 ; (Almond and Grooten, 2022)].

Afin de mieux comprendre les effets combinés de ces perturbations écosystémiques, le concept des limites planétaires (*planetary boundaries*) a été développé (Rockström et al., 2009). Ce concept propose de définir des limites planétaires au sein desquelles l'humanité peut opérer de manière durable sans mettre en danger l'intégrité de l'équilibre des écosystèmes. Les neuf limites planétaires identifiées sont : le changement climatique, l'intégrité de la biosphère, le cycle de l'azote et du phosphore, l'utilisation de l'eau douce, la pollution chimique, l'érosion des sols, l'acidification des océans, la pollution atmosphérique et l'appauvrissement de la couche d'ozone (Rockström et al., 2009; Steffen et al., 2015).





**Figure 1.1** *Living planet index* estimé entre 1970 et 2018. Cet indice indique le changement moyen observé dans l'abondance de 31 821 populations de vertébrés (5 230 espèces), faisant l'objet de monitoring standardisés. Modifié à partir de (Almond and Grooten, 2022).

À l'heure actuelle, les six premières limites citées ont été largement franchies (Richardson et al., 2023). Il est d'ailleurs intéressant de constater qu'un des paramètres les plus sensibles correspond à la perte de biodiversité, qui se situe bien au-delà des limites planétaires estimées et se place aujourd'hui dans la zone de hauts risques (Richardson et al., 2023).

A la lumière de la dégradation globale des écosystèmes et de la biodiversité, les écologues font actuellement face au besoin urgent de comprendre et considérer les enjeux de conservation dans le contexte moderne imposé par l'Anthropocène. En effet, il est plus que probable que l'influence anthropique croissante pesant sur les écosystèmes ne sera pas inversée dans un futur proche (Cleland, 2013; Holman et al., 2017). Par conséquent, il devient crucial de mieux comprendre les mécanismes multiples entraînant des perturbations à diverses échelles spatiales afin d'assurer la viabilité des écosystèmes à long terme. Repenser et adapter les grands concepts de conservation et d'écologie au contexte imposé par l'Anthropocène implique un shift important des conceptions théoriques traditionnelles vers une approche adaptative et interdisciplinaire. Cela entraîne également une meilleure compréhension de la complexité des écosystèmes et des mécanismes qui les composent afin de définir

des stratégies innovantes qui peuvent renforcer la résilience des écosystèmes face aux changements environnementaux. Dans un tel contexte, il est également important de promouvoir la coexistence de la nature et des sociétés humaines au sein d'écosystèmes résilients.

## ***1.2. Paramètres écologiques clés et échelles spatiales d'influence***

L'écologie peut être définie comme l'étude des relations entre les êtres vivants, mais également avec leur environnement. Dans ce domaine des sciences, de nombreuses études démontrent aujourd'hui que l'influence de grands paramètres écologiques sur les organismes est dépendante de l'échelle spatiale considérée (Levin, 1992; Schneider, 2001). Les écologues modernes ont donc initié dans le courant des 30 dernières années un important changement de paradigme en adoptant une approche multi-échelles afin de mieux comprendre l'équilibre complexe rencontré au sein des écosystèmes (Gonzalez et al., 2020; McGill, 2010). Cette nouvelle approche considère donc les écosystèmes comme des systèmes complexes gouvernés par des paramètres écologiques agissant à de multiples échelles spatiales.

Selon cette nouvelle conception, répondre à une simple question telle que « Quels sont les facteurs qui contrôlent la distribution et l'abondance d'une espèce ? » ne peut pas être considérée à une échelle spatiale unique. En effet, afin de répondre à cette simple question, McGill a identifié quatre paramètres écologiques principaux pouvant influencer la distribution d'une espèce : les facteurs climatiques, les interactions spécifiques, l'habitat, ainsi que la capacité de dispersion (McGill, 2010). Chacun de ces paramètres écologiques présente une importance variable en fonction de l'échelle spatiale considérée. Par conséquent, déterminer laquelle de ces quatre forces est la plus importante afin d'expliquer la présence ou l'abondance d'une espèce va dépendre de l'échelle spatiale à laquelle nous nous intéressons.

Partant de cette nouvelle conception, tenter d'expliquer certaines observations en se focalisant sur une seule échelle spatiale négligerait inévitablement la complexité de l'ensemble des forces en jeu. De même, tout

comme pour l'échelle spatiale, la considération de multiples échelles temporelles permet la prise en compte d'intervalles de temps plus larges, allant d'une saison aux cycles interglaciaires, en passant par la durée d'une génération. La considération de ces multiples échelles temporelles peut également s'avérer cruciale pour la compréhension des paramètres biogéographiques ou la dynamique des populations et des écosystèmes (Bunnell and Huggard, 1999; Hastings, 2010). Malgré la reconnaissance croissante de l'importance d'une approche multi-échelle, ce type d'approche n'est pas encore prévalente en écologie (McGarigal et al., 2016; Suárez-Castro et al., 2022). En effet, certaines difficultés propres à ces approches multi-échelles persistent, telles que l'absence de méthodologies standardisées, la difficulté d'intégrer des données provenant de diverses échelles spatiales ou encore le caractère interdisciplinaire de cette approche (Suárez-Castro et al., 2022). Cependant, en adoptant un cadre multi-échelle, les écologues peuvent ouvrir la voie à des analyses plus complètes et robustes des écosystèmes, conduisant ainsi à une meilleure compréhension et à la mise en place de stratégies de conservation plus efficaces.

Dans le contexte actuel de dégradation des écosystèmes, ajouter des facteurs perturbateurs à ce concept multi-échelles complexifie considérablement le système en ajoutant une autre dimension. Ainsi, d'autres questions apparaissent : A quelle échelle spatiale les perturbations se font-elles sentir ? Ces perturbations ont-elles des conséquences sur les autres processus écologiques en jeu ? L'équilibre entier des écosystèmes est-il compromis ? En effet, de nombreux éléments peuvent impacter significativement le fonctionnement et la balance des écosystèmes. Ces éléments perturbateurs peuvent avoir des conséquences en cascade au travers de multiples échelles spatiales susceptibles d'aboutir à des effets synergiques aux lourdes conséquences. Étudier les effets des perturbations écosystémiques à de multiples échelles spatiales nous permet cependant de mieux comprendre les défis de conservation auxquels nous faisons face dans un contexte plus global.

## **2. Les espèces sentinelles, définition et rôle dans l'identification des mécanismes affectant les espèces**

Le concept d'espèce sentinelle et sa définition ont considérablement évolués au cours des 70 dernières années. En effet, historiquement, une espèce sentinelle pouvait être définie comme une espèce indicatrice utilisée pour mesurer l'exposition

à divers contaminants environnementaux ou substances dangereuses. Un des exemples les plus parlants est sans nul doute l'utilisation d'oiseaux sentinelles (majoritairement des canaris) maintenus captifs dans les mines d'Europe. Ces volatiles servaient alors à mesurer l'exposition au monoxyde de carbone. Une mort rapide de l'oiseau était alors le témoin d'une concentration importante de ce gaz mortel qui pouvait rendre les galeries minières extrêmement dangereuses.

Cependant, au fil du temps, au-delà de cet aspect « pratique », l'utilisation d'espèces sentinelles s'est également développée dans le but de mesurer la concentration et la dangerosité des substances présentes dans l'environnement (Amiard-Triquet et al., 2012; Basu et al., 2007; de Almeida Duarte et al., 2017). Les espèces sentinelles étaient alors majoritairement utilisées dans le domaine de l'écotoxicologie. C'est ainsi que diverses espèces telles que le vison d'Amérique ont été proposées comme espèces sentinelles afin de mesurer l'exposition des organismes aux PCB (Polychlorobiphényles) ainsi qu'aux métaux lourds comme le mercure présent dans l'environnement (Basu et al., 2007). En effet, le vison occupe une place élevée au sein de la chaîne trophique, ce qui entraîne une accumulation des contaminants au sein de ses tissus adipeux témoignant d'une contamination des organismes constituant les étages trophiques plus bas.

A partir du XXI<sup>ème</sup> siècle, la définition d'espèce sentinelle s'est encore largement développée et ne se cantonne plus uniquement au domaine de l'écotoxicologie. En effet, les scientifiques prennent pleinement conscience que certaines espèces sentinelles peuvent nous aider à identifier les facteurs et les mécanismes affectant les organismes, les populations, les communautés mais également les écosystèmes dans leur entièreté (Amiard-Triquet et al., 2012). Pour être une espèce sentinelle, celle-ci doit être sensible aux perturbations locales et/ou globales de leur environnement. La surveillance de ces espèces permet donc théoriquement d'identifier de manière précoce l'apparition de dysfonctionnements ou de dérèglements environnementaux.

Au-delà de la simple détection de perturbations environnementales, ces espèces sentinelles peuvent également être employées afin d'identifier les mécanismes par lesquels ces perturbations influencent les populations ou les individus. Dès la prise de conscience de cette opportunité, diverses études ou programmes de recherche ont vu le jour afin de sélectionner et étudier diverses espèces sentinelles destinées à jeter la lumière sur les mécanismes de perturbation.

Prenons ainsi l'exemple du programme français « Les sentinelles du climat » dont l'objectif est d'identifier une série d'espèces animales et végétales qui peuvent jouer le rôle de sentinelles dans la mesure de l'impact du réchauffement climatique sur les organismes. Outre le monitoring intensif de ces espèces sentinelles, diverses études expérimentales sont également réalisées sur celles-ci afin d'identifier les conséquences du dérèglement climatique sur les différents traits de vie de celles-ci. Ces espèces constituent donc aujourd'hui de véritables outils de recherche nous permettant de surveiller et identifier les facteurs affectant d'autres espèces soumises à des contraintes similaires.

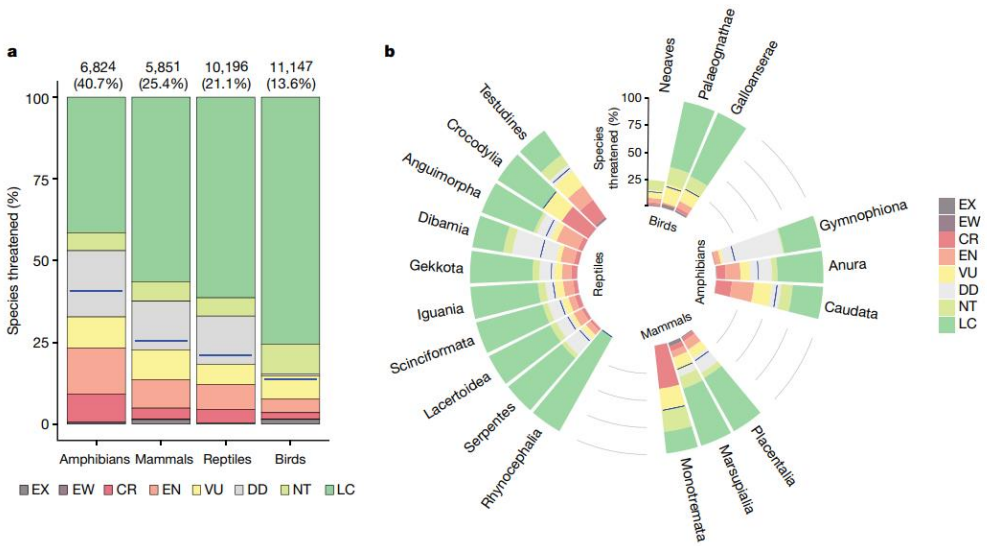
### **3. La vulnérabilité des reptiles face aux diverses perturbations écosystémiques**

#### ***3.1. Un contexte de déclin généralisé des reptiles***

Malgré son caractère polyphylétique, le terme « reptile » est couramment employé et inclut à l'heure actuelle plus de 11 900 espèces décrites (Uetz et al., 2022). Malheureusement, malgré l'importante diversité caractérisant ce groupe de vertébrés, les reptiles font aujourd'hui face à un important déclin à l'échelle mondiale (Böhm et al., 2013; Cox et al., 2022; Gibbons et al., 2000). En effet, une étude publiée en 2022 a permis d'estimer que 21.1% des espèces de reptiles sont actuellement menacées (Cox et al., 2022). Cette valeur est en accord avec la précédente estimation datant de 2013 qui, près de 10 ans plus tôt, rapportait déjà 18.9% d'espèces menacées (Böhm et al., 2013). En comparaison avec les autres groupes de tétrapodes, la proportion d'espèces menacées chez les reptiles est comparable à celle rencontrée chez les mammifères (25.4% ; Fig. 1.2). Cependant, le groupe des reptiles semble bien plus menacé que les oiseaux (13.6%) mais largement moins que les amphibiens, dont plus de 40% des espèces sont menacées à l'échelle mondiale (Cox et al., 2022). De manière intéressante, nous pouvons remarquer que les groupes largement menacés (reptiles et amphibiens) sont tous deux des groupes d'organismes ectothermes en comparaison aux mammifères et aux oiseaux qui sont des organismes homéothermes.

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons aux squamates terrestres dans un contexte européen. L'ordre des squamates fait référence aux serpents, lézards et amphibènes. Bien évidemment, la distribution de la richesse

spécifique des squamates n'est pas uniforme sur l'ensemble du globe (Roll et al., 2017). En effet, l'Europe abrite relativement peu d'espèces de squamates en comparaison aux régions tropicales (Böhm et al., 2013). Cependant, les divers épisodes glaciaires, la longue histoire des activités anthropiques en Europe et leurs impacts sur les espaces naturels font également du vieux continent le théâtre d'enjeux de conservation majeurs concernant les ectothermes. Ainsi, la dernière liste rouge européenne des reptiles rapporte que plus de 40% des espèces présentes sur le continent européen témoignent actuellement d'un déclin de leurs populations, contre seulement 2% des espèces témoignant une dynamique positive (Cox and Temple, 2009). Face à une situation aussi alarmante, il est important d'intégrer les reptiles au centre des enjeux de conservation modernes. Malgré cela, il est très préoccupant de constater que les reptiles sont aujourd'hui encore fréquemment oubliés et/ou ignorés dans les réflexions portant sur les priorités de conservation (Brooks et al., 2006).



**Figure 1.2** (a) Représentation du risque d'extinction associé aux quatre classes principales de tétrapodes. (b) Représentation détaillée des risques d'extinction associés aux différents groupes taxonomiques appartenant aux quatre classes considérées. Pour chaque graphique, la ligne bleue représente l'estimation du pourcentage d'espèces menacées en fonction du groupe considéré. EX, éteint ; EW, éteint à l'état sauvage ; CR, en danger critique ; EN, en danger ; VU, vulnérable ; DD, manque de données ; NT, presque menacé ; LC, préoccupation mineure. Modifié à partir de (Cox et al., 2022)

## ***3.2. Caractère sentinelle des squamates terrestres et sensibilités au contexte local et global***

De par leur écologie et leur caractère ectotherme, les squamates sont des organismes fortement sensibles aux perturbations anthropiques pouvant agir à de multiples échelles spatiales (Boissinot et al., 2019; Cox et al., 2022; Falaschi et al., 2019; Guiller et al., 2022). Cette sensibilité importante et leur écologie particulière font de certains reptiles de bons candidats au statut d'espèce sentinelle. Diverses espèces de reptiles ou communautés de reptiles ont ainsi été proposées en tant qu'espèces sentinelles afin de mesurer l'impact de perturbations écosystémiques et identifier les mécanismes en jeu (Ciliberti et al., 2011; Kinney et al., 2008; Mullin and Seigel, 2011).

### **3.2.1. Définition des échelles spatiales d'influence**

Avant d'aborder la diversité des perturbations des écosystèmes pouvant affecter le contexte local et global dans lesquels les populations évoluent, il est important d'aborder la notion d'échelle spatiale d'influence. Les trois échelles spatiales d'influence couramment considérées en écologie sont l'échelle micro, l'échelle méso et l'échelle macro. Si le caractère ordinal de ces classes semble évident (micro < méso < macro), la définition de ces échelles peut être confuse et soumise à une interprétation personnelle si celles-ci ne sont pas clairement explicitées. De même, la définition d'une échelle spatiale peut être très variable selon l'organisme considéré. Par exemple, une distance de 500 mètres séparant deux habitats favorables ne présente pas les mêmes défis pour un organisme de petite taille tel qu'un acarien aptère ou un organisme de taille plus conséquente et très mobile tel qu'un rapace. Ceci fait apparaître la nécessité de définir des échelles spatiales d'influence en fonction de la taille des organismes et de leur capacité de déplacement (Pincebourde and Woods, 2020). Dans ces travaux publiés en 2020, Pincebourde et ses collègues proposent une définition des échelles spatiales micro-méso-macro selon la taille des organismes (Fig. 1.3). Ainsi, une échelle macro pour un organisme de petite taille telle qu'un acarien peut correspondre à une échelle micro pour un lézard de taille modeste. Avant d'aller plus loin, il est donc important de définir les trois échelles spatiales d'influence (micro-méso-macro) pour une

espèce de squamate terrestre telle que la vipère péliade (*Vipera berus*), qui constitue notre modèle d'étude.

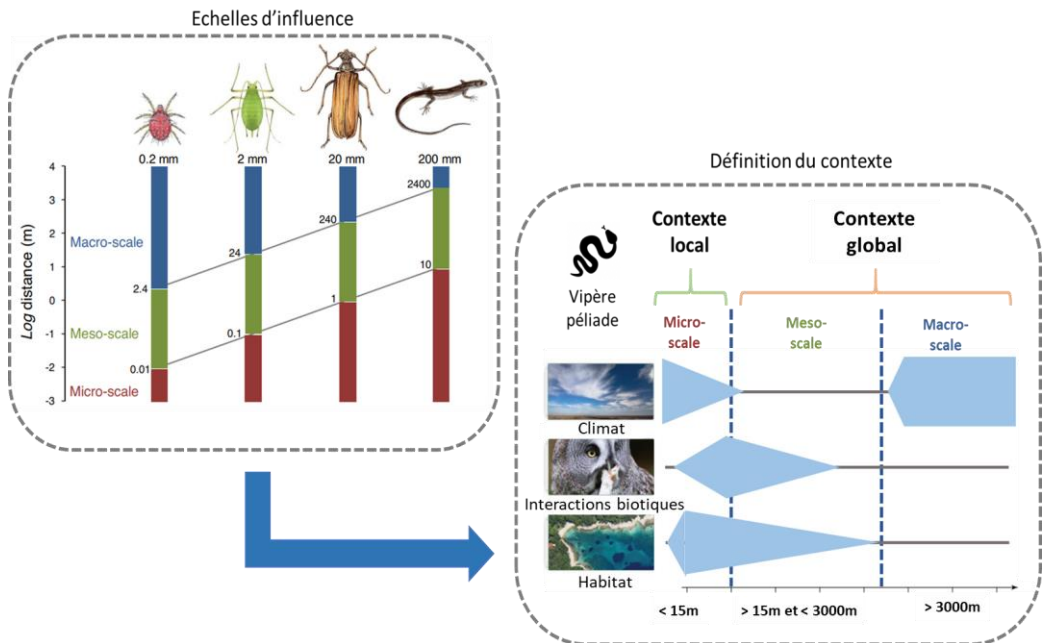
L'échelle **micro** fait référence à la plus petite échelle spatiale d'influence. Pour un squamate de taille modeste tel que la vipère péliade, cette échelle spatiale est ici définie comme l'environnement présent dans un rayon de 15 mètres autour de l'organisme. À cette échelle, des paramètres tels que la disponibilité en microhabitats ou les conditions microclimatiques sont des paramètres importants qui sont notamment dictés par la structure de la végétation (Fig. 1.3).

L'échelle **méso** fait quant à elle référence à une échelle spatiale d'influence intermédiaire. Pour la vipère péliade, cette échelle est ici définie par les caractéristiques des habitats rencontrés entre 15 et 3000 mètres autour des organismes. À cette échelle, des paramètres tels que la disponibilité en habitats favorables ou la configuration paysagère sont à considérer (Fig. 1.3).

Enfin, l'échelle **macro** fait quant à elle référence à la plus grande échelle d'influence considérée. Dans le cadre de cette thèse, cette échelle est définie par les caractéristiques environnementales rencontrées dans un rayon supérieur à 3 kilomètres. Cette échelle d'influence fera donc référence à des paramètres tels que les facteurs macroclimatiques qui influencent, entre autres, la répartition des espèces à très large échelle (Fig. 1.3).

Les termes de « **contexte local** » et « **contexte global** » seront couramment employés dans la suite de ce document. Cependant, ici aussi, cette notion de contexte peut être soumise à interprétation. Ainsi, afin de clarifier l'emploi de ces termes, ceux-ci doivent également être définis. Dans la suite de ce document, nous définirons le **contexte local comme faisant référence à l'échelle d'influence micro** à laquelle sont exposés les reptiles. Au-delà de ce contexte local, les échelles d'influence **méso et macro feront écho au contexte global**.



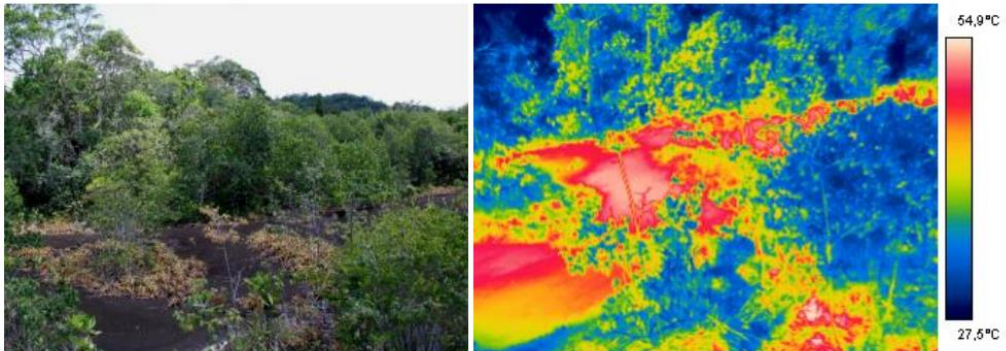


**Figure 1.3** (A gauche) Illustration des distances correspondant aux trois échelles spatiales d'influence couramment utilisées en écologie (micro-mésomacro). La définition des échelles spatiales est largement dépendante de la taille des organismes. Les chiffres au sein du graphique définissent les distances en mètres délimitant les différentes échelles spatiales d'influence. (A droite) Définition des termes de contexte local et global ainsi que des trois échelles spatiales d'influence pour l'espèce cible de cette thèse (la vipère péliade ; *Vipera berus*). Trois paramètres écologiques influençant la distribution et l'abondance de l'espèce ont été identifiés et leur échelle d'influence a été mise en évidence. Modifié à partir de (Pincebourde and Woods, 2020) et (McGill, 2010).

### 3.2.2. Sensibilité aux perturbations du contexte local

Les reptiles sont des organismes ectothermes possédant des capacités de dispersion et homéostatiques extrêmement limitées (Hillman et al., 2014; Huey, 1974). Par conséquent, ces ectothermes sont fortement dépendants des conditions abiotiques disponibles dans leur environnement proche afin d'assurer leurs besoins de thermorégulation et d'hydrorégulation (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; Dezetter et al., 2023). Les conditions abiotiques telles que la température, l'humidité, l'ensoleillement ou le vent sont quant à elles largement influencées par le contexte local et plus particulièrement la structure de la végétation (Fig. 1.4). À

l'échelle micro, la notion de microhabitats est donc d'une importance considérable [Fig. 1.3 ; (Bradley et al., 2022; Guillon et al., 2014; Martín et al., 1998)]. Un microhabitat peut être défini comme une petite section d'habitat (échelle micro) présentant des conditions abiotiques (microclimatiques) particulièrement favorables et se distinguant des conditions abiotiques rencontrées aux alentours. Au sein d'un habitat occupé, les reptiles peuvent donc activement sélectionner et exploiter les microhabitats favorables et disponibles afin de maintenir une température corporelle et un degré d'hydratation idéal (Castilla and Bauwens, 1991; Dezetter et al., 2023; Newbold and MacMahon, 2014). L'exploitation de ces ressources abiotiques est également essentielle au maintien des fonctions métaboliques telles que la digestion ou encore pour assurer le bon développement des embryons (Dupoué et al., 2016; Lorigou et al., 2013b; Van Damme et al., 1991).



**Figure 1.4** (A gauche) Photographie d'un habitat présentant une importante complexité structurelle de la végétation. (A droite) Photographie infrarouge de cette même portion d'habitat montrant l'importante diversité de conditions abiotiques (thermiques) rencontrées. Modifié à partir de (Pincebourde, 2019).

A l'échelle micro, il est donc possible de relier la structure de la végétation à la diversité de conditions microclimatiques rencontrées au sein des microhabitats. Ainsi, de manière générale, un habitat ouvert/semi-ouvert présentant une importante complexité structurelle de la végétation permet la création de tout un gradient de conditions abiotiques dans un environnement proche, qui peut être activement exploité par les reptiles au travers de la sélection de microhabitats favorables [Fig. 1.4 ; (Elzer et al., 2013; Londe et al., 2020)]. Ces habitats complexes, affichant souvent un faciès de friche avec le développement d'une végétation

intermédiaire, sont donc d'une importance capitale pour les ectothermes (Edgar et al., 2010).

L'Europe occidentale a cependant été le théâtre d'importantes modifications de l'habitat influençant le contexte local et global auxquels sont exposés les reptiles. Ces modifications ont entraîné des conséquences dramatiques pour les reptiles. En effet, historiquement, les pratiques agricoles traditionnelles extensives permettaient le maintien d'une végétation très hétérogène à l'échelle micro (Middleton, 2013; Sartorello et al., 2020). Cependant, dès la sortie de la Seconde Guerre mondiale, l'avènement du travail mécanisé, combiné à l'utilisation à grande échelle de produits phytosanitaires, a provoqué une importante intensification des pratiques agricoles et une simplification radicale des paysages par augmentation de la surface des parcelles exploitées (Parkinson, 1993). Cette intensification a permis d'augmenter considérablement la rentabilité des travaux agricoles, mais, en contrepartie, elle s'est accompagnée de nombreux changements dans le contexte local, auxquels sont exposés les reptiles (Pereira and Navarro, 2015; Tieskens et al., 2017). Par exemple, dans les régions permettant d'assurer d'importants rendements, l'intensification de l'agriculture a entraîné une importante réduction de la complexité structurelle de la végétation rencontrée à l'échelle micro (Robinson and Sutherland, 2002). En parallèle, les espaces agricoles ne permettant pas d'assurer de hauts rendements dans ce contexte d'agriculture moderne ont été progressivement abandonnés à la régénération naturelle de la végétation ou massivement convertis en plantations résineuses ou feuillues intensives. Ces modifications ont rapidement induit une fermeture du contexte local de la végétation (Sirami et al., 2008). Les changements observés dans les techniques agricoles et sylvicoles ne sont pas sans conséquences pour les reptiles qui sont fortement dépendants du contexte local pour répondre à leurs besoins physiologiques. Par exemple, dans un habitat laissé à la succession de végétation, le degré de fermeture de la végétation peut être mis en relation avec un refroidissement de la température au niveau du sol et une réduction des possibilités d'insolation (Jofré et al., 2016; Reading and Jofré, 2018). Au contraire, les habitats dans lesquels le contexte local est fortement simplifié par l'intensification des pratiques agricoles/sylvicoles ne présentent plus d'importantes variations (temporelles et spatiales) des conditions microclimatiques et peuvent exposer les individus à des conditions dépassant la valence écologique de l'espèce, voire des conditions létales (Sato et al., 2014; Worthington-Hill and Gill, 2019).

Dans ce contexte de dégradation du contexte local auquel sont exposés les reptiles, les milieux semi-naturels persistants peuvent s'avérer d'une importance conservatoire primordiale pour les reptiles (Middleton, 2013; Wright et al., 2012). Malheureusement, ici aussi, les moyens mis en place pour assurer une complexité structurelle de la végétation à l'échelle micro peuvent s'avérer inadaptés. En effet, une attention particulière doit être portée au caractère très extensif des méthodes de gestion mises en place et censées mimer les pratiques agricoles traditionnelles. Une étude récente a ainsi pu démontrer que les pratiques de gestion par pâturage extensif restent bien souvent trop intensives pour les reptiles, surtout lorsqu'elles sont combinées avec une gestion mécanique de contrôle des rejets ligneux, ce qui entraîne la destruction systématique de l'hétérogénéité de la végétation à l'échelle micro (Graitson et al., 2020).

Outre l'importance du contexte local sur la disponibilité et la diversité de conditions abiotiques à l'échelle micro, les modifications de ce contexte peuvent également entraîner des bouleversements dans les relations biotiques telles que les interactions proies-prédateurs [Fig. 1.3; (Anderson and Burgin, 2008; Coombs, 2016)]. En effet, pour une proie, un contexte local de végétation hétérogène est synonyme d'une détection moins aisée par les prédateurs et une augmentation des possibilités de fuites en cas de danger (Gotceitas and Colgan, 1989; Shepard, 2007). Alors qu'une pression de prédation excessive impacte fortement la viabilité des populations de reptiles (Graitson et al., 2019; Hawlena et al., 2010; Móré et al., 2022), le contexte local dans lequel les reptiles évoluent peut s'avérer d'une importance capitale afin de moduler les risques associés à la prédation. De manière étonnante, les relations entre les caractéristiques de l'habitat à l'échelle micro et la pression de prédation restent globalement peu étudiées alors que l'impact négatif d'une pression de prédation excessive sur les populations de reptiles a été rapporté par de multiples études. Par exemple, l'importante pression de prédation exercée par une surdensité de sangliers ou encore les lâchers massifs d'oiseaux destinés à la chasse sont à l'origine d'un déclin drastique des communautés de reptiles en Belgique (Graitson et al., 2019; Graitson and Taymans, 2022). Dans un contexte d'explosion démographique de prédateurs naturels (sanglier, *Sus scrofa*) et l'apparition de nombreuses espèces invasives consommatrices de reptiles [raton laveur, *Procyon lotor*; (Beltrán-Beck et al., 2012; Tack, 2018)], il est aujourd'hui plus que nécessaire de mieux comprendre les relations entre les caractéristiques locales de l'habitat et la pression de prédation.

### 3.2.3. Sensibilité aux perturbations du contexte global

Les reptiles ne sont cependant pas sensibles qu'au contexte local dans lequel ils évoluent. En effet, de nombreux facteurs agissant à plus large échelle ont été identifiés comme faisant partie des causes majeures du déclin généralisé des reptiles (Cox et al., 2022; Reading et al., 2010).

Premièrement, les changements importants dans les pratiques agricoles évoquées ci-dessus, ainsi que le changement massif d'utilisation des terres, sont des facteurs souvent mis en avant pour expliquer la dégradation des habitats disponibles pour les reptiles à l'échelle méso [Fig. 1.3 ; (Cordier et al., 2021)]. À titre d'exemple, on estime actuellement qu'entre 80% et 90% des habitats de landes ou de tourbières ont été détruits au sein de la région atlantique européenne au courant du siècle dernier (Rosa García et al., 2013). La perte de ces habitats de grande valeur pour les reptiles n'est pas le seul exemple de conversion d'habitats marginaux impactant les caractéristiques et la disponibilité des habitats à l'échelle méso (Polus et al., 2007; Ridding et al., 2020, 2015). Ainsi, outre les impacts sur la potentialité d'accueil des habitats à l'échelle micro (disponibilité en microhabitats), l'intensification des pratiques agricoles encouragée par les débuts de la politique agricole commune (PAC) a également entraîné la simplification globale des paysages par le remembrement des parcelles hautement productives et la suppression des éléments structurant les paysages agricoles traditionnels (Fahrig et al., 2011). La diversité d'habitats rencontrés à l'échelle méso a été radicalement réduite et des éléments fixes des paysages structurants ceux-ci, tels que les haies, les bosquets et les ourlets, ont été retirés ou largement simplifiés dans un but de rentabilité. De nombreuses études ont cependant démontré que ces éléments paysagers fixes définissant l'habitat à l'échelle méso peuvent constituer des habitats très favorables pour les reptiles (Edgar et al., 2010; Falaschi et al., 2019; Guiller et al., 2022). L'ensemble de ces modifications a donc inévitablement entraîné une importante diminution de la disponibilité en habitats favorables pour les reptiles à l'échelle méso, ceci se traduisant par le déclin impressionnant des populations dans les paysages fortement transformés (Biaggini and Corti, 2015; Guiller et al., 2022; Zakkak et al., 2015).

Ensuite, l'urbanisation constante observée dans diverses régions d'Europe exerce à son tour une série de menaces dépassant la simple destruction directe d'habitats. En 2018, les surfaces urbanisées en Wallonie ne concernent qu'une petite proportion du territoire (~7.74%) comparativement à l'espace destiné à l'agriculture

[>50% ; (Radoux et al., 2022)]. Cependant, malgré une faible représentation au sein des paysages modernes, ces surfaces urbanisées (les bâtiments, mais également les voies de communication) sont à l'origine de problématiques bien réelles. Ainsi, dans un contexte de matrice paysagère rendue défavorable par l'intensification de l'agriculture, les surfaces urbanisées peuvent entraîner un important renforcement des problématiques de fragmentation du paysage. Alors que les reptiles font preuve d'une capacité de dispersion très limitée (Hillman et al., 2014; Huey, 1974), les populations se retrouvent isolées et sont soumises à de nombreuses forces d'extinction (perte de diversité génétique, sensibilité aux événements stochastiques...) sans possibilité de déplacements au travers de la matrice paysagère, ce qui accentue les risques d'extinction des unités populationnelles. La fragmentation du paysage est alors fréquemment mise en avant pour partiellement expliquer le mauvais état de conservation de nombreuses espèces de reptiles (Cox et al., 2022; Reading et al., 2010). Les zones urbaines et périurbaines sont également des lieux dans lesquels les interactions biotiques peuvent différer du contexte général observé loin de ces zones habitées. Prenons l'exemple des chats domestiques, qui sont souvent abondamment présents dans les zones urbaines et périurbaines et qui renforcent la pression de prédation exercée sur les reptiles (cf. interactions biotiques à l'échelle méso ; Fig. 1.3). De nombreuses études ont ainsi pu démontrer que ces animaux domestiques peuvent représenter d'importants prédateurs pour les reptiles (Brickner-Braun et al., 2007; Stobo-Wilson et al., 2021; Woinarski et al., 2018). L'impact de l'urbanisation et des infrastructures d'origine anthropique sur les reptiles est cependant à nuancer. En effet, certains ectothermes peuvent trouver dans certaines infrastructures anthropiques des habitats de substitution. En Wallonie, c'est notamment le cas des carrières, des terrils, des murs de pierres sèches ou encore des voies de chemin de fer qui peuvent s'avérer être des espaces de haut intérêt herpétologique (Graitson, 2006, 2001).

Enfin, dans le contexte global auquel sont exposés les reptiles, nous retrouvons des variables présentant une échelle d'influence macro. À cette échelle, les facteurs principaux régissant la distribution des espèces sont, entre autres, des facteurs macroclimatiques (Fig. 1.3). En effet, chaque espèce présente une niche climatique au sein de laquelle elle peut se maintenir et en dehors de laquelle les conditions essentielles à la survie des populations ne sont pas assurées. À l'échelle macro, les conditions climatiques sont donc des facteurs importants influençant la biogéographie d'espèces dont la vipère péliade (Guillon et al., 2024; Lucchini et al.,

2023; Parmesan et al., 1999). Or, les conditions climatiques à l'échelle macro sont actuellement bouleversées par un phénomène de large amplitude : le changement climatique. Ces changements dans les conditions macroclimatiques peuvent entraîner d'importantes conséquences pour les reptiles. En effet, celui-ci peut se manifester de nombreuses façons, dont la plus aisément visible est l'augmentation de la température moyenne annuelle enregistrée à la surface du globe. Cette augmentation est actuellement estimée à 1.1 °C par rapport à la période préindustrielle, mais pourrait atteindre 1.5 °C d'ici 2030 (Masson-Delmotte et al., 2021). Face à ce réchauffement global, certaines espèces font preuve d'une translation progressive de leur aire de répartition vers les pôles ou des altitudes plus élevées (Parmesan et al., 1999). Malheureusement, la faible capacité de dispersion des squamates terrestres, exacerbée par le contexte de fragmentation et de dégradation des habitats, rend cette translation très difficile, voire impossible (Edgar et al., 2010; Inman et al., 2023; Opdam and Wascher, 2004). Des études récentes ont mis en évidence que même les organismes présentant une importante capacité de dispersion par l'intermédiaire de spores ne sont pas totalement équipés pour faire face aux changements des conditions macroclimatiques actuellement en cours. C'est notamment le cas de bryophytes dont les spores sont peu soumises aux problématiques de fragmentation (Zanatta et al., 2020). Outre l'augmentation de la température moyenne, le changement climatique se manifeste également en Europe par une modification importante du contraste dans les conditions climatiques saisonnières observées. C'est ainsi que les printemps tendent à être de plus en plus pluvieux et les étés secs et chauds (Spinoni et al., 2017). La fréquence et l'intensité des événements climatiques extrêmes comme des vagues de chaleur ou des sécheresses prononcées sont également en augmentation (Stott, 2016). Ces événements, bien que ponctuels, ont des conséquences hautement délétères sur les organismes ectothermes (Madsen et al., 2023). En effet, ces événements allient bien souvent la combinaison d'un stress thermique (fortes températures) avec un stress hydrique (faible disponibilité en eau) alors même que l'exposition à des températures élevées entraîne une perte en eau plus importante par divers canaux métaboliques [évaporation cutanée, respiration ; (Dupoué et al., 2015b)]. La combinaison de ces deux contraintes exacerbe le stress physiologique des individus en augmentant le taux chronique de corticostérone et la concentration des marqueurs de stress oxydatifs (Dezetter et al., 2022b). Outre ces conséquences directes, de nombreuses études réalisées en milieu contrôlé démontrent que ces événements climatiques extrêmes peuvent également avoir des effets importants

sur la viabilité des populations en réduisant le succès reproducteur des individus (Dezetter et al., 2021; Dupoué et al., 2016; Lориoux et al., 2012). Face à de tels constats, il est important d'intégrer des variables qui présentent une échelle d'influence macro, telles que les conditions macroclimatiques ou le changement climatique, dans les réflexions visant mieux comprendre la distribution et la dynamique des espèces de reptiles.

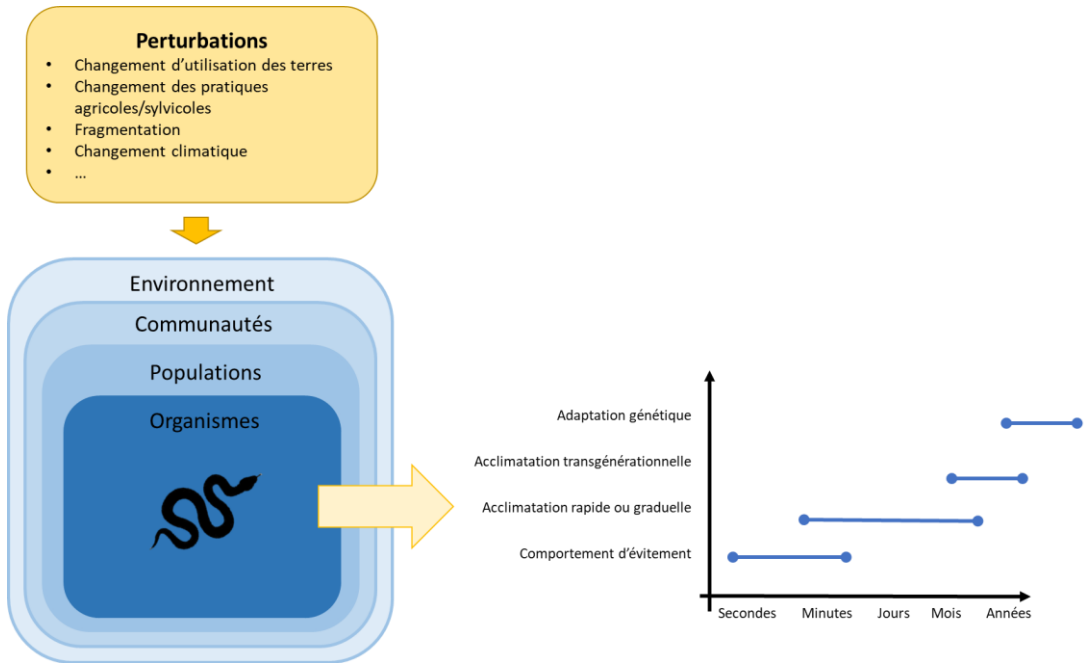
### **3.2.4. Un bref aperçu des mécanismes de réponse possibles face aux contraintes**

Face aux différentes contraintes multi-échelles précédemment décrites, divers mécanismes de réponse peuvent être observés. La notion de valence écologique est ici d'une importance capitale et peut être définie comme la capacité d'une espèce à éviter, s'acclimater ou s'adapter à la variation des facteurs déterminants sa niche écologique. Un bref aperçu des mécanismes de réponse face aux contraintes qui définissent la valence écologique de l'espèce peut être dressé (Fig. 1.5). Les divers mécanismes de défense peuvent cependant présenter une échelle temporelle de réponses très variable.

Les ectothermes sont des organismes qui ajustent leur comportement et leur physiologie face aux variations prévisibles et imprévisibles de leur environnement. Ces organismes tolèrent une plus grande gamme de variations de paramètres physiologiques (ex. température corporelle) que les endothermes. La première barrière de défense face à des conditions défavorables est jouée par l'adoption d'un comportement d'évitement (Fig. 1.5). Ce comportement d'évitement n'est cependant possible que si le contexte local permet aux organismes de trouver à proximité directe des conditions plus adéquates. La mise en évidence de tels mécanismes d'évitement peut être réalisée à l'aide d'expérimentations en milieux contrôlés. Par exemple, dans un contexte de conditions atmosphériques desséchantes (forte chaleur et faible taux d'humidité), les vipères aspics (*Vipera aspis*) tendent à sélectionner activement des microhabitats plus humides afin de réduire le risque de déshydratation (Dezetter et al., 2023). Cette première réponse comportementale face à des conditions non favorables continues est rapide



(généralement dans les secondes ou les minutes après le début de l'exposition) et constitue une première ligne de défense.



**Figure 1.5** Représentation schématique de l'influence des perturbations à diverses échelles spatiales sur les différents niveaux d'organisation biologique. Face aux diverses contraintes s'appliquant sur les organismes, divers mécanismes de réponse peuvent s'opérer sur différentes échelles de temps distinctes et croissantes.

Au-delà de cette réponse rapide, l'exposition à des conditions spécifiques peut également entraîner des phénomènes d'acclimatation rapide ou graduelle des individus. Ainsi, il a été démontré chez la vipère aspic (*Vipera aspis*) que l'exposition à des conditions atmosphériques chaudes et sèches durant les premières années de vie entraîne une adaptation physiologique des organismes qui tendent à limiter leurs pertes en eau par évapotranspiration en comparaison à des individus élevés en conditions plus froides et humides (Dezetter et al., 2022a). De tels mécanismes de réponse à moyen terme permettent donc de partiellement s'adapter aux contraintes imposées aux individus.

Les adaptations à un environnement changeant peuvent également se faire au travers d'une acclimatation transgénérationnelle. Ce type d'acclimatation est moins

rapide que certains mécanismes d'acclimatation à moyen terme (ex. au cours d'une saison) mais constitue un important mécanisme de réponse possible des populations aux contraintes. Ainsi, de nombreuses études expérimentales ont mis en avant que chez certains squamates terrestres, les conditions abiotiques auxquelles les femelles gestantes sont exposées présentent un effet significatif sur la croissance postnatale, les performances ou le comportement des juvéniles (Lorioux et al., 2012, 2013b; Schwanz et al., 2020).

Enfin, l'exposition prolongée à diverses contraintes peut également entraîner des adaptations à long terme au travers des mécanismes d'adaptation génétique. Chez les reptiles, il est par exemple possible d'identifier des gènes impliqués dans l'adaptation aux conditions abiotiques présentes en haute altitude (Yang et al., 2014). La sélection de tels gènes permet donc théoriquement une adaptation aux contraintes imposées par l'environnement. Ce mécanisme de réponse est cependant considéré comme très lent, car il implique la sélection et l'expression de certains gènes, ce qui constitue une adaptation des espèces à l'échelle moléculaire.

### ***3.3. Interactions entre échelles d'influence et nécessité d'une approche multi-échelles pour comprendre le déclin des reptiles***

Le constat que nous venons de dresser révèle que les populations d'ectothermes peuvent être soumises à différentes contraintes pouvant, à terme, impacter la dynamique des populations. Ces différentes contraintes présentent une échelle d'influence variable pouvant impacter le contexte local (micro) et/ou le contexte global (mésomacro) dans lesquels les reptiles évoluent. Malheureusement, à l'heure actuelle, la majorité des études visant à appréhender les principaux paramètres impactant les populations de reptiles se cantonnent à une échelle spatiale unique (bien souvent relative au contexte local). Nous faisons cependant l'hypothèse que ces recherches manquent de recul pour appréhender de manière exhaustive l'ensemble des mécanismes à l'œuvre, pouvant agir séparément ou en synergie à diverses échelles spatiales.

Nous postulons donc qu'une approche plus holistique qui intègre différentes échelles spatiales d'influence s'avère particulièrement pertinente afin d'analyser plus en profondeur le déclin alarmant que nous observons chez les populations de

reptiles. Cette nécessité est étayée par des études récentes qui démontrent que les impacts néfastes engendrés par une perturbation à une échelle spatiale donnée peuvent être atténués ou au contraire accentués par certains paramètres opérant à une échelle spatiale différente (Pincebourde and Woods, 2020; Thakur et al., 2020).

Ceci fait apparaître une notion d'interaction potentielle entre les diverses échelles spatiales qui ne peuvent donc pas être considérées comme totalement indépendantes. À titre illustratif, les caractéristiques locales de l'habitat, telles que la microstructure de la végétation, ont la capacité de tamponner les effets du réchauffement climatique, qui présente quant à lui une échelle d'influence macro (Pincebourde et al., 2016; Scheffers et al., 2014a). C'est ainsi que pour des espèces d'ectothermes terrestres peu mobiles, nous faisons l'hypothèse que le contexte local (micro) présente une importance considérable en comparaison au contexte global.

Les écosystèmes se distinguent par leur incroyable complexité, et la modification d'un élément à une échelle spatiale donnée peut occasionner des répercussions à une autre échelle. À la lumière de la sévère érosion de la biodiversité que nous constatons actuellement (Cowie et al., 2022), il devient impératif de développer une démarche intégrée qui tienne compte de multiples échelles spatiales d'influence, et ce, afin de mieux appréhender les mécanismes complexes qui sous-tendent le déclin de certaines espèces de squamates terrestres.

## **4. Modèles d'étude : la vipère péliade**

### **4.1. Notions d'écologie de l'espèce**

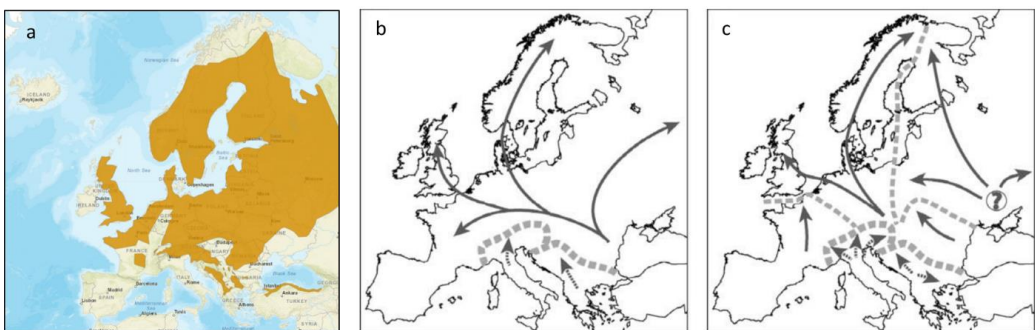
#### ***Répartition et phylogéographie***

La vipère péliade (*Vipera berus*, Linnaeus 1758 ; Fig. 1.6) est une espèce de serpent de taille modeste mesurant entre 40 et 80 cm et appartenant au genre *Vipera* (Phelps, 2010). Il s'agit de l'espèce de serpent terrestre qui présente l'aire de répartition la plus large au monde allant du Royaume-Uni à l'ouest jusqu'à l'extrême est de la Russie (Munkhbayar et al., 2016; Saint Girons, 1980). En Europe occidentale, son aire de répartition correspond au nord de la zone paléarctique et est principalement contenue entre le Massif central français au sud et le cercle polaire au nord (Fig. 1.7a).

L'histoire de la vipère péliade en Europe au cours du Pléistocène est aujourd'hui bien connue. En effet, la première phase de colonisation datant d'un million d'années a fait apparaître trois clades bien distincts : le clade du nord de l'Italie, le clade des Balkans et le clade Nord Européen regroupant l'ensemble des autres populations d'Europe [Fig. 1.7b; (Ursenbacher et al., 2006)]. Au cours de la dernière glaciation, la vipère péliade a pu se maintenir dans des refuges glaciaires dans diverses régions d'Europe. C'est cette dernière glaciation qui a permis au clade Nord Européen de se différencier en de multiples sous-clades suite à l'isolement des populations dans divers refuges glaciaires (Fig. 1.7c). Au sein de ce clade Nord Européen, quatre sous-clades ont ainsi pu être identifiés. Le premier correspond au sous-clade d'Europe de l'est dont la localisation exacte du refuge glaciaire est toujours imprécise. Le second sous-clade identifié a trouvé refuge dans les Carpates et présente une voie de recolonisation vers l'ouest. Le troisième sous-clade est celui d'Europe centrale, dont le refuge glaciaire était probablement localisé dans les Tatras entre la Slovaquie et la Pologne actuelle. Ce



**Figure 1.6** Vipère péliade (*Vipera berus*) femelle gestante s'exposant au sein d'un microhabitat ouvert afin d'assurer ses besoins thermiques et permettre le développement des embryons. Photo par Thomas Duchesne (2020).



**Figure 1.7** (a) Aire de répartition européenne de la vipère péliade (*Vipera berus*). Modifié à partir de (Munkhbayar et al., 2016) ; (b) Routes de colonisation (1 million d'années) de la vipère selon les trois clades identifiés ; (c) Routes de recolonisation empruntées après la dernière glaciation à partir des refuges glaciaires identifiés. Modifié à partir de (Munkhbayar et al., 2016 et Ursenbacher et al., 2006).

sous-clade a emprunté une voie de colonisation vers le nord/nord-ouest et correspond aux individus retrouvés en Angleterre, en Flandre, en Allemagne et dans les pays scandinaves. Enfin, le dernier sous-clade (sous-clade d'Europe de l'ouest) est celui ayant trouvé refuge sur la façade atlantique et méditerranéenne dans le sud de la France (Ursenbacher et al., 2015, 2006). Il regroupe les populations du Massif central en France, de Suisse, du Nord de la France et de la Wallonie. Il est donc intéressant de noter que les populations wallonnes et flamandes de vipères ne possèdent pas le même refuge glaciaire et n'ont donc plus été en contact depuis le dernier épisode glaciaire.

### ***Cycle annuel***

Le cycle annuel de la vipère péliade peut être scindé en plusieurs phases distinctes dépendant du statut et du sexe de l'individu. La première phase correspond à la période d'hibernation. En Belgique, l'hibernation commence généralement début octobre et se prolonge jusqu'au retour de températures douces, à partir de la mi-mars (Jacob et al., 2007). Les mâles sont les premiers à sortir de l'hibernation, environ 15 jours avant les femelles, ce qui marque le début de la deuxième phase. Pendant cette période, les mâles restent à proximité des sites d'hibernation et exploitent activement les microhabitats ouverts et bien ensoleillés afin d'assurer la maturation des gamètes et effectuer une première mue (Prestt, 1971). Dès que les femelles sortent de l'hibernation, la période d'accouplement débute rapidement. Les activités d'accouplement durent habituellement d'avril à mai et un déplacement vers les sites d'estivation peut être observé. Après l'accouplement, les mâles et les femelles non-reproductrices se font alors plus discrets et il devient difficile d'observer ces individus qui ont des besoins d'insolation moindres en comparaison aux femelles gestantes (Bauwens and Claus, 2019a; Graitson et al., 2022; Lориoux et al., 2013a). Les femelles gestantes ne se nourrissent pas (ou très peu) et concentrent leurs efforts sur le maintien d'une température corporelle optimale et la plus stable possible afin de réduire la durée de gestation (Lориoux et al., 2013a, 2013b). La vipère péliade est donc une espèce vivipare se reproduisant sur le capital, ce qui signifie que tout le processus de reproduction est soutenu par l'énergie stockée dans les tissus adipeux et musculaires. Par conséquent, le coût de reproduction est très élevé pour les femelles et la reproduction n'a lieu que tous les deux ou trois ans (Bauwens and Claus, 2019b). La période de gestation s'étend généralement entre mai et août, période durant laquelle les femelles gestantes sont très peu mobiles (Madsen and Shine, 1992). La durée de celle-ci est

cependant variable puisque le développement embryonnaire est dépendant des conditions abiotiques auxquelles sont soumises les femelles durant la gestation (Lorioux et al., 2013b). Dès la naissance des juvéniles, ceux-ci sont parfaitement autonomes et dispersent alors rapidement au sein des habitats favorables environnant afin de s'alimenter. Les femelles en post-gestation doivent alors rapidement se nourrir afin de partiellement reconstituer leurs réserves énergétiques, essentielles à la phase d'hibernation (Bauwens and Claus, 2019b). Dès le retour des températures fraîches, les individus entament leur retour vers les sites d'hibernation (talus herbeux, lisières étagées...), généralement plus secs que les sites d'estivation. Les mâles sont bien souvent les premiers à entrer en hibernation aux alentours de début octobre, suivis rapidement par les femelles et les juvéniles.

### **Écologie**

La vipère péliade peut exploiter une grande variété d'habitats tels que des landes, les tourbières, les friches agricoles, les haies, les clairières, les pistes forestières, etc (Edgar et al., 2010). Au sein de ces habitats, la vipère péliade est cependant fortement dépendante de microhabitats de qualité lui permettant de thermoréguler et hydroréguler efficacement via l'exploitation des différentes conditions abiotiques rencontrées dans son environnement proche (Fig. 1.4). En tant qu'espèce à affinité boréo-montagnarde, cette espèce présente certaines adaptations aux climats froids et humides (Lourdais et al., 2013a). Ainsi, comparativement à son espèce sœur, la vipère aspic (*Vipera aspis*), plus adaptée aux climats chauds, la vipère péliade manifeste un taux métabolique basal plus élevé ainsi que des pertes hydriques plus conséquentes sous les mêmes conditions abiotiques (Guillon et al., 2014; Lourdais et al., 2013a). De par son adaptation aux climats plus froids, la vipère péliade exploite des microhabitats plus humides et est par conséquent très sensible à l'exposition à des conditions microclimatiques chaudes et asséchantes (Dezetter et al., 2023, 2021; Guillon et al., 2014).

### **Déplacements**

Chez cette espèce, l'amplitude des déplacements saisonniers au sein des habitats favorables varie selon le sexe, l'âge et le statut des individus. Dans le cadre de la thèse, nous définirons les déplacements saisonniers comme faisant référence aux divers mouvements qui présentent une périodicité annuelle liée à l'utilisation successive d'habitats différents ou à l'alternance de saisons. Une étude réalisée en Suisse a permis de mettre en évidence que le domaine vital des mâles adultes est

largement plus étendu (taille moyenne estimée de 5.8 hectares) que celui des femelles gestantes [estimé à 0.76 hectare ; (Neumeyer, 1987)]. La taille de ces domaines vitaux semble cependant fortement dépendante de la taille et de la qualité des sites occupés (Hodges, 2019). Il est important de noter que de nombreuses populations wallonnes occupent des espaces inférieurs à 5 hectares, réduisant considérablement les domaines vitaux. La forte différence observée dans la taille des domaines vitaux selon le sexe s'explique par les déplacements saisonniers réalisés par les mâles à la recherche de femelles durant la période d'accouplement. Selon la population considérée, les sites d'hivernation et d'estivation peuvent être distants de quelques centaines de mètres (rarement plus d'un kilomètre), impliquant le déplacement saisonnier des individus entre ces deux espaces successivement occupés (Jacob et al., 2007). Cependant, en Wallonie, les sites d'hivernation sont très souvent à proximité directe des sites estivaux, limitant ainsi les déplacements saisonniers.

Les événements de migration d'individus entre deux sites favorables sont quant à eux largement dépendants de la qualité de la matrice paysagère. Dans le cadre de cette thèse, nous définirons les événements de migration comme le déplacement d'individu(s) d'un site vers un autre au travers de la matrice paysagère, mais qui ne présente pas une périodicité saisonnière. C'est donc au travers d'événements de migration que la (re)colonisation de sites favorables peut être effectuée ou que des échanges ponctuels d'individus peuvent avoir lieu entre des populations présentes dans un rayon correspondant à la distance de dispersion maximale des individus. Ici aussi, ce sont les mâles adultes qui sont les plus susceptibles d'effectuer ces types de déplacements, avec des distances excédant rarement 2 kilomètres (François et al., 2021). Les déplacements des nouveau-nés peuvent également jouer un rôle dans la colonisation de nouveaux sites, avec une distance de déplacement post-naissance maximale estimée à près de 1.4 kilomètres (François et al., 2021).

## ***4.2. La vipère péliade en Wallonie***

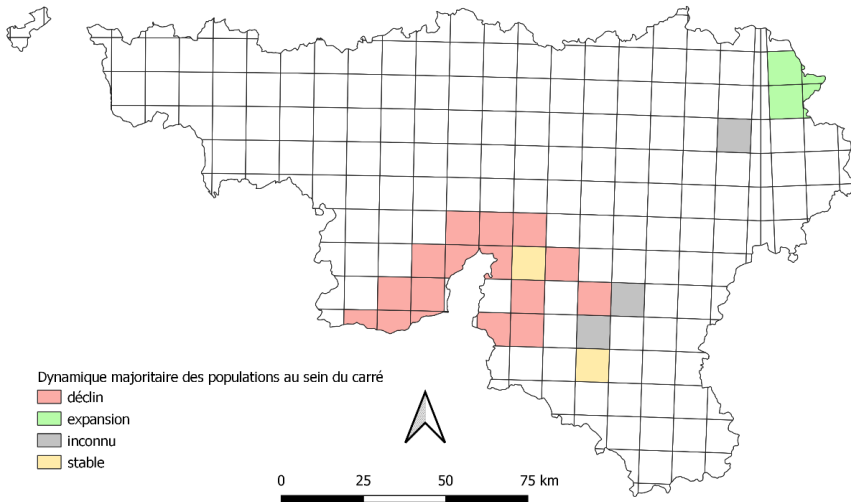
En Wallonie, la vipère péliade est une espèce strictement protégée (spécimen et habitats) et dont l'aire de distribution naturelle est largement non-uniforme. En effet, les populations indigènes sont localisées de part et d'autre de la pointe de

Givet et de la Meuse, avec quelques populations ardennaises connues le long de voies ferrées ou sur des plateaux para-tourbeux (ex. Troufferies de Libin). Ces populations occupent généralement des portions d'habitats favorables n'excédant pas quelques hectares dans une matrice paysagère souvent largement défavorable et fragmentée. Les populations wallonnes peuvent donc être considérées comme isolées les unes des autres (voir Box 1 à la fin de ce point pour la définition des organisations populationnelles employée dans le cadre de cette thèse).

Dans un objectif de suivi des populations, un protocole de suivi standardisé de certaines populations indigènes a été mis en place début des années 2000. Ce programme de monitoring comprend un total de 36 transects standardisés au sein des populations indigènes et qui sont parcourus plusieurs fois par an par des observateurs expérimentés. Ces comptages standardisés permettent ensuite d'estimer la tendance des populations concernées par les suivis. L'analyse récente de ces données de monitoring nous permet de mettre en évidence que, sur ces 36 populations, seules 6 semblent stables ces cinq dernières années alors que l'ensemble des autres populations sont, soit en régression forte, soit déjà éteintes (Duchesne and Graitson, 2022). Bien que ces populations soient bien connues et, pour certaines présentes au sein d'habitats mis sous statut de protection, il n'est donc pas présomptueux d'affirmer que les populations indigènes de vipères péliades sont en forte régression à l'échelle régionale (Fig. 1.8). La plupart des populations relictuelles se maintiennent d'ailleurs sur des surfaces ne dépassant pas quelques hectares, dont la gestion différenciée est assurée par un réseau de bénévoles.

Outres les populations indigènes, certaines populations de vipères péliades se trouvent en dehors de l'aire de répartition historique de l'espèce. C'est le cas des populations qui ont fait l'objet de programmes d'introduction officiels (ex. population de la vallée de la Basseille et population de Spa-Malchamps) ou d'actes d'introduction non officiels et illégaux dont la date reste inconnue (ex. population des Hautes Fagnes). Les sites d'introduction correspondent tous à des plateaux landeux/tourbeux d'altitude constitués de larges surfaces d'habitats favorables. Bien que les introductions officielles soient récentes et ne nous permettent pas encore de quantifier précisément le succès des opérations, des individus de tout âge ont été sporadiquement observés, laissant espérer une réussite du programme.





**Figure 1.8** Aire de répartition actuelle de la vipère péliade en Wallonie selon les carrés UTM 16x16km. La dynamique de population majoritairement rencontrée au sein de chaque carré UTM est renseignée selon le code couleur.

La population des Hautes Fagnes a quant à elle été particulièrement bien étudiée ces trois dernières années. Cette population occupe un vaste plateau paratourbeux dans l'extrême est de la Belgique et présente une organisation populationnelle en archipel (voir Box 1). En effet, l'espèce y est présente au sein de multiples stations favorables, parfois largement étendues, et de nombreux échanges d'individus entre stations sont rendus possibles par une matrice paysagère favorisant les déplacements entre stations (réseau de lisières ou larges étendues de landes paratourbeuses). Une telle population ne peut cependant pas être qualifiée de métapopulation, car la définition d'une métapopulation sous-tend l'existence d'événements d'extinction et de recolonisation (Hanski and Simberloff, 1997; Macarthur and Levins, 1967), ce qui ne semble pas être le cas dans les Hautes Fagnes. Cette population est aujourd'hui de loin la plus grande population de Wallonie, avec une estimation totale du nombre d'adultes entre 3000 et 6000 individus sur l'ensemble du territoire occupé (Graitson et al., 2022). Cependant, le territoire occupé par l'espèce ne représente actuellement que 10% de l'espace potentiellement favorable sur l'ensemble du plateau. L'origine géographique de cette population (dont la première donnée d'observation date de 2007) reste aujourd'hui encore inconnue, mais son patrimoine génétique témoigne d'un sous-

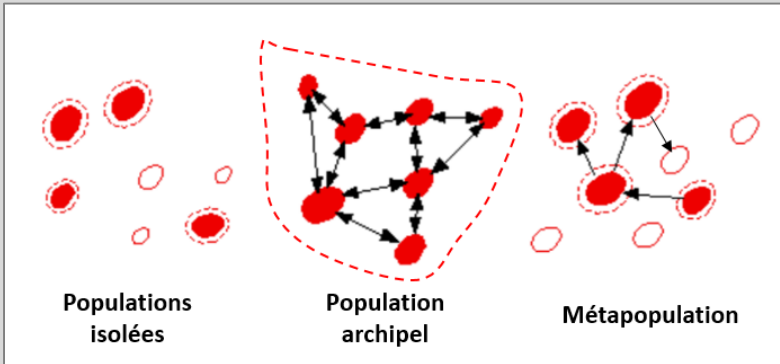
clade différent des populations présentes en Wallonie (Tapia Nsang, 2022). Cette population semble pleinement jouir des larges étendues de landes et tourbières semi-ouvertes connectées entre elles et protégées par un statut de réserve naturelle. En effet, cette population est la seule population wallonne présentant une dynamique très positive et des données d'observations de plus en plus éloignées de la zone cœur témoignent d'une dynamique expansionniste sur le secteur. Il n'est donc pas à exclure que l'espèce étende son aire de répartition locale jusqu'à occuper la majorité des espaces favorables présents sur le plateau des Hautes Fagnes.

Des travaux visant à déterminer et comparer la diversité génétique d'une série de populations indigènes wallonnes ont été entrepris en 2012-2013 (Demez, 2013). Vingt-sept populations wallonnes ont été échantillonnées (dont certaines aujourd'hui disparues) et les analyses génétiques ont permis de comparer la diversité génétique des populations wallonnes aux populations du même sous-clade présentes en Ardenne française. Les résultats démontrent une très faible diversité génétique des populations wallonnes en comparaison aux populations d'Ardenne Française (Demez, 2013). Les populations sont fortement différenciées, témoignant d'une dérive génétique marquée et d'un très faible flux de gènes entre unités populationnelles. Ces résultats témoignent de l'isolement important des populations, même si certaines ne sont distantes que de quelques kilomètres (populations totalement isolées ; voir Box 1). Des travaux complémentaires menés en 2021-2022 ont visé à déterminer l'origine génétique de la population des Hautes-Fagnes (Tapia Nsang, 2022). Les résultats démontrent que la population introduite illégalement dans les Hautes Fagnes appartient au même sous-clade que les populations flamandes, soit un sous-clade différent des populations wallonnes (sous-clade d'Europe centrale vs. sous-clade d'Europe de l'ouest). Cette étude a également été l'occasion de faire le point sur la diversité génétique des individus présents au centre d'élevage dont les juvéniles sont destinés aux programmes d'introduction. Le centre d'élevage a historiquement été approvisionné en géniteurs à partir de quatre populations wallonnes dont deux sont actuellement éteintes. Aujourd'hui, les groupes reproducteurs sont composés de descendants directs des individus capturés *in situ*. L'analyse génétique a mis en évidence que les juvéniles provenant de l'élevage présentent une hétérozygotie plus importante que les géniteurs sources (Tapia Nsang, 2022). Dans le cadre d'un potentiel projet Interreg, il est envisagé de compléter le pool de géniteurs avec des individus capturés appartenant au même sous-clade en région Hauts-de-France. Ceci permettrait

d'accroître considérablement la diversité génétique des descendants. Actuellement, les projets d'introduction officiels à partir des juvéniles d'élevage ont eu lieu dans la vallée de la Basseille et à Spa-Malchamps (depuis 2021). Une nouvelle phase d'introduction sur le plateau des Tailles a également débuté en 2024. Des études ciblant ces populations nouvellement introduites sont prévues à partir de 2025 (lorsque l'ensemble des juvéniles indigènes relâchés à Spa-Malchamps auront atteint le stade subadulte). Ces études permettront notamment de nous éclairer sur le rôle respectif de la qualité des habitats (similaires entre les fagnes de Spa-Malchamps et les Hautes Fagnes) et de l'origine génétique des individus (souche indigène pour Spa-Malchamps et souche non indigène pour les Hautes Fagnes).

Comme nous venons de le voir, les populations de vipères peuvent manifester des dynamiques extrêmement contrastées sur un territoire aussi petit que la Wallonie. Nous faisons face, à la fois, à des populations indigènes protégées qui présentent une dynamique de déclin et à des populations manifestant une dynamique d'expansion, ce qui représente un cas presque unique en Europe occidentale. Un tel contraste dans les dynamiques rencontrées nous laisse à penser que les populations concernées sont sujettes à diverses contraintes pouvant affecter directement ou indirectement les populations. En effet, ces observations nous obligent à revoir notre compréhension des facteurs écologiques qui affectent la répartition de l'espèce mais également sa dynamique.

**Box 1. Définitions et brève description des termes relatifs aux organisations populationnelles employées dans ce document (Fig. 1.9)**



**Figure 1.9** Représentation schématique des trois unités populationnelles employées dans ce document. Le statut occupé des unités spatiales est représenté par le caractère plein (plein = occupé ; vide = inoccupé). Les déplacements entre les unités spatiales sont représentés par des flèches noires.

Modifié à partir de ([Harrison and Taylor, 1997](#)).

**Populations isolées (isolement par la distance ou par une matrice paysagère imperméable)**

La notion de populations isolées fait référence à des populations présentes au sein d'unités spatiales strictes et entre lesquelles il n'y a pas de déplacements possibles. Ces populations sont donc considérées comme closes (à l'exception de la naissance ou de la mort d'individus) au sein des unités spatiales strictes correspondant à des habitats favorables et entre lesquelles la matrice paysagère ou la distance empêche le déplacement d'individus. Chaque population est donc soumise à des forces d'extinction locales pouvant entraîner l'extinction de celle-ci sans que la recolonisation à partir d'une population proche soit possible. La perte d'une population est donc irréversible puisque la migration d'individus d'un site à un autre n'est pas autorisée.

**Population en archipel (*patchy population*)**

La notion de population en archipel fait référence à une large population composée de sous-unités populationnelles présentes au sein de stations d'habitats favorables et entre lesquelles les individus peuvent se déplacer. La population présente donc

une répartition potentiellement éclatée, mais les différentes stations occupées ne peuvent pas être considérées comme une population stricte au vu des importants déplacements possibles (Fig. 1.9). Dans un tel système, les déplacements entre stations sont importants et peuvent potentiellement entraîner de très larges populations. Dans le cas de très larges populations en archipel, les déplacements restent très importants et nombreux même si les individus sont susceptibles d'interagir uniquement avec leurs voisins les plus proches (Hanski and Simberloff, 1997; Harrison, 1991). Dans une telle organisation populationnelle, l'ensemble des sites favorables disponibles localement peut être occupé.

### **Métopopulation**

Une métopopulation peut être définie comme un ensemble de populations locales au sein d'une zone plus vaste, dans laquelle la migration d'une population locale vers au moins quelques autres sous-populations est possible (Hanski and Simberloff, 1997). Dans son ouvrage « Metapopulation Biology », Hanski formule ainsi deux fondements clés dans l'établissement d'une métopopulation (Hanski and Simberloff, 1997). Premièrement, les populations sont structurées dans l'espace en assemblages de populations reproductrices locales. Ensuite, les événements de migration entre les populations locales présentent un certain effet sur la dynamique locale, y compris la possibilité de rétablissement de la population après l'extinction. Cependant, dans une métopopulation, la dynamique des populations locales est davantage expliquée par les variations stochastiques de paramètres démographiques ou par l'apparition de perturbations que par les migrations d'individus entre les populations adjacentes (Harrison and Taylor, 1997). Ceci permet l'établissement de réelles extinctions locales suivies de potentielles recolonisations via la migration (Harrison and Taylor, 1997). Ainsi, en 1991, Hanski et Gilpin identifient le renouvellement de populations, les extinctions locales et les recolonisations comme étant des processus clés pour la définition d'une métopopulation (Hanski and Gilpin, 1991). Ce modèle populationnel suppose donc que l'ensemble des sites favorables ne sont fréquemment pas tous occupés, contrairement à une population en archipel (cf. ci-dessus). Dans une métopopulation, la survie à long terme dépend de l'équilibre entre les extinctions locales et les recolonisations de stations favorables. Une métopopulation non équilibrée correspond donc à un système populationnel dans lequel le taux d'extinction à long terme est supérieur au taux de recolonisation [et vice versa ;

(Hanski, 1998; Hanski and Gilpin, 1991; Hanski and Simberloff, 1997; Harrison, 1991)]. Dans le cas d'une population locale trop éloignée de l'ensemble des autres populations locales, il n'y a plus de migration possible vers celle-ci en cas d'extinction. Cette dernière devient donc une unité populationnelle isolée (cf. définition ci-dessus) soumise à des forces d'extinction locales sans possibilités de recolonisations.

### ***4.3. La vipère péliade en tant qu'espèce sentinelle pour objectiver les conséquences de la perturbation environnementale***

Dans le cadre de cette thèse, nous proposons de considérer la vipère péliade comme une espèce sentinelle. Celle-ci sera utilisée afin d'identifier les mécanismes par lesquels les perturbations à diverses échelles spatiales affectent les populations/individus d'ectothermes. Bien entendu, le choix de cette espèce en tant qu'espèce sentinelle n'est pas le fruit du hasard. En effet, plusieurs arguments peuvent être avancés en faveur de l'attribution du caractère sentinelle à la vipère péliade.

Premièrement, la vipère est une espèce de reptile présentant des exigences écologiques très strictes. Les vipères sont en effet dépendantes de milieux ouverts/semi-ouverts comportant de nombreux microhabitats de bonne qualité afin d'assurer des besoins vitaux comme la thermorégulation ou l'hydrorégulation (Muri et al., 2015). La présence de cette espèce au sein d'un habitat est donc le témoin d'un milieu stable comportant de nombreux microhabitats de bonne qualité (Graitson et al., 2022).

Ensuite, la vipère péliade présente des adaptations aux climats froids et humides (Edgar et al., 2010; Lourdais et al., 2013a). Ces adaptations font de cette espèce un organisme particulièrement sensible aux nouvelles conditions abiotiques imposées par le réchauffement climatique [sécheresse, vague de chaleur... ; (Dezetter et al., 2022b, 2021, 2021)]. Ce sont ces caractéristiques et adaptations qui ont d'ailleurs entraîné la sélection de cette espèce dans le programme français « Les sentinelles du climat ». Ce programme vise à identifier diverses espèces animales et

végétales qui pourront être utilisées en tant qu'espèces sentinelles afin d'identifier les mécanismes et les conséquences du changement climatique sur les écosystèmes.

Au-delà du caractère sentinelle de cette espèce, la vipère péliade présente de nombreux avantages rendant pertinent ce choix de modèle d'étude. En effet, les vipères sont des espèces patrimoniales. Ce caractère patrimonial, qui fait référence à la considération des vipères comme étant des espèces rares et faisant partie d'un patrimoine naturel, est à l'origine d'importants efforts de monitoring en Europe occidentale. Il a ainsi pu être montré que la vipère péliade subit un déclin important dans différentes sous-régions d'Europe, démontrant par la même occasion que cette espèce est sensible aux récents bouleversements d'écosystèmes (Gardner et al., 2019; Guiller et al., 2022; van Delft, 2015). Ensuite, sa très large aire de répartition géographique nous permet également d'étudier l'influence de facteurs présentant une échelle d'influence macro. De plus, l'état de l'art concernant la vipère péliade nous permet d'interpréter les résultats obtenus dans un contexte largement intégratif (Edgar et al., 2010; Phelps, 2010). En effet, cette espèce, ainsi que son espèce sœur la vipère aspic (*Vipera aspis*) ont déjà été utilisées en tant que modèles d'étude dans de nombreuses études réalisées au CEBC (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, partenaire de ce projet) afin de mieux comprendre les effets des contraintes imposées par la reproduction ou des conditions abiotiques non optimales sur les individus (Dezetter et al., 2021, 2022b, 2023; Dupoué et al., 2015b, 2016; Lorioux et al., 2013a, 2016; Lourdais et al., 2013a, 2017).

Par extension de son caractère d'espèce sentinelle, l'espèce peut également être considérée comme une espèce parapluie. Le concept d'espèce parapluie fait ici référence à une espèce dont la protection et la conservation bénéficie à de nombreuses autres espèces et habitats. En effet, nous avons vu que les reptiles, dont la vipère péliade, sont dépendants de nombreux paramètres écologiques, et ce, à de multiples échelles spatiales. Les efforts de conservation portés sur cette espèce tendent également à bénéficier à de nombreuses autres espèces par l'intermédiaire de la gestion d'habitats semi-naturels ou encore la restauration de la connectivité paysagère. Dresser une liste des espèces bénéficiant des efforts de conservation visant la vipère péliade n'est pas aisé tant les mesures mises en place peuvent être diversifiées. Par exemple, la restauration d'habitats ouverts et structurellement complexes est profitable à l'ensemble des reptiles indigènes de Wallonie mais également à de nombreuses espèces d'oiseaux (ex. pie grièche écorcheur, le pouillot fitis ou la fauvette grisette), de nombreux orthoptères (ex. criquet ensanglanté,

sténobothre commun) ou encore des nombreux micromammifères (ex. muscardins, mulots, lérots). La restauration de la connectivité paysagère bénéficie quant à elle à de nombreuses espèces de chiroptères ou de papillons qui tendent à emprunter le maillage écologique existant pour se déplacer plutôt que de traverser les larges espaces de végétation homogène.

Pour finir, il est important de noter que cette espèce fait aujourd'hui encore écho à un caractère emblématique qui semble encore bien ancré dans l'imaginaire collectif. Ce caractère emblématique fait référence à la notion de symbole associé à la vipère. En effet, cette espèce est aujourd'hui encore fréquemment utilisée comme symbole associé aux espèces dangereuses et venimeuses. L'image renvoyée par l'espèce est donc forte pour de nombreuses cultures modernes. Tout comme d'autres espèces jugées parfois à tort comme dangereuses (ex. le loup), l'image renvoyée auprès du grand public reste bien souvent négative. Au cours de l'évolution des civilisations européennes, on associe donc volontiers aux serpents l'image du vice. C'est notamment le cas du livre de la genèse dans lequel le serpent tente la femme et entraîne l'exil de la femme et de l'homme du jardin d'Eden. Le serpent y est donc présenté comme une créature incarnant la tentation et le mal. Si cet exemple peut nous paraître lointain dans le contexte du XXI<sup>ème</sup> siècle, la peur des serpents et le symbole associé à ceux-ci restent bien ancrés dans l'imaginaire collectif. Notre inconscient y associe toujours une image négative comme en témoigne des expressions toujours utilisées à l'heure actuelle (ex. « langue de vipère » référant à une personne qui se plaît à formuler des critiques non constructives dans le but de blesser autrui). Bien que la peur des serpents, partiellement provoquée par une méconnaissance des espèces, semble aujourd'hui s'atténuer, l'image emblématique renvoyée par la vipère n'en reste donc pas moins importante.

## **5. Stratégie de recherche**

### ***5.1. Objectifs et hypothèses***

De nombreuses études rapportent aujourd'hui le déclin généralisé des reptiles à l'échelle de l'Europe (Cox and Temple, 2009; Falaschi et al., 2019) comme à l'échelle mondiale (Cox et al., 2022; Reading et al., 2010). Dans un tel contexte, il est étonnant de constater que des populations distantes de quelques kilomètres



peuvent présenter des dynamiques très contrastées (cf. populations de vipères en Wallonie). Ceci nous laisse penser qu'une large série de paramètres présentant diverses échelles spatiales d'influences pourraient entrer en jeu afin d'expliquer ces différentes tendances.

Au travers de cette thèse, nous proposons de mettre en évidence la nécessité d'une approche intégrée multi-échelles afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'actuel déclin des reptiles. Afin de répondre à cet objectif, nous proposons d'investiguer cette thématique à l'aide d'une stratégie de recherche basée sur une espèce sentinelle : la vipère péliade (*Vipera berus*). **L'objectif principal de cette thèse est de proposer une analyse multi-échelles des facteurs affectant les populations de vipères péliades selon le contexte local (échelle d'influence micro) et le contexte global (échelles d'influence méso et macro) dans lesquels les populations évoluent.** La principale perspective de ce travail est de proposer une stratégie de conservation cohérente basée sur les résultats obtenus.

Trois hypothèses principales ont ainsi été examinées :

Hypothèse 1 : Les **caractéristiques locales** de l'habitat (échelle micro) peuvent influencer les **interactions biotiques et plus particulièrement le risque de prédation** résultant d'un bouleversement des interactions proies/prédateurs.

Hypothèse 2 : Les **caractéristiques locales** de la végétation (échelle micro) définissent les **conditions abiotiques présentes au sein des microhabitats**. La qualité des microhabitats influence alors la distribution et l'abondance des reptiles rencontrés au sein des habitats.

Hypothèse 3 : Le **contexte global** dans lequel les populations évoluent (habitat à l'échelle méso et le climat à l'échelle macro) permet d'expliquer la **dynamique des populations** observée à l'échelle sub-continentale.

À terme, cette thèse propose donc de revoir notre compréhension des facteurs affectant la répartition et la dynamique des populations de reptiles en y intégrant

une dimension multi-échelle. Cette thèse nous permettra donc de proposer une nouvelle conception des paysages actuels visant à concilier au mieux les activités économiques et la conservation des reptiles.

## **5.2. Organisation de la thèse**

Afin de répondre au principal objectif ainsi qu'aux trois hypothèses de cette thèse, nous avons développé une approche séquentielle avec une analyse/expérimentation dédiée à chaque hypothèse. Les hypothèses 1 et 2 sont relatives au contexte local et seront traitées dans les chapitres 2 et 3 de cette thèse. Le chapitre 4 sera quant à lui destiné à vérifier la troisième hypothèse générale et traitera par conséquent du contexte global dans lequel les populations évoluent. Plus précisément, les chapitres de cette thèse s'articulent comme suit :

### **Chapitre 2 : Influence des caractéristiques locales de l'habitat sur les interactions biotiques**

Les reptiles, tout comme l'ensemble des ectothermes en milieux tempérés, sont fortement dépendants de microhabitats ouverts afin de thermoréguler. Cependant, la thermorégulation au sein des sites d'insolation s'accompagne inévitablement d'un risque important de prédation (Lorioux et al., 2013a). Alors qu'une pression de prédation excessive représente une force majeure affectant négativement les populations d'ectothermes (Graitson et al., 2019; Graitson and Taymans, 2022), nous formulons l'hypothèse que les caractéristiques locales de la végétation peuvent jouer un rôle modulateur dans le risque de prédation exercé sur les reptiles. Ainsi, dans ce chapitre, nous proposons une analyse à l'échelle micro de l'effet de la complexité structurelle de la végétation ainsi que de la linéarité d'habitat sur le risque de prédation exercé sur les vipères péliades. Pour ce faire, nous avons réalisé une expérimentation impliquant le déploiement de 2400 leurres artificiels de vipères *in situ* afin d'estimer le risque de prédation associé à ces deux caractéristiques de la végétation à l'échelle micro. Enfin, sur base des résultats obtenus, nous proposons des mesures de gestion adaptées aux habitats semi-naturels, permettant de réduire le risque associé aux activités de thermorégulation. Cette expérimentation a fait l'objet du premier article de cette thèse qui fut publié en juillet 2022 dans *Journal of Zoology* et sera présenté sous une forme légèrement adaptée.

### **Chapitre 3 : Influence des caractéristiques locales de l'habitat sur les conditions microclimatiques**

Nous avons ensuite testé l'influence de la structure locale de la végétation sur la qualité thermique des microhabitats ainsi que sur l'abondance de reptiles rencontrés au sein des lisières intérieures de forêts destinées à la sylviculture. Nous formulons alors l'hypothèse que la structure locale de la végétation est un facteur important qui influence fortement la qualité thermique des microhabitats disponibles pour les reptiles (échelle micro). En conséquence, l'abondance des reptiles au sein de ces lisières forestières devrait être également influencée par le contexte local de la végétation (structure de l'ensemble lisière-allée d'exploitation). Afin de répondre aux objectifs de cette étude, des enregistreurs thermiques ont été déployés au sein des lisières et une série de variables reflétant le contexte local de la végétation ont été relevées. Une analyse de la qualité thermique des microhabitats a ensuite été réalisée via le calcul d'indices thermiques et leur mise en relation avec les caractéristiques locales de la végétation. En parallèle, un protocole de monitoring standardisé de la communauté de reptiles a été mis en place au sein de 55 portions de lisières présentant des faciès hétérogènes. Les données résultant de ce monitoring ont été analysées via modélisations hiérarchiques (*N-Mixture modeling*). Ces modèles nous ont alors permis d'estimer l'abondance de reptiles tout en tenant compte d'une détection imparfaite des individus. Ici encore, un point d'attention est porté à la formulation claire de recommandations de gestions des lisières présentes au sein de forêts destinées à la sylviculture. De telles recommandations sont cruciales afin de concilier l'exploitation forestière et la conservation des reptiles. Cette étude est présentée au travers du second article de cette thèse qui fut publié en juin 2023 dans *Forest Ecology and Management*.

### **Chapitre 4 : Influence du contexte global (habitat à l'échelle méso et le climat à l'échelle macro) sur les différentes dynamiques de populations observées à l'échelle sub-continentale**

Dans ce chapitre, nous proposons une analyse multi-sites de l'influence des variables relatives à l'habitat (échelle d'influence méso) ainsi que de variables climatiques présentant une échelle d'influence bien plus grande (échelle d'influence macro) sur les dynamiques de populations observées en Europe occidentale. L'objectif est ici de démontrer que le contexte local seul ne suffit pas pour comprendre l'entièreté des mécanismes en jeu. En effet, certaines variables peuvent présenter une échelle d'influence bien plus grande, telles que la disponibilité en habitats favorables à

l'échelle du paysage ou le changement climatique. Afin de déterminer l'influence de telles variables sur la dynamique des populations, nous avons réuni le plus grand jeu de données de monitoring standardisé de populations de vipères péliades existant. Celui-ci inclut plus de 250 populations dispersées dans cinq pays d'Europe occidentale. Nous avons ensuite construit une méthode d'analyse de ces données tenant compte de l'importante hétérogénéité dans l'effort d'échantillonnage rencontrée au sein des jeux de données. Cette analyse multi-sites de l'influence du contexte global sur la dynamique des populations à l'échelle sub-continentale nous a permis d'estimer l'ampleur du déclin en cours à une échelle qui n'avait jamais été abordée pour cette espèce. Nous avons également exploité l'hétérogénéité rencontrée dans les dynamiques locales afin de mettre en relation ces dynamiques avec certaines variables reflétant la qualité des habitats à l'échelle méso ou le contexte climatique à l'échelle macro, telles que : la disponibilité en habitats favorables, le changement d'utilisation des terres, la diversité d'habitats, la viabilité climatique ou encore le réchauffement climatique. Cette analyse est présentée au travers du troisième article de cette thèse actuellement en cours de finalisation avant soumission.

## **Chapitre 5 : Discussion générale**

Le dernier chapitre de cette thèse vise à interpréter les résultats obtenus dans les chapitres 2, 3 et 4 dans un contexte plus intégratif afin de démontrer l'importance d'une approche holistique tenant compte de multiples échelles spatiales. Une attention particulière est portée sur le rôle du contexte local dans la modulation de l'exposition aux facteurs macroclimatiques. Nous terminons ensuite ce chapitre en proposant une nouvelle conception des paysages modernes permettant de concilier les contraintes actuelles exercées sur les paysages et la conservation des reptiles. Cette proposition se base sur les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse et propose de réintégrer les problématiques de conservation au sein de la gestion du paysage.





# Chapitre 2

---

**Influence des caractéristiques locales de  
l'habitat sur les interactions biotiques**





- Article 1 : Publié dans *Journal of Zoology en 2022* -

## **Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake**

Thomas Duchesne<sup>1\*</sup>, Eric Graitson<sup>2</sup>, Olivier Lourdais<sup>3,4</sup>, Sylvain Ursenbacher<sup>5,6</sup>, Marc Dufrêne<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Biodiversity and landscape Unit, Gembloux Agro-Bio-Tech (GxBT), University of Liège, Avenue Maréchal Juin 27, 5030 Gembloux, Belgium

<sup>2</sup> Département Etudes, Natagora, Traverses des Muses 1, Namur, Belgium

<sup>3</sup> Centre d'études biologiques de Chizé (CEBC), CNRS-UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

<sup>4</sup> School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA

<sup>5</sup> Department of Environmental Sciences, Section of Conservation Biology, University of Basel, St. Johanns-Vorstadt 10, 4056, Basel, Switzerland

<sup>6</sup> Info Fauna, CSCF & karch, Avenue de Bellevaux 51, 2000 Neuchâtel, Switzerland

### **Abstract**

In Western Europe, omnipresent human activities have deep impacts on habitats at several spatial scales resulting in direct shifts in habitat characteristics. These modifications in habitat features can disrupt biotic interactions such as predation. Surprisingly, although snake species are facing a worldwide decline, relations between habitat characteristics and predation pressure on snakes remain poorly understood. The main goal of this study was to assess predation pressure on a snake species (the common adder; *Vipera berus*) in relation to two habitat

characteristics: fine-scale (microhabitat) vegetation complexity and habitat structure (linear / non-linear). Using 2400 artificial plasticine models of adder as lures in 12 sites in Wallonia (Belgium), we quantified and compared the relative predation risk with respect to these two habitat features. We showed that, all predators combined (mammals and birds), increasing vegetation complexity has a positive impact by decreasing predation pressure, while habitat linearity increases attack risk on adders. However, for mammalian predators, increasing structural complexity reduces predation risk in non-linear habitats while this risk remains constant and substantial in linear habitats. This suggests that the abiotic benefits of linear strips or edges may be balanced by high predation risks. For bird predators, habitat linearity has no effect on attack rates while an increase in structural complexity reduces attack probabilities. In the light of these results, we suggest applying management practices that ensure a high degree of structural complexity in semi-natural habitats concerned by snake conservation issues. Moreover, we recommend creating non-linear highly structured elements to hamper predation pressure by mammals.

Keywords: microhabitat; structural heterogeneity; habitat linearity; predator detection; *Vipera berus*.

## 1. Introduction

Biotic interactions are key factors affecting population dynamics and ecological communities (Agrawal et al., 2007; Pearson, 2013). Among them, predation has direct effects on species abundance and the structuring of species assemblages (Miller et al., 2006). Predation pressure is highly dependent on biotic traits including prey availability, morphological traits, and behaviour of both prey and predator (Barbosa and Castellanos, 2005; Beauchamp et al., 2007; Schmitz, 2017).

Habitat characteristics are also important in mediating predator-prey interactions (Gorini et al., 2012). For instance, at a small spatial scale (microhabitat), type, height, density and structural complexity of the vegetation (i.e. three-dimensional vegetation configuration) can have a direct impact on predation efficiency (Seibold et al., 2013; Shepard, 2007). Vegetation structural complexity is very important notably because it may reduce predation pressure by providing more shelters for prey and thus limiting predator encounter rate (Gotceitas and Colgan,

1989; Savino and Stein, 1982). This complexity therefore introduces a difference between total prey density and the density of prey available to predators (Gorini et al., 2012).

Predation can also be modulated by larger scale features (habitat and landscape effects). For instance, the size of the habitat patch, habitat fragmentation, distance between habitat types or habitat spatial organization can significantly influence predator-prey interactions (Laidlaw et al., 2015; Major et al., 1999). Linear habitats and edges may increase both prey and predator densities by different mechanisms resulting in higher levels of biotic interactions including predation (Hansen et al., 2019; Šálek et al., 2010). Indeed, in human-degraded landscapes, linear habitats often constitute a refuge zone (Boughey et al., 2011; Jellinek et al., 2014). Both prey species and predators will use these elements to facilitate movement across the landscape or facilitate foraging, resulting in higher predation in these habitats (Dondina et al., 2016). For instance, several studies have demonstrated that bird nests situated in linear edges of habitats were exposed to higher risk of predation (Chalfoun et al., 2002; Major et al., 1999). Thus, both vegetation structural complexity and habitat spatial organization are essential parameters to understand predator-prey interactions and hence population dynamics.

In Western Europe, habitat structure has been deeply impacted by human activities (Pereira and Navarro, 2015) and notably agriculture intensification (Tieskens et al., 2017). This large-scale shift in practices has reduced structural complexity and heterogeneity in farmed landscapes (Fahrig et al., 2011). In less exploitable areas, land abandonment has led to natural encroachment later resulting in habitat homogenization (Sirami et al., 2008). In this situation, remaining semi-natural habitats such as diversified grassland or heathland can be of high biological interest to promote biodiversity (Middleton, 2013; Wright et al., 2012), but these habitats are also exposed to structural simplification notably because of management methods such as mechanical mowing (Graitson et al., 2020; Newton et al., 2009). Finally, urbanization as well as the growing need for communication infrastructure accentuate habitat fragmentation (Liu et al., 2016) and simultaneously increase densities of habitat edges and linear strips (Mullu, 2016). In this context, the effect of habitat features on predation risk must be evaluated to better understand population and ecosystem dynamics. Notably, it is critical to address these effects at a relevant spatial scale (Barbosa and Castellanos, 2005; Tews et al., 2004).

Squamate reptiles such as snakes are highly dependent of fine-scale habitat characteristics due to their limited dispersal capacities (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; François et al., 2021; Hillman et al., 2014) and their needs for thermoregulation and hydroregulation, notably during reproduction (Lourdais et al., 2017). Thus, snakes rely on specific microhabitats and are highly sensitive to small-scale habitat modifications (Webb and Shine, 1998; Wisler et al., 2008). For instance, reduction of vegetation structural complexity is deleterious because it directly reduces the range of available abiotic (thermal and hydric) conditions in their local environment (Elzer et al., 2013; Guillon et al., 2014; Londe et al., 2020). Fine-scale reduction of vegetation complexity can also influence predation risk on snakes by providing more visibility to predators due to the reduction in the number of shelters (Gotceitas and Colgan, 1989; Shepard, 2007). Snakes face conflicting demands between basking requirements in open microhabitats and the reduction of predation risks (Herr et al., 2020; Sato et al., 2014). While the influence of morphology and coloration on predation attracted considerable interest in snakes (Valkonen et al., 2011a), influence of habitat characteristics on predation pressure remains largely been understudied. In a context of worldwide decline of reptiles (Cox et al., 2022), acquiring such knowledge would help to promote management practices that take into account both the thermal/hydric quality of habitats and the predation risk on snakes.

Here, we studied the determinants of predation risk on a snake species: the common adder, *Vipera berus*. This conspicuous species has high thermoregulation needs, especially during reproduction, making it particularly susceptible to predation (Andrén, 1985; Lourdais et al., 2013a). The main goal of this study was to assess changes in predation pressure in relation to two habitat characteristics and structures. In particular, we hypothesize that:

(i) increasing vegetation structural complexity at a fine scale (microhabitat) is beneficial by reducing conspicuousness and predation risk

(ii) linear spatial arrangement of basking habitats increases predation risk on adders, as compared to a patchy disposition of the vegetation

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study species

The common adder (*Vipera berus*) is a relatively small-sized venomous snake measuring between 40 and 80cm total length (Phelps, 2010). This species has a triangular-shaped head distinct from the neck and harbours the typical dorsal zigzag pattern found in most Eurasian vipers (Martínez-Freiría et al., 2020). Males are typically greyish with a dark dorsal zigzag, while females are generally brownish with a less contrasted zigzag. The triangular-shaped head plays an anti-predatory function (Valkonen et al., 2011b) while the dorsal zigzag reduces detectability (through crypsis) and acts as an aposematic signal (Valkonen et al., 2011a; Wüster et al., 2004).

The adder has a wide distribution, ranging from England to the extreme east of Russia and is present in Belgium (Saint Girons, 1980). However, this species has recently undergone a severe decline in Europe (Julian and Hodge, 2019) including in Belgium (Graitson et al., 2019). In Western Europe, the adder can be found in several habitats such as heathlands, moorlands, hedgerows, open woodlands and clearcut forests (Edgar et al., 2010).

### 2.2. Study sites

This study took place in Wallonia (southern region of Belgium). We selected 12 sites for their relatively large size (~30ha) and limited public access (Figure 2.1; Table 2.1). All these sites are semi-natural habitats that are human-managed to limit natural encroachment and maintain semi-open habitats such as heathlands, a matrix of diversified grasslands or open woodlands. Out of the 12 sites, nine currently harbour populations of adder, but this species is no longer found in three sites (BEH, RP and BAW; Table 2.1). Unfortunately, we do not have precise information about the date of extirpation of adders due to the lack of precise data (probably for more than 20 years). However, these three sites are within the historical range of the species (Hussin and Parent, 1998) and are in direct proximity to persistent populations (maximum distance 4.5 km). Before carrying out our analyses we tested whether the current presence of adders on the site influences the risk of predation (see statistics). All 12 sites are protected areas with limited anthropogenic disturbance. The sites are managed to restore or maintain habitats. Each site

encompasses a high structural complexity gradient and includes suitable microhabitats for adders. Potential mammal predators of adult adders are wild boars (*Sus scrofa*), red foxes (*Vulpes vulpes*), badgers (*Meles meles*), pine martens (*Martes martes*), raccoons (*Procyon lotor*), and other Mustelidae (Bauwens and Claus, 2019a; Graitson et al., 2019; Herr et al., 2020; Móré et al., 2022). Potential avian predators are raptors (such as common buzzards, *Buteo buteo*; red kites, *Milvus milvus*; kestrels, *Falco tinnunculus*), corvids (such as ravens, *Corvus corax*; crows, *Corvus corone*) or game birds such as common pheasants [*Phasianus colchicus*; (Bauwens and Claus, 2019a; Graitson and Taymans, 2022; Ion et al., 2011; Law et al., 2020; Wüster et al., 2004)].

### **2.3. Experimental design**

In order to test our two hypotheses, we used soft artificial snake models as lures. This technique was successfully used to quantify relative predation pressure on bird nests (Arbeiter and Franke, 2018; Pass et al., 2019), spiders (Mason et al., 2018), insects (Meyer et al., 2019; Rönka et al., 2020), and amphibians (Paluh et al., 2015, 2014; Stuart et al., 2012). Artificial models were also successfully used for reptiles (Anderson and Burgin, 2008; Coombs, 2016; Farallo and Forstner, 2012; Keehn and Feldman, 2018; Madsen, 1987; Oversby et al., 2018) and notably for viperid snakes (Law et al., 2020; Niskanen and Mappes, 2005; Valkonen et al., 2020, 2012, 2011a; Worthington-Hill and Gill, 2019; Wüster et al., 2004).

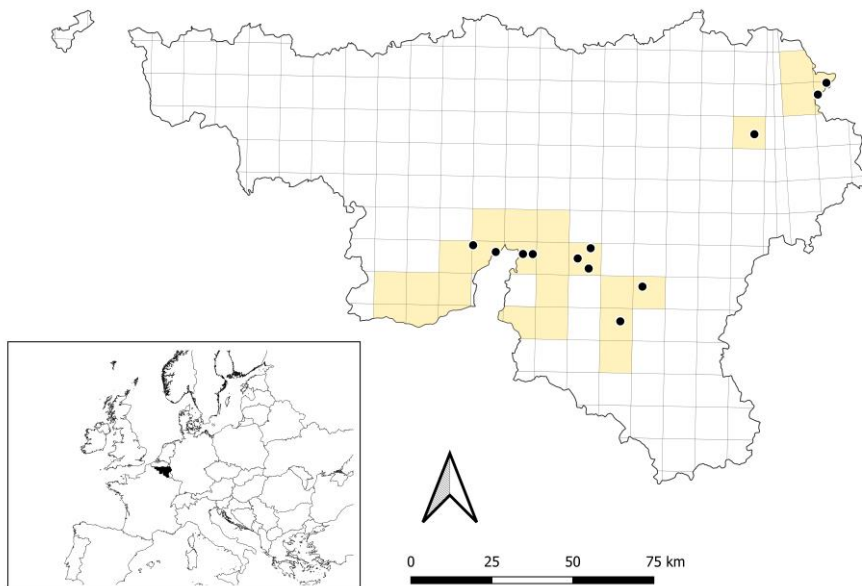
#### **2.3.1. Viper models**

We shaped 2400 artificial adder models (Fig. 2.2a). Artificial adders were handmade with ~115gr of odourless and non-toxic brownish plasticine (Patamode®, colour custom-made by the manufacturer). Models measured ~43cm in length and ~2.2cm in diameter at mid-body and displayed a typical “S”-shaped, a short tail and a triangular-shaped head distinct from the thinner neck. The dorsal zigzag pattern was painted with acrylic water based non-toxic black paint (Pébéo® acrylic paint) and “V” or “X”-shaped head marks were painted using a black POSCA® 5mm water-based marker to increase fidelity of the head pattern. Latex gloves were used for model shaping to ensure no human scent was left on artificial adders. To reduce risk of models being removed by predators due to predation events, models were threaded onto a translucent fishing line and secured to the ground using a stainless-steel tent

peg hidden by vegetation. For this study, we only used female phenotype for two reasons. Firstly, as detectability of artificial adders differs between males (greyish) and females (brownish; Valkonen *et al.*, 2020), we increased statistical power of our analysis by selecting only one phenotype. Secondly, females and especially gravid females are particularly exposed to predation attempts since they need specific thermal conditions to achieve embryonic development (Lorioux *et al.*, 2013). In this way, they are highly exposed to predation pressure.

### 2.3.2. Survey protocol

In spring 2021 (29 March – 9 June), we deployed 2400 adder models on 240 transects distributed over 12 sites (20 transects / site; Fig. 2.1; Table 2.1) during the active season of the adder. At each site, each transect was separated from another by a minimum of 35m. Within transects, 10 snake models were positioned at ground



**Figure 2.1** Distribution of the 12 study sites selected for this study and equipped with 200 artificial snake models. Yellow squares represent the range of *Vipera berus* in Wallonia (Belgium) on the UTM 10 x 10 km grid.

level with a ~15m interval, adjusting to terrain specificity. This spatial arrangement (200 models in ~30ha) yielded an overall density of 6.6 models/ha which is comparable to those generally found in adder populations in Western Europe between 3 and 9 ind/ha (Graitson, 2008; Graitson et al., 2022; Monney, 1996; Neumeyer, 1987). Models were partially hidden by vegetation to mimic basking behaviour. From each model location, none of the neighbouring snake models could be seen by the field operator to prevent spatial autocorrelation issues. Within sites, models were placed in a gradient of structural vegetation complexity.

Models placed within 15m from a linear element structuring the landscape (hedgerows or small wood patches edges) were considered to be in a linear habitat (found in six sites). We considered both hedgerows and small wood patch edges as linear habitats because they are ecologically similar for reptiles and are both part of an agricultural matrix structured by linear elements (Guiller et al., 2022). Transects placed more than 15m away from a linear element were considered to be in a non-linear habitat (found in 10 sites). We selected this 15m cut-off because we considered predators present beyond this limit did not actively use linear habitats to move around or for foraging activities. Both habitat types co-occurred in only four of the 12 sites. Similarly, in sites including both habitat types, the number of transects located in linear and non-linear habitats varied between sites (Table 2.1). This inter-site variation represents the habitat available for adders in each site and the associated possible bias is likely limited (Ferreira and Faria, 2021). All model positions

**Table 2.1** Summary of the 12 selected study sites, each equipped with 200 artificial snake models. For each site, see the brief description of the vegetation, dates during which the 12-day session took place and the number of transects (10 models) in linear and non-linear habitat.

Site (ID)	Coordinates	Description	Dates	T linear habitat	T non-linear habitat
Behotte (BEH)	50°09'23.7"N 5°11'41.4"E	Matrix of diversified grassland and hedgerows	29/03–10/04	20	0
Pairées (PAI)	50°05'59.8"N 5°11'06.5"E	Matrix of semi-open woodland and diversified grassland	30/03–11/04	5	15
Rend Peine (RP)	50°08'31.3"N 4°53'54.8"E	Matrix of diversified grassland and hedgerows and semi-open woodland	14/04–26/04	18	2
Basseille (BAS)	50°02'52.8"N 5°25'03.0"E	Open heathland	15/04–27/04	0	20
Brackvonn (BK)	50°34'11.5"N 6°11'26.0"E	Semi-open heathland	16/04–28/04	0	20
Baquet (BAQ)	50°08'48.4"N 4°46'48.3"E	Matrix of hedgerows, diversified grassland and open woodland	30/04–12/05	13	7
Romedenne (RO)	50°09'55.2"N 4°41'12.2"E	Matrix of hedgerows, diversified grassland and semi-open woodland	01/05–13/05	14	6
Aackener Kreuz (AK)	50°36'05.3"N 6°13'47.8"E	Open heathland	02/05–14/05	0	20
Basse Wimbe (BAW)	50°07'36.6"N 5°08'06.0"E	Matrix of diversified grassland and hedgerows	03/05–15/04	20	0
Libin (LIB)	49°57'02.6"N 5°18'33.4"E	Open heathland	26/05–07/06	0	20
Spa-Malchamps (SA)	50°27'43.4"N 5°54'45.2"E	Open heathland	27/05–08/06	0	20
Grand Quart (QA)	50°08'29.8"N 4°56'19.2"E	Open and semi-open woodland	28/05–09/06	0	20



were recorded using GPS (Garmin® 62S) to facilitate model research without using additional material such as coloured flags or poles that could artificially attract predators.

### 2.3.3. Variable considered

#### a) Predation assessment

In each site, models were deployed over the 20 transects for 12 consecutive days and systematically inspected every 48 hours. During each inspection, we examined if the model was intact, attacked or removed by predators. In case of attack, we identified the predator type based on marks left on soft replicas. Mammals left tooth or claw marks in plasticine while birds usually left “V” or “U”-shaped beak marks (Fig. 2.2b,c,d). Unfortunately, identification of the species responsible for attacks was most of the time difficult, leading to categorical classification as mammal or avian predator. A few predation attempts were attributed to unknown predators in case of multiple attacks and/or ambiguous marks. Models removed by predators were considered as attacked by an unknown predator because public access to sites is controlled and the tent peg used to fix models to the ground was most often found at the corresponding location. Snake models damaged by rodents, slugs or insects were not considered as attacked because these organisms are not natural predators of adders. Models attacked, damaged or removed by predators were systematically replaced to maintain baseline hazard probabilities constant.

As attacks could be non-randomly distributed along the body, the attack position was recorded for each predation attempt. Adapting from Vervust et al. (2011), the snake model was divided into three sections: the anterior third (head and anterior body), the medium third (mid-body section) and the posterior third (posterior part and tail). When an attack was noticed, the total score of 1 was equally divided between body parts touched by the attack. For instance, if a model showed attack imprints on both the head and the tail, 0.5 point were attributed to the anterior third and 0.5 point to the posterior third. Unfortunately, it was impossible to know where the attack first occurred. To get additional information on predators present on these sites and in an attempt to record a predation event, 15 camera traps (Dörr, snap shot 5.0S) were spread across sites. Cameras were positioned to

increase probability of capturing predation events while minimising visibility and related risks of thefts in open areas.



**Figure 2.2** Artificial adder model used for quantifying predation pressure. (a) Adder model in situ showing a distinctive head shape and a typical dorsal zigzag pattern. (b) Picture of a crow (*Corvus corone*) with a piece of viper model inside the beak (c) Teeth imprint left by a carnivorous mammal on the snake model head. (d) Distinctive “V” shape mark left by a raptor beak on the snake model neck.

### b) Microhabitat characteristics

We determined fine scale structural complexity index (SCI) within a 1.5 m radius around each snake model. SCI was calculated using the Shannon’s diversity index based on visual estimation of the proportions of the 10 main cover types. Thus, the higher SCI, the more structurally complex the environment around the model. As cover types, we considered bare ground, wood-chips, short vegetation (<10cm), medium ground herbaceous cover (10-25cm), high ground herbaceous cover (>25cm), subshrubs (<1m), log-wood debris (<1m), turfs, shrubs (1-3m), and trees (>3m).

Additionally, we calculated canopy openness at ground level directly above each snake model. We took a hemispherical picture facing the sky (perpendicular to the ground) for each model using a 180° fish eye lens (AUKEY®) fixed on a 20 MPx smartphone camera. The camera was previously placed on a small flat plastic board positioned on top of the model (with the lens at the head position). ImageJ (version 1.52a) program coupled with hemispherical 2.0 plugin were used to separate sky pixels from vegetation pixels and then calculate canopy openness. We postulated that canopy openness represents visual exposure of models from the sky. Canopy openness is therefore low when the model is obscured by vegetation.

## **2.4. Statistical analyses**

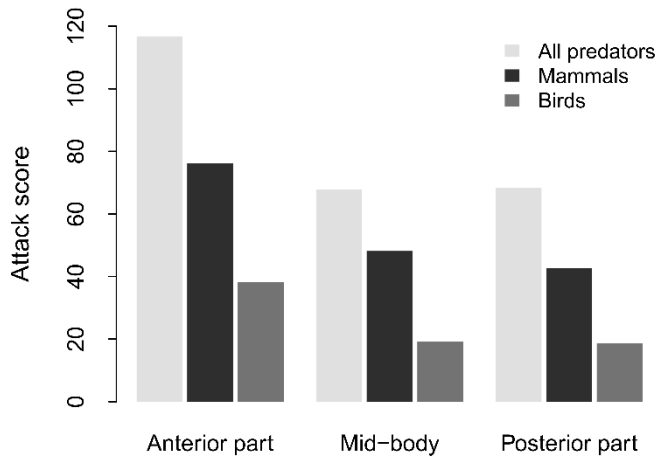
We examined the effect of habitat characteristics on predation pressure using generalized linear mixed models (GLMM) with a binomial error distribution and logit link function (package 'lme4'; Bates *et al.*, 2013). The response variable was the status of each adder model at the end of the 12-day session (1 = attacked at least one time during the 12-days session, 0 = non-attacked). Habitat linearity (categorical variable: linear/non-linear), SCI and canopy openness and their interactions were set as predictor linear variables. Additionally, site and transect identity were included in models as nested random factors to account for the nested spatial structure and the study design. To identify different potential responses depending on the predator, separate models with the same structure were used to examine attacks by all predators, by mammals, and by birds. As SCI and canopy openness are highly correlated variables (Spearman correlation test,  $Rho = -0.84$ ,  $P < 0.001$ ), these two variables cannot be easily included in the same model. Thus, using Akaike information criterion (AIC), we selected the best variable by comparing models solely including SCI or canopy openness to explain the response variable (attacked or not). The model using SCI as fixed effect had a lower AIC ( $\Delta AIC = 22.1$ ). Consequently, we excluded the canopy openness variable for statistical model construction. Best model was selected using backward selection based on the significance of terms in the model. Thus, interaction between habitat linearity variable and SCI were excluded in case of non-significant interaction term and only main effects were kept in the selected model.

All data collected were processed in the same generalized linear mixed model (GLMM) because the model including the month variable in which the 12-days session took place had a slightly higher AIC than the null model and was non-significantly different from this one ( $\Delta\text{AIC} = 0.2$ , ANOVA test for nested comparison models,  $P = 0.15$ ). Similarly, the model including the binary variable of the current presence of adder in sites had a higher AIC than the null model ( $\Delta\text{AIC} = 1.9$ , ANOVA test for nested comparison models,  $P = 0.79$ ). This suggests no influence of naive predators which may never have come into contact with real adders. In order to test the spatial autocorrelation of predation data, we carried out Mantel tests for each site and each consecutive inspection (6 inspections per site). All predation attempts except replicas removed by predators were used to examine attack location on the body using a  $X^2$  comparison test based on scores attributed to body parts. All statistical analysis were carried out in R 3.6.1. (R Core team 2019).

### **3. Results**

#### ***3.1. Description of predation events***

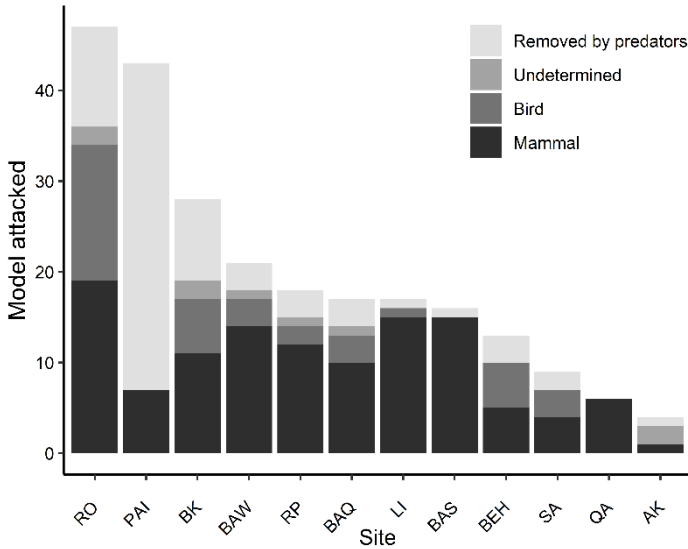
Out of 2400 snake models, 239 (9.95%) were attacked at least once. However, due to the replacement in case of disappearance or attack, the replacement model of each predated model located at exactly the same position, can in turn be attacked again. This resulted in a total of 364 recorded predation events. On the basis of attack marks left on models, animals responsible for attacks were mammals ( $n = 167$ , 45.9%), birds ( $n = 76$ , 20.9%) and undetermined predators due to ambiguous marks ( $n = 10$ , 2.7%). In addition, despite the fact that the models were fixed to the ground, a substantial proportion of attacks ( $n = 111$ , 30.5%) resulted in models being removed by predators. Distribution of attacks on body sections differed significantly from random selection, suggesting that predators attacked models non-randomly ( $X^2 = 37.95$ , d.f. = 2,  $P < 0.001$ ). For all attacks combined except models removed by predators, the attack score was higher for the anterior part than for mid-body and posterior parts of the snake model (Fig. 2.3). This observation was similar for mammal attacks ( $X^2 = 17.39$ , d.f. = 2,  $P < 0.001$ ) and bird attacks ( $X^2 = 11.5$ , d.f. = 2,  $P = 0.003$ ). In the large majority of cases (94.5%), we found no spatial autocorrelation in predation events except for the RO site from day 6 (Mantel tests; results available in appendix 1).



**Figure 2.3** Attack score attributed to each model body section for all predators (except models removed by predators), mammal predators and avian predators.

### 3.2. Variation among sites

The proportion of models attacked at least once per site ranged from 2% ( $n = 4$  in Aackener Kreuz - AK) to 23.5% ( $n = 47$  in Romedenne - RO). Sites such as Basse Wimbe (BAW), Rend Peine (RP), Baquet (BAQ), Libin (LI) and Basseille (BAS) had similar intermediate predation rates (ranging from 8% to 10.5%). Proportion of predators responsible for the first observed attack slightly varied between sites (Fig. 2.4). Mammals were responsible for the majority of first attacks observed on models. However, compared to other sites, we observed a high number of attacks by birds in Romedenne (RO). In addition, a large proportion of attacks in Pairées (PAI) resulted in models being removed by predators. Although differences between sites could be the result of a distinct predator guild and density between sites, direct observations and camera traps data indicate that the predators present are broadly the same between sites (list of potential predators available in appendix 2).



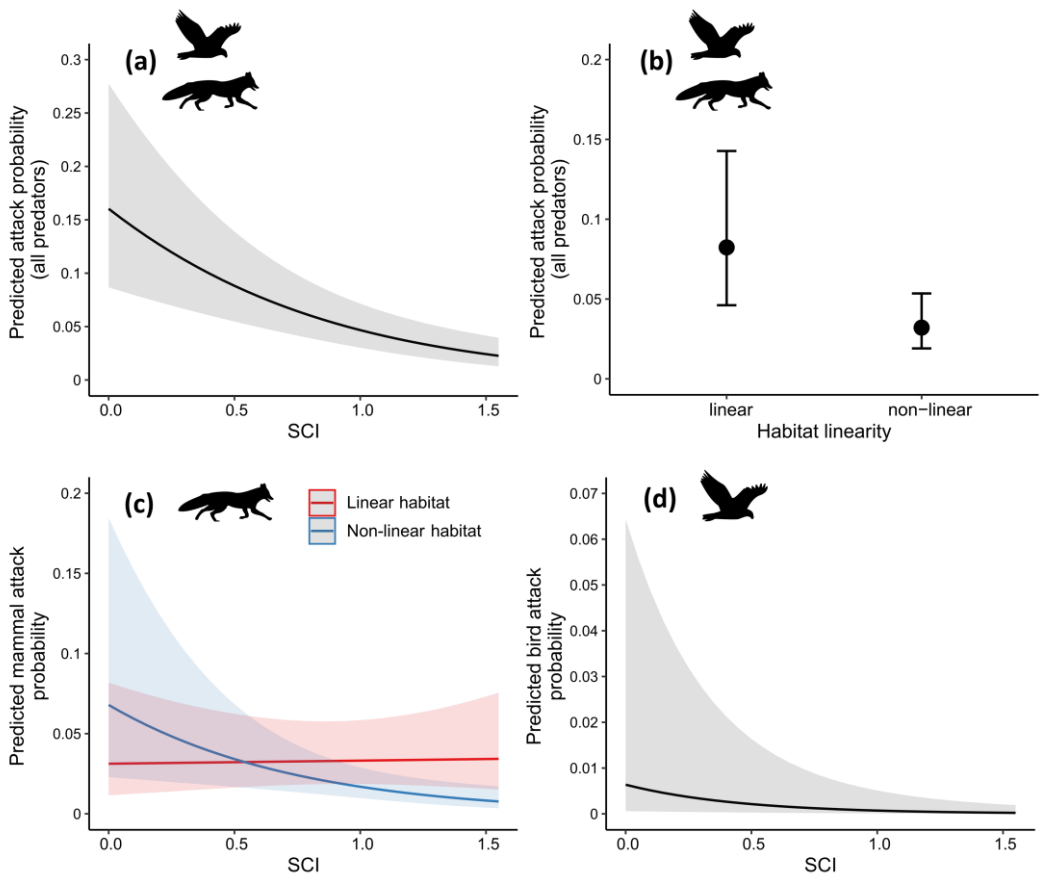
**Figure 2.4** Number of artificial snake models attacked at least once during the 12 days session and predator attributed to the first observed attack.

### 3.3. Influence of vegetation complexity and habitat linearity

For all attacks combined, we did not find a significant interactive effect of SCI and habitat linearity (effect =  $-0.38 \pm 0.58$ ,  $Z = -0.65$ ,  $P = 0.52$ ), which led to model simplification. We found a significant negative effect of SCI on attack probability with a lower attack rate in more complex vegetation (effect =  $-1.36 \pm 0.30$ ,  $Z = -4.63$ ,  $P < 0.001$ ). Attacks were nearly two times more frequent in linear habitats than in non-linear habitats (effect =  $-0.99 \pm 0.36$ ,  $Z = -2.76$ ,  $P = 0.006$ ; Fig. 2.5a,b; Table 2.2).

When focusing on mammal attacks, we found a significant interactive effect of SCI and habitat linearity (effect =  $-1.50 \pm 0.7$ ,  $Z = -2.15$ ,  $P = 0.03$ ; Table 2.2). For non-linear habitats, microhabitat with higher SCI had reduced attack probabilities while, in linear habitats, SCI did not influence predation probability which remained constant and not negligible (Fig. 2.5c).

Considering bird attacks, we did not find an interactive effect of SCI and habitat linearity (effect =  $-1.95 \pm 1.56$ ,  $Z = -1.246$ ,  $P = 0.21$ ), which led to model simplification. As for all predators, we found a significant negative effect of SCI on bird attack probability (effect =  $-2.2 \pm 0.76$ ,  $Z = -2.9$ ,  $P = 0.003$ ). However, for avian predators, habitat linearity did not significantly influence predation probability (effect =  $-1 \pm 0.71$ ,  $Z = 1.74$ ,  $P = 0.16$ ; Fig. 2.5d).



**Figure 2.5** (a) Significant interaction between structural complexity index (SCI) and predation risk for all predators. (b) Significant interaction between habitat linearity and predation risk for all predators. (c) Significant two-way interaction between SCI and habitat linearity on predation risk by mammals. (d) Significant interaction between SCI and predation risk by birds.

**Table 2.2** GLMM results of the attack probability on snake models by all predators combined (mammals, birds, unknown due to ambiguous marks and unknown due to model being removed by predators), by mammals and by birds in relation to habitat linearity (HabLin) and structural complexity index (SCI).

Predator	Model terms	Estimate	Std. error	Z	P
All attacks	<i>SCI + HabLin + (1 Site/Transect)</i>				
	Intercept	-1.0336	0.38	-2.71	0.007**
	SCI	-1.3606	0.30	-4.63	<0.001***
	HabLin	-0.9959	0.36	-2.76	0.006**
Mammal attacks	<i>SCI + HabLin + SCI:HabLin + (1 Site/Transect)</i>				
	Intercept	-4.43	0.52	-6.62	<0.001***
	SCI	0.06	0.47	0.132	0.89
	HabLin	0.81	0.75	1.092	0.27
	SCI:HabLin	-1.50	0.70	-2.15	0.03*
Bird attacks	<i>SCI + HabLin + (1 Site/Transect)</i>				
	(Intercept)	-4.42	1.20	-3.67	<0.001***
	SCI	-2.2	0.76	-2.9	0.003**
	HabLin	-1	0.71	-1.4	0.16

## 4. Discussion

Herein we examined whether predation pressure is influenced by two habitat characteristics: fine-scale vegetation structural complexity and habitat linearity. Supporting our hypotheses, we found that vegetation structural complexity reduces the risk of attack on adders while habitat linearity increases it. Mammals were responsible for more than twice as many predation events as birds. However, a significant proportion of predation events (30.5%) resulted in model disappearance, reducing the ability to determine the exact proportion of predators involved in attacks. Despite this, it is highly likely that mammals are the predominant predators for adders. We discuss our results in details below.

### 4.1. Description of predation

Attack rate in this study (~10%) is similar to or slightly higher than in other studies using snake replicas in Europe (Law et al., 2020; Valkonen et al., 2011a; Wüster et al., 2004). Attacks by mammals and birds were mainly directed to the anterior part of the models (Fig. 2.3), targeting the most sensitive part of the body (head) to rapidly kill the prey (Andrén, 1985; Wüster et al., 2004) while neutralising biting danger (Wall and Shine, 2007). This observation confirms that our snake models are realistic enough to induce predatory behaviour for all predators considered in this study. It is finally worth noting that the goal of our study was to



compare the relative attack rate across habitat characteristics. The use of artificial preys as lures in predation studies have been widely used with success but incurs some limitations (Bateman et al., 2017). For instance, models do not move, probably leading to overestimation of predation pressure due to model immobility (Worthington-Hill and Gill, 2019; but see Paluh et al., 2014).

## ***4.2. Effect of SCI on attack risk***

In accordance with our first hypothesis, this study reveals that an increase in microhabitat structural complexity induces a significant decrease in predation risk for all predators (Fig. 2.5). One can assume that simplified microhabitat used for basking sites do not provide appropriate shelters, leading to an increased success in predation attempts, as previously reported (Sato et al., 2014; Stellatelli et al., 2015; Worthington-Hill and Gill, 2019). On the other side, terrestrial predator efficiency is greatly improved by structural simplification as it facilitates movements across landscape (Ferreira et al., 2018) and increases the visual detection of prey (Allen et al., 2013; Law et al., 2020). Previous studies working on similar topics have observed comparable results. For instance, Worthington-Hill et al. (2019) demonstrated the effect of large-scale clearance in UK heathlands inducing higher predation risk for adders. Another study demonstrated the effect of reduction of vegetation complexity on ski runs resulting in similar observations for lizards (Sato et al., 2014). However, while the relation between predation pressure and structural complexity may differ at a habitat or microhabitat scale (Shepard, 2007), these two aforementioned studies considered structural complexity at a larger scale than us (habitat / sub-habitat scale). By quantifying fine-scale (1.5m radius) structural complexity directly around each model, our study captures subtle differences in microhabitats and allows us to gain new insights into how this microhabitat variable modulates predation pressure on reptiles. Furthermore, reptiles are particularly sensitive to thermal and hydric conditions (Lourdais et al., 2013a) and structural complexity allows effective thermoregulation and hydroregulation processes (Dezetter et al., 2021; Guillon et al., 2014; Lourdais et al., 2017). Reduction of structural complexity in basking sites can also expose reptiles to altered thermal and hydric conditions notably during summer (Dezetter et al., 2022b). These stressors can lead to lethal temperatures in adders (Sato et al., 2014; Worthington-Hill and Gill, 2019), but can also, by inducing physiological alteration, influence key life-

history events such as reproduction (Dezetter et al., 2021). It is therefore important to consider vegetation structural complexity with respect to abiotic (thermal and hydric quality of microhabitats) and biotic (predation pressure) consequences.

### ***4.3. Effect of habitat linearity on attack risk***

Partially congruent with our second prediction (i.e. linear basking habitats increase predation risk), habitat linearity greatly impacts predation pressure by mammals (Fig. 2.5). For these predators, habitat linearity seems to reduce the positive effect of fine-scale structural complexity in linear habitats. Since mammals are responsible for the majority of attacks, the interaction of these two factors will be crucial to consider in order to improve management practices for adder conservation. Mammals tend to actively use edges or linear elements as corridors for dispersal or to facilitate foraging (Dondina et al., 2016; Šálek et al., 2009). This leads to an increase in predation pressure along these linear habitats independently of the fine-scale vegetation complexity. However, edges and linear habitats can constitute very favourable habitats for reptiles (Hansen et al., 2019; Graitson et al., 2020) by providing appropriate abiotic conditions for thermoregulation, digestion, reproduction (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; Lourdais et al., 2017), and prey availability (Edgar et al., 2010). Through our observations and in support with Hansen et al (2019), we suggest that linear habitats may therefore be ecologically costly for adders by increasing predation risk. Previous studies already demonstrated the increasing predation of bird nests in linear strips or edges as compared to non-edge habitat (Ludwig, 2012; Major et al., 1999). To our knowledge, our study is the first to demonstrate a similar observation for a snake species.

### ***4.4. Management implications for snake conservation***

Understanding mechanisms influencing predation pressure in areas affected by anthropogenic change can largely help to improve management for conservation in semi-natural habitats. Vegetation structural complexity at small scale is profoundly dependent on human activities (Fahrig et al., 2011). It can be altered by mechanical practices in exploited areas (Newbold et al., 2016) but also by management practices in protected ones (Graitson et al., 2020). The development

of appropriate management at the microhabitat scale should consider both abiotic (thermal and hydric conditions) and biotic processes (modulating predation pressure on snakes). We strongly recommend promoting vegetation structural complexity while limiting natural encroachment. Special attention should be paid to currently used techniques such as grazing which is known to have negative impacts on snake populations. Indeed, even if grazing has direct or indirect positive effects on some species communities (Papanikolaou et al., 2011), previous studies demonstrate the deleterious effect of grazing on snake populations by altering structural complexity and microhabitat availability (Graitson et al., 2020; Law et al., 2020). Moreover, disturbance and trampling by herbivores can accentuate the negative effects of grazing. This study also strongly suggests the importance of non-linear highly structured habitat to hamper predation pressure, notably by mammals (being the major predators in our study). A patchy distribution of structuring elements such as unmown areas, log wood debris, small brushes or brambles would promote both a higher structural complexity at small scale and habitat scale and a decrease in predation pressure.

Finally, a particular attention should be given to alien predators that can have a greater impact on prey populations than native predators (Salo et al., 2007). In Europe, introduced raccoon (*Procyon lotor*) populations are expanding and densities are constantly increasing (Salgado, 2018). This species is known to be an opportunistic snake predator in North America (Herr et al., 2020; Pfennig et al., 2007) and camera trap identification suggests raccoons predation in at least one site (Pairées - PAI). As a consequence, newly introduced predators are probably increasing predation pressure on indigenous reptile populations. In addition to alien predators, the over-density of opportunistic predators naturally present in Europe can also unbalance the predator-prey relationship. For instance, wild boars (*Sus scrofa*) steep demographic explosion in Europe (Tack, 2018) has been demonstrated as the origin of the observed decline/extinction of adder populations in Belgium (Graitson et al., 2019). In order to cope with the global decline of snakes in Europe and worldwide (Reading et al., 2010), improving both microhabitat quality and habitat characteristics should have synergistic effects on snake populations by offering appropriate microclimatic conditions and shelters in modified landscapes.



# Chapitre 3

---

**Influence des caractéristiques locales de l'habitat sur les conditions microclimatiques**



- Article 2 : Publié dans *Forest Ecology and Management en 2023* -

## **Combining forest exploitation and heathland biodiversity: Edges structure drives microclimates quality and reptile abundance in a coniferous plantation**

Thomas Duchesne<sup>1\*</sup>, Pierre-Alexis Rault<sup>2</sup>, Pierre Quistinic<sup>3</sup>, Marc Dufrêne<sup>1</sup>, Olivier Lourdaï<sup>4,5</sup>

<sup>1</sup> Biodiversity and Landscape Unit, Gembloux Agro-Bio-Tech (GxBT), University of Liège, Avenue Maréchal Juin 27, 5030 Gembloux, Belgium

<sup>2</sup> VivArmor nature, Rue du Sabot 18C, 22440 Ploufragan, France

<sup>3</sup> Terrarium de Kerdanet, 38 chemin de Kerdanet, Plouagat, France

<sup>4</sup> Centre d'études biologiques de Chizé (CEBC), CNRS-UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

<sup>5</sup> School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA

### **Abstract**

In Western Europe, natural habitats such as heathlands have been converted into many commercially managed forests, with severe impacts on biodiversity. In dense planted forests, forest edges are often the only suitable areas for ectothermic organisms highly dependent on open habitats for thermoregulation. Surprisingly, the influence of forest edges structure on the thermal quality of microhabitats and reptile species distribution remains poorly understood. In this study, we examined

two reptile species and thermal quality of interior forest edges of a coniferous forest in Western France (Brittany). We focused on two hypotheses (i) the vegetation structure of the forest edges drives the thermal quality of the habitat and (ii) structural complexity of the forest edges influences the abundance of two heliothermic reptiles: the common adder (*Vipera berus*) and the common lizard (*Zootoca vivipara*). We first deployed temperature sensitive data loggers to quantify thermal conditions along 16 cross-sections of inner forest margins. For each section, four temperature loggers were placed at 1, 3, 5 and 7 meters from the driveway and we examined the relation to vegetation structure and canopy cover. Second, we carried visual encounter surveys in 55 edges in order to measure the response of two reptiles to the structure of the forest margin along exploitation driveway. Our results show that high local canopy cover decreases microhabitat quality within interior forest edges. We also found that common lizard abundance was significantly influenced by the edge orientation and increased with global canopy openness and ground level vegetation. Adder abundance only increased significantly with the driveway width, suggesting the unmodelled effect of other biotic/abiotic variables. Our study shows that thermal quality of interior edges and driveway characteristics are relevant to support heathland reptile populations. We posit that maintain strips of favourable microhabitats should be an efficient land sharing strategy to combine forestry activities and biodiversity conservation.

**Keywords:** Microclimate, thermal quality, forest margins, reptiles, canopy closure

## 1. Introduction

In Western Europe, human activities have undergone an exponential growth during the last century. These major changes in practices and needs induced significant impacts on large areas of natural/semi-natural habitats and are considered as a major cause of biodiversity loss (Cafaro et al., 2022; Young et al., 2005). Thus, in highly anthropized landscapes, most habitats are directly threatened



by degradation, fragmentation or destruction (Krauss et al., 2010; Newbold et al., 2016). Facing the current growing need for resources and energy, it is now more important than ever to reconcile anthropic activities with nature conservation. Recent work in landscape ecology suggests that both land sharing and land sparing practices can be combined at small spatial scales (Grass et al., 2019). However, the spatial scale considered is largely dependent of species characteristics notably for organisms with limited dispersal and homeostatic capacities (Ekroos et al., 2016; Tews et al., 2004).

After the WWII, growing European population and needs for building materials have led to an exponential requirement for raw materials such as timber wood. This has resulted in a massive exploitation of natural habitats previously considered as unfavourable for wood production due to their relative humidity, soil moisture, and limited access (Ridding et al., 2020; Sargent and Bass, 1992). For instance, large areas of heathlands and moorlands have been drained and planted, mostly with mono-specific conifers, to meet the needs for wood (Donald et al., 1998; Fagúndez, 2013), thereby leading to the disappearance of 80 - 90% of heathlands in the European Atlantic region during the 20th century (Rosa García et al., 2013). Commercial forestry plantations on these natural habitats have strong impacts on ecosystems. Beyond the drainage of soils often necessary for forestry practice (Paavilainen and Päivänen, 1995), the growth of the thick canopy cover leads to the progressive closure of the environment and a reduction in the amount of light reaching the ground. However, the amount of solar radiation is a key factor directly influencing the growth of low vegetation (Bhattraï et al., 2020). As a result, the high canopy cover leads to a decrease or even total disappearance of the specialized low shrubs (e.g., *Erica* spp., *Ulex* spp.) that are typical of open or semi-open heathland habitats previously present (Jenkins, 1986). Recent works clearly point out the importance of microclimate quality and heterogeneity, notably within forested landscapes (De Frenne et al., 2021; Pincebourde and Woods, 2020). This approach should be extended to habitat edges that can offer a diversity of thermal conditions.

Under temperate climates, many ectotherms such as reptiles are highly dependent on structurally diversified open habitats and a high degree of vegetation structural complexity that creates a wide range of abiotic (thermal and hydric) conditions available for thermoregulation and hydroregulation (Elzer et al., 2013; Guillon et al., 2014; Londe et al., 2020). For instance, habitat closure will alter the

thermal quality of the habitat by limiting the access to thermal preference and therefore physiological performance (Lelièvre et al., 2011; Reading and Jofré, 2018). In turn, open and simplified habitats with vegetation height lower than 10 cm expose reptiles to potentially lethal temperatures (Worthington-Hill and Gill, 2019) or increase the desiccation risk (Rittenhouse et al., 2008). Consequently, diversified heathlands with complex matrix of microhabitats have a high conservation value for European reptiles by providing in the same area a diversity of microclimates for thermoregulation and hydroregulation (Stumpel and Van der Werf, 2012). Unfortunately, historic massive mono-specific coniferous plantations on heathlands resulted in the dominance of a thick tree structure that prevents solar radiation from reaching the ground, leading to modifications in microhabitat conditions (Chen et al., 1999). The resulting unfavourable abiotic conditions for ectotherms can generate negative impacts (Pike et al., 2011; Todd and Andrews, 2008). For instance, the increasing canopy cover in coniferous plantations resulted in a lower growth rate of smooth snakes (*Coronella austriaca*) which consequently produce fewer embryos than in heathland open habitats (Reading and Jofré, 2018). In contrast, removing the forest canopy cover can partially restore habitat quality for reptiles if low vegetation is maintained (Pike et al., 2011). In the face of worldwide decline of reptiles (Cox et al., 2022; Reading et al., 2010), it is important to conciliate economic exploitation of the commercial forestry and biodiversity.

A modern major dilemma consists in reconciling societal and economic pressures with biodiversity conservation (Grass et al., 2021). In the context of commercial forestry, forest margins and interfaces between habitats are of major importance for land sharing practices and often constitute refuge areas. It is to note that almost 20% of the world forest surfaces are within 100 m of an ecotone, demonstrating the importance of good management of these elements (Haddad et al., 2015). Edges and ecotones can be very favourable for reptiles (Graitson et al., 2020; Hansen et al., 2019) by providing appropriate abiotic conditions for foraging (Edgar et al., 2010), digestion, reproduction, thermoregulation, and hydroregulation (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; Lourdais et al., 2017). However, the inadequate management of these margin elements in commercial forest results in the creation of long linear abrupt margins with no intermediate height vegetation, which leaves little room for the presence of a thermal and hydric gradient, and consequently reduces the availability of microhabitats (Meeussen et al., 2020). Given

the importance of habitat edges for reptiles, it is crucial to better understand the structural factors affecting microhabitat quality and availability on the margins of exploited forests.

While intensive forestry is negative for reptile conservation objectives, we posit that maintaining structured internal forest edges with a linear strip of low tree density and structured vegetation is essential for the maintenance of reptiles in forest edges. We concurrently studied two reptile species and thermal quality of edges in a planted coniferous forest in Western France and address the two following hypotheses and predictions:

(i) The vegetation structure of the forest edge drives the thermal quality of the habitat. We posit that canopy cover is a simple and reliable indicator of edge thermal conditions. Low cover within the cross-section should reflect favourable (warmer) ground level microclimatic conditions.

(ii) Structure of the forest margin influences the abundance of two generalist reptiles: the common lizard (*Zootoca vivipara*) and the common adder (*Vipera berus*). We predict that abundance of these reptiles along the linear strips of forest edges should be positively influenced by low canopy closure of the edges.

## **2. Materials and methods**

### ***2.1. Study area and species***

This study was carried out in 2009 in the departmental forest of Avaugour Bois-Meur (48°28'29"N, 3°02'36"W). Local climate is temperate oceanic and the forest extends from east to west along a quartz-rich linear geological structure constituting a topographic barrier culminating at 271 m. Avaugour Bois-Meur is largely dominated by mono-specific patches of coniferous forest (*Pinus* spp., *Abies* spp., *Larix decidua*, *Picea* spp.) that were planted on a heathland previously maintained by agropastoral activities. The forest was mainly planted in the seventies following a major fire and is crossed by about 20 km of forest driveways that facilitate commercial exploitation. The entire massif was classified as a sensitive natural area in 2005, resulting in the reduction but not the cessation of commercial exploitation. In 2009, four species of reptiles were present: the slow worm (*Anguis fragilis*), the

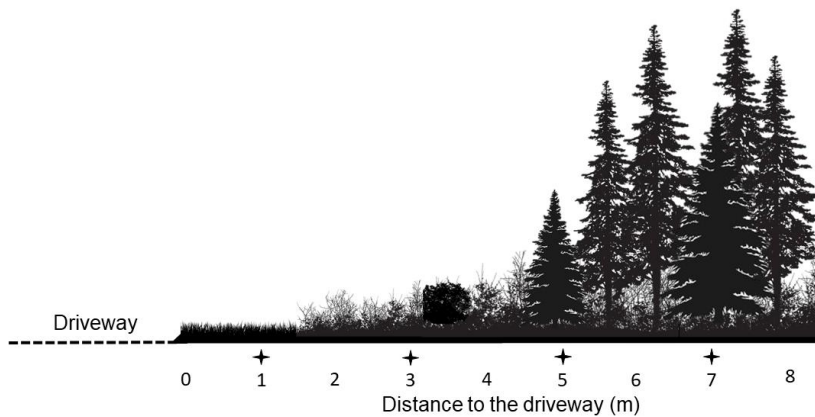
grass snake (*Natrix helvetica*), the common lizard (*Zootoca vivipara*), and the common adder (*Vipera berus*). Only the latter two species were considered in this study because they are both generalist species dependent on open habitats (Edgar et al., 2010). Those two species have been extensively studied. They are active thermoregulators with high thermal preference (>30 °C), notably during reproduction (J. F. Le Galliard et al., 2003; Lourdais et al., 2013b). High quality microhabitats providing suitable thermal and hydric conditions are essential for both species. Indeed, some studies reported that hydric restriction and high temperature induce physiological stress in the common lizard which results in reduction of fitness or reproduction process (Brusch et al., 2023; Dupoué et al., 2020b, 2020a, 2019; Rozen-Rechels et al., 2018). A recent work on a congeneric species of *Vipera berus* (*Vipera aspis*) demonstrate that, during water deprivation periods, vipers can use humid microhabitats for thermoregulation and at the same time limit hydric loss (Dezetter et al., 2023). In this study we deliberately focused on the thermal ecology because humidity in a forest is high compared to open habitats (Ashcroft and Gollan, 2011; Rittenhouse et al., 2008) and notably in our study site in which ditches offer access to permanent humid environments. Consequently, we consider that the main abiotic constraint occurring in forest edges is the thermal quality related to canopy cover as reptiles can easily hydroregulate by means of behavioural hydroregulation.

## **2.2. Canopy cover and thermal conditions**

### **2.2.1. Data collection**

In order to describe variation in thermal conditions and their relation to canopy cover, we first selected 16 forest edge cross-sections south facing throughout the Avaugour Bois-Meur forest, with contrasting structural facies reflecting variation from abrupt forest transition to progressive vegetation variation. Each cross-section was of 10 metres width, located perpendicular to the exploitation driveway, itself oriented east-west (Figure 3.1) and was equipped with four temperature loggers (IButton Maxime/Dallas semi conductor® DS1922L) positioned respectively at 1, 3, 5 and 7 m from the driveway. Loggers were inserted into rubber sheaths, fixed to stakes and placed close to the ground in microhabitats potentially used by reptiles for basking (open microhabitats, top of moor-grass clumps; *Molinia caerulea*).

Therefore, we targeted potential basking sites and avoided shaded microhabitats between thick grass clumps unused by reptiles for thermoregulation. Loggers were set to synchronously record temperature every 15 minutes between the 15<sup>th</sup> of May to the 5<sup>th</sup> of August 2009. For each data logger, we recorded the following set of variables (Table 3.1): the position inside the forest edge, the local distance to the closest tree trunk, and the canopy cover. To calculate canopy cover, we took a spherical picture perpendicular from the ground and facing the sky with NIKON COOLPIX (opening 45°) at 1.3 m height. GIMP 2.0 program was then used to separate vegetation pixels from sky pixels and calculate vegetation cover.



**Figure 3.1** Description of a forest margin cross-section that encompasses the exploitation driveway and the forest edge. The crosses represent the four positions inside forest edges where (i) thermal conditions were measured using thermosensitive loggers and (ii) local canopy cover was measured.

### 2.2.2. Thermal quality

To describe the thermal environment of the edge cross-sections, we derived five thermal indexes from the collected temperature data. These indexes were calculated for each data logger every 24-hours cycle and allowed us to evaluate the thermal quality of microhabitats within forest edges. These five indexes are: ( $T_{\text{mean}}$ ) the mean temperature for the whole day, ( $T_{\text{mean\_Day}}$ ) the mean temperature of the day-time between 08h01 and 20h00, which is considered as the active period of reptiles, ( $T_{\text{mean\_Night}}$ ) temperature of the night-time between 20h01 and 08h00, which is considered as the inactive period of reptiles, ( $\Delta T_{\text{mean}}$ ) the difference between the mean temperature during the day and the following night and finally ( $\text{Time\_}T_{30}$ ) which represents the cumulative day-time in hours with a recorded temperature above 30 °C. These parameters therefore provide an estimate of how long preferred temperatures were accessible during basking activities.

**Table 3.1** Local variables considered for the thermal characterisation of microhabitats, and variables taken into account for N-mixture modelling. Time-specific variables were meteorological variables occurring during the survey, and site-specific variables were specific to each forest edge considered in our study design.

<b>Local variables for thermal characterisation</b>	
Local_dist_tree	Distance from the logger to the first tree (m)
Can_cover	Local canopy cover (%) measured at 1.3 m above the ground
Position	Position of the logger inside the forest edge (1–3–5–7 m depth)
<b>Variables for N-mixture modelling</b>	
<i>Time-specific</i>	
Cloud	Cloud coverage at prospection time
Temp	Temperature (°C) at prospection time
Wind	Wind speed (km/h) at prospection time
<i>Site-specific</i>	
Orientation	Orientation of the forest edge (north-east-south-west)
Driveway_width	Width (m) of the forest driveway contiguous to the forest edge
Dl_subshrub	Distance (m) within the forest edge to which the last subshrub (height < 1 m) is observed
Df_shrub	Distance (m) within the forest edge to which the first shrub (height between 1 and 3 m) is observed
Df_tree	Distance (m) within the forest edge to which the first tree (height > 3 m) is observed
PC1	Principal component 1 resulting from PCA of canopy cover
PC2	Principal component 2 resulting from PCA of canopy cover

## 2.3. Reptile survey

### 2.3.1. Forest margin selection and data collection

We selected 55 sections of forest margin (50 m length) placed along forest edges parallel to the driveway. In this study, we considered that forest margins encompassed the exploitation driveway and the forest edge. These margins were distributed throughout the Avaugour Bois-Meur forest and were selected for their structure (homogenous within each linear strip but with contrasting facies among margins). We defined a survey transect as a linear strip of habitat constituted by the forest edge (7 m wide and 50 m length). The average minimum distance as the crow flies between each selected edges and the closest one was  $197 \pm 69$  m. As reptiles tend to use the matrix of open habitat provided by forest margins for displacements (Jellinek et al., 2014), we calculated another average distance, i.e., the distance between transects using forest plot borders ( $230 \pm 98$  m). Such distance largely exceeds the dispersal capacity of the common lizard, as reported by several studies (Massot et al., 2008; Massot and Clobert, 2000, 1995). The movements and dispersal of the common adder are greater than those of the common lizard and also vary according to sex, with higher mobility for males than females (Neumeyer, 1987). However, movement capacities have to be interpreted in the landscape context and canopy cover. Indeed, survey transects were spatially selected to be separated by unsuitable habitats, hence limiting displacements of reptiles between transects. Despite the fact that individuals were not individually marked, we did not notice any clear evidence of movements between transects of phenotypically easily recognisable individuals (i.e., injuries or recognisable zigzag patterns). Consequently, while we cannot entirely ensure that no displacement has occurred between transects, we consider this bias to be limited.

We characterized transects in the margin context using a set of variables (Table 3.1). For each transect, we collected canopy cover (measured at 1.3 m height as described previously), respectively in the middle of the driveway and at 1, 3, 5 and 7 m depth inside the edges. We also measured: (1) the driveway width, (2) the edge orientation, (3) the distance within the forest edge to which the last heathland subshrub (height <1 m, e.g., *Erica species*) was observed, (4) the distance within the forest edge to which the first shrub (height between 1-3 m) and (5) the first tree (height >3 m) were observed. For each transect, all variables were collected at three

random perpendicular sections and we used the algebraic mean of these three repetitions as transect variables for further analysis.

### **2.3.2. Survey protocol**

Spring 2009 was associated to important precipitations and survey started as soon as conditions became favourable in the study site. Between the 7<sup>th</sup> of May and the 30<sup>th</sup> of July 2009, the selected linear transects were surveyed seven times for reptiles. This period encompassed the breeding season (mating and pregnancy) which is associated to high detection rate of both species. During a visit, the field operator carefully inspected the soil and all the microhabitats present. Each survey lasted 10 minutes, which is a comfortable amount of time to survey a 50 m linear element. All surveys were carried out by one field operator (P-A. R.), who is experienced in reptile monitoring. Two visual surveys were separated by at least 48 h and were performed under good weather conditions (temperature <25 °C, light wind, no rain). A special attention was paid to complete a survey session in all forest margins before starting a new one. At the end of each survey, meteorological variables occurring at survey time were recorded. Thus, cloud coverage was recorded as an ordinal class (0-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% and 81-100%). Temperature and wind speed have been measured using an ADC Wind (SILVA) thermometer/anemometer.

### **2.3.3. Abundance estimation**

In order to estimate the relative abundance of our two reptiles and determine the factors affecting it, we used a hierarchical modelling technique specially developed to take into account imperfect detection: N-Mixture modelling. The N-mixture modelling is derived from the Site-occupancy modelling and uses counts of individuals and a mixing distribution (e.g., Poisson, Zero-Inflated Poisson) to estimate an individual detection probability ( $P_{ind}$ ) and an index of relative abundance ( $\lambda$ ) for each site taking into account imperfect detection (Royle, 2004). This modelling technique allows the inclusion of co-variates to explain the heterogeneity in detection and abundance between surveys and sites, respectively.



## 2.4. Statistical analyses and modelling approach

### 2.4.1. Determinants of thermal quality

In order to determine the thermal quality of microhabitats, we first examined the determinants of the canopy cover using linear mixed models (lmer). Models were built using the canopy cover as a dependant variable while distance to the first local tree, position within the forest edge, and interaction between these two variables were set as predictor variables. Forest edge identity was included in models as a random factor to account for the non-independence of data inside edges [lmer formula;  $\text{Canopy cover} \sim \text{Local\_dist\_tree} + \text{Position} + \text{Local\_dist\_tree}:\text{Position} + (1|\text{edgeID})$ ]. A series of linear mixed models were then used to find out determinants of thermal indexes measured inside forest edges. For each thermal index, we tested the simple effect and the quadratic effect of the canopy cover, the position inside the edges, and the interaction between these variables. To account for the study design, we included edges and lbutton identity as nested random factors and the Julian date corresponding to each thermal index as a cross random factor [lmer formula;  $\text{Thermal index} \sim \text{Can\_cover} + \text{Can\_cover}^2 + \text{Position} + \text{Can\_cover}:\text{Position} + \text{Can\_cover}^2:\text{Position} + (1|\text{edgeID}/\text{lbuttonID}) + (1|\text{JDate})$ ]. For these linear mixed models, we developed a model selection procedure to identify the best model. Thus, starting from the most complex model and using dredge function (MuMIn package), we fitted all possible combinations of variables in lmer models with no limited number of variables. All models were then ranked by AICc and we selected the best model according to the AICc criterion. In case of multiple models within  $\Delta\text{AICc} < 2$  compared to the best model, we have selected the one with the lowest degree of freedom (according to the parsimony principle). Models including the quadratic term unaccompanied by the linear term were not taken into account as recommended in interaction models (Brambor et al., 2006). We used the principle of parsimony rather than model averaging of the best models because the number of models with  $\Delta\text{AICc} < 2$  was very low (maximum two) and parsimony principle does not allow any doubt on the model selection (lowest degree of freedom). Selected model validation was performed by inspection of the distribution of residuals and the respect of homoscedasticity.

## 2.4.2. N-Mixture modelling

To determine the drivers of relative abundance, we used a hierarchical modelling technique: N-mixture modelling. To build models, we used time-specific variables (linear and quadratic terms) as explanatory variables of detection probability ( $P_{ind}$ ). Site-specific variables were set as predictor variables of relative abundance ( $\lambda$ ). We did not include site-specific variables for the modelling of the detection probability because we assume that these variables have little influence on detection in linear forest edges surveys. For *Zootoca vivipara* and *Vipera berus* (single species models), we fitted all possible model combinations with a maximum of four variables using the *dredge* function. The maximum number of variables was set to four because the number of forest edges monitored was relatively small ( $N=55$ ; See in Boissinot et al., 2019) and limiting the number of variables greatly reduces the risk of model overfitting. Due to this limitation, we observed numerous models with AICc close from each other with the same degree of freedom corresponding to different combinations of maximum four variables. Therefore, we applied a model averaging procedure based on the top-ranking models with  $\Delta AICc < 3$ . As a result of the model averaging process, only the variables with a p-value ( $P$ )  $< 0.1$  (full model estimation) were considered as significant and were consequently further discussed. For each variable retained in our best models ranking with  $\Delta AICc < 3$ , we calculated the relative importance (RI) using the relative sum of AICc weights of models including the target variable.

All variables included in models were scaled (subtracted by the mean and divided by the standard deviation) and wind speed was log scaled to best achieve the normality assumption. To avoid including autocorrelated variables in N-mixture models, and to reduce the complexity of models, we performed a principal component analysis (PCA) on margin canopy cover measures (5 variables taken from the driveway to 7 m depth inside the forest edge). Then, we extracted the two first principal components (PC) and included them in our dataset as two distinct site-specific variables for N-mixture modelling (Table 3.1). We used correlation coefficient between PC and original variables to interpret these two new variables. No other autocorrelations issues were detected within variables ( $|r| < 0.7$ ). To select the best fit distribution for N-Mixture modelling, we calculated the AIC of the null model using Poisson "P" and Zero-Inflated Poisson "ZIP" distributions for the two studied species. The distribution leading to the lowest AIC has been retained for further analysis. Accordingly, we selected "P" distribution for *Zootoca vivipara* ( $\Delta AIC$

= 2) and “ZIP” distribution for *Vipera berus* ( $\Delta\text{AIC} = 10.94$ ). Negative binomial distribution “NB” were excluded from analysis due to the well documented possibility of unrealistic estimations using this distribution although it is often selected by the AIC (Joseph et al., 2009; Kéry, 2018). All analysis were carried out in R 3.6 using *lme4*, *MuMIn*, *Unmarked*, *AICcmodavg*, *factoextra*, and *FactoMineR* packages.

## 3. Results

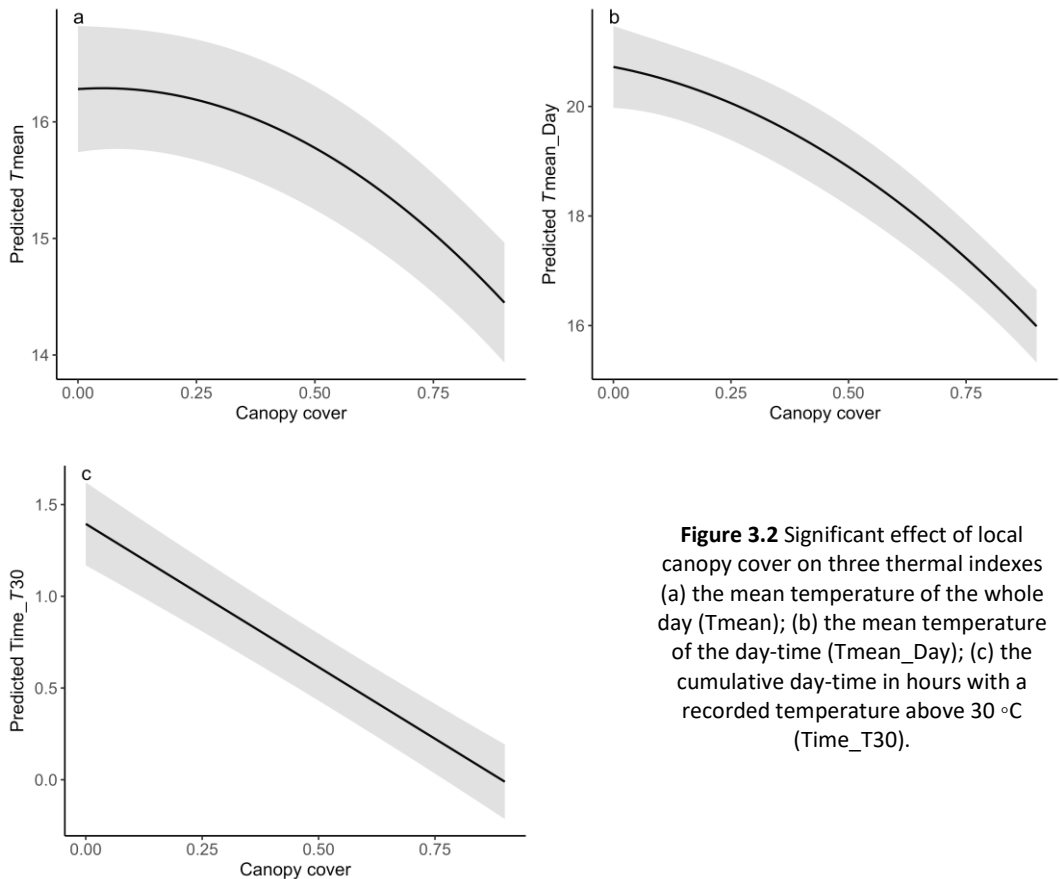
### 3.1. Determinants of canopy cover and thermal quality

When analysing the 16 forest edge sections fitted with temperature loggers, we found that the best model for local canopy cover only included the local distance to the first tree (effect =  $-0.06 \pm 0.01$ , t-value = 4.786), excluded the position within the cross-section and the interaction term between these two variables (see appendix 3 for all combinations of models tested). The greater the distance to the nearest tree, the lower the local canopy cover, and so independently of the position in the edge cross-section. Global canopy cover of each cross-section (average of values collected at 1, 3, 5 and 7 m in depth) was closely related to the average distance to the nearest trees (Pearson correlation test,  $r = -0.77$ , p-value < 0.001).

All best models selected for thermal indexes retained local canopy cover while they excluded the position variable and interactions terms (Table 3.2; see appendix 4 to 8 for all combinations of models). The best model selected for  $T_{\text{mean\_night}}$  and  $\text{Time\_}T_{30}$  only included linear term of canopy cover. However,  $T_{\text{mean}}$ ,  $T_{\text{mean\_Day}}$  and  $\Delta T_{\text{mean}}$  included a quadratic effect of canopy cover. According to these models, increasing local canopy cover led to a decrease in mean temperature of the whole day ( $T_{\text{mean}}$ ; Fig. 3.2a), the mean temperature of the day-time ( $T_{\text{mean\_Day}}$ ; Fig. 3.2b), the difference between mean temperature of the day-time and the night-time ( $\Delta T_{\text{mean}}$ ) and the time during which the temperature was higher than 30 °C ( $\text{Time\_}T_{30}$ ; Fig. 3.2c). However, a similar increase in local canopy cover led to an increase in the average temperature during the night-time ( $T_{\text{mean\_night}}$ ).

Best model selected	Effect	Can_cover (estimates ± SE)	Can_cover <sup>2</sup> (estimates ± SE)
Tmean ~ Can_cover + Can_cover <sup>2</sup> + (1 edgeID)	Quadratic	0.27 ± 0.67	-2.57 ± 0.67
Tmean_Day ~ Can_cover + Can_cover <sup>2</sup> + (1 edgeID)	Quadratic	-1.64 ± 1.36	-4.02 ± 1.36
Tmean_Night ~ Can_cover + (1 edgeID)	Linear	1.09 ± 0.21	
ΔTmean ~ Can_cover + Can_cover <sup>2</sup> + (1 edgeID)	Quadratic	-4.16 ± 1.89	-2.58 ± 1.89
Time_T <sub>30</sub> ~ Can_cover + (1 edgeID)	Linear	-1.56 ± 0.13	

**Table 3.2** Lmer results of the best selected model for each thermal index. For each model, the nature of the relation (linear or quadratic) is specified and coefficient estimates with standard error are reported.



**Figure 3.2** Significant effect of local canopy cover on three thermal indexes (a) the mean temperature of the whole day (Tmean); (b) the mean temperature of the day-time (Tmean\_Day); (c) the cumulative day-time in hours with a recorded temperature above 30 °C (Time\_T30).

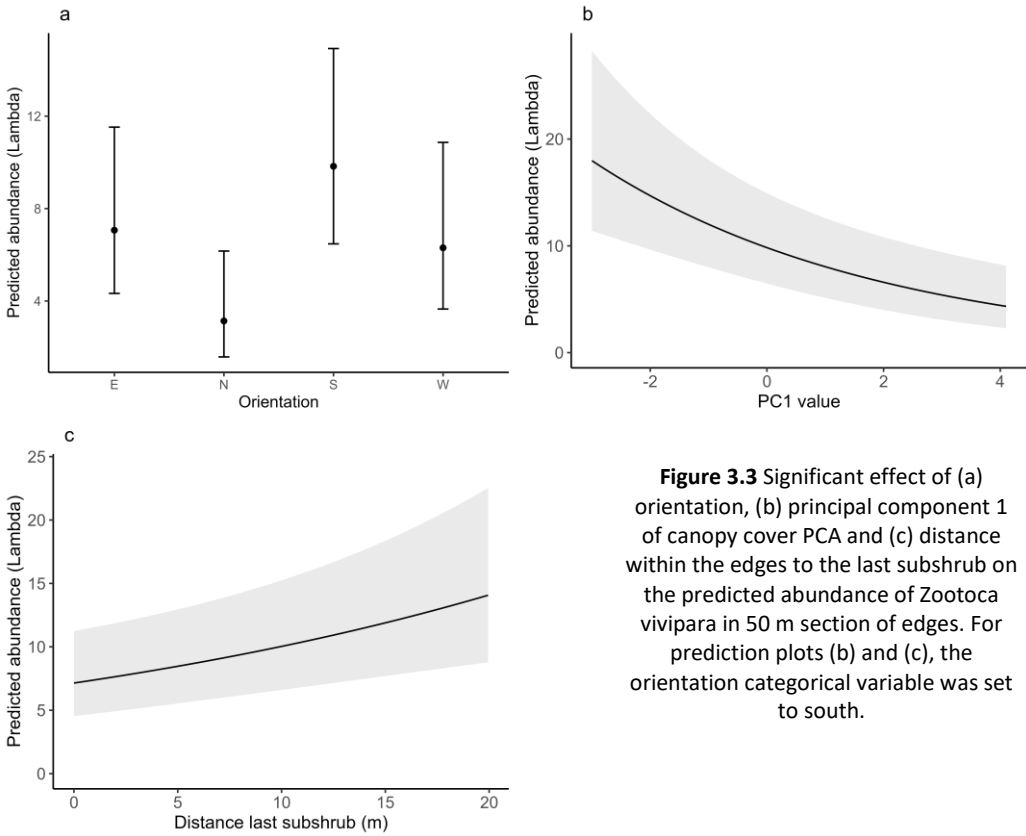
### ***3.2. Variation in edges structure***

Important variations in canopy structure were observed among the 55 linear transects selected for reptile monitoring. The two first principal components of the PCA for the canopy cover from the driveway to 7 m depth inside the forest edge explained 86.99% of the variance. PC1 (68.12% of the variance) was positively related to canopy cover at every position. Therefore, PC1 reflected the overall degree of canopy closure and a high value on PC1 corresponded to a global high canopy cover at every position of the forest edge. On the other side, PC2 (18.87% of the variance)

was positively related to canopy cover 5 and 7 m away from the driveway but negatively related to canopy cover at 1 m and 3 m depth as well as in the middle of the driveway. Consequently, PC2 can be interpreted as a structuring variable of the canopy cover according to the position inside the forest edge.

### ***3.3. Determinants of detection and abundance of *Zootoca vivipara****

*Zootoca vivipara* was detected at least once in 48 out of 55 transects (87,3%). The selection procedure and model averaging for N-Mixture modelling highlighted no significant time-specific variables strongly influencing detection probability of *Zootoca vivipara*. Indeed, even if the quadratic term of temperature was included in the averaging procedure, this time-specific variable had a relative low importance (0.72) and p-value  $\geq 0.10$  (Table 3.3). On the other side, common lizard abundance ( $\lambda$ ) was significantly associated with DI\_subshrub, PC1 and the orientation variables. These three variables were found in all models included in  $\Delta AICc < 3$  rank and their relative importance was consequently equal to one. According to model averaging, the abundance of common lizards was higher in south facing edges compared to north facing ones (Fig. 3.3a). East and west facing edges had an intermediate abundance. Moreover, common lizard abundance was negatively influenced by PC1 (Fig. 3.3b) and positively related to the distance within the forest edge to which the last heathland subshrub was observed (Fig. 3.3c). The last abundance variable retained by the  $\Delta AICc < 3$  top ranking models had a lower relative importance and p-value  $\geq 0.10$  (Table 3.3).



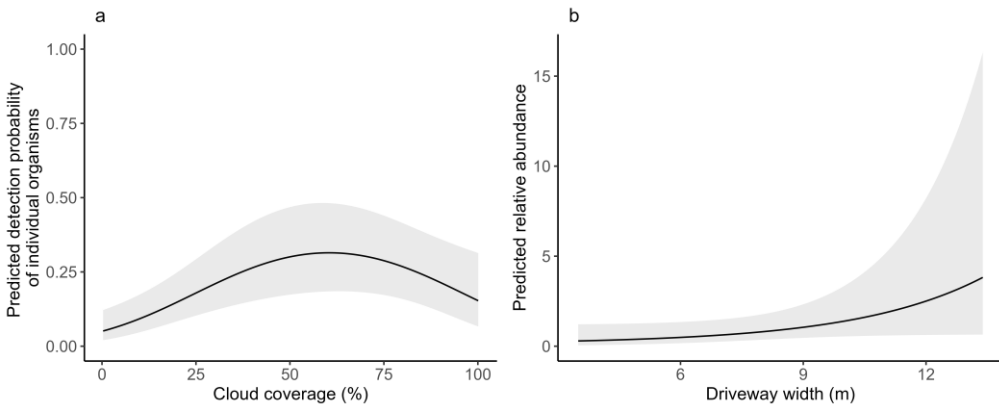
**Figure 3.3** Significant effect of (a) orientation, (b) principal component 1 of canopy cover PCA and (c) distance within the edges to the last subshrub on the predicted abundance of *Zootoca vivipara* in 50 m section of edges. For prediction plots (b) and (c), the orientation categorical variable was set to south.

**Table 3.3** Results for the model averaging procedure of N-mixture modelling for *Zootoca vivipara* (ZV) and *Vipera berus* (VB). Variables are structured in 2 categories: A) Detection attributes and B) Abundance attributes. For each variable retained in top ranking models ( $\Delta AIC_c < 3$ ), the relative importance (RI), the sign of the relation (S) and the p-value are provided. For the orientation categorical value, the p-value results from Chi-square Likelihood ratio test of embedded models. Significant effects resulting from model averaging are bolded.

a)		Detection attributes																							
		Cloud			Cloud <sup>2</sup>			Wind			Wind <sup>2</sup>			Temp			Temp <sup>2</sup>								
		RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P						
N-Mixture	ZV																								
	VB	<b>1</b>	+	<b>&lt;0.01</b>	<b>1</b>	-	<b>&lt;0.01</b>										0.72	-	0.2						
b)		Abundance attributes (Δ)																							
		Df_tree			Driveway_w			Df_shrub			Dl_subshrub			PC1			PC2			Orientation					
		RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P	RI	S	P			
N-Mixture	ZV																								
	VB	0.71	+	0.2	<b>0.84</b>	+	<b>&lt;0.1</b>				<b>1</b>	+	<b>&lt;0.01</b>	<b>1</b>	-	<b>&lt;0.01</b>	0.27	+	0.6	<b>1</b>	+/-	<b>&lt;0.01</b>	0.44	+	0.5

### 3.4. Determinants of detection and abundance of *Vipera berus*

*Vipera berus* was detected at least once in 22 out of 55 forest edges (40%). N-Mixture modelling identified a quadratic effect of cloud coverage on individual detection probability ( $P_{ind}$ ). The relative importance of the cloud coverage was equal to 1 (with p-value < 0.01) for the linear and the quadratic terms (Table 3.3). The individual detection probability increased with cloud cover up to ~60% and then dropped beyond this threshold (Fig. 3.4a). None of the other variables relating to the probability of detection were included in the top-ranking models, thus excluding them from the model averaging procedure. On the other side, our selection procedure identified driveway width as an important variable positively related to adder abundance ( $\lambda$ ) and which was retained in the 2 top ranking models out of 3, leading to a high relative importance equal to 0.83 (p-value < 0.1; Table 3.3). Thus, the greater the width of the exploitation driveway, the greater the abundance of common adder (Fig. 3.4b). All other abundance attributes selected for model averaging had a lower relative importance and a p-value  $\geq 0.10$ .



**Figure 3.4** (a) Effect of cloud coverage on individual detection probability of adder based on N-mixture modelling. (b) Effect of the forest driveway width on predicted relative abundance of adder based on N-mixture modelling.



## 4. Discussion

### 4.1. *Canopy cover and edges thermal quality*

In accordance with our first hypothesis, this study shows that local canopy cover was (a) closely associated to forest edges structure (distance to the nearest tree) and also (b) predictive of microhabitat thermal quality within edges. Therefore, low canopy cover allows the development of thermally suitable microhabitats close to the ground and this parameter is of paramount importance to explain edges thermal properties. Notably, low canopy cover allows solar radiation to reach the ground, increasing the mean temperature of the whole day and during day-time (Fig. 3.2). Additionally, the greater the canopy opening, the greater the commuted time with environmental temperature above 30 °C. On the other hand, during the night-time, high canopy cover positively influenced surface temperature.

Ectotherm organisms such as reptiles are highly dependent on thermal exploitation of microhabitats to reach preferred body temperature. Consistent with other studies, our results suggest that the general encroachment and development of canopy cover is associated with the degradation of microhabitat thermal quality available for reptiles (Azor et al., 2015; Greenberg et al., 2018; Jofré et al., 2016; Webb et al., 2005). By inference, global cooling of microhabitats due to high canopy cover likely impacts the activity and life history traits of reptiles. For instance, low temperatures are associated with a lowering of metabolic rate directly impacting physiological processes such as digestion (Lelièvre et al., 2011, 2010). On the other hand, sub-optimal temperatures during pregnancy can result in low-quality offspring (Lorioux et al., 2013b). The high structural complexity of the lower vegetation is also a key factor directly affecting microhabitat quality. Indeed, increasing vegetation structural complexity leads to a higher range of available abiotic conditions in the local environment (Elzer et al., 2013; Guillon et al., 2014; Londe et al., 2020) and at the same time modulates the risk of predation (Duchesne et al., 2022; Worthington-Hill and Gill, 2019). It is therefore crucial to consider both canopy cover and vegetation structural complexity as important drivers of microhabitat quality for reptiles.

## **4.2. Effect of margin structure and canopy cover on reptile abundance**

Partially congruent with our second hypothesis, our results show that structural elements of margin structures influence the abundance of common lizard. On the other side, the adder abundance was only explained by the driveway width. First, orientation variable was decisive to explain lizard abundance within transects (Fig. 3.3a). In the Northern Hemisphere, heliothermic reptiles tend to favour sunny orientations such as south facing forest edges or hedgerows (Edgar et al., 2010). The lizard abundance was also significantly influenced by the structure of the canopy cover within the forest edge. Indeed, lizard abundance decreased with the general encroachment of the edge (interpretation of the PC1 variable; Fig. 3.3b). Finally, the distance within the edges to which the last heathland subshrub (e.g., *Erica species*) was present positively influenced lizard abundance (Fig. 3.3c). Congruent with other studies, our results for the common lizard indicates that habitat structure is of primary importance for reptiles. For instance, canopy cover up to 25% is associated to an important reduction in the number of common lizards encountered in commercially managed forests (Jofré et al., 2016). Logically, the increase of canopy cover leads to a decrease in light reaching the ground, thereby reducing the thermal suitability of reptiles microhabitats. The low ground vegetation (i.e., subshrub) is also of paramount importance to increase the structural complexity of open habitats and accordingly to promote high diversity of microhabitats available for reptiles. Unfortunately, in commercial forests, low ground vegetation declines as tree canopy cover gradually closes over (Bhattraï et al., 2020; Jofré et al., 2016). Consequently, in a commercial forest, heliothermic reptiles are restricted to high quality linear margins to achieve effective thermoregulation, foraging activities, and find shelters to avoid predation risk (Andersson et al., 2010; Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; Edgar et al., 2010). For instance, field studies on milk snake and rat snake both indicated preference for high quality edges, where these species can find a wide range of thermic and hydric conditions in their close environment (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002; Row and Blouin-Demers, 2006). Together, these results support the importance of maintaining high quality margins to maintain common lizards within commercial forests.

On the other hand, adder abundance was only positively influenced by the driveway width. In general, the wider the pathway, the greater the amount of light

reaching the forest edges. As no other structural features were reported to significantly influence adder abundance, it is possible that adder abundance was related to other biotic or abiotic variables which were not considered in this study due to inherent difficulties to estimate them. For instance, prey abundance and predation pressure might vary between edges and not taking these parameters into account might lead to unexplained heterogeneity in reptile abundance (Diaz and Carrascal, 1991; Hu et al., 2019). For future studies, we strongly recommend adapting the study design in order to include the effects of such biotic and abiotic factors.

### ***4.3. Effect of meteorological conditions***

Beside abundance, our modelling results suggest that the detection probability of adders is significantly influenced by cloud coverage. Indeed, cloud coverage between 40% and 80% maximizes the detection probability (Fig. 3.4a) which dovetail nicely with findings from a previous study (Graitson et al., 2022). This shows that sunny days with low cloud coverage provide enough thermal energy and there is therefore no need for adders to bask in open habitats, which leads to a decrease in detection probability. On the other hand, no meteorological variables significantly affected the detection probability of common lizards. This surprising result could be due to a limited range of weather conditions under which surveys were performed resulting in difficulties to calibrate detection models. Consequently, the detection probability of lizards was considered to be constant in this limited range of conditions. While this could potentially result in survey-specific unmodelled detection heterogeneity of individuals, simulations of assumption violations showed an existing but limited bias in abundance estimations (Kéry and Royle, 2016).

### ***4.4. Management implications for reptile conservation***

In facing the worldwide decline of reptiles (Cox et al., 2022; Reading et al., 2010), it is crucial to reconcile forestry operations with conservation efforts to achieve efficient land sharing. Ecotones and habitat margins are largely overlooked in our highly fragmented habitats and often considered as of limited economic interest (Haddad et al., 2015; Mullu, 2016). Exploited forest interior margins

constitute a dense linear network that offer an opportunity to combine human activity and biodiversity conservation (*sensu* “land sharing” see Grass et al., 2021). Proper management of these forest margins can help ensure that both can co-exist (Meeussen et al., 2020). To achieve this goal, we strongly recommend promoting establishment and maintenance of several linear strips a few tens of meters long and 3-7 meters wide of open to semi-open habitats with low tree density between driveways and forest interiors and supporting sufficient ground vegetation (>10 cm height). These linear strips should be primarily maintained in south facing edges and secondarily in east or west facing margins. A dynamic management (rotation) of these strips should decrease the effect of thinning disturbance by providing reptiles with a good habitat quality at proximity. Additionally, attention should be paid to the general amount of solar radiation reaching the forest margins. In this scope, sufficiently wide pathways (>10 m) should be maintained. Highly structured edges should not be considered as a net loss of space and income for commercial forestry as they act as wind protection, limit dispersal of pests, and reduce the development of branches (Laurance and Curran, 2008; Šálek et al., 2013). Considering the global loss of reptiles (Cox et al., 2022), we strongly recommend implementing forest margin structure in forestry management plans as a land sharing strategy for reptile conservation. In a more general context, habitat structure and canopy cover in coniferous plantations have been reported to strongly influence communities of other ectotherm taxa such as Lepidoptera and Coleoptera, suggesting a combined positive effect of such management recommendations (Lin et al., 2007; van Halder et al., 2008).

## 5. Conclusion

Forest margins can play an important role in commercially managed forests to conciliate economic exploitation of resources and biodiversity conservation. Our study reveals that local canopy cover along forest interior margins can be used as a simple predictor of microhabitats thermal quality within edges. Additionally, we found that orientation of the edge as well as global canopy openness and ground level vegetation (subshrubs) influence the abundance of common lizards showing the paramount importance of margins structure for this ectotherm species. However, adder abundance was only explained by driveway width, suggesting the influence of other biotic or abiotic variables, such as prey availability, which were not

taken into account in our study design. This study provides emphasis to the importance of maintaining strips of open or semi-open habitats along forest edges to improve thermal quality of microhabitats available for reptiles. Therefore, we strongly recommend to consider the structure of forest edges when designing forestry management plans, as it is a crucial element in bridging the divide between commercial forestry and reptile conservation.



---

# Chapitre 4

---

**Influence du contexte global sur la  
dynamique des populations**





## **Disentangling the effect of large-scale drivers on sub-continental population trend of a declining snake**

Thomas Duchesne<sup>1,2\*</sup>, Mickael Barrioz<sup>3</sup>, Dirk Bauwens<sup>4</sup>, Gilles Bentz<sup>5</sup>, Raymond Creemers<sup>6</sup>, Emma Gardner<sup>7</sup>, Eric Graitson<sup>2</sup>, Gaëtan Guiller<sup>8</sup>, Jelger Herder<sup>6</sup>, Angela Julian<sup>9</sup>, Steve Langham<sup>10</sup>, Jerome Legentilhomme<sup>11</sup>, Olivier Lourdais<sup>12,13</sup>, Chris Monk<sup>9</sup>, Frank Paysant<sup>14</sup>, Gaëtan Rey<sup>15</sup>, Tariq Stark<sup>6</sup>, Sylvain Ursenbacher<sup>16</sup>, Marc Dufrêne<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Biodiversity and Landscape Unit, Gembloux Agro-Bio-Tech (GxBT), University of Liège, Avenue Maréchal Juin 27, 5030 Gembloux, Belgium

<sup>2</sup> Natagora, Traverse des Muses 1, 5000 Namur, Belgium

<sup>3</sup> Union Régionale des CPIE de Normandie, Rue du Moulin au Roy, 14000 Caen, France

<sup>4</sup> Department of Biology, Laboratory of Functional Morphology, University of Antwerp, Wilrijk, Belgium

<sup>5</sup> Rue Cornic 22560 Pleumeur Bodou, France

<sup>6</sup> Reptile, Amphibian & Fish Conservation Netherlands RAVON, P.O. Box 1413, 6501BK, Nijmegen, the Netherlands

<sup>7</sup> UK Centre for Ecology and Hydrology, Wallingford, UK

<sup>8</sup> Le Grand Momesson 44130 Bouvron, France

<sup>9</sup> Amphibian and Reptile Groups of the UK (ARG UK), Oxford, UK

<sup>10</sup> Surrey Amphibian and Reptile Group; Panorama, Folly Hill, Farnham. UK

<sup>11</sup> Le Planté, 44350, St Gildas des Bois, France

<sup>12</sup> Centre d'études biologiques de Chizé (CEBC), CNRS-UMR7372, 79360 Villiers en Bois, France

<sup>13</sup> School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA

<sup>14</sup> Place de l'église 35133 Le Châtellier, France

<sup>15</sup> Conservatoire espaces naturels des Hauts-de-France, 4 avenue de l'Etoile du Sud, 80440 Boves, France

<sup>16</sup> Info Fauna, CSCF & karch, Avenue de Bellevaux 51, 2000 Neuchâtel, Switzerland

## Abstract

While population trend studies often focus at a local-scale, global ecosystem disruptions entail a growing need to explore the effect of disruptions at a broader scale. Ectothermic organisms such as snakes are considered highly sensitive to large-scale ecosystem modification due to their limited dispersal and homeostatic capacities. However, the effect of these large-scale drivers on reptile population trends remains poorly understood. In this study, we used 251 time series of abundance surveys to estimate the sub-continental trend of a widely distributed snake species whose local decline has been independently reported in various sub-regions of Europe: the common adder (*Vipera berus*). We used the heterogeneity in local estimated trends to assess the effect of large-scale drivers such as habitat availability and diversity, habitat changes, climatic suitability, climatic changes, anthropic pressure on habitats and wild boar abundance on population trends. Our results reported an annual loss of adder abundance estimated at 2.05% and therefore confirm the presumed decline of the common adder over Western Europe. This decline corresponds to a 26.81% drop of abundance after three generations (using a 5 years generation time). In view of such a decline, the species' IUCN status ("least concerned") should be reviewed. Habitat availability and habitat diversity had a significant positive effect on local population trends. In addition, anthropic pressure on habitats also positively influences population trends. We posit that moderate human activities can limit the natural encroachment of habitats and help

to create a large diversity of mosaic habitats. However, as no added populations were reported in habitats with very high anthropic pressure such as urbanized areas or highly intensive farming, these habitats correspond to the other side of a presumed tipping point. Surprisingly, climate drivers have yet to have a significant impact on demographic trends suggesting that other parameters operating at smaller scale such as microhabitat availability might moderate the impact of unsuitable climatic conditions on populations. While large-scale drivers are often neglected in population trend studies, our results demonstrate that considering broad-scale drivers is of paramount importance. Consequently, in the context of global degradation of biodiversity, we posit that considering effects of large-scale drivers on population trends should not be overlooked when predicting future changes in multi-scale ecosystems.

**Keywords:** population trend, snake, large-scale drivers, habitat, climate change

## 1. Introduction

Estimating population trends has always been a major challenge in ecology. However, these assessments are essential to evaluate the extinction risks of species or populations. At a large-scale this demographic parameter is a key criterion used to assign threat or conservation category (Mace et al., 2008). For instance, the IUCN red list status of species is based on criteria such as the global trend or size of populations (Butchart et al., 2005). Facing the global decline of biodiversity, estimate population trends and the determinants affecting them is essential to evaluate impacts of global disruptions (Butchart et al., 2010; Rands et al., 2010; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019).

Studies on population trends are often focused at a local-scale due to inherent difficulties in collecting large-scale repeated abundance data (Bart, 2005; Jones, 2011; Pollock et al., 2002). Indeed, large-scale estimation of population trends require multi-season standardized monitoring data recorded using similar monitoring schemes across several regions. However, homogeneity across different monitoring programmes is often patchy, due to the greater focus on national or regional programmes, leading to difficulties in compiling data at larger scale (Petrovan and Schmidt, 2016). Moreover, local-scale estimation of population trends

might not accurately reflect large-scale population dynamics, giving a lack of perspective at a broader scale. In a similar way, understanding the drivers affecting species dynamics at local-scale might be inadequate to explain the patterns observed at a larger scale (Holland et al., 2004; Melbourne and Chesson, 2006). In the context of large-scale global decline of biodiversity, it is now important to explore the effects of ecosystem disturbance at a broader scale to better anticipate the future of species viability (Rands et al., 2010).

Many studies have already identified large-scale disturbance factors affecting species distribution or population trends (Eglington and Pearce-Higgins, 2012; Howard et al., 2020; Stephens et al., 2016; Tsianou et al., 2021). Among them, habitat degradation, landscape fragmentation, invasive species or climate changes have been identified as having significant impacts on biodiversity assemblage and distribution (Araújo and Rahbek, 2006; Clavero et al., 2009; Mantyka-pringle et al., 2012). For instance, a recent study estimate the global warming at  $\sim 1.1$  °C compared to pre-industrial period and estimate that this value will reach 1.5 °C by the end of this decade (Masson-Delmotte et al., 2021). Facing the disturbance of abiotic conditions, species might demonstrate a geographical range shift (Chen et al., 2011; Parmesan et al., 1999). Unfortunately, even highly dispersive organisms might not be fully equipped to face climate change (Zanatta et al., 2020). Global warming is also associated with modification in the metabolic rate of organisms which can result in a reduction of individual fitness (Dillon et al., 2010). In addition to large-scale climatic change, global land cover changes, habitat degradation and fragmentation may also have disastrous consequences (Bartlett et al., 2016; Fahrig, 2003; Mullu, 2016). A recently published study demonstrated that 95% of terrestrial landscapes are affected by human activities (Kennedy et al., 2019). Unfortunately, these large-scale factors are not independent and a combination of several factors might have a negative synergistic effect on species (Betts et al., 2019; Brook et al., 2008; Northrup et al., 2019). For instance, habitat fragmentation can accentuate effect of global warming by limiting the dispersal capacity of organisms (Dullinger et al., 2015).

According to recent estimation, 21% of reptiles are currently threatened due to ecosystem disruption at several scales (Cox et al., 2022). Squamate reptiles are ectothermic organisms highly sensitive to large-scale disturbance of ecosystems due to their limited dispersal and homeostatic capacities (Carretero et al., 2016; François et al., 2021). Therefore, global warming is expected to have strong impact on ectothermic organisms (Burraco et al., 2020). Indeed, climate change has been

associated with a shift in emergence phenology of reptiles probably leading to an increase in exposure to dangerous thermal conditions (Turner and Maclean, 2022). Moreover, in addition to global temperature warming, climatic observations in Western Europe show an important modification of seasonal parameters. Spring are increasingly affected by long rainy spells and summer by long drought events (Spinoni et al., 2017). At the same time future climatic scenarios predict an increase of solar radiation in summer and a significant drop of relative humidity (Ruosteenoja and Räisänen, 2013). However, reptiles are dependent on heterogeneous microclimatic conditions that allow them to best meet their abiotic needs by reducing exposition to long unsuitable conditions. Indeed, the increase in the frequency of heatwave and drought events can significantly affect the physiological balance of individuals and affect reproductive success (Dezetter et al., 2023, 2022b; Dupoué et al., 2015a, 2014; Le Galliard et al., 2012). In addition to the omnipresent threat of global warming, land cover change and habitat degradation is particularly deleterious for reptiles. Indeed, recent studies shows that changes in land use may have a significant impact on amphibian and reptile communities (Cordier et al., 2021; Paterson et al., 2021). Urbanization and the growing need for communications infrastructure is frequently associated with habitat fragmentation limiting dispersal capacities of ectotherms (Liu et al., 2016; Munguia-Vega et al., 2013). Consequently, the barriers formed by unsuitable habitats reinforce the isolation of species with low mobility in the remaining suitable habitats leading to even greater sensitivity to local-scale disruptions. Given the cascading consequences of large-scale ecosystem disruptions on ectotherms, it is important to understand drivers of population trend at a broader scale in order to better predict future impact.

In this study, we estimate and examine the impact of large-scale drivers on population trend of a declining snake species: the common adder (*Vipera berus*). Independent studies have already reported different levels of decline for this species at a local scale in several European regions: Belgium (Graitson et al., 2019), UK (Gardner et al., 2019), France (Guiller et al., 2022) and the Netherlands (van Delft, 2015). However, up to now, no single study has focussed at changes at the sub-continental scale for the common adder in order to evaluate large-scale drivers affecting the reported trends. Consequently, the main goal of this study was to estimate global trend of the common adder across Western Europe and assess impact of large-scale factors on the estimated trend. In particular, we hypothesize that:

- (i) The common adder is facing a global decline at a sub-continental scale.
- (ii) Populations exposed to less suitable conditions such as limited habitat availability, climatic suitability as well as high anthropic pressure demonstrate a more significant negative trend than populations exposed to better conditions.
- (iii) Populations exposed to large-scale negative changes of environmental conditions such as major land cover changes and decline in climatic suitability are declining at a faster rate than populations exposed to moderate/negligible environmental changes.

## 2. Materials and Methods

### 2.1. Study species

The common adder (*Vipera berus*) is a small viviparous snake species, ranging from the United Kingdom to eastern of Russia (Saint Girons, 1980). In Europe, the distribution range is limited between the arctic circle in the north and regions corresponding to climates with dry and warm periods in the south [e.g. Mediterranean climate; (Speybroeck et al., 2018)]. This species is encountered in a great diversity of open to semi-open habitats such as moorlands, heathlands, diversified agricultural landscapes, hedgerows, open woodlands and clearcut forests (Edgar et al., 2010). They often occur in small populations between 10 and 100 adults but some highly favourable habitats can harbour many more (Bauwens and Claus, 2019a; Graitson et al., 2022). Although, a recent decline was reported in several sub-regions of Western Europe, this species is considered as declining but “least concern” by the IUCN red list.

The common adder is an active thermo- and hydro-regulator which is adapted to cold environments and relies on specific habitats and microhabitats to achieve essential processes such as digestion and reproduction (Lourdais et al., 2013a). Due to its limited dispersal capacities, this species is supposed to be highly vulnerable to local and large-scale disruptions such as habitat degradation and climate change (Moore et al., 2008; Sumner et al., 2004). For instance, recent studies reported sensitivity to exposure to unsuitable climate events (Dezetter et al., 2021; Madsen et al., 2023). Furthermore, agricultural intensification and habitat degradation are

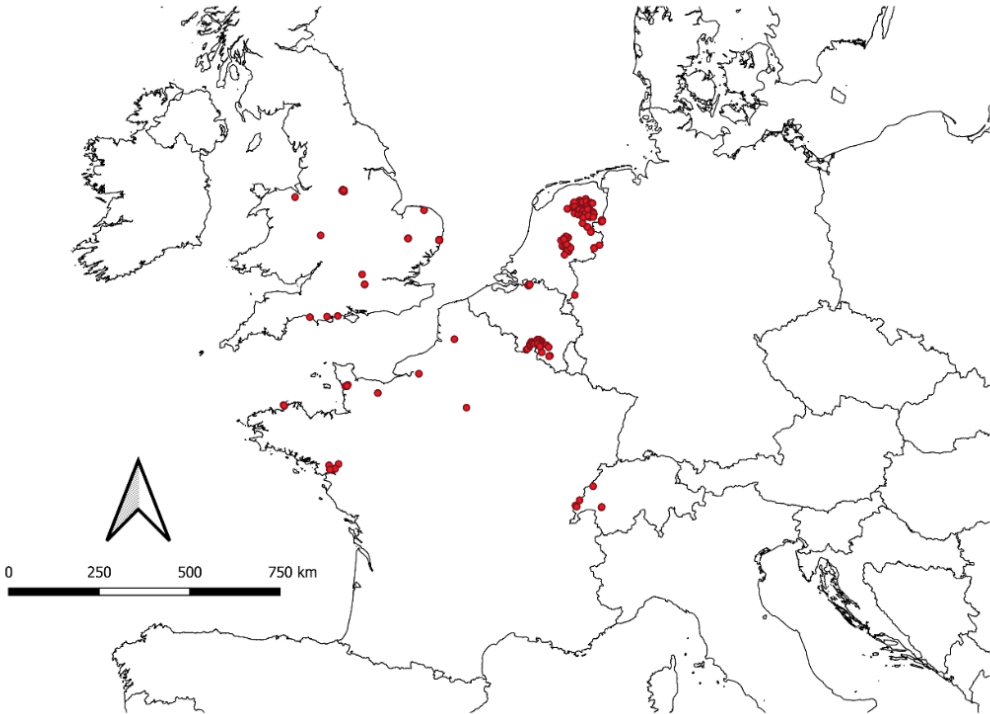
also associated with negative impacts on populations at the local scale (Guiller et al., 2022).

## **2.2. Abundance data and estimation of local populations trends**

The area covered by this study is Western Europe. From 2021 to 2023 we contacted a large number of field operators (volunteers and professional), scientists, NGO and national/regional working groups involved in monitoring common adders across Europe. These collaborators were invited to provide data corresponding to repeated counts of adders across several years on pre-defined sampling units (usually following repeatable survey routes or predefined area). A repeated count protocol is the most widely used standardised monitoring technique for this species and does not require animals to be captured for identification purposes. Thus, many volunteers can get easily involved in the counts, considerably increasing the sampling effort. For the sake of simplicity (although this is not necessarily always the case), we will consider the adders encountered in each spatial unit as specific populations throughout the rest of the document. For each population dataset, we extracted count data corresponding to surveys performed between March and September which is considered to be the main mating, breeding and foraging periods for adders (Edgar et al., 2010). Selecting this active period enables us to include annual peak counts of each population, while excluding periods during which some individuals might be non-active (hibernation). We excluded data corresponding to neonates because these individuals have a lower detection probability and a low survival probability (Bauwens and Claus, 2018).

For each population ( $j$ ) and each year ( $i$ ) concerned by at least one annual survey, we calculated two indexes: (1) the annual peak count ( $Pcount_{ij}$ ) which correspond to the maximum number of adders observed in a single survey and (2) the total number of surveys carried out between March and September ( $Nsurv_{ij}$ ). Some studies show that annual peak counts can constitute a suitable indicator of relative abundance when used with additive information of the survey effort [Graitson et al. *in prep*, (Gardner et al., 2019)]. We obtained times series of annual peak counts and survey effort for 530 populations distributed in Belgium, France, United Kingdom, the Netherlands and Switzerland. However, as short time series can induce difficulties to estimate accurate population trends (White, 2019), we excluded populations with less than 7 years of sampling and populations where more

than 75% of annual peak counts equal to zero. Following these filters, 251 time series distributed across western Europe over the period from 1975-2022 were selected for further analysis (Figure 4.1). These time series corresponded to populations in five countries: UK (n=57), Belgium (n=39), The Netherland (n=129), France (n=19) and Switzerland (n=7). The average number of surveyed years was  $13.7 \pm 4.9$  and the average starting year was  $2002 \pm 6$ .



**Figure 4.1** Distribution of 251 adder populations used to estimate sub-continental trend and assess main drivers of local population trend.

From this global dataset, we calculated the local trend of each population using generalized linear models (GLM) using Poisson distribution (log link). Indeed, for each population, we built a GLM with annual peak count (Pcount) as response variable and year as well as the log transformation of the annual number of surveys (Nsurv) as predictor variables [GLM formula:  $Pcount_{ij} \sim year_i + \log(Nsurv_{ij})$ ]. Including the log-transformed variable of the annual survey effort enabled us to control the potential heterogeneity in survey efforts between years. The coefficient of the year variable was extracted and considered as the local trend of the corresponding



population (Pop\_trend). For each population, the standard error of the year coefficient (se\_trend) was also extracted to take into account the accuracy of trend estimations in further analysis. We estimated frequency of population trends using three distinct significant thresholds corresponding to 95%, 90% and 80% credible interval (CI). Based on these thresholds, population trends were considered significant when CI did not overlap zero.

### **2.3. Variable considered**

In order to evaluate large-scale drivers on population trend, several variables were calculated: climatic suitability, the climatic suitability trend, habitat availability, habitat diversity, the habitat availability trend, an index of anthropic habitat modification (AHM) and a wild-boar abundance index (WBI).

#### **2.3.1. Climatic suitability and climatic suitability trend**

We used species distribution models (SDM) at the European scale to estimate the climatic suitability (ClimSuit) corresponding to the location of each population. Adder occurrence data were provided with authorisation by Lucchini and colleagues who collected the largest occurrence data base for this species in order to examine the climatic adaptation and diversification of *Vipera* genus in Europe (Lucchini et al., 2023). The data base gathered occurrence data from published studies and grey literature, online observation data and natural museum data. From this data set, we excluded adder occurrence data corresponding to observations before 1970 following the often imprecise location.

Species distribution models (SDM) of climatic niche were calibrated using climatic conditions estimated for the 1971-2021 period (average of 51 years) extracted from the Time-Series data of the Climatic Research Unit (CRU-TS, version 4.06) which report monthly value for several climatic variables at 0.5° resolution across Europe. To perform SDM, we derived several climatic variables averaged for this period: mean annual temperature (Tm), standard deviation of the annual mean temperature (Tm\_sd), total annual precipitation (Prec) and coefficient of variation of total precipitation (Prec\_cv) as well annual minimum (Tmn) and maximum (Tmx) annual temperature. As the yearly cycle of adder can be divided into active and non-active seasons, we calculated another set of variables corresponding to the active

season (March to September): mean temperature ( $Tm\_active$ ), standard deviation of mean temperature ( $Tm\_sd\_active$ ) as well as maximum ( $Tmx\_active$ ) and minimum temperature ( $Tmn\_active$ ).

Four combinations of uncorrelated climatic variables (Pearson  $|r| < 0.75$ ) were used to build four distinct SDM models: (1)  $Prec/Prec\_cv/Tm/Tm\_sd$ , (2)  $Prec/Prec\_cv/Tm\_active/Tm\_sd\_active$ , (3)  $Prec/Prec\_cv/Tmn/Tmx$  and (4)  $Prec/Prec\_cv/Tmn\_active/Tmx\_active$ . Models were built using *biomod2* R package running a set of computation algorithms: generalized additive models, boosted regression trees, multivariate adaptive regression splines, random forests and classification tree analysis [see in (Falaschi et al., 2019)]. Centroids of  $0.5^\circ$  resolution grid with adder presence constitute presence data and we selected 1500 pseudo-absence data points within a 1000 km radius from these centroids. Pseudo-absence selection and models were run five times and the results were averaged across five runs and algorithms to get one final projection. We split 67% of occurrence data for model calibration and 33% for evaluation. Performance of final models were estimated using the area under the receiver operating curve (AUC) and the true skill statistic (TSS). Based on these two criteria, the second model were selected for estimate a climatic suitability ranging from 0 to 1000 (see appendix 9 for model performance evaluation).

The climatic suitability change variable ( $ClimSuit\_Change$ ) was calculated using annual projections of the best SDM model based on the climatic conditions of each year between 1971 and 2021 (51 projection maps). For each population, we extracted annual value of climatic suitability. We then estimated the climatic suitability trend for each population using linear models where annual value resulting from SDM was set as response variable and year were set as a predictor variable. The coefficient of the year variable was considered as an independent variable which represents the global change of climatic suitability across 51 years.

### **2.3.2. Habitat availability, diversity and changes**

To evaluate the effect of large-scale habitat availability ( $HabAvail$ ) on adder population trends, we extracted annual land cover information from the time series land cover data of the European Space Agency (ESA Land cover project) between 1992 and 2020. This period corresponds to the longest time series of land cover data

we could obtain for all the populations concerned. We then reattributed land cover classes to suitable or unsuitable habitats based on the habitat preferences indicated on the IUCN Red List sheet for the common adder (see appendix 10). For each population, we calculated the proportion of suitable habitats available in the first year of survey within a 3 km radius around population location. This radius was selected because it excludes habitats that are considered too far for dispersal capacities of the adder while including frequently recorded movements (Edgar et al., 2010; François et al., 2021). We also calculated an index of habitat diversity (HabDiv) within this radius using the Shannon index of different land cover surface. Thus, the higher habitat diversity index, the more diversified the landscape within the 3 km radius.

To quantify the effect of habitat availability change (HabAvail\_Change) on population trends, we calculated the habitat availability index each year between 1992 and 2020 for all populations. Hence, we estimated an index of habitat availability change across this period using linear models where annual value of habitat availability was set as response variable and year as a predictor variable. In the same way as for changes in the climatic suitability, the coefficient of the year variable represents the rate of habitat availability changes and a positive value indicate a favourable change while a negative value corresponds to unfavourable trend.

### **2.3.3. Anthropic habitat modification index**

The index of anthropic habitat modification (AHM) was extracted from the published global human modification gradient raster (Kennedy et al., 2019). This index provides a measure of anthropic modification of terrestrial landscapes using modelling of the effects of 13 anthropogenic drivers (e.g., human density, agriculture, fragmentation, night-time light, energy production) at 1 km resolution for the median year of 2016. For each population, we calculated the mean value of this index within a 3 km radius. This index ranges from 0 to 1 with high values corresponding to areas highly modified by human activities.

### **2.3.4. Wild boar abundance index**

In continental Europe, the wild boar (*Sus scrofa*) is facing a steep demographic explosion (Tack, 2018). The wild boar is a known predator of adders, and high densities have been identified as the origin of observed adder population declines (Graitson et al., 2019). The wild boar abundance index (WBI) was extracted from a published projection map of *Sus scrofa* abundance index across Europe. The authors used random forest algorithms and environmental variables (land cover) to estimate an abundance class (ranging from 0 to 4) of wild boar at 1 km resolution (Alexander et al., 2016). For each population, we attributed the wild boar abundance index to the most represented class within a radius of 3 km. As this variable results from a random forest classification algorithm, we considered this index as a categorical variable.

## **2.4. Statistical analysis**

We used linear models (LM) to identify major drivers of population trends. In order to take into account the accuracy of the trend estimation in our models, we added a weight factor corresponding to the inverse of standard error estimation of population trends ( $1/se\_trend$ ). This weight factor allowed the model more freedom where trend estimations were less accurate. First, the global trend of adder populations across Western Europe was estimated using the intercept coefficient of the model of the mean (corresponding to the null model with no covariates but integrating weight factor). Using the coefficient estimate of the intercept and formula  $[1 - \exp(\text{intercept\_coeff})]$  we calculated the average annual loss of adder abundance. This average annual loss was used to calculate the loss of adder abundance after three generations. The generation time considered in this study is 5 years.

Then, in order to identify the main drivers affecting population trends, we ran the complete additive model including all continuous variables using linear terms accompanied by the corresponding quadratic terms as well as the WBI categorical variable. In statistical modelling, quadratic terms are used to capture potential non-linear optimum relationships between the dependant and explicative variables and are particularly relevant in ecological science. The full additive approach was preferred to multiple simple-variable models because multivariate models consider

the interplay between multiple factors and help to control confounding effects, while providing a clearer understanding of the individual contributions of each predictor variable. Starting from this complete model, we fitted all combinations of model simplification with no limits on the number of terms using *dredge* function (*MuMIn* package). However, we did not fit models including quadratic term unaccompanied by the linear ones as recommended in model building processes (Brambor et al., 2006). All models were then ranked by AIC. Due to the high number of models within the  $\Delta AIC < 2$  ( $n = 17$ ), we performed a model averaging process on the top-ranking models within the  $\Delta AIC < 2$ . As a result of this model averaging procedure, only variables with a p-value  $< 0.1$  for full model estimation were considered significant and therefore selected for further analysis. We used a full averaging procedure instead of conditional averaging because this average estimation accommodates model uncertainty better. For each variable retained within the  $\Delta AIC < 2$  ranking models, we calculated the relative importance (RI) using the relative sum of AIC weights of models including the targeted variable. We did not plot response curves for significant variables as this primary process only aims to identify the main drivers affecting trends and select them for further analysis.

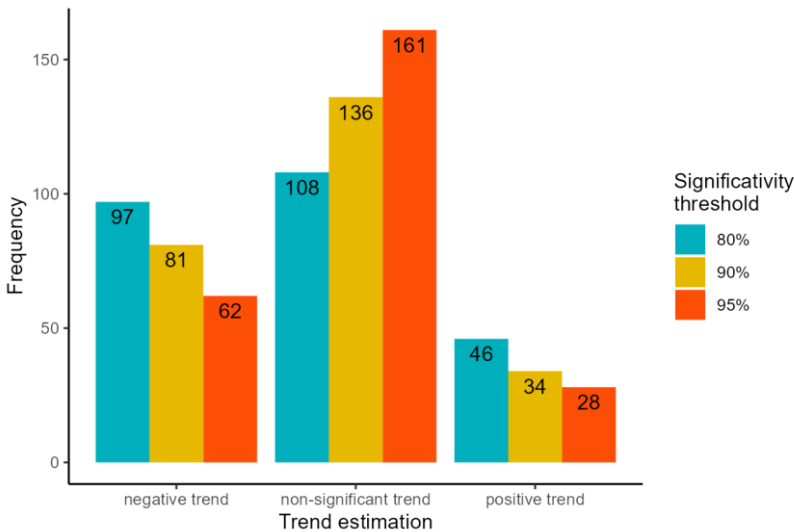
Finally, selected variables were used to fit a final model including interaction effects between each selected variable. Interaction effects were used to capture additional impacts when predictors are jointly considered and therefore help to detect potential synergistic effect of a specific combination of explanatory variable. In case of selection of linear and quadratic term of a continuous variable, additive relation was only maintained between these two terms. We used Chi-square Likelihood ratio test ( $\chi^2$  LRT, type II) to assess significance of each term used in the final model. Terms with p-value  $< 0.05$  were considered significant and consequently further discussed.

All variables included in multivariate models were scaled (subtracted by the mean and divided by the standard deviation). We did not observe any autocorrelation issue when analysing large-scale variables (Pearson correlation  $|r| < 0.75$ ). Model validation was performed by inspection of residual distribution and respect of homoscedasticity assumption. Moran's I test was used to assess the spatial autocorrelation of final model residuals. All analyses were performed using R 4.2.1 using *lme4* and *MuMIn* packages.

### 3. Results

#### 3.1. Sub-continental trend

Out of the 251 population considered, the proportion showing a significant trend varied according to three significant thresholds (Fig. 4.2). Thus, 11.15%, 13.54% and 18.32% of populations showed a significant positive trend according to the 95%, 90% and 80% threshold. In the same order 12.74%, 32.22% and 38.64% of populations shows a significant negative trend. For each significant threshold, non-significant trends represent an important proportion of the estimated trends with respectively 64,14%, 54.18% and 43.02%. However, the estimation of sub-continental trend using the null model (model of the mean) including trend estimation accuracy as weighting factor showed a significant negative trend with CI which did not overlap zero (mean = -0.0208; 95% CI = -0.03209/-0.0095). This large-scale trend corresponds to an annual loss of 2.05% (95% CI: 0.95-3.15%) of adder abundance per year. The extrapolation of this annual percentage loss led to an estimation of 26.81% loss after three generations (using a 5 years generation time).



**Figure 4.2** Frequency of population showing significant negative trend, non-significant trend and significant positive trend according to three distinct significant thresholds.

### 3.2. Complete additive model

Starting from the complete additive model, a total of 1 458 linear models were tested. Among these, 17 models were included in the top ranking  $\Delta AIC < 2$  (Appendix 11). The selection procedure resulting from model averaging process highlighted four significant terms which were retained for further analysis ( $p$ -value  $< 0.1$ ; Table 4.1). Among them, the linear term of the AMH index, habitat availability and habitat diversity were retained in all models included in the  $\Delta AIC < 2$  rank and consequently, their relative importance was equal to one. The quadratic term of the habitat availability was retained in 16 of the top ranking models out of 17 leading to a high relative importance equal to 0.96. Thus, the greater the value of these three variables, the higher the population trend. All other terms selected for model averaging had a lower relative importance associated to a  $p$ -value higher than 0.1 and were consequently excluded for further analysis.

**Table 4.1** Results for the model averaging procedure for models included in the  $\Delta AIC < 2$  top ranking models. For each term, the relative importance (RI), the sign of the relation and the  $p$ -value are provided. No  $p$ -value is provided for WBI due to the absence of this term within the  $\Delta AIC < 2$  top ranking models. Significant effects are bolded. Terms considered are: wild boar abundance index (WBI); Climatic suitability (ClimSuit); Climatic suitability change (ClimSuit\_Change); Anthropic Habitat Modification index (AHM); Habitat availability (HabAvail); Habitat availability change (HabAvail\_Change) and Habitat diversity (HabDiv).

Term	RI	Sign	p-value
WBI	0		
ClimSuit	0.53	+	0.45
I(ClimSuit^2)	0.04	-	0.95
ClimSuit_Change	0.46	-	0.53
I(ClimSuit_Change^2)	0.06	-	0.86
<b>AHM</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>&lt;0.001</b>
I(AHM^2)	0.25	+	0.72
<b>HabAvail</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>&lt;0.01</b>
<b>I(HabAvail^2)</b>	<b>0.96</b>	<b>+</b>	<b>&lt;0.1</b>
HabAvail_Change	0.73	+	0.26
I(HabAvail_Change^2)	0.43	+	0.51
<b>HabDiv</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>&lt;0.05</b>
I(HabDiv^2)	0.04	+	0.96

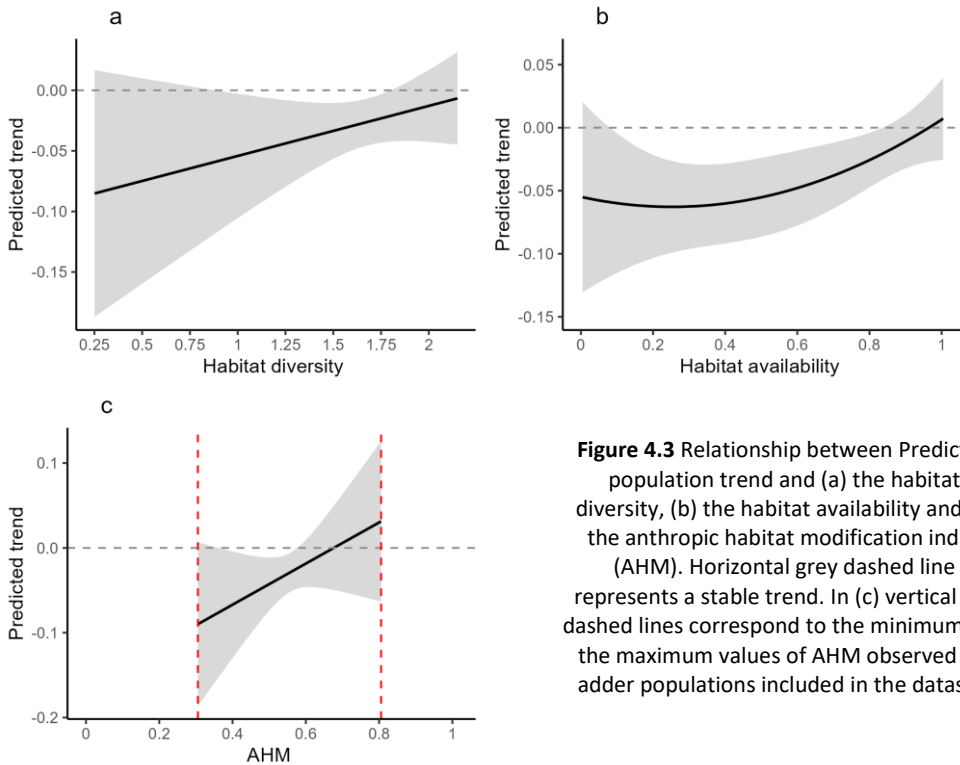
### 3.3. Interaction model for main drivers identified

The selection procedure led to the construction of the following model [lm formula,  $\text{Pop\_trend} \sim \text{HabDiv} * (\text{HabAvail} + \text{I}(\text{HabAvail}^2)) * \text{AHM}$ , weights =  $(1/\text{se\_trend})$ ]. Likelihood ratio test highlight significant importance of linear term of habitat diversity, habitat availability and AHM index ( $\chi^2$  LRT test, p-value < 0.05; Table 4.2). However, all interaction terms as well as the quadratic term of habitat availability were insignificant suggesting a simple additive effect of the explanatory variables instead of an interaction effect (synergistic effect). According to this model, the higher the diversity and availability of habitat and the AHM index, the higher the population trend (Fig. 4.3a,b,c). The analyse of model residuals showed no significant spatial autocorrelation (Moran's I statistic standard deviate = 1.3734, p-value = 0.17).

**Table 4.2** Results of the Chi-square Likelihood ratio test for the linear model:  $\text{Pop\_trend} \sim \text{HabDiv} * (\text{HabAvail} + \text{I}(\text{HabAvail}^2)) * \text{AHM}$ . For each term, the Likelihood ratio (LR Chisq), the degree of freedom (Df) and the corresponding p-value is provided. Terms considered are: Anthropic Habitat Modification index (AHM); Habitat availability (HabAvail) and Habitat diversity (HabDiv).

Term	LR Chisq	Df	p-value
<b>HabDiv</b>	<b>4.0047</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0.05</b>
<b>HabAvail</b>	<b>7.1222</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0.01</b>
I(HabAvail <sup>2</sup> )	1.5169	1	0.22
<b>AHM</b>	<b>15.3441</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0.001</b>
HabDiv : HabAvail	0.0392	1	0.84
AHM : I(HabAvail <sup>2</sup> )	0.0806	1	0.78
HabDiv : AHM	0.1001	1	0.75
HabAvail : AHM	0.158	1	0.69
I(HabAvail <sup>2</sup> ) : AHM	0.2294	1	0.63
HabDiv : HabAvail : AHM	0.0863	1	0.77
HabDiv : I(HabAvail <sup>2</sup> ) : AHM	0.0882	1	0.77





**Figure 4.3** Relationship between Predicted population trend and (a) the habitat diversity, (b) the habitat availability and (c) the anthropic habitat modification index (AHM). Horizontal grey dashed line represents a stable trend. In (c) vertical red dashed lines correspond to the minimum and the maximum values of AHM observed for adder populations included in the dataset.

## 4. Discussion

The reptile taxon is one of the most threatened vertebrate groups (Cowie et al., 2022; Gibbons et al., 2000). However, reptiles are often overlooked in population trend analyses due to their low detection probability leading to generally low survey effort compared to other taxa and the need for adapted analytical techniques (Ficetola et al., 2018). This study is the first to bring together time series data from various sub-regions of Western Europe in order to provide an estimation of the sub-continental trend of the common adder. In addition, while population trends might be affected by multi-scale drivers, this study sheds light on the effect of such drivers at a spatial-scale often neglected, the meso/macro-scale.

Our results demonstrate that the common adder is facing a global decline in Western Europe. Independent studies have already shown that the common adder was declining in European sub-regions. Citizen science programmes confirm a sharp decline of adder populations in UK and in the Netherlands (Gardner et al., 2019; van

Delft, 2015). However, our results suggest that the local trends monitored in several sub-regions have to be interpreted at a broader scale. Facing the large-scale decline of this species, the European red list status of the common adder might be reviewed. Unfortunately, among herpetological fauna, the global decline of the common adder is not an isolated case. Indeed, a recent study performing meta-analysis of continental-scale determinants of population trend in 17 species of amphibians and reptiles (but did not include *Vipera berus*) showed that nearly 60% of the study species were facing large-scale declines (Falaschi et al., 2019). In the face of such negative sub-continental trends, it is now important to assess the effects of main drivers at broader scale.

Local population trends were influenced by different large-scale factors. Our results demonstrated that drivers related to habitat had a major impact on estimated population trends with no interaction effect detected (Fig. 4.3). Indeed, high values for habitat diversity and availability were associated with stable population trends. While adders rely on microhabitat diversity and availability in order to find a wide range of thermic and hydric conditions (Elzer et al., 2013; Guillon et al., 2014; Londe et al., 2020), this study shows that the landscape habitat context is also of paramount importance. Squamate reptiles such as snakes have a limited dispersal capacity (Alzate and Onstein, 2022). Consequently, in the context of global habitat degradation and destruction due to human activities, landscapes with high habitat availability are likely to provide suitable secondary sites in relatively close proximity. Moreover, associated with low landscape fragmentation, a large availability of suitable habitats may promote dispersal between favourable sub-sites, allowing the development of meta-population systems more resilient to local perturbations and enhance population genetic diversity (Wiegand et al., 2005). Indeed, a recent study demonstrated that genetic diversity of adders is much higher in preserved landscapes compared to degraded landscapes (François et al., 2021). In addition, landscapes with high levels of habitat diversity may offer a mosaic of vegetation types and structure which can be actively used for essential activities such as thermoregulation or mating. It has been shown that habitats used by adders for foraging activities may vary from those used for other activities such as mating, basking during gestation or hibernation (Andersson, 2003; Edgar et al., 2010). Consequently, in a highly diversified landscape, adders would be able to actively exploit several habitats in order to carry out essential biological processes. Moreover, highly diversified landscapes are usually associated with a high density of

ecotone areas. In human-degraded landscapes, edge effects between two different habitats may also create a transitional zone which can be highly favourable for reptiles (Boughey et al., 2011; Graitson et al., 2020; Hansen et al., 2019; Jellinek et al., 2014). For instance, habitat edges might promote the abundance of prey while providing suitable microhabitats for thermoregulation and hydroregulation (Blouin-Demers and Weatherhead, 2002, 2001).

Surprisingly, our results also show that population trends are positively correlated to anthropic habitat modification index (Fig. 4.3c). This result may, at first sight, be unexpected as the main factors associated with the worldwide decline of reptile are related to human activities (Cox et al., 2022). However, in order to interpret this result, we need to examine the role of human activities in a more general context rather than just direct destruction of habitats. Indeed, in Western Europe semi-natural habitats often face natural encroachment processes in the absence of human managements or disruptions (Hellesen and Levin, 2014; Sirami et al., 2008). However, natural succession is often associated with the development of dense canopy cover and a concurrent reduction in the thermal quality microhabitats (Lelièvre et al., 2011; Reading and Jofré, 2018). Consequently, some anthropic activities may play an important role by maintaining diversified open or semi-open vegetation with sufficient habitat suitability explaining the positive effect of AHM index. Interestingly, our data set did not include time series data corresponding to populations with an AHM index lower than 0.3 or higher than 0.8. The range between these two values might therefore define landscapes in which ecological requirements of adders can be found. Landscapes with AHM index lower than 0.3 correspond to areas with low anthropic pressure in which natural succession of vegetation tends towards a climax forest. In these habitats, dense vegetation and canopy cover limits the availability of favourable microhabitats. On the other side, habitats corresponding to AHM index higher than 0.8 correspond to built-up areas or highly intensive crop farming. In these highly transformed and anthropized landscapes, adder populations probably disappeared decades ago due to destruction of semi-natural habitats. This suggest that the effect of anthropic modification index on adder population trends has a tipping point after which human impacts on habitats are highly detrimental for adder populations. Our results are therefore in line with numerous studies demonstrating that global changes have non-linear effects on communities and can even lead to irreversible tipping points (Díaz, 2023).

The common adder is well adapted to cold and wet conditions, and is highly sensitive to both thermal and hydric conditions (Lourdais et al., 2013a). For instance, drought events are associated with reduction in reproductive success as well as changes to the physiological status of individuals (Dezetter et al., 2021). Therefore, in the context of global climatic changes, we expected that populations in areas of low climatic suitability or facing detrimental changes in climatic suitability, such as populations at the southern limit of distribution range, would face stronger declines. However, our results did not highlight any effect of climatic suitability or climatic change on local population trends. As several experimental studies have demonstrated the negative effect of unsuitable climatic events (heatwave and drought) on individual and population fitness (Dezetter et al., 2022b, 2021; Dupoué et al., 2014), our results suggest that other parameters might moderate the impact of unsuitable climatic conditions on populations. Among them, we posit that the availability and quality of microhabitats are of paramount importance. Indeed, microhabitats promote the establishment of diversified abiotic conditions which might be exploited by ectotherms by means of behavioural thermo- / hydroregulation (Dezetter et al., 2023; Guillon et al., 2014). For instance, microhabitats can be used as thermally suitable shelters during summer heatwaves to avoid exposure to lethal temperatures (Sato et al., 2014; Worthington-Hill and Gill, 2019). The effect of microhabitat availability on reducing exposure to unfavourable climatic conditions has already been reported for various taxonomic groups such as insects (Boyle et al., 2021; Pincebourde et al., 2016), frogs and lizards (Scheffers et al., 2014a). In the face of global warming and intensification in extreme climatic events, promoting the importance of microhabitat availability and quality might be essential to limit the deleterious effect of macro-scale climatic change for the adder.

Interestingly, the results of the interaction model show that none of the interaction terms were significant suggesting that the main large-scale drivers identified did not impact population trends in a synergistic way. However, our study only focusses on the effect of large-scale drivers. Consequently, even if no interactions between the main drivers were detected at this scale, some interaction effects might occur between different scale drivers. Indeed, even if the synergistic effects of multi-scale factors are poorly understood for reptiles, many studies have reported such multi-scale interactions for birds (Benítez-López et al., 2017; Fuhlendorf et al., 2002). Unfortunately, collecting multi-scale variables over a vast

geographical area such as Western Europe is extremely challenging for ecologists. Broad-scale analyses often rely on remote sensing data which offer a large and continuous spatial coverage but are limited in resolution. Consequently, while reptiles often rely on specific microhabitats, quantification of small-scale habitat suitability over large geographical areas is very complex leading to some limitations in our study. Despite a broad geographic and temporal extent, our analysis is facing some additional limitations. In the northern hemisphere, global warming may have a positive influence on population at the northern limit of their distribution (Hickling et al., 2006; Parmesan et al., 1999). However, many of the populations included in this study were near the southern limit of their distribution range and our analysis did not include any of sub-arctic populations. This could constitute a limitation bias by providing an incomplete representation of the population response to global warming. Moreover, temporal series of landcover data used to estimate habitat suitability and habitat changes were only available for the 1992 – 2020 period. In western Europe, human activities and landcover shift have undergone important landscape modifications after the mid part of the twentieth century (Bouma et al., 1998). Therefore, even if current human activities remain important in highly anthropomorphic landscapes, the intensity and velocity of landscape transformation was probably stronger in the period before 1992 (Falcucci et al., 2007). Consequently, the temporal extends of data availability prevent us from testing the impact of habitat transformations during the previous period.

Despite these limitations, this study demonstrates that large-scale factors related to habitat can drive local adder population trends, while climate factors show limited effect. Associated with other studies which have already shown the importance of small-scale factors on adders, our results highlight the multi-scale complexity of parameters that might affect populations. In the context of a global degradation of biodiversity, we posit that considering effects of large-scale drivers on population trends should not be overlooked. Indeed, a better understanding of the effects of disturbances at several spatial-scales may help to predict future changes in ecosystems more accurately. This research also demonstrates the importance of long-term monitoring scheme of reptile populations. Monitoring new populations as well as maintaining the survey effort within populations already covered by a monitoring program is crucial to estimate accurate trends and assess potential changes large-scale demographic parameters.



# Chapitre 5

---

## Discussion générale





# 1. Retour sur l'objectif général, les hypothèses et les principaux résultats

Cette thèse a pour objectif principal de proposer une analyse multi-échelles des facteurs affectant les populations de squamates terrestres selon le contexte local (échelle d'influence micro) et le contexte global (échelles d'influence méso et macro). En effet, face au déclin alarmant des populations de reptiles (Cox et al., 2022; Gibbons et al., 2000), notre capacité de répondre à une telle dynamique est intrinsèquement liée à notre compréhension des mécanismes en jeu. Cette thèse vise à combler les lacunes de connaissances relatives aux effets des paramètres agissant à différentes échelles spatiales sur les populations de reptiles. Une compréhension approfondie de ces mécanismes pourrait alors servir à formuler des stratégies de conservation adaptées au contexte du XXI<sup>ème</sup> siècle. C'est ainsi que la proposition d'une stratégie de conservation efficiente constitue la perspective centrale de cette thèse. L'approche adoptée s'est focalisée sur l'utilisation d'une espèce sentinelle, la vipère péliade (*Vipera berus*), afin d'objectiver l'influence du contexte local et global sur les mécanismes régissant la distribution et l'abondance des reptiles.

Trois hypothèses principales examinées sont :

Hypothèse 1 : Les **caractéristiques locales** de l'habitat peuvent influencer les **interactions biotiques et plus particulièrement le risque de prédation** résultant d'un bouleversement des interactions proies/prédateurs.

Hypothèse 2 : Les **caractéristiques locales** de la végétation définissent les **conditions abiotiques présentes au sein des microhabitats**. La qualité des microhabitats influence alors la distribution et l'abondance des reptiles rencontrés au sein des habitats.

Hypothèse 3 : Le **contexte global** dans lequel les populations évoluent (habitat à l'échelle méso et le climat à l'échelle macro) permet d'expliquer la **dynamique des populations** observée à l'échelle sub-continentale.

Nous avons débuté notre stratégie de recherche par une analyse de l'influence du contexte local (habitat à l'échelle micro) sur les interactions biotiques, et plus particulièrement sur le risque de prédation (**Hypothèse n°1**). Dans le **chapitre 2**, à l'aide d'une expérimentation *in situ* réalisée à grande échelle dans 12 sites wallons,

nous avons pu démontrer le rôle crucial joué par la complexité structurelle et la structure de la végétation à l'échelle micro dans la modulation du risque de prédation. Plus précisément, nous avons été en mesure de mettre en évidence l'importance des microhabitats de bonne qualité afin de réduire le risque de prédation associé au comportement de thermorégulation. Nos résultats ont également pu montrer que la structure linéaire des éléments structurant le paysage (haies et lisières) influence le risque de prédation mammalienne mais pas le risque de prédation aviaire. Dans le contexte dans lequel une pression de prédation déséquilibrée et excessive entraîne un impact significatif sur les populations de reptiles (Graitson et al., 2019; Graitson and Taymans, 2022), ces résultats présentent d'importantes implications en termes de conservation qui seront discutées dans les points suivant.

Afin de continuer d'explorer l'influence du contexte local de l'habitat sur les reptiles, nous avons ensuite orienté notre recherche afin de répondre à notre **Hypothèse n°2**. Ainsi, dans le **chapitre 3** de cette thèse, nous avons investigué le rôle de la microstructure de la végétation sur les conditions abiotiques rencontrées au sein de microhabitats. En relation avec la qualité des microhabitats, nous avons également mis en évidence l'influence de celle-ci sur l'abondance de reptiles rencontrés au sein d'un réseau de lisières forestières (2 espèces cibles : la vipère péliade et le lézard vivipare). Nos résultats ont ainsi mis en évidence l'importance d'une végétation de transition au sein des écotones afin de permettre le développement des conditions thermiques favorables et directement exploitables pour les reptiles. En effet, alors qu'une ouverture trop importante de la végétation expose les organismes à des conditions potentiellement létales (Worthington-Hill and Gill, 2019), nos résultats démontrent qu'une fermeture locale de la canopée entraîne un refroidissement important des microhabitats. En accord avec ces premiers résultats, nous avons également pu démontrer que les lisières étagées, globalement semi-ouvertes et exposées aux rayons solaires, abritent d'importants effectifs de reptiles en comparaison aux lisières abruptes et recevant peu d'énergie solaire. Ici encore, ces résultats nous permettent de proposer diverses mesures favorisant les reptiles en milieux bordiers. Celles-ci seront également discutées dans le point suivant.

Finalement, notre stratégie de recherche s'est penchée sur une échelle spatiale bien plus grande afin d'objectiver l'influence du contexte global dans lequel les populations évoluent. Dans le **chapitre 4**, nous nous sommes donc penchés sur notre

**Hypothèse n°3** au travers d'une analyse multi-sites de l'influence de l'habitat à l'échelle méso et des variables climatiques à l'échelle macro sur la dynamique des populations de vipères péliades observée en Europe. Premièrement, nos résultats ont pu mettre en évidence la supposée dynamique négative de l'espèce à l'échelle sub-continentale avec une perte annuelle estimée à 2.05%, représentant une perte de près de 27% des effectifs sur une période de trois générations. Nos résultats ont également démontré le rôle positif joué par la disponibilité en habitats favorables et la diversité d'habitats rencontrés à l'échelle du paysage (échelle méso). Les résultats mettent aussi en évidence le rôle positif joué par les activités anthropiques sur les habitats afin de maintenir une végétation ouverte/semi-ouverte. Cependant, l'impact positif de cette activité anthropique présente un point de rupture à partir duquel l'activité anthropique devient trop intense et empêche la présence de populations de vipères sur ces zones fortement anthropisées, telles que les monocultures intensives ou les zones urbanisées. Nos résultats n'ont cependant pas permis de mettre en évidence le rôle des variables climatiques qui présentent une échelle d'influence macro, telles que la viabilité climatique ou le réchauffement climatique, sur les dynamiques observées.

## **2. Discussion : La vulnérabilité des reptiles, la nécessité d'une approche multi-échelles pour comprendre la complexité des mécanismes en jeu**

L'ensemble des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse nous permettent de discuter la vulnérabilité des reptiles face à divers paramètres et perturbations présentant diverses échelles spatiales d'influence. En effet, bien que notre stratégie de recherche implique l'utilisation d'une espèce sentinelle afin d'identifier les mécanismes en jeu, nos résultats peuvent être discutés dans le contexte multi-échelles des contraintes imposées aux reptiles. Dans ce point de discussion, nous nous efforcerons donc de replacer nos hypothèses initiales dans un contexte intégratif tout en formulant des recommandations concrètes en termes de gestion des espaces semi-naturels. Nous commencerons cette discussion par l'importance du contexte local (**chapitres 2 et 3**), suivi de l'importance du contexte global auquel les populations sont soumises (**chapitre 4**). Nous nous pencherons ensuite sur l'importance d'une approche intégrée afin de mieux comprendre la complexité des mécanismes en jeu. Nous développerons pour finir l'importance du

contexte local dans la modulation de l'exposition des individus aux contraintes qui définissent le contexte global et plus particulièrement de variables présentant une échelle d'influence macro (réchauffement climatique). Ce dernier point démontrera par conséquent la nécessité d'une approche multi-échelles spatiale afin de pleinement prendre conscience de la complexité des mécanismes en jeu.

### ***2.1. L'importance du contexte local (échelle micro) sur la prédation et la qualité des microhabitats***

Aujourd'hui, il va sans dire que les écosystèmes terrestres ont été largement impactés par les activités anthropiques. Ces activités entraînent une perturbation du contexte local et global auquel sont exposés les reptiles (Lewis and Maslin, 2015; Newbold et al., 2016). À l'échelle micro, les changements importants dans les pratiques agricoles ayant été initiés début du XX<sup>ème</sup> siècle et s'étant largement accélérés à partir de la seconde guerre mondiale sont à l'origine d'une importante intensification de l'agriculture (Parkinson, 1993; Robinson and Sutherland, 2002). Cette intensification, au travers de l'avènement du travail mécanisé, a alors été, et est toujours, à l'origine d'importantes modifications des caractéristiques locales de la végétation au sein des paysages semi-naturels (Tieskens et al., 2017). Afin d'augmenter la rentabilité des activités agricoles, l'agriculture moderne s'est largement tournée vers les milieux les plus productifs. Au sein de ces espaces, la recherche de rentabilité a eu tendance à faire augmenter la taille des parcelles agricoles. Cette augmentation de la taille du parcellaire exploité fut d'ailleurs encouragée par diverses stratégies de remembrement ainsi que les premiers textes de la politique agricole commune (PAC). Or, des travaux démontrent aujourd'hui que cette augmentation comporte des limites en termes de rendement et de rentabilité (Błażejczyk-Majka et al., 2012). Ces modifications dans le système agricole furent alors à l'origine de l'homogénéisation de la structure de la végétation sur de larges espaces. En parallèle, cette intensification de l'agriculture s'est également accompagnée de la suppression des éléments structurant le paysage afin de permettre une exploitation plus aisée des terrains avec les méthodes mécaniques modernes (Bourgeois and Demotes-Mainard, 2000). Or, ces éléments structurant les paysages (haies, talus, dépressions humides, ourlets, coins de cultures inexploités...) jouent un double rôle pour les reptiles, en représentant les uniques habitats favorables dans une matrice de végétation simplifiée et en assurant un important

rôle de connectivité paysagère entre les populations présentes dans les espaces préservés (Edgar et al., 2010; Guiller et al., 2022). De surcroît, la croissance démographique constante et l'évolution du mode de vie des populations (exode rurale suite à la diminution du besoin de main d'œuvre dans les champs au début du XX<sup>ème</sup> siècle et le déplacement inverse aujourd'hui observé d'une partie de la population urbaine vers les banlieues) entraîne une croissance des espaces urbanisés et des moyens de communication. Si le pourcentage de surfaces bâties reste modeste en comparaison aux espaces destinés aux cultures, la densification des réseaux de communication (routes, autoroutes, canaux) pose un réel problème de fragmentation pour les reptiles tout en augmentant la densité d'habitats linéaires ou bordiers (Liu et al., 2016; Mullu, 2016; Tillmann, 2005).

L'ensemble de ces changements observés au sein des écosystèmes a entraîné d'importantes conséquences sur le contexte local auquel sont exposés les reptiles. En effet, ces changements peuvent affecter les interactions biotiques telles que la prédation (**Hypothèse 1 – chapitre 2**) ou la compétition (Hansen et al., 2019) mais également modifier les conditions abiotiques (microclimatiques) telles que la température et la radiation solaire (**Hypothèse 2 – chapitre 3**) auxquelles sont soumis ces ectothermes (Reading and Jofré, 2018; Sato et al., 2014; Worthington-Hill and Gill, 2019).

### **2.1.1. Structure de la végétation à l'échelle micro et interactions biotiques**

Alors que les relations entre les caractéristiques de l'habitat à l'échelle micro et les interactions biotiques sont rarement abordées chez les ectothermes, les résultats rapportés dans le second chapitre de cette thèse démontrent que ces relations ne peuvent pas être négligées. Au travers de notre expérimentation en milieu naturel, nous avons testé l'influence de deux paramètres de l'habitat, mesurés à l'échelle micro, sur la pression de prédation exercée sur la vipère péliade : la complexité structurelle de la végétation ainsi que la linéarité de l'habitat (**Hypothèse 1**).

Premièrement, nos résultats mettent en évidence qu'au sein de l'échelle micro, une végétation structurellement complexe et permettant le développement de nombreux microhabitats entraîne une diminution importante du risque de prédation exercé sur cette espèce. Cependant, à cette même échelle, la linéarité de

l'habitat est un facteur dont il faut tenir compte lorsque l'on considère la pression de prédation mammalienne. En effet, au sein des habitats surfaciques, l'augmentation de la complexité structurelle de la végétation va de pair avec la diminution du risque de prédation (mammalienne et aviaire). Cependant, alors que le risque de prédation aviaire n'est pas influencé par la linéarité de l'habitat (cf. haies, bandes refuges, écotones), le risque associé à la prédation mammalienne dans les habitats linéaires reste constant, et ce, indépendamment du degré de complexité structurelle.

Ces résultats sous-tendent de fortes implications en termes de conservation des reptiles. En effet, de nombreuses études récentes démontrent la vulnérabilité des reptiles à une pression de prédation excessive (Graitson and Taymans, 2022; Hu et al., 2019). Par exemple, l'explosion démographique de sangliers (*Sus scrofa*) actuellement observée en Europe occidentale (Morelle et al., 2016; Tack, 2018) est à l'origine de l'important déclin de populations de vipères péliades observé en Belgique (Graitson et al., 2019). La situation est telle que des projets d'exclos sont fréquemment mis en place afin de maintenir des zones refuges pour les reptiles (notamment au sein de réserves naturelles ; ex. Réserve naturelle agréée du Baquet et de Matagne). Une autre étude démontre que les lâchers massifs d'oiseaux destinés à la chasse entraînent une disparition rapide de l'ensemble de la communauté reptilienne rencontrée précédemment dans ces sites de lâchers (Graitson and Taymans, 2022). Bien que les risques associés aux espèces exotiques invasives soient difficiles à quantifier, il y a fort à parier que l'apparition de nouveaux prédateurs généralistes et opportunistes tels que le raton-laveur soit à l'origine d'une pression de prédation additionnelle impactant inévitablement les populations de reptiles (Frantz et al., 2005; Kauhala and Ihalainen, 2014). L'abondance d'espèces exotiques à proximité de populations d'ectothermes a d'ailleurs été récemment mise en relation avec le déclin local de ces mêmes populations (Falaschi et al., 2019). Face à un tel effet de la prédation excessive sur les populations de reptiles, il est aujourd'hui important de moduler tant que possible les risques de prédateurs associés à certains habitats.

Ainsi, dans les milieux associés à d'importants risques de prédation, il convient de favoriser et d'augmenter la complexité de la structure de la végétation afin d'accroître la disponibilité en microhabitats disponibles localement. En effet, un habitat présentant une végétation structurellement complexe (ex. friche hétérogène) permet de diminuer la détectabilité des reptiles par les éventuels

prédateurs tout en garantissant la possibilité de replis en cas de danger (Gotceitas and Colgan, 1989; Savino and Stein, 1982). Alors que la structure de la végétation peut être altérée par des pratiques agricoles intensives, une gestion inadaptée aux reptiles dans des milieux protégés tels que des réserves naturelles peut aussi avoir des conséquences catastrophiques (Graitson et al., 2020). Dans ces milieux protégés, censés servir des objectifs de conservation, une attention particulière doit être portée aux techniques de gestion couramment employées afin de maintenir des milieux ouverts, telles que le pâturage ou la fauche mécanisée trop intensive. En effet, de nombreuses études rapportent un impact négatif du pâturage trop intensif sur les communautés de reptiles par simplification de la microstructure végétale et l'altération des microhabitats disponibles (Edgar et al., 2010; Graitson et al., 2020; Law et al., 2020; Rotem et al., 2016). En pratique, il est donc important de porter une attention particulière à l'impact du pâturage sur la structure de la végétation. Alors que le pâturage extensif est une méthode fréquemment utilisée pour diversifier les milieux semi-naturels face à la pression de recolonisation par la végétation, il est crucial de maintenir un équilibre adéquat entre la pression de pâturage et la dynamique de la végétation pour favoriser un faciès hétérogène. Bien entendu, la pression de pâturage nécessaire pour le maintien de tels habitats favorables à la vipère péliade est fortement dépendante de la dynamique de végétation.

Nos résultats suggèrent également qu'une distribution non-linéaire des éléments structurants l'habitat à l'échelle micro (tas de branches, tas de pierres, zones refuges) présente un effet positif par l'intermédiaire de la diminution du risque de prédation. Cependant, casser la linéarité de l'habitat n'est pas toujours possible. En effet, les lisières et les haies sont des habitats qui peuvent être propices aux reptiles en milieux agricoles et forestiers (Graitson, 2008; Guiller et al., 2022). Le caractère favorable de ces éléments linéaires peut être largement amélioré à l'aide d'aménagements destinés à créer des profils de lisières étagées intégrant une bande de végétation semi-ouverte (Fichet et al., 2011). Cette bande de végétation complexe, bien que linéaire, permettra de diminuer la prédation aviaire, favorisera la connectivité et permettra le développement de conditions abiotiques adéquates (voir point suivant).

Il est cependant important de noter que la méthodologie employée dans le chapitre 2 (utilisation de leurres artificiels de vipères péliades) implique certains biais. En effet, les leurres employés sont immobiles, ce qui pourrait entraîner une surestimation du risque de prédation [car le comportement de fuite n'est pas

simulé ; (Bateman et al., 2017)] ou une sous-estimation de celui-ci [car le mouvement constitue un stimulus visuel pour les prédateurs ; (Paluh et al., 2014)]. De même, les leurres ne sont pas retirés avant la tombée de la nuit, ce qui pourrait entraîner des événements de prédation nocturnes par des prédateurs actifs uniquement la nuit. Malheureusement, il a été logiquement impossible d'équiper chaque lure d'une camera trap afin de discréditer ces événements nocturnes (Akcali et al., 2019) ou de retirer les leurres artificiels chaque nuit afin d'éviter ce biais. Cependant, il est important de noter que les reptiles peuvent également faire l'objet d'une importante prédation nocturne, notamment par des sangliers ou des blaireaux, qui utilisent leur odorat pour détecter la présence de proies, même sous terre (Móré et al., 2022). Ceci nous amène à un second biais potentiel de la méthode : le caractère inodore des leurres. En effet, les prédateurs mammaliens utilisent souvent leur odorat pour guider leurs activités de recherche de nourriture. Les leurres employés dans le cadre de cette étude ne constituent que des stimulus visuels pour les prédateurs, pouvant entraîner une sous-estimation de la prédation par les mammifères (Bateman et al., 2017; Wüster et al., 2004). Une expérimentation en milieu naturel (réalisée au sein d'un site compris dans les 12 sites sélectionnés et non publié dans le cadre de cette thèse) a d'ailleurs permis de mettre en évidence que les leurres artificiels imprégnés d'une odeur extraite des mues de vipères présentent près de 33% de risque supplémentaire de prédation mammalienne (données non publiées). Ces résultats tendent à suggérer que la prédation mammalienne serait sous-estimée. Le caractère odorant ne semble cependant pas important pour les prédateurs aviaires puisque ce paramètre n'est à l'origine d'aucune différence dans le risque de prédation aviaire. Pour finir, bien que cette méthodologie présente des biais inévitables, il est important de noter qu'elle n'est nullement employée afin d'estimer une probabilité de survie de potentielles vipères. En effet, cette méthodologie est uniquement utilisée à titre comparatif afin d'objectiver le rôle du contexte local sur le risque d'attaque mesuré.

### **2.1.2. Structure de la végétation à l'échelle micro et conditions abiotiques au sein des microhabitats**

Les squamates terrestres interagissent activement avec la diversité des conditions abiotiques, notamment thermiques et hydriques, qui leurs sont offertes, en sélectionnant activement les microhabitats favorables disponibles à proximité.



Ainsi, les reptiles veillent à maintenir une hydratation optimale et une température corporelle adéquate autant que possible en se déplaçant localement. Ceci est crucial pour préserver leurs fonctions métaboliques et assurer le bon fonctionnement de diverses activités comme la digestion ou la reproduction (Lorioux et al., 2013b; Van Damme et al., 1991). À l'échelle micro, la microstructure de la végétation représente un élément clé à considérer pour favoriser la qualité des microhabitats accessibles aux ectothermes. En effet, une végétation structurellement complexe permet le développement d'une très large diversité de conditions abiotiques au sein de microhabitats, et ce, dans un environnement proche (Huey and Slatkin, 1976; Londe et al., 2020; Row and Blouin-Demers, 2006). Néanmoins, toute altération de cette microstructure végétale risque d'entraîner une détérioration substantielle de la qualité thermique et/ou hydrique des microhabitats disponibles et donc du contexte local auquel sont exposés les reptiles (Sato et al., 2014; Worthington-Hill and Gill, 2019). Malheureusement, l'exposition des reptiles à des conditions abiotiques non-optimales peut avoir des impacts négatifs significatifs au travers de divers mécanismes.

Le second article de cette thèse répond à la **seconde hypothèse** et nous permet de clarifier le rôle joué par la structure de la végétation à l'échelle micro sur les conditions abiotiques rencontrées au niveau du sol et exploitées par deux espèces de reptiles héliophiles [le lézard vivipare et la vipère péliade ; (Duchesne et al., 2023)]. Dans cet article, nous avons démontré qu'un important degré de fermeture de la végétation et une couverture importante de la canopée sont associés à un refroidissement des microhabitats disponibles localement au sein des lisières. Ce refroidissement généralisé au niveau du sol n'est pas sans conséquences pour les communautés de reptiles. En effet, une étude visant à démontrer l'impact de la couverture de la canopée sur les populations de reptiles, dans un contexte de forêts intensives au Royaume-Uni, a été en mesure d'estimer qu'un recouvrement de la canopée de plus de 25% entraîne un déclin impressionnant de l'ensemble de la communauté de reptiles (Jofré et al., 2016). Nos résultats sont en accord avec cette étude puisque nous avons mis en évidence qu'une lisière abrupte (très refermée et sans cordon de végétation intermédiaire) n'abrite pas, ou très peu, de lézards vivipares, contrairement aux lisières étagées et semi-ouvertes. En effet, l'abondance de ce lézard est positivement corrélée à l'ouverture de la canopée au sein de la lisière et à la présence au sol d'une strate de végétation structurante typique de lande (ex. *Erica* sp., *Ulex* sp.). Cette végétation basse structurellement complexe permet alors

le développement d'une importante diversité de conditions abiotiques disponibles localement au sein des microhabitats (Londe et al., 2020; Worthington-Hill and Gill, 2019). Malheureusement, en ce qui concerne la vipère péliade, les résultats sont moins clairs car seule la largeur de l'allée d'exploitation est positivement corrélée à l'abondance d'individus rencontrés. Ces résultats démontrent cependant que la quantité de lumière arrivant au sol est un facteur important puisqu'une allée large permet une pénétration plus importante de la lumière jusqu'au sol. Néanmoins, nos résultats semblent suggérer certaines limites dans le protocole mis en place et soulignent que d'autres facteurs pourraient entrer en jeu afin d'expliquer l'abondance de ce reptile dans les lisières prospectées. Parmi ces facteurs potentiels, on retrouve la prédation ou encore la disponibilité en ressources alimentaires. En effet, dans ces habitats linéaires, il est probable que la pression de prédation soit élevée (voir **chapitre 2**), ce qui impacte inévitablement la viabilité de populations de reptiles tels que la vipère péliade.

Au-delà des effets de la dégradation des microhabitats sur l'abondance de reptiles, l'exposition à des températures suboptimales dues à des microhabitats de mauvaise qualité peut aussi affecter la performance des individus ainsi que les processus biologiques essentiels pour la survie des populations, tels que la reproduction (Van Damme et al., 1991). En effet, des études expérimentales réalisées en conditions contrôlées ont pu démontrer que l'exposition à des températures suboptimales durant la gestation affecte aussi bien la durée de celle-ci que la survie et les traits comportementaux des nouveau-nés (Lorioux et al., 2013b, 2012). Une autre étude réalisée *in situ* en Angleterre dans des conditions similaires à celles rencontrées dans le cadre de nos travaux a pu mettre en évidence qu'une importante couverture de la canopée au sein de patchs de forêts intensives est associée à une dégradation de la condition corporelle et à la réduction du succès reproducteur chez la coronelle lisse [*Coronelle austriaca* ; (Reading and Jofré, 2018)]. Dans un contexte d'habitats largement refermés suite à la plantation massive réalisée à des fins commerciales ou simplement suite à la succession naturelle de végétation, une fermeture de la végétation est donc un phénomène impactant fortement les reptiles au travers de la réduction de la qualité des microhabitats. De manière intéressante, diverses études ont démontré les bénéfices de la restauration des sites par réduction de la canopée (Elzer et al., 2013; Pike et al., 2011; Webb et al., 2005). Cette réduction du degré de fermeture permet en effet la restauration de la qualité thermique des microhabitats disponibles à l'échelle micro (Webb et al.,

2005) tout en favorisant la végétation basse qui reste fortement dépendante de la lumière qui pénètre au travers de la canopée (Bhattraï et al., 2020).

Il convient cependant d'apporter une attention particulière à cette végétation basse, car si un important recouvrement par la canopée entraîne un refroidissement important des microhabitats, un habitat ouvert extrêmement simplifié présentant uniquement une végétation basse de moins de 10 cm expose les ectothermes à des températures potentiellement létales ainsi qu'à un risque de dessiccation accru (Rittenhouse et al., 2008; Sato et al., 2014; Worthington-Hill and Gill, 2019). Dans les sites comportant un enjeu de conservation important pour les reptiles, il est donc important de maintenir des habitats (ou bandes d'habitats dans le cas de milieux linéaires) semi-ouverts tout en s'assurant que la végétation basse reste présente et suffisamment complexe pour assurer le développement de microhabitats de bonne qualité.

De manière surprenante, alors que l'écologie thermique chez les ectothermes rencontre un intérêt important chez les écologues, l'écologie hydrique reste bien moins étudiée à l'heure actuelle [mais voir (Dezetter et al., 2023, 2021)]. Cependant, la thermorégulation et l'hydrorégulation sont deux processus essentiels pour les ectothermes qui peuvent entrer en conflit l'un avec l'autre (Guillon et al., 2014; Köhler et al., 2011). En effet, l'exposition aux rayons du soleil dans des microhabitats propices à l'insolation est essentielle pour assurer les besoins thermiques mais augmente par la même occasion les pertes hydriques résultant de l'exposition à des micro-conditions chaudes et sèches. Ici encore, tout comme elle intervient dans la structuration et la qualité du paysage thermique, la microstructure de la végétation joue un rôle très important dans le maintien de la balance hydrique chez les ectothermes. En effet, dans nos régions tempérées, une importante couverture de végétation au niveau du sol permet de maintenir l'humidité au sein des strates basses de végétation (Ashcroft and Gollan, 2011; Rittenhouse et al., 2008). Cette humidité, retenue au sein des microhabitats, peut ensuite être exploitée par les reptiles au travers de la sélection active de ces microhabitats humides, assurant alors une diminution du risque de dessiccation dans des conditions stressantes (Dezetter et al., 2023; Kearney, 2019). Au sein d'un habitat de qualité optimale, les reptiles vont donc être en mesure de satisfaire aussi bien leurs besoins thermiques que hydriques, en exploitant la diversité de microconditions abiotiques disponibles au sein du contexte local dans lequel ils évoluent.

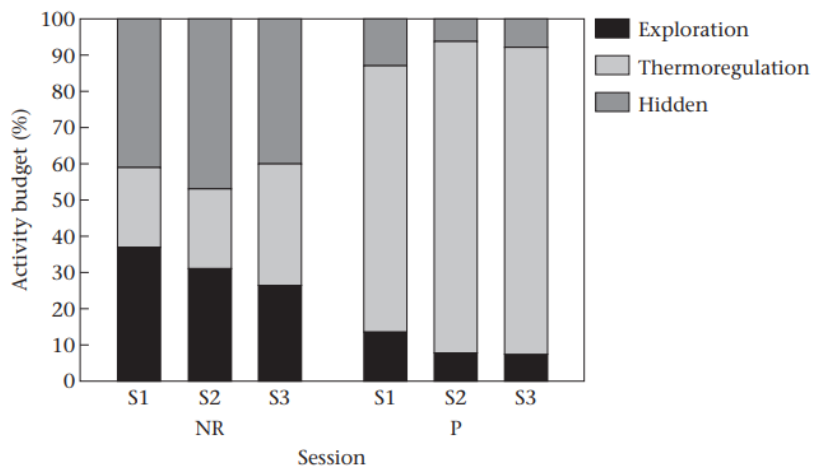
Dans l'étude rapportée dans le chapitre 3, divers biais potentiels et améliorations méthodologiques peuvent être envisagés. En effet, comme rapporté ci-dessus, le faible nombre de variables relatives à la végétation à l'échelle micro expliquant l'abondance de vipères péliades nous laisse penser que d'autres paramètres qui n'ont pas été pris en compte pourraient influencer l'occupation des lisières par la vipère péliade. Dans notre article publié dans *Forest Ecology and Management* en 2023, il a été supposé que des facteurs biotiques ou abiotiques non estimés pourraient entrer en jeu. Parmi les facteurs biotiques, on retrouve la présence localisée de prédateurs. L'installation de camera-traps pourrait être envisagée afin de déterminer la présence localisée de prédateurs potentiels durant la période d'étude considérée. En parallèle, l'utilisation de leurres artificiels similaires à ceux employés dans le chapitre 2 permettrait de calculer un proxy du risque de prédation au sein des différentes lisières. Ce proxy de la pression de prédation pourrait ensuite être intégré aux modèles *N-Mixture* afin de tester sa significativité. Parmi les facteurs biotiques non-mesurés, nous retrouvons également la disponibilité en proies. Dans le système étudié, 87.3% des lisières étudiées étaient occupées par le lézard vivipare, contre seulement 40% de lisières occupées par la vipère. Le lézard vivipare étant une proie importante pour les vipéreaux, la disponibilité en proies ne semble pas être un facteur limitant pour les jeunes vipères (l'ensemble des lisières occupées par la vipère étaient également peuplées de lézards vivipares). Cependant, la disponibilité en micromammifères, qui constituent des proies pour les vipères adultes, n'a pas été quantifiée et pourrait être envisagée au travers de piégeages (Preatoni et al., 1997).

Pour finir, afin d'améliorer le design expérimental mis en place dans le cadre d'études similaires, il pourrait également être envisagé d'avoir recours à des capteurs thermiques qui enregistrent la température effective en continu au sein de microhabitats d'insolation. Les informations thermiques extraites au moment de la prospection, ou durant l'heure précédant celle-ci, permettraient de prendre en compte de manière plus efficiente des facteurs tels que l'ensoleillement variable des lisières selon l'orientation et l'heure de la journée ou les conditions météorologiques précédant la prospection.

### 2.1.3. Dilemme entre le risque de prédation et les besoins thermiques

De par leurs capacités homéostatiques limitées, les reptiles des régions tempérées font constamment face au choix qui s'impose entre l'exposition au sein de microhabitats ouverts et la réduction du risque de prédation (Herr et al., 2020; Sato et al., 2014). Les reptiles doivent donc vivre avec un compromis délicat entre le maintien d'une température corporelle optimale pour assurer les fonctions biologiques et l'utilisation d'abris permettant de réduire leur détection par d'éventuels prédateurs. Pour faire face à un tel dilemme, diverses stratégies et mécanismes de protection peuvent être observés chez les reptiles. En effet, afin de réduire le risque de prédation, certains ectothermes tendent à sélectionner des sites d'insolation plus couverts ou structurellement complexes et à proximité d'abris ou de sites de retrait (Luiselli et al., 1994). Chez certaines espèces comme les vipères européennes, la sélection naturelle de certains phénotypes a fait apparaître des caractères morphologiques cryptiques et/ou aposématiques [ex. zigzag dorsal, tête triangulaire; (Valkonen et al., 2020, 2011b, 2011a)].

Chez les reptiles, le risque associé à l'exposition est particulièrement accentué lors de la période de gestation (Bauwens and Thoen, 1981). En effet, la plupart des espèces de reptiles possèdent une stratégie de reproduction basée sur le capital (Bonnet et al., 1998). Pour ces espèces, la reproduction est soutenue par des



**Figure 5.1** Effet du statut de reproduction sur le budget d'activité mesuré chez les individus non-reproducteurs (NR ; n=19) et reproducteurs (P ; n=11) de *Vipera aspis*. Pour chaque statut de reproduction, le budget d'activité a été mesuré en début de gestation (S1), milieu de gestation (S2) et fin de gestation (S3). Modifié depuis (Lorion et al., 2013a).

réserves énergétiques préalablement formés et stockés avant utilisation (Bonnet et al., 1998; Drent and Daan, 1980). Chez ces espèces, la reproduction entraîne des coûts énergétiques conséquents et réduit par la même occasion la mobilité des femelles gestantes (Dupoué and Lourdais, 2014; J.-F. Le Galliard et al., 2003; Lourdais et al., 2017, 2013b). Face à cela, et afin de réduire le temps de gestation, les femelles gestantes font alors preuve d'une modification de leur comportement en augmentant le temps d'insolation au bénéfice du développement embryonnaire [Figure. 5.1 ; (Lorioux et al., 2013a; Shine, 2004)]. Ce comportement d'insolation accrue provoque inévitablement une exposition plus importante aux prédateurs. De surcroît, le comportement face aux tentatives de prédation est lui aussi modifié chez les femelles gestantes. Une étude menée sur la vipère aspic a ainsi pu démontrer que même soumises à des événements de simulation de prédation répétés, les femelles gestantes regagnent plus rapidement leur site d'insolation en comparaison aux individus femelles non-gestantes (Lorioux et al., 2013a). Ce changement de comportement est associé à une accélération du développement embryonnaire, réduisant par conséquent le temps de gestation. En contrepartie, l'insolation accrue entraîne une exposition plus importante aux prédateurs (Lorioux et al., 2013a; Shine and Olsson, 2003). Dans un tel contexte, la qualité de l'habitat est donc primordiale afin d'assurer le succès reproducteur des individus. Un habitat présentant un degré de complexité élevé va donc permettre aux reptiles de trouver un cortège de conditions abiotiques nécessaires, tout en réduisant les risques associés à l'insolation dans les microhabitats ouverts (températures létales et pression de prédation).

## ***2.2. L'importance du contexte global (échelles méso – macro) dans lequel les populations évoluent***

Nous avons vu dans l'introduction de cette thèse que le contexte global auquel sont exposés les reptiles peut être défini par des paramètres tels que la disponibilité ou la qualité des habitats au sein du paysage, qui présentent une échelle d'influence méso, mais également par des paramètres climatiques qui présentent une échelle d'influence macro. Cependant, le contexte global auquel sont soumis les reptiles n'est pas stable dans le temps et a été influencé par de nombreux processus tels que le changement climatique ou le changement d'utilisation des terres. Ces importantes modifications à très large échelle ont alors entraîné une modification du contexte

global dans lequel évoluent les populations de squamates terrestres. Malheureusement, ces reptiles sont également sensibles aux perturbations de ce contexte global (Cordier et al., 2021; Le Galliard et al., 2012). Leur capacité de dispersion limitée ainsi que leur dépendance vis-à-vis de conditions abiotiques spécifiques réduit considérablement leur capacité à répondre et à s'adapter à ces changements qui affectent le contexte global (échelle.s d'influence méso et/ou macro) dans lequel ils évoluent. De surcroît, il n'est pas à exclure que de multiples changements affectent les reptiles de manière synergique, renforçant ainsi leurs impacts négatifs (Falaschi et al., 2019). C'est notamment le cas du changement climatique qui se fait sentir à l'échelle macro et de la perte d'habitats favorables à l'échelle méso. Lorsque ces perturbations sont combinées, cela accentue les impacts négatifs des perturbations indépendantes sur les populations d'oiseaux et d'insectes (Betts et al., 2019; Neff et al., 2022; Northrup et al., 2019). Les travaux réalisés dans le cadre du **chapitre 4** nous ont permis de clarifier l'impact du contexte global auquel sont exposées les populations de notre espèce sentinelle et, par extension, sur les communautés de squamates terrestres présentant une écologie similaire. Plus précisément, afin de répondre à notre **troisième hypothèse**, nous nous sommes concentrés sur le rôle joué par les paramètres de l'habitat présentant une échelle d'influence méso (Fig. 1.3), ainsi que par les paramètres macroclimatiques présentant une échelle d'influence macro (cf. paramètres macroclimatiques), sur les dynamiques de populations de vipères péliades observées en Europe occidentale.

Premièrement, les résultats de notre analyse multi-sites ont permis de démontrer l'importance de considérer les paramètres relatifs à l'habitat disponible à l'échelle méso afin d'expliquer les différentes dynamiques observées. Ainsi, la disponibilité en habitats favorables dans un rayon de 3 km autour des populations (surface de plus de 28 km<sup>2</sup>) est un paramètre affectant positivement les dynamiques observées. Cependant, des évolutions majeures dans l'utilisation des terres, telles que l'intensification de l'agriculture et l'urbanisation, ont contribué à la diminution des habitats propices aux reptiles au cours des 70 dernières années (Cordier et al., 2021; Cox et al., 2022). Ces transformations significatives dans la qualité et la disponibilité des habitats favorables au sein des paysages modernes ont été reconnues pour leurs impacts négatifs sur les communautés d'ectothermes. Par exemple, une récente méta-analyse regroupant des données provenant de l'ensemble des continents (à l'exception de l'Antarctique) a pu démontrer que les changements d'occupation des terres associés aux activités anthropiques sont à

l'origine d'impacts négatifs sur les communautés d'amphibiens et de reptiles (Cordier et al., 2021).

De manière additionnelle, nos résultats ont montré que la diversité des habitats rencontrés au sein des paysages affecte également positivement la dynamique des populations. Chez de nombreux ectothermes, les besoins essentiels peuvent varier au cours de la saison ou en fonction du statut/stade des individus (Edgar et al., 2010). Ces variations de besoins peuvent être à l'origine d'une exploitation séquentielle d'une large diversité d'habitats au sein d'un paysage. Un des exemples les plus connus sont les déplacements saisonniers de certains amphibiens au départ des zones d'hibernation vers les sites d'estivation ou de reproduction au début du printemps (Sinsch, 1990). Chez les reptiles, les microhabitats sélectionnés pour l'hibernation, la reproduction et la recherche de nourriture peuvent également différer au cours d'une saison, entraînant une nécessité de déplacements saisonniers (George et al., 2017; O'Sullivan et al., 2023). Par exemple, chez la vipère péliade, les microhabitats sélectionnés pour l'hibernation varient généralement de ceux sélectionnés pour les activités de recherche de nourriture en été (Andersson, 2003; Edgar et al., 2010). Par conséquent, alors que les paramètres de l'habitat à l'échelle micro sont d'une importance capitale (Hypothèses 1 et 2), les paramètres relatifs à la qualité et/ou la disponibilité en habitats favorables à une échelle méso ne peuvent être négligés (Hypothèse 3).

En revanche, les résultats de notre analyse multi-sites n'ont pas permis de mettre en évidence un lien significatif entre les paramètres macroclimatiques (viabilité climatique et tendance dans la viabilité climatique) sur les dynamiques de population observées localement. Ces résultats semblent d'emblée surprenants, car les reptiles sont fortement dépendants de l'exploitation active des ressources abiotiques (Le Galliard et al., 2012). Ces organismes sont donc assez logiquement sujets aux changements climatiques qui s'appliquent à l'échelle macro et qui influencent les conditions abiotiques. Deux hypothèses peuvent être mises en avant pour expliquer le caractère non-significatif rapporté par notre étude de l'effet des variables macroclimatiques sur les dynamiques locales. La première hypothèse serait relative à la longueur relativement courte des séries temporelles exploitées dans notre analyse (longueur moyenne = 13.72 années et écart-type = 4.93 années). Le changement climatique se manifeste par une modification progressive et lente des conditions abiotiques. Cependant, la longueur relativement courte des séries



temporelles collectées pourrait limiter la mesure des potentiels effets de variables macroclimatiques sur les tendances estimées. Une seconde limite à notre analyse réside dans la résolution employée dans nos modèles d'estimation de la viabilité climatique (résolution = 0.5° degrés décimaux). Cette résolution spatiale a été choisie dans le cadre de nos analyses car il s'agit de la résolution la plus fine nous permettant d'obtenir des séries temporelles de conditions macroclimatiques sur 50 ans (source CRU-TS). Malheureusement, cette résolution reste peut-être trop grossière pour mettre en évidence de potentielles variations de conditions climatiques au sein des carrés de 0.5° de résolution (ex. pente et exposition variable dans les régions vallonnées/montagneuses).

Cependant, alors que notre étude n'a pas permis de déterminer le rôle joué par les conditions macroclimatiques sur la dynamique locale des populations, certaines études ont démontré que les phénomènes associés au changement climatique peuvent avoir des effets largement significatifs sur les individus et les populations de squamates terrestres. Parmi ces phénomènes, on retrouve l'augmentation de la température annuelle moyenne (Masson-Delmotte et al., 2021). Ce réchauffement peut entraîner des conséquences physiologiques chez les reptiles, dont l'augmentation de la perte hydrique par évapotranspiration (Dezetter et al., 2022a; Mi et al., 2022). L'augmentation de la température moyenne entraîne également d'importants changements dans la phénologie des reptiles, pouvant exposer ces organismes à des conditions potentiellement défavorables (Elmberg et al., 2024; Turner and Maclean, 2022).

En Europe, le changement climatique se manifeste également par une augmentation dans l'intensité et la fréquence d'événements climatiques extrêmes comme les canicules ou les sécheresses prononcées (Stott, 2016; Trenberth et al., 2014). Ces événements climatiques extrêmes peuvent s'avérer particulièrement défavorables, car ils combinent les effets d'une réduction de la disponibilité en eau et d'une évapotranspiration plus importante due à l'augmentation de la température (Mi et al., 2022). Une étude menée sur une population de vipères péliades en Suède a notamment démontré que l'été particulièrement chaud et sec de 2018 a entraîné une réduction significative de la condition corporelle des adultes ainsi qu'une réduction de près de 50% des effectifs observés l'année suivante (Madsen et al., 2023). Diverses études expérimentales menées en milieux contrôlés montrent également les conséquences physiologiques de telles conditions extrêmes. Par exemple, une étude réalisée au CEBC a démontré que l'effet combiné d'une

température élevée et de la privation d'eau augmente les taux chroniques de corticostérone, témoignant d'une augmentation d'un stress physiologique (Dezetter et al., 2022b). Une seconde étude rapporte également une mortalité plus importante des embryons pour les femelles exposées à des conditions de stress hydrique en comparaison aux femelles ayant accès à une ressource en eau (Dezetter et al., 2021).

Malgré la non-significativité des variables macroclimatiques testées dans notre étude (mais soumises aux biais évoqués ci-dessus), divers travaux suggèrent que le changement climatique présente un réel risque pour les populations de reptiles. Cependant, le contexte local auquel sont exposées les populations de reptiles pourrait significativement influencer l'exposition des organismes aux conditions macroclimatiques changeantes. Par exemple, la disponibilité en microhabitats humides lors d'épisodes de sécheresse permet de réduire le risque de déshydratation chez la vipère aspic (Dezetter et al., 2023). Le contexte local (qualité et disponibilité en microhabitats) pourrait donc constituer un dernier facteur confondant dans nos analyses expliquant l'impact non-significatif des variables macroclimatiques (Pincebourde, 2019).

### ***2.3. L'importance d'une approche intégrée***

Les résultats rapportés dans cette thèse démontrent que de nombreuses variables, présentant des échelles d'influence différentes, impactent significativement les reptiles au travers de multiples mécanismes. En effet, chaque hypothèse a permis d'identifier un mécanisme par lequel le contexte local ou global influence les populations. Alors que dans les chapitres 2 et 3, nous démontrons l'importance du contexte local (échelle d'influence micro) sur les relations biotiques de prédation et les conditions microclimatiques disponibles et auxquelles sont exposés les organismes, le chapitre 4 complète notre approche multi-échelles en démontrant l'influence de variables impactant le contexte global dans lequel les populations de reptiles évoluent.

Alors que la plupart des études visant à identifier les facteurs affectant les populations et communautés d'ectothermes se concentrent souvent sur une échelle spatiale unique (McGarigal et al., 2016), cette thèse apporte un regard nouveau sur la compréhension des multiples paramètres affectant les populations de reptiles. Malheureusement, à l'heure actuelle, les approches multi-échelles restent rares dû

à la complexité et à la large variété des paramètres affectant les populations. Cependant, alors que nos résultats montrent l'aspect multi-échelles (micro et méso) de l'influence des paramètres de l'habitat sur les facteurs affectant la vipère péliade, une approche concentrée sur une seule échelle spatiale aurait inévitablement manqué à la capture de l'ensemble des processus écologiques en jeu. Il convient donc d'urgence de prendre en compte l'ensemble des facteurs impliqués afin d'améliorer l'efficacité des projets de conservation.

Enfin, ces dernières années ont vu apparaître un nombre croissant de publications traitant de l'influence du contexte local, et plus particulièrement de la qualité des microhabitats, sur la sensibilité des ectothermes aux événements climatiques extrêmes, qui présentent une échelle d'influence macro (Pincebourde et al., 2016; Pincebourde and Woods, 2020; Scheffers et al., 2014a). De telles études mettent en avant les potentielles interactions entre les échelles d'influence et ne font que renforcer le besoin de conceptualiser les perturbations à de multiples échelles spatiales. Cette notion d'interaction pourrait d'ailleurs expliquer en partie la non-significativité des paramètres macroclimatiques testés sur les dynamiques des populations estimées dans le chapitre 4. Afin d'illustrer ces propos, nous aborderons l'influence du contexte local dans l'exposition aux événements macroclimatiques dans le point suivant de cette discussion.

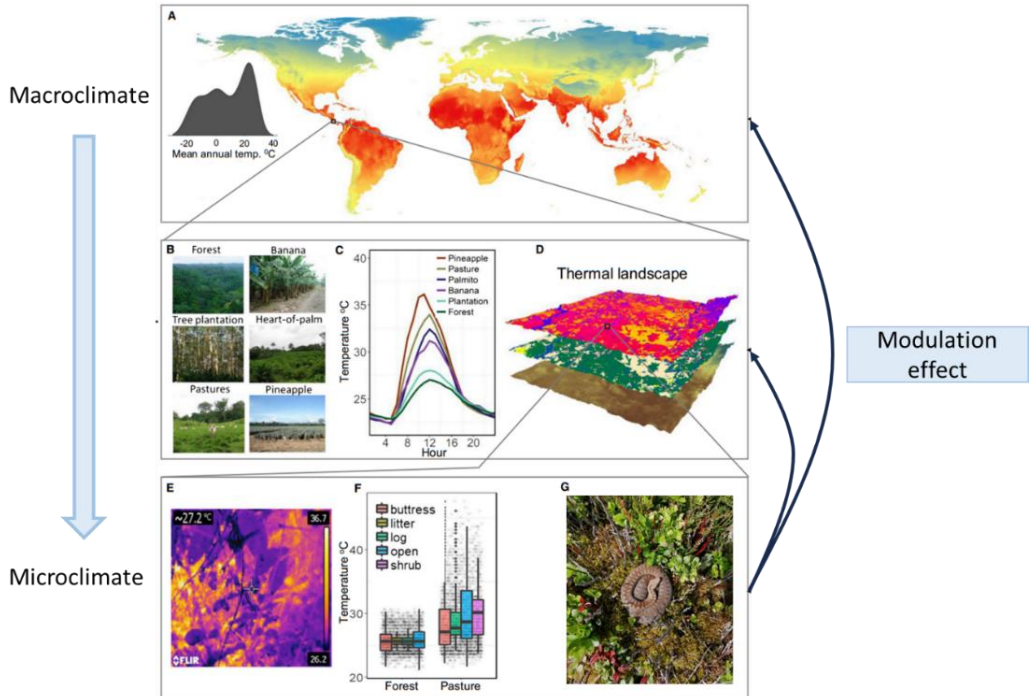
#### ***2.4. Le rôle du contexte local dans la modulation de l'exposition aux conditions macroclimatiques***

Traditionnellement, l'impact des facteurs macroclimatiques sur la répartition des ectothermes est étudié en utilisant des données climatiques collectées à très larges échelles. Ces données climatiques globales sont ensuite fréquemment employées pour créer, entre autres, des modèles de distribution de niche écologique [SDMs cf. chapitre 4; (Miller, 2010)]. Ces modèles sont donc basés principalement sur des variables climatiques présentant une échelle d'influence macro et peuvent ensuite s'avérer très utiles afin de prédire les changements potentiels de l'aire de répartition des espèces en réponse aux changements climatiques prédits (Schwartz et al., 2006; Zhang et al., 2019). Historiquement, les études visant à estimer la réponse des ectothermes aux changements climatiques se sont alors principalement basées sur des données climatiques récoltées à très grande échelle et de faible

résolution, souvent obtenues via des outils de télédétection (données satellitaires) ou via des stations météorologiques enregistrant les paramètres climatiques de manière standardisée. Cependant, de récentes études tendent aujourd'hui à démontrer que le contexte local (microhabitats-microclimats) auquel sont exposés les ectothermes peuvent considérablement différer des conditions macroclimatiques enregistrées et utilisées pour construire les SDMs (Potter et al., 2013; Scheffers et al., 2014a).

Ainsi, à l'échelle d'un paysage, l'occupation et l'utilisation des terres sont des facteurs importants à considérer pour expliquer la distribution des conditions abiotiques (échelle d'influence méso). Par exemple, de nombreuses études démontrent que, sous les mêmes conditions macroclimatiques, la température mesurée localement à proximité du sol peut varier de plus de 10 °C selon la classe d'utilisation des terres [Fig. 5.2 ; (Cosentino et al., 2011; Robinson et al., 2013)]. À cette échelle, la température mesurée au niveau du sol est principalement modulée par la hauteur et la densité de la végétation en place, soit des paramètres référant à une échelle spatiale locale. D'autres paramètres, tels que la topographie des lieux ou les caractéristiques du sol, peuvent également affecter le bilan énergétique et/ou radiatif (Skinner and Majorowicz, 1999; Suggitt et al., 2011). L'ensemble de ces paramètres participent à l'hétérogénéité des conditions abiotiques rencontrées au sein d'un paysage, et ce, même si les conditions macroclimatiques enregistrées restent similaires à une échelle bien plus grande.

Passant de l'échelle du paysage à l'échelle micro, la structure de la végétation entraîne également un niveau d'hétérogénéité supplémentaire (Fig. 5.2). À cette échelle, l'hétérogénéité des conditions abiotiques explose en raison des paramètres de la structure végétale. En effet, comme rapporté précédemment, une végétation structurellement complexe permet le développement d'une grande variété de conditions microclimatiques au sein d'une série de microhabitats diversifiés qui peuvent être directement exploités par les reptiles (Londe et al., 2020). En revanche, une végétation fortement simplifiée entraîne une faible hétérogénéité des conditions abiotiques disponibles pour les reptiles au niveau du sol (Pike et al., 2011; Worthington-Hill and Gill, 2019).



**Figure 5.2** Hétérogénéité dans les conditions climatiques mesurées à différentes échelles spatiales. À l'échelle globale, (a) les paramètres macroclimatiques tels que la température moyenne sont influencés par des paramètres à très large échelle géographique [ex. la latitude ; l'altitude ; (Hijmans et al., 2005)]. Au sein des paysages, les variations de températures mesurées sont principalement influencées par l'occupation des terres [classe de landcover ; b ; c ; (Nowakowski et al., 2017)] ainsi que par des paramètres topographiques (d). En descendant encore d'échelle spatiale, les caractéristiques de la végétation sont à l'origine d'une importante hétérogénéité supplémentaire des conditions microclimatiques rencontrées au sein des microhabitats [e ; f ; (Scheffers et al., 2017, Nowakowski et al., 2017)]. Les ectothermes peuvent ainsi sélectionner les conditions microclimatiques nécessaires au maintien de leurs fonctions métaboliques au sein de divers microhabitats (g ; photo Thomas Duchesne). Par sélection active des microhabitats favorables, l'hétérogénéité rencontrée à petite échelle spatiale permet de tamponner l'exposition des ectothermes aux conditions macroclimatiques. Modifié à partir de (Nowakowski et al., 2018).

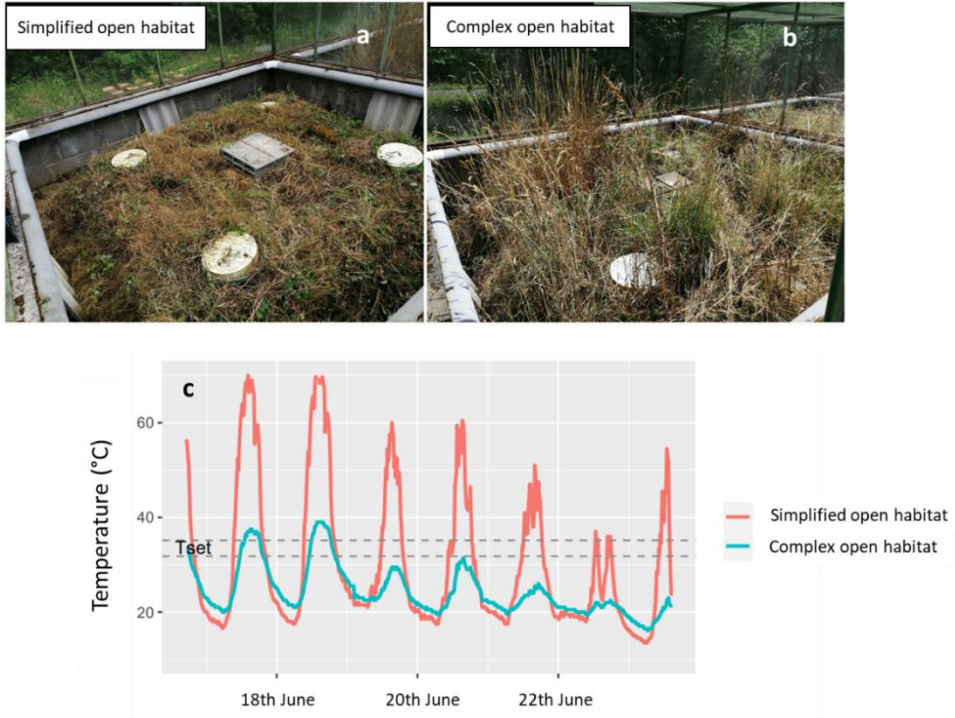
Il existe donc un décalage important entre les conditions macroclimatiques mesurées et les conditions microclimatiques exploitées par les ectothermes. Dans un tel contexte, de nombreux auteurs sous-tendent que d'importants efforts doivent être réalisés afin d'adapter les études écologiques à une échelle spatiale pertinente (Casas and De Salvo, 2018; Pincebourde and Woods, 2020). Ainsi, pour les reptiles, qui sont des organismes de taille relativement petite, les effets à l'échelle micro ne peuvent être négligés. Ceci suggère également qu'il est aujourd'hui important de

développer une nouvelle génération de modèles prédictifs tenant compte de la capacité des reptiles à exploiter les diverses conditions microclimatiques rencontrées localement, et ce, afin de proposer de meilleures prédictions de la réponse des ectothermes aux bouleversements macroclimatiques (Scheffers et al., 2014a). Une piste d'amélioration serait de généraliser l'emploi de modèles mécanistes chez les ectothermes. En effet, l'approche mécaniste, contrairement à l'approche corrélatrice classique, est basée sur la théorie métabolique de l'écologie et les modèles mécanistes dérivés de celle-ci permettent de modéliser un paramètre important chez les ectothermes : le budget énergétique (Kearney and Porter, 2009; Kearney et al., 2010). Ce budget peut alors être mis en relation avec les diverses stratégies comportementales et physiologiques, avec divers traits fonctionnels, mais également avec des contraintes liées aux conditions abiotiques rencontrées au sein des habitats. Malheureusement, l'approche mécaniste n'est pas encore courante car elle nécessite des données écophysiologiques précises. Cependant, celle-ci peut s'avérer particulièrement adaptée au contexte des ectothermes (Guillon, 2012).

De manière intéressante, ce décalage entre les conditions abiotiques enregistrées à l'échelle macro et à l'échelle micro nous laisse penser que le contexte local pourrait jouer un rôle majeur dans la modulation de l'exposition des ectothermes aux changements climatiques. En effet, de nombreuses études récentes mettent en évidence le rôle crucial joué par les microhabitats de bonne qualité dans la réduction de l'exposition des ectothermes aux événements climatiques extrêmes tels que les vagues de chaleur ou les sécheresses estivales (Boyle et al., 2021; Pincebourde et al., 2016; Pincebourde and Woods, 2020; Scheffers et al., 2014a, 2014b; Suggitt et al., 2011; Thakur et al., 2020). Afin de tester l'amplitude de cet effet de modulation, une brève expérimentation a été réalisée lors de la canicule ayant touché le département des Deux-Sèvres fin juin 2022. Profitant des mésocosmes disponibles au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), reproduisant des habitats ouverts profitables aux reptiles, nous avons simultanément mesuré la température au sein d'un habitat de bonne qualité et d'un habitat volontairement dégradé (Fig. 5.3). Un traitement de dégradation manuel a donc été appliqué au sein d'un des mésocosmes par coupe rase de la végétation (<10 cm de haut ; Fig. 5.3a). Ce traitement de dégradation correspond donc à un habitat ouvert de mauvaise qualité, fortement simplifié par une activité de fauche intensive et présentant peu de microhabitats favorables. Des capteurs thermiques, introduits au sein d'une gaine de cuivre visant à reproduire l'inertie thermique d'un serpent,

ont ensuite été placés au sein de la végétation afin d'enregistrer simultanément les températures auxquelles sont soumis les reptiles en phase d'insolation dans nos deux modalités d'habitat. Les résultats de cette brève expérience rapportent l'importante considérable du contexte local (structure de la végétation) sur les températures enregistrées (Fig. 5.3c). En effet, durant cette vague de chaleur, les températures mesurées au sein de l'habitat dégradé étaient largement supérieures aux températures corporelles idéales pour la vipère péliade. Ces températures constituent même des conditions potentiellement mortelles pour l'espèce si aucun microhabitat permettant de fuir ces conditions défavorables ne peut être trouvé dans un environnement proche (Worthington-Hill and Gill, 2019). Au contraire, les températures mesurées au sein de l'habitat de bonne qualité sont tamponnées et n'atteignent pas les températures critiques rencontrées dans l'habitat simplifié.

Dans ce point, nous avons donc vu qu'il existe des interactions fortes entre les échelles d'effets considérés et que le contexte local s'avère d'une importance capitale pour des espèces peu mobiles soumises à un contexte global potentiellement changeant.



**Figure 5.3** Mésocosmes présents au CEBC (Centre d'Etudes Biologiques de Chizé) reproduisant (a) un habitat simplifié fortement dégradé par coupe rase de la végétation et (b) un habitat de bonne qualité avec une végétation structurellement complexe. (c) Températures enregistrées au sein de microhabitats rencontrés au sein du mésocosme d'habitat dégradé (courbe rose) ainsi qu'au sein du mésocosme reproduisant un habitat de bonne qualité (courbe bleue). L'intervalle de températures représenté en pointillés (Tset) représente la température corporelle sélectionnée par la vipère péliade dans un milieu exempt de contraintes thermiques (Lourdais et al., 2013a).



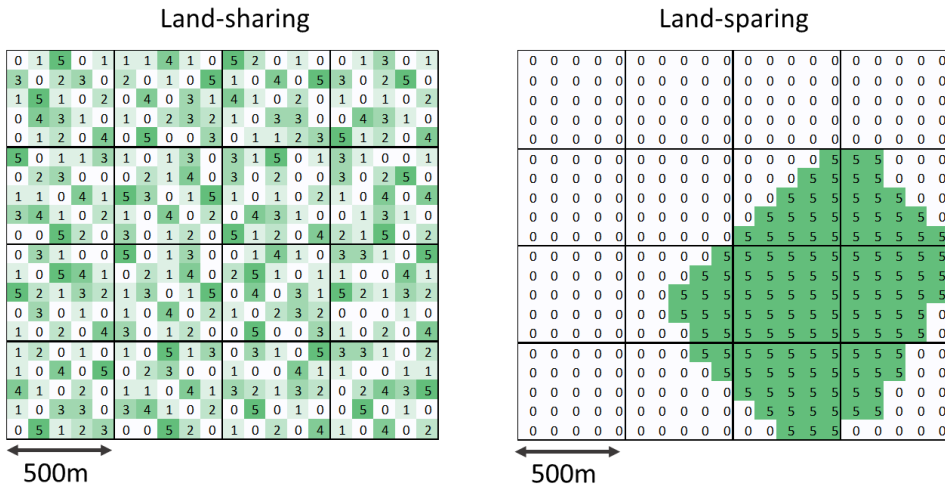
### **3. Perspectives : Repenser les stratégies de conservation des reptiles dans un contexte global**

#### ***3.1. Concepts et débats autour d'une organisation paysagère adéquate : land-sharing/land-sparing et SLOSS***

Les paysages actuels sont le résultat d'importantes modifications de l'utilisation des terres et des caractéristiques paysagères. Une simple vision à travers la fenêtre de notre bureau nous impose de rapidement ouvrir les yeux sur l'ampleur des modifications paysagères d'origine anthropique. Face à une telle constatation, nous sommes en droit de nous demander : quelle est la place réservée à la biodiversité dans les paysages modernes du XXI<sup>ème</sup> siècle, tels que les paysages agricoles actuels ? C'est ainsi qu'à l'heure où les activités anthropiques sont à l'origine même d'un déclin généralisé de la biodiversité, de nombreux écologues soucieux des problématiques de conservation actuels se penchent sur diverses solutions qui pourraient réconcilier des activités économiques majeures avec les principaux enjeux de conservation. Parmi les activités économiques au centre des réflexions, l'agriculture et la place de celle-ci au sein du paysage constitue une thématique d'une importance considérable car l'espace destiné à l'agriculture représente aujourd'hui plus de 35% des terres émergées ("World Bank Open Data," 2023).

Pour faire face à cette problématique, deux stratégies opposées relatives à l'organisation paysagère ont vu le jour il y a un peu plus d'une décennie (Phalan et al., 2011): le land-sharing (combinaison des activités agricoles et des efforts de conservation au sein des mêmes espaces) et le land-sparing (séparation totale des espaces destinés aux pratiques agricoles de ceux destinés à la conservation ; Fig. 5.4). La formulation des concepts relatifs à ces deux stratégies a fait naître au sein de la communauté d'écologues un grand débat visant à déterminer lequel de ces concepts d'organisation spatiale est le plus adéquat afin de concilier les enjeux de conservation actuels avec une rentabilité agricole soutenable (Grass et al., 2021, 2019; Green et al., 2005; Kremen and Miles, 2012; Phalan et al., 2011, 2011). Ce débat a historiquement vu le jour dans les régions tropicales où le développement rapide des activités agricoles continue de se faire au dépens des écosystèmes naturels (Green et al., 2005; Phalan et al., 2011). Cependant, ce même débat peut également faire écho dans des régions telles que l'Europe occidentale où les espaces assurant une productivité élevée ont été largement intensifiés alors que les espaces

peu productifs ont été abandonnés ou convertis (Herzog and Schüepp, 2013). Conscients des menaces pesant sur la biodiversité, de nombreuses réserves naturelles de tailles variables ont été créées, dans lesquelles les menaces anthropiques sont réduites au maximum, reproduisant ainsi un schéma de land-sparing au sein des paysages modernes.



**Figure 5.4** Illustration schématique d'une configuration paysagère de land-sharing (à gauche) et de land-sparing (à droite). Le nombre repris au sein de chaque cellule 100x100m fait référence à un score de potentialité d'accueil pour la vipère péliade (0 = potentialité d'accueil nulle ; 5 = potentialité d'accueil forte). Pour chaque configuration paysagère, le score moyen de la potentialité d'accueil pour l'ensemble du paysage est identique (moyenne = 1.56). Seule la variabilité des scores de potentialité d'accueil au sein des cellules 500x500m varie. En effet, à cette échelle (500x500m), le land-sharing permet une variabilité plus importante que le land-sparing. Par analogie, dans le système de land-sharing, les espaces destinés à la conservation de la nature sont intégrés au sein même des espaces exploités économiquement. Dans le système de land-sparing, il existe une séparation entre les espaces exploités économiquement et les espaces destinés à la conservation de la nature.

Le débat entre le land-sharing et le land-sparing peut également faire écho à un autre dilemme relatif à l'organisation paysagère : le débat SLOSS (*Single Large or Several Small*), en français "une grande ou plusieurs petites". Le SLOSS est une discussion centrale en écologie de la conservation qui vise à déterminer si, pour préserver au mieux la biodiversité, il est préférable de créer une grande réserve naturelle ou plusieurs petites (Lahti and Ranta, 1985). Ce débat, initié dans les années 1970, soit plus de 30 ans avant le débat du land-sharing/land-sparing,

soulève des enjeux cruciaux en matière de gestion et de conservation des habitats naturels. Le débat SLOSS est ancré dans la théorie de la biogéographie insulaire (Macarthur and Wilson, 1967). Selon cette théorie, la richesse spécifique d'une île est fonction de sa taille et de son isolement par rapport au continent. Les réserves naturelles sont souvent comparées à des îles écologiques dans une matrice de terres anthropisées non favorable, et cette comparaison a nourri la réflexion sur la taille, la disposition et le nombre optimal de réserves.

Plusieurs arguments peuvent être mis en avant en faveur de la composante « single large » du SLOSS. Premièrement, le nombre d'espèces présentes au sein d'une unité spatiale tend à augmenter avec la taille de celle-ci selon la relation connue sous le nom de *species-area relationship* [relation « aire-espèce » ; (Arrhenius, 1921)]. Ensuite, les grandes réserves minimisent les effets de bord en réduisant le ratio bordure/surface (Moilanen and Wintle, 2007; Williams et al., 2005). Enfin, les grandes réserves entraînent une diminution de la stochasticité démographique au sein des sites et permettent aux espèces dépendantes de grands espaces favorables de répondre à leurs besoins (Blake and Karr, 1984; Hill and Caswell, 1999; Jagers and Harding, 2009; McCarthy et al., 2006). Plusieurs arguments peuvent également être mis en avant pour la composante « several small » du SLOSS. Premièrement, les déplacements de compétiteurs, prédateurs ou parasites sont moindres entre les réserves de petites tailles qu'au sein d'une unique réserve de grande taille [déplacements inter-sites versus intra-sites ; (Amarasekare and Nisbet, 2001; Hernández-Ruedas et al., 2018; Simberloff and Abele, 1976)]. Ensuite, pour une même surface totale mise en réserve au sein d'un paysage, il peut exister un plus grand pool d'espèces au sein d'un ensemble de petites réserves que d'une grande, suite à la plus grande diversité d'habitats accessibles grâce aux déplacements possibles entre petites réserves (Fahrig, 2013; Tschardt et al., 2012).

En pratique, les débats land-sharing/land-sparing et SLOSS présentent une origine commune, mais dépendent souvent de contextes spécifiques rencontrés *in situ*. En effet, la création de réserves naturelles, grandes ou petites, reste majoritairement dépendante de nombreux paramètres indépendants de la volonté, tels que les opportunités d'achats, les enjeux économiques et le contexte politique. En Wallonie, les possibilités de création de grandes réserves sont très limitées et les acquisitions de terrains en vue de classement en réserve naturelle concernent principalement des espaces d'une poignée d'hectares au maximum. L'organisation paysagère est donc inévitablement orientée vers la composante « several small » du

SLOSS, bien qu'une des priorités soit de favoriser la mise sous statut de parcelles proches les unes des autres. Si nous possédons une marge de manœuvre très réduite en ce qui concerne l'organisation spatiale des réserves naturelles (SLOSS), l'approche land-sharing/land-sparing présente des possibilités d'actions concrètes qui ne nécessitent pas forcément la mise sous statut de parcelles. Dans la suite de ce document, nous allons donc nous concentrer sur le débat land-sharing/land-sparing.

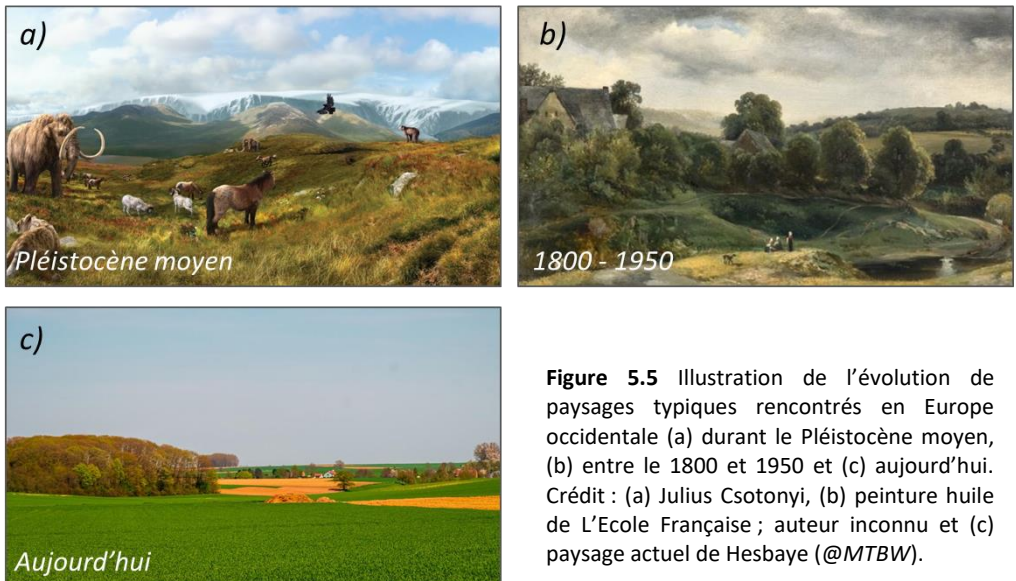
### ***3.2. Remise en contexte d'une organisation paysagère changeante en Europe occidentale***

Afin de proposer une stratégie de conservation cohérente, nous soutenons la nécessité d'une remise en contexte de l'évolution des paysages d'Europe occidentale et de leurs caractéristiques selon trois époques distinctes. Pour chaque époque considérée, il est ainsi possible d'identifier la place laissée aux espèces dépendantes d'habitats semi-naturels de bonne qualité ainsi que les mécanismes d'entretien de ces milieux. Dans cette section, nous analyserons les caractéristiques paysagères et la place laissée aux reptiles dans les paysages caractéristiques du Pléistocène moyen (période courant entre 774 000 et 126 000 ans BP), ceux du XIX<sup>ème</sup> siècle et finalement les paysages actuels du XXI<sup>ème</sup> siècle. Pour ces deux derniers paysages, nous proposons de mettre en évidence les éléments favorisant le land-sharing et le land-sparing.

Nous commencerons notre analyse par une brève description des paysages observés en Europe durant le Pléistocène. À cette époque, les populations d'hominidés étaient établies en très faibles densités et leurs impacts directs sur la végétation étaient alors très limités et localisés. Cependant, les paysages du Pléistocène n'étaient pas pour autant couverts dans leur intégralité de forêts fermées. En effet, de larges populations de grands herbivores évoluaient librement dans les paysages préhistoriques presque vierges d'activités anthropiques (Kahlke et al., 2011). Ces animaux, de par leurs populations importantes et leurs déplacements, exerçaient une pression importante sur la végétation, permettant ainsi de maintenir çà et là de larges espaces d'habitats ouverts/semi-ouverts [Fig. 5.5a ; (Malhi et al., 2016; Saarinen et al., 2016)]. Les paysages du Pléistocène étaient alors caractérisés par une mosaïque d'habitats forestiers et d'habitats maintenus plus ouverts par la pression de pâturage exercée par la communauté de grands herbivores (Vera, 2000).

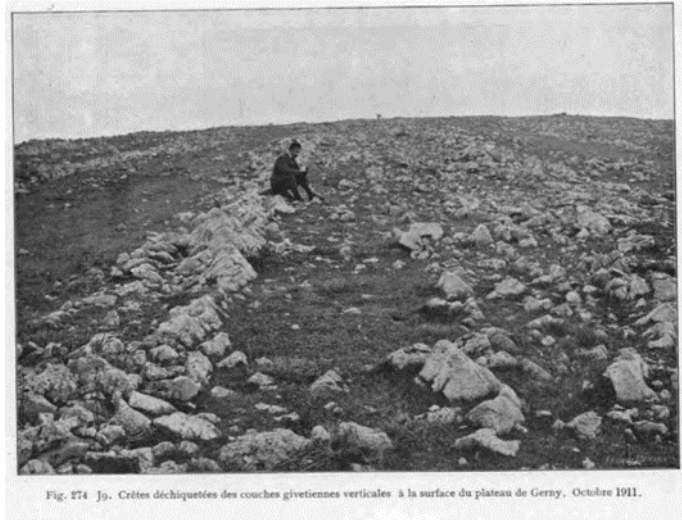
Ces herbivores constituaient donc un maillon clé pour le maintien d'une importante diversité d'habitats et de végétations à l'échelle micro comme à l'échelle méso. Dans ces paysages préhistoriques, de nombreuses espèces dépendantes d'habitats ouverts pouvaient alors bénéficier de la diversité d'habitats créés et entretenus de manière naturelle par les populations de grands herbivores. Évidemment, à cette époque, les concepts de land-sharing et de land-sparing ne s'appliquent pas à large échelle puisque l'homme n'exerce qu'une pression limitée et localisée sur les habitats et leur évolution.

Cependant, ce contexte a progressivement évolué durant le Pléistocène supérieur (période courant entre 126 000 et 11 700 ans BP) le lorsque les populations de grands herbivores ont été progressivement décimées par une série de changements climatiques et par la pression de chasse exercée par l'homme (Owen-Smith, 1987). La disparition de ces larges populations (~50 000 ans) a été à l'origine d'une pression moindre exercée sur la végétation, entraînant une réduction à large échelle de la disponibilité en habitats ouverts/semi-ouverts (Johnson, 2009). Bien que ces habitats n'aient pas totalement disparus, il est donc fort probable que les espèces hautement dépendantes des habitats ouverts aient largement souffert de la réduction progressive de la disponibilité en habitats favorables.



**Figure 5.5** Illustration de l'évolution de paysages typiques rencontrés en Europe occidentale (a) durant le Pléistocène moyen, (b) entre le 1800 et 1950 et (c) aujourd'hui. Crédit : (a) Julius Csotonyi, (b) peinture huile de L'Ecole Française ; auteur inconnu et (c) paysage actuel de Hesbaye (@MTBW).

Cependant, alors que la pression exercée par les grands herbivores est de plus en plus limitée, la croissance des populations humaines et l'impact grandissant des activités anthropiques sur les habitats ont entraîné progressivement la réouverture de certains milieux. L'homme et ses activités sont donc devenus un moteur important de transformation et d'entretien des habitats. Lorsque nous analysons les paysages rencontrés en Europe occidentale au XIX<sup>ème</sup> et début du XX<sup>ème</sup> siècle, nous constatons que ceux-ci sont caractérisés par une taille réduite du parcellaire exploité (Fig. 5.5b). Ces nombreuses parcelles exploitées de taille modeste ont permis la création de multiples éléments éco-paysagers intercalaires fixes ou temporaires tels que des haies, des lisières ou des bandes en jachère, faisant partie intégrante des espaces exploités économiquement. La gestion extensive des milieux ouverts était à l'origine de l'entretien d'une végétation structurellement complexe à petite comme à large échelle. Dans les espaces forestiers, le régime de taillis en rotation permettait également de maintenir au sein des espaces refermés une importante disponibilité en habitats semi-ouverts. Le mode de gestion et les éléments éco-paysagés créés permettaient d'intégrer la biodiversité au sein même des espaces exploités économiquement. Cette configuration paysagère s'approche alors de la définition du land-sharing pour une espèce telle que la vipère péliade. Bien que ces paysages soient largement entretenus par gestion extensive, certains espaces appartenant aux paysages du XIX<sup>ème</sup> et début du XX<sup>ème</sup> siècle présentaient localement un caractère déjà très intensif, laissant peu de place à l'hétérogénéité locale de la végétation (Fig. 5.6). La gestion intensive d'habitats concernait alors principalement les coteaux et les plateaux calcaires soumis à un pâturage parfois intensif, alors que les fonds de vallées étaient exploités plus extensivement (cf. prairies de fauche). Cependant, l'échelle modeste à laquelle cette gestion intensive s'est faite permettait toujours aux espèces dépendantes d'habitats semi-ouverts de trouver des habitats favorables à proximité (taillis, fonds de vallées, lisières, haies...). Il est donc fortement probable que les vipères péliades et autres espèces sensibles présentant une écologie similaire aient trouvé refuge dans ces multiples espaces favorables faisant partie intégrante des paysages agricoles jusqu'à aujourd'hui. Cette analyse nous suggère que les paysages ancestraux manifestaient déjà, à la fois des éléments favorisant le land-sharing dans les paysages extensifs (avec notamment des parcelles de taille modeste), et une conception proche du land-sparing à petite échelle dans les zones les plus intensément exploitées.



**Figure 5.6** Photographie d'une pelouse calcaire intensément pâturée réalisée en Octobre 1911 sur un coteau calcaire à Gerny (Belgique).

Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, les paysages modernes diffèrent largement des paysages précédemment décrits. Le mode de gestion largement plus intensif et la perte d'éléments éco-paysagers limitent aujourd'hui largement l'intégration de la biodiversité au sein des paysages modernes. Notre organisation paysagère actuelle tend ainsi à exploiter intensivement les espaces assurant un rendement important tout en abandonnant les parcelles peu productives à la succession naturelle de la végétation. Nous observons donc aujourd'hui une dichotomie importante entre les espaces gérés intensivement et les espaces peu/pas exploités. Dans un tel contexte, les habitats semi-naturels intermédiaires qui caractérisaient les paysages ancestraux se font de plus en plus rares. La configuration paysagère observée aujourd'hui en Europe occidentale reproduit donc le schéma structurel du land-sparing, en intégrant très peu d'éléments favorisant le land-sharing.

Cette analyse de l'évolution de nos paysages nous permet de constater qu'une centaine d'années a suffi pour renverser la balance. Les paysages sont donc rapidement passés d'une configuration s'approchant du land-sharing au XIX<sup>ème</sup> siècle à celle du land-sparing observée aujourd'hui. Face au déclin important de nombreuses espèces dépendantes de milieux extensifs, nous sommes forcés de

constater qu'une telle conversion de l'organisation des paysages n'est pas adaptée aux espèces adaptées dépendantes d'habitats semi-naturels ouverts.

### ***3.3. Mise en perspective pour une stratégie efficiente de conservation des reptiles en Europe occidentale***

Dans le cadre de cette thèse, nous proposons de refondre et de reformuler les stratégies de conservation des reptiles au sein des paysages modernes. Dans cette section, nous abordons cette réflexion en nous basant sur les concepts à première vue antagonistes de land-sharing/land-sparing.

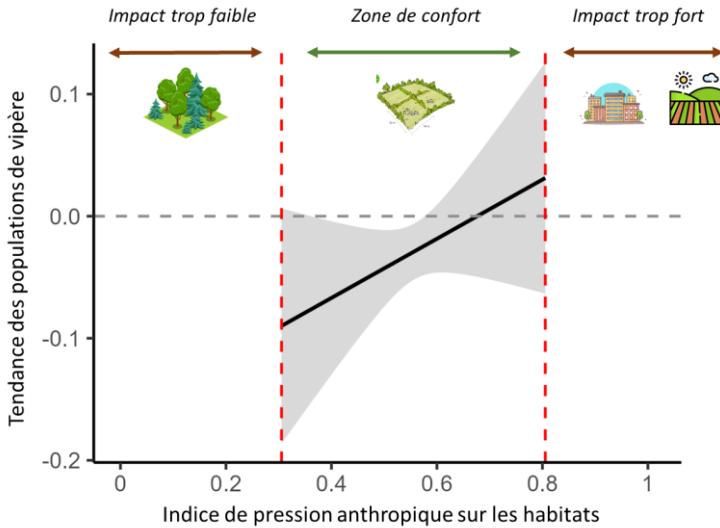
Dans l'idée du land-sparing, les reptiles peuvent aisément profiter des lentilles d'habitats naturels/semi-naturels préservés au sein des paysages modernes et dans lesquels l'impact des activités économiques et anthropiques est radicalement réduit. Une lentille d'habitat favorable de taille modeste (quelques hectares) peut déjà constituer un élément de land-sparing pour une espèce de petite taille et peu mobile comme la vipère péliade. Ces patchs d'habitats favorables qui présentent généralement un intérêt économique moindre, peuvent s'avérer d'une importance capitale pour certaines espèces de reptiles. Ces espaces préservés peuvent ainsi jouer le rôle de zones cœurs pour la conservation de ces espèces dans un contexte où les activités agricoles, forestières mais également l'urbanisation ne permettent plus aux reptiles de se déplacer aisément. Localement, les lentilles d'habitats naturels/semi-naturels généralement isolés et présentant un degré d'hétérogénéité élevé créent des conditions particulièrement favorables aux reptiles (**chapitres 2 et 3**). À bien plus large échelle, ces habitats participent à la mise à disposition d'espaces favorables et diversifiés, ce qui tend à réduire le déclin des populations de reptiles (**chapitre 4**).

Si nous prenons l'exemple de la vipère en Wallonie, l'ensemble des populations connues sont aujourd'hui cantonnées dans des lentilles d'habitats favorables de quelques hectares et largement isolées les unes des autres (à l'exception de la population des Hautes Fagnes) dans lesquelles la gestion est souvent réalisée dans un but de conservation de l'espèce. La stratégie de conservation de la vipère en Wallonie manifeste donc aujourd'hui une conception très proche du land-sparing, en empêchant au maximum les activités économiques sur les espaces semi-naturels abritant des populations de vipères. Il en va de même pour les programmes



d'introduction de vipères péliades qui ne se focalisent que sur de larges plateaux tourbeux, représentant de grands espaces d'habitats favorables dans lesquels les activités économiques et anthropiques sont réduites au maximum.

Cependant, cette stratégie orientée, par dépit, vers le land-sparing comporte de nombreuses limites et semble ne pas être totalement efficace au vu de la dynamique actuelle observée en Wallonie, mais également dans d'autres régions d'Europe (Gardner et al., 2019; van Delft, 2015). En effet, même si le concept de connectivité écologique est aujourd'hui bien ancré, dans de nombreux cas, ces espaces favorables restent isolés dans une matrice paysagère largement défavorable (créant des populations isolées ; voir Box 1 dans l'introduction). Cet isolement se marque encore plus pour les espèces qui présentent de faibles capacités de dispersion comme les reptiles (Hillman et al., 2014). Cela fait apparaître le besoin urgent d'intégrer la matrice paysagère elle-même aux efforts de conservation des reptiles au travers d'une approche land-sharing (Grass et al., 2019). En Europe, les reptiles sont des organismes fortement dépendants d'une pression anthropique modérée exercée sur les habitats naturels pour contrer la succession naturelle de la végétation et assurer le maintien des habitats ouverts/semi-ouverts (Băncilă et al., 2023; Edgar et al., 2010). Nos résultats apportés dans le **chapitre 4** vont également en ce sens en montrant que les activités anthropiques peuvent être favorables à la dynamique de l'espèce en maintenant les milieux ouverts. Cependant, l'intensification importante des activités anthropiques ne semble pas compatible avec les exigences écologiques de la vipère péliade. Au contraire, sous nos latitudes, la succession écologique et la régénération naturelle tendent à provoquer la fermeture progressive des milieux laissés à l'abandon, entraînant ainsi une dégradation de la qualité des microhabitats disponibles pour les reptiles [**chapitre 3** ; (Reading and Jofré, 2018; Zakkak et al., 2015)]. Cela suggère qu'il existe une zone de confort au sein de laquelle la pression anthropique sur les milieux permet la création d'habitats semi-naturels favorables à l'espèce (Fig. 5.7). L'abandon de la gestion extensive ou son intensification tendent alors à réduire la qualité des habitats pour les reptiles. D'un point de vue général, nombreux agroécosystèmes



**Figure 5.7** Mise en évidence de la zone de confort dans laquelle la pression anthropique sur les habitats permet l'entretien d'habitats semi-naturels propices aux reptiles. Une pression trop faible ne permet pas de limiter la succession naturelle de la végétation. À terme, ces habitats sont donc largement refermés et ne sont plus propices aux reptiles. À l'inverse, une pression anthropique trop importante (milieux urbanisés, cultures intensives) ne permet plus aux reptiles de répondre à leurs exigences écologiques. Figure modifiée à partir de la figure 4.3c (chapitre 4).

extensifs présentent un haut potentiel d'accueil pour les communautés de reptiles avec peu ou pas de coûts supplémentaires pour les exploitants (Băncilă et al., 2023; Guiller et al., 2022). En effet, des éléments éco-paysagers tels que les bandes refuges, les haies, les bandes de végétation intermédiaires et les zones laissées en friche sont tant d'éléments favorisant le land-sharing à considérer afin de concilier l'agriculture et la conservation des ectothermes. Les paysages agricoles ne sont cependant pas les seuls à pouvoir jouer un rôle dans le développement d'une approche land-sharing. À l'heure actuelle, la gestion des espaces forestiers tend vers l'établissement de larges blocs concernés par une importante capitalisation forestière. Au sein de ces larges espaces forestiers, l'abandon du régime de taillis ainsi que le vieillissement généralisé des forêts sont à l'origine de la création d'une matrice paysagère défavorable pour les espèces dépendantes d'habitats ouverts/semi-ouverts telles que les vipères. La réduction de la taille des parcelles forestières, la création et l'entretien d'un réseau de lisières forestières cohérentes (cf. **chapitre 3**), ainsi que la conservation des milieux ouverts intra-forestiers sont

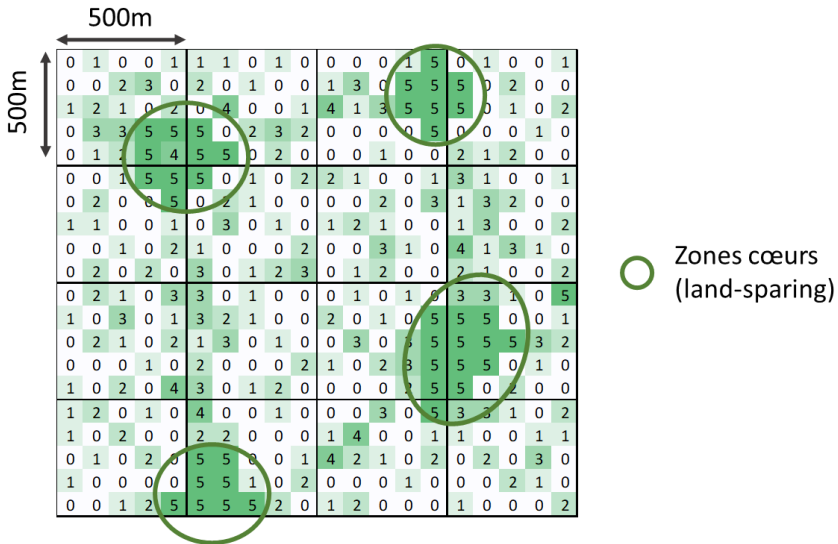
tant de pistes permettant de développer une approche land-sharing au sein des paysages actuels.

Dans cette optique de land-sharing, les résultats rapportés dans cette thèse tendent à montrer qu'une gestion adaptée de la matrice paysagère permet de concilier la conservation des reptiles et les activités économiques. Au contraire, la destruction des éléments éco-paysagers au sein de la matrice paysagère, tels que les haies ou lisières, entraîne le déclin rapide des communautés de reptiles présents dans les paysages agricoles (Guiller et al., 2022). Une agriculture et une sylviculture raisonnées et extensives, qui laissent place à divers éléments semi-naturels, permettraient d'assurer les déplacements d'individus et l'établissement de populations au sein même des paysages modernes. Ceci permettrait alors de s'approcher des objectifs de conservation visés.

Partant de la constatation qu'une approche land-sparing et land-sharing présentent toutes deux des avantages et inconvénients majeurs, un nombre croissant d'études soutiennent que le débat visant à effectuer un choix dichotomique entre le land-sharing et le land-sparing est largement trop simpliste pour les régions ayant une longue histoire agricole telle que l'Europe (Grass et al., 2021, 2019; Herzog and Schüepp, 2013; Loos and von Wehrden, 2018). C'est ainsi qu'aujourd'hui, de nombreux travaux tendent à refondre cette apparente dichotomie entre les stratégies de land-sharing et de land-sparing pour promouvoir une stratégie de conservation intégrée pour nos paysages modernes (Grass et al., 2019; Herzog and Schüepp, 2013). Ces travaux démontrent qu'une approche combinée land-sharing/land-sparing est possible au sein d'un même paysage pour des espèces de taille modeste et présentant un domaine vital réduit, telles que la vipère péliade (Grass et al., 2021). Au vu de la situation critique des reptiles en Europe occidentale, c'est vers cette approche combinée que nous conseillons d'orienter les stratégies de conservation.

Ainsi, pour la vipère péliade (et de nombreux autres squamates terrestres), les multiples reliquats d'habitats naturels/semis-naturels présents dans les paysages actuels peuvent être considérés comme des éléments de land-sparing jouant le rôle de zones cœurs (Fig. 5.8 et 5.9). La conservation de ces lentilles d'espaces favorables au sein des paysages agricoles intensifs est également importante afin de fragmenter celui-ci avec des relais d'habitats favorables et diversifiés. Une telle refonte des espaces agricoles intensifs présente alors d'importants effets positifs pour la

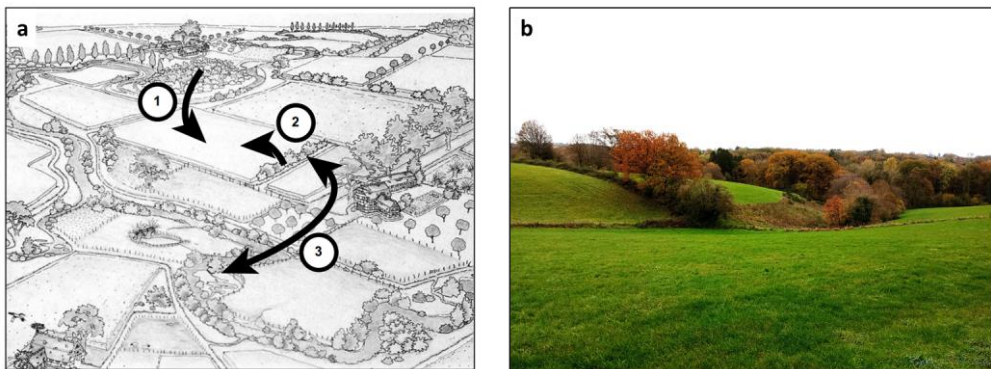
biodiversité à l'échelle du paysage (Fahrig, 2017; Fahrig et al., 2019). Les mesures conservatoires exercées sur les reliquats d'habitats naturels/semi-naturels peuvent impliquer la mise sous statut de protection, dressant une barrière stricte contre la conversion en terrains agricoles ou sylvicoles.



**Figure 5.8** Système paysager théorique intégrant à la fois des éléments de land-sparing et de land-sharing, adapté à la vipère péliade. Le nombre compris au sein de chaque cellule de 100x100m représente un score de potentialité d'accueil pour la vipère. Dans ce paysage, quatre zones cœurs sont présentes, représentant des lentilles d'habitats semi-naturels favorables pour la vipère péliade (land-sparing). En parallèle, dans l'idée du land-sharing, des pratiques agricoles extensives et l'aménagement d'éléments éco-paysagers rendent la matrice paysagère suffisamment favorable pour permettre des déplacements entre les zones cœurs.

En parallèle, il est important d'intégrer la matrice paysagère aux efforts de conservation (land-sharing ; Fig. 5.8 et 5.9). Si le retour aux paysages préhistoriques caractérisés par des habitats semi-ouverts entretenus par les grands herbivores est plus qu'illusoire, une importante extensification des pratiques agricoles et sylvicoles est la clé pour permettre l'intégration d'éléments éco-paysagers favorables aux reptiles au sein des espaces exploités par l'homme. Une telle matrice éco-paysagère favorable peut être construite et maintenue par des activités extensives et au travers d'aménagements réalisés au sein même des espaces agricoles, forestiers et urbanisés. Premièrement, l'adoption d'un système parcellaire plus petit permettrait la multiplication des opportunités de mettre en place des éléments paysagers

intercalaires bénéfiques aux ectothermes et à la biodiversité en général. Ensuite, de nombreux aménagements intégrés directement aux espaces exploités extensivement peuvent être envisagés sous la forme de haies et de lisières étagées, bandes refuges, coins de culture ou espaces enfichés (Fig. 5.9). En milieux forestiers, la conservation et l'entretien des milieux ouverts intra-forestiers permet de casser le caractère défavorable des grands massifs forestiers pour les ectothermes. Au sein de ces espaces favorisant le land-sharing, une attention particulière doit être portée à l'entretien de la végétation à l'échelle locale, afin de promouvoir la qualité et la disponibilité en microhabitats de bonne qualité.



**Figure 5.9** (a) Représentation schématique d'un paysage intégrant une approche combinée de land-sharing et de land-sparing au travers d'une matrice éco-paysagère cohérente. Un tel paysage permet de soutenir les services écosystémiques rendus aux cultures par les organismes présents dans (1) les éléments naturels/semi-naturels conservés par l'approche land-sparing (Zones cœurs) et (2) les éléments éco-paysagers de la matrice, elle-même rendue favorable par l'approche land-sharing. (3) Une importante connectivité au sein du paysage agricole permet de faciliter les déplacements et d'assurer des mouvements d'émigration et d'immigration essentiels afin de diminuer les risques d'extinction locales des populations dans un contexte d'habitats fragmentés. (b) Photographie d'un paysage agricole dans la région de Sprimont (Belgique) qui intègre de nombreux éléments favorisant le land-sharing et le land-sparing à petite échelle : lisières, bande herbeuse, coin de prairie enfiché. Modifié à partir de (Grass et al., 2019).

De manière générale, l'approche combinée intégrant la préservation des zones cœurs (land-sparing) et l'aménagement d'éléments éco-paysagers favorisant les déplacements (land-sharing) permet une organisation populationnelle différente de celle constatée aujourd'hui en Wallonie (actuellement : populations indigènes largement isolées). En effet, de tels paysages permettraient de reconnecter certaines populations proches entre lesquelles des déplacements sont aujourd'hui impossibles. Une telle configuration paysagère permettrait également de rendre accessible des espaces favorables qui ne sont actuellement pas occupés par l'espèce

(ex. pour cause d'extinction de la population locale ou suite à la restauration récente du site). De tels déplacements entre les zones cœurs (occupées ou non) permettraient alors l'établissement de plus grandes populations en archipel, voire de métapopulations (voir Box 1). Dans l'établissement de tels systèmes populationnels, les éléments éco-paysagers fixes tels que les lisières ou les haies sont particulièrement intéressants pour la vipère péliade. En effet, ces éléments fixes, au contraire d'éléments temporaires tels que des bandes refuges en rotation, présentent une double fonction. Ces éléments fixes permettent de faciliter les déplacements d'individus (land-sharing), mais leur caractère fixe leur permet de représenter, sous certaines conditions, des habitats viables capables de supporter localement une population [land-sparing ; (Guiller et al., 2022)]. C'est le cas notamment des réseaux bocagers denses qui assurent les déplacements entre zones cœurs d'habitats favorables, mais qui peuvent également soutenir des populations viables au même titre que les zones cœurs mises sous statut de protection (Grass et al., 2021). Ces éléments éco-paysagers fixes sont donc à l'interface entre le land-sharing et le land-sparing.

Pour finir, il est important de souligner qu'une configuration paysagère alliant l'extensification des pratiques, l'aménagement d'éléments éco-paysagers (land-sharing) et la conservation des zones cœurs (land-sparing) n'est cependant pas profitable uniquement aux reptiles. En effet, elle permet la création de nombreux services écosystémiques pouvant surpasser les pertes économiques brutes liées aux aménagements et à l'extensification des pratiques. Parmi ces services rendus, nous retrouvons la réduction du risque d'érosion, la pollinisation, le contrôle biologique des ravageurs, mais également la synergie positive entre les cultures (Hatt et al., 2018; Oost et al., 2000; Redlich et al., 2018, p. 200).

### ***3.4. Résistance d'une métapopulation face aux perturbations dans un paysage intégrant land-sharing et land-sparing***

Nous avons vu dans le point précédent qu'un paysage alliant des éléments de land-sparing et de land-sharing rend la migration occasionnelle d'individus entre les zones cœurs largement plus aisée. Cette connectivité peut entraîner, sous certaines conditions, la création de potentielles métapopulations. Ce système populationnel permet en théorie d'accroître la résistance de l'ensemble des populations locales

face aux perturbations ainsi que face à la variation stochastique des paramètres démographiques (Hastings and Harrison, 1994). Comme nous l'avons vu dans le cadre de cette thèse, les populations de reptiles sont soumises aux perturbations du contexte local et global dans lequel les populations évoluent. Aujourd'hui, les populations isolées restent largement tributaires de l'évolution du contexte local et global (forces d'extinction sans possibilités de recolonisation). L'amélioration de la perméabilité paysagère permettrait alors la recolonisation de sites favorables précédemment occupés par des populations locales éteintes. Il pourrait alors apparaître des événements ponctuels d'extinction et de recolonisation (facteurs clés dans la définition d'une métapopulation). Afin de démontrer l'adéquation d'une stratégie conciliant des éléments de land-sparing et de land-sharing dans un tel contexte de perturbations multiples pouvant entraîner des extinctions locales, il est possible d'avoir recours à divers outils de simulations. Parmi ces outils, les modèles de viabilité de métapopulations présentent un intérêt majeur, car ils permettent d'estimer la viabilité d'une métapopulation selon un contexte imposé (ici, divers éléments perturbateurs).

En matière de modélisation de la dynamique d'une métapopulation, les *Spatially realistic models* (SRMs) sont une avancée majeure. Ces modèles trouvent leur origine dans le modèle de Levins mais tiennent explicitement compte de la structure spatiale (taille et emplacement) des populations locales faisant partie de la métapopulation (Hanski, 1998; Hanski and Gyllenberg, 1997; Moilanen et al., 1998). Ces modèles sont fréquemment employés pour tester la probabilité d'extinction d'une métapopulation selon le contexte spatial imposé (Akçakaya and Sjögren-Gulve, 2000; Sawchik et al., 2002; Schtickzelle et al., 2005). Les deux classes de SRMs les plus couramment employées sont les modèles d'occupation stochastique (SPOMs pour *Stochastic patch occupancy models*) et les modèles dynamiques de population (PDMs pour *Population dynamic models*). Les modèles de classe SPOMs ignorent la dynamique locale des populations en assumant que les dynamiques locales sont bien plus rapides que les dynamiques régionales. Ces modèles exploitent donc uniquement les événements d'extinctions et de colonisations pour modéliser la dynamique de l'ensemble de la métapopulation (Akçakaya and Sjögren-Gulve, 2000; Hanski, 1998, 1994; Moilanen et al., 1998). Au contraire, les modèles de classe PDMs proposent de simuler la dynamique propre de chaque population locale et simulent en parallèle des événements de migration ponctuels entre les populations locales (Akçakaya and Sjögren-Gulve, 2000; Burgman et al., 1993; Hanski, 1998). Ces

modèles présentent l'avantage d'être plus réalistes que les SPOMs lorsque le taux d'occupation au sein des habitats favorables est très élevé. Cependant, les PDMs nécessitent en contrepartie davantage de paramètres à modéliser (Akçakaya and Sjögren-Gulve, 2000; Hanski, 1998, 1994; Sawchik et al., 2002).

Le modèle exploité ici afin de tester la résistance d'une métapopulation face aux perturbations est de classe PDM. Celui-ci a été développé dans le cadre de cette thèse en collaboration avec le professeur Marc Dufrêne. Il est ici mis en application afin de démontrer l'intérêt d'une stratégie de conservation combinant le land-sharing et le land-sparing dans un contexte de perturbations imposées au système. Cette approche nous permet ainsi de tester la résistance aux perturbations d'un réseau de populations locales évoluant dans différents paysages correspondant à des stratégies de conservation spécifiques.

Le modèle en question propose de simuler un grand nombre de fois ( $n_{boot} = 1000$ ) l'évolution d'un système de multiples populations locales réparties spatialement selon des paramètres démographiques et de perméabilité paysagère. Ce modèle intègre une variabilité stochastique dans la capacité d'accueil des différents sites ainsi que dans le taux de croissance des populations. Les variations stochastiques de la capacité d'accueil représentent le premier mécanisme par lequel des extinctions de populations locales peuvent être simulées (lorsque la capacité d'accueil générée est très faible ou nulle). Afin que notre modèle de viabilité de métapopulation se rapproche le plus possible de la réalité imposée par la présence de nombreuses perturbations environnementales, nous avons également implémenté deux paramètres de perturbations négatives supplémentaires : les perturbations synchrones et asynchrones. Ces paramètres permettent de simuler les perturbations auxquelles les populations sont exposées dans nos paysages modernes et qui présentent des conséquences négatives sur la dynamique des populations locales. Le paramètre de perturbation synchrone affecte négativement et de manière synchrone les taux de croissance annuels des populations locales. De telles perturbations synchrones peuvent être assimilées à des événements climatiques défavorables tels que des sécheresses, qui affectent significativement et simultanément les populations à large échelle. Le second paramètre de perturbation imposé au système correspond aux perturbations asynchrones. Ces perturbations peuvent affecter chaque population locale chaque année de manière aléatoire. Ces perturbations asynchrones peuvent être associées à des événements ponctuels d'extinction totale d'une population locale. Ces perturbations asynchrones simulées



aléatoirement représentent le second mécanisme par lequel notre modèle simule des événements d’extinction de populations locales. Ces deux types de perturbations sont imposées en parallèle aux systèmes de populations locales et reproduisent donc les divers facteurs mis en évidence dans cette thèse comme pouvant influencer les populations.

Nous proposons d’employer ce modèle PDM pour reconstituer quatre configurations paysagères différentes représentant chacune une métapopulation soumise à un contexte paysager différent. Les contextes paysagers testés reflètent les diverses stratégies de conservation envisageables (land-sharing – land-sparing – restauration d’habitats). Pour chacun des systèmes testés, les paramètres démographiques (taux de croissance et capacité d’accueil) et les paramètres de perturbations synchrones et asynchrones sont conservés identiques (Table 5.1). Pour le paramètre de perturbation synchrone, nous avons généré aléatoirement, pour chaque année de simulation, un paramètre affectant le taux de croissance des populations locales via une distribution normale de moyenne 1 et d’écart type 0.05. Ce paramètre est ramené à 1 lorsque celui-ci est supérieur à cette valeur pour ne générer que des perturbations négatives, mettant à l’épreuve l’équilibre de la métapopulation. Pour le paramètre de perturbation asynchrone, nous avons, pour chaque année et pour chaque population locale, simulé la disparition totale de cette population locale avec une probabilité de 2%. Dans les quatre systèmes paysagers testés, nous n’avons fait varier que les paramètres reflétant la perméabilité paysagère et le nombre de populations appartenant au système. L’équation de perméabilité paysagère au déplacement est la suivante :

$$\text{Probabilité d'atteindre un site} = \exp\left(-\left(\text{dist}/\text{bmig}\right)^{\text{cmig}}\right)$$

Dans laquelle « *dist* » correspond à la distance séparant deux zones cœurs, « *bmig* » et « *cmig* » sont deux paramètres de fonction utilisés pour modifier la relation de probabilité selon la distance séparant deux stations. Ainsi pour les deux premiers systèmes, les paramètres « *bmig* » et « *cmig* » sont fixés respectivement à 400 et 2. Pour le troisième et quatrième système simulé, les paramètres sont respectivement modifiés aux valeurs de 1000 et 1.25. Chaque système a fait l’objet de 1000 simulations d’évolution de l’effectif total sur 50 années afin de quantifier la

résistance de la métapopulation face aux perturbations dans les contextes paysagers analysés.

**Table 5.1** Paramètres démographiques employés pour la simulation de la résistance des systèmes aux perturbations. Le système est ici composé de neuf zones cœurs (populations locales) dont les positions géographiques sont renseignées via les coordonnées x et y (exprimées en SCR Lambert 72 : EPSG 31370). N = nombre d'individus en début de simulation ; rm = taux de croissance annuel ; rsd = écart-type du taux de croissance ; Km = capacité d'accueil du site ; Ksd = écart-type de la capacité d'accueil ; mig = taux d'individus migrants ; migsurv = taux de survie des migrants.

Zone coeur	x	y	N	rm	rsd	Km	Ksd	mig	migsurv
1	179845	93465	10	1.2	0.2	15	5	0.3	0.85
2	179064	92799	7	1.2	0.2	11	4	0.3	0.85
3	179354	92888	5	1.2	0.2	8	3	0.3	0.85
4	180028	92611	20	1.2	0.2	30	10	0.3	0.85
5	180815	92313	10	1.2	0.2	15	5	0.3	0.85
6	179698	91324	7	1.2	0.2	11	4	0.3	0.85
7	179378	92095	10	1.2	0.2	15	5	0.3	0.85
8	180652	91621	8	1.2	0.2	12	4	0.3	0.85
9	180273	91938	8	1.2	0.2	12	4	0.3	0.85

Le **premier système** testé reflète une configuration paysagère de type land-sparing avec peu de déplacements d'individus entre zones cœurs (populations locales). En effet, dans un tel système, nous avons simulé l'aspect peu favorable de la matrice paysagère à l'aide de l'équation de résistance au déplacement (Fig. 5.10a). Ce système présente donc des populations locales largement isolées les unes des autres avec peu de possibilité de migration entre populations (Fig. 5.10b). Ce modèle de dynamique de métapopulation met en évidence la très grande sensibilité de la métapopulation, dont les effectifs sont en rapide décroissance (Fig. 5.10c). Selon les paramètres testés, ce système paysager basé uniquement sur une stratégie de land-sparing n'est donc pas à l'équilibre et la métapopulation présente une probabilité de survie faible après 50 ans.

Le **second système** testé reflète lui aussi une configuration paysagère de type land-sparing, dans lequel deux zones cœurs supplémentaires sont ajoutées, accueillant chacune une population. Pour ce système testé, la perméabilité de la matrice paysagère est conservée dans le même état que dans notre premier système (Fig. 5.10d). Ce système simule donc une stratégie de restauration d'habitats favorables (land-sparing) sans amélioration de la matrice paysagère (land-sharing). Il est intéressant de constater que ce système reflète les objectifs de nombreux programmes de restauration, qui focalisent les efforts et les moyens financiers sur la

restauration d'habitats sans intégrer totalement/efficacement le contexte de la matrice environnante. Nous pouvons constater que les échanges entre populations locales restent faibles dû à l'aspect défavorable de la matrice paysagère. Cependant, une des nouvelles populations locales offre des possibilités d'échanges d'individus entre populations proches (probabilité restant cependant faible ; Fig. 5.10e). Ici aussi, nous constatons que la métapopulation n'est pas à l'équilibre et tend à décroître au cours du temps (Fig. 5.10f). Ce deuxième système nous permet de montrer que la restauration d'habitats au sein des paysages modernes sans effort visant à améliorer la perméabilité paysagère est une stratégie de conservation pouvant être vaine. En effet, les populations locales restent largement sensibles aux perturbations imposées par le contexte local et global.

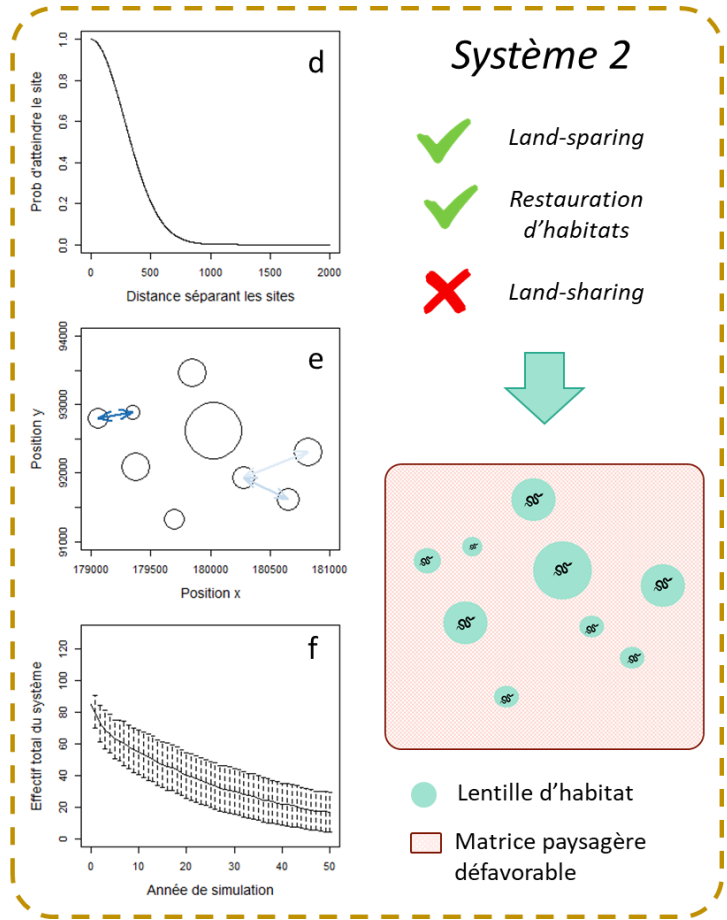
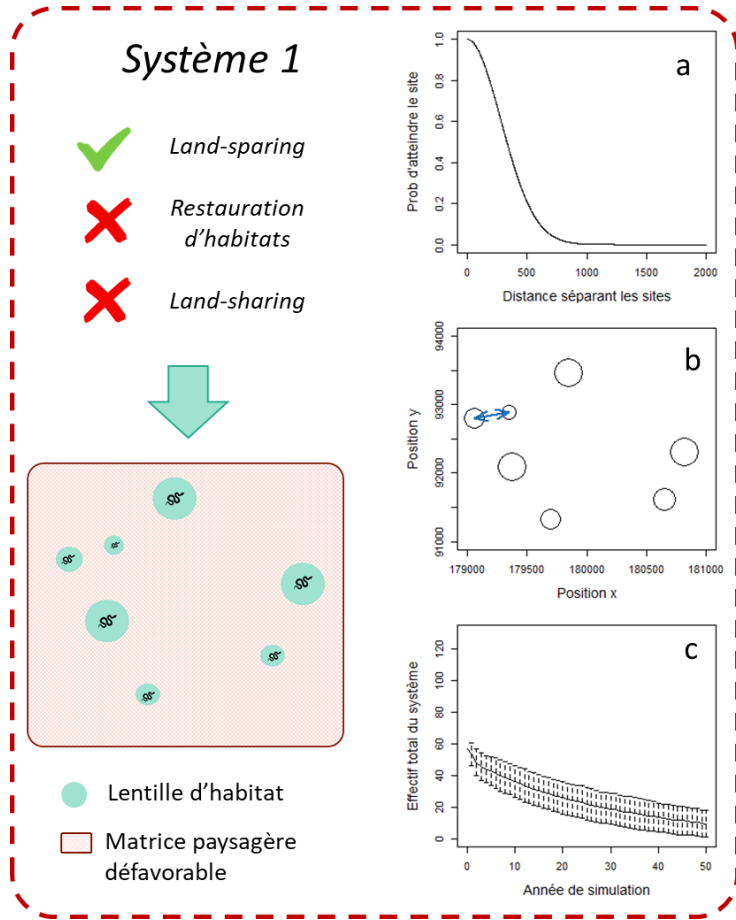
Dans notre **troisième système**, nous avons voulu simuler un paysage dans lequel les efforts de restauration d'habitats sont conservés, mais dans lequel un important effort est porté sur la matrice paysagère afin de la rendre plus favorable aux déplacements. Ce système reflète donc un paysage alliant la conservation et la restauration des zones cœurs d'habitats favorables (land-sparing) avec l'extensification et l'aménagement d'éléments éco-paysagers favorables tels que des haies, lisières étagées ou bandes refuges (land-sharing). Pour reproduire ce système, nous avons donc modifié l'équation de résistance au déplacement (Fig. 5.10g). Nous constatons rapidement que la perméabilité paysagère simulée permet d'accroître la probabilité que les migrants atteignent une zone cœur voisine, bien que cette probabilité reste dépendante de la distance entre deux zones cœurs (Fig. 5.10h). Cette métapopulation, bien que soumise à la même intensité de perturbations synchrones et asynchrones que les deux systèmes précédents, semble à l'équilibre et bien moins sensible aux perturbations (Fig. 5.10i).

Pour finir, nous avons voulu tester la résistance aux perturbations d'un **quatrième système**. Ce dernier système correspond à un paysage dans lequel d'importants efforts sont portés sur la perméabilité de la matrice paysagère, mais dans lequel aucune restauration d'habitat n'a été effectuée. Ce dernier système nous permet de déterminer si les efforts portés uniquement sur la matrice paysagère permettent de soutenir le réseau de métapopulation en l'absence de travaux de restauration. Nous avons donc conservé l'équation de résistance au déplacement employée pour notre troisième système (Fig. 5.10j) mais exclu les zones cœurs restaurées à partir de notre deuxième système. Nous constatons que les possibilités de migrations d'individus entre zones cœurs sont réduites, mais restent présentes

grâce à la perméabilité paysagère (Fig. 5.10k). Ce quatrième système paysager, bien que supportant moins d'individus au total, permet l'établissement d'une métapopulation stable peu sensible aux perturbations synchrones et asynchrones imposées (Fig. 5.10l).

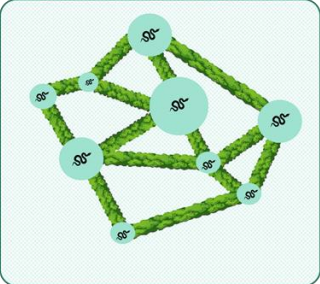
De tels outils, bien que basés sur une approche théorique, permettent de rapidement visualiser les conséquences d'une stratégie de conservation basée exclusivement sur le land-sparing et omettant l'intégration d'une matrice paysagère perméable. En effet, la matrice paysagère permet de faciliter les déplacements (ici migration d'individus) au sein du paysage agricole et entre les reliquats d'habitats naturels, rendant l'ensemble de la métapopulation plus résistante aux forces d'extinction imposées par les diverses perturbations locales et globales (Hastings and Harrison, 1994). Les stratégies de conservation modernes doivent donc impérativement intégrer une importante notion multi-échelles afin de favoriser la qualité des habitats (échelles micro et méso), mais également accroître la perméabilité paysagère. Les quatre systèmes paysagers reproduits et exposés aux mêmes perturbations nous permettent également d'affirmer que les efforts de conservation ne peuvent en aucun cas se contenter de la restauration de zones cœurs (land-sparing) sans considérer la matrice paysagère et les déplacements d'individus au sein de celle-ci (land-sharing). À l'échelle locale, la structure de la végétation et la qualité des microhabitats apparaissent comme des paramètres importants pour réduire les contraintes liées aux déplacements (journaliers, saisonniers ou migratoires), à la prédation ou encore à la recherche de nourriture, tout en permettant l'exploitation des ressources thermiques/hydriques. En complément, une réflexion à plus large échelle géographique est importante pour assurer la présence de zones cœurs d'habitats maintenus favorables dans une matrice paysagère perméable.



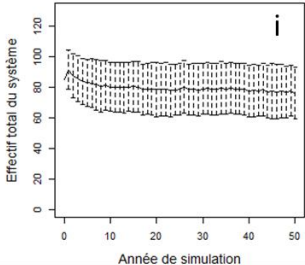
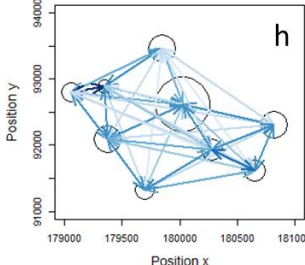
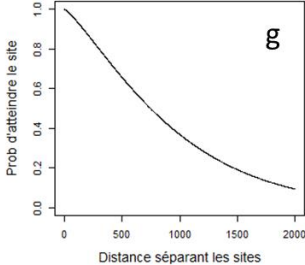


### Système 3

- ✓ Land-sparing
- ✓ Restauration d'habitats
- ✓ Land-sharing

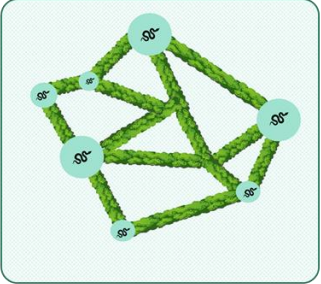


- Lentille d'habitat
- Matrice paysagère favorable

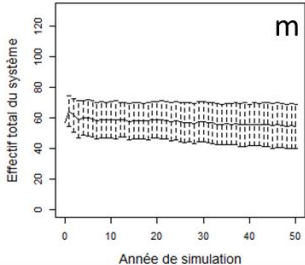
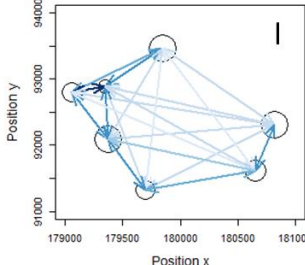
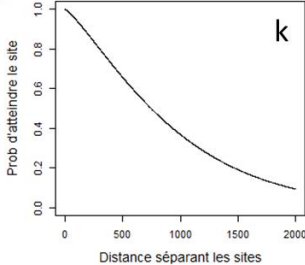


### Système 4

- ✓ Land-sparing
- ✗ Restauration d'habitats
- ✓ Land-sharing



- Lentille d'habitat
- Matrice paysagère favorable



**Figure 5.10** Résultats du modèle de simulation d'évolution pour quatre systèmes de populations soumises à des perturbations synchrones et asynchrones identiques. Chaque système permet de reproduire une configuration paysagère et une stratégie de conservation définie. (Système 1) correspond à un système de populations composé de 7 zones cœurs séparées par une matrice paysagère peu favorable au déplacement. (Système 2) correspond à un système de populations composé de neuf populations dans une matrice paysagère peu favorable au déplacement. (Système 3) correspond au système 2 dans lequel la matrice paysagère est rendue plus favorable au déplacement entre populations. (Système 4) correspond au système 1 dans lequel la matrice paysagère est rendue plus favorable au déplacement entre populations. (a, d, g, k) correspondent à l'évolution de la probabilité pour chaque individu migrant d'atteindre les populations voisines en fonction du paramètre de distance. (b, e, h, l) représentent la capacité d'accueil de chaque site la première année de simulation et les possibles déplacements entre populations selon les paramètres de perméabilité paysagère. (c, f, i, m) représentent l'évolution théorique de chaque système pour une période de 50 ans. Dans la représentation schématique des systèmes 3 et 4, les haies représentent des aménagements réalisés afin de rendre la matrice paysagère plus favorable.



### ***3.5. Proposition d'objectifs stratégiques pour la conservation de la vipère péliade en Wallonie***

Dans les points ci-dessus, nous avons introduit les grands concepts théoriques qui visent à améliorer le statut de conservation de la vipère péliade au travers de l'implémentation de land-sparing et de land-sharing au sein des paysages agricoles/sylvicoles. Cependant, il est maintenant important de proposer des objectifs stratégiques concrets pour les populations de vipères présentes en Wallonie. À court et moyen termes (d'ici 2030-2040), un objectif réalisable serait de restaurer des populations viables au sein des sites majeurs actuellement occupés par l'espèce. Dans ce dernier point, nous allons donc nous pencher sur les possibilités concrètes d'actions pour la conservation de cette espèce en Wallonie au travers de cinq objectifs stratégiques.

Premièrement, il est essentiel de rédiger et de mettre en place des **plans de gestions en accord avec les exigences écologiques de l'espèce**. En Wallonie, de nombreuses populations subsistent exclusivement dans des habitats gérés manuellement par les herpétologues locaux. Ces sites font l'objet d'une gestion différenciée et de nombreux abris (tas de bois, retraits de lisières, bandes refuges...) sont mis en place manuellement. La généralisation de tels abris sur l'ensemble des sites occupés ou adjacents est une priorité. Une gestion manuelle et principalement bénévole peut facilement être mise en place localement pour de petits espaces, mais devient inconcevable pour les sites de plus grande taille. De plus, ce type de gestion bénévole reste dépendante de la volonté individuelle et du nombre de personnes faisant partie des chantiers de gestion. Afin d'assurer la viabilité des populations de vipères, il est essentiel de garantir une gestion récurrente des lentilles d'habitats occupés, notamment en prévoyant le recours en priorité à une gestion mécanique et périodique de la végétation par des ouvriers qualifiés et formés. Si la gestion mécanique n'est pas possible, une gestion par pâturage extrêmement extensif peut être envisagé en second plan. Les plans de gestions doivent rester souples pour répondre à l'évolution de la végétation et être rédigés en concertation étroite avec des herpétologues professionnels afin d'éviter une gestion inadéquate des habitats. Au sein des espaces dans lesquels nous n'avons pas la main mise sur la gestion (bords de routes, voies ferrées), l'établissement de conventions de gestion différenciée doit être envisagé une fois les zones sensibles identifiées. Pour finir, au sein des espaces protégés (réserves naturelles), la conservation de la vipère doit clairement constituer

un des objectifs principaux du plan de gestion mis en place sur les sites occupés (ou zones proches).

Deuxièmement, il est essentiel d'**augmenter la taille des lentilles d'habitats occupés** et de restaurer des habitats de bonne qualité afin d'accroître la capacité d'accueil des zones cœurs. Au vu de la dynamique de la population présente dans les Hautes Fagnes, la disponibilité en habitats favorable semble être un facteur clé. Il est donc important de maintenir les efforts de démarchage dans les propriétés privées avoisinant les sites occupés. La maîtrise foncière des parcelles reste en effet un facteur facilitant la gestion des habitats pour la vipère péliade et permettant de garantir cette gestion dans le temps. La restauration des parcelles nouvellement acquises et la mise en place de plans de gestions adéquats permettraient donc d'augmenter la capacité d'accueil des lentilles d'habitats.

Troisièmement, d'importants efforts visant à **accroître la connectivité paysagère entre des populations proches** peuvent être réalisés. C'est notamment le cas pour certaines petites populations de Famenne qui sont actuellement complètement isolées par une matrice paysagère défavorable, mais distantes de seulement quelques kilomètres. C'est sur ces populations géographiquement proches que les principaux efforts de reconnexion doivent être menés en priorité. Ainsi, en concertation avec les conseillers environnementaux (ex. Natagriwal en Wallonie), la mise en place d'aménagements stratégiques peut être proposée aux divers exploitants agricoles ou gestionnaires d'espaces naturels (ex. Département Nature et Forêts). Ces aménagements stratégiques peuvent prendre diverses formes, telles que des bandes refuges, des zones de friches ou des haies et lisières étagées bien exposées. Certains de ces éléments éco-paysagers peuvent notamment faire l'objet de subsides qui doivent être mis en avant pour encourager les exploitants agricoles/sylvicoles à la mise en place de ces éléments. L'emplacement et l'orientation de ces aménagements doivent être optimisés pour augmenter les déplacements d'individus entre les lentilles d'habitats favorables les plus proches. La restauration d'habitats intermédiaires et actuellement inoccupés est également à encourager afin de recréer des populations intermédiaires ou des sites qui peuvent être temporairement exploités. L'étude des diverses possibilités se fait cependant généralement au cas par cas suite aux contraintes spécifiques du terrain (maîtrise foncière, topographie, volonté de certains exploitants...).

Ensuite, les **efforts d'introduction** actuellement en cours doivent être maintenus et faire l'objet de suivis dans le temps afin d'évaluer leur succès. Ces actes d'introduction doivent bien évidemment se cantonner aux souches génétiques indigènes, tout en portant une attention particulière à la diversité génétique des individus présents au sein de l'élevage. L'évaluation du succès de ces actes d'introduction pourrait s'avérer très riche en expérience. Au-delà de l'introduction d'individus au sein de sites qui ne sont pas occupés, des actes de renforcement doivent être envisagés au sein de populations au bord de l'extinction. Cependant, ces actes de renforcement ne peuvent être réalisés qu'au sein de sites préalablement restaurés et dans lesquels la capacité d'accueil est suffisante. En outre, une nouvelle session d'échantillonnage visant à quantifier la diversité génétique des individus présents au sein du site d'élevage, mais également au sein des stations occupées par l'espèce, permettrait d'évaluer les populations qui présentent une diversité génétique critique. Le cas échéant, des actes de translocations de mâles géniteurs pourraient être envisagés afin de booster la diversité génétique des populations.

Enfin, la **sensibilisation** du grand public, mais également des gestionnaires d'espaces naturels, agricoles et/ou sylvicoles ainsi que des conseillers environnementaux reste indispensable. En effet, la destruction volontaire d'individus de vipère est aujourd'hui rare, mais la dégradation/destruction involontaire des habitats reste un facteur de déclin important.

## 4. Conclusion

En Europe occidentale, les reptiles font aujourd'hui face à de nombreuses menaces présentant diverses échelles d'influence. Au travers de cette thèse, et d'une approche multi-échelle, nous apportons une meilleure compréhension des mécanismes impactant ces ectothermes. Nos travaux ont ainsi pu mettre en évidence l'importance de la complexité structurelle de la végétation à l'échelle micro afin de promouvoir la disponibilité en microhabitats favorables aux reptiles. Ces microhabitats s'avèrent d'une importance capitale pour la modulation de la pression de prédation et la création d'un gradient de conditions abiotiques (thermiques/hydriques) directement exploitables dans un environnement proche. Nos travaux mettent également en évidence l'importance du contexte global dans lequel les populations évoluent, avec un impact significatif des variables présentant une échelle d'influence méso, telles que la diversité et la disponibilité en habitats favorables. Pris dans leur ensemble, ces résultats démontrent l'importance du développement d'une stratégie de conservation intégrant diverses échelles spatiales.

Afin de rédiger une stratégie de conservation des reptiles cohérente et adaptée au contexte du XXI<sup>ème</sup> siècle, nous proposons de refondre le caractère dichotomique du concept du land-sharing/land-sparing. En effet, il est aujourd'hui nécessaire de maintenir les efforts de conservation des espaces semi-naturels favorables aux reptiles au sein des paysages modernes. Cependant, une stratégie de conservation uniquement basée sur le land-sparing est vouée à l'échec si la matrice paysagère reste totalement imperméable aux déplacements. Nous suggérons donc d'implémenter le concept du land-sparing par des éléments favorisant la perméabilité paysagère au travers d'une importante extensification des pratiques et d'aménagements spécifiques au sein de paysages agro-écologiques. Nous proposons donc d'orienter les stratégies de conservation vers la préservation des éléments paysagers ouverts/semi-ouverts favorables aux reptiles, tout en agrémentant les paysages modernes de haies, lisières étagées, bandes refuges, etc. Au sein des éléments paysagers favorisant le land-sharing, une attention particulière doit être apportée à l'hétérogénéité structurelle de la végétation afin de permettre le développement de conditions biotiques et abiotiques favorables aux espèces de reptiles.





# Références

---





- Agrawal, A.A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A.E., Cáceres, C., Doak, D.F., Post, E., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G., Werner, E., 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 145–152. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[145:FKGIPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[145:FKGIPA]2.0.CO;2)
- Akcakaya, H.R., Sjögren-Gulve, P., 2000. Population Viability Analyses in Conservation Planning: An Overview. USA. — Per Sjögren-Gulve 11733. <https://doi.org/10.2307/20113245>
- Akcali, C.K., Adán Pérez-Mendoza, H., Salazar-Valenzuela, D., Kikuchi, D.W., Guayasamin, J.M., Pfennig, D.W., 2019. Evaluating the utility of camera traps in field studies of predation. *PeerJ* 7, e6487. <https://doi.org/10.7717/peerj.6487>
- Alexander, N., Massei, G., Wint, W., 2016. The European Distribution of *Sus Scrofa*. Model Outputs from the Project Described within the Poster – Where are All the Boars? An Attempt to Gain a Continental Perspective. *Open Health Data* 4, 1–6. <https://doi.org/10.5334/ohd.24>
- Allen, W.L., Baddeley, R., Scott-Samuel, N.E., Cuthill, I.C., 2013. The evolution and function of pattern diversity in snakes. *Behavioral Ecology* 24, 1237–1250. <https://doi.org/10.1093/beheco/art058>
- Almond, R.E.A., Grooten, M., 2022. Living Planet Report 2022 – Building a naturepositive society. WWF, Glant, Switzerland.
- Alzate, A., Onstein, R.E., 2022. Understanding the relationship between dispersal and range size. *Ecology Letters* 25, 2303–2323. <https://doi.org/10.1111/ele.14089>
- Amarasekare, P., Nisbet, R.M., 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *Am Nat* 158, 572–584. <https://doi.org/10.1086/323586>
- Amiard-Triquet, C., Amiard, J.-C., Rainbow, P.S., 2012. Ecological Biomarkers: Indicators of Ecotoxicological Effects. CRC Press.

- Anderson, L., Burgin, S., 2008. Patterns of bird predation on reptiles in small woodland remnant edges in peri-urban north-western Sydney, Australia. *Landscape Ecol* 23, 1039–1047. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9252-5>
- Andersson, M., Krockenberger, A., Schwarzkopf, L., 2010. Experimental manipulation reveals the importance of refuge habitat temperature selected by lizards. *Austral Ecology* 35, 294–299. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02035.x>
- Andersson, S., 2003. Hibernation, habitat and seasonal activity in the adder, *Vipera berus*, north of the Arctic Circle in Sweden. *Amphib Reptilia* 24, 449–457. <https://doi.org/10.1163/156853803322763918>
- Andrén, C., 1985. Risk of predation in male and female adders, *Vipera berus* (Linné). *Amphibia-Reptilia* 6, 203–206. <https://doi.org/10.1163/156853885X00100>
- Araújo, M.B., Rahbek, C., 2006. How Does Climate Change Affect Biodiversity? *Science* 313, 1396–1397. <https://doi.org/10.1126/science.1131758>
- Arbeiter, S., Franke, E., 2018. Predation risk of artificial ground nests in managed floodplain meadows. *Acta Oecologica* 86, 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.11.012>
- Armstrong McKay, D.I., Staal, A., Abrams, J.F., Winkelmann, R., Sakschewski, B., Loriani, S., Fetzer, I., Cornell, S.E., Rockström, J., Lenton, T.M., 2022. Exceeding 1.5°C global warming could trigger multiple climate tipping points. *Science* 377, eabn7950. <https://doi.org/10.1126/science.abn7950>
- Arrhenius, O., 1921. Species and Area. *Journal of Ecology* 9, 95–99. <https://doi.org/10.2307/2255763>
- Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., 2011. Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region. *Int. J. Climatol.* n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/joc.2428>
- Azor, J.S., Santos, X., Pleguezuelos, J.M., 2015. Conifer-plantation thinning restores reptile biodiversity in Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management* 354, 185–189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.020>

- Băncilă, R.I., Lattuada, M., Sillero, N., 2023. Distribution of amphibians and reptiles in agricultural landscape across Europe. *Landsc Ecol*. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01583-w>
- Barbosa, P., Castellanos, I., 2005. *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, USA.
- Bart, J., 2005. Monitoring the abundance of bird populations. *The Auk* 122, 15–25.
- Bartlett, L.J., Newbold, T., Purves, D.W., Tittensor, D.P., Harfoot, M.B.J., 2016. Synergistic impacts of habitat loss and fragmentation on model ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 20161027. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1027>
- Basu, N., Scheuhammer, A.M., Bursian, S.J., Elliott, J., Rouvinen-Watt, K., Chan, H.M., 2007. Mink as a sentinel species in environmental health. *Environmental Research* 103, 130–144. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2006.04.005>
- Bateman, P.W., Fleming, P.A., Wolfe, A.K., 2017. A different kind of ecological modelling: the use of clay model organisms to explore predator-prey interactions in vertebrates. *J Zool* 301, 251–262. <https://doi.org/10.1111/jzo.12415>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., 2013. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 (Version 1.0-5). R package.[Available online at <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>].
- Bauwens, D., Claus, K., 2019a. Seasonal variation of mortality, detectability, and body condition in a population of the adder (*Vipera berus*). *Ecology and Evolution* 9, 5821–5834. <https://doi.org/10.1002/ece3.5166>
- Bauwens, D., Claus, K., 2019b. Intermittent reproduction, mortality patterns and lifetime breeding frequency of females in a population of the adder (*Vipera berus*). *PeerJ* 7, e6912. <https://doi.org/10.7717/peerj.6912>
- Bauwens, D., Claus, K., 2018. Do newborn adders suffer mass mortality or do they venture into a collective hide-and-seek game? *Biological Journal of the Linnean Society* 124, 99–112. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly023>

- Bauwens, D., Thoen, C., 1981. Escape Tactics and Vulnerability to Predation Associated with Reproduction in the Lizard *Lacerta vivipara*. The Journal of Animal Ecology 50, 733. <https://doi.org/10.2307/4133>
- Beauchamp, D., Johnson, B., Wahl, D., 2007. Predator-Prey Interactions, in: Analysis and Interpretation of Freshwater Fisheries Data. American Fisheries Society, pp. 765–842.
- Beltrán-Beck, B., García, F.J., Gortázar, C., 2012. Raccoons in Europe: disease hazards due to the establishment of an invasive species. Eur J Wildl Res 58, 5–15. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0600-4>
- Benítez-López, A., Viñuela, J., Mougeot, F., García, J.T., 2017. A multi-scale approach for identifying conservation needs of two threatened sympatric steppe birds. Biodivers Conserv 26, 63–83. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1222-7>
- Betts, M.G., Gutiérrez Illán, J., Yang, Z., Shirley, S.M., Thomas, C.D., 2019. Synergistic Effects of Climate and Land-Cover Change on Long-Term Bird Population Trends of the Western USA: A Test of Modeled Predictions. Front. Ecol. Evol. 7, 186. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00186>
- Bezić, H., Mance, D., Balaž, D., 2022. Panel Evidence from EU Countries on CO2 Emission Indicators during the Fourth Industrial Revolution. Sustainability 14, 12554. <https://doi.org/10.3390/su141912554>
- Bhattraï, S., Karki, U., Poudel, S., Paneru, B., Ellis, N., 2020. Maintenance of non-timber plants at low heights increased the solar radiation influx and understory vegetation biomass in woodlands. Global J. Ag. Allied Sc. 2, 18–24. <https://doi.org/10.35251/gjaas.2020.003>
- Biaggini, M., Corti, C., 2015. Reptile assemblages across agricultural landscapes: where does biodiversity hide? Anim. Biodiv. Conserv. 38, 163–174. <https://doi.org/10.32800/abc.2015.38.0163>
- Blake, J.G., Karr, J.R., 1984. Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus small forests. Biological Conservation 30, 173–187. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90065-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90065-X)

- Błażejczyk-Majka, L., Kala, R., Maciejewski, K., 2012. Productivity and efficiency of large and small field crop farms and mixed farms of the old and new EU regions. *Agric. Econ. - Czech* 58, 61–71. <https://doi.org/10.17221/48/2011-AGRICECON>
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J., 2002. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos* 97, 59–68. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970106.x>
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J., 2001. Habitat use by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) in fragmented forests. *Ecology* 82, 15.
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bowles, P., Chanson, J., Cox, N., Hammerson, G., Hoffmann, M., Livingstone, S.R., Ram, M., Rhodin, A.G.J., Stuart, S.N., van Dijk, P.P., Young, B.E., Afuang, L.E., Aghasyan, A., García, A., Aguilar, C., Ajtic, R., Akarsu, F., Alencar, L.R.V., Allison, A., Ananjeva, N., Anderson, S., Andrés, C., Ariano-Sánchez, D., Arredondo, J.C., Auliya, M., Austin, C.C., Avci, A., Baker, P.J., Barreto-Lima, A.F., Barrio-Amorós, C.L., Basu, D., Bates, M.F., Batistella, A., Bauer, A., Bennett, D., Böhme, W., Broadley, D., Brown, R., Burgess, J., Captain, A., Carreira, S., Castañeda, M. del R., Castro, F., Catenazzi, A., Cedeño-Vázquez, J.R., Chapple, D.G., Cheylan, M., Cisneros-Heredia, D.F., Cogalniceanu, D., Cogger, H., Corti, C., Costa, G.C., Couper, P.J., Courtney, T., Crnobrnja-Isailovic, J., Crochet, P.-A., Crother, B., Cruz, F., Daltry, J.C., Daniels, R.J.R., Das, I., de Silva, A., Diesmos, A.C., Dirksen, L., Doan, T.M., Dodd, C.K., Doody, J.S., Dorcas, M.E., Duarte de Barros Filho, J., Egan, V.T., El Mouden, E.H., Embert, D., Espinoza, R.E., Fallabrino, A., Feng, X., Feng, Z.-J., Fitzgerald, L., Flores-Villela, O., França, F.G.R., Frost, D., Gadsden, H., Gamble, T., Ganesh, S.R., Garcia, M.A., García-Pérez, J.E., Gatus, J., Gaulke, M., Geniez, P., Georges, A., Gerlach, J., Goldberg, S., Gonzalez, J.-C.T., Gower, D.J., Grant, T., Greenbaum, E., Grieco, C., Guo, P., Hamilton, A.M., Hare, K., Hedges, S.B., Heideman, N., Hilton-Taylor, C., Hitchmough, R., Hollingsworth, B., Hutchinson, M., Ineich, I., Iverson, J., Jaksic, F.M., Jenkins, R., Joger, U., Jose, R., Kaska, Y., Kaya, U., Keogh, J.S., Köhler, G., Kuchling, G., Kumlutaş, Y., Kwet, A., La Marca, E., Lamar, W., Lane, A., Lardner, B., Latta, C., Latta, G., Lau, M., Lavin, P., Lawson, D., LeBreton, M., Lehr, E., Limpus, D., Lipczynski, N., Lobo, A.S., López-Luna, M.A., Luiselli, L., Lukoschek, V., Lundberg, M., Lymberakis, P., Macey, R., Magnusson, W.E., Mahler, D.L.,

Malhotra, A., Mariaux, J., Maritz, B., Marques, O.A.V., Márquez, R., Martins, M., Masterson, G., Mateo, J.A., Mathew, R., Mathews, N., Mayer, G., McCranie, J.R., Measey, G.J., Mendoza-Quijano, F., Menegon, M., Métrailler, S., Milton, D.A., Montgomery, C., Morato, S.A.A., Mott, T., Muñoz-Alonso, A., Murphy, J., Nguyen, T.Q., Nilson, G., Nogueira, C., Núñez, H., Orlov, N., Ota, H., Ottenwalder, J., Papenfuss, T., Pasachnik, S., Passos, P., Pauwels, O.S.G., Pérez-Buitrago, N., Pérez-Mellado, V., Pianka, E.R., Pleguezuelos, J., Pollock, C., Ponce-Campos, P., Powell, R., Pupin, F., Quintero Díaz, G.E., Radder, R., Ramer, J., Rasmussen, A.R., Raxworthy, C., Reynolds, R., Richman, N., Rico, E.L., Riservato, E., Rivas, G., da Rocha, P.L.B., Rödel, M.-O., Rodríguez Schettino, L., Roosenburg, W.M., Ross, J.P., Sadek, R., Sanders, K., Santos-Barrera, G., Schleich, H.H., Schmidt, B.R., Schmitz, A., Sharifi, M., Shea, G., Shi, H.-T., Shine, R., Sindaco, R., Slimani, T., Somaweera, R., Spawls, S., Stafford, P., Stuebing, R., Sweet, S., Sy, E., Temple, H.J., Tognelli, M.F., Tolley, K., Tolson, P.J., Tuniyev, B., Tuniyev, S., Üzümlü, N., van Buurt, G., Van Sluys, M., Velasco, A., Vences, M., Veselý, M., Vinke, S., Vinke, T., Vogel, G., Vogrin, M., Vogt, R.C., Wearn, O.R., Werner, Y.L., Whiting, M.J., Wiewandt, T., Wilkinson, J., Wilson, B., Wren, S., Zamin, T., Zhou, K., Zug, G., 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157, 372–385. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.015>

Boissinot, A., Besnard, A., Lourdais, O., 2019. Amphibian diversity in farmlands: Combined influences of breeding-site and landscape attributes in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 269, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.09.016>

Bonnet, X., Bradshaw, D., Shine, R., 1998. Capital versus Income Breeding: An Ectothermic Perspective. *Oikos* 83, 333–342. <https://doi.org/10.2307/3546846>

Boughhey, K.L., Lake, I.R., Haysom, K.A., Dolman, P.M., 2011. Improving the biodiversity benefits of hedgerows: How physical characteristics and the proximity of foraging habitat affect the use of linear features by bats. *Biological Conservation* 144, 1790–1798. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.017>

- Bouma, J., Varallyay, G., Batjes, N.H., 1998. Principal land use changes anticipated in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 67, 103–119. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00109-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00109-6)
- Bourgeois, L., Demotes-Mainard, M., 2000. Les cinquante ans qui ont changé l'agriculture française. *Économie rurale* 255, 14–20. <https://doi.org/10.3406/ecoru.2000.5151>
- Boyle, M.J.W., Bishop, T.R., Luke, S.H., van Breugel, M., Evans, T.A., Pfeifer, M., Fayle, T.M., Hardwick, S.R., Lane-Shaw, R.I., Yusah, K.M., Ashford, I.C.R., Ashford, O.S., Garnett, E., Turner, E.C., Wilkinson, C.L., Chung, A.Y.C., Ewers, R.M., 2021. Localised climate change defines ant communities in human-modified tropical landscapes. *Functional Ecology* 35, 1094–1108. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13737>
- Bradley, H.S., Craig, M.D., Cross, A.T., Tomlinson, S., Bamford, M.J., Bateman, P.W., 2022. Revealing microhabitat requirements of an endangered specialist lizard with LiDAR. *Sci Rep* 12, 5193. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08524-2>
- Brambor, T., Clark, W.R., Golder, M., 2006. Understanding interaction models: improving empirical analyses. *Polit. anal.* 14, 63–82. <https://doi.org/10.1093/pan/mpi014>
- Brickner-Braun, I., Geffen, E., Yom-Tov, Y., 2007. The Domestic Cat as a Predator of Israeli Wildlife. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 53, 129–142. <https://doi.org/10.1560/IJEE.53.2.129>
- Brook, B., Sodhi, N., Bradshaw, C., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G. a. B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L., 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313, 58–61. <https://doi.org/10.1126/science.1127609>
- Brusch, G.A., Le Galliard, J.-F., Viton, R., Gavira, R.S.B., Clobert, J., Lourdaï, O., 2023. Reproducing in a changing world: combined effects of thermal conditions by

- day and night and of water constraints during pregnancy in a cold-adapted ectotherm. *Oikos* 2023, e09536. <https://doi.org/10.1111/oik.09536>
- Bunnell, F.L., Huggard, D.J., 1999. Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management* 115, 113–126. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00392-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00392-2)
- Burgess, S., 2019. Deciphering mass extinction triggers. *Science* 363, 815–816. <https://doi.org/10.1126/science.aaw0473>
- Burgman, M.A., Ferson, S., Akçakaya, H.R., 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Springer Science & Business Media.
- Burraco, P., Orizaola, G., Monaghan, P., Metcalfe, N.B., 2020. Climate change and ageing in ectotherms. *Global Change Biology* 26, 5371–5381. <https://doi.org/10.1111/gcb.15305>
- Butchart, S.H.M., Stattersfield, A.J., Baillie, J., Bennun, L.A., Stuart, S.N., Akçakaya, H.R., Hilton-Taylor, C., Mace, G.M., 2005. Using Red List Indices to measure progress towards the 2010 target and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. B* 360, 255–268. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1583>
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Hernández Morcillo, M., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328, 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Cafaro, P., Hansson, P., Götmark, F., 2022. Overpopulation is a major cause of biodiversity loss and smaller human populations are necessary to preserve what is left. *Biological Conservation* 272, 109646. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109646>



- Carretero, M.A., Lopes, E.P., Vasconcelos, R., 2016. An ecophysiological background for biogeographic patterns of two island lizards? *Sci Nat* 103, 97. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1422-8>
- Casas, J., De Salvo, B., 2018. Editorial overview: Plenty of bugs at the bottom. *Curr Opin Insect Sci* 30, vi–vii. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.10.008>
- Castilla, A.M., Bauwens, D., 1991. Thermal biology, microhabitat selection, and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Oecologia* 85, 366–374. <https://doi.org/10.1007/BF00320612>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chalfoun, A.D., Thompson, F.R., Ratnaswamy, M.J., 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16, 306–318. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00308.x>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosofske, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F., 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology: Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49, 288–297. <https://doi.org/10.2307/1313612>
- Ciliberti, A., Berny, P., Delignette-Muller, M.-L., De Buffrénil, V., 2011. The Nile monitor (*Varanus niloticus*; Squamata: Varanidae) as a sentinel species for lead and cadmium contamination in sub-Saharan wetlands. *Science of The Total Environment* 409, 4735–4745. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.07.028>
- Clavero, M., Brotons, L., Pons, P., Sol, D., 2009. Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biological Conservation* 142, 2043–2049. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.034>

- Cleland, J., 2013. World Population Growth; Past, Present and Future. *Environ Resource Econ* 55, 543–554. <https://doi.org/10.1007/s10640-013-9675-6>
- Coombs, G., 2016. Quantifying predation pressure and the protective role of sheltered basking sites for small snakes in South Africa. *Phyllomedusa* 15, 155. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v15i2p155-162>
- Cordier, J.M., Aguilar, R., Lescano, J.N., Leynaud, G.C., Bonino, A., Miloch, D., Loyola, R., Nori, J., 2021. A global assessment of amphibian and reptile responses to land-use changes. *Biological Conservation* 253, 108863. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108863>
- Cosentino, B.J., Schooley, R.L., Phillips, C.A., 2011. Connectivity of agroecosystems: dispersal costs can vary among crops. *Landscape Ecol* 26, 371–379. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9563-1>
- Courtillot, V., Courtillot, Vincent, 2002. *Evolutionary Catastrophes: The Science of Mass Extinction*. Cambridge University Press.
- Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews* 97, 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>
- Cox, N., Young, B.E., Bowles, P., Fernandez, M., Marin, J., Rapacciuolo, G., Böhm, M., Brooks, T.M., Hedges, S.B., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Jenkins, R.K.B., Tognelli, M.F., Alexander, G.J., Allison, A., Ananjeva, N.B., Auliya, M., Avila, L.J., Chapple, D.G., Cisneros-Heredia, D.F., Cogger, H.G., Colli, G.R., de Silva, A., Eisemberg, C.C., Els, J., Fong G., A., Grant, T.D., Hitchmough, R.A., Iskandar, D.T., Kidera, N., Martins, M., Meiri, S., Mitchell, N.J., Molur, S., Nogueira, C. de C., Ortiz, J.C., Penner, J., Rhodin, A.G.J., Rivas, G.A., Rödel, M.-O., Roll, U., Sanders, K.L., Santos-Barrera, G., Shea, G.M., Spawls, S., Stuart, B.L., Tolley, K.A., Trape, J.-F., Vidal, M.A., Wagner, P., Wallace, B.P., Xie, Y., 2022. A global reptile assessment highlights shared conservation needs of tetrapods. *Nature* 605, 285–290. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04664-7>

- Cox, N.A., Temple, H.J. (Eds.), 2009. European red list of reptiles. IUCN ; Office for Official Publications of the European Communities, [Gland, Switzerland] : Luxembourg.
- CrutzenWill Steffen, P.J., 2003. How Long Have We Been in the Anthropocene Era? *Climatic Change* 61, 251–257. <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000004708.74871.62>
- de Almeida Duarte, L.F., de Souza, C.A., Pereira, C.D.S., Pinheiro, M.A.A., 2017. Metal toxicity assessment by sentinel species of mangroves: In situ case study integrating chemical and biomarkers analyses. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 145, 367–376. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.07.051>
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B.R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M.B., Christiansen, D.M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klings, D.H., Koelemeijer, I.A., Lembrechts, J.J., Marrec, R., Meeussen, C., Ogée, J., Tyystjärvi, V., Vangansbeke, P., Hylander, K., 2021. Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Glob Change Biol* 27, 2279–2297. <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>
- De Vos, J.M., Joppa, L.N., Gittleman, J.L., Stephens, P.R., Pimm, S.L., 2015. Estimating the normal background rate of species extinction: Background Rate of Extinction. *Conservation Biology* 29, 452–462. <https://doi.org/10.1111/cobi.12380>
- Demez, F., 2013. Caractérisation génétique et conservation des populations de vipères péliades (*Vipera berus*) en Wallonie, et comparaison avec les populations suisses et françaises. Université de Liège.
- Dezetter, M., Dupoué, A., Le Galliard, J., Lourdais, O., 2022a. Additive effects of developmental acclimation and physiological syndromes on lifetime metabolic and water loss rates of a dry-skinned ectotherm. *Functional Ecology* 36, 432–445. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13951>
- Dezetter, M., Le Galliard, J.F., Guiller, G., Guillon, M., Leroux-Coyau, M., Meylan, S., Brischoux, F., Angelier, F., Lourdais, O., 2021. Water deprivation

compromises maternal physiology and reproductive success in a cold and wet adapted snake *Vipera berus*. *Conservation Physiology* 9, 1–14. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab071>

Dezetter, M., Le Galliard, J.-F., Leroux-Coyau, M., Brischoux, F., Angelier, F., Lourdais, O., 2022b. Two stressors are worse than one: combined heatwave and drought affect hydration state and glucocorticoid levels in a temperate ectotherm. *Journal of Experimental Biology* 225, jeb243777. <https://doi.org/10.1242/jeb.243777>

Dezetter, M., Le Galliard, J.-F., Lourdais, O., 2023. Behavioural hydroregulation protects against acute effects of drought in a dry-skinned ectotherm. *Oecologia* 201, 355–367. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05299-1>

Diaz, J.A., Carrascal, L.M., 1991. Regional Distribution of a Mediterranean Lizard: Influence of Habitat Cues and Prey Abundance. *Journal of Biogeography* 18, 291. <https://doi.org/10.2307/2845399>

Díaz, M., 2023. Dealing with global threats to biodiversity: A pressing but realistic challenge. *Front. Conserv. Sci.* 4, 1147470. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2023.1147470>

Dillon, M.E., Wang, G., Huey, R.B., 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467, 704–706. <https://doi.org/10.1038/nature09407>

Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J., 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biological Conservation* 85, 183–197. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00114-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00114-6)

Dondina, O., Kataoka, L., Orioli, V., Bani, L., 2016. How to manage hedgerows as effective ecological corridors for mammals: A two-species approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 231, 283–290. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.07.005>

Drent, R.H., Daan, S., 1980. The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. *Ardea* 38–90, 225–252. <https://doi.org/10.5253/arde.v68.p225>

- Duchesne, T., Graitson, É., 2022. Quel avenir pour les populations historiques de vipères péliades en Wallonie ? Tendances des populations wallonnes après 20 ans de suivi. *Echo des rainettes* 22, 3–7.
- Duchesne, T., Graitson, E., Lourdais, O., Ursenbacher, S., Dufrêne, M., 2022. Fine-scale vegetation complexity and habitat structure influence predation pressure on a declining snake. *Journal of Zoology* 318, 205–217. <https://doi.org/10.1111/jzo.13007>
- Duchesne, T., Rault, P.-A., Quistinic, P., Dufrêne, M., Lourdais, O., 2023. Combining forest exploitation and heathland biodiversity: Edges structure drives microclimates quality and reptile abundance in a coniferous plantation. *Forest Ecology and Management* 544, 121188. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121188>
- Dullinger, S., Dendoncker, N., Gattringer, A., Leitner, M., Mang, T., Moser, D., Mücher, C.A., Plutzer, C., Rounsevell, M., Willner, W., Zimmermann, N.E., Hülber, K., 2015. Modelling the effect of habitat fragmentation on climate-driven migration of European forest understorey plants. *Diversity and Distributions* 21, 1375–1387. <https://doi.org/10.1111/ddi.12370>
- Dupoué, A., Angelier, F., Brischoux, F., DeNardo, D.F., Trouvé, C., Parenteau, C., Lourdais, O., 2016. Water deprivation increases maternal corticosterone levels and enhances offspring growth in the snake *Vipera aspis*. *J Exp Biol* 219, 658–667. <https://doi.org/10.1242/jeb.132639>
- Dupoué, A., Angelier, F., Lourdais, O., Bonnet, X., Brischoux, F., 2014. Effect of water deprivation on baseline and stress-induced corticosterone levels in the Children’s python (*Antaresia childreni*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 168, 11–16. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.11.001>
- Dupoué, A., Angelier, F., Ribout, C., Meylan, S., Rozen-Rechels, D., Decencièrre, B., Agostini, S., Le Galliard, J.-F., 2020a. Chronic water restriction triggers sex-specific oxidative stress and telomere shortening in lizards. *Biol. Lett.* 16, 20190889. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0889>

- Dupoué, A., Blaimont, P., Rozen-Rechels, D., Richard, M., Meylan, S., Clobert, J., Miles, D.B., Martin, R., Decencièrre, B., Agostini, S., Le Galliard, J., 2020b. Water availability and temperature induce changes in oxidative status during pregnancy in a viviparous lizard. *Funct Ecol* 34, 475–485. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13481>
- Dupoué, A., Brischoux, F., Angelier, F., DeNardo, D.F., Wright, C.D., Lourdais, O., 2015a. Intergenerational trade-off for water may induce a mother–offspring conflict in favour of embryos in a viviparous snake. *Funct Ecol* 29, 414–422. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12349>
- Dupoué, A., Lourdais, O., 2014. Relative reproductive effort drives metabolic changes and maternal emaciation during pregnancy in a viviparous snake: Metabolic costs of pregnancy in vipers. *J Zool* 293, 49–56. <https://doi.org/10.1111/jzo.12116>
- Dupoué, A., Lourdais, O., Meylan, S., Brischoux, F., Angelier, F., Rozen-Rechels, D., Marcangeli, Y., Decencièrre, B., Agostini, S., Le Galliard, J., 2019. Some like it dry: Water restriction overrides heterogametic sex determination in two reptiles. *Ecol Evol* 9, 6524–6533. <https://doi.org/10.1002/ece3.5229>
- Dupoué, A., Stahlschmidt, Z.R., Michaud, B., Lourdais, O., 2015b. Physiological state influences evaporative water loss and microclimate preference in the snake *Vipera aspis*. *Physiology & Behavior* 144, 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.02.042>
- Edgar, P., Foster, J., Baker, J., 2010. Reptile habitat management handbook, Amphibian and Reptile Conservation. ed. Amphibian and Reptile Conservation, Bournemouth.
- Eglington, S.M., Pearce-Higgins, J.W., 2012. Disentangling the Relative Importance of Changes in Climate and Land-Use Intensity in Driving Recent Bird Population Trends. *PLoS ONE* 7, e30407. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030407>
- Ekroos, J., Ödman, A.M., Andersson, G.K.S., Birkhofer, K., Herbertsson, L., Klatt, B.K., Olsson, O., Olsson, P.A., Persson, A.S., Prentice, H.C., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2016. Sparing Land for Biodiversity at Multiple Spatial Scales. *Front. Ecol. Evol.* 3, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00145>

- Elmberg, J., Palmheden, L., Edelstam, C., Hagman, M., Kärvemo, S., 2024. Climate change-induced shifts in survival and size of the worlds' northernmost oviparous snake: A 68-year study. *PLoS ONE* 19, e0300363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0300363>
- Elzer, A.L., Pike, D.A., Webb, J.K., Hammill, K., Bradstock, R.A., Shine, R., 2013. Forest-fire regimes affect thermoregulatory opportunities for terrestrial ectotherms. *Austral Ecology* 38, 190–198. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02391.x>
- Fagúndez, J., 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Annals of Botany* 111, 151–172. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs257>
- Fahrig, L., 2017. Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., Eigenbrod, F., Ford, A.T., Harrison, S.P., Jaeger, J.A.G., Koper, N., Martin, A.E., Martin, J.-L., Metzger, J.P., Morrison, P., Rhodes, J.R., Saunders, D.A., Simberloff, D., Smith, A.C., Tischendorf, L., Vellend, M., Watling, J.I., 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes: Heterogeneity and biodiversity. *Ecology Letters* 14, 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

- Falaschi, M., Manenti, R., Thuiller, W., Ficetola, G.F., 2019. Continental-scale determinants of population trends in European amphibians and reptiles. *Global Change Biology* 25, 3504–3515. <https://doi.org/10.1111/gcb.14739>
- Falcucci, A., Maiorano, L., Boitani, L., 2007. Changes in land-use/land-cover patterns in Italy and their implications for biodiversity conservation. *Landscape Ecol* 22, 617–631. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9056-4>
- Farallo, V.R., Forstner, M.R.J., 2012. Predation and the maintenance of color polymorphism in a habitat specialist squamate. *PLoS ONE* 7, e30316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030316>
- Ferreira, A., Faria, R., 2021. Predation risk is a function of seasonality rather than habitat complexity in a tropical semi-arid forest. *Scientific Reports* 1–23. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-625459/v1>
- Ferreira, A.S., Peres, C.A., Bogoni, J.A., Cassano, C.R., 2018. Use of agroecosystem matrix habitats by mammalian carnivores (Carnivora): a global-scale analysis. *Mam Rev* 48, 312–327. <https://doi.org/10.1111/mam.12137>
- Ficetola, G.F., Romano, A., Salvidio, S., Sindaco, R., 2018. Optimizing monitoring schemes to detect trends in abundance over broad scales. *Anim Conserv* 21, 221–231. <https://doi.org/10.1111/acv.12356>
- Fichefet, V., Branquart, E., Claessens, H., Delescaille, L.-M., Dufrêne, M., Graitson, É., Paquet, J.-Y., Wibail, L., 2011. Milieux ouverts forestiers, lisières et biodiversité. De la théorie à la pratique., Faune-Flore-Habitats. Service public de Wallonie - DEMNA, Gembloux.
- François, D., Ursenbacher, S., Boissinot, A., Ysnel, F., Lourdais, O., 2021. Isolation-by-distance and male-biased dispersal at a fine spatial scale: a study of the common European adder (*Vipera berus*) in a rural landscape. *Conserv Genet* 22, 823–837. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01365-y>
- Frantz, A.C., Cyriacks, P., Schley, L., 2005. Spatial behaviour of a female raccoon (*Procyon lotor*) at the edge of the species' European distribution range. *Eur J Wildl Res* 51, 126–130. <https://doi.org/10.1007/s10344-005-0091-2>



- Fuhlendorf, S.D., Woodward, A.J.W., Jr, D.M.L., 2002. Multi-scale effects of habitat loss and fragmentation on lesser prairie-chicken populations of the US Southern Great Plains. *Landscape Ecology* 17, 617–628.
- Gardner, E., Julian, A., Monk, C., Baker, J., 2019. Make the Adder Count: population trends from a citizen science survey of UK adders. *HJ* 57–70. <https://doi.org/10.33256/hj29.1.5770>
- George, A.D., Connette, G.M., Thompson, F.R., Faaborg, J., 2017. Resource selection by an ectothermic predator in a dynamic thermal landscape. *Ecol Evol* 7, 9557–9566. <https://doi.org/10.1002/ece3.3440>
- Gibbons, J.W., Scott, D.E., Ryan, T.J., Buhlmann, K.A., Tuberville, T.D., Metts, B.S., Greene, J.L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S., Winne, C.T., 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience* 50, 653. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0653:TGDORD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0653:TGDORD]2.0.CO;2)
- Gonzalez, A., Germain, R.M., Srivastava, D.S., Filotas, E., Dee, L.E., Gravel, D., Thompson, P.L., Isbell, F., Wang, S., Kéfi, S., Montoya, J., Zelnik, Y.R., Loreau, M., 2020. Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. *Ecology Letters* 23, 757–776. <https://doi.org/10.1111/ele.13456>
- Gorini, L., Linnell, J.D.C., May, R., Panzacchi, M., Boitani, L., Odden, M., Nilsen, Erlend.B., 2012. Habitat heterogeneity and mammalian predator-prey interactions: Predator-prey interactions in a spatial world. *Mammal Review* 42, 55–77. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00189.x>
- Gotceitas, V., Colgan, P., 1989. Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia* 80, 158–166. <https://doi.org/10.1007/BF00380145>
- Graitson, É., 2008. Éco-éthologie d'une population de vipères péliades (*Vipera b. berus* L.) dans une région de bocage du sud-ouest de la Belgique. *Bulletin de la société Herpétologique de France* 128, 3–19.
- Graitson, E., 2006. Répartition et écologie des reptiles sur le réseau ferroviaire en Wallonie. *Bulletin de la société Herpétologique de France* 120, 15–32.

- Graitson, E., 2001. L'intérêt herpétologique des carrières du condroz oriental. *Natura Mosana* 53, 109–118.
- Graitson, E., Barbraud, C., Bonnet, X., 2019. Catastrophic impact of wild boars: insufficient hunting pressure pushes snakes to the brink. *Anim Conserv* 22, 165–176. <https://doi.org/10.1111/acv.12447>
- Graitson, E., Duchesne, T., Cuenot, T., Fonze, F., Jame, A., Delcourt, J., Dufrêne, M., 2022. Statut d'une vaste population de Vipère péliade *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) récemment introduite dans l'est de la Belgique. *Bulletin de la société Herpétologique de France* 181, 1–14. <https://doi.org/10.48716/BULLSHF.181-1>
- Graitson, E., Taymans, J., 2022. Impacts des lâchers massifs de faisans de Colchide (*Phasianus colchicus* L.) sur les squamates (Reptilia Squamata). *Bulletin de la société Herpétologique de France* 181, 1–7. <https://doi.org/10.48716/BULLSHF.180-2>
- Graitson, E., Ursenbacher, S., Lourdais, O., 2020. Snake conservation in anthropized landscapes: considering artificial habitats and questioning management of semi-natural habitats. *Eur J Wildl Res* 66, 39. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01373-2>
- Grass, I., Batáry, P., Tschardtke, T., 2021. Chapter Six - Combining land-sparing and land-sharing in European landscapes, in: Bohan, D.A., Vanbergen, A.J. (Eds.), *Advances in Ecological Research, The Future of Agricultural Landscapes, Part II*. Academic Press, pp. 251–303. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.09.002>
- Grass, I., Loos, J., Baensch, S., Batáry, P., Librán-Embí, F., Ficiciyan, A., Klaus, F., Riechers, M., Rosa, J., Tiede, J., Udy, K., Westphal, C., Wurz, A., Tschardtke, T., 2019. Land-sharing/-sparing connectivity landscapes for ecosystem services and biodiversity conservation. *People Nat* 262–272. <https://doi.org/10.1002/pan3.21>
- Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A., 2005. Farming and the Fate of Wild Nature. *Science* 307, 550–555. <https://doi.org/10.1126/science.1106049>

- Greenberg, C.H., Seiboldt, T., Keyser, T.L., McNab, W.H., Scott, P., Bush, J., Moorman, C.E., 2018. Reptile and amphibian response to season of burn in an upland hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 409, 808–816. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.016>
- Guiller, G., Legentilhomme, J., Boissinot, A., Blouin-Demers, G., Barbraud, C., Lourdais, O., 2022. Response of farmland reptiles to agricultural intensification: Collapse of the common adder *Vipera berus* and the western green lizard *Lacerta bilineata* in a hedgerow landscape. *Animal Conservation* acv.12790. <https://doi.org/10.1111/acv.12790>
- Guillon, M., 2012. De la physiologie à la répartition : adaptations climatiques et sensibilité thermique chez une relique glaciaire (phdthesis). Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées - Université de Poitiers.
- Guillon, M., Guiller, G., DeNardo, D.F., Lourdais, O., 2014. Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. *Can. J. Zool.* 92, 81–86. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0189>
- Guillon, M., Martínez-Freiría, F., Lucchini, N., Ursenbacher, S., Surget-Groba, Y., Kageyama, M., Lagarde, F., Cubizolle, H., Lourdais, O., 2024. Inferring current and Last Glacial Maximum distributions are improved by physiology-relevant climatic variables in cold-adapted ectotherms. *Journal of Biogeography* n/a, 1–16. <https://doi.org/10.1111/jbi.14828>
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X., Townshend, J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hansen, N.A., Sato, C.F., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B., Driscoll, D.A., 2019. Predation risk for reptiles is highest at remnant edges in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 56, 31–43. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13269>

- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Hanski, I., 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *The Journal of Animal Ecology* 63, 151. <https://doi.org/10.2307/5591>
- Hanski, I., Gilpin, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 3–16. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x>
- Hanski, I., Gyllenberg, M., 1997. Uniting Two General Patterns in the Distribution of Species. *Science* 275, 397–400. <https://doi.org/10.1126/science.275.5298.397>
- Hanski, I., Simberloff, D., 1997. The Metapopulation Approach, Its History, Conceptual Domain, and Application to Conservation, in: *Metapopulation Biology*. Elsevier, pp. 5–26. <https://doi.org/10.1016/B978-012323445-2/50003-1>
- Harrison, S., 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 73–88. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00552.x>
- Harrison, S., Taylor, A.D., 1997. Empirical Evidence for Metapopulation Dynamics, in: *Metapopulation Biology*. Elsevier, pp. 27–42. <https://doi.org/10.1016/B978-012323445-2/50004-3>
- Hastings, A., 2010. Timescales, dynamics, and ecological understanding. *Ecology* 91, 3471–3480. <https://doi.org/10.1890/10-0776.1>
- Hastings, A., Harrison, S., 1994. Metapopulation Dynamics and Genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 167–188. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.001123>
- Hatt, S., Boeraeve, F., Artru, S., Dufrêne, M., Francis, F., 2018. Spatial diversification of agroecosystems to enhance biological control and other regulating services: An agroecological perspective. *Science of The Total Environment* 621, 600–611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.296>

- Hawlena, D., Saltz, D., Abramsky, Z., Bouskila, A., 2010. Ecological Trap for Desert Lizards Caused by Anthropogenic Changes in Habitat Structure that Favor Predator Activity: Predator-Induced Ecological Traps. *Conservation Biology* 24, 803–809. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01477.x>
- Hellesen, T., Levin, G., 2014. Methodology to estimate loss of semi-natural grasslands due to shrub encroachment in Denmark from 1965 to 2010—a sample-based study using dot grids on aerial photographs. *Journal of Land Use Science* 9, 331–348. <https://doi.org/10.1080/1747423X.2013.786152>
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Morante-Filho, J.C., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., 2018. Fragmentation and matrix contrast favor understory plants through negative cascading effects on a strong competitor palm. *Ecological Applications* 28, 1546–1553.
- Herr, M.W., Avery, J.D., Langkilde, T., Howey, C.A.F., 2020. Trade-off Between Thermal Quality and Predation Risk at Timber Rattlesnake Gestation Sites. *Journal of Herpetology* 54, 196. <https://doi.org/10.1670/18-073>
- Herzog, F., Schüepp, C., 2013. Are land sparing and land sharing real alternatives for European agricultural landscapes? *Aspects of Applied Biology* 121, 109–116.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., Thomas, C.D., 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12, 450–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- Hill, M. f., Caswell, H., 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters* 2, 121–127. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.22061.x>
- Hillman, S.S., Drewes, R.C., Hedrick, M.S., Hancock, T.V., 2014. Physiological vagility and its relationship to dispersal and neutral genetic heterogeneity in vertebrates. *Journal of Experimental Biology* 217, 3356–3364. <https://doi.org/10.1242/jeb.105908>
- Hodges, R., 2019. Emigration and seasonal migration of the northern viper (*Vipera berus*) in a chalk grassland reserve. *Herpetological Bulletin* 1–10. <https://doi.org/10.33256/hb148.110>

- Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L., 2004. Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *BioScience* 54, 227–233. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0227:DTSSOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0227:DTSSOS]2.0.CO;2)
- Holman, I.P., Brown, C., Janes, V., Sandars, D., 2017. Can we be certain about future land use change in Europe? A multi-scenario, integrated-assessment analysis. *Agricultural Systems* 151, 126–135. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2016.12.001>
- Howard, C., Stephens, P.A., Pearce-Higgins, J.W., Gregory, R.D., Butchart, S.H.M., Willis, S.G., 2020. Disentangling the relative roles of climate and land cover change in driving the long-term population trends of European migratory birds. *Divers Distrib* 26, 1442–1455. <https://doi.org/10.1111/ddi.13144>
- Hu, Y., Gillespie, G., Jessop, T.S., Hu, Y., Gillespie, G., Jessop, T.S., 2019. Variable reptile responses to introduced predator control in southern Australia. *Wildl. Res.* 46, 64–75. <https://doi.org/10.1071/WR18047>
- Huey, R.B., 1974. Behavioral Thermoregulation in Lizards: Importance of Associated Costs. *Science* 184, 1001–1003. <https://doi.org/10.1126/science.184.4140.1001>
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q Rev Biol* 51, 363–384. <https://doi.org/10.1086/409470>
- Hussin, J., Parent, G.H., 1998. Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de la Belgique. Note 11. Données nouvelles (1985 - 1996) sur la chorologie et l'écologie de la Vipère péliade, *Vipera berus berus* Linne, en Belgique. *Les Naturalistes Belges* 79, 257–269.
- Inman, R.D., Esque, T.C., Nussear, K.E., 2023. Dispersal limitations increase vulnerability under climate change for reptiles and amphibians in the southwestern United States. *The Journal of Wildlife Management* 87, e22317. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22317>
- Ion, C., Zamfirescu, Ștefan R., Strugariu, A., 2011. The potential relationships between predators and Moldavian Meadow vipers (*Vipera ursinii moldavica*) in eastern Romania. *Analele Științifice ale Universității „Al. I. Cuza” Iași, s. Biologie animală* 57, 35–42.

- IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. Zenodo, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- Jacob, J.-P., Percsy, C., de Wavrin, H., Graitson, E., Kinet, T., Denoël, M., Paquay, M., Percsy, N., Remacle, A., 2007. Amphibiens et Reptiles de Wallonie, Aves – Raîenne et Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois (MRW-DGRNE). ed. Namur.
- Jagers, P., Harding, K., 2009. Viability of Small Populations Experiencing Recurring Catastrophes. *Mathematical Population Studies*. <https://doi.org/10.1080/08898480903034694>
- Jellinek, S., Parris, K.M., McCarthy, M.A., Wintle, B.A., Driscoll, D.A., 2014. Reptiles in restored agricultural landscapes: the value of linear strips, patches and habitat condition. *Anim Conserv* 17, 544–554. <https://doi.org/10.1111/acv.12121>
- Jenkins, D., 1986. Trees and wildlife in the Scottish Uplands. Institute of Terrestrial Ecology, Banchory.
- Jofré, G.M., Warn, M.R., Reading, C.J., 2016. The role of managed coniferous forest in the conservation of reptiles. *Forest Ecology and Management* 362, 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.044>
- Johnson, C.N., 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proc. R. Soc. B.* 276, 2509–2519. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1921>
- Jones, J.P.G., 2011. Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 48, 9–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01917.x>
- Joseph, L.N., Elkin, C., Martin, T.G., Possingham, H.P., 2009. Modeling abundance using  $N$ -mixture models: the importance of considering ecological mechanisms. *Ecological Applications* 19, 631–642. <https://doi.org/10.1890/07-2107.1>

- Julian, A., Hodge, R., 2019. The Vanishing Viper: themes from a meeting to consider better conservation of *Vipera berus*. Herpetological Bulletin 1–10. <https://doi.org/10.33256/hb149.110>
- Kahlke, R.-D., García, N., Kostopoulos, D.S., Lacomat, F., Lister, A.M., Mazza, P.P.A., Spassov, N., Titov, V.V., 2011. Western Palaeartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. Quaternary Science Reviews, Early Human Evolution in the Western Palaeartic: Ecological Scenarios 30, 1368–1395. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.07.020>
- Kauhala, K., Ihalainen, A., 2014. Impact of landscape and habitat diversity on the diversity of diets of two omnivorous carnivores. Acta Theriol 59, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0132-2>
- Kearney, E.I.P., Christopher R. Tracy, Michael Ray, 2019. Hydroregulation: A Neglected Behavioral Response of Lizards to Climate Change?, in: Behavior of Lizards. CRC Press.
- Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecology Letters 12, 334–350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>
- Kearney, M.R., Wintle, B.A., Porter, W.P., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. Conservation Letters 3, 203–213. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00097.x>
- Keehn, J.E., Feldman, C., 2018. Predator attack rates and anti-predator behavior of side-blotched lizards (*Uta stansburiana*) at Southern California wind farms, USA. Herpetological Conservation and Biology 13, 194–204.
- Kennedy, C.M., Oakleaf, J.R., Theobald, D.M., Baruch-Mordo, S., Kiesecker, J., 2019. Managing the middle: A shift in conservation priorities based on the global human modification gradient. Global Change Biology 25, 811–826. <https://doi.org/10.1111/gcb.14549>



- Kéry, M., 2018. Identifiability in N-mixture models: a large-scale screening test with bird data. *Ecology* 99, 281–288. <https://doi.org/10.1002/ecy.2093>
- Kéry, M., Royle, J.A., 2016. Modeling Abundance with Counts of Unmarked Individuals in Closed Populations, in: *Applied Hierarchical Modeling in Ecology*. Elsevier, pp. 219–312. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801378-6.00006-0>
- Kinney, C., Sylvester, T., Destories, A., Savoy, K., Morris, A., Ramelow, G., Merchant, M., Paulissen, M., 2008. The mediterranean gecko as a sentinel to evaluate heavy metal exposure. *Herpetological Conservation and Biology* 3, 247–253.
- Köhler, A., Sadowska, J., Olszewska, J., Trzeciak, P., Berger-Tal, O., Tracy, C.R., 2011. Staying warm or moist? Operative temperature and thermal preferences of common frogs (*Rana temporaria*), and effects on locomotion. *Herpetological Journal* 21, 17–26.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Ockinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol Lett* 13, 597–605. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>
- Kremen, C., Miles, A., 2012. Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems: Benefits, Externalities, and Trade-Offs. *E&S* 17, art40. <https://doi.org/10.5751/ES-05035-170440>
- Lahti, T., Ranta, E., 1985. The SLOSS Principle and Conservation Practice: An Example. *Oikos* 44, 369–370.
- Laidlaw, R.A., Smart, J., Smart, M.A., Gill, J.A., 2015. The influence of landscape features on nest predation rates of grassland-breeding waders. *Ibis* 157, 700–712. <https://doi.org/10.1111/ibi.12293>
- Laurance, W.F., Curran, T.J., 2008. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecol* 33, 399–408. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01895.x>

- Law, C., Lancaster, L., Hall, J., Handy, S., Hinchliffe, M., O'Brien, C., O'Brien, K., Watts, S., O'Brien, D., 2020. Quantifying the differences in avian attack rates on reptiles between an infrastructure and a control site. *Eur J Wildl Res* 66, 54. <https://doi.org/10.1007/s10344-020-01393-y>
- Le Galliard, J.F., Ferrière, R., Clobert, J., 2003. Mother-offspring interactions affect natal dispersal in a lizard. *Proc Biol Sci* 270, 1163–1169. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2360>
- Le Galliard, J.-F., Le Bris, M., Clobert, J., 2003. Timing of locomotor impairment and shift in thermal preferences during gravidity in a viviparous lizard: Functional Ecology 17, 877–885. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2003.00800.x>
- Le Galliard, J.F., Massot, M., Baron, J.-P., Clobert, J., 2012. Ecological effects of climate change on european reptiles, in: *Wildlife Conservation in a Changing Climate*. University of Chicago Press.
- Lelièvre, H., Blouin-Demers, G., Pinaud, D., Lisse, H., Bonnet, X., Lourdais, O., 2011. Contrasted thermal preferences translate into divergences in habitat use and realized performance in two sympatric snakes. *Journal of Zoology* 284, 265–275. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00802.x>
- Lelièvre, H., Le Hénanff, M., Blouin-Demers, G., Naulleau, G., Lourdais, O., 2010. Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *J Comp Physiol B* 180, 415–425. <https://doi.org/10.1007/s00360-009-0423-8>
- Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73, 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519, 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>
- Lin, Y.-C., James, R., Dolman, P.M., 2007. Conservation of Heathland Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae): The Value of Lowland Coniferous Plantations. *Biodivers Conserv* 16, 1337–1358. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-6231-x>

- Liu, Z., He, C., Wu, J., 2016. The relationship between habitat Loss and fragmentation during urbanization: An empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS ONE* 11, 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154613>
- Londe, D.W., Dwayne Elmore, R., Davis, C.A., Fuhlendorf, S.D., Luttbeg, B., Hovick, T.J., 2020. Structural and compositional heterogeneity influences the thermal environment across multiple scales. *Ecosphere* 11. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3290>
- Loos, J., von Wehrden, H., 2018. Beyond Biodiversity Conservation: Land Sharing Constitutes Sustainable Agriculture in European Cultural Landscapes. *Sustainability* 10, 1395. <https://doi.org/10.3390/su10051395>
- Lorioux, S., Angelier, F., Lourdais, O., 2016. Are glucocorticoids good indicators of pregnancy constraints in a capital breeder? *General and Comparative Endocrinology* 232, 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.04.007>
- Lorioux, S., DeNardo, D.F., Gorelick, R., Lourdais, O., 2012. Maternal influences on early development: preferred temperature prior to oviposition hastens embryogenesis and enhances offspring traits in the Children’s python, *Antaresia childreni*. *Journal of Experimental Biology* 215, 1346–1353. <https://doi.org/10.1242/jeb.059113>
- Lorioux, S., Lisse, H., Lourdais, O., 2013a. Dedicated mothers: predation risk and physical burden do not alter thermoregulatory behaviour of pregnant vipers. *Animal Behaviour* 86, 401–408. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.031>
- Lorioux, S., Vaugoyeau, M., DeNardo, D.F., Clobert, J., Guillon, M., Lourdais, O., 2013b. Stage Dependence of Phenotypical and Phenological Maternal Effects: Insight into Squamate Reptile Reproductive Strategies. *The American Naturalist* 182, 223–233. <https://doi.org/10.1086/670809>
- Lourdais, O., Dupoué, A., Guillon, M., Guiller, G., Michaud, B., DeNardo, D.F., 2017. Hydric “costs” of reproduction: Pregnancy increases evaporative water loss in the snake *Vipera aspis*. *Physiological and Biochemical Zoology* 90, 663–672. <https://doi.org/10.1086/694848>

- Lourdais, O., Guillon, M., DeNardo, D., Blouin-Demers, G., 2013a. Cold climate specialization: Adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & Behavior* 119, 149–155. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2013.05.041>
- Lourdais, O., Lориoux, S., DeNardo, D.F., 2013b. Structural and Performance Costs of Reproduction in a Pure Capital Breeder, the Children’s Python *Antaresia childreni*. *Physiological and Biochemical Zoology* 86, 176–183. <https://doi.org/10.1086/669127>
- Lucchini, N., Kaliontzopoulou, A., Lourdais, O., Martínez-Freiría, F., 2023. Climatic adaptation explains responses to Pleistocene oscillations and diversification in European vipers. *Journal of Biogeography* 50, 1838–1851. <https://doi.org/10.1111/jbi.14694>
- Luciano, E., 2022. Is ‘Anthropocene’ a Suitable Chronostratigraphic Term? *Anthr. Sci.* 1, 29–41. <https://doi.org/10.1007/s44177-022-00011-7>
- Ludwig, M., 2012. Landscape-moderated bird nest predation in hedges and forest edges. *Acta Oecologica* 45, 50–56.
- Luiselli, L., Capula, M., Rugiero, L., Anibaldi, C., 1994. Habitat choice by melanistic and cryptically coloured morphs of the adder, *Vípera berus*. *Bolletino di zoologia* 61, 213–216. <https://doi.org/10.1080/11250009409355888>
- Macarthur, R., Levins, R., 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101, 377–385.
- Macarthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*, REV- Revised. ed. Princeton University Press.
- Mace, G.M., Collar, N.J., Gaston, K.J., Hilton-Taylor, C., Akçakaya, H.R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E.J., Stuart, S.N., 2008. Quantification of Extinction Risk: IUCN’s System for Classifying Threatened Species. *Conservation Biology* 22, 1424–1442. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01044.x>
- Madsen, T., 1987. Are juvenile grass snakes, *Natrix natrix*, aposematically coloured? *Oikos* 48, 265–267. <https://doi.org/10.2307/3565512>

- Madsen, T., Loman, J., Bauwens, D., Stille, B., Anderberg, H., Anderberg, L., Ujvari, B., 2023. The impact of an extreme climatic event on adder (*Vipera berus*) demography in southern Sweden. *Biological Journal of the Linnean Society* blac147. <https://doi.org/10.1093/biolinnear/blac147>
- Madsen, T., Shine, R., 1992. Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia* 92, 40–47. <https://doi.org/10.1007/BF00317260>
- Major, R.E., Christie, F.J., Gowing, G., Ivison, T.J., 1999. Elevated rates of predation on artificial nests in linear strips of habitat (Tasas Elevadas de Depredación en Nidos Artificiales en Parcelas Lineares de Habitat). *Journal of Field Ornithology* 70, 351–364.
- Malhi, Y., Doughty, C.E., Galetti, M., Smith, F.A., Svenning, J.-C., Terborgh, J.W., 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 838–846. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502540113>
- Mantyka-pringle, C.S., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Glob Change Biol* 18, 1239–1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x>
- Martín, J., López, P., Martin, J., Lopez, P., 1998. Shifts in Microhabitat Use by the Lizard *Psammmodromus algirus*: Responses to Seasonal Changes in Vegetation Structure. *Copeia* 1998, 780. <https://doi.org/10.2307/1447815>
- Martínez-Freiría, F., Toyama, K.S., Freitas, I., Kaliontzopoulou, A., 2020. Thermal melanism explains macroevolutionary variation of dorsal pigmentation in Eurasian vipers. *Sci Rep* 10, 16122. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72871-1>
- Mason, L.D., Wardell-Johnson, G., Luxton, S.J., Bateman, P.W., 2018. Predators show seasonal predilections for model clay spiders in an urban environment. *Scientific Reports* 8, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30778-y>
- Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M.I., Matthews, J.B.R., Berger, S., Huang, M., Yelekçi, O., Yu, R., Zhou, B., Lonnoy, E., Maycock, T.K., Waterfield, T., Leitzell, K., 2021. Working

Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press. ed. Cambridge.

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., 1995. Influence of maternal food availability on offspring dispersal. *Behavioral ecology and sociobiology* 37, 413–418.

Massot, M., Clobert, J., Ferrière, Reg., 2008. Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology* 14, 461–469.

McCarthy, M.A., Thompson, C.J., Williams, N.S.G., 2006. Logic for designing nature reserves for multiple species. *Am Nat* 167, 717–727. <https://doi.org/10.1086/503058>

McGarigal, K., Wan, H.Y., Zeller, K.A., Timm, B.C., Cushman, S.A., 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecol* 31, 1161–1175. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x>

McGill, B.J., 2010. Matters of Scale. *Science* 328, 575–576. <https://doi.org/10.1126/science.1188528>

Meeussen, C., Govaert, S., Vanneste, T., Calders, K., Bollmann, K., Brunet, J., Cousins, S.A.O., Diekmann, M., Graae, B.J., Hedwall, P.-O., Krishna Moorthy, S.M., Iacopetti, G., Lenoir, J., Lindmo, S., Orczewska, A., Ponette, Q., Plue, J., Selvi, F., Spicher, F., Tolosano, M., Verbeeck, H., Verheyen, K., Vangansbeke, P., De Frenne, P., 2020. Structural variation of forest edges across Europe. *Forest Ecology and Management* 462, 117929. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117929>

Melbourne, B.A., Chesson, P., 2006. The scale transition: Scaling up population dynamics with field data. *Ecology* 87, 1478–1488. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1478:TSTSUP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1478:TSTSUP]2.0.CO;2)

Meyer, S.T., Heuss, L., Feldhaar, H., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2019. Land-use components, abundance of predatory arthropods, and vegetation height

- affect predation rates in grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 270–271, 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.015>
- Mi, C., Ma, L., Wang, Y., Wu, D., Du, W., Sun, B., 2022. Temperate and tropical lizards are vulnerable to climate warming due to increased water loss and heat stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289, 20221074. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1074>
- Middleton, B.A., 2013. Rediscovering traditional vegetation management in preserves: Trading experiences between cultures and continents. *Biological Conservation* 9.
- Miller, D.A., Grand, J.B., Fondell, T.F., Anthony, M., 2006. Predator functional response and prey survival: direct and indirect interactions affecting a marked prey population. *J Anim Ecology* 75, 101–110. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01025.x>
- Miller, J., 2010. Species Distribution Modeling. *Geography Compass* 4, 490–509. <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00351.x>
- Moilanen, A., Smith, A.T., Hanski, I., 1998. Long-term dynamics in a metapopulation of the American pika. *Am Nat* 152, 530–542. <https://doi.org/10.1086/286188>
- Moilanen, A., Wintle, B.A., 2007. The Boundary-Quality Penalty: A Quantitative Method for Approximating Species Responses to Fragmentation in Reserve Selection. *Conservation Biology* 21, 355–364.
- Monney, J.-C., 1996. Biologie comparée de *Vipera aspis* L. et de *Vipera berus* L. (Reptilia, Ophidia, Viperidae) dans une station des Préalpes bernoises. Université de Nauchâtel, Neuchâtel.
- Moore, J.A., Miller, H.C., Daugherty, C.H., Nelson, N.J., 2008. Fine-scale genetic structure of a long-lived reptile reflects recent habitat modification. *Molecular Ecology* 17, 4630–4641. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03951.x>
- Móré, A., Mizsei, E., Vadász, C., Tóthmérész, B., Heltai, M., 2022. Analysis of mammal mesopredator scat samples indicates significant predation on the

- endangered Hungarian meadow viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). *Wildlife Biology* 2022, e01033. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01033>
- Morelle, K., Fattebert, J., Mengal, C., Lejeune, P., 2016. Invading or recolonizing? Patterns and drivers of wild boar population expansion into Belgian agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 222, 267–275. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.016>
- Mullin, S.J., Seigel, R.A., 2011. *Snakes: Ecology and Conservation*. Cornell University Press.
- Mullu, D., 2016. A Review on the effect of habitat fragmentation on ecosystem. *Journal of Natural Sciences Research* 6, 1–15.
- Munguia-Vega, A., Rodriguez-Estrella, R., Shaw, W.W., Culver, M., 2013. Localized extinction of an arboreal desert lizard caused by habitat fragmentation. *Biological Conservation* 157, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.026>
- Munkhbayar, K., Rustamov, A., Orlov, N.-L., Jelić, D., Meyer, A., Borczyk, B., Joger, U., Tomović, L., Cheylan, M., Corti, C., Crnobrnja-Isailović, J., Vogrin, M., Sá-Sousa, A.W. (SRLI R., Pleguezuelos, J., Sterijovski, B., Westerström, A., Schmidt, B., Sindaco, R., Borkin, L., Milto, K., Nuridjanov, D., 2016. IUCN Red List of Threatened Species: *Vipera berus* [WWW Document]. *Vipera berus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T47756146A743903. URL <https://www.iucnredlist.org/es> (accessed 8.10.23).
- Muri, D., Schuerch, J., Trim, N., Golay, J., Baillifard, A., El Taher, A., Dubey, S., 2015. Thermoregulation and microhabitat choice in the polymorphic asp viper (*Vipera aspis*). *Journal of Thermal Biology* 53, 107–112. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.06.009>
- Neff, F., Korner-Nievergelt, F., Rey, E., Albrecht, M., Bollmann, K., Cahenzli, F., Chittaro, Y., Gossner, M.M., Martínez-Núñez, C., Meier, E.S., Monnerat, C., Moretti, M., Roth, T., Herzog, F., Knop, E., 2022. Different roles of concurring climate and regional land-use changes in past 40 years' insect trends. *Nat Commun* 13, 7611. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35223-3>



- Neumeyer, R., 1987. Density and seasonal movements of the adder (*Vipera berus* L. 1758) in a subalpine environment. *Amphibia-Reptilia* 8, 259–275. <https://doi.org/10.1163/156853887X00306>
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S.L.L., Hoskins, A.J., Lysenko, I., Phillips, H.R.P., Burton, V.J., Chng, C.W.T., Emerson, S., Gao, D., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B.I., Whitmee, S., Zhang, H., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353, 288–291. <https://doi.org/10.1126/science.aaf2201>
- Newbold, T.A.S., MacMahon, J.A., 2014. Determinants of Habitat Selection by Desert Horned Lizards (*Phrynosoma platyrhinos*): The Importance of Abiotic Factors Associated with Vegetation Structure. *Journal of Herpetology* 48, 306–316. <https://doi.org/10.1670/10-141>
- Newton, A.C., Stewart, G.B., Myers, G., Diaz, A., Lake, S., Bullock, J.M., Pullin, A.S., 2009. Impacts of grazing on lowland heathland in north-west Europe. *Biological Conservation* 142, 935–947. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.018>
- Niskanen, M., Mappes, J., 2005. Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. *Journal of Animal Ecology* 74, 1091–1101. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01008.x>
- Northrup, J.M., Rivers, J.W., Yang, Z., Betts, M.G., 2019. Synergistic effects of climate and land-use change influence broad-scale avian population declines. *Global Change Biology* 25, 1561–1575. <https://doi.org/10.1111/gcb.14571>
- Oost, K.V., Govers, G., Desmet, P., 2000. Evaluating the effects of changes in landscape structure on soil erosion by water and tillage. *Landscape Ecology* 15, 577–589.
- Opdam, P., Wascher, D., 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117, 285–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.008>

- O'Sullivan, J.L., Foster, C.N., Michael, D.R., Blanchard, W., Lindenmayer, D.B., 2023. Factors affecting overwintering retreat-site selection in reptiles in an agricultural landscape. *Landsc Ecol* 38, 1177–1189. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01608-y>
- Oversby, W., Ferguson, S.M., Davis, R.A., Bateman, P.W., 2018. Bad news for bobtails: understanding predatory behaviour of a resource-subsidised corvid towards an island endemic reptile. *Wildl. Res.* 45, 595. <https://doi.org/10.1071/WR18051>
- Owen-Smith, N., 1987. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology* 13, 351–362. <https://doi.org/10.1017/S0094837300008927>
- Paavilainen, E., Päivänen, J., 1995. *Peatland Forestry: Ecology and Principles*. Springer Science & Business Media.
- Paluh, D.J., Hantak, M.M., Saporito, R.A., 2014. A test of aposematism in the Dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio* : The importance of movement in clay model experiments. *Journal of Herpetology* 48, 249–254. <https://doi.org/10.1670/13-027>
- Paluh, D.J., Kenison, E.K., Saporito, R.A., 2015. Frog or fruit? The importance of color and shape to bird predators in clay model experiments. *Copeia* 103, 58–63. <https://doi.org/10.1643/CE-13-126>
- Papanikolaou, A.D., Fyllas, N.M., Mazaris, A.D., Dimitrakopoulos, P.G., Kallimanis, A.S., Pantis, J.D., 2011. Grazing effects on plant functional group diversity in Mediterranean shrublands. *Biodivers Conserv* 20, 2831–2843. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0112-2>
- Parkinson, R.J., 1993. Changes in agricultural practice., in: *Nitrate: Processes, Patterns and Management*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, U.K, pp. 321–339.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A., Warren, M., 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579–583. <https://doi.org/10.1038/21181>

- Pass, E., Lodjak, J., Mägi, M., Lõhmus, A., 2019. Complex habitat patterns create unpredictable nest predation risk – an artificial nest experiment. *Ornis fennica* 96, 182–193.
- Paterson, J.E., Pulfer, T., Horrigan, E., Sukumar, S., Vezina, B.I., Zimmerling, R., Davy, C.M., 2021. Individual and synergistic effects of habitat loss and roads on reptile occupancy. *Global Ecology and Conservation* 31, e01865. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01865>
- Pearson, S.M., 2013. Landscape Ecology and Population Dynamics, in: *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier, pp. 488–502. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00417-2>
- Pereira, H.M., Navarro, L.M. (Eds.), 2015. *Rewilding European Landscapes*. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-12039-3>
- Petrovan, S.O., Schmidt, B.R., 2016. Volunteer Conservation Action Data Reveals Large-Scale and Long-Term Negative Population Trends of a Widespread Amphibian, the Common Toad (*Bufo bufo*). *PLoS ONE* 11, e0161943. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161943>
- Pfennig, D.W., Harper, G.R., Brumo, A.F., Harcombe, W.R., Pfennig, K.S., 2007. Population differences in predation on Batesian mimics in allopatry with their model: selection against mimics is strongest when they are common. *Behav Ecol Sociobiol* 61, 505–511. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0278-x>
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science* 333, 1289–1291. <https://doi.org/10.1126/science.1208742>
- Phelps, T., 2010. *Old World Vipers: A Natural History of the Azemiopinae, and Viperinae*, Chimaira. ed. Frankfurt an Main, Germany.
- Pike, D.A., Webb, J.K., Shine, R., 2011. Removing forest canopy cover restores a reptile assemblage. *Ecological Applications* 21, 274–280. <https://doi.org/10.1890/09-2394.1>

- Pincebourde, S., 2019. Thermal ecology of ectotherms: the role of microclimates in climate change responses. Université de Tours, Tours.
- Pincebourde, S., Murdock, C.C., Vickers, M., Sears, M.W., 2016. Fine-Scale Microclimatic Variation Can Shape the Responses of Organisms to Global Change in Both Natural and Urban Environments. *Integr. Comp. Biol.* 56, 45–61. <https://doi.org/10.1093/icb/icw016>
- Pincebourde, S., Woods, H.A., 2020. There is plenty of room at the bottom: microclimates drive insect vulnerability to climate change. *Current Opinion in Insect Science* 41, 63–70. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.07.001>
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Simons, T.R., Farnsworth, G.L., Bailey, L.L., Sauer, J.R., 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics* 13, 105–119. <https://doi.org/10.1002/env.514>
- Polus, E., Vandewoestijne, S., Choutt, J., Baguette, M., 2007. Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodivers Conserv* 16, 3423–3436. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9008-y>
- Potter, K.A., Arthur Woods, H., Pincebourde, S., 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Glob Chang Biol* 19, 2932–2939. <https://doi.org/10.1111/gcb.12257>
- Preatoni, D., Zilio, A., Cantini, M., 1997. A model to optimize trap systems used for small mammal (Rodentia, Insectivora) density estimates. *Hystrix It. J. Mamm.* 9. <https://doi.org/10.4404/hystrix-9.1-2-4106>
- Prestt, I., 1971. An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *Journal of Zoology* 164, 373–418.
- Radoux, J., Bourdouxhe, A., Coppée, T., De Vroey, M., Dufrière, M., Defourny, P., 2022. A Consistent Land Cover Map Time Series at 2 m Spatial Resolution—The LifeWatch 2006-2015-2018-2019 Dataset for Wallonia. *Data* 8, 13. <https://doi.org/10.3390/data8010013>
- Rands, M.R.W., Adams, W.M., Bennun, L., Butchart, S.H.M., Clements, A., Coomes, D., Entwistle, A., Hodge, I., Kapos, V., Scharlemann, J.P.W., Sutherland, W.J.,

- Vira, B., 2010. Biodiversity Conservation: Challenges Beyond 2010. *Science* 329, 1298–1303. <https://doi.org/10.1126/science.1189138>
- Reading, C., Luiselli, L., Akani, G., Bonnet, X., Amori, G., Ballouard, J.-M., Filippi, E., Naulleau, G., Pearson, D., Rugiero, L., 2010. Are snake populations in widespread decline? *Biology letters* 6, 777–780.
- Reading, C.J., Jofré, G.M., 2018. The relative performance of smooth snakes inhabiting open heathland and conifer plantations. *Forest Ecology and Management* 427, 333–341. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.020>
- Redlich, S., Martin, E.A., Steffan-Dewenter, I., 2018. Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of Applied Ecology* 55, 2419–2428. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13126>
- Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S.E., Donges, J.F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., Von Bloh, W., Feulner, G., Fiedler, S., Gerten, D., Gleeson, T., Hofmann, M., Huiskamp, W., Kummu, M., Mohan, C., Nogués-Bravo, D., Petri, S., Porkka, M., Rahmstorf, S., Schaphoff, S., Thonicke, K., Tobian, A., Virkki, V., Wang-Erlandsson, L., Weber, L., Rockström, J., 2023. Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Sci. Adv.* 9, eadh2458. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh2458>
- Ridding, L.E., Redhead, J.W., Pywell, R.F., 2015. Fate of semi-natural grassland in England between 1960 and 2013: A test of national conservation policy. *Global Ecology and Conservation* 4, 516–525. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.10.004>
- Ridding, L.E., Watson, S.C.L., Newton, A.C., Rowland, C.S., Bullock, J.M., 2020. Ongoing, but slowing, habitat loss in a rural landscape over 85 years. *Landscape Ecol* 35, 257–273. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00944-2>
- Rittenhouse, T.A.G., Harper, E.B., Rehard, L.R., Semlitsch, R.D., 2008. The Role of Microhabitats in the Desiccation and Survival of Anurans in Recently Harvested Oak–Hickory Forest. *Copeia* 2008, 807–814. <https://doi.org/10.1643/CH-07-176>
- Robinson, D., Warmsley, A., Nowakowski, A.J., Reider, K.E., Donnelly, M.A., 2013. The value of remnant trees in pastures for a neotropical poison frog. *Journal of*

Tropical Ecology 29, 345–352.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467413000382>

Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157–176.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x>

Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., de Wit, C.A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J.A., 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461, 472–475.  
<https://doi.org/10.1038/461472a>

Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A.M., Bernard, R., Böhm, M., Castro-Herrera, F., Chirio, L., Collen, B., Colli, G.R., Dabool, L., Das, I., Doan, T.M., Grismer, L.L., Hoogmoed, M., Itescu, Y., Kraus, F., LeBreton, M., Lewin, A., Martins, M., Maza, E., Meirte, D., Nagy, Z.T., de C. Nogueira, C., Pauwels, O.S.G., Pincheira-Donoso, D., Powney, G.D., Sindaco, R., Tallowin, O.J.S., Torres-Carvajal, O., Trape, J.-F., Vidan, E., Uetz, P., Wagner, P., Wang, Y., Orme, C.D.L., Grenyer, R., Meiri, S., 2017. The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nat Ecol Evol* 1, 1677–1682.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2>

Rönka, K., Valkonen, J.K., Nokelainen, O., Rojas, B., Gordon, S., Burdfield-Steel, E., Mappes, J., 2020. Geographic mosaic of selection by avian predators on hindwing warning colour in a polymorphic aposematic moth. *Ecology Letters* 23, 1654–1663.

Rosa García, R., Fraser, M.D., Celaya, R., Ferreira, L.M.M., García, U., Osoro, K., 2013. Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: a review. *Agroforest Syst* 87, 19–43.  
<https://doi.org/10.1007/s10457-012-9519-3>

Rotem, G., Gavish, Y., Shacham, B., Giladi, I., Bouskila, A., Ziv, Y., 2016. Combined effects of climatic gradient and domestic livestock grazing on reptile

- community structure in a heterogeneous agroecosystem. *Oecologia* 180, 231–242. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3435-y>
- Row, J.R., Blouin-Demers, G., 2006. Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behaviour in milk snakes. *Oecologia* 148, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0350-7>
- Royle, J.A., 2004. N-Mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60, 108–115. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341X.2004.00142.x>
- Rozen-Rechels, D., Dupoué, A., Meylan, S., Decencière, B., Guingand, S., Le Galliard, J.-F., 2018. Water restriction in viviparous lizards causes transgenerational effects on behavioral anxiety and immediate effects on exploration behavior. *Behav Ecol Sociobiol* 72, 23. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2443-4>
- Ruosteenoja, K., Räisänen, P., 2013. Seasonal Changes in Solar Radiation and Relative Humidity in Europe in Response to Global Warming. *Journal of Climate* 26, 2467–2481. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00007.1>
- Saarinen, J., Eronen, J., Fortelius, M., Seppä, H., Lister, A.M., 2016. Patterns of diet and body mass of large ungulates from the Pleistocene of Western Europe, and their relation to vegetation. *Palaeontologia Electronica* 19, 1–58.
- Saint Girons, H., 1980. Biogéographie et évolution des vipères Européennes. *R. Soc. Biogéo* 496, 146–172.
- Šálek, L., Zahradník, D., Marušák, R., Jeřábková, L., Merganič, J., 2013. Forest edges in managed riparian forests in the eastern part of the Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 305, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.012>
- Šálek, M., Kreisinger, J., Sedláček, F., Albrecht, T., 2010. Do prey densities determine preferences of mammalian predators for habitat edges in an agricultural landscape? *Landscape and Urban Planning* 98, 86–91. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.07.013>

- Šálek, M., Kreisinger, J., Sedláček, F., Albrecht, T., 2009. Corridor vs. hayfield matrix use by mammalian predators in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 134, 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.06.018>
- Salgado, I., 2018. Is the raccoon (*Procyon lotor*) out of control in Europe? *Biodivers Conserv* 27, 2243–2256. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1535-9>
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P.B., Nordström, M., Dickman, C.R., 2007. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proc. R. Soc. B* 274, 1237–1243. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0444>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sargent, C., Bass, S., 1992. *Plantation Politics: Forest plantations in development*. Routledge.
- Sartorello, Y., Pastorino, A., Bogliani, G., Ghidotti, S., Viterbi, R., Cerrato, C., 2020. The impact of pastoral activities on animal biodiversity in Europe: A systematic review and meta-analysis. *Journal for Nature Conservation* 56, 125863. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125863>
- Sato, C.F., Wood, J.T., Schroder, M., Green, K., Osborne, W.S., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B., 2014. An experiment to test key hypotheses of the drivers of reptile distribution in subalpine ski resorts. *Journal of Applied Ecology* 51, 13–22.
- Savino, J.F., Stein, R.A., 1982. Predator-Prey Interaction between Largemouth Bass and Bluegills as Influenced by Simulated, Submersed Vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 111, 255–266. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1982\)111<255:PIBLBA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1982)111<255:PIBLBA>2.0.CO;2)
- Sawchik, J., Dufrêne, M., Lebrun, P., Schtickzelle, N., Baguette, M., 2002. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: modelling the effect of habitat fragmentation. *Acta Oecologica* 23, 287–296. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01157-8](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01157-8)



- Scheffers, B.R., Edwards, D.P., Diesmos, A., Williams, S.E., Evans, T.A., 2014a. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Glob Change Biol* 20, 495–503. <https://doi.org/10.1111/gcb.12439>
- Scheffers, B.R., Evans, T.A., Williams, S.E., Edwards, D.P., 2014b. Microhabitats in the tropics buffer temperature in a globally coherent manner. *Biology Letters* 10, 20140819. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0819>
- Schleussner, C.-F., Lissner, T.K., Fischer, E.M., Wohland, J., Perrette, M., Golly, A., Rogelj, J., Childers, K., Schewe, J., Frieler, K., Mengel, M., Hare, W., Schaeffer, M., 2016. Differential climate impacts for policy-relevant limits to global warming: the case of 1.5 &deg;C and 2 &deg;C. *Earth System Dynamics* 7, 327–351. <https://doi.org/10.5194/esd-7-327-2016>
- Schmitz, O., 2017. Predator and prey functional traits: understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions. *F1000Res* 6, 1767. <https://doi.org/10.12688/f1000research.11813.1>
- Schneider, D.C., 2001. The Rise of the Concept of Scale in Ecology. *BioScience* 51, 545. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0545:TROTCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0545:TROTCO]2.0.CO;2)
- Schtickzelle, N., Goffart, P., Fichet, V., Baguette, M., 2005. Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation* 126, 569–581. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.030>
- Schwanz, L.E., Crawford-Ash, J., Gale, T., 2020. Context dependence of transgenerational plasticity: the influence of parental temperature depends on offspring environment and sex. *Oecologia* 194, 391–401. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04783-w>
- Schwartz, M.W., Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., O'Connor, R.J., 2006. Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology* 87, 1611–1615. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1611:peaaro\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1611:peaaro]2.0.co;2)
- Seibold, S., Hempel, A., Piehl, S., Bäessler, C., Brandl, R., Rösner, S., Müller, J., 2013. Forest vegetation structure has more influence on predation risk of artificial

- ground nests than human activities. *Basic and Applied Ecology* 14, 687–693. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.09.003>
- Shepard, D.B., 2007. Habitat but not body shape affects predator attack frequency on lizard models in the Brazilian cerrado. *Herpetologica* 63, 193–202. [https://doi.org/10.1655/0018-0831\(2007\)63\[193:HBNBSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0018-0831(2007)63[193:HBNBSA]2.0.CO;2)
- Shine, R., 2004. Incubation regimes of cold-climate reptiles: the thermal consequences of nest-site choice, viviparity and maternal basking. *Biological Journal of the Linnean Society* 83, 145–155. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00376.x>
- Shine, R., Olsson, M., 2003. When to be born? Prolonged pregnancy or incubation enhances locomotor performance in neonatal lizards (Scincidae). *J Evolution Biol* 16, 823–832. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00600.x>
- Simberloff, D.S., Abele, L.G., 1976. Island Biogeography Theory and Conservation Practice. *Science* 191, 285–286. <https://doi.org/10.1126/science.191.4224.285>
- Sinsch, U., 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology & Evolution* 2, 65–79. <https://doi.org/10.1080/08927014.1990.9525494>
- Sirami, C., Brotons, L., Burfield, I., Fonderflick, J., Martin, J.-L., 2008. Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean. *Biological Conservation* 141, 450–459. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.015>
- Skinner, W., Majorowicz, J., 1999. Regional climatic warming and associated twentieth century land-cover changes in north-western North America. *Clim. Res.* 12, 39–52. <https://doi.org/10.3354/cr012039>
- Speybroeck, J., Beukema, W., Bok, B., Van Der Voort, J., 2018. Guide Delachaux des amphibiens et reptiles de France et d'Europe, Delachaux et Niestlé. Delachaux Niestlé, Paris.
- Spinoni, J., Naumann, G., Vogt, J.V., 2017. Pan-European seasonal trends and recent changes of drought frequency and severity. *Global and Planetary Change* 148, 113–130. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.11.013>

- Steffen, W., Crutzen, P.J., McNeill, J.R., 2007. The Anthropocene: Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36, 614–621. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36\[614:TAAHNO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[614:TAAHNO]2.0.CO;2)
- Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S.E., Fetzer, I., Bennett, E.M., Biggs, R., Carpenter, S.R., De Vries, W., De Wit, C.A., Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G.M., Persson, L.M., Ramanathan, V., Reyers, B., Sörlin, S., 2015. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science* 347, 1259855. <https://doi.org/10.1126/science.1259855>
- Stellatelli, O.A., Block, C., Vega, L.E., Cruz, F.B., 2015. Nonnative vegetation induces changes in predation pressure and escape behavior of two sand lizards (Liolaemidae: *Liolaemus* ). *Herpetologica* 71, 136–142. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00026>
- Stephens, P.A., Mason, L.R., Green, R.E., Gregory, R.D., Sauer, J.R., Alison, J., Aunins, A., Brotons, L., Butchart, S.H.M., Campedelli, T., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Crowe, O., Elts, J., Escandell, V., Foppen, R.P.B., Heldbjerg, H., Herrando, S., Husby, M., Jiguet, F., Lehikoinen, A., Lindstrom, A., Noble, D.G., Paquet, J.-Y., Reif, J., Sattler, T., Szep, T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., van Strien, A.J., van Turnhout, C.A.M., Vorisek, P., Willis, S.G., 2016. Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science* 352, 84–87. <https://doi.org/10.1126/science.aac4858>
- Stobo-Wilson, A.M., Murphy, B.P., Legge, S.M., Chapple, D.G., Crawford, H.M., Dawson, S.J., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Fleming, P.A., Gentle, M., Newsome, T.M., Palmer, R., Rees, M.W., Ritchie, E.G., Speed, J., Stuart, J.-M., Thompson, E., Turpin, J., Woinarski, J.C.Z., 2021. Reptiles as food: predation of Australian reptiles by introduced red foxes compounds and complements predation by cats. *Wildl. Res.* 48, 470–480. <https://doi.org/10.1071/WR20194>
- Stott, P., 2016. How climate change affects extreme weather events. *Science* 352, 1517–1518. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7271>
- Stuart, Y.E., Dappen, N., Losin, N., 2012. Inferring predator behavior from attack rates on prey-replicas that differ in conspicuousness. *PLOS ONE* 7, 7.

- Stumpel, A.H.P., Van der Werf, B., 2012. Reptile habitat preference in heathland: implications for heathland management. *The Herpetological Journal* 22, 179–182.
- Suárez-Castro, A.F., Raymundo, M., Bimler, M., Mayfield, M.M., 2022. Using multi-scale spatially explicit frameworks to understand the relationship between functional diversity and species richness. *Ecography* 2022, e05844. <https://doi.org/10.1111/ecog.05844>
- Suggitt, A.J., Gillingham, P.K., Hill, J.K., Huntley, B., Kunin, W.E., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x>
- Sumner, J., Jessop, T., Paetkau, D., Moritz, C., 2004. Limited effect of anthropogenic habitat fragmentation on molecular diversity in a rain forest skink, *Gnypetoscincus queenslandiae*. *Molecular Ecology* 13, 259–269. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02056.x>
- Tack, J., 2018. Wild boar (*Sus scrofa*) populations in Europe. European Landowners' Organization, Brussels.
- Tapia Nsang, N., 2022. Analyse génétique de la vipère péliade (*Vipera berus*) pour une réintroduction durable. Université de Louvain.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures: Animal species diversity driven by habitat heterogeneity. *Journal of Biogeography* 31, 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Thakur, M.P., Bakker, E.S., Veen, G.F. (Ciska), Harvey, J.A., 2020. Climate Extremes, Rewilding, and the Role of Microhabitats. *One Earth* 2, 506–509. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.05.010>
- Tieskens, K.F., Schulp, C.J.E., Levers, C., Lieskovský, J., Kuemmerle, T., Plieninger, T., Verburg, P.H., 2017. Characterizing European cultural landscapes: Accounting for structure, management intensity and value of agricultural

- and forest landscapes. *Land Use Policy* 62, 29–39. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.12.001>
- Tillmann, J.E., 2005. Habitat Fragmentation and Ecological Networks in Europe. *GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society* 14, 119–123. <https://doi.org/10.14512/gaia.14.2.11>
- Todd, B.D., Andrews, K.M., 2008. Response of a reptile guild to forest harvesting. *Conservation Biology* 22, 753–761. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00916.x>
- Trenberth, K.E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P.D., Barichivich, J., Briffa, K.R., Sheffield, J., 2014. Global warming and changes in drought. *Nature Clim Change* 4, 17–22. <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., Van Der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87, 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Tsianou, M.A., Lazarina, M., Michailidou, D.-E., Andrikou-Charitidou, A., Sgardelis, S.P., Kallimanis, A.S., 2021. The Effect of Climate and Human Pressures on Functional Diversity and Species Richness Patterns of Amphibians, Reptiles and Mammals in Europe. *Diversity* 13, 275. <https://doi.org/10.3390/d13060275>
- Turner, R.K., Maclean, I.M.D., 2022. Microclimate-driven trends in spring-emergence phenology in a temperate reptile (*Vipera berus*): Evidence for a potential “climate trap”? *Ecology and Evolution* 12, e8623. <https://doi.org/10.1002/ece3.8623>
- Uetz, P., Freed, P., Reyes, F., Hošek, J., 2022. THE REPTILE DATABASE [WWW Document]. URL <http://www.reptile-database.org/> (accessed 5.8.23).
- Ursenbacher, S., Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H., Fumagalli, L., 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as

inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology* 15, 3425–3437.

Ursenbacher, S., Guillon, M., Cubizolle, H., Dupoué, A., Blouin-Demers, G., Lourdais, O., 2015. Postglacial recolonization in a cold climate specialist in western Europe: patterns of genetic diversity in the adder (*Vipera berus*) support the central–marginal hypothesis. *Molecular Ecology* 24, 3639–3651. <https://doi.org/10.1111/mec.13259>

Valkonen, J.K., Niskanen, M., Björklund, M., Mappes, J., 2011a. Disruption or aposematism? Significance of dorsal zigzag pattern of European vipers. *Evol Ecol* 25, 1047–1063. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9463-0>

Valkonen, J.K., Nokelainen, O., Mappes, J., 2011b. Antipredatory function of head shape for vipers and their mimics. *PLoS ONE* 6, e22272. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022272>

Valkonen, J.K., Nokelainen, O., Niskanen, M., Kilpimaa, J., Mappes, J., 2012. Variation in predator species abundance can cause variable selection pressure on warning signaling prey. *Ecology and Evolution* 2, 1971–1976.

Valkonen, J.K., Vakkila, A., Pesari, S., Tuominen, L., Mappes, J., 2020. Protective coloration of European vipers throughout the predation sequence. *Animal Behaviour* 164, 99–104. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.04.005>

Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R.F., 1991. The Thermal Dependence of Feeding Behaviour, Food Consumption and Gut-Passage Time in the Lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* 5, 507. <https://doi.org/10.2307/2389633>

van Delft, J., 2015. De adder in nederland; verspreiding status en trend. *Litteratura serpentium* 35, 29–54.

van Halder, I., Barbaro, L., Corcket, E., Jactel, H., 2008. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodivers Conserv* 17, 1149–1169. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9264-5>

- Vera, F.W.M., 2000. *Grazing Ecology and Forest History* By F.W.M. Vera - CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK, ISBN0851994423, CABI Publishing. ed. Oxon, UK.
- Vervust, B., Loy, H., Damme, R., 2011. Seeing through the lizard's trick: do avian predators avoid autotomous tails? *Open Life Sciences* 6, 293–299. <https://doi.org/10.2478/s11535-010-0119-9>
- Wall, M., Shine, R., 2007. Dangerous food: lacking venom and constriction, how do snake-like lizards (*Lialis burtonis*, Pygopodidae) subdue their lizard prey? *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 719–727. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00835.x>
- Webb, J.K., Shine, R., 1998. Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species. *Biological Conservation* 86, 233–242. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00180-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00180-8)
- Webb, J.K., Shine, R., Pringle, R.M., 2005. Canopy removal restores habitat quality for an endangered snake in a fire suppressed landscape. *Copeia* 2005, 894–900. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2005\)005\[0894:CRRHQF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2005)005[0894:CRRHQF]2.0.CO;2)
- White, E.R., 2019. Minimum Time Required to Detect Population Trends: The Need for Long-Term Monitoring Programs. *BioScience* 69, 40–46. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy144>
- Wiegand, T., Revilla, E., Moloney, K.A., 2005. Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Dynamics. *Conservation Biology* 19, 108–121. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00208.x>
- Williams, J.C., ReVelle, C.S., Levin, S.A., 2005. Spatial attributes and reserve design models: A review. *Environ Model Assess* 10, 163–181. <https://doi.org/10.1007/s10666-005-9007-5>
- Wisler, C., Hofer, U., Arlettaz, R., 2008. Snakes and monocultures: Habitat selection and movements of female grass snakes (*Natrix Natrix* L.) in an agricultural landscape. *Journal of Herpetology* 42, 337–346. <https://doi.org/10.1670/07-027.1>

- Woinarski, J.C.Z., Murphy, B.P., Palmer, R., Legge, S.M., Dickman, C.R., Doherty, T.S., Edwards, G., Nankivell, A., Read, J.L., Stokeld, D., 2018. How many reptiles are killed by cats in Australia? *Wildl. Res.* 45, 247. <https://doi.org/10.1071/WR17160>
- Worthington-Hill, J.O., Gill, J.A., 2019. Effects of large-scale heathland management on thermal regimes and predation on adders *Vipera berus*. *Animal Conservation* 22, 481–492. <https://doi.org/10.1111/acv.12489>
- Wright, H.L., Lake, I.R., Dolman, P.M., 2012. Agriculture—a key element for conservation in the developing world: Agriculture in developing-world conservation. *Conservation Letters* 5, 11–19. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2011.00208.x>
- Wüster, W., Allum, C.S.E., Bjargardóttir, I.B., Bailey, K.L., Dawson, K.J., Guenioui, J., Lewis, J., McGurk, J., Moore, A.G., Niskanen, M., Pollard, C.P., 2004. Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271, 2495–2499. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2894>
- Yang, W., Qi, Y., Fu, J., 2014. Exploring the Genetic Basis of Adaptation to High Elevations in Reptiles: A Comparative Transcriptome Analysis of Two Toad-Headed Agamas (Genus *Phrynocephalus*). *PLoS ONE* 9, e112218. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112218>
- Young, J., Watt, A., Nowicki, P., Alard, D., Clitherow, J., Henle, K., Johnson, R., Laczko, E., McCracken, D., Matouch, S., Niemela, J., Richards, C., 2005. Towards sustainable land use: identifying and managing the conflicts between human activities and biodiversity conservation in Europe. *Biodivers Conserv* 14, 1641–1661. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0536-z>
- Zakkak, S., Halley, J.M., Akriotis, T., Kati, V., 2015. Lizards along an agricultural land abandonment gradient in Pindos Mountains, Greece. *Amphib Reptilia* 36, 253–264. <https://doi.org/10.1163/15685381-00003002>
- Zalasiewicz, J., Waters, C.N., Williams, M., Barnosky, A.D., Cearreta, A., Crutzen, P., Ellis, E., Ellis, M.A., Fairchild, I.J., Grinevald, J., Haff, P.K., Hajdas, I., Leinfelder, R., McNeill, J., Odada, E.O., Poirier, C., Richter, D., Steffen, W.,



- 
- Summerhayes, C., Syvitski, J.P.M., Vidas, D., Wagreich, M., Wing, S.L., Wolfe, A.P., An, Z., Oreskes, N., 2015. When did the Anthropocene begin? A mid-twentieth century boundary level is stratigraphically optimal. *Quaternary International, The Quaternary System and its formal subdivision* 383, 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.11.045>
- Zanatta, F., Engler, R., Collart, F., Broennimann, O., Mateo, R.G., Papp, B., Muñoz, J., Baurain, D., Guisan, A., Vanderpoorten, A., 2020. Bryophytes are predicted to lag behind future climate change despite their high dispersal capacities. *Nat Commun* 11, 5601. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19410-8>
- Zhang, Z., Xu, S., Capinha, C., Weterings, R., Gao, T., 2019. Using species distribution model to predict the impact of climate change on the potential distribution of Japanese whiting *Sillago japonica*. *Ecological Indicators* 104, 333–340. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.023>



# Annexes

---



**Annexe 1** Table reprenant les p-valeurs des tests d'autocorrélation spatiale (test de Mantel) pour chaque site et chaque session de 48 heures.

Day/Site	AK	BAQ	BAS	BAW	BEH	BK	LI	PAI	QA	RO	RP	SA
J2	0.065	0.97	0.303	0.854	0.461	0.651	0.873	0.726	0.667	0.334	0.911	0.204
J4	NA	0.728	0.197	1	0.652	0.495	0.505	0.935	0.378	0.118	0.065	0.329
J6	0.438	0.746	0.331	0.58	0.712	0.84	0.699	0.924	0.257	0.01	0.725	NA
J8	NA	0.542	0.567	0.081	0.095	0.673	0.465	0.815	NA	0.001	0.129	NA
J10	0.602	0.462	0.172	NA	0.154	0.989	0.336	0.975	NA	0.001	0.974	0.425
J12	0.228	0.993	0.12	0.994	0.654	0.935	0.196	0.993	NA	0.001	0.668	0.953

**Annexe 2** Table reprenant une liste non-exhaustive des prédateurs présents au sein et à proximité des sites d'étude. (CSOP) correspond aux données d'observations obtenues via les plateformes d'encodage en ligne (observations.be et OFFH) au sein d'un rayon de 5km autour de chaque site d'étude ; (FO) correspond aux observations directes (à vue) ou indirectes (empreinte) réalisées durant les relevés de terrain ; (CT) correspond aux espèces observées via les pièges photographiques installés dans le cadre du projet.

Site	Mammal predator	Avian predator
Behotte (BEH)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO, CT)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO)
	Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP)	Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO)
	Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP)	Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP)
	Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP)	Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO)
	Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP)	Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP)
	Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP)	Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP, FO)
	Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP)
Pairées (PAI)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, CT)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO)
	Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP)	Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO)
	Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO)	Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP)
	Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP)	Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP)
	Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP)	Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO)
	Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP)	Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP, FO)
	Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP, CT)	Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP)
Rend Peine (RP)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO)
	Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP, CT)	Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO)
	Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO, CT)	Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP)
	Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP)	Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO)
	Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP)	Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO)
	Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP)	Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP)
	Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP, CT)	Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP)

Basseille (BAS)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP)
Brackvenn (BK)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO, CT) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP, FO) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP, FO)
Baquet (BAQ)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, CT) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP, CT) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO, CT) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP, CT) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP, FO) Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP)
Romedenne (RO)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, CT) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP, CT) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO, CT) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP, CT) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP, FO) Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP, FO)
Aackener Kreuz (AK)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO, CT) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP, CT) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP)
Basse Wimbe (BAW)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP) Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP, FO)
Libin (LIB)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO, CT) Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP) Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP) Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP) Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP) Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP) Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP, CT)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO) Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP) Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP) Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO) Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP, FO, CT) Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP, FO)

Spa-Malchamps (SA)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, FO)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP)
	Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP)	Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP)
	Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP)	Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP)
	Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP)	Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP)
	Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP)	Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP)
	Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP)	Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP)
	Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	
Grand Quarti (QA)	Red fox, <i>Vulpes vulpes</i> (CSOP, CT)	Common buzzard, <i>Buteo buteo</i> (CSOP, FO)
	Badger, <i>Meles meles</i> (CSOP, CT)	Red Kite, <i>Milvus milvus</i> (CSOP, FO)
	Wild boar, <i>Sus scrofa</i> (CSOP, FO)	Black kite, <i>Milvus migrans</i> (CSOP)
	Marten, <i>Martes martes</i> (CSOP, FO)	Kestrel, <i>Falco tinnunculus</i> (CSOP, FO)
	Weasel, <i>Martes foina</i> (CSOP)	Raven, <i>Corvus corax</i> (CSOP)
	Polecat, <i>Mustela putorius</i> (CSOP)	Crow, <i>Corvus corone</i> (CSOP)
	Raccoon, <i>Procyon lotor</i> (CSOP)	Common Pheasant, <i>Phasianus colchicus</i> (CSOP)

**Annexe 3** Table comprenant l'ensemble des modèles testés (modèles linéaires intégrant variables aléatoires, lmer) visant à expliquer le paramètre local de fermeture de la canopée [Formule du modèle complet ; Canopy cover ~ Local\_dist\_tree + Position + Local\_dist\_tree:Position + (1|edgeID)]. Les valeurs présentes au sein des colonnes colorées en vert correspondent aux estimations des effets fixes pour chaque combinaison de variables testées. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné par principe de double parcimonie.

(Intercept)	Local_dist_tree	position	Local_dist_tree :position	df	logLik	AICc	delta	weight
0,75462242	-0,060348961	#N/A	#N/A	4	13,41	-18,15	0,00	0,68
0,41070326	#N/A	0,03171287	#N/A	4	12,46	-16,24	1,91	0,26
0,59340422	-0,036858094	0,01918112	#N/A	5	11,86	-12,69	5,46	0,04
0,54241776	-0,018702396	0,05684575	-0,013003022	6	11,97	-10,46	7,69	0,01
0,53755475	#N/A	#N/A	#N/A	3	7,08	-7,76	10,39	0,00

**Annexe 4** Table comprenant l'ensemble des modèles testés (modèles linéaires mixtes généralisés ; glmm) visant à expliquer l'indice thermique de température moyenne d'un cycle de 24h « Tmean » [Formule du modèle complet ; Thermal index ~ Can\_cover + Can\_cover<sup>2</sup> + Position + Can\_cover:Position + Can\_cover<sup>2</sup>:Position + (1|edgeID/buttonID) + (1|JDate)]. Les valeurs présentes au sein des colonnes colorées en vert correspondent aux estimations des effets fixes pour chaque combinaison de variables testées. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné par principe de double parcimonie.

(Intercept)	Can_cover	I(Can_cover^2)	Position	Can_cover:Position	I(Can_cover^2):Position	df	logLik	AICc	delta	weight
16,316021	#N/A	-2,298597251	#N/A	#N/A	#N/A	6	-5508,97	11029,96	0	0,307242
16,281262	0,2736563	-2,56625961	#N/A	#N/A	#N/A	7	-5508,38	11030,77	0,808942	0,205032
16,765553	#N/A	-2,928022568	-0,12723	#N/A	0,175079805	8	-5507,52	11031,06	1,100968	0,177178
16,74036	0,1866884	-3,109607176	-0,1268	#N/A	0,17473507	9	-5507,04	11032,12	2,152838	0,104712
16,790111	-0,4006172	-2,48670336	-0,14032	0,165245029	#N/A	9	-5507,35	11032,74	2,774109	0,076752
16,489905	#N/A	-2,23312416	-0,05035	#N/A	#N/A	7	-5509,58	11033,19	3,226126	0,061226
16,460958	0,2192168	-2,447954005	-0,05003	#N/A	#N/A	8	-5509,04	11034,11	4,143292	0,038706
16,719605	0,3713848	-3,292635354	-0,12115	-0,051800589	0,226281202	10	-5507,37	11034,78	4,813434	0,027686
16,54862	-2,2274435	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	6	-5514,82	11041,66	11,69441	0,000887
16,721061	-2,1090533	#N/A	-0,05903	#N/A	#N/A	7	-5514,8	11043,61	13,64874	0,000334
17,014131	-2,6876752	#N/A	-0,13767	0,144045488	#N/A	8	-5514,11	11044,24	14,27504	0,000244
15,854596	#N/A	#N/A	-0,1258	#N/A	#N/A	6	-5533,67	11079,36	49,39718	5,77E-12
15,351389	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	5	-5541,17	11092,35	62,38709	8,72E-15

**Annexe 5** Table comprenant l'ensemble des modèles testés (modèles linéaires mixtes généralisés ; glmm) visant à expliquer l'indice thermique de température moyenne comprise entre 08:01 et 20:00 « Tmean\_day » [Formule du modèle complet ; Thermal index ~ Can\_cover + Can\_cover<sup>2</sup> + Position + Can\_cover:Position + Can\_cover<sup>2</sup>:Position + (1|edgeID/buttonID) + (1|JDate)]. Les valeurs présentes au sein des colonnes colorées en vert correspondent aux estimations des effets fixes pour chaque combinaison de variables testées. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné par principe de double parcimonie.

(Intercept)	Can_cover	I(Can_cover^2)	Position	Can_cover:Position	I(Can_cover^2):Position	df	logLik	AICc	delta	weight
20,72145	-1,639483	-4,023172148	#N/A	#N/A	#N/A	7	-9390,8	18795,7	0,0	0,5
20,51321	#N/A	-5,626728762	#N/A	#N/A	#N/A	6	-9392,8	18797,6	1,9	0,2
21,03222	-1,733716	-3,81851442	-0,08652	#N/A	#N/A	8	-9391,4	18798,8	3,1	0,1
21,40432	-1,777125	-4,69952477	-0,18877	#N/A	0,232685341	9	-9390,9	18799,9	4,2	0,1
21,476	-2,569419	-3,870682228	-0,20825	0,22277214	#N/A	9	-9391,0	18800,1	4,4	0,1
20,80328	#N/A	-5,517526431	-0,08399	#N/A	#N/A	7	-9393,4	18800,9	5,2	0,0
21,40066	-1,744569	-4,731788654	-0,18777	-0,009128655	0,241769777	10	-9390,5	18801,1	5,4	0,0
21,16449	#N/A	-6,428091749	-0,18474	#N/A	0,229413976	8	-9393,0	18802,1	6,4	0,0
21,12461	-5,530677	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	6	-9395,8	18803,5	7,8	0,0
21,42548	-5,335387	#N/A	-0,10148	#N/A	#N/A	7	-9395,8	18805,5	9,8	0,0
21,822	-6,119424	#N/A	-0,20697	0,193587933	#N/A	8	-9395,8	18807,6	11,9	0,0
19,23337	#N/A	#N/A	-0,27031	#N/A	#N/A	6	-9419,9	18851,9	56,2	0,0
18,15204	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	5	-9429,1	18868,2	72,5	0,0



**Annexe 6** Table comprenant l'ensemble des modèles testés (modèles linéaires mixtes généralisés ; glmm) visant à expliquer l'indice thermique de température moyenne comprise entre 20:01 et 08:01 « Tmean\_night » [Formule du modèle complet ; Thermal index ~ Can\_cover + Can\_cover<sup>2</sup> + Position + Can\_cover:Position + Can\_cover<sup>2</sup>:Position + (1|edgeID/lbuttonID) + (1|JDate)]. Les valeurs présentes au sein des colonnes colorées en vert correspondent aux estimations des effets fixes pour chaque combinaison de variables testées. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné par principe de double parcimonie.

(Intercept)	Can_cover	I(Can_cover^2)	Position	Can_cover:Position	I(Can_cover^2):Position	df	logLik	AICc	delta	weight
11,80426	1,975768	-0,888413453	#N/A	#N/A	#N/A	7	-3784,3	7582,5	0,0	0,5
11,90786	1,089373	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	6	-3785,5	7583,1	0,6	0,4
12,09187	#N/A	0,95677219	#N/A	#N/A	#N/A	6	-3787,3	7586,6	4,1	0,1
11,83907	1,971633	-0,852840402	-0,01188	#N/A	#N/A	8	-3786,9	7589,9	7,4	0,0
11,94289	1,128365	#N/A	-0,014	#N/A	#N/A	7	-3788,2	7590,4	7,9	0,0
11,99876	2,137214	-1,472453493	-0,06239	#N/A	0,115488045	9	-3787,2	7592,4	9,9	0,0
12,03029	1,748896	-1,059587255	-0,06947	0,106401452	#N/A	9	-3787,4	7592,8	10,3	0,0
12,13413	0,751468	#N/A	-0,06582	0,094703203	#N/A	8	-3788,9	7593,9	11,3	0,0
12,12246	#N/A	0,998234713	-0,012	#N/A	#N/A	7	-3790,0	7593,9	11,4	0,0
11,95709	2,488463	-1,812079485	-0,05202	-0,099472572	0,2148116	10	-3787,4	7594,8	12,3	0,0
12,49337	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	5	-3793,2	7596,3	13,8	0,0
12,27014	#N/A	0,62696878	-0,05357	#N/A	0,094391514	8	-3790,7	7597,5	15,0	0,0
12,40641	#N/A	#N/A	0,021745	#N/A	#N/A	6	-3795,6	7603,2	20,6	0,0

**Annexe 7** Table comprenant l'ensemble des modèles testés (modèles linéaires mixtes généralisés ; glmm) visant à expliquer l'indice thermique de différence entre la température moyenne du jour et de la nuit « ΔTmean » [Formule du modèle complet ; Thermal index ~ Can\_cover + Can\_cover<sup>2</sup> + Position + Can\_cover:Position + Can\_cover<sup>2</sup>:Position + (1|edgeID/lbuttonID) + (1|JDate)]. Les valeurs présentes au sein des colonnes colorées en vert correspondent aux estimations des effets fixes pour chaque combinaison de variables testées. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné par principe de double parcimonie.

(Intercept)	Can_cover	I(Can_cover^2)	Position	Can_cover:Position	I(Can_cover^2):Position	df	logLik	AICc	delta	weight
8,977446	-4,161192	-2,579176742	#N/A	#N/A	#N/A	7	-10165,5	20345,1	0,0	0,6
9,236795	-6,657417	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	6	-10167,9	20347,9	2,8	0,2
9,245008	-4,316723	-2,264995219	-0,07897	#N/A	#N/A	8	-10166,6	20349,2	4,1	0,1
8,437727	#N/A	-6,622589324	#N/A	#N/A	#N/A	6	-10169,5	20350,9	5,8	0,0
9,486478	-6,473002	#N/A	-0,08722	#N/A	#N/A	7	-10168,8	20351,6	6,5	0,0
9,42148	-4,243082	-2,807810763	-0,13027	#N/A	0,117422104	9	-10167,2	20352,5	7,4	0,0
9,460306	-4,639266	-2,403222844	-0,14021	0,113086304	#N/A	9	-10167,2	20352,5	7,4	0,0
9,426707	-4,277011	-2,779673578	-0,13141	0,012161274	0,105341637	10	-10166,5	20353,1	8,0	0,0
9,676649	-6,849769	#N/A	-0,13726	0,092051694	#N/A	8	-10169,5	20355,1	10,0	0,0
8,666275	#N/A	-6,464597771	-0,07372	#N/A	#N/A	7	-10170,6	20355,3	10,2	0,0
8,87427	#N/A	-6,982950184	-0,13412	#N/A	0,13591259	8	-10171,2	20358,3	13,3	0,0
6,827007	#N/A	#N/A	-0,29207	#N/A	#N/A	6	-10191,9	20395,8	50,7	0,0
5,658683	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	5	-10199,4	20408,8	63,7	0,0

**Annexe 8** Table comprenant l'ensemble des modèles testés (modèles linéaires mixtes généralisés ; glmm) visant à expliquer l'indice thermique du nombre d'heures pendant lesquelles la température mesurée est supérieure à 30 °C « Time\_T30 » [Formule du modèle complet ; Thermal index ~ Can\_cover + Can\_cover<sup>2</sup> + Position + Can\_cover:Position + Can\_cover<sup>2</sup>:Position + (1|edgeID/lbuttonID) + (1|JDate)]. Les valeurs présentes au sein des colonnes colorées en vert correspondent aux estimations des effets fixes pour chaque combinaison de variables testées. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné par principe de double parcimonie.

(Intercept)	Can_cover	l(Can_cover^2)	Position	Can_cover:Position	l(Can_cover^2):Position	df	logLik	AICc	delta	weight
1,394781	-1,56178	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	6	-7162,9	14337,8	0,0	0,6
1,376813	-1,394283	-0,171692342	#N/A	#N/A	#N/A	7	-7162,5	14339,0	1,2	0,3
1,195641	#N/A	-1,525638146	#N/A	#N/A	#N/A	6	-7165,7	14343,4	5,6	0,0
1,454725	-1,536537	#N/A	-0,01839	#N/A	#N/A	7	-7165,4	14344,9	7,2	0,0
1,440311	-1,41635	-0,122940711	-0,01803	#N/A	#N/A	8	-7165,1	14346,1	8,4	0,0
1,536715	-1,698163	#N/A	-0,0406	0,040613338	#N/A	8	-7167,2	14350,4	12,6	0,0
1,249617	#N/A	-1,498232679	-0,01638	#N/A	#N/A	7	-7168,3	14350,7	12,9	0,0
1,52513	-1,412738	-0,341240636	-0,04195	#N/A	0,054400895	9	-7166,6	14351,1	13,4	0,0
1,521153	-1,559015	-0,145319242	-0,04058	0,041334921	#N/A	9	-7166,8	14351,6	13,8	0,0
1,424353	-0,524966	-1,214945995	-0,01526	-0,25249934	0,306811718	10	-7166,5	14353,1	15,4	0,0
1,34308	#N/A	-1,731783364	-0,0433	#N/A	0,060762183	8	-7169,7	14355,5	17,7	0,0
0,822933	#N/A	#N/A	-0,0668	#N/A	#N/A	6	-7185,7	14383,3	45,6	0,0
0,555751	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	5	-7187,5	14385,0	47,3	0,0

**Annexe 9** Table reprenant les critères d'évaluation des modèles SDM. (TSS) correspond au critère de *true skill statistic* et (ROC) correspond aux *Receiver Operating Characteristics*. Le modèle surligné en jaune correspond au modèle sélectionné.

Modèle	TSS_mean	TSS_sd	ROC_mean	Roc_sd
# 1) Prec / Prec_cv / Tm / Tmsd	0,56	0,04	0,84	0,03
# 2) Prec / Prec_cv / Tm_active / Tmsd_active	0,59	0,03	0,86	0,02
# 3) Prec / Prec_cv / Tmn / Tmx	0,56	0,04	0,85	0,02
# 4) Prec / Prec_cv / Tmn_active / Tmx_active	0,56	0,04	0,85	0,02

**Annexe 10** Table reprenant le caractère favorable (1) ou défavorable (0) pour la vipère péliade des classes de couverture du sol. Les classes de couverture du sol sont extraites des couches mises à disposition par l'agence spatiale européenne (*ESA land cover project*). Pour chaque classe de couverture du sol, le code initial est conservé et une description de la couverture du sol est ajoutée. Le caractère favorable ou défavorable des classes de couverture du sol est basé sur les informations rapportées dans la fiche IUCN de la vipère péliade.

Code_ID	Land cover class description	Habitat suitability
10	Cropland, rainfed	0
20	Cropland, irrigated or post-flooding	0
30	Mosaic cropland (>50%) / natural vegetation (tree, shrub, herbaceous cover) (<50%)	0
40	Mosaic natural vegetation (tree, shrub, herbaceous cover) (>50%) / cropland (<50%)	1
50	Tree cover, broadleaved, evergreen, closed to open (>15%)	1
60	Tree cover, broadleaved, deciduous, closed to open (>15%)	1
70	Tree cover, needleleaved, evergreen, closed to open (>15%)	1
80	Tree cover, needleleaved, deciduous, closed to open (>15%)	1
90	Tree cover, mixed leaf type (broadleaved and needleleaved)	1
100	Mosaic tree and shrub (>50%) / herbaceous cover (<50%)	1
110	Mosaic herbaceous cover (>50%) / tree and shrub (<50%)	1
120	Shrubland	1
130	Grassland	1
140	Lichens and mosses	1
150	Sparse vegetation (tree, shrub, herbaceous cover) (<15%)	1
160	Tree cover, flooded, fresh or brakish water	1
170	Tree cover, flooded, saline water	1
180	Shrub or herbaceous cover, flooded, fresh/saline/brakish water	1
190	Urban areas	0
200	Bare areas	0
210	Water bodies	0
220	Permanent snow and ice	0

**Annexe 11** Table comprenant les paramètres des 17 modèles compris dans le  $\Delta AIC < 2$  dérivés du modèle additif complet intégrant les effets quadratiques des variables à effets fixes, visant à expliquer les tendances globales observées [Formule du modèle complet ; glmm avec facteur de pondération des données ; Local\_Trend ~ WBI + ClimSuit + ClimSuit^2 + ClimSuit\_Change + ClimSuit\_Change^2 + AHM + AHM^2 + HabAvail + HabAvail^2 + HabAvail\_Change + HabAvail\_Change^2 + HabDiv + HabDiv^2, weight factor=1/(standard error of local trend)]. Les valeurs en vert correspondent aux estimations de coefficient d'effet pour chaque variable comprise au sein du modèle considéré. Aucun des modèles n'a été sélectionné car l'ensemble des modèles présents au sein du  $\Delta AIC < 2$  ont fait l'objet d'un traitement par *model averaging*.

	WBI	climsuit	climsuit^2	climsuit_Change	climsuit_Change^2	AHM	AHM^2	HabAvail	HabAvail^2	HabAvail_Change	HabAvail_Change^2	HabDiv	HabDiv^2	df	loglik	AIC	delta	weight
(Intercept)	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.037	0.016	0.023	0.004	0.018	#N/A	8	217.4	-418.841	0.000	0.024
-0.045	#N/A	0.016	#N/A	-0.014	#N/A	0.027	#N/A	0.029	0.018	#N/A	0.021	0.018	#N/A	8	217.4	-418.798	0.043	0.024
-0.043	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.025	#N/A	0.032	0.014	#N/A	#N/A	0.018	#N/A	8	217.4	-418.798	0.043	0.024
-0.038	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.025	#N/A	0.032	0.014	#N/A	#N/A	0.018	#N/A	7	216.2	-418.334	0.506	0.018
-0.031	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.026	0.005	0.040	0.017	0.024	0.004	0.017	#N/A	9	218.1	-418.150	0.691	0.017
-0.046	#N/A	0.007	#N/A	#N/A	#N/A	0.028	#N/A	0.037	0.017	0.021	0.004	0.019	#N/A	9	218.0	-417.964	0.877	0.015
-0.048	#N/A	0.016	#N/A	-0.015	#N/A	0.024	0.004	0.031	0.019	#N/A	#N/A	0.020	#N/A	9	217.9	-417.799	1.042	0.014
-0.036	#N/A	0.020	#N/A	-0.010	#N/A	0.024	0.033	0.033	0.021	#N/A	#N/A	0.021	#N/A	9	217.9	-417.755	1.086	0.014
-0.042	#N/A	0.013	#N/A	-0.011	#N/A	0.025	#N/A	0.030	0.017	0.006	#N/A	0.020	#N/A	9	217.8	-417.501	1.340	0.012
-0.047	#N/A	0.012	#N/A	-0.009	#N/A	0.027	#N/A	0.035	0.019	0.015	0.003	0.020	#N/A	10	218.7	-417.354	1.487	0.011
-0.039	#N/A	0.006	#N/A	#N/A	#N/A	0.025	#N/A	0.034	0.015	0.011	#N/A	0.018	#N/A	8	216.6	-417.109	1.732	0.010
-0.042	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.024	0.003	0.034	0.014	0.013	#N/A	0.017	#N/A	8	216.5	-417.071	1.770	0.010
-0.051	#N/A	0.007	#N/A	#N/A	#N/A	0.027	0.004	0.040	0.018	0.022	0.004	0.017	#N/A	10	218.5	-417.047	1.794	0.010
-0.045	#N/A	#N/A	#N/A	-0.003	#N/A	0.026	#N/A	0.037	0.017	0.021	0.003	0.018	#N/A	9	217.5	-417.015	1.826	0.010
-0.040	#N/A	#N/A	#N/A	-0.005	#N/A	0.024	#N/A	0.031	0.015	0.012	#N/A	0.018	#N/A	8	216.5	-416.992	1.849	0.009
-0.041	#N/A	0.014	-0.002	-0.013	#N/A	0.025	#N/A	0.029	0.018	#N/A	#N/A	0.020	#N/A	9	217.5	-416.923	1.918	0.009
-0.046	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.027	#N/A	0.037	0.017	0.023	0.004	0.019	#N/A	9	217.4	-416.898	1.943	0.009
-0.025	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	#N/A	0.022	#N/A	0.015	#N/A	0.014	#N/A	0.009	#N/A	6	214.4	-416.859	1.982	0.009